

Utilisation pratique des modèles de capture recapture : application à une population de *Leucorrhinia dubia*

Problèmes méthodologiques concrets et perspectives

par Didier MULNET

330 Rue Vercingétorix, F-63110 Beaumont.

Mots clé : CAPTURE-RECAPTURE, RÉPARTITION SPATIO-TEMPORELLE, ÉQUIPROBABILITÉ DE CAPTURE.

Résumé : Une distorsion existe entre la taille réelle d'une population et l'estimation qui peut en être faite par l'observation directe. Les techniques de capture - recapture permettent une évaluation fiable mais reposent sur la supposition que cette population soit fermée et que tous les individus aient une équiprobabilité de capture. L'étude de ces postulats a été réalisée dans le cas de *Leucorrhinia dubia* sur une tourbière de Haute-Auvergne.

Introduction:

De nombreux Odonatologues se sont déjà posés la question en voyant une Libellule passer et repasser sous leurs yeux: s'agit-il du même individu ?

Une question analogue se pose lors des relevés d'abondance sur un site : sont-ils révélateurs de l'abondance réelle des Libellules ?

Le problème a été présenté par HERGÉ (Tintin au Congo p 15 et 16) où Tintin tire à l'aide d'un fusil sur une première Antilope située sur une crête. Il la voit alors disparaître, mais la voit réapparaître quelques instants après ; il tire donc à nouveau mais le même scénario se reproduit et ainsi de suite une dizaine de fois. Se déplaçant alors, il aperçoit une dizaine d'Antilopes entassées, mortes.

Ceci pose le problème de la distorsion entre ce que nous croyons observer et ce qui est effectivement.

Une technique d'observation des Libellules pourrait consister à prélever des individus, tout en surveillant l'apparition éventuelle de nouveaux individus. Mais cette technique destructrice peut, et doit être avantageusement

remplacée par un marquage de l'individu capturé qui sera ensuite relâché.

Le principe théorique est assez simple:

Soit n le nombre d'individus marqués le jour i , soit M le nombre d'individus capturés le jour $i+1$, et soit m le nombre d'individus déjà marqués et capturés ce jour $i+1$, nous pouvons en déduire que au jour $i+1$:

$$\frac{n}{N} = \frac{m}{M} \Rightarrow N = \frac{n \times M}{m}$$

où N est la taille réelle de la population.

Cette équation correspond à l'indice de LINCOLN-PETERSEN.

Après une brève présentation du site d'étude, de l'espèce choisie et des techniques employées (méthodes de capture - recapture), quelques résultats simples seront présentés, certains problèmes méthodologiques et enfin les perspectives liées à l'évolution de ces techniques de capture - recapture.

Figure 1.



Le site d'étude:

Le site d'étude est une tourbière acide située dans le Puy de Dôme, à Saint Genès-Champespe (1040 m d'altitude).

Cette tourbière est constituée d'un haut marais rajeuni par l'exploitation de la tourbe et d'un bas marais encore

actif. L'ensemble est entouré de landes tourbeuses, de prairies de fauche ou pâturages et de zones boisées. La zone étudiée correspond au haut marais dont la superficie est de trois hectares. Ce haut marais est constellé de près de 900 fosses de tourbage dont la surface moyenne est de 5 à 6 m².

Les trois hectares de Haut-marais ont été subdivisés en quadrats de 20m sur 40m (nommés Q1.1, Q1.2 etc ..)

Le plan de cette tourbière apparaît sur la figure 2 ci dessous.

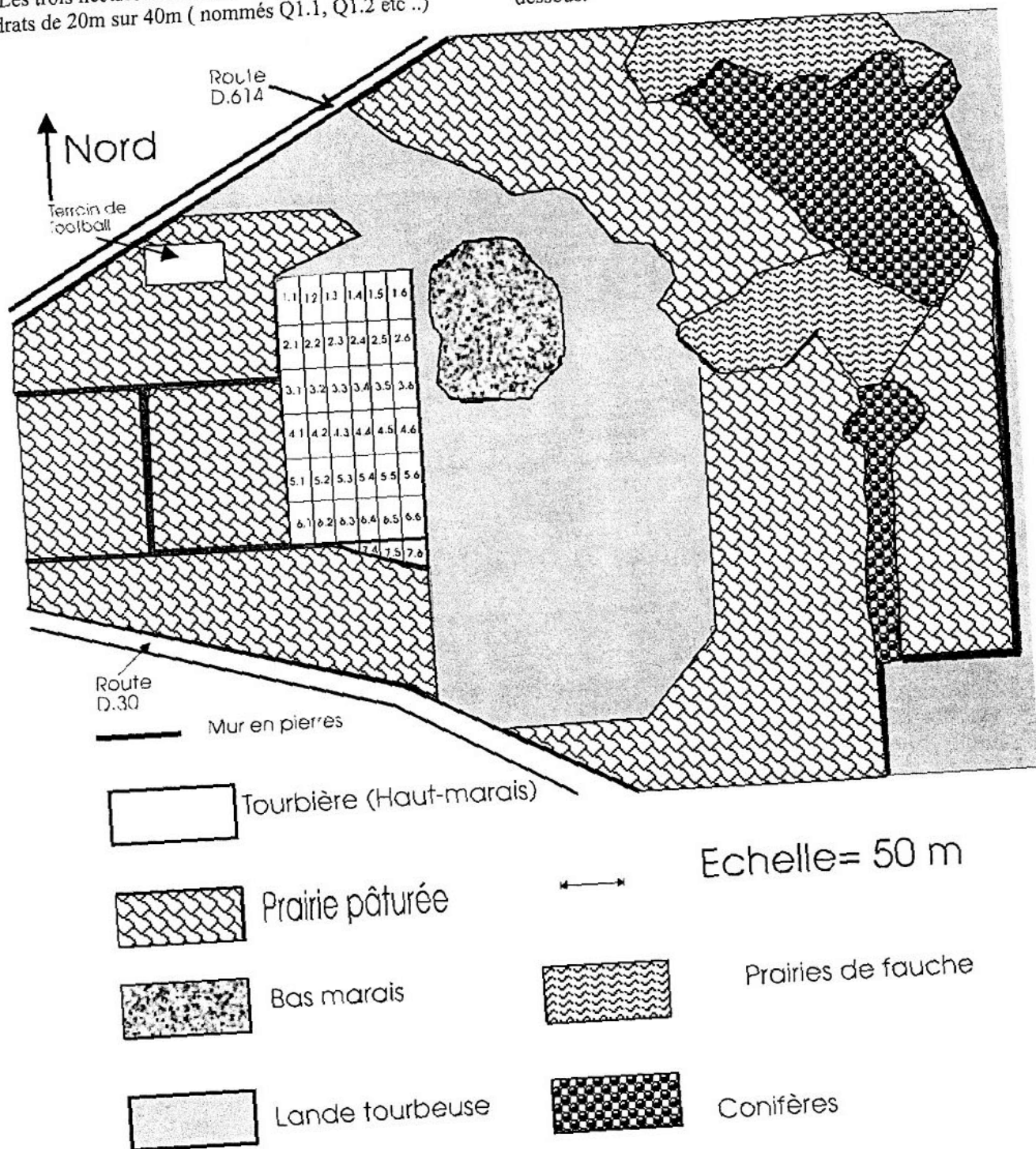


Figure 2.

Leucorrhinia dubia (VAN DER LINDEN, 1825) est l'espèce dominante sur cette tourbière. Il émerge environ 20000 imagos chaque année et plusieurs milliers d'imagos adultes vivent de Juin à Août.

Après une vie larvaire de plusieurs années, les larves émergent puis passent leur période d'immaturité de 2 à 3 semaines dans la zone boisée à l'Est de la tourbière ou à proximité.

Les mâles viennent alors établir des territoires sur la tourbière; ils en gardent le contrôle quelques minutes à quelques heures (exceptionnellement quelques jours).

Les femelles viennent plus rarement et durant des périodes de temps plus brèves. Leurs temps est alors entièrement consacré à l'accouplement et à la ponte.

La tourbière n'est pas l'unique zone de vie des imagos, mais plutôt le biotope dans lequel les adultes sont en plus fortes concentrations.

Techniques d'étude:

But de ce type d'étude:

Le but des techniques de capture-recapture était initialement d'évaluer la taille réelle d'une population pour pallier à la distorsion mentionnée entre la population observée et la population réelle.

Plusieurs modèles existent : modèle de LINCOLN-PETERSEN, de BAILEY de triple capture et le de DU FEU & al .

La critique majeure de ces modèles, est qu'il s'agit de modèles déterministes qui supposent que le taux de survie durant un intervalle correspond à une valeur exacte, alors qu'il serait plus juste de considérer que dans la nature un animal a une probabilité de survie durant cet intervalle .

Cette probabilité est à la base des modèles stochastiques .

Le but du modèle de JOLLY et SEBER est d'étudier la taille de la population, sa survie et sa mortalité durant une période donnée sans limitations dans le temps .

Le marquage des individus :

Cette technique nécessite un marquage individuel des imagos. Les marquages ne peuvent guère être effectués que sur les ailes. Certaines techniques consistent en l'application de vernis ou peintures ...avec un système codé de barres. Elles sont surtout utilisées chez les Zygoptères où la taille des ailes impose un système de codes.

La taille des ailes des *Leucorrhinia dubia* étant suffisante, le marquage a été effectué sur l'aile postérieure droite (plus large que l'antérieure droite), à l'aide d'un feutre indélébile utilisé pour écrire sur les transparents. La marque a parfois tendance à s'estomper avec le temps, mais il subsiste toujours une trace opaque visible par transparence. Ce type de marquage présente l'avantage par rapport à l'utilisation des vernis, de ne modifier ni les capacités de vol, ni l'aspect extérieur de ces animaux. Il ne modifie donc vraisemblablement pas la survie.

Les possibilités offertes par ce modèle :

A partir d'un nombre limité de paramètres, tous les éléments essentiels de la démographie ,peuvent être évalués.

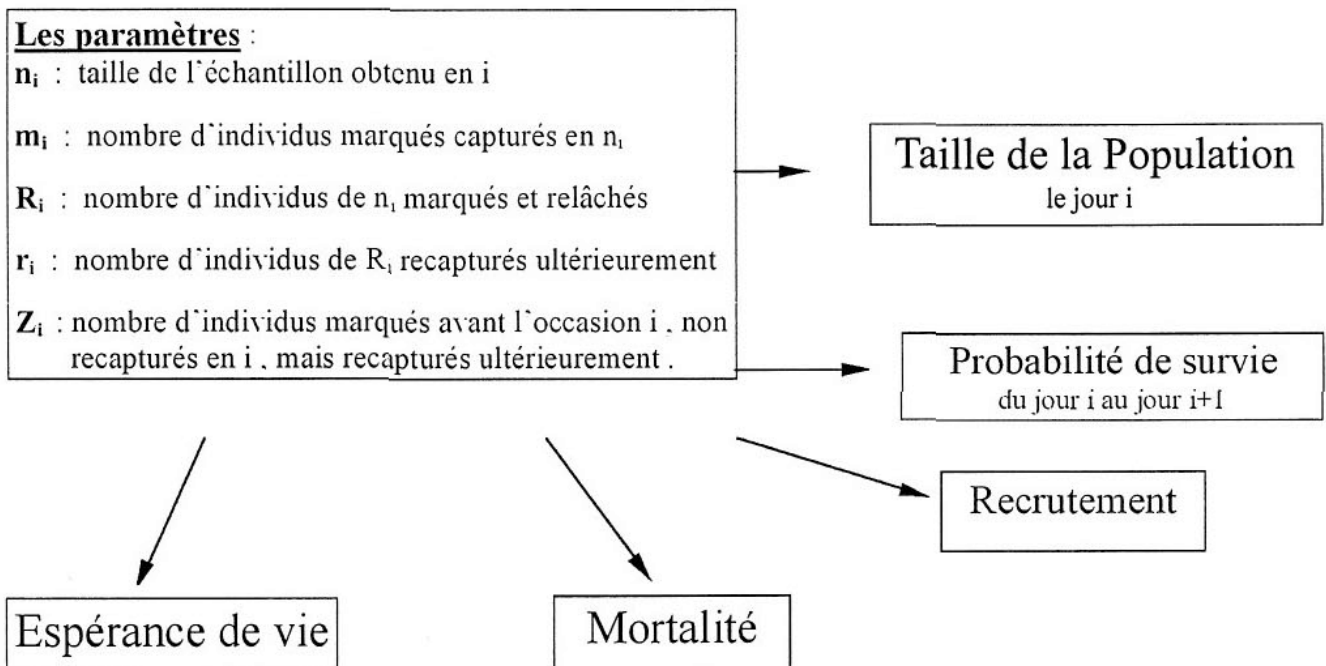


Figure 3.

Les estimations des descripteurs démographiques cités ci-dessus sont proposées par JOLLY & SEBER : (JOLLY,1963) ; (SEBER,1965) (JOLLY,1965).

Des améliorations à ce modèle ont été réalisées par COOK & al (1967) où le taux de survie journalier peut être converti en espérance de vie (en jours). SCOTT(1973) a

légèrement modifié le principe de calcul du taux de survie journalier proposé par JOLLY et SEBER .

WATT et al (1977), ont testé ces formules et estimé qu'elles donnaient une bonne estimation de la survie de la population .GARRISSON (1978) a utilisé cette technique pour l'étude d'*Argia vivida* (Zygoptère).

Tableau de tri des données de capture - recapture :

Pour illustrer cette première étape, les données de l'été 1990 concernant uniquement les imagos mâles sont présentées ci dessous.

Le principe de calcul des paramètres de ce modèle est présenté dans la figure 4 ci-dessous où m_i correspond aux sommes latérales et r_i correspond aux sommes verticales. Le calcul de Z_i est visualisé sur ce tableau.

	Capturés n_i ↓	Relâchés R_i ↓		Z_2	Z_3	Z_4	Z_5	Z_6	Z_7	Z_8	Z_9	Z_{10}	Z_{11}	Z_{12}	Z_{13}	Z_{14}		m_i
t1 15/6	7	7		9	10	3	9	15	22	24	44	24	7	2	0	0		
t2 16/6	24	23	2															2
t3 21/6	60	58	6	8														14
t4 29/6	63	58	3	5	1													9
t5 8/7	46	43		2		1												3
t6 13/7	71	68			1	4	3											8
t7 18/7	67	63				2	7	9										18
t8 21/7	91	86				1	4	9	13									27
t9 23/7	46	43						2	5	14								23
t10 25/7	45	43				1		2	8	13	5							29
t11 26/7	27	25						3	2	11	2							18
t12 8/8	15	15						1	2	1	1	1						5
t13 11/8	10	10							1				1	2				4
t14 19/8	1	1													1			1
		r_i	P	11	15	2	9	14	25	29	41	8	1	1	1	2	1	

Figure 4.

L'échantillonnage au filet à papillon a été optimisé en utilisant un filet « tropical » à long manche et à très large ouverture. Ceci augmente l'efficacité des coups de filets et limite la mortalité.

Les individus ont été le plus souvent possible, capturés au sol pour limiter la mortalité et l'altération des ailes.

Lorsqu'un individu est tué, le modèle en tient compte (R_i), et les résultats ne sont pas biaisés.

En raison du mode de calcul les évaluations sont impossibles pour le premier et le dernier échantillonnage.

Les probabilités de survie, le recrutement et la mortalité sont évalués sur des intervalles de temps entre deux épisodes d'échantillonnage (figure 5).

Tableau d'estimation des paramètres:

	date	n_i	Z_i	R_i	m_i	r_i	N_i	stds N_i	Prob.Survie	Recrutement	Mortalité	Var. survie	Std. survie	Std.recrutement
t2	19/6	7	2	7	1	2	56	43	0,714	54	16	35	6	106
t3	28/6	24	4	24	3	11	94	30	0,450	300	52	14	4	267
t4	3/7	45	30	45	6	34	343	36	0,527	45	162	24	5	1464
t5	6/7	20	36	20	5	14	226	35	0,818	214	41	79	9	667
t6	7/7	24	41	24	7	9	399	109	0,97	9	12	1012	32	687
t7	9/7	60	69	60	20	37	396	42	0,802	267	78	199	14	1729
t8	13/7	91	65	91	26	42	584	71	0,931	305	40	418	20	1939
t9	21/7	239	97	233	75	118	849	58	0,713	125	248	340	18	6447
t10	26/7	258	56	252	111	70	727	71	0,539	209	338	943	31	5683
t11	1/8	93	21	89	43	8	598	200	0,761	-74	146	8574	93	3463
t12	15/8	37	13	34	12	4	377	183						

Figure 5.

Certains écarts types et variances associés aux estimations sont présentés dans ce tableau. Les valeurs sont globalement élevées; l'estimation des différents paramètres démographiques devra donc être analysée avec prudence.

Figure 6.

Les écarts-types sont d'autant plus grands, que la taille de la population est petite, c'est à dire en début et en fin de saison. Bon nombre de résultats sont donc biologiquement justes mais statistiquement peu ou pas significatifs.

Présentation de quelques résultats:

La cinétique de la population de *Leucorrhinia dubia* mâles en 1986 est présentée ci-dessous

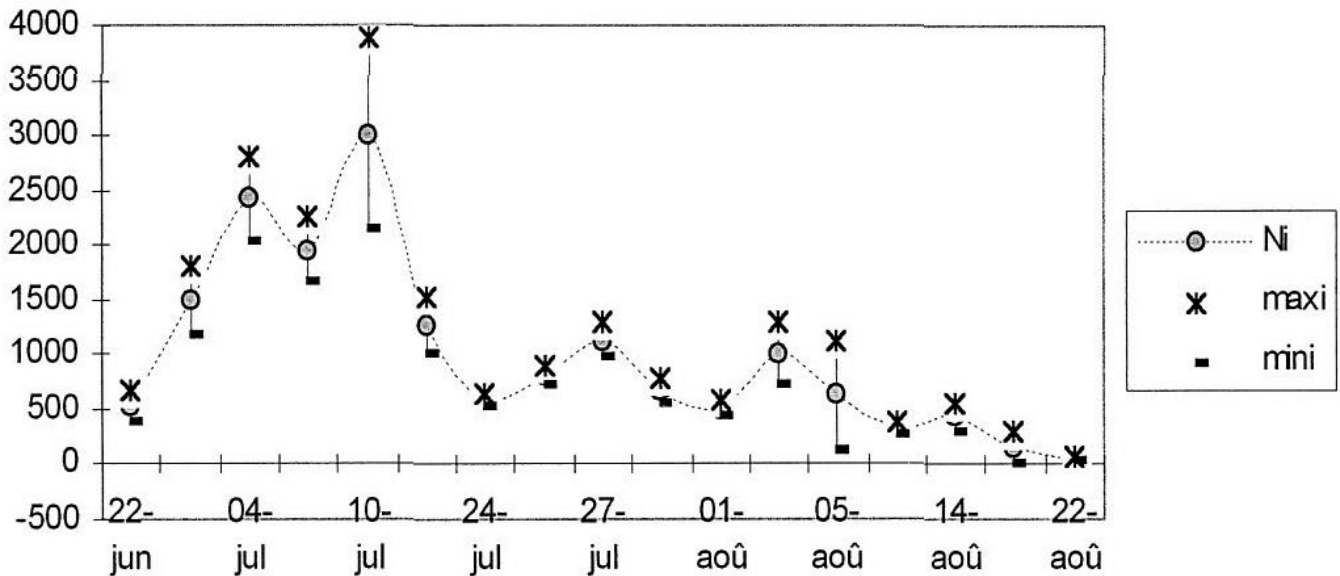


Figure 7, Évolution de la taille de la population *Leucorrhinia dubia* en 1986.

Les pics d'abondance, (le plus net étant celui du début Juillet), sont liés à des périodes chaudes. Ils sont aussi suite avec un décalage, aux pics observés lors de l'émergence. Il est cependant délicat de raisonner sur les

variations d'abondance des imagos sans tenir compte de leur taux de renouvellement. Les variations d'abondance ainsi observées ne permettent pas d'évaluer la taille de la population ayant réellement vécu.

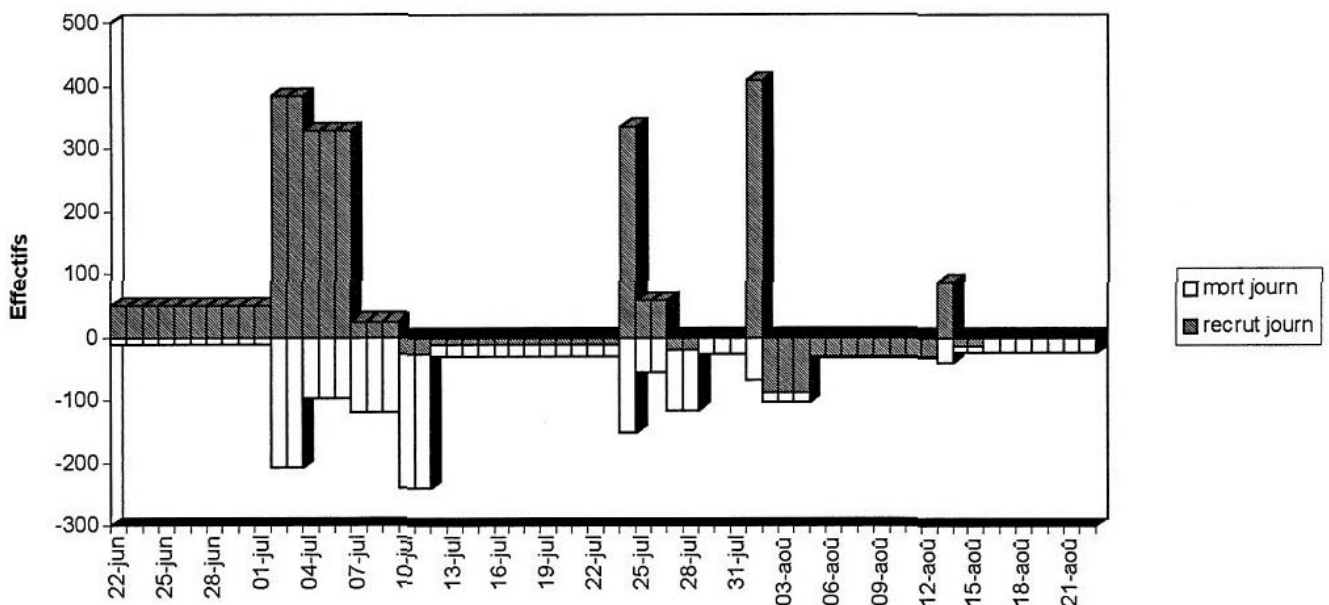


Figure 8, Évolution du recrutement et des pertes chez les *Leucorrhinia* mâles en 1986.

Le recrutement correspond aux imagos immatures qui passent au stade d'imagos matures ou à des imagos ayant immigré. Le recrutement peut parfois devenir négatif lorsque des phénomènes d'émigration se

produisent. En faisant la somme de la mortalité une évaluation de la taille de la population ayant réellement vécu est possible.

Problèmes liés à l'emploi de cette technique:

Problèmes d'effectifs:

Il est nécessaire de travailler sur de grands nombres. Pour l'année 1990, la somme des individus mâles capturés et marqués est de 573. Le total des mâles ayant vécu cette

année là a été estimée à 1302 (d'après les valeurs de recrutement et de mortalité). Le nombre de mâles capturés au total est de près de mille.

On pourrait croire que lorsque près de la moitié de la population a été capturée et marquée, les résultats soient précis. Ceci n'est vrai que lorsque la population est abondante et que l'échantillonnage journalier approche la centaine. En début et en fin de saison, lorsque les effectifs sont faibles, les résultats ne sont plus significatifs (écarts-types trop élevés), alors que ces périodes sont fondamentales dans la compréhension de la dynamique globale.

Certains résultats peuvent donc être biologiquement plausibles mais statistiquement peu significatifs. Il convient donc d'être prudent dans l'exploitation de certains résultats même s'ils semblent cohérents.

Il ne faudrait cependant pas se « faire piéger » par les impératifs statistiques. En effet, lorsque moins d'une quarantaine de mâles existent en début de saison, il ne pourra pas s'en trouver plus d'une vingtaine simultanément sur la tourbière, il sera donc impossible d'obtenir des résultats fiables. Il faut donc à certaines périodes se contenter d'un échantillonnage considéré comme maximal et d'en accepter les limites; en effet le travail se fait en aveugle jusqu'au dernier jour d'échantillonnage. Par contre l'avantage à ne connaître les résultats qu'à posteriori, est qu'aucune donnée subjective ne peut influencer l'échantillonnage.

L'étude des femelles par cette technique présente certaine difficultés. Elles sont en effet 4 à 6 fois moins nombreuses que les mâles sur la tourbière. Les résultats sont donc statistiquement moins satisfaisants que pour les mâles. De par leur différences démographiques et éthologiques, le mélange des données mâles et femelles n'apporte guère. Un effort d'échantillonnage spécifique doit être fait si l'on veut évaluer les paramètres démographiques de ces femelles.

Problèmes liés au 1er postulat de ce modèle: population fermée

Le modèle de JOLLY et SEBER, postule que la population est fermée. Il m'est impossible de prouver qu'il n'existe pas d'échanges avec les populations voisines.

En Juillet 1986, il a été procédé à l'examen de 63 individus sur le lac tourbière de Laspialade, de 15 sur la tourbière de Lasparet et de 76 sur la tourbière de La Barthe. Sur ces sites, les plus proches de la tourbière de St-Genès, aucun individu n'était marqué.

Des visites effectuées à la mi Juillet 1990 sur ces sites, ne m'ont jamais permis de retrouver un individu marqué à St-Genès. Ceci ne prouve pas qu'il n'existe pas d'échanges, mais montre seulement que s'ils existent, ceux-ci sont limités.

Les expériences de création de fosses de tourbage réalisées par COPPA(1989) montraient pourtant que cet

insecte est capable de coloniser très rapidement des sites éloignés de plus d'un kilomètre.

Le site le plus proche est le lac de La Landie, situé à un peu plus d'un km; ce lac est peu favorable à *Leucorrhinia dubia* probablement en raison de son fort empoisonnement.

Des imagos prélevés sur la tourbière de La Barthe ont été marqués puis relâchés sur la tourbière de St-Genès. Je les y ai retrouvés pendant plusieurs jours (24 individus sur 54). Les quelques visites alors effectuées à La Barthe ne m'ont jamais permis d'en retrouver un seul.

Il semblerait donc que les individus de cette grande population soient peu mobiles.

Problèmes liés au 2^e postulat de ce modèle: équiprobabilité de capture

Le marquage ne doit pas diminuer la probabilité de survie des imagos marqués.

UTZERI (1988) a montré que la longévité des *Crocothemis erythraea* (Anisoptère) était réduite par le marquage surtout si celui-ci couvre une grande surface sur l'aile ou est de couleur rouge. Cela rendrait l'animal plus sensible à la prédation (Oiseaux). Le marquage n'avait par contre pas d'influence sur *Lestes barbatulus*.

Pour tester si le marquage avait une influence sur la prédation des *Leucorrhinia dubia*, j'ai prélevé les ailes des individus ayant été capturés par le Pipit farlouse. Il y a sur la tourbière 2 à 3 couples qui élèvent en général deux couvées par an. Les Pipits consomment leurs proies toujours sur le même perchoir; de ce fait en dessous de ce perchoir, s'accumulent de jour en jour des dizaines d'ailes.

Ces ailes (postérieures droites sur lesquelles est éventuellement effectué le marquage) ont été triées selon qu'elles portaient ou non, un marquage de capture - recapture.

Le nombre d'imagos ayant vécu en 1990 est de 1838. Le nombre d'individus ayant été marqués et relâchés est : $SRi - S_{mi} = 602 - 166 = 436$.

Le rapport des ailes marquées sur non marquées est:

dans la population = $436/1838 = 0,2372$

dans la prédation du Pipit = $16/58 = 0,2758$

La différence n'est pas significative (ni à p 1 % d'erreur, ni à 5%). Il ne semblerait donc pas qu'il y ait de prédation sélective sur les imagos marqués par les oiseaux.

Problèmes liés au 3ème postulat de ce modèle: répartition aléatoire dans l'espace

Le postulat principal du modèle de JOLLY et SEBER, est l'équiprobabilité de capture, or celle-ci suppose que les individus se distribuent au hasard sur la tourbière.

Ce phénomène a été étudié en 1990

	colonne 1	colonne 2	colonne 3	colonne 4	colonne 5	colonne 6	colonne 7
ligne 6	2,24	5,04	4,48	4,90	3,36	6,86	
ligne 5	4,20	4,34	5,32	6,58	2,52	1,68	1,12
ligne 4	0,70	4,90	5,32	4,62	7,84	1,26	0,42
ligne 3		2,66	0,70	2,24	4,20	2,52	0,14
ligne 2	0,28	0,84	0,70	1,68	1,40	0,14	
ligne 1		1,12	0,98	1,12		0,14	

Figure 9 : Répartition spatiale des mâles exprimée en % sur les différents quadrats de la tourbière

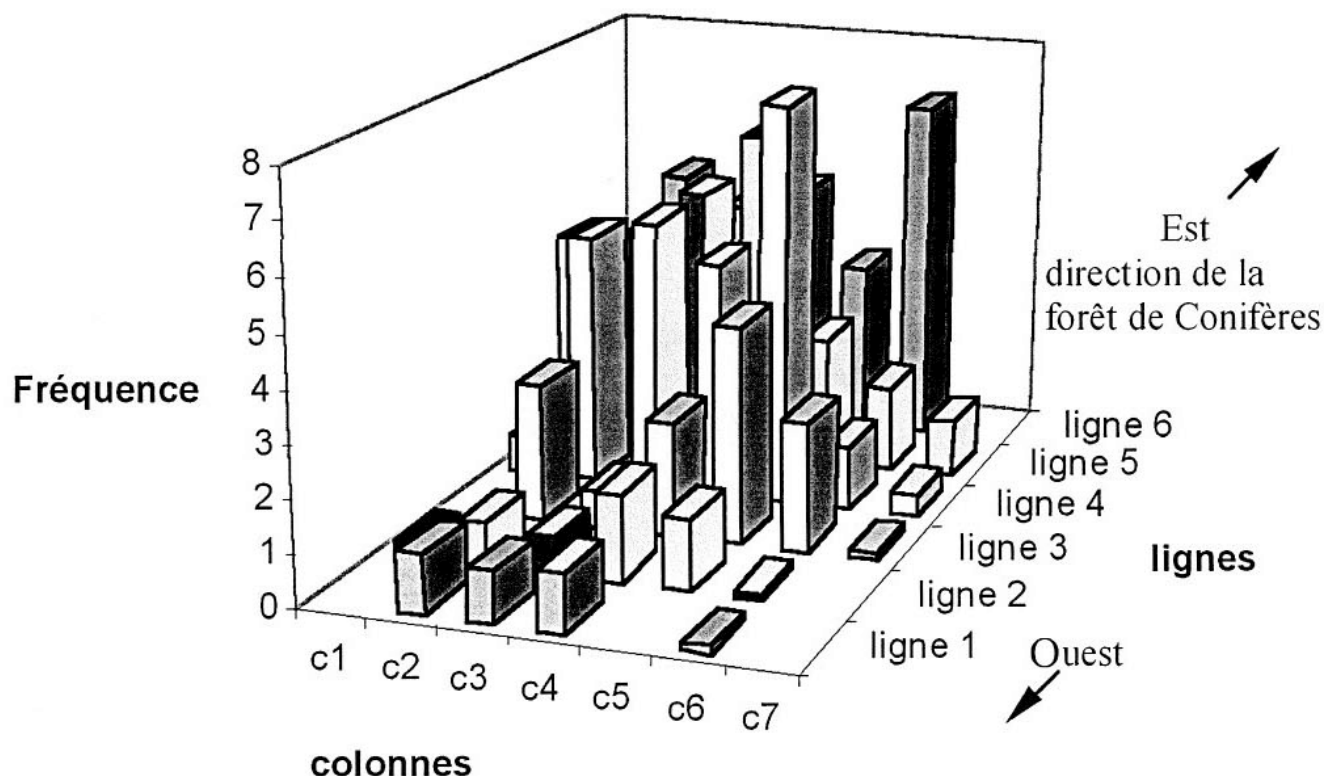


Figure 10, Répartition spatiale des mâles sur la tourbière en 1990.

Les mâles sont beaucoup moins nombreux sur le côté ouest de la tourbière. La répartition n'est donc pas aléatoire. Pour améliorer le taux de capture, une tentation serait d'échantillonner là où les mâles sont les plus nombreux ce qui serait une erreur.

Les mâles présentent en effet une certaine fidélité spatiale. Si l'on suréchantillonne les quadrats de plus forte abondance, la probabilité de capturer un mâle déjà marqué augmente et il y a donc sous-estimation globale de la population.

En conséquence, malgré les pertes de temps il convient d'échantillonner tous les quadrats quelle que soit leur abondance.

Problèmes liés au 4^e postulat de ce modèle: répartition aléatoire dans le temps.

A l'échelle de la journée :

En Juillet 1990, je décidai de tester l'hypothèse selon laquelle l'âge des mâles avait une influence sur leur mode de fréquentation de la tourbière. En effet vers le midi solaire, le nombre de mâles peu colorés donc jeunes semblait plus important que le matin où l'après midi. Le nombre de mâles déjà marqués semblait aussi diminuer vers midi. Si l'on admet l'hypothèse hautement probable que plus un mâle est âgé, et plus ses chances d'avoir déjà été marqué sont importantes, le marquage est un indice relatif de l'âge.

Les résultats sont présentés du 13/7/90 au 26/07/90 sur un effectif de 407 individus mâles.

A chaque fois, a été noté, l'heure de la capture et le fait que le mâle ait déjà été marqué ou non (noté comme nouveau). Les résultats sont présentés par tranche horaire. Celles-ci sont inégales, car les résultats ont été regroupés de façon à avoir des effectifs de plusieurs dizaines d'individus par tranche.

	de 8h à 8h30	de 8h30 à 9h	de 9h à 9h30	de 9h30 à 10h	de 10h à 10h30	de 10h30 à 11h	de 11h à 12h	de 12h à 13h30	de 13h30 à 15h	de 15h à 16h30	de 16h30 à 17h	de 18h à 19h30
% de mâles marqués	100	36,36	37,50	56,52	31,58	20,83	9,38	50,00	34,55	22,86	49,06	43,48
% de mâles nouveaux	0	63,64	62,50	43,48	68,42	79,17	90,63	50,00	65,45	77,14	50,94	56,52

Figure 11.

Les mâles déjà marqués ont un taux de fréquentation plus élevé en début de journée et en fin de journée. Leur fréquence relative diminue aux alentours du midi solaire en raison de l'arrivée en plus grand nombre de mâles non marqués.

Un suréchantillonnage le matin et en fin d'après midi, ferait que le nombre de mâles déjà marqués serait supérieur à la réalité, ce qui entraînerait une sous évaluation de la population.

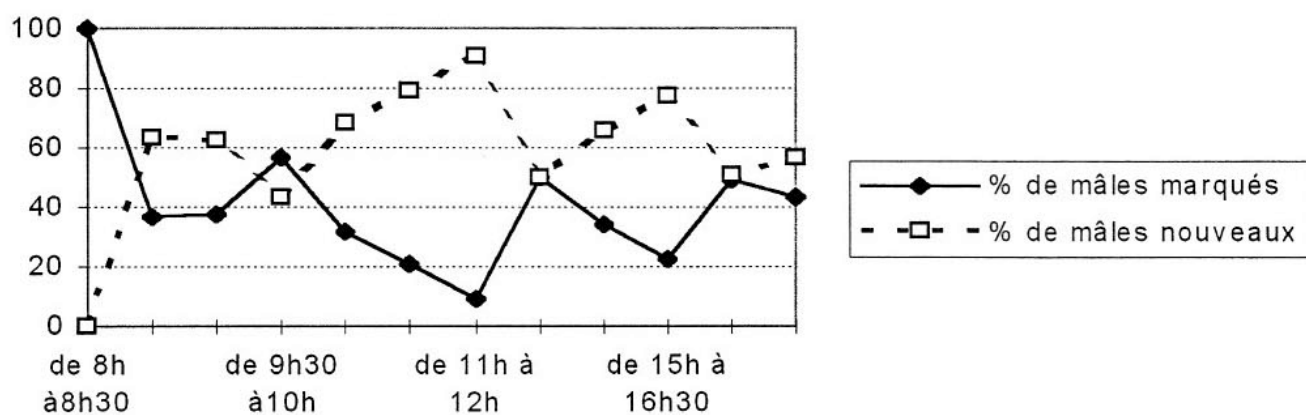


Figure 12, Fréquentation de la tourbière par les mâles marqués et nouveaux au cours de la journée.

A l'échelle de la saison :

L'observation individuelle a montré que certains mâles viennent sur la tourbière plusieurs jours de suite alors que d'autres, après une visite d'une journée, s'éclipsent pendant un à trois jours.

Si l'on échantillonne des jours consécutifs, ce phénomène risque de biaiser les résultats en diminuant la fréquence des individus déjà marqués. Il convient donc

dans ces conditions, surtout lorsque les échantillons sont de petite taille, de regrouper certains jours. Ceci a été fait lors du traitement des données dans cette étude. (Il faut cependant dans ce cas, ne pas comptabiliser comme recapture un individu marqué la veille.)

Le mode de fréquentation des mâles à l'échelle de la saison influence-t-il les résultats (figure 13) ?

	03/07/85	07/07/85	08/07/85	17/07/85	01/08/85
Nombre de mâles présents en moyenne sur l'ensemble de la tourbière	48	48	80	160	116
Taille de la population existante ce jour là .	342	399	396	849	598
Fraction de la population présente en moyenne sur la tourbière	14 %	12 %	20,2 %	18 %	19,4 %

Figure 13

La technique d'obtention de ces résultats a déjà été exposée (MULNET, 1985). Si l'on considère que les imagos sont présents de 10 à 18 heures ces jours là, les mâles sont présents en moyenne 1h30. Mais comme il apparaît ci-dessus (le 07 et le 08 Juillet 1985), à une même taille de population peut correspondre une fréquentation variant du simple au double. Si les individus avaient une équiprobabilité de capture, ceci ne poserait pas problème, mais dans les fait lorsque le « turn over » des individus présents augmente, la fréquence des individus déjà marqués tend à diminuer, et un risque de surestimation apparaît, compensé dans les jours qui suivent par une sous-estimation.

Des fluctuations apparaissent alors, ne témoignant que du taux de fréquentation de la tourbière et pas de la taille réelle de la population.

Il serait théoriquement possible de limiter ce biais en échantillonnant en dehors de la tourbière de façon à évaluer la taille réelle de la population. Cela n'a pas été fait car j'ai privilégié l'étude de la population reproductrice. La distinction des individus matures par rapport aux immatures est intéressante mais repose sur des méthodologies très différentes.

MICHIELS et DHONDT (1988,89 & 90) ont réalisé une étude des imagos de *Sympetrum danae* en élargissant la zone d'échantillonnage, aux sites proches du marais. Leur but était :

d'éviter les problèmes liés à l'émigration,
de fournir des valeurs exactes de densité et de sexe ratio,
d'évaluer certaines données phénotypiques non disponibles autrement.

Ce type d'étude suppose de pouvoir différencier sans ambiguïté les individus matures des individus immatures. Le modèle de JOLLY et SEBER est basé sur plusieurs postulats :

la population doit être fermée.
les individus doivent avoir une équiprobabilité de capture.

Concernant le premier postulat, il est impossible de prouver que cette population soit fermée; il est par contre possible de montrer que les échanges sont limités. Ce postulat ne constitue par ailleurs plus un réel obstacle aux techniques de capture - recapture (MANLY, 1985); (WHITEHEAD, 1990).

Concernant le deuxième postulat, l'équiprobabilité signifie que tous les individus ont la même probabilité de capture :

les marqués comme les non marqués
les immatures comme les matures
les plus jeunes comme les plus vieux
les mâles comme les femelles

La supposition a été étudiée et cette exigence est sensiblement respectée.

La supposition n'est ni respectée, ni biologiquement cohérente. Ces deux populations sont à échantillonner de façon indépendante.

Alternatives et perspectives :

Le modèle de JOLLY et SEBER, a beaucoup évolué depuis le départ de sa conception en 1965.

En effet les techniques de capture-recapture sont utilisées dans presque tous les groupes zoologiques. Chaque groupe zoologique présente des caractéristiques propres qui ont obligé les chercheurs à modifier le modèle de base. Certains ont dû travailler sur de tous petits effectifs ou au contraire sur des situations où les recaptures étaient très faibles en raison des effectifs très élevés, ou du fait que la population était ouverte, ou enfin que le marquage modifiait la survie. D'autres ont dû faire face à des populations hétérogènes, constituées de sous groupes à probabilité de survie variable en fonction de leur sexe, âge ou éthologie

Certaines de ces situations s'avèrent transposables aux Odonates en général, et à cette population de *Leucorrhinia dubia* en particulier; le résumé qui suit a pour objet de montrer certaines de ces orientations qui ouvrent le champ d'action des techniques de capture recapture.

WILBUR & LANDWEHR (1974 a & b) se sont intéressés au problème de populations pour lesquelles le risque de capture est inégal et ont proposé des techniques pour évaluer ce risque. CHAO (1987) face à la même problématique propose des modèles adaptés. Cet auteur a examiné les performances de la procédure proposée, par la « méthode de Monte Carlo ».

Cette méthode apparaît d'autant plus utile que la majorité des individus capturés le sont une ou deux fois, situation que ne prend guère en compte l'estimateur « Jackknife ». Ces nouveaux modèles « en cours de maturation » sont intéressants vis à vis des Odonates souvent recapturés plusieurs fois.

Outre la technique de mise en oeuvre, ce sont surtout les méthodes de traitement des données, qui ont beaucoup progressé. MARTEN (1970) utilise une méthode de régression pour étudier les données issues de populations à risque de capture inégal. Une façon simple d'analyser les données de capture-recapture peut consister à n'utiliser que la première et la dernière recapture en appliquant les méthodes de bande de BROWNIE & al (1985). Cette méthode peut être efficace lorsque la capture est dépendante de l'âge. En outre cette méthode permet de traiter des données partielles où ne sont connus que les premières et les dernières captures, si bien que le modèle de JOLLY et SEBER est d'un usage difficile (travaux anciens par exemple).

La supposition : la répartition spatio-temporelle des individus des différents âges n'est nullement aléatoire ; pour compenser ce phénomène il faut réaliser un échantillonnage stratifié (FRONTIER, 1983) dans l'espace et dans le temps.

La supposition ne pourra jamais être respectée. Par contre les mêmes techniques d'étude pourront être employées en séparant l'étude des mâles de celle des femelles puis en confrontant les résultats.

POLLOCK (1981) a développé le problème de la capture âge-dépendante. L'exemple choisi est celui de l'Oie géante du Canada, dont les individus ont été suivis plusieurs années. Ceci est bien sur impossible chez les Odonates, mais en raisonnant à l'échelle de la saison, la transposition devient possible. L'auteur développe plus une comparaison théorique entre le modèle qu'il propose et celui des « bandes de recouvrement ». Son modèle intègre le fait que la population soit ouverte. Des modifications intéressantes ont été proposées par BROWNIE & al (1986) pour tenir compte de la probabilité de capture variable selon l'âge et tenant compte de l'histoire individuelle des animaux échantillonnés.

WOLTER (1990) a présenté une technique prenant en compte deux paramètres importants. Le premier est la possibilité d'évaluer la population globale même si le taux de capture de l'un des sexes est faible, à la seule condition que le sexe-ratio soit connu. Ceci est particulièrement intéressant vis à vis des Odonates. Le deuxième paramètre est la « capturabilité » de l'animal marqué; le modèle de JOLLY et SEBER, tient compte de la mortalité engendrée par la capture, ce qui chez les Odonates est assez limité, mais il ne tient pas compte du fait que certains individus capturés pourraient par leur comportement limiter une recapture ultérieure.

MANLY (1985) avait proposé un test par la « méthode de JACKSON » pour différencier l'émigration de la mortalité. Une technique d'interprétation des données de capture recapture, dans laquelle les individus émigrent de la zone d'étude pour y revenir ultérieurement a été proposée par WHITEHEAD (1990).

Une autre tendance dans le traitement des données de capture-recapture, est la prise en compte de facteurs extérieurs (POLLOCK & al, 1984); en utilisant un modèle de régression linéaire après transformation logistique, pour relier la probabilité de capture aux variables auxiliaires (température extérieure) ou aux variables individuelles (taille, masse).

CLOBERT & LEBRETON (1985), expriment le taux de survie comme une fonction linéaire d'une ou plusieurs variables externes. Leur étude montre qu'il n'est guère utile de multiplier les paramètres extérieurs étudiés, et présente l'avantage de « régler » le problème des autocorrélations successives du taux de survie.

SPROTT (1981), a appliqué les méthodes du « maximum de vraisemblance » à un exemple de capture-recapture dans lequel les estimations obtenues étaient

fortement biaisées. Cette technique permet de donner des ensembles complets d'intervalles de confiance. S'intéressant au même problème de la crédibilité des résultats, MANLY (1984), grâce à des travaux sur les Odonates, a proposé certaines transformations des estimations de taille et de probabilité de survie, de façon à limiter certains biais de la technique de JOLLY et SEBER. A ces estimations sont associés des intervalles de confiance crédibles pour la taille de la population et les probabilités de survie. BEGON (1983), en s'appuyant sur l'examen de soixante-dix sept études de capture-recapture, insiste sur les abus des techniques mathématiques en écologie et notamment dans les méthodes de capture-recapture selon le modèle de JOLLY et SEBER. Peu d'études tiennent réellement compte des erreurs standard associées aux estimations de taille de population et de probabilité de survie. GERAMITA & SMITH (1985) insistent sur l'intérêt d'utiliser les bonnes erreurs standard concernant les taux de survie, et sur le fait qu'il ne faut conclure quant 'aux différences constatées que lorsqu'elles sont significatives. Sur ce dernier point, mon avis est que dans certains cas, il n'est pas possible d'affirmer en raison des intervalles de confiance, mais lorsqu'un ensemble de

données «va dans un sens», s'il existe quelques données aberrantes celles-ci sont facilement détectables.

POLLOCK *et al* (1985), proposent des tests généraux d'ajustement du modèle de JOLLY et SEBER (basés sur le principe du Khi-deux). Ceci permet par simulation, de tester la puissance des tests lorsqu'on s'écarte des hypothèses de base du modèle, ce qui est bien souvent le cas.

SEBER (1986) propose une synthèse sur les techniques d'estimation de l'abondance des populations animales : estimation par les méthodes de transect sur quadrats ou lignes (et techniques apparentées) avant d'envisager les différentes techniques de capture-recapture.

La force de ces techniques réside à mon avis dans leur complémentarité car elles ne répondent pas à la même problématique : évaluation de la présence, de la taille de la population ou de la survie. L'intégration de paramètres extérieurs ou individuels dans ces techniques de capture-recapture, permet de ne plus se limiter à un constat de cinétique mais d'en expliquer les causes, et donc de faire une réelle étude de dynamique.

Bibliographie :

- BEGON, M., 1983. Abuses of mathematical techniques in ecology : applications of model of JOLLY's capture-recapture method. *Oikos* **40** : 155-158.
- BONETT, D.G., 1987. Estimating the size of close populations using inverse multiple-recapture sampling. *Biometrics* **43** : 985-991.
- BROWNIE C; & K.H. POLLOCK, 1985. Analysis of multiple capture-recapture data using band-recovery methods. *Biometrics* **41** : 411-420.
- BROWNIE, C. & al., 1986. Constant parameter capture-recapture models. *Biometrics* **42** 561-574.
- CHAO, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* **43** 783-791.
- CLOBERT, J. & J.D. LEBRETON, 1985. dépendance de facteurs de milieu dans les estimateurs de taux de survie par capture-recapture. *Biometrics* **41** 1031-1037.
- COOK, L.M. & al, 1967. The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. *J. Anim. Ecol* **36** (1) 57-60.
- COPPA, G., 1989b. Aménagements de biotopes à Odonates sur les tourbières de moyenne altitude dans les Ardennes (08). *Martinia* **5** (4): 91-95.
- FRONTIER, S., 1983. Strategies d'échantillonnage en Ecologie. *Masson*.
- GARRISON, R.W., 1978. A mark-recapture study of imaginal *Enallagma cyathigerum* (C.) and *Argia vivida* (H.). (Zygoptera: Coenagrionidae) *Odonatologica* **7** (3) 223-236.
- GERAMITA, J.M. & J.T. SMITH, 1985 Using the correct standard errors in comparing subpopulation survival rates in marked populations. *Biometrics* **41** : 281-285.
- JOLLY, G.M., 1963. Estimates of population parameters from multiple recapture data with data with both death and dilution- deterministic model. *Biometrika*, **50**, 113-28
- JOLLY, G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, **52**, 225-247
- MANLY, B.F.J., 1984. Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture-recapture data. *Biometrics* **40** : 749-758
- MANLY, B.F.J., 1985. A test de Jackson 's method for separating death and emigration with mark-recapture data. *Researches on populations ecology* **27** 99-109.
- MARTEN, G.G., 1970. A regression method for mark-recapture estimation of population size with unequal catchability. *Ecology* **51** 291-295.
- MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT, 1988. Effect of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* (Anisoptera : Libellulidae). *Hydrobiologica* **171**: 149-158
- MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT, 1988. Differences in male and female activity patterns in the dragonfly *Sympetrum danae* (S) and their relation to mate-finding (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* **18**(4) : 349-364.
- MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT, 1990. Costs and benefits with oviposition site selection in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* **40** : 668-687.
- MULNET, D., 1985. Dynamique d'une population de *Leucorrhinia dubia* Mémoide de DEA de l'Univ. Paris VI: 77p +an.
- POLLOCK, K.H., 1981. Capture-recapture models allowing for age dependent survival and capture rates. *Biometrics* **37** 521-529.
- POLLOCK, K.H., HINES, J.C. & J.D. NICHOLS, 1984 The use of auxiliary variables in capture-recapture and removal experiments. *Biometrics* **40** 329-340.
- POLLOCK, K.H., HINES, J.C. & J.D. NICHOLS, 1985 Googness of fit tests for open capture-recapture models. *Biometrics* **41** : 399-410.
- SCOTT, J.A., 1973. Convergence of population biology and adult behavior in two sympatric butterflies, *Neominois ridingsii* (Papilionoidea: Nymphalidae) and *Amblyscirtes simius* (Hesperioidea: Hesperidae). *J. Animal Ecol.* **42** (3): 663-672
- SEBER, G.A.F., 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, **52**, 249-259
- SEBER, G.A.F., 1986. A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, **42**, 267-292
- SPROTT, D.A., 1981. Maximum likelihood applied to a capture-recapture model. *Biometrics* **37** 371-375.
- UTZERI, C., 1988. Effetti della marcatura sulla longevità di Odonati. *Riassunti 52 Congr. Naz. Unione Zool Ital Camerino*. 21.
- WATT, W.B., F.S. CHEW, L.R.G. SNYDER, A.G. WATT & D.E. ROTHCHILD, 1977. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane Colias species. *Oecologia* **27**: 1-22
- WHITEHEAD, H., 1990. Mark-recapture estimates with emigration and re-emigration. *Biometrics* **46** 473-479.
- WILBUR, H.M. & J.M. LANDWEHR, 1974. Mark-recapture estimates with emigration and re-emigration. *Biometrics* **46** 473-479.
- WILBUR, H.M. & J.M. LANDWEHR, 1974. The estimation of population size with equal and unequal risks of capture. *Ecology* **55**: 1339-1348
- WOLTER, K.M., 1990. Capture-recapture estimation in the presence of a known sex ratio. *Biometrics* **46** : 157-162.