



Université de Montpellier et Montpellier SupAgro
Master Mention " Biodiversité, Écologie, Évolution, B2E "
Parcours «ÉcoSystèmeS »



Projet de recherche :

Quantifier les interactions prédateur-proies grâce au piégeage photographique et à la modélisation d'occupation multi-espèce

Le cas du système lynx-chevreuil-chamois dans le Jura français



© L. Stackpoole



© Z. Machacek



© H. Arlander

Par
KERVELLEC Maëlis
Stage de M1

Réalisé sous la direction de
GIMENEZ Olivier, Directeur de Recherche
Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, UMR 5175, Équipe HAIR
Sous tutelles du CNRS, l'Université de Montpellier, l'Université Paul-Valéry
Montpellier, l'IRD, l'EPHE

DUCHAMP Christophe, Chargé de recherche
Office Français de la Biodiversité, Unité PAD, Équipe Loup-Lynx
Sous tutelles du ministère de la Transition écologique et solidaire et du ministère de
l'Agriculture et de l'Alimentation.



Résumé

Le lynx (*Lynx lynx*, Linné 1758) est à nouveau présent dans le massif jurassien depuis les années 80. Afin de pérenniser son retour dans un écosystème fonctionnel, il est nécessaire de comprendre les facteurs qui influencent sa distribution et celle de ses proies, le chevreuil (*Capreolus capreolus*, Linné 1758) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*, Linné 1758). Comment les variables environnementales (couverture forestière et fréquentation humaine) affectent-elles la présence et la co-occurrence du lynx et de ses proies dans le Jura français ? Quelle est la contribution relative des préférences d'habitat et des interactions prédateur-proies ? Pour répondre à ces questions, nous avons utilisé un modèle d'occupation multi-espèce développé par Rota et al. (2016) qui tient compte de la détection imparfaite des espèces. Grâce à ce modèle, nous avons quantifié la présence du lynx dans le Jura français en fonction de covariables environnementales et de la présence ou de l'absence de ses proies, en utilisant des données issues d'un protocole non-invasif de piégeage photographique. Nous montrons que la présence du lynx et de ses proies est autant influencée par la présence des autres espèces que par la couverture forestière. Il est donc nécessaire d'intégrer les interactions entre espèces en relation avec la qualité de l'habitat dans la modélisation de l'occupation de ces espèces.

Mots clés :

Capreolus capreolus, Habitat, Interactions prédateurs-proies, *Lynx lynx*, Modèle d'occupation multi-espèce, Piégeage photographique, *Rupicapra rupicapra*

Abstract

The lynx (*Lynx lynx*, Linné 1758) is yet again present into the Jura Mountains since the 80's. In order to sustain his return into a functional ecosystem, we need to understand the factors that affect lynx and his preys distribution, the roe deer (*Capreolus capreolus*, Linné 1758) and the chamois (*Rupicapra rupicapra*, Linné 1758). How do environmental variables (forest cover, human disturbance) affect lynx and his preys presence and their co-occurrence in the French Jura ? What is the relative contribution of habitat preferences and prey-predator relationships ? To answer these questions, we used the multi-species occupancy model developed by Rota et al. (2016) which accounts for species imperfect detection. Thanks to this model, we quantified the lynx presence in function of environmental variables and the presence and absence of his preys, by using data from a non invasive camera trapping monitoring protocol. We show that the lynx and his preys presence is equally influenced by forest cover and the presence of lynx, chamois or roe deer. Therefore, we need to account for interactions between species in relation with habitat quality in inferring the occupancy of these species.

Keywords :

Camera trapping, *Capreolus capreolus*, Habitat, *Lynx lynx*, Multispecies occupancy model, Predator prey interaction, *Rupicapra rupicapra*

Remerciements

Tout d'abord, merci à l'équipe pédagogique du Master 1 Biologie Écologie Évolution, Parcours « Écosystèmes » de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce stage.

Je souhaite remercier l'ensemble de l'équipe HAIR et plus particulièrement les adeptes de la pause café zoom. Merci d'avoir gardé une dynamique d'équipe et de m'avoir accueillie, malgré la distance.

Je remercie Christophe Duchamp et Jean-Baptiste Fanjul pour leur conseils, leur expertise et leur bonne humeur.

Finalement, je souhaite dire merci à Olivier Gimenez pour sa disponibilité, sa bienveillance, sa pédagogie et sa facilité à communiquer. J'ai beaucoup appris au cours de ce stage, pourtant réalisé de l'autre bout de la France.

En quoi le confinement a impacté mon stage ?

Le confinement n'a pas directement impacté le contenu de mon stage. Il s'agissait d'un stage de modélisation dont les données étaient déjà acquises. Il ne nécessitait pas d'expérimentation en laboratoire ou de terrain, le sujet n'a donc pas été modifié.

Néanmoins, le CEFÉ étant fermé, je suis rentrée chez ma famille en Bretagne. Mon encadrant m'a contacté avant le début du stage pour me transmettre les ressources utiles pour le travail en distanciel (Github, Slack, Zoom). Le stage a commencé à la date convenue et a pu être prolongé de deux semaines. De plus, l'équipe HAIR a mis en place une pause café quotidienne qui m'a permis de rencontrer les membres de l'équipe. Elle a maintenu une réunion hebdomadaire où un membre de l'équipe présentait ses recherches ou des ressources utiles. Mon encadrant était très disponible et réactif, nous avons beaucoup communiqué par mail. Hormis une coupure d'accès à internet (compensé par le partage de connexion 4G pendant 2 semaines) mon stage s'est déroulé aussi bien que possible malgré la situation.

1. Introduction

La distribution d'une espèce dépend de sa capacité à atteindre un habitat favorable, des conditions environnementales et de la présence d'autres espèces avec lesquelles elle interagit. Ces interactions interspécifiques peuvent être variées : prédation, compétition ou encore facilitation. Elles jouent un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes, puisqu'elles ont des conséquences sur le comportement individuel et la structure des communautés (Heithaus 2001). Les conditions environnementales, quant à elles, forment un filtre abiotique. Identifier les conditions favorables à la présence d'une espèce permet alors de modéliser leur distribution (Guisan et Zimmermann 2000). Ainsi, pour comprendre comment les espèces se distribuent, il est important de prendre en compte les facteurs biotiques et abiotiques.

Nous nous concentrons ici sur le cas du lynx boréal (*Lynx lynx*, Linné 1758). Le lynx est le troisième grand prédateur présent en France métropolitaine, depuis son retour dans les années 80. Après avoir quitté les plaines au Moyen-Âge, il disparaît complètement au XIX^{ème} siècle. En effet, en plus d'être chassé pour sa fourrure, l'exploitation des forêts affectait ses proies, le chevreuil (*Capreolus capreolus*, Linné 1758) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*, Linné 1758), qui subissaient aussi une pression de chasse non contrôlée (Drouilly 2019). Grâce à des programmes de réintroduction, notamment en Suisse en 1971, il reconquiert les Alpes et le Jura. Néanmoins, il fait toujours face à de nombreuses pressions d'origine anthropique, telles que l'urbanisation des vallées. Cette urbanisation conduit non seulement à la fragmentation de l'habitat du lynx et à une faible connectivité entre ses populations, mais aussi, à une forte mortalité causée par les collisions routières et ferroviaires (UICN 2018). De plus, bien qu'elle soit protégée depuis 1981, l'espèce est encore braconnée (Drouilly 2019). Par ailleurs, le mode de dispersion, qui se fait de proche en proche, participe aussi à expliquer l'aire de répartition qu'il occupe à présent. En effet, le lynx est une espèce solitaire et territoriale, dont les jeunes occupent les territoires disponibles en périphérie (Kramer-Schadt et al. 2004). Toutes ces raisons font du lynx une espèce classée « en danger » en France (UICN 2018). Malgré ce statut, il est difficile de connaître précisément la répartition des populations françaises de lynx et d'en identifier les déterminants. Tout d'abord, tout comme les autres grands prédateurs, le lynx est une espèce évasive, qui vit à de faibles densités sur de larges territoires (Gimenez et al. 2019). Ils sont solitaires et se déplacent principalement la nuit. Obtenir un décompte exhaustif des populations est souvent infaisable (Blanc et al. 2013).

Dans l'objectif de mieux comprendre ce qui affecte la distribution du lynx, nous nous intéressons à ses principales proies. Le chevreuil et le chamois représentent 90% de son régime alimentaire (Mollinari-Jobin et al. 2007). Elles font face à une pression de chasse et de prédation dont l'effet respectif est encore mal connu. Ces trois acteurs (chasseurs-lynx-proies) forment ainsi un réseau d'interactions complexes qu'il ne faut pas négliger lors de la gestion de ce socio-écosystème. Dans ce contexte, l'OFB (Office Français de Biodiversité), les FDC (Fédération Départementale des Chasseurs) du Jura, de l'Ain et de Haute-Savoie et le CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) ont mis en place le Programme Prédateur-Proie (PPP) lynx en 2017. Le PPP a pour objectif de mieux comprendre les interactions entre le lynx, les ongulés et les chasseurs (FDC 2018).

Deux problèmes existent lorsque l'on cherche à étudier les relations proies-prédateurs dans leur habitat. Tout d'abord, il est difficile d'observer des interactions. C'est pourquoi, de plus en plus d'études utilisent le piégeage photographique pour estimer la distribution, l'abondance ou le comportement des espèces (Burton et al. 2015). Le piégeage photographique permet d'obtenir des données indépendantes de l'observateur de façon non invasive en évitant la capture physique des animaux. Cette technique est particulièrement intéressante pour l'étude d'espèces évasives et vivant sur de larges territoires. Néanmoins, les

données obtenues doivent être interprétées avec prudence, puisque les résultats sont largement influencés par la définition de l'unité et des occasions d'échantillonnage (Burton et al. 2015). Le second problème concerne celui de la détection imparfaite des espèces. Ne pas avoir détecté une espèce ne signifie par forcément qu'elle n'est pas présente sur le site d'échantillonnage (Mackenzie et al. 2002). Confondre des non-détections avec des absences entraîne une sous-estimation de la présence des espèces, et il convient donc de prendre en compte le problème de leur détection imparfaite (Guillera-Arroita 2016).

Compte tenu de ces difficultés, nous cherchons à répondre aux questions suivantes : Quelles sont les variables biotiques et abiotiques responsables de la distribution du lynx et de ses proies dans le Jura français ? Quelle est la contribution relative des préférences d'habitat et des interactions interspécifiques dans leur distribution ? Nous supposons que la présence des proies contribue à la présence de leur prédateur. Comme évoqué précédemment, l'habitat (couverture forestière) influencerait positivement la distribution de ces espèces. Nous nous attendons aussi à détecter une contribution des deux facteurs (biotique et abiotique). Finalement, nous prévoyons que tenir compte des interactions interspécifiques et de l'habitat devrait permettre de mieux modéliser la distribution de ces espèces.

Les premiers modèles d'occupation développés cherchent à quantifier la présence d'une espèce tout en tenant compte de sa détection imparfaite (Mackenzie et al. 2002). Ils se sont ensuite diversifiés pour être applicables dans différentes situations avec plusieurs saisons ou encore en considérant le rôle des variables environnementales (Mackenzie et al. 2006). Récemment, Rota et al. (2016) ont développé un modèle d'occupation pour deux espèces ou plus en interaction. Les auteurs déterminent des probabilités d'utilisation ou d'occupation de l'espace pour chaque espèce, et selon la présence ou l'absence des autres espèces, tout en tenant compte de covariables environnementales. Quelques études ont déjà appliqué ce modèle à des cas de compétition (Miller et al. 2018; Parsons et al. 2019), mais très peu se sont intéressées à modéliser les relations proies-prédateurs. Nous allons utiliser la modélisation des probabilités d'occupation afin d'identifier les variables influençant la détection et l'occupation des trois espèces et leur importance relative face aux interactions interspécifiques. Pour ce faire, après avoir pré-sélectionné les facteurs potentiellement explicatifs, nous les sélectionnons via la comparaison de plusieurs modèles. Ensuite dans le cas où nous détectons des interactions interspécifiques, nous identifions par le calcul de rapports de chance la contribution relative des covariables environnementales et de la présence des proies sur l'occupation du lynx.

2. Matériels et Méthodes

1. Aire d'étude, le site pilote du Jura

Les données de détection de lynx, chamois et chevreuils proviennent d'un réseau de pièges photographiques mis en place par le PPP entre le 1^{er} octobre 2016 et le 30 septembre 2017, dans le massif jurassien. Les pièges sont déployés sur 20 sites d'études recouvrant 19 communes et s'échelonnant entre 520 et 1150m d'altitude (FDC 2018).

L'aire d'étude est divisée par une grille de 2,7 x 2,7 km qui est géoréférencée sous Système d'Information Géographique (SIG) et vise à homogénéiser la répartition des pièges. La carte ci-contre (Figure 1) illustre la disposition des pièges au sein des 20 sites dans le site pilote du Jura. Cette échelle a été choisie car elle permet de couvrir une grande surface avec peu de pièges tout en s'assurant que tout le territoire d'un lynx (compris entre 100 et 250 km²) soit couvert par au moins un piège (Zimmermann et al. 2013). Chaque site est muni d'un ou plusieurs pièges placés de façon à optimiser la détection du lynx (chemins forestiers, sentiers de randonnées, ou zone connue comme étant un passage du lynx). Ainsi, si un piège ne détecte pas de lynx, il est déplacé au sein du site ou supprimé (Chaine 2019). Un piège est composé de 2 appareils placés de part et d'autre de la zone de passage.

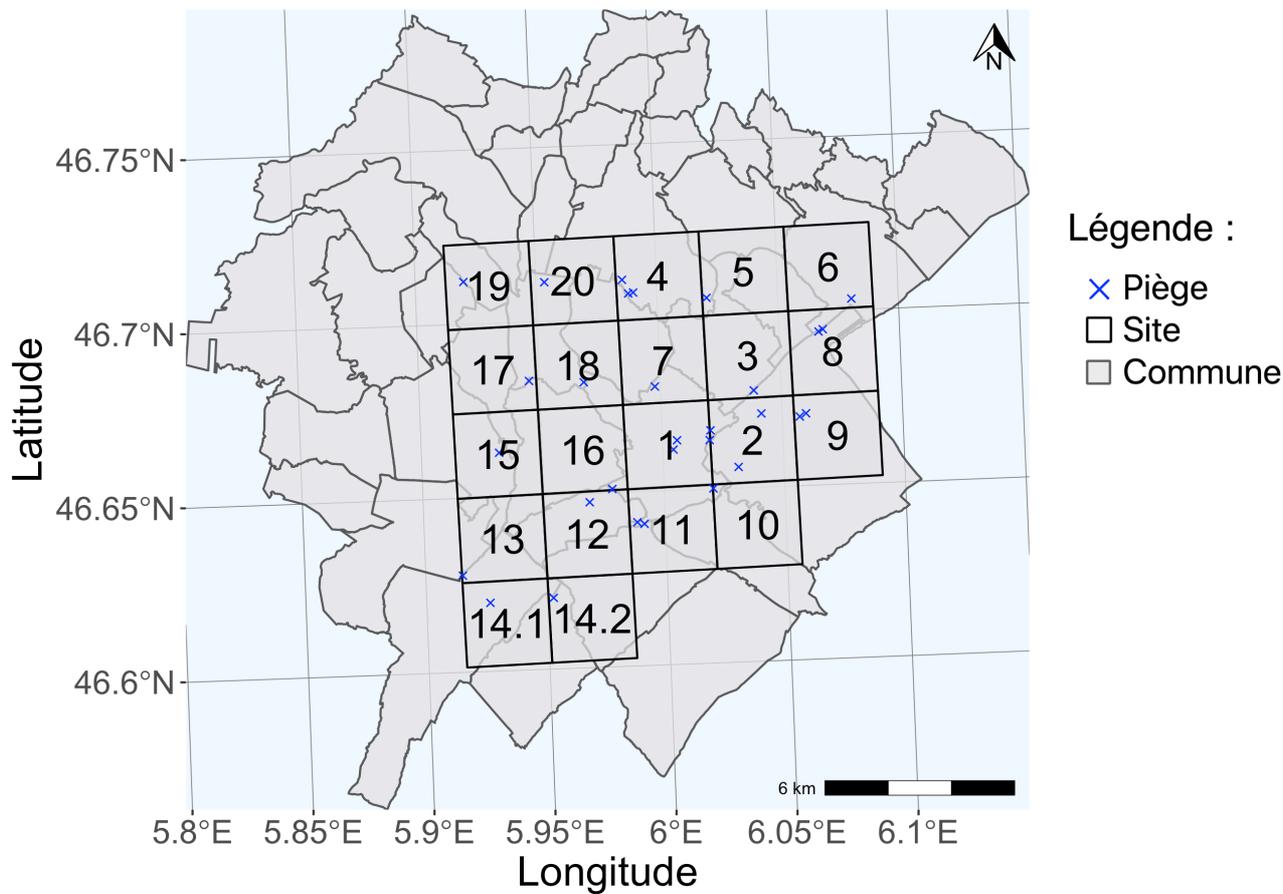


Figure 1 : Carte de la position des sites et de leur numéro selon la grille de 2,7x2,7km et des pièges dans le site pilote du Jura, France

Les pièges doivent rester accessibles. Ils sont consultés une fois par semaine pour changer les batteries, la carte mémoire et enlever la neige. Les appareils photos utilisés sont de deux modèles (Capture, Ambush and Attack) de la marque Cuddeback. Ils produisent un flash blanc et se déclenchent par infrarouge (Gimenez et al. 2019).

2. Les données de détection

Les modèles d'occupation, tels que celui de Rota et al. (2016), supposent que l'aire d'étude est fermée, que l'état d'occupation d'un site ne change pas au cours de la période d'étude et que les sites sont indépendants. Pour s'assurer de respecter les hypothèses d'application du modèle, nous découpons les données de détection en trois saisons basées sur la biologie du lynx. La première saison est la période hivernale. Elle s'étend du 1^{er} octobre 2016 au 31 janvier 2017. A cette période les femelles sont mobiles et sont suivies de leurs jeunes en apprentissage. La deuxième saison est la période printanière qui dure du 1^{er} février au 31 mai 2017. Au cours de cette saison l'activité du lynx est la plus élevée. Les jeunes de l'année passée se séparent de leur mère et dispersent entre janvier et avril. Ils sont alors à la recherche d'un territoire. De février à mi-avril, la période de reproduction a lieu. Puis les femelles s'isolent pour mettre bas. Finalement lors de la troisième période (estivale), du 1^{er} juin au 30 septembre 2017, les femelles mettent bas après une période de 67 à 70 jours. Pendant cette période et jusqu'à 6 à 9 semaines après la naissance des jeunes, la mère reste sédentaire. Les femelles sont, dès lors, suivies des jeunes en apprentissage (Breitenmoser-Würsten et al. 2007a; Drouilly 2019).

Pour chaque saison, les photos brutes sont transformées en données de détection. Plus précisément, nous construisons une matrice de détection par espèce, composée de 0 (non-détection de l'espèce) et de 1 (détection de l'espèce). Les lignes représentent les pièges et les colonnes les occasions de capture. La capture est ici la prise d'une image par un piège photographique. Dans notre cas, l'occasion de capture est définie comme une semaine (Gimenez et al. 2019). Lorsque les pièges ne sont pas actifs à certaines occasions de capture, nous spécifions que les données ne sont pas disponibles, et les semaines de capture de ces pièges ne sont pas prises en compte dans l'analyse. Nous évitons ainsi de confondre la non-collecte de données avec une non-détection des espèces. De plus, lorsqu'un piège ne capture pas de lynx pendant une longue période, il est déplacé ou supprimé et change alors de nom. Ces changements ne posent pas de problèmes lors de l'analyse, puisque celle-ci n'est pas spatialisée et que chaque piège est supposé indépendant des autres.

3. Modèle d'occupation multi-espèce

Afin de modéliser l'occupation des trois espèces, le lynx, le chamois et le chevreuil, nous utilisons le modèle d'occupation multi-espèce développé par Rota et al. (2016). Ce modèle hiérarchique possède deux niveaux. Le premier, d'observation, traduit le processus de détection et le second, latent, détermine si le site est occupé ou non. Ce deuxième niveau est qualifié de latent, car nous ne pouvons pas être certain qu'une espèce occupe un site sauf si elle a été détectée. Les données utilisées sont la détection, noté $y_{sit} = 1$, ou la non-détection, noté $y_{sit} = 0$, de l'espèce s , au piège i , à l'occasion t . Il s'agit des réalisations d'une variable aléatoire suivant une loi de Bernoulli de probabilité de détection p_{sit} de l'espèce s , au piège i , à l'occasion t :

$$y_{sit} \sim \text{Bernoulli}(p_{sit}) \quad (1)$$

Pour déterminer les facteurs qui expliquent les différences de détection entre espèces, sites et occasions, cette probabilité de détection est modélisée comme une fonction de covariables. Techniquement, nous nous inspirons de la régression logistique et nous exprimerons les probabilités comme une combinaison linéaire des covariables sur l'échelle dite logit. Considérons par exemple une covariable qui prend des valeurs différentes x_{it} selon le site et l'occasion de capture. Alors, nous écrivons la probabilité de détection selon la relation (2) :

$$\ln\left(\frac{p_{sit}}{1 - p_{sit}}\right) = \text{logit}(p_{sit}) = a_s x_{it} + b_s \quad (2)$$

Dans la relation (2), nous supposons que l'effet de la covariable capturé par les paramètres a_s et b_s varie pour chaque espèce. Une fois le processus d'observation modélisé, passons au processus écologique qui nous intéresse en premier lieu, à savoir l'occupation et la co-occurrence des espèces. Nous définissons l'occupation latente Z_i au site i des S espèces, où $Z_i = \{z_{1i}, \dots, z_{Si}\}$ comme un vecteur de 0 et de 1 exprimant la présence ou absence des S espèces au site i . Il s'agit d'une variable aléatoire suivant une loi de Bernoulli multivariée :

$$Z_i \sim MVB(\Psi_i) \quad (3)$$

où Ψ_i est un vecteur de taille 2^S , dont la somme vaut 1, exprimant les probabilités d'occupation pour toutes les combinaisons de présence absence des S espèces. Dans notre cas, $S = 3$, et Ψ est de dimension 8 avec :

$$\Psi = \{\Psi_{000}, \Psi_{100}, \Psi_{010}, \Psi_{001}, \Psi_{110}, \Psi_{101}, \Psi_{011}, \Psi_{111}\} \quad (4)$$

Par exemple, Ψ_{110} est la probabilité que les espèces 1 et 2 soient présentes et que l'espèce 3 soit absente. Cette distribution permet de paramétrer non seulement des paires d'interactions, mais aussi des interactions de plus grand ordre et de ce fait modéliser des réseaux complexes. L'ordre d'une interaction est défini comme étant le nombre d'espèces impliquées dans l'interaction (Dai, Ding et Wahba 2013). Dans le modèle de Rota, nous exprimons les probabilités d'occupation par des fonctions de paramètres naturels f . Les paramètres naturels sont introduits pour prendre en compte l'effet des covariables. Les trois premiers f_1, f_2 et f_3 représentent l'effet de la covariable sur l'occupation marginale des espèces, c'est-à-dire que l'espèce soit présente sans avoir d'information sur la présence des autres espèces. Puis f_{12}, f_{13} et f_{23} décrivent l'effet de la covariable sur les interactions d'ordre 2 et f_{123} sur ceux d'ordre 3. La distribution de Bernoulli multivariée possède la propriété suivante : si l'ensemble des paramètres naturels entre deux espèces de deuxième ordre et plus sont nuls alors l'occupation des deux espèces est indépendante. Par exemple, l'occupation de l'espèce 1 et l'espèce 2 est indépendante lorsque $f_{12} = f_{123} = 0$. Une fois les probabilités latentes d'occupation obtenues, il est possible de calculer les probabilités marginales et conditionnelles d'occupation. Pour les probabilités marginales, il suffit de calculer la somme des probabilités où l'espèce s est présente. Nous calculons les probabilités marginales d'occupation pour les trois espèces selon les formules suivantes :

$$\begin{aligned} P[z_1 = 1] &= \Psi_1 = \Psi_{100} + \Psi_{110} + \Psi_{101} + \Psi_{111} \\ P[z_2 = 1] &= \Psi_2 = \Psi_{010} + \Psi_{110} + \Psi_{011} + \Psi_{111} \\ P[z_3 = 1] &= \Psi_3 = \Psi_{001} + \Psi_{101} + \Psi_{011} + \Psi_{111} \end{aligned} \quad (6)$$

De la même façon, nous pouvons calculer les probabilités conditionnelles d'occupation selon la formule (7), où l'on considère que A et B sont deux événements de probabilité non-nulle :

$$P[A|B] = \frac{P[A \cap B]}{P[B]} \quad (7)$$

D'après cette relation, nous obtenons que la probabilité de présence de l'espèce 1 connaissant le statut des espèces 2 et 3 se calcule selon la relation (8).

$$P[z_1 = 1 | z_2 \text{ et } z_3] = \frac{\Psi_{1z_2z_3}}{\Psi_{1z_2z_3} + \Psi_{0z_2z_3}} \quad (8)$$

Une fois les probabilités estimées par le modèle, les intervalles de confiance à 95% sont calculés par la technique du bootstrap. Cette méthode consiste à ré-échantillonner avec remise dans le jeu de données et à ré-estimer les paramètres pour chaque pseudo-échantillon pour obtenir la distribution des paramètres estimés (Davinson et Hinkley, 1997).

4. La sélection de modèle

L'avantage du modèle de Rota est qu'il permet de modéliser l'effet des covariables environnementales sur une espèce selon la présence ou l'absence des autres espèces, et ainsi de tenir compte que la probabilité que deux espèces occupent ensemble un territoire

varie le long de cette covariable. Par exemple, la probabilité que deux espèces co-occurrent dans un site peut être faible quand la covariable d'habitat est faible et inversement élevée quand la co-variable d'habitat est élevée. Pour ce faire, nous comparons des modèles dans lesquels le paramètre naturel traduisant la dépendance entre ces espèces est fonction ou pas de cette covariable. Le meilleur modèle sélectionné est celui ayant la valeur la plus petite du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc ; Burnham et Anderson 2002). Afin de pouvoir sélectionner le meilleur modèle pour les probabilités de détection et d'occupation, nous adoptons une sélection séquentielle en raison du grand nombre de combinaisons de modèles possible. En effet, dans le cas où nous considérons 2 covariables pouvant influencer les probabilités de détection et 2 covariables ayant un effet sur les probabilités d'occupation, il faut tenir compte de l'ordre de 10^6 modèles. La procédure séquentielle peut être décrite comme suit. Tout d'abord, nous commençons par sélectionner le meilleur modèle sur la probabilité de détection en gardant f_1, f_2, f_3 constants et $f_{12} = f_{13} = f_{23} = f_{123} = 0$ (pas d'interactions). Nous testons l'ensemble des combinaisons de chaque covariable séparément sur les probabilités de détection des trois espèces, p_1, p_2 et p_3 , soit 8 modèles par covariable. Pour chaque covariable nous gardons le meilleur modèle.

Ensuite, nous posons ce meilleur modèle pour les probabilités de détection et nous continuons la sélection de modèles pour les probabilités d'occupation. Nous procédons de manière similaire. Après avoir sélectionné les covariables qui affectent les probabilités d'occupation des trois espèces, nous testons une partie des combinaisons de modèles en procédant par ordre d'interaction. Nous réalisons la sélection séparément pour chaque covariable et l'absence de covariable. En l'absence de covariable, les paramètres naturels sont constants. Le premier modèle est celui en absence d'interactions entre les espèces. Dans ce modèle, f_1, f_2 et f_3 sont une combinaison linéaire de la covariable et $f_{12} = f_{13} = f_{23} = f_{123} = 0$. Ensuite, nous nous intéressons aux interactions de deuxième ordre. Dans ce groupe de modèles, les paramètres f_1, f_2 et f_3 sont une combinaison linéaire de la covariable, f_{12}, f_{13} et f_{23} sont nuls ou combinaison de la covariable selon les combinaisons et $f_{123} = 0$. Finalement il reste à étudier les interactions de troisième ordre. Dans ce dernier modèle $f_1, f_2, f_3, f_{12}, f_{13}, f_{23}$ et f_{123} sont une combinaison linéaire de la covariable. Ainsi nous regardons 9 modèles par covariable.

5. Les rapports de chance

Notre deuxième objectif est de quantifier la contribution relative des covariables traduisant des caractéristiques de l'habitat et des interactions interspécifiques sur la présence ou l'absence des espèces. Ceci peut être fait par le calcul de rapports de chance. Tout d'abord, la chance qu'un évènement se produise est définie par la probabilité de succès divisée par la probabilité d'échec, c'est-à-dire $chance = p/(1 - p)$.

Le rapport de chance, noté OR, qu'un évènement X se produise dans le groupe A avec $P[X|x \in A] = p$ par rapport à ce qu'il se produise dans le groupe B avec $P[X|x \in B] = q$ se calcule selon la relation (9) :

$$OR = \frac{p \times (1 - q)}{q \times (1 - p)} \quad (9)$$

Souvent, il est plus intéressant de prendre le logarithme de cette valeur, dans le cas où l'on souhaite comparer deux ratios. Au lieu d'obtenir des valeurs entre 0 et plus l'infini, nous obtenons des valeurs entre moins et plus l'infini, avec une symétrie en 0. Si $OR > 1 \Leftrightarrow \ln(OR) > 0$, alors l'évènement a plus de chance de se produire dans le groupe A plutôt que dans le groupe B. Inversement si $OR < 1 \Leftrightarrow \ln(OR) < 0$ alors l'évènement a plus de chance de se produire dans le groupe B que A. Dans le cas d'une égalité entre la chance que l'évènement se produise dans le groupe A ou B, nous avons $OR = 1 \Leftrightarrow \ln(OR) = 0$.

Prenons l'exemple d'un évènement qui a 2 fois plus de chance de se produire dans le groupe A que dans le groupe B. Nous avons $\ln(2) = 0.69$ et si nous calculons l'inverse, nous obtenons bien $\ln(0.5) = -0.69$. Si nous nous intéressons seulement à savoir entre quels groupes les différences de chances sont les plus grandes, il suffit de calculer la valeur absolue du logarithme des rapports de chance. Par exemple, posons que OR_1 compare la chance qu'un évènement se produise entre les groupes A et B et OR_2 compare une chance qu'un évènement se produise entre les groupes B et C. Ici nous posons que la différence de chance qu'un évènement se produise dans le groupe A ou B est plus faible qu'entre le groupe B et C. Autrement dit, ce qui différencie les groupes B et C a plus d'influence sur la chance que l'évènement se produise que ce qui différencie le groupe A et B. Il reste ensuite seulement à tester si cette différence est significative.

Dans notre cas, nous cherchons à savoir ce qui influence le plus la probabilité d'occupation de l'espèce focale entre les covariables traduisant les caractéristiques de l'habitat et le statut d'occupation des deux autres espèces avec qui elle interagit. Nous calculons deux rapports de chance. Le premier rapport, noté OR_{sp} , regarde pour la covariable d'habitat fixé, $h = x$, en quoi la présence ou l'absence des deux autres espèces affecte la chance que l'espèce focale soit présente. Le deuxième rapport noté OR_h , regarde dans le cas de l'absence des deux autres espèces, en quoi une variation de la covariable d'habitat modifie la présence de l'espèce focale.

$$OR_{sp} = \frac{odd(z_1 = 1 | z_2 = 1, z_3 = 1, h = x)}{odd(z_1 = 1 | z_2 = 0, z_3 = 0, h = x)}$$

$$OR_h = \frac{odd(z_1 = 1 | z_2 = 0, z_3 = 0, h = x + \Delta x)}{odd(z_1 = 1 | z_2 = 0, z_3 = 0, h = x)}$$

Il reste ensuite à comparer la valeur absolue du logarithme de ces deux rapports de chance, afin de déterminer lequel a le plus d'influence sur l'occupation de l'espèce focale. Premièrement, nous calculons la distribution des deux rapports de chance selon la distribution des paramètres de pente obtenue par bootstrap. Puis nous calculons la distribution du rapport $|\ln(OR_{sp})|$ sur $|\ln(OR_h)|$. Dans le cas où ce rapport vaut 1, les interactions interspécifiques et la covariable environnementale ont une influence équivalente sur l'occupation de l'espèce focale. Si ce rapport est inférieur à 1, alors c'est la covariable environnementale qui a le plus d'influence sur l'occupation de l'espèce focale. Inversement s'il est supérieur à 1 alors ce sont les interactions interspécifiques qui ont le plus d'influence sur l'occupation de l'espèce focale. D'après cette distribution nous pouvons calculer la probabilité que ce rapport soit supérieur à 1, c'est-à-dire $P[|\ln(OR_{sp})| > |\ln(OR_h)|]$.

6. Le choix des covariables

Nous avons considéré 4 covariables, 2 pouvant agir sur les probabilités de détection et 2 pouvant agir sur les probabilités d'occupation. Des cartes sont présentées ci-contre (Figure 2) et montrent les valeurs prises par ces covariables à chacun des sites ou pièges.

La première covariable est discrète et tient compte de la place du piège. Si le piège est sur une route, que nous définissons comme route ou chemin forestier, alors la covariable vaut 1, sinon elle vaut 0. Dans le site du Jura, la plupart des pièges sont placés sur la route, puisqu'il s'agit de voies de passage privilégiées par les lynx lors de leurs déplacements. Ainsi, nous cherchons à savoir si les trois espèces sur lesquelles nous nous concentrons sont mieux détectées sur les routes. La seconde covariable est la longueur totale de routes ou de chemins par site. Cette covariable traduit l'accessibilité du milieu. Ainsi, dans les sites ayant une meilleure accessibilité, les lynx seraient plus susceptibles d'utiliser les routes et donc d'être détectés.

Pour ce qui est des probabilités d'occupation, la première covariable est le pourcentage de couverture forestière par site et est donc une variable continue. Cette covariable est calculée à partir de la couche de données de formation végétale de la BD Forêt® version 2.

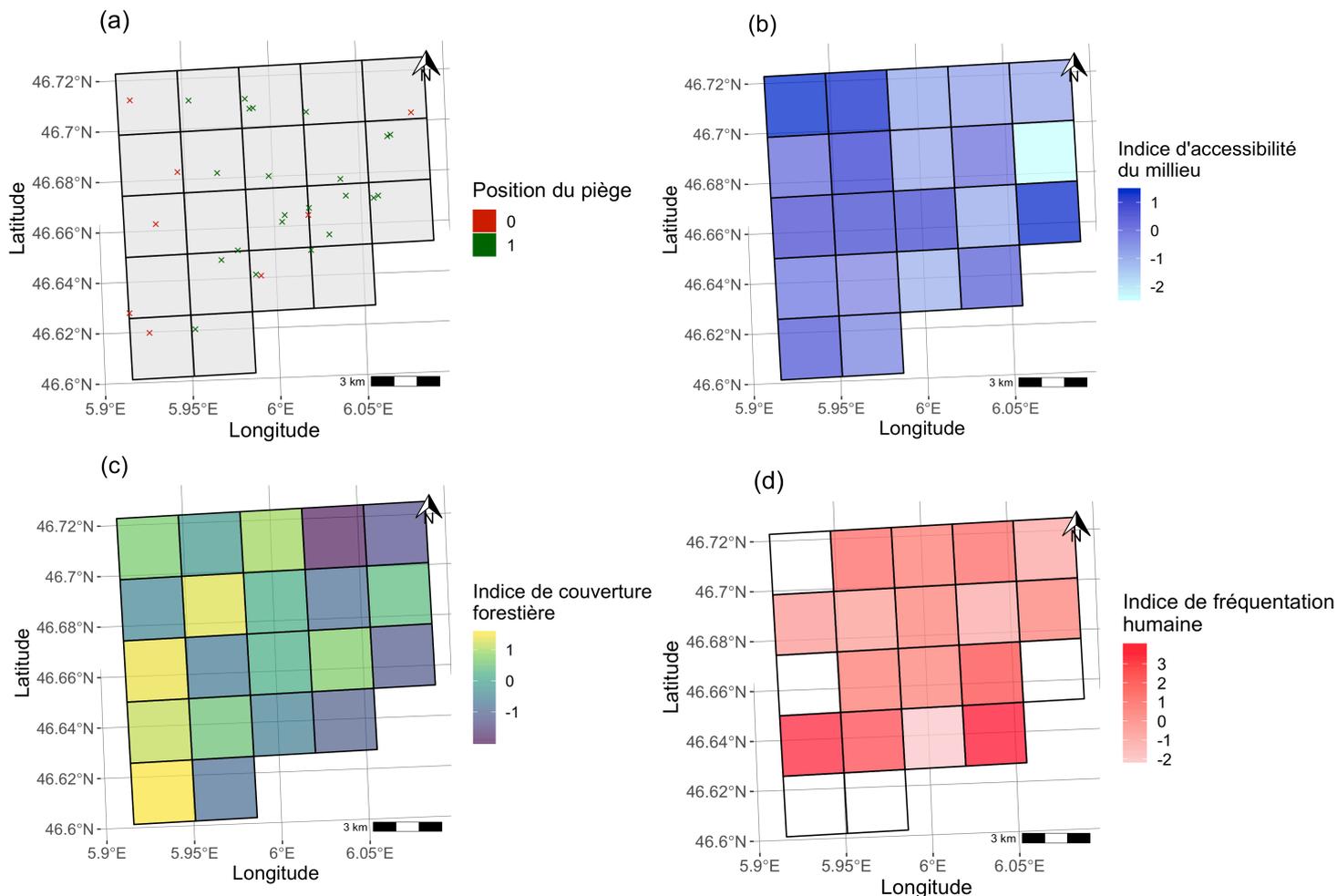


Figure 2 : Cartes des valeurs prises par les quatre covariables considérées dans le site du Jura. **(a)** Carte de la position des pièges photographiques sur la route (1) ou hors de la route (0). **(b)** Carte de l'indice d'accessibilité du milieu (norme de la longueur totale de route du site). **(c)** Carte de l'indice de couverture forestière (norme du pourcentage de couverture forestière du site). **(d)** Carte de l'indice de fréquentation humaine (logarithme du nombre moyen de photos annotées « humain » prises par jour pendant la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017) par le piège actif du site).

Ces données recensent les formations végétales pour toute surface cartographiée de 0.5ha ou plus. Nous avons sélectionné pour le Jura les forêts ouvertes et fermées codées respectivement FO et FF. Après avoir calculé pour chaque site la couverture forestière, nous l'avons divisée par la surface du site pour obtenir le pourcentage de couverture forestière du site. Cet indice de couverture forestière est un descripteur de l'habitat du lynx, du chamois et du chevreuil. Ainsi dans un deuxième temps nous pourrions chercher si la présence ou l'absence de ces espèces est d'avantage influencée par la couverture forestière ou par les interactions interspécifiques.

La seconde covariable est un indice de fréquentation humaine. Nous appelons humain l'ensemble des photos annotées « humain » dans le jeu de données. Ces photos correspondent au passage d'un randonneur, d'un chasseur, d'un véhicule, d'un cavalier, d'un chien ou encore de vaches, c'est-à-dire à une fréquentation d'origine anthropique. Nous avons choisi d'utiliser un indice de fréquentation humaine afin d'estimer la pression anthropique à laquelle les sites sont exposés. Il est calculé comme le nombre moyen de photos annotées « humain » pris par le piège dans une journée, par saison. Cette covariable varie donc selon les pièges et la saison. Nous prenons ensuite le logarithme de cet indice, car les valeurs prises sont faibles ou très élevées. Cet indice nous permettra de modéliser l'impact de la fréquentation humaine sur l'occupation des trois espèces, mais aussi comment la fréquentation humaine influence les interactions interspécifiques.

Afin de vérifier que les quatre covariables n'étaient pas colinéaires, nous avons quantifié leur corrélation en calculant le coefficient de corrélation de Pearson. La position du piège étant une variable discrète nous n'avons pas calculé sa corrélation avec les trois autres covariables. Les analyses sont réalisées sous RStudio (RStudio Team 2020) avec le package unmarked (Fiske et Chandler 2011).

3. Résultats

1. Les données

Pour commencer nous nous sommes penchés sur les données afin de voir combien de pièges étaient actifs à chaque occasion et la durée d'activité des pièges (Figure 3). Ainsi nous observons que pendant l'hiver (entre mi-novembre et début mai) moins de pièges étaient actifs. Néanmoins nous avons autant de données pour les trois saisons (Tableau 1). Par ailleurs, les covariables sont indépendantes. Nous obtenons que la corrélation entre l'indice de couverture forestière et l'indice de fréquentation est de 0.19. Puis la corrélation entre l'indice d'accessibilité au milieu et l'indice de couverture forestière ($r = 0.03$) est inférieure à la corrélation entre l'indice d'accessibilité au milieu et l'indice de fréquentation humaine ($r = 0.12$).

2. Période hivernale

Commençons par les résultats obtenus lors de la période hivernale. Tout d'abord le modèle sélectionné se distingue avec un $AICc = 670.8$. Les probabilités de détection du chamois ($p_{chamois} = 0.38$, intervalle de confiance à 95% = $[0.38, 0.38]$) et du chevreuil ($p_{chevreuil} = 0.14$, $[0.14, 0.14]$) sont constantes et la probabilité de détection du lynx est fonction de la position du piège. Le lynx a une probabilité de détection plus élevée hors de la route ($p_{lynx} = 0.55$, $[0.53, 0.58]$) que sur la route ($p_{lynx} = 0.2$, $[0.16, 0.24]$) (Figure 4). Pour les probabilités d'occupation le modèle sélectionné est le modèle nul. Les paramètres naturels f_1 , f_2 et f_3 sont constants et les paramètres naturels de deuxième et troisième ordre sont nuls, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'interaction. Dans ce cas, nous n'obtenons que des probabilités marginales d'occupation puisque l'occupation des espèces ne dépend pas de la présence des autres. Ainsi, les probabilités d'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil sont respectivement de 0.65 ($[0.62, 0.67]$), 0.57 ($[0.54, 0.59]$) et 1 ($[0.99, 1]$) (Figure 5).

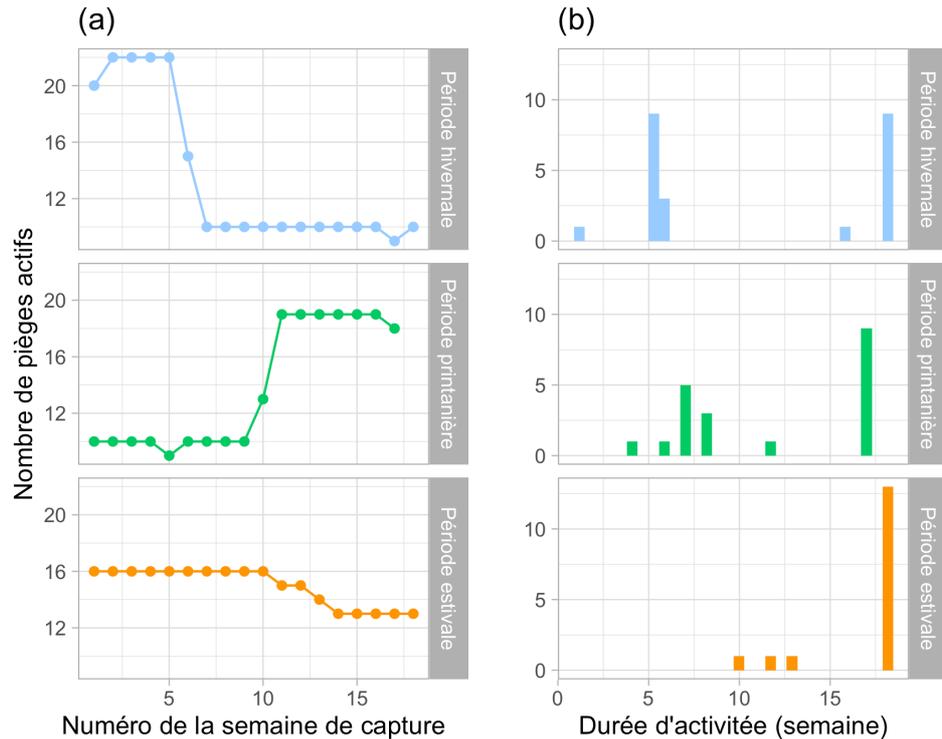


Figure 3 : (a) Nombre de pièges actifs à chaque semaine de captures selon les saisons (b) Durée d'activité des pièges selon les saisons (période hivernale : 1^{er} octobre 2016 au 31 janvier 2017, période printanière : 1^{er} février au 31 mai 2017, période estivale : 1^{er} juin au 30 septembre 2017), au sein du site du Jura.

Tableau 1 : Nombre de non-détections et détections pour le lynx, le chamois et le chevreuil seuls ou ensemble et le nombre total de détections et non-détections pendant les trois saisons (période hivernale : 1^{er} octobre 2016 au 31 janvier 2017, période printanière : 1^{er} février au 31 mai 2017, période estivale : 1^{er} juin au 30 septembre 2017), au sein du site du Jura.

Espèce détectée	Période hivernale	Période printanière	Période estivale
aucune	128	70	112
lynx seul	26	21	19
chamois seul	39	25	50
chevreuil seul	26	58	40
lynx et chamois	15	25	14
lynx et chevreuil	3	9	6
chamois et chevreuil	3	19	18
lynx, chamois et chevreuil	2	7	10
Total	242	234	269

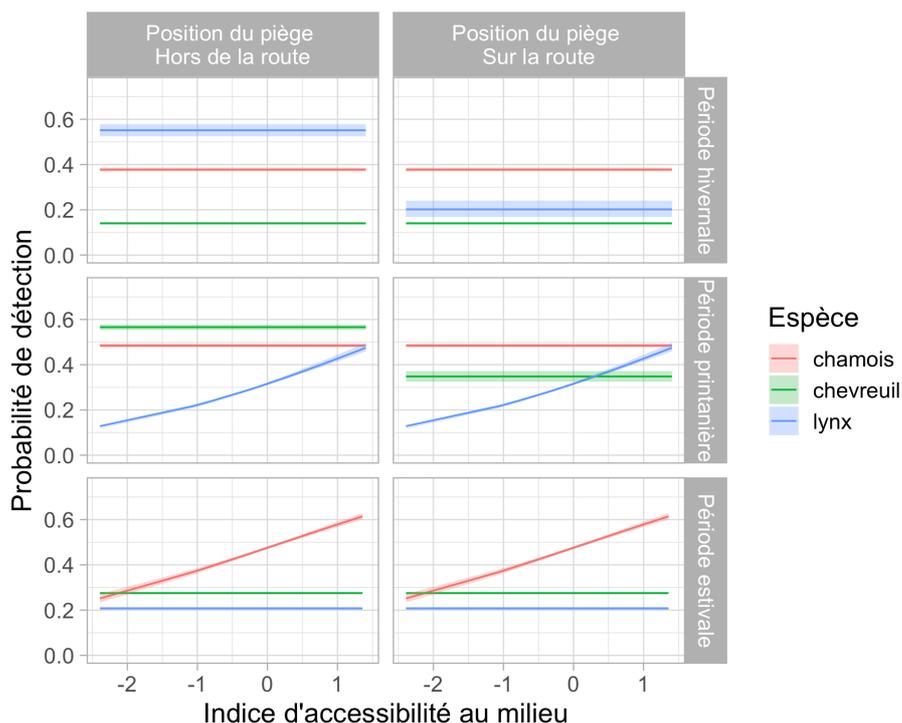


Figure 4 : Probabilité de détection du lynx, du chamois et du chevreuil en fonction de l'indice d'accessibilité au milieu (norme de la longueur totale de route du site) et de la position du piège (sur ou hors de la route), selon les trois saisons (période hivernale : 1^{er} octobre 2016 au 31 janvier 2017, période printanière : 1^{er} février au 31 mai 2017, période estivale : 1^{er} juin au 30 septembre 2017), au sein du site pilote du Jura. Les courbes représentent la valeur estimée de la probabilité et les zones ombragées, l'intervalle de confiance à 95%.

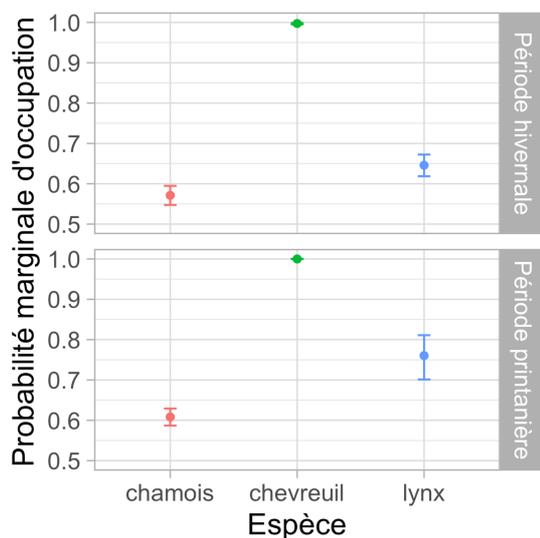


Figure 5 : Probabilité marginale d'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil selon la période hivernale (1^{er} octobre 2016 au 31 janvier 2017) ou printanière (1^{er} février au 31 mai 2017), au sein du site du Jura. Les points représentent la valeur estimée et les barres d'erreurs l'intervalle de confiance à 95

3. Période printanière

Pour la période printanière le modèle sélectionné possède un $AICc = 836.1$. La probabilité de détection du chamois est constante ($p_{chamois} = 0.48, [0.48, 0.48]$). Celle du chevreuil dépend de la position du piège. Sa probabilité de détection est plus élevée hors de la route ($p_{chevreuil} = 0.57, [0.56, 0.58]$) que sur la route ($p_{chevreuil} = 0.38, [0.36, 0.4]$). Finalement, la probabilité de détection du lynx croît avec l'indice d'accessibilité du milieu et prend des valeurs comprises entre 0.13 et 0.41 ($[0.99, 1]$) (Figure 4). Tout comme pour la période hivernale, le modèle sélectionné pour les probabilités d'occupation est le modèle nul, sans interactions. Les probabilités d'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil sont respectivement de 0.76 ($[0.7, 0.81]$), 0.61 ($[0.58, 0.63]$) et 1 ($[0.99, 1]$) (Figure 5). Elles sont légèrement plus élevées que pendant la période hivernale.

4. Période estivale

Pour la période estivale, deux meilleurs modèles sont sélectionnés. Les deux modèles ont des probabilités de détection pour le lynx et le chevreuil constantes et valant respectivement 0.21 ($[0.21, 0.21]$) et 0.28 ($[0.28, 0.28]$). La probabilité de détection du chamois est une fonction croissante de l'indice de d'accessibilité du milieu et prend des valeurs entre 0.25 et 0.61 ($[0.24, 0.62]$) (Figure 4). Dans le premier modèle sélectionné, les paramètres naturels de premier et deuxième ordre $f_1, f_2, f_3, f_{12}, f_{13}$ et f_{23} sont fonction de l'indice de couverture forestière et f_{123} est nul. Ce modèle possède un $AICc = 337.1$. Le deuxième meilleur modèle est sélectionné avec un $AICc = 337.3$. Dans ce modèle les paramètres naturels de premier et deuxième ordre sont fonction de l'indice de fréquentation humaine et le paramètre naturel de troisième ordre est nul. Pour les deux modèles la probabilité marginale d'occupation du chevreuil est constante et égale à 1 ($[0.99, 1]$) (Figure 6). La probabilité marginale d'occupation du lynx augmente avec les deux indices. La probabilité marginale d'occupation du chamois croît avec l'indice de couverture forestière et prend des valeurs comprises entre 0.58 et 0.85 ($[0, 1]$) et décroît avec l'indice de fréquentation humaine. Pour le premier modèle, nous obtenons que la probabilité d'occupation du lynx conditionnellement à la présence de ses proies est plus élevée qu'en leur absence (Figure 7). Cette relation est particulièrement marquée en l'absence du chevreuil. La probabilité d'occupation du chamois est plus élevée en présence du chevreuil et du lynx qu'en leur absence et est plus faible en l'absence du chevreuil qu'en l'absence du lynx. Pour les deux modèles et peu importe la présence ou l'absence du lynx et du chamois, la probabilité d'occupation du chevreuil est égale à 1 ($[0.99, 1]$). Dans le deuxième modèle, la probabilité d'occupation du lynx est croissante en présence du chevreuil et/ou du chamois et est décroissante en l'absence du chevreuil (Figure 8). En l'absence du lynx et du chevreuil elle vaut 0 ($[0, 0.05]$) lorsque l'indice de fréquentation humaine supérieure à 1. La présence ou l'absence du chevreuil modifie alors le sens de la relation entre l'occupation du lynx et la fréquentation humaine. La probabilité d'occupation du chamois a une pente plus forte en l'absence des deux autres espèces. Cette pente est d'autant plus forte en l'absence du chevreuil que du chamois. La probabilité d'occupation du chamois atteint 0 ($[0, 0.12]$) en l'absence de chevreuil et de chamois quand l'indice de fréquentation humaine est supérieur à 1.

Dans les deux modèles sélectionnés pour la période estivale, l'occupation marginale et conditionnelle des trois espèces est fonction des covariables environnementales. Il est alors possible de calculer leur contribution relative via les rapports de chance. Pour le calcul des rapport de chance selon le premier modèle, nous posons $h = -1.94$, qui est le minimum de l'indice de couverture forestière. Ensuite afin de prendre une variation assez importante de l'indice pour en connaître son effet, nous prenons $\Delta x = 3.26$. Dans la Figure 9, nous présentons la distribution du rapport des deux rapports de chance. Nous n'obtenons pas de

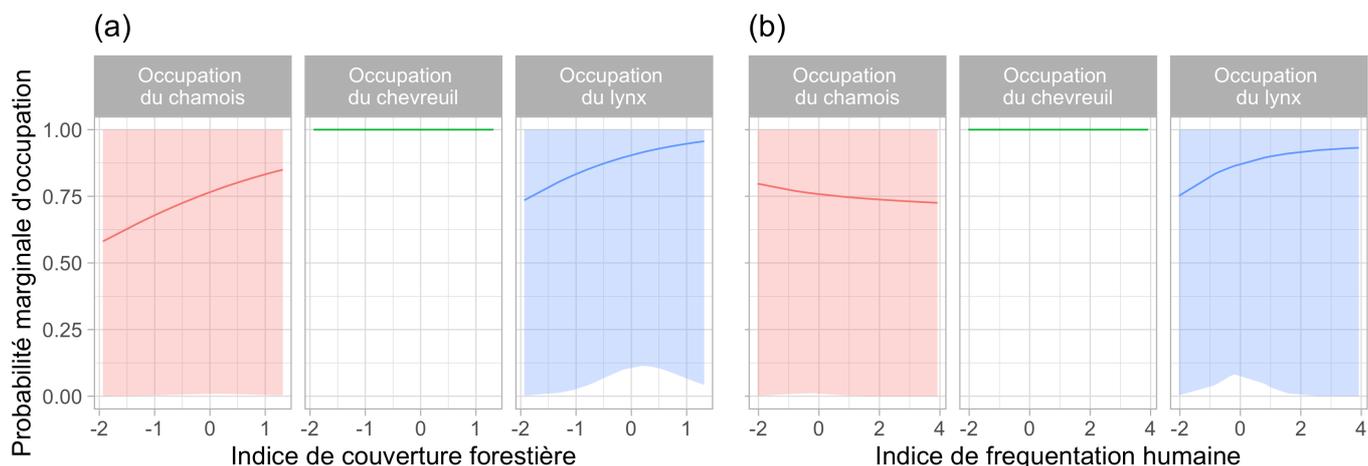


Figure 6 : Probabilité marginale d'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil en fonction de (a) l'indice de couverture forestière (norme du pourcentage de couverture forestière par site) ou de (b) l'indice de fréquentation humaine (logarithme du nombre moyen de photos d'humain prises par jour par le piège du site pendant la saison), au cours de la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017), au sein du site du Jura. Les courbes représentent la valeur estimée de la probabilité et les zones ombragées, l'intervalle de confiance à 95%.

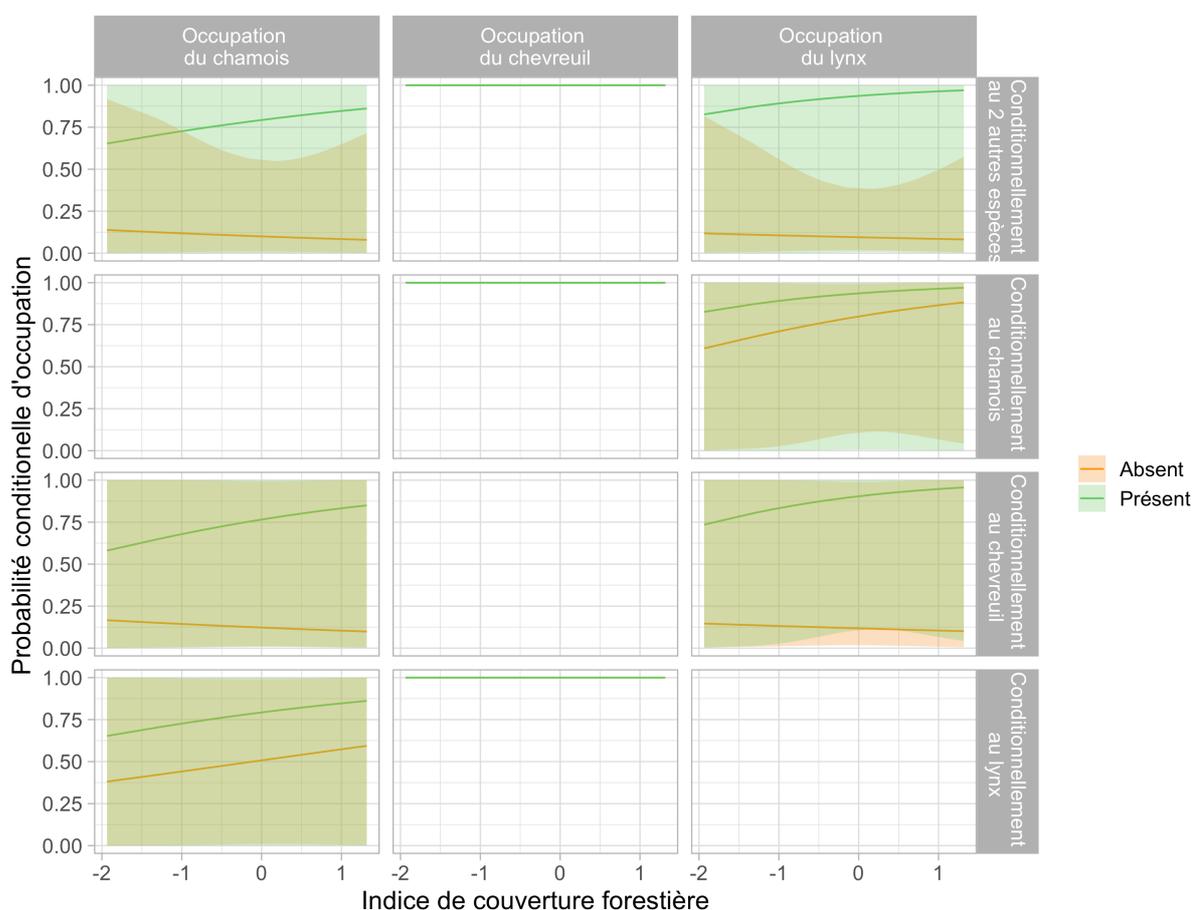


Figure 7 : Probabilité d'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil conditionnellement à la présence ou l'absence des deux autres espèces, du lynx, du chamois ou du chevreuil en fonction de l'indice de couverture forestière (pourcentage de couverture forestière par site), au cours de la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017), au sein du site du Jura. Les courbes représentent la valeur estimée de la probabilité et les zones ombragées, l'intervalle de confiance à 95%.

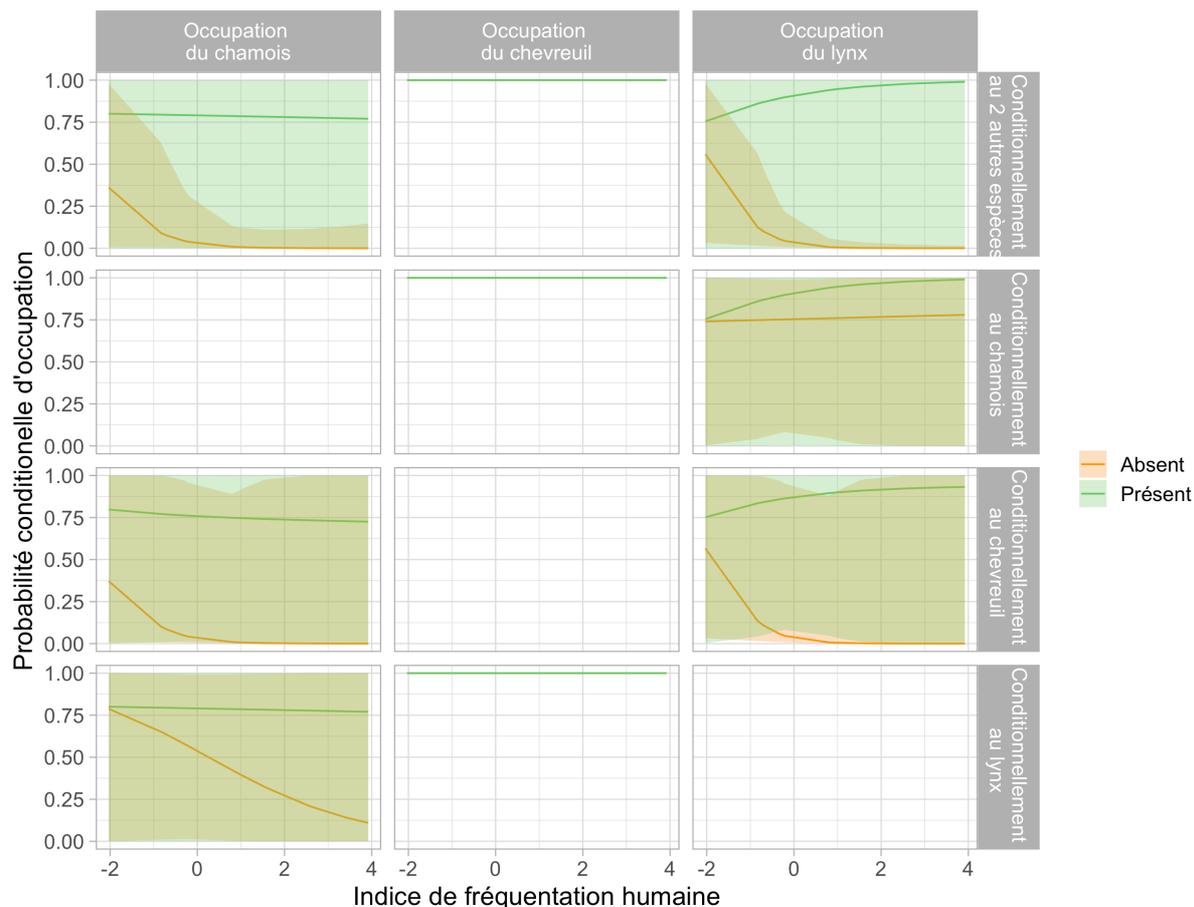


Figure 8 : Probabilité d'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil conditionnellement à la présence ou l'absence des deux autres espèces, du lynx, du chamois ou du chevreuil en fonction de l'indice de fréquentation humaine (logarithme du nombre moyen de photos d'humain prises par le piège du site pendant la saison), au cours de la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017), au sein du site du Jura. Les courbes représentent la valeur estimée de la probabilité et les zones ombragées, l'intervalle de confiance à 95%.

probabilité plus grande que 0.9 ou plus petite que 0.1. La couverture forestière et les interactions interspécifiques ont donc un effet similaire sur l'occupation du lynx, du chamois et du chevreuil. Pour le calcul des rapports de chance pour le deuxième modèle, nous posons $h = -2.03$, qui est le minimum de l'indice de fréquentation humaine. Puis nous choisissons la plus grande variation de cet indice, ainsi $\Delta x = 5.43$ (Figure 10). La probabilité que $|\ln(OR_{sp})| > |\ln(OR_h)|$ pour le chevreuil est inférieure à 0.05. La fréquentation humaine a donc une plus grande influence sur l'occupation du chevreuil que la présence du lynx ou du chamois. Le chamois et le lynx sont aussi plus influencés par la fréquentation humaine que la présence des autres espèces, mais de façon moins marquée.

4. Discussion

1. La détectabilité des espèces est imparfaite et hétérogène

La bonne compréhension du processus de détection imparfaite est primordiale pour pouvoir corriger les estimations de présence des espèces. Ainsi, nous trouvons que la probabilité de détection est plus forte pour les pièges placés hors des routes pour le lynx en période hivernale et pour le chevreuil en période printanière. Ce résultat s'oppose à notre hypothèse d'une meilleure détection sur les routes qui sont des voies de passage privilégiées du lynx. Une explication réside dans l'influence forte de 2 pièges. En effet, les pièges numérotés 13.1 et 2.1 (Figure 1) sont des pièges hors de la route et ils possèdent une très bonne détection du lynx lors de la période hivernale avec respectivement 11 et 8 détections sur 18. De manière générale, les trois espèces ont une meilleure probabilité de détection au printemps. Ce résultat s'explique par le comportement des espèces étudiées qui sont plus actives et donc plus susceptibles d'être détectées quand elles sont présentes. Tout d'abord, il s'agit de la période de reproduction du lynx pour laquelle le rut entraîne plus de déplacements des animaux à la recherche d'un partenaire. Nous observons également que la probabilité de détection du lynx augmente en période printanière avec l'indice d'accessibilité du milieu. Nous pouvons expliquer ce résultat par le fait qu'à cette période les jeunes se séparent de leur mère et se dispersent afin de trouver de nouveaux territoires sur des distances allant de 5 à 97 km dans le Jura (Drouilly, 2020). La reprise de la végétation incite les ongulés à se déplacer sur des places de gagnages, à l'interface entre forêt et pré. Un dernier résultat marquant concerne les chamois qui, au cours de la période estivale, sont moins bien détectés dans les sites avec une faible accessibilité. En effet, ils ont tendance à utiliser des sites escarpés (Nesti et al. 2010). Ce type de relief, dans le Jura, se caractérise par des accès de pistes forestières sinueuses et ainsi possédant une plus grande longueur totale par site expliquant l'effet de la longueur des routes. Pour résumer, la détection des trois espèces étudiées est imparfaite, c'est-à-dire inférieure à 1, et hétérogène selon leurs comportements et la configuration du piégeage photographique. Il est donc nécessaire d'en tenir compte afin de corriger les estimations d'occupation et de co-occurrence (Burton et al. 2015).

2. L'interprétation de l'occupation est différente pour des espèces aux comportements différents

Traditionnellement, l'occupation est interprétée comme la probabilité de présence d'une espèce sur un site pendant la période d'étude. Dans notre cas, cette interprétation est différente pour les trois espèces car elles ont des domaines vitaux différents (Iannarilli et al. 2018). Dans le cas d'espèces très mobiles, vivant à de faibles densités, comme les grands carnivores, il est plus correct de parler d'utilisation du territoire que d'occupation à proprement parler (Mackenzie et Royle 2005). Notre étude se déroule sur de longues périodes de temps (18 semaines par saison), mais l'aire d'étude reste relativement restreinte en comparaison des domaines vitaux du lynx. L'unité d'échantillonnage (2,7x2,7 km) est plus petite que le territoire d'un lynx qui a une valeur médiane de 183 km² pour les femelles et 285 km² pour les mâles (Breitenmoser et al. 2007b). Ainsi les lynx peuvent davantage se déplacer entre

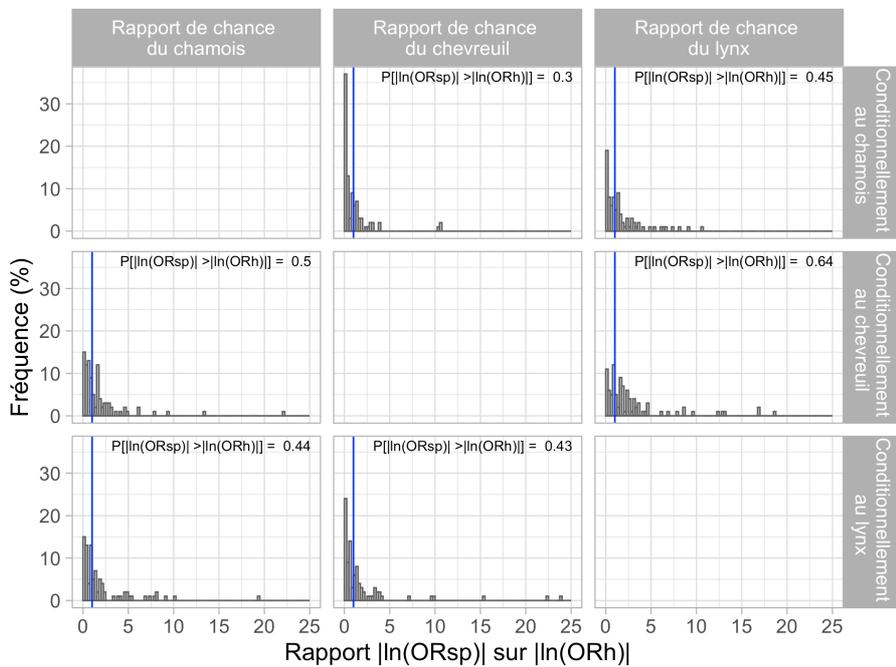


Figure 9 : Distribution du rapport $|\ln(OR_{sp})|$ sur $|\ln(OR_h)|$ pour les trois espèces focales, le lynx, le chamois et le chevreuil, pendant la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017) sur le site du Jura. OR_{sp} est le rapport de chance de l'espèce focale conditionnellement à la présence ou à l'absence des deux autres espèces, pour un indice de couverture forestière fixé à $h = -1.94$. OR_h , correspond au rapport de chance de l'espèce focale pour une variation de $\Delta x = 3.26$ de l'indice de couverture forestière, en l'absence des autres espèces. La ligne bleu à 1 représente l'égalité entre les deux rapports de chance, soit un effet équivalent des interactions interspécifiques et de la couverture forestière sur l'occupation de l'espèce.

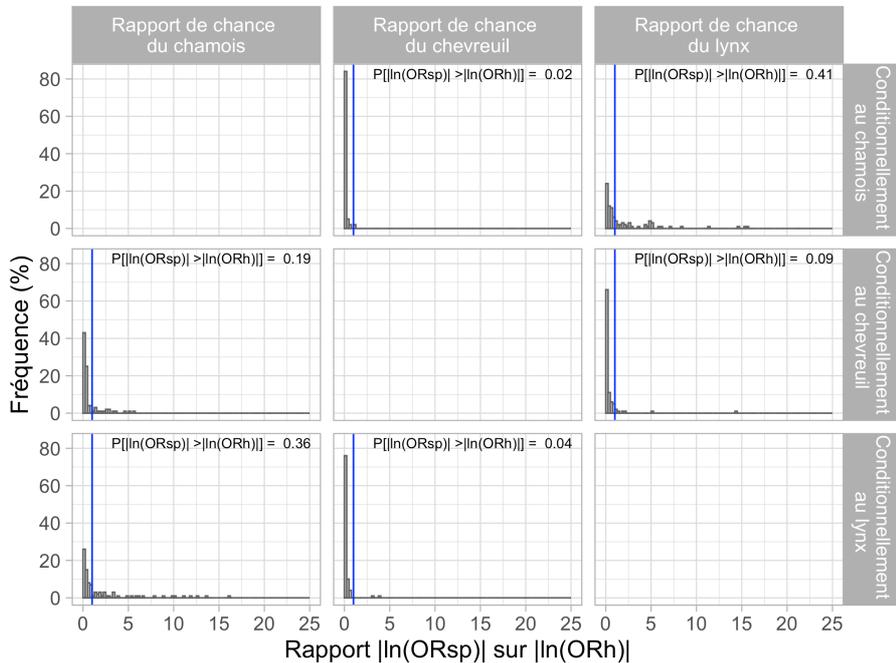


Figure 10 : Distribution du rapport $|\ln(OR_{sp})|$ sur $|\ln(OR_h)|$ pour les trois espèces focales, le lynx, le chamois et le chevreuil, pendant la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017) sur le site du Jura. OR_{sp} est le rapport de chance de l'espèce focale conditionnellement à la présence ou à l'absence des deux autres espèces, pour un indice de fréquentation humaine fixé à $h = -2.03$. OR_h , correspond au rapport de chance de l'espèce focale pour une variation de $\Delta x = 5.43$ de l'indice de fréquentation humaine, en l'absence des autres espèces. La ligne bleu, égale à 1, représente l'égalité entre les deux rapports de chance, soit un effet équivalent des interactions interspécifiques et de la couverture forestière sur l'occupation de l'espèce.

sites et émigrer de façon temporaire. Ceci conduit à sous-estimer les probabilités de détection et à sur-estimer les probabilités d'occupation (Sollmann 2018). En revanche, pour le chevreuil et le chamois nous pouvons utiliser l'interprétation usuelle de l'occupation. Dans le domaine forestier, les chevreuils ont un domaine vital de 20ha (Pellerin et al. 2008). Les chamois quant à eux ont des domaines vitaux allant d'une dizaine à une centaine d'hectares selon le sexe et la saison (Brambilla et al. 2006; Nesti et al. 2010). Par conséquent, l'interprétation des probabilités d'occupation doit tenir compte du comportement des espèces.

3. Les probabilités marginales d'occupation et d'utilisation sont élevées et contrastées

La probabilité d'occupation marginale du chevreuil est de 1 sur toute la zone d'étude quel que soit le niveau de couverture forestière et le taux de fréquentation humaine. Les chevreuils sont en effet présents sur toute l'aire d'étude, puisqu'ils possèdent une grande plasticité écologique et s'adaptent à tous les milieux, bien que l'habitat forestier soit privilégié (Mellis et al. 2009). Le chamois a une probabilité d'occupation respectivement de 0.57 ([0.54,0.59]) et 0.61 ([0.58,0.63]) pendant les périodes hivernale et printanière. Au cours de ces saisons, il choisit des zones escarpées. Pour aller plus loin dans l'explication de la présence de cette espèce, la rugosité de l'habitat aurait ainsi pu être choisi comme facteur explicatif. Bien qu'il puisse être présent jusqu'à 2 300m, il vit dans un habitat forestier (Nesti et al. 2010). Nous observons que pendant la période estivale son occupation augmente avec la couverture forestière. Dans les plaines, il n'est pas contraint par son habitat mais plutôt par les activités anthropiques. La probabilité de présence de l'espèce diminue en effet avec l'indice de fréquentation humaine. Par exemple en Grèce, dans les montagnes Timfi, il a été montré que les chamois évitent les routes, les zones de chasse et les villages (Kati 2020). Finalement les lynx ont une probabilité d'utilisation de 0.65 ([0.62,0.67]) de l'aire d'étude en période hivernale et occupent une plus grande partie ($\Psi_{lynx} = 0.76, [0.7,0.81]$) en période printanière lié à, comme nous l'évoquions précédemment, son activité plus intense à cette période de l'année. Pendant la période estivale, son utilisation du territoire augmente avec la couverture forestière. Müller et al. (2014) ont observé lors d'une étude en Europe centrale que le lynx utilisait plus les zones avec une forte couverture forestière. De plus, dans cette même étude, les auteurs montrent que les lynx sont impactés négativement pas les activités humaines (Müller et al. 2014). Or dans notre cas, la probabilité d'occupation du lynx augmente avec l'indice de fréquentation humaine. Ce résultat pourrait être lié à la présence de ses proies. Nous reviendrons sur ce résultat plus loin quand nous discuterons de la probabilité d'occupation conditionnelle du lynx. Lors de la période estivale, les intervalles de confiances associés aux probabilités d'occupation sont compris entre 0 et 1. Ceci peut être dû à la complexité du modèle qui ne permet pas d'obtenir des estimations précises des paramètres avec les données à disposition. En conclusion, le lynx, le chamois et le chevreuil utilisent ou occupent la majorité de l'aire d'étude et se retrouvent ainsi sur les mêmes sites.

4. La co-occurrence varie selon la fréquentation humaine et la couverture forestière

Dans le premier modèle sélectionné pour la période estivale, l'occupation et les interactions de deuxième ordre dépendent de la couverture forestière. Bien que la probabilité conditionnelle d'occupation du chevreuil soit toujours égale à 1, les rapports de chance nous montrent que l'occupation du chevreuil dépend autant de la présence du lynx ou du chamois que de la couverture forestière. La distribution du chevreuil est autant expliquée par des facteurs « top-down » tels que la prédation, que des facteurs « bottom-up » comme la productivité de l'habitat (Mellis et al. 2009). Les rapports des chances (Figure 9) nous indiquent que la co-occurrence chevreuil-lynx serait plus forte que chevreuil-chamois. Le lynx est en effet la principale cause de mortalité du chevreuil, juste devant la pression de chasse (Molinari-Jobin et al. 2002). Nous trouvons que la probabilité d'occupation du lynx est plus faible en l'absence de ses proies, et est même d'autant plus faible en l'absence du chevreuil qu'en l'absence du chamois. Il nous est difficile ici d'avancer une explication à cette différence. L'occu-

pation du lynx en l'absence du chevreuil est-elle plus faible car le chevreuil est plus consommé que le chamois ? Ou bien est-ce dû au fait que le chevreuil occupe toute l'aire d'étude contrairement au chamois ?

Dans le deuxième modèle sélectionné pour la saison estivale, l'occupation et les interactions de second ordre dépendent de l'indice de fréquentation humaine. Nous obtenons que l'occupation du chamois diminue avec la fréquentation humaine plus fortement en l'absence des deux autres espèces, jusqu'à atteindre 0 en l'absence du chevreuil quand l'indice de fréquentation humaine est supérieur à 1. Comme nous l'avons dit précédemment, les chamois évitent les activités anthropiques (Kati et al. 2020). Ainsi même si la probabilité de détection augmente avec la longueur de route par site, l'occupation du chamois est impactée négativement par les activités humaines. Pour le lynx, la probabilité d'utilisation diminue avec la fréquentation humaine en l'absence de ses proies et augmente en leur présence. Ainsi la présence ou l'absence des proies affecte le sens de la réponse de l'utilisation du territoire par le lynx à la fréquentation humaine. Finalement, le chevreuil est significativement plus influencé par la fréquentation humaine que par la présence du chamois ou du lynx. En effet, la fréquentation reste élevée sur le site d'étude aussi bien en termes d'activité de chasse que de loisirs verts. Ces activités peuvent avoir un fort effet sur le comportement et/ou l'utilisation de l'espace par la faune sauvage (Bonnot et al. 2020). Par exemple, en présence d'une forte activité humaine, les chevreuils ont plus tendance à avoir une activité nocturne augmentant ainsi la probabilité de rencontre avec le lynx. Cette modification des relations proies-prédateur peut alors entraîner un effet cascade sur l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème (Bonnot et al. 2020).

Dans notre modèle, nous estimons des probabilités de co-occurrence, c'est-à-dire la probabilité que deux espèces soient présentes ensemble sur un site donné. La co-occurrence de deux espèces traduit une corrélation mais ne signifie pas forcément qu'il y a interaction entre ces deux espèces (Blanchet, Cazelles et Gravel 2020). Ici, même si nous étudions le lynx et ses deux principales proies, il sera nécessaire de faire d'autres suivis pour confirmer les possibles liens de cause à effet suggérés par notre modélisation.

5. Traiter l'humain comme une variable explicative ou une quatrième espèce

Nous avons ici étudié trois espèces, le lynx, le chamois et le chevreuil, avec l'originalité de la prise en compte de leur détection imparfaite. Pour déterminer l'effet des pressions anthropiques (chasse, tourisme) sur l'occupation de ces espèces, nous avons considéré une covariable capturant la fréquentation humaine des sites dont les valeurs sont calculées à partir des pièges photographiques. Pour tenir compte de la détectabilité imparfaite des humains, nous aurions pu choisir de définir un modèle à quatre espèces avec l'humain en plus du lynx, du chevreuil et du chamois. Néanmoins, ceci aurait augmenté la complexité du modèle avec beaucoup plus de possibilités de co-occurrences entre les espèces, et donc plus de paramètres à estimer. Le modèle de Rota est encore peu utilisé, il est intéressant d'intégrer dans un premier temps peu d'espèces afin d'identifier les limites liées à son utilisation.

6. Les limites du protocole expérimental

Les saisons ont été définies selon la biologie du lynx. Il est essentiel de définir des saisons ni trop courtes pour obtenir des estimations fiables, ni trop longues pour pouvoir supposer que l'état d'occupation ne change pas au cours de la saison. Tout comme pour la prise d'une photo, si la durée d'exposition est trop courte la photo sera sous-exposée et nous disposerons de trop peu de détails pour l'analyse. Si elle est trop longue alors des éléments auront eu le temps de bouger et la photo sera floue (Mackenzie et al. 2006). Ainsi, définir les saisons est un point important pour éviter de biaiser les estimations. S'il est impossible de définir des saisons où l'état d'occupation reste inchangé, alors il est possible d'étendre le modèle de Rota utilisé ici en paramétrant explicitement la dynamique d'occupation des sites via des phénomènes locaux d'extinction et de colonisation (Fidino et al. 2019).

Tout comme la saison, il est important de bien définir l'occasion d'échantillonnage. Le défi consiste à trouver un compromis pour à la fois éviter de perdre trop d'information en choisissant des occasions trop longues (et donc des sites toujours occupés), et éviter d'avoir trop de non-détections dans le cas d'occasions trop courtes (ce qui conduit à des problèmes numériques) (Sollmann 2018). Dans notre cas, nous avons défini l'occasion comme une semaine. Cette échelle de temps pourrait expliquer que nous détectons un effet fort de l'habitat sur l'occupation du lynx, du chevreuil et du chamois. Les interactions interspécifiques se déroulent plutôt à l'échelle d'heures ou de journées alors que l'habitat expliquerait la distribution des espèces à long terme. Or ces échelles courtes sont difficilement accessibles via le piégeage photographique. Pour attester d'interactions interspécifiques sur une échelle de temps plus courte, il faudrait pouvoir suivre ces trois espèces grâce à des colliers GPS et échantillonner une plus grande variété d'habitats.

Enfin, il serait nécessaire de pouvoir définir un guide méthodologique pour la mise en place de protocoles d'échantillonnage pour l'utilisation des modèles d'occupation multi-espèces. Pour les modèles à une seule espèce, MacKenzie et Royle (2005) proposent des règles pour déterminer quel protocole mettre en place lors du suivi d'une espèce afin d'obtenir des estimations précises et non biaisées. Pour les espèces rares par exemple, les auteurs suggèrent un protocole avec peu d'occasions d'échantillonnage mais un grand nombre de sites. Pour les espèces largement présentes, le protocole devrait se focaliser sur peu de sites et plus d'occasions. Ces règles sont-elles toujours valables quand il y a des interactions entre espèces ? Quel protocole favoriser pour estimer de façon fiable les paramètres d'interactions entre espèces ? Il n'existe pas de règles pour les modèles multi-espèces comparables à celles listées par MacKenzie et Royle (2005). Pour y remédier, il conviendrait de mener des simulations afin de pouvoir quantifier les performances des estimateurs des paramètres des modèles multi-espèces d'occupation en fonction du nombre de pièges à déployer et du nombre d'occasions d'échantillonnage.

5. Conclusion

Les trois espèces du PPP cohabitent dans un environnement marqué par les activités humaines. Bien que le niveau de couverture forestière et les interactions interspécifiques participent de façon équivalente à leurs distributions, le taux de fréquentation humaine influence leur répartition plus que la présence des autres espèces. La modélisation des variables agissant sur les probabilités d'occupation ne doit donc pas négliger l'impact anthropique en plus des interactions interspécifiques et des variables abiotiques pour ces espèces ayant une faible détectabilité. Néanmoins, mesurer la contribution relative de l'habitat et des interactions interspécifiques nécessite un dispositif de piégeage performant, c'est-à-dire respectant les pré-requis des modèles d'occupation (fermeture et indépendance des sites, indépendance des occasions) et qui tient compte des processus biologiques affectant l'analyse de ces données (abondance, comportement, domaine vital). Les modèles d'occupation multi-espèces sont encore peu utilisés et les protocoles expérimentaux à y associer ne sont pas pour le moment définis. Malgré tout, ils offrent une perspective pour permettre de tenir compte de l'ensemble des facteurs connus pour affecter la distribution des espèces, tout en permettant de prendre en compte la détectabilité imparfaite de celles-ci. Nous insistons sur le fait que la co-occurrence ou l'absence de co-occurrence n'est pas forcément un signe d'interaction. Pour mieux caractériser les relations proies-prédateur, il faudrait regarder à une échelle plus fine les chevauchements temporels entre les espèces et ainsi pouvoir attester d'un évitement du prédateur par ses proies. Ainsi comprendre comment les variables biotiques et abiotiques influencent la distribution des espèces et leurs interactions permettrait d'assurer la coexistence des prédateurs, de leur proies et des activités humaines, tout en maintenant un écosystème fonctionnel.

Bibliographie

- Blanc, L., Marboutin, E., Gatti, S. and Gimenez, O. 2013. Abundance of rare and elusive species: Empirical investigation of closed versus spatially explicit capture-recapture models with lynx as a case study: Abundance of Rare and Elusive Species. *The Journal of Wildlife Management* 77 (2): 372–378.
- Blanchet, F.G., Cazelles, K. and Gravel, D. 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters* 23 (7): 1050–1063.
- Bonnot, N.C., Couriot, O., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., De Groot, J.E., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Sönnichsen, L. and Hewison, A.J.M. 2020. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. *Journal of Animal Ecology* 89 (1): 132–145.
- Brambilla, P., Bocci, A., Ferrari, C. and Lovari, S. 2006. Food patch distribution determines home range size of adult male chamois only in rich habitats. *Ethology Ecology & Evolution* 18 (3): 185–193.
- Breitenmoser-Würsten, C., Vandel, J.-M., Zimmermann, F. and Breitenmoser, U. 2007a. Demography of lynx (*Lynx lynx*) in the Jura Mountains. *Wildlife Biology* 13 (4): 381–392.
- Breitenmoser-Würsten, C., Zimmermann, F., Molinari-Jobin, A., Molinari, P., Capt, S., Vandel, J.-M., Stahl, P. and Breitenmoser, U. 2007b. Spatial and Social stability of a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population: an assessment of 10 years of observation in the Jura Mountains. *Wildlife Biology* 13 (4): 365–380.
- Burnham, K.P. and Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference - A Practical Information - Theoretic approach.
- Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E. and Boutin, S. 2015. REVIEW: Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology* 52 (3): 675–685.
- Chaine, A. 2019. Etude des interactions entre le lynx et ses proies par utilisation de données issues de pièges photographiques.
- Dai, B., Ding, S. and Wahba, G. 2013. Multivariate Bernoulli distribution. *Bernoulli* 19 (4): 1465–1483.
- Davison, A.C. and Hinkley, D.V. 1997. Bootstrap Methods and their application. In Cambridge Series on Statistical and Probabilistic Mathematics.
- Drouilly, M. 2019. Plan d'actions pour la conservation du Lynx boréal (*Lynx lynx*) en France. Société française pour l'étude et la protection des mammifères et WWF France, 177 pp.
- Fédération de Chasse. 2018. Bulletin d'information n°1, Programme Prédateur-Proies lynx.
- Fidino, M., Simonis, J.L. and Magle, S.B. 2019. A multistate dynamic occupancy model to estimate local colonization–extinction rates and patterns of co-occurrence between two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution* 10 (2): 233–244.
- Fiske, I. and Chandler, R. 2011. unmarked : An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software* 43 (10).
- Gimenez, O., Gatti, S., Duchamp, C., Germain, E., Laurent, A., Zimmermann, F. and Marboutin, E. 2019. Spatial density estimates of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the French Jura and Vosges Mountains. *Ecology and Evolution* 9 (20): 11707–11715.

- Guillera-Aroita, G. 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and communities under imperfect detection: advances, challenges and opportunities. *Ecography* 40 (2): 281–295.
- Guisan, A. and Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135 (2–3): 147–186.
- Heithaus, M.R. 2001. Habitat selection by predators and prey in communities with asymmetrical intraguild predation. *Oikos* 92 (3): 542–554.
- Iannarilli, F., Erb, J., Arnold, T. and Fieberg, J. 2018. Evaluation of design and analysis of a camera-based multi-species occupancy survey of carnivores in Minnesota. : 20.
- IUCN. 2018. *Lynx lynx* : von Arx, M.: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T12519A134346234.
- Kati, V., Kassara, C., Vassilakis, D. and Papaioannou, H. 2020. Balkan Chamois (*Rupicapra rupicapra balcanica*) Avoids Roads, Settlements, and Hunting Grounds: An Ecological Overview from Timfi Mountain, Greece. *Diversity* 12 (4): 124.
- Kramer-Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T. and Breitenmoser, U. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx: *Lynx dispersal in fragmented landscapes*. *Journal of Applied Ecology* 41 (4): 711–723.
- Mackenzie, D.I. and Royle, J.A. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort: *Designing occupancy studies*. *Journal of Applied Ecology* 42 (6): 1105–1114.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J. and Langtimm, C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83 (8): 2248–2255.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L. and Hines, J.E. 2006. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species*. Elsevier, Amsterdam ; Boston .
- Melis, C., Jędrzejewska, B., Apollonio, M., Bartoń, K.A., Jędrzejewski, W., Linnell, J.D.C., Kojola, I., Kusak, J., Adamic, M., Ciuti, S., Delehan, I., Dykyy, I., Krapinec, K., Mattioli, L., Sagaydak, A., Samchuk, N., Schmidt, K., Shkvrya, M., Sidorovich, V.E., Zawadzka, B. and Zhyla, S. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus* , population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 18 (6): 724–734.
- Miller, J.R.B., Pitman, R.T., Mann, G.K.H., Fuller, A.K. and Balme, G.A. 2018. Lions and leopards coexist without spatial, temporal or demographic effects of interspecific competition. *Journal of Animal Ecology* 87 (6): 1709–1726.
- Molinari-Jobin, A., Molinari, P., Breitenmoser-Würsten, C. and Breitenmoser, U. 2002. Significance of lynx *Lynx lynx* predation for roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra* mortality in the Swiss Jura Mountains. *Wildlife Biology* 8 (1): 109–115.
- Molinari-Jobin, A., Zimmermann, F., Ryser, A., Breitenmoser-Würsten, C., Capt, S., Breitenmoser, U., Molinari, P., Haller, H. and Eyholzer, R. 2007. Variation in diet, prey selectivity and home-range size of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Switzerland. *Wildlife Biology* 13 (4): 393–405.

- Müller, J., Wölfel, M., Wölfel, S., Müller, D.W.H., Hothorn, T. and Heurich, M. 2014. Protected areas shape the spatial distribution of a European lynx population more than 20 years after reintroduction. *Biological Conservation* 177: 210–217.
- Nesti, I., Posillico, M. and Lovari, S. 2010. Ranging behaviour and habitat selection of Alpine chamois. *Ethology Ecology & Evolution* 22 (3): 215–231.
- Parsons, A.W., Rota, C.T., Forrester, T., Baker–Whatton, M.C., McShea, W.J., Schuttler, S.G., Millspaugh, J.J. and Kays, R. 2019. Urbanization focuses carnivore activity in remaining natural habitats, increasing species interactions. *Journal of Applied Ecology* 56 (8): 1894–1904.
- Pellerin, M., Saïd, S. and Gaillard, J.-M. 2008. Roe deer (*Capreolus capreolus*) home-range sizes estimated from VHF and GPS data. *Wildlife Biology* 14 (1): 101–110.
- Rota, C.T., Ferreira, M.A.R., Kays, R.W., Forrester, T.D., Kalies, E.L., McShea, W.J., Parsons, A.W. and Millspaugh, J.J. 2016. A multispecies occupancy model for two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution* 7 (10): 1164–1173.
- RStudio Team. 2020. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC., Boston, MA .
- Sollmann, R. 2018. A gentle introduction to camera-trap data analysis. *African Journal of Ecology* 56 (4): 740–749.
- Zimmermann, F., Breitenmoser-Würsten, C., Molinari-Jobin, A. and Breitenmoser, U. 2013. Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population in the Swiss Alps by means of photographic capture-recapture. *Integrative Zoology* 8: 232–243.

Annexes

Annexe 1 : Tableau des résultats de la sélection de modèle, **(a)** pour la période hivernale (1^{er} octobre 2016 au 31 janvier 2017), **(b)** pour la période printanière (1^{er} février au 31 mai 2017) et **(c)** pour la période estivale (1^{er} juin au 30 septembre 2017). Les meilleurs modèles sont en gras.

(a)

	p ₁	p ₂	p ₃	f ₁	f ₂	f ₃	f ₁₂	f ₁₃	f ₂₃	f ₁₂₃	K	AICc
route	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	670.7619
route	route	1	1	1	1	1	0	0	0	0	8	674.5211
route	1	route	1	1	1	1	0	0	0	0	8	675.2505
1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	6	675.3387
1	route	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	678.5450
long	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	679.0034
1	1	route	1	1	1	1	0	0	0	0	7	679.2677
1	long	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	679.4554
1	1	long	1	1	1	1	0	0	0	0	7	679.5335
route	route	route	1	1	1	1	0	0	0	0	9	679.7966
1	route	route	1	1	1	1	0	0	0	0	8	683.0657
long	long	1	1	1	1	1	0	0	0	0	8	683.7222
long	1	long	1	1	1	1	0	0	0	0	8	683.8058
1	long	long	1	1	1	1	0	0	0	0	8	684.2525
long	long	long	1	1	1	1	0	0	0	0	9	689.2610
route	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	8	675.5339
route	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	8	675.5365
route	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	9	681.0858
route	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	9	681.0883
route	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	9	681.0956
route	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	10	687.5730
route	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	11	695.2397
route	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	670.7619
route	1	1	cov	cov	cov	cov	0	0	0	0	10	684.1950
route	1	1	cov	cov	cov	cov	cov	0	0	0	12	700.7581
route	1	1	cov	cov	cov	cov	0	cov	0	0	12	701.0606
route	1	1	cov	cov	cov	cov	0	0	cov	0	12	701.0607
route	1	1	cov	cov	cov	cov	cov	0	cov	0	14	726.0577
route	1	1	cov	cov	cov	cov	cov	cov	0	0	14	726.0579
route	1	1	cov	cov	cov	cov	0	cov	cov	0	14	726.3604
route	1	1	cov	cov	cov	cov	cov	cov	cov	0	16	768.1707
route	1	1	cov	cov	cov	cov	cov	cov	cov	cov	18	852.5087
route	1	1	freq	freq	freq	freq	0	0	0	0	10	678.2199
route	1	1	freq	freq	freq	freq	freq	0	0	0	12	685.3956
route	1	1	freq	freq	freq	freq	0	0	freq	0	12	693.5855
route	1	1	freq	freq	freq	freq	0	freq	0	0	12	695.0240
route	1	1	freq	freq	freq	freq	freq	0	freq	0	14	708.5333
route	1	1	freq	freq	freq	freq	freq	freq	0	0	14	710.6990
route	1	1	freq	freq	freq	freq	0	freq	freq	0	14	718.8333
route	1	1	freq	freq	freq	freq	freq	freq	freq	0	16	748.8979
route	1	1	freq	freq	freq	freq	freq	freq	freq	freq	18	841.0286

Abréviations : K, le nombre de paramètre estimé ; route, position du piège ; long, indice d'accessibilité du milieu ; cov, indice de couverture forestière ; freq, indice de fréquentation humaine

(b)	p ₁	p ₂	p ₃	f ₁	f ₂	f ₃	f ₁₂	f ₁₃	f ₂₃	f ₁₂₃	K	AICc
	long	1	route	1	1	1	0	0	0	0	8	836.1109
	1	1	route	1	1	1	0	0	0	0	7	838.0148
	long	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	838.3444
	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	6	841.1338
	1	route	route	1	1	1	0	0	0	0	8	843.2184
	long	1	long	1	1	1	0	0	0	0	8	843.4285
	route	1	route	1	1	1	0	0	0	0	8	843.6811
	long	long	1	1	1	1	0	0	0	0	8	843.9893
	1	1	long	1	1	1	0	0	0	0	7	845.3242
	1	route	1	1	1	1	0	0	0	0	7	845.4405
	1	long	1	1	1	1	0	0	0	0	7	845.8883
	route	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	845.9084
	route	route	route	1	1	1	0	0	0	0	9	850.0231
	long	long	long	1	1	1	0	0	0	0	9	850.2158
	1	long	long	1	1	1	0	0	0	0	8	850.9730
	route	route	1	1	1	1	0	0	0	0	8	851.1154
	long	1	route	1	1	1	1	0	0	0	9	841.9021
	long	1	route	1	1	1	0	1	0	0	9	843.0200
	long	1	route	1	1	1	0	0	1	0	9	843.0214
	long	1	route	1	1	1	1	1	0	0	10	850.2937
	long	1	route	1	1	1	1	0	1	0	10	850.2959
	long	1	route	1	1	1	0	1	1	0	10	851.4654
	long	1	route	1	1	1	1	1	1	0	11	860.8829
	long	1	route	1	1	1	1	1	1	1	12	874.4219
	long	1	route	cov	cov	cov	0	0	0	0	11	861.3088
	long	1	route	cov	cov	cov	cov	0	0	0	13	891.7286
	long	1	route	cov	cov	cov	0	0	cov	0	13	892.9746
	long	1	route	cov	cov	cov	0	cov	0	0	13	892.9747
	long	1	route	cov	cov	cov	cov	cov	0	0	15	955.0632
	long	1	route	cov	cov	cov	cov	0	cov	0	15	955.0637
	long	1	route	cov	cov	cov	0	cov	cov	0	15	956.3079
	long	1	route	cov	cov	cov	cov	cov	cov	0	17	1145.0620
	long	1	route	cov	cov	cov	cov	cov	cov	cov	19	Inf
	long	1	route	freq	freq	freq	0	0	0	0	11	861.5385
	long	1	route	freq	freq	freq	freq	0	0	0	13	889.6669
	long	1	route	freq	freq	freq	0	0	freq	0	13	893.2042
	long	1	route	freq	freq	freq	0	freq	0	0	13	893.2050
	long	1	route	freq	freq	freq	freq	0	freq	0	15	952.9988
	long	1	route	freq	freq	freq	freq	freq	0	0	15	952.9988
	long	1	route	freq	freq	freq	0	freq	freq	0	15	956.5373
	long	1	route	freq	freq	freq	freq	freq	freq	0	17	1142.9988
	long	1	route	freq	freq	freq	freq	freq	freq	freq	19	Inf

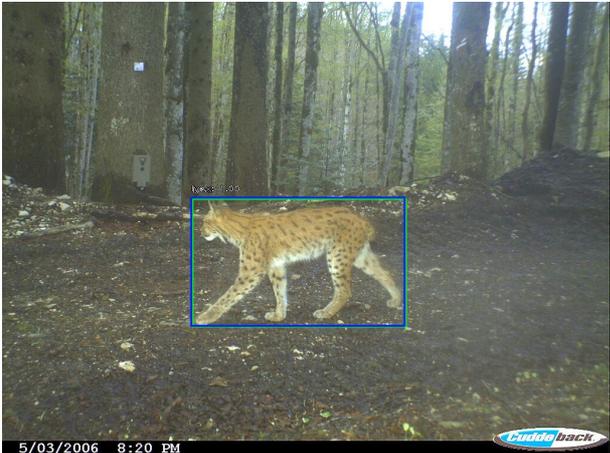
Abréviations : *K*, le nombre de paramètre estimé ; *route*, position du piège ; *long*, indice d'accessibilité du milieu ; *cov*, indice de couverture forestière ; *freq*, indice de fréquentation humaine

(c)

p₁	p₂	p₃	f₁	f₂	f₃	f₁₂	f₁₃	f₂₃	f₁₂₃	K	AICc
1	long	1	1	1	1	0	0	0	0	7	878.5532
1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	6	879.3798
1	route	1	1	1	1	0	0	0	0	7	880.8839
long	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	884.0311
route	1	1	1	1	1	0	0	0	0	7	884.8805
long	long	1	1	1	1	0	0	0	0	8	885.0953
1	1	route	1	1	1	0	0	0	0	7	885.2935
1	1	long	1	1	1	0	0	0	0	7	886.0180
1	long	long	1	1	1	0	0	0	0	8	887.0959
route	route	1	1	1	1	0	0	0	0	8	888.2853
1	route	route	1	1	1	0	0	0	0	8	888.6905
long	1	long	1	1	1	0	0	0	0	8	892.5648
route	1	route	1	1	1	0	0	0	0	8	892.6834
long	long	long	1	1	1	0	0	0	0	9	896.4940
route	route	route	1	1	1	0	0	0	0	9	898.9482
1	long	1	1	1	1	1	0	0	0	8	886.4457
1	long	1	1	1	1	0	1	0	0	8	887.1200
1	long	1	1	1	1	0	0	1	0	8	887.1214
1	long	1	1	1	1	1	1	0	0	9	897.8756
1	long	1	1	1	1	1	0	1	0	9	897.8809
1	long	1	1	1	1	0	1	1	0	9	898.5491
1	long	1	1	1	1	1	1	1	0	10	913.8806
1	long	1	1	1	1	1	1	1	1	11	937.8746
1	long	1	cov	cov	cov	cov	cov	cov	0	16	337.0731
1	long	1	cov	cov	cov	cov	cov	cov	cov	18	657.0731
1	long	1	cov	cov	cov	0	0	0	0	10	913.5982
1	long	1	cov	cov	cov	cov	0	0	0	12	977.0731
1	long	1	cov	cov	cov	0	cov	0	0	12	977.5890
1	long	1	cov	cov	cov	0	0	cov	0	12	977.5893
1	long	1	cov	cov	cov	cov	cov	0	0	14	1297.0737
1	long	1	cov	cov	cov	cov	0	cov	0	14	1297.0740
1	long	1	cov	cov	cov	0	cov	cov	0	14	1297.5891
1	long	1	freq	freq	freq	freq	freq	freq	0	16	337.2996
1	long	1	freq	freq	freq	freq	freq	freq	freq	18	657.2996
1	long	1	cov+ freq	cov+ freq	cov+ freq	cov+ freq	cov+ freq	cov+ freq	0	22	747.9962
1	long	1	freq	freq	freq	0	0	0	0	10	914.2384
1	long	1	freq	freq	freq	freq	0	0	0	12	977.3040
1	long	1	freq	freq	freq	0	0	freq	0	12	978.2372
1	long	1	freq	freq	freq	0	freq	0	0	12	982.5561
1	long	1	freq	freq	freq	freq	0	freq	0	14	1297.2998
1	long	1	freq	freq	freq	freq	freq	0	0	14	1297.3000
1	long	1	freq	freq	freq	0	freq	freq	0	14	1298.2340

Abréviations : *K*, le nombre de paramètre estimé ; *route*, position du piège ; *long*, indice d'accessibilité du milieu ; *cov*, indice de couverture forestière ; *freq*, indice de fréquentation humaine

Annexe 2 : Exemple d'images du chamois, du chevreuil et du lynx obtenues par piégeages photographiques (PPP, 2016). Le cadre vert correspond à l'annotation de l'image faite à la main et les cadres bleu et orange représentent l'identification automatique (par apprentissage profond)



Annexe 3 : Équations pour le calcul des probabilités marginales et conditionnelles d'occupation à partir des paramètres naturels

Posons D le dénominateur,

$$D = 1 + \exp(f_1) + \exp(f_2) + \exp(f_3) + \exp(f_1 + f_2 + f_{12}) + \exp(f_1 + f_3 + f_{13}) \\ + \exp(f_2 + f_3 + f_{23}) + \exp(f_1 + f_2 + f_3 + f_{12} + f_{13} + f_{23} + f_{123})$$

Commençons par calculer les probabilités latentes d'occupation.

$$\Psi_{000} = \frac{1}{D} ; \Psi_{100} = \frac{\exp(f_1)}{D} ; \Psi_{010} = \frac{\exp(f_2)}{D} ; \Psi_{001} = \frac{\exp(f_3)}{D} ; \Psi_{110} = \frac{\exp(f_1 + f_2 + f_{12})}{D} ; \\ \Psi_{101} = \frac{\exp(f_1 + f_3 + f_{13})}{D} ; \Psi_{011} = \frac{\exp(f_2 + f_3 + f_{23})}{D} ; \Psi_{111} = \frac{\exp(f_1 + f_2 + f_3 + f_{12} + f_{13} + f_{23} + f_{123})}{D}$$

Calculons les probabilités marginales d'occupation pour les trois espèces.

$$P[z_1 = 1] = \Psi_1 = \Psi_{100} + \Psi_{110} + \Psi_{101} + \Psi_{111}$$

$$P[z_2 = 1] = \Psi_2 = \Psi_{010} + \Psi_{110} + \Psi_{011} + \Psi_{111}$$

$$P[z_3 = 1] = \Psi_3 = \Psi_{001} + \Psi_{101} + \Psi_{011} + \Psi_{111}$$

De la même façon, nous pouvons calculer les probabilités conditionnelles d'occupation. Prenons l'exemple de du calcul de la probabilité de présence de l'espèce 1 ($z_1 = 1$) conditionnellement à l'espèce 2 ($z_2 = 0$ ou 1) et l'espèce 3 ($z_3 = 0$ ou 1).

$$P[z_1 = 1 | z_2 \text{ et } z_3] = \frac{\Psi_{1z_2z_3}}{\Psi_{1z_2z_3} + \Psi_{0z_2z_3}}$$

$$P[z_1 = 1 | z_2] = \frac{\Psi_{1z_20} + \Psi_{1z_21}}{\Psi_{1z_21} + \Psi_{1z_20} + \Psi_{0z_21} + \Psi_{0z_20}}$$