

MÉMOIRE

Présenté par : *DENIS Thomas*

Dans le cadre du

Master Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement

Mention : **Mathématiques et Modélisation, Sciences Économiques et Sociales**

Spécialité : **Gestion des Écosystèmes tropicaux**

Stage effectué du **01/02/2012** au **31/07/2012**.

À :

***Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (O.N.C.F.S), Direction Etude
et Recherche GUYANE, campus agronomique, 97387 KOUROU CEDEX***

Sur le thème :

Caractérisation et sélection de l'habitat chez le Hocco alector (Crax alector) en Guyane française

Pour l'obtention du :

DIPLÔME NATIONAL DE MASTER

Enseignant-tuteur responsable de stage : Stéphane Traissac (AGROPARISTECH-UMR ECOFOG)

Maître de stage : Cécile Richard-Hansen (ONCFS)

Co-encadrant : Bruno Hérault (CIRAD-UMR ECOFOG)

Soutenu le : **19/10/2012**

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont en premier lieu à Cécile Richard-Hansen pour ses conseils, les modifications et enrichissements qu'elle a pu apporter à ce travail grâce à sa grande expertise de la faune guyanaise, et plus généralement pour son soutien et son encadrement tout au long de ce stage. Je tiens à remercier particulièrement Bruno Hérault qui a encadré mon travail d'analyses statistiques et de modélisation et a su me guider, me conseiller et m'expliquer les différentes subtilités de ces outils et méthodes. Gaëlle Jaouen a également grandement pris part à ce travail grâce à sa connaissance du programme « Habitat » et de son jeu de données. Je la remercie de même pour ses relectures et la rigueur de ses commentaires et corrections.

De même, je tiens à témoigner ma reconnaissance à Daniel Sabatier, Stéphane Guitet et Olivier Brunaux pour l'apport de leur expertise concernant l'écologie forestière, la botanique et les analyses associées, à Mathias Tobler pour ses précieux conseils sur les méthodes d'estimation et de modélisation d'occupation, et à Hervé Lormée du Centre National des Etudes et Recherche Appliquée (C.N.E.R.A) « avifaune migratrice » pour ses corrections et critiques productives. Ce dernier a encadré les précédents stagiaires ayant travaillé sur ce programme « Hocco ».

Je remercie l'ensemble des enseignants étant intervenus lors de ce master et toutes les personnes (principalement mes collègues de promotion) que j'ai pu côtoyer sur le campus agronomique de Kourou pour cette année 2011-2012.

Merci également à tous ceux qui, d'une manière directe ou indirecte, m'ont soutenu depuis le début de ce stage.

Les financements ayant permis cette étude proviennent entre autres de l'ONCFS, de la DEAL Guyane (Programme « Hocco » ONCFS), du programme « Ecosystèmes tropicaux » du ministère de l'environnement (programme « Biodiversité et Paysages », du FEDER (programme « Habitat » de l'ONF).

Caractérisation et sélection de l’habitat chez le Hocco alector (*Crax alector*) en Guyane française

Sommaire

REMERCIEMENTS	2
INTRODUCTION	5
MATERIELS ET METHODES	8
I. Zones d’étude	8
1. La Guyane	8
2. Réserve Naturelle Nationale des Nouragues - Pararé	8
II. Le Hocco alector (<i>Crax alector</i>)	9
1. Statut et menaces.....	9
2. Quelques traits biologiques du Hocco alector.....	10
3. Etat de l’art sur l’habitat de Hocco alector	10
III. Plan d’expérimentation	11
1. A l’échelle de la Guyane.....	12
2. Site de Pararé.....	13
IV. Variables descriptives environnementales	14
1. Tous les sites	14
2. Sites « Habitat »	14
3. Site de Pararé.....	17
V. Aspects statistiques et modélisation.....	17
1. Indépendance selon les échelles	17
2. Méthodes de sélection des modèles	18
3. Spécificité.....	21
4. Construction d’un modèle d’occupation	22
RESULTATS.....	23
I. L’échelle des sites	23
1. Tous les sites	23
2. Sites « Habitat »	26
II. A l’échelle des layons.....	27
III. A l’échelle du tronçon.....	28

1. Sites « Habitat ».....	28
2. Site Pararé.....	28
IV. A l'échelle de la placette : « camera trapping ».....	29
DISCUSSION	31
I. Caractérisation de l'habitat du Hocco.....	31
II. Limites et perspectives.....	34
CONCLUSION	36
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	37
ANNEXES	40
ANNEXE 1.....	40
ANNEXE 2.....	40
ANNEXE 3.....	44
ANNEXE 4.....	44

INTRODUCTION

La relation entre les espèces et leurs habitats est un des thèmes centraux de l'écologie des populations animales (Morrison et al. 2006, Cagle 2008). La végétation est la composante principale de l'habitat et joue un rôle majeur dans la survie et la reproduction des animaux. Plusieurs facteurs déterminent l'occupation d'un habitat : la structure de sa végétation, sa configuration (taille, forme, distribution de la végétation dans la zone) et la composition taxonomique de sa flore. Les conditions physiques (altitude, substrat, ...) sont également utilisées pour décrire les habitats et sont souvent en relation avec les formations végétales présentes (Freycon et al. 2003). Chaque espèce animale répond de manière particulière aux conditions environnementales (Morrison et al. 2006). En retour, l'activité des animaux a des conséquences sur la végétation et l'environnement physique. Les cas les plus prégnants sont l'herbivorie, la dispersion des graines et la pollinisation. En Amazonie brésilienne, les travaux de Haugaasen et Peres (2005) montrent l'influence des communautés végétales (comparaison entre la forêt inondée « varzea » et la forêt de terre ferme « terra firme ») sur l'abondance, la richesse spécifique et la structure des communautés animales. L'hétérogénéité de ces grands ensembles forestiers en Amazonie n'est pas facilement appréciable au niveau du plateau des Guyanes où les différences sont moins marquées. De nombreux auteurs soulignent le danger de se contenter d'une classification simplifiée (Tuomisto et Ruokolainen 1997, Fairbanks et Benn 2000, Lamotte 2004) : la majorité des forêts sont en effet considérées, par manque de connaissances, comme de type « terre ferme » en Guyane, alors qu'une forte hétérogénéité de ces forêts, aussi bien au niveau de leur structure que de leur composition, a été prouvée et s'exprime à différentes échelles (Sabatier et Blanc 2006, Engel et Sabatier 2008, Gond et al. 2009, Gond et al. 2011).

Suite à ce constat, le programme « Habitat », piloté par l'O.N.F et l'O.N.C.F.S, a permis de définir une typologie des grands ensembles forestiers et paysagers de Guyane, chacun d'eux étant caractérisé par une mosaïque particulière d'unités géomorphologiques. Cette classification a été adoptée suite à différents travaux (Paget 1999, Sabatier et Blanc 2006) montrant l'influence des paramètres géomorphologiques (liés principalement à l'érosion chimique du substrat) sur la variabilité spatiale de la composition et de la structure des peuplements d'arbres. Cette répartition spatiale paraît très influencée par la topographie et la qualité du drainage des sols (Paget 1999, Ferry et Morneau 2010). Dans la continuité de l'exemple brésilien, le programme « Habitat » a cherché à évaluer l'influence de ces grands ensembles paysagers sur les cortèges faunistiques. Les premiers résultats ont montré que la variabilité des communautés animales répondait à la variabilité des paysages. La géomorphologie apparaît comme un facteur prédictif pertinent pour rendre compte des patrons de variation spatiale des communautés animales (Richard-Hansen et al. 2010).

La distribution inégale d'une espèce ou de populations peut être liée aux gradients environnementaux, à l'hétérogénéité des écosystèmes à des échelles larges ou fines,

à des processus stochastiques, à la compétition et la dynamique proies-prédateurs (Cagle 2008). L'habitat sera considéré ici selon la définition de Kraussman (1999) comme les ressources et conditions présentes d'une zone occupée par un organisme pour sa survie et sa reproduction. Cela comprend l'ensemble des ressources nécessaires à l'organisme : nourriture, eau et les facteurs propres à l'espèce. L'utilisation de l'habitat est la manière dont un animal utilise ces ressources. On parlera alors de : recherche alimentaire, refuge, nidification, fuite, ... Le processus de sélection de l'habitat par une espèce animale s'effectue à différentes échelles et donc dépend de celles-ci : (i) la sélection de l'aire géographique et physique de l'espèce au niveau biogéographique, (ii) la sélection dans l'aire de répartition du domaine vital du groupe ou de l'individu, (iii) la sélection dans le domaine vital des différentes composantes de l'habitat utilisées (micro-habitat) : par exemple les zones de nourrissage ou de dortoir, (iv) le dernier niveau de sélection se réfère à la façon dont les différents éléments (par exemple, différents types de nourriture) sont sélectionnés dans les composantes de l'habitat. Les critères de sélection sont différents à chaque niveau. Ainsi, chacun de ces niveaux devrait être abordé dans les études faunistiques pour déterminer l'habitat des espèces dans leur globalité (Manly et al. 2004, Morrison et al. 2006). Il est probable que la sélection au niveau de l'aire de répartition soit déterminée génétiquement du fait (i) d'adaptations aux facteurs biotiques et abiotiques au cours de l'histoire évolutive des espèces et (ii) dans certains cas de la rencontre fortuite des espèces avec des conditions environnementales favorables. La sélection au niveau local, quant à elle, serait influencée par l'apprentissage et l'expérience et donc liée directement à l'individu. (Morrison et al. 2006).

La connaissance de l'habitat des espèces est un paramètre indispensable à sa gestion. Le programme « Hocco », dans le cadre duquel j'ai réalisé mon stage, est piloté par le Centre National des Etudes et Recherche Appliquée (C.N.E.R.A) « avifaune migratrice », la Direction des Etudes et de la Recherche (D.E.R) et la Délégation Inter-Régionale Outre-mer (D.I.R.O.M) de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (O.N.C.F.S). Ce programme a pour but d'accroître les connaissances biologiques de cette espèce, notamment de mieux déterminer les caractéristiques de son habitat, pour adapter au mieux la gestion et la préservation des populations : (i) en adaptant la réglementation de la chasse pour cette espèce (quotas, périodes de chasse...), (ii) en proposant des mesures d'aménagement du territoire pertinentes, (iii) en identifiant les zones de conservation prioritaires. La chasse est peu réglementée en Guyane en comparaison de la législation française générale sur la chasse s'appliquant dans les autres départements français (Richard-Hansen et al. 2003). Dans le cadre des Orientations Régionales de Gestion de la Faune sauvage et d'amélioration de la qualité de ses Habitats (O.R.G.F.H) signées en 2004, la réglementation a récemment évolué pour quelques espèces vulnérables et chassées. Un premier arrêté préfectoral a interdit la commercialisation du Hocco alector en 2007 et un second arrêté a fixé des quotas pour une liste d'espèces chassées parmi lesquelles figure le Hocco alector avec 2 individus autorisés par sortie et par chasseur.

A l'échelle régionale, les études préalables de l'O.N.C.F.S ont mis en évidence que les abondances de Hocco alector sont faibles dans les zones impactées par la chasse (Richard-Hansen et Niel 2002). Mais l'absence ou la faible densité de cette espèce sensible ne peut être attribuée qu'au seul effet de la pression de chasse tant que la

qualité de son habitat n'est pas connue. En effet, il existe une forte variation de son abondance entre sites alors qu'ils sont indemnes de tout impact humain (Richard-Hansen et al. 2005). Il est actuellement difficile d'expliquer cette hétérogénéité. Ne faisant pas partie des espèces les plus menacées, le *Hocco alector* a été peu étudié par rapport à d'autres *Cracidae*. Par conséquent, il manque un certain nombre de données biologiques de base (Strahl et Silva 1997, Niel et al. 2007). En Guyane, quelques études ont été réalisées sur son régime alimentaire (Erard et al. 1991, Erard et Théry 1994), l'estimation de son abondance (Richard-hansen et al. 2006, Niel et al. 2007) et, plus récemment son activité quotidienne, son domaine vital et sa densité (Rocheteau 2010, de Coster 2011). Les connaissances sont limitées sur les caractéristiques et l'utilisation de son habitat, mis à part son caractère forestier. Dans d'autres pays, le *Hocco alector* est rencontré dans différentes formations forestières et peut occuper des milieux plus ouverts ou parfois dégradés (Defler et Defler 1997, Borges 1999).

Dans cette étude, nous essayerons de déterminer quelles sont les caractéristiques environnementales les plus favorables au *Hocco alector*. Le travail d'analyse se fera à différentes échelles pour prendre en compte les caractéristiques biologiques de l'espèce. Ces caractéristiques environnementales sont-elles les mêmes selon les échelles : « micro-habitat », paysages forestiers et territoire de la Guyane? Quelles sont les similitudes dans la préférence de l'habitat entre l'échelle locale et les échelles supérieures ? La caractérisation des préférences d'habitat de l'espèce peut ensuite être utilisée dans une approche prédictive de la distribution et de l'abondance de cette espèce à l'échelle du territoire. Ceci est un enjeu important sur le territoire guyanais pour la gestion et la conservation de cette ressource naturelle. Cet aspect prédictif fait donc partie aussi des objectifs de ce travail. Ainsi, nous utiliserons la typologie des paysages forestiers guyanais de l'O.N.F.

MATERIELS ET METHODES

I. Zones d'étude

1. La Guyane

La zone d'étude s'étend sur tout le territoire guyanais d'une surface de 84 000 km². La Guyane se situe sur le continent sud-américain dans sa partie nord-est. Elle est recouverte majoritairement (90-96 %) par une forêt tropicale humide. Les conditions environnementales sont hétérogènes. Au niveau climatique, en dehors des températures stables (en moyenne entre 20.3 et 33.5°C), il existe un gradient est-ouest de pluviosité avec des hauteurs de pluie variant de 2000 mm à 4000 mm par an, pour une moyenne annuelle d'environ 3000 mm. Le sous-sol comprend d'une part des granitoïdes métamorphisés ou non et d'autre part un ensemble volcanique et sédimentaire métamorphisé. La géomorphologie est marquée synthétiquement par un profil en demi-orange dans un réseau dense hydrologique. Elle est principalement liée à l'érosion chimique du substrat (Paget 1999, Sabatier et Blanc 2006, Gond et al. 2009). Différents travaux ont permis de définir plus précisément la nature et la variabilité de ces profils. Les unités géomorphologiques (ensemble homogène d'unités de modelés) forment alors différentes mosaïques donnant à l'échelle de la Guyane des grands ensembles paysagers. La géomorphologie et ces paysages semblent être les plus à même d'expliquer la composition et la structuration des forêts de terre ferme (Paget 1999, Sabatier et Blanc 2006, Richard-Hansen et al. 2010). Au niveau local, la variabilité des sols, et notamment le type de fonctionnement hydrique, influence les cortèges floristiques et leurs structures (Sabatier et al. 1997) au niveau de la biomasse, du turn-over et de la croissance entre les forêts de sommet et de bas-fond (Ferry et Morneau 2010). Il a également été mis en évidence une structuration biogéographique du couvert forestier avec une variation nord-sud : au nord des faciès à *Caesalpinaceae*, *Chrysobalanaceae* et *Lecythidaceae* à diversité plus forte et au sud des faciès à *Burceraceae*, *Mimosaceae* et *Moraceae* à diversité plus faible (Engel et Sabatier 2008).

2. Réserve Naturelle Nationale des Nouragues - Pararé

Située dans le bassin de l'Approuague, la Réserve Naturelle Nationale des Nouragues, d'une surface de 100 000 ha, a été créée en 1995. La topographie de la réserve est essentiellement collinaire, typique du plateau des Guyanes. La végétation est caractéristique de la grande forêt primaire de basse altitude. Différentes formations végétales se distinguent dont la forêt haute et bien structurée des terrains argileux présente sur la majorité du territoire. Sont présentes également, des portions de forêts marécageuses dans les bas-fonds hydromorphes ainsi que des forêts lianescentes. Dans la réserve, les stations de recherche (Pararé et Inselberg) du Centre National de Recherche Scientifique (C.N.R.S) permettent de réaliser des études scientifiques en forêt tropicale humide

suffisamment éloignées de l'influence des activités humaines. Le site de Pararé est un site particulier dans notre étude. Il est intégré à l'analyse d'ensemble inter-sites, puis analysé en détail car il présente un sous-échantillonnage beaucoup plus important permettant une analyse plus fine.

II. Le Hocco alector (*Crax alector*)

1. Statut et menaces

Le Hocco alector est un oiseau de la famille des *Cracidae*, endémique de la zone néotropicale. La plupart des *Cracidae* sont considérés comme des espèces menacées ou en voie d'extinction dans la liste rouge IUCN (International Union for Conservation of Nature). Près de 21 espèces des 50 répertoriées aujourd'hui ont un état de conservation préoccupant dont trois particulièrement : *Pipile pipile* et *Crax alberti* sont en danger critique d'extinction et *Muti Muti* est éteint à l'état sauvage et est conservé en captivité (IUCN 2012). En 2000, le groupe des spécialistes des *Cracidae* estimait que 34 espèces (pour un total de 50 espèces) devait faire l'objet d'une attention particulière en terme de conservation (Brooks et Strahl 2000). Au Brésil, au Venezuela et dans la plupart des pays d'Amérique latine, les menaces majeures pour ces espèces sont la chasse excessive, la surexploitation des ressources naturelles et la déforestation causée par le développement de l'urbanisation et de l'agriculture (Silva et Strahl 1991, Scheres et Geerlings 1997, Strahl et Silva 1997, Teixeira et Nacinovic 1997, Peres 2000, Devenish et al. 2009). Les *Cracidae* sont les premiers oiseaux à disparaître sur les fronts de colonisation humaine (Silva et Strahl 1991). Une des explications est leur faible taux de reproduction. Ainsi ils sont considérés par de nombreux auteurs comme de bons bio-indicateurs de la qualité (ou du niveau de perturbations) des forêts primaires (Strahl et Silva 1997, Begazo et Bodmer 1998, Brooks et Strahl 2000, Brooks 2006). En effet, la plupart des *Cracidae* sont associés et dépendent en partie des forêts primaires intactes (Brooks 2006, de Thoisy et al. 2010).

Quatre espèces de *Cracidae* vivent en Guyane (GEPOG 2012): la Pénélope marail (*Penelope marail*), la Pénélope à gorge bleue (*Pipile cumanensis*), l'Ortalide motmot (*Ortalis motmot*) et le Hocco alector (*Crax alector*). Ce dernier n'est pas globalement considéré comme menacé. Il est commun en Colombie, dans certaines régions de l'est des Andes. Au Surinam, les données sont trop anciennes pour évaluer son statut. En Guyane française selon Birdlife, en raison des perturbations humaines comme la chasse (Niel et al. 2007, de Thoisy et al. 2010, Richard-Hansen et al. 2010), il existe des risques d'extinction (Devenish et al. 2009) si des mesures de protection ne sont pas prises. S'appuyant sur les données de naturalistes, del Hoyo (1994) considère que le Hocco alector a presque disparu des forêts proches du littoral, de celles bordant les principales voies navigables, autour des villages de l'intérieur où la pression de chasse est forte en Guyane. Cependant le bon état de conservation actuel des zones forestières inaccessibles de l'intérieur permet de limiter les menaces sur cette espèce (Held 1997a, Strahl et Silva 1997, Devenish et al. 2009, de Thoisy et al. 2010)

2. Quelques traits biologiques du *Hocco alector*

Ce grand oiseau terrestre a un poids moyen d'environ 3 kg. Le mâle semble un peu plus grand et lourd que la femelle avec respectivement un poids moyen de 3.4 kg et 2.8 kg (Hilty 2003). Le *Hocco alector* est une espèce diurne et sédentaire. Il vit seul, en couple ou en groupe familial de 3 à 5 individus. (Held 1997a, Hilty 2003). Il se nourrit majoritairement au sol mais se perche dans les arbres pour passer la nuit. Il se reproduit à priori entre décembre et avril. En Guyane, les quelques données disponibles font état de poussins observés en mars, juillet et septembre. Cependant, de Coster (2011) nuance ces données et pense que la saison de reproduction pour la Guyane (phases de parade, accouplement, construction de nid, ponte, incubation et élevage des poussins) débiterait largement en saison sèche. Il conclut que la saisonnalité de reproduction du *Hocco alector* serait faiblement marquée au cours de l'année. La femelle pond 2 œufs qu'elle couve dans un nid sommaire de brindilles à quelques mètres (3-5 m) de hauteur, complété probablement de feuilles, d'écorces et d'autres éléments végétaux (del Hoyo 1994, Held 1997a).

3. Etat de l'art sur l'habitat de *Hocco alector*

L'espèce a une large aire de répartition (Figure 1 ci-dessous). Elle est délimitée au nord par le fleuve Orénoque et au sud par le fleuve Amazone, à l'ouest par la cordillère des Andes et l'océan Atlantique à l'est.

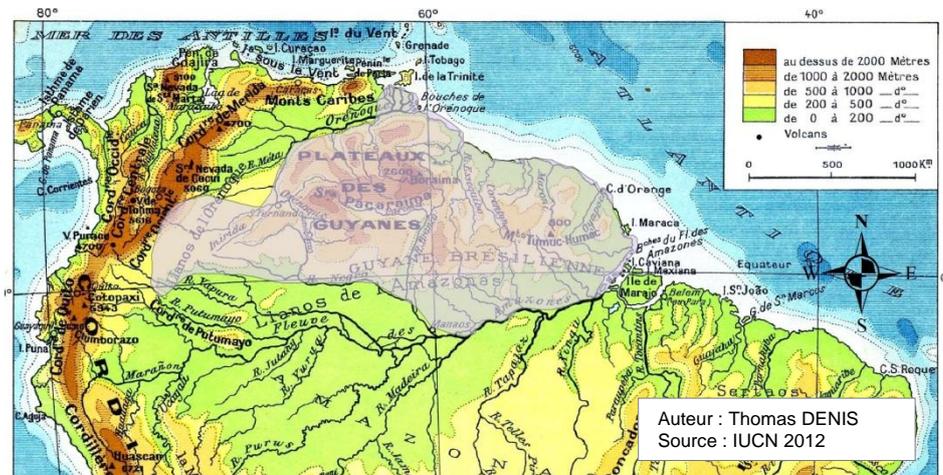


Figure 1 : Carte de répartition de *Hocco alector* en Amérique du sud d'après le site de l'IUCN (2012)

Les deux groupes de *Hocco alector* suivis par de Coster (2011) et Rocheteau (2010) sur la Réserve Naturelle Nationale des Nouragues ont permis d'estimer la superficie de leurs domaines vitaux à 83 ha et 133 ha (méthode des kernel à 95%) sur une année complète. Le taux de recouvrement est important avec respectivement 74 % et 47% du domaine total des deux groupes. A partir de ces données, la densité locale des Nouragues est estimée à 2.56 ind.km⁻², mais ne prend pas en compte le recouvrement de l'ensemble des groupes voisins, ni les jeunes et sub-adultes. Deffler et Deffler (1997) citent des estimations de 1 couple pour 32/63 ha, soit 3.2 à 6.2 à ind.km⁻² pour une estimation basse). Les densités optimales seraient de 8 ind.km⁻² dans le sud de la Guyane (del Hoyo 1994)

D'après le Handbook Birds of World (del Hoyo 1994), l'habitat de *Hocco alector* est constitué de forêt humide de terre ferme (terra firme), de forêt galerie (gallery forest), des zones de fourrés le long des rivières et des abords des forêts lianescentes (tangled forest) dans les plaines et les contreforts, localement jusqu'à 1700 m. L'espèce s'aventure souvent dans des zones de clairières ou de sol nu, par exemple le long des routes ou dans les plantations anciennes. En Guyane française, il se trouve dans la forêt primaire, principalement dans le sol bien drainé des collines de l'intérieur du département. Au Surinam, le *Hocco alector* occupe les forêts de plaine (lowland) et les forêts basses de savanes-roches (montane savannah forest) jusqu'à 800m (Held 1997a). En Amazonie brésilienne (Borges 1999), le *Hocco alector* utilise parfois des formations secondaires (dominées par *Vismia sp*) incluses dans une matrice forestière primaire. Au Venezuela, contrairement aux autres *Cracidae*, il préfère davantage les forêts continues (Alvarez-Cordero 1997). Dans le sud de la Colombie (Defler et Defler 1997), le *Hocco alector* se rencontre dans plusieurs communautés végétales des « colinas » (colline avec forêt haute très diversifiée sur argile rouge et jaune), de la « terraza » (zone de dépôts sédimentaires d'argile bleue laissés par les méandres anciens du fleuve) et de l'igapó (partie de la forêt qui reste marécageuse après le retrait des eaux de crue dans les zones basses de la plaine d'inondation, la varzea). Un constat flagrant au vu de la bibliographie disponible est le manque de quantification de l'occupation par le *Hocco alector* dans les différentes formations végétales disponibles.

Son régime alimentaire est peu connu et la littérature à ce sujet parfois contradictoire. Il est composé de 50 % (Jimenez et al. 2001) à 90 % (Erard et Théry 1994) de fruits. Le reste est composé de feuilles, fleurs et invertébrés. Son gésier musculueux broie les graines ingérées. Ainsi peu de graines restent intactes après digestion. Son rôle dans la dispersion des graines paraît donc minime, mis à part peut-être pour les plus petites. Ce frugivore « prédateur » semble consommer des fruits charnus (Erard et Théry 1994, Defler et Defler 1997, Held 1997b) et des fruits verts ou bruns, surtout des cabosses et des capsules (Erard et Théry 1994). Durant la saison sèche, la production de fruits est minimale (Sabatier 1985), les oiseaux doivent alors compléter leur régime par des proies animales, voire des fleurs (Erard et al. 1991). Selon, une enquête auprès d'amérindiens du Venezuela (Bertsch 2012), les *Hocco alector* seraient de grands consommateurs d'invertébrés. La découverte d'un tractus digestif rempli de feuilles nous a été également mentionnée. Ces quelques informations nous amènent à penser qu'un important travail d'étude sur son régime alimentaire reste à faire.

III. Plan d'expérimentation

Une partie des données et des analyses s'effectue à l'échelle de tout le territoire de la Guyane, avec des sites d'étude répartis sur tout le département. Nous disposons de 28 sites utilisés dans l'analyse avec des variables descriptives assez globales. Un sous-échantillonnage de 15 sites (appelés ci-après sites « Habitat ») a été décrit plus précisément dans le cadre du programme « Habitat ». Une autre partie de l'étude est réalisée à une échelle géographique plus fine : site de Pararé situé dans la Réserve Naturelle Nationale des Nouragues.

1. A l'échelle de la Guyane

28 sites d'étude répartis sur toute la Guyane ont été échantillonnés depuis plus de 10 ans lors de divers programmes d'étude (Figure 2). Les sites ont été choisis selon les possibilités d'accès et la représentativité des grands ensembles topographiques guyanais : zones de dépression, de plateau ou de montagne. Parmi ces sites, 7 sont soumis à une pression de chasse, et 21 autres en sont exempts. Sur l'ensemble de ces sites, un dispositif identique a été mis en place, constitué dans la plupart des cas, de 4 layons (sauf 3 pour Pararé, Galibi, Manaré et Piton Baron), rayonnants et plus ou moins perpendiculaires selon les contraintes de terrain. Ils traversent différents types de milieux présents.

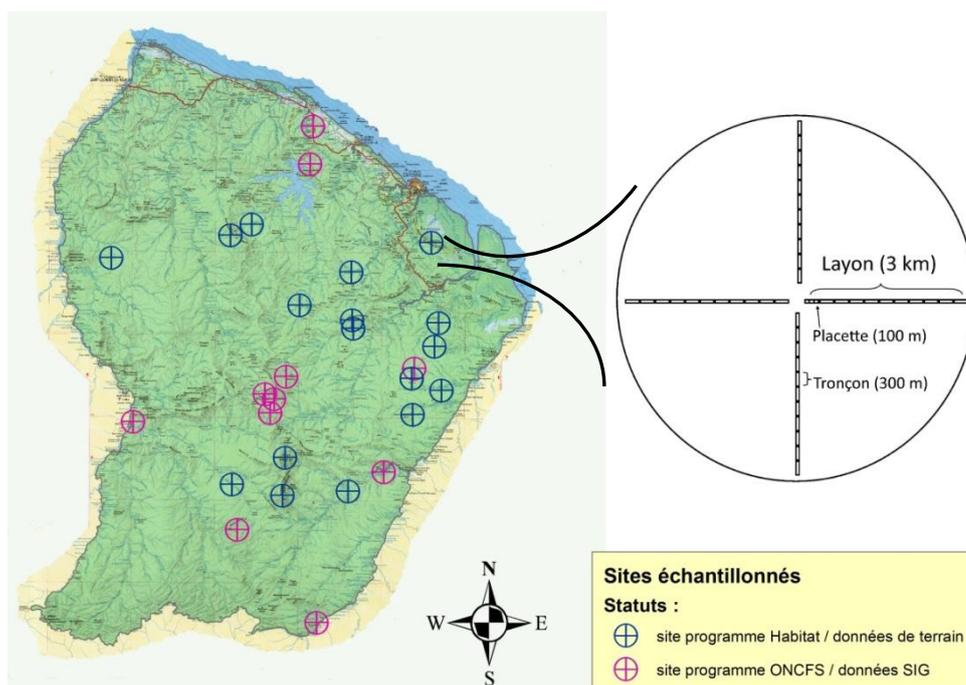


Figure 2 Plan expérimental pour les sites « Habitat ». Remarque : les sites programme O.N.C.F.S. (en rose) n'ont pas les données de terrain récoltées dans le cadre du programme « Habitat ».

Sur l'ensemble de ces sites, les données de présence et les abondances animales sont relevées par l'O.N.C.F.S selon la méthode des transects linéaires avec Distance sampling (Buckland et al. 1993). Les layons, préalablement nettoyés pour limiter les bruits et la perte d'attention de l'observateur, sont balisés tous les 100 m pour noter la position de l'espèce identifiée et aider à ajuster la vitesse de déplacement de l'observateur. Cette vitesse doit être inférieure ou égale à $1\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$. Des arrêts ponctuels sont réalisés en cas de bruits ou de soupçons de contact. Chaque layon est parcouru toujours à la même heure, entre 7 h et 11 h pour le matin, et 15 h et 18 h le soir. Les transects sont parcourus jusqu'à cumuler environ 170 km (soit 8 à 10 jours). Une distance cumulée d'au moins 120 km dans une saison déterminée doit être atteinte pour avoir une représentation correcte des densités des espèces par site, notamment pour les espèces les moins courantes (Richard-Hansen, *comm. pers.*). En cas de grosses pluies, les comptages sont interrompus jusqu'à l'accalmie. Pour éviter tout effet sur la détection des espèces animales lié à des fluctuations saisonnières et d'expérience de l'observateur par exemple, les suivis ont été réalisés durant la saison sèche (août à décembre) et les observateurs changeaient quotidiennement sur les layons.

Un indice kilométrique d'abondance global par site peut ensuite être calculé (Tableau 1).

Tableau 1 : Variable réponse (IKA10) à l'échelle des sites

<i>Indice</i>	<i>Distribution observée</i>	<i>Distribution attendue</i>	<i>Formule</i>
IKA₁₀	Nombre de Hoccos	Abondance : nbre de Hoccos par 10 km parcourus	$\frac{NbH \times Tm}{D/10}$

où *NbH*, nombre de groupes de Hoccos observés ; *Tm* : taille moyenne des groupes par site à partir des groupes observés dont le nombre d'individus est considéré comme exact ; *D*, distance totale parcourue

La densité peut ensuite être extrapolée à partir de cet indice en prenant en compte une « largeur effective de comptage » (« Effective Strip Width », ou ESW) estimée via la probabilité d'observation des animaux en fonction des distances d'observation. Cette largeur de comptage a été estimée à 20.9 m (Richard-Hansen, *comm.pers.*, logiciel DISTANCE).

2. Site de Pararé

Nous utiliserons les données de deux études différentes menées durant plusieurs années sur le site de Pararé.

La présence des Hoccos alector a été relevée de la même manière que sur l'ensemble des autres sites par transects linéaires sur un réseau de 3 layons. Cependant nous disposons pour 2 de ces 3 layons de répétitions durant 5 années consécutives et deux fois par an (saison sèche et saison des pluies) décrits avec les mêmes variables environnementales de terrain (site « Habitat ») ce qui nous permet de disposer d'un jeu de données plus important à l'échelle d'un seul site.

De plus, dans le cadre d'un autre programme d'étude sur le Tapir (Tobler et al. soumis), un suivi de la zone avait été réalisé par la méthode de « camera trapping » durant 4 années (de 2006 à 2009). L'ensemble de ces dispositifs annuels représente 120 stations de captures photographiques. Le principe du « camera trapping » est de placer sur chaque station des appareils photographiques face à face par groupe de 2. Quand un animal passe à proximité, un système de détection de la chaleur en mouvement déclenche la prise de vue. Les appareils photographiques sont déchargés de leurs photos tous les mois. Les animaux photographiés sont ensuite identifiés et rentrés dans la base de données Camera Base (<http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>). Le système d'appareils photographiques couvre l'ensemble des types de milieu (bas-fonds, criques et forêt de terre ferme) sur la zone. Les appareils ont été placés plus ou moins régulièrement à une distance moyenne de 400 à 800 m. Les premières années, le modèle Camtrakker Digital a été utilisé, tandis qu'à partir de 2009 deux types d'appareils (Camtrakker Digital et Reconyx RC55) ont été répartis sur la zone d'étude. 127 « captures » de Hoccos alector ont ainsi été réalisées durant ces 4 années.

IV. Variables descriptives environnementales

1. Tous les sites

Pour l'ensemble des 28 sites, des variables descriptives globales sont extraites des Systèmes d'Informations Géographiques de l'O.N.F (logiciel ArcView©) pour caractériser globalement les conditions environnementales. Ces données ont été obtenues à partir d'informations géoréférencées dans un rayon de 4 km à partir du centre du site. Un indice variant de 0 à 1 a été construit pour la variable catégorielle I_{pente} selon le principe du Tableau 2 ci-après:

Tableau 2 : indice de pente

<i>Indice</i>	<i>Distribution observée</i>	<i>Distribution attendue</i>	<i>Formule</i>
I_{pente}	Fréquence par classe	Relation linéaire	$\frac{1/2 \text{fq classe}_{p10-30} + \text{fq classe}_{p+30}}{\sum_i \text{fq classe}_i}$

où i , le type de classe ; fq classe_i , la fréquence de la classe i ; classe_{p+30} = proportion de la surface du site où les pentes sont supérieures à 30°, classe_{p10-30} = pentes comprises entre 10 et 30°, classe_{p-10} = pentes inférieures à 10. Si $\text{classe}_{p-10} = 100\%$, alors $I_{\text{pente}} = 0$, si $\text{fq classe}_{p+30} = 100\%$, alors $I_{\text{pente}} = 1$, si $\text{fq classe}_{p-10} = \text{classe}_{p10-30} = \text{fq classe}_{p+30}$ ou $\text{fq classe}_{p-10} = \text{fq classe}_{p+30} = 50\%$, alors $I_{\text{pente}} = 0.5$

Nous avons donc utilisé, pour l'analyse de tous les sites, les variables du Tableau 3.

Tableau 3 : liste des variables SIG à l'échelle site

long	Coordonnées géographiques est-ouest (système GPS international WGS84, fuseau 22) en m
lat	Coordonnées géographiques nord-sud (système GPS international WGS84, fuseau 22) en m
pr _{hydro}	Proportion de zones hydromorphes sur un rayon de 4 km autour du centre du site
inv _{inselb}	inverse de la distance en km à l'inselberg le plus proche
inv _{savroch}	inverse de la distance en km à la savane-roche la plus proche
p _{moy}	pente moyenne du site : moyenne des pentes moyennes de chaque unité de modelés des unités géomorphologiques
I_{pente}	indice de pente moyenne SIG de 0 à 1
MFT	surface en ha des regroupements des différentes unités morphologiques dans un rayon de 4km autour des sites : Marais, flats et terrasses (MFT) : 11 – Terrasses alluviales et flats, 12 – Formes multiconvexes hydromorphes, 14 – Zones hydromorphes ou marais ; Collines et bas plateaux (CBP) : 1 – formes multiconvexes basses circulaires à elliptiques, 6 – Formes simples basses surbaissées, 3-formes multiconvexes de faible amplitude inférieur à 15m, 9 – formes simples – tronconiques – demi-oranges, 13 – Formes multiconvexes basses en lanière ; Hauts plateaux (HP) : 4-formes ovoïdes à elliptiques hautes, 5- formes simples hautes et inselbergs, 15 – formes multiconvexes hautes en lanière ; Hauts massifs et échines avec piémont (HM) : 7 – Hauts massifs aux formes multiconvexes, 8 – Hauts massifs – barre sur roche dure
CBP	
HP	
HM	
vg18, vg19 vg20, vg21 vg22	

2. Sites « Habitat »

Pour 15 sites parmi les 28 présentés dans le paragraphe précédent, les données de terrain ont été collectées dans le cadre du programme « Habitat » mené avec l'O.N.F, le P.A.G et l'O.N.C.F.S depuis plusieurs années. Sur les mêmes layons, trois catégories de données environnementales détaillées ont été récoltées par

l'O.N.F, à l'échelle des placettes (100 x 20 m) : les variables mésologiques (pente moyenne, altitude, ...), les variables de structure forestière (densité de sous-bois, hauteur de canopée, ...) et les variables de composition floristique, c'est-à-dire l'abondance des différentes familles botaniques. Etant donné le très grand nombre de variables initialement récoltées sur le terrain, un premier tri a été opéré par l'O.N.F, et les variables apportant peu d'informations ont été supprimées (Richard-Hansen et al. 2010). Certaines variables ont servi à calculer les valeurs des variables aux échelles supérieures.

1. Au niveau des placettes

La placette est l'échelle à laquelle les données de terrain ont été récoltées. Plusieurs transformations ont été réalisées à partir des données brutes de terrain (Tableau 4).

Tableau 4 : listes des variables « Habitat » calculées ou tirées des mesures de terrain à l'échelle placette

Variables mésologiques	
Xutm	Coordonnées géographiques est-ouest (système GPS international WGS84, fuseau 22) en m
Yutm	Coordonnées géographiques nord-sud (système GPS international WGS84, fuseau 22) en m
p _{max}	Pente maximale en degrés, mesurée au cliplomètre en plusieurs points de chaque placette
p _{moy}	Moyenne des pentes des différents segments mesurés de la section
alt _{moy}	Altitude moyenne en mètres, d'après carte topographique et relevés topographiques de terrain
deniv	Dénivelé : différence entre altitude moyenne de la section et altitude minimale du layon
I _{topo}	$\sum_{i=1}^k ((Ls_i \times Cot_i) / Lp)$ Ls, longueur du segment de placette ; Cot, codage ordinal de 1 à 8 selon un transect logique du bas-fond vers les sommets (ANNEXE 1) ; Lp, longueur totale de la placette ; k, le nombre de segments de la placette
I _{drain}	$\sum_{i=1}^k ((Ls_i \times Cod_i) / Lp)$ Ls, longueur du segment de placette ; Cod, codage ordinal de 1 à 8 selon le drainage du plus faible au plus fort (ANNEXE 1) ; Lp, longueur totale de la placette ; k, le nombre de segments de la placette
Bloc	Blocs de cuirasse, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant
Rap	<i>Rapateaceae</i> , indicateur de milieux humides, 0=absentes; 1=présentes; 2=abondantes; 3=très abondantes
brom	<i>Bromeliaceae</i> , indicateur de milieux humides, 0=absentes; 1=présentes; 2=abondantes; 3=très abondantes
carex	<i>Carex</i> , indicateur de milieux humides et de sols fins, 0=absent; 1=présent; 2=abondant; 3=très abondant
pinot	Indicateurs de milieux humides 0=absents; 1=présents; 2=abondants; 3=très abondants
dia _{sec}	Proportion des arbres possédant des diaspores pulpeuses ou charnues (D'après Roosmalen (1985))
dia _{pul}	Proportion des arbres possédant des diaspores sèches (D'après Roosmalen (1985))
dia _{tail}	Taille moyenne des diaspores par placette (D'après Roosmalen (1985))
Variables de structure forestière	
N	densité globale (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
G	surface terrière globale (m ² .ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
N _{pb}	classe de diamètre [20-30], densité (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
G _{pb}	classe de diamètre [20-30], surface terrière (m ² .ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
N _{gb}	classe de diamètre [55-75], densité (tiges.ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
G _{gb}	classe de diamètre [55-75], surface terrière (m ² .ha ⁻¹), ne concerne que le type "arbre"
N _{ptpalm}	densité loguée (tiges.ha ⁻¹), tous les palmiers sans stipe formé, sauf les pinots
N _{ttpalm}	densité loguée (tiges.ha ⁻¹), tous les palmiers
Ssb	Densité du sous-bois : 0=absent; 1=clair; 2=dense; 3=très dense
canopee	Ouverture de la canopée : 0=continue; 1=disjointe; 2=mitée; 3=ouverte
Lian	Densité de lianes : 0=absentes; 1=présentes; 2=abondantes; 3=très abondantes
hcan	hauteur moyenne de canopée (hors émergents), mesurée au télémètre
Surftotchab	surface totale des chablis attenants à la section (m ²)
palm	palmiers : 0=absents; 1=présents; 2=abondants; 3=très abondants
nbchab	nombre de chablis sur la section
Variables de la composition floristique	
<i>Meliaceae</i> , ...	Densité de l'ensemble des familles observées (tiges.ha ⁻¹)

2. Au niveau des tronçons (regroupement de 3 placettes) et des layons

Nous avons regroupé les placettes par 3 (soit 20 m x 300 m) pour adapter notre échelle d'analyse à la sélection de l'espèce dans son domaine vital. Cette sélection dépend de la biologie de l'animal (Manly et al. 2004, Morrison et al. 2006). Nous savons que le Hocco alector a un domaine vital de l'ordre de 50 à 150 ha (Defler et Defler 1997, de Coster 2011). Si nous faisons l'hypothèse qu'il exploite préférentiellement certaines zones de son domaine vital, cette sélection devrait s'exprimer dans des ordres de grandeurs de plusieurs centaines de mètres de diamètre. Cette appréciation est assez intuitive.

Les moyennes de variables des placettes ont été utilisées pour calculer : p_{max} , p_{moy} , alt_{moy} , $deniv$, dia_{sec} , dia_{pul} , dia_{tail} , N , G , N_{pb} , G_{pb} , N_{gb} , G_{gb} , N_{ptpalm} , N_{tppalm} , $hcan$, $surftotchab$, $nbchab$, et les densités des différentes familles botaniques. Comme dans le paragraphe précédent, un indice variant de 0 à 1 a été construit pour les variables catégorielles à 4 classes: bloc, rap, brom, carex, pinot, ssb, canopee, lian, palm (Tableau 5).

Tableau 5 : indice des variables catégorielles dans le cas de 4 classes

Indice	Distribution observée	Distribution attendue	Formule
$I_{variable}$	Fréquence par classe	Relation linéaire	$\frac{1/3 fq\ classe_1 + 2/3 fq\ classe_2 + fq\ classe_3}{\sum_i fq\ classe_i}$

où $i=0,1,2,3$ est le type de classe ; $fq\ classe_i$, la fréquence de la classe;

Pour construire les indices de topographie et de drainage, nous avons appliqué le même principe que précédemment (Tableau 6).

Tableau 6 : indices de topographie et de drainage

Indice	Distribution observée	Distribution attendue	Formule
I_{topo}	Fréquence par classe	Relation linéaire	$\frac{1/2 fq\ classe_V + fq\ classe_{PC}}{\sum_i fq\ classe_i}$
I_{drain}	Fréquence par classe	Relation linéaire	$\frac{1/2 fq\ classe_{MI} + fq\ classe_{MD}}{\sum_i fq\ classe_i}$

où i , le type de classe ; $classe_{MH}$, les placettes de bas de pente : bas-fond, bas-fond mixte, talweg et replat (indice topographique des placettes de 0 à 3.5) ; $classe_V$, les placettes de versant : bas de versant, replat sur versant, versant et haut de versant (indice topographique des placettes de 3.5 à 6.5) ; $classe_{PC}$, les placettes de plateau et de crête (indice topographique des placettes de 6.5 à 8) ; $classe_{MI}$, les placettes de milieux hydromorphes : bas-fond, bas-fond mixte et bas de versant (indice de drainage des placettes de 0 à 2.5) ; $classe_{MI}$, les placettes de milieux plus ou moins drainés : replat, replat sur versant, milieu de versant, versant et plateau (indice de drainage des placettes de 2.5 à 4.5) ; $classe_{MD}$, les placettes de milieux bien drainés : haut de versant, talweg et crête (indice de drainage des placettes de 4.5 à 7)

Ces mêmes calculs ont été effectués en prenant cette fois le layon comme unité d'échantillonnage et donc de regroupement.

3. Au niveau du site

La même démarche que précédemment (échelle tronçon et layon) a été effectuée pour calculer les différentes variables pour les sites « Habitat ». De plus, nous avons intégré des données IKA₁₀ (estimation du nombre d'oiseaux observés sur 10 km de layon (Tableau 1)) des programmes de l'O.N.C.F.S pour l'espèce *Psophia crepitans* (Agami trompette) et l'ensemble des espèces de petits et grands Tinamous (*Tinamus sp.* et *Crypturellus sp.*). Ces espèces d'oiseaux terrestres fréquentes en forêt consomment comme le Hocco alector des fruits ou/et graines à terre. On peut émettre l'hypothèse qu'il existe une compétition interspécifique. Cependant, il y a dans la guildes des animaux terrestres frugivores/granivores d'autres espèces comme dans le groupe des mammifères : les Cervidés (*Mazama sp.*), l'Agouti (*Dasyprocta agouti*), le Paca (*Agouti paca*)...

3. Site de Pararé

Nous avons utilisé les descripteurs « Habitat » disponibles à l'échelle du tronçon dans l'étude « transects linéaires ». Dans l'étude « camera trapping », quelques descripteurs simples (type de milieu, année du suivi, ...) ont été relevés sur l'ensemble des appareils photographiques. Pour un certain nombre d'emplacements des pièges photographiques, une description simplifiée de l'environnement a été effectuée sur une zone correspondant à 50 m de part et d'autre des pièges (ou 100 m avant le piège s'il est situé à l'extrémité d'un layon) le long des layons, et sur une largeur de 10 m. Une partie de ces descriptions a été réalisée par Fabrice Hibert et Cécile Vanpé dans le cadre de programmes connexes de l'O.N.C.F.S. et du C.N.R.S. avec le même protocole que le programme « Habitat ». Les inventaires floristiques n'ont pu être réalisés dans ce dernier cas.

V. Aspects statistiques et modélisation

1. Indépendance selon les échelles

Les sites sont relativement bien répartis sur la Guyane (Figure 2) ce qui évite tout problème d'interdépendance spatiale entre les sites. Cependant, si nous analysons l'ensemble des niveaux de description inférieurs disponibles (layons, tronçons et placettes) de la Guyane, il existe une dépendance de ces niveaux en intra-site due au plan d'expérimentation.

Il n'y a aucune structuration forte à l'échelle inférieure au layon, sauf à une dimension inférieure à celle de placette (Richard-Hansen et al. 2010). Ainsi, entre les niveaux placette et layon, les conditions environnementales sont assez proches. Nous pouvons donc considérer que pour les analyses de Pararé, les placettes et tronçons sont statistiquement indépendants entre eux. De même, les placettes ou tronçons extrêmes d'un même layon ne sont pas forcément plus dépendants que deux placettes de deux layons différents sachant que les deux layons analysés sur le site de Pararé forment un V.

2. Méthodes de sélection des modèles

La totalité des analyses a été réalisée avec le logiciel R 2.15 (R Development Core Team 2012). Nous avons pris le parti de garder la même méthode de sélection des modèles (Figure 3) aux différentes échelles pour permettre une interprétation plus aisée.

1. A l'échelle du site

1. *Tous les sites*

Nous avons essayé de savoir s'il existait une relation entre l'abondance du *Hocco alector* estimée par l'IKA₁₀ (Tableau 1) et d'une part la typologie des paysages réalisée dans le cadre du programme « Habitat » et d'autre part, les données SIG fournies par l'O.N.F. La totalité des sites suivis par l'O.N.C.F.S a pu ainsi être analysée en raison de la nature des données maximisant ainsi l'échantillon.

Avec l'exemple du *Hocco alector*, nous avons voulu tester la typologie des paysages de l'O.N.F. (Guitet *et al*, *in prep*) comme habitat du *Hocco alector*. L'analyse de la répartition spatiale des modelés à l'échelle des paysages a permis de définir 82 unités de reliefs considérées comme autant de régions naturelles (Richard-Hansen *et al*. 2010). Ces unités de reliefs ont été regroupées en 12 types de paysage : plaine côtière avec petits reliefs (AA), plaine côtière et flats (AB), plaine côtière et dépressions (AC) ; collines et plateaux bas à tendances hydromorphes C), pénélaine intérieure (D), plateaux bas et inselbergs, collines et plateaux bas non hydromorphes (I), plateaux hauts découpés avec inselbergs (F), plateaux hauts allongés (G), hauts reliefs « montagne » (H), collines hautes et plateaux découpés (J), collines et plateaux complexes (B). Avec un modèle linéaire simple, nous avons cherché à estimer l'abondance du *Hocco alector* selon l'unité de paysage et en fonction que la zone est chassée ou non.

Pour les données SIG, la démarche (Figure 3) consiste d'abord à ordonner les variables descriptives avec une Analyse des Composantes Principales (ACP) pour trouver des combinaisons linéaires non corrélées des variables de départ qui maximisent la variance. Cela permet d'éviter tous problèmes de multicollinéarité (et donc explication de la variance surévaluée) dans le modèle qui pourraient compliquer l'interprétation des résultats. Puis, les axes dont les valeurs propres sont supérieures à 1 ont été conservés. En dessous de ce seuil, il est possible d'émettre l'hypothèse que ces axes ne portent pas d'informations. En effet, si l'ensemble de l'information était répartie de façon aléatoire entre les axes, il est attendu une valeur de 1. La méthode consistant à retenir les premiers axes, avant le décrochement des valeurs propres, n'a pas été reprise ici car l'étude est exploratoire. De plus, nous ne sommes pas certains que ce soient les premiers axes qui décrivent des caractéristiques d'habitat favorables au *Hocco alector*. Il faut noter cependant que plus nous nous éloignons du premier axe et moins

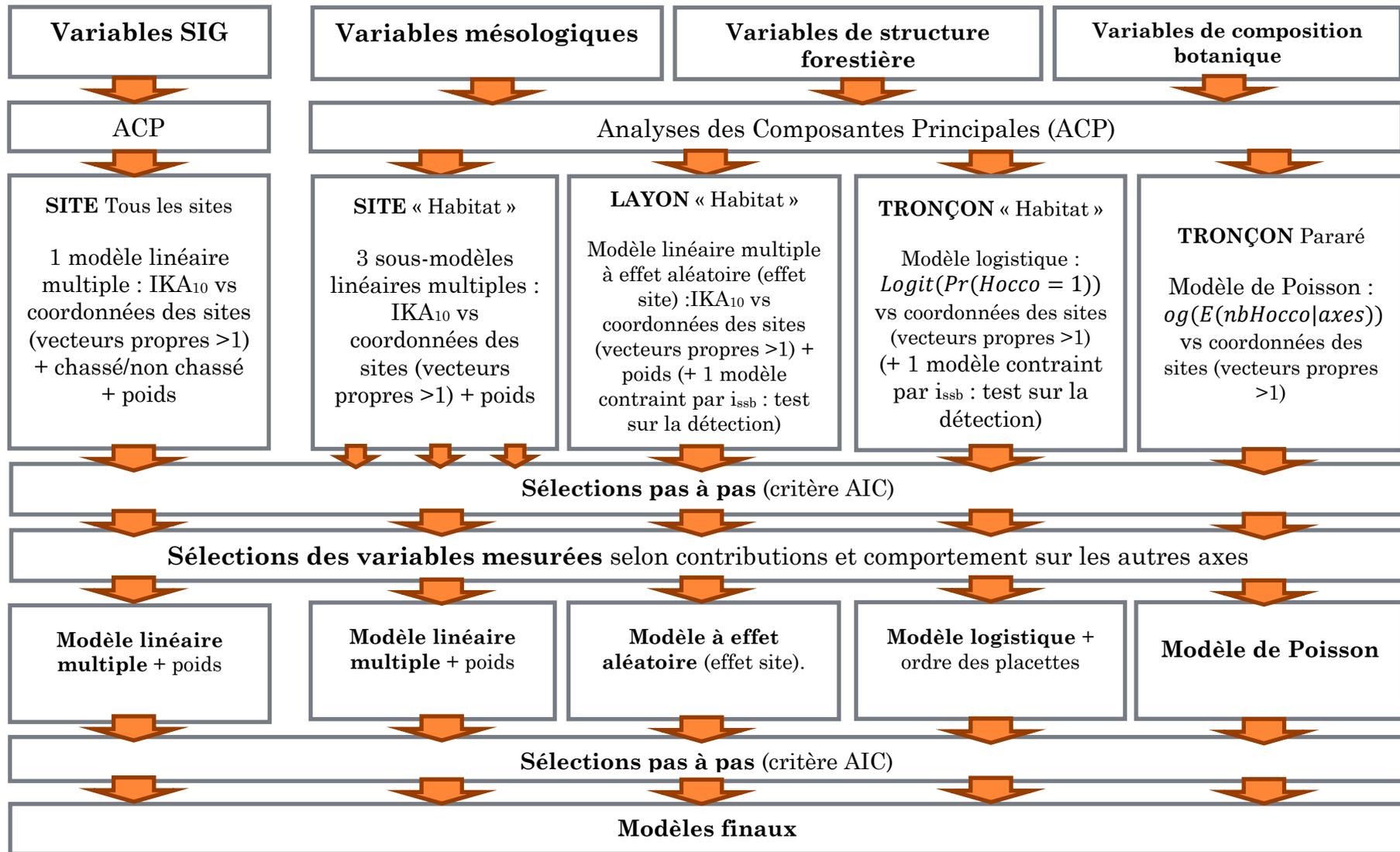


Figure 3 : résumé des procédures de sélection des modèles en fonction des jeux de variables et de l'échelle d'analyse

l'information est nette, car l'information est répartie dans les axes précédents. Pour l'ensemble des sites, une régression multiple est alors établie avec les coordonnées des sites sur les axes sélectionnés et la variable catégorielle Chassé/Non Chassé. En effet, il est établi que l'influence de la chasse est importante sur les populations de *Hocco alector* (Niel et al. 2007, de Thoisy et al. 2010, Richard-Hansen et al. 2010). Nous avons également intégré dans la régression un poids (nombre de groupes ayant servi à calculer la taille moyenne des groupes par site) sur les valeurs IKA₁₀ pour privilégier les observations estimées les plus robustes. Nous avons entrepris ensuite une procédure de sélection pas à pas du modèle grâce à la fonction `stepAIC()` avec la méthode « both » de la bibliothèque « MASS » du logiciel R. Nous avons utilisé le Critère d'Information d'Akaike (AIC). L'AIC représente un compromis entre le biais (qui diminue avec le nombre de paramètres) et la parcimonie (nécessité de décrire les données avec le plus petit nombre de paramètres possible). Les variables à insérer dans le modèle ont été choisies en fonction de leurs contributions aux axes des ACP et plus spécifiquement en fonction de leur forte corrélation vis à vis de ceux-ci et donc également, leur propension à ne pas être portées par les autres axes. Un modèle complet est alors établi avec les variables mesurées et la variable catégorielle Chassé/Non Chassé. Nous réalisons de nouveau une sélection pas à pas pour obtenir le modèle final.

2. Sites « Habitat »

Nous ne détaillerons pas dans les paragraphes suivants la méthode résumée en Figure 3, mais développerons les particularités propres à chaque sélection.

Il faut préciser ici que pour des contraintes de degrés de liberté (nombre de paramètres inférieur ou égal à $n=15$), trois sous-modèles ont été créés pour chaque groupe de variables avant une procédure de sélection pas à pas. Dans le même esprit, un poids a été ajouté pour donner d'autant plus d'importance dans la régression aux layons que le nombre de groupes de *Hocco alector* ayant servi à calculer la taille moyenne des groupes est grand. La chasse n'est pas ici intégrée car ces sites sont tous non chassés. Comme les trois groupes de variables ont été ordonnés par ACP séparément, nous avons considéré qu'il était utile de vérifier s'il existait une colinéarité entre ces variables. Le critère utilisé pour juger de la colinéarité entre les variables explicatives est le facteur d'inflation de la variance VIF (*Variance Inflation Factor*) :

$$\frac{1}{1 - R^2_j}$$

où R désigne le coefficient de corrélation multiple au carré (coefficient de détermination) lorsque l'on régresse la $j^{\text{ème}}$ variable explicative x_j sur l'ensemble des autres régresseurs. On estime qu'il y a une forte colinéarité lorsque $VIF_j > 10$ (c'est-à-dire $R > 0.9$). La fonction `vif()` de la bibliothèque « car » du logiciel R a été utilisée.

2. A l'échelle du layon

La variable réponse (IKA₁₀) est la même qu'à l'échelle supérieure. Cet indice perd ici de sa robustesse (Richard-Hansen, *comm. pers.*), car nous sommes en dessous des 120 km d'échantillonnage pour une estimation fiable. La distance de transect parcourue pour le calcul des indices varie de 29.4 à 50.8 km pour une moyenne à

41.4 km. Cependant, l'échelle du layon apparait comme la plus efficace en terme de représentativité d'un peuplement forestier (Richard-Hansen et al. 2010).

Le modèle a été élaboré avec l'ensemble des coordonnées des sites sur les axes des différentes données, car le nombre d'individus statistiques (layons) est plus élevé et permet donc de mettre davantage de variables dans le modèle initial (le nombre de paramètres doit être inférieur au nombre d'« individus » donc de layons). Il n'y a pas ici de contraintes liées au nombre de degrés de liberté. Un effet aléatoire est introduit au niveau des sites : il y a dépendance entre les layons d'un même site. Cet effet permet de mettre un bruit blanc sur des individus qui pourraient être liés par leur proximité.

3. A l'échelle des tronçons

1. Tronçons « Habitat »

La variable réponse est la présence ou l'absence de hoccas sur les différents tronçons étudiés. Les relations avec les variables sont analysées grâce à un modèle logistique. Pour voir s'il y a un effet lié à l'activité du Hocco alector ou à l'attention des observateurs, la variable quantitative « ordre des tronçons » a été intégrée *a posteriori* en raison du « pattern » particulier du nombre d'observations de groupes de Hocco alector le long des layons.

2. Pararé

Le problème majeur dans l'analyse de la section précédente réside dans le déséquilibre entre les individus statistiques (tronçons) et l'effort de suivi qui détermine la présence ou l'absence de Hocco alector sur un tronçon. Il y avait 527 placettes étudiées pour un suivi de 13 allers retours. Avec ce nouveau jeu de données, nous proposons ici d'étudier l'utilisation de l'habitat du Hocco alector sur 20 tronçons du site de Pararé pendant 5 ans, (ce qui correspond à 10 suivis) pour un total de 153 allers retours. Cet effort de suivi conséquent permet d'utiliser le nombre d'observations de groupes de Hoccas alector comme variable réponse. Nous avons utilisé un modèle général linéaire avec comme lien la loi de Poisson, car la variable réponse est discrète et cette loi est désignée pour les événements rares.

3. Spécificité

Pour affiner la préférence des composantes de l'habitat du Hocco alector sur le site de Pararé, nous proposons d'utiliser l'indice de spécificité (A_{ij}) de Dufrêne et Legendre (1997).

Tableau 7 : indice de spécificité utilisé d'après Dufrêne et Legendre (1997)

Indice	Distribution observée	Distribution attendue	Formule
A_{ij}	Nombre d'observations par type d'habitat	Fréquence	$100 \times N_{ij}/N_i$

où N_{ij} représente l'abondance moyenne de l'espèce i dans les sites du type d'habitat j ; N_i représente la somme des abondances moyennes de l'espèce i pour chacun des types d'habitat ; A_{ij} est maximale et prend la valeur 100 quand l'espèce est présente uniquement dans un type d'habitat j .

Cette valeur représente la part de l'abondance moyenne de l'espèce dans un type d'habitat par rapport à celle de tous les autres types d'habitat.

4. Construction d'un modèle d'occupation

Les variables descriptives ont été sélectionnées en fonction du sens biologique qu'elles pouvaient avoir vis-à-vis du *Hocco alector* (Tobler, *comm. pers.*). Les données « camera trapping » ont été analysées avec les méthodes d'estimation et de modèle d'occupation développées notamment par MacKenzie et al. (2006). Le modèle sert à estimer le taux d'occupation des sites et la probabilité de détection, basés sur la répétition de présence et d'absence sur les différents sites. Un bref résumé de son principe est présenté en ANNEXE 2. Les modèles ont été classés grâce au Critère d'Information d'Akaike (AIC) où la valeur la plus basse indique que le modèle est le plus parcimonieux. Les différents modèles ont été construits avec la bibliothèque RMark avec la méthode « occupancy » du logiciel R et insérés dans l'interface graphique du logiciel Mark.

RESULTATS

I. L'échelle des sites

1. Tous les sites

Sur la Figure 4, l'IKA₁₀ varie de 0.11 à 0.53 Hocco alector.10km⁻¹ dans les zones chassées. Les IKA₁₀ des sites non chassés varient quant à eux de 0.42 à 2.70. Ils sont situés pour une majorité dans le centre-est de la Guyane. Deuxième constat, les sites dans la bande littorale et proches des quelques villages isolés ont des abondances de Hocco alector plus faibles que les zones de l'intérieur.

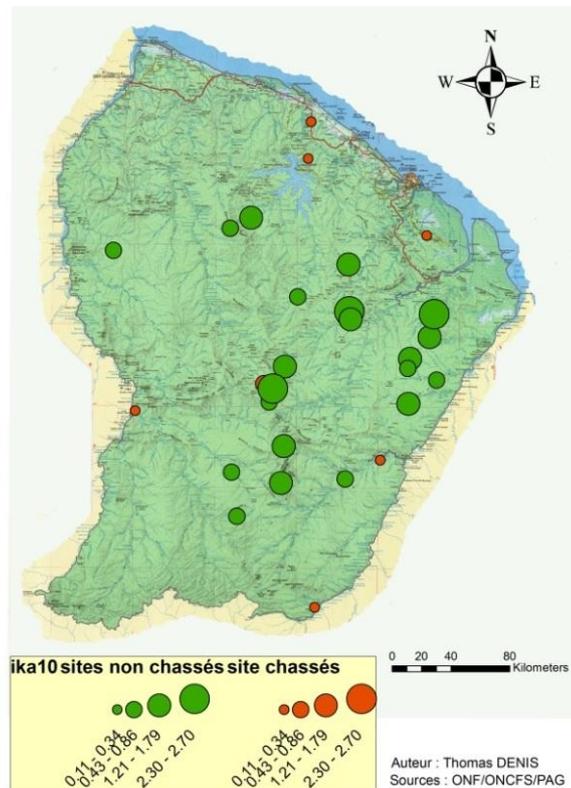


Figure 4 : Carte de répartition des densités de Hoccos (*Crax alector*) en fonction des sites d'étude ; IKA₁₀ : Indice Kilométrique d'Abondance (en nombre de Hoccos) pour 10 km

Le modèle final suivant a été défini pour expliquer l'abondance de Hocco alector :

$$IKA_{10ij} = \mu + \alpha_j + \beta \times p_{moyij} + \gamma_j \times p_{moyij} + \varepsilon_{ij} \quad \varepsilon_{ij} \text{ i.i.d. } \sim \mathcal{N}(0, \lambda_i \sigma^2),$$

où IKA₁₀ est le nombre de hoccos estimé pour 10 km de layon parcouru ; $\mu = -0.59$, constante ; $\alpha_j = 0.79$ pour l'effet de la chasse ; $\beta = 0.13$, l'effet global ; $\gamma = -0.12$, l'interaction entre la pente moyenne et la chasse ; i , les individus ; j , les sites chassés ou non ; ε_{ij} , l'erreur du modèle ; λ_i poids connu (nombre de groupes de Hocco alector dont la taille a été retenue pour le calcul de l'IKA₁₀) pour tout $i = 1, \dots, n$; $n=28$

Nous pouvons affirmer statistiquement qu'il y a un effet positif (Figure 5) de la pente moyenne d'un site sur l'abondance du *Hocco alector*. Dans les sites non chassés, ce modèle prédit une augmentation de 1.3 Hocco pour 10 degrés de pente moyenne. En zones chassées, l'effet de la pente moyenne est quasiment effacé. Nous observons une densité variant de 0.2 à 0.4 en fonction de la pente moyenne, respectivement pour 0 et 20°. La valeur du R^2 est importante toutefois il reste une part non négligeable de la variance (40 %) non expliquée. Ces résultats sont en cohérence avec la carte de répartition des abondances (Figure 4).

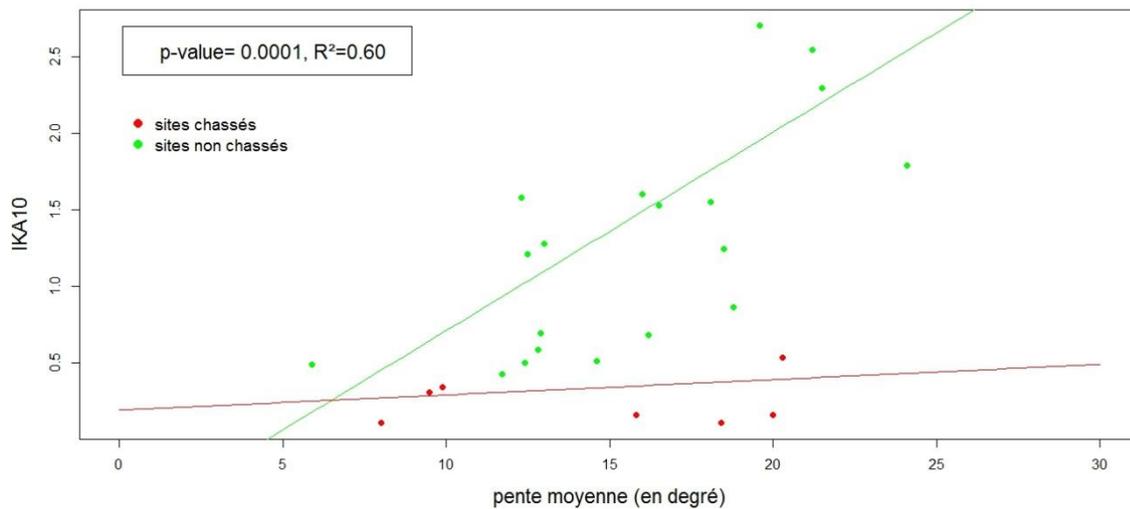
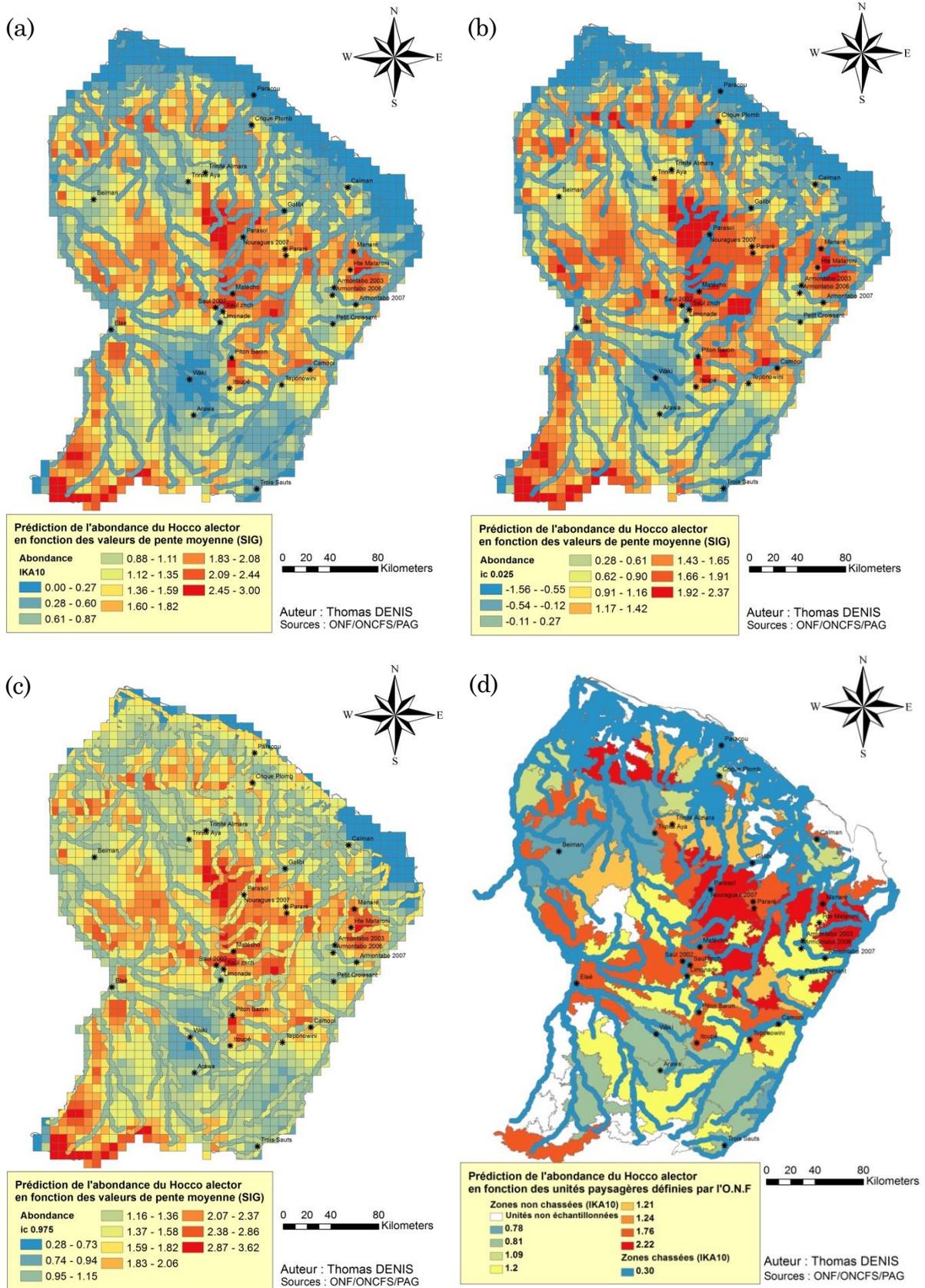


Figure 5: influence de la chasse et de la pente moyenne sur l'abondance de *Hocco alector* ; IKA₁₀ : Indice Kilométrique d'Abondance (en nombre de Hoccos) pour 10 km ; En vert : les sites non chassés ; En rouge, les sites chassés

Ce modèle a été représenté sur une carte (Figures 6, carte en haut à gauche) à l'aide du logiciel ArcGIS©. Chaque carreau du quadrillage fait 7.1 sur 7.1 km ce qui correspond à la surface utilisée pour l'extraction et le calcul des pentes moyennes dans l'étude des sites. Ce modèle nous permet d'établir une carte de prédiction généralisée à l'ensemble de la Guyane. Les zones chassées (réseaux sur les cartes) ont été estimées par une zone tampon de 2.5 km de part et d'autre des différentes voies d'accès : routes, pistes, et fleuves et rivières facilement navigables. Les zones de conservation (Réserves Naturelles Nationales des Nouragues, des marais de Kaw-Roura et de la Trinité) où la chasse est interdite ont été également prises en compte. Les faibles abondances prédites sont concentrées sur la bande littorale, le long des fleuves et rivières, et les grandes dépressions (bassin de la Mana, partie basse du bassin de la grande Abounami, le bassin de la Beïman, bassin de la Waki et bassins de la Camopi et du haut Oyapock. Les zones propices sont localisées pour la partie ouest du massif du Mitaraka (de la chaîne des Tumuc-Humac jusqu'à l'est de Grand-Santi) en remontant jusqu'aux sources de la Beïman, et pour la partie est dans le triangle compris entre Saint Elie, Saint-Georges-de-l'Oyapock et Saül. Les zones de chasse découpent et fragmentent les zones non chassées. Nous retrouvons le même type de mosaïque concernant les cartes établies avec les intervalles de confiance (Figures 6, cartes en haut à droite et en bas à gauche). Il faut noter cependant des écarts d'abondances prédites moins marqués pour l'intervalle de confiance à 0.975. Cependant la comparaison des 3 cartes montrent que les zones estimées les plus favorables au *Hocco alector* sont stables.



Figures 6 : (a) estimations de l'abondance de Hocco alector à partir des pentes moyennes des unités de modelés, (b) des valeurs de l'intervalle de confiance à 0.025 et (c) des valeurs de l'intervalle de confiance à 0.975. (d) estimations de l'abondance de Hocco alector à partir des unités paysagères définies par l'O.N.F ;

Nous avons réalisé également une carte (Figures 6, en bas en droite) à partir des résultats du modèle linéaire simple de l'IKA₁₀ en fonction des différentes unités de paysage et de la variable zone chassée/non chassée. Les zones blanches n'ont pu être estimées, car elles n'ont pas encore été échantillonnées. La relation est significative avec une *P*-value de 0.04 et un R² de 0.52. Le R² est de 8 points plus faible que le modèle basé sur les pentes moyennes, donc le modèle est moins précis, mais la variabilité de l'IKA₁₀ reste bien expliquée. Ces résultats confirment la pertinence du classement des paysages forestiers de l'O.N.F pour distinguer l'habitat du *Hocco alector*.

2. Sites « Habitat »

Pour les sites « Habitat », nous avons essayé de discriminer les variables pour expliquer l'abondance de *Hocco alector*. Le modèle final suivant a été retenu à partir des 15 sites étudiés:

$$IKA_{10i} = \alpha + \beta_1 \times I_{ssb} + \beta_2 \times Caesalpiniaceae + \beta_3 \times Myristicaceae + \varepsilon_i,$$

$$\varepsilon_i \text{ i. i. d. } \sim \mathcal{N}(0, \lambda_i \sigma^2),$$

où *IKA*₁₀ est le nombre de hocco estimés pour 10 km de layon parcouru ; α , β_1 , β_2 , β_3 , les paramètres du modèle où $\beta_1 = -3.67$ est l'effet de la densité de sous-bois, $\beta_2 = -0.3$ est l'effet de l'abondance des *Caesalpiniaceae* et $\beta_3 = -0.13$ est l'effet de l'abondance des *Myristicaceae* ; *i*, les sites ; ε_i , l'erreur du modèle ; λ_i poids connu (nombre de groupes de *Hocco alector* dont la taille a été retenue pour le calcul de l'IKA₁₀) pour tout $i = 1, \dots, n$; $n = 15$

Tableau 8 : Résultats du modèle final des sites « Habitat » pour le *Hocco alector* (*Crax alector*)

Paramètres	Estimations	Erreur standard	<i>P</i> -value	VIF
Intercept	5.47	1.08	0.00038***	
I_{ssb}	-3.67	1.61	0.004 **	1.27
<i>Caesalpiniaceae</i>	-0.3	0.009	0.0065 **	1.05
<i>Myristicaceae</i>	-0.13	0.08	0.14	1.22
<i>P</i>-value = 0.008 ** R² = 0.64				

Trois variables ont été sélectionnées pour le modèle et les différentes estimations sont résumées dans le Tableau 8. L'abondance des *Caesalpiniaceae*, corrélée négativement, apparaît comme ayant le plus d'influence. La densité de sous-bois (*I_{ssb}*) joue également un rôle significatif avec un effet négatif. L'influence négative de l'abondance des *Myristicaceae* est peu notable. Mais la décomposition de la variance montre que la variabilité de l'IKA₁₀ est expliquée principalement par les abondances des *Caesalpiniaceae* et *Myristicaceae* (ci-dessous, page suivante). Les valeurs du VIF montrent que les variables ne sont pas corrélées et donc qu'il n'a pas de problèmes de multicollinéarité.

L'hypothèse d'un gradient biogéographique nord-sud ou/et est-ouest n'a pas été retenue. Nous aurions pu, pour améliorer l'estimation des paramètres, inclure a posteriori les variables *X_{utm}* et *Y_{utm}* et leurs interactions. Mais nous avons considéré que la zone d'étude (Figure 1) était limitée par rapport à l'aire de répartition de

l'espèce. De même, un gradient nord-sud s'exprime à travers la distribution des abondances de la famille des *Caesalpiniaceae* (Engel et Sabatier 2008).

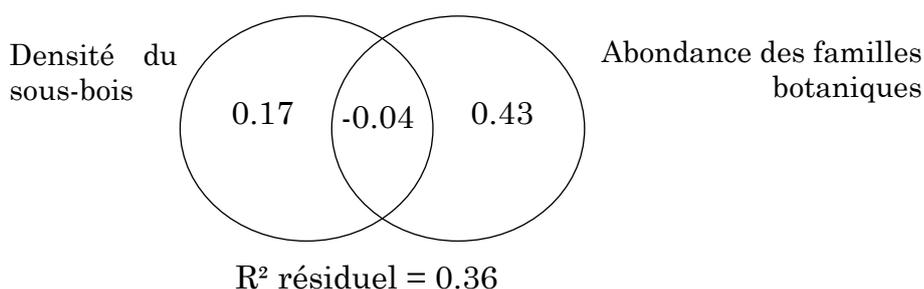


Figure 7 : décomposition de la variance pour le modèle basé sur les sites « Habitat »

L'apparente influence de la densité du sous-bois sur l'abondance du *Hocco alector* pourrait être due à un biais de la diminution de la probabilité de détection de l'oiseau, et non en lien avec une sélection de sa part. Pour nous aider à comprendre l'influence du sous-bois sur l'abondance du *Hocco alector*, nous avons testé la réaction de *Psophia crepitans* et du groupe des tinamous (*Tinamus sp.* et *Crypturellus sp.*). Ces espèces appartiennent à la même guildes : oiseaux frugivores terrestres. Il s'avère que, si la densité de sous-bois n'a pas d'influence sur les abondances de *Psophia crepitans*, I_{ssb} a été retenu dans le modèle (Tableau 9) du groupe *Tinamus-Crypturellus* où l'influence est négative, comme pour le *Hocco alector*.

Tableau 9 : résultats du modèle final des sites « Habitat » pour le groupe *Tinamus-Crypturellus*

Paramètres	Estimations	Erreur standard	P-value
Intercept	3.80	1.65	0.047 *
I_{ssb}	-4.14	2.45	0.013 *
alt_{moy}	-0.003	0.001	0.05
<i>Vochysiaceae</i>	0.11	0.05	0.04 *
<i>Fabaceae</i>	0.10	0.09	0.27
<i>Cecropiaceae</i>	0.18	0.09	0.06
P-value = 0.09 . R² = 0.61			

II. A l'échelle des layons

A cette échelle, la densité des tiges d'arbres (N) et l'indice d'ouverture de la canopée ($I_{canopee}$) sont retenus par le modèle sans I_{ssb} , mais n'expliquent que très peu la densité de Hocos. L'AIC et le RMSEP (ANNEXE 3) sont très légèrement inférieurs à ceux du modèle nul (Tableau 10). Dans l'hypothèse d'une influence de la densité de sous-bois sur la détection de l'espèce, un deuxième modèle a été construit en incluant obligatoirement la variable I_{ssb} . Il n'y a pas d'amélioration notable, mais nous pouvons constater premièrement que N et $I_{canopee}$ ont été conservés et deuxièmement que I_{ssb} a un coefficient positif (en contradiction avec les résultats de l'échelle site), mais ne participe pas significativement (P -value = 0.88) à la régression. Ainsi, I_{ssb} ne joue pas un rôle majeur dans la détection. Les deux modèles expliquent très peu la densité de *Hocco alector* à cette échelle.

Tableau 10 : comparaison de la précision et de la robustesse des modèles à l'échelle « layon ». La précision est estimée avec l'AIC. La robustesse est estimée avec la racine carrée des erreurs moyennes de prédiction (RMSEP – Root Mean Square Error of Prediction)

Modèles	RMSEP (en IKA ₁₀)	AIC	LL
n+I _{canopee} +...+I _{ssb}	0.37	88.60	-36.30
n+ I _{canopee}	0.38	90.31	-40.15
Modèle nul	0.39	92.36	-43.18

III. A l'échelle du tronçon

1. Sites « Habitat »

De la même façon, le modèle sélectionné à cette échelle explique très peu la présence des Hocco alector. La précision (déviante résiduelle=480.66 et déviante nulle de 497.27) et la robustesse (pseudo-R² (ANNEXE 4)= 0.013) sont très faibles. La variable I_{ssb} n'améliore pas le modèle. Les variables du modèle précédent sont conservées.

2. Site Pararé

Le Tableau 11 montre que l'observation des oiseaux tout au long d'un layon ne semble pas homogène, ce qui nous amène à penser qu'une sélection des composantes de l'habitat serait faite à ce niveau par les oiseaux.

Tableau 11: Fréquences d'observations du Hocco alector en fonction des placettes et de l'année des suivis : la colonne C correspond à la fréquence cumulée de 5 années ; en rouge foncé, fréquences supérieures à 0.1 ; en vert, fréquence nulle

LAYON E						LAYON G							
ANNEE						ANNEE							
placette	1	2	3	4	5	C	placette	1	2	3	4	5	C
ParaE1	0	0	0	0	0	0	ParaG1	0	0	0	0	0	0
ParaE2	0	0	0	0	0	0	ParaG2	0	0	0	0	0	0
ParaE3	0	0	0	0	0	0	ParaG3	0	0	0	0	0	0
ParaE4	0	0	0	0	0	0	ParaG4	0	0	0	0	0	0
ParaE5	0	0	0	0	0	0	ParaG5	0	0	0	0	0	0
ParaE6	0	0	0	0	0	0	ParaG6	0	0	0	0	0	0
ParaE7	0	0	0	0	0	0	ParaG7	0	0	0	0	0	0
ParaE8	0	0	0	0	0	0	ParaG8	0	0	0	0	0	0
ParaE9	0	0	0	0	0	0	ParaG9	0	0	0	0	0	0
ParaE10	0	0	0	0	0	0	ParaG10	0	0	0	0	0	0
ParaE11	0	0	0	0	0	0	ParaG11	0	0	0	0	0	0
ParaE12	0	0	0	0	0	0	ParaG12	0	0	0	0	0	0
ParaE13	0	0	0	0	0	0	ParaG13	0	0	0	0	0	0
ParaE14	0	0	0	0	0	0	ParaG14	0	0	0	0	0	0
ParaE15	0	0	0	0	0	0	ParaG15	0	0	0	0	0	0
ParaE16	0	0	0	0	0	0	ParaG16	0	0	0	0	0	0
ParaE17	0	0	0	0	0	0	ParaG17	0	0	0	0	0	0
ParaE18	0	0	0	0	0	0	ParaG18	0	0	0	0	0	0
ParaE19	0	0	0	0	0	0	ParaG19	0	0	0	0	0	0
ParaE20	0	0	0	0	0	0	ParaG20	0	0	0	0	0	0
ParaE21	0	0	0	0	0	0	ParaG21	0	0	0	0	0	0
ParaE22	0	0	0	0	0	0	ParaG22	0	0	0	0	0	0
ParaE23	0	0	0	0	0	0	ParaG23	0	0	0	0	0	0
ParaE24	0	0	0	0	0	0	ParaG24	0	0	0	0	0	0
ParaE25	0	0	0	0	0	0	ParaG25	0	0	0	0	0	0
ParaE26	0	0	0	0	0	0	ParaG26	0	0	0	0	0	0
ParaE27	0	0	0	0	0	0	ParaG27	0	0	0	0	0	0
ParaE28	0	0	0	0	0	0	ParaG28	0	0	0	0	0	0
ParaE29	0	0	0	0	0	0	ParaG29	0	0	0	0	0	0
ParaE30	0	0	0	0	0	0	ParaG30	0	0	0	0	0	0

Des zones semblent privilégiées (zones en orange-rouge de la colonne C) comparées à d'autres. Cette sélection semble plus marquée en zone de versant (layon G). Selon la courbe d'activité du *Hocco alector*, la détection est la même dans les 20 premiers placettes et chute d'environ $\frac{1}{4}$ dans les 10 derniers. Les placettes de ces layons ont été classées selon leurs types topographiques : zones hydromorphes ou de replat (HR) et zones de versant (V). La spécificité A_{HR} vaut 35.7 et 64.3 pour A_V . Il y a donc une préférence pour les zones de versant (layon G majoritairement) par rapport aux zones de replat ou hydromorphes (layon E).

Le meilleur modèle a une déviance de 16.7. Il explique donc une part importante (déviance nulle de 40.98) du nombre d'observations par tronçon. Le pseudo- R^2 estime à 59% la part de la variance expliquée. Cette échelle d'analyse est meilleure que des regroupements par 5 ou 10 placettes. L'abondance des *Sapotaceae* et la densité de lianes (I_{lian}) contribuent au modèle avec un effet positif (respectivement P -values = 0.008 et 0.0002) sur le nombre d'observations. La surface terrière totale (G) est corrélée positivement (P -value=0.06) et l'abondance d'*Euterpe sp.* (I_{pinot}) a un effet négatif (P -value de 0.11) sur la variable réponse, mais ces variables contribuent moins significativement que les 2 premières variables. L'abondance des *Caesalpinaceae* a été retiré du modèle initial, car était corrélée fortement avec G (P -value de 0.002 pour $R^2=0.41$). Les valeurs du VIF montrent que les variables du modèle final ne sont pas fortement corrélées. Notons que les familles botaniques rares n'ont pas été incluses dans la procédure de sélection, car on peut d'intérêt pour notre étude.

Tableau 12 : résultats du modèle final des tronçons « Habitat » pour le *Hocco alector* sur le site de Pararé

Paramètres	Estimations	Erreur standard	P -value	VIF
Intercept	-3.68	1.72	0.03 *	
I_{pinot}	-4.04	2.52	0.11	1.09
G	0.08	0.04	0.06 .	2.17
I_{lian}	6.34	1.73	0.0002 ***	2.29
<i>Sapotaceae</i>	85.43	32.14	0.008 **	1.42
Déviance résiduelle : 16.7			Déviance nulle : 40.98	Pseudo-R^2 : 0.59

IV. A l'échelle de la placette : « camera trapping »

Pour les données de « camera trapping », nous avons traité dans un premier temps les variables suivantes : groupe d'appareils photographiques (group), année de suivi (année), et le type de milieu (MI). Le test du meilleur modèle $p(\sim 1)Psi(\sim MI + \text{année})$ du Tableau 13 indique qu'il y a un manque d'ajustement du modèle ($X^2=7.3e+8$, P -value=0). Nous ne pouvons pas retenir de modèle pour expliquer l'occupation. Ainsi, il n'y a pas d'effet significatif des appareils photographiques (group), ni de l'année des suivis sur la probabilité de détection. De même, il n'y a pas d'hypothèse avérée d'une influence des types de milieu, de l'année des suivis ou de différentes combinaisons en termes de probabilités d'occupation.

Tableau 13 : résumé de la procédure de sélection des 7 premiers modèles avec les covariables associées à la probabilité de détection ou/et d'occupation ; différence relative de l'AICc ($\Delta AICc$), poids du modèle (w_i)

	Modèle	$\Delta AICc$	w	$-2L$	N_{par}
1	p(1)Psi(MI + année)	0.00	33%	525.75	5
2	p(1)Psi(MI * année)	0.14	31%	523.64	6
3	p(group)Psi(MI * année)	1.52	15%	520.38	8
4	p(group)Psi(MI + année)	2.23	11%	525.74	6
5	p(group + année)Psi(MI * année)	2.93	8%	511.90	12
6	p(group + Survey)Psi(MI + année)	6.00	2%	517.52	11
7	p(année)Psi(année)	8.23	1%	527.09	8

où $\Delta AICc$ est la différence relative entre les valeurs de l'AICc du modèle et du meilleur modèle ; w , le poids du modèle (ANNEXE 2) ; $-2L$, la déviance du modèle ; N_{par} le nombre de paramètres du modèle.

Sur les 73 stations décrites dans le programme « Habitat », nous avons retenu les variables ayant un sens biologique pour le *Hocco alector* : la densité des tiges totales (N), la densité d'*Euterpe sp.* (N_{pinot}), la densité des gros bois (N_{gb}), la densité de lianes (lian), la pente moyenne (p_{moy}) et la densité de sous-bois (ssb). Le test du meilleur modèle p(année)Phi(lian + p_{moy}) du Tableau 14 met en évidence un manque d'ajustement ($X^2=2.2e+9$, $P\text{-value}=0$). Ainsi, aucune hypothèse de l'influence significative d'une covariable sur la probabilité de détection ou d'occupation ne peut être faite.

Tableau 14 : Résumé de la procédure de sélection des 8 premiers modèles avec les covariables (programme « Habitat ») associées à la probabilité de détection ou/et d'occupation.

	Modèle	$\Delta AICc$	w	$-2L$	N_{par}
1	p(année)Psi(lian + p_{moy})	0.00	0.35	566.07	4
2	p(année)Psi(N + p_{moy})	0.49	0.28	566.56	4
3	p(~1)Psi(lian + p_{moy})	2.82	0.09	575.43	1
4	p(année)Psi(N + N_{pinot})	3.00	0.08	569.06	4
5	p(~1)Psi(N + p_{moy})	3.45	0.06	576.06	1
6	P(année)Psi(N_{gb} + p_{moy})	4.67	0.03	570.74	4
7	p(année)Psi(N_{pinot} + p_{moy})	4.67	0.03	570.74	4
	p(année)Psi(p_{moy})	4.67	0.03	570.74	4

où $\Delta AICc$ est la différence relative entre les valeurs de l'AICc du modèle et du meilleur modèle ; w , le poids du modèle ; $-2L$, la déviance du modèle ; N_{par} le nombre de paramètres du modèle.

DISCUSSION

I. Caractérisation de l'habitat du Hocco

Nous proposons dans un premier temps de caractériser l'utilisation de l'habitat du Hocco alector grâce aux résultats des différentes échelles d'analyse et de les confronter aux connaissances actuelles.

L'habitat optimal du Hocco alector est caractérisé par les paysages de hauts reliefs « montagnes » (H) et les plateaux hauts découpés avec inselbergs (G) où les modelés sont les plus accidentés (Guitet, *comm. pers.*). En effet à l'échelle régionale, l'abondance du Hocco alector est bien expliquée par la pente moyenne issue des unités géomorphologiques. La carte de prédiction détermine les zones où la qualité de l'habitat est optimale. Le modèle basé sur les unités paysagères est également bien ajusté, ce qui est logique car l'opposition entre les hauts reliefs « montagne » et les plateaux hauts allongés avec les autres unités est marquée par le facteur « pente moyenne ». Les forêts des zones de « montagne » sont définies par des dénivelés compris entre 90 et 350m et montrent une faible densité de palmiers en sous-bois et en canopée. Les lianes y sont plus abondantes et la canopée est discontinue du fait de nombreux chablis. La composition spécifique laisse une part plus importante aux *Vochysiaceae* au détriment des *Caesalpinaceae*. Les forêts des plateaux plus élevés et incisés, elles, présentent des formes multiconvexes de dénivelés variables (35 à 90m) avec une structure intermédiaire (entre les zones de montagne et les plateaux surbaissés) et une composition laissant une large place aux *Lecythidaceae* au détriment des *Burseraceae*. La canopée est haute et fermée (Richard-Hansen et al. 2010). Dans le modèle des sites « Habitat », la variable des pentes moyennes est « remplacée » par la densité des *Caesalpinaceae*. En effet, le résultat des analyses à l'échelle des grands ensembles paysagers montre que cette variable est liée négativement aux zones de montagnes, et positivement avec les zones de plateaux surbaissés et de dépressions. Ainsi, ces résultats sont en cohérence avec les résultats proposés dans les analyses réalisées sur tous les sites de Guyane. Ces types de faciès forestiers seraient globalement plus stables en raison de sols plus profonds et mieux drainés (Guitet, *comm. pers.*), bien qu'au niveau local des perturbations existent en raison des fortes pentes. L'influence de la densité de sous-bois n'est pas facilement interprétable : elle peut être liée aux exigences biologiques de l'espèce ou à une contrainte de détection. Dans le cas de la première hypothèse, nous pouvons raisonner comme suit. Nous savons que l'abondance de l'Agami trompette ne semble pas être expliquée par la densité de sous-bois. Cette espèce est de même gabarit, dans les mêmes tons foncés que le Hocco alector. Il serait étonnant que la densité de sous-bois ait une influence sur la détection d'une espèce sans avoir de répercussion sur l'autre. Concernant l'effet de la densité de sous-bois sur le groupe des Tinamous, nous pouvons penser que soit ce sont des espèces inféodées aux forêts de sous-bois denses (Hansen et Richard-Hansen 2000) ou soit il y a réellement un effet sur la détection, car ce sont des espèces plus petites et beaucoup plus mimétiques que le Hocco alector ou l'Agami trompette. Le Hocco alector serait donc inféodé aux grands ensembles forestiers aux sous-bois clairs.

Pour la deuxième hypothèse, il est vrai que l'Agami trompette forme des groupes plus nombreux et plus bruyants que le Hocco alector. De plus, les observations du Hocco alector en « radio tracking » montre également qu'il fait des pauses prolongées immobiles où il est quasi indétectable. Il est alors probable que la détection soit plus faible dans les zones plus encombrées en raison de son comportement discret et de la taille réduite de ses groupes familiaux. Nous pouvons proposer à partir de la prédiction basée sur la pente moyenne une densité optimale de 11.7 ind.km⁻² (ic_{95%} = 9.7-13.7).

A l'échelle du layon, le manque de résultat peut être expliqué par un effort d'échantillonnage trop faible. De plus, à cette échelle, nous pouvons émettre l'hypothèse qu'il n'y a pas de préférence d'habitat proprement dite tant que les conditions à l'échelle supérieure sont favorables. Il se peut que la distribution à ce niveau soit beaucoup plus liée à des phénomènes stochastiques ou d'opportunité dus à l'histoire du groupe ou de l'individu.

A Pararé, les densités de lianes et de *Sapotaceae* expliquent le mieux la préférence du Hocco alector dans l'utilisation de son habitat. D'après de Granville (1992), les lianes sont inégalement réparties dans la forêt, certaines zones, fortement perturbées, instables, mieux éclairées, aussi bien sur les pentes, sur les crêtes ou dans les bas-fonds, sont manifestement plus riches en lianes que d'autres où domine la haute futaie. Il est possible que pour le site de Pararé la forte densité de *Sapotaceae* soit liée à des faciès de transition avec les forêts basses lianescentes (Guitet, *comm. pers.*). En termes de biologie de l'espèce, les zones de lianes pourraient localement servir de zones de refuge, de nidification, mais aussi potentiellement de ressources alimentaires. En termes de ressources alimentaires, les *Sapotaceae*, espèces zoochores, sont durant les mois d'avril et de mai aux Nouragues, l'une des ressources en fruits les plus abondantes suite à un épisode de fructification massive qui se produit de manière irrégulière (Ratiarison 2003). La surface terrière quant à elle a une influence positive sur l'abondance du Hocco alector. Il y a également une influence négative de la présence d'*Euterpe sp.*, palmier dominant les zones de bas-fonds où, par ailleurs, la biomasse (liée à la surface terrière du peuplement) est plus faible en comparaison des zones de haut de pente et de plateau (Ferry et Morneau 2010). Cependant, ces deux dernières variables participent moins fortement que la densité des lianes et de *Sapotaceae* à l'explication de la variation de l'utilisation des « micro-habitats » du Hocco alector. La corrélation entre l'abondance des *Caesalpiniaceae* et la surface terrière est confirmée par les travaux de Guitet (*comm. pers.*), où l'analyse de co-inertie entre les variables de structure et les variables de composition au niveau des placettes montre que globalement en Guyane, les forêts à *Caesalpiniaceae* correspondent aux plus fortes surfaces terrières et au sous-bois les moins denses. Les faciès à *Caesalpiniaceae* dominent les zones de terre ferme dans la région des Nouragues (Sabatier et Prévost 1990). Il semble qu'il y a donc sur le site de Pararé une légère préférence du Hocco alector pour les zones de terre ferme, aux fortes surfaces terrières, en opposition aux zones hydromorphes dominées par *Euterpe sp.* La valeur indicatrice de spécificité confirme également cette tendance où les placettes situées dans les zones de versant (spécificité $A_V=64.3\%$) sont davantage fréquentées que les zones de replat et de bas-fonds. Dans le même sens, les deux groupes d'oiseaux suivis par « radio-tracking » sur la station Inselberg de la Réserve Nationale des Nouragues sont davantage présents dans les zones de pente

comprises entre 10 et 30° que dans les zones à faibles ou très fortes pentes (zones d'inselberg) en comparaison d'une utilisation aléatoire dans leurs domaines vitaux (Richard-Hansen, *in prep*). En résumé, nous pouvons conclure qu'à l'échelle locale sur le site de Pararé, le *Hocco alector* fréquente préférentiellement les zones riches en lianes et *Sapotaceae* avec une utilisation un peu plus marquée dans les zones de terre ferme. L'utilisation de l'habitat au niveau du domaine vital pourrait être différente selon les disponibilités du milieu dans d'autres sites favorables. A l'échelle régionale, son habitat optimal est caractérisé par les grands ensembles de hauts reliefs et de plateaux hauts où les profils de pente sont les plus accidentés. Ces forêts seraient dominées par les familles de *Lecythidaceae* et de *Vochysiaceae*. Les descriptions précises de ces paysages forestiers seront disponibles auprès de l'O.N.F fin 2012.

Il semble donc que les critères de sélection soient différents entre les échelles locale et régionale ce qui conforme à la littérature actuelle (Kraussman 1999, Manly et al. 2004, Morrison et al. 2006). A l'échelle de Pararé, la réponse de l'espèce est marquée par les variables I_{liane} et *Sapotaceae* alors qu'à l'échelle régionale la pente moyenne est la meilleure variable explicative. Il existe cependant une cohérence entre l'utilisation un peu plus marquée des zones de terre ferme à l'échelle locale et la sélection à l'échelle régionale des zones à forte pente. En effet, à l'échelle des sites, la proportion de zones de terre ferme est corrélée positivement avec la pente moyenne ($R^2=0.68$, $P\text{-value}=2.6e^{-7}$). La qualité de l'habitat du *Hocco alector* peut être évaluée également par l'abondance relative des zones de terre ferme disponibles au niveau des sites. Il existe donc une interdépendance de sélection. Les phénomènes écologiques liés à des petites unités interagissent pour générer des tendances aux échelles supérieures et ces tendances aux échelles supérieures influencent ces phénomènes aux petites échelles (Urban et al (1985) in Cagle (2008)). Cette interdépendance serait sûrement difficile à mettre en évidence si l'on augmentait la différence d'échelle d'étude. La sélection au niveau régional est beaucoup plus informative pour prédire l'abondance et la distribution de cette espèce. Reste à vérifier, la qualité de ces prédictions. Enfin, le modèle de Pararé explique des particularités stationnelles (abondance des *Sapotaceae* et densité de lianes) difficiles à généraliser à l'échelle d'autres sites en Guyane sachant que le *Hocco alector* présente probablement un spectre d'utilisation de son habitat assez large au niveau local. En conclusion, il est mis en évidence l'importance d'une approche multi-échelles qui inclut la sélection aux échelles fines et larges.

L'effet de la chasse est important sur l'abondance des *Hocco alector* et occulte complètement celui de l'environnement naturel. Les populations relictuelles pourraient se maintenir en raison d'une plus faible probabilité d'être chassées (effectifs faibles) et, dans le cadre de la théorie des métapopulations, par la recolonisation à partir de zones « sources » (Novaro et al. 2000, Virgl et Messier 2000). Ainsi, les zones chassées diminuent et fragmentent l'habitat du *Hocco alector*. Ceci est d'autant plus vrai que l'on se rapproche de la bande littorale où le réseau des routes, pistes et fleuves est plus dense. Ainsi, pour ces populations fragilisées, il existe une probabilité qu'elles s'éteignent à moyen ou long terme dans les fragments les plus restreints si l'impact de la chasse n'est pas maîtrisé. Les espèces sensibles, comme le *Hocco alector*, sont les premières touchées. D'une manière générale, la dégradation des habitats est à l'origine de changements dans la composition des communautés animales.

II. Limites et perspectives

Le manque de résultat à l'échelle des layons et des tronçons pour les sites « Habitat » provient essentiellement du temps de suivi faible compte tenu de leurs échelles. En effet, il est intéressant de constater que l'effort plus important sur le site de Pararé est à l'origine des résultats significatifs. Il serait intéressant de suivre quelques sites supplémentaires contrastés par rapport à Pararé pour comprendre mieux l'utilisation de l'habitat à l'échelle du domaine vital. Cependant, ce travail demanderait un budget temps et financier important. Le traitement séparé des variables mésologiques, de structure forestière et de composition floristique par ACP a engendré dans les modèles finaux des problèmes de multicolinéarité qui ont pu être résolus. En effet, ces groupes sont étroitement liés. Nous aurions pu ordonner l'ensemble des variables. Cependant, le nombre important de variables aurait pu poser des problèmes de lecture graphique des résultats de l'ordination et d'écrasement de certains effets potentiellement intéressants. La notion de diversité et d'hétérogénéité n'a pas été intégrée dans l'étude. Pourtant la diversité de l'habitat du *Hocco alector* semblerait être un facteur déterminant. Concernant la composition floristique, l'hypothèse de base aurait pu être que l'utilisation de son habitat soit déterminée par la diversité des peuplements forestiers, et donc des ressources potentielles. Une proposition de Daniel Sabatier (*comm. pers.*) serait de calculer la diversité β des sites en calculant la moyenne des distances aux centroïdes des placettes projetées par ACP. Le réseau des zones chassées est pour une part surévalué. Il serait intéressant, de modérer l'impact potentiel en incluant un paramètre d'accessibilité de ces zones en prenant en compte les lieux habités et la distance potentiellement parcourue par les chasseurs.

Concernant le modèle d'occupation de MacKenzie et al. (2006), le manque d'ajustement du modèle peut être expliqué par un nombre trop faible d'appareils photographiques où les descriptions environnementales « Habitat » sont disponibles. Une tendance apparaît cependant, qui confirme les résultats de l'étude « tronçon » de Pararé avec les variables *lian* et p_{moy} sélectionnées par le meilleur modèle. En utilisant l'ensemble du dispositif de suivi par « camera trapping » et une description plus globale de leur environnement, aucune relation apparente entre la présence du *Hocco alector* et les différents types de milieux (bas-fonds, criquot, terre ferme) n'apparaît. Les connaissances sur l'habitat du *Hocco alector* sur le site de Pararé pourrait permettre d'affiner la récolte des descripteurs à prendre en compte dans les estimations d'occupation pour ces modèles a priori très performants. De même, d'autres modèles d'occupation plus complexes à mettre en œuvre (méthode « OccupRNPoisson ») pourraient peut-être améliorer les résultats. Pour le « radio tracking », il serait également intéressant de compléter les points de contact avec les quelques variables les plus pertinents.

La méthode peut être étendue à d'autres espèces dont les connaissances sont faibles et l'intérêt est fort en termes de conservation et de gestion, car sensibles à la chasse. Ce sont principalement les grands singes dont le Singe-araignée noir (*Ateles paniscus*), le Singe-hurler roux (*Alouatta seniculus*) et les Capucins (*Cebus sp.*), les Ongulés (les *Mazama sp.* et les *Tayassu sp.*) et les grands oiseaux comme l'Agami trompette (*Agami crepitans*) et quelques Timanous (*Tinamus sp.*). Pour les espèces les plus rares comme le Tapir (*Tapirus terrestris*) et les Félins, les observations ne

sont pas assez nombreuses lors des IKA₁₀ pour être analysées. Dans une perspective plus globale, il serait intéressant de continuer les travaux du programme « Habitat » pour évaluer l'impact des unités de paysage sur les communautés faunistiques en cherchant à savoir comment elles réagissent en termes d'abondance, de structure et donc de diversité. Une méthode développée par Dufrêne et Legendre (1997) permet d'identifier les espèces indicatrices et les assemblages d'espèces caractéristiques de groupes de sites. Ces classements pourraient être comparés à la typologie des paysages de l'O.N.F pour savoir s'ils correspondent à des habitats caractérisés par une communauté spécifique.

CONCLUSION

Les études disponibles sur le *Hocco alector* sont peu nombreuses et souvent fragmentaires. Jusqu'alors, la définition de l'habitat du *Hocco alector* s'appuyait principalement sur des observations naturalistes. Le programme « Hocco » permet d'améliorer petit à petit les connaissances sur la biologie et l'habitat de cette espèce. Cette étude précise les caractéristiques environnementales de l'habitat du *Hocco alector* à l'échelle de son domaine vital et en Guyane. La force de cette étude est de s'appuyer sur des données quantitatives et qualitatives. Cela a été possible grâce à un important travail d'échantillonnage réalisé par l'O.N.C.F.S et l'O.N.F et s'étalant sur de nombreuses années.

La qualité de l'habitat de cette espèce a pu être appréciée à l'échelle de la Guyane et il est plus aisé actuellement de comprendre les disparités d'abondance de cette espèce liées aux variables environnementales en dehors de tout effet de la chasse. Les modèles basés sur les données SIG et les travaux de l'O.N.F et l'O.N.C.F.S concernant les « habitats » forestiers permettent une évaluation de la santé des populations de cette espèce. Les quelques sites restant à échantillonner dans le cadre du programme « Habitat » pourront améliorer ou confirmer les prédictions obtenues.

En termes de conservation, les cartes de prédiction pour cette espèce bio-indicatrice peuvent être très utiles pour appuyer d'éventuelles mises en place de zones de protection. En lien avec l'augmentation de la population humaine prévue, il est fort probable que les zones anthropisées s'étendent en Guyane et impactent les populations de *Hocco alector* les plus fragiles. A long terme, cet état des lieux des populations de *Hocco alector* peut servir d'outil d'évaluation de la politique et la gestion de la chasse dans le département.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alvarez-Cordero, E. 1997. Distribution y características del Habitat de los Cracidos *Ortalis motmot* y *Crax alector* en la Zona Inundada del Embalse Guri, estado Bolivar, Venezuela. Pages 23-25 *in* II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- Begazo, A. J. et Bodmer, R. E. 1998. Use and conservation of Cracidae (Aves: Galliformes) in the Peruvian Amazon. *Oryx* 32:301-309.
- Bertsch, C. 2012. Conocimiento ecologico tradicional Ye'kwana de la dieta de la comunidad de Cracidos presentes en el ro Alto Caura, Venezuela. *in* Congreso International de manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia y Latinoamerica, Salta -Argentina.
- Borges, S. H. 1999. Relative use of secondary forests by Cracids in Central Amazonia. *Ornithologia Neotropical* 10:77-80.
- Brooks, D. M. 2006. The utility of hotspot identification for forest management: cracids as bioindicators. *Acta Zoologica Sinica* 52(Supplement):199-201.
- Brooks, D. M. et Strahl, S. D. 2000. Curassows, Guans and Chachalacas. Status Survey and Conservation Action Plan for Cracidae 2000-2004. IUCN/SSC Cracid Specialist Group. edition. IUCN Publications Services Unit, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., et Laake, J. L. 1993. Distance sampling: estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London.
- Cagle, L. N. 2008. A Multiscale Investigation Of Snake Habitat Relationships And Snake Conservation In Illinois. Duke University.
- de Coster, F. 2011. Ecologie du Hocco alector (*Crax alector*) en Guyane française : approche de l'occupation de l'espace. Universita di corsica Pasquale paoli.
- de Granville, J.-J. 1992. Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane. ORSTOM, Cayenne - Guyane française.
- de Thoisy, B., Richard-hansen, C., Goguillon, B., Joubert, P., Obstancias, J., Winterton, P., et Brosse, S. 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodivers Conserv* 19:1567-1584.
- Defler, S. B. et Defler, T. R. 1997. Anotaciones sobre los Cracidos del Bajo Apaporis en el Sureste de Colombia. Pages 8-9 *in* II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- del Hoyo, J. 1994. Family Cracidae (Chachalacas, Guans and Curassows). *in* J. del Hoyo, A. Elliott, and J. Sargatal, editors. Handbook Birds of the World. Lynx edicions.
- Devenish, C., Diaz Fernandez, D. F., Clay, R. P., Davidson, I., et Yopez Zabala, I. 2009. Zones Importantes pour la Conservation des Oiseaux AMERIQUES - Départements et Territoires Français d'Outre-Mer. Pages 213-228 Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation. BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 16), Quito, EQUADOR.
- Dufrêne, M. et Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Engel, J. et Sabatier, D. 2008. Patterns of tree floristic composition in French Guiana. *in* Association for Tropical Biology and Conservation, Paramaribo - Suriname.
- Erard, C. et Théry, M. 1994. Frugivorie et ornithochorie en forêt guyanaise : l'exemple des grands oiseaux terrestres et de la Pénélope Marail. *Alauda* 62:27-31.
- Erard, C., They, M., et Sabatier, D. 1991. Régime alimentaire de *Tinamus major* (Tinamidae), *Crax alector* (Cracidae) et *Psophia crepitans* (Psophidae) en forêt Guyanaise. *Gibier Faune Sauvage* 8:183-210.

- Fairbanks, D. H. K. et Benn, G. A. 2000. Identifying regional landscapes for conservation planning : a case study KwaZulu-Nata, South Africa. *Landscape and urban planning* 50:237-257.
- Ferry, B. et Morneau, F. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98:106-116.
- Freycon, V., Sabatier, D., Paget, D., et Ferry, B. 2003. Influence du sol sur la végétation arborescente en forêt guyanaise: état des connaissances. RFF numéro spécial "Connaissance et gestion de la forêt guyanaise":60-73.
- GEPOG. Listes des oiseaux de Guyane. <http://www.gepog.org/Photos-et-chants-doiseaux/Listes-des-oiseaux-de-Guyane>. (page consultée le 14 juin 2012).
- Gond, V., Bernard, J. Z., Brognoli, C., Brunaux, O., Coppel, A., Demenois, J., Engel, J., Galarraga, D., Gaucher, P., Guitet, S., Ingrassia, F., Lelièvre, M., Linarès, S., Lokonadinpouille, F., Nasi, R., Pekel, J.-F., Sabatier, D., Thierron, V., de Thoisy, B., Trebuchon, J.-F., et Verger, G. 2009. Analyse multiscale de la caractérisation des écosystèmes forestiers guyanais et des impacts humains à partir de la télédétection spatiale. Pages 461-481 in P. Joseph, editor. *Ecosystèmes forestiers des Caraïbes* Karthala.
- Gond, V., Freycon, V., Molino, J.-F., Brunaux, O., Ingrassia, F., Joubert, P., Pekel, J.-F., Prévost, M.-F., Thierron, V., Trombe, P.-J., et Sabatier, D. 2011. Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *International journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13:357-367.
- Hansen, E. et Richard-Hansen, C. 2000. Faune de Guyane. Guide des principales espèces soumises à réglementation. Roger Le Guen éditions.
- Haugaasen, T. et Peres, C. A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:133-145.
- Held, M. M. 1997a. Cracids of Suriname. Pages 380-382 in II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- Held, M. M. 1997b. An Ecological Study of Cracidae in Surinam. Pages 17-22 in II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- Hilty, S. L. 2003. *Crax alector*. Birds of Venezuela. Christopher Helm, an imprint of A & C Black Publishers Ltd.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>. (page consultée le 14 juin 2012).
- Jimenez, I., Parra, J. L., Agudelo, M., Londoño, G. A., et Molina, Y. 2001. Temporal variation in the diet of Black Curassows (*Crax alector*, Cracidae). Pages 195-211 in *Cracid Ecology and Conservation in the New Millennium*. Miscellaneous Publications of The Houston - Museum of Natural Science.
- Kraussman, P. R. 1999. Some basic principles of habitat use, Moscow, Idaho, USA.
- Lamotte, S. 2004. L'agencement des espaces amazoniens de l'échelle régionale à l'échelle de la maille forestière : une diversité millénaire en voie de disparition ? *Espace géographique* 3:267-281.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., et Hines, J. E. 2006. *Occupancy estimation and Modeling - Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Elsevier.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., MacDonald, T. L., et Erickson, W. P. 2004. *Ressources Selection by Animals*. Kluwer Academic Publishers.
- Morrison, M. L., Marcot, B. G., et Mannan, R. W. 2006. *Wildlife-habitat relationships : concepts and application*. Island Press.
- Niel, C., Richard-hansen, C., et Debleir, L. 2007. L'incertitude dans l'estimation de durabilité de la chasse : le cas du hocco en Guyane, rapport scientifique ONCFS 2007.
- Novaro, A. J., Redford, K. H., et Bodmer, R. E. 2000. Effect of hunting in source-Sink Systems in the Neotropics. *Conservation Biology* 14:713-721.

- Paget, D. 1999. Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers Guyanais Ph. D. ENGREF.
- Peres, C. A. 2000. Effects of Subsistence Hunting on Vertebrate Community Structure in amazonian Forest. *Conservation Biology* 14:240-252.
- Ratiarison, S. 2003. Frugivory in the canopy of the Guianan forest : consequences for seed rain. Paris 6.
- Richard-Hansen, C., de Thoisy, B., Hansen, E., Catzefflis, F., et Grenand, P. 2003. Conservation et gestion de la faune forestière en Guyane : contexte local, moyens d'actions et études. *Revue Forestière Française* numéro spécial "Connaissance et gestion de la forêt guyanaise":306-322.
- Richard-hansen, C., Debleir, L., Dudoignon, L., et Gaucher, P. 2006. Étude de la faune sauvage de Guyane par piège-photo automatique. Premiers résultats, ONCFS Rapport scientifique.
- Richard-Hansen, C., Guitet, S., Brunaux, O., Jaouen, G., Cornu, J.-F., Gonzalez, S., et Betbeder, S. 2010. Biodiversité et paysages en Forêt Guyanaise. Rapport Scientifique. Programme Ecosystème tropicaux, MEEDDM.
- Richard-Hansen, C., Guitet, S., Ingrassia, F., et Brunaux, O. 2005. Biodiversité et paysages en forêt tropicale humide guyanaise. habitat-tropical, ONCFS.
- Richard-Hansen, C. et Niel, C. 2002. Abondances et prélèvements de faune sauvage en Guyane: Analyse préliminaire de l'impact de la chasse sur quelques sites pilotes. faune-tropical, ONCFS.
- Rocheteau, V. 2010. Ecologie du Hocco Alector (*Crax alector*) en Guyane Française Approche de l'occupation de l'espace. Agrocampus, Université d'Angers.
- Roosmalen, M. G. M. v. 1985. Fruits of Guianan flora. Institute of systematic botany - Utrecht University, Utrecht - Netherlands.
- Sabatier, D. 1985. Saisonnalité et déterminisme du Pic de fructification en Forêt Guyanaise. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 40:289-320.
- Sabatier, D. et Blanc, L. 2006. Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise : prise en compte du substrat géologique, des sols et de la dynamique sylvigénétique, ou Diversité Multi-Echelles (DIME). Programme EcoTrop du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable - Cayenne.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prevost, M. F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M., et Curmi, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131:81-108.
- Sabatier, D. et Prévost, M.-F. 1990. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* 219, Spécial Guyane:31-35.
- Scheres, G. et Geerlings, L. 1997. An introduction to the Cracidae. Pages 380-382 in II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- Silva, J. L. et Strahl, S. D. 1991. Human Impact on Populations of Chacalacas, Guans, and Curassows (Galliformes: Cracidae) in Venezuela. University of Chicago Press.
- Strahl, S. D. et Silva, J. L. 1997. The status of the Family Cracidae in Venezuela. Pages 383-391 in II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- Teixeira, D. M. et Nacinovic, J. B. 1997. A synopsis of Brazilian Cracidae. Pages 10-11 in II International Cracid Symposium. Hancock house publishers ltd., Venezuela.
- Tobler, W. M., Hibert, F., Debeir, L., et Richard-Hansen, C. soumis. Density and sustainable harvest estimates for the lowland tapir in the Amazon of French Guiana using a Bayesian spatial capture-recapture model *Oryx*.
- Tuomisto, H. et Ruokolainen, K. 1997. The role of ecological knowledge in explaining biogeography and diversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6:347-357.
- Virgl, J. A. et Messier, F. 2000. Assessment of source-sink theory for predicting demographic rates among habitats that exhibit temporal changes in quality. *Canadian Journal of Zoology* 78:1483-1493.

ANNEXES

ANNEXE 1

Code topographique	Dénomination	Code ordinal topographie	Code ordinal Drainage
V	versant	5	4
HV	haut de versant	6	6
P	plateau	7	3
T	talweg	2	5
BV	bas de versant	4	2
MF	bas-fond mixtes	1	1
BF	bas-fond	1	1
R	replat	3	3
RV	replat sur versant	4	3
C	crête	8	7
MV	milieu de versant	5	4

ANNEXE 2

Les Hypothèses de base et principes de base

MacKenzie et al. (2006) définissent les hypothèses du modèle ainsi :

- Le système est démographiquement fermé. Il n'y a pas de changements d'occupation des sites durant la période d'échantillonnage. Au niveau des espèces, cela signifie que l'espèce ne peut coloniser/immigrer vers un site ou s'éteindre/émigrer d'un site durant la période de l'étude.
- Les espèces sont réellement détectées
- La détection sur un site est indépendante de la détection des autres sites. Autrement dit, cela signifie que les sites doivent être suffisamment éloignés pour qu'ils soient biologiquement indépendants. Les modèles d'occupation sur plusieurs saisons (*multi-season occupancy model*) se basent sur les violations de l'hypothèse de système clos.

L'échantillonnage d'un site se fait en plusieurs suivis (*survey*). L'histoire rencontrée (*encounter history*) « 1 0 0 » indique que l'espèce a été détectée lors du premier suivi, mais pas dans le second et le troisième. « 1 1 0 » L'espèce est présente dans le premier et le second suivi, mais pas ... L'histoire « 0 0 0 » signifie que l'espèce n'a pas été détectée durant les 3 suivis, mais pas que le site est inoccupé.

Estimation des paramètres

Le modèle saturé est déterminé grâce aux probabilités des différentes histoires. Il est défini à partir de la fréquence observée des différentes combinaisons d'histoires. Ce sont les meilleures estimations des probabilités de ces histoires.

La base de l'analyse de la fonction mark de la bibliothèque Rmark (Logiciel R) se fait par maximum de vraisemblance. La fonction multinomiale de la vraisemblance du modèle saturé ($Log_e L_s$) est :

$$L(p_i | n_i, y_i) = \binom{n}{y_i} p_1^{y_1} p_2^{y_2} p_3^{y_3} \dots p_1^{y_8},$$

où p_i , la probabilité de l'histoire rencontrée i , (sachant n le nombre total de sites échantillonnés et y_i , la fréquence de chaque type d'histoires rencontrées) et $\binom{n}{y_i}$, le coefficient multinomial.

Communément, la version « logarithme népérien » de cette formule est utilisée et le coefficient multinomial est donc remplacé.

$$\ln(L(p_i | n_i, y_i)) \propto y_1 \ln(p_1) + y_2 \ln(p_2) + y_3 \ln(p_3) + \dots + y_c \ln(p_c),$$

soit la log-vraisemblance des paramètres ($\log_e L$) de p_i sachant n (le nombre total de sites échantillonnés) et y_i (la fréquence de chaque histoire), et c le nombre de combinaisons possibles d'histoires.

On utilisera par la suite la déviance ($-2\text{Log}_e L$) pour l'interprétation des résultats. Le modèle conceptuel est basé sur deux processus stochastiques affectant la détection de l'espèce sur un site :

- Un site peut être occupé (avec la probabilité Ψ) ou inoccupé avec la probabilité $(1-\Psi)$
- Si un site est occupé, alors à chaque suivi (j) la probabilité de détection est la même (p_j ; alors que $(1-p_j)$ est la probabilité de ne pas détecter l'espèce lors du suivi)

Donc, la probabilité d'observer une histoire particulière peut s'écrire comme suit :

$$\Pr(h_i = 100) = \varphi \times p_1(1 - p_2)(1 - p_3).$$

Pour les sites où l'espèce n'a jamais été détectée, soit l'espèce est présente et n'a pas été détectée, soit l'espèce n'occupe pas le site, on a donc pour notre exemple :

$$\Pr(h_i = 000) = \varphi(1 - p_1)(1 - p_2)(1 - p_3) + (1 - \varphi).$$

La Log-vraisemblance ($Log_e L$) est donc :

$$(L(\varphi, p | h_1, h_2, h_3, \dots, h_s)) = \prod_{i=1}^s \Pr(h_i),$$

ou d'une autre façon :

$$(L(\varphi, p | h_1, h_2, h_3, \dots, h_s)) = \left[\varphi^{S_D} \prod_{j=1}^K p_j^{S_j} (1 - p_j)^{S_D - S_j} \right] \left[\varphi \prod_{j=1}^K (1 - p_j) + (1 - \varphi) \right]^{S - S_D},$$

où S_D est le nombre de site quand l'espèce a été détecté au moins une fois et S_j le nombre de site quand l'espèce a été détectée durant les j suivis

Nous avons autant de paramètres de détection p que de période de suivi. Pour l'histoire « 1 0 0 », nous avons p_1, p_2, p_3 (qui ne sont pas les p_1, \dots de la fonction multinomiale) et φ la probabilité actuelle que le site est occupé. Le but principal de

cette analyse est de trouver la combinaison des betas (β) (et les MLE de p_1, p_2, p_3 et φ correspondants) qui maximise la $Log_e L$

On peut résumer la procédure comme suit :

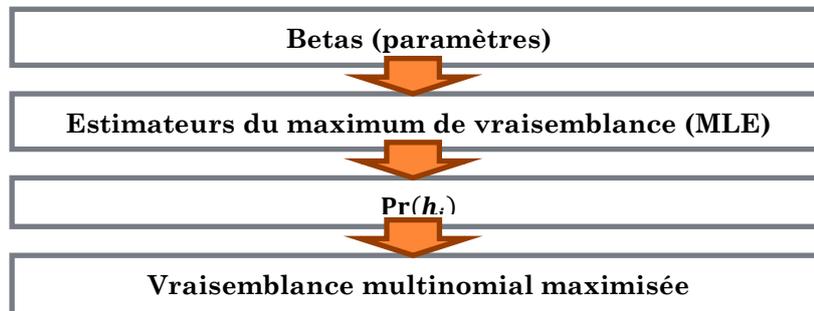


Figure 8 : Principe de l'inférence pour l'estimation des paramètres par maximum de vraisemblance

Evaluation du modèle

Une fois, les paramètres estimés, il est possible d'évaluer le modèle grâce à la qualité de l'ajustement par test du Khi^2 :

$$\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E}$$

Où O sont les valeurs observées et E les valeurs espérées correspondantes

Le poids AIC du modèle (w) peut être interprété comme la probabilité que le modèle k est le « meilleur » parmi l'ensemble des modèles proposés.

$$w_k = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta\text{AIC}_k\right)}{\sum_{r=1}^R \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta\text{AIC}_r\right)}$$

$$r = 1, \dots, R$$

Où k est le modèle considéré et R est le nombre total de modèles estimés.

La somme des poids de l'ensemble des modèles proposés est égale à 1. Si les modèles ont des poids similaires, il est difficile de dire s'il y a un modèle qui représente mieux les données que les autres. Cependant, si une covariable est sélectionnée dans les premiers modèles, alors la somme des poids de ces modèles peut être utilisée pour évaluer son influence dans l'occupation du site.

Hétérogénéité de la détection d'un site

Le modèle d'occupation permet aussi de choisir si la probabilité de détection varie entre suivi ou non. Pour une probabilité de détection constante, on obtient la

dérivée première avec le respect de chaque paramètre et égale à 0 :

$$\tilde{p}_{MLE} = \frac{\sum_{j=1}^k S_j}{k S_D},$$

où \tilde{p}_{MLE} est la probabilité estimée de détection de l'espèce durant le suivi pour les cas où l'espèce a été observée au moins une fois

De la même manière, pour une probabilité de détection spécifique au suivi, on a :

$$\tilde{p}_{j,MLE} = \frac{\hat{p}_{j,MLE}}{1 - \prod_{i=1}^k (1 - \tilde{p}_{j,MLE})} = \frac{S_j}{S_D}$$

,où $\tilde{p}_{j,MLE}$ est la part de suivis menés à une période donnée j sur les sites i où l'espèce était éventuellement détectée, ce qui a des conséquences sur la détection.

Modèles avec covariables

Nous supposons jusqu'alors que la probabilité de détection était la même entre les sites. Mais, nous savons très bien que différentes variables influencent l'abondance ou la présence d'une espèce. Cela est souvent l'objet des études menées (Manly et al. 2004, Morrison et al. 2006). La probabilité de détection peut donc être hétérogène en fonction des sites. Il est possible de modéliser la probabilité d'un site comme une fonction des covariables mesurées en utilisant une fonction de liens appropriés et le modèle d'occupation. Le lien généralement choisi est le « logit » autrement dit l'équation logistique.

La probabilité d'un site i occupé peut être exprimée comme suit :

$$\text{logit}(\varphi_i) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \dots + \beta_U x_{iU},$$

soit une fonction des covariables U associées au site i ($x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{iU}$).

Les coefficients de $U+1$ sont à estimer : un ordonnée à l'origine ou terme constant (β_0) et U coefficients de régression pour chaque covariable. Plusieurs types de covariables peuvent être employés pour caractériser un site : le type d'habitat, la taille des sites, l'altitude, distance d'un point d'eau, ... On peut avoir deux types de variables : constantes au cours de la saison, ou variant d'un suivi à un autre, comme des conditions météorologiques, l'heure de l'échantillonnage, l'expérience de l'observateur, ... Ainsi, la probabilité de détection de l'espèce d'un site i durant le suivi j peut s'écrire ainsi :

$$\text{logit}(p_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \dots + \beta_U x_{iU} + \beta_{U+1} y_{ij1} + \dots + \beta_{U+V} y_{ijV},$$

où x_{i1}, \dots, x_{iU} représentent les covariables constantes U associées de chaque site i et y_{ij1}, \dots, y_{ijV} sont les covariables V associées à chaque suivi j de chaque site i .

Modéliser les probabilités de détection et d'occupation comme une fonction de covariables permet un grand nombre de combinaisons de modèle et augmente la puissance d'analyse des données collectées. Cette méthode est couplée avec différentes procédures de sélection du modèle basées notamment sur le critère AIC (*Akaike Information Criterion*).

ANNEXE 3

Le RMSEP (Root Mean Squared Error of Prediction) est la racine carrée de la moyenne des écarts au carré. Il évalue la robustesse du modèle. Son avantage est qu'il donne une valeur dans la même unité que la variable réponse.

Indice	Distribution observée	Distribution attendue	Formule
RMSEP	Ecart entre valeur observée et valeur prédite	Racine carrée de la moyenne des écarts au carré leur de 0 à 1	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{n}}$

Où y_i est la valeur observée de l'individu i , \hat{y}_i est la valeur prédite de l'individu i , n est le nombre d'individus

ANNEXE 4

Pour évaluer la qualité d'ajustement des modèles logistiques, quelques pseudo- R^2 ont été développés. Ce sont des « pseudo » R^2 , dans le sens où comme les R^2 , ils prennent des valeurs allant de 0 à 1 avec des valeurs hautes indiquant le meilleur ajustement du modèle. Cependant, ils ne peuvent être interprétés comme le R^2 classique. De plus, différents pseudo- R^2 peuvent prendre des valeurs différentes. Nous utilisons dans cette étude, le pseudo- R^2 de Mc Fadden défini ci-après :

Indice	Distribution observée	Distribution attendue	Formule
Pseudo-R^2 de Mc Fadden	Vraisemblance du modèle	Valeur de 0 à 1	$1 - \frac{\log(\hat{L}(M_{full}))}{\log(\hat{L}(M_{intercept}))}$

Où M_{full} est le modèle avec les prédicteurs, $M_{intercept}$ est le modèle sans les prédicteurs, \hat{L} est la vraisemblance estimée

L'approche de Mc Fadden consiste à considérer la log vraisemblance du modèle nul ($M_{intercept}$) comme la somme des carrés totaux et la log vraisemblance du modèle (M_{full}) comme la somme des carrés des résidus.

Résumé :

L'hétérogénéité des forêts dites de « terre ferme » influence probablement la richesse spécifique, l'abondance et la structure des communautés animales. Afin de caractériser l'habitat du *Hocco alector* à différentes échelles, nous avons utilisé des données de terrain et de SIG relevées depuis plusieurs années. Les analyses montrent que le *Hocco alector* fréquente préférentiellement à une échelle locale les zones riches en lianes et *Sapotaceae* avec une utilisation légèrement plus marquée dans les forêts de terre ferme. A l'échelle de la Guyane, son habitat est caractérisé par les forêts de hauts reliefs et de hauts plateaux avec leur structure forestière et leur composition botanique propres. Malgré un effet positif des forêts de terre ferme, les critères majeurs de sélection de l'habitat sont différents entre ces deux échelles. La chasse a un effet négatif sur l'abondance du *Hocco alector* et occulte tout effet des autres variables environnementales. L'approfondissement des connaissances biologiques de cette espèce donne des perspectives en termes de conservation et de gestion durable.

Mots clés : utilisation et sélection de l'habitat, domaine vital, *Crax alector*, forêt tropicale humide, Guyane française, modélisation

Abstract :

The heterogeneity of forests called "Terra firme" probably influences the species richness, abundance and structure of animal communities. In order to characterize the habitat of *Crax Alector* at different scales, we used field data and GIS collected since several years ago. Analyses show that the *Crax Alector* frequents preferentially, in its home range, the areas rich in lianas and *Sapotaceae* with a slight tend for the Terra firme forest. On the scale of French Guiana, its habitat is characterized by forests of high relief and upland forest with their structure and their own botanical composition. In despite of a positive effect of Terra firme forests, the major criteria of habitat selection are different between these two scales. Hunting has a negative effect on the abundance of *Crax alector* and occults all of effects of the other environmental variables. The development of biological knowledge of this species gives perspectives in terms of conservation and sustainable management.

Keywords : habitat use and selection, home range, *Crax alector*, tropical rainforest, French Guiana, modelling