

Comparaison de méthodes pour l'estimation de l'abondance des populations de papillons de jour: établissement d'un protocole de suivi du Grand Nègre des bois (*Minois dryas* (Scopoli, 1763)) sur la rive sud du lac de Neuchâtel

PELLET JÉRÔME^{1,2}, GANDER ANTOINE^{3A}

¹ A.Maibach Sàrl, Ch. de la Poya 10, CP 99, CH-1610 Oron-la-Ville jerome.pellet@amaibach.ch

² Division of Conservation Biology, Institute of Ecology and Evolution, Balzerstrasse 6, Université de Berne, CH-3012 Berne

³ Grande Cariçaie, Groupe d'étude et de gestion, Champ-Pittet, CH-1400 Yverdon a.gander@grande-cari-caie.ch

Résumé: Lors de la mise en place d'un suivi du Grand Nègre des bois (*Minois dryas* (Scopoli, 1763)) dans deux parcelles de la rive sud du lac de Neuchâtel, nous avons évalué l'efficacité de 3 méthodes d'estimation des abondances des populations de rhopalocères. Nous avons procédé, le long de deux transects, à 7 sessions de capture-recapture ainsi qu'à 8 sessions de comptages. Lors des comptages, la distance à laquelle chaque individu a été observé a été relevée, de manière à pouvoir calculer une densité d'individus (distance sampling). La méthode de capture-recapture a indiqué que les deux transects abritent un nombre identique d'individus (~900 individus), que les probabilités de capture différaient entre les transects, que la survie journalière adulte est de $75 \pm 3\%$ et que les adultes sont peu mobiles (distance entre deux captures de 70 ± 48 m). La méthode de comptage (Pollard walks) indique une différence de 30% entre les deux transects. Cette méthode ne produisant pas d'incertitude, il n'est pas possible de connaître sa précision. Le *distance sampling* produit des résultats comparables à ceux obtenus à partir des captures-recaptures. Cette méthode est retenue pour le suivi des populations de Grand Nègre des bois.

Abstract: In an effort to set up a monitoring program for the Dryad (*Minois dryas* (Scopoli, 1763)) in two adjacent parcels of land of the southern shore of the Lake of Neuchâtel, we evaluated the efficiency of 3 methods used to estimate butterfly abundances. We applied 7 capture-recapture sessions and 8 counting sessions. During the counting sessions, we also recorded the distances at which each individual was recorded, thus permitting the calculation of an absolute population density, following the properties of the distance sampling methodology. Capture-recapture data allowed us to conclude that both transects sheltered the same number of individuals (~900 individuals), that capture probabilities differed between transects, that adult daily survival was $75 \pm 3\%$, and that adults showed a high site fidelity (distance between two capture 70 ± 48 m). The count method (Pollard walks) indicates a 30% difference between the two transects. Having no associated confidence interval, it is not possible to evaluate its precision. The analysis of distance sampling produces, with a much reduced effort, a population density estimate similar to that obtained through capture-recapture. Distance sampling therefore seems to be the most efficient method to monitor Dryad population abundances.

Zusammenfassung: Während eines Monitorings des Blauäugigen Waldportiers (*Minois dryas* (Scopoli, 1763)) am Südufer des Neuenburgersees wurden drei verschiedene Methoden zur Schätzung der Abundanz von Schmetterlingen auf ihre Effizienz hin getestet. Wir führten 7 Fang-Wiederfänge und 8 Zählungen durch. Während den Zählungen wurde jeweils auch die Distanz zwischen dem Individuum und dem Transekt notiert, welche dann für die Berechnung der Populationsdichte mit Hilfe der distance sampling - Methode verwendet wurde. Mit Hilfe der Fang-Wiederfang - Technik konnten wir zeigen, dass für beide Transekte gleich viele Individuen gefangen wurden (ca. 900), dass es Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit zwischen den Transekten gab, dass die täglich Überlebenswahrscheinlichkeit $75 \pm 3\%$ war und dass Adulte eine hohe Standorttreue zeigten (Distanz zwischen zwei Fängen 70 ± 48 m). Mit Hilfe der Zählmethode Pollard walks konnte gezeigt werden, dass sich die Abundanz zwischen den zwei Transekten um 30%

unterschied. Doch weil es keine Konfidenz-Intervalle gibt, kann man die Genauigkeit dieses Wertes nicht schätzen. Bei der distance sampling - Methode ergibt, mit einem viel geringeren Aufwand, eine ähnliche Schätzung der Populationsdichte wie mit der Fang-Wiederfang - Technik. Somit scheint die distance sampling - Methode die effizienteste zu sein, um die Abundanz des Blauäugigen Waldportiers zu schätzen.

Keywords: Capture-recapture, Pollard walks, distance sampling, Rhopalocera, gestion, Molinion.

INTRODUCTION

Les papillons de jour (Papilionoidea et Hesperioidea) sont considérés comme des indicateurs environnementaux fiables (Erhardt 1985, Thomas 2005). C'est pour cette raison que de nombreux pays d'Europe ont mis en place des programmes de suivis (van Swaay et al. 2008). En Suisse, les papillons de jours font partie du programme de monitoring de la biodiversité en Suisse (Kéry & Plattner 2007, Altermatt et al. 2008). Ces programmes nationaux ont pour objectif d'obtenir la richesse spécifique sur un territoire donné (le nombre d'espèces présentes). Aux niveaux régional et local, la richesse spécifique ne permet cependant pas toujours d'informer les gestionnaires des milieux naturels sur l'impact d'un type de gestion. Pour cela, l'usage est en général de suivre l'évolution d'une ou de plusieurs espèces cibles et caractéristiques du milieu.

La population de Grand Nègre des bois (*Minois dryas* (Scopoli, 1763)) sur la rive sud du lac de Neuchâtel appartient à l'écotype lié aux prairies humides (Groupe de travail des Lépidoptéristes 1987). Sa distribution locale correspond à celle des prairies à Molinie (*Molinia* sp.) des réserves naturelles comprises entre Le Fanel et Estavayer-le-Lac. Le degré de menace qui pèse sur les populations de plaine du Grand Nègre des bois - et particulièrement sur celles de son écotype des prairies humides - lui confère un statut d'espèce prioritaire dans le plan de gestion 2007-2011 des réserves naturelles de la Grande Cariçaie (Groupe d'Etude et de Gestion de la Grande Cariçaie 2007). Dans ce sens, une parcelle de prairie connue pour contenir une importante population de Grand Nègre des bois va passer du statut de zone témoin (sans entretien) à un statut de zone entretenue (débroussaillage essentiellement) afin de restaurer et de conserver un Molinion en passe de perdre ses caractéristiques fonctionnelles. Un des objectifs du suivi de cette espèce est donc de déterminer l'attractivité des deux parcelles dont l'entretien sera différencié et d'évaluer l'impact à long terme du débroussaillage sur cette espèce.

Différentes méthodes d'estimation de l'abondance des populations de papillons de jour existent. Les premières méthodes sont relativement anciennes et basées pour la plupart sur des comptages multiples le long de transects déterminés durant la saison de vol (Frazer 1973, Douwes 1976, Pollard & Yates 1993). En raison de leur relative simplicité, ces méthodes de comptages sont très prisées des entomologistes. D'autres approches nécessitant plus de ressources, comme l'approche par capture-recapture, sont parfois utilisées (Watt et al. 1977, Settele et al. 1999a, Schtickzelle et al. 2003). De récents développements méthodologiques offrent de nouveaux choix de méthodes de suivis. Afin de sélectionner une méthode robuste et fiable, nous avons décidé de tester trois méthodes reconnues (capture-recapture, Pollard walks et distance sampling) et d'évaluer leur efficacité pour le suivi du Grand Nègre des bois. Ces comparaisons de méthode n'ont que rarement été faites (mais voir Nowicki et al. 2005, Gross et al. 2007, Roy et al. 2007, Collier et al. 2008, Haddad et al. 2008).

Les objectifs de cette étude consistaient donc, d'une part, à évaluer l'abondance initiale de Grand Nègre des bois dans les deux futures parcelles qui se différencieront par leur gestion future et, d'autre part, à déterminer quelle méthode de suivi est la plus appropriée pour un suivi à long terme de cette population.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site d'étude est localisé à Ostende sur la commune de Chevroux (VD) (coordonnées centrales moyennes 56°500/194°400).

Les deux transects de 250 m chacun ont été placés afin d'échantillonner de manière représentative le devenir de deux parcelles dont l'entretien futur sera différencié: la zone témoin sans entretien (transect T) et la zone à entretenir (transect E) qui subira un arasage mécanique de toute la végétation pour les parties les plus enforestées (les zones sombres de la Fig. 1) et un débroussaillage manuel visant à conserver la strate herbacée dans les parties embroussaillées (en clair sur la Fig. 1). La structure et la composition de la végétation de ces deux transects ne diffèrent actuellement pas. Chaque transect échantillonne des parties de la prairie caractérisées par un embroussaillage compris entre 20 et 50 % avec des essences arbustives réparties de manière homogène (*Frangula alnus*, *Berberis vulgaris* pour les espèces les plus fréquentes) et des parties plus enforestées (*Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*) plus ombragées. Comme cette prairie n'a pas été entretenue depuis plus de 30 ans, la végétation herbacée y est caractéristique avec un recouvrement de 100% dominé par *Molinia arundinacea* et quelques taches de *M. caerulea* dans les zones les plus ensoleillées. Une structure verticale en touffes typique complète ce faciès de prairie à eaux de surface de niveau variable (sec en été, nappe présente en hiver) et sans entretien.

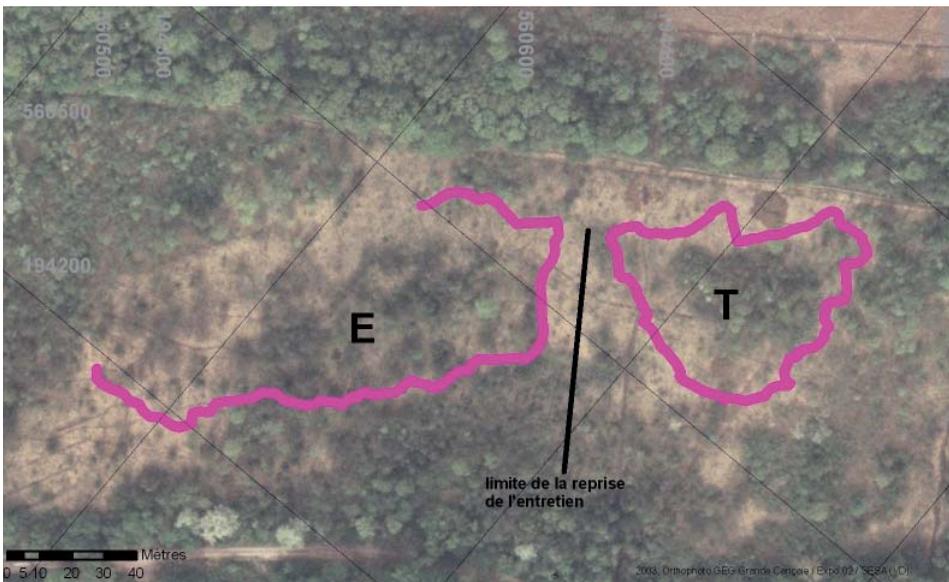


Fig. 1. Vue aérienne de la prairie étudiée et de l'emplacement des transects témoin (T) et à entretenir (E). Les zones claires correspondent à une prairie avec un indice d'embroussaillage de 20 à 50% et en foncé, les zones ombragées par la strate arborescente.



Fig. 2. Structure végétale du site caractérisé par un embroussaillage de 20 à 50%.

A. Capture-recapture

Sept sessions de capture-recapture ont été menées sur chacun des transects, aux dates indiquées sur le Tab. 1. Chaque individu capturé sur la largeur du transect (donc sur une bande de 10 m de large) a été marqué d'un numéro identifiant unique (Fig. 3). Lors de chaque session de capture, les individus recapturés sont identifiés et leur histoire de capture est notée sous la forme d'une série de 1 (capturé) et 0 (non-capturé). L'emplacement des captures et des recaptures sont enregistrés par GPS. Le travail de terrain était réparti entre un manipulateur et un secrétaire. En fonction du nombre de captures et de recaptures les sessions duraient entre 45 et 100 minutes.

Les données de capture-recapture ont été analysées avec le programme MARK 5.0. Les analyses portent sur les deux sexes confondus. Nous avons utilisé le module pour populations ouvertes POPAN (Schwarz & Arnason 1996). Cette approche est celle qui convient le mieux aux populations de papillons de jour (Watt et al. 1977, Settele et al. 1999a, Schtickzelle et al. 2003, Haddad et al. 2008).

B. Pollard walks

Nous avons parcouru chaque transect 8 fois durant la période de vol pour compter le nombre d'individus situé à moins de 5 m de part et d'autre du chemin parcouru. Réalisé à une vitesse lente, chaque transect était parcouru en environ 20 minutes. L'indice de Pollard se calcule alors comme la somme des moyennes hebdomadaires des comptages (Pollard 1977, 1982, Thomas 1983). Cet indice est supposé refléter la taille de la population annuelle totale (Pollard & Yates 1993).



Fig. 3. Un Grand Nègre des bois (*Minois dryas*) marqué au stylo indélébile (individu n° 331)

C. Distance sampling

La méthode du distance sampling requiert de la part de l'observateur de relever, pour chaque individu compté lors des Pollard walks, la distance perpendiculaire au transect à laquelle l'individu a été détecté. La distance est estimée visuellement par classes de 1 m. Cette liste de distances d'observation permet de produire une courbe illustrant la probabilité de détection décroissant avec la distance (Fig. 6). Cette courbe et sa fonction associée sont modélisées avec le programme DISTANCE 5.0. Ce programme permet alors de dériver divers paramètres décrivant chaque transect. Le premier de ces paramètres est la largeur efficace du transect (dénotée esw pour effective strip width), qui est une mesure de la détectabilité des individus sur un transect. Il s'agit de la distance jusqu'à laquelle le nombre d'individus non-observés est égal au nombre d'individus vu au-delà (voir Buckland et al. 1993 pour de plus amples détails techniques). Plus cette valeur est élevée, plus la détectabilité des individus sur un transect est élevée.

La largeur efficace du transect (esw) permet de dériver un second paramètre, qui est la densité moyenne d'individus dans la bande de terrain échantillonnée. Connaissant la densité d'individus et la surface échantillonnée (250 m x 10 m de large), il est possible de déduire le nombre d'individus présents (voir Buckland et al. 1993 pour les formules). Cette méthode largement appliquée aux suivis de vertébrés n'a que rarement été appliquée aux papillons de jour (mais voir Brown & Boyce 1998).

RÉSULTATS

Le suivi a consisté en 8 jours de comptages et 7 sessions de capture-recapture réalisées entre le 29.07.2008 et le 16.08.2008. Au pic de la saison de vol, le 04.08.2008, ce sont 57 individus qui ont été comptés et 73 marqués sur le transect T (respectivement 82 et 62 sur le transect E, voir Tab. 1).

Tab. 1. Bilan du suivi des *Minois dryas* sur deux transects d'Ostende (VD). Nombres d'individus.

	29/07/2008	31/07/2008	04/08/2008	06/08/2008	08/08/2008	11/08/2008	13/08/2008	16/08/2008
Comptages								
Transect T	21	30	57	24	24	23	8	2
Transect E	24	38	82	49	30	30	17	4
Marquage								
Transect T	-	44	73	22	30	18	14	5
Transect E	-	31	62	60	49	35	24	2

A. Capture-recapture

Au total, ce sont 397 individus qui ont été marqués sur les deux transects. Sur le transect T, 20 individus sur les 186 marqués (11%) ont été recapturés au moins une fois. Sur le transect E, ce sont 21 individus sur 238 (9%) qui ont été recapturés au moins une fois. Vingt-sept des 397 individus marqués (7%) ont été recapturés sur un autre transect que celui de leur capture initiale. Ce taux élevé est lié à la proximité des transects (Fig. 1)

Tab. 2. Bilan de l'effort de capture-recapture réalisé sur les deux transects conjointement. Nombres d'individus.

Session	Marqués	Recapturés						Total
		04.08.2008	06.08.2008	08.08.2008	11.08.2008	13.08.2008	16.08.2008	
31.07.2008	75	8	4	0	0	1	0	13
04.08.2008	127		9	6	1	2	0	18
06.08.2008	78			8	3	3	0	14
08.08.2008	79				9	0	0	9
11.08.2008	52					2	1	3
13.08.2008	37						1	1

ainsi qu'à la mobilité limitée de l'espèce (Settele et al. 1999b, mais voir aussi la Fig. 4). La distance moyenne parcourue par les papillons entre deux captures est de 70 m (écart-type de 48 m). La distance maximale entre deux captures est de 203 m (Fig. 4). Le tableau suivant fait la synthèse des captures-recaptures réalisées sur les deux transects ensemble alors que la Fig. 4 montre la distribution des distances parcourues entre deux captures.

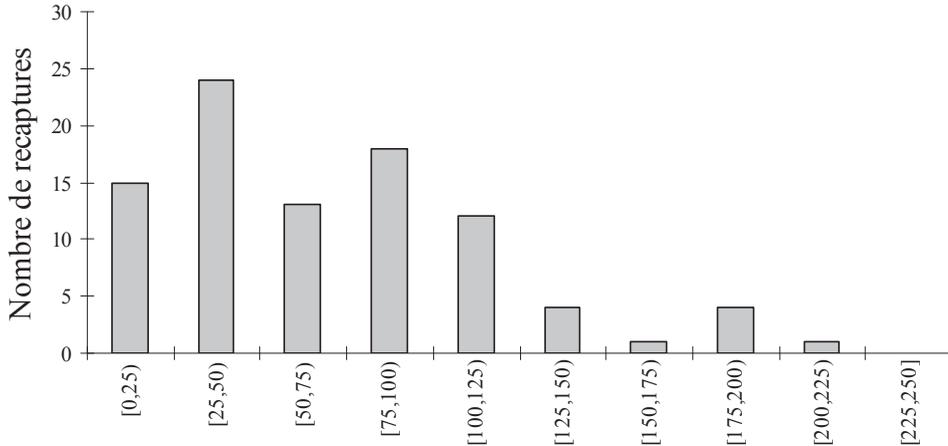


Fig. 4. Distribution des distances entre deux captures classées dans par intervalles de 25 m.

L'analyse des données de capture-recapture fournit les résultats démographiques suivants.

Tab. 3. Paramètres démographiques obtenus sur chaque transect séparément et sur les deux transects combinés.

	Transect		
	T	E	Combinés
Survie journalière (ϕ) \pm SD	70 \pm 5%	64 \pm 6%	75 \pm 3%
Probabilité de capture journalière (p) \pm SD	13 \pm 5%	19 \pm 6%	17 \pm 4%
Taille de la population globale (N) \pm SD	916 \pm 247	925 \pm 238	1416 \pm 203

Dans l'ensemble (Tab. 3, données sur les transects combinés), on peut considérer qu'approximativement 75% des individus survivent d'un jour à l'autre. Dans le cas présent, l'intervalle le plus grand entre deux recaptures est de 13 jours. La probabilité de capture moyenne est de $p = 17\%$ à chaque session (Tab. 3, données sur les transects combinés). Après 6 sessions, c'est donc 33% (ou $(1-p)^n$) des individus qui n'ont jamais été capturés. Il est remarquable que la probabilité de capture diffère entre les deux transects, les individus ayant plus de chances d'être capturés sur le transect E que sur le transect T. On s'aperçoit que la taille des populations capturables des deux transects est similaire, avec des intervalles de confiance qui se chevauchent largement. Le nombre d'individus

capturables sur les deux transects n'est pas significativement différente (Z -test au seuil de 5%). Ces larges intervalles de confiance sont essentiellement dus au faible taux de recapture global. La Fig. 5 illustre la phénologie du Grand Nègre des bois (*Minois dryas*) sur nos sites d'étude en 2008.

Il faut noter que la taille totale de la population capturable est inférieure à celle de l'addition des deux transects. Ceci est la conséquence du fait que 7% des individus ont été capturés dans les deux transects et sont donc comptabilisés dans chacun des transects indépendamment, mais une seule fois dans la population totale.

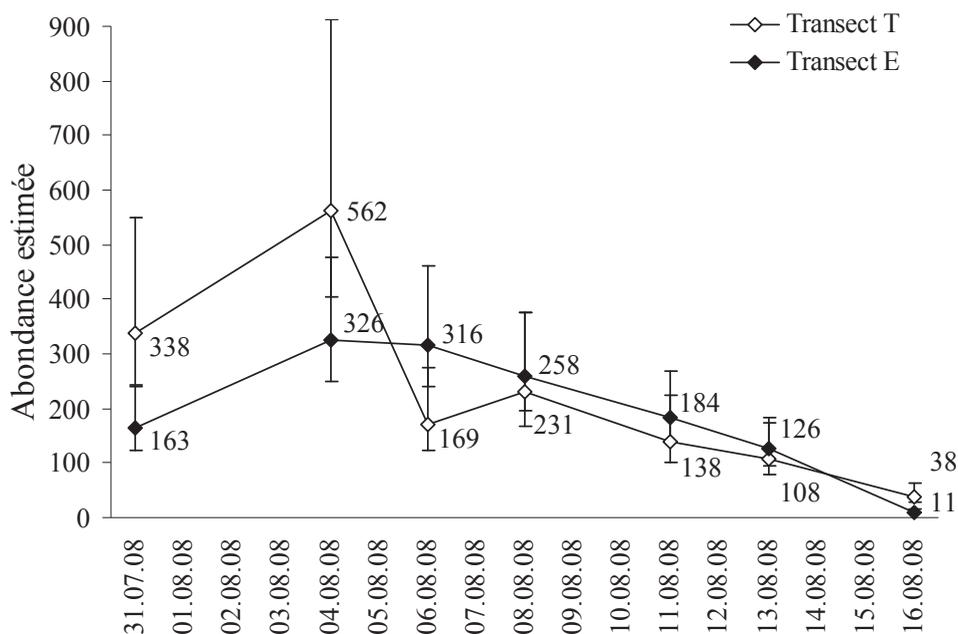


Fig. 5. Evolution journalière du nombre d'individus sur chaque transect estimés par capture-recapture (\pm écart-type).

B. Pollard walks

La méthode de Pollard (1977) fournit les indices d'abondance pour 2008 de 72 pour le transect T et de 102 pour le transect E (et donc de 174 pour les deux transects combinés). Ces valeurs sont à comparer avec les estimations obtenues par capture-recapture du Tab. 3 (transect T 916 ± 247 et transect E 925 ± 238). On voit que l'indice de Pollard nous mène à la conclusion que la population du transect E est 30% plus grande que la population du transect T, ceci sans information quand à la précision de l'indice (pas d'écart-type disponible).

La comparaison des comptages journaliers avec les résultats obtenus par capture-recapture indique que la corrélation est médiocre ($R^2 = 54\%$, ligne pleine de la Fig. 6). On voit que seule une petite fraction ($15 \pm 9\%$) de la population présente est comptée à chaque session. Globalement, un comptage simple n'est donc que très mal corrélé à la taille de la population effectivement présente. On voit également sur la Fig. 6 que la pente de la

droite de régression des données du transect E est plus faible que celle du transect T. Ceci tend à démontrer que la probabilité de détection sur le transect E est plus élevée que sur le transect T (effet similaire à celui observé pour la probabilité de capture).

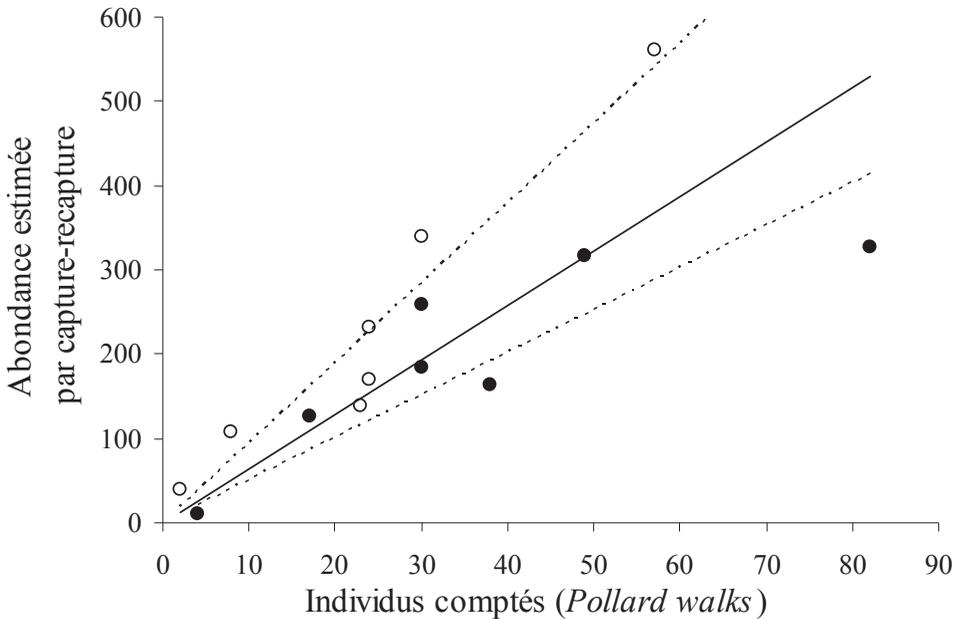


Fig. 6. Corrélation entre le nombre d'individus comptés et l'abondance estimée par capture-recapture sur le transect T (○) et E (●). La ligne pleine indique la corrélation globale, les lignes traitillées les corrélations pour chaque transect pris indépendamment.

C. Distance sampling

L'étude de la distribution des observations en fonction de leur distance perpendiculaire au transect indique, comme attendu, que la probabilité de détection diminue fortement avec la distance. Dans les deux transects, la moitié des individus sont observés à moins d'un mètre de part et d'autre du chemin, comme l'illustre la Fig. 7.

On s'aperçoit également que la probabilité de détection diminue un peu plus vite dans le transect T que dans le transect E. Cette différence de détectabilité entre les deux transects se mesure par la largeur efficace du transect (dénote esw pour effective strip width) qui se mesure en mètre. Cette mesure, dérivée de la Fig. 7 à l'aide du programme DISTANCE, permet de calculer la densité d'individus dans l'espace suivi (dans la bande de 5 m de part et d'autre du transect).

On voit dans le Tab. 4 que la détectabilité est plus grande sur le transect E que sur le transect T (esw plus grande). Malgré cette meilleure détectabilité, la taille de la population estimée sur le transect E est très légèrement inférieure à celle du transect T (mais avec des intervalles de confiance se chevauchant largement, voir Fig. 8). La différence de taille de population estimée par cette méthode n'est pas significative (Z-test au seuil de 5%). La corrélation entre les abondances journalières estimées par distance sampling et par les captures-recaptures ($R^2 = 67\%$) est meilleure qu'avec la méthode de Pollard ($R^2=54\%$, voir Fig. 6).

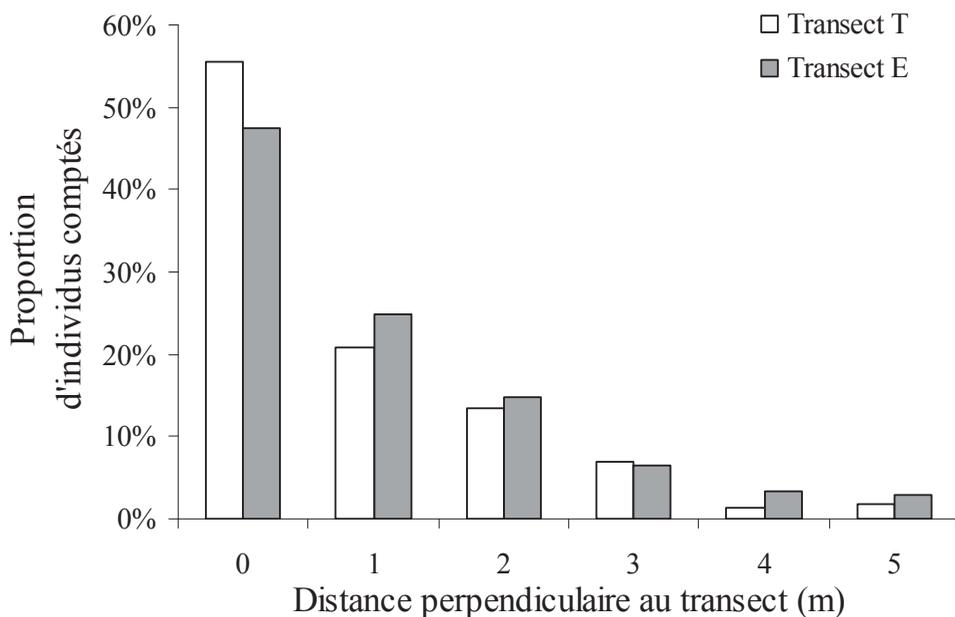


Fig. 7. Nombre d'individus comptés par intervalle de 1 m de distance perpendiculaire au transect.

Tab. 4. Largeur efficace du transect et densité estimée par distance sampling.

	Transect		
	T	E	Combinés
Largeur efficace du transect ou esw en (m) \pm SD	0.96 \pm 0.06	1.10 \pm 0.07	1.10 \pm 0.07
Densité moyenne de population (individus/m ²) \pm SD	0.050 \pm 0.003	0.062 \pm 0.004	0.053 \pm 0.003
Nombre moyen d'individus dans la bande de 5 m de part et d'autre du transect \pm SD	125 \pm 34	155 \pm 36	264 \pm 61

Comparaison des méthodes

Alors que les données de capture-recapture indiquent que les deux transects abritent des populations de taille similaire, l'indice de Pollard indique que le transect E abrite une population de 30% plus grande que le transect T (Fig. 8). La méthode du distance sampling indique, comme les résultats obtenus par capture-recapture, qu'il n'y a pas de différence significative entre les deux transects. Elle produit également une incertitude sous la forme d'un écart-type, permettant ainsi d'avoir une mesure de la précision de la densité estimée.

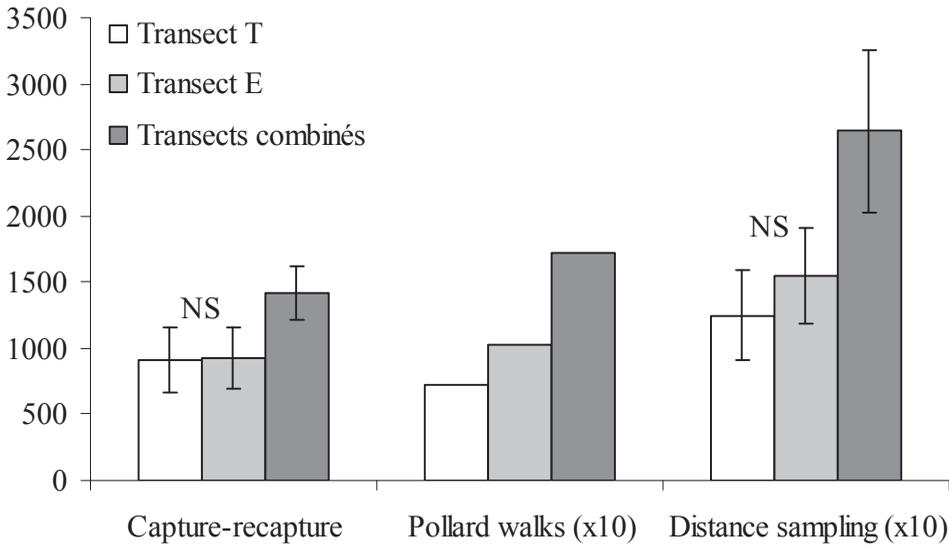


Fig. 8. Abondances (\pm écart-type) de *Minois dryas* estimées par 3 méthodes de suivi. Les indices et abondances obtenues avec les méthodes des Pollard walks et du distance sampling ont été multipliées par 10 par souci de clarté. NS = différence non-significative au seuil de 5% entre les transects T et E.

DISCUSSION

A. Capture-recapture

La méthode de capture-recapture, bien que plus exigeante en temps et en moyen, permet de produire quatre types d'informations sur les populations étudiées: la taille de la population totale et de la population à chaque session, la probabilité de survie, la probabilité de capture et les distances parcourues entre deux captures. Dans le cas présent, aucune différence d'abondance totale ne peut être décelée entre les transects T et E. On peut donc conclure que les deux parcelles abritent un nombre d'individus capturable comparable avant la mise en place d'un entretien spécifiquement destiné à cette espèce.

Notre étude a également produit une estimation de la survie quotidienne des imago du Grand Nègre des bois. Cette survie de 75% confirme les données de la littérature qui indiquent une espérance de vie de 25 jours (Groupe de travail des Lépidoptéristes 1987, Settele et al. 1999b). Les captures-recaptures nous ont aussi permis de produire des informations sur la mobilité des adultes résidants qui confirment et quantifient les informations présentes dans la littérature, à savoir qu'il s'agit d'une espèce à mobilité réduite dont l'imago est relativement longévive.

L'approche par capture-recapture a également permis de mettre en évidence le fait que la probabilité de capture était légèrement plus élevée (Z-test, différence non-significative) dans le transect E que sur le transect T. Cette différence actuellement non significative pourrait néanmoins se creuser entre les deux parcelles si l'on suppose que les structures du milieu interfèrent avec la probabilité de capture. Lorsque l'entretien mis en place différenciera radicalement la physionomie des parcelles étudiées, nous nous at-

tendons à voir la probabilité de capture des individus diminuer avec l'embroussaillage des parcelles (difficulté de manier le filet dans la végétation). La méthode de suivi qui sera mise en place devra intégrer cette différence de probabilité de capture/détection.

La méthode de capture-recapture est donc particulièrement efficace car elle intègre une quantité importante d'informations (les histoires de captures de chaque individu) dans des modèles statistiquement bien développés et largement acceptés (Schwarz & Arnason 1996, Settele et al. 1999a, Schtickzelle et al. 2003, Collier et al. 2008, Haddad et al. 2008). Pour être applicable, cette méthode requiert néanmoins qu'un certain nombre d'individus soit recapturés, ce qui peut être difficile dans le cas d'espèce peu abondantes, très mobiles, cryptiques ou peu accessibles (p. ex. *Satyrium* sp.). Dans le cas du Grand Nègre des bois, la méthode de capture-recapture appliquée avec 7 sessions sur 6 semaines s'est révélée très efficace.

B. Pollard walks

Bien que la méthode ait été développée à l'origine pour comparer des évolutions temporelles plutôt que pour comparer des sites entre eux, les méthodes dérivées des Pollard walks (Pollard 1977, 1982, Moss & Pollard 1993, Pollard & Yates 1993) sont de loin les plus utilisées pour le suivi de la richesse spécifique et de l'abondance des populations de papillons de jour (Thomas 2005). Dans notre situation, la méthode de Pollard produit des valeurs qui diffèrent fortement des abondances obtenues par capture-recapture (Fig. 6). Ces résultats sont liés à deux éléments en particulier.

D'une part, la méthode suppose que la détectabilité des individus soit la même sur les deux parcelles. Or deux populations identiques situées dans deux parcelles où la détectabilité est différente ne produiront pas les mêmes indices de Pollard. En reprenant cette méthode année après année, on suppose que cette détectabilité ne varie ni entre parcelles, ni entre années, ce qui est peu probable si la végétation évolue librement ou qu'elle subit des entretiens différenciés entre les parcelles (Pollard 1982, Gross et al. 2007, Harker & Shreeve 2008, Pellet 2008).

D'autre part, la méthode ne produit pas d'incertitude (c'est une addition de comptages), donnant ainsi une fausse impression de précision (Fig. 8). Or cette absence d'incertitude ne permet pas d'évaluer la précision (et donc la validité) de l'indice produit. Elle ne permet pas non plus de tester statistiquement des différences entre sites ou années. Ce désavantage contrebalance fortement l'attrait de la méthode lié à son apparente simplicité.

C. Distance sampling

La méthode du distance sampling est, comme la méthode de capture-recapture, liée à des fondements statistiques solides (Buckland et al. 1993), mais n'a étrangement été appliquée aux papillons de jours que très récemment (Brown & Boyce 1998, Haddad et al. 2008). Les hypothèses les plus importantes de la méthode sont les suivantes:

- le transect traverse un habitat de qualité homogène;
- tous les individus situés sur le transect sont détectés;
- les individus sont détectés lors de leur premier mouvement (pas après l'effarouchement lié au passage de l'observateur);
- la distance au transect est correctement mesurée (même par classes de 1 m).

Dans le cas du Grand Nègre des bois, nous considérons que ces hypothèses sont respectées de manière satisfaisante. Ce ne serait pas forcément le cas pour des espèces à micro-distribution en patches (p. ex. *Maculinea* sp.). La corrélation forte ($R^2 = 67\%$) entre les abondances journalières estimées par distance sampling et l'abondance estimée par capture-recapture soutient la validité de cette méthode. Il est toutefois important de noter que cette méthode n'estime que la population située à 5 m de part et d'autre du transect (bande de 10 m de large), pas celle de la population capturable totale, comme c'est le cas de la méthode de capture-recapture. Il est donc normal qu'elle soit plus faible que la valeur obtenue par capture-recapture (dans notre cas, d'un facteur 5.4 pour les deux transects combinés).

La méthode du distance sampling présente deux intérêts majeurs. D'une part c'est une méthode qui prend en considération la probabilité de détection le long de chaque transect. Comme démontré plus haut, ne pas prendre en compte cette différence de probabilité de capture/détection pourrait induire en erreur sur la taille des populations présentes. Comme dans l'approche par capture-recapture, on s'aperçoit que la détectabilité est légèrement plus faible sur le transect T que sur le transect E (Z-test, différence non-significative)). Nous nous attendons dans le futur à voir cet écart se creuser avec la mise en place d'un débroussaillage sur la parcelle E. D'autre part, la méthode produit une incertitude (Fig. 8) qui permet d'évaluer rapidement la précision obtenue et d'en tirer des conclusions appropriées. Enfin, et c'est là l'un des avantages majeurs de la méthode, cette méthode ne requiert de l'observateur que de relever la distance à laquelle il a observé chaque individu de l'espèce suivie. Comparativement aux efforts de déplacements, d'observation et d'analyses, ce surplus de travail est tout à fait négligeable dans la mise au point et l'application des protocoles de suivi.

Comparaison des méthodes et recommandations pour le suivi

Le Tab. 5 synthétise les avantages et les inconvénients des 3 méthodes présentées ici.

Méthode	Avantages	Inconvénients
<i>A. Capture-recapture</i>	Estimation de l'abondance absolue et de son incertitude associée Probabilités de capture prise en compte Estimation de la survie adulte Distances parcourues entre deux captures	Ressources nécessaires (sur le terrain et analyses) Mortalité? (Morton 1982)
<i>B. Pollard walks</i>	Facile à obtenir	Hypothèses simplistes peu réalistes Pas d'incertitude Faible corrélation avec les captures-recaptures
<i>C. Distance sampling</i>	Estimation d'une densité absolue et de son incertitude associée Probabilité de détection prise en compte Bonne corrélation avec les captures-recaptures	Difficultés d'analyse moyenne

Plusieurs autres méthodes existent pour évaluer les tailles de populations animales. Parmi celles-ci, la méthode dite des replicated counts est probablement l'une des plus prometteuses (Royle 2004, Parietti 2009). C'est d'ailleurs celle qui a été retenue par le suivi des papillons du projet de monitoring de la biodiversité en Suisse (Altermatt et al. 2008), où les collaborateurs comptent les individus observés sur des transects à l'aller et au retour (Bureau de coordination du Monitoring de la Biodiversité en Suisse 2008). Elle doit néanmoins être appliquée dans de nombreux sites (>20) pour être utilisée avec succès (A. Royle, comm. pers.). La situation présentée ici n'est donc pas appropriée.

L'exploitation des données de comptages multiples est également possible par la méthode développée par Longcore & Mattoni (2003) sur la base des travaux de Zonneveld et al. (1991, 2003). Appliquée dans un programme dénommé INCA (pour Insect Count Analyzer, voir Mattoni et al. 2001, Haddad et al. 2008 pour des exemples d'applications), cette méthode permet, pour des espèces univoltines, de dériver une taille annuelle de population sur la base d'une succession de comptages. Nous n'avons pas retenu cette approche qui s'est révélée insatisfaisante dans une récente étude de plus grande ampleur menée sur 12 populations de *Maculinea nausithous* en Suisse romande (Parietti 2009).

Le suivi des chenilles du Grand Nègre des bois a été abandonné en raison du manque de connaissances sur les densités présentes ainsi que sur les techniques les plus appropriées à mettre en place (recherche nocturne, filet fauchoir ou tentes d'urgence...).

Au vu de ce qui précède, le suivi des populations de Grand Nègre des bois dans les parcelles d'Ostende se fera dès 2009 par des sessions de distance sampling, qui seront réalisées tous les 3 jours environ. Cette méthode est en effet une légère extension du comptage de base à la Pollard. Dans la mesure où les moyens le permettraient, une approche par capture-recapture (avec un effort similaire à celui déployé en 2008, soit une session tous les 3 jours environ) permettrait de confirmer les résultats obtenus par la méthode du distance sampling.

Remerciements

Le travail de terrain n'aurait pu être accompli sans l'aide précieuse de Simon Gingins, Adrien Bocksberger et José Basset. Ils ont permis de conserver un effort d'échantillonnage régulier et homogène. Nous tenons également à remercier Alexandre Ghiraldi pour l'aide apportée dans le traitement des données dans le SIG, Yves Bötsch et Adrian Aebischer pour leur soutien linguistique, Gilles Carron et Florian Altermatt pour leur relecture critique et constructive d'une précédente version du manuscrit.

Littérature

- Altermatt F., Birrer S., Plattner M., Ramseier P. & Stalling T. 2008. Erste Resultate zu den Tagfaltern im Biodiversitätsmonitoring Schweiz. Entomo Helvetica 1:75-83.
- Brown J.A. & Boyce M.S. 1998. Line transect sampling of Karner blue butterflies (*Lycaeides melissa samuelis*). Environmental and Ecological Statistics 5:81-91.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P. & Laake J.L. 1993. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London.
- Bureau de coordination du Monitoring de la Biodiversité en Suisse. 2008. Instruction pour le travail sur le terrain de l'indicateur «Z7-Papillons diurnes». Office fédéral de l'environnement, Berne.

- Collier N., Mackay D.A. & Benkendorff K. 2008. Is relative abundance a good indicator of population size? Evidence from fragmented populations of a specialist butterfly (Lepidoptera : Lycaenidae). *Population Ecology* 50:17-23.
- Douwes P. 1976. An area census method for estimating butterfly population numbers. *Journal of Research on the Lepidoptera* 15:146-152.
- Erhardt A. 1985. Diurnal Lepidoptera: Sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology* 22:849-861.
- Frazer J.F.D. 1973. Estimating butterfly numbers. *Biological Conservation* 5:271-276.
- Gross K., Kalendra E.J., Hudgens B.R. & Haddad N.M. 2007. Robustness and uncertainty in estimates of butterfly abundance from transect counts. *Population Ecology* 49:191-200.
- Groupe d'Etude et de Gestion de la Grande Cariçaie. 2007. Plan de gestion des réserves naturelles de la Grande Cariçaie 2007-2011. GEG, Yverdon-les-Bains.
- Groupe de travail des Lépidoptéristes. 1987. Les papillons de jour et leurs biotopes. Ligue Suisse pour la Protection de la Nature.
- Haddad N.M., Hudgens B.R., Damiani C., Gross K., Kuefler D. & Pollock K. 2008. Determining optimal population monitoring for rare butterflies. *Conservation Biology* 22:929-940.
- Harker R.J. & Shreeve T.G. 2008. How accurate are single site transect data for monitoring butterfly trends? Spatial and temporal issues identified in monitoring *Lasiommata megera*. *Journal of Insect Conservation* 12:125-133.
- Kéry M. & Plattner M. 2007. Species richness estimation and determinants of species detectability in butterfly monitoring programmes. *Ecological Entomology* 32:53-61.
- Longcore T. & Mattoni R. 2003. INsect Count Analyzer: A tool to assess responses of butterflies to habitat restoration. *Ecological Restoration* 21:60-61.
- Mattoni R., Longcore T., Zonneveld C. & Novotny V. 2001. Analysis of transect counts to monitor population size in endangered insects. *Journal of Insect Conservation* 5:197-206.
- Morton A.C. 1982. The effects of marking and capture on recapture frequencies of butterflies. *Oecologia* 53:105-110.
- Moss D. & Pollard E. 1993. Calculation of collated indexes of abundance of butterflies based on monitored sites. *Ecological Entomology* 18:77-83.
- Nowicki P., Richter A., Glinka U., Holzschuh A., Toelke U., Henle K., Woyciechowski M. & Settele J. 2005. Less input same output: simplified approach for population size assessment in Lepidoptera. *Population Ecology* 47:203-212.
- Parietti D. 2009. Designing cost-effective monitoring protocols for short-lived butterflies. Travail de Master, Université de Lausanne.
- Pellet J. 2008. Seasonal variation in detectability of butterflies surveyed with Pollard walks. *Journal of Insect Conservation* 12:155-162.
- Pollard E. 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12:115-134.
- Pollard E. 1982. Monitoring butterfly abundance in relation to the management of a nature reserve. *Biological Conservation* 24:317-328.
- Pollard E. & Yates T.J. 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman & Hall, London.
- Roy D.B., Rothery P. & Brereton P. 2007. Reduced-effort schemes for monitoring butterfly populations. *Journal of Applied Ecology* 44:993-1000.
- Royle A.J. 2004. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60:108-115.

- Schtickzelle N., Baguette M. & Le Boulenge E. 2003. Modelling insect demography from capture-recapture data: comparison between the constrained linear models and the Jolly-Seber analytical method. *Canadian Entomologist* 135:313-323.
- Schwarz C.J. & Arnason A.N. 1996. A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics* 52:860-873.
- Settele J., Feldman R., Henle K., Kockelke K. & Poethke H.-J. 1999a. Methoden der quantitativen Erfassung von Tagfaltern. In: Settele J., Feldman R., & Reinhardt R. (eds) *Die Tagfalter Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart. pp. 144-185.
- Settele J., Feldman R. & Reinhardt R. (eds.) 1999b. *Die Tagfalter Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart.
- Thomas J.A. 1983. A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biological Conservation* 17:195-211.
- Thomas J.A. 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360:339-357.
- van Swaay C.A.M., Nowicki P., Settele J. & van Strien A.J. 2008. Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodiversity and Conservation* 17:3455-3469.
- Watt W.B., Chew F.S., Snyder L.R.G., Watt A.G. & Rothschild D.E. 1977. Population structure of Pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane *Colias* species. *Oecologia* 27:1-22.
- Zonneveld C. 1991. Estimating death rates from transect counts. *Ecological Entomology* 16:115-121.
- Zonneveld C., Longcore T. & Mulder C. 2003. Optimal schemes to detect the presence of insect species. *Conservation Biology* 17:476-487.