

**LA DISTRIBUTION DE LA TAILLE DES COUVÉES
DE PERDRIX GRISE (*PERDIX PERDIX* L.)
ET SON UTILISATION
POUR L'ESTIMATION DE PARAMÈTRES
DE RÉUSSITE DE LA REPRODUCTION**

F. REITZ, B. SCHERRER, R. GARRIGUES
Office National de la Chasse, Saint-Benoist
F-78610 LE PERRY-EN-YVELINES

MOTS CLÉS: Perdrix grise (*Perdix perdix* L.), reproduction, taille des couvées, modèle d'ajustement, survie des jeunes.

RÉSUMÉ

La distribution du nombre de jeunes par couvée observée en fin d'été dans le Nord de la France et le Bassin parisien peut être ajustée à une loi normale tronquée si l'on excepte les couvées réduites à néant. Le bon ajustement, obtenu sur les classes strictement positives, s'explique sur le plan théorique à partir de la loi de Bernoulli et sur le plan biologique par des phénomènes de mortalité plus ou moins successive des poussins d'une même couvée. Ces phénomènes peuvent être attribués à des facteurs non brutalement destructeurs de l'ensemble de la couvée tels que le manque de nourriture, la prédation sur les jeunes ou les maladies. Sur la base de cet ajustement, il est possible de déterminer statistiquement la proportion des femelles observées sans jeunes qui ont perdu tous leurs jeunes du fait de cette mortalité successive et donc, d'estimer la proportion de couvées ayant subi cette mortalité et le taux de survie de leurs jeunes. L'évolution de 1979 à 1987 des estimations de ce taux de survie et de la proportion de femelles n'ayant jamais eu de jeunes ou les ayant tous perdus brutalement ne suit aucune tendance significative. Par ailleurs, des phénomènes d'auto-corrélation positive sont mis en évidence; la dispersion maximale des observations de compagnies au sein de l'aire d'étude est de ce fait nécessaire pour obtenir une estimation fiable des paramètres démographiques ci-dessus décrits.

INTRODUCTION

sur un territoire de chasse britannique. Cette table a permis d'effectuer des analyses de facteurs-clés (BLANK et al., 1967; PODOLER et ROGERS, 1975) qui ont montré le rôle majeur de la mortalité des jeunes perdrix grises de l'éclosion à l'âge de six semaines dans les fluctuations du niveau de la population en septembre. Même si MANLY (1977) et BIRKAN (1980) critiquent vivement la méthode qui a permis d'établir ces résultats, POTTS (1986) considère que le déclin des populations de perdrix en Europe est dû en grande partie à l'émergence de conditions défavorables à la survie des poussins de perdrix. En effet, les risques de mortalité des poussins sont multiples (BIRKAN, 1979; POTTS, 1986; REITZ, 1983): leur régime alimentaire insectivore durant les deux à trois premières semaines de vie implique des difficultés d'alimentation dans les plaines de grande culture où les produits phytosanitaires sont employés intensivement. L'émergence tardive des réflexes homéothermiques induit une grande sensibilité aux conditions climatiques malgré le réchauffement périodique par la mère. Le déplacement uniquement au sol pendant les deux premières semaines de vie conduit à une vulnérabilité importante à la prédation. Enfin, les poussins sont sensibles à de nombreuses maladies. Selon POTTS (1986), la réduction de la pression de piégeage des prédateurs et l'évolution récente de l'agriculture avec l'emploi de pesticides réduisant la ressource alimentaire disponible sont les principales causes de diminution du taux de survie des jeunes et donc des populations de perdrix.

La vérification de cette assertion, en vue de l'élaboration d'une politique d'aménagement cynégétique, nécessite l'évaluation de la mortalité des jeunes perdrix jusqu'à l'âge de cinq ou six semaines et surtout de la part des phénomènes ci-dessus décrits dans cette mortalité. Malheureusement, on ne dispose pas d'éléments statistiques simples pour estimer cette mortalité à partir des observations de compagnies habituellement effectuées en fin d'été. En effet, si l'on admet que certains facteurs du milieu tels que l'insuffisance de la ressource alimentaire entraînent la mort un à un de plusieurs poussins d'une couvée, ces phénomènes vont se traduire, pour toutes les couvées concernées, par une réduction du nombre de jeunes survivants et, pour certaines d'entre elles, par la mort progressive de tous leurs jeunes. Or, il est impossible de déterminer directement la proportion de couvées ainsi réduites à néant puisque les femelles observées sans jeunes en fin d'été peuvent aussi bien avoir perdu leur(s) nid(s) ou toute leur couvée d'un seul coup. Cette donnée dont la connaissance est indispensable pour le calcul du taux de survie recherché, n'est accessible que par radiopistage ou par capture-recapture et ne peut donc pas être obtenue à faible coût sur de grandes étendues géographiques et pour plusieurs années. Aussi, convient-il de retenir une méthode indirecte d'évaluation.

POTTS (1980 et 1986) a essayé de contourner la difficulté en établissant une relation mathématique entre la moyenne géométrique de la taille en fin d'été de couvées suivies de façon continue depuis l'éclosion et le taux de survie des jeunes de ces couvées. L'utilisation de la moyenne géométrique suppose toutefois que la distribution statistique de la taille des couvées obéisse à une loi Log-normale. Or, les ajuste-

Le but de ce travail est donc de vérifier à quelle loi obéit la distribution du nombre de survivants par couvée, d'estimer par une méthode indirecte la proportion parmi les femelles observées sans jeunes de celles qui les ont tous perdus petit à petit, permettant ainsi une évaluation du taux de survie des jeunes ayant échappé à une destruction complète et brutale de la couvée, et enfin d'analyser l'évolution de ce taux pendant ces dernières années.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Pendant l'été 1980, les œufs de 308 nids menés à terme et trouvés par hasard dans 12 départements du Nord de la France et du Bassin parisien, ont été dénombrés (GARRIGUES, 1981). Par ailleurs, chaque année depuis 1979, des tournées d'observations de compagnies ont été effectuées sur 36 à 114 zones géographiques distinctes réparties dans le Nord et le Bassin parisien. Ces tournées consistent en la prospection systématique en véhicule à moteur de toutes les parcelles cultivées et récoltées. Elles s'effectuent de la mi-août à la mi-septembre aux heures les plus favorables à l'observation des compagnies (début de matinée et soirée) jusqu'à ce qu'au moins 30% des femelles dénombrées au printemps aient été observées. Plus de 85% des jeunes ont à cette époque plus de quatre semaines et ont donc passé la phase où le taux de mortalité est le plus fort. Pour chaque compagnie, le nombre et le sexe des adultes et le nombre de jeunes sont enregistrés.

Pour construire les distributions du nombre de jeunes par couvée, on suppose que tous les jeunes d'une compagnie sont issus du même nid et représentent une seule couvée, même si la compagnie comprend plusieurs femelles adultes. Cette hypothèse admise par POTTS (1986) pour les compagnies comportant moins de 17 jeunes et de 3 poules (c'est-à-dire plus de 98% des compagnies observées) repose sur le fait qu'il est exceptionnel que l'on observe des jeunes d'âges différents au sein d'une même compagnie. Les femelles surnuméraires sont donc considérées comme n'ayant pas de jeunes.

Les distributions des couvées observées sont ajustées à des lois normales tronquées par régression non linéaire à l'aide du programme STATITCF (utilisant l'algorithme de MARQUARDT (1963)). Cet ajustement porte sur les couvées comprenant 1 à 14 ou 15 jeunes pour que chaque point de la distribution repose sur un nombre suffisant d'informations. La normalité des distributions obtenues par simulation est également testée par régression non linéaire sur les classes d'effectifs supérieurs ou égaux à cinq.

Afin de faciliter l'interprétation des résultats, le problème de la survie des poussins est abordé d'un point de vue théorique.

APPROCHE THÉORIQUE DU PROBLÈME

milé à une épreuve de Bernoulli dont la variable aléatoire x_i peut prendre deux valeurs:

$x_i = 1$ quand le poussin i survit,

$x_i = 0$ quand il meurt.

Si l'on considère une couvée k de taille n_k et si l'on admet que la probabilité de survie s_k des poussins de cette couvée est identique, la variable aléatoire X_k , qui représente alors le nombre de jeunes survivants dans la couvée est égale à:

$$X_k = \sum_{i=1}^{n_k} x_{ik} \quad (1)$$

Son espérance mathématique s'élève à: $E(X_k) = n_k s_k$ (2)

et sa variance à: $\text{Var}(X_k) = n_k s_k m_k + 2 \sum_{i>j=1}^{n_k} \text{Cov}(x_{ik}, x_{jk})$ (3)

où $m_k = 1 - s_k$ correspond à la probabilité de mort et où x_{ik} et x_{jk} sont les réalisations des épreuves de Bernoulli des poussins i et j de la couvée k . Le terme de covariance indique la possibilité d'une dépendance des mortalités entre les poussins d'une même couvée.

En admettant que cette dépendance est identique quels que soient les poussins de la couvée et sachant que la corrélation intracouvée est égale à:

$$\rho_k = \text{cov}(x_{ik}, x_{jk}) / s_k m_k \quad (4)$$

la variance de X_k s'écrit:

$$\text{Var}(X_k) = n_k s_k m_k + n_k (n_k - 1) \rho_k s_k m_k \quad (5)$$

Si les mortalités des poussins d'une couvée étaient indépendantes, ρ_k serait nul et la variable X_k obéirait à une loi binomiale de paramètres n_k et s_k . Dans ce dernier cas, la variance des distributions est plus faible qu'en présence de dépendance positive.

En considérant maintenant c couvées, l'espérance du nombre de poussins survivants par couvée s'écrit:

$$E(X) = \frac{1}{c} \sum_{k=1}^c E(X_k) = \frac{1}{c} \sum_{k=1}^c n_k s_k \quad (6)$$

En admettant que la mortalité du poussin i dans la couvée k est indépendante de la mortalité du poussin j dans la couvée l , la variance de ce nombre est égale à:

$$\text{Var}(X) = \frac{1}{c^2} \sum_{k=1}^c (n_k s_k m_k + n_k (n_k - 1) \rho_k s_k m_k) \quad (7)$$

de l'individu ou à l'échelle de la couvée ou encore de son domaine vital. Si cette hypothèse est vraisemblable pour les facteurs génétiques, elle l'est beaucoup moins pour les facteurs environnementaux tels que les spéculations et pratiques agricoles ou les conditions météorologiques. Dans ce cas, il faut considérer toutes les covariances possibles entre tous les poussins des c couvées. La variance de X est alors plus grande et s'écrit:

$$\text{Var}(X) = \frac{1}{c^2} \left[\sum_{k=1}^c n_k s_k m_k + 2 \sum_{k>l=1}^c \sum_{i>j=1}^{n_k} \text{Cov}(x_{ik}, x_{jl}) \right] \quad (8)$$

ou encore:

$$\text{Var}(X) = \frac{1}{c^2} \left[\sum_{k=1}^c n_k s_k m_k + \left(\sum_{k=1}^c n_k \right) \left(\sum_{k=1}^c (n_k - 1) E(\text{Cov}(x_{ik}, x_{ji})) \right) \right] \quad (9)$$

La forme de la distribution de X est difficile à prévoir étant donné la variation des n_k et des possibilités d'autocorrélation. Toutefois, si cette autocorrélation reste faible, si la taille des couvées est grande et ne varie pas trop, si la probabilité de survie est à peu près constante et n'est pas trop faible et enfin si le nombre de couvées considéré est très grand, la distribution du nombre de survivants par couvée devrait, selon le théorème des limites centrales, s'approcher d'une distribution normale.

Pendant, toutes les couvées ne satisfont pas à toutes ces conditions. En effet, il existe très vraisemblablement une proportion p des couvées dont les jeunes ont une probabilité de survie très faible ou encore présentent un coefficient d'autocorrélation proche de l'unité. C'est le cas de couvées très rapidement anéanties à cause de certains facteurs comme les orages violents. Ce phénomène, indépendant de la taille des couvées, n'intervient pas sur la forme de la distribution du nombre de survivants par couvée à l'exception de la classe zéro poussin qui devient beaucoup plus importante. L'exclusion de cette classe lors des ajustements permet de ne tenir compte que des mortalités plus ou moins successives et non des phénomènes catastrophiques.

RÉSULTATS

Pour préciser la forme de la distribution...

l'éclosion. Cette dernière distribution qui est bimodale et asymétrique (figure 1), ne correspond absolument pas à une distribution normale. En supposant l'indépendance des mortalités et l'égalité des probabilités a priori de survie ($s_k = s, \forall k$), la simulation revient à effectuer la somme d'autant de distributions de probabilité que de couvées, chacune de ces distributions obéissant à une loi binomiale de paramètres n_k et s . Plusieurs valeurs de s ont été testées et l'on constate que les distributions obtenues ne sont jamais significativement différentes d'une distribution normale (tableau I et figure 2). Toutefois, pour les faibles probabilités de survie, la distribution s'avère tronquée.

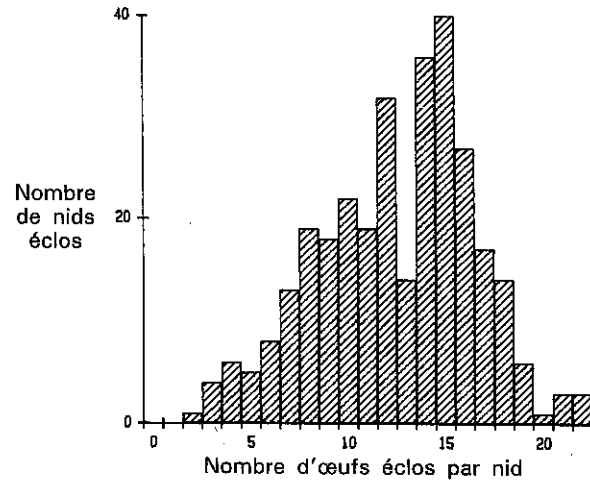


Figure 1: Distribution observée du nombre d'œufs éclos par nid mené à terme en 1980 ($m = 12,5; s = 4,0$).

Figure 1: Observed distribution of the number of eggs hatched per successful nest in 1980 ($m = 12.5, s = 4.0$).

TABLEAU I

Caractéristiques des distributions obtenues après transformation de la distribution de la taille des couvées à l'éclosion par le modèle théorique pour différents s (taux de survie des jeunes)

TABLE I

Characteristics of the distributions obtained after transformation of the distribution of clutch sizes at hatching by the theoretical model for different s -values (chick survival rate)

Taux de survie s	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8
χ^2 d'ajustement à loi Normale tronquée ou non	2,28	2,79	0,44	0,33	0,38	1,59	3,2
Nombre de ddl	4	6	7	9	9	11	11
Signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

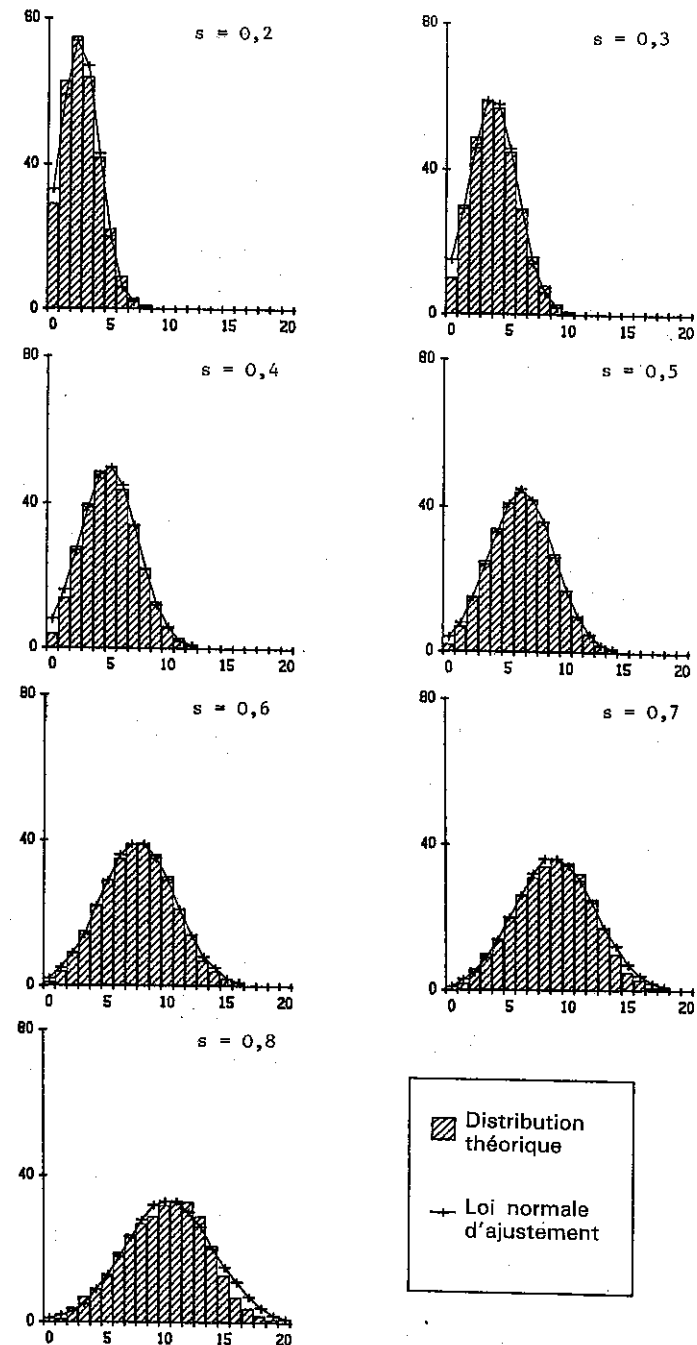


Figure 2: Distributions du nombre de jeunes par couvée obtenue par l'application du modèle théorique pour des taux de survie différents et distributions des Lois normales d'ajustement correspondantes. Les abscisses représentent le nombre de jeunes et les ordonnées le nombre de couvées.

Figure 2: Distributions of the number of chicks per brood obtained by applying

Les distributions observées du nombre de survivants par couvée en fin d'été sont bimodales avec un mode principal à la classe zéro (absence de survivants) et un mode secondaire correspondant au sommet d'une courbe en cloche (figure 3). Si l'on fait abstraction du premier mode, les neuf distributions obtenues pour les années 1979 à 1987 ne diffèrent pas significativement d'une loi normale tronquée (tableau II et figure 3), ce qui laisse présager de faibles taux de survie.

TABLEAU II
Distributions observées du nombre de jeunes par compagnie et caractéristiques des lois Normales d'ajustement complètes et tronquées

TABLE II
Observed distributions of the number of chicks per covey and characteristics of the adjusted normal and truncated distribution laws

Année	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Nbre de femelles sans jeunes ou surnuméraires	259	443	1145	707	1098	1344	838	1238	1725
Nombre de compagnies avec									
1 jeune	30	41	86	36	83	138	77	90	119
2 jeunes	36	55	104	65	118	154	88	104	168
3 jeunes	40	56	123	75	126	171	100	147	162
4 jeunes	47	53	122	102	145	161	107	142	164
5 jeunes	52	54	105	111	156	185	120	140	164
6 jeunes	51	68	78	142	176	193	110	166	142
7 jeunes	51	68	86	118	161	191	107	169	121
8 jeunes	47	63	72	131	157	146	120	175	113
9 jeunes	34	53	51	130	154	136	90	130	99
10 jeunes	51	53	44	122	150	116	72	149	84
11 jeunes	28	33	25	79	109	100	72	115	54
12 jeunes	19	36	25	94	105	68	57	105	49
13 jeunes	14	12	8	74	84	41	22	76	36
14 jeunes	11	18	10	52	53	28	30	62	22
15 jeunes	5	11		49	44	21	28	41	22
χ^2 d'ajustement (ddl=12 sauf 1981 (11))	10,0	12,6	12,1	16,6	6,2	10,7	16,2	11,5	11,6
	Non significatifs								
Caractéristiques									
Loi Normale d'ajustement									
moyenne:	6,03	5,90	3,61	7,71	6,75	5,14	5,67	6,71	3,84
I.C. p < 0,05:	± 0,55	± 0,50	± 0,67	± 0,42	± 0,26	± 0,38	± 0,47	± 0,41	± 0,60
Ecart-type:	4,55	4,92	4,40	4,68	5,08	4,82	4,96	5,17	5,12
I.C. p < 0,05:	± 0,66	± 0,74	± 0,67	± 0,53	± 0,35	± 0,44	± 0,56	± 0,54	± 0,60
Caractéristiques de cette Loi n après troncature (nb de jeunes > n)									

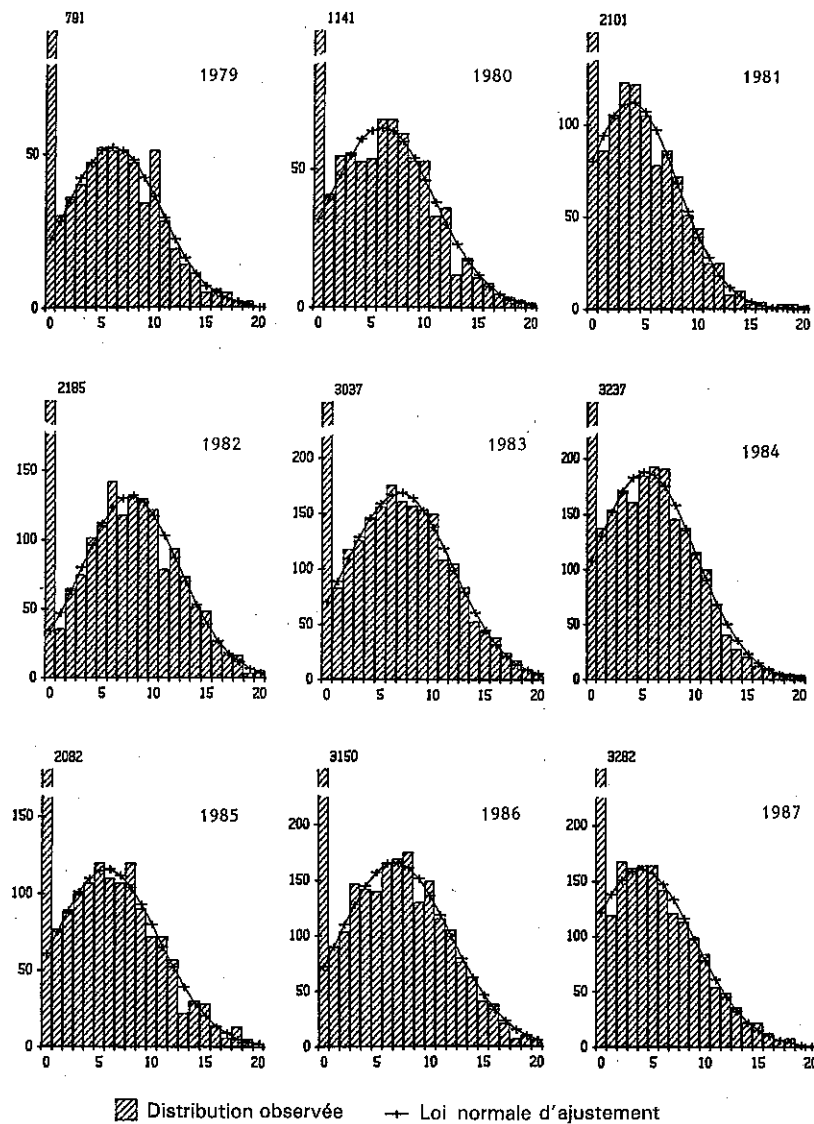


Figure 3: Distributions observées du nombre de jeunes par couvée et des Lois normales d'ajustement pour les couvées observées en fin d'été pour les années 1979 à 1987. Les abscisses représentent le nombre de jeunes et les ordonnées le nombre de couvées.

Figure 3: Observed distributions of the number of chicks per brood and distributions of broods observed at the end of summer after adjustment, in 1979-1987.

Les moyennes des distributions normales tronquées, calculées sur les classes positives ou nulles varient selon les années de 4,99 à 8,11 jeunes survivants par couvée. Les modes de ces distributions qui correspondent aux moyennes de la distribution normale non tronquée varient de 3,61 à 7,71 et s'avèrent très hautement significativement différents (tableau II). Si l'on supposait que la distribution de la taille des couvées à l'éclosion était la même pour toutes les années (taille moyenne de 12,5 jeunes par couvée), le taux moyen de survie des individus appartenant aux couvées n'ayant pas disparu brutalement serait pour les neuf années considérées de: 0,54, 0,55, 0,40, 0,65, 0,60, 0,50, 0,53, 0,60, 0,45 soit en moyenne 0,54.

Comme il a été mentionné précédemment, l'effectif de la classe zéro dépasse largement celui estimé par l'ajustement à la loi normale (tableau III). En effet, seuls 5 à 8 % de cet effectif sont expliqués par le modèle. L'ajustement permet donc d'estimer par déduction la proportion de femelles n'ayant jamais eu de jeunes ou dont la couvée a été brutalement détruite. Elle varie selon les années de 30 à 51 % de l'ensemble des femelles observées.

TABLEAU III
Répartition du nombre de femelles observées
selon les critères démographiques analysés (voir texte)

TABLE III
Distribution of the number of females observed by taking into account various
population criteria (see text)

Année	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Nombre de femelles observées	791	1 141	2 101	2 185	3 037	3 237	2 082	3 150	3 282
Nombre de femelles sans jeunes ou surnuméraires soit en proportion des femelles observées en %	259 33	443 39	1 145 54	707 32	1 098 36	1 344 42	838 40	1 238 39	1 725 53
Femelles ayant progressivement perdu tous leurs jeunes soit en proportion des femelles observées en % et en proportion des femelles observées sans jeunes ou surnuméraires en %	22 2,8 8,5	32 2,8 7,2	80 3,8 7	34 1,6 4,8	70 2,3 6,4	107 3,3 7,9	61 2,9 7,3	72 2,3 5,8	121 3,7 7
Femelles n'ayant jamais eu de jeunes ou dont la couvée a été totalement détruite	237	411	1 065	673	1 028	1 237	777	1 166	1 604

Les écarts-types des distributions obtenues par simulation, sous l'hypothèse d'indépendance des mortalités, sont inférieurs à ceux des distributions des lois normales tronquées ajustées aux observations de couvées en fin d'été. Ainsi en 1980, l'écart-type de la distribution sous l'hypothèse d'indépendance des mortalités s'élève à 2,77 alors que celui de la distribution tronquée ajustée aux observations est de 4,15 (figure 4). Cette différence s'explique par une autocorrélation non nulle [formules (7) et (9)] si l'on admet que la probabilité a priori de survie est constante pour tous les poussins de toutes les couvées.

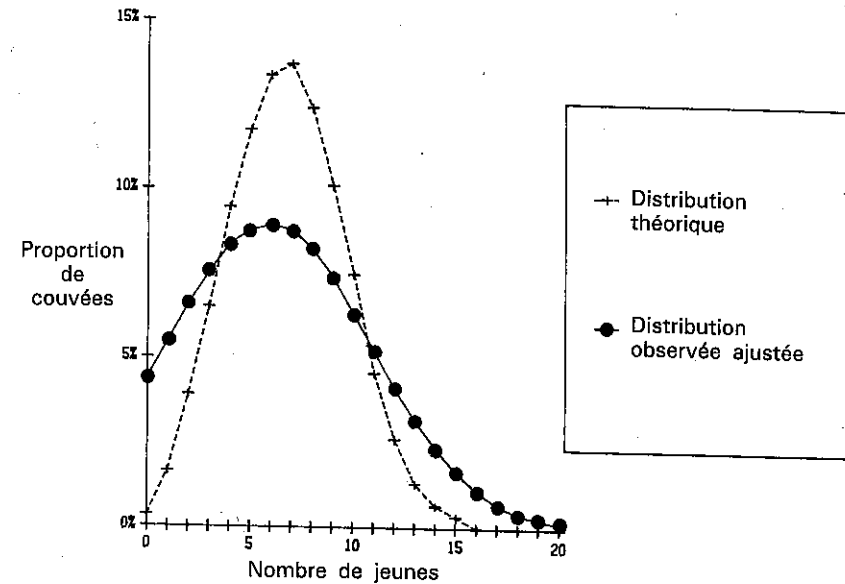


Figure 4: Distribution du nombre de jeunes par couvée obtenue par l'application du modèle théorique dans l'hypothèse d'indépendance des mortalités pour un taux de survie $s = 0,54$ et distribution normale tronquée d'ajustement aux couvées observées en 1980.

Figure 4: Distribution of the number of young per brood obtained by applying the theoretical model in the hypothesis of density-independent mortalities for a survival rate of $s = 0.54$ plotted against the truncated distribution of broods adjusted to normal, in 1980.

Si les facteurs affectant la survie des poussins n'agissaient qu'à l'échelle de l'individu ou de la couvée, il serait possible d'estimer à partir de la formule (7) le coefficient de corrélation intracouvée, considéré comme constant ou moyen. Comme le calcul selon cette formule conduit, pour l'année 1980, à une valeur très supérieure à 1, il faut admettre que cette formule ne s'applique pas et par conséquent, qu'il existe une corrélation entre la mortalité des poussins de différentes couvées. L'auto-corrélation moyenne entre tous les poussins de toute couvée peut être estimée approximativement à 0,27 à partir de la formule (7).

vie proche de 0,5 peuvent expliquer le fait que la distribution observée s'ajuste à une distribution normale tronquée.

Les écarts-types des distributions ajustées aux observations varient moins d'une année sur l'autre que les moyennes (tableau II). Cette plus faible variation des écarts-types peut s'expliquer à partir des formules (6) et (9) qui divergent essentiellement par le taux de mortalité et les termes de covariance. Si les covariances fluctuent peu d'une année sur l'autre, il est logique que les écarts-types varient moins que les espérances car le produit $s.m$ ne change pratiquement pas quand s ne s'éloigne pas trop de 0,5 ce qui est le cas.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Les distributions observées en fin d'été du nombre de jeunes par couvée de perdrix grises ne s'ajustent pas à une loi Log-normale mais à une loi normale tronquée comme le suggéraient d'ailleurs les ajustements sur papier probit effectués par POTTS (1973). L'utilisation de la moyenne géométrique de la taille des couvées s'avère donc injustifiée. Elle donne en outre plus de poids dans les calculs aux faibles tailles de couvées ce qui pourrait conduire à des résultats biaisés dans la détermination des relations entre les taux de survie et les tailles moyennes de couvées (figure 4 et formule (18) in POTTS, 1980).

Le nombre de femelles ayant perdu successivement tous leurs jeunes est théoriquement représenté par la classe zéro jeunes de la distribution normale. Ce nombre est faible par rapport au nombre total de femelles observées sans jeunes (de 5 à 8%). Cette quantité peut être négligée pour estimer, sans recourir à un ajustement à une loi normale tronquée, le taux de survie des jeunes est alors calculé sur la base des couvées non réduites à néant et la proportion de femelles n'ayant jamais eu de jeunes ou les ayant brutalement tous perdus est considérée comme étant égale à la proportion de femelles observées sans jeunes. De telles estimations sont légèrement surévaluées du fait de l'approximation.

Le taux de survie des jeunes de couvées non détruites brutalement ne peut toutefois être estimé à partir de la distribution observée du nombre de survivants par couvée que si l'on connaît la taille moyenne des couvées à l'éclosion. Ceci n'implique pas de recueillir annuellement des données si l'on suppose que cette moyenne est constante d'une année sur l'autre comme l'indiquent les valeurs fournies par BLANK et ASH (1962). En fait, cette hypothèse s'avère tout à fait compatible avec nos résultats. En effet, d'après la formule (9), une variation de la taille moyenne des couvées à l'éclosion induirait une variation proportionnelle de la variance des distributions observées et ajustées. Or cette variance est relativement constante. On pourra donc prendre comme référence la taille moyenne des couvées à l'éclosion de 1980, soit $12,5 \pm 0,5$ ($P < 0,05$) œufs éclos par nid.

La diminution du taux de survie des jeunes que POTTS (1986) évo-

En effet, ni la proportion de femelles ayant des couvées non détruites brutalement, ni le taux de survie des jeunes de ces couvées ne tendent à diminuer significativement (coefficients de Spearman respectivement égaux à 0,51 et $-0,12$, $P > 0,05$). En revanche, des variations inter-annuelles assez importantes existent. Nos résultats diffèrent des taux de survie calculés à partir de la table de vie de BLANK et *al.* (1967). Ces taux varient considérablement (de 0,12 à 0,82 pour les années 1949 à 1959) et ont une valeur moyenne de 0,39. Toutefois, ces importantes variations et le faible taux moyen peuvent résulter de phénomènes de densité-dépendance dus aux fortes densités (20 à 45 couples aux 100 ha) observées sur le territoire étudié par BLANK et ASH (1962).

La seule autocorrélation dans les survies des poussins à l'échelle des couvées ne suffit pas à expliquer les variances observées et il faut y intégrer une autocorrélation positive à une échelle supérieure. Cela signifie que la probabilité a posteriori de survie n'est pas homogène au sein de l'aire d'étude. Une telle hétérogénéité peut s'expliquer par l'existence de facteurs de mortalité dont l'intensité des effets est importante et varie d'un secteur à l'autre de l'aire d'étude. Ce peut être le cas, par exemple, de certaines pratiques ou spéculations agricoles plus ou moins favorables à l'alimentation des poussins ou de la présence en plus ou moins grand nombre de prédateurs. Comme la probabilité a posteriori de survie n'est pas homogène à l'échelle de l'aire étudiée et peut donc varier de façon importante d'une localité à l'autre au sein de cette aire, il apparaît nécessaire, pour estimer un taux moyen de survie le moins biaisé possible, de bien répartir les observations sur l'ensemble de l'aire étudiée. Par exemple, un taux de survie moyen à l'échelle d'une région naturelle ou d'un département ne pourra pas être estimé sans risque de biais important à partir des résultats obtenus sur un seul terrain de chasse mais sera évalué avec d'autant moins de biais que les observations seront plus dispersées au sein de la région ou du département.

Le coefficient d'autocorrélation n'est pas suffisamment faible pour être négligé dans des modèles stochastiques de simulation de la dynamique des populations. En outre, les résultats de certains tests statistiques comme l'analyse de variance ou le test du chi-deux qui supposent une autocorrélation nulle deviennent beaucoup plus suspects (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984; SOKAL, 1985) car ils conduisent alors à rejeter plus souvent qu'il ne faudrait l'hypothèse nulle H_0 (non influence d'un facteur pour l'analyse de variance ou indépendance de deux variables qualitatives pour le chi-deux).

CONCLUSION

Si le taux de survie des poussins a diminué au cours des dernières décennies comme le laisse entendre POTTS (1986), aucune tendance ne peut être mise en évidence pour les neuf dernières années dans le Nord de la France. Toutefois,

Pour suivre l'évolution d'un facteur primordial de la dynamique des populations qu'est la réussite de la reproduction, l'observation en fin d'été du nombre de survivants par couvée permet d'estimer deux paramètres: la proportion de femelles qui n'ont pas élevé de jeunes ou les ont tous perdus brutalement et le taux de survie des jeunes des autres couvées. L'évaluation de ces deux paramètres qui peuvent varier d'une localité à l'autre est particulièrement utile à des fins d'aménagement cynégétique de territoires. La valeur de ces deux paramètres peut, par exemple, apporter des indications utiles sur l'effet de certaines pratiques agricoles ou permettre de mieux comprendre le niveau anormal de la reproduction observée dans certaines localités et de chercher les moyens d'y remédier.

Il reste cependant à évaluer les autres paramètres démographiques concernant la reproduction de l'espèce et qui ne peuvent être obtenus à partir des observations de compagnies. Il s'agit notamment de la mortalité des reproducteurs adultes pendant cette période et des proportions de couvées détruites avant et après éclosion.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. les Présidents des Fédérations Départementales des Chasseurs de l'ancienne Région cynégétique Nord-Bassin parisien, les responsables des territoires de chasse, le personnel technique des Fédérations Départementales des Chasseurs et les Gardes Nationaux de la Chasse et de la Faune Sauvage qui ont permis la récolte des données ou ont contribué à celle-ci.

BIBLIOGRAPHIE

- BIRKAN M. (1979). — Perdrix grises et rouges de chasse et d'élevage. La Maison rustique PARIS 128 p.
- BIRKAN M. (1980). — Dynamique de la population de perdrix grises (*Perdix perdix*): analyse de facteurs-clé. Oiseau et RFO 50 (3-4): 263-270.
- BLANK T.H., ASH J.S. (1962). — Fluctuations in a partridge population. In The Exploitation of Natural Animal Populations LE CREN E.D., HOLDGATE M.N., OXFORD, pp. 118-133.
- BLANK T.H., SOUTHWOOD T.R.E., CROSS D.J. (1967). — The ecology of the partridge. I. Outline of population processes with particular reference to chick mortality and nest density. J. of Animal Ecology 36: 549-556.
- GARRIGUES R. (1981). — Résultats enquête de nidification et analyse de tableaux de chasse (1980). Effets des pesticides sur l'alimentation du jeune perdreau gris. ONC rapport non publié 15 p.
- LEGENBRE L., LEGENBRE P. (1984). — Ecologie numérique. 2. Structure des données écologiques. 2^e éd. Masson PARIS et Presses de l'Université du Québec 335 p.
- MANLY B.F.J. (1977). — The Determination of Key Factors from Life Table Data. Oecologia 31: 111-117.
- MARQUARDT D.W. (1963). — An algorithm for least squares estimation of non linear para-

- POTTS G.R. (1973). — Pesticides and the fertility of the grey partridge *Perdix perdix*. J. Reprod. Fert. Suppl. 19: 391-402.
- POTTS G.R. (1980). — The effects of Modern Agriculture, Nest Predation and Game Management on the Population Ecology of Partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*). Adv. Ecol. Res. 11: 1-79.
- POTTS G.R. (1986). — The Partridge — Pesticides, Predation and Conservation. COLLINS LONDON 276 p.
- REITZ F. (1983). — Besoins énergétiques du poussin de Perdrix grise (*Perdix perdix* L.) et ressource alimentaire disponible en plaine de grande culture. Possibilités d'exploitation trophique du milieu par les couvées. Thèse Docteur Ingénieur INA-PG PARIS 96 p. + annexes
- SOKAL R.R. (1985). — Spatial data analysis and historical processes. Proc. "Statistique et informatique", Versailles pp. 69-83.

DISTRIBUTION OF GREY PARTRIDGE (*PERDIX PERDIX* L.) BROOD SIZES AND ITS USE FOR ESTIMATING PARAMETERS OF BREEDING SUCCESS

F. REITZ, B. SCHERRER and R. GARRIGUES

KEY WORDS: *Perdix perdix* L., reproduction, brood size, model of goodness of fit, chick survival.

SUMMARY

The distribution of the number of young per brood observed at the end of summer in the North of France and in the Paris Basin can be adjusted to fit a truncated normal distribution law if the annihilated broods are not taken into account. The good fit, obtained on the strictly positive classes, may be explained from a theoretical point of view by Bernoulli's law and from a biological point of view by more or less successive phenomena of mortality affecting chicks of the same brood. Such mortality may be attributed to factors that are nonbrutally destructive for all the chicks of the broods, like the lack of food, predation on young and illness. Using the above adjustment, it is possible to statistically determine the proportion of females observed without chicks, i.e. which have lost all their chicks due to those mortalities in sequence and hence, to estimate both the proportion of broods destroyed by such mortality and the chick survival rate.

The 1979-87 changes in estimates of the chick survival rate and the proportion of females having never bred or suddenly having lost all their chicks have not been following any significant trend. Moreover, this analysis reveals phenomena of positive autocorrelation. Therefore, a maximum dispersion of the coveys observed in the study area is neces-

**VERTEILUNG DER GELEGEGRÖSSEN DES REBHUHNS
(PERDIX PERDIX L.)
UND IHRE AUSNUTZUNG FÜR DIE SCHÄTZUNG
VON BRUTERFOLGSPARAMETERN**

F. REITZ, B. SCHERRER und R. GARRIGUES

SCHLÜSSELWÖRTER: *Perdix perdix* L., Fortpflanzung, Gelegegröße, Ausgleichsmodell, Überleben der Jungen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verteilung der Anzahl von Jungen pro Gelege zu Ende des Sommers im Norden Frankreichs und im Pariser Becken kann in eine abgestumpfte Normalverteilung ausgeglichen werden, wenn man die völlig zerstörten Brutten ausschliesst. Die Güte des Ausgleichs der strikt positiven Klassen kann theoretisch auf Grund des Gesetzes von Bernoulli und biologisch durch mehr oder weniger aufeinanderfolgende Sterblichkeitsphänomene der Jungen einer selben Brut erklärt werden. Diese Phänomene können auf andere als brutale totale Brutzerstörungen zurückzuführen sein wie, zum Beispiel, Nahrungsmangel, Raub oder Krankheiten. Auf der Grundlage dieses Ausgleiches kann man statistisch die Proportion der jungenlosen Weibchen bestimmen, die infolge dieser sukzessiven Mortalität die Gesamtheit der Jungen verloren haben; somit lässt sich die Proportion der Brutten errechnen, die diese Sterblichkeit erlitten haben sowie die Überlebensrate ihrer Jungen. Die Entwicklung von 1979 bis 1987 der Schätzungen dieses Überlebens und der Proportion der Weibchen, die nie Jungen gehabt oder sie alle brutal verloren haben, folgt keiner signifikanten Tendenz. Weiterhin werden die Phänomene positiver Selbstkorrelation herausgestellt; die maximale Streuung der Beobachtung von Rebhuhnketten innerhalb des Untersuchungsgebietes ist daher notwendig, um eine zuverlässige Schätzung der oben genannten Parameter zu erhalten.

Übers. Kerstin Ebner

**OCCUPATION DE L'ESPACE, STRUCTURE SOCIALE,
ET DYNAMIQUE D'UNE POPULATION
DE MARMOTTES DES ALPES
(MARMOTA MARMOTA L.)**

C.S. MANN et G. JANEAU

I.R.G.M. - Laboratoire de la Faune Sauvage
I.N.R.A., CRA Toulouse - BP 27
F-31326 CASTANET-TOLOSAN Cedex

MOTS CLÉS: Marmotte des Alpes (*Marmota marmota* L.), occupation de l'espace, dynamique de population, structure sociale.

RÉSUMÉ

Dans une étude menée dans les Hautes-Alpes, nous avons observé deux grands modes d'occupation de l'espace par *Marmota marmota* L.: l'un réalisé par des groupes familiaux vivant isolés (étendue des domaines vitaux (DV) variant de 2 ha à 5,75 ha), l'autre réalisé par des groupes familiaux vivant en colonie. En ce qui concerne les colonies, il en existe deux types: dans le type « concentré », le plus classiquement décrit dans la littérature, l'étendue du DV varie de 0,9 ha à 1,5 ha; le type « étalé », correspondant à une colonie vivant sur la pelouse alpine pratiquement dépourvue d'éléments rocheux, a également été observé: cette colonie comportait deux groupes familiaux vivant sur une surface très étendue (15,5 ha à 18 ha selon année).

La différence essentielle de structure sociale constatée entre les groupes familiaux isolés et ceux vivant en colonie concentrée réside dans la proportion de sub-adultes. Les relations possibles entre le mode d'occupation de l'espace et le milieu, d'une part, le mode d'occupation de l'espace et la dynamique de population (via la survie des jeunes), d'autre part, sont discutées. L'effet défavorable d'une abondance exceptionnelle de neige au printemps sur la survie des individus est également évoquée.

INTRODUCTION