

# Surveillance du territoire et gestion des proies : les loups gardent la trace de l'espace et du temps


Received: 25 January 2017 | Revised: 22 April 2017 | Accepted: 24 April 2017

DOI: 10.1002/ece3.3176

ORIGINAL RESEARCH

WILEY Ecology and Evolution Open Access

## Territory surveillance and prey management: Wolves keep track of space and time

Ulrike E. Schlägel<sup>1,2</sup>  | Evelyn H. Merrill<sup>3</sup> | Mark A. Lewis<sup>1,3</sup>

### Résumé

Identifier les mécanismes comportementaux sous-jacents des déplacements reste difficile lorsque les animaux utilisent des stratégies cognitives sophistiquées. De telles stratégies peuvent survenir lorsque le calendrier des visites de retour est important, par exemple pour permettre renouvellement des ressources ou les patrouilles territoriales. Nous avons ajusté les déplacements aléatoires dans l'espace d'après les données de déplacements de six loups (*Canis lupus*, Linnaeus, 1758) équipés de colliers GPS en Alberta, au Canada, pour étudier l'importance de ce qui suit: (1) la **surveillance territoriale** probablement liée au renouvellement des marquages olfactifs le long des limites territoriales, afin de réduire les risques intraspécifiques, (2) retarder le retour sur les zones récemment chassées, ce qui peut limiter la réponses anti-prédateurs des proies sous différentes densités de proies. Les modèles de déplacements ont incorporés la variable spatio-temporelle « **temps écoulé depuis la dernière visite** », qui agit comme un indice de mémoire de son histoire de déplacement qui intègre la décision de déplacement avec sa position par rapport aux limites du territoire et des informations sur les densités de proies locales. Nous avons utilisé un cadre de sélection de modèles pour tester les hypothèses sur l'importance de ces variables dans les stratégies de déplacement des loups. **Les déplacements pour la surveillance du territoire a été soutenu par toutes les pistes de déplacements des loups. Les loups ont généralement évités les bordures de territoire, mais cet évitement a été réduit au fil du temps écoulé depuis la dernière visite. La gestion des proies était faible sauf chez un loup.** Ce loup a d'avantage sélectionné ces lieux depuis la dernière visite avec une densité de proies inférieure, ce qui a entraîné un retard plus important dans les nouvelles visites des sites à forte densité de proies. Notre étude montre que nous pouvons utiliser des déplacements aléatoires pour identifier les stratégies comportementales qui fusionnent d'informations et les informations spatiotemporelles explicites sur les mouvements passés (c'est-à-dire « quand » et « où ») pour prendre des décisions de déplacement. L'approche nous permet de mieux comprendre la cognition des déplacements par rapport aux environnements et à la dynamique des ressources.

### INTRODUCTION

Un travail empirique et théorique récent suggère que la cognition et la mémoire sont importants pour les mouvements quotidiens des animaux (Fagan et al., 2013). Par exemple, la mémoire spatiale et la mémoire de l'expérience passée permettent aux animaux à revisiter les sites de butinage rentables et optimiser l'apport énergétique (Hopkins, 2015, Merkle, Fortin et Morales, 2014, Nabe-Nielsen, Tougaard, Teilmann, Lucke et Forchhammer, 2013; Riote-Lambert, Benhamou, & Chamaillé-Jammes, 2015; Van Moorter et al., 2009) ou de se déplacer efficacement vers des ressources cruciales telles que les points d'eau (Polansky, Kilian, & Wittemyer, 2015). Les capacités cognitives sont associées aux besoins métaboliques (p. ex. taille du cerveau plus grande, maintien des structures neurales) et peut entraîner à la fois des coûts constitutifs et induits en termes

de fécondité et d'autres composantes de forme physique (Burns, Foucaud, & Mery, 2011). Par conséquent, nous nous attendrions à trouver des mouvements cognitifs principalement dans des conditions **où les avantages peuvent l'emporter sur les coûts**, par exemple lorsque les ressources sont hétérogènes dans l'espace et le temps, mais également prévisible (Avgar, Deardon et Fryxell, 2013; Mueller, Fagan, & Grimm, 2011), et lorsque la densité des parcelles de ressources est faible et les distances entre les correctifs sont élevés (Bracis, Gurarie, Van Moorter, & Goodwin, 2015; Grove, 2013). Malgré l'effort croissant pour étudier les déplacements cognitifs il est difficile de démêler le rôle de la cognition et de la mémoire pour les déplacements est encore intrinsèquement difficile parce que ces processus ne peuvent être déduits qu'indirectement, ce qui nécessite à la fois une créativité et un art méthodologique (Fagan et al., 2013).

Ici, nous nous demandons si les loups gris (*Canis lupus*) intègrent les aspects spatiotemporels (c.-à-d., «quand» et «où») dans l'histoire leur propre déplacements et leurs décisions de déplacements. Le souvenir de l'histoire du voyage est important dans les décisions de déplacement du loup parce que **les loups présentent peu de chevauchements quotidiens dans l'utilisation de leur territoire, en particulier en hiver**, et cela soulève des questions quant au mécanisme sous-jacent (Jedrzejewski, Schmidt, Theuerkauf, Jedrzejewska et Okarma, 2001). Nous utilisons une nouvelle méthode de modélisation basée sur la mémoire des mouvements d'animaux (Schlägel & Lewis, 2014) pour évaluer les hypothèses (Tableau 1) du rôle du comportement territorial et de chasse, basé sur le **Temps écoulé depuis la Dernière Visite (TSLV)**.

Les loups sont connus pour être territoriaux et « parfumer » leurs territoires pour annoncer leur présence aux loups d'autres meutes (Lewis & Murray, 1993; Peters & Mech, 1975; Zub et al., 2003). Les marquages olfactifs peuvent être trouvés à travers le territoire, **mais les limites de territoire sont généralement marquées plus fortement, surtout quand ils bordent les meutes voisines** (Mech et Boitani, 2006, Peters et Mech, 1975, Zub et al., 2003). Si des rencontres fatales avec des individus d'autres meutes se produisent à proximité de la bordure du territoire (Mech, 1994), nous nous attendrions à ce qu'éviter les limites de territoire soit un moteur majeur des déplacements des loups (**évitement des risques, H1**).

Le déplacement des loups peut aussi être guidé par des stratégies efficaces de capture de proies. Par exemple, sélectionner des zones de haute densité (**sélection des proies: H3**) réduirait le temps de recherche pour trouver et potentiellement tuer une proie (Holling, 1959, McPhee, Webb et Merrill, 2012). Cependant, si les proies se concentrent dans les zones tampons entre les territoires des loups qui leur servent de refuges (Mech, 1994), les loups sont confrontés à faire des compromis dans la recherche des proies tout en évitant en même temps les congénères d'autres meutes (**sélection des proies et évitement des risques, H4a, H4b**).

Les proies peuvent manifester une évasion temporaire, une vigilance accrue ou se retirer vers des habitats plus sûrs que les zones de présence récente de loup ou leur congénères ont été récemment tués (Berger-Tal & Bar-David, 2015; Latombe, Fortin et Parrott, 2014; Liley & Creel, 2008). Contrairement aux prédictions de l'hypothèse des «**lieux à risques**», qui concerne seulement le comportement antiprédateur à travers les sites avec différents risques de prédatons, les observations des réponses des wapitis aux loups suggèrent que le comportement antiprédateur s'ajuste dynamiquement à la présence des loups correspondant à l'hypothèse des «**temps à risque**» et «**l'hypothèse d'allocation des risques**» (Creel, Winnie, Christianson et Liley, 2008, Robinson et Merrill, 2013). Ces réponses comportementales abaissent le succès de prédation, **un effet appelé dépression comportementale des proies** (Charnov, Orians, & Hyatt, 1976). Pour optimiser le succès de chasse, les loups peuvent non seulement optimiser l'abandon (Brown, Laundré et Gurung, 1999, Charnov et al., 1976), mais sélectionner également des TSLV plus long (**retour retardé, H5**) pour laisser du temps aux proies de récupérer (Latombe et al., 2014, Laundré, 2010). Cela répartit aussi le risque sur tous les sites

de chasse (Lima, 2002). Cependant, les loups peuvent revenir plus tôt dans les zones à forte densité de proies (**gestion des proies, H6a, H6b**) en raison du succès pour trouver des proies (Kunkel et Pletscher, 2001; McPhee et al., 2012) et une plus grande variation des temps de récupération des proies.

Nous avons examiné le support de ces hypothèses dans une sélection de modèle cadre en utilisant les données de déplacements de six loups équipés de collier GPS en hiver, lorsque l'élevage des jeunes est moins susceptible d'influencer les déplacements, et les meutes sont susceptibles d'être plus cohésives (Metz, Vucetich, Smith, Stahler, & Peterson, 2011). Nous avons comparé nos modèles comportementaux avec un modèle nul qui ne suppose aucune préférence pour les comportements spatio-temporels (H0).

## MATERIEL ET METHODE

Les données ont été recueillies entre 2004 et 2009 dans une zone de 25 000 km<sup>2</sup> à l'ouest de Rocky Mountain House, en Alberta, au Canada (52°27'N, 115°45'W). La région fait partie des pentes du centre-est des montagnes Rocheuses et le terrain comprend des contreforts doux dans les parties orientales ainsi que les montagnes vers l'ouest (<3 100 m). Une grande partie du paysage est couvert de forêts de conifères (52%), qui est entrecoupée de plus petites zones de basses terres (10%), de blocs forestiers (6%), de peuplements de forêts décidues (3%), le reste étant constitué en grande partie de glace et de roche (Webb, Hebblewhite, & Merrill, 2008).

Au cours des années 2004-2006, les loups ont été capturés et équipés avec des colliers GPS (Lotek 3300Sw et 4400S, pour plus de détails, voir Webb et al., 2008). Les colliers ont été programmés pour collecter les mesures de localisations toutes les 2 heures. Cela a conduit à des séries chronologiques régulières de déplacements. Les tentatives de localisations réussies étaient de 90% (modèle 3300Sw) et 82% (modèle 4400S) indiquant un biais minime lié à habitat (Frair et al., 2004; Hebblewhite, Percy et Merrill, 2007). Nous avons analysé les données de six loups de **différentes** meutes, dont les territoires étaient dans les parties de basse altitude et sans vallées de montagne. Les données de déplacements des six loups utilisés dans l'analyse ont commencé entre le 3 novembre et le 2 janvier et ont duré jusqu'au 23 février et 14 avril, selon les individus, s'étendant sur 121 jours en moyenne (SD 23) et avec une moyenne de 1 458 (SD 289) localisations.

Les données de relocalisation ont été analysées à l'aide de modèles de déplacements statistiques développés par Schlägel et Lewis (2014). Les déplacements aléatoires sont effectués sur une grille de cellules en correspondance avec les données de densité de proies. Pour tester les explications hypothétiques du comportement de déplacement des loups (Tableau 1), trois types ont été considérés. Tout d'abord, la mesure combinée de la densité des proies (proie) a été normalisée sur le territoire (voir paragraphe suivant) de chaque Loup. Deuxièmement, pour chaque territoire, la distance minimale de chaque emplacement à partir du bord du territoire (bord) a été calculée. Troisièmement, le temps écoulé depuis la dernière visite (TSLV) était basé sur la propre histoire de déplacement de l'individu.

Le Temps écoulé depuis la dernière visite (TSLV) a été défini pour spécifier à chaque pas de temps, et pour chaque emplacement, l'heure (mesurée en pas de temps) depuis que l'animal a été à l'endroit la dernière fois. Le TSLV est un attribut dynamique d'une cellule de grille qui change en fonction du mouvement de l'individu. Le TSLV augmente pour les emplacements lorsque l'individu reste loin et est réinitialisé à chaque fois que l'individu visite un emplacement. Les emplacements ont été considérés comme visités lorsqu'ils se trouvaient dans une zone tampon de la ligne droite entre deux emplacements. La zone tampon inclus quatre cellules de grille, correspondant à environ 1200 m (voir Annexe A1 pour une explication et une justification).

## RÉSULTATS

### Tendances générales de déplacements

Basé sur le meilleur modèle ajusté, les déplacements moyens sur 2 heures d'intervalles (étapes de relocalisation seulement), ont été calculé à partir des paramètres de distribution de Weibull pour les longueurs de pas dans le noyau  $K$  de déplacement, allant de 2 500 à 3 600 m ( $\pm 300$  m en raison de la discrétisation spatiale) pour les six loups (tableau 2). En comparant cela avec des estimations basées sur le modèle nul, il existe une tendance cohérente. L'estimation de la forme ( $\lambda$ ) et l'échelle ( $\sigma$ ) de distribution de Weibull étaient plus faible pour le meilleur modèle ajusté, qui incluait un modèle nul pour la sélection des attributs spatiaux, (tableau 2). La distribution du modèle nul correspond à un « Noyau empirique » utilisé dans la sélection par étapes classique d'analyses pour échantillonner les étapes de « contrôle » (Fortin et al., 2005). Ici, cela aurait toujours surestimée la longueur d'étape d'environ 300-570 m par 2 heures.

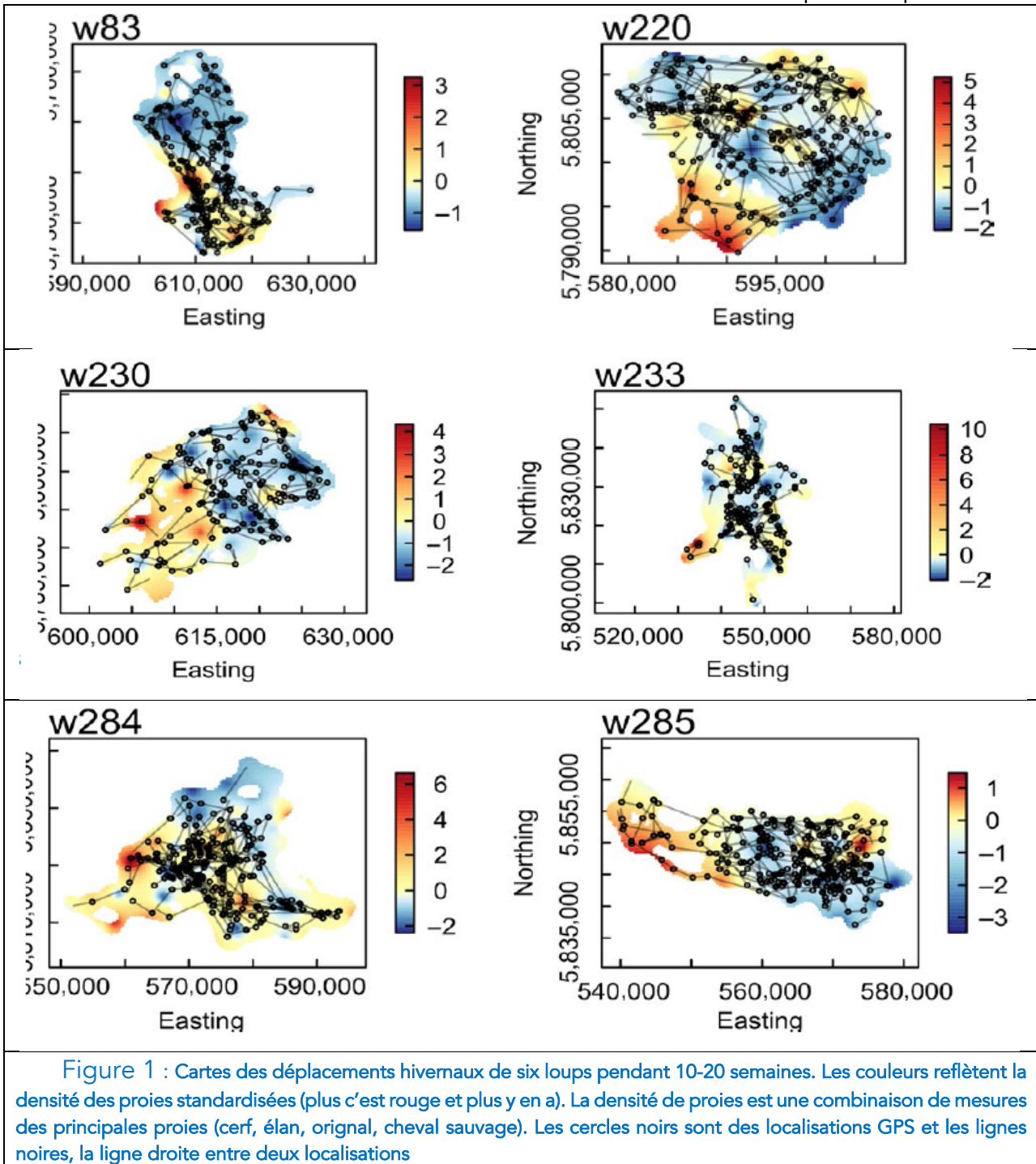
### Sélection pour les attributs spatiaux

Pour les six loups, le modèle de surveillance du territoire avec interaction de TSLV et la distance du bord du territoire ( $H_{2b}$ ) avait un AICc minimum (Tableau 3). Pour un individu, w230, le même AICc minimum était atteint par le modèle de gestion des proies avec des termes additifs de TSLV et proie ( $H_{6a}$ ). Les hypothèses de surveillance du territoire et de gestion des proies ne sont pas mutuellement exclusifs, et donc, les deux pourraient être soutenu par les données sans contradiction. Parce que cela a montré l'importance de la surveillance du territoire et de la gestion des proies, nous avons également testé un modèle combiné avec ces termes (TSLV + edge + proie + TSLV  $\times$  bord + TSLV  $\times$  proie) dans une fonction de pondération. Pour w230, ceci était le meilleur modèle, et pour w284 le modèle effectué de même que le modèle de surveillance du territoire, mais n'était ni significativement meilleur ou parcimonieux (tableau A1 de l'annexe A2).

L'estimation des paramètres de la fonction de pondération pour le modèle « territoire de surveillance » ( $H_{2b}$ ) de tous les loups correspondait à nos prédictions. Tous les coefficients multiplicatifs ( $\gamma_{t,e}$ ) étaient positifs et les intervalles de confiance ne chevauchaient pas le zéro, alors que la plupart des coefficients additifs ( $\beta_{edge}$ ,  $\beta_{tslv}$ ) avaient des intervalles de confiance qui chevauchaient le zéro (Tableau 4). L'effet global du TSLV et bord sur la probabilité de la sélection (modélisée par la fonction de pondération) a été dominée par un coefficient multiplicatif  $\gamma_{t,e}$  et était donc positif. Le coefficient de sélection pour le bord, donné TSLV, était  $\beta_{edge} + \gamma_{t,e} \log(\text{TSLV})$ . Comme le TSLV a augmenté, cela est devenu positif dès TSLV = 2 (4 heures) dans tous les cas. De même, le coefficient de sélection global pour le TSLV, bord donné, était  $\beta_{tslv} + \gamma_{t,e} \cdot edge$ . Comme le bord a augmenté, à partir de 0, cela est devenu positif au bord = 1 ou 2 (correspondant à environ 300-900 m à partir du bord) dans tous les cas. En conséquence, il y avait des preuves solides qui montrent que les loups évitent les limites territoriales, et que le TSLV a augmenté, l'évitement des bordures diminuant (figures 2 et A2). Lorsque les lieux n'avaient pas été visité depuis plus de 7 jours environ, la pondération de la fonction a approché une fonction presque constante d'un, ce qui signifie que les emplacements de bordures et centraux ont été sélectionnés avec la même probabilité.

Les modèles de déplacement du loup w230 ont également soutenu le modèle de gestion des proies ( $H_{6a}$ ) (tableau 4). Compatible avec notre prédiction, le coefficient de sélection  $\beta_{tslv}$  était positif, et donc le loup a sélectionné un TSLV plus long, indiquant que les retours aux emplacements précédemment visités ont été retardés (tableau 4, figure 3b). Cependant, le coefficient  $\beta_{edge}$  était négatif et le loup a sélectionné des emplacements avec une densité de proies inférieure (tableau 4, figure 3a). En conséquence, le point d'inflexion de la courbe sigmoïdale entre la sélection des sites récemment visités vers une grande sélection de sites avec une plus longue absence a été déplacée vers une valeur du TSLV plus élevée, ce qui a retardé la re-visite des sites a densité en proie élevée (figure 3b). De même, la sélection pour les densités de proies inférieures a été déplacé vers des valeurs croissantes de TSLV, ce qui a entraîné une sélection presque égale pour toutes les densités de proies après 5 jours d'absence (figure 3a).

Lorsque l'on considère les modèles de surveillance du territoire et de gestion des proies du loup w230, tous les coefficients de sélection estimés (tous les coefficients  $\beta$  et  $\gamma$ ) avaient de grands intervalles de confiance (tableau A2). Néanmoins, lorsque nous avons tracé la fonction de pondération basée sur ces estimations, il était constant sur la plupart des plages d'attributs spatiaux, avec seulement deux exceptions (Figure A3).



## DISCUSSION

Nous avons étudié comment le temps écoulé depuis la dernière visite d'un lieu a influencé la décision de mouvement en matière de surveillance du territoire et de gestion des proies. Nos modèles sont statistiques dans le sens où ils définissent une distribution de probabilité pour les mouvements observés, mais mécaniste dans le sens où ils décrivent un processus de mouvement comportemental. C'est en contraste avec les analyses classiques de sélection de ressources (ou d'étapes) qui traitent les étapes de déplacement en tant que points de données indépendants avant d'estimer les coefficients de sélection (Forester, Im, & Rathouz, 2009; Fortin et al., 2005). L'avantage de notre méthode est que les paramètres des tendances générales de

mouvement et les préférences spatiales explicites sont estimées simultanément sans supposer que les deux aspects sont indépendants (voir aussi Avgar, Potts, Lewis, & Boyce, 2016), ce qui produit des estimations de distribution de longueurs de pas systématiquement plus faibles que si elle était indépendante. Un avantage supplémentaire à cette approche que nous n'avons pas utilisé dans cette analyse est l'incorporation directionnelle du mouvement dans le noyau  $k$  (Schlägel & Lewis, 2014). Dans notre cas, nous n'avons pas utilisé cette approche parce que nos séries chronologiques ont duré seulement plusieurs semaines, et parce que nous avons éliminé les localisations des comportements tels que la consommation d'une proie, le repos à proximité d'une carcasse, ou les revisites de sites d'abattage (Franke et al.,



2006; Merrill et al., 2010). Utiliser le roulement auto corrélés aurait réduit le nombre d'étapes disponibles pour l'analyse, car plus de deux mesures de localisation successives auraient été nécessaires pour définir la probabilité d'un déplacement.

Ajuster les retours après les visites précédentes est important quand cela nécessite du temps pour reconstituer l'abondance ou la qualité de la nourriture (Bar-David et al., 2009; Davies et Houston, 1981; Janmaat, Byrne et Zuberbühler, 2006; Van Moorter et al., 2009). Nous avons trouvé un support supplémentaire pour un type d'épuisement des ressources que nous supposons être liée à la désintégration de l'odeur de marquage. Premièrement, il y avait une tendance générale des loups à éviter les endroits près des bordures du territoire, qui a été signalé ailleurs comme un moyen d'échapper aux conflits intraspécifiques (Carbyn, 1983, Mech et Harper, 2002). Deuxièmement, la probabilité de re-visiter ces zones, a augmenté avec le temps, suggérant que les loups ont réagi à la décomposition des marques d'odeurs, qui sont nécessaires pour la maintenance du territoire (Peters & Mech, 1975, Zub et al., 2003). Les marquages olfactifs contiennent des phéromones et des signaux chimiques qui provoquent des réponses d'autres individus et peut empêcher des rencontres directes et agressives (Mech, 1994). Ils sont censés être un moyen efficace de « publicité » parce que l'odeur reste dans l'environnement pendant un certain temps et est facilement détecté même la nuit (Feldhamer, Drickamer, Vessey, & Merritt, 2004). Peterson (1974) a trouvé sur l'île Royale que les loups ont inversé la direction de leurs déplacements et ont reculé quand ils ont rencontré un marquage olfactif étranger au bord de leur territoire. Ausband, Mitchell, Bassing et White (2013) ont également signalé que les loups éviteront les zones où les humains placent des crottes de loups si elles sont entretenues régulièrement. En effet, la cohérence de la surveillance territoriale entre les six loups indique qu'il y a une forte motivation pour que les mouvements de rotation reviennent vers le bord du territoire pour l'entretenir (Jedrzejewski et al., 2001).

En revanche, nous avons moins montré que la densité de proies influence les déplacements et les déplacements étant compatibles avec le comportement de dépression des proies. Un des six loups a montré des preuves que ses déplacements étaient influencés par la densité des proies, mais même ce loup n'a pas sélectionné les zones de forte densité de proies comme cela a été rapporté pour cette zone (McPhee et al., 2012). Des différences entre les études peuvent exister à cause de l'échelle d'analyse. McPhee et al. (2012) ont signalé qu'à grande échelle, les loups ont choisi des sentiers de chasse avec des densités de proies plus importante, mais à fine échelle, les caractéristiques du paysage ont plutôt influencé les déplacements que la densité des proies. Dans notre approche, nous nous sommes concentrés sur la sélection du chemin de chasse et avons constaté que le loup sélectionnait des zones de faible densité plutôt que de haute densité. En outre, nous avons analysé les relocalisation et n'avons pas inclus les étapes courtes. Si les loups ralentissent dans les zones à forte densité de proies, cela pourrait conduire à éliminer les étapes courtes dans notre analyse. Les déplacements de loups liés à une densité de proies ont également prouvé le phénomène de gestion des

proies, car en retardant une visite dans une zone, un prédateur limite le comportement anti-prédateur (Charnov et al., 1976, Jedrzejewski et al., 2001, Kotler, 1992; Laporte, Muhly, Pitt, Alexander et Musiani, 2010). Nous avons prévu que les loups reviendraient plus tôt sur les sites à haute densité parce qu'il pourrait y avoir une plus grande variation entre les proies individuelles de comportement post-rencontre anti-prédateur, des comportements les prédisposant aux attaques de loups; cependant, lorsque les lieux ont été visités récemment, la sélection par le loup w230 était le plus élevé pour les zones de faible densité de proies peut-être parce que les faibles densités sont associées à une vulnérabilité accrue si la taille des groupes sont de petite taille (Bergmann et al., 2006; Hebblewhite & Pletscher, 2002; Kuzyk, Kneteman et Schmiegelow, 2004).

Du point de vue modélisation, nous avons pu tester l'influence du temps depuis la dernière visite séparément pour la maintenance du territoire et pour la recherche de nourriture; cependant, une intégration des deux comportements au sein d'un modèle était plus difficile. Pour le loup W230, l'ajustement combiné du modèle était mieux que la surveillance du territoire et le modèle de gestion des proies, considérés indépendamment. Mais les estimations de paramètres de la fonction de pondération dans le modèle combiné a suggéré un sur-ajustement aux effets parasites attribués aux valeurs les plus extrêmes. Une explication possible est que les loups prennent des décisions d'une manière que notre fonction de pondération logistique était incapable de représenter. La fonction logistique prédit que « revenir plus tôt » ou « retourner plus tard » à des endroits, est fonction de la distance des bordures ou de la densité de proies. Cependant, les loups peuvent assimiler les comportements territoriaux de différentes voie non linéaire (Rothley, Schmitz, & Cohon, 1997).

Notre modèle discrédite à la fois l'espace et le temps, ce qui a des implications pour la généralité de nos résultats. Dans notre modèle aléatoire, nous supposons implicitement que les échelles temporelles du processus comportemental sous-jacent et nos données (2 heures) fonctionnent. C'est un problème commun lors de l'ajustement de modèles de déplacements aux données pour l'inférence statistique, pour paramétrer les estimations liées à l'échelle de l'analyse et cela peut ne pas nécessairement être en accord avec les « vraies » valeurs des paramètres à l'échelle du processus comportemental (Schlängel & Lewis, 2016). Malgré ceci, nous pensons que nos résultats reflètent qualitativement le comportement des loups, aussi parce que nous avons utilisé une forme logistique de la fonction de pondération à la place d'une forme exponentielle.

En général, l'impact de la résolution spatiale est moins clairement compris. Dans notre analyse, nous avons utilisé une cellule relativement grossière de 300 × 300 m. L'utilisation d'une cellule plus fine aurait augmenté le calcul parce que le goulot d'étranglement lors de l'optimisation de la fonction de vraisemblance était le calcul de la constante de normalisation dans l'étape de probabilités (eqn. 1). Cette constante nécessite la multiplication du noyau et la fonction de pondération pour tous les emplacements dans une zone où l'individu peut éventuellement se déplacer en fonction de l'emplacement actuel (et cette constante doit être calculé

pour chaque point de données de la série chronologique). Pour une résolution spatiale plus fine, la même zone serait composée de plus de lieux, ce qui augmenterait (non linéairement) le montant des calculs nécessaires.

Avec l'augmentation de la puissance de calcul, ou en rationalisant davantage le code, il peut être possible de réduire le temps d'exécution actuel (1-2 jours pour nos six loups utilisant plusieurs processeurs). Cependant, nous avons considéré la cellule suffisante en raison de la conception de TSLV dans notre modèle. Pour calculer le TSLV, nous avons utilisé un tampon d'environ 1,2 km autour de la ligne droite entre les corrections GPS consécutives, car le passage du loup affecte le comportement des proies au-delà de la trajectoire de déplacement réel (Latombe et al., 2014; Liley & Creel, 2008). Par conséquent, pour le TSLV, la cellule n'aurait pas augmenté la résolution biologiquement. Idéalement, la taille du tampon serait intégrée en tant que paramètre libre estimé au cours de l'ajustement du modèle, auquel cas, différents modèles peuvent varier (par exemple, gestion des proies et surveillance du territoire). Dans notre analyse, nous avons fixé la taille du tampon pour garder la complexité du modèle à un niveau raisonnable compte tenu de la durée limitée des séries temporelles de nos données.

L'approche de ce document constitue un pas en avant pour tenter d'intégrer la cognition et la mémoire dans les analyses de déplacements (Avgar et al., 2015; Börger, Dalziel et Fryxell, 2008; Fagan et al., 2013; Oliveira-Santos, Forester, Piovezan, Tomas et Fernandez, 2016). Notre méthode va au-delà des approches précédentes qui étudient la périodicité des déplacements (Ohashi, Leslie, & Thomson, 2008) ou les motifs de déplacements (Bar-David et al., 2009; English et al., 2014; Giotto, Gerard, Ziv, Bouskila et Bar-David, 2015). Dans nos modèles, le temps écoulé depuis la dernière visite sur le même lieu est une caractéristique spatialement explicite qui influence les décisions de déplacement en combinaison avec des informations sur la géométrie du territoire et les densités de proies. Cela nous a permis d'étudier les stratégies de comportements de déplacements complexes chez les loups, et nous avons démontré que le temps écoulé depuis la dernière visite influence les futures décisions de déplacements en relation avec la surveillance du territoire et la gestion des proies. Notre approche peut être utilisée pour étudier l'effet du temps écoulé depuis la dernière visite dans d'autres contextes de renouvellement des ressources (par exemple, D'Souza, Patankar, Arthur, Marbà et Alcoverro, 2015; Janmaat et al., 2006). Malgré quelques progrès dans l'étude des aspects cognitifs des déplacements d'animaux, peu d'études ont quantifié les variables temporelles et les échelles spatiales au cours desquelles les individus connaissent et réagissent aux informations. Les durées signalées pendant lesquelles les ongulés changent leur sélection d'habitat après la présence du loup varie d'1 (Creel, Winnie, Maxwell, Hamlin et Creel, 2005) à 10 jours (Latombe et al., 2014). En revanche, Avgar et al. (2015) n'ont pas trouvé d'indication de mémoire décroissance dans un espace utilisé par le caribou des bois. Dans notre étude, le loup w230 a montré une réponse variable à la densité des proies environ 5 jours depuis la dernière visite, après quoi la probabilité de sélection s'est stabilisée à un pour tous les endroits. De même, après environ 7 jours d'absence, les décisions de

déplacement sont devenues indépendantes de la distance des bordures du territoire. Ces estimations sont à peu près en accord avec les échelles rapportées par Latombe et al. (2014). Dans un système prédateur-proie où les prédateurs gagnent la course de la réponse comportementale (Sih, 2005), nous pouvons nous attendre à des temps de réponse des prédateurs plus importants que la réponse des proies, et vice versa. Nous avons besoin d'étudier d'avantage pour suivre simultanément les prédateurs et les proies et analyser les échelles temporelles de la conscience à la fois des prédateurs et des proies.

Dans notre analyse, nous avons utilisé une taille de tampon fixe pour la modélisation spatiale dans la mesure où les emplacements étaient considérés comme « visités » aux fins de calcul du TSLV. Une extension possible de notre modèle traiterait la taille de la mémoire tampon en tant que paramètre libre à estimer lors de l'ajustement du modèle. Avec cela, il serait possible de mesurer également l'échelle spatiale à laquelle les individus font l'expérience de leur environnement dans ce but spécifique. L'utilisation d'informations sur les temps écoulés (« depuis combien de temps? ») peut être une partie de la mémoire chez les animaux, une forme complexe de la mémoire sur quoi, quand et où des événements, qui a été démontré dans des expériences chez les oiseaux, les rongeurs et les singes (Clayton & Dickinson, 1998; Martin-Ordas, Haun, Colmenares, & Call, 2010; Roberts et al., 2008). Les loups peuvent stocker et récupérer des informations sur le temps écoulé dans la mémoire interne (Jacobs, Allen, Nguyen, & Fortin, 2013; Lew, 2011), mais les loups peuvent aussi utiliser de la mémoire externalisée sous la forme de leurs propres marquages olfactifs (Peters & Mech, 1975), comme discuté pour les amibes neurologiquement simples (Reid, Beekman, Latty, & Dussutour, 2013). Cependant, alors que les marquages olfactifs doivent être rencontrés pour récupérer des informations sur les visites précédentes, la mémoire interne permet une intégration plus efficace de l'information dans un but de déplacement (Asensio et Brockelman, 2011; Polansky et al., 2015).