

Estimation de l'effectif d'une population isolée de salamandres tachetées (*Salamandra salamandra*) par une approche bayésienne

A Zoé, née le 13 octobre 2003.

par

Jérôme PELLET¹ et Béatrice PELLET²

Abstract.—PELLET J. and PELLET B., 2003. Size estimate of an isolated fire salamander population using a bayesian framework. *Soc. vaud. Sc. nat.* 88.4: 483-492.

Population size estimate is a focal issue in ecology. Direct counts being most of the time impossible in animal populations, numerous methods based on capture-mark-recapture (CMR) have been developed. A new statistical approach based on the bayesian paradigm has been applied on an isolated fire salamander population of the Lavaux (Vaud). This method allowed the size estimation of a population of unusual high density. Moreover, it has proven more precise than other classical population indices. Although its use is rather uncommon in the biological community, this bayesian method presents many advantages in the exploitation of CMR data.

Keywords: Fire salamander, bayesian algorithm, closed population, capture-mark-recapture, amphibians.

Résumé.—PELLET J. et PELLET B., 2003. Estimation de l'effectif d'une population isolée de salamandres tachetées (*Salamandra salamandra*) par une approche bayésienne. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 88.4: 483-492.

L'estimation des effectifs de populations est un point central de la biologie de la conservation. Le comptage direct n'étant la plupart du temps pas possible dans les populations animales, de nombreuses méthodes basées sur le principe de capture-marquage-recapture (CMR) ont été développées. Une nouvelle approche statistique basée sur le paradigme bayésien est employée sur une population isolée de salamandres tachetées (*Salamandra salamandra*) du Lavaux vaudois. Cette méthode a permis d'estimer l'effectif d'une population d'une rare densité. De plus, elle a révélé ses atouts faces à d'autres méthodes classiques d'estimation des effectifs de populations. Hélas peu connue des biologistes, cette méthode présente toutefois de nombreux avantages dans l'exploitation des données de CMR.

Mots clés: Salamandre tachetée, algorithme bayésien, population close, capture-recapture, amphibiens.

¹Laboratoire de Biologie de la Conservation, Département d'Ecologie et d'Evolution, Bâtiment de Biologie, CH-1015 Dorigny.

Jerome.Pellet@ie-zea.unil.ch

²Av. Ramuz 29, CH-1009 Pully.

INTRODUCTION

Une part centrale de la biologie de la conservation consiste en l'estimation des effectifs des populations animales et végétales. Les communautés animales sont toutefois souvent trop discrètes pour être comptées directement. C'est la raison pour laquelle différentes méthodes basées sur des échantillons de ces populations ont été développées (SEBER 1986). Parmi ces techniques, la méthode dite de capture-marquage-recapture (CMR) est probablement la plus utilisée depuis le siècle passé. Chez les amphibiens, elle représente une large part des techniques que l'on trouve dans la littérature, juste après le comptage de mâles chanteurs en période de reproduction (ALFORD et RICHARDS 1999). Chez des urodèles (salamandres et tritons) muets, la méthode commune du comptage des mâles n'est malheureusement pas applicable et c'est donc les CMR qui sont employées la plupart du temps (ALFORD et RICHARDS 1999).

Plusieurs auteurs se sont penchés sur la mise au point d'indices de population sur la base de données de captures (p. ex. SCHNABEL 1938, CHAPMAN 1948, BAILEY 1951, SEBER 1965, ALHO 1990, ANDERSON *et al.* 1994). L'ensemble de ces indices est basé sur la même hypothèse fondamentale formalisée par $N=MC/R$, où N est l'effectif de la population que l'on cherche à déterminer, M est le nombre d'individus marqués dans la population lors de la première session, C le nombre de captures à la deuxième session et R le nombre de recaptures.

Il y a plusieurs années, deux auteurs ont proposé une nouvelle méthode pour l'estimation des effectifs de population par une approche bayésienne (GAZEY et STALEY 1986). Peu utilisée dans une communauté de biologistes composée essentiellement de statisticiens dits «fréquentistes», leur proposition n'a rencontré que peu d'échos. Sans rentrer dans les fondements conceptuels du paradigme bayésien, il est utile de savoir que celui-ci est basé sur le théorème de Bayes. Ce dernier démontre que lorsque l'on combine de l'information, la probabilité résultante (ou *posterior*) est proportionnelle au produit de la probabilité reflétant la connaissance *a priori* (ou *prior*) et de la probabilité représentant les informations nouvellement acquises (pour de plus ample détails conceptuels et méthodologique, se référer à GAZEY et STALEY, 1986).

Nous présentons ici l'application de la méthode bayésienne décrite par GAZEY et STALEY (1986) à l'estimation d'une population de salamandres tachetées protégée (DUELLI 1994) du Lavaux. Les avantages de cette approche et ses implications en biologie des populations sont discutés.

MÉTHODES ET ANALYSES

Une population particulière

La population de salamandres étudiée se trouve dans la combe du Rio d'Enfer quelques 150 m au sud du village d'Epesses (VD). Le cours de ce ruisseau est constitué d'une série de seuils alternant avec des passages enterrés. L'un de ces seuils (coord. 546°736/149°091, alt. 420 m), d'une surface de quelques 40 m² abrite une population de salamandres tachetées (*Salamandra s. terrestris*) particulière. En effet, celle-ci est isolée physiquement du reste du vignoble environnant (fig. 1). En amont du ruisseau, un seuil vertical de 1.4 m est infranchissable (bas de la figure 1), les côtés sont constitués de murs calcaires de plus de 2 m de haut et l'aval est un passage enterré sur quelques 100 m.

Cette surface de ruisseau dont seule une petite fraction est couverte de végétation herbacée (à droite de la figure 1) est dominée par *Veronica beccabunga*. Les murs de soutènement du ruisseau sont fortement poreux et les suintements y sont nombreux (à gauche de la figure 1). De nombreuses cavités et fractures sont présentes, allant de quelques centimètres cubes à plusieurs dizaines de centimètres de profondeur. Les salamandres présentes à cet endroit n'ont aucune possibilité de sortir de la surface marquée en blanc sur la figure 1, à l'exception de la traversée du tunnel en aval. Ceci est toutefois peu probable car le ruisseau, au courant laminaire lorsqu'en eau, est fortement défavorable à des salamandres qui, malgré la croyance populaire, sont de piètres nageuses. Si l'émigration est peu probable, l'immigration est elle envisageable puisque d'autres observations de salamandres ont été faites au alentour, dans le vignoble et dans la combe du ruisseau en amont et en aval du village d'Epesses. Il n'est pas exclu que certaines d'entre elles dérivent dans le ruisseau ou chutent du vignoble voisin.

Capture-Identification-Recapture

Les salamandres tachetées se prêtent particulièrement bien aux expériences de capture-marquage-recapture en raison du marquage naturel qu'elles possèdent (fig. 2). Ces taches jaunes permettent l'identification individuelle dès l'âge d'un an environ (FREYTAG 2002, NÖLLERT et NÖLLERT 2003). Bien que légèrement variables d'une année à l'autre, les taches sont suffisamment marquées à cet âge pour permettre une identification avec certitude (BRODMANN 1982, BLAB 1986, CATENAZZI 1998, FREYTAG 2002).

Les soirées pluvieuses d'un été 2003 particulièrement sec ont été témoins d'une activité exceptionnelle des salamandres tachetées. Les 4 sessions ont donc été effectuées sous la pluie entre 22 heures et minuit. La surface d'étude a été parcourue de manière systématique et chaque salamandre observée a été

photographiée. Ces photos ont alors été réunies et le calendrier des captures a pu être établi (HEYER 1994). Ce calendrier des captures a formé la base pour l'estimation de l'effectif de la population.



Figure 1.—La surface d'étude. Comprise entre un seuil infranchissable pour une salamandre et un passage enterré de quelques 100 m, cette population de salamandres peut être considérée comme isolée. M. Guido Olivieri donne l'échelle.



Figure 2.—La reconnaissance individuelle chez les salamandres tachetées est particulièrement aisée chez les adultes. Les marques jaunes se stabilisent dès l'âge de 1 an environ.

Méthode bayésienne

Les hypothèses de base nécessaires à l'application de la méthode bayésienne sont les suivantes (GAZEY et STALEY 1986):

1. la population est fermée durant la période d'étude (pas de mortalité/natalité ni d'émigration/immigration)
2. le marquage est permanent sur la durée de l'étude;
3. la probabilité de recapture est indépendante du marquage;
4. le marquage n'affecte pas la survie des individus.

Les hypothèses de base de la méthode bayésienne étant identiques à celles requises par d'autres méthodes d'estimation des effectifs, il est possible de comparer ses résultats avec ceux obtenus sur la base d'autres indices courants (HEYER 1994).

Dans notre cas, le principe de la méthode bayésienne est de calculer, pour chaque effectif de population possible, la probabilité que l'on observe le schéma de capture-recapture donné, et ceci à chaque session. On détermine donc que notre population peut avoir n'importe quel effectif au début de l'étude (notre *prior*). Par la suite, chaque session apporte de l'information (nombre de captures, de recaptures) et modifie en conséquence la distribution de probabilités de notre effectif de population (on obtient un *posterior* supplémentaire à chaque session après la première).

Pour ce faire, et pour simplifier le calcul afin de l'implémenter dans une feuille de calcul, on détermine *a priori* un intervalle de valeurs dans lequel les calculs seront effectués. Cet intervalle est déterminé dans sa limite inférieure par le nombre d'individus marqués au temps *t*. La limite supérieure est laissée libre, mais elle doit au minimum inclure l'effectif réel de la population *N*. A chaque point de cet intervalle est calculée une probabilité (Equation 1), cette dernière étant normée afin d'obtenir des courbes dont l'intégrale vaut 1. Ce calcul est basé, comme pour les autres méthodes citées plus haut, sur le principe que $N=MC/R$, où *N* est l'effectif de la population que l'on cherche à déterminer, *M* est le nombre d'individus marqués dans la population lors de la première session, *C* le nombre de captures à la deuxième session et *R* le nombre de recaptures (pour de plus amples détails mathématiques, on se référera à GAZEY et STALEY 1986).

$$P = \left(\frac{M}{N}\right)^R \left(1 - \frac{M}{N}\right)^{C-R}$$

Equation 1.—La probabilité calculée à chaque effectif de population *N* en fonction du nombre d'individus marqués dans la population (*M*) au début de la session, du nombre de nouvelles captures (*C*) et du nombre de recaptures (*R*) lors de la session.

Sur cette base il est possible, avec la méthode bayésienne, de représenter graphiquement la distribution de probabilité de l'effectif de la population, et ceci à chaque session. On peut également calculer les variables d'intérêt pour chacune des distributions (moyenne, médiane, mode, écart-type, intervalles de confiance,...). Ce sont ces valeurs que l'on pourra comparer à celles obtenues par d'autres méthodes. Nous avons choisi ici de comparer les résultats obtenus par la méthode bayésienne lors de la dernière session avec deux des méthodes les plus utilisées dans le domaine: le Lincoln-Petersen index (HEYER 1994) et sa correction pour petits effectifs proposée par BAILEY (1951).

$$N = \frac{RC}{M} \quad SD_N = \frac{R^2 N(N-M)}{M^2(M+1)}$$

Equation 2.—L'indice de Lincoln-Petersen et le calcul de son écart type.

$$N = \frac{R(C+1)}{M+1} \quad SD_N = \frac{R^2(N+1)(N-M)}{(M+1)^2(M+2)}$$

Equation 3.—L'indice de Bailey et le calcul de son écart type.

RÉSULTATS

Durant les quelques trois mois qu'a duré l'étude, un total de 48 salamandres ont été photographiées sur quatre sessions de captures. Lors de la 4^e session (27/7/03) le taux de recaptures a atteint la valeur relativement élevée de 48%. Les données complètes sont présentées dans le tableau 1.

Tableau 1.—Données de capture-recapture sur les 4 sessions effectuées.

Session	19/04/03	19/05/03	12/06/03	27/07/03
Captures	17	8	26	26
Marquages	17	5	20	6
Recaptures	-	3	6	20
Total marqués	17	22	42	48

Sur la base du tableau 1, les distributions de probabilités sont calculées à chaque session. On observe lors de la première session une distribution uniforme. Il s'agit de notre *prior*. Aucune information n'est disponible, la population peut donc avoir n'importe quel effectif de manière équiprobable. Lors de la deuxième et troisième sessions, les distributions (*posterior* 1 et 2) se courbent et présentent des maxima à 46 et 97 individus, respectivement. Les formes sont toutefois très peu marquées et les intervalles de confiance associés sont gigantesques. Ce n'est que lors de la quatrième session que l'on obtient la distribution de probabilité terminale (*posterior* 3) utilisant toute l'information à disposition. On visualise immédiatement que c'est lors de cette dernière session que nous avons obtenu suffisamment d'information (nombre d'individus marqués et taux de recaptures) pour faire une inférence valable sur notre population. Celle-ci est de 56 individus avec un intervalle de confiance à 95% (95% de la surface sous la courbe) de [48-66] (fig. 3).

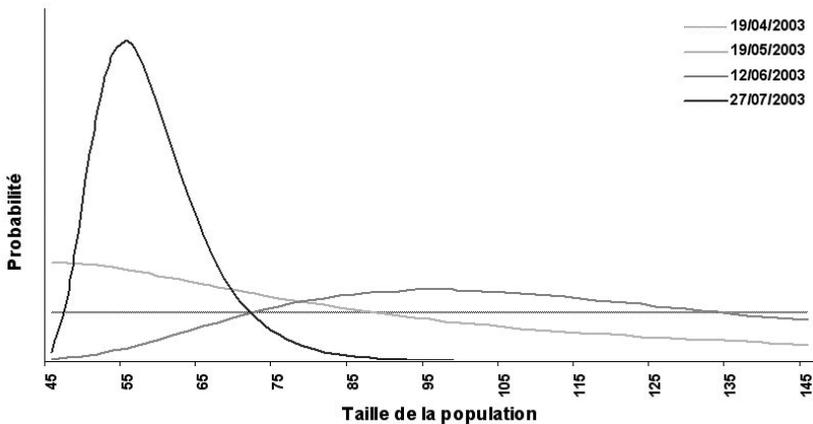


Figure 3.—La méthode bayésienne permet de représenter graphiquement les densités de probabilités associées à chacune des sessions de recapture. L'ordonnée est sans unités puisque la valeur absolue de la probabilité n'a ici pas de sens.

Les calculs effectués avec les autres méthodes classiques permettent également de calculer l'effectif de notre population lors de la dernière session. La figure 4 présente graphiquement les valeurs obtenues pour l'indice de Lincoln, de Bailey et enfin, en grisé, par la méthode bayésienne de Gazey. On observe qu'elles fournissent des résultats similaires. En revanche, les intervalles de confiance de la méthode bayésienne ne descendent pas en dessous du nombre d'individus capturés ($n=48$). Ce point est relativement important dans la mesure où il est absurde de proposer un effectif de population inférieure au nombre d'individus capturés.

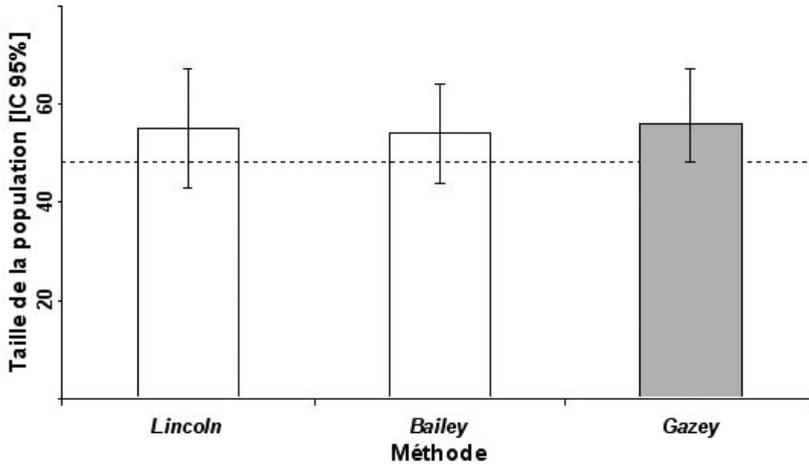


Figure 4.—Comparaison graphique des 3 méthodes présentées. On voit que les deux premières méthodes ont des intervalles de confiance à 95% situés en dessous du nombre d'individus marqués. Cette aberration est prise en compte dans la méthode bayésienne, qui présente d'autre part une asymétrie dans son intervalle de confiance.

DISCUSSION

La population

Habituellement habitante des cordons boisés et des forêts de feuillus (BERTHOUD et PERRET-GENTIL 1976, GROSSENBACHER 1988, FREYTAG 2002), la salamandre ne se rencontre que rarement en densité si importantes (>1 animal/ m^2). Toutefois, ce genre de phénomène a été décrit par GROSSENBACHER (1988) dans des conditions similaires (effondrement de murs de berges, suintements autour de fontaines en molasse).

Un autre fait marquant de cette population est l'abondance d'individus de petite taille (<8 cm). Cela suggère que le recrutement de juvéniles est relativement bon tandis que la survie et/ou la philopatrie adulte semblent relativement faibles. Il semble peu probable que le recrutement soit le fait de naissance sur le site où il n'existe qu'une seule gouille propice au développement larvaire, mais qu'il soit plutôt le fait d'une immigration d'individus métamorphosés provenant de l'amont. Une mensuration systématique des individus aurait probablement permis de comparer une pyramide des tailles avec ce que l'on peut trouver dans la littérature.

D'autre part, il est apparu lors de nos visites que lorsque les conditions atmosphériques deviennent défavorables, les individus rentrent en quelques minutes dans les fissures des murs pour y disparaître complètement. Il existe

donc très probablement un réseau dense de petites cavernes permettant à l'ensemble des animaux de s'y abriter. En cas de rénovation du cours du ruisseau, il sera indispensable d'effectuer les travaux après avoir déplacé les individus dans un secteur situé en amont propice à leur survie.

La méthode bayésienne

Très visuelle, cette méthode permet non seulement d'estimer des effectifs de populations, mais également de visualiser le comportement séquentiel des distributions de probabilité lors de chaque session. Ainsi donc, la rupture de la première hypothèse (population fermée) se verra immédiatement sur le graphe qui produira des séquences de courbes aux modes strictement croissants ou décroissants.

D'autre part, cette méthode prend en compte un élément supplémentaire dans l'estimation des probabilités. La population étant par hypothèse fermée, il ne peut y avoir moins d'individus que le nombre capturés à chaque session. Cela permet de redéfinir des intervalles de confiance logiques, dans la mesure où ils ne suggèrent pas que la population est inférieure au nombre d'individus marqués, comme illustré sur la figure 4. Ce problème est particulièrement marqué dans les méthodes traditionnelles lorsque les tailles d'échantillons sont petites. Il a par ailleurs été démontré (GAZEY et STALEY 1986) que la méthode bayésienne est avantageuse dans le cas des petites populations et est donc particulièrement recommandée pour l'étude des populations rares et menacées. Son application devrait donc être généralisée, ou pour le moins comparée avec d'autres méthodes plus classiques d'estimation des populations.

REMERCIEMENTS

Ce travail est dédié à Zoé Evard qui, nous l'espérons, aura la joie de rencontrer dans les années à venir de nombreuses salamandres tachetées se déplaçant sous les pluies nocturnes du Lavaux.

Les observations de salamandres tachetées sont toutes intéressantes! Vous pouvez les envoyer au KARCH (Centre de coordination reptiles et amphibiens de Suisse), Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, 3005 Bern. tél.: 031/350 74 55 ou Silvia.Zumbach@cscf.unine.ch.

Un grand merci à Véronique Helfer, Eric Baehler, Glenn Yannic, Gilles Cottet et Alain Maibach pour leur aide.

BIBLIOGRAPHIE

- ALFORD R. A. and RICHARDS S. J., 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Rev. of Ecology and Systematics* 30: 133-165.
- ALHO J. M., 1990. Logistic regression in capture-recapture models. *Biometrics* 46: 623-635
- ANDERSON D.R., K.P. BURNHAM and G.C. WHITE., 1994. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology* 75: 1780-1793.

- BAILEY N., 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika* 38: 293-306.
- BERTHOUD G. et PERRET-GENTIL C., 1976. Les lieux humides et les batraciens du canton de Vaud. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 96, 16.1: 1-40.
- BLAB J., 1986. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien, 3. Ausg., Kilda Verlag, Greven.
- BRODMANN P., 1982. Les amphibiens de Suisse. LSPN, Bâle. 49 p.
- CATENAZZI A., 1998. Ecologie d'une population de salamandres tachetées au Sud des Alpes. Travail de diplôme, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- CHAPMAN D.G., 1948. A mathematical study of confidence limits of salmon populations calculated from sample tag ratios. *Intern. Pacific Salmon Fisheries Comm. Bull.* 2: 69-85.
- DUELLI P., 1994. Liste rouge des espèces animales menacées de Suisse. Office fédéral de l'environnement des forêts et du paysage, Bern.
- FREYTAG G.E., 2002. Feuersalamander und Alpensalamander. Neue Brehm-Bücherei Band 142, Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben. 79 p.
- GAZEY W. J. and STALEY M.J., 1986. Population estimation from mark-recapture experiments using a sequential bayesian algorithm. *Ecology* 67(4): 941-951.
- GROSSENBACHER K., 1988. Atlas de distribution des amphibiens de Suisse. Documenta Faunistica Helvetiae, LSPN-CSCF, Bâle. 207 p.
- HEYER R., 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution, Washington. 364 p.
- NÖLLERT A. et NÖLLERT C., 2003. Guide des amphibiens d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris. 383 p.
- SCHNABEL Z.E., 1938. The estimation of total fish populations of a lake. *Am. Math. Monthly* 45: 348-352.
- SEBER G.A.F., 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.
- SEBER G.A.F., 1986. A review of estimating animal abundance. *Biometrics* 42: 267-292.

Manuscrit reçu le 3 décembre 2003