







Université du Québec  
à Rimouski

# **Optimisation d'une méthode d'estimation de densité faunique par caméras automatisées**

Mémoire présenté

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

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

PAR

© LÉA GAGNON-LABROSSE

**Juillet 2022**



**Composition du jury :**

**Dominique Berteaux, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

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

**Frédéric Lesmerises, codirecteur de recherche, Ministère des Forêts, de la Faune et  
des Parcs**

**Christian Dussault, codirecteur de recherche, Ministère des Forêts, de la Faune et des  
Parcs**

Dépôt initial le 23 mars 2022

Dépôt final le 18 juillet 2022



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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





## REMERCIEMENTS

Je souhaite tout d'abord remercier Martin-Hugues et Frédéric Lesmerises pour leurs conseils, leur encadrement et leurs encouragements. Je suis pleine de gratitude d'avoir pu profiter de votre expertise durant ces dernières années et je vous serai éternellement reconnaissante pour votre support.

Merci à Alexandra, ma merveilleuse coloc, avec qui le travail à la maison en ces temps de pandémie était aussi plaisant qu'il pouvait l'être. Merci d'avoir embelli ma vie durant cette année à distance. Merci à Étienne pour le bracelet « persévérance » du Tim Hortons et pour ton support et ta présence à mes côtés.

Merci à tous les gestionnaires des territoires à l'étude : Dan Gagnon de la Réserve Faunique de Matane, Éric Gosselin de la Pourvoirie de la Seigneurie du Lac Métis, Michel Fournier de la Réserve Faunique de Rimouski, Peter Camden de la ZEC Bas-St-Laurent, Simon Lemay de la Pourvoirie Le Chasseur et Maxime Gendron de la Réserve Faunique Duchénier. Merci de votre temps, de votre intérêt pour le projet et surtout pour toutes les ressources disponibles.

Merci à toutes les personnes qui ont participé à la partie terrain du projet – Peter, Claude, Dave, Philippe, Alexis, Tristan, Frédéric, Martin, François-Nicolas, Laurent, Simon, Dan, Bobby, Jocelyn, J-F, Jérémie, Félix-Antoine, Martin, Michel, Rémi, Gilles et Sylvain.

Merci à Arianne de m'avoir accompagnée sur le terrain durant les deux étés d'échantillonnage. Merci pour ton temps, ta motivation et ton esprit logistique. Merci d'être passée à travers des rideaux de pluie, des nuées de moustiques, des déjeuners spaghettis et des longues, laborieuses, mais efficaces et plaisantes journées de terrain avec moi.

Merci à mes amis et collègues de labo, principalement J-F pour les excursions-café pré-COVID quotidienne, Fabi pour les pieds chauds et les mini cours de stats, Rebecca pour les excursions pré-COVID hebdomadaire, et Catherine pour l'amitié qui s'est créée entre nous. Je vous aime d'amour et c'est avec nostalgie que j'écris ce paragraphe en me rappelant du quotidien lorsque nous travaillions tous dans ce petit bureau où la lumière était rarement allumée. Merci à Kimberly et Jessica pour la révision linguistique de l'anglais et les conseils au long de ma maîtrise.

J'aimerais remercier les subventionnaires pour leur soutien financier au projet : le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, la SÉPAQ, la Réserve Faunique de Matane, la Pourvoirie de la Seigneurie du Lac Métis, la Réserve Faunique de Rimouski, la ZEC Bas-St-Laurent, la Pourvoirie Le Chasseur, la Réserve Faunique Duchénier, ainsi que le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. Sans votre support, ce projet n'aurait pas pu avoir lieu.

Finalement, je tiens à remercier Dominique Berteaux et Christian Dussault respectivement président du jury et membre externe du jury, pour leurs précieux conseils et commentaires.



## RÉSUMÉ

Les caméras automatisées gagnent en popularité depuis les années 70 en gestion de la faune. Elles sont d'ailleurs de plus en plus utilisées dans l'estimation de la densité faunique. Cet outil reste toutefois imparfait et les estimations qui en découlent ne sont pas nécessairement exactes et précises. Dans cette étude, nous avons comme objectif de (1) comparer des estimés de densité faunique obtenus à l'aide d'une méthode utilisant les caméras automatisées à ceux obtenus par l'inventaire aérien, une méthode plus traditionnelle, et d'identifier les sources de biais potentielles et certaines pistes d'amélioration de chacune des méthodes, et ensuite de (2) tester l'effet de différents facteurs (p. ex. modèles de caméras, hauteur d'installation, distance du passage) sur le taux de détection des caméras. Pour atteindre notre premier objectif, nous avons comparé les estimés de densités d'orignaux (*Alces alces americana*) et leur précision dans six territoires structurés situés au Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada) ; les estimés ont été obtenus à l'aide de la méthode du *Random Encounter Model* (REM) applicable aux caméras automatisées ainsi qu'à l'aide d'inventaires aériens réalisés par la méthode de Courtois et Crépeau (1998). Les estimés de densités n'étaient pas significativement corrélés. En revanche, ils n'étaient pas statistiquement différents dans quatre des six territoires structurés. De plus, l'inventaire par caméras offrait des estimés de densités plus précis que l'inventaire aérien. Ces résultats suggèrent que l'inventaire par caméra appuyé par la méthode REM pourrait s'avérer une alternative intéressante aux inventaires aériens traditionnels pour estimer les densités d'orignaux. Toutefois, les sources de biais différaient entre les méthodes. Améliorer la qualité des estimés nécessiterait d'une part une meilleure estimation du coefficient de détectabilité et l'utilisation d'un estimateur pour lequel les prémisses d'applications sont plus faciles à respecter pour l'inventaire aérien, et d'autre part une meilleure estimation des taux de mouvement des individus composant la population d'intérêt ainsi qu'une quantification du biais associé à la détectabilité des caméras (c.-à-d. leur capacité à détecter la faune) pour l'inventaire utilisant le REM. Pour atteindre notre second objectif, nous avons testé différents modèles de caméras dans un environnement contrôlé puis dans un habitat naturel. Nous avons mis en évidence une variation du taux de détection selon le modèle de caméra, la distance de passage et la hauteur d'installation. Nous avons aussi observé une forte variation intra-modèle du taux de détection pour certains modèles. Ces résultats indiquent que les caméras automatisées s'avèrent un outil prometteur en gestion de la faune, bien que certaines améliorations restent à faire avant de généraliser l'utilisation cette nouvelle approche.

*Mots clés* : *Alces alces americana*, Biais de détection, Gestion de la faune, Inventaire faunique, Niveau de population, Taux de détection, Taux de piégeage.



## ABSTRACT

Automated camera traps have been gaining popularity in wildlife management since the 1970s. They are now increasingly used to estimate wildlife density. However, this tool remains imperfect, and the resulting estimates are not necessarily accurate or precise. In this study, our objectives were to (1) compare wildlife density estimates obtained from a method using automated cameras to those obtained from aerial surveys, a more traditional approach, and to identify potential sources of bias and certain avenues for improvement for each of the two methods, and then to (2) evaluate the effect of various factors (e.g. automated camera trap models, height of installation, distance of passage) on camera trap detection rate. To achieve our first objective, we compared moose (*Alces alces americana*) density estimates and their accuracy across 6 territories located in the Bas-Saint-Laurent region (Québec, Canada); the estimates were obtained by applying the *Random Encounter Model* (REM) to automated camera data and by applying the Courtois and Crépeau (1998) method to aerial surveys. Density estimates were not significantly correlated between the two methods but were not statistically different for 4 of the 6 territories we sampled. Moreover, the camera survey provided more accurate density estimates than the aerial survey. These results suggest that the REM method applied to camera-trap surveys may be a more favourable alternative to traditional aerial surveys for estimating moose densities. However, the sources of bias differed between the two methods. Improving the quality of the estimates from aerial surveys would require a better estimation of the detectability coefficient and the use of an estimator for which the application assumptions are easier to respect. On the other hand, a better estimation of the movement rates of the individuals and a quantification of the bias associated with the detectability of the cameras (i.e. their capacity to detect wildlife) are needed to improve density estimates based on the REM estimator. To achieve our second objective, we tested different camera models in a controlled environment as well as in a natural habitat. We showed a variation in the detection rate depending on the camera model, the distance of passage and the installation height. We also observed a strong intra-model variation in detection rate for some models. These results indicate that automated cameras are a promising tool for wildlife management, but that some improvement is needed before generalizing the use of this novel approach.

*Keywords:* Trapping rate, Detection rate, Remote sensing, Detection bias, *Alces alces americana*, Wildlife monitoring, Population level, Survey.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ .....	x
ABSTRACT.....	xii
TABLE DES MATIÈRES .....	xiii
LISTE DES TABLEAUX .....	1
LISTE DES FIGURES .....	2
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	3
CHAPITRE 1 UTILISER DES CAMÉRAS AUTOMATISÉES ET LE <i>REM</i> POUR ESTIMER DES DENSITÉS D'ORIGNAUX : UNE BONNE ALTERNATIVE AUX INVENTAIRES AÉRIENS ? .....	19
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE .....	19
1.2 COULD THE CAMERA-TRAP RANDOM ENCOUNTER MODEL BE A RELIABLE ALTERNATIVE TO AERIAL SURVEYS TO ESTIMATE MOOSE DENSITIES? .....	21
CHAPITRE 2 LES CAMÉRAS AUTOMATISÉES POUR ÉTUDIER LA FAUNE : EST-CE QUE LE CHOIX DE MODÈLE EST IMPORTANT ET INFLUENCE-T-IL LA PROBABILITÉ DE DÉTECTION ?.....	56
2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE.....	56
2.2 CAMERA TRAPS IN WILDLIFE STUDIES: DOES THE CHOICE OF CAMERA MODELS MATTER AND COULD IT AFFECT DETECTION PROBABILITY? .....	57
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	79
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	89





## LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.1** Moose density estimates in our 6 sampled territories using the REM (automated cameras) and aerial surveys; lower and upper bounds of the 95% confidence intervals (95%CI) are shown, as well as the relative 95%CI size to allow comparison between methods and territories. Estimates from each method significantly differ in territories shown in bold. ....34
- Table 2.1** Percentage  $\pm$  SD of successful detections by automated cameras for each combination of camera model, passage distance and height of the camera in a controlled (A) and a natural (B) setting. Controlled experiments were done with domestic goats while deer, moose and bears were captured cameras in natural environment. ....68
- Table 2.2** List of candidate models used to model the success rate of the camera models in a controlled (A) and natural (B) setting with their number of parameters (k) and their  $\Delta$ AICc. Mixed and non-mixed logistic regressions were used in A and B respectively. ....69
- Table 2.3** Coefficient and 95% confidence interval (95%CI) [lower : higher] of the model explaining the success rate with the lower  $\Delta$ AICc in the controlled (A) and natural (B) setting. The coefficient is considered significant when the confidence interval does not overlap 0 (shown in bold). Note that the speed in A is marginally significant. ....70

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.1</b> Location of the six study areas where aerial and camera-trap surveys were conducted in the Bas-Saint-Laurent region (eastern Quebec, Canada). .....	26
<b>Figure 1.2</b> Comparison of the moose density estimates ( $\pm 95\%CI$ ) obtained from camera-trap surveys and aerial surveys for each of the six territories. The hard line represents a 1 : 1 slope and the dashed line represents the linear regression between the estimations from each method. ....	36
<b>Figure 2.1</b> Schematic representation of the wooden structure supporting the 5 replicates of the 7 camera models fixed at 3 different heights above ground level used for both experiments, in the controlled and natural areas, assessing the mean detection rate and its variance. ....	64
<b>Figure 2.2</b> Detection probability predicted by the most parsimonious model with varying speed of passage at each combination of distance of passage (in rows) and installation height (in columns) from the controlled experiment done with goats. ....	66
<b>Figure 2.3</b> Detection probability according to installation height of each camera-trap model (5 replicates) in natural settings, for moose, deer and bear (events = 14). ....	71

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'estimation de l'abondance d'une population animale est un élément central en gestion et en conservation de la faune (Mace et al. 2008, Veloz et al. 2015). Il est important que des outils d'estimation d'abondance faunique justes et abordables soient disponibles aux gestionnaires responsables du suivi des populations animales. Les méthodes traditionnelles, comme l'inventaire aérien et l'estimation par capture-marquage-recapture (CMR), ne sont pas toujours adéquates puisqu'elles ne sont pas applicables aux espèces difficiles à observer ou à capturer (Mills 2009). Par exemple, des espèces qui évitent la présence humaine ou les pièges, les espèces nocturnes, de petite taille, vivant en tanière ou cryptiques peuvent rendre l'estimation d'abondance de la population difficile (Dice 1938, Boonstra et al. 1992, Buckland et al. 2005). De plus, pour avoir des estimés justes et précis, des périodes de piégeage intensif ou une couverture importante de l'aire survolée sont nécessaires pour plusieurs espèces, ce qui rend les méthodes traditionnelles exigeantes en termes de temps et/ou de ressources, et parfois même invasives (Thompson 2013). Afin de contourner ces contraintes logistiques et financières, certains préconisent le décompte d'indices indirects d'abondance ou de présence, comme les fèces, pour estimer indirectement la taille de la population (Guschanski et al. 2009). Dans les dernières décennies, les écologistes et gestionnaires de la faune ont pu profiter d'une hausse considérable de l'utilisation de la technologie dans les méthodes de suivi des populations (Stephenson 2019). Les nombreux avantages de ces nouvelles technologies, tels que la récolte de données à distance, les coûts amoindris et la possibilité d'étudier plusieurs espèces simultanément, les rendent d'autant plus attrayantes. C'est ainsi qu'on a vu les caméras automatisées gagner en popularité en contexte de la recherche et de la gestion de la faune terrestre (Royle et al. 2013).

## 1. LES CAMÉRAS AUTOMATISÉES DANS L'ÉTUDE DES POPULATION ANIMALES

Avant les années '90, les caméras automatisées étaient principalement utilisées pour déterminer la présence de certaines espèces ou pour observer la faune (Royle et al. 2013). Au début des années '90, elles sont pour la première fois utilisées pour étudier le comportement animal sans risquer de le modifier par la présence humaine (Griffiths et Shaik 1993). Griffiths (1993) a été le premier à proposer l'utilisation des caméras comme outils d'inventaire d'espèces difficiles d'observation. Karanth (1995) est en revanche le pionnier dans l'utilisation des pièges photographiques afin d'estimer la taille d'une population en appliquant la méthode capture-recapture aux données photographiques de tigres (*Panthera tigris*).

Les caméras automatisées permettent la récolte d'un grand nombre de données sur de grands territoires pour de longues périodes et à des coûts relativement faibles (Rowcliffe et al. 2008, Sollman et al. 2013b, Zero et al. 2013, Steenweg et al. 2017). Leur caractère non invasif (Griffiths et Shaik 1993, Griffiths 1993, Rowcliffe et al. 2008, Gilbert et al. 2020), ainsi que leur potentiel pour récolter des données tant de jour que de nuit (Rovero et al. 2013, Trolliet et al. 2014) font d'elles un outil de choix en écologie. L'utilisation de caméras automatisées peut être appropriée lorsque le terrain est accidenté ou si l'espèce étudiée est cryptique (O'Brien et al. 2003, Silveira et al. 2003). De surcroît, le développement technologique des caméras automatisées au cours des dernières années a permis de rendre abordables des caméras de qualité dont le délai entre chaque photo est court, la zone de détection est grande, le nombre de photos prises est grand, la sensibilité élevée, l'autonomie de batterie longue et la résolution d'image élevée (Rovero et al. 2013, Trolliet et al. 2014). C'est donc en raison de leurs nombreux avantages que les caméras automatisées connaissent depuis les années '90 un essor considérable dans l'étude des populations animales (O'Connell et al. 2010, McCallum 2013).

Tel qu'expliqué dans l'article de Welbourne et al. (2016), les caméras automatisées modernes sont munies d'un détecteur infrarouge dit passif. C'est un système de capteurs qui perçoivent les rayons infrarouges émis par les surfaces des objets présents dans la zone de

détection des caméras. Ces capteurs possèdent deux composantes principales : une lentille Fresnel et un capteur pyroélectrique composé d'une paire d'éléments pyroélectriques et d'un filtre infrarouge. La lentille Fresnel concentre les radiations vers le capteur pyroélectrique, où le filtre laisse passer seulement les longueurs d'onde voulues vers les éléments. Généralement, ces filtres laissent passer les ondes entre 8 et 14  $\mu\text{m}$  puisque cet intervalle correspond aux longueurs d'onde peu ou pas absorbées par les molécules de l'air ambiant (Welbourne et al. 2016). Ainsi, les ondes thermiques provenant des surfaces de la zone de détection traversent l'air ambiant, sont focalisés par les lentilles Fresnel vers les capteurs où les éléments pyroélectriques en paire changent de température selon les longueurs d'onde reçues. Lorsque les éléments d'une paire sont de températures différentes l'un de l'autre, ils génèrent un courant électrique d'intensité variable selon l'amplitude de la différence de température entre l'un et l'autre, et c'est lorsque ce courant électrique atteint un certain seuil, souvent ajustable dans les réglages du dispositif, que la caméra est déclenchée. Les différences d'efficacité entre différents modèles de caméra proviennent principalement de la qualité des lentilles Fresnel et des capteurs pyroélectriques dont elles sont dotées (Welbourne et al. 2016).

## **2. ESTIMATION DE DENSITÉ FAUNIQUE PAR CAMÉRAS AUTOMATISÉES**

### **2.1 Méthodes nécessitant la reconnaissance individuelle**

Depuis Karanth (1995), plusieurs ont développé des méthodes d'estimation de densité par caméra automatisées, les premières nécessitant la reconnaissance et l'identification des individus des espèces ciblées (Arnason et al. 1991, Carbone et al. 2001, Moeller et al. 2018). La méthode de capture-recapture à l'aide de pièges photographiques, tout comme la méthode traditionnelle, nécessite généralement la reconnaissance individuelle des individus « capturés » (ici par un piège photographique) (Karanth 1995). Pour pouvoir estimer directement une densité de population, la méthode de capture-recapture nécessite aussi la connaissance de la superficie de l'aire d'étude. Cette aire n'est généralement pas connue puisqu'il est rare que des barrières physiques maintiennent la population étudiée dans une

aire fermée en empêchant toute forme d'émigration et d'immigration. La superficie de l'aire d'étude est donc incertaine (Borchers et Efford 2008, O'Brien et Kinnaird 2011) et doit être estimée après l'échantillonnage. La densité doit donc être estimée *ad hoc* (Karanth et Nichols 1998, Wilson et Anderson 1985, Parmenter et al. 2003) à l'aide de ces limites d'aire d'étude généralement incertaines ou arbitraires, faisant en sorte que les densités estimées sont généralement influencés par ces limites et dépendent donc de la superficie choisie (Rich et al., 2014). Enfin, cette méthode ne prend pas en compte la variation de probabilité de détection inter-individuelle selon la distance entre le centre d'activité d'un individu et le piège photographique (Efford et al. 2004, Royle et al. 2009). Ainsi, un individu dont le centre d'activité est situé plus près d'un piège photographique aura généralement une probabilité de détection plus élevée qu'un individu dont le centre d'activité est plus éloigné. La probabilité de détection se définit par la probabilité qu'un individu soit détecté et photographié par un piège photographique s'il est présent sur l'aire d'étude au cours de la période d'échantillonnage (O'Brien 2011). Enfin, la nécessité d'une population géographiquement et démographiquement fermée est, comme pour la plupart des méthodes d'estimation de densité faunique, une des principales prémisses pouvant limiter l'application de cette méthode (Seber 1986, Kendall 1999).

La méthode de marquage – réobservation (*lib. mark-resight*; Arnason et al. 1991, McClintock et al. 2009) peut aussi être utilisée à l'aide de caméras automatisées. L'avantage de cette approche par rapport à la méthode de capture-recapture est qu'elle ne nécessite la reconnaissance individuelle que pour une portion de la population étudiée. L'estimation de l'abondance se fait alors à partir des proportions de photographies d'individus marqués et reconnaissables, d'individus non marqués et d'individus marqués mais non reconnaissables (McClintock et al. 2009). Toutefois, les limites de cette méthode sont semblables à celles de la méthode de capture-recapture, à savoir que la composante spatiale n'est pas concrètement considérée, ne permettant pas d'estimer une densité sans apposer des frontières incertaines ou arbitraires à l'aire d'étude et offrant des résultats qui ne prennent pas compte la variabilité de probabilité de détection inter-individuelle selon la distance entre les centres d'activité et les pièges photographiques.

Pour pallier ces limites, des variations de ces deux modèles ont été développées au cours des deux dernières décennies, résultant en des modèles de capture-recapture spatialement explicites (Borchers et Efford 2008, Efford et al. 2009, Royle et al. 2009, Gardner et al. 2010) et de marquage-réobservation spatialement explicites (Chandler et Royle 2013, Sollmann et al. 2013a, Sollmann et al. 2013b) qui modélisent la probabilité de détection selon la distance du centre d'activité de l'individu par rapport au piège photographique et permet l'estimation d'une densité (Efford et al. 2009, Royle et al. 2009). Toutefois, bien que ces deux méthodes soient largement utilisées (p. ex. Borchers et Efford 2008, Efford et al. 2004, Royle et al. 2009, Gardner et al. 2009, Gopaldaswamy et al. 2012, Sollman et al. 2011), leur application reste limitée par la nécessité de pouvoir reconnaître individuellement les différents individus photographiés.

Chandler et Royle (2013) ont proposé une approche dérivée des méthodes spatiales de capture-recapture qui permet d'estimer une densité en approximant la distribution des individus composant la population d'intérêt par le biais d'une corrélation spatiale entre les sites d'échantillonnage. Cette méthode nécessite des données de décomptes réalisés à des sites suffisamment rapprochés les uns des autres pour que les individus soient détectés à plus d'un site (donc par plus d'une caméra automatisée). Cette corrélation spatiale, naguère considérée comme une limite d'application puisque qu'elle est vue comme un obstacle à l'inférence de densité, s'avère utile pour décrire la distribution et la taille de la population. De ce fait, elle permet de prendre en compte la variation de la probabilité de détection d'un individu selon la distance entre son centre d'activité et le piège photographique. Bien que cette méthode ne nécessite pas obligatoirement la reconnaissance individuelle, elle est beaucoup plus précise si une portion des individus sont marqués (Chandler et Royle 2013).

Les méthodes mentionnées précédemment ne sont pas toujours applicables puisqu'il n'est pas possible de reconnaître et distinguer chaque individu au sein d'une population, que ce soit par des marques naturelles (p. ex. patrons de coloration, entailles dans les oreilles ou dans la queue; Rich et al. 2014) ou un marquage post-capture (p. ex. étiquette d'oreille, collier télémétrique), qui lui s'avère coûteux et invasif (Sollmann et al. 2013b). De plus, il n'est pas

toujours possible de capturer et marquer une portion d'une population dont les individus ne sont pas naturellement discernables les uns des autres (p. ex. si les individus sont rares ou difficile à capturer). Finalement, s'il est possible de marquer quelques individus, il n'est pas toujours possible de les reconnaître sur les photographies (O'Connell et al. 2010). L'impact de cette dernière limite peut être atténué par l'installation de plus d'une caméra à chaque piège photographique, ce qui permettrait de visualiser les individus sous plusieurs angles (De Bondi et al. 2010), bien que l'ajout de caméras à chaque site augmente les coûts de l'étude. Il y a donc un intérêt à développer des méthodes d'estimation de densité faunique ne nécessitant pas la reconnaissance individuelle des individus photographiés.

## **2.2 Méthode ne nécessitant pas la reconnaissance individuelle**

La première méthode ne nécessitant pas la reconnaissance individuelle a été développée par Carbone et al. (2001) et proposait l'utilisation du taux photographique comme indice d'abondance, ce qui permet donc d'estimer une densité relative. Cette approche fréquemment utilisée (p. ex. O'Brien et al. 2003, Silveira et al. 2003, Rovero et Marshall 2009, Palmer et al. 2018) est relativement controversée (Jennelle et al. 2002, Harmsen et al. 2010, Foster et Harmsen 2012) puisqu'elle présume que la probabilité de détection est constante à travers le temps, dans l'espace et entre les individus. Pourtant, les variations du taux photographique peuvent être induites par des changements dans la taille de la population, mais aussi par des différences dans la probabilité de détection, ce qui pourrait fausser les estimés de densité (Jennelle et al. 2002). Par exemple, Broadley et al. (2019) ont relevé l'effet du taux de mouvement et de la taille du domaine vital des individus, tous deux positivement corrélés avec le taux photographique.

De nouvelles méthodes ne nécessitant pas de reconnaissance individuelle et pouvant être plus fiables que la simple utilisation du taux photographique ont été développées. À ce titre, les modèles *N-mixture*, qui se basent sur le principe que l'abondance de la population ( $N$ ) est une variable aléatoire indépendante distribuée selon une certaine loi de mélange (*mixture distribution*), ont été développés par Royle (2004). Bien que l'estimation de l'abondance provienne du décompte répété d'individus, cette méthode est avantageuse



puisqu'elle ne nécessite pas l'identification individuelle des individus (Royle 2004, Barker et al. 2018). Toutefois, Barker et al. (2018) critiquent la perte d'information liée à l'utilisation de cette approche découlant de l'absence de reconnaissance individuelle. L'estimation de l'abondance peut aussi s'avérer biaisée si la probabilité de détection est basse (Couturier et al. 2013, Dénes et al. 2015, Dennis et al. 2015) et si un individu est détecté par plusieurs caméras (Chandler et Royle 2013, Keever et al. 2017). Cette nécessité d'absence de corrélation spatiale entre les sites d'échantillonnage (ici les pièges photographiques) est le principal défaut de cette méthode et fait qu'elle ne s'applique particulièrement pas à l'étude d'espèces à grands domaines vitaux par rapport à l'aire d'étude. Finalement, tout comme les méthodes précédentes, les modèles *N-mixture* nécessitent que les populations étudiées soient démographiquement et géographiquement fermées, une limite importante de cette approche (Chandler et al. 2011, Dail et Madsen, 2011).

Rowcliffe et al. (2008) ont proposé un modèle mathématique nommé *Random Encounter Model* (ci-après REM ; Éq. 1), se basant sur la théorie idéale des gaz en utilisant les rencontres entre un individu et un piège photographique comme des analogues à la rencontre aléatoire entre deux molécules de gaz, suivant la formule :

$$\text{Éq. 1} \quad D = \frac{y}{t} \cdot \frac{\pi}{vr(2+\theta)}$$

où la densité ( $D$ ) est estimée à partir du taux photographique (nombre d'événement photographique par unité de temps;  $y/t$ ), du taux de déplacement ( $v$ ), du rayon de la zone de détection des caméras ( $r$ ) et de l'angle de la zone de détection ( $\theta$ ) (Rowcliffe et al. 2008). L'inclusion du taux de déplacement et des mesures du cône de détection dans le calcul de densité en fonction taux photographique permet d'intégrer une partie de la variation de probabilité de rencontre entre un individu et une caméra automatisée (Rowcliffe et al. 2008), ce qui n'était pas pris en compte lors de l'utilisation du taux photographique comme indice de densité (tel que proposé par Carbone et al. 2001). Rowcliffe et al. (2008) mentionnent que le REM est avantageux par rapport à la méthode de marquage-recapture appliquée à des données photographiques parce qu'il ne nécessite pas la reconnaissance individuelle, mais

aussi parce que les estimations de densité ne sont pas biaisées par la distance retrouvée entre les sites de caméras lorsque mise en perspective par rapport à la taille des domaines vitaux des espèces à l'étude.

L'adaptation de la théorie idéale des gaz aux estimation de densité faunique implique les prémisses suivantes lors de l'application du REM : (1) les individus se déplacent indépendamment et aléatoirement les uns par rapport autres tel des particules de gaz, (2) les captures photographiques représentent des contacts indépendants entre les individus et les caméras, impliquant une distribution aléatoire des sites de caméras, et, enfin, (3) la fermeture géographique et démographique des populations à l'étude (Rowcliffe et al., 2008). Foster et Harmsen (2012) critiquent la prémisse que les individus se déplacent indépendamment les uns des autres ainsi que la restriction de la nécessité du placement aléatoire des caméras ; ils doutent donc de l'application de cette méthode aux espèces territoriales ou rares. Rowcliffe et al. (2013) répondent à cette critique en expliquant que cette première prémisse a été utile pour dériver la formule, mais qu'il a été montré de façon analytique que le non-respect de cette prémisse ne biaise pas les estimations de densité. La prémisse selon laquelle les caméras doivent être placées aléatoirement permet, toujours selon Rowcliffe et al. (2013), d'échantillonner les habitats sélectionnés par l'espèce étudiée proportionnellement à leur représentation (% de la superficie) dans l'aire d'étude. Ces auteurs soulignent que cet objectif peut aussi être atteint par un échantillonnage stratifié ou par un placement des caméras à intervalles réguliers visant à faciliter l'accessibilité aux sites d'échantillonnage. Ils admettent cependant que cette méthode n'est probablement pas appropriée pour des espèces qui n'utilisent qu'un type d'habitat rare, d'autant plus si ces espèces sont elles-mêmes rares, puisque la faible quantité de données recueillies ne permettrait pas d'obtenir un estimé fiable de densité.

Même si la méthode a été appliquée à de nombreuses espèces de grande taille (p. ex. *Panthera leo*, Cusack et al. 2015 ; *Ursus americanus*, Pettigrew et al. 2021 ; *Equus grevi*, Zero et al. 2013) et de taille moyenne à petite (p. ex. *Sus bouchi*, Rademaker et al. 2016 ; *Martes martes*, Balestrieri et al. 2016 ainsi que Manzo et al. 2011), plusieurs auteurs ont

mentionné la nécessité de poursuivre l'évaluation de la fiabilité des estimations REM pour un large éventail d'espèces (Gilbert et al. 2020) et de comparer davantage les estimations de densité par REM aux méthodes plus traditionnelles (Rowcliffe et al. 2008). Par exemple, Pettigrew et al. (2021) ont récemment comparé les estimations de densité par REM aux estimés obtenus par la capture-recapture basée sur l'ADN des poils pour les ours noirs, soulignant les défis, les biais et les opportunités liés à l'importation de différentes valeurs de vitesse moyenne provenant de différentes populations. Néanmoins, ces validations sont souvent considérées comme spécifiques à une espèce (Pettigrew et al. 2021), soulignant la nécessité de reproduire ces tests pour d'autres espèces.

En effet, la nécessité de calculer un taux de mouvement en tant que donnée auxiliaire pour chacune des espèces inventoriées constitue une limite importante de cette méthode (Rowcliffe et al. 2008). Ces auteurs conseillent d'utiliser un taux de mouvement propre à l'espèce à l'étude, estimé au même endroit et au même moment que la période d'échantillonnage du REM et ce afin de limiter les biais lors de l'estimation de la densité de cette population. Toutefois, les colliers télémétriques sont les outils principaux d'estimation du taux de déplacement d'individus (Reyna-Hurtado et Chapman 2019) et l'utilisation de ceux-ci va à l'encontre d'un des avantages principaux des caméras automatisées, soit leur caractère non-invasif (Stabach et al. 2020). Les taux de déplacement d'une espèce utilisés pour paramétrer l'équation du REM proviennent donc généralement de la population à l'étude, mais au cours d'une autre période d'échantillonnage (e.g. Cusack et al. 2015, Rowcliffe et al. 2008) ou bien d'une autre population occupant un habitat semblable (e.g. Marcon et al. 2020, Popova et al. 2019). D'autre part, les taux de déplacement estimés à partir de données GPS sont sous-estimés puisque la vitesse est généralement estimée selon la distance euclidienne entre les positions géographiques de l'individu avant et après un pas de temps donné, alors que les trajets animaux en milieu naturel sont rarement linéaires (Prichard et al. 2014, Joly, 2005).

Une extension du REM, le REST (*Random Encounter and Staying Timer model*), a été développé par Nakashima et al. (2018). Cette méthode a l'avantage de ne pas nécessiter de

données auxiliaires précisant le taux de déplacement puisque qu'elle utilise le temps de repos dans la zone de détection comme proxy du déplacement (Nakashima et al. 2018). Le temps de repos (qui correspond au temps passé par un animal devant la caméra) peut être mesuré en utilisant la fonction vidéo des pièges photographiques ou en prenant plusieurs photographies consécutives à chaque événement photographique. Le modèle REST, en tant que modèle spatialement explicite, permet de prendre en compte la variation spatiale de densité d'individus en fonction de covariables environnementales (Nakashima et al. 2018). Ces avantages suggèrent que cette méthode pourrait gagner en popularité (Gilbert et al. 2020) bien que les prémisses restent les mêmes que le REM (Nakashima et al. 2018) et que peu en ont testé l'exactitude et la précision (mais voir Nakashima et al. 2020, Garland et al. 2020, Yokoyama et al. 2020)

Toutes ces méthodes d'estimation d'abondance ont l'avantage de ne pas nécessiter de reconnaissance individuelle. Or, aucune ne prend en compte la variation de probabilité de détection due aux caméras automatisées (Moeller et al. 2018). En fait, la variation de probabilité de détection, qu'elle soit due aux caméras automatisées en elles-mêmes ou à d'autres facteurs, est peu prise en compte dans les modèles d'estimation de densité d'une population à l'étude par caméras automatisées (Moeller et al. 2018). Cependant, il est connu que le taux de détection peut varier selon le modèle de la caméra (Kelly et al. 2008), les conditions environnementales (Rowcliffe et al. 2011, Madsen et al. 2020), mais aussi selon le positionnement de la caméra, la température ambiante, la densité de la population et le comportement des individus dans l'habitat étudié, particulièrement en relation avec les caméras (Burton et al. 2015, Findlay et al. 2020). La taille des individus et leur vitesse de déplacement, ainsi que la distance de leur passage par rapport aux caméras peuvent aussi influencer leur probabilité de détection (Kelly 2008, Kelly et al. 2008, Tobler et al. 2008, Findlay et al. 2020).

Pour pallier la variation de probabilité de détection selon le comportement, la taille et la vitesse de l'individu, Moeller et al. (2018) ont proposé de prendre des photos à intervalle de temps régulier, une option disponible sur pratiquement tous les modèles de caméras

automatisées. Ils affirment qu'ainsi l'estimation de la densité ne sera pas biaisée par la variation du taux de détection. La densité estimée ne dépendrait donc pas de la détection de l'individu par la caméra, mais plutôt de la présence d'individus devant la caméra lorsqu'elle sera déclenchée à intervalle de temps régulier, ce qui favorise l'inventaire d'espèces de taille différente en même temps. Évidemment, cette méthode n'est toutefois pas appropriée pour les espèces peu abondantes, puisqu'un trop faible volume de données photographiques ne permet pas une estimation précise et exacte de la densité.

### 3. INVENTORIER LES CERVIDÉS

Présentement, en Amérique du Nord, les estimés de densité de population de grands mammifères, particulièrement les cervidés gibiers tels que l'orignal (*Alces alces americana*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), proviennent généralement d'inventaires aériens (Sutherland 2006). D'autres méthodes telles que le relevé de pistes (pour les espèces abondantes) ou les décomptes à partir de la route (*lib. roadside count*) ont été ou sont encore utilisées pour dénombrer ou estimer l'abondance relative de cervidés, plus précisément les cerfs de Virginie et les wapiti (*Cervus elaphus*) (Found et Patterson 2020). Au Bas-Saint-Laurent (Québec, Canada), les estimations de densité d'orignaux proviennent d'inventaires aériens effectués par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (ci-après MFFP). Cette méthode est utilisée depuis les années '60 et semble assez efficace, à tout le moins pour les densités basses et intermédiaires, faisant en sorte qu'elle n'a pas fait l'objet d'efforts d'amélioration notables depuis les années '90. À cette époque, les normes d'inventaire aérien au Québec ont été établies par Courtois (1991a) selon une approche d'observateurs indépendants (décrite par Courtois et Crépeau 1998). En somme, deux observateurs volent en hélicoptère le long de lignes de vol espacées de 500m à une vitesse constante de 160km/h et à une altitude de 110 m. Ils couvrent d'abord l'ensemble de la zone d'étude en repérant et en délimitant les réseaux de pistes d'orignaux visibles dans la neige (phase 1). Ensuite, les observateurs comptent et déterminent le sexe et la classe d'âge (juvénile et adulte) de chaque orignal observé pour un réseau de pistes sur quatre (phase 2). En supposant que le nombre

d'originaux dans un réseau de pistes est proportionnel à sa surface, le nombre d'originaux par surface de piste (Éq. 2) et sa variance (Éq. 3) sont estimés par une régression linéaire :

$$\text{Éq. 2} \quad \bar{y}_r = \bar{y} + b(\bar{X} - \bar{x})$$

$$\text{Éq. 3} \quad v(\bar{y}_r) = \frac{S_r^2}{n} (1 - f)$$

$$\text{Éq. 4} \quad \bar{X} = \sum_{i=1}^n X_i / N$$

$$\text{Éq. 5} \quad \bar{x} = \sum_{i=1}^n x_i / n$$

$$\text{Éq. 6} \quad S_r^2 = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^n (r_i - \bar{r})^2$$

où  $\bar{y}$  et  $\bar{y}_r$  sont le nombre moyen d'originaux dans les réseaux de pistes dénombrés en phase 2 selon les méthodes directe et de régression ( $r$ ) ;  $b$  est la pente de la courbe de régression  $y_i$  sur  $x_i$ ;  $\bar{X}$  et  $\bar{x}$  sont la superficie moyenne des réseaux de pistes observés en phase 1 et échantillonnés en phase 2 (Éq. 4, 5 et 6),  $r_i$  étant les résidus de la régression et  $\bar{r}$  étant la moyenne des résidus (Courtois & Crepeau, 1998). Le nombre total d'originaux dans la zone d'étude ainsi que sa variance et son intervalle de confiance 95% (Éq. 7, 8 et 9) sont estimés en extrapolant le nombre estimé d'originaux décomptés dans les réseaux de pistes (phase 2) au nombre total de réseaux de pistes (phase 1) dans la zone d'étude. Ces valeurs ont été divisées par un taux de détection ( $\beta$ ) fixe de 52 % tel qu'estimé par Courtois (1991b) pour tenir compte des réseaux de pistes et des originaux manqués par les observateurs :

$$\text{Éq. 7} \quad Y = N \cdot \bar{y} / 0.52$$

$$\text{Éq. 8} \quad v(Y) = N^2 \cdot v(\bar{y}) / 0,52^2$$

$$\text{Éq. 9} \quad CI(\alpha = 0,05) = Y \pm 1,96\sqrt{v(Y)}$$

Le coefficient de détectabilité (aussi appelé « taux de visibilité » au Québec, à savoir le nombre d'originaux observés divisé par le nombre total d'originaux présents dans une parcelle) utilisé au Bas-Saint-Laurent et en Gaspésie est fixé à 52% (Courtois 1991b). Ce taux a été déterminé à l'aide d'originaux portant des colliers émetteurs et ayant été localisés

puis inventoriés (Courtois 1991b). Il est toutefois reconnu que la détectabilité peut varier entre les observateurs (Fleming & Tracey, 2008), mais aussi selon le type de couvert forestier (Samuel et al. 1987, Oehlers et al. 2012), faisant en sorte que l'utilisation d'un coefficient de détectabilité unique représente une faiblesse relative de l'approche. Néanmoins, l'inventaire aérien demeure la méthode de choix actuellement priorisée par les gestionnaires fauniques pour estimer les densités d'orignaux en Amérique du Nord (Sutherland 2006).

Des doutes subsistent cependant quant à la capacité des inventaires aériens à estimer efficacement la densité d'individus lorsque le niveau de population est très élevé. À cet effet, les populations d'orignaux dans certains territoires du Bas-Saint-Laurent présentent des densités d'individus parmi les plus élevées au Québec (Lefort et Massé 2015). L'absence de prédateurs, le faible taux d'exploitation par la chasse (4% entre les années '90 et 2010; Lamoureux et al. 2012) ainsi que les parterres de coupes forestières en régénération qui rendent accessible aux orignaux une grande quantité de ressources alimentaires appétentes, facilement digestibles et riches en protéines et nutriments (Desgagnés et al. 2022) expliquent la densité élevée de ces grands mammifères au Bas-Saint-Laurent. Ce territoire est intensivement aménagé sur le plan forestier; dans certains secteurs, le surbroutage exercé par les orignaux semble affecter la survie de certaines essences commerciales et ralentir la croissance de la végétation (Fleury 2008). Ce broutage excessif semble indiquer que l'espèce a dépassé la capacité de support de ces territoires (Lamoureux et al. 2012). Les mesures encadrant la chasse ont été modifiées à la suite d'un inventaire aérien effectué en 2007 alors que les densités estimées étaient de 47,6 orignaux/10 km<sup>2</sup> dans la réserve faunique de Matane et de 40,1 orignaux/10 km<sup>2</sup> pour la réserve faunique de Dunière (Lamoureux et al. 2012). Un inventaire aérien effectué en 2012 par le MFFP a confirmé la diminution des densités, rapportant des densités de 33 ± 3 orignaux/10 km<sup>2</sup> pour la Réserve faunique de Matane et 33 ± 5 orignaux/10 km<sup>2</sup> pour la Réserve faunique de Dunière (Lamoureux et al. 2012).

Dans un contexte de gestion de la faune, l'estimation de la densité d'orignaux se doit d'être juste pour permettre que les mesures encadrant le prélèvement de cette espèce soient appropriées (Lefort et Massé 2015). Les gestionnaires doivent être dans la capacité

d'appliquer des mesures de gestion des populations d'orignaux (et d'autres grands gibiers) basées sur des estimations exactes et précises de densité afin d'assurer une pérennité des espèces et des activités économiques que représentent la chasse et l'exploitation forestière (Lamoureux et al. 2012 ; Ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs 2020). Une bonne connaissance des niveaux de densité permettrait également de mettre en place des actions permettant d'éviter un déclin important de la population causé par une densité d'individus dépassant la capacité de support du milieu, une situation observée pour des populations d'orignaux à Terre-Neuve (CA) (Mercer et McLaren 2002) et au Michigan (É.-U.) (Peterson 1999).

Par conséquent, l'utilisation de caméras automatisées pour estimer des densités fauniques pourrait s'avérer être un outil intéressant pour les gestionnaires considérant leur faible coût et leur simplicité d'utilisation (Flemming et al. 2014). Les densités des populations animales dont l'exploitation génère une activité économique importante (p. ex. orignal, cerf de Virginie) sont estimées par inventaire aérien à des intervalles de temps relativement grands (c.-à-d. ~10 ans, mais variant de 5 à 15 ans) qui ne facilitent pas l'implémentation et l'ajustement de mesures de gestion fines adaptées à chacun des territoires structurés et à chaque saison de chasse, principalement en raison des coûts élevés et des ressources humaines limitées dans le ministère en charge (MFFP). À cet égard, les caméras automatisées pourraient constituer un outil d'estimation de densité utilisable par les gestionnaires des différents territoires structurés afin d'obtenir des estimés plus rapprochés dans le temps, et immédiatement avant l'ouverture des saisons de chasse. Elles leur permettraient de plus d'échantillonner tant l'entièreté du territoire que des portions précises au gré des besoins, bien que l'utilisation de caméras automatisées requiert elle aussi des ressources humaines et financières non-négligeables, tant pour le déploiement et le retrait des caméras que pour l'analyse des photos récoltées.



#### 4. OBJECTIFS ET RÉSULTATS PRINCIPAUX

Considérant les avantages pressentis de l'utilisation de caméras automatisées et leur popularité croissante en gestion de la faune, il importait de bien comprendre l'efficacité de cette nouvelle approche et les limites d'utilisation afin d'accompagner les gestionnaires de territoire et du MFFP dans l'application d'un tel outil. Nous avons donc comme principal objectif d'évaluer une méthode d'estimation de densité faunique par caméra automatisées, de l'optimiser et de la comparer avec une méthode traditionnelle.

Cet objectif était subdivisé en deux sous-objectifs le premier étant de comparer des estimés de densité d'orignaux obtenus dans six territoires structurés par la méthode d'inventaire aérien avec ceux tirés de la méthode REM basée sur l'utilisation de caméras automatisées en tentant d'identifier les forces, les faiblesses et les pistes d'amélioration des deux méthodes. La comparaison des estimés de densité montrait qu'ils n'étaient pas corrélés et ne différaient pas pour quatre des six territoires considérés (c.-à-d. que les intervalles de confiance se chevauchaient). Les estimés par REM se sont toutefois avérés plus précis que ceux issus des inventaires aériens. Les différences entre les estimés n'étaient d'ailleurs pas constantes entre les différents territoires, suggérant qu'elles puissent être causées par des sources de biais non constantes dans l'espace et le temps.

Le deuxième sous-objectif visait à s'attarder aux facteurs pouvant influencer le taux de détection des caméras automatisées en testant différents modèles de caméras installées à différentes hauteurs par rapport au sol et avec des individus circulant à des vitesses de déplacement et des distances de passage variables. Nous avons noté une variation significative du taux de détection entre les modèles de caméra, les distances de passage et les hauteurs d'installation. Nous avons aussi observé une forte variation intra-modèle et un biais dans le taux de détection pour certains modèles de caméras.



# CHAPITRE 1

## UTILISER DES CAMÉRAS AUTOMATISÉES ET LE *REM* POUR ESTIMER DES DENSITÉS D'ORIGNAUX : UNE BONNE ALTERNATIVE AUX INVENTAIRES AÉRIENS ?

### 1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

L'estimation de la densité faunique est d'une importance capitale en gestion de la faune, bien que l'obtention d'estimés exacts et précis s'avère parfois un défi. Les caméras automatisées sont aujourd'hui un outil qui gagne en popularité pour permettre d'atteindre ce but. Dans cette étude, nous avons comparé des estimés de densité obtenus à l'aide du *Random Encounter Model* (REM), un estimateur basé sur les caméras automatisées, à ceux obtenus par l'inventaire aérien, une méthode plus traditionnelle, avec comme objectif d'évaluer si la première méthode pouvait remplacer ou compléter cette dernière. Nous avons plus spécifiquement comparé les estimés ainsi que leur précision et avons identifié les sources de biais potentiels ainsi que certaines pistes d'améliorations pour chacune des méthodes. Nous avons estimé les densités d'orignaux (*Alces alces americana*) dans six territoires structurés couvrant un gradient de densités (de ~10 à 30 orignaux/10 km<sup>2</sup>) à l'aide des deux méthodes. Les estimés de densité de la méthode REM n'étaient pas corrélés significativement à ceux obtenus par l'inventaire aérien, bien que le REM offrait des estimations de densité plus précises que celles issues de l'inventaire aérien (IC95% relatif moyen = 17.6 % pour le REM et 29.2 % pour l'inventaire aérien). Ces résultats suggèrent que l'estimation de densité par caméras automatisées à l'aide du REM pourrait s'avérer une alternative intéressante à l'inventaire aérien quant à la précision des estimés. Toutefois, les sources de biais différaient entre les deux méthodes. Améliorer la qualité des estimés issus de l'inventaire aérien nécessiterait une meilleure estimation du coefficient de détectabilité et l'utilisation d'un estimateur pour lequel les prémisses d'applications sont plus faciles à respecter (dans ce cas,

que la relation entre le nombre d'originaux par réseau de piste et l'aire soit linéaire, étroite et significative). En revanche, une meilleure estimation des taux de mouvements des individus composant la population d'intérêt ainsi qu'une quantification du biais associé à la détectabilité des caméras renforceraient l'inventaire par caméras. Bien qu'il nous ait été impossible d'évaluer l'exactitude des deux estimés en absence d'une densité de référence, notre étude suggère que les différentes forces et faiblesses des deux approches ont le potentiel d'orienter leur utilisation sous différents contextes mais nécessitent encore des efforts pour en améliorer l'applicabilité.

Cet article, intitulé « *Could the camera-trap Random Encounter Model be a reliable alternative to aerial surveys to estimate moose densities?* » a été rédigé en collaboration avec mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, mon co-directeur, Frédéric Lesmerises, et Pascal Pettigrew, auxiliaire d'enseignement et de recherche à l'UQAR. Il sera soumis au journal avec comité de lecture *Ecology and Evolution*. En tant que première auteure, ma contribution couvrait la préparation du protocole d'échantillonnage, la réalisation des inventaires sur le terrain, le traitement et l'analyse des données ainsi que la rédaction de l'article scientifique. Mes co-auteurs ont participé à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, incluant l'orientation du projet, l'établissement des objectifs, le traitement des données ainsi que plusieurs révisions des versions préliminaires de ce manuscrit. Ils sont aussi responsables de la mise sur pied du projet et de l'obtention de financement nécessaire à sa réalisation.

## **1.2 COULD THE CAMERA-TRAP RANDOM ENCOUNTER MODEL BE A RELIABLE ALTERNATIVE TO AERIAL SURVEYS TO ESTIMATE MOOSE DENSITIES?**

### **1.2.1 ABSTRACT**

Estimating wildlife density is of great importance in wildlife management but obtaining accurate and precise estimates is sometimes a challenge. Automated cameras are becoming an increasingly popular tool to achieve this goal. In this study, we compared wildlife density estimates obtained using the Random Encounter Model (REM), an estimator based on camera traps, to those obtained using aerial surveys, a more traditional method, to assess whether the REM could replace or complement aerial surveys. More specifically, we compared the estimates and their precision, and identified potential sources of bias and areas for improvement for each method. We estimated moose (*Alces alces americana*) densities in 6 structured territories distributed along a density gradient (from ~10 to 30 moose/10 km<sup>2</sup>) using both methods. Density estimates from the REM method were not significantly correlated with those obtained from aerial surveys, although the REM provided more precise density estimates than those from aerial surveys (mean relative 95%CI = 17.6 % for the REM and 29.2 % for the aerial survey). Nevertheless, we consider that density estimation based on automated cameras and REM may be an appropriate alternative to aerial surveys in terms of the precision of the estimates. However, the sources of bias differ between the two methods. Improving the quality of estimates from aerial surveys would thus require a better estimation of the detectability coefficient and the use of an estimator for which the assumptions (i.e., a linear, significant and strong relationship between the number of moose per track network and its area) are easier to meet. On the other hand, a better estimation of the movement rates of the individuals comprising the population of interest as well as quantification of the bias associated with camera detection rate would improve the camera-based inventory. Although we were not able to evaluate the accuracy of the two estimates in absence of a reference density, our study suggests that the different strengths and weaknesses of the two approaches have the potential to guide their use under different contexts but still require efforts to improve their applicability.

**Keywords:** *Alces alces americana*, remote sensing, wildlife monitoring, population level, survey.

## 1.2.2 INTRODUCTION

Obtaining an exact and precise estimate of density in a population is a crucial objective of wildlife management (Mace et al. 2008, Veloz et al. 2015). Wildlife managers must have access to the appropriate tools to successfully monitor population trends, manage game species and prevent declines. Recent technological developments have popularized the use of camera traps in animal ecology (O’Connell et al. 2010, Rovero & Zimmermann 2016). Since their first use in 1995 to assess the abundance of a tiger (*Panthera tigris*) population (Karanth 1995), their use has varied greatly (O’Connell et al. 2010, Rovero & Zimmerman 2016). Camera traps allow the collection of large amounts of data over relatively large areas for long periods of time and at relatively low costs (Sollmann et al. 2013, Zero et al. 2013). They are non-invasive (O’Connell et al. 2010, but see Meek et al. 2014), and effective both during the daytime and nighttime (Rovero et al. 2013, Trollet et al. 2014). Furthermore, the technological development of automated cameras in recent years has made it possible to make affordable cameras of quality, i.e. cameras with a short delay between each photo, a large detection area, a high storage capacity, high sensitivity, high battery life and high image resolution (Burton et al. 2015, Steenweg et al. 2017).

At first, methods used to estimate animal density using camera traps required individual recognition (Arnason et al. 1991, Carbone et al. 2001, Moeller et al. 2018), meaning that individuals either had to have unique natural marks (Rich et al., 2014) or tags applied following capture (Alonso et al. 2015, Santangeli et al. 2020). However, individuals from several species are not distinguishable from one another (e.g., cougars *Puma concolor*: Loonam et al. 2021; black bear *Ursus americanus*: Pettigrew et al. 2021), and marking individuals is not always possible, or could be counterproductive if tissue (e.g., blood) sampling is not required (Murray & Fuller 2000), especially for rare or hard to capture species (Foster & Harmsen 2012). Even with tags or distinguishable natural marks, it is not always possible to differentiate individuals in the photographic data (O’Connell et al. 2010). The

impacts of this limitation can be mitigated by installing more than one camera at each photographic trap, which would allow individuals to be viewed from several angles (de Bondi et al. 2010), but the addition of cameras at each site increases the sampling effort and the cost of the study.

The first method that did not require individual recognition to estimate density was proposed by Carbone et al. (2001) and consist in using the photographic rate as an index of abundance (i.e. yielding an estimate of relative density). This frequently used approach (e.g., O'Brien et al. 2003, Silveira et al. 2003, Rovero & Marshall 2009, Palmer et al. 2018) is rather controversial (Jennelle et al. 2002, Harmsen et al. 2010, Foster & Harmsen 2012), as it implies that the detection probability is constant across space, time, species and individuals, an assumption hardly verifiable *a posteriori*. However, variations in photographic rate (i.e. the number of photographic events per time unit) might be induced by changes in population density, but also by changes in detection probability, which would bias density estimates (Jennelle et al. 2002).

Many methods recently developed to estimate density without the need for individual recognition account for variations in the detection probability, for example the *N-mixture* model (Royle 2004), the Space-to-event and Time-to-event models (Moeller et al. 2018) and the Random Encounter Model (hereafter REM; Rowcliffe et al. 2008). The accuracy and precision of REM were shown to be influenced by the heterogeneity in space use patterns, different detection rates depending on the habitat (Rowcliffe et al. 2014), movement rate (Pettigrew et al. 2021) and effort (i.e. no. of camera-days; Rovero et al. 2013). While the method has been applied for many large- (e.g. *Panthera leo*, Cusack et al. 2015; *Ursus americanus*, Pettigrew et al. 2021; *Equus grevi*, Zero et al. 2013) and medium- to small-sized species (e.g. *Sus bouchi*, Rademaker et al. 2016, *Martes martes*, Baliestri et al. 2016 and Manzo et al. 2011; *Tapir terrestris*, Carbajal-Borges et al. 2014), there is still a need for further evaluation of the reliability of REM estimates for a wide range of species (Gilbert et al. 2020). More especially, Rowcliffe et al. (2008) recommended to carry out more comparisons between REM density estimates and more traditional methods. For example,

Pettigrew et al. (2021) recently compared REM density estimates to hair-snagging DNA-based capture-recapture for black bears, highlighting biases and potential solutions related to the importation of different movement rates (i.e. average speed values) from different populations. Nevertheless, these validations are often considered species specific (Pettigrew et al. 2021), pointing out the need to replicate such tests for other species.

Moose (*Alces alces americana*) is an important game species throughout North America (Peterson 1979, Franzmann & Schwartz 2007). In a wildlife management context, the estimate of moose density must be reliable to ensure that the measures governing the harvesting of this species are appropriate. These measures could prevent a significant decline in the population caused by a density of individuals exceeding the carrying capacity of the environment, as it has been observed for moose populations in Newfoundland (Canada) (Mercer & McLaren 2002) and Michigan (U.S.) (Peterson 1999), or by overexploitation if harvest is too high relative to recruitment. Although population monitoring can be achieved using indices of abundance, recurrent surveys are needed to validate the performance of such indices. Currently, most North American jurisdictions are traditionally estimating moose densities (as well as other large ungulate densities) using aerial surveys, despite the potential limits and high costs associated with this type of survey (Ministry of Sustainable Resource Management 2002, Ryder 2018).

For several decades, aerial surveys were considered the most appropriate method to estimate moose densities, as no other methods could be easily applied over large areas (Sutherland 2006). Aerial surveys require the estimation of a detectability rate (Mills 2013) (usually estimated via sightability surveys) that adjusts the count for the individuals that were missed because of topography, canopy cover or inattention issues. Previous studies have shown that sightability varies a lot between study areas even for the same big game species (Samuel et al. 1987, Courtois 1991b). In addition, many calculation approaches exist to estimate animal densities from aerial survey data (Silvy 2012), but most suffer the same weaknesses: aerial survey data are collected over a very short period, making it sensitive to short-term migration or seasonal short-distance movements, and potentially influenced by



weather conditions. Considering the above-mentioned limits and logistical constraints, finding a density estimation method that can replace or complement aerial surveys is needed.

Consequently, our main objectives were to 1) compare density estimates obtained using the REM and aerial surveys in different territories distributed along a gradient of relatively high moose densities, 2) assess the respective precision (confidence interval) of each method, and 3) identify potential sources of bias and propose approaches to improve both methods.

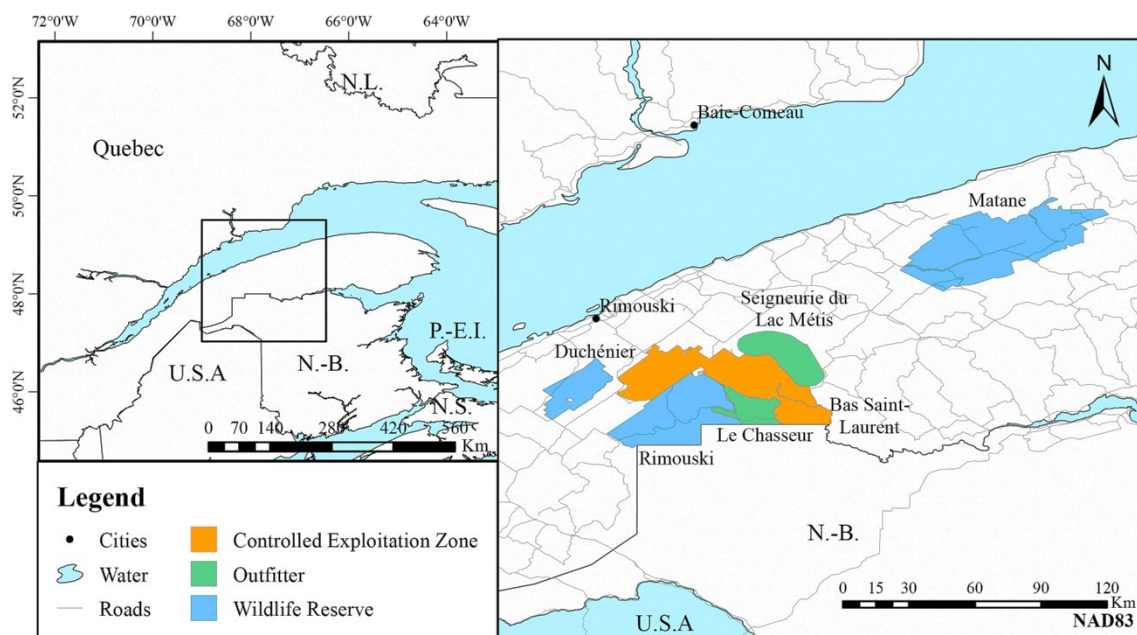
### 1.2.3 METHODS

#### Study area

Our study area is located in the Bas-Saint-Laurent and the Gaspésie regions (QC, Canada). In these regions, moose densities are amongst the highest observed in Quebec (Lefort & Massé 2015). For example, an aerial inventory conducted in 2012 by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (hereafter MFFP) indicated densities of  $33 \pm 3$  moose/10 km<sup>2</sup> for the Matane Wildlife Reserve (Lamoureux et al. 2012). The absence of gray wolf (*Canis lupus*) combined with the conservative hunting regulations in the '90s (Lamoureux et al. 2012) and, to a lesser extent, the important proportion of early seral stages resulting from timber harvesting and salvage logging operations following the last spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak epidemics (1975–1992; Boulanger & Arseneault 2004), have provided a large quantity of food resources accessible to moose (Leclerc et al. 2012; Frenette et al. 2020; Desgagnés et al. 2022). Timber harvesting is still an important driver of change in these two regions and moose are suspected to be an ecological engineer, overbrowsing some commercial and non-commercial tree species and jeopardizing tree growth where moose densities are at their highest levels (Fleury 2008).

Our study area encompasses six different territories: the Matane (1281 km<sup>2</sup>), Rimouski (729 km<sup>2</sup>) and Duchénier (273 km<sup>2</sup>) Wildlife Reserves, the Seigneurie du Lac Métis (hereafter Métis Outfitter; 341 km<sup>2</sup>) and Le Chasseur (196 km<sup>2</sup>) Outfitters, and the Bas-Saint-Laurent Controlled Exploitation Zone (hereafter BSL ZEC; 1017 km<sup>2</sup>) (Figure 1.1). Our study area covers the eastern part of the balsam fir (*Abies balsamea*) – yellow birch (*Betula*

*alleganiensis*) bioclimatic domain (Seigneurie du Lac Métis and le Chasseur Outfitters, Rimouski and Duchénier Wildlife Reserve and ZEC Bas-Saint-Laurent) and the western part balsam fir – white birch (*Betula papyrifera*) bioclimatic domains (Matane Wildlife Reserve) (Robitaille & Saucier 1998). The northern part of the Matane Wildlife Reserve differs from the three other study areas by a much higher elevation (639 m) and rugged topography, characterized by its high summits and deep valleys, whereas the five other study areas have a mean elevation ranging between 220 and 400 m and smoother rolling hills (Robitaille & Saucier 1998). Average precipitation varies between 900 mm for the western areas and 1300 mm for the Matane Wildlife Reserve (Robitaille & Saucier 1998).



**Figure 1.1** Location of the six study areas where aerial and camera-trap surveys were conducted in the Bas-Saint-Laurent region (eastern Quebec, Canada).

### Density estimation using camera traps

Moose densities were estimated using the Random Encounter Model (REM) developed by Rowcliffe et al. (2008). This method is based on the gas kinetic model using the encounter

between an animal and a camera trap as an analog of the encounter between two gas particles. The event thus represents an independent contact between the camera trap and the individual. Three key assumptions are implied when using the REM: (1) individuals move randomly and independently from one another; (2) photographs represent independent contacts between an animal and a camera; and (3) the population is geographically and demographically closed (Rowcliffe et al. 2008). Rowcliffe et al. (2013) mentioned that the assumption of independent and random movement of individuals was useful in deriving the formula, but that a failure to meet this assumption does not bias the estimates. This statement was supported by analyses conducted by Hutchison and Waser (2007), as well as by field observations made by Rowcliffe et al. (2008). Cameras were not lured and were not systematically located near areas of high frequentation, helping us meet the second assumption. Finally, we met the third assumption by sampling our study area after the birth pulse (May 19<sup>st</sup>–May 30<sup>th</sup>, see Chekchak et al. 1998) and before the beginning of the hunting season, thus limiting demographic changes. However, no physical barrier delineated the study area, making it possible for individuals to move around. For our larger territories and territories with a smaller perimeter-to-area ratio, the edge effect is weaker (Nichols et al. 2002), so failure to meet this assumption may have little or no bias in density estimates. In contrast, this edge effect is larger for the smaller studied territories (Le Chasseur and Seigneurie du Lac Métis Outfitters, and Duchénier Wildlife Reserve), but since moose are not considered as migratory animals *per se* (Hundertmark 1998), they are less likely to immigrate or emigrate in large numbers into or out of our study areas. We therefore assumed that small movements into and out of the study areas were equivalent.

The REM uses the photographic rate (the number of pictures per unit time,  $y/t$ ), travel speed ( $v$ ), radius ( $r$ ) and angle ( $\theta$ ) of the detection zone and average group size ( $g$ ) to calculate de density ( $D$ ) (see Equation 1).

$$\text{Eq. 1} \quad D = \frac{y}{t} \cdot \frac{\pi}{vr(2+\theta)} \cdot g$$

We installed automated camera traps in the six different territories from mid-June to September 2019 (Matane Wildlife Reserve and Seigneurie du Lac Métis Outfitter) and from mid-June to September 2020 (Duchénier and Rimouski Wildlife Reserves, Le Chasseur Outfitter, BSL ZEC). In the larger territories, we installed and activated ~100 camera-traps for 30 days and relocated and reactivated them for another 30 days to reach 5000–6000 trapping-days, as recommended by Pettigrew (2017) based on REM simulations. Doing so, we were able to reach a greater coverage, and thus a better representativeness of the study areas in respect to the number of individual cameras. We installed 100 and 125 camera traps and activated them for 30 and 60 days on the Le Chasseur Outfitter and the Duchénier Wildlife Reserve respectively. We were able to reach a mean density of  $0.30 \pm 0.19$  (SD) camera traps/km<sup>2</sup>. The trapping locations were determined randomly from a stratified sampling based on a contrasted zonation of moose relative probability of occurrence. This zonation was delineated by mapping a resource selection function (RSF; Manly et al. 2007) based on forest stands, roads and watercourses, using GPS locations collected in a nearby study area (< 250 km from all our sites; see Laliberté & St-Laurent 2020; details presented in Table A1). Using the results of the RSF, we stratified each territory based on their probability of moose occurrence (low, medium, and high probability of occurrence), with breakpoints adjusted to obtain relatively similar proportions for each of the three categories of moose occurrence. Thus, areas of similar probability each represent, in total, one third of the area of the sampled territory. To facilitate access to the trapping locations, we generated buffers alongside forest roads. In order to minimize the confounding influence of forest roads on moose behavior, these buffers extended to 300 m (Matane Wildlife Reserve and Seigneurie du Lac Métis Outfitter) or 400 m (Duchénier and Rimouski Wildlife Reserves, Le Chasseur Outfitter, BSL ZEC) depending on forest road density. Our buffers thus covered 82% - 88% of our 6 study areas, which is considered enough by Pettigrew (2017) based on REM simulations. We randomly distributed the same number of random points in each of our 3 classes of probability of moose occurrence and used these random points as trapping locations to install automated cameras.

We installed the camera traps ~75 cm above the ground (Rowcliffe et al. 2008). We prioritized placing the camera traps facing north or south and in a direction that provides a relatively clear detection zone, and we avoided placing them towards the east or west to limit false-positive triggers from sun rays (Marcon et al. 2020). We removed branches and stems in front of the camera traps to limit false positive triggers and to keep the detection probability constant. The date and time of the installation were noted, as well as the camera orientation and the angle ( $\theta$ ) and depth (i.e. radius,  $r$ ) of the detection zone (see Figure A1). As camera traps are triggered when motion is detected in the detection zone (Welbourne et al. 2016), we measured the dimensions of the detection zone (Figure A1) using the setting function of the camera, which indicates when the sensor is detecting movements. First, we walked perpendicularly to the camera at different distances, then towards the camera until the sensor detected our movement to measure the radius (i.e., distance from the camera to corners  $a$  and  $b$ ) and the width of the detection zone (i.e., the distance between corner  $a$  and corner  $b$ ) (Rowcliffe et al. 2008). The angle ( $\theta$ ) was determined by trigonometry using the measurements of the three sides of the detection zone. We repeated these measurements to obtain an average value at each camera location. All camera traps were set to photographic mode, at the highest sensitivity level, and at one picture per trigger without delay. The pictures were viewed and sorted using the software *Timelapse2 Image Analyser* (Greenberg, Calgary, Canada). For each photographic event (i.e. the encounter between an animal and a camera trap), the date, time, species and number of individuals (i.e. to calculate the average group size,  $g$ ) were noted. If multiple individuals of the same species triggered a camera at the same time, we considered that the number of events equaled one, but  $g$  equaled the number of individuals observed (following Keim et al., 2019). To avoid the potential bias of counting the same individual twice in two photos, we considered any animal photographed within a 30-min period to be the same (following Rovero and Zimmermann, 2016; and as used by Kane et al. 2015 and Tattersall et al., 2020a, 2020b). However, when individuals were clearly not in the same group or sex category (individual with antlers vs. without antlers, adult vs. juvenile), we counted them as independent events even when they appeared in the photos twice within 30 minutes. We removed camera traps that had technical issues during

our sampling, and some cameras were displaced by wildlife, for which we only kept the data collected prior to the displacement.

The travel speed was estimated from telemetry, using GPS collar datasets from adult moose followed in 2017-2018 near highway 85 and from yearling moose followed in the Rimouski Wildlife Reserve in 2020. The use of GPS data to estimate travel speed implies two main sources of bias: (1) there is an error associated to the GPS location provided by the device (Ganskopp & Johnson 2007) and (2) the use of GPS data tends to underestimate travel speed since the Euclidean distance is used to calculate travel speed although animals rarely move linearly in natural settings (Joly 2005; Prichard et al. 2014). To address these sources of bias in the movement rate, we estimated the travel speed from GPS data and applied a correction factor determined by Lesmerises et al. (in prep.). Briefly, using GPS locations taken each 30 sec. (arctic fox, *Vulpes lagopus*) or 5 min. (moose and coyote *Canis latrans*) and simulated data, Lesmerises et al. (in prep.) modeled the underestimation induced by the linearization of animal paths between successional locations at different fix rates. From these equations, we calculated the movement rate for each demographic class (yearling and adult female, and yearling and adult male), knowing that sex and age could have important effects on moose movement during summertime (Hundertmark 1998). For each territory, we used the structure of the population noted during the aerial survey (i.e. male : female ratio, % of yearling in the population) to calculate an average movement rate value that will be used when computing the REM density estimates; we did so by weighting the movement rate values according to the proportion of each demographic segment (Table A2).

The variance of the density estimates was determined by the Delta method, which allows to estimate the variance of a parameter that is a function of random parameters that have their own variance estimates (Seber 1982, Powell 2007). Thus, the variance of the density estimates was assessed by integrating the variances of the photographic rate (assessed by nonparametric bootstrapping and resampling; 10,000 iterations of camera location replacement), and the standard error of  $v$ ,  $r$  and  $\theta$  of each camera (see Pettigrew et al. 2021 for a similar method, but with the error associated to the camera models). We stratified the

bootstrap according to the classes of probability of occurrence of moose. Therefore, the confidence intervals of the REM correspond to the 2.5% and 97.5% (95%CI) quantiles of nonparametric bootstrap. We calculated a relative 95% confidence interval to better compare the density estimates precision which correspond to the inferior limit of the 95%CI subtracted to its superior limit, divides by 2 and by the density estimation.

### **Moose aerial surveys**

The estimated moose densities for the different study areas were obtained via aerial surveys conducted in February 2020 and February 2021, under the coordination of the MFFP. The standards for aerial inventory were established by Courtois (1990, 1991a) following an independent observers' approach (Courtois & Crépeau 1998). In sum, two observers flew in a helicopter along flight lines spaced by 500 m at a constant speed of 160 km/h and elevation of 110 m. The aerial survey was done in two phases simultaneously completed: the observers covered the entire study area locating and delineating moose track networks visible in the snow (phase 1) while counting and determining the sex and age class (juvenile and adult) of each observed moose for 1 in 4 track networks (phase 2) (Courtois & Crépeau 1998). Technicians only counted and sexed moose in 1 out of 4 track networks if they observed moose in them; if not, they counted the next track network. This method is based on a linear regression between the area of the track network and the number of individuals in each track network, and its application relies on the assumption that the relationship is linear, significant and strong (high  $R^2$  value). Consequently, the number of moose per track area (Eq. 2) and its variance (Eq. 3) are estimated using a linear regression:

$$\text{Eq. 2} \quad \bar{y}_r = \bar{y} + b(\bar{X} + \bar{x})$$

$$\text{Eq. 3} \quad v(\bar{y}_r) = \frac{S_r^2}{n} (1 - f)$$

$$\text{Eq. 4} \quad \bar{X} = \sum_{i=1}^n X_i / N$$

$$\text{Eq. 5} \quad \bar{x} = \sum_{i=1}^n x_i / n$$

$$\text{Eq. 6} \quad S_r^2 = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^n (r_i - \bar{r})^2$$

where  $\bar{y}$  and  $\bar{y}_r$  are the mean number of moose in track networks counted in phase 2 according to the direct and regression ( $r$ ) methods;  $b$  is the slope of the regression curve of  $y_i$  on  $x_i$ ;  $\bar{X}$  and  $\bar{x}$  are the mean area of track networks observed in phase 1 and sampled in phase 2 respectively (Eq. 4 and 5);  $r_i$  being the residual of the regression and  $\bar{r}$  being the mean residual (Courtois & Crepeau 1998). The total number of moose in the study area (Eq. 7) is estimated by extrapolating the estimated number of moose counted in the track networks (phase 2) and its variance (Eq. 8) to the total number of track networks ( $N$ ; phase 1) in the study area. Those values were divided by a detectability rate ( $F$ ) of 52% as determined by Courtois (1991b) to account for the track networks and moose missed by the observers. The 95% confidence intervals were also calculated (Eq. 9).

$$\text{Eq. 7} \quad Y = N \cdot \bar{y} / 0.52$$

$$\text{Eq. 8} \quad v(Y) = \frac{N \cdot v(\bar{y})}{F^2} + v\left(\frac{1}{F}\right) \cdot \bar{y}^2 + v\left(\frac{1}{F}\right) \cdot v(\bar{y}) \cdot N$$

$$\text{Eq. 9} \quad CI(\alpha = 0.025) = Y \pm 1.96\sqrt{v(Y)}$$

The equation used for the variance estimations (Eq. 8) is the one used by Crête et al. (1986) to incorporate the variance of the detectability rate (0.066; Courtois 1991). An *a posteriori* visual evaluation indicates that the assumption of normal distribution of the residuals from the relationship linking the number of moose to the area of the track network is only respected in the Le Chasseur Outfitter and Duchénier and Rimouski Wildlife Reserve. We also calculated the relative 95%CI for each density estimation from aerial survey. Finally, in order to compare density estimations from the two methods, we added the number of moose harvested by sport hunters to the the aerial survey estimates.



## 1.2.4 RESULTS

### Sampling efforts for the camera-trap and aerial survey designs

We reached 195 camera-sites in the Matane Wildlife Reserve (0.15/km<sup>2</sup>), 192 in the Seigneurie du Lac Métis Outfitter (0.56/km<sup>2</sup>), 96 in Le Chasseur Outfitter (0.49/km<sup>2</sup>), 110 in Duchénier Wildlife Reserve (0.40/km<sup>2</sup>), 192 in Rimouski Wildlife Reserve (0.26/km<sup>2</sup>) and 197 in BSL ZEC (0.19/km<sup>2</sup>). This results in an effort of ~5381 to ~6222 trap-days in the Matane, Rimouski and Duchénier Wildlife reserves, the Seigneurie du Lac Métis Outfitter and the ZEC BSL, and 3006 trap days in the smallest territory, i.e., Le Chasseur Outfitter (Table A2). The mean radius of the detection zones was 7.1 m ± 2.6 m (SD), and their mean angle reached 38.8° ± 12.3° (SD). After adjusting for the sex and age ratios of the different moose populations, the mean movement rate calculated with GPS telemetry data was estimated at 0.347 km/h ± 0.095 km/h (SD). A total of 2,090,544 photos were gathered and analyzed, in which 4,324 events were detected. Mean moose group size was 1.24 individuals ± 0.47 (SD) (Table A3).

The aerial surveys needed 59 h in 2020 and 74 h in 2021 to be completed. Overall, 1028 track networks were detected, and 270 of them were sampled. A total of 1,677 moose were counted, which resulted in a mean of 6.2 ± 13.1 (SD) moose per track network (6.4 ± 16.1 in the Matane Wildlife Reserve, 4.2 ± 5.8 in the Seigneurie du Lac Métis Outfitter, 4.0 ± 3.8 in the Le Chasseur Outfitter, 3.9 ± 5.0 in the Duchénier Wildlife Reserve, 7.3 ± 10.1 in the Rimouski Wildlife Reserve and 8.0 ± 13.5 in the BSL ZEC). The mean size of all track networks was 0.6 km<sup>2</sup> ± 1.6 (SD), and the mean size of the sampled track networks was 1.3 km<sup>2</sup> ± 2.5 (SD).

### Comparing density estimates between camera traps and aerial surveys

The density estimates from the REM in the study area range from 13.4 ind./10 km<sup>2</sup> (Duchénier Wildlife Reserve) to 29.8 ind./10 km<sup>2</sup> (Le Chasseur Outfitter). Relative 95%CI differed between study areas, ranging from 13.6% (Matane Wildlife Reserve) to 24.6% (Duchénier Wildlife Reserve; Table 1.1). In contrast, the moose densities we estimated using

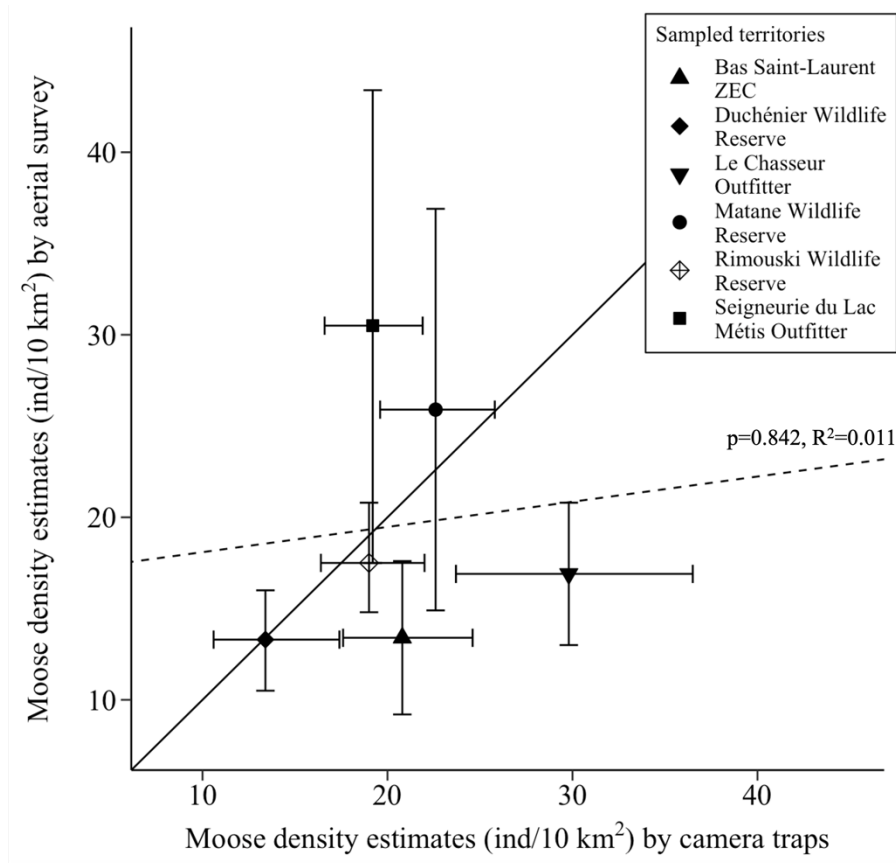
aerial surveys for each territory ranged between 13.3 ind./10 km<sup>2</sup> (Duchénier Wildlife Reserve) and 30.5 ind./10 km<sup>2</sup> (Seigneurie du Lac Métis Outfitter) with the 95%CI fluctuating from 15.5% (Rimouski Wildlife Reserve) to 42.5% (Seigneurie du Lac Métis Outfitter; Table 1.1).

**Table 1.1** Moose density estimates in our 6 sampled territories using the REM (automated cameras) and aerial surveys; lower and upper bounds of the 95% confidence intervals (95%CI) are shown, as well as the relative 95%CI size to allow comparison between methods and territories. Estimates from each method significantly differ in territories shown in bold.

	REM			Aerial survey		
	Density (ind./10k m <sup>2</sup> )	95%CI [lower : upper]	Relative 95%CI (%)	Density (ind./10km <sup>2</sup> )	95%CI [lower : upper]	Relative 95%CI (%)
Matane Wildlife Reserve	22.6	[19.6 : 25.8]	13.6	25.9	[14.9 : 36.9]	42.4
Seigneurie du Lac Métis Outfitter	19.2	[16.6 : 21.9]	14.0	30.5	[17.5 : 43.4]	42.5
BSL ZEC	<b>20.8</b>	<b>[17.6 : 24.6]</b>	<b>17.8</b>	<b>13.4</b>	<b>[9.2 : 17.6]</b>	<b>31.2</b>
Rimouski Wildlife Reserve	19.0	[16.4 : 22.0]	14.7	17.5	[14.8 : 20.8]	15.5
Duchénier Wildlife Reserve	13.4	[10.6 : 17.4]	24.6	13.3	[10.5 : 16.0]	20.5
Le Chasseur Outfitter	<b>29.8</b>	<b>[23.7 : 36.5]</b>	<b>21.3</b>	<b>16.9</b>	<b>[13.0 : 20.8]</b>	<b>23.0</b>

We found no strong, positive correlation between the estimates obtained with the two methods ( $P = 0.85$ ; adjusted- $R^2$ : -0.24), although the different territories were not distributed along a 1 : 1 line (Figure 1.2). The density estimates obtained from the camera trap surveys were higher than those yielded by the aerial surveys for the BSL ZEC and Le Chasseur Outfitter while the opposite was noted for the Matane Wildlife Reserve and Seigneurie du Lac Métis Outfitter. Nevertheless, the two sets of estimates were statistically different only in the BSL ZEC and in the Le Chasseur Outfitter (as their respective 95%CI were not overlapping), while for the Seigneurie du Lac Métis Outfitter, the lower precision of the

estimate obtained via aerial surveys dampened the differences suggested by the different mean estimate values (Table 1.1; Figure 1.2). For the Matane Wildlife Reserve and the Seigneurie du Lac Métis Outfitter, the overall precision of the aerial survey was quite low. On average, the precision was higher for estimates obtained via the REM camera-trap method (mean relative 95%CI = 17.6 %) than for the aerial surveys (mean relative CI95% = 29.2 %), mainly due to the large imprecisions obtained by the aerial surveys of Matane Wildlife Reserve and Seigneurie du lac Métis Outfitter (Table 1.1).



**Figure 1.2** Comparison of the moose density estimates ( $\pm$  95%CI) obtained from camera-trap surveys and aerial surveys for each of the six territories. The hard line represents a 1 : 1 slope and the dashed line represents the linear regression between the estimations from each method.

### 1.2.5 DISCUSSION

Aerial surveys are traditionally the main approach used to estimate densities of large cervids in many jurisdictions across North America. Besides some logistical constraints (Msoffe et al. 2010), their prohibitive costs make them hardly applicable on a regular basis (Green et al. 2008, Urbanek et al. 2012). By comparing density estimates (and their associated precision) obtained using both methods for 6 different territories, we successfully answered if, how and under which conditions camera-trap surveys could replace—or at least complement—the more traditional aerial surveys to assess moose densities. Overall, the two

methods yielded relatively similar density estimates in three out of the six territories where we applied them, although the precision of aerial survey estimates was lower in two of those. The relatively higher precision of the REM estimates suggests that the REM could be a suitable alternative to density estimations that are based on aerial surveys, but we consider that further work is needed to uncover its potential bias, limitations, and pitfalls.

### **Comparison of the density estimates obtained from the two methods**

The density estimates obtained from the aerial surveys were not correlated to those yielded by the REM – camera-trap approach, although the estimates were not statistically different in 4 of the 6 territories studied. This could result from two different factors: 1) the movement made by moose individuals between the two sampling periods, and 2) the different intensity of the respective bias of each method that varied in the six territories.

While moose are not considered to be a migrating species, they may still perform medium to short-distance movements (usually < 35 km in non-mountainous area; Hundertmark 1998) between individual summer ranges and winter ranges, which they share with conspecifics and in which they can find forest covers offering less movement-constraining snow conditions and sufficient palatable food source (Franzmann & Schwartz 2007). Since the camera-trap (in summer) and the aerial surveys (in winter) did not occur during the same period, the estimates may be biased by short-distance seasonal migrations. Such a bias is assumed to be more important in smaller territories located close to areas where moose populations are higher (e.g. Le Chasseur Outfitter that borders New Brunswick) and where moose are more likely to cross territory boundaries during seasonal movements. While we tried to meet the geographic closure assumption *during* the camera-trap (REM) or aerial surveys, we recognize that it was impossible to respect it *between* the two inventories that were spaced by ~4-5 months. Similarly, even though we added the moose harvested by sport hunters from the aerial survey estimates to make relevant comparisons with the REM estimates, the possibility that the demographic closure assumption is transgressed between the two surveys may introduce more noise in the correlation, as we cannot assume that natural mortality will impact the different territories in the same way (which would have led to a

stronger correlation). Similar concerns have often been raised when confronting two independent methods to assess density on the same territory. For example, Efford et al. (2005) have identified migration as a possible source of bias when comparing density estimations of brushtail possums (*Trichosorus vulpecula*) from two independent methods.

### **Contrast in precision of the two methods**

We showed that the precision of the density estimates was higher for the camera-trap REM estimates than for the ones obtained from aerial surveys in three of the six territories. We attribute the lower precision found in two territories (i.e., the Matane Wildlife Reserve and the Seigneurie du Lac Métis Outfitter) mainly to two factors (explained below): snow conditions and food availability encountered during winter 2020. Indeed, the snow depth (50 to 70 cm) was not deep enough to constrain movement (Renecker and Schwartz 1998) and to force moose to gather into wintering areas. This could have dampened the contrast between track networks in and out the wintering areas, making the delineation of the wintering areas variable and imprecise. Also, heterogeneity in the quantity and quality of food resources (benefits) and in the vertical cover that influences snow depth locally (costs) could also influence moose space use and habitat selection patterns (Dussault et al. 2005, Poole & Stuart-Smith 2005, Franzmann & Schwartz 2007), and thus increase the variability in the size of track networks made by the same number of moose. Consequently, the linear regression between the numbers of individuals and the area of a track network have been weaker than expected, and sometimes non-linear. Since the precision of the aerial survey is based on the residuals of this regression (Courtois & Crépeau, 1998), a lower fit for this relationship results in a lower precision of the density estimate, explaining the lower precision level of the aerial surveys conducted in the Matane Wildlife Reserve and the Seigneurie du Lac Métis Outfitter.

In contrast, the precision of the REM estimates, essentially based on the variance of photographic rate and of the parameters, was quite high and satisfying (Rowcliffe et al. 2008). This suggests that the number of activated camera traps and the duration of the survey were

enough in our sampling conditions to result in precise estimates, as low precision of density estimates from camera traps are associated with low sample sizes (Foster & Harmsen 2012).

### **Bias, limitations, and ways of improving the REM**

An important limitation of the REM is the need to know the movement rate to estimate density (Rowcliffe et al. 2008, Gilbert et al. 2020, Pettigrew et al. 2021). The movement rate estimates must be reliable and representative of the territory in which density estimates are made using camera traps to increase estimate accuracy. Consequently, we weighed our average movement rates using the demographic structure of the moose population inhabiting each of our 6 territories in order to minimize bias associated with movement rate, but some extrinsic factors can still influence this variable in the REM calculation. For example, movement rate is known to respond to predation risk, especially for prey species (Ditmer et al. 2018, Pusenius et al. 2020). Moreover, moose movement rate was shown to increase in areas affected by human recreational activities (Neumann et al. 2011), while a steeper topography forces moose to decrease their movement rate (Leblond et al. 2010). Considering that individuals with a higher movement rate are more likely to be captured by cameras (Tobler et al. 2008), a change in average movement rate dictated by local biotic or abiotic conditions could greatly influence the calculated density estimates (Pettigrew et al. 2021). For example, an overestimation of the densities would result of this underestimation of the movement rate (Rowcliffe et al. 2008), which could potentially explain the higher density estimations obtained by REM versus aerial surveys.

The accurate estimation of the photographic rate is another potential source of bias of the REM (Rowcliffe et al. 2008). Since the REM estimates a density within the collective detection zones of the camera array (Gilbert et al. 2020), the measured size of the detection zone must be unbiased to limit bias in density estimations. First, the sampling design assumes that the detection area is constant throughout the sampling period. However, vegetation growth can obstruct the camera's detection area, and the infield effective measurements of the detection zone present a high level of variability (Rowcliffe et al. 2011, Moll et al. 2020). Secondly, at night, the camera uses an infrared flash, which may have a shorter range than

the infrared detector. Thus, an animal passing through the detection cone could trigger the camera but would not be visible on the photograph and would not be counted in the detection rate (Swann et al. 2011). Thirdly, the photographic rate also depends on the camera trap's reliability to detect animals, and different models of automated cameras do not have equivalent detection rates (Apps & McNutt 2018, McIntyre et al. 2020). Also, an assumption of the REM is the independence of the contact between a camera trap and an individual. However, moose presented a curiosity in face of the camera-trap and often came towards the camera, seemingly to smell it.

### **Bias, limitations, and ways of improving aerial surveys**

The detectability rate used to correct the abundance estimation in the aerial survey method is a well-known source of bias (Caughley 1974, Pollock & Kendall 1987, Timmerman 1993, Redfern et al. 2002). In our study, we used a detectability rate of 52% estimated by Courtois (1991b) in a period when moose densities were way lower than in our study area during our sampling period (1.2 ind./10 km<sup>2</sup>; Courtois 1991b). Also, the use of this rate for all our territories thus assumes that the detectability rate is constant between territories, whereas it is known that it varies with group size, animal activity, and vegetation type, among other factors (Anderson et al. 1998, Oehlers et al. 2012). For example, Courtois (1991b) noted that their data suggests large spatial and temporal variations in detection rate. Samuel et al. (1987) found that detectability in aerial surveys increases with group size and decreases with vegetation cover.

The methods developed by Courtois and Crépeau (1998) that we used for aerial surveys rely on a linear regression between the area of track networks and the number of moose counted. A failure to comply to the assumptions of the linear regression, which we observed in some territories, could bias the results, an information only obtained after data collection. Moreover, the assumption that the counted track networks are representative of the rest of the track networks might not be respected. The larger track networks have a higher probability of being crossed by different flight lines and could thus be overrepresented. This



could potentially bias the abundance estimated, especially when the other assumptions are not respected.

### **Main advantages of both methods**

One of the main advantages of aerial surveys is the capacity to sample large areas in a short period of time (Mayle et al. 1999), thus making the density estimates robust to the small-scale movements of the studied species during the survey. In contrast, the longer sampling period of the camera-trap survey is also an advantage of this method. When the sampled area is subject to density variations and the geographic closure is impossible to achieve, the density estimates correspond to the mean density during the sampling period (Palencia et al. 2021). Another advantage of camera-trap surveys is their relative affordability (Rovero & Zimmerman 2016). Automated cameras can be found easily, and the method is simple enough that wildlife manager could use it with the support of scientists (Shaus et al. 2020), although the analysis of the numerous photographs could represent a non-neglectable investment of time (and money) if not supported by an automated algorithm (see Young et al. 2018). Aerial surveys also have the advantage of producing estimates of low-density populations (McIntosh et al. 2010), whereas camera-trap surveys necessitate relatively high-density populations to collect enough photographic data to estimate density (Foster & Harmsen 2012, Rowcliffe et al. 2013).

These contradictory advantages highlight the different contexts in which each method would respectively be optimal. Aerial surveys are best used over large areas in which small range movements are negligible, whereas camera trap survey could be useful to biologists and wildlife managers in smaller territories where the study species is found at relatively high densities.

### **Conclusion and recommendations**

Based on the pros and cons listed above, we consider that camera-trap surveys could at least complement aerial surveys when monitoring moose populations by providing precise density estimations, at least across the high densities (ranging from 13.4 to 29.8 moose/km<sup>2</sup>)

encountered in study areas similar to ours. However, determining if the approach is reliable and yields accurate density estimates with a similar level of precision still needs to be done, especially for populations found at lower densities. For example, the structure of the REM calculation suggests that a greater effort would be required to reach a good level of precision for the density estimates calculated in moose populations found at a lower density.

We recommend investing more effort on the major sources of bias of each method, particularly the estimation of the detectability rate for the aerial survey (using sightability surveys) and the estimation of the movement rate for the REM survey. When using the REM, however, we advise against using the size of the detection zone specified by the camera fabricant, and we propose that users affix visual cues to the ends of the detection zones and, when viewing photographs, count only the passages within these cues as photographic events. We also suggest to prune the vegetation as much as possible in front of the camera traps to prevent from changes in the size of the detection zone during the time cameras are deployed. We recommend to use only one camera trap model to limit variability and bias caused by variation in detection rate between camera traps. Finally, camera traps allow wildlife managers to have access to an alternative tool to parameter their populations as long as the sources of bias mentioned above are limited or controlled. We consider that REM can provide a non-invasive option to monitor wildlife under certain circumstances, and could thus complement a wildlife biologist's toolbox.

## Literature cited

- Alonso, R. S., McClintock, B. T., Lyren, L. M., Boydston, E. E., & Crooks, K. R. (2015). Mark-recapture and mark-resight methods for estimating abundance with remote cameras: a carnivore case study. *PloS ONE*, 10(3), e0123032. doi: 10.1371/journal.pone.0123032
- Anderson Jr, C. R., Moody, D. S., Smith, B. L., Lindzey, F. G., & Lanka, R. P. (1998). Development and evaluation of sightability models for summer elk surveys. *Journal of Wildlife Management*, 62(3), 1055-1066. doi: 10.3802558
- Apps, P. J., & McNutt, J. W. (2018). How camera traps work and how to work them. *African Journal of Ecology*, 56(4), 702-709. doi: 10.1111/aje.12563
- Arnason, A. N., Schwarz, C. J., & Gerrard, J. M. (1991). Estimating closed population size and number of marked animals from sighting data. *Journal of Wildlife Management*, 55(4), 716-730. doi: 10.2307/3809524
- Balestrieri, A., Ruiz-González, A., Vergara, M., Capelli, E., Tirozzi, P., Alfino, S., Minuti, G., Prigiono, C. & Saino, N. (2016). Pine marten density in lowland riparian woods: a test of the Random Encounter Model based on genetic data. *Mammalian Biology*, 81(5), 439-446. doi: 10.1016/j.mambio.2016.05.005
- Boulanger, Y., & Arseneault, D. (2004). Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(5), 1035-1043. doi: 10.1139/x03-269
- Burton, A. C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J. T., Bayne, E. & Boutin, S. (2015). Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 675-685. doi: 10.1111/1365-2662.12432
- Carbajal-Borges, J. P., Godínez-Gómez, O., & Mendoza, E. (2014). Density, abundance and activity patterns of the endangered *Tapirus bairdii* in one of its last strongholds in southern Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7(1), 100-114. doi: 10.1177/194008291400700102
- Carbone, C., Christie, S., Conforti, K., Coulson, T., Franklin, N., Ginsberg, J. R., Griffiths, M., Holden, J., Kawanishi, K., Kinnaird, M., Laidlaw, R., Lynam, A., Macdonald, D. W., Martyr, D., McDougal, C., Nath, L., O'Brien, T., Seidensticker, J., Smith, D. J. L., Sunquist, M., Tilson, R., & Shahrudin, W. N. (2001). The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4(1), 75-79. doi: 10.1017/s1367943001001081
- Caughley, G. (1974). Bias in aerial survey. *Journal of Wildlife Management*, 38(4) 921-933. doi: 10.2307/3800067

- Chekchak, T., Courtois, R., Ouellet, J.-P., Breton, L., St-Onge, S., (1998). Caractéristiques des sites de mise bas de l'orignal (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology*, 76(9): 1663-1670. doi: 10.1139/z98-096
- Courtois, R. (1991a). Normes régissant les travaux d'inventaires aériens de l'orignal. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction de la gestion des espèces et des habitats, *Service de la faune terrestre*. 24 p.
- Courtois, R. (1991b). Résultats du premier plan quinquennal d'inventaires aériens de l'Orignal au Québec, 1987-1991. Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche, Direction de la gestion des espèces et des habitats, *Service de la faune terrestre*. 36 p.
- Courtois, R., & Crepeau, H. (1998). Aerial surveys of moose populations in small census zones. *Alces*, 34, 157-164.
- Crête, M., Rivest, L. P., Jolicoeur, H., Brassard, J. M., & Messier, F. (1986). Predicting and correcting helicopter counts of moose with observations made from fixed-wing aircraft in southern Quebec. *Journal of Applied Ecology*, 751-761.
- Cusack, J. J., Swanson, A., Coulson, T., Packer, C., Carbone, C., Dickman, A. J., Kosmala, M., Lintott, C., & Rowcliffe, J. M. (2015). Applying a random encounter model to estimate lion density from camera traps in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Wildlife Management*, 79(6), 1014-1021. doi: 10.1002/jwmg.902
- De Bondi, N., White, J. G., Stevens, M., & Cooke, R. (2010). A comparison of the effectiveness of camera trapping and live trapping for sampling terrestrial small-mammal communities. *Wildlife Research*, 37, 456-465. doi: 10.1071/wr10046
- Desgagnés, J.-F., Schneider, R., St-Laurent, M.-H. (2022). Winter browsing in absence of an apical predator: Do high moose densities compromise tree regeneration? *Forest Ecology and Management*, 520, 120403. doi: 10.1016/j.foreco.2022.120403
- Ditmer, M. A., Fieberg, J. R., Moen, R. A., Windels, S. K., Stapleton, S. P., & Harris, T. R. (2018). Moose movement rates are altered by wolf presence in two ecosystems. *Ecology and Evolution*, 8(17), 9017-9033. doi: 10.1002/ece3.4402
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J. P., & Girard, I. (2005). Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1431-1437. doi: 10.1139/z05-140
- Efford, M. G., Warburton, B., Coleman, M. C., & Barker, R. J. (2005). A field test of two methods for density estimation. *Wildlife Society Bulletin*, 33(2), 731-738. doi: 10.2193/0091-7648(2005)33[731:aftotm]2.0.co;2
- Fleury, M. (2008). *Impact d'une forte densité d'orignaux sur les peuplements en régénération traités à l'éclaircie précommerciale*. Territoire de la réserve faunique de Matane. Par Faune-Experts inc. pour la Sépaq – Réserve faunique de Matane et le

ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Rimouski. 33 pages. annexes.

- Foster, R. J., & Harmsen, B. J. (2012). A critique of density estimation from camera-trap data. *Journal of Wildlife Management*, 76(2), 224-236. doi: 10.1002/jwmg.275
- Franzmann, A. W., & Schwartz, C. C. (2007). *Ecology and management of the north american moose* (2<sup>nd</sup> ed.). University Press of Colorado.
- Frenette, J., Pelletier, F., & St-Laurent, M. H. (2020). Linking habitat, predators and alternative prey to explain recruitment variations of an endangered caribou population. *Global Ecology and Conservation*, 22, e00920. doi: 10.1016/j.gecco.2020.e00920
- Ganskopp, D. C., & Johnson, D. D. (2007). GPS error in studies addressing animal movements and activities. *Rangeland Ecology & Management*, 60(4), 350-358. doi: 10.2111/1551-5028(2007)60[350:geisaa]2.0.co;2
- Gilbert, N. A., Clare, J. D., Stenglein, J. L., & Zuckerberg, B. (2021). Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology*, 35(1), 88-100. doi: org/10.1111/cobi.13517
- Green, M. C., Luent, M. C., Michot, T. C., Jeske, C. W., & Leberg, P. L. (2008). Comparison and assessment of aerial and ground estimates of waterbird colonies. *Journal of Wildlife Management*, 72(3), 697-706. doi: 10.2193/2006-391
- Greenberg, S. (2016). Timelapse2: An Image Analyser for Camera Traps. Greenberg Consulting Inc., Calgary. [En ligne] xURL: <http://saul.cpsc.ucalgary.ca/timelapse/pmwiki.php?n=Main.HomePage>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S., Ostro, L., & Doncaster, C. P. (2010). Differential Use of Trails by Forest Mammals and the Implications for Camera-Trap Studies: A Case Study from Belize. *Biotropica*, 42(1), 126-133. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00544.x
- Hutchinson, J. M., & Waser, P. M. (2007). Use, misuse and extensions of “ideal gas” models of animal encounter. *Biological Reviews*, 82(3), 335-359. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00014.x.
- Hundertmark, K. J. (1998). Home range, dispersal and migration. *Ecology and management of the North American moose*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA, 303-335.
- Jennelle, C. S., Runge, M. C., & MacKenzie, D. I. (2002). The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals : A comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 5(2), 119-120. doi: 10.1017/s1367943002002160

- Joly, K. (2005). The effects of sampling regime on the analysis of movements of overwintering female caribou in east-central Alaska. *Rangifer*, 25(2), 67-74. doi: 10.7557/2.25.2.254
- Kane, M. D., Morin, D. J., & Kelly, M. J. (2015). Potential for camera-traps and spatial mark-resight models to improve monitoring of the critically endangered West African lion (*Panthera leo*). *Biodiversity and Conservation*, 24(14), 3527-3541. doi: 10.1007/s10531-015-1012-7
- Karanth, K. U. (1995). Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture—Recapture models. *Biological Conservation*, 71(3), 333-338. doi: 10.1016/0006-3207(94)00057-W
- Keim, J. L., Lele, S. R., DeWitt, P. D., Fitzpatrick, J. J., & Jenni, N. S. (2019). Estimating the intensity of use by interacting predators and prey using camera traps. *Journal of Animal Ecology*, 88(5), 690-701. doi: 10.1111/1365-2656.12960
- Leclerc, M., Lamoureux, J., & St-Laurent, M. H. (2012). Influence of young black spruce plantations on moose winter distribution. *Journal of Wildlife Management*, 76(8), 1686-1693. doi: 10.1002/jwmg.419
- Laliberté, J., & St-Laurent, M. H. (2020). In the wrong place at the wrong time: Moose and deer movement patterns influence wildlife-vehicle collision risk. *Accident Analysis & Prevention*, 135, 105365. doi: 10.1016/j.aap.2019.105365
- Lamoureux, J., Bélanger, M., & Larocque, C. (2012). *Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière, à l'hiver 2012*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas-Saint-Laurent, Rimouski, 40 pages.
- Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J. P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33(6), 1102-1112.
- Lefort, S. & Massé, S. (éd.) (2015). *Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019*, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Secteur de la faune et des parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction générale du développement de la faune, 443 p.
- Loonam, K. E., Ausband, D. E., Lukacs, P. M., Mitchell, M. S., & Robinson, H. S. (2021). Estimating abundance of an unmarked, low-density species using cameras. *Journal of Wildlife Management*, 85(1), 87-96. doi: 10.1002/jwmg.21950
- Mace, G. M., Collar, N. J., Gaston, K. J., Hilton-Taylor, C. R. A. I. G., Akçakaya, H. R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E. J., & Stuart, S. N. (2008). Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology*, 22(6), 1424-1442. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01044.x

- Manly, B. F. L., McDonald, L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2007). *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Springer, Dordrecht. 222pp
- Manzo, E., Bartolommei, P., Rowcliffe, M., & Cozzolino, R. (2011). Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping. *Acta Theriologica*, 57, 165-172. doi: 10.1007/s13364-011-0055-8
- Marcon, A., Bonghi, P., Battocchio, D., & Apollonio, M. (2020). REM: performance on a high-density fallow deer (*Dama dama*) population. *Mammal Research*, 65(4), 835-841. doi: 10.1007/s13364-020-00522-x
- Mayle, B. A., Peace, A. J., & Gill, M. (1999). *How many deer? A guide to estimating deer population size*. Forestry Commission Field Book 18. Forestry Commission, Edinburgh.
- McIntosh, T. E., Rosatte, R. C., Hamr, J., & Murray, D. L. (2009). Development of a sightability model for low-density elk populations in Ontario, Canada. *Journal of Wildlife Management*, 73(4), 580-585. doi: doi.org/10.2193/2007-550
- McIntyre, T., Majelantle, T. L., Slip, D. J., & Harcourt, R. G. (2020). Quantifying imperfect camera-trap detection probabilities: implications for density modelling. *Wildlife Research*, 47(2), 177-185. doi: 10.1071/wr19040
- Meek, P. D., Ballard, G. A., Fleming, P. J., Schaefer, M., Williams, W., & Falzon, G. (2014). Camera traps can be heard and seen by animals. *PLoS ONE*, 9(10), e110832. doi: 10.1371/journal.pone.0110832
- Mercer, W. E., & McLaren, B. E. (2002). Evidence of carrying capacity effects in Newfoundland moose. *Alces*, 38, 123-141.
- Mills, L. Scott. 2013. *Conservation of Wildlife Populations: Demography, Genetics, and Management*. 2nd ed. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell.
- Ministry of Sustainable Resource Management (2002). *Aerial-based Inventory Methods for Selected Ungulates: Bison, Mountain Goat, Mountain Sheep, Moose, Elk, Deer and Caribou*. Government Publication Services, British Columbia.
- Moeller, A. K., Lukacs, P. M., & Horne, J. S. (2018). Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere*, 9(8), e02331. doi: 10.1002/ecs2.2331
- Moll, R. J., Ortiz-Calo, W., Cepek, J. D., Lorch, P. D., Dennis, P. M., Robison, T., & Montgomery, R. A. (2020). The effect of camera-trap viewshed obstruction on wildlife detection: implications for inference. *Wildlife Research*, 47(2), 158-165. doi: 10.1071/wr19004

- Msoffe, F. U., Ogutu, J. O., Kaaya, J., Bedelian, C., Said, M. Y., Kifugo, S. C., Reid, R. M., Neselle, M., van Gardingen, P & Thirgood, S. (2010). Participatory wildlife surveys in communal lands: a case study from Simanjiro, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 48(3), 727-735. doi: 10.1111/j.1365-2028.2009.01170.x
- Murray, D. L., & Fuller, M. R. (2000). A critical review of the effects of marking on the biology of vertebrates. In *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Edited by D. L. Muller and M. R., Columbia University Press, New York, N.Y. pp 15-64.
- Neumann, W., Ericsson, G., & Dettki, H. (2011). The impact of human recreational activities: moose as a case study. *Alces*, 47, 17-25.
- Nichols, J. D., Conroy, M. J., Williams, B. K. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations*. United Kingdom: Elsevier Science.
- O'Brien, T., Kinnaird, M., & Wibisono, H. (2003). Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6(2), 131-139. 10.1017/s1367943003003172
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2010). *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer Science & Business Media, Tokyo, 271pp.
- Oehlers, S. A., Bowyer, R. T., Huettmann, F., Person, D. K., & Kessler, W. B. (2012). Visibility of moose in a temperate rainforest. *Alces*, 48, 89-104.
- Palencia, P., Rowcliffe, J. M., Vicente, J., & Acevedo, P. (2021). Assessing the camera trap methodologies used to estimate density of unmarked populations. *Journal of Applied Ecology*, 58(8), 1583-1592. doi: 10.1111/1365-2664.13913
- Palmer, M. S., Swanson, A., Kosmala, M., Arnold, T., & Packer, C. (2018). Evaluating relative abundance indices for terrestrial herbivores from large-scale camera trap surveys. *African Journal of Ecology*, 56(4), 791-803. doi: 10.1111/aje.12566
- Peterson, R. O. (1999). Wolf–moose interaction on Isle Royale: the end of natural regulation? *Ecological Applications*, 9(1), 10-16.
- Peterson, R. L. (1979). *North American Moose*. University of Toronto Press, Toronto, 280pp.
- Pettigrew, P. (2017). Évaluation de la robustesse de deux nouvelles méthodes d'estimation de la densité utilisant des pièges photographiques automatisés. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 81pp.
- Pettigrew, P., Sigouin, D., & St-Laurent, M. H. (2021). Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities. *Ecology and Evolution*, 11(12), 7879–7889. doi: 10.1002/ece3.7619



- Pollock, K. H., & Kendall, W. L. (1987). Visibility bias in aerial surveys: a review of estimation procedures. *Journal of Wildlife Management*, 502-510.
- Poole, K. G., & Stuart-Smith, K. (2005). Fine-scale winter habitat selection by moose in interior montane forests. *Alces*, 41, 1-8.
- Powell, L. A. (2007). Approximating variance of demographic parameters using the delta method: a reference for avian biologists. *Condor*, 109(4), 949-954. doi: 10.1093/condor/109.4.949
- Prichard, A. K., Yokel, D. A., Rea, C. L., Person, B. T., & Parrett, L. S. (2014). The effect of frequency of telemetry locations on movement-rate calculations in arctic caribou. *Wildlife Society Bulletin*, 38(1), 78-88. doi: 10.1002/wsb.357
- Pusenius, J., Kukko, T., Melin, M., Laaksonen, S., & Kojola, I. (2020). Wolf predation risk and moose movement in eastern Finland. *Wildlife Biology*, 2020(4). doi: 10.2981/wlb.00685
- Renecker, L. A., and Schwartz, C. C. (1998). Food habits and feeding behaviour. In *Ecology and Management of the North American moose*. Edited by A.W. Franzamm and C. C. Schwartz. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. pp. 403-430
- Rademaker, M., Rode-Margono, E. J., & Weterings, M. J. A. (2017). Estimation of species area abundance from point abundance data, using effective detection areas from camera traps. *Journal of Biodiversity and Endangered Species*, 5(4), 1000200. doi: 10.4172/2332-2543.1000200
- Redfern, J. V., Viljoen, P. C., Kruger, J. M., & Getz, W. M. (2002). Biases in estimating population size from an aerial census: A case study in the Kruger National Park, South Africa: Starfield Festschrift. *South African Journal of Science*, 98(9), 455-461.
- Rich, L., Kelly, M., Sollmann, R., Noss, A., Maffei, L., Arispe, R. Paviolo, A., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Betetti, M. (2014). Comparing capture-recapture, mark-resight, and spatial mark-resight models for estimating puma densities via camera traps. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 382-391. doi: 10.1644/13-mamm-a-126
- Robitaille, A., & Saucier, J. P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional*. Sainte-Foy. Québec: Publications du Québec.
- Rovero, F., & Marshall, A. R. (2009). Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1011-1017. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x
- Rovero, F., & Zimmermann, F. (2016). *Camera Trapping for Wildlife Research*. Pelagic Publishing Ltd.

- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., & Meek, P. (2013). « Which camera trap type and how many do I need? » A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix*, 24(2), 148-156. doi: 10.4404/hystrix-24.2-8789
- Rowcliffe, J. M., Carbone, C., Jansen, P. A., Kays, R., & Kranstauber, B. (2011). Quantifying the sensitivity of camera traps : An adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(5), 464-476. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00094.x
- Rowcliffe, J. M., Carbone, C., Kays, R., Kranstauber, B., & Jansen, P. A. (2014). Density estimation using camera trap surveys: the random encounter model. In *Camera Trapping: Wildlife Management and Research*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, 317-324.
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T., & Carbone, C. (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1228-1236. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Carbone, C., & Jansen, P. A. (2013). Clarifying assumptions behind the estimation of animal density from camera trap rates : Density Estimates From Camera Trap Rates. *Journal of Wildlife Management*, 77(5), 876-876. doi: 10.1002/jwmg.533
- Royle, J. A. (2004). N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, 60(1), 108-115. doi: 10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x
- Ryder, Thomas J. 2018. *State Wildlife Management and Conservation*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Samuel, M. D., Garton, E. O., Schlegel, M. W., & Carson, R. G. (1987). Visibility bias during aerial surveys of elk in northcentral Idaho. *Journal of Wildlife Management*, 51(3), 622-630.
- Santangeli, A., Pakanen, V. M., Bridgeford, P., Boorman, M., Kolberg, H., & Sanz-Aguilar, A. (2020). The relative contribution of camera trap technology and citizen science for estimating survival of an endangered African vulture. *Biological Conservation*, 246, 108593.
- Schaus, J., Uzal, A., Gentle, L. K., Baker, P. J., Bearman-Brown, L., Bullion, S., Gazzard, A., Lockwood, H., North, A., Reader, T., Sutherland, C. S., & Yarnell, R. W. (2020). Application of the Random Encounter Model in citizen science projects to monitor animal densities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 6(4), 514-528. doi: 10.1002/rse2.153
- Seber, G. A. F. (1982). *The estimation of animal abundance and related parameters*. Macmillan Publishing Company. 506pp.

- Silveira, L., Jácomo, A. T. A., & Diniz-Filho, J. A. F. (2003). Camera trap, line transect census and track surveys : A comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114(3), 351-355. doi: 10.1016/s0006-3207(03)00063-6
- Silvy, N. J. (2012). *The Wildlife Techniques Manual* (7th ed). Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press. 1136 pp.
- Sollmann, R., Mohamed, A., Samejima, H., & Wilting, A. (2013). Risky business or simple solution – Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159, 405-412. doi: 10.1016/j.biocon.2012.12.025
- Steenweg, R., Hebblewhite, M., Kays, R., Ahumada, J., Fisher, J. T., Burton, C., Townsed, S. E., Carbone, C., Rowcliffe, J. M., Wittington, J., Brodie, J., Royle, J. A., Switalski, A., Clevenger, A. P., Heim, N., & Rich, L. N. (2017). Scaling-up camera traps: Monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(1), 26-34. doi: 10.1002/fee.1448.
- Sutherland, W. J. (Ed.). (2006). *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge university press, Cambridge. 432 pp.
- Swann, D. E., Kawanishi, K., & Palmer, J. (2011). Evaluating types and features of camera traps in ecological studies: a guide for researchers. In *Camera Traps in Animal Ecology*. Edited by J. D. Nichols and K. U. Karanth. Springer, Tokyo. pp. 27-43
- Tattersall, E. R., Burgar, J. M., Fisher, J. T., & Burton, A. C. (2020a). Boreal predator co-occurrences reveal shared use of seismic lines in a working landscape. *Ecology and evolution*, 10(3), 1678-1691. doi: 10.1002/ece3.6028
- Tattersall, E. R., Burgar, J. M., Fisher, J. T., & Burton, A. C. (2020b). Mammal seismic line use varies with restoration: Applying habitat restoration to species at risk conservation in a working landscape. *Biological Conservation*, 241, 108295. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108295
- Timmermann, H. R. (1993). Use of aerial surveys for estimating and monitoring moose populations-a review. *Alces*, 29, 35-46.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percegué, S. E., Pitman, R. L., Mares, R., & Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11(3), 169-178. doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x
- Trollet, F., Vermeulen, C., Huynen, M. C., & Hambuckers, A. (2014). Use of camera traps for wildlife studies: a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 18(3), 446-454.

- Urbanek, R. E., Nielsen, C. K., Preuss, T. S., & Glowacki, G. A. (2012). Comparison of aerial surveys and pellet-based distance sampling methods for estimating deer density. *Wildlife Society Bulletin*, 36(1), 100-106. doi: 10.1002/wsb.116
- Veloz, S., Salas, L., Altman, B., Alexander, J., Jongsomjit, D., Elliott, N., & Ballard, G. (2015). Improving effectiveness of systematic conservation planning with density data. *Conservation Biology*, 29(4), 1217-1227. doi: 10.1111/cobi.12499
- Welbourne, D. J., Claridge, A. W., Paull, D. J., & Lambert, A. (2016). How do passive infrared triggered camera traps operate and why does it matter? Breaking down common misconceptions. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2(2), 77-83. doi: 10.1002/rse2.20
- Young, S., Rode-Margono, J., Amin, R. (2018). Software to facilitate and streamline camera trap data management: A review. *Ecology and Evolution* 8(19): 9947-9957. doi: 10.1002/ece3.4464
- Zero, V. H., Sundaresan, S. R., O'Brien, T. G., & Kinnaird, M. F. (2013). Monitoring an Endangered savannah ungulate, Grevy's zebra *Equus grevyi*: Choosing a method for estimating population densities. *Oryx*, 47(3), 410-419. doi: 10.1017/s0030605312000324

## APPENDIX A. SUPPLEMENTARY MATERIAL

**Table A1.** Resources Selection Function coefficients assessing the probability of occurrence of moose from GPS locations of moose (Laliberté & St-Laurent 2020).

Variables	Coefficients
Mature deciduous stands	-0.309
Stands in regeneration	0.361
Immature stands	-0.023
Wetlands	-1.076
Water	-2.241
Cut 0–5 years	-0.527
Cut 6–20 years	0.011
Other habitats	-0.677
Altitude	0.194
Slope	0.036
Distance to roads	0.235
Distance to water	2.047

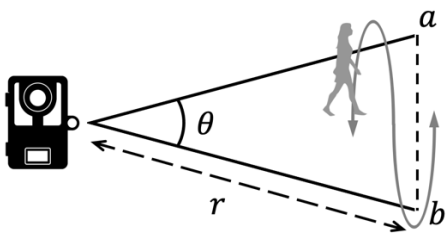
**Table A2.** Sampling effort of automated cameras in each sampled territory.

	Matane Wildlife Reserve	Seigneurie du Lac Métis Outfitter	BSL ZEC	Rimouski Wildlife Reserve	Duchénier Wildlife Reserve	Le Chasseur Outfitter
Area (km <sup>2</sup> )	1281	341	1017	729	273	196
No. of activated camera traps	195	192	197	192	110	96
No. of days of activation (and mean no. of days in function)	2.6-35.1 (27.6)	4.9-38.8 (28.1)	5.7-38.9 (32.0)	11.9-39.2 (31.3)	50.0-59.9 (55.0)	18.5-34.7 (31.6)
Sampling effort (no. of trap-days)	5381	5386	6205	6133	6222	3006
Sampling effort (no. of trap- days/km <sup>2</sup> )	4.55	15,79	6,10	8.41	22.79	15.34

**Table A3.** Random Encounter Model parameters in each sampled territory.

	Matane Wildlife Reserve	Seigneurie du Lac Métis Outfitter	BSL ZEC	Rimouski Wildlife Reserve	Duchénier Wildlife Reserve	Le Chasseur Outfitter
Photographic rate (no. ind./day) $\pm$ 95%CI	0.19 [0.17, 0.22]	0.13 [0.12, 0.15]	0.12 [0.10, 0.15]	0.15 [0.13, 0.18]	0.07 [0.05, 0.09]	0.15 [0.12, 0.19]
Mean movement rate $\pm$ SD (km/h)	0.345 $\pm$ 0.097	0.341 $\pm$ 0.093	0.342 $\pm$ 0.093	0.348 $\pm$ 0.094	0.350 $\pm$ 0.0094	0.360 $\pm$ 0.099
Mean radius* $\pm$ SD (m)	15.1 $\pm$ 5.1	13.0 $\pm$ 4.8	11.3 $\pm$ 3.4	14.0 $\pm$ 4.2	7.7 $\pm$ 3.4	8.6 $\pm$ 2.4
Mean angle* ( $^{\circ}$ ) $\pm$ SD	40	40	28.2 $\pm$ 7.4	37.4 $\pm$ 10.6	53.8 $\pm$ 23.4	41.1 $\pm$ 8.9
Mean group size (no. of ind.)	1.26	1.30	1.25	1.21	1.20	1.25

\* The differences in mean radius and mean angle between territories are essentially related to the different models of camera traps used.



**Figure A.1** Detection zone of an automated camera and its radius  $r$  and angle  $\theta$ . The detection zone was measured (from the camera to corners  $a$  and  $b$ , and the distance between corners  $a$  and  $b$ ) by walking perpendicularly to the camera at different distances then towards the camera until the sensor detected movement.



## CHAPITRE 2

# LES CAMÉRAS AUTOMATISÉES POUR ÉTUDIER LA FAUNE : EST-CE QUE LE CHOIX DE MODÈLE EST IMPORTANT ET INFLUENCE-T-IL LA PROBABILITÉ DE DÉTECTION ?

### 2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE

Les caméras automatisées représentent un outil facile à utiliser et non invasif de plus en plus populaire en écologie et en gestion de la faune. Cependant, les taux photographiques sont imparfaits et sont connus pour varier en fonction de facteurs spécifiques aux caméras (p. ex. modèle, hauteur d'installation par rapport au sol, orientation), mais aussi en fonction des conditions environnementales locales ainsi que de la vitesse de déplacement et la taille de l'espèce. Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer et à démêler l'influence respective de la vitesse de déplacement des animaux, de la distance entre les animaux et les caméras, du modèle de caméra et de la hauteur d'installation sur la probabilité de détection. Nous avons testé sept modèles de caméras automatisées dans un environnement contrôlé (c.-à.-d. animaux domestiques dans une ferme) et avons répété l'expérience lors d'essais réalisés dans un habitat naturel (c.-à.-d. grands mammifères en forêt). En milieu contrôlé, nous avons montré que le taux de détection fluctuait entre les modèles de caméras automatisées, la distance de passage et la hauteur d'installation, alors que nous avons noté un effet significatif du modèle de caméra et de la hauteur d'installation en forêt. Nous avons également observé une forte variation intra-modèle et un biais dans le taux de détection pour certains modèles de caméras en milieu contrôlé. Ces résultats suggèrent que les utilisateurs devraient considérer n'utiliser qu'un seul modèle de piège photographique, ou prendre en compte de telles sources de variation et de biais dans l'estimation du taux de détection lorsqu'ils s'appuient sur plusieurs modèles dans la même étude, qu'ils doivent ajuster la hauteur d'installation à la taille des espèces étudiées et qu'ils doivent être conscients que certains



modèles sont moins fiables et donnent des taux de détection instables et plus biaisés que d'autres.

Cet article, intitulé « *Camera traps in wildlife studies: Does the choice of camera models matter and could it affect detection probability?* » a été rédigé en collaboration avec mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, mon co-directeur, Frédéric Lesmerises, et Pascal Pettigrew, auxiliaire d'enseignement et de recherche à l'UQAR. Il sera soumis au journal avec comité de lecture *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. En tant que première auteure, ma contribution couvrait la préparation au protocole d'échantillonnage, la réalisation des inventaires sur le terrain, le traitement et l'analyse des données ainsi que la rédaction de l'article scientifique. Mes co-auteurs ont participé à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, incluant l'orientation du projet, l'établissement des objectifs, le traitement des données ainsi que plusieurs révisions des versions préliminaires de ce manuscrit. Ils sont aussi responsables de la mise sur pied du projet et de l'obtention de financement nécessaire à sa réalisation.

## **2.2 CAMERA TRAPS IN WILDLIFE STUDIES: DOES THE CHOICE OF CAMERA MODELS MATTER AND COULD IT AFFECT DETECTION PROBABILITY?**

### **2.2.1 ABSTRACT**

Automated camera-traps represent a promising and non-invasive tool that has become more commonly used in ecology and wildlife management. However, camera-traps sometimes miss animal passages, with the potential of biasing the resulting estimates. The detection rate is known to vary with factors that are specific to the camera-trap (e.g. model, installation height vs. ground level and orientation), to local environmental conditions as well as the speed and size of the studied species. In this study, we aimed at determining and disentangling the respective influence of animal movement speed, distance between animals and cameras, camera model and installation height on the detection probability. We tested 7 models of automated cameras in a controlled environment (i.e. cattle in a farm) and repeated the experiment during trials conducted in a natural habitat (i.e. large mammals in a forest).

In our controlled trials, we demonstrated that the detection rate fluctuated between camera trap models, distance of passage and installation height. We found significant differences in detection rate between camera models and installation heights in forest trails. We also observed a high intra-model variation and identified a bias in the detection rate for some camera trap models. These results suggest that users should consider using only one camera trap model, or account for such sources of variation and bias in detection rate when using several models in the same survey. Users should also adjust the installation height to the species body size, and caution that some models are less reliable and can yield unstable and more biased detection rates.

**Keywords:** trapping rate, detection rate, remote sensing, detection bias

### 2.2.2 INTRODUCTION

Automated cameras gained in popularity to study and monitor wildlife behaviour, density and ecology over the past decades (O’Connell et al. 2010, McCallum 2013). They are an easy-to-use tool that provides a non-invasive way of remotely collecting large quantities of data over expansive study areas for extended periods of time (Gilbert et al. 2020 but see Meek et al. 2014), and are ideal to use for target species that are cryptic (O’Brien et al. 2003, Silveira et al. 2003). In recent years, the technology of automated cameras has been greatly improved; cameras are now faster, more sensitive, have greater autonomy and take more and clearer pictures (Rovero et al. 2013, Trolliet et al. 2014, Fleming et al. 2016, Rovero & Zimmermann 2016).

However, the increasing use of automated cameras in animal ecology can falsely increase user confidence in this tool (Burton et al. 2015). Among potential sources of bias, the imperfect detection rate of automated cameras is of great concern as it may bias results of statistical analyses or modeling exercises that are based on the number of data (i.e. photos) collected by camera traps (Moll et al. 2020). It has been shown that the detection rate can fluctuate with factors that are specific to the camera (e.g. model: Apps & McNutt 2018; height and orientation: Apps & McNutt 2018, McIntyre et al. 2020), to the focal wildlife species (e.g. size: Tobler et al. 2008; movement speed and distance to the camera: Findlay et al. 2020, McIntyre et al. 2020; behavioral response vs. the camera: Apps & McNutt 2018), or to the local environment (e.g. vegetation density and resource availability: Kelly & Holub 2008). Such variation of bias in detection rate could be problematic for several recent methods used in wildlife ecology that are based on the “capture” (or photographic) rate or the count of detection as a proxy of density (Photographic rate: Carbone et al. 2001; *N*-mixture Models: Royle 2004; Random Encounter Model: Rowcliffe et al. 2008; Random Encounter and Staying Time Model : Nakashima et al. 2018), as these methods assume that the capture rate (or count of detection) varies consistently and linearly with the actual density of individuals (Burton et al. 2015).

Albeit being suspected, the uncertainty in detection rate, and the underlying drivers of variation, received little attention in the peer-reviewed literature. Findlay et al. (2020) noted a 20% loss in otter (*Lutra lutra*) photos for passages that occurred close (~1 m) to the camera trap because their passage did not trigger the camera; they suggest that faster animals had a lower probability of being detected than slower ones. They also noted that animals passing further away from the camera were less likely to trigger the camera but more likely to be visible on the photograph when the camera was triggered. Apps and McNutt (2018) tested different models of camera, placing them at different heights and angles (parallel or not to the ground), while a 68-cm tall dog walked towards the cameras at different approach angles. They noticed differences in detection between installation heights and distances of passage in the detection zone and proposed that variations in detection rate between models were mainly due to the differences in the geometry of the viewshed of the infrared detector. Their results were supported by McIntyre et al. (2020) who noted a decrease in detection probability when cameras were placed higher and when a teleguided dispersive releasing heat was moving faster or at a greater distance from the cameras. They also reported a significant variation in detection probability between different units of the same model (i.e. intra-model variability). In contrast, Jacobs and Ausband (2018) did not report any difference in detection probability when placing cameras at different heights while studying more than 18 wild species. Such opposite findings highlight the importance of disentangling the different drivers of variation that may influence the detection rate in order to minimize the occurrence of “false negative” events (i.e. animal passage not detected or not photographed) when using automated cameras to monitor wildlife and estimate densities.

Consequently, the main goal of our study is to identify the most important factors that can explain potential variation in the detection rate. More precisely, we were interested in determining the respective effect of animal movement speed, distance between animals and cameras, camera model and installation height (vs. ground level) on the detection probability. We hypothesized that automated cameras differ in their sensitivity (and thus their detection capacity) as a function of the model, the quality, and the field of vision of their sensors. We thus predicted that detection rate will be lower for cameras installed at an inappropriate height

above ground level vs. the animal body size, for animals passing faster or further from the camera than for those passing slower and closer, and that all tested models would not yield the same performance, but similar models would have similar detection rate. We divided our study in two parts; first, we used cattle in a controlled experiment during which we modified the passage distance perpendicular to the camera and estimated the movement speed of the individuals, in addition to testing different camera models and installation heights. The second part of the study was conducted during a camera-trap survey on medium to large-size mammals in the wild in order to focus on the effect of camera models and installation heights.

### 2.2.3 METHODS

Our study area is located in the Bas-Saint-Laurent region (Québec, eastern Canada). The controlled experiment with cattle took place on a private property (farm; 48.53°N, -68.05°W) in Ste-Angèle-de-Mérici, while the wildlife survey was conducted on the Nicolas-Riou outfitting area situated in Saint-Eugène-de-Ladrière (48.17°N, -68.79°W). Both locations are part of the balsam fir (*Abies balsamea*) – yellow birch (*Betula alleghaniensis*) bioclimatic domain, characterized by a mean elevation ranging between 220 and 400 m and with an average precipitation of 900 mm (Robitaille and Saucier, 1998).

Automated cameras were mounted to a custom-built wooden structure for both parts of the study (Figure 2.1). The structure has horizontal bars that allow for camera placement at 0.5 m, 1 m and 1.5 m above the ground and which could accommodate up to 30 cameras (10 per level). We tested 7 camera models and 5 replicates per model, thus we could test for intra- as well as inter-model variation in detection rate. For both experiments, the camera models tested were Bushnell (Bushnell Holding inc., Overland Park, KS, USA) Core DS No-Glow Trail Camera, Moultrie (PRADCO Outdoor Brands, Birmingham, AL, USA) A-30i and M-800i Game Cameras, Spypoint® (Spypoint, Victoriaville, Canada) Force-P and Force-Dark Trail Camera, Reconyx® (Reconyx inc., Holen, WI, USA) UltraFire Covert Camera, and Stealth Cam® (GSM Outdoors, Irving, TX, USA) QS(2020); we added the Boly (Boly Media Communications Inc., Santa Clara, CA, USA) BG590-24mHD Hunting Camera for the trials

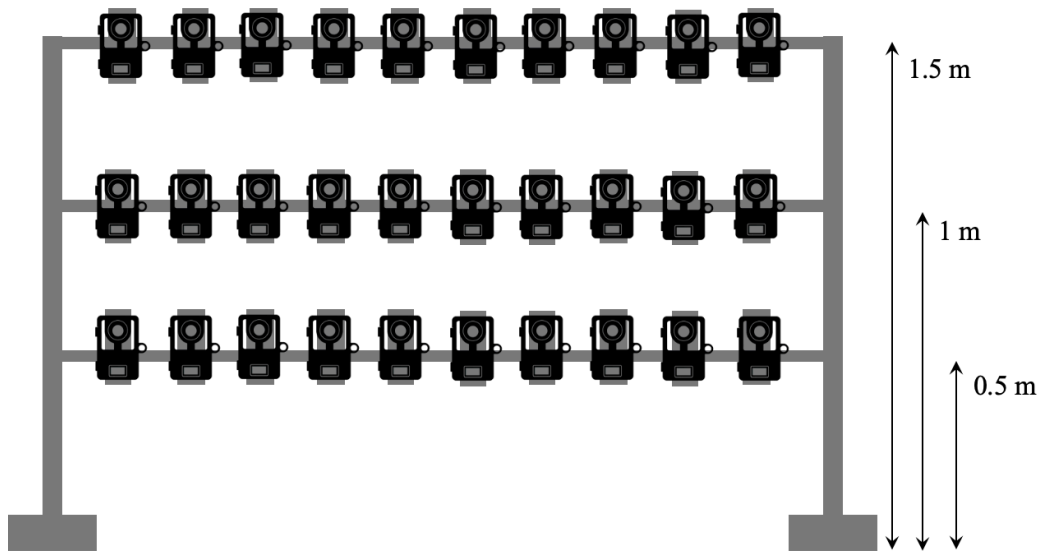
conducted in the forest. Before each sampling period, we set the date and time, the sensitivity level to high, the number of photographs at 1 per trigger and the delay to none.

For the controlled experiment conducted with cattle from end of April to mid June 2021, the camera-trap structure was placed at varying distances (1 m, 8 m, 15 m) within a corridor limited by wire fencing. Goats (*Capra aegagrus hircus*; 68-78 cm height at withers and weighting between 30-80 kg, moulting) were attracted from one end of the enclosure to the other using food as bait. The goats were released one-at-a-time by their handler adjacent to the camera trap structure, and passages were timed between two visual cues that were spaced out by 4.8 meters. For each passage, we ensured that the goat had a seemingly constant speed and that no other animals were in the detection zone of the cameras. After ~10 passages for all distances, we removed cameras from the horizontal bars and reinstalled them at a different height, to ensure that each individual camera attempted to detect at least 10 passages for all distances and heights. For each goat passage, we made sure that at least one replicate of all camera models was placed at each height (0.5, 1.0, 1.5 m).

For the second part of the study, conducted in a forest environment, we installed our camera-trap structure on the Nicolas-Riou Outfitting territory between March 30<sup>th</sup> and June 17<sup>th</sup>, 2021, to detect moose (*Alces alces americana*) in priority, but also other large mammal species (white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, and black bear, *Ursus americanus*). The devices were active for at least 21 days before we verified the battery level and changed the height of the different replicates for each camera model on the 3 bars (see Figure 2.1). This 21-day period was chosen to maximize the number of wildlife passages without running the risk of emptying the batteries and filling the memory cards. All photographs were visualized using the software *Timelapse2 Image Analyser* (Greenberg, Calgary, Canada). During the controlled experiment, each passage was known and sorted as detected or undetected. During the survey conducted in the forest, we assumed that all passages were detected by at least one camera and sorted passages accordingly using the timestamp. The percentage of success [i.e. (detected passages/all passages) x 100] of each individual camera was calculated (Table 2.1).

We used generalized linear models (GLMs) based on the binomial family (i.e. mixed logistic regressions) to test the effect of four different explanatory variables (i.e. camera model, distance, height, speed) and their interactions on the detection rate using 15 candidate models for the controlled experiment (see Table 2.2). A detected passage was coded as “1” and an undetected passage was coded as “0”. The individual camera IDs were included as a random factor in each model to account for intra-model variation and pseudo replication (Zuur et al. 2007). To avoid convergence problems, we removed the data collected by cameras that were installed at a 1.5-m height for the controlled experiment since several of these cameras did not detect at least one passage, suggesting that the installation height was inappropriate, i.e. too high for small goats passing close to the structure.

Since there was no variance associated with the camera ID ( $\sigma = 0$ ; Harrison et al. 2018) in the natural (forest) experiment, we used generalized linear models (GLMs) to test the effect of two explanatory variables (i.e. camera model, height) and their interaction on the detection rate and built 5 candidate models (Table 2.2). For both experiments, we tested for multicollinearity problems between independent variables using the Variance Inflation Factor (Graham 2003), and selected the model based on the Akaike’s information Criterion corrected for small samples (hereafter AIC<sub>c</sub>; Burnham and Anderson 2002). All statistical analyses were performed using R 3.5.1 (R CoreTeam 2019).



**Figure 2.1** Schematic representation of the wooden structure supporting the 5 replicates of the 7 camera models fixed at 3 different heights above ground level used for both experiments, in the controlled and natural areas, assessing the mean detection rate and its variance.

## 2.2.4 RESULTS

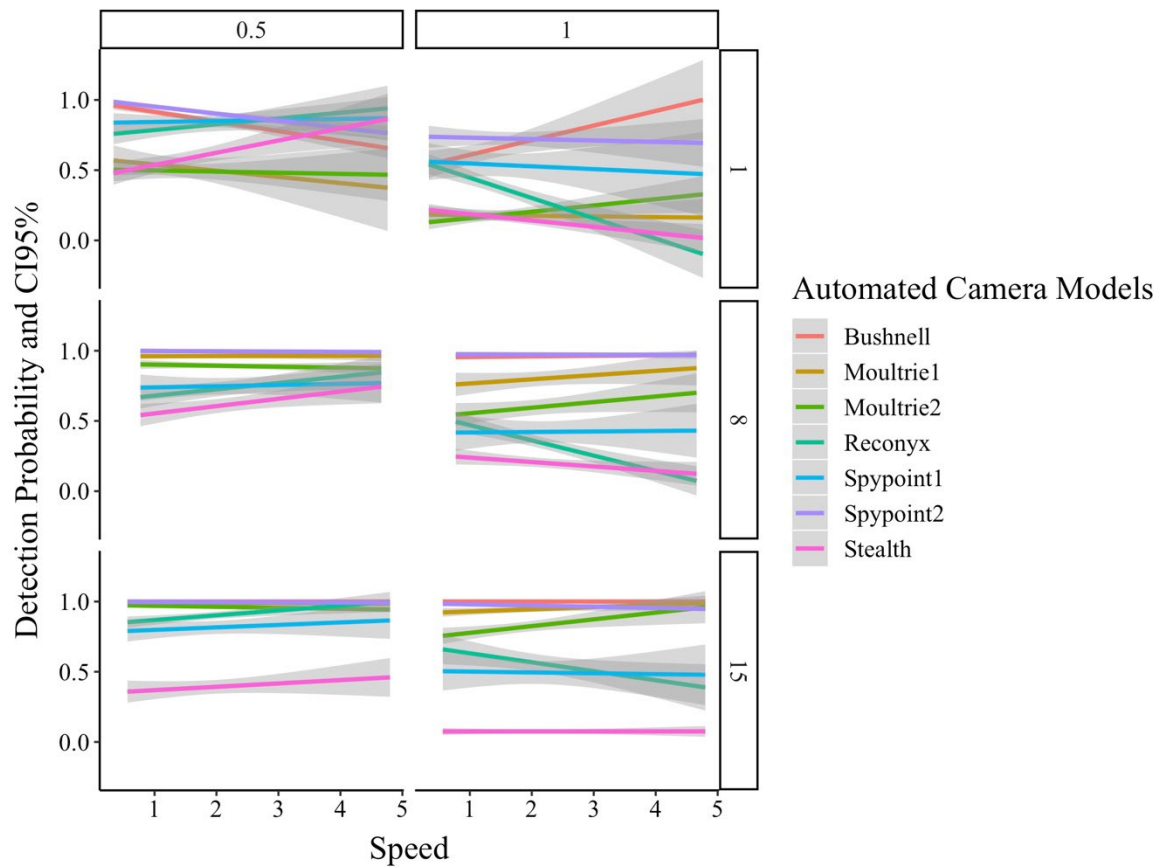
### Controlled environment

The 5 replicates of the 7 automated camera models we tested could have potentially detected 107 passages (between 10 and 15 for each combination of passage distance and installation height). We removed 41 passages from one replicate due to a faulty camera that did not activate. The automated cameras differed in their successful mean detection rate, with percentages varying from  $22\% \pm 37$  (SD; Stealth QS) to  $82\% \pm 36$  (SD; Bushnell Core DS and Spypoint Force-P) (Table 2.1A). The highest mean detection rate for all camera trap models was found when cameras were placed at 0.5 m height from ground level, and detection rate was on average lower when passages occurred at a shorter (1 m) distance in front of the cameras.

The logistic model that best explains the variability in detection rate considered the movement speed and the passage distance, the camera trap model, the installation height, the



interaction between those latter two variables as well as a random effect (i.e., camera ID; Table 2.2A and 2.3A). The AUC of this model was very high (0.907, ranging from 0.895 to 0.920, 95% confidence interval, hereafter referred as 95%CI). The variability in the predicted detection probability between and within camera models was higher for cameras placed at 1.0 m than for those installed at 0.5 m and for animals passing closer to the cameras vs. those passing at a greater distance (Figure 2.2). Comparing the slopes between camera models indicates a high inter-model variability in predicted detection probability, with some models (e.g. Stealth Cam QS(2020) having the lower probability of detection whereas others (e.g. Bushnell 119977C, Spypoint Force-P) had consistently higher detection probabilities despite variations in animal speed and passage distance (Figure 2.2). Moreover, larger 95%CI were noted for the predicted detection probabilities of the Stealth Cam QS(2020), the Spypoint Force-Dark and the Reconyx UltraFire than for the Bushnell 119977C and the Spypoint Force-P, which yielded an overall (and consistently) higher probability of detection.



**Figure 2.2** Detection probability predicted by the most parsimonious model with varying speed of passage at each combination of distance of passage (in rows) and installation height (in columns) from the controlled experiment done with goats.

### Natural environment

In the forest environment, our cameras detected a total of 20 passages of moose, bears and deer during the 79 days of activation. After we removed data from one automated camera model from our dataset due to camera malfunction, 14 passages detected by 11 individual cameras (i.e., replicates). Overall, the mean detection rate was generally higher when cameras were installed at 1.0 m above ground level but varied between models (ranging from  $59\% \pm 12$  [SD] for Moultrie M-8000i to  $85\% \pm 3$  [SD] for Bushnell Core DS; Table 2.1B).

The logistic regression model that best explains variation in the predicted detection rate included the camera model and the installation height, without the interaction between these two variables (Table 2.2B). Its AUC was moderate (0.614, ranging from 0.564 to 0.664, 95%CI). The predicted detection probability was lower when cameras were installed at 0.5 m above ground level vs. at 1.0 or 1.5 m, but no difference was noted between 1.0 and 1.5 m (Table 2.3B, Figure 2.3). Three models (i.e., Bushnell 119977C, Moultrie A-30i and Spypoint Force-Dark) offered a significantly higher probability of detection than others (Table 2.3B, Figure 2.3).

**Table 2.1** Percentage  $\pm$  SD of successful detections by automated cameras for each combination of camera model, passage distance and height of the camera in a controlled (A) and a natural (B) setting. Controlled experiments were done with domestic goats while deer, moose and bears were captured cameras in natural environment.

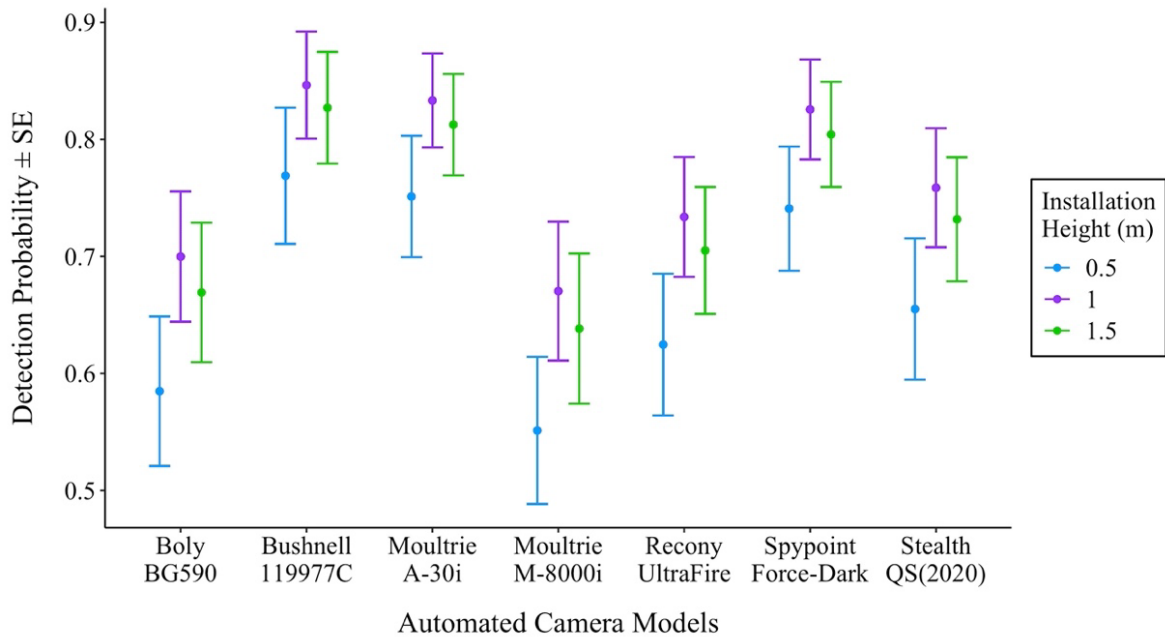
A)	Height (m)	Distance (m)	Camera-trap models						
			Bushnell Core DS	Moultrie A-30i	Moultrie M-8000i	Reconyx UltraFire	Spypoint Force Dark	Spypoint Force-P	Stealth QS
A)	0.5	1	95 $\pm$ 9	67 $\pm$ 45	71 $\pm$ 41	75 $\pm$ 26	96 $\pm$ 9	99 $\pm$ 3	75 $\pm$ 26
		8	98 $\pm$ 3	98 $\pm$ 3	98 $\pm$ 3	53 $\pm$ 32	78 $\pm$ 44	97 $\pm$ 4	45 $\pm$ 51
		15	100 $\pm$ 0	96 $\pm$ 5	100 $\pm$ 0	69 $\pm$ 31	80 $\pm$ 45	98 $\pm$ 4	34 $\pm$ 47
		Total	98 $\pm$ 6	87 $\pm$ 28	90 $\pm$ 26	66 $\pm$ 29	85 $\pm$ 35	98 $\pm$ 4	51 $\pm$ 44
	1	1	56 $\pm$ 52	10 $\pm$ 22	0	58 $\pm$ 53	39 $\pm$ 39	68 $\pm$ 41	4 $\pm$ 6
		8	97 $\pm$ 7	78 $\pm$ 37	50 $\pm$ 58	58 $\pm$ 43	40 $\pm$ 51	100 $\pm$ 0	37 $\pm$ 51
		15	100 $\pm$ 0	97 $\pm$ 4	75 $\pm$ 50	79 $\pm$ 27	49 $\pm$ 50	99 $\pm$ 3	6 $\pm$ 13
		Total	84 $\pm$ 35	62 $\pm$ 45	42 $\pm$ 51	65 $\pm$ 40	43 $\pm$ 44	89 $\pm$ 27	16 $\pm$ 32
	1.5	1	0	7 $\pm$ 15	0	0	0	0	0
		8	91 $\pm$ 13	83 $\pm$ 38	3 $\pm$ 7	48 $\pm$ 50	20 $\pm$ 45	78 $\pm$ 44	0
		15	99 $\pm$ 3	100 $\pm$ 0	45 $\pm$ 20	50 $\pm$ 47	59 $\pm$ 54	96 $\pm$ 5	0
		Total	63 $\pm$ 47	63 $\pm$ 47	8 $\pm$ 27	32 $\pm$ 44	26 $\pm$ 45	58 $\pm$ 49	0
Total		82 $\pm$ 36	71 $\pm$ 42	48 $\pm$ 49	54 $\pm$ 41	51 $\pm$ 48	82 $\pm$ 36	22 $\pm$ 37	
B)	Height (m)		Camera-trap models						
			Boly BG590	Bushnell Core DS	Moultrie M-8000i	Moultrie A-30i	Reconyx UltraFire	Spypoint Force Dark	Stealth QS(2020)
		0.5	45 $\pm$ 20	81 $\pm$ 24	57 $\pm$ 32	78 $\pm$ 14	54 $\pm$ 24	73 $\pm$ 25	72 $\pm$ 9
		1	75 $\pm$ 19	85 $\pm$ 3	59 $\pm$ 12	83 $\pm$ 10	77 $\pm$ 7	84 $\pm$ 14	72 $\pm$ 9
		1.5	74 $\pm$ 17	77 $\pm$ 21	67 $\pm$ 0	79 $\pm$ 8	72 $\pm$ 1	80 $\pm$ 5	74 $\pm$ 20
Total		65 $\pm$ 22	80 $\pm$ 19	60 $\pm$ 17	80 $\pm$ 11	68 $\pm$ 17	79 $\pm$ 16	73 $\pm$ 14	

**Table 2.2** List of candidate models used to model the success rate of the camera models in a controlled (A) and natural (B) setting with their number of parameters (k) and their  $\Delta AIC_c$ . Mixed and non-mixed logistic regressions were used in A and B respectively.

<b>A)</b>	Logistic Models	k	$\Delta AIC_c$
1	Model + Distance + Height + Speed + Model*Height + (1 CamID)	18	0
2	~ Model + Distance + Height + Speed + Distance*Height + (1 CamID)	14	12
3	~ Model + Distance+ Height + Speed + Model*Speed+ (1 CamID)	18	37
4	~ Model + Distance + Height + Speed + Distance*Speed + (1 CamID)	14	57
5	~ Model + Distance + Height+ (1 CamID)	11	80
6	~ Model + Distance + Height + Speed + (1 CamID)	12	81
7	~ Model + Height + Speed + (1 CamID)	10	218
8	~ Model + Height + (1 CamID)	9	220
9	~ Height + (1 CamID)	3	241
10	~ Model+ Distance + (1 CamID)	10	330
11	~ Model + Distance + Speed + (1 CamID)	11	331
12	~ Distance + (1 CamID)	4	350
13	~ Model + (1 CamID)	8	453
14	~ Speed + (1 CamID)	3	471
15	~ 1 + (1 CamID)	2	473
<b>B)</b>			
1	~ Model + Height	9	0
2	~ Model	7	1.3
3	~ Height	3	2.8
4	~ 1	1	3.9
5	~ Model + Height + Model*Height	21	19.9

**Table 2.3** Coefficient and 95% confidence interval (95%CI) [lower : higher] of the model explaining the success rate with the lower  $\Delta AICc$  in the controlled (A) and natural (B) setting. The coefficient is considered significant when the confidence interval does not overlap 0 (shown in bold). Note that the speed in A is marginally significant.

<b>A)</b>	$\beta$	CI95%	<b>B)</b>	$\beta$	CI95%
Intercept	<b>3.82</b>	<b>[2.26 : 5.37]</b>	Intercept	0.342	[-0.168 : 0.868]
Moultrie A-30i	<b>-2.38</b>	<b>[-4.36 : -0.39]</b>	Bushnell Core DS	<b>0.860</b>	<b>[0.116 : 1.65]</b>
Moultrie M-8000i	<b>-2.01</b>	<b>[-4.01 : -0.013]</b>	Moultrie A-30i	<b>0.763</b>	<b>[0.100 : 1.44]</b>
Reconyx UltraFire	-4.02	<b>[-5.97 : -2.07]</b>	Moultrie M-8000i	-0.137	[-0.781 : 0.505]
Spypoint Force-P	0.14	[-2.08 : 2.36]	Reconyx UltraFire	0.167	[-0.465 : 0.800]
Spypoint Force-Dark	-1.85	[-3.84 : 0.153]	Spypoint Force-Dark	<b>0.708</b>	<b>[0.041 : 1.39]</b>
Stealth Cam QS(2020)	<b>-4.69</b>	<b>[-6.64 : -2.74]</b>	Stealth Cam QS(2020)	0.299	[-0.350 : 0.953]
Distance 8 m	<b>1.37</b>	<b>[1.08 : 1.66]</b>	Height 1 m	<b>0.504</b>	<b>[0.062 : 0.953]</b>
Distance 15 m	<b>1.74</b>	<b>[1.44 : 2.05]</b>	Height 1.5 m	0.362	[-0.072 : 0.801]
Height 1 m	<b>-2.33</b>	<b>[-3.37 : -1.30]</b>			
Speed	-0.10	[-0.22 : 0.015]			
Moultrie A-30i*1 m	0.59	[-0.605 : 1.78]			
Moultrie M-8000i *1 m	-1.27	[-2.58 : 0.047]			
Reconyx UltraFire*1 m	2.37	<b>[1.22 : 3.25]</b>			
Spypoint Force-P*1 m	0.40	[-1.13 : 1.94]			
Spypoint Force-Dark*1 m	-0.97	[-2.25 : 0.309]			
Stealth Cam QS(2020)*1 m	0.31	[-0.863 : 1.48]			



**Figure 2.3** Detection probability according to installation height of each camera-trap model (5 replicates) in natural settings, for moose, deer and bear (events = 14).

## DISCUSSION

Camera-traps are often used in wildlife studies, but their imperfect detection rate is rarely accounted for (Foster & Harmsen 2012). However, it has been shown that camera-trap detection rate varies according to several factors (e.g., Swann et al. 2004, Apps & McNutt 2016, Heiniger & Gillespie 2018). By testing eight camera trap models in two different contexts (controlled and natural), we found differences in detection rates between camera traps models and found that installation height (vs. ground level), distance and speed of animal passage affect detection rate. We also found both intra- and inter-model variability in detection rate.

We found a high variation in detection rate between camera trap models in different settings. As predicted, the detection rate varied positively with the distance of passage and with installation height from ground level. However, detections were lower when camera-traps were installed at an inappropriate height in regard to the body size of the studied species (i.e. above withers height or under the belly). In the controlled environment, only one camera

trap model (Moultrie A-30i) installed at 1.5 m above ground level did not miss a few passages (7%) as the goats were probably passing too close to the camera traps and falling under the zone of detection. The detection rate varied negatively with the speed of passage. These results could be explained by the different geometry and sensibility of the detection zone of the Passive Infrared (PIR) sensors (Welbourne et al. 2016). Driessen et al. (2017) provided a similar explanation when noticing variations of detection rate between four camera-traps models (Reconyx H600, Keepguard 680V and Scoutgard 560K-8MHD and 530V). Apps and McNutt (2016) did the same by showing variation of the detection rate of three camera-trap models (Cuddeback C, Reconyx Hyperfire PC800 and Bushnell Aggressor) following variation in the installation height, the distance of passage, and the angle of the passage vs. the camera-trap.

We also report a high variability in the detection rate between camera models, with some models offering a consistently lower detection rate (e.g., Stealth Cam QS 2020) compared to others (e.g. Spypoint Force-P and Bushnell 119977C). This disparity in the mean detection rate could also be explained by the different PIR sensors and detection systems, considering that these fabricants are often using different detection systems, an argument first put forward by Welbourne et al. (2016). Our observations converged with conclusions of several authors who have reported variability in detection rates between different camera trap models (e.g. Hughson et al. 2010, Apps and McNutt 2016, Driessene et al. 2017). Heiniger and Gillespie (2018) reported varying detection rates between three camera models produced by the same manufacturer (Reconyx HC550, PC850 and PC580).

In our study, we went a step further by confirming that detection rate also varied between replicates of a given model (i.e. between different cameras of the same model built by the same fabricant), suggesting that all cameras of a given model are not equal, and opening future research avenues to explain such variance. The different PIR sensors between camera-trap models cannot explain the intra-model variations in detection rate we reported. Indeed, the Stealth Cam QS(2020), the Spypoint Force-Dark and the Reconyx 119977C presented a lower precision for the slope of the relationship between detection rate and speed



of passage, indicating a high variation in detection rate between cameras of the same model. Few authors have documented intra-model variability of detection rate when testing camera-traps, but Newey et al. (2015) noted variation in detection success between camera-traps of the same model pointed at the same bait. These results are relevant because they contradict the assumption that the bias is constant over time when studying the same population, an assumption accepted by many authors (e.g. Carbone et al. 2001, Foster & Harmsen 2012, Sollmann et al. 2013, Borchers et al. 2014, Caravaggi et al. 2016). The bias might be constant if the same camera traps are used over the years, but it is not likely since camera traps are prone to theft, breakage and, like any tool, the end of their lifespan.

We recognize that more replicates would have increased our statistical power, as our analysis was only based on five replicates of each camera trap model. Also, we did not run the models for different animal body sizes in our controlled trials, so we could expect to find lower bias for larger animals such as moose, making our conclusions conservative for this part of our study. Nevertheless, our results from the controlled and the natural part of the study converged, indicating overall trends.

## **CONCLUSION**

According to our objective, we successfully described the respective influence of several factors on the variability in detection rate of camera traps in a controlled experiment and in a natural setting, thus reaffirming that automated cameras rarely detect all animal passages. Moreover, variability can be found between cameras of the same model, raising doubts regarding some assumptions (e.g. bias is constant over time when studying the same population) of density estimation methods. As technologies are developing, automated cameras are getting smaller and less expensive (Swann et al. 2011). With the array of camera-trap types and models available on the market, users must wisely choose the camera model that is best adapted to their research objectives and their focal wildlife species. More importantly, we recommend using only one camera trap model in a survey. When impossible, we suggest to quantify the variability in detection rate between the different camera traps models that are used, as we did. A further step would be to explore the influence of such

variation in detection rate on the density estimates in order to correct the estimates based on several camera trap models. Being aware of potential bias and pitfalls in the use of automated cameras can help avoid erroneous conclusions and benefit from the numerous advantages of this promising and non-invasive tool to study wildlife animals in natural environments.

## LITERATURE CITED

- Apps, P., & McNutt, J. W. (2018). Are camera traps fit for purpose? A rigorous, reproducible and realistic test of camera trap performance. *African Journal of Ecology*, 56(4), 710-720. doi: 10.1111/aje.12573
- Borchers, D., Distiller, G., Foster, R., Harmsen, B., & Milazzo, L. (2014). Continuous-time spatially explicit capture–recapture models, with an application to a jaguar camera-trap survey. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 656-665. doi: 10.1111/2041-210X.12196
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information - Theoretic Approach*. Springer, New York, NY. 488pp.
- Burton, A. C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J. T., Bayne, E. & Boutin, S. (2015). Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 675-685. doi: 10.1111/1365-2662.12432
- Caravaggi, A., Zaccaroni, M., Riga, F., Schai-Braun, S. C., Dick, J. T., Montgomery, W. I., & Reid, N. (2016). An invasive-native mammalian species replacement process captured by camera trap survey random encounter models. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2(1), 45-58. doi: 10.1002/rse2.11
- Carbone, C., Christie, S., Conforti, K., Coulson, T., Franklin, N., Ginsberg, J. R., Griffiths, M., Holden, J., Kawanishi, K., Kinnaird, M., Laidlaw, R., Lynam, A., Macdonald, D. W., Martyr, D., McDougal, C., Nath, L., O'Brien, T., Seidensticker, J., Smith, D. J. L., Sunquist, M., Tilson, R., & Shahrudin, W. N. (2001). The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4(1), 75-79. doi: 10.1017/s1367943001001081
- Driessen, M. M., Jarman, P. J., Troy, S., & Callander, S. (2017). Animal detections vary among commonly used camera trap models. *Wildlife Research*, 44(4), 291-297. doi: 10.1071/wr16228
- Findlay, M. A., Briers, R. A., & White, P. J. (2020). Component processes of detection probability in camera-trap studies: understanding the occurrence of false-negatives. *Mammal Research*, 65(2), 167-180. doi: 10.1007/s13364-020-00478-y
- Fleming, P., Meek, P., Ballard, G., Banks, P., Claridge, A., Sanderson, J., & Swann, D. (2014). *Camera Trapping: Wildlife Management and Research*. Csiro Publishing, Collingwood, Australia. 367pp.
- Foster, R. J., & Harmsen, B. J. (2012). A critique of density estimation from camera-trap data. *Journal of Wildlife Management*, 76(2), 224-236. doi: 10.1002/jwmg.275

- Gilbert, N. A., Clare, J. D., Stenglein, J. L., & Zuckerberg, B. (2021). Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology*, 35(1), 88-100. doi: org/10.1111/cobi.13517
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84(11), 2809-2815. doi: 10.1890/02-3114
- Greenberg, S. (2016). Timelapse2: An Image Analyser for Camera Traps. Greenberg Consulting Inc., Calgary. [En ligne] xURL: <http://saul.cpsc.ucalgary.ca/timelapse/pmwiki.php?n=Main.HomePage>
- Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E., Robinson, B. S., Hogson D. J., & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794. doi: 10.7717/peerj.4794
- Heiniger, J., & Gillespie, G. (2018). High variation in camera trap-model sensitivity for surveying mammal species in northern Australia. *Wildlife Research*, 45(7), 578-585. doi: 10.1071/wr18078
- Hughson, D. L., Darby, N. W., & Dungan, J. D. (2010). Comparison of motion-activated cameras for wildlife investigations. *California Fish and Game*, 96(2), 101-109.
- Jacobs, C. E., & Ausband, D. E. (2018). An evaluation of camera trap performance—what are we missing and does deployment height matter? *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 4(4), 352-360. doi: 10.1002/rse2.81
- Kelly, M. J., & Holub, E. L. (2008). Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist*, 15(2), 249-262. doi: 10.1656/1092-6194(2008)15[249:ctocts]2.0.co;2
- McCallum, J. (2013). Changing use of camera traps in mammalian field research: Habitats, taxa and study types. *Mammal Review*, 43(3), 196-206. doi: 10.1111/j.1365-2907.2012.00216.x
- McIntyre, T., Majelantle, T. L., Slip, D. J., & Harcourt, R. G. (2020). Quantifying imperfect camera-trap detection probabilities: Implications for density modelling. *Wildlife Research*, 47(2), 177-185. doi: 10.1071/wr19040
- Meek, P. D., Ballard, G. A., Fleming, P. J., Schaefer, M., Williams, W., & Falzon, G. (2014). Camera traps can be heard and seen by animals. *PLoS ONE*, 9(10), e110832. doi: 10.1371/journal.pone.0110832
- Moeller, A. K., Lukacs, P. M., & Horne, J. S. (2018). Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere*, 9(8), e02331. doi: 10.1002/ecs2.2331

- Moll, R. J., Ortiz-Calo, W., Cepek, J. D., Lorch, P. D., Dennis, P. M., Robison, T., & Montgomery, R. A. (2020). The effect of camera-trap viewshed obstruction on wildlife detection: Implications for inference. *Wildlife Research*, 47(2), 158-165. doi: 10.1071/wr19004
- Nakashima, Y., Fukasawa, K., & Samejima, H. (2018). Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 735-744. doi: 10.1111/1365-2664.13059
- Newey, S., Davidson, P., Nazir, S., Fairhurst, G., Verdicchio, F., Irvine, R. J., & van der Wal, R. (2015). Limitations of recreational camera traps for wildlife management and conservation research: A practitioner's perspective. *Ambio*, 44(4), 624-635. doi: 10.1007/s13280-015-0713-1
- O'Brien, T., Kinnaird, M., & Wibisono, H. (2003). Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131-139. doi: 10.1017/s1367943003003172
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2010). *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer Science & Business Media. 285pp.
- R CoreTeam. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Robitaille, A., & Saucier, J. P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional*. Sainte-Foy : Publications du Québec, Québec, Canada. 213pp.
- Rovero, F., & Zimmermann, F. (2016). *Camera Trapping for Wildlife Research*. Pelagic Publishing Ltd. 320pp.
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., & Meek, P. (2013). Which camera trap type and how many do I need? A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix*, 24(2), 148-156. doi: 10.4404/hystrix-24.2-8789
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T., & Carbone, C. (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1228-1236. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x
- Royle, J. A. (2004). N-Mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60(1), 108-115. doi: 10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x
- Sollmann, R., Mohamed, A., Samejima, H., & Wilting, A. (2013). Risky business or simple solution – Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159, 405-412. doi: 10.1016/j.biocon.2012.12.025

- Swann, D. E., Hass, C. C., Dalton, D. C., & Wolf, S. A. (2004). Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: An evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin*, 32(2), 357-365. doi: 10.2193/0091-7648(2004)32[357:icfdwa]2.0.co;2
- Swann, D. E., Kawanishi, K., & Palmer, J. (2011). Evaluating types and features of camera traps in ecological studies: a guide for researchers. In *Camera Traps in Animal Ecology*. Edited by J. D. Nichols and K. U. Karanth. Springer, Tokyo. pp. 27-43
- Tobler, M. W., Carrillo-Percestequi, S. E., Pitman, R. L., Mares, R., & Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11(3), 169-178. doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x
- Trolliet, F., Vermeulen, C., Huynen, M. C., & Hambuckers, A. (2014). Use of camera traps for wildlife studies: A review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 18(3), 446-454.
- Welbourne, D. J., Claridge, A. W., Paull, D. J., & Lambert, A. (2016). How do passive infrared triggered camera traps operate and why does it matter? Breaking down common misconceptions. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2(2), 77-83. doi: 10.1002/rse2.20
- Zuur, A., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). *Analyzing Ecological Data*. Springer, New York, NY. 672pp.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de ce mémoire était de déterminer si les caméras automatisées offrent une alternative fiable à l'inventaire aérien pour l'estimation de la densité d'individus d'une population de grands mammifères. Cet objectif était subdivisé en trois sous-objectifs couverts dans les deux chapitres de ce mémoire, soit de 1) comparer les valeurs et la précision d'estimés de densité d'orignaux (*Alces alces americana*) au Bas-Saint-Laurent par inventaire aérien (méthode de régression linéaire; Courtois et Crépeau 1998) et par inventaire par caméras (*Random Encounter Model* [REM]; Rowcliffe et al. 2008), 2) d'identifier les principales sources de biais et pistes d'amélioration de chacune de ces méthodes, et 3) de tester l'efficacité de différents modèles de caméras à détecter des animaux passant à des distances et des vitesses variables selon trois hauteurs d'installation des caméras.

## RETOUR SUR LES PRINCIPAUX RÉSULTATS

### Comparaison de l'inventaire aérien et de l'inventaire par caméras automatisées

Les résultats du premier chapitre ont offert plusieurs évidences à l'effet que l'inventaire par caméra basé sur la méthode REM est une alternative précise à la méthode d'estimation de densité par inventaire aérien basée sur la régression linéaire liant la superficie des ravages au décompte d'orignaux (voir tableau récapitulatif en annexe; tableau A1). Tout d'abord, les estimés de densité d'orignaux semblent représentatifs de ceux observés par inventaire aérien et ne sont pas significativement différents entre les deux méthodes pour quatre des six territoires échantillonnés. De plus, l'approche par caméra offre une précision plus élevée (IC95% relatif de 17,6% vs 29,2 % pour l'inventaire aérien). Les résultats du premier chapitre suggèrent aussi que l'inventaire aérien résultait en des estimés très peu précis pour deux territoires échantillonnés (IC95% relatif de >40%). Les conditions de neige rencontrées durant ces inventaires aériens ainsi que la disponibilité en nourriture ont probablement fait

en sorte que les orignaux ne se sont pas regroupés dans des aires d'hivernage (ou ravages) de manière aussi marquée que dans les autres territoires à l'étude. En effet, les déplacements des orignaux sont souvent moindres dans un habitat riche en nourriture, particulièrement en hiver (Dussault et al. 2005), la neige devenant contraignante pour le déplacement des orignaux lorsqu'elle atteint une épaisseur de  $> 60$  cm (Renecker et Schwartz 1998). Ainsi, dans des habitats plus pauvres en nourriture et où la neige est peu contraignante, les orignaux auront tendance à avoir un plus haut taux de mouvement (Dussault et al. 2005). La corrélation entre la taille des réseaux de pistes échantillonnés durant l'inventaire aérien et le nombre d'individus qu'ils contiennent n'était donc pas étroite et, puisque la précision de l'inventaire aérien par régression linéaire se base sur les résidus de cette corrélation, la précision des estimés durant cette période d'échantillonnage était faible.

Néanmoins, les résultats obtenus ne suggèrent aucune corrélation statistiquement significative entre les estimés de densité d'orignaux obtenus par le biais des deux méthodes utilisées. La comparaison entre les estimés de densité est sensible aux possibles déplacements saisonniers observés pour les populations à l'étude puisque les deux inventaires ont eu lieu au cours de saisons différentes. Cette source de biais potentiel s'avère davantage importante pour les territoires de petites superficies, puisqu'un animal risque davantage d'y entrer ou de le quitter si ses mouvements l'amènent à en franchir les frontières (Nichols et al. 2002). Bien que les orignaux ne soient pas considérés comme migrants de longue distance, ils peuvent se déplacer entre leurs habitats d'estivage et les aires d'hivernage, afin d'y trouver le couvert végétal nécessaire à s'affranchir au maximum des contraintes imposées par le couvert de neige tout en accédant à la nourriture (Franzmann et Schwartz 2007).

Les deux méthodes considérées dans la présente étude comportent respectivement des biais inhérents aux variables considérées et à la structure des calculs qui en découlent. Pour les inventaires par caméras et les estimations par la méthode REM, la nécessité d'estimer correctement le taux de mouvement des individus de la population étudiée ainsi que le taux photographique sont les principaux facteurs pouvant induire des biais et de la variance dans les calculs d'estimation de densité. Utiliser un taux de mouvement spécifique à la



démographie de chacun des territoires comme nous l'avons fait (c.-à-d. en pondérant les valeurs respectives des mâles et des femelles selon leur poids démographique) permet de corriger en partie le biais, sans pour autant tout régler. Par exemple, la densité peut s'avérer sous-estimée dans les territoires (ou pendant les périodes) où la présence humaine est plus fréquente considérant que le taux de mouvement des orignaux est reconnu pour augmenter avec la fréquentation humaine (Neumann et al. 2011). Lorsque le taux de mouvement augmente, la probabilité de capture par un piège photographique augmenterait donc aussi (Tobler et al. 2008). Il est reconnu que la topographie et le risque de prédation peuvent influencer le taux de mouvement des orignaux (Leblond et al. 2010). L'obtention d'un taux photographique le plus exact possible implique que la mesure de la taille de la zone de détection ne soit pas biaisée. Puisque l'échantillonnage assume que la taille de la zone de détection est constante durant toute la période d'échantillonnage, la croissance de la végétation dans cette zone risque de faire varier sa taille au fil du temps (Rowcliffe et al. 2011, Moll et al. 2020). D'ailleurs, les caméras automatisées utilisent des flashes infrarouges qui n'offrent pas toujours une visibilité adéquate. Ainsi, un animal qui passerait dans la zone de détection déclencherait la caméra, mais serait difficilement visible et donc pas considéré dans l'estimation du taux de détection (Swann et al. 2011). Finalement, le taux photographique dépend aussi de l'efficacité des caméras automatisées à détecter les passages des animaux et à éviter de « fausses absences ». Cependant, il est déjà reconnu que des différences existent entre les modèles quant au taux de détection (Apps et McNutt 2018, McIntyre et al. 2020).

Pour les inventaires aériens impliquant la méthode de régression linéaire de Courtois et Crépeau (1998), la principale source de biais est le non-respect de prémisses. La relation entre le nombre d'individus dans un réseau de pistes et la taille de celui-ci doit être linéaire, étroite et significative (haute valeur d'ajustement, p. ex.  $R^2$ ), ce qui n'était pas le cas pour certains des territoires à l'étude (comme la réserve faunique de Matane et la pourvoirie de la Seigneurie du lac Métis). Si les prémisses de bases sont respectées, une importante source de biais de cette méthode est la nécessité d'estimer un coefficient de détectabilité (ou taux de visibilité) représentatif de l'aire d'étude (Caughley 1974, Pollock et Kendall 1987,

Timmerman 1993, Redfern et al. 2002). Dans notre cas, l'utilisation du même coefficient de détectabilité pour les six territoires à l'étude assume que la capacité à détecter un orignal était constante entre les territoires, alors qu'elle est reconnue pour varier entre autres selon la taille de groupe, l'activité des individus, ainsi que la densité et le type de végétation (Samuel et al. 1987, Courtois et al. 1991b, Anderson et al. 1998, Oehlers et al. 2012). Ces variables, si elles ne sont pas constantes entre les territoires, peuvent expliquer en partie l'absence de corrélation entre les estimés de densité obtenus par REM lorsque comparés à ceux obtenus par inventaire aérien. L'estimation de coefficients de détectabilité appropriés pour la réalité paysagère des différents territoires structurés étant une entreprise longue et coûteuse supporte l'intérêt porté aux méthodes d'estimation de densités par caméras.

### **Tester différents modèles de caméras automatisées**

Les résultats du second chapitre ont montré que les différents modèles de caméras automatisées ne s'équivalent pas en termes de succès de détection. Tout d'abord, les caméras testées présentent une grande variabilité du taux de détection entre les différents modèles, mais également des taux variables entre les répliqués d'un même modèle (variation intra-modèle). Alors que la variation inter-modèle peut s'expliquer principalement par des différences de systèmes de détection infra-rouge utilisés par les fabricants des différentes compagnies (Welbourne et al. 2016), la variation intra-modèle réfère davantage à la variabilité de qualité des répliqués d'un même modèle, un problème soulevé par Newey et al. (2015) ainsi que par Heiniger et Gillespie (2018).

De plus, le taux de détection variait positivement avec la distance de passage et la hauteur de positionnement des caméras par rapport à la taille de l'animal (sans toutefois dépasser la hauteur au garrot de l'animal). Le taux de détection moyen était généralement plus élevé lorsque les caméras étaient placées à une hauteur de 1 m par rapport au sol, une hauteur d'installation considérée souhaitable pour une chèvre (notre modèle biologique en milieu contrôlé) et variait entre les modèles de caméras (entre  $59\% \pm 12$  [écart-type] et  $85\% \pm 3$  [écart-type] en milieu naturel et entre  $22\% \pm 37$  [écart-type] et  $82\% \pm 36$  en milieu contrôlé, respectivement). Ces différences en termes de détection peuvent s'expliquer par les

différentes géométrie et sensibilité des systèmes de détection utilisés par les fabricants (Welbourne et al. 2016).

## **CONTRIBUTIONS APPLIQUÉES**

La présente étude a permis d'estimer la densité d'originaux dans six territoires structurés au Bas-Saint-Laurent selon une méthode traditionnelle, l'inventaire aérien, et une méthode alternative, l'inventaire par caméras automatisées. L'inventaire par caméra a permis d'estimer qu'il y avait, au moment de récolter les données, entre 13,4 et 29,8 ind./10 km<sup>2</sup> (IC95% relatifs variant entre 13,4% et 24,6%) dans les différents territoires structurés à l'étude, alors que l'inventaire aérien estimait ces densités entre 13,3 et 30,5 ind./10 km<sup>2</sup> (IC95% relatif entre 15,5% et 42,5%), des informations intéressantes pour les différents partenaires fauniques gestionnaires de ces territoires. Les estimations d'inventaire par caméras étaient généralement plus basses que les densités mesurées par inventaire aérien, alors que l'inventaire aérien de 2020 présentait des densités plus élevées pour deux des six territoires par rapport aux densités mesurées par caméras.

Cette étude a aussi permis d'identifier une méthode d'inventaire alternative précise qui pourrait remplacer ou compléter l'inventaire aérien. Le niveau de précision des estimés de l'inventaire par caméras s'est avéré élevé et, lorsque le taux de déplacement utilisé pour paramétrer l'équation du REM était représentatif des populations étudiées, les estimés de densité ne semblaient pas biaisés. Par contre, pour des territoires de très grande taille où un inventaire au sol serait logistiquement complexe et coûteux, l'inventaire aérien offre encore le potentiel de couvrir de grandes superficies à échantillonner à moindre coût. Ainsi, les gestionnaires pourraient avoir accès à une méthode d'estimation de densité faunique moins complexe et plus accessible que l'inventaire aérien. L'absence d'une densité de référence a limité notre capacité à évaluer l'exactitude des deux méthodes, bien que des densités relativement similaires (c.-à-d. près de la ligne de 1 : 1) ont été notées pour trois des six territoires étudiés.

Cette étude a aussi permis de montrer une variation du taux de détection selon le modèle de caméra utilisée et qu'aucune des caméras testées n'a de détection parfaite. Cette variation dans le taux de détection était non seulement présente entre les modèles, mais également entre les caméras d'un même modèle. Le taux de détection variait aussi selon la hauteur de positionnement de la caméra, la distance et la vitesse de passage des individus. Les gestionnaires doivent donc s'assurer de bien choisir leur modèle de caméras selon leur plan d'échantillonnage puisque certaines caméras présentaient des taux de détection très faibles et/ou très variables. Le taux de détection variable entre les modèles de caméras et les événements non détectés peuvent introduire un biais lorsque celles-ci sont utilisées en gestion de la faune. En effet, plusieurs méthodes utilisant les caméras automatisées assument que le biais de détection est constant dans le temps lors de l'étude d'une même population (p. ex : Carbone et al. 2001, O'Brien 2011, Sollmann et al. 2013, Caravaggi et al. 2016). Ainsi, la variation intra-modèle du taux de détection va à l'encontre de cette prémisse. Ce biais pourrait s'avérer constant dans le temps si les mêmes caméras sont utilisées entre les années. Toutefois, les caméras peuvent se faire voler, briser et s'user, limitant leur réutilisation dans le temps. Finalement, ce chapitre a permis de souligner la pertinence d'utiliser un seul modèle de caméra et de placer tous les dispositifs à la même hauteur pour limiter le biais associé à la capacité de détection des caméras. Cette capacité de détection variant entre les modèles devrait être calculée afin d'ajuster les estimés d'abondance issus d'inventaire par caméra en conséquence

Pour l'inventaire aérien, le premier chapitre de cette étude a aussi permis de mettre en évidence une importante source d'imprécision qui provient de la faible corrélation entre la taille des réseaux de pistes et le nombre d'individus qu'ils contiennent. Lorsque cette relation est étroite et linéaire, les estimés résultant de l'inventaire aérien sont précis puisque le calcul de la précision se base sur les résidus de la régression linéaire. La prudence est de mise lors de l'utilisation de cette méthode puisque ce projet a permis de souligner que ce manque de corrélation est plutôt courant.

Sur la base de nos résultats, nous recommandons d'investir plus d'efforts à quantifier et contrôler les principales sources de biais de chaque méthode, en particulier l'estimation du taux de détectabilité pour l'inventaire aérien et l'estimation du taux de déplacement pour la méthode REM. Cependant, lors de l'utilisation du REM, nous déconseillons d'utiliser la taille de la zone de détection spécifiée par le fabricant de l'appareil photo, et nous proposons aux utilisateurs d'apposer des repères visuels aux extrémités des zones de détection et, lors de l'analyse des photographies, de ne compter que les passages à l'intérieur de celles-ci. Nous suggérons également de contrôler le mieux possible la végétation dans la zone de détection des caméras lors de leur installation afin de limiter le nombre de photos prises et de voir changer la taille de la zone de détection ou la capacité de détection.

## **CONTRIBUTIONS THÉORIQUES**

Ce projet a permis de mettre en évidence les sources de biais de deux méthodes d'estimation de densité faunique. Pour chacune des méthodes, la source de biais potentielle la plus importante provient de l'estimation d'une variable auxiliaire, soit le taux de mouvement pour l'inventaire par caméras et le coefficient de détectabilité (ou taux de visibilité) – non-testé dans ce mémoire – pour l'inventaire aérien. Étant donné que l'estimation du taux de déplacement à partir de donnée de localisation GPS a tendance à être sous-estimé (Joly 2005, Prichard et al. 2014), la correction de ce taux de déplacement permet de limiter les biais lors de l'estimation de densité. Ainsi, pour pallier cette source de biais, nous avons estimé un taux de mouvement différent à chacun des territoires selon la structure des populations. Nous avons donc calculé un taux de mouvement moyen pondéré selon la proportion d'individus dans chacun des groupes démographiques notés durant l'inventaire aérien, une amélioration importante pouvant être exportée à d'autres systèmes d'étude et qui permet de raffiner les estimés obtenus par la méthode REM.

Cette étude a aussi souligné une importante source de biais inhérente à l'utilisation de caméras automatisées. La variation du taux de détection entre les modèles de caméras différents, mais aussi entre les caméras d'un même modèle pour certains modèles, pourrait s'avérer être une importante source de biais. Plusieurs ont mesuré une variation du taux de

détection entre les caméras automatisées de différents modèles lors de tests (Apps et McNutt 2016, Driessen et al. 2017, McIntyre et al. 2020), alors que peu ont documenté la variation intra-modèle du taux de détection. Newey et al. (2015) ont cependant noté une variation dans le taux de succès de détection lors de l'utilisation de plusieurs caméras de même modèle pointant vers un seul appât. Cette source de biais pourrait être constante dans le temps si la même flotte de caméras est utilisée durant chacune des périodes d'échantillonnage. Par contre, ceci est peu probable puisque les caméras sont susceptibles aux bris, aux vols et à l'obsolescence comme tout outil. Cette source de biais est particulièrement importante pour toutes les méthodes utilisant le taux photographique pour en découler des estimations de densités fauniques.

## LIMITES

La méthode REM par inventaire a été testée dans un contexte particulier où les territoires échantillonnés sont de relativement petite taille – le plus grand étant la réserve faunique de Matane avec une superficie de 1281 km<sup>2</sup> – et à des densités d'originaux relativement élevées, variant de 13,4 à 29,8 individus/10km<sup>2</sup>. Cette méthode n'est donc peut-être pas applicable, ou aussi performante, dans d'autres contextes d'échantillonnage (p. ex. territoires très vastes, densités très faibles). L'effort d'échantillonnage (c.-à-d. le nombre de jours-caméras) nécessaire pourrait devoir être plus élevé pour inventorier des densités d'originaux plus faibles, afin d'obtenir un nombre d'évènements photographiques suffisamment élevé pour estimer précisément les densités d'individu.

D'autre part, le taux de succès des caméras est connu pour être influencé par différentes variables que nous n'avons pas testées (p. ex. température ambiante, végétation, ressources disponibles à petite échelle ; voir Kelly et al. 2008) qui mériteraient une attention particulière dans une future étude.

Quant aux inventaires aériens, bien que les estimés aient été corrigés en incluant les originaux récoltés à la chasse sportive afin de comparer les deux méthodes, la mortalité naturelle ainsi que les déplacements saisonniers n'ont pas été pris en compte et peuvent avoir

biaisés la comparaison des estimés de densités de manière non équivalente entre les territoires.

## **PERSPECTIVES FUTURES**

Pour conclure, il est encore nécessaire d'approfondir les recherches portant sur les deux méthodes d'estimation de densité faunique qui ont été comparées dans la présente étude. Des méthodes permettant de mieux contenir les principales sources de biais de chacune des méthodes s'avèreraient nécessaires, et certains développements récents ont été proposés. À titre d'exemples, le *Random Encounter and Staying Time Model* (REST, Nakashima et al. 2018) permet d'estimer la densité faunique à partir du REM, mais l'estimation du taux de mouvement est dérivée du temps passé par l'individu devant la caméra. Cependant, cette méthode a peu été validée à ce jour, bien que les résultats s'avèrent encourageants (Garland et al. 2020, Nakashima et al. 2020, Palencia et al. 2021). Pour l'inventaire aérien, la méthode du double observateur permet de limiter le biais associé au coefficient de détectabilité (Silvy 2012). Comme le coefficient de détectabilité actuellement utilisé au Bas-Saint-Laurent découle d'une estimation faite il y a plusieurs années (Courtois 1991), il serait donc pertinent d'en recalculer un mieux adapté aux conditions locales et régionales actuelles, par exemple un coefficient de détectabilité qui tiendrait compte des caractéristiques de l'habitat (p. ex. topographie, type de végétation) ou de changer la méthode d'inventaire pour ne pas nécessiter de coefficient de détectabilité et ne faire que de la détection.

Plusieurs décennies se sont maintenant écoulées depuis la première utilisation des caméras automatisées en gestion de la faune (Griffith 1993, Karanth 1995). L'évolution technologique rapide et la nécessité de développer des outils en gestion de la faune ont fait en sorte que les caméras automatisées ont grandement gagné en popularité (Rovero & Kays 2021). Les caméras sont d'ailleurs un grand potentiel pour documenter plusieurs paramètres des populations, tant la densité que le rapport entre les sexe ou le recrutement par exemple. C'est un outil qui reste cependant imparfait et qui possède des sources de biais inhérentes sont utilisation, lesquelles doivent être prise en considération par les gestionnaires. De plus, les méthodes utilisant les caméras automatisées demeurent relativement récentes et peu

testées. Cette étude a permis de tester une méthode développée en 2008 (Rowcliffe et al. 2008) et popularisée depuis les années 2010 en la comparant avec une méthode plus traditionnelle. D'autre part, elle a permis de souligner le taux de détection imparfait et variable entre les modèles de caméras, et entre les caméras d'un même modèle, ce qui pourrait s'avérer une source de biais importante. L'amélioration constante de cet outil ainsi que l'optimisation des méthodes l'utilisant rendent prometteur les études futures en gestion et conservation de la faune (p. ex. Chen et al. 2022), au bénéfice des populations fauniques.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson, C. R. Jr., Moody, D. S., Smith, B. L., Lindzey, F. G., & Lanka, R. P. (1998). Development and evaluation of sightability models for summer elk surveys. *Journal of Wildlife Management*, 62(3), 1055-1066. doi: 10.3802558
- Apps, P., & McNutt, J. W. (2018). Are camera traps fit for purpose? A rigorous, reproducible and realistic test of camera trap performance. *African Journal of Ecology*, 56(4), 710-720. doi: 10.1111/aje.12573
- Arnason, A. N., Schwarz, C. J., & Gerrard, J. M. (1991). Estimating closed population size and number of marked animals from sighting data. *Journal of Wildlife Management*, 55(4), 716-730. doi: 10.2307/3809524
- Barker, R. J., Schofield, M. R., Link, W. A., & Sauer, J. R. (2018). On the reliability of N-mixture models for count data. *Biometrics*, 74(1), 369-377. doi: 10.1111/biom.12734
- Balestrieri, A., Ruiz-González, A., Vergara, M., Capelli, E., Tirozzi, P., Alfino, S., Minuti, G., Prigiono, C. & Saino, N. (2016). Pine marten density in lowland riparian woods: a test of the Random Encounter Model based on genetic data. *Mammalian Biology*, 81(5), 439-446. doi: 10.1016/j.mambio.2016.05.005
- Boonstra, R., Kanter, M., & Krebs, C. J. (1992). A tracking technique to locate small mammals at low densities. *Journal of Mammalogy*, 73(3), 683-685. doi: 10.2307/1382044
- Borchers, D. L., & Efford, M. G. (2008). Spatially explicit maximum likelihood methods for capture–recapture studies. *Biometrics*, 64(2), 377-385. doi: 10.1111/j.1541-0420.2007.00927.x
- Broadley, K., Burton, A. C., Avgar, T., & Boutin, S. (2019). Density-dependent space use affects interpretation of camera trap detection rates. *Ecology and Evolution*, 9(24), 14031-14041.
- Buckland, S. T., Magurran, A. E., Green, R. E., & Fewster, R. M. (2005). Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 243-254. doi: 10.1098/rstb.2004.1589
- Burton, A. C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J. T., Bayne, E. & Boutin, S. (2015). Wildlife camera trapping: A review and recommendations for

linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 675-685. doi: 10.1111/1365-2662.12432

- Carbone, C., Christie, S., Conforti, K., Coulson, T., Franklin, N., Ginsberg, J. R., Griffiths, M., Holden, K., Kawanishi, K., Laidlaw, R., Lynam, A., Macdonald, D. W., Martyr, D., McDougal, C., Nath, L., B'Brien, T., Seidensticker, J., Smith, D. J. L., Sunquist, M., Tilson, R., & Shahrudin, W. N. (2001). The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4(1), 75-79. doi: 10.1017/s1367943001001081
- Caughley, G. (1974). Bias in aerial survey. *Journal of Wildlife Management*, 38(4), 921-933. doi: 10.2307/3800067
- Chandler, R. B., Royle, J. A., & King, D. I. (2011). Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. *Ecology*, 92(7), 1429-1435. doi: 10.1890/10-2433.1
- Chandler, R. B., & Royle, J. A. (2013). Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *Annals of Applied Statistics*, 7(2), 936-954. doi: 10.1214/12-aos610
- Chen, C., Brodie, J. F., Kays, R., Davies, J., Liu, R., Fisher, J., T., Ahumada, J., McShea, W., Sheil, D., Agwanda, B., Andrianarisoa, M. H., Appleton, R. D., Bitariho, R., Espinosa, S., Grigione, M. M., Helgen, K. M., Hubbard, A., Hurtado, C. M., Jansen, P. A., Jiang, X., Jones, A., Kalies, E. L., Kiebou-Opepa, C., Li, X., Lima, M. G. M., Meyer, E., Miller, A. B., Murphy, T., Piana, R., Quan, R.-C., Rota, C. T., Rovero, F., Santos, F., Schuttler, S., Uduman, A., van Bommel, J. K., Young, H., Burton, A. C. (2022). Global camera trap synthesis highlights the importance of protected areas in maintaining mammal diversity. *Conservation Letters*, e12865. doi: 10.1111/conl.12865
- Courtois, R. (1991a). *Normes régissant les travaux d'inventaires aériens de l'original. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec*, Direction de la gestion des espèces et des habitats, Service de la faune terrestre. 24pp.
- Courtois, R. (1991b). *Résultats du premier plan quinquennal d'inventaires aériens de l'original au Québec, 1987-1991*. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction de la gestion des espèces et des habitats, Service de la faune terrestre. 36pp.
- Courtois, R., & Crépeau, H. (1998). Aerial surveys of moose populations in small census zones. *Alces*, 34, 157-164.
- Couturier, T., Cheylan, M., Bertolero, A., Astruc, G., & Besnard, A. (2013). Estimating abundance and population trends when detection is low and highly variable: A comparison of three methods for the Hermann's tortoise. *Journal of Wildlife Management*, 77(3), 454-462. doi: 10.1002/jwmg.499

- Cusack, J. J., Swanson, A., Coulson, T., Packer, C., Carbone, C., Dickman, A. J., Kosmala, M., Lintott, C., & Rowcliffe, J. M. (2015). Applying a random encounter model to estimate lion density from camera traps in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Wildlife Management*, 79(6), 1014-1021. doi: 10.1002/jwmg.902
- Dail, D., & Madsen, L. (2011). Models for estimating abundance from repeated counts of an open metapopulation. *Biometrics*, 67(2), 577-587. doi: 10.1111/j.1541-0420.2010.01465.x
- De Bondi, N., White, J. G., Stevens, M., & Cooke, R. (2010). A comparison of the effectiveness of camera trapping and live trapping for sampling terrestrial small-mammal communities. *Wildlife Research*, 37, 456-465. doi: 10.1071/wr10046
- Dénes, F. V., Silveira, L. F., & Beissinger, S. R. (2015). Estimating abundance of unmarked animal populations: Accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(5), 543-556. doi: 10.1111/2041-210x.12333
- Dennis, E. B., Morgan, B. J. T., & Ridout, M. S. (2015). Computational aspects of N-mixture models. *Biometrics*, 71(1), 237-246. doi: 10.1111/biom.12246
- Desgagnés, J.-F., Schneider, R., St-Laurent, M.-H. (2022). Winter browsing in absence of an apical predator: Do high moose densities compromise tree regeneration? *Forest Ecology and Management*, 520, 120403. doi: 10.1016/j.foreco.2022.120403
- Dice, L. R. (1938). Some census methods for mammals. *Journal of Wildlife Management*, 2(3), 119-130. doi: 10.2307/3796432
- Driessen, M. M., Jarman, P. J., Troy, S., & Callander, S. (2017). Animal detections vary among commonly used camera trap models. *Wildlife Research*, 44(4), 291-297. doi: 10.1071/wr16228
- Efford, M. G., Dawson, D. K., & Robbins, C. S. (2004). DENSITY: software for analysing capture–recapture data from passive detector arrays. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27(1), 217-228.
- Findlay, M. A., Briers, R. A., & White, P. J. (2020). Component processes of detection probability in camera-trap studies: Understanding the occurrence of false-negatives. *Mammal Research*, 65(2), 167-180. doi: 10.1007/s13364-020-00478-y
- Fleming, P., Meek, P., Ballard, G., Banks, P., Claridge, A., Sanderson, J., & Swann, D. (2014). *Camera Trapping: Wildlife Management and Research*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia. 367pp.
- Fleming, P. J., & Tracey, J. P. (2008). Some human, aircraft and animal factors affecting aerial surveys: How to enumerate animals from the air. *Wildlife Research*, 35(4), 258-267. doi: 10.1071/wr07081

- Fleury, M. (2008). *Impact d'une forte densité d'originaux sur les peuplements en régénération traités à l'éclaircie précommerciale. Territoire de la réserve faunique de Matane*. Par Faune-Experts inc. pour la Sépaq – Réserve faunique de Matane et le ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Rimouski. 33 pages.
- Foster, R. J., & Harmsen, B. J. (2012). A critique of density estimation from camera-trap data. *Journal of Wildlife Management*, 76(2), 224-236. doi: 10.1002/jwmg.275
- Found, R., & Patterson, B. R. (2020). Assessing ungulate populations in temperate North America. *Canadian Wildlife Biology and Management*, 9(1), 21-42.
- Franzmann, A. W., & Schwartz, C. C. (2007). *Ecology and Management of the North American Moose* (2<sup>nd</sup> ed.). University Press of Colorado. 776pp.
- Gardner, B., Reppucci, J., Lucherini, M., & Royle, J. A. (2010). Spatially explicit inference for open populations: Estimating demographic parameters from camera-trap studies. *Ecology*, 91(11), 3376-3383. doi: 10.1890/09-0804.1
- Gardner, B., Royle, J. A., & Wegan, M. T. (2009). Hierarchical models for estimating density from DNA mark-recapture studies. *Ecology*, 90(4), 1106-1115. doi: 10.1890/07-2112.1
- Garland, L., Neilson, E., Avgar, T., Bayne, E., & Boutin, S. (2020). Random encounter and staying time model testing with human volunteers. *Journal of Wildlife Management*, 84(6), 1179-1184. doi: 10.1002/jwmg.21879
- Gilbert, N. A., Clare, J. D., Stenglein, J. L., & Zuckerberg, B. (2021). Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology*, 35(1), 88-100. doi: org/10.1111/cobi.13517
- Griffiths, M. (1993). *The Javan rhino of Ujung Kulon an investigation of its population and ecology through camera trapping*. Joint Project of PHPA and WWF. 92pp.
- Griffiths, M., & Schaik, C. (1993). Camera-trapping: A new tool for the study of elusive rain forest animals. *Tropical Biodiversity*, 1(2), 131-135.
- Gopaldaswamy, A. M., Royle, J. A., Delampady, M., Nichols, J. D., Karanth, K. U., & Macdonald, D. W. (2012). Density estimation in tiger populations: Combining information for strong inference. *Ecology*, 93(7), 1741-1751. doi: 10.1890/11-2110.1
- Guschanski, K., Vigilant, L., McNeilage, A., Gray, M., Kagoda, E., & Robbins, M. M. (2009). Counting elusive animals: Comparing field and genetic census of the entire mountain gorilla population of Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Biological Conservation*, 142(2), 290-300. doi: 10.1016/j.biocon.2008.10.024

- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S., Ostro, L., & Doncaster, C. P. (2010). Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: A case study from Belize. *Biotropica*, 42(1), 126-133. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00544.x
- Heiniger, J., & Gillespie, G. (2018). High variation in camera trap-model sensitivity for surveying mammal species in northern Australia. *Wildlife Research*, 45(7), 578-585. doi: 10.1071/wr18078
- Jennelle, C. S., Runge, M. C., & MacKenzie, D. I. (2002). The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: A comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 5(2), 119-120. doi: 10.1017/S1367943002002160
- Joly, K. (2005). The effects of sampling regime on the analysis of movements of overwintering female caribou in east-central Alaska. *Rangifer*, 25(2), 67-74. doi: 10.7557/2.25.2.254
- Karanth, K. U. (1995). Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture—Recapture models. *Biological Conservation*, 71(3), 333-338. doi: 10.1016/0006-3207(94)00057-W
- Karanth, K. U., & Nichols, J. D. (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79(8), 2852-2862. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[2852:eotdii]2.0.co;2
- Keever, A. C., McGowan, C. P., Ditchkoff, S. S., Acker, P. K., Grand, J. B., & Newbolt, C. H. (2017). Efficacy of N-mixture models for surveying and monitoring white-tailed deer populations. *Mammal Research*, 62(4), 413-422. doi: 10.1007/s13364-017-0319-z
- Kendall, W. L. (1999). Robustness of closed capture—recapture methods to violations of the closure assumption. *Ecology*, 80(8), 2517-2525. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[2517:roccrm]2.0.co;2
- Kelly, M. J. (2008). Design, evaluate, refine: Camera trap studies for elusive species. *Animal Conservation*, 11(3), 182-184. doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00179.x
- Kelly, M. J., & Holub, E. L. (2008). Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist*, 15(2), 249-262. doi: 10.1656/1092-6194(2008)15[249:ctocts]2.0.co;2
- Lamoureux, J., Bélanger, M., & Larocque, C. (2012). *Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière, à l'hiver 2012*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas-Saint-Laurent, Rimouski, 40pp..

- Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J. P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33(6), 1102-1112. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06104.x
- Lefort, S. & Massé, S. (éd.) (2015). *Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019*, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Secteur de la faune et des parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction générale du développement de la faune, 443pp.
- Mace, G. M., Collar, N. J., Gaston, K. J., Hilton-Taylor, C. R. A. I. G., Akçakaya, H. R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E. J., & Stuart, S. N. (2008). Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology*, 22(6), 1424-1442. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01044.x
- Marcon, A., Bonghi, P., Battocchio, D., & Apollonio, M. (2020). REM: Performance on a high-density fallow deer (*Dama dama*) population. *Mammal Research*, 65(4), 835-841. doi: 10.1007/s13364-020-00522-x
- Madsen, A. E., Corral, L., & Fontaine, J. J. (2020). Weather and exposure period affect coyote detection at camera traps. *Wildlife Society Bulletin*, 44(2), 342-350. doi: 10.1002/wsb.1080
- Manzo, E., Bartolommei, P., Rowcliffe, M., & Cozzolino, R. (2011). Estimation of population density of European pine marten in central Italy using camera trapping. *Acta Theriologica*, 57. doi: 10.1007/s13364-011-0055-8
- McCallum, J. (2013). Changing use of camera traps in mammalian field research: Habitats, taxa and study types. *Mammal Review*, 43(3), 196-206. doi: 10.1111/j.1365-2907.2012.00216.x
- McClintock, B. T., White, G. C., Antolin, M. F., & Tripp, D. W. (2009). Estimating abundance using mark-resight when sampling is with replacement or the number of marked individuals is unknown. *Biometrics*, 65(1), 237-246. doi: 10.1111/j.1541-0420.2008.01047.x
- McIntyre, T., Majelantle, T. L., Slip, D. J., & Harcourt, R. G. (2020). Quantifying imperfect camera-trap detection probabilities: Implications for density modelling. *Wildlife Research*, 47(2), 177-185. doi: 10.1071/wr19040
- Mercer, W. E., & McLaren, B. E. (2002). Evidence of carrying capacity effects in Newfoundland moose. *Alces*, 38, 123-141.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2020). *Rapport annuel 2019-2020*. Gouvernement du Québec. 94pp.
- Mills, L. S. (2012). *Conservation of Wildlife Populations: Demography, Genetics, and Management*. Wiley, Missoula, MT. 334pp.

- Moeller, A. K., Lukacs, P. M., & Horne, J. S. (2018). Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere*, 9(8), e02331. doi: 10.1002/ecs2.2331
- Moll, R. J., Ortiz-Calo, W., Cepek, J. D., Lorch, P. D., Dennis, P. M., Robison, T., & Montgomery, R. A. (2020). The effect of camera-trap viewshed obstruction on wildlife detection: Implications for inference. *Wildlife Research*, 47(2), 158-165. doi: 10.1071/wr19004
- Nakashima, Y., Fukasawa, K., & Samejima, H. (2018). Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 735-744. doi: 10.1111/1365-2664.13059
- Nakashima, Y., Hongo, S., & Akomo-Okoue, E. F. (2020). Landscape-scale estimation of forest ungulate density and biomass using camera traps: Applying the REST model. *Biological Conservation*, 241, 108381. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108381
- Newey, S., Davidson, P., Nazir, S., Fairhurst, G., Verdicchio, F., Irvine, R. J., & van der Wal, R. (2015). Limitations of recreational camera traps for wildlife management and conservation research: A practitioner's perspective. *Ambio*, 44(4), 624-635. doi: 10.1007/s13280-015-0713-1
- Neumann, W., Ericsson, G., & Dettki, H. (2011). The impact of human recreational activities: moose as a case study. *Alces*, 47, 17-25.
- O'Brien, T. G. (2011). Abundance, Density and Relative Abundance : A Conceptual Framework. Dans *Camera Traps in Animal Ecology : Methods and Analyses*. Édité par A. F. O'Connell, J. D. Nichols, & K. U. Karanth. Springer, Tokyo, Japan. pp. 71-96. doi: 10.1007/978-4-431-99495-4\_6
- O'Brien, T., & Kinnaird, M. (2011). Density estimation of sympatric carnivores using spatially explicit capture—Recapture methods and standard trapping grid. *Ecological Applications*, 21, 2908-2916. doi: 10.2307/41417102
- O'Brien, T., Kinnaird, M., & Wibisono, H. (2003). Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131-139. doi: 10.1017/s1367943003003172
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2010). *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer Science & Business Media.
- Oehlers, S. A., Bowyer, R. T., Huettmann, F., Person, D. K., & Kessler, W. B. (2012). Visibility of moose in a temperate rainforest. *Alces*, 48, 89-104.
- Palencia, P., Rowcliffe, J. M., Vicente, J., & Acevedo, P. (2021). Assessing the camera trap methodologies used to estimate density of unmarked populations. *Journal of Applied Ecology*, 58(8), 1583-1592. doi: 10.1111/1365-2664.13913

- Palmer, M. S., Swanson, A., Kosmala, M., Arnold, T., & Packer, C. (2018). Evaluating relative abundance indices for terrestrial herbivores from large-scale camera trap surveys. *African Journal of Ecology*, 56(4), 791-803. doi: 10.1111/aje.12566
- Parmenter, R. R., Yates, T. L., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Dunnun, J. L., Franklin, A. B., Friggens, M. T., Lubow, B. C. Miller, M., Olson, G. S., Parmenter, C. A., Pollard, J., Rexstad, E., Shenk, T. M., Stanley, T. R., & White, G. C. (2003). Small-mammal density estimation: A field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73(1), 1-26. doi: 10.1890/0012-9615(2003)073[0001:smdeaf]2.0.co;2
- Peterson, R. O. (1999). Wolf–moose interaction on Isle Royale: The end of natural regulation? *Ecological Applications*, 9(1), 10-16.
- Pettigrew, P., Sigouin, D., & St-Laurent, M. H. (2021). Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities. *Ecology and Evolution*, 11(12), 7879–7889. doi: 10.1002/ece3.7619
- Pollock, K. H., & Kendall, W. L. (1987). Visibility bias in aerial surveys: A review of estimation procedures. *Journal of Wildlife Management*, 502-510.
- Popova, E. D., Ahmed, A. A., Genov, P. V., Hodzha, M. M., & Zlatanova, D. P. (2019). Estimating population density of roe deer *Capreolus capreolus* (Artiodactyla: Cervidae) for better management: Comparison of three methods. *Acta Zoologica Bulgarica*, 71(4), 531-536.
- Prichard, A. K., Yokel, D. A., Rea, C. L., Person, B. T., & Parrett, L. S. (2014). The effect of frequency of telemetry locations on movement-rate calculations in arctic caribou. *Wildlife Society Bulletin*, 38(1), 78-88. doi: 10.1002/wsb.357
- Rademaker, M., Rode-Margono, E. J., & Weterings, M. J. A. (2017). Estimation of species area abundance from point abundance data, using effective detection areas from camera traps. *Journal of Biodiversity and Endangered Species*, 5(4), 1000200. doi: 10.4172/2332-2543.1000200
- Redfern, J. V., Viljoen, P. C., Kruger, J. M., & Getz, W. M. (2002). Biases in estimating population size from an aerial census: A case study in the Kruger National Park, South Africa: Starfield Festschrift. *South African Journal of Science*, 98(9), 455-461.
- Reyna-Hurtado, R., & Chapman, C. A. (2019). *Movement Ecology of Neotropical Forest Mammals: Focus on Social Animals*. Springer. doi: 10.1007/978-3-030-03463-4
- Rich, L., Kelly, M., Sollmann, R., Noss, A., Maffei, L., Arispe, R. Paviolo, A., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Betetti, M. (2014). Comparing capture-recapture, mark-resight, and spatial mark-resight models for estimating puma densities via camera traps. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 382-391. doi: 10.1644/13-mamm-a-126



- Roussel-Garneau, É., & Larocque, C. (2020) *Inventaire aérien de l'original de la réserve faunique de Matane à l'hiver 2020*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. 23pp.
- Rovero, F. & Kays, R. (2021). Camera trapping for conservation. In Conservation technology. Edited by S. A. Wich & A. K. Piel. Oxford University Press, Oxford, UK. 320pp.
- Rovero, F., & Marshall, A. R. (2009). Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1011-1017. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., & Meek, P. (2013). Which camera trap type and how many do I need? A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix*, 24(2), 148-156. doi: 10.4404/hystrix-24.2-8789
- Rowcliffe, J. M., Carbone, C., Jansen, P. A., Kays, R., & Kranstauber, B. (2011). Quantifying the sensitivity of camera traps: An adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(5), 464-476. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00094.x
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T., & Carbone, C. (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1228-1236. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Carbone, C., & Jansen, P. A. (2013). Clarifying assumptions behind the estimation of animal density from camera trap rates: Density estimates from camera trap rates. *Journal of Wildlife Management*, 77(5), 876-876. doi: 10.1002/jwmg.533
- Royle, J. A. (2004). N-Mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60(1), 108-115. doi: 10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollmann, R., & Gardner, B. (2013). *Spatial capture-recapture*. Academic Press. 612pp.
- Royle, J. A., Nichols, J. D., Karanth, K. U., & Gopalaswamy, A. M. (2009). A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 118-127. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01578.x
- Samuel, M. D., Garton, E. O., Schlegel, M. W., & Carson, R. G. (1987). Visibility bias during aerial surveys of elk in northcentral Idaho. *Journal of Wildlife Management*, 51(3), 622-630.
- Seber, G. A. F. (1986). A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, 42(2), 267-292. doi: 10.2307/2531049

- Silveira, L., Jácomo, A. T. A., & Diniz-Filho, J. A. F. (2003). Camera trap, line transect census and track surveys: A comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114(3), 351-355. doi: 10.1016/s0006-3207(03)00063-6
- Silvy, N. J. (2012). *The Wildlife Techniques Manual* (7<sup>th</sup> ed). Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press. 1136pp.
- Sollmann, R., Furtado, M. M., Gardner, B., Hofer, H., Jácomo, A. T. A., Tôrres, N. M., & Silveira, L. (2011). Improving density estimates for elusive carnivores: Accounting for sex-specific detection and movements using spatial capture–recapture models for jaguars in central Brazil. *Biological Conservation*, 144(3), 1017-1024. doi: 10.1016/j.biocon.2010.12.011
- Sollmann, R., Mohamed, A., Samejima, H., & Wilting, A. (2013c). Risky business or simple solution – Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159, 405-412. doi: 10.1016/j.biocon.2012.12.025
- Sollmann, R., Gardner, B., Chandler, R. B., Shindle, D. B., Onorato, D. P., Royle, J. A., & O’Connell, A. F. (2013a). Using multiple data sources provides density estimates for endangered Florida panther. *Journal of Applied Ecology*, 50(4), 961-968. doi: 10.1111/1365-2664.12098
- Sollmann, R., Gardner, B., Parsons, A. W., Stocking, J. J., McClintock, B. T., Simons, T. R., Pollock, K. H., & O’Connell, A. F. (2013b). A spatial mark–resight model augmented with telemetry data. *Ecology*, 94(3), 553-559. doi: 10.1890/12-1256.1
- Stabach, J. A., Cunningham, S. A., Connette, G., Mota, J. L., Reed, D., Byron, M., Songer, M., Wachter, T., Mertes, K., Brown, J. L., Comizzoli, P., Newby, J., Monfort, S., & Leimgruber, P. (2020). Short-term effects of GPS collars on the activity, behavior, and adrenal response of scimitar-horned oryx (*Oryx dammah*). *PLoS ONE*, 15(2), e0221843. doi: 10.1371/journal.pone.0221843
- Swann, D. E., Hass, C. C., Dalton, D. C., & Wolf, S. A. (2004). Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: An evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin*, 32(2), 357-365. doi: 10.2193/0091-7648(2004)32[357:icfdwa]2.0.co;2
- Steenweg, R., Hebblewhite, M., Kays, R., Ahumada, J., Fisher, J. T., Burton, C., Townsed, S. E., Carbone, C., Rowcliffe, J. M., Wittington, J., Brodie, J., Royle, J. A., Switalski, A., Clevenger, A. P., Heim, N., & Rich, L. N. (2017). Scaling-up camera traps: Monitoring the planet's biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(1), 26-34. doi: 10.1002/fee.1448.
- Stephenson, P. J. (2019). Integrating remote sensing into wildlife monitoring for conservation. *Environmental Conservation*, 46(3), 181-183. doi: 10.1017/s0376892919000092

- Sutherland, W. J. (Ed.). (2006). *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge University Press. 446pp.
- Thompson, W. (2013). *Sampling Rare or Elusive Species: Concepts, Designs, and Techniques for Estimating Population Parameters*. Island Press, Washington, DC. 429pp.
- Timmermann, H. R. (1993). Use of aerial surveys for estimating and monitoring moose populations-a review. *Alces*, 29, 35-46.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percestequi, S. E., Pitman, R. L., Mares, R., & Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11(3), 169-178. doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x
- Trollet, F., Vermeulen, C., Huynen, M. C., & Hambuckers, A. (2014). Use of camera traps for wildlife studies: A review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 18(3), 446-454.
- Veloz, S., Salas, L., Altman, B., Alexander, J., Jongsomjit, D., Elliott, N., & Ballard, G. (2015). Improving effectiveness of systematic conservation planning with density data. *Conservation Biology*, 29(4), 1217-1227. doi: 10.1111/cobi.12499
- Welbourne, D. J., Claridge, A. W., Paull, D. J., & Lambert, A. (2016). How do passive infrared triggered camera traps operate and why does it matter? Breaking down common misconceptions. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2(2), 77-83. doi: 10.1002/rse2.20
- Williams, B. K., Nichols, J. D., Conroy, M. J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press. 817pp.
- Wilson, K. R., & Anderson, D. R. (1985). Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy*, 66(1), 13-21. doi: 10.2307/1380951
- Yokoyama, Y., Nakashima, Y., Yajima, G., & Miyashita, T. (2020). Simultaneous estimation of seasonal population density, habitat preference and catchability of wild boars based on camera data and harvest records. *Royal Society Open Science*, 7(8), 200579. doi: 10.1098/rsos.200579
- Zero, V. H., Sundaresan, S. R., O'Brien, T. G., & Kinnaird, M. F. (2013). Monitoring an Endangered savannah ungulate, Grevy's zebra *Equus grevyi*: Choosing a method for estimating population densities. *Oryx*, 47(3), 410-419. doi: 10.1017/s0030605312000324

## ANNEXE

Tableau A1. Tableau récapitulatif des forces, faiblesses et recommandations lors de l'inventaire par caméra automatisée (méthode REM) et de l'inventaire aérien (méthode par régression linéaire) tel qu'appliqué au Québec présentement.

	<b>Inventaire par caméra (REM)</b>	<b>Inventaire aérien (régression linéaire)</b>
Forces	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Coûts relativement faibles</li> <li>• Méthode relativement simple</li> <li>• Période d'échantillonnage longue qui permet de limiter le biais associé à la non-fermeture géographique en calculant une densité moyenne</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Échantillonnage de grande superficie sur une courte période</li> <li>• Permet l'estimation de population à faible densité</li> </ul>
Faiblesses	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nécessite des densités relativement élevées</li> <li>• Nécessite l'estimation d'un taux de mouvement</li> <li>• Nécessite l'estimation d'un taux photographique</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Assume que le coefficient de détectabilité est constant dans le temps et entre territoire</li> <li>• Prémisses difficiles à respecter (relation linéaire entre le nombre d'originaux dans un réseau de piste et sa superficie; représentativité des réseaux de pistes échantillonnés vs non-échantillonnés)</li> <li>• Estimation ponctuelle dans le temps susceptible aux déplacements saisonniers</li> </ul>
Recommandations	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Mesurer la zone de détection effective</li> <li>• N'utiliser qu'un modèle de caméras automatisées</li> <li>• Utiliser des indices visuels pour délimiter la zone de détection</li> <li>• Contrôler la végétation</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Corriger le coefficient de détection selon le territoire à l'étude</li> <li>• Revoir la méthode pour ne pas nécessiter de régression linéaire et ne faire que de la détection.</li> </ul>