



HAL
open science

**SUIVIS DE PERDRIX GRISES (PERDIX PERDIX)
D'ÉLEVAGE UTILISÉES POUR LE
RENFORCEMENT DE POPULATIONS DE
MONTAGNE DE P.P. HISPANIENSIS**

S Semene Guitart, J Cassaing

► **To cite this version:**

S Semene Guitart, J Cassaing. SUIVIS DE PERDRIX GRISES (PERDIX PERDIX) D'ÉLEVAGE UTILISÉES POUR LE RENFORCEMENT DE POPULATIONS DE MONTAGNE DE P.P. HISPANIENSIS. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 2000, pp.39-43. hal-03186850

HAL Id: hal-03186850

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03186850v1>

Submitted on 31 Mar 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

SUIVIS DE PERDRIX GRISES (*PERDIX PERDIX*) D'ÉLEVAGE UTILISÉES POUR LE RENFORCEMENT DE POPULATIONS DE MONTAGNE DE *P.P. HISPANIENSIS*

*Monitoring of hand-reared grey partridge *Perdix perdix* for reinforcement
of mountain populations of *P.P. Hispaniensis**

S. SEMENE GUITART*, J. CASSAING**

* Govern d'Andorra, Ministeri d'Agricultura i Medi Ambient, Departament de Medi Ambient, c/ Prat de la Creu,
62-64, Andorra La Vella, Principat d'Andorra

** Laboratoire Génétique et Environnement, Institut des Sciences de L'Evolution, CNRS UMR 5554, Université
Montpellier II, cc 064, 34095 Montpellier Cedex 5, France

PERDIX PERDIX
PERDRIX DE MONTAGNE
REPEULEMENT
CONSERVATION
TÉLÉMÉTRIE
SURVIE

RÉSUMÉ. – La Perdrix grise (*Perdix perdix*) est une espèce d'intérêt cynégétique indiscutable pour de nombreux pays d'Europe où elle vit en plaine. Dans les Pyrénées et certaines zones de la Péninsule Ibérique, on trouve la sous-espèce de montagne *P. p. hispaniensis* L. écologiquement et génétiquement différenciée. Son isolement géographique, et le risque d'introgression génétique due aux nombreux renforcements de populations par des Oiseaux allochtones, font que la sous-espèce de montagne présente un sérieux problème de conservation. Ce taxon figure à l'Annexe I de la « Directive Oiseaux » du règlement CE 79/409, du fait de son intérêt scientifique (maintien de la biodiversité) et de l'état de ses populations (menacées). Notre étude s'est intéressée au problème des renforcements de populations, à leur efficacité, leur utilité, et aux risques (liés à une introgression génétique) qu'ils peuvent comporter vis-à-vis de la sous-espèce *hispaniensis*. Deux lâchers en vue de repeuplement ont été suivis en équipant respectivement 8 puis 43 Perdrix de colliers-émetteurs. Les taux de survie et les causes de mortalité sont analysés et comparés dans les deux conditions de lâchers. Malgré des différences significatives, les taux de survie restent très faibles (au maximum 22 puis 28 jours), la principale cause de mortalité étant l'incapacité à se nourrir.

PERDIX PERDIX
MOUNTAIN PARTRIDGE
RE STOCKING
CONSERVATION
RADIO-TRACKING
SURVIVAL

ABSTRACT. – The grey partridge (*Perdix perdix*) is a species with an indubitable interest in many European countries where it lives in plains. In the Pyrenees and parts of the Iberian peninsula, we found the mountain subspecies *P. p. hispaniensis* ecologically and genetically differentiated from the other subspecies. Its geographic isolation as well as a possibility of genetic introgression, from the numerous restocking campaigns made with alien birds, have driven the mountain subspecies to a serious conservation problem. This taxon has been included in the Annex I of the Bird Directive (Reg. CE79/409) for its scientific interest (conservation of biodiversity) as well as for the status of its populations (endangered). Our study has been focused on the restocking problem and its usefulness, as well as on the risks (linked to genetic introgression) that they can present for the *hispaniensis* subspecies. Two releases have been monitored, with 8 and 43 partridges equipped with radio transmitters respectively. The survival rates and mortality causes are analysed and compared in the two releasing conditions. In spite of some significant differences, the survival rate is still very low in both cases (22 then 28 days), the main mortality cause is the feeding incapacity of the released birds.

INTRODUCTION

La Perdrix grise (*Perdix perdix*) est une espèce d'intérêt cynégétique indiscutable pour de nombreux pays du Nord et du Centre de l'Europe.

Dans ces zones, elle était distribuée, jusqu'au début du siècle, de façon régulière et parfois même importante dans toutes les zones à caractère agricole. Depuis le début du XXe siècle, l'espèce a subi une baisse importante et généralisée de ses populations (Havet & Biadi 1990).

Dans les Pyrénées et la Péninsule Ibérique, on trouve *P. p. hispaniensis*, exclusif des chaînes de montagnes cantabrique et pyrénéenne et de certaines parties du système ibérique septentrional. Cette sous-espèce est définie, non seulement au niveau taxonomique, mais aussi au niveau génétique, par des différences évidentes avec les autres sous-espèces européennes (Blanc *et al.* 1986). Cette caractérisation d'une sous-espèce est motivée par l'isolement géographique, ainsi que par les connotations écologiques que représentent le fait qu'il s'agit d'une Perdrix de montagne et non pas de plaine comme ses parentes européennes (Lopez Soanes 1891, Reichnow 1892, Castroviejo 1967, Lescourret *et al.* 1987).

La Perdrix grise des Pyrénées est considérée, parmi les 1.029 taxons décrits en 1995 par une étude du WCMC, comme menacée à plus ou moins court terme. Son isolement géographique, et le risque d'introgession génétique, due aux nombreux renforcements de populations par des Oiseaux allochtones, font que la sous-espèce de montagne présente un sérieux problème de conservation.

La situation actuelle de la Perdrix grise a conduit la Communauté Européenne à inclure les taxons *hispaniensis* et *italica* à l'Annexe I de la « Directive Oiseaux » du règlement CE 79/409, du fait de son intérêt scientifique (maintien de la biodiversité) et de l'état de ses populations (très menacées dans certains secteurs).

L'intérêt cynégétique de l'espèce fait que les populations de Perdrix grise subissent des renforcements de populations importants sur une grande partie de son aire de répartition. Si ces méthodes peuvent donner quelques résultats en plaine, il semble que les repeuplements en milieu montagnard subissent d'importantes pertes.

Notre étude s'est intéressée au problème des renforcements de populations, à leur efficacité, leur utilité, et aux risques (liés à une introgession génétique) qu'ils peuvent comporter vis-à-vis de la sous-espèce *hispaniensis*. L'étude est centrée sur la Principauté d'Andorre, où les populations autochtones semblent être relictuelles, et où les repeuplements se font de manière régulière et importante. Nous nous sommes intéressés au devenir des Oiseaux lâchés, ainsi qu'à leur comportement adaptatif après le lâcher.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous avons équipé 43 Oiseaux de radio-émetteurs type collier, de 6 à 9 g, et d'une durée de vie de 1 an (Holohil Systems Ltd.- Ontario, Canada). Le poids des émetteurs a été calculé sur la base d'un maximum de 3 % du poids de l'Oiseau (Church 1993), avec un poids moyen de 385g (G : 400 g ; E : 370 g ; Birkan 1988).

Les fréquences propres de chaque émetteur nous permettent de suivre les Oiseaux individuellement. Pour chaque Oiseau, à partir du jour du lâcher, et de façon journalière, nous avons relevé la position spatiale et la présence éventuelle d'autres Oiseaux à proximité de l'individu. Les localisations ont été réalisées avec le maximum de précision permis par le récepteur utilisé (100 m² lors du premier lâcher, 5 m² lors du second).

L'étude a été menée sur 2 lâchers différents, en juin et août 1997. Au mois de juin, le premier lâcher concernait 8 individus, tous mâles, provenant du centre de faune sauvage d'Esterrri d'Àneu. Ce lâcher était destiné à tester un prototype d'émetteurs fabriqué en Catalogne, et à le comparer à ceux utilisés normalement pour l'étude (Holohil Systems Ltd.). Ce test nous a permis de réaliser un lâcher supplémentaire et d'augmenter ainsi le nombre d'Oiseaux suivis. Pour ce lâcher, 4 individus ont été équipés d'émetteurs prototypes, les 4 autres d'émetteurs normaux. Les Oiseaux ont été libérés sur 3 zones différentes, après avoir été équipés 4 jours au minimum avant le lâcher, afin de les habituer au port de l'émetteur.

Le 31/07/97, l'Association de Chasse et Pêche d'Andorre, en collaboration avec le Département de l'Environnement du Gouvernement d'Andorre, a réalisé, comme chaque année, un repeuplement cynégétique du territoire andorran. Ce repeuplement comprenait un total de 1 450 Perdrix grises, dont 43 furent équipées d'émetteurs et réparties sur 6 zones de lâcher. L'origine des Oiseaux n'a pu être déterminée que d'après les informations données par l'éleveur : il s'agirait vraisemblablement d'adultes, en provenance du Danemark. Chaque caisse de transport comprenait 16 Oiseaux, dont 1 ou 2 mâles. Les Oiseaux ont été équipés quelques heures avant le lâcher.

Le récepteur utilisé en juin (Yaesu 2m) ne nous permet d'effectuer des localisations qu'à 100 m² près. L'utilisation d'un autre récepteur au mois d'août (Custom Electronics of Urbana, USA), ainsi que d'une antenne directionnelle de type YAGI 5 bras a permis des localisations plus exactes (5 m²), la récupération immédiate des émetteurs en cas de mort de l'animal, ainsi que la détermination des causes de mortalité.

Les causes de mortalité ont été déduites de l'état de l'émetteur et/ou du cadavre lorsque celui-ci a pu être retrouvé. Les restes de plumes, l'aspect de la plumée, les morsures sur la hampe des plumes, ou sur l'émetteur, et l'aspect général de l'émetteur permettent de déduire si l'Oiseau a été tué par un Renard, un petit Carnivore, un Rapace, ou si il est mort pour une autre raison que la prédation. Dans ce cas, le laps de temps entre le jour du lâcher et la date de la mort permet de savoir si l'Oiseau s'est ou non alimenté. Une catégorie « causes inconnues » regroupe les cas douteux, pour lesquels il ne nous a pas été possible de déterminer avec certitude les causes de la mort.

RÉSULTATS

L'analyse de survie a été réalisée avec la méthode de Kaplan-Meier (Kaplan-Meier 1958 ; Pollock *et al.* 1989). Il apparaît que, lors du lâcher de juin, la mortalité, bien que rapide, est assez

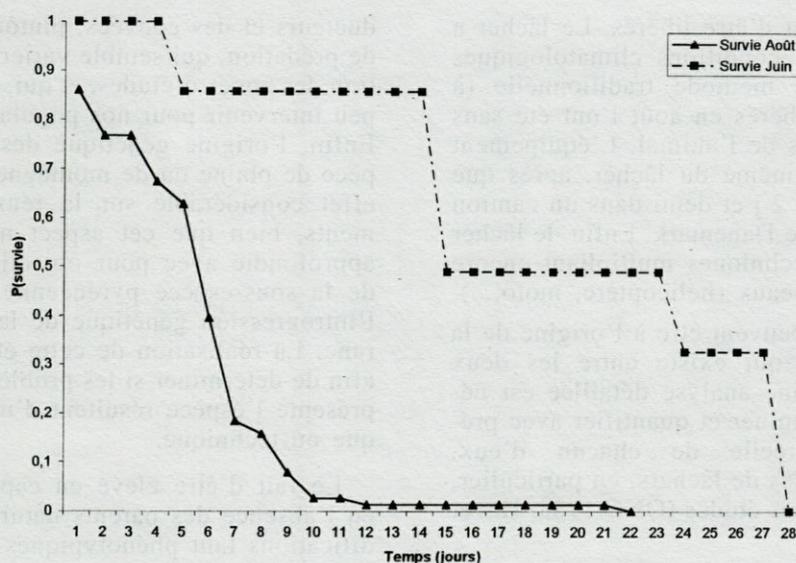


Fig. 1. – Comparaison des survies de Perdrix grise lors des lâchers de juin et d'août.
Survival comparison of grey partridges released in June and August.

régulière dans le temps (Fig. 1). Pour ce premier lâcher, les causes de mortalité n'ont pas pu être étudiées pour des raisons techniques de précision dues au récepteur utilisé qui ne permettait pas une localisation suffisamment rapide des corps. Malgré cela, dans le cas des derniers individus, morts au bout de 28 j, les causes de mortalité peuvent être attribuées à une période de mauvais temps et de basses températures (la perte des signaux d'émission n'a pas permis de retrouver les émetteurs et de confirmer ainsi cette hypothèse).

Dans le cas du lâcher du mois d'août, la courbe de mortalité présente une forte pente dans les premiers jours suivant le lâcher. Le dernier individu est mort au bout de 22 j. Les causes de mortalité ont pu être étudiées, lors de ce lâcher, grâce à l'utilisation d'un nouveau récepteur de radio-tracking, et la localisation précise des Oiseaux. Les résultats sont les suivants :

Mort par inanition : 80 % des cas,

Mort par prédation de grands carnivores (renard) : 3 % des cas,

Mort par prédation de petits carnivores : 5 % des cas,

Mort par prédation de rapaces : 2 % des cas,

Causes inconnues : 10 % des cas.

Bien que le résultat soit semblable dans les 2 cas (disparition de la totalité des individus au bout d'une vingtaine de jours), la fonction de survie présente des différences significatives (Test Z, $Z = 4.106905$; $P\alpha = 0.00040$).

DISCUSSION

Ces premiers résultats permettent de se faire une idée de l'efficacité des lâchers en zone de

montagne. Les renforcements semblent avoir une efficacité presque nulle et donc, une utilité discutable (Dowell 1992). En effet, tous les Oiseaux suivis, au mois de juin comme au mois d'août, ont disparu au bout d'une période très courte, de 1 à 22 j dans le premier lâcher, de 1 à 28 dans le second (Fig. 1), ce qui est très inférieur aux données générales pour les Oiseaux (50 à 70 % des Oiseaux lâchés survivant plus de deux mois) revues par Havet & Biadi (1990).

Les différences de survie entre les 2 lâchers peuvent être expliquées par différents facteurs :

Âge et sexe des Oiseaux

Les Oiseaux libérés au mois de juin étaient tous adultes et mâles reproducteur d'1 an, alors que ceux libérés au mois d'août étaient majoritairement femelles et juvéniles, et en tout cas, de moins de 4 mois.

Sous-espèce – Souche génétique

Les Oiseaux libérés au mois de juin étaient de souche hybride, avec un pourcentage élevé de gènes pyrénéens ($\geq 70\%$) alors que ceux libérés en août étaient de souche de plaine à 100 %.

Date du lâcher

Il s'agit des facteurs climatiques qui ont pu influencer la survie des Oiseaux entre le lâcher de juin et celui d'août.

Méthode de lâcher

Les Oiseaux de juin ont été libérés de manière à réduire au maximum le stress dû à la manipulation et au lâcher. Ils ont été équipés et marqués

au minimum 4 j avant d'être libérés. Le lâcher a été effectué sous des conditions climatologiques idéales, et avec une méthode traditionnelle (à pied). Les Oiseaux libérés en août l'ont été sans tenir compte du stress de l'animal. L'équipement a été réalisé le jour même du lâcher, après que les Oiseaux ont passé 2 j et demi dans un camion pour voyager depuis le Danemark. Enfin, le lâcher a été fait avec des techniques multipliant encore plus le stress des Oiseaux (hélicoptère, moto,...).

Tous ces facteurs peuvent être à l'origine de la différence de survie qui existe entre les deux lâchers. Cependant, une analyse détaillée est nécessaire afin de déterminer et quantifier avec précision l'influence réelle de chacun d'eux. L'analyse des méthodes de lâchers, en particulier, a fait l'objet de diverses études (ONC 1988, Havet & Biadi 1990).

Les causes de mortalité sont une donnée intéressante. En effet, nos résultats semblent totalement opposés à ceux des études réalisées jusqu'alors en plaine. Par exemple, Reitz & Mayot (1998) pensent que, pour leurs populations de plaine, la prédation est responsable de 70 à 80 % des cas de mortalité. Elle ne représente, dans notre étude, que 10 % des cas (20 % en attribuant les causes indéterminées à la prédation). Les Renards et les Rapaces, considérés normalement comme grands responsables de la disparition des espèces cynégétiques, ne sont, en réalité, responsables respectivement que de 3 % et 2 % des cas (contre 20 % pour Reitz & Mayot). La mauvaise adaptation des Oiseaux de lâcher est, au contraire, dans notre étude, responsable de 80 % des cas de mortalité, et semble donc être le problème majeur des campagnes de repeuplement en montagne.

Dans un essai de modélisation, Potts & Aebischer (1991) attribuent la dynamique des populations de Perdrix grise à un équilibre entre trois facteurs : disponibilité en Insectes lors de l'élevage des jeunes, prédation et possibilités de nidification (présence de sites favorables,...). La prédation, selon eux, joue un rôle considérable quand il s'agit de prédation au nid, bien que ce facteur soit corrélé aux potentiels de nidification de la zone. En effet, les auteurs soulignent que le fait de réguler les prédateurs ne fait pas augmenter la densité de reproducteurs de la zone, du fait que les Oiseaux sont obligés d'émigrer afin de trouver des conditions de nidifications favorables, bien que la densité, elle, soit augmentée (Potts & Aebischer 1991). Selon leur modèle, sans contrôle de prédation, on obtient un pourcentage de pertes en adultes de 55 %, et une durée de vie estimée de 1,25 ans alors que ces chiffres sont respectivement de 73 % et 0,77 an avec un contrôle de prédation. Il semble donc que la dynamique des populations de Perdrix grise soit plus liée à une mortalité densité-dépendante des Oiseaux qui détermine un niveau d'équilibre des stocks repro-

ducteurs et des couvées, plutôt qu'à une pression de prédation, qui semble varier fortement en fonction des zones d'études, et qui, en tous cas, semble peu intervenir pour nos populations de montagne. Enfin, l'origine génétique des Oiseaux (sous-espèce de plaine ou de montagne) pourrait avoir un effet considérable sur la réussite des repeuplements, bien que cet aspect nécessite une étude approfondie avec pour objectif la caractérisation de la sous-espèce pyrénéenne et l'évaluation de l'introgession génétique de la population andorane. La réalisation de cette étude est importante afin de déterminer si les problèmes de gestion que présente l'espèce résultent d'un problème génétique ou technique.

Le fait d'être élevé en captivité, très souvent en l'absence des parents naturels, induit des modifications tant phénotypiques que comportementales chez les animaux d'élevage. Le manque de familiarisation avec le milieu de lâcher, le peu de connaissance du comportement territorial de l'animal, ou une combinaison de ces raisons, en y ajoutant les déficiences comportementales résultant de l'élevage en captivité *per se*, peuvent se révéler fatals (Curio 1996). L'alimentation des Oiseaux, en particulier des Galliformes, durant les phases de captivité et de développement, est connue pour ses effets sur la physiologie reproductrice et le comportement des adultes. De plus, l'apprentissage de l'alimentation et de la nutrition par les parents joue un rôle crucial pour le futur comportement des jeunes, que ce soit en captivité ou pour la vie sauvage. Une déficience alimentaire durant la croissance du jeune peut entraîner une mauvaise adaptation de l'adulte, même s'il semble parfaitement sain à son éleveur (Myers 1988), de même qu'une modification de la physiologie musculaire. Du point de vue de l'adaptation des Oiseaux d'élevage à la vie sauvage, la déficience comportementale la plus connue est le fait d'être « aveugle aux prédateurs » (predator blindness) (Curio 1993) : l'animal élevé en captivité ne développe pas tous les mécanismes cognitifs et sensoriels, ni les comportements innés de fuite et d'évitement des prédateurs. Ces individus présentent seulement une minorité de ces comportements qui résultent d'expériences individuelles (comportements acquis). Des différences développementales ou dans la physiologie musculaire peuvent aussi exister, et affecter les performances de vol (p. ex. «takeoff angle», «light speed», «climbing rate» : Putaala *et al.* 1997) et ainsi jouer un rôle important dans le succès ou l'échec des lâchers.

Les techniques de repeuplements, réintroductions et renforcements de populations ont fait l'objet de multiples critiques et analyses (Havet & Biadi 1990, Pepin 1993, Sarrazin & Barbault 1996), et la prise en compte de toutes ces observations semble indispensable à l'amélioration de ces techniques. Mais, en cas de repeuplements

efficaces, se poserait alors le problème de la conservation de la sous-espèce pyrénéenne dans son intégrité génétique. La situation de la Perdrix grise en Andorre est très préoccupante. Si les repeuplements effectués jusqu'à aujourd'hui permettent, plus ou moins, la pratique de la chasse, cette solution ne résoud en aucune façon le problème des populations autochtones, et des mesures de conservation doivent être appliquées immédiatement.

REMERCIEMENTS. – Cette étude a pu être réalisée grâce à la collaboration du Département de l'Environnement du Gouvernement d'Andorre, et au support économique de la Fondation Crédit Andorrà. Nous remercions deux lecteurs anonymes pour leurs commentaires constructifs à propos de la première version. Merci aussi à l'Association de Chasse et Pêche d'Andorre, et aux personnes qui ont participé à cette première année d'étude, et tout particulièrement à MC Novoa pour son aide et son soutien.

BIBLIOGRAPHIE

- Birkan M, Jacob M 1988. La Perdrix grise. Coll. Faune Sauvage, Ed. Hatier Paris, 285 p.
- Blanc F, Ledeme P, Blanc C 1986. Variation géographique de la diversité génétique chez la Perdrix grise (*Perdix perdix*). *Gibier Faune Sauvage* 3 : 5-41.
- Canut J 1997. La Perdrix xerra – Proposta per a la realització d'un Pla de Gestió a Catalunya. Informe DARP – Generalitat de Catalunya : 45 p.
- Castroviejo J 1967. Zur variation des Iberischen Rebhuns, *Perdix perdix hisp.* *Bonn Zoolog beitr* 3/4 : 321-332
- Church KE 1993. Survival and nesting biology of translocated grey partridge (*Perdix perdix*) in New York State, USA. *Gibier Faune Sauvage* 10 : 281-291
- Curio E., 1993. Proximate and developmental aspects of antipredator behaviour. *Adv. Study Behav.* 22 : 135-238
- Curio E 1996. Conservation needs ethology. *Trends Ecol Evol* 11(6) : 260-263
- Dowell SD 1992. Problems and pitfalls of gamebirds reintroduction and restocking : an overview. *Gibier Faune Sauvage* 9 : 773-780
- Ehrlich PR, Ehrlich AH 1981. Extinction : The causes and consequences of the disappearance of species. Random House, New-York.
- Havet P, Biadi F 1990. Réintroductions et soutiens de populations d'espèces de petit gibier. *Rev Ecol (Terre Vie)* Suppl. 5 : 261-290.
- Kaplan EL, Meier P 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *J Am Stat Assoc* 53 : 457-481
- Lescourret F, Birkan M, Novoa C, 1987. Aspects particuliers de la morphologie de la Perdrix grise des Pyrénées, *Perdix perdix hispaniensis*, et comparaison avec la Perdrix grise de Beauce, apparentée à *Perdix perdix perdix*. *Gibier Faune Sauvage* 4 : 49-66
- Lopez Soanez V 1891. Exámen crítico de las perdices de Europa, particularmente de las d'España y descripción de dos nuevas formas para Galicia. Ed. Imprenta y Estereotipia de Vicente Abad. La Coruña, 33 p.
- Myers SA *et al.* 1988. Reproductive success of hand-reared vs. parent-reared cockatiels (*Nymphicus hollandicus*). *Auk* 105 : 536-542
- ONC, 1988. La perdrix grise de montagne. *Suppl. Bull. Mens. ONC* 124, 5 p.
- ONU & GENERALITAT DE CATALUNYA 1992. Címera per a la Terra – Conferència de les Nacions Unides per al Medi Ambient i el Desenvolupament. Ed. Generalitat de Catalunya – Dept. De Medi Ambient : 80 p.
- Pepin D 1993. Bilan critique des opérations de repeuplement en petit gibier. *INRA Prod. Anim.* 6 : 269-275
- Pollock KH, Winterstein SR, Bunk CM, Curtis PD 1989. Survival analysis in telemetry studies : the staggered entry design. *J Wildlife Manag* 53 : 7-15
- Potts GR, Aebischer NJ 1991. Modelling the population dynamics of the grey partridge : conservation and management. *In*, Bird Population Studies : relevance to conservation and management. CM Perrins, JD Lebreton, GJM Hirons eds, Oxford University Press : 373-390.
- Putala A, Oksa J, Rintamaki H, Hissa R 1997. Effects of hand-rearing and radiotransmitters on flight of gray partridge. *J Wildlife Manag*, 61(4) : 1345-1351
- Rands MRW 1991. Conserving threatened birds : an overview of the species and the threats. *In*, Bird Population Studies : relevance to conservation and management. CM Perrins, JD Lebreton, GJM Hirons eds, Oxford University Press : 581-593.
- Reicheno WA 1892. Bericht über die März-Sitzung 1892. *J. Orn.* 40 : 222-232
- Reitz F, Mayot P 1998. Etude nationale perdrix grise : premier bilan. *Bull. Mensuel ONC* 228 : 4-13
- Sarrazin F, Barbault R 1996. Reintroduction : challenges and lessons for basic ecology. *Tree* 11 (11) : 474-478
- WCMC, Barbault R, Sastrapradja S 1995. Generation, maintenance and loss of biodiversity. *In* Global Biodiversity Assessment – WCMC ed., Cambridge Univ. Press, 1140 p.

Reçu le 6 avril 1998; received April 6, 1998
 Accepté le 22 mars 1999; accepted March 22, 1999