



Utilisation saisonnière de l'espace par le Loup gris via une approche par pièges-photographiques



Réalisé entre janvier 2020 et mai 2023

Réalisé par

L. Laudic (Analyses et rédaction)

S. Combeaud (Mise en place et suivi)

Sous la direction de

R. Berzins (PNM)

C. Duchamp (OFB)

REMERCIEMENTS

Mes sincères remerciements à Rachel Berzins pour sa confiance et son encadrement essentiel tout au long de ce travail. Merci à elle et à Nathalie Siefert de m'avoir donné l'opportunité de travailler sur cette thématique, aussi complexe que passionnante, au sein du Parc national du Mercantour.

Un grand merci à Stéphane Combeaud pour son rôle essentiel dans la mise en œuvre et le suivi continu de ce projet pendant plus de deux années. Ses remerciements vont au service Connaissance et Gestion du Patrimoine pour le montage du projet, en particulier Nathalie Siefert et Marie Canut, à la Direction pour le soutien, et au Secrétariat Général pour le bon fonctionnement administratif.

Nos remerciements partagés vont également aux agents du Parc, aux accompagnateurs en montagne, ainsi qu'à toutes les personnes ayant contribué à l'installation et aux relevés des pièges photographiques.

Merci à Vincent Prunet, son implication dans la mise en place du logiciel Megadetector a permis de gagner un temps inestimable pour le tri des photos et vidéos collectés pendant l'étude.

Merci à celles et ceux qui ont trié la base de données avec patience et minutie, avec une attention toute particulière à Léo Idczak, Marie Dugeay, Stéphane Combeaud et Quentin Laclau qui ont à eux quatre contribué au tri de 80% de la base de données.

Mes remerciements à Christophe Duchamp pour ses précieux conseils d'analyses statistiques et rédactionnels qui m'ont été d'une grande aide. Merci à Aurélien Besnard pour ta participation aux discussions et aux conseils techniques. Ainsi qu'à Sylvain Gatti et Fridolin Zimmermann pour le partage de connaissances sur l'utilisation des pièges-photographiques.

Enfin, merci à la DREAL Auvergne Rhône Alpes pour le financement de ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

CONTEXTE	1
SITE D'ÉTUDE	3
PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE	4
MODÈLES D'OCCUPATIONS DU TERRITOIRE	5
COVARIABLES ENVIRONNEMENTALES	7
RÉSULTATS	
<i>Données issues des pièges-photographiques</i>	9
<i>Les modèles d'occupations du territoire de meute</i>	
1) Modèle d'occupation multi-saison	
Période d'accouplement et période d'intégration des jeunes	14
2) Modèle d'occupation multi-saison avec restructuration temporelle	
Période d'accouplement et période d'intégration des jeunes	15
3) Modèle d'occupation à une saison	
a) Période d'accouplement	17
b) Période d'intégration des jeunes	18
4) Résumé des modèles d'occupations du territoire	20
<i>Données issues des analyses génétiques</i>	22
<i>Données issues des dépouilles de loups</i>	23
DISCUSSION	24
ANNEXES	28

En tant que membres du Réseau Loup-Lynx coordonné par l'OFB, les agents du Parc national du Mercantour collectent les indices de présence indirectes de loup (pistes, fèces, cadavres, observations par piège photographique...). Ce suivi a lieu majoritairement pendant la saison hivernale quand la couverture neigeuse est la plus fréquente. La collecte de ces indices est associée à l'analyse génétique des échantillons biologiques qui permettent d'identifier chaque individu de manière unique. L'analyse de ces indices permet à l'OFB d'estimer chaque année la taille de la population de loup (modèle associant l'Effectif Minimum Retenu et la Capture-Marquage-Recapture des individus identifiés génétiquement) et sa répartition sur l'ensemble du territoire. Cependant, ces méthodes ne permettent pas de comprendre finement comment une meute donnée utilise son territoire au cours de l'année.

Augmentation de l'effectif de la meute :

- > Compétition alimentaire
- > Réorganisation hiérarchique
- > Période de fortes tensions

Inhibition à la reproduction par le couple dominant :

- > Comportement de domination
- > Influence hormonale
- > Période de fortes tensions

DISPERSION

INDIVIDU SEUL EN DISPERSION
(difficilement détectable)

CRÉATION D'UNE NOUVELLE MEUTE
(s'il croise un loup de sexe opposé)

1

Les stratégies d'occupation du territoire par les meutes de loup restent aujourd'hui méconnues en France alors que ces connaissances sont essentielles pour mieux comprendre la dynamique de la population et son fonctionnement. C'est pourquoi, un projet de recherche a été entrepris en 2020 dans le but de caractériser l'utilisation du territoire par une meute de loups via une approche reposant sur l'utilisation de pièges-photographiques.

Les objectifs de ce projet sont de :

- Décrire l'occupation du territoire par la meute tout au long de l'année.
- Déterminer les facteurs qui influencent l'utilisation du territoire par la meute et notamment s'il existe un lien entre les foyers d'attaque et la présence des troupeaux domestiques ovins.
- Déterminer les atouts et les limites de cette méthode.

Pour répondre à ces objectifs, des pièges-photographiques ont été installés entre 2020 et 2022 sur le territoire de la meute « Vésubie-Roya » du Parc national du Mercantour. Pour couvrir l'ensemble du territoire de cette meute et décrire ses stratégies d'occupation, les analyses se sont focalisées sur deux périodes de trois mois : de février à avril (période d'accouplement et de gestation) et de juillet à septembre (période d'intégration des jeunes à la meute). Les données ainsi collectées ont permis de dresser des cartes de la répartition spatiale de détection des loups et de réaliser des modèles statistiques d'occupation du territoire permettant de déterminer les facteurs qui influencent l'utilisation du territoire par la meute.

SITE D'ÉTUDE

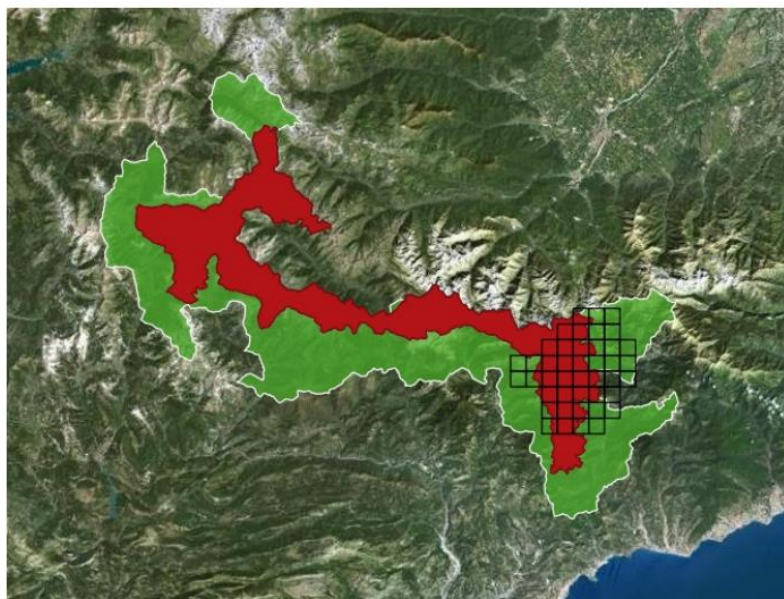


Figure 2: Localisation de la zone d'étude située dans les vallées de la Roya et de la Vésubie du Parc national du Mercantour. En rouge, la zone cœur du Parc, en vert l'aire d'adhésion.

Le projet de recherche s'est déployé dans les montagnes alpines du Parc national du Mercantour sur les vallées de la Roya et de la Vésubie (Figure 2). Avec une altitude allant de 380 à 2870 mètres au-dessus du niveau de la mer, les 270 km² du site d'étude sont principalement composés de forêts de conifères et de pâturages naturels.

Entre février et avril (période d'accouplement) la température moyenne est de 12 °c, la précipitation moyenne de pluie/neige est de 134 mm et la neige couvre irrégulièrement le site entre décembre et mars. Entre juillet et septembre (période d'intégration des jeunes) la température moyenne est de 22 °c et la précipitation est en moyenne de 125 mm.

Les troupeaux ovins sont présents quasiment toute l'année en extérieur : en alpage pendant la période estivale mais aussi pendant la période hivernale à basse altitude. Ce secteur subit donc une importante pression de prédation des loups sur les troupeaux domestiques, et a recensé 88 attaques sur troupeaux ovins au cours de la période d'étude.

PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Un total de 43 pièges-photographiques de la marque Browning a été installé pour couvrir les 270 km² du site d'étude, grâce à un maillage de 2,5 km de côté en considérant un piège-photographique par maille. Ces mailles ont été réparties entre les deux vallées avec 34 pièges en Roya et 9 pièges en Vésubie, dont 24 pièges situés en cœur de Parc (Figure 3).

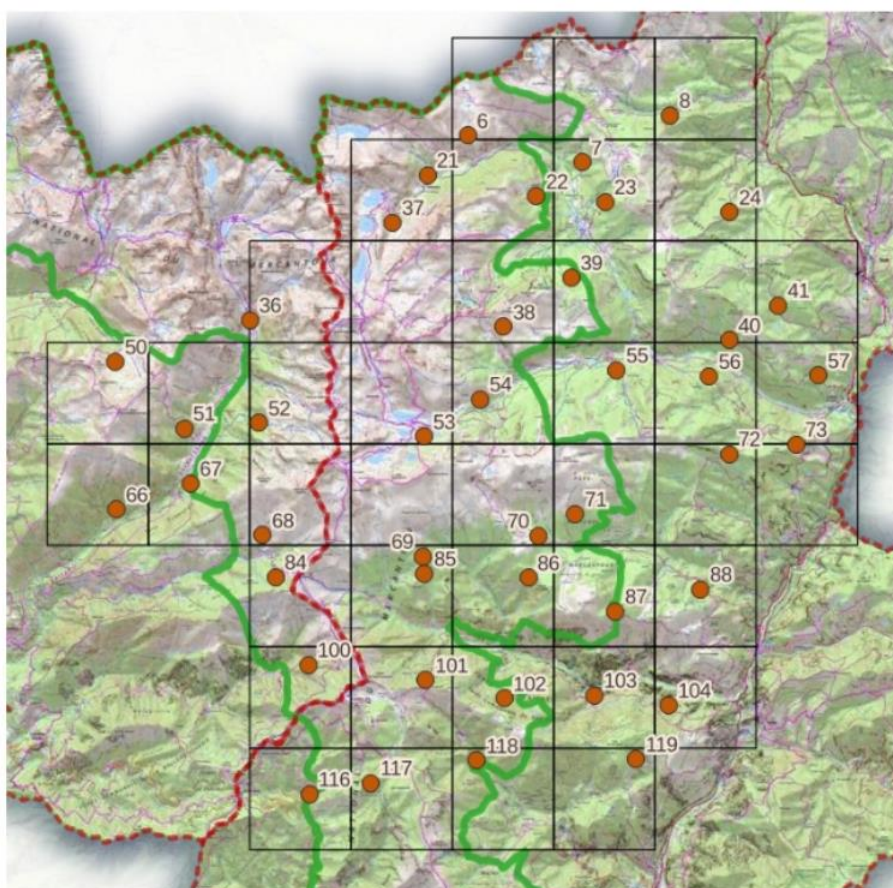


Figure 3: Emplacement du maillage et des pièges-photographiques utilisés pour le projet de recherche. La limite verte distingue la zone cœur de Parc de l'aire d'adhésion. Les limites en rouge pointillé séparent les deux vallées – Vésubie à l'Ouest et Roya à l'Est.

Les pièges-photographiques étaient actifs 24h/24 du 1^{er} janvier 2020 au 2 mai 2022 soit environ 2 ans et 4 mois. Ils étaient fixés le plus haut possible sur un arbre ou dans la roche, à des emplacements spécifiques pour maximiser la probabilité de détecter le loup (sentier, sente, point d'eau, etc.) tout en permettant leur accessibilité toute l'année (relevés hivernaux). Sauf circonstance particulière, les pièges étaient destinés à rester au même emplacement tout au long de l'étude. Ils étaient paramétrés en sensibilité élevée et prenaient une vidéo de 30 secondes par événement. Initialement, chaque piège-photographique devait être contrôlé une fois par mois pour vérifier son bon fonctionnement, relever les cartes SD et changer les batteries.

MODÈLES D'OCCUPATIONS DU TERRITOIRE

Afin de répondre aux objectifs de l'étude, deux types de modèles d'occupation du territoire ont été réalisés. **Le modèle d'occupation dit « à une saison »** permet d'estimer (1) la probabilité qu'une maille soit occupée par l'espèce cible (probabilité d'occupation) et (2) la probabilité de détecter l'espèce sachant qu'elle est présente (probabilité de détection). Afin d'estimer ces paramètres, le modèle utilise les histoires de détection c'est-à-dire une série de présence et d'absence de l'espèce sur chaque maille au cours d'une période donnée appelée une occasion de capture. Le deuxième modèle qui a été appliqué est **le modèle d'occupation multi-saison**, ce modèle permet d'estimer, en plus des probabilités d'occupation initiale et de détection, les probabilités de colonisation et d'extinction d'une maille entre chaque période d'échantillonnage. Des covariables sont mesurées pendant l'étude et incorporer aux modèles afin d'affiner les résultats et déterminer les facteurs qui influencent l'utilisation du territoire par la meute.

Un grand nombre de modèles d'occupation a été réalisé pour tester les différentes combinaisons année/saison/covariables. Parmi ces modèles d'occupation (multi-saison et à une saison), les trois modèles les plus adaptés à nos données, c'est-à-dire affichant les plus faibles critères d'information d'Akaike (AIC), ont été sélectionnés pour être présentés dans ce rapport.

En premier lieu, on a réalisé un modèle d'occupation multi-saison étudiant deux périodes de trois mois : de février à avril pour l'accouplement et de juillet à septembre pour l'intégration des jeunes. Chaque saison comprenait treize occasions de capture différentes ayant chacune une durée de sept jours. Cette durée hebdomadaire correspond à une occasion de capture dans les méthodes standardisées pour les grands prédateurs (Rich et al. 2013¹) pour analyser des événements considérés comme indépendants².

¹ Rich, L. N., Russell, R. E., Glenn, E. M., Mitchell, M. S., Gude, J. A., Podruzny, K. M., Sime, C. A., Laudon, K., Ausband, D. E., & Nichols, J. D. (2013). Estimating occupancy and predicting numbers of gray wolf packs in Montana using hunter surveys. *The Journal of Wildlife Management*, 77(6), 1280–1289. <https://doi.org/10.1002/jwmg.562>.

² Deux événements sont dits indépendants quand la collecte d'une vidéo ne dépend pas de celle d'une autre vidéo. Ainsi les vidéos d'un même individu prisent jusqu'à 3 minutes d'intervalle ont été considérées comme un seul événement indépendant.

Pour chacune des occasions de capture les photos brutes ont été converties en données de détection afin de construire une variable binaire composée de 1 lorsque l'espèce a été détectée et de 0 s'il n'y a pas eu de détection de l'espèce (sur les 13 occasions de 7 jours).

Initialement, ce premier modèle devait répondre à lui seul aux objectifs de l'étude, mais la présence répétée du loup sur l'ensemble des mailles quelle que soit la saison n'a permis de révéler que de manière partielle l'effet des covariables sur l'utilisation du territoire. Pour cette raison, nous avons retravaillé la structure temporelle pour considérer des saisons plus courtes et obtenir plus d'hétérogénéité de la présence du loup dans les mailles.

Dans un second temps nous avons donc réalisé un modèle d'occupation multi-saison étudiant deux périodes d'un mois au lieu de trois : mars pour l'accouplement et août pour l'intégration des jeunes. Chaque saison comprenait dix occasions de capture ayant chacune une durée de trois jours. La faible robustesse des résultats pour les paramètres d'extinction et de colonisation nous a ensuite conduit à simplifier les analyses en réalisant un modèle d'occupation à une saison, où l'on s'intéresse uniquement aux paramètres de détection et d'occupation, en étudiant indépendamment deux périodes d'un mois : mars pour l'accouplement et août pour l'intégration des jeunes (Table 1).

Table 1: Récapitulatif des modèles d'occupation réalisés.

Modèle	Saison	Période	Occasions de capture	
			Nombre	Durée (en jour)
Occupation multi-saison	Accouplement	février/mars/avril	13	7
	Intégration des jeunes	juillet/août/septembre		
	Accouplement	mars	10	3
	Intégration des jeunes	août		
Occupation à une saison	Accouplement	mars	10	3
	Intégration des jeunes	août		

COVARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Nous avons incorporé dans nos modèles d'occupation des covariables environnementales susceptibles d'influencer les probabilités d'occupation, de détection, de colonisation et d'extinction des loups dans une maille : la saisonnalité, la richesse spécifique en ongulés sauvages ou l'indice d'équitabilité de Piélou mesurés à partir des données collectés par les pièges-photographiques, la zone du Parc (cœur ou aire d'adhésion), la présence de troupeaux ovins pâturent en extérieur selon les dates inscrites dans les cahiers de pâturages, le recouvrement forestier et la longueur totale de chemins et de pistes dans chaque maille calculés à partir d'ortho-photographies, et pour finir l'effort d'échantillonnage correspondant au nombre de jour réellement échantillonné (hors dysfonctionnement). La Figure 4 présente certaines de ces covariables, le recouvrement forestier occupe 127 km² et les 28 unités pastorales ovines sont réparties sur 130 km² soit près de la moitié de la surface du site d'étude. Enfin les chemins et pistes présents dans chaque maille échantillonnée s'étendent sur près de 800 km avec une moyenne de 18 km par maille.

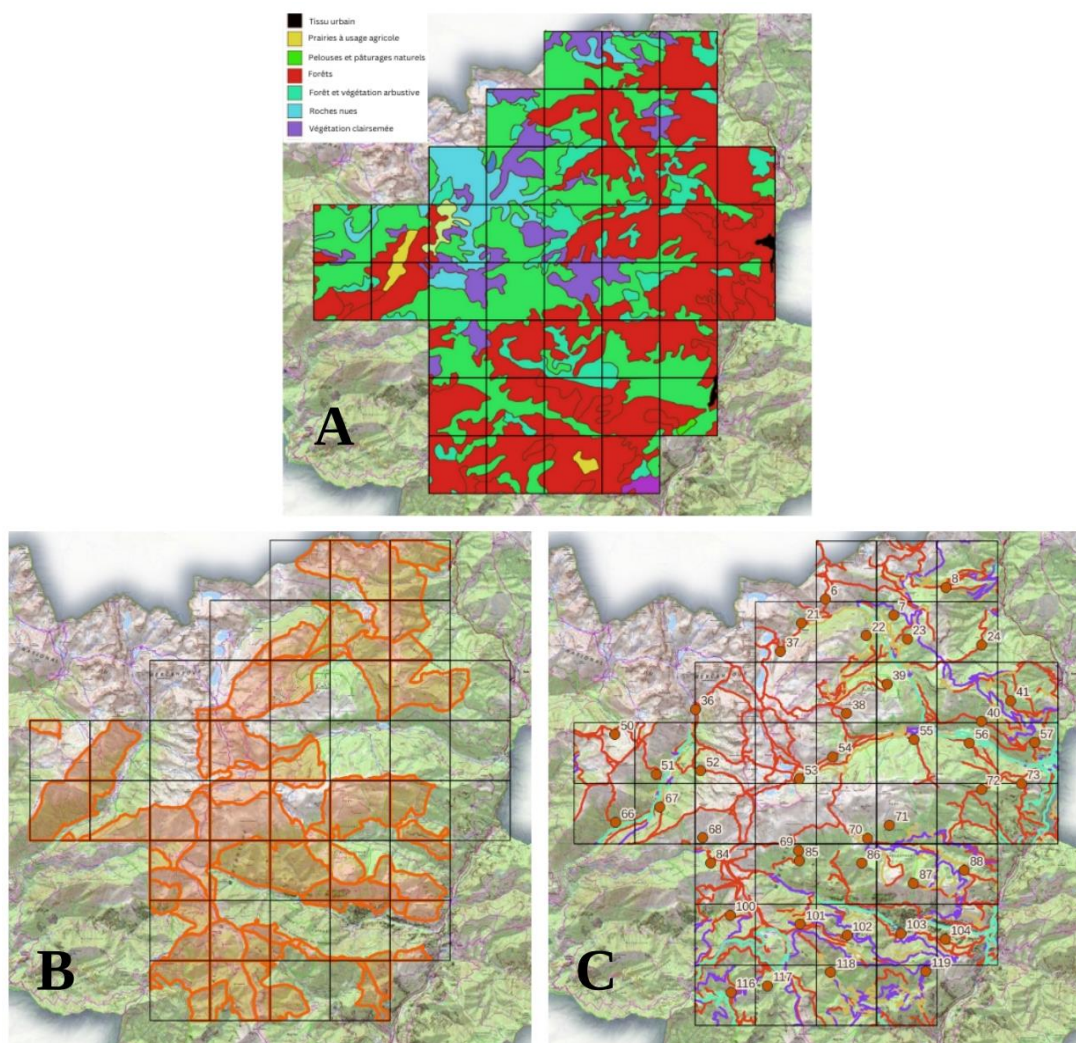


Figure 4: **A** : Cartographie de l'occupation des sols (Corine Land Cover 2018). **B** : Emplacement des unités pastorales ovines. **C** : Localisation des routes et chemins.

En période estivale les troupeaux ovins pâturent en extérieur sont présents sur l'ensemble du site d'étude et couvrent près de la moitié de sa surface. Les charges sont très variables entre les 28 unités pastorales, allant de 20 à 1800 ovins (Figure 5). En corrélant les charges pastorales à la surface des alpages, on observe une moyenne de 3 têtes par hectare, avec des variations allant de 0,1 à 14,4 têtes par hectare.

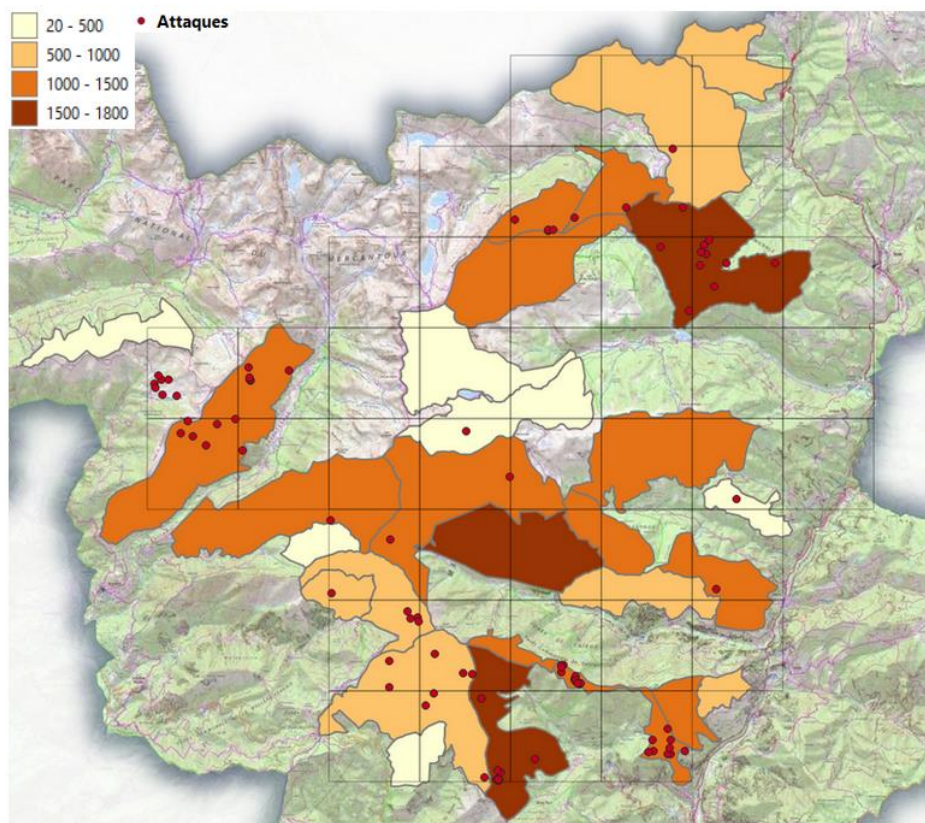


Figure 5: Distribution des charges pastorales par unité pastorale ovine et localisation des attaques sur troupeaux ovins ayant eu lieu au cours de la période d'étude (88 attaques recensées).

RÉSULTATS

Données issues des pièges-photographiques

Sur toute la période d'étude, 724 relevés de cartes mémoires provenant des pièges-photographiques ont été effectués, moyennant 17 relevés par piège. Ainsi, près de 240.000 enregistrements vidéo ont été collectés puis triés, pour aboutir à 70.700 vidéos non-vides. Ces vidéos ont ensuite été retriées pour obtenir des événements indépendants. Au final, 28.800 événements indépendants de faune ont constitué la base de données, soit environ 240 heures d'enregistrement. Des erreurs de paramétrage ont causé la collecte de photos, représentant moins de 6 % de la base de données finale, photos qui ont été analysées de la même manière que les vidéos. Un certain nombre de dysfonctionnement des pièges-photographiques a conduit à une perte de données de 27% du temps de l'étude (aire bleue de la Figure 6). Sur cette perte totale, 13% est attribuable au fait que les cartes mémoires étaient pleines avant que le relevé ne soit effectué, et 14% est dû au non-remplacement des cartes mémoires entre deux relevés.

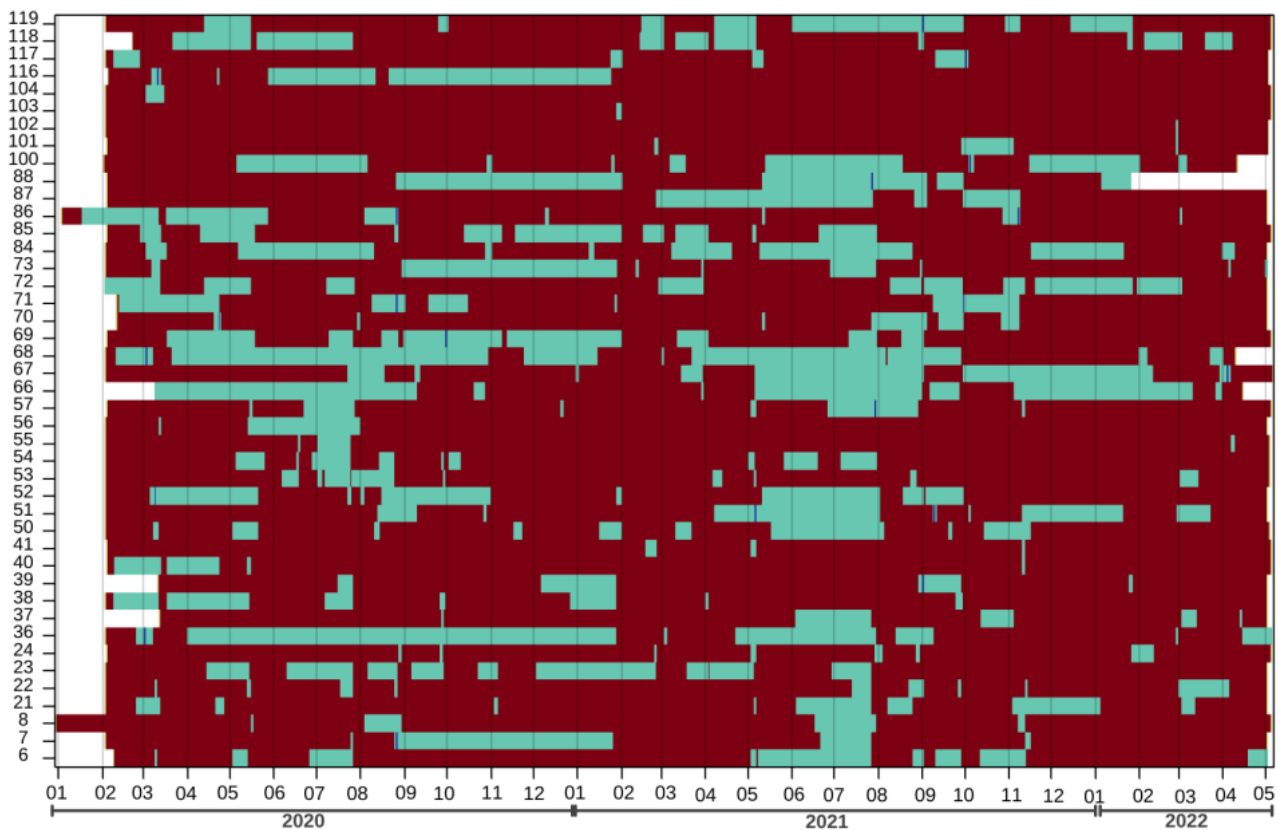


Figure 6: Matrice d'opérabilité des 43 pièges-photographiques (numérotés de 6 à 119 sur l'axe des ordonnées) entre le 1^{er} janvier 2020 et le 2 mai 2022. Le rouge symbolise les périodes de bon

fonctionnement des pièges, le blanc symbolise les périodes où les pièges ne sont pas installés, enfin le bleu symbolise un dysfonctionnement aboutissant à l'absence de collecte de données.

Le nombre maximal d'événements indépendants recensés sur un piège-photographique est de 1.956, tandis que le nombre minimal était de 107. La figure 7 ci-dessous illustre la variabilité importante du nombre d'événements indépendants obtenus sur cent jours de collecte par les différents pièges-photographiques. Le nombre moyen d'évènement indépendant enregistré par piège-photographique sur cent jours de collecte est de 78, avec un nombre minimal de 13 et un nombre maximal est de 229.

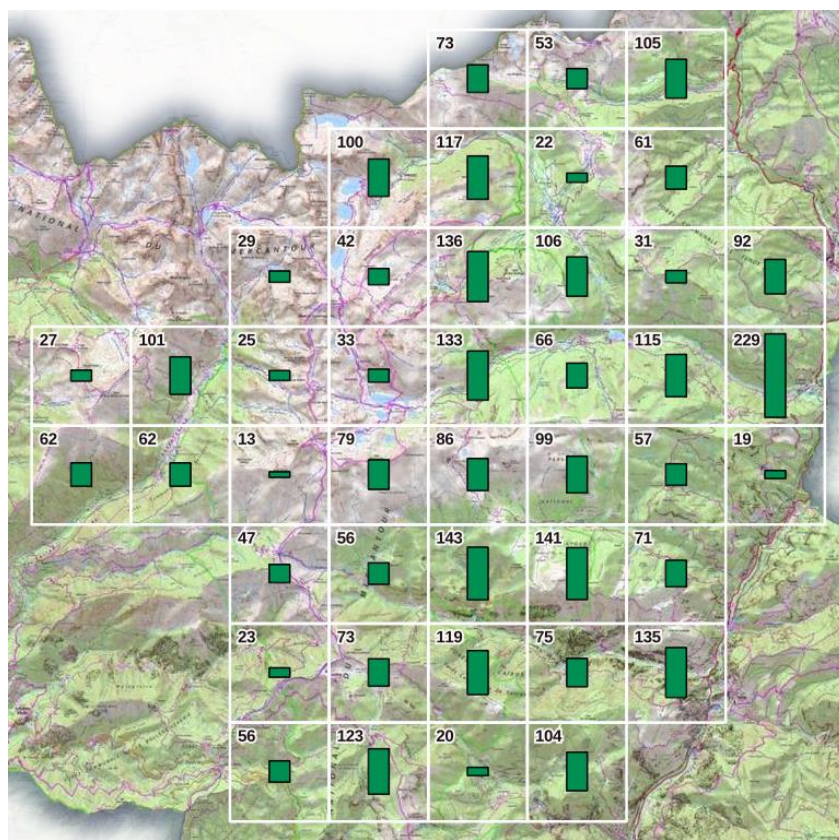


Figure 7: Nombre moyen d'évènement indépendant enregistré sur cent jours par piège-photographique. La hauteur de la barre est proportionnelle à la quantité d'évènements collectés. Le chiffre en haut à gauche de chaque maille correspond au nombre d'événements collectés par le piège-photographique.

Douze espèces de faune sauvage ont été inventoriées : le Loup gris (*Canis lupus*), le Renard roux (*Vulpes vulpes* L.), le Blaireau européen (*Meles meles* L.), la Fouine (*Martes foina* E.), la Marmotte commune (*Marmota monax*), le Lièvre d'Europe et le Lièvre Variable (*Lepus europaeus* P., *Lepus timidus*), ainsi que le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le Chevreuil européen (*Capreolus capreolus*), le Chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*), le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) et le Sanglier (*Sus scrofa*) (Table 2 et Figure 8).

Renard	Cerf	Chamois	Chevreuil	Sanglier	Lièvre
6585	5521	4952	2477	1621	1243

Loup	Blaireau	Fouine	Bouquetin	Marmotte	TOTAL
1183	1056	821	782	79	26320

Table 2: Occurrences de mammifères sauvages observés par piège-photographique dans la zone d'étude.

Six espèces de faune domestique ont été inventoriées : le Chien (*Canis lupus familiaris*), le Chat (*Felis catus*), le Cheval (*Equus caballus*), le Bovin (*Bos taurus*), le Mouton (*Ovis aries*) et la Chèvre (*Capra aegagrus hircus*) (Table 3 et Figure 9).

Bovin	Chien	Mouton	Chat	Cheval	Chèvre	TOTAL
837	447	241	124	73	51	1773

Table 3: Occurrences de mammifères domestiques observés par piège-photographique dans la zone d'étude. Pour les catégories bovin, mouton et chèvre, le nombre correspond au nombre d'événement indépendant de troupeaux.

La somme des deux tableaux ci-dessus ne correspond pas au nombre d'événements indépendants de la base de données (28.800 événements) car les humains, les oiseaux et les micro-mammifères n'y sont pas représentés.

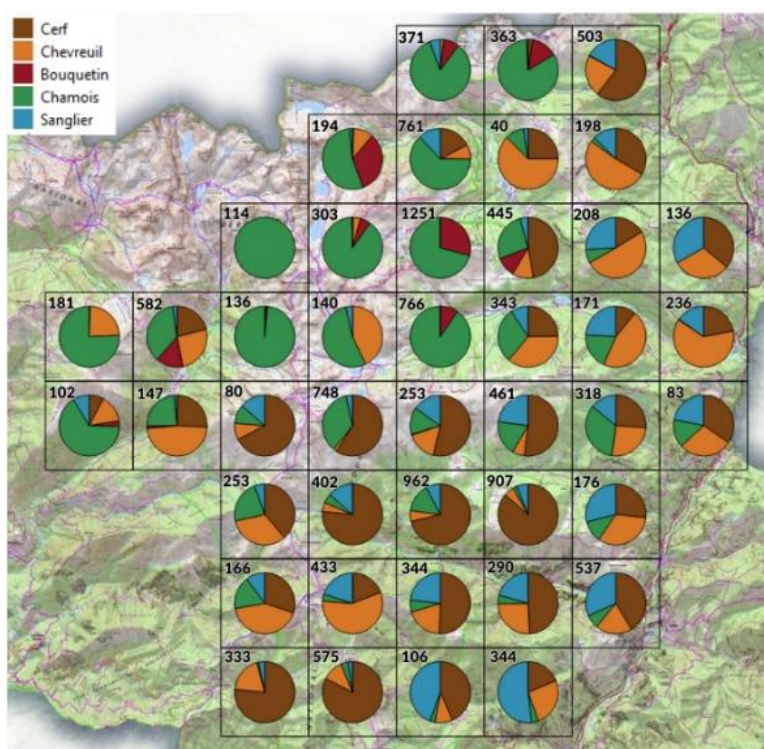


Figure 8: Distribution des événements de proies sauvages observées par piège-photographique dans la zone d'étude. Le chiffre en haut à gauche de chaque maille correspond au nombre d'événements indépendants de ces proies collectés par le piège-photographique (cf Annexe 1 pour l'ajout des loups).

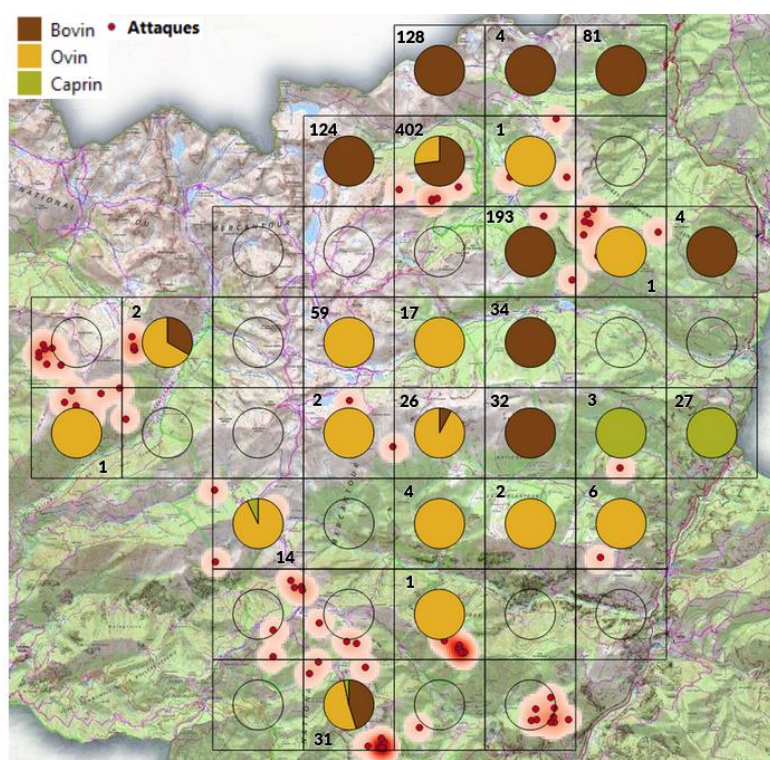


Figure 9: Distribution des événements de faune domestique observée par piège- photographique dans la zone d'étude. Les cercles vides sont les pièges n'ayant pas enregistré d'événements pour ces espèces. Le chiffre dans chaque maille correspond au nombre d'événements collectés. Les zones rouges localisent les attaques sur troupeaux ovins ayant eu lieu au cours de la période d'étude.

Parmi ces observations, 1183 vidéos ont enregistré des passages de loup, avec en moyenne 1,7 loups par observation et un maximum de 9 loups (Graphique 1). Tous les pièges-photographiques ont collecté des événements « Loup » avec un nombre d'événements indépendants recensés par piège-photographique variant de 3 à 143 (Figure 10).

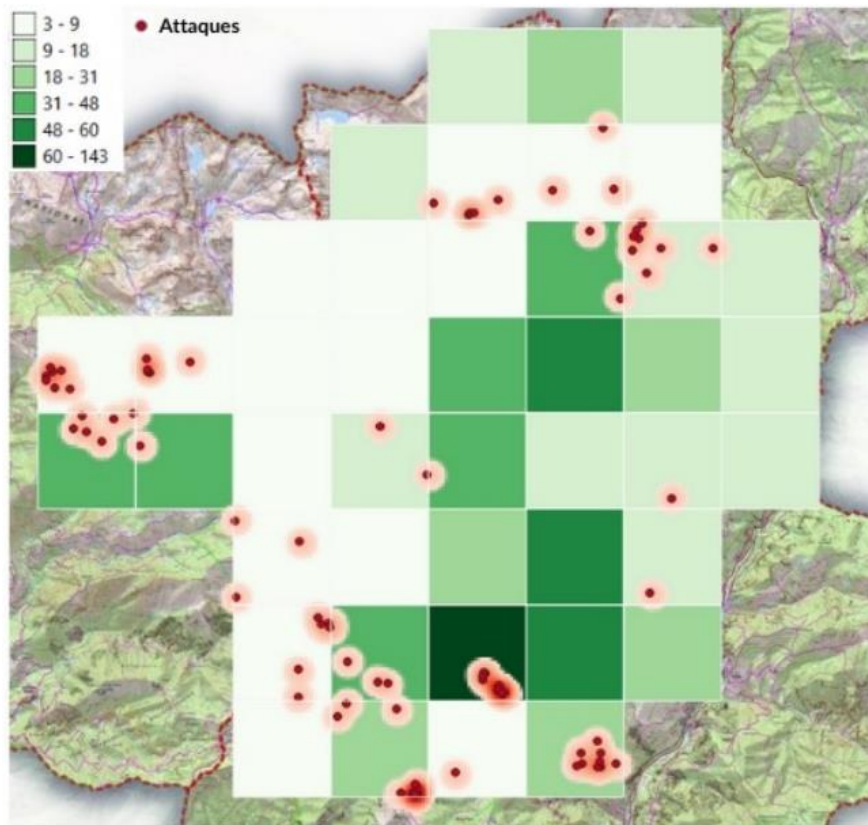
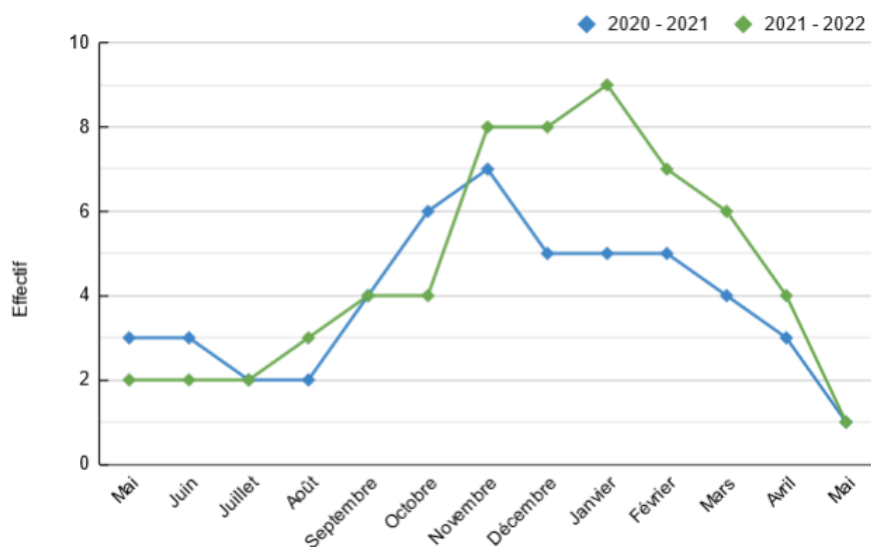


Figure 10: Distribution des événements « Loup » et localisation des attaques sur troupeaux ovins ayant eu lieu au cours de la période d'étude (zones rouges). L'intensité de la couleur verte des mailles varie selon le nombre d'événements « Loup » collectés par chaque piège photographique.



Graphique 1: Evolution de l'effectif maximal de loups observé par événement indépendant sur une année (de mai à mai) pour les deux années de suivis du projet.

Les modèles d'occupation du territoire de meute

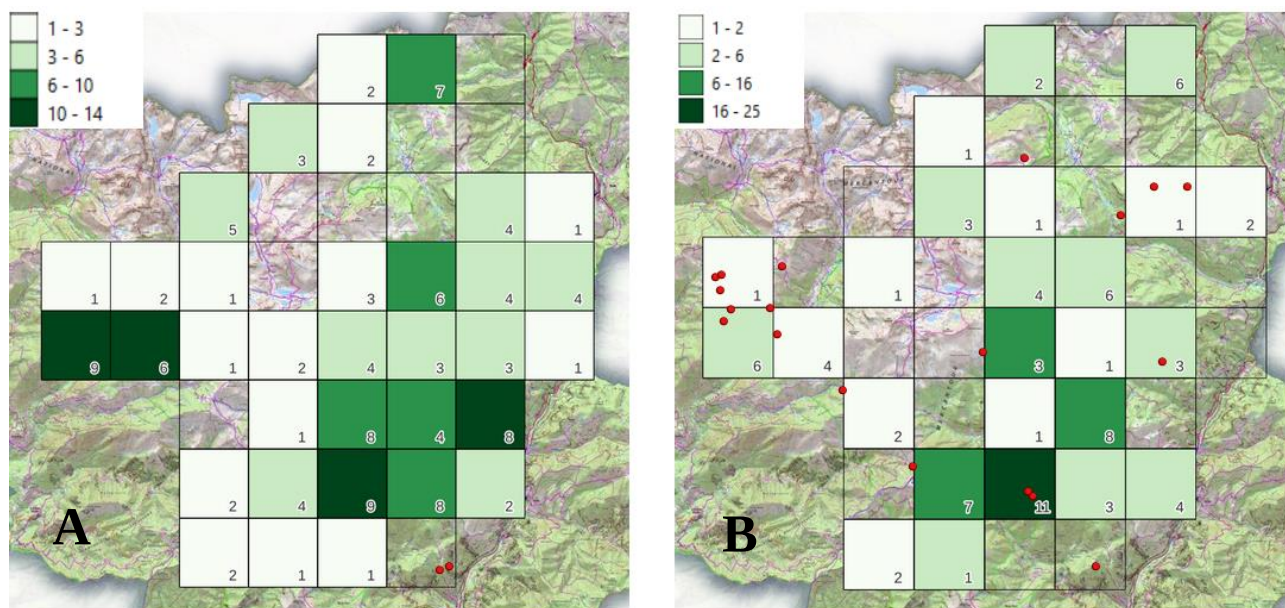
1) Modèle d'occupation multi-saison

Période d'accouplement et période d'intégration des jeunes

Au cours de l'étude de la période d'accouplement (février/mars/avril) et de la période d'intégration des jeunes (juillet/août/septembre), 88 % des pièges-photographiques ont détecté au moins 1 événement « Loup » avec en moyenne 2,3 observations par maille et 11 au maximum (sur 13 occasions de capture de 7 jours par saison) (Figure 11).

Selon le modèle nul, la probabilité qu'une maille soit occupée par les loups s'élevait à 80%, avec un intervalle de confiance compris entre 70 et 84%. Concernant la probabilité de détection de l'espèce, celle-ci était égale à 29%, avec un intervalle de confiance allant de 27 à 31%.

Selon le critère d'AIC, le modèle le plus adapté à nos données considérait l'occupation du loup comme fonction des indices de Piélu calculés sur les communautés d'ongulés sauvages, et la détection de l'espèce comme fonction de la saison et du recouvrement forestier (Annexe 2).



D'après ce modèle, la probabilité d'occupation diminue faiblement avec l'équi-abondance des espèces de proies sauvages ($p=0,132$). A l'inverse, installer les pièges photographiques dans une maille présentant un recouvrement forestier sur plus de la moitié de sa surface semble optimiser la détection du loup dans la maille ($p<0,05$), tandis qu'une installation en période d'intégration des jeunes semble réduire sa détection ($p=0,05$).

Ce modèle n'intègre pas de variables explicatives dans l'estimation des probabilités de colonisation et d'extinction. Ceci peut-être expliqué par le fait que les loups sont présents partout sur le site d'étude quelle que soit la saison et ce indépendamment des variables étudiées, par conséquent le modèle n'arrive pas à expliquer quels sont les facteurs déterminants leur distribution spatio-temporelle. Pour tenter de faire ressortir l'influence de ces facteurs, nous avons ensuite travaillé sur une échelle temporelle plus fine (3 jours au lieu de 7 jours) afin de faire apparaître les patrons de distribution de l'espèce.

2) Modèle d'occupation multi-saison avec restructuration temporelle

Période d'accouplement et période d'intégration des jeunes

Au cours de l'étude de la période d'accouplement (mars) et de la période d'intégration des jeunes (août), 60 % des pièges-photographiques ont détecté au moins 1 évènement « Loup » avec en moyenne 0,9 observation par maille et 7 au maximum (sur 10 occasions de capture de 3 jours par saison). Un piège-photographique a été sorti des analyses d'occupation car il n'a pas fonctionné au cours des périodes étudiées (Figure 12).

Selon le modèle nul, la probabilité qu'une maille soit occupée par les loups s'élevait à 63%, avec un intervalle de confiance compris entre 52 et 73%. Concernant la probabilité de détection de l'espèce, celle-ci était égale à 22%, avec un intervalle de confiance allant de 20 à 25%.

Selon le critère d'AIC, le modèle le plus adapté à nos données considérait l'occupation du loup comme fonction de la richesse spécifique en proies sauvages, la détection de l'espèce comme fonction du recouvrement forestier et de la longueur totale de chemins et de pistes dans chaque maille, et le paramètre d'extinction comme fonction de la zone du Parc national du Mercantour (Annexe 2).

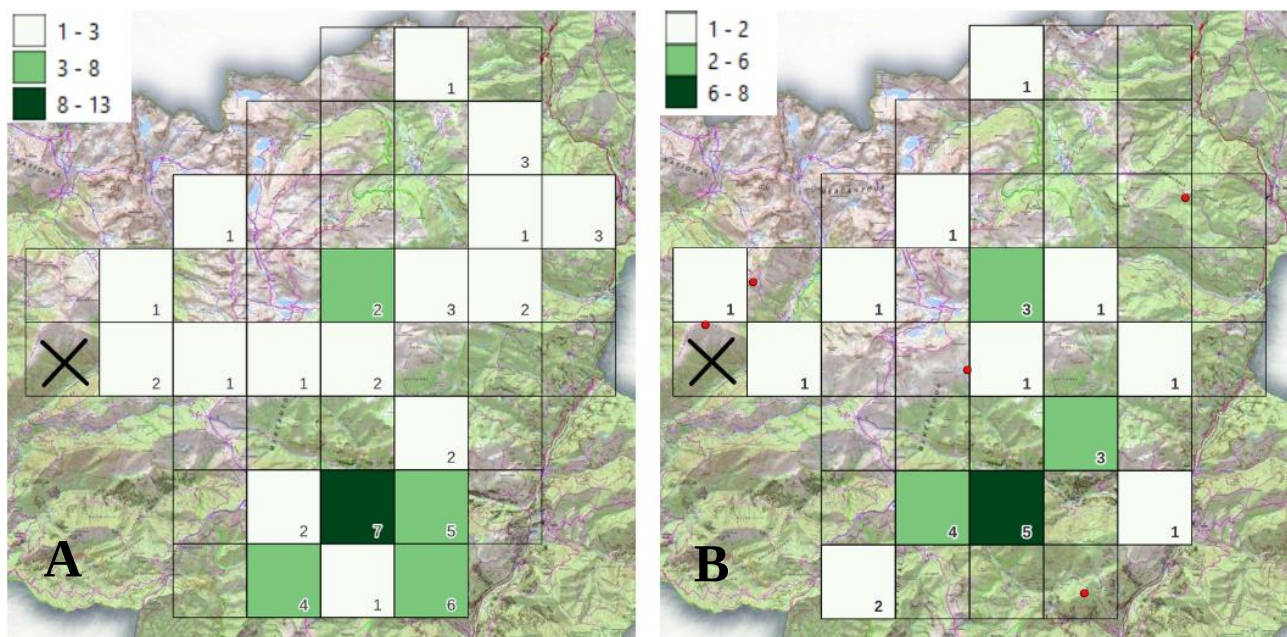


Figure 12: Distribution des événements « Loup » au cours de l'étude et localisations des attaques sur troupeaux ovins (points rouges). **A** : Période d'accouplement (mars), **B** : Période d'intégration (août). L'intensité de la couleur verte des mailles varie selon le nombre d'événements « Loup » collectés par chaque piège photographique. Le chiffre en bas à droite de chaque maille correspond à la fréquence d'utilisation soit le nombre d'occasions de capture où le loup a occupé la maille (maximum 10 occasions de capture de 3 jours par saison). La maille barrée symbolise son non-fonctionnement sur la période.

D'après ce modèle, la probabilité d'occupation augmente avec la richesse spécifique en ongulés sauvages ($p=0,05$). Installer les pièges photographiques dans une maille présentant un recouvrement forestier sur plus de la moitié de sa surface semble optimiser la détection du loup dans la maille ($p<0,05$), et augmente faiblement dans les mailles contenant plus de 15 km de chemins et de pistes ($p=0,068$). De plus, l'extinction augmente faiblement en zone d'adhésion entre la période d'accouplement et la période d'intégration des jeunes ($p=0,099$).

Bien que ce modèle ait été sélectionné par les critères d'AIC, la prise en compte de variables ressortant non significatives permet de constater qu'il semble mal ajusté aux données et sur-paramétré par rapport au nombre d'observations. Pour cette raison, nous passons à de l'analyse via des modèles d'occupation à une saison c'est-à-dire qu'on ne s'intéresse plus aux paramètres de colonisation et extinction des loups présents dans les mailles, mais uniquement aux paramètres de détection et d'occupation, tout en gardant la possibilité de comparer la probabilité d'occupation en fonction de la saisonnalité.

3) Modèle d'occupation à une saison

a) Période d'accouplement

Au cours de la période d'accouplement (mars), 47 % des pièges-photographiques ont détecté au moins 1 événement « Loup » avec en moyenne 1,2 observations par maille et 7 au maximum (sur 10 occasions de capture de 3 jours). Deux pièges-photographiques ont été sortis des analyses d'occupation car ils n'ont pas fonctionné sur la période étudiée (Figure 13).

Selon le modèle nul, la probabilité qu'une maille soit occupée par les loups s'élevait à 57%, avec un intervalle de confiance compris entre 48 et 66%. Concernant la probabilité de détection de l'espèce, celle-ci était égale à 25%, avec un intervalle de confiance allant de 22 à 29%.

Selon le critère d'AIC, le modèle le plus adapté à nos données considérait l'occupation du loup comme fonction de la richesse spécifique en proies sauvages, et la détection de l'espèce comme fonction du recouvrement forestier dans chaque maille (Annexe 2).

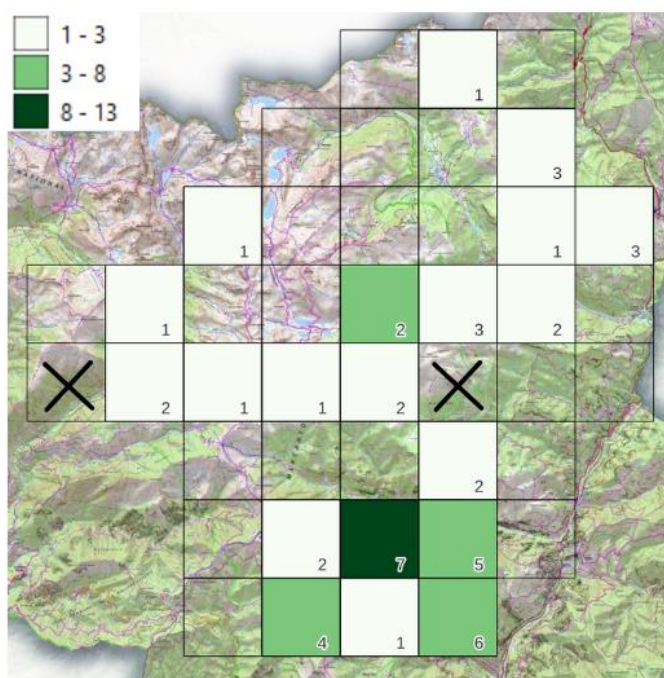


Figure 13: Distribution des événements « Loup » pendant l'accouplement (mars). L'intensité de la couleur verte des mailles varie selon le nombre d'événements « Loup » collectés par chaque piège photographique. Le chiffre en bas à droite de chaque maille correspond à la fréquence d'utilisation soit le nombre d'occasions de capture où le loup a occupé la maille (maximum 10 occasions de capture de 3 jours). Les mailles barrées symbolisent leur non-fonctionnement sur la période.

D'après ce modèle, la probabilité d'occupation augmente avec la richesse spécifique en ongulés sauvages ($p < 0,05$). De plus, installer les pièges photographiques dans une maille présentant un recouvrement forestier sur plus de la moitié de sa surface semble fortement optimiser la détection du loup dans la maille ($p < 0,001$).

b) Période d'intégration des jeunes

Au cours de la période d'intégration des jeunes (août), 30 % des pièges-photographiques ont détecté au moins 1 événement « Loup » avec en moyenne 0,6 observations par maille et 5 au maximum (sur 10 occasions de captures de 3 jours). Trois piège-photographiques ont été sortis des analyses d'occupation car ils n'ont pas fonctionné sur la période étudiée (Figure 14).

Selon le modèle nul, la probabilité qu'une maille soit occupée par les loups s'élevait à 41%, avec un intervalle de confiance compris entre 32 et 51%. Concernant la probabilité de détection de l'espèce, celle-ci était égale à 19%, avec un intervalle de confiance allant de 15 à 24%.

Selon le critère d'AIC, le modèle le plus adapté à nos données considérait la détection du loup comme fonction de la zone du Parc national du Mercantour dans laquelle étaient installés les pièges-photographiques et du recouvrement forestier dans les mailles (Annexe 2).

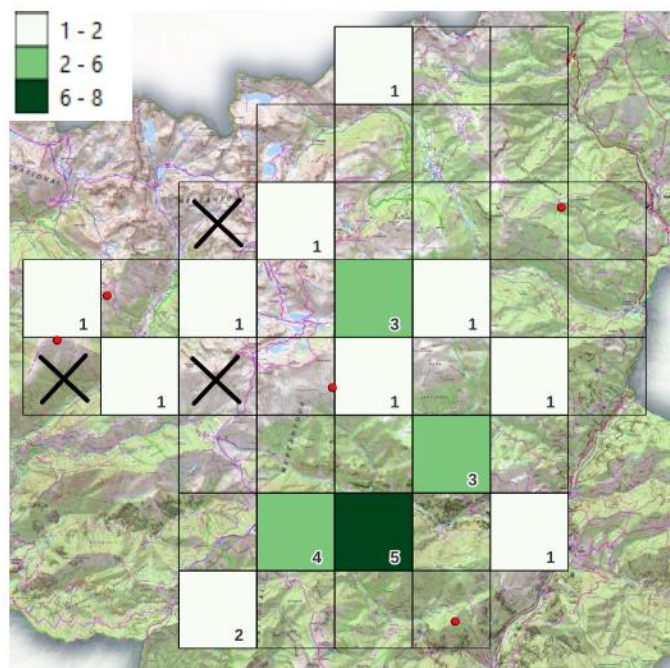


Figure 14: Distribution des événements « Loup » et localisations des attaques sur troupeaux ovins (points rouges) pendant l'intégration des jeunes (août). L'intensité de la couleur verte des mailles

varie selon le nombre d'événements « Loup » collectés par chaque piège photographique. Le chiffre en bas à droite de chaque maille correspond à la fréquence d'utilisation soit le nombre d'occasions de capture où le loup a occupé la maille (maximum 10 occasions de captures de 3 jours). Les mailles barrées symbolisent leurs non-fonctionnements sur la période.

D'après ce modèle, installer les pièges photographiques dans une maille présentant un recouvrement forestier sur plus de la moitié de sa surface semble optimiser la détection du loup dans la maille ($p < 0,05$) tandis que la détection semble fortement diminuer dans les mailles situées en aire d'adhésion du Parc ($p < 0,001$).

4) Résumé des modèles d'occupations du territoire

Table 4: Tableau présentant pour chaque modèle le nombre de pièges-photographiques (PP) ayant fonctionné au cours de la période d'étude, ainsi que le nombre d'observations «Loup » collecté par les pièges-photographiques.

		Nb de PP fonctionnel	Observations « Loup »			
			% de PP ayant détecté à minima 1 fois	Nb d'obs moy. par PP	Fréquence max. de passage sur un PP	Nb total d'obs
Modèle d'occupation Multi-saison	2 périodes de 3 mois - Période d'accouplement février/mars/avril - Période d'intégration juillet/août/septembre 7 jours d'occasion	43	88 %	2,3	11/13 occasions de 7 jours par période	133
	2 périodes de 1 mois - Période d'accouplement Mars - Période d'intégration Août 3 jours d'occasion	42	60 %	0,9	7/10 occasions de 3 jours par période	63
Modèle d'occupation Saison simple	1 période de 1 mois Période d'accouplement Mars 3 jours d'occasion	41	47 %	1,2	7/10 occasions de 3 jours	45
	1 période de 1 mois Période d'intégration Août 3 jours d'occasion	40	30 %	0,6	5/10 occasions de 3 jours	18

Résultats synthétiques

La probabilité moyenne qu'une maille soit occupée par les loups s'élève à 60%.

Les modèles les plus adaptés à nos données ont mis en évidence l'influence positive et significative de la richesse spécifique en proies sauvages sur la probabilité de présence du loup. A contrario, les analyses ne soulignent pas l'influence de la présence de troupeaux ovins pâturent en extérieur.

Concernant la probabilité de détection moyenne de l'espèce, celle-ci est égale à 24%.

Quelle que soit la période, la probabilité de détecter le loup est optimisée par le recouvrement forestier et, en période d'intégration des jeunes, sa détection est diminuée en aire d'adhésion du Parc.

Table 5: Tableau récapitulatif des résultats issus des modèles d'occupations. IC = intervalle de confiance à 95%. ns = statistiquement non significatif.

		Estimation des paramètres	
		Modèle nul	Meilleur modèle (critère d'AIC)
Modèle d'occupation Multi-saison	2 périodes de 3 mois - Période d'accouplement février/mars/avril - Période d'intégration juillet/août/septembre 7 jours d'occasion	Probabilité d'occupation 80 % (IC: 70 - 84) Probabilité de colonisation 58 % (IC: 41 - 74) Probabilité d'extinction 24 % (IC: 16 - 34) Probabilité de détection 29 % (IC: 27 - 31)	- <u>Probabilité d'occupation</u> Diminue faiblement avec l'équi-abondance en ongulés sauvages (ns) - <u>Probabilité de détection</u> Optimisée dans une maille avec un recouvrement forestier de plus de la moitié de sa surface ($p < 0,05$) Réduite en période d'intégration ($p = 0,05$)
	2 périodes de 1 mois - Période d'accouplement Mars - Période d'intégration Août 3 jours d'occasion	Probabilité d'occupation 63 % (IC: 52 - 73) Probabilité de colonisation 19 % (IC: 6 - 44) Probabilité d'extinction 55 % (IC: 42 - 68) Probabilité de détection 22 % (IC: 20 - 25)	- <u>Probabilité d'occupation</u> Augmente avec la richesse spécifique en ongulés sauvages ($p = 0,05$) - <u>Probabilité de détection</u> Optimisée dans une maille avec un recouvrement forestier de plus de la moitié de sa surface ($p < 0,05$) Augmente faiblement dans les mailles contenant plus de 15 km de chemins et de pistes (ns) - <u>Probabilité d'extinction</u> Augmente faiblement en zone d'adhésion entre la période d'accouplement et la période d'intégration (ns)
Modèle d'occupation Saison simple	1 période de 1 mois Période d'accouplement Mars 3 jours d'occasion	Probabilité d'occupation 57 % (IC: 48 - 66) Probabilité de détection 25 % (IC: 22 - 29)	- <u>Probabilité d'occupation</u> Augmente avec la richesse spécifique en ongulés sauvages ($p < 0,05$) - <u>Probabilité de détection</u> Fortement optimisée dans une maille avec un recouvrement forestier de plus de la moitié de sa surface ($p < 0,001$)
	1 période de 1 mois Période d'intégration Août 3 jours d'occasion	Probabilité d'occupation 41 % (IC: 32 - 51) Probabilité de détection 19 % (IC: 15 - 24)	- <u>Probabilité de détection</u> Optimisée dans une maille avec un recouvrement forestier de plus de la moitié de sa surface ($p < 0,05$) Fortement diminuée en zone d'adhésion ($p < 0,001$)

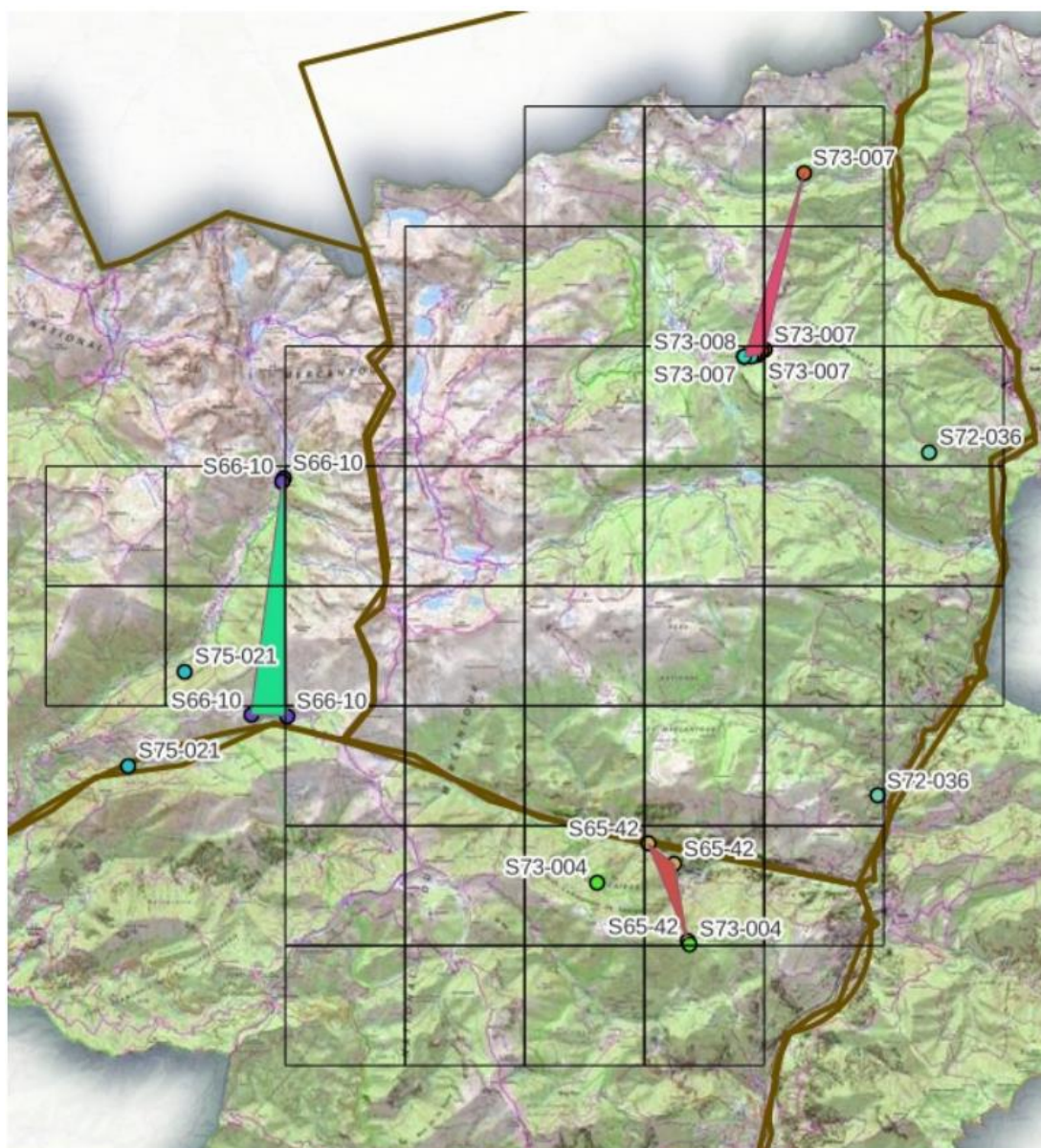


Figure 15: Localisation des génotypes recapturés au cours des deux suivis hivernaux 2020-2021 et 2021-2022. Les tracés marron délimitent les territoires de meutes établis par les agents du Parc national du Mercantour.

Au cours des suivis hivernaux 2020-2021 et 2021-2022, 7 loups ont été identifiés grâce à leurs génotypes, formant 3 couples (ou meutes) supposés au Nord, Sud et à l'Ouest du site d'étude (Figure 15). Une analyse des heures et lieux de passages issues des données collectées par pièges photographiques confirment la présence supposée d'au moins 3 meutes, dont les territoires correspondraient au ressenti des agents du Parc national du Mercantour.

Données issues des dépouilles de loups

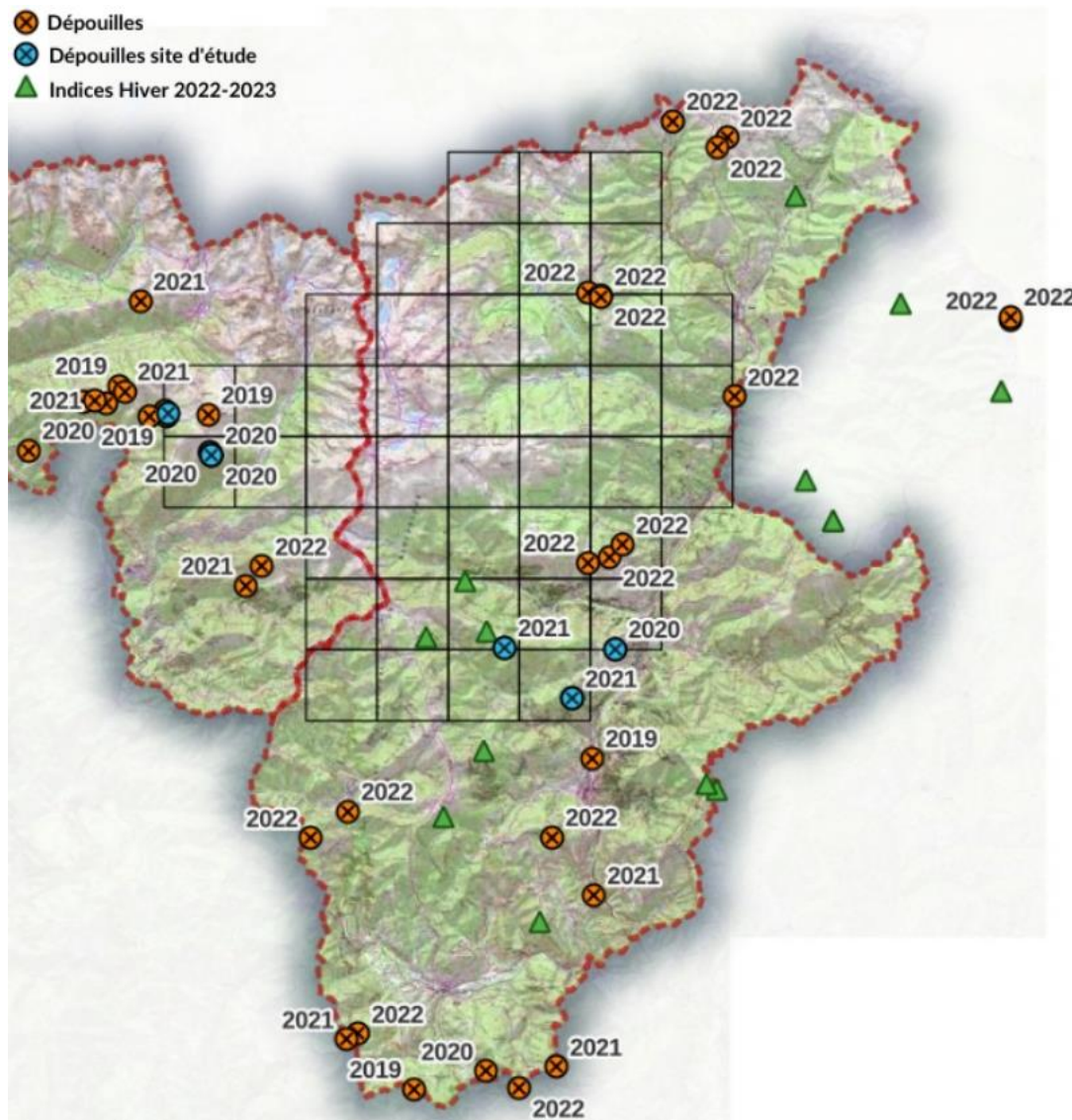


Figure 16: Cartographie des dépouilles de loups entre 2019 et 2022 (cercles orange) et localisation des indices de présence collectés lors du suivi hivernal 2022-2023 (triangles verts). Les cercles bleus représentent les dépouilles de loups saisies sur le site et pendant la période d'étude.

La carte ci-dessus présente les localisations des 43 dépouilles de loups ayant été collectées entre 2019 et 2022 (cercles oranges et bleus), dont 7 loups au cours du projet de recherche sur le site d'étude. En 2022, la vallée de la Roya-Bévéra a subi une très forte mortalité avec 17 loups tués (15 prélèvements par Tir de Défense Renforcée et 2 par collision routière). Les analyses génétiques de ces dépouilles révèlent la mort de 2 individus génétiquement détectés au cours des deux suivis hivernaux précédents (2020-2021 et 2021-2022) : la femelle S65-42 (gestante) et le mâle S72-036 (figure 16). L'analyse des indices collectés lors du suivi hivernal suivant (2022-2023) a révélé la présence de 12 nouveaux loups et aucune recapture d'individu précédemment identifié.

DISCUSSION

En s'intéressant à l'occupation du territoire de la meute de loups Vésubie-Roya via une approche par piège-photographique, nous avons pu mettre en lumière l'importance de certains facteurs environnementaux dans l'utilisation du territoire de la meute. Ce travail a également appuyé les résultats issus des analyses génétiques vis à vis de la présence d'au moins trois meutes sur le site au cours de la période étudiée.

En considérant l'ensemble des modèles réalisés, la capacité à détecter le loup sur le site d'étude sachant qu'il est présent à une probabilité moyenne de 24%. L'effort de collecte des données ne semble pas avoir influencé cette probabilité de détection, car malgré les dysfonctionnements ayant conduit à une perte de données de 27 % du temps de l'étude, un effort de collecte accru a été mis en place sur les périodes d'intérêts (de juillet à septembre et de février à avril). Il est à noter que l'absence de données concernant la contrainte d'installation des pièges-photographiques et la fermeture du milieu n'ont pas permis de tester leur potentiel effet sur la probabilité de détection de l'espèce. De plus, le passage de la tempête Alex le 2 Octobre 2020 a potentiellement conduit à des estimations biaisées des probabilités de détection et d'occupation, de par l'importance des dégâts susceptibles d'avoir perturber la présence et le déplacement des loups, mais aussi la pertinence des lieux de poses des pièges-photographiques et leurs relevés.

Concernant les facteurs environnementaux, la probabilité de détecter le loup est optimisée dans les mailles présentant un recouvrement forestier supérieur à la moitié de leur surface, et ce de manière significative quelle que soit la période étudiée. De plus, les mailles contenant une plus grande étendue de chemins et de pistes praticables pour le déplacement des loups ont fait ressortir un léger effet positif sur sa détection. En plaçant les pièges-photographiques dans une zones forestière, nous bénéficions d'une plus grande flexibilité pour leur installation et pouvons cibler des lieux potentiels de passage du loup optimisant ainsi sa probabilité de détection. Au contraire, dans un milieu où la pose des pièges-photographiques est contrainte, cette probabilité serait potentiellement moins optimale.

Au sujet de la saisonnalité, on constate une meilleure probabilité d'occupation et de détection des loups en période d'accouplement (mars) par rapport à la période d'intégration des jeunes (août). Aussi, les analyses statistiques font ressortir une probabilité de détection réduite en période

d'intégration des jeunes au site de rendez-vous, tout particulièrement en aire d'adhésion du Parc. Cette différence, également illustrée sur les cartes d'occurrences des modèles d'occupations multi-saisons, peut s'expliquer par la biologie de l'espèce. En effet, la période d'accouplement chez le loup est caractérisée par de fortes tensions au sein des meutes et celles-ci exploitent de vastes territoires. A l'inverse, pendant la période d'intégration des jeunes au site de rendez-vous, les loups font preuve d'une forte cohésion sociale et les individus se déplacent sur de plus petits territoires.

Le nombre de loup constituant une meute est régulé par plusieurs facteurs: les naissances, les décès et la dispersion, ainsi les effectifs de meutes évoluent au cours de l'année. Sur les deux années de suivi du projet, l'effectif maximal de loups observé par événement est de 7 individus en 2020-2021 et de 9 individus en 2021-2022. Bien que ces chiffres ne tiennent pas compte des distinctions de meutes, cette différence entre les effectifs peut être la résultante d'un prélèvement plus important de loups au cours du suivi 2020-2021. En effet, 5 loups y ont été prélevés contre 2 loups pour le suivi 2021-2022 (dont une femelle gestante).

En considérant l'ensemble des modèles réalisés, la probabilité moyenne qu'une maille soit occupée par le loup était de 60%. Les modèles les plus adaptés à nos données ont mis en évidence l'influence positive et significative de la richesse spécifique en proies sauvages sur la probabilité de présence du loup, et ce quelle que soit la période étudiée. Notre étude souligne donc l'importance de ce facteur dans la stratégie d'occupation du territoire de la meute, et la pertinence de s'intéresser à la dynamique prédateur-proies sauvages pour faire progresser nos connaissances sur l'espèce. Les loups sont dotés d'une grande capacité d'adaptation, ainsi, étudier le rythme d'activité du loup, son chevauchement avec celui des proies sauvages et analyser l'évolution de ces patrons offrirait des données complémentaires pour étudier la capacité du loup à moduler son déplacement en réponse à la présence de proies sauvages.

Concernant la présence de troupeaux ovins pâturent en extérieur, aucun de nos modèles ne souligne l'influence de ce facteur sur l'occupation du territoire par le loup. Là où les attaques ont lieu, les loups sont bien évidemment présents mais, moyennant la distribution des troupeaux soumis au risque, les attaques ne se produisent pas de manière systématique ou uniforme en présence du prédateur. Prendre en compte la structure spatiale et la charge pastorale des troupeaux ovins pourrait apporter davantage de compréhension. En effet, on observe des sites où la prédation est prédominante,

notamment sur la commune du Belvédère, aux alentours de Castérino et sur l'axe reliant l'Authion à Saorge.

D'après notre étude, le loup ne semble pas structurer sa présence ni dans le temps ni dans l'espace. Il est possible que cette observation soit influencée par la présence non pas d'une mais de trois meutes sur le site d'étude. C'est pourquoi, il serait pertinent d'envisager une approche à une échelle spatiale plus fine, ce qui pourrait révéler une structuration spatio-temporelle à l'échelle de la meute. Nos connaissances actuelles soulignent une pression de prédation permanente nécessitant la mise en place d'une protection de fond généralisée sur l'ensemble du territoire.

La méthode d'analyse mise en place a correctement fonctionné pour répondre à nos objectifs bien qu'il ait été nécessaire d'adapter la structure des données pour répondre à la forte présence de l'espèce sur le site. Afin de justifier ce changement de structure temporelle, il serait pertinent d'ajouter une étape intermédiaire aux analyses avec un modèle multi-saison sur 3 mois de données par période en considérant des occasions de captures de 3 jours. De plus, retravailler la structure spatiale des données en recoupant le maillage plus finement pourrait permettre de voir si la structure d'occupation est détectable à une échelle plus fine. Cependant, nous n'avons pas eu le temps nécessaire pour réaliser ces analyses supplémentaires, qui auraient demandé un temps considérable.

L'utilisation de pièges-photographiques nous a permis d'en apprendre davantage quant aux stratégies d'occupation du territoire de ces meutes et les facteurs externes agissant sur ces stratégies. Ce dispositif permet d'obtenir des données en continu tout au long de l'année, ce qui s'avère particulièrement utile dans un contexte de réchauffement climatique, où le manque d'enneigement complique la recherche d'indices de présence lors du suivi hivernal. Les informations recueillies grâce aux pièges-photographiques apportent un complément très pertinent aux connaissances issues de la génétique, en ce qui concerne le nombre de meutes présentes sur le site, l'évolution de leurs effectifs, leur structure et les limites de leur territoire. Cependant, il faut également prendre en compte les limites de cette technologie, notamment en ce qui concerne la détection de l'espèce, la potentielle perte de données et les biais induits par le tri des données par intelligence artificielle. Ainsi, compte tenu des avantages et des limites inhérents à chaque méthode de suivi, les pièges-photographiques sont un complément essentiel aux suivis hivernaux.

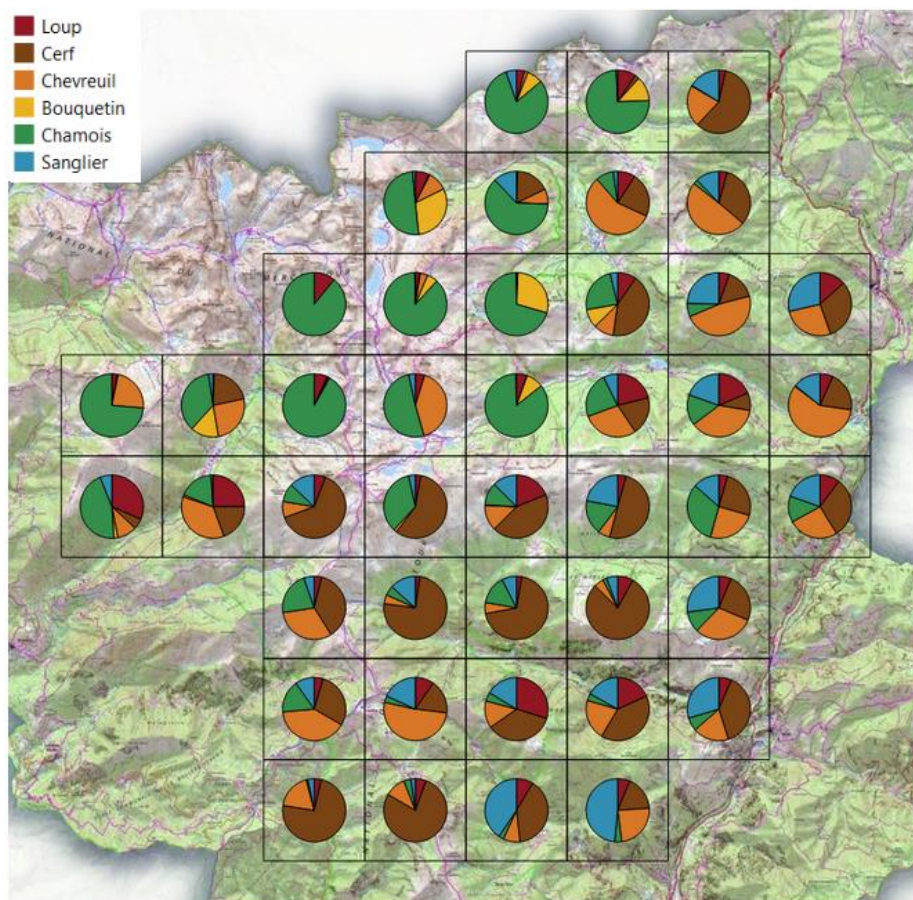
Approfondir les analyses permettrait de mieux comprendre les dynamiques de meutes et leurs potentielles interactions. Au cours de l'année 2022, 17 loups ont été prélevés dans la vallée de la Roya-Bévéra, soit 1/3 des prélèvements du département cette année-là. Cette baisse des effectifs a très probablement perturbé la structure des meutes voire en a éliminé. De fait, à l'issue des analyses génétiques réalisées à partir des indices collectés pendant le suivi hivernal 2023, 12 nouveaux individus ont été détectés en Roya et aucun indice des individus précédemment échantillonnés n'a été re-collecté. En effet, dans le massif alpin la progression de l'espèce se fait par comblement des zones interstitielles entre les territoires des meutes existantes, il existe donc une concurrence forte entre les meutes et leurs territoires sont en constante évolution (Louvrier et al. 2017³). Pour mieux comprendre la réponse de l'espèce face à ces perturbations, que ce soit dans sa biologie, ses déplacements ou ses comportements de prédation, il est essentiel de poursuivre la collecte d'observations par piège-photographique couplé aux données génétiques issues des suivis hivernaux afin de consolider nos connaissances sur l'espèce de manière continue tout au long de l'année.

³ Louvrier, J., Duchamp, C., Lauret, V., Marboutin, E., Cubaynes, S., Choquet, R., Miquel C., & Gimenez. O. (2017). Mapping and explaining wolf recolonization in France using dynamic occupancy models and opportunistic data. *Ecography*, 40: 001–013. doi: 10.1111/ecog.02874.

ANNEXES



Annexe 1 : Distribution des événements de loup et de ses proies sauvages observées par piège-photographique dans la zone d'étude.



Annexe 2 : Modèles d'occupation rangés par valeur d'AIC. La probabilité d'occupation est définie par $\Psi()$, la probabilité de détection par $\rho()$, la probabilité de colonisation par $\gamma()$ et enfin la probabilité d'extinction par $\varepsilon()$.

Modèle d'occupation	Modèles rangés	Paramètres	AICc	ΔAIC	AICcWt
Multi-saison 2 périodes de 3 mois - Période d'accouplement février/mars/avril - Période d'intégration juillet/août/septembre 7 jours d'occasion	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Saison} + \text{Forêts})$	7	899,53	0	0,47
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Saison} + \text{Forêts})$	6	901,92	2,4	0,14
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Forêts})$	5	902,99	3,47	0,08
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(\text{Zone}), \rho(\text{Forêts} + \text{Chemins})$	8	903,17	3,65	0,08
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(.)$	5	903,59	4,07	0,06
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(\text{Zone}), \rho(\text{Saison} + \text{Chemins})$	8	905,02	5,49	0,03
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Chemins} + \text{Forêts})$	6	905,47	5,95	0,02
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(.)$	4	905,99	6,46	0,02
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(\text{Zone}), \rho(.)$	5	906,02	6,49	0,02
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(\text{Troupeaux brebis}), \rho(.)$	5	906,18	6,66	0,02
	$\Psi(\text{Troupeaux brebis}), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(.)$	5	906,43	6,91	0,01
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Effort de collecte})$	5	906,48	6,96	0,01
	$\Psi(.), \gamma(\text{Proies sauvages}), \varepsilon(.), \rho(.)$	5	907,45	7,93	0,01
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Chemins})$	5	908,08	8,56	0,01

Modèle d'occupation	Modèles rangés	Paramètres	AICc	ΔAIC	AICcWt
Multi-saison 2 périodes de 1 mois - Période d'accouplement Mars - Période d'intégration Août 3 jours d'occasion	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(\text{Zone}), \rho(\text{Forêts} + \text{Chemins})$	8	385,31	0	0,55
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Chemins} + \text{Forêts})$	6	387,51	2,19	0,18
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Forêts})$	5	388,38	3,07	0,12
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Saison} + \text{Forêts})$	7	388,78	3,47	0,1
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Saison} + \text{Forêts})$	6	390,97	5,66	0,03
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(\text{Zone}), \rho(\text{Saison} + \text{Chemins})$	8	394,02	8,71	0,01
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(\text{Chemins})$	5	394,24	8,92	0,01
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(.)$	5	397,48	12,17	0
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(\text{Zone}), \rho(.)$	5	399,87	14,56	0
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(.)$	4	400,12	14,81	0
	$\Psi(\text{Troupeaux brebis}), \gamma(.), \varepsilon(.), \rho(.)$	5	401,14	15,82	0
	$\Psi(.), \gamma(.), \varepsilon(\text{Troupeaux brebis}), \rho(.)$	5	401,39	16,08	0
	$\Psi(.), \gamma(\text{Proies sauvages}), \varepsilon(.), \rho(.)$	5	401,65	16,34	0

Modèle d'occupation	Modèles rangés	Paramètres	AICc	ΔAIC	AICcWt
Saison simple 1 période de 1 mois Période d'accouplement Mars 3 jours d'occasion	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \rho(\text{Forêts})$	4	252	0	0,73
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \rho(\text{Forêts} + \text{Chemins})$	5	254,49	2,49	0,21
	$\Psi(.), \rho(\text{Forêts})$	3	257,93	5,93	0,04
	$\Psi(.), \rho(\text{Forêts} + \text{Zone})$	4	260,12	8,12	0,01
	$\Psi(\text{Proies sauvages}), \rho(.)$	3	262,8	10,81	0
	$\Psi(.), \rho(\text{Chemins})$	3	267,66	15,67	0
	$\Psi(.), \rho(.)$	2	268,45	16,45	0
	$\Psi(.), \rho(\text{Zone})$	3	270,08	18,08	0

Modèle d'occupation	Modèles rangés	Paramètres	AICc	ΔAIC	AICcWt
Saison simple 1 période de 1 mois Période d'intégration Août 3 jours d'occasion	$\Psi(\cdot), \rho(\text{Forêts} + \text{Zone})$	4	157,36	0	0,83
	$\Psi(\cdot), \rho(\text{Zone})$	3	161,41	4,05	0,11
	$\Psi(\cdot), \rho(\text{Chemins})$	3	164,6	7,24	0,02
	$\Psi(\cdot), \rho(\cdot)$	2	167,36	10	0,01
	$\Psi(\cdot), \rho(\text{Forêts})$	3	167,57	10,2	0,01
	$\Psi(\text{Chemins}), \rho(\cdot)$	3	167,6	10,24	0
	$\Psi(\text{Zone}), \rho(\cdot)$	3	167,96	10,59	0