

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT (Arrêté du 30 mars 1992)

SPÉCIALITÉ :
FORMATION DOCTORALE :
ÉCOLE DOCTORALE :

BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ÉCOLOGIE
Évolution et Écologie
Biologie des systèmes intégrés, Agronomie, Environnement



Démographie animale et biologie des populations

modélisation et applications à la gestion d'espèces sauvages

par
Germán González-Dávila

Soutenue le 27 octobre 1994 devant le Jury composé de :

M. THALER Louis, Professeur, Montpellier II
M. BERNSTEIN Carlos, Directeur de Recherche, CNRS, Lyon I
M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI
Mlle OLIVIERI Isabelle, Professeur, Montpellier II
M. LEBRETON Jean-Dominique, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier

Président
Examineur
Examineur
Examinatrice
Directeur de Thèse

Rapporteurs :

Mme PONTIER Dominique, Maître de Conférence, Lyon I
M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI



4

Estimation des paramètres démographiques pour les modèles type Leslie dans les cas de stratégies démographiques complexes

Estimation de la survie d'une espèce à reproduction bisannuelle :
l'albatros hurleur *Diomedea exulans*

4.1 Introduction

Traditionnellement, l'écologie des populations s'est intéressée à l'estimation de la distribution et à l'*abondance* (en nombre ou en biomasse) des organismes (Andrewartha & Birch 1954, Krebs 1972), mais pendant les années 1980, son attention s'est portée sur l'estimation des taux de survie (Lebreton & North 1993). Comme on l'a vu dans les chapitres précédents, l'analyse de la biologie des populations et des histoires de vie est fondée sur l'estimation des taux de mortalité et de fécondité. L'estimation correcte du *LRS* (en tant qu'estimateur statistique de R_0) comporte corriger le dénombrement des descendants avec les fractions de reproducteurs et les probabilités de leur réobservation. Les modèles de capture-marquage-recapture (CMR) conviennent à ces estimations, notamment dans le cas de vertébrés terrestres.



Les données de survie se présentent sous diverses formes (Elandt-Johnson & Johnson 1980) ; il est donc impossible d'établir des règles universelles d'estimation. En démographie humaine, on peut en général considérer les recensements comme exhaustifs. Pour les populations animales sauvages en revanche, les recensements portent sur des échantillons. Il convient donc distinguer entre les données obtenues à partir de recensements exhaustifs de celles obtenues à partir d'échantillonnages.

Chez les populations naturelles, au cours d'échantillonnages successifs, on est amené à retrouver certains individus qui peuvent être reconnus par divers types de marques ou même de photos (comme les gorilles). Ainsi, les modèles CMR ont une longue histoire d'utilisation en écologie de populations (Le Cren 1965) : principe développé par John Graunt en 1662 et utilisé pour la première fois en écologie par Petersen en 1896 (Ricker 1975). Lorsque l'objectif est l'estimation de l'effectif, les individus marqués interviennent comme traceurs et on analyse la proportion des individus recapturés. Pour ce qui est des mécanismes de fonctionnement de la population, les individus marqués sont considérés comme représentatifs de l'effectif total.

Le développement récent des modèles CMR, fondé sur le modèle *probabiliste* de Cormack–Jolly–Seber (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965), noté simplement CJS, permet d'estimer la survie de groupes homogènes d'animaux avec divers types de contraintes dans les paramètres (Lebreton *et al.* 1992), ainsi que les proportions de reproducteurs dans les différentes classes d'âge (Clobert & Pradel 1993), voire l'estimation du recrutement par rétrocalcul et du taux de migration (Pradel *en prép.*). Ces modèles probabilistes conviennent donc aux estimations des sorties (survie, émigration) et des entrées (naissance, immigration) des populations, bien qu'ils ne soient pas optimaux pour l'estimation de l'effectif à moins que les individus considérés soient suffisants pour l'application satisfaisante de l'approximation asymptotique (Pradel 1992).

La modélisation CMR a atteint une maturité certaine car bon nombre de questions biologiques trouvent réponse dans un cadre statistique propre (Burnham *et al.* 1987, Lebreton *et al.* 1992, Clobert & Pradel 1993). Cependant, les modèles CMR sont insuffisamment exploités par les biologistes, qui préfèrent encore utiliser d'autres modèles traditionnels.

Il existe bien entendu de nombreuses améliorations possibles, l'une d'entre elles étant sans aucun doute l'identification des effets délétères dus à la manipulation lors du marquage ou aux fluctuations de probabilités de recapture. Ce qu'on appelle trap-dépendance (de l'anglais :



trap-dependence), soit un comportement des individus marqués pour éviter leur recapture (*trap-shyness* « timidité ») ou pour la faciliter (*trap-happiness* « bonheur »). Du point de vue statistique, ceci veut dire que la survie apparente (le complément de la mortalité *plus* l'émigration définitive) ainsi que les probabilités de recapture ou de réobservation dépendent de l'histoire de capture des individus. Le cas de survies inégales, accompagnées de capturabilités inégales, a été modélisé par Pollock (1975) et le cas –plus fréquent– de capturabilités inégales *immédiatement* postérieures à la première capture a été modélisé par Pradel (1993), noté ITEC (par les sigles en anglais de *Immediate Trap Effect on Capture*) et appliqué à une population de sarcelles d'hiver *Anas crecca*.

Cependant, un effet de type *trap-shyness* ou *trap-happiness* n'est pas toujours immédiat. C'est le cas des espèces à reproduction biennale qui présentent une facilitation *apparente* à la réobservation (effet de type *trap-happiness*) toutes les deux ans. En utilisant des données de réobservation de l'albatros hurleur *Diomedea exulans* des îles Crozet, nous allons donc montrer que, même pour les espèces suivant des patrons complexes de reproduction, les modèles de CMR se montrent souples et permettent d'estimer correctement la survie en éliminant le biais dû à la *trap-dépendance*. Nous comparerons nos résultats aux estimations précédentes de la survie (Tickell 1968, Croxall 1982, Weimerskirch & Jouventin 1987, Weimerskirch *et al.* 1987) de cette espèce fondées sur le même type de données (aimablement mises à notre disposition pour l'analyse par Henri Weimerskirch du CEBAS-CNRS) et nous établirons les bases nécessaires à une généralisation des fluctuations des probabilités de recaptures non immédiates, notée simplement TEC (*Trap Effect on Capture*).

4.2 Matériel

L'albatros hurleur *Diomedea exulans* appartient à l'ordre de Procellariiformes, famille Diomedidae. Les oiseaux de cette famille se reconnaissent par leur grande envergure et leur vol proche des vagues. L'albatros hurleur est le plus grand oiseau marin, atteignant ~3.3m d'envergure (Peterson *et al.* 1983), avec une capacité de parcourir plus de 3000km en voyage de pêche (Weimerskirch & Jouventin 1987 —toutes les informations relatives à la biologie de la population de Crozet proviennent de cette publication sauf indication différente). Il est très docile et non craintif, de telle façon qu'il est facile de le baguer, peser et mesurer. Les îles



Crozet se trouvent au sud-ouest de l'océan Indien. Dans la plus grande d'entre elles (15km de long, 10km de largeur), « Possession », située à 46°30'S, 52°E, il existe une résidence humaine permanente depuis 1963. Les programmes de baguage ont commencé depuis 1960 et, jusqu'à 1987, 5146 oiseaux avaient été marqués, dont 57% d'adultes et 43% de poussins.

Entre le moment de l'envol, vers l'âge de 9 mois, et le premier retour au lieu de naissance, vers l'âge de 7.8 ans (en fait entre 4 et 14 ans), les juvéniles demeurent constamment en mer ! A partir de cette première visite et jusqu'à la première reproduction, vers 11.5 ans en moyenne (11.2 pour les femelles, 12.1 les pour mâles), les oiseaux rendent visite de façon intermittente à leur colonie de naissance, à laquelle ils sont très fidèles. La survie moyenne des juvéniles jusqu'à l'âge de 5 ans a été estimée à 27.2% et la survie annuelle de ceux âgés entre 5 et 11 ans à 91.8%.

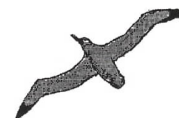
La survie moyenne estimée, entre 1968 et 1983, pour les individus âgés de plus de 11 ans est de 92.2% (Weimerskirch & Jouventin 1987), ou de 96.8% entre 1977 et 1984 (Weimerskirch, Clobert & Jouventin 1987), ce qui coïncide avec une chute de l'effectif au cours des deux dernières décennies dans les principaux quartiers de reproduction sur trois des îles Crozet. Cela se produit également dans la plupart des îles de l'océan du sud (Croxall 1979, Williams & Imber 1982, Jouventin *et al.* 1984, Tomkins 1985). En fait, il est possible de distinguer deux périodes : 1968–1976 à forte chute et 1977–1986 à faible chute. Puisqu'il n'existe apparemment pas de causes naturelles, tout semble indiquer que cette diminution de la population a été considérablement accentuée par les activités humaines de pêche avec lignes dérivantes à hameçons (très destructrices de la faune) et avec chalutiers, d'où proviennent la plupart des *reprises* (bagues d'individus retrouvés morts). Dans la période entre 1970 et 1978, le plateau continental de Crozet a été fortement exploité, coïncidant avec celle de la plus forte diminution de l'effectif.

Pour notre analyse, nous disposons des données pour la période 1966–1993.

4.3 Méthodes

4.3.1 Tests d'ajustements

A l'aide des logiciels RELEASE (Burnham *et al.* 1987) et SURGE (Pradel 1992), nous avons analysé les données 1966–1993 de capture-recapture (uniquement 1977–1993 avec RELEASE



dû aux limitations de taille imposées par le logiciel). La première chose à faire a été de tester si les réobservations des individus au cours du temps étaient homogènes ; RELEASE effectue ce calcul comme une séquence de tableaux de contingence utilisant des tests chi-carré successifs. Ces statistiques offrent un critère de la qualité de l'ajustement d'un premier modèle général M_G (ϕ_{t*g}, p_{t*g} , avec ϕ la survie, p la probabilité de recapture, t le temps, g le ou les groupes concernés –âge, sexe, etc.– et * indiquant l'interaction entre covariables dans une philosophie d'analyse de variance).

Une fois l'homogénéité confirmée, SURGE permet de comparer ce modèle général M_G avec d'autres alternatifs moins généraux : un modèle M_1 moins général (ϕ_{t*g}, p_t par exemple), un autre M_2 (ϕ_g, p_t par exemple), et ainsi de suite. Les modèles M_i sont emboîtés dans les modèles M_j , avec $i \leq j$, chacun suivant une distribution χ^2 avec i et j degrés de liberté respectivement (voir Lebreton *et al.* 1992, pour un exposé approfondie).

L'albatros hurleur pond en moyenne un seul oeuf tous les deux ans, (Weimerskirch & Jouventin 1987). Sachant qu'il est un reproducteur strictement biennal, on fait l'hypothèse que les fréquences des réobservations seront supérieures deux ans après la date de marquage des individus reproducteurs. On utilise donc RELEASE pour tester cette hypothèse et, ceci étant fait, on cherche le meilleur ajustement, soit le meilleur modèle, à l'aide de SURGE, pour obtenir les estimations des paramètres de la survie et des probabilités inégales de recapture.

Originellement, le test 2.C de RELEASE permettait de constater l'homogénéité entre les cohortes (*sensu* CMR, c'est-à-dire entre groupes d'individus relâchés au même temps). Pradel (1992, 1993) a alors proposé de le diviser en 2.Ct et 2.Cm. Le premier vérifie si les fréquences des individus réobservés pour la première fois à la première occasion de recapture (placées dans la première diagonale d'un tableau de type *m-array*, Tableau 4.1) sont homogènes par rapport aux fréquences de ceux vus pour la première fois aux occasions ultérieures (placées dans les diagonales suivantes). Le seconde vérifie si, en enlevant cette première diagonale et en répétant le calcul, on retrouve l'homogénéité dans le reste des fréquences. Le test 2.C de la version actuelle du logiciel RELEASE (1993) ne permettant d'effectuer cette séparation des données qu'une seule fois, nous l'avons donc fait directement en utilisant successivement l'option GTEST du même logiciel (entrée de type *m-array*, Tableau 4.1).

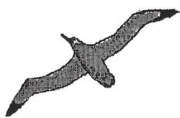


TABLE 4.1
 "m-array" de recaptures 1977–1993, femelles, pour tester "trap-dépendance
 à l'aide du logiciel RELEASE

$i \setminus j$	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993
R_i	72	43	42	25	96	98	98	77	119	140	199	175	205	225	205	243
1977	7	22	1	11	5	8	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0
1978		6	13	9	6	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1979			4	22	6	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
1980				4	17	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1981					17	41	7	10	4	3	1	0	0	0	0	0
1982						10	42	12	46	3	0	1	0	0	1	0
1983							9	55	7	15	1	0	0	0	0	0
1984								10	43	9	0	1	0	0	0	0
1985									14	72	10	5	0	1	0	0
1986										26	71	11	10	2	0	0
1987											41	106	15	6	1	2
1988												36	103	7	3	1
1989													48	102	15	13
1990														44	131	16
1991															31	95
1992																44

La première ligne et la première colonne correspondent respectivement au temps i et j , et ne sont pas incluses dans le "m-array data input". R_i est le nombre d'individus relâchés au temps i . La deuxième et quatrième diagonales sont respectivement indiquées par bordures épaisses et trames légères.

Le modèle ITEC est noté $\phi_{t^*g}, p_{t^*g^*m}$, où m indique la trap-dépendance immédiate (suivant la notation de Sandland & Kirkwood 1981). La généralisation, qu'on peut nommer TEC (*trap-effect on capture*, en général), s'écrit donc $\phi_{t^*g}, p_{t^*g^*nm}$ où n indique le nombre de pas de temps avant d'observer cet effet.

Pour une espèce à reproduction bisannuelle comme l'albatros hurleur, l'hypothèse est $n = 2$ et le modèle général s'écrit $\phi_{t^*g}, p_{t^*g^*2m}$ (supposant qu'il existe des différences entre les sexes).

4.3.2 Modèles plus parcimonieux

A l'aide du logiciel SURGE nous avons testé plusieurs modèles distincts pour constater l'hypothèse TEC $n = 2$ considérant d'autres hypothèses complémentaires, notamment la différence de la survie et/ou des probabilités de réobservation entre les sexes, et TEC nul : $n = 0$ (Tableau 4.2). Ainsi, nous comparons nos résultats avec ceux précédemment obtenus. Le critère AIC (*Akaike's Information Criterion*, Akaike 1973) est utilisé comme test de la qualité des ajustements.



Tableau 4.2
Modèles testés pour l'estimation de la survie de l'albatros hurleur

Modèle	Probabilités
ϕ_{t*s}, P_{t*s*1m}	survie dépendante du temps et du sexe, captures dépendantes du temps et du sexe, $n = 1$
ϕ_{t*s}, P_{t*s*2m}	survie dépendante du temps et du sexe, captures dépendantes du temps et du sexe, $n = 2$
ϕ_t, P_{t*s*2m}	survie dépendante du temps, captures dépendantes du temps et du sexe, $n = 2$
ϕ, P_{t*s*2m}	survie constante, captures dépendantes du temps et du sexe, $n = 2$
ϕ_s, P_{t*2m}	survie dépendante du sexe, captures dépendantes du temps, $n = 2$
ϕ_t, P_{t*2m}	survie dépendante du temps, captures dépendantes du temps, $n = 2$
ϕ, P_{t*2m}	survie constante, captures dépendantes du temps, $n = 2$
ϕ_t, P_{t+2m}	survie dépendante du temps, captures dépendantes du temps sans interaction, $n = 2$
ϕ, P_{t+2m}	survie constante, captures dépendantes du temps sans interaction, $n = 2$
ϕ, P_{2m}	survie constante, captures constantes à partir de $n = 2$
ϕ_t, p_t	survie dépendante du temps, captures dépendantes du temps, TEC nul
ϕ, p_t	survie constante, captures dépendantes du temps, TEC nul
ϕ, p	survie et captures constantes, TEC nul

4.4 Résultats

4.4.1 Les tests

Les résultats des tests 2.Ct et 2.Cm réalisés à l'aide de RELEASE montrent clairement que l'hétérogénéité des données subsiste si on supprime uniquement la première diagonale (Tableau 4.1). Ceci confirme que l'effet type *trap-happiness* n'est pas immédiat (Tableau 4.3). Nous avons ainsi constaté, après avoir supprimé la première diagonale, que l'hétérogénéité persistait et nous avons donc, manuellement, supprimé la seconde. Ceci nous a permis de retrouver une homogénéité satisfaisante qui confirme la reproduction biennale.



TABLEAU 4.3
Résultats des tests 2.C pour femelles 1977–1993

TEST	χ^2	D.L.	P (α)
2.Ct	16.02	12	0.1904
2.Cm	16.03	10	0.0988
2.C	32.0488	22	0.0766

La majeure partie de l'hétérogénéité s'observe pour le test 2.Ct alors que pour le test 2.Cm l'hétérogénéité diminue. Ceci est typique dans les cas de trap-dépendance. Mais le fait que l'hétérogénéité est retrouvée par le test 2.Cm signifie que la dépendance de la capture n'est pas immédiate.

Il ne s'agit donc pas d'un ITEC (effet immédiat dû à la capture, Pradel 1992, 1993). Comme l'hypothèse de travail le laissait attendre, on constate une fréquence beaucoup plus forte de « recaptures » deux ans après chaque marquage d'adultes, soit un effet de type *trap-happiness* non immédiat (considérant uniquement les individus reproducteurs), clairement observable dans la deuxième diagonale de la matrice triangulaire de données d'entrée pour RELEASE (sous la forme de « *m-array* », Tableau 4.1). La même tendance est observée dans la quatrième diagonale, mais moins marquée, dû à la croissante superposition des différentes cohortes (*sensu* CMR) et à la diminution concomitante des réobservations.

TABLEAU 4.4
 χ^2 obtenu à partir de RELEASE et de SURGE

RELEASE Test 2.C	SURGE Test de qualité de l'ajustement
ϕ_t, p_t versus ϕ_t, p_{t*1m} (16 occasions) $\chi^2_{30} = 123.0836$	ϕ_t, p_{t*1m} Deviance = 5105.7606 ; 46 paramètres
ϕ_t, p_{t*1m} versus ϕ_t, p_{t*2m} (15 occasions) $\chi^2_{16} = 23.2853$	ϕ_t, p_{t*2m} Deviance = 5006.6350 ; 60 paramètres
Δ degrés de liberté = 30 – 16 = 14 $\chi^2_{14} = 99.7983$	Δ nombre de paramètres = 30 – 16 = 14 $\chi^2_{14} = 99.1256$

Les valeurs cumulées du test 2.C de RELEASE, comparées avec les différences des déviations relatives données par SURGE (Tableau 4.4), permettent de constater la qualité de l'ajustement du modèle obtenu à l'aide de SURGE (Tableau 4.5). En effet, avec RELEASE, on a testé les modèles ϕ_t, p_t versus ϕ_t, p_{t*1m} , et ce dernier versus ϕ_t, p_{t*2m} , à 16, 15 et 14 occasions de recapture respectivement. La différence des valeurs χ^2 des deux derniers est équivalente à la



différence entre les déviations relatives des mêmes modèles ajustés par SURGE, à 14 degrés de liberté (Tableau 4.4), ceci confirmant la cohérence des résultats entre RELEASE et SURGE. On s'attendait à ce dernier résultat, sachant que les ajustements de RELEASE et SURGE sont asymptotiquement équivalents (Lebreton *et al.* 1992, Pradel 1993).

La qualité des ajustements pour chacun des modèles obtenus à l'aide de SURGE tient compte du nombre de paramètres estimés ; la parcimonie –relative au nombre de paramètres estimés– est décisive pour le critère AIC (Tableau 4.5). Le meilleur modèle obtenu considère survie constante et probabilités de recapture dépendantes du temps interagissant avec une trap-dépendance à la deuxième occasion, soit ϕ, p_{t*2m} (Tableau 4.5).

TABLE 4.5
Modèles testés pour estimer la survie de l'albatros de Crozet 1966–1993

Modèle	Déviante	Nombre de paramètres	P.n.i.int.	P.n.i.ext.	AIC
ϕ_{t*s}, p_{t*s*1m}	24 760.5	162	2	12	25 056.5
ϕ_{t*s}, p_{t*s*2m}	24 030.8	210	2	21	24 404.8
ϕ_t, p_{t*s*2m}	24 055.8	183	1	10	24 399.8
ϕ, p_{t*s*2m}	24 097.5	157	0	6	24 399.5
ϕ_s, p_{t*2m}	24 173.5	80	0	2	24 329.5
ϕ_t, p_{t*2m}	24 132.5	105	1	6	24 328.5
ϕ, p_{t*2m}	24 173.8	79	0	2	24 327.8
ϕ_t, p_{t+2m}	24 338.9	56	1	11	24 426.9
ϕ, p_{t+2m}	24 392.8	30	0	1	24 450.8
ϕ, p_{2m}	25 094.5	4	0	0	25 102.5
ϕ_t, p_t	27 365.5	54	1	7	27 457.5
ϕ, p_t	27 466.6	28	0	1	27 520.6
ϕ, p	28 057.0	2	0	0	28 061.0

P.n.i.int.: Paramètres non identifiables INTRINSÈQUEMENT (dû à la structure du modèles CMR)

P.n.i.ext.: Paramètres non identifiables EXTRINSÈQUEMENT (dû aux limitations de l'algorithme)

4.4.2 La survie

La survie estimée $\phi = 0.938782 \pm 0.001899$ (Tableau 4.6) est très proche de celle publiée par Weimerskirch & Jouventin (W&J) en 1987 (modèle ϕ, p_t , Figure 4.1) pour la période 1977-1983 de décroissance lente $\phi = 0.944 \pm 0.006$, mais différente de celle correspondant à la



totalité de la période 1968–1983 $\phi = 0.922 \pm 0.005$. W&J proposent alors le modèle ϕ_s, p_t où $\phi_{\text{femelles}} = 0.899 \pm 0.011$ et $\phi_{\text{mâles}} = 0.938 \pm 0.008$. En revanche, nous n'avons pas trouvé de différence significative entre les sexes (Tableau 4.5) car, du modèle ϕ_s, p_{t*2m} , on obtient $\phi_{\text{femelles}} = 0.939772 \pm 0.002673$ et $\phi_{\text{mâles}} = 0.937907 \pm 0.002420$ (les critères d'Akaike sont très proches entre ces deux modèles, Tableau 4.5).

TABLEAU 4.6
Survie estimée pour l'albatros de Crozet

Paramètre	Estimation	intervalle de confiance au 95%		écart type
probabilités de survie				
1	0.938782	0.934953	0.942399	0.00189860
probabilités de recapture				
2 à 79	78 paramètres pour les captures dont 2 non-identifiables			

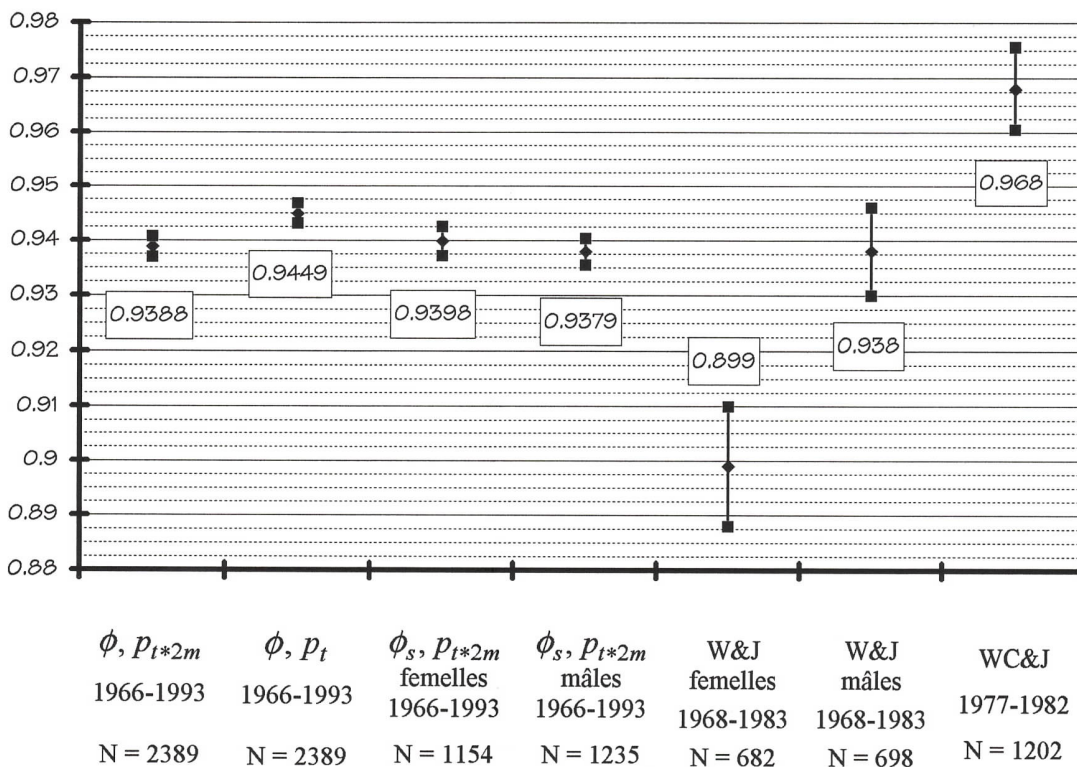


FIGURE 4.1
Survies estimées et écarts type des modèles indiqués
(le premier correspond à notre modèle)



4.5 Discussion et conclusions

Il convient de noter que l'estimation que nous avons obtenue est considérablement inférieure à la plupart de celles publiées auparavant, à savoir : Weimerskirch, Clobert & Jouventin (WC&J) (1987) 0.968 pour la période 1977–1982, Croxall (1982) 0.95, Barrat, Barré & Mougin (1976) 0.964 et Tickell (1968) 0.957. On peut illustrer les conséquences de ces différentes estimations de la survie en calculant la longévité correspondante (Figure 4.2). Par exemple (nous utilisons la formule classique $Longévité = 1 / (1 - \phi)$, cfr. éq. 3.20), l'estimation obtenue par WC&J implique une longévité moyenne $L = 31.25$ ans, celle de W&J implique $L = 17.86$ et la nôtre, $L = 16.34$.

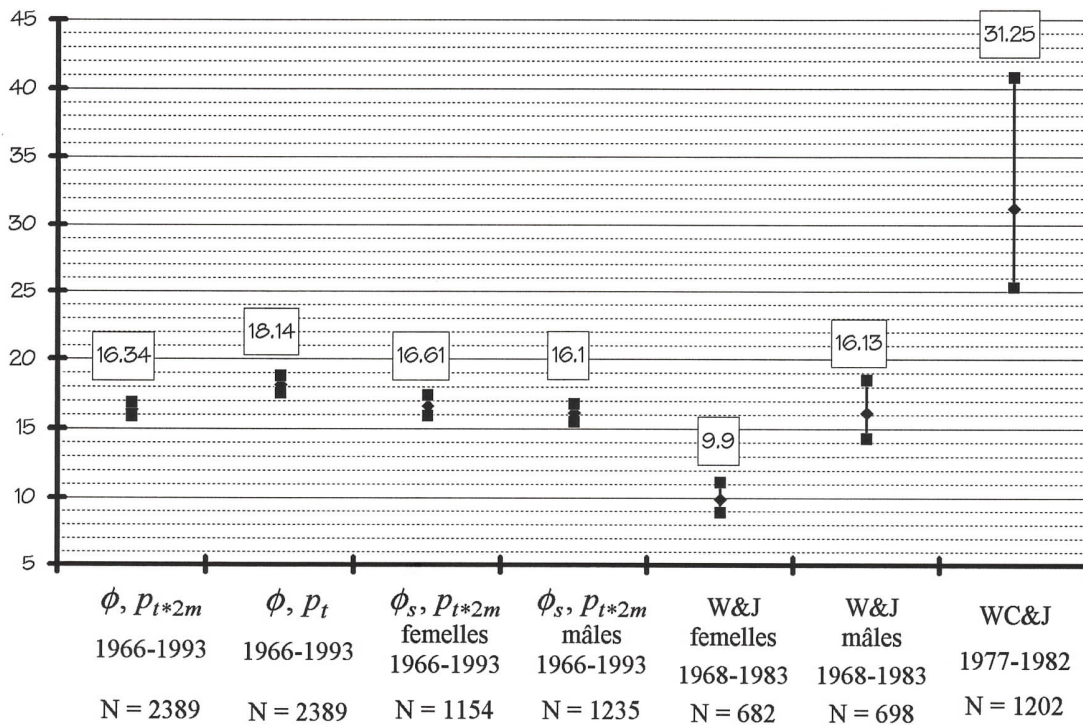


FIGURE 4.2
Longévités estimées et écarts type des modèles indiqués
(le premier correspond à notre sélection)



4.5.1 Bilan démographique

Weimerskirch & Jouventin (1987) indiquent deux périodes à différents taux de décroissance : 1968–1976 à -6.2% et 1977–1983 à -2.5% . Weimerskirch, Clobert & Jouventin (1987) appliquent la même division à deux périodes. Il sera donc nécessaire de tester les modèles $\phi_g, p_{t \cdot g \cdot 2m}$ et $\phi_g, p_{t \cdot 2m}$, où g indique la division en deux groupes correspondant l'un à la période 1966–1976 et l'autre à 1977–1993 (Weimerskirch *et al.*, en prép.). Puisqu'il existe au présent 10 ans de données supplémentaires, il faudra reconsidérer la nécessité de tenir compte uniquement de ces deux périodes.

Pour l'instant, en utilisant les mêmes valeurs des paramètres que celles utilisées par WC&J (0.37 poussins à toutes plumes par femelle par an, 0.31 jeunes arrivés à la maturité sexuelle) mais avec notre estimation de la survie adulte, nous avons estimé (à l'aide du logiciel ULM, voir Chapitre 5) un taux de multiplication $\lambda = 0.996343$, soit -0.37% de décroissance pour toute la période 1966–1993. Ceci veut dire que, éventuellement, la diminution de la population s'est arrêté au cours des dernières années. Les conséquences des biais dans l'estimation de la survie donnent comme résultat des estimations différentes du statut de la population (Tableau 4.7).

Tableau 4.7
Taux de multiplication estimé à partir de différentes estimations de la survie

modèle	survie estimée	taux de multiplication
$\phi, p_{t \cdot 2m}$ (1966–1993)	0.9388	0.9963
W&J (1968–1983)	0.9220	0.9805
W&J (1977–1983)	0.9440	1.0013
ϕ_g, p_t WC&J (1966–1977)	0.9090	0.9682
ϕ_g, p_t WC&J (1977–1982)	0.9680	1.0240
ϕ, p_t	0.9449	1.0021

Estimations des taux de multiplication obtenus à l'aide du logiciel ULM (sans considérer les classes d'âge des adultes) avec une fécondité $F = 0.185$ et une survie des jeunes $Q = 0.31$.



4.5.2 Bilan technique

Nous avons montré la grande souplesse des modèles CMR ainsi que celle du logiciel SURGE. La possibilité d'estimer la survie chez les populations présentant des stratégies démographiques complexes est, à l'heure actuelle, à la portée des biologistes de populations, qui pourront utiliser de plus en plus ces modèles et les logiciels associés.

Il faudra donc développer l'algorithme déjà utilisé (Lebreton *et al.* 1992) ainsi que le logiciel SURGE (Pradel 1992, 1993) –apparemment le plus souple pour la modélisation–, pour fournir un cadre théorique et un outil informatique qui seront de plus en plus demandés. D'autant qu'à présent les possibilités de suivi des individus des populations animales sont potentiées par les nouvelles technologies de *radio-tracking*, permettant, dans un avenir très proche, l'estimation du recrutement et des taux de migration. Ces derniers sont d'intérêt particulier dans les études des métapopulations 🐦



REFERENCES CHAPITRE 4

- Akaike H. 1973.** Information Theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Petran B.N. & Csáki F. eds. *International Symposium on Information Theory* :267–281, 2nd Ed. Akadémiai Kiadó, Budapest, HU.
- Andrewartha H.G. & L.C. Birch. 1954.** *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Barrat A., Barré H. & Mougin J.L. 1976.** Données écologiques sur les grands albatros *Diomedea exulans* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 46:143–155.
- Burnham K.P., Anderson D.R., White G.C., Brownie C. & Pollock K.H. 1987.** *Design and Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release–Recapture*. Am.Fish.Soc. Monograph 5.
- Clobert J. & Pradel R. 1993.** Modélisation de quelques paramètres démographiques dans les populations animales suivies par capture, marquage et recapture : revue et perspectives. In Lebreton J.D. & Asselain B. eds. *Biométrie et Environnement*. Masson, Paris.
- Cormack R.M. 1964.** Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429–438.
- Croxall J.P. 1979.** Distribution and population changes in the Wandering Albatross *Diomedea exulans* at South Georgia. *Ardea* 67:15–21.
- Croxall J.P. 1982.** Aspects of the population demography of Antarctic and sub–antarctic seabirds. *Com.Nat.Fr. Rech. Antarctiques* 51:479–488.
- Graunt J. 1662.** Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index, and Made upon the Bills of Mortality. Republished, 1994 (with an introduction by B. Benjamin) *J.Instit. of Actuaries* 90:1–61.
- Johnson–Elandt R. & Johnson N.L. 1980.** *Survival Models and Data Analysis*. John Wiley & Sons, Inc. USA.
- Jolly G.M. 1965.** Explicit estimates from capture–recapture data with both dead and immigration–stochastic model. *Biometrika* 52:225–247.
- Jouventin P., Stahl J.C., Weimerskirch. H. & Mougin J.L. 1984.** The seabirds of the French Subantarctic Islands & Adelie Land, their status and conservation. In Croxall J.P., Evans P.G.H. & Schreiber R.W. eds. *Status and conservation of the World's Seabirds I* :609–625. C.B.P. Technical Publication no. 2.
- Krebs C.J. 1972.** *Ecology*. Harper & Row, New York.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.R. 1992.** Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.



- Lebreton J.D. & North P.M. eds. 1993.** *Marked Individuals in the Study of Bird Populations*. Birkhäuser Verlag, Germany.
- Le Cren E.D. 1965.** A note on the history of mark-recapture populations estimates. *J.Anim.Ecol.* 34:453-454.
- Olivieri I. 1987.** *Sélection et optimisation : au carrefour de la génétique, de la démographie et de l'écologie*. Unpublished Thèse d'état ès Sciences, Université Montpellier II, France.
- Peterson R.T., Mountfort G. & Hollom P.A.D. 1983.** *A field guide to the birds of Britain and Europe*. Houghton Mifflin Co., Boston.
- Pollock K.H. 1975.** A K -sample tag-recapture model allowing for unequal survival and catchability. *Biometrika* 62:577-583.
- Pradel R. 1992.** *Estimation et Comparaison de probabilités de Survie par Suivi Individuel et utilisation en Biologie des Populations*. Unpublished Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, France.
- Pradel R. 1993.** Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. In Lebreton J.D. & North P.M. *The use of marked individuals in the study of bird population dynamics: models, methods and software*:29-37. Birkhäuser Verlag, Suisse.
- Pradel R. (in prep.)** Utilization of Capture-Mark-Recapture for the study of recruitment and population growth rate.
- Pradel R., Viallefont A. & González-Dávila G. (in prep.)** Handling trap-dependence, a generalization.
- Ricker W.E. 1975.** Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Fish.Res.Bd.Can.Bull.* 191:382pp.
- Seber G.A.F. 1965.** A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 54:249-259.
- Tickell W.L.N. 1968.** The biology of the great albatrosses, *Diomedea exulans* and *Diomedea epomophora*. In Austin O.L. Jr. ed. *Antarctic Bird Studies* :1-55. Am. Geophysical Union, Washington DC.
- Tomkins R.J. 1985.** Reproduction and mortality of Wandering Albatrosses on Macquaire Island. *Emu* 68:7-20.
- Weimerskirch H. & Jouventin P. 1987.** Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos* 49:315-322.
- Weimerskirch H., Clobert J. & Jouventin P. 1987.** Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *J.An.Ecol.* 56:1043-1055.

