

ETUDE PAR CAPTURE ET RECAPTURE  
D'UNE POPULATION DE CAMPAGNOLS TERRESTRES,  
*ARVICOLA TERRESTRIS SCHERMAN SHAW*  
(MAMMALIA, RODENTIA)

par J.-P. AIROLDI

*Service de Zoologie des Vertébrés,  
Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins,  
CH-1260 Nyon.*

Dans un travail précédent (Airoldi, 1976b), nous avons décrit une méthode de capture et recapture adaptée aux mœurs souterraines du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw. Les quelques exemples donnés concernaient des populations recapturées à une ou deux reprises seulement. Dans la présente étude, nous avons suivi, au moyen de la même technique, l'évolution d'une population semi-isolée. Les nombreuses informations recueillies au cours d'un peu moins d'une année de piégeage permettent d'examiner les problèmes concernant l'échantillonnage, les estimations et la dynamique des populations de ce Rongeur fouisseur.

#### I. MATERIEL ET METHODES.

De juillet 1975 à mai 1976, une série de 15 piégeages par capture et recapture d'une durée de deux jours ont été effectués à des intervalles de trois semaines, à l'exception des deux premiers, entre lesquels il s'est écoulé un mois. Leurs dates, ainsi que les nombres de contrôle, de pièges utilisés et d'individus capturés figurent au tableau I.

La parcelle étudiée est la même que celle sur laquelle nous avons travaillé précédemment (Airoldi, 1976b, piégeage N° 3). De forme triangulaire et d'une superficie de 700 m<sup>2</sup>, elle est bordée de deux côtés par une route et par un champ labouré sur le troisième. En novembre 1974, un piégeage exhaustif y avait été réalisé, mais ayant constaté qu'en été 1975 elle avait été recolonisée, nous nous sommes décidé à entreprendre la présente étude.

Généralement, le réseau de pièges a été mis en place le jour précédant le piégeage proprement dit, et nous avons posé les trappes Sherman dans une fosse latérale, perpendiculairement à une

galerie, de la même manière que dans le travail cité ci-dessus. Celles-ci ont été appliquées par leur face postérieure au trou reliant la galerie à la fosse et maintenues dans cette position par une tringle métallique. En procédant de cette façon, nous évitions que les campagnols remplissent les pièges de terre jusqu'au lendemain. La plupart du temps, ils se bornaient à appliquer un bouchon de terre contre l'arrière de la trappe.

TABLEAU I

*Données concernant les piégeages effectués par capture et recapture (N° 1-15) et de manière exhaustive (N° 16).*  
*A : numéro du piégeage, B : nombre de contrôles effectués,*  
*C : nombre de trappes « anciennes »,*  
*D : nombre de trappes « nouvelles »,*  
*F : effort de piégeage effectif (trappes × heures),*  
*G : nombre d'individus capturés et entre ( ) recapturés.*

A	DATES	B	C	D	E	F	G
1	15+16.7.75	16	-	31	31	526	28 (0)
2	13+14.8.75	18	23	11	34	646	26 (14)
3	3+4.9.75	18	28	13	41	674	30 (16)
4	24+25.9.75	18	29	13	42	720	29 (14)
5	14+15.10.75	18	31	9	40	656	42 (27)
6	4+5.11.75	18	28	16	44	783	47 (22)
7	25+26.11.75	18	36	10	46	828	42 (30)
8	16+18.12.75	12	36	8	44	581	44 (36)
9	5-7.1.76	18	36	12	48	887	42 (39)
10	27+28.1.76	17	41	9	50	850	28 (28)
11	17+18.2.76	18	42	11	53	950	29 (29)
12	9+10.3.76	18	39	14	53	950	24 (24)
13	31.3+1.4.76	18	45	7	52	988	42 (25)
14	21+22.4.76	18	44	7	51	947	49 (28)
15	12+13.5.76	18	31	18	49	931	34 (19)
16	17-19.5.76	12	49	1	50	2400	14 (8)

Les trappes ont été ouvertes à 7 h 30 et mises en communication avec la galerie en enlevant l'éventuel bouchon de terre. Celui-ci indique que le point de piégeage a été visité pendant la nuit et que la trappe est placée à un bon endroit. Les quelques feuilles de dents-de-lion, de trèfle ou de graminées mises dans les pièges, servaient moins à appâter les campagnols qu'à leur permettre de se nourrir lorsqu'ils se faisaient prendre. Les trappes ont été fermées et retournées à 17 h.

En fin de piégeage, un repère numéroté a été fixé à l'emplacement de chacun des pièges afin de pouvoir le replacer au même endroit par la suite, pour autant que la galerie correspondante existât encore et fût toujours fréquentée. Lorsque ce n'était plus le cas, nous avons dû changer sa position (« trappe nouvelle » du tableau I). Ainsi des 31 emplacements du premier piégeage, seuls 2 sont restés en relation avec un réseau de galeries durant toute la période d'étude. Tous les autres ont dû être successivement abandonnés.

Au cours de nos piégeages, le nombre de trappes a oscillé entre 31 et 53 et celles-ci ont été placées à 190 points différents de la parcelle étudiée.

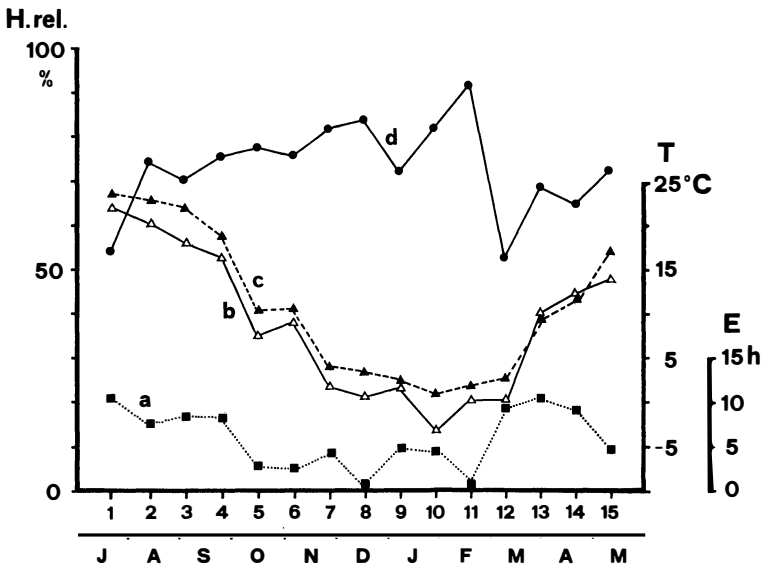


Figure 1. — Conditions météorologiques au cours des 15 piégeages (moyennes de deux jours). a : durée d'ensoleillement en heures, b : température de sol à 10 cm de profondeur, c : température de l'air à 2 mètres, sous abri, d : humidité relative en %.

Les trappes ont été contrôlées 9 fois par jour, à des intervalles d'une heure, sauf pour les contrôles 4 et 5, entre lesquels il s'écoulait une heure et demie. Notons que le piégeage N° 1 n'a comporté que 16 contrôles. Nous relevions lors de chaque contrôle : les trappes avec capture, celles qui étaient bourrées, celles fermées mais sans captures (= ratés) et enfin celles avec captures et des signes d'activité secondaires indiquant la présence d'un ou plusieurs autres individus dans le terrier.

L'effort de piégeage, exprimé en trappes x heures, est le produit du nombre de trappes par leur temps d'exposition. Toutefois, les valeurs données au tableau I correspondent à l'effort effectif, qui tient compte des trappes mises hors fonction ou nouvellement placées en cours de piégeage.

Les conditions météorologiques (moyennes des deux jours de piégeage) sont données à la figure 1. Elles ont été fournies par le Service de Climatologie de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins et ont été très différentes au cours des 15 piégeages, aussi bien en ce qui concerne les températures, l'humidité relative, que la durée d'insolation. Les courbes de températures du sol (profondeur de 10 cm) et de l'air (mesure à 2 m du sol sous abri) suivent les fluctuations saisonnières normales. Le piégeage du 17 décembre 1975 a dû être reporté d'un jour et écourté à cause de la pluie et du froid. Le piégeage N° 9 a été avancé d'une demi-journée à cause des mauvaises conditions météorologiques et le N° 10 a débuté une heure plus tard, en raison de l'obscurité matinale.

Chaque individu capturé pour la première fois a été anesthésié à l'éther et marqué au moyen d'une plaque auriculaire numérotée ainsi que par amputation des phalanges. Nous avons déterminé son sexe, son âge approximatif, son état sexuel et son poids, caractéristiques qui étaient relevées à nouveau lorsque nous le recapturons au cours d'un piégeage ultérieur. L'âge des campagnols a été déterminé en fonction de leur poids et de l'examen du pelage. Les individus pesant jusqu'à 40 g ont été considérés comme juvéniles, ceux pesant entre 40 et 65 g, comme subadultes et ceux dépassant ce poids, comme adultes. Les cinq campagnols pesant de 10 - 12 g sont certainement les plus jeunes individus qu'il soit possible de prendre. En effet, ils devaient avoir une semaine environ, et ce n'est qu'à partir de cet âge qu'ils ouvrent les yeux (Morel, 1977). Au cours d'une même période de piégeage, nous faisons simplement passer les individus recapturés à travers un tube en polyéthylène, afin de lire le numéro de leur plaque auriculaire.

Sur les 185 individus capturés et marqués, neuf ont perdu leur plaque auriculaire, et cela dans la plupart des cas, à la suite du nettoyage de celle-ci. En effet, entre deux piégeages, elle se recouvre de terre et devient illisible.

Le nombre d'individus morts à la suite de manipulations malencontreuses de notre part s'est élevé à trois, soit : un campagnol trouvé mort, coincé dans la porte d'une trappe et deux autres ayant succombé à des doses trop fortes d'éther.

Au cours du piégeage N° 4, nous avons capturé dans des galeries normalement fréquentées par des campagnols terrestres, six campagnols des champs (*Microtus arvalis*) et une Musaraigne musette (*Crocidura russula*). Lors du piégeage N° 7, un Campagnol des champs a été recapturé. Cette colonisation de terriers du Campagnol terrestre par d'autres espèces peut s'expliquer par des conditions météorologiques défavorables (pluie notamment) qui ont obligé les campagnols terrestres à quitter, du moins momentanément, certains secteurs de leurs réseaux de galeries.

Lors du dernier piégeage (N° 16), les trappes sont restées ouvertes pendant 48 heures, dans le but de capturer tous les individus encore présents dans la population. Chaque campagnol capturé a été tué et disséqué. Sur les 14 captures, 12 ont eu lieu le 17, les deux autres les 18 et 19 mai 1976. Les trappes ont été contrôlées 9 fois le premier et 2 fois les deuxième et troisième jours. Nous avons capturé lors du premier jour une Hermine (*Mustela erminea*) qui a toutefois été relâchée. Cet animal est certainement responsable de la diminution rapide de la population constatée entre les piégeages N° 14 et 15.

## II. PROBLEMES D'ECHANTILLONNAGE.

Les informations nécessaires à l'étude de la dynamique d'une population sont fournies principalement par les captures et les recaptures des individus ainsi que dans une moindre mesure par les pièges bourrés. Les 185 campagnols, pris au cours des 15 piégeages effectués, se sont faits capturer et recapturer 2243 fois, ce qui représente une somme d'informations permettant d'étudier leur comportement à l'égard des trappes. Dans la plupart des cas, les données ont été traitées séparément pour chaque piégeage, en tenant compte du sexe et de l'âge des individus, ainsi qu'en distinguant les deux jours de piégeage. Cependant, les effectifs dans chacun des groupes ainsi constitué sont trop faibles pour tirer des conclusions valables. C'est pourquoi, nous avons généralement regroupé les données de l'ensemble des piégeages. Ainsi, certaines tendances générales deviennent plus apparentes. Il est évident, toutefois, que nous avons également tenu compte des cas particuliers.

### a) Courbes cumulatives de capture

La courbe moyenne pour l'ensemble des piégeages est reportée à la figure 2 (a). Elle peut s'exprimer mathématiquement sous la forme  $Y = 21,3 + 28,2 \ln X$ . Le nombre total de captures pour un piégeage donné est considéré comme égal à 100 %. Il ne correspond

cependant pas à la totalité de la population, mais plutôt à la fraction « piégeable » de celle-ci. En moyenne, 85 % du total des individus capturés se font prendre le premier jour déjà. Parfois, les captures se font à un rythme plus rapide, comme par exemple lors du piégeage N° 11, où après 5 contrôles, on atteint 90 %. Dans le cas du N° 10, la faible pente de la courbe au début est à mettre en relation avec la température relativement basse du premier jour de piégeage. Pourtant, le nombre de trappes bourrées n'est pas inférieur à la moyenne, ce qui indiquerait, non pas une diminution d'activité, mais un comportement différent. La courbe du N° 5 s'infléchit après le 7° contrôle, pour remonter à la suite du 10°. Ceci est dû à la pose de nouvelles trappes en cours de piégeage, permettant la capture de nouveaux individus.

Les courbes cumulatives de captures indiquent avec quelle rapidité les individus d'une population se font prendre. Dans des conditions idéales, elles devraient ressembler à celle du piégeage N° 11. Différents facteurs, comme les conditions météorologiques, le comportement et l'activité des campagnols ou simplement l'emplacement des pièges peuvent avoir une influence sur leur allure générale.

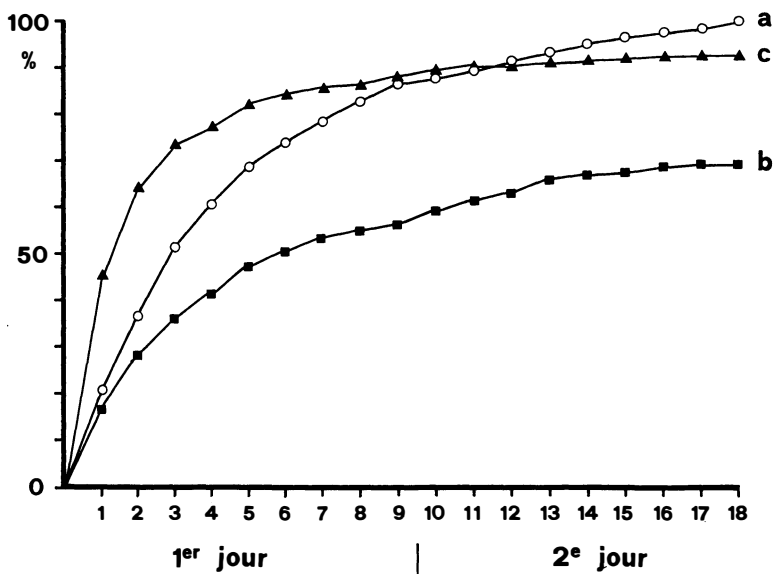


Figure 2. — Courbes cumulatives de captures (a), de trappes avec captures (b) et de trappes avec activité (c). En abscisses : numéros des contrôles.

### b) *Courbes cumulatives de trappes avec captures*

La courbe moyenne pour l'ensemble des piégeages est reportée à la figure 2 (b). En moyenne, après 5-6 contrôles, 50 % des trappes capturent des individus et ce nombre s'élève à 70 % à la fin du deuxième jour. A nouveau, il existe des différences d'un piégeage à l'autre, qui sont dues aux mêmes causes que celles déjà évoquées. Par exemple, dans les piégeages N° 10 et 11, nous avons observé après deux jours, respectivement 60 et 80 % de pièges avec captures.

### c) *Courbes cumulatives de trappes avec activité*

Les trappes avec activité sont celles dans lesquelles il y a eu capture ou bourrage. La courbe moyenne pour l'ensemble des piégeages est reportée à la figure 2 (c). En moyenne, un peu plus de 90 % des trappes sont visitées. Après le troisième contrôle déjà, les individus ont manifesté leur présence dans 75 % des trappes. Le piégeage N° 15 constitue un cas particulier, puisque après deux jours, 60 % seulement des trappes ont montré des signes d'activité. En effet, en période de sécheresse, les campagnols n'évacuent pratiquement pas de terre vers l'extérieur sous forme de taupinières. Ils ont plutôt tendance à ouvrir des trous reliant leur réseau souterrain à la surface du sol. De ce fait, les trappes bourrées sont rares. Certainement que la terre était trop dure pour être détachée au moyen des incisives. Il serait faux cependant de conclure que les campagnols sont moins actifs à cette période, car le nombre de captures et recaptures n'est pas inférieur à la moyenne. Toutefois, leur activité de fouissement semble fortement réduite.

La comparaison des courbes b et c de la figure 2 montre que les campagnols visitent très rapidement la presque totalité du réseau de pièges, mais qu'ils mettent passablement de temps à se faire prendre dans certaines trappes. L'observation confirme ce point de vue, car il nous est arrivé assez souvent de retrouver une trappe bourrée pendant plusieurs contrôles successifs, pour finalement capturer un individu déjà pris ailleurs. Cela voudrait dire que la trappe est placée de telle manière qu'elle incite l'individu à bourrer plutôt qu'à se faire prendre. Probablement que la position des pièges par rapport au terrier est déterminante et que la proximité du nid ou l'affectation particulière de la galerie en question (passage, excavation, remblayage, etc.) jouent un rôle non négligeable. Le fait de prolonger le piégeage au-delà de deux jours n'augmenterait donc que faiblement le nombre de trappes avec captures.

### d) *Nombre de captures et recaptures par individu*

Le nombre maximum théorique de captures et recaptures par individu est de 18 pour un piégeage comprenant 18 contrôles. La figure 3a représente les fréquences de captures d'une part pour l'ensemble des individus et d'autre part pour chacun des groupes

suivants : adultes, subadultes et juvéniles. La figure 3b montre les fréquences de captures pour l'ensemble des individus de deux piègeages différents (N<sup>os</sup> 11 et 14). Les distributions de la figure 3a et b ainsi que celles obtenues pour chacun des piègeages ont une variance significativement plus grande que la moyenne (quotient de test :  $(n-1)s^2/\bar{x}$ , qui suit une distribution de  $\chi^2$  avec n-1 degré de liberté). Nous pouvons donc exclure une distribution de Poisson, qui s'appliquerait si tous les individus avaient la même probabilité de capture, ce qui ne semble pas être le cas ici. Nous avons calculé les fréquences théoriques d'une distribution binomiale négative tronquée (Tanton, 1965) et d'une distribution géométrique tronquée (Eberhardt, 1969). Dans les deux cas, les fréquences observées diffèrent assez peu des fréquences théoriques, sauf en ce qui concerne les classes 8 et 12 pour les adultes et 4 pour les subadultes. Ces écarts se répercutent sur la courbe de l'ensemble, mais l'effet en est un peu atténué. Notons que les nombres moyens de captures

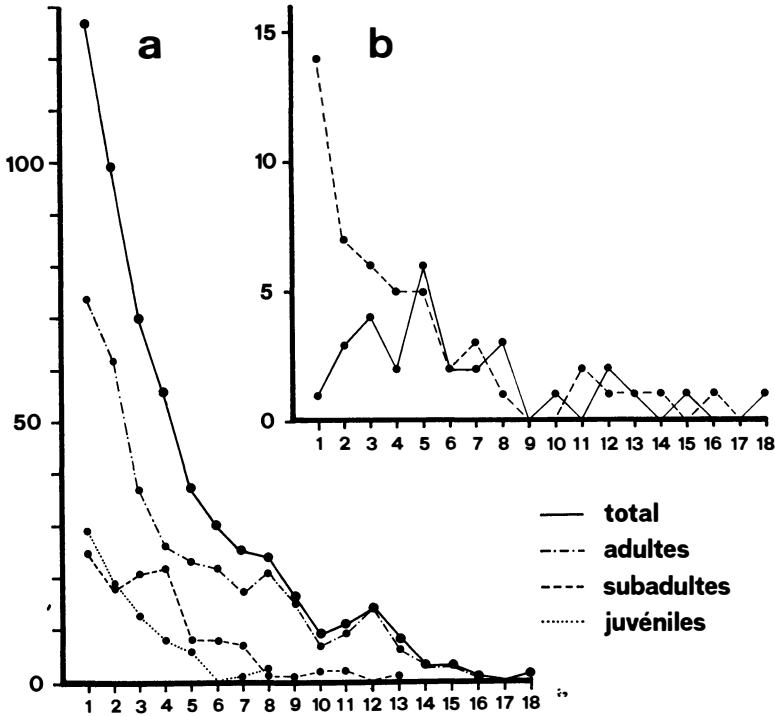


Figure 3. — Distribution des fréquences de captures, a) pour l'ensemble des piègeages (total et par classes d'âge) ; b) pour les piègeages N<sup>os</sup> 11 (—) et 14 (-----). En ordonnées : nombres d'individus, en abscisses : nombre de captures.



et recaptures sont différents d'un piégeage à l'autre, ainsi que nous le verrons ci-après et les distributions correspondantes ont des allures différentes, ce qu'illustre la figure 3b. Toutes peuvent cependant être rattachées au type binomial négatif.

Les distributions de fréquences de captures peuvent être utilisées pour estimer la population, problème qui sera abordé dans le chapitre suivant.

De façon générale, les adultes se font capturer en moyenne plus fréquemment (4,8 capt./indiv.) que les subadultes (3,7) ou les juvéniles (2,6). La différence entre les sexes est plus marquée chez les adultes ( $\delta\delta$  : 5,1 ;  $\text{♀♀}$  : 4,6) que chez les subadultes (3,8 ; 3,6) ou les juvéniles (2,5 ; 2,7). Une femelle adulte s'est fait prendre 18 fois, une femelle subadulte 13 fois et un mâle ainsi qu'une femelle juvéniles 8 fois au cours d'une même période de piégeage. Le mâle juvénile qui s'est fait prendre 13 fois constitue probablement une exception.

Nous avons représenté à la figure 4, pour chaque piégeage et pour l'ensemble des individus, d'une part, les moyennes de captures et recaptures par individu et par sexe et, d'autre part, l'effort de piégeage par individu (trappes x heures/indiv.). Ce qui frappe, ce sont les grandes valeurs atteintes par les mâles en hiver (piégeages N<sup>os</sup> 10-12). Les différences entre mâles et femelles varient au cours du temps. En automne (piégeages N<sup>os</sup> 6-8), les femelles se font capturer plus fréquemment que les mâles, alors que pour les autres saisons, c'est généralement l'inverse. Il est difficile d'expli-

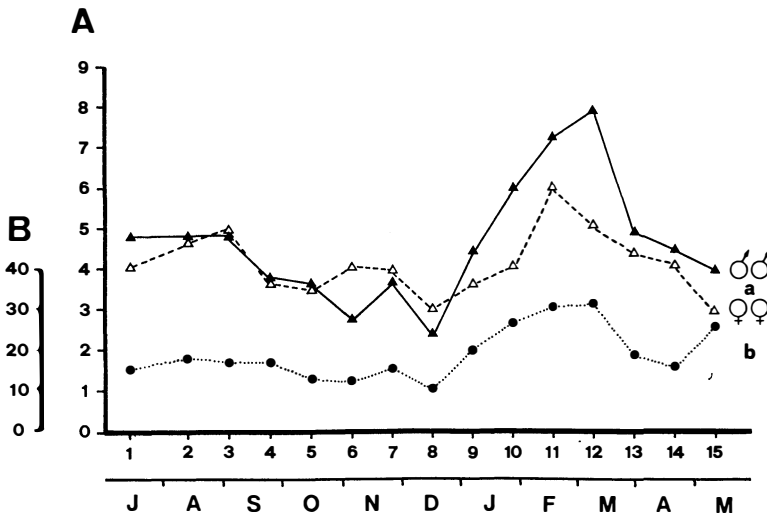


Figure 4. — Nombres moyens de captures et recaptures par piégeage et par sexe (a, échelle A) et effort de piégeage par individu (b, échelle B) en trappes  $\times$  heures/individu, au cours des 15 piégeages.

quer ce phénomène. Peut-être que lors du piégeage N° 12, l'approche de la période de reproduction a incité les mâles à se déplacer davantage, ce qui entraîne plus de captures. Les fluctuations du nombre moyen de captures et recaptures au cours du temps sont probablement en relation avec les causes suivantes :

1) l'effort de piégeage : la moyenne des captures et recaptures par individu corrèle avec l'effort de piégeage ( $0,02 > P > 0,01$ ), ce qu'indique la figure 4. Donc, plus le nombre de trappes par individu (vu que leur temps d'exposition est pratiquement constant) est grand, plus on aura de captures et recaptures par individu. Le piégeage N° 15 fait toutefois exception et la présence d'une Hermine sur la parcelle étudiée a pu déterminer un comportement différent chez les campagnols.

2) proportion d'adultes, subadultes et juvéniles : étant donné que les adultes se font capturer plus fréquemment que les subadultes et les juvéniles, il est normal que dans les piégeages N° 10-12, où tous les individus étaient adultes, les nombres de captures et recaptures soient grands. Ce fait est confirmé par les valeurs élevées obtenues pour les adultes des piégeages N° 13 et 14. La moyenne générale reste cependant faible à cause du nombre relativement important de subadultes et de juvéniles.

3) accoutumance aux trappes : dans les piégeages N° 9-13, les individus adultes capturés sont toujours les mêmes et il n'est pas impossible que ceux-ci aient pris l'habitude de venir visiter les trappes.

4) rythme d'activité des individus : les campagnols terrestres ont tendance à concentrer leur activité pendant le jour en hiver (Airoldi, 1977). A cette saison, ils passent davantage de temps à circuler dans les galeries durant la journée et augmentent ainsi leurs chances de capture.

D'autres causes, telles que les conditions météorologiques, l'état physiologique des individus ou leur comportement, peuvent se combiner ou s'ajouter à celles évoquées ci-dessus.

Les nombres totaux d'individus capturés respectivement le premier et le deuxième jours ne sont pas significativement différents et cela pour chacun des piégeages. Il en est de même pour les rapports entre les sexes et les classes d'âge. En revanche, les captures et recaptures par individu sont généralement plus nombreuses lors du deuxième jour. Il y en a en moyenne 2,4 lors du premier jour, contre 2,7 lors du deuxième. Cette différence n'est pas significative du point de vue statistique. Elle est plus marquée chez les mâles (2,4 : 2,8) que chez les femelles (2,3 : 2,6) principalement pour les piégeages N° 9-12, de même que pour les adultes (2,6 : 3,0) par rapport aux juvéniles (1,6 : 1,9) ou subadultes (2,3 : 2,1). Probablement que la perturbation causée par la présence des

trappes est plus forte lors du premier jour, ce qui signifierait que les individus ont tendance à s'y accoutumer.

Nous avons examiné, pour les 36 campagnols pris au cours de 5 piégeages au moins, les nombres moyens de captures et recaptures. Ceux-ci restent assez constants d'un piégeage à l'autre et permettent de faire deux groupes :

- 1) individus se faisant capturer régulièrement plusieurs fois au cours de chaque piégeage, en moyenne environ 8 fois.
- 2) individus se faisant capturer plus rarement, en moyenne environ 3 fois.

Certains campagnols de ce second groupe ne se font pas prendre lors de chaque piégeage. Ce sont plus souvent des femelles que des mâles et il semble que la gestation joue un rôle dans certains cas. De toute façon, il y a des individus des deux sexes qui ne se font pas prendre facilement.

e) *Nombres de changements de trappes par individu.*

Il y a changement de trappe, chaque fois qu'un campagnol se fait capturer dans une trappe différente de celle dans laquelle il s'est fait prendre lors du contrôle précédent. Le nombre maximum de changements pour un individu donné est théoriquement de 17 pour un piégeage comprenant 18 contrôles et nécessite la présence d'au moins deux trappes sur son domaine vital, ce qui était généralement le cas.

En groupant les données de tous les piégeages, nous obtenons des distributions du type binomial négatif pour les fréquences de changements de trappes, aussi bien pour l'ensemble des individus que pour les adultes, subadultes ou juvéniles. Les valeurs observées ne diffèrent pas significativement des fréquences théoriques.

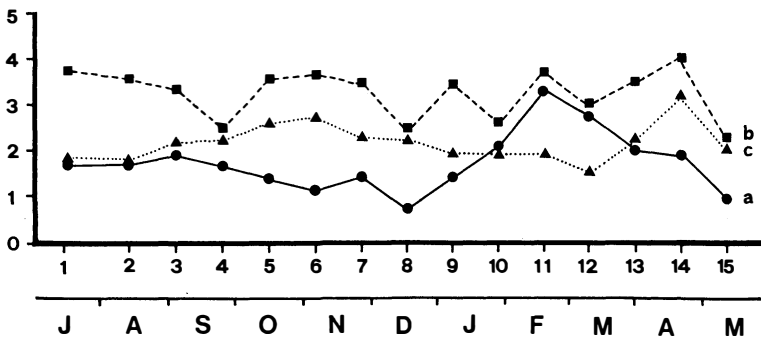


Figure 5. — Nombres moyens de changements de trappes par individu (a), de captures par trappe (b), d'individus différents par trappe (c) au cours des 15 piégeages.

Le nombre moyen de changements de trappes par individu est de 1,7 pour l'ensemble des individus. Il est légèrement plus grand pour les mâles (1,8) que pour les femelles (1,6), ainsi que pour les adultes (1,9) par rapport aux subadultes (1,3) ou aux juvéniles (0,9).

La figure 5 (courbe a) donne pour les 15 piégeages effectués les nombres moyens de changements de trappes par individu. Ceux-ci corrélaient fortement avec les moyennes de captures et recaptures par individu ( $P < 0,001$ ) et les fluctuations observées, quoique d'amplitude plus faible, sont dues probablement aux mêmes causes.

f) *Nombre de trappes différentes visitées par individu*

Le nombre de trappes différentes visitées par un individu donné dépend évidemment du nombre de pièges en relation avec son terrier. Dans nos piégeages, il y en avait entre 1 et 9, la valeur moyenne se situant aux environs de 3. Les fréquences de trappes différentes visitées par individu suivent une distribution de Poisson, aussi bien pour l'ensemble des individus que pour chaque classe d'âge prise séparément et les valeurs observées ne diffèrent pas significativement des fréquences théoriques.

Les campagnols visitent en moyenne 1,9 trappes différentes ( $\sigma\sigma : 2,0$  ;  $\varphi\varphi : 1,8$ ). Les différences entre adultes (2,0), subadultes (1,8) et juvéniles (1,7) sont toutefois assez faibles.

Les moyennes de trappes différentes visitées par individu au cours des 15 piégeages suivent une courbe très semblable à celle des changements de trappes, mais les fluctuations sont moins marquées. La corrélation avec le nombre de captures et recaptures par individu est significative ( $0,01 > P > 0,001$ ), tout comme celle avec le nombre de changements de trappes par individu ( $P < 0,001$ ).

g) *Nombre de captures par trappe*

Ce paramètre nous renseigne sur le rendement des trappes et, par conséquent, sur leur emplacement judicieux ou non. Certaines ont eu jusqu'à 18 captures au cours d'un même piégeage, ce qui représente le maximum possible. La moyenne générale est de 3,3 captures par trappe.

La figure 5 (courbe b) représente les moyennes de captures par trappe pour les différents piégeages. Les fluctuations observées ne corrélaient avec aucun des paramètres évoqués ci-dessus et présentent un caractère plutôt aléatoire.

h) *Nombre d'individus différents par trappe*

Ce paramètre fournit une indication sur la distribution des captures dans les différents pièges, ainsi que sur une éventuelle sélectivité de ceux-ci. On observe en moyenne 2,2 individus différents par trappe, mais certaines trappes ont capturé jusqu'à 8 individus différents au cours d'un même piégeage.

La figure 5 (courbe c) représente les nombres moyens d'individus différents par trappe au cours des différents piégeages. Il existe une bonne corrélation avec le nombre d'individus capturés ( $P < 0,001$ ). Comme les campagnols vivent généralement en familles (couples, mâles polygames, avec ou sans descendance) (Airoldi, 1976a), c'est en période de reproduction que les groupements familiaux comportent le plus d'individus et que les chances pour une trappe de capturer plusieurs animaux différents sont les plus grandes. En effet, les maxima des piégeages N° 6 et 14 de la figure 5 (courbe c) correspondent aux effectifs maxima de la population.

i) *Nombres moyens de trappes avec activité par contrôle*

La figure 6 donne pour chacun des piégeages les pourcentages moyens par contrôle de trappes bourrées et de celles avec captures. Lors des piégeages N° 1, 14 et 15, nous avons observé relativement peu de trappes bourrées. Ceci est dû avant tout aux conditions de sécheresse qui ont régné à cette époque. Si, dans les piégeages N° 1 et 14, le nombre de trappes avec activité est tout à fait comparable à la moyenne générale, il n'en va pas de même dans le cas du N° 15 où seul un nombre restreint de pièges a été visité.

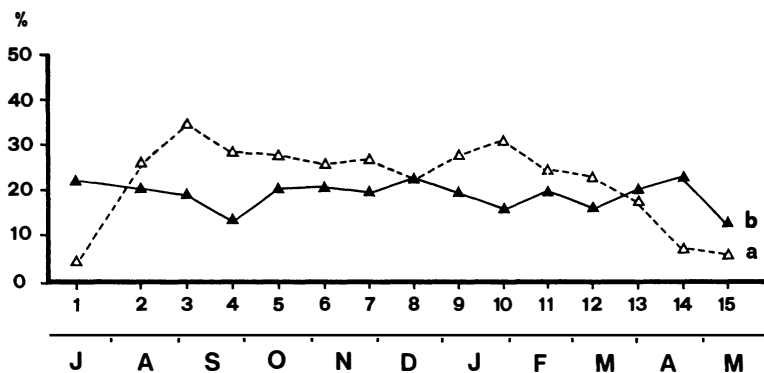


Figure 6. — Nombres moyens de trappes bourrées (a) et de trappes avec captures (b) par contrôle, au cours des 15 piégeages.

Dans les piégeages N° 3, 4 et 10, le pourcentage de trappes bourrées est relativement grand par rapport au pourcentage d'individus capturés. Ce fait peut s'expliquer par la température basse lors du piégeage N° 10, cause déjà évoquée en parlant des courbes cumulatives de captures. Les campagnols ont tendance alors à bourrer plutôt qu'à se faire prendre. Pour les piégeages N° 3 et 4, il est difficile de trouver une explication satisfaisante. Il semble pourtant, et ce fait est confirmé par d'autres observations, qu'à

certaines périodes de l'année, mais plus particulièrement en automne, l'activité de fouissement est plus forte.

En moyenne, il y a environ 22 % de trappes bourrées par contrôle (26 % si on ne tient pas compte des piègeages N<sup>os</sup> 1, 14 et 15) et 19 % de trappes avec captures. Le pourcentage de trappes bourrées peut sembler élevé, mais précisons que sont considérées comme telles toutes les trappes où un individu est venu amener de la terre, sans tenir compte de la quantité. Dans l'ensemble, il y a relativement peu de trappes fortement remplies de terre, ce qui simplifie le travail lors des contrôles. Signalons enfin que les trappes retrouvées fermées, mais sans captures (« ratés ») représentent moins de 1 % par contrôle.

j) *Nombres moyens d'individus capturés et de trappes bourrées pour chaque contrôle*

La figure 7 représente d'une part les nombres moyens d'individus capturés lors de chaque contrôle en distinguant les adultes

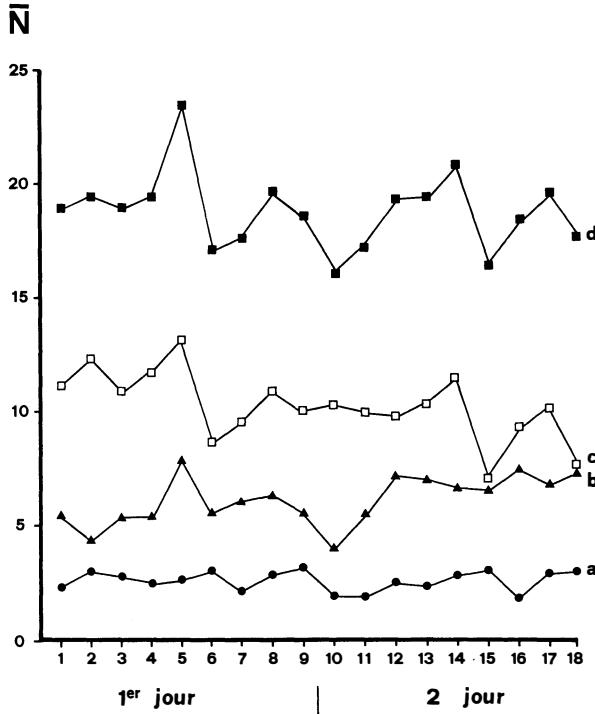


Figure 7. — Nombres moyens d'individus capturés (a : subadultes + juvéniles, b : adultes), de trappes bourrées (c) et de trappes avec activité (d) pour chaque contrôle. Données des piègeages 1-15, à l'exception des N<sup>os</sup> 1, 8 et 10. En abscisses : numéros des contrôles.

des subadultes et juvéniles réunis, d'autre part, les nombres moyens de trappes bourrées et de celles avec activité. Nous avons regroupé les données de l'ensemble des piégeages, sans tenir compte toutefois de celles des N° 1, 8 et 10, pour lesquels nous n'avons pas effectué 18 contrôles. Ce mode de faire présente évidemment le risque d'atténuer ou de masquer certaines différences, mais permet d'en faire mieux ressortir d'autres, communes à tous les piégeages ou du moins à une bonne part d'entre eux.

Les nombres moyens de juvéniles et de subadultes fluctuent relativement peu, alors que pour les adultes, on observe des maxima pour les contrôles 5 et 8 du premier jour, ainsi que 3 et 7 du deuxième jour. Ceux-ci sont légèrement décalés les uns par rapport aux autres. Le pic du contrôle 5 du premier jour peut s'expliquer par l'intervalle de temps plus long qui sépare les contrôles 4 et 5, mais on ne trouve rien de semblable pour le deuxième jour. Les courbes pour les mâles et les femelles, que nous n'avons pas représentées à la figure 7, cheminent de façon parallèle lors du premier jour, mais ont tendance à diverger lors du deuxième jour, où l'on prend davantage de femelles que de mâles en fin de piégeage.

Le nombre de trappes bourrées par contrôle montre une certaine rythmicité et nous avons pour les deux jours des maxima lors des contrôles 5 et 8. Le maximum du contrôle 2 ne réapparaît pas lors du deuxième jour. En outre, les pics en 5 et 8 coïncident avec ceux de la courbe de captures des adultes, mais pour le premier jour seulement. On constate également une diminution significative du nombre de trappes bourrées entre le premier et le deuxième jour.

La courbe de trappes avec activité est tout à fait comparable à celle des trappes bourrées. Nous observons également une diminution pour le deuxième jour, mais la différence n'est pas significative, étant donné qu'elle est atténuée par le nombre plus élevé de captures lors du deuxième jour, ainsi que nous l'avons vu ci-dessus.

Beaucoup d'auteurs déduisent le rythme d'activité d'une espèce à partir des fluctuations des nombres d'individus capturés ou des pièges avec activité par contrôle. Cette façon de procéder est discutable, car il n'existe pratiquement aucun moyen de tester l'importance de la perturbation apportée par la présence des trappes et des personnes les contrôlant. Ce qui frappe en examinant la figure 7, c'est que généralement à un nombre élevé de trappes avec activité succède un minimum. Or, lorsqu'il y a beaucoup de captures, nous restons plus longtemps sur le terrain, étant donné le nombre plus élevé de manipulations. Il n'est pas impossible que ce fait perturbe les individus et les détermine à réduire leur activité lorsqu'il y a une présence humaine sur la parcelle.

Le Campagnol terrestre a un rythme d'activité circadien et polyphasique. Il est actif en moyenne 6 fois par jour, à des inter-

valles d'environ 4 heures (Airoldi, 1977). En examinant les courbes de la figure 7, notamment celle des trappes avec activité, on serait amené à conclure à une périodicité d'environ 3 heures, ce qui ne correspond pas à nos autres observations. Il est bien entendu que nous ne savons pas si les individus ont leur rythme synchronisé au niveau d'un groupement familial ou de la population tout entière, ce qui peut conduire à des résultats très différents. Il serait donc intéressant de pouvoir enregistrer l'activité de quelques individus avant et pendant un piégeage, afin de mesurer la perturbation apportée. Il est probable cependant que les individus qui se font prendre jusqu'à 9 fois au cours d'une même journée aient leur rythme d'activité perturbé.

### III. ESTIMATIONS DE POPULATIONS.

De nombreuses méthodes d'estimation de populations basées sur les données recueillies lors des piégeages par capture et recapture ont été décrites dans la littérature. Cormack (1968) ainsi que Seber (1973) en donnent une bonne revue. Certaines sont également décrites et discutées par Smith et al. (1975). Nous avons procédé à l'estimation de l'effectif de la population étudiée au moyen de quelques-unes d'entre elles, en nous basant respectivement sur les données d'un et de deux jours de piégeage. Les résultats ont été comparés aux nombres des individus capturés et aux estimations fournies par le calendrier de captures. Les différentes méthodes utilisées ne seront pas discutées en détail et nous renvoyons le lecteur aux auteurs cités ci-dessus, ainsi qu'aux publications originales.

Dans les deux méthodes ci-après, le piégeage est assimilé à un prélèvement exhaustif de la population et il n'est tenu compte, lors de chaque contrôle, que des individus non encore capturés précédemment.

- A) Méthode de Leslie et Davis (1939). Ces auteurs reportent en ordonnées les sommes d'individus capturés (Y) à chaque contrôle, et en abscisses la somme cumulée de ceux pris antérieurement. La valeur de Y est corrigée en fonction des trappes bourrées ou occupées par des individus déjà pris auparavant. Ainsi que nous l'avons souligné précédemment (Airoldi, 1976 b), les estimations sont plus précises qu'avec une valeur de Y non corrigée, comme le propose Hayne (1949).
- B) Méthode de Spitz (1963). L'estimation est calculée au moyen de la formule :  $N = \frac{C_1^2}{C_1 - C_2}$ .  $C_1$  et  $C_2$  représentant respectivement les nombres de captures du matin et de l'après-midi pour l'estimation fondée sur les données d'un jour et celles du premier et du deuxième jour pour l'estimation basée sur les deux jours de piégeage.  $C_1$  doit être plus grand que  $C_2$ , ce qui est généralement le cas.



Les conditions requises pour l'utilisation des deux méthodes ci-dessus sont les suivantes :

- 1) les phénomènes de natalité, mortalité, émigration et immigration sont négligeables au cours du piégeage ou leurs effets doivent se contrebalancer ;
- 2) la probabilité de capture est et demeure constante pour tous les individus de la population au cours du piégeage ;
- 3) l'effort de piégeage reste constant.

Dans les méthodes suivantes, on ne tient pas seulement compte de la première capture d'un individu, comme c'est le cas pour les méthodes A et B, mais également des recaptures.

- C) « Lincoln Index » (Bailey, 1952). Nous avons comparé le matin et l'après-midi du premier jour ainsi que les premier et deuxième jours entre eux. Dans le premier cas, les données de contrôle 1-5 et 6-9 ont été regroupées et dans le deuxième, celles des contrôles 1-9 et 10-18.
- D) Méthode de Chapman (1951). Une estimation pour chacun des contrôles, sauf le premier, est possible. Nous avons pris respectivement la moyenne des contrôles 2-9 pour le premier jour et 2-18 pour les deux jours.
- E) Méthode de DeLury (1958). Cette méthode correspond en fait à une chaîne de « Lincoln Index » et les estimations obtenues respectivement après 9 et 18 contrôles ont été retenus.
- F) Méthode de Jolly (1965). Des informations sur la population sont nécessaires à trois occasions successives. C'est pourquoi nous avons regroupé pour les estimations du premier jour les données des contrôles 1-3, 4-6, 7-9 et pour le deuxième jour, celles des contrôles 1-6, 7-12 et 13-18.
- G) Méthode de Jolly. La même formule que sous F) est utilisée, mais en tenant compte des données de trois périodes de piégeage successives. Aucune estimation n'est possible pour le premier et le dernier piégeage.
- H) Méthode de Gramet (1970). Appelée aussi méthode des « sûrements vivants », elle combine le calendrier de captures et le « Lincoln Index ». Il n'y a pas d'estimation pour le premier piégeage.

Pour ces deux dernières méthodes, les estimations basées sur les données d'un jour seulement ne sont pas possibles.

Les méthodes de Spitz, de Jolly, de Gramet et le « Lincoln Index » n'utilisent pas toute l'information contenue dans les données puisque les observations de plusieurs contrôles ont été regroupées. Les individus d'une population peuvent se faire capturer 1, 2..., n fois au cours d'un piégeage. La distribution des fréquences de captures est tronquée, puisqu'il lui manque la classe 0 (individus

non capturés). Cette dernière peut être estimée en admettant une des distributions théoriques ci-dessous :

I) Distribution de Poisson (Eberhardt, 1969).

J) Distribution géométrique (Eberhardt, 1969).

K) Distribution binomiale négative (Tanton, 1965).

Les méthodes basées sur la capture et recapture requièrent les conditions suivantes :

- 1) les individus marqués peuvent être distingués des non marqués et ne perdent pas leur marque ;
- 2) le marquage n'affecte pas la probabilité de survie d'un individu ;
- 3) il n'y a ni augmentation (par immigration et natalité), ni diminution (par émigration ou mortalité) du nombre d'individus de la population au cours du piégeage ;
- 4) la population est échantillonnée au hasard et les individus ont la même probabilité de capture.

La restriction 3) ne s'applique pas à la méthode de Jolly, pour laquelle une augmentation ou diminution de la population est admissible, pour autant que les phénomènes de mortalité et d'émigration affectent de manière égale les individus marqués et non marqués. Lorsque la probabilité de capture reste constante pour les individus, nous devrions observer une distribution de Poisson. Si elle change au cours du temps, ou est différente suivant le sexe ou l'âge des individus, nous aurons alors plutôt une distribution binomiale négative (Eberhardt, 1969).

L) Calendrier de captures. L'estimation de la population que nous désignons par  $N_a$ , correspond à la somme des individus capturés lors d'un piégeage donné, auxquels s'ajoutent ceux pris avant et après, mais pas au cours de celui-ci.

M) Calendrier de captures corrigé. Une meilleure approximation de la population réelle que nous désignons par  $N_b$ , est obtenue en tenant compte de deux catégories d'individus définis suivant les critères ci-après :

- 1) Les individus nouveaux, classés comme subadultes ou même adultes, lors d'un piégeage donné, pouvaient déjà être présents dans la population précédemment. En effet, il arrive que deux subadultes se fassent capturer dans un même terrier lors d'un piégeage. Si seul l'un d'entre eux a été pris précédemment, on peut en conclure que l'autre nous avait échappé alors et il s'ajoute à l'effectif du piégeage précédent. Il va de soi que cette manière de procéder ne tient pas compte de la mortalité juvénile. De toute façon, nous restons en dessous de l'effectif réel de la population, malgré la correction apportée. Cette dernière vaut en moyenne 13 %, mais peut atteindre

28 % (piégeage N° 2). Elle est plus élevée en période de reproduction où un nombre relativement grand de juvéniles doit échapper au piégeage, et pratiquement nulle en hiver. Les adultes nouveaux pourraient également être des immigrants et il n'est pas possible de nous prononcer avec certitude sur leur origine.

- 2) Parfois un bouchon de terre est collé au clapet d'une trappe dans laquelle se trouve un individu. On peut en déduire qu'un autre s'est manifesté. Or, si c'est toujours le même campagnol qui se fait capturer à cette trappe, nous en concluons qu'un autre occupe le même domaine vital et l'ajoutons au total. Les corrections de ce type n'excèdent pas 1 % en moyenne et sont presque négligeables.
- N) Nombre d'individus capturés. C'est l'ensemble des individus pris au cours d'une période de piégeage (2 jours).

La Figure 8 représente l'évolution numérique de la population fondée sur :

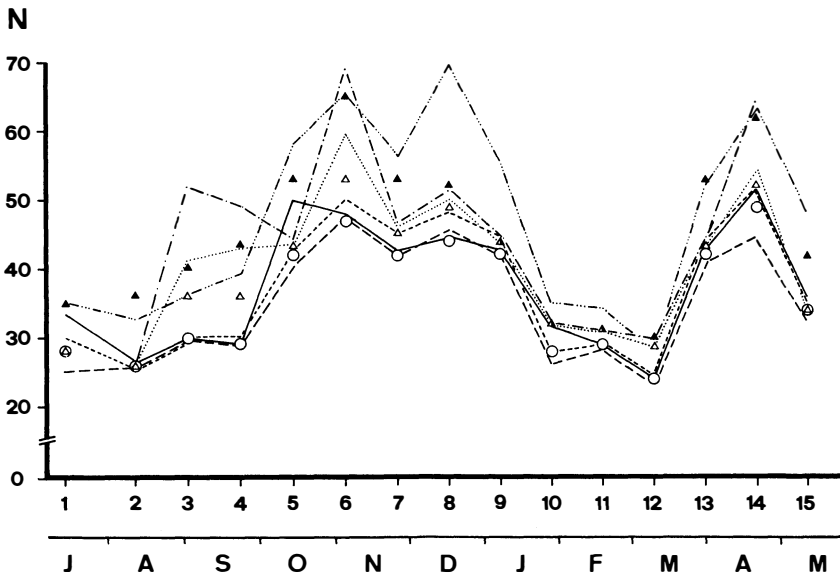


Figure 8. — Evolution numérique de la population au cours des 15 piégeages. Cercles : nombres d'individus capturés, triangles vides : données du calendrier de captures, triangles pleins : données du calendrier de captures corrigé. Courbes des estimations basées sur les méthodes de : Spitz (—), DeLury (— — —), Jolly (— . —), Gramet (.....), le « Lincoln Index » (-----) et en tenant compte d'une distribution géométrique des fréquences de captures (— ... —).

- a) les estimations obtenues au moyen de huit des méthodes décrites ci-dessus, sur la base des données de deux jours de piégeage (ou de trois périodes de piégeage consécutives pour les méthodes de Jolly, de Gramet et le calendrier de capture).
- b) le nombre d'individus capturés en deux jours de piégeage.

Les estimations basées sur une distribution géométrique des fréquences de captures et sur la méthode de Gramet concordent assez bien avec les valeurs du calendrier de capture corrigé. Les autres en divergent parfois assez nettement. La différence importante observée lors du piégeage N° 8 pour l'estimation effectuée en tenant compte d'une distribution géométrique, s'explique par la durée plus courte de ce dernier (12 contrôles seulement). En admettant une distribution de Poisson pour les fréquences de captures, on obtient une valeur plus proche de la réalité. Les méthodes de Spitz, de DeLury et le « Lincoln Index » donnent des valeurs très proches du nombre d'individus capturés, ce qui conduit souvent à une sous-estimation de la population réelle.

Les estimations pour un et deux jours (trois piégeages consécutifs pour les méthodes de Jolly et de Gramet) ont été comparées aux nombres obtenus par le calendrier de captures ( $N_a$ ) et le calendrier de captures corrigé ( $N_b$ ). Nous avons distingué celles tombant respectivement dans les intervalles  $N \pm 0,05 N$  et  $N \pm 0,1 N$ . Les résultats en sont donnés au Tableau II. L'examen de celui-ci, ainsi que de la Figure 8 permet de faire les constatations suivantes :

- 1) De façon générale, aucune méthode ne donne une estimation suffisamment précise dans tous les cas.
- 2) Les estimations ne tenant compte que des données du premier jour de piégeage sont moins bonnes que celles utilisant les informations de deux jours, ce qui est normal.
- 3) Par rapport à  $N_a$  (calendrier de captures), ce sont les valeurs obtenues par la méthode I (distribution de Poisson) et le « Lincoln Index » qui concordent le mieux.
- 4) C'est la méthode J (distribution géométrique) qui donne les estimations se rapprochant le plus de  $N_b$  (calendrier de captures corrigé).
- 5) Les méthodes de Gramet (H) et de Jolly (G) nécessitant des informations de trois piégeages successifs donnent des valeurs qui concordent aussi bien avec  $N_a$  qu'avec  $N_b$ , surtout pour les piégeages N° 8-12 où ces deux dernières estimations diffèrent très peu.
- 6) La plupart des autres méthodes, notamment celles de Leslie et Davis, de Spitz, de Chapman, ainsi que celles fondées sur une distribution de Poisson et le « Lincoln Index » sous-estiment la population. Les estimations sont très voisines du

TABLEAU II

Comparaisons entre les estimations  
basées sur différentes méthodes (A-K, voir texte)  
et les données du calendrier de captures ( $N_a$ )  
et du calendrier de captures corrigé ( $N_b$ ).

1, 2 : résultats basés respectivement  
sur un et deux jours de piégeage ;

a, b : comparaisons avec respectivement  $N_a$  et  $N_b$  ;

cercles et triangles vides : estimations se trouvant respectivement  
dans l'intervalle  $N_a \pm 0,1 N_a$  et  $N_b \pm 0,1 N_b$  ;

cercles et triangles pleins : estimations se trouvant respectivement  
dans l'intervalle  $N_a \pm 0,05 N_a$  et  $N_b \pm 0,05 N_b$ .

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K					
		a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b				
1	1																
	2	▲	●		△		△				▲	●	○				
2	1		△	▲	▲	▲	▲		▲	▲	▲	●	●				
	2	▲	▲	▲	▲	▲	▲		▲	▲	▲	○					
3	1								●		○	▲					
	2	▲									○	▲					
4	1								●		△						
	2										○	△	▲				
5	1	▲						▲	▲		●						
	2	△	○		▲		△		▲	▲	○		●				
6	1	△		△		△			○	○	▲						
	2	△	△	△		△			○	○	△	●	●				
7	1	△	▲	▲		△	●		▲	▲	▲	○	▲				
	2	△	▲	▲		△	▲	▲	▲	▲	▲	○	△				
8	1	○	○	▲	○	▲		○	▲	●	▲	○	▲				
	2	●	▲	△	○	▲		△		●	▲	●	▲				
9	1	○	△	○	△	●	▲	○	△	●	▲						
	2	●	▲	●	▲	●	▲	○	△	●	▲						
10	1								●	▲	●	▲					
	2	○	△	●	▲				●	▲	●	▲	○	△	●	▲	
11	1	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△
	2	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△	○	△
12	1	○	▲						●	▲	●	▲		○			
	2								●	▲	●	▲		●	▲		
13	1	○		○				○		▲	▲	△					
	2		△	▲	▲			△	▲	▲	▲	▲	●	●			
14	1	▲							●		▲		○		●		
	2	△	▲	▲					●		▲		▲	●			
15	1				△	△	△				○	▲					
	2	△	●	△	●	▲	○	▲	○	▲		●	▲				

nombre d'individus capturés après deux jours, ce qui correspond à la fraction « piégeable » de la population.

Roff (1973 a) a montré que, pour le « Lincoln Index » et la méthode de Jolly, les variances des estimations de populations corrélaient fortement avec ces dernières et ne constituent pas un bon critère de précision, sauf dans les cas où l'intensité de piégeage est élevée. Nous avons calculé les variances ( $s^2$ ) des estimations de populations faites suivant le « Lincoln Index », les méthodes de Leslie et Davis, de Chapman, de DeLury et de Jolly et arrivons à des conclusions semblables. Souvent même, la population réelle ( $N_b$ ) n'est pas comprise dans l'intervalle  $N_{est.} \pm 2s$ .

Quelles sont les raisons pour lesquelles les diverses estimations coïncident si mal aussi bien avec  $N_a$  que  $N_b$  ? Probablement que les conditions requises pour l'utilisation de ces méthodes ne sont pas remplies, notamment celle concernant la probabilité de capture identique et constante pour tous les individus de la population. Nous avons vu dans le chapitre précédent que les probabilités de capture étaient différentes suivant l'âge et le sexe des individus. Ces différences ne sont pas constantes au cours des différents piégeages et peuvent même être inversées dans certains cas. De plus, le nombre de recaptures est généralement plus grand lors du deuxième jour. Avec un taux de capture initial plus faible que le taux de recapture, le Campagnol terrestre est à ranger dans le type I de Tanaka (1956).

Les méthodes décrites dans la littérature pour tester l'équiprobabilité de capture des individus d'une population sont inefficaces (Roff, 1973 b) et, d'après cet auteur, le fait que la distribution des fréquences de captures suive une distribution géométrique ou de Poisson ne prouve pas que les probabilités de capture soient égales. De plus, comme les campagnols terrestres sont liés à un terrier, le mélange au hasard des individus de la population est difficilement acceptable. D'après Eberhardt (1969), le fait de disposer plusieurs trappes par domaine vital conduit plutôt à une distribution binomiale négative qu'à celle de Poisson.

Les estimations basées sur les distributions des fréquences de captures, en particulier la distribution géométrique, concordent généralement mieux avec l'effectif réel de la population que celles obtenues par les autres méthodes utilisées.

Pour une étude de dynamique de population, la technique d'énumération tendant à la capture de tous les individus, telle que l'a pratiquée Krebs (1966) sur des populations de *Microtus californicus* reste probablement le meilleur moyen. Toutefois, et cet auteur le souligne bien, il n'existe aucun moyen de tester l'exactitude de cette méthode. Nous pensons néanmoins que la connaissance de certains aspects de la biologie et du comporte-

ment de l'espèce étudiée peuvent indiquer dans quelle mesure les estimations sont plausibles.

Dans notre cas, le nombre de captures représente en moyenne le 80 % de l'effectif estimé par le calendrier de captures corrigé ( $N_b$ ). En période de reproduction, lorsque la densité de population est forte, il n'est que de 70 %, mais il peut atteindre 95 % en hiver, par faible densité et en absence de jeunes.

#### IV. DYNAMIQUE DE POPULATION.

L'analyse de la structure et de la dynamique de la population est basée sur les nombres d'individus estimés par le calendrier de captures ( $N_a$ ). Rappelons que la parcelle étudiée a une superficie de 700 m<sup>2</sup> et les densités de population calculées sur la base de  $N_a$  sont de l'ordre de 400 individus/ha au début de l'été (piégeages N° 1 et 2) ainsi qu'à la fin de l'hiver (piégeage N° 12) et de 750 individus/ha au début novembre et à la fin avril (piégeages N° 6 et 14). En tenant compte des nombres du calendrier de capture corrigé ( $N_b$ ), les valeurs correspondantes sont de 500 individus/ha pour le début de l'été, de 400 individus/ha à la fin de

$N_a$	28	26	36	36	43	53	45	49	44	32	31	29	43	52	34
Sex ratio	1,55	1,00	0,71	0,89	1,05	0,77	0,88	0,88	0,76	0,52	0,55	0,61	0,48	0,73	0,70
$B/N_a$	57,5	66,9	65,3	63,3	63,3	59,8	71,8	76,9	82,1	85,0	84,8	90,0	67,4	56,7	61,8
$B_{tot}$	1,61	1,74	2,35	2,28	2,72	3,17	3,23	3,77	3,61	2,72	2,63	2,61	2,83	2,78	2,10
															kg

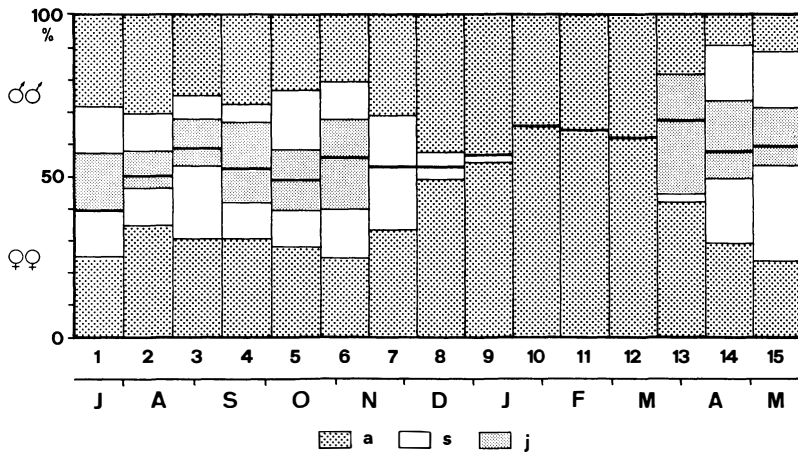


Figure 9. — Pourcentages des individus pris au cours des 15 piégeages, en fonction du sexe et de l'âge (a = adultes, s = subadults, j = juvéniles), ainsi que les nombres estimés par le calendrier de captures ( $N_a$ ), la sex ratio (n de ♂ / n de ♀), la biomasse par individu ( $B/N_a$ ) et la biomasse totale ( $B_{tot}$ ).

l'hiver et d'environ 900 individus/ha pour novembre et avril, ce qui est proche du maximum observé par Meylan et Morel (1970).

a) *Evolution de la population.*

La Figure 9 représente pour chacun des piégeages les pourcentages d'individus en fonction du sexe et de l'âge, ainsi que les nombres d'individus capturés, ceux estimés par le calendrier de captures ( $N_a$ ), les valeurs de la sex ratio ( $= n$  de  $\delta \delta / n$  de  $\text{♀} \text{♀}$ ), la biomasse totale de la population ( $B_{\text{tot}}$ ) et la moyenne par individu de celle-ci ( $B/N_a$ ).

La sex ratio, en faveur des mâles lors du premier piégeage, s'inverse par la suite et il y a davantage de femelles en hiver et au début du printemps (piégeages N<sup>os</sup> 10-13). Entre le piégeage N<sup>o</sup> 2, où la sex ratio est de 1 : 1 et le piégeage N<sup>o</sup> 8, l'apport d'individus nouveaux est pratiquement identique pour les deux sexes : 45 mâles et 47 femelles. La faible proportion de mâles en hiver est due avant tout à leur moindre taux de survie ainsi que nous le verrons ci-dessous. Probablement que la mortalité est le facteur le plus important et que l'émigration joue un rôle négligeable, puisque la diminution du nombre de mâles a lieu avant tout au cours de l'hiver lorsque le niveau de la population est bas. Or, on admet généralement que les phénomènes de migration sont plus intenses en périodes de forte densité. Il est probable que ceci est également vrai pour *Arvicola terrestris*.

Dans la parcelle étudiée, la reproduction a cessé vers la mi-novembre (piégeage N<sup>o</sup> 7) pour reprendre à mi-mars (piégeage N<sup>o</sup> 13). Notons cependant qu'un échantillon de 56 individus (27  $\delta \delta$  et 29  $\text{♀} \text{♀}$ ), prélevé à mi-janvier dans les alentours immédiats (rayon d'environ 400 m), comprenait 6 femelles portantes, ce qui confirme les observations de Meylan et Airoidi (1975) concernant la reproduction hivernale.

Le poids des individus adultes non recapturés lors d'un piégeage, mais repris ultérieurement est estimé en prenant la moyenne des valeurs relevées avant et après celui-ci. Pour les juvéniles et subadultes, nous nous sommes référés aux courbes de croissance établies par Morel (1977) et avons procédé également par comparaison avec des individus du même âge, mais capturés lors de chaque piégeage. La biomasse totale ( $B_{\text{tot}}$ ) représente la somme des poids de chaque individu. Ceux-ci sont très variables et dépendent du contenu stomacal. C'est pourquoi la biomasse a plutôt une valeur indicative. Elle atteint son niveau le plus élevé entre la mi-décembre et le début janvier (piégeages N<sup>os</sup> 8 et 9), par populations denses, composées essentiellement d'adultes, et le plus bas en été (piégeages N<sup>os</sup> 1 et 2), lorsque la densité est relativement faible et la proportion de juvéniles et subadultes assez forte. La biomasse moyenne par individu ( $B/N_a$ ) est évidemment faible pour les échantillons avec beaucoup de jeunes



et subadultes (N<sup>os</sup> 1, 6 et 14) et forte en hiver, lorsqu'il n'y a que des adultes. Ce qui est intéressant à noter, c'est la tendance à l'augmentation de poids durant l'hiver, alors que Morel (1977), constate une diminution pour des animaux en captivité.

L'indice de turnover  $\theta_{N(T)} = \gamma_{(T)} / \bar{N}$  (Petrusewicz, 1975) où  $\gamma$  est le nombre total d'individus différents présents dans la population pendant le temps T et  $\bar{N}$  le nombre moyen d'individus pour la même période, nous indique à quel rythme se renouvelle la population. Nous l'avons calculé pour toutes les périodes de trois semaines. De juillet à novembre et de mars au début mai (piégeages N<sup>os</sup> 1-7 et 12-15), il vaut en moyenne 1,38 (1,29 - 1,56), ce qui signifie que près des 2/5<sup>es</sup> de la population sont remplacés toutes les trois semaines. A la fin de l'automne (piégeages N<sup>os</sup> 7 et 8), ce taux est faible : 1,12 et nul en hiver (N<sup>os</sup> 9-12) vu qu'il n'y a pas de reproduction, ni d'immigration à cette saison. Pour l'ensemble des piégeages, l'indice de turnover vaut 4,8. En admettant pour la fin mai et juin, mois pendant lesquels nous n'avons pas effectué de piégeages, un indice moyen de 1,4, on obtient une valeur annuelle d'environ 6,0 qui est supérieure à celle observée par Bobek (1969) pour les individus « piégeables » d'une population de rongeurs forestiers.

#### b) *Natalité et immigration.*

Meylan et Morel (1970) ont observé en moyenne 4,0 et 4,4 jeunes par mise bas pour des femelles en captivité. Dans une étude de population par capture et recapture, il est difficile, pour différentes raisons, de mettre en évidence le nombre de jeunes nés par femelle. En effet, il n'est pas toujours possible de capturer tous les jeunes d'un groupe familial. Lorsque plusieurs femelles occupent le même domaine vital, il est exclu de savoir si une ou plusieurs d'entre elles ont mis bas et de laquelle sont issus les jeunes. Le nombre maximum de jeunes provenant de façon certaine de la même femelle s'élève à six. Comme la mortalité juvénile est probablement assez forte, il est impossible de recenser tous les individus nés dans la population.

La production de jeunes par rapport au nombre de femelles aptes à procréer est relativement faible pour la période de reproduction et il n'est pas rare d'observer des femelles sans jeunes pendant plusieurs semaines. Notons toutefois que des mises bas peuvent nous avoir échappé, d'autant plus que les femelles portantes ne sont pas toujours aisées à reconnaître, l'intervalle entre deux piégeages étant de trois semaines, ce qui correspond à la durée de gestation. Au cours de cette étude, nous n'avons observé qu'une femelle ayant mis bas à trois reprises.

Il est possible, sur la base des juvéniles ou subadultes présents dans les différents groupes familiaux lors d'un piégeage donné, de déduire le nombre de femelles qui devaient être portantes

trois semaines auparavant. On arrive ainsi à 50 % de femelles adultes portantes pour les piégeages N<sup>os</sup> 3 et 5, et à une moyenne de 35 % pour la période de reproduction.

L'immigration que l'on ne peut pas distinguer de façon certaine de la natalité pour les subadultes ne doit pas affecter beaucoup la population étudiée. La plupart des individus nouveaux correspondent à des naissances. Dans quelques cas, il est plus difficile de se prononcer, notamment lors de la capture d'adultes nouveaux. Leur nombre est faible et ils ont été pris généralement en bordure de la parcelle. S'agit-il d'immigrants qui colonisent les zones marginales ou d'individus non piégés ?

c) *Mortalité et émigration.*

La distinction entre mortalité et émigration n'est pas possible sur la base de nos données. Les individus non recapturés sont

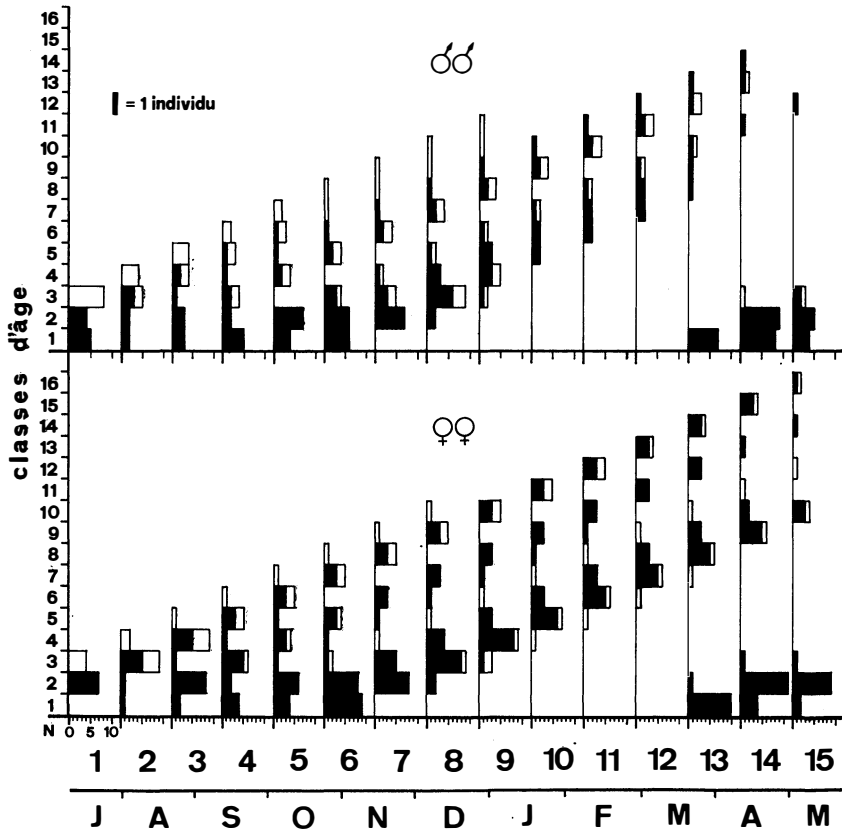


Figure 10. — Evolution par sexe des cohortes de la population étudiée. En noir : individus capturés aux stades juvéniles et subadultes, en blanc : individus capturés adultes (âge  $\geq$  classe 3). Chaque classe d'âge équivaut à une durée de trois semaines. N = nombre d'individus.

considérés comme ayant disparu de la population. Nous parlerons de survie pour ceux qui restent.

La Figure 10 représente l'évolution dans le temps des différentes cohortes par sexe. Nous avons reporté en ordonnées les classes d'âge dont l'étendue est de trois semaines (intervalle entre deux piégeages) ; les trois premières correspondent grosso modo aux juvéniles, subadultes et adultes. Les individus d'une classe d'âge  $n$  pour un piégeage donné se trouveront dans la classe  $n + 1$  lors du piégeage suivant. Ceux capturés comme adultes et dont nous ne pouvons connaître l'âge exact sont rangés dans la classe 3, bien qu'ils puissent être plus âgés. Nous les avons distingués des autres par une signature différente. Nous appellerons cohortes 1, 2 ...  $n$ , les groupes d'individus capturés et classés comme juvéniles lors des piégeages 1, 2, ...  $n$ . Les subadultes du piégeage N° 1 forment la cohorte 0 puisqu'ils étaient juvéniles trois semaines avant le piégeage N° 1, soit le début de l'étude.

Les adultes ( $\delta\delta$  et  $\text{♀♀}$ ) capturés lors du piégeage N° 1 ne passent pas l'hiver. Il s'agit probablement d'individus relativement vieux. Chez les mâles, les cohortes 0, mais surtout 3 et 7 ont un taux de survie faible. On retrouve des individus des cohortes 1, 2, 4, 5 et 6 jusqu'au printemps. Chez les femelles, les cohortes 0, 2, 5 et 6 sont retrouvées également jusqu'au printemps. Les individus des cohortes 1 et 4 disparaissent assez rapidement. En comparant les deux sexes, nous remarquons que le taux de survie des femelles est généralement plus élevé que celui des mâles, spécialement pour les cohortes 4, 5 et 6, ce qui conduit à une sex ratio en faveur des femelles en hiver. Souvent deux cohortes de même rang montrent une évolution différente pour chacun des sexes et l'une a un taux de survie plus grand que l'autre ou vice versa. Seule la cohorte 2 fait exception. Les nombres relativement faibles d'individus par cohorte ne nous autorisent pas à tirer des conclusions de caractère général.

La Figure 10 indique également que fréquemment le nombre de juvéniles est inférieur à celui des subadultes d'une même cohorte. En effet, certains subadultes pouvaient ne pas être nés ou étaient trop jeunes pour être capturés lors du piégeage précédent. Rappelons que les juvéniles se font prendre moins facilement que les individus plus âgés et qu'ils ne sortent guère du nid avant dix jours.

La mise en évidence de l'émigration est difficile, car les chances de recapture d'un individu diminuent en fonction de la distance parcourue. Pour un déplacement de 100 m, c'est une surface de plus de 3 ha qu'il faudrait prospecter. Heureusement que les parcelles voisines de celle étudiées n'étaient pas toutes propices aux campagnols. C'était avant tout des cultures de céréales dans lesquelles ils ne s'établissent pratiquement jamais. Nous avons pu

ainsi restreindre le piégeage de la mi-janvier, évoqué plus haut, à une surface de quelques ares. Un mâle de la population étudiée, capturé et recapturé lors des piégeages N<sup>os</sup> 7-9, a été repris à environ 150 m de son dernier point de contrôle, prouvant ainsi que l'émigration existe. Nous ne pouvons toutefois tirer aucune conclusion quant à son importance et à ses fluctuations saisonnières. De plus, nous ne savons pas si elle est plus marquée chez l'un des sexes ou pour une classe d'âge particulière.

L'âge des individus du dernier échantillon (piégeage N<sup>o</sup> 16) estimé sur la base du poids du cristallin (Morel, 1977) a été comparé à leur âge réel. Ce dernier peut être évalué à  $\pm 15$  jours près, pour autant que les premières captures aient lieu aux stades

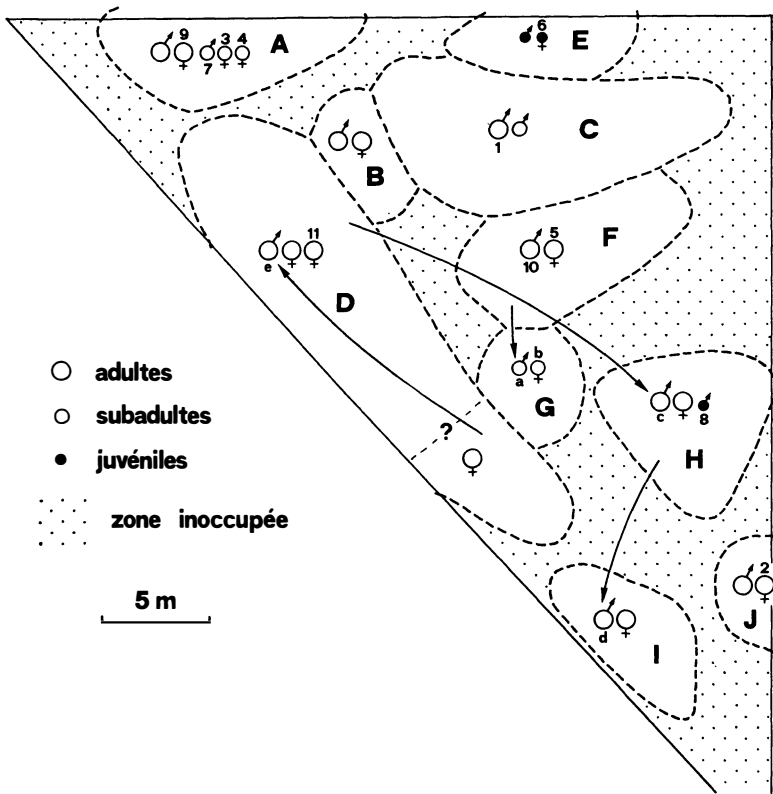


Figure 11. — Structure des groupements familiaux de la population étudiée, en août 1975, et déplacements observés depuis mi-juillet. Seuls les individus recapturés ultérieurement sont numérotés. Les lettres majuscules désignent les groupements familiaux et les minuscules représentent les individus dont les déplacements sont discutés dans le texte.

juvéniles ou subadultes. Les différences constatées sont assez importantes. Il serait souhaitable de pouvoir disposer de lots d'individus plus importants afin de savoir dans quelle mesure les courbes établies sur des animaux d'élevage sont applicables à ceux pris dans la nature.

d) *Evolution de la structure de population.*

1) Structure d'âge. — La Figure 10 montre que la répartition entre les différentes classes d'âge reste plus stable pour les femelles que pour les mâles, chez lesquels la survie est plus faible en hiver. Les femelles adultes capturées lors du piégeage N° 13 sont âgées de 5-6 mois ou davantage et la plupart d'entre elles (environ 70 %) ont mis bas. Il semble donc que pour que la population puisse à nouveau s'accroître au printemps, un nombre relativement faible de mâles soit suffisant. Il faut toutefois qu'il y ait

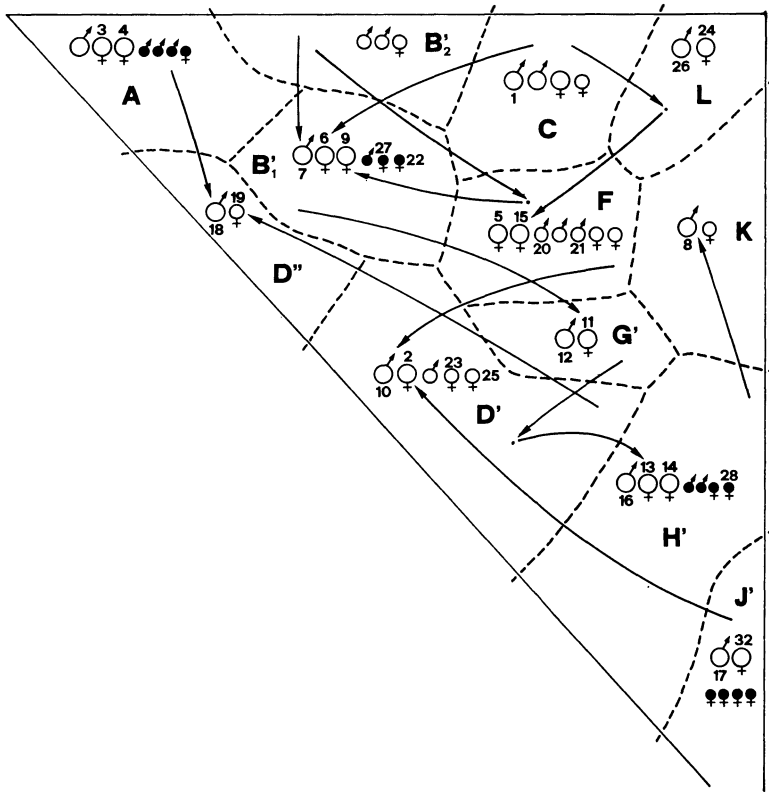


Figure 12. — Structure des groupements familiaux de la population étudiée, au début novembre 1975 et déplacements observés depuis août.

assez de femelles aptes à procréer, ce qui est le cas ici, puisqu'elles proviennent de cohortes nées en été et ont un âge compris entre 5 et 10 mois.

2) Structure des groupes familiaux et des domaines vitaux. — En partant du principe que deux campagnols pris à un même piège occupent le même terrier, on peut, à la suite des recouplements observés pour un groupe d'individus, en déduire qu'ils forment un groupe familial. En effet, les terriers constituent des entités séparées, non reliées entre elles (Airoidi, 1976 a).

Les Figures 11-14 représentent respectivement les groupes familiaux de la population étudiée au cours des quatre saisons : été, automne, hiver et printemps. Pour les modifications des domaines vitaux et des groupes familiaux, nous avons tenu compte des données des piégeages N<sup>os</sup> 1 et 2 (Fig. 11), 3-6 (Fig. 12), 7-10 (Fig. 13) et 11-14 (Fig. 14). En été, vu la faible densité de popu-

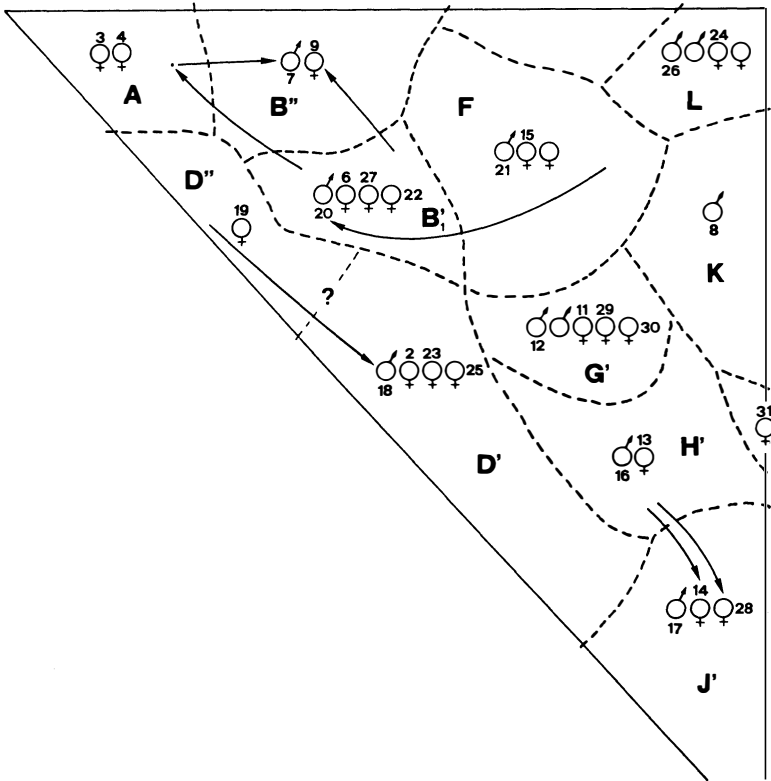


Figure 13. — Structure des groupements de la population étudiée, à fin janvier 1976, et déplacements observés depuis novembre 1975.

lation, les domaines vitaux peuvent être relativement bien délimités en se référant à la disposition des taupinières. Par la suite, l'augmentation de la population et l'activité de fouissement souvent intense en automne rendent cette façon de procéder impossible. Nous traçons alors les limites à mi-chemin entre les trappes qui ont capturé des individus appartenant à des groupes familiaux différents. Lorsqu'une trappe a été visitée, mais sans qu'un campagnol se soit fait prendre, nous faisons passer la limite du domaine par sa position puisque nous ne savons pas quel individu s'y est manifesté.

Chaque domaine vital des Figures 11-14 est désigné par une lettre majuscule, désignation qu'il conservera par la suite aussi bien dans le texte que dans les figures. Une, respectivement deux apostrophes signifient qu'il a été colonisé par de nouveaux indi-

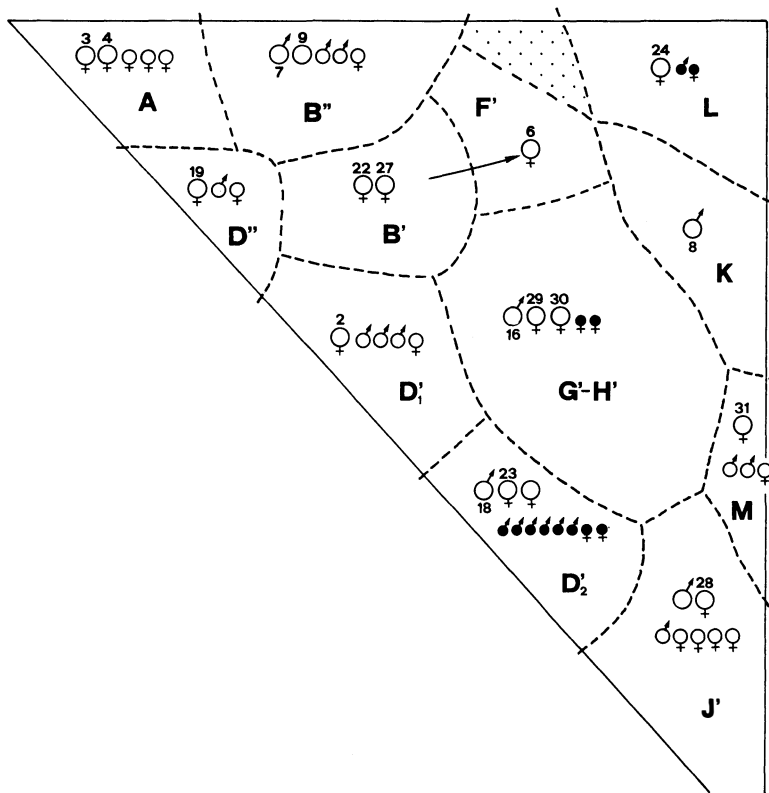


Figure 14. — Structure des groupements familiaux de la population étudiée, à fin avril 1976, et déplacements observés depuis janvier.

vidus, sans lien apparent avec les anciens occupants, à une ou deux reprises. Lorsque l'un d'eux s'est scindé en deux parties nous les avons numérotées (ex. : D<sup>1</sup>, D<sup>2</sup>). De façon générale, la plupart des individus ont été repris dans le même domaine vital au cours des différents piégeages. Ce fait dénote une grande fidélité à l'égard du terrier. Quelques-uns ont changé une fois de domaine. Seuls deux mâles ont été repris dans trois domaines différents. Notons cependant qu'il y a relativement peu d'individus capturés à cinq reprises et plus (environ 20 %) voire à dix reprises et plus (environ 10 %), ce qui diminue les chances d'observer des changements.

Les déplacements individuels et les modifications dans les groupes familiaux résultent des phénomènes suivants :

- formation d'un nouveau groupe familial ; ce sont généralement des couples de subadultes (Fig. 11, individus a et b) ou parfois d'adultes (Fig. 12, individus n<sup>os</sup> 7, 6 et 9) ;
- déplacement d'un mâle qui quitte son domaine pour aller ailleurs et qui est remplacé par un mâle venu d'un autre domaine vital (Fig. 11, ♂♂ c, d et e) ;
- changement de domaine vital d'une femelle adulte qui quitte le terrier où elle est née pour vivre avec un autre groupe familial (Fig. 12, ♀ N<sup>o</sup> 13) ;

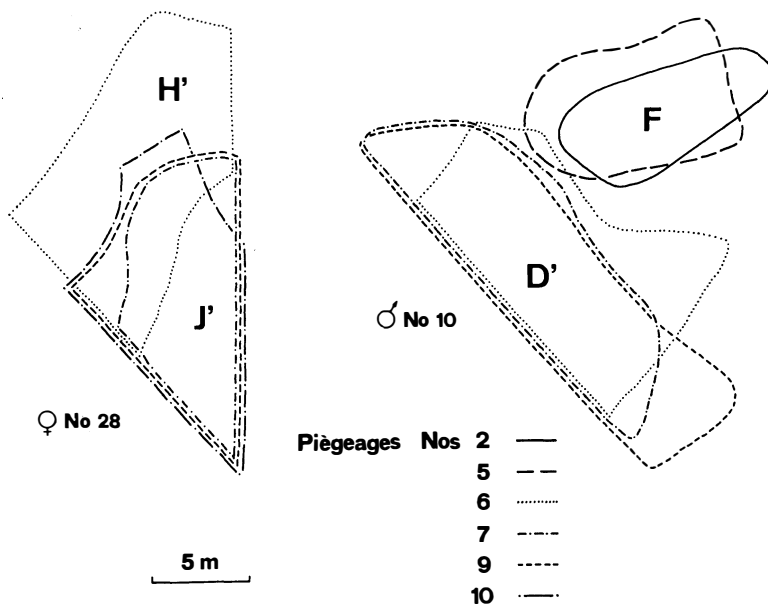


Figure 15. — Domaines vitaux occupés par deux individus (H', J' par la ♀ N<sup>o</sup> 28 et F', D' par le ♂ N<sup>o</sup> 10) au cours du temps.



- remplacement de femelles disparues (Fig. 13, ♀♀ N<sup>os</sup> 28 et 14) ;
- isolement d'individus mâles ou femelles (Fig. 14, ♀ N<sup>o</sup> 6).

Les déplacements sont plus nombreux entre les piègeages N<sup>os</sup> 2-6 qu'entre les N<sup>os</sup> 7-14 où l'on constate une assez grande stabilité dans la population. C'est en période de reproduction (Fig. 12) qu'il y a le plus de mouvements dans la population. D'après nos observations, les mâles ne semblent pas changer plus fréquemment de domaine vital que les femelles. Les jeunes peuvent rester avec le groupe familial, particulièrement les femelles (Fig. 12-14, ♀♀ N<sup>os</sup> 22 et 27). Quant aux mâles, s'ils restent, c'est généralement pour prendre la place du père (Fig. 12 et 13, ♂ N<sup>o</sup> 21) : mais le plus souvent, ils forment un nouveau groupe familial (Fig. 11 et 12, ♂ N<sup>o</sup> 7).

La Figure 15 représente les domaines vitaux occupés par deux individus (♂ N<sup>o</sup> 10 et ♀ N<sup>o</sup> 28) au cours du temps. Dans le cas du ♂ N<sup>o</sup> 10, il y a passage net d'un domaine à un autre (F → D') entre les piègeages N<sup>os</sup> 2 et 6. Pour l'individu N<sup>o</sup> 28, le passage de H' en J' s'accompagne d'un agrandissement du terrier, une partie de H' avec deux de ses occupants (v. Fig. 13) ayant été annexée à J'. Les modifications des domaines vitaux et du nombre de leurs occupants peuvent être brusques ou se faire progressivement. Probablement qu'une partie d'un réseau de galeries peut changer de propriétaire au cours du temps. C'est ce que montre l'analyse des captures de certaines trappes, généralement situées à la périphérie des domaines vitaux. En effet, il arrive d'y prendre, au cours de deux piègeages successifs, des individus appartenant à des groupes familiaux différents.

L'évolution, en fonction du temps, de la structure de trois groupes familiaux représentatifs des différentes situations généralement observées est donnée à la Figure 16. On peut faire les remarques suivantes :

- En A, la situation peut être considérée comme stable. Les femelles N<sup>os</sup> 3 et 4, nées dans ce domaine y restent jusqu'au piègeage N<sup>o</sup> 14. Il y a relativement peu d'entrées ou de sorties d'individus. Un problème se pose concernant la présence de jeunes lors du piègeage N<sup>o</sup> 13. En effet, aucun mâle n'a été capturé dans ce domaine depuis le piègeage N<sup>o</sup> 8. Il faut donc admettre la visite d'un mâle qui n'est pas resté avec les deux femelles ou qui est mort peu après l'accouplement.
- En J, un groupe familial (J), dont les membres se déplacent en un autre lieu (D'), est remplacé par un autre groupe qui reste très stable par la suite (J'). La femelle N<sup>o</sup> 32 est probablement morte après le piègeage N<sup>o</sup> 6 et a été remplacée par les femelles N<sup>os</sup> 14 et 28 du domaine voisin (H').

— En D, nous assistons à la suite du piègeage N° 3 au remplacement, par le couple venu de J, d'un groupe familial (D), dont deux des membres sont probablement morts et les autres ont

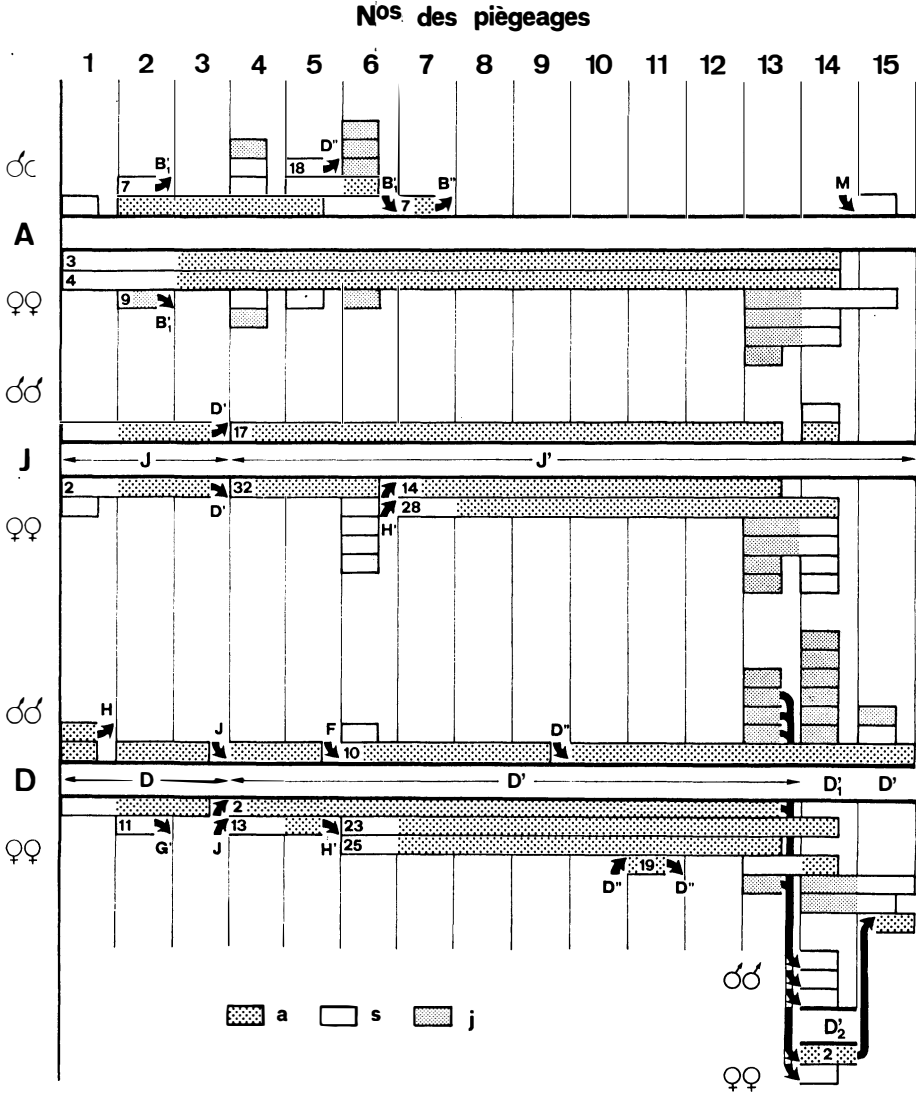


Figure 16. — Evolution de l'occupation de trois domaines vitaux (A, J, D) au cours des 15 piègeages. a : adultes, s : subadultes, j : juvéniles. Chaque individu est représenté par un rectangle ; les flèches indiquent les entrées et les sorties des individus. Les numéros des individus et les désignations des domaines vitaux correspondent à ceux utilisés dans les Figures 11-15.

changé de domaine. L'ensemble paraît moins stable, surtout en ce qui concerne les mâles, puisque trois individus différents se succèdent. Les femelles N<sup>os</sup> 23 et 25 restent fidèles au domaine dans lequel elles sont nées et la femelle N<sup>o</sup> 2 a toujours été capturée en D' sauf lors du piègeage N<sup>o</sup> 14.

La fidélité entre individus va souvent de pair avec l'attachement à un domaine vital particulier. Mais il est difficile de savoir ce qui détermine deux ou plusieurs individus à vivre ensemble dans le même terrier. Nous ignorons dans quelle mesure l'atta-

TABLEAU III

*Types d'occupations rencontrés au cours des 15 piègeages.  
Entre ( ) : nombres observés en dehors de la période  
de reproduction (mi-novembre - mi-mars).*

		seuls	+ juv.	+sub.	+ juv. +sub.	Total
<b>A</b>	1♂ + 1♀	34 (13)	5 (-)	14 (1)	3 (-)	56 (14)
	1♂ + 2-4♀♀	22 (17)	6 (-)	3 (-)	4 (-)	35 (17)
	2-3♂♂ + 2-4♀♀	14 (12)	- (-)	1 (1)	- (-)	15 (13)
	1♂	20 (9)	1 (-)	10 (-)	- (-)	31 (9)
	1♀	25 (12)	4 (-)	8 (-)	1 (-)	38 (12)
<b>S</b>	1♂ + 1♀	2 (-)	- (-)	/	/	2 (-)
	1-plus. sub.	7 (-)	- (-)	/	/	7 (-)
<b>J</b>	1-plus. juv.	2 (-)	/	/	/	2 (-)

chement à un terrier est fonction de celui existant entre individus ou vice versa. Généralement, la fidélité est plus grande entre femelles qu'entre mâles. Deux individus du même sexe ont été pris ensemble respectivement 6 (♂) et 14 (♀) fois et un couple a été contrôlé à 8 reprises dans le même domaine vital.

e) *Occupation des terriers.*

Nous avons reporté au Tableau III les fréquences des différents types d'occupation rencontrés, soit les nombres observés de chaque type au cours des 15 piégeages. Les couples avec ou sans descendance sont les plus fréquents, suivis des groupes comprenant un ou plusieurs mâles et plusieurs femelles adultes. Les individus seuls, mâles ou femelles, sont assez nombreux et sont souvent accompagnés de juvéniles ou de subadultes. Il s'agit certainement de cas où l'un des adultes est mort ou a émigré. Dans l'étude sur les terriers réalisée en dehors de la période hivernale (Airoldi, 1976 a), nous n'avions pas observé de groupements à plusieurs mâles et femelles. Ceux-ci se rencontrent surtout en dehors de la période de reproduction (voir Tableau III) et sont en relation peut-être avec la densité de population relativement élevée. Il est probable que l'arrêt de l'activité sexuelle permet la cohabitation de plusieurs mâles. De plus, la sex ratio en faveur des femelles conduit inévitablement à des regroupements de plusieurs d'entre elles autour d'un ou quelquefois plusieurs mâles.

V. CONCLUSION.

Dans la présente étude d'une population de campagnols terrestres, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, la façon de procéder a été pratiquement identique à celle de notre travail précédent (Airoldi, 1976 b) en ce qui concerne la pose des pièges, la manipulation et le marquage des individus. En revanche, le piégeage a été limité à deux jours et le nombre de contrôles quotidiens a été porté à neuf. Afin de maintenir l'effort de piégeage au même niveau que précédemment, nous avons augmenté quelque peu le nombre de pièges. Ceux-ci ont toujours été placés le jour avant le piégeage proprement dit, permettant une mise en fonction rapide du dispositif de capture.

D'une manière générale, lors de l'étude d'une population, il est souhaitable de connaître avec suffisamment de précision le nombre, le sexe et l'âge des individus, les relations entre eux, leurs déplacements, ainsi que les limites des domaines vitaux occupés. L'analyse de nos données indique que la technique d'échantillonnage utilisée répond à ces exigences.

Les courbes cumulatives de captures, de trappes avec captures et de trappes avec activité montrent que les campagnols visitent très rapidement la presque totalité du réseau de pièges, mais mettent davantage de temps à se faire prendre dans certaines

trappes. Le nombre d'individus nouveaux capturés diminue assez vite. Une prolongation de la durée du piégeage ne donnerait vraisemblablement qu'un faible pourcentage d'individus nouveaux et de trappes nouvelles occupées.

Le nombre moyen de captures et recaptures par individu oscille pour les différents piégeages entre 2,7 et 6,5 et corrèle fortement avec l'effort de piégeage par individu (nombre de trappes  $\times$  heures / individu). Comme le temps d'exposition est pratiquement constant, c'est le nombre de trappes qui est déterminant. Cependant, l'augmentation de ce dernier conduit généralement à un pourcentage plus grand de trappes sans captures. Il semble que 50 pièges pour une surface de 700 m<sup>2</sup> représentent une valeur optimale. Les différences dans les nombres de captures et recaptures moyens par individu pour des efforts de piégeage identiques peuvent avoir des causes diverses. Nous pensons notamment à l'accoutumance aux trappes, à la densité de population, aux proportions de juvéniles, subadultes et adultes ainsi qu'au rythme d'activité des campagnols. C'est en hiver que l'on observe les moyennes les plus élevées de captures et recaptures par individu, lorsque la population est à son niveau le plus bas et est composée uniquement d'adultes et que l'activité est concentrée en bonne partie sur la journée. Enfin, les nombres de captures et recaptures diffèrent suivant l'âge et le sexe des campagnols, mais il n'est pas possible de dire si cela est dû à un phénomène de dominance de la part des adultes ou simplement à une différence dans les probabilités de captures entre les classes d'âge.

Il n'y a pas de différences entre les nombres d'individus capturés le premier et le deuxième jour, ainsi que dans les rapports entre les sexes et les classes d'âge. En revanche, le nombre de captures et recaptures est plus élevé lors du deuxième jour, mais pas de manière significative.

Les changements de trappes permettent la mise en évidence des relations entre individus. Un animal capturé plusieurs fois de suite au même piège lors d'un piégeage ne fournit pas davantage d'informations que s'il ne s'était fait prendre qu'une fois. De plus, il empêche d'autres individus de se faire prendre. Les trappes différentes visitées permettent de tracer les limites approximatives du domaine vital d'un individu et du groupe familial dont il fait partie. Il est donc souhaitable que les nombres de changements de trappes et de trappes différentes visitées soient aussi grands que possible. Comme ils corrèlent fortement avec le nombre de captures et recaptures ( $P < 0,01$ ), c'est ce dernier qui est finalement déterminant. Dans le cas de la parcelle de 700 m<sup>2</sup> que nous avons étudiée, un effort de piégeage d'environ 900 trappes  $\times$  heures pour deux jours, qui correspond à 50 trappes contrôlées à dix-huit reprises, fournit un nombre de données suffisant. Lorsque le nombre de trappes est plus petit, celui des captures

et recaptures est généralement plus faible et la délimitation des domaines vitaux ainsi que la mise en évidence des relations entre individus peuvent poser des problèmes.

Chaque trappe capture en moyenne 3,3 individus au cours d'un piégeage. Le nombre de campagnols différents capturés par trappe dépend de l'effectif de la population et est maximum en période de reproduction, lorsque les groupements familiaux comprennent beaucoup d'individus. Il ne semble pas y avoir de sélectivité des trappes en fonction du sexe ou de l'âge des campagnols.

Il y a en moyenne, pour l'ensemble des piégeages, environ 20 % de trappes avec captures et 25 % de trappes bourrées lors de chaque contrôle. Lorsque le temps est très sec, il n'y a pas plus de 6-7 % de trappes bourrées, vu l'activité de fouissement réduite des campagnols dans ces conditions.

Les moyennes de captures des mâles et des femelles fluctuent au cours des différents contrôles, tout comme celle des adultes, alors que chez les juvéniles et les subadultes, on ne constate pas de différences marquantes.

Le nombre de trappes bourrées par contrôle est plus faible lors du deuxième jour et suit un rythme d'environ 3 heures. Le nombre des individus capturés suit en partie la même courbe, mais il serait faux d'en déduire le rythme d'activité de cette espèce. En effet, nous avons montré que le campagnol terrestre était actif six fois en 24 heures, ce qui correspond à une périodicité de 4 heures (Airoldi, 1977).

Les estimations de populations basées sur la régression (piégeage assimilé à un prélèvement exhaustif) ou sur les rapports d'individus marqués et non marqués pris au cours des différents contrôles, concordent rarement avec l'effectif réel de la population. La meilleure approximation est fournie par le calendrier de captures corrigé. Les estimations coïncident généralement assez bien avec le nombre d'individus capturés en deux jours, ce qui représente la fraction « piégeable » de la population. En période de reproduction, un certain nombre de jeunes échappent cependant au piégeage.

La mauvaise concordance des diverses estimations provient certainement du fait que les probabilités de captures sont différentes suivant le sexe et l'âge des individus. En outre, les échantillons tirés de la population à chaque contrôle ne peuvent pas être considérés comme pris au hasard vu que les individus sont liés à un domaine vital. L'utilisation de la distribution des fréquences de captures permet souvent des estimations meilleures, mais pas dans tous les cas. Ce sont généralement celles basées sur une distribution géométrique qui se rapprochent le plus de l'effectif réel.

L'analyse de la population montre que la reproduction a cessé vers la mi-novembre, pour reprendre à la mi-mars. Notons cependant qu'un échantillon d'individus pris sur des parcelles voisines comprenait des femelles portantes en janvier. La densité de population atteint un maximum au début novembre et un autre en avril (750-900 indiv./ha), avant d'être anéantie par une Hermine. Le minimum est atteint au début mars (400 indiv./ha).

La sex ratio est nettement en faveur des femelles en hiver et provient d'une survie plus faible des mâles entre août et fin octobre (exception faite de ceux nés à mi-septembre).

L'indice de turnover entre deux piégeages est en moyenne de 1,38 pendant la période de reproduction, ce qui signifie qu'en moyenne les 2/5<sup>es</sup> de la population sont remplacés par de nouveaux individus toutes les trois semaines.

Le nombre de jeunes apparaissant dans la population est relativement faible par rapport au nombre de femelles aptes à procréer. Il est intéressant de noter que les 2/3 des femelles qui mettent bas au printemps sont issues des dernières générations de l'automne et sont primipares. Les individus nés dans la population avant la mi-juin ne passent pas l'hiver.

L'immigration est difficile à mettre en évidence. Nos observations tendraient à démontrer qu'elle est pratiquement nulle. Il est cependant difficile de se prononcer sur les quelques adultes nouveaux apparus au cours de l'un ou l'autre piégeage. S'agit-il d'immigrants ou d'individus ayant échappé aux piégeages antérieurs ?

Un individu de la population étudiée a été recapturé à environ 150 mètres du domaine occupé précédemment, ce qui démontre l'existence d'une émigration.

Les déplacements d'individus entre domaines vitaux provoquent des changements dans la structure des groupes familiaux ; ils sont plus intenses entre juillet et novembre qu'en hiver ou même au printemps. Ce fait est lié sans doute à la reproduction.

Certains groupements familiaux peuvent être relativement stables témoignant d'une grande fidélité tant entre individus qu'au domaine vital, alors que d'autres sont plus instables.

En général, la plupart des campagnols forment des couples, quoiqu'il ne soit pas rare de trouver des individus mâles ou femelles isolés, souvent accompagnés de jeunes ou de subadultes. En dehors de la période de reproduction, il est fréquent d'observer des mâles polygames ou même des groupements de deux mâles et plusieurs femelles. Peut-être que certains mâles sont éliminés, ce qui expliquerait la disparition d'une part de ceux-ci en hiver. Il est probable que l'arrêt de l'activité reproductrice

permet cette cohabitation. Le surplus de femelles entraîne plus ou moins inévitablement la polygynie.

En conclusion, nous pouvons dire que la technique de captures et recaptures mise au point précédemment permet d'étudier de nombreux éléments de la dynamique d'une population de campagnols terrestres et une étude à plus long terme est tout à fait envisageable et même souhaitable.

## RESUME

Une population semi-isolée de campagnols terrestres, *Arvicola terrestris scherman* Schaw, a été étudiée par capture et recapture entre juillet 1975 et mai 1976, sur une parcelle de 700 m<sup>2</sup>. Une série de 15 piégeages, d'une durée de deux jours et comprenant normalement 9 contrôles par jour a été effectuée à des intervalles de trois semaines. L'effort de piégeage a varié entre 526 et 950 trappes × heures.

Le réseau de pièges est visité très rapidement et permet de capturer en moyenne 80 % (70-95 %) de la population en deux jours. Le nombre moyen de captures et recaptures par individu et par piégeage est de 4,2 (2,7-6,5). Les nombres moyens de changements de trappes ( $\bar{x} = 1,7$ ) et de trappes différentes visitées ( $\bar{x} = 1,9$ ) qui lui sont fortement liés permettent d'établir les relations entre individus et de délimiter leurs domaines vitaux avec suffisamment de précision.

Les différentes méthodes d'estimation de populations basées sur une droite de régression ou sur les rapports entre individus marqués et non marqués concordent mal avec l'effectif réel de la population, dont la meilleure approximation est donnée par le calendrier de captures. Celles utilisant les distributions des fréquences de captures coïncident généralement mieux.

La densité de population atteint un maximum en novembre et en avril, et un minimum au début mars. La reproduction a cessé à mi-novembre, pour reprendre à mi-mars. Pendant la période de reproduction, l'indice de turnover entre deux piégeages est de 1,38. La survie des cohortes nées entre juillet et novembre est différente suivant les sexes et conduit à une sex ratio en faveur des femelles en hiver. L'émigration a pu être mise en évidence. Les déplacements individuels dans la population sont les plus nombreux entre juillet et novembre. La plupart des groupes familiaux sont stables et la fidélité au domaine vital et entre individus est grande. Les campagnols vivent généralement en couples. En dehors de la période de reproduction, ils forment souvent des groupements plus complexes comprenant un ou plusieurs mâles et plusieurs femelles.



## ZUSAMMENFASSUNG

Eine nicht streng isolierte Population der Schermaus, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, wurde mittels der Fang- und Wiederfangmethode (Airoldi, 1976 b) zwischen Juli 1975 und Mai 1976 auf einer Fläche von 700 m<sup>2</sup> studiert. Eine Reihe von 15 Erhebungen, die je zwei Tage dauerten und normalerweise aus 9 Kontrollen pro Tag bestanden, wurden in Abständen von 3 Wochen durchgeführt. Die Fangstärke pro Fangperiode schwankte zwischen 526 und 950 Fallen  $\times$  Stunden.

Das Fallennetz wird sehr rasch besucht und innerhalb zweier Tage werden durchschnittlich 80 % (70-95 %) der Population erfasst. Jedes Individuum wird durchschnittlich 4,2 (2,7-6,5) Mal pro Fangperiode gefangen und wiedergefangen. Korreliert mit diesem Wert sind die Zahl der Fallenwechsel ( $\bar{x} = 1,7$ ) und die Anzahl besuchter Fallen ( $\bar{x} = 1,9$ ). Diese beiden Grössen ermöglichen die Beziehungen zwischen Individuen festzustellen und ihre Territorien mit genügender Genauigkeit abzugrenzen.

Die verschiedenen Populationsschätzmethoden, die sich auf eine Regressionsgerade oder auf das Verhältnis zwischen markierten und unmarkierten Individuen stützen, stimmen schlecht mit dem reellen Populationsbestand überein, dessen beste Annäherung durch den Fangkalender gegeben wird. Methoden, die auf der Verteilung der Fanghäufigkeiten fussen, ergeben eine bessere Schätzung der effektiven Population.

Die Population erreicht ein Maximum im November und im April und ein Minimum anfangs März. Die Fortpflanzung hört Mitte November auf und beginnt wieder um Mitte März. Während der Fortpflanzungsperiode erreicht der Turnover-Index zwischen zwei Fangperioden den Wert von 1,38. Die Ueberlebensrate der Tiere, die zwischen Juli und November geboren sind, ist unterschiedlich für beide Geschlechter und führt zu einem Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen während des Winters. Die Emigration konnte festgestellt werden. Die Ortswechsel der Individuen innerhalb der Population sind am zahlreichsten zwischen Juli und November. Die meisten Familiengruppen sind beständig und die Treue an das Territorium und unter Individuen ist gross. Die Schermäuse leben meistens in Paaren. Ausserhalb der Fortpflanzungsperiode bilden sie oft komplexere Gruppen mit einem oder mehreren Männchen und mehreren Weibchen.

## SUMMARY

A semi-isolated population of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, was studied by the cap-

ture-recapture method, over an area of 700 m<sup>2</sup> from July 1975 to May 1976. A series of 15 trapping periods lasting 2 days each and normally made of 9 trap-controls a day were carried out at intervals of three weeks. The trapping effort varied between 526 and 950 trap-hours.

Traps were very quickly occupied and an average of 80 % (70-95 %) of the population caught within 2 days. Individuals were captured and recaptured at the average of 4.2 (2.7-6.5) times per trapping period. The average number of trap changes ( $\bar{x} = 1.7$ ) and of different traps occupied ( $\bar{x} = 1.9$ ) correlated with the aforementioned quantity allows to establish the relationships between individuals and set the boundaries of their home ranges with reasonable precision.

The methods of population estimation based on a regression line or on the ratio between marked and unmarked individuals, do not agree with the actual population size, whose best approximation is given by the calendar of captures. Those using the distribution of captures frequencies generally coincide better.

The population density reached a maximum in November and in April and a minimum at the beginning of March. Breeding ceased at the middle of August and started again at the middle of March. During the breeding period, the turnover index between two trapping periods was 1.38. The survival of cohorts born between July and November was different for both sexes and leading to a sex ratio in favour of females in winter. Emigration was observed and individual movements within the population were most numerous from July to November. Most family groups were stable and there was a great attachment to the home range and between individuals. Water voles live generally in pairs. Outside the breeding period, they often live in more complex groups made of one or more males and several females.

## BIBLIOGRAPHIE

- AIROLDI, J.-P. (1976 a). — Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierk.*, 41 : 23-42.
- AIROLDI, J.-P. (1976 b). — Expériences de capture et recapture chez le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia - Rodentia). *Terre et Vie*, 30 : 31-51.
- AIROLDI, J.P. (1977). — Etude du rythme d'activité du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). (en prép.).
- BAILEY, N.T.J. (1952). — Improvements in the interpretation of recapture data. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 120-127.
- BOBEK, B. (1969). — Survival, turnover and production of small rodents in a beech forest. *Acta Theriol.*, 15 : 191-210.

- CHAPMAN, D.G. (1951). — Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological sample censuses. *Univ. Calif. Publs Statist.*, 1 : 131-160.
- CORMACK, R.M. (1968). — The statistics of capture-recapture methods. *Oceanogr. & Mar. Biol.*, 6 : 455-506. (Ed. H. Barnes).
- DELURY, D.B. (1958). — The estimation of population size by a marking and recapture procedure. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 15 : 19-25.
- EBERHARDT, L.L. (1969). — Population estimates from recapture frequencies. *J. Wildl. Mgmt.*, 33 : 28-39.
- GRAMET, P. (1970). — Structure et dynamique d'une population de moineaux domestiques, *Passer domesticus* (L.). Résultats préliminaires. In : *Productivity, Population Dynamics and Systematics of Granivorous Birds*. Eds S.C. Kendeigh & J. Pinowski, pp. 181-194, Polish Scientific Publishers, Warszawa.
- HAYNE, D.W. (1949). — Two methods for estimating population from trapping records. *J. Mammal.*, 30 : 399-411.
- JOLLY, G.M. (1965). — Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52 : 225-247.
- KREBS, C.J. (1966). — Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.*, 36 : 239-273.
- LESLIE, P.H. et DAVIS, D.H.S. (1939). — An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *J. Anim. Ecol.*, 8 : 94-113.
- MEYLAN, A. et AIROLDI, J.-P. (1975). — Reproduction hivernale chez *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia Rodentia). *Revue suisse Zool.*, 82 : 689-694.
- MEYLAN, A. et MOREL, J. (1970). — Capture et élevage d'*Arvicola terrestris* (L.) : premiers résultats. *EPPO Public.*, Ser. A, N° 58 : 115-127.
- MOREL, J. (1977). — Thèse (en préparation).
- PETRUSEWICZ, K. (1975). — Productivity investigation in ecology. In : *Small Mammals : Their Productivity and Population Dynamics*. Eds F.B. Golley, K. Petrusewicz, L. Ryszkowski, pp. 9-23, IBP Synthesis Series, vol. 5, Cambridge University Press.
- ROFF, D.A. (1973 a). — On the accuracy of some mark-recapture estimators. *Oecologia*, 12 : 15-34.
- ROFF, D.A. (1973 b). — An examination of some statistical tests used in the analysis of mark-recapture data. *Oecologia*, 12 : 35-54.
- SEBER, G.A.F. (1973). — *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Griffin, London.
- SMITH, M.H., GARDNER, R.H., GENTRY, J.B., KAUFMANN, D.W. & O'FARRELL, M.H. (1975). — Density estimations of small mammal populations. In : *Small Mammals : Their Productivity and Population Dynamics*, Eds F.B. Golley, K. Petrusewicz & L. Ryszkowski, pp. 25-63, IBP Synthesis Series, vol. 5, Cambridge University Press.
- SPITZ, F. (1963). — Les techniques d'échantillonnage utilisées dans l'étude des populations de petits mammifères. *Terre et Vie*, 17 : 203-237.
- TANAKA, R. (1956). — On differential response to live traps of marked and unmarked mammals. *Annot. Zool. Jap.*, 29 : 44-51.
- TANTON, M.T. (1965). — Problems of live-trapping and population estimation for the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 34 : 1-22.