

# Analyse du comportement de recherche de nourriture des loups grâce aux modèles cachés de Markov


Received: 8 April 2020 | Revised: 14 October 2020 | Accepted: 14 October 2020

DOI: 10.1111/eth.13106

RESEARCH ARTICLE

ethology WILEY

## Analysis of central place foraging behaviour of wolves using hidden Markov models

Anna-Kaisa Ylitalo<sup>1</sup>  | Juha Heikkinen<sup>1</sup> | Ilpo Kojola<sup>2</sup>

### Résumé

Le comportement de déplacement d'alimentation des loups gris (*Canis lupus*) est unique en été, lorsque la reproduction se concentre sur la prise en charge des louveteaux nouveau-nés. Dans cette étude, nous avons analysé les traces de mouvement de neuf loups munis d'un collier radio pendant la saison d'élevage des petits. Les loups vivaient dans la zone boréale en Finlande. Notre intérêt était d'analyser les voyages de recherche de nourriture des loups depuis le site de la tanière, qui sert de place centrale de la meute en été. Sur la base des informations sur les localisations spatiales et l'heure de la journée, les pistes de mouvement des loups à collier ont été divisées en segments en utilisant des modèles cachés de Markov (HMM). Ces segments ont été considérés comme produits par différents modes de comportement de mouvement qui n'ont pas été observés. Nous avons d'abord divisé les pistes de mouvement des loups en voyages de recherche de nourriture, séparés en utilisant deux états HMM et extrait les différents modes de mouvement avec un HMM à quatre états. Les modes ont été interprétés comme **repos, activité modérée, retour au site de la tanière et mouvement rapide** à d'autres fins, comme quitter la tanière. **Notre analyse a montré que, pour la plupart des individus, le mouvement pendant le retour était le plus rapide et le plus persistant.** Cette recherche met en évidence le comportement de recherche de nourriture des loups pendant la saison de mise-bas, qui a attiré moins d'attention que le comportement nomade à l'extérieur de cette saison. Notre étude a montré comment les voyages cycliques de recherche de nourriture peuvent être divisés en phases utilisant des HMM et comment ces comportements apparaissent à des moments différents du jour. Ces résultats ont des utilisations potentielles, par exemple, lors de l'étude des exigences d'habitat et l'utilisation ou l'évaluation du risque de conflits homme-faune.

### INTRODUCTION

Les « cueilleurs » de place centrale sont des animaux qui rapportent des ressources à un emplacement, la place centrale (Bell, 1990)<sup>1</sup>. Souvent, la motivation du lieu central de la recherche de nourriture est de fournir de la nourriture à la progéniture au nid ou à la tanière (Olsson et Bolin, 2014). Des exemples de tels animaux sont les abeilles transportant du nectar dans une ruche (Higginson & Houston, 2015), les oiseaux apportant de la nourriture aux oisillons (Bell, 1990) et les éléphants de mer

<sup>1</sup> Si une ressource est un site de ponte, un site de nidification ou un partenaire potentiel, un animal localisant une telle ressource l'utilisera très probablement sur place. Cependant, des ressources telles que la nourriture ou l'eau peuvent être ramenées à un point fixe tel qu'un nid ou une colonie et y être consommées ou stockées. Les animaux qui ramènent des ressources vers un site particulier sont appelés **cueilleurs de place centrale** (CPF), et ils ont généralement un nid auquel ils apportent des ressources. Les **cueilleurs de place centrale** diffèrent des autres en ce que leurs activités comprennent un voyage aller, une période de recherche, puis un voyage de retour. Par exemple, les oiseaux rapportent de la nourriture aux oisillons ou capturent des proies en plongeant dans la mer et les ramènent vers un site d'alimentation terrestre ; les abeilles transportent le nectar et le pollen vers la ruche. Bell, W. J. (1990). **Central place foraging**. In W. J. Bell (Ed.), *Searching behaviour* (pp. 171–187).

du sud effectuant des migrations annuelles de recherche de nourriture (Michelot et al., 2017). Le modèle de base pour un voyage de recherche de nourriture se compose de trois phases : un voyage aller, une période de recherche et un voyage de retour (Bell, 1990). Pour comprendre les besoins en habitat des « cueilleurs » de place centrale, il est important de quantifier le temps alloué aux différentes phases et comment certaines caractéristiques, telles que l'utilisation de l'habitat, varient entre les phases ou entre individus d'âges ou de sexes différents (Michelot et al., 2017).

La population de loup gris (*Canis lupus*) en Finlande est en danger (Liukko et al., 2016) et a fait l'objet d'un suivi au cours des dernières décennies grâce aux observations fournies par les bénévoles, aux données de télémétrie et, récemment, par prélèvement d'échantillons d'ADN (Kojola et al., 2018). La population de loups finnoise a été concentrée dans la zone de gestion orientale mais s'est étendue à la côte ouest au cours des dernières décennies (Kojola et al., 2014). Surtout dans les zones récemment occupées par les loups, les attitudes envers ce carnivore sont souvent négatives en raison de préoccupations pour la sécurité humaine (Kojola et al., 2018). Une bonne compréhension des comportements des mouvements du loup est ainsi utile, par exemple pour prédire et prévenir des conflits humains-faune. De plus, l'estimation de la population (voir Heikkinen et al., 2019) bénéficierait également des informations sur les modèles de comportements de mouvement individuel.

Une meute de loups est généralement un groupe familial composé d'un couple reproducteur et de leur progéniture (Mech, 1999). Dans les forêts boréales, les louveteaux naissent à la fin du printemps (avril-mai; Alfredèen, 2006). Les louveteaux naissent aveugle et restent à l'intérieur de la tanière natale pendant le premier mois et donc dépendent de la mère pour produire du lait et les garder au chaud (Mech et Boitani, 2003; Meuteard et al., 1992). Le mâle reproducteur participe en cherchant de la nourriture pour la femelle qui allaite et plus tard aussi pour les petits (Mech et al., 1999). Pendant la saison d'élevage des petits, le centre social de la meute est la progéniture à la tanière, qui nécessite alimentation et soins (Mech & Boitani, 2003). Par conséquent, les loups reproducteurs doivent retourner dans la tanière aussi souvent que possible après la chasse (Mech et Boitani, 2003). Le comportement du loup nourrissant les louveteaux sur le site de la tanière peut être considéré comme un lieu central saisonnier d'alimentation.

Les louveteaux restent sur le site de la tanière pendant environ huit semaines (Alfredèen, 2006; Mech et Boitani, 2003). Cependant, la femelle peut déplacer les louveteaux de la tanière natale à une autre tanière ou à un autre site de rendez-vous en cours d'été. Ce mouvement peut se produire plusieurs fois pendant la saison d'élevage des petits, mais on sait que ce comportement varie entre individus (Mech & Boitani, 2003). **Quand les louveteaux grandissent et commencent à être plus actifs, à l'âge de 2 à 4 mois, ils passent plus de temps au-dessus du sol qu'à l'intérieur de la tanière, et généralement la meute occupe un site de rendez-vous.** Un site de rendez-vous est une zone comprenant un réseau de sentiers et de zones d'activités en plus d'un lieu pour le repos situé au-dessus du sol (Joslin, 1967; Mech & Boitani, 2003). Bien qu'il s'agisse d'une zone plus vaste, le site de rendez-vous sert de lieu central de la meute pour se reposer, manger et jouer. Après la saison d'élevage et vers l'hiver, les louveteaux se sont suffisamment développés pour suivre les adultes lors de voyages de chasse. **En dehors de la saison d'élevage des petits, le comportement de déplacement de la meute est généralement nomade et ne suit plus le comportement de place centrale de recherche de nourriture mais est davantage motivé par les patrouilles de territoire** (Jedrzejewski et al., 2001).

Les études antérieures sur le comportement alimentaire des loups dans la forêt boréale se sont concentrées sur l'hiver en raison de la meilleure visibilité et facilité de repérage dans la neige, alors que la saison d'élevage des petits a reçu moins d'attention (Gurarie et al., 2011). Les études confinées aux mois d'été se sont principalement concentrés sur les taux de mortalité (Metz et al., 2011; Sand et al., 2008) ou l'utilisation du territoire et du site de RDV (Demma et Mech, 2009; Jedrzejewski et al., 2001; Kusak et al., 2005). Actuellement, les systèmes de télémétrie par satellite permettent un suivi plus étendu d'animaux toute l'année et les données haute résolution qui en résultent permettent des analyses plus détaillées du comportement de déplacement des loups.

Dans la littérature sur les mouvements d'animaux, les modèles cachés de Markov (HMM) sont devenus un outil populaire pour comprendre le comportement de mouvement (Zucchini et al., 2016). Les HMM sont des candidats naturels pour modéliser les données de mouvement mesurées à intervalles de temps réguliers et avec une erreur de mesure négligeable (voir par exemple Langrock et al., 2012).

Souvent, les HMM sont utilisés pour identifier les périodes pendant lesquelles l'animal est dans différents modes de mouvement, comme se reposer ou bouger. Les modes sont distingués en fonction des caractéristiques de mouvement observées, c'est-à-dire la longueur du pas, le roulement et l'angle de rotation, qui sont extraits à partir des données de mouvement. Dans le cadre des HMM, on pense que le processus de mouvement est conduit par le processus d'état sous-jacent caché. Ces états cachés sont alors interprétés comme modes comportementaux de conduite du mouvement.

Franke et coll. (2006) ont appliqué des modèles cachés de Markov de mouvements au loup et a classé le mouvement en trois modes : repos, activité localisée et déménagement. L'étude était basée sur les mouvements hivernaux nomades, qui ont permis de confirmer les sites de captures par relocalisation aérienne mais a prouvé l'utilité des HMM pour prédire les emplacements des plus grosses carcasses uniquement à partir de données de mouvement. Gurarie et coll. (2011) ont étudié les mouvements de loups pendant la saison d'élevage des petits en divisant les pistes de mouvement dans différentes phases de mouvement : chasse, retour et retour des proies. L'objectif était de comprendre l'utilisation de l'habitat des loups dans un environnement de forêt boréale, mais leur analyse détaillée était limitée à deux individus seulement. Gurarie et coll. (2011) n'ont pas utilisé des HMM pour partitionner les voyages de recherche de nourriture, en différentes phases de mouvements, mais cela a été fait manuellement en fonction des informations sur le terrain des observations aux tanières et sur les sites de mise à mort.

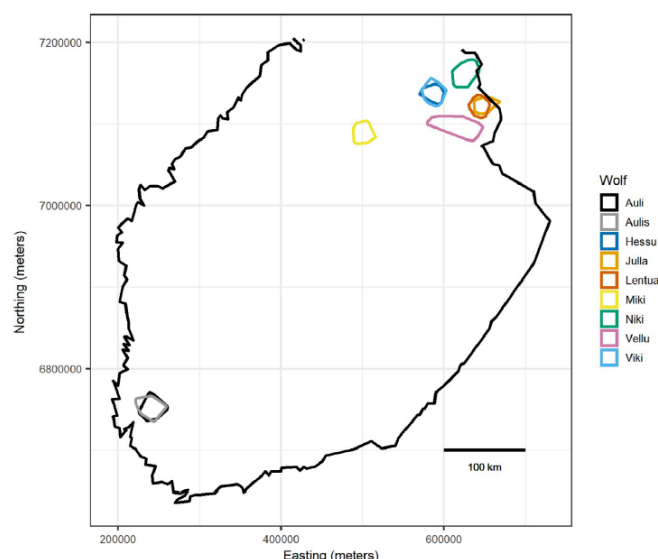
L'objectif de notre étude était d'analyser le comportement de recherche de nourriture des loups gris pendant la saison d'élevage des petits. Alors que l'étude par Franke et al. (2006) ont montré que les HMM peuvent être utilisés pour classer les mouvements de loups en hiver, nous visions à catégoriser les mouvements d'été représentant le comportement de recherche de nourriture dans un lieu central. Les précédentes études concernant la modélisation des états comportementaux dans les lieux d'alimentation n'ont pas été spécifiquement conçus pour les cycles de la nature (Michelot et al., 2017). Ici, nous avons utilisé des HMM pour étudier différents comportements de mouvement des loups pendant les voyages de recherche de nourriture lorsqu'ils ont des louveteaux dans la tanière en attente de nourriture et comment ces comportements se produisent par rapport à l'heure de la journée. En particulier, notre objectif était de déterminer si nous pourrions identifier les phases de mouvement de retour au moment où l'emplacement du site de la tanière était connu, et étudiez le type de mouvement pendant le retour.

## METHODE

### Aire d'étude

L'étude est basée sur les mouvements de neuf loups adultes territoriaux (2 femelles, 7 mâles) qui sont parents de petits. Sept territoires dans le centre-est de la Finlande et deux loups dans le sud-ouest de la Finlande (figure 1). La topographie est relativement lisse avec une élévation allant de 100 à 300 m d'altitude, largement dominée par la forêt boréale gérée. Les principales espèces d'arbres sont le pin sylvestre *Pinus sylvestris*, l'Épinette de Norvège *Picea abies* et les bouleaux (*Betula spp*). Le terrain est également caractérisé par la présence de lacs et de tourbières. Les établissements humains et les routes à fort trafic sont rares, mais les maisons isolées et les routes à faible trafic sont répandues dans les territoires d'étude. Le sud-ouest du territoire, en particulier dans ses périphéries, est davantage dominé par l'homme que les territoires du centre-est de la Finlande et ce territoire a également plus de terres agricoles et de routes à fort trafic. Dans le centre-est de la Finlande, la principale proie des ongulés est l'orignal (*Alces alces*) (Gade-Jørgensen & Stagegaard, 2000), le renne sauvage des forêts (*Rangifer tarandus fennicus*) étant la proie secondaire (Kojola et al., 2004). Le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) est abondant dans le sud-ouest de la Finlande et représente l'espèce la plus commune chez les ongulés tués par les loups (Kojola et al, données non publiées).

Les loups ont été suivis intensivement pendant environ deux mois d'été. Au moment du pistage, la taille de la population de loup finlandaise après la saison de mise bas était d'environ 200 individus, y compris les meutes transfrontalières vivant sur les deux côtés de la frontière Finno-russe (Riistahavainnot.fi).



**FIGURE 1 :** Polygones convexes minimaux (MCP) des emplacements GPS dans ETRS-TM35FIN système de coordonnées (EPSG : 3067) pour neuf loups suivis pendant un été en Finlande en 2006–2013, voir le tableau 1 pour détails

**TABLE 1** Tracking data of the nine collared wolves

Wolf	Sex	Tracking period	MCP (in km <sup>2</sup> )	$N_{obs}$	$N_{dens}$
Auli	f	26.7.–8.8.2011	736	627	1
Aulis	m	1.6.–13.7.2011	739	1,774	3
Hessu	m	3.6.–31.7.2011	478	2,742	7
Julla	f	8.6.–25.7.2013	437	2,054	2
Lentua	m	31.5.–31.7.2011	496	2,850	6
Miki	m	1.6.–31.7.2009	571	2,684	3
Niki	m	1.6.–29.8.2008	810	4,239	6
Vellu	m	1.6.–31.7.2010	1,289	2,817	1
Viki	f	22.5.–21.7.2006	665	2,619	3

Remarque :  $N_{obs}$  est le nombre d'emplacements GPS de l'individu, et MCP fait référence à la taille du polygone convexe minimum formé par ces emplacements.  $N_{dens}$  indique le nombre de sites de tanières enregistrés par les observations de terrain.

### Déplacements et observations de terrain

Les périodes de suivi à haute intensité ont débuté fin mai / début juin, lorsque les louveteaux avaient environ trois semaines et duraient environ deux mois (tableau 1). Auli et Aulis appartenait au même groupe familial ; sinon, chaque loup représentait une meute à part. Les périodes de suivi d'Auli et d'Aulis ne se chevauchent pas, seul Aulis a été suivi avec une intensité élevée. Son collier s'est arrêté à la mi-juillet, puis le collier d'Auli a été recodé pour suivre les emplacement toutes les demi-heures. Nous n'avons utilisé que les données de haute intensité pour les deux loups.

En outre, un suivi complet sur le terrain a été effectué par équipes composées d'un expert et d'un chien qui ont visité la plupart des emplacements des loups suivis. Des visites sur les sites de mise à mort ont été effectuées au moins 5 jours après la dernière localisation du loup lors de la mise à mort, et un rayon minimum de 25 m autour a été prospecté avec un chien dressé pour repérer les signes de présence de loups (Gurarie et al., 2011). L'ensemble de données d'observation sur le terrain résultant comprend des informations sur les emplacements des sites de tanières et des grandes proies. Le site de tanière fait référence à la fois à la tanière natale et à d'autres repaires ou sites de rendez-vous possibles où les louveteaux ont été déplacés. Tous les autres territoires d'étude de l'est et du centre de la Finlande, à l'exception de celui hébergé par Miki, étaient partiellement situé dans l'aire de répartition du renne de la forêt (*Rangifer tarandus*), qui est la proie secondaire des loups.

## RESULTATS

Lors du pré-traitement des données nous avons supprimé 28 jours de la période de suivi de Niki et 42 jours à compter de la période de suivi de Vellu, en raison de longs trajets depuis la tanière. Nous avons imputé un petit nombre de localisations (0,5% à 2,0%) pour la plupart des loups, mais 9,7% pour Aulis et 6,1% pour Viki (voir tableaux 1 et 2). Au total, 528 voyages ont été extraits des données de mouvement, dont 33% étaient de véritables **trajets courts** (<2 h), dont 55% **duraient 2 à 24 heures**, dont 12% de **plus de 24 heures**. Le voyage médian pour tous les loups était de 2,5 à 8 heures, ce qui indique qu'au moins la moitié des voyages ont duré moins d'une nuit (tableau 2).

Les modèles dépendant de l'état associés aux quatre États étaient clairement distincts entre les États et cohérents entre les individus en dehors de Viki. Par conséquent, nous avons exclu Viki des analyses suivantes. Les quatre états ont été identifiés : **repos**, **activité modérée**, **mouvement rapide** et **retour**. Il y avait une nette différence de vitesse entre le repos, l'activité modérée et les états de mouvement rapide. La longueur moyenne de l'état de **repos** n'était que d'environ 9 à 12 mètres (Figure 2 et annexe S1), et la distribution de l'angle de braquage était pratiquement uniforme (tableau 3). L'état d'**activité modérée** avait également une distribution uniforme d'angles de braquage, mais la longueur d'étape moyenne variait de 164 à 345 m. L'état de **mouvement rapide** avait des longueurs d'étape assez longues en moyenne (1 343– 1 962 m) et la distribution de l'angle de braquage indiquait un mouvement persistant avec le paramètre de concentration variant entre 1,66 et 3,53. Le mouvement de retour était clairement plus persistant que celui de l'état de mouvement rapide et la vitesse moyenne dans l'état de référence était plus rapide ou similaire que dans l'état de mouvement rapide.

L'allocation de temps pour les différents états de mouvement en fonction de la séquence d'états la plus probable était relativement similaire pour tous les individus : la plupart des observations (43% - 58%) ont été classées comme **repos** (rest), 19% à 30% en tant qu'**activité modérée**, 15% à 25% en tant que **mouvement rapide** et seulement 5%–8% comme **retour** (homing) (Figure 3).

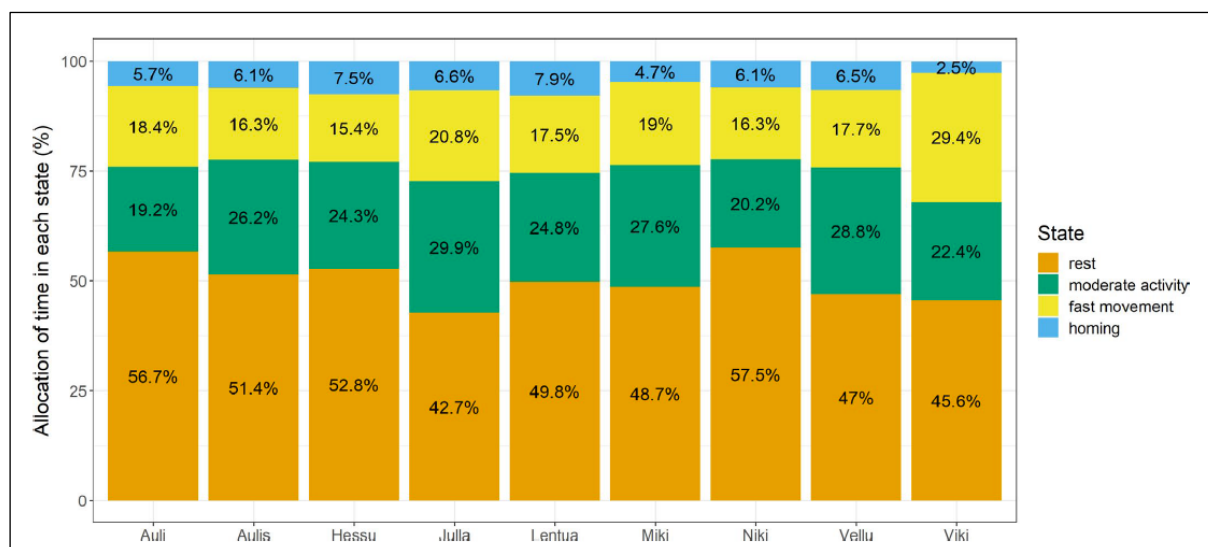


FIGURE 3 : Proportion du temps passé dans chaque état de comportement

La phase de ralliement se terminait généralement près de la tanière (Figure 4 et Annexe S2) mais a parfois été aussi « interrompu » par un passage à un mode de repos ou d'activité modérée (figure 5 et annexe S3). Les voyages de recherche de nourriture ont commencé par la phase de mouvement rapide et comprenaient souvent du repos (ou consommant des proies) plus loin du site de la tanière. Souvent, un comportement de mouvement d'activité modérée se produisait sur le site de la tanière ou sur le site de la proie. Les déplacements loin du site de la tanière étaient souvent classés comme mouvement rapide, mais quand le loup a commencé à retourner à la tanière, il a été catégorisé comme retour, et près du site de tanière comme repos ou activité modérée.

Sur les 465 voyages extraits, 279 (60%) comprenaient une phase de **retour** selon le modèle ajusté avec l'algorithme de Viterbi. Si nous excluons les voyages de moins de deux heures, alors 78,1% des voyages sont des déplacements de **retour**.

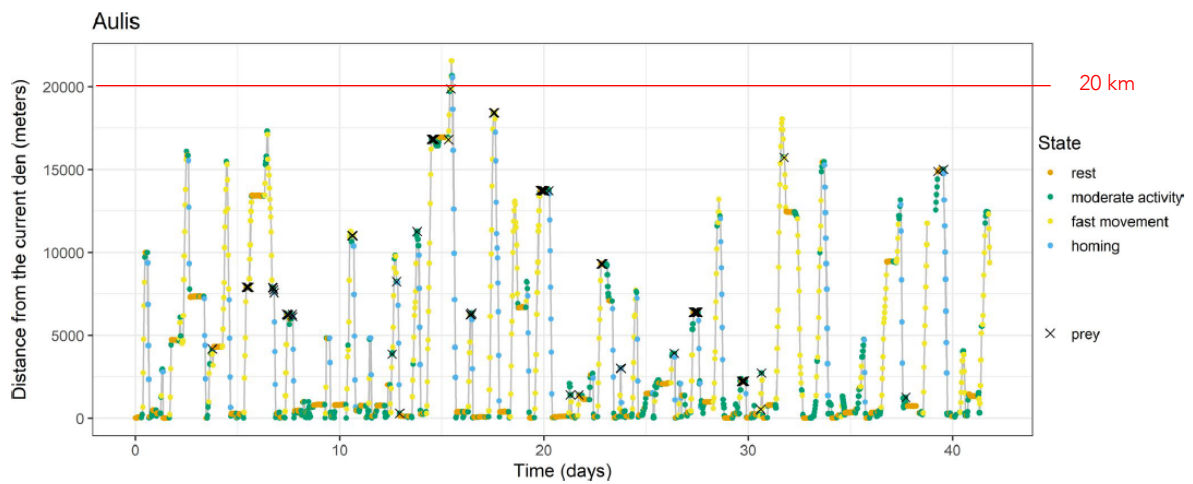


FIGURE 5 : Distance entre chaque relocalisation d'Aulis par rapport au site actuel de la tanière. La position le long de l'axe des x indique le nombre de jours depuis le début de la période de suivi intensif. Les couleurs indiquent les états de comportement estimés et les croix sont des observations associées avec des informations sur les proies

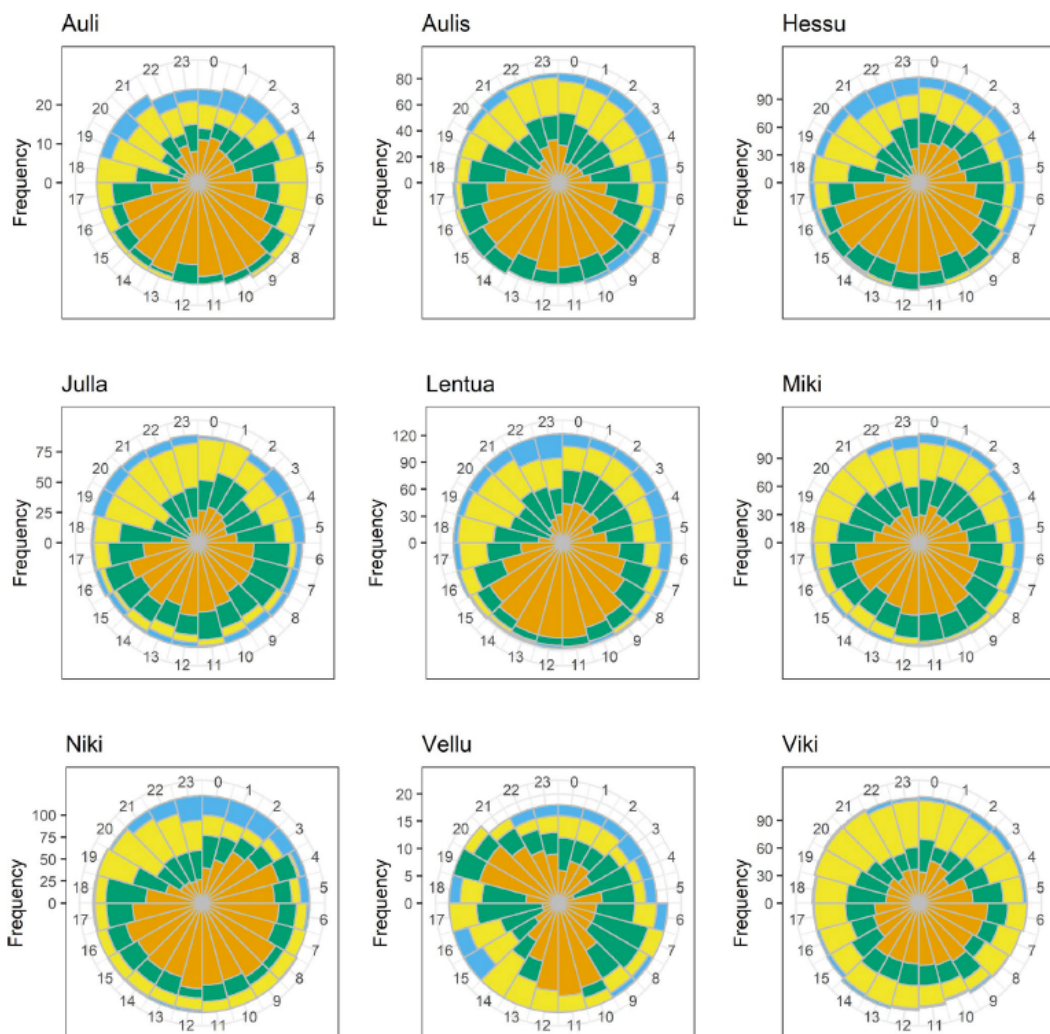
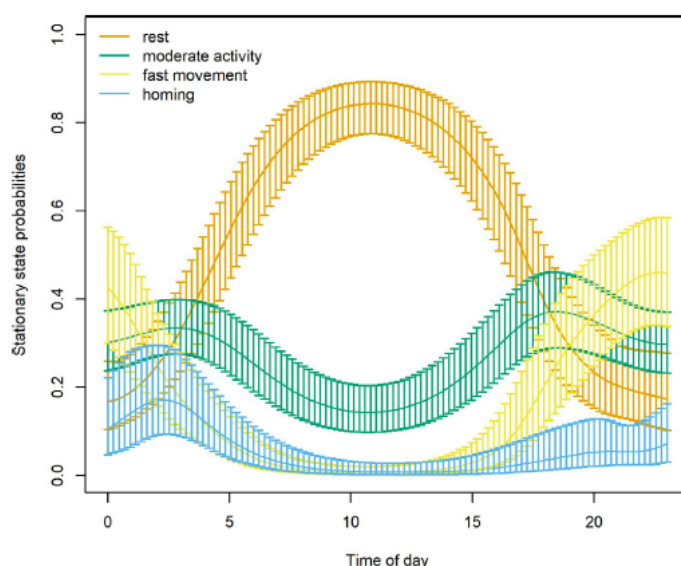


FIGURE 6 : Budgets d'état-temps indiquant la fréquence d'être dans l'un des quatre états de comportement pour chaque heure de la journée, comme indiqué par différentes couleurs : orange = repos, vert = activité modérée, jaune = mouvement rapide, bleu = retour. Notez que les mouvements mesurés à des intervalles de 30 min sont regroupés dans des bacs d'une heure

Les budgets horaires des états ont montré que pendant la journée (8:00-16:00) les mouvements étaient souvent classés comme **repos** ou **activité modérée**, alors que les mouvements rapides et le **retour** se sont produits principalement la **nuite** (Figure 6), les probabilités d'état stationnaire indiquent une tendance similaire (Figure 7 et annexe S4). Les transitions entre les différents modes de mouvements ont été modélisés en fonction de l'heure de la journée, afin de découvrir comment les loups changent de comportement au cours d'une journée. **En général, ils sont plus susceptibles de passer d'un mouvement rapide à une activité modérée ou à un état de repos pendant la journée, alors que le soir ou tôt le matin il y a une probabilité plus élevée de passer des états passifs à des mouvement plus actif** (Annexe S5).

Dans les données d'observation de terrain, il y avait 6 551 mouvements attachés à du repos ou à une proie aux emplacements de début et de fin de mouvement. Pour l'ensemble des données, 85,9% de ces mouvements ont été correctement classés dans le mode repos par le modèle.

Pour le test de Monte Carlo, nous avons regroupé les données de mouvement de tous les loups et n'avons inclus que les voyages qui ont eu au moins une observation de proie et une observation classée comme **retour**, correspondant à 112 voyages au total. La proportion de voyages dans lesquels le décalage horaire de la dernière observation de proie au début du trajet de retour était inférieur ou égal à une heure a été comparé à la distribution obtenue par permutation aléatoire des temps de proie. Tandis que la proportion observée de déplacements avec une durée inférieure ou égale à une heure, le décalage horaire était de 65,2%, les valeurs simulées variaient de 29% à 50%, indiquant que le modèle a réussi à trouver les débuts des phases de retour mieux que prévu par hasard.



**FIGURE 7** : Probabilités d'État pour Aulis en fonction de moment de la journée. Les lignes verticales représentent intervalles de confiance à 95% ponctuels

## DISCUSSION

Le déplacement des loups suit un modèle saisonnier : les déplacements autour du site de RDV se produisent en été et les déplacements **nomades** autour du territoire ont lieu en hiver (Demma & Mech, 2009; Mech et Boitani, 2003). Nous avons modélisé les mouvements d'été de neuf loups affichant une stratégie de recherche de nourriture à un endroit central pendant la mise bas. Avec l'aide des emplacements connus des tanières et d'un état à deux HMM, nous avons pu extraire des voyages de recherche de nourriture réalistes, qui ont commencé le soir ou la nuit et ont duré moins d'un jour. Un voyage typique a commencé à partir du site de la tanière et comprenait généralement du temps de repos ou d'activité modérée sur la proie plus éloignée de la tanière et s'est terminée par le retour sur le site de la tanière pour nourrir les louveteaux.

En utilisant un modèle caché de Markov à quatre états, nous avons pu partitionner la plupart des voyages de recherche de nourriture en repos, activité modérée, phases de mouvement rapide et de

retour. Les modèles types repos et mouvement d'activité modérée se produisaient souvent sur le site de la tanière ou sur les grandes proies, alors que les déplacements rapides et de retour étaient caractérisés comme mouvement plus dirigé et plus rapide. Les distributions dépendant de l'état associée à ces quatre phases et à l'attribution de temps entre eux étaient cohérents à travers huit des neuf loups. Selon notre modèle, la plupart du temps a été passé dans l'état de repos, et ces estimations correspondaient bien à l'observation des données de terrain. La répartition du temps entre les quatre modes de comportement aligné sur les études précédentes sur les mouvements hivernaux des loups, ont rapporté que 28% à 50% du temps était utilisé pour voyager (Mech et Boitani, 2003).

Le lieu central de recherche de nourriture indique un comportement cyclique dans lequel un animal retourne fréquemment au même endroit. Les modèles cachés de Markov se sont généralement concentrés sur la compréhension de la façon dont les animaux basculent entre différents états de comportement, plutôt que de traiter de la régularité ou la répétition de ces changements (Heerah et al., 2017). Michelot et coll. (2017) ont réussi à modéliser les voyages de recherche de nourriture des éléphants de mer du sud avec HMM considérant un seul voyage par individu, alors que nos données consistaient en plusieurs voyages par loup. Nous avons implémenté un HMM pour les données de mouvement avec une structure de voyage répété en modélisant les transitions vers la phase de référence avec l'heure de la journée comme covariable et en supposant que le mouvement en mode de référence était biaisé en faveur du site actuel de la tanière. **Le comportement de retour se caractérisait par un mouvement rapide et relativement persistant vers la tanière, qui s'alignait sur la théorie de la recherche de nourriture en place centrale, ce qui suggère que le voyage de retour est plus court que le voyage aller** pour maximiser le taux de livraison d'énergie nette à l'endroit central (Bell, 1990).

De nombreuses espèces adoptent la stratégie d'alimentation de la place centrale pendant la reproduction, mais il y a un manque d'études sur le comportement de mouvement des carnivores lors de ce type de recherche de nourriture. Ironside et coll. (2017) ont analysé les mouvements de six couguars, dont deux femelles reproductrices, qui ont été suivies avec une résolution de quatre heures. Ils ont identifié des changements dans le comportement des couguars en utilisant un indice de mouvement calculé à partir de quatre variables de mouvement. Le mouvement pendant la saison de mise bas était différent de telle sorte qu'elle n'incluait pas de mouvement dirigé rapide, mais cela était probablement dû à la faible résolution utilisée dans le suivi. Par conséquent, l'étude d'Ironside et al. (2017) n'a pas permis une analyse plus détaillée du comportement de recherche de nourriture et l'étude était plus axée sur les variations saisonnières. Les changements saisonniers sont également au centre de l'étude de May et al. (2010), qui considère le comportement de mouvement de recherche de nourriture lié de sept carcajous femelles avec jeunes. Ils utilisent des modèles de choix discrets pour déterminer quelles stratégies de recherche de nourriture ont été utilisées en fonction des données de mouvement et ont conclu que les carcajous ont déployé une stratégie de recherche de nourriture dans un lieu central restreint au printemps mais ont adopté leur stratégie pour être moins restreint et moins sélectif en élévation lorsque leur progéniture est devenue plus mobile. On peut s'attendre à un changement similaire dans les habitudes de recherche de nourriture chez les loups, puisque les zones que les loups ont utilisées dans notre période d'étude étaient clairement plus petites que le domaine vital typique des loups en Finlande (MCP moyen = 1750 km<sup>2</sup>, Kaartinen et al., 2015).

Comme les autres études comprenant une analyse détaillée du mouvement (ex : Ironside et al., 2017; May et al., 2010), notre étude est basée sur un nombre assez faible d'individus et les résultats sont donc quelque peu limités. D'autre part, l'échantillonnage d'intervalle de 0,5 h de nos données est plus dense que celui généralement utilisé, et par conséquent, il permet une analyse plus fine du comportement du mouvement.

Ici, nous avons utilisé un HMM à quatre états avec une heure de la journée comme covariable pour expliquer les transitions entre les différents modes de mouvements. Nous avons également essayé des HMM à 3 états, qui n'incluaient pas l'état qui pourrait être interprété comme un comportement modérément actif, mais les modèles semblaient instables. Franke et coll. (2006) ont équipé des loups selon trois états HMM pour les mouvements et interprété les états comme **repos**, activités localisées et comportements de relocalisation, mais leur étude n'a pas considéré la saison d'élevage des petits et donc pas de comportement de retour. L'ajout d'une heure de la journée comme covariable semblait

bien saisir le modèle diurne dans le comportement de recherche de nourriture du loup : généralement, l'activité des loups le soir a changé pour se reposer pendant la journée. Le comportement de mouvement **modérément actif** s'est produit souvent sur le site de la proie ou de la tanière, nous pensons que cela pourrait être lié à la recherche de nourriture ou au loup déplaçant un jeune tout en étant agacé par les insectes ou les louveteaux. Par conséquent, ce modèle de quatre états semblait également biologiquement plus significatif dans notre cas.

Nos données étaient constituées de loups vivant dans des environnements relativement différents dans le sud et l'est de la Finlande en termes de types d'habitat, de densité de population et de proies. Nous n'avons pas envisagé ces écarts ici, sauf pour le montage du HMM pour chaque individu séparément, mais on peut présumer que les facteurs environnementaux ont influencé le comportement de recherche de nourriture des loups. Par exemple, il a été rapporté que les loups utilisent des terrains faciles à traverser, comme les routes, les sentiers, les voies navigables gelées ou les pistes d'autres animaux (Mech & Boitani, 2003). Gurarie et coll. (2011) ont analysé l'utilisation de l'habitat de deux loups individuels en Finlande pendant la saison l'élevage des petits, et ils semblaient différents : l'un des loups favorisait les rivières au retour, tandis que les autres préféraient les routes forestières et les forêts ouvertes. Les préférences des loups tiennent probablement compte de facteurs, tels que les coûts énergétiques du déménagement et le risque de braconnage relativement élevé en Finlande (Suutarinen & Kojola, 2017). Des analyses complémentaires sont nécessaires pour approfondir la compréhension de l'utilisation différente des habitats et des éléments artificiels pendant le déplacement. Il pourrait aussi être un effet sexuel dans le comportement de recherche de nourriture : à la naissance, les louveteaux, sont fortement dépendants de la mère allaitante, qui est donc présente à la tanière presque quotidiennement (Demma & Mech, 2009). Dans notre analyse, il n'y avait que trois loups femelles, et l'un d'eux avait une période de suivi de moins de deux semaines. Pour la femelle Viki, notre modèle n'a pas détecté de comportement de retour similaire que nous avons trouvé pour d'autres individus, et par conséquent, ses résultats n'ont pas été inclus dans les analyses concernant le comportement de mouvement lors des voyages de recherche de nourriture. Cependant, dans l'étude précédente de Gurarie et al. (2011) les mouvements de Viki ont également été analysés, bien qu'avec des phases, ils ont signalé un comportement de retour qui était en ligne avec le comportement que nous avons trouvé pour les autres. Par conséquent, pour Viki une construction de modèle différent pourrait mieux fonctionner pour décrire le comportement de retour que nous nous attendions à voir.

Dans notre étude, les emplacements des tanières et des proies ont été obtenus à partir des observations de terrain. Ces informations ont été utilisées pour extraire les voyages de recherche de nourriture, mais plus important encore pour la validation du modèle, où nous avons vérifié si la phase de référencement a commencé après avoir capturé une grande proie. Les visualisations des mouvements colorés avec les états codés de Viterbi ont également confirmé que le comportement de retour terminait sur le site de la tanière. Comme indiqué, Farhadinia et al. (2020), ce genre de vérification des états de comportement révélés par un modèle caché de Markov utilisant des observations de terrain est relativement rare, mais ici nous étions capables de le faire. Par conséquent, notre analyse a fourni de nouvelles informations sur le comportement de recherche de nourriture des loups en été, ce qui est pertinent lorsque, par exemple nous devons évaluer le risque de conflit homme-faune.