



Université du Québec
à Rimouski

**SÉLECTION SAISONNIÈRE DE L'HABITAT CHEZ LE
LIÈVRE ARCTIQUE (LEPUS ARCTICUS) DANS LE
DÉSERT POLAIRE DE L'ÎLE D'ELLESMERE**

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

© LUDOVIC LANDRY-DUCHARME

Décembre 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, professeur, Université du Québec à Rimouski

Daniel Fortin, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 15 août 2022

Dépôt final le 22 décembre 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.

REMERCIEMENTS

Entreprendre et compléter une maîtrise dans un environnement complètement nouveau, avec une expérience minimale en recherche, et pour couronner le tout en pleine pandémie de COVID-19, s'est avéré ne pas être une mince affaire. Tout cela aurait été impossible sans l'appui de plusieurs personnes dont je tiens à souligner l'apport inestimable.

Merci d'abord à mon directeur, Dominique, pour avoir vu mon potentiel et m'avoir fait confiance dès le début. Pour ton précieux encadrement tout au long de ce projet allant d'incertitudes en déconfitures, de plans B à C, puis D, et m'avoir encouragé à toujours garder le cap. Pour ta patience et tes conseils lors de la relecture de mes textes sans queue ni tête. Finalement, d'avoir pu m'offrir une expérience de terrain, pinacle de cette aventure académique. Merci particulier aussi à Sandra. Que ce soit dans les analyses ou la rédaction, ton expertise m'a permis d'éviter bien des écueils. Merci également à tous et toutes mes collègues de labo et camarades, pour le partage de vos multiples expériences et conseils, mais aussi pour les moments en-dehors du labo, à discuter, patiner, rire, voire chanter et danser.

Une grande part de ma reconnaissance revient à ma famille, à commencer par mes parents, Esther et Marie, pour m'avoir donné le goût de la science et pour votre appui inconditionnel tout au long de mon parcours jusqu'à aujourd'hui. Merci à mon amoureuse, Fanny, qui à travers tes propres études trouve le temps de vivre avec moi mes hauts comme mes bas. Et finalement Nymeria, ma compagne du quotidien en ces temps de confinement, qui me recentre lorsque je me dissipe, qui me fait prendre du recul lorsque je m'enfoncé.

Finalement, je veux remercier les organismes subventionnaires qui ont financièrement contribué à ce projet de recherche, dont le Conseil de recherche en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG) et le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT).

RÉSUMÉ

La sélection d'habitat est un processus hiérarchique, les patrons observés à grande échelle pouvant révéler des facteurs ayant un impact prépondérant sur la valeur adaptative d'un animal. Parmi les mammifères terrestres, la sélection d'habitat et en particulier son lien avec le mouvement animal sont largement étudiés chez les grands herbivores. Toutefois, les connaissances sont beaucoup moins avancées chez les plus petits mammifères. Nous avons évalué la sélection saisonnière de l'habitat à l'échelle régionale chez 25 lièvres arctiques munis de colliers satellitaires Argos appartenant à une population potentiellement migratrice sur l'île d'Ellesmere (Nunavut, Canada). Les individus étudiés se sont déplacés en automne d'une centaine de kilomètres entre leurs aires de résidence estivale et hivernale. En été, les lièvres ont établi leur domaine vital dans des milieux de plus faible altitude relativement à la disponibilité régionale, tandis qu'en hiver, ils ont sélectionné des milieux marqués par une végétation plus riche, une altitude plus élevée et des pentes plus fortes. Durant la délocalisation automnale, les déplacements des lièvres comportaient des haltes. Celles-ci étaient effectuées soit dans des zones à la fois élevées et fortement végétalisées, soit dans des zones de faible altitude peu végétalisées. Les haltes étaient également caractérisées par une abondance de végétation plus hétérogène et un relief moins accidenté par rapport aux endroits traversés durant les déplacements. Les variations saisonnières dans la sélection des caractéristiques environnementales suggèrent un compromis entre l'acquisition des ressources alimentaires et le risque de prédation dont l'issue est influencée par la saisonnalité. L'hétérogénéité à grande échelle du paysage sur l'île d'Ellesmere et les variations saisonnières des patrons de sélection pourraient ainsi être à l'origine des mouvements automnaux observés, lesquels sont d'une ampleur sans précédent chez les lagomorphes. En plus d'approfondir la compréhension de la sélection d'habitat chez le lièvre arctique, cette étude démontre le potentiel de cette espèce écologiquement et phylogéniquement distincte des modèles animaux traditionnellement employés pour approfondir les théories relatives à l'écologie du mouvement et l'utilisation de l'espace chez les mammifères herbivores terrestres.

Mots clés : Haut-Arctique • Désert polaire • Parc national Quttinirpaaq • Île d'Ellesmere • *Lepus arcticus* • Écologie du mouvement • Écologie des haltes migratoires • Végétation • Topographie

ABSTRACT

The hierarchical nature of habitat selection suggests that environmental features selected at coarse scales reveal fundamental factors affecting animal fitness, which can lead to large-scale movement responses. A concrete example is that of the long-distance seasonal migrations. We analyzed seasonal habitat selection at the regional scale of 25 satellite-tracked Arctic hares belonging to a potentially migratory population on Ellesmere Island (Nunavut, Canada). In summer, hares selected low elevation areas to establish their home ranges, while in winter they selected areas marked by a higher vegetation biomass, higher elevation, and steeper slopes than available. During their ca. 100 km fall relocation between summer and winter grounds, movement behavior of hares could be differentiated between stopover and traveling states. Stopover locations had different vegetation biomass and elevation features, higher vegetation heterogeneity and lower rugosity compared to habitats crossed when traveling. The selected combination of environmental features thus varied across seasons and behavioral states, in a way consistent with our predictions based on the seasonal food and safety needs of hares. These results shed light on the likely determinants of long-distance movements in the only lagomorph population so far known to switch in the fall between distant seasonal grounds. In addition to considerably improving our understanding of habitat selection in Arctic hares, this study demonstrates the potential of this small mammal, ecologically and phylogenetically distinct from animal models traditionally employed in this field of study, to test theory on the movement ecology and habitat selection of terrestrial mammalian herbivores.

Keywords: High Arctic • Polar desert • Quttinirpaaq National Park • Ellesmere Island • *Lepus arcticus* • Movement ecology • Stopover ecology • Vegetation • Topography

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 LES RESSOURCES ALIMENTAIRES ET LES REFUGES DÉTERMINENT LA SÉLECTION SAISONNIÈRE DE L’HABITAT CHEZ UNE POPULATION POTENTIELLEMENT MIGRATRICE DE LIÈVRES ARCTIQUES.....	20
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	20
1.2 FOOD AND SAFETY DRIVE SEASONAL HABITAT SELECTION IN A POTENTIALLY MIGRATORY POPULATION OF ARCTIC HARES.....	22
1.3 ABSTRACT.....	23
1.4 KEY WORDS.....	24
1.5 INTRODUCTION.....	25
1.6 MATERIALS AND METHODS.....	29
1.6.1 Study area.....	29
1.6.2 Capture and tracking of hares.....	31
1.6.3 Environmental variables.....	32
1.6.4 Habitat selection during residency.....	33
1.6.5 Habitat selection during relocation.....	35
1.7 RESULTS.....	38
1.7.1 Habitat selection during residency.....	38
1.7.2 Habitat selection during relocation.....	39

1.8	DISCUSSION.....	40
1.8.1	Home range size.....	41
1.8.2	Seasonal habitat selection.....	42
1.8.3	Movement strategies in long-distance migrations.....	45
1.8.4	Conclusion.....	47
1.9	ACKNOWLEDGEMENTS.....	48
1.10	DECLARATIONS.....	48
1.10.1	Funding.....	48
1.10.2	Conflicts of interest.....	48
1.10.3	Ethics approval.....	48
1.10.4	Consent to participate.....	49
1.10.5	Consent for publication.....	49
1.10.6	Availability of data and material.....	49
1.10.7	Code availability.....	49
1.10.8	Authors' contributions.....	49
1.11	REFERENCES.....	50
1.12	TABLES.....	66
1.13	FIGURE LEGENDS.....	73
1.14	FIGURES.....	75
1.15	ELECTRONIC SUPPLEMENTAL MATERIAL.....	79
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	92
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	101

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

Table 1. Environmental variables used to analyze Arctic hare seasonal habitat selection on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada) in 2019-2020.....	66
Table 2. Comparison of the best models ($\Delta AICc < 2$), the full model, and the null model in an analysis of regional-scale habitat selection of Arctic hares tracked on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada) during summer 2019.....	68
Table 3. Comparison of the best models ($\Delta AICc < 2$), the full model, and the null model in an analysis of regional-scale habitat selection of Arctic hares tracked on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada) during winter 2019-2020.....	70
Table 4. Comparison of the best models ($\Delta AICc < 2$), the full model, and the null model in a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).....	70
Table S1. Mean, standard deviation (SD), 95% range, minimum (Min) and maximum (Max) values of continuous environmental variables, and proportion of the landscape covered by each level of the qualitative variable (aspect), used to characterize summer and winter availability areas considered in the analyses of summer and winter habitat selection in Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).....	80
Table S2. Median, mean and standard deviation (SD) of environmental variables selected to analyze summer and winter habitat selection in used (true) and available (random) home ranges of Arctic hares studied at the regional scale on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).....	82
Table S3. Median, mean and standard deviation (SD) of environmental variables used in a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).....	84

Table S4. Identification code (ID), sex (F = female, M = male), and number of Argos filtered locations for 18 Arctic hares included in summer 2019 or winter 2019-2020 regional-scale habitat selection analyses on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). 85

Table S5. Identification code (ID), sex (F = female, M = male), number of Argos filtered locations used in a hidden Markov model, and number (percentage) of locations identified as stopover or traveling locations, for 21 Arctic hares tracked during their fall 2019 relocation on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). 87

Table S6. Coefficient estimate (β), standard error (SE) and 95% confidence interval (95% CI) of variables (including an interaction) retained by the best-fitting model in a latent selection difference analysis of travelling (0) and stopover (1) buffered locations during the 2019 fall relocation of Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). 89

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

- Figure 1.** L’analogie entre les échelles spatiale et temporelle se reflète dans la structure hiérarchique de la sélection d’habitat. 8
- Figure 2.** Lièvres arctiques aux aguets pendant une période d’alimentation vers la fin du mois de juin 2019 dans le désert polaire d’Alert, sur l’île Ellesmere au Nunavut (Canada). 14
- Figure 3.** Exemple de milieu humide tel présent en été dans le bassin du lac Hazen (île d’Ellesmere, Nunavut, Canada). 16

Chapitre 1

- Figure 1.** Location of the study area on Ellesmere Island (Nunavut, Canada). Insert shows part of the Canadian Arctic Archipelago, with the study area (dark grey) being enlarged on the right. 75
- Figure 2.** Representation of variables included in the best model of regional-scale habitat selection analyses for an Arctic hare population studied in summer (a) and winter (b-d) on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). 76
- Figure 3.** Odds ratio and 95% confidence interval of variables included in the best model of a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada), with stopover state as outcome. 77
- Figure 4.** Representation of the interaction between mean SAVI and mean elevation in a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). 78
- Figure S1.** Proportions of Argos isotropic error classes (1 = 1,500 m; 2 = 500 m; 3 = 250 m; A = no error estimation) for each behavioral state (travel (0) and stopover (1)) associated with locations recorded during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). 90

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La distribution spatiotemporelle des ressources constitue un enjeu crucial pour les organismes, particulièrement dans les environnements pauvres et très hétérogènes dans l'espace et dans le temps (Abrahms et al., 2021). Le mouvement joue ainsi un rôle clé dans l'aptitude des espèces animales à persister dans ces milieux, en permettant une réponse comportementale plastique et rapide aux variations des conditions environnementales. Les décisions menant au mouvement animal sont dictées par la préférence pour des environnements maximisant leur valeur adaptative, et l'évitement des milieux ayant un impact négatif sur celle-ci (Avgar et al., 2013). Aux plus larges échelles spatiale et temporelle, les stratégies de mouvement telles que la migration ou le nomadisme peuvent ainsi apparaître lorsque l'exploitation séquentielle d'environnements spatialement distincts engendre des bénéfices supérieurs à ceux de la sédentarité (Alerstam et al., 2003; Teitelbaum & Mueller, 2019). Au-delà de l'analyse des patrons de mouvement dans l'espace géographique, il est donc nécessaire, pour bien cerner les motifs et mécanismes menant aux décisions de mouvement, d'approcher la question selon la perspective de l'espace environnemental, qui correspond souvent mieux à la façon dont l'animal perçoit le milieu qui l'entoure. Cette approche correspond au vaste thème de l'écologie qu'est la sélection d'habitat.

Une lacune importante de la recherche en écologie spatiale des mammifères terrestres est le fort biais envers certains groupes taxonomiques (Gnanadesikan et al., 2017). La majorité des travaux se concentre en effet sur les grands herbivores, notamment les ongulés. Toutefois, les connaissances sont beaucoup moins avancées chez les mammifères de taille généralement plus modeste, tels que les rongeurs, les lagomorphes et les primates (Schweiger et al., 2021). Diverses raisons peuvent expliquer cet état de fait, en premier lieu la difficulté de miniaturiser des appareils permettant la collecte de données à fine résolution

spatiotemporelle sur une longue période. En effet, les lignes directrices éthiques de recherche sur les animaux exigent généralement des dispositifs n'excédant pas 5% de la masse totale de l'animal qui en est équipé, afin de minimiser les impacts négatifs sur ce dernier (Austin-Smith et al., 2003; Sikes & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016). Certaines études ont même montré des effets délétères chez certains modèles animaux terrestres à un seuil de moins de 2% (Coughlin & Heezik, 2015; Soulsbury et al., 2020). Cette indication a aussi des considérations scientifiques : un instrument trop encombrant peut altérer le comportement, la reproduction ou la survie de l'individu qui le porte, introduisant ainsi un biais dans les données recueillies (Casper, 2009). Cette contrainte de poids majeure devient particulièrement difficile à surmonter chez les plus petites espèces, bien que les progrès en termes de miniaturisation repoussent sans cesse cette limite (Kays et al., 2015).

Aux obstacles techniques s'ajoute souvent malheureusement une question d'intérêt : l'importance économique des petits mammifères est souvent négligée par rapport à celle des plus grands. En effet, bien que les impacts des espèces de taille inférieure soient considérables dans plusieurs secteurs économiques (Delibes-Mateos et al., 2018; Meena, 2020; Meerburg et al., 2009), ils demeurent dans bien des cas indirects ou difficiles à estimer, les rendant beaucoup moins tangibles aux yeux du public non averti et des décideurs. C'est tout le contraire chez nombre de grandes espèces, dont l'élaboration des politiques de gestion motive l'acquisition de connaissances écologiques détaillées (Festa-Bianchet, 2007). Ainsi, chez nombre de petits mammifères, les seules informations relatives à l'habitat se basent sur des indices indirects de présence d'une précision limitée (Dalerum et al., 2017), ou encore des descriptions anecdotiques d'utilisation de certaines ressources (Parker, 1977; Schweiger et al., 2021). Ces dernières méthodes comptent de nombreuses lacunes, dont des biais d'observateur (Fitzpatrick et al., 2009), l'échantillonnage disproportionné des sites facilement accessibles (Meyer et al., 2015), ainsi que l'absence de prise en compte de la variation spatiotemporelle dans la disponibilité des ressources (Myserud et Ims, 1998). Il est ainsi possible que l'on ait une compréhension très limitée des besoins écologiques de

plusieurs de ces espèces (Schweiger et al., 2021). Ce constat suggère que des pans entiers de la connaissance fondamentale en écologie sont ainsi laissés dans l'ombre.

Ce mémoire présente l'étude de la sélection de l'habitat d'un mammifère herbivore terrestre de taille relativement petite, le lièvre arctique (*Lepus arcticus*), espèce occupant un rôle central dans l'écosystème du désert polaire. J'y définis d'abord certains concepts clés dans le domaine de la sélection d'habitat, avant de développer deux aspects fondamentaux de la sélection d'habitat qui justifient le cadre adopté pour cette étude, soit sa nature hiérarchique et les dynamiques écologiques qui l'influencent. Je discute ensuite de la sélection d'habitat durant les phases saisonnières de mouvement, notamment lors des haltes migratoires. Je poursuis en présentant mon modèle d'étude, le lièvre arctique, ainsi que le système dans lequel il vit. Je termine par l'énoncé des objectifs, hypothèses et prédictions de cette recherche.

1. CONCEPTS CLÉS EN SÉLECTION D'HABITAT CHEZ LES HERBIVORES TERRESTRES

Les mouvements d'un animal sont observés dans l'espace géographique, lequel est défini par des dimensions physiques telles que la latitude, la longitude et l'altitude (Matthiopoulos et al., 2020). En fait, ils sont la manifestation de sa navigation à travers l'espace environnemental (Van Moorter et al., 2016), dont les dimensions sont constituées des différentes variables environnementales, biotiques et abiotiques, perçues par un animal (Matthiopoulos et al., 2020). Ces variables orientant la sélection d'habitat peuvent être catégorisées en ressources, risques et conditions. Les ressources sont les éléments requis par un animal pour sa survie et sa reproduction, et ont donc un effet positif sur sa valeur adaptative (laquelle est principalement tributaire de la survie et du succès reproducteur). La nourriture, les abris, les partenaires de reproduction en sont des exemples communs. À l'opposé, les risques regroupent les variables ayant un effet négatif sur la valeur adaptative de l'animal, telles que le risque de prédation ou l'intensité de la compétition. Finalement, les conditions rassemblent les éléments constituant du milieu dont les effets peuvent être tantôt

positifs, tantôt négatifs, par exemple la température, le relief ou la luminosité. On peut ainsi définir un habitat comme étant un point au sein de l'espace environnemental défini par une combinaison de variables. La sélection d'habitat est le processus par lequel un animal choisit la combinaison de variables lui permettant de maximiser sa valeur adaptative, ce qui se traduit par l'utilisation disproportionnée d'un type d'habitat par rapport à sa disponibilité (Matthiopoulos et al., 2020; Northrup et al., 2022). Il importe de bien faire la distinction entre la sélection et l'utilisation de l'habitat. En effet, l'utilisation souvent fautive et l'absence de définition de termes communs dans le domaine de la sélection d'habitat dans de nombreux travaux ont mené à une confusion générale qui complique l'interprétation et la comparaison des résultats des études (Hall et al., 1997). L'utilisation de l'habitat décrit la façon dont un animal se comporte dans un certain habitat (Krausman, 1999). Puisqu'aucune comparaison n'est établie entre les caractéristiques de l'habitat qui sont utilisées et leur disponibilité, celles-ci ne peuvent pas être considérées comme des besoins ou des préférences chez un animal. Quant à la préférence, elle réfère à une utilisation disproportionnée de certaines ressources par rapport à d'autres, à disponibilité égale (Johnson, 1980). Cependant, cette dernière condition étant rarement satisfaite en contexte naturel, elle représente souvent le résultat de la sélection dans un contexte donné (Beyer et al., 2010). Cette nature conditionnelle rend difficile la distinction des effets de la préférence de ceux de la disponibilité à travers la sélection (Beyer et al., 2010; Matthiopoulos et al., 2020), contribuant au passage à l'ambiguïté entourant ce concept (Hall et al., 1997).

La sélection d'habitat est communément évaluée en tenant compte des variables externes à l'animal, soit les caractéristiques de l'espace environnemental. Le couvert végétal, la température, la distance à un cours d'eau, la densité de prédateurs ou de congénères en sont des exemples communs. Cependant, la perception qu'a l'animal de son espace environnemental varie en fonction de facteurs reliés à son état interne, comme le sexe, l'âge, le statut reproducteur ou le rang social (Wingfield et al., 2011). Un exemple bien connu est celui des mâles fréquentant des sites riches en nourriture mais posant un risque élevé de prédation, alors que les femelles fréquentent plutôt des sites moins riches mais plus sûrs, faisant ainsi le compromis inverse (Ruckstuhl & Neuhaus, 2002). Le processus de sélection

d'habitat résulte donc de l'interaction entre les facteurs externes et internes, laquelle peut s'avérer très complexe. Dans les faits, la quantification et la prise en compte de toutes les variables composant l'habitat d'un animal et de leurs interactions est impossible dans les milieux non contrôlés, qui sont le cadre habituel des études en écologie (Northrup et al., 2022). Les analyses de sélection d'habitat se concentrent donc généralement sur certaines variables reliées à des facteurs clés dans la valeur adaptative d'un animal et qui permettent de tester des hypothèses spécifiques.

2. ÉCHELLES ET HIÉRARCHISATION DE LA SÉLECTION D'HABITAT

Pour avoir une compréhension plus complète de plusieurs phénomènes écologiques, dont la sélection d'habitat, il est essentiel d'introduire la notion d'échelle, soit l'ordre de grandeur des éléments étudiés. Par exemple, les distributions spatiale et temporelle des différents éléments constituant l'habitat d'un animal peuvent être très hétérogènes au sein d'un paysage. Les décisions de l'animal concernant sa sélection d'habitat ont ainsi lieu à plusieurs échelles spatiotemporelles simultanément.

S'il n'existe pas d'échelle universellement appropriée pour mener une étude de sélection d'habitat (Wiens, 1989), certains niveaux sont toutefois plus pertinents que d'autres. De plus, les patrons de sélection peuvent grandement varier en fonction de l'échelle à laquelle ils sont observés (Mayor et al., 2009; Orians & Wittenberger, 1991). Il est ainsi hasardeux d'extrapoler les patrons observés à une certaine échelle à une autre (Paton & Matthiopoulos, 2016). C'est pourquoi, aujourd'hui, la grande majorité des études de sélection d'habitat considèrent plusieurs échelles, le plus souvent selon une perspective nichée (McGarigal et al., 2016). Il est généralement reconnu que les différences dans les processus écologiques à travers les échelles découlent du fait que les décisions des animaux se produisent de manière hiérarchique, selon un ordre décroissant (bien que certains s'inscrivent en porte-à-faux de cette théorie (Mayor et al., 2007; Merkle et al., 2017)). Parmi les premiers à considérer la sélection d'habitat comme un processus hiérarchique, Johnson (1980) a défini

quatre principaux niveaux : l'aire de répartition de l'espèce (niveau 1, continental), l'emplacement du domaine vital (niveau 2, régional), l'utilisation de parcelles au sein de ce dernier (niveau 3, local) et enfin la sélection de certaines ressources dans la parcelle (niveau 4, microhabitat) (Figure 1). Ces niveaux sont emboîtés, de sorte que les processus orientant la sélection à un certain niveau agissent dans le contexte du niveau plus large, tout en conditionnant les processus aux niveaux inférieurs. Ainsi, chez les espèces dont les besoins en habitat sont toujours méconnus, l'étude de leur comportement de sélection aurait avantage à se faire de manière séquentielle, en commençant par les échelles spatiales et temporelles les plus grossières. Bien que leur faible résolution tend à sous-estimer le contraste de la sélection entre les différents habitats (Paton & Matthiopoulos, 2016), celles-ci permettent de mieux contextualiser les patrons observés à plus fine échelle (Schweiger et al., 2021).

C'est sur cette nature hiérarchique de la sélection d'habitat que Rettie et Messier (2000) se basent pour formuler leur populaire hypothèse de l'évitement du facteur limitant, selon laquelle les facteurs limitant le plus fortement la valeur adaptative des animaux affectent la sélection d'habitat aux échelles spatiotemporelles les plus larges, contraignant ainsi la sélection aux échelles plus fines. Ce cadre conceptuel a depuis été empiriquement démontré au moins en partie chez plusieurs espèces, dont le caribou (*Rangifer tarandus caribou*) (Serrouya et al., 2008), le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*) (Dupke et al., 2017), l'orignal (*Alces alces americana*) (Dussault et al., 2005), le mouflon canadien (*Ovis canadensis*) (Spitz et al., 2020) et le wapiti (*Cervus canadensis*) (Hebblewhite & Merrill, 2009).

Suivant l'hypothèse du facteur limitant, les processus de sélection agissant aux échelles les plus larges révéleraient les principaux facteurs influençant l'existence d'un animal. Par conséquent, ils entraîneraient chez ce dernier des réponses comportementales à une échelle correspondante à celle de leur impact. Chez les herbivores terrestres, le compromis entre le risque de prédation et l'exploitation de ressources alimentaires se trouve à la base des prises de décisions, ces facteurs étant les principaux déterminants de la valeur adaptative (Verdolin, 2006). En effet, la prédation affecte considérablement la valeur

adaptative des herbivores, à la fois directement via la mortalité induite et indirectement en affectant un large éventail de comportements liés à l'acquisition de ressources comme la nourriture, les partenaires et les abris (Lima & Dill, 1990). Par ailleurs, le lien étroit entre la dynamique de population des herbivores et la disponibilité de nourriture est bien établi, et revêt une importance particulière dans les environnements pauvres en ressources (Caughley & Gunn, 1993). L'animal doit ainsi ajuster sa sélection d'habitat en fonction de l'importance relative du risque de prédation et de la disponibilité de ressources alimentaires sur sa valeur adaptative, et c'est pourquoi de nombreuses études de sélection d'habitat chez les herbivores accordent une attention particulière au compromis entre ces deux facteurs (Dupke et al., 2017; Festa-Bianchet, 1988; Hebblewhite & Merrill, 2009; Rettie & Messier, 2000). Chez les herbivores, la prédation et la recherche de nourriture pourraient donc expliquer la sélection d'habitat aux plus larges échelles, donnant lieu aux mouvements de grande ampleur. Effectivement, la littérature semble indiquer que la diminution du risque de prédation et la recherche de meilleures ressources alimentaires sont bien souvent les principaux facteurs expliquant les mouvements de grande ampleur (Avgar et al., 2013).

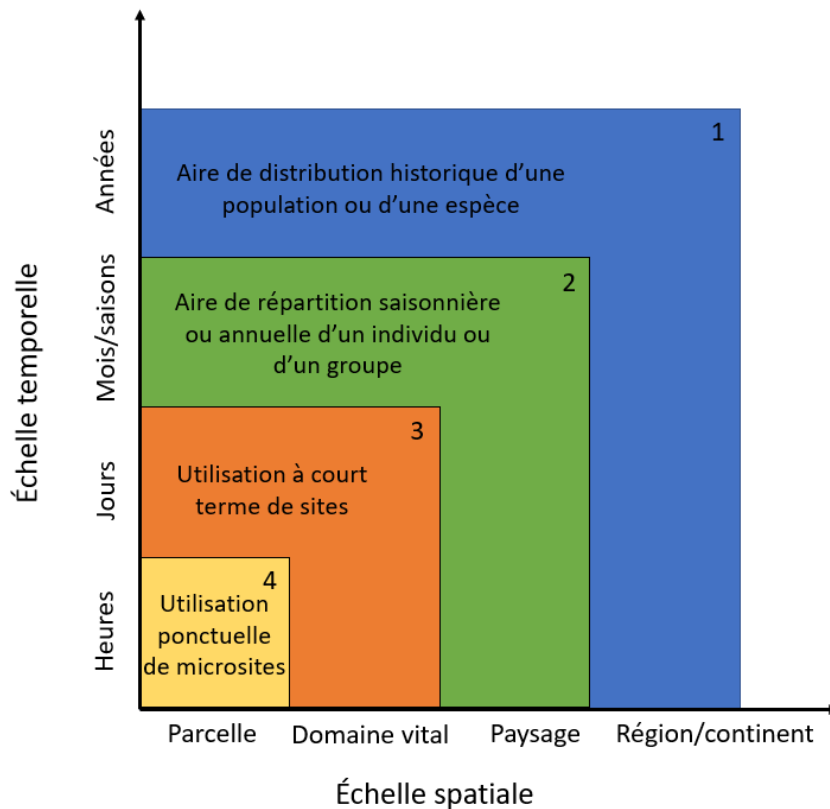


Figure 1. L'analogie entre les échelles spatiale et temporelle se reflète dans la structure hiérarchique de la sélection d'habitat. Le processus de sélection s'opère de façon emboîtée, commençant aux niveaux dont l'échelle spatiotemporelle est la plus large, et se poursuivant vers les niveaux plus fins. Les zones colorées et numérotées représentent les 4 niveaux définis par Johnson (1980). Notons que la relation entre les échelles spatiale et temporelle dépend de la mobilité et du comportement de l'espèce. La gradation des axes présentée ici serait représentative d'une espèce très mobile et dotée d'une longévité de plusieurs années, comme la plupart des mammifères herbivores terrestres. Figure adaptée de Mayor et al. (2009).

3. RÉPONSES FONCTIONNELLES : L'IMPORTANCE DU CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL

La grande majorité des études de sélection d'habitat se base sur le fondement théorique selon lequel l'usage d'une certaine ressource est proportionnel à sa disponibilité. Ainsi, si la

présence de cette ressource venait à augmenter dans le paysage, l'intensité d'utilisation suivrait au même rythme. Il est cependant aujourd'hui bien démontré que cette supposition s'avère irréaliste en milieu naturel (Holbrook et al., 2019; Moreau et al., 2012). En effet, un animal a plutôt tendance à modifier son comportement selon le contexte environnemental l'entourant, de sorte que son processus de sélection d'habitat peut être altéré (Holbrook et al., 2019). Par exemple, les différentes ressources nécessaires à un animal étant dispersées dans l'espace, celui-ci est souvent obligé d'adopter un compromis dans leur exploitation. Or, la résultante de ce compromis peut varier selon la configuration de l'espace environnemental. Ainsi, l'utilisation par un animal d'une parcelle de nourriture dépendra non seulement de la taille et de la qualité de celle-ci, mais aussi de la présence à proximité et de la qualité de refuges contre la prédation ou les intempéries (Crowell et al., 2016).

Ce type d'interaction, introduit dans le domaine de la sélection d'habitat par Mysterud & Ims (1998) sous le vocable de *réponse fonctionnelle*, désigne un changement dans l'utilisation relative en fonction de la disponibilité des différents types d'habitat dans le paysage. Cette disponibilité, et par conséquent les patrons de sélection, peuvent varier selon différents éléments tels que l'organisation spatiale des ressources (Mabille et al., 2012; McLoughlin et al., 2010), le contexte saisonnier (Godvik et al., 2009; McLoughlin et al., 2011), l'échelle temporelle (Dupke et al., 2017) ou spatiale considérée (Boyce, 2006), ou encore la densité de la population (van Beest et al., 2016). Lorsque les réponses fonctionnelles ne sont pas considérées dans les modèles de sélection d'habitat, ces derniers risquent d'amalgamer des processus différents, ou, à l'inverse, de faire état uniquement de la sélection dans des circonstances particulières. Cela peut ainsi limiter grandement l'inférence des analyses et la généralisation des conclusions à différents milieux ou périodes (Northrup et al., 2022; Paton & Matthiopoulos, 2016).

Les réponses fonctionnelles peuvent s'observer à différentes échelles spatiales et temporelles (Beyer et al., 2010). Si l'on considère que les échelles les plus larges permettent de mettre en relief les éléments les plus importants pour la valeur adaptative d'un animal, il est naturel que les effets de la saisonnalité soient parmi les types de réponses fonctionnelles

les plus communément abordés en sélection d'habitat (McLoughlin et al., 2010). En effet, les variations saisonnières sont d'une importance écologique primordiale, d'abord puisqu'elles modifient substantiellement la configuration de l'espace environnemental. Leur caractère cyclique permet en outre aux animaux d'appréhender de tels changements et de mieux ajuster leur réponse comportementale, par exemple en migrant vers des milieux plus favorables (Dingle & Drake, 2007). Le cycle saisonnier est également associé à certains traits inhérents aux individus variant aussi de façon cyclique, tels que le statut reproducteur. De tels changements dans l'état interne d'un animal peuvent grandement influencer l'importance relative des différentes ressources pour sa valeur adaptative, et de ce fait la configuration de l'habitat recherché (Viejou et al., 2018).

Bien que l'importance des dynamiques écologiques saisonnières dans la sélection de l'habitat soit bien reconnue, les comparaisons des patrons de sélection entre les saisons sont beaucoup moins courantes, et n'ont été menées que chez un nombre relativement restreint d'espèces (Northrup et al., 2022). Pourtant, une bonne compréhension des différences saisonnières des patrons de sélection permet d'avoir un portrait plus précis des habitats utilisés par un animal au cours de son cycle annuel. Ces informations sont particulièrement utiles, notamment dans l'élaboration de politiques de conservation, lesquelles peuvent être formulées de manière à prendre en compte l'ensemble des besoins de la population ou de l'espèce ciblée. La prise en compte des réponses fonctionnelles relatives au contexte saisonnier permet aussi d'élucider des liens potentiels entre la sélection d'habitat et les dynamiques de populations (Matthiopoulos et al., 2020), apportant un nouvel éclairage sur diverses questions telles que les relations prédateurs-proies (McLoughlin et al., 2011; Pierce et al., 2004) ou le comportement migratoire (Teitelbaum et al., 2015).

4. SÉLECTION D'HABITAT ET HALTES MIGRATOIRES

Si les mouvements de grande ampleur comme la migration correspondent à une sélection d'habitat à grande échelle, la stratégie de migration constitue en elle-même un

ensemble de processus de sélection d'habitat à plus petites échelles (Gaudry et al., 2015). L'émergence au sein d'une espèce de stratégies de mouvements à grande échelle ainsi que l'envergure de ces derniers dépendent en grande partie de la capacité de l'animal à satisfaire les besoins énergétiques pour accomplir le voyage dans un délai raisonnable (Alerstam et al., 2003). Chez les animaux terrestres, le taux métabolique et la capacité d'accumulation de réserves énergétiques sont principalement fonction de la masse (Hedenström, 2003). Une petite taille est ainsi désavantageuse pour effectuer de longs mouvements, c'est pourquoi le comportement migratoire est très peu observé chez les petits mammifères (Gnanadesikan et al., 2017). L'identification de modèles animaux défiant les prédictions théoriques et l'analyse de la variété de stratégies employées pour acquérir l'énergie nécessaire aux longs déplacements revêt ainsi un intérêt particulier pour notre compréhension des mouvements de longue distance.

Chez la grande majorité des espèces migratrices, les mouvements ne peuvent se faire d'un trait, étant donné la capacité de stockage d'énergie limitée des individus (Evans & Bearhop, 2022). Les haltes migratoires, utilisées afin de reconstituer les réserves énergétiques, jouent ainsi un rôle critique dans la migration chez plusieurs herbivores terrestres (Debeffe et al., 2019; Sawyer & Kauffman, 2011; Seidler et al., 2015). Les haltes sont d'autant plus cruciales pour les animaux migrants que le temps qui y est passé constitue la plus grande part de la durée de la migration, le temps requis pour chercher, consommer et métaboliser les ressources alimentaires étant considérable (Åkesson & Hedenström, 2007). Chez les herbivores terrestres, les sites utilisés lors des haltes sont généralement caractérisés par une plus grande abondance de nourriture et une plus faible densité de structures anthropiques comparativement aux autres milieux traversés durant la migration (Sawyer et al., 2009; Seidler et al., 2015). Ainsi, l'identification des haltes et des variables environnementales les caractérisant permet de mieux comprendre leur rôle écologique dans la migration, ce qui offre des informations importantes sur la stratégie de mouvement d'un animal migrateur. D'un point de vue plus appliqué, elles sont également un élément crucial pour l'élaboration de politiques d'aménagement et de conservation des populations migratrices.

5. SYSTÈME D'ÉTUDE

Le lièvre arctique est le membre de l'ordre des lagomorphes dont la répartition est la plus septentrionale (Best & Henry, 1994). C'est une des espèces terrestres les plus communes du Haut-Arctique, et la plus petite espèce mammalienne à affronter directement les rigueurs du climat polaire sans adopter un mode de vie principalement sous-nival. La région du Haut-Arctique appartient principalement au biome du désert polaire, lequel est caractérisé par de très basses températures (en moyenne 5°C en été et -30°C en hiver; Bliss, 2000), des conditions de lumière très contrastées entre les saisons (nuit polaire l'hiver et soleil de minuit l'été) et des précipitations peu abondantes, majoritairement sous forme de neige (10-20 cm/an; Bliss, 2000). Ces conditions climatiques peu favorables à la croissance végétale, combinées à la teneur réduite en nutriments du sol, entraînent une faible productivité primaire (1 g/m²/année en moyenne) et un couvert végétal minime (inférieur à 5 % pour les plantes vasculaires) (Barbour et al., 2000). La rareté des ressources alimentaires et leur distribution très hétérogène constituent donc un défi de taille pour les herbivores vivant à l'année dans cet environnement.

Pour persister malgré les conditions hostiles du désert polaire, le lièvre arctique fait appel à sa mobilité rapide, qui lui permet d'exploiter des parcelles de végétation de tailles variées et souvent très dispersées, ainsi que d'échapper à ses prédateurs (Klein & Bay, 1994). Cependant, la course est un mode de locomotion particulièrement énergivore (Schmidt-Nielsen, 1972). À cela s'ajoutent chez les lièvres un taux d'ingestion et une capacité stomacale faibles, le tout limitant l'accumulation de réserves énergétiques (Klein & Bay, 1994). Ceci suggère que la stratégie de survie des individus repose sur un apport calorique important nécessitant une activité régulière. Le lièvre arctique est un herbivore généraliste, la composition de son alimentation variant en fonction de la disponibilité locale (Klein & Bay, 1991; Parker, 1977). Dans le Haut-Arctique, en été, son régime est très diversifié, incluant diverses mousses, plantes ligneuses, graminées et autres plantes herbacées (Best & Henry, 1994). En hiver, son alimentation est essentiellement composée de saule arctique (*Salix arctica*), dont il consomme les feuilles, mais également les bourgeons, l'écorce et les

racines (Parker, 1977). De nombreuses observations relatent sa présence dans des milieux accidentés, comme des flancs de montagne, des crêtes et des plateaux, où il trouve des parcelles de végétation dans des sites relativement abrités (Fig. 2). Ces milieux offrent également des refuges permettant de se dissimuler des prédateurs et de se protéger des intempéries (Aniskowicz et al., 1990; Gray, 1993; Parker, 1977). En été, les lièvres arctiques semblent se tenir près des côtes, alors qu'en hiver, ils remontent à l'intérieur des terres, où la nourriture serait vraisemblablement plus disponible grâce au vent limitant le couvert neigeux (Best & Henry, 1994). Les vallées riches en végétation semblent moins utilisées, et lorsqu'un individu s'y rend pour s'alimenter, il remonte rapidement se reposer plus en altitude (Aniskowicz et al., 1990). Les principaux prédateurs du lièvre arctique sont le loup arctique (*Canis lupus arctos*) (Mech, 2007), ainsi que dans une moindre mesure le renard arctique (*Vulpes lagopus*), l'hermine (*Mustela erminea arctica*) (Gouvernement du Canada, 2013, 2018), le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*) et le faucon gerfaut (*Falco rusticolus*) (Dalerum et al., 2017). Ces derniers constituent particulièrement une menace pour les jeunes, moins mobiles (Hearn et al., 1987), dont le principal moyen d'éviter la prédation consiste à se cacher dans les crevasses et autres anfractuosités rocheuses (Aniskowicz et al., 1990), ou simplement à s'aplatir au sol et rester immobiles (Berteaux et Lai, com. pers.). Quant aux adultes, ils sont souvent capables d'échapper à leurs poursuivants en fuyant à travers le paysage escarpé (Best & Henry, 1994).



Figure 2. Lièvres arctiques aux aguets pendant une période d'alimentation vers la fin juin 2019 dans le désert polaire d'Alert, sur l'île Ellesmere au Nunavut (Canada). Malgré la pauvreté du couvert végétal dans cet environnement, le lièvre arctique parvient à trouver sa nourriture dans les parcelles protégées des intempéries. Crédit photo : Marie-Jeanne Rioux.

Les informations sur l'écologie spatiale du lièvre arctique sont très limitées. La plupart des études sur le sujet ont été conduites à Terre-Neuve, dans la partie la plus méridionale de son aire de répartition (Hearn et al., 1987; Mercer et al., 1981; Small et al., 1991). Aucune analyse de sélection de l'habitat comparant l'utilisation des ressources à leur disponibilité n'a été menée chez cette espèce. La plupart des informations concernant son habitat mentionnent seulement les habitats utilisés et proviennent d'observations anecdotiques ou indirectes (Aniskowicz et al., 1990; Dalerum et al., 2017; Parker, 1977). Jusqu'à récemment, cette espèce était généralement considérée comme résidente, au même titre que la plupart des autres espèces de lagomorphes (Avgar et al., 2013; Gnanadesikan et

al., 2017). Bien qu'un comportement migratoire ait été suspecté par certains auteurs (Best & Henry, 1994), plusieurs doutaient que l'espèce ait les aptitudes nécessaires pour effectuer des mouvements de grande ampleur (Dalerum et al., 2017). Cependant, à l'automne 2019, Caron-Carrier et al. (2022) ont observé un mouvement synchronisé à grande échelle au sein d'une population de lièvres arctiques dans le nord-est de l'île d'Ellesmere (Nunavut, Canada). La relocalisation automnale des individus, sur plus de 100 km à vol d'oiseau, se fit à partir des aires de résidence estivale près de la Station des Forces canadiennes Alert, lieu d'élevage des jeunes, jusqu'au bassin hydrographique du lac Hazen, dans le parc national Quttinirpaaq, où la plupart des individus se sont établis pour l'hiver. Contrastant avec le désert polaire prédominant sur l'île d'Ellesmere, le bassin du lac Hazen jouit d'un microclimat plus doux et humide, ce qui en fait une véritable oasis thermique (France, 1993; Gouvernement du Canada, 2018). Alimenté en eau et abrité des vents dominants par une chaîne de montagnes le bordant au nord, ce milieu comporte de nombreux milieux humides, favorisant une flore et une faune plus abondante et diversifiée par rapport à la région environnante (Fig. 3).

Les lièvres arctiques munis de colliers satellitaires en 2019 n'ont malheureusement pas pu être suivis sur un cycle annuel complet. Toutefois, un tel mouvement généralisé suggère un comportement migratoire saisonnier, potentiellement provoqué par l'hétérogénéité des ressources à grande échelle dans le désert polaire de l'île d'Ellesmere (Caron-Carrier et al., 2022; Lai et al., 2022). Une meilleure connaissance des caractéristiques générales de l'habitat du lièvre arctique est nécessaire afin de mieux comprendre les conditions ayant mené au développement de ce comportement exceptionnel au sein des lagomorphes.



Figure 3. Exemple de milieu humide présent en été dans le bassin du lac Hazen (île d’Ellesmere, Nunavut, Canada). Le microclimat de cette région favorise une productivité primaire qui la distingue avantageusement du reste de l’île au climat plus rigoureux, attirant de nombreuses espèces animales. Crédit photo : Stephanie Varty.

6. OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS, ET SURVOL DES PRINCIPAUX RÉSULTATS

L’objectif de ce projet de recherche consistait à mieux comprendre la dynamique saisonnière des besoins d’habitat chez un petit herbivore confronté à une répartition spatiotemporelle des ressources très hétérogène à l’échelle régionale. Plus spécifiquement, je cherchais à évaluer l’influence de la végétation et de la topographie sur la sélection saisonnière de l’habitat du lièvre arctique dans la portion nord-est de l’île d’Ellesmere. Je me suis concentré sur trois phases du cycle de vie annuel durant lesquelles les lièvres ont pu être suivis par télémétrie satellitaire en 2019-2020. La saison d’élevage des jeunes en été (à Alert) et celle d’hivernage (près du lac Hazen) sont deux phases de résidence durant lesquelles un

domaine vital peut être estimé. La période de délocalisation, en automne, est une phase de mouvement entre les deux aires de résidence saisonnière énoncées ci-devant. Mon hypothèse générale est que les ressources alimentaires et la topographie sont les principaux facteurs expliquant la sélection d'habitat du lièvre arctique à l'échelle régionale, mais que leur influence sur la sélection d'habitat fluctue au cours du cycle annuel.

Plus spécifiquement, j'ai émis l'hypothèse H1 que durant l'été, quand les femelles ont des jeunes particulièrement vulnérables à la prédation, les lièvres sélectionnent les habitats qui minimisent le risque de prédation. La prédiction associée P1 est que les milieux au relief hétérogène, avec des pentes fortes, favorables pour se cacher ou fuir les prédateurs, sont sélectionnés. En hiver, alors que la rigueur du climat engendre des besoins énergétiques élevés, la nourriture est à la fois moins abondante et moins accessible à cause de la neige. Cependant, les flancs de montagnes et autres endroits ventés ont une accumulation limitée de neige, en plus de faciliter l'évitement des prédateurs. Ainsi, mon hypothèse H2 est que durant l'hiver, les lièvres sélectionnent les habitats favorisant l'acquisition de nourriture, et secondairement diminuant le risque de prédation. Les prédictions associées sont que les lièvres sélectionnent (P2.1) les habitats où la biomasse végétale est la plus élevée, ainsi que (P2.2) ceux dotés de pentes fortes et au relief hétérogène.

Pour l'automne, mon hypothèse H3 est que la sélection d'habitat des lièvres durant leur relocalisation reflète leur besoin de renouveler leurs réserves énergétiques, étant donné leur capacité de stockage limitée. Les prédictions concernant cette hypothèse sont ainsi que (P3.1) les lièvres font des haltes d'alimentation (mouvements limités et tortueux) qui alternent avec des déplacements longs (mouvements longs et directionnels) ; et (P3.2) les habitats de halte comportent une biomasse végétale plus grande que ceux traversés durant les déplacements.

Les résultats exposés dans le corps de ce mémoire démontrent que la quantité de végétation et les caractéristiques topographiques du paysage sont des variables importantes dans la sélection d'habitat du lièvre arctique à l'échelle régionale du nord-est de l'île d'Ellesmere. Cette étude, la première à analyser l'habitat du lièvre arctique à l'aide de

méthodes d'analyse statistique, confirme ainsi les intuitions basées sur les observations menées dans les précédents travaux sur cette espèce. Elle met également en relief les importantes variations au niveau des patrons de sélection en fonction des saisons. Ainsi, durant la période estivale d'élevage des jeunes, les domaines vitaux des individus suivis sont situés à une élévation inférieure par rapport à la disponibilité régionale. À l'inverse, en hiver, les domaines vitaux comportent une biomasse végétale, une élévation et un angle de pente moyens supérieurs relativement à l'ensemble des milieux disponibles. Cette variation dans la sélection reflète vraisemblablement la nature dynamique du compromis entre acquisition de nourriture et risque de prédation, dilemme à l'influence prépondérante sur le comportement des herbivores. Couplé à la forte hétérogénéité du paysage de l'île d'Ellesmere, est susceptible de jouer un rôle dans l'émergence du mouvement de masse automnal.

L'analyse de la délocalisation automnale a démontré que les individus suivis ont effectué des haltes le long de leur trajet. Ces arrêts avaient lieu dans des milieux dotés à la fois soit d'une végétation et d'une élévation supérieures, soit inférieures comparativement aux milieux traversés mais non utilisés comme site de halte. Une plus grande hétérogénéité de l'abondance végétale et un relief plus plat distinguaient également les sites de haltes des autres milieux rencontrés. Bien que sommaire, cette première analyse révèle le fort potentiel de ce nouveau modèle animal pour approfondir nos connaissances théoriques relatives aux mouvements à grande échelle chez les mammifères terrestres. Cette étude nous suggère en outre une toute nouvelle façon d'appréhender la dynamique des populations de lièvres arctiques et de la communauté terrestre du Haut-Arctique canadien.

CHAPITRE 1

LES RESSOURCES ALIMENTAIRES ET LES REFUGES DÉTERMINENT LA SÉLECTION SAISONNIÈRE DE L'HABITAT CHEZ UNE POPULATION POTENTIELLEMENT MIGRATRICE DE LIÈVRES ARCTIQUES

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

La sélection d'habitat est un processus hiérarchique, les patrons observés à grande échelle pouvant révéler des facteurs ayant un impact prépondérant sur la valeur adaptative d'un animal. Parmi les mammifères terrestres, la sélection d'habitat et en particulier son lien avec le mouvement animal sont largement étudiés chez les grands herbivores. Toutefois, les connaissances sont beaucoup moins avancées chez les plus petits mammifères. Nous avons évalué la sélection saisonnière de l'habitat à l'échelle régionale chez 25 lièvres arctiques munis de colliers satellitaires Argos appartenant à une population potentiellement migratrice sur l'île d'Ellesmere (Nunavut, Canada). Les individus étudiés se sont déplacés en automne d'une centaine de kilomètres entre leurs aires de résidence estivale et hivernale. En été, les lièvres ont établi leur domaine vital dans des milieux de plus faible altitude relativement à la disponibilité régionale, tandis qu'en hiver, ils ont sélectionné des milieux marqués par une végétation plus riche, une altitude plus élevée et des pentes plus fortes. Durant la délocalisation automnale, les déplacements des lièvres comportaient des haltes. Celles-ci étaient effectuées soit dans des zones à la fois élevées et fortement végétalisées, soit dans des zones de faible altitude peu végétalisées. Les haltes étaient également caractérisées par une abondance de végétation plus hétérogène et un relief moins accidenté par rapport aux endroits traversés durant les déplacements. Les variations saisonnières dans la sélection des caractéristiques environnementales suggèrent un compromis entre l'acquisition des ressources alimentaires et le risque de prédation dont l'issue est influencée par la saisonnalité. L'hétérogénéité à grande échelle du paysage sur l'île d'Ellesmere et les variations saisonnières

des patrons de sélection pourraient ainsi être à l'origine des mouvements automnaux observés, lesquels sont d'une ampleur sans précédent chez les lagomorphes. En plus d'approfondir la compréhension de la sélection d'habitat chez le lièvre arctique, cette étude démontre le potentiel de cette espèce écologiquement et phylogéniquement distincte des modèles animaux traditionnellement employés pour approfondir les théories relatives à l'écologie du mouvement et l'utilisation de l'espace chez les mammifères herbivores terrestres.

Cet article, dont le titre provisoire est « *Food and safety drive seasonal habitat selection in a potentially migratory population of Arctic hares* », sera prochainement soumis pour publication dans la revue *Oecologia*. En tant que premier auteur, j'ai procédé, en collaboration avec Sandra Lai (seconde auteure) et Dominique Berteaux (cinquième auteur), à l'élaboration du cadre de l'étude et des questions de recherche, à l'analyse des données et à l'interprétation des résultats, ainsi qu'à la rédaction du manuscrit. Sandra Lai et Dominique Berteaux ont mené les travaux sur le terrain, avec l'appui logistique de François Vézina (troisième auteur) et Andrew Tam (quatrième auteur). Dominique Berteaux, François Vézina, Andrew Tam et moi-même avons obtenu le financement pour ce projet. Tous les auteurs ont contribué à la révision du manuscrit.

1.2 FOOD AND SAFETY DRIVE SEASONAL HABITAT SELECTION IN A POTENTIALLY MIGRATORY POPULATION OF ARCTIC HARES

Ludovic Landry-Ducharme^{a,b,c,d}, Sandra Lai^{a,b,c,d}, François Vézina^{a,c,d}, Andrew Tam^e,
Dominique Berteaux^{a,b,c,d*}

^a Département de Biologie, Chimie et Géographie, Université du Québec à Rimouski,
Rimouski, Quebec, Canada

^b Canada Research Chair on Northern Biodiversity, Université du Québec à Rimouski,
Rimouski, Quebec, Canada

^c Centre for Northern Studies, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Quebec, Canada

^d Quebec Centre for Biodiversity Science, Université du Québec à Rimouski, Rimouski,
Quebec, Canada

^e Department of National Defence, 8 Wing Canadian Forces Base Trenton, Astra, Ontario,
Canada

* Corresponding author (email: dominique.bertheaux@uqar.ca; phone: +1 418 723 1986,
#1910)

1.3 ABSTRACT

The hierarchical nature of habitat selection suggests that environmental features selected at coarse scales reveal fundamental factors affecting animal fitness, which can lead to large-scale movement responses. A concrete example is that of the long-distance seasonal migrations. We analyzed seasonal habitat selection at the regional scale of 25 satellite-tracked Arctic hares belonging to a potentially migratory population on Ellesmere Island (Nunavut, Canada). In summer, hares selected low elevation areas to establish their home ranges, while in winter they selected areas marked by a higher vegetation biomass, higher elevation, and steeper slopes than available. During their ca. 100 km fall relocation between summer and winter grounds, movement behavior of hares could be differentiated between stopover and traveling states. Stopover locations had different vegetation biomass and elevation features, higher vegetation heterogeneity and lower rugosity compared to habitats crossed when traveling. The selected combination of environmental features thus varied across seasons and behavioral states, in a way consistent with our predictions based on the seasonal food and safety needs of hares. These results shed light on the likely determinants of long-distance movements in the only lagomorph population so far known to switch in the fall between distant seasonal grounds. In addition to considerably improving our understanding of habitat selection in Arctic hares, this study demonstrates the potential of this small mammal, ecologically and phylogenetically distinct from animal models traditionally employed in this field of study, to test theory on the movement ecology and habitat selection of terrestrial mammalian herbivores.

1.4 KEY WORDS

High Arctic • *Lepus arcticus* • Movement ecology • Polar desert • Small mammal

1.5 INTRODUCTION

Animal movement links the spatial distribution of individuals within the geographic space to their habitat selection within the environmental space (Northrup et al., 2022; Van Moorter et al., 2016). In other words, animals do not move for the sole purpose of changing location, but rather to change the environmental conditions associated with their location. In addition to describing space use through various metrics, a global understanding of movement behavior thus requires studying location changes from the perspective of the animal in its environment, that is habitat selection. When an animal selects a certain habitat type, featuring a specific set of resources, risks and other conditions influencing its fitness, it seeks the best balance between the factors limiting its survival and reproduction (Matthiopoulos et al., 2020; Northrup et al., 2022). Since such combinations of factors may vary greatly in heterogenous landscapes, habitat selection underlies movement patterns at various spatial and temporal scales depending on its needs and the extent of the landscape heterogeneity. Variation in habitat selection may thus underly movement decisions ranging from modification of daily activity (Roberts et al., 2017) and movements within home ranges (Gedir et al., 2020) to home range shifts (Nakashima et al., 2013) and large-scale movements such as seasonal migration (Hebblewhite & Merrill, 2009).

Habitat selection is generally apprehended as the differential use of habitats relative to their availability (Manly et al., 2007). The definition of the scale at which use and availability are considered is thus a crucial step when conducting habitat selection studies (Northrup et al., 2013). The spatial scale is often defined according to Johnson's (1980) four principal orders,

which range from species' distribution (order 1) to microhabitat selection within home range (order 4). The idea behind approaching selection as a nested top-down process is that coarser scales may reveal general, broader processes, allowing a more accurate interpretation of more specific ones acting at finer scales, which are constrained by the context at lower levels (Mayor et al., 2009; Paton & Matthiopoulos, 2016). Rettie & Messier (2000) reinforced this idea by introducing the limiting factor avoidance hypothesis, which states that the most limiting factors act at broader spatial and temporal scales, constraining selection at finer scales and inducing a response from animals at the same magnitude. This conceptual framework is now common in selection studies, and has found support in several species, including mammalian herbivores such as moose (*Alces alces americana*) (Dussault et al., 2005), caribou (*Rangifer tarandus caribou*) (McNeill et al., 2020), elk (*Cervus canadensis*) (Hebblewhite & Merrill, 2009) and roe deer (*Capreolus capreolus*) (Dupke et al., 2017).

Frequently addressed in habitat selection, one of the most remarkable large-scale processes of primary ecological importance is seasonality. Seasons may generate major variations in both external (e.g. food resources, predation risk or competition intensity) and internal (e.g. reproductive state, body condition) factors involved in habitat selection, modifying their relative importance on fitness (Godvik et al., 2009; McLoughlin et al., 2010, 2011; Wingfield et al., 2011). Since animals adjust their relative use depending on the availability of different habitat types in the landscape, selection patterns may vary depending on the environmental context (i.e. functional responses; Holbrook et al., 2019; Mysterud & Ims, 1998). Given the radical effect of seasonal ecological dynamics on landscapes, especially in areas characterized with high temporal and spatial heterogeneity in resources distribution, it may

trigger behavioral responses taking place at broad spatiotemporal scales in animals. Indeed, many species inhabiting environments featuring high seasonality such as desertic, alpine and polar environments undertake large-scale seasonal migrations (Teitelbaum et al., 2015).

Among mammalian terrestrial herbivores, the longest seasonal movements are mainly accomplished by large species, such as ungulates (Avgar et al., 2013; Gnanadesikan et al., 2017). Habitat selection in small mammals is however generally much less understood (Schweiger et al., 2021), a gap in our knowledge that may be in some extent justified, by technological limitations in elaboration of small tracking devices (Kays et al., 2015). In addition, unlike for larger species, physiological constraints in energy deposition and high energetic cost of terrestrial locomotion (Hedenström, 2003; Schmidt-Nielsen, 1972) hinders small mammals ability to undertake long-distance movements (Alerstam et al., 2003; Alexander, 2002). As a result, research on large scale movements of terrestrial mammals is strongly biased towards ungulates (Berteaux & Lai, 2021; Gnanadesikan et al., 2017), despite the importance of varying study models across taxonomic groups to test ecological hypotheses.

The Arctic hare (*Lepus arcticus*) is one of the very few herbivores that can live all year-round in High Arctic polar deserts, where it is the smallest mammalian herbivore not spending winter below the snow cover. The polar desert is characterized by very low winter temperatures (down to -40°C), low summer temperatures (often around 0°C), very low primary production ($< 5\%$ plant cover), and strong seasonal contrasts in light availability (Bliss, 2000). Persistence of homeotherms in this environment is a considerable challenge. Given their limited ability to store energy, Arctic hares mostly rely on their high mobility to

exploit various local food patches and avoid predation (Klein & Bay, 1994). Arctic hares are generalist herbivores, feeding on woody plants, sedges, lichens and grasses (Best & Henry, 1994; Klein & Bay, 1994; Schaefer et al., 1996). They prefer broken terrain and sidehills, which facilitate escape from predators and offer easier access to vegetation where snow is blown by the wind (Aniskowicz et al., 1990; Best & Henry, 1994; Gray, 1993). In general, mating occurs in April-May, young (leverets) are born in June, and females raise them alone and milk them until August (Best & Henry, 1994). Information on Arctic hare habitat selection and movement ecology is scarce and mostly anecdotal (Best & Henry, 1994). Like other lagomorphs, Arctic hares were considered residents, although some populations display short seasonal range shifts (Hearn et al., 1987; Small et al., 1991). Recently however, Caron-Carrier et al. (2022) reported large-scale (ca. 100 km), synchronized and directional fall movements of Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Canada). These movements could be part of a seasonal migration triggered by the large-scale resource heterogeneity of the polar desert (Caron-Carrier et al., 2022; Lai et al., 2022), but determining Arctic hare habitat selection across seasons is required to better understand the drivers of this outstanding behavior.

In this context, our general objective was to assess the influence of vegetation and topography on habitat selection by Arctic hares on northeastern Ellesmere Island, across three critical phases of their annual space use strategy, namely summer residency when the young are born and raised, winter residency when climatic conditions are harshest, and fall relocation when most individuals travel between summer and winter grounds. Our general hypothesis is that two main habitat variables (plant biomass providing food, and topographical features

providing safety against predators) are selected, but differentially across the annual cycle depending on energy needs and predation risks. Specifically, we hypothesized that summer habitat selection is driven by the minimization of predation risk (H1), given that females raise vulnerable leverets. This led us to predict that in summer hares select habitats with highly heterogeneous relief offering numerous hiding and escaping opportunities (P1). We also hypothesized that winter habitat selection is mostly driven by the maximization of energy gains, and secondarily by the minimization of predation risk (H2). We thus predicted that in winter hares select habitats with the highest plant biomass (P2a), as well as steep slopes such as wind-swept mountain sides (P2b), which give easier access to vegetation while also facilitating escape from predators. During fall relocation, we hypothesized that hares need to stop to replenish their energy reserves given their limited fuel storage capacity, which should structure habitat selection depending on behavioral state (H3). We thus predicted that hares alternate between stopovers characterized by limited and non-directional movements, and traveling episodes characterized by longer and more directional movements (P3a), and that habitats selected for stopovers have a higher plant biomass than those selected to travel (P3b).

1.6 MATERIALS AND METHODS

1.6.1 Study area

We worked at the Canadian Forces Station (CFS) Alert (82° 30' N, 62° 20' W), on the northeastern tip of Ellesmere Island (Nunavut, Canada) (Fig. 1). Due to animal movements, the 19,250 km² study area extends south of CFS Alert to encompass most of Quttinirpaaq

National Park of Canada and the lands extending east of the park (Fig. 1). The area is part of the polar desert biome (Bliss, 2000), characterized by very low annual precipitation and temperatures. The growing season is short (60-70 days) and vegetation cover is severely restricted (1-5%). Plant communities mostly consist in herbaceous and low shrub species (Bliss, 2000), and mosses and lichens (Desjardins et al., 2021a; Desjardins et al., 2021b; Government of Canada, 2018). The area surrounding CFS Alert is rugged with hills, small lakes, and ponds. The annual frost-free period lasts 28 days and the average annual precipitation is 156 mm (Government of Canada, 2013). The Lake Hazen basin in Quttinirpaaq National Park of Canada is a thermal oasis standing out from the surrounding barren plateaus (France, 1993; Government of Canada, 2018). It is characterized by a less rugged terrain and a milder and damper microclimate than the surrounding, with numerous wet tundra meadows which favor higher plant and animal diversity and abundance. Common terrestrial wildlife in the study area includes, in addition to the Arctic hare, muskox (*Ovibos moschatus*), Peary caribou (*Rangifer tarandus pearyi*), collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), and rock ptarmigan (*Lagopus muta*) (Government of Canada, 2013, 2018). The main terrestrial predator of adults is the Arctic wolf (*Canis lupus arctos*) (Mech, 2007), while juveniles are also vulnerable to the Arctic fox (*Vulpes lagopus*), ermine (*Mustela erminea arctica*), and snowy owl (*Bubo scandiacus*) (Dalerum et al., 2017; Government of Canada, 2013; Hearn et al., 1987).

1.6.2 Capture and tracking of hares

In June–July 2019, we captured Arctic hares around CFS Alert using Tomahawk cage traps (102 cm × 38 cm × 38 cm, model 208, Tomahawk Live Trap Co., Tomahawk, WI, USA) and custom-made drop cages (95 cm × 95 cm × 45 cm). We used peanuts and commercial bird food as bait and inspected cages every 2–4 hours. Upon capture, we ear-tagged hares using custom-made plastic color tags (1.5 cm × 2.5 cm) attached to metal bands (Jiffy Wing Bands – Style 893, National Band and Tag Co.). We fitted 25 hares with an Argos Platform Terminal Transmitter (model KiwiSat 303, Lotek, Newmarket, ON, Canada), programmed to obtain fixes and transmit daily from 10:00–13:00 local time for at least 12 months. Capture and handling techniques were approved by the Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski (CAC-68-17-184) and the Government of Nunavut (WL 2018-020). Our sample size consisted of 21 females, including 17 that were confirmed breeders (pregnant, lactating or with leverets), and 4 males (see details in Caron-Carrier et al., 2022). The dataset generated and analyzed for this study is part of the Arctic Animal Movement Archive (Davidson et al., 2020), is freely available in MoveBank (Wikelski et al., 2021), and is stored in the MoveBank Data Repository (Berteaux, 2021). We filtered the dataset with a speed filter implemented in R (version 4.1.1; R Core Team, 2021). We kept only locations with Argos location classes 1 (1,500 m isotropic error), 2 (500 m), 3 (250 m), and A (no error estimation), and kept one location per day per individual (Caron-Carrier et al. 2022). We determined each phase of the seasonal cycle (summer residency, winter residency, fall relocation) based on average daily movement rates (see Caron-Carrier et al. 2022 for further details). Locations of resident hares

were included in the summer residency dataset if collected before the date of departure of the last relocating hare.

1.6.3 Environmental variables

Based on our predictions, we tested the effect of 13 environmental variables on hare habitat selection, each variable describing vegetation biomass, elevation, slope, rugosity, or aspect (Table 1). We built a vegetation map of the study area using Google Earth Engine (GEE, Gorelick et al., 2017) from Sentinel-2 MultiSpectral Instrument level 2 dataset (ESA, 2021) available in the GEE's public data archive. We filtered, based on a 5% cloud criterion, Sentinel-2 images acquired from 15 July-30 July 2019, the peak period of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). We masked permanent waterbodies based on the CANVEC 50k Nunavut database (Natural Resources Canada, 2019). From the collection of filtered images, we created a single median image, from which we calculated the soil-adjusted vegetation index (SAVI) (Huete, 1988), which adjusts NDVI for areas with low plant cover by minimizing the influence of variations in soil brightness. In the Arctic, reflectance-based greenness indices such as SAVI are highly correlated with vegetation biomass (Shippert et al., 1995).

In Arcmap 10.7.1 (C.E.S.R.I, 2011), we computed topographic features from the ArcticDEM 2-m resolution mosaic (Porter et al., 2018) accessed through the GEE's public data archive. We resampled rasters at a 10-m resolution to match the SAVI raster resolution (Aguilar et al., 2005; Vaze et al., 2010). We used the elevation raster to derive elevation, slope angle, aspect and the arc-chord ratio (ACR) rugosity index, which measures terrain ruggedness

independent of slope (Du Preez, 2015). For slope aspect, we classified aspect values as North (315-45°), East (45-135°), South (135-225°), and West (225-315°) oriented slopes.

All spatial data were analyzed using the WGS 84 / Arctic Polar Stereographic projection.

1.6.4 Habitat selection during residency

1.6.4.1 Determination of home ranges and availability areas

We adopted a use-availability design to investigate habitat selection at the regional scale (2nd order of Johnson (1980)) during summer and winter residency. Following the study design 2 of Manly et al. (2002), we defined, separately for each season, used habitats at the individual scale (home ranges) and available habitats at the population scale. We estimated home ranges using the 100% adaptive-LoCoH method (Getz et al., 2007) implemented in the R package `adehabitatHR` (version 0.4.19; Calenge, 2006). This nonparametric kernel method considers holes and boundaries attributable to geomorphologic features such as lakes, cliffs, or shores. Based on the area-observation curve displaying variation of home range size according to number of locations, we kept for analysis only individuals that had enough locations to reach a stable home range ($n_{loc} > 50$). We delineated availability areas (Figure 1) separately for summer and winter because the regional extent of locations differed across seasons.

For summer, we considered as available the area included in a 100% Minimum Convex Polygon (MCP) (Mohr, 1947) using summer locations of all individuals, to which we added a buffer of 2.6 km, corresponding to the radius of a mean individual 100% MCP (locations from all seasons combined). The buffer value corresponds to the radius of the mean individual 100% summer MCP. Within the availability area, non-habitat features such as

major waterbodies and glaciers were masked using CANVEC 50K Nunavut hydrographic features shapefile (Natural Resources Canada, 2019) in Arcmap 10.7.1. To compare used to available habitats, we created random home ranges by moving and rotating randomly each individual home range across the defined availability area. We employed a used:available home range ratio of 1:5, which, based on visual observation, was considered adequate for the size of the available area (475 km²).

Proceeding similarly, the winter availability area included the 100% MCP using locations collected from all individuals in all seasons, to which we added a buffer of 24.5 km. Random home ranges were created in the defined availability area, with a used:available home range ratio of 1:10 to accommodate the considerably larger winter availability area (19,250 km²). Table S1 shows variability of environmental features within summer and winter availability areas.

1.6.4.2 Habitat selection in summer and winter

We estimated habitat selection functions (HSFs) for each season separately using logistic regression with binomial distribution and logit link function. Since the dataset included only one home range per individual (no intra-individual variance) and preliminary analyses indicated similar selection between individuals, we did not use mixed-effect models. We extracted the following environmental variables in true and random home ranges: mean and standard deviation of SAVI, elevation, and slope, as well as ACR rugosity and the proportion of home range covered by each aspect category. To facilitate subsequent model convergence and interpretation of estimates, we standardized covariates (Schielzeth, 2010). We built three

concurrent complete models including each of the variables describing landscape ruggedness (i.e. standard deviation of elevation, standard deviation of slope, and ACR rugosity) and we kept the best one according to the Akaike's information criterion adjusted for small sample size (AICc, Burnham & Anderson, 2002) for subsequent model selection. For sets of variables with Spearman rank correlation > 0.7 , we kept only the more biologically relevant one. Table S2 shows variables retained for habitat selection analyses for each season.

We selected models using R package MuMIn (Barton, 2020) based on AICc (Burnham & Anderson, 2002). Models were ranked based on AICc values and AICc weights of evidence (w_i), considering models with $\Delta AICc < 2$ as having substantial empirical support (Burnham & Anderson, 2002). Among these models, we assessed uninformative parameters by checking if the 85% confidence intervals of coefficients were overlapping 0, resulting in keeping simpler, nested models for further interpretation (Arnold, 2010; Harrison et al., 2018). We validated model assumptions using R packages performance (version 0.8.0; Lüdtke et al., 2021) and DHARMA (version 0.4.3; Hartig, 2021). We assessed multicollinearity by ensuring that the variance inflation factor (VIF; Zuur et al., 2010) never exceeded 5 (R package car; Fox & Weisberg, 2018). The regression coefficient being the logarithm of the relative selection strength (RSS; Avgar et al., 2017), we calculated and plotted the log-transformed RSS using R package amt (version 0.1.7; Signer et al., 2019).

1.6.5 Habitat selection during relocation

According to theory on movement strategies in relation to energetics (Evans & Bearhop, 2022; Hedenström, 2003), we expected movement patterns of hares relocating between

summer and winter habitats to show a traveling state (locations distant from each other and roughly aligned), and a stopover state (locations clustered). We identified these two traveling states using a path segmentation analysis based on hidden Markov models (HMM), which allows detection of underlying behavioral processes (Edelhoff et al., 2016). We first regularized trajectories to 1 location/day by interpolation. We then fitted the HMM using a gamma state-dependent distribution to model step lengths, and a wrapped Cauchy distribution to model step angles. To ensure numerical stability, we ran 10 iterations choosing initial parameters randomly within a plausible range according to the behavioral state (Grenier-Potvin et al., 2021). We graphically assessed model's goodness-of-fit by ensuring that the distribution of pseudo-residuals did not significantly deviate from a normal distribution. We finally used the Viterbi algorithm with the resulting model to assign the most likely state to each location. We used the R package MoveHMM (version 1.7; Michelot et al., 2016) to prepare data, fit HMM, and classify locations.

To compare environmental features selected by hares at stopover sites and in traveling areas, we elaborated a latent selection difference (LSD) analysis (Mueller et al., 2004) by fitting a mixed-effect logistic regression with binomial distribution and logit link function, including random intercept among individuals (Gillies et al., 2006; Viejou et al., 2018). The stopover state was considered as outcome (1) and the traveling state as exposure (0). Coefficients of this analysis indicate, when 95% confidence intervals do not overlap zero, the relative selection of a covariate for one state compared to the other. Positive values indicate stronger selection in the stopover state compared to the traveling state. To consider the uncertainty of Argos locations and the ability of hares to perceive their surroundings, habitat variables were

calculated in a buffer around locations. The radius of the buffer matched the Argos estimated error of the location (Argos class 3 = 250 m, 2 = 500 m, 1 = 1,500 m). Buffers around A-class Argos locations, which have no accuracy estimate, were assigned a 1,500-m radius (see Fig. S1 for the distribution of error classes associated to locations according to each behavioral state). We extracted the mean and standard deviation of SAVI, elevation, and slope, as well as ACR rugosity, for all buffered stopover and traveling locations, and values were standardized (Table S3). The sizes of buffered locations were too small to calculate aspect class proportions, thus we created continuous aspect variables by trigonometrically transforming aspect to represent its relations to north and east (northness and eastness; Zar, 2010). We extracted the mean values of northness and eastness for each buffered location. We considered two-term interactions between mean SAVI and mean elevation. We first evaluated significance of interaction terms and included significant interactions in the complete model (Zuur et al., 2010). We selected models and verified assumptions as previously described for HSFs. We assessed models' goodness-of-fit by calculating the area under the curve (AUC) of a bootstrap receiver operating characteristic (ROC) curve with 999 repetitions (Hosmer et al., 2013) using R package ROCR (version 1.0-11; Sing et al., 2005). Results are expressed as mean \pm SD.

1.7 RESULTS

1.7.1 Habitat selection during residency

1.7.1.1 Home ranges

We tracked 25 individuals during summer (21 females, 4 males), for a total of 1,174 filtered locations (47 ± 24 locations per individual) obtained from 15 June to 17 September 2019. For the summer habitat selection analyses, we considered in our analyses the 11 individuals for which there were enough locations to obtain a stable home range estimation (70 ± 10 locations per individual, Table S4). Summer home ranges measured 10.4 ± 4.7 km² (range: 5.0-19.5 km², n=11).

A total of 21 hares relocated to winter grounds, and 20 settled in a winter range (one died during relocation), for a total of 1,669 filtered locations (79 ± 61 locations per individual) obtained from 10 September 2019 to 31 May 2020. We kept 11 individual home ranges for the winter habitat selection analyses (122 ± 62 locations per individual, three individuals participated in both summer and winter analyses, Table S4). Winter home range measured 91.7 ± 79.9 km² (range: 23.2 -281.7 km², n=11).

1.7.1.2 Habitat selection during summer

Mean elevation was included in all models with $\Delta AICc < 2$ (Table 2). The most parsimonious model only included a strong negative effect of mean elevation on summer home range selection (log-RSS = -4.43; standard error = 1.51; CI 95% [-8.14 – -2.20]). Holding all other variables constant, the probability of home range selection by hares was divided by 20 for

each 100 m increase in elevation (Fig. 2a). Vegetation biomass was not selected in summer at the studied spatial scale. Contrary to P1, factors reflecting relief heterogeneity were not selected.

1.7.1.3 Habitat selection during winter

The most parsimonious model included mean vegetation biomass, mean elevation and mean slope (Table 3), in accordance with P2a and P2b. Vegetation biomass was omnipresent in concurrent models, being the most influent variable in the best model (log-RSS = 3.40; standard error = 0.88; CI 95% [2.01– 5.71]) (Fig. 2b). The probability of home range selection was multiplied by 15 for each increase of 0.1 in mean SAVI value in the home range (P2a supported). Mean elevation was also found in all concurrent models, having (unlike in summer) a positive effect on selection (log-RSS = 2.02; standard error = 1.16; CI 95% [0.29 – 5.01]) (Fig. 2c). Probability of home range selection by hares was hence multiplied by 3.4 for each 100-m increase in home range mean elevation. Mean slope also had a positive effect on home range selection (log-RSS = 1.57; standard error = 0.58; CI 95% [0.55 – 2.91]) (Fig. 2d), resulting in a probability of selection multiplied by 1.52 for each additional degree in the mean slope in the home range (P2b supported).

1.7.2 Habitat selection during relocation

The 21 relocating individuals yielded 793 locations obtained from 11 August to 5 November 2019. These locations could be categorized as stopovers and traveling locations by the path segmentation analysis, supporting P3a. About twice as many locations were classified as stopover compared to traveling locations, but substantial variation existed among individuals

(Table S5). In accordance with P3b, the most parsimonious model included mean vegetation biomass, but in interaction with mean elevation (Fig. 3; Table 4). Mean elevation and mean plant biomass around location interacted positively, so that the probability of stopping was the greatest where both elevation and vegetation biomass were lowest, or conversely where elevation and vegetation biomass were highest (P3b partially supported; Fig. 4; Table S6). At intermediate elevations, the probability of stopping did not depend on vegetation biomass. In addition, an increase of 0.1 of the standard deviation of vegetation biomass around a location multiplied by 1.75 the probability of stopping, suggesting that hares stopped preferentially in patches of heterogeneous vegetation. On the opposite, a 100 m increase in the standard deviation of elevation around a location divided the probability of stopping by 1.83, suggesting that rugged areas were less used as stopovers. Although present in our best model, northness and mean vegetation biomass as simple terms did not meaningfully affect the probability of a location to be a stopover, since confidence intervals overlapped 0 (Fig. 3; Table S6). Model performance assessment with ROC attested that our model had some reasonable predictive power ($AUC = 0.62 \pm 0.04$).

1.8 DISCUSSION

Arctic hare habitat selection was never addressed through a use-availability design. It is also the first time that individual movements are tracked across seasons in this species, as described in Caron-Carrier et al. (2022). Previous work on Arctic hare habitats in the High Arctic was restricted to habitat use, most often during summer (but see Gray, 1993; Klein & Bay, 1994; Parker, 1977 who conducted winter observations). In accordance with our general

hypothesis, plant biomass and topography partly explained Arctic hare habitat selection at the regional scale, and their importance varied across seasons. Specifically, 1) in summer, low elevation habitats were selected at the studied scale, but vegetation biomass had no significant importance; 2) in winter, higher vegetation biomass was primarily selected, followed by high elevation and steep slopes. Such combination of features related to acquisition of food resources and predator avoidance was also observed in selection of stopover sites during the fall relocation phase, as 3) stopover locations were characterized by a strong positive interaction between elevation and vegetation biomass, more plant biomass heterogeneity and smoother terrain compared to locations used by hares to travel. We first discuss home range sizes estimated for habitat selection analyses, then the seasonality of habitat selection, and finally the interplay between habitat selection and migration in terrestrial mammal herbivores.

1.8.1 Home range size

The principal determinant of home-range size is habitat productivity, which is negatively correlated to latitude in the northern hemisphere (McLoughlin & Ferguson, 2000). Thus, according to the habitat-productivity hypothesis (Harestad & Bunnell, 1979), populations living in poorer habitats compensate lower productivity with a larger home range. Among leporids, home range size was found negatively correlated with food resources quality in the snowshoe (*Lepus americanus*) and mountain (*Lepus timidus*) hares (Hulbert et al., 1996; Rizzuto et al., 2021). This may explain why the Arctic hare seasonal home range sizes estimated in this study were considerably larger than those found in literature, which mostly

focuses on populations at the southern range of the species' distribution. In Newfoundland, at the southern limit of the species distribution, summer and winter home ranges were 6 times (1.55 km²) and 80 times (1.15 km², Hearn et al., 1987) smaller than those measured in our study, although they were estimated with the MCP method, which may be subject to unpredictable bias causing overestimation of home range size (Burgman & Fox, 2003). Methodological factors such as the use of different home range estimation methods may account for a significant part of the variation in the results between different studies (Nilsen et al., 2008). However, when there are large differences in home range size, as in our case, ecological factors such as differences between study sites are responsible for most of the variation, outweighing bias introduced by analysis methods. Although a thorough home range analysis would clarify the importance of those different sources of variation, our results seem to be in accordance with the ecological patterns generally observed.

1.8.2 Seasonal habitat selection

In several northern and alpine herbivores such as moose (Mabille et al., 2012), bighorn sheep (*Ovis canadensis*) (Festa-Bianchet, 1988) and red deer (*Cervus elaphus*) (Godvik et al., 2009), seasonality affects the relative influence of predation risk and food resources on habitat selection. Our results suggest similar effects in a smaller species, as previously suggested (but never tested) for Arctic hares (Dalerum et al., 2017; Small et al., 1991).

In summer, vegetation did not seem to affect habitat selection at the studied scale, in accordance with P1. Topographical features rather explained selection, as predicted by Arctic hare's predation avoidance strategy (Best & Henry, 1994). However, selection for low

elevation areas deviates from P1 and from observations of habitat use during young rearing (Aniskowicz et al., 1990), although it fits the preference for low-lying regions near the coast in summer and the movement towards higher grounds in winter reported by Best & Henry (1994). Our field observations, consistent with those of Aniskowicz et al. (1990), suggest that unmeasured variables correlated to elevation, such as fine-scale ruggedness created by boulder fields interspersed with small vegetated areas, were actually selected by hares, although this remains to be tested. Considering availability at multiple scales is essential to understand habitat selection, and habitat selection studies increasingly consider multiple levels in analyses (McGarigal et al., 2016). However, limitations in the fix-rate and the spatial accuracy of Argos locations on which we relied restricted our analyses to the regional scale. Further habitat selection analyses within the home range could provide more details on the processes underlying selection pattern observed at the regional scale (Schweiger et al., 2021). The winter habitat selection analysis supported P2a and P2b, that is strong selection for the highest plant biomass followed by selection for relief features favoring accessibility to forage as well as reducing predation risk. Our results are in good agreement with Parker's (1977) local-scale field observations on nearby Axel Heiberg Island, suggesting that the impact of food resources on hares fitness is so important that in addition to be addressed at broadest scales of habitat selection, it is carried over to subsequent levels of selection to be completely overcome (Rettie & Messier, 2000). The scale studied and that of precedent habitat descriptions hence belong to the same domain (i.e. spatiotemporal continuum within which selection is consistent) (Wiens, 1989), as observed in other High Arctic herbivores (Schaefer & Messier, 1995). Food resources may thus be the main limiting factor influencing habitat

selection in winter, driving hares to the regionally rich Lake Hazen basin despite the potentially higher predator density induced by the greater wildlife abundance in the area (France, 1993; Government of Canada, 2018). Hares may reduce predation risks near Lake Hazen by using local relief, leading to their selection of steep slopes and highest elevation which also feature reduced snow cover over plants.

The summer-winter contrast in the importance of vegetation for habitat selection suggests that fall relocation is motivated by foraging needs. This fits common hypotheses explaining seasonal migration in mammalian herbivores, food quantity or quality as well as tempering predation risk being the main drivers of migratory movements in several species (Avgar et al., 2013). According to Klein & Bay (1994), locomotion efficiency, gregariousness, vegetation patch use and predation avoidance strategies of Arctic hare resemble those of Peary caribou, in which seasonal movements in search for food are well known (Gautier et al., 2022; Joly et al., 2019). Yet, many aspects of Arctic hare ecology need to be clarified regarding the drivers of their seasonal habitat selection, particularly sexual differences. In polygynous species such as the Arctic hare (Gray, 1989), energy needs and tolerance to predation risk often differ between sexes, especially during the reproduction period (Main et al., 1996). Those differences may influence the configuration of the optimal habitat according to each sex, resulting in sexual segregation. At Alert, sex ratio seems to be strongly female-biased (Table S4; Berteaux, pers. comm), as illustrated in captured and tracked individuals in this study, suggesting differential habitat selection between sexes. Although our unbalanced dataset prevented consideration of sex in our analyses, this should be investigated, as well as the effects of other factors such as local density influencing

competition, predator abundance influencing predation risk, microclimate influencing thermoregulation, or snow cover influencing food access.

1.8.3 Movement strategies in long-distance migrations

The absence of large-scale migrations in small mammals is principally explained by the high energetic cost of long-distance movements (Alerstam et al., 2003; Berteaux & Lai, 2021). As running is the most energy-demanding locomotion mode (Schmidt-Nielsen, 1972), the limited fuel storage capacity of small mammals limits the distance that they can cover without refueling (Alexander, 2002; Hedenström, 2003), favoring other winter adaptations such as torpor or subnivean life (Webber & McGuire, 2022). Yet, long-range fall relocation in Arctic hares from northern Ellesmere Island (Caron-Carrier et al., 2022; Lai et al., 2022) suggests that in very resource-poor and heterogeneous landscapes, this behavior can evolve, even in small to medium-size mammals. Shedding light on the drivers and mechanisms by which this population achieved to go beyond theoretical predictions and developed this aptitude portends key breakthroughs in our knowledge on the evolution and determinants of long-distance movements in terrestrial mammals. In accordance with P3a, stopovers detected during Arctic hares relocation are certainly determinant in their movement strategy, as they are for several migrating animals (Åkesson & Hedenström, 2007; Evans & Bearhop, 2022). However, we observed only twice as many stopover locations as traveling locations, which seems to deviate from most migrating herbivores. Ungulates, which are the main terrestrial migrants, mainly adopt a « march-and-browse » strategy, travelling to the rhythm of plant phenology to maximize their energetic intake and hence making many more stopovers

(Laforge et al., 2021; Sawyer & Kauffman, 2011). Use of stopovers by hares is rather similar to that of many migrating birds, which stopover strategy aims to optimal energetic efficiency and to minimize migration time. When derived to running animals, equations describing this strategy predict that time spent at stopovers should be thrice the time spent traveling (Hedenström, 2003), a ratio that is close to what we observed.

Environmental features selected by hares during their fall relocation suggest that stopovers were used to replenish body reserves. In addition, the interaction between vegetation and elevation reflects a potential trade-off between maximization of food acquisition and minimization of predation risk. While presence of vegetation allows the renewal of energy reserves, high elevation may offer better detection of predators in approach. Positive selection vegetation standard deviation in stopovers further suggests selection for small, rich vegetation patches, which is consistent with hares ability to exploit vegetation patches of various sizes (Klein & Bay, 1994). Intriguingly, low-elevation areas relatively devoid of vegetation were also preferred for stopping. This remains unexplained and could be due to unmeasured correlated variables. While limited by the nature of the available data, our analysis suggests that many aspects of this Arctic hares' exceptional behavior have yet to be discovered. GPS tracking could produce more precise and more frequent locations, offering unique opportunities to advance our understanding of migration and stopover ecology in terrestrial mammals (Nathan et al., 2022). Similarly, tracking individuals for a complete annual cycle will unveil the likely migratory nature of that relocation and the following movement strategies (Caron-Carrier et al., 2022).

1.8.4 Conclusion

Our study is the first to assess Arctic hare habitat selection while considering seasonal dynamics, providing new insights on the factors that affect coarse-scale habitat selection in this species. Our work allowed us to link habitat selection in a small mammal herbivore with patterns generally observed only in large mammal herbivores. In good agreement with observations on larger species, we also found that seasonal changes in predation risk and foraging needs might determine fall relocation of hares. However, Arctic hares use a stopover strategy that seems to deviate from strategies used in larger migratory species. The exceptional movement behavior exhibited by this species provides us with a model both ecologically and phylogenetically different from those commonly used in herbivore movement ecology, which could help to better understand the gap between theoretical and empirical work on migration strategies in terrestrial mammals.

1.9 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Jacob Caron-Carrier and our field assistants for their help, as well as Nathan Koutroulides and the CFS Alert station personnel for their logistical support. We thank Véronique Thériault for her assistance with spatial data maps, and Alain Caron for his guidance in statistical analyses. We acknowledge the Center for Northern Studies (CEN), a strategic cluster funded by the Fonds de recherche du Québec Nature et Technologie, for professional and financial support to this project.

1.10 DECLARATIONS

1.10.1 Funding

This work was financially supported by the Canada Foundation for Innovation (grant #38881), Canada Research Chairs Program, Department of National Defence of Canada, Kenneth M. Molson Foundation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (grant # 509948-2018, RGPIN-2019-0592, RGPNS-2019-305531), Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies, BIOS² NSERC CREATE program (grant #509948-2018), and Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet.

1.10.2 Conflicts of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

1.10.3 Ethics approval

Ethics approval was waived by Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski (reference number CAC-68-17-184) and the Government of Nunavut (Permit number

WL 2018-020). All applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals were followed.

1.10.4 Consent to participate

Not applicable.

1.10.5 Consent for publication

Not applicable.

1.10.6 Availability of data and material

The locations dataset generated and analyzed for this study is part of the Arctic Animal Movement Archive, is freely available in MoveBank and is stored in the MoveBank Data Repository at <https://www.movebank.org/cms/movebank-main>.

1.10.7 Code availability

Code is freely available upon request to the authors.

1.10.8 Authors' contributions

LLD, SL, and DB designed and conceived the study. SL and DB conducted field work. LLD and SL analyzed data and interpreted results, with the help of DB. LLD, SL and DB wrote the manuscript, and all authors reviewed and contributed to the final text. LLD, DB and FV obtained funding.

1.11 REFERENCES

- Aguilar, F. J., Agüera, F., Aguilar, M. A., & Carvajal, F. (2005). Effects of terrain morphology, sampling density, and interpolation methods on grid DEM accuracy. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, *71*(7), 805–816.
<https://doi.org/10.14358/PERS.71.7.805>
- Åkesson, S., & Hedenström, A. (2007). How migrants get there: Migratory performance and orientation. *BioScience*, *57*(2), 123–133. <https://doi.org/10.1641/B570207>
- Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos*, *103*(2), 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>
- Alexander, R. M. (2002). The merits and implications of travel by swimming, flight and running for animals of different sizes. *Integrative and Comparative Biology*, *42*(5), 1060–1064. <https://doi.org/10.1093/icb/42.5.1060>
- Aniskowicz, B. T., Hamilton, H., Gray, D. R., & Downes, C. (1990). Nursing behavior of Arctic hare (*Lepus arcticus*). In C. R. Harington (Ed.), *Canada's Missing Dimension: Science and History in the Canadian Arctic Islands* (Vol. 2, pp. 643–665). Canadian Museum of Nature.
- Arnold, T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *The Journal of Wildlife Management*, *74*(6), 1175–1178.
<https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01236.x>

- Avgar, T., Lele, S. R., Keim, J. L., & Boyce, M. S. (2017). Relative selection strength: Quantifying effect size in habitat- and step-selection inference. *Ecology and Evolution*, 7(14), 5322–5330. <https://doi.org/10.1002/ece3.3122>
- Avgar, T., Street, G., & Fryxell, J. M. (2013). On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*, 92(6), 481–490. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0076>
- Barton, K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17.* <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Berteaux, D. (2021). Data from: Study “Arctic hare Alert—Argos tracking”. *MoveBank Data Repository*. <https://doi.org/10.5441/001/1.d5d912c4>
- Berteaux, D., & Lai, S. (2021). Walking on water: Terrestrial mammal migrations in the warming Arctic. *Animal Migration*, 8(1), 65-73. <https://doi.org/10.1515/ami-2020-0111>
- Best, T. L., & Henry, T. H. (1994). *Lepus arcticus*. *Mammalian Species*, 457, 1–9. <https://doi.org/10.2307/3504088>
- Bliss, L. C. (2000). Arctic tundra and polar desert biome. In M. G. Barbour & W. D. Billings (Eds.), *North American Terrestrial Vegetation* (2nd ed., p. 622). Cambridge University Press.
- Burgman, M. A., & Fox, J. C. (2003). Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation Forum*, 6(1), 19–28. <https://doi.org/10.1017/S1367943003003044>

- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. (2nd ed.). Springer-Verlag.
- Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, *197*(3), 516–519.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Caron-Carrier, J., Lai, S., Vézina, F., Tam, A., & Berteaux, D. (2022). Long-distance, synchronized and directional fall movements suggest migration in Arctic hares on Ellesmere Island (Canada). *Scientific Reports*, *12*(1), Article 1.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-08347-1>
- C.E.S.R.I. (2011). *ArcGIS Desktop: Release 10* (10.7.1). Environmental Systems Research Institute. <https://www.esri.com/en-us/home>
- Dalerum, F., Dalén, L., Fröjd, C., Lecomte, N., Lindgren, Å., Meijer, T., Pecnerova, P., & Angerbjörn, A. (2017). Spatial variation in Arctic hare (*Lepus arcticus*) populations around the Hall Basin. *Polar Biology*, *40*(10), 2113–2118.
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2116-1>
- 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 (New York, N.Y.)*, *370*(6517), 712–715. <https://doi.org/10.1126/science.abb7080>

- Desjardins, É., Lai, S., Payette, S., Dubé, M., Sokoloff, P. C., St-Louis, A., Poulin, M.-P., Legros, J., Sirois, L., Vézina, F., Tam, A., & Berteaux, D. (2021). Survey of the vascular plants of Alert (Ellesmere Island, Canada), a polar desert at the northern tip of the Americas. *Check List*, *17*(1), Article 1. <https://doi.org/10.15560/17.1.181>
- Desjardins, É., Lai, S., Payette, S., Vézina, F., Tam, A., & Berteaux, D. (2021). Vascular plant communities in the polar desert of Alert (Ellesmere Island, Canada): Establishment of a baseline reference for the 21st century. *Écoscience*, *28*(3–4), 243–267. <https://doi.org/10.1080/11956860.2021.1907974>
- Du Preez, C. (2015). A new arc–chord ratio (ACR) rugosity index for quantifying three-dimensional landscape structural complexity. *Landscape Ecology*, *30*(1), 181–192. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0118-8>
- Dupke, C., Bonenfant, C., Reineking, B., Hable, R., Zeppenfeld, T., Ewald, M., & Heurich, M. (2017). Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography*, *40*(8), 1014–1027. <https://doi.org/10.1111/ecog.02152>
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Jolicoeur, H. (2005). Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, *28*(5), 619–628. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04263.x>
- Edelhoff, H., Signer, J., & Balkenhol, N. (2016). Path segmentation for beginners: An overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. *Movement Ecology*, *4*(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0086-5>

- Evans, S. R., & Bearhop, S. (2022). Variation in movement strategies: Capital versus income migration. *Journal of Animal Ecology*, *91*(10), 1961–1974.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13800>
- Festa-Bianchet, M. (1988). Seasonal range selection in bighorn sheep: Conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia*, *75*, 580–586.
<https://doi.org/10.1007/BF00776423>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2018). *An R Companion to Applied Regression*. SAGE Publications.
- France, R. L. (1993). The Lake Hazen Trough: A late winter oasis in a polar desert. *Biological Conservation*, *63*(2), 149–151. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90503-S](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90503-S)
- Gautier, C., Langlois, A., Sasseville, V., Neave, E., & Johnson, C. A. (2022). Remote sensing, snow modelling, survey data and Indigenous Knowledge show how snow and sea-ice conditions affect Peary caribou (*Rangifer tarandus pearyi*) distribution and inter-island and island–mainland movements. *Polar Research*, *41*, 7964.
<https://doi.org/10.33265/polar.v41.7964>
- Gedir, J. V., Cain, J. W., Swetnam, T. L., Krausman, P. R., & Morgart, J. R. (2020). Extreme drought and adaptive resource selection by a desert mammal. *Ecosphere*, *11*(7), e03175. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3175>
- Getz, W. M., Fortmann-Roe, S., Cross, P. C., Lyons, A. J., Ryan, S. J., & Wilmers, C. C. (2007). LoCoH: Nonparametric kernel methods for constructing home ranges and

utilization distributions. *PLOS ONE*, 2(2), e207.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000207>

- Gillies, C. S., Hebblewhite, M., Nielsen, S. E., Krawchuk, M. A., Aldridge, C. L., Frair, J. L., Saher, D. J., Stevens, C. E., & Jerde, C. L. (2006). Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75(4), 887–898. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01106.x>
- Gnanadesikan, G. E., Pearse, W. D., & Shaw, A. K. (2017). Evolution of mammalian migrations for refuge, breeding, and food. *Ecology and Evolution*, 7(15), 5891–5900. <https://doi.org/10.1002/ece3.3120>
- Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R., & Mysterud, A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90(3), 699–710. <https://doi.org/10.1890/08-0576.1>
- Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., & Moore, R. (2017). Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sensing of Environment*, 202, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.06.031>
- Government of Canada. (2013). *Canadian Forces Station Alert | Royal Canadian Air Force*. Royal Canadian Air Force. <http://www.rcaf-arc.forces.gc.ca/en/alert.page>
- Government of Canada. (2018). *Ecosystems—Quttinirpaaq National Park*. Parks Canada Agency. <https://www.pc.gc.ca/en/pn-np/nu/quttinirpaaq/nature/environnement-environment/habitats>
- Gray, D. R. (1989). *Reproductive behavior of arctic hare (Lepus arcticus)*. Symposium sur les stratégies du comportement, Duchesnay, Quebec.

- Gray, D. R. (1993). Behavioural adaptations to arctic winter: Shelter seeking by Arctic hare (*Lepus Arcticus*). *Arctic*, 46(4), 340–353.
- Grenier-Potvin, A., Clermont, J., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2021). Prey and habitat distribution are not enough to explain predator habitat selection: Addressing intraspecific interactions, behavioural state and time. *Movement Ecology*, 9(1), 12. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00250-0>
- Harestad, A. S., & Bunnell, F. L. (1979). Home range and body weight—A reevaluation. *Ecology*, 60(2), 389–402. <https://doi.org/10.2307/1937667>
- Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E. D., Robinson, B. S., Hodgson, D. J., & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>
- Hartig, F. (2021). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.3*. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hearn, B. J., Keith, L. B., & Rongstad, O. J. (1987). Demography and ecology of the arctic hare (*Lepus arcticus*) in southwestern Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, 65(4), 852–861. <https://doi.org/10.1139/z87-136>
- Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2009). Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology*, 90(12), 3445–3454. <https://doi.org/10.1890/08-2090.1>

- Hedenström, A. (2003). Optimal migration strategies in animals that run: A range equation and its consequences. *Animal Behaviour*, 66(4), 631–636.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2234>
- Holbrook, J. D., Olson, L. E., DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Squires, J. R., & Steenweg, R. (2019). Functional responses in habitat selection: Clarifying hypotheses and interpretations. *Ecological Applications*, 29(3), e01852.
<https://doi.org/10.1002/eap.1852>
- Hosmer, D. W., Lemeshow, S., & Sturdivant, R. X. (2013). *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons.
- Huete, A. R. (1988). A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment*, 25(3), 295–309. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(88\)90106-X](https://doi.org/10.1016/0034-4257(88)90106-X)
- Hulbert, I. A. R., Iason, G. R., Elston, D. A., & Racey, P. A. (1996). Home-Range Sizes in a Stratified Upland Landscape of Two Lagomorphs with Different Feeding Strategies. *Journal of Applied Ecology*, 33(6), 1479–1488.
<https://doi.org/10.2307/2404786>
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1), 65–71.
<https://doi.org/10.2307/1937156>
- 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., & Hebblewhite, M. (2019).

- Longest terrestrial migrations and movements around the world. *Scientific Reports*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51884-5>
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, 348(6240), aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>
- Klein, D. R., & Bay, C. (1994). Resource partitioning by mammalian herbivores in the High Arctic. *Oecologia*, 97(4), 439–450.
- Laforge, M. P., Bonar, M., & Wal, E. V. (2021). Tracking snowmelt to jump the green wave: Phenological drivers of migration in a northern ungulate. *Ecology*, 102(3), e03268. <https://doi.org/10.1002/ecy.3268>
- Lai, S., Desjardins, É., Caron-Carrier, J., Couchoux, C., Vézina, F., Tam, A., Koutroulides, N., & Berteaux, D. (2022). Unsuspected mobility of Arctic hares revealed by longest journey ever recorded in a lagomorph. *Ecology*, 103(3), e3620. <https://doi.org/10.1002/ecy.3620>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R Package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Mabille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., & Laurian, C. (2012). Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia*, 170(4), 965–977. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2382-0>

- Main, M. B., Weckerly, F. W., & Bleich, V. C. (1996). Sexual segregation in ungulates: New directions for research. *Journal of Mammalogy*, *77*(2), 449–461.
<https://doi.org/10.2307/1382821>
- Manly, B. F., McDonald, L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2007). *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer Science & Business Media.
- Matthiopoulos, J., Fieberg, J. R., & Aarts, G. (2020). *Species-Habitat Associations: Spatial data, predictive models, and ecological insights*. University of Minnesota Libraries Publishing. <https://doi.org/10.24926/2020.081320>
- Mayor, S. J., Schneider, D. C., Schaefer, J. A., & Mahoney, S. P. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Écoscience*, *16*(2), 238–247. <https://doi.org/10.2980/16-2-3238>
- McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., & Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: A review and outlook. *Landscape Ecology*, *31*(6), 1161–1175. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x>
- McLoughlin, P. D., & Ferguson, S. H. (2000). A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Écoscience*, *7*(2), 123–130.
<https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682580>
- McLoughlin, P. D., Morris, D. W., Fortin, D., Vander Wal, E., & Contasti, A. L. (2010). Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology*, *79*(1), 4–12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01613.x>
- McLoughlin, P. D., Wal, E. V., Lowe, S. J., Patterson, B. R., & Murray, D. L. (2011). Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human

activity. *Basic and Applied Ecology*, 12(8), 654–663.

<https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.09.001>

McNeill, E. P., Thompson, I. D., Wiebe, P. A., Street, G. M., Shuter, J., Rodgers, A. R., &

Fryxell, J. M. (2020). Multi-scale foraging decisions made by woodland caribou

(*Rangifer tarandus caribou*) in summer. *Canadian Journal of Zoology*, 98(5), 331–

341. <https://doi.org/10.1139/cjz-2019-0197>

Mech, L. D. (2007). Annual Arctic wolf pack size related to Arctic hare numbers. *Arctic*,

60(3), 309–311.

Mercer, W. E., Hearn, B. J., & Finlay, C. (1981). Arctic hare populations in insular

Newfoundland. In *Proceedings of the World Lagomorph Conference, held in*

Guelph, Ontario, August 1979 (pp. 450–468). University of Guelph, CA.

Michélot, T., Langrock, R., & Patterson, T. A. (2016). moveHMM: An R package for the

statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models.

Methods in Ecology and Evolution, 7(11), 1308–1315.

<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12578>

Mueller, C., Herrero, S., & Gibeau, M. L. (2004). Distribution of subadult grizzly bears in

relation to human development in the Bow River Watershed, Alberta. *Ursus*, 15(1),

35–47. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2004\)015<0035:DOSGBI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2004)015<0035:DOSGBI>2.0.CO;2)

Mysterud, A., & Ims, R. A. (1998). Functional responses in habitat use: Availability

influences relative use in trade-off situations. *Ecology*, 79(4), 1435–1441.

[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1435:FRIHUA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1435:FRIHUA]2.0.CO;2)

- Nakashima, Y., Nakabayashi, M., & Sukor, J. Abd. (2013). Space use, habitat selection, and day-beds of the common palm civet (*Paradoxurus hermaphroditus*) in human-modified habitats in Sabah, Borneo. *Journal of Mammalogy*, *94*(5), 1169–1178. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-140.1>
- Nathan, R., Monk, C. T., Arlinghaus, R., Adam, T., Alós, J., Assaf, M., Baktoft, H., Beardsworth, C. E., Bertram, M. G., Bijleveld, A. I., Brodin, T., Brooks, J. L., Campos-Candela, A., Cooke, S. J., Gjelland, K. Ø., Gupte, P. R., Harel, R., Hellström, G., Jeltsch, F., ... Jarić, I. (2022). Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science*, *375*(6582), eabg1780. <https://doi.org/10.1126/science.abg1780>
- Natural Resources Canada. (2019). *Lakes, Rivers and Glaciers in Canada—CanVec Series—Hydrographic Features—Open Government Portal*. Open Government Canada. <https://open.canada.ca/data/en/dataset/9d96e8c9-22fe-4ad2-b5e8-94a6991b744b>
- Nilsen, E. B., Pedersen, S., & Linnell, J. D. C. (2008). Can minimum convex polygon home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological Research*, *23*(3), 635–639. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0421-9>
- Northrup, J. M., Hooten, M. B., Anderson, C. R., & Wittemyer, G. (2013). Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use–availability design. *Ecology*, *94*(7), 1456–1463. <https://doi.org/10.1890/12-1688.1>
- Northrup, J. M., Vander Wal, E., Bonar, M., Fieberg, J., Laforge, M. P., Leclerc, M., Prokopenko, C. M., & Gerber, B. D. (2022). Conceptual and methodological

advances in habitat-selection modeling: Guidelines for ecology and evolution.

Ecological Applications, 32(1), e02470. <https://doi.org/10.1002/eap.2470>

Parker, G. R. (1977). Morphology, reproduction, diet, and behavior of the arctic hare (*Lepus arcticus monstrabilis*) on Axel Heiberg Island, Northwest Territories.

Canadian Field Naturalist, 9(1), 8–18.

Paton, R. S., & Matthiopoulos, J. (2016). Defining the scale of habitat availability for models of habitat selection. *Ecology*, 97(5), 1113–1122. <https://doi.org/10.1890/14-2241.1>

Porter, C., Morin, P., Howat, I., Noh, M.-J., Bates, B., Peterman, K., Keeseey, S., Schlenk, M., Gardiner, J., Tomko, K., Willis, M., Kelleher, C., Cloutier, M., Husby, E., Foga, S., Nakamura, H., Platson, M., Wethington, M., Williamson, C., ... Bojesen, M. (2018). *ArcticDEM* [Data set]. Harvard Dataverse.

<https://doi.org/10.7910/DVN/OHHUKH>

QGIS.org. (2022). *QGIS Geographic Information System* (3.16.16). QGIS Association.

<http://www.qgis.org>

Rettie, W. J., & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4), 466–478.

Rizzuto, M., Leroux, S. J., Vander Wal, E., Richmond, I. C., Heckford, T. R., Balluffi-Fry, J., & Wiersma, Y. F. (2021). Forage stoichiometry predicts the home range size of a small terrestrial herbivore. *Oecologia*, 197(2), 327–338.

<https://doi.org/10.1007/s00442-021-04965-0>

- Roberts, C. P., Cain, J. W., & Cox, R. D. (2017). Identifying ecologically relevant scales of habitat selection: Diel habitat selection in elk. *Ecosphere*, 8(11), e02013.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2013>
- Sawyer, H., & Kauffman, M. J. (2011). Stopover ecology of a migratory ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 1078–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01845.x>
- Schaefer, J. A., & Messier, F. (1995). Habitat selection as a hierarchy: The spatial scales of winter foraging by muskoxen. *Ecography*, 18(4), 333–344.
- Schaefer, J. A., Stevens, S. D., & Messier, F. (1996). Comparative winter habitat use and associations among herbivores in the High Arctic. *Arctic*, 49(4), 387–391.
- Schielzeth, H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 103–113.
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>
- Schmidt-Nielsen, K. (1972). Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running. *Science*, 177(4045), 222–228. <https://doi.org/10.1126/science.177.4045.222>
- Schweiger, B. R., Frey, J. K., & Cain, J. W., III. (2021). A case for multiscale habitat selection studies of small mammals. *Journal of Mammalogy*, gyab071.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab071>
- Shippert, M. M., Walker, D. A., Auerbach, N. A., & Lewis, B. E. (1995). Biomass and leaf-area index maps derived from SPOT images for Toolik Lake and Innvait Creek areas, Alaska. *Polar Record*, 31(177), 147–154.
<https://doi.org/10.1017/S0032247400013644>

- Signer, J., Fieberg, J., & Avgar, T. (2019). Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, 9(2), 880–890. <https://doi.org/10.1002/ece3.4823>
- Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., & Lengauer, T. (2005). ROCR: Visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics*, 21(20), 3940–3941. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bti623>
- Small, R. J., Keith, L. B., & Barta, R. M. (1991). Dispersion of introduced arctic hares (*Lepus arcticus*) on islands off Newfoundland's south coast. *Canadian Journal of Zoology*, 69(10), 2618–2623. <https://doi.org/10.1139/z91-368>
- Teitelbaum, C. S., Fagan, W. F., Fleming, C. H., Dressler, G., Calabrese, J. M., Leimgruber, P., & Mueller, T. (2015). How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecology Letters*, 18(6), 545–552. <https://doi.org/10.1111/ele.12435>
- Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Basille, M., & Gaillard, J.-M. (2016). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 21–31. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12394>
- Vaze, J., Teng, J., & Spencer, G. (2010). Impact of DEM accuracy and resolution on topographic indices. *Environmental Modelling & Software*, 25(10), 1086–1098. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.03.014>
- Viejou, R., Avgar, T., Brown, G. S., Patterson, B. R., Reid, D. E. B., Rodgers, A. R., Shuter, J., Thompson, I. D., & Fryxell, J. M. (2018). Woodland caribou habitat selection patterns in relation to predation risk and forage abundance depend on

- reproductive state. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5863–5872.
<https://doi.org/10.1002/ece3.4124>
- Webber, Q. M. R., & McGuire, L. P. (2022). Heterothermy, body size, and locomotion as ecological predictors of migration in mammals. *Mammal Review*, 52(1), 82–95.
<https://doi.org/10.1111/mam.12263>
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385–397.
<https://doi.org/10.2307/2389612>
- Wikelski, M., Davidson, S. C., & Kays, R. (2021). *Movebank: Archive, analysis and sharing of animal movement data. Hosted by the Max Planck Institute of Animal Behavior*. www.movebank.org
- Wingfield, J. C., Kelley, J. P., & Angelier, F. (2011). What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Current Zoology*, 57(3), 363–374. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.3.363>
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis* (5th ed). Prentice-Hall.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3–14.
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

1.12 TABLES

Table 1. Environmental variables used to analyze Arctic hare seasonal habitat selection on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada) in 2019-2020. Variables were extracted at a 10-m spatial resolution and are continuous. Variables used only during hare residence are identified with a star while those used only during hare relocation are identified with two stars. References provide a biological justification for the choice of variables. All variables have been standardized prior to statistical analyses.

<i>Variable</i>	<i>Description</i>	<i>References</i>
SAVI_mean	Mean value of soil-adjusted vegetation index (estimates average plant biomass)	Aniskowicz et al. (1990); Best & Henry (1994); Dalerum et al. (2017);
SAVI_sd	Standard deviation of soil-adjusted vegetation index (estimates spatial heterogeneity in plant biomass)	Klein & Bay (1994); Schaefer et al. (1996); Small et al. (1991)
Elevation_mean	Mean value of elevation (m)	Aniskowicz et al. (1990); Best & Henry, (1994); Mercer et al. (1981); Schaefer et al. (1996)
Elevation_sd	Standard deviation of elevation (m)	

Slope_mean	Mean value of slope (degrees)	Aniskowicz et al. (1990); Best &
Slope_sd	Standard deviation of slope (degrees)	Henry (1994); Gray, 1993; Hearn et al. (1987)
Rugosity	Arc-chord (ARC) rugosity index (estimates spatial heterogeneity in elevation)	Du Preez (2015)
Aspect (North)*	Proportion of area covered with North-facing slopes (315-45°)	Aniskowicz et al. (1990); Best & Henry (1994); Gray (1993); Mercer et al. (1981)
Aspect (East)*	Proportion of area covered with East-facing slopes (45-135°)	
Aspect (South)*	Proportion of area covered with South-facing slopes (135-225°)	
Aspect (West)*	Proportion of area covered with West-facing slopes (225-315°)	
Aspect** (Northness)	Relation to North (1 = North, -1 = South)	
Aspect** (Eastness)	Relation to East (1 = East, -1 = West)	

Table 2. Comparison of the best models ($\Delta AICc < 2$), the full model, and the null model in an analysis of regional-scale habitat selection of Arctic hares tracked on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada) during summer 2019. The retained model (bold) was the most parsimonious one. We give for each model the number of parameters (K), the negative log-likelihood ($-LL$), the difference in Akaike’s information criterion adjusted for small sample size ($AICc$) compared to the model with the lowest $AICc$ ($\Delta AICc$), and the $AICc$ weight of evidence (w).

<i>Model</i>	<i>K</i>	<i>-LL</i>	<i>ΔAICc</i>	<i>w</i>
elevation_mean + elevation_sd + North	4	14.19	0	0.16
elevation_mean + North	3	15.35	0.17	0.14
elevation_mean + East	3	15.51	0.50	0.12
elevation_mean + North + East	4	14.59	0.80	0.11
elevation_mean + elevation_sd + North + East	5	13.72	1.23	0.08
elevation_mean	2	17.06	1.50	0.07
elevation_mean + elevation_sd + SAVI_mean + North	5	14.00	1.80	0.06
elevation_mean + elevation_sd + slope_mean + North	5	14.04	1.87	0.06
elevation_mean + South + East	4	15.13	1.88	0.06

elevation_mean + elevation_sd + East	4	15.15	1.91	0.06
elevation_mean + SAVI_mean + North	4	15.17	1.96	0.06
elevation_mean + elevation_sd + slope_mean + SAVI_mean + North + South + East (Full)	8	13.63	7.82	0.00
Null	1	36.86	39.03	0.00

Table 3. Comparison of the best models ($\Delta AICc < 2$), the full model, and the null model in an analysis of regional-scale habitat selection of Arctic hares tracked on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada) during winter 2019-2020. The retained model (bold) was the most parsimonious one. We give for each model the number of parameters (K), the negative log-likelihood ($-LL$), the difference in Akaike's information criterion adjusted for small sample size ($AICc$) compared to the model with the lowest $AICc$ ($\Delta AICc$), and the $AICc$ weight of evidence (w).

<i>Model</i>	<i>K</i>	<i>-LL</i>	<i>$\Delta AICc$</i>	<i>w</i>
SAVI_mean + elevation_mean + slope_mean	4	13.95	0	0.21
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + South	5	13.11	0.48	0.16
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean	4	14.31	0.72	0.14
SAVI_mean + elevation_mean + slope_mean + South	5	13.35	0.97	0.13

SAVI_mean + elevation_mean + slope_mean + North	5	13.55	1.37	0.10
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + North	5	13.71	1.69	0.09
SAVI_mean + elevation_mean + slope_mean + West	5	13.78	1.82	0.08
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + slope_mean	5	13.86	1.98	0.08
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + slope_mean + North + South + West (Full)	8	12.93	6.89	0.01
Null	1	36.86	39.5	0.00

Table 4. Comparison of the best models ($\Delta AICc < 2$), the full model, and the null model in a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). The retained model (bold) was the most parsimonious one. We give for each model the number of parameters (K), the negative log-likelihood (-LL), the difference in Akaike’s information criterion adjusted for small sample size (AICc) compared to the model with the lowest AICc ($\Delta AICc$), and the AICc weight of evidence (w).

<i>Model</i>	<i>K</i>	<i>-LL</i>	<i>ΔAICc</i>	<i>w</i>
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + elevation_sd + Northness + Eastness + SAVI_mean*elevation_mean + (1 ID)	9	492.78	0	0.39
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + elevation_sd + Northness + SAVI_mean*elevation_mean + (1 ID)	8	494.05	0.50	0.31
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + Northness + Eastness + SAVI_mean*elevation_mean + (1 ID)	8	494.70	1.78	0.16
SAVI_mean + SAVI_sd + elevation_mean + elevation_sd + slope_mean + Northness + Eastness + SAVI_mean*elevation_mean + (1 ID) (Full)	10	492.78	901.55	0.14
Null	1	516.13	929.96	0.00

1.13 FIGURE LEGENDS

Figure 1. Location of the study area on Ellesmere Island (Nunavut, Canada). Insert shows part of the Canadian Arctic Archipelago, with the study area (dark grey) being enlarged on the right. Winter (shades of green within solid line) and summer (black dots within solid line) availability areas were estimated from locations of Arctic hares tracked from June 2019-May 2020. Major non-habitat features such as large waterbodies (blue) and glaciers (white) were excluded from seasonal availability areas. The green color shades indicate classes of vegetation biomass as reflected by the soil-adjusted vegetation index (SAVI). Canadian Forces Station (CFS) Alert is located at the northeastern tip of the area (red triangle). The boundaries of Quttinirpaaq National Park of Canada are represented by a dashed line. This map was created using QGIS 3.16.16 (QGIS.org, 2022). Projection of the map is WGS 84 / Pseudo-Mercator (EPSG 3857).

Figure 2. Representation of variables included in the best model of regional-scale habitat selection analyses for an Arctic hare population studied in summer (a) and winter (b-d) on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). Slopes show variation in the logarithm of the relative selection strength (log-RSS) between value of the variable in a home range and mean value of the variable among home ranges of all individuals included in the analyses. RSS quantifies the difference in probability of selection between two locations differing in one environmental variable (other variables being held constant), thus allowing for standardized comparison of effect sizes. Values > 1 indicate selection and negative values indicate avoidance. In summer, hares select relatively low elevation home ranges (a). In

winter, they select home ranges relatively rich in vegetation(b) and high in elevation (c), and with relatively steeper slopes (d). Confidence intervals were estimated using the standard errors of the models.

Figure 3. Odds ratio and 95% confidence interval of variables included in the best model of a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada), with stopover state as outcome. Positive values indicate stronger selection in the stopover state compared to the travelling state. Confidence intervals overlapping 0 indicate no substantial difference between states.

Figure 4. Representation of the interaction between mean SAVI and mean elevation in a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). When hares were at high elevation (900 m, blue), SAVI had a positive effect on their relative probability of stopping, but when they were at low elevation (100 m, red), SAVI had a negative effect on their relative probability of stopping. SAVI had no effect on the relative probability of stopping when hares were at intermediate elevation (500 m, green). Shaded areas represent 95% confidence intervals.

1.14 FIGURES

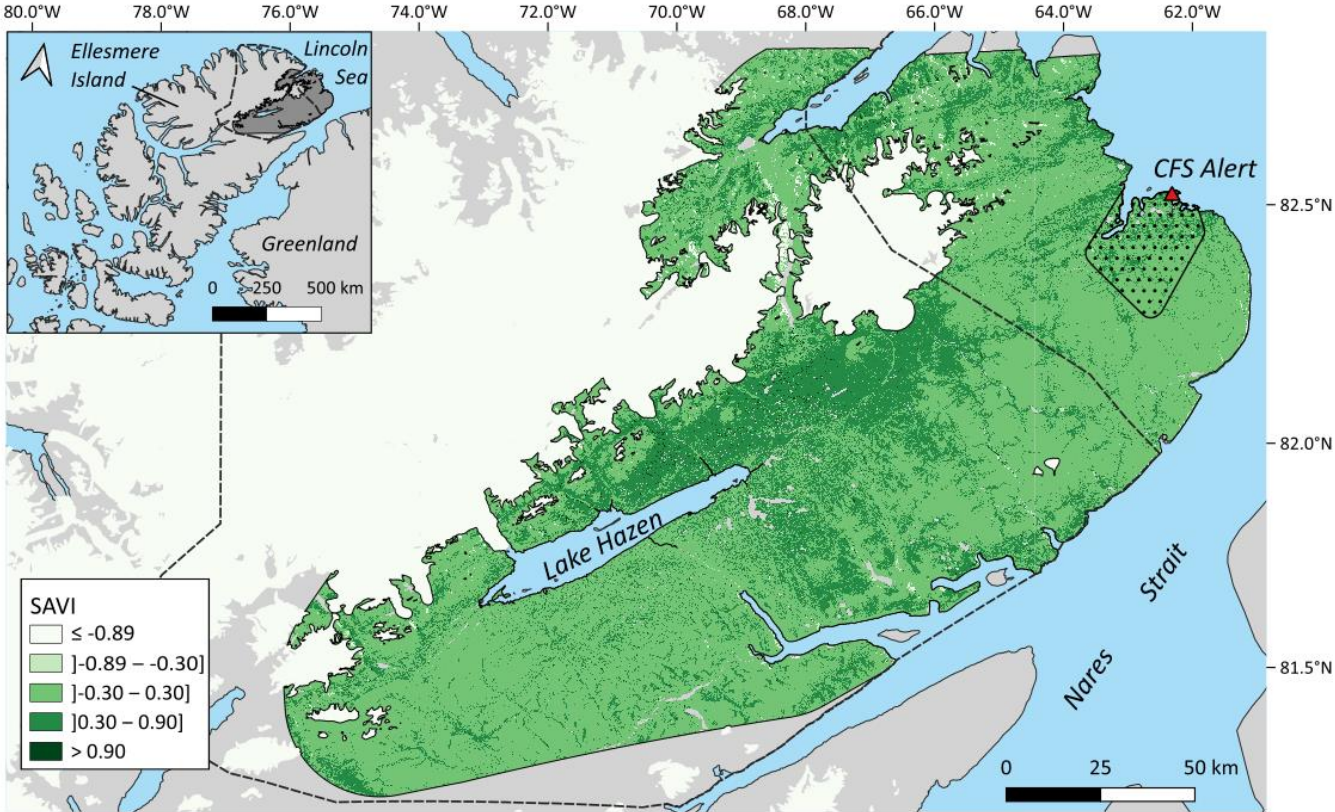


Figure 1.

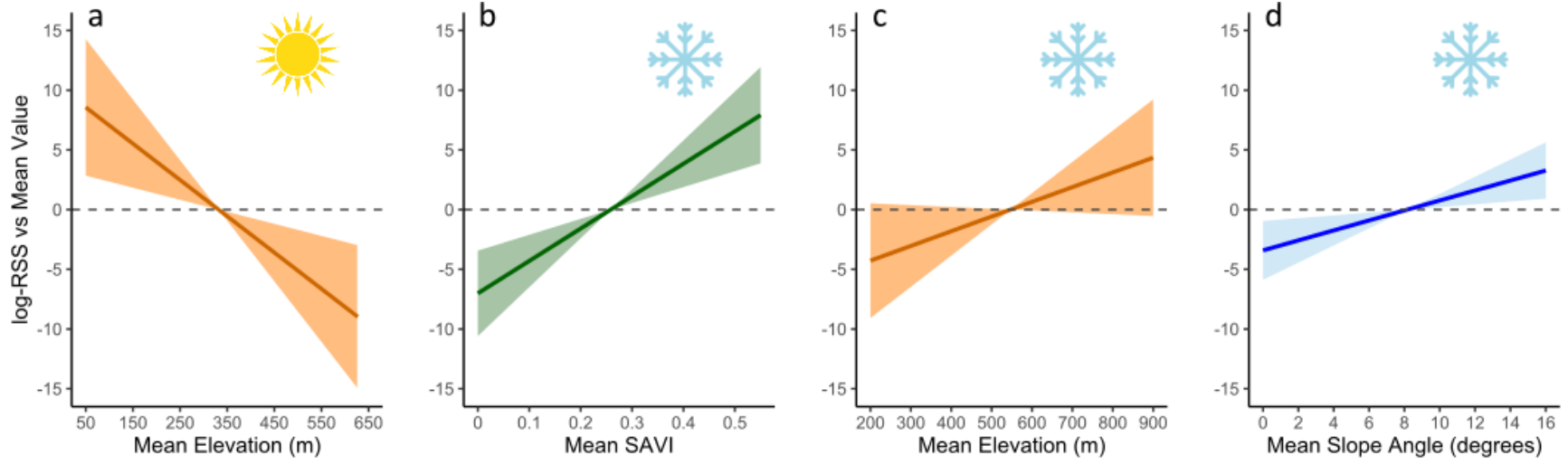


Figure 2.

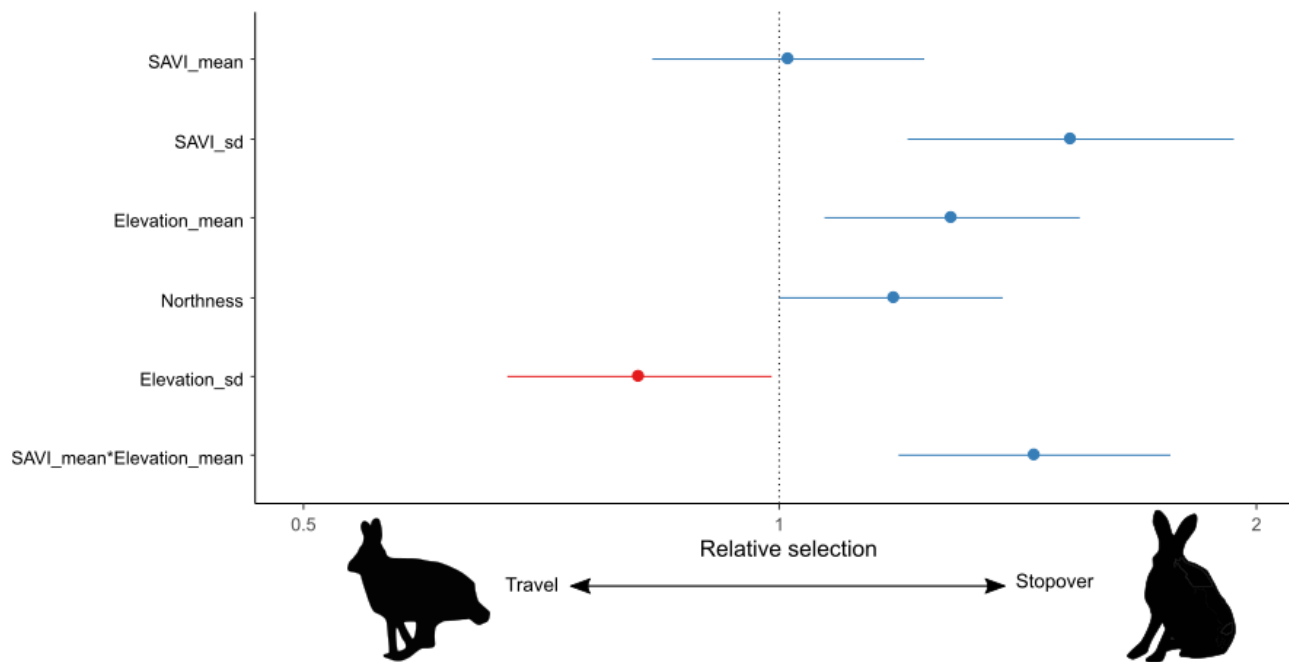


Figure 3.

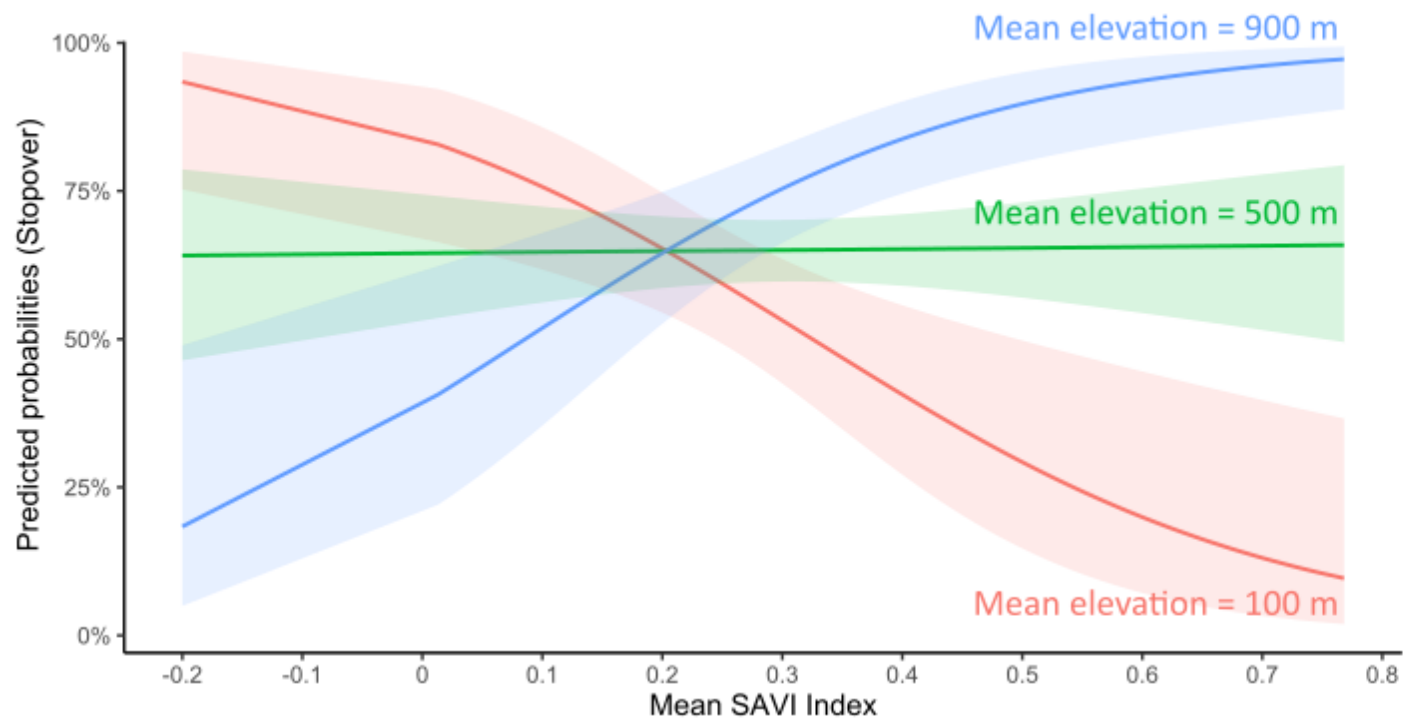


Figure 4.

1.15 ELECTRONIC SUPPLEMENTAL MATERIAL

Food and safety drive seasonal habitat selection in a potentially migratory population of Arctic hares

Ludovic Landry-Ducharme, Sandra Lai, François Vézina, Andrew Tam, Dominique Berteaux *

* Corresponding author (email: dominique_berteaux@uqar.ca; phone: +1 418 723 1986, #1910)

Table S1. Mean, standard deviation (SD), 95% range, minimum (Min) and maximum (Max) values of continuous environmental variables, and proportion of the landscape covered by each level of the qualitative variable (aspect), used to characterize summer and winter availability areas considered in the analyses of summer and winter habitat selection in Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).

<i>Variable</i>	<i>Mean ± SD</i>	<i>95% range</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>
<i>Summer</i>				
SAVI	0.23 ± 0.20	0.00 – 0.73	-1.49	1.50
Elevation (m)	299.58 ± 164.18	30.26 – 620.53	16.23	707.74
Slope angle (°)	6.54 ± 6.65	0.56 – 26.90	0.00	65.65
Rugosity	1.001 ± 0.004	1 – 1.01	1.00	1.56
<i>Winter</i>				
SAVI	0.22 ± 0.24	-0.04 – 0.74	-1.50	1.50
Elevation (m)	543.99 ± 251.23	66.68 – 1053.58	5.10	1922.10
Slope angle (°)	10.69 ± 9.94	0.65 – 36.56	0.00	87.84
Rugosity	1.00 ± 0.01	1 – 1.01	1.00	15.84
Aspect (%)	North (315-45°)	East (45-135°)	South (135-225°)	West (225-315°)

Summer	0.26	0.35	0.25	0.13
Winter	0.22	0.27	0.27	0.24

Table S2. Median, mean and standard deviation (SD) of environmental variables selected to analyze summer and winter habitat selection in used (true) and available (random) home ranges of Arctic hares studied at the regional scale on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). Metrics are based on the hares included in each seasonal analysis (see Table S4 for more details on individuals selected for summer and winter analyses). See Methods for details about the selection of variables retained for analyses.

<i>Variable</i>	<i>Used home ranges</i>		<i>Available home ranges</i>	
	<i>Median</i>	<i>Mean ± SD</i>	<i>Median</i>	<i>Mean ± SD</i>
<i>Summer</i>				
SAVI_mean	0.25	0.25 ± 0.03	0.22	0.22 ± 0.06
SAVI_sd	0.20	0.21 ± 0.02	0.14	0.15 ± 0.05
Elevation_mean (m)	90.1	103.2 ± 26.2	382.8	354.4 ± 132.2
Elevation_sd (m)	41.9	46.2 ± 16.6	52.6	55.3 ± 20.6
Slope_mean (degrees)	4.6	5.0 ± 1.1	5.35	5.69 ± 1.64
North (%)	0.26	0.25 ± 0.5	0.26	0.25 ± 0.11
East (%)	0.31	0.34 ± 0.09	0.39	0.39 ± 0.14
South (%)	0.23	0.24 ± 0.06	0.24	0.25 ± 0.10

West (%)	0.14	0.17 ± 0.08	0.10	0.11 ± 0.08
<i>Winter</i>				
SAVI_mean	0.50	0.46 ± 0.16	0.20	0.24 ± 0.10
SAVI_sd	0.26	0.25 ± 0.04	0.15	0.15 ± 0.05
Elevation_mean (m)	540.3	592.8 ± 118.9	574.3	542.6 ± 167.5
Slope_mean (degrees)	7.57	10.19 ± 7.16	7.54	7.97 ± 3.22
North (%)	0.25	0.25 ± 0.08	0.22	0.22 ± 0.07
East (%)	0.20	0.21 ± 0.12	0.27	0.27 ± 0.10
South (%)	0.24	0.25 ± 0.09	0.25	0.26 ± 0.08
West (%)	0.25	0.30 ± 0.13	0.24	0.25 ± 0.08

Table S3. Median, mean and standard deviation (SD) of environmental variables used in a latent selection difference analysis of stopover and travelling buffered locations during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). When two variables were correlated (Spearman rank correlation $r > 0.7$), only the most biologically relevant was kept in the analysis.

<i>Variable</i>	<i>Stopover</i>		<i>Travel</i>	
	<i>Median</i>	<i>Mean ± SD</i>	<i>Median</i>	<i>Mean ± SD</i>
SAVI_mean	0.27	0.29 ± 0.14	0.23	0.27 ± 0.15
SAVI_sd	0.16	0.16 ± 0.07	0.13	0.14 ± 0.08
Elevation_mean (m)	590.6	531.1 ± 215.6	559.7	534.5 ± 0.201.7
Elevation_sd (m)	28.3	38.9 ± 32.1	26.8	39.1 ± 0.36.9
Slope_mean (degrees)	7.45	8.58 ± 4.83	6.75	8.44 ± 0.5.54
Northness_mean	0.04	0.03 ± 0.48	-0.03	-0.02 ± 0.50
Eastness_mean	-0.20	-0.17 ± 0.47	-0.14	-0.10 ± 0.49

Table S4. Identification code (ID), sex (F = female, M = male), and number of Argos filtered locations for 18 Arctic hares included in summer 2019 or winter 2019-2020 regional-scale habitat selection analyses on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). Only individuals with > 50 locations obtained in summer or winter were retained for the analyses, for a total of 11 individuals in summer and 11 in winter, with 3 being included in both analyses.

<i>ID (sex)</i>	<i>N summer locations</i>	<i>N winter locations</i>
BBGG (F)	–	151
BBYY (F)	–	123
BGVY (F)	81	–
BVVY (F)	80	–
BYBY (M)	–	83
BYRV (F)	71	–
GBVV (F)	73	–
GBYR (F)	76	–
GGYY (F)	52	54
RGGG (F)	–	113
RGRG (M)	–	218

RRYV (F)	73	–
RVBV (F)	–	64
RYRY (M)	–	89
VBRV (F)	72	–
VRRB (F)	59	68
VVBB (F)	77	186
YVVY (F)	56	192
Mean \pm SD	70 \pm 10	122 \pm 62
N individuals	11	11

Table S5. Identification code (ID), sex (F = female, M = male), number of Argos filtered locations used in a hidden Markov model, and number (percentage) of locations identified as stopover or traveling locations, for 21 Arctic hares tracked during their fall 2019 relocation on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).

<i>ID (sex)</i>	<i>N locations</i>	<i>N stopover locations (%)</i>	<i>N travel locations (%)</i>	<i>Ratio</i>
BBYY (F)	46	25 (54)	21 (46)	1.2
BGGR (F)	28	20 (71)	8 (29)	2.5
BGVY (F)	52	39 (75)	13 (25)	3.0
BVVY (F)	34	24 (71)	10 (29)	2.4
BYRV (F)	38	19 (50)	19 (50)	1.0
BYYG (F)	17	11 (65)	6 (35)	1.8
GBVV (F)	40	30 (75)	10 (25)	3.0
GBYR (F)	27	18 (67)	9 (33)	2.0
GGYY (F)	14	6 (43)	8 (57)	0.7
GVRG (F)	47	29 (62)	18 (38)	1.6
RBBB (F)	46	29 (63)	17 (37)	1.7
RGGG (F)	48	27 (56)	21(44)	1.3

RGRG (M)	35	8 (23)	27 (77)	3.4
RRYV (F)	29	19 (66)	10 (34)	1.9
VBRV (F)	44	34 (77)	10 (23)	3.4
VRRB (F)	41	14 (34)	27 (66)	0.5
VVBB (F)	38	26 (68)	12 (32)	2.2
YGRG (M)	39	30 (77)	9 (23)	3.3
YVVY (F)	35	23 (66)	12 (34)	1.9
YYRR (F)	49	30 (61)	19 (39)	1.6
YYYYV (F)	46	31 (67)	15 (33)	2.1
Mean \pm SD	37.8 \pm 10.2	24.3 \pm 7.9 (64.0 \pm 11.4)	13.4 \pm 5.6 (36.0 \pm 11.4)	2.0 \pm 0.9

Table S6. Coefficient estimate (β), standard error (SE) and 95% confidence interval (95% CI) of variables (including an interaction) retained by the best-fitting model in a latent selection difference analysis of travelling (0) and stopover (1) buffered locations during the 2019 fall relocation of Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada).

<i>Variable</i>	<i>$\beta \pm SE$</i>	<i>95% CI</i>
SAVI_mean	0.01 \pm 0.10	-0.19 – 0.21
SAVI_sd	0.42 \pm 0.12	0.19 – 0.66
Elevation_mean	0.25 \pm 0.09	0.07 – 0.33
Elevation_sd	-0.20 \pm 0.10	-0.40 – - 0.01
Northness	0.17 \pm 0.08	-0.01 – 0.33
SAVI_mean * Elevation_mean	0.37 \pm 0.10	0.18 – 0.58

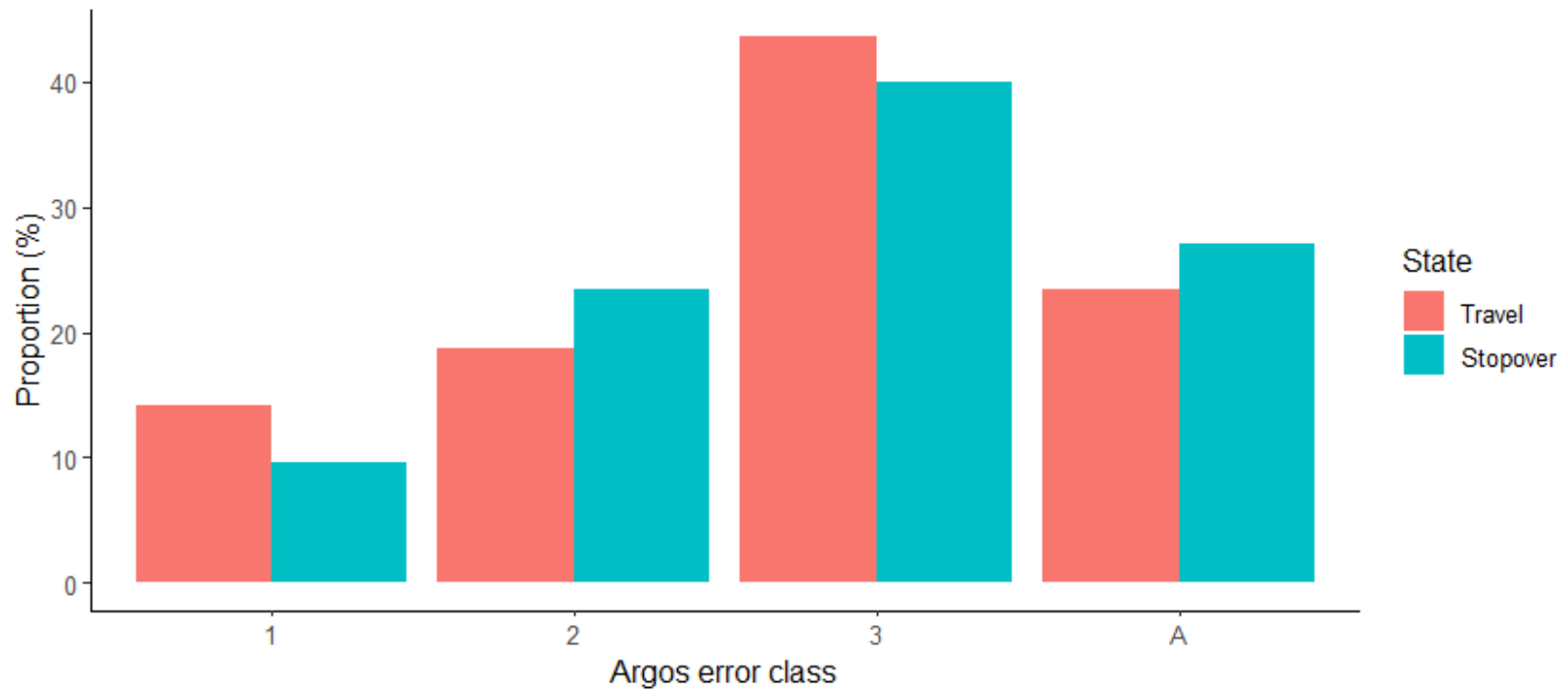


Figure S1. Proportions of Argos isotropic error classes (1 = 1,500 m; 2 = 500 m; 3 = 250 m; A = no error estimation) for each behavioral state (travel (0) and stopover (1)) associated with locations recorded during the 2019 fall relocation of 21 Arctic hares on northeastern Ellesmere Island (Nunavut, Canada). For all error classes, there is no significant difference in proportions between behavioral states within a same error class (Chi squared test: $\chi^2 = 6.77$, d.f. = 3, p-value = 0.080).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans les environnements pauvres et hétérogènes, les stratégies de mouvement constituent des adaptations déterminantes pour pallier les contraintes dans la disponibilité des ressources. Pour mieux comprendre les facteurs influençant les décisions de mouvement d'un animal, il est nécessaire de bien connaître ses différents besoins en matière d'habitat. Or, la sélection d'habitat chez les petits mammifères reste à ce jour relativement peu étudiée. L'approfondissement des connaissances en sélection d'habitat chez ces espèces aurait pourtant des retombées théoriques et pratiques importantes. En plus d'élargir le spectre taxonomique des modèles sur lesquels sont fondées les théories écologiques dans ce domaine, cela contribuerait à améliorer les mesures de gestion de la faune et de conservation chez ces espèces.

1. CONTRIBUTIONS DE L'ÉTUDE

Cette étude enrichit d'abord les connaissances sur l'écologie du lièvre arctique. Elle est à notre connaissance la première à évaluer la sélection d'habitat chez cette espèce. C'est également la seule à suivre des individus de façon soutenue durant plusieurs saisons consécutives. Au-delà des retombées concernant le modèle animal utilisé, la contribution de cette étude s'étend aux domaines de premier plan en écologie que sont la sélection d'habitat et le mouvement animal. L'étude propose un nouveau modèle pour l'évaluation de concepts théoriques qui sont presque exclusivement abordés chez les grands mammifères terrestres. En effet, la littérature en écologie du mouvement mentionne souvent que d'un point de vue énergétique, l'accomplissement de mouvements de grande ampleur chez les animaux terrestres est favorisé par une grande taille, ce qui expliquerait la quasi-absence de ce trait

parmi les petits mammifères (Alerstam et al., 2003; Avgar et al., 2013; Evans & Bearhop, 2022; Gnanadesikan et al., 2017). La relocalisation observée chez la population de lièvres arctiques étudiée démontre cependant que, bien que peu susceptible de survenir, ce comportement est également possible chez les petites espèces. Identifier les déterminants environnementaux, individuels et sociaux ainsi que les mécanismes physiologiques et comportementaux permettant l'émergence de ce phénomène contribuera assurément à enrichir notre compréhension des mouvements de longues distances.

Bien qu'ils ne fussent pas l'objet principal de l'étude, les tailles de domaines vitaux ayant été estimées dans le cadre de l'analyse de sélection d'habitat enrichissent notre compréhension de l'utilisation de l'espace par le lièvre arctique. Les informations jusqu'à maintenant disponibles provenaient toutes de populations établies à l'extrémité sud de l'aire de répartition de l'espèce (Hearn et al., 1987; Small et al., 1991). Au-delà d'un certain biais induit par l'utilisation d'estimateurs différents entre les études, le fort contraste observé entre les mesures publiées et celles fournies par notre étude pourrait vraisemblablement refléter le lien latitudinal entre la productivité du milieu et la taille du domaine vital, tel qu'observé chez plusieurs espèces animales (McLoughlin & Ferguson, 2000).

Les patrons de sélection observés à l'échelle étudiée supportent l'hypothèse selon laquelle la disponibilité de la nourriture et le risque de prédation sont des facteurs majeurs dans la sélection d'habitat des herbivores (Verdolin, 2006). Bien qu'il soit difficile à partir de mon étude d'identifier avec précision le rôle du risque de prédation dans la sélection d'habitat du lièvre arctique, il est fort probable qu'il joue un rôle important. En effet, non seulement la prédation est souvent reconnue comme le principal facteur affectant les herbivores (Lima & Dill, 1990), mais l'écosystème de la toundra arctique est structuré par des relations trophiques descendantes (*top-down*), les prédateurs exerçant une forte pression sur les petits mammifères (Krebs et al., 2003).

Mon étude renforce en outre l'importance de tenir compte des réponses fonctionnelles des animaux au contexte saisonnier dans les analyses de sélection d'habitat en soulignant la variation saisonnière des patrons de sélection. Non seulement mes résultats pointent dans le

même sens que les préférences présumées par les précédentes observations estivales d'utilisation d'habitat dans le Haut-Arctique (Aniskowicz et al., 1990; Parker, 1977), mais en nous procurant des informations pour la période hivernale ils nous offrent une compréhension plus complète des besoins d'habitat du lièvre arctique. Les ajustements saisonniers pourraient être reliés à une variation dans le compromis entre le risque de prédation et la recherche de nourriture, éléments influençant fortement les décisions de mouvement chez de nombreux herbivores (Avgar et al., 2013; Gnanadesikan et al., 2017). Dans un milieu où la saisonnalité est forte et la distribution des ressources très hétérogène comme le désert polaire, cela pourrait expliquer la réalisation de mouvements à grande échelle tels qu'observés chez la population étudiée (Joly et al., 2019; Teitelbaum et al., 2015).

Je montre également que les lièvres ont recours à des haltes durant la relocalisation automnale, conformément aux prédictions associées aux stratégies de mouvements migratoires chez les animaux terrestres (Evans & Bearhop, 2022). Ces haltes auraient vraisemblablement pour fonction de reconstituer les réserves énergétiques. Les caractéristiques environnementales des haltes semblent ici encore refléter le compromis entre la disponibilité de la nourriture et le risque de prédation. En effet, durant cette phase de mouvement, les lièvres doivent composer avec des besoins énergétiques élevés et la traversée de milieux non familiers où ils sont sans doute plus vulnérables. Bien que relativement sommaire, l'analyse de l'écologie des haltes suggère que la stratégie de mouvement des lièvres diverge de celle employée par la plupart des herbivores migrants, qui se déplacent au rythme du gradient phénologique et dont la proportion de haltes est fort supérieure (Laforge et al., 2021; Sawyer & Kauffman, 2011). Cette observation soulève des questionnements sur les fondements et les caractéristiques de cette stratégie qui mériteraient d'être étudiés de façon plus poussée.

Il faut reconnaître que les concepts écologiques abordés ici sont déjà couramment étudiés chez les herbivores terrestres, et que mon étude vient principalement confirmer des hypothèses déjà testées chez d'autres espèces. Celle-ci se veut surtout un premier jalon vers une meilleure compréhension des principaux éléments déterminants de la vie vertébrée dans

un des environnements les plus hostiles de notre planète, et des stratégies développées par les organismes qui les habitent. Les informations recueillies sur ce système d'étude peu connu constituent une base générale mais solide sur laquelle de subséquents travaux pourront s'appuyer pour aborder des questions plus sophistiquées et innovantes.

D'un point de vue plus appliqué, mon étude fournit des informations pertinentes dans le cadre de l'élaboration du Plan de gestion de la biodiversité sur les territoires administrés par la SFC Alert. La composition naturelle de la région d'Alert en fait un important lieu de reproduction pour le lièvre arctique, qui y trouve un habitat favorable à l'élevage de ses petits. Les fortes densités de lièvres observées sur ce territoire (Berteaux, com. pers.) laissent croire que la préservation de son intégrité écologique est importante pour le maintien de cette population, dont le rôle central dans la communauté vertébrée de l'île d'Ellesmere s'étend bien au-delà des frontières d'Alert (Best & Henry, 1994; Caron-Carrier et al., 2022). Mon travail met également en valeur l'importance du bassin du Lac Hazen et du Parc national du Canada Quttinirpaaq pour la biodiversité arctique (France, 1993). Bien que reculés et peu susceptibles d'être perturbés par des activités anthropiques, les hauts plateaux traversés par les lièvres durant la délocalisation ne sont cependant pas à l'abri d'éventuels projets d'exploitation. Sachant que la perte de corridors migratoires constitue une menace particulièrement importante pour les espèces migratrices (Sawyer et al., 2009; Seidler et al., 2015), il s'avérerait pertinent de tenir compte des potentiels impacts sur les habitats identifiés comme importants pour le lièvre, notamment pour ses haltes.

La principale menace à laquelle la population étudiée fait face provient sans doute des changements climatiques, particulièrement rapides dans l'Arctique (IPCC, 2021; Overland et al., 2019). Ceux-ci entraîneront des perturbations majeures dans la configuration des habitats via de nombreux processus impliquant par exemple la modification du couvert neigeux, la fonte du pergélisol et la perturbation des régimes hydrologiques des milieux humides (Berteaux et al., 2016). Outre les aires de résidences estivale et hivernale des lièvres, les bouleversements climatiques risquent d'altérer les habitats utilisés le long du trajet entre les deux et de compromettre leur capacité à compléter leur délocalisation (Berteaux & Lai,

2021; Robinson et al., 2009). Dans ce contexte, mon travail offre un portrait sur lequel il sera possible de s'appuyer dans le futur afin d'évaluer les impacts des changements environnementaux sur le lièvre arctique de l'île d'Ellesmere ainsi que les réponses développées par ce dernier.

2. LIMITES ET PERSPECTIVES

2.1 Données de localisations

La forte mortalité (92%, 23/25) constatée chez les individus suivis en 2019-2020 a limité la plage temporelle de l'obtention de données de mouvement (Caron-Carrier et al., 2022) et a ainsi empêché l'acquisition de données sur un cycle annuel complet. Cette mortalité est probablement d'origine naturelle plutôt que provoquée par les colliers. En effet, les manipulations effectuées et les instruments utilisés répondaient à des standards rigoureux en matière d'éthique de recherche sur les animaux et ont déjà été appliqués avec succès chez d'autres espèces de taille similaire (Lai et al., 2017). De plus, les observations visuelles durant les semaines suivant la pose des colliers n'ont détecté aucun changement de comportement notable de la part des individus équipés de colliers par rapport à leur comportement précapture ou à celui de leurs congénères. Il est plutôt possible que la population étudiée était alors en phase de déclin (Caron-Carrier et al., 2022). Celle-ci s'inscrit potentiellement dans un contexte de variation cyclique (Best & Henry, 1994), à l'instar du lièvre variable (*Lepus timidus*) (Pulliainen & Tunkkari, 1987) et du lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) (Krebs et al., 1995). Chez ce dernier, des taux de mortalité annuels atteignant 95% ont déjà été observés en phase de déclin (Boutin et al., 1986). Bien que de telles variations n'aient pas encore été démontrées chez le lièvre arctique, advenant le cas, les implications de ce phénomène écologique pourraient se répercuter sur les conclusions de mon étude, au-delà du seul effort d'échantillonnage. En effet, suivant la théorie de la distribution libre idéale, selon laquelle la densité d'individus influence la qualité des habitats

(Fretwell, 1969), la sélection d'habitat est un processus fondamentalement densité-dépendant, ce à quoi les analyses de sélection d'habitat sont sensibles (McLoughlin et al., 2010). La variation cyclique de la taille de la population de lièvres arctiques pourrait influencer le phénomène étudié à plusieurs niveaux, notamment la proportion d'individus se déplaçant à l'automne vers le Lac Hazen (Fryxell & Holt, 2013) ou encore les types d'habitats sélectionnés chaque saison (van Beest et al., 2016).

L'imprécision (jusqu'à 1 500 m) et la fréquence d'échantillonnage (1/jour) des localisations limitent aussi considérablement la portée et la profondeur de mes analyses de sélection d'habitat, me limitant aux échelles spatiotemporelles régionale et saisonnière. Des localisations plus précises et plus régulières auraient permis d'obtenir un portrait plus détaillé de la sélection d'habitat du lièvre arctique. La sélection d'habitat étant un processus multiéchelles (Boyce, 2006), la prise en compte des patrons de sélection à plusieurs échelles est donc essentielle pour obtenir une compréhension complète de la sélection d'habitat (Mayor et al., 2009; McGarigal et al., 2016). La technologie GPS-Iridium pourrait par exemple permettre de récolter et transmettre via satellite des données rendant possible l'analyse de la sélection d'habitat à plus fine échelle et ainsi de préciser les conditions environnementales requises par le lièvre.

De meilleures données de localisation permettraient également une meilleure prise en compte du mouvement dans les analyses de sélection d'habitat, ce qui serait particulièrement pertinent durant la phase de relocalisation automnale. La méthode utilisée dans cette étude, soit la catégorisation des localisations selon différents états comportementaux, suivie de l'analyse de la sélection d'habitat pour chaque état, a l'avantage de pouvoir se faire malgré une grande incertitude spatiotemporelle des localisations (Northrup et al., 2022). Des méthodes plus puissantes comme les fonctions de sélection par étapes (*step-selection function* - SSF) (Fortin et al., 2005; Thurfjell et al., 2014) tiennent compte à la fois de la sélection d'habitat et du mouvement de façon plus dynamique, mais nécessitent des données à fine résolution spatiotemporelle. De telles méthodes permettraient une meilleure

compréhension de la stratégie de mouvement du lièvre arctique, notamment concernant l'écologie des haltes migratoires.

2.2 Données environnementales

Les variables utilisées dans cette étude ne tiennent pas compte, ou du moins de façon très indirecte, de certains facteurs potentiellement importants dans la sélection d'habitat du lièvre arctique. Par exemple, le risque de prédation exerce souvent une influence majeure sur la sélection d'habitat des herbivores (Lima & Dill, 1990). Or, celui-ci est considéré dans cette étude par l'intermédiaire des variables topographiques, qui décrivent la qualité des refuges. La modélisation du risque de prédation est souvent compliquée sur de vastes échelles spatiotemporelles, surtout lorsque les prédateurs sont nombreux et diversifiés. L'estimation du risque de prédation à partir du type d'habitat peut être aussi efficace que l'observation directe des prédateurs (Verdolin, 2006). Cependant, la faible résolution des caractéristiques topographiques utilisées ainsi que le manque de connaissances sur la distribution des prédateurs du lièvre arctique dans la zone d'étude et sur les types d'habitats influençant la prédation induisent une grande incertitude dans mon estimation.

La neige est un autre facteur considéré de façon très approximative dans mon étude, bien qu'elle soit importante dans l'habitat du lièvre arctique (Best & Henry, 1994; Gray, 1993). D'abord, elle module le risque de prédation à travers les saisons. La coloration cryptique du lièvre, blanc en permanence dans le Haut-Arctique, crée un contraste en été avec l'environnement rocheux, augmentant la détection des individus par les prédateurs (Best & Henry, 1994). À l'inverse, durant le reste de l'année, la présence de neige réduit la probabilité de détection. L'effet de l'épaisseur du couvert neigeux, qui influence la disponibilité de la nourriture, est quant à lui pris en compte via des variables topographiques qui peuvent être reliées à d'autres facteurs comme la recherche de refuges contre les prédateurs ou les intempéries (Best & Henry, 1994; Gray, 1993). L'obtention de données sur l'épaisseur du couvert de neige à grande échelle est généralement difficile (Boelman et al., 2019). Les

modèles numériques tels que *SnowModel* (Liston et al., 2020), qui estiment les conditions de neige à partir de données météorologiques et topographiques, pourraient permettre de contourner ce problème (Glass et al., 2021). Cependant, l'efficacité de ces modèles à une échelle aussi vaste que celle employée dans mon étude reste à démontrer.

La prise en compte des caractéristiques intrinsèques des individus, notamment du sexe, est un autre aspect important à considérer en sélection d'habitat (Northrup et al., 2022). En effet, des stratégies de maximisation de la valeur adaptative exigeant des besoins différents selon le sexe peuvent mener à la sélection de différents types d'habitats (Main et al., 1996). Le faible nombre de mâles suivis dans mon étude a empêché d'incorporer ce facteur dans mes analyses. La prise en compte de ce facteur dans de futures études permettrait potentiellement d'identifier des différences intersexuelles dans l'utilisation d'habitat et de préciser ainsi la sélection d'habitat du lièvre arctique.

Le désert polaire du Haut-Arctique est un écosystème relativement simple, propice pour tester des théories écologiques (Caughley & Gunn, 1993). C'est aussi un environnement extrême, qui pousse les animaux à la limite de leurs capacités physiologiques (Rothschild & Mancinelli, 2001). Une telle pression sélective sur les animaux permet le développement d'adaptations inédites. Le lièvre arctique est une espèce centrale de l'écosystème arctique canadien, et plusieurs pans de son écologie demeurent méconnus. C'est aussi une des plus petites espèces terrestres capables d'accomplir des mouvements à grande échelle. Dans ce contexte, le lièvre arctique constitue un modèle d'étude qui offre des opportunités uniques pour tester de nombreuses théories écologiques chez les mammifères herbivores.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrahms, B., Aikens, E. O., Armstrong, J. B., Deacy, W. W., Kauffman, M. J., & Merkle, J. A. (2021). Emerging perspectives on resource tracking and animal movement ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *36*(4), 308–320.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.10.018>
- Åkesson, S., & Hedenström, A. (2007). How migrants get there: Migratory performance and orientation. *BioScience*, *57*(2), 123–133. <https://doi.org/10.1641/B570207>
- Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos*, *103*(2), 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>
- Alexander, R. M. (2002). The merits and implications of travel by swimming, flight and running for animals of different sizes. *Integrative and Comparative Biology*, *42*(5), 1060–1064. <https://doi.org/10.1093/icb/42.5.1060>
- Aniskowicz, B. T., Hamilton, H., Gray, D. R., & Downes, C. (1990). Nursing behavior of Arctic hare (*Lepus arcticus*). In C. R. Harington (Ed.), *Canada's Missing Dimension: Science and History in the Canadian Arctic Islands* (Vol. 2, pp. 643–665). Canadian Museum of Nature.
- Austin-Smith, M. P., Bondy, M. D., Caulkett, D. N., Festa-Bianchet, D. M., Hudson, D. R., McKay, D. D., O'Brien, M. M., Ripley, M. J., Schwantje, D. H., Shury, D. T., & Griffin, D. G. (2003). *Lignes directrices du CCPA sur: Le soin et l'utilisation des animaux sauvages* (p. 76). Conseil canadien de protection des animaux.
- Avgar, T., Street, G., & Fryxell, J. M. (2013). On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*, *92*(6), 481–490.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0076>

- Barbour, M. G., Billings, W. D., & G, B. M. (2000). *North American Terrestrial Vegetation*. Cambridge University Press.
- Berteaux, D., Gauthier, G., Domine, F., Ims, R. A., Lamoureux, S. F., Lévesque, E., & Yoccoz, N. (2016). Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: Critical places and times. *Arctic Science*, 3(2), 65–90.
<https://doi.org/10.1139/as-2016-0023>
- Berteaux, D., & Lai, S. (2021). Walking on water: Terrestrial mammal migrations in the warming Arctic. *Animal Migration*, 8(1), 65-73. <https://doi.org/10.1515/ami-2020-0111>
- Best, T. L., & Henry, T. H. (1994). *Lepus arcticus*. *Mammalian Species*, 457, 1–9.
<https://doi.org/10.2307/3504088>
- Beyer, H. L., Haydon, D. T., Morales, J. M., Frair, J. L., Hebblewhite, M., Mitchell, M., & Matthiopoulos, J. (2010). The interpretation of habitat preference metrics under use–availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2245–2254. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0083>
- Bliss, L. C. (2000). Arctic tundra and polar desert biome. In M. G. Barbour & W. D. Billings (Eds.), *North American Terrestrial Vegetation* (2nd ed., p. 622). Cambridge University Press.
- Boelman, N. T., Liston, G. E., Gurarie, E., Meddens, A. J. H., Mahoney, P. J., Kirchner, P. B., Bohrer, G., Brinkman, T. J., Cosgrove, C. L., Eitel, J. U. H., Hebblewhite, M., Kimball, J. S., LaPoint, S., Nolin, A. W., Pedersen, S. H., Prugh, L. R., Reinking, A. K., & Vierling, L. A. (2019). Integrating snow science and wildlife ecology in Arctic-boreal North America. *Environmental Research Letters*, 14(1), 010401.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaeecl>
- Boutin, S., Krebs, C. J., Sinclair, A. R. E., & Smith, J. N. M. (1986). Proximate causes of losses in a snowshoe hare population. *Canadian Journal of Zoology*, 64(3), 606–610. <https://doi.org/10.1139/z86-090>
- Boyce, M. S. (2006). Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12(3), 269–276. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00243.x>

- Caron-Carrier, J., Lai, S., Vézina, F., Tam, A., & Berteaux, D. (2022). Long-distance, synchronized and directional fall movements suggest migration in Arctic hares on Ellesmere Island (Canada). *Scientific Reports*, *12*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08347-1>
- Casper, R. M. (2009). Guidelines for the instrumentation of wild birds and mammals. *Animal Behaviour*, *78*(6), 1477–1483.
- Caughley, G., & Gunn, A. (1993). Dynamics of large herbivores in deserts: Kangaroos and caribou. *Oikos*, *67*(1), 47–55. <https://doi.org/10.2307/3545094>
- Coughlin, C. E., & Heezik, Y. van. (2015). Weighed down by science: Do collar-mounted devices affect domestic cat behaviour and movement? *Wildlife Research*, *41*(7), 606–614. <https://doi.org/10.1071/WR14160>
- Crowell, M. M., Shipley, L. A., Camp, M. J., Rachlow, J. L., Forbey, J. S., & Johnson, T. R. (2016). Selection of food patches by sympatric herbivores in response to concealment and distance from a refuge. *Ecology and Evolution*, *6*(9), 2865–2876. <https://doi.org/10.1002/ece3.1940>
- Dalerum, F., Dalén, L., Fröjd, C., Lecomte, N., Lindgren, Å., Meijer, T., Pecnerova, P., & Angerbjörn, A. (2017). Spatial variation in Arctic hare (*Lepus arcticus*) populations around the Hall Basin. *Polar Biology*, *40*(10), 2113–2118. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2116-1>
- Debeffe, L., Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., & Mysterud, A. (2019). Sex-specific differences in spring and autumn migration in a northern large herbivore. *Scientific Reports*, *9*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42639-3>
- Delibes-Mateos, M., Farfán, M. Á., Rouco, C., Olivero, J., Márquez, A. L., Fa, J. E., Vargas, J. M., & Villafuerte, R. (2018). A large-scale assessment of European rabbit damage to agriculture in Spain. *Pest Management Science*, *74*(1), 111–119. <https://doi.org/10.1002/ps.4658>
- Dingle, H., & Drake, V. A. (2007). What Is Migration? *BioScience*, *57*(2), 113–121. <https://doi.org/10.1641/B570206>

- Dupke, C., Bonenfant, C., Reineking, B., Hable, R., Zeppenfeld, T., Ewald, M., & Heurich, M. (2017). Habitat selection by a large herbivore at multiple spatial and temporal scales is primarily governed by food resources. *Ecography*, *40*(8), 1014–1027. <https://doi.org/10.1111/ecog.02152>
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Jolicoeur, H. (2005). Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, *28*(5), 619–628. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04263.x>
- Evans, S. R., & Bearhop, S. (2022). Variation in movement strategies: Capital versus income migration. *Journal of Animal Ecology*, *91*(10), 1961–1974. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13800>
- Festa-Bianchet, M. (1988). Seasonal range selection in bighorn sheep: Conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia*, *75*, 580–586. <https://doi.org/10.1007/BF00776423>
- Festa-Bianchet, M. (2007). Ecology, evolution, economics, and ungulate management. In *Wildlife Science*. CRC Press.
- Fitzpatrick, M. C., Preisser, E. L., Ellison, A. M., & Elkinton, J. S. (2009). Observer bias and the detection of low-density populations. *Ecological Applications*, *19*(7), 1673–1679. <https://doi.org/10.1890/09-0265.1>
- Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, *86*(5), 1320–1330. <https://doi.org/10.1890/04-0953>
- France, R. L. (1993). The Lake Hazen Trough: A late winter oasis in a polar desert. *Biological Conservation*, *63*(2), 149–151. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90503-S](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90503-S)
- Fretwell, S. D. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, *19*(1), 45–52. <https://doi.org/10.1007/BF01601955>

- Fryxell, J. M., & Holt, R. D. (2013). Environmental change and the evolution of migration. *Ecology*, *94*(6), 1274–1279. <https://doi.org/10.1890/12-0668.1>
- Gaudry, W., Saïd, S., Gaillard, J.-M., Chevrier, T., Loison, A., Maillard, D., & Bonenfant, C. (2015). Partial migration or just habitat selection? Seasonal movements of roe deer in an alpine population. *Journal of Mammalogy*, *96*(3), 502–510. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv055>
- Glass, T. W., Breed, G. A., Liston, G. E., Reinking, A. K., Robards, M. D., & Kielland, K. (2021). Spatiotemporally variable snow properties drive habitat use of an Arctic mesopredator. *Oecologia*, *195*(4), 887–899. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04890-2>
- Gnanadesikan, G. E., Pearse, W. D., & Shaw, A. K. (2017). Evolution of mammalian migrations for refuge, breeding, and food. *Ecology and Evolution*, *7*(15), 5891–5900. <https://doi.org/10.1002/ece3.3120>
- Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R., & Mysterud, A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, *90*(3), 699–710. <https://doi.org/10.1890/08-0576.1>
- Gouvernement du Canada. (2013). *Station des Forces canadiennes Alert—Aviation royale canadienne* [Non disponible]. Aviation royale canadienne. <https://www.canada.ca/fr/force-aerienne/organisation/alert.html>
- Gouvernement du Canada. (2018). *Écosystèmes—Parc national Quttinirpaaq*. Agence Parcs Canada. <https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/nu/quttinirpaaq/nature/environnement-environment/habitats>
- Gray, D. R. (1993). Behavioural adaptations to arctic winter: Shelter seeking by Arctic hare (*Lepus Arcticus*). *Arctic*, *46*(4), 340–353.
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *25*(1), 173–182.
- Hearn, B. J., Keith, L. B., & Rongstad, O. J. (1987). Demography and ecology of the arctic hare (*Lepus arcticus*) in southwestern Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, *65*(4), 852–861. <https://doi.org/10.1139/z87-136>

- Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2009). Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology*, *90*(12), 3445–3454. <https://doi.org/10.1890/08-2090.1>
- Hedenström, A. (2003). Scaling migration speed in animals that run, swim and fly. *Journal of Zoology*, *259*(2), 155–160. <https://doi.org/10.1017/S0952836902003096>
- Holbrook, J. D., Olson, L. E., DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Squires, J. R., & Steenweg, R. (2019). Functional responses in habitat selection: Clarifying hypotheses and interpretations. *Ecological Applications*, *29*(3), e01852. <https://doi.org/10.1002/eap.1852>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, Ö. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou, Eds.). Cambridge University Press.
- Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, *61*(1), 65–71. <https://doi.org/10.2307/1937156>
- 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., & Hebblewhite, M. (2019). Longest terrestrial migrations and movements around the world. *Scientific Reports*, *9*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51884-5>
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, *348*(6240), aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>
- Klein, D. R., & Bay, C. (1991). Diet selection by vertebrate herbivores in the High Arctic of Greenland. *Holarctic Ecology*, *14*(2), 152–155.

- Klein, D. R., & Bay, C. (1994). Resource partitioning by mammalian herbivores in the High Arctic. *Oecologia*, *97*(4), 439–450.
- Krausman, P. R. (1999). Some basic principles of habitat use. *Idaho Forest, Wildlife and Range Experiment Station Bulletin*, *70*, 85–90.
- Krebs, C. J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A. R. E., Smith, J. N. M., Dale, M. R. T., Martin, K., & Turkington, R. (1995). Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, *269*(5227), 1112–1115.
<https://doi.org/10.1126/science.269.5227.1112>
- Krebs, C. J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K. A., Danell, Ö., Erlinge, S., Fedorov, V., Fredga, K., Hjältén, J., Högstedt, G., Jónsdóttir, I. S., Kenney, A. J., Kjellén, N., Nordin, T., Roininen, H., Svensson, M., Tannerfeldt, M., & Wiklund, C. (2003). Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(5), 827–843. <https://doi.org/10.1139/z03-061>
- Laforge, M. P., Bonar, M., & Wal, E. V. (2021). Tracking snowmelt to jump the green wave: Phenological drivers of migration in a northern ungulate. *Ecology*, *102*(3), e03268. <https://doi.org/10.1002/ecy.3268>
- Lai, S., Bêty, J., & Berteaux, D. (2017). Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: The arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, *126*(7), 937–947. <https://doi.org/10.1111/oik.03948>
- Lai, S., Desjardins, É., Caron-Carrier, J., Couchoux, C., Vézina, F., Tam, A., Koutroulides, N., & Berteaux, D. (2022). Unsuspected mobility of Arctic hares revealed by longest journey ever recorded in a lagomorph. *Ecology*, *103*(3), e3620.
<https://doi.org/10.1002/ecy.3620>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, *68*(4), 619–640.
<https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Liston, G. E., Itkin, P., Stroeve, J., Tschudi, M., Stewart, J. S., Pedersen, S. H., Reinking, A. K., & Elder, K. (2020). A lagrangian snow-evolution system for sea-ice applications (SnowModel-LG): Part I—Model description. *Journal of Geophysical*

Research: Oceans, 125(10), e2019JC015913.

<https://doi.org/10.1029/2019JC015913>

Mabille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., & Laurian, C. (2012). Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia*, 170(4), 965–977. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2382-0>

Main, M. B., Weckerly, F. W., & Bleich, V. C. (1996). Sexual segregation in ungulates: New directions for research. *Journal of Mammalogy*, 77(2), 449–461. <https://doi.org/10.2307/1382821>

Matthiopoulos, J., Fieberg, J. R., & Aarts, G. (2020). *Species-Habitat Associations: Spatial data, predictive models, and ecological insights*. University of Minnesota Libraries Publishing. <https://doi.org/10.24926/2020.081320>

Mayor, S. J., Schaefer, J. A., Schneider, D. C., & Mahoney, S. P. (2007). Spectrum of Selection: New Approaches to Detecting the Scale-Dependent Response to Habitat. *Ecology*, 88(7), 1634–1640. <https://doi.org/10.1890/06-1672.1>

Mayor, S. J., Schneider, D. C., Schaefer, J. A., & Mahoney, S. P. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Écoscience*, 16(2), 238–247. <https://doi.org/10.2980/16-2-3238>

McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K. A., Timm, B. C., & Cushman, S. A. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: A review and outlook. *Landscape Ecology*, 31(6), 1161–1175. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x>

McLoughlin, P. D., & Ferguson, S. H. (2000). A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Écoscience*, 7(2), 123–130. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682580>

McLoughlin, P. D., Morris, D. W., Fortin, D., Vander Wal, E., & Contasti, A. L. (2010). Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 4–12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01613.x>

McLoughlin, P. D., Wal, E. V., Lowe, S. J., Patterson, B. R., & Murray, D. L. (2011). Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human

- activity. *Basic and Applied Ecology*, 12(8), 654–663.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.09.001>
- Mech, L. D. (2007). Annual arctic wolf pack size related to Arctic hare numbers. *Arctic*, 60(3), 309–311.
- Meena, A. (2020). A review on various important roles of Pteropus (bats). *Journal of Entomology Research*, 5(3), 33–35.
- Meerburg, B. G., Singleton, G. R., & Leirs, H. (2009). The Year of the Rat ends—Time to fight hunger! *Pest Management Science*, 65(4), 351–352.
<https://doi.org/10.1002/ps.1718>
- Mercer, W. E., Hearn, B. J., & Finlay, C. (1981). Arctic hare populations in insular Newfoundland. In *Proceedings of the World Lagomorph Conference, held in Guelph, Ontario, August 1979* (pp. 450–468). University of Guelph, CA.
- Merkle, J. A., Potts, J. R., & Fortin, D. (2017). Energy benefits and emergent space use patterns of an empirically parameterized model of memory-based patch selection. *Oikos*, 126(2). <https://doi.org/10.1111/oik.03356>
- Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., & Jetz, W. (2015). Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms9221>
- Moreau, G., Fortin, D., Couturier, S., & Duchesne, T. (2012). Multi-level functional responses for wildlife conservation: The case of threatened caribou in managed boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 611–620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02134.x>
- Mysterud, A., & Ims, R. A. (1998). Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*, 79(4), 1435–1441.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1435:FRIHUA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1435:FRIHUA]2.0.CO;2)
- Northrup, J. M., Vander Wal, E., Bonar, M., Fieberg, J., Laforge, M. P., Leclerc, M., Prokopenko, C. M., & Gerber, B. D. (2022). Conceptual and methodological advances in habitat-selection modeling: Guidelines for ecology and evolution. *Ecological Applications*, 32(1), e02470. <https://doi.org/10.1002/eap.2470>

- Orians, G. H., & Wittenberger, J. F. (1991). Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *The American Naturalist*, *137*, S29–S49.
- Overland, J., Dunlea, E., Box, J. E., Corell, R., Forsius, M., Kattsov, V., Olsen, M. S., Pawlak, J., Reiersen, L.-O., & Wang, M. (2019). The urgency of Arctic change. *Polar Science*, *21*, 6–13. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.11.008>
- Parker, G. R. (1977). Morphology, reproduction, diet, and behavior of the arctic hare (*Lepus arcticus monstrabilis*) on Axel Heiberg Island, Northwest Territories. *Canadian Field Naturalist*, *9*(1), 8–18.
- Paton, R. S., & Matthiopoulos, J. (2016). Defining the scale of habitat availability for models of habitat selection. *Ecology*, *97*(5), 1113–1122. <https://doi.org/10.1890/14-2241.1>
- Pierce, B. M., Bowyer, R. T., & Bleich, V. C. (2004). Habitat selection by mule deer: Forage benefits or risk of predation? *The Journal of Wildlife Management*, *68*(3), 533–541. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0533:HSBMDF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0533:HSBMDF]2.0.CO;2)
- Pulliamin, E., & Tunkkari, P. S. (1987). Winter diet, habitat selection and fluctuation of a mountain hare *Lepus timidus* population in finnish forest Lapland. *Holarctic Ecology*, *10*(4), 261–267.
- Rettie, W. J., & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, *23*(4), 466–478.
- Robinson, R. A., Crick, H. Q. P., Learmonth, J. A., Maclean, I. M. D., Thomas, C. D., Bairlein, F., Forchhammer, M. C., Francis, C. M., Gill, J. A., Godley, B. J., Harwood, J., Hays, G. C., Huntley, B., Hutson, A. M., Pierce, G. J., Rehfisch, M. M., Sims, D. W., Santos, M. B., Sparks, T. H., ... Visser, M. E. (2009). Travelling through a warming world: Climate change and migratory species. *Endangered Species Research*, *7*(2), 87–99. <https://doi.org/10.3354/esr00095>
- Ruckstuhl, K. E., & Neuhaus, P. (2002). Sexual segregation in ungulates: A comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews*, *77*(1), 77–96. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005814>

- Sawyer, H., & Kauffman, M. J. (2011). Stopover ecology of a migratory ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 1078–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01845.x>
- Sawyer, H., Kauffman, M. J., Nielson, R. M., & Horne, J. S. (2009). Identifying and prioritizing ungulate migration routes for landscape-level conservation. *Ecological Applications*, 19(8), 2016–2025. <https://doi.org/10.1890/08-2034.1>
- Schweiger, B. R., Frey, J. K., & Cain, J. W., III. (2021). A case for multiscale habitat selection studies of small mammals. *Journal of Mammalogy*, gyab071. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab071>
- Seidler, R. G., Long, R. A., Berger, J., Bergen, S., & Beckmann, J. P. (2015). Identifying impediments to long-distance mammal migrations. *Conservation Biology*, 29(1), 99–109. <https://doi.org/10.1111/cobi.12376>
- Serrouya, R., Mclellan, B. N., Apps, C. D., & Wittmer, H. U. (2008). A synthesis of scale-dependent ecology of the endangered mountain caribou in British Columbia, Canada. *Rangifer*, 28(1), 33. <https://doi.org/10.7557/2.28.1.150>
- Sikes, R. S. & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97(3), 663–688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>
- Small, R. J., Keith, L. B., & Barta, R. M. (1991). Dispersion of introduced arctic hares (*Lepus arcticus*) on islands off Newfoundland's south coast. *Canadian Journal of Zoology*, 69(10), 2618–2623. <https://doi.org/10.1139/z91-368>
- Soulsbury, C. D., Gray, H. E., Smith, L. M., Braithwaite, V., Cotter, S. C., Elwood, R. W., Wilkinson, A., & Collins, L. M. (2020). The welfare and ethics of research involving wild animals: A primer. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10), 1164–1181. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13435>
- Spitz, D. B., Hebblewhite, M., & Stephenson, T. R. (2020). Habitat predicts local prevalence of migratory behaviour in an alpine ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 89(4), 1032–1044. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13167>

- Teitelbaum, C. S., Fagan, W. F., Fleming, C. H., Dressler, G., Calabrese, J. M., Leimgruber, P., & Mueller, T. (2015). How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecology Letters*, *18*(6), 545–552.
<https://doi.org/10.1111/ele.12435>
- Teitelbaum, C. S., & 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>
- Thurfjell, H., Ciuti, S., & Boyce, M. S. (2014). Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, *2*(1), 4.
<https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-4>
- van Beest, F. M., McLoughlin, P. D., Mysterud, A., & Brook, R. K. (2016). Functional responses in habitat selection are density dependent in a large herbivore. *Ecography*, *39*(6), 515–523. <https://doi.org/10.1111/ecog.01339>
- Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Basille, M., & Gaillard, J.-M. (2016). Movement is the glue connecting home ranges and habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, *85*(1), 21–31. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12394>
- Verdolin, J. L. (2006). Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *60*(4), 457–464.
<https://doi.org/10.1007/s00265-006-0172-6>
- Viejou, R., Avgar, T., Brown, G. S., Patterson, B. R., Reid, D. E. B., Rodgers, A. R., Shuter, J., Thompson, I. D., & Fryxell, J. M. (2018). Woodland caribou habitat selection patterns in relation to predation risk and forage abundance depend on reproductive state. *Ecology and Evolution*, *8*(11), 5863–5872.
<https://doi.org/10.1002/ece3.4124>
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, *3*(4), 385–397.
<https://doi.org/10.2307/2389612>
- Wingfield, J. C., Kelley, J. P., & Angelier, F. (2011). What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Current Zoology*, *57*(3), 363–374. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.3.363>

