

LES TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE
UTILISEES DANS L'ETUDE DES POPULATIONS
DE PETITS MAMMIFERES *

par F. SPITZ

*Laboratoire des petits Vertébrés.
Institut National de la Recherche Agronomique,
Jouy-en-Josas (S.-et-O.).*

Avec les petits Mammifères (2), nous nous trouvons en présence de Vertébrés dont un grand nombre sont nocturnes et qui, même dans le cas d'une activité diurne, se dérobent admirablement à l'observation. Beaucoup d'espèces sont, en outre, représentées par des populations innombrables réparties sur de vastes aires géographiques où néanmoins chacune d'elles occupe une niche écologique assez précise.

Ces caractéristiques expliquent les difficultés que l'on rencontre aussi bien dans l'étude de la biologie individuelle que dans celle des populations. Pourtant les fluctuations en nombre de certaines espèces sont si remarquables, notamment chez les Rongeurs, qu'elles ont éveillé depuis longtemps l'intérêt des chercheurs, et que de nombreux travaux ont été accumulés sur le sujet, tout particulièrement au cours des dernières décennies.

On a rarement la possibilité d'étudier l'ensemble d'une vaste population à l'échelle d'un continent ou plus modestement d'une région; citons cependant la tentative de Blair sur l'île de Santa Rosa en Floride.

Aussi le chercheur doit-il limiter ses ambitions, et les

(1) Rapport présenté au Colloque sur les Méthodes d'échantillonnage en écologie animale, tenu à Paris les 29 et 30 mars 1963.

(2) Par le terme de « petits Mammifères », nous désignons ici non seulement les Micromammifères mais aussi les espèces dont la taille peut atteindre celle des Renards ou des Blaireaux; nous en exceptons toutefois les Chiroptères dont les particularités biologiques (vol, grégarisme, etc...) ont conduit à les étudier avec des méthodes qui leur sont propres.

principaux types d'études abordées sont, d'après leur degré croissant de complexité : l'étude d'une espèce sur une petite surface d'un seul milieu, celle d'une communauté d'espèces vivant sur un même territoire, celle d'espèces installées dans un même milieu végétal, ou bien enfin, l'étude comparative des espèces vivant dans les différents milieux d'une même région.

Mais quel que soit le type d'étude abordé, le premier problème qui se pose toujours est celui de l'échantillonnage des espèces. Il faut savoir comment opérer pour caractériser, qualitativement et quantitativement, les espèces qui vivent sur la surface prospectée, de façon à obtenir une image aussi proche que possible de la réalité.

Nous allons présenter ci-dessous une revue des techniques utilisées, qui sera ordonnée suivant une certaine classification. Ceci est indispensable pour la clarté de l'exposé mais comporte une part d'arbitraire. Nous distinguons ainsi deux grands types d'échantillonnage :

— *l'échantillonnage indirect* au cours duquel l'animal est décelé, et dénombré si possible, par les traces que laissent certaines de ses activités : pistes, terriers, nids, huttes, excréments, alimentation, etc...

— *l'échantillonnage direct* au cours duquel les individus eux-mêmes sont perçus et comptés par observation, tir au fusil, capture au piège, etc... En raison de l'importance considérable prise par le piégeage, nous avons dû en faire un chapitre particulier dans notre exposé.

LES TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE INDIRECT

Les techniques que nous allons énumérer ne sont généralement utilisées que pour détecter et identifier les Mammifères présents dans le milieu observé. Toutefois, un certain nombre d'auteurs se sont efforcés d'employer ces techniques pour une étude quantitative des populations. Ce sont ces travaux seulement que nous analyserons ici.

Les empreintes. — L'utilisation des pistes pour localiser et même dénombrer les animaux est une méthode d'usage courant pour les grands Mammifères. Elle est préliminaire à tous les piégeages utilitaires ou scientifiques employés pour les petits Mammifères. Mais même lorsque le substrat est favorable : neige, sol boueux ou

sa blonness, etc... son utilisation permet assez rarement une étude quantitative, bien que Novikov en ait montré les possibilités d'utilisation par temps de neige pour l'étude des Léporidés.

Quelques auteurs se sont appliqués à transposer la méthode pour la rendre d'emploi plus précis et moins occasionnel. C'est ainsi que Mayer en 1957 étudie l'activité de divers Rongeurs en plaçant dans leurs galeries un cylindre de papier enduit intérieurement de noir de fumée. Justice en 1961 utilise des carrés de papier noirci disposés régulièrement sur un terrain pour étudier le territoire de *Mus musculus*; les individus ont été auparavant identifiés par amputation d'orteils, et leurs empreintes rendues ainsi reconnaissables.

Signalons en passant, le travail de Richards, cité par Wood, qui concurremment à divers indices relève à l'odorat les traces olfactives laissées par *Vulpes fulva* le long de la ligne de 30 miles qui lui sert de parcours de référence.

Les crottes et laissées. — C'est surtout pour les Lagomorphes que le comptage des pelotes fécales a été développé. Nous trouvons mention de cette technique pour l'étude des Léporidés américains chez Taylor en 1930, Mac Lulich en 1937, Hendrickson en 1939, Arnold en 1943, Brooks en 1955, etc... Chez les deux derniers auteurs, le nombre de crottes trouvées sur une surface donnée est pris comme indice de la fréquence des animaux.

Arnold avait notamment montré que le nombre de crottes est remarquablement constant d'un jour à l'autre pour un même individu recevant une alimentation donnée. Mais, en fait, ce nombre est variable avec la nature de celle-ci et, en outre, se pose le problème de la détermination de l'âge des crottes trouvées sur le terrain. Ce dernier a été résolu de façon satisfaisante pour *Oryctolagus cuniculus* en Nouvelle-Zélande par Taylor et Williams ainsi que par Riney. Toutefois l'estimation du nombre absolu de Lapins ne semble guère réalisable par cette technique, malgré les tentatives de Hendrickson.

Pour les petits Rongeurs, nous retiendrons surtout la méthode préconisée en 1957 par Emlen et alii sous le nom de « dropping boards » : de petites plaques de matériaux divers sont disposées de façon régulière sur le terrain (en ligne ou en grille) ; on constate alors que certains Micromammifères, les Microtinés notamment, déposent volontiers leurs crottes sur ces plaques ; on établit un index de la présence de ces animaux d'après le pourcentage de « crottoirs » utilisés. Cette technique suppose

l'identification certaine des auteurs de crottes et son emploi reste limité car le terrain doit être à végétation fournie, sinon les parties nues du sol sont utilisées plus fréquemment que les plaques, comme nous l'avons nous-mêmes observé en Vendée où nous étudions *Microtus arvalis*. Néanmoins, en conditions favorables, la méthode permet de suivre aisément les fluctuations locales d'une ou deux espèces de petits Rongeurs.

Signalons pour terminer que Pierce et Williams, cités par Giban, ont trouvé une corrélation satisfaisante entre la quantité de crottes de Rats trouvées sur un navire et le nombre de cadavres retrouvés après une destruction aux gaz toxiques. Mais Emlen et al. (1942) reconnaissent que les divers indices laissés par *Rattus norvegicus* (y compris les crottes), sont généralement insuffisants pour évaluer même grossièrement l'efficacité d'une destruction.

Les terriers et constructions. — Le dénombrement des terriers sur une surface déterminée représente une bonne méthode de recensement pour les espèces chez qui les terriers de chaque individu, couple ou famille, sont parfaitement séparés les uns des autres. C'est la méthode qui fut employée par Scott pour *Vulpes fulva* et *Mephitis mephitis*, par Sheldon pour *Vulpes fulva*, par Koford pour *Cynomys ludovicianus*. Il est évident que l'on peut agir de même à propos de nombreux Rongeurs désertiques ou steppiques tels les Hétéromyidae ou les Gerbillidae comme l'a fait Petter. En complétant le dénombrement des terriers par un examen des pistes et autres indices, Dorney ainsi que Taylor et Williams, ont obtenu de bons recensements respectivement pour *Procyon lotor* et pour *Oryzotolagus cuniculus*. Une cartographie précise des terriers, des pistes et autres indices permet un échantillonnage et une localisation très sûrs. Allen et Haugen ont ainsi étudié les *Sylvilagus* en hiver; Errington a estimé les populations de *Fiber zibethicus* avec une erreur qu'il pense inférieure à 5 p. cent; Sather a confirmé en 1958 que pour cette espèce, c'était la meilleure des méthodes qu'il a comparées. Enfin, signalons que déjà en 1930 et 1931, Taylor et Phillips utilisaient le comptage des terriers ou des gîtes pour recenser divers Lagomorphes, notamment les *Lepus* et *Sylvilagus*, en le complétant, il est vrai, par des données fournies par le piégeage.

Pour les petits Rongeurs le dénombrement des trous et pistes est sans doute réalisable, mais seulement dans le cas d'une espèce très largement dominante, car il faut être sûr de l'identité des habitants. Le procédé a été utilisé

largement mais d'une façon en général très extensive. Ainsi Craighead et Craighead étudiant *Microtus pennsylvanicus* sur une commune des Etats-Unis, classent les parcelles de terrains en densément, moyennement, faiblement ou très faiblement peuplées, puis des piégeages effectués sur quelques parcelles de chaque catégorie leur permettent une évaluation de l'ensemble de la population de *M. pennsylvanicus* sur la totalité de la commune. Bernard effectue aussi des « relevés » de *Microtus arvalis* en Belgique par le dénombrement des trous sur cinq surfaces de 1 m² réparties sur un parcours fixé à 100 m de longueur ; il obtient ainsi un indice de fréquence qui lui permet de comparer les populations d'une saison à l'autre. Les résultats de ces recensements doivent être interprétés avec prudence car il est parfois difficile d'apprécier l'âge des fouilles observées et qu'en outre l'importance de celles-ci varie beaucoup avec la nature et la consistance actuelle du sol, le type de couverture végétale, la saison, etc... Il semble en réalité n'exister qu'une corrélation assez lâche entre les diverses manifestations de fousissement des petits Rongeurs et l'importance numérique de leurs populations.

Dans les pays à fort enneigement hivernal, la fonte de la neige découvre des travaux faits durant l'hiver : pistes, nids, déblais, etc... et leur cartographie précise permet une certaine estimation de la densité des petits Rongeurs au cours de l'hiver précédent. C'est ce qu'a montré Linduska dans le Michigan.

La méthode des « trous réouverts » est à l'heure actuelle la plus employée pour l'évaluation des résultats obtenus par un traitement de destruction, c'est-à-dire pour estimer une fluctuation de population artificielle et brutale. Sur une certaine surface toutes les entrées de terriers ou galeries sont obstruées mécaniquement soit d'un coup de talon soit par le passage d'un instrument aratoire ; puis dans les jours qui suivent on compte les trous qui sont réouverts ou reformés. Mais, bien évidemment, la méthode n'est applicable que dans le cas d'une espèce largement dominante. D'autre part la perturbation apportée par le bouchage des trous sur le comportement des animaux n'est pas négligeable. Enfin, on n'est jamais certain d'avoir initialement bouché tous les trous surtout si la végétation est assez dense. Malgré ces critiques la méthode garde une assez bonne valeur quand il s'agit d'étudier une seule espèce dans des terrains nus ou à faible couverture végétale. Bodenheimer l'a largement utilisée pour l'étude des fluctuations numériques de *Microtus guentheri* au Moyen-

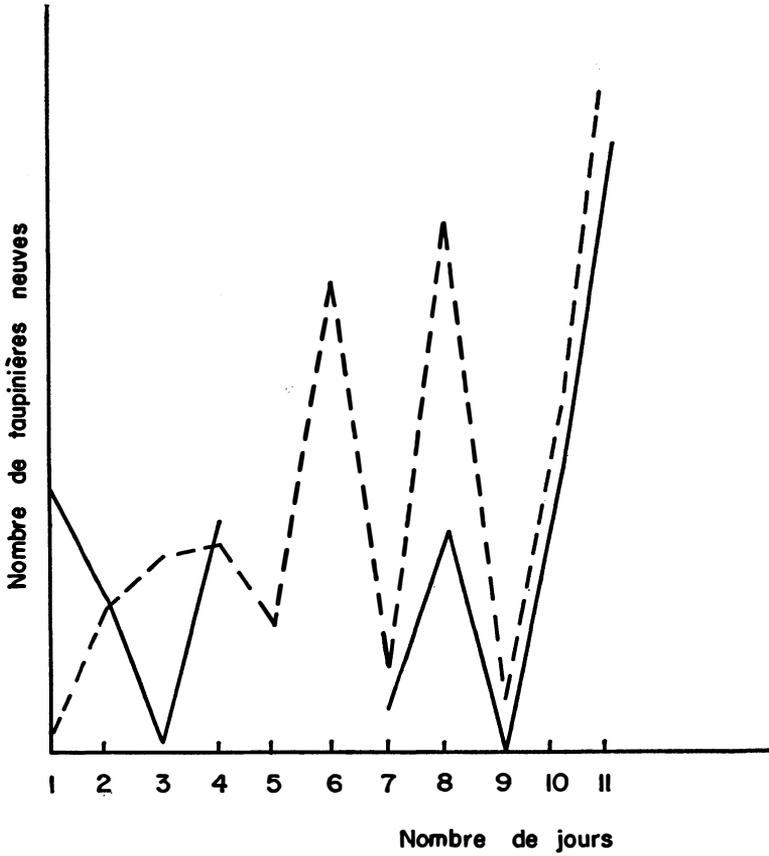


Figure 1. — Evolution du nombre de taupinières neuves recensées chaque jour sur deux prairies contiguës. Ligne continue : première prairie. Ligne discontinue : deuxième prairie. Pendant les quatre premiers jours l'évolution est complètement différente dans les deux parcelles. Sur l'ensemble des onze jours de recensement, le rythme se révèle très irrégulier. Observations réalisées au C.N.R.Z. à Jouy-en-Josas (Seine-et-Oise).

Orient et Bernard en Belgique, conjointement au piégeage, pour l'étude de *Microtus arvalis*.

Certains Mammifères souterrains poussent la terre provenant du creusement des galeries à la surface du sol où ces déblais forment ce que l'on appelle couramment des « taupinières », quelle que soit l'espèce en cause. Plusieurs auteurs ont cherché à mettre à profit cette particularité pour l'étude des populations. Nous citerons notamment le travail de Thompson qui dans les régions à faible densité de *Thomomys bottae* arrive ainsi à délimiter avec précision les territoires des individus ou familles et à les dénombrer. Mais c'est plus généralement le dénombrement des taupinières formées après un arasement général qui est utilisé. Ainsi Keith et alii montrent qu'il existe une relation entre le nombre de captures de *Thomomys talpoides* et celui des taupinières nouvellement formées, au cours des 48 heures qui suivent l'arasement. Si un tel indice de population est relativement facile à obtenir, il est par contre assez critiquable. C'est ainsi que des observations récentes de Grolleau semblent bien montrer que le rythme de formation des taupinières peut être différent sur deux parcelles voisines et en corrélation seulement faible avec le nombre de *Talpa europaea* piégées (Fig. 1).

Le comptage des huttes hivernales a été fort utilisé pour le recensement de *Fiber zibethicus*. Aldous et Dozier estiment que le nombre de huttes est un bon indice de la population à la fin de l'hiver; leur dénombrement peut s'effectuer à vue au sol, ou sur photographie aérienne. Leedy pense que le recensement aérien est à la fois plus complet et plus aisé, mais que des observations et des piégeages portant sur un certain nombre de huttes sont nécessaires pour évaluer le nombre moyen d'habitants par hutte et, partant de là, l'importance de la population totale. Par contre Sather à la suite de la comparaison de diverses méthodes juge que le comptage des huttes aboutit à une évaluation de la population beaucoup moins précise que la cartographie des terriers.

C'est aussi la photographie aérienne que Swank et Glover ont utilisé pour recenser les constructions (huttes, barrages, réserves de bois coupé) faites par *Castor canadensis*; les sources d'erreur sont les ouvrages multiples construits par une seule famille et les bêtes vivant en terrier. En outre comme le souligne Hay il importe par des observations au sol d'évaluer l'importance moyenne des colonies.

Pour les espèces qui construisent des nids aériens, il y a là une possibilité de recensement qui a été mise à pro-

fit. Pemberton et Dopmeyer aux îles Hawaï ont ainsi dénombré les *Rattus rattus* arboricoles. Uhlig comptant les nids de feuilles vertes de *Sciurus carolinensis* habités après la période de reproduction, constate que leur nombre est proportionnel à celui des jeunes que l'on trouve dans les tableaux de chasse.

La consommation d'aliments. — Les services des ministères de l'Agriculture des différents pays basent le plus souvent leurs enquêtes au sujet des populations de Rongeurs sur l'estimation des dégâts, établie d'après le nombre des communes touchées par la calamité, l'importance des surfaces ravagées et l'acuité des déprédations. De telles enquêtes ne fournissent pour l'écologiste que des données fortement critiquables. Mais se basant sur la seule importance des dégâts, Cloutier a montré que l'on pouvait avoir une idée assez précise des fluctuations du ravageur; il étudiait dans quelques vergers-types les variations d'année en année du pourcentage d'arbres attaqués par *Microtus pennsylvanicus*. Il ne peut s'agir que d'un indice relatif, puisque l'attaque des écorces par *Microtus* dépend de facteurs variés et pas seulement du nombre des individus.

Des résultats beaucoup plus importants ont été obtenus avec les Rongeurs en étudiant la consommation d'appâts mis à leur libre disposition. Cette fois encore la méthode n'est applicable que dans le cas où on est en présence d'une espèce largement dominante, car s'il est parfois possible de distinguer qualitativement les diverses espèces consommatrices, il est toujours impossible de faire quantitativement la part qui revient à chacune d'elles.

Greffenius a exposé en 1939 une méthode permettant de déterminer l'abondance relative de *Microtus pennsylvanicus* dans différents milieux : il installe une ligne de vingt postes d'appâtage placés à six pieds les uns des autres et considère le pourcentage de postes où une consommation est constatée; ses observations l'amènent à penser que ce pourcentage est proportionnel à la densité de population et un seul piégeage quantitatif lui permet ainsi d'estimer la population des différents milieux sondés. L'auteur lui-même ne cache pas les imperfections de sa méthode : difficulté de savoir dans bien des cas s'il y a eu réellement consommation, et d'identifier les consommateurs. Il est probable aussi que l'écartement des postes d'appâtage joue un rôle suivant qu'il est plus ou moins grand par rapport aux dimensions du domaine vital de l'espèce étudiée.

Indépendamment l'un de l'autre, Doty aux îles Hawaï

et Chitty en Grande-Bretagne ont mis au point une remarquable méthode d'estimation relative des populations de Rats : *Rattus norvegicus*, *R. rattus* et *R. hawaiensis*. Elle est basée sur la mesure de la consommation journalière d'un appât constitué généralement par des céréales et offert en quantité excédant largement les possibilités de consommation.

La courbe de consommation journalière croît rapidement les premiers jours puis elle atteint un palier au bout de 5 à 10 jours; on opère alors la destruction expérimentale puis on établit une nouvelle courbe pour la population restante. C'est la comparaison des deux paliers de consommation qui sert à chiffrer le niveau relatif de la population après la destruction. Cette méthode a été très utilisée et la précision obtenue est d'autant plus grande que la consommation est elle-même élevée et que l'on a mieux pu éliminer certaines sources d'erreur : consommation des appâts par d'autres Rongeurs ou par des animaux domestiques, changements brutaux dans les sources habituelles de nourriture des Rats, etc... On consultera à ce sujet Giban (1954 et 1962).

LES TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE DIRECT

Le recensement visuel. — Si le recensement direct, à vue, des petits Mammifères n'a pas donné lieu aux mêmes développements que pour les Oiseaux et les grands Mammifères, il a servi cependant de base à un bon nombre de travaux. Suivant les cas, il s'agit du recensement systématique effectué sur une certaine surface, ou d'un comptage des animaux vus soit à partir d'un point d'observation fixe, soit le long d'un itinéraire déterminé parcouru par l'observateur. Dans chaque cas, certaines limites sont imposées à l'observation : tout animal vu au-delà n'est pas compté.

La prospection systématique a été décrite par Kelber; elle consiste à quadriller le terrain puis à faire explorer simultanément chaque carré par un observateur qui compte les animaux vus, en complétant son comptage par un repérage des traces et indices. Le recensement portait sur *Lepus americanus*, *Sylvilagus floridanus*, *Erethizon dorsatum*, *Castor canadensis*, *Mephitis mephitis*, *Mustela frenata* et *M. vison*, *Lutra canadensis*, *Vulpes fulva* et *Canis latrans*. Stroganova nous indique un autre genre de recensement visuel total; il s'agit du comptage de *Citellus relictus* dans le Tian-Chan, au printemps, quand les

adultes sortent au soleil sur la neige; la méthode est valable également pour *Citellus undulatus* et l'auteur propose de l'appliquer aux Marmottes.

Le recensement à partir d'un point fixe est effectué en notant les animaux vus pendant un intervalle de temps déterminé, ainsi que le faisaient Grinnell et Storer en 1927. Taylor et Williams ont appliqué la technique à *Oryzotolagus cuniculus* en Nouvelle-Zélande et ils estiment qu'un observateur opérant suivant le même protocole dénombre en fait de 35 à 100 p. cent des animaux réellement existant suivant le moment et les circonstances. Dunnet a critiqué l'emploi de cette méthode et expliqué l'énorme variation de ses résultats d'après le comportement de sortie du terrier. Flyger montre que pour *Sciurus carolinensis* le nombre d'individus vus en 15 minutes fournit un indice peu précis mais néanmoins valable. Signalons que ce même auteur utilise l'observation à vue pour établir la proportion dans une population des individus précédemment capturés et marqués visiblement et que Lechleitner applique ce même procédé à *Lepus californicus*.

Le recensement à partir d'un itinéraire est cité dès 1930 par Taylor comme applicable à diverses espèces. Webb l'emploie en 1942 pour *Lepus americanus* en parcourant une ligne droite et en notant la distance et l'angle de fuite des individus levés. Wight effectue des recensements de *Sylvilagus floridanus* en parcourant des routes secondaires; son observation à vue lui permet en outre d'établir sommairement la structure par âges de la population étudiée.

Il semble possible d'appliquer aux petits Mammifères nocturnes la méthode d'observation à poste fixe et à intervalles réguliers en s'aidant de la technique d'observation en infra-rouge décrite par Southern et alii, ainsi que Seubert, d'autant mieux que les appareils existant actuellement offrent des possibilités d'emploi plus larges que ceux utilisés par les auteurs cités. Par contre l'enregistrement photographique automatique ne semble avoir été utilisé que pour des études de comportement, par ex. Pearson et Osterberg, bien qu'il semble théoriquement possible de l'utiliser pour photographier à poste fixe et à intervalles réguliers toute une zone d'un biotope.

Les statistiques d'animaux morts. — La chasse, les marchés de pelleterie, les animaux tués sur les routes, voilà autant de sources de renseignements que les auteurs ont cherché à exploiter pour suivre les fluctuations naturelles de population.

Elton donne de multiples exemples de l'utilisation que l'on peut faire des « tableaux » d'animaux à fourrure pour des populations de prédateurs du Grand Nord. Dans la mesure où la « pression de piégeage » exercée par les trappeurs reste à peu près constante, il est certain que l'on peut obtenir des documents valables et extrêmement parlants, tel le graphique montrant les variations du nombre de peaux de *Vulpes fulva* récoltées par les « Moravian missions » de 1834 à 1925. En 1955 une étude moins vaste mais basée sur la même technique a été faite par Whittle sur *Oryctolagus cuniculus* d'après le nombre de carcasses commercialisées en Nouvelle-Zélande. Giban en 1956, s'est efforcé de tirer le meilleur profit possible des tableaux de chasse réalisés annuellement sur divers domaines pour préciser l'influence de la myxomatose sur les populations d'*Oryctolagus cuniculus* en différentes régions de France. Allen utilise également les statistiques de chasse pour suivre les populations de *Sylvilagus*. Mais en général les « tableaux de chasse » sont soumis à trop de facteurs étrangers à la population étudiée pour être considérés comme vraiment représentatifs. Aussi, divers auteurs ont-ils codifié les conditions dans lesquelles le « tableau » devait être réalisé. Wight retient le nombre de *Sylvilagus floridanus* tués en une heure de chasse effective. Friley ne conserve pour *Sciurus niger* que les résultats des premières semaines de chasse. Uhlig prend comme référence le nombre de *Sciurus carolinensis* tués en 1.000 heures sur 1.000 acres. Enfin Yeager recense le nombre de *S. carolinensis* tués en effectuant un certain parcours.

Le comptage des individus trouvés morts sur les routes est d'après Newmann un moyen d'échantillonnage aux vastes possibilités mais soumis à des variations indépendantes des populations, dues aux individus, aux saisons, etc... On pourrait peut-être songer à l'utiliser en Europe pour les Hérissons si souvent écrasés sur les routes.

Le comptage des cadavres de Rongeurs est souvent proposé comme moyen d'estimer les résultats d'une opération de destruction. Williams se réfère au nombre de cadavres de Rats trouvés après « dératisation » aux gaz toxiques pour situer le niveau des populations de Rats dans les navires au moment de la destruction. C'est là un cas presque unique car en général, qu'il s'agisse de Rats ou d'autres petits Rongeurs, on ne retrouve après une destruction qu'un nombre faible de cadavres et en proportion très variable avec la population initiale.

L'échantillonnage par les prédateurs. — L'échantillonnage d'une communauté de Micromammifères est sans doute faite de façon naturelle par leurs prédateurs et nous avons la possibilité de retrouver les restes des proies dans les pelotes de réjection, les fèces, les proies abandonnées auprès des nids et terriers, etc... Il est certain que la chouette effraye, *Tyto alba*, répartie dans une grande partie du monde, a permis beaucoup d'études qualitatives de grand intérêt. Toutefois, une étude quantitative à partir des données fournies par l'examen des pelotes de réjection est très discutée. Par exemple, Errington considère que *Bubo virginianus* se révèle dans la recherche de ses proies « un opportuniste dépourvu d'imagination » : c'est un mauvais échantillonneur. Becker a utilisé les pelotes de *Tyto alba* pour suivre les populations de *Microtus arvalis*, et Obolenskis a fait de même en Russie pour plusieurs espèces de Micromammifères. Les observations que nous avons personnellement faites en Vendée nous ont montré que la proportion des deux proies principales de *Tyto alba* dans cette région (*Microtus arvalis* et *Crocidura russula*) dans le total des proies est assez peu variable, mais que, par contre, le nombre moyen d'individus de chaque espèce trouvé dans chaque pelote suit assez bien les variations des populations locales que nous connaissons de façon précise grâce au piégeage.

L'ÉCHANTILLONNAGE PAR PIÉGEAGE

Le piégeage est la technique la plus couramment employée pour prélever un échantillon dans une population de petits Mammifères.

On peut distinguer deux grandes catégories de piégeage :

— Les *piégeages exhaustifs* au cours desquels les animaux capturés ne sont pas relâchés.

— Les *piégeages non exhaustifs* au cours desquels les animaux capturés sont relâchés, en général après avoir été marqués individuellement.

Problèmes posés par le piégeage.

Les types de piège. — On constate de grosses différences de réussite dans la capture des diverses espèces, suivant le type de piège utilisé. Avant d'entreprendre une étude, il convient donc d'avoir déterminé le plus efficace

pour la ou les espèces étudiées, et de savoir si l'on désire des captures vivantes ou mortes. Les pièges qui attirent l'animal par un appât sont recommandés pour certains Carnivores, les Lièvres, les *Rattus* et les *Mus*. Les pièges « à la coulée » prennent l'animal sur un point de passage favori; ils sont valables pour beaucoup de petits Rongeurs terrestres, pour les *Fiber zibethicus* (nasses submergées), les Mustelidae, les petits Insectivores; dans le même ordre d'idée, il existe de nombreux dispositifs pour la capture des Mammifères souterrains. Le *piège couloir* à porte tombante, construit en matériau opaque, joue le rôle d'un « faux terrier » et a une très grande efficacité à l'égard de nombreux Rongeurs et Insectivores; il ne nécessite pas d'appât. Un bocal ou un bidon enfoncé dans la terre, l'ouverture au ras du sol, rend de grands services, comme le montre Bernard. La capture des Rats et des Carnivores nécessite en général une longue préparation pour habituer l'animal au piège. Capturer vivant pose des problèmes spéciaux résolus souvent par l'adjonction d'une boîte où l'animal trouve litière et nourriture. Nous ne pouvons pas nous étendre sur ce sujet et nous renvoyons le lecteur aux études comparatives de pièges qui ont été faites notamment par Bernard, Brant, Holdenried, Mosby, Philipps et East, Sealander et James, etc...

Différence de réaction des individus à l'égard des pièges. — Dans une même espèce, les divers individus ne réagissent pas exactement de la même façon à l'égard des pièges: Young, Neess et Emlen en présentent un bon exemple pris chez *Mus musculus*. Ceci aurait peu d'importance si l'on pouvait admettre qu'il y a une réaction moyenne présentée par la majorité des individus en toute circonstance. Mais un problème beaucoup plus grave a été soulevé avec les techniques d'échantillonnage par marquage et relâcher: la probabilité de capture peut être notablement distincte lors d'une première capture et lors des recaptures. Geis, Huber, Taylor et Williams montrent qu'un *Sylvilagus* ou un *Oryctolagus* sont repris très difficilement après une première capture. Un phénomène comparable est connu pour *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*, ce n'est donc pas quelque chose d'exceptionnel. Pour pallier cet inconvénient Allen et Geis procèdent aux recaptures de *Sylvilagus* marqués par le moyen de la chasse; Dunnet, qui effectue des recensements visuels à poste fixe, note alors les *Oryctolagus* précédemment marqués de façon visible; de même Lechleitner avec *Lepus californicus*.

Le cas inverse, c'est-à-dire celui où les animaux capturés une première fois se piégeraient plus facilement que les non encore capturés, est beaucoup plus difficile à analyser d'après les données expérimentales. Abordant ce sujet, Chitty et Kempson, Tanaka, n'apportent pas de certitude absolue en ce qui concerne les *Microtinae*. Nos observations en Vendée sur *Microtus arvalis* montrent seulement : (1) que de très rares individus « s'abonnent » à un piège; (2) qu'un petit pourcentage (0 à 20 % selon les cas) d'individus précédemment marqués ne sont jamais repris même avec le piégeage le plus intensif, ceci étant dû sans doute à la mort ou au déplacement du plus grand nombre et au fait que quelques-uns deviennent réfractaires; (3) que les probabilités de capture des marqués et des non encore capturés (estimées de la même façon que par Tanaka) sont fort différentes au début des piégeages mais tendent à se rapprocher ensuite.

En fait, notre opinion est que ces différences dans les chances de capture proviennent de la disposition et de la densité faible des pièges dans les cas étudiés. Dans deux expériences en Vendée où le marquage de *Microtus arvalis* a été suivi d'un piégeage intensif, la proportion d'individus marqués dans les captures de ce dernier piégeage est restée la même à chaque relevé, indiquant que les deux catégories d'individus avaient les mêmes chances d'être pris.

Influence de l'appât. — Stickel montre qu'avec des espèces telles que *Peromyscus maniculatus* la présence d'un appât bien choisi augmente la chance de capture, mais n'amène pas un individu à sortir de son domaine vital; ce dernier point est capital pour autoriser l'emploi de l'appât dans les méthodes d'échantillonnage. Fitch a noté que l'appétence des diverses espèces à l'égard de tel ou tel appât varie avec la saison, sans doute à cause des changements dans la nourriture habituelle des animaux piégés.

Influence des facteurs météorologiques. — Nous disposons sur ce sujet d'un bon nombre de publications. Plusieurs d'entre elles étudient en détail les répercussions des divers facteurs. Citons entre autres Gentry et Odum qui montrent l'augmentation des captures de *Peromyscus polionotus* pendant les nuits douces et couvertes par rapport aux nuits froides et claires. Sidorowicz indique l'augmentation des captures de tous les Micromammifères forestiers pendant les nuits pluvieuses. Getz constate des influences variables et plus ou moins marquées suivant

les espèces. Chez les animaux dont le comportement hivernal est très distinct du comportement estival, ces différences se retrouvent dans les taux de capture ; on consultera à ce sujet Aldous pour *Fiber zibethicus* et Huber pour *Sylvilagus*. Personnellement nous n'avons pas observé de telles différences saisonnières ou journalières chez *Microtus arvalis* en Vendée, sans doute parce que nous utilisons toujours des piégeages intensifs.

Les piégeages avec marquage et relâcher.

Généralités. — Entre 1930 et 1940 plusieurs mammalogistes américains, anglais et russes ont appliqué aux petits Rongeurs la technique du marquage individuel inaugurée sur les Poissons par Petersen en 1893 et reprise à grande échelle pour les Oiseaux. Il est probable que les premiers utilisateurs cherchaient seulement à préciser les déplacements des animaux, mais les résultats ont montré que chaque individu se meut dans un périmètre assez étroit qui n'est pas sans analogie avec le territoire des oiseaux en reproduction. On avait ainsi la preuve que les petits Mammifères ne vagabondent pas au hasard, mais au contraire qu'ils occupent chacun une place relativement définie, un « domaine vital », au moins pour un certain temps. Au début les auteurs se contentaient de poursuivre le piégeage jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de non marqués dans les captures, considérant alors connaître l'ensemble de la population locale. En 1938, Allen utilisant les marquages et recaptures (par tir) de *Sylvilagus floridanus* estima la population soumise aux piégeages en appliquant aux données une règle de calcul simple : le Lincoln index, appelée ainsi parce que Lincoln l'appliqua en 1930 au calcul des populations de Gibier d'eau.

Ce calcul suppose certaines hypothèses de base : (1) Tous les individus présents ont à peu près la même chance de capture ; (2) Les individus marqués se redistribuent au hasard dans la population après avoir été relâchés ; (3) Les individus marqués n'ont pas à l'égard des pièges un comportement différent de celui des autres individus.

L'hypothèse (1) est vérifiée si les pièges sont suffisamment proches les uns des autres pour que tous les « domaines vitaux » des divers individus enferment plusieurs pièges. Si (1) est vérifié, (2) l'est généralement, à condition de relâcher les individus au point de capture. L'hypothèse (3) a été évoquée plus haut : elle n'est pas normalement vérifiée pour les Lagomorphes et les *Rattus*,

ce qui impose, comme nous l'avons vu, des techniques particulières de recapture.

Le problème du domaine vital. — La connaissance précise du domaine vital est donc fondamentale. On comprend que de nombreux chercheurs aient examiné à fond cette question dont Calhoun en 1958 a sans doute le mieux résumé les divers aspects : le domaine vital ou « home range » est une surface qui s'étend autour d'un *centre d'activité* dont la position est déterminée par celles des diverses recaptures de l'individu. La probabilité de capture décroît ou fur et à mesure que l'on s'en écarte ; dans ces conditions le domaine vital n'a pas de limite réelle mais sa frontière peut être arbitrairement fixée en appliquant la loi statistique relativement simple exposée par l'auteur. Les données expérimentales avaient été recueillies par Brant à Berkeley (Californie) sur *Reithrodontomys megalotis* ; elles s'accordent admirablement avec les vues théoriques de Calhoun.

Auparavant des méthodes simples d'estimation du domaine vital avaient été exposées. Citons surtout Hayne en 1949. Il ressort de l'analyse des diverses publications, y compris celles de Calhoun déjà citée, et de Brant, que la plus grande distance entre les points de capture du même individu est une bonne estimation du diamètre de son domaine. Il est toutefois plus honnête de parler dans ce cas, comme Stickel en 1946, d'une « zone des déplacements pour n jours ». La durée du piégeage interdit le plus souvent de connaître les domaines vitaux de tous les individus, mais on peut tirer des données expérimentales une estimation du domaine moyen pour la population considérée, à condition que le piégeage dure au moins 5 à 10 jours. Hayne en 1950 et Stickel en 1954 ont examiné l'influence de l'écartement des pièges sur cette estimation moyenne. Ils arrivent au résultat que l'évaluation obtenue chez *Peromyscus* ou chez *Microtus* augmente avec la distance entre pièges. Or Tanaka, en 1961, constate que la moyenne des plus grandes distances entre recaptures dans une population de *Clethrionomys rufocanus* et *C. rutilus* ne varie pas en passant d'un écartement de 5 m à un écartement de 15 m. Nous avons fait la même constatation sur *Microtus arvalis* avec 5 m et 10 m. Cette discordance semble purement méthodologique. Hayne ne retient dans ses calculs que les individus ayant au moins 3 recaptures, alors que Tanaka et nous-mêmes les retenons tous, y compris, à la limite, ceux qui ont une seule recapture sur place. Il est possible que le tri effectué par Hayne élimine

les individus qui ont le plus petit territoire ce qui augmenterait l'estimation moyenne d'autant plus que les pièges sont plus écartés.

En résumé, on peut admettre qu'à l'intérieur de certaines limites d'écartement des pièges, l'estimation de la taille du domaine vital est à peu près correcte. Si l'écartement est beaucoup trop grand on n'a pratiquement que des recaptures sur place, et si les pièges sont trop serrés tout individu relâché a toutes chances de se faire reprendre très près.

Tous les auteurs cités supposaient que le domaine vital est à peu près circulaire : un récent article de Stumpf et Mohr tendrait à montrer, chez certaines espèces et dans certaines conditions l'existence d'un domaine elliptique où le centre d'activité occupe un foyer.

La disposition des pièges. — Dans quelques cas les pièges ont été placés, non pas suivant une disposition géométrique, mais simplement aux emplacements paraissant les plus favorables. C'est le cas pour des espèces à terriers espacés et bien distincts; Evans et Holdenried ont opéré ainsi pour *Citellus beecheyi*, Evans pour *Citellus tridecemlineatus*, Thompson pour *Thomomys bottae*. De même pour des espèces à localisation difficile et densité faible : *Lepus americanus* étudié par Green et Evans, *Martes americana* par Guenther, *Mustela vison*, par Mitchell; même chose pour Allen avec *Sylvilagus floridanus*.

Les dispositions en lignes sont rarement utilisées puisqu'elles ne permettent les recaptures que dans une seule direction. Nous en trouvons mention dans des études comparatives de milieux faites par Linduska en 1950, et dans un travail sur les Mammifères d'une forêt tropicale publié par Davis en 1945.

Le dispositif le plus fréquent est le *réseau* à maille carrée ou rectangulaire. Le réseau fixe avec un piège par station a été utilisé par un nombre énorme de chercheurs, aussi bien pour les Micromammifères que pour des animaux plus volumineux (gros Rongeurs, Carnivores, etc...). Nous citerons à part les systèmes à pièges mobiles : dans le travail d'Evans chaque piège pouvait occuper jour après jour les quatre coins d'un rectangle; Miller disposait une grille où chaque piège était mis au hasard dans l'un des carrés unitaires; Blair, comme Jones et Barber utilisent des lignes parallèles piégées à tour de rôle. Ces dispositifs mobiles évitent dans une certaine mesure la « fidélité » trop grande d'un individu pour un piège, mais ils ont sur-

tout permis l'utilisation la plus large possible d'un matériel restreint.

Signalons pour terminer la disposition des pièges sur cercles concentriques pratiquée par Howell.

L'estimation des populations. — Nous avons vu plus haut les hypothèses qui permettent d'appliquer le Lincoln index; elles se résument ainsi : les pièges doivent être proches les uns des autres (on prendra comme ordre de grandeur maximum la moitié du rayon du domaine vital) et on doit s'adresser uniquement à des espèces ayant autant de chances d'être reprises que d'être prises; si plusieurs espèces sont à étudier, la distance entre pièges sera basée sur l'espèce ayant le plus petit domaine vital. Ces conditions remplies, la population piégée peut être calculée, et on sait que tous les individus circulant à l'intérieur du réseau de pièges figurent dans le total trouvé; mais dans ce total figurent aussi des individus dont les domaines vitaux s'étendent en bordure du réseau. Etant donné que les domaines individuels se recouvrent assez largement, il nous faut assimiler chaque individu à son centre d'activité et nous voyons alors que tous les animaux dont le centre d'activité est à une distance du bord du réseau piégé égale ou inférieure au rayon de leur domaine vital peuvent être pris. En pratique cela reviendrait à décider que la surface correspondant à la population calculée par le Lincoln index est celle du quadrillage de pièges augmentée d'une bande dont la largeur égale le rayon du domaine vital moyen de l'espèce étudiée. Bien entendu les populations de chaque espèce et même de chaque catégorie d'individus sont calculées séparément. Brant analysant les captures et recaptures de *Reithrodontomys megalotis*, *Peromyscus maniculatus* et *Microtus californicus*, arrive au résultat que la surface du réseau doit être augmentée d'une bande dont la largeur est égale à une autre quantité : la moyenne générale des distances entre recaptures successives; cette quantité est un peu inférieure au rayon du domaine vital moyen, quelle que soit l'espèce. Ce résultat est assez logique car un animal « de bordure » rencontre des pièges seulement sur une fraction de son domaine et sa chance de capture est donc moindre que pour les individus « intérieurs »; cette chance devient quasi nulle pour des individus dont le centre d'activité est à une distance du premier piège égale au rayon de déplacement. De toute façon la correction classique et celle de Brant sont peu différentes, pas assez en tout cas pour

gêner un calcul soumis par ailleurs à bien d'autres sources d'erreur.

On trouvera, sous la signature de D.E. Davis un excellent exposé des divers calculs dérivés du Lincoln index, dans l'ouvrage de Mosby. Il faut également citer les études critiques de Tanaka en 1951 et 1956.

Le problème des résidents et passagers. — L'examen des résultats des recaptures a conduit certains auteurs à admettre qu'il existe dans une population de micro-mammifères des individus sédentaires et des individus en perpétuel déplacement. L'infirmité ou la confirmation de cette opinion est d'une grande importance dans le problème de l'échantillonnage. L'analyse très poussée d'Andrzejewski et Wierzbowska, parue en 1961 montre que le taux de disparition des individus sur la surface piégée obéit à une loi exponentielle et se traduit par une courbe très régulière à partir d'une semaine de présence après la première capture; par contre le taux de disparition dans la première semaine est largement plus rapide que ne l'indique l'extrapolation de cette courbe; les auteurs en concluent à l'existence d'individus migrants restant quelques jours seulement dans la surface piégée; le travail a été réalisé sur *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis* et *Clethrionomys glareolus* et il est encore impossible de le généraliser à toutes les espèces; en outre l'apparence d'une fraction migratrice peut donner lieu à d'autres interprétations qui demanderaient à être testées : dispersion rayonnante des individus pendant les accroissements de population, mortalité plus grande des jeunes dans la semaine suivant la sortie du nid.

Quoi qu'il en soit l'idée est présente depuis longtemps chez les auteurs américains et russes, en particulier Naumov.

Les piégeages exhaustifs.

Le caractère essentiel du piégeage exhaustif est de *retirer* une partie de la population; il provoque donc une perturbation fondamentale dans la faune et l'étendue de cette perturbation demande à être définie, puisqu'elle se répercute sur les piègeages ultérieurs.

Suivant la façon dont il est conduit, un piégeage exhaustif peut fournir un *indice d'abondance* d'une espèce ou une *estimation absolue* de la grandeur de la population.

Grinnel en 1914 a fourni la première représentation relative d'une population en calculant la moyenne de captures par piège et par nuit (Trap night index). Plus

tard Kenoyer en 1927 suggéra d'appliquer aux mammifères la méthode phytosociologique des carrés. Enfin l'utilisation des piègeages en ligne fut beaucoup plus tardive, après 1945. Piégeage diffus donnant un indice, piégeage sur surface, piégeage en ligne, voilà les trois grandes catégories que nous étudierons.

On peut citer à part une méthode curieuse et intéressante décrite par Leslie et Davis : ceux-ci ont calculé la population de *Rattus rattus* de Freetown à l'aide d'un seul relevé de piégeage en appliquant à la population de Rats la théorie cinétique des gaz.

Les piègeages sans disposition régulière. — Le « Trap night index », « journée-piège » ou « nuit-piège » des auteurs français, permet de suivre les fluctuations de populations (ou leurs différences dans divers milieux) sans connaître leur grandeur exacte. Nous en trouvons de bons exemples dans Allen, Jameson, St-Girons, Giban et St-Léger. La valeur de l'indice obtenu n'est pas certaine sauf dans certaines conditions : grand nombre de pièges, protocole de piégeage à peu près constant pour toutes les séries de piégeage ; c'est le cas pour les exemples cités. De même Friley a pu obtenir un bon « index » pour *Sciurus niger* en mettant de nombreux pièges à raison d'un par acre.

Dans d'autres cas les mammalogistes ont réalisé un piégeage systématique des taches de peuplement, obtenant une évaluation absolue de la population de ces taches : ainsi Mitchell, Dozier et Hay qui piègent des Mammifères aquatiques le long des rivières, ou Petter dans ses études des populations de rongeurs désertiques.

Les surfaces piégées. — Il semble que ce soit Taylor qui en 1930 ait le premier mis en pratique la suggestion de Kenoyer en effectuant des captures de *Lepus* et *Sylvilagus* sur des carrés de surface déterminée. Mais c'est à Bole que nous devons la meilleure présentation de ce procédé. De 1933 à 1939 Bole procéda à des captures en disposant des pièges sur toutes les pistes de Mammifères existant dans des carrés de diverses surfaces ; il essaya aussi des surfaces circulaires. Il constata que le nombre de captures par *unité de surface* était beaucoup plus élevé dans les petits carrés que dans les grands, ce que nous pouvons comprendre à la lumière des données précédemment fournies : chaque individu a une zone de déplacement d'une certaine étendue et il est évident que plus le carré est petit, plus la surface occupée par les domaines des

animaux « de bordure » est grande par rapport à la surface du carré; ce sont ces animaux de bordure qui influencent le total des captures dans le sens indiqué par Bole (fig. 2). Stickel en 1946 a montré que sur une surface circulaire de 40 ares on attrapait dès le premier jour par piégeage exhaustif intense 4 individus de *Peromyscus leucopus* et les jours suivants 20 autres individus alors que les piègeages précédents avaient montré qu'il n'y avait qu'un ou deux individus sur le cercle de 40 ares.

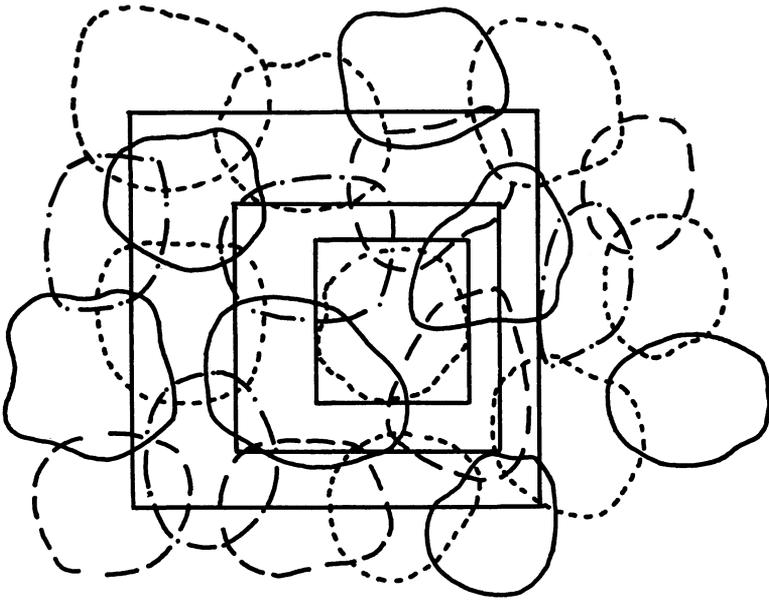


Figure 2. — Influence de la taille des surfaces piégées sur l'estimation des populations. On a supposé un terrain recouvert par les domaines vitaux de nombreux individus d'une certaine espèce. On voit que le plus petit des carrés où l'on veut piéger comprend un domaine à l'intérieur et 5 domaines en bordure. Le carré moyen compte 4 domaines à l'intérieur et 9 en bordure. Au plus grand correspondent 12 domaines à l'intérieur et 9 en bordure. La proportion d'animaux « de bordure » passe ainsi de 83 % à 43 % pour des variations relativement faibles dans les dimensions de la surface piégée.

Ceci nous suggère que la taille de la surface piégée sera déterminée par l'étendue des déplacements des espèces étudiées. Bole considérait que le meilleur quadrat était le « 150 foot » (45 mètres de côté). Bernard, L'Héritier et Spitz utilisent pour *Microtus arvalis* des carrés de 30 mètres de côté; le domaine vital de cette espèce a

10 mètres de diamètre. Stein et Reichstein ont utilisé un carré de 1.000 m² pour des piègeages intenses de *Microtus*.

Comment estimer de façon simple l'efficacité d'une surface piégée ? Partant du principe de la « quadrat method » qui est de capturer *rapidement* tous les individus présents, nous pourrions juger la vitesse et la régularité avec lesquelles décroît le nombre de captures par relevé : le *graphique de captures journalières* pour 3 ou 4 jours sera l'élément d'appréciation. L'Héritier et Spitz ont publié de tels graphiques pour les captures de *Microtus arvalis* dans les carrés de 30 × 30 m avec 1 piège pour 3 m². Tous, sauf un réalisé en période de densité extrêmement faible (1) montrent une décroissance rapide du nombre des captures entre le premier et le deuxième relevé, la décroissance continuant ensuite, mais un peu moins rapide, jusqu'aux troisième, quatrième ou cinquième relevés.

Si nous examinons de tels graphiques établis pour les captures d'*Apodemus sylvaticus*, on aurait vu des traits montant et descendant de façon très irrégulière suivant les piègeages (fig. 3). Nous pouvons, sans trop nous avancer, attribuer ce mauvais résultat à la petite taille du carré utilisé par rapport au domaine vital d'*Apodemus sylvaticus*. Si nous regardons maintenant les résultats des piègeages de Pelikan et Zejda dans un carré de 50 × 50 m avec un piège par 25 m², nous voyons que les évolutions de captures journalières sont « bonnes » pour *Apodemus flavicollis* et *Clethrionomys glareolus*, « mauvaise » pour *Apodemus sylvaticus* et *Microtus arvalis*. Là, c'est à notre avis la densité de pièges qui est en cause pour *M. arvalis* et pour *A. sylvaticus* (et peut-être aussi la trop petite taille du carré pour cette dernière espèce).

Ces deux exemples montrent l'extrême prudence avec laquelle on doit aborder l'étude d'une communauté d'espèces par surface piégée. La densité de pièges étant conditionnée par l'espèce la plus nombreuse et la taille du carré par l'espèce à plus grand territoire, on arrive à des bilans effarants de matériel si l'on veut étudier cette dernière ! Si nous faisons en Vendée un carré de 1 ha avec 330 pièges (1 pour 30 m²), dans l'espoir qu'il soit assez grand pour *A. sylvaticus* il est probable que presque tous les pièges seraient occupés par *M. arvalis* plus nombreux, et nous ne saurions rien de sérieux sur l'autre

(1) Ce graphique « anormal » est d'ailleurs resté unique après la réalisation de 47 carrés de piègeage.

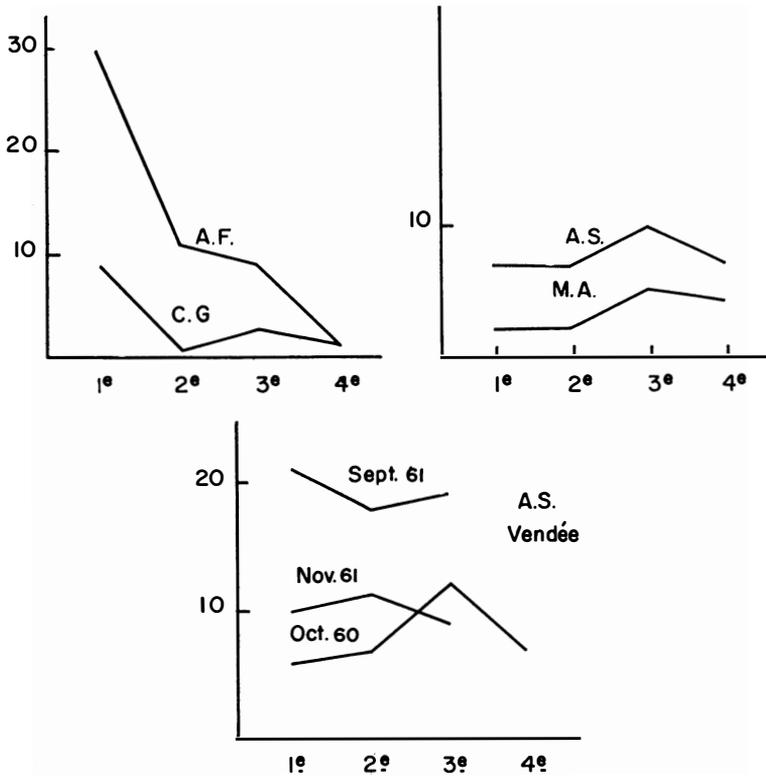


Figure 3. — Graphiques de captures journalières. En haut à gauche, graphique établi pour *Apodemus flavicollis* (A.F.) et *Clethrionomys glareolus* (C.G.) lors d'un piégeage en Tchécoslovaquie, d'après Pélikan et Zejda, 1962. En haut à droite, graphiques établis d'après les travaux des mêmes auteurs pour *Apodemus sylvaticus* (A.S.) et *Microtus arvalis* (M.A.). En bas, trois exemples de graphiques établis par l'auteur pour *Apodemus sylvaticus* en Vendée.

espèce. Une solution est toutefois possible : trouver un piège très sélectif pour l'espèce étudiée.

Comparativement au marquage-recapture, la méthode des surfaces piégées n'a pas été très utilisée; en plus des travaux déjà cités, signalons ceux de Cahalane, Gray, Aldrich, Koestner, Sanderson. L'étude de Sanderson a été faite sur un « quadrat naturel », l'auteur ayant piégé totalement un petit bois isolé au milieu des prairies.

L'application vraiment parfaite de la méthode des carrés voudrait que l'on fasse simultanément plusieurs surfaces de piègeage dans le même milieu, pour ne conserver que les valeurs moyennes. Ceci est presque toujours impossible pour des raisons matérielles. Les chercheurs admettent jusqu'à plus ample informé qu'un milieu bien homogène supporte des populations homogènes sur toute sa surface, et ils se contentent d'un seul échantillon par milieu.

Le calcul de la population dans le cas des surfaces piégées. — La discussion approfondie de cette question demanderait un développement considérable. Le but de notre exposé étant l'étude des méthodes d'échantillonnage nous nous limiterons à quelques idées élémentaires.

Au début, on se contentait d'attendre l'épuisement de la surface, c'est-à-dire l'absence de capture. On considérait alors que le total d'individus pris représentait la population primitive.

On peut aussi se contenter des premiers relevés; supposant que tous les individus ont la même probabilité de capture p , si on appelle P la population totale on attrape le premier jour :

$$C_1 = p P$$

et le deuxième jour :

$$C_2 = p P' \text{ où } P' = P - C_1$$

En éliminant p on obtient :

$$P = \frac{C_1^2}{C_1 - C_2}$$

Zippin a développé en 1956 et 1958 les méthodes de calcul avec 2 relevés et plus.

P peut aussi être calculée graphiquement, comme l'a exposé Hayne en 1949 (fig. 4).

Rappelons que la constance et la généralité de la valeur p pour tous les individus d'une espèce dépend d'une suffisante densité de pièges. Connaissant P , on estime la surface correspondante par l'adjonction d'une bande, de la même façon que nous l'avons exposé pour les marquages et relâchers.

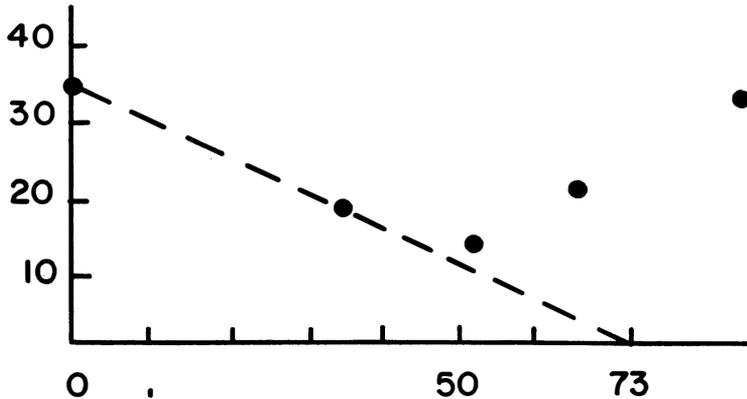


Figure 4. — Exemple de calcul de P par la méthode graphique. Dès le troisième relevé, et surtout ensuite, les points représentatifs montent de plus en plus, rendant illusoire le tracé de la droite de régression. Celle que nous traçons d'après les deux premiers points donne donc la plus petite valeur possible pour P , mais l'expérience nous a montré qu'elle était encore largement surestimée (Graphique établi d'après un piègeage de *Microtus arvalis* en Vendée).

Mais les emplacements vidés par le piègeage ne sont-ils pas aussitôt occupés par des nouveaux venus ? Cette question est d'importance. Suivant la réponse qu'on y apporte, les résultats de piègeages peuvent ou ne peuvent pas être pris au pied de la lettre. La plupart des auteurs ont considéré que l'immigration commençait au plus tôt après le troisième relevé, et pourtant, en 1946 déjà, Stickel montrait une immigration régulière dès le premier jour. L'Héritier et Spitz ont exposé une expérience du même ordre réalisée en Vendée : par marquage préalable, on pouvait déterminer l'origine des individus pris dans un carré. La densité était élevée et l'immigration assez intense pour que dans les deux premiers jours, la moitié des captures viennent de l'extérieur, et un quart de plus de 5 mètres des bords. Nos travaux ultérieurs ont montré que cette immigration dépendait de la densité de façon assez étroite pour que le pourcentage d'immigrants puisse être estimé avec une bonne précision à partir des nombres de captures. Nous avons pu aussi établir qu'un piègeage intensif capture en deux jours 90 à 100 % de la population

strictement locale (individus dont les centres d'activité sont à l'intérieur du carré).

La ligne de piègeage. — Piéger le long d'une ligne répond au besoin d'utiliser un dispositif simple où les pièges sont placés au hasard, et non au choix, dans le milieu étudié. On peut s'attendre de cette façon à un échantillonnage aussi bon qu'avec un carré.

Un but évident de la ligne est l'étude d'une série de milieux : c'est la « transect line » dont un bon exemple est donné par Getz à propos de la distribution locale de *Peromyscus leucopus* et *Zapus hudsonius*.

En 1948, Stickel et Calhoun lancèrent la « trap-line » en tant que méthode permettant des mesures relatives de population. Dès le départ Stickel montrait les défauts du procédé, en indiquant que la taille des domaines vitaux influait sur les nombres de captures. Calhoun et Brant ont étudié à fond le problème de la ligne de piègeage, en particulier pour savoir si l'indice obtenu est valable et si, éventuellement, on peut obtenir une estimation absolue de la population piégée; cette estimation est possible théoriquement grâce à la formule indiquée au chapitre précédent, mais la détermination de la surface correspondant à la population « piègeable » est très délicate. Brant pense qu'elle est possible en « entourant » la ligne d'une bande dont la largeur a déjà été définie plus haut. Certaines conditions sont sûrement nécessaires à des estimations correctes de la population par les lignes de pièges : nombreuses stations suffisamment rapprochées, en tenant compte du domaine vital de l'espèce étudiée; pièges suffisamment nombreux à chaque station pour que la probabilité pour un animal de ne trouver aucun piège vide soit faible. L'important est que si l'échantillonnage n'est destiné qu'à donner un *indice*, on peut utiliser des stations très espacées, mais toujours avec suffisamment de pièges.

Nos résultats sur *Microtus arvalis* en Vendée avec la ligne de piège ont été mauvais, sans doute parce que les stations n'étaient pas munies du nombre adéquat de pièges. Mais la « trap line » a été utilisée maintes fois pour des estimations relatives ou absolues de densités de populations de Micromammifères, ainsi en Hollande par Van Wijngaarden, en Corée par Davis, en Pologne par Grodzinski, aux U.S.A. (outre les auteurs déjà cités) par Hays, Murray, Mc Lulich, et tous les opérateurs des « North american censuses of small mammals » dirigés par Calhoun; par Weckwerth et Quick, pour *Martes*

americana, par Wood pour *Vulpes fulva* et *Urocyon cinereoargenteus*, par Keith pour *Thomomys talpoides*.

L'influence des piégeages exhaustifs sur les populations de mammifères. — L'emploi des piégeages exhaustifs, et surtout des surfaces piégées, doit être réservé à des milieux couvrant de grandes superficies. Un exemple donnera une idée des perturbations provoquées. En période de densité moyenne de *Microtus arvalis*, un carré de piégeage « draine » en deux jours une bonne partie de la population jusqu'à 10 m des bords, et en quatre jours jusqu'à 20 m. Ceci représente respectivement des surfaces de 2.500 m² et de 4.900 m² en regard des 900 m² du carré piégé. De même une ligne de pièges de 100 m draine en 3 jours une surface d'au moins 3.000 m².

Le chercheur qui désire utiliser cette technique, par ailleurs très fructueuse, doit disposer de vastes terrains, s'adresser à une espèce abondante et préparer son plan de piégeage plusieurs mois à l'avance.

AUTRES DISPOSITIFS ET MÉTHODES DIVERSES DE CAPTURE

La présence fréquente de petits Rongeurs sous les gerbes de céréales a donné l'idée d'utiliser cette préférence pour effectuer des piégeages sous « moyettes ». L'échantillonnage en hiver des populations de petits Mammifères peut être excellent par cette méthode comme le montre le travail de Giban et St-Léger. Linduska a utilisé un échantillonnage du même type. Les captures systématiques dans les meules de blé, orge, etc... ont donné lieu aux études importantes de Maximov, et de Venables et Leslie.

On peut encore signaler l'utilisation des furets pour l'étude des populations de *Sylvilagus*, par Linduska et celle des filets dans les travaux de Dunnet sur le Marsupial *Setonyx brachiurus*. C'est également au filet que l'on pratique en France et ailleurs les reprises de *Lepus europaeus* destinés au repeuplement. La méthode sera indispensable aux futurs expérimentateurs sur cette espèce.

CONCLUSION

A l'issue de cet exposé qui n'avait pas la prétention d'être... exhaustif, nous voyons l'extrême diversité des méthodes d'échantillonnage actuellement utilisées, sans

qu'on puisse dire qu'il y en ait dont l'usage soit absolument général; la classification que nous avons proposée est trompeuse, puisqu'en réalité chaque chercheur jusqu'à présent a mis au point sa propre technique. Le fait est d'ailleurs explicable par la rareté et la dispersion (sauf peut-être aux U.S.A.) des Mammalogistes qui étudient l'écologie des populations.

Le but recherché influe sur le choix fait parmi les méthodes existantes : une étude très extensive peut être réalisée par lignes de pièges mais une étude très fouillée de toute la population exige des surfaces piégées; l'étude des mouvements, conjointement à celle de la densité, impose l'emploi du réseau de pièges avec marquage et relâcher, mais dans ce cas, il faut se passer des données que pourraient fournir l'autopsie des animaux. Les pièges exhaustifs sont impossibles dans certains cas. (Réserves naturelles, espèces rares).

L'espèce étudiée déterminera la sélection à faire parmi les méthodes de détection : observation des indices, observation directe, piègeage; parmi les méthodes d'appâtage et les dispositifs de pièges : pièges « vifs », pièges « à tuer », etc... L'éventail des densités est énorme : pour des Rongeurs petits ou moyens, cela va des 1 pour 20 ha de *Meriones libicus* au Sahara jusqu'aux 1.500/ha de *Microtus arvalis* en France et aux concentrations fantastiques des Rongeurs domestiques. Il est évident que des cas aussi extrêmes imposent des techniques de recensement très diverses. Mais, pour beaucoup d'espèces, en particulier celles à mœurs souterraines et arboricoles, on est encore très mal outillé.

C'est d'ailleurs une banalité de dire que malgré l'énorme volume des travaux réalisés, il reste encore beaucoup à faire : seule une petite partie du monde est prospectée et seulement pour un petit nombre d'espèces (Lagomorphes, *Muridae* domestiques, plusieurs petits Rongeurs terrestres, quelques Insectivores, quelques Carnivores...).

Remarquons cependant qu'après une phase de recherches méthodologiques dans toutes les directions il commence à se dessiner une nette tendance des auteurs à se limiter aux techniques d'échantillonnage les plus intéressantes. On peut espérer de cette façon voir les études de populations fournir des résultats plus valables et plus comparables entre eux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALDOUS, S.E. (1947). — Muskrat trapping on Sand Lake National Refuge, South Dakota. *J. Wildlife Mgt.*, 11 : 77-90.
- ALDRICH, J.W. (1943). — Biological survey of the bogs and swamps in Northeastern Ohio. *Amer. Midland Nat.*, 30 : 346-402.
- ALLEN, D.L. (1938). — Ecological studies on the vertebrate fauna of a 500 acre farm in Kalamazoo county, Michigan. *Ecol. Monogr.*, 8 : 347-436.
- ALLEN, D.L. (1939). — Michigan cottontails in winter. *J. Wildlife Mgt.*, 3 : 307-322.
- ANDRZEJEWSKI, R. et WIERZBOWSKA, T. (1961). — An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate of interchange between individuals. *Acta Theriol.*, 5 : 153-172.
- ARNOLD, J.F. et REYNOLDS, H.G. (1943). — Droppings of Arizona and Antelope Jack Rabbits and the « pellet census ». *J. Wildlife Mgt.*, 7 : 322-327.
- BECKER, K. (1958). — Die Populationsentwicklung von Feldmäusen (*Microtus arvalis*) im Spiegel der Nahrung von Schleiereulen (*Tyto alba*). *Z. angew. Zool.*, 45 : 403-431.
- BERNARD, J. (1959). — Méthodes utilisées en Belgique pour le recensement des populations de *Microtus arvalis* Pall. *Rev. Agric.*, (Belg.), 12 : 243-250.
- BERNARD, J. (1962). — Quelques résultats obtenus en Belgique en matière de recensement des populations de Microtidés. *Symposium Theriologicun Brno 1960* : 45-56.
- BLAIR, W.F. (1942). — Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and eastern chipmunk in Northern Michigan. *J. Mammalogy*, 23 : 27-36.
- BLAIR, W.F. (1946). — An estimate of the total number of beach mice of the subspecies *Peromyscus polionotus leucocephalus* occupying Santa Rosa Island, Florida. *Amer. Nat.*, 80 : 665-668.
- BLAIR, W.F. (1951). — Population structure, social behaviour and environmental relations in a natural population of the beach mouse (*Peromyscus polionotus leucocephalus*). *Contr. Lab. Vert. biol. Univ. Mich.*, 48 : 1-47.
- BODENHEIMER, F.S. (1949). — *Problems of vole populations in the Middle East. Report on the population dynamics of the Levant vole (Microtus guentheri D. et A.)* Azriel Printing Works, Jerusalem : 77 p.
- BOLE, B.P. (1939). — The quadrat method of studying small mammal populations. *Cleveland Mus. Nat. Hist.; Sci. Publ.*, 5 : 15-77.
- BRANT, D.H. (1962). — Measures of the movements and population densities of small rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 62 : 105-184.
- BROOKS, M. (1955). — An isolated population of the Virginia varying hare. *J. Wildlife Mgt.*, 19 : 54-61.
- CAHALANE, V.H. (1941). — A trap-removal census study of small mammals. *J. Wildlife Mgt.*, 5 : 42-67.
- CALHOUN, J.B. (1948). — *Announcement of program. North American census of small mammals. Release n° 1* (Rodent Ecology Project, John Hopkins University) : 8 pp.
- CALHOUN, J.B. (1958). — *Calculation of home range and density of small mammals*. U.S. Publ. Health Serv. Publications, Health Monogr., n° 55, 24 pp.

- CHITTY, D. (1942). — A relative census method for Brown Rats (*Rattus norvegicus*). *Nature*, 150 : 59-62.
- CHITTY, D. (1954). — *Control of Rats and Mice*. Vol. I, *Rats*. Clarendon Press, Oxford, 305 pp.
- CHITTY, D. et KEMPSON, D.A. (1949). — Prebaiting small mammals and a new design of live trap. *Ecology*, 30 : 536-542.
- GLOUTIER, A. (1962). — Le problème des mulots dans les vergers du Québec. *Agriculture* (Québec), 19, n° 2.
- CRAIGHEAD, F. et CRAIGHEAD, J. (1956). — *Hawks, Owls and Wildlife*. Wildl. Mass. Inst. Publications, 443 pp.
- DAVIS, D.E. (1945). — The home range of some Brazilian mammals. *J. Mammalogy*, 26 : 119-127.
- DAVIS, D.E. (1957). — Observations on the abundance of Korean mice. *J. Mammalogy*, 38 : 374-377.
- DOPMEYER, A.L. (1936). — Plague eradication measures on the island of Maui, territory of Hawaii. *Pub. Health Rep.*, 51 : 1533-1556.
- DORNEY, R.S. (1954). — Ecology of marsh raccoon. *J. Wildlife Mgt.*, 18 : 217-225.
- DOTY, R.E. (1938). — The prebaited feeding station method of rat control. *Hawaii Plant. Rec.*, 42 : 39-76.
- DOTY, R.E. (1945). — Rat control on Hawaiian sugar cane plantations. *Hawaii Plant Rec.*, 49 : 71-239.
- DOZIER, H.L. (1948). — Estimating muskrats populations by house count. *Trans. 30th North Amer. Wildlife Conf.* ; 372-392.
- DOZIER, H.L., MARKLEY, M.H. et LLEWELLYN, L.M. (1948). — Muskrat investigations on the Blackwater national Wildlife refuge, 1941-1945. *J. Wildlife Mgt.*, 12 : 177-190.
- DUNNET, G.M. (1956). — A population study of the Quokka, *Setonyx brachiurus* Quoy and Gaimard (Marsupialia). *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, 1 : 73-78.
- DUNNET, G.M. (1957). — Notes on emergence behaviour of the Rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) and its bearing on the validity of sight counts for population estimates. *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, 2 : 85-89.
- DUNNET, G.M. (1957). — A test of the recapture method of estimating the number of rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in a Warren. *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, 2 : 90-100.
- ELTON, C. (1942). — *Voles, Mice and Lemmings*. Clarendon Press, Oxford, 496 pp.
- EMLEN, H.T., DAVIS, D.E., et STOKES, A.W. (1949). — Methods for estimating populations of Brown rats in urban habitats. *Ecology*, 30 : 430-442.
- EMLEN, J.T., HINE, R.L., FULLER, W.A. et ALFONSO, P. (1957). — Dropping boards for population studies of small mammals. *J. Wildlife Mgt.*, 21 : 300-314.
- ERRINGTON, P.L. (1938). — The great horned owl as indicator of vulnerability in prey populations. *J. Wildlife Mgt.*, 2 : 190-205.
- ERRINGTON, P.L. (1943). — An analysis of Mink predation upon Muskrats in North-Central United States. *Iowa State College of Agriculture Research Bull.*, n° 320 : 797-924.
- ERRINGTON, P.L., HAMERSTON, F. et HAMERSTON, F.N. (1940). — The great horned owl and its prey in North-Central United States. *Agric. exper. Station Iowa Research Bull.*, n° 277 : 757-850.
- EVANS, F.C. (1942). — Studies of a small mammal population in Bagley Wood, Berkshire. *J. Anim. Ecol.*, 11 : 182-197.

- EVANS, F.C. (1951). — Notes on a population of the striped ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*) in an abandoned field in Southeastern Michigan. *J. Mammalogy*, 32 : 437-449.
- EVANS, F.C. et HOLDENRIED, R. (1943). — A population study of the Beechey's ground squirrel in central California. *J. Mammalogy*, 24 : 231-260.
- FITCH, H.S. (1954). — Seasonal acceptance of bait by small mammals. *J. Mammalogy*, 35 : 39-47.
- FLYGER, V.F. (1959). — A comparison of methods for estimating Squirrel populations. *J. Wildlife Mgt.*, 23 : 220-223.
- FRILEY, C.E. (1955). — Criteria for estimating fall fox squirrel populations. *J. Wildlife Mgt.*, 19 : 89-93.
- GEIS, A.D. (1955). — Trap response of the cottontail rabbit and its effect on censusing. *J. Wildlife Mgt.*, 19 : 466-472.
- GENTRY, J.B. et ODUM, E.P. (1957). — The effect of weather on the winter activity of old-field rodents. *J. Mammalogy*, 38 : 72-77.
- GETZ, L.L. (1960). — A population study of the vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Amer. Midl. Nat.*, 64 : 392-405.
- GETZ, L.L. (1961). — Notes on the local distribution of *Peromyscus leucopus* and *Zapus hudsonius*. *Amer. Midl. Nat.*, 65 : 486-500.
- GETZ, L.L. (1961). — Responses of small mammals to live traps and weather conditions. *Amer. Midl. Nat.*, 66 : 160-170.
- GIBAN, J. (1954). — Test d'efficacité pratique d'un raticide. *Annales des Epiphyties*, 5 : 79-85.
- GIBAN, J. (1956). — Répercussion de la Myxomatose sur les populations de Lapin de Garenne en France. *La Terre et la Vie*. 103 : 179-188.
- GIBAN, J. (1962). — Note sur la méthode des courbes de consommation journalière appliquée aux populations de *Rattus norvegicus*. *Symposium Theriologicum, Brno 1960* : 128-133.
- GIBAN, J. et ST. LÉGER, L. (1957). — Note sur la faune des Micromammifères du domaine de l'Etoile de Choisy (Versailles). *Mammalia*, 21 : 77-89.
- GRAY, J.A. jr. (1943). — Rodent populations in the Sagebrush desert of the Yakima Valley, Washington. *J. Mammalogy*, 24 : 191-193.
- GREEN, R.G. et EVANS, C.A. (1940). — Studies on a population cycle of Snowshoe hares on the lake Alexander area. 1. Gross annual censuses, 1932-1939. *J. Wildlife Mgt.*, 4 : 220-238.
- GREFFENIUS, R.J. (1939). — A method for determining the relative abundance of *Microtus pennsylvanicus*. *J. Wildlife Mgt.*, 3 : 199-200.
- GRINNELL, J. (1914). — An account of the Mammals and Birds of the Colorado Valley with especial reference to the distributional problem presented. *Univ. Calif. Publi. Zool.*, 12 : 51-294.
- GRINNELL, J. et STORER, T.I. (1927). — *Animal life in the Yosemite*. Berkeley, Univ. Calif. Press, 752 pp.
- GRODZINSKI, W. (1959). — (The succession of small mammal communities on an overgrown clearing and landslip mountain in the Beskid Sredni). *Ecol. Polska*, 7 : 83-143.
- GUENTHER, S.E. (1952). — Preliminary live trapping studies of Marten. *J. Wildlife Mgt.*, 16 : 207-214.
- HAUGEN, A.O. (1942). — Home range of the Cottontail rabbit. *Ecology*, 9 : 88-93.

- HAUGEN, A.O. (1943). — Management studies of the Cottontail rabbit in Southwestern Michigan. *J. Wildlife Mgt.*, 7 : 102-119.
- HAY, K.G. (1958). — Beaver census methods in the Rocky mountain region. *J. Wildlife Mgt.*, 22 : 395-402.
- HAYNE, D.W. (1949). — Calculation of size of home range. *J. Mammalogy*, 30 : 1-18.
- HAYNE, D.W. (1949). — Two methods for estimating population from trapping records. *J. Mammalogy*, 30 : 399-411.
- HAYNE, D.W. (1950). — Apparent home range of *Microtus* in relation to distance between traps. *J. Mammalogy*, 31 : 26-39.
- HAYS, H.A. (1958). — The effect of microclimate on the distribution of small mammals in tall grass prairie plot. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 61 : 40-63.
- HENDRICKSON, G.O. (1939). — Inventory methods for Mearn's Cottontail. *Trans. N. Amer. Wildl. Conf.*, 4 : 209-215.
- HOLDENRIED, R. (1954). — A new live-catch rodent trap and comparison with two other traps. *J. Mammalogy*, 35 : 267-268.
- HOWELL, J.C. (1955). — Populations and home ranges of small mammals of an overgrown field. *J. Mammalogy*, 35 : 206-209.
- HUBER, J.J. (1962). — Trap response of confined Cottontail populations. *J. Wildlife Mgt.*, 26 : 177-185.
- JAMESON, E.W. jr. (1949). — Some factors influencing the local distribution and abundance of woodland small mammals in Central New York. *J. Mammalogy*, 30 : 221-235.
- JONES, J.K. et BARBER, A.A. (1957). — Home ranges and populations of small mammals in central Korea. *J. Mammalogy*, 38 : 377-392.
- JUSTICE, K.E. (1961). — A new method for measuring home ranges of small mammals. *J. Mammalogy*, 42 : 462-470.
- KEITH, J.O., HANSEN, R.M. et WARD, A.L. (1959). — Effect of 2-4 D on abundance and food of pocket gophers. *J. Wildlife Mgt.*, 23 : 137-145.
- KELBER, G.H. (1943). — A winter wildlife census in northeastern Wisconsin. *J. Wildlife Mgt.*, 7 : 133-141.
- KENOYER, L.A. (1927). — Raunkaier's law of frequency. *Ecology*, 8 : 341-349.
- KOESTNER, E.J. (1944). — Populations of small mammals of Cerro Potossi, Nuevo Leon, Mexico. *J. Mammalogy*, 25 : 284-289.
- KOFORD, C.B. (1958). — Prairie Dogs, White faces and blue grama. *Wildlife Monographs*, n° 3 : 78 pp.
- LECHLEITNER, R.R. (1958). — Movements, density and mortality in a black-tailed jack rabbit population. *J. Wildlife Mgt.*, 22 : 371-384.
- LEEDY, D.L. (1948). — Aerial photographs, their interpretation and suggested uses in wildlife management. *J. Wildlife Mgt.*, 12 : 191-210.
- 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.
- L'HÉRITIER, M. et SPITZ, F. (1962). — Note sur l'intérêt de la « Grille de piégeage » pour l'étude des populations de *Microtus arvalis* (Pallas). *Symposium Theriologicum*, Brno 1960 : 206-212.
- LINDUSKA, J.P. (1942). — Winter rodent populations in field shocked corn. *J. Wildlife Mgt.*, 6 : 353-363.
- LINDUSKA, J.P. (1947). — The ferret as an aid to winter rabbit studies. *J. Wildlife Mgt.*, 11 : 252-255.

- LINDUSKA, J.P. (1950). — *Ecology and land-use relationship of small mammals on a Michigan Farm*. Game Division Department of Conservation, Lansing, 144 pp.
- MAC LULICH, D.A. (1937). — Fluctuations on the numbers of the Varying Hare (*Lepus americanus*). *Univ. Toronto Studies, Biol. Ser.*, 18 : 156-166.
- MAC LULICH, D.A. (1951). — A new technique of animal census, with examples. *J. Mammalogy*, 32 : 318-328.
- MAXIMOV, A.A. (1948). — [Particularités biologiques des rongeurs habitant les meules.] *C.R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 63 : 321-324.
- MAYER, W.V. (1957). — A method for determining the activity of burrowing animals. *J. Mammalogy*, 38 : 531.
- MILLER, R.S. (1958). — A study of a Wood Mouse population in Wytham woods, Berkshire. *J. Mammalogy*, 39 : 477-493.
- MITCHELL, J.L. (1961). — Mink movements and populations on a Montana River. *J. Wildlife Mgt.*, 25 : 48-54.
- MOSBY, H.S. editor (1960). — *Manual of game investigational techniques*. Wildlife Society, 1960.
- MURRAY, K.F. (1957). — Some problems of applied small mammal sampling in Western North America. *J. Mammalogy*, 38 : 441-451.
- MYSTKOWSKA, E.T. et SIDOROWICZ, J. (1961). — Influence of the weather on captures of Micromammalia. II. Insectivora. *Acta Theriol.*, 5 : 263-273.
- NAUMOV, N.P. (1962). [Marking mammals in U.R.S.S.] *Symposium Theriologicum*, Brno 1960 : 221-232.
- NOVIKOV, G.A. (1962). [The use of tracking method in the study of Mammalian ecology.] *Symposium Theriologicum*, Brno 1960 : 233-240.
- OBOLENSKIS, S.I. (1945). [On methods for studying the fluctuation in number of small mammals.] *Zool. J. U.R.S.S.*, 24 : 48-58.
- OSTERBERG, D.M. (1962). — Activity of small mammals as recorded by a photographic device. *J. Mammalogy*, 43, n° 2 : 219-229.
- PEARSON, O.P. (1959). — A traffic survey of *Microtus-Reithrodontomys* runways. *J. Mammalogy*, 40 : 169-180.
- PEARSON, O.P. (1960). — Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders. *Ecol. Monographs*, 30 : 231-249.
- PELIKAN, J. et ZEJDA, J. (1962). — Comparison of two methods of estimating small mammal populations. *Zoologické Listy*, 11 (25) : 227-242.
- PEMBERTON, C.E. (1925). — The field rat in Hawaii and its control. *Experiment Station H.S.P.A. Ent. Series Bull.* n° 17 : 46 pp.
- PETTER, F. (1962). — Répartition géographique et écologie des Rongeurs désertiques. *Mammalia*, 25 (n° spécial) : 1-222.
- PHILLIPS, J.F.V. (1931). — Quantitative methods in the study of numbers of terrestrial animals in biotic communities. A review, with suggestions. *Ecology*, 12 : 633-649.
- PHILLIPS, G.C. et EAST, K. (1961). — The relative efficiency of some small mammal traps. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 137 : 637-640.
- PIERCE, E.R. (1930). — Method of determining the prevalence of rats in ships. *Med. Officer*, 43 : 222-224.
- QUICK, H.F. (1956). — Effects of exploitation on a marten population. *J. Wildlife Mgt.*, 20 : 267-274.

- RINEY, T. (1957). — The use of faeces counts in studies of several free-ranging mammals in New Zealand. *New Zealand J. Sci. Technol.*, Sect. B, 38 : 507-532.
- SAINTE GIRONS, M.C. (1955). — Notes sur l'Ecologie des petits Mammifères du Bocage atlantique. *La Terre et la Vie* (1955) : 4-41.
- SANDERSON, G.C. (1950). — Small-mammal populations in a prairie grove. *J. Mammalogy*, 31 : 17-25.
- SATHER, J.H. (1958). — Biology of the Great Plains Muskrat in Nebraska. *Wildlife Monographs*, n° 2 : 35 pp.
- SCOTT, T.G. et SELKO, L.F. (1939). — A census of red foxes and striped skunks in Clay and Boone Counties, Iowa. *J. Wildlife Mgt.*, 3 : 92-98.
- SEALANDER, J.A. et JAMES, D. (1958). — Relative efficiency of different small-mammal traps. *J. Mammalogy*, 39 : 215-223.
- SEUBERT, J.L. (1948). — *A technique for nocturnal studies of birds and mammals, by the use of infra-red projection and electronic reception*. Thesis, Ohio State University.
- SHELDON, W.G. (1950). — Denning habits and home range of red foxes in New York State. *J. Wildlife Mgt.*, 14 : 33-42.
- SIDOROWICZ, J. (1960). — Influence of the weather on captures of Micromammalia. I. Rodents. *Acta Theriol.*, 4 : 139-158.
- SIEGLER, H.R. et NEWMAN, C.C. (1944). — The value and practicability of wildlife censuses along highways. *J. Wildlife Mgt.*, 8 : 93-99.
- SOUTHERN, H.N., WATSON, J. et CHITTY, D. (1946). — Watching nocturnal animals by infra-red radiations. *J. Anim. Ecol.*, 15 : 198-202.
- STEIN, G.H.W. et REICHSTEIN, H. (1957). — Uber ein neues Verfahren zur Bestimmung der Bestandsdichte bei Feldmäusen, *Microtus arvalis* Pallas. *Nachrichtenblatt f. d. Dtsch. Pflanzenschutzdienst* (Berlin), 11 : 149-154.
- STICKEL, L.F. (1946). — Experimental analysis of methods for measuring small mammal populations. *J. Wildlife Mgt.*, 10 : 150-159.
- STICKEL, L.F. (1948). — The trap line as a measure of small mammal populations. *J. Wildlife Mgt.*, 12 : 153-161.
- STICKEL, L.F. (1948). — Effect of bait in live trapping *Peromyscus*. *J. Wildlife Mgt.*, 12 : 211.
- STICKEL, L.F. (1954). — A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mammalogy*, 35 : 1-15.
- STROGANOVA, A.S. (1962). [Peculiarities of the *Citellus relictus*. Ecology and methods of quantitative calculation in numbers]. *Symposium Theriologicum*, Brno 1960 : 312-318.
- STUMPF, W.A. et MOHR, C.O. (1962). — Linearity of home ranges of California mice and other animals. *J. Wildlife Mgt.*, 26 : 149-154.
- SWANK, W.G. et GLOVER, F.A. (1948). — Beaver censusing by airplane. *J. Wildlife Mgt.*, 12 : 214.
- TANAKA, R. (1951). — Estimation of vole and mouse populations on Mt. Ishizuchi and on the uplands of Southern Shikoku. *J. Mammalogy*, 32 : 450-458.
- TANAKA, R. (1956). — On differential response to live traps of marked and unmarked small mammals. *Annot. Zool. Japonenses*, 29 : 44-51.
- TANAKA, R. (1961). — A field study of effect of trap spacing upon estimates of ranges and populations in small mammals by means of a latin square arrangement of quadrats. *Bull. Kochi Women's University*, 9, Series of Nat. Sci., n° 5 : 8-16.

- TAYLOR, R.H. et WILLIAMS, R.M. (1956). — The use of pellet counts for estimating the density of populations of the Wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) *New Zealand J. Sci. Technol.*, Sect. B, 38, n° 3 : 236-256.
- TAYLOR, W.P. (1930). — Method of determining Rodent pressure on the range. *Ecology*, 11 : 523-542.
- THOMPSON, W.K. (1949). — Methods of estimating pocket gophers populations. *J. Wildlife Mgt.*, 13 : 311-313.
- UHLIG, H.G. (1956). — A theory on leaf nests built by Gray squirrel on Seneca state forest, West Virginia. *J. Wildlife Mgt.*, 20 : 263-266.
- UHLIG, H.G. (1957). — Gray squirrel populations in extensive forested areas of West Virginia. *J. Wildlife Mgt.*, 21 : 335-341.
- VAD WIJNGAARDEN, A. (1957). — The mammal fauna of two Betuwe Landscapes. *Mammalia*, 21 : 267-300.
- VENABLES, L.S.V. et LESLIE, P.H. (1942). — The Rat and Mouse populations of Corn ricks. *J. Anim. Ecol.*, 11 : 44-68.
- WEBB, W.L. (1942). — Notes on a method for censusing snowshoe hare populations. *J. Wildlife Mgt.*, 6 : 67-69.
- WECKWERTH, R.P. et HAWLEY, V.D. (1962). — Marten food habits and population fluctuations in Montana. *J. Wildlife Mgt.*, 28 : 55-74.
- WHITTLE, P. (1955). — An investigation of periodic fluctuations in the New Zealand rabbit population. *New Zealand J. Sci. Technol.*, Sect. B, 37, n° 2 : 179-200.
- WIGHT, H. (1959). — Eleven years of Rabbit population data in Missouri. *J. Wildlife Mgt.*, 23 : 34-39.
- WILLIAMS, C.L. (1932). — Rat infestation inspection of vessels. *Publ. Health Rep.*, 47 : 705-800.
- WOOD, J.E. (1959). — Relative estimates of fox population levels. *J. Wildlife Mgt.*, 23 : 53-63.
- YEAGER, L.E. (1959). — Status and population trend in Fox Squirrels on Fringe range, Colorado. *J. Wildlife Mgt.*, 23 : 102-107.
- YOUNG, H., NEESS, J. et EMLEN, J.T. (1952). — Heterogeneity of trap response in a population of house mice. *J. Wildlife Mgt.*, 16 : 169-180.
- ZIPPIN, C. (1956). — An evaluation of the removal method of estimating animal populations. *Biometrics*, 12 : 163-189.
- ZIPPIN, C. (1958). — The removal method of population estimation. *J. Wildlife Mgt.*, 22 : 82-90.