







Université du Québec  
à Rimouski

# **Mouvements saisonniers du lièvre arctique (*Lepus arcticus*) dans le désert polaire de l'Île d'Ellesmere au Nunavut**

Mémoire présenté

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

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

PAR

© **JACOB CARON CARRIER**

**Octobre 2021**



**Composition du jury :**

**François Vézina, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

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

**Joël Bêty, membre du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Denis Murray, examinateur externe, Trent University**

Dépôt initial le 25 juin 2021

Dépôt final le 12 octobre 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.





## REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements s'adressent aux deux personnes sans qui ma maîtrise n'aurait pu avoir lieu, Dominique Berteaux et Sandra Lai. D'abord, merci à mon superviseur Dominique. Merci pour ton calme, ton humour et tes conseils judicieux qui ont su me faire progresser autant dans ma carrière scientifique que comme personne. Surtout, merci d'avoir cru en moi et de m'avoir donné l'occasion d'accomplir ma maîtrise sous ta tutelle. Merci à Sandra de m'avoir appris l'art ancien de la capture de lièvre, pour tes conseils judicieux, ta rigueur scientifique et surtout pour ton attitude toujours positive. Un merci particulier et tout particulièrement senti à l'équipe de terrain d'Alert de 2019. Alors que les imprévus s'accumulaient, tous m'ont fourni une aide cruciale pour acquérir les données nécessaires à l'accomplissement de ma maîtrise. Émilie, Francis, Marie-Jeanne, Marie-Pierre, Kevin, merci pour votre aide en plus d'avoir été une équipe incroyable et beaucoup plus que de simples collègues. Merci à mes parents d'avoir toujours cru en moi et de m'avoir toujours encouragé à poursuivre dans la voie que j'ai choisie. Merci pour votre support indéfectible, sans vous je ne serais pas où j'en suis maintenant. Un merci spécial à Rachel pour ta patience et tes encouragements, on sait tous les deux que j'excelle dans l'art d'être désagréable. Merci aux membres du laboratoire Bêty et Berteaux pour leur support et leurs précieux conseils. Un merci particulier à Alexis pour son support (je finis vraiment ma maîtrise aujourd'hui) !

Finalement, ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien des organismes et groupes de recherche suivants : Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Centre de la science de la biodiversité du Québec (CSBQ), Centre d'étude nordique (CEN), Conseil de recherche en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG), Ministère de la Défense nationale du Canada, Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN). Merci à tous.

## RÉSUMÉ

Le lièvre arctique (*Lepus arcticus*) est l'un des herbivores les plus abondants du désert polaire et une composante importante de son réseau trophique. Malgré son rôle important dans l'écosystème, la stratégie de mouvement annuelle du lièvre arctique est largement méconnue. La présence d'un mouvement migratoire en automne chez cette espèce a longuement été débattue, mais l'absence de preuves empiriques empêche d'atteindre une conclusion définitive. Nos objectifs étaient (i) de vérifier la présence d'indices supportant la présence d'une migration chez la population de lièvre arctique à l'étude, (ii) de quantifier les mouvements annuels et saisonniers observés grâce à différentes métriques du mouvement et (iii) d'identifier les aires de résidence saisonnières de la population étudiée. En 2019, nous avons équipé à Alert (Nunavut) 25 lièvres arctiques avec des colliers satellitaires Argos. Les localisations obtenues nous ont permis d'observer le départ de 21 individus vers le sud-ouest en direction du bassin du Lac Hazen à environ 100 km d'Alert. Les distances cumulatives minimales parcourues par ces 21 lièvres durant la période de relocalisation vont de 113 à 388 km. La synchronicité et la présence d'une forte composante directionnelle dans les mouvements suggèrent que ces mouvements sont de nature migratoire et que le bassin du Lac Hazen est une aire d'hivernage importante pour le lièvre arctique. Aussi, la présence d'individus sédentaires suggère que la stratégie de mouvements annuels est mixte dans la population étudiée. Notre étude représente le premier pas vers une meilleure compréhension de la stratégie de mouvement annuelle du lièvre arctique et soutient que les mouvements de cette espèce pourraient influencer fortement la dynamique trophique du désert polaire.

Mots clés : Alert, Comportement animal, Écologie du mouvement, Écologie spatiale, Haut-Arctique, Lac Hazen, Migration, Lagomorphe, Nomadisme

## ABSTRACT

Animal migration contributes largely to the seasonal dynamics of High Arctic ecosystems, linking distant habitats and impacting ecosystem structure and function. In polar deserts, Arctic hares are abundant herbivores and thus important components of food webs. Annual migrations have long been suspected in high latitude populations, but this was never confirmed. We tracked 25 individuals with Argos satellite telemetry to investigate the existence of migration in a population living at Alert (Ellesmere Island, Nunavut, Canada). We measured movement metrics, timing, and we identified areas of seasonal residency. During fall, 21 hares undertook directional, long-distance movements in a southwestern direction towards Lake Hazen. Minimum cumulative distances traveled ranged from 113 to 388 km. This is the first report of large-scale seasonal movements in Arctic hares and, surprisingly, in any lagomorph species. We suggest these movements to be part of an annual migratory pattern, with the Lake Hazen basin representing an important wintering area for the population. The presence of sedentary individuals also suggests that the movement strategy of the studied population is mixed. Our results redefine our understanding of the spatial ecology of Arctic hares, and open new research avenues regarding the ecological dynamics of the northern polar deserts.

*Keywords:* Alert, Animal behaviour, Movement ecology, Spatial ecology, High Arctic, Lake Hazen, Lagomorph, Nomadism

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	vii
RÉSUMÉ.....	viii
ABSTRACT .....	ix
TABLE DES MATIÈRES .....	x
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
LISTE DES FIGURES.....	xiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 .....	13
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE .....	13
1.2 LONG-DISTANCE, SYNCHRONIZED AND DIRECTIONAL FALL MOVEMENTS SUGGEST MIGRATION IN ARCTIC HARES ON ELLESMERE ISLAND (CANADA) .....	14
1.3 ABSTRACT .....	15
1.4 INTRODUCTION.....	16
1.5 METHODS .....	18
1.6 RESULTS.....	18
1.7 DISCUSSION .....	26
1.8 REFERENCES.....	33
1.9 FIGURE LEGENDS .....	43
1.10 TABLES.....	47
1.11 SUPPLEMENTARY MATERIAL .....	50
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	60
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	64



## LISTE DES TABLEAUX

### Chapitre 1

<b>Tableau 1.</b> Metrics describing individual Arctic hares and their movement ecology in a population studied at Alert (Nunavut, Canada).....	44
---	----

## LISTE DES FIGURES

### Introduction générale

**Figure 1.** Exemples de liens entre la disponibilité des ressources et le mouvement animal, illustrant comment les axes qui caractérisent l'hétérogénéité spatiale et phénologique de l'environnement font émerger des prédictions en écologie du mouvement.....3

**Figure 2.** Vue polaire de l'hémisphère nord et délimitation des différentes zones de l'Arctique. ....11

### Chapitre 1

**Figure 1.** Location of study area and spatial extent of Arctic hares movements at the northeastern tip of Ellesmere Island. ....40

**Figure 2.** Variation through time of the mean movement rate of Arctic hares equipped with Argos satellite collars at Alert (Nunavut, Canada). ....41

**Figure 3.** Kernel density distributions of Arctic hares showing residency areas during summer (green shades, n = 25) and winter, following fall relocation (blue shades, n = 19) .....42





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le mouvement animal est un moteur important de la dynamique des écosystèmes (Jeltsch et al., 2013). En se déplaçant d'un écosystème à l'autre, les animaux peuvent permettre le transport de nutriments et de pathogènes à travers les écotones (Bauer & Hoye, 2014; Lundberg & Moberg, 2003). Le déplacement de certaines espèces peut aussi influencer la dynamique d'un réseau trophique en modifiant les assemblages de prédateurs ou de proies (Giroux et al., 2012; Nifong et al., 2015). Malgré le rôle important que joue le mouvement animal dans la dynamique des écosystèmes, la stratégie de mouvement utilisée à l'échelle annuelle demeure inconnue chez de nombreuses espèces. Dans le cas d'espèces résidant dans des environnements difficiles d'accès et au climat hostile, les contraintes techniques et logistiques sont des freins à l'acquisition des connaissances. Les recherches exposées dans ce mémoire visent à mieux comprendre les déplacements d'une espèce dont les mouvements pourraient influencer grandement la dynamique trophique du désert polaire, le lièvre arctique (*Lepus arcticus*). Pour commencer, nous brossons un portrait général de l'origine du mouvement animal, puis nous résumons les différents types de mouvement retrouvés dans le monde animal. Nous présentons ensuite les stratégies de mouvement retrouvées plus spécifiquement dans l'ordre des lagomorphes (lièvres, lapins et pikas), et poursuivons en décrivant notre modèle d'étude, le lièvre arctique, ainsi que son habitat. Nous terminons cette introduction générale par l'énoncé de la problématique et des objectifs de recherche.

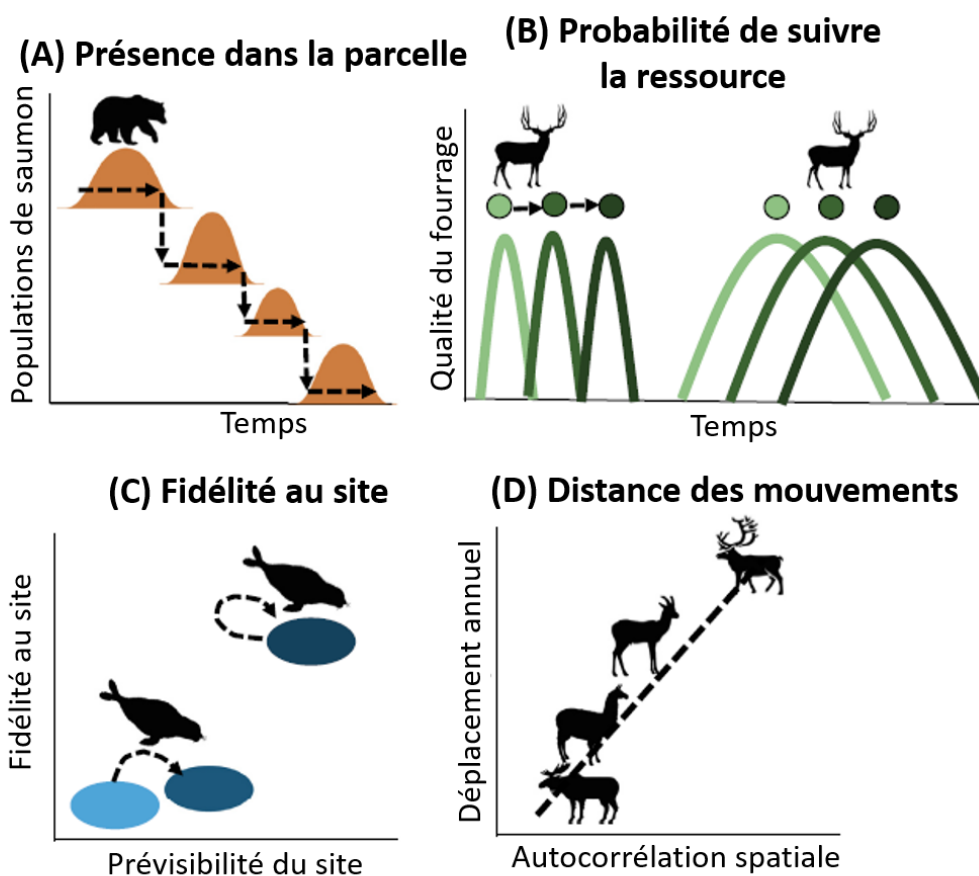
### **Le mouvement animal**

Les ressources utilisées par les animaux prennent plusieurs formes. Alors que certaines ressources sont de nature alimentaire et permettent l'acquisition d'énergie et d'éléments nutritifs, d'autres permettent plutôt la diminution des dépenses énergétiques (ex. courants d'air chauds facilitant le vol chez certains oiseaux) ou du risque de prédation (ex. refuges).

La distribution spatiotemporelle des ressources dans l'environnement est toutefois hétérogène, ce qui influence les mouvements des animaux à différentes échelles spatiales et temporelles.

À fine échelle, Abrahms *et al.* (2020) suggèrent l'utilisation de 4 axes pour caractériser l'hétérogénéité spatiale et phénologique des parcelles d'habitat. Ces 4 axes quantifient pour chaque parcelle : (i) l'abondance d'une ressource (ii) le moment de l'année où la ressource devient disponible (iii) la période durant laquelle la ressource est disponible et (iv) la variation de la disponibilité de la ressource entre les années. À l'échelle du paysage, les parcelles d'habitats s'assemblent pour former une mosaïque avec ses propres caractéristiques. Le paysage possède une configuration spatiale propre et la mosaïque est plus ou moins hétérogène selon l'amplitude des différences entre les parcelles.

Les axes décrits plus haut permettent de caractériser la variation spatiale et temporelle dans la disponibilité des ressources et d'établir des prédictions sur les mouvements des animaux (Fig. 1). La possibilité de formuler des prédictions à partir de ces axes provient du besoin fondamental des animaux d'acquérir certaines ressources. L'acquisition des ressources peut augmenter la valeur adaptative d'un individu en augmentant ses chances de survie ou de se reproduire avec succès (Nathan *et al.*, 2008). Pour acquérir les ressources nécessaires aux fonctions de survie et reproduction, les animaux doivent sélectionner certaines parcelles d'habitat qui contiennent ces ressources. La sélection d'habitat est modulée par la capacité des animaux à se mouvoir et à se repérer dans leur milieu (Nathan *et al.*, 2008; Shaw, 2020), et aussi par la configuration spatiale et phénologique de l'environnement, car en exploitant les variations dans la disposition et dans la disponibilité des ressources dans le temps, les individus peuvent augmenter leur acquisition d'une ressource donnée (Fig. 1), et donc leur valeur adaptative (Abrahms *et al.*, 2021).



**Figure 1. Exemples de liens entre la disponibilité des ressources et le mouvement animal, illustrant comment les axes qui caractérisent l'hétérogénéité spatiale et phénologique de l'environnement font émerger des prédictions en écologie du mouvement.** (A) Les différences phénologiques dans la disponibilité et l'abondance des saumons devrait entraîner le déplacement d'ours entre plusieurs parcelles pour bénéficier du saumon sur une plus grande période. (B) La probabilité de suivre des ressources devrait être plus grande lorsque les ressources sont disponibles pour une courte période seulement, afin de maximiser l'apport énergétique. (C) La fidélité à un site d'alimentation devrait être plus grande lorsque la disponibilité des ressources est prévisible d'une année à l'autre. La présence d'une variabilité dans la disponibilité d'une ressource devrait plutôt encourager les animaux à explorer plusieurs sites. (D) Les animaux devraient se déplacer sur de plus grandes distances avec l'augmentation de l'autocorrélation spatiale entre les ressources, car un

paysage moins hétérogène nécessite des mouvements sur de plus grandes distances entre les parcelles d'habitat pour acquérir toutes les ressources nécessaires à la survie. **Figure tirée et traduite de Abrahms et al. 2021.**

En se déplaçant, les individus peuvent donc s'ajuster aux variations spatiales et temporelles dans la disponibilité des ressources et ainsi bénéficier des ressources les plus abondantes, diminuer leurs dépenses énergétiques ou éviter les prédateurs (Abrahms et al., 2021; Laundre et al., 2010; Lima & Dill, 1990). Plusieurs facteurs peuvent toutefois limiter les déplacements des animaux. Notamment, certains animaux pourraient ne pas avoir les capacités cognitives pour accomplir certains types de mouvement, ou ils pourraient être contraints par leur physiologie ou leurs traits d'histoire de vie (Abrahms et al., 2021). Le sexe, l'âge et le statut reproducteur des individus, ainsi que la densité de la population, peuvent aussi influencer les mouvements des animaux (Dahl & Willebrand, 2005; Matthysen, 2005). La configuration spatiale et temporelle des ressources est donc un facteur important pouvant expliquer le mouvement animal et joue un rôle important dans l'émergence des différents types de mouvement (Abrahms et al., 2021; Teitelbaum & Mueller, 2019).

Quatre grands types de mouvement animal sont reconnus dans la littérature, soit la migration, le nomadisme, la résidence et la dispersion (Berg et al., 2019; Teitelbaum & Mueller, 2019). Les migrations sont généralement caractérisées par des mouvements réguliers entre des domaines vitaux saisonniers. Elles sont typiques des milieux où la variation dans la disponibilité saisonnière des ressources est prévisible (Avgar et al., 2014; Berg et al., 2019). D'un point de vue évolutif, une stratégie migratrice devrait émerger lorsque l'utilisation d'un habitat donné à un temps donné augmente la valeur adaptative (*fitness*) d'un individu, par rapport à une stratégie résidente (Avgar et al., 2014).

Quatre facteurs principaux sont évoqués pour expliquer la présence de migrations chez les mammifères (Avgar et al., 2014; Shaw, 2016). Premièrement, une migration peut permettre à un animal d'augmenter son acquisition d'énergie en se déplaçant vers un milieu où les ressources alimentaires sont plus abondantes ou de meilleure qualité à un certain

moment de l'année (Fryxell & Sinclair, 1988a, 1988b). Deuxièmement, la migration peut permettre de diminuer les dépenses énergétiques, en évitant des conditions climatiques difficiles (froid ou chaleur extrême, mousson, etc.) ou la présence d'ectoparasites (Rodrigues & Palmeirim, 2008). Troisièmement, la migration peut réduire le risque de prédation. Un animal pourrait ainsi se déplacer dans un habitat à plus faible abondance de prédateurs durant une période de l'année (Fryxell & Sinclair, 1988a). Finalement, la reproduction peut être à l'origine d'un mouvement migratoire (Avgar et al., 2014; Shaw, 2016). Par exemple, s'il existe une ségrégation spatiale chez les individus d'une espèce en dehors de la saison de reproduction, la migration vers un site de reproduction permettrait l'agrégation d'individus à un endroit, ce qui faciliterait la recherche de partenaires de reproduction (Avgar et al., 2014). À noter qu'il peut y avoir des interactions entre ces facteurs et qu'il existe généralement plus d'une raison expliquant la présence de migrations dans une population.

Le nomadisme diffère de la migration par l'irrégularité des mouvements dans le temps ou l'espace, et est surtout retrouvé dans les environnements pauvres en ressources avec une grande variabilité environnementale intra- et interannuelle (Teitelbaum & Mueller, 2019). Teitelbaum et Mueller (2019) suggèrent que la disponibilité de la nourriture est un facteur déterminant dans l'explication du nomadisme. Trois types de nomadisme peuvent être décrits, soit les nomadismes de phase, saisonnier et d'irruption (Teitelbaum & Mueller, 2019). Dans le cas du nomadisme de phase, la présence de périodes de mouvement est fonction du cycle de vie. Le nomadisme ne sera donc observé que lors de certaines parties du cycle vital de l'animal. Le nomadisme saisonnier est quant à lui caractérisé, comme son nom l'indique, par des mouvements réglés par le cycle des saisons. Le nomadisme d'irruption diffère des deux cas précédents par son imprévisibilité. Cette dernière forme de nomadisme est caractérisée par l'alternance entre de relativement longues périodes de résidence et des périodes imprévisibles de mouvements. Notons qu'il est possible que le nomadisme soit adopté par l'ensemble de la population (nomadisme complet) ou seulement par une portion de celle-ci (nomadisme partiel). Ceci est d'ailleurs aussi vrai pour la migration (migration complète ou partielle) (Berg et al., 2019).

Chez les résidents, la surface que les individus utilisent à l'échelle annuelle pour satisfaire leurs besoins ne peut pas être divisée en domaines vitaux saisonniers qui ne se chevauchent pas ou ne sont pas directement adjacents (Berg et al., 2019; Teitelbaum & Mueller, 2019). L'émergence d'une stratégie résidente est conditionnelle à la présence d'une faible hétérogénéité spatiale et temporelle dans la disponibilité des ressources (Mueller & Fagan, 2008; Shaw & Couzin, 2013; Teitelbaum & Mueller, 2019). Les ressources sont donc abondantes et disponibles à l'année et elles sont spatialement concentrées dans des habitats donnés. Les traits d'histoire de vie, la physiologie et les habiletés cognitives agissent aussi comme des contraintes pouvant limiter les capacités de dispersion des espèces et favoriser l'émergence d'une stratégie résidente (Abrahms et al., 2021).

Finalement, la dispersion est un mouvement irrégulier lors duquel un animal quitte une zone précédemment utilisée vers une nouvelle zone qui sera utilisée durant une longue période de résidence. Dans le cas de la dispersion natale, un animal quitte son site de naissance pour rejoindre son premier site de reproduction (Cayuella et al., 2018). Une dispersion reproductive est plutôt caractérisée par le mouvement d'un adulte entre des sites de reproduction (Cayuella et al., 2018). Dans tous les cas, la dispersion est donc intimement liée à la reproduction (Berg et al., 2019; Teitelbaum & Mueller, 2019). Trois principaux facteurs sont évoqués pour expliquer la dispersion (Bowler & Benton, 2005). Premièrement, la dispersion natale permettrait d'éviter la compétition entre les jeunes d'une même portée. Deuxièmement, la dispersion natale permettrait de réduire les risques de consanguinité lors de la reproduction. Finalement, la qualité d'un habitat et la densité d'individus au sein de cet habitat sont aussi des facteurs pouvant influencer la dispersion, qu'elle soit natale ou reproductive. Comme pour la migration, il peut exister des interactions entre les facteurs ci-dessus.

### **Stratégies de mouvement chez les lagomorphes**

L'ordre des lagomorphes est composé de deux familles : les ochotonidés (pikas) et les léporidés (lièvres et lapins). Les lagomorphes sont dépeints comme des espèces largement résidentes possédant des domaines vitaux restreints et des capacités de dispersion limitées

(Caravaggi, 2018a). Chez les léporidés, l'écologie du mouvement de certaines espèces n'a que rarement été étudiée et les stratégies de mouvement annuelles demeurent inconnues (Caravaggi, 2018b).

Chez les lièvres, il existe quelques cas de dispersion natale documentés. Chez le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et le lièvre européen (*Lepus europaeus*), des juvéniles ont parcouru jusqu'à 17 km (Bray et al., 2007; Gillis & Krebs, 1999). Ces mouvements ne sont toutefois pas la norme et la dispersion natale de la plupart des individus ne dépasse pas 5 km. Chez le lièvre variable (*Lepus timidus*), des dispersions d'une amplitude moyenne de 6,3 km et allant jusqu'à 33 km ont été observées (Dahl & Willebrand, 2005; Marcström et al., 1989). Fait exceptionnel, un lièvre variable ayant grandi en captivité aurait parcouru 200 km après avoir été relâché pour la chasse (Angerbjörn & Flux, 1995).

À ce jour, nous avons connaissance d'une seule espèce de lièvre potentiellement migratrice, le lièvre de Californie (*Lepus californicus*). Smith *et al.* (2002) montrent en effet que cette espèce des milieux désertiques est capable de mouvements allant jusqu'à 35 km, et l'orientation saisonnière des déplacements suggère un mouvement migratoire au niveau de la population. Toutefois, les auteurs n'ont pas réussi à suivre un individu durant une année et n'ont donc jamais observé un cycle migratoire complet, ce qui ne permet pas de confirmer la présence d'une migration chez cette espèce. Chez les lagomorphes, les cas recensés de mouvements sur de longues distances sont donc très rares et à notre connaissance, il n'existe aucune preuve probante de migration dans cet ordre de mammifères.

### **Le lièvre arctique et le désert polaire**

Le lièvre arctique (*Lepus arcticus*) est une espèce abondante du désert polaire. Avec un poids moyen avoisinant 4 kg, c'est l'un des plus gros lagomorphes au monde (Best & Henry, 1994). Chez cette espèce, il ne semble pas y avoir de hiérarchie sociale ou de territorialité, bien que les adultes dominent toujours les juvéniles (Best & Henry, 1994; Small et al., 1991). Les accouplements débutent à la fin avril et la mise bas a lieu à la fin juin (Best & Henry, 1994). Plusieurs prédateurs terrestres se nourrissent des lièvres adultes et de leurs

jeunes, notamment le loup arctique (*Canis lupus arctos*), le renard arctique (*Vulpes lagopus*) et l'hermine (*Mustela erminea*). Le lièvre arctique est aussi une proie recherchée par quelques prédateurs aériens comme le Harfang des neiges (*Bubo scandiacus*). L'alimentation des lièvres semble diversifiée et varie de façon importante selon les saisons. En été, les lièvres se nourrissent d'herbacées, de bourgeons et de fleurs, tandis qu'en hiver, le saule arctique (*Salix arctica*) représente la majeure partie de leur diète (Best & Henry, 1994). L'omniprésence du saule dans l'alimentation hivernale des lièvres arctiques, du caribou de Perry (*Rangifer tarandus pearyi*) et du bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) laisse croire qu'il pourrait exister une compétition alimentaire entre ces espèces (D. Klein & Bay, 1991; D. R. Klein & Bay, 1994).

Bien que le lièvre arctique possède une vaste aire de répartition comprenant l'Arctique canadien et une portion des côtes du Groenland (Best & Henry, 1994), les rares travaux sur l'écologie spatiale de ce lagomorphe furent conduits dans la province de Terre-Neuve-et-Labrador. Les travaux de Small *et al.* (1991; 1992) sur des populations introduites et de Hearn *et al.* (1987) ont ainsi mis en évidence une forte variabilité dans la taille (9 à 290 ha) et la dynamique saisonnière des domaines vitaux, sans consensus concernant un effet du sexe. Les travaux de Hearn (1987) sur l'île de Terre-Neuve ont aussi mis en évidence la présence de domaines vitaux saisonniers avec une distance moyenne de 2,5 km entre le domaine d'été et celui d'hiver. Jusqu'à présent, les mouvements recensés chez le lièvre arctique ont toujours été de faible amplitude. Bien qu'il existe des anecdotes qui suggèrent qu'une migration pourrait survenir en juin, à l'ouest de la baie d'Hudson (Harper, 1956), il n'existe pas de preuves convaincantes d'un phénomène migratoire chez le lièvre arctique et certains auteurs doutent que le lièvre arctique possède les capacités locomotrices nécessaires pour accomplir une migration (Banfield, 1974; Dalerum *et al.*, 2017). À ce jour, le lièvre est donc considéré comme une espèce résidente (Hearn *et al.*, 1987).

Le désert polaire est caractérisé par de faibles précipitations et des températures moyennes annuelles avoisinant -15 °C (Barbour & Billings, 2000; Smith *et al.*, 2012). La courte saison de croissance, le peu de précipitations et la pauvreté en nutriments du sol



influencent grandement les communautés végétales en agissant comme un frein à la productivité et à la dispersion des plantes (Bliss et al., 1984; Lévesque, 1997). La faible productivité primaire ( $1\text{g}/\text{m}^2/\text{année}$  en moyenne) et le couvert végétal limité (inférieur à 5 % pour les plantes vasculaires) représentent des défis de taille pour les herbivores, qui doivent aussi faire face à une forte hétérogénéité spatiale dans la répartition des plantes (Lévesque, 1997). La rigueur du climat, la faible abondance de nourriture et la variabilité saisonnière dans la disponibilité des ressources engendrent donc une forte pression de sélection à l'origine d'adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales chez les animaux (Blix, 2016). On retrouve notamment une large gamme de stratégies de mouvement. Le lemming variable bénéficie du couvert nival qui agit comme une barrière de protection contre le climat rude, ce qui lui permet d'adopter une stratégie résidente (Duchesne et al., 2011). Le lagopède alpin entreprend des migrations allant jusqu'à 149 km, ce qui lui permet de faire face à l'hétérogénéité spatiale et temporelle dans la distribution des ressources de l'Arctique (Fuglei et al., 2017). Pour faire face aux mêmes contraintes et pour éviter les conditions météorologiques défavorables, les bœufs musqués adoptent quant à eux une stratégie nomade (Schmidt et al., 2016). Les stratégies de mouvement utilisées par les animaux pour faire face aux contraintes uniques de l'Arctique sont donc variables et susceptibles d'avoir des répercussions importantes sur la dynamique trophique des écosystèmes dont ils font partie.

### **Problématique et objectifs**

Les déplacements du lièvre arctique sont susceptibles d'influencer fortement les niveaux trophiques inférieurs en modulant la répartition spatiale de la pression d'herbivorie, et supérieurs en influençant la distribution saisonnière de leurs prédateurs. De plus, quelques auteurs ont suggéré qu'une migration existerait chez le lièvre arctique aux plus hautes latitudes de la répartition géographique de l'espèce (Best & Henry, 1994). La formation de groupes contenant parfois plusieurs centaines d'individus peut être observée à l'automne et contribue à entretenir cette proposition (Parker, 1977). Malgré l'influence que les mouvements des lièvres arctiques pourraient avoir sur le réseau trophique du désert polaire,

les mouvements de l'espèce à l'échelle saisonnière et annuelle n'ont jamais été étudiés dans le Haut-Arctique. Une bonne connaissance des déplacements de cette espèce est un prérequis pour comprendre la dynamique trophique du désert polaire.

En 2019, nous nous sommes rendus à la station des Forces canadiennes Alert ( $82^{\circ}30'N$ ,  $62^{\circ}20'W$ ), au Nunavut (Fig. 2). Cette station est le lieu le plus nordique du monde habité en permanence par des humains et est située dans le désert polaire. Nos objectifs étaient (i) de vérifier la présence d'indices supportant la présence d'une migration chez la population de lièvres arctiques à l'étude (ii) de quantifier les mouvements annuels et saisonniers grâce à différentes métriques du mouvement et (iii) d'identifier les aires de résidence saisonnières de la population étudiée. Pour répondre à nos objectifs, nous avons capturé 25 lièvres arctiques à l'été 2019, que nous avons équipés avec des colliers émetteurs satellitaires Argos. Les colliers nous ont permis d'obtenir une localisation par jour pour la plupart des individus. Ces localisations ont ensuite été analysées pour répondre à nos objectifs.



**Figure 2. Vue polaire de l'hémisphère nord et délimitation des différentes zones de l'Arctique.** La localisation de la station des Forces canadiennes Alert est représentée par un point rouge. Le Haut-Arctique (vert jaune), le Bas-Arctique (vert foncé) et le subarctique (vert pâle) sont délimités selon la « Circumpolar Arctic Vegetation Map » (CAVM Team 2003). **Figure tirée et modifiée du « Arctic Biodiversity Assessment » (CAFF, 2013)**



## CHAPITRE 1

### MOUVEMENTS SAISONNIERS DU LIÈVRE ARCTIQUE DANS LE DÉSERT POLAIRE DE L'ILE D'ELLESMERE AU NUNAVUT

#### 1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Le lièvre arctique (*Lepus arcticus*) est l'un des herbivores les plus abondants du désert polaire et une composante importante de son réseau trophique. Malgré son rôle important dans l'écosystème, la stratégie de mouvement annuelle du lièvre arctique est largement méconnue. La présence d'un mouvement migratoire en automne chez cette espèce a longuement été débattue, mais l'absence de preuves empiriques empêche d'atteindre une conclusion définitive. Nos objectifs étaient (i) de vérifier la présence d'indices supportant la présence d'une migration chez la population de lièvre arctique à l'étude, (ii) de quantifier les mouvements annuels et saisonniers observés grâce à différentes métriques du mouvement et (iii) d'identifier les aires de résidence saisonnières de la population étudiée. En 2019, nous avons équipé à Alert (Nunavut) 25 lièvres arctiques avec des colliers satellitaires Argos. Les localisations obtenues nous ont permis d'observer le départ de 21 individus vers le sud-ouest en direction du bassin du Lac Hazen à environ 100 km d'Alert. Les distances cumulatives minimales parcourues par ces 21 lièvres durant la période de relocalisation vont de 113 à 388 km. La synchronicité et la présence d'une forte composante directionnelle dans les mouvements suggèrent que ces mouvements sont de nature migratoire et que le bassin du Lac Hazen est une aire d'hivernage importante pour le lièvre arctique. Notre étude représente le premier pas vers une meilleure compréhension de la stratégie de mouvement annuelle du lièvre arctique et soutient que les mouvements de cette espèce pourraient influencer fortement la dynamique trophique du désert polaire.

Mots clés : Alert, Comportement animal, Écologie du mouvement, Écologie spatiale, Haut-Arctique, Lac Hazen, Migration, Lagomorphe, Nomadisme

Cet article, intitulé « *Long-distance, synchronized and directional fall movements suggest migration in Arctic hares on Ellesmere Island (Canada)* » sera soumis pour publication dans la revue « *Scientific Reports* ». Les auteurs ont contribué à l'idée originale (Dominique Berteaux, Jacob Caron Carrier, Sandra Lai, François Vézina, Andrew Tam), à la récolte des données (Jacob Caron Carrier, Sandra Lai, Dominique Berteaux), à l'analyse des données et la création des figures (Jacob Caron Carrier et Sandra Lai) et à la rédaction et révision du texte (Jacob Caron Carrier, Sandra Lai, Dominique Berteaux).

## **1.2 LONG-DISTANCE, SYNCHRONIZED AND DIRECTIONAL FALL MOVEMENTS SUGGEST MIGRATION IN ARCTIC HARES ON ELLESMERE ISLAND (CANADA)**

Jacob Caron Carrier<sup>1,2,3,4</sup>, Sandra Lai<sup>1,2,3,4</sup>, François Vézina<sup>1,3,4</sup> Andrew Tam<sup>5</sup>, Dominique Berteaux<sup>1,2,3,4</sup>

1. Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Quebec, G5L 3A1, Canada.

2. Canada Research Chair on Northern Biodiversity, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Quebec, G5L 3A1, Canada.

3. Centre for Northern Studies, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Quebec, G5L 3A1, Canada.

4. Quebec Centre for Biodiversity Science, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Quebec, G5L 3A1, Canada.

5. Department of National Defence, 8 Wing Canadian Forces Base Trenton, P.O. Box 1000 Station Forces, Astra, Ontario, K0K 3W0, Canada.

Correspondence and requests for materials should be addressed to JCC or DB (emails: [jacobcaroncarrier@gmail.com](mailto:jacobcaroncarrier@gmail.com) or [Dominique\\_Berteaux@uqar.ca](mailto:Dominique_Berteaux@uqar.ca))

### 1.3 ABSTRACT

Animal migration contributes largely to the seasonal dynamics of High Arctic ecosystems, linking distant habitats and impacting ecosystem structure and function. In polar deserts, Arctic hares are abundant herbivores and thus important components of food webs. Annual migrations have long been suspected in high latitude populations, but this was never confirmed. We tracked 25 individuals with Argos satellite telemetry to investigate the existence of migration in a population living at Alert (Ellesmere Island, Nunavut, Canada). We measured movement metrics, timing, and we identified areas of seasonal residency. During fall, 21 hares undertook directional, long-distance movements in a southwestern direction towards Lake Hazen. Minimum cumulative distances traveled ranged from 113 to 388 km. This is the first report of large-scale seasonal movements in Arctic hares and, surprisingly, in any lagomorph species. We suggest these movements to be part of an annual migratory pattern, with the Lake Hazen basin representing an important wintering area for the population. The presence of sedentary individuals also suggests that the movement strategy of the studied population is mixed. Our results redefine our understanding of the spatial ecology of Arctic hares, and open new research avenues regarding the ecological dynamics of the northern polar deserts.

## 1.4 INTRODUCTION

Long-distance movements of animals are widespread and have far-reaching implications for the dynamic of ecosystems<sup>1-3</sup>. For example, individuals moving across ecosystem boundaries may transport nutrients, parasites, and pathogens<sup>1,4,5</sup>. The mass arrival of new animals in a system may also alter local food webs by introducing new predators<sup>6</sup> or prey<sup>7</sup>. Identifying the extent of movements exhibited by species or populations can therefore provide critical ecological insight and yield new knowledge pertinent to management or conservation<sup>8</sup>.

Three broad categories of long-distance movements are generally recognized. Dispersal occurs when an animal leaves a previously used area towards another area that will be used for<sup>9</sup>. Migration is a periodic movement between two distinct areas, such as a summer and a winter range<sup>9,10</sup>. Finally, nomadism involves movements that may be highly variable in their timing and direction within and between years<sup>9,10</sup>.

Migration and nomadism are common in strongly seasonal environments, since moving animals can benefit from the predictable fluctuations of resources and weather<sup>9,11</sup>. Northern polar deserts represent extreme environments defined by low temperatures and precipitations<sup>12,13</sup> which, combined with nutrient-poor soils, result in low plant productivity<sup>14,15</sup>. Winters are extremely cold (temperatures routinely reach  $-40^{\circ}\text{C}$ ), and access to vegetation may be reduced by hard layers of snow such as hard wind slabs and melt-freeze crusts<sup>16</sup>. To cope with the high seasonality of this environment, Arctic species use multiple movement strategies, ranging from range residency<sup>17</sup> to migration<sup>18</sup> and nomadism<sup>19</sup>.



The Arctic hare (*Lepus arcticus*) is one of the largest lagomorphs and an important component of the polar desert food web<sup>20</sup>. It is omnipresent in the diet of multiple predators, such as Arctic wolves (*Canis lupus arctos*)<sup>21,22</sup> and Arctic foxes (*Vulpes lagopus*)<sup>20</sup>. Arctic hares are also generalist herbivores that are active year-round and can reach high densities<sup>20</sup>. Their movements may therefore influence both upper and lower levels of the High Arctic food web. While the species range encompasses the whole Canadian Arctic and a portion of coastal Greenland, their spatial ecology has only been investigated in Newfoundland, Canada<sup>23-25</sup>. A recurrent debate about Arctic hare ecology at the highest latitudes is whether they migrate in fall. Harper (1956) observed in southwestern Keewatin (Nunavut), that hares disappeared during the summer and returned in November. While Harper believed that Arctic hares migrated, no empirical evidence supports this claim and Dalerum (2017) questioned whether lagomorphs possessed the locomotion abilities required to accomplish large-scale movements. Current data support that Arctic hares are a sedentary species with little dispersal capacity<sup>25</sup>.

Despite the extraordinary techniques now available to track wildlife, Arctic hare movements have never been studied in the High Arctic. Very little is therefore known on this topic, mostly due to the logistic constraints associated with capturing many individuals in difficult-to-reach locations. In addition to increasing our understanding of navigation and locomotion in animals, our improved ability to track individuals precisely and over long periods has now linked movement ecology with wildlife management and conservation<sup>26</sup>. While rapid global changes significantly alter landscapes at large scales, species status assessments increasingly use data on species mobility to evaluate conservation threats<sup>26</sup>. Currently, Arctic hares have no legal conservation status in Canada

due to lack of data, but their range is restricted to the Arctic, a region strongly exposed to climate change and increasing human activities<sup>27</sup>. A stronger knowledge of Arctic hare movements is therefore necessary to close knowledge gaps regarding both their movement ecology and their conservation.

Here, we used satellite tracking to investigate seasonal movements of Arctic hares on Ellesmere Island, Nunavut, in the polar desert of the Canadian High Arctic. Our objectives were to (i) provide evidence supporting the existence of migration in an Arctic hare population at the species northern distribution limit, (ii) characterize seasonal movement metrics, including timing of movements, and (iii) identify areas of seasonal residency. We report relatively synchronized and directional long-distance movements of Arctic hares during the fall. The scale of these movements, reaching several hundred kilometers, has never been observed in any lagomorph species.

## 1.5 METHODS

### Study area

We worked in a 170-km<sup>2</sup> study area surrounding Canadian Forces Station Alert, Ellesmere Island, Nunavut (82°30'N, 62°20'W; Fig. 1a). The landscape encompasses multiple hills and creeks, four lakes, and several ponds. With only 156 mm of precipitations per year on average, and temperatures reaching -40°C in winter, the environment is a polar desert<sup>28</sup>. Due to the short growing season (60 to 70 days) and dry soils poor in nutrients, only 77 species of vascular plants grow at Alert<sup>28</sup>. The most common species are saxifrages (*Saxifraga sp.*), Arctic poppies (*Papaver sp.*), Arctic willows (*Salix arctica*), and several

species of grasses. The main herbivores are the Arctic hare, the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), the muskox (*Ovibos moschatus*), the Peary caribou (*Rangifer tarandus pearyi*), and the rock ptarmigan (*Lagopus muta*). Predators of young and adult hares include the Arctic wolf, the Arctic fox, and the snowy owl (*Bubo scandiacus*). Ermines (*Mustela erminea*) and glaucous gulls (*Larus hyperboreus*) may also predate leverets.

### **Captures and satellite tracking**

Arctic hares were captured using Tomahawk cage traps (102 cm × 38 cm × 38 cm, model 208, Tomahawk Live Trap Co, Tomahawk, WI, USA) and custom-made drop cages (95 cm × 95 cm × 45 cm). Cages were baited with peanuts and commercial bird seeds and checked every 2-4 hours. Upon capture, we determined sex, mass (nearest 50 g, Pesola spring scale 10 kg), age class (adult or juvenile, based on body size) and, for females, reproductive status (pregnant, lactating, or undetermined). Adults were ear-tagged using four numbered metal bands (Jiffy Wing Bands – Style 893, National Band & Tag Company) to which were attached custom-made plastic color tags (1.5 cm x 2.5 cm) providing unique color codes allowing individual identification at a distance. From 14 June to 26 July 2019, 25 hares were fitted with an Argos Platform Terminal Transmitter (PTT, model KiwiSat 303, Lotek, Newmarket, Ontario, Canada; 115 g; < 5% of body mass) with a temperature sensor. Capture and handling techniques were approved by the Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski (CAC-68-17-184) and the Government of Nunavut (Permit number WL 2018-020). The dataset generated and analyzed for this study is freely available in MoveBank<sup>29</sup> and stored in the MoveBank Data Repository<sup>30</sup>.

**Argos location filter**

PTT collars were programmed to transmit daily between 10:00-13:00 (local time) with a repetition rate of 60 seconds. To maximize both accuracy and number of days with locations for each hare, we filtered positions with a Location Class 3, 2, 1, and A, using a speed filter implemented in R 3.6.2 (see S1 in Christin et al. 2015). The position errors for each class are respectively  $< 250$  m,  $< 500$  m and  $< 1500$  m. It is important to note that each location has a 68% probability to correspond to the mentioned position errors. Class A locations do not possess an error estimate. The speed filter removed locations that were likely erroneous based on a  $> 5$  km/h cruising speed, with possible acceleration bouts of 10 km/h for locations less than 10 min apart. We set these values based on preliminary data analysis. We then kept for further analyzes one location per day per hare, based on the smallest location error. A visual check of the data confirmed that no outlier locations remained.

**Determination of departure date from summer ground**

Our visual inspection of data (QGIS 3.8.3, QGIS Development Team (2021)) showed that no hare left its summer grounds before 12 August. We subsequently determined departure dates of all individuals in two steps. First, we calculated a 95% minimum convex polygon (MCP95) for each hare using locations between the first capture and 12 August (hereafter referred to as the summer MCP). Note that for most individuals, locations were too few (median: 32, range: 12-54) for the summer MCP to reach an asymptotic size<sup>31</sup> and be considered a home range. Second, we identified the first day with a location outside, and with no subsequent return to the summer MCP. We identified this day as the departure date

from summer grounds. All hares leaving the summer MCP then traveled  $> 80$  km, which prevented any ambiguity regarding departure dates. Hares that did not leave their summer MCP during winter were classified as residents.

### **Determination of arrival date on winter ground**

Seasonal migrants usually show much higher movement rates during migration than before or after migration<sup>32,33</sup>. We therefore expected that hares leaving their summer grounds would show high movement rates during relocation. We define here relocation as the action of moving to a new area, happening between departure from summer grounds and arrival to winter grounds. To confirm high movement rates during relocation, we calculated daily individual movement rates for the entire dataset generated for each hare. Daily movement rates are defined as the straight-line distance between daily locations or, when daily locations were missing, the straight-line distance between locations divided by the number of days elapsed between locations. Accordingly, we observed a dramatic increase in average daily movement rate of individuals after they departed from their summer grounds. Average movement rates remained high during ca. 50 days before returning to values observed during summer (Fig. 2), indicating that most individuals had reached their winter grounds. As was done for departure dates, we determined arrival dates of individuals on winter grounds in two steps. First, we calculated the MCP95 of each relocated individual using locations collected  $> 50$  days after its departure (hereafter referred to as the winter MCP). Second, we defined the arrival date of each hare on its winter grounds as the day it entered its winter MCP and remained in it for  $\geq 2$  consecutive days.

## **Determination and statistical testing of movement metrics describing hare residency and relocation**

We used 10 variables to describe residency and relocation of Arctic hares (Table 1). Of those, three describe the phenology of relocation: departure date from summer grounds, arrival date to winter grounds, duration of relocation (time elapsed between start and end of relocation). Four variables describe the traveling behaviour of hares: minimum cumulative traveled distance from start to end of tracking (sum of the distances between consecutive daily locations of a hare path), minimum cumulative relocation distance (same as above but from start to end of relocation), straight line distance between summer and winter grounds (minimum distance between centroids of summer and winter MCPs), orientation of relocation travel (bearing of the line joining the centroids of summer and winter MCPs). Finally, three surface variables describe areas used by tracked hares: minimum size of summer and winter grounds (summer and winter MCPs) for relocating hares, and minimum size of annual grounds (MCP calculated over entire tracking period) for resident hares.

We used a linear mixed-effect model in the “lme4” package in R<sup>34</sup> to verify that movement rates differed significantly across the three movement phases (summer residency, fall relocation, and winter residency). We also included in the model the synchronised time as fixed effect and individual ID as random effect, to account for the unequal number of observations between individuals. We log-transformed (log10) movement rates to respect the assumptions of variance homogeneity and normality of residuals. Given that movement

phase had a significant effect, we conducted a pairwise comparison between phases using Tukey's method.

### **Mapping of summer and winter grounds**

We identified the wintering areas of individuals that did not remain at Alert by creating kernel density surfaces using fixed kernel density estimation (KDE) with plug-in bandwidth selection ( $h_{\text{plug-in}}$ ) implemented in the `ks` package version 1.13.0<sup>35</sup> in R (data projection: arctic polar stereographic; grid size:  $500 \times 500$  m)<sup>36,37</sup>. To account for the varying number of locations per animal, we computed the kernels from the 45 first locations (corresponding to approximately 1.5 month of data) obtained after the arrival of each hare on its wintering grounds. Similarly, we delineated summer grounds for each hare from the 45 locations obtained before the start of autumn relocation. For resident hares, we included locations collected up to August 11. We extracted percent volume contours (75%, 95% and 99%) for each seasonal population-level KDEs to represent Arctic hares' utilization distribution.

All results are expressed as mean  $\pm$  SD.

## **1.6 RESULTS**

A total of 21 adult females (2 pregnant, 15 lactating, 4 unknown) and four adult males received a satellite collar (Table 1). Body mass of individuals at capture averaged  $4.69 \pm 0.38$  kg for females and  $3.90 \pm 0.16$  kg for males. We obtained 4,139 locations (after filtering) with an average of  $165 \pm 75$  locations (range: 33-333) per individual. On average, each hare was monitored for  $180 \pm 79$  days (range: 48-346).

### **Fall relocation**

Twenty-one hares (19 F, 2 M) moved from their summer to winter grounds, while four hares stayed at Alert through the winter (Fig. 1b-c). Summer MCPs of relocating individuals averaged  $10.4 \pm 13.3 \text{ km}^2$  (F:  $10.3 \pm 14.0 \text{ km}^2$ ,  $n = 19$ ; M:  $10.7 \pm 2.1 \text{ km}^2$ ,  $n = 2$ ) while the MCPs of resident individuals averaged  $14.1 \pm 4.1 \text{ km}^2$  (F:  $12.8 \pm 0.2 \text{ km}^2$ ,  $n = 2$ ; M:  $15.4 \pm 6.5 \text{ km}^2$ ,  $n = 2$ ). Relocating hares left their summer grounds between 11 August and 17 September ( $26 \text{ August} \pm 12 \text{ days}$ ) and arrived on their winter grounds from 10 September to 5 November ( $6 \text{ October} \pm 13 \text{ days}$ ). Departures from summer grounds were relatively synchronized, with 80% (17/21 hares) of relocating hares leaving within 25 days (11 Aug – 4 Sep). Arrival on winter grounds was also relatively synchronized with 71% (15/21 hares) arriving within 21 days (22 Sep – 12 Oct). Daily hare movement rates differed between the summer residency, fall relocation and winter residency movement phases ( $F=66.93$ ,  $p<0.001$ ). Before relocation, daily hare movement rates averaged  $1.3 \pm 0.5 \text{ km}$  while they increased to  $4.3 \pm 1.6 \text{ km}$  during relocation (Fig. 2;  $p < 0.001$ ). A maximum daily average of 11.6 km was observed on day 33, when seven hares traveled  $> 15 \text{ km}$ . After day 50, hare movement rates decreased, averaging  $1.7 \pm 0.9 \text{ km}$ , which did not significantly differ from values observed before fall relocation ( $p = 0.287$ ).

The mean duration of fall relocations was  $42 \pm 10 \text{ days}$  (range: 15-55) while the minimum cumulative distance traveled during relocation was  $198 \pm 62 \text{ km}$  (range: 113-388). Some hares made temporary stopovers while relocating between summer and winter grounds (see e.g. F1, F2, F5 in Supplementary material S1).

### **Winter residency**



Kernel densities indicated that the main winter grounds of Arctic hares captured at Alert were located within the Lake Hazen basin in Quttinirpaaq National Park (Fig. 3). One female initially headed towards Lake Hazen but then turned back and settled close to Alert (F9 in Supplementary material S1). Considering that five hares remained near Alert (including F9), and one died during relocation (F8), the kernel density area for the Lake Hazen basin winter grounds included 19 individuals. The 75% kernel density contour for the Lake Hazen winter grounds covered 283.8 km<sup>2</sup>, which is 12 times larger than the same contour for their summer grounds (23.8 km<sup>2</sup>). Upon arrival, Arctic hares congregated mainly in two areas, one group (68%, n = 13) in a valley at the southern end of Piper Pass (184.9 km<sup>2</sup>) and another group (16%, n = 3) near the northern tip of Lake Hazen (42.7 km<sup>2</sup>) (Fig. 3). Only three hares were not spatially connected to these two groups: F16 went further south, F6 settled near the coast, and F17 went to the other side of the ice cap and glaciers (Fig. 3 and Supplementary material S1). Winter MCPs averaged  $83.4 \pm 118.7$  km<sup>2</sup> (F:  $90.9 \pm 123.1$  km<sup>2</sup>, n = 18; M:  $15.5 \pm 3.9$  km<sup>2</sup>, n = 2). The straight-line distance between summer and winter grounds was  $98 \pm 18$  km (range 72-148 km) once F9 was excluded ( $94 \pm 26$  km, range 8-148 km, if included). Finally, winter grounds were generally located southwest ( $-112 \pm 0.2$  °; range  $-92.4$  to  $-131.0$ °) of summer grounds.

Two collars stopped transmitting while hares were still alive (F12 and M2) while 23 were still functional when hares died. Most mortalities (n = 17) occurred from November to February, with a peak in November (n = 8). Individual F12 was the last individual to be tracked and she was moving away from her winter grounds, towards the east, when her collar stopped transmitting on 20 May 2020 (Supplementary material S1).

## 1.7 DISCUSSION

We observed long-distance movements of Arctic hares during fall. Movements were synchronized, directional and resulted in the use of two distant seasonal ranges. Most (84%) of 25 collared hares undertook these movements, suggesting a population-wide phenomenon. No individual was tracked until the next summer, due to winter mortality or collar failure, so we cannot confirm any spring return to summer grounds. We first assess the extent to which our results indicate a migrant population of Arctic hares in the Canadian High Arctic while contrasting our observations with those previously published on lagomorphs, and we then evaluate the theoretical and practical implications of our study.

### **Migration in Arctic hares**

In addition to demonstrating synchronized, directional, and long-distance fall movements, our results provide detailed movement metrics such as speed and phenology of relocation. During their fall relocation, the cumulative distance traveled by hares largely exceeded 150 km in most cases, with some individuals traveling > 300 km. These are minimum estimates based on only one location per day. Daily movement rates during relocation were twice higher than during summer or winter sedentary phases. Following relocation, hares settled for the winter at about 100 km from their summer grounds. All the above contrasts strongly with our current understanding of the spatial ecology of lagomorphs, including Arctic hares. Most lagomorphs are considered sedentary, despite a few accounts of relatively long-distance dispersal in some species like the snowshoe (*Lepus americanus*) and the mountain hare (*Lepus timidus*)<sup>38,39</sup>. However, these dispersals rarely exceed 30 km. Suggestions of long migrations have been made for mountain hares in Russia<sup>40</sup>, but

empirical evidence is weak. The only reported migrant lagomorph is the black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*), but observed movements were  $\leq 35$  km and migration over a full annual cycle was never observed<sup>41</sup>.

Three lines of evidence suggest that the observed movement pattern reflects migratory behavior. First, the fall departure of adults from their summer grounds was both prevalent and synchronized, as is often observed in migrations<sup>42-44</sup>. We know no instance of adult dispersal in mammals that is characterized by such frequency of occurrence and synchronicity. Second, migrations are highly directional movements<sup>45</sup>, as observed in this study. It would be surprising to observe such directionality if breeding dispersal was at play, although local geography and topography did constrain the direction of movements. Third, the presence of distinct seasonal ranges used alternatively during the year is the true hallmark of migrations<sup>9,10</sup> and we did observe that hares relocating from Alert used during the winter a common area in the Lake Hazen basin. Finally, we note that four hares showed range residency at Alert, indicating potential within-population migratory dimorphism, or partial migration<sup>46</sup>.

Since we could not observe a complete annual track, we cannot determine fidelity of hares to seasonal grounds. Site fidelity to both seasonal grounds could occur, or it could be limited to only the summer or winter grounds, or fidelity to seasonal grounds may not occur at all. Fidelity to wintering grounds combined with breeding sites changing every summer has been observed in another Arctic species, the snowy owl (*Bubo scandiacus*)<sup>47,48</sup>. Fidelity to breeding sites combined with changing wintering grounds was reported in Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*)<sup>49</sup>. Given the above, an alternative hypothesis to migration is that studied Arctic hare individuals were nomadic, making use of new seasonal

grounds every year. Since individuals showed correlated fall movements and most of them aggregated in the same wintering grounds, this pattern could fit the definition of type II nomadism (sensu Mueller and Fagan 2008)<sup>50</sup>. Considering that it is between-year regularity that ultimately determines if a movement pattern is migratory or nomadic<sup>9</sup>, tracking individuals over several years will be necessary to determine the type of movement displayed by Arctic hares at Alert.

We observed that 92% (23/25) of tracked individuals died during the 11 months that elapsed between the first hare was collared at Alert on 14 June 2019 and the last one was tracked near Lake Hazen on 20 May 2020. All but one of these mortalities occurred on winter grounds rather than on summer grounds or during fall relocation. Such high adult mortality rate is not uncommon in hares. For example, a 99% annual adult mortality rate was observed during the declining phase of a cyclic snowshoe hare population at Kluane, Yukon<sup>51</sup>. Our observations at Alert also suggest a high mortality rate in the studied population. First, visual counts of Arctic hares from observation points at Alert strongly decreased from 2017 to 2019 (D. Berteaux, unpublished data), potentially indicating a population crash. Second, re-sightings of ear-tagged hares were rare during that period; of 28 hares ear-tagged (and not collared) in 2018, only 2 were re-sighted in 2019. Dramatic density fluctuations of Arctic hares have previously been observed at Eureka, 775 km southwest of our study site<sup>22</sup>, but more research is needed to assess the matter at Alert. Radio-collars have long been used to track several hare species<sup>23,39,52,53</sup>, including under Arctic climates<sup>54</sup>. Other medium-size mammals, such as Arctic foxes<sup>55</sup>, are regularly radio-tracked throughout the High Arctic winter. Therefore, radio-collaring should not affect survival, but further monitoring of the study population is needed to confirm this.

## **Understanding animal movements in the High Arctic**

New research avenues emerge from our results and can be broadly split into three categories: further characterization of the movement strategy of Arctic hares, understanding of the drivers of Arctic hare movements, theoretical and practical implications. Describing annual movements of a large sample of individuals in the polar desert is a prerequisite to assess the movement strategy of Arctic hares at their northern distribution limit. Critical questions are: 1- do the fall movements observed in 2019 occur every year, 2- do individuals surviving the winter come back to Alert, 3- what proportion of the population regularly undertakes long-distance movements, 4- do annual movements differ according to age and sex, and 5- to what extent do annual movements influence individual fitness. Whereas tracking technology now allows answering such questions efficiently, logistical challenges remain to study animals in the polar desert. In this respect, Canadian Forces Station Alert (the northernmost place on Earth where people live year-round) provides exceptional research opportunities given the partnerships established between academic researchers and the Department of National Defence of the Government of Canada.

Deciphering the drivers of Arctic hare movements in the polar desert will require a good understanding of how external factors (e.g., food, predators, snow conditions) interact with the internal state (e.g., body condition, physiology), the navigation capacity and the motion capacity of individuals<sup>56</sup>. A first step involves testing hypotheses about how the distribution of resources in the spatiotemporal landscape correlates with observed movements<sup>50,57</sup>. By moving, animals can exploit the spatiotemporal heterogeneity of the landscape and potentially increase energy intake, reduce predation risk, or diminish energy

expenditure<sup>9,11,58</sup>. We hypothesize that hares overwintering in the Lake Hazen basin can access better food conditions and more favorable microclimates than those not doing so. Indeed, the geographical configuration of the terrain around Lake Hazen makes it a polar thermal oasis with milder temperatures during winter, a longer frost-free period and a higher plant productivity than the surrounding region<sup>59</sup>. Satellite data are available to test this hypothesis. The above, however, would not explain why individuals spent the summer at Alert. Given that most captured females were pregnant or lactating, a complementary hypothesis is therefore that Alert provides a refuge against predation for females raising leverets. Preliminary evidence suggests that Arctic wolves may be more abundant in Quttinirpaaq National Park than at Alert. Indeed, high concentrations of muskoxen have been reported on the Lake Hazen-Alert Plateau, a low-lying plateau extending north from Lake Hazen<sup>60</sup>. Arctic wolves rely heavily on muskoxen in the polar desert<sup>61</sup> and it is often assumed that high muskoxen numbers support higher wolf numbers<sup>62</sup>. Arctic hares may be moving to poorer foraging areas during the breeding season as a predator-avoidance strategy, as seen in ungulates such as moose (*Alces alces*) and caribou<sup>63,64</sup>.

The theoretical and practical implications of our results are many. Given the important role of Arctic hares in the polar desert, both as prey<sup>22</sup> and herbivores<sup>65</sup>, and their large numbers at high latitudes<sup>20</sup>, Arctic hares movements have the potential to impact deeply the seasonal dynamics of local ecosystems. Large populations of moving herbivores may, through grazing and trampling, modify the structure and composition of plant communities. In addition, the seasonal presence of migratory herbivores affects competition among resident herbivores<sup>66</sup>. Movements of overwintering hares are therefore important since competition with caribou and muskoxen is expected during winter on Ellesmere Island<sup>20</sup>. Trampling by

herds of hares in early winter may also compact snow and render forage unavailable to other herbivores<sup>20</sup>. Furthermore, large numbers of Arctic hares giving birth in a given habitat may constitute a critical resource pulse for denning predators, such as Arctic foxes and wolves<sup>7,67</sup>. Some Arctic wolf packs may follow migratory prey during winter<sup>68</sup>, which may impact other prey species through apparent competition. Given the above ecological implications, resolving Arctic hare movements would be a major addition to our understanding of regional ecosystems.

One implication of our work in relation to the theory of animal movement is that a unified understanding of why animals migrate necessitates comparative studies across taxa while accounting for phylogeny<sup>69</sup>. However, this requires data spanning multiple taxa, whereas published information is, in mammals, severely biased toward Cetacea and Artiodactyla<sup>69</sup>. If confirmed, migration in Arctic hares would thus indicate development of long-distance migration in the order lagomorph, a useful addition to the growing database of migrating mammals. Similar to the pattern generally seen in ungulates<sup>10,70</sup>, migration may be facultative in Arctic hares. This species thus provides a new study model to investigate the factors leading to partial migration, as well as those explaining why populations of a given species may be resident at southern latitudes<sup>25</sup> but mainly mobile at northern latitudes<sup>71</sup>. As for the practical implications of our work, they involve biodiversity conservation at the very northern margin of the Americas. As we have demonstrated, hares crossed the boundaries of Quttinirpaaq National Park (the northernmost protected area of the American continent) during their relocation. We identified a particular area within the park, the mouth of Piper Pass valley, as the main wintering area of Arctic hares, which may help inform and guide future management plans. While the Lake Hazen basin constitutes an area with

high degree of protection<sup>72</sup>, it is also important to recognize that movements extend beyond park boundaries and may necessitate an integrative conservation strategy. In addition, the increasing pressure of climate change on Arctic ecosystems<sup>27</sup> may modify not only the environmental cues used to trigger movements (e.g., spring snow melt or fall snow establishment), but also the spatiotemporal variability of vegetation growth and the extent of the snow-free season, potentially leading to shorter movements or a loss of migratory behavior<sup>73,74</sup>. In turn, these changes in migratory behavior and patterns may affect the connectivity, structure and functioning of ecosystems<sup>4</sup>. Conserving migratory and nomadic species in a warming world is a great challenge and whether behavioral flexibility will allow species to adapt is unclear<sup>74-76</sup>. Knowledge on the migratory behavior of Arctic hares is only starting to emerge, but the conservation of this behavior is already at stake.

## **Conclusion**

We provide the first evidence that Arctic hares are capable of seasonal long-distance movement. Individuals can routinely cover distances exceeding by far any previously reported in the order lagomorph. Rather than being sedentary, the studied population, which was tracked within 1,000 km of the North Pole, is highly mobile and potentially migratory. This new piece of knowledge opens avenues for future research in several related fields, ranging from animal behavior to ecosystem ecology and conservation biology.



## 1.8 REFERENCES

1. Jeltsch, F. *et al.* Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Mov. Ecol.* **1**, 6 (2013).
2. Dingle, H. *Migration: The Biology of Life on the Move*. *Migration* (Oxford University Press, 2014).
3. Joly, K. *et al.* Longest terrestrial migrations and movements around the world. *Sci. Rep.* **9**, 15333 (2019).
4. Lundberg, J. & Moberg, F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* **6**, 0087–0098 (2003).
5. Bauer, S. & Hoyer, B. J. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* **344**, 1242552 (2014).
6. Nifong, J. C., Layman, C. A. & Silliman, B. R. Size, sex and individual-level behaviour drive intrapopulation variation in cross-ecosystem foraging of a top-predator. *J. Anim. Ecol.* **84**, 35–48 (2015).
7. Giroux, M.-A. *et al.* Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *J. Anim. Ecol.* **81**, 533–542 (2012).
8. Allen, A. M. & Singh, N. J. Linking movement ecology with wildlife management and conservation. *Front. Ecol. Evol.* **3**, (2016).
9. Teitelbaum, C. S. & Mueller, T. Beyond migration: causes and consequences of nomadic animal movements. *Trends. Ecol. Evol.* **34**, 569–581 (2019).

10. Berg, J. E., Hebblewhite, M., St. Clair, C. C. & Merrill, E. H. Prevalence and mechanisms of partial migration in ungulates. *Front. Ecol. Evol.* **7**, 325 (2019).
11. Avgar, T., Street, G. & Fryxell, J. M. On the adaptive benefits of mammal migration. *Can. J. Zool.* **92**, 481–490 (2014).
12. Barbour, M. G. & Billings, W. D. *North American Terrestrial Vegetation*. (Cambridge University Press, 2000).
13. Smith, S. L., Throop, J. & Lewkowicz, A. G. Recent changes in climate and permafrost temperatures at forested and polar desert sites in northern Canada. *Can. J. Earth. Sci.* **49**, 914–924 (2012).
14. Lévesque, E. Plant distribution and colonization in extreme polar deserts, Ellesmere Island, Canada. (University of Toronto, 1997).
15. Bliss, L. C., Svoboda, J. & Bliss, D. I. Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic. *Holarctic Ecol.* **7**, 305–324 (1984).
16. Berteaux, D. *et al.* Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: critical places and times. *Arctic Science* **3**, 65–90 (2017).
17. Duchesne, D., Gauthier, G. & Berteaux, D. Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia* **167**, 967–980 (2011).
18. Fuglei, E., Blanchet, M.-A., Unander, S., Ims, R. A. & Pedersen, Å. Ø. Hidden in the darkness of the Polar night: a first glimpse into winter migration of the Svalbard rock ptarmigan. *Wildl. Biol.* **2017**, (2017).
19. Schmidt, N. M. *et al.* Ungulate movement in an extreme seasonal environment: year-round movement patterns of high-arctic muskoxen. *Wildl. Biol.* **22**, 253–267 (2016).

20. Best, T. L. & Henry, T. H. *Lepus arcticus*. *Mamm. Species* 1–9 (1994).
21. Dalerum, F. *et al.* Exploring the diet of arctic wolves (*Canis lupus arctos*) at their northern range limit. *Can. J. Zool.* **96**, 277–281 (2018).
22. Mech, L. D. Annual arctic wolf pack size related to arctic hare numbers. *Arctic* **60**, 309–311 (2007).
23. Small, R. J., Keith, L. B. & Barta, R. M. Demographic responses of Arctic hares *Lepus arcticus* placed on two predominantly forested islands in Newfoundland. *Ecography* **15**, 161–165 (1992).
24. Small, R. J., Keith, L. B. & Barta, R. M. Dispersion of introduced arctic hares (*Lepus arcticus*) on islands off Newfoundland’s south coast. *Can. J. Zool.* **69**, 2618–2623 (1991).
25. Hearn, B. J., Keith, L. B. & Rongstad, O. J. Demography and ecology of the arctic hare (*Lepus arcticus*) in southwestern Newfoundland. *Can. J. Zool.* **65**, 852–861 (1987).
26. Fraser, K. C. *et al.* Tracking the conservation promise of movement ecology. *Front. Ecol. Evol.* **0**, (2018).
27. CAFF. Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri. (2013).
28. Desjardins, É. *et al.* Survey of the vascular plants of Alert (Ellesmere Island, Canada), a polar desert at the northern tip of the Americas. *Check List* **17(1)**, 181–225 (2021).

29. Wikelski, M., Davidson, S. C. & Kays, R. Movebank: archive, analysis and sharing of animal movement data. Hosted by the Max Planck Institute of Animal Behavior. [www.movebank.org](http://www.movebank.org) (2021).
30. Berteaux, D. Data from: Study ‘Arctic hare Alert - Argos tracking’. *MoveBank data repository* (2021) doi:<https://doi.org/10.5441/001/1.d5d912c4>.
31. Harris, S. *et al.* Home-range analysis using radio-tracking data? A review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mamm. Rev.* **20**, 97–123 (1990).
32. Le Corre, M., Dussault, C. & Côté, S. D. Detecting changes in the annual movements of terrestrial migratory species: using the first-passage time to document the spring migration of caribou. *Mov. Ecol.* **2**, 19 (2014).
33. Nicholson, K. L., Arthur, S. M., Horne, J. S., Garton, E. O. & Vecchio, P. A. D. Modeling caribou movements: seasonal ranges and migration routes of the central Arctic herd. *PLoS One* **11**, e0150333 (2016).
34. Bates D, Maechler M, Bolker B and Walker S (2015). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1-8, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
35. Duong, T. ks: Kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R. *J. Stat. Softw.* **21**, 1–16 (2007).
36. Gitzen, R. A., Millspaugh, J. J. & Kernohan, B. J. Bandwidth selection for fixed-kernel analysis of animal utilization distributions. *J. Wildl. Manag.* **70**, 1334–1344 (2006).

37. Austin, R. E. *et al.* Patterns of at-sea behaviour at a hybrid zone between two threatened seabirds. *Sci Rep* **9**, 14720 (2019).
38. Gillis, E. A. & Krebs, C. J. Natal dispersal of snowshoe hares during a cyclic population increase. *J. Mammal.* **80**, 933–939 (1999).
39. Dahl, F. & Willebrand, T. Natal dispersal, adult home ranges and site fidelity of mountain hares (*Lepus timidus*) in the boreal forest of Sweden. *Wildl. Biol.* **11**, 309–317 (2005).
40. Angerbjörn, A. & Flux, J. E. C. *Lepus timidus*. *Mamm. Species* **1** (1995).
41. Smith, G. W., Stoddart, L. C. & Knowlton, F. F. Long-distance movements of black-tailed jackrabbits. *J. Wildlife Manage.* **66**, 463 (2002).
42. Cote, J. *et al.* Behavioural synchronization of large-scale animal movements - disperse alone, but migrate together? *Biol. Rev.* **92**, 1275–1296 (2017).
43. Bauer, S., McNamara, J. M. & Barta, Z. Environmental variability, reliability of information and the timing of migration. *Proc. R. Soc. B.* **287**, 20200622 (2020).
44. Couzin, I. D. Collective animal migration. *Curr. Biol.* **28**, R976–R980 (2018).
45. Abrahms, B. *et al.* Suite of simple metrics reveals common movement syndromes across vertebrate taxa. *Mov. Ecol.* **5**, 12 (2017).
46. Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* **120**, 1764–1775 (2011).
47. Therrien, J.-F., Gauthier, G., Pinaud, D. & Bêty, J. Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: a specialized predator exploiting a pulsed resource. *J. Avian Biol.* **45**, 536–544 (2014).

48. Robillard, A., Gauthier, G., Therrien, J.-F. & Bêty, J. Wintering space use and site fidelity in a nomadic species, the snowy owl. *J. Avian Biol.* **49**, jav-01707 (2018).
49. Dias, M. P., Granadeiro, J. P., Phillips, R. A., Alonso, H. & Catry, P. Breaking the routine: individual Cory's shearwaters shift winter destinations between hemispheres and across ocean basins. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* **278**, 1786–1793 (2011).
50. Mueller, T. & Fagan, W. F. Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions. *Oikos* **117**, 654–664 (2008).
51. Krebs, C. J., Boonstra, R. & Boutin, S. Using experimentation to understand the 10-year snowshoe hare cycle in the boreal forest of North America. *J. Anim. Ecol.* **87**, 87–100 (2018).
52. Reid, N. & Harrison, A. Post-release GPS tracking of hand-reared Irish hare *Lepus timidus hibernicus* leverets, Slemish, Co. Antrim, Northern Ireland. *J. Wildl. Rehabil.* **31**, 25 (2011).
53. Weterings, M. J. A. *et al.* Strong reactive movement response of the medium-sized European hare to elevated predation risk in short vegetation. *Anim. Behav.* **115**, 107–114 (2016).
54. *Ecosystem Dynamics of the Boreal Forest: The Kluane Project.* (Oxford University Press, 2001).
55. Lai, S., Bêty, J. & Berteaux, D. Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos* **126**, 937–947 (2017).

56. Nathan, R. *et al.* A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. **105**, 19052–19059 (2008).
57. Abrahms, B. *et al.* Emerging perspectives on resource tracking and animal movement ecology. *Trends. Ecol. Evol.* **36**, 308–320 (2021).
58. Shaw, A. K. Drivers of animal migration and implications in changing environments. *Evol. Ecol.* **30**, 991–1007 (2016).
59. France, R. L. The Lake Hazen trough: a late winter oasis in a polar desert. *Biol. Conserv.* **63**, 149–151 (1993).
60. Jenkins, D. A., Campbell, M., Hope, G., Goorts, J. & McLoughlin, P. Recent trends in abundance of Peary Caribou (*Rangifer tarandus pearyi*) and Muskoxen (*Ovibos moschatus*) in the Canadian Arctic Archipelago, Nunavut. 233.
61. Mech, L. Proportion of Calves and Adult Muskoxen, *Ovibos moschatus* Killed by Gray Wolves, *Canis lupus*, in July on Ellesmere Island. *USGS Northern Prairie Wildlife Research Center* (2010).
62. Gunn, A., Miller, F., Barry, S. & Buchan, A. A near-total decline in caribou on Prince of Wales, Somerset, and Russell Islands, Canadian Arctic. *Arctic* **59**, (2006).
63. Edwards, J. Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia* **60**, 185–189 (1983).
64. Gustine, D. D., Parker, K. L., Lay, R. J., Gillingham, M. P. & Heard, D. C. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildl. Monogr.* **165**, 1–32 (2006).
65. Klein, D. & Bay, C. Diet selection by vertebrate herbivores in the High Arctic of Greenland. *Ecography* **14**, 152–155 (1991).

66. Milner-Gulland, E. J., Fryxell, J. M. & Sinclair, A. R. E. *Animal Migration: A Synthesis*. (Oxford University Press, 2011).
67. Polis, G. A., Anderson, W. B. & Holt, R. D. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**, 289–316 (1997).
68. Walton, L. R., Cluff, H. D., Paquet, P. C. & Ramsay, M. A. Movement patterns of barren-ground wolves in the Central Canadian Arctic. *J. Mammal.* **82**, 867–876 (2001).
69. Gnanadesikan, G. E., Pearse, W. D. & Shaw, A. K. Evolution of mammalian migrations for refuge, breeding, and food. *Ecol. Evol.* **7**, 5891–5900 (2017).
70. Xu, W. *et al.* The plasticity of ungulate migration in a changing world. *Ecology* **102**, e03293 (2021).
71. Singh, N. J., Börger, L., Dettki, H., Bunnefeld, N. & Ericsson, G. From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecol. Appl.* **22**, 2007–2020 (2012).
72. *Quttinirpaaq National Park of Canada: management plan*. <https://www.pc.gc.ca/en/pn-np/nu/quttinirpaaq/info/index/gestion-management-2009> (2009).
73. Winkler, D. W. *et al.* Cues, strategies, and outcomes: how migrating vertebrates track environmental change. *Mov. Ecol.* **2**, 10 (2014).
74. Robinson, R. *et al.* Travelling through a warming world: climate change and migratory species. *Endang. Species Res.* **7**, 87–99 (2009).



75. Runge, C. A., Martin, T. G., Possingham, H. P., Willis, S. G. & Fuller, R. A. Conserving mobile species. *Front. Ecol. Environ.* **12**, 395–402 (2014).
76. Davidson, S. C. *et al.* Ecological insights from three decades of animal movement tracking across a changing Arctic. *Science* **370**, 712–715 (2020).
77. Dalerum, F. *et al.* Spatial variation in Arctic hare (*Lepus arcticus*) populations around the Hall Basin. *Polar. Biol.* **40**, 2113–2118 (2017).
78. *QGIS.org*, 2021. *QGIS Geographic Information System. QGIS Association.* <http://www.qgis.org>.
79. Harper, F. *The Mammals of Keewatin*. vol. 12 (Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas, 1956).

**Acknowledgements**

We thank field assistants and CFS Alert personnel for their support. This study was financially supported by: Canada Research Chairs Program, Department of National Defence of Canada, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Canada Foundation for Innovation, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge Canada), and BIOS<sup>2</sup> NSERC CREATE program.

**Author Contributions**

DB, JCC, SL, FV and AT contributed to the study design. JCC, SL and DB conducted the field work, with the aid of FV and AT. JCC analyzed the movement data and JCC and SL created the main figures. JCC, SL and DB wrote the text and all authors reviewed and contributed to the final text.

**Additional Information**

The authors declare no competing interests.

## 1.9 FIGURE LEGENDS

**Figure 1. Location of study area and spatial extent of Arctic hare movements at the northeastern tip of Ellesmere Island.** (a) Location of Alert (red dot) on Ellesmere Island, west of Greenland. The grey rectangle is enlarged in (b). (b) Locations of 25 hares, obtained by Argos telemetry between 15 June 2019 – 31 May 2020, are represented by green circles (summer locations), orange circles (fall relocation), and blue circles (winter locations). All hares were captured at Alert. (c) Summer range (green), relocation path (orange dots and line) and winter range (blue) of an Arctic hare collared at Alert and wintering in the Lake Hazen area. The boundaries of the Quttinirpaaq National Park of Canada are represented by a black line.

**Figure 2. Variation through time of the mean movement rate of relocating Arctic hares equipped with Argos satellite collars at Alert (Nunavut, Canada).** Departure dates of individuals from their summer grounds ranged from 11 August 2019 to 17 September 2019 (on average 26 August 2019) and were considered as day 0 before plotting. Mean daily movement rates (blue line) and 5-day moving average of daily movement rates (orange line) are shown from day -75 (on average 27 June 2019) to day 266 (on average 30 May 2019). The number of hares contributing data to a given day is shown as a gray bar. Vertical dashed lines indicate the average start (day 0) and end (day 50, on average 15 October 2019) of relocation of tracked hares. Note the sharp increase of movement rates when relocation begins, but the more gradual decrease when relocation ends, due to individual differences in length of the relocation period.

**Figure 3. Kernel density distributions of Arctic hares, showing residency areas during summer (green shades, n = 25) and winter (blue shades, n = 19).** Kernel density contours at the 50%, 75%, 95% and 99% levels are shown for each season. White numbers indicate the number of individuals present in the smoothed polygons of the 75% kernel density contours. The northeastern boundaries of Quttinirpaaq National Park of Canada are represented by a black line.

Figure 1.

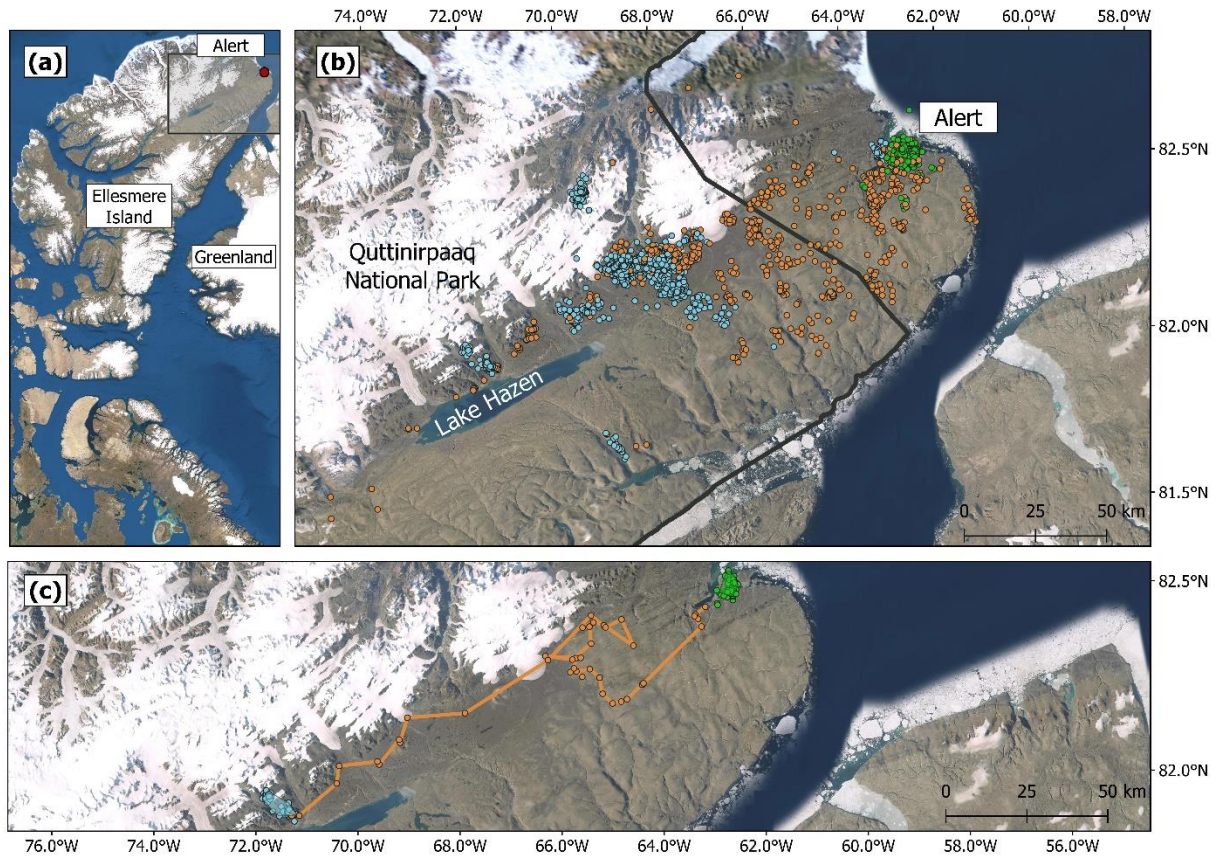


Figure 2.

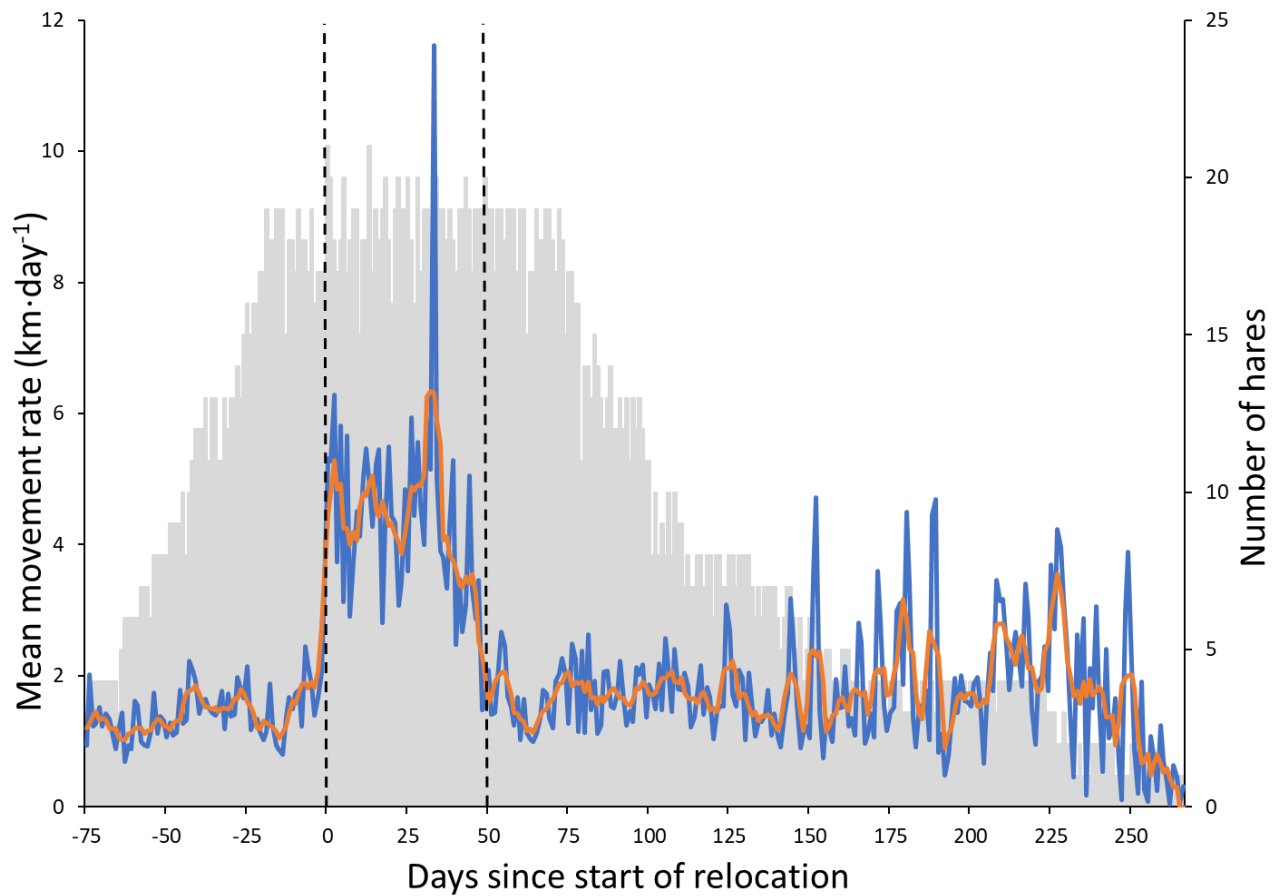
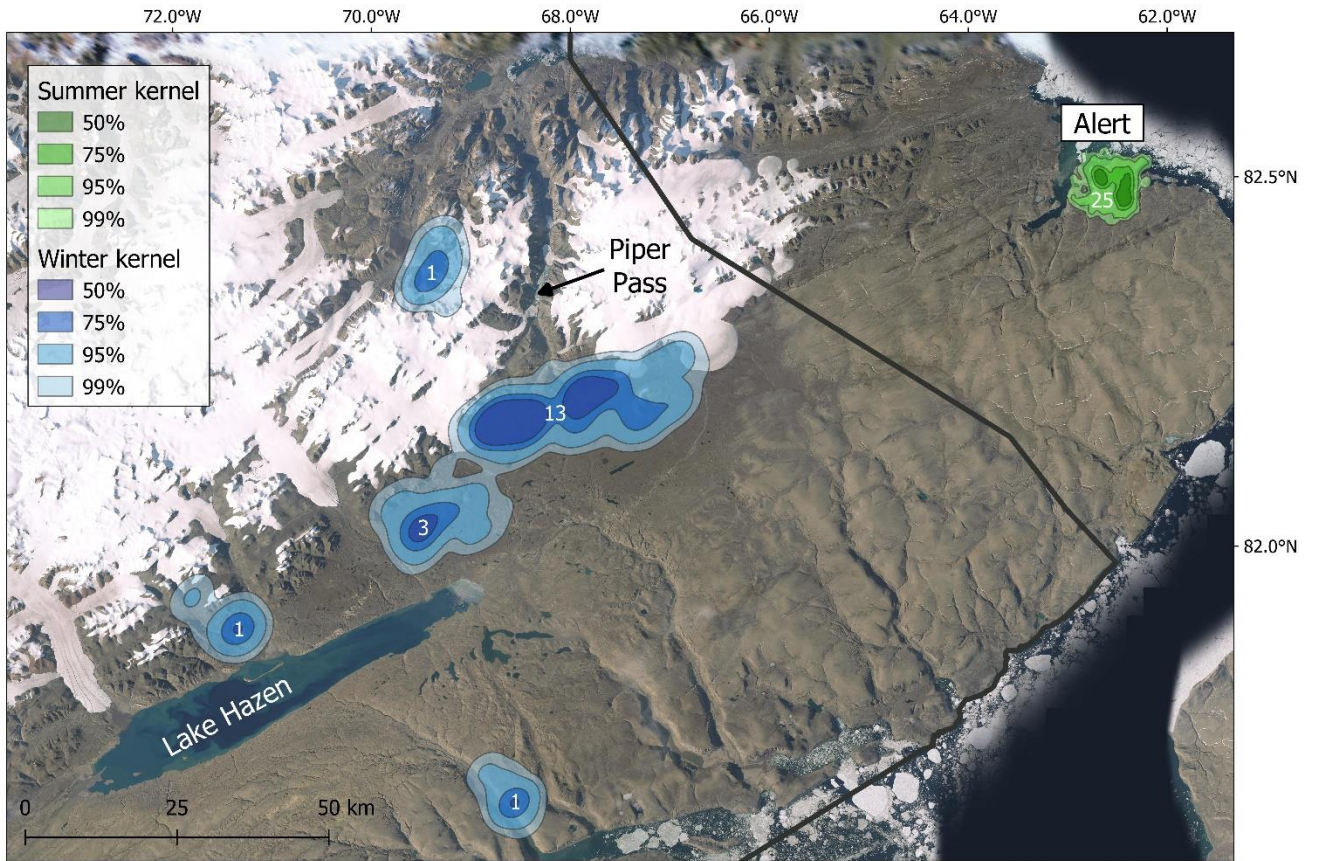


Figure 3.



## 1.10 TABLES

**Table 1. Metrics describing individual Arctic hares and their movement ecology in a population studied at Alert (Nunavut, Canada).** Relocation phenology and metrics describing travels and used areas are indicated for 25 hares tracked from 15 June 2019 to 31 May 2020. ID combines the sex of the individual (F, female; M, male), followed by a unique number. Ear-tag colors of individuals are also given in parentheses. The minimum size of the summer grounds represents the area of the MCP95% computed using the locations between the first day of capture and the 12 August, for relocating individuals. The minimum size of the winter grounds represents the area of the MCP95% computed using the locations obtained 50 days after the start of the relocation. The minimum size of annual grounds was determined for resident individuals only and is the area of the MCP95% computed using all the locations available. <sup>1</sup>Applies only to relocated individuals. <sup>2</sup>Values in square brackets give sample size (number of locations).

**Table 1.**

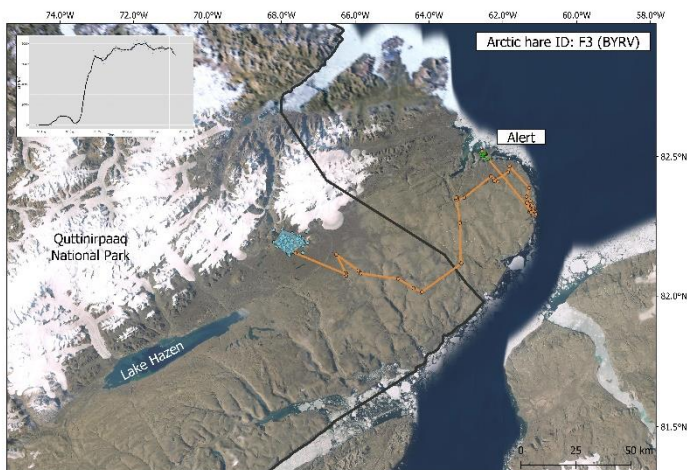
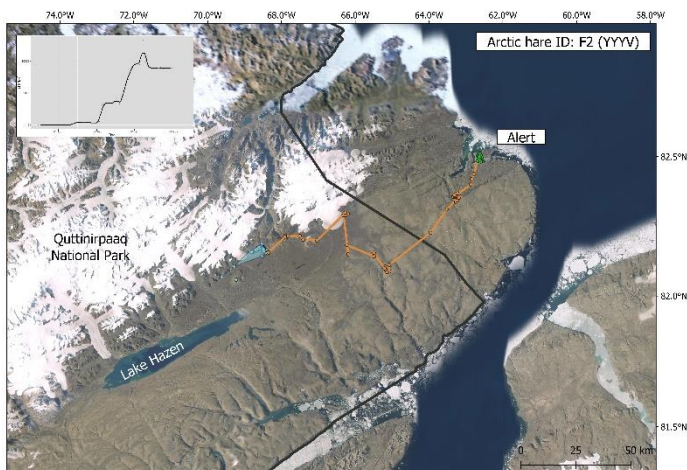
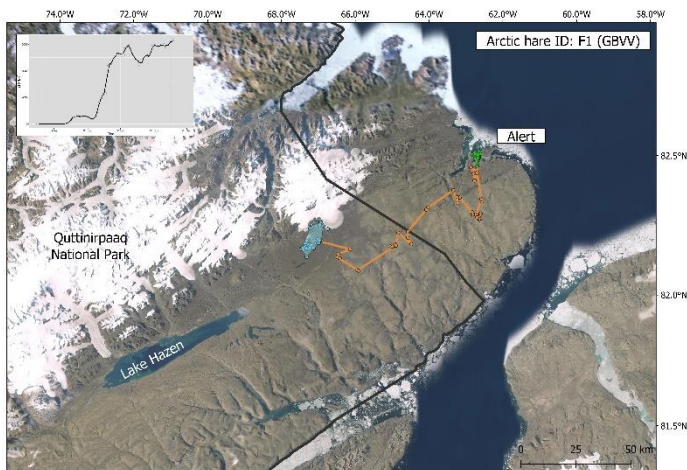
Individuals				Relocation phenology			Travel metrics <sup>2</sup>					Used area metrics <sup>2</sup>				
ID (color code)	Reproductive status at capture	Mass at capture (kg)	Length of monitoring period (days)	Start	End	Duration (days)	Minimum total cumulative distance (km)	Minimum relocation cumulative distance (km)	Straight-line relocation distance (km)	Orientation of relocation (Deg)	Minimum size of summer grounds (km <sup>2</sup> )		Minimum size of winter grounds (km <sup>2</sup> )		Minimum size of annual grounds (km <sup>2</sup> )	
											[ ]	[ ]	[ ]	[ ]	[ ]	
F1 (GBVV)	Lactating	5.00	127	11 Aug	25 Sep	45	319 [117]	164 [40]	74	-114.2	2 [24]	68 [53]			–	
F2 (YYYY)	Lactating	4.90	108	11 Aug	30 Sep	50	275 [103]	168 [46]	97	-109.7	2 [26]	37 [31]			–	
F3 (BYRV)	Lactating	4.45	150	13 Aug	27 Sep	45	449 [132]	230 [38]	85	-111.2	2 [12]	66 [82]			–	
F4 (VBRV)	Lactating	4.70	166	13 Aug	30 Sep	48	399 [149]	191 [44]	97	-111.1	3 [17]	280 [88]			–	
F5 (YYRR)	Lactating	5.05	125	13 Aug	1 Oct	49	301 [125]	218 [49]	97	-109.6	4 [27]	5 [49]			–	
F6 (BGGR)	Lactating	5.00	127	15 Aug	22 Sep	38	278 [106]	180 [28]	132	-131.0	5 [35]	13 [43]			–	
F7 (BGVY)	Lactating	4.90	250	15 Aug	9 Oct	55	608 [218]	197 [52]	84	-115.9	3 [16]	132 [150]			–	
F8 (BYYG)	Lactating	4.25	48	17 Aug	10 Sep	24	136 [32]	113 [17]	72	-144.7	4 [15]	–	–		–	
F9 (RBBB)	Unknown	4.85	146	18 Aug	12 Oct	55	417 [130]	217 [46]	8	-92.4	13 [42]	11 [42]			–	
F10 (RRYV)	Lactating	4.25	143	25 Aug	28 Sep	34	346 [113]	186 [29]	87	-110.1	21 [21]	22 [63]			–	
F11 (GVRG)	Lactating	4.80	116	30 Aug	16 Oct	47	264 [115]	187 [47]	97	-109.6	3 [42]	4 [26]			–	
F12 (YVVY)	Lactating	4.90	324	1 Sep	11 Oct	40	664 [282]	178 [35]	88	-113.3	5 [56]	376 [191]			–	
M1 (YGRG)	–	3.70	143	1 Sep	12 Oct	41	341 [133]	171 [39]	95	-109.7	9 [49]	18 [45]			–	
F13 (GBYR)	Lactating	4.30	192	2 Sep	1 Oct	29	364 [175]	161 [27]	93	-107.9	7 [36]	36 [112]			–	
F14 (BVVY)	Lactating	4.50	221	2 Sep	11 Oct	39	593 [198]	188 [34]	100	-110.5	61 [42]	358 [122]			–	
F15 (VVBB)	Unknown	4.10	301	3 Sep	11 Oct	38	560 [300]	172 [38]	85	-113.5	5 [77]	165 [185]			–	
F16 (VRRB)	Unknown	4.60	177	4 Sep	18 Oct	44	472 [167]	266 [41]	148	-111.4	27 [59]	38 [67]			–	
F17 (GGYY)	Unknown	4.60	341	7 Sep	22 Sep	15	523 [304]	140 [14]	103	-92.9	12 [73]	17 [217]			–	

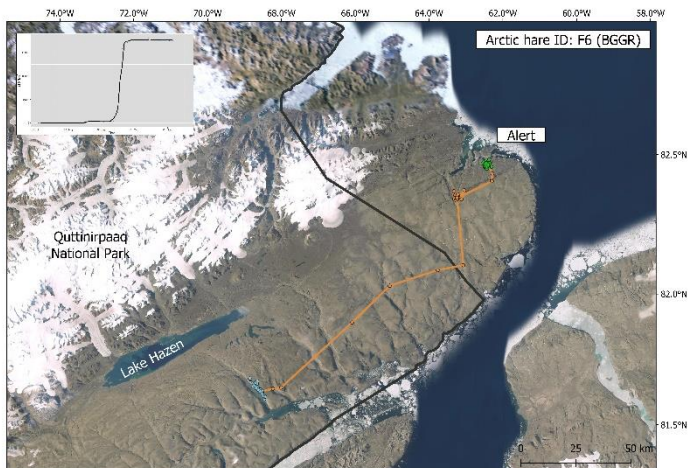
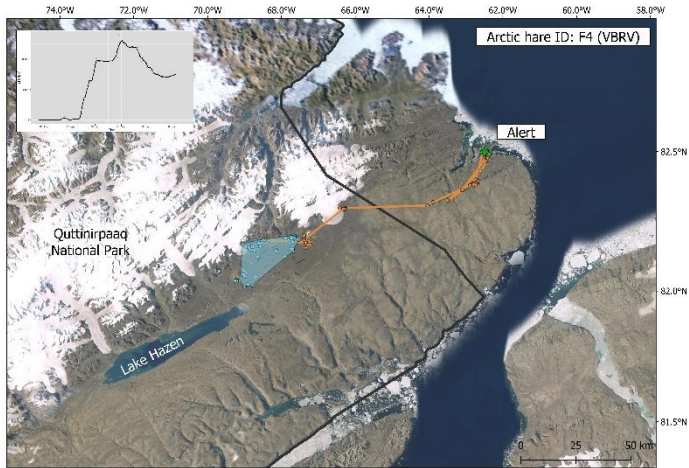


Individuals				Relocation phenology			Travel metrics <sup>2</sup>				Used area metrics <sup>2</sup>			
ID (color code)	Reproductive status at capture	Mass at capture (kg)	Length of monitoring period (days)	Start	End	Duration (days)	Minimum total cumulative distance (km)	Minimum relocation cumulative distance (km)	Straight-line relocation distance (km)	Orientation of relocation (Deg)	Minimum size of summer grounds (km <sup>2</sup> )	Minimum size of winter grounds (km <sup>2</sup> )	Minimum size of annual grounds (km <sup>2</sup> )	
F18 (RGGG)	Lactating	4.40	149	12 Sep	1 Nov	50	415 [141]	310 [48]	112	-111.3	5 [76]	3 [17]	–	
M2 (RGRG)	–	3.90	135	13 Sep	20 Oct	37	285 [127]	132 [35]	95	-108.4	12 [52]	13 [40]	–	
F19 (BBYY)	Pregnant	5.80	165	17 Sep	5 Nov	49	557 [151]	388 [46]	119	-112.4	13 [80]	9 [25]	–	
F20 (BBGG)	Pregnant	4.60	346	–	–	–	410 [332]	–	–	–	–	–	–	13 [332]
F21 (RVBV)	Lactating	4.60	202	–	–	–	213 [202]	–	–	–	–	–	–	13 [202]
M3 (BYBY)	–	3.90	225	–	–	–	310 [191]	–	–	–	–	–	–	20 [191]
M4 (RYRY)	–	4.10	80	–	–	–	111 [71]	–	–	–	–	–	–	11 [71]
Mean	–	4.57	180	26 Aug <sup>1</sup>	6 Oct <sup>1</sup>	42 <sup>1</sup>	385 [4114]	198 [793]	94	-111.9	10 [877]	83 [1648]	14 [796]	
SD	–	0.46	79	12	13	10	144	62	26	0.2	13	118	4	

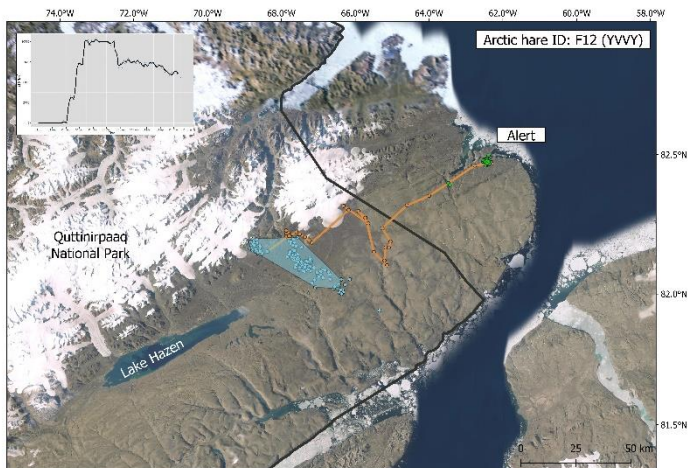
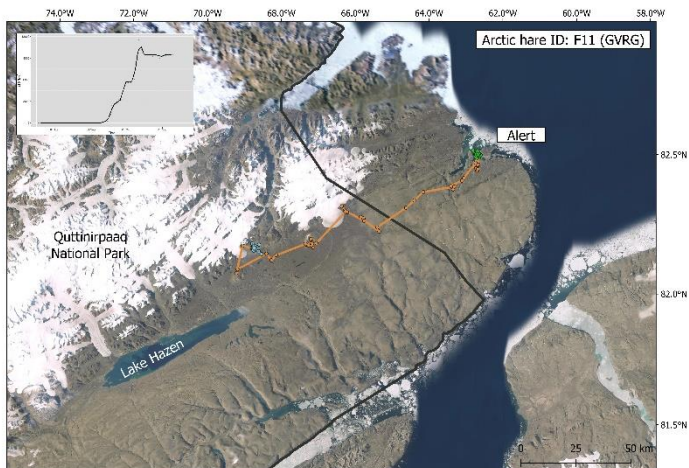
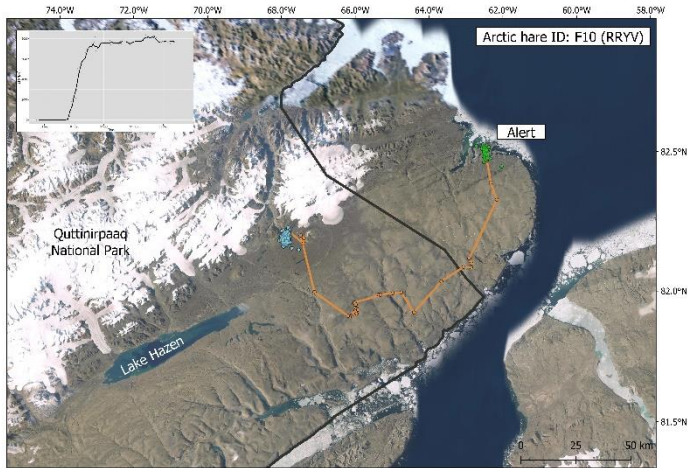
## 1.11 SUPPLEMENTARY MATERIAL

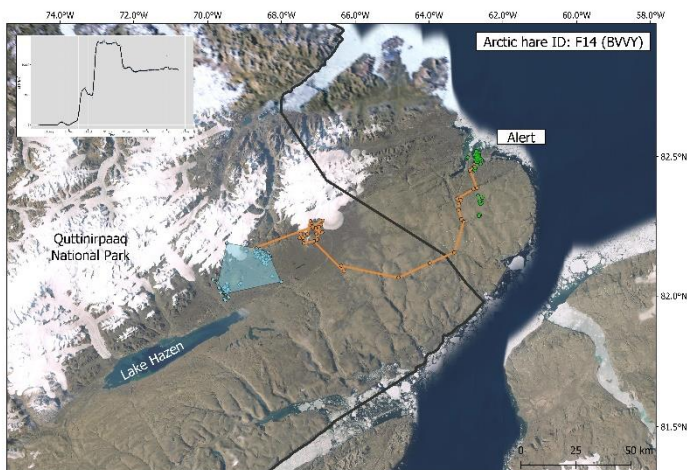
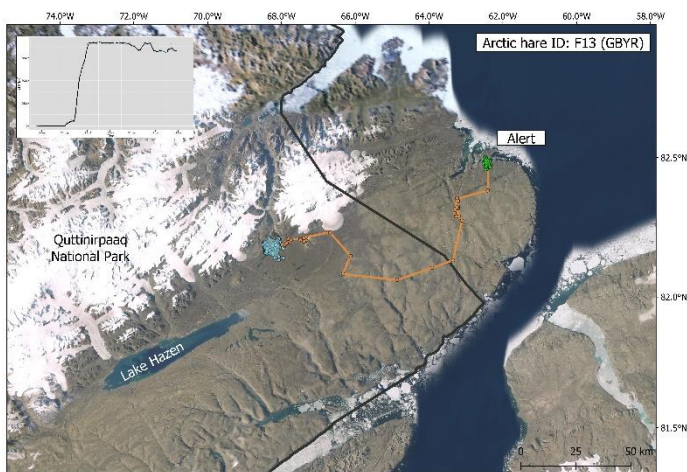
**Supplementary material S1. Representation of the movements of the 25 Arctic hare tracked during the study.** Locations were obtained by Argos telemetry between 15 June 2019 – 31 May 2020 and are represented by green circles (summer locations), orange circles (fall relocation), and blue circles (winter locations). Summer range (green), relocation path (orange dots and line), and winter range (blue) are also presented for relocating individuals. For residents, we present the annual range and its locations (both in purple). The northeastern boundaries of Quttinirpaaq National Park of Canada are represented by a black line. We also present variation through time of the net squared displacement (NSD) for each hare. The NSD is the squared straight-line distance between each location and an initial point. NSD data points are represented by blue dots and the black line is a five-days moving average. NSD is plotted for each hare from its first day of tracking in 2019 to its last day of tracking in 2019 or 2020, depending on individuals. The label in the top right corner of each map gives hare ID (see Table 1).

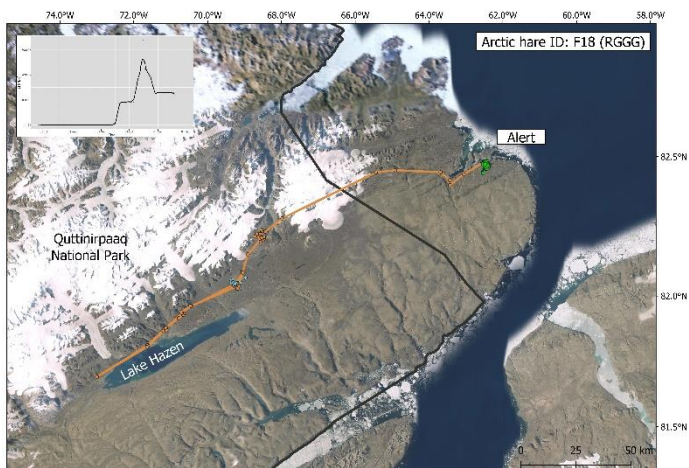
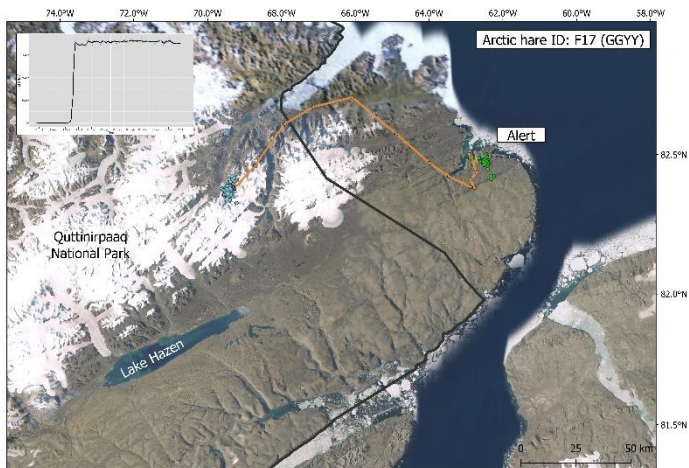
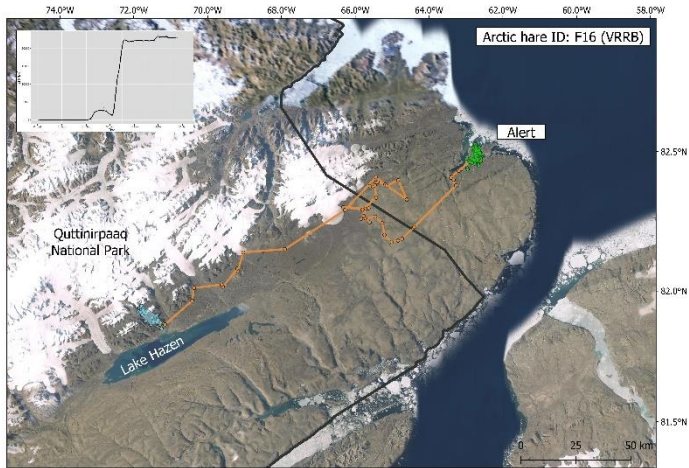




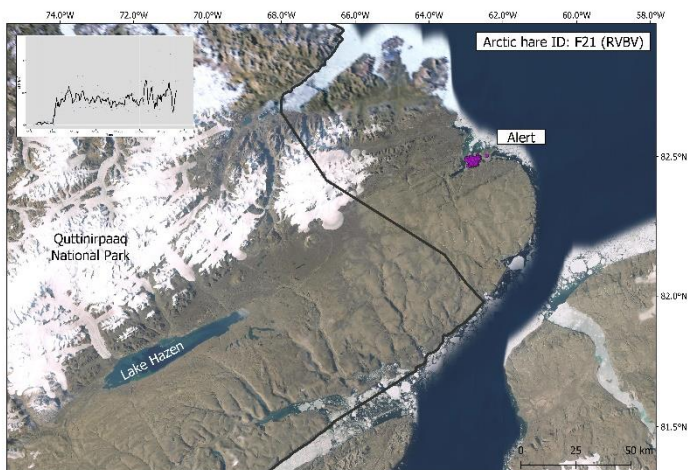


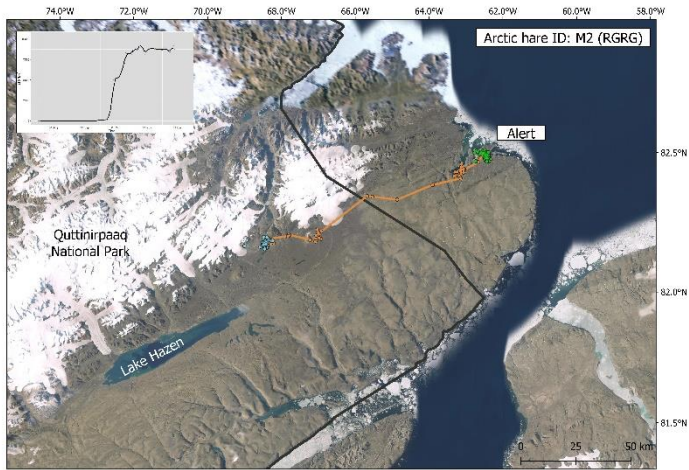
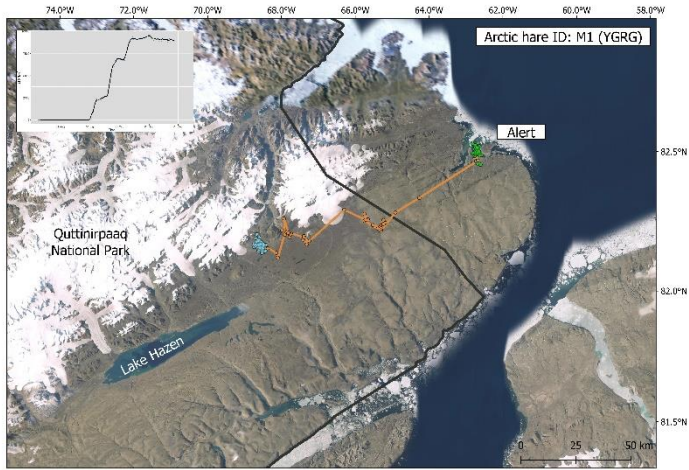


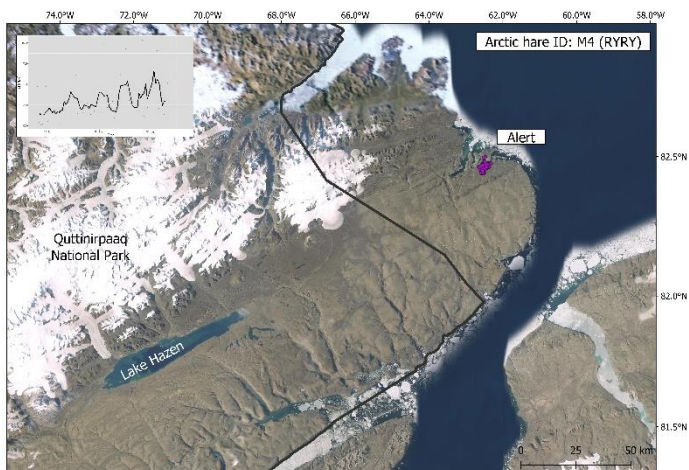
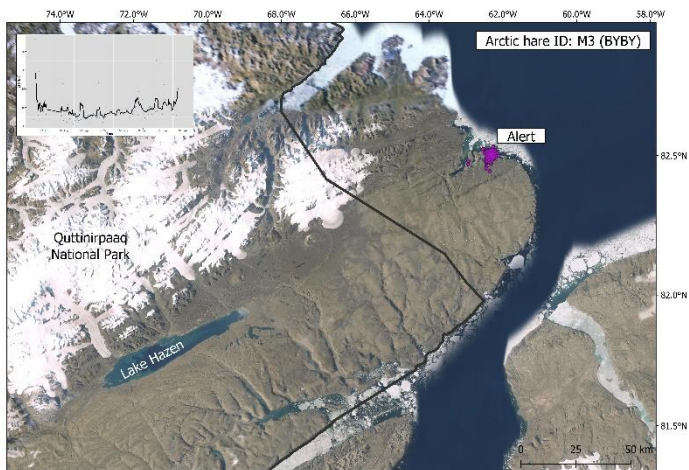












## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'écologie spatiale du lièvre arctique est largement méconnue malgré l'impact important que cette espèce est susceptible d'avoir sur la dynamique trophique du désert polaire. Durant cette étude, nous avons capturé 25 lièvres arctique à Alert (Nunavut), à la marge nordique de leur aire de répartition et nous les avons équipés de colliers satellitaires Argos. Les localisations obtenues nous ont permis d'observer chez 21 individus des déplacements d'environ 100 km en partance d'Alert. Nous proposons que la synchronicité et l'orientation des mouvements automnaux, combinées à la présence de 2 domaines vitaux distincts pour chaque individu (un en été et un en hiver), constituent des indices supportant la présence d'une migration chez le lièvre arctique.

Les contributions de notre étude sont multiples. D'abord, notre étude a permis de démontrer que le lièvre arctique n'est pas une espèce exclusivement résidente. Nos résultats montrent que le lièvre arctique est apte à accomplir des mouvements saisonniers d'une amplitude allant jusqu'à 200 km. La présence de mouvements de cette amplitude était insoupçonnée chez l'espèce et à notre connaissance, aucun mouvement semblable n'a été enregistré chez une autre espèce de lagomorphe. Les lagomorphes sont largement perçus comme possédant une faible capacité de dispersion et où les mouvements dépassant 30 km sont extrêmement rares (Caravaggi, 2018b). Nos résultats suggèrent plutôt que certaines espèces pourraient posséder des bonnes capacités de mouvement leur permettant d'accomplir des déplacements sur plusieurs centaines de kilomètres.

Nos résultats suggèrent également que les lièvres jouent un rôle important dans la dynamique trophique du désert polaire. Le lièvre arctique est l'un des herbivores les plus abondants de ce biome. Nous avons montré que les lièvres se déplacent sur plusieurs centaines de kilomètres, ce qui pourrait être à l'origine d'une cascade trophique. En se déplaçant, les lièvres pourraient en effet avoir un impact sur leurs plantes préférées et leurs prédateurs, en entraînant une variation spatiale et temporelle de la pression d'herbivorie. Additionnellement, si d'autres espèces d'herbivores sont présentes sur la zone d'hivernage

des lièvres, la présence des lièvres pourrait entraîner une augmentation de la compétition pour les ressources alimentaires communes. Par exemple, l'omniprésence du saule dans l'alimentation hivernale des lièvres arctiques, du caribou de Perry et du bœuf musqué suggère qu'il pourrait exister une compétition alimentaire entre ces espèces (D. Klein & Bay, 1991; D. R. Klein & Bay, 1994). Les déplacements des lièvres sont aussi susceptibles d'influencer les mouvements de leurs prédateurs, comme le loup arctique, qui pourrait ajuster ses mouvements afin de suivre les lièvres. Parallèlement, la présence de loups sur la zone d'hivernage des lièvres pourrait augmenter le risque de prédation auquel les autres espèces d'herbivores sont confrontées. Notre étude essentiellement descriptive ouvre ainsi de nombreuses avenues de recherche nouvelles sur l'écologie des lièvres arctiques et de leur écosystème.

### **Limitations et perspectives futures**

Certaines limitations ont été rencontrées durant l'étude, dont deux qui méritent d'être soulignées. Premièrement, nous n'avons pas pu suivre d'individus pendant une année complète à cause des arrêts de fonctionnement des colliers et des mortalités, ce qui empêche une conclusion définitive quant à la migration saisonnière du lièvre arctique. La cause des mortalités que nous avons observées est inconnue. Bien que nous ne puissions pas exclure un effet négatif des colliers, il semble plus vraisemblable que les mortalités soient d'origine naturelle. Des taux de mortalité annuelle allant jusqu'à 99,5% ont déjà été observés chez les adultes d'autres lièvres au Canada, comme le lièvre d'Amérique durant la phase de déclin de son cycle de 10 ans (Krebs et al., 2001). Deuxièmement, le rapport des sexes était fortement déséquilibré en faveur des femelles lors de notre étude, puisque notre échantillon était composé de 21 femelles et seulement 4 mâles. Ce rapport des sexes semblait refléter celui de la population locale, suggérant une ségrégation sexuelle dans l'espace chez l'espèce, du moins dans l'aire d'étude. Ainsi, s'il existe des différences dans les tactiques employées par les mâles et les femelles, nous n'avons pas pu les détecter.

Notre étude représente le premier pas vers une meilleure compréhension de la stratégie de mouvement annuelle du lièvre arctique. Nous présentons des mouvements d'une

amplitude jamais vue chez le lièvre arctique, ni chez l'ordre des lagomorphes auquel il appartient. Puisque le lièvre arctique est une proie abondante et importante pour plusieurs prédateurs du désert polaire, les mouvements de grande amplitude observés pourraient engendrer une cascade trophique avec de multiples répercussions sur la faune et la flore régionales. L'impact des déplacements des lièvres sur la dynamique trophique du désert polaire est toutefois méconnu et devra être évalué. Des études futures devront ainsi mesurer la pression d'herbivorie exercée par le lièvre arctique et confirmer si les lièvres sont des compétiteurs importants du caribou de Perry et du bœuf musqué en hiver. L'impact des mouvements des lièvres sur ses prédateurs comme le loup arctique devra aussi être vérifié. La résolution de ces questions permettra de broser un portrait plus complet de la dynamique trophique du désert polaire, ce qui est essentiel dans un contexte de gestion et de conservation. Additionnellement, des études futures devront combler nos lacunes dans nos connaissances sur l'histoire naturelle et l'écologie du lièvre arctique, par exemple déterminer l'origine des mortalités hivernales observées. Notre étude ouvre aussi la voie vers une connaissance approfondie de la stratégie de mouvement annuelle du lièvre arctique. Nos résultats supportent ainsi la thèse qu'une migration automnale existe dans la population étudiée, ce que seul le suivi annuel complet d'individus permettra de confirmer hors de tout doute.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrahms, B., E.O. Aikens, J.B. Armstrong, W.W. Deacy, M.J. Kauffman, & J.A. Merkle, 2021. Emerging perspectives on resource tracking and animal movement ecology. *Trends. Ecol. Evol.* **36** : 308–20.
- Angerbjörn, A., & J.E.C. Flux, 1995. *Lepus timidus*. *Mamm. Species* 1.
- Avgar, T., G. Street, & J.M. Fryxell, 2014. On the adaptive benefits of mammal migration. *Can. J. Zool.* **92** : 481–90.
- Banfield, A.W.F., 1974. *The mammals of Canada* (Toronto, Ontario: University of Toronto Press).
- Barbour, M.G., & W.D. Billings, 2000. *North American Terrestrial Vegetation* (Second Edition) (Cambridge University Press).
- Bauer, S., & B.J. Hoye, 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* **344** : 1242552.
- Berg, J.E., M. Hebblewhite, C.C. St. Clair, & E.H. Merrill, 2019. Prevalence and mechanisms of partial migration in ungulates. *Front. Ecol. Evol.* **7** : 325.
- Best, T.L., & T.H. Henry, 1994. *Lepus arcticus*. *Mamm. Species* 1–9.
- Bliss, L.C., J. Svoboda, & D.I. Bliss, 1984. Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic. *Holarctic Ecol.* **7** : 305–24.
- Blix, A.S., 2016. Adaptations to polar life in mammals and birds. *J. Exp. Biol.* **219** : 1093–1105.
- Bowler, D.E., & T.G. Benton, 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev.* **80** : 205–25.
- Bray, Y., S. Devillard, E. Marboutin, B. Mauvy, & R. Péroux, 2007. Natal dispersal of European hare in France. *J. Zool.* **273** : 426–34.
- CAFF, 2013. *Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity*. (Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri, Iceland.).
- Caravaggi, A., 2018a. Lagomorpha life history. in: Vonk, J. & T. Shackelford (Eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (Cham: Springer International Publishing).



- Caravaggi, A., 2018b. Lagomorpha navigation. in: Vonk, J. & T. Shackelford (Eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (Cham: Springer International Publishing).
- Cayuela, H., Q. Rougemont, J.G. Prunier, J.-S. Moore, J. Clobert, A. Besnard, & L. Bernatchez, 2018. Demographic and genetic approaches to study dispersal in wild animal populations: A methodological review. *Mol. Ecol.* **27** : 3976–4010.
- Dahl, F., & T. Willebrand, 2005. Natal dispersal, adult home ranges and site fidelity of mountain hares (*Lepus timidus*) in the boreal forest of Sweden. *Wildl. Biol.* **11** : 309–17.
- Dalerum, F., L. Dalén, C. Fröjd, N. Lecomte, Å. Lindgren, T. Meijer, ... A. Angerbjörn, 2017. Spatial variation in Arctic hare (*Lepus arcticus*) populations around the Hall Basin. *Polar. Biol.* **40** : 2113–18.
- Duchesne, D., G. Gauthier, & D. Berteaux, 2011. Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia* **167** : 967–80.
- Fryxell, J.M., & A.R.E. Sinclair, 1988a. Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends. Ecol. Evol.* **3** : 237–41.
- Fryxell, J.M., & A.R.E. Sinclair, 1988b. Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. *Afr. J. Ecol.* **26** : 17–31.
- Fuglei, E., M.-A. Blanchet, S. Unander, R.A. Ims, & Å.Ø. Pedersen, 2017. Hidden in the darkness of the Polar night: a first glimpse into winter migration of the Svalbard rock ptarmigan. *Wildl. Biol.* **2017** .
- Gillis, E.A., & C.J. Krebs, 1999. Natal dispersal of snowshoe hares during a cyclic population increase. *J. Mammal.* **80** : 933–39.
- Giroux, M.-A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor, & J. Bêty, 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *J. Anim. Ecol.* **81** : 533–42.
- Harper, F., 1956. *The Mammals of Keewatin* (Vol. 12) (Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas).
- Hearn, B.J., L.B. Keith, & O.J. Rongstad, 1987. Demography and ecology of the arctic hare (*Lepus arcticus*) in southwestern Newfoundland. *Can. J. Zool.* **65** : 852–61.
- Jeltsch, F., D. Bonte, G. Pe'er, B. Reineking, P. Leimgruber, N. Balkenhol, ... S. Bauer, 2013. Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Mov. Ecol.* **1** : 6.

- Klein, D., & C. Bay, 1991. Diet selection by vertebrate herbivores in the High Arctic of Greenland. *Ecography* **14** : 152–55.
- Klein, D.R., & C. Bay, 1994. Resource partitioning by mammalian herbivores in the High Arctic. *Oecologia* **97** : 439–50.
- Krebs, C.J., S. Boutin, & R. Boonstra (Eds), 2001. *Ecosystem Dynamics of the Boreal Forest: The Kluane Project* (Illustrated édition) (New York: Oxford University Press).
- Laundre, J.W., L. Hernandez, & W.J. Ripple, 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecol. J.* **3** : 1–7.
- Lévesque, E., 1997. *Plant distribution and colonization in extreme polar deserts, Ellesmere Island, Canada.* (PhD dissertation) University of Toronto, Toronto, Canada.
- Lima, S.L., & L.M. Dill, 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* **68** : 619–40.
- Lundberg, J., & F. Moberg, 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* **6** : 0087–0098.
- Marcström, V., L.B. Keith, E. Engren, & J.R. Cary, 1989. Demographic responses of arctic hares (*Lepus timidus*) to experimental reductions of red foxes (*Vulpes vulpes*) and martens (*Martes martes*). *Can. J. Zool.* **67** : 658–68.
- Matthysen, E., 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* **28** : 403–16.
- Mueller, T., & W.F. Fagan, 2008. Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions. *Oikos* **117** : 654–64.
- Nathan, R., W.M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, & P.E. Smouse, 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* **105** : 19052–59.
- Nifong, J.C., C.A. Layman, & B.R. Silliman, 2015. Size, sex and individual-level behaviour drive intrapopulation variation in cross-ecosystem foraging of a top-predator. *J. Anim. Ecol.* **84** : 35–48.
- Parker, G.R., 1977. Morphology, reproduction, diet and behavior of the Arctic hare (*Lepus arcticus monstabilis*) on Axel Heiberg Island, Northwest Territories. *Can. Field-Nat.* **91** : 8–18.
- Rodrigues, L., & J.M. Palmeirim, 2008. Migratory behaviour of the Schreiber's bat: when, where and why do cave bats migrate in a Mediterranean region? *J. Zool.* **274** : 116–25.

- Schmidt, N.M., F.M. van Beest, J.B. Mosbacher, M. Stelvig, L.H. Hansen, J. Nabe-Nielsen, & C. Grøndahl, 2016. Ungulate movement in an extreme seasonal environment: year-round movement patterns of high-arctic muskoxen. *Wildl. Biol.* **22** : 253–67.
- Shaw, A.K., 2016. Drivers of animal migration and implications in changing environments. *Evol. Ecol.* **30** : 991–1007.
- Shaw, A.K., 2020. Causes and consequences of individual variation in animal movement. *Mov. Ecol.* **8** : 12.
- Shaw, A.K., & I.D. Couzin, 2013. Migration or residency? The evolution of movement behavior and information usage in seasonal environments. *Am. Nat.* **181** : 114–24.
- Small, R.J., L.B. Keith, & R.M. Barta, 1991. Dispersion of introduced arctic hares (*Lepus arcticus*) on islands off Newfoundland's south coast. *Can. J. Zool.* **69** : 2618–23.
- Small, R.J., L.B. Keith, & R.M. Barta, 1992. Demographic responses of Arctic hares *Lepus arcticus* placed on two predominantly forested islands in Newfoundland. *Ecography* **15** : 161–65.
- Smith, S.L., J. Throop, & A.G. Lewkowicz, 2012. Recent changes in climate and permafrost temperatures at forested and polar desert sites in northern Canada. *Can. J. Earth. Sci.* **49** : 914–24.
- Teitelbaum, C.S., & T. Mueller, 2019. Beyond migration: causes and consequences of nomadic animal movements. *Trends. Ecol. Evol.* **34** : 569–81.



