

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc  
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT (Arrêté du 30 mars 1992)

SPÉCIALITÉ :  
FORMATION DOCTORALE :  
ÉCOLE DOCTORALE :

BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ÉCOLOGIE  
Évolution et Écologie  
Biologie des systèmes intégrés, Agronomie, Environnement



**Démographie animale  
et biologie des populations**

**modélisation et applications à la gestion d'espèces sauvages**

par  
**Germán González-Dávila**

Soutenue le 27 octobre 1994 devant le Jury composé de :

M. THALER Louis, Professeur, Montpellier II  
M. BERNSTEIN Carlos, Directeur de Recherche, CNRS, Lyon I  
M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI  
Mlle OLIVIERI Isabelle, Professeur, Montpellier II  
M. LEBRETON Jean-Dominique, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier

Président  
Examineur  
Examineur  
Examinatrice  
Directeur de Thèse

Rapporteurs :

Mme PONTIER Dominique, Maître de Conférence, Lyon I  
M. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI





## 6

## Métapopulations et métafonctionnement

**L**e concept de "métapopulation", introduit par Levins (1968, 1969, 1970) et repris par divers auteurs (voir Hanski & Gilpin 1991), correspond aux populations constituées de sous-unités qui subissent un processus continu d'extinction et de recolonisation. Le concept de métapopulation est idéal puisqu'il considère ces sous-unités ou demeures comme des "individus" exposés aux processus de "naissance" (apparition) et "mort" (disparition), mais indépendamment du processus de naissance et de mort des individus des populations. Il est aussi idéal que le concept traditionnel de population unitaire, fermée, sans échange d'individus ou de gènes avec d'autres populations.

En effet, les populations recrutent constamment des individus dans l'espace et dans le temps (Greenwood & Harvey 1982). Certaines populations, bien que subdivisées, ne peuvent pas être strictement considérées des métapopulations. Elles présentent un flux d'individus, à différentes échelles de temps et d'espace, dont la dynamique ne consiste pas en vraies extinctions équilibrées par des recolonisations, mais par l'éclatement des colonies et le regroupement ultérieur des individus dans des colonies voisines. nous proposons de le désigner par



« métafonctionnement ». Des études à long terme chez des populations d'oiseaux montrent que de tels mécanismes sont fréquents (Perrins *et al.* 1991). On peut ainsi parler de populations subdivisées ou métapopulations au sens large.

Le risque existe donc que la dynamique complexe de ces populations soit réduite à des modèles trop simples, soit le modèle à une seule population isolée et fermée, soit le modèle à une métapopulation idéale (avec une rotation d'apparition-disparition de demeures). Ce risque est élevé en l'absence d'outils adéquats pour analyser les données empiriques, c'est-à-dire pour lier correctement l'approche théorique à l'approche empirique. Notre objectif est de contribuer au développement de ce lien.

Les colonies de nidification des mouettes rieuses *Larus ridibundus* dans le bassin du Forez, à l'ouest de Lyon, est un **exemple type de population subdivisée**. Les mouettes nichent en colonies bien individualisées sur la végétation aquatique des étangs. Sur 279 étangs, 67 ont été occupés au moins une fois au cours des 16 dernières années par des colonies de mouettes. Les principaux outils d'étude sont les recensements régionaux ainsi que les réobservations d'individus marqués. Les recensements indiquent que la population reste assez stationnaire depuis 1976 : en moyenne 6618 couples, 26 colonies et 265 couples par colonie. L'effectif moyen par colonie est inférieur à celui d'Europe centrale ou de Grande Bretagne, bien que la plus grande colonie maintienne une moyenne au-dessus de 2000 couples (pour une analyse générale de la dynamique, voir Lebreton 1987). On peut donc induire la présence de mécanismes dépendants de la densité.

Dans 45% de cas, les colonies —particulièrement les plus petites— échouent dans leur reproduction. Il s'agit d'un phénomène lié apparemment à la taille de la colonie, au degré de variation du niveau d'eau et aux perturbations anthropiques ; l'échec étant considéré comme le résultat d'un mauvais choix pour le site de reproduction. En général, les colonies qui disparaissent éclatent en plusieurs fractions. Les colonies les plus grandes et les plus persistantes maintiennent un bon ou très bon succès reproductif, attirant des reproducteurs jusqu'à la saturation. Ainsi, on a une dynamique d'apparitions de colonies, avec une certaine durée de vie puisque, tôt ou tard, elles disparaissent. Ce renouvellement est similaire à celui qu'on définit comme étant d'une métapopulation idéale, mais on ne peut pas considérer les disparitions strictement comme des extinctions, ni les transferts vers les colonies persistantes comme des recolonisations. En conséquence, on est en présence d'un métafonctionnement qui opère de façon complexe.



La réobservation des individus marqués offre des informations très précises, bien que les baguages aient été limités à la plus grande colonie demeurant dans l'étang de La Ronze. On sait que, dans cette colonie, le recrutement local est important, avec une probabilité d'environ 0.6 pour un individu ayant survécu jusqu'à l'âge adulte et que la proportion de recrutés est inversement corrélée à la taille originale de la cohorte, évidence directe d'un recrutement dépendant de la densité (Lebreton *et al.* 1990).

Les colonies les plus petites, s'établissant dans les sites les moins favorables pour la reproduction, sont généralement occupées par les individus les plus jeunes, ayant un faible succès reproductif (contrepartie du «*buffer-effect*», Kluyver & Tinbergen 1953, Brown 1969). Dans les colonies établies dans les meilleurs habitats, les individus plus jeunes occupent en général les sites les plus bas, c'est-à-dire les plus vulnérables aux variations du niveau d'eau. Potentiellement, toutes les colonies peuvent contribuer au recrutement de la totalité des colonies, malgré une forte tendance à la philopatrie. Ainsi, une dispersion massive des adultes provenant de l'éclatement d'une colonie qui a échoué la reproduction, se superpose au flux continu des recrutés. On a donc besoin d'outils spécifiques de modélisation et d'estimation de tels flux pour comprendre les implications de telles dynamiques.

Du point de vue démographique, un des outils nécessaires consiste en une généralisation du modèle matriciel de Leslie, introduite dans le Chapitre précédent. Du point de vue statistique, les outils les plus urgents sont relatifs aux modèles permettant d'estimer les taux de dispersion. On sait d'ores et déjà estimer les taux de survie à l'aide d'un système de capture-marquage-recapture d'individus (Nichols 1991, Lebreton *et al.* 1993). Cette méthode, appliquée sur un site, permet une certaine compréhension de la migration et de la dispersion. Mais lorsqu'on l'applique sur plusieurs sites, on est obligé de travailler avec des paramètres ne dépendant plus uniquement du temps mais aussi de l'espace, et les modèles ne sont pas parcimonieux. Dans un avenir proche, de nouvelles solutions utilisant des individus marqués, adultes et jeunes, devront se développer, ce qui permettra d'estimer les composantes spatiales du recrutement (Prévot-Julliard, travaux de thèse en cours).

Dans une autre direction, on peut construire un modèle de la dynamique de la population subdivisée sur la base d'une analyse globale du système. On considérera les colonies comme des « individus » soumis à la force de « mortalité », mais en fonction de leur effectif et leur succès reproductif. On peut alors modéliser la probabilité de disparition d'une colonie en relation avec le degré de son succès reproductif précédent, à son tour lié à la qualité de



l'habitat occupé. On sait que la meilleure stratégie dans ce cas est l'éclatement de la colonie dès lors que la probabilité d'échec est positivement autocorrélée dans le temps (Nef 1961, Lebreton 1981).

A l'aide des modèles linéaires généralisés (McCullagh & Nelder 1989), on peut construire un tel modèle, qui suivra une distribution binomiale pour exprimer la dynamique de présence-absence de chaque colonie une année après l'autre. Comme variables explicatives nous considérerons le degré du succès reproductif, l'effectif et « l'âge » précédents ; éventuellement, un indicateur de la qualité de l'habitat occupé. Par ailleurs, un modèle log-linéaire, utilisant les mêmes variables explicatives, nous permettra de décrire la dynamique des effectifs de chaque colonie dans le temps.



## RÉFÉRENCES

- Brown J.L. 1969.** The buffer effect and productivity in tit populations. *Am.Nat.* 103:347-354.
- Chesson P. 1978.** Predator-Prey theory and variability. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 9: 323-347.
- Greenwood P.J. & Harvey P.H. 1982.** The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review Ecology & Systematics* 13: 1-21.
- Hanski I. & Gilpin M. 1991.** Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol.J. Linnean Soc.* 42: 3-16.
- Kluyver H.N. & Tinbergen L. 1953.** Territory and the regulation of density in titmice. *Arch.Néer.Zool.* 10:265-289.
- Lebreton J.D. 1981.** *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret.* Thèse d'état ès Sciences, Univ. Claude Bernanrd, Lyon, France.
- Lebreton J.D. 1987.** Régulation par le recrutement chez la mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Rev.Ecol. (Terre et Vie)*, Suppl. 4
- Lebreton J.D. 1989.** Statistical Methodology for the Study of Animals Populations. *Bull.Int.Stat.Inst.* 53(1): 267-282.
- Lebreton J.D., Hemery G., Clobert J. & Coquillart H. 1990.** The Estimation of Age-Specific Breeding Probabilities from Recaptures or Resightings in Vertebrates Populations. I. Transversal Models. *Biometrics* 46: 609-622.
- Lebreton J.D., Pradel R. & Clobert J. 1993.** The Statistical Analysis of Survival in Animal Populations. *TREE* 8: 91-95.
- Lebreton J.D. & González-Dávila G.** An Introduction to Models of Subdivided Populations. Sous presse, *J. Biological Systems*.
- Levins R. 1968.** *Evolution in Changing Environments.* Princeton Univ. Press. Princeton, NJ.
- Levins R. 1969.** Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull.Entomol.Soc.Am.* 15:237-240
- Levins R. 1970.** Extinction. In M Gerstenhaber (ed), *Some Mathematical Problems in Biology:* 77-107. Providence RI: American Mathematical Society.
- McCullagh P. & Nelder J.A. 1989.** *Generalized Linear Models.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nef L. 1961.** Influence de la sécheresse sur les colonies de Mouette rieuse. *Le Gerfaut* 51:12-18.
- Nichols J.D. 1991.** Capture-recapture models using marked animals to study population dynamics. *BioScience* 42: 94-102.
- Perrins C.M., Lebreton J.D. & Hiron G.J.M. 1991.** *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management.* Oxford University Press, UK.



# Dynamics of Colony Size and Colony Persistence in a Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) Population

G. González-Dávila, A.C. Prévot-Julliard & J.D. Lebreton

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive,  
CNRS-UPR 8481, B.P. 5051, 34033 Montpellier cedex 01, France

**Abstract.**— 1976–1991 census data for the Black-Headed Gull (*Larus ridibundus*) breeding population from the Forez region, east central France, is analyzed at the level of breeding colonies. To explain this metadynamics we consider as covariates breeder counts, a qualitative estimation of reproductive success per colony and breeding season, and the relative age of colonies. The probability of persistence and the expected size of colonies are modeled using Generalized Linear Models; a logit and a log-linear models are used respectively. We show that GLM is an appropriate tool for this kind of analysis.

Results demonstrate the existence of a threshold size for colonies, below which all colonies decrease with age but beyond which colonies grow. Thus there is high turnover of colonies mainly among the smallest ones, and simultaneously, relative stability at the metapopulation level supported mainly by the greatest ones. The individuals' choice between site tenacity or group adherence generates a metafunctioning consisting of the dynamics of size and turnover of colonies. The statistical concept of colony persistence is directly linked to social behaviour and at the individual level to reproductive failure, but in the absence of longitudinal data this is open to speculation.

**Key words:** Black-Headed Gull, Dispersal; *Larus ridibundus*; Generalised Linear Models (GLM), Metapopulation; Population dynamics; Regulation.





## INTRODUCTION

Colonial waterbirds are known to be very faithful to their breeding sites. In some long-lived sea-birds, certain sites are known to have been used for centuries (e.g. for the Gannet *Sula bassana*, Nelson 1978). However, colonies of species living in unstable habitats tend to shift from one site to another over the years, as exemplified by *Larus bulleri*, a breeder in river beds in New-Zealand (Mills 1969), and various tern species (e.g. Cramp 1985). Such shifts induce a massive breeding dispersal, *sensu* Greenwood and Harvey (1982), and influence also natal dispersal by modifying recruitment.

At the individual scale, these shifts result from an interdependence among neighbors on individuals' decisions. Danchin and Monnat (1990) show for instance that, in the Kittiwake *Rissa tridactyla*, each individual's decision to move or not depends on its neighbors' success. Moreover, birds belonging to a colony which disappears may move together to a same site. This concept of "adherence to the group" is thus distinct from the concept of "site tenacity" (McNicholl, 1975).

The heterogeneity in quality among sites determines the global dynamics of colonies, which is essentially a meta-dynamics superimposed onto the classical demographic dynamics of individuals. This meta-dynamics can play a major role in the stabilization of population size (see e.g. Coulson, 1990) and persistence. In this respect, colonial waterbirds constitute excellent subjects for modeling metapopulations (*sensu* Gilpin & Hanski, 1991).

The possibility of wide-scale dispersal demands that the colonies' meta-dynamics be monitored at least at a regional scale. The *longitudinal* individual-based approach, by capture-mark-recapture or resighting of marked individuals, is then very difficult (however, see Spendelov 1991). But regular censuses provide *transversal* data useful in determining which factors influence the size, number, and persistence of colonies in a given subdivided population.

The purpose of this paper is to investigate, through GLM modeling of such censuses, the dynamics of the size and persistence of colonies followed over a 16 year period, in a Black-Headed Gull population inhabiting east-central France. Black-Headed Gull **colonies** undergo typical changes in **size** over their life span because of changes in environment quality, such as climatic variations, water level variations, human disturbances, predator pressure, food availability, etc. (Creutz 1967), and vary strongly in **life length**, always presenting three

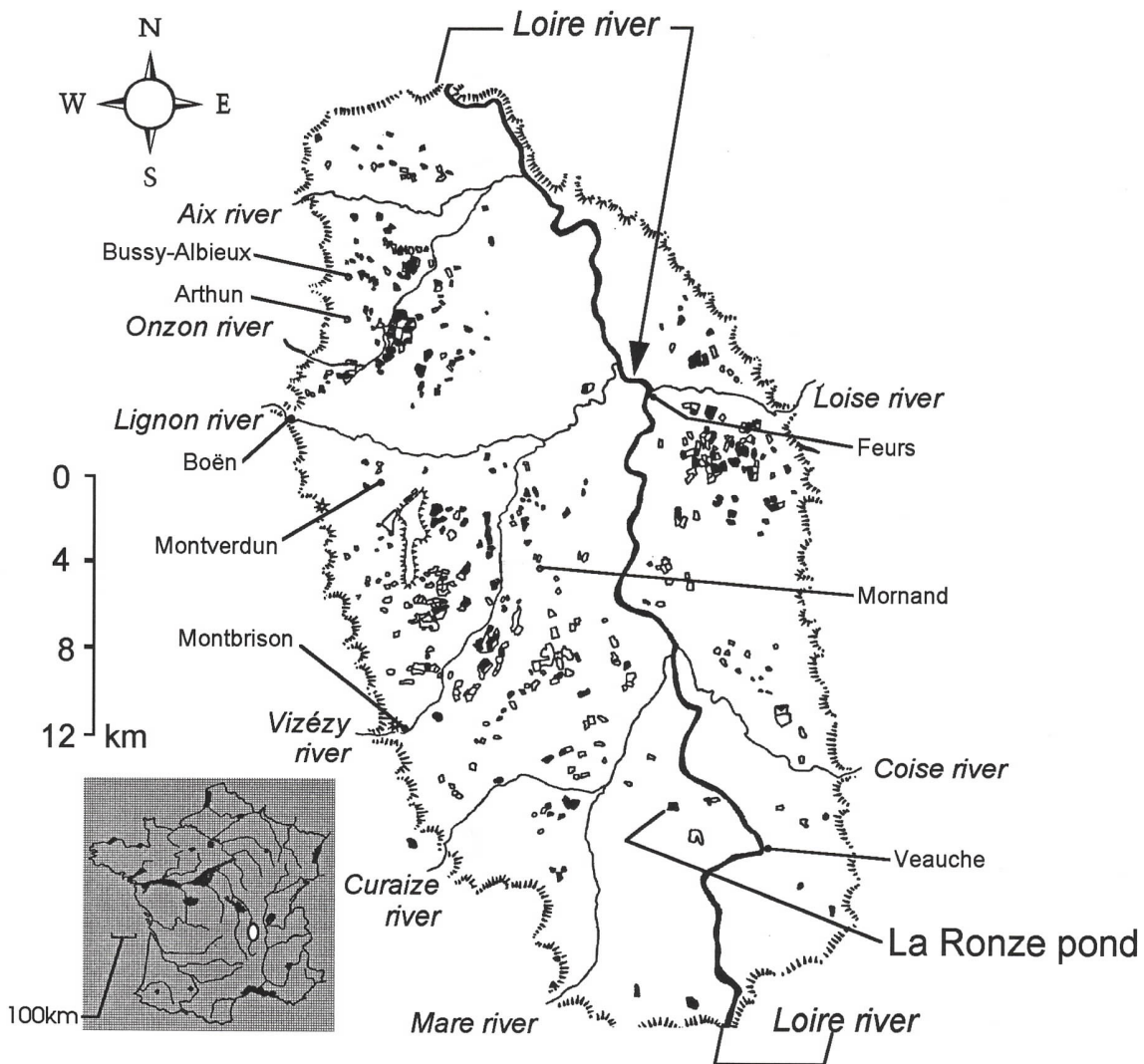


FIGURE 1 The Forez Plain.

In the small box, main rivers and main breeding grounds (black areas) of Black Heade Gull in France; the white ellipse indicates the location of the Forez plain in the Loire river basin, westward Lyon city.

In the big map the Forez plain is dominated by the Loire river; full black objects indicate ponds at present, empty ones indicate dried ponds; the gratest pond *La Ronze* has sheltered more than 2000 breeding pairs during the period of study 1976–1991.



phases: growth, stability, and diminution, then extinction (*ibid.*). Fragmentary results (Nef 1961; Lebreton & Landry 1980) indicate that breeding sites tend to be abandoned after massive breeding failure. Hence, the specific questions addressed in this paper are:

- Provided a colony survives, what are the factors influencing its size in the following year ?
- What are the main factors influencing site abandonment ?
- In both cases, are colony age, reproductive output and size good and sufficient determinants of the fate of the colony ?
- Do they summarize the site quality or are there further environmental effects to account for?

## MATERIAL AND STUDY AREA

### **Black Headed Gull in the Forez plain**

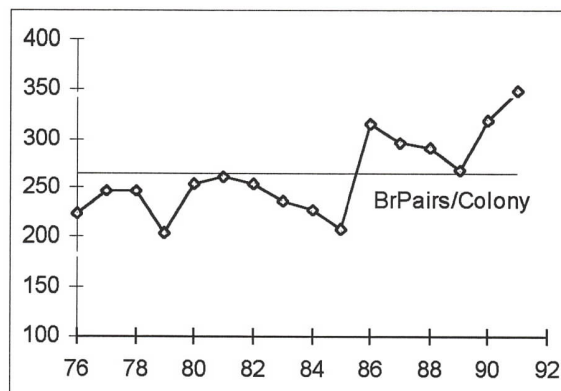
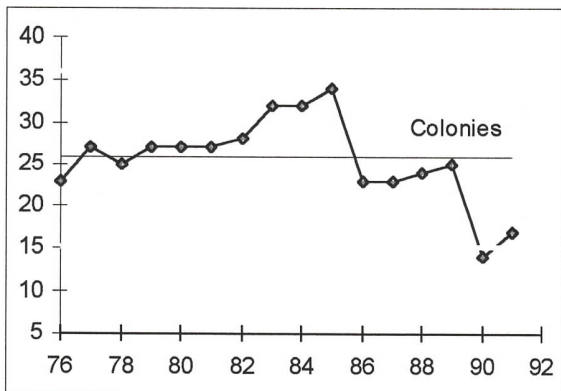
Among the nearly fifty Gull species in the world, the Black-Headed Gull *Larus ridibundus* is one of the most common and widely-spread palearctic *Laridae* species, inhabiting a range extending from western Europe to north-eastern Asia as far as the Kamchatka peninsula, while near related species inhabit other continents. The number of breeding pairs in Western Europe has been estimated at about one million (Isenmann 1976, 1977), which is equivalent, taking into account the immature portion of the population, to a spring population size of about three million individuals (Lebreton 1984).

France is at the south-west boundary of the breeding grounds distribution and has smaller breeding populations (Lebreton 1981, Allainé 1988), than England or countries of central Europe. Nevertheless, the nearly 6500 breeding pairs inhabiting the 750km<sup>2</sup> Forez plain can be considered as a very representative inland population (Lebreton 1984). With an average altitude of 370m, the Forez plain draws a north-northwest-south-southeast axis 40km in length with a maximum width of 20km. There are 279 ponds among which Black-Headed Gull colonies could eventually chose to establish themselves during the breeding seasons (Figure 1).

Given that by the end of the 1960's there were about 5000 breeding pairs in the Forez plain (cfr. Lebreton & Faure 1969), the growth rate was around 3% per year until the end of the



1970's (Lebreton 1984). Relative stationarity was reached from then until the end of the 1980's (Lebreton 1987), giving way to a slight decrease at the beginning of the 1990's (Figure 2a,b). The size of the whole breeding population, the number of colonies, and the number of breeding pairs per colony depend upon the general conditions of the ponds and the neighboring area, particularly the amount of rainfall (Lebreton 1984). The largest colony has had more than two thousand pairs during this period (Figures 2c & 3).



b)

c)

FIGURE 2. Breeding pairs and colonies from 1976 to 1991. Thin straight lines indicate averages, dashed lines indicate standard deviations. (a) total breeding population, (b) number of colonies, (c) breeding pairs per colony.

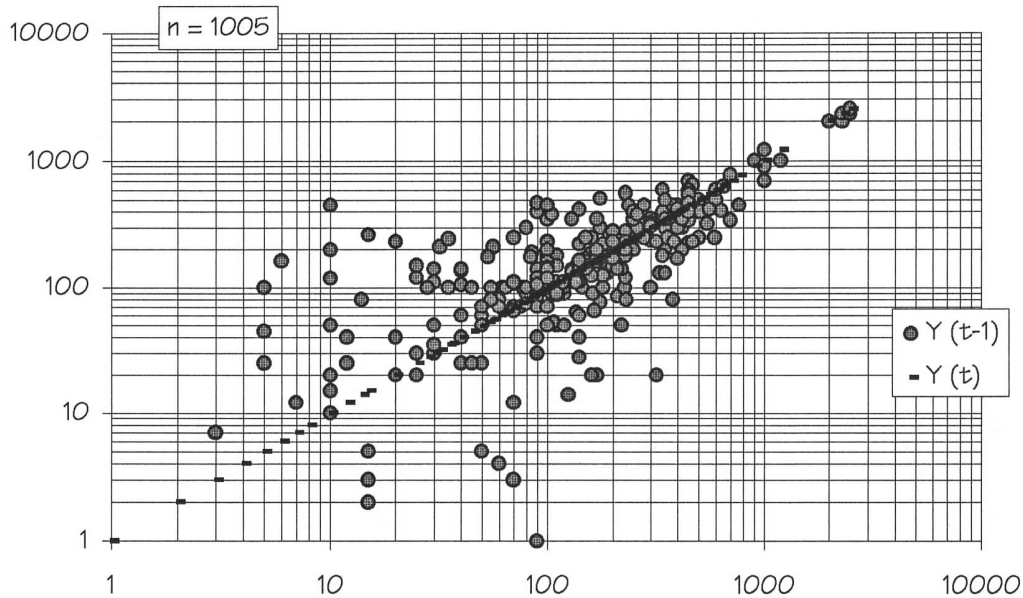


FIGURE 3. Numbers of Black Headed Gull breeding pairs from year to year, during the period of study (1976–1991). In log–log scales, dispersion of  $Y_{t-1}$  around  $Y_t$ . Compare with Figures 9 and 10.

### Census Data

All colonies have been censused since 1976 (Lebreton 1981, 1987, Allainé 1988, and recent unpublished data). For each breeding season  $t$  have been collected the number of breeding pairs per colony  $Y_t$  (Figure 3), and the degree of reproductive success  $R_0$  per colony, considering total failure  $R_t = 0$ , less than one chick per breeding pair  $R_t = 1$ , and less than two chicks per breeding pair  $R_t = 2$ .

## METHODS

By using generalized linear models (GLM, McCullagh & Nelder 1989) we test with a logit link function if previous colony size (as covariate  $Y_{t-1}$ ), reproductive success degree (as covariate  $R_{t-1}$ ), relative age of colonies (as covariate  $A_{t-1}$ ), and a relative index of habitat quality (as qualitative factor  $P$ ) have a significant effect on the persistence of colonies (probability of  $Y_t > 0$ ). The **logit** or log odds of success  $\log[\pi / (1-\pi)]$ , classically used for categorical data, equals the linear combination of covariates and factors (eq. 1).



Testing was also performed with a logarithmic link function to see if these covariates have an effect on the size of the breeding population per colony ( $Y_t$ ). Log-linear models are used in models for counts because the expected values are positive and the multiplication effects contributing to them can be expressed as additive effects in the linear predictor (eq. 2).

$Y_{t-1}$  fluctuates up to 2500 breeding pairs, and  $R_{t-1} = 0, 1, 2$ .  $A_{t-1}$  can be defined as time since each new appearance, but considering that true ages cannot be known because several existed well before 1976 (particularly the greatest ones) we restated a *relative* age  $A_t = 0, 1, 2$ , removing all 1976–1978 data, such that for all colonies aged  $\geq 2$ ,  $A_t = 2$ . This definition of *relative* age has a disadvantage, ranking identically colonies with fairly different true ages (see Table I); but relative age distinguishes at least immediate and mediate time from apparition. To answer the fourth specific question above (necessity of other environmental factors to account for) we have considered an index of habitat quality as a factor  $P$  numbering all ponds at least once occupied.

TABLE I  
Years of presence of Black-Headed Gull colonies, in descending order, by sets of ponds

Number of years of presence	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	Average 6.09
Number of Colonies	3	1	4	2	3	2	3	2	3	3	6	3	2	6	11	13	Total 67
Subtotals	20 colonies present 9 or more occasions								47 colonies present 8 or less occasions								

We consider the number and frequency —out of 279— of inhabited ponds, the number of years of presence of colonies during the period of study (Table I), and the number of persisting–appearing–disappearing and/or increasing–decreasing colonies. We consider the **status** of each colony as: *stationary* ( $0.75 Y_{t-1} \leq Y_t \leq 1.25 Y_{t-1}$ ), *increasing* ( $Y_t > 1.25 Y_{t-1}$ ), *decreasing* ( $Y_t < 0.75 Y_{t-1}$ ), *appearing* ( $Y_{t-1} = 0 \Rightarrow Y_t > 0$ ), or *disappearing* ( $Y_{t-1} > 0 \Rightarrow Y_t = 0$ ). Then we compute, first from  $t-1$  to  $t$  to observe if there is a sustainable general counterbalance (Table II); second, as a function of  $R_{t-1}$  to observe if there is a link between the status of the



colony and the degree of reproductive success (Table III); and third, as a function of six colony size classes, to observe to what extent the degree of reproductive success is related to colony size (Table IV).  $\chi^2$  tests allow us to verify the presence of these effects.

TABLE II  
Turnover of Black Headed Gull colonies in Forez 1976-1991

$t$	Disappeared $Y_{t-1} > 0,$ $Y_t = 0$	Decreasing $Y_t > 0 \ \&$ $Y_t < .75Y_{t-1}$	Stationary $Y_{it} \geq .75Y_{t-1}$ $Y_t \leq 1.25Y_{t-1}$	Increasing $Y_t > 1.25Y_{t-1}$	Appeared $Y_{t-1} = 0,$ $Y_t > 0$	$Y_{t-1}$
77	6	2	3	12	10	23
78	4	7	13	3	2	27
79	7	7	8	3	9	25
80	5	4	7	11	5	27
81	5	6	10	6	5	27
82	5	4	11	7	6	27
83	6	7	10	5	10	28
84	8	10	10	4	8	32
85	6	10	11	5	8	32
86	16	4	11	3	5	34
87	6	4	12	1	6	23
88	3	4	11	5	4	23
89	6	5	8	5	7	24
90	15	3	3	4	4	25
91	5	3	4	2	8	14
Average	6.9	5.3	8.8	5.1	6.5	25.7
%	21.17	16.26	26.99	15.64	19.94	100

### Colony Persistence

The equation of the expected probability  $\pi$  of **persistence of colonies** and  $1-\pi$  of disappearance of colonies is:

$$\mathbf{logit}[\Pr(Y_t > 0)] = \gamma_1 \log Y_{t-1} + \gamma_2 R_{t-1} + \gamma_3 A_{t-1} + \delta_i, \tag{1}$$

where  $\gamma_j$  corresponds to the parameters expressing the weight of each effect, and  $\delta_i$  the intercept (one for each colony  $i = 1, 2, \dots, 66$  in this model). We may expect positive values for the  $\gamma_j$  since  $Y_{t-1}$ ,  $R_{t-1}$  and  $A_{t-1}$ , are expected to influence positively  $\pi_t$ , and a set of values for the  $\delta_i$  expressing the different degrees of quality among habitats.



## Colony Size

The equation describing the dynamics of **colony size**, conditionally to its persistence, is:

$$\log E(Y_t) = \beta_1 \log Y_{t-1} + \beta_2 R_{t-1} + \beta_3 A_{t-1} + \alpha_i, \quad (2)$$

where  $\beta_j$  are the parameters expressing the weight of each effect and  $\alpha_i$  is the intercept (one for each colony  $i = 1, 2, \dots, 54$  in this model). We may expect positive values for the  $\beta_j$  of  $R_{t-1}$  and  $A_{t-1}$ , since both are expected to influence positively  $Y_t$ , but a value close to unity for  $\beta_1$  under the hypothesis of relative stationarity at the metapopulation level, and a set of values for the  $\alpha_i$  according to the quality of breeding grounds.

## Working Hypotheses

We expected the following null hypotheses to be rejected:

- 1 The number of breeding pairs  $Y_{t-1}$  per colony  $p$  has no effect on the probability of persistence of the colony at time  $t$ , nor on the number of pairs on the next breeding season,  $H_0: \gamma_1 = 0, \beta_1 = 0$ .
- 2 At each colony the index of reproductive success  $R_{t-1}$  has no effect on the probability of persistence of the colony at time  $t$ , nor on the number of breeding pairs,  $H_0: \gamma_2 = 0, \beta_2 = 0$ .
- 3 The age  $A_{t-1}$  of each colony has no effect on the probability of persistence of the colony at time  $t$ , nor on the number of breeding pairs,  $H_0: \gamma_3 = 0, \beta_3 = 0$ .
- 4 The difference in quality of the breeding grounds  $P$  has no effect on the probability of persistence of the colony at time  $t$ , nor on the determination of the number of breeding pairs,  $H_0: \delta_i = 0, \alpha_i = 0$ .

## Data treatment

The working files and the data-matrix were prepared using DBASEIII+ and QBASIC software, and treated by GLIM (Payne 1986). We use standard procedures for confidence intervals of the estimated probabilities and counts (Payne 1986, McCullagh & Nelder 1989), differences in deviances and degrees of freedom for the effect of each covariate, and the Akaike's Information Criterion (AIC) for model selection (Akaike 1973).





## RESULTS

### General Dynamics

From the 279 ponds in the Forez plain, only 67 have sheltered a colony at least once between 1976 and 1991. Among these 67, only 3 were occupied during all years of the period of study, 20 during 9 years or more, and 47 during 8 years or less (Table I).

From one year to the next 41% of colonies on average maintained a balanced turnover, while 21% disappeared, and 20% appeared. Among the 59% of the colonies that had persisted 27% remained stationary, 16% decreased and 16% increased (Table II).

We can suppose that fractions of the birds abandon their group or breeding ground after partial failure in reproduction, because the number of colonies that disappear or decrease is inversely correlated with  $R_{t-1}$ , whereas the number of those that remain stationary or increase is positively correlated (Table III). Among the 357  $R_{t-1}$  values obtained in the field, for  $R_{t-1} = 0$  (failure in reproduction) the majority of colonies disappeared while for  $R_{t-1} = 2$  (successful reproduction) there were more *stationary* colonies. The status corresponding to  $R_{t-1} = 1$  is intermediate (Table III).

TABLE III  
Disappeared, decreased, stationary, and increased populations  $Y_t$  in relation to  $R_{t-1}$

$R_{t-1}$	Disappeared	Decreased	Stationary	Increased
0	42	7	4	10
1	26	41	36	29
2	17	29	87	29
$\bar{R}_{t-1}$ a/	0.706	1.286	1.654	1.279

Disappearing:  $Y_{t-1} > 0, Y_t = 0$ ; Decreasing:  $0 < Y_t < 0.75 Y_{t-1}$ ;  
Stationary:  $0.75 Y_{t-1} \leq Y_t \leq 1.25 Y_{t-1}$ ; Increasing:  $Y_t > 1.25 Y_{t-1}$ .  
a/ see Figure 4a.

$$\chi_6^2 = 105.01 ; P < 0.001$$

Concerning the relationship between colony size and  $R_{t-1}$ , smaller colonies have a greater number of reproductive failures than larger ones, which also enjoy a higher degree of reproductive success (Table IV and Figure 4).

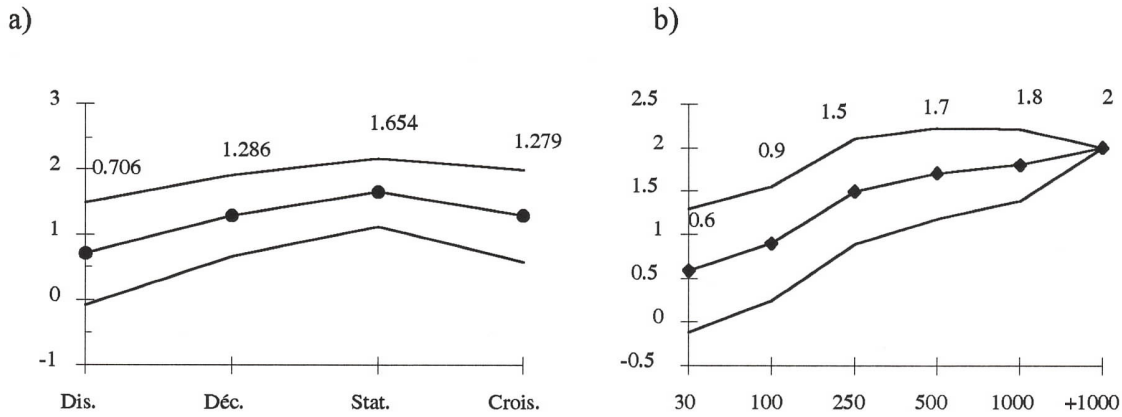


FIGURE 4. Average Reproduction Index  $R_{t-1}$  according to: a) colony status and b) colony size (see text for explanation and Tables III and IV).

TABLE IV  
Reproduction index related to colony size

	Reproduction index $R_{t-1}$			Total	$\bar{R}_{t-1}$
	0	1	2		
$0 < Y_{t-1} \leq 30$	30	19	7	56	0.589
$30 < Y_{t-1} \leq 100$	24	51	15	90	0.900
$100 < Y_{t-1} \leq 250$	7	44	64	115	1.496
$250 < Y_{t-1} \leq 500$	2	15	48	65	1.708
$500 < Y_{t-1} \leq 1000$	0	3	12	15	1.800
$1000 < Y_{t-1}$	0	0	16	16	2.000

$\chi^2_{10} = 145.67 ; P < 0.001$

### Colony Persistence

As expected, three of the null hypotheses (absence of effects due to previous colony size  $Y_{t-1}$ , success in reproduction  $R_{t-1}$ , and relative age of colony  $A_{t-1}$ ) were rejected while the fourth one (concerning relative habitat quality, factor  $P$ ) was not. This means that  $Y_{t-1}$ ,  $R_{t-1}$ , and  $A_{t-1}$  suffice to account for environmental effects and no further covariate was necessary to describe the probability of persistence of colonies.



The best model for colony persistence (Table 5 Figure 7) incorporates reproduction index and relative colony age as *qualitative factors*, reducing age (noted  $A'_{t-1}$ ) to two levels: one joining the original *relative* age 0 or 1, the other for *relative* age 2. Incorporating  $A_{t-1}$  as a three level factor induced large standard errors (as was the case for  $P$ ), and this led us to consider  $A'_{t-1}$ .

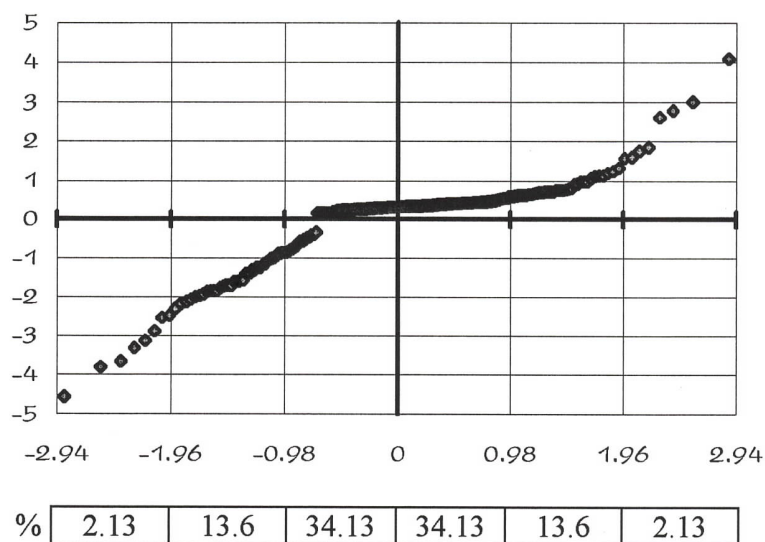


FIGURE 5. Standardised residuals of the Persistence Model. There are only 16 fitted points remaining exterior to the 95% confidence interval.

Table V.  
Colony persistence model  
Estimated parameters for logit model .

Parameter	Covariate	Estimate	St. error	Pr $\alpha$
$\delta$	(null)	-2.8140	0.5929	
$\gamma_1$	Log $Y_{t-1}$	0.5610	0.1473	Pr < 0.005
$\gamma_{21}$	$R_{t-1}$	1.1932	0.4038	Pr < 0.01
$\gamma_{22}$	$R_{t-1}$	1.4301	0.4636	Pr < 0.01
$\gamma_3$	$A'_{t-1}$	0.7831	0.3134	Pr < 0.01

Log  $Y_{t-1}$  is a quantitative covariate.  $R_{t-1}$  is taken as a three levels factor and  $A'_{t-1}$  is taken as a two levels factor, their parameters are intercepts.

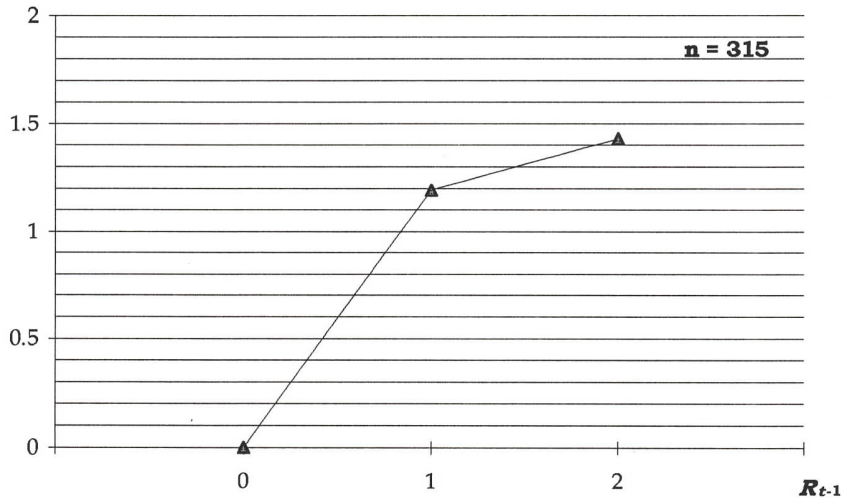


FIGURE 6. Relative effects of the reproduction index  $R_{t-1}$  ( $= 0, 1, 2$ ) upon the logit persistence probabilities.

To understand the predictions of this model let there be a new colony starting with 100 breeding pairs in a medium-quality pond (see Table VI); consequently  $R_1 = 1$ . This colony then has a persistence probability  $\pi = 0.72$ . The following year, with the same size and reproductive output, it will have the same  $\pi = 0.72$ . Two years later it will improve its  $\pi = 0.85$  simply because it will be 2 years old. In fact, during its second year it could slightly diminish in size and, nevertheless, improve its  $\pi = 0.8$ ; or fail in reproduction but double its size and thus conserve practically the same  $\pi = 0.72$  (Table VI).

Table VI.  
Expected persistence probabilities  $\pi$

Colony Size	Reproduction Success	Relative Age of colony	$\pi$
100	1	0	0.723693
100	1	1	0.723693
100	1	2	0.851443
50	1	2	0.795284
200	0	2	0.719442

Reproduction success degree and relative age of colonies are factors with 3 and 2 levels, respectively, in Colony Persistence Model (see explanations in text).

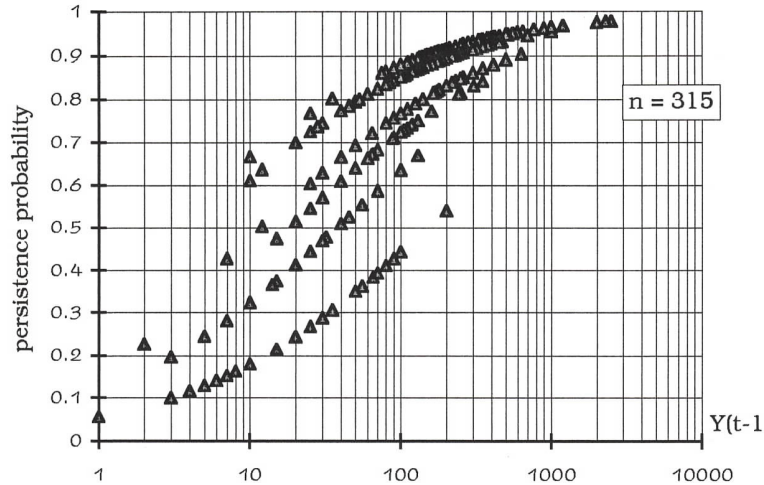


FIGURE 7. Persistence model: expected probabilities  $\pi$  plotted against  $Y_t$  in logarithmic scale.

We can also estimate time to extinction, e.g. when the cumulative probability of disappearance  $\sum_1^\tau (1 - \pi_t) \geq 0.95$  and solving for  $\tau$ . Table VII illustrates, for a selected number of colonies, this relative time to extinction, as well as how  $\pi$  is positively correlated with  $Y_{t-1}$ ,  $R_{t-1}$ , and  $A_{t-1}$ .

TABLE VII.  
Disappearance probabilities  $1-\pi$  of colonies and relative time to extinction

Colony	$P$	Number of apparitions	$Y_t$	$Y_{t-1}$	$R_{t-1}$	$A_{t-1}$	$1-\pi$	Years to extinction
Greatest	1	16	2500	2500	3	2	0.022122	42.9
Great	11	12	1000	1200	3	2	0.033021	28.8
Medium	27	6	400	420	3	2	0.057975	16.4
Medium	14	8	140	420	3	2	0.057975	16.4
Small	35	4	60	70	1	1	0.605971	1.6
Smallest	54	2	15	2	2	1	0.774162	1.2

$n = 139$ .  $Y_{t-1}$  is a quantitative covariate,  $R_{t-1}$  and  $A_{t-1}$  are factors with 3 and 2 levels respectively. *Number of apparitions* corresponds to the total number of time steps (not necessarily consecutive) the colony occupied the breeding ground. Years to extinction is  $\tau$  the number of times  $1 - \pi$  must cumulate to reach a value  $\geq 0.95$  (see text).



## Colony Size

As was the case for the previous model, the same three null hypotheses were rejected, while the fourth was not. This means that, conditional upon colony persistence, the preferred model for the meta-dynamics of colony size does not require an additional index of habitat quality, factor  $P$ . Additionally, it considers the degree of reproductive success and the colony age as *quantitative* covariates. Deviances of the expected  $Y_t$  values by regression diminish under the effect of each covariate, indicating their weight in determining the next colony size (Table VIII). Particularly,  $\beta_1$  value is close to unity as expected under the supposition of meta-stability. Residuals indicate equilibrium among deviations of expected values from observed ones (Figure 8). Dispersion of the fitted values is inversely correlated with colony size (Figure 9), indicating that the greater the colony size, the greater the stability in size and persistence. The smallest colonies, incidental and very unstable, present great variation in size and small persistence probabilities from one year to the next.

Table VIII.  
Colonies Size Model.  
Estimated parameters for log-linear model.

Parameter	Covariate	Estimate	St. error	Pr $\alpha$
$\beta_0$	(null)	-0.4177	0.1698	
$\beta_1$	Log $Y_{t-1}$	1.0436	0.0236	Pr < 0.005
$\beta_2$	$R_{t-1}$	0.1490	0.0771	Pr < 0.1
$\beta_3$	$A_{t-1}$	-0.1035	0.0560	P < 0.1

Log  $Y_{t-1}$ ,  $R_{t-1}$ , and  $A_{t-1}$  are quantitative covariates, parameters are the slopes

To understand the predictions of this model, let there be a starting colony with 100 breeding pairs in a medium-quality pond (see Table IX) and, consequently, with reproductive output  $R_t = 1$ . This colony then has an expected size  $Y_1 = 93.4$  for the next breeding season, when it will be 1 year old  $E[Y_2] = 78.5$ , and when 2 years old  $E[Y_3] = 52.9$ . Next suppose that the same starting colony is found in a high-quality pond, thus with a successful reproductive



output  $R_t = 2$ . Now the colony has  $E[Y_1] = 108.4$ ,  $E[Y_2] = 106.4$ , and  $E[Y_3] = 94.1$ . This means that the colony size diminishes with relative age (as indicated by the negative value of its slope, Table VIII). Furthermore, the existence of a **threshold colony size** value is a main output of this model (Table IX). Colonies over this threshold size  $Y = 1800$  breeding pairs will increase when colonies below it will decrease.

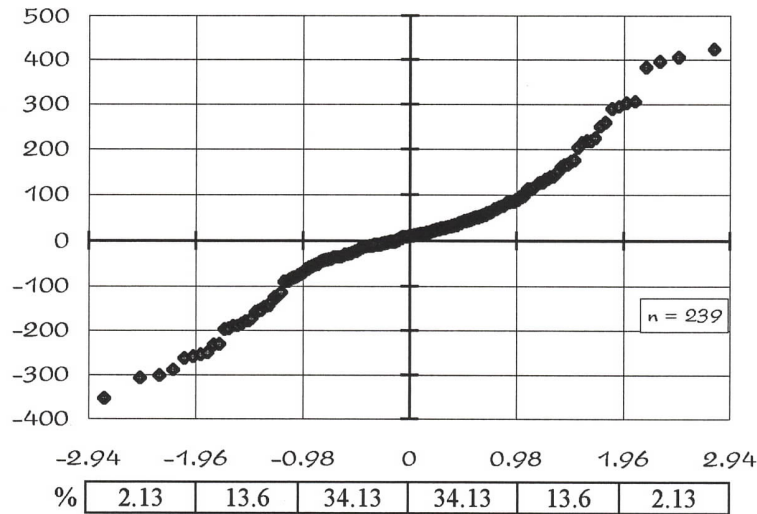


FIGURE 8. Standardised residuals of the Colony-Size Model. Only 12 fitted points remain exterior to the 95% confidence interval.

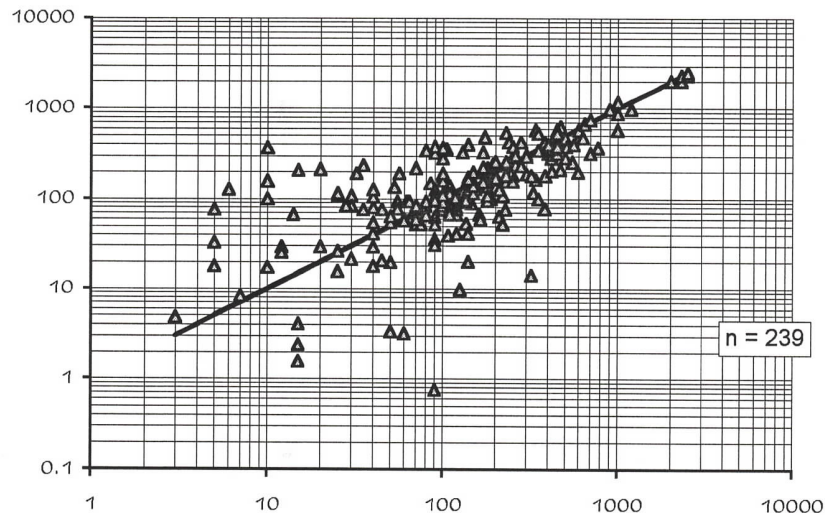


FIGURE 9. Colony-Size Model: expected values vs. observed  $Y_t$  in log-log scale. Compare with Figures 3 and 10.



Table IX.  
Predictions in colonies size.

Colony Size	Reproductive Success	Age of colony	$E[Y_t]$ Expected Size	$\pi \times E[Y_t]$ Conditional Expected Size
100	1	0	93.4	67.6
93.4	1	1	78.5	37.9
78.5	1	2	52.9	25.9
100	2	0	108.4	83.3
108.4	2	1	106.4	60.6
106.4	2	2	94.1	44.2
1800	2	2	1800.04	1752.4
2890	2	2	2950.3	2890.04

Reproduction success degree and relative age of colonies are quantitative covariates in Colony Size Model. Because of the negative effect of the relative age  $A_{t-1}$ , colonies size decreases in function of time. There is a threshold colony size, below of which all colonies decrease, above colonies increase. (See text for explanations).

### Integrating both Models

On the grounds of equations (1) and (2), it is possible to integrate both models using

$E(Y_t) = \Pr(Y_t > 0) E(Y_t | Y_t > 0)$ , which may be written as

$$E(Y_t) = \pi \exp(\alpha + \beta_1 \log Y_{t-1} + \beta_2 R_{t-1} + \beta_3 A_{t-1}) \tag{3}$$

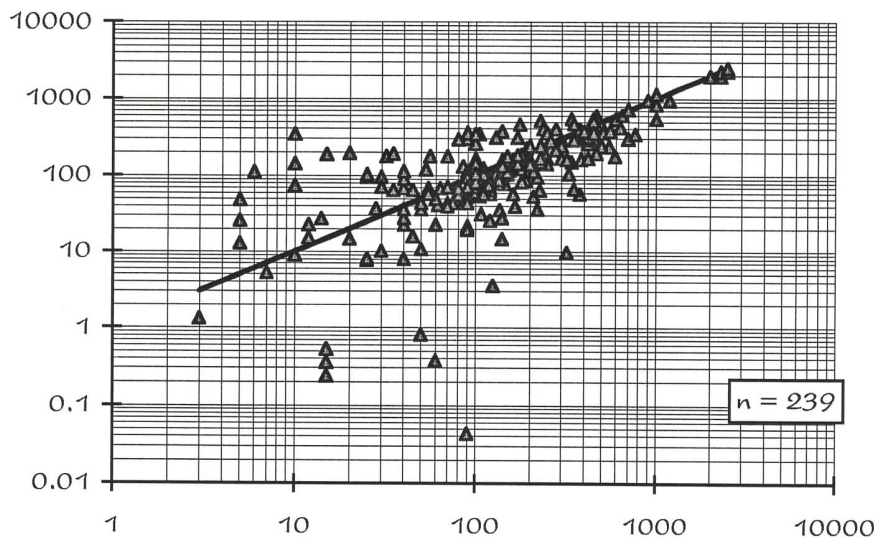


FIGURE 10. Integrated Model: fitted values vs. observed  $Y_t$  on a log–log scale. Compare with Figures 3 and 9.





where  $\pi = \frac{e^{\delta + \gamma_1 \ln Y_{t-1} + \gamma_2 R_{t-1} + \gamma_3 A_{t-1}}}{1 + e^{\delta + \gamma_1 \ln Y_{t-1} + \gamma_2 R_{t-1} + \gamma_3 A_{t-1}}}$ , as defined by equation (1). Actually, integrating the model for colony persistence with the model of colony size diminishes the expected value of colony size. Hence,  $\pi$  corrects the expected colony size (Figure 10 illustrates the results of the integrated model).

## DISCUSSION

A special index of habitat quality (factor  $P$  in this study) is not necessary when modeling the persistence probability and size of a colony. The degree of reproductive success, the relative age, and the previous size of colonies sufficiently summarize the site quality, yielding a qualitative site factor unnecessary. Indeed, a good quality breeding ground would attract birds each breeding season, thus an old colony may reflect good quality and a stable environment.

The turnover of Black-Headed Gull colonies is very high, mainly among the smaller ones (Table I). Over the 16 years of the study, 67 different ponds were used as breeding grounds by Gulls out of a total of 279, but there were only 20 to 25 colonies in each particular year, and even less in the last two years (Table II). We can infer that reproductive failure is linked to colony age and colony size, and is a major motivation for breeding dispersal (Tables III&IV). As deduced by the colony size model, only the largest colonies with  $Y \geq 1800$  breeding pairs mix sufficiently good habitat quality, strong site tenacity, and high reproductive output to sustain an increase. Hence, the greatest colonies, of which there was actually only one in Forez (in *La Ronze* pond), support the stability of the whole. Colonies below this threshold size will, on average, decrease.

In fact (see Table IV), Black Headed Gull reproductive success in small colonies is lower than in the larger ones. Thus, there must be less site tenacity with smaller colonies than with larger ones, and partial movements after partial failures in reproduction. These movements depend on the reproductive success of each bird itself and on its social context, as well as on the habitat quality. After a reproductive failure, a bird is likely to disperse (Viksne 1980, Danchin & Monnat 1990), especially when the social context is not good; for exemple Gulls devote a lot of time to alarm behaviour but less to care of theirs eggs and young (Allainé 1991). In the Kittiwake *Rissa tridactyla* for example (Danchin *submitted*), there is not enough social stimulation in small colonies. Consequently, we can infer that colony persistence and colony size depend on the individuals' fidelity or dispersal responses to their previous experiences.



The log-linear model predicts colony size as the *global* result of the interaction between the degree of reproductive success, space availability, and new-breeder pressure against old ones by the saturation of the good sites. As long as the adult 'return-survival' rate is greater in the largest colony ( $\sim 0.9$ , Prevot-Julliard 1993), the turnover of the individuals is very low. Furthermore, new nesting sites are sparse since new breeders cannot easily gain good places to recruit in their colony of birth (Lebreton 1984); and so they disperse toward new sites in a "waiting-line" behavior because of saturation of the best site. New and/or incidental sites may play the role of a "buffer effect" (Brown 1969). It is likely that these movements are mainly toward neighboring sites, but a transversal approach is too limited to draw conclusions in this sense.

The crude statistical concept of colony disappearance is directly linked to social behaviour. There is strong evidence of abandonment by a fraction of the birds after partial failure (Lebreton 1981, 1987, Allainé 1988). One may suspect in such a case that some of the birds having failed do not move because of the attractiveness of the site maintained by successful stayers (see e.g. McNicholl 1975, or Danchin & Monnat 1990 about the Kittiwake). In the case of a total failure everything suggests that some site-tenacity or group-adherence threshold mechanism is operating. The attractiveness of the site decrease strongly and tenacity to the site becomes the exception. Then, group adherence increase inversely. This interpretation is reinforced by the fact that some birds are present at the beginning of the next season in sites which failed (Allainé 1988). The individual involved mechanism might be related to a rise in the probability of divorce, strongly linked at the individual level to reproductive failure (e.g. Coulson 1990, also the Kittiwake). However, in the absence of longitudinal data, this is open to speculation.

Hence, site tenacity and social context (e.g. group adherence) play a major role in the dynamics of colonies. From the evolutionary point of view, moving represents successful adaptation in unstable environments (McNicholl 1975, Lebreton 1981, Boulinier *in prep.*). The output, at the metapopulation level, is the meta-dynamics of size and turnover of colonies.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are very grateful for the financial support provided by a grant from the SRETIE, Minister of the Environment, Paris, France. G. González-Dávila has a fellowship granted by CONACyT (Science and Technology National Council) and Instituto Nacional de la Pesca (Fisheries National Institute), both organisms from México.



## BIBLIOGRAPHY

- Akaike H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Petran B.N. & Csáki F. (eds.) International Symposium on Information Theory. Second Edition. Budapest, Hungary. Akadémiai Kiadó.
- Allainé D. 1988. Le rôle de la structure de la colonie dans la biologie des populations d'oiseaux. Exemple de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) en Forez. Lyon University, France: Unpublished Ph.D. Thesis.
- Allainé D. 1991. The effect of colony size and breeding stage on colony defense pattern in Black Headed Gull. *Acta Oecologica* 12:385-396.
- Brown J.L. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *American Naturalist* 103: 347-354.
- Coulson J.C. 1990. The Population Dynamics of culling Herring Gulls and Lesser Black-backed Gulls. In: Perrins CM, Lebreton J.D. & Hiron G.J.M. (eds) Bird Population Studies. Relevance to Conservation and Management. London UK: Oxford University Press.
- Cramp S. (ed.). 1985. The birds of the Western Palearctic. Vol. IV. New York, U.S.A. Oxford University Press.
- Creutz V.G. 1967. Die Verweildauer der Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.) im Brutgebiet und ihre Siedlungsdynamik. *Beiträge zur Vogelkunde* 12: 311-344.
- Danchin E. & Monnat J.Y. 1990. Population dynamics modelling of two neighbouring Kittiwake *Rissa tridactyla* colonies. *Ardea* 80 : 171-180.
- Gilpin M. & Hanski I. 1991. Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations. San Diego CA: Academic Press.
- Greenwood & Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1-21
- Hanski I & Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- Insenmann P. 1976. L'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* en Europe, I. *L'oiseau et R.F.O.* 46: 337-366.
- Insenmann P. 1977. L'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* en Europe, II. *L'oiseau et R.F.O.* 47: 25-40.
- Lebreton J.D. 1981. Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret. Lyon University, France: Unpublished Ph.D. Thesis.
- Lebreton J.D. 1984. Eléments sur la biologie de la population forézienne de Mouette Rieuse. Paysages et milieux naturels de la plaine du Forez, France: Centre d'Etudes Foréziennes.
- Lebreton J.D. 1987. Régulation par le recrutement chez la mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Rev.Ecol. (Terre Vie) Suppl.* 4: 173-182.
- Lebreton J.D. & Faure J.M. 1969. Contribution à la connaissance avifaunistique de la plaine du Forez. *Mélanges (Univ. Saint-Etienne, France)*: 255-289.
- Lebreton J.D. & Landry P. 1979. Fécondité de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* dans une colonie importante de la plaine du Forez (Loire, France). *Le Gerfaut* 69:159-194.



- Lebreton J.D, Pradel R. & Clobert J. 1993. The Statistical Analysis of Survival in Animal Populations. *Trends in Ecology and Evolution* 8,3: 91-95.
- McCullagh P. & Nelder J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. Cambridge U.K.: Cambridge University Press.
- McNicholl M.K. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *Auk* 92: 98-104.
- Mills J.A. 1969. The Distribution of Red-billed Gull colonies in New-Zealand in relation to areas of plankton enrichment. *Notornis* 16: 180-186.
- Nef L. 1961. Influence de la sécheresse sur les colonies de Mouette rieuse. *Le Gerfaut* 51: 12-18.
- Nelson J.B. 1978. *The Sulidae. Gannets and Boobies*. Oxford, U.K. Oxford University Press.
- Payne C.D. (ed). 1986. *The Generalised Linear Interactive Modelling system*. Oxford U.K. Royal Statistical Society, Numerical Algorithm Group Ltd.
- Prévot-Julliard A.C. 1993. Dispersion et recrutement chez la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*), première approche par l'étude des flux démographiques. Montpellier, France. Unpublished DEA rapport.
- Spendelow J.A. 1991. Postfledging Survival and Recruitment of Known-origin Roseate Terns (*Sterna dougallii*) at Falkner Island, Connecticut. *Colonial Waterbirds* 14: 108-115.
- Viksne J.A. 1980. Some problems in the Black-headed Gull *Larus ridibundus* research, and the necessity of international cooperation in this respect. *Acta Ornithologica* 17: 71-80.



## Discussion et conclusions générales

**N**ous avons décidé de travailler sur trois pistes : les modèles matriciels, le concept de *fitness* et les populations subdivisés. Nous voulions élargir et approfondir notre insertion dans la gestion de populations sauvages, tout en maintenant notre participation dans la gestion d'espèces de pêche d'intérêt commercial mais en abordant la gestion des vertébrés terrestres. Nous avons pu montrer que les modèles démographiques matriciels ne s'appliquent uniquement aux populations fermées mais aux populations ouvertes et subdivisées, voire aux métapopulations. Leur grande souplesse offre une solution aux approches en temps continu (Keyfitz 1968), permet de modéliser divers types de cycle de vie Caswell (1989) et les variations des fréquences géniques (Charlesworth 1980), dans des populations structurées en âge (Leslie 1945), stade (Lefkovitch 1965, Usher 1966) ou spatialement (Usher & Williamson 1970). On peut de même introduire la dépendance de la densité (Cooke & León 1976) et la stochasticité démographique (Bailey 1964) ou environnementale (Tuljapurkar 1989).

Pour notre part, nous avons amorcé une extension de la matrice de Leslie pour les métapopulations (Lebreton & González-Dávila 1993). A partir de cette extension matricielle on peut développer tout un éventail de modèles pour les population fragmentées et métapopulations *strictu senso*, pour les systèmes « *stepping-stone* » de Kimura (1953) et « îles-continent » de MacArthur et Wilson (1967), dont le cas le plus simple récemment mis à jour par Pulliam (1988) est le système « source-puits » discuté dans le Chapitre 5.

Si l'on compte sur les données nécessaires et suffisantes pour estimer les taux de fécondité, de survie **et de migration**, on peut utiliser cette extension matricielle. Autrement, le modèle n'est pas utilisable que pour tester d'hypothèses qu'on peut se faire à propos de l'ordre de magnitud



d'un de ces taux, notamment de migration quant on dispose d'estimations des taux de fécondité, de survie et brut de multiplication (*GGR*, *Gross Growth Rate*, cfr. Chapitre 1.2) d'une population donnée. L'autre possibilité, l'analyse statistique, nous l'avons développée à l'aide de modèles linéaires généralisés (Chapitre 6), rejoignant la tradition MacArthur-et-Wilson–Levins–Hanski relative au processus d'extinction–recolonisation des populations locales. Ceci dit, on peut donc parler de « métafonctionnement » des populations subdivisées (Chapitre 6, article à paraître).

Pour ce qui est à la *fitness*, nous avons essayé de reconcilier l'approche fonctionnelle des concepts démographiques avec l'approche évolutive des concepts biologiques. Dans le premier cas,  $\lambda$  (ou  $r$ ) constitue le taux de multiplication d'une population donnée dans un environnement donné à un moment donné (Chapitre 1.2) et on a le droit à la comparaison entre groupes. Dans le deuxième cas cependant, il n'est plus question de comparer entre groupes car il s'agit du flux et des variations des fréquences géniques à travers les individus.  $\lambda$  (ou  $r$ ) constitue alors la contribution moyenne d'une classe de phénotypes (génotypes) à la croissance d'une population donnée dans un environnement donnée à un moment donné, par rapport aux autres classes de phénotypes dans la même population (Chapitre 2). Pour contribuer à l'analyse des populations présentant des *trade-offs* entre paramètres et une stochasticité démographique, nous avons développé un modèle permettant d'estimer la *fitness* d'une population itéropare et d'analyser la variance de  $R_0$  (Chapitre 3). Parmi les cas–problème que présentent certaines approches empiriques, nous avons sélectionné deux qui montrent bien le type de confusion existente ainsi que la détérioration qui comportent sur la compréhension du fonctionnement ou de l'évolution des populations. Dans le Chapitre 2 nous avons présenté la critique de l'estimation *ad hoc*, biaisée, du taux de multiplication  $\lambda$ . Dans le Chapitre 3 nous avons diagnostiqué les limitations du modèle *LRS*. Force est de constater que les modèles démographiques permettent une perception la plus appropriée de la dynamique des populations, sur le plan fonctionnelle et sur le plan évolutif.

## DÉMOGRAPHIE ET BIOLOGIE DES POPULATIONS

Nous avons concentré notre attention sur les organismes itéropares où la *fitness* ne dépend pas uniquement de la *fertilité* (nombre de zygotes produits) et de la *viabilité* (survie des zygotes, ou juvénile), mais aussi de la *survie adulte* et de la *structure démographique* des populations. Le meilleur estimateur de la *fitness* pour une classe donnée de phénotypes est donc  $\lambda$ , le taux asymptotique de multiplication, que l'on ne peut estimer qu'à l'aide des modèles



démographiques.  $\lambda$  exprime synthétiquement l'équilibre dynamique d'une population –dans un environnement donné– entre les facteurs limitants et sa capacité de croissance. En raison de la propriété ergodique des modèles démographiques, les populations atteignent asymptotiquement une structure *stable* et une valeur reproductive par classe d'âge (ou stade), quelle que soit leur structure de départ, si les paramètres démographiques restent constants au cours du temps.  $\lambda$  est étroitement lié à la durée moyenne de génération  $\bar{T}$  car celle-ci permet d'estimer le rythme d'augmentation du numéro moyen des générations chevauchantes, ainsi que la sensibilité relative de  $\lambda$  aux variations de la survie et de la fécondité (Caswell 1989:118–123, Gaillard *et al* 1992, Figure 2.3).

Les modèles démographiques permettent donc une perception appropriée de la *fitness*. En outre, leur utilisation s'est simplifiée grâce à la disponibilité des ordinateurs personnels et des logiciels spécialisés (Tableau 2.2). Par conséquent, comme nous l'avons discuté dans le Chapitre 2, les biologistes de populations qui optent encore pour des modèles *ad hoc* « moins complexes » pour estimer le taux d'accroissement limitent leur capacité perceptive en diminuant la qualité et la quantité des informations obtenues ( $\hat{\lambda}$  biaisé et absence d'information sur la structure *stable*, les valeurs reproductives et la durée moyenne de génération  $\bar{T}$ ).

La *fitness*  $\lambda$  est une propriété démographique d'une classe donnée de phénotypes –et non de gènes (Maynard–Smith 1989:38)– qui partagent les mêmes paramètres *en relation avec* leur structure d'âge *dans* un environnement donné et par rapport aux autres classes de phénotypes. La démographie joue donc un rôle intégratif entre la génétique des populations et l'écologie des populations (Olivieri 1987). Les équations sont les mêmes (Charlesworth 1980) mais leur interprétation est différente (Charnov 1993, Roff 1993). Alors que la démographie a pour objet d'étude les individus, la génétique s'intéresse aux résultats issus des substitutions géniques (Stearns 1992). D'ailleurs, on utilise aussi  $R_0$  comme un estimateur de la *fitness* dans les études d'histoires de vie (Stearns 1992:33) car il est plus facile à estimer, à calculer et à utiliser (ex. Roff 1984, 1986, Charnov 1989, 1990, Charnov & Berrigan 1991). En outre, comme nous l'avons évoqué dans la discussion du Chapitre 2, à long terme et conditionnellement à la non extinction, toute population a une  $E[\lambda] = 1 = E[R_0]$ . Mais si l'on travaille sur la dynamique des phénotypes,  $R_0$  ne peut pas mesurer la *fitness* car il ne tient pas compte des durées de génération (Charlesworth 1980, Stearns 1992, Chapitres 1 & 2).

L'existence de compromis entre traits d'histoire de vie, souvent évoquée comme justification d'approches *ad hoc*, n'est pas non plus un argument pour rejeter l'utilisation des modèles



démographiques. C'est le cas de l'école du *Lifetime Reproductive Succes*, qui a rebaptisé le  $R_0$  comme *LRS*. Cette école prétend, d'une part, que *LRS* constitue un estimateur de la *fitness* et d'autre part, qu'il permet de décomposer la variance de la *fitness*. Ainsi, la décomposition de la variance de  $R_0$ , rebaptisé *LRS*, est devenue un problème à l'ordre du jour. Barrowclough et Rockwell (1993) ont présenté une décomposition sur la base d'un modèle de *somme* aléatoire avec un nombre aléatoire de termes, mais en considérant indépendance entre variables, c'est-à-dire en l'absence de *trade-off*. Cependant l'un des intérêts majeurs –et des arguments– de l'école *LRS* est justement d'intégrer la dépendance entre les variables fécondité et survie (Newton 1989). Pour sa part, Brown (1988) a présenté une décomposition de cette variance en présence de *trade-off*, en considérant toutefois un *produit* de variables aléatoires. Dans le Chapitre 3, nous avons montré qu'à l'aide de processus de ramification il est possible de modéliser la *fitness* et le  $R_0$  d'une population itéropare en présence de *trade-offs* et de stochasticité démographique. C'est donc la *somme aléatoire* (envisagée indépendamment par Barrowclough et Rockwell) et non le *produit* des variables aléatoires (comme le propose Brown) qui se prête à la décomposition de  $R_0$  (ou du *LRS*). Même si le *produit* permet de décomposer la variance de *LRS* en présence de *trade-off*, personne n'a remarqué que l'espérance  $E[LF]$  n'est plus alors le simple produit  $E[L]E[F]$  des espérances de la longévité et de la fécondité, mais  $E[L]E[F] + \text{cov}[L, F]$  (cfr. Mood *et al.* 1974:180). Par ailleurs, nous avons modélisé la part de variance de  $\lambda$  due à un *trade-off* entre la fécondité et la survie des adultes. Comme on s'y attendait chez une espèce itéropare, le plus grand poids correspond à la longévité (si elle est supérieure à 1), puis à la fécondité et enfin à la survie juvénile (éq. 3.28). En présence de *trade-off*, on doit ajouter un terme dépendant de la covariance entre la survie adulte et la fécondité (éq. 3.31).

Les processus de ramification permettent également l'introduction de la stochasticité démographique dans la matrice de Leslie (Lebreton 1978) pour modéliser les probabilités d'apparition de nouveaux individus et de transition d'une classe d'âge à l'autre, entre saisons reproductives et internuptiales, en considérant les effectifs comme des variables aléatoires discrètes (voir Section 1.1.3.3 du Chapitre 1). Il s'agit là d'un autre exemple des possibilités de développement des modèles matriciels. En effet, l'un des avantages de l'utilisation de la matrice de Leslie est le parfait ajustement du modèle au type de reproduction saisonnière (les





« *birth-pulse populations* » de Caswell, 1989:11-14). Cependant, il n'est pas toujours facile d'estimer les paramètres nécessaires, notamment la survie. L'exemple de l'albatros hurleur *Diomedea exulans* (Chapitre 4) illustre ce type de complexité.

C'est pourquoi nous avons réalisé une incursion méthodologique dans les modèles de capture-marquage-recapture (CMR), car ils constituent l'outil par excellence pour estimer la survie des vertébrés maniables au marquage. Ils permettent, notamment, d'estimer la survie des populations présentant une sensibilité à la capture ou (le résultat est le même vis-à-vis de la capturabilité) suivant des patrons complexes de reproduction saisonnière. Une solution à ce type de phénomènes (Pradel 1992, 1993), connus sous l'appellation de « *trap-dependence* » (Sandland & Kirkwood 1981), tient compte des effets *immédiats*. Néanmoins, l'albatros hurleur des îles Crozet présente un effet *non-immédiat*. Nous avons alors généralisé la solution et montré que, si l'on ne tient pas compte de la trap-dépendance, on aboutit à des estimations biaisées (Figure 4.2, Tableau 4.7). On peut donc recommander l'emploi des modèles CMR, en utilisant la technique développée au Chapitre 4 pour les espèces longévives présentant un *trade-off* entre fécondité actuelle et future, soit parce qu'elles suivent un cycle précis (biennal comme l'albatros hurleur), soit parce que le coût de la reproduction est variable et donc le rythme des occasions reproductives aussi (annuel mais non strict, comme l'albatros à sourcil noir).

La plupart des modèles matriciels sont orientés vers les populations fermées (voir Tableau 1.1), ne tenant compte que des paramètres de fécondité et de survie. Toutefois, le cas général étant celui des populations ouvertes, l'estimation des taux d'immigration et d'émigration est également importante. Au plan théorique comme empirique, les études de dispersion constituent la nouvelle frontière en biologie des populations. On a vu apparaître les modèles *BIDE* (*Birth-Immigration-Dead-Emigration* ; Usher & Williamson 1970, Pulliam 1988, Davis & Howe 1992), ainsi que la « tradition MacArthur-et-Wilson-Levins-Hanski » (Hanski & Gilpin 1991). Mais au plan pratique, l'estimation des taux d'immigration et d'émigration n'est pas une tâche facile car, sur le terrain, l'effort devient considérable. Il faut marquer des individus de plusieurs populations locales, colonies ou dèmes et les recenser dans le temps. A l'aide des modèles CMR, on est en mesure d'estimer les taux de dispersion *démographique* (Hestbeck *et al.* 1991, Viallefont & Lebreton 1994), bien que la dispersion efficace (ou *génétique*) s'avère plus complexe.



Dans tous les cas, le développement des modèles de type Leslie s'impose pour les populations subdivisées, sur le plan théorique et pratique. Notre contribution dans le Chapitre 5 amorce une introduction générale à ce type de modèles. Le résultat le plus important confirme que la dispersion a un effet stabilisateur à l'échelle de la métapopulation malgré le déséquilibre pouvant exister à l'échelle des populations locales (Lebreton & González-Dávila 1993), ce que Brown (1969) a baptisé *buffer-effect* pour deux populations en relation source-puits (Pulliam 1988). Paradoxalement, les populations source ne sont pas nécessairement de plus grande taille que les populations puits (Lebreton & González-Dávila 1993). Ainsi, un système source-puits peut contenir un effectif supérieur à la somme des effectifs des populations « source » et « puits » en l'absence de migration. Ceci remet en question le concept de la capacité de charge de l'écosystème, notée  $K$ . Cependant, la migration ne suffit pas pour amortir totalement d'autres effets déstabilisateurs des métapopulations comme les structures des populations locales et les dépendances de la densité (*ibid.*).

Les modèles multisites permettent, en théorie, de prédire les conséquences de la dispersion. Cependant, on ne dispose pas facilement des estimations des taux d'immigration et d'émigration car, sur le terrain, cette lourde tâche ne produit aucun résultat à court terme (il faut au moins 3–5 ans pour obtenir une masse suffisante de données). Que faire alors tant que les données de terrain ne suffisent pas pour estimer les taux de migration ? Le Chapitre 6 propose une analyse de la dynamique globale d'une métapopulation à partir de recensements (à savoir les effectifs des populations locales tenant compte des apparitions et des disparitions, le degré du succès reproductif des colonies à chaque pas de temps et l'« âge » de celles-ci). Les données de terrain correspondent à plusieurs années de recensement d'une population subdivisée, celle de la mouette rieuse *Larus ridibundus*. Nous avons donc étudié son *métafonctionnement* global et modélisé, à l'aide de modèles linéaires généralisés, les *probabilités de persistance* des colonies ainsi que les *effectifs*, obtenant des prévisions par colonie (González-Dávila *et al.* soumis). Contrairement aux modèles MacArthur-et-Wilson-Levins-Hanski, le nôtre présente l'avantage de tenir directement compte des effectifs et indirectement de la qualité des habitats ; mais il comporte aussi l'inconvénient, en l'état, de ne pas modéliser le taux de colonisation (ou « d'apparition » de colonies). Un des résultats les plus intéressants de cette modélisation (Chapitre 6) est l'existence d'un seuil d'effectif en deçà duquel les populations locales diminuent et au-delà duquel elles augmentent. D'autres résultats montrent que « l'âge » relatif des colonies joue un rôle négatif dans la détermination de



l'effectif mais positif dans la probabilité de persistance (Tableaux 6.6 & 6.9). Dans tous les cas, l'effectif précédent et le degré du succès reproductif ont une incidence positive. Le modèle permet donc d'obtenir une estimation de l'espérance de la longévité d'une colonie, c'est-à-dire du temps d'extinction (Tableau 6.7), intégrant ainsi cette approche à la philosophie de Levins (1970) relative au *turnover* des dèmes d'une métapopulation.

## DÉMOGRAPHIE ET GESTION DES POPULATIONS

Il reste à s'interroger sur l'avenir possible des méthodes et des modèles de la dynamique de populations dans la gestion de populations. Pour des raisons personnelles bien compréhensibles, nous nous appuyerons sur notre expérience des problèmes de la faune et de la biologie de la conservation au Mexique. Par ailleurs, il nous a paru légitime de faire une incursion dans le champ de la démographie humaine participant dans la discussion, qui a lieu actuellement au Mexique, sur les solutions à apporter aux grands problèmes sociaux et dans leur relation avec les problèmes environnementaux. Une chose est claire, nous nous trouvons dans une période de croissance explosive des populations humaines. A propos des conséquences possibles il a lieu un grand débat et peu de concertations efficaces.

Dans la gestion de gibiers et dans l'halieutique, on étudie notamment les effectifs des populations sous la forme du *nombre*  $N_t$  d'individus (Seber 1982) ou de la *biomasse*  $B_t$  des « *stocks* » (Ricker 1975), respectivement. Bien que les recensements des populations naturelles soient nécessaires, ils sont insuffisants pour répondre aux questions fondamentales de l'économie humaine évoquées dans l'Introduction : *où, quand, combien* et *comment* extraire de la nature les fractions nécessaires des ressources naturelles renouvelables. En effet, les estimations de l'effectif des populations sont généralement très imprécises car le coefficient de variation atteint souvent 20% pour les vertébrés terrestres (ex. Gaillard *et al.* 1992) et 40% pour les poissons de mer (ex. Jacobson & Lo 1991). D'autre part, les populations de même effectif présentent généralement des régimes démographiques différents, voire opposés (l'une en croissance, l'autre en décroissance). L'abondance n'exprime donc pas fidèlement le statut des populations naturelles.



Statut des espèces connues des vertébrés et des plantes vasculaires dans le monde et dans 4 pays choisis à titre d'exemple

Groupe	Zone	Nombre d'espèces	Endémiques	En danger
Vertébrés	MONDE	22 694	–	a/ 1 255
	Mexique	2 401	762	80
	Brésil	2 937	721	174
	Canada	646	7	11
	France	424	12	30
Mammifères	MONDE	4 327	–	–
	Mexique	439	137	25
	Brésil	394	70	40
	Canada	139	4	5
	France	93	0	6
Oiseaux	MONDE	9 672	–	1 029
	Mexique	961	88	35
	Brésil	1 573	177	123
	Canada	426	3	6
	France	267	9	21
Reptiles	MONDE	4 771	–	169
	Mexique	717	368	16
	Brésil	468	178	11
	Canada	41	0	0
	France	32	0	2
Amphibiens	MONDE	4 014	–	57
	Mexique	284	169	4
	Brésil	502	296	0
	Canada	40	0	0
	France	32	3	1
Plantes vasculaires	MONDE	270 000	–	–
	Mexique	26 071	b/ 12 500	495
	Brésil	56 215	–	361
	Canada	3 270	147	700
	France	4 630	133	184

a/ Ne tient pas compte des mammifères. b/ Entre 10 000 et 15 000.

Source: WCMC (World Conservation Monitoring Centre) et des données non publiées (WCMC, Cambridge, U.K., Juin 1993) ; références citées dans « World Resources 1994–1995. A guide to the global environment », WRI 1994.

Au Mexique, les études sur la dynamique des populations animales se sont traditionnellement centrées sur l'estimation des abondances des espèces, de la pêche (Alvarez del Villar 1973) ou de la chasse (Leopold 1977). D'autres intérêts économiques, écologiques, scientifiques, culturels, voire touristiques, touchant les espèces sauvages, ont largement été soulignés depuis long-temps par des générations de naturalistes mexicains (Beltrán 1964, Barrera 1974, Alcérreca *et al.* 1988, Toledo 1988, Soberón & Llorente 1993). Le Mexique possède une grande richesse de faune et de flore de par sa latitude et surtout parce qu'il occupe une zone



longue et accidentée de chevauchement biogéographique entre les régions Néarctique et Néotropicale (Udvardy 1984). Les espèces d'origine boréale se sont installées et ont évolué dans les montagnes et sur les hauts plateaux à climat tempéré ou froid, les espèces d'origine tropicale dans les régions basses ou moyennes à climat chaud, sec ou humide. Les « aller-retour » nord-sud des frontières biogéographiques lors des périodes glaciaires et interglaciaires au cours des derniers 40 000 ans ont créé, de façon intermittente, des mosaïques environnementales changeantes ainsi que des zones de refuge pendant le pléistocène (Gentry 1989), donnant lieu à une grande diversité et beaucoup d'espèces endémiques (Toledo 1982).

En effet, le Mexique est le 14ème pays du monde par sa superficie (et par son économie) mais il occupe la première place par la richesse d'espèces de reptiles, la seconde par les mammifères et la quatrième par les amphibiens et les plantes (Soberón & Llorente 1993, WRI 1994). Parmi les 22 694 espèces connues de tétrapodes dans le monde, 2 494 habitent sur le territoire mexicain (Flores-Villela & Navarro 1993) dont 762 endémiques (WRI 1994). Si l'on considère les 4 327 espèces connues de mammifères, parmi les 439 habitant le Mexique, 137 sont endémiques et 25 sont en danger d'extinction (WRI 1994). Pour ce qui est des oiseaux, parmi les 9 672 espèces connues (WRI 1994), 1 061 habitent le Mexique (Escalante *et al.* 1993 –ces auteurs rendent compte de 100 espèces de plus que le WCMC 1992), dont 88 endémiques et 35 en danger (WRI 1994). Enfin, l'on compte environ 3 000 espèces de poissons dont quelque 500 d'eau douce (Castro-Aguirre & Balart 1993). Quant aux végétaux, parmi les 270 000 espèces de plantes vasculaires connues, 26 071 ont été recensées sur le territoire mexicain, parmi lesquelles plus de 10 000 sont endémiques et 495 sont considérées en danger (WRI 1994).

La biodiversité est donc une des grandes richesses mexicaines, étudiée de plus en plus par les nouvelles générations de taxonomistes et de naturalistes mexicains, mettant l'accent sur la biodiversité, sur son utilisation et sur sa conservation (Alcérreca *et al.* 1988, Soberón & Llorente 1993). Le Mexique devient ainsi de plus en plus demandeur du savoir-faire de la démographie animale, un savoir-faire amorcé pour la démographie végétale pendant les années 1970 (Sarukhán & Harper 1973) et encore en plein essor (Alvarez-Buylla 1994). Cependant, dans le domaine de la démographie animale, des études en biologie de la pêche dans les eaux mexicaines sont menées depuis les années 1960, mais en abusant souvent des modèles *ad hoc*. Il est vrai –et pas uniquement au Mexique– qu'il est difficile de faire autrement avec les



espèces marines. Cependant, l'accent étant toujours mis sur les estimations de biomasses, et non du statut des populations, plusieurs pêcheries sont épuisées et d'autres détruisent l'environnement. L'anchois du nord *Engraulis mordax* constitue un cas exemplaire de ressource épuisée et donc du type d'exploitation à éviter (González-Dávila 1988, 1990). La pêche mexicaine de crevettes (15 espèces d'intérêt commercial) montre à quel point on peut gaspiller les ressources naturelles (400 000 tonnes par an de « faune accompagnatrice », jetées à la mer considérées comme « ordures ») et détruire l'environnement (la couche benthique) avec un chalutage systématique et persistant qui ne permet la récupération qu'aux espèces annuelles (González-Dávila & Garci-Crespo 1983).

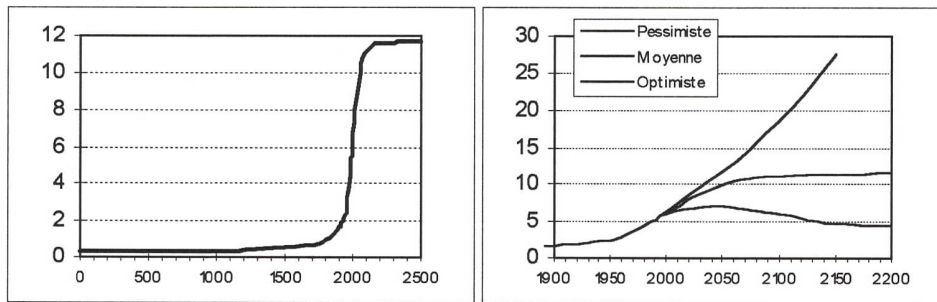
Mais les populations de vertébrés terrestres, et les problèmes qu'elles posent, offrent l'occasion d'étudier davantage les flux d'individus. La modélisation démographique trouve un terrain fertile au Mexique. Il convient donc de mettre l'accent sur l'estimation des paramètres, en particulier ceux de survie et de fécondité. Même si l'on n'est pas toujours capable d'estimer la fraction des « sorties » due à l'émigration, ainsi que celle des « entrées » due au recrutement par immigration, le taux de multiplication asymptotique  $\lambda$  constitue le meilleur estimateur synthétique du statut des populations. En outre, les modèles matriciels offrent d'autres résultats, importants pour la théorie évolutive ainsi que pour la gestion et la conservation des populations naturelles.

## BIOLOGIE DES POPULATIONS ET DÉMOGRAPHIE HUMAINE

Alors que les pays les plus industrialisés ont pratiquement arrêté leur croissance (WRI 1994), les pays en développement présentent encore de forts taux d'accroissement (ONU 1992) et la dynamique des populations humaines est devenue explosive. Il suffit d'observer l'exemple du Mexique (Chapitre 1) : de 86.2 millions d'habitants en 1985, sa population atteindrait 390 millions vers l'an 2 050, c'est-à-dire qu'elle quadruplerait en 65 ans (Figure 1.11), si les taux de natalité et de mortalité restaient inchangés (ce qui équivaut à  $\sim 2.3\%$  d'accroissement annuel). Toutefois la population mexicaine ne se situe pas parmi celles dont le taux d'accroissement est le plus élevé (pouvant atteindre 4% par an, ex. Guinée, Swaziland, Iraq,... ; ONU 1992). A l'heure actuelle, chaque année il s'ajoute à la population humaine mondiale l'équivalente de la population mexicaine actuelle ( $\sim 90$  millions de personnes).



Milliards de personnes



A gauche, 2 000 ans d'histoire de croissance de la population humaine avec une projection moyenne jusqu'à l'an 2 500. A droite, la croissance mondiale pendant le présent siècle et les projections optimiste, moyenne et pessimiste jusqu'à l'an 2 200.

**Source :** Population Division, United Nations Secretariat, *Gopher Service*.

Pendant qu'une population s'approche de sa structure *stable*, l'effectif de chacune des classes d'âge ainsi que l'effectif total peuvent osciller. C'est pourquoi une population peut continuer à croître même si son taux de multiplication asymptotique est inférieur à 1. La population française notamment passera, selon notre exemple (Chapitre 1), de 57.3 millions d'habitants en 1990 à 58.9 millions en l'an 2 005, avant de commencer à décroître en raison de l'augmentation de la survie des cohortes précédentes (Figure 1.13). Par ailleurs, les dépendances de la densité ainsi que la stochasticité environnementale provoquent aussi des fluctuations (Chapitre 5 et Figure 2.2).

La dynamique des populations humaines est, et sera, déterminante pour « notre avenir à tous » (WCED 1987). La discussion à propos des scénarios prévisibles de la dynamique des populations humaines (Lee 1987, Demetrius 1989, Weiss 1990, WRI 1990, 1994) avec, et *dans*, la nature a donné comme résultat synthétique l'hypothèse du « développement soutenable » (*Sustainable Development of the Biosphere*) (Clark & Munn éd. 1986). Cette hypothèse, bien que discutable (Di Castri 1989), apporte une première grande ébauche du nouveau *paradigme* (*sensu* « matrice disciplinaire » ; Gayon 1989) planétaire. A la biologie des populations de jouer, dans ce cadre, son rôle dans la gestion de la vie sauvage et la conservation de la biodiversité 🌐





## RÉFÉRENCES DE LA DISCUSSION ET LES CONCLUSIONS

- Alcérreca C., Consejo J.J., Flores-Villela O., Gutiérrez D., Hentschel E., Herzig M., Pérez-Gil R., Reyes J.M. & Sánchez-Cordero V. 1988.** *Fauna Silvestre y Areas Naturales Protegidas*. Universo Veintiuno, México.
- Álvarez-Buylla E.R. 1994.** Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143,1:155-191.
- Alvarez del Villar J. 1973.** Bosquejo histórico de la ictiología en México. *An.Esc.Nac.Cienc.Biol.Méx.* 20:49-61
- Bailey N.T.J. 1964.** *The Elements of Stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences*. New York: John Wiley & Sons.
- Barrera A. 1974.** Las colecciones científicas y su problemática en un país subdesarrollado: México. *Biología* 4(1):12-19.
- Barrowclough G.F. & Rockwell R.F. 1993.** Variance of Lifetime Reproductive Success: estimation based on demographic data. *Am.Nat.* 141:281-295.
- Beltrán E. 1964.** Reseña histórica de la Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, en su Jubileo de Plata. *Rev.Soc.Mex.Hist.Nat.* 25:19-28.
- Beverton R.J.H. & Holt S.J. 1957.** On the Dynamics of Exploited Fish Populations. *Fish.Inv.Lond.*, Ser. 2:533pp. UK.
- Blondel J. 1986.** *Biogéographie évolutive*. Coll.Ecol. Masson, Paris.
- Brown J.L. 1969.** The buffer effect and productivity in tit populations. *Am.Nat.* 103:347-354.
- Brown D. 1988.** Components of Lifetime Reproductive Success. In Clutton-Brock T.H. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:439-453. Univ. Chicago Press, Chicago USA.
- Castro-Aguirre J.L. & Balart E.F. 1993.** La Ictiología en México: Pasado, Presente y Futuro. *Rev.Soc.Mex. Hist.Nat. (Sp.Vol.)* 44:327-343.
- Caswell H. 1989.** *Matrix Population Models*. Sinauer Ass.Inc.Pub., Sunderland Mass.
- Charlesworth B. 1980.** *Evolution in age-structured populations*. Cambridge Univ. Press, UK.
- Charnov E.L. 1989.** Natural selection and age of maturity in shrimp. *Evol.Ecol.* 3:236-239.
- Charnov E.L. 1990.** On evolution of age of maturity and the adult lifespan. *J.Evol.Biol.* 3:139-144.
- Charnov E.L. 1993.** *Life History Invariants. Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford Univ. Press, New York USA.
- Charnov E.L. & Berrigan D. 1991.** Evolution of life history parameters in animals with indeterminate growth, particularly fish. *Evol.Ecol.* 5:63-38.
- Clark W.C. & Munn R.E. eds. 1986.** *Sustainable Development of the Biosphere*. Int.Inst.Appl.Syst.Anal. & Cambridge Univ. Press. Cambridge UK.





- Cooke D. & León J.A. 1976.** Stability of Population Growth Determined by 2'2 Leslie Matrix with Density-Dependent Elements. *Biometrics* 32:435-442.
- Danchin E., González-Dávila G. & Lebreton J.D.L. (in press)** Estimating bird fitness correctly by using demographic models. *J.Avian Biology* V:00-00.
- Davis G.J. & Howe R.W. 1992.** Juvenile Dispersal, Limited Breeding Sites, and the Dynamics of Metapopulations. *Theor.Pop.Biol.* 41: 184-207.
- Demetrius L. 1989.** The Demographic Evolution of Human Populations: The role of Selection and Environmental Factors. *Demography* 26:353-372.
- di Castri F. 1989.** Global crises and the environment. In Marini-Bettòlo ed. A Modern Approach to the Protection of the Environment. *Pontif.Ac.Scient. Scripta Varia* 75:7-39.
- Escalante P., Navarro A.G. & Peterson A.T. 1993.** A geographic, ecological and historical analysis of land bird diversity in Mexico. In Ramamoorthy T.P., Bye R., Fa J. & Lot A. eds. *Biological diversity of Mexico, origins and distribution*:281-307. Oxford Univ. Press, New York.
- Flores-Villela O. & Navarro A.G. 1993.** Un Análisis de los Vertebrados Terrestres Endémicos de Mesoamérica en México. *Rev.Soc.Mex.Hist.Nat. (Sp.Vol.)* 44:387-395.
- Gaillard J.M., Lebreton J.D., Pontier D. & Landry P. 1992.** Demographic sensitivity and population management: an application to roe deer *Capreolus capreolus*. In Bobek B., Perzanowski K. & Regelin W. eds. *Global trends in wildlife management*:547-551. Trans. 18th IUGB Congress, Krakow 1987. Swiat Press, Poland.
- Gayon J. 1989.** *La théorie de la sélection : Darwin et l'après Darwin*. Unpublished Thèse de Doctorat ès Philosophie. Université Paris I, France.
- Gentry A.H. 1989.** Speciation in tropical forests. In Holm-Nielsen L.B., Nielsen I.C. & Balslev H. eds. *Tropical Forests. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*:113-134. Academic Press, USA.
- González-Dávila G. 1988.** *Evaluación de la pesquería de anchoveta Engraulis mordax Girard, 1856 de Baja California, México y perspectivas de su regulación*. Unpublished Thesis Bachelor of Biology (Maîtrise), UNAM, México.
- González-Dávila G. 1990.** Optimum age of catch according to the Allen method and proposal for a minimum legal size for the Northern Anchovy *Engraulis mordax* Girard, 1856. *Ciencias Marinas* 16:129-153.
- González-Dávila G. & Garci-Crespo R. 1983.** Ecología y producción pesquera. In Carabias J. & Toledo V.M. eds. *Ecología y Recursos Naturales. Hacia una política ecológica del PSUM*:75-92. Ed.Com.Cent. México.
- González-Dávila G., Prévot-Julliard A.C. & Lebreton J.D.** Dynamics of colony size and colony persistence in a Black Headed Gull (*Larus ridibundus*) Population. Soumis à *Colonial Waterbirds*.
- Hanski I. & Gilpin M. 1991.** Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol.J.Linn.Soc.* 42:3-16.
- Hestbeck J.B., Nichols J.D. & Malecki R.A. 1991.** Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada Geese. *Ecology* 72:523-533.
- Howard R. & Moore A. 1984.** *A Complete Checklist of the Birds of the World*. MacMillan, London.
- Jacobson L.D. & Lo N.C.H. 1991.** Spawning biomass of the northern anchovy in 1991. *Nat.Mar.Fish.Cent., SFSC*, Administrative Report LJ-91-19.



- Lande R. 1982. A quantitative genetic theory of life–history evolution. *Ecology* 63:607–615.
- Lebreton J.D. 1978. Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche *Ciconia ciconia* L. en Europe occidentale. In Legay J.M. & Tomassone R. eds. *Biométrie et Ecologie*:277–343, Soc.Franç.Biom., Paris.
- Lebreton J.D. & González–Dávila G. 1993. An Introduction to Models of Subdivided Populations. *J.Biological Systems* 4:389–423.
- Lee R.D. 1987. Population dynamics of humans and other animals. *Demography* 24:443–465.
- Lefkovich L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika* 21:1–18.
- Leopold A.S. 1977. *Fauna silvestre de México*. (Reed. of 1959 *Wildlife of Mexico*. Univ. of Calif.) Inst.Nal.Rec.Nat.Renov. México.
- Levins R. 1970. Extinction. In M Gerstenhaber (ed), *Some Mathematical Problems in Biology*: 77–107. Providence RI: American Mathematical Society.
- Maynard–Smith J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford Univ. Press,Oxford UK.
- NCIP 1984. *Neotropical Diversity Profile* –1. The Nature Conservancy International Program, Washington DC.
- Newton I. 1989. Introduction. In Newton I. ed. *Lifetime Reproduction in Birds*:1–11. Academic Press Lim. London, UK.
- Olivieri I. 1987. *Sélection et optimisation : au carrefour de la génétique, de la démographie et de l'écologie*. Unpublished Thèse d'état ès Sciences, Université Montpellier II, France.
- Pradel R. 1992. *Estimation et Comparaison de probabilités de Survie par Suivi Individuel et utilisation en Biologie des Populations*. Unpublished Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, France.
- Pradel R. 1993. Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap–dependence. In Lebreton J.D. & North P.M. *The use of marked individuals in the study of bird population dynamics: models, methods and software*:29–37. Birkhauser Verlag, Suisse.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and populations regulation. *American Naturalist* 132: 652–661.
- Ricker W.E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Fish.Res.Bd.Can.Bull.* 191:382pp.
- Roff D.A. 1984. The Evolution of Life History Parameters in Teleosts. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 41:989–1000.
- Roff D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York USA.
- Sandland R.L. & Kirkwood G.P. 1981. Estimation of survival in marker populations with possibly dependent sighting probabilities. *Biometrika* 68:531–541.
- Sarukhán J. & Harper J.L. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J.Ecol.* 61:675–716.
- Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Second ed. MacMillan, New York.
- Soberón J. & Llorente J. 1993. La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad de México (CONABIO). *Rev.Soc.Mex.Hist.Nat. (Sp.Vol.)* 44:3–17.



- Stearns S.C. 1992.** *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, Oxford UK.
- Toledo V.M. 1982.** Pleistocene Changes of Vegetation in Tropical Mexico. In Prance G.T. ed. *Biological Diversification in the Tropics*:93–111. Columbia University Press, New York.
- Toledo V.M. 1988.** La diversidad biológica en México. *Ciencia y Desarrollo* 81:17–30.
- Udvardy M. 1984.** A biogeographical Classification System for Terrestrial Environments. In McNeely J.A. & Miller K. eds. *National Parks, Conservation and Development*. IUCN, Smithsonian Institution Press.
- United Nations Organisation. 1992.** *Demographic Yearbook 1991*. U.N. Pub. New York.
- Usher M.B. 1966.** A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *J.Appl. Ecology*, 3,2:355-367.
- Usher M.B. & Williamson M.H. 1970.** A deterministic matrix model for handling the birth, death, and migration processes of spatially distributed populations. *Biometrics* 26: 1-12.
- Viallefont A. & Dominique J.D. 1994.** Estimation des taux de survie et de migration par capture–recapture dans des populations animales stratifiées spatialement. In *Biométrie et analyse de données spatio-temporelles* :13–27. Soc.Fr.Biom. Rennes, FR.
- World Comision on Environment and Development. 1987.** *Our Common Future*. Oxford Univ. Press, Oxford UK.
- Weirmerskirch et al. in prep.**
- Weiss K.M. 1990.** The Biodemography of Variation in Human Frailty. *Demography* 27:185–206.
- World Conservation Monitoring Centre. 1992.** *Global Biodiversity Status of the Earth's Living Resources*. WCMC, Chapman & Hall, London.
- World Resources Institute. 1990.** *World Resources 1990-91*. WRI, in coll. with The UNEP and The UNDP. Oxford Univ. Press, New York.
- World Resources Institute. 1994.** *World Resources 1994-95*. WRI, in coll. with The UNEP and The UNDP. Oxford Univ. Press, New York.

