

## RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME FORET

SERIE C : LA CHENAIE A GALEOBDOLON ET OXALIS  
DE MESNIL- EGLISE (FERAGE)

*Contribution n° 14*

### Essai d'écologie quantitative sur une population de *Geotrupes stercorosus* (Scriba) (Coléoptère Lamellicorne)

PAR

M. DESIERE (Liège)

#### 1) INTRODUCTION

Nos connaissances sur la structure et la dynamique des populations animales se développent considérablement, grâce au perfectionnement des méthodes quantitatives d'estimation. Ces méthodes d'estimation reposent elles-mêmes sur des données d'observations obtenues par des techniques de capture. Celles-ci ont également évolué en fonction du degré de précision désiré par le chercheur. Ainsi, les procédés traditionnels de piégeage fournissent des résultats trop relatifs, ne donnant de la population qu'une image fort approximative et « figée » dans le temps. Des estimations en valeur absolue et une vue plus dynamique des populations peuvent être obtenues si l'on accorde plus de souplesse aux procédés de piégeage, par exemple en relâchant les individus capturés et en caractérisant ceux-ci au moyen d'une marque appropriée. C'est le procédé de « marquage-recapture » bien connu des écologistes.

Nous avons appliqué cette technique au cours d'une étude quantitative d'une population d'adultes de *Geotrupes (Anoplotrupes) stercorosus* (Scriba) (Coléoptère Lamellicorne). Le choix de cette espèce est justifié par son importance quantitative relative dans la biomasse des insectes de la forêt de Féragé, un des sites choisis par le Centre National d'Ecologie Générale pour l'étude synécologique de l'écosystème forêt.

Grâce à ce procédé, nous tenterons de résoudre les deux problèmes suivants :

1) Quelle est la densité de population de l'espèce au sein de l'habitat étudié et quelles sont, au cours de la période phénologique, les variations numériques de la population ?

2) A quelle étendue de l'aire de distribution de la population peuvent correspondre ces estimations numériques ?

Après une rapide description du site étudié, nous détaillerons chaque étape du procédé de « marquage-recapture ». Nous verrons ensuite comment les résultats expérimentaux obtenus permettent de résoudre les problèmes posés.

## 2) CARACTERISTIQUES SOMMAIRES DU SITE ETUDIE

La parcelle dans laquelle se sont déroulées nos observations est comprise dans la forêt de Férage (Donation Royale, commune de Mesnil-Eglise, province de Namur), située sur le versant gauche de la vallée de la Lesse (altitude 235 m). La partie du bois choisie présente une couverture végétale relativement homogène. Il s'agit d'une chênaie à coudrier sur humus doux. La strate herbacée est constituée essentiellement par *Lamium galicobdolon* et *Oxalis acetosella* croissant sur un sol brun limono-argileux, moyennement profond. (TANGHE, M. et FROMENT, A., 1968; DUUVIGNEAUD, P., 1969).

## 3) CHOIX ET DESCRIPTION D'UN PROCEDE DE CAPTURE

La nature même des habitudes trophiques de l'espèce étudiée (sapro-nécrophage), nous a conduit à adopter un procédé de piégeage connu pour son efficacité dans la capture des insectes nécrophages. Cependant, la méthode classique consistant à enterrer au ras du sol une série de récipients remplis d'appâts carnés, a été quelque peu améliorée.

Les pièges utilisés consistent en deux cylindres de zinc emboîtés l'un dans l'autre. Le cylindre externe ouvert aux deux extrémités est enfoncé au ras du sol et sert de gaine à la partie interne, coulissante. Dans ce cylindre externe sont déposés les appâts carnés dont l'approvisionnement est assuré au début de chaque série de marquages. Le cylindre interne, plus court, est muni d'un rebord à l'ouverture supérieure et d'une plaque grillagée obturant l'autre extrémité.

Ce dispositif permet un maniement plus rapide des insectes capturés. D'autre part, il évite que les insectes soient souillés par les sanies des appâts ce qui assure une adhérence convenable de la marque colorée qui leur est apposée.

Le piège est enfin surmonté d'une plaquette en bois limitant la pénétration d'eau dans le piège et empêchant la fuite des nécrophages capturés.

#### 4) CHOIX ET DESCRIPTION D'UNE TECHNIQUE DE MARQUAGE

Le choix d'une technique de marquage a été conditionné par la nécessité de marquer séparément les individus de la population étudiée. La méthode des marques colorées a été retenue, après avoir été testée en laboratoire sur des populations de *Tenebrio molitor* au double point de vue de sa résistance à l'abrasion et de son innocuité.

Cette technique consiste à utiliser un vernis coloré, à base d'acétone, (vernis à ongles), appliqué sur une partie déterminée de la carapace de l'insecte. Les avantages présentés par ce procédé sont les suivants :

- 1) Possibilité d'établir un véritable code, grâce à l'étendue de la gamme de colorants disponibles;
- 2) Résistance aux agents chimiques, physiques et mécaniques du milieu;
- 3) Absence de nocivité à l'égard des animaux traités.

#### 5) DESCRIPTION DU MECANISME DE CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE

Nous capturons les géotrupes à l'aide de 30 pièges répartis, par groupes de 5, en 6 stations. Les pièges ont été installés le 15 mai 1968, et les observations se sont prolongées jusqu'au 5 juillet 1968. Pendant cette période, 5 séries de marquages-recaptures, chacune d'une durée de 6 jours, ont été réalisées à intervalles réguliers.

Les pièges sont appâtés 48 heures avant le premier marquage de chaque série, puis sont visités quotidiennement à la même heure. Les *Geotrupes stercorosus* pris dans chacun des pièges reçoivent une marque colorée dont l'emplacement sur leur exosquelette diffère d'une station à l'autre. Les individus ainsi marqués sont relâchés, au hasard, dans un rayon de 3 mètres, autour de l'emplacement des pièges. Les individus capturés les jours suivants subissent la même séquence d'opérations : les individus marqués étant relâchés tels quels, les autres recevant un « cachet » signalétique propre à la station d'origine.

Le tableau 1 présente, pour chacune des 5 séries d'observations, les résultats des captures et des reprises journalières pour l'ensemble des 6 stations.

#### 6) CALCUL DES ESTIMATIONS DE LA POPULATION DE *GEOTRUPES STERCOROSUS*

Les résultats permettent une estimation numérique, en valeur absolue, de la population étudiée, grâce à une méthode basée sur le calcul des probabilités dont le principe a été notamment défini par LINCOLN (1930) : Ce principe est le suivant :

— soit une population composée de N. individus.

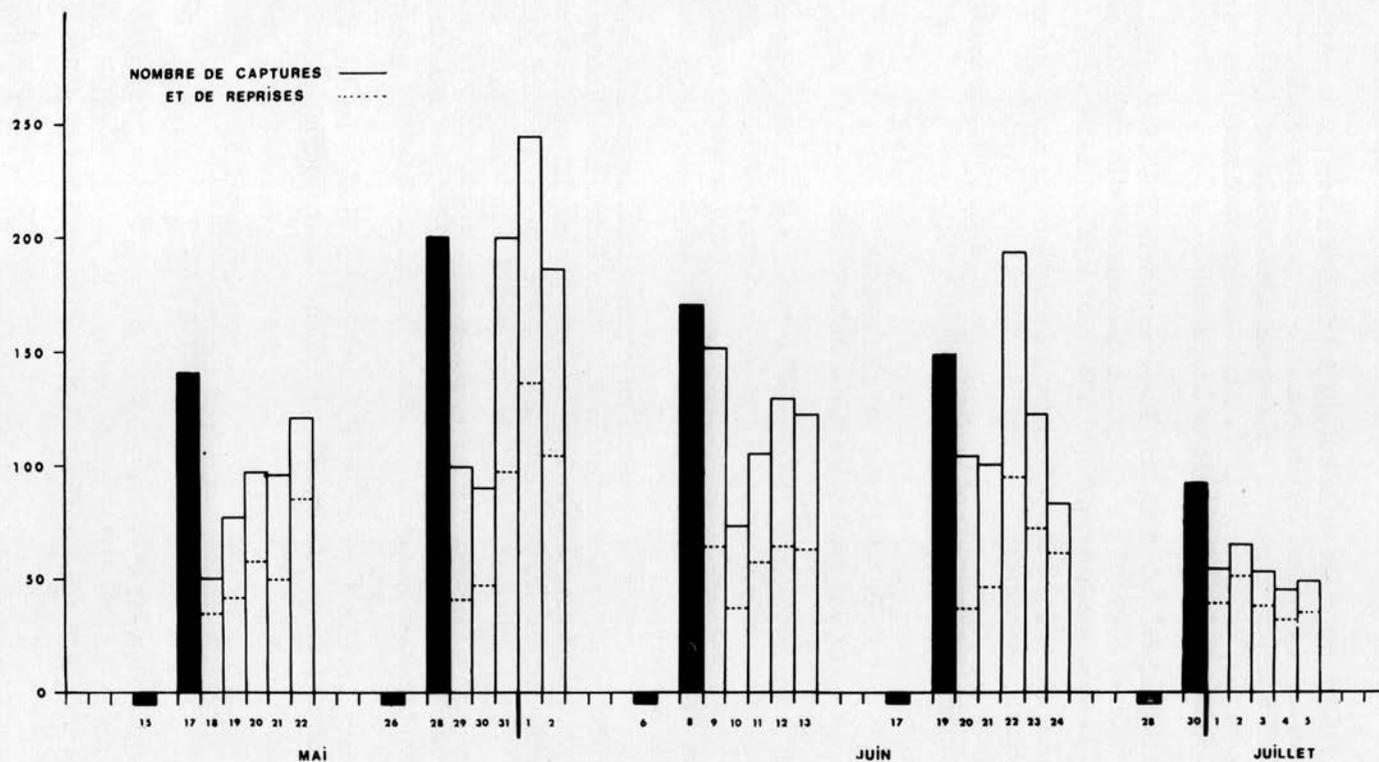


TABLEAU 1.

Nombre de captures (traits pleins) et de reprises (traits pointillés) au cours des 5 séries d'observations. Chaque rectangle noir figure le nombre total de captures le 1<sup>er</sup> jour de chaque série de marquages. Les petits rectangles noirs disposés sous l'axe des abscisses indiquent la date à laquelle tous les pièges sont appâtés.

- nous capturons un premier échantillon contenant  $n_1$  individus, que nous marquons et que nous relâchons (soit  $X_1$  ces  $n_1$  individus marqués). Nous supposons qu'ils se répartissent de façon homogène dans la population.
- nous obtenons ensuite un second échantillon constitué de  $n_2$  individus, dont une fraction ( $x_2$ ) portent la marque du 1<sup>er</sup> échantillon.

Dès lors, sous certaines conditions dont les principales sont énumérées ci-dessous, le nombre total d'individus dans le 2<sup>ème</sup> échantillon ( $n_2$ ) est au nombre total d'individus marqués dans ce même échantillon ( $x_2$ ) comme le nombre total des individus de la population ( $N$ ) est au nombre total d'individus marqués existant dans la population, juste avant le 2<sup>ème</sup> prélèvement ( $X_1$ ).

La connaissance de 3 de ces grandeurs ( $n_2$ ,  $x_2$  et  $X_1$ ) permet le calcul de la 4<sup>ème</sup> grandeur inconnue  $N$ .

$$\text{Soit :} \quad \frac{n_2}{x_2} = \frac{N}{X_2}$$

$$\text{d'où :} \quad N = \frac{n_2 X_1}{x_2}$$

Ce principe a servi de point de départ à l'élaboration de formules plus complexes (JACKSON, 1933; BAILEY, 1951; DE LURY, 1954; MACLEOD, 1958; JOLLY, 1965), dont une (DE LURY, 1951) constitue l'équation de base à partir de laquelle on peut, en adoptant un plan de marquage précis, obtenir de bonnes estimations de la population étudiée :

$$\frac{x_t - n_t X_t N_t}{1 - X_t N_t} = 0. \quad (1)$$

où  $N_t$  et  $X_t$  représentent respectivement le nombre total d'individus ( $N_t$ ) et le nombre total d'individus marqués ( $X_t$ ) se trouvant dans la population juste avant le prélèvement et le marquage d'ordre  $t$ , et où  $n_t$  et  $x_t$  représentent respectivement le nombre total d'individus ( $n_t$ ) et le nombre total d'animaux marqués ( $x_t$ ) constituant l'échantillon d'ordre  $t$ .

La formule (1) peut être modifiée (DE LURY, 1951) en fonction de certaines hypothèses relatives au plan de marquage adopté. Le procédé de marquage que nous avons utilisé implique (1) que la probabilité d'être capturé est la même pour tous les individus, (2) que la population reste constante durant chaque période de marquage; en d'autres mots, nous négligeons, durant cette période, les fluctuations numériques dues à la mortalité, à la natalité, à l'émigration ou à l'immigration de certains individus. Sous de telles réserves,  $N_t$  devient égal à  $N$ .

L'équation (1) s'écrit alors :

$$\frac{x_t - n_t X_t N}{1 - X_t N} = 0 \quad (2)$$

qui peut encore s'énoncer comme suit :

$$x_t - n_t X_t N_t \left( \frac{1}{1 - X_t N_t} \right) = 0 \quad (3)$$

Cette dernière équation (3) ne peut être résolue algébriquement par rapport à N mais on obtient une solution numérique approchée en négligeant dans l'équation (3) le terme

$$\frac{1}{1 - X_t N_t}$$

$(X_t/N_t)$  est supposé très petit.

L'équation (3) ainsi amputée se résout maintenant facilement par rapport à N. Soit  $\tilde{N}_1$  la première estimation de N.

$$\tilde{N}_1 = \frac{n_t X_t}{x_t} \quad (4)$$

Une meilleure estimation de N peut être obtenue en substituant  $\tilde{N}_1$  à N dans le terme négligé

$$\text{soit : } \frac{1}{1 - x_t/N} = \frac{1}{1 - x_t/\tilde{N}_1} = W_t \quad (1)$$

L'équation (3) est résolue, cette fois entièrement, par rapport à  $\tilde{N}_1$ . Sa solution,  $\tilde{N}_2$ , donne une nouvelle et meilleure approximation de N.

$$\tilde{N}_2 = \frac{n_t X_t \cdot W_t}{x_t \cdot W_t} \quad (1)$$

Ce procédé itératif peut se poursuivre en substituant chaque fois à N dans l'équation (3) la dernière estimation calculée, jusqu'à l'obtention de deux estimations consécutives de N sensiblement égales. La dernière estimation est alors considérée comme la plus proche de la valeur inconnue, N.

Les limites de confiance sont enfin calculées pour chaque estimation finale avec un coefficient de sécurité égal à 95 %, par la formule :

$$\frac{W_t^{(1)} n_t X_t}{W_t^{(1)} x_t \pm 2 W_t^{(1)} x_t}$$

7) ESTIMATION DE LA POPULATION DE *GEOTRUPES STERCOROSUS*  
ET VARIATIONS AU COURS DE LA PERIODE PHENOLOGIQUE

Les résultats obtenus sont présentés sous la forme de cinq tableaux correspondant aux cinq séries de marquage-recapture.

La signification des symboles est identique à celle des termes utilisés pour l'explication de la formule (voir ci-dessus) :  $\tilde{N}_1$ ,  $\tilde{N}_2$ ,  $\tilde{N}_3$  et  $\tilde{N}_4$  représentent les diverses estimations de N, nombre total de géotrupes constituant la population étudiée; la dernière estimation,  $\tilde{N}_4$  pour les séries 1, 2, 3 et 5 et  $\tilde{N}_2$  pour la série 4 représentent la meilleure approximation de N.

Sous chaque tableau, nous figurons les limites de confiance des valeurs de N au seuil de probabilité égal à 0,05 %.

Ces résultats nous montrent l'évolution de la densité de la population pour la période étudiée. Etant donné la constance relative des conditions climatiques enregistrées au cours de cette période, nous pouvons interpréter les fluctuations numériques comme le reflet de la courbe phénologique de l'espèce.

Notre population présente donc un degré d'abondance maximale dès les premiers jours de juin (série 2). Après une régression lente s'étagant sur tout le mois (série 3 et 4) on assiste, au début de juillet à une diminution rapide et importante du nombre d'individus (série 5).

Il nous reste maintenant à délimiter, dans la mesure du possible, l'aire d'activité de la population étudiée afin de préciser la densité de répartition des individus. Ceci nous permettra de ramener nos estimations quantitatives à une unité de surface choisie (l'hectare) et de calculer par la même occasion la valeur de la biomasse de la population.

TABLEAU 2

Estimation globale de la population de *Geotrupes stercorosus* (SCRIBA)  
à la fin de la 1<sup>re</sup> série de marquage (22-V-68).

t	$n_t$	$x_t$	$X_t$	$n_t \cdot X_t$	$\Sigma n_t \cdot X_t$	$\Sigma x_t$	$\tilde{N}_1$	$\tilde{N}_2$	$\tilde{N}_3$	$\tilde{N}_4$
1	141									
2	51	35	141	7.191	7.191	35				
3	79	42	157	12.403	19.594	77				
4	97	58	194	18.818	38.412	135				
5	96	50	233	22.368	60.780	185				
6	121	85	279	33.759	94.539	270	350	372	369	370

Les limites de confiance sont, 344 et 398.

TABLEAU 3

Estimation globale de la population de *Geotrupes stercorosus* (SCRIBA)  
en fin de la 2<sup>me</sup> série (2-VI-68).

t	$n_t$	$x_t$	$X_t$	$n_t \cdot X_t$	$\Sigma n_t \cdot X_t$	$\Sigma x_t$	$\bar{N}_1$	$\bar{N}_2$	$\bar{N}_3$	$\bar{N}_4$
1	200									
2	99	41	200	19.800	19.800	41				
3	90	47	248	22.320	42.120	88				
4	199	97	291	57.909	100.029	185				
5	244	136	393	95.892	195.921	321				
6	186	104	501	93.186	289.107	425	680	725	717	718

Les limites de confiance sont, 674 et 768.

TABLEAU 4

Estimation globale de la population de *Geotrupes stercorosus* (SCRIBA)  
en fin de la 3<sup>me</sup> série de marquage (13-VI-68).

t	$n_t$	$x_t$	$X_t$	$n_t \cdot X_t$	$\Sigma n_t \cdot X_t$	$\Sigma x_t$	$\bar{N}_1$	$\bar{N}_2$	$\bar{N}_3$	$\bar{N}_4$
1	170									
2	151	64	170	25.670	25.670	64				
3	73	37	257	18.761	44.431	101				
4	105	57	293	30.765	75.196	158				
5	129	64	341	43.989	119.185	222				
6	122	63	406	49.532	168.717	285	592	632	626	627

Les limites de confiance sont, 579 et 684.

TABLEAU 5

Estimation globale de la population de *Geotrupes stercorosus* (SCRIBA)  
en fin de la 4<sup>me</sup> série (24-VI-68).

t	$n_t$	$x_t$	$X_t$	$n_t \cdot X_t$	$\Sigma n_t \cdot X_t$	$\Sigma x_t$	$\bar{N}_1$	$\bar{N}_2$	$\bar{N}_3$
1	143								
2	102	37	143	14.586	14.586	37			
3	100	46	208	20.800	35.386	83			
4	192	94	262	50.304	85.690	177			
5	122	72	360	43.920	129.610	249			
6	83	61	410	34.030	163.640	310	527	547	545

Les limites de confiance sont, 508 et 588.

TABLEAU 6

Estimation globale de la population de *Geotrupes stercorosus* (SCRIBA)  
en fin de la 5<sup>me</sup> série (5-VII-68).

t	$n_t$	$x_t$	$X_t$	$n_t \cdot X_t$	$\Sigma n_t \cdot X_t$	$\Sigma x_t$	$\bar{N}_1$	$\bar{N}_2$	$\bar{N}_3$	$\bar{N}_4$
1	92									
2	54	39	92	4.968	4.968	39				
3	65	51	107	6.955	11.923	90				
4	53	38	121	6.413	18.336	128				
5	45	32	136	6.120	24.456	160				
6	49	35	149	7.301	31.757	195	162	180	174	175

Les limites de confiance sont, 163 et 190.

## 8) ETENDUE DE L'AIRE DE DISTRIBUTION DE LA POPULATION MARQUEE

Grâce à la même technique de marquage-reprise, nous avons pu apprécier l'étendue de l'aire de distribution de la population de chaque station. Ceci revient à évaluer, pour la durée de piégeage et de marquage (soit 7 jours), le rayon d'attraction maximum des pièges d'une station donnée.

La méthode consiste à marquer différemment plusieurs échantillons de *Geotrupes* capturés dans une station et à les relâcher, dans une direction choisie, à des distances variables par rapport à la station d'origine. Décrivons rapidement la marche des opérations.

### *Premier essai :*

Trente *G. stercorosus* capturés le 13 juin (fin de la 3<sup>e</sup> série d'observations) dans les pièges de la station n° 4, sont répartis en 2 lots de 15 individus. Les individus du premier échantillon reçoivent, en plus de la marque correspondant à la station 4, une nouvelle marque sur une autre partie du corps. Ils sont ensuite relâchés, à 20 m des pièges d'origine, dans une direction voisine de la bissectrice de l'angle formé par les stations 3, 4 et 5.

Les *Geotrupes* du deuxième échantillon reçoivent une marque différente et sont relâchés, dans la même direction, à 40 m de la station 4.

### *Deuxième essai :*

Trente *Geotrupes* sont de nouveau répartis en 2 lots égaux (14 juin). Chaque individu reçoit une marque supplémentaire, dont l'emplacement diffère selon la distance à laquelle il est relâché. Les deux échantillons sont déposés respectivement à 10 m et à 30 m de la station d'origine.

Le tableau 7 donne les résultats des reprises observées durant les 7 jours suivant le début de chacun des 2 essais. Précisons que chaque individu marqué capturé, est immédiatement relâché, à la station correspondant à la marque colorée qu'il porte.

**Discussion :** L'expérience tentée démontre de façon satisfaisante l'efficacité de la méthode de capture-marquage-recapture pour aborder le genre de problème proposé (déplacements, migration, etc...). Toutefois, il faut reconnaître le peu de signification statistique de ces résultats étant donné la faible représentativité des échantillons.

Cependant, nous pouvons considérer, comme une hypothèse de travail valable, que la distance de 20 m représente le rayon d'attraction maximum des pièges, pour la période envisagée (1).

(1) Une expérience similaire effectuée en juin 1969, sur une population de densité initiale connue (280 *Geotrupes*) nous a permis de vérifier les conclusions du présent travail. L'analyse détaillée de ces résultats fera l'objet d'une prochaine publication.

TABLEAU 7

	13-VI	14-VI	15-VI	16-VI	17-VI	18-VI	19-VI	20-VI	21-VI	n. total de reprises
<i>Premier essai :</i>										
15 G. relâchés à 20 m.	-	-	1	1	2	-	1	-	-	5
15 G. relâchés à 40 m.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Deuxième essai :</i>										
15 G. relâchés à 10 m.	-	-	1	3	-	1	2	-	1	8
15 G. relâchés à 30 m.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0

Si nous admettons que cette distance vaut également pour les 5 autres stations, nous pouvons rapporter chacune de nos estimations à une superficie identique à celle d'une circonférence dont le rayon est égal à 20 m.

Le tableau 8 donne le nombre de *Geotrupes* estimés par Ha pour chaque série d'observations, au cours de la période phénologique.

La biomasse des *Geotrupes stercorosus* peut être également calculée; nous avons déterminé le poids sec après dessiccation à l'étuve à 90°; le poids sec d'un échantillon de 20 individus appartenant à la population étudiée, est de 1 gr. 997, ce qui correspond à un poids sec moyen de 0 gr. 099.

Les fluctuations de la biomasse de la population exprimée en poids sec par hectare sont présentées dans le tableau 8.

## 9) CONCLUSIONS

L'intérêt de cette méthode de marquage-reprise en écologie quantitative résulte à la fois :

1) de son efficacité pour la capture rapide et abondante des insectes étudiés, grâce à une technique de piégeage et 2) de la richesse d'informations qu'elle est susceptible de fournir par l'application d'une technique de marquage autorisant les combinaisons les plus appropriées.

Les résultats numériques qu'elle procure, en dépit de leur caractère encore trop approximatif, sont, en fait des estimations en valeur absolue

TABLEAU 8

Importance numérique et biomasse par hectare de la population de *Geotrupes stercorosus* dans la forêt de Féragé, au cours de la période phénologique.

Séries de marquage-recapture	Nombre d'individus/Ha	Poids (matière sèche)/Ha
Série 1 :		
du 17-V au 22-V ... ..	456 à 528	45,144 gr. à 52,272 gr.
Série 2 :		
du 28-V au 2-VI ... ..	894 à 1019	88,500 gr à 100,881 gr.
Série 3 :		
du 8-VI au 13-VI ... ..	768 à 907	76,032 gr. à 89,793 gr.
Série 4 :		
du 19-VI au 24-VI ...	674 à 780	66,726 gr. à 77,220 gr.
Série 5 :		
du 30-VI au 5-VII ...	216 à 253	21,384 gr. à 25,047 gr.

de la population. Comme telles, ces estimations ont l'avantage de donner une image plus nette et plus fidèle de l'abondance de la population. Ainsi nos résultats expérimentaux nous permettent de préciser l'importance des variations numériques et pondérales de la population de *Geotrupes stercorosus* de l'habitat forestier étudié et de situer l'évolution de celle-ci au cours de la période phénologique.

Enfin, le procédé de capture-marquage-recapture est le seul qui, dans le cas de l'étude dynamique des populations, offre suffisamment de garanties pour la préservation des communautés animales analysées. En effet, toute étude quantitative utilisant uniquement une technique de piégeage consistant à capturer et à tuer systématiquement le matériel récolté, présente un réel danger quant à ses répercussions sur la croissance équilibrée des populations. Nos observations sont éloquentes à ce sujet. Ainsi, après le premier prélèvement de chaque série (soit 48 heures de piégeage), nous constatons que la population de *Geotrupes* aurait pu être amputée de 26 à 52 % du nombre total d'individus estimés !

Au terme de chaque série de marquage, 64 à 85 % du nombre total d'individus estimés ont été pris à l'aide des pièges ! cette garantie de pouvoir préserver la structure d'une communauté, est la condition sine qua non de toute étude démographique d'une population animale dont l'intérêt apparaît fondamental pour l'analyse fonctionnelle des biocénoses.

## RESUME

L'étude quantitative d'une population naturelle de *Geotrupes stercorosus* (Scriba) (Coléoptère-Lamellicorne) a été réalisée au moyen de techniques de marquage-recapture, dans la chênaie à Galeobdolon et à Oxalis de Mesnil-Eglise (Féragé). Elle nous a permis d'estimer la densité absolue de la population adulte et d'en suivre les fluctuations au cours de la période d'activité maximale.

Ces estimations de densité de population nous ont également permis de calculer les variations de la biomasse exprimée en gr. de substances sèches par hectare; la biomasse maximum des adultes de cette espèce, pour la période étudiée, équivaut à 88,5 — 100,8 gr./Ha.

## SUMMARY

The quantitative study of a natural population of *Geotrupes stercorosus* (Scriba) adults has been done using a « capture-recapture » method, in an oak-hazel forest of Mesnil-Eglise (Belgium).

The absolute density of the adult population has been estimated and its fluctuations have been followed throughout the period of maximal activity.

The variations of the biomasse, expressed in gr. (dry weight) per Ha, have also been estimated; the maximum being of 88,5 — 100,8 gr./Ha.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BAILEY, N. T. J.

1951. *On estimating the size of mobile populations from recapture data.* (Biometrika, 38, pp. 293-306.)

DE LURY, D. B.

1951. *On the planning of experiments for the estimation of fish populations.* (Journ. Of the Fisheries Research Board of Canada, 8, n° 4, pp. 281-307.)  
 1954. *On the assumptions underlying estimations of mobile populations.* In *Kempton-horne, O. et al. (eds.). (Statistics and Mathematics in Biology, pp. 287-299.)*

DUVIGNEAUD, P.

1969. *Recherches sur l'écosystème forêt. Série C : chênaie à Galeobdolon et Oxalis de Mesnil-Eglise (Féragé) : milieu et végétation.* (En préparation.)

JACKSON, C. H. M.

1933. *On the true density of tsetse flies.* (Journ. of Anim. Ecology, 2, pp. 204-209.)

JOLLY, G. M.

1965. *Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model.* (Biometrika, 52, pp. 225-247.)

LINCOLN, F. C.

1930. *Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns.* (U. S. D. A. Circ. 118, pp. 1-4.)

MACLEOD, J.

1958. *The estimation of numbers of mobile insects from low-incidence recapture data.* (Trans. R. Ent. Soc. London, 10, pp. 363-392.)

TANGHE, M. et FROMENT, A.

1968. *Recherches sur l'écosystème forêt, série C : chênaie à Galeobdolon et Oxalis de Mesnil-Eglise (Férage) : variabilité du tapis herbacé de la chênaie-coudraie en fonction des caractéristiques édaphiques superficielles.* (Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 101, pp. 245-256.)

UNIVERSITÉ DE LIÈGE, INSTITUT ED. VAN BENEDEN,  
LABORATOIRE DE MORPHOLOGIE,  
SYSTÉMATIQUE ET ECOLOGIE ANIMALES.



