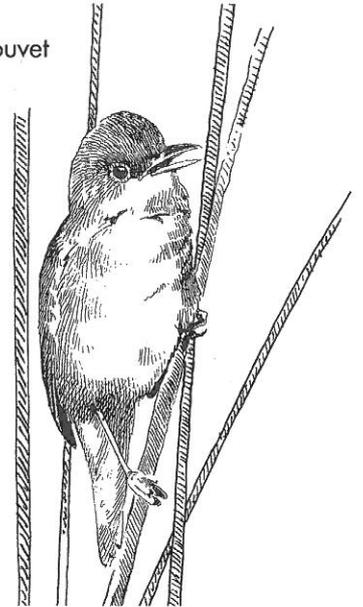


OISEAUX COMMUNS EN FRANCE : VARIATIONS D'ABONDANCE ENTRE 1989 ET 1999, ÉVALUATION DU PROGRAMME STOC-CAPTURE

Romain Julliard*, Grégoire Lois, Guy Jarry et Denis Couvet

Common birds in France: variation in abundance from 1989 to 1999, an evaluation of the STOC-capture program

Following 10 years of work, we present an evaluation of the common breeding bird monitoring by mist-net sampling program ("STOC-capture"). Data collected from 1989 to 1999 allows to describe variation in abundance for 21 species. Similitude between species with similar overwintering strategies can be noted, especially the marked decline of 5 trans-Saharan migrants. Current extension of the STOC-capture program will allow the monitoring of an extra 10 to 15 species. As well as allowing the monitoring of fine variation in population numbers the program gives some insight of the possible demographic parameters involved (adult survival, recruitment problems...). The downside of such an extremely detailed dataset is the small number of species



and habitat surveyed. Data from the STOC-capture program should ideally be complemented by another less precise program covering a wider range of habitats and species.

Mots clés : Oiseaux communs, Programme STOC, Variations d'abondance, France.

Key words: Common birds, STOC Program, Variation in abundance, France.

* Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (C.R.B.P.O.), Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, F-75005 Paris.

INTRODUCTION

Dans le contexte actuel de gestion de la biodiversité, il importe de connaître l'évolution des populations de la faune et de la flore sauvage. Les espèces d'effectifs faibles sont souvent l'objet d'une attention particulière, car la disparition d'une espèce est une manifestation spectaculaire et

irréversible de perte de la biodiversité. Cependant, on ne peut se contenter de l'étude des espèces les plus rares comme outil de décision en Biologie de la Conservation, ne serait-ce que parce que les espèces rares ne sont par définition pas représentatives de l'ensemble de la faune (par exemple, les espèces rares sont souvent des espèces en limite d'aire de distribution).



En 1989, le Centre de Recherches en Biologie des Populations d'Oiseaux (C.R.B.P.O.), avec la caution de la communauté scientifique et le soutien financier du Ministère de l'Environnement, a mis en place un programme de Suivi Temporel des populations d'Oiseaux Communs nicheurs en France, en s'appuyant sur le réseau des bagueurs bénévoles (programme STOC-capture; VANSTEENWEGEN *et al.*, 1990). À l'aide d'un échantillonnage standardisé, au printemps, dans différentes stations de référence réparties dans toute la France, l'objectif de ce programme est de fournir une estimation des tendances démographiques des passereaux les plus communs de nos campagnes. Des programmes similaires existent dans un certain nombre de pays d'Europe (par ex. 'Constant Effort Site' dans les Îles Britanniques; PEACH *et al.*, 1998) et en Amérique du Nord (programme 'Monitoring Avian Productivity and Survival'; DESANTE *et al.* 1998). Le programme STOC a connu un essor rapide en France: 20 stations créées en 1989, 29 en activité en 1991. En raison d'une interruption de la coordination nationale à partir de 1995, l'effort s'est ralenti, et seules 20 stations étaient encore en activité en 1999.

Nous nous proposons dans cet article de faire une évaluation de 10 ans de fonctionnement du programme STOC-capture en France, à partir des données présentes au C.R.B.P.O. début 2000 (environ 80 % des données collectées). L'objectif principal du programme STOC est de déterminer la dynamique des populations des principales espèces de passereaux communs, et en premier lieu les variations d'effectifs des populations nicheuses, sur lesquelles nous porterons notre intérêt ici. Nous terminerons par une analyse critique des avantages et des limites du programme STOC-capture.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Protocole de collecte des données sur le terrain

Tout protocole de suivi d'abondance est basé sur la répétition, plusieurs années de suite et sur un même site, d'un protocole standardisé d'échantillonnage. Pour le STOC-capture, l'échantillonnage se fait par capture-marquage-recapture des oiseaux nicheurs à l'aide de filets, au cours de plusieurs sessions de capture au printemps. Pour un

site donné, la standardisation du protocole est garantie par (1) la fixité des emplacements et donc du nombre des filets, et (2) le nombre, les dates et la durée des sessions de capture, aussi constants que possible d'une année à l'autre.

D'une station à l'autre, le mode opératoire du protocole peut varier substantiellement: le nombre de filets (et donc la superficie couverte) varie de 12 à 50 par station, principalement en fonction du nombre de bagueurs (1 à 4) et du nombre de filets par bagueur (10 à 15); le nombre de sessions varie de 2 à 5; une session s'étend généralement sur une matinée depuis l'aube jusqu'à midi, mais peut s'étendre au reste de la journée ou inclure la veille au soir; les différentes sessions se répartissent au moins de fin mai à début juillet, laps de temps extensible éventuellement de début mai à fin juillet. Pour une station donnée cependant, le protocole reste constant d'une année à l'autre.

Les types d'habitat échantillonnés sont limités par le mode de capture: la strate buissonnante doit être bien développée pour que l'utilisation des filets soit efficace. Les habitats sont donc principalement des zones buissonnantes sèches ou humides, des roselières et des sous-bois assez denses. Dans la mesure du possible, il est recommandé de choisir des milieux dont l'évolution n'est pas trop rapide et dont l'entretien est éventuellement possible afin de faciliter l'interprétation des tendances observées. Une station doit se situer dans un habitat si possible homogène (les mosaïques d'habitats sont à éviter) afin de favoriser les populations locales de grande taille. Il est recommandé qu'une station ne soit pas de forme allongée ou fragmentée en plusieurs petits noyaux: il faut minimiser le rapport entre périphérie et superficie de la station d'étude pour limiter les effets de bordure. La répartition spatiale des filets (longueur 12 m, maille de 16 mm) doit être la plus régulière possible avec une densité recommandée de 5 filets par hectare.

Tous les individus capturés sont bagués et toutes les recaptures sont soigneusement enregistrées même quand plusieurs captures ont lieu le même jour. L'âge de l'oiseau est déterminé avec soin, en particulier s'il s'agit de jeune de l'année ou d'un adulte présumé reproducteur. Cette détermination ne pose en général pas de problème au printemps pour la plupart des espèces (SVENSSON, 1992).



redisation du protocole est des emplacements et donc (2) le nombre, les dates et de capture, aussi constants liée à l'autre.

autre, le mode opératoire du substantiellement: le nombre (efficace couverte) varie de 12 (généralement en fonction du 1 à 4) et du nombre de filets le nombre de sessions varie s'étend généralement sur une le jusqu'à midi, mais peut a journée ou inclure la veille s sessions se répartissent au début juillet, laps de temps ement de début mai à fin n donnée cependant, le pro- l'une année à l'autre.

tat échantillonnés sont limi- pture: la strate buissonnante ée pour que l'utilisation des es habitats sont donc princi- buissonnantes sèches ou es et des sous-bois assez re du possible, il est recom- s milieux dont l'évolution et dont l'entretien est éven- in de faciliter l'interprétation es. Une station doit se situer possible homogène (les sont à éviter) afin de favori- cales de grande taille. Il est station ne soit pas de forme entée en plusieurs petits niser le rapport entre périphé- station d'étude pour limiter s. La répartition spatiale des , maille de 16 mm) doit être la ple avec une densité recom- r hectare.

us capturés sont bagués et sont soigneusement enregis- lusieurs captures ont lieu le e l'oiseau est déterminé avec il s'agit de jeune de l'année ou reproducteur. Cette détermina- éral pas de problème au prin- des espèces (SVENSSON, 1992).

Analyse des données

L'étude des variations de grandeur de population repose sur la comparaison des effectifs d'adultes capturés deux années consécutives, dans les stations échantillonnées avec le même effort ces deux années-là. Pour cette étude, les captures de juvéniles ne sont pas prises en compte car leur nombre dépend trop du succès de la reproduction. Le taux de croissance de la population est alors estimé comme le ratio de l'effectif final sur l'effectif initial. Cependant deux sources d'incertitude affectent cette estimation du taux de croissance: (1) la stochasticité démographique et (2) l'erreur d'échantillonnage.

(1) Les processus démographiques qui sous-tendent les variations d'effectifs sont des phénomènes probabilistes qui s'appliquent à des entités discrètes, les individus. Un individu donné une année donnée est remplacé par un certain nombre entier d'individus l'année suivante (0, 1, 2 ou plus), ce nombre se distribuant selon une loi de Poisson dont le paramètre est le taux de croissance réel. Les individus s'additionnent pour former une population: pour un effectif initial donné N_0 et un taux de croissance λ , l'effectif N_1 attendu l'année suivante de la population se distribue théoriquement selon une loi de Poisson de paramètre $N_0 * \lambda$. Réciproquement, le ratio entre les effectifs observés N_1 et N_0 ne donne qu'une estimation du taux de croissance avec une certaine imprécision même si ces deux effectifs étaient parfaitement déterminés.

(2) L'erreur d'échantillonnage provient de deux sources: (i) seule une partie de la population est échantillonnée, chaque individu ayant une certaine probabilité d'être capturé. Ce processus probabiliste ressemble au processus démographique décrit plus haut: pour un effectif donné N et une probabilité de capture p , l'effectif capturé se distribue asymptotiquement selon une loi de Poisson de paramètre $N * p$. Ce type d'erreur d'échantillonnage et l'incertitude liée à la stochasticité démographique s'ajoutent et se traitent simultanément sur le plan statistique; (ii) la pression d'échantillonnage peut varier d'une année à l'autre, malgré la constance du protocole. En effet, un certain nombre de facteurs incontrôlables agit sur le suc-

cès de capture des adultes au filet. Les conditions météorologiques jouent par exemple un rôle important: le succès de capture est notamment fortement dépendant de la force du vent, et d'une façon plus difficile à quantifier, de la nébulosité, de la température, de l'hygrométrie... Par ailleurs, l'activité des adultes dépend fortement de l'avancement de la reproduction: ils sont de toute évidence plus faciles à capturer en début de saison au moment de la nidification (la défense du territoire, la construction des nids, ou le nourrissage des poussins sont sources de nombreux déplacements et augmentent d'autant de possibilités de capture) qu'en fin de saison quand, semble-t-il, les adultes commencent à muer. Enfin, les variations de structure de la végétation entre années (luxuriance du feuillage notamment liée aux précipitations) peuvent influencer sensiblement la probabilité de capture (par exemple SILKEY *et al.*, 1999). Malheureusement, ces divers facteurs sont susceptibles d'affecter de la même manière une vaste zone géographique et donc de générer des biais non aléatoires (pas inclus dans l'erreur de Poisson) sur les effectifs observés et donc sur le taux de croissance estimé.

Ces biais liés à une variation inter-annuelle du taux de capture sont potentiellement d'autant plus importants qu'une proportion relativement faible des adultes est capturée chaque année malgré l'effort de capture conséquent: des études sur des jeux de données similaires en Grande-Bretagne et aux États-Unis ont montré qu'un protocole de type STOC-capture conduisait à la capture d'environ 50 % des adultes présents (entre 20 et 80 % selon les espèces; PEACH 1993; DESANTE *et al.* 1998). Les probabilités de capture peuvent donc varier substantiellement d'une année à l'autre. Cela rend nécessaire la prise en compte de possibles variations du taux de capture pour estimer le taux de croissance.

Forts de ces constatations, nous avons mis au point une méthode inspirée des techniques les plus modernes des méthodologies statistiques de capture-recapture appliquées à l'étude de la dynamique des communautés d'espèces (NICHOLS *et al.*, 1998; HINES *et al.*, 1999). Cette méthode utilise les recaptures intra-annuelles (individus capturés plusieurs fois au cours d'une même année) pour estimer la pression de capture



chaque année et en déduire une estimation de l'effectif. Le taux de croissance de la population d'une année à l'autre est déduit de la comparaison des estimations des effectifs deux années consécutives. L'intervalle de confiance de l'estimation est calculé par un ré-échantillonnage (*bootstrapping*) des données. Cette méthode est robuste puisqu'elle utilise à la base des estimations le modèle du *jackknife*, modèle considéré comme le plus fiable pour comparer des grandeurs de populations (par exemple BOULANGER & KREBS, 1996; BOULINIER *et al.*, 1998). Elle est également flexible puisque l'utilisation du *jackknife* permet d'une part, de regrouper des données de plusieurs stations, et d'autre part, d'utiliser les recaptures intra-journalières (les recaptures d'individus déjà capturés ce jour) pour améliorer la précisions des estimations (JULLIARD R., en préparation).

Bien que la méthode permette de prendre en compte d'éventuelles variations du taux de capture, les données sont rigoureusement sélectionnées pour assurer une comparabilité maximale entre années. Pour deux années données, seules les stations ayant fonctionné de manière similaire sont considérées (en particulier même nombre de sessions de capture), avec pour chaque station, une sélection supplémentaire des sessions de capture dont les dates sont similaires (± 7 jours) d'une année à l'autre. Une station est exclue si une seule session par an est ainsi retenue. Compte tenu des données disponibles au C.R.B.P.O. au moment de faire des analyses (mars 2000), et de la sélection des données ainsi opérée, le calcul des taux de croissance repose sur respectivement 9, 15, 16, 15, 13, 17, 14, 12 et 13 stations pour les années 1989-1990, 1990-1991, 1991-1992, 1992-1993, 1993-1994, 1994-1995, 1995-1996, 1996-1997, 1997-1998.

Afin de visualiser l'évolution des effectifs, un index est calculé à partir des taux de croissance, en prenant 1989 pour année de référence (index fixé à 100 cette année-là). Un intervalle de confiance est construit à partir de l'intervalle de confiance de l'estimation du taux de croissance. Cet intervalle de confiance ne tient compte ni de l'auto-corrélation entre les estimations de deux taux de croissance consécutifs, ni de l'empilement des erreurs d'estimation des taux de croissance successifs.



RÉSULTATS

Distributions des stations

Les 36 stations STOC ayant fonctionné au moins 3 ans entre 1989 et 1998 ont une répartition relativement homogène (FIG. 1). On note de fortes concentrations en Ile-de-France (4 de ces stations étaient sous la responsabilité de C. VANSTEENWEGEN) et en Alsace (6 stations toutes situées sur l'île du Rhin, bras de terre entre le Rhin et le Grand Canal d'Alsace). Cette répartition cache cependant

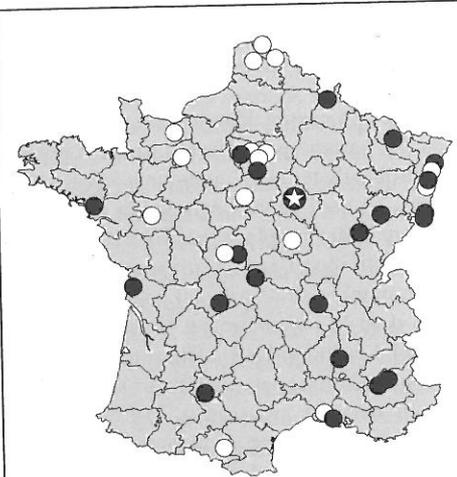


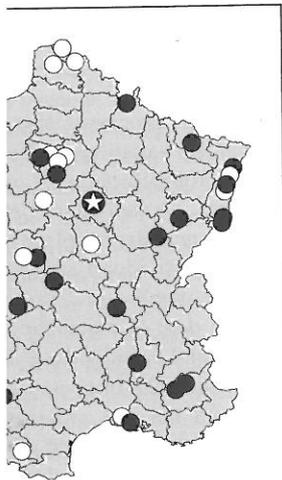
FIG. 1.— Répartition des 36 stations STOC ayant fonctionné au moins 3 ans entre 1989 et 1998. Les cercles noirs indiquent les stations toujours en activité en 1999. Trois sites supplémentaires en roselières en région Nord-Pas-de-Calais suivis depuis 1996 ont été pris en compte pour l'estimation des effectifs de passereaux paludicoles. L'étoile grisée indique le barycentre des stations, pondéré par le nombre de données collectées par station et présentes au C.R.B.P.O.

Distribution of the 36 STOC study points which were active on at least 3 years between 1989 and 1999. Black dots indicate sites still active in 1999. Three more Reed bed sites in Nord-Pas-de-Calais, monitored since 1996 have taken into account for marshland passerines. The grey star indicates the barycentre of the study sites weighted by the quantity of data collected at each site.

ULTATS

tions

STOC ayant fonctionné au 1989 et 1998 ont une répartition (FIG. 1). On note de fortes disparités de répartition entre le Rhin et le Grand Est. La répartition cache cependant



des 36 stations STOC ayant fonctionné au moins 3 ans entre 1989 et 1998. Trois sites supplémentaires dans le Nord-Pas-de-Calais ont été pris en compte pour l'estimation du barycentre des stations. Les sites gris indiquent les stations toujours fonctionnelles. Trois sites supplémentaires dans le Nord-Pas-de-Calais ont été pris en compte pour l'estimation du barycentre des stations. Les sites gris indiquent les stations toujours fonctionnelles.

36 STOC study points which have functioned for at least 3 years between 1989 and 1998. Three additional sites in Nord-Pas-de-Calais have been taken into account for the estimation of the barycentre of the study sites. The grey star indicates the barycentre of the study sites.

TABLEAU I. Liste des espèces échantillonnées par le programme STOC-capture entre 1989 et 1998, pour lesquelles au moins 30 individus adultes ont été capturés, avec, pour chaque espèce, le nombre de captures d'adultes-années (un individu capturé x années est compté x fois). Ces chiffres portent sur environ 80% des données collectées.

Species sampled by the STOC-capture program from 1989 to 1998 (at least 30 adults caught), for each species the number of adult-year (an individual capture x years is counted x times) is given. These data use approximately 80% of the collected information.

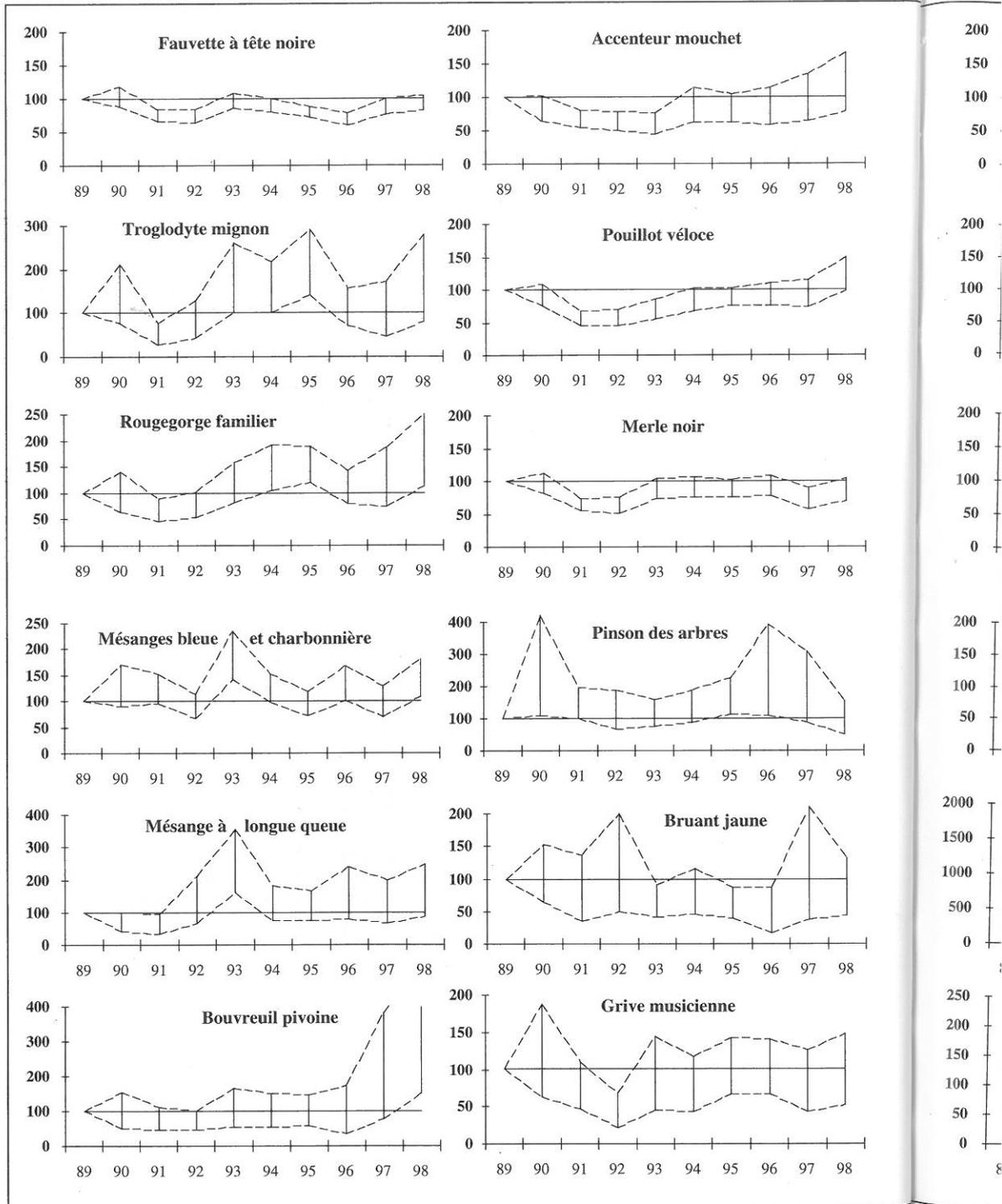
NOM SCIENTIFIQUE	NOM VERNACULAIRE	NOMBRE D'ADULTES CAPTURÉS
<i>Sylvia atricapilla</i>	Fauvette à tête noire	5 189
<i>Turdus merula</i>	Merle noir	2 913
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	2 462
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Rousserolle effarvatte	2 425
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Rosignol philomèle	1 725
<i>Sylvia communis</i>	Fauvette grisette	1 288
<i>Eriothraupis rubecula</i>	Rougegorge familier	1 196
<i>Prunella modularis</i>	Accenteur mouchet	1 157
<i>Sylvia borin</i>	Fauvette des jardins	1 154
<i>Parus major</i>	Mésange charbonnière	965
<i>Hippolais polyglotta</i>	Hypolaïs polyglotte	870
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Pouillot fitis	587
<i>Fringilla coelebs</i>	Pinson des arbres	587
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Troglodyte mignon	538
<i>Passer domesticus</i>	Moineau domestique	514
<i>Aegithalos caudatus</i>	Mésange à longue queue	452
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Bouvreuil pivoine	443
<i>Emberiza citrinella</i>	Bruant jaune	417
<i>Turdus philomelos</i>	Grive musicienne	407
<i>Parus caeruleus</i>	Mésange bleue	361
<i>Sylvia curruca</i>	Fauvette babillarde	356
<i>Acrocephalus palustris</i>	Rousserolle verderolle	313
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Bruant des roseaux	277
<i>Parus palustris</i>	Mésange nonnette	274
<i>Parus montanus</i>	Mésange boréale	250
<i>Cettia cetti</i>	Bouscarle de Cetti	246
<i>Carduelis chloris</i>	Verdier d'Europe	242
<i>Luscinia svecica</i>	Gorgebleue à miroir	230
<i>Carduelis cannabina</i>	Linotte mélodieuse	207
<i>Certhia brachydactyla</i>	Grimpereau des jardins	172
<i>Anthus trivialis</i>	Pipit des arbres	140
<i>Carduelis carduelis</i>	Chardonneret élégant	134
<i>Dendrocopos major</i>	Pic épeiche	99
<i>Picus viridis</i>	Pic vert	69
<i>Phylloscopus bonelli</i>	Pouillot de Bonelli	64
<i>Acrocephalus schoenobanus</i>	Phragmite des joncs	62
<i>Sitta europaea</i>	Sittelle torchepot	58
<i>Lanius collurio</i>	Pic-grièche écorcheur	57
<i>Saxicola torquata</i>	Tarier pâtre	53
<i>Parus cristatus</i>	Mésange huppée	52
<i>Alcedo atthis</i>	Martin-pêcheur d'Europe	51
<i>Hirundo rustica</i>	Hirondelle rustique	49
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Rousserolle turdoïde	46
<i>Sturnus vulgaris</i>	Etourneau sansonnet	44
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Grosbec casse-noyaux	40
<i>Serinus serinus</i>	Serin cini	39
<i>Muscicapa striata</i>	Gobemouche gris	39
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Rougequeue à front blanc	33

une assez forte disparité entre les moitiés nord et sud de la France: les 7 stations les plus méridionales sont toutes des stations de petite taille fournissant relativement peu de données. Effectivement, le barycentre des données utilisées pour cet article se situe au niveau d'Auxerre, soit environ 150 km au nord-est du barycentre géographique français (FIG. 1).

Espèces échantillonnées par le STOC-capture

Entre 1989 et 1998, plus de 25 000 individus adultes ont été capturés appartenant à près de 100 espèces différentes. La moitié d'entre elles n'est représentée que par quelques individus, et seules 48 espèces dépassent 30 captures d'adulte sur la période considérée (TAB. I). Parmi elles, la Fauvette à tête noire domine nettement, et on trouve ensuite les principaux passereaux insectivores des milieux buissonnants (TAB. I). La Rousserolle effarvatte est bien représentée car très abondante dans les milieux humides. On note la relative rareté des passereaux granivores (fringilles, moineaux, bruants) bien que certaines espèces soient bien représentées dans les milieux échantillonnés. L'explication réside principalement dans la faible capturabilité au filet de ces espèces. À titre indicatif, le nombre moyen de captures par individu par an (proportionnel à la capturabilité d'une espèce) est de 1,30 pour la Fauvette à tête noire, 1,42 pour le Merle noir, 1,63 pour le Rougegorge et atteint même 1,78 pour l'Accenteur mouchet, alors qu'il n'est que de 1,16 pour le Pinson des arbres, 1,11 pour le Bruant





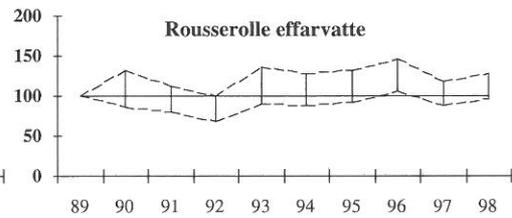
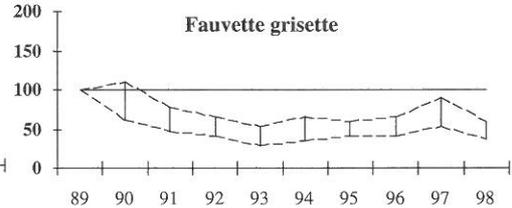
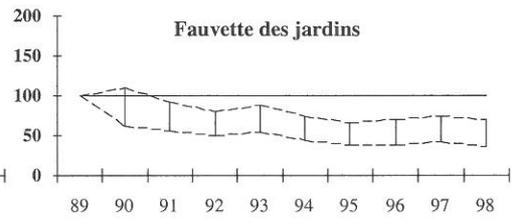
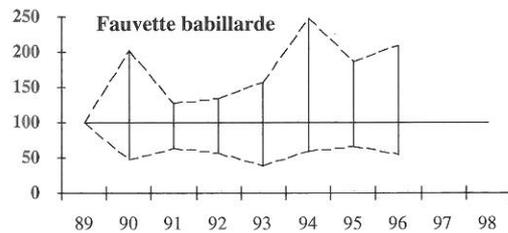
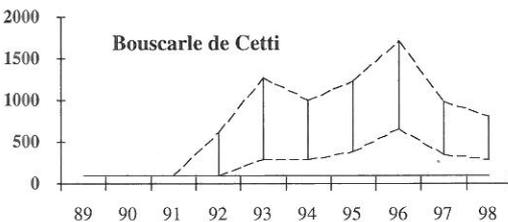
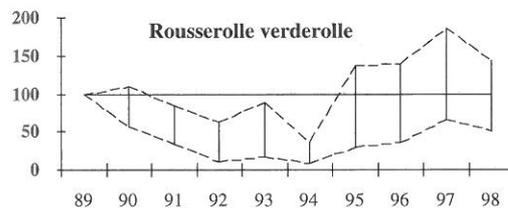
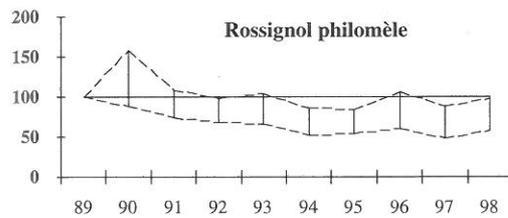
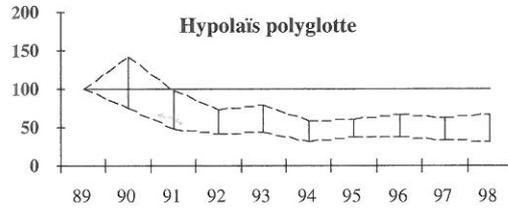
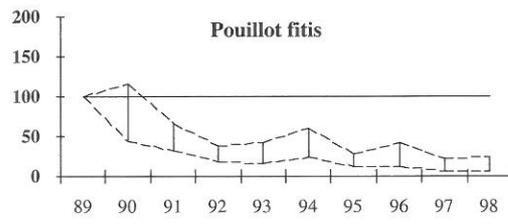
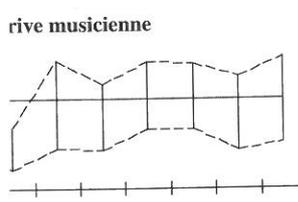
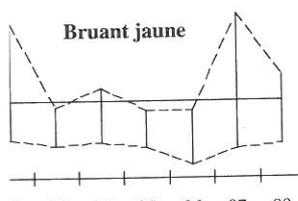
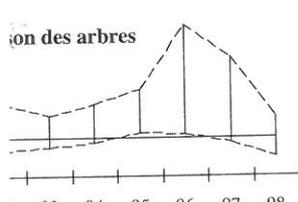
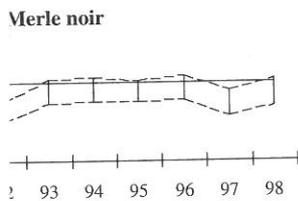
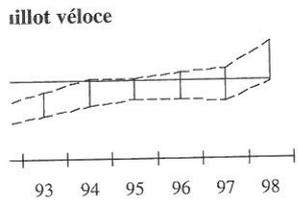
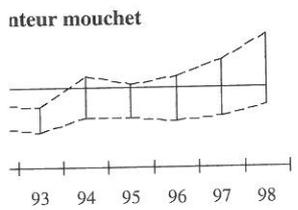


FIG. 2.- Évolution des effectifs nicheurs de 21 espèces d'oiseaux communs entre 1989 et 1998 (base 100 en 1989). Les axes des ordonnées sont en général gradués de 0 à 200, sauf pour le Rougegorge familier, le Troglodyte mignon, les mésanges, le Pinson des arbres, le Bouvreuil pivoine et la Bouscarle de Cetti. L'amplitude de l'intervalle de confiance dépend principalement des effectifs à partir desquels sont calculés les taux de croissance (voir Fig. 4), mais elle est aussi proportionnelle à l'indice d'abondance (un intervalle de confiance relativement constant apparaîtra visuellement important pour un indice élevé et petit pour un indice faible). Pour la Bouscarle de Cetti, la base 100 est en 1991 faute d'effectif suffisant en 1989 et 1990. Pour la Fauvette babillarde, la fermeture de stations propices à cette espèce ne permet pas de calculer un indice au delà de 1996.

Variation of breeding population of 21 common bird species from 1989 to 1999 (base 100 in 1989). Y-axis are generally (except for Robin, Wren, Tits, Bullfinch and Cetti's Warbler) graduated from 0 to 200. for Cetti's Warbler base 100 is set in 1991 due to low population levels in 1989 and 1990. Regarding Lesser Whitethroat closure of favourable sites do not allow monitoring after 1996.



TABLEAU II.— Distribution annuelle des taux de croisances pour 18 espèces de passereaux communs. Test d'homogénéité: X^2 (df = 12) = 37,12; $P = 0,0002$.

Yearly distribution of population growth rates for 18 common songbird species. homogeneity test: X^2 (df = 12) = 37,12; $P = 0,0002$.

	Baisse > 10%	Stable	Hausse > 10%
1989-1990	5	8	5
1990-1991	15	3	0
1991-1992	9	6	3
1992-1993	2	6	10
1993-1994	5	6	7
1994-1995	6	8	4
1995-1996	4	8	6
1996-1997	8	4	6
1997-1998	4	4	10

jaune, 1,05 pour la Linotte mélodieuse et 1,02 pour le Moineau domestique.

Fluctuations des effectifs nicheurs des oiseaux les plus communs

Pour obtenir une précision satisfaisante des estimations de taux de croissance, il faut à la fois un effectif capturé minimum (> 50 par paires d'années) et un nombre minimum de recaptures intra-

annuelles (> 10% des individus recapturés). Dix-huit espèces satisfont à ces critères (le Moineau domestique, bien que suffisamment abondant, n'est pratiquement jamais recapturé ce qui rend impossible l'estimation de la pression de capture pour cette espèce). Afin d'améliorer la précision des estimations, les effectifs des Mésanges bleue et charbonnière ont été additionnés compte tenu de leur écologie très proche et de fluctuations d'effectifs capturés remarquablement similaires. Les évolutions de l'indice d'abondance de trois autres espèces (Rousserolle verderolle, Bouscarle de Cetti et Fauvette babillarde) sont également proposées pour aboutir à un total de 21 espèces (Fig. 2).

Une analyse approfondie de cet ensemble de données nous entraînerait au-delà des objectifs de cet article. Notons brièvement un indiscutable effet année sur la dynamique de population (TAB. II), avec des années au cours desquelles une majorité d'espèce diminue (1991-1992 et surtout 1990-1991) et d'années au cours desquelles une majorité d'espèce augmente (1992-1993 et 1997-1998). On note également une assez forte ressemblance des variations d'abondance entre certains groupes d'espèces: par exemple, le groupe formé par le Merle noir et la Grive musicienne auxquels on peut sans doute rattacher l'Accenteur mouchet

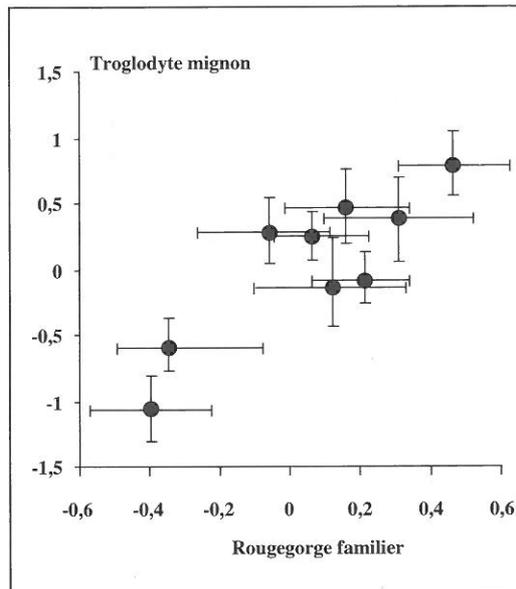


FIG. 3.— Relation entre le taux de croissance des populations de Rougegorge familier et de Troglodyte mignon (après transformation log; les barres verticales et horizontales correspondent à l'erreur d'estimation). La corrélation entre les taux de croissance de deux espèces est évidente, avec cependant une amplitude des variations du taux de croissance plus forte pour le Troglodyte que pour le Rougegorge. Cela suggère que les mêmes facteurs affectent la croissance et la décroissance des populations de ces espèces, mais que le Troglodyte y est plus sensible.

Relationship between population growth rate of Robin and Wren (after log-transformation, vertical and horizontal bars identify the estimation error). The correlation is evident, with Wren populations showing greater amplitude of variation. This suggests that similar factors affect the population dynamics of both species, with the latter being more susceptible.



et le I
Rouge
(voir la
Mésan
longue
la bais
consid
transsa
Fauvet
(-52 %
Pouillo
des var
Rousse
de la E
entre 19
par cet
effectif

Limites:
Es,
actuelle
des ten
vingtair
mations

s individus recapturés). Dix-t à ces critères (le Moineau suffisamment abondant, n'est recapturé ce qui rend impossible la pression de capture pour améliorer la précision des estimations des Mésanges bleue et charbonnières compte tenu de leur et de fluctuations d'effectifs souvent similaires. Les évolutions de trois autres espèces (le Bouscarle de Cetti et le Troglodyte mignon) ont également été proposées pour 11 espèces (FIG. 2).

La profondeur de cet ensemble de données dépasse les objectifs de la STOC-capture. On a brièvement un indiscutable succès dans la connaissance de la dynamique de population de certaines espèces au cours desquelles une augmentation (1991-1992) et surtout une diminution (1992-1993 et 1997-1998) ont été observées. On remarque également une assez forte ressemblance dans les tendances d'abondance entre certains groupes, par exemple, le groupe formé par la Grive musicienne auxquels on peut ajouter l'Accenteur mouchet

entre le taux de croissance des populations de Rougegorge familier et de Mésange bleue (après transformation log; les barres horizontales correspondent à l'erreur standard). La corrélation entre les variations de deux espèces est évidente, et l'amplitude des variations du plus forte pour le Troglodyte mignon. Cela suggère que les mêmes facteurs affectent la croissance et la mortalité de ces espèces, mais que la mortalité est plus sensible.

The population growth rate of the Redstart and the Blue Tit after log-transformation, vertical bars identify the estimation error. The correlation between the variations of two species is evident, with Wren having the greatest amplitude of variation. This suggests that similar factors affect the growth and mortality of both species, with the latter being more sensitive.

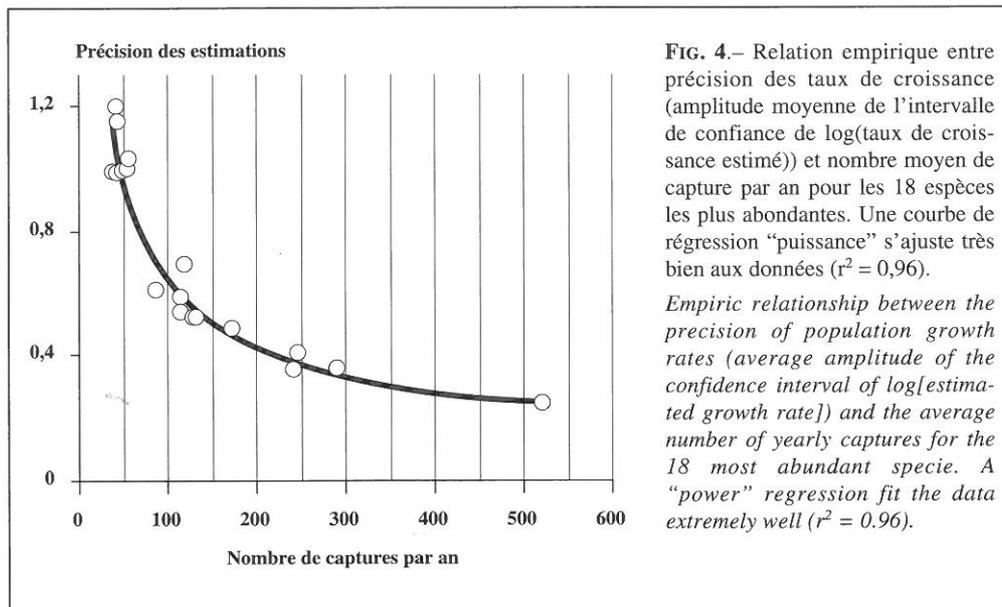


FIG. 4.— Relation empirique entre précision des taux de croissance (amplitude moyenne de l'intervalle de confiance de $\log(\text{taux de croissance estimé})$) et nombre moyen de capture par an pour les 18 espèces les plus abondantes. Une courbe de régression "puissance" s'ajuste très bien aux données ($r^2 = 0,96$).

Empiric relationship between the precision of population growth rates (average amplitude of the confidence interval of $\log[\text{estimated growth rate}]$) and the average number of yearly captures for the 18 most abundant species. A "power" regression fit the data extremely well ($r^2 = 0.96$).

et le Pouillot véloce, le binôme formé par le Rougegorge familier et le Troglodyte mignon (voir la FIG. 3 pour ces 2 espèces), ou encore les Mésanges bleue et charbonnière et la Mésange à longue queue. Le résultat le plus spectaculaire est la baisse apparemment continue sur la période considérée de 5 espèces de passereaux migrateurs transsahariens: le Rossignol philomèle (-24 %), la Fauvette des jardins (-49 %), la Fauvette grise (-52 %), l'Hypolaïs polyglotte (-53 %) et surtout le Pouillot fitis (-87 %; FIG. 2). On note également des variations très importantes des effectifs de la Rousserolle verderolle, une explosion des effectifs de la Bouscarle de Cetti (multiplication par 10 entre 1991 et 1996 sur les deux stations concernées par cette espèce), et la forte augmentation des effectifs du Bouvreuil pivoine entre 1996 et 1998.

DISCUSSION

Limites du programme STOC-capture

Espèces échantillonnées.— Les données actuellement disponibles permettent de proposer des tendances de variations d'effectifs pour une vingtaine d'espèces (FIG. 2). La précision des estimations obtenues dépend étroitement de l'effectif

d'adultes capturés chaque année (FIG. 4). On constate que la précision pourrait être considérablement améliorée pour les espèces à faible effectif, en augmentant l'effort de capture afin d'ajouter quelques dizaines de d'individus par an. En doublant le nombre de stations, on pourrait ainsi suivre une dizaine d'espèces supplémentaires, pour un total de 30 environ (d'après TAB. I). Pour améliorer la couverture des espèces suivies, on peut également encourager les nouvelles stations à privilégier les milieux présentant de fortes densités d'espèces originales. Par exemple, le développement actuel du STOC-capture en roselière devrait permettre d'ajouter le Gorgebleue à miroir, le Bruant des roseaux, la Panure à moustaches *Panurus biarmicus*, le Phragmite des joncs et peut être une ou deux espèces de locustelle à la liste des espèces suivies. De même, le développement du STOC-capture en milieu méditerranéen permettrait d'augmenter substantiellement le nombre d'espèces suivies. Cette stratégie n'est cependant possible que pour les espèces présentant des densités locales fortes. Pour les espèces à distribution dispersée (par exemple, mésanges, Troglodyte mignon, grimpeaux, pics...), seule une multiplication des stations permettra d'atteindre des effectifs importants.



Quelle que soit l'extension du programme, un certain nombre d'espèces pourtant présentes dans les milieux prospectés resteront difficiles à échantillonner, en particulier les fringilles du genre *Carduelis*. Par ailleurs, toute une gamme d'espèces échappe à l'échantillonnage au filet : ce sont en particulier les espèces de milieu ouvert (alouettes, pipits, bergeronnettes, etc.) ou de la canopée (Grosbec casse-noyaux, Lorient d'Europe (*Oriolus oriolus*), etc.), ainsi que les espèces de grande taille (Rapaces, Colombidés, Corvidés...).

Stratégie d'échantillonnage.— L'utilisation des filets comme outil d'échantillonnage impose de fortes contraintes sur le type de milieu échantillonné. D'une part, ces milieux sont limités à ceux ayant une strate végétative entre 0 et 2 m bien développée. D'autre part, ces milieux sont rarement dans un état d'équilibre, et ce sont généralement des milieux jeunes en transition vers des milieux plus fermés et boisés. Cela pose un problème général d'interprétation des données : quel est l'impact de cette évolution sur les tendances observées ? Notons que la méthode d'estimation repose sur la comparaison d'effectifs à une année d'écart. On peut penser qu'à cette échelle, l'évolution locale des milieux n'a que peu d'influence. Cela n'exclut pas qu'un biais systématique puisse apparaître sur le long terme. Constatons toutefois que la comparaison des variations d'effectifs semble rapprocher les espèces sur la base de leur stratégie d'hivernage (sédentaire, migrateur partiel, migrateur transsaharien) bien plus que sur la base de leur habitat de nidification, ce qui suggère que ce dernier facteur n'est pas primordial dans la détermination des variations d'effectifs.

Le protocole STOC-capture est un protocole lourd, qui demande une assez grande disponibilité des intervenants (mobilisation d'au moins 3 weekends entre mai et juin). La technique requiert également la présence de bagueurs expérimentés. La lourdeur du protocole limite d'une part, le nombre de stations, et d'autre part, la flexibilité du choix des stations : les stations sont choisies principalement sur des critères d'accessibilité et d'intérêt particulier pour les bagueurs. Les conclusions que l'on peut tirer des données STOC-capture ont donc *a priori* une généralité assez faible, limitée aux types de milieux choisis par les bagueurs. On peut

penser que les conclusions sont en fait représentatives de tendances plus générales, mais des études complémentaires, en particulier la comparaison avec d'autres réseaux de suivis sont indispensables pour évaluer la représentativité des données du STOC-capture.

Avantage du programme STOC-capture

La méthode d'estimation des taux de croissance utilisée a l'avantage sur toute autre méthode, et *a fortiori*, sur d'autres types de suivis, de pouvoir prendre en compte d'éventuelles variations non contrôlées de la pression d'échantillonnage. Comme nous le soulignons dans le chapitre Méthodes, ces variations sont susceptibles d'être liées aux conditions météorologiques et à l'avancement de la saison. Ces facteurs peuvent affecter une grande surface géographique de la même façon, et donc générer des biais qui s'additionnent d'une station à l'autre. Sans prendre en compte la possibilité de variation de l'échantillonnage, il y a toujours un doute possible sur l'interprétation des variations d'effectifs bruts : un faible effectif une année donnée est-il dû à une réelle diminution des effectifs ou à un faible taux de capture ? Certes, sur le long terme, ces biais éventuels n'empêchent pas de détecter des tendances à la hausse ou à la baisse, sous l'hypothèse que les biais eux-mêmes n'ont pas de tendance. D'ailleurs, les suivis de populations d'oiseaux communs, quelle que soit la méthode, ont principalement été analysés en terme de tendance (par ex., SIRIWARDENA *et al.*, 1998). La prise en compte de possibles variations de capturabilité dans l'estimation du taux de croissance permet d'avoir une certaine confiance dans ces estimations. Au-delà d'une description plus précise de la dynamique de la population, la description fine des variations d'effectifs permet d'envisager une recherche des causes, par exemple à travers des corrélations avec les variations de conditions climatiques. En effet, un effectif dont ne connaîtrait que la tendance peut être mis en relation avec n'importe quels facteurs qui croîtraient ou décroîtraient et ne permet donc en rien de déterminer les causes de variations.

Les opérations de capture d'années en années génèrent une quantité substantielle de recaptures inter-annuelles (individus recapturés à au moins un an d'intervalle). Ce taux de recapture varie ainsi



clusions sont en fait représentatives plus générales, mais des études, en particulier la comparaison aux de suivis sont indispensables pour la représentativité des données du

Programme STOC-capture

d'estimation des taux de croissance sur toute autre méthode, d'autres types de suivis, de pourcentage d'éventuelles variations et la pression d'échantillonnage. Les biais soulignés dans le chapitre sur les variations sont susceptibles d'être influencés par des facteurs météorologiques et à l'avance. Ces facteurs peuvent affecter la précision géographique de la même manière que les biais qui s'additionnent les uns aux autres. Sans prendre en compte la variation de l'échantillonnage, il y a une possibilité sur l'interprétation des effectifs bruts : un faible effectif peut être dû à une réelle diminution des effectifs ou à un faible taux de capture ? Certes, sur les biais éventuels n'empêchent pas les tendances à la hausse ou à la baisse, mais que les biais eux-mêmes n'ont pas été corrigés. D'ailleurs, les suivis de populations communs, quelle que soit la méthode, ont principalement été analysés en termes de capture (ex., SIRIWARDENA *et al.*, 1998). Les effets de possibles variations de capture sur l'estimation du taux de croissance ne peuvent être obtenus avec une certaine confiance dans ces données au-delà d'une description plus précise de la population, la description d'effectifs permet d'envisager la recherche des causes, par exemple à travers des relations avec les variations de conditions climatiques. En effet, un effectif dont la tendance peut être mise en évidence ne permet pas d'importer les conclusions de quels facteurs qui contribueraient et ne permet donc en rien de conclure sur les causes de variations. Les données de capture d'années en années ne permettent pas d'obtenir une quantité substantielle de recaptures d'individus recapturés à au moins un an. Ce taux de recapture varie ainsi

TABLEAU III.— Programmes équivalents au STOC-capture en Europe, ordonnés par ancienneté.
Equivalents of the STOC-capture program in Europe ranked from the oldest to most recent.

	Année de mise en place	Nombre de station (en 1998)
Grande-Bretagne et Irlande	1983	130
Finlande	1986	35
France	1989	20
Pays-Bas	1994	40
Espagne	1995	25
Suède	1997	23
Pologne	1998	5
Allemagne	1999	50

typiquement entre 5 et 35 % suivant les espèces. Ces données peuvent permettre d'estimer la probabilité de survie annuelle des adultes ainsi que de détecter d'éventuelles variations de cette probabilité. Par ailleurs, des développements méthodologiques récents permettent à partir de ces mêmes données d'estimer le taux de recrutement dans la population (proportion de la population nouvellement recrutée au cours d'une année; PRADEL 1996), mais aussi comment les variations de recrutement et de survie sont liées aux fluctuations d'effectifs (NICHOLS *et al.*, 2000). Ainsi, les données collectées par le protocole STOC-capture devraient permettre de déterminer quel paramètre démographique de la survie adulte ou du recrutement de nouveaux individus détermine le plus les variations d'effectifs.

Perspectives du programme STOC-capture

Les premiers résultats issus du programme STOC-capture nous apparaissent suffisamment intéressants pour justifier la poursuite et l'amplification du programme STOC-capture. La diffusion des premiers résultats a déjà remobilisé la communauté des bagueurs, et une dizaine de nouvelles stations ont été ouvertes en 2000. Nous envisageons de poursuivre cette relance pour un objectif de 40 stations minimum en 2001.

Le programme STOC-capture n'est pas isolé et s'est développé dans 7 autres pays européens (TAB. III). La France peut s'enorgueillir de posséder une des séries de données des plus anciennes. Des perspectives d'analyse à l'échelle européenne sont donc envisageables et souhaitables.

À l'échelle nationale, il serait souhaitable également de coupler le programme STOC-capture avec d'autre(s) programme(s) de suivis. Cela permettrait à la fois de palier les limites du programme STOC-capture, et réciproquement, de faire bénéficier d'autres programmes de suivis des avantages du STOC-capture. Les suivis de type "Points d'écoute" par les observateurs naturalistes offrirait des perspectives particulièrement intéressantes : d'une part, la couverture des espèces et des milieux peut être bien supérieure à celle du STOC-capture, d'autre part, la légèreté du protocole permettrait d'envisager une stratégie d'échantillonnage rigoureuse afin de maximiser la généralité des résultats issus de ce type de suivi.

REMERCIEMENTS

Le succès du programme STOC-capture tient d'une part à sa mise en place efficace en 1989-1990 sous la responsabilité de C. VANSTEENWEGEN, et d'autre part, à l'adhésion et la participation continue et bénévole des bagueurs du C.R.B.P.O. à ce programme, en particulier ceux qui ont pris la responsabilité d'une ou plusieurs stations STOC : M^{mes} HECKER & NORE, et MM. ANDRÉ, BARA, BARBIER, BERTRAND, BINNERT, BOULESTEIX, BRIOT, CHABLE, CHARTIER, CLAESSENS, CLAVIER, DICHAMP, DUMEIGE, DOUMERET, DUPONCHEEL, GARCIN, GAUBERVILLE, GENTRIC, GYS, JENN, JOACHIM, KOENIG, LUCCHESI, MÉGUIN, MIGOT, MOREAU, NEWTON, OLIOSSO, PIOTTE, PRÉVOST, RAEVEL, SCAAR, STEIMER & WILLIAMS.

BIBLIOGRAPHIE

- BOULANGER (J.G.) & KREBS (C.J.) 1996.— Robustness of capture-recapture estimators to sample biases in a cyclic snowshoe hare population. *Journal of Applied Ecology*, 33: 530-542.
- BOULINIER (T.), NICHOLS (J.D.), SAUER (J.R.), HINES (J.E.) & POLLOCK (K.H.) 1998.— Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79: 1018-1028.
- DESANTE (D.F.), O'GRADY (D.R.), BURTON (K.M.), VELEZ (P.), FROELICH (D.), FEUSS (E.E.), SMITH (H.) & RUHLEN (E.D.)— 1998. The monitoring avian productivity and survivorship (MAPS) program sixth and seventh annual report (1995 and 1996). *Bird Populations*, 4: 69-122.



- HINES (J.E.), BOULINIER (T.), NICHOLS (J.D.), SAUER (J.R.) & POLLOCK (K.H.) 1999.— COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study*, 46: 209-217.
- NICHOLS (J.D.), BOULINIER (T.), HINES (J.E.), POLLOCK (K.H.) & SAUER (J.R.) 1998.— Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecological Applications*, 8: 1213-1225.
- NICHOLS (J.D.), HINES (J.E.), LEBRETON (J.-D.) & PRADEL (R.) 2000.— The relative contributions of demographic components to population growth: a direct estimation approach based on reverse-time capture-recapture. *Ecology*, sous presse.
- PEACH (W.J.) 1993.— Combining mark-recapture data sets for small passerines. In *Marked individuals in the study of bird populations*, LEBRETON (J.D.) & NORTH (P.M.) (Eds). Birkhäuser Verlag, Basel: 107-122.
- PEACH (W.J.), BAILLIE (S.R.) & BALMER (D.E.) 1998.— Long-term changes in the abundance of passerines in Britain and Ireland as measured by constant effort mist-netting. *Bird Study*, 45: 257-275.
- PRADEL (R.) 1996.— Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52: 703-709.
- SILKEY (M.), NUR (N.) & GEUPEL (G.R.) 1999.— The use of mist-net capture rates to monitor annual variation in abundance: a validation study. *Condor*, 101: 288-298.
- SIRIWARDENA (G.M.), BAILLIE (S.R.), BUCKLAND (S.T.), FEWSTER (R.M.), MARCHANT (J.H.) & WILSON (J.D.) 1998.— Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. *Journal of Applied Ecology*, 35: 24-43.
- SVENSSON (L.) 1992.— *Identification Guide to European Passerines*. 2nd edition. Stockholm. 312 p.
- VANSTENNWEGEN (C.), HÉMERY (G.) & PASQUET (E.) 1990.— Une réflexion sur le programme français de suivi temporel du niveau d'abondance des populations d'oiseaux terrestres communs (S.T.O.C.). *Alauda*, 58: 36-44.

