

LA RELATION FREQUENCE-ABONDANCE.  
ASPECTS THEORIQUES ;  
APPLICATION A UN PEUPLEMENT D'OISEAUX

Christian FRELIN \*

*Centre d'Etudes Ornithologiques de Bourgogne,  
Faculté des Sciences, Dijon*

L'analyse des peuplements d'oiseaux nécessite une méthode de dénombrement, que celle-ci fournisse une mesure absolue ou une mesure relative de l'abondance des différentes espèces composant chaque peuplement (Blondel, 1965, 1969 ; Seber, 1972). Les dénombrements absolus sont généralement difficiles à réaliser, sauf pour quelques espèces grégaires (voir par exemple Scherrer et Deschaintre, 1970 et Dervieux *et al.*, 1980). Les méthodes relatives fournissent des indices d'abondance, par exemple : indice kilométrique d'abondance (IKA, Ferry et Frochot, 1958), indice ponctuel d'abondance (IPA, Blondel *et al.*, 1970) ou bien fréquences (Affre, 1974 ; Blondel, 1975). Les deux premiers indices peuvent être transformés en densités absolues en faisant intervenir des facteurs de correction particuliers pour chaque espèce, chaque observateur et également chaque méthode de dénombrement. La transformation est possible car, pour des abondances pas trop élevées, les indices d'abondance sont proportionnels aux densités absolues (Frochot, 1975). La simplicité des relevés en présence-absence apparaît très attrayante, mais l'utilité des recensements fréquentiels est limitée par le fait que la relation liant la fréquence à l'abondance d'une espèce n'est pas linéaire (Affre, 1974 ; Blondel, 1975).

La fréquence d'une espèce est une fonction complexe de son abondance, du mode de distribution de ses individus (régulier, au hasard ou bien contagieux), de la probabilité de détection de l'espèce lorsqu'elle est présente et de la dimension des sondages élémentaires (Frochot, 1975).

---

\* Adresse actuelle : Le Castel Saint-Rémy, 135, avenue Sainte-Marguerite, F 06200 Nice.

Nous nous proposons dans cet article d'étudier de manière théorique la relation liant la fréquence d'une espèce à son abondance et de définir l'influence de ces divers paramètres. Les modèles dérivés seront appliqués à une série de dénombrements effectués dans une ripisilve de Camargue (Blondel, 1975). Le but de cette double approche est de définir les conditions optimales de recensement des populations d'oiseaux par la méthode des relevés fréquentiels.

## 1. — ETUDE THEORIQUE DE LA RELATION FREQUENCE-ABONDANCE

### 1.1. INTRODUCTION

Selon les concepts usuels de l'échantillonnage en présence-absence, deux cas extrêmes sont distingués :

1) Au cours d'une série de dénombrements standardisés, l'espèce recherchée est toujours présente, mais elle n'est pas détectée à chaque visite. La fréquence de l'espèce (fraction des dénombrements pendant lesquels l'espèce a été notée) est alors égale à la probabilité de détection de l'espèce qui est une fonction complexe de plusieurs paramètres (Affré, 1976).

— L'observateur peut ne pas détecter l'espèce bien qu'elle se manifeste : à cause de conditions météorologiques défavorables (Cruon et Baudez, 1978), de la topographie du milieu ou, plus simplement, à cause de son oreille (Snow, 1965 ; Chessex et Ribaut, 1966 ; Frochot *et al.*, 1977 ; Enemar *et al.*, 1978). Dans ce qui suit nous considérerons que la probabilité pour qu'un observateur détecte une espèce lorsqu'elle se manifeste est de 1. La probabilité de détection de l'espèce est alors égale à la probabilité de manifestation ( $P_{\text{man}}$ ).

— L'espèce recherchée peut se manifester plus ou moins facilement à l'observateur (la faible détectabilité des bécasses est bien connue). La probabilité de manifestation d'une espèce lorsqu'elle est présente varie avec la saison et l'heure de la journée (Jarvinen *et al.*, 1977 ; Cruon et Baudez, 1978). Elle peut également varier d'une région à une autre (Jarvinen, 1978), avec la durée des dénombrements et la surface de milieu prospectée.

Le degré plus ou moins grand de facilité avec lequel un observateur détecte une espèce est reconnu par tous les compteurs d'oiseaux (Enemar, 1959 ; Blondel, 1965, 1969 ; Yapp, 1956 ; Jarvinen *et al.*, 1978). Le rendement défini par ces auteurs est équivalent à la probabilité de manifestation. Le rendement de l'espèce la plus difficile à repérer détermine le nombre de dénombrements qu'un observateur doit effectuer pour recenser l'ensemble des espèces d'un peuplement (Hortigue, 1968). Ce problème peut cependant être abordé de manière différente (Ferry, 1976 ; Daget, 1978).

2) De tous les paramètres discutés ci-dessus, la durée de dénombrement est probablement le plus important, bien qu'on ne lui ait généralement accordé que peu d'attention. En effet si la durée de dénombrement est suffisamment longue, toutes les espèces présentes sont détectées ( $P_{\text{man}} = 1$ ). La fréquence de l'espèce représente alors sa probabilité de présence. Elle dépend de sa densité, du mode de distribution de ses individus (régulier, au hasard ou contagieux) et de la surface prospectée.

La fréquence d'une espèce représente donc selon les conditions de dénombrement choisies, soit sa probabilité de manifestation soit sa probabilité de présence. Dans le cas intermédiaire la fréquence est égale au produit des deux probabilités :

$$f = P_{\text{pres}} \times P_{\text{man}}$$

## 1.2. PROBABILITÉ DE PRÉSENCE : INFLUENCE DU MODE DE DISTRIBUTION

Nous considérerons dans ce chapitre que la durée d'observation choisie est suffisante pour que l'espèce recensée (i) soit détectée chaque fois qu'elle est présente ( $P_{\text{man}} = 1$ ). La fréquence ne dépend que de la probabilité de présence.

### 1.2.2. Distribution au hasard

Si les individus de l'espèce recensée sont répartis au hasard, la probabilité de rencontrer  $n$  individus au cours d'un dénombrement est donné par une loi de Poisson :

$$P_n = A_i^n \exp(-A_i) / n!$$

où  $A_i$  est le nombre moyen d'individus de l'espèce (i) observé par dénombrement (abondance moyenne).

La fréquence centésimale de l'espèce (i) est la somme des probabilités de rencontrer 1, 2, ...,  $n$  individus au cours de  $N$  dénombrements.

$$f_i = \sum_1^n P_n = 1 - P_0 \quad (1)$$

Soit :

$$f_i = 1 - \exp(-A_i) \quad (2)$$

Cette relation peut également être exprimée sous la forme :

$$A_i = -\ln(1 - f_i) \quad (3)$$

Ces équations liant fréquence et abondance, sans faire intervenir d'autre paramètre, sont identiques à celles décrites par Affre (1974) pour ce qu'il appelle une distribution « équiprobable ».

### 1.2.3. Distribution contagieuse

Les individus de l'espèce recensée peuvent ne pas être répartis au hasard mais se grouper pour diverses raisons :

— Par suite d'un comportement grégaire. La présence d'un individu augmente alors la probabilité de présence d'un second individu (agrégation vraie).

— Par une hétérogénéité du milieu qui apparaît sous la forme de « grains ». L'établissement préférentiel des individus dans ces grains conduit à une agrégation apparente, même si la répartition des individus au sein de chaque grain est aléatoire. Le degré de contagion dépend des tailles relatives du grain du milieu et de la surface prospectée.

Dans les deux cas, la distribution du nombre d'individus rencontrés par dénombrement est donnée par une loi binomiale négative (Chessel, 1978). Sans détailler cette loi (voir par exemple Bliss, 1953), il suffit de connaître la probabilité de ne rencontrer aucun individu pour reprendre l'équation (1). La probabilité pour qu'une unité d'observation contienne 0, 1, 2, ..., n individus est :

$$P_n = (k + n - 1) ! R^n / (k - 1) ! n ! Q^k$$

où :  $R = P/Q = A/A + k$  et  $P = Q - 1$ .

Cette loi ne dépend que d'une constante positive  $k$ . Plus  $k$  est faible, plus la distribution des individus est contagieuse. La probabilité de ne pas rencontrer d'individus est :

$$P_0 = \left[ \frac{A_i + k}{k} \right]^{-k} \quad (4)$$

d'où la fréquence :

$$f_i = 1 - P_0 = 1 - \left[ \frac{A_i + k}{k} \right]^{-k} \quad (5)$$

et l'abondance moyenne :

$$A_i = k [(1 - f_i)^{-1/k} - 1] \quad (6)$$

Les relations (4), (5) et (6) reliant la fréquence à l'abondance d'une espèce ne dépendent que du paramètre binomial  $k$  qui doit être estimé empiriquement. Cette relation classique est analogue à celle développée par Affre (1974) pour ce qu'il appelle une distribution « quelconque ». Le paramètre  $k$  est en effet relié au rapport variance sur moyenne de la distribution des abondances ( $V_{(A)} / A$ ) par la relation :

$$V_{(A)} / A = 1 + A/k$$

(voir Pielou, 1977, pour les limites d'utilisation de cette formule). Si  $k$  tend vers l'infini (distribution au hasard) on montre que l'équation (5) a pour limite l'équation (2).

#### 1.2.4. Distribution régulière

Considérons que les individus de l'espèce recherchée sont répartis régulièrement dans l'espace étudié. Chaque individu est

séparé de ses voisins les plus proches par une même distance. La densité réalisée dépend de la maille du réseau et du degré de tassement de la distribution.

Bien que certaines espèces puissent avoir un mode de distribution presque régulier (voir par exemple les quadrats de Pic épeiche (*Dendrocopos major*) en forêt de Cîteaux (Ferry et Frochot, 1965) et de Fauvette mélanocéphale (*Sylvia melanocephala*) en garrigue (Blondel, 1969), il existe souvent des trous dans une distribution régulière. Dans ce cas l'abondance observée est inférieure à l'abondance maximale.

Supposons que l'espace étudié contienne  $N$  cantons potentiels et que  $z$  cantons répartis au hasard ne sont pas occupés ;  $(N-z)$  cantons sont occupés. L'abondance de l'espèce ( $A_i$ ) est égale à  $(N-z)$ . Dénombrer revient à tirer au hasard  $N$  cantons et à vérifier s'ils sont occupés ou non. La probabilité de tirer un canton vide est  $z/N$  et la probabilité de ne pas repérer l'espèce après  $N$  relevés est :

$$P_0 = (z/N)^N$$

On en déduit :

$$f_i = 1 - (z/N)^N = 1 - \left[ 1 - \frac{A_i}{N} \right]^N \quad (7)$$

$$A_i = N (1 - (1 - f_i)^{1/N}) \quad (8)$$

Dans le cas particulier où  $N = 1$ , l'abondance est égale à la fréquence. Si  $N$  tend vers l'infini, on démontre que l'équation (7) a pour limite l'équation (2).

### 1.2.5. Représentation graphique

Les résultats précédents conduisent aux trois équations suivantes :

$$\text{--- Répartition au hasard : } A_i = - \ln (1 - f_i) \quad (3)$$

$$\text{--- Répartition contagieuse : } A_i = k [(1 - f_i)^{-1/k} - 1] \quad (6)$$

$$\text{--- Répartition au hasard : } A_i = N [1 - (1 - f_i)^{-1/N}] \quad (8)$$

Les fonctions ainsi définies sont monotones de 0 à l'infini (ou de 0 à  $N$  pour la troisième) lorsque  $f_i$  varie de 0 à 1 et sont représentées dans la figure 1 en fixant des valeurs arbitraires de  $k$  et de  $N$ . Trois conclusions découlent de la figure 1 :

1) La relation fréquence-abondance est caractérisée par une forte non-linéarité, surtout aux fréquences élevées. On retrouve un phénomène connu : plus la fréquence d'une espèce est élevée, plus il est difficile d'apprécier une variation d'abondance. Ce phénomène est distinct de la saturation de l'observateur qui est incapable de détecter simultanément plus de 5 à 7 chanteurs, car le même phénomène se produirait si l'observateur avait la possi-

bilité de dénombrer les chanteurs un à un. La saturation de l'observateur intervient cependant sur le terrain et conduit à sous-estimer les abondances réelles et ainsi à diminuer la non-linéarité de la relation fréquence-abondance.

2) Une distribution contagieuse des individus recensés accentue la non-linéarité de la relation fréquence-abondance, tandis qu'une distribution régulière la réduit. Ainsi, si une loi de Poisson est utilisée pour modéliser une population à distribution contagieuse, les abondances moyennes déduites des fréquences seront sous-estimées. Elles seront surestimées si la distribution est régulière.

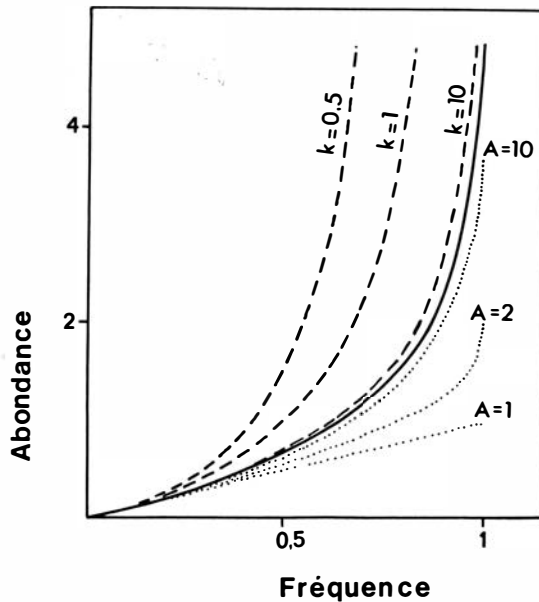


Figure 1. — Relation entre la fréquence et l'abondance d'une espèce selon trois modèles de distribution des individus : modèle au hasard (—), contagieux (— —) (3 valeurs arbitraires de la constante binomiale négative ( $k$ ) ont été choisies) et régulière (.....) (3 valeurs arbitraires de l'abondance maximale ( $A$ ) ont été choisies). Dans les modèles envisagés chaque espèce présente au cours des recensements est détectée.

3) L'influence du mode de distribution est d'autant plus grande que la fréquence est élevée.

La figure 2 présente les mêmes courbes après transformation logarithmique des abondances. Pour un modèle de distribution donné on observe une relative linéarité entre le logarithme des abondances et la fréquence, comme l'avait montré Blondel (1975) de manière empirique. La figure 2 montre cependant que cette

linéarité est restreinte aux fréquences comprises entre 0,2 et 0,8 (loi de Poisson) et n'est pas observée au-delà de ces limites.

### 1.2.6. Influence de la dimension des dénombrements

Pour illustrer l'influence de la dimension des dénombrements sur la probabilité de présence d'une espèce et donc sur sa fréquence, considérons le cas suivant. La probabilité de rencontrer une espèce très rare comme la Glaréole à collier (*Glareola pratincola*) ou le Pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos*) au cours d'un dénombrement ponctuel choisi au hasard en France est presque nulle. Par contre, si l'on pouvait faire un dénombrement

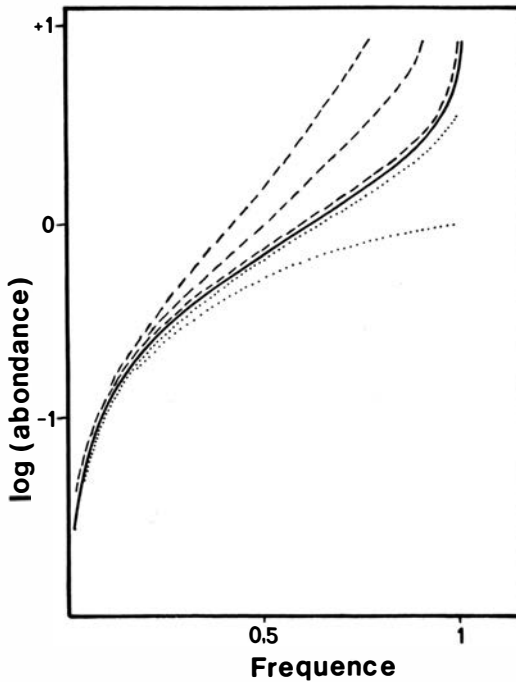


Figure 2. — Relation entre la fréquence et le logarithme de l'abondance. Les cas envisagés sont identiques à ceux de la figure 1.

ponctuel englobant la France tout entière, la probabilité de rencontrer ces espèces deviendrait égale à 1. Ainsi la fréquence d'une espèce, mesurée par sa probabilité de présence, dépend de la surface prospectée.

Le problème peut être négligé si une seule espèce est recensée, car on peut considérer que la surface efficace de détection est la même pour tous les dénombrements (à conditions météorologiques et topographiques du milieu égales par ailleurs). Le problème

apparaît cependant lorsque l'on veut établir une relation empirique fréquence-abondance pour un peuplement d'espèces différentes ou simplement pour analyser la structure d'un peuplement.

Chaque dénombrement couvre une surface qu'il est difficile d'estimer (Affre, 1976) car la probabilité de détection d'un individu diminue lorsque l'oiseau est plus éloigné de l'observateur (Figure 3). Dans le cas d'un dénombrement ponctuel, la surface efficace de dénombrement est définie comme un cercle de rayon ( $r$ ). La valeur de  $r$  est telle que les volumes  $V_1$  et  $V_2$  générés en faisant tourner la figure 3 autour de l'axe des ordonnées soient égaux.  $A_i$  est l'abondance de l'espèce ( $i$ ) dans un rayon  $r_i$ . La densité de l'espèce ( $D_i$ ) est égale au rapport de l'abondance par la surface efficace de dénombrement.

La fréquence de l'espèce (détectée si elle est présente) est une mesure de sa probabilité de présence.  $q_{(i,s)}$  est la probabilité de ne pas repérer l'espèce ( $i$ ) au cours d'un dénombrement couvrant une surface efficace égale à  $s$ .

$$q_{(i,s)} = 1 - f_{(i,s)} = 1 - P_{\text{pres}}$$

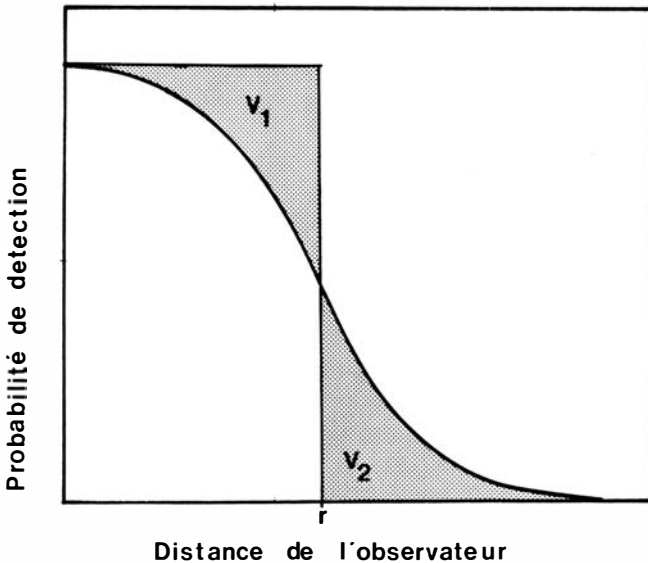


Figure 3. — La surface efficace de détection est définie comme un cercle de rayon ( $r$ ). La valeur de  $r$  est telle que les volumes  $V_1$  et  $V_2$  obtenus en faisant tourner la figure autour de l'axe des ordonnées soient égaux. La forme de la courbe reliant la probabilité de manifestation à  $r$  dépend de l'espèce recensée. Plusieurs modèles ont été proposés : relation linéaire (Emlen, 1971), distribution normale (Jarvinen et Vaisanen, 1975) ou exponentielle négative (Gates *et al.*, 1968 ; Gates, 1969 ; Kovner et Patil, 1974). La forme de la courbe peut également être déterminée expérimentalement pour chaque espèce et chaque milieu (par exemple Reynolds *et al.*, 1980).



Si la surface échantillonnée est doublée, et dans le cas d'une distribution au hasard des individus :

$$q_{(i, 2s)} = q_{(i, s)}^2 \quad \text{et} \quad f_{(i, 2s)} = 1 - q_{(i, s)}^2$$

et d'une manière générale :

$$q_{(i, s)} = q_i^s \quad \text{et} \quad f_{(i, s)} = 1 - q_i^s$$

$$A_{(i, s)} = s \cdot A_{(i, 1)} = s \cdot D_{(i)}$$

Les relations (2), (5) et (7) doivent être corrigées en conséquence. Il n'existe donc pas de taille optimale d'échantillon pour déterminer une fréquence et à l'inverse une mesure de fréquence n'a aucun sens si elle n'est pas associée à une surface définie. Cette surface est difficile à évaluer dans la plupart des cas (Affre, 1976), et en conséquence les densités absolues ne peuvent être déterminées à partir des probabilités de présence. Il est cependant possible de déduire la fréquence associée à une surface (S) à partir de la fréquence obtenue après prospection d'une surface différente (s) en utilisant les coefficients de conversion spécifiques utilisés pour convertir IPA en abondances pour une surface de 10 hectares ( $A_{10}$ ).

Le coefficient de conversion  ${}^s_s C$  nécessaire pour transformer une abondance obtenue en prospectant une surface s en abondance pour une surface égale à S est, par définition :

$${}^s_s C = \frac{A_s}{A_s} = \frac{S \cdot A_i}{s \cdot A_i} = \frac{S}{s}$$

d'où :

$$f_{(s)} = 1 - (q_{i, s})^{{}^s_s C}$$

et en particulier si l'on considère des IPA et des abondances pour 10 hectares :

$$f_{10} = 1 - (q_{\text{IPA}})^{{}^{10}_{\text{IPA}} C}$$

$$f_{10} = 1 - (1 - f_{\text{IPA}})^{{}^{10}_{\text{IPA}} C}$$

### 1.2.7. *Le cas des espèces très abondantes*

La probabilité de présence d'une espèce est indépendante de la durée des sondages si l'on suppose que pendant la période d'écoute (suffisante pour détecter toutes les espèces présentes) il n'y a pas d'immigration de nouvelle espèce dans la surface efficace de dénombrement. Cette hypothèse est raisonnable car la plupart des espèces d'oiseaux sont cantonnées au printemps. En conséquence, la seule façon de modifier expérimentalement une fréquence est de faire varier la surface efficace de sondage ; ce qui n'est guère possible dans le cas des dénombrements d'oiseaux.

Il sera donc difficile d'estimer l'abondance des espèces très communes dont la fréquence est proche de 1, car dans ce cas les équations (3) et (6) prédisent une abondance tendant vers l'infini.

Une manière d'éviter cette difficulté mathématique est de modifier la méthode de dénombrement. Jusqu'à présent nous avons considéré la probabilité de présence d'une espèce que 1, 2, 3, ... n individus soient présents. La non-linéarité de la relation abondance-fréquence aux fréquences élevées s'atténue si la fréquence est définie à partir de la probabilité de présence d'au moins (a) individus. Si  $a = 1$ , on retrouve le cas étudié jusqu'à présent. Pour  $a = 2$ , la fréquence sera la proportion de dénombrements au cours desquels au moins 2 individus auront été repérés.

$$f_{(i, a=2)} = \sum_2^n p_n = 1 - p_0 - p_1$$

Si les individus de l'espèce recensée sont répartis au hasard on obtient en reprenant les équations développées dans le paragraphe 1.2.2. :

$$f_{(i, a=2)} = 1 - \exp(-A_i) \cdot (1 + A_i)$$

$$f_{(i, a=3)} = 1 - \left(1 + A_i + \frac{A_i^2}{2}\right) \exp(-A_i)$$

$$f_{(i, a=4)} = 1 - \left(1 + A_i + \frac{A_i^2}{2} + \frac{A_i^3}{6}\right) \exp(-A_i)$$

et ainsi de suite. Les courbes abondance-fréquence déduites de ces équations sont présentées dans la figure 4 pour des valeurs de  $a$  fixées arbitrairement entre 1 et 5. Cette figure montre effectivement une non-linéarité moins accentuée de la relation fréquence-abondance dans les zones de fréquence élevées. A l'inverse lorsque  $a$  augmente, la non-linéarité de la relation fréquence-abondance dans les zones de faibles fréquences est accentuée.

En conclusion, la méthode de dénombrement peut être modifiée et adaptée à la fréquence de chaque espèce. Les espèces peu fréquentes ( $f < 0,8$ ) sont recensées de la manière la plus précise en utilisant une valeur de  $a$  égale à 1 ou 2. Ensuite, plus une espèce est fréquente et plus il sera nécessaire de relever la valeur de  $a$ .

Le même raisonnement s'applique aux espèces dont les individus sont distribués de manière contagieuse. Dans ce cas :

$$f_{(i, a)} = 1 - \sum_0^{a-1} \frac{(k+a-1)! R^a}{(k-1)! a! Q^k}$$

Les valeurs de  $a$  qui devront être choisies dans ce cas seront supérieures aux valeurs de  $a$  optimales pour une espèce distribuée au hasard.

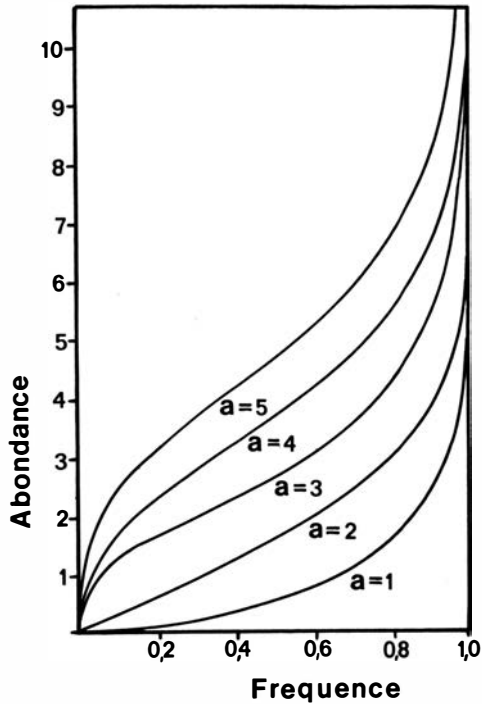


Figure 4. — Relation fréquence-abondance. Cas d'une population dont les individus sont distribués au hasard. Le paramètre (a, densité seuil permettant de définir les fréquences) a été fixé arbitrairement aux valeurs indiquées. Pour a = 1 la courbe est identique à celle présentée dans la figure 1 dont l'échelle des abondances est plus réduite.

### 1.3. PROBABILITÉ DE MANIFESTATION

Nous supposons tout au long de ce chapitre qu'au moins un individu de l'espèce recherchée est présent à une distance suffisamment proche de l'observateur pour qu'il soit détecté dès qu'il se manifeste. La probabilité de présence est égale à 1 et, dans ces conditions, la fréquence de l'espèce est une mesure de la probabilité de manifestation.

#### 1.3.1. Influence de la durée de dénombrement

Soit  $m_0$  le nombre moyen de manifestations (vocales ou autres) perçues par l'observateur par unité de temps. Si le nombre de manifestations par unité de temps ( $m_0$ ) est un processus poissonien, la probabilité pour qu'au moins un individu de l'espèce recherchée soit repéré après un temps d'observation (t) a pour valeur (Affre, 1976) :

$$P_{\text{man}} = 1 - \exp(-m_0 t)$$

Cette relation peut être étendue au cas où plusieurs individus de l'espèce recherchée sont présents et se manifestent de manière indépendante.

$$P_{\text{man}} = 1 - \exp(-A_i \cdot m_o \cdot t)$$

Les relations entre  $P_{\text{man}}$ ,  $m_o$  et  $t$  sont présentées de manière graphique dans la figure 5.

Dans la pratique le problème est souvent de savoir si le temps d'observation choisi est suffisant pour détecter toutes les espèces présentes. Autrement dit, pour se placer dans les conditions du paragraphe 1.2, l'observateur doit s'assurer que la probabilité de manifestation est de 1 ou bien avoir une idée de la valeur du rendement de dénombrement de chaque espèce. Nous présenterons ici une solution à ce problème. La fréquence d'une espèce dont les émissions vocales se répartissent au hasard dans le temps est :

$$f_{(i)} = P_{\text{man}} \cdot P_{\text{pres}} = P_{\text{pres}} \cdot (1 - \exp(-A_i m_o t))$$

Si le terme  $A_i m_o t$  est suffisamment grand la fréquence est égale à la probabilité de présence (figure 5). Pour s'en assurer il suffit d'effectuer deux séries de dénombrement de durée  $t$  et  $2t$  respectivement (par exemple en divisant chaque sondage en deux périodes consécutives de durée égale). Soit  $f_{(i,t)}$  la fréquence de l'espèce (i) obtenue après une série de dénombrements de durée  $t$  et  $f_{(i,2t)}$  la fréquence de la même espèce pour des dénombrements de durée  $2t$ . Le rapport des deux fréquences est :

$$\frac{f_{(i,2t)}}{f_{(i,t)}} = 1 + \exp(-A_i m_o t)$$

Si le temps de sondage ( $t$ ) est suffisamment grand (en fait le terme  $A_i m_o t$ ), le deuxième terme de l'expression s'annule. La fréquence de l'espèce (i) n'est plus modifiée par un doublement du temps de dénombrement et est égale à la probabilité de présence de l'espèce.

La fonction du chant étant surtout territoriale, le chant d'un mâle peut inciter un mâle voisin à affirmer les limites de son territoire. Ainsi les différents individus ne se comporteront pas de manière indépendante et la probabilité pour qu'un observateur entende 0, 1, 2, ... n individus différents pendant un temps donné suivra une loi binomiale négative. La fréquence de l'espèce (i) peut être dérivée.

$$f_{(i,t)} = P_{\text{pres}} \cdot \left[ 1 - \left( \frac{m+k}{k} \right)^{-kt} \right]$$

$m$  et  $k$  ont la même signification que précédemment ( $m = A_i m_o$ ). La forme générale de cette équation n'est pas différente de celle

dérivée pour un comportement indépendant des individus et, de la même manière :

$$\frac{f_{(i, 2t)}}{f_{(i, t)}} = 1 + \left( \frac{m + k}{k} \right)^{-kt}$$

Si  $t$  est suffisamment grand, la fréquence n'est pas modifiée par un doublement du temps de sondage. Le tableau I montre qu'une agrégation des émissions de chant n'a pas d'effet sur la probabilité

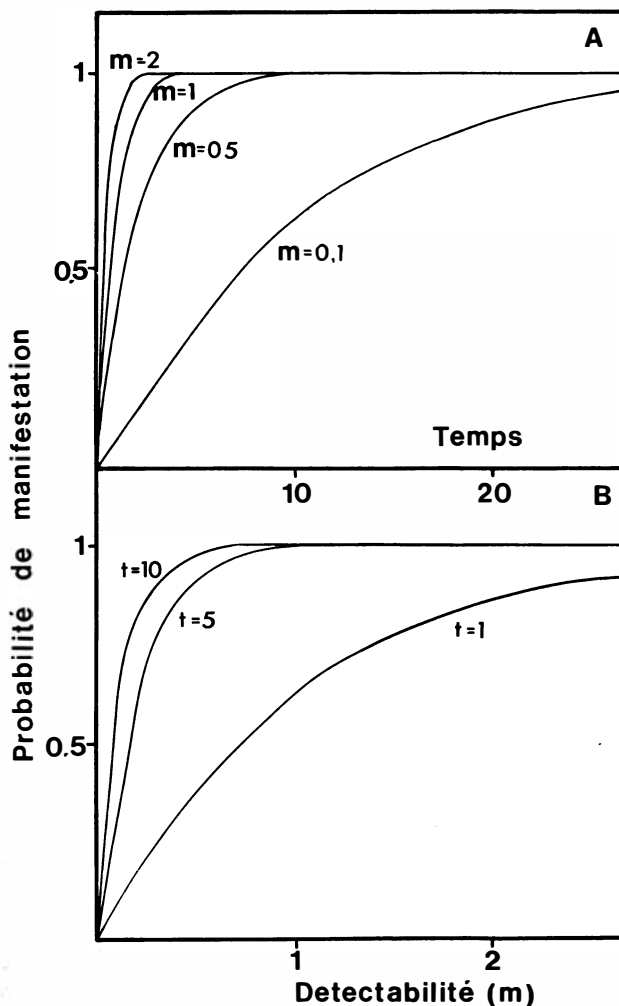


Figure 5. — Influence de la durée des sondages sur la probabilité de manifestation. On a supposé que les émissions vocales des espèces recensées se répartissaient au hasard dans le temps.

de ne pas entendre d'oiseau, et par voie de conséquence ne peut influencer la fréquence d'une espèce et sa dépendance du temps.

TABLEAU I

*Probabilités associées aux différentes combinaisons de périodes d'écoute pendant lesquelles le chant de l'espèce recherchée est détecté (+) ou non (o).*

1 <sup>re</sup> écoute	2 <sup>e</sup> écoute	Probabilités	
		Emissions au hasard	Emissions contagieuses
0	0	$(1 - p)^2$	$(1 - p)^2$
0	+	$p(1 - p)$	$p(1 - p)$
+	0	$p(1 - p)$	$< p(1 - p)$
+	+	$p^2$	$> p^2$
Fréquence		$1 - (1 - p)^2$	$1 - (1 - p)^2$

La probabilité de détecter l'espèce recherchée pendant le temps d'écoute est  $p$ . Si le processus de chant est contagieux, les deux périodes d'écoute ne seront pas indépendantes et la probabilité d'entendre de nouveau l'espèce pendant la deuxième période d'écoute sera plus grande. Ceci ne se produit que si l'espèce a été entendue au cours de la première période d'écoute.

### 1.3.2. Influence de la dimension des sondages

Le raisonnement appliqué dans le cas de la probabilité de présence s'applique également à la probabilité de manifestation. La probabilité de ne pas repérer une espèce présente dans une surface ( $s$ ) dépend de cette surface. On démontre que, dans le cas d'une distribution au hasard des individus :

$$f = P_{\text{man}} = 1 - \exp(-A_i m_0 t s)$$

Les coefficients de conversion peuvent être utilisés de la même manière que dans le paragraphe 1.2.6. pour transformer les fréquences.

## 1.4. LA RELATION DE GERRARD ET CHIANG

Une loi empirique reliant abondance et fréquence a été décrite par Gerrard et Chiang (1970) pour des populations d'insectes. Cette loi est une généralisation de la formule développée pour un modèle au hasard :

$$A_i = \alpha a^\gamma [-\ln(1 - f_i)]^{\beta + \delta \ln(a)}$$

où  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  et  $\delta$  sont des constantes dépendantes de l'espèce recensée et où (a) représente une abondance limite fixée arbitrairement. La fréquence  $f_i$  est le nombre de dénombrements où une abondance supérieure ou égale à (a) est observée. Si l'on effectue des relevés en présence/absence ( $a = 1$ ), cette formule se simplifie :

$$A_i = \alpha [-\ln(1 - f_i)]^\beta$$

Si  $\alpha$  et  $\beta$  sont égaux à 1, on retrouve la relation obtenue pour une distribution au hasard (3). En coordonnées logarithmiques, cette relation devient :

$$\ln A_i = \ln \alpha + \beta \ln [-\ln(1 - f_i)] \quad (9)$$

permettant de calculer empiriquement les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$ . Ces paramètres peuvent ensuite être utilisés pour convertir des fréquences en abondances. L'utilisation des logarithmes entraîne cependant un biais négatif proportionnel à la densité qui peut être éliminé par un ajustement approprié du coefficient  $\alpha$  (Gerrard et Chiang, 1970).

L'équation (9) peut être réécrite sous la forme :

$$-\ln(1 - f_i) = \left[ \frac{A_i}{\alpha} \right]^{1/\beta}$$

La relation avec les modèles précédents est claire si l'on note que pour  $\beta \simeq 1$ ,

$$\alpha = m_0 t$$

et que  $\beta$  corrige pour le mode de distribution de l'espèce (contagieux :  $\beta < 1$ , régulier :  $\beta > 1$ ) et pour la saturation de l'observateur ( $\beta > 1$ ).

### 1.5. PRÉCISION DES MESURES

L'espèce recherchée est distribuée au hasard dans un espace E et occupe une proportion (f) des surfaces unités. L'espèce est notée dans z surfaces au cours d'un échantillonnage de N surfaces unités. Selon Cochran (1963), z a une distribution hypergéométrique et  $f = z/N$  est une estimation non biaisée de f. L'estimation non biaisée de la variance est donnée par :

$$V_{(f)} = \frac{f(1-f)}{N-1} (1 - N/E)$$

Le deuxième terme peut être négligé si une petite fraction de E est recensée, ce qui est le cas le plus fréquent. Dans le cas d'une distribution de Poisson, la variance de l'estimation d'abondance est :

$$V_{(A)} = \frac{\exp(A) - 1}{N - 1}$$

La précision sur l'estimation de A (coefficient de variation) en fonction de la fréquence et du nombre de sondages effectués (N) est indiquée dans la figure 6. Cette figure montre clairement que les estimations les plus précises d'abondance sont obtenues pour des fréquences de l'ordre de 0,8, la plage d'utilisation optimale des fréquences se situant entre 0,6 et 0,9. La précision des estimations d'abondance dérivées des fréquences dépend fortement du nombre de sondages effectués (Figure 6). Pour obtenir un pourcentage d'erreur raisonnable de 15 % à  $f = 0,8$ , il faudrait effectuer 70 dénombrements. Ce chiffre peut être sensiblement réduit en augmentant la densité limite (a) servant à définir les fréquences (Gerrard et Chiang, 1970).

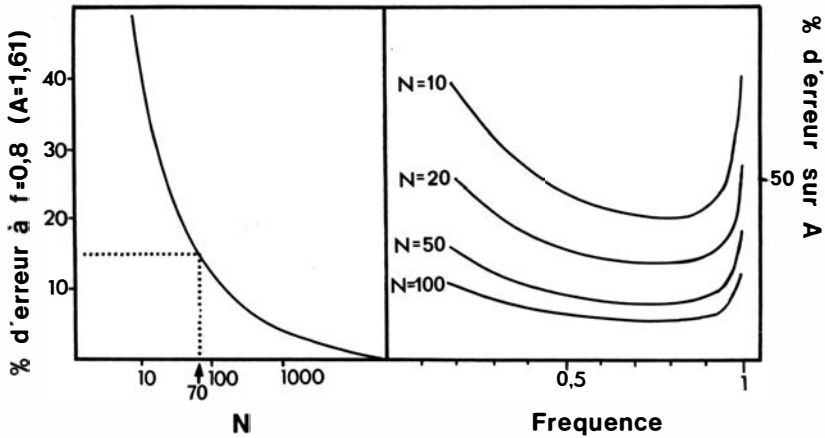


Figure 6. — Erreurs associées à l'estimation des abondances à partir des mesures de fréquence.

A : Influence du nombre de sondages. Conditions choisies :  $f = 0,80$ .

B : Influence de la fréquence et du nombre de sondages.

## 1.6. CONCLUSION

La fréquence d'une espèce (i) observée au cours d'une série de dénombrements est :

$$f_i = P_{\text{pres}} \cdot P_{\text{man}} \cdot P_{\text{det}}$$

Le premier terme ( $P_{\text{pres}}$ ) dépend de l'abondance de l'espèce, du mode de distribution de ses individus et de la surface efficace de dénombrement. Le deuxième terme ( $P_{\text{man}}$ ) est le rendement de dénombrement. Il dépend de la surface prospectée. Ceci explique pourquoi le rendement des sondages linéaires est généralement supérieur au rendement des sondages ponctuels. Le rendement dépend de manière complexe de l'espèce, de sa détectabilité et de la durée des dénombrements. Le troisième terme ( $P_{\text{detec}}$ ) dépend de l'observateur seulement.



Le nombre de paramètres impliqués et leur complexité ne permettent pas de définir une relation générale liant l'abondance d'une espèce à sa fréquence et qui intègre l'ensemble de ces paramètres. Une telle relation devrait en particulier tenir compte d'un coefficient de détectabilité de l'espèce qu'il est difficile de déterminer empiriquement. De toutes façons, son emploi conduirait à des erreurs importantes sur les estimations d'abondance dérivées des fréquences.

La seule approche réalisable nous semble être de définir des conditions de dénombrement telles que  $P_{\text{max}}$  et  $P_{\text{det}}$  soient égaux à 1. La fréquence est alors une mesure de la probabilité de présence qui est reliée de manière relativement simple au mode de distribution des individus et à la surface prospectée. Ces conditions sont réalisées en choisissant une durée de dénombrement telle que chaque espèce soit détectée lorsqu'elle est présente. Les fréquences les plus précises sont comprises entre 0,6 et 0,9. Les espèces de fréquence proche de 1, pour lesquelles on ne peut déduire des abondances peuvent être recensées en définissant la fréquence comme la proportion des sondages au cours desquels au moins 2 (ou plus) individus ont été notés. Une généralisation de ce raisonnement conduit à la relation empirique décrite par Gerrard et Chiang (1970).

## 2. — ETUDE EXPERIMENTALE DE LA RELATION FREQUENCE-ABONDANCE

La deuxième partie de ce travail consiste à appliquer les modèles proposés à un exemple concret. Nous avons choisi de reprendre les données provenant d'un peuplement d'une ripisilve de Camargue que Blondel (1975) avait utilisé pour définir empiriquement une relation entre la fréquence et l'abondance. Cette relation :

$$\log A_{10} = 1,63 f_{\text{IPA}} - 0,68 \quad (10)$$

n'est prédite par aucun de nos modèles, mais peut être considérée comme une approximation de ces modèles. La figure 2 montre en effet une relative linéarité de la relation liant les logarithmes des abondances à la fréquence.

### 2.1. ANALYSE CRITIQUE

La relation fréquence-abondance est modulée par plusieurs paramètres : la surface des sondages, le mode de répartition des individus recensés, la détectabilité de ces espèces et la durée des sondages élémentaires. Il est donc important de définir préalablement l'influence potentielle de ces paramètres sur les données expérimentales et ce afin de les corriger éventuellement.

### 2.1.1. Influence de la surface des dénombrements

Blondel, dans son étude, n'a que partiellement tenu compte de ce paramètre en transformant les IPA en abondances pour 10 hectares, mais en conservant les valeurs de fréquence obtenues à partir des IPA ( $f_{\text{IPA}}$ ). Les fréquences utilisées concernent ainsi des espèces à rayon de détection très variable comme le Coucou et la Mésange bleue. En conséquence la relation (10) n'a pas de caractère général et elle ne peut s'appliquer, en principe, qu'aux peuplements regroupant les mêmes espèces. Nous considérerons donc ici soit la relation  $f_{\text{IPA}} - A_{\text{IPA}}$ , soit la relation  $f_{10} - A_{10}$  pour éliminer l'effet de surface. Les différentes valeurs de  $f_{\text{IPA}}$ ,  $f_{10}$ ,  $A_{\text{IPA}}$  et  $A_{10}$  pour chacune des espèces recensées sont présentées dans le Tableau II.

### 2.1.2. Influence du mode de distribution des individus

Un indice du mode de distribution des individus de chaque espèce peut être obtenu à partir du rapport variance/moyenne des distributions d'abondance. Les différentes valeurs de ce rapport (tableau II) indiquent une majorité de distributions régulières ( $V_{(A)}/A < 1$ ) et quelques espèces à distribution contagieuse (Coucou, Gobemouche, Chardonneret, Pinson des arbres et Moineau). Le rapport variance/moyenne n'a cependant pas une précision suffisante (voir Pielou, 1977) pour envisager ramener fréquences et abondances à un même type de distribution.

### 2.1.3. Influence de la détectabilité

A priori, puisque les dénombrements ont tous été effectués dans un même milieu on pourrait supposer que chaque espèce recensée était présente à chaque visite et que la fréquence mesurée pour chacune d'elles est une mesure de leur probabilité de manifestation ( $P_{\text{pres}} = 1$ ). En fait ceci n'est pas vrai pour les espèces migratrices (Tourterelle des bois, Lorient, Gobemouche, Rossignol) qui étaient absentes au moment des premiers IPA. Pour ces espèces, la fréquence mesure à la fois la probabilité de manifestation et la probabilité de présence. Si les différents individus de la population se manifestent de manière indépendante, abondances et fréquences sont reliées par :

$$A_i = \frac{-\ln(1 - f/P_{\text{pres}})}{m_{0t}} \quad (11)$$

En supposant que la probabilité de présence est de 1 dans tous les cas, nous avons calculé les différentes valeurs de  $m_{0t}$  (Tableau II). Ces valeurs, très variables, établissent un gradient de détectabilité allant des espèces discrètes (par exemple la Mésange à longue queue) à des espèces très facilement repérables lorsqu'elles sont présentes (Merle, Rouge-gorge, Bouscarle de Cetti). Ainsi la fréquence mesurée est bien une mesure de la détectabilité

des espèces présentes ; mais cette interprétation est compliquée par deux sources d'erreur :

1)  $m_0t$  est sous-estimé pour les espèces migratrices (le Rossignol par exemple) car leurs fréquences sont sous-estimées ( $p_{\text{pres}} < 1$ ).

2) La relation (11) ne s'applique pas aux espèces grégaires (paragraphe 1.3).

TABLEAU II

*Composition d'un peuplement d'oiseaux  
d'une ripisilve de Camargue.*

Les différentes colonnes indiquent successivement l'abondance observée au cours de relevés d'IPA, l'abondance convertie pour une surface de prospection de 10 hectares à l'aide des coefficients de conversion, la fréquence observée au cours des 38 relevés, la fréquence convertie pour une surface de prospection de 10 hectares et le rapport variance/moyenne de la distribution des abondances observées au cours des 38 relevés.

Espèces	IPA	$A_{10}$	$f_{\text{IPA}}$	$f_{10}$	V (A)/A	$m_0t$
<i>Streptopelia turtur</i>	0,84	0,84	0,29	0,29	0,99	0,41
<i>Cuculus canorus</i>	0,21	0,06	0,10	0,03	1,99	0,50
<i>Picus viridis</i>	2,39	1,29	0,92	0,74	0,36	1,06
<i>Dendrocopos major</i>	1,84	1,94	0,71	0,72	0,68	0,67
<i>Dendrocopos minor</i>	0,39	0,76	0,32	0,53	1,08	0,99
<i>Oriolus oriolus</i>	0,63	0,54	0,24	0,21	1,18	0,44
<i>Cornus corone</i>	0,66	0,51	0,45	0,37	0,84	0,91
<i>Pica pica</i>	0,74	0,56	0,50	0,41	0,83	0,94
<i>Garrulus glandarius</i>	0,34	0,48	0,26	0,34	1,20	0,89
<i>Parus major</i>	3,16	5,37	1,00	1,00	0,32	—
<i>Parus caeruleus</i>	1,87	7,50	0,71	0,99	0,56	0,66
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,66	1,91	0,37	0,74	1,01	0,70
<i>Certhia brachydactyla</i>	2,18	7,94	0,97	1,00	0,39	1,61
<i>Turdus merula</i>	1,74	2,75	0,89	0,97	0,40	1,27
<i>Luscinia megarhynchos</i>	4,74	5,45	0,55	0,60	0,22	0,17
<i>Erithacus rubecula</i>	1,47	3,32	0,74	0,95	0,49	0,92
<i>Cettia cetti</i>	3,26	4,73	0,95	0,99	0,46	0,92
<i>Sylvia atricapilla</i>	4,42	9,81	1,00	1,00	0,22	—
<i>Muscicapa striata</i>	0,21	0,82	0,16	0,50	1,64	0,83
<i>Sturnus vulgaris</i>	4,47	13,81	0,79	0,99	0,60	0,35
<i>Carduelis chloris</i>	1,55	1,55	0,34	0,34	1,05	0,27
<i>Carduelis carduelis</i>	0,16	0,32	0,13	0,24	2,37	0,87
<i>Fringilla coelebs</i>	0,71	1,60	0,39	0,67	1,37	0,70
<i>Passer domesticus</i>	0,26	0,42	0,16	0,24	2,40	0,67

### 2.1.4. Le cas des espèces de fréquence proche de 1

Cinq espèces ont été recensées avec une fréquence supérieure à 0,90. Deux espèces ont une fréquence de 1. Leur abondance tend donc vers l'infini. Si l'on avait eu la possibilité d'effectuer un très grand nombre de dénombrements de manière à obtenir des estimations très précises des fréquences (voir paragraphe 1.5.), celles-ci seraient proches, mais différentes de 1, et ce de manière statistiquement significative.

Nous avons testé si l'approche préconisée dans le paragraphe 1.2.7. permettait de prédire, pour ces espèces, des abondances proches de celles réellement observées. Pour la Bouscarle de Cetti, la fréquence diminue progressivement de 0,95 à 0,84, 0,63, 0,53 et 0,26 lorsque la densité limite servant à définir les fréquences (a) prend pour valeur 1, 2, 3, 4 et 5. Les abondances prédites par un modèle de répartition au hasard des individus restent stables entre 3,0 et 3,8 lorsque (a) varie de 1 à 5. La moyenne des abondances estimées est de 3,3 et l'abondance observée est de 3,2 (Tableau III).

TABLEAU III

#### *Estimation des abondances dérivées des fréquences pour cinq espèces très fréquentes (f proche de 1).*

La valeur de la densité seuil servant à définir les fréquences (a) a été choisie entre 1 et 5, la fréquence correspondante calculée d'après les chiffres présentés dans le tableau IA de Blondel (1975) et convertie en abondance à l'aide d'un modèle de distribution au hasard des individus.

Espèces	Abondances estimées					Moyenne	Abondance observée
	a = 1	a = 2	a = 3	a = 4	a = 5		
<i>Parus major</i>	∞	∞	∞	5,0	2,5	3,7	3,2
<i>Sylvia atricapilla</i>	∞	∞	∞	∞	6,6	6,6	4,4
<i>Cettia cetti</i>	3,0	3,3	3,2	3,8	3,5	3,3	3,2
<i>Certhia brachydactyla</i>	3,5	3,3	2,4	1,2	0	2,6	2,2
<i>Picus viridis</i>	2,5	3,7	2,4	1,7	0	2,5	2,4

Cette situation « idéale » n'est que partiellement retrouvée pour les quatre autres espèces. L'abondance estimée diminue régulièrement lorsque (a) augmente. La moyenne des abondances estimées reste cependant très proche de l'abondance observée pour chacune de ces espèces. La raison de ces variations peut tenir premièrement au fait que les fréquences que nous avons utilisées ne représentent pas des probabilités de présence. Deuxièmement ces espèces ne sont peut-être pas réparties au hasard comme le suppose le modèle employé. Les rapports variance/moyenne des distributions d'abondance de ces espèces indiquent effectivement une répartition de type régulier (Tableau II).

Le bon accord entre les abondances prédites et les abondances observées pour ces cinq espèces très fréquentes justifie cependant l'approche préconisée. Remarquons toutefois que puisqu'il faut compter des individus pour établir les fréquences, les avantages de rapidité et de facilité des indices fréquentiels sont perdus. L'approche semble inutile pour une espèce comme la Fauvette à tête noire pour laquelle il faudrait compter au moins quatre individus par dénombrement. Dans ces conditions l'abondance peut être déterminée directement par comptage direct avec peu d'effort supplémentaire.

## 2.2. COMPARAISON DES DIFFÉRENTS MODÈLES

Afin de déterminer quel modèle s'applique le mieux aux données expérimentales recueillies par Blondel (1975), nous avons estimé les abondances à partir des fréquences en utilisant trois des modèles discutés ici, puis comparé ces estimations d'abondance aux abondances observées. Les équations de régression sont calculées et la valeur des coefficients de corrélation discutée.

### 2.2.1. *Modèle de Blondel*

Selon Blondel (1975),  $A_{10}$  et  $f_{IPA}$  sont liés de manière significative par la relation :

$$\log A_{10} = 1,63 f_{IPA} - 0,68$$

En appliquant cette relation des estimations d'abondance sont obtenues. Elles sont corrélées de manière significative ( $r = 0,54$ ,  $p < 0,05$ ) aux abondances observées. L'équation de régression est :

$$A_{10} = 0,74 A'_{10} + 0,95$$

où  $A'_{10}$  représente l'abondance estimée à partir du modèle et concernant une surface de prospection de 10 hectares.

### 2.2.2. *Modèle au hasard* $A = - \ln(1 - f)$

Sur 22 couples de données (les espèces de fréquence 1 sont éliminées) une corrélation significative ( $r = 0,59$  ;  $p < 0,01$ ) est obtenue entre abondances prédites et observées. L'équation de régression est :

$$A_{IPA} = 0,80 A'_{IPA} + 0,63$$

Lorsque les espèces migratrices et grégaires (Rossignol, Verdier, Etourneau) sont retirées, le degré de corrélation s'améliore ( $r = 0,92$  ;  $p < 0,01$ ) et l'équation de régression devient :

$$A_{IPA} = 0,78 A'_{IPA} + 0,29$$

Si abondances et fréquences sont ramenées à une surface de 10 hectares on obtient en utilisant 22 couples de données :

$$A_{10} = 1,21 A'_{10} + 0,17 \quad (r = 0,68 ; p < 0,01)$$

et comme précédemment en retirant le Rossignol, le Verdier et l'Etourneau :

$$A_{10} = 1,18 A'_{10} + 0,05 \quad (r = 0,93 ; p < 0,01)$$

### 2.2.3. *Modèle de Gerrard et Chiang*

Avec l'ensemble des espèces recensées on établit la relation suivante :

$$\ln A_{IPA} = 0,84 \ln (-\ln (1 - f_{IPA})) + 0,41$$

Le coefficient de corrélation ( $r = 0,77$ ) indique une corrélation significativement différente de zéro. Les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  ont pour valeur  $\alpha = 2,57$  et  $\beta = 0,84$ . Les estimations d'abondance sont calculées à partir de cette relation empirique. Ces estimations d'abondance sont corrélées de manière significative aux abondances observées ( $r = 0,86 ; p < 0,01$ ) par la relation

$$A_{IPA} = 0,86 A'_{IPA} + 0,45$$

Si le Rossignol est retiré, le degré de corrélation s'améliore ( $r = 0,91 ; p < 0,01$ ) et l'équation de régression devient

$$A_{IPA} = 0,84 A'_{IPA} + 0,41$$

De la même manière que pour le modèle précédent, nous avons utilisé les fréquences et les abondances corrigées pour une surface unique de 10 hectares. La figure 7 indique la relation qui existe entre  $\ln A_{10}$  et  $\ln (-\ln (1 - f_{10}))$ . Deux groupes d'espèces peuvent être distingués. Un premier groupe d'espèces donne la relation suivante :

$$\ln A_{10} = 0,97 \ln (-\ln (1 - f_{10})) + 0,42 \quad (r = 0,98 ; p < 0,01)$$

On en déduit  $\alpha = 2,63$  et  $\beta = 0,97$ .

Un deuxième groupe réunit les espèces migratrices (Tourterelle des bois, Lorient, Coucou et Rossignol) et les espèces à comportement grégaire (Verdier, Etourneau). Leurs fréquences et leurs abondances sont reliées par la relation :

$$\ln A_{10} = 1,13 \ln (-\ln (1 - f_{10})) + 0,94 \quad (r = 0,98 ; p < 0,01)$$

d'où  $\alpha = 8,71$  et  $\beta = 1,13$ .

A l'aide de ces deux relations, l'abondance de chaque espèce est estimée à partir de la fréquence. Les estimations d'abondance sont corrélées de manière significative aux abondances observées ( $r = 0,95 ; p < 0,01$ ). L'équation de régression est

$$A_{10} = 0,75 A'_{10} + 0,54$$

### 2.2.4. *Conclusions*

Le tableau IV reprend les différentes valeurs de coefficient de corrélation liant les abondances estimées par les trois modèles aux abondances observées. Il apparaît que le modèle de Gerrard

et Chiang permet le mieux de rendre compte des données expérimentales. Un modèle du type  $A = -\ln(1-f)$ , bien qu'inapplicable en théorie (les fréquences mesurées représentent des probabilités de manifestation dans la plupart des cas) rend mieux compte des données expérimentales que le modèle de Blondel.

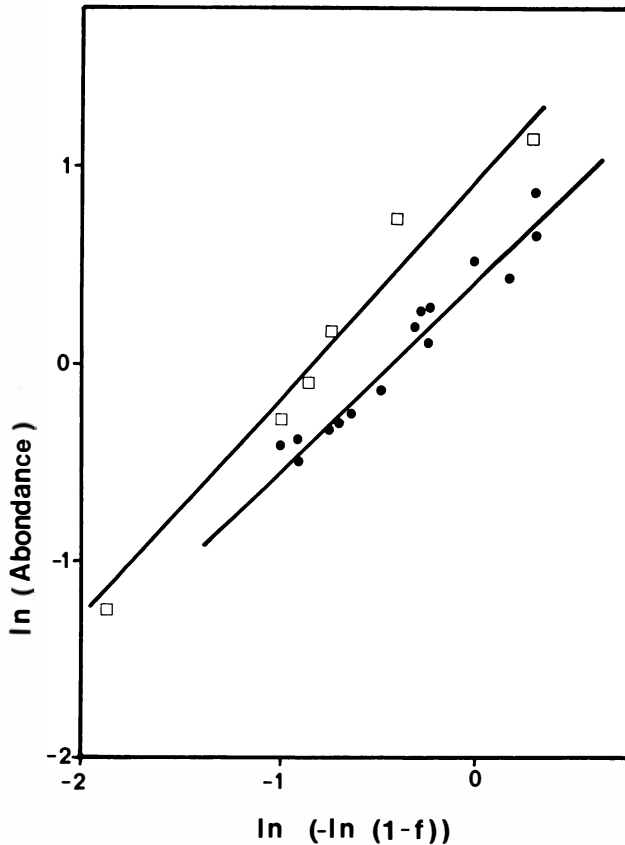


Figure 7. — Relation de Gerrard et Chiang pour le peuplement étudié. Les fréquences et les abondances sont exprimées pour une surface dénombrée de 10 hectares. Les espèces migratrices et grégaires (□) ont été distinguées de l'ensemble des autres espèces (●). Les valeurs des coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  sont déduites de cette représentation.

Les coefficients de corrélation entre abondances déduites des modèles et abondances observées sont améliorés si abondances et fréquences sont exprimées par rapport à une surface unique de 10 hectares grâce aux coefficients de conversion. Cet effet ne devrait pas être observé si les coefficients de conversion corrigeaient seulement les surfaces prospectées. Il est possible que ces

coefficients corrigent également pour les différences de détectabilité entre espèces. Cet effet est d'autant plus sensible que les fréquences mesurées sont des estimations des probabilités de manifestation.

TABLEAU IV

*Valeurs comparées des coefficients de corrélation (r) liant l'abondance estimée à partir des fréquences et en utilisant trois modèles, et les abondances observées.*

Les abondances sont soit exprimées par rapport à la surface de prospection des IPA, soit ramenées à une surface constante de 10 hectares en utilisant les coefficients de conversion. Les traitements utilisés comprennent soit l'ensemble des espèces recensées (1), soit une partie seulement (2). Tous les coefficients de corrélation sont significativement différents de zéro soit au seuil de 5 % (3) soit au seuil de 1 % (4).

Modèles	Surfaces unités			
	IPA (1)	IPA (2)	10 hec. (1)	10 hec. (2)
Blondel (1975)	—	—	0,54 <sup>(3)</sup>	—
« Hasard »	0,59 <sup>(4)</sup>	0,92 <sup>(4)</sup>	0,68 <sup>(4)</sup>	0,93 <sup>(4)</sup>
Gerrard et Chiang (1970)	0,86 <sup>(4)</sup>	0,91 <sup>(4)</sup>	0,95 <sup>(4)</sup>	—

### 3. — ANALYSE DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

Parce qu'ils ne permettent pas de connaître des densités, les relevés en présence/absence impliquent une perte d'information par rapport aux relevés quantitatifs. En particulier les indices de diversité informatique (indice de Shannon et Weaver) et d'équirépartition qui caractérisent la structure des peuplements ne peuvent être déterminés. Blondel (1975) a calculé des indices de diversité à partir des fréquences (H'F) et les a comparés aux indices de diversité d'abondance (H'A). Bien que les indices de diversité fréquentiels soient corrélés de manière significative aux indices de diversité d'abondance, les valeurs de H'F sont toujours supérieures aux valeurs de H'A, ce qui traduit une meilleure équirépartition des fréquences que des abondances. Les espèces très abondantes apportent relativement moins d'information dans l'expression de la diversité en fréquence que dans l'expression de la diversité en abondance. Les courbes fréquence-abondance présentées dans la figure 1 montrent qu'effectivement pour des fréquences très élevées, de grandes variations d'abondance correspondent à de faibles variations de fréquence. En conséquence les différences d'abondance entre espèces très fréquentes seront réduites par l'utilisation des fréquences et le peuplement apparaîtra plus



équilibré. C'est exactement ce que Blondel a observé. Les indices fréquentiels d'équirépartition sont plus proches de 1 que les indices d'équirépartition calculés à partir des abondances.

Les modèles de relation fréquence-abondance permettent de pallier ce défaut puisque les fréquences peuvent être converties en abondances. Les différents paramètres (densité totale, densité spécifique moyenne, diversité informatique, équirépartition) ont été calculés pour le peuplement de 21 espèces analysé dans cet

TABLEAU V

*Paramètres caractérisant la structure du peuplement.*

Chiffres calculés pour 21 espèces.

Les espèces de fréquence 1 n'ont pas été considérées.

	Valeur observée	Valeurs prédites	
		Modèle au hasard	Modèle de Gerrard et Chiang
Densité totale	51,16	30,75	53,22
Densité spécifique moyenne	2,43	1,46	2,53
Diversité informatique	3,53	3,70	3,36
Equirépartition	0,80	0,84	0,76

article. Trois espèces de fréquence proche de 1 ont été éliminées. Pour ce peuplement nous possédons les abondances mesurées par IPA et les abondances prédites à partir des fréquences en utilisant un modèle de distribution au hasard des individus et le modèle de Gerrard et Chiang. Le tableau V compare les différentes valeurs de paramètre obtenues. La densité totale et la densité spécifique moyenne sont correctement prédites par le modèle de Gerrard et Chiang. Elles sont sous-estimées de 40 % par un modèle de répartition au hasard des individus. Les indices de diversité informatique et d'équirépartition sont correctement prédits par les deux modèles.

La figure 8 présente la distribution des abondances (échelle logarithmique de base 2) rangées des espèces les plus abondantes aux espèces les moins abondantes. Les abondances utilisées sont celles observées et celles déduites des fréquences en utilisant les modèles « au hasard » et de Gerrard et Chiang. La figure 8 montre que le modèle de distribution au hasard des individus sous-estime les abondances et ce, d'autant plus que les fréquences sont faibles. Le modèle de Gerrard et Chiang fournit des estimations d'abondance plus proches des abondances observées. Il surestime légèrement les faibles abondances. Ces conclusions peuvent être déduites des équations de régression présentées dans le paragraphe 2.2.

La distribution d'abondance observée a été discutée par Blondel (1975). Nous noterons seulement que l'utilisation d'abondances dérivées des fréquences au lieu des abondances réelles n'entraîne pas de distorsion importante de la courbe. Ainsi, bien que les relevés en fréquence semblent a priori apporter moins d'information que les relevés d'abondance, cette analyse rapide montre que les modèles que nous avons présentés permettent d'estimer des abondances et d'analyser de manière correcte la structure du peuplement étudié.

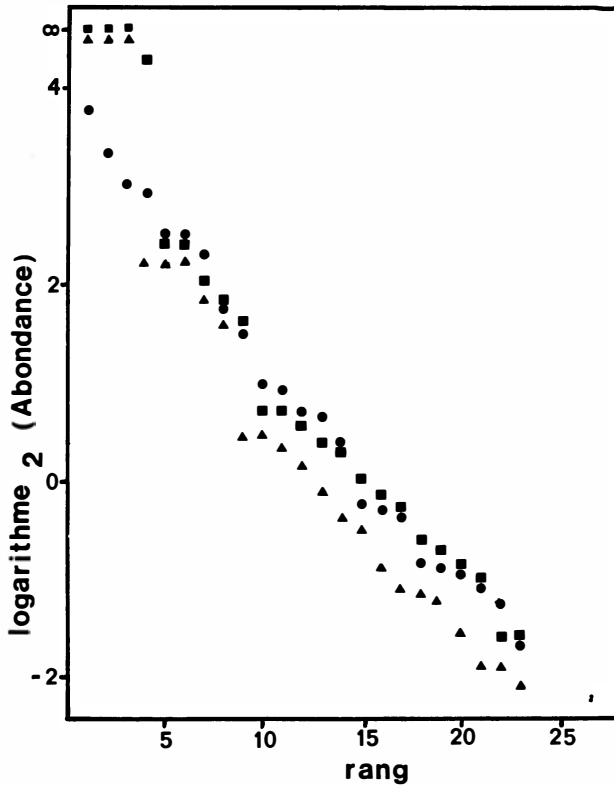


Figure 8. — Distribution des abondances du peuplement étudié. Les abondances utilisées sont les abondances observées (●), les abondances déduites des fréquences à l'aide d'un modèle au hasard (▲) et la relation de Gerrard et Chiang (■).

#### 4. — DISCUSSION

Le but de cette étude était d'essayer de modéliser la relation existant entre la fréquence et l'abondance d'une espèce. La fréquence mesure selon les conditions de dénombrement choisies, soit une probabilité de présence, soit une probabilité de manifestation,

soit enfin une combinaison de ces deux probabilités. L'influence de plusieurs variables (mode de distribution des individus, durée des sondages, surfaces prospectées) sur la relation fréquence-abondance sont définies. Il apparaît conceptuellement plus simple de travailler dans des conditions où la fréquence représente la probabilité de présence de l'espèce recherchée. Pour cela il suffit de choisir une durée de dénombrement suffisamment longue pour que chaque espèce présente soit détectée.

L'immense potentiel des relevés en présence-absence a été souligné par Blondel (1975). Nous rappellerons ses avantages :

1) Rapidité.

2) Simplicité. Les variations d'abondance souvent notées entre observateurs différents sont éliminées. La méthode fréquentielle s'applique bien aux situations où il est difficile de dénombrer tous les individus (espèces abondantes ou grégaires).

3) Souplesse. La durée des dénombrements peut être modulée de manière à ce que chaque espèce soit recensée dans la zone de fréquence la plus précise. Les formules développées dans cet article permettent ensuite de corriger les fréquences ainsi obtenues.

Les relevés en présence/absence ont un défaut majeur. La fréquence d'une espèce, contrairement aux indices d'abondance définis par le passé (IPA et IKA) n'est pas proportionnelle à sa densité. Les modèles présentés ici permettent de déduire des abondances à partir des fréquences moyennant un nombre restreint d'hypothèses. Le pouvoir prédictif de ces modèles a été testé en utilisant les données recueillies par Blondel pour un peuplement d'oiseaux d'une ripisilve de Camargue. Bien que ces modèles doivent encore être testés, en particulier quant à leur précision, nos calculs montrent que ces modèles peuvent prédire des abondances à partir des fréquences de manière satisfaisante. De plus les abondances prédites permettent d'analyser la structure de ce peuplement avec des résultats très comparables à ceux fournis par l'analyse des abondances réellement observées.

Ce type d'approche peut être amélioré, non par l'utilisation d'un outil mathématique plus complexe, mais par une meilleure définition des conditions de dénombrement. En particulier le type d'analyse critique présenté dans le paragraphe 2.1. devrait être effectué avant toute exploitation plus poussée des données recueillies.

## SUMMARY

The frequency of a species (proportion of samples in which the species is recorded) is a non linear function of its abundance, which is modified by the pattern of distribution of the individuals and by the surface of the area sampled. These parameters deter-

mine the probability of presence of a species. The probability of detection of an individual depends on species detectability and on the sampling duration. Several models are proposed to describe the influence of these parameters on the relationship between frequency and abundance, but it was not possible to deduce a general model that includes all these parameters. Thus sampling conditions have to be carefully chosen in order to control at least some of these parameters.

The proposed models have been applied to a series of bird censuses performed by Blondel (*Terre et Vie*, 29 (1975) : 533-589). Species frequencies were determined from 38 samplings and were transformed into species abundances using the models proposed in the first section of this paper. Species abundances derived from the frequencies agree fairly well with species abundances determined by direct sampling. The models proposed may have more general applications to samplings based on the presence or absence of a species.

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Messieurs J. Blondel, C. Ferry et J.D. Lebreton pour leurs critiques constructives au cours de la rédaction de ce manuscrit.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AFFRE, G. (1974). — Dénombrement et distribution géographique des fauvettes du genre *Sylvia* dans une région du midi de la France. I. Méthodes. *Alda*, 42 : 359-384.
- AFFRE, G. (1976). — Quelques réflexions sur les méthodes de dénombrement d'oiseaux par sondage (IKA et IPA) : une approche théorique du problème. *Alda*, 44 : 387-409.
- BLISS, C.I. (1953). — Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*, 9 : 176-200.
- BLONDEL, J. (1965). — Etude des populations d'oiseaux dans une garrigue méditerranéenne : description du milieu, de la méthode de travail et exposé des résultats obtenus pendant la période de reproduction. *Terre et Vie*, 19 : 311-341.
- BLONDEL, J. (1969 a). — *Synécologie des Passereaux résidents et migrants dans un échantillon de la région méditerranéenne française*. Centre régional de la Documentation Pédagogique, Marseille, 239 pages.
- BLONDEL, J. (1969 b). — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. in Lamotte, M. et Bourlière, F. (Eds) : *Problèmes d'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris, pp. 97-115.
- BLONDEL, J. (1975). — L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs. (EFP) *Terre et Vie*, 29 : 533-589.
- BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B. (1970). — La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par station d'écoute. *Alda*, 34 : 55-71.

- CHESSEL, D. (1978). — Description non paramétrique de la distribution spatiale des individus d'une espèce, in J.M. Legay et R. Tomassone (Eds) : *Biométrie et Ecologie*, Société Française de Biométrie, pp. 45-136.
- CHESSEX, C. et RIBAUT, J.P. (1966). — Evolution d'une avifaune sub-urbaine et test d'une méthode de recensement. *Nos Oiseaux*, 28 : 193-211.
- COCHRAN, W.G. (1963). — *Sampling Techniques*, John Wiley, New York.
- CRUON, R. et BAUDEZ, G. (1978). — L'abondance des oiseaux nicheurs en France. Premiers résultats du programme RAPOR. *Alauda*, 46 : 53-74.
- DAGET, P. (1978). — Le nombre d'espèces par unité d'échantillonnage de taille croissante. *Terre et Vie*, 32 : 461-470.
- DERVIEUX, A., LEBRETON, J.D. et TAMISIER, A. (1980). — Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. *Terre et Vie*, 34 : 69-99.
- EBERHARDT, L.L. (1968). — A preliminary appraisal of line transects. *J. Wildl. Mgmt*, 32 : 82-88.
- EMLEN, J.T. (1971). — Population densities of birds derived from transect counts. *Auk*, 88 : 323-342.
- ENEMAR, A. (1959). — On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season, a methodological study. *Var Fagelward*, Suppl. 2 : 1-114.
- ENEMAR, A., SJOSTRAND, B et SVENSSON S. (1978). — The effect of observer variability on bird census results obtained by a territory mapping technique. *Ornis Scandinavica*, 9 : 31-39.
- FERRY, C. (1976). — Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. *Le Jean le Blanc*, 15 : 21-28.
- FERRY, C. et FROCHOT, B. (1965). — Un dénombrement de pics en forêt de Citeaux. *Le Jean le Blanc*, 4 : 70-76.
- FROCHOT, B. (1975). — Les méthodes utilisées pour dénombrer les oiseaux. In J.C. Ruwet (Ed.) : *Problèmes liés à l'étude et à la gestion de la faune des Hautes Fagnes et de la Haute Ardenne*.
- FROCHOT, B., REUDET, D. et LERUTH, Y. (1977). — Comparison of preliminary results of three census methods applied to the same population of forest birds. *Pol. Ecol. Stud.*, 3 : 71-75.
- GERRARD, P.J. et CHIANG, H.C. (1970). — Density estimation of corn rootworm egg populations based upon frequency of occurrence. *Ecology*, 51 : 237-245.
- GATES, C.E. (1969). — Simulation study of estimates for the line transect sampling method. *Biometrics*, 25 : 318-328.
- GATES, C.E., MARSHALL, W.H. et OLSON, D.P. (1968). — Line transect methods of estimating grouse population densities. *Biometrics*, 24 : 135-145. °
- HORTIGUE, M. (1968). — Recensement d'oiseaux nicheurs en milieu urbain : Le parc des sports de Dijon en 1968. La notion de rendement. *Le Jean le Blanc*, 7 : 42-46.
- JARVINEN, O. (1978). — Species specific census efficiency in line transects. *Ornis Scandinavica*, 9 : 164-167.
- JARVINEN, O. et VAISANEN, R.A. (1975). — Estimating relative densities of breeding birds by the line transect method. *Oikos*, 26 : 316-322.
- JARVINEN, O., VAISANEN, R.A. et ENEMAR, A. (1978). — Efficiency of the line transect method in mountain birch forest. *Ornis Fennica*, 55 : 16-23.
- JARVINEN, O., VAISANEN, R.A. et HAILA Y. (1977). — Bird census results in different years, stages of the breeding season and times of the day. *Ornis Fennica*, 54 : 108-118.

- KOVNER, J.L. et PATIL, S.A. (1974). — Properties of estimators of wildlife population density for the line transect method. *Biometrics*, 30 : 225-230.
- PIELOU, E.C. (1977). — *Mathematical Ecology*. Wiley Interscience, New York.
- REYNOLDS, R.Y., SCOTT, J.M. et NUSSBAUM, R.A. (1980). — A variable circular plot method for estimating bird numbers. *Condor*, 82 : 309-313.
- SEBER, G.A.F. (1973). — *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin, London.
- SCHERRER, B et DESCHAINTE, A. (1970). — Evaluation de l'effectif d'une colonie d'hirondelles de rivage (*Riparia riparia*) par la méthode des captures et recaptures. *Le Jean le Blanc*, 8 : 77-84.
- SNOW, D.W. (1965). — The relationship between census results and the breeding population of birds on farmland. *Bird Study*, 12 : 287-304.
- YAPP, W.B. (1956). — The theory of line transects. *Bird Study*, 3 : 93-104.