



Université du Québec
à Rimouski

**DISPERSION NATALE ET ADULTE CHEZ UN
PRÉDATEUR TERRESTRE : LE RENARD ARCTIQUE
(*VULPES LAGOPUS*) À L'ÎLE BYLOT 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

© RICHARD GRAVEL

Mai 2022

Composition du jury :

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

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

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

Dominique Fauteux, examinateur externe, Musée canadien de la nature

Dépôt initial le 20 décembre 2021

Dépôt final le 29 mai 2022

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

À deux années surchargées en
maté et renards à collier.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier Dominique. Merci énormément de m'avoir offert cette opportunité incroyable que de réaliser ce projet de maîtrise. Tu m'as permis de découvrir un merveilleux coin de l'Arctique, et je t'en serai toujours reconnaissant. Tu m'auras également fourni un excellent support qui m'a permis d'avancer dans ce projet malgré les aléas de deux années marquées par la pandémie.

Merci à Sandra, que je considère officiellement comme ma co-directrice non officielle. Merci beaucoup pour ton temps, ton énergie et tes précieux conseils, même quand tu étais dans le rush et que tu n'avais pas le temps. Ta passion pour les renards et tes connaissances sur le sujet m'ont énormément aidé à naviguer dans ce projet.

Merci aux organismes subventionnaires, soit le Fonds de recherche du Québec—Nature et technologies (FRQNT) et le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG), qui m'ont permis de me lancer dans ce projet sans soucis financier.

Merci à l'équipe renard 2019, Jeanne, Marie-Pier, Gabrielle, Mathieu et Alexis, ainsi qu'à toutes les autres jolies âmes rencontrées sur Bylot. Vous aurez rendu mon expérience de terrain incroyable. Parsemée de *rides* en motoneige, d'humidité, de grands vents à en déchirer nos tentes, de nuits blanches, de tisanes *funky* et de baignades glacées, je conserve plein de beaux souvenirs de cette expérience passée avec vous. Merci également aux membres des équipes renards passées que je n'ai jamais rencontrées, mais dont les efforts de capture m'auront permis d'avoir un jeu de données sur lequel baser ce projet.

Merci aux membres du labo Bêty-Berteaux. Les discussions, parfois scientifiques, parfois moins, m'auront vraiment aidé à développer mon esprit critique, mais surtout à comprendre que le complexe de l'imposteur est une imposture à éliminer. Merci à Alexis, Andréanne, Aurélie, Charline, Éliane, Jacob, Jeanne, Joël, Laurence, Louis, Ludovick,

Madeleine-Zoé, Mathieu, Mikael, Rachel, et une mention spéciale à Émilie, ma grande motivatrice et partenaire de pomodoros. Les sorties en ski de fond, les bières du baro et les petites virées à la patinoire en votre compagnie auront rendu mon séjour rimouskois beaucoup plus doux.

À ma famille choisie, mes amis, qui me trouvaient tous un peu *wack* de m'être isolé dans le Nord pendant 3 mois pour finalement passer 2 ans devant un ordinateur à coder et rédiger. Je vous aime et merci pour votre présence, que vous soyez à Saguenay, Sherbrooke, Montréal ou Québec, vous vous reconnaitrez (si jamais l'envie de lire un très long mémoire vous passe par l'esprit).

Finalement, un gros merci aux membres de ma famille. À Saguenay comme à Édimbourg, vous m'avez soutenu du début à la fin. Merci pour votre support et vos encouragements. Je vous aime fort.

RÉSUMÉ

La dispersion, en particulier celle à longue distance, occupe un rôle clé dans la répartition et la persistance des espèces. Cependant, les caractéristiques de ce type de mouvement et ses implications écologiques et démographiques peuvent différer entre les juvéniles (dispersion natale) et les adultes (dispersion de reproduction). Nous avons étudié l'influence du stade de vie sur les phases d'émigration, de transfert et d'immigration de la dispersion à longue distance chez le renard arctique, un prédateur principal de la toundra. Nous avons équipé 170 individus d'un collier satellitaire au cours d'une étude de 13 ans sur l'Île Bylot (Nunavut, Canada), et analysé les trajets de 10 juvéniles et 27 adultes qui ont entrepris une dispersion à longue distance à travers le Haut-Arctique canadien. Une proportion plus élevée de juvéniles (62,5%) que d'adultes (18,2%) se sont engagés dans une telle dispersion, et l'émigration des juvéniles s'est déroulée en synchronie à la fin de l'été, alors qu'elle était très peu synchronisée chez les adultes. Les juvéniles se sont déplacés en moyenne pendant de plus longues périodes (5,5 mois) et sur de plus grandes distances cumulatives (4 800 km) que les adultes (3 mois et 1 853 km). Les proportions de temps passé sur la glace de mer étaient similaires entre les juvéniles et les adultes, mais il y avait une nette différence dans leurs trajectoires. Les juvéniles et les adultes qui se sont dispersés ont réussi de façon similaire à immigrer sur un nouveau territoire (30% contre 37%), et l'immigration a eu lieu principalement au printemps. Le sexe n'a eu aucun effet sur l'occurrence des dispersions à longue distance et des métriques décrivant ces mouvements. Nos résultats révèlent certains des mécanismes en jeu pendant la dispersion à longue distance chez un mammifère aux capacités de déplacement remarquables. Ils confirment l'importance de la glace de mer pour expliquer la structure panmictique du renard arctique sur la majeure partie de son aire de répartition circumpolaire, et expliquent la capacité de cette espèce à propager des zoonoses sur de grandes échelles géographiques. Nous procurons de l'information rare sur les différentes phases de la dispersion à longue distance chez un vertébré, ainsi que sur l'effet du stade de vie, faisant ainsi progresser nos connaissances sur les déterminants de ce comportement animal.

Mots clés : Dispersion de reproduction, Dispersion natale, Écologie du mouvement, Renard arctique, Stade de vie, *Vulpes lagopus*

ABSTRACT

Dispersal, particularly long-distance dispersal, plays a key role in species distribution and persistence. However, its movement metrics, as well as its ecological and demographic implications, may differ between juveniles (natal dispersal) and adults (breeding dispersal). We investigated the influence of life stage on the emigration, transience and immigration stages of long-distance dispersal in the Arctic fox, a major tundra predator. We fitted 170 individuals with satellite collars during a 13-year study on Bylot Island (Nunavut, Canada), and analysed the tracks of 10 juveniles and 27 adults engaging in long-distance dispersal across the Canadian High-Arctic. A higher proportion of juveniles (62.5%) than adults (18.2%) undertook long-distance dispersal, and emigration of juveniles occurred in synchrony at the end of summer while it was poorly synchronized in adults. Juveniles travelled on average for longer periods of time (5.5 months) and over longer cumulative distances (4,800 km) than adults (3 months and 1,853 km). Although juveniles and adults spent similar proportions of their time traveling on sea ice and land, there was a clear difference across age groups regarding their geographic pattern of relocation. Juveniles and adults were similarly successful at securing a new territory (30% vs. 37%), and immigration occurred mostly in spring. Sex had no effect on the occurrence and any of the metrics describing these movements. Our results reveal some of the mechanisms at play during long-distance dispersal in a mammal predator with remarkable movement abilities. They confirm the importance of sea ice in explaining the panmictic structure of Arctic fox across most of its circumpolar range, and they explain the ability of Arctic foxes to spread zoonoses across large geographic scales. More generally, we provide a rare documentation of the different stages of long-distance dispersal in a vertebrate, as well as the effects of life stage, thereby making progress about the determinants of this spectacular animal behaviour.

Keywords: Arctic fox, Breeding dispersal, Life stage, Movement ecology, Natal dispersal, *Vulpes lagopus*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
LA DISPERSION ET LES AUTRES GRANDS TYPES DE MOUVEMENT.....	2
LES PHASES DE LA DISPERSION.....	4
Émigration.....	5
Transfert.....	6
Immigration.....	7
LES DISPERSIONS NATALE ET ADULTE.....	8
MODÈLE D'ÉTUDE : LE RENARD ARCTIQUE.....	10
PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS.....	12
CHAPITRE 1 UN SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE À LONG TERME RÉVÈLE DES PATRONS DE DISPERSION À LONGUE DISTANCE CHEZ LES RENARDS ARCTIQUES JUVÉNILES ET ADULTES	15
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	15
1.2 LONG-TERM SATELLITE TRACKING REVEALS PATTERNS OF LONG-DISTANCE DISPERSAL IN JUVENILE AND ADULT ARCTIC FOXES	17
1.3 SUMMARY	17
1.4 INTRODUCTION.....	18

1.5	MATERIALS AND METHODS	21
	Study area.....	21
	Capture and tracking of individuals	22
	Characterization of long-distance dispersal events	22
	Calculation of long-distance dispersal metrics and statistical analyses	23
1.6	RESULTS	24
	Occurrence and immigration success of long-distance dispersal.....	24
	Timing of emigration and immigration.....	27
	Movement metrics during transience	28
	Sex effects	30
	Direction of travel and use of sea ice during long-distance dispersal.....	30
1.7	DISCUSSION	32
	The challenges of studying long-distance dispersal.....	32
	Significance of long-distance dispersal for Arctic fox ecology	33
	Determinants and outcomes of long-distance dispersal in animals	38
1.8	SUPPLEMENTARY MATERIAL	39
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	41
	CONTRIBUTIONS ORIGINALES DE L'ÉTUDE.....	41
	LIMITES DU PROJET ET PERSPECTIVES	43
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	47

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1 :** Mean ($\pm SE$) and range [*Min* - *Max*] of movement metrics during the transience stage of long-distance dispersal (LDD) for juvenile and adult Arctic foxes from Bylot Island (Nunavut, Canada). Data from LDD events followed by settlement (complete LDD) are shown separately to allow more meaningful data interpretation. Results of statistical analyses (right columns) compare metrics of natal and breeding LDD. Superscripts indicate statistical significance (*), the use of a permutation test because of the non-normality of the data (1) and reduced sample size (n=26) for adults/All LDD (2)..... 29
- Table 2 :** Mean angle in degrees ($\pm SD$) and mean resultant length obtained following the Rayleigh's test (*p* value) for the initial and final bearings of juvenile and adult Arctic foxes undertaking long-distance dispersal (LDD) from Bylot Island (Nunavut, Canada). Superscripts (*) indicate if the mean angle is significantly different from randomness..... 31
- Table S1 :** Results of the statistical analyses testing sex effects in movement metrics during the transience stage of adult Arctic foxes undertaking breeding long-distance dispersal from Bylot Island (Nunavut, Canada). Superscripts indicate the use of permutation test because of the non-normality of the data (1) and reduced sample size (n=26) for All events (2). 39

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 :** Visualisation des différents types de mouvement grâce au déplacement quadratique net : Nomadisme (droite en pointillés correspondant à un éloignement constant du point initial et à l'absence d'un domaine vital stable); migration (courbe quadratique continue avec trois plateaux représentant deux domaines vitaux saisonniers, soit de gauche à droite le domaine initial, le domaine final, et de nouveau le domaine initial); dispersion (courbe sigmoïde en tirets avec deux plateaux correspondant aux domaines vitaux initial et final); résidence (plateau alternant pointillé et tirets près de l'abscisse, correspondant à un seul domaine vital stable). Figure modifiée de Bunnefeld *et al.* (2011). 3
- Figure 2 :** Les trois phases de la dispersion et les caractéristiques internes et environnementales les influençant. Figure modifiée de Clobert *et al.* (2009). 4
- Figure 3 :** Représentation de la distribution approximative du renard arctique (zone bleue) et médiane de l'étendue maximale de la glace de mer pour la période 1979-2000 (ligne noire en pointillés). Le site d'étude, l'Île Bylot (Nunavut, Canada), est indiqué par la flèche en rouge qui a été ajouté à la figure originale. Figure tirée de Mellows *et al.* (2012). 10
- Figure 4 :** Renard arctique juvénile mâle sur sa tanière natale. L'individu est muni d'un collier satellitaire Argos. Photos prises à l'aide d'une caméra à déclenchement automatique..... 14
- Figure 5 :** Fate of 170 Arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters on Bylot Island in 2007-2019 and tracked from 2007-2021. Long-distance dispersal was defined as a movement with no permanent return reaching ≥ 80 km away from the boundary of the estimated home range where they resided when captured..... 25

Figure 6 : Long-distance dispersal paths of juveniles (A1; n = 10) and adults (B; n = 27) from Bylot Island between 2007 and 2021. Paths of interrupted natal dispersal (n = 4) and short-distance natal dispersal (n = 2) are presented in the inset map (A2). Dots at the end of the paths indicate successful dispersal with immigration (white) or tracking ending during transience by collar failure (gray) or fox death (black). Note that A1 mostly shows Baffin Island, A2 mostly shows Bylot Island (located at the northern tip of Baffin), and B mostly shows the Canadian Arctic Archipelago, located between mainland Canada and Greenland.....26

Figure 7 : Timing of emigration (light gray) in juvenile (A; n = 10) and adult (B; n = 27) Arctic foxes, and timing of immigration (dark gray) in juvenile (C; n = 3) and adult (D; n = 10) Arctic foxes undertaking long-distance dispersal after being equipped with Argos Platform Terminal Transmitters on Bylot Island in 2007-2019.27

Figure 8 : Initial and final bearings for complete and incomplete LDD undertaken by juvenile (initial: A, final: C, n = 10) and adult (initial: B, final: D, n = 27) Arctic foxes tracked from Bylot Island (Nunavut, Canada).....31

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les organismes vivants s'adaptent depuis des millénaires aux fluctuations naturelles de leurs environnements biotiques et abiotiques (Clobert *et al.*, 2012). La biosphère étant actuellement soumise à de multiples changements environnementaux tels que la perte d'habitat et les changements climatiques, les processus d'adaptation locale, de sélection et de plasticité phénotypique ne suffisent pas toujours à assurer une adaptation efficace (Primack et Sher, 2016). En présence de perturbations subites ou qui surviennent sur de trop grandes étendues, la seule option demeure souvent de quitter un milieu aux conditions défavorables pour un autre milieu plus favorable (Clobert *et al.*, 2012). Ce mouvement, la dispersion, vient donc occuper une place de premier plan dans l'évolution et la persistance de nombreuses populations animales. Toutefois, l'amplitude du phénomène jumelée aux limitations technologiques rendent son étude difficile et de nombreux manques de connaissances persistent (Hebblewhite et Haydon, 2010 ; Nathan, 2001). C'est notamment le cas de l'influence du stade de vie sur les mécanismes de dispersion (Nathan, 2001, 2005). En effet, peu d'études ont répertorié les différences de patrons de mouvement entre la dispersion natale et adulte chez les mammifères. Le projet de recherche présenté dans ce mémoire se penche donc sur ce sujet, avec comme modèle d'étude un mammifère terrestre très mobile, le renard arctique, dont l'environnement est soumis à des changements rapides. À l'aide d'une importante base de données de mouvements bâtie sur plus d'une décennie, cette étude apporte de nouvelles connaissances sur un processus complexe chez une espèce clé de l'écosystème arctique.

LA DISPERSION ET LES AUTRES GRANDS TYPES DE MOUVEMENT

La dispersion a de nombreuses implications éco-évolutives, occupant ainsi un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes. Elle est notamment impliquée dans la dynamique des populations, les flux géniques et la transmission des maladies et parasites (Pérez-Tris et Bensch, 2005). La dispersion désigne les mouvements d'un individu lorsqu'il quitte un site précédemment utilisé pour un nouveau, menant à un flux génique spatial qui est typiquement, mais non exclusivement, suivi d'une reproduction (Clobert *et al.*, 2012). Les répercussions écologiques et les coûts reliés à la dispersion sont d'autant plus importants lorsque la dispersion se déroule sur de longues distances. Malgré que les événements de dispersion à longue distance soient souvent sous-estimés à cause de leur rareté et de leur imprévisibilité, l'échelle démesurée à laquelle ils se présentent les rend particulièrement importants d'un point de vue écologique (Ibrahim *et al.*, 1996 ; Levin *et al.*, 2003 ; Nathan, 2001). La dispersion à longue distance peut être caractérisée de deux façons. D'une part, elle peut être définie comme un événement de dispersion qui amène l'individu au-delà d'un certain seuil de distance, qui est déterminé à partir des connaissances écologiques de l'espèce (Nathan, 2005). D'autre part, elle peut également être définie comme une dispersion sur une distance significativement plus élevée que celle de la moyenne des individus de la population (Nathan, 2005).

La dispersion se distingue par plusieurs aspects des autres grands types de mouvement, soit la résidence, la migration et le nomadisme. D'abord, les mouvements d'un individu résident permettent de définir un domaine vital qui présente des chevauchements spatiaux dans l'utilisation du milieu, sans grandes variations intra- et interannuelles (Teitelbaum et Mueller, 2019). Cela diffère d'une dispersion, caractérisée par la présence de deux domaines vitaux distincts au départ et à la fin du mouvement (Teitelbaum et Mueller, 2019). L'occurrence de la dispersion est plutôt irrégulière et inclut une seule relocalisation du domaine vital (Teitelbaum et Mueller, 2019). Ensuite, la migration, qui est souvent présente dans des systèmes où la disponibilité saisonnière en ressources est prévisible (Mueller et Fagan, 2008), suit un cycle périodique où l'individu se déplace entre des domaines vitaux

saisonniers (Avgar *et al.*, 2014). Finalement, le nomadisme se démarque par sa grande imprévisibilité dans le temps et l'espace, en plus de ne pas nécessairement être marqué par une utilisation prolongée des sites de départ et d'établissement (Teitelbaum et Mueller, 2019). Un bon outil pour visualiser les différents patrons associés à chacun de ces types de grands mouvements est le déplacement quadratique net, qui représente la distance nette, élevée au carré, entre le point initial et les localisations subséquentes (figure 1) (Bunnefeld *et al.*, 2011).

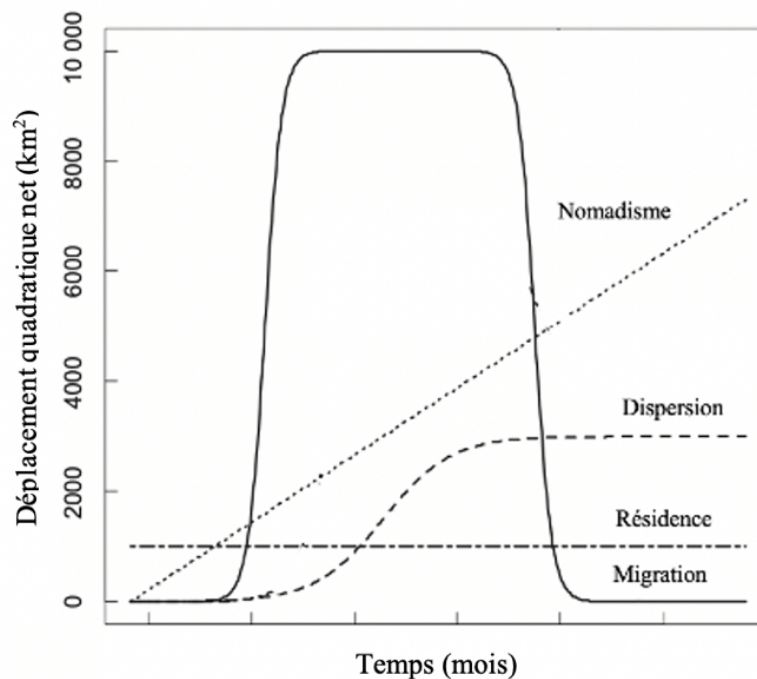


Figure 1 : Visualisation des différents types de mouvement grâce au déplacement quadratique net : Nomadisme (droite en pointillés correspondant à un éloignement constant du point initial et à l'absence d'un domaine vital stable); migration (courbe quadratique continue avec trois plateaux représentant deux domaines vitaux saisonniers, soit de gauche à droite le domaine initial, le domaine final, et de nouveau le domaine initial); dispersion (courbe sigmoïde en tirets avec deux plateaux correspondant aux domaines vitaux initial et final); résidence (plateau alternant pointillé et tirets près de l'abscisse, correspondant à un seul domaine vital stable). Figure modifiée de Bunnefeld *et al.* (2011).

LES PHASES DE LA DISPERSION

Chaque évènement de dispersion peut être scindé en trois séquences, soit l'émigration, le transfert et l'immigration (figure 2) (Bowler et Benton, 2005). Chacune des phases présente des particularités associées à des changements d'état comportemental chez l'individu qui influencent alors les patrons de mouvement adoptés (Elliot *et al.*, 2014). Par exemple, certaines métriques comme la linéarité et le taux de déplacement peuvent largement varier au fil d'une dispersion, adoptant généralement des valeurs plus élevées lors du transfert (Elliot *et al.*, 2014). Les phases de la dispersion comportent ainsi leurs coûts et mécanismes propres. Une bonne compréhension du phénomène de dispersion et de ses implications nécessite alors l'étude de chacune de ses phases.

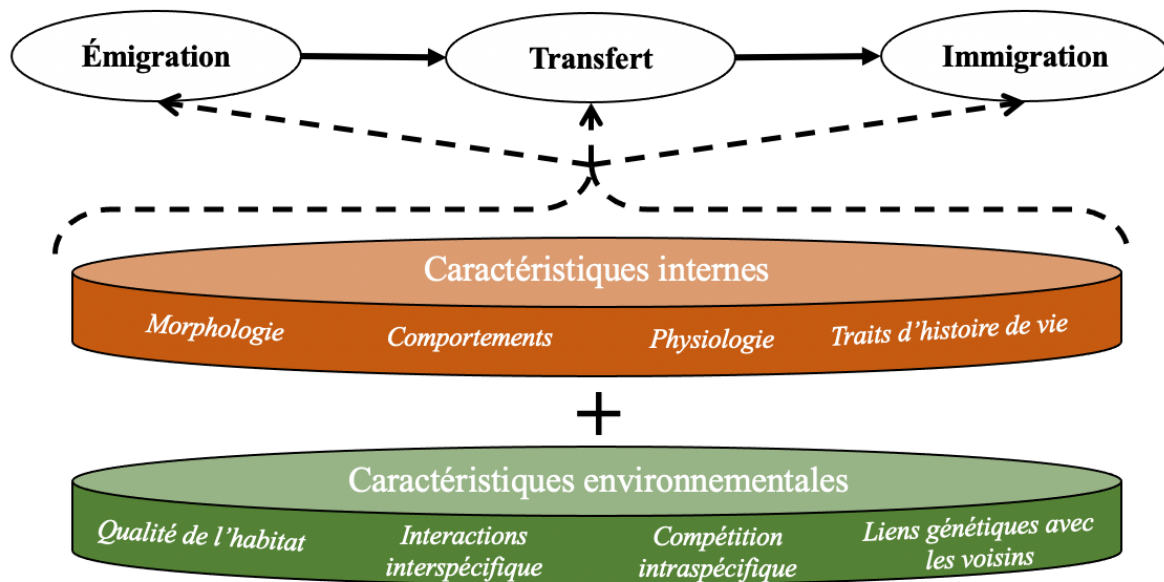


Figure 2: Les trois phases de la dispersion et les caractéristiques internes et environnementales les influençant. Figure modifiée de Clobert *et al.* (2009).

Émigration

L'émigration est la phase initiant la dispersion, soit le moment où l'individu quitte son site de résidence. La dispersion est un trait d'histoire de vie exprimé par des interactions complexes de l'organisme avec son environnement (Clobert *et al.*, 2012), le départ du site initial est provoqué par une interaction entre des caractéristiques environnementales et individuelles (Benard et McCauley, 2008 ; Bowler et Benton, 2005 ; Clobert *et al.*, 2001, 2012).

Les caractéristiques environnementales qui augmentent l'occurrence d'émigrations comprennent une densité populationnelle élevée menant à de la compétition par exploitation ou par interférence (Aars et Ims, 2000 ; Léna *et al.*, 1998), une faible disponibilité en ressources alimentaires (Hanski *et al.*, 2002 ; Mathieu *et al.*, 2010 ; Schneider *et al.*, 2003), des interactions interspécifiques indésirables comme la présence de parasites ou de prédateurs (McIntosh *et al.*, 2002 ; Sloggett et Weisser, 2002 ; Sorci *et al.*, 1994), un rapport des sexes désavantageux (Colwell et Naem, 1999) et une forte présence d'individus apparentés dans le voisinage, pouvant favoriser la consanguinité (Berteaux et Boutin, 2000 ; Bonte *et al.*, 2007 ; Clobert *et al.*, 2001 ; Kenward *et al.*, 2001 ; Matthysen *et al.*, 2010). À cela s'ajoutent la taille et le niveau d'isolement du domaine vital initial, ainsi que le type d'environnement dans lequel l'individu devra se déplacer suite au départ (Conradt *et al.*, 2001 ; McPeck et Holt, 1992 ; Stamps *et al.*, 1987). D'ailleurs, des épisodes exploratoires qui permettent à un individu d'obtenir de l'information sur l'environnement situé hors de son domaine vital influencent le choix de partir ou de rester et peuvent être inclus dans la phase d'émigration (Bowler et Benton, 2005 ; Larsen et Boutin, 1994).

D'autres caractéristiques individuelles touchant aux comportements, à la physiologie et à la morphologie de l'individu vont également entrer en compte. Ces dernières comprennent notamment le stade de vie (Greenwood et Harvey, 1982), le niveau d'agressivité (Clobert *et al.*, 2009 ; Cote et Clobert, 2010), les soins parentaux reçus (Clobert *et al.*, 2001), de même que les habiletés compétitives et la capacité motrice de l'individu

(Clobert *et al.*, 2012). Ce dernier facteur peut être modulé par l'énergie investie dans les structures anatomiques nécessaires aux déplacements comme les muscles ou les ailes (Bell *et al.*, 2005 ; Benard et McCauley, 2008 ; Bonte *et al.*, 2012). Cela représente donc un coût énergétique préalable au départ qui entraîne un compromis avec l'investissement dans la reproduction.

Finalement, il est pertinent de considérer le sexe lorsqu'on s'intéresse aux probabilités d'occurrence d'émigration. En effet, la présence d'un biais sexuel est généralement la norme chez les oiseaux et les mammifères (Greenwood, 1980). Chez les oiseaux, la tendance est une occurrence d'émigration plus élevée pour les femelles, alors qu'on observe une tendance inverse chez les mammifères, où les mâles se dispersent généralement davantage (Greenwood, 1980 ; Pusey, 1987 ; Waser et Jones, 1983). Toutefois, le mode d'appariement semble influencer ces propensions, particulièrement chez les espèces monogames où l'absence de biais peut être observée (Greenwood, 1980 ; Pusey, 1987). Tous ces facteurs vont largement agir sur la fréquence et la période d'occurrence des événements de dispersion dans une population, en plus d'influencer la synchronicité interindividuelle de l'émigration.

Transfert

Le transfert correspond au déplacement entre le site d'émigration et le site d'immigration de l'individu (Cayuela *et al.*, 2018). Bien qu'on assume souvent que le trajet est aléatoire, les déplacements de l'animal sont influencés par plusieurs traits morphologiques, physiologiques et comportementaux. La condition corporelle de l'individu et sa capacité à repérer les signaux olfactifs, auditifs et visuels dans un milieu non familier vont être des éléments déterminant les métriques de mouvement ainsi que les coûts associés au mouvement lors de cette phase (Byers, 2001). Les coûts liés à la phase de transfert sont généralement élevés et peuvent être divisés en termes d'énergie et de risque. D'abord, les pertes énergétiques occasionnées par le mouvement peuvent être considérables et elles varient selon la composition de la matrice à travers laquelle l'individu se déplace (Bonte *et*

al., 2012). En effet, la perméabilité de la matrice (qui change selon le type d'habitat et la présence d'obstacles ou de corridors) (Clobert *et al.*, 2012), la présence de conditions environnementales extrêmes et stochastiques (Keefer *et al.*, 2008) ou une exposition accrue aux parasites (Krkošek *et al.*, 2009) sont des éléments qui vont augmenter les coûts énergétiques du mouvement. Les coûts associés aux risques sont, quant à eux, principalement associés à une augmentation des risques de blessures et de mortalités (Soulsburry *et al.*, 2008). Les déplacements étant généralement réalisés dans un environnement non familier, les risques de mortalité par prédation ou famine peuvent augmenter (en plus des risques de mortalité par causes anthropiques, notamment via les accidents de la route) (Bonnet *et al.*, 1999 ; Massemin *et al.*, 2008). Les coûts liés au transfert sont donc multiples et influencés par de nombreux facteurs. Cela aura également comme effet de moduler les patrons de mouvement, notamment la distance parcourue et la linéarité de la trajectoire (Bowler et Benton, 2005). L'adoption de trajets linéaires s'avère fréquente lors de la phase de transfert chez de nombreux animaux en dispersion, et les modèles théoriques démontrent que ce type de patron de mouvement est plus efficace pour trouver un territoire vacant (Zollner et Lima, 1999). Toutefois, différentes stratégies de recherche peuvent survenir, menant à de la variabilité dans les patrons de mouvements, des établissements temporaires pouvant notamment survenir. On pourrait ainsi s'attendre à des trajets qui dévient de celui prédit par le modèle théorique du déplacement quadratique net (figure 1).

Immigration

L'immigration représente la sélection d'habitat suivant la recherche, l'exploration et la décision de s'établir sur un nouveau site (Clobert *et al.*, 2001). Si un évènement de reproduction réussi suit l'immigration, la dispersion sera dite effective (Greenwood, 1980). Dans le cas contraire (ou si le succès de reproduction est incertain), on qualifiera la dispersion de non effective. La distance minimale à laquelle doit se trouver le nouveau domaine vital pour que le déplacement soit qualifié de dispersion ne fait pas consensus, mais on présume

au minimum qu'il ne doit pas y avoir de chevauchement entre le domaine vital initial et final (Lidicker et Stenseth, 1992). Deux types de coûts s'appliquent spécifiquement à cette phase. Il y a d'abord les coûts en temps, qui sont proportionnels au temps passé à sélectionner un nouveau domaine vital et qui n'est pas investi à l'exécution d'autres activités fondamentales (Bonte *et al.*, 2012 ; Hinsley, 2000). Ensuite, les coûts d'opportunités, qui surviennent à la suite de l'établissement d'un nouveau domaine vital. Ces derniers comprennent la perte d'adaptation locale et de familiarité avec le milieu. En effet, une diminution de la connaissance de son environnement peut réduire le succès de reproduction et la survie (Brown *et al.*, 2008 ; Part, 1991) qui sont en partie expliqués par la perte de statut social de l'individu qui s'est dispersé (Cant *et al.*, 2001 ; Hansson *et al.*, 2004). Le succès d'immigration (c'est-à-dire la capacité à établir un nouveau domaine vital suite au transfert et à se reproduire) sera d'autre part influencé par d'autres facteurs comme l'abondance et la qualité des sites disponibles. De plus, le succès d'établissement diminue généralement avec l'augmentation de la distance entre les sites en raison des coûts énergétiques s'accumulant avec la distance parcourue (Bowler et Benton, 2005). L'immigration est probablement la phase la moins étudiée, et est souvent réduite dans les modélisations à une sélection d'habitats aléatoire malgré qu'elle soit en réalité beaucoup plus complexe (Travis et French, 2000).

LES DISPERSIONS NATALE ET ADULTE

Il existe deux types de dispersion qui dépendent de la nature du site de départ et du stade de vie. D'abord, la dispersion natale est initiée au site de naissance et inclut les événements subséquents menant à l'établissement d'un premier site de reproduction (Greenwood, 1980). Ce type de dispersion est généralement le plus fréquent dans les populations et concerne les individus juvéniles (Greenwood et Harvey, 1982). Ensuite, la dispersion adulte, ou dispersion reproductive, se produit d'un site de reproduction à l'autre, s'appliquant alors aux individus adultes (Greenwood, 1980). Tout porte à croire que des

différences majeures existent entre ces deux types de dispersion en raison de différences clés reliées au stade de vie.

Les différences entre les juvéniles et les adultes se reflètent lors des trois phases de la dispersion. C'est d'abord le cas pour les facteurs menant à l'émigration. Parmi les principaux facteurs ultimes de dispersion communs aux juvéniles et aux adultes, l'évitement de la consanguinité est l'un des éléments explicatifs dominants de la dispersion natale (Greenwood, 1980 ; Packer, 1979). Chez les adultes, les facteurs sont multiples, mais comprennent principalement la compétition intraspécifique pour les ressources et les partenaires sexuels (Greenwood, 1980). Ensuite, les patrons de mouvement lors de la phase de transfert peuvent également différer en fonction du stade de vie (Elliot *et al.*, 2014). La présence de possibles différences morphologiques entre les individus juvéniles et adultes peut influencer la capacité motrice des différents groupes d'âge (Delgado *et al.*, 2009b ; Ousterhout et Semlitsch, 2018). De plus, avec l'expérience et les connaissances qui s'accumulent à mesure que les individus vieillissent, l'information que possède l'animal peut affecter non seulement la décision de se disperser ou non, mais également la façon dont il va se disperser et faire face aux risques pendant le transfert (Bonte *et al.*, 2012 ; Frair *et al.*, 2007). Finalement, la capacité à s'établir dans un domaine vital de qualité peut jouer sur les probabilités de succès de l'immigration et le type de site sélectionné (Kenward *et al.*, 2001 ; Parejo *et al.*, 2007). Il est donc pertinent de faire une distinction claire entre les stades de vie lors des études de dispersion (Greenwood et Harvey, 1982). Toutefois, la majorité des études comparatives sur la dispersion à longue distance portent sur les oiseaux, et très peu ont été réalisées sur les mammifères. La réalisation de telles études chez les mammifères à travers les stades de vies juvénile et adulte est donc nécessaire afin d'affiner nos connaissances sur ce processus.

MODÈLE D'ÉTUDE : LE RENARD ARCTIQUE

Le renard arctique (*Vulpes lagopus*) est un petit canidé endémique des régions arctiques et à distribution circumpolaire (figure 3) (Audet *et al.*, 2002). Il est reconnu comme étant un prédateur (et nécrophage) clé dans l'écosystème terrestre arctique (Audet *et al.*, 2002 ; Bêty *et al.*, 2002). Le renard arctique est principalement monogame, et présente peu de dimorphisme sexuel (Audet *et al.*, 2002). De nombreux suivis télémétriques ont confirmé la présence de dispersion natale et adulte sur de grandes distances chez cette espèce, soulignant son impressionnante capacité de déplacement (Lai *et al.*, 2017 ; Pamperin *et al.*, 2008 ; Tarroux *et al.*, 2010). Fuglei et Tarroux (2019) ont notamment décrit le plus grand évènement de dispersion natale chez cette espèce à ce jour, soit celui d'une jeune renarde née à Svalbard et ayant parcouru 4 415 km en 123 jours pour immigrer sur l'Île Ellesmere au Canada (Fuglei et Tarroux, 2019). Cette renarde avait un taux de déplacement moyen de 46 km/jour, avec un maximum atteint de 155 km/jour.



Figure 3 : Représentation de la distribution approximative du renard arctique (zone bleue) et médiane de l'étendue maximale de la glace de mer pour la période 1979-2000 (ligne noire en pointillés). Le site d'étude, l'Île Bylot (Nunavut, Canada), est indiqué par la flèche en rouge qui a été ajouté à la figure originale. Figure tirée de Mellows *et al.* (2012).

Les paramètres des mouvements adoptés par les renards arctiques lors d'une dispersion sont complexes à étudier et ils sont influencés par la forte territorialité de l'espèce. Ainsi, les mouvements d'un individu territorial montrent un patron de directionnalité périodique (correspondant à des aller-retours réguliers à la tanière) jusqu'au début de la phase d'émigration (Elliot *et al.*, 2014). On peut également s'attendre à ce que la territorialité influence les mécanismes de déplacement lors de la phase de transfert (Campioni *et al.*, 2010 ; Delgado *et al.*, 2009a). Par exemple, se déplacer lentement augmente le taux de détection de proies, mais également le temps passé sur des territoires déjà occupés (Elliot *et al.*, 2014). Afin de limiter le stress et les interactions agonistiques, une vitesse de croisière assez rapide, des déplacements directionnels et une utilisation marquée de la banquise devraient ainsi être favorisés. De plus, comme mentionné précédemment, l'individu qui se disperse peut recevoir de l'information olfactive et sonore sur la présence de territoires, limitant la nécessité d'effectuer une recherche intensive du milieu (Andreassen *et al.*, 2002).

Les facteurs d'émigration spécifique au renard arctique sont méconnus, bien qu'une combinaison de facteurs semble déterminer la dispersion chez cette espèce. L'évitement de la consanguinité, la recherche de partenaire, la compétition pour les ressources et l'incapacité à conserver un territoire, qui sont reliés à des facteurs individuels comme la condition physique et la personnalité, semblent tous expliquer en partie le départ du territoire initial (Tannerfeldt et Angerbjörn, 1996). Chez les renards arctiques adultes, la probabilité de se disperser semble augmenter avec l'âge, mais il est difficile de confirmer si l'émigration est directement causée par la perte du territoire face à un compétiteur (Lai *et al.*, 2017). Les juvéniles, quant à eux, demeurent rarement dans leur territoire natal à l'exception de ceux de quelques populations présentant des cas de philopatrie (Goltsman *et al.*, 2005 ; Tannerfeldt et Angerbjörn, 1996). Il a été suggéré que des comportements agonistiques des parents et des compagnons de portée mèneraient à l'émigration des juvéniles, mais aucune observation ne soutient cette hypothèse (Tannerfeldt et Angerbjörn, 1996). Une diminution progressive de l'apport nutritionnel des parents pourrait suffire à pousser les jeunes à quitter rapidement le site natal et à chasser indépendamment (Garrott *et al.*, 1984 ; Harris et White, 1992).

L'importance de la dispersion chez le renard arctique est appuyée par des analyses génétiques, qui confirment un flux génique important entre les populations reliées par la banquise (Garrott *et al.*, 1984). Les dispersions sur de grandes distances maintiennent un taux de connectivité élevé à un point tel que les populations d'Amérique du Nord, du Groenland, du Svalbard et de Sibérie peuvent être considérées comme une seule population panmictique (Dalén *et al.*, 2006). Le paysage génétique du renard arctique à l'échelle circumpolaire est donc façonné par la dispersion, qui est elle-même dépendante de la banquise (Norén *et al.*, 2011a).

PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS

Considérant l'intensité du réchauffement planétaire et le phénomène d'amplification polaire qui accentue le réchauffement dans les zones arctiques, l'habitat du renard arctique sera soumis à de grandes modifications, particulièrement en ce qui concerne les glaces marines (Geffen *et al.*, 2007). Une diminution de l'étendue globale de la banquise et une augmentation de sa durée de fonte sont déjà démontrées (Settele *et al.*, 2014 ; Vinnikov *et al.*, 1999). À l'échelle circumpolaire, ces changements environnementaux risquent d'isoler les populations de renards arctiques actuellement reliées par la banquise (Geffen *et al.*, 2007). Connaître les processus de la dispersion chez cette espèce nous permettra de mieux comprendre les mécanismes de cette fragmentation potentielle des populations.

L'étude de la dispersion à longue distance a toutefois longtemps été marquée par une grande complexité et de nombreuses incertitudes (Nathan, 2005). En effet, bien que les avancées technologiques aient permis d'améliorer notre capacité à suivre les mouvements animaux en milieu naturel (Kays *et al.*, 2015), les coûts élevés (Hebblewhite et Haydon, 2010) jumelés au haut taux de mortalité des jeunes lors de la dispersion natale (Levitis, 2011) et l'irrégularité des événements de dispersion adulte (Therrien *et al.*, 2014) demandent un investissement considérable pour obtenir des données robustes. Ainsi, très peu d'études ont pu mesurer les dispersions à longue distance natales et adultes, et encore moins se pencher à

la fois sur les phases d'émigration, de transfert et d'immigration (Andreassen *et al.*, 2002). Il demeure toutefois plus pertinent que jamais d'approfondir nos connaissances sur ce trait d'histoire de vie à l'aide de données empiriques, puisque la dispersion peut rapidement être limitée par des perturbations anthropiques.

L'objectif principal de cette étude est donc d'étudier l'influence du stade de vie sur les mouvements de dispersion à longue distance chez le renard arctique. Pour y répondre, la population de renards arctiques de l'Île Bylot a été étudiée. Le site d'étude se situe sur la plaine sud de l'Île Bylot (73°N, 80°O) dans le Parc national Sirmilik au Nunavut (figure 3). Plus d'une centaine de tanières de renards arctiques y sont suivies annuellement. Le renard arctique est le prédateur terrestre principal du système à l'étude. Ses proies principales sont les lemmings bruns et variables (*Lemmus sibiricus* et *Dicrostonyx groenlandicus*), dont les densités sont cycliques mais avec des amplitudes beaucoup plus marquées chez les lemmings bruns (Gruyer *et al.*, 2008). Une colonie de Grandes oies des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) et de nombreuses autres espèces d'oiseaux migrateurs se reproduisent sur le site d'étude durant l'été et font respectivement office de proies secondaires et alternatives (Gauthier *et al.*, 2013). L'île Bylot est entourée par la banquise de la fin octobre à la fin juillet (Service Canadien des Glaces). Elle fait partie de l'archipel arctique canadien, qui comprend près de 36 500 îles réparties dans l'océan Arctique sur plus de 1 900 km du nord au sud et 2 400 km d'est en ouest (Hund, 2014).

Les localisations des renards arctiques ont été obtenues entre mai 2007 et septembre 2021 avec des colliers satellitaires Argos (figure 4) (KiwiSat 202 et 303, Sirtrack Ltd., Haykes Bay, Nouvelle-Zélande, 95 g – 115 g). Au total, 148 renards adultes (72 femelles et 76 mâles) et 22 renards juvéniles (8 femelles et 14 mâles) ont été munis d'un collier lors de 13 saisons de travaux de terrain selon la méthode de capture décrite dans Lai *et al.* (2015). Les spécificités quant au traitement des données de mouvement sont détaillées dans le Chapitre 1.



Figure 4 : Renard arctique juvénile mâle sur sa tanière natale. L'individu est muni d'un collier satellitaire Argos. Photos prises à l'aide d'une caméra à déclenchement automatique.

Ces données nous ont permis de répondre à l'objectif principal, décliné en cinq sous-objectifs spécifiques. D'abord, nous avons évalué si l'occurrence des événements de dispersion différait entre les juvéniles et les adultes, et si les taux de succès d'immigration dépendaient du stade de vie. Ensuite, la phénologie des dates de départ et d'établissement, de même que le degré de synchronicité entre les individus, ont été évalués en fonction du stade de vie des individus disperseurs. En troisième lieu, nous avons quantifié certaines métriques du mouvement lors de la phase de transfert, dont les distances nettes et cumulatives parcourues, la linéarité, et le taux de déplacement, pour les comparer entre juvéniles et adultes. Quatrièmement, nous avons évalué les effets du sexe sur toutes les variables ci-dessus. Finalement, un cinquième objectif spécifique visait à décrire l'orientation des déplacements et l'utilisation respective de la banquise et de la toundra par les individus disperseurs. Ce dernier objectif était exploratoire et visait à formuler des hypothèses pour de nouvelles études.

CHAPITRE 1

UN SUIVI TÉLÉMÉTRIQUE À LONG TERME RÉVÈLE DES PATRONS DE DISPERSION À LONGUE DISTANCE CHEZ LES RENARDS ARCTIQUES JUVÉNILES ET ADULTES

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

La dispersion à longue distance joue un rôle clé dans la distribution et la persistance des espèces. Cependant, les caractéristiques de ce type de mouvement et ses implications écologiques peuvent différer entre les juvéniles (dispersion natale) et les adultes (dispersion de reproduction). Nous avons étudié l'influence du stade de vie sur la dispersion à longue distance chez le renard arctique, un prédateur terrestre important de la toundra. Nous avons équipé 170 individus d'un collier satellitaire au cours d'une étude de 13 ans sur l'île de Bylot (Nunavut, Canada), et nous avons analysé les trajets de 10 juvéniles et de 27 adultes qui ont entrepris une dispersion à longue distance dans le Haut-Arctique canadien. Une proportion plus élevée de juvéniles (62,5%) que d'adultes (18,2%) se sont engagés dans une telle dispersion, et l'émigration des juvéniles s'est déroulée en synchronie à la fin de l'été, alors qu'elle était très peu synchronisée chez les adultes. Les juvéniles se sont déplacés en moyenne pendant de plus longues périodes et sur de plus grandes distances cumulatives que les adultes, mais ont passé des proportions similaires de leur temps à voyager sur la glace de mer. Les juvéniles et les adultes qui se sont dispersés ont réussi de façon similaire à immigrer sur un nouveau territoire (30% contre 37%), et l'immigration a eu lieu principalement au printemps. Nos résultats confirment l'importance de la glace de mer pour expliquer la structure panmictique du renard arctique dans la majeure partie de son aire de répartition circumpolaire et expliquent la capacité de cette espèce à propager des zoonoses sur de grandes échelles géographiques. Nous fournissons de l'information inédite sur les différentes

étapes de la dispersion à longue distance chez un vertébré très mobile, ainsi que sur l'effet du stade de vie, faisant ainsi progresser nos connaissances sur les déterminants de ce comportement animal.

Mots clés : Dispersion de reproduction, Dispersion natale, Écologie du mouvement, Renard arctique, Stade de vie, *Vulpes lagopus*

Cet article, intitulé « *Long-term satellite tracking reveals patterns of long-distance dispersal in juvenile and adult Arctic foxes* » sera soumis pour publication dans la revue « *Royal Society Open Science* ». Les auteurs ont contribué à l'idée originale (Richard Gravel, Dominique Berteaux, Sandra Lai), à une partie de la récolte des données (Richard Gravel, Dominique Berteaux, Sandra Lai), au traitement et à l'analyse des données (Richard Gravel, Sandra Lai) et à la rédaction et révision du texte (Richard Gravel, Dominique Berteaux, Sandra Lai). Une version abrégée de cet article a été présentée sous forme d'affiche lors du *Colloque annuel de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement* et sous forme de présentation orale à la *Conférence annuelle de l'Association universitaire canadienne d'études nordiques* à l'automne 2021.

1.2 LONG-TERM SATELLITE TRACKING REVEALS PATTERNS OF LONG-DISTANCE DISPERSAL IN JUVENILE AND ADULT ARCTIC FOXES

Richard Gravel ¹, Sandra Lai ¹ and Dominique Berteaux ¹

1. Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Centre d'études nordiques et Centre de la biodiversité du Québec, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, G5L 3A1, Canada

Corresponding authors : richard.gravel@uqar.ca; dominique_berteaux@uqar.ca

1.3 SUMMARY

Long-distance dispersal plays a key role in species distribution and persistence. However, its movement metrics and ecological implications may differ whether it is undertaken by juveniles (natal dispersal) or adults (breeding dispersal). We investigated the influence of life stage on long-distance dispersal in the Arctic fox, a key terrestrial predator of the tundra. We fitted 170 individuals with satellite collars during a 13-year study on Bylot Island (Nunavut, Canada), and analysed the tracks of 10 juveniles and 27 adults engaging in long-distance dispersal across the Canadian High-Arctic. A higher proportion of juveniles than adults emigrated (62.5% vs 18.2%), with departure dates of juveniles occurring at the end of summer while they were poorly synchronized in adults. Juveniles that emigrated travelled on average for longer periods of time and over longer cumulative distances than adults but spent similar proportions of their time traveling on sea ice. Juveniles and adults were similarly successful at securing a new territory (30% vs. 37%), and immigration occurred mostly in spring. Our results confirm the importance of sea ice in explaining the panmictic structure of Arctic fox across most of its circumpolar range, and they explain the ability of this species to spread zoonoses across large geographic scales. We provide a rare documentation of the different stages of long-distance dispersal in a highly mobile vertebrate, as well as the effects of life stage, thereby making progress about the determinants and outcomes of this animal behaviour.

1.4 INTRODUCTION

Dispersal is a major process in ecology and evolution, which plays a key role in species distribution and persistence (Clobert *et al.*, 2001). Defined as the movement of an individual from its natal to its first breeding area (natal dispersal) or between successive breeding areas (breeding dispersal) (Greenwood, 1980), dispersal is largely involved in population dynamics, gene flow and the transmission of diseases and parasites (Murray *et al.*, 1986 ; Schwartz *et al.*, 2002 ; Winters and Waser, 2003). Dispersal comes in different shades and among them, long-distance dispersal (LDD) is of particular interest given its sometimes spectacular manifestations as well as its potential to profoundly reshape the distribution and genetic variability of species. Long ago, Darwin (1959) devoted two chapters of *The Origin of Species* to discuss LDD and its implications for species distribution. LDD was defined alternatively as dispersal beyond a certain threshold distance (based on ecological knowledge of the species), or over distances that are substantially longer than those reached by most individuals in the population (Nathan, 2005).

Although LDD has the potential to play a disproportionate role in population demography and genetics, its rarity and unpredictability make it very difficult to quantify in most species (Levin *et al.*, 2003 ; Nathan, 2001, 2005). The study of LDD has therefore long been associated with high complexity and uncertainty (Nathan, 2005). In vertebrates for example, despite the astonishing progress of radiotracking technologies (Kays *et al.*, 2015), the high cost of tracking many individuals (Hebblewhite and Haydon, 2010) combined with the often high mortality rate of dispersing juveniles (Levitis, 2011) and the unpredictability of adult dispersal (Therrien *et al.*, 2014) make LDD studies very difficult to conduct.

Dispersal involves three distinct stages, namely emigration (departure from the initial home range), transience (displacement between the initial and final home ranges) and immigration (settlement on the final home range) (Bowler and Benton, 2005 ; Clobert *et al.*, 2012). Tracking the whole dispersal process is crucial to understand dispersal mechanisms. Indeed, individuals undertaking dispersal go through different behavioural states, influencing

movement metrics such as the timing, daily rate, length, or linearity of movements (Delgado *et al.*, 2009 ; Elliot *et al.*, 2014 ; Ims and Yoccoz, 1997). Life stage may also have an important influence on movement patterns during dispersal (Bekoff, 1977 ; Delgado *et al.*, 2009a ; Orgeret *et al.*, 2019). In vertebrates, because of their lack of experience and a higher propensity of being subordinate, juveniles may for example have more difficulties than adults to settle in a high-quality patch following LDD (Bowler and Benton, 2005 ; Sergio *et al.*, 2007). Consequently, a general trend is that juveniles travel greater distances during natal LDD than adults do during breeding LDD (Cayuela *et al.*, 2020 ; Dale *et al.*, 2005 ; Delgado *et al.*, 2009a ; Greenwood, 1980 ; Kentie *et al.*, 2014 ; Paradis *et al.*, 1998). Timing of emigration may as well change with life stage because of differential drivers of dispersal. For juveniles, the need to outbreed and the competition for space may synchronize emigration dates (Kapota *et al.*, 2016). Specifically, emigration events should peak when individuals become independent and undergo increased sibling or parent-offspring agonistic behaviours (Bekoff, 1977 ; Gese and Mech, 1991 ; Kamler *et al.*, 2004 ; White and Harris, 1994). In contrast, adults may emigrate when the sum of the reproductive value of their offspring surpasses their own reproductive value (Morris, 1982) or when they lose their territory to a competitor, which might happen at different times of the year. Regarding immigration, both juveniles and adults should settle before the start of the breeding season to minimize the costs of skipping a reproduction event or reproducing with a lack of site experience (Marr *et al.*, 2002 ; Part, 1991).

Most studies investigating the influence of life stage on LDD were conducted on birds and fewer of them concern mammals. Dispersal is nonetheless omnipresent in terrestrial mammals and LDD is notably observed in carnivores, which usually travel greater distances than herbivores and omnivores (Sutherland *et al.*, 2000). Canids are especially highly mobile, and records of the longest annual distances travelled by terrestrial mammals are often found within this family group (Joly *et al.*, 2019). Canids also show high variability in dispersal patterns, likely due to differences between species in body size, diet and resource availability (Moehlman, 2019). Notably, despite their small size, Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) show impressive natal and breeding LDD, with trips of thousands of kilometres on land and ice

being reported from tag recoveries (Garrott and Eberhardt, 1987) and satellite telemetry (Fuglei and Tarroux, 2019 ; Lai et al., 2017 ; Pamperin et al., 2008 ; Tarroux et al., 2010). The 3-kg Arctic fox is a key terrestrial predator and facultative scavenger of the tundra showing extensive movements on sea ice (Lai *et al.*, 2015). Genetic studies suggest that circumpolar populations linked by sea ice are one panmictic population (Geffen *et al.*, 2007 ; Norén *et al.*, 2011b, 2017), testifying to the omnipresence of dispersal in this species.

Besides being a prime model for the study of LDD, a better understanding of Arctic fox movements also has practical benefits because the species is a critical vector of the rabies virus and the *Echinococcus* tapeworm, both generating zoonoses and thus important public health concerns (Davidson *et al.*, 2012 ; Gesy *et al.*, 2014 ; Nadin-Davis and Fehlner-Gardiner, 2019 ; Tabel *et al.*, 1974). In addition, climate change is quickly reorganizing the phenology, distribution, and structural characteristics of Arctic sea ice, with effects on Arctic biodiversity needing urgent attention (Hirawake *et al.*, 2021). Concerns have been raised regarding the population connectivity and movements of species such as the Arctic fox that uses sea ice as a traveling platform (Geffen *et al.*, 2007 ; Settele *et al.*, 2014). Understanding the drivers of LDD requires the study of both external (food, competition, habitat, etc.) and internal factors (sex, age, size, etc.). In particular, the respective contributions of juveniles and adults to LDD represent a key knowledge need given that dispersal in general is characterized by much greater participation of juveniles than adults. Yet, as noted by Lai *et al.* (2017), information about movements of juvenile Arctic foxes is largely lacking.

We used data from an exceptional, 13-year satellite tracking study involving 170 Arctic foxes in the Canadian High Arctic, to describe LDD in this species and test hypotheses related to some of its external and internal drivers. Starting with the occurrence and immigration success of LDD events, we predicted (P1a) that the proportion of individuals engaging in LDD should be higher in juveniles than in adults (Kapota *et al.*, 2016), but that juveniles should be less successful than adults at securing a new territory (P1b). Following up with the timing of LDD, we predicted that juveniles should emigrate at the end of summer and thus be rather synchronized (P2a), whereas adults should emigrate at any time and thus without

synchrony (P2b). We also predicted that successful immigrants should settle before the start of the cub rearing period (when pairs need to use a den to give birth and raise young), that is before May (P2c) (Audet *et al.*, 2002). Then, regarding the transient phase, we predicted that juveniles should travel for longer periods of time (P3a) and over greater distances (P3b) than adults, but we had no reason to expect differences between age groups regarding the linearity (P3c) or the daily rate (P3d) of movements (Bascompte and Vilà, 1997). When sample sizes allowed, we tested the effects of sex on the above studied parameters, predicting (P4) no sex effects in this mainly monomorphic and monogamous species (Audet *et al.*, 2002 ; Dobson, 1982 ; Greenwood, 1980 ; Tannerfeldt and Angerbjörn, 1996). Finally, we investigated the orientation of LDD events in juveniles and adults, as well as their respective use of sea ice and land. But without any basis to build robust predictions, this last objective is mostly descriptive and aimed at generating hypotheses for further testing.

1.5 MATERIALS AND METHODS

Study area

We worked in the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W), which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. From 100 to 110 fox dens were monitored annually on our 600-km² study area (Lapierre Poulin *et al.*, 2021). At this site, the Arctic fox is the main tundra predator (Bêty *et al.*, 2002) and its prey base consists mostly in the brown (*Lemmus sibiricus*) and collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*), together with the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) (Gauthier *et al.*, 2011). Bylot Island is surrounded by sea ice from late October to late July (Canadian Ice Service, 2020). It is part of the Canadian Arctic Archipelago which comprises around 36,500 islands separated by many waterways, straits and channels and spread in the Arctic Ocean over 1,900 km from north to south and 2,400 km from east to west (Hund, 2014).

Capture and tracking of individuals

We obtained locations of Arctic foxes between May 2007 and September 2021 by tracking individuals carrying collars equipped with Argos Platform Terminal Transmitters (PTT) (models KiwiSat 202 and 303, Sirtrack Ltd., Hawkes Bay, New Zealand; 95 g–115 g). We collared 148 adults (72 F and 76 M) and 22 juveniles (8 F and 14 M) during 13 summer field seasons in 2007–2019, using capture methods described in Lai *et al.* (2015). Argos PTT transmitted daily from 13:00 or 14:00 to 17:00 UTC with a repetition rate of 60 s. Ten PTTs transmitted every second day from 16 August 2007–31 May 2008 and 12 from 16 May 2009–14 October 2011. We only used the most accurate Argos positions, those with location classes LC3, LC3 and LC1, which respectively correspond to positioning errors having a 68% probability of being < 250 m, < 500 m and < 1500 m (CLS, 2016). Retained locations were then passed through a speed filter implemented in R 3.6.3 (Christin *et al.*, 2015 ; R Development Core Team, 2020) so that any location requiring unrealistic speed values from the previous one was removed. Speed values (7 km/h cruising speed, with possible 12 min acceleration bouts of 10 km/h for locations less than 10 min apart) were based on data obtained from GPS collars in the same fox population (Christin *et al.*, 2015). One location per tracking day was kept, based on the smallest location error. We mapped locations using QGIS 3.10 (QGIS Development Team, 2021).

Characterization of long-distance dispersal events

We first verified that individuals were sedentary at the start of their tracking. For juveniles, we simply ensured that captures occurred in the natal territory. For adults, we applied a 5-km radius buffer around the mean of the first two weeks of locations after capture, and only retained for analysis individuals with $\geq 50\%$ of these locations within this buffer (other individuals were considered transients and removed from analyses). Buffer size was slightly larger than the average radius of an Arctic fox home range on Bylot Island (~ 3.3 km) (Rioux *et al.*, 2017) to accommodate short extraterritorial excursions.

Emigration – Arctic foxes can perform extraterritorial movements as part of their foraging activities (Lai *et al.*, 2017), but these movements include a return to the territory and are thus easily separated from dispersal. In a detailed analysis of movements in the study population (Lai *et al.*, 2017), extraterritorial excursions mainly remained at straight-line distances < 80 km from the territory. In the larger red fox (*Vulpes vulpes*) studied in Scandinavia, individuals dispersing straight-line distances > 60 km represented outliers on the spectrum of dispersal distances (Walton *et al.*, 2018). We therefore considered any extraterritorial movement with no permanent return to the territory and that reached a distance of ≥ 80 km away from the boundary of the buffer as LDD. We identified emigration date as the date of the last location in the initial territorial buffer.

Immigration – The establishment of a new territory following LDD was identified by a final sedentary stage, corresponding to $\geq 50\%$ of locations of an individual remaining in a 5-km radius buffer for ≥ 1 month. The proportion of locations and the size of the radius buffer mirror the criteria used to confirm that individuals were sedentary at capture, and using a 1-month rather than 2-week period to confirm the final sedentary phase allowed us to exclude stop-overs sometimes observed during transience. We identified immigration date as the date of the first location in the final territorial buffer. The LDD was considered complete when the fox established a new territory and incomplete when the tracking stopped during transience because the fox died or the collar failed.

Calculated emigration and immigration dates were confirmed by visualizing dispersal movements using QGIS 3.10 (QGIS Development Team, 2021).

Calculation of long-distance dispersal metrics and statistical analyses

Once emigration and immigration dates (or dates when tracking was interrupted by collar failure or death) were obtained, transience of each individual was quantified by calculating its duration (number of days), straight-line distance (Euclidian distance between initial estimated home range borders and last transient location), minimum distance travelled

(sum of straight-line distances between successive locations obtained from initial estimated home range borders and last transient location), linearity (straight-line distance divided by minimum distance travelled), initial bearing (angle between first transient location and first location located ≥ 50 km from initial estimated home range borders), final bearing (angle between first and last transient location), and minimum average daily movement rate (minimum distance travelled divided by the number of traveling days).

We used Chi-squared tests to compare proportions of occurrence of LDD and immigration between age and sex groups (P1a-b; P4). We assessed visually the distributions of the timing of emigration and immigration (P2a-c). We compared movement metrics across age and sex groups using Student's or Welch's *t*-tests (package stats v.3.6.2 in R), depending on the equality of variances, while a permutation test was performed when normality was not met (P3a-d; P4). We used Rayleigh tests (package circular v.0.4-93 in R) to determine the presence of significant directional angles at the beginning (initial bearing) and at the end (final bearing) of LDD.

1.6 RESULTS

Occurrence and immigration success of long-distance dispersal

Of the 170 collared Arctic foxes, 4 (2 adults, 2 juveniles) had their collar failing within two weeks of capture, 7 adults were transients when captured, and 4 juveniles died in their natal range during the first two months of tracking, thus leaving 155 individuals for further analyses (figure 5, top two rows). Of these, 10 juveniles (1 F, 9 M) undertook natal LDD, and 27 adults (12 F, 15 M) engaged in breeding LDD (figure 5, third row, and figure 6, A1 and B). A larger proportion of juveniles (62.5%) than adults (18.2%) engaged in LDD ($X^2_2 = 22.729$, $p < 0.001$), thus supporting P1a. In addition, interrupted natal dispersal events were suggested in four juveniles (2 F, 2 M) who died shortly after leaving den site but < 80 km away from their natal home range (figure 6 A2). The two remaining juveniles (1 F, 1 M)

established a new home range near their natal one (short-distance dispersal, SDD) (figure 5, third row, figure 6 A2).

Among the foxes undertaking LDD, only three juveniles (3 M) and 10 adults (6 F, 4 M) settled in a new territory (figure 5, fourth row). The proportion of juveniles (30.0%) managing to settle after performing LDD did not differ from that of adults (37.0%) ($X^2_1 < 0.001$; $p = 0.992$), thus contradicting P1b. It is noteworthy that among the individuals engaging in LDD but for which settlement was not recorded, the proportion of cases ending with documented death was very similar for adults and juveniles, at about 58% (figure 5, bottom row).

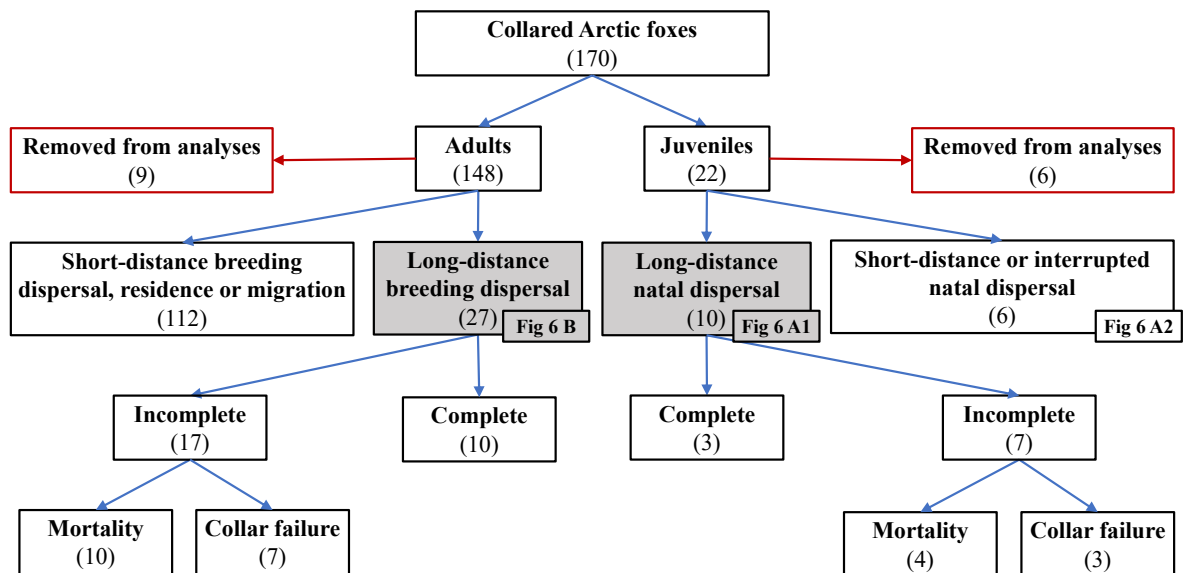


Figure 5 : Fate of 170 Arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters on Bylot Island in 2007-2019 and tracked from 2007-2021. Long-distance dispersal was defined as a movement with no permanent return reaching ≥ 80 km away from the boundary of the estimated home range where they resided when captured.

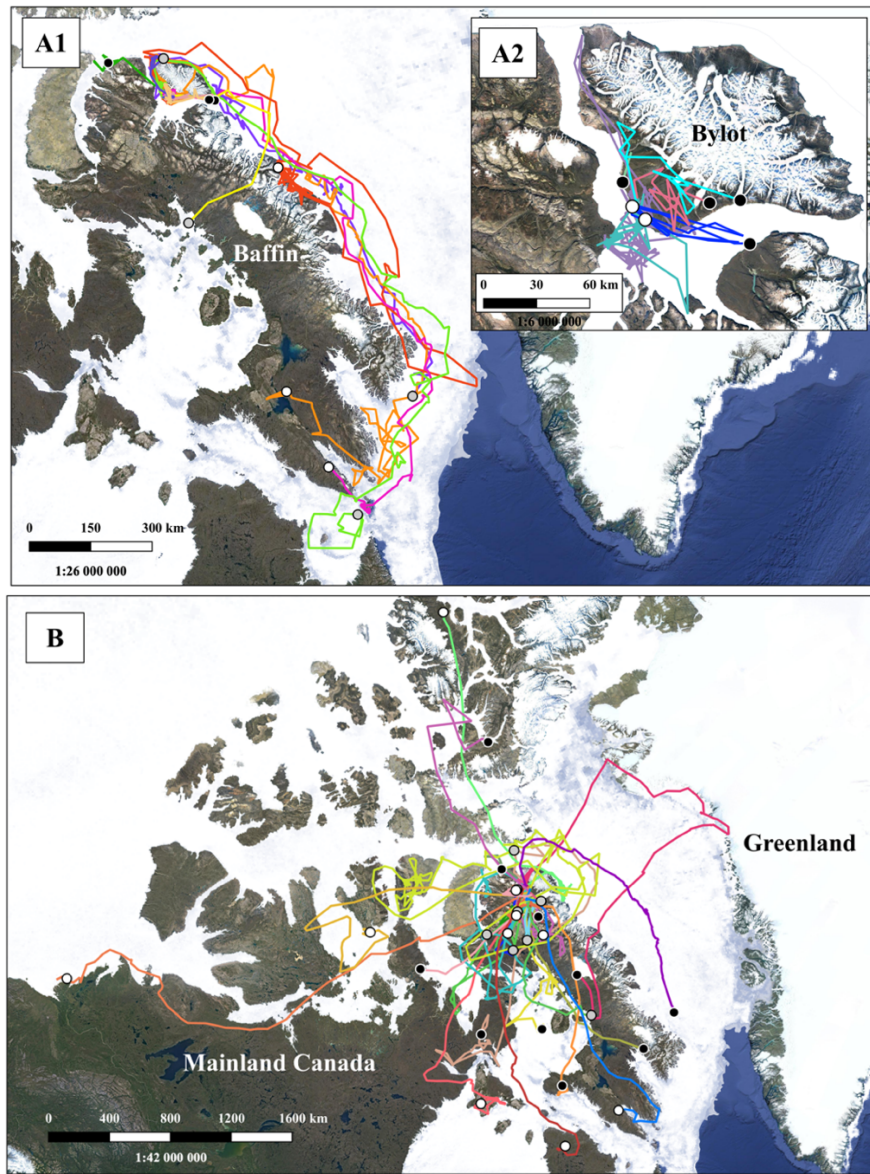


Figure 6 : Long-distance dispersal paths of juveniles (A1; $n = 10$) and adults (B; $n = 27$) from Bylot Island between 2007 and 2021. Paths of interrupted natal dispersal ($n = 4$) and short-distance natal dispersal ($n = 2$) are presented in the inset map (A2). Dots at the end of the paths indicate successful dispersal with immigration (white) or tracking ending during transience by collar failure (gray) or fox death (black). Note that A1 mostly shows Baffin Island, A2 mostly shows Bylot Island (located at the northern tip of Baffin), and B mostly shows the Canadian Arctic Archipelago, located between mainland Canada and Greenland.

Timing of emigration and immigration

Emigration dates of natal LDD were spread from July to October and clearly peaked in August, with no event taking place from November to June (figure 7 A), thus strongly supporting P2a. Emigration dates of breeding LDD occurred from October to April without peaking at any particular time, and no event took place from May to September (figure 7 B), which only partially supported P2b. Hence, distributions of emigration dates differed across age groups.

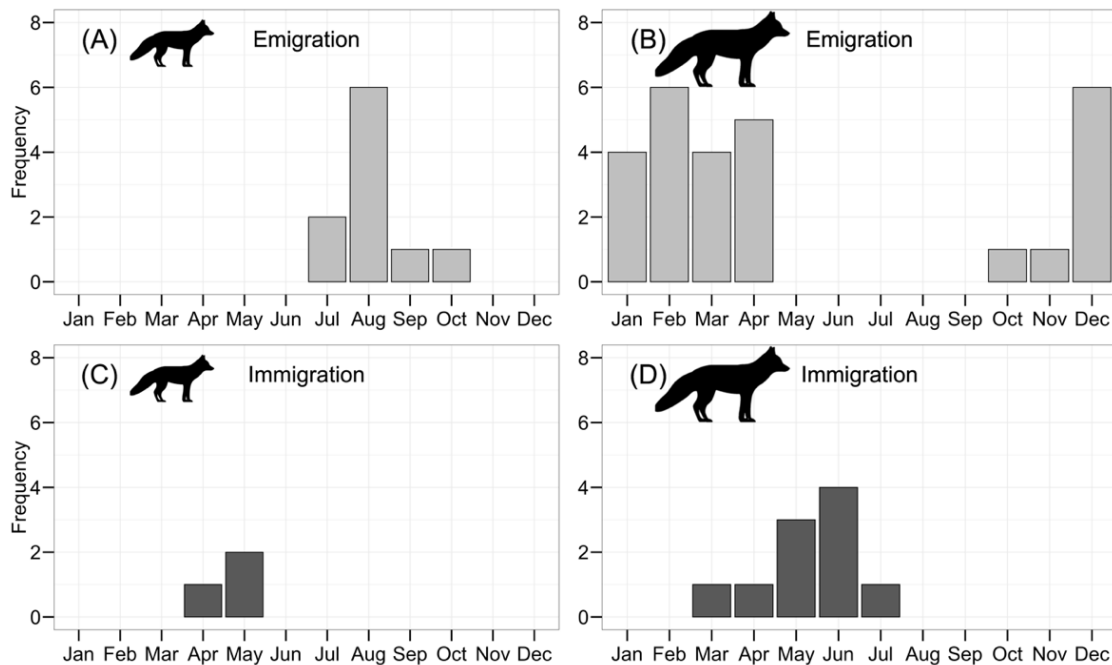


Figure 7 : Timing of emigration (light gray) in juvenile (A; n = 10) and adult (B; n = 27) Arctic foxes, and timing of immigration (dark gray) in juvenile (C; n = 3) and adult (D; n = 10) Arctic foxes undertaking long-distance dispersal after being equipped with Argos Platform Terminal Transmitters on Bylot Island in 2007-2019.

Immigration dates were strongly concentrated in spring (figure 7 C-D). Immigration following natal LDD occurred in April-May (figure 7 C), in low agreement with P2c, although sample size was too small (n=3) to allow robust inference. Immigration following

breeding LDD peaked in May-June (figure 7 D), too late to support P2c. No immigration occurred between August and February. The distribution of immigration dates through time were similar across age groups.

Movement metrics during transience

Juveniles performing LDD mostly travelled along the eastern coast of Baffin Island (figure 6 A1), while none of the adults performing LDD followed such a trajectory (figure 6 B). Adults rather travelled in all directions, some of them reaching Ellesmere Island, Greenland, Quebec, and the Yukon border. The transience stage of LDD lasted significantly longer in juveniles than adults, hence supporting P3a (table 1). This result held true whether only complete LDD or all LDD were considered, and effect sizes were impressive (e.g., ca. 3 months vs ca. 5.5 months on average in adults/all LDD vs. juveniles/all LDD, table 1). The minimum distance travelled during transience was also significantly larger for juveniles than adults when complete LDD were considered (on average 4,804 km vs 1,853 km, table 1), thus supporting P3b. However, differences between age groups in travelled distances lost their statistical significance when all LDD were considered, or when straight-line distances were compared, thus weakening support to P3b. Juveniles clearly travelled in a less linear way than adults during transience (table 1), contradicting P3c. Regarding average movement rate (P3d), the evidence was unclear, with adults traveling faster than juveniles on land when all LDD were considered, but at a similar rate when only complete LDD or when travels on the sea ice were considered (table 1).

Table 1 : Mean ($\pm SE$) and range [*Min - Max*] of movement metrics during the transience stage of long-distance dispersal (LDD) for juvenile and adult Arctic foxes from Bylot Island (Nunavut, Canada). Data from LDD events followed by settlement (complete LDD) are shown separately to allow more meaningful data interpretation. Results of statistical analyses (right columns) compare metrics of natal and breeding LDD. Superscripts indicate statistical significance (*), the use of a permutation test because of the non-normality of the data (1) and reduced sample size (n=26) for adults/All LDD (2).

	Juveniles		Adults		Juveniles vs Adults	
	Complete LDD (n = 3)	All LDD (n = 10)	Complete LDD (n = 10)	All LDD (n = 27)	Complete LDD (n = 13)	All LDD (n = 37)
P3a						
Duration (days)	247.0 (± 27.4) [206 – 299]	167.8 (± 25.0) [45 – 299]	87.6 (± 15.3) [15 – 202]	89.8 (± 16.4) [12 – 376]	$t_{11} = -5.02$ $p < 0.001$ *	$t_{35} = -2.90$ $p = 0.006$ *
P3b						
Straight-line distance (km)	822.3 (± 266.7) [321.8 – 1232.3]	582.7 (± 169.3) [83.8 – 1446.2]	746.0 (± 194.1) [66.3 – 1898.1]	545.5 (± 88.4) [66.3 – 1898.1]	$t_{11} = -0.20$ $p = 0.848$	$t_{35} = 0.21$ $p = 0.840$
P3c						
Minimum distance travelled (km)	4804.0 (± 943.2) [3160.7 – 6428.0]	2470.3 (± 678.5) [398.6 – 6428.0]	1853.5 (± 246.7) [221.5 – 2968.6]	1604.1 (± 241.7) [186.6 – 6137.3]	$t_{11} = -4.52$ $p < 0.001$ *	$t_{35} = -0.86$ $p = 0.394$
P3c						
Linearity	0.20 (± 0.10) [0.07 – 0.39]	0.25 (± 0.04) [0.07 – 0.39]	0.38 (± 0.08) [0.06 – 0.68]	0.40 (± 0.05) [0.03 – 0.88]	$t_{11} = 1.23$ $p = 0.066$	$t_{32.2} = 2.56$ ¹ $p = 0.015$ *
P3d						
Average daily movement rate (km/day)	19.7 (± 3.4) [13.0 – 23.9]	13.0 (± 2.2) [4.6 – 23.9]	23.7 (± 2.7) [6.7 – 36.6]	23.4 (± 2.0) [5.4 – 37.7]	$t_{11} = 0.73$ $p = 0.478$	$t_{35} = 2.98$ $p = 0.005$ *
P3d						
On land ²	15.5 (± 4.4) [6.9 – 21.3]	9.7 (± 1.8) [4.4 – 21.3]	28.2 (± 3.8) [6.0 – 44.4]	27.5 (± 3.2) [2.7 – 80.6]	$t_{11} = 1.72$ $p = 0.114$	$t_{23.9} = 4.18$ ¹ $p < 0.001$ *
On sea ice ²	22.8 (± 2.1) [19.3 – 26.5]	17.7 (± 2.1) [4.8 – 26.5]	20.0 (± 3.5) [5.4 – 37.3]	21.7 (± 2.1) [5.4 – 37.3]	$t_{11} = -0.43$ $p = 0.678$	$t_{26.3} = 1.39$ ¹ $p = 0.177$
Average percentage of locations on sea ice (%)	60.3 (± 5.5) [49.8 – 68.0]	40.1 (± 8.3) [3.1 – 73.0]	38.9 (± 5.6) [5.1 – 62.9]	43.5 (± 4.8) [0.0 – 100.0]	$t_{11} = -1.97$ $p = 0.075$	$t_{35} = 0.37$ $p = 0.718$

Sex effects

In adults, there was no evidence that sex had an influence on the occurrence of breeding LDD (F: 17.9% versus M: 20.8%, $X^2_1 = 0.049$; $p = 0.825$) or the proportion of complete breeding LDD (F: 50.0% versus M: 26.7%, $X^2_1 = 0.72$; $p = 0.397$), thus supporting P4. The metrics shown in table 1 were also tested for sex effects, with no significant differences found (table S1 in supplementary material), again supporting P4. Sex biases (P4) could not be tested for natal LDD given that only one juvenile female undertook LDD.

Direction of travel and use of sea ice during long-distance dispersal

The analysis of travel directions of individuals performing LDD indicated that bearings were generally not uniform (table 2). When considering all LDD, upon departure, juveniles mainly took initial bearings to the northwest or east (figure 8 A), but most settled or ended their course at a final bearing to the southeast (figure 8 C). On the contrary, most departing adults initially headed southward (figure 8 B) and approximately kept that heading until the end of their course (figure 8 D). Results showed a similar trend when only complete LDDs were analysed, although not statistically significant, perhaps due to much reduced sample sizes (Table 2).

Both juveniles and adults generally spent a considerable amount of time on the sea ice during LDD, but the average percentage of time spent on land vs sea ice did not significantly differ across age groups (table 1).

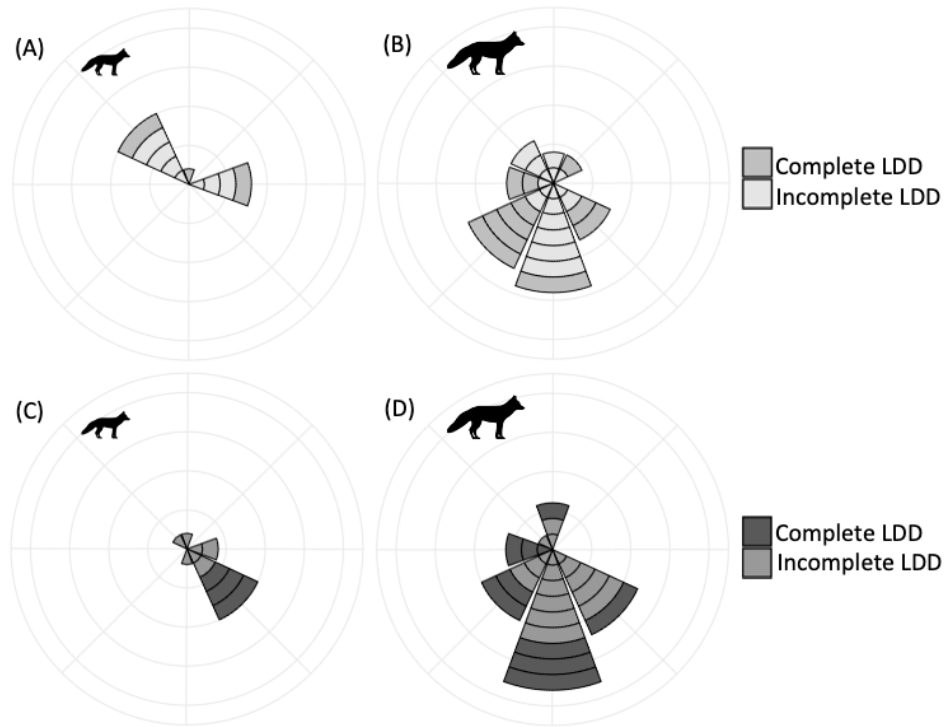


Figure 8 : Initial and final bearings for complete and incomplete LDD undertaken by juvenile (initial: A, final: C, n = 10) and adult (initial: B, final: D, n = 27) Arctic foxes tracked from Bylot Island (Nunavut, Canada).

Table 2 : Mean angle in degrees ($\pm SD$) and mean resultant length obtained following the Rayleigh's test (p value) for the initial and final bearings of juvenile and adult Arctic foxes undertaking long-distance dispersal (LDD) from Bylot Island (Nunavut, Canada). Superscripts (*) indicate if the mean angle is significantly different from randomness

	Juveniles		Adults	
	Complete LDD (n = 3)	All LDD (n = 10)	Complete LDD (n = 10)	All LDD (n = 27)
Initial Bearing	8.3° (± 0.7)	14.8° (± 0.9)	-157.4° (± 0.8)	150.2° (± 1.0)
	0.62 (0.354)	0.56 (0.040) *	0.56 (0.039) *	0.41 (0.009) *
Final Bearing	138.8° (± 0.2)	124.3° (± 0.9)	-139.3° (± 0.9)	-163.7° (± 0.9)
	0.95 (0.052)	0.55 (0.042) *	0.52 (0.063)	0.50 (0.001) *

1.7 DISCUSSION

Our long-term satellite tracking of juvenile and adult Arctic foxes from Bylot Island allowed us to monitor multiple LDD events and test detailed hypotheses about an animal behaviour that is remarkably difficult to study. We first discuss important methodological questions regarding the study of LDD, then evaluate the relevance of our findings regarding Arctic fox ecology, and finally discuss how this study advances our understanding of long-distance dispersal in animals.

The challenges of studying long-distance dispersal

Three fundamental problems regarding the study of LDD are the weak definition of LDD, the narrative and qualitative nature of most LDD reports, and the sensitivity of LDD measures to the scale of methods (Nathan, 2005). A full appreciation of our results requires a good understanding of how we minimized these three problems.

First, we used an absolute distance definition of LDD, specifically dispersal over an 80 km threshold. Absolute distance definitions refer to an ecologically relevant scale, for example the distance over which adults interact and reproduce (Higgins *et al.*, 2003 ; Kinlan *et al.*, 2005 ; Trakhtenbrot *et al.*, 2005). Our choice of threshold was based on *a priori* knowledge of the spatial ecology of the studied population (Lai *et al.*, 2017) and seemed conservative for a 3-kg terrestrial mammal living in small territories, especially given the 60 km threshold that was found to be adequate for red foxes (Walton *et al.*, 2018). An 80 km threshold is also in good line with the spatial scale of LDD in many other organisms (Table 1 in Nathan (2005)), with the notable exception of birds.

Second, biologging is now the preferred method to track wildlife dispersers, particularly carnivores (Davidson *et al.*, 2020 ; Elliot *et al.*, 2014 ; Walton *et al.*, 2018). Our strong investment in satellite tracking (170 individuals receiving 191 collars), combined with the apparently high LDD rate of Arctic foxes, made it possible to quantify many LDD metrics

in the studied population, thus providing substantially more information than from earlier natural history reports often limited to describing extensive movements in this species (Fuglei and Tarroux, 2019 ; Pamperin *et al.*, 2008 ; Tarroux *et al.*, 2010). Our large sample sizes also allowed us to compare some LDD metrics across age and sex classes, although not without statistical limitations.

Third, while the relevance of LDD studies can be limited by their spatial and temporal scales, the global coverage of the Argos satellite constellation (Witt *et al.*, 2010) allowed us to track foxes irrespective of their geographic location, thus removing spatial biases in disperser detection. Furthermore, our study spanned 13 years, thus smoothing interannual variability in LDD rates and distances, and satellite collars had an expected battery life of 14 months, thus covering a full-year cycle. This should have minimized temporal biases in disperser detection, and our results should be rather robust to problems caused by sampling designs with inadequate spatiotemporal scales.

Significance of long-distance dispersal for Arctic fox ecology

As already reported for our study area, a fraction (16.5% on average) of the adult population undertake long-distance dispersal (called nomadism) each year (Fig. 2 in Lai *et al.* 2017 (Lai *et al.*, 2017)). Using an extended dataset (2007-2021), we confirmed that a high proportion of dispersing individuals in the study population were long-distance dispersers. Whereas the prevalence of LDD is difficult to compare across species because of the various ways in which it is defined, the expression of this behavioural trait seems to be exceptionally high in Arctic foxes, at least in areas connected by sea ice. Indeed, several published records of long movements by terrestrial animals come from this species studied in Alaska (Pamperin *et al.*, 2008), Canada (Tarroux *et al.*, 2010) and Svalbard (Fuglei *et al.*, 2019). Given the paucity of studies tracking Arctic foxes and the generally low sample sizes of such studies, the repetition of such records would be unlikely if few individuals performed LDD in each population. But why would LDD be especially prevalent in this small carnivore? A phylogenetic explanation can be ruled out because the two species most closely related to the

Arctic fox, the kit fox (*V. macrotis*) of the desert and the swift fox (*V. velox*) of the shortgrass prairies (Geffen *et al.*, 1992 ; Mercure *et al.*, 1993) do not show high rates of LDD (Ausband and Moehrensclager, 2009 ; Koopman *et al.*, 2000). An ecological explanation is thus more likely and could involve the high heterogeneity in time and space of the Arctic fox food resources, the virtual absence of barriers to its movements during most of the year, and the impressive mobility and endurance of the species in the polar environment (Chesemore, 1968 ; Eberhardt and Hanson, 1978 ; Poulin *et al.*, 2021 ; Wrigley and Hatch, 1976).

The occurrence of LDD was far greater in juveniles than in adults which, follows the general trend observed in most animal species. The highest propensity of juvenile than adult Arctic foxes to disperse was also noticed by Strand *et al.* (2000). Furthermore, following the assumption that adults may avoid the costs of dispersal, it was shown that breeding dispersal was positively correlated with age (Lai *et al.*, 2017). The oldest individuals may be the least fit and have thus more difficulties to defend a territory against competitors.

Immigration success was similar for juveniles and adults, which is surprising since we had expected that the broader experience of adults would have facilitated their establishment in a new territory, as was observed in dispersed swift foxes (Kamler *et al.*, 2004). One hypothesis is that adults undertaking LDD were the oldest and potentially most senescent ones, therefore removing the advantages that experienced adults generally have over juveniles. The overall proportion of immigration success in individuals performing LDD was low for both juveniles and adults (about one third for both age classes), which is coherent with the presence of important costs associated with LDD. The interpretation of our results, however, is limited by our inability to evaluate reproductive success in the new territory secured by dispersers (Cayuela *et al.*, 2018).

As predicted, emigration was seasonal and well synchronised in juveniles, but not in adults. The July-October pattern of emigration observed in juveniles fits data from red and kit foxes (Harris and Trehwella, 1988 ; Koopman *et al.*, 2000), where departures often correspond to an increase in littermate aggressions as juveniles become independent in late summer. Bimodal patterns of emigration have also been observed in canids, where a second

peak was triggered by aggressions from adult competitors during the breeding season (Ballard *et al.*, 1987 ; Gese and Mech, 1991 ; Harrison, 1992 ; Kamler *et al.*, 2004). We did not observe this second peak, perhaps due to reduced sample sizes. The pattern observed in adults, with emigration dates spread from October-April, suggests that emigration behaviours are relaxed during the breeding season, when adults invest in parental care (Garrott *et al.*, 1984 ; Strand *et al.*, 2000) and resource availability is at its highest on Bylot Island (Gauthier *et al.*, 2011). The degraded conditions of travel on sea ice during July-October may also help to explain adult emigration phenology. This sea ice hypothesis fits the more general hypothesis that individuals may actively postpone emigration until environmental conditions optimize dispersal success (Bonte *et al.*, 2012 ; Cote *et al.*, 2017). It is interesting to note, however, that juveniles did emigrate before ice formed in November, and were thus forced to an initial phase of transience that was limited to Bylot Island, resulting in restricted movement patterns.

Immigration phenology appeared similar between age classes, although too few observations allowed statistical testing. It is clear however, that immigration dates were concentrated in May-June (9 of 13 observations), i.e., too late to allow cub rearing in a den and thus contradicting our prediction. We conclude that the probability of immigrants to perform an effective LDD (which includes a successful reproduction event after settlement) was low. The interpretation of this finding is unclear, but could reflect the difficulty to find a new territory for most Arctic foxes performing LDD. This strategy would then represent a very costly behaviour, potentially a spill-over effect generated by intense competition in the source population on Bylot Island. However, those costs could be mitigated if immigrants do secure a territory where they can reproduce the following year.

Of particular interest in this study are the differences in LDD metrics between juveniles and adults during transience, given the paucity of literature on this matter. Minimum distance travelled were extremely high, reaching thousands of kilometers for both juveniles and adults. The largest minimum distances travelled for both age classes reached > 6,000 km, which is well over a recent report of dispersal that was considered one of the longest ever

recorded (3,506 km in 76 days (Fuglei et Tarrow, 2019)). We observed a longer duration of transience in juveniles than adults. This is best explained by their earlier emigration but rather similar immigration dates. Such a longer duration of transience translated into a larger overall distance travelled by juveniles, but not into a larger distance between their source and destination territories. This is to be directly related to their initial phase of transience restricted to Bylot Island because of the absence of sea ice in fall. This restricted movement pattern also explains that juveniles overall travelled in a less linear way and tended to show smaller average daily movement rates than adults. We therefore suggest that the observed differences in transience metrics between juveniles and adults are at least partially due to the habitat characteristics of the study population, namely a large island surrounded by sea ice during a large part (but not all) of the year. Lots of other Arctic fox populations are coastal and depend on sea ice for at least part of their life cycle (Berteaux *et al.*, 2017), so our results now provide many testable hypotheses regarding dispersal patterns in other populations.

All LDD metrics that could be tested for sex effects showed no difference between males and females. Even if dispersal is generally male-biased in mammals, males and females can disperse evenly in monogamous species (Dobson, 1982 ; Greenwood, 1980). This is also supported by earlier works on wolves (Mech, 2020) and Arctic foxes (Hersteinsson, 1984 ; Tannerfeldt and Angerbjörn, 1996).

The strong gene flows detected between Arctic fox subpopulations linked by sea ice (Carmichael *et al.*, 2007 ; Geffen *et al.*, 2007 ; Norén *et al.*, 2011b) demonstrate that individuals use this traveling platform during dispersal. Our finding that, overall, foxes engaging in LDD from Bylot Island spent nearly half of their transience time on sea ice is therefore not surprising. It confirms that the current and anticipated decrease in sea ice extent and duration will inevitably affect Arctic fox movements and genetic structure (Fuglei and Ims, 2008). A more surprising finding, however, is that juveniles and adults used different dispersal routes, juveniles being much more likely than adults to travel on the sea ice adjacent to the east coast of Baffin Island. The interpretation of this result is unclear and more data are needed before this pattern can be generalized. It does suggest, however, when combined

to the different LDD phenology of juveniles and adults, that natal and breeding dispersal might be differentially affected by climate warming as connectivity between arctic land masses is disturbed (Gaston *et al.*, 2012). How this could affect the dynamics of some Arctic fox populations is an open question.

The Arctic fox is the main reservoir and vector of the Arctic rabies virus variant (Mørk and Prestrud, 2004), a zoonotic disease potentially fatal to humans. Little is known, however, about the ecological mechanisms driving where and when epizootics occur in fox populations (Muller-Landau *et al.*, 2003). Our results shed light on this problem in several ways. First, the high proportion of individuals engaging in LDD explains that Arctic foxes can spread efficiently the rabies virus across the Arctic. Second, the scale of observed movements confirms that this species can spread the virus at a continental scale, as suggested by temporal correlations in rabies cases between adjacent areas across northern Canada (Simon *et al.*, 2021). Third, whereas juvenile dispersal is traditionally seen as a main building block for the virus spread, we show that the role of adults should not be underestimated, especially in efforts to model rabies outbreaks (Simon *et al.*, 2019). Finally, genetic analyses suggest that rabies spreads among fox populations via the dispersal of rabid individuals from north to south (Nadin-Davis *et al.*, 2021). This hypothesis is remarkably supported by the general southward orientation of LDD events observed from Bylot Island. The higher tundra productivity in the southern than in the northern Arctic, and the geographical barriers (notably Lancaster Sound) north of Bylot could explain this pattern. Interestingly, although the majority of adults dispersed in a southward direction straight away, several juveniles first headed northward and eastward before re-orienting southward later, perhaps a sign of their inexperience in the landscape. To close, we note that although much less is known about the epizootiology of *Echinococcus multilocularis* than that of the rabies virus, it would be interesting to investigate how our findings help to understand the transmission of this tapeworm which causes fatal liver infection in humans (Henttonen *et al.*, 2001).

Determinants and outcomes of long-distance dispersal in animals

This Arctic fox case study is a significant progress for our understanding of LDD in animals as it reduces the gap between observations and theory. It notably helps to better understand the transience stage of LDD since we could monitor complete paths despite the large efforts required for tracking highly mobile species. Our empirical data allow us to highlight differences from theoretical models, which often assume that individuals disperse themselves from their starting point at a constant rate and in a constant direction (Bunnefeld *et al.*, 2011). The presence of temporary stop-overs, quick returns near the initial area and other direction changes bring interindividual variability that should be considered in the study of transience patterns.

Although the benefits of undertaking LDD might be predictable based on environmental characteristics, not all individuals can afford the costs of such long-distance movements, thus explaining the persistence of different dispersal strategies (Lowe, 2010 ; Stamps *et al.*, 2005) in our system. We confirmed that LDD can be influenced by life-history traits such as age. However, it would be interesting to investigate how other individual characteristics, like body condition and personality, could also influence the probability and metrics of LDD (Bowler and Benton, 2005 ; Clobert *et al.*, 2001 ; Cote and Clobert, 2007).

LDD may represent a high-cost high-gain strategy for individuals, but there could also be population and community level implications (Clobert *et al.*, 2012), such as the rate of spread of an expanding population (Kot *et al.*, 1996 ; Neubert and Caswell, 2000), the connectivity among populations (Kojola *et al.*, 2009), and the spatiotemporal patterns of genetic diversity (Ibrahim *et al.*, 1996). Regarding the latter, unlike SDD where the pure diffusion spread should lead to an increase in genetic differentiation along the expansion range (Hallatschek *et al.*, 2007), LDD has the potential to attenuate genetic differentiation by proceeding in allele exchanges between core and peripheral populations (Fayard *et al.*, 2009). Although this is modulated by the relative frequency of LDD, this has the potential to lead to panmictic populations where genetic variability is low. Our results support the setting up

of this genetic structure and the important connectivity that can result from LDD (Geffen *et al.*, 2007 ; Norén *et al.*, 2011a, 2017).

1.8 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1 : Results of the statistical analyses testing sex effects in movement metrics during the transience stage of adult Arctic foxes undertaking breeding long-distance dispersal from Bylot Island (Nunavut, Canada). Superscripts indicate the use of permutation test because of the non-normality of the data (1) and reduced sample size (n=26) for All events (2).

	Males VS. Females			
	Complete LDD (n = 10)		All LDD (n = 27)	
Duration (days)	$t_8 = -1.29$	$p = 0.233$	$t_{25} = -0.46$	$p = 0.462$
Straight-line distance (km)	$t_8 = -0.61$	$p = 0.562$	$t_{25} = 0.14$	$p = 0.888$
Minimum distance travelled (km)	$t_{3,2} = -0.07^1$	$p = 0.950$	$t_{25} = -0.24$	$p = 0.814$
Linearity	$t_8 = -0.83$	$p = 0.432$	$t_{25} = 0.11$	$p = 0.916$
Average daily movement rate (km/day)	$t_8 = 0.56$	$p = 0.594$	$t_{25} = 1.15$	$p = 0.260$
<i>On land</i>²	$t_8 = 0.66$	$p = 0.528$	$t_{24} = 1.06$	$p = 0.300$
<i>On sea ice</i>²	$t_8 = -0.85$	$p = 0.420$	$t_{24} = 0.86$	$p = 0.397$
Average percentage of locations on sea ice (%)	$t_8 = -0.39$	$p = 0.708$	$t_{25} = 0.881$	$p = 0.387$

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude de la dispersion à longue distance comporte son lot de défis, mais demeure essentielle dans l'avancement de nos connaissances sur les populations et les écosystèmes, considérant les nombreuses implications écologiques et évolutives qui sont reliées à ce type de mouvement (Clobert *et al.*, 2012). Le suivi télémétrique à long terme de la population de renard arctique de l'Île Bylot aura permis de suivre des événements de dispersion natale et adulte à longue distance. Notre objectif principal était d'étudier l'influence du stade de vie sur ce type de dispersion, plus spécifiquement en évaluant (1) l'occurrence d'émigration et le succès d'immigration, (2) la phénologie des dates de départ et d'établissement, (3) les métriques du mouvement lors du transfert, (4) l'influence du sexe et (5) l'orientation et de l'utilisation de la glace de mer. En répondant à ces objectifs spécifiques, nous avons brossé un portrait d'ensemble et avons approfondi nos connaissances sur les mécanismes de la dispersion à longue distance chez un mammifère prédateur très mobile.

CONTRIBUTIONS ORIGINALES DE L'ÉTUDE

La difficulté d'acquérir des données empiriques sur des événements de dispersion à longue distance, et ce lors de ses trois phases, constitue un frein à l'avancement de notre compréhension des mécanismes de ce mouvement. Les défis méthodologiques associés à son étude en milieu naturel sont nombreux (Nathan, 2005). En plus des efforts considérables en temps et en argent, la réalisation d'un suivi télémétrique demande également de faire face à des contraintes écologiques de taille chez la plupart des espèces animales. En effet, le taux de mortalité généralement élevé des individus juvéniles et l'imprévisibilité des événements de dispersion adulte rendent la détection de dispersion à longue distance extrêmement difficile (Levitis, 2011 ; Therrien *et al.*, 2014). Notre étude vient toutefois fournir une base

de données de mouvement exceptionnelle. Bénéficiant d'un suivi à long terme de 13 ans, nous avons pu suivre des évènements de dispersion à longue distance à la fois chez des juvéniles et des adultes, palliant un manque dans la littérature. Nous avons également fourni un exemple concret d'étude empirique ayant défini adéquatement la dispersion à longue distance malgré la définition vague et parfois contradictoire du concept dans la littérature (Nathan, 2005).

En plus de l'aspect méthodologique, cette étude permet de mieux distinguer l'influence du stade de vie sur la dispersion à longue distance. Particulièrement pour les mammifères, peu d'études permettent une comparaison juste entre les groupes d'âge, rendant ainsi difficile de cerner des différences qui sont attribuables à ce trait d'histoire de vie. Nos résultats nous ont d'abord confirmé une tendance largement présente dans la littérature, soit que l'occurrence de la dispersion natale à longue distance est plus élevée que celle des adultes. Nous avons également dressé un portrait des dates d'émigration. Cela nous a permis de voir une différence dans la période et le niveau de synchronisation des départs entre les groupes d'âge, appuyant l'hypothèse que les facteurs menant à une dispersion à longue distance peuvent différer avec le stade de vie (Cote *et al.*, 2017). Plus précisément, nous spéculons que les adultes semblent être en mesure de limiter les coûts associés à ce type de mouvement en reportant leur départ jusqu'à ce que les conditions environnementales soient plus optimales. De plus, malgré une orientation et une proportion similaire des localisations sur la glace de mer entre les juvéniles et les adultes, les patrons géographiques de relocalisation présentaient des tendances différentes entre les deux groupes. Finalement, malgré la plus grande expérience des adultes, il n'y avait pas de différence significative avec les juvéniles dans le succès d'immigration, et les dates d'établissement étaient similaires entre les deux stades de vie. Les mécanismes associés aux différentes phases de la dispersion à longue distance semblent ainsi différer avec le stade d'âge. Notre étude appuie donc l'importance de considérer le stade de vie lors d'études de la dispersion.

Outre les différences reliées au stade de vie, nous avons également soulevé d'autres points singuliers de la dispersion à longue distance, notamment concernant l'occurrence

globale de cet évènement. Bien que cette stratégie de dispersion soit généralement décrite comme extrêmement rare et imprévisible (Nathan, 2005), notre étude nuance cette affirmation. En effet, la prévalence de ces mouvements était relativement élevée dans notre système d'étude. Nous avons proposé des éléments expliquant potentiellement ces grands déplacements, dont l'importante hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources alimentaires, de même que la grande mobilité et endurance de cette espèce. Ainsi, les caractéristiques du paysage à travers lequel l'individu se déplace de même que la biologie de l'espèce pourraient être des déterminants importants de l'occurrence de ces évènements.

Les patrons de déplacements observés dans cette étude présentent également des particularités qui s'éloignent de la théorie. Selon plusieurs modèles théoriques, on devrait s'attendre à ce que l'individu qui se disperse s'éloigne de son site initial de manière constante et directionnelle jusqu'à son établissement sur un nouveau site (Bunnefeld *et al.*, 2011). Dans notre système, les renards arctiques présentaient toutefois des patrons de déplacement beaucoup plus complexes qui incluaient des changements de direction importants ainsi que des établissements temporaires (« *stop-over* »). L'importante variabilité interindividuelle dans les patrons de déplacements et la séparation assez claire entre nos données empiriques et le modèle théorique attendu soulignent l'importance d'intégrer des connaissances acquises en milieu naturel lorsqu'on souhaite modéliser adéquatement ces mouvements.

LIMITES DU PROJET ET PERSPECTIVES

Certaines limites de l'étude méritent d'être soulevées, en commençant par notre impossibilité de confirmer si les évènements de dispersion à longue distance étaient effectifs (c.-à-d., résultaient en une reproduction) ou non. Connaître le succès de reproduction à l'issue de l'immigration est nécessaire pour quantifier adéquatement les coûts et bénéfices de cette stratégie de mouvement. Nous avons obtenu un indice quant à la possibilité que les individus se reproduisent sur leur nouveau territoire en observant la période à laquelle se produisait l'établissement. Toutefois, les mouvements étant de très grandes amplitudes, il demeurerait

impossible de déterminer la présence d'appariement, d'accouplement et de succès reproducteur.

Une deuxième limitation porte sur nos tailles d'échantillon. Malgré le nombre considérable de renards arctiques qui ont été équipés d'un collier, la relative rareté et l'imprévisibilité des dispersions à longue distance, ainsi que la mortalité naturelle et fiabilité variable des colliers ont limité notre taille d'échantillon. Ainsi, les absences de différences significatives entre petits échantillons devraient être interprétées avec précaution. C'était particulièrement le cas lorsque seuls les événements de dispersion complets étaient utilisés pour la comparaison des métriques du mouvement pendant la phase de transfert (3 juvéniles et 10 adultes). Il nous a également été impossible de tester l'influence du sexe pour les juvéniles. Malgré le taux de mortalité élevé chez les juvéniles, il serait pertinent de poursuivre la pose de colliers satellitaires sur ce groupe, avec un effort particulier sur les femelles, afin d'améliorer la taille d'échantillon et d'équilibrer le rapport des sexes.

Le renard arctique est une espèce clé de la toundra et la compréhension de ses mouvements permet de mieux comprendre et modéliser les dynamiques écosystémiques de l'Arctique. Il est définitivement pertinent de poursuivre le suivi télémétrique de la population de renards arctiques à l'Île Bylot en continuant de porter une attention particulière aux dispersions à longue distance. Pour de futures études, davantage de données de mouvements, jumelées à des données environnementales (distribution des ressources alimentaires dans l'espace et le temps, conditions de glace et de neige) et individuelles (condition corporelle, trait de personnalité, âge des adultes), nous permettraient d'approfondir nos connaissances sur les déterminants et implications reliés à cette stratégie de mouvement.

En conclusion, les données présentées dans cette étude vont également permettre de mieux comprendre et modéliser la propagation de zoonoses comme la rage (causée par un virus du genre *Lyssavirus*) et l'échinococcose alvéolaire (causée par le cestode *Echinococcus multilocularis*) qui peuvent causer de sérieux problème en matière de santé publique (Henttonen *et al.*, 2001 ; Simon *et al.*, 2021), et ce particulièrement pour les communautés nordiques. Finalement, dans un contexte où l'Arctique se réchauffe rapidement (Settele *et*

al., 2014 ; Vinnikov *et al.*, 1999), cette étude offre une base de référence précieuse quant à l'amplitude et la fréquence de dispersion à longue distance du renard arctique. Cela permettra de voir dans quelle mesure la fragmentation des glaces de mer va limiter les dispersions à longue distance dans la population étudiée, et par le fait même affecter sa connectivité à l'échelle circumpolaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aars, J. et Ims, R. A. (2000). Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy populations. *The American Naturalist*, 155(2), 252-265. <https://doi.org/10.1086/303317>
- Andreassen, H., Stenseth, N. C. et Ims, R. (2002). Dispersal behaviour and population dynamics of vertebrates. *Symposia of the British Ecological Society*, 42, 237-256.
- Audet, A. M., Robbins, B. et Larivière, S. (2002). Alopex lagopus. *Mammalian Species*, (713), 1-10.
- Ausband, D. et Moehrensclager, A. (2009). Long-range juvenile dispersal and its implication for conservation of reintroduced swift fox *Vulpes velox* populations in the USA and Canada. *Oryx*, 43(01), 73. <https://doi.org/10.1017/S0030605308001622>
- Avgar, T., Street, G. et Fryxell, J. M. (2014). On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*, 92(6), 481-490. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0076>
- Ballard, W. B., Whitman, J. S. et Gardner, C. L. (1987). Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monographs*, (98), 3-54.
- Bascompte, J. et Vilà, C. (1997). Fractals and search paths in mammals. *Landscape Ecology*, 12, 213-221.
- Bekoff, M. (1977). Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. *The American Naturalist*, 111(980), 715-732.
- Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M. et Weyman, G. S. (2005). Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95(2), 69-114. <https://doi.org/10.1079/BER2004350>
- Benard, M. F. et McCauley, S. J. (2008). Integrating across life-history stages: consequences of natal habitat effects on dispersal. *The American Naturalist*, 171(5), 553-567. <https://doi.org/10.1086/587072>
- Berteaux, D. et Boutin, S. (2000). Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology*, 81(5), 1311-1326. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1311:BDIFNA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1311:BDIFNA]2.0.CO;2)

- Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L., Ehrich, D., Eide, N. E., Erlandsson, R., Flagstad, Ø., Fuglei, E., Gilg, O., Goltzman, M., Henttonen, H., Ims, R. A., Killengreen, S. T., Kondratyev, A., Kruchenkova, E., Kruckenberg, H., ... White, P. A. (2017). Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: benefits, opportunities, challenges and recommendations. *Polar Research*, 36, 2. <https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1319602>
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E. et Giroux, J.-F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 88-98. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00581.x>
- Bonnet, X., Naulleau, G. et Shine, R. (1999). The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, 89(1), 39-50.
- Bonte, D., Dyck, H. V., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., ... Travis, J. M. J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87(2), 290-312.
- Bonte, D., Van Belle, S. et Maelfait, J.-P. (2007). Maternal care and reproductive state-dependent mobility determine natal dispersal in a wolf spider. *Animal Behaviour*, 74(1), 63-69.
- Bowler, D. E. et Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(2), 205-225. <https://doi.org/10.1017/s1464793104006645>
- Brown, C. R., Brown, M. B. et Brazeal, K. R. (2008). Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour*, 76(4), 1201-1210. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.028>
- Bunnefeld, N., Börger, L., Moorter, B. van, Rolandsen, C. M., Dettki, H., Solberg, E. J. et Ericsson, G. (2011). A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*, 80(2), 466-476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01776.x>
- Byers, J. A. (2001). Correlated random walk equations of animal dispersal resolved by simulation. *Ecology*, 82(6), 1680-1690.
- Campioni, L., Delgado, M. D. M. et Penteriani, V. (2010). Social status influences microhabitat selection: breeder and floater Eagle Owls *Bubo bubo* use different post sites: social status and behavioural choices. *Ibis*, 152(3), 569-579. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01030.x>

- Canadian Ice Service. (2020). Archives; weekly regional ice charts; eastern Arctic region. <https://iceweb1.cis.ec.gc.ca/Archive/page1.xhtml?lang=en>
- Cant, M. A., Otali, E. et Mwanguhya, F. (2001). Eviction and dispersal in co-operatively breeding banded mongooses (*Mungos mungo*). *Journal of Zoology*, 254(2), 155-162. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000668>
- Carmichael, L. E., Krizan, J., Nagy, J. A., Fuglei, E., Dumond, M., Johnson, D., Veitch, A., Berteaux, D. et Strobeck, C. (2007). Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids. *Molecular Ecology*, 16(16), 3466-3483. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03381.x>
- Cayuela, H., Rougemont, Q., Prunier, J., Moore, J.-S., Clobert, J., Besnard, A. et Bernatchez, L. (2018). Demographic and genetic approaches to study dispersal in wild animal populations: a methodological review. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.14848>
- Cayuela, H., Valenzuela Sánchez, A., Teulier, L., Martinez-Solano, I., Léna, J.-P., Merilä, J., Muths, E., Shine, R., Quay, L., Denoel, M., Clobert, J. et Schmidt, B. (2020). Determinants and consequences of dispersal in vertebrates with complex life cycles: a review of pond-breeding amphibians. *The Quarterly Review of Biology*, 95, 1-36. <https://doi.org/10.1086/707862>
- Chesemore, D. L. (1968). Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 46(6), 1127-1130. <https://doi.org/10.1139/z68-161>
- Christin, S., St-Laurent, M.-H. et Berteaux, D. (2015). Evaluation of Argos telemetry accuracy in the High-Arctic and implications for the estimation of home-range size. *PLOS ONE*, 10(11), e0141999. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141999>
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G. et Bullock, J. M. (2012). *Dispersal ecology and evolution* (1st Edition). Oxford University Press.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A. et Nichols, J. D. (2001). *Dispersal*. Oxford University Press.
- Clobert, J., Galliard, J.-F. L., Cote, J., Meylan, S. et Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12(3), 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>
- CLS. (2016). *Argos User's Manual*. <http://www.argos-system.org/manual/>

- Colwell, R. K. et Naeem, S. (1999). Sexual sorting in hummingbird flower mites (mesostigmata: ascidae). *Animals of the Entomological Society of America*, 92(6), 952-959.
- Conradt, L., Roper, T. J. et Thomas, C. D. (2001). Dispersal behaviour of individuals in metapopulations of two british butterflies. *Oikos*, 95(3), 416-424.
- Cote, J., Bocedi, G., Debeffe, L., Chudzińska, M. E., Weigang, H. C., Dytham, C., Gonzalez, G., Matthysen, E., Travis, J., Baguette, M. et Hewison, A. J. M. (2017). Behavioural synchronization of large-scale animal movements – disperse alone, but migrate together? *Biological Reviews*, 92(3), 1275-1296. <https://doi.org/10.1111/brv.12279>
- Cote, J. et Clobert, J. (2007). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 383-390. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734>
- Cote, J. et Clobert, J. (2010). Risky dispersal: avoiding kin competition despite uncertainty. *Ecology*, 91(5), 1485-1493. <https://doi.org/10.1890/09-0387.1>
- Dale, S., Lunde, A. et Steifetten, Ø. (2005). Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting. *Behavioral Ecology*, 16(1), 20-24. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh129>
- Dalén, L., Kvaløy, K., Linnell, J. D. C., Elmhagen, B., Strand, O., Tannerfeldt, M., Henttonen, H., Fuglei, E., Landa, A. et Angerbjörn, A. (2006). Population structure in a critically endangered arctic fox population: does genetics matter? *Molecular Ecology*, 15(10), 2809-2819. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02983.x>
- Darwin, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. John Murray.
- Davidson, R. K., Romig, T., Jenkins, E., Tryland, M. et Robertson, L. J. (2012). The impact of globalisation on the distribution of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology*, 28(6), 239-247. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2012.03.004>
- Davidson, S. C., Bohrer, G., Gurarie, E., LaPoint, S., Mahoney, P. J., Boelman, N. T., Eitel, J. U. H., Prugh, L. R., Vierling, L. A., Jennewein, J., Grier, E., Couriot, O., Kelly, A. P., Meddens, A. J. H., Oliver, R. Y., Kays, R., Wikelski, M., Aarvak, T., Ackerman, J. T., ... Hebblewhite, M. (2020). Ecological insights from three decades of animal movement tracking across a changing Arctic. *Science*, 370, 712-715.
- Delgado, M. del M., Penteriani, V., Nams, V. O. et Campioni, L. (2009a). Changes of movement patterns from early dispersal to settlement. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(1), 35-43. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0815-5>

- Delgado, M., Penteriani, V. et Nams, V. (2009b). How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case Study with eagle owls *Bubo bubo*. *Ardea*, 97, 7-15. <https://doi.org/10.5253/078.097.0102>
- Dobson, S. (1982). Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30(4), 1183-1192. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80209-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80209-1)
- Eberhardt, L. E. et Hanson, W. C. (1978). Long-distance movements of Arctic foxes tagged in northern Alaska. *The Canadian Field-Naturalist*, 92:4. <https://www.osti.gov/biblio/5927638>
- Elliot, N. B., Cushman, S. A., Loveridge, A. J., Mtare, G. et Macdonald, D. W. (2014). Movements vary according to dispersal stage, group size, and rainfall: the case of the African lion. *Ecology*, 95(10), 2860-2869. <https://doi.org/10.1890/13-1793.1>
- Fayard, J., Klein, E. K. et Lefèvre, F. (2009). Long distance dispersal and the fate of a gene from the colonization front. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(11), 2171-2182. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01832.x>
- Frair, J. L., Merrill, E. H., Allen, J. R. et Boyce, M. S. (2007). Know thy enemy: experience affects elk translocation success in risky landscapes. *Journal of Wildlife Management*, 71(2), 541-554. <https://doi.org/10.2193/2006-141>
- Fuglei, E. et Ims, R. A. (2008). Global warming and effects on the Arctic fox. *Science Progress*, 91(2), 175-191. <https://doi.org/10.3184/003685008X327468>
- Fuglei, E. et Tarroux, A. (2019). Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice. *Polar Research*, 38(3512). <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3512>
- Garrott, R. A. et Eberhardt, L. E. (1987). The arctic fox. Dans M. Novak et J. Baker (dir.), *Wild Furbearer Management and Conservation in North America* (p. 395-406). Ontario Ministry of Natural Resources.
- Garrott, R. A., Eberhardt, L. E. et Hanson, W. C. (1984). Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 62(8), 1636-1640. <https://doi.org/10.1139/z84-237>
- Gaston, A. J., Gavrilov, M. et Eberl, C. (2012). Ice bridging as a dispersal mechanism for Arctic terrestrial vertebrates and the possible consequences of reduced sea ice cover. *Biodiversity*, 13(3-4), 182-190. <https://doi.org/10.1080/14888386.2012.719177>

- Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Tarroux, A., Therrien, J.-F., McKinnon, L., Legagneux, P. et Cadieux, M.-C. (2011). The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, 18(3), 223-235. <https://doi.org/10.2980/18-3-3453>
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A. et Berteaux, D. (2013). Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1624). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0482>
- Geffen, E., Mercure, A., Girman, D. J., Macdonald, D. W. et Wayne, R. K. (1992). Phylogenetic relationships of the fox-like canids: mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome b sequence analyses. *Journal of Zoology*, 228(1), 27-39. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04430.x>
- Geffen, E., Waidyaratne, S., Dalén, L., Angerbjörn, A., Vila, C., Hersteinsson, P., Fuglei, E., White, P. A., Goltsman, M., Kapel, C. M. O. et Wayne, R. K. (2007). delgado. *Molecular Ecology*, 16(20), 4241-4255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03507.x>
- Gese, E. M. et Mech, L. D. (1991). Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989. *Canadian Journal of Zoology*, 69(12), 2946-2955. <https://doi.org/10.1139/z91-415>
- Gesy, K. M., Schurer, J. M., Massolo, A., Liccioli, S., Elkin, B. T., Alisauskas, R. et Jenkins, E. J. (2014). Unexpected diversity of the cestode *Echinococcus multilocularis* in wildlife in Canada. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3(2), 81-87. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.03.002>
- Goltsman, M., Kruchenkova, E. P., Sergeev, S., Johnson, P. J. et Macdonald, D. W. (2005). Effects of food availability on dispersal and cub sex ratio in the Mednyi Arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(2), 198. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0025-8>
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140-1162. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5)
- Greenwood, P. J. et Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 1-21. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>

- Gruyer, N., Gauthier, G. et Berteaux, D. (2008). Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 910-917. <https://doi.org/10.1139/Z08-059>
- Hallatschek, O., Hersen, P., Ramanathan, S. et Nelson, D. R. (2007). Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19926-19930. <https://doi.org/10.1073/pnas.0710150104>
- Hanski, I., Breuker, C. J., Schöps, K., Setchfield, R. et Nieminen, M. (2002). Population history and life history influence the migration rate of female glanville fritillary butterflies. *Oikos*, 98(1), 87-97.
- Hansson, B., Bensch, S. et Hasselquist, D. (2004). Lifetime fitness of short- and long-distance dispersing Great Reed Warblers. *Evolution*, 58(11), 2546-2557. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00883.x>
- Harris, S. et Trehwella, W. J. (1988). An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Journal of Applied Ecology*, 25(2), 409-422. <https://doi.org/10.2307/2403833>
- Harris, S. et White, P. C. (1992). Is reduced affiliative rather than increased agonistic behaviour associated with dispersal in red foxes? *Animal Behaviour*, 44(6), 1085-1089. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80320-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80320-3)
- Harrison, D. J. (1992). Dispersal characteristics of juvenile coyotes in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 56(1), 128. <https://doi.org/10.2307/3808800>
- Hebblewhite, M. et Haydon, D. T. (2010). Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2303-2312. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087>
- Henttonen, H., Fuglei, E., Gower, C. N., Haukisalme, V., Ims, R. A., Niemimaa, J. et Yoccoz, N. G. (2001). *Echinococcus multilocularis* on Svalbard: introduction of an intermediate host has enabled the local life-cycle. *Parasitology*, 123(06). <https://doi.org/10.1017/S0031182001008800>
- Hersteinsson, P. (1984). *The behavioural ecology of the Arctic fox (Alopex lagopus) in Iceland* [PhD Thesis, University of Oxford].
- Higgins, S. I., Nathan, R. et Cain, M. L. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84(8), 1945-1956.

- Hinsley, S. A. (2000). The costs of multiple patch use by birds. *Landscape Ecology*, 15(8), 765-775. <https://doi.org/10.1023/A:1008149403852>
- Hirawake, T., Uchida, M., Abe, H., Alabia, I. D., Hoshino, T., Masumoto, S., Mori, A. S., Nishioka, J., Nishizawa, B., Ooki, A., Takahashi, A., Tanabe, Y., Tojo, M., Tsuji, M., Ueno, H., Waga, H., Watanabe, Y. Y., Yamaguchi, A. et Yamashita, Y. (2021). Response of Arctic biodiversity and ecosystem to environmental changes: Findings from the ArCS project. *Polar Science*, 27, 100533. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2020.100533>
- Hund, A. J. (2014). *Antarctica and the Arctic circle: A geographic encyclopedia of the earth's polar regions [2 volumes]*. ABC-CLIO.
- Ibrahim, K. M., Nichols, R. A. et Hewitt, G. M. (1996). Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, 77(3), 282-291. <https://doi.org/10.1038/hdy.1996.142>
- Ims, R. A. et Yoccoz, N. G. (1997). Studying transfer processes in metapopulations. Dans I. A. Hanski et M. E. Gilpin (dir.), *Metapopulation biology, ecology, genetics and evolution* (p. 512). Academic Press.
- Joly, K., Gurarie, E., Sorum, M. S., Kaczensky, P., Cameron, M. D., Jakes, A. F., Borg, B. L., Nandintsetseg, D., Hopcraft, J. G. C., Buuveibaatar, B., Jones, P. F., Mueller, T., Walzer, C., Olson, K. A., Payne, J. C., Yadamsuren, A. et Hebblewhite, M. (2019). Longest terrestrial migrations and movements around the world. *Scientific Reports*, 9(1), 15333. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51884-5>
- Kamler, J. F., Ballard, W. B., Gese, E. M., Harrison, R. L. et Karki, S. M. (2004). Dispersal characteristics of swift foxes. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12), 1837-1842. <https://doi.org/10.1139/z04-187>
- Kapota, D., Dolev, A., Bino, G., Yosha, D., Guter, A., King, R. et Saltz, D. (2016). Determinants of emigration and their impact on survival during dispersal in fox and jackal populations. *Scientific Reports*, 6(1), 24021. <https://doi.org/10.1038/srep24021>
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W. et Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, 348(6240), aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>
- Keefer, M. L., Peery, C. A. et Heinrich, M. J. (2008). Temperature-mediated en route migration mortality and travel rates of endangered Snake River sockeye salmon. *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1), 136-145. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00267.x>

- Kentie, R., Both, C., Hooijmeijer, J. C. E. W. et Piersma, T. (2014). Age-dependent dispersal and habitat choice in black-tailed godwits *Limosa limosa limosa* across a mosaic of traditional and modern grassland habitats. *Journal of Avian Biology*, *45*, 396-405. <https://doi.org/doi:10.1111/jav.00273>
- Kenward, R. E., Walls, S. S. et Hodder, K. H. (2001). Life path analysis: scaling indicates priming effects of social and habitat factors on dispersal distances. *Journal of Animal Ecology*, *70*(1), 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00464.x>
- Kinlan, B. P., Gaines, S. D. et Lester, S. E. (2005). Propagule dispersal and the scales of marine community process. *Diversity and Distributions*, *11*(2), 139-148. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00158.x>
- Kojola, I., Kaartinen, S., Hakala, A., Heikkinen, S. et Voipio, H.-M. (2009). Dispersal behavior and the connectivity between wolf populations in northern Europe. *Journal of Wildlife Management*, *73*(3), 309-313. <https://doi.org/10.2193/2007-539>
- Koopman, M. E., Cypher, B. L. et Scrivner, J. H. (2000). Dispersal patterns of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammalogy*, *81*(1), 213-222. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0213:DPOSJK>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0213:DPOSJK>2.0.CO;2)
- Kot, M., Lewis, M. A. et van den Driessche, P. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, *77*(7), 2027-2042. <https://doi.org/10.2307/2265698>
- Krkošek, M., Morton, A., Volpe, J. P. et Lewis, M. A. (2009). Sea lice and salmon population dynamics: effects of exposure time for migratory fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1668), 2819-2828. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0317>
- Lai, S., Bêty, J. et Berteaux, D. (2015). Spatio-temporal hotspots of satellite-tracked arctic foxes reveal a large detection range in a mammalian predator. *Movement Ecology*, *3*(1), 37. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0065-2>
- Lai, S., Bêty, J. et Berteaux, D. (2017). Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, *126*(7), 937-947. <https://doi.org/10.5061/dryad.b56d4>
- Lapierre Poulin, F., Fortier, D. et Berteaux, D. (2021). Low vulnerability of Arctic fox dens to climate change-related geohazards on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Arctic Science*, 1-16. <https://doi.org/10.1139/as-2019-0007>
- Larsen, K. W. et Boutin, S. (1994). Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology*, *75*(1), 214-223. <https://doi.org/10.2307/1939395>

- Léna, J.-P., Clobert, J., de Fraipont, M., Lecomte, J. et Guyot, G. (1998). The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behavioral Ecology*, 9(5), 500-507. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.500>
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R. et Chave, J. (2003). The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 575-604.
- Levitis, D. A. (2011). Before senescence: the evolutionary demography of ontogenesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1707), 801-809. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2190>
- Lidicker, W. Z. et Stenseth, N. C. (1992). To disperse or not to disperse: who does it and why? Dans N. C. Stenseth et W. Z. Lidicker (dir.), *Animal dispersal: Small mammals as a model* (p. 21-36). Springer Netherlands.
- Lowe, W. H. (2010). Explaining long-distance dispersal: effects of dispersal distance on survival and growth in a stream salamander. *Ecology*, 91(10), 3008-3015. <https://doi.org/10.1890/09-1458.1>
- Marr, A. B., Keller, L. F. et Arcese, P. (2002). Heterosis and outbreeding depression in descendants of natural immigrants to an inbred populations of song sparrows (*Melospiza melodi*). *Evolution*, 56(1), 131. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2002\)056\[0131:HAODID\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2002)056[0131:HAODID]2.0.CO;2)
- Massemin, S., Maho, Y. L. et Handrich, Y. (2008). Seasonal pattern in age, sex and body condition of Barn Owls *Tyto alba* killed on motorways. *Ibis*, 140(1), 70-75. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04543.x>
- Mathieu, J., Barot, S., Blouin, M., Caro, G., Decaëns, T., Dubs, F., Dupont, L., Jouquet, P. et Nai, P. (2010). Habitat quality, conspecific density, and habitat pre-use affect the dispersal behaviour of two earthworm species, *Aporrectodea icterica* and *Dendrobaena veneta*, in a mesocosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2), 203-209. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.018>
- Matthysen, E., Van Overveld, T., Van de Castele, T. et Adriaensen, F. (2010). Family movements before independence influence natal dispersal in a territorial songbird. *Oecologia*, 162(3), 591-597.
- Mcintosh, A. R., Peckarsky, B. L. et Taylor, B. W. (2002). The influence of predatory fish on mayfly drift: extrapolating from experiments to nature: influence of predatory fish on mayfly drift. *Freshwater Biology*, 47(8), 1497-1513. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00889.x>

- McPeck, M. A. et Holt, R. D. (1992). The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *The American Naturalist*, 140(6), 1010-1027. <https://doi.org/10.1086/285453>
- Mech, L. D. (2020). Unexplained patterns of grey wolf *Canis lupus* natal dispersal. *Mammal Review*, 50(3), 314-323. <https://doi.org/10.1111/mam.12198>
- Mellows, A., Barnett, R., Dalén, L., Sandoval-Castellanos, E., Linderholm, A., McGovern, T. H., Church, M. J. et Larson, G. (2012). The impact of past climate change on genetic variation and population connectivity in the Icelandic arctic fox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1747), 4568-4573. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1796>
- Mercure, A., Ralls, K., Koepfli, K. P. et Wayne, R. K. (1993). Genetic subdivisions among small canids: mitochondrial DNA variation of swift, kit, and arctic foxes. *Evolution*, 47(5), 1313-1328. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02157.x>
- Moehlman, P. D. (2019). Intraspecific variation in canid social systems. Dans *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (p. 143-163). Cornell University Press.
- Mørk, T. et Prestrud, P. (2004). Arctic rabies – A review. *Acta Veterinaria Scandinavica*, 45(1), 1. <https://doi.org/10.1186/1751-0147-45-1>
- Morris, D. W. (1982). Age-specific dispersal strategies in iteroparous species: who leaves when? *Evolutionary Theory*, 6(2), 53-65.
- Mueller, T. et Fagan, W. F. (2008). Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, 117(5), 654-664. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16291.x>
- Muller-Landau, H. C., Levin, S. A. et Keymer, J. E. (2003). Theoretical perspectives on evolution of long-distance dispersal and the example of specialized pests. *Ecology*, 84(8), 1957-1967. <https://doi.org/10.1890/01-0617>
- Murray, J. D., Stanley, E. A. et Brown, D. L. (1986). On the spatial spread of rabies among foxes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 229, 111-150. <https://doi.org/10.1098/rspb.1986.0078>
- Nadin-Davis, S. A., Falardeau, E., Flynn, A., Whitney, H. et Marshall, H. D. (2021). Relationships between fox populations and rabies virus spread in northern Canada. *PLOS ONE*, 16(2), e0246508. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246508>

- Nadin-Davis, S. A. et Fehlner-Gardiner, C. (2019). Origins of the arctic fox variant rabies viruses responsible for recent cases of the disease in southern Ontario. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 13(9), e0007699. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0007699>
- Nathan, R. (2001). The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(9), 481-483. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02272-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02272-8)
- Nathan, R. (2005). Long-distance dispersal research: building a network of yellow brick roads. *Diversity and Distributions*, 11(2), 125-130. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00159.x>
- Neubert, M. G. et Caswell, H. (2000). Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, 81(6), 1613-1628. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1613:DADCAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1613:DADCAS]2.0.CO;2)
- Norén, K., Carmichael, L., Dalén, L., Hersteinsson, P., Samelius, G., Fuglei, E., Kapel, C. M. O., Menyushina, I., Strobeck, C. et Angerbjörn, A. (2011a). Arctic fox *Vulpes lagopus* population structure: circumpolar patterns and processes. *Oikos*, 120(6), 873-885. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18766.x>
- Norén, K., Carmichael, L., Dalén, L., Hersteinsson, P., Samelius, G., Fuglei, E., Kapel, C. M. O., Menyushina, I., Strobeck, C. et Angerbjörn, A. (2011b). Arctic fox *Vulpes lagopus* population structure: circumpolar patterns and processes. *Oikos*, 120(6), 873-885. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18766.x>
- Norén, K., Dalén, L., Flagstad, Ø., Berteaux, D., Wallén, J. et Angerbjörn, A. (2017). Evolution, ecology and conservation—revisiting three decades of Arctic fox population genetic research. *Polar Research*, 36, 4. <https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1325135>
- Orgeret, F., Péron, C., Enstipp, M. R., Delord, K., Weimerskirch, H. et Bost, C. A. (2019). Exploration during early life: distribution, habitat and orientation preferences in juvenile king penguins. *Movement Ecology*, 7(29). <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0175-3>
- Ousterhout, B. H. et Semlitsch, R. D. (2018). Effects of conditionally expressed phenotypes and environment on amphibian dispersal in nature. *Oikos*, 127(8), 1142-1151. <https://doi.org/10.1111/oik.05276>
- Packer, C. (1979). Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 27, 1-36. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90126-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90126-X)

- Pamperin, N. J., Follmann, E. H. et Person, B. T. (2008). Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology*, 31(11), 1421. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0481-5>
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J. et Gregory, R. D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, 67(4), 518-536. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00215.x>
- Parejo, D., White, J. et Danchin, E. (2007). Settlement decisions in blue tits: difference in the use of social information according to age and individual success. *Naturwissenschaften*, 94(9), 749-757. <https://doi.org/10.1007/s00114-007-0253-z>
- Part, T. (1991). Philopatry pays: a comparison between collared flycatcher sisters. *The American Naturalist*, 138(3), 790-796.
- Pérez-Tris, J. et Bensch, S. (2005). Dispersal increases local transmission of avian malarial parasites. *Ecology Letters*, 8(8), 838-845. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00788.x>
- Poulin, M., Clermont, J. et Berteaux, D. (2021). Extensive daily movement rates measured in territorial arctic foxes. *Ecology and Evolution*, 11(6), 2503-2514. <https://doi.org/10.1002/ece3.7165>
- Primack, R. et Sher, A. (2016). *An introduction to conservation biology* (2nd Edition). Sinauer Associates, Inc.
- Pusey, A. E. (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(10), 295-299. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90081-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90081-4)
- QGIS Development Team. (2021). *Geographic Information System API Documentation* (version QGIS3.10). Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Development Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical.
- Rioux, M.-J., Lai, S., Casajus, N., Bêty, J. et Berteaux, D. (2017). Winter home range fidelity and extraterritorial movements of Arctic fox pairs in the Canadian High Arctic. *Polar Research*, 36, 11. <https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1316930>
- Schneider, C., Dover, J. et Fry, G. L. A. (2003). Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area: Movement of two grassland butterflies. *Ecological Entomology*, 28(2), 219-227. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00494.x>

- Schwartz, M. K., Mills, L. S., McKelvey, K. S., Ruggiero, L. F. et Allendorf, F. W. (2002). DNA reveals high dispersal synchronizing the population dynamics of Canada lynx. *Nature*, 415(6871), 520-522. <https://doi.org/10.1038/415520a>
- Sergio, F., Blas, J., Forero, M. G., Donázar, J. A. et Hiraldo, F. (2007). Sequential settlement and site dependence in a migratory raptor. *Behavioral Ecology*, 18(5), 811-821. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm052>
- Settele, J., Scholes, R., Betts, R., Bunn, S. E., Leadley, P., Nepstad, D., Overpeck, J. T. et Taboada, M. A. (2014). Terrestrial and inland water systems. Dans *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: global and sectoral aspects. contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel of climate change* (Cambridge University Press, p. 271-359).
- Simon, A., Beauchamp, G., Bélanger, D., Bouchard, C., Fehlner-Gardiner, C., Lecomte, N., Rees, E. et Leighton, P. A. (2021). Ecology of Arctic rabies: 60 years of disease surveillance in the warming climate of northern Canada. *Zoonoses and Public Health*, 68(6), 601-608. <https://doi.org/10.1111/zph.12848>
- Simon, A., Tardy, O., Hurford, A., Lecomte, N., Bélanger, D. et Leighton, P. (2019). Dynamics and persistence of rabies in the Arctic. *Polar Research*. <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3366>
- Sloggett, J. T. et Weisser, W. W. (2002). Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oikos*, 98(2), 323-333.
- Sorci, G., Massot, M. et Clobert, J. (1994). Maternal parasite load increases sprint speed and philopatry in female offspring of the common lizard. *The American Naturalist*, 144(1), 153-164. <https://doi.org/10.1086/285666>
- Soulsburry, C. D., Baker, P. J., Iossa, D. et Harris, S. (2008). Fitness costs of dispersal in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(8), 1289-1298.
- Stamps, J. A., Buechner, M. et Krishnan, V. V. (1987). The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *The American Naturalist*, 129(4), 533-552. <https://doi.org/10.1086/284656>
- Stamps, J. A., Krishnan, V. V. et Reid, M. L. (2005). Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecological Society of America*, 86(2), 510-518.
- Strand, O., Landa, A., Linnell, J. D. C., Zimmermann, B. et Skogland, T. (2000). Social organisation and parental behavior in the arctic fox. *Journal of Mammalogy*, 81(1), 11. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0223:SOAPBI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0223:SOAPBI>2.0.CO;2)

- Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K. et Lertzman, K. P. (2000). Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology*, 4(1). <https://www.jstor.org/stable/26271738>
- Tabel, H., Webster, W. A. et Casey, C. A. (1974). History and epizootiology of rabies in Canada. *The Canadian Veterinary Journal*, 15(10), 271-281.
- Tannerfeldt, M. et Angerbjörn, A. (1996). Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the Arctic fox. *Ecography*, 19(3), 209-220.
- Tarroux, A., Berteaux, D. et Bêty, J. (2010). Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology*, 33(8), 1021-1026. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0780-5>
- Teitelbaum, C. S. et Mueller, T. (2019). Beyond migration: causes and consequences of nomadic animal movements. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(6), 569-581. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.02.005>
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Pinaud, D. et Bêty, J. (2014). Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: a specialized predator exploiting a pulsed resource. *Journal of Avian Biology*, 45(6), 536-544. <https://doi.org/10.1111/jav.00426>
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. et Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173-181.
- Travis, J. M. J. et French, D. R. (2000). Dispersal functions and spatial models: expanding our dispersal toolbox. *Ecology Letters*, 3(3), 163-165. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00141.x>
- Vinnikov, K. Y., Robock, A., Stouffer, R. J., Walsh, J. E., Parkinson, C. L., Cavalieri, D. J., Mitchell, J. F. B., Garrett, D. et Zakharov, V. F. (1999). Global warming and northern hemisphere sea ice extent. *Science*, 286(5446), 1934-1937. <https://doi.org/10.1126/science.286.5446.1934>
- Walton, Z., Samelius, G., Odden, M. et Willebrand, T. (2018). Long-distance dispersal in red foxes *Vulpes vulpes* revealed by GPS tracking. *European Journal of Wildlife Research*, 64(64).
- Waser, P. M. et Jones, T. (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 58(3), 355-390.

- White, P. C. L. et Harris, S. (1994). Encounters between red foxes (*Vulpes vulpes*): implications for territory maintenance, social cohesion and dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 63(2), 315-327. <https://doi.org/10.2307/5550>
- Winters, J. B. et Waser, P. M. (2003). Gene dispersal and outbreeding in a philopatric mammal. *Molecular Ecology*, 12(8), 2251-2259. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01896.x>
- Witt, M. J., Åkesson, S., Broderick, A. C., Coyne, M. S., Ellick, J., Formia, A., Hays, G. C., Luschi, P., Stroud, S. et Godley, B. J. (2010). Assessing accuracy and utility of satellite-tracking data using Argos-linked Fastloc-GPS. *Animal Behaviour*, 80(3), 571-581. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.05.022>
- Wrigley, R. E. et Hatch, D. R. (1976). Arctic fox migrations in Manitoba. *Arctic*, 29, 147-158.
- Zollner, P. A. et Lima, S. L. (1999). Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80(3), 1019-1030. <https://doi.org/10.2307/177035>

