



**Évaluation de la robustesse de deux nouvelles méthodes
d'estimation de la densité utilisant des pièges photographiques
automatisés**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès Science

PAR

© **Pascal Pettigrew**

2017

Composition du jury :

Robert Schneider, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Daniel Sigouin, codirecteur de recherche, Parcs Canada

Christian Dussault, examinateur externe, MFFP

Dépôt initial le 31 mars 2017

Dépôt final le 16 juillet 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de maîtrise Martin-Hugues St-Laurent et mon codirecteur Daniel Sigouin pour leur grande disponibilité et pour la confiance qu'ils m'ont accordée tout au long de ce grand projet. Merci pour les conseils avisés, les opinions et les commentaires que vous m'avez apportés. Grâce à vous, j'ai été en mesure d'analyser mon projet à travers les « lunettes » d'un gestionnaire et d'un chercheur.

Merci à Myriam et à William d'avoir toujours été là pour moi autant dans les laborieux retours du travail après une journée de programmation que dans les torrents des montagnes du Parc Forillon à faire 12 km de marche sous 70 mm de pluie! Chaque journée passée à vos côtés est une belle journée. Je suis un conjoint et un père comblé grâce à vous.

Merci à l'équipe du Parc Forillon; Simon, Pierre, Édith, Steve et spécialement à Jean-Martin pour ton dévouement à la réalisation de ce projet, qui n'aurait pas été aussi réussi sans ton support moral et logistique ainsi que ton optimisme inébranlable, même après être resté pris pendant 45 minutes en VTT!

Je voudrais aussi remercier mes 2 colocataires de l'été à Forillon, Diane et Antoine. Merci pour les soupers de homard à 23h30, la bisque, la pêche aux maquereaux, les feux avec bioluminescence et pour les nombreuses anecdotes qui ont meublé nos magnifiques soirées d'été à Forillon.

Merci à mes amis et collègues de labo, notamment Jérôme, Esmarella, Alexandre, Virginie, Frédéric, Rémi, Mathieu, Vincent et Kimberly pour votre support moral, pour toute l'aide que vous m'avez apportée, mais surtout pour les innombrables niaiseries, blagues douteuses et fous

rires que nous avons eus durant ces deux années! Les journées passaient toujours un peu plus vite en votre compagnie.

Je tiens à remercier les organismes subventionnaires qui ont apporté leur soutien financier au projet; soit Parcs Canada ainsi que le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie (subvention à la Découverte octroyée à M.-H. St-Laurent).

Enfin, je voudrais remercier Dr. Robert Schneider ainsi que Dr. Christian Dussault, respectivement le président du jury et le membre externe du jury, qui ont apporté une foule de commentaires pertinents et constructifs, me permettant de rehausser sans contredit la qualité de ce mémoire.

RÉSUMÉ

La plupart des estimateurs de densité utilisés pour le suivi des populations se basent sur des données de capture-marquage-recapture (CMR), qui nécessitent la reconnaissance individuelle, souvent obtenue via des méthodes relativement invasives et coûteuses de marquage. Certaines méthodes récemment développées permettent désormais d'estimer la densité sans avoir recours à la reconnaissance individuelle, permettant de s'affranchir du volet coûteux et énergivore du marquage individuel. Ainsi, le *random encounter model* (REM) et le *spatial presence-absence model* (SPA) sont deux de ces méthodes utilisant des pièges photographiques automatisés. Non seulement ces méthodes sont non-invasives, mais elles permettent d'estimer une abondance à faible coût. L'utilisation des méthodes REM et SPA nécessite cependant une connaissance *a priori* des paramètres de vitesse moyenne (REM) et de superficie moyenne des domaines vitaux (SPA) de la population cible. Malgré leur potentiel intéressant, peu d'études jusqu'à ce jour comparent la performance de ces méthodes avec des méthodes plus connues. Dans le but de développer une méthode peu coûteuse et fiable pour estimer la population d'ours noir (*Ursus americanus*) dans le Parc national Forillon, nous avons 1) évalué la fiabilité des méthodes SPA et REM et 2) évalué l'impact de l'utilisation de paramètres *a priori* ne provenant pas de la population étudiée pour paramétrer le REM et le SPA. Pour ce faire, nous avons implanté dans le Parc Forillon un échantillonnage par CMR, puis nous avons élaboré parallèlement des designs de pièges photographiques permettant d'utiliser les méthodes SPA et REM. Nous avons ainsi comparé les résultats des estimateurs utilisant le CMR aux estimés obtenus par SPA et REM. Afin de répondre au deuxième objectif, les paramètres *a priori* pour les deux méthodes ont été calculés à partir de cinq populations précédemment suivies par télémétrie et les estimés ont été recalculés avec ces paramètres. Les méthodes SPA et REM n'étaient pas significativement différentes des méthodes de CMR, mais seul le REM offrait une précision comparable au CMR. Le REM et le SPA se sont avérés robustes aux variations des paramètres *a priori* sous certaines conditions. Le REM constituerait donc un substitut fiable et peu coûteux au CMR conventionnel afin d'estimer la densité de la population d'ours noir.

Mots clés : Piège photographique, Random Encounter model, Spatial Presence-Absence model, Capture-marquage-recapture spatialement explicite, analyse bayésienne

ABSTRACT

Most density estimators used for population monitoring are based on capture-recapture (CR) data that are often based on the individual recognition, implying invasive costly marking techniques and individual tagging. Recently, new methods have been developed to estimate density without individual recognition. Two of these methods are the random encounter model (REM) and the spatial presence-absence model (SPA), which both based on camera traps data. These methods are non-invasive and allow to estimate density at a low cost. However, the REM and SPA methods respectively require prior knowledge of average speed (for REM) and home-range size parameters (for SPA) of the studied population. Despite their interesting potential, few studies have compared their respective performance with that of better-known methods. In order to develop an inexpensive and reliable method to estimate the population density of black bears (*Ursus americanus*) in Forillon National Park, we 1) assessed the reliability of the SPA and REM methods and 2) evaluated the impacts of using priors gathered in different populations on both estimates calculated with these camera-trap methods. We installed a CR sampling system in the Forillon National Park along with two camera-trap designs to use the SPA and REM methods. We compared estimates obtained by CR to those yielded by SPA and REM. For the second objective, we used prior parameters using telemetry monitoring of five bear populations and compared the resulting density estimates to assess the range of variation associated with the changes in priors for the two camera-trap methods. The estimates obtained from the SPA and REM methods were not significantly different from those yielded by the CR methods, but only the REM provided an accuracy comparable to CR methods. The REM and SPA were found to be robust to variation in prior parameters under certain conditions. We then conclude that REM could be a reliable and inexpensive substitute for conventional CR to estimate density of black bear populations.

Keywords: Camera trap, Random Encounter model, Spatial Presence-Absence model, Spatial Capture-Recapture, Bayesian analysis

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	v
RÉSUMÉ	vii
ABSTRACT.....	viii
TABLE DES MATIÈRES	ix
LISTE DES FIGURES	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	12
CHAPITRE 1 fiabilité et robustesse de deux estimateurs de densité utilisant des pièges photographiques.....	24
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	24
1.2 TESTING THE RELIABILITY AND ROBUSTNESS OF TWO CAMERA-TRAP DENSITY ESTIMATORS REVEALS LIMITATIONS AND OPPORTUNITIES.....	26
INTRODUCTION.....	27
MATERIAL AND METHODS	30
STUDY AREA	30
<i>PRIOR PARAMETERS</i>	31
INVENTORY	31
SPATIAL CAPTURE-RECAPTURE COUPLED WITH HAIR-SNAG GENOTYPING	33
RANDOM ENCOUNTER MODEL (REM)	35
SPATIAL PRESENCE-ABSENCE MODEL (SPA)	36
PERFORMANCE OF CAMERA TRAP METHODS	38
RESULTS.....	39
SPATIAL CAPTURE-RECAPTURE COUPLED WITH HAIR-SNAG GENOTYPING	39
RANDOM ENCOUNTER MODEL.....	40
SPATIAL PRESENCE-ABSENCE MODEL	41
PERFORMANCE OF CAMERA TRAP METHODS	41

DISCUSSION.....	42
SPATIAL CAPTURE-RECAPTURE COUPLED WITH HAIR-SNAG GENOTYPING AS A REFERENCE ESTIMATE	42
PRECISION OF CAMERA TRAP METHODS	43
ROBUSTNESS OF CAMERA TRAP METHODS FOR DENSITY ESTIMATIONS	46
CONCLUSIONS	48
ACKNOWLEDGEMENT	49
LITERATURE CITED	50
CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE	68
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	75

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Graphique de distribution de la probabilité d'un paramètre en fonction de son étendue. La ligne pointillée représente une distribution de probabilité uniforme créée sans connaissances *a priori* du système à l'étude. La ligne pleine représente une distribution gamma de probabilité générée à partir de connaissances *a priori* sur le paramètre.18

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Estimation de l'abondance

L'estimation de l'abondance est au cœur de la plupart des recherches en écologie (O'Brien 2011). Comme les méthodes et les résultats développés dans le cadre de recherches en écologie animale sont généralement à la base d'importantes décisions concernant la gestion et la conservation d'espèces (Pearl 2000 ; Mackenzie *et al.* 2006), l'utilisation de techniques erronées peut avoir de graves conséquences sur la démographie de plusieurs espèces (Pearl 2000). Dans cette optique, les gestionnaires doivent se doter de moyens fiables leur permettant d'évaluer l'efficacité des mesures de conservation entreprises (Gibbs 2000). En ce sens, l'estimation de l'abondance permet entre autre de mesurer, suivre et comprendre la dynamique des populations dans le temps (Krebs 2001; Mackenzie *et al.* 2006). Utiliser un design expérimental adéquat permet une estimation d'abondance réaliste, fiable, comportant un minimum de biais et un maximum de précision, le tout à faible coût (Thompson *et al.* 1998). L'abondance peut être précisément déterminée par un recensement, qui consiste à faire le décompte de tous les individus d'une population (Gibbs 2000). Par contre, cette méthode est difficilement réalisable, entre autres en raison de la mobilité et des habitudes cryptiques de plusieurs espèces (Sutherland 2006; Efford 2011; Iknayan *et al.* 2014). Pour ces espèces, seulement une partie de la population est détectée lors d'un échantillonnage (Nichols & Karanth 2002; Efford 2011), et la probabilité de détection qui en découle s'avère donc imparfaite (Kéry *et al.* 2010). Dans cette situation, le décompte des individus ne reflète pas l'abondance totale de la population (Kéry *et al.* 2005; Wenger & Freeman 2008; Sollmann *et al.* 2013).

Capture-marquage-recapture

Dans le but de surmonter ce problème, plusieurs méthodes d'estimation d'abondance utilisant le décompte partiel d'une population ont été développées (Pearl 2000). Parmi celles-ci, l'estimation de l'abondance par capture-marquage-recapture (ci-après CMR) est une technique largement utilisée (Schwarz & Seber 1999; Chandler & Royle 2013). Cette méthode permet d'estimer la probabilité de détection et l'abondance des individus d'une population en examinant la proportion de captures par rapport à l'évolution du nombre de recapture d'individus dans le temps (Greenwood & Robinson 2011). La méthode de CMR nécessite le respect des prémisses de fermeture de la population et d'homogénéité de la probabilité de capture. Toutefois, des plateformes informatiques récemment développées permettent d'utiliser des modèles de CMR spatialement explicites, qui intègrent l'effet de bordure (c.-à-d. la disponibilité des individus ayant seulement une partie de leur domaine vital contenue dans l'aire d'étude, voir Karanth *et al.* 2006) et la variabilité induite par l'hétérogénéité de la probabilité de capture (Karanth *et al.* 2006, Kendall *et al.* 2008; Efford 2011). Par conséquent, il est maintenant possible de s'affranchir des difficultés liées au respect de certaines conditions d'application des modèles de CMR non spatial. À ce titre, deux approches analytiques différentes pour modéliser le CMR spatialement explicite ont été développées, soit la méthode par maximisation de la vraisemblance (Efford *et al.* 2009) et la méthode Bayésienne (Gardner *et al.* 2009; Royle *et al.* 2009).

CMR par l'approche de maximisation de la vraisemblance

La méthode par maximum de vraisemblance est grandement utilisée entre autres à cause de la facilité d'utilisation des plateformes informatiques récemment développées, telles que le package secr (Efford 2011; Noss *et al.* 2012; Efford 2016) implanté dans le logiciel libre R (R

Core Team 2016). Effectivement, ces logiciels sont très flexibles et permettent de modéliser l'effet de plusieurs covariables sur la probabilité de capture (p. ex. le temps, l'hétérogénéité de la probabilité de capture entre les individus, la réponse à une première capture) en plus de permettre la sélection du modèle le plus parcimonieux par l'utilisation d'un critère théorique d'information (p. ex. : AIC; Efford 2016). Par contre, l'approche par maximisation de la vraisemblance est à proscrire lors d'étude portant sur de petites populations ou sur un faible nombre d'observations. Effectivement, cette approche doit se conformer à la prémisse asymptotique qui stipule que la taille d'échantillon doit se rapprocher de l'infini pour offrir des résultats valides (Le Cam 1990). Dans le contexte d'étude sur des espèces à faible densité, cette prémisse ne peut être respectée; l'étude de Gardner *et al.* (2010) en représente un exemple probant, eux qui ont estimé la densité de Colocolos (*Leopardus colocolo*) avec seulement 22 individus détectés sur 2 années d'échantillonnage.

CMR par l'approche bayésienne

Dans de tels cas, une approche Bayésienne de CMR est à préconiser, car elle possède l'avantage de modéliser la densité par CMR de manière valide et rigoureuse peu importe la taille de l'échantillon, n'étant pas limitée par la prémisse asymptotique (Kéry *et al.* 2010; Royle *et al.* 2014). Par contre, la programmation des CMR par l'approche Bayésienne s'avère plus longue et fastidieuse, sans compter que l'analyse des sorties du modèle est moins intuitive et nécessite la vérification de plusieurs paramètres complexes, dont la convergence des modèles (Royle *et al.* 2014). Des supports informatiques tels que la librairie SPACECAP (Gopaldaswamy *et al.* 2012) ont été développés sur la plateforme analytique R dans le but de faciliter la programmation des modèles de CMR Bayésiens. Par contre, cette librairie permet la création d'un nombre limité de modèles candidats; de plus, aucune implémentation n'est

disponible pour évaluer la convergence des modèles et aucun critère de sélection de modèle n'y est encore associé. Malgré l'effort supplémentaire nécessaire à l'utilisation de l'approche Bayésienne, elle n'en demeure pas moins celle à privilégier lors d'études menées sur de petites populations avec peu de données.

En raison des avantages par rapport aux modèles de CMR non spatiaux, l'estimation de l'abondance par CMR spatialement explicite est maintenant largement favorisée (Efford *et al.* 2009). Par contre, comme ces méthodes nécessitent la reconnaissance individuelle, l'utilisation de techniques invasives (p. ex. capture, pose d'un identifiant individuel) ou non invasives (p. ex. génotypage de matériel génétique) implique des coûts élevés (Pearl 2000). Dans certains cas, il est impossible d'utiliser une telle méthode puisque l'espèce étudiée est furtive, rare ou difficile à capturer (Foster & Harmsen 2012).

Nouvelles approches en CMR spatialement explicite

Depuis quelques décennies, le développement de nouvelles approches d'échantillonnage a permis l'émergence de méthodes non invasives permettant la différenciation des individus, dont le génotypage de matériel biologique pouvant être récolté sans capturer les individus comme des échantillons de poils (Boulangier *et al.* 2002, Mowat & Paetkau 2002, Romain-Bondi *et al.* 2004), de fèces (Valière *et al.* 2003), d'urine (Valière & Taberlet 2000) ou d'autres échantillons de tissus (Luikart *et al.* 2010). Toutefois, ces méthodes demeurent assez coûteuses dans un contexte de suivi à long terme (Long *et al.* 2007).

L'utilisation de pièges photographiques s'avère par conséquent une technique de plus en plus intéressante à utiliser pour le suivi des espèces fauniques (McCallum 2013). À cet effet, Karanth (1995) a été parmi les premiers à expérimenter avec succès l'utilisation de pièges

photographiques afin d'estimer l'abondance des tigres (*Panthera tigris*) au Parc Nagarahole en utilisant un estimateur de CMR et en s'appuyant sur les patrons de coloration du pelage comme marqueur individuel. Cette technique s'est depuis popularisée (voir les exemples de Ngoprasert *et al.* 2012 et de McCallum 2013), particulièrement pour le suivi des espèces ayant des traits morphologiques permettant la différenciation individuelle, une prémisses incontournable en CMR. Par contre, peu d'espèces possèdent de telles marques permanentes, limitant ainsi grandement l'utilisation de cette approche (Oliveira-Santos *et al.* 2010). Certaines études ont évalué l'efficacité de différents observateurs à discerner les individus d'une espèce ne possédant pas de marqueurs naturels identifiables ainsi que la variabilité entre les observateurs. Par exemple, Oliveira-Santos *et al.* (2010) ont demandé à des chercheurs de dénombrer le nombre de tapirs (*Tapirus spp.*) différents faisant partie d'une population dont l'abondance était connue à partir d'une série de photographies provenant de caméras automatisées (c.-à-d. pièges photographiques automatisés). L'abondance évaluée variait de 50% à 175% par rapport à l'abondance réelle. Dans le même ordre d'idées, Kelly (2008) a quant à lui montré que la variation interobservateur occasionnait une variation des estimés de densité de plus de 100% chez le cougar (*Puma concolor*). Ces études suggèrent donc que l'approche de CMR par pièges photographiques n'offrirait des résultats fiables que lorsqu'appliquée sur des espèces possédant des traits morphologiques distincts.

Méthodes d'estimation de l'abondance sans reconnaissance individuelle

Face à la nécessité de développer des techniques précises, peu coûteuses et s'appliquant à un plus grand nombre d'espèces, quelques méthodes analytiques ont été adaptées ou modifiées afin d'être en mesure d'estimer l'abondance à l'aide de pièges photographiques sans nécessiter la reconnaissance individuelle. Parmi celles-ci, le modèle spatial de présence-

absence (*lib. Spatial Presence-absence model*, ci-après SPA) permet d'estimer la probabilité de détection ainsi que l'abondance d'une population à partir de décomptes répliqués temporellement. La méthode SPA utilise une approche bayésienne pour modéliser l'abondance en fonction de la probabilité de capture à l'aide de deux variables, soit g_0 , c.-à-d. la probabilité de capture lorsque la caméra se situe au centre du domaine vital d'un individu, et σ , c.-à-d. l'échelle spatiale à laquelle la probabilité de capture diminue en fonction de l'augmentation de la distance depuis le centre du domaine vital d'un individu. Contrairement à une approche fréquentiste comme la maximisation de la vraisemblance, les paramètres inconnus, ici g_0 et σ , ne sont pas fixés *a priori*, mais une distribution de probabilité est plutôt générée pour chaque paramètre en fonction des connaissances déjà acquises du système (appelées *priors*). Lorsqu'aucune connaissance n'est disponible sur un paramètre, sa distribution de probabilité peut alors être non informative et construite selon une distribution uniforme (voir Figure 1). Cependant, lorsque des connaissances sont disponibles sur un paramètre, une distribution de probabilité peut être construite de manière à privilégier les valeurs les plus plausibles de se rapprocher de la vraie valeur du paramètre pour la population étudiée en utilisant par exemple une distribution gamma (Figure 1).

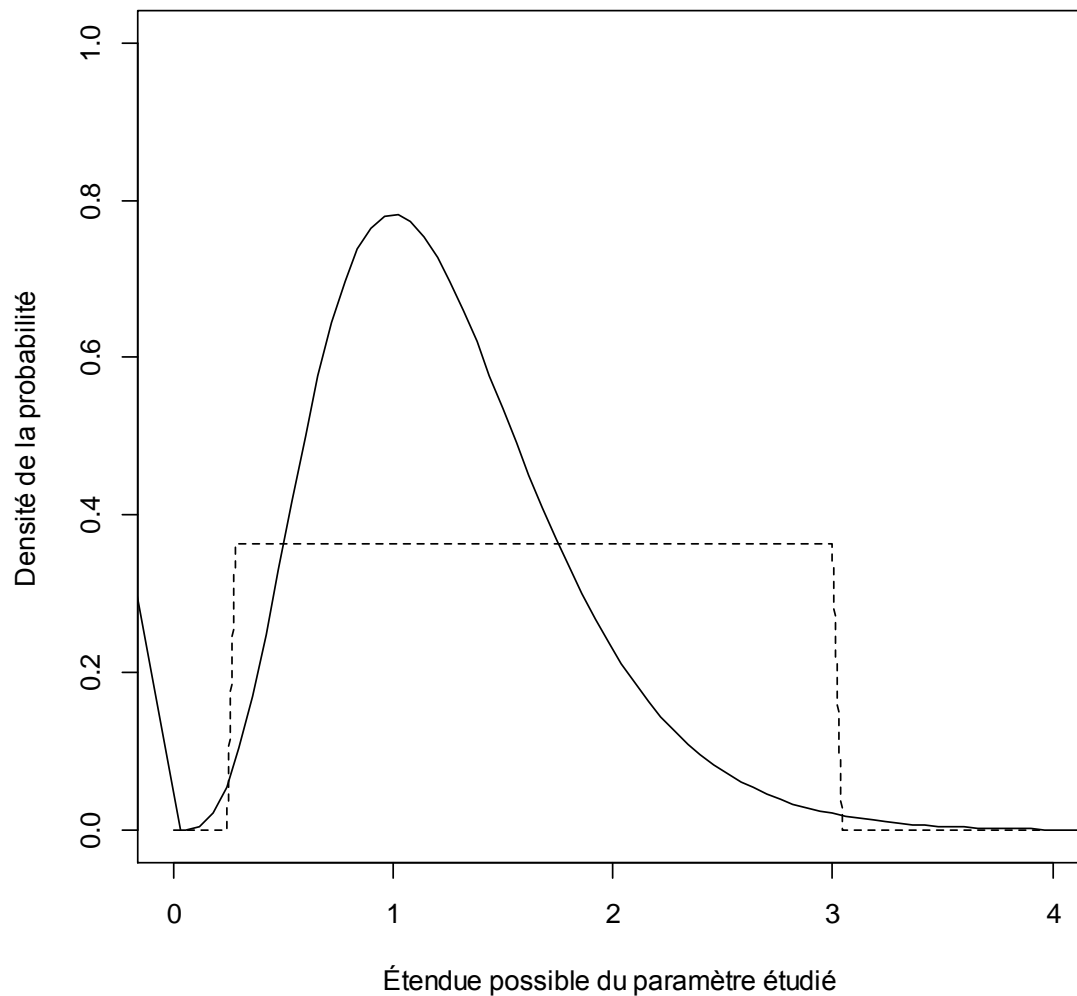


Figure 1. Distribution de la probabilité d'un paramètre en fonction de son étendue. La ligne pointillée représente une distribution de probabilité uniforme créée sans connaissance *a priori* du système à l'étude. La ligne pleine représente une distribution gamma de probabilité générée à partir de connaissances *a priori* sur le paramètre.

Pour le modèle SPA, g_0 est modélisé par une distribution de probabilité uniforme, mais la distribution de probabilité du paramètre σ est générée à partir de connaissances *a priori* de la taille du domaine vital de l'espèce ciblée. Le modèle SPA infère ensuite l'abondance en

modélisant, dans un algorithme de type « *component-wise Metropolis-within-Gibbs* », la probabilité de capture en fonction des données de présence-absence et des distributions *a priori* de g_0 et σ (Chandler & Royle 2013; Ramsey *et al.* 2015). Le SPA ne permet toutefois pas de modéliser l'hétérogénéité interindividuelle de la probabilité de capture. Ramsey *et al.* (2015) ont tenté de représenter σ avec deux distributions, soit l'une non-informative et l'autre informative, cette dernière étant basée sur la superficie moyenne des domaines vitaux d'individus provenant d'une autre population que celle à l'étude. La distribution non informative n'a pas permis à l'estimation de converger statistiquement tandis que la distribution informative a permis d'obtenir un estimé de densité similaire à celui observé dans la région. À la lumière de cette démonstration empirique, il appert essentiel de valoriser les connaissances disponibles *a priori* relatives à la taille des domaines vitaux de l'espèce étudiée pour utiliser efficacement le modèle SPA.

Modèle de rencontre aléatoire

Une autre méthode permettant d'obtenir un estimé de l'abondance par caméra sans nécessiter la reconnaissance individuelle a été développée par Rowcliffe *et al.* (2008). Intitulé du modèle de rencontre aléatoire (*lib. Random encounter model*, ci-après REM), cette méthode est adaptée du modèle idéal des gaz, qui décrit le taux de collision entre des molécules se déplaçant aléatoirement selon leur diamètre, leur vitesse et leur densité (Hutchinson & Waser 2007). Rowcliffe *et al.* (2008) ont dérivé la théorie de Hutchinson & Waser (2007) pour obtenir la formule :

$$Densité = \frac{y}{t} * \frac{Pi}{vr(2 + \theta)}$$

où la densité de l'espèce ciblée est décrite par le taux de capture photographique ($\frac{y}{t}$), la vitesse moyenne de déplacement de l'espèce ciblée (v) ainsi que le rayon (r) et l'angle (θ) de la zone de détection des pièges photographiques. Mis à part le taux de capture photographique (c.-à-d. le nombre total de clichés photographiques réalisés divisé par l'effort total) qui est obtenue lors de l'échantillonnage, tous les autres paramètres utilisés par la méthode REM, c.-à-d. v , r , θ , doivent être évalués indépendamment à l'échantillonnage photographique.

Plusieurs méthodes ont été testées afin d'estimer le rayon et l'angle de détection des caméras. Par exemple, Caravaggi *et al.* (2016) ont évalué le rayon et l'angle de la zone de détection des caméras comme étant la distance et l'angle moyen du positionnement des individus sur les photographies obtenues lors de l'échantillonnage. Certaines techniques plus complexes assument que la probabilité absolue de détection d'un individu diminue avec l'augmentation de l'angle et de la distance par rapport à la caméra, ce qui permet d'appliquer un modèle d'échantillonnage par distance classique (*lib. Distance sampling detection model*, Buckland *et al.* 2001) sur les données d'angle et de distance (Rowcliffe *et al.* 2011; Rademaker *et al.* 2016). Par contre, la majorité des études évaluent la zone de détection des caméras à l'aide de passages répétés d'une personne (ou d'un animal ayant la forme de l'espèce étudiée) parallèlement à la zone de détection afin d'évaluer le rayon de détection, et perpendiculairement à la zone de détection afin d'évaluer l'angle (Rowcliffe *et al.* 2008; Rovero & Marshall 2009; Manzo *et al.* 2011; Zero *et al.* 2013; Anile *et al.* 2014; Cusack *et al.* 2015).

L'estimation de la vitesse moyenne de déplacement de l'espèce ciblée peut quant à elle être réalisée par l'observation des individus directement sur le terrain; à titre d'exemple, Cusack *et al.* (2015) ont mesuré la distance de déplacement des lions en les suivant en temps

réel. Par contre, dans la majorité des cas, cette méthodologie ne peut pas être utilisée car l'espèce étudiée est évasive et évolue dans des habitats forestiers fermés qui ne permettent pas de décrire les déplacements des individus en temps réel. Par conséquent, la vitesse moyenne des individus doit être évaluée indépendamment à l'aide de suivis télémétriques réalisés simultanément à l'estimation d'abondance ou encore ayant été réalisés antérieurement sur la population ciblée (Zero *et al.* 2013). Par contre, la plupart des études n'ont pas récolté de telles données et utilisent par conséquent des estimations de vitesse moyenne provenant d'autres populations de la même espèce (p. ex. : Manzo *et al.* 2011; Anile *et al.* 2014; Balestrieri *et al.* 2016; Caravaggi *et al.* 2016), tout en assumant que l'estimation de densité ainsi obtenue sera fiable et non biaisée.

Bien que les méthodes REM et SPA semblent prometteuses, peu d'études ont évalué leur performance relative en les comparant à des méthodes davantage utilisées et ce, malgré un besoin évident de validation (Sollmann *et al.* 2013; Hamel *et al.* 2013; Burton *et al.* 2015; Ramsey *et al.* 2015). De plus, comme l'utilisation d'autres populations pour paramétrer les méthodes SPA et (surtout) REM est une pratique répandue et que la possibilité d'introduire un biais est bien réelle, il importe d'évaluer la robustesse des deux méthodes à l'utilisation de paramètres provenant d'autres populations dans l'estimation de densités issues de l'utilisation de pièges photographiques automatisés.

Objectifs et survol des résultats obtenus

Mes principaux objectifs visaient à 1) comparer la performance des méthodes SPA et REM avec une méthode plus conventionnelle et 2) évaluer la robustesse des méthodes SPA et REM à l'utilisation de paramètres *a priori* provenant d'autres populations.

Afin de répondre au premier objectif, nous avons mis en place en 2015 un programme de CMR spatialement explicite basé sur le génotypage de poils dans le parc Forillon afin d'estimer la densité de la population d'ours noirs (*Ursus americanus*), notre modèle biologique. Dans le même secteur d'étude, nous avons également mis en place deux dispositifs expérimentaux de pièges photographiques automatisés afin d'évaluer la densité d'ours noirs à l'aide des méthodes SPA et REM. Pour le deuxième objectif, nous avons paramétré les modèles SPA et REM à l'aide de données provenant de cinq populations différentes d'ours noir et avons testé l'impact de ces valeurs *a priori* sur la robustesse des estimés de chacune des deux méthodes.

Les résultats du premier objectif démontrent que les méthodes SPA et REM offrent des estimés de densité qui ne sont pas significativement différents de ceux obtenus à l'aide de la méthode de CMR spatialement explicite basée sur le génotypage de poils d'ours. Par contre, la méthode REM offre des estimés de densités se rapprochant davantage de ceux obtenus par un estimateur de CMR spatialement explicite sur le plan de la précision.

Les résultats du deuxième objectif montrent quant à eux que les deux méthodes semblent être robustes à l'utilisation de paramètres *a priori* provenant d'autres populations sous certaines conditions. Pour le REM, la robustesse semblait liée au fait que la variation interpopulationnelle du paramètre de vitesse moyenne est très faible (<1%), stabilisant ainsi les estimés peu importe la population utilisée pour paramétrer le REM. Quant à la méthode SPA, c'est davantage l'augmentation de l'effort d'échantillonnage qui tend à stabiliser les estimés, ce qui est expliqué par une diminution de l'importance accordée au paramètre *a priori* dans l'analyse avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage.

CHAPITRE 1

FIABILITÉ ET ROBUSTESSE DE DEUX ESTIMATEURS DE DENSITÉ UTILISANT DES PIÈGES PHOTOGRAPHIQUES

1.1 Résumé en français du premier article

L'utilisation des pièges photographiques automatisés en écologie permet d'étudier la démographie ainsi que le comportement chez plusieurs espèces. Récemment, deux nouvelles méthodes utilisant des pièges photographiques automatisés ont été développées afin d'estimer la densité d'espèces ne possédant pas de marques pouvant distinguer les individus entre eux, soit le modèle de rencontre aléatoire (REM) et le modèle spatial de présence-absence (SPA). Cependant, peu d'études ont été réalisées afin d'évaluer la fiabilité de ces méthodes en les comparant à des méthodes plus conventionnelles. De plus, les deux méthodes se basent sur des paramètres obtenus *a priori*; soit la vitesse moyenne pour le REM et la taille des domaines vitaux moyens pour le SPA. Cette étude avait donc comme objectifs 1) d'évaluer la fiabilité des deux méthodes utilisant des pièges photographiques automatisés et 2) d'évaluer l'impact de l'utilisation de paramètres *a priori* ne provenant pas de la population étudiée pour paramétrer le REM et le SPA. Pour ce faire, nous avons dans un premier temps estimé une densité de référence de la population d'ours noir (*Ursus americanus*) au Parc national Forillon en utilisant le capture-marquage-recapture spatialement explicite (SCR) avec deux approches analytiques; soit la maximisation de la vraisemblance et l'analyse bayésienne. Nous avons ensuite comparé ces résultats aux estimés de densité obtenus par les méthodes REM et SPA. De plus, nous avons calculé la densité d'ours en utilisant des paramètres *a priori* de cinq populations différentes et avons recalculé la densité d'ours noir selon les deux méthodes. L'estimé de référence a évalué la densité d'ours noir à 2,87 individus/10km² [95% CI: 2,41-3,45]. Les valeurs obtenues par SPA (variant entre 0,77 et 3,92 individus/10km²) et REM (variant entre 4,06 et 5,38 individus/10km²) n'étaient pas significativement différentes de l'estimé de référence, mais la méthode SPA s'est montrée peu précise. L'utilisation de paramètres *a priori* provenant d'autres populations a eu un impact mineur sur les estimés obtenus à condition que la variation du paramètre de vitesse soit faible entre les populations pour le REM et que l'effort d'échantillonnage soit élevé pour le SPA. Pour l'utilisation du REM, nous avons mis en évidence qu'un biais dans le taux de mouvement avait davantage d'impact pour une espèce à faible taux de mouvement que pour une espèce à fort taux de déplacement. Le REM semblait surestimer la densité, potentiellement à cause de la sous-estimation de la vitesse due à l'utilisation de colliers GPS. L'utilisation d'un facteur de correction pour la vitesse moyenne dans ce contexte pourrait potentiellement réduire ce biais. Nous concluons donc que les méthodes utilisant des pièges photographiques, plus spécifiquement la méthode REM, peuvent être une alternative peu coûteuse au CMR conventionnel.

Mots clés : Piège photographique, Random Encounter model, Spatial Presence-Absence model, Capture-marquage-recapture spatialement explicite, analyse bayésienne

Cet article a été rédigé en collaboration avec mon directeur, Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski, et mon codirecteur, Daniel Sigouin, écologiste au Parc national Forillon. Il sera sous peu soumis pour une éventuelle publication dans la revue *Ecological Applications*. En tant que premier auteur, j'ai réalisé la planification et la récolte des données, ainsi que les analyses géomatiques et statistiques. Mes co-auteurs ont contribué à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, plus particulièrement à l'idée originale, à l'établissement des objectifs et au financement de l'ensemble des étapes du projet.

1.2 Testing the reliability and robustness of two camera-trap density estimators reveals limitations and opportunities

ABSTRACT

The use of camera traps in ecology helps affordably address questions about distribution, behavior and density of cryptic and mobile species. Two novel camera trap methods, the Random encounter model (REM) and the Spatial Presence-Absence model (SPA), have been developed to estimate population densities using unmarked individuals. However, little has been done to evaluate the reliability of these methods in the field. Moreover, both methods rely on prior parameters for the target population (average speed for REM and average home-range size for SPA), which can be difficult to obtain at low cost and effort. In this study, we want to (1) assess the reliability of camera trap models and (2) evaluate the impact of using priors from different populations on camera traps model estimates. To achieve our goals, we first estimated a reference density of black bears (*Ursus americanus*) in Forillon National Park (Québec) using conventional Spatial Capture-Recapture with maximum likelihood and Bayesian approaches, and compared results with density estimates from both camera traps methods. We calculated prior parameters from five different black bear populations and re-estimated the density of the Forillon population with REM and SPA using priors from other populations. The Forillon black bear density was estimated to be 2.87 individuals/10km² [95% CI: 2.41- 3.45] for reference conditions. Camera trap methods did not differ significantly from the reference density, but the SPA yielded less precise estimates (ranging between 0.77 and 3.92 individuals/10km²) than the REM (ranging between 4.06 to 5.38 individuals/10km²). Using priors from different populations had minor impacts on both camera trap methods only when the speed parameter's variation between populations was low for REM and when total effort was high for SPA. Precisely for REM, we found that bias in speed for species with low movement rate have more impact on density estimate than for species with high movement rate. We also found a potential overestimation of REM density estimates caused by the underestimation of the speed parameter when it is calculated using GPS relocations. Adding a correction factor to speed parameter could potentially reduce bias induced by GPS collars. We conclude that camera trap methods, especially the REM, can be an affordable alternative to conventional Spatial Capture-Recapture.

Key words: Camera trap, Random Encounter model, Spatial Presence-Absence model, Spatial Capture-Recapture, Bayesian

INTRODUCTION

Estimation of population abundances is an important aspect of many conservation programs, as it provides information on population demography while highlighting the efficiency of conservation actions (Gibbs 2000; Pearl 2000; Krebs 2001). In most cases, censuses cannot be conducted and alternative methods accounting for imperfect detection are used, such as capture-recapture (Schwarz & Seber 1999; Chandler & Royle 2013).

Recent developments in capture-recapture modeling have resulted in the ability to integrate the effect of spatial parameters that modeled edge effect and heterogeneity in capture probability and thereby overcome the two major limitations of conventional capture-recapture estimators (Chandler & Royle 2013; Ramsey *et al.* 2015). Because of these recognized advantages, spatial capture-recapture models (hereafter SCR) have become largely used to assess population abundance of many mammals including leopard *Panthera pardus* (Braczkowski *et al.* 2016), hyaena *Hyaena hyaena* (Athreya *et al.* 2013), wolverine *Gulo gulo* (Royle *et al.* 2011) and black bear *Ursus americanus* (Gardner *et al.* 2010; Frary *et al.* 2011; Royle *et al.* 2013).

On the other hand, SCR requires individual recognition, often achieved via direct (*e.g.* tag, collar, which requires capturing individuals) or indirect (*e.g.* DNA in hairs or feces) marking. These expensive methods are essential, but can represent important limitations for projects with relatively few financial resources. Moreover, marking individuals can be challenging when the studied species is rare or cryptic and difficult to capture (Foster & Harmsen 2012).

To overcome these limitations, camera traps are often used in capture-recapture of species showing natural marks (*e.g.* stripes) that allow differentiating individuals one from the other, thus freeing biologists from the expensive step of capturing and marking individuals. Camera traps can also be used to study rare, mobile and cryptic species (Karanth 1995; Pearl 2000; Athreya *et al.* 2013). However, density estimators based on camera trapping are not appropriate for species without natural marks except when individuals are captured and marked (often at high costs and efforts), discrediting the affordability advantage of using camera traps (Kelly 2008; Oliviera-Santos *et al.* 2010).

Recently, methods have been developed to estimate density without individual recognition, permitting the use of camera traps to estimate the density of species without natural marks. The random encounter model (hereafter REM) estimates the density of a target population using prior knowledge of average movement speed (Rowcliffe *et al.* 2008). It has been tested on a variety of medium – small mammal species (Carravaggi *et al.* 2016), but – to our knowledge – never on a large carnivore. A similar companion method is called spatial presence-absence model (hereafter SPA), which uses spatially replicated presence-absence counts to estimate population density (Ramsey *et al.* 2015). The SPA model also requires prior knowledge on the average home-range size of the animals in the target population. To date, this method has only been tested on red foxes *Vulpes vulpes* by its developers (Ramsey *et al.* 2015). However, many research articles have highlighted the need to validate REM and SPA using comparisons with more traditional density estimators and to test their reliability and robustness (Kelly 2008; Sollmann *et al.* 2013; Lucas *et al.* 2015; Dénes *et al.* 2015).

Considering that these two novel density estimation methods rely on prior parameters that are not obtained through camera-trap sampling (*i.e.* average speed for REM and home-

range size for SPA), their application can be less interesting if the estimates are greatly influenced by the prior values used. Although it could be possible to collar animals in the targeted population to obtain this information, doing so would complicate the use of these estimators and go against the goal of reducing costs. In some cases, it is possible to set those priors by relying on information gathered in previous studies conducted on the same populations (see Zero *et al.* 2013; Cusack *et al.* 2015). However, when information is not available, many researchers will assume that the use of data from studies carried out on the same species will give a reliable density estimate (see many examples in Manzo *et al.* 2011; Anile *et al.* 2014; Ramsey *et al.* 2015; Balestrieri *et al.* 2016; Caravaggi *et al.* 2016). As using values originating from other populations to set priors is still common, and considering the risk of inducing a bias by doing so, it appears important to evaluate the robustness of both the REM and SPA methods when using priors taken from such other populations.

Furthermore, Forillon National Park (48° 53' 45''N, 64° 21' 43''W), located in eastern Québec, Canada (Figure 1), is facing many challenges in managing black bear populations (*Ursus americanus*). Bear watching is an important touristic attraction for the Park and managers are interested in responding properly to questions from citizens and visitors regarding the evolution of the bear population in the recent decades. It is therefore important for managers to reassess the current abundance of the black bear population in Forillon National Park to guide decisions regarding conservation and management of this population.

In this paper, we aim to (i) determine if camera trap methods can replace conventional SRC by yielding similar estimates and precision levels, and (ii) characterise the robustness of REM and SPA density estimators when using prior parameters originating from other populations of the same species. To do so, we first assessed the reference density of a black

bear population in Forillon National Park (Québec, Canada) using likelihood and Bayesian approaches of SCR. In parallel, we set two different camera trap designs to estimate black bear densities using REM and SPA estimators based on five different bear populations collared with telemetry devices in order to set prior parameters.

MATERIAL AND METHODS

Study Area

Forillon National Park is delineated by important anthropogenic and natural barriers which provide a non-negligible advantage when implementing capture-recapture models, as it is possible to meet the geographic closure assumption required by several density model estimators (including REM). Indeed, approximately 80% of the Forillon peninsula is surrounded by sea and the remaining 20% of the perimeter is bordered by the 197 highway, where residential development and traffic are significant (4250 vehicles daily on average, MTQ 2014) and could act as a relatively non-permeable barrier. These particularities suggest that the black bear population in Forillon National Park could be geographically closed, at least more so than other bear populations studied in continuous forests (Fortin 1996). For these reasons, the Forillon black bear population has been chosen as a suitable model to test the robustness and reliability of SPA and REM models using prior parameters from different populations and compare these estimates with estimates obtained from SCR.

Prior parameters

To calculate SPA and REM priors, we used telemetry data gathered from five different black bear populations in the province of Québec during the last 19 years (see Table 1 for more details). Bears in Forillon National Park were previously studied using VHF telemetry collars, while the other four studies used GPS telemetry collars.

Inventory

For hair-snag genotyping inventory, we divided the study area into 37 irregular cells of $\sim 7.5\text{km}^2$ and placed a hair-snag station as close as possible to the center of 33 of these cells. The four remaining were discarded due to their inaccessibility (Figure 1). Considering the average home-range size of female black bears in our study area ($10.77 \pm 7.06 \text{ km}^2$; Leblanc and Huot 2000), we assumed that using a $\sim 7.5\text{-km}^2$ cell size would provide every female a potential access to more than one station within their individual home range. As home-range size of male black bears is larger than female home-range size (Koehler & Pierce 2003; Nilsen *et al.* 2005), we assumed that a 7.5-km^2 cell size will allow male the access of several stations in their home range and then maximize the number of recaptures needed for the SRC approach (Efford *et al.* 2009). Hair-snag stations were made of two barbwire fixed on tree trunks 35 and 65 cm above ground to delineate an enclosure of 5 x 5 m. Scent lures were used to attract bears in hair-snag stations in order to increase the black bear recapture (Chicoine 2014). Three types of scent lures were used: a mustelid lure in a pierced plastic bottle was hung in the air at the center of the station, while 100 mL of seal oil was disposed on a wood pile in the middle of the station (on the ground) and a 1:1 mix of vegetable oil and anise oil were sprayed on tree trunks found within the barbwire section of the station. Lures were

refreshed every week. Stations were sampled for 5 weeks, from 6 July to 18 August, to increase the probability that black bears use them, as an increase in movement rate usually occurs for black bears at this time (Chicoine 2014). Stations were visited weekly and each hair sample was collected individually (*i.e.* multiple hairs tied on a single barb were considered one sample) and identified to provide the hair snagging interval on the barbwire (Kendall *et al.* 2009). After each visit, the barbwires were burned using a blowtorch to prevent DNA contamination between sessions (Kendall *et al.* 2009). Each hair sample was stored in a paper envelope with silica desiccant and freeze-dried for 24 hours (Kendall *et al.* 2009; Dussault *et al.* 2014).

All samples were sent to Wildlife Genetic International (hereafter WGI) for genotyping. Hair samples were sub-selected based on the “Mowat 1-in-3” method, developed by WGI (Mowat *et al.* 2005). DNA was extracted from the samples using QIAGEN DNeasy tissue kits, and the genotyping followed a standard three-phase approach (*i.e.* first pass, cleanup and error-check; Paetkau 2003, 2004), using seven microsatellite markers (G10L, G10H, UarMU23, UarMU50, MSUT-2 and G10X) plus ZFX/ ZFY for gender.

For REM approach, encounter rate ($\frac{y}{t}$) was assessed using 47 remote cameras (Spypoint model I-6: $n = 13$ and model Tiny: $n = 22$; Reconyx model RM45: $n = 4$; Moultrie model A-7i: $n = 8$). All cameras used passive infrared and movement sensors, and the trigger sensitivity was set to its maximum. The cameras were programmed to take three consecutive pictures when triggered. A random distribution within a 7.5-km² sampling cell was used by generating 10 random points in each cell; one to five of these points were selected with regards to their accessibility (walking or with an ATV). One camera was fixed on a tree trunk 75 cm above

ground for a minimum of 21 days at each selected point, leading to the placement of 110 cameras from 1 July to 9 September 2015.

We tested the SPA method using two different designs. The first design was not lured and camera traps were distributed randomly using the same data as for the REM, but dividing total effort by location in occasions of 24h (as required by the SPA method). The second design was lured and used our hair snag stations; we placed a camera on a tree trunk facing every station, allowing the camera's detection zone to cover the entire station. Each camera trap stayed in place for 35 different 24-h occasions. For both designs, consecutive pictures of the same individuals staying in the detection zone for few minutes were considered to be the same event (Cusack *et al.* 2015).

Prior distributions of σ for each of the five populations were informative and assessed by calculating the mean and standard deviation of black bear home-range sizes (MCP 95%; see Table 1). We then assumed home ranges to be circular and represented the range of σ by constructing a gamma prior with different shape and scale parameters for each population using the method-of-moments (Table 1) (Chandler & Royle 2013; Ramsey *et al.* 2015).

Spatial capture-recapture coupled with hair-snag genotyping

Demographic closure was assessed by the Otis *et al.* (1978) test. In order to compare density estimates with those obtained using camera-trap density estimator models, we assessed the reference density using both likelihood and Bayesian approaches of SCR model, which can be applied to populations that are not geographically closed (Efford *et al.* 2009; Royle *et al.* 2009). Both approaches used the same input values for state-space (*i.e.* a systematic distribution of points covering the trap area and extend area surrounding it,

representing the potential animal activity center), spatial trap deployment and capture history. The likelihood approach was computed using the *secr* package (version 2.10.3; Efford 2016) in R (version 3.3.1; R Development Core Team, 2016). We constructed several concurrent candidate models, using response to first capture (b), site-specific behavioral response (bk), individual heterogeneity in capture probability (h) and influence of time on the capture probability (t) as independent variables to explain variations in σ and $g0$ (see Appendix S1). We fitted these models using conditional likelihood and density was derived from the most parsimonious model according to the Akaike information criterion corrected for small sample (AICc).

For the second approach based on Bayesian estimators, we built eight different candidate models with combinations of different covariates known to influence detectability ($g0$) (*i.e.* sex, behavioral response to first capture and distance between trap and individual's activity center) and scale of movement distribution (σ) (*i.e.* sex) (see Appendix S2). Then, we fit those models using data augmentation and Monte Carlo Markov Chains (MCMC) in the *SCRbayes* package (Goldberg *et al.* 2015). Models were run three times for 400,000 iterations with the first 50,000 burn-in. We assessed convergence using the Gelman-Rubin diagnostic (Gelman and Rubin 1996). Convergence was considered met when the value of the \hat{R} statistic was < 1.1 (Gelman and Rubin 1996). The density estimate and 95% confidence intervals were calculated as the mean and the 2.5% and 97.5% quantiles of the posterior distribution of D (*i.e.* posterior distribution of abundance parameter divided by area of interest). We selected the most parsimonious model by calculating the Bayes factor using the library *SCRbayes* (Goldberg *et al.* 2015).

Random encounter model (REM)

The REM models population density by describing the contact rate between animals and passive detectors (Lucas *et al.* 2015), *i.e.* camera traps in our study. The model was developed by Rowcliffe *et al.* (2008) based on the “ideal gas model” (Hutchinson & Waser 2007), which estimates the contact rate between gas molecules using the ratio between area covered by molecules and total area. Rowcliffe *et al.* (2008) adapted the model to estimate density by describing the contact rate between animals in movement and stationary detectors corresponding to a fraction of a circle with the following equation

$$eq. 1) Density = \frac{y}{t} * \frac{Pi}{vr(2 + \theta)}$$

where y is the number of events, t the total effort, v the average speed of the target population, r and θ respectively the radius and angle of the camera detection zone. REM relies on three assumptions; (i) animals conform adequately to the model used to describe the detection process; (ii) photographs represent independent contacts between animal and cameras; and (iii) the population is closed (Rowcliffe *et al.* 2008).

For each camera model, the radius (r) of the camera detection zone was previously assessed through several trials, during which a person crossed the camera detection zone perpendicularly. The detection arc (θ) of the camera detection zone was assumed to be the value found in the specifications of each camera model. Then, the camera detection zones reached a mean radius of 11.6 ± 0.63 m and an arc of 0.698 ± 0.07 radians. We used GME software (version 0.7.3) to calculate average movement speed (v) and standard error for four of five populations used to set priors; telemetry data collected on bears in Forillon National

Park could not be used, as the time-lapse between VHF relocations was too long (Table 1). In each telemetry database, we used locations collected from July to September (the span of our camera-trap and hair-snag study) with a minimum fix-rate of 8 locations / day (*i.e.* one every three hours) to reduce bias in the average speed estimate (Rowcliffe *et al.* 2008). We assessed the variance of density estimates using the delta method, which incorporates trap-rate variance (evaluated using a non-parametric bootstrapping and resampling following 350,000 iterations of camera location replacement) and standard error of movement rates, r and θ , allowing inclusion of variation in detection zone parameters due to the use of different camera trap models (Rowcliffe *et al.* 2008; Manzo *et al.* 2011; Zero *et al.* 2013). Confidence intervals of REM models correspond to the 2.5% and 97.5% quantiles of the non-parametric bootstrap.

Spatial presence-absence model (SPA)

The SPA model was developed by Ramsey *et al.* (2015) as an extension of Chandler & Royle's (2013) SC model. It uses spatially correlated presence – absence counts to model a spatial point process corresponding to the number of animal home-range center reports as the abundance.

Count data is represented in a matrix of J georeferenced sampling devices (here; camera traps) set for K sample occasions (here, each sample occasion represents 24 straight hours of camera trap functioning). Sampling devices are passive (*i.e.* detecting the presence of an individual without capturing it) and set in respect to the individual home ranges to allow detection of an individual on multiple devices (*i.e.* cameras). The final dataset corresponds to a $J \times K$ matrix of presence – absence detections.

The detection process is based on the encounter history of individual i in trap j on occasion k . A binary process is used to model encounter histories when individuals can be detected once per occasion. Each individual is also defined by a spatial activity center s_i , which represents the fixed home range center (as home ranges are considered to be circular, the term “center” is equivalent to home-range centroid) distributed within an area of interest A according to a random uniform distribution. The area of interest is considered as the prior distribution of the potential home range centers of individuals that could potentially access at least one camera trap.

$$eq. 2 \ s_i \sim \text{Uniform}(A)$$

The encounter process between cameras and home-range centers is modeled as a half-normal detection function where g_0 represents the detection probability when the home-range centers and cameras coincide and σ represents the spatial scale of declining probability of detection with an increasing distance between cameras and home-range centers (Efford 2004; Ramsey *et al.* 2005). As N individuals (*i.e.* the abundance of individuals in the area of interest) are unknown, it is modeled as:

$$eq. 3 \ N \sim \text{Binomial}(M, \Psi)$$

where M individuals is a latent variable $\gg N$ (*i.e.* the upper limit of the potential abundance in the area of interest) and Ψ represents the proportion of M individuals that are potentially detected by a camera. The SPA model is fitted using a component-wise Metropolis-within-Gibbs algorithm with prior distribution of g_0 , σ and ψ . These prior distributions can be uninformative or informative, based on prior knowledge (for more details, refer to Ramsey *et al.* 2015).

For all SPA models, we set a uniform prior $U(-20, 20)$ (*i.e.* a prior distribution ranging between -20 and 20 with an equal probability for each value within the range) on the logit of g_0 (Ramsey *et al.* 2015). We set M to 400 and drew three chains of 400,000 samples from the MCMC algorithm and burn-in first 50,000 iterations, leaving 350,000 samples to generate the parameters' posterior distribution. The Gelman-Rubin convergence statistic \hat{R} (Gelman and Rubin 1996) and a visual inspection of chains were used to assess convergence. We estimated the black bear abundance as the median of the posterior distribution and 95% confidence intervals were calculated as the 2.5% and 97.5% quantiles for the posterior distribution of N . We then obtained the black bear density by dividing abundance by the area of interest.

Performance of camera trap methods

To better assess the performance of both camera-trap methods, we first evaluated the global precision by calculating the mean coefficient of variation for each method. Specifically for REM, we made sensitivity analyses to determine the influence of the number of camera locations and effort by camera location on precision.

Then, to evaluate the robustness of each method when using priors from different populations, we calculated the standard deviation of estimates for each method to evaluate the range of variation of estimates according to changes in priors. The smaller the standard deviation, the more robust the method was considered to be.

To explore the potential impact of variability in priors on method robustness, we calculated the inter- and intra-population variation in prior parameters by applying a factorial ANOVA type III with population origin as a factor for speed and home range parameters separately. A log-transformation was applied on speed and home range size parameters so that

the normality of residuals and variance equality assumptions were met and verified using visual inspection of residuals. The percentage of the total sum of square due to the factor was considered as the inter-population variation and the percentage of the total sum of square due to residuals was considered as the intra-population variation. We also calculated the efficiency of both camera trap designs by calculating the ratio of camera trap effort generated by one hour-person deployed on the field for mobilization, demobilization and field work. The more a design generated camera-trap effort by hour-person, the more the design was considered efficient. For REM, we evaluated robustness to variation in the speed parameter. To do so, we induced an absolute increase of speed of 0.015 km/h for two simulated species; one with a low movement rate (0.10 km/h) and one with a higher movement rate (1 km/h) and observed the range of density decrease for the two species.

RESULTS

Spatial capture-recapture coupled with hair-snag genotyping

Our study population met the demographic closure assumption according to the Otis closure test ($Z = 0.33$, $p = 0.63$). A total of 1023 hair samples collected in our hair-snag stations were sent to WGI for genotyping. WGI excluded 36% of the samples ($n=373$) based on their subselection rules (*e.g.* Mowat 1-in-3) and excluded another 20% ($n=200$) that lacked suitable DNA material. In the remaining samples, 5% ($n=50$) did not look like bear hair, the genotyping of 6% ($n=64$) failed and 0.2% ($n=2$) had mixed results, leading to 334 successful samples assigned to 72 black bears (23M: 49F).

The most parsimonious likelihood SCR model according to the AIC_c was model 14, where sigma (σ) was considered heterogeneous between individuals and influenced by a behavioral response to the first capture, while $g0$ was considered heterogeneous between individuals (Table 2). Model 14 provided a density estimation of 4.47 black bears/10 km² (95% CI [2.84:7.05]; Figure 2). All Bayesian SCR candidate models converged according to Gelman-Rubin diagnostics. The most parsimonious model according to the Bayes factor was the model 1 (Table 3), yielding a density of 2.87 bears/10 km² (95% CI [2.41-3.45]; Figure 2).

Random encounter model

Some logistic problems (*e.g.* lack of batteries or full memory cards) have compromised an orthogonal deployment of the cameras for the random design, so our effort reached 2236 camera-days in 99 locations (sites) with a mean of 378 (± 633 , SD) pictures per location. The cameras captured 67 independent events of black bears in 36 different locations. Non-parametric bootstrapping led to a mean trap rate of 2.88 (± 0.48 , SD) event/100 camera-day. The REM models estimated the black bear population density to range from 4.06 to 5.38 individuals/10km² (Figure 2). Sensitivity analyses on camera location and effort by location showed a decrease in the coefficient of variation with an increase of camera locations, but showed relatively no change for an increase in effort per camera greater than 10 days (Figure 3).

Robustness of REM to variation in speed parameter has been affected by species velocity. We highlighted a negative exponential relationship between estimated density and average speed (Figure 4) that revealed that variation of speed has more impact on the estimated density for species with a low movement rate. We showed that an absolute increase

of 0.015 km/h in speed for low movement rate species (*i.e.* 0.10 km/h) induced a decrease in density of 2 individuals/10 km² in our study system (Figure 4). Conversely, an increase of 0.015 km/h in speed for a species with a higher movement rate (*i.e.* 1.00 km/h, than ~2%) resulted in a decrease of the estimated density of only 0.02 individuals/10km² (Figure 4), a variation level 100 times lower for the same absolute change in speed.

Spatial presence-absence model

The cameras placed on the lured design were active for 1036 camera-days and captured 228 independent events in 27 different hair-snag stations. For the SPA models based on the lured design, all parameters (except the $g0$ for Saguenay priors) reached convergence (see Appendix S3). Density estimates ranged from 0.77 to 3.92 individuals/10km² (Figure 2). For the SPA models built on the random design, all parameters reached convergence according to a visual inspection of chains and the Gelman-Rubin diagnostics. These models yielded black bear density estimates ranging from 1.97 to 3.35 individuals/10km² (Figure 2).

Performance of camera trap methods

Globally, REM was the most precise method based on camera trap data, yielding a mean coefficient of variation of 39%. In contrast, the two SPA methods were more variable, as the mean coefficient of variation of the random design reached 150% while the lured design had a mean coefficient of variation of 227%.

According to the standard deviation of estimates, the method most robust to changes in priors was SPA based on a random design with SD = 0.53, followed by REM (with SD = 0.65), while the SPA with a lured design had a SD = 1.21.

An analysis of variance showed that the effect of population origin was significant on both the speed ($F_{(3,52585)} = 34.59$, $p < 0.001$) and home range size ($F_{(4,140)} = 46.12$, $p < 0.001$) parameters. The sum of square revealed that the “population” of collared bears explained most of the variation in home-range size (56.9%), while only explaining 0.2% of variation in speed, although individual variation within a given population (*i.e.* intra-population variability) explained 43.1% of the variance in home-range size and 99.8% in speed.

The random design was easier to install in the field, requiring only 448 person-hours for a total effort of 2236 camera-day (4.98 camera-day / person-hour), while the lured design required 560 person-hours for a total effort of 1036 camera-day (1.85 camera-day / person-hour). Changing lures in the stations and memory cards in the cameras every week were the two main time-consuming tasks explaining the extra efforts needed for the lured design.

DISCUSSION

Spatial capture-recapture coupled with hair-snag genotyping as a reference estimate

Our goals were to compare two novel camera-trap methods for density estimation with estimates simultaneously obtained using more “traditional” spatial capture-recapture models (SCR) and to assess the robustness of the two camera-trap methods to the use of priors originating from other bear populations.

The “reference” densities we obtained using two SCR approaches yielded similar (not significantly different) density estimates, but the Bayesian estimator generated a more precise estimate than the one based on a maximum-likelihood estimator. We consider that the

relatively small number of captures (72) and recaptures (81) could explain the greater precision obtained using the Bayesian approach. Previous studies have shown that Bayesian estimators are efficient with small sample sizes because the Bayesian analytical framework does not rely on asymptotic assumptions, as opposed to maximum likelihood estimators, and resulting inferences are valid for any sample size (Royle *et al.* 2009; Link and Barker 2010; Kéry *et al.* 2010). Although maximum-likelihood estimators offer faster computation time and do not require much evaluation of the model output (Efford 2011), Bayesian estimators should be favoured over maximum-likelihood estimators, especially for studies conducted on small populations (Kéry *et al.* 2010).

Precision of camera trap methods

The REM gave the most precise density estimates between the two methods based on camera traps (CV=39%), a precision comparable to that of the SCR based on a maximum likelihood estimator. As in Anile *et al.* (2014), this suggests that REM could be an effective surrogate to SCR and supports the use of camera traps to estimate population density.

The sensitivity analysis conducted on trap rate showed that an increase in the number of locations (*i.e.* more camera trap locations) can decrease the variability in trap rate and therefore increase the precision of density estimates more than an increase of effort per location would (*i.e.* longer time-period for each camera trap). This result is corroborated by Rowcliffe *et al.* (2008), who suggested, for a same total effort, to increase the number of camera locations instead of effort by camera (*i.e.* duration) to increase the precision of REM estimates.

Despite we found no statistical difference between the estimates we calculated using all the different methods (see the overlapping 95%CI for almost all the estimates in Figure 2), the REM gave the highest density estimates of all methods, suggesting a potential bias toward density overestimation. This could be related to the subtle bias in movement rate calculations induced by the time-lapse between GPS collar relocations; indeed, the distance covered by an animal is assumed to be a straight line between successive relocations so an increased time-lapse between GPS relocations will result in an increase of unobserved tortuosity. Ultimately, this will lead to an underestimation of movement rate resulting in a density overestimation (Rowcliffe *et al.* 2012). This phenomenon was described by Pépin *et al.* (2004) and Mills *et al.* (2006), who respectively found that, for wolves (*Canis lycaon*) and red deer (*Cervus elaphus*), 2h fixed rates between telemetry relocations underestimated the daily distance traveled by animals by ~60%. In our study, the majority of relocations used to calculate the speed parameter had a fixed rate of 2h, indicating a potential underestimation of movement rate. When a correction factor is applied on black bear movement rates, based on a 60% of real movement rate (according to Pépin *et al.* 2004 and Mills *et al.* 2006), the estimated black bear population density ranged from 2.86 to 3.75 individuals/10km², which is closer to the Bayesian SCR estimate of 2.87 individuals/10km². This highlights a potential improvement for REM when the speed parameter is inferred from telemetry, but it still needs to be tested within a more robust framework.

The SPA was the least precise method, with a mean coefficient of variation of 150% obtained with the random design and of 227% with the lured design. This relatively poor performance was mostly explained by a highly skewed posterior distribution of the N parameter (see Appendix S4), which increases the upper limit of the estimate. According to

Ramsey *et al.* (2015), the SPA's lack of precision could be the result of poor spatial correlation induced by an inappropriate spacing between sites or also because of a small amount of detection in the dataset.

Ramsey *et al.* (2015) recommended spacing cameras by 0.5 to 0.8 of the home-range radius. The average home range of females in our study area reached 10.77 km² (Leblanc & Huot 2000), so, according to Ramsey *et al.* (2015), the optimal spacing between camera traps would have ranged from 0.92 to 1.48 km; on average, our camera spacing was ~1 km for the random design and ~2.5 km for the lured design, which could in part explain the lower estimate precision obtained for the lured design. Nevertheless, our results raised the importance of considering individual variation in home-range size when building a camera-trap design devoted to an SPA estimator. For example, male black bears are known to have larger home ranges than females (Koehler & Pierce 2003; Nilsen *et al.* 2005). Consequently, camera spacing based on male home-range sizes could lead to an inadequate design to capture pictures of female bears, resulting in a less precise estimate.

In our study area, we were not able to easily access some zones of our sampling grid, resulting in blank holes in camera deployment that could have reduced the spatial correlation and could partially explain the lower precision obtained with both designs. We thus argue that a more systematic deployment of cameras in a grid would increase the spatial correlation and, ultimately, the precision of density estimates.

As mentioned by Ramsey *et al.* (2015), the small number of bear detections could also explain the poor precision obtained with the SPA method. Consequently, increasing sampling effort (*i.e.* number of 24h occasions by camera trap total number of camera traps) could

potentially increase detection rate and, ultimately, the precision of the estimate obtained with the SPA method. Increasing both effort by camera and number of locations simultaneously could represent an important limitation of the method because it probably means buying new cameras.

Robustness of camera trap methods for density estimations

Rowcliffe *et al.* (2008) demonstrated that REM is reasonably robust to oriented (*i.e.* non-random) movements, making the first assumption of REM less important. However, in order to meet the second assumption, particular attention was given to camera placement in order to maintain clear detection zones and avoid bias in trap rates (e.g. place camera in front of a known animal corridor) (Rowcliffe *et al.* 2008). This ensured independent contacts between animals and detectors. Finally, we are confident we met the third assumption, as the geographic and anthropogenic barriers surrounding Forillon National Park are relatively non-permeable (*i.e.* geographic closure) (Fortin 1996) and the survey duration was relatively short (< 10 weeks; demographic closure) (Mowat & Strobeck 2000).

We showed a relative robustness to changes in priors for the REM method, which could be explained by the low variability in inter-population variation of the REM priors (*i.e.* average speed). Sensitivity analyses pinpoint the relative influence of speed on the stability of REM estimates, and demonstrated the negative exponential relationship linking estimated density and average speed. This result highlights the risk of using a biased or unrealistic movement speed, especially for species with low movement rates. This is not trivial, considering that the average speed of studied species in many published applications of the REM was similar to our example of a low movement rate species (e.g. 0.07 km/h in Rovero &

Marshall 2009; 0.09 km/h in Anile *et al.* 2014; 0.04km/h in Caravaggi *et al.* 2016). In our study, using priors from different populations did not have a great potential impact on black bear density estimates, as the very low inter-population variation in average speed and the relatively high average speed of bears limited the impact of variation in speed on estimates. Data from different populations showed a relative similarity in movement rate despite the fact that they evolved in different environments and had strong differences in home range size. With this in this mind, we believe it is better to verify inter-population variations in movement rate from different populations than to choose an arbitrary movement rate from a population that evolved in same habitat when it not possible to extract movement rate from the study population.

The SPA method based on the random design showed robustness to changes in prior values regardless of the high inter-population variation in home-range size, which could be explained by the constraining influence of priors in Bayesian statistical analyses. Indeed, in Bayesian analyses, the asymptotic normality of the posterior distribution decreases the relative influence of priors when sample sizes increase (Link & Barker 2010; Royle & Dorazio 2009). The density estimates we obtained with the random design were more robust to a change in prior values and were based on a larger sample size (*i.e.* 2234 camera-days) while they were less robust with the lured design based on only 1038 camera-days. We validated this hypothesis by subsampling camera-days from the SPA random design (see Appendix S5) to reach the same sampling effort that we used in the lured design, which resulted in a lower precision and a greater variability between estimated densities, suggesting a lower robustness. This *posthoc* sensitivity testing emphasized the importance of applying

Bayesian analyses to a dataset that is as large as possible when using priors from other populations in order to reduce the impact of potentially biased prior values on the estimate.

CONCLUSIONS

Based on its precision and robustness to the use of priors drawn from other populations, REM appears to be a reliable and efficient surrogate to conventional SCR at lower cost and effort. In contrast, the SPA estimator appears promising, but further development has to be done to increase the precision of its estimates.

We recommend to researchers who want to test camera-trap density estimation methods to implement a random design rather than a lured design. Choosing a random design has the advantage of providing the opportunity to analyse the same dataset with two different methods, *i.e.* the REM and SPA estimators, without violating any assumptions. Moreover, using a random design is simpler than putting in place a lured design and it is also more efficient, as a larger detection effort (*i.e.* no. of camera-days) could be reached with the same investment in human resources (*i.e.* no. of hour-person).

We found that camera trap sampling must be designed to prioritize the number of camera locations instead of the effort by camera (*i.e.* duration of the survey per camera) to increase estimate precision. The use of camera trap methods to estimate density based on different priors in our study reveals that it is safer to derive prior values from more than one population when the use of priors from other populations is necessary to use REM estimators, but also that is important to at least verify if prior variation is small between populations. The

bias in speed parameter induced by the time-lapse between GPS relocations seem to be a driver of density overestimation when using REM, while introducing a correction factor for speed appears to be a suitable solution to reduce this bias. Finally, we truly believe that using camera traps for density estimation is an affordable and reliable tool to effectively monitor density, especially for long-term and multi-species monitoring.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank J.-M. Chamberland, P. Paradis, S. DeBlois, É. Bergeron and S. Pronovost for their assistance in the field. Thanks to K. Malcolm, C. Dussault and R. Schneider for comments on an earlier version of this manuscript. This project was funded by Parks Canada and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grant to M.-H. St-Laurent).

LITERATURE CITED

- Anile, S., Ragni, B., Randi, E., Mattucci, F., and F. Rovero. 2014. Wildcat population density on the Etna volcano, Italy: a comparison of density estimation methods. *Journal of Zoology* 293:252-261.
- Athreya, V., M. Odden, J. D. Linnell, J. Krishnaswamy, and U. Karanth. 2013. Big cats in our backyards: persistence of large carnivores in a human dominated landscape in India. *PLoS One* 8:e57872.
- Balestrieri, A., A. Ruiz-González, M. Vergara, E. Capelli, P. Tirozzi, S. Alfino, G. Minuti, C. Prigioni, and N. Saino. 2016. Pine marten density in lowland riparian woods: A test of the Random Encounter Model based on genetic data. *Mammalian Biology* 81:439-446.
- Braczkowski, A. R., G. A. Balme, A. Dickman, J. Fattebert, P. Johnson, T. Dickerson, D. W. Macdonald, and L. Hunter. 2016. Scent lure effect on camera-trap based leopard density estimates. *PLoS One* 11:e0151033.
- Caravaggi, A., M. Zaccaroni, F. Riga, S. C. Schai-Braun, J. T. A. Dick, W. I. Montgomery, N. Reid, R. Williams, and A. Chauvenet. 2016. An invasive-native mammalian species replacement process captured by camera trap survey random encounter models. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 2:45-58.
- Chandler, R. B., and J. A. Royle. 2013. Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *The Annals of Applied Statistics* 7:936-954.
- Chicoine, C., 2014. Estimation des densités d'ours noirs par géotypage des poils : amélioration et perspectives liées au suivi télémétrique GPS. Master thesis. Université du Québec à Rimouski, 71p.
- Cusack, J. J., A. Swanson, T. Coulson, C. Packer, C. Carbone, A. J. Dickman, M. Kosmala, C. Lintott, and J. M. Rowcliffe. 2015. Applying a random encounter model to estimate lion density from camera traps in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Wildlife Management* 79:1014-1021.
- Dénes, F. V., L. F. Silveira, S. R. Beissinger, and N. Isaac. 2015. Estimating abundance of unmarked animal populations: Accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution* 6:543-556.
- Dussault, C., S. Massé, J. Milette, and S. Lefort. 2014. Inventaire de l'ours noir dans la sapinière à bouleau jaune en Mauricie à l'été 2013, Québec, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 30 p.

- Efford, M. 2004. Density estimation in live-trapping studies. *Oikos* 106:598–610.
- Efford, M. G. 2011. Estimation of population density by spatially explicit capture–recapture analysis of data from area searches. *Ecology* 92:2202–2207.
- Efford, M. G. 2016. secr: Spatially explicit capture-recapture models. R package version 2.10.3. <http://CRAN.R-project.org/package=secur>
- Efford, M. G., D. K. Dawson, and D. L. Borchers. 2009. Population estimated from locations of individuals on a passive detector array. *Ecology* 90:2676–2682
- Fortin, C. 1996. Problématique d’isolement potentiel des populations animales du PNF en relation avec la route 197. Résumé de conférence no 18 dans Intégrité écologique du parc national Forillon : vers un partenariat durable. Rapport interne non publié. Patrimoine canadien, Parcs Canada, Service de la conservation des ressources naturelles, Québec.
- Foster, R. J., and B. J. Harmsen. 2012. A critique of density estimation from camera-trap data. *Journal of Wildlife Management* 76:224–236.
- Frary, V. J., J. Duchamp, D. S. Maehr, and J. L. Larkin. 2011. Density and distribution of a colonizing front of the American black bear *Ursus americanus*. *Wildlife Biology* 17:404–416.
- Gardner, B., J. A. Royle, M. T. Wegan, R. E. Rainbolt, and P. D. Curtis. 2010. Estimating Black Bear Density Using DNA Data From Hair Snares. *Journal of Wildlife Management* 74:318–325.
- Gelman, A., and D. B. Rubin. 1996. Efficient metropolis jumping rules. *Bayesian Statistics* 5:599–608.
- Gibbs, P. G. 2000. Monitoring populations. Pages 213–252 in *Research techniques in animal ecology*. Pearl, M.C (Ed). Columbia University press, New-York, U.S.A., 442p.
- Goldberg, J. F., T. Tempa, N. Norbu, M. Hebblewhite, L. S. Mills, T. R. Wangchuk, and P. Lukacs. 2015. Examining temporal sample scale and model choice with spatial capture-recapture models in the common leopard panthera pardus. *PLoS One* 10:e0140757.
- Hutchinson, J. M., and P. M. Waser. 2007. Use, misuse and extensions of "ideal gas" models of animal encounter. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82:335–359.
- Karanth, K. U. 1995. Estimating tiger (*Panthera tigris*) populations from camera trap data using capture–recapture models. *Biological Conservation* 71:333–338.

- Kelly, M. J. 2008. Design, evaluate, refine: Camera trap studies for elusive species. *Animal Conservation* 11:182-184.
- Kendall, K. C., J. B. Stetz, J. Boulanger, A. C. Macleod, D. Paetkau, and G. C. White. 2009. Demography and Genetic Structure of a Recovering Grizzly Bear Population. *Journal of Wildlife Management* 73:3-17.
- Kéry, M., B. Gardner, T. Stoeckle, D. Weber, and J. A. Royle. 2010. Use of spatial capture-recapture modeling and DNA data to estimate densities of elusive animals. *Conservation Biology* 25:356-364.
- Koehler, G. M., and D. J. Pierce. 2003. Black bear home-range sizes in Washington: Climatic, vegetative, and social influences. *Journal of Mammalogy* 84:81-91.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Addison Wesley, Boston, Massachusetts, U.S.A., 695p.
- Leblanc, N., and J. Huot. 2000. *Écologie de l'ours noir (Ursus americanus) au parc national Forillon*. Rapport final présenté au service de la conservation des écosystèmes de Parcs Canada. 115p.
- Leblond, M., C. Dussault, J. P. Ouellet, M. H. ST-Laurent, and N. Singh. 2016. Caribou avoiding wolves face increased predation by bears - Caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology*. 53:1078-1087.
- Lesmerises, R., L. Rebouillat, C. Dussault, and M. H. ST-Laurent. 2015. Linking GPS Telemetry Surveys and Scat Analyses Helps Explain Variability in Black Bear Foraging Strategies. *PLoS One* 10:e0129857.
- Link, W. A., and R. J. Barker. 2010. *Bayesian inference: with ecological applications*. Academic Press. 339p.
- Lucas, T. C. D., E. A. Moorcroft, R. Freeman, J. M. Rowcliffe, K. E. Jones, and N. Isaac. 2015. A generalised random encounter model for estimating animal density with remote sensor data. *Methods in Ecology and Evolution* 6:500-509.
- Manzo, E., P. Bartolommei, J. M. Rowcliffe, and R. Cozzolino. 2011. Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping. *Acta Theriologica* 57:165-172.
- Massé, S., C. Dussault, and J. Ibarzabal. 2014. How artificial feeding for tourism-watching modifies black bear space use and habitat selection. *The Journal of Wildlife Management*. 78: 1228-1238.

- Mills, K. J., B. R. Patterson, and D. L. Murray. 2006. Effects of variable sampling frequencies on GPS transmitter efficiency and estimated wolf home range size and movement distance. *Wildlife Society Bulletin* 34:1463-1469.
- Ministère des Transports (MTQ). 2014. Débits de circulation en 2014. Page consulted in march2017. URL: http://transports.atlas.gouv.qc.ca/NavFlash/SWFNavFlash.asp?input=SWFDebitCirculation_2014
- Mosnier, A., D. Boisjoly, R. Courtois, and J. P. Ouellet. 2008. Extensive predator space use can limit the efficacy of a control program. *Journal of Wildlife Management*. 72: 483-491.
- Mowat, G., and C. Strobeck. 2000. Estimating population size of grizzly bears using hair capture. DNA profiling and mark-recapture analysis. *The Journal of Wildlife Management* 64:183-193.
- Mowat, G., D. C. Heard, D. R. Seip, K. G. Poole, G. Stenhouse, and D. W. Paetkau. 2005. Grizzly *Ursus arctos* and black bear *U. americanus* densities in the interior mountains of North America. *Wildlife Biology* 11:31-48.
- Nilsen, E. B., I. Herfindal, and J. D. C. Linnell. 2005. Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Écoscience* 12:68-75.
- Oliveira-Santos, L. G. R., C. A. Zucco, P. C. Antunes, and P. G. Crawshaw. 2010. Is it possible to individually identify mammals with no natural markings using camera-traps? A controlled case-study with lowland tapirs. *Mammalian Biology* 75:375-378.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White, and D. R., Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:3–135.
- Paetkau, D. 2003. An empirical exploration of data quality in DNA-based population inventories. *Molecular Ecology* 12:1375-1387.
- Paetkau, D. 2004. The Optimal Number of Markers in Genetic Capture–Mark–Recapture Studies. *Journal of Wildlife Management* 68:449-452.
- Pearl, M. 2000. *Research techniques in animal ecology*. Columbia University press, New-York, 442p.
- Pépin, D., C. Adrados, C. Mann, and G. Janeau. 2004. Assessing real daily distance traveled by ungulates using differential GPS locations. *Journal of Mammalogy* 85:774-780.
- R Core Team. 2016. *A language and environment for statistical computing*. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ramsey, D. S. L., P. A. Caley, and A. Robley. 2015. Estimating population density from presence-absence data using a spatially explicit model. *Journal of Wildlife Management* 79:491-499.
- Ramsey, D., M. Efford, S. Ball, and G. Nugent. 2005. The evaluation of indices of animal abundance using spatial simulation of animal trapping. *Wildlife Research* 32:229–237.
- Rovero, F., and A. R. Marshall. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46:1011-1017.
- Rowcliffe, J. M., C. Carbone, R. Kays, B. Kranstauber, and P. A. Jansen. 2012. Bias in estimating animal travel distance: the effect of sampling frequency. *Methods in Ecology and Evolution* 3:653-662.
- Rowcliffe, J. M., J. Field, S. T. Turvey, and C. Carbone. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology* 45:1228-1236.
- Royle, J. A., and Dorazio, R. M. 2009. *Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities*. Academic Press, 444p.
- Royle, J. A., A. J. Magoun, B. Gardner, P. Valkenburg, and R. E. Lowell. 2011. Density estimation in a wolverine population using spatial capture–recapture models. *The Journal of wildlife management* 75:604-611.
- Royle, J. A., J. D. Nichols, K. U. Karanth, and A. M. Gopaldaswamy. 2009. A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology* 46:118-127.
- Royle, J. A., R. B. Chandler, C. C. Sun, A. K. Fuller, and D. Warton. 2013. Integrating resource selection information with spatial capture-recapture. *Methods in Ecology and Evolution* 4:520-530.
- Schwarz, C. J., and G. A. F. Seber. 1999. Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science* 14:427-456.
- Sollmann, R., A. Mohamed, H. Samejima, and A. Wilting. 2013. Risky business or simple solution – relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation* 159:405-412.
- Zero, V. H., S. R. Sundaresan, T. G. O'Brien, and M. F. Kinnaird. 2013. Monitoring an endangered savannah ungulate, grevy's zebra *equus grevyi*: Choosing a method for estimating population densities. *Oryx* 47:410-419.

Table 1. Characteristics of five telemetry studies conducted on black bear populations that were used to set prior parameters for REM and SPA.

	Location				
	Forillon	Gaspésie	Charlevoix	Saguenay-Lac-St-Jean	Vallin
No. of bears collared	33	19	13	21	59
Mean no. of location per home range	51	752	494	2507	1117
No. of location to calculate average speed	N/A	3063	1567	21867	26094
Survey duration	1997-1998	2003-2004	2005-2006	2008-2010	2011-2012
Number of (Male : Female)	00:17	N/A	06:06	18:00	12:16
Mean speed (in km/h) \pm SD	N/A	0.233 \pm 0.315	0.309 \pm 0.584	0.309 \pm 0.449	0.258 \pm 0.306
Mean home-range size (in km ²) \pm SD	10.77 \pm 7.06	259.32 \pm 220.00	413.56 \pm 452.06	734.89 \pm 986.57	196.41 \pm 379.05
a = shape, b = scale of gamma parameter	a=10.36, b=0.06	a=5.81, b=0.58	a=2.26, b=1.71	a=2.72, b=1.95	a=2.45, b=1.41
Reference	Leblanc and Huot 2000	Mosnier <i>et al.</i> 2008	Leblond <i>et al.</i> 2016	Massé <i>et al.</i> 2014	Lesmerises <i>et al.</i> 2015

Table 2. Estimates of black bear density (individuals / 10km²) in Forillon National Park (Québec, Canada) in 2015 following comparison of SCR models with maximum likelihood approach. Models described in table 2 are ranked using Akaike Information Criterion corrected for small samples (AIC_c). Distance to the most parsimonious model (Δ AIC_c) is shown with the 95% confidence interval (95%CI; [lower : upper]) and the coefficient of variation (CV).

Model	Composition	Number of parameters	Δ AIC _c	Density	CI 95%	CV(%)
14	<i>g(bh)s(h)</i>	6	0	4.47	[2.84 : 7.05]	47
20	<i>g(tbkh)s(h)</i>	10	3.68	3.61	[2.64 : 4.92]	32
12	<i>g(th)s(h)</i>	9	5.76	3.19	[2.47 : 4.12]	26
16	<i>g(tbh)s(h)</i>	10	7.86	3.50	[2.36 : 5.18]	40
8	<i>g(h)s(h)</i>	5	8.02	3.20	[2.48 : 4.13]	26
18	<i>g(tbk)s(h)</i>	9	12.89	4.59	[3.21 : 6.56]	36
4	<i>g(t)s(h)</i>	8	31.01	3.47	[2.64 : 4.55]	28
10	<i>g(tb)s(h)</i>	9	32.68	4.17	[2.43 : 7.16]	57
2	<i>g(.)s(h)</i>	4	33.62	3.48	[2.65 : 4.57]	28
17	<i>g(tbk)s(.)</i>	7	37.29	3.65	[2.68 : 4.96]	31
6	<i>g(b)s(h)</i>	5	46.34	69.10	[23.34 : 204.61]	131
5	<i>g(b)s(.)</i>	3	85.21	4.33	[2.58 : 7.27]	54
13	<i>g(bh)s(.)</i>	5	86.59	10.93	[1.01 : 117.35]	532
9	<i>g(tb)s(.)</i>	7	93.96	3.81	[2.16 : 6.72]	60
11	<i>g(th)s(.)</i>	8	94.43	3.77	[1.92 : 7.38]	72
15	<i>g(tbh)s(.)</i>	9	95.33	6.77	[1.25 : 36.58]	261
3	<i>g(t)s(.)</i>	6	95.78	2.68	[2.10 : 3.42]	25
7	<i>g(h)s(.)</i>	4	96.91	3.85	[1.85 : 7.99]	80
1	<i>g(.)s(.)</i>	2	98.51	2.69	[2.10 : 3.43]	25
19 ^a	<i>g(tbkh)s(.)</i>		-	-	-	-

^a Convergence criteria were not met, so estimates, 95%CI and CV were not shown.

Table 3. Estimates of black bear density (individuals / 10km²) in Forillon National Park (Québec, Canada) in 2015 following comparison of SCR models with Bayesian approach. Models described in Table 2 are ranked using Bayes Factor where the greater value represents the most parsimonious model. Confidence intervals are shown with the 95% (95%CI; [lower : upper]) and the coefficient of variation (CV).

Model	Composition	Bayes Factor	Density	95% CI	CV(%)
1	$g(.)s(.)$	1.00	2.87	[2.41 : 3.45]	18
3	$g(.)s(S)$	<0.001	3.24	[2.62 : 4.06]	22
2	$g(S)s(.)$	<0.001	2.93	[2.43 : 3.54]	19
6	$g(bS)s(.)$	<0.001	3.83	[2.93 : 5.12]	29
8	$g(bS)s(S)$	<0.001	4.14	[3.07 : 5.85]	34
4	$g(S)s(S)$	<0.001	3.16	[2.60 : 3.87]	20
5	$g(b)s(.)$	<0.001	3.75	[2.88 : 4.98]	28
7	$g(b)s(S)$	<0.001	4.81	[3.35 : 7.01]	38

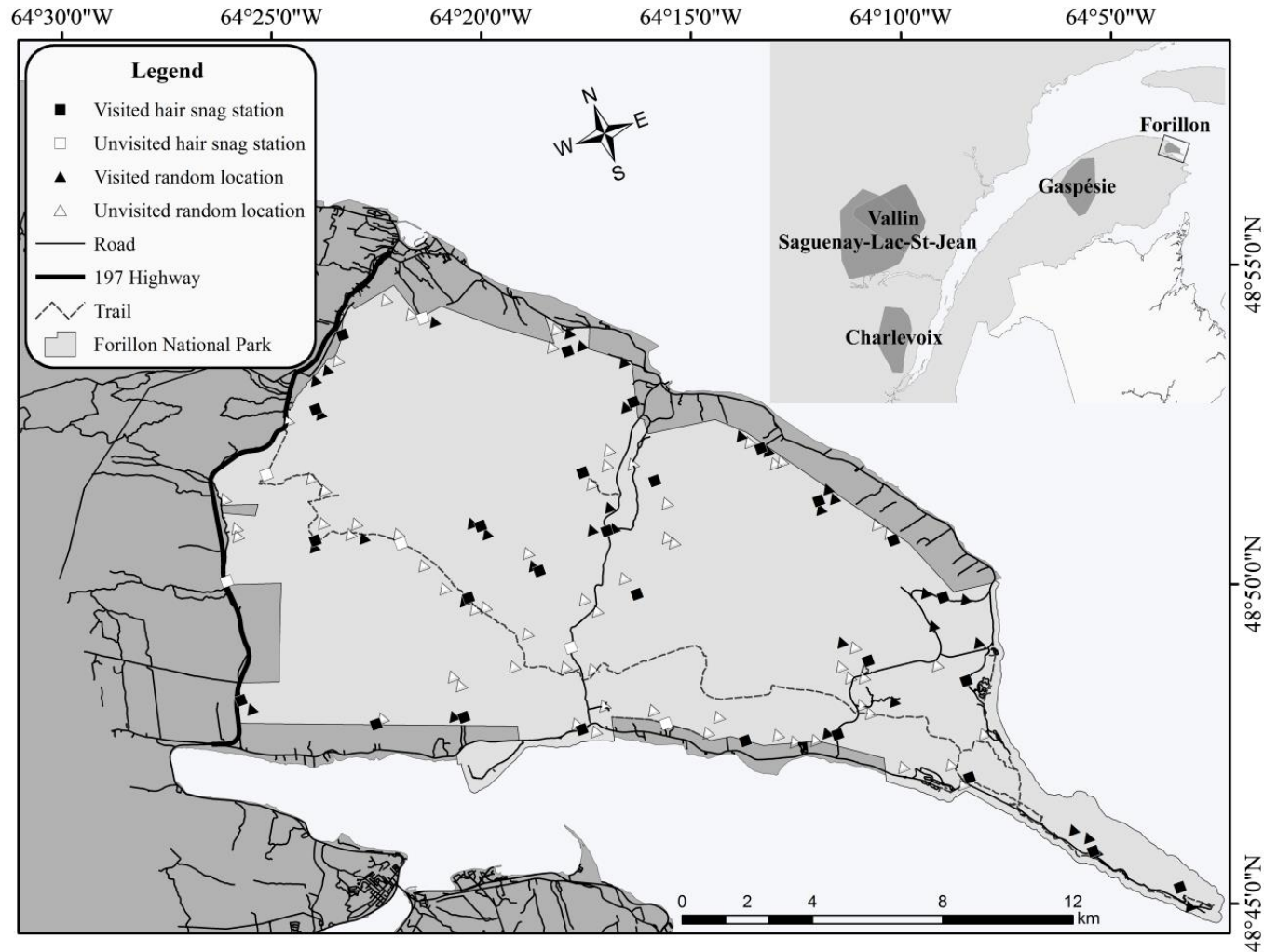


Figure 1. Delineation of Forillon National Park and of the study area, and distribution of hair-snag stations and random sites for camera traps in 2015 (Gaspésie Peninsula, Québec, Canada). Upper-right insert: location of the 5 populations used to set prior parameters for REM and SPA.

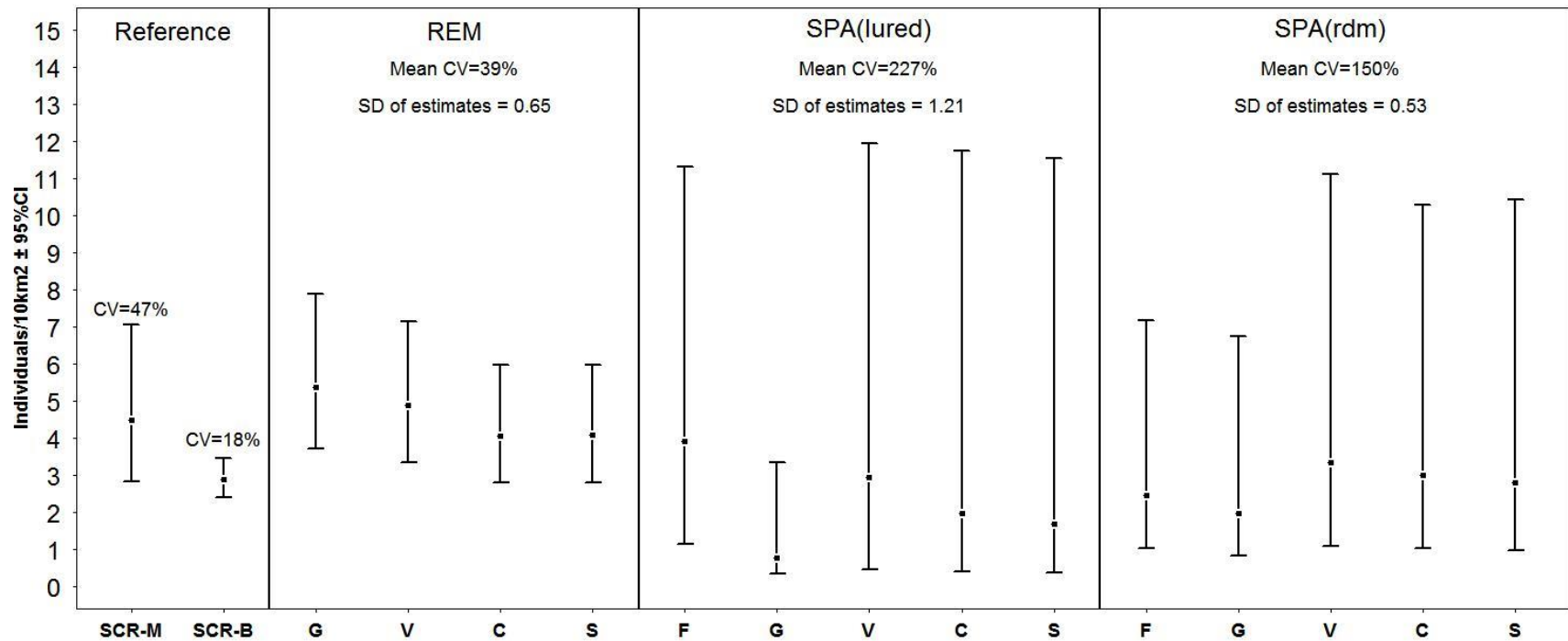


Figure 2. Comparison of the density estimates ($\pm 95\%$ CI) obtained from hair-snag stations (Reference) and camera traps models, using different methods and estimators. SCR-M = Spatial capture-recapture models rank using the package secr (likelihood) (mean, IC 95%), SCR-B= spatial capture-recapture model rank using the package SCRbayes (Bayesian). REM = Random encounter model (mean, IC 95%), SPA(lure) = Spatial presence-absence model using data from lured design (median, IC 95%), SPA(rdm)= Spatial presence-absence using data from random design (median IC 95%). X axis represents population origin use to calculate prior parameters needed for REM and SPA (F= Forillon, G=Gaspe, V=Vallin, C=Charlevoix, S=Saguenay). The coefficient of variation of each estimate is shown above estimates and 95%CI.

1

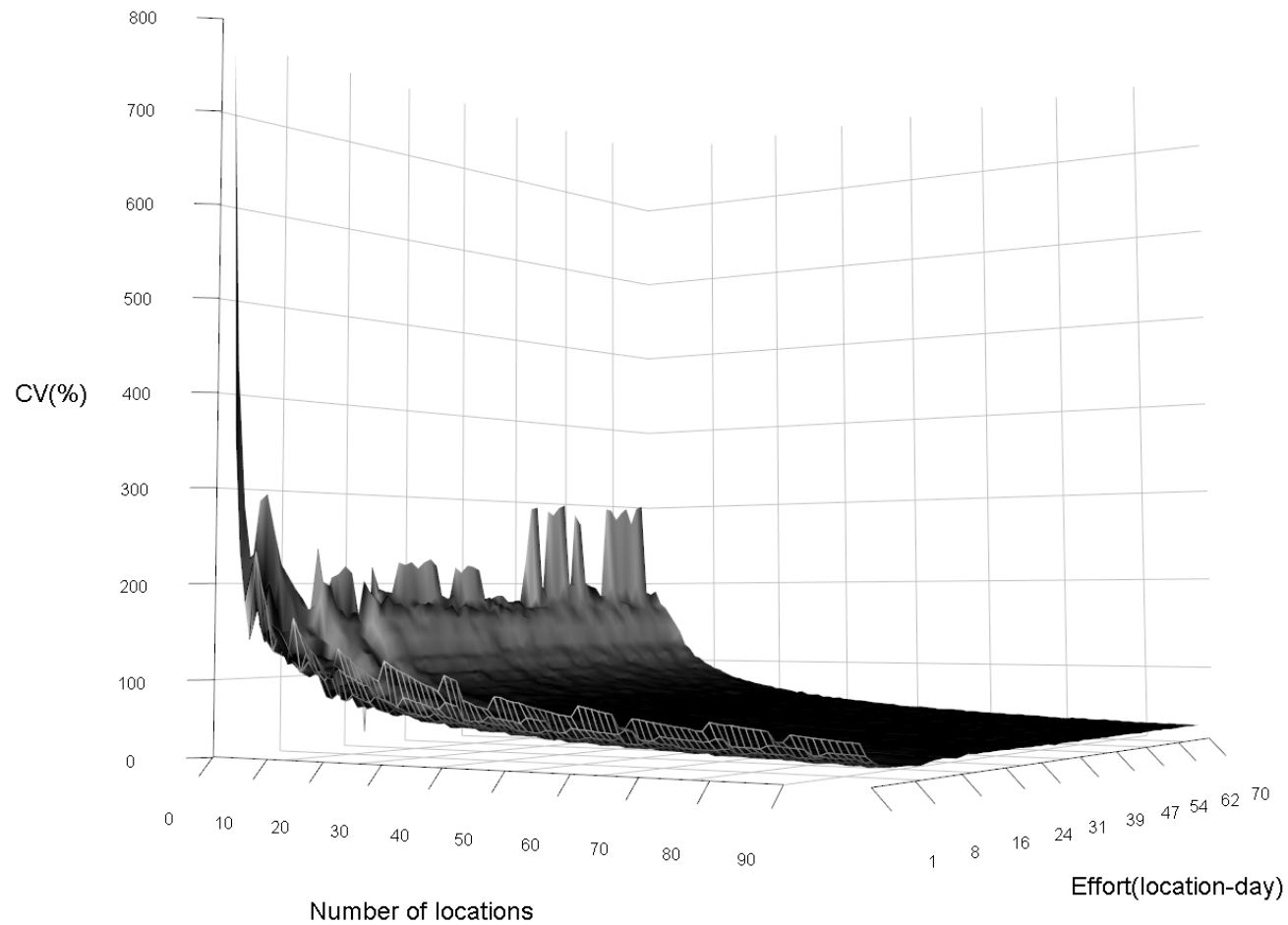


Figure 3. Coefficient of variation of trap rate in function of the number of locations and the total effort (location-day) by camera. Coefficient of variation for each combination of number of location and effort by location is the result of non-parametric bootstrapping and resampling following 10,000 iterations of camera location replacement.

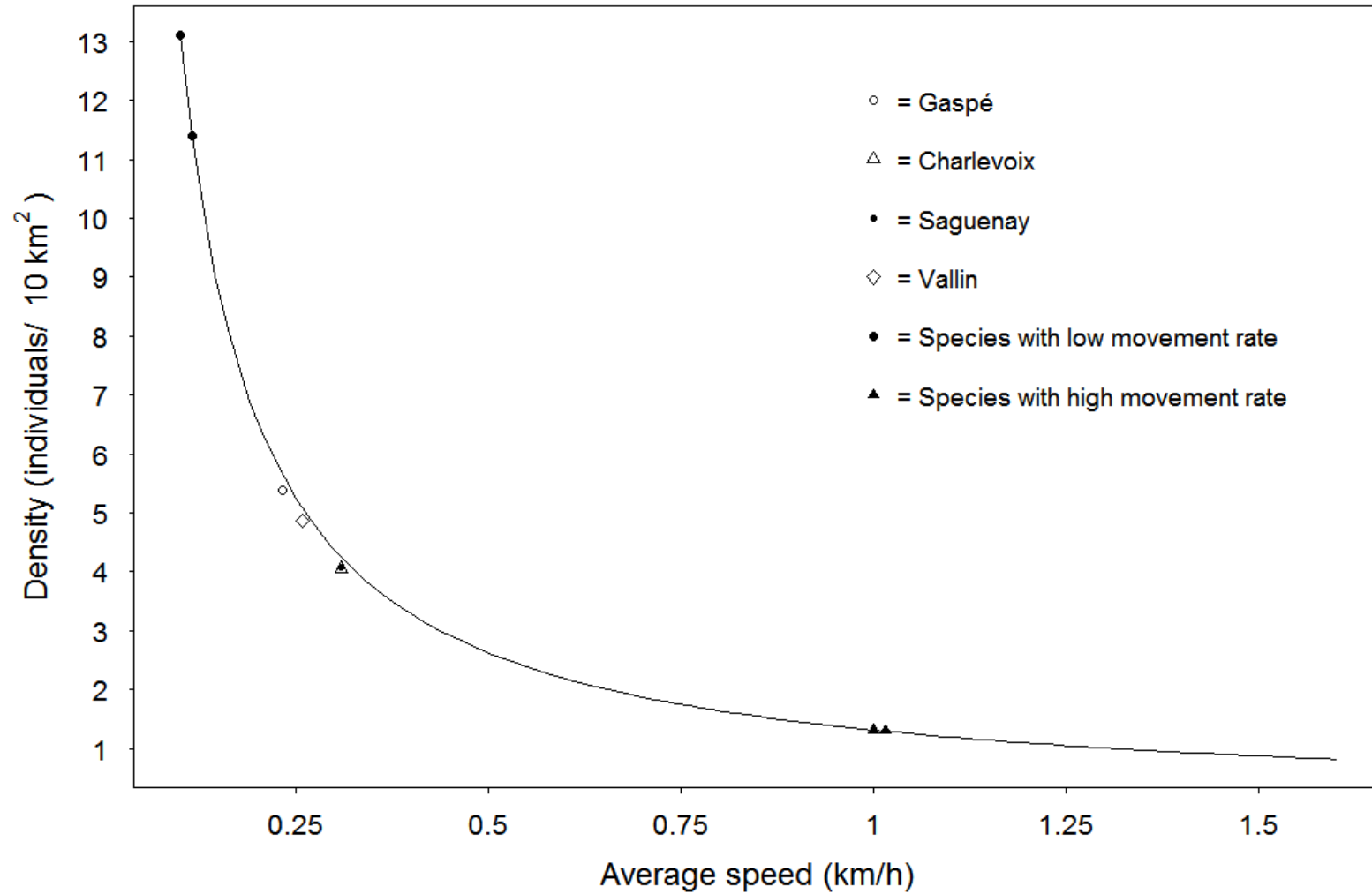


Figure 4. Variation of mean density estimate in response to variation in average speed (solid line). Points represent the different REM estimates of density for the black bear population of Forillon National Park in 2015. Black points represent the results of a variation of 0.015 km/h on density for a simulated species with an average speed of 0.1 km/h. Black triangles represent the results of a variation of 0.015 km/h on density for a simulated species with an average speed of 1 km/h.

Appendix S1. Candidate models used to estimate density with spatial capture-recapture using the maximum likelihood approach, where g_0 = detection probability when the home range center and hair-snag station coincide, and σ = spatial range over which the detection function is decreasing when distance to hair-snag station increases.

Model	Composition	g_0	Sigma	
1	$g(\cdot)s(\cdot)$	Constant	Constant	
2	$g(\cdot)s(h)$	Constant	Heterogenous individuals	between
3	$g(t)s(\cdot)$	Influenced by time	Constant	
4	$g(t)s(h)$	Influenced by time	Heterogenous individuals	between
5	$g(b)s(\cdot)$	Influenced by behavioral response to first capture	Constant	
6	$g(b)s(h)$	Influenced by behavioral response to first capture	Heterogenous individuals	between
7	$g(h)s(\cdot)$	Heterogenous between individuals	Constant	
8	$g(h)s(h)$	Heterogenous between individuals	Heterogenous individuals	between
9	$g(tb)s(\cdot)$	Influenced by time and by behavioral response to first capture	Constant	
10	$g(tb)s(h)$	Influenced by time and by behavioral response to first capture	Heterogenous individuals	between
11	$g(th)s(\cdot)$	Influenced by time and heterogenous between individuals	Constant	
12	$g(th)s(h)$	Influenced by time and heterogenous between individuals	Heterogenous individuals	between
13	$g(bh)s(\cdot)$	Influenced by behavioral response to first capture and heterogenous between individuals	Constant	
14	$g(bh)s(h)$	Influenced by a behavioral response to first capture and heterogenous between individuals	Heterogenous individuals	between
15	$g(tbh)s(\cdot)$	Influenced by time, by behavioral response to first capture and heterogenous between individuals	Constant	
16	$g(tbh)s(h)$	Influenced by time, by behavioral response to first capture and heterogenous between individuals	Heterogenous individuals	between

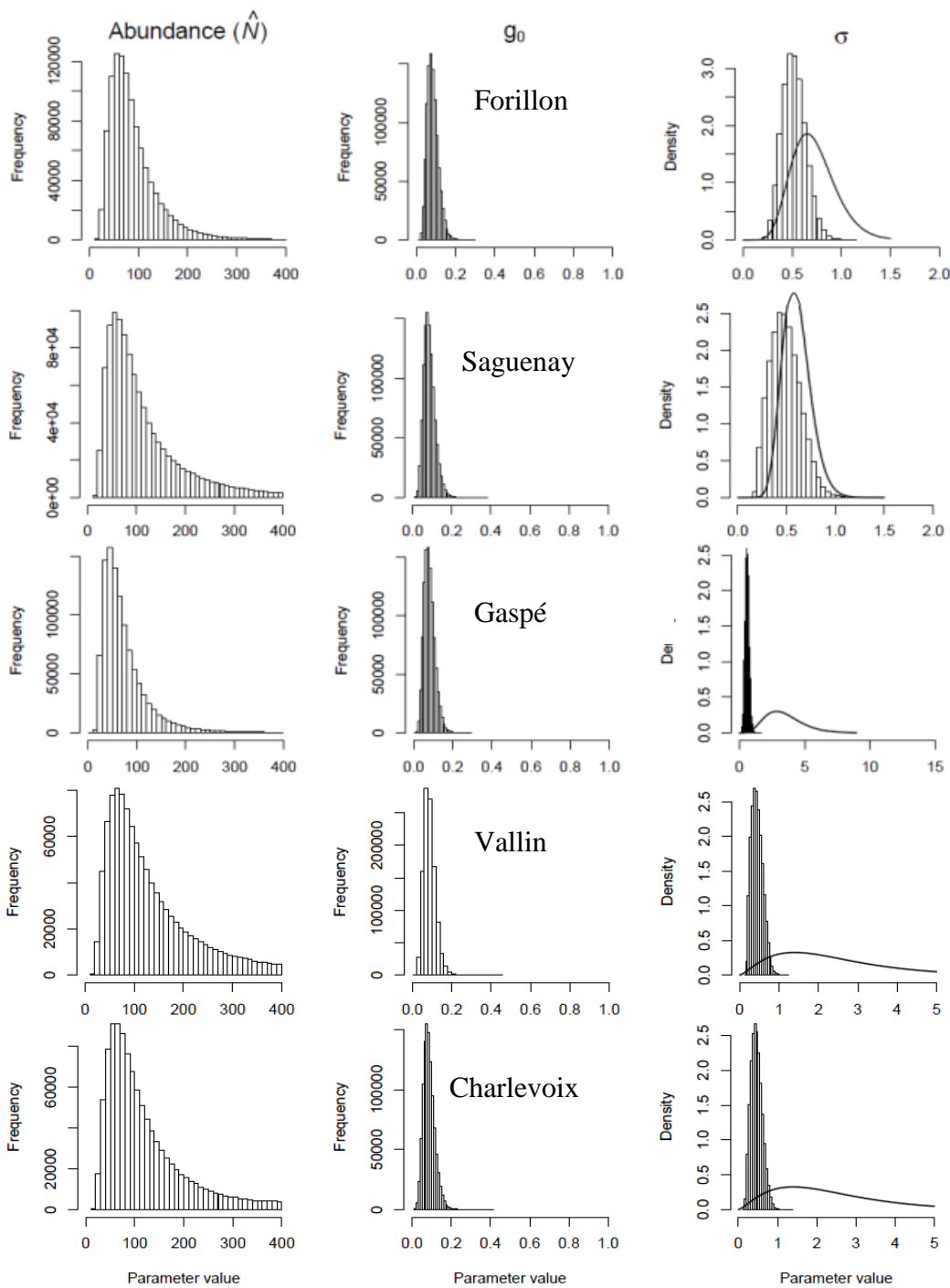
17	$g(tbk)s(.)$	Influenced by time and by site-specific behavioral response	Constant	
18	$g(tbk)s(h)$	Influenced by time and by site-specific behavioral response	Heterogenous individuals	between
19	$g(tbkh)s(.)$	Influenced by time, by site-specific behavioral response and heterogenous between individuals	Constant	
20	$g(tbkh)s(h)$	Influenced by time, by site-specific behavioral response and heterogenous between individuals	Heterogenous individuals	between

Appendix S2. Candidate models used to estimate density with spatial capture-recapture using the Bayesian approach, where g_0 = detection probability when the home range center and hair-snag station coincide, and σ = spatial range over which the detection function is decreasing when distance to hair-snag station increases.

Model	Composition	g_0	Sigma
1	$g(\cdot)s(\cdot)$	Constant	Constant
2	$g(S)s(\cdot)$	Influenced by sex	Constant
3	$g(\cdot)s(S)$	Constant	Influenced by sex
4	$g(S)s(S)$	Influenced by sex	Influenced by sex
5	$g(b)s(\cdot)$	Influenced by behavioral response to first capture	Constant
6	$g(bS)s(\cdot)$	Influenced by behavioral response to first capture and sex	Constant
7	$g(b)s(S)$	Influenced by behavioral response to first capture	Influenced by sex
8	$g(bS)s(S)$	Influenced by behavioral response to first capture and sex	Influenced by sex

Appendix S3. Gelman-Rubin convergence diagnostic \hat{R} for each parameter of SPA models with random and lured designs. Each column represents the convergence statistic of models for each prior population used. Convergence is assume to be meet when $\hat{R} < 1.1$.

Random design					
Parameters	Forillon	Gaspé	Saguenay	Charlevoix	Vallin
σ	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
$g0$	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Ψ	1.01	1.00	1.00	1.00	1.00
N	1.01	1.00	1.00	1.00	1.00
Lured design					
σ	1.00	1.02	1.00	1.01	1.03
$g0$	1.00	1.01	1.11	1.00	1.01
Ψ	1.00	1.07	1.00	1.00	1.02
N	1.00	1.07	1.00	1.00	1.02



Appendix S4. Posterior distribution of black bear abundance, \hat{N} , and the parameters of the half-normal detection function (g_0 ; detection probability and σ ; spatial-scale) using SPA method with random design on the black bear population of Forillon National Park, 2015 with prior parameter from five different populations. The solid overlaid on the posterior distributions for σ is the prior distribution used.

Appendix S5. Comparison of estimates of black bear density (individuals/10km²) in Forillon National Park (Québec, Canada) in 2015 following the SPA with random design and the SPA with random design subsampled reach the same effort as the lured design (1036 camera-day). Standard error (SE), confidence interval with the 95% (95% CI; [lower : upper]) and the coefficient of variation (CV) are shown.

Origin	Density	SE	95% CI	CV (%)
Forillon	2.45	1.59	[1.02 : 7.18]	126
Forillon Subsampled	2.39	3.05	[0.47 : 11.55]	232
Gaspe	1.97	1.53	[0.83 : 6.73]	150
Gaspe subsampled	7.05	4.12	[0.22 : 12.54]	87
Vallin	3.35	2.61	[1.08 : 11.11]	150
Vallin subsampled	2.84	3.5	[0.31 : 12.04]	207
Charlevoix	3	2.37	[1.02 : 10.28]	154
Charlevoix subsampled	7.91	3.64	[0.4 : 12.54]	77
Saguenay	2.8	2.38	[0.98 : 10.43]	169
Saguenay subsampled	7.77	3.86	[0.3 : 12.57]	79

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'estimation de l'abondance est un outil central dans le suivi de populations animales (O'Brien, 2011). Comme la plupart des populations ne peuvent pas être inventoriées par recensement, plusieurs méthodes ont été élaborées dans le but de prendre en considération cette probabilité de détection imparfaite. Dans ces cas, la capture-marquage-recapture (ci-après CMR) est une méthode souvent privilégiée bien qu'elle nécessite la reconnaissance individuelle qui elle doit être acquise par le biais de méthodes coûteuses et souvent invasives. L'utilisation de pièges photographique peut parfois être préconisée en CMR lorsque les espèces étudiées possèdent des traits morphologiques pouvant servir de marqueur individuel (p. ex. : des rayures; Athreya *et al.* 2013). Par contre, lorsque l'espèce étudiée ne possède pas de telles marques, peu d'options – à faible coût – étaient disponibles jusqu'à tout récemment. En effet, quelques méthodes ont récemment été développées à l'aide de pièges photographiques automatisés afin de permettre d'estimer la densité d'une population ne présentant pas de traits morphologiques distincts facilitant la différenciation individuelle. Le *random encounter model* (ci-après REM) et le *spatial presence-absence model* (ci-après SPA) sont deux de ces méthodes qui semblent très prometteuses, mais qui n'avaient jusqu'ici pas fait l'objet d'études comparant leur fiabilité avec des méthodes plus établies telles que le CMR traditionnel. De plus, ces deux méthodes se basent sur une connaissance *a priori* des paramètres de vitesse moyenne (dans le cas du REM) et de superficie du domaine vital (dans le cas du SPA), qui sont souvent inconnues pour la population animale à l'étude.

Le présent projet avait donc pour objectif de tester les méthodes REM et SPA à l'aide d'une étude empirique. Pour ce faire, nous avons estimé la densité de la population d'ours noir (*Ursus americanus*) du Parc national Forillon à l'aide d'une approche de CMR spatialement explicite s'appuyant sur le génotypage de poils et de deux estimateurs basés soit sur le maximum de vraisemblance ou sur une approche bayésienne. Nous avons parallèlement mis en place un dispositif de pièges photographiques leurrés et un autre aléatoire nous permettant d'estimer la densité d'ours avec les méthodes SPA et REM, puis nous avons évalué la robustesse des deux méthodes à l'utilisation de paramètres *a priori* provenant d'autres populations, en paramétrant les deux méthodes avec des données spatiales de taille des domaines vitaux et de vitesse moyenne provenant de cinq populations différentes d'ours noir au Québec.

Contribution appliquée du projet

La présente étude a permis d'estimer la population d'ours noir dans le parc Forillon à une abondance entre 59 et 84 individus (2,87 ours/10km², IC 95% variant de 2,41 à 3,45). L'estimé de densité obtenue par l'approche de maximisation de la vraisemblance (4,48 ours/10km², IC 95% variant de 2,84 à 7,05) est légèrement supérieur à celui obtenu par Dussault *et al.* (2014) dans le même domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune utilisant la même approche (3,09 ours/10km², IC 90% de 2,27 à 3,91). La population d'ours noir du parc Forillon semble assez stable depuis le dernier inventaire puisqu'elle était estimée entre 55 et 115 individus en 1998 (Leblanc & Huot 2000). Par contre, la méthode de référence utilisée dans notre étude, c'est-à-dire le CMR bayésien, a permis un gain considérable en précision.

Notre étude a aussi démontré que la méthode REM pourrait représenter une méthode alternative à celles basées sur un estimateur de CMR conventionnel, étant donné sa précision acceptable et sa robustesse à l'utilisation de paramètres de vitesse provenant d'autres populations. De plus, des analyses de sensibilité ont permis de mettre en évidence une augmentation de la précision de l'estimé avec une augmentation du nombre de sites échantillonnés, laissant entrevoir la possibilité d'un gain supplémentaire en précision si la méthode était répétée avec davantage de sites d'échantillonnage. L'utilisation de caméras photographiques automatisées couplées au REM pourrait permettre un suivi multi-espèces dans un même échantillonnage photographique. À titre d'exemple, plusieurs dizaines de clichés d'orignaux ont été récoltés lors de l'échantillonnage photographique aléatoire de la présente étude, ce qui permettrait d'évaluer la densité d'orignaux et d'ours noir simultanément dans le parc avec la même base de données photographiques.

L'analyse des coûts pour chaque méthode a démontré que celles utilisant des pièges photographiques automatisés ont été moins coûteuses que le CMR-génotypage. En effet, les frais liés à l'échantillonnage de la méthode de CMR-génotypage se sont élevés à 20 450\$ en matériel et analyses génétiques tandis que les échantillonnages par pièges photographiques automatisés ont coûté 16 800\$ en incluant l'achat des pièges photographiques automatisés, ce qui représente une économie de près de 4 000\$. De plus, comme les pièges photographiques automatisés peuvent être utilisés pour plus d'un échantillonnage, le coût en matériel par échantillonnage, une fois les pièges photographiques automatisés acquis, devient très faible. À titre d'exemple, nous avons calculé qu'après seulement cinq inventaires, l'utilisation de méthodes par piège photographique automatisé à la place du CMR par génotype des poils

permettrait une économie de plus de 65 000\$ pour les gestionnaires du parc Forillon. De plus, cet estimé ne tient pas compte du fait que les pièges photographiques peuvent être également utilisés pour plusieurs autres projets. Cet avantage financier pourrait permettre au parc d'évaluer plus fréquemment les populations animales et ainsi suivre plus précisément leur évolution démographique.

Contribution théorique du projet

Nos résultats démontrent une certaine robustesse des estimés de densité obtenus par les deux méthodes utilisant des pièges photographiques automatisés peu importe la provenance (donc les valeurs) des paramètres spatiaux de vitesse ou de taille des domaines vitaux utilisés. Par contre, certaines conditions doivent être respectées pour chacune de ces méthodes afin d'obtenir une estimation de densité robuste.

Pour le SPA, nous avons démontré que la robustesse de l'estimé de densité était principalement liée à l'augmentation de l'effort d'échantillonnage (jours-caméra) qui réduisait le poids des distributions de probabilité *a priori* des paramètres σ et $g0$ dans l'analyse. Donc, malgré une forte variation de la superficie moyenne des domaines vitaux entre les populations d'ours noir étudiées pour en tirer les valeurs *a priori*, les estimés de densité du SPA aléatoire sont demeurés stables.

Pour le REM, nous avons démontré que la robustesse des estimés était principalement liée à la faible variation de la vitesse moyenne entre les populations d'ours noir étudiées pour en tirer les valeurs *a priori*. Il s'avère donc important de vérifier si cette prémisse s'applique à l'espèce étudiée lorsque l'on veut utiliser le paramètre de vitesse provenant d'une autre population animale.

De plus, la vitesse moyenne de l'espèce ciblée utilisée pour paramétrer le REM peut avoir un grand impact sur le biais engendré par l'utilisation de paramètres issus d'une autre population. Utiliser une vitesse erronée aura davantage d'impact sur une espèce à faible capacité de déplacement étant donné la relation exponentielle négative entre la vitesse et la densité (Figure 2). Il est donc important de s'assurer d'utiliser un estimé de vitesse valide surtout lorsque l'espèce étudiée se déplace lentement, car un estimé de vitesse biaisé, même si ce biais est très faible, peut avoir un grand impact sur l'estimé de densité chez une espèce à faible taux de déplacement (voir Figure 4). Finalement, nous avons émis l'hypothèse que la densité obtenue par REM utilisant un paramètre de vitesse provenant de collier GPS pouvait être surestimée en raison de la sous-estimation de la distance réelle parcourue par le collier GPS. Dans ce cas, il serait pertinent d'étudier la possibilité d'intégrer un facteur de correction à la vitesse moyenne afin de réduire le biais occasionné par la sous-estimation de la distance parcourue lorsque cette donnée est obtenue par télémétrie.

Limites des méthodes d'estimation de densité utilisant des pièges photographiques

La présente étude a permis de mettre en lumière le fort potentiel de l'utilisation des pièges photographiques pour estimer la densité de populations animales. Nous avons par contre noté certaines limites ou interrogations quant à l'utilisation de ces méthodes. Pour les deux méthodes (SPA et REM), il semble que l'effort total soit le facteur contribuant le plus à l'obtention d'estimés précis. En effet, l'effort total octroyé pour le dispositif aléatoire (c.-à-d. 2234 jours-caméra) semblaient être l'effort minimal permettant d'avoir un coefficient de variation acceptable (~40%) pour le REM, mais était loin d'être suffisant pour le SPA.

Les barrières naturelles et anthropiques ceinturant l'aire d'étude nous permettaient de croire que la population d'ours étudiée était géographiquement fermée, une prémisse nécessaire à plusieurs estimateurs de densité par capture-recapture. L'atteinte de cette prémisse pourrait être un facteur limitant dans l'utilisation de la méthode REM dans des milieux davantage interconnectés ou non bordés par des barrières relativement imperméables. Toutefois, certaines études basées sur le REM et réalisées sur des populations géographiquement « ouvertes » ont obtenu des résultats concluants (p. ex. : Zéro et al. 2013; Anile et al. 2014).

Finalement, notre étude a permis de mettre en évidence le risque de biais associé à l'utilisation de la méthode REM pour des espèces à faible taux de déplacement. Certaines mesures comme l'installation de quelques colliers GPS sur des individus de la population étudiée devraient être mises de l'avant si le REM est utilisé dans une telle situation afin réduire au maximum le risque de biais dans le taux de mouvement utilisé pour le calcul de densité du REM.

Perspectives futures en estimation d'abondance

Pour conclure, il serait intéressant d'approfondir davantage notre compréhension des limites et des opportunités offertes par le REM à l'aide de simulations. En effet, cela pourrait permettre d'évaluer l'exactitude de cette méthode et sa capacité à détecter un changement de densité dans une population. De plus, il serait intéressant de déterminer une densité minimale de pièges photographiques automatisés et un effort d'échantillonnage minimal qui permettrait d'obtenir un estimé avec une précision acceptable. Il serait aussi pertinent d'approfondir davantage l'impact de la sous-estimation de la distance parcourue liée au collier GPS sur la

densité pour éventuellement développer un facteur de correction de la distance parcourue captée par les colliers GPS.

Nos travaux ont permis de démontrer que la méthode REM – et dans une moindre mesure le SPA – pourrait se substituer efficacement aux méthodes conventionnelles de CMR pour obtenir des estimés de densité fiables, précis et robustes à partir de pièges photographiques automatisés. De plus, contrairement à plusieurs méthodes d'inventaire (p. ex. : inventaire aérien, CMR par génotypage), on observe un amortissement des coûts lorsque les inventaires photographiques sont répétés dans le temps, représentant ainsi un autre avantage de leur utilisation. En conclusion, les nombreux avantages des estimateurs de densité utilisant des pièges photographiques automatisés (c.-à-d. réduction des coûts, méthode non invasive, capacité d'analyse multi-espèce, possibilité d'étudier des espèces cryptiques) en font un outil qui d'après nous, gagnerait à être davantage utilisé par les gestionnaires et les chercheurs pour suivre l'évolution de la taille des populations de diverses espèces animales. Les avantages à utiliser ces méthodes couplées à l'amélioration constante des pièges photographiques nous porte à croire que les méthodes conventionnelles de capture-marquage-recapture utilisées depuis déjà plusieurs décennies pourraient bientôt s'avérer dépassées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANILE, S., B. RAGNI, E. RANDI, F. MATTUCCI & F. ROVERO. 2014. Wildcat population density on the Etna volcano, Italy: a comparison of density estimation methods. *Journal of Zoology*. 293:252-261.
- ATHREYA, V., M. ODDEN, J.D. LINNELL, J. KRISHNASWAMY & U. KARANTH. 2013. Big cats in our backyards: persistence of large carnivores in a human dominated landscape in India. *PLoS One*. 8: e57872.
- BALESTRIERI, A., A. RUIZ-GONZÁLEZ, M. VERGARA, E. CAPELLI, P. TIROZZI, S. ALFINO, G. MINUTI, C. PRIGIONI & N. SAINO. 2016. Pine marten density in lowland riparian woods: A test of the Random Encounter Model based on genetic data. *Mammalian Biology*. 81:439-446.
- BOULANGER, J., G.C. WHITE, B.N. MCLELLAN, J. WOODS, M. PROCTOR & S. HIMMER. 2002. A meta-analysis of grizzly bear DNA mark-recapture projects in British Columbia, Canada. *Ursus*. 13:137-152.
- BUCKLAND, S.T., D.R. ANDERSON, K.P. BURNHAM, J.L. LAAKE, D.L. BORCHERS & L. THOMAS. 2001. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford University Press, New York. 448p.
- BURTON, A.C., E. NEILSON, D. MOREIRA, A. LADLE, R. STEENWEG, J.T. FISHER, E. BAYNE, S. BOUTIN & P. STEPHENS. 2015. Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*. 52:675-685.
- CARAVAGGI, A., M. ZACCARONI, F. RIGA, S.C. SCHAI-BRAUN, J.T.A. DICK, W.I. MONTGOMERY, N. REID, R. WILLIAMS, & A. CHAUVENET. 2016. An invasive-native mammalian species replacement process captured by camera trap survey random encounter models. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. 2:45-58.
- CHANDLER, R.B. & J.A. ROYLE. 2013. Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *The Annals of Applied Statistics*. 7:936-954.

- CUSACK, J.J., A. SWANSON, T. COULSON, C. PACKER, C. CARBONE, A.J. DICKMAN, M. KOSMALA, C. LINTOTT & J.M. ROWCLIFFE. 2015. Applying a random encounter model to estimate lion density from camera traps in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Wildlife Management*. 79:1014-1021.
- DUSSAULT, C., S. MASSÉ, J. MILETTE & S. LEFORT. 2014. Inventaire de l'ours noir dans la sapinière à bouleau jaune en Mauricie à l'été 2013 – Deuxième édition, Québec, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 30 p.
- EFFORD, M. G. 2016. secr: Spatially explicit capture-recapture models. R package version 2.10.3. <http://CRAN.R-project.org/package=secr>
- EFFORD, M.G. 2011. Estimation of population density by spatially explicit capture–recapture analysis of data from area searches. *Ecology*. 92:2202-2207.
- EFFORD, M.G., D.K. DAWSON, & D.L. BORCHERS. 2009. Population density estimated from locations of individuals on a passive detector array. *Ecology*. 90:2676–2682.
- FOSTER, R.J. & B.J. HARMSSEN. 2012. A critique of density estimation from camera-trap data. *The Journal of Wildlife Management*. 76:224-236.
- GARDNER, B., J.A. ROYLE, M.T. WEGAN, R.E. RAINBOLT & P.D. CURTIS. 2010. Estimating black bear density using DNA data from hair snares. *Journal of Wildlife Management*. 74:318-325.
- GARDNER, B.D., J.A. ROYLE & M.T. WEGAN. 2009. Hierarchical models for estimating density from DNA mark-recapture studies. *Ecology*. 90:1106-1115.
- GIBBS, P.G. 2000. Monitoring populations. Pages 213-252 *Dans* Research techniques in animal ecology. PEARL, M.C. (Ed). Columbia University press, New-York, U.S.A., 442p.
- GOPALASWAMY, A.M., J.A. ROYLE, J.E. HINES, P. SINGH, D. JATHANNA, N.S. KUMAR, K.U. KARANTH, & R. FRECKLETON. 2012. Program SPACECAP: software for estimating animal density using spatially explicit capture-recapture models. *Methods in Ecology and Evolution*. 3:1067-1072.

- GREENWOOD, J.J.D. & R.A. ROBINSON. 2011. General census methods. Pages 89-136
Dans Ecological census techniques. SUTHERLAND, W.J. (Ed). Cambridge
University press, New-York, U.S.A., 448p.
- HAMEL, S., S.T. KILLENGREEN, J.-A. HENDEN, N.E. EIDE, L. ROED-ERIKSEN, R.A.
IMS, N.G. YOCCOZ & R.B. O'HARA. 2013. Towards good practice guidance in
using camera-traps in ecology: Influence of sampling design on validity of
ecological inferences. *Methods in Ecology and Evolution*. 4:105-113.
- HUTCHINSON, J.M. & P.M. WASER. 2007. Use, misuse and extensions of "ideal gas"
models of animal encounter. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical
Society*. 82:335-359.
- IKNAYAN, K.J., M.W. TINGLEY, B.J. FURNAS & S.R. BEISSINGER. 2014. Detecting
diversity: emerging methods to estimate species diversity. *Trends in Ecology &
Evolution*. 29:97–106.
- KARANTH, K.U. 1995. Estimating tiger (*Panthera tigris*) populations from camera trap data
using capture–recapture models. *Biological Conservation*. 71:333–338.
- KARANTH, K.U., J.D. NICHOLS, N.S. KUMAR & J.E. HINES. 2006. Assessing tiger
population dynamics using photographic capture–recapture sampling. *Ecology*.
87:2925–2937.
- KELLY, M.J. 2008. Design, evaluate, refine: Camera trap studies for elusive species. *Animal
Conservation*. 11:182-184.
- KENDALL, K.C., J.B. STETZ, D.A. ROON, L.P. WAITS, J.B. BOULANGER & D.
PAETKAU. 2008. Grizzly bear density in Glacier National Park, Montana. *Journal
of Wildlife Management*. 72:1693–1705.
- KÉRY, M., B. GARDNER, T. STOECKLE, D. WEBER & J.A. ROYLE. 2010. Use of spatial
capture-recapture modeling and DNA data to estimate densities of elusive animals.
Conservation Biology. 25:356-364.
- KÉRY, M., J.A. ROYLE & H. SCHMID. 2005. Modeling avian abundance from replicated
counts using binomial mixture models. *Ecological Applications*. 15:1450–1461.
- KREBS, C.J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*.
Addison Wesley, Boston, Massachusetts, U.S.A., 695p.

- LE CAM, L. 1990. Maximum likelihood: an introduction. *International review/Revue internationale de Statistique*. 58:153-171.
- LEBLANC, N. & J. HUOT. 2000. Écologie de l'ours noir (*Ursus americanus*) au Parc national Forillon. Rapport final présenté au service de la conservation des écosystèmes de Parcs Canada. 115p.
- LONG, R.A., T.M. DONOVAN, P. MACKAY, W.J. ZIELINSKI & J.S. BUZAS. 2007. Comparing scat detection dogs, cameras, and hair snares for surveying carnivores. *Journal of Wildlife Management*. 71:2018-2025.
- LUIKART, G., N. RYMAN, D.A. TALLMON, M.K. SCHWARTZ & F.W. ALLENDORF. 2010. Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conservation Genetics*. 11:355-373.
- MACKENZIE, D.I., J.D. NICHOLS, J.A. ROYLE, K.H. POLLOCK, L. BAILEY & J.E. HINES. 2006. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic press, Burlington, 324p.
- MANZO, E., P. BARTOLOMMEI, J.M. ROWCLIFFE & R. COZZOLINO. 2011. Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping. *Acta Theriologica*. 57:165-172.
- MCCALLUM, J. 2013. Changing use of camera traps in mammalian field research: Habitats, taxa and study types. *Mammal Review*. 43:196-206.
- MOWAT, G. & D. PAETKAU. 2002. Estimating marten *Martes americana* population size using hair capture and genetic tagging. *Wildlife Biology*. 8:201-2097.
- NGOPRASERT, D., D.H. REED, R. STEINMETZ & G.A. GALE. 2012. Density estimation of asian bears using photographic capture–recapture sampling based on chest marks. *Ursus*. 23:117-133.
- NICHOLS, K.U. & J.D. KARANTH. 2002. Monitoring tigers and their prey: a manual for researchers, managers and conservationists in tropical Asia. Center for Wildlife Studies, Bangalore, Karnataka, India, 193p.

- NOSS, A.J., B. GARDNER, L. MAFFEI, E. CUÉLLAR, R. MONTAÑO, A. ROMEROMUÑOZ, R. SOLLMAN, A.F. O'CONNELL & R. ALTWEGG. 2012. Comparison of density estimation methods for mammal populations with camera traps in the Kaa-Iya del Gran Chaco landscape. *Animal Conservation*. 15:527-535.
- O'BRIEN, T. 2011. Abundance, density and relative abundance: A conceptual framework. Pages 71-96 *Dans* Camera traps in animal ecology: Methods and analyses. O'CONNELL, A.F., J.D. NICHOLS & K.U. KARANTH (Eds). Springer, New-York, U.S.A., 271p.
- OLIVEIRA-SANTOS, L.G.R., C.A. ZUCCO, P.C. ANTUNES & P.G. CRAWSHAW. 2010. Is it possible to individually identify mammals with no natural markings using camera-traps? A controlled case-study with lowland tapirs. *Mammalian Biology*. 75:375-378.
- PEARL, M. 2000. Research techniques in animal ecology. Columbia University press, New-York, 442p.
- R CORE TEAM. 2016. A language and environment for statistical computing. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RADEMAKER, M., E. MEIJAARD, G. SEMIADI, S. BLOKLAND, E.W. NEILSON & E.J. RODE-MARGONO. 2016. First Ecological Study of the Bawean Warty Pig (*Sus blouchi*), One of the Rarest Pigs on Earth. *PLoS One*. 11: e0151732.
- RAMSEY, D.S.L., P.A. CALEY, & A. ROBLEY. 2015. Estimating population density from presence-absence data using a spatially explicit model. *Journal of Wildlife Management*. 79:491-499.
- ROMAIN-BONDI, K.A., R.B. WIELGUS, L. WAITS, W.F. KASWORM, M. AUSTIN, & W. WAKKINEN. 2004. Density and population size estimates for North Cascade grizzly bears using DNA hair-sampling techniques. *Biological Conservation*. 11:417-428.
- ROVERO, F., & A.R. MARSHALL. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*. 46:1011-1017.
- ROWCLIFFE, J.M., C. CARBONE, P.A. JANSEN, R. KAYS & B. KRANSTAUBER. 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: An adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution*. 2:464-476.

- ROWCLIFFE, J.M., J. FIELD, S.T. TURVEY & C. CARBONE. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*. 45:1228-1236.
- ROYLE, J.A., J.D. NICHOLS, K.U. KARANTH, & A.M. GOPALASWAMY. 2009. A Hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology*. 46:118-126.
- ROYLE, J.A., R.B. CHANDLER, R. SOLLMANN & B. GARDNER. 2014. Spatial capture recapture. Academic press, Amsterdam, The Netherlands, 577p.
- SCHWARZ, C.J. & G.A.F. SEBER. 1999. Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science*. 14:427-456.
- SOLLMANN, R., A. MOHAMED, H. SAMEJIMA & A. WILTING. 2013. Risky business or simple solution – relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*. 159:405-412.
- SUTHERLAND, W.J. 2006. Ecological census techniques. Cambridge University press, New-York, U.S.A., 448p.
- THOMPSON, W.L., G.C. WHITE & C. GOWAN. 1998. Monitoring vertebrate populations. Academic Press, San Diego, California, U.S.A., 323p.
- VALIÈRE N., L. FUMAGALLI, L. GIELLY, C. MIQUEL, B. LEQUETTE, M.L. POULLE & P. TABERLET. 2003. Long-distance wolf recolonization of France and Switzerland inferred from non-invasive genetic sampling over a period of 10 years. *Animal Conservation*. 6:83-92.
- VALIERE, N., & P. TABERLET. 2000. Urine collected in the field as a source of DNA for species and individual identification. *Molecular Ecology*. 9:2150-2152.
- WENGER, S.J. & M.C. FREEMAN. 2008. Estimating species occurrence, abundance, and detection probability using zero-inflated distributions. *Ecology*. 89:2953–2959.
- ZERO, V.H., S.R. SUNDARESAN, T.G. O'BRIEN & M.F. KINNAIRD. 2013. Monitoring an endangered savannah ungulate, grevy's zebra *equus grevyi*: Choosing a method for estimating population densities. *Oryx*. 47:410-419.

