



**UNIVERSITÉ DE  
MONTPELLIER**



## RAPPORT DE STAGE

Du 4 avril 2025 au 31 juillet 2025

# Estimer la densité spatialisée saisonnière du lynx boréal suivi par pièges photographiques dans le Jura à différentes échelles spatiales



**Zoé JAOUEN LABORDE**

**Master 1 Gestion de l'environnement et de la Biodiversité,**  
Parcours Recherche appliquée pour la conservation de la Biodiversité (RAINET)

Encadrée par **Christophe DUCHAMP**

Chargé de recherche, Direction de la Recherche et de  
l'Appui Scientifique (DRAS)  
Service Gestion et Conservation des Espèces à Enjeux

Office Français de la Biodiversité  
Service Départemental des Hautes Alpes  
Micropolis La Bérardie, 05000 Gap



**OFB**  
OFFICE FRANÇAIS  
DE LA BIODIVERSITÉ

Année universitaire 2024-2025

# Remerciements

Tout d'abord, je remercie le master GEB RAINET pour m'avoir donné l'opportunité de faire ce stage de quatre mois.

Je remercie Christophe Duchamp pour m'avoir encadrée, orientée et apporté ses suggestions dans ce travail. Je remercie Jean-Baptiste Fanjul pour son accueil à la Fédération de Chasse du Jura, son travail de gestion des données pour le projet ECOLEMM et ses réponses à mes questions. Merci également à Jonathan Grosbois pour son accueil à la Fédération de Chasse de l'Ain et ses explications, ainsi que Yoan Bollet pour leur travail de gestion des pièges sur le site de l'Ain. Merci à tous les techniciens, services civiques et autres personnes ayant contribué de près ou de loin à la gestion des pièges photos sur les deux sites. Je n'oublie pas de remercier Delphine Chenesseau et Sophie Chappa, pour leur contribution aux identifications des individus lynx.

Je remercie Cyril Milleret pour ses réponses, conseils et pistes d'interprétations des sorties des modèles. Merci aussi à Olivier Gimenez pour ses réponses à mes questions.

Merci à Fabien Marques pour son aide, ses conseils et sa bonne humeur au bureau! Je remercie également tous les membres de l'implantation OFB de Gap que j'ai croisés et qui m'ont accueillie dans une ambiance de travail agréable.

Merci également à Marie-Laure Schwoerer et Delphine Chenesseau pour leur bienveillance et la qualité de la formation *Correspondant Loup-Lynx* prodiguée. Cela valait bien les péripéties de notre voyage en train vers la Marne!

Enfin, merci à ma mère et à mes amies pour leur soutien précieux.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Matériel &amp; méthodes</b>	<b>4</b>
2.1	Site d'étude . . . . .	4
2.2	Données . . . . .	4
2.2.1	Dispositif de capture . . . . .	4
2.2.2	Pré-traitement des données . . . . .	5
2.3	Analyses et modélisation . . . . .	7
2.3.1	Période d'étude . . . . .	7
2.3.2	Organisation des données . . . . .	7
2.3.3	Modèles SECR . . . . .	8
2.3.4	Modèles CR non spatialisés . . . . .	9
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>9</b>
3.1	Dispositif de capture . . . . .	9
3.2	Captures . . . . .	9
3.3	Modèles et estimations . . . . .	10
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>15</b>
4.1	Estimations des densités de lynx . . . . .	15
4.2	Protocole . . . . .	16
4.3	Implications pour le programme ECOLEMM . . . . .	17
<b>5</b>	<b>Bibliographie</b>	<b>18</b>
<b>6</b>	<b>Annexes</b>	<b>22</b>
6.1	Occurrences des individus . . . . .	22
6.2	Sélection des modèles SECR en multi-sessions de densités saisonnières (automne et hiver) sur le site du Jura . . . . .	23
6.3	Paramètres du modèle . . . . .	24
<b>7</b>	<b>Résumé &amp; abstract</b>	<b>26</b>

# 1. Introduction

+/- 1500 mots

Les populations de grands prédateurs carnivores comme le lynx boréal, ou lynx d'Eurasie *Lynx lynx*, ont disparu de France et d'Europe de l'Ouest entre le XVIII<sup>ème</sup> et le début du XX<sup>ème</sup> siècle (Breitenmoser, 1998 ; Gatti et al., 2022). Le retour en France du lynx depuis les années 1970 grâce à un programme de réintroduction en Suisse (Breitenmoser et al., 1998 ; Zimmermann & Breitenmoser, 2007), soulève des questions sur l'acceptation sociale du lynx (Monin, 2025 *en soumission*). La présence de ce grand prédateur carnivore fait renaître des tensions avec les acteurs locaux, en particulier du pastoralisme et de la chasse par conflits d'intérêts (70 à 90% du régime alimentaire du lynx étant constitués d'ongulés sauvages ; Molinari-Jobin et al., 2002 ; Breitenmoser et al., 2021 ; Khorozyan et al., 2023). Espèce strictement protégée aujourd'hui encore classée en danger d'extinction en France (Von arx, 2017), le suivi démographique de l'espèce est primordial pour assurer sa conservation et sa gestion dans ces milieux fortement anthropisés, afin de favoriser la cohabitation (Gatti et al., 2022).

Malgré son comportement territorial, étudier ce grand mammifère est particulièrement difficile. Élusif et principalement nocturne, il occupe de grands domaines vitaux allant de 260 à 280 km<sup>2</sup> en moyenne pour les mâles du Jura et de 150 à 180 km<sup>2</sup> pour les femelles (Stahl et al., 2002 ; Breitenmoser-Würsten et al., 2007), aujourd'hui principalement montagnaux et forestiers (Filla et al., 2017 ; Nagl et al., 2022). De plus, son utilisation du territoire n'est pas homogène au cours du temps : d'une part, probablement par stratégie de prédation (Breitenmoser et al., 2010) ; d'autre part selon son cycle de vie (période de rut, mise bas, élevage des jeunes, dispersion des subadultes *etc.*). Ainsi, cette espèce cryptique est difficile à observer et détecter. De fait, les méthodes de suivi non invasif s'avèrent particulièrement pertinentes pour étudier ce félin (Balme et al., 2009). De nombreuses études utilisent les pièges photographiques, ou plus récemment des échantillons d'ADN (poils, fèces, ADN environnemental ; Kelly et al., 2012 ; Burton et al., 2015). Les pièges photos sont des outils simples à mettre en place et relativement peu coûteux. Leur usage dans le cadre d'un suivi nécessite tout de même un protocole rigoureux, adapté à l'espèce visée, et un investissement logistique sur le terrain (Kays et al., 2020). Il existe un système de maillage géoréférencé qui permet de répartir les détecteur de façon plus ou moins homogène sur les sites d'étude. En Europe, les protocoles de suivi du lynx sont uniformisés entre les pays pour permettre l'étude de la méta-population de lynx avec un maillage de 10 x 10 km comme dans Gimenez et al. (2019). Pour travailler à une échelle plus petite (population ou groupe intra-population), le maillage était initialement de 2.7 x 2.7 km puis a été harmonisé à 2.5 x 2.5 km (Weingarth et al., 2012 ; Presenti & Zimmermann, 2013 ; Blanc et al., 2013 ; Kubala et al., 2017 ; Iosif et al., 2022 ; Palmero et al., 2023 ; Melovski et al., 2025 ; Duchamp et al., 2021). À notre connaissance, aucun protocole n'a encore été testé sur le lynx à une échelle encore plus fine de 1.25 x 1.25 km, comme pour le loup gris *Canis lupus* (Blais, 2024). Une telle résolution pourrait mettre en évidence des variations démographiques spatiales très fine.

L'abondance et la densité peuvent être estimées à partir des données de suivi non invasif avec des modèles de statistiques. Un premier modèle communément utilisé sur les grands carnivores est le modèle de Capture-Recapture standard (CR ; Otis et al., 1978). Ce modèle est basé sur l'hypothèse forte de population fermée, *ie.* que la population ne subit aucune perte (mort ou émigration) ni apport démographique (naissance ou immigration) durant la période étudiée. L'estimation de la densité à partir de ce type de modèles de CR se calcule à partir de l'abondance estimée et nécessite la détermination post-hoc de l'aire d'échantillonnage effective : surface délimitée par l'enveloppe spatiale du dispositif de pièges actifs, augmentée d'une zone tampon. La valeur de densité obtenue correspond à un nombre d'individu moyen sur cette surface. Cependant, l'assomption de fermeture des populations est rarement vérifiée en milieu naturel, ce qui rend l'abondance calculée par le modèle sensible au calcul de la surface échantillonnée (Obbart et al., 2010). D'autres modèles plus récents permettent de déjouer cet inconvénient : les modèles de Capture-Recapture Spatialement Explicite (SECR ; Royle

et al., 2014). Ces modèles ont la particularité de prendre en compte les localisations auxquelles chaque individu est capturé, *ie* les emplacements des pièges, pour estimer son centre d'activité (Royle, 2020). Ce centre d'activité est défini comme le centroïde de l'espace utilisé par un individu pendant la période d'activité des détecteurs (Royle et al., 2014). Les données exploitées par les modèles SECR sont donc structurées en trois dimensions car elles contiennent trois types d'informations : l'individu, sa localisation et l'occasion de capture. Ainsi, les modèles SECR superposent les domaines d'activité estimés de l'ensemble des individus afin d'obtenir une valeur de densité estimée pour chaque pixel *ie* chaque maille selon la résolution du plan d'échantillonnage. Un avantage des modèles SECR est donc qu'ils permettent d'estimer la densité sans avoir à convertir une valeur d'abondance estimée. Les contrastes spatiaux de densité peuvent alors être représentés sous forme de cartographie de chaleur (Durbach et al., 2024). Contrairement aux modèles de CR, en SECR la population (ou le groupe) étudié(e) peut être temporairement ouvert(e) géographiquement *ie* pas d'immigration ni d'émigration mais transience, car l'intégration explicite de l'information spatiale des captures permet de prendre en compte qu'un individu transient est seulement de passage sur le site à un instant  $t$  (Royle et al., 2014). En revanche, la population doit être close démographiquement, *ie* pas de mort ni de naissance sur la période étudiée, car la taille de la population doit rester constante. Ces conditions, notamment le laxisme permis sur l'hypothèse de fermeture géographique, rendent les modèles SECR plus adaptés à la modélisation des populations de grands carnivores, donc de lynx, ainsi que pour les études locales dont l'échelle est inférieure à celle de la population.

En Europe, les suivis du lynx étaient initialement réalisés via des modèles de CR standards en population close (Gatti et al., 2011 & 2014, Presenti & Zimmermann, 2013). Aujourd'hui, des études plus récentes utilisent les modèles SECR pour estimer les densités des populations de lynx (Presenti & Zimmermann, 2013 ; Blanc et al., 2013 ; Kubala et al., 2017 ; Gimenez et al., 2019 ; Iosif et al., 2022 ; Palmero et al., 2023 ; Melovski et al., 2025). Dans cette étude, nous travaillons à échelle plus locale, à l'intérieur de la population de lynx du Massif du Jura, dont la dynamique démographique est nettement croissante depuis 2017 (Helluy et al., 2024). La zone étudiée, de quelques centaines de kilomètres carrés, est un des sites pilotes du programme Étude Chasse-Ongulés-Lynx dans un Écosystème de Moyenne Montagne (ECOLEMM, 2025 ; [www.ecolemm.fr](http://www.ecolemm.fr)). Ce projet vise, entre autres, à étudier l'influence du lynx sur les populations de chevreuils *Capreolus capreolus* et chamois *Rupicapra rupicapra*). Une des finalités d'ECOLEMM est d'adapter la gestion de ces ongulés pour favoriser la conservation du lynx. À partir d'un suivi non-invasif par piège photos mis en œuvre, la pression de prédation du lynx sur ses proies peut être approximée de façon non-invasive, notamment en caractérisant le paysage de la peur (Bleicher, 2017). Deux approches complémentaires paraissent possibles : (1) par la présence du lynx dans les mailles du site étudié (modèles d'occupancy, faisant l'objet d'un autre stage), (2) par la densité spatiale des lynx *ie* le nombre d'individus par maille (travail ici présenté). Avec un protocole d'échantillonnage de 2.5 x 2.5 km, Duchamp et al. (2021) n'avaient pas détecté de variation de densité spatiale saisonnière dans le Jura en 2017, contrairement à l'Ain. Depuis 2022, la résolution du dispositif a été quadruplé (1.25 x 1.25 km) et l'effort d'échantillonnage doublé. Cela devrait permettre non seulement de déceler des variations plus fines de densité spatiale, mais aussi de se rapprocher de l'échelle spatiale des domaines vitaux d'ongulés pour permettre l'étude de leur réponse à la densité spatialisée du lynx.

Les objectifs de notre étude sont :

- (1) estimer l'effet du protocole d'échantillonnage dans la détection des variations de densité spatiale
- (2) identifier les variations saisonnières de ces densités

Nous posons les hypothèses et prédictions suivantes :

- Le protocole d'échantillonnage (*i.e.* le maillage et le nombre de piège) a un effet sur la détection de ces variations, nous nous attendons à obtenir des variations spatiales plus fines lorsque l'effort est doublé et la résolution quadruplée ;
- Les densités spatialisées varient selon les saisons avec le rythme biologique de l'espèce, nous prédisons une densité plus forte en période de rut caractérisée par de forts déplacements.

## 2. Matériel & méthodes

+/- 1870 mots

Les données des pièges photos ont été récoltées par les agents des Fédérations Départementales des Chasseurs du Jura (FDC39) et de l'Ain (FDC01) sous la responsabilité des chargés d'études Jean-Baptiste FANJUL (FDC39) et Yoan BOLLET (FDC01).

Les identifications d'espèces et d'individus lynx ont été réalisées par Jean-Baptiste FANJUL puis validées par Delphine CHENESSEAU (OFB) et Sophie CHAPPA (OFB) grâce à la base de donnée nationale du Réseau Loup-Lynx (BILL, tombyoscope dynamique).

Figures et analyses statistiques ont été réalisées par Zoé JAOUEN LABORDE. Les modèles sont adaptés d'après le travail d'Olivier GIMENEZ (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE)) et Christophe DUCHAMP (OFB).

### 2.1 Site d'étude

L'étude présentée ici se base sur un des deux sites pilotes du projet ECOLEMM ([www.ecolemm.fr](http://www.ecolemm.fr)), situé au cœur de la répartition géographique du lynx en France, dans le département du Jura (39; Fig. 2.1). Il fait parti du programme depuis la création de celui-ci en 2017 (anciennement appelée Programme Proies-Prédateurs). Il s'étend sur une surface d'environ 150 km<sup>2</sup> de 520 à 1150 m d'altitude avec 62% de couvert forestier.

### 2.2 Données

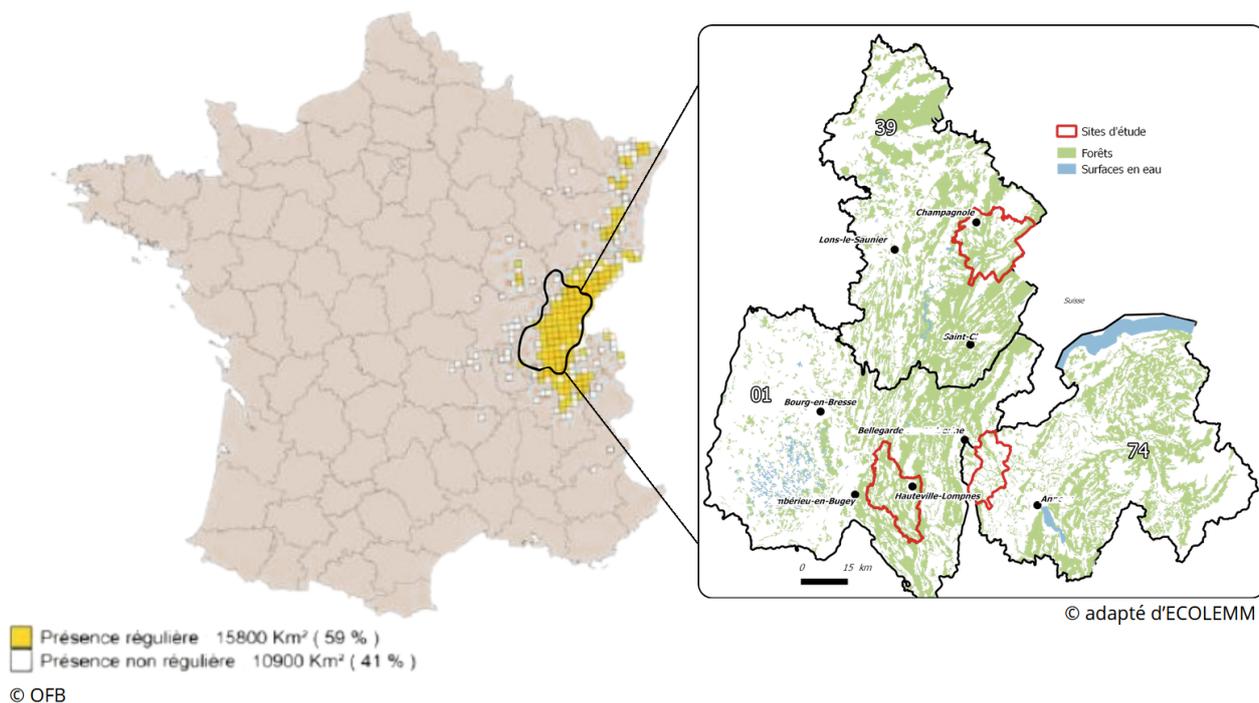
#### 2.2.1 Dispositif de capture

Les données utilisées sont issues d'un réseau de pièges photos disposés sur le site de l'étude (Fig. 2.2). Afin de maximiser la probabilité de détection des individus, les caméras (Cuddeback C123, Ambush color, Reconnyx), non-appâtées, sont placées dans des zones connues (grâce à des indices de présence ou observations antérieures) ou caractéristiques de passages de lynx, de faune sauvage ou d'humains pour maximiser la détection du lynx (Gatti et al., 2011; Lefèbvre, 2024). Les détecteurs sont répartis de façon homogène sur la zone d'étude, via le maillage 2.5 x 2.5 km en place depuis 2019 et scanné de façon systématique (un piège par maille). À partir du 19 octobre 2022, il est divisé par quatre pour former une grille de 1.25 x 1.25 km (Fig. 2.2). Pour chaque grosse maille (2.5), une des trois sous-maillles de 1.25 sans détecteur est tirée au sort pour être équipée. Ainsi, la résolution du dispositif est quadruplé et l'effort d'échantillonnage doublé (deux pièges par maille de 2.5).

Initialement, avant 2022, chaque dispositif était constitué d'une paire de pièges photos, placés l'un en face de l'autre de façon décalée pour éviter les perturbations liées au flash lors du déclenchement (Blanc et al., 2013; Lefèbvre, 2024). Ce système permettait de photographier les deux flancs des individus, rendant possible leur identification par lecture du pelage (*cf* 2.2.2). Avec le nouveau protocole, l'application de la stratégie d'échantillonnage intensive n'a pas permis de conserver les paires de détecteur par maille pour des raisons logistiques. Ainsi, chaque site contient un seul détecteur, ce qui peut potentiellement impacter la lecture des pelages pour l'individualisation.

Les pièges sont actifs jours et nuits et sont relevés une fois par mois pour changer cartes SD et piles. Ils sont sur site en continu. Certaines caméras ont été déplacées au sein de leur maille du fait de

Aire de présence du lynx · France 2023  
Data du 01/04/2020 au 31/03/2023



**Figure 2.1 – Cartographie des sites pilotes de l’Ain (01), du Jura (39) et de Haute-Savoie (74) du projet ECOLEMM.** Adapté de Helluy et al. (2024) et d’ECOLEMM, 2025. Les sites sont délimités en rouge. Les coordonnées moyennes sont : 5°31’43.1321” E, 45°57’28.8965” N pour l’Ain et 5°57’38.5157” E, 46°40’56.4564” N pour le Jura. Le site de Haute-Savoie fait parti du projet mais le protocole d’échantillonnage ne permet pas d’analyser la densité des lynx. Dans ce travail, nous présentons uniquement les résultats du site jurassien.

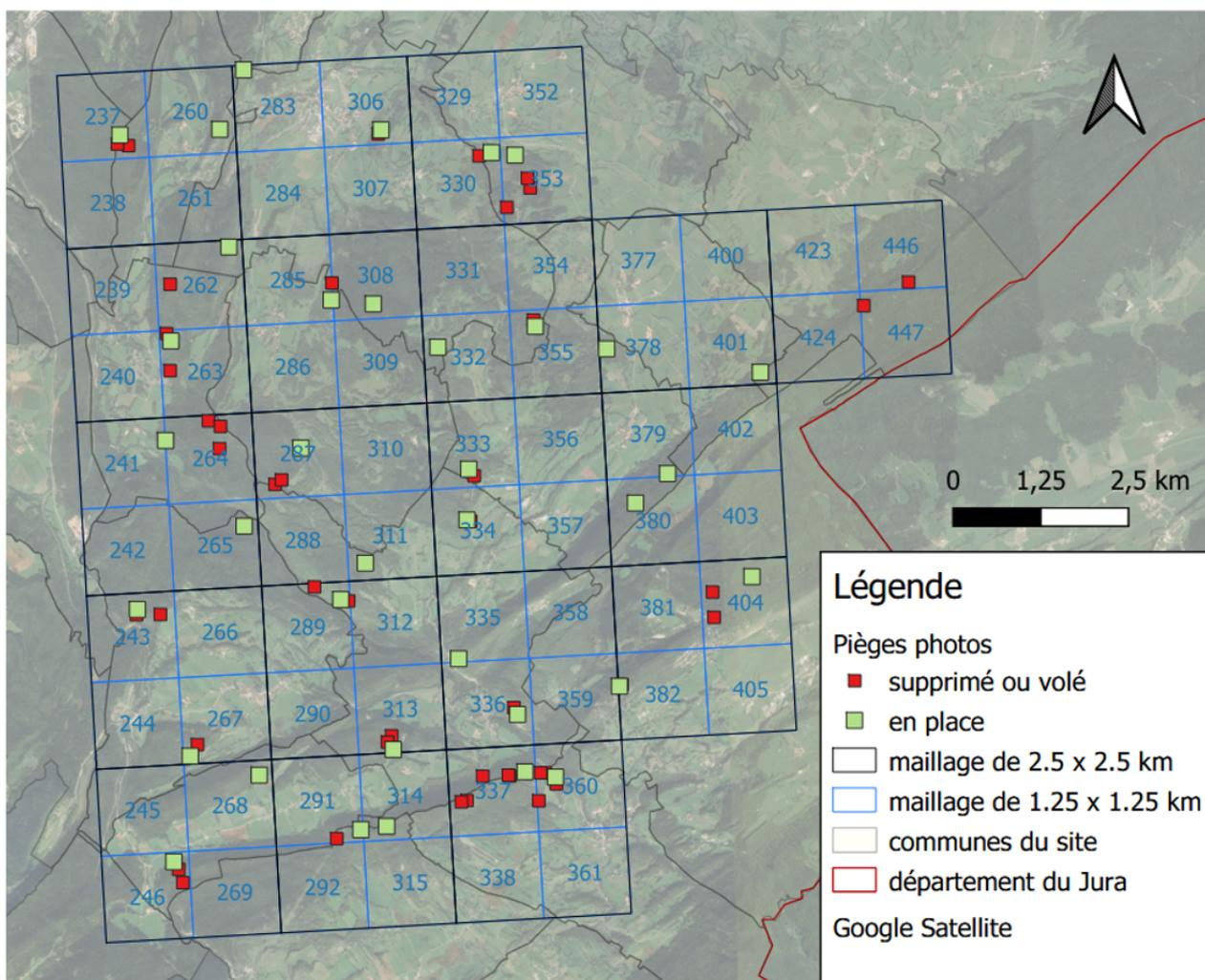
travaux forestiers, vandalisme ou de non-détection de lynx, auquel cas leur nom est modifié (cf 2.3.2 pour les implications dans les analyses).

## 2.2.2 Pré-traitement des données

Le pré-traitement des données des pièges se fait en trois temps : identification de l’espèce en deux étapes, puis, s’il y a un lynx, identification de l’individu.

### Identification des espèces

L’identification de l’espèce se fait une première fois manuellement après chaque relève de piège. La seconde identification est réalisée tous les six mois avec le logiciel d’intelligence artificielle de deep learning © DeepFaune (<https://www.deepfaune.cnrs.fr/>). Ce logiciel a de bons scores de performance pour l’identification du lynx avec notamment une précision de 95% (Rigoudy et al., 2023). Ainsi, les identifications d’espèces dont le score de confiance est de 95% sont gardées et les identifications de lynx, chevreuils, chamois, cerf, sanglier, chats forestiers, renards sont vérifiées manuellement. Chaque occurrence de lynx est inscrite dans la BILL.



**Figure 2.2 – Plans d’échantillonnage des deux sites pilotes du projet ECOLEMM de 2022 à 2024.** Un carré représente un piège (deux pièges par mailles de 2.5 x 2.5 km). Dans près de 50% des mailles, des caméras ont été supprimées pour être déplacées (carrés rouges ; cf 2.2.1).

### Identification des individus

Les individus sont identifiés avec le logiciel © ExtractCompare (<http://conservationresearch.org.uk/Home/ExtractCompare/>). Les lynx ont la particularité d’avoir un pelage aux motifs uniques (agencement, type de motif *etc.* ; Chenesseau et al., 2010). C’est grâce à cette caractéristique et aux dispositifs de capture adaptés que les individus sont différenciés : le logiciel repère les pelages identiques entre l’individu photographié et le trombinoscope des lynx déjà connus sur la BILL. La validation de la ressemblance est réalisée manuellement par l’opérateur. Chaque individu connu a un n° d’identifiant attribué :

$$[ \text{F n° de département (39)} - \text{n° de l’identification} ]$$

Si un individu n’est pas reconnu et que l’identification individuelle peut être clairement réalisée, un nouvel identifiant lui est attribué. Pour les cas où seule une photo d’un individu capturé est exploitable pour diverses raisons liées à la qualité des photos ou au dispositif de capture (cf 2.2.1) et si l’identification ne peut pas être réalisée de façon certaine, on considère que l’individu est ”identifié partiellement”. Un identifiant temporaire lui est attribué. Au vu de leur forte proportion, 55% des identifications entre 2022 et 2024, nous avons choisi de prendre en compte dans les analyses seulement les individus différenciables de façon certaine, *eg.* les individus de même type de pelage photographié

du même flanc, ou de type de pelages différents (spots *vs* ocelles). Quand plusieurs individus ont le même type de pelage et que chacun est photographié du flanc opposé (l'un au flanc droit et l'autre au flanc gauche), nous gardons les individus ayant le plus d'événements de capture.

## Évènements de capture

Lorsqu'un lynx est détecté par une caméra, celle-ci peut se déclencher plusieurs fois tant qu'il est dans le champ de détection. Ainsi, nous considérons comme unique évènement de capture, la ou les photos d'un même individu lorsque l'intervalle entre les photos est d'au moins 1h.

## Choix des individus pour les analyses

Notre finalité de ce travail étant d'estimer la densité du lynx comme proxy de la pression de prédation, nous considérons ici à la fois les lynx résidents (*ie* dont la présence est régulière sur la zone d'étude) et les lynx transients (*ie* de passage sur le site; Deharte, 2019). En effet, un individu même de passage sur un territoire constitue une menace de prédation pour les ongulés.

Le sexage des individus sur photographie est complexe. Les femelles sont repérées lorsqu'elles sont suivies de jeunes et les mâles peuvent être identifiés selon leur position sur la photo et la visibilité des organes reproducteurs (Marti et al., 2018). Entre 2022 et 2024, seuls 70% des individus sont sexés. Les individus ne sont pas âgés et les chatons photographiés sont retirés de l'analyse car ils ne jouent pas encore de rôle dans le schéma proie-prédateur.

## 2.3 Analyses et modélisation

### 2.3.1 Période d'étude

Pour étudier l'effet saisonnier, nous définissons deux périodes par an selon la biologie du lynx (Weingarth et al., 2015; Fig. 3.1) : une session automnale d'octobre à décembre, caractérisée par un risque faible de mouvements démographiques (Deharte, 2019) car les jeunes sont toujours avec leur mère et capables de la suivre sur de longues distances; une session hivernale de janvier à mars comprenant la période de rut caractérisée par des mouvements démographiques plus importants, notamment chez les mâles, et avec dispersion des subadultes.

### 2.3.2 Organisation des données

Le jeu de données est découpé en occasions de captures de 5 jours dits "pentades" (Zimmermann et al., 2016; Gimenez et al., 2019; Deharte, 2019; Duchamp et al., 2021). Avec ce regroupement des évènements du jeu de données, un lynx capturé plusieurs fois durant une pentade correspond désormais à un évènement de capture une probabilité de détection  $p$ . Cette structuration permet de minimiser le nombre de captures nulles dans les histoires de vie des lynx et de limiter les pseudo-répliques.

Les captures puis recaptures photographiques de chaque individu permettent de construire les histoires de vie des lynx (ou histoires de captures) : suites de 0 (non détecté *ie. non capturé ou mort* avec une probabilité de détection  $1-p$ ) et 1 (capturé, avec une probabilité de détection  $p$ ).

En parallèle, l'estimation de densité spatialisée demande de contrôler l'effort de piégeage dans l'espace et dans le temps. Nous construisons des matrices de fonctionnement des pièges de la même manière : succession de 1 (piège actif) et de 0 (piège non-actif). À cette étape, les cas des pièges déplacés posent problème car les renommer revient à considérer, à torts, que le piège à la localisation initiale est devenu inactif et qu'au nouvel emplacement un nouveau piège est ajouté au dispositif d'échantillonnage, détecteur qui était inactif avant sa pose. Dans nos analyses, nous considérons les pièges déplacés au sein d'une maille comme un seul piège, en gardant les coordonnées du dernier piège.

### 2.3.3 Modèles SECR

#### Principe

Afin d'estimer la densité spatialisée des lynx sur notre site, nous utilisons des modèles SECR en statistiques inférentielles (SECR ; Royle et al., 2014 ; Royle, 2020). Chaque événement de capture est considéré comme une variable aléatoire de Bernoulli avec une probabilité de détection  $p$  dépendant des individus, des occasions de captures et potentiellement des pièges (Royle, 2020). Plus la distance  $d_{ij}$  d'un individu  $i$  à un piège  $j$  augmente par rapport au centre d'activité de  $i$ , plus la probabilité de détecter  $i$  à  $j$ , notée  $p_{ij}$ , décroît. Ainsi,  $p_{ij}$  peut être modélisé avec une loi semi-normale (ou *half-normal*) :

$$p_{ij} = p_0 \exp\left(-\frac{d_{ij}^2}{2\sigma^2}\right)$$

où :

- $p_0$  est la probabilité de détection d'un individu lorsque le piège est situé exactement au niveau de son centre d'activité (*baseline detection probability*),
- $\sigma$  est le paramètre spatial qui décrit quel espace chaque individu utilise et donc qui influence la fonction de détection et détermine la vitesse à laquelle  $p$  décroît (Royle, 2013 & 2020).

#### Construction des modèles

Nous avons construit des modèles en multi-sessions où une session correspond à une saison, Fig. 3.1). Pour tester l'effet du protocole d'échantillonnage (résolution de 2.5 x 2.5 km *vs* résolution de 1.25 x 1.25 km avec effort doublé), les modèles sont réalisés deux fois : (1) une première fois avec les données issues du protocole 2.5 (un seul détecteur par maille), puis (2) une seconde fois avec les données du protocole 1.25 (deux détecteurs par maille de 2.5 x 2.5 km). Pour (1), les détecteurs retenus sont les pièges-photos présents sur la maille initialement (*ie* avant le changement de protocole).

Les déplacements des lynx n'étant pas limités à l'aire échantillonnée, nous définissons un buffer autour de l'aire d'échantillonnage, égal à la distance maximale moyenne parcourue par les individus (MMDM, *Mean Maximum Distance Moved*). Cela permet au modèle d'estimer un centre d'activité le plus plausible possible pour les individus capturés faiblement et/ou uniquement en bordure du site et limiter les effets bordures (Obbard et al., 2010). Cette distance correspond à environ  $3\sigma$  (Royle et al., 2020). Dans notre cas, cette distance est définie autour de 5000 m de rayon. À cette distance, la probabilité de détection de base d'un individu est nulle (Fig. 6.2).

Les modèles sont ajustés par maximum de vraisemblance et principe de parcimonie, puis le meilleur est sélectionné avec le Critère d'information d'Akaike (AIC). Ils sont construits avec le package oSCR implémenté dans RStudio (Sutherland et al., 2018).

#### Covariables

Nos modèles étant construits en multi-session, l'intégration de la covariable *session* permet d'estimer la significativité des variations des paramètres entre les sessions (annuelles ou saisonnières). Lors du rut (période hivernale), les mâles parcourent de plus grandes distances à la recherche des femelles. Nous construisons donc des modèles intégrant le *sexe* comme covariable qualitative nominale (mâle, femelle ou non-déterminé) sur la probabilité de détection  $p$  et  $\sigma$ . Enfin, pour appréhender une éventuelle hétérogénéité individuelle, nous déterminons une covariable qualitative binaire *taux de capture* (0 : faiblement et 1 : fortement recapturé). Nous considérons comme faiblement recapturé les individus capturés maximum deux fois sur la période totale de l'étude (2022-2024) et fortement recapturés les individus dont le nombre d'évènements est supérieur ou égal à trois (Fig. 6.1). Nous

testons cette variable sur la probabilité de détection  $p$  ainsi que  $\sigma$ , mais notons que le package utilisé ne permet pas d'intégrer plusieurs covariables sur les individus dans un même modèle. Ainsi, les effets sexe et capture sont analysés via des modèles distincts.

### 2.3.4 Modèles CR non spatialisés

À titre de comparaison, nous faisons également les analyses à partir de modèles de capture-recapture standards en population fermée, couramment utilisés dans la littérature (CR; Otis et al., 1978). Nous nous intéresserons en particulier au modèle nul  $m0 p(.)\psi(.)$  (paramètres constants) et au modèle d'hétérogénéité individuelle  $mh p(\text{individu})\psi(.)$  (variations de la probabilité de détection  $p$  selon les individus).

La densité est calculée à partir de l'abondance estimée par le modèle divisée par l'aire de capture effective (ETA; Gimenez et al., 2019). L'ETA est calculée à partir de la MMDM ou de 1/2MMDM (HMMDM, *Half Mean Maximum Distance Moved*), additionnée de la zone tampon (cf. 2.3.3).

$$Densite = \frac{Abondance}{ETA}$$

Les modèles sont ajustés par maximum de vraisemblance et parcimonie, puis le meilleur est sélectionné par AIC. Les modèles sont construits avec le package Rcapture implémenté dans RStudio (Rivest & Baillargeon, 2022).

## 3. Résultats

+/- 780 mots

### 3.1 Dispositif de capture

Pour les quatre premières sessions (automne 2022, hiver 2023, automne 2023 et hiver 2024), nous avons collecté les données de 19 pièges avec le protocole de 2.5 x 2.5 km et 38 pièges en 1.25 x 1.25 km (Tab. 3.1). Pour la session d'automne 2024, nous avons respectivement 18 et 36 détecteurs. Seulement une faible proportion des caméras a capturé du lynx. Le meilleur taux de piège positif est de 42% pour le protocole 2.5 (session d'automne 2023) et de 61% pour le protocole 1.25 (session d'automne 2024). Avec le doublage de l'effort d'échantillonnage, le nombre de pièges positifs augmente mais leur proportion est meilleure uniquement pour deux sessions, passant de 4% à 53% en hiver 2023 et de 26% à 61% en automne 2024.

### 3.2 Captures

Le nombre d'occurrences de lynx par pentade augmente systématiquement entre les deux protocoles pour chaque session. Il passe de 10 à 20 captures en automne 2022, 33 à 67 en hiver 2023, 14 à 21 en automne 2023, 23 à 34 en hiver 2024 et 19 à 24 en automne 2024. Toutes sessions confondues, le protocole 2.5 a permis de détecter 12 individus face à 16 individus avec le protocole 1.25, soit 4 lynx identifiables supplémentaires. Le nombre de lynx capturés par session varie de 4 à 10 pour le protocole 2.5 et de 5 à 11 avec le protocole 1.25. Dans chaque session, entre 80 et 100% des individus identifiés sont sexés, dont 1 à 5 femelles et 0 à 5 mâles par session. De fait, le nombre d'individus détectés au sein d'une session dont le sexe est non déterminé (*ND*; Tab. 3.1) est très faible : entre 0 et 1. À l'échelle de toutes les données de la période 2022 à 2024, ces individus représentent 30% du nombre total de lynx. En ce qui concerne les identifications partielles, notre filtre permet de passer de 55 à 37% d'identifications partielles, en écartant 33% des identifications partielles, soit cinq individus

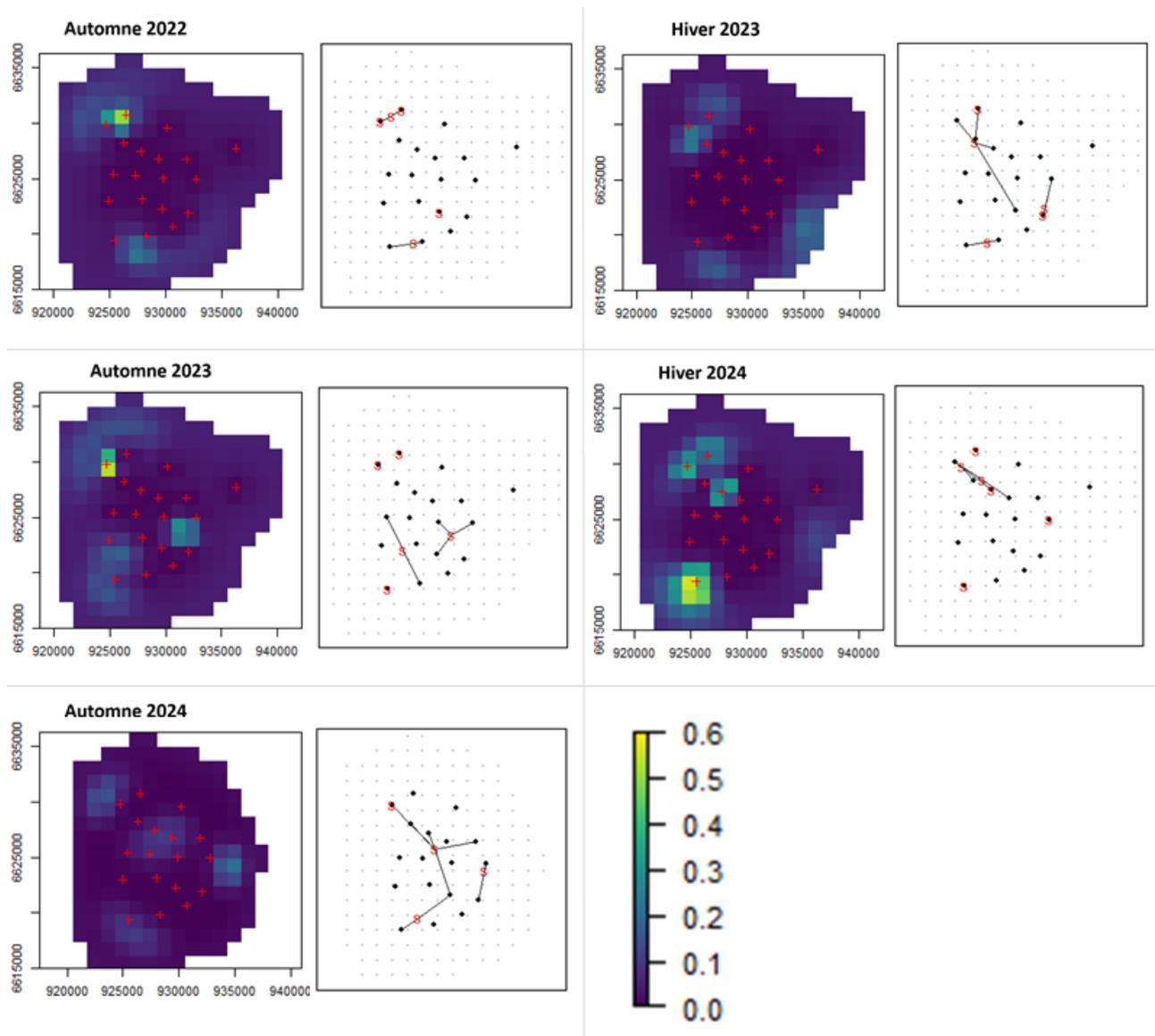
dont quatre ayant été recapturés seulement une à trois fois, sur deux sites différents maximum. Avec l'effort d'échantillonnage plus intense, la proportion d'identifications partielles diminue de 3 à 11% (Tab. 3.1). Le taux d'occurrence est hétérogène entre les individus. Sur toute la période 2022 à 2024, avec le protocole 2.5, nous détectons 10 individus ayant maximum 2 occurrences et 8 individus capturés au moins 3 fois (Fig. 6.1). Au maillage 1.25, 12 individus sont capturés 2 fois maximum et 10 au moins 3 fois.

### 3.3 Modèles et estimations

Au protocole 2.5, les abondances estimées sont plus fortes neuf fois sur dix avec les modèles nuls spatiaux qu'avec les modèles nuls et d'hétérogénéité individuelle non-spatialisés (Tab. 3.2; l'exception est pour la session hiver 2024 au protocole 1.25). Elles varient respectivement de 7 à 15, 4 à 12 et 7 à 14 lynx estimés. Parmi les modèles SECR construits avec les données du protocole 2.5 (Tab. 6.1a), le meilleur modèle sélectionné est le modèle où le paramètre spatial  $\sigma$  dépend de la session et du sexe des individus avec la densité et la probabilité de détection de base constants :  $d(\cdot) p_0(\cdot) \sigma(\text{session} + \text{sexe})$ . Ainsi, l'utilisation de l'espace des individus varie de 0.68 (0.24) à 2.37 (0.53) pour les femelles et de 1.74 (0.37) à 6.05 (2.06) pour les mâles. Nous voyons que les valeurs sont significativement plus fortes pour les mâles comparées aux femelles (Fig. 6.4). La probabilité de détection de base  $p_0$  est de 0.10 (0.02) et décroît à différentes vitesses selon la session du fait de l'influence de  $\sigma$  (Fig. 6.2). L'abondance estimée est donc constante entre les sessions : 11 lynx dont 6 femelles et 5 mâles, et la densité moyenne est estimée pour chaque session à 1.92 (es = 0.70) lynx femelles par 100km<sup>2</sup> et 1.41 (0.36) lynx mâles par 100km<sup>2</sup>, mais les écart-types sont trop chevauchants pour considérer que les différences de densité entre les sexes sont significatives (Fig. 6.5). En revanche, la densité spatialisée varie à l'échelle du site d'étude selon les saisons (Fig. 3.1). Les valeurs de densité par maille de 2.5 x 2.5, soit 6.25km<sup>2</sup>, varient de 0 à 0.6 lynx/100 km<sup>2</sup>. Pour le protocole de 1.25, le meilleur modèle sélectionné (Tab. 6.1b) présente une densité moyenne constante, une probabilité de détection de base qui dépend des sessions et du sexe des individus et l'utilisation de l'espace qui varie avec le sexe :  $d(\cdot) p_0(\text{session} + \text{sexe}) \sigma(\text{sexe})$ . Ainsi,  $p_0$  varie de 0.02 (0.01) à 0.13 (0.05) pour les lynx femelles et de 0.03 (0.01) à 0.20 (0.04) chez les mâles, sans de nette différence entre les deux sexes (Fig. 6.3). Elle décroît également à différentes vitesses selon la session selon  $\sigma$  (Fig. 6.2). En revanche,  $\sigma$  est nettement plus élevé chez les mâles par rapport aux femelles, étant respectivement de 2.12 (0.15) et de 1.04 (0.14; Fig. 6.4). Les valeurs de densité sont de 2.98 (0.97) lynx femelles par 100 km<sup>2</sup> et 1.99 (0.43) mâles par 100km<sup>2</sup>, mais encore une nous ne pouvons pas considérer les variations entre sexes significatives (Fig. 6.5). En revanche, la densité spatialisée varie sur l'aire d'étude (Fig. 3.2). Les valeurs de densité par maille de 1.25 x 1.25, soit 1.56km<sup>2</sup>, varient de 0 à 0.8 lynx/100 km<sup>2</sup>.

	Automne 2022		Hiver 2023		Automne 2023		Hiver 2024		Automne 2024	
	19/10/22-31/12/22	14/01/23-15/04/23	01/10/23-31/12/23	15/01/24-15/04/24	01/10/22-31/12/22	14/01/23-15/04/23	01/10/23-31/12/23	15/01/24-15/04/24	01/10/24-31/12/24	01/10/24-31/12/24
Dates	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5
Taille de maille	1.25	1.25	1.25	1.25	1.25	1.25	1.25	1.25	1.25	1.25
Durée (jours)	74	92	92	92	92	92	92	92	92	92
Nombre d'occasions de capture (pentades)	15	19	19	19	19	19	19	19	19	19
Nombre de pièges	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19
Pièges positifs (proportion %)	5 (26)	8 (4)	20 (53)	8 (4)	8 (42)	13 (34)	7 (37)	13 (34)	5 (26)	24 (61)
Occurrences de lynx	10	33	67	33	14	21	23	34	19	24
Individus détectés	5	5	6	5	6	9	10	11	4	5
Lynx sexés (proportion %)	4 (80)	5 (100)	6 (100)	5 (100)	6 (100)	9 (100)	9 (90)	11 (91)	4 (100)	5 (100)
F - M - ND	1 - 3 - 1	1 - 4 - 0	2 - 4 - 0	1 - 4 - 0	1 - 5 - 0	4 - 5 - 0	3 - 5 - 1	5 - 5 - 1	4 - 0 - 0	5 - 0 - 0
Identifications partielles (proportion %)	1 (20)	0	0	0	2 (33)	2 (22)	3 (30)	3 (27)	2 (50)	2 (40)

**Table 3.1 – Résultats du suivi du lynx par pièges photos sur le site pilote du Jura du programme ECOLEMM à deux échelles (2.5 x 2.5 km vs 1.25 x 1.25 km).** La session d'automne 2022 est courte du fait de la date tardive de pose des pièges, contrainte absente pour les autres sessions car les pièges sont posés en continu de 2022 à 2024. ND correspond à sexe non-déterminé.



**Figure 3.1 – Carte de densité spatialisée (gauche) et captures spatiales des individus (droite) sur le site du Jura avec le protocole 2.5 x 2.5 km pour chaque saison.** Nous avons choisi de représenter ici seulement les cartes avec la résolution de 1.25 x 1.25 km pour pouvoir comparer les résultats du protocole 1.25 x 1.25 km. Notons que l'échelle est uniformisée pour toutes les cartes du même protocole pour faciliter la comparaison. Cela a pour implication que nous décelons moins les variations fines de densité car celles-ci sont beaucoup plus élevées pour certaines sessions, ce qui tire l'échelle vers les hautes couleurs, rendant peu perceptibles les variations de moins grande amplitude. Le centre d'activité  $s$  de chaque individu est calculé par le modèle à partir des coordonnées des pièges auxquels l'individu a été capturé (points reliés à  $s$ ).

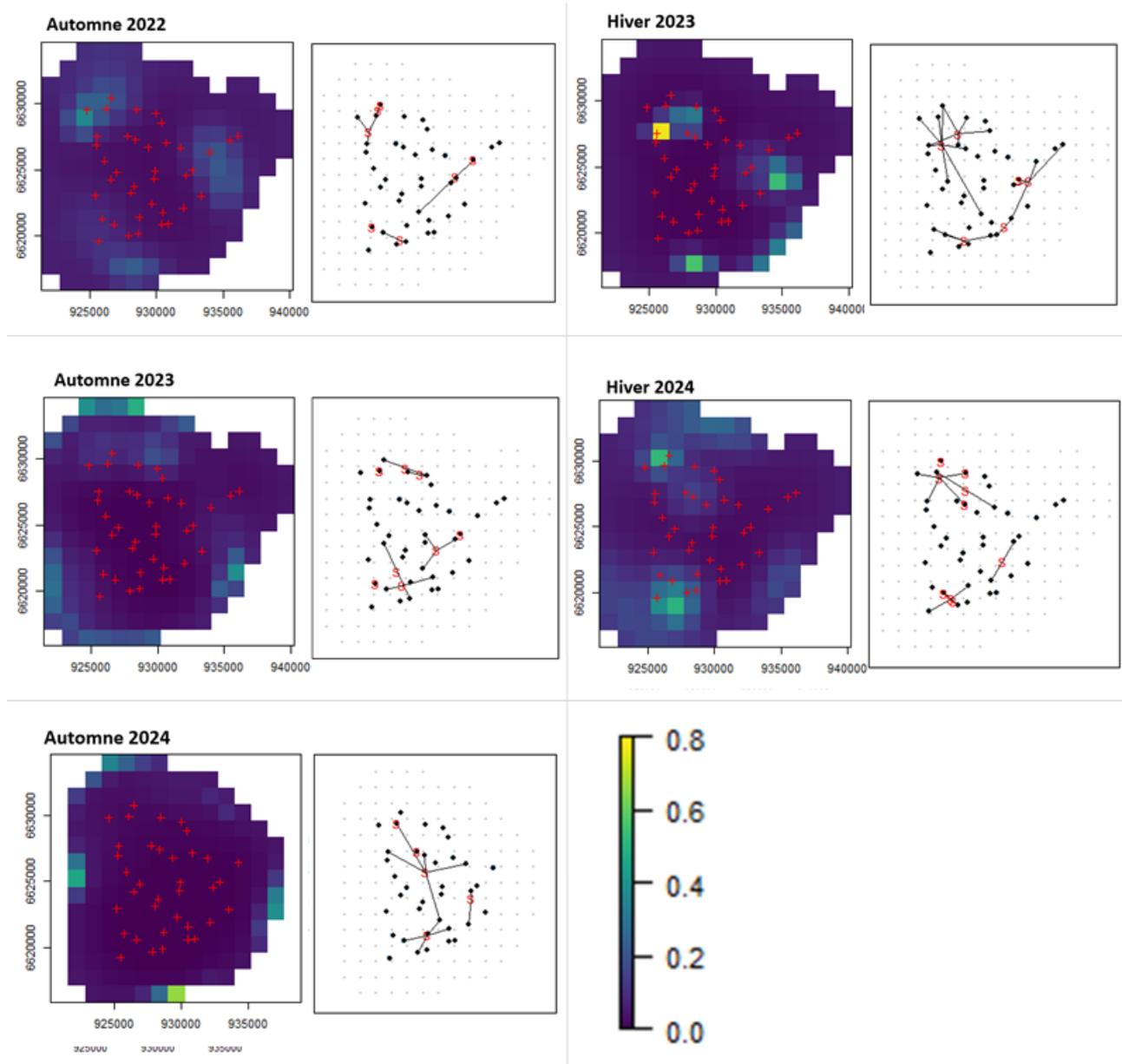


Figure 3.2 – Carte de densité spatialisée (gauche) et captures spatiales des individus (droite) sur le site du Jura avec le protocole 1.25 x 1.25 km pour chaque saison. cf explications et remarques sur l'échelle 3.1.

	Automne 2022		Hiver 2023		Automne 2023		Hiver 2024		Automne 2024	
	7	8	14	17	15	11	14	11	15	14
Abondance estimée m0 (es) <i>SECR</i>										
Abondance estimée du meilleur modèle (es) <i>SECR</i>	F : 6 – M : 5	F : 8 – M : 5	F : 6 – M : 5	F : 8 – M : 5	F : 6 – M : 5	F : 8 – M : 5	F : 6 – M : 5	F : 8 – M : 5	F : 6 – M : 4	F : 7 – M : 5
Densité estimée m0 (es) <i>SECR</i>	4.47 (2.23)	4.64 (1.78)								
Densité estimée du meilleur modèle (es) <i>SECR</i>	F : 1.92 (0.70) – M : 1.41 (0.36)	F : 2.98 (0.97) – M : 1.99 (0.43)	F : 1.92 (0.70) – M : 1.41 (0.36)	F : 2.98 (0.97) – M : 1.99 (0.43)	F : 1.92 (0.70) – M : 1.41 (0.36)	F : 2.98 (0.97) – M : 1.99 (0.43)	F : 1.92 (0.70) – M : 1.41 (0.36)	F : 2.98 (0.97) – M : 1.99 (0.43)	F : 1.92 (0.70) – M : 1.41 (0.36)	F : 2.98 (0.97) – M : 1.99 (0.43)
$p_0$ du meilleur modèle (es) <i>SECR</i>	0.10 (0.02)	F : 0.05 (0.02) – M : 0.07 (0.03)	0.10 (0.02)	F : 0.13 (0.05) – M : 0.20 (0.04)	0.10 (0.02)	F : 0.02 (0.01) – M : 0.03 (0.01)	0.10 (0.02)	F : 0.05 (0.02) – M : 0.07 (0.02)	0.10 (0.02)	F : 0.03 (0.01) – M : 0.04 (0.01)
$\sigma$ du meilleur modèle (es) <i>SECR</i> (km)	F : 0.81 (0.24) – M : 2.08 (0.62)	F : 1.04 (0.14) – M : 2.12 (0.15)	F : 1.19 (0.39) – M : 3.03 (0.42)	F : 1.04 (0.14) – M : 2.12 (0.15)	F : 0.68 (0.24) – M : 1.74 (0.37)	F : 1.04 (0.14) – M : 2.12 (0.15)	F : 0.87 (0.23) – M : 2.21 (0.47)	F : 1.04 (0.14) – M : 2.12 (0.15)	F : 2.37 (0.53) – M : 6.05 (2.06)	F : 1.04 (0.14) – M : 2.12 (0.15)
MMDM (km)	2.35	2.79	4.95	5.53	5.12	3.39	4.65	3.61	5.69	4.91
HMMDM (km)	6.12	1.40	2.47	2.77	2.56	1.69	2.32	1.80	2.85	2.45
ETA avec MMDM (km <sup>2</sup> )	185.72	211.09	340.43	383.60	352.37	244.54	320.41	257.48	348.96	314.07
ETA avec HMMDM (km <sup>2</sup> )	129.73	141.26	192.18	209.60	196.77	155.10	184.43	160.35	182.33	175
Abondance estimée m0 (es) <i>CR</i>	6 (1.40)	8 (1.03)	5 (0.22)	6 (0.05)	7 (1.63)	11 (1.73)	12 (1.64)	12 (1.10)	4 (0.16)	5 (0.17)
Abondance estimée mh (es) <i>CR</i>	7 (3.80)	7 (0.93)	8 (4.62)	7 (2.20)	7 (2.17)	10 (1.53)	15 (4.21)	14 (2.72)	4 (0.04)	8 (6.00)
Densité estimée m0 ETA avec MMDM (es) <i>CR</i>	3.26	3.65	1.48	1.56	2.08	4.34	3.61	4.61	1.15	1.60
Densité estimée mh ETA avec MMDM (es) <i>CR</i>	3.55	3.55	2.31	1.86	1.94	4.10	4.75	5.50	1.15	2.41
Densité estimée m0 ETA avec HMMDM (es) <i>CR</i>	4.66	5.46	2.63	2.86	3.72	6.85	6.26	7.40	2.21	2.87
Densité estimée mh ETA avec HMMDM (es) <i>CR</i>	5.08	5.31	4.09	3.40	3.48	6.47	8.25	8.83	2.19	4.32

**Table 3.2 – Abondances et densités obtenues par analyses de capture-recapture spatiales et standards à partir du suivi du lynx par pièges photos sur le site pilote du Jura du programme ECOLEMM à deux échelles (2.5 x 2.5 km vs 1.25 x 1.25 km).** Les densités sont exprimées pour 100 km<sup>2</sup>. Les erreurs standards sont reportées (es). Les estimations des modèles nuls m0 de SECR ont été obtenues en single session et non en multi-session.

## 4. Discussion

+/- 1900 mots

Grâce à un suivi non invasif par pièges photographiques, nous avons utilisé des modèles SECR afin d'identifier d'éventuelles variations saisonnières de densité spatiale pour deux efforts d'échantillonnages différents sur un site pilote d'ECOLEMM.

### 4.1 Estimations des densités de lynx

Les densités que nous obtenons sur le site du Jura avec les modèles spatialisés (4.47 lynx/ 100 km<sup>2</sup> (se = 2.23) pour le protocole 2.5 x 2.5 km et 4.64 lynx/ 100 km<sup>2</sup> (1.78) en 1.25 x 1.25 km) sont similaires aux estimations réalisées sur le même site en 2017 et à la même résolution : 3.15 lynx/ 100 km<sup>2</sup> (Duchamp et al., 2021). Nos valeurs sont également du même ordre de grandeur et légèrement supérieures que les densités obtenues à plus large échelle sur le massif du Jura : 0.24 à 0.91 lynx/ 100 km<sup>2</sup>. De même pour les densités réalisées à l'échelle de différentes populations en Europe : 0.9 lynx/ 100 km<sup>2</sup> en forêt Bavarienne allemande (Weingarh et al., 2012), 0.58 et 0.81 lynx/ 100 km<sup>2</sup> dans les Carpathes slovaques (Kubala et al., 2017), 2.53 lynx/ 100 km<sup>2</sup> dans les Alpes suisses (Kunz et al., 2018), 0.45 à 1.54 lynx/ 100 km<sup>2</sup> dans les Carpathes d'Ukraine et Biélorussie (Palmero et al., 2023), 1.16 à 2.28 lynx/ 100 km<sup>2</sup> dans les Balkans (Melovski et al., 2025). Cette petite différence pourrait s'expliquer principalement par l'échelle très locale de notre étude. En effet, l'effort d'échantillonnage est très intense sur cette faible surface comparé aux études des populations, comme dans Gimenez et al. (2019), dont la surface échantillonnée devrait au moins être de 760 km<sup>2</sup> pour estimer une densité représentative de la population de lynx (Zimmermann et al., 2013). Dans notre cas, nous supposons que cette contrainte peut être relaxée car nous cherchons à estimer les variations spatiales fines de densité à petite échelle et non pour toute une population. Enfin, notons par ailleurs que le site se situe au sein de la population de lynx du massif jurassien, où les densités se trouvaient déjà dans la fourchette haute des valeurs estimées entre 2011 et 2014 (0.44 à 0.67 lynx/ 100 km<sup>2</sup>) et que la population est en croissance depuis 2017 ce qui pourrait soutenir une éventuelle hausse des densités estimées (Gimenez et al., 2019 ; Helluy et al., 2024).

L'augmentation de l'effort d'échantillonnage avec le protocole 1.25 montre que la probabilité de détection de base  $p_0$  estimée varie selon la session (donc la saison) ainsi que le sexe et l'utilisation de l'espace varie aussi selon le sexe. Elle est plus élevée durant chaque périodes hivernales, comparée aux périodes automnales précédentes respectives. De même, elle est légèrement plus forte pour les mâles, mais les différences sont faibles car les intervalles de confiance se chevauchent (Fig. 6.3). On retrouve ainsi le rythme biologique de l'espèce : la période de février à début avril correspond d'une part à la phase de dispersion des subadultes et d'autre part au rut durant lequel les lynx adultes, en particulier les mâles, parcourent de plus grande distance à la recherche d'une femelle pour se reproduire. De plus, les mâles ayant de plus grands territoires et parcourent de plus grande distances que les femelles. À l'inverse, la période automnale, plus stable démographiquement, permet de détecter les individus résidents (Deharte et al., 2019). Avec le protocole de 2.5 x 2.5 km, seul les variations d'utilisation du territoire entre le sexe ainsi que la session sont visibles. De plus, l'effet détecté est moins fort (Fig. 6.4). Cependant, aucun des deux protocole permet de mettre en évidence un effet des saisons sur la densité à l'échelle du site. Avec un maillage de 2.5 x 2.5 km et des sessions de durées légèrement plus courtes, Melovski et al. (2025) avaient trouvé des variations de densité selon la session (une même saison sur différentes années). Cette absence d'effet des sessions sur la densité moyenne dans nos résultats pourrait s'expliquer par la taille du site (environ 150 km<sup>2</sup>). Les domaines vitaux de lynx étant très vastes et ne se chevauchant pas entre individus de même sexe (Stahl et al., 2002 ; Breitenmoser-Würsten et al., 2007), nous supposons que le site contient plusieurs morceaux frontaliers de territoires de lynx différents, potentiellement à sa capacité de charge maximale (Del

Monte-Luna et al., 2004) et qu'un équilibre se fait entre le nombre de lynx résident, *ie* qui sont présent sur le site toute l'année, et le nombre transients. Un inconvénient des modèles SECR est qu'ils ne prennent pas en compte l'hétérogénéité de capture des individus, liée à leur comportement plus ou moins exploratoire, et à l'emplacement des pièges photos par rapport à leur domaine vital. Pour y pallier, nous avons créé une variable *taux de capture* sur les individus. Pourtant, même si certains montraient un effet significatif du taux de capture sur  $p_0$  ou  $\sigma$ , aucun des modèles intégrant cette covariable n'a été sélectionné (Tab. 6.1a & 6.1b). Ainsi, nous faisons les hypothèses que chaque lynx a une probabilité proche d'être capturé car le maillage est à une résolution très fine et l'échelle est très petite par rapport à la taille d'un domaine vital de lynx, et qu'une part de l'hétérogénéité individuelle est liée au sexe des individus.

Si la densité moyenne sur le site étudié ne varie pas significativement, la densité spatiale varie à l'échelle du maillage. La résolution 2.5 x 2.5 km met en évidence des variations de densité spatiale entre saison, mais sans pattern saisonnier apparent entre chaque sessions (Fig. 3.1). Nous nous attendions à voir plus de variations entre les sessions automnales et hivernales, avec notamment des densités spatiale plus contrastée pendant le rut. Cela est vérifié entre les sessions d'automne 2023 et 2024 avec la session d'hiver 2023. En revanche, la session d'hiver 2023 présente un contraste de densité très faible, probablement dû à la probabilité de détection très élevée par rapport aux trois saisons suivantes (Fig. 6.3). Par ailleurs, notons qu'en superposant les schéma de captures spatiales des individus avec les cartes, nous voyons qu'en automne 2024 par exemple, très peu de variations de densité sont observées car les individus (et leur centres d'activités) sont répartis de façon plutôt homogène sur le site, avec peu de superposition. Comme nous l'attendions, le doublage de l'effort d'échantillonnage et le quadruplement de la résolution semblent mettre en évidence plus de contraste de densité (Fig. 3.1). Nous distinguons des patchs de densité plus forte pour les sessions hivernales comparées aux sessions automnales. Ainsi, nos résultats soutiennent nos deux hypothèses de départ : (1) nous observons un effet des saisons, probablement liés au cycle biologique du lynx avec l'augmentation des dispersions et déplacements pendant le rut, (2) l'intensification du protocole d'échantillonnage et la diminution de la résolution ont un effet sur la détection des variations de densité spatiale qui permet de mettre en avant les effets saisonniers.

## 4.2 Protocole

Ces estimations de densité spatialisées peuvent être influencées par divers biais dans le protocole. Premièrement, deux stratégies étaient envisageable pour traiter les informations spatiales (coordonnées géographiques). Une méthode est de se placer non pas au niveau du détecteur, mais à l'échelle de la maille en prenant en compte les coordonnées du centroïde de chaque maille. Cela permet de s'affranchir du problème des pièges déplacés comme évoqué plus haut (*cf* 2.3.2). Une autre approche pour résoudre ce problème est de regrouper les détecteurs et d'associer à ce groupe des coordonnées moyennes, ou celles d'un des emplacements du piège déplacé. Nous avons choisi cette dernière méthode en gardant les coordonnées du dernier emplacement du détecteur, car cette coordonnée correspond à une réalité de terrain (contrairement aux calculs de coordonnées moyennes ou du centroïde de maille). Pour limiter le biais engendré par ce choix arbitraire, nous aurions pu choisir de garder les coordonnées auxquelles les pièges déplacés ont passé le plus de temps posés. Dans tous les cas, à chaque emplacement la probabilité de détecter un lynx  $p$  est différente (Blanc et al., 2013 ; Burton et al., 2015 ; Blais, 2023) donc *in fine* la probabilité  $p$  estimée par le modèle correspond en réalité à une probabilité de détection moyenne.

Un second biais dans notre démarche concerne le choix des individus à prendre en compte pour les analyses, et plus précisément des identifications partielles. Le risque majeur de ce type d'identifications est de compter deux fois *ie* considérer comme deux individus différents, le même individu. L'intégration de ces doublons d'individus "faux positifs" aux modèles de capture-recapture, qu'ils soient spatialisés ou standards, engendre une surestimation des abondances et densités. Dans certaines études, ces individus sont tous supprimés (Palmero et al., 2023 ; Duchamp et al., 2021), ce qui

implique potentiellement une sous-estimation des effectifs calculés. Melovsky et al., 2025, ont analysé séparément les photos des flancs droits des flancs gauche mais sans obtenir de différence significative. Comme expliqué plus haut, nous avons cherché un compromis en analysant chaque cas d’identifications partielles pour garder seulement les individus ne pouvant pas être des faux positifs. L’inconvénient de notre méthode est que pour les individus où le doute persiste entre deux individus, nous sélectionnons arbitrairement l’individu ayant le plus de recapture pour apporter le plus d’information possible dans les modèles. Néanmoins, nous considérons que notre méthode de vérification manuelle, fiable, pallie à ce biais des faux positifs. De plus, ce filtre concerne 5 individus dont 4 qui sont très peu recapturés (probablement des transients). En outre, l’apport d’identifications partielles, même si liées au risque de faux positifs, semble augmenter la précisions des estimations (Louvier et al., 2019).

Pour analyser les données avec ces modèles SECR, le protocole doit respecter des contraintes méthodologiques supplémentaires afin d’assurer la fiabilité des résultats (Burton et al., 2015 ; Kays et al., 2020). D’après Weingarth et al. (2015), la période d’échantillonnage doit durer au mieux 100 à 120 jours ou au minimum 80 jours. Notre première session (automne 2022) est plus courte de 6 jours du fait de contraintes logistiques. Les résultats de cette session sont globalement similaires aux autres sessions, mis à part les valeurs de sigma et l’intervalle de confiance de l’utilisation de l’espace  $\sigma$  qui sont plus élevés comparés aux deux autre sessions automnales (Tab. 3.2 ; Fig. 6.4). Nous en déduisons que ce biais a peu d’effet sur les estimations réalisées.

Enfin, nos modèles peuvent certainement être améliorés. En effet, un biais réside dans le choix du buffer dans la construction du modèle SECR. Nous avons suivi les préconisations selon lesquelles le buffer doit faire minimum  $3\sigma$  (Royle et al., 2014 & Royle, 2020), mais il existe une représentation graphique permettant de maximiser le buffer pour chaque session, en choisissant une distance au dispositif d’échantillonnage à partir de laquelle on ne gagne plus en densité (avec un autre package : *seccr* ; Efford, 2010). Par ailleurs, afin d’assurer que les centres d’activités estimés par les modèles soient pertinents, il faudrait fixer des limites géographiques, notamment liées à la topographie. En outre, nous avons testé l’effet de deux covariables agissant sur les individus directement mais nous n’avons pas intégré de variables liées au dispositif. Le site d’étude étant petit et plutôt homogène, il serait intéressant d’étudier l’effet des micro-habitats (Podgórski et al., 2008) ou des zones de présence des proies (Filla et al., 2017 ; Nagl et al., 2022). Nous pourrions aussi tester les effets liés aux détecteurs : par exemple les différents modèles ou leurs types d’emplacements (Blais, 2023).

### 4.3 Implications pour le programme ECOLEMM

Enfinement, dans ce travail nous montrons l’existence de variations spatiales de densité sur le site pilote d’ECOLEMM du Jura pendant la période de 2022 à 2024. Et ce, grâce à un suivi non invasif du lynx par pièges photos qui permet d’obtenir des estimations précises, comparées à la télémétrie, méthode plus couteuse et invasive (Balme et al., 2009 ; Kelly et al., 2012). Il reste à estimer les densités de 2019 à 2022 pour le site pilote d’ECOLEMM du Jura et de 2018 à 2024 sur le second site pilote localisé dans l’Ain. Au vu de nos résultats présentés ici, nous estimons que le protocole 1.25 x 1.25 km est plus judicieux pour étudier l’influence du lynx sur les ongulés sauvages, car il apporte un gain de précision. Tout de même, il paraît nécessaire d’explorer d’autres modèles comme la simple présence/absence du lynx pour évaluer son utilisation du territoire et l’effet du protocole d’échantillonnage dans la détection de ces variations. Sur des modèles d’occupation du territoire pour le loup, aucune différence de détection n’avait été relevée à l’échelle de 1.25 x 1.25 par rapport au protocole 2.5 x 2.5 sur un massif des Hautes-Alpes (05), probablement dû aux déplacements journaliers effectués sur de grandes distances (Blais, 2024). Il serait intéressant de suivre la même démarche pour voir si on détecte des variations d’occupation du lynx à fine échelle. Ainsi, les résultats de présence/absence du lynx pourraient être utilisés de concert avec les résultats de densité spatialisée de ce stage.

## 5. Bibliographie

Blais, Y., 2024. Etude de l'occupation saisonnière du territoire par une meute. Université de Montpellier - Office Français de la Biodiversité.

Blais, Y., 2023. Occupation spatiale du territoire par une meute de loups : Détermination des facteurs influençant la probabilité de détection dans un dispositif de pièges photographiques. Université de Montpellier - Office Français de la Biodiversité.

Balme, G.A., Hunter, L.T.B., Slotow, R., 2009. Evaluating Methods for Counting Cryptic Carnivores. *J Wildl Manag* 73, 433–441. <https://doi.org/10.2193/2007-368>

Blanc, L., Marboutin, E., Gatti, S., Gimenez, O., 2013. Abundance of rare and elusive species : Empirical investigation of closed versus spatially explicit capture–recapture models with lynx as a case study. *J Wildl Manag* 77, 372–378. <https://doi.org/10.1002/jwmg.453>

Bleicher, S.S., 2017. The landscape of fear conceptual framework : definition and review of current applications and misuses. *PeerJ* 5, e3772. <https://doi.org/10.7717/peerj.3772>

Breitenmoser, U., 1998. Large predators in the Alps : The fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* 83, 279–289. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00084-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00084-0)

Breitenmoser, U., Breitenmoser-Würsten, C., Capt, S., 1998. Re-introduction and present status of the lynx (*Lynx Lynx*) in Switzerland. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 10. <https://doi.org/10.4404/hystrix-10.1-4118>

Breitenmoser-Würsten, C., Vandel, J.-M., Zimmermann, F., Breitenmoser, U., 2007. Demography of lynx *Lynx lynx* in the Jura Mountains. *Wildlife Biology* 13, 381–392. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2007\)13\[381:DOLLLI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[381:DOLLLI]2.0.CO;2)

Breitenmoser U., Ryser A., Molinari-Jobin A., Zimmermann F., Haller H., Molinari P., Breitenmoser-Würsten C. The changing impact of predation as a source of conflict between hunters and reintroduced lynx in Switzerland, 2010. . *Oxford Biology* 493–505.

Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E., Boutin, S., 2015. REVIEW : Wildlife camera trapping : a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology* 52, 675–685. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12432>

Cheneseau, D., Chandosne, Paillard, S., Gatti, S., 2010. Identification individuelle des lynx en Franche-Comté. *Bulletin d'information du réseau Lynx - Office National de la Faune Sauvage (ONCFS)* 6–7.

Deharte, A., 2019. Bilan démographique et cartographie des lynx boréal, *Lynx lynx*, présents sur les sites pilotes de l'Ain et du Jura par piégeage photographique.

Del Monte-Luna, P., Brook, B.W., Zetina-Rejón, M.J., Cruz-Escalona, V.H., 2004. The carrying capacity of ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 13, 485–495. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00131.x>

Duchamp, C., Gimenez, O., Deharte, A., Cheneseau, D., Bollet, Y., Fanjul, J.-B., n.d. Estimation de densités des lynx sur les sites pilotes de l'Ain et du Jura par méthodes de capture-recapture

photographiques spatialisées.

Durbach, I., Chopara, R., Borchers, D.L., Phillip, R., Sharma, K., Stevenson, B.C., 2024. That's not the Mona Lisa! How to interpret spatial capture-recapture density surface estimates. *Biometrics* 80, 9. <https://doi.org/10.1093/biomtc/ujad020>

ECOLEMM, 2025. Rapport d'activité 2024 : Étude Chasse Ongulés Lynx au sein d'un Ecosystème de Moyenne Montagne (ECOLEMM) Volet N°2 du projet ECOLYNX.

Efford, M., 2010. secr : Spatially Explicit Capture-Recapture. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.secr>

Filla, M., Premier, J., Magg, N., Dupke, C., Khorozyan, I., Waltert, M., Bufka, L., Heurich, M., 2017. Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night. *Ecology and Evolution* 7, 6367–6381. <https://doi.org/10.1002/ece3.3204>

Gatti, S., 2022. Plan National d'Actions en faveur du Lynx boréal (*Lynx lynx*) : rétablir le Lynx dans un état de conservation favorable en France (2022-2026). Office Français de la Biodiversité.

Gatti, S., 2014. Estimation des densités de lynx dans le massif du Jura. *Faune Sauvage* 4–8.

Gatti, S., Blanc, L., Gimenez, O., Marboutin, E., 2011. Session intensive 2011 de piégeage photographique du Lynx (*Lynx lynx*) en Franche-Comté : estimation de densité sur deux sites de référence.

Gimenez, O., Gatti, S., Duchamp, C., Germain, E., Laurent, A., Zimmermann, F., Marboutin, E., 2019. Spatial density estimates of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the French Jura and Vosges Mountains. *Ecology and Evolution* 9, 11707–11715. <https://doi.org/10.1002/ece3.5668>

Helluy, M., Bazireau, F., Chenesseau, D., Gaumard, F., Jean, N., Maurond, N., Schwoerer, M.-L., Jean-Michel, V., 2024. Bilan de l'aire de présence du Lynx boréal en France. *Lynx Flash info du Réseau Loup-lynx* 7.

Iosif, R., Popescu, V.D., Ungureanu, L., Șerban, C., Dyck, M.A., Promberger-Fürpass, B., 2022. Eurasian lynx density and habitat use in one of Europe's strongholds, the Romanian Carpathians. *Journal of Mammalogy* 103, 415–424. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab157>

Kays, R., Arbogast, B.S., Baker-Whatton, M., Beirne, C., Boone, H.M., Bowler, M., Burneo, S.F., Cove, M.V., Ding, P., Espinosa, S., Gonçalves, A.L.S., Hansen, C.P., Jansen, P.A., Kolowski, J.M., Knowles, T.W., Lima, M.G.M., Millspaugh, J., McShea, W.J., Pacifici, K., Parsons, A.W., Pease, B.S., Rovero, F., Santos, F., Schuttler, S.G., Sheil, D., Si, X., Snider, M., Spironello, W.R., 2020. An empirical evaluation of camera trap study design : How many, how long and when? *Methods Ecol Evol* 11, 700–713. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13370>

Kelly, M.J., Betsch, J., Wultsch, C., Mesa, B., Mills, L.S., 2012. Noninvasive sampling for carnivores, in : Boitani, L., Powell, R.A. (Eds.), *Carnivore Ecology and Conservation*. Oxford University Press, pp. 47–69. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199558520.003.0004>

Khorozyan, I., Heurich, M., 2023. Patterns of predation by the Eurasian lynx *Lynx lynx* throughout its range : ecological and conservation implications. *Mammal Review* 53, 177–188. <https://doi.org/10.1111/mam.12317>

Kubala, J., Smolko, P., Zimmermann, F., Rigg, R., Tám, B., Ílko, T., Foresti, D., Breitenmoser-Würsten, C., Kropil, R., Breitenmoser, U., 2017. Robust monitoring of the Eurasian lynx *Lynx lynx* in the Slovak Carpathians reveals lower numbers than officially reported. *Oryx* 53, 548–556. <https://doi.org/10.1111/mam.12317>

[//doi.org/10.1017/S003060531700076X](https://doi.org/10.1017/S003060531700076X)

Kunz, F., Singer, L., Frey, O., Breitenmoser-Würsten, C., Breitenmoser, U., Zimmermann, F., 2018. Abundanz und Dichte des Luchses in der Nordostschweiz Winter 2017/18. KORA Bericht 20.

Lefebvre, V., 2025. Optimal Methods For Lynx Detection And Individual Identification Using Hair Trapping And Camera Monitoring.

Louvrier, J., Molinari-Jobin, A., Kéry, M., Chambert, T., Miller, D., Zimmermann, F., Marboutin, E., Molinari, P., Müller, O., Černe, R., Gimenez, O., 2019. Use of ambiguous detections to improve estimates from species distribution models. *Conservation Biology* 33, 185–195. <https://doi.org/10.1111/cobi.13191>

Marti, I., Ryser-Degiorgis, M., 2018. Morphometric characteristics of free-ranging Eurasian lynx *Lynx lynx* in Switzerland and their suitability for age estimation. *Wildlife Biology* 2018, 1–10. <https://doi.org/10.2981/wlb.00432>

Melovski, D., Stojanov, A., Pavlov, A., Gonev, A., Avukatov, V., Halotel-Diez, Y., Ivanov, G., Zimmermann, F., Moreno, I., 2025. A Decade of Monitoring the Critically Endangered Balkan Lynx in its Core Area : Insights from Spatial Capture Recapture Models. <https://doi.org/10.2139/ssrn.5080018>

Molinari-Jobin, A., Kéry, M., Marboutin, E., Marucco, F., Zimmermann, F., Molinari, P., Frick, H., Fuxjäger, C., Wölfl, S., Bled, F., Breitenmoser-Würsten, C., Kos, I., Wölfl, M., Černe, R., Müller, O., Breitenmoser, U., 2018. Mapping range dynamics from opportunistic data : spatiotemporal modelling of the lynx distribution in the Alps over 21 years. *Animal Conservation* 21, 168–180. <https://doi.org/10.1111/acv.12369>

Monin, L., 2025 *en soumission*. Perceptions des interactions entre humains, lynx boréal et espèces animales par les habitants du massif jurassien. Université Paris Nanterre.

Nagl, D., Breitenmoser, U., Hackländer, K., Ryser, A., Zimmermann, F., Signer, S., Haller, H., Breitenmoser-Würsten, C., Vogt, K., 2022. Long-term changes in habitat selection and prey spectrum in a reintroduced Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population in Switzerland. *Ecology and Evolution* 12, e8614. <https://doi.org/10.1002/ece3.8614>

Obbard, M.E., Howe, E.J., Kyle, C.J., 2010. Empirical comparison of density estimators for large carnivores. *Journal of Applied Ecology* 47, 76–84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01758.x>

Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C., Anderson, D.R., 1978. Statistical Inference from Capture Data on Closed Animal Populations. *Wildlife Monograph* 3–135. <https://doi.org/10.2307/2287873>

Palmero, S., Smith, A.F., Kudrenko, S., Gahbauer, M., Dachs, D., Weingarth-Dachs, K., Kashpei, I., Shamovich, D., Vyshnevskiy, D., Borsuk, O., Korepanova, K., Bashta, A., Zhuravchak, R., Fenchuk, V., Heurich, M., 2023. Shining a light on elusive lynx : Density estimation of three Eurasian lynx populations in Ukraine and Belarus. *Ecology and Evolution* 13, e10688. <https://doi.org/10.1002/ece3.10688>

Pesenti, E., Zimmermann, F., 2013. Density estimations of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the Swiss Alps. *Journal of Mammalogy* 94, 73–81. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-322.1>

Podgórski, T., Schmidt, K., Kowalczyk, R., Gulczyńska, A., 2008. Microhabitat selection by Eurasian lynx and its implications for species conservation. *Acta Theriol* 53, 97–110. <https://doi.org/10.1007/BF03194243>

R Core Team, 2025. A Language and Environment for Statistical Computing. Raydelet, P., 2010. Etude sur l'efficacité des chiens de protection contre la prédation du lynx dans le Massif jurassien : des résultats encourageants ! Bulletin d'information du réseau Lynx - Office National de la Faune Sauvage (ONCFS) 8–11.

Rigoudy, N., Dussert, G., Benyoub, A., Besnard, A., Birck, C., Boyer, J., Bollet, Y., Bunz, Y., Caussimont, G., Chetouane, E., Carriburu, J.C., Cornette, P., Delestrade, A., De Backer, N., Dispan, L., Le Barh, M., Duhayer, J., Elder, J.-F., Fanjul, J.-B., Fonderflick, J., Froustey, N., Garel, M., Gaudry, W., Gérard, A., Gimenez, O., Hemery, A., Hemon, A., Jullien, J.-M., Knitter, D., Malafosse, I., Marginean, M., Ménard, L., Ouvrier, A., Pariset, G., Prunet, V., Rabault, J., Randon, M., Raulet, Y., Régnier, A., Ribière, R., Ricci, J.-C., Ruetter, S., Schneylin, Y., Sentilles, J., Siefert, N., Smith, B., Terpereau, G., Touchet, P., Thuiller, W., Uzal, A., Vautrain, V., Vimal, R., Weber, J., Spataro, B., Miele, V., Chamailié-Jammes, S., 2023. The DeepFaune initiative : a collaborative effort towards the automatic identification of European fauna in camera trap images. *Eur J Wildl Res* 69, 113. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01742-7>

Rivest, L., Baillargeon, S., 2022. Rcapture : Loglinear Models for Capture-Recapture Experiments.

Royle, A., 2020. Workshop : Introduction to Spatial Capture-Recapture. <https://youtu.be/yRRDi07FtPg?si=PD04A4n-9JHbCbr4>

Royle, J.A., Chandler, R.B., Sollmann, R., Gardner, B., 2014. Spatial capture-recapture. Elsevier.

Sutherland, C., 2020. Workshop : Basic SCR models and the oSCR package. <https://youtu.be/vP5G7YhRRuM?si=M50v7RIqdyBGMDM1>

Sutherland, C., Royle, A., Linden, O., 2018. oSCR : Multi-Session Sex-Structured Spatial Capture-Recapture Models.

Von Arx, M., 2018. IUCN Red List of Threatened Species : *Lynx lynx*. IUCN Red List of Threatened Species.

Weingarth, K., Heibl, C., Knauer, F., Zimmermann, F., Bufka, L., Šumava National Park Administration, Czech Republic., Heurich, M., 2012. First estimation of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) abundance and density using digital cameras and capture–recapture techniques in a German national park. *Anim. Biodiv. Conserv.* 35, 197–207. <https://doi.org/10.32800/abc.2012.35.0197>

Weingarth, K., Zeppenfeld, T., Heibl, C., Heurich, M., Bufka, L., Daniszová, K., Müller, J., 2015. Hide and seek : extended camera-trap session lengths and autumn provide best parameters for estimating lynx densities in mountainous areas. *Biodivers Conserv* 24, 2935–2952. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0986-5>

Zimmermann, F., Breitenmoser, U., 2007. Potential distribution and population size of the Eurasian lynx *Lynx lynx* in the Jura Mountains and possible corridors to adjacent ranges. *Wildlife Biology* 406–416.

Zimmermann, F., Breitenmoser-Würsten, C., Molinari-Jobin, A., Breitenmoser, U., 2013. Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx ( *Lynx lynx* ) population in the Swiss Alps by means of photographic capture–recapture. *Integrative Zoology* 8, 232–243. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12017>

# 6. Annexes

## 6.1 Occurences des individus

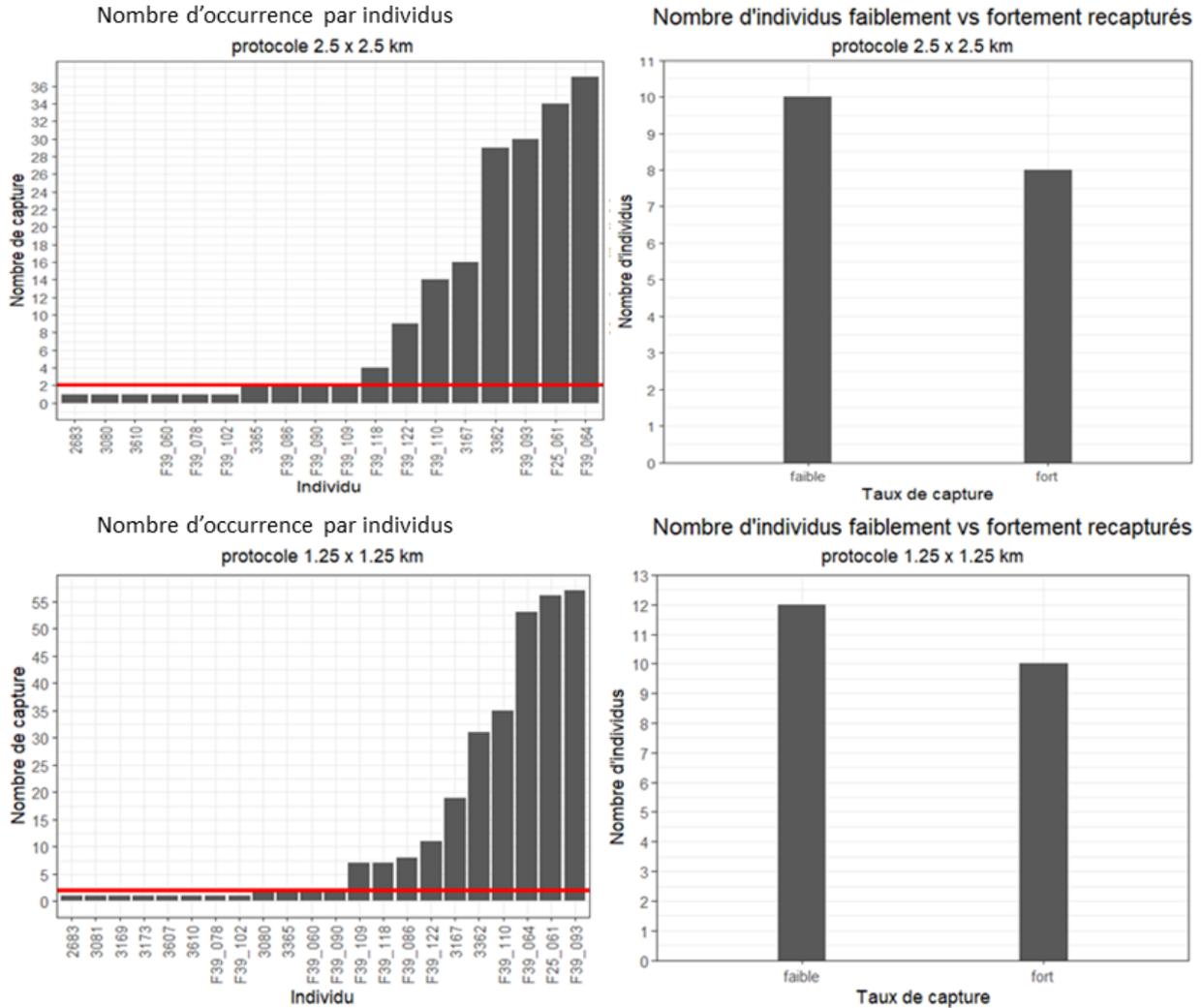


Figure 6.1 – Représentation des nombre d'occurrence de chaque individus (gauche) et des nombres d'individus par taux de capture (droite), sur la période de 2022 à 2024. Les graphiques du haut correspondent aux données du protocole 2.5 x 2.5 km, ceux du bas du dispositif d'échantillonnage au maillage 1.25 x 1.25 km. La barre rouge des graphiques de gauche correspond à la limite fixée de deux recaptures pour la création de la variable binaire *taux de capture*. Attention, les échelles des graphiques différent entre les deux protocoles (haut et bas).

## 6.2 Sélection des modèles SECR en multi-sessions de densités saisonnières (automne et hiver) sur le site du Jura

modèle	écriture	AIC	$\Delta$ AIC	effet	rang
null	$d(.) p_0(.) \sigma(.)$	892.87	7.59	-	7
densité session	$d(session) p_0(.) \sigma(.)$	897.97	12.69	non	-
détection session	$d(.) p_0(session) \sigma(.)$	892.25	6.97	non	-
sigma session	$d(.) p_0(.) \sigma(session)$	890.65	5.37	oui	6
détection sexe	$d(.) p_0(sexe) \sigma(.)$	889.94	4.66	oui	4
sigma sexe	$d(.) p_0(.) \sigma(sexe)$	893.31	8.03	non	-
détection et sigma sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(.)$	887.29	2.01	oui	2
détection session et sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(sexe)$	889.09	3.81	non	-
détection session et sexe et sigma sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(session)$	890.61	5.33	non	4
sigma session et sexe	$d(.) p_0(.) \sigma(session + sexe)$	885.77	0.00	oui	1
détection et sigma session et sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(session + sexe)$	889.74	4.46	non	-
détection taux de capture	$d(.) p_0(taux\_capture) \sigma(.)$	890.20	2.91	oui	3
sigma taux de capture	$d(.) p_0(.) \sigma(taux\_capture)$	893.74	8.46	non	-
détection session et taux de capture	$d(.) p_0(session + taux\_capture) \sigma(.)$	894.19	6.90	non	-
détection session et taux de capture et sigma session	$d(.) p_0(session + taux\_capture) \sigma(session)$	898.83	13.55	non	-

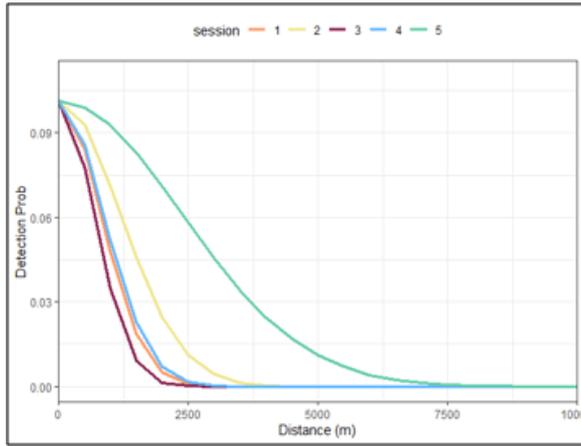
(a) Protocole 2.5

modèle	écriture	AIC	$\Delta$ AIC	effet	rang
null	$d(.) p_0(.) \sigma(.)$	1613.42	60.27	-	10
densité session	$d(session) p_0(.) \sigma(.)$	1618.82	65.67	non	-
détection session	$d(.) p_0(session) \sigma(.)$	1581.67	28.52	oui	5
sigma session	$d(.) p_0(.) \sigma(session)$	1599.85	46.70	oui	9
sigma session	$d(.) p_0(session) \sigma(session)$	1583.68	30.53	oui	6
détection sexe	$d(.) p_0(sexe) \sigma(.)$	1597.30	44.15	oui	8
sigma sexe	$d(.) p_0(.) \sigma(sexe)$	1588.14	34.99	oui	9
détection et sigma sexe	$d(.) p_0(sexe) \sigma(sexe)$	1587.45	34.30	oui	8
détection et sigma sexe	$d(.) p_0(sex + session) \sigma(.)$	1563.64	10.49	oui	2
détection session et sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(session)$	1567.85	14.70	oui	3
détection session et sexe et sigma sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(sexe)$	1553.15	0.00	oui	1
détection et sigma session et sexe	$d(.) p_0(session + sexe) \sigma(session + sexe)$	1555.43	2.28	non	-
détection taux de capture	$d(.) p_0(taux\_capture) \sigma(.)$	1585.66	32.51	oui	7
sigma taux de capture	$d(.) p_0(.) \sigma(taux\_capture)$	1609.27	56.12	non	-
détection session et taux de capture	$d(.) p_0(session + taux\_capture) \sigma(.)$	1578.46	25.31	oui	4
détection session et taux de capture et sigma session	$d(.) p_0(session + taux\_capture) \sigma(session)$	1582.22	29.07	non	-

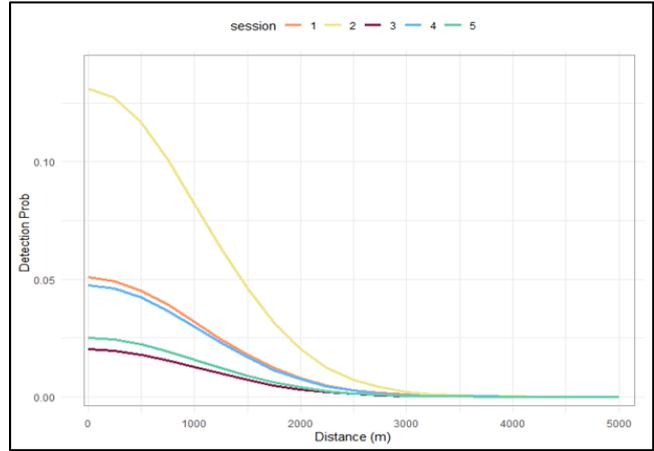
(b) Protocole 1.25

**Table 6.1 – Sélection des modèles de densité saisonnière aux deux protocoles pour le site du Jura, par maximum de vraisemblance.**  $\Delta$ AIC représente la différence des AIC, Critère d'information d'Akaike, entre le modèle analysé et le meilleur modèle (AIC le plus bas). Une variable a un effet significatif si  $|AIC_{\text{modèle}} - AIC_{\text{modèle inférieur plus simple au plus petit AIC}}| > 2$ . Le modèle le plus parcimonieux est préféré quand  $\Delta$ AIC  $\sim 2$ . Pour le protocole 2.5 (haut), le modèle détection spécifique à la session et au sexe et sigma spécifique au sexe est préféré; pour le protocole 1.25 (bas), c'est le modèle dépendant de la session et du sexe pour la détection, et du sexe pour  $\sigma$ .

### 6.3 Paramètres du modèle

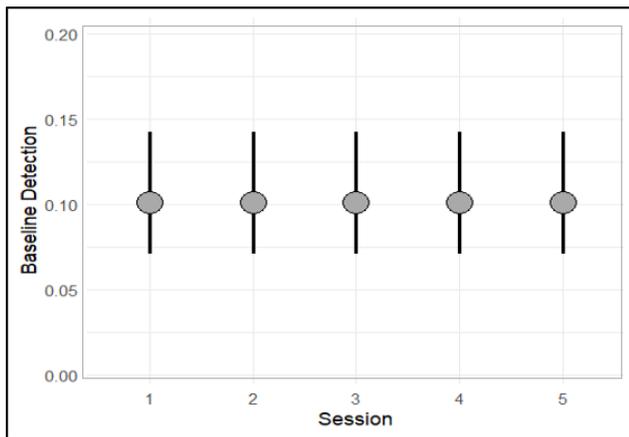


(a) protocole 2.5 x 2.5 km

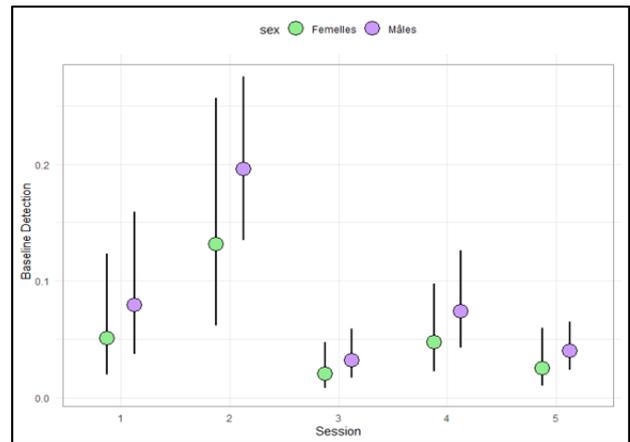


(b) protocole 1.25 x 1.25 km

**Figure 6.2 – Distribution de la probabilité de détection de base  $p_0$  par session.**  $p_0$  suit une loi half normal dont l'attitude dépend de l'espace utilisé par les individu ( $\sigma$ ). Plus l'individu est loin du piège, plus la probabilité de le détecter est faible. La session 1 correspond à automne 2022, 2 à hiver 2023, 3 à automne 2023, 4 à hiver 2024 et 5 à automne 2024.

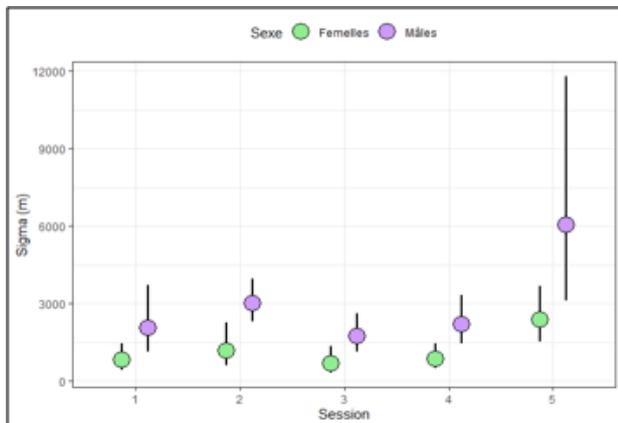


(a) protocole 2.5 x 2.5 km

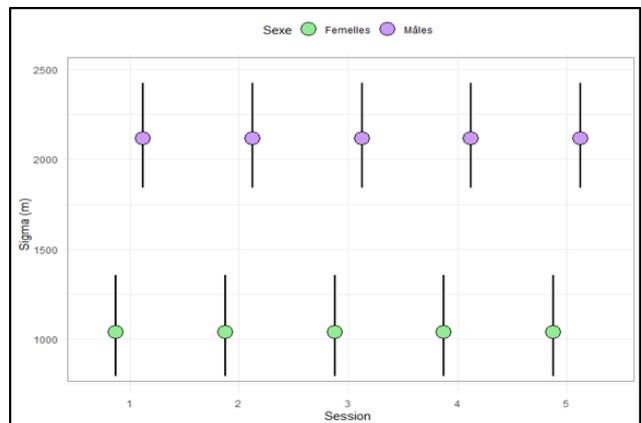


(b) protocole 1.25 x 1.25 km

**Figure 6.3 – Probabilité de détection de base  $p_0$  par session.**

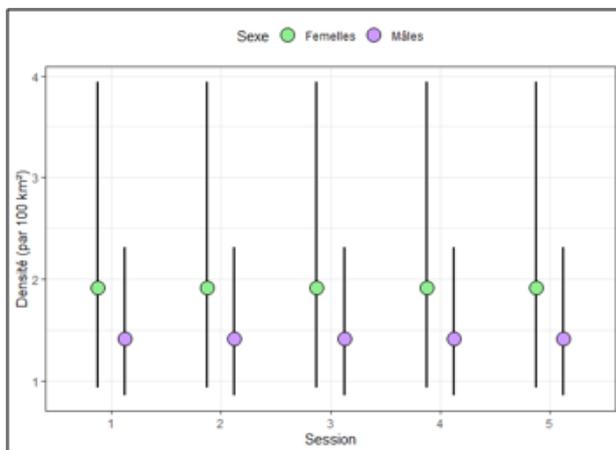


(a) protocole 2.5 x 2.5 km

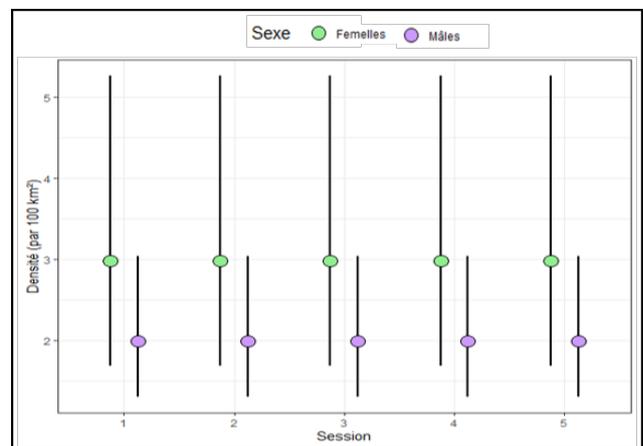


(b) protocole 1.25 x 1.25 km

**Figure 6.4 – Utilisation de l'espace  $\sigma$  par session et selon le sexe.**



(a) protocole 2.5 x 2.5 km



(b) protocole 1.25 x 1.25 km

Figure 6.5 – Densité moyenne par session et selon le sexe. Notons que le chevauchement des écarts-types ne permet pas de considérer significatives les variations de densités entre mâles et femelles.

## 7. Résumé & abstract

+/- 215 mots

Depuis son retour en France dans les années 1970, le lynx boréal *Lynx lynx* fait renaître des tensions avec les acteurs locaux, en particulier du pastoralisme et de la chasse. Dans ce cadre, le programme ECOLEMM (Étude Chasse-Ongulés-Lynx dans un Écosystème de Moyenne Montagne; [www.ecolemm.fr](http://www.ecolemm.fr)) vise, entre autres, à étudier l'influence du lynx sur les populations de ses proies ongulées afin d'adapter les mesures de gestion pour favoriser la conservation du lynx, aujourd'hui en danger d'extinction en France. Une approche pour étudier la pression de prédation du grand prédateur carnivore est d'estimer sa densité spatialisée. Ainsi, ce travail vise à estimer les variations de densité spatiale du lynx sur un site pilote à deux échelles spatiales. À partir des données d'un suivi non invasif par piège photo, nous avons construit des modèles de capture-recapture spatialement explicite (SECR) pour cinq sessions. Nous trouvons des variations de densité spatiale, avec des densités globalement plus contrastées et plus fortes en saisons hivernales comparé aux saisons automnales avec les deux échelles. À la grosse échelle, l'utilisation de l'espace  $\sigma$  varie légèrement selon les sessions et le sexe des individus. En revanche, lorsque l'effort d'échantillonnage est doublé, la probabilité de détection de base  $p_0$  varie selon les sessions ainsi que le sexe et  $\sigma$  est fortement influencé par le sexe. Ces deux paramètres sont plus élevés pour les mâles que pour les femelles. Finalement, nos premiers résultats ici présentés montrent qu'il paraît plus judicieux d'utiliser ce protocole d'échantillonnage pour étudier les réponses des populations ongulés sauvages à la densité spatialisée du lynx car d'une part, une si fine échelle permet de détecter des variations de densité plus précises, d'autre part, cette échelle correspond à l'ordre de grandeur des domaines vitaux d'ongulés.

Mots clés : *Lynx lynx*, modèles SECR, densité spatialisée, pièges-photographiques, suivi non-invasif, photo identification, effort d'échantillonnage

+/- 250 mots Since its return to France in the 1970s, the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) has rebirth tensions with local stakeholders, particularly within pastoral and hunting actors. In this context, the ECOLEMM program (*Study of Hunting-Ungulates-Lynx in a Mid-Mountaineous Ecosystem*; [www.ecolemm.fr](http://www.ecolemm.fr)) aims, among other, to investigate the influence of the lynx on ungulate populations in order to adapt management measures to support lynx conservation, as the species is currently endangered in France. One approach for studying the predation pressure of this large carnivorous predator is to estimate its spatial density. Therefore, in this study we estimated spatial density variations of the lynx on a pilot site at two spatial scales. Based on data from a non-invasive camera trap monitoring, we built Spatially Explicit Capture-Recapture (SECR) models with five sessions. We found spatial density variations, with generally higher densities at the finer scale during winter seasons compared to autumn seasons. At the larger scale, space use ( $\sigma$ ) varied slightly across sessions and between sexes. In contrast, when the sampling effort was doubled, the baseline detection probability ( $p_0$ ) varied with session and sex, and  $\sigma$  was strongly influenced by sex. Both parameters were higher in males than in females. Finally, our preliminary results suggest that the sampling protocol at fine-scale is more suitable for studying responses of wild ungulate populations to the lynx spatial density because, on one hand, such a fine-scale resolution enables more precise detection of density variations, and on the other hand, it matches the order of magnitude of ungulate home ranges.

Key words : *Lynx lynx*, SECR models, spatial density, camera trap, non-invasive monitoring, photo identification, sampling effort