

UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

INSTITUT DE ZOOLOGIE

Laboratoire d'Ecologie théorique et Biométrie

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'ACCOUTUMANCE

DES PASSEREAUX FORESTIERS

AU FILET JAPONAIS

mémoire
présenté en vue de l'obtention
du grade de licencié en
Sciences zoologiques
par
Fernand Kinnen

1976

Mes quatre années d'études en sciences zoologiques se terminant par la rédaction de ce mémoire, je voudrais exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui, d'une façon ou d'une autre, ont contribué à la réalisation de ce travail.

Je remercie tous les membres du laboratoire d'Ecologie théorique et Biométrie pour l'accueil cordial qu'ils m'ont fait, et pour l'ambiance agréable qui y régnait.

En particulier, je tiens à remercier Monsieur le Professeur P. Berthet, qui a bien voulu être mon directeur de mémoire et qui, par son attitude et ses paroles, m'a appris - je crois - une manière critique d'envisager les problèmes scientifiques.

Mes remerciements vont aussi à Messieurs les Professeurs A. Bouillon et G. Gérard, qui ont aimablement accepté d'être mes lecteurs.

Je remercie également Monsieur Y. Leruth pour toutes les suggestions utiles qu'il m'a données. Une grande partie des idées explicitées ici étaient les fruits de son imagination.

Ma gratitude va également à Monsieur D. Kemp, pour les connaissances qu'il a mises à ma disposition et le temps qu'il a sacrifié, en m'aidant à baliser le terrain de l'expérience.

Enfin, je remercie tous mes camarades - je ne saurais les énumérer tous ici - pour les coups de main utiles qu'ils m'ont donnés.

TABLE DES MATIERES

	page
Introduction	1
Chapitre 1: L'expérience	4
1) Principe et buts de la nouvelle expérience	4
2) Protocole expérimental	10
Chapitre 2: Les modèles mathématiques	21
1) Méthode de G. Marten	23
2) Régression de la fraction marquée pondérée des échantillons sur le nombre de marqués antérieurement	27
3) Régression du nombre d'individus nouveaux sur le nombre de marqués antérieurement	31
4) Régression du nombre d'individus nouveaux sur le temps	38
Chapitre 3: Les simulations	46
1) Méthode de Marten	58
2) Régression de la fraction marquée pondérée sur le nombre de marqués dans la population	64
3) "Kill trapping"	67
Chapitre 4: Les données réelles	71
1) Méthode de Marten	78
2) Régression de la fraction marquée pondérée sur le nombre de marqués antérieurement	83
3) "Kill trapping"	85
Résumé et conclusions	98
Annexe	100
1) Programme de simulation de données C.M.R.	100
2) Remarques	103
Bibliographie	105

CHAPITRE 1: L'EXPERIENCE

1) PRINCIPE ET BUTS DE LA NOUVELLE EXPERIENCE

Si l'expérience de Sivry en 1973 a servi pour montrer les relations entre l'oiseau et son environnement végétal (Zegels 1974), elle était mal adaptée pour mettre en évidence l'accoutumance des oiseaux au moyen de capture employé, c.à d. au filet japonais. Rappelons ici brièvement qu'à Sivry, le terrain piégé était divisé en quatre parcelles, piégées à tour de rôle, chacune pendant un jour sur quatre seulement. Cette façon de procéder a évidemment atténué l'accoutumance, phénomène que l'on essaie justement de mettre en évidence.

Nous nous trouvons en fait devant un dilemme. Notre ambition est de cerner l'un des biais possibles dans les estimations de populations. Mais la nature de ce biais est telle que, lors d'un piégeage peu intense, il s'en trouve atténué jusqu'à devenir indiscernable parmi d'autres facteurs, et lors d'un piégeage intense, le phénomène lui-même a tendance à réduire le nombre de données récoltées. Dans les deux cas, il faudrait piéger de très grandes surfaces pour rassembler le nombre de données nécessaires. Nous ne disposons ni du matériel, ni du personnel requis pour mener une telle expérience.

A cause de limitations purement physiques, et à cause des deux aspects du problème décrits dans l'alinéa précédent, l'étude de l'accoutumance semble aboutir à une impasse.

Cependant, si aucune des expériences antérieures n'a fourni des résultats satisfaisants, il pourrait être utile de combiner un système de piégeage intense avec un autre, moins intense, au même endroit et à la même période, donc sous des conditions identiques. Notre expérience a été conçue dans cette optique.

Nous avons décidé de travailler avec deux types de

filets, les uns devaient être tendus tous les jours au cours de l'expérience, les autres tous les jours multiples de quatre seulement, comptés à partir du début de l'expérience. Dans la suite de ce texte, pour des raisons de brièveté, les premiers figureront sous le nom de 'filets A', les seconds seront appelés 'filets B'. Les deux systèmes de filets devaient être imbriqués l'un dans l'autre. A cette fin, nous disposions de deux schémas, illustrés ci-dessus, à la figure 1.

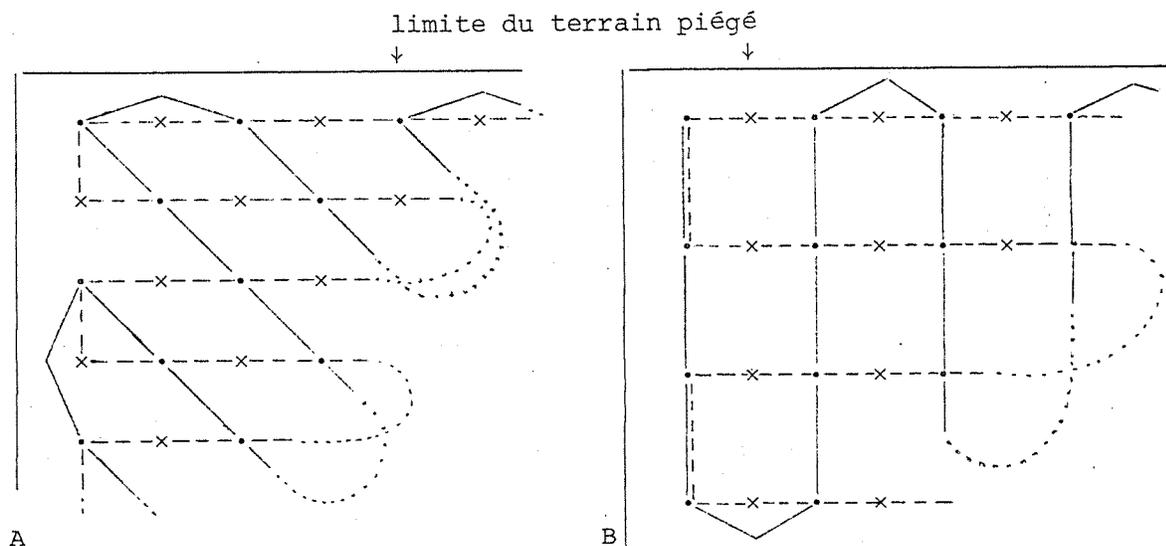


figure 1 : schémas de disposition des filets sur le terrain

- = filet tendu tous les jours
- x = filet tendu un jour sur quatre seulement
- = itinéraire suivi trois jours sur quatre
- - - = itinéraire suivi un jour sur quatre

A ce stade de la planification, et pour les deux schémas, il nous était toujours loisible de fixer le nombre de filets et les distances entre filets en fonction de la grandeur du terrain, de l'intensité du piégeage qu'on voulait réaliser, et des limitations imposées par la nécessité de contrôles réguliers.

La caractéristique principale des deux schémas proposés est la suivante: ils permettent de tracer deux trajets assez simples, que l'expérimentateur devait emprunter, l'un pour

contrôler tous les filets, l'autre pour contrôler uniquement les filets A, aux jours où ils seraient les seuls à être tendus, tout en évitant de passer par les emplacements des filets B. Ce critère-là nous empêchait déjà d'envisager un mélange et une distribution aléatoire des filets.

Une disposition des filets en quinconce permettait certainement une plus grande uniformité à tout instant de l'expérience. Néanmoins, notre choix s'est arrêté sur le schéma montré par la figure 1A, pour les raisons suivantes.

Les schémas sont tout à fait théoriques. En effet, dans un plan horizontal, un filet constitue un segment de droite, et non un point. Il nous aurait fallu introduire un paramètre supplémentaire pour rendre compte de la distribution des orientations des filets. De plus, sur le terrain, on a souvent dû placer un filet à 15 ou 20 mètres de son emplacement théorique, simplement parce que l'emplacement théorique ne convenait pas. Il est à noter que nous ne visions pas un quadrillage de filets strictement régulier; notre but était de ne pas introduire un facteur d'hétérogénéité dans nos résultats, rien que par la distribution spatiale des filets. Enfin, un aspect banalement pratique nous a guidé dans notre choix: le terrain choisi, avec ses chemins forestiers existants se prêtait mieux à l'application du schéma B: Avec une surface donnée, et pour des nombres de filets comparables (42 dans le schéma A contre 40 dans le schéma B), la longueur totale des sentiers à dégager dans le taillis, et la distance à parcourir pour effectuer un contrôle des filets, étaient moindres si l'on adoptait le schéma B.

Qu'est-ce qu'on pouvait espérer tirer d'une expérience ainsi planifiée?

Revenons ici au phénomène accoutumance qui finalement consiste en une connaissance du filet que l'oiseau acquiert. Il y a différentes manières de l'imaginer.

Un oiseau peut se faire prendre dans le filet, il sera sorti, examiné, éventuellement bagué par l'expérimentateur, et toutes ces manipulations lui causeront sans doute un certain traumatisme. Il est admis actuellement que la bague n'incommode pas l'oiseau, bien que nous ayons personnellement observé des individus qui essayaient de se débarrasser de leur bague en tirant dessus avec le bec. Quoiqu'il en soit, et pour parler en termes anthropiques, il est vraisemblable que l'oiseau en question garde un mauvais souvenir d'une expérience fâcheuse, et il est possible que la bague l'empêche d'oublier très vite.

L'oiseau peut aussi buter dans le filet sans se faire prendre, ou parvenir à s'en sortir de ses propres forces, avant que le bagueur ne survienne. Combien de fois nous est-il arrivé qu'un Merle, emprisonné dans une poche de filet et à la vue de l'expérimentateur qui s'approchait, fut pris de panique, se débattit violemment, puis s'enfuit en poussant de grands cris?

Enfin, l'oiseau peut voir des congénères pris dans le filet ou entendre leurs cris d'alarme, sans avoir eu de contact avec le filet lui-même.

Il existe un dernier point, non lié à la présence du filet directement, qui peut modifier l'efficacité du filet: l'expérimentateur contrôlant les filets à intervalles réguliers peut déranger les alentours par sa présence et par le bruit qu'il fait.

On peut se demander comment se traduira la connaissance du filet que l'oiseau accoutumé a acquis, et ici encore il y a moyen d'imaginer plusieurs situations.

Il se peut que l'oiseau, qui, d'une façon ou d'une autre, a appris à connaître le filet, se méfie uniquement des endroits qu'il a ainsi repérés comme dangereux.

D'autrepart, l'oiseau qui connaît un ou plusieurs filets par expérience directe, peut être capable de se méfier

d'autres filets qu'il n'avait jamais rencontrés auparavant. Ceci est concevable, bien que vu perpendiculairement, le filet soit très peu visible. En effet, un filet est toujours tendu entre deux perches, dans le sens de sa longueur il est très bien visible, et il s'accompagne toujours d'un même type d'environnement, à savoir une tranchée rectiligne dans le taillis; si l'oiseau parvient à associer un de ces critères avec une expérience antérieure, il sera accoutumé même à des filets qu'il rencontre pour la première fois.

Enfin, il est possible que ces deux attitudes se trouvent réunies et que l'oiseau manifeste une méfiance vis-à-vis d'un ou de quelques filets particuliers, et vis-à-vis de tous les filets en général.

Avec nos deux systèmes de filets imbriqués, quels sont les résultats auxquels on s'attend sur le terrain?

Supposons que chaque espèce soit caractérisée par une piégeabilité ou probabilité de capture journalière moyenne, fonction du nombre de pièges par unité de surface et des effectifs présents. Etant donnée la distribution spatiale des filets, conçue pour ne favoriser ni l'un, ni l'autre type, il n'y a pas de raison a priori de croire que cette piégeabilité diffère pour les filets A et les filets B, à la base. Pour rendre compte de l'accoutumance, il suffit d'affecter la piégeabilité d'un facteur $\frac{1}{a}$, facteur d'accoutumance, éventuellement différent selon qu'il s'agit de la piégeabilité des marqués ou des non-marqués. Si en plus, la parcelle est dérangée par les contrôles réguliers du bagueur, on rajoutera un facteur de dérangement $\frac{1}{d}$.

Sous l'hypothèse que la population reste stable, nous pouvons écrire:

$$C_j = \frac{1}{d} \left\{ \frac{1}{a_1} \cdot p \cdot (N - M_j) + \frac{1}{a_2} \cdot p \cdot M_j \right\}$$

avec N = taille de la population

C_j = capture totale du jour j

M_j = nombre de marqués avant le jour j

p = piègeabilité

$\frac{1}{d}$ = facteur de dérangement.

$\frac{1}{a_1}$ = facteur d'accoutumance des non-marqués

$\frac{1}{a_2}$ = facteur d'accoutumance des marqués

En admettant que le dérangement et l'accoutumance influencent de manière défavorable le rendement des filets, ces trois derniers facteurs sont des nombres compris entre 0 et 1, leurs valeurs étant d'autant plus faibles que le dérangement et l'accoutumance sont prononcés.

Tous les jours où les deux types de filets seront tendus, on pourra également départager la capture totale en deux parties. Or, comme le piégeage par les filets B est moins intense, on peut s'attendre à ce que l'accoutumance des marqués et des non-marqués y soit plus faible. De même, comme on s'est efforcé de ne passer aux emplacements des filets B que les jours où ils étaient tendus, le dérangement y sera vraisemblablement plus faible aussi. Ainsi, pour les jours où tous les filets travaillent, les nombres de captures attendues s'expriment comme suit:

$$C_{jA} = \frac{1}{d_A} \left\{ \frac{1}{a_{1A}} \cdot p \cdot (N - M_j) + \frac{1}{a_{2A}} \cdot p \cdot M_j \right\}$$

$$C_{jB} = \frac{1}{d_B} \left\{ \frac{1}{a_{1B}} \cdot p \cdot (N - M_j) + \frac{1}{a_{2B}} \cdot p \cdot M_j \right\}$$

les indices A et B se référant aux filets A et B.

Pour la suite, nous préférons englober le facteur dérangement dans l'accoutumance, car nous sommes conscients du

fait qu'il sera difficile de les dissocier.

Ce que nous espérons cependant, c'est de montrer les différences entre facteurs d'accoutumance, en traitant les données brutes par des méthodes statistiques appropriées.

2) PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Parmi les terrains qui pouvaient convenir pour notre expérience, nous avons retenu la forêt communale de Virton, plus précisément une parcelle de 22 hectares au lieu-dit Plain Fayi. Sa localisation est montrée ci-dessous par le croquis de la figure 2.

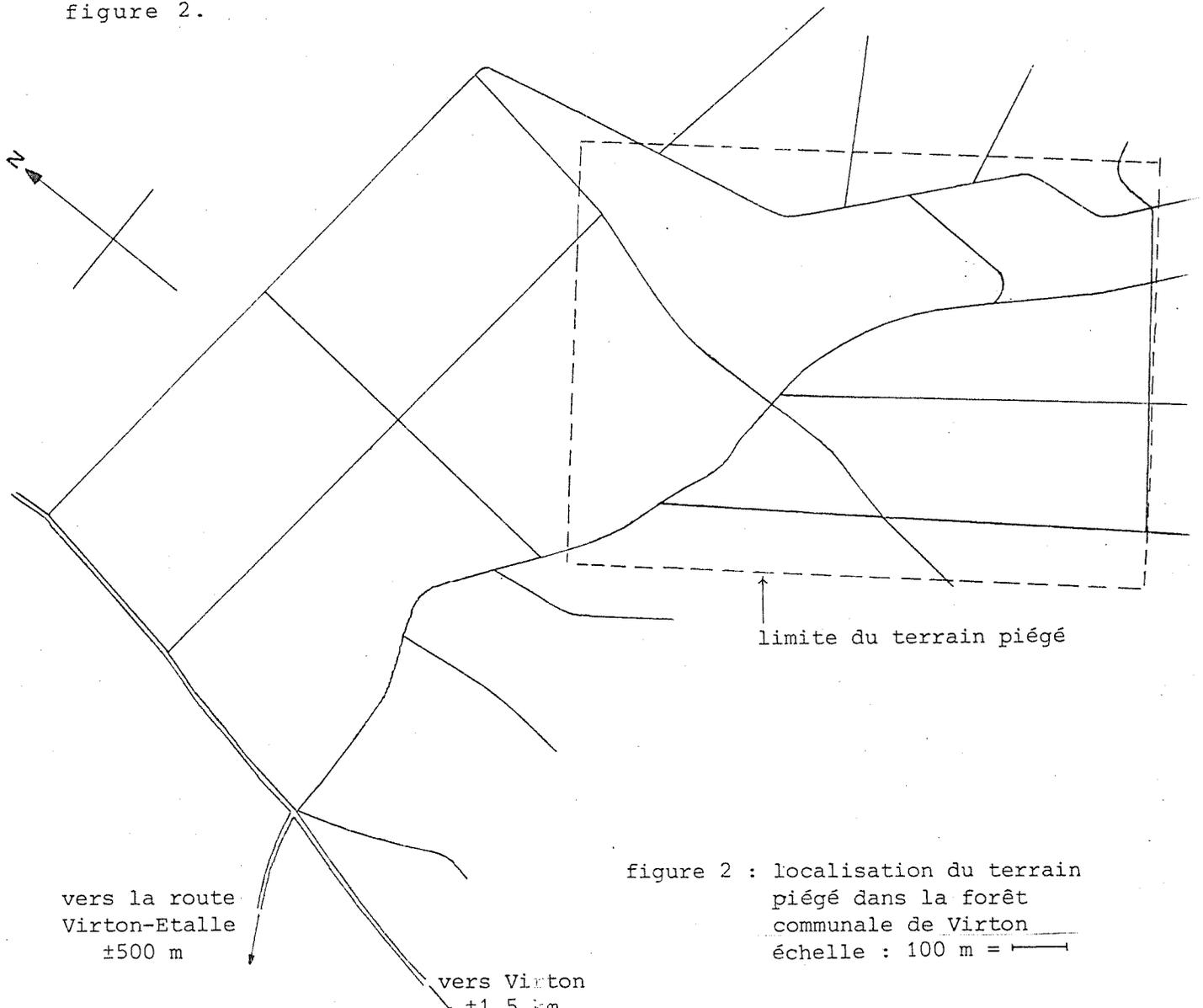


figure 2 : localisation du terrain piégé dans la forêt communale de Virton
échelle : 100 m = ———

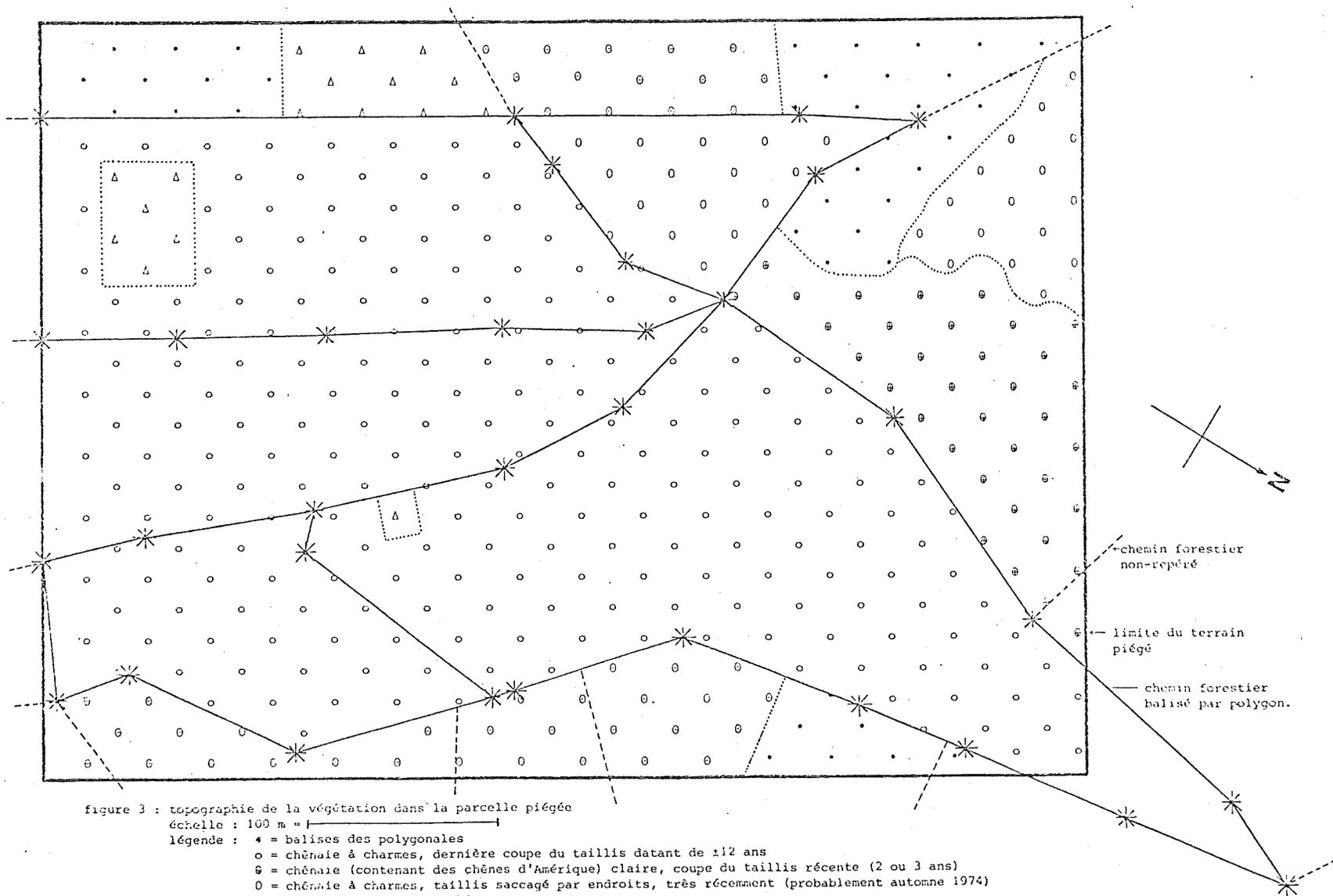
Le terrain piégé, à une altitude d'environ 280 m, est couvert d'une chênaie à charmes, exploitée selon le régime du taillis sous futaie. Les détails topographiques de la végétation sont présentés à la figure 3 (page 12), mais il convient de rajouter quelques remarques.

Par sa végétation, le terrain est assez homogène sur la plus grande partie de son étendue, mais le reste présente un aspect légèrement différent. A en juger d'après le tour des plus gros baliveaux, la strate arborescente doit avoir entre 70 et 100 ans. L'essence dominante y est le chêne, parsemé çà et là de bouleaux et d'érables. Mise à part les plantations de hêtres jeunes, cette espèce est pratiquement absente de la parcelle piégée. Les conifères y sont rares et regroupés en petits massifs. Dans la strate arbustive on note une forte prédominance du charme, suivi par le noisetier. Le cornouiller sanguin est assez bien représenté, par contre les ronces sont relativement rares, surtout les ronciers compacts sont très localisés. Dans la strate herbacée le muguet est fréquent, de même que les fougères.

Un certain nombre de travaux préparatoires étaient nécessaires pour aménager la parcelle. Ils ont été entrepris dès février 1975.

Nous avons commencé par baliser les chemins forestiers, à l'aide de polygones fermés, effectués au théodolite. A partir des points ainsi repérés, nous en avons placé d'autres, points théoriques, espacés de 100 m, où les filets A devaient être tendus.

Ensuite, nous avons dégagé une série de sentiers dans le taillis, tout en tirant le maximum de profit des chemins forestiers existants. De même, pour placer les filets, 40 tranchées de 15 m de long et 1 m de large furent nettoyées. Les emplacements des filets A ont été choisis les plus proches possibles des points théoriques cités plus haut, chaque filet B a été intercalé plus ou moins au milieu entre deux filets A. Pour des raisons de personnel disponible, on a limité le nombre total de filets à 40.



Comme la plupart du temps, on n'était que deux personnes sur le terrain, il fallait tenir compte du temps limité pour faire une ronde des filets. Le contrôle des filets en lui-même ne posait pas de problème, une personne pouvait facilement faire le tour de tous les filets et revenir à son point de départ en une heure et demie. Par contre, un expérimentateur seul ne pouvait monter 40 filets pendant ce temps, lors de la première visite au matin.

En automne et en hiver, nous sommes retournés sur le terrain, pour repérer au théodolite les positions exactes des filets, à partir soit des points théoriques, soit des points des polygonales. Malheureusement, des travaux effectués entretemps dans une autre partie de la forêt, et le passage de véhicules dans les chemins qu'ils impliquaient, avaient rendus introuvables ou inutilisables certaines des balises des polygonales; de ce fait, la localisation de certains filets est connue avec grande précision, de l'ordre de 20 cm, tandis que les autres ne sont repérés qu'à plus ou moins 5 m près. Le lecteur trouvera un plan de la parcelle piégée à la figure 4 (page 14).

L'expérience proprement dite eut lieu entre le 14 juillet et le 18 août 1975. Il y a eu un arrêt des activités du 3 au 7 août. Le 17 août, les conditions météorologiques ne nous permettaient pas d'ouvrir les filets. Pendant les 31 jours de piégeage effectifs, les filets furent tendus à l'aube, puis contrôlés 5 fois, à des intervalles allant de une heure et demie à une heure trois quarts, et fermés au dernier contrôle. L'expérience était généralement terminée vers une ou deux heures de l'après-midi.

Les filets employés étaient des filets dits japonais, tous de mêmes dimensions, à savoir 13.3 m de long sur 2 m de haut. Le lecteur trouvera plus de détails au sujet de ces filets dans les travaux antérieurs. Nous nous y référons aussi en ce qui concerne la notation des informations recueillies lors de chaque capture d'oiseau, et qui est identique à celle pratiquée à Sivry (Zegels 1974).

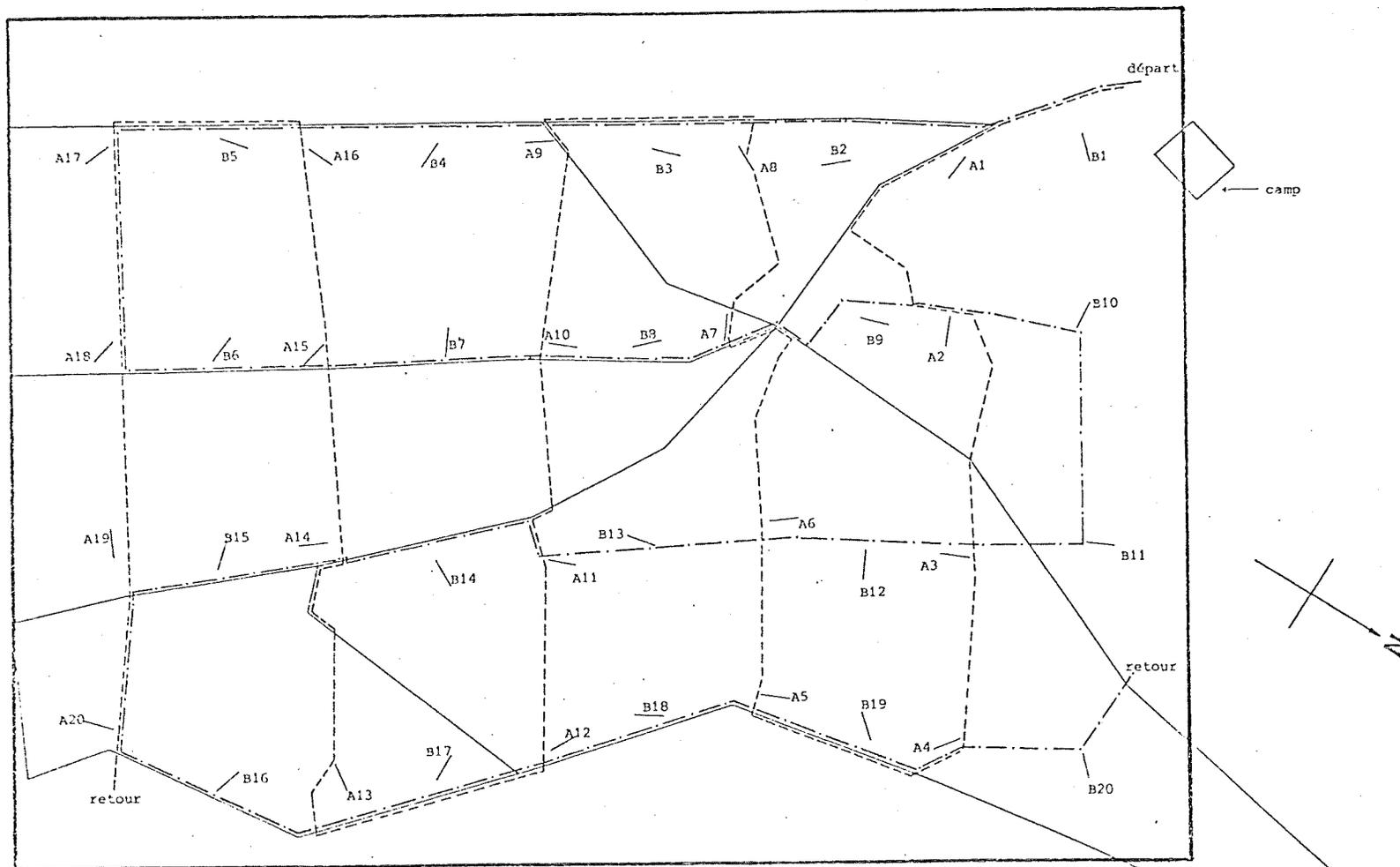
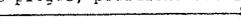


figure 4 : plan de la parcelle piégée, positions des filets et itinéraires suivis, pour l'expérience de Virton 1975
 échelle : 100 m = 
 ————— = trajet emprunté trois jours sur quatre
 - - - - - = trajet emprunté un jour sur quatre

Au cours de l'expérience nous avons totalisé 976 captures, avec 621 individus différents, se répartissant en 26 espèces. Le détail est montré par le tableau 1, ci-dessous

	premières captures	recaptures
Gélinotte des bois <i>Tetrastes bonasia</i> (L.)	1	
Pic épeiche <i>Dendrocopos major</i> (L.)	14	9
Geai des chênes <i>Garrulus glandarius</i> (L.)	4	
Mésange charbonnière <i>Parus major</i> L.	52	28
Mésange bleue <i>Parus caeruleus</i> L.	45	5
Mésange huppée <i>Parus cristatus</i> L.	1	
Mésange nonnette <i>Parus palustris</i> L.	12	4
Mésange boréale <i>Parus montanus</i> Conrad v. Bald.	17	7
Sittelle torchepot <i>Sitta europaea</i> (L.)	19	22
Grimpereau des jardins <i>Certhia brachydactyla</i> Brehm	6	3
Troglodyte mignon <i>Troglodytes troglodytes</i> (L.)	18	12
Grive musicienne <i>Turdus philomelos</i> Brehm	37	10
Merle noir <i>Turdus merula</i> L.	88	41
Rouge-gorge familier <i>Erithacus rubecula</i> (L.)	109	126
Fauvette à tête noire <i>Sylvia atricapilla</i> (L.)	69	38
Fauvette des jardins <i>Sylvia borin</i> (Bodd.)	26	11
Fauvette babillarde <i>Sylvia curruca</i> (L.)	1	
Pouillot véloce <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieill.)	21	7
Pouillot fitis <i>Phylloscopus trochilus</i> (L.)	4	
Pouillot siffleur <i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechst.)	1	
Roitelet huppé <i>Regulus regulus</i> (L.)	2	
Roitelet triple bandeau <i>Regulus ignicapillus</i> (Temm.)	1	
Gobe-mouches noir <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pall.)	3	
Accenteur mouchet <i>Prunella modularis</i> (L.)	33	21
Bouvreuil pivoine <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (L.)	34	11
Pinson des arbres <i>Fringilla coelebs</i> L.	3	
total:	621	355

tableau 1 : distribution des captures et recaptures entre les différentes espèces

Nous avons également procédé à une mise en graphique du rendement journalier des filets et de la fraction de marqués dans les échantillons pris, en fonction du temps. Ces graphiques sont montrés par les figures 5 à 8.

Les données brutes récoltées sur le terrain ont été transcrites sur cartes perforées. Une fois stocké sur disque au

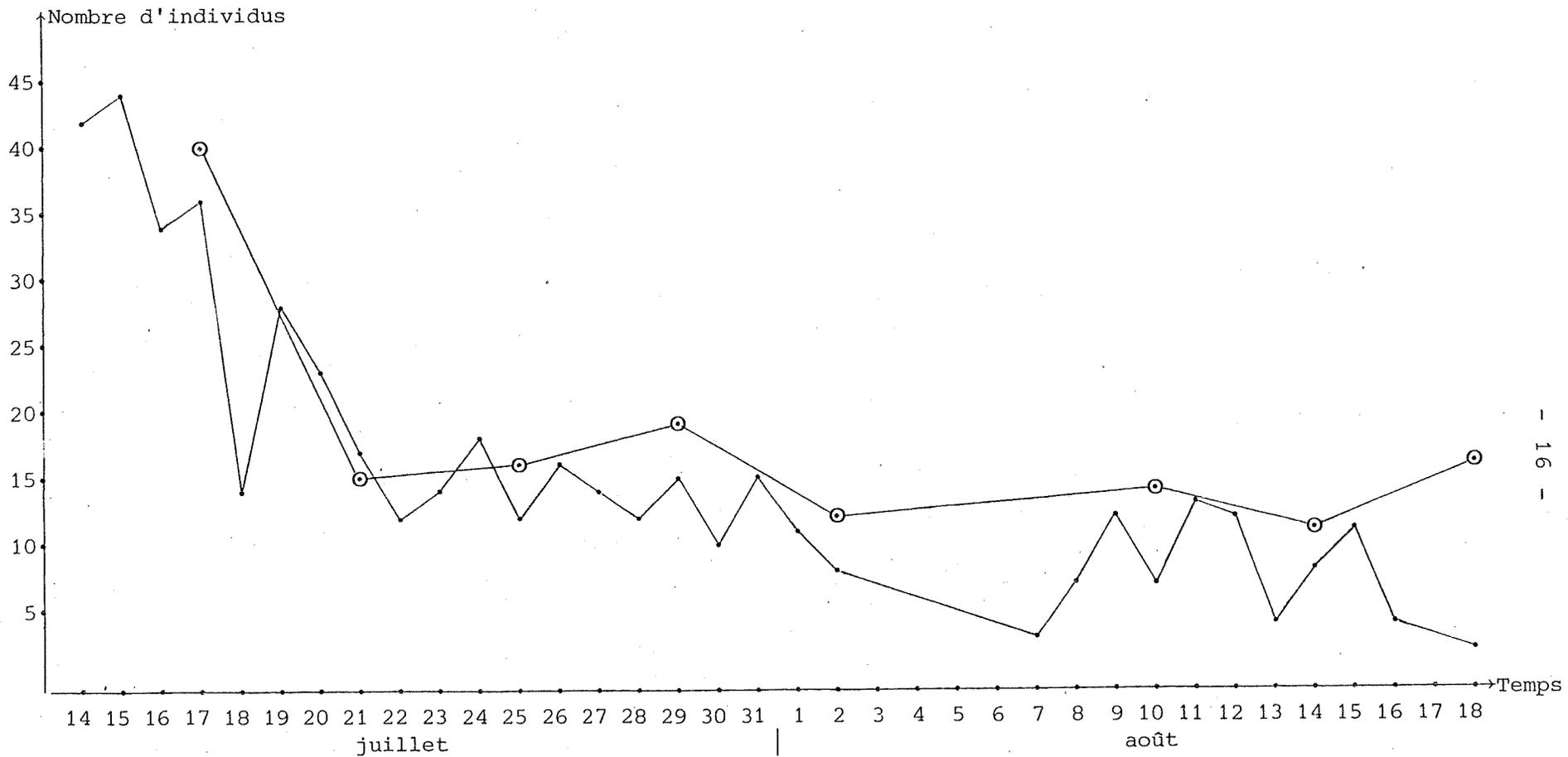


figure 5 : nombre de premières captures en fonction du temps; toutes les espèces groupées

—•— : filets A
 —○— : filets B

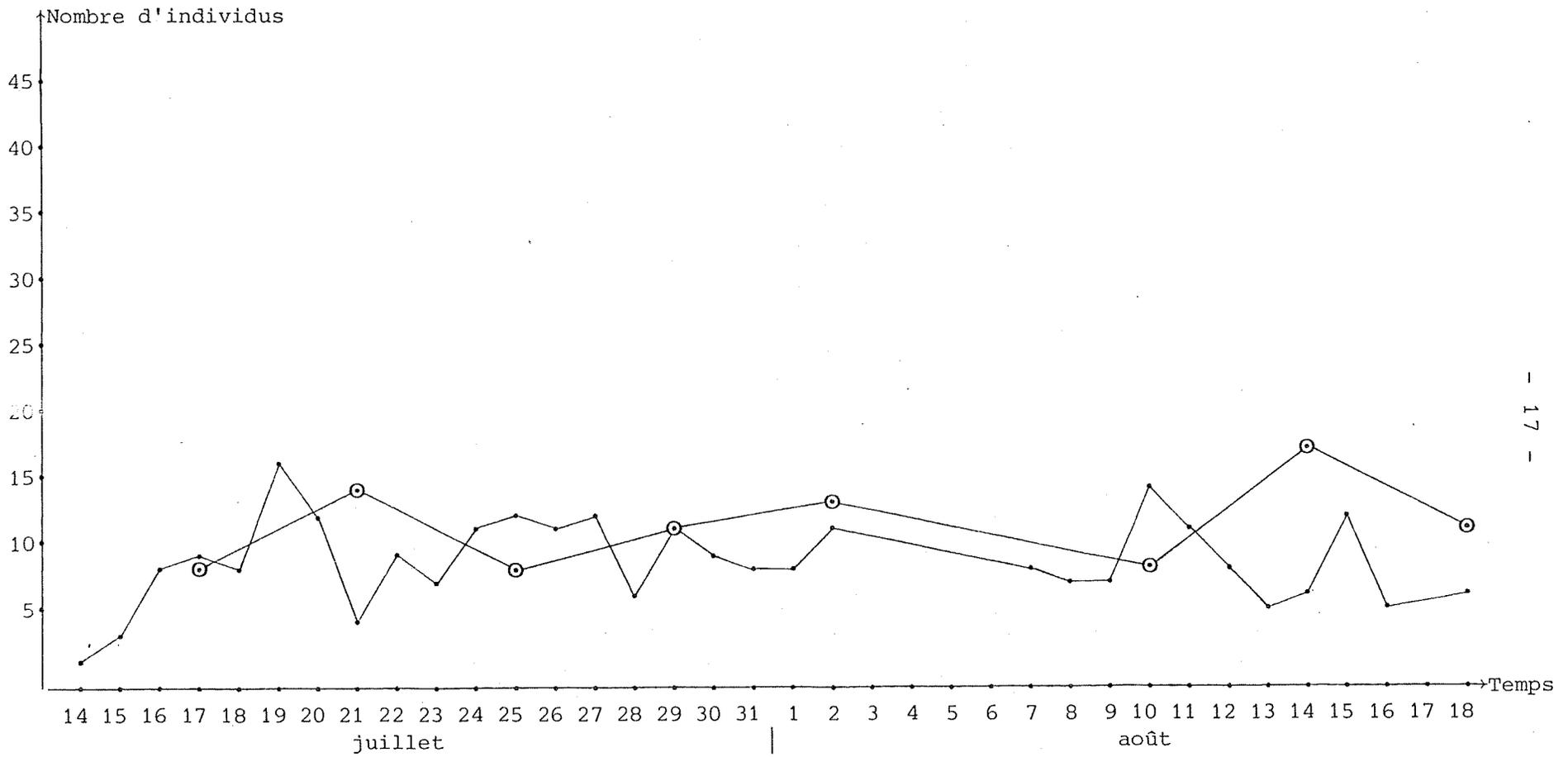


figure 6 : nombre de recaptures en fonction du temps; toutes les espèces groupées

—•— : filets A
 —○— : filets B

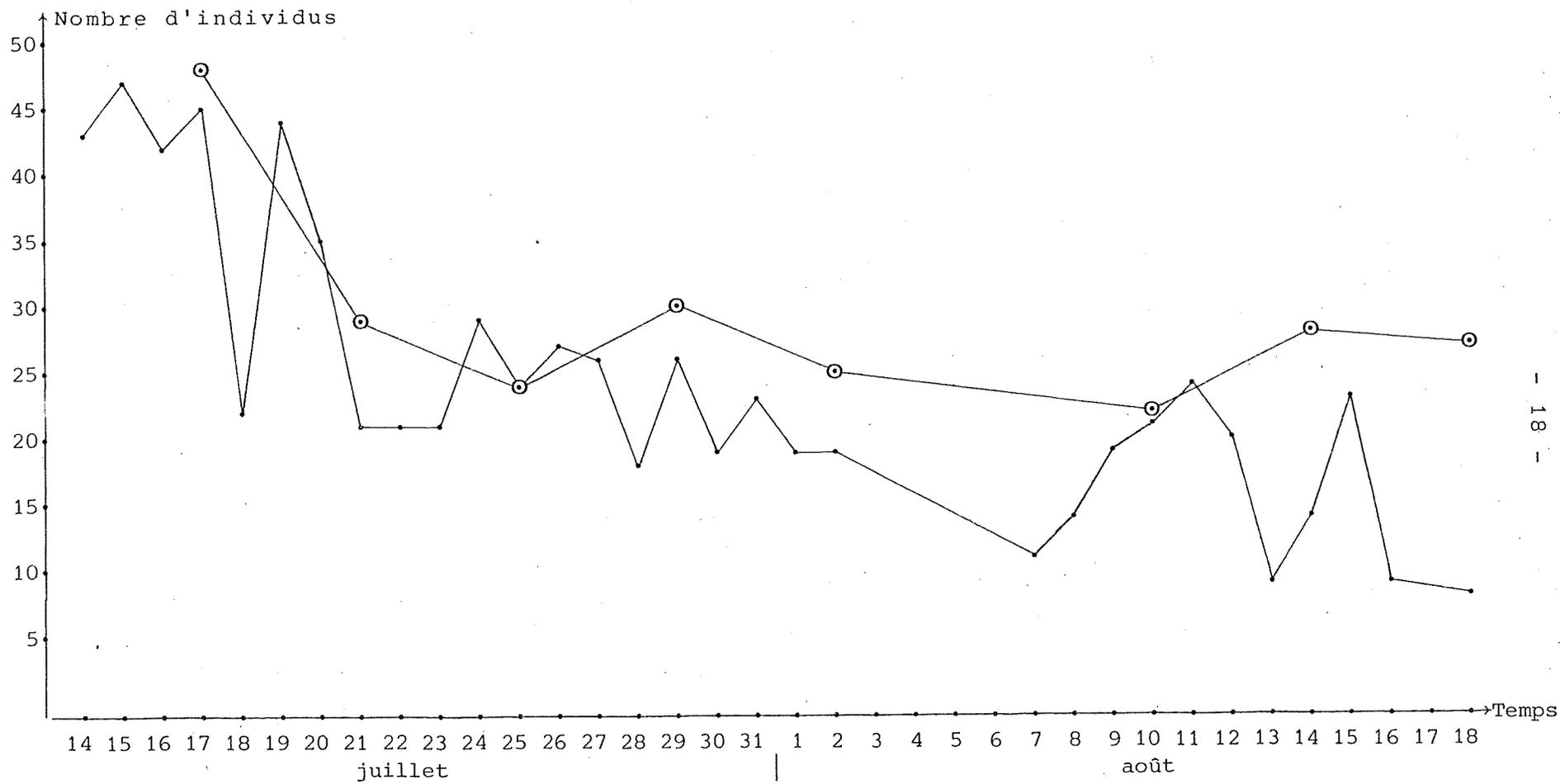


figure 7 : nombre total de captures en fonction du temps; toutes les espèces groupées

—•— : filets A
 —○— : filets B

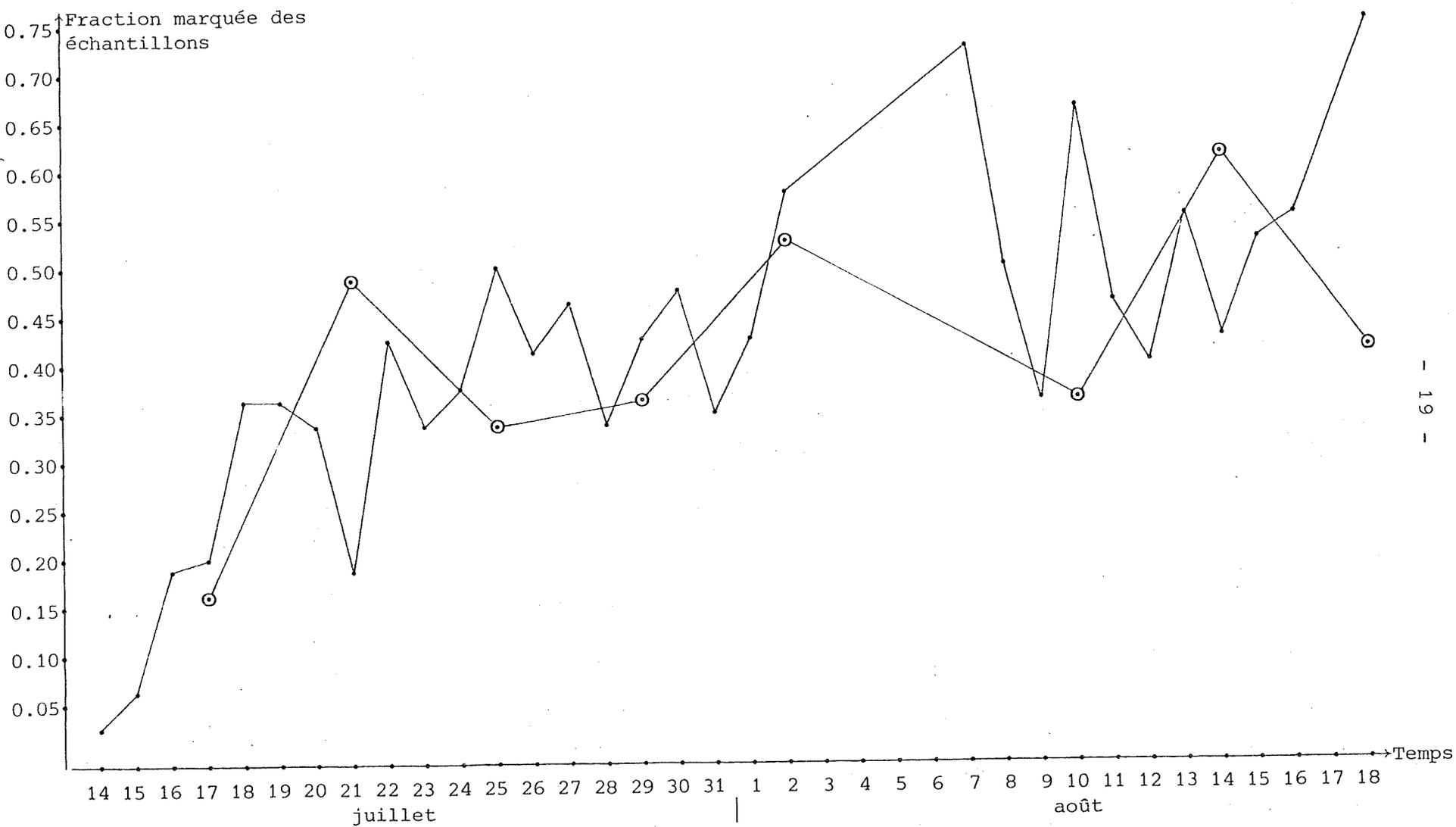


figure 8 : fraction marquée des échantillons en fonction du temps; toutes les espèces groupées

—•— : filets A
 —○— : filets B

Centre de Calcul à Louvain-la-Neuve, ce fichier d'informations nous a servi de base pour toutes nos opérations ultérieures. Le traitement des données a été effectué par ordinateur, et par programmes écrits en Fortran IV.

CHAPITRE 2: LES MODELES MATHEMATIQUES.

Dans le contexte d'une étude de l'accoutumance des oiseaux au filet japonais, le but de notre expérience était de permettre la comparaison de cette accoutumance, causée par deux groupes de filets qui, en principe, ne différaient que par leur intensité de piégeage.

Nous avons esquissé dans le chapitre précédent, ce que nous espérons tirer comme conclusions des données brutes récoltées sur le terrain. Rappelons que l'accoutumance consiste finalement en une modification de la piégeabilité, due à la présence du filet, au sens large du terme. La mise en évidence d'une différence entre les piégeabilités des marqués et des non-marqués, dans les deux types de filets, sera une preuve pour l'accoutumance par la capture et le marquage. D'autre part, la comparaison des rendements journaliers dans les deux types de filets, à la fois pour les marqués et les non-marqués, pourra nous renseigner sur le rôle de l'intensité du piégeage dans l'accoutumance.

Nous avons déjà remarqué qu'il sera difficile de distinguer entre dérangement de la parcelle et accoutumance. Evidemment, nous pouvons faire l'hypothèse qu'un oiseau n'est accoutumé que par la capture et le marquage. Nous pouvons de même supposer que le dérangement n'existe pas, ou qu'il est identique pour les deux types de filets. Enfin, une possibilité est également de postuler que les filets A sont les seuls à être dérangés. Dans les trois cas, et moyennant une hypothèse supplémentaire quant à la piégeabilité de base, nous pourrions déterminer les valeurs numériques des différents facteurs restants, dans les équations de la page 9.

Les données ont été traitées par des méthodes de régression linéaire; l'emploi de l'ordinateur s'est justifié: en tout et pour tout, nos programmes de régression ont vu

quelques centaines d'exécutions, sur autant de groupes de données, y compris des données simulées, dont nous parlerons dans le chapitre suivant.

Les données réelles ont été préalablement préparées en vue de leur utilisation. Nous les avons rangées, d'abord par ordre chronologique des captures pour chaque individu, ensuite ces ensembles ordonnés ont été regroupés par espèce et par ordre chronologique des premières captures des individus.

Les régressions ont finalement été faites sur des données de comptage, issues de ce fichier rangé. Pour chaque espèce, ainsi que pour l'ensemble de toutes les espèces groupées, nous nous sommes constitué trois colonnes de valeurs, à savoir les nombres de marqués antérieurement, les nombres d'individus nouveaux et les nombres de recaptures, et ce pour les filets A et les filets B. Dans les nombres de marqués antérieurement, nous avons rassemblé tous les individus marqués, peu importe dans quel filet ils avaient été pris pour la première fois. Les filets B ayant été ouverts pendant 8 journées, nous avons par conséquent 8 triplets de valeurs. Pour les filets A, nous avons regroupé les nombres par périodes, la première allant du jour 1 au jour 3, la seconde de 4 à 7, la troisième de 8 à 11, etc. De cette façon, nous disposons également de 8 triplets, correspondant à 8 périodes de 4 jours (sauf la première, qui n'en a que 3). Le neuvième triplet, correspondant à l'unique jour 32, n'a pas été exploité parce que trop peu comparable aux autres. Il reste encore à remarquer que pour chaque période, on n'a tenu compte que d'une capture par individu, quel que fût le nombre de captures de cet individu pendant la période. Ainsi, un individu capturé la première fois le 5. jour, puis repris le 7. jour, ne fut considéré que en tant que individu nouveau de la deuxième période.

Une fois arrangées de cette façon, les données ont été analysées par des méthodes de régression. Les principes de

ces méthodes sont exposées ci-dessous.

Les trois méthodes employées sont tirées de publications antérieures (Hayne 1949, Marten 1970). Nous en décrivons ici les développements mathématiques avec plus de détails, tout en rajoutant quelques commentaires qui nous ont paru utiles. A la fin de ce chapitre, le lecteur trouvera la description d'une quatrième méthode, également tirée d'une publication (MacArthur R. and MacArthur A. 1974), nous y expliquerons brièvement pourquoi nous avons renoncé à l'appliquer.

Pour une meilleure clarté, nous avons uniformisé les notations. Ainsi, dans la suite de ce texte

N = taille de la population

M = nombre de marqués dans la population

U = nombre de non-marqués dans la population

n = taille de l'échantillon

m = nombre de marqués dans l'échantillon

u = nombre de non-marqués dans l'échantillon

Un éventuel indice j se rapporte au temps. Les estimations sont caractérisées par un "chapeau" ($\hat{}$), les moyennes par une barre ($\bar{}$).

1) MÉTHODE DE G. MARTEN

Elle consiste en une régression du nombre estimé de non-marqués dans la population sur le nombre de marqués antérieurement, et fait intervenir une hypothèse quant au rapport entre la piègeabilité des marqués et celle des non-marqués.

Bien que le fait ne soit pas d'une importance capitale pour la suite, il est à remarquer qu'une hétérogénéité de la population par la piègeabilité peut être inhérente à la population, tout comme elle peut être la conséquence plus ou moins directe du piègeage. Si dès avant le début de l'expérience, certains individus sont plus piègeables que d'autres, ce seront surtout ces individus-là qui formeront le groupe des marqués.

Donc, quelle que soit l'origine de l'hétérogénéité de la population, on aboutit à la même situation. Qu'un groupe de la population contienne proportionnellement le plus d'individus marqués parce que ce groupe est plus piégeable, ou que le groupe des marqués ait une piégeabilité propre parce que les individus sont marqués, la conséquence en est la même: les marqués ont une piégeabilité moyenne différente de celle des non-marqués. Comme ces piégeabilités se traduisent dans les effectifs des captures, les estimations seront biaisées.

Supposons que le nombre réel d'individus dans la population soit N . En un premier temps, nous capturons M individus, nous les marquons et les relâchons dans la population. Puis, nous prenons un échantillon de n individus, parmi lesquels nous retrouvons m individus marqués.

Sous l'hypothèse que $E\left(\frac{m}{n}\right) = \frac{M}{N}$, nous pouvons alors estimer N :

$$\hat{N} = n \frac{M}{m}$$

C'est une méthode bien connue sous le nom de index de Lincoln. Par ailleurs, il en découle l'hypothèse de base de cette méthode, à savoir l'égalité des piégeabilités. En effet:

$$\begin{aligned} N = n \frac{M}{m} &\longrightarrow U + M = (u + m) \frac{M}{m} \\ &\longrightarrow m \cdot (U + M) = (u + m) \cdot M \\ &\longrightarrow Um = uM \\ &\longrightarrow \frac{m}{M} = \frac{u}{U} \end{aligned}$$

Nous avons des raisons de croire que cette condition n'est pas remplie par notre expérience avec des oiseaux.

A priori, l'hétérogénéité de la population n'est pas nécessairement une source de biais pour les estimations. Il suffit que l'hétérogénéité lors du marquage soit indépendante de celle de l'échantillonnage. On peut y arriver en employant

des moyens de capture différents.

Cependant, nous avons travaillé rien qu'avec des filets japonais, tout au long de l'expérience, et nous préférons envisager le cas où les estimations par l'index de Lincoln seraient biaisées.

Supposons alors que les piégeabilités ne soient pas égales, mais différentes d'un facteur fixe α , constant au cours de l'expérience.

Nous disposons de j échantillons, et pour chacun, nous avons:

$$\frac{u_j \cdot M_j}{U_j \cdot m_j} = a \quad \text{ou alors} \quad \frac{u_j}{U_j} = \alpha \cdot \frac{m_j}{M_j}$$

Or:

$$u_j \cdot \frac{M_j}{m_j} = \hat{U}_j$$

Donc:

$$\begin{aligned} \hat{U}_j &= \alpha \cdot U_j \\ &= \alpha \cdot (N - M_j) \\ &= \alpha \cdot N - \alpha \cdot M_j \\ &= b - \alpha \cdot M_j \end{aligned}$$

Il est facile de reconnaître dans cette égalité l'équation d'une droite: $y = \alpha \cdot x + b$

Maintenant, il suffit d'appliquer le procédé classique de la régression linéaire au j paires de valeurs (M_j, \hat{U}_j) .

Le facteur α , que nous appellerons facteur d'accoutumance, est donné par la valeur de la pente de la droite de régression, changée de signe.

$$\hat{a} = \frac{-\sum \hat{U}_j \cdot (M_j - \bar{M})}{\sum (M_j - \bar{M})^2}$$

$$\hat{N} = \bar{M} + \frac{\hat{U}}{\hat{a}}$$

L'écart-type de \hat{a} se calcule évidemment comme l'écart-type d'une pente de droite de régression:

$$\begin{aligned} s_{\hat{a}} &= \sqrt{\frac{\text{carré moyen résiduel}}{\text{SCE de var. indépendante}}} \\ &= \sqrt{\frac{\sum (\text{val. obs. de } U_j - \text{val. attendue de } U_j)^2}{j - 2}} \\ &\quad \text{SCE de var. indépendante} \\ &= \sqrt{\frac{\sum \{ \hat{U}_j - (\hat{a} \cdot \hat{N} - \hat{a} \cdot M_j) \}^2}{(j - 2) \cdot \sum (M_j - \bar{M})^2}} \end{aligned}$$

L'intervalle de confiance à \hat{a} sera obtenu en multipliant $s_{\hat{a}}$ par la valeur appropriée de la table de Student, avec $j - 2$ degrés de liberté.

G. Marten donne une formule d'approximation pour trouver l'écart-type de \hat{N} :

$$s_{\hat{N}} = \sqrt{\frac{\sum \{ \hat{U}_j - (\hat{a} \cdot \hat{N} - \hat{a} \cdot M_j) \}^2}{j \cdot (j - 2) \cdot \hat{a}^2} + \frac{(s_{\hat{a}} \cdot \hat{U})^2}{\hat{a}^4}}$$

Pour l'intervalle de confiance à \hat{N} , on utilisera alors la table de probabilités de la variable normale.

L'estimation de a surtout est intéressante: en effet, si l'intervalle de confiance à \hat{a} n'inclut pas la valeur 1, nous pouvons conclure au seuil choisi dans la table de Student, que

les piégeabilités sont différentes.

Eventuellement, on pourrait envisager de tester un écart à la linéarité. Un test significatif voudrait dire que le facteur α n'est pas constant pour tous les échantillons. Ceci est facilement concevable: si la piégeabilité est fonction du nombre de captures par individu, au fur et à mesure que l'expérience progresse, la piégeabilité moyenne des marqués sera de plus en plus différente de celle des non-marqués, simplement parce que le nombre moyen de captures par individu dans les marqués sera de plus en plus élevé.

Nous ne disposons que d'une valeur de \hat{U}_j , pour chaque M_j , nos données ne se prêtent donc pas à une telle opération.

2) RÉGRESSION DE LA FRACTION MARQUÉE PONDÉRÉE DES ÉCHANTILLONS SUR LE NOMBRE DE MARQUÉS ANTÉRIEUREMENT (HAYNE 1949)

Reprenons la méthode de l'index de Lincoln:

$$\hat{N} = n \cdot \frac{M}{m}$$

Avec nos j échantillons, nous pourrions faire j estimations de N . Puisque nos échantillons restent petits par rapport à la taille de la population, nous pouvons supposer que m_j suit une distribution binomiale, plutôt qu'une hypergéométrique. Cette approximation simplifie les expressions mathématiques.

Si m_j suit une distribution binomiale, la fraction marquée $\frac{m_j}{n_j}$, qui au fond est une fraction "de réussite" d'une binomiale, aura les caractéristiques suivantes:

$$E\left(\frac{m_j}{n_j}\right) = \frac{M_j}{N}$$

$$\text{var}\left(\frac{m_j}{n_j}\right) = \frac{\frac{M_j}{N} \cdot \left(1 - \frac{M_j}{N}\right)}{n_j}$$

Modifions un peu l'expression de l'index de Lincoln:

$$\frac{m_j}{n_j} = \frac{1}{N} \cdot M_j$$

Nous y reconnaissons l'équation d'une droite, passant par l'origine et ayant comme pente $\frac{1}{N}$.

Cependant, il y a lieu de se demander, si les j estimations de N ont toutes la même valeur. Au lieu d'appliquer les méthodes conventionnelles de régression au j couples de valeurs $(M_j, \frac{m_j}{n_j})$, faisons alors plutôt la régression pondérée de la fraction marquée sur le nombre de marqués antérieurement.

Soit w_j la pondération attribuée à l'échantillon j . Nous choisirons la pente de la droite de régression de façon à minimiser

$$\begin{aligned} & \sum w_j \cdot \left\{ \frac{m_j}{n_j} - \frac{M_j}{N} \right\}^2 \\ &= \sum w_j \cdot \left(\frac{m_j}{n_j} \right)^2 - 2 \cdot \frac{1}{N} \cdot \sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j + \frac{1}{N^2} \cdot \sum w_j \cdot M_j^2 \\ \frac{\partial}{\partial \left(\frac{1}{N} \right)} &= -2 \cdot \sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j + 2 \cdot \frac{1}{N} \cdot \sum w_j \cdot M_j^2 \\ \frac{\partial}{\partial \left(\frac{1}{N} \right)} &= 0 \quad \text{si} \quad \frac{1}{N} \cdot \sum w_j \cdot M_j^2 = \sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j \end{aligned}$$

Prenons la pondération habituelle par $\frac{1}{\text{var}\left(\frac{m_j}{n_j}\right)}$

$$\frac{1}{N} \cdot \sum \frac{n_j \cdot M_j^2}{M_j \cdot \left(1 - \frac{M_j}{N}\right)} = \sum \frac{n_j \cdot m_j \cdot M_j}{n_j \cdot \frac{M_j}{N} \cdot \left(1 - \frac{M_j}{N}\right)}$$

$$\frac{1}{N} \cdot \sum \frac{n_j \cdot M_j}{(1 - \frac{j}{N})} = \sum \frac{m_j}{(1 - \frac{j}{N})}$$

Opérant de cette manière, nous pouvons espérer les meilleurs résultats, pourvu que l'échantillonnage soit aléatoire. Nous avons cependant des raisons de croire qu'il n'en est rien: un certain nombre d'oiseaux sont inaccessibles lors de chaque échantillonnage parce que récemment bagués et très prudents, ou absents de la parcelle piégée.

Dans ce cas, il est préférable de ne pondérer que par la taille de l'échantillon. Les écarts à la droite de régression seront à leur minimum, si

$$\frac{1}{N} \cdot \sum n_j \cdot M_j^2 = \sum m_j \cdot M_j$$

ou alors, si la pente de la droite de régression est donnée par:

$$\frac{1}{N} = \frac{\sum m_j \cdot M_j}{\sum n_j \cdot M_j^2}$$

La pente de la droite étant l'inverse de la taille de la population, nous estimons celle-ci par:

$$\hat{N} = \frac{\sum n_j \cdot M_j^2}{\sum m_j \cdot M_j}$$

Nous voulons ensuite trouver l'intervalle de confiance à \hat{N} . Repartons du cas général de la régression pondérée.

$$s^2 = \frac{\sum w_j \cdot (\frac{m_j}{n_j} - \frac{M_j}{N})^2}{j - 1}$$

$$(j - 1) \cdot s^2 = \sum w_j \cdot (\frac{m_j}{n_j})^2 - 2 \cdot \sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot \frac{M_j}{N} + \sum w_j \cdot (\frac{M_j}{N})^2$$

$$\begin{aligned}
 &= \sum w_j \cdot \left(\frac{m_j}{n_j}\right)^2 - \frac{2}{N} \cdot \sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j + \frac{1}{N^2} \cdot \sum w_j \cdot M_j^2 \\
 &= \sum w_j \cdot \left(\frac{m_j}{n_j}\right)^2 - 2 \cdot \frac{\sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j}{\frac{\sum w_j \cdot M_j^2}{\sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j}} + \frac{\sum w_j \cdot M_j^2}{\frac{(\sum w_j \cdot M_j^2)^2}{(\sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j)^2}} \\
 &= \sum w_j \cdot \left(\frac{m_j}{n_j}\right)^2 - 2 \cdot \frac{(\sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j)^2}{\sum w_j \cdot M_j^2} + \frac{(\sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j)^2}{\sum w_j \cdot M_j^2} \\
 &= \sum w_j \cdot \left(\frac{m_j}{n_j}\right)^2 - \frac{(\sum w_j \cdot \frac{m_j}{n_j} \cdot M_j)^2}{\sum w_j \cdot M_j^2}
 \end{aligned}$$

L'estimateur de la variance de la pente est obtenu de la façon suivante:

$$s^2_{\left(\frac{1}{N}\right)} = \frac{s^2}{\sum w_j \cdot M_j^2}$$

Donc:

$$\hat{\left(\frac{1}{N}\right)} = \frac{1}{N} \pm \frac{t_{(1-\alpha/2)} \cdot s_{\left(\frac{1}{N}\right)}}{\sqrt{\sum w_j \cdot M_j^2}}$$

En pondérant par la taille des échantillons, nous avons:

$$\hat{\left(\frac{1}{N}\right)} = \frac{\sum m_j \cdot M_j}{\sum n_j \cdot M_j^2} \pm \frac{t_{(1-\alpha/2)} \cdot s_{\left(\frac{1}{N}\right)}}{\sqrt{\sum n_j \cdot M_j^2}}$$

$$\hat{N} = \frac{\sum n_j \cdot M_j^2}{\sum m_j \cdot M_j \pm t_{(1-\alpha/2)} \cdot s \left(\frac{1}{N}\right) \cdot \sqrt{\sum n_j \cdot M_j^2}}$$

La méthode ainsi décrite présente un avantage sur l'index de Lincoln. Elle accorde le plus d'importance aux grands échantillons qui sont moins susceptibles de mener à des estimations erronées.

A priori, la méthode ne convient pas tellement bien pour nos besoins, en ce sens qu'elle ne fournit rien qu'une estimation de la population, alors que notre objectif désigné est l'accoutumance, l'un des biais de cette estimation.

Néanmoins, les résultats obtenus seront utiles, dans la mesure où ils permettront des comparaisons, soit entre estimations de populations fournies par différentes méthodes, soit entre intervalles de confiance de ces estimations, soit encore entre estimations et tailles réelles des populations, lorsque tous les paramètres de ces populations sont connus.

Nous reparlerons de ces comparaisons dans les chapitres suivants.

3) RÉGRESSION DU NOMBRE D'INDIVIDUS NOUVEAUX SUR LE NOMBRE DE MARQUÉS ANTÉRIEUREMENT (HAYNE 1949)

Cette méthode est communément appelée "kill trapping", "removal trapping" ou "piégeage éliminatoire". Bien sûr, dans notre expérience, nous n'avons pas retiré les individus capturés de la population, mais en ne tenant compte que des individus nouveaux dans les échantillons, nous considérons les marqués comme inexistantes ou éliminés.

Lors de prélèvements aléatoires dans des populations mobiles - condition facilement remplie par des oiseaux - le

nombre de captures sera, entre autres, proportionnel au nombre d'individus présents. Dans notre cas, et sous l'hypothèse que la population reste stable, le nombre de non-marqués disponibles diminue au cours du temps, le nombre de captures nouvelles dans les échantillons diminuera également.

Supposons que la piégeabilité p des non-marqués, qui est le facteur de proportionnalité reliant le nombre de captures nouvelles au nombre d'individus non-marqués encore présents, reste constante au cours de l'expérience. Nous pourrions alors écrire:

$$\begin{aligned}u_j &= p \cdot (N - M_j) \\ &= p \cdot N - p \cdot M_j\end{aligned}$$

ce qui nous ramène encore à l'équation d'une droite, de pente égale à $-p$.

On est frappé par la similitude entre cette équation et celle de la droite de régression par la méthode de Marten. Les principes de ces méthodes sont d'ailleurs apparentés: par le "kill trapping" nous cherchons la relation entre le nombre de non-marqués dans l'échantillon et le nombre d'individus que nous avons déjà marqués avant, par la méthode de Marten, nous cherchons la relation entre le nombre de non-marqués que nous estimons encore présents dans la population et le nombre de marqués antérieurement.

Il est facile de sauter d'une équation à l'autre; prenons celle du "kill trapping":

$$u_j = p \cdot N - p \cdot M_j$$

divisons les deux termes de cette égalité par $\frac{m_j}{M_j}$, qui est l'expression de la piégeabilité des marqués:

$$u_j \cdot \frac{M_j}{m_j} = p \cdot \frac{M_j}{m_j} \cdot N - p \cdot \frac{M_j}{m_j} \cdot M_j$$

En exposant la méthode de Marten, nous avons déjà signalé que:

$$u_j \cdot \frac{M_j}{m_j} = \hat{U}_j$$

De même, $p \cdot \frac{M_j}{m_j}$, qui est le rapport piégeabilité des non-marqués sur celle des marqués, est conforme à la définition que nous avons donnée du facteur d'accoutumance α , différent de la valeur 1 si l'accoutumance existe.

Ce parallélisme nous aide à comprendre intuitivement ce que l'on fait en appliquant la méthode de Marten, et à saisir de quelle façon une méthode comme le "kill trapping", désignée initialement pour estimer des populations et des piégeabilités, peut, moyennant une petite transformation, servir pour estimer des populations et des différences entre piégeabilités.

En effet, supposons que nous soyons au temps j . Nous prenons un échantillon de taille n_j , composé de m_j marqués et de u_j non-marqués. Connaissant le nombre d'individus que nous avons déjà marqués avant, nous pouvons faire une estimation du nombre d'individus non-marqués qui restent encore dans la population, par la formule:

$$\hat{U}_j = u_j \cdot \frac{M_j}{m_j}$$

Ensuite, nous marquons également les u_j individus de notre échantillon, et nous les relâchons avec les autres dans la population.

Au temps $j+1$, quand nous prenons l'échantillon suivant, de taille n_{j+1} , le nombre de marqués dans la population a augmenté:

$$M_{j+1} = M_j + u_j$$

Par conséquent, le nombre de non-marqués devra

nécessairement avoir diminué. Nous en faisons une nouvelle estimation par \hat{U}_{j+1} . Dans certains cas, nous trouverons que telle estimation ne peut être juste: soit le nombre estimé de non-marqués diminue trop, soit il diminue trop peu ou augmente même, en tout cas, il varie d'une façon qui n'est pas compatible avec ce qu'on attend, y compris une certaine marge de variabilité aléatoire que nous lui accordons; nous en concluons que notre estimation est biaisée, parce que dans notre échantillon nous trouvons soit trop, soit trop peu de marqués.

C'est précisément le facteur d'accoutumance α qui mesure ce phénomène.

Mais revenons au "kill trapping", et à l'équation

$$u_j = p \cdot N - p \cdot M_j$$

Nous ajustons une droite de régression aux j paires de valeurs (M_j, u_j) ; la piègeabilité p qui nous intéresse est la pente de la droite, changée de signe, et son intervalle de confiance est celui d'un coefficient de régression:

$$\begin{aligned} \text{lim}(p) &= \hat{p} \pm \frac{t_{(1-\alpha/2)} \cdot s}{\sqrt{SCE^*(M_j)}} \\ &= - \frac{SPE^{**}}{SCE(M_j)} \pm \frac{t_{(1-\alpha/2), (j-2)}}{SCE(M_j)} \cdot \sqrt{\frac{SCE(M_j) \cdot SCE(u_j) - (SPE)^2}{j-2}} \end{aligned}$$

L'estimation de N résulte d'une extrapolation de la droite de régression jusqu'à son intersection avec l'axe des M_j . A ce moment, $u_j = 0$ et $M_j = N$.

$$\hat{N} = - \frac{\text{ordonnée à l'origine}}{\text{pente}} = - \bar{u} \cdot \frac{SCE(M_j)}{SPE} + \bar{M}$$

* $SCE(X)$ = somme des carrés des écarts de la variable X
 ** SPE = somme des produits des écarts

Il s'agit d'une estimation inverse; nous cherchons à prédire M_j pour $u_j = 0$.

En décrivant la méthode de Marten, nous avons déjà donnée une formule d'approximation pour $s_{\hat{N}}$, écart-type de l'estimation de N , nécessaire dans la détermination de son intervalle de confiance.

Nous développerons ici la formule précise de l'estimation. Finney (1964, p. 27-29) en donne l'expression générale.

Partons de la caractéristique fondamentale de tout intervalle de confiance: étant donnée la valeur estimée particulière de \hat{N} , et la distribution des données qui ont conduit à cette estimation, nous calculons l'intervalle de confiance à N de manière à pouvoir affirmer que, au seuil choisi, la valeur réelle de N est comprise entre les limites de cet intervalle.

Donc, en posant la pente de la droite de régression égale à B :

$$P\left\{-t_{(1-\alpha/2), (j-2)} < \frac{B \cdot (\hat{N} - N)}{\sqrt{s^2 \cdot \left\{1 + \frac{1}{j} + \frac{(N-\bar{M})^2}{SCE(M_j)}\right\}}} < t_{(1-\alpha/2), (j-2)}\right\} = 1 - \alpha$$

$$P\left\{\frac{B^2 \cdot (\hat{N} - N)^2}{s^2 \cdot \left\{1 + \frac{1}{j} + \frac{(N-\bar{M})^2}{SCE(M_j)}\right\}} \leq t_{(1-\alpha/2), (j-2)}^2\right\} = 1 - \alpha$$

$$P\left\{\frac{B^2 \cdot (\hat{N} - N)^2}{s^2 \cdot \left\{1 + \frac{1}{j} + \frac{(N-\bar{M})^2}{SCE(M_j)}\right\}} - t_{(1-\alpha/2), (j-2)}^2 \leq 0\right\} = 1 - \alpha$$

Dans l'inégalité entre accolades, l'expression de gauche constitue une équation du second degré en N , les deux valeurs particulières qui l'annulent sont les limites de l'intervalle de confiance, que nous allons déterminer comme suit:

$$\frac{B^2 \cdot (\hat{N} - N)^2}{s^2 \cdot \left\{ 1 + \frac{1}{j} + \frac{(N - \bar{M})^2}{SCE(M_j)} \right\}} - t^2_{(1-\alpha/2), (j-2)} = 0$$

$$t^2 \cdot s^2 \cdot \left\{ 1 + \frac{1}{j} + \frac{(N - \bar{M})^2}{SCE(M_j)} \right\} = B^2 \cdot (\hat{N} - N)^2$$

$$t^2 \cdot s^2 + \frac{t^2 \cdot s^2}{j} + \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot (N^2 - 2 \cdot N \cdot \bar{M} + \bar{M}^2) = B^2 \cdot (\hat{N}^2 - 2 \cdot \hat{N} \cdot N + N^2)$$

$$\left\{ \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} - B^2 \right\} \cdot N^2 + 2 \cdot \left\{ B^2 \cdot \hat{N} - \frac{t^2 \cdot s^2 \cdot \bar{M}}{SCE(M_j)} \right\} \cdot N + \left\{ t^2 \cdot s^2 + \frac{t^2 \cdot s^2}{j} + \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot \bar{M}^2 - B^2 \cdot \hat{N}^2 \right\} = 0$$

Cette équation du second degré par rapport à N , du type $a \cdot N^2 + b \cdot N + c = 0$, fournit deux racines, selon la formule:

$$N = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4 \cdot a \cdot c}}{2 \cdot a}$$

Développons l'expression sous le radical:

$$4 \cdot \left\{ B^2 \cdot \hat{N} - \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot \bar{M} \right\}^2 - 4 \cdot \left\{ \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} - B^2 \right\} \cdot \left\{ t^2 \cdot s^2 + \frac{t^2 \cdot s^2}{j} + \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot \bar{M}^2 - B^2 \cdot \hat{N}^2 \right\}$$

Pour la suite, nous laisserons tomber le facteur 4, qui de toute façon disparaîtra par après, par simplification de la fraction. L'expression sous le radical devient:

$$-2 \cdot \frac{t^2 \cdot s^2 \cdot B^2 \cdot \hat{N} \cdot \bar{M}}{SCE(M_j)} - \frac{t^4 \cdot s^4}{SCE(M_j)} - \frac{t^4 \cdot s^4}{j \cdot SCE(M_j)} + \frac{t^2 \cdot s^2 \cdot B^2 \cdot \hat{N}^2}{SCE(M_j)} + t^2 \cdot s^2 \cdot B^2 + \frac{t^2 \cdot s^2 \cdot B^2}{j} + \frac{t^2 \cdot s^2 \cdot B^2 \cdot \bar{M}^2}{SCE(M_j)}$$

La formule d'estimation des limites à \hat{N} , dans sa totalité devient alors:

$$N = \frac{\frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot \bar{M} - B^2 \cdot \hat{N} \pm \sqrt{\frac{t^2 \cdot s^2 \cdot B^2}{SCE(M_j)} \cdot (\hat{N} - \bar{M})^2 + t^2 \cdot s^2 \cdot B^2 \cdot (1 + \frac{1}{j}) + \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot \{t^2 \cdot s^2 \cdot (1 + \frac{1}{j})\}}}{\frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} - B^2}$$

$$= \frac{\frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot \bar{M} - B^2 \cdot \hat{N} \pm t \cdot s \cdot \sqrt{B^2 \{1 + \frac{1}{j} + \frac{(\hat{N} - \bar{M})^2}{SCE(M_j)}\} - \frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} \cdot (1 + \frac{1}{j})}}{\frac{t^2 \cdot s^2}{SCE(M_j)} - B^2}$$

Par son principe, le "kill trapping" ainsi présenté s'adapte vraisemblablement mieux aux populations d'oiseaux qui font l'objet de notre travail. En effet, nous ne devons pas nous préoccuper ici d'une éventuelle accoutumance, étant donné que nous ne considérons que les premières captures.

4) RÉGRESSION DU NOMBRE D'INDIVIDUS NOUVEAUX SUR LE TEMPS

(MACARTHUR R. ET MACARTHUR A. 1974)

Cette méthode table également sur deux hypothèses de base: piégeabilité constante au cours du temps et stabilité de la population. Le modèle est évidemment apparenté au "kill trapping" décrit dans le paragraphe précédent, ou il est même l'une des façons d'envisager un "kill trapping". En effet, le nombre de marqués dans la population et le temps, c.à d. les variables indépendantes des deux méthodes, sont liés, comme l'indique d'ailleurs l'une des égalités ci-dessous.

Sous l'hypothèse que nous sommes en présence d'une population stable, et à piégeabilité constante, nous pouvons écrire:

$$u_j = p \cdot (N - M_j)$$

En prenant des intervalles de temps infiniment petits, nous pouvons également dire:

$$u_t = p \cdot N \cdot e^{-p \cdot t}$$

$$M_t = N - N \cdot e^{-p \cdot t}$$

Si nous voulons appliquer des méthodes de régression linéaire à nos données, une transformation préalable s'impose:

$$\ln(u_t) = \ln(p \cdot N) - p \cdot t$$

Nous ferons donc la régression du logarithme du nombre de non-marqués dans les échantillons sur le temps.

Nous compliquerons alors le réseau d'hypothèses de base de la manière suivante: supposons que, chaque jour, en plus des individus résidents, nous capturons également un nombre constant Q d'individus non-résidents. Ces captures supplémentaires seraient dues à un flux constant d'individus

non-fixés à travers la parcelle piégée. Nous modifions les égalités ci-dessus pour tenir compte de ce phénomène.

$$u_t = p \cdot N \cdot e^{-p \cdot t} + Q$$

$$M_t = N - N \cdot e^{-p \cdot t} + (t - 1) \cdot Q$$

Dans un graphique à échelle doublement linéaire, la relation entre u_t et t est alors décrite par une courbe à décroissance exponentielle, mais avec comme asymptote horizontale non plus l'axe des t , mais une droite d'équation $u = Q$.

Il nous reste à estimer les trois paramètres p , N et Q . Nous y procéderons par la méthode des moindres carrés, en déterminant p , N et Q de façon à minimiser l'expression

$$\begin{aligned} & \sum_t (u_t - p \cdot N \cdot e^{-p \cdot t} - Q) \\ &= \sum_t (u_t^2 + p^2 \cdot N^2 \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} + Q^2 - 2 \cdot u_t \cdot p \cdot N \cdot e^{-p \cdot t} - 2 \cdot u_t \cdot Q + 2 \cdot p \cdot N \cdot e^{-p \cdot t} \cdot Q) \end{aligned}$$

Nous en prenons les trois dérivées partielles, que nous annulerons.

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial p} &= \sum (2 \cdot p \cdot N^2 \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} - 2 \cdot p^2 \cdot N^2 \cdot t \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} + 2 \cdot u_t \cdot p \cdot N \cdot t \cdot e^{-p \cdot t} \\ & - 2 \cdot u_t \cdot N \cdot e^{-p \cdot t} + 2 \cdot N \cdot Q \cdot e^{-p \cdot t} - 2 \cdot p \cdot N \cdot Q \cdot t \cdot e^{-p \cdot t}) \end{aligned}$$

$$\frac{\partial}{\partial p} = 0$$

$$\begin{aligned} \longrightarrow \sum & (p \cdot N \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} - p^2 \cdot N \cdot t \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} - u_t \cdot e^{-p \cdot t} + u_t \cdot p \cdot t \cdot e^{-p \cdot t} \\ & + Q \cdot e^{-p \cdot t} - p \cdot Q \cdot t \cdot e^{-p \cdot t}) = 0 \end{aligned}$$

$$\sum \{ (p \cdot N \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t}) \cdot (1 - p \cdot t) + Q \cdot e^{-p \cdot t} \cdot (1 - p \cdot t) - (u_t \cdot e^{-p \cdot t}) \cdot (1 - p \cdot t) \} = 0$$

$$\sum (p \cdot N \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} + Q \cdot e^{-p \cdot t} - u_t \cdot e^{-p \cdot t}) \cdot (1 - p \cdot t) = 0$$

$$\sum (p \cdot N \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} + Q \cdot e^{-p \cdot t} - u_t \cdot e^{-p \cdot t})$$

$$- p \cdot t \cdot \sum (p \cdot N \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} + Q \cdot e^{-p \cdot t} - u_t \cdot e^{-p \cdot t}) = 0$$

Les termes derrière le premier signe de sommation s'annulent de toute façon, puisqu'ils forment une somme des écarts. Donc:

$$\sum u_t \cdot t \cdot e^{-p \cdot t} - p \cdot N \cdot \sum t \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} - Q \cdot \sum t \cdot e^{-p \cdot t} = 0$$

$$\frac{\partial}{\partial N} = \sum (2 \cdot p^2 \cdot N \cdot e^{-2 \cdot p \cdot t} - 2 \cdot u_t \cdot p \cdot e^{-p \cdot t} + 2 \cdot p \cdot Q \cdot e^{-p \cdot t})$$

$$\frac{\partial}{\partial N} = 0$$

$$\longrightarrow \sum u_t \cdot e^{-p \cdot t} - p \cdot N \cdot \sum e^{-2 \cdot p \cdot t} - Q \cdot \sum e^{-p \cdot t} = 0$$

$$\frac{\partial}{\partial Q} = \sum (2 \cdot Q - 2 \cdot u_t + 2 \cdot p \cdot N \cdot e^{-p \cdot t})$$

$$\frac{\partial}{\partial Q} = 0$$

$$\longrightarrow \sum u_t - p \cdot N \cdot \sum e^{-p \cdot t} - n \cdot Q = 0$$

Nous obtenons ainsi un système de trois équations à trois inconnues, qu'il est possible de résoudre, en principe.

Il existe une voie d'approche qui nous simplifie la tâche, mais elle implique une décision arbitraire de notre part. Elle est valable uniquement si l'expérience dure assez longtemps; dans ce cas, on peut admettre que vers la fin de l'expérience on ne capture plus de résidents, et que toutes les captures sont des individus non-fixés. Alors, Q = moyenne du nombre de captures nouvelles des derniers jours de l'expérience.

Evidemment, nous devons alors adapter nos données aux nouvelles circonstances:

$$u_t^* = u_t - Q$$

$$M_t^* = \sum_1^{t-1} (u_i - Q) = \sum_1^{t-1} u_i - (t-1) \cdot Q = M_t - (t-1) \cdot Q$$

Ensuite, nous employons encore la méthode des moindres carrés, en vue de déterminer p et N , à partir de l'expression

$$\begin{aligned} & \{u_t^* - p \cdot (N - M_t^*)\}^2 \\ &= \sum (u_t^{*2} + p^2 \cdot N^2 + p^2 \cdot M_t^{*2} - 2 \cdot u_t^* \cdot p \cdot N + 2 \cdot u_t^* \cdot p \cdot M_t^* - 2 \cdot p^2 \cdot M_t^* \cdot N) \end{aligned}$$

$$\frac{\partial}{\partial p} = \sum (2 \cdot p \cdot N^2 + 2 \cdot p \cdot M_t^{*2} - 2 \cdot u_t^* \cdot N + 2 \cdot u_t^* \cdot M_t^* - 4 \cdot p \cdot M_t^* \cdot N)$$

$$\frac{\partial}{\partial p} = 0$$

$$\longrightarrow -N \cdot \sum (u_t^* - p \cdot N + p \cdot M_t^*) + \sum (p \cdot M_t^{*2} + u_t^* \cdot M_t^* - p \cdot M_t^* \cdot N) = 0$$

$$\longrightarrow \sum u_t^* \cdot M_t^* - p \cdot N \cdot \sum M_t^* + p \cdot \sum M_t^{*2} = 0$$

$$\frac{\partial}{\partial N} = \sum (2 \cdot p^2 \cdot N - 2 \cdot u_t^* \cdot p - 2 \cdot p^2 \cdot M_t^*)$$

$$\frac{\partial}{\partial N} = 0$$

$$\longrightarrow \sum u_t^* + p \cdot \sum M_t^* - n \cdot p \cdot N = 0$$

Jusqu'ici nous nous sommes bornés à décrire des méthodes de traitement de données, et à indiquer quels étaient les résultats possibles que l'on pouvait obtenir. Dans les chapitres suivants, à l'occasion de l'application de ces méthodes, nous en ferons une analyse plus critique.

Pour cette raison, nous nous limiterons ici à donner les arguments qui nous ont conduit à abandonner l'emploi de la dernière méthode.

Notre raisonnement est en partie inspiré des résultats fournis par le "kill trapping", surtout des résultats négatifs. On peut opposer à cette argumentation que les résultats sont négatifs, peut-être parce que le "kill trapping" est justement trop restrictif, et que la méthode que nous délaissions aurait été plus appropriée. Cependant, notre but n'est pas uniquement de juger de la valeur théorique d'une méthode en analysant sa sensibilité, ses faiblesses, ses conditions d'application etc., mais également de considérer la justification de son emploi, à la lumière des données réelles dont nous disposons. Bien sûr, nous ne rejetons pas la méthode comme à priori inutilisable, mais elle ne nous semble guère convenir pour nos besoins, à cause de trois types de faits:

- 1) pour des raisons de non-correspondance avec la situation écologique

Les auteurs qui proposent la méthode, font la distinction entre résidents et non-résidents, qu'ils appellent "drifters". Cette dernière catégorie, constituée d'une sorte de juifs errants, ne se distingue par aucune caractéristique morphologique; en principe il est pourtant possible d'estimer leur nombre. Nous ne voyons pas à quoi peut correspondre un flux constant d'individus non-fixés à travers la parcelle piégée, surtout dans le contexte de notre expérience. Pendant la saison de nidification, les couples sont cantonnés sur un territoire, dont les dimensions sont évidemment fonction de l'espèce. Comme nous parlons des passereaux forestiers, nous ne devons même pas envisager la possibilité d'une éventuelle population d'immatures non-nicheurs. Même si l'un des sexes est plus abondant que l'autre, le sex-ratio n'est jamais très différent de 0.5; en plus, on a rapporté des cas de polygamie et de mâles chanteurs non-accouplés, mais cantonnés, chez de nombreuses espèces (Géroudet 1963). Qui pourrait donc fournir les non-résidents, en saison de reproduction?

Nous avons également cherché en vain un phénomène qui pouvait rendre compte d'un nombre constant de "drifters" en période post-nuptiale. Il est vrai que les territoires - si on peut encore les appeler territoires à cette époque - s'agrandissent après la saison de nidification; il est vrai que les jeunes, fraîchement émancipés, bougent plus que les adultes, qui à ce moment sont un peu handicapés par la mue; il est vrai que certaines espèces comme les Mésanges (*Paridae*) présentent des tendances à l'erratisme; mais postuler un passage constant aux lieux piégés nous semble être assez téméraire. Il ne peut s'agir de la migration, car le transit des migrants se fait pendant une période définie seulement, et il est loin d'être constant dans le temps. De toute façon, en ce qui concerne notre expérience, la migration de certaines espèces venait tout juste de s'amorcer au moment où l'on quittait le terrain.

Nous ne voulons pas attribuer une constante artificielle à quelque chose qui n'existe pas, ou qui n'est pas constant.

2) à cause de limitations dues à nos données

Comme nous le verrons dans les chapitres suivants, l'application des méthodes de régression souffre du trop petit nombre de données. Même les espèces abondantes présentent parfois des effectifs trop faibles pour être vraiment traitables. Il est vrai que nous avons simulé des données de capture-marquage-recapture à partir de populations théoriques assez grandes (voir chapitre suivant). Cependant, comme nous avons partagé ces populations théoriques en résidents, marginaux (dus à l'effet de bordure) et migrants, nous risquons encore de créer une constante pour quelque chose qui n'est qu'un artéfact: en effet, le modèle de simulation est conçu de façon à remplacer une partie des migrants après chaque échantillonnage (mais une partie seulement), à avoir un nombre de migrants

disponibles toujours croissant, et à rendre les marginaux moins accessibles pour le piégeage. De cette manière, une partie de la population peut constituer jusqu'à la fin de l'expérience un stock capable de fournir des captures nouvelles, ce qui se traduira éventuellement par l'estimation d'une constante différente de 0. Il aurait été possible de faire des simulations de données C.M.R. qui, à l'erreur aléatoire près suivraient le modèle proposé, mais cela aurait été simuler une situation qui vraisemblablement n'est pas facile à trouver en nature.

3) pour des raisons de technique d'application et de calcul

Les trois paramètres p , N et Q sont déterminés par un système de trois équations à trois inconnues. La résolution d'un tel système requiert des procédés itératifs; n'étant pas familiarisés avec des méthodes de régression curviligne, il nous aurait été difficile de trouver les intervalles de confiance à ces estimations.

Le modèle simplifié qui implique la détermination arbitraire de Q ne convient pas non plus. Un coup d'oeil à la figure 5 (page 16) nous renseigne: le nombre de captures nouvelles par jour à la fin de l'expérience est loin d'être constant, surtout dans les filets A. De plus, si toutes ces captures sont des "drifters", comment expliquer alors que le rendement des filets B est constamment supérieur - à une exception près, et celle-là au début de l'expérience - à celui des filets A, les jours où les deux types de filets sont ouverts? Le graphique à la figure 5 vaut pour toutes les espèces rassemblées, traiter chaque espèce séparément introduirait une difficulté supplémentaire: les effectifs déjà réduits, attribués encore à différents jours ne permettraient plus aucune interprétation.

Il nous reste à envisager une possibilité, mais elle ne serait qu'un pis-aller: considérer que tous les individus pris une seule fois sont des "drifters". Ce serait perdre de

vue qu'un individu peut très bien n'avoir qu'une seule capture, parce qu'après celle-là, il s'est méfié de tout ce qui ressemblait à un filet. Nous préférons ne pas faire une telle hypothèse qui risque d'interférer avec l'accoutumance, le phénomène que nous voulons justement étudier.

Une fois l'exposé des modèles mathématiques ainsi faite, nous pouvons passer à leur application et à la discussion de leurs caractéristiques pratiques.

CHAPITRE 3: LES SIMULATIONS

Nous disposons donc de trois modèles de régression qui, théoriquement, nous permettront d'estimer piégeabilité, facteur d'accoutumance et population.

Avant d'appliquer ces méthodes aux données de notre expérience, nous voulons cependant passer en revue les conditions qui justifient leur emploi, surtout en soulignant les cas qui rendent invraisemblable l'obtention de résultats sensés et exacts.

A la fois pour illustrer cette analyse, et pour servir d'argument à l'appui de ce que nous avançons, nous avons appliqué les méthodes de régression à des données simulées.

Le lecteur trouvera en annexe le programme de simulation de données, écrit en Fortran, suivi de quelques commentaires. Il convient pourtant d'en énoncer ici les principes.

Nous partons d'une population théorique de N individus. En vue d'un rapprochement avec la situation réelle rencontrée lors d'une expérience de piégeage, nous avons imaginé ceci:

- une partie de la population est résidente; ces individus ont leurs territoires entièrement dans la parcelle piégée, en tout cas, leurs déplacements n'en dépassent pas les limites
- une partie de la population est marginale ou flottante; les individus ont leurs territoires à cheval sur la limite du terrain piégé, ou ce sont des erratiques dont les déplacements les conduisent parfois à l'intérieur de la parcelle. Pour rendre compte de ce phénomène, nous affectons les individus flottants d'un taux de présence ou taux de fréquentation (taux de présence = 0.3 veut dire: les flottants passent en moyenne 30% de leur temps dans la parcelle piégée).
- une troisième partie de la population est migratrice; les

migrateurs viennent, restent plus ou moins longtemps, puis partent définitivement et sont remplacés par d'autres. Nous les affectons d'un taux de remplacement ou de renouvellement (taux de remplacement = 0.4 veut dire: 40% des migrateurs sont remplacés chaque jour).

- pour les résidents et les flottants nous introduisons également un taux de mortalité, qui rend compte à la fois de la mortalité proprement dite et des départs vers d'autres lieux. Les "morts" ne sont pas remplacés.
- toute la population se caractérise par une piègeabilité moyenne de base ou piègeabilité initiale
- l'accoutumance éventuelle au moyen de capture est rendue par un modèle de décroissance de la piègeabilité en fonction du nombre de captures antérieures de l'individu considéré.

Par notre programme de simulation, nous faisons faire des expériences de capture-marquage-recapture dans des populations théoriques, caractérisées par des groupes de valeurs numériques attribuées aux différents paramètres énumérés ci-dessus.

Au cours de l'exécution du programme, la population figure dans la mémoire de l'ordinateur sous forme d'une variable entière, à deux indices: $N(I,J)$, I allant de 1 jusqu'au nombre total d'individus dans la population, J allant de 1 à 4. Ainsi, à chaque instant, l'individu I est caractérisé par 4 nombres:

- $N(I,1)$ = nombre total de captures de l'individu I
- $N(I,2)$ = nombre de captures de l'individu I pendant la période d'échantillonnage traitée
- $N(I,3)$ = nature de l'individu I (1 = résident, 2 = flottant, 3 = migrateur)
- $N(I,4)$ = état de l'individu I (1 = "vivant", 2 = "mort"), sans importance pour les migrateurs

L'essentiel de l'algorithme du programme de simulation est présenté par un organigramme à la figure 9 (page 48). Il reste à remarquer que I est en même temps une variable de

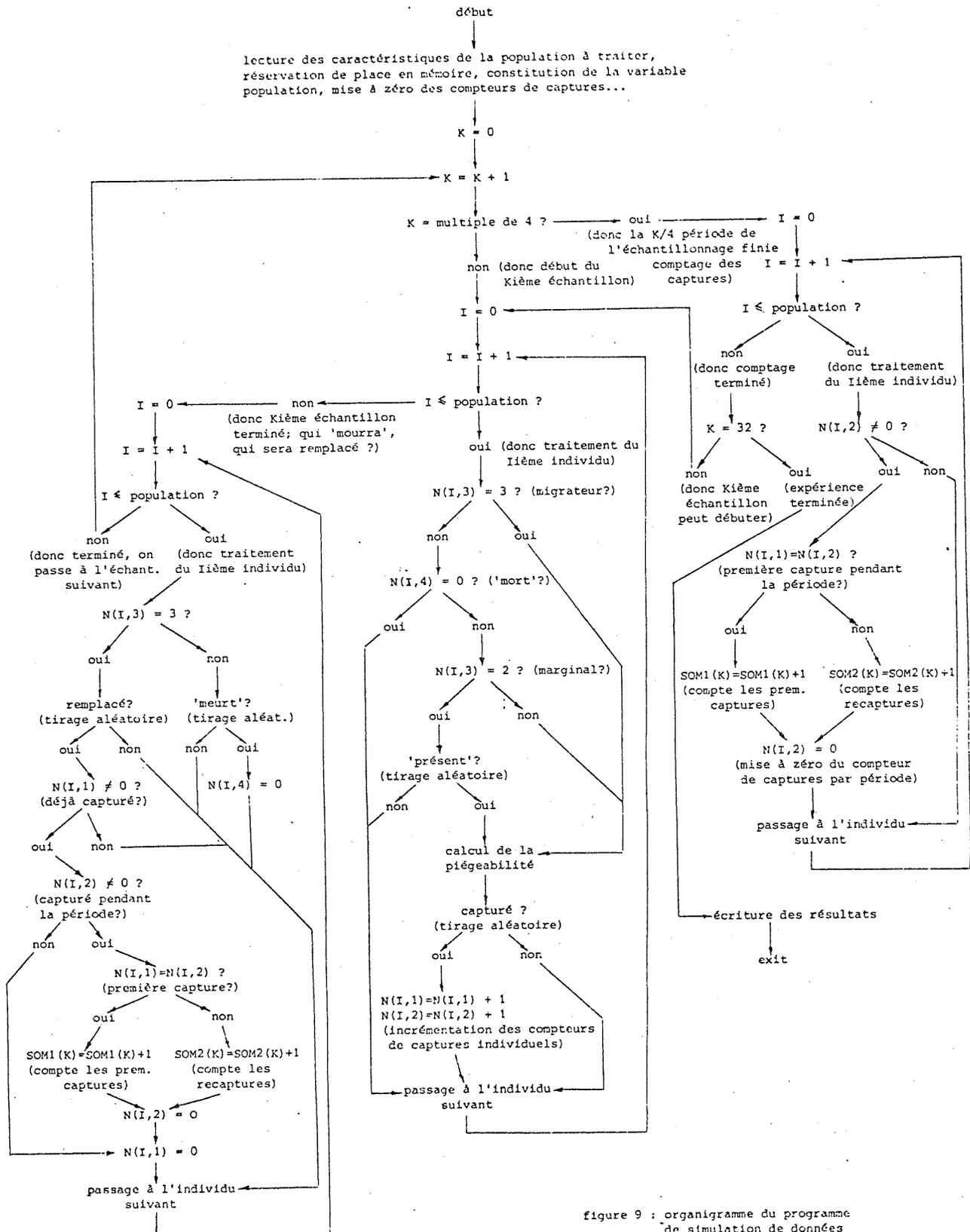


figure 9 : organigramme du programme de simulation de données

contrôle qui signale la fin de l'échantillon, K est une variable qui situe la fin de la période d'échantillonnage et la fin de l'expérience.

La vue de l'organigramme, disposé en trois colonnes, suggère déjà que le programme comprend trois parties assez distinctes. Chacune consiste en un passage en revue de tous les individus. La colonne du milieu représente l'échantillonnage proprement dit, destiné à faire des captures, la colonne de gauche est un échantillonnage auxiliaire qui opère des modifications dans la population, celle de droite effectue le comptage des captures et recaptures.

Pour rendre les résultats comparables aux données réelles de l'expérience de Virton, nous avons agencé cette dernière partie du programme de façon à ne considérer qu'une seule recapture, ou la première capture, par période de quatre échantillons, tout en tenant compte de toutes les captures par individu dans le calcul de la piégeabilité.

En variant à la fois le nombre total d'individus, la composition de la population, la piégeabilité initiale, l'intensité de l'accoutumance etc., nous avons simulé de nombreuses situations.

L'avantage de ces données simulées réside dans le fait que nous connaissons les caractéristiques de la population. Nous pourrions les comparer avec les résultats des régressions et en tirer des conclusions concernant la valeur de ces méthodes.

Evidemment, cette voie d'approche est plutôt empirique, mais elle n'est pas moins utile, surtout pour rejeter l'emploi d'une méthode. En effet, nous avons fait deux ou trois répétitions pour chaque ensemble de caractéristiques de population choisi. Si, sur trois essais, les résultats de la régression sont comparables aux valeurs réelles, cela ne veut pas encore dire que la méthode est bonne; si, au contraire,

l'une des trois applications seulement donne des résultats fantaisistes, on peut déjà se poser des questions quant à la fiabilité de la méthode.

Sur les quelques pages suivantes, nous présentons quelques-unes de nos opérations: les caractéristiques de la population théorique, éventuellement les données simulées qui en ont été obtenues, et les estimations faites par les trois méthodes de régression, qu'elles soient totalement erronées ou non. Des limitations purement pratiques nous interdisaient de reproduire ici la totalité des simulations et régressions effectuées: même condensée à la manière des tableaux 5 à 8, la notation de ces résultats aurait pris une quarantaine de pages. Nous avons préféré faire une sélection des résultats, pour montrer l'effet de la taille et de la composition de la population, de la piègeabilité et de l'accoutumance sur les estimations par régression.

Rajoutons encore trois remarques se rapportant aux tableaux 2 à 8:

- il ne faut pas confondre constante et facteur d'accoutumance; nous employons la constante d'accoutumance dans le calcul de la piègeabilité, par la relation

$$\text{piégeabilité} = \text{piégeab. init.} \cdot \exp(-\text{nombre de captures/constante})$$

le facteur d'accoutumance estimé est le rapport

$$\frac{\text{piégeabilité des non-marqués}}{\text{piégeabilité des marqués}}$$

- la piègeabilité estimée par le "kill trapping" n'est pas identique à la piègeabilité initiale. Le programme de simulation étant agencé de façon à ne tenir compte que de tout au plus une capture par individu et par période de quatre échantillons, la piègeabilité estimée est en quelque sorte la piègeabilité cumulée de quatre jours; prenons piègeabilité initiale = p , alors piègeabilité estimée =

Taille de la population	Données simulées				Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95 % entre parenthèses)		
	M_t	u_t	m_t	$-U_t$	population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
30	0	4	0				
	4	6	0		-Marten	nombre insuffisant de données	
	10	3	1	30			
	13	1	0		-fraction marquée pondérée	nombre insuffisant de données	
	14	1	0				
	15	0	0				
	15	1	0		-'kill trapping'	19 (9, 36)	0.281 (0.119, 0.443)
	16	2	0				
50	0	2	0				
	2	8	0		-Marten	44 (39, 49)	4.831 (1.790, 7.872)
	10	10	0				
	20	6	1	120			
	26	3	1	78	-fraction marquée pondérée	106 (78, 166)	
	29	5	2	73			
	34	3	2	51	-'kill trapping'	59 (indéterminé)	0.119 (0.290, -0.052)
	37	0	0				
90	0	11	0				
	11	12	1	132	-Marten	98 (16, 180)	2.257 (-1.854, 6.368)
	23	11	1	253			
	34	11	3	125			
	45	10	5	90	-fraction marquée pondérée	132 (87, 274)	
	55	8	2	220			
	63	3	3	63	-'kill trapping'	93 (50, 203)	0.147 (0.057, 0.237)
	66	0	5	0			
160	0	12	0				
	12	22	1	264	-Marten	285 (-189, 760)	1.771 (-3.240, 6.784)
	34	20	1	680			
	54	18	2	486			
	72	13	3	312	-fraction marquée pondérée	379 (286, 564)	
	85	17	3	482			
	102	13	8	166	-'kill trapping'	310 (indéterminé)	0.061 (0.142, -0.019)
	115	8	3	307			
250	0	28	0				
	28	33	2	462	-Marten	267 (84, 450)	2.360 (-1.099, 5.820)
	61	37	3	752			
	98	21	9	229			
	119	20	10	238	-fraction marquée pondérée	412 (340, 524)	
	139	16	5	445			
	155	17	12	220	-'kill trapping'	293 (186, 574)	0.117 (0.052, 0.182)
	172	13	9	248			
400	0	59	0				
	59	58	3	1141	-Marten	339 (-4, 682)	5.957 (-9.655, 21.57)
	117	34	8	497			
	151	46	2	3473			
	197	31	12	509	-fraction marquée pondérée	623 (475, 902)	
	228	26	20	296			
	254	23	21	278	-'kill trapping'	406 (311, 552)	0.150 (0.104, 0.197)
	277	19	18	292			

tableau 2 : données simulées et estimations
simulations à partir de populations théoriques aux caractéristiques suivantes:
- population résidente uniquement (taille indiquée en première colonne) ,
- taux de mortalité : 0.0
- piégeabilité initiale : 0.045
- constante d'accoutumance (dans le modèle: piégeabilité = piégeabilité initiale * exp(-nombre de captures antérieures/constante d'accoutumance)) : 1.0

Taille de la population	Données simulées					Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95 % entre parenthèses)		
	M _t	u _t	m _t	U _t		population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
30	0	8	0					
	8	6	1	48	-Marten	31 (26, 36)	1.976 (0.894, 3.057)	
	14	6	3	28				
	20	4	3	27	-fraction marquée pondérée	39 (32, 50)		
	24	1	2	12				
	25	0	3	0				
	27	2	3	17	'-kill trapping'	31 (22, 44)	0.271 (0.178,0.364)	
50	0	13	0					
	13	7	2	46	-Marten	57 (23, 91)	3.857 (-2.955,10.669)	
	20	14	1	280				
	34	6	2	102	-fraction marquée pondérée	73 (48,146)		
	40	6	2	120				
	46	1	6	8				
	47	0	9	0	'-kill trapping'	55 (29,101)	0.250 (0.118,0.381)	
90	0	25	0					
	25	23	0		-Marten	90 (80,100)	2.914 (1.130, 4.697)	
	48	14	5	134				
	62	9	8	70	-fraction marquée pondérée	124 (97,169)		
	71	5	11	32				
	76	3	6	38				
	79	5	7	56	'-kill trapping'	92 (77,109)	0.299 (0.247,0.351)	
160	0	36	0					
	36	45	7	231	-Marten	177 (123,231)	2.476 (0.124, 4.828)	
	81	25	5	405				
	106	25	12	221	-fraction marquée pondérée	229 (179,317)		
	131	11	14	103				
	142	8	15	76				
	150	4	15	40	'-kill trapping'	175 (119,251)	0.260 (0.169,0.350)	
250	0	83	0					
	83	64	21	566	-Marten	251 (237,266)	2.898 (2.320, 3.477)	
	147	43	24	354				
	190	18	32	228	-fraction marquée pondérée	343 (286,428)		
	208	20	25	116				
	228	9	28	104				
	237	5	40	31	'-kill trapping'	266 (195,356)	0.271 (0.192,0.349)	
400	0	104	0					
	104	90	7	1337	-Marten	373 (321,425)	4.096 (2.029, 6.163)	
	194	55	22	485				
	249	44	33	332	-fraction marquée pondérée	567 (491,671)		
	293	32	30	313				
	325	23	33	227				
	348	15	38	137	'-kill trapping'	413 (374,456)	0.263 (0.237,0.290)	
363	14	29	175					

tableau 3 : données simulées et estimations
simulations à partir de populations théoriques aux caractéristiques suivantes:
- population résidente uniquement (taille indiquée en première colonne)
- taux de mortalité : 0.0
- piégeabilité initiale : 0.09
- constante d'accoutumance (dans le modèle: piégeabilité = piégeabilité initiale * exp(-nombre de captures antérieures/constante d'accoutumance)) : 1.0

Taille de la population	Données simulées				Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95 % entre parenthèses)		
	M_t	u_t	m_t	\bar{U}_t	population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
30	0	3	0				
	3	4	0		-Marten	543 (-56850,57930)	0.041 (-9.715,9.796)
	7	1	0				
	8	3	2	12	-fraction marquée pondérée	39 (25, 87)	
	11	5	0				
	16	3	1	48	-'kill trapping'	49 (indéterminé)	0.072 (-0.075,0.219)
	19	2	2	19			
	21	1	3	7			
50	0	7	0				
	7	7	1	49	-Marten	-371 (-11940,11200)	-0.176 (-7.458,7.105)
	14	5	0				
	19	6	3	38	-fraction marquée pondérée	80 (48, 243)	
	25	6	1	150			
	31	3	2	47	-'kill trapping'	53 (31, 108)	0.147 (0.062,0.232)
	34	4	1	136			
	38	0	3	0			
90	0	20	0				
	20	13	4	65	-Marten	-1305 (-75240,72630)	-0.055 (-3.966,3.857)
	33	13	6	72			
	46	9	7	59	-fraction marquée pondérée	110 (88, 149)	
	55	8	9	49			
	63	7	2	221	-'kill trapping'	89 (75, 105)	0.218 (0.180,0.256)
	70	3	7	30			
	73	3	9	24			
160	0	18	0				
	18	21	1	378	-Marten	216 (-50, 483)	1.340 (-1.780,4.459)
	39	20	9	87			
	59	12	3	236	-fraction marquée pondérée	229 (180, 316)	
	71	20	10	142			
	91	10	5	182	-'kill trapping'	244 (132, 1247)	0.085 (0.013,0.156)
	101	10	4	253			
	111	13	15	96			
250	0	28	0				
	28	41	5	230	-Marten	362 (129, 595)	0.701 (-0.150,1.553)
	69	32	10	221			
	101	23	13	179	-fraction marquée pondérée	287 (253, 333)	
	124	21	19	137			
	145	18	18	145	-'kill trapping'	280 (181, 500)	0.132 (0.066,0.198)
	163	16	12	217			
	179	10	22	81			
400	0	64	0				
	64	59	8	472	-Marten	467 (269, 666)	1.307 (0.091,2.524)
	123	46	15	377			
	169	46	14	555	-fraction marquée pondérée	525 (454, 624)	
	215	41	22	401			
	256	17	19	229	-'kill trapping'	417 (321, 556)	0.163 (0.116,0.210)
	273	27	27	273			
	300	15	32	141			

tableau 4 : données simulées et estimations
simulations à partir de populations théoriques aux caractéristiques suivantes:
- population résidente uniquement (taille indiquée en première colonne)
- taux de mortalité : 0.0
- piégeabilité initiale : 0.045
- constante d'accoutumance (dans le modèle: piégeabilité = piégeabilité initiale * exp(-nombre de captures antérieures/constante d'accoutumance)) : 2.5

tableau 5 : caractéristiques de populations théoriques et estimations par trois méthodes de régression

Données de base pour les simulations								Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)			
1	2	3	4	5	6	7	8	population	facteur d'accoutumance		piégeabilité
900	0	100	0.004	0.2	-	0.045	1.0	régr.1: 1035 (277, 1993) régr.2: 1689 (1375, 2188) régr.3: 1038 (737, 1614)	2.5285 (-1.348, 6.405)		0.1256 (0.074, 0.177)
900	0	100	0.004	0.2	-	0.045	2.5	régr.1: 877 (742, 1012) régr.2: 1163 (1084, 1253) régr.3: 967 (776, 1243)	1.7860 (1.148, 2.424)		0.1388 (0.103, 0.174)
900	0	100	0.004	0.2	-	0.090	1.0	régr.1: 1006 (888, 1124) régr.2: 1329 (1160, 1556) régr.3: 968 (818, 1144)	2.0679 (1.357, 2.779)		0.2454 (0.203, 0.288)
800	0	200	0.004	0.2	-	0.045	1.0	régr.1: 1133 (213, 2052) régr.2: 1585 (1293, 2047) régr.3: 1016 (787, 1395)	1.7540 (-0.981, 4.489)		0.1161 (0.080, 0.152)
800	0	200	0.004	0.2	-	0.045	2.5	régr.1: 4674 (-18790, 28130) régr.2: 1103 (923, 1369) régr.3: 1050 (625, 2772)	0.1554 (-0.951, 1.262)		0.1058 (0.033, 0.178)
800	0	200	0.004	0.2	-	0.090	1.0	régr.1: 1050 (752, 1348) régr.2: 1341 (1190, 1537) régr.3: 941 (733, 1216)	1.7013 (0.420, 2.981)		0.2364 (0.174, 0.299)
700	0	300	0.004	0.2	-	0.045	1.0	régr.1: -789 (-2652, 1073) régr.2: 1853 (1391, 2774) régr.3: 1534 (indéterminé)	-1.2493 (-3.976, 1.478)		0.0596 (-0.012, 0.131)
700	0	300	0.004	0.2	-	0.045	2.5	régr.1: 2277 (-4564, 9118) régr.2: 1116 (906, 1453) régr.3: 3528 (indéterminé)	0.3878 (-1.375, 2.150)		0.0230 (-0.027, 0.073)
700	0	300	0.004	0.2	-	0.090	1.0	régr.1: -2854 (-22320, 16620) régr.2: 1471 (1154, 2027) régr.3: 1132 (655, 2740)	-0.2759 (-2.390, 1.838)		0.1401 (0.047, 0.233)
600	0	400	0.004	0.2	-	0.045	1.0	régr.1: 542 (102, 982) régr.2: 1630 (1212, 2491) régr.3: 9761 (indéterminé)	6.2810 (-5.607, 18.169)		0.0068 (-0.059, 0.073)
600	0	400	0.004	0.2	-	0.045	2.5	régr.1: -835 (-5209, 3539) régr.2: 944 (688, 1505) régr.3: 2694 (indéterminé)	-0.5406 (-3.306, 2.225)		0.0278 (-0.069, 0.124)
600	0	400	0.004	0.2	-	0.090	1.0	régr.1: 4085 (-29900, 38070) régr.2: 1442 (1062, 2243) régr.3: 1214 (indéterminé)	0.2582 (-2.883, 3.399)		0.1131 (-0.033, 0.259)

population théorique aux caractéristiques suivantes:

- colonne 1 : nombre d'individus résidents
- 2 : nombre d'individus marginaux ou flottants
- 3 : nombre d'individus migrants
- 4 : taux de 'mortalité' des résidents et marginaux
- 5 : taux de renouvellement ou de remplacement des migrants
- 6 : taux de présence ou de fréquentation des marginaux
- 7 : piégeabilité initiale ou probabilité journalière de capture des non-marqués
- 8 : constante d'accoutumance (dans le modèle: piégeabilité = piégeabilité initiale * exp(nombre de captures antérieures/constante d'accout.))

Tableau 6 : caractéristiques de populations théoriques et estimations par trois méthodes de régression
 (Ajoutez pour les colonnes 1 à 8 : voir tableau 5)

Données de base pour les simulations								Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)			
1	2	3	4	5	6	7	8	population	facteur d'accoutumance		piégeabilité
900	0	100	0.004	0.5	-	0.045	1.0	régr.1: 1050 (427, 1672) régr.2: 1607 (1304, 2094) régr.3: 1007 (724, 1520)	2.2438 (-0.521, 5.009)		0.1304 (0.079, 0.181)
900	0	100	0.004	0.5	-	0.045	2.5	régr.1: 1142 (637, 1646) régr.2: 1239 (1097, 1424) régr.3: 1009 (810, 1300)	1.1782 (0.127, 2.229)		0.1352 (0.100, 0.170)
900	0	100	0.004	0.5	-	0.090	1.0	régr.1: 1121 (902, 1339) régr.2: 1419 (1276, 1597) régr.3: 998 (859, 1161)	1.7120 (0.842, 2.582)		0.2296 (0.194, 0.266)
800	0	200	0.004	0.5	-	0.045	1.0	régr.1: 743 (465, 1022) régr.2: 1719 (1460, 2090) régr.3: 1120 (713, 2376)	4.4517 (0.429, 8.474)		0.1013 (0.042, 0.161)
800	0	200	0.004	0.5	-	0.045	2.5	régr.1: 1825 (-425, 4074) régr.2: 1115 (952, 1344) régr.3: 1206 (850, 2034)	0.4768 (-0.488, 1.441)		0.0941 (0.051, 0.137)
800	0	200	0.004	0.5	-	0.090	1.0	régr.1: 1062 (781, 1342) régr.2: 1404 (1238, 1622) régr.3: 1028 (769, 1409)	1.8056 (0.588, 3.023)		0.1964 (0.134, 0.259)
700	0	300	0.004	0.5	-	0.045	1.0	régr.1: -480 (-1926, 9648) régr.2: 1749 (1302, 2663) régr.3: 1233 (784, 2870)	-1.5816 (-5.155, 1.992)		0.0830 (0.031, 0.135)
700	0	300	0.004	0.5	-	0.045	2.5	régr.1: 1027 (-214, 2269) régr.2: 1182 (923, 1643) régr.3: 1570 (indéterminé)	1.2170 (-1.566, 4.001)		0.0599 (-0.032, 0.152)
700	0	300	0.004	0.5	-	0.090	1.0	régr.1: 1714 (-1606, 5033) régr.2: 1414 (1083, 2033) régr.3: 1157 (622, 3611)	0.7522 (-1.873, 3.378)		0.1384 (0.034, 0.242)
600	0	400	0.004	0.5	-	0.045	1.0	régr.1: -178 (-757, 401) régr.2: 1945 (1379, 3298) régr.3: 4090 (indéterminé)	-3.1996 (-8.240, 1.841)		0.0184 (-0.081, 0.116)
600	0	400	0.004	0.5	-	0.045	2.5	régr.1: -3071 (-26450, 20310) régr.2: 1073 (825, 1535) régr.3: 1707 (indéterminé)	-0.2117 (-2.141, 1.717)		0.0473 (-0.020, 0.115)
600	0	400	0.004	0.5	-	0.090	1.0	régr.1: -820 (-5020, 3380) régr.2: 1520 (1071, 2617) régr.3: 1689 (indéterminé)	-0.7901 (-4.302, 2.722)		0.0723 (-0.081, 0.225)

Tableau 7 : caractéristiques de populations théoriques et estimations par trois méthodes de régression (légende pour les colonnes 1 à 8 : voir tableau 5)

Données de base pour les simulations								Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)				
1	2	3	4	5	6	7	8	population	facteur d'accoutumance		piégeabilité	
1000	0	0	0.004	-	0.5	0.045	1.0	régr.1: 1272 (660, 1885) régr.2: 1743 (1513, 2053) régr.3: 984 (824, 1194)	1.6743 (0.114, 3.235)	0.1427 (0.114, 0.171)		
1000	0	0	0.004	-	0.5	0.045	2.5	régr.1: 1096 (748, 1444) régr.2: 1204 (1092, 1342) régr.3: 1025 (858, 1243)	1.2417 (0.378, 2.105)	0.1515 (0.121, 0.182)		
1000	0	0	0.004	-	0.5	0.090	1.0	régr.1: 1003 (974, 1032) régr.2: 1394 (1163, 1739) régr.3: 1031 (813, 1300)	2.7105 (2.458, 2.963)	0.2557 (0.197, 0.315)		
900	100	0	0.004	-	0.5	0.045	1.0	régr.1: 875 (772, 979) régr.2: 1647 (1368, 2071) régr.3: 946 (740, 1188)	3.4483 (2.450, 4.447)	0.1562 (0.120, 0.193)		
900	100	0	0.004	-	0.5	0.045	2.5	régr.1: 987 (867, 1107) régr.2: 1207 (1113, 1318) régr.3: 981 (740, 1358)	1.5036 (1.096, 1.911)	0.1458 (0.099, 0.192)		
900	100	0	0.004	-	0.5	0.090	1.0	régr.1: 1001 (940, 1063) régr.2: 1413 (1195, 1729) régr.3: 996 (854, 1159)	2.6928 (2.156, 3.229)	0.2678 (0.227, 0.309)		
800	200	0	0.004	-	0.5	0.045	1.0	régr.1: 1302 (634, 1969) régr.2: 1693 (1412, 2114) régr.3: 1304 (803, 2984)	1.6034 (0.061, 3.146)	0.0939 (0.036, 0.152)		
800	200	0	0.004	-	0.5	0.045	2.5	régr.1: 1091 (551, 1632) régr.2: 1120 (1001, 1272) régr.3: 894 (659, 1266)	1.0893 (-0.021, 2.199)	0.1558 (0.103, 0.208)		
800	200	0	0.004	-	0.5	0.090	1.0	régr.1: 1025 (922, 1128) régr.2: 1388 (1164, 1718) régr.3: 989 (775, 1257)	2.2432 (1.580, 2.906)	0.2466 (0.187, 0.306)		
700	300	0	0.004	-	0.5	0.045	1.0	régr.1: 878 (769, 988) régr.2: 1529 (1311, 1836) régr.3: 930 (614, 1552)	2.8349 (2.014, 3.656)	0.1463 (0.079, 0.214)		
700	300	0	0.004	-	0.5	0.045	2.5	régr.1: 1963 (-410, 4337) régr.2: 1177 (1094, 1275) régr.3: 1028 (752, 1540)	0.4805 (-0.460, 1.421)	0.1159 (0.072, 0.160)		
700	300	0	0.004	-	0.5	0.090	1.0	régr.1: 883 (817, 950) régr.2: 1413 (1204, 1710) régr.3: 941 (723, 1220)	3.6972 (2.788, 4.606)	0.2469 (0.183, 0.311)		
600	400	0	0.004	-	0.5	0.045	1.0	régr.1: 899 (680, 1118) régr.2: 1719 (1392, 2247) régr.3: 964 (769, 1248)	3.2870 (1.498, 5.076)	0.1327 (0.098, 0.167)		
600	400	0	0.004	-	0.5	0.045	2.5	régr.1: 928 (615, 1242) régr.2: 1157 (1062, 1271) régr.3: 943 (722, 1289)	1.5721 (0.404, 2.740)	0.1375 (0.095, 0.180)		
600	400	0	0.004	-	0.5	0.090	1.0	régr.1: 994 (870, 1118) régr.2: 1377 (1221, 1579) régr.3: 963 (788, 1176)	2.2891 (1.451, 3.127)	0.2423 (0.193, 0.291)		

Tableau 8 : caractéristiques de populations théoriques et estimations par trois méthodes de régression
 (Légende pour les colonnes 1 à 8 : voir tableau 5)

Données de base pour les simulations								Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)			
1	2	3	4	5	6	7	8	population	facteur d'accoutumance		piégeabilité
800	50	150	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 16941 (-407500, 441400) régr.2: 1931 (1522, 2641) régr.3: 1599 (indéterminé)	0.0945 (-3.078, 3.267)	0.0647 (-0.0005, 0.1298)	
800	100	100	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 7608 (-80580, 95800) régr.2: 1663 (1413, 2020) régr.3: 1018 (760, 1465)	0.1747 (-2.623, 2.973)	0.1197 (0.0777, 0.1616)	
800	150	50	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 799 (560, 1039) régr.2: 1798 (1619, 2021) régr.3: 1059 (730, 1775)	4.1824 (1.178, 7.187)	0.1172 (0.0631, 0.1714)	
700	50	250	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 1345 (-660, 3349) régr.2: 1732 (1375, 2340) régr.3: 1523 (1001, 3342)	1.5298 (-2.411, 5.471)	0.0624 (0.0257, 0.0991)	
700	100	200	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 1382 (538, 2226) régr.2: 1778 (1672, 1899) régr.3: 1085 (776, 1520)	1.4189 (-0.108, 2.946)	0.1034 (0.0591, 0.1476)	
700	150	150	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: -1153872 (-2556000000,2553000000) régr.2: 1773 (1392, 2442) régr.3: 916 (652, 1429)	-0.0013 (-3.723, 3.721)	0.1282 (0.0749, 0.1816)	
700	200	100	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 1534 (205, 2862) régr.2: 1652 (1396, 2023) régr.3: 1020 (714, 1650)	1.1743 (-0.582, 2.930)	0.1165 (0.0657, 0.1673)	
700	250	50	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 799 (593, 1006) régr.2: 1848 (1628, 2137) régr.3: 955 (623, 1673)	4.4961 (1.677, 7.316)	0.1357 (0.0690, 0.2025)	
600	50	350	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: -1868 (-12470, 8736) régr.2: 1557 (1159, 2371) régr.3: 1398 (indéterminé)	-0.5585 (-4.146, 3.029)	0.0595 (-0.0055, 0.1245)	
600	100	300	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 971 (-397, 2340) régr.2: 1741 (1252, 2060) régr.3: 1200 (indéterminé)	2.4760 (-4.203, 9.155)	0.0786 (-0.0026, 0.1598)	
600	150	250	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 951 (371, 1530) régr.2: 1542 (1276, 1948) régr.3: 1199 (637, 11630)	2.0681 (-0.333, 4.469)	0.0755 (0.0062, 0.1447)	
600	200	200	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 656 (507, 805) régr.2: 1565 (1293, 1983) régr.3: 1139 (780, 2079)	5.1282 (2.291, 7.966)	0.0873 (0.0432, 0.1315)	
600	250	150	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 816 (284, 1348) régr.2: 1671 (1371, 2139) régr.3: 1142 (835, 1782)	3.2734 (-1.278, 7.825)	0.0874 (0.0520, 0.1229)	
600	300	100	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 1058 (-64, 2181) régr.2: 1714 (1432, 2134) régr.3: 1185 (821, 2090)	2.2116 (-2.334, 6.757)	0.0907 (0.0466, 0.1349)	
600	350	50	0.004	0.5	0.5	0.045	1.0	régr.1: 640 (459, 821) régr.2: 1686 (1366, 2203) régr.3: 1203 (817, 2237)	6.4771 (1.870, 11.084)	0.0838 (0.0408, 0.1269)	

$$p + p \cdot (1 - p) + p \cdot (1 - p)^2 + p \cdot (1 - p)^3$$

- pour les tableaux 5 à 8:

régr.1: = méthode de Marten

régr.2: = régression de la fraction marquée pondérée sur le
nombre de marqués antérieurement

régr.3: = "kill trapping"

Après cette digression pour expliquer les simulations de données C.M.R. théoriques et pour les situer dans le cadre de ce travail, nous passons à l'analyse des trois méthodes de régression employées.

1) MÉTHODE DE MARTEN

Nous avons déjà remarqué (page 32 et suivantes) que la régression du nombre estimé de non-marqués dans la population (\hat{U}) sur le nombre de marqués antérieurement (M) est apparentée au modèle qui exploite des données d'expériences de "kill trapping". Ainsi, une petite modification apportée dans ce dernier modèle pourrait le transformer en un outil de choix, désigné pour résoudre le problème de la mise en évidence et de la quantification de l'accoutumance.

Rappelons que la méthode de Marten fournit à la fois une estimation du facteur d'accoutumance α , et une estimation de la taille de la population, corrigée par rapport à l'estimation de N issue de l'index de Lincoln. Si l'intervalle de confiance au facteur α n'inclut pas la valeur 1, nous pourrions conclure, au seuil choisi, que la piégeabilité n'est pas la même, selon qu'il s'agit d'un individu marqué ou d'un non-marqué.

La méthode montre cependant certaines faiblesses à l'application. Nous soulignerons trois points ici:

- en appliquant la méthode, nous faisons la régression de \hat{U} , qui est une quantité estimée, sur M . Donc, nous estimons α et N en partie à partir de données estimées, déjà entachées

d'une certaine erreur. Nous ne nous préoccupons pas tellement de l'erreur statistique commise en attribuant une valeur à \hat{U} , puisque notre but est justement de quantifier cette erreur systématique. Il est évident que dans des échantillons petits, de l'ordre de grandeur de 10 individus, ou moins encore, une capture ou recapture en plus ou en moins peut faire varier largement la valeur de \hat{U} .

Ces petits échantillons ont deux origines: populations peu nombreuses ou piégeabilités faibles.

La surface piégée lors de notre expérience à Virton était petite, ce qui, pour la plupart des espèces s'est traduit par des effectifs de population réduits. Il suffit de consulter la colonne "premières captures" du tableau 1 (page 15) pour s'en rendre compte. De plus, nous avons des raisons de croire que la piégeabilité, quoique variable d'après les espèces, n'atteint que rarement 0.1. En effet, les piégeabilités estimées par la méthode du "kill trapping" à partir des données réelles des filets B, confirment notre opinion. Même si des doutes persistent quant à la validité de ces estimations, nous pouvons dire qu'avec des piégeabilités allant jusqu'à 0.15 et plus, nous aurions vraisemblablement réalisé un recensement exhaustif de toute l'avifaune présente et accessible en une bonne dizaine de jours, ce qui n'a pas été le cas. Notre expérience a donc rassemblé les deux causes qui sont à l'origine de petits échantillons.

- estimer le facteur d'accoutumance a revient à accepter que les piégeabilités des non-marqués et des marqués sont dans un rapport a , fixe. Or, dire que la capture et la pose de la bague diminue la piégeabilité d'un oiseau d'un facteur fixe a , piégeabilité qui ne changerait plus ensuite, nous semble être une hypothèse bien restrictive. Ce que nous estimons sera donc surtout une valeur moyenne de a .

Un test d'écart à la linéarité pourrait nous renseigner quant à la variation de a au cours du temps. Il est facile de trouver des explications possibles pour un changement de la piégeabilité dans le temps: les jeunes récemment émancipés se déplacent assez bien, sont donc plus piégeables, les adultes qui commencent leur mue post-nuptiale bougent moins, etc., mais ces phénomènes n'expliquent pas une variation de a , comme ils affectent vraisemblablement les non-marqués autant que les marqués. Un changement dans la valeur de a peut s'expliquer comme ceci: plus l'expérience progresse, plus il y aura des individus qui se seront faits capturer un certain nombre de fois déjà, qui auront donc une piégeabilité très faible; d'un échantillon à l'autre, la piégeabilité moyenne des marqués ne fera que diminuer.

Notre expérience ne se prête pas à un tel test d'écart à la linéarité. Par les deux types de filets, nous disposons bien de deux expériences parallèles, mais le piégeage réalisé n'est pas identique pour les deux types de filets. En suite, et ceci nous semble plus important, il subsiste des doutes quant à l'équivalence du paramètre a pour les deux types de filets, et nous ne voudrions justement déterminer s'il y a équivalence ou non.

- comme les deux autres méthodes de régression employées, celle-ci exige que la population soit raisonnablement stable pendant l'expérience. Un apport de migrateurs à partir d'un certain moment aura comme effet une diminution de la fraction marquée dans les échantillons, et en conséquence une augmentation de la valeur de \hat{U} .

a étant également l'opposée de la pente de la droite de régression, il se peut que une ou quelques valeurs élevées de \hat{U} , vers la fin de l'expérience, font se redresser la droite de régression. Les conséquences en sont évidemment des estimations de a et N totalement erronées:

$a < 1$: la piégeabilité des marqués serait supérieure à celle des non-marqués. C'est contraire à la tendance générale, du moins chez les oiseaux, mais c'est encore concevable; dans certains cas rares, on a même pressenti de tels phénomènes d'accoutumance positive (Leruth 1972)

$a < 0$: ce qui est tout à fait fantaisiste; l'une des piégeabilités serait donc négative, ce qui est impossible

$N < 0$: conséquence du point précédent; $a < 0$ veut dire que la droite de régression a une pente positive, son intersection avec l'axe des abscisses est donc située du côté des valeurs négatives; or, c'est précisément par extrapolation de la droite de régression jusqu'à son intersection avec l'axe des abscisses que l'on estime N

L'application de la méthode considérée aux données simulées a confirmé les réserves formulées ci-dessus. Nous avons noté les observations suivantes:

- la taille de la population est un facteur critique important. Ainsi, même les populations closes, qui ne sont pas perturbées par des apports et des départs, ne fournissent pas de données convenables, si elles sont trop petites. Les piégeabilités faibles (0.045) constituent un handicap supplémentaire; pourtant (voir tableau 2, page 51), avec une accoutumance forte (constante d'accoutumance = 1.0) qui se traduit par une baisse de la piégeabilité selon la série 0.045 - 0.0165 - 0.0061 - 0.0022 etc. le facteur d'accoutumance à estimer devrait être voisin de 3, au moins. Mais dans la plupart des cas, l'intervalle de confiance, très grand, inclut la valeur 1. L'estimation de N se ressent évidemment de l'estimation peu précise de a , et son intervalle

de confiance est également très grand.

On peut difficilement espérer alors mettre en évidence une accoutumance moyenne (constante d'accout. = 2.5, voir tableau 4, page 53). Les recaptures sont plus fréquentes dans ce cas, bien sûr, et les estimations de U sont probablement meilleures, mais la valeur réelle du facteur α se rapproche également de 1, de sorte que l'on perd d'un côté ce que l'on a gagné de l'autre.

Dès que nous travaillons avec des piégeabilités moyennes (0.09), les résultats s'améliorent, mais ne sont pas toujours satisfaisants, surtout pour les populations à effectifs très réduits (voir tableau 3, page 53).

Même en employant une piégeabilité assez forte (0.135) et une accoutumance forte, il nous est arrivé, avec des populations de 250 individus, de trouver un intervalle de confiance au facteur α qui comprenait la valeur 1 (ces résultats ne figurent pas sous forme de tableau)

Il nous semble donc, avec des piégeabilités aussi faibles que celles rencontrées à Virton, qu'il existe une limite inférieure pour la taille de la population, se situant au minimum vers 300 individus, en dessous de laquelle l'emploi de la méthode de Marten est hasardeux.

A la vue de tous les résultats obtenus par simulation, nous avons également l'impression, et cela du moment que l'intervalle de confiance au facteur α n'est pas trop grand, que l'estimation de N est valable avant que nous ne puissions affirmer en toute rigueur statistique que l'accoutumance existe.

- la méthode est sensible à un éventuel effet de bordure; mais quoique pour une population de taille totale fixe, une fraction croissante d'individus marginaux se répercute dans les résultats obtenus, ceux-ci sont moins affectés qu'on ne pourrait le

croire (voir tableau 7, page 56)

La nature des marginaux implique qu'ils ne sont accessibles au piégeage pendant une partie du temps seulement, qui est d'ailleurs fixée par le taux de fréquentation attribué aux marginaux. Donc la piégeabilité effective des marginaux, à la fois parmi les marqués et les non-marqués sera inférieure à celle des résidents. Les piégeabilités moyennes, dont le rapport est estimé par le facteur α , s'en trouvent diminuées, mais vraisemblablement dans la même mesure pour les marqués et les non-marqués. Or, la mise en évidence d'une différence entre ce rapport et le chiffre 1 est d'autant plus aisée que la différence entre les piégeabilités est grande. Par conséquent, pour une accoutumance égale, il sera d'autant plus difficile de la mettre en évidence que la fraction des marginaux est importante.

A part cela, nous pouvons faire les mêmes remarques que précédemment: les piégeabilités faibles constituent un désavantage sérieux, surtout si l'accoutumance est faible, et la précision de l'estimation de N est liée à celle de α .

On remarque d'ailleurs que \hat{N} a tendance à baisser quand le nombre de marginaux dans la population croît, ce qui est logique: des individus qui ne sont présents sur un terrain la moitié du temps seulement, ne peuvent être attribués qu'à moitié à ce terrain-là. Cet effet de la méthode est utile si l'on veut estimer la densité de la population, en rapportant la population estimée à la surface piégée.

- les apports de migrants pendant l'expérience ont un effet beaucoup plus désastreux sur les résultats de la régression (voir tableaux 5, 6 et 8); les estimations sont d'autant plus erronées que les migrants constituent une part importante de la population et qu'ils sont remplacés vite.

Les chiffres obtenus sont tels que nous ne pouvons plus avoir confiance en la valeur des résultats dès que la fraction maximale de migrants dans la population, atteinte à la fin de l'expérience pour nos simulations, dépasse 0.1.

Pour une meilleure correspondance à la réalité, nous avons arrangé le programme de simulation de façon à avoir un nombre croissant de migrants au cours de l'expérience. Après chaque échantillon, une partie des migrants est remplacée, en fonction du taux de remplacement choisi. En plus, chaque échantillon porte sur une population de migrants plus grande que l'échantillon précédent. Cette croissance de la population migratrice a été fixée arbitrairement à celle de la partie ascendante de la loi de Poisson, avec son point culminant au dernier échantillon.

Les valeurs choisies pour la piégeabilité et la constante d'accoutumance, respectivement, sont sans importance dans les cas discutés ici, ce qui est compréhensible: si, à la fin de l'expérience, un grand stock d'individus fournit de nombreuses premières captures, \hat{U} est surestimé quelque soit la piégeabilité et l'accoutumance.

2) RÉGRESSION DE LA FRACTION MARQUÉE PONDÉRÉE SUR LE NOMBRE DE MARQUÉS DANS LA POPULATION

En principe, cette méthode devrait convenir parfaitement pour des estimations de populations même assez petites, étant donnée la pondération qui accorde le plus de valeur aux plus grands échantillons.

Mais, comme elle suppose une population stable et une piégeabilité fixe, il nous reste à déterminer quels sont les effets de variations dans la population et de l'accoutumance sur les estimations produites.

- au sujet de l'accoutumance, nous devons signaler une

observation qui apparait clairement dans tous les tableaux de résultats: bien que souvent il soit impossible de mettre en évidence par la méthode de Marten même des accoutumances fortes, cette méthode-ci se ressent même des accoutumances faibles. En effet, les valeurs de \hat{N} sont d'autant plus élevées - et d'autant plus erronées - que l'accoutumance est forte. Même avec des accoutumances faibles (constante d'acc. = 4.0, résultats ne figurant pas sous forme de tableaux), il est arrivé que l'intervalle de confiance à \hat{N} ne contenait pas la valeur réelle de N .

- l'effet de bordure sur les estimations est plus difficile à cerner. L'inspection du tableau 7 (en partie du tableau 8 aussi, mais ces résultats sont plus ou moins déformés par la présence des migrants) suggère déjà que la variation de \hat{N} ne montre pas de tendance bien nette liée à la fraction de marginaux dans la population. Toutes nos opérations ont été également peu concluantes à ce sujet.

En l'absence de toute accoutumance, une division de la population en résidents et marginaux se traduit par un nombre de marqués moins élevé, et donc par une sous-estimation de la population totale. Nous avons déjà signalé à propos de la méthode de Marten que cet effet est utile dans les estimations de densités.

L'accoutumance (sousentendu ici: négative) et l'effet de bordure sont deux sources de biais, qui faussent les estimations dans deux sens opposés. Tout comme il est difficile de quantifier l'une - nous l'avons remarqué en analysant la méthode précédente - il est malaisé de se prononcer sur l'importance de l'autre. Comment peut-on, à l'occasion d'une expérience pratique, déterminer la fraction de marginaux dans une population, sinon en choisissant une valeur, peut-être inspirée du nombre d'individus pris uniquement dans les filets périphériques, mais arbitraire quand-même.

De plus, il n'y a pas de raison pour que les marginaux échappent à l'accoutumance. Nous admettons d'ailleurs ce fait en donnant une constante d'accoutumance unique, valable pour toute la population. Pour la méthode de Marten nous avons noté qu'une fraction importante de marginaux rend plus difficile la mise en évidence de l'accoutumance, par réduction de la différence entre les piégeabilités moyennes. Ici, l'escamotage de l'accoutumance par l'effet de bordure serait même souhaitable, mais il n'en est rien. Nous supposons que, pour nos expériences de simulations, les piégeabilités initiales sont trop faibles déjà pour qu'une diminution notable des écarts entre piégeabilités effectives se fasse sentir.

- les perturbations dues aux apports de migrants sont également moins apparentes que nous l'attendions (voir tableaux 5, 6, tableau 8 en partie). Les migrants constituent en quelque sorte un grand réservoir d'individus pour des captures nouvelles, mais leur nature passagère entraîne qu'ils ne fournissent que peu de recaptures. La fraction marquée dans la population est donc sous-estimée pour deux raisons différentes: accoutumance surtout des résidents et remplacement continu des migrants. En même temps, le nombre total de marqués sera grand, et la population sera plus largement sur-estimée.

Bien que ce soit cela qu'on attend, nous ne pouvons discerner aucune variation bien claire de \hat{N} en fonction du nombre maximal de migrants croissant.

De même, il n'existe pas de relation bien marquée entre le taux de remplacement des migrants et la valeur de \hat{N} (comparer tableaux 5 et 6), mais cela est encore assez facilement explicable: si les migrants forment une partie moins importante des marqués, parce qu'ils sont remplacés moins vite, l'accoutumance, qui par hypothèse est la même

pour eux que pour les résidents, aura plus de prise sur eux. La valeur de la méthode ne gagne donc presque rien: l'effet de l'une des sources de biais diminue, mais l'autre augmente, la fraction marquée de la population reste sur-estimée.

Un examen plus détaillé des tableaux 5 et 6 permet cependant de distinguer une tendance: la valeur de \hat{N} reste du même ordre de grandeur, tandis que la taille de la population résidente diminue; celle-ci est donc de plus en plus sur-estimée, en présence d'un nombre croissant de migrants.

3) "KILL TRAPPING"

Comme cette méthode ne tient compte que des premières captures dans les échantillons, elle ne sera pas affectée par une éventuelle accoutumance au moyen de capture employé. Il nous reste à analyser dans quelle mesure la taille de la population et sa composition influencent les estimations.

Rappelons brièvement que la piégeabilité estimée correspond à la piégeabilité cumulée de quatre échantillons. Pour des piégeabilités initiales de 0.045 et 0.09, les valeurs réelles des quantités à estimer s'élèvent à 0.168 et 0.314, respectivement.

La régression faite sur les données simulées nous permet de formuler les commentaires suivants:

- en ce qui concerne la taille de la population, le "kill trapping" semble être moins exigeant que les deux autres méthodes. Bien que l'argument n'ait que très peu de valeur s'il faut démontrer que la méthode est bonne, nous pouvons dire qu'avec des populations stables de 250 individus ou plus, nous n'avons jamais mis la méthode en défaut, même en travaillant avec des piégeabilités aussi faibles que 0.045. Aux piégeabilités moyennes (0.09), le nombre 160 individus

s'est avéré suffisant. Ces observations valent à la fois pour les estimations de populations et de piégeabilités.

En dessous de ces limites citées, l'emploi de la méthode devient hasardeux, surtout que l'erreur n'est pas toujours apparente. Parfois, elle saute aux yeux, quand l'une des limites de l'intervalle de confiance à la piégeabilité est négative. Dans ces cas nous avons renoncé à calculer ces limites pour \hat{N} , comme son intervalle de confiance comprend alors l'infini. Dans les tableaux cela se marque par la notation "(indéterminé)".

Nous rajoutons ici une remarque au sujet de la méthode en général: les intervalles de confiance à \hat{N} sont souvent plus grands que ceux établis par les deux autres méthodes, à partir des mêmes données. Nous ne considérons pas nécessairement ce fait comme un défaut en lui-même, car mieux vaut avoir une estimation exacte, mais peu précise, plutôt qu'une estimation très précise, mais erronée.

- l'effet de bordure ne perturbe pas l'application de la méthode, peu importe la valeur de la piégeabilité. Les estimations de N diminuent quand la fraction des marginaux augmente (voir tableau 7). Mais nous avons déjà signalé cette tendance à propos des deux autres méthodes; à l'occasion elle peut être désirable. Nous observons une relation analogue entre la fraction marginale et la piégeabilité estimée, et nous pouvons nous y attendre: les marginaux étant moins piégeables parce que moins accessibles, plus ils sont nombreux, plus la piégeabilité moyenne estimée sera faible.
- l'instabilité de la population constitue un handicap sérieux (voir tableaux 5, 6 et 8). Les remarques à faire sont plus ou moins les mêmes qu'on a placées en analysant les deux autres méthodes, en particulier la méthode de Marten. Rappelons que la pente de la droite de régression calculée

est l'opposée de la piégeabilité, et que N est estimé par extrapolation de cette droite jusqu'à son intersection avec l'axe des abscisses.

Le transit de migrants au cours de l'expérience aura comme effet un redressement de la droite de régression par les nombres trop élevés de nouvelles captures dans les derniers échantillons. Dans les cas les plus défavorables, on aboutit à des piégeabilités estimées très petites, dont les intervalles de confiance sont à cheval sur la valeur 0, et des estimations de population fantaisistes, avec des intervalles de confiance infinis; la valeur réelle de la piégeabilité est sans importance dans ces cas.

De toute façon, en appliquant la méthode à des populations ouvertes, on risque d'avoir des estimations biaisées, mais dès que la part maximale de migrants dans la population dépasse 20%, l'emploi de la méthode est franchement déconseillé.

Tout au long de ce chapitre, nous nous sommes efforcés de ne pas perdre de vue qu'il existe des hypothèses de base très précises pour les trois méthodes de régression que nous employons. Le but que nous poursuivons par leur analyse et surtout par les calculs effectués sur des données simulées, est de déterminer dans quelle mesure des dérogations aux conditions d'application permettent encore d'avoir des résultats raisonnablement bons.

La raison principale en est que, lorsque nous étudions des populations animales réelles à l'aide d'un instrumentarium statistique pareil - nous en parlerons au chapitre suivant - nous ne sommes pas toujours sûrs d'avoir en face de nous une population idéale qui remplit toutes les conditions posées; au contraire, le plus souvent, nous avons des raisons de croire que ce n'est pas le cas.

Les exigences des trois méthodes envisagées se sont révélées différentes. En résumé:

- la taille réelle de la population, avec le concours de la piégeabilité semble être moins limitante pour le "kill trapping" que pour les deux autres méthodes
- l'effet de bordure ne perturbe pas tellement les estimations, surtout si l'on veut estimer les densités de population, par contre, il rend plus difficile la mise en évidence de l'accoutumance
- les apports de migrants, même assez faibles, se répercutent dans les résultats, quelle que soit la méthode
- l'accoutumance est sans effet sur le "kill trapping", puisqu'il ne fait intervenir que les premières captures; elle n'affecte guère la méthode de Marten, qui corrige l'éventuel biais ainsi introduit, la mise en évidence du phénomène exige cependant des différences entre piégeabilités grandes; la régression de la fraction marquée des échantillons sur le nombre de marquées antérieurement est invalidée par l'accoutumance

CHAPITRE 4: LES DONNEES REELLES

Nous connaissons maintenant les faiblesses des trois modèles de régression que nous avons choisi d'étudier, et, rien qu'à la vue des données brutes dont nous disposons, nous savons déjà plus ou moins à quel type de résultats nous pourrions nous attendre.

Les données réelles, récoltées sur le terrain lors de l'expérience de Virton, et agencées en vue de traitement par régression, ainsi que les estimations correspondantes, sont présentées aux pages suivantes (tableaux 9 à 11). Pour comparaison, nous avons analysé de la même façon certaines données de l'expérience de Sivry. A cette fin, nous y avons choisi les quatre espèces qui étaient les mieux représentées à Virton. Ces résultats figurent à la suite des autres (tableaux 12 à 14).

Avant de considérer à nouveau chaque méthode séparément, quelques remarques au sujet des tableaux de résultats. En partie, elles ont déjà été faites avant, mais il est néanmoins utile de les répéter; elles s'appliquent surtout aux données de Virton.

- totalisant les nombres de recaptures des colonnes " m_{tA} " et " m_{tB} " pour chaque espèce, et comparant avec les nombres correspondants de la colonne "recaptures" du tableau 1 (page 15), le lecteur trouvera parfois une différence. Ceci provient du fait que nous avons compté tout au plus une capture par individu et par période de quatre jours. La préparation des données de Sivry a été effectuée de la même façon. La colonne " m_t " comprend donc non pas les nombres de recaptures, mais les nombres d'individus différents recapturés.
- à Virton, nous avons capturé des oiseaux qui se rangent dans 26 espèces différentes; nous n'en retenons que 11 ici, ainsi

Tableau 9 : Résultats de l'expérience de Vinton et estimations par trois méthodes de régression

Espèce	Résultats de l'expérience						Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)			
	M _t	filets A			filets B			population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
		u _{tA}	m _{tA}	U _{tA}	u _{tB}	m _{tB}	U _{tB}			
Pic épeiche (<i>Dendrocoptes major</i>)	0	2	0		0	0				
	2	6	0		0	0				
	8	1	1	8	0	0		A {	régr.1: 19 (-35, 72)	0.7037 (-8.467, 9.875)
	9	2	3	6	0	0		A {	régr.2: 18 (11, 69)	
	11	0	3	0	0	0		A {	régr.3: 15 (indéterminé)	0.2605 (-0.026, 0.547)
	11	1	1	11	0	0		B {	régr.1:	
	12	2	0		0	0		B {	régr.2:	impossible, aucune capture dans les filets B
	14	0	0		0	0		B {	régr.3:	
	14	0	0		0	0				
	0	6	0		0	0				
	6	3	3	6	1	0				
	10	2	3	7	0	1	0	A {	régr.1: 4 (-5, 12)	-1.6178 (-3.761, 0.526)
	12	1	1	12	1	0		A {	régr.2: 25 (16, 58)	
	14	1	1	14	0	0		A {	régr.3: 19 (12, 28)	0.2952 (0.174, 0.397)
15	2	1	30	0	0		B {	régr.1:		
17	1	1	17	0	0		B {	régr.2:	abandonnée, trop peu de captures dans les filets B	
18	0	0		0	0		B {	régr.3:		
18	0	0		0	1	0				
Accenteur mouchet (<i>Prunella modularis</i>)	0	6	0		0	0				
	6	9	0		1	0				
	16	5	0		1	1	16	A {	régr.1: 9 (-137, 154)	-1.1940 (-17.046, 14.658)
	22	2	2	22	2	3	15	A {	régr.2: 51 (33, 110)	
	26	0	2	0	1	0		A {	régr.3: 32 (14, 69)	0.2513 (0.106, 0.397)
	27	0	1	0	0	2	0	B {	régr.1: 31 (25, 38)	1.0998 (-0.548, 2.748)
	27	2	1	54	0	0		B {	régr.2: 47 (27, 162)	
	29	2	2	29	2	0		B {	régr.3: 59 (indéterminé)	0.0247 (-0.069, 0.119)
	33	0	1		0	1	0			
	0	27	0		0	0				
	27	14	7	54	14	3	126	A {	régr.1: 3816 (-162651, 170284)	0.0164 (-0.939, 0.972)
	55	7	7	55	2	7	16	A {	régr.2: 140 (117, 172)	
	64	12	9	85	4	4	64	A {	régr.3: 116 (71, 183)	0.1983 (0.114, 0.283)
80	8	13	49	4	1	320	B {	régr.1: 179 (-173, 531)	0.8228 (-2.676, 4.321)	
92	8	8	92	2	5	37	B {	régr.2: 131 (99, 194)		
102	2	9	23	2	5	41	B {	régr.3: 108 (51, 209)	0.1279 (0.043, 0.213)	
106	2	3	71	0	4	0				
108	0	1		1	2	54				
Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	0	18	0		0	0				
	18	12	0		2	0				
	32	10	3	107	1	1	32	A {	régr.1: 111 (64, 159)	1.9812 (-0.535, 4.498)
	43	13	3	186	4	0		A {	régr.2: 153 (122, 207)	
	60	9	4	135	2	4	30	A {	régr.3: 108 (76, 159)	0.1564 (0.099, 0.213)
	71	6	7	61	1	0		B {	régr.1: 90 (70, 110)	0.6401 (-0.233, 1.513)
	78	4	6	52	2	0		B {	régr.2: 127 (77, 361)	
	84	3	5	50	0	3	0	B {	régr.3: 115 (indéterminé)	0.0267 (-0.017, 0.071)
	87	1	0		0	1	0			

Tableau 10 : résultats de l'expérience de Virton et estimations par trois méthodes de régression (suite)

Espèce	Résultats de l'expérience							Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)				
	M _t	filets A			filets B			population	facteur d'accoutumance	piégeabilité		
		u _{tA}	m _{tA}	Ū _{tA}	u _{tB}	m _{tB}	Ū _{tB}					
Grive musicienne (<i>Turdus philomelos</i>)	0	8	0		0	0						
	8	6	3	16	3	0		A {	régr.1:	7 (-4, 19)	-3.3267 (-9.253, 2.599)	
	17	3	2	26	0	0	régr.2:		127 (51, ∞)			
	20	1	1	20	1	0	régr.3:		45 (18, 197)	0.1554 (0.024, 0.227)		
	22	5	0		1	0		B {	régr.1:	abandonnée, trop peu de captures dans les filets B		
	28	2	0		0	0	régr.2:					
	30	3	1	90	0	0	régr.3:					
	33	3	0		0	2	0					
	36	0	0		1	0						
	Fauvette des jardins (<i>Sylvia borin</i>)	0	4	0		0	0					
		4	7	0		4	0		A {	régr.1:	25 (22, 28)	1.8668 (0.011, 3.723)
15		1	1	15	0	0	régr.2:	46 (24, 548)				
16		4	3	21	0	0	régr.3:	28 (4, 99)		0.2092 (0.039, 0.379)		
20		4	0		1	0		B {	régr.1:	abandonnée, trop peu de captures dans les filets B		
25		0	1	0	0	0	régr.2:					
25		0	1	0	0	0	régr.3:					
25		0	0		1	0						
26		0	0		0	0						
Fauvette à tête noire (<i>Sylvia atricapilla</i>)		0	13	0		0	0					
		13	11	3	48	4	1	52	A {	régr.1:	122 (-62, 305)	1.3239 (-2.711, 5.359)
	28	7	1	196	5	4	35	régr.2:		126 (92, 200)		
	40	5	1	200	1	0		régr.3:		75 (61, 92)	0.1707 (0.137, 0.204)	
	46	6	3	92	5	2	115	B {	régr.1:	-105 (-885, 675)	-0.4335 (-3.580, 2.713)	
	57	4	2	114	2	2	57		régr.2:	127 (83, 277)		
	63	2	3	42	1	0			régr.3:	85 (indéterminé)		0.0660 (-0.007, 0.139)
	66	1	3	22	0	1	0					
	67	0	0		2	1	134					
	Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>)	0	14	0		0	0					
		14	5	2	35	2	1	28	A {	régr.1:	-30 (-246, 186)	-1.1919 (-6.895, 4.512)
21		7	2	74	2	0		régr.2:		90 (56, 218)		
30		5	3	50	1	1	30	régr.3:		52 (28, 92)	0.2202 (0.109, 0.331)	
36		4	1	144	1	1	36	B {	régr.1:	-13 (-198, 173)	-1.1970 (-7.445, 5.051)	
41		2	0		4	1	164		régr.2:	89 (54, 251)		
47		0	4	0	2	1	94		régr.3:	84 (indéterminé)		0.0312 (-0.059, 0.122)
49		3	1	147	0	3	0					
52		0	1		0	0						
Sittelle torchepot (<i>Sitta europaea</i>)		0	5	0		0	0					
		5	1	1	5	4	1	20	A {	régr.1:	-16 (-219, 187)	-0.2859 (-2.977, 2.405)
	10	1	1	10	0	0		régr.2:		20 (16, 28)		
	11	0	1	0	1	0		régr.3:		18 (-4, 827)	0.1909 (0.002, 0.380)	
	12	1	3	4	1	0		B {	régr.1:	25 (-13, 63)	1.0740 (-5.919, 8.068)	
	14	1	2	7	0	1	0		régr.2:	31 (17, 198)		
	15	2	1	30	2	1	30		régr.3:	18 (indéterminé)		0.2066 (-0.012, 0.425)
	19	0	3	0	0	0						
	19	0	3		0	1	0					

Tableau 11 : résultats de l'expérience de Vitron et estimations par régression (fin)

Espèce	Résultats de l'expérience						Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)			
	M _t	filets A			filets B			population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
		u _{tA}	m _{tA}	U _{tA}	u _{tB}	m _{tB}	U _{tB}			
Bouvreuil pivone (<i>Puffinus puffinus</i>)	0	2	0		0	0	A {	régr.1:	-42 (-438, 354)	-0.6508 (-10.072, 8.770)
	2	5	2	5	0	0		régr.2:	86 (46, 591)	
	7	7	0		1	0		régr.3:	106 (indéterminé)	0.0439 (-0.139,0.227)
	15	6	1	90	0	0	B {	régr.1:	abandonnée, trop peu de captures dans les filets B	
	21	3	0		0	0		régr.2:		
	24	1	1	24	0	0		régr.3:		
	25	3	0		0	0				
	28	5	4	35	1	0				
	34	0	0		0	0				
Toutes espèces groupées	0	120	0		0	0	A {	régr.1:	14205 (-90176, 127586)	0.0449 (-0.439, 0.528)
	120	101	22	551	40	7 686		régr.2:	1047 (941, 1191)	
	261	61	22	724	15	14 280		régr.3:	688 (570, 534)	0.1691 (0.136,0.202)
	337	54	29	628	16	8 674	B {	régr.1:	-702 (-3064, 1660)	-0.6100 (-2.212, 0.992)
	407	51	30	692	19	10 773		régr.2:	1122 (860, 1612)	
	477	30	26	550	12	11 520		régr.3:	831 (432, 3615)	0.0426 (0.066,0.079)
	519	36	31	603	14	7 1038				
	569	23	22	595	11	16 391				
	603	2	6		16	9 1072				

Tableau 12 : Résultats de l'expérience de Story (certaines espèces) et estimations par régression

Espèce	Résultats de l'expérience				Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)		
	x_t	u_t	m_t	U_t	population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
Rouge-gorge familier (<i>Erithacus rubecula</i>)	0	32	0				
	32	14	8	56			
	46	15	7	99			
	61	17	8	130			
	78	37	9	321			
	115	51	3	1955			
	166	67	15	741			
	223	67	11	1419			
	300	27	20	1305			
	397	79	30	1019	régr.1:	-125084 (-15720000,15470000)	-0.0059 (-0.777, 0.765)
	466	63	32	917			
	522	48	21	1209	régr.2:	1354 (1213, 1533)	
	577	38	33	664			
	615	22	19	712	régr.3:	1762 (398, 72278)	0.03019 (0.0079, 0.0598)
	637	41	30	871			
	678	27	22	832			
	705	17	26	461			
	722	18	37	351			
	740	19	32	439			
	759	14	38	280			
	773	26	26	773			
	799	24	34	564			
	823	38	30	1042			
Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	0	31	0				
	31	28	5	174			
	59	13	6	128			
	72	15	7	154			
	87	3	6	44			
	96	4	5	72			
	94	9	4	212			
	103	8	3	275			
	111	5	4	139			
	116	11	4	319	régr.1:	14 (-4100, 70)	-2.7367 (-4.104,-1.369)
	127	5	1	635			
	132	8	4	264	régr.2:	450 (348, 635)	
	140	4	2	280			
	144	4	2	288	régr.3:	205 (107, 333)	0.10639 (0.0650, 0.1478)
	148	4	3	197			
	152	8	2	608			
	160	5	1	400			
	165	4	0				
	169	4	0				
	173	7	3	404			
180	9	3	540				
189	5	2	473				
194	7	3	453				

Tableau 13 : Résultats de l'expérience de stress (certains engins) et estimations par régression (lin)

Espèce	Résultats de l'expérience				Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)		
	M_t	u_t	m_t	\hat{U}_t	population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
Fauvette à tête noire (<i>Sylvia atricapilla</i>)	0	18	0				
	18	35	0				
	53	18	4	239			
	71	8	1	568			
	79	9	3	237			
	88	11	4	242			
	99	8	2	396			
	107	7	1	749			
	114	14	2	798			
	128	22	5	563	régr.1:	22 (-94, 146)	-7.7291 (-13.027,-2.431)
	150	12	6	300			
	162	31	4	1256	régr.2:	1295 (974, 1935)	
	193	21	2	2027			
	214	13	1	2782	régr.3:	790 (indéterminé)	0.02366 (-0.0079, 0.0553)
	227	23	3	1740			
	250	13	1	3250			
	263	17	5	894			
	280	5	3	467			
	265	9	4	641			
	294	5	2	735			
	299	11	4	822			
	310	11	1	3410			
	321	14	1	4494			
Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>)	0	7	0				
	7	1	0				
	8	4	0				
	12	4	1	48			
	16	9	0				
	25	15	0				
	40	4	1	160			
	44	3	0				
	47	4	1	188			
	51	8	1	408	régr.1:	-3897 (-147900, 140100)	-0.0891 (-3.627, 3.449)
	59	11	1	649			
	70	16	1	1120	régr.2:	376 (312, 474)	
	86	6	0				
	92	8	2	368	régr.3:	-95 (indéterminé)	-0.05016 (-0.0889,-0.0114)
	100	7	0				
	107	4	2	214			
	111	9	4	250			
	120	7	3	280			
	127	10	3	423			
	137	5	12	57			
142	25	13	273				
167	14	3	779				
181	16	24	121				

Tableau 14 : résultats de l'expérience de SIVRY (certaines espèces, consultation des captures et recaptures d'adultes uniquement, pour un des sept recensements effectués les 4 jours (in 4 juin au 1. juillet)) et estimations par régression

Espèce	Résultats de l'expérience				Estimations par régression (limites des intervalles de confiance à 95% entre parenthèses)		
	M_t	u_t	m_t	U_t	population	facteur d'accoutumance	piégeabilité
Rouge-gorge familier (<i>Erithacus rubecula</i>)	0	32	0				
	32	13	8	52	régr.1:	16 (-50, 83)	-2.6635 (-7.523, 2.196)
	45	12	7	77			
	57	10	8	71	régr.2:	171 (115, 332)	
	67	8	7	77			
	75	12	3	300	régr.3:	109 (63, 222)	0.2392 (0.0944, 0.3839)
	87	9	6	131			
Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	0	28	0				
	28	27	4	189	régr.1:	194 (-127, 515)	0.9913 (-2.521, 4.504)
	55	11	6	101			
	66	15	7	141	régr.2:	187 (137, 293)	
	81	3	6	41			
	84	4	4	84	régr.3:	106 (71, 159)	0.2871 (0.1721, 0.4020)
	88	9	4	198			
Fauvette à tête noire (<i>Sylvia atricapilla</i>)	0	17	0				
	17	35	0		régr.1:	369 (-2263, 3002)	1.0501 (-14.255, 16.355)
	52	18	4	234			
	70	8	1	560	régr.2:	349 (263, 521)	
	78	9	3	234			
	87	10	4	218	régr.3:	128 (48, 565)	0.2074 (0.0320, 0.3827)
	97	6	2	291			
Mésange charbonnière (<i>Parus rufus</i>)	0	7	0				
	7	1	0		régr.1:	} abandonnée, trop peu de captures	
	8	4	0		régr.2:		
	12	4	1	48	régr.3:		
	16	1	0				
	17	7	0				
	24	3	1	72		60 (indéterminé)	0.0811 (-0.2152, 0.3774)

que l'ensemble de toutes les espèces réunies. La sélection des espèces en vue de traitement a été effectuée comme suit: ont été retenues les espèces qui, à la fois présentaient au moins 10 captures différentes dans au moins un des types de filets et avaient des recaptures pour au moins quatre périodes différentes dans ce type de filet

- les estimations à partir des filets A tiennent compte des huit premiers groupes de nombres (M_t , u_t , éventuellement m_t et U_t), pour les filets B nous considérons les huit derniers groupes
- étant donné le schéma expérimental employé, le "kill trapping" estime la piégeabilité en B, la piégeabilité cumulée de quatre jours en A et dans tous les traitements de données de Sivry
- comme pour les tableaux 5 à 8:
 - régr.1: = méthode de Marten
 - régr.2: = régression de la fraction marquée pondérée sur le nombre de marqués antérieurement
 - régr.3: = "kill trapping"

1) MÉTHODE DE MARTEN

Nous nous y étions attendus: son emploi s'est soldé par un échec total. La majorité des estimations de N sont certainement fausses. C'est le cas notamment de toutes les valeurs négatives, mais il n'y a pas que celles-là. On nous demanderait: "est-ce qu'il a 300 rouges-gorges plutôt que 150?", nous ne saurions répondre avec la dernière assurance. Mais nous affirmons qu'il n'y a pas 3816 Rouges-gorges (*Erithacus rubecula*) sur le terrain que nous avons piégé, tout comme il n'y a pas 14205 oiseaux en tout. Pourtant la méthode fournit de telles estimations à partir des filets A, où visiblement l'ordre de grandeur est déjà faux. Accompagnées d'intervalles

de confiance énormes, ces estimations n'ont aucune valeur.

Le Merle noir (*Turdus merula*) est la seule espèce, où les deux types de filets fournissent chacun une valeur de \hat{N} acceptable. Mais les expériences de simulation nous ont montré que la prudence est recommandée: à partir de petits échantillons, les estimations peuvent paraître parfaitement bonnes, tout en étant erronées. Pour cette raisons, nous préférons ne pas accorder trop d'importance au cas isolé que forme le Merle. De toute manière, cela ne réhabiliterait pas la méthode.

Les mêmes remarques valent pour les estimations du facteur d'accoutumance α . Il est évident que les valeurs négatives sont fausses. En admettant l'existence d'une accoutumance positive, les estimations comprises entre 0 et 1 sont possibles, bien que, dans le contexte de notre travail, elles nous paraissent peu réalistes. Nous avons plutôt l'impression, avec le protocole expérimental adopté et le piégeage intense qu'il impliquait, que l'accoutumance était fortement négative.

Pour expliquer ces résultats, nous ne pouvons émettre que des hypothèses. Rappelons que la méthode consiste à faire la régression de \hat{U} sur M , ou, plus précisément que nous étudions la décroissance de \hat{U} , lorsque M croît. Sans accoutumance, \hat{U} et M varieront en sens opposé mais à la même vitesse. Nous admettrons que l'accoutumance existe, positive ou négative, si \hat{U} décroît trop vite ou trop lentement quand M croît, pour encore être compatible avec le jeu du hasard. Mais on s'attendra toujours à ce que \hat{U} diminue, quelle que soit l'accoutumance.

L'examen des tableaux 9 à 11 suggère que dans beaucoup de cas il n'en est rien. La valeur de \hat{U} varie, mais sans tendance bien marquée, et assez souvent les valeurs élevées se rencontrent à la fin de l'expérience.

Lors du traitement de données simulées nous avons

remarqué que les apports d'individus dans la population produisent cet effet sur les estimations de U . Cependant, nous n'imaginons pas, quelle pourrait être la nature de ces apports dans le cas précis que forme notre expérience. Elle a eu lieu du 14 juillet au 18 août. A cette époque, il n'y a pas encore de migration notable; pour certaines espèces, elle venait tout juste de pointer, lorsque nous quitions le terrain.

La mise en cause de l'émancipation des jeunes ne nous avance pas plus, car l'expérience a débuté vers la mi-juillet, quand la saison de nidification touchait à sa fin. Donc, nous devons nous attendre dès le début à une assez grande proportion de jeunes dans la population, les nichées tardives devaient tout au plus perturber les valeurs de \hat{U} pendant la première partie de l'expérience. De plus, nous supposons que la reproduction était faible à Virton, en 1975. La cause est peut-être à chercher dans les conditions climatiques défavorables du printemps 1975 (il a encore neigé au début avril).

Comme exemple, citons le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et renvoyons au tableau 15 (page 81). Les nombres de captures, groupées par périodes de quatre jours, relatifs à Sivry, qui y figurent sont reprises à Dumont (1975). Nous constatons que pour l'expérience de Sivry, l'age-ratio, défini comme nombre de jeunes par nombre total d'individus capturés, dépasse 0.7 pendant la première décade de juin, et ne descend pratiquement plus en dessous de cette valeur jusqu'à la fin. Admettons que l'évolution de l'age-ratio calculé pour Sivry soit une bonne indication pour la période de la sortie des jeunes. A plus forte raison, nous aurions dû nous trouver alors devant un grand stock de jeunes Rouges-gorges, en commençant l'expérience à Virton. La reproduction n'y a pas été plus tardive non plus, car l'age-ratio s'est stabilisé autour de 0.5.

Nous ne pouvons donc guère attribuer les résultats erronés de la méthode de régression à une sortie massive de

Sivry	numéro de la période:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
	dates (du au):	4-7	8-11	12-15	16-19	20-23	24-27	28-1	2-5	6-9	10-13	14-17	18-21	22-25	26-29	30-2	3-6	7-10	11-14	15-18	19-22	23-26	27-30	31-3
nombre de jeunes :	0	1	3	7	29	39	58	58	77	72	58	44	32	20	39	24	13	14	15	11	19	19	33	
nombre total :	32	14	15	17	37	51	67	66	87	79	63	48	38	22	41	27	17	21	19	14	27	24	36	
age-ratio :	0.0	0.071	0.2	0.412	0.784	0.765	0.866	0.879	0.885	0.911	0.921	0.917	0.842	0.909	0.951	0.889	0.765	0.667	0.789	0.786	0.704	0.731	0.868	

Virton	numéro de la période:	1	2	3	4	5	6	7	8
	dates (du au):	14-17	18-21	22-25	26-29	30-2	7-10	11-14	15-18
nombre de jeunes :	23	4	4	9	5	4	1	0	
nombre total :	46	14	12	16	10	7	4	1	
age-ratio :	0.5	0.286	0.333	0.563	0.5	0.571	0.25	0.0	

tableau 15 : age-ratio des premières captures du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) pour comparaison des valeurs correspondantes des expériences de Sivry (en 1973) et Virton (en 1975)

jeunes, du moins chez le Rouge-gorge.

Le cas du Merle noir (*Turdus merula*) semble être analogue. Il est étonnant que parmi 88 individus capturés, nous ne trouvons que 8 jeunes. Les auteurs consultés (Géroudet 1963, Lack 1966) sont d'accord pour dire que la densité des couples nicheurs de Merles en forêt est moins élevée que l'ubiquité de l'espèce laisse présumer. Comme valeurs, ils donnent des chiffres entre 0.03 et 7.5 couples par hectare. Vu les dimensions du terrain piégé, le nombre de jeunes peut éventuellement rentrer dans les normes. Mais d'où sortent alors tous les Merles adultes? Bien sûr, une densité donnée de couples nicheurs n'implique nullement que le moindre bout de terrain est défendu comme territoire. Il existe donc certainement des recouvrements dans les aires fréquentées par les différents individus, d'autant plus que les territoires des Merles sont séparés par de larges zones "neutres" (Morbach 1943, Géroudet 1963). Mais, ou bien les 80 individus adultes sont trop nombreux, ou bien les jeunes sont trop rares, parce qu'il n'y a pas de raison pour que les jeunes ne soient pas tout aussi erratiques que les adultes. Rappelons qu'à Sivry, quoique avec un tiers à un quart seulement de l'intensité de piégeage réalisée à Virton, mais sur le triple de la surface et pendant le triple du temps, 138 adultes seulement furent capturés. Jusqu'ici nous n'avons pas trouvé d'explication satisfaisante pour l'age-ratio déséquilibré chez le Merle.

Revenant à la méthode de régression que nous sommes en train de discuter, nous devons conclure que la cause probable pour les mauvaises estimations est la taille réduite des échantillons.

Les données de Virton ne se prêtant pas à un traitement par la méthode de Marten, nous nous sommes rabattus sur certaines données de Sivry qui avaient l'avantage de former des échantillons à la fois plus grands et plus nombreux. La

démarche ne nous a pas beaucoup avancés, car ce sont alors réellement les apports d'individus dans la population qui gênent le bon déroulement de la régression (voir tableaux 12 et 13, pages 75 et 76). En consultant la colonne " \hat{U}_t " pour chacune des quatre espèces, on observe une augmentation des valeurs, puis une diminution, suivie encore d'une augmentation à la fin. La première "bosse" correspond à l'émancipation des jeunes, la seconde à l'arrivée des premiers migrants. Ces variations de \hat{U} sont particulièrement évidentes chez le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*); une observation auxiliaire consiste à remarquer que la reproduction chez ces deux espèces n'est pas synchrone. Le phénomène est beaucoup moins apparent chez le Merle noir (*Turdus merula*) et la Mésange charbonnière (*Parus major*), et d'ailleurs partiellement masqué par des échantillons encore trop petits. Les estimations sont évidemment toutes erronées.

Nous avons essayé de remédier à la situation en opérant une sélection dans les données de base de Sivry. Nous voulions être sûrs d'avoir une population stable et fermée. A cette fin, nous n'avons retenu que les captures et recaptures d'adultes pendant les sept premières périodes, c. à d. jusqu'au 1. juillet inclus. Nous espérons n'envisager ainsi que la population nicheuse. Les résultats figurent au tableau 14 (page 77). Cette sélection n'était qu'un pis-aller: nous nous ramenons dans le domaine des échantillons trop petits.

La méthode de Marten n'est donc guère adaptée aux populations que nous étudions.

2) RÉGRESSION DE LA FRACTION MARQUÉE PONDÉRÉE SUR LE NOMBRE DE MARQUÉS ANTÉRIEUREMENT

Nous ne perdons pas de vue que notre objectif principal est la mise en évidence de l'accoutumance des oiseaux

au filet japonais. Or, cette méthode-ci ne fournit qu'une estimation de la population, et elle suppose entre autres que la piégeabilité ne varie pas en relation avec le marquage. Les estimations seront donc plus ou moins biaisées suivant le degré de l'accoutumance. On pourrait alors se demander ce que vient faire ici une méthode pareille.

Nous avons déjà esquissé ce que nous comptons tirer comme information des résultats de cette méthode, en exposant ses principes mathématiques (voir chapitre 2, page 31). Le protocole expérimental adopté à Virton était désigné pour au moins montrer une accoutumance différente d'après le type de filet.

Les filets B n'étant ouverts qu'un jour sur quatre, l'accoutumance y était vraisemblablement moins forte. Par conséquent, nous nous attendions à ce que les estimations faites à partir de données propres aux filets B soient moins élevées que les estimations parallèles à partir des filets A, parce que moins surestimées.

Un coup d'oeil aux résultats obtenus (tableaux 9 à 11, pages 72 à 74), permet de dire qu'ils sont pour le moins équivoques. Nous ne parlerons pas ici des cinq espèces qui n'ont fourni qu'une seule valeur de \hat{N} , par les filets A.

Pour les six autres espèces et le groupe de toutes les espèces réunies, nous ne distinguons qu'un seul trait commun: les intervalles de confiance à \hat{N} sont toujours plus grands en B qu'en A. Encore, ce fait est relativement peu important et aisément explicable: comme il y a moins de captures dans les filets B, les variances des fractions marquées sont plus grandes, ce qui finalement se répercute dans les dimensions des intervalles de confiance.

En ce qui concerne les valeurs de N elles-mêmes, elles ne suivent pas une même ligne. L'Accenteur mouchet (*Prunella*

modularis), le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et le Merle (*Turdus merula*) fournissent des estimations plus grandes en A qu'en B, pour la Sittelle (*Sitta europaea*) et l'ensemble de toutes les espèces c'est l'inverse, pour la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) et la Mésange charbonnière (*Parus major*), les deux valeurs de \hat{N} sont pratiquement identiques.

Comme il n'y a aucune différence statistiquement significative - les intervalles de confiance correspondants se recoupent partout - nous hésitons à nous aventurer dans des hypothèses pour expliquer les résultats particuliers obtenus ici.

Discuter de la valeur des estimations n'a pas beaucoup de sens. Nous sommes assez certains que la population n'a pas beaucoup varié au cours de l'expérience (voir paragraphe précédent), mais jusqu'ici nous sommes incapables d'affirmer que l'accoutumance existe, et si oui, de dire dans quelle mesure elle biaise les résultats.

Nous tenons pourtant à placer une dernière remarque à propos de cette méthode: mis à part le cas de la Grive musicienne (*Turdus philomelos*) (voir tableau 10), qui est visiblement dû à des échantillons trop petits, la méthode n'a pas fourni d'estimation tellement mauvaise que l'erreur sautait aux yeux, contrairement aux deux autres méthodes.

C'est un peu triste, mais nous devons le dire: il vaut peut-être mieux avoir une estimation vraisemblablement biaisée, se rendre compte du biais possible et traiter la valeur avec toutes les réserves nécessaires, que de n'avoir aucune estimation du tout.

3) "KILL TRAPPING"

Pour rappel: la méthode consiste à faire la régression du nombre de captures nouvelles sur le nombre de marqués dans la population. Nous obtenons une droite de régression dont la

pente est l'opposée de la piégeabilité et dont l'intersection avec l'axe des abscisses donne une estimation de la population.

En appliquant la méthode à des données simulées, nous avons constaté qu'elle était moins exigeante que les deux autres quant à la taille minimale nécessaire de la population. De plus, comme elle ne fait intervenir que les premières captures, nous ne devons pas nous préoccuper d'une accoutumance possible, due au marquage. Nous ne commenterons que brièvement les estimations de N (tableaux 9 à 11).

Parmi les valeurs obtenues et les intervalles de confiance correspondants, nous ne pouvons déceler aucune faute voyante. Parfois, la détermination de l'intervalle de confiance a été abandonnée, comme il comprenait l'infini. On pourrait interpréter cette faiblesse comme la conséquence d'une variation de la piégeabilité au cours du temps. Nous admettons plus volontiers que la cause est encore à chercher du côté des échantillons trop petits. En effet, les intervalles de confiance indéterminés se retrouvent surtout chez les espèces moins abondantes; pour les espèces mieux représentées, c'est le cas pour les estimations à partir des filets B, qui ont rapporté moins de captures. D'ailleurs, une variation de la piégeabilité aurait dû se manifester de la même façon dans les deux types de filets.

A Sivry par contre (tableaux 12 et 13), ce seraient plutôt les apports d'individus nouveaux qui sont en cause. Les intervalles de confiance sont indéterminés pour la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) et la Mésange charbonnière (*Parus major*), trop grand pour le Rouge-gorge. Là encore, le Merle (*Turdus merula*) forme une exception, mais nous avons déjà signalé à propos de la méthode de Marten (voir 1. paragraphe de ce chapitre, page 83) que la variation de \hat{U} , probablement due à des apports dans la population, était beaucoup moins marquée chez cette espèce.

La réduction du nombre d'individus à la population nicheuse était profitable ici (voir tableau 14), sauf pour la Mésange charbonnière, où l'opération n'a laissé que des échantillons trop petits.

Nous nous intéresserons plus longuement à la piégeabilité et en particulier à celles estimées pour les quatre espèces les plus fréquentes. Rappelons que si la piégeabilité ou probabilité journalière de capture vaut p , la piégeabilité estimée pour les filets A est la piégeabilité cumulée de quatre jours, à savoir: $p + p \cdot (1-p) + p \cdot (1-p)^2 + p \cdot (1-p)^3$; les piégeabilités effectives sont faibles - de l'ordre de grandeur de 0.05, les estimations nous le suggèrent - et normalement nous devons nous attendre à trouver un rapport piégeab. A/piégeab. B compris entre 3 et 4. Si le rapport observé est significativement différent de sa valeur attendue, nous pourrions conclure que même les individus non-marqués sont accoutumés, parce qu'ils se font prendre préférentiellement dans un type de Filet.

Par la structure du protocole expérimental, nous espérons trouver un rapport des piégeabilités trop petit. Dans l'alinéa précédent, nous avons parlé d'accoutumance; dans ce cas précis, le terme employé inclut bien sûr le simple dérangement de l'emplacement des filets, qui lui aussi peut affecter les rendements.

Comment mettre en évidence une telle différence dans l'efficacité des deux types de filets? Nous l'avons essayé comme ceci: nous avons pris les deux limites de l'intervalle de confiance à p estimé en B, nous avons calculé les deux piégeabilités cumulées correspondantes, et nous avons vérifié si ces deux valeurs tombaient toutes les deux en dehors de l'intervalle de confiance à la piégeabilité estimée en A, et du même côté.

Pour aucune des quatre espèces envisagées - Rouge-gorge, Fauvette à tête noire, Merle et Mésange charbonnière -

nous ne pouvons affirmer ainsi que les piégeabilités sont significativement différentes d'après le type de filet.

Cela ne nous empêche pas de chercher au moins des explications pour les tendances qui se sont manifestées.

Pour l'ensemble de toutes les espèces réunies, le rapport des piégeabilités est voisin du rapport "normal" attendu. Nous supposons que dans la masse hétérogène que forment toutes les espèces groupées, la différence éventuelle s'est trouvée noyée.

Par contre, le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) montrent une tendance qui confirme notre hypothèse que l'efficacité des filets diminue quand l'intensité du piégeage augmente. Le Merle (*Turdus merula*) et la Mésange charbonnière (*Parus major*) indiquent exactement le contraire.

Nous avons essayé de mettre en rapport ces observations discordantes avec les amplitudes des déplacements, différents pour ces quatre espèces. A notre avis, nous pouvons admettre sans difficulté ceci: avec une intensité de piégeage donnée, fonction du nombre de filets par unité de surface et du temps d'ouverture des filets, un individu bien cantonné aura plus vite et plus sûrement repéré les quelques filets se trouvant sur son territoire, qu'un individu aux moeurs plus erratiques qui aura moins de chances de connaître tous les filets éparpillés sur la grande surface qu'il fréquente. Appliquons alors cette hypothèse au cas précis que constitue l'expérience de Virton et continuons notre raisonnement: la connaissance moins bonne des filets B - ils ne sont pas tendus pendant trois jours sur quatre, et le bagueur évite de passer trop près de ces endroits - qui se traduira sans doute par des captures plus faciles, aura plus de chance de se manifester clairement chez les espèces cantonnées que chez les erratiques.

Les ouvrages consultés à ce sujet (Morbach 1943, Géroudet 1963) indiquent que le Rouge-gorge et la Fauvette à tête noire sont des espèces sédentaires, territoriales, qui bougent relativement peu, même en période post-nuptiale, tandis que le Merle et la Mésange charbonnière évoluent dans un espace beaucoup plus grand. Nous avons voulu le vérifier dans le cas de notre expérience, en étudiant le home-range et les distances parcourues entre captures pour chaque individu.

Tanaka (1972), en étudiant des populations de rongeurs, emploie une méthode sans doute plus appropriée statistiquement pour déterminer le home-range. Elle fait intervenir le petit et le grand axe d'une surface supposée elliptique. Nous nous sommes contentés d'une mesure plus simple: pour tous les individus capturés trois fois ou plus, nous avons calculé le centre de gravité des lieux de captures, et nous avons pris la plus grande distance centre de gravité - lieu de capture. C'est sous cette définition que figure le home-range dans le tableau 16.

La taille du terrain piégé à Virton nous impose évidemment une limite supérieure pour le home-range et une autre pour la distance parcourue. Dans le but de voir à quel point la taille du terrain influence les évaluations des surfaces fréquentées, nous avons effectué les mêmes calculs pour les quatre espèces sélectionnées dans l'expérience de Sivry.

Nous devons noter que la distance parcourue entre deux captures est une variable discontinue. La localisation toujours identique des filets ne permet qu'un nombre fini de distances possibles. En ce sens, on peut critiquer l'emploi de la distance parcourue comme indice de la tendance erratique des espèces. Le nombre de données assez faible à Virton risque de fournir une moyenne qui ne rend pas très bien la réalité. De plus, les distances entre filets sont généralement plus grandes à Sivry qu'à Virton.

Tableau 16 : distances parcourues et home-ranges moyens calculés pour les expériences de Virton et de Sivry

		Virton				Sivry			
		distance parcourue (m)		home-range (m)		distance parcourue (m)		home-range (m)	
		moyenne	écart-type	moyenne	écart-type	moyenne	écart-type	moyenne	écart-type
Rouge-gorge (<i>Erithacus rubecula</i>)	immatures	96.4	84.56	109.7	61.86	187.7	168.77	191.7	128.74
	adultes	74.9	62.75	78.1	16.0	108.7	129.39	77.9	56.51
	tous	88.4	77.59	99.2	53.07	172.0	164.65	170.2	127.32
Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	immatures	-	-	-	-	377.3	168.51	-	-
	adultes	125.9	86.41	105.5	57.92	131.2	151.79	106.7	78.54
	tous	125.4	85.39	105.5	57.92	140.8	158.67	106.7	78.54
Fauvette à tête noire (<i>Sylvia atricapilla</i>)	immatures	107.5	79.44	113.2	42.28	224.2	224.46	161.9	120.52
	adultes	89.2	92.28	79.7	69.63	92.5	105.93	55.6	46.65
	tous	97.5	86.93	96.8	57.59	133.8	163.43	73.3	69.37
Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>)	immatures	185.3	104.43	174.2	50.99	235.9	159.75	221.5	128.04
	adultes	123.4	73.33	71.8	25.10	218.9	187.34	173.4	157.92
	tous	167.6	99.39	144.9	85.85	232.3	164.75	207.7	132.72

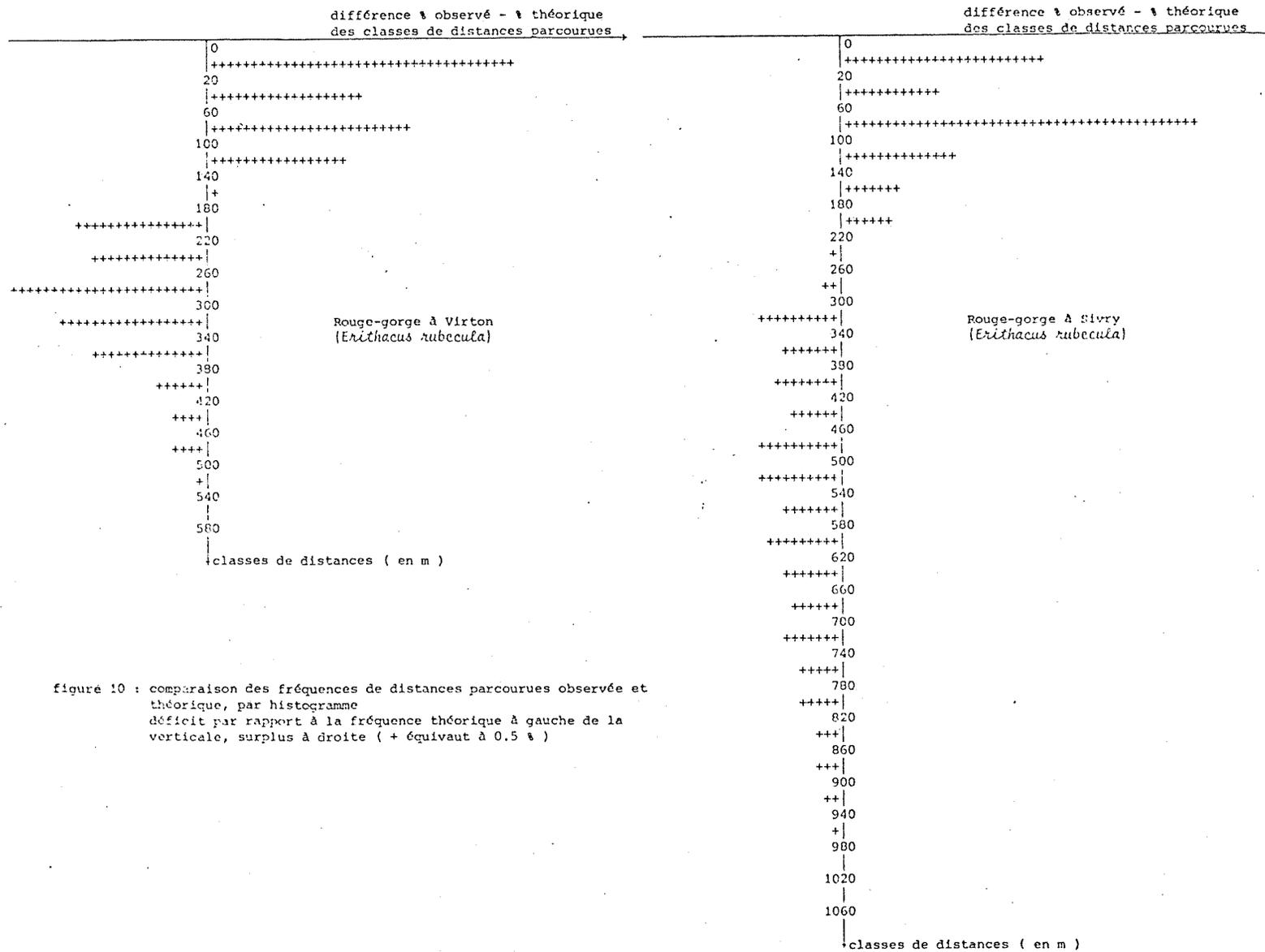
Nous préférierions nous baser uniquement sur le home-range qui, nous semble-t-il, est moins affecté par la discontinuité des distances entre filets; mais il ne faut pas oublier que pour le home-range nous disposons d'encore moins de données: pour contribuer au home-range moyen il fallait des individus capturés au moins trois fois, pour la distance parcourue moyenne, deux captures étaient suffisantes.

Les deux mesures se retrouvent donc plus ou moins au même pied. Dans la suite, nous les considérerons toutes les deux, surtout que nous les employons pour étayer des hypothèses et non pour les analyser statistiquement.

Pour néanmoins relever la valeur attribuée à la distance parcourue, nous avons entrepris une opération ultérieure. Nous avons groupé toutes les distances possibles (y compris les distances 0 m) dans des classes de distance, la première allant de 0 à 20 m, la seconde de 20 à 60 m, la troisième de 60 à 100, etc. Puis, nous avons déterminé les fréquences des différentes classes, en pourcents. De la même manière, nous avons calculé pour chacune des quatre espèces traitées ici les fréquences réelles des classes de distance parcourue. Les comparaisons des fréquences correspondantes, et plus précisément les différences fréquence théorique - fréquence observée, effectuées pour Sivry et Virton, sont présentées aux figures 10 à 13.

Tous les résultats ne sont pas sans équivoque, mais il est possible de déceler des tendances et d'en expliquer certaines. Nous avons noté les observations suivantes:

- pour les quatre espèces, à la fois à Sivry et à Virton, la distance moyenne parcourue est plus élevée pour les jeunes que pour les adultes, et cela confirme la thèse que les jeunes se déplacent plus que les adultes en période post-nuptiale



figuré 10 : comparaison des fréquences de distances parcourues observée et théorique, par histogramme
déficit par rapport à la fréquence théorique à gauche de la verticale, surplus à droite (+ équivaut à 0.5 %)

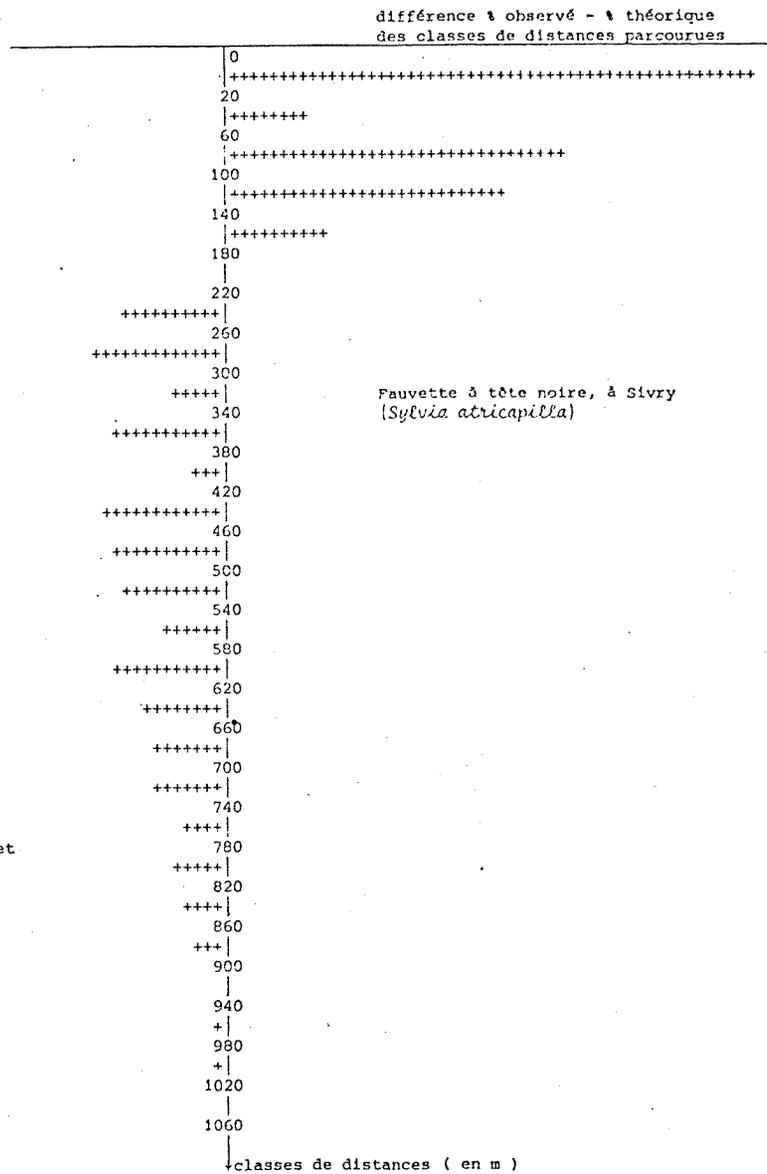
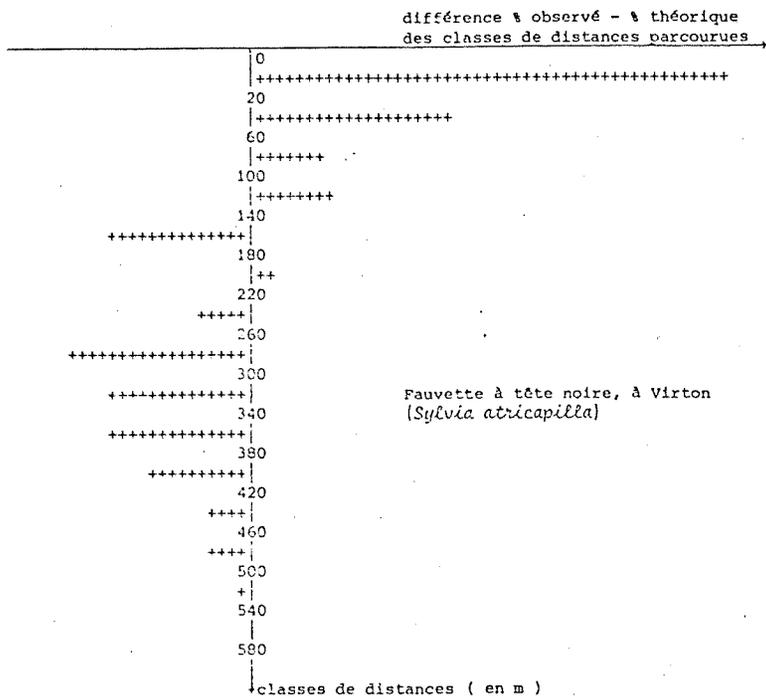


figure 12 : comparaison des fréquences de distances parcourues observée et théorique, par histogramme
déficit par rapport à la fréquence théorique à gauche de la verticale, surplus à droite (+ équivaut à 0.5 %)

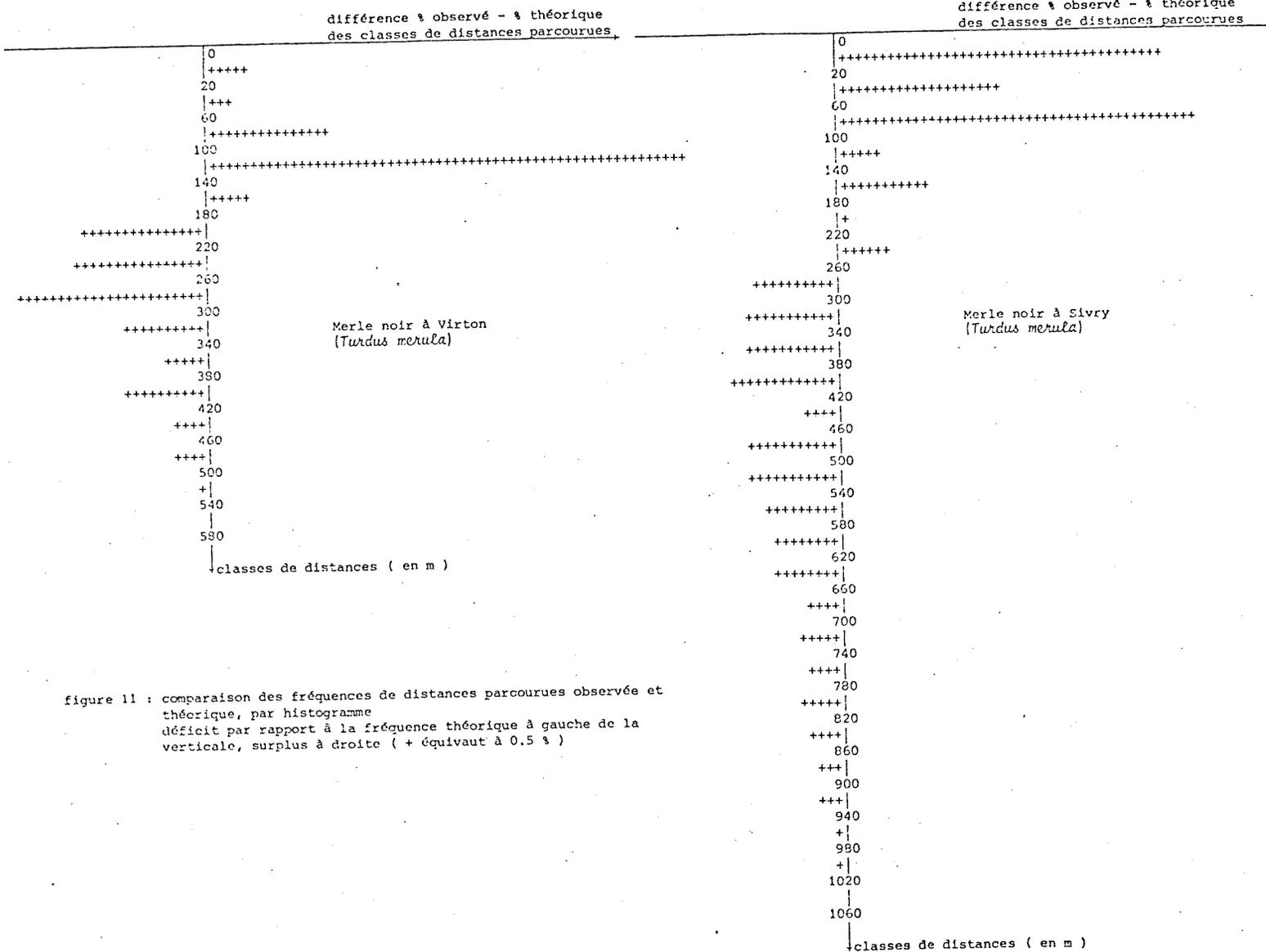


figure 11 : comparaison des fréquences de distances parcourues observée et théorique, par histogramme déficit par rapport à la fréquence théorique à gauche de la verticale, surplus à droite (+ équivaut à 0.5 %)

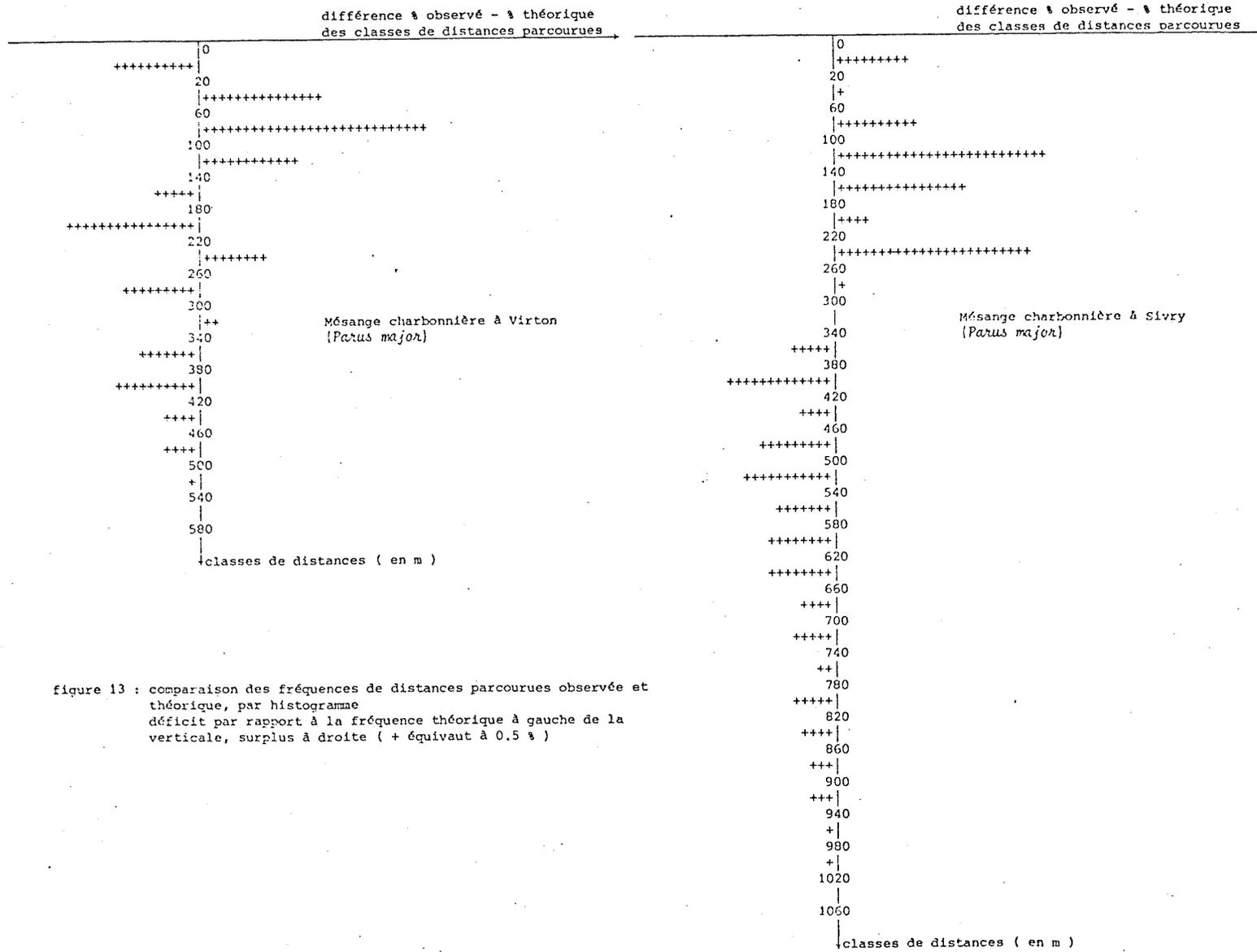


figure 13 : comparaison des fréquences de distances parcourues observée et théorique, par histogramme déficit par rapport à la fréquence théorique à gauche de la verticale, surplus à droite (+ équivaut à 0,5 %)

- le home-range à Virton est du même ordre de grandeur pour les quatre espèces; à première vue le Merle semble se dissocier des autres, mais étant donné le faible nombre d'individus qui ont contribué à établir ces moyennes, nous n'osons pas l'affirmer
- par rapport à Virton, le home-range des adultes à Sivry s'accroît nettement chez la Mésange charbonnière, celui des trois autres espèces reste plus ou moins le même ou diminue. La même remarque vaut pour les distances parcourues

Il semble donc que pour la Mésange charbonnière le terrain piégé à Virton ait été trop petit, et qu'il ait existé un effet de bordure important. L'inspection de la figure 13 montre aussi des surplus dans les grandes distances, contrairement aux autres espèces qui ont des déficits dans les grandes et des surplus dans les petites distances parcourues. Si un Rouge-gorge, une Fauvette à tête noire ou un Merle, une fois capturés, ont tendance à se faire recapturer dans les alentours immédiats, la capture d'une Mésange charbonnière dans un filet déterminé a beaucoup moins de valeur prédictive en ce qui concerne la localisation d'une éventuelle capture ultérieure.

La Fauvette à tête noire et le Rouge-gorge montrent un comportement d'espèces bien cantonnées. Si le home-range et la distance parcourue sont plus élevés à Sivry (tableau 16), il apparaît clairement que cette augmentation est imputable aux immatures. Or, à propos de la méthode de Marten, nous avons déjà noté que les jeunes étaient proportionnellement plus nombreux à Sivry, de plus, l'expérience s'y est prolongée jusque dans une période de début de migration. D'ailleurs, le home-range des Rouges-gorges adultes est pratiquement identique pour Virton et pour Sivry.

Contrairement à ce que nous espérons trouver, le Merle ne montre pas un comportement erratique très prononcé,

mais ce n'est pas la première fois au cours de notre étude que le cas du Merle reste inexpliqué.

Après cette digression, utile pour nous donner une idée quant aux déplacements des espèces, revenons à la discussion du rapport des piégeabilités estimées.

Nous devons quand-même admettre que même l'erraticisme plus ou moins prononcé n'explique pas les rapports des piégeabilités trop élevés observés chez le Merle et la Mésange charbonnière. En effet, comme pour les simulations, nous pouvons essayer de rendre compte de l'effet de bordure en introduisant un paramètre "taux de présence" f .

Alors: piégeabilité en B = $p \cdot f$

piégeabilité en A = $p \cdot f + p \cdot f \cdot (1 - p \cdot f) + p \cdot f \cdot (1 - p \cdot f)^2 + p \cdot f \cdot (1 - p \cdot f)^3$

Le rapport des piégeabilités sera toujours tout au plus égal à 4, même avec cette hypothèse supplémentaire.

Ici encore, nous ne trouvons d'autre explication pour nos résultats aberrants que la trop petite taille des échantillons.

RESUME ET CONCLUSIONS

A côté de l'observation pure, beaucoup d'études de populations d'oiseaux font appel à des techniques de capture et de marquage. On prend l'oiseau avec un moyen de capture quelconque, on le bague et on le relâche. Pour l'oiseau, la bague constitue une sorte de carte d'identité qui le rend reconnaissable.

De telles études de population ont été commencées en employant le filet japonais comme moyen de capture. Très vite, on s'est rendu compte que, à côté d'autres facteurs indésirables, il existait une accoutumance au filet japonais qui perturbait notamment l'obtention de bonnes estimations de la taille de la population.

Avant nous, d'autres études (Leruth 1972, Dumont 1975) visaient à prouver l'existence de cette accoutumance et à remédier au biais qu'elle causait, par une correction quelconque.

Le succès de ces travaux était variable. Mais on pressentait toujours que dans le protocole expérimental, tel ou tel point était responsable des résultats négatifs.

Nous avons donc fait une nouvelle expérience, avec un système de deux types de filets, imbriqués les uns dans les autres, différents uniquement par l'intensité du piégeage réalisée, qui devait enfin nous permettre de cerner l'accoutumance.

Pour le traitement des données ainsi récoltées, nous avons choisi trois méthodes de régression linéaire, destinées à mettre en évidence au moins une accoutumance ou une piégeabilité différente d'après le type de filet.

Avant de passer à l'analyse des données, nous avons déterminé, en partie en nous servant de données théoriques,

simulées, quelles étaient les exigences et les faiblesses de ces méthodes, quels étaient les phénomènes qui rendaient peu probable l'obtention de bons résultats.

Ensuite, nous avons effectué les trois régressions sur nos données et sur une partie des données d'une expérience antérieure. Les résultats étaient négatifs partout. Parmi les différences que nous espérions trouver, nous n'en avons mis en évidence aucune. Nous ne pouvons affirmer que l'accoutumance existe, ni qu'elle est proportionnelle à l'intensité du piégeage.

La cause majeure de notre échec est probablement le trop petit nombre de données. Le protocole expérimental en lui-même nous semble approprié, de même que la période choisie qui nous évite des perturbations supplémentaires par des fluctuations de la population.

Cependant, il faudrait mener une expérience pareille, non pas avec 40 filets sur 22 hectares, mais avec 200 filets sur 1.5 km². Malheureusement, ce sont là des chiffres qui dépassent nos limites de matériel et de personnel disponibles.

ANNEXE

1) PROGRAMME DE SIMULATION DE DONNÉES C.M.R.

```
C      SIMULATION DE DONNEES C.M.R.
C
CC1   EN VUE D'UN RAPPROCHEMENT A UNE SITUATION REELLE, DISPOSITIONS SUI
CC2   VANTES:
CC3   1) ECHANTILLONS GROUPEES EN PERIODES DE 4 JOURS (SAUF LA 1. 3 JOURS)
CC4   2) POUR CHAQUE INDIVIDU, ON NE TIENT COMPTE QUE DE SA PREMIERE CAPT
CC5   URE DANS CHAQUE PERIODE
C
CC1   ENTREES: FICHER DATA A SPECIFIER
CC2   1) CONSTANTE D'ACCOUTUMANCE (ACC) DANS LE MODELE  $P = P * \text{EXP}(-\text{NOMBR}$ 
CC3   E DE CAPTURES ANTERIEURES/ACC)
CC4   2) NOMBRE D'INDIVIDUS FIXES (IP(1)), FLOTTANTS (IP(2)), ET MIGRANTS
CC5   (IP(3))
CC6   3) TAUX DE DEPART (MORT, EMIGRATION) DE IP(1) ET IP(2): R(1)
CC7   4) TAUX DE RENOUVELLEMENT DE IP(3): R(2)
CC8   5) TAUX DE FREQUENTATION DE IP(2): R(3)
CC9   6) PIEGEABILITE INITIALE (PI)
CC10  7) INITIALE DU TIRAGE DE NOMBRES AU HASARD (NSEED)
C
      DIMENSION IP(3), ISN(8,3), KX(3), LX(3), N(1000,4), R(3)
C
CC1   LECTURE DES VARIABLES ENUMEREES CI-DESSUS
C
      20 READ(1,101) ACC, (IP(I), I=1,3), (R(I), I=1,3), PI, NSEED
      101 FORMAT(F3.1,2X,3(I5,4X),X,4(F5.3,5X),I6)
      IF(ACC.EQ.0.0) GO TO 30
C
CC1   DELIMITATION DES DIFFERENTS PARTIES DE LA POPULATION TOTALE
C
      KX(1)=1
      KX(2)=IP(1)+1
      KX(3)=IP(1)+IP(2)+1
      LX(1)=IP(1)
      LX(2)=IP(1)+IP(2)
      LX(3)=IP(1)+IP(2)+IP(3)
C
CC1   PREPARATION DES VARIABLES INDIVIDUELLES
CC2   N(I,1) = NOMBRE TOTAL DE CAPTURES DE L'INDIVIDU I
CC3   N(I,2) = NOMBRE DE CAPTURES DE L'INDIVIDU I PENDANT LA PERIODE ACT
CC4   UELLEMENT TRAITEE
CC5   N(I,3) = NATURE DE L'INDIVIDU I: FIXE, FLOTTANT OU MIGRATEUR
CC6   N(I,4) = ETAT DE L'INDIVIDU I: PRESENT OU PARTI DEFINITIVEMENT
C
      DO 4 I=1,3
      K=KX(I)
      L=LX(I)
      DO 3 J=K,L
```

```
DO 2 M=1,2
N(J,M)=0
2 CONTINUE
N(J,3)=I
N(J,4)=1
3 CONTINUE
4 CONTINUE
C
CC1 MISE A 0 DES COMPTEURS DE CAPTURES DES PERIODES
C
DO 5 I=1,8
DO 5 J=1,3
ISN(I,J)=0
5 CONTINUE
K=1
KK=0
C
CC1 DETERMINATION DU NOMBRE D'INDIVIDUS DANS LA POPULATION POUR L'ECHA
CC2 NTILLON QUI VA SUIVRE
C
21 PA=1
DO 6 LB=1,K
PA=PA*LB
6 CONTINUE
PRO=EXP(-32.0)*(32.0**K)/PA
PB=IP(3)+PRO/0.0704
L=LX(2)+IFIX(PB)
C
CC1 PARTIE SUIVANTE: BOUCLE DO 8 EQIVAUT A UN ECHANTILLONNAGE: INDIVID
CC2 U I PRESENT OU NON?; SI OUI, ACCESSIBLE OU NON?; SI OUI, EVALUATIO
CC3 N DE SA PIEGEABILITE ET DECISION: CAPTURE OU NON?
C
DO 8 I=1,L
IF(N(I,4).EQ.0) GO TO 8
IF((N(I,3).EQ.1).OR.(N(I,3).EQ.3)) GO TO 22
CALL ALEAT(NSEED,X)
IF(X.GT.R(3)) GO TO 8
22 CALL ALEAT(NSEED,X)
KC=N(I,1)
Y=FLOAT(KC)
P=PI*EXP(-Y/ACC)
IF(X.GT.P) GO TO 8
DO 7 J=1,2
N(I,J)=N(I,J)+1
7 CONTINUE
8 CONTINUE
KA=KK+1
C
CC1 PARTIE SUIVANTE: PASSAGE EN REVUE DE TOUS LES INDIVIDUS; QUI VA ET
CC2 RE ELIMINE (DANS IP(1) ET IP(2)), OU REMPLACE (DANS IP(3))? POUR L
```

CC3 E CAS D'UN REMPLACEMENT, ON COMPTE DEJA LA CAPTURE OU RECAPTURE EV
CC4 ENTUELLE DE L'INDIVIDU REMPLACE

C

```
DO 10 I=1,L
CALL ALEAT(NSEED,X)
IF(N(I,3).EQ.3) GO TO 23
IF(X.GT.R(1)) GO TO 10
N(I,4)=0
GO TO 10
23 IF(X.GT.R(2)) GO TO 10
IF(N(I,2).EQ.0) GO TO 25
IF(N(I,1).EQ.N(I,2)) GO TO 24
ISN(KA,3)=ISN(KA,3)+1
GO TO 25
24 ISN(KA,2)=ISN(KA,2)+1
25 DO 9 J=1,2
N(I,J)=0
9 CONTINUE
10 CONTINUE
.K=K+1
KKK=K/4
```

C

CC1 INSTRUCTION SUIVANTE: KKK > KK VEUT DIRE QUE POUR CETTE PERIODE TR
CC2 AITEE, L'ECHANTILLONNAGE EST TERMINE, ON PEUT PASSER AU COMPTAGE D
CC3 ES CAPTURES ET RECAPTURES; SI NON RENVOI AU DEBUT, POUR L'ECHANTIL
CC4 LON SUIVANT

C

```
IF(KKK.GT.KK) GO TO 26
GO TO 21
26 KK=KK+1
```

C

CC1 PARTIE SUIVANTE: COMPTAGE DES CAPTURES ET RECAPTURES POUR LA PERIO
CC2 DE TERMINEE

C

```
DO 11 I=1,L
IF(N(I,2).EQ.0) GO TO 11
IF(N(I,1).EQ.N(I,2)) GO TO 27
ISN(KK,3)=ISN(KK,3)+1
GO TO 11
27 ISN(KK,2)=ISN(KK,2)+1
11 CONTINUE
IF(KK.EQ.1) GO TO 28
KB=KK-1
ISN(KK,1)=ISN(KB,1)+ISN(KB,2)
```

C

CC1 INSTRUCTION SUIVANTE: KK = 8 VEUT DIRE QUE L'ECHANTILLONNAGE EST T
CC2 ERMINE, ON PEUT PROCEDER A L'ECRITURE DES RESULTATS; SI NON ANNULL
CC3 ATION DES COMPTEURS DE CAPTURES INDIVIDUELS PAR PERIODE ET RENVOI
CC4 AU DEBUT POUR UN NOUVEL ECHANTILLON

C

```
IF(KK.EQ.8) GO TO 29
28 DO 12 I=1,L
   N(I,2)=0
12 CONTINUE
   GO TO 21
29 DO 13 I=1,8
   WRITE(2,102)I,(ISN(I,J),J=1,3)
102 FORMAT(I2,8X,3I5)
13 CONTINUE
   GO TO 20
30 CONTINUE
   STOP
   END
```

2) REMARQUES

Les cartes commentaires insérées dans le programme devraient rendre la compréhension de son fonctionnement plus facile. Nous voulons cependant rajouter quelques observations. L'ordre dans lequel elles figurent ici est plus ou moins celui des instructions auxquelles elles se rapportent.

- les caractéristiques de la population théorique sont lues dans un fichier DATA. Une petite modification des ordres de lecture permettra de rentrer ces variables en CONVERSATIONNEL. Nous avons abandonné cette possibilité, notamment pour des raisons d'économie. La manière dont le programme est agencé ici, permet de faire de nombreuses simulations en une seule exécution, en CMS BATCH basse priorité, et à partir d'un fichier d'entrée volumineux.
- parmi tous les modèles imaginables, nous avons choisi arbitrairement la décroissance exponentielle de la piègeabilité. Nous aurions pu envisager également la décroissance linéaire ou une décroissance géométrique, mais avec une autre base que le nombre e. Rien ne nous empêchait d'imaginer un modèle qui faisait diminuer la piègeabilité en fonction du nombre de captures antérieures, mais réaugmenter en fonction du temps écoulé depuis la dernière capture. Dans ce dernier cas, nous aurions dû introduire également une variable N(I,5),

- pour fixer en mémoire la "date" de la dernière capture
- la valeur maximale du premier indice de la variable N a été fixé à 1000, mais ce n'est évidemment pas une limite. Comme nous n'avons pas dépassé ce nombre dans nos simulations, la réservation en mémoire de place supplémentaire aurait été du gaspillage. Au besoin, on modifiera cette valeur
 - l'instruction numérotée 21 et les suivantes ont servi à déterminer la taille de la population migratrice pour l'échantillon à suivre. Nous avons fixé arbitrairement la croissance de cette population à celle de la partie ascendante de la loi de Poisson. Les nombres 32 et 0.0704 sont particuliers à notre cas. Ils proviennent du fait que nous faisons exactement 32 échantillons, que nous fixons la date du maximum de la population migratrice au dernier échantillon, et que nous envisageons l'arrivée de migrants dès le début de l'expérience
 - la sous-routine ALEAT fournit des nombres au hasard, compris entre 0 et 1. En fait, il s'agit d'une série de nombres pseudo-aléatoires, reproductible en introduisant la même initiale (NSEED). Par précaution, et pour avoir des expériences indépendantes entre elles, nous avons donné une nouvelle valeur à l'initiale pour chaque simulation
 - le regroupement des données par périodes de quatre échantillons est particulier à nos besoins. Eventuellement, toute la partie du programme qui en est responsable peut être éliminée, tout comme une petite modification peut lever la contrainte des 32 échantillons

BIBLIOGRAPHIE

- BAILEY N. T. J. (1951)
On estimating the size of mobile populations from
recapture data
Biometrika, 38, 293
- BAILEY N. T. J. (1952)
Improvements in the interpretation of recapture data
J. Anim. Ecol., 21, 120
- DE LURY D. B. (1958)
The estimation of population size by a marking and
recapture procedure
J. Fish. Res. B. CANADA, 15(1), 19-25
- DUMONT J. (1975)
Etude du phénomène d'accoutumance à la technique du
filet japonais chez les passereaux forestiers dans la
méthode de capture-marquage-recapture
*Mémoire de licence U.C.L., laboratoire d'Ecologie
théorique et Biométrie* (non-publié)
- FINNEY D. J. (1964)
Statistical method in biological essay
Griffin, London
- GEROUDET P. (1963)
La vie des oiseaux vol. I, II, III: les passereaux
Delachaux et Niestlé, Neuchatel
- HAYNE D. W. (1949)
Two methods for estimating population from trapping
records
J. Mammal., 30, 399-411
- JACKSON C. H. N. (1948)
The analysis of a tsetse-fly population
III. Ann. Eugen., 14, 91

- LACK D. (1966)
Population studies of birds
Claredon Press, Oxford
- LERUTH Y. (1972)
Etude de populations d'oiseaux par capture-marquage-
recapture
*Mémoire de licence U.C.L., laboratoire d'Ecologie
théorique et Biométrie (non-publié)*
- MacARTHUR R. H. and MacARTHUR A. T. (1974)
On the use of mist nets for population studies of birds
Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 71, 8, 3230-3233
- MARTEN G. G. (1970)
A regression method for mark-recapture estimation of
population size with unequal catchability
Ecology, 51, 2, 291-295
- MORBACH J. (1943)
Vögel der Heimat, Band 1, 2, 3;
Kremer-Müller, Esch-Alzette
- SOUTHWOOD T. R. E. (1966)
Ecological methods
Methuen, London
- TANAKA R. (1972)
Investigation into the edge effect by use of capture-
recapture data in vole population
Res. Popul. Ecol, XIII, 127-151
- ZEGELS A. E. (1973)
Les préférences spatiales des passereaux d'une chênaie
*Mémoire de licence U.C.L., laboratoire d'Ecologie
théorique et Biométrie (non-publié)*