

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

9 4 M O N 2 1 8 6

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 : BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ÉCOLOGIE
FORMATION DOCTORALE : Évolution et Écologie
ÉCOLE DOCTORALE : Biologie des systèmes intégrés, Agronomie, Environnement

DÉMOGRAPHIE ANIMALE ET BIOLOGIE DE POPULATIONS
Modélisation et applications pour 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. DANCHIN Etienne, Directeur de Recherche, CNRS, Paris VI
M. BERNSTEIN Carlos, Directeur de Recherche, CNRS, Lyon I
Mlle OLIVIERI Isabelle, Professeur, Montpellier II
M. LEBRETON Jean-Dominique, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier

Président
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur de Thèse

Rapporteurs :

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

« Rendre géométrique la représentation,
c'est-à-dire dessiner les phénomènes et ordonner en série
les événements décisifs d'une expérience,
voilà la tâche première où s'affirme l'esprit scientifique »

Gaston Bachelard

« Les philosophes n'ont fait qu'*interpréter* diversement le monde,
mais ce qui importe c'est de le *transformer* »

Karl Marx

AVANT-PROPOS

Après avoir participé à la gestion de populations sauvages d'importance commerciale directe (espèces pêchables), mon intérêt pour les vertébrés terrestres et la biologie de leur conservation, loin de s'éteindre, m'a conduit à l'étude de la démographie en tant que discipline de base de l'écologie animale. Mais si j'ai pu, grâce à la démographie, apprendre à connaître le fonctionnement actuel des populations animales, il me fallait également mieux comprendre leur histoire, c'est-à-dire, insérer la démographie dans le contexte de l'évolution. En effet, la formation doctorale que j'ai pu suivre en France a constitué une grande occasion

Je tiens donc à remercier les personnes concernées par la formation doctorale en évolution et écologie qui m'ont accueilli chaleureusement, en particulier les professeurs et les chercheurs qui n'ont jamais hésité à me consacrer un peu (ou beaucoup) de leur temps pour répondre à mes questions et me faire part de leurs connaissances. Je remercie également les nombreux copains et copines du DEA et de la thèse au CEFÉ. Grâce à tous je me suis senti aussi bien que chez moi.

Mes remerciements s'adressent plus particulièrement à toute l'équipe de Biométrie du CEFÉ. Particulièrement à tous ceux qui sont intervenus plus directement dans les travaux de ma thèse : Jean Dominique (Lebreton) pour sa direction et son amitié, Roger (Pradel) pour sa patience infinie (4 ans) et ses solutions à tous mes problèmes de stat, Frédéric (Gosselin) pour son aide avec les fonctions génératrices et les processus de ramification, Anne (Viallefont) pour son soutien avec les modèles CMR et logiciels associés et Gérard (Banco) pour toute l'informatique.

La force pour mener à bien cette tâche, je l'ai puisée au sein de ma petite famille. Kasia compréhensive et courageuse, Bogdan sage petit champion à l'école, à la gym et au football et Kornel dynamique petit bonhomme coquin, rigolo et amoureux (de ses amoureuses).

*Thèse de doctorat éditée en France
dans le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive
CNRS UPR 8481, Montpellier*

par

Germán González-Dávila, 1994

Les travaux contenus dans cette thèse peuvent se reproduire, stocker et transmettre, afin d'être utilisés dans le cadre de la formation et de la recherche, à condition de signaler la référence.

Cet ouvrage a été édité à l'aide du logiciel Microsoft™ Word-6 utilisé sur un ordinateur PC486-33MH et imprimé sur une imprimante Xerox-4030 configurée comme HP-JIID, au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, Département de Biologie de populations, Équipe de Biométrie, Montpellier, France.



SECRETARIA DE PESCA

Cet ouvrage a été possible grâce à une bourse d'études du CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGIA (CONACYT), Mexico, ainsi qu'au salaire que l'INSTITUTO NACIONAL DE LA PESCA (INP), Mexico, a maintenu pendant la durée de la formation doctoral (1989–1994).



Introduction

Le nombre d'individus ou la biomasse des populations, sauvages et domestiquées, est d'un intérêt majeur pour l'économie humaine. L'exploitation d'espèces doit approvisionner en produits alimentaires et non alimentaires une population mondiale qui s'accroît de 90 millions par an (WRI 1994), soit ~1.6%. Considérant que la population totale actuelle atteint $\sim 5.5 \times 10^9$ habitants (ONU 1991, WRI 1994), la projection la plus optimiste –i.e. la plus faible– prévoit $\sim 8.8 \times 10^9$ habitants pour l'an 2025 (WRI 1994).

Pour ce qui est des espèces sauvages soumises à la chasse, à la pêche ou à l'exploitation forestière, il convient de répondre aux trois questions fondamentales à propos de l'obtention de ressources naturelles renouvelables : *où ? quand ? et combien ?* (Beverton & Holt 1957, Usher 1966, 1969, Ricker 1975). On en perçoit clairement l'importance quand on constate que la production mondiale forestière atteint $\sim 2.2 \times 10^9$ tonnes par an (FAO 1986) et la pêche $\sim 100 \times 10^6$ tonnes par an (FAO 1991), l'équivalent de ~ 400 kg de bois et ~ 20 kg de produits de la pêche *per capita* par an à l'échelle mondiale. Pour les espèces domestiquées, la question majeure est plutôt : *comment* produire de plus en plus ? sachant que la production actuelle atteint $\sim 4.1 \times 10^9$ tonnes par an (FAO 1990), dont $\sim 4.05 \times 10^9$ de produits alimentaires et $\sim 0.05 \times 10^9$ non alimentaires, l'équivalent de ~ 745 kg de produits agricoles et d'élevage *per capita* par an. En outre, on est arrivé à une situation planétaire où l'appropriation par l'homme non pas des espèces isolées, séparées de la nature, mais d'écosystèmes complets, est devenue la règle (Carabias & Toledo éd. 1983). Le maintien et/ou l'amélioration de la qualité de la vie passe *nécessairement* par la protection de l'environnement (Soulé éd. 1986, Simberloff 1988, Toledo 1992). Une cinquième question se pose donc à l'économie humaine : *comment* aboutir à un stade de développement durable et « *soutenable* » ? (Clark & Munn 1986, di Castri 1989).



Plusieurs disciplines appréhendent sous divers angles ces cinq questions fondamentales pour l'économie humaine. Parmi elles, l'écologie des populations se penche traditionnellement sur l'étude de la distribution et de l'abondance des organismes (Andrewartha & Birch 1954, Krebs 1972, Blondel 1986), alors que la génétique des populations s'intéresse à l'étude de l'amélioration et à l'optimisation de variétés (Olivieri 1987). Toutes deux se consacrent à l'étude de l'évolution et utilisent les outils de la démographie. Les questions fondamentales sont alors respectivement : *comment fonctionnent les populations*, et *comment évoluent-elles ?*

Nous avons travaillé par le passé dans le domaine de la biologie de la pêche, où l'approche empirique a pris le pas sur l'approche théorique classique de Beverton et Holt (1957) et Ricker (1975), les populations marines étant beaucoup moins accessibles et maniables que les populations terrestres. La biologie de la pêche résulte de la conjonction d'approches biologique, biométrique et démographique. Il s'agit de gérer l'exploitation des ressources renouvelables pour la consommation humaine. La pêche est en effet la seule, et l'ultime, grande source de produits alimentaires obtenus directement à partir d'espèces sauvages (aquatiques). Toutefois, c'est la gestion d'espèces sauvages en général (dont la richesse est énorme au Mexique) qui retient à présent notre attention, notamment l'utilisation des ressources naturelles renouvelables et la conservation de la diversité biologique.

Dans cet ordre d'idées, notre objectif a été d'approfondir nos connaissances en biologie de populations ainsi qu'en démographie animale, permettant d'élargir notre champ d'action et de participer à la discussion de certaines questions fondamentales relatives à la gestion d'espèces sauvages. Le choix thématique n'a pas été simple, car la biologie de populations est un univers en soi où foisonnent questions et pistes à explorer, notamment en matière d'évolution et de biologie de la conservation. Nous avons donc décidé de travailler sur trois pistes principales : a) les modèles matriciels, puisque leur souplesse et leur relative simplicité en font l'outil par excellence en démographie, b) le concept de la valeur sélective, ou *fitness*, qui constitue la clé de voûte de la biologie de populations permettant les comparaisons entre groupes ou entre populations et servant de liaison entre l'approche évolutive (*fitness* proprement dite) et l'approche fonctionnelle (taux d'accroissement des populations), c) les populations subdivisées, car elles sont de plus en plus nombreuses (comme conséquence de la destruction et/ou de la fragmentation d'habitats par l'homme) et comportent un facteur central en biologie de populations, à savoir la migration.



Nous souhaiterions en particulier contribuer *i*) à clarifier et réconcilier concepts démographiques et concepts biologiques, *ii*) à dégager des procédures appropriées, faisant le lien entre les approches empiriques et théoriques, pour parer à la prolifération des méthodes *ad hoc* à laquelle on assiste actuellement en démographie animale et *iii*) à différencier des niveaux complètement imbriqués dans la littérature : les modèles démographiques, les quantités issues de ces modèles (r , λ , R_0 , durées de génération, etc.), leur pertinence biologique et les estimations de ces quantités. Nous aspirons, enfin, à contribuer à développer quelques modèles démographiques originaux : 1) pour la *fitness* et particulièrement pour R_0 , à l'aide de fonctions génératrices et de processus de ramification, afin de décomposer leurs variances tout en identifiant le poids relatif de chaque composante, 2) pour les métapopulations, en introduisant une extension à la matrice de Leslie, qui tienne compte de la dépendance de la densité et 3) pour analyser le *métafonctionnement* des métapopulations, à l'aide de modèles linéaires généralisés. Nous pourrions donc montrer que les modèles démographiques s'appliquent parfaitement aux populations que l'on peut considérer fermées, plus souvent qu'on ne le croit, et introduire quelques pistes permettant leur application à des populations ouvertes et spatialement organisées.

Voici donc, en quelques mots, le plan de l'ouvrage :

- 1) étude des modèles démographiques et analyse de la dynamique de deux populations humaines pour montrer les résultats classiques obtenus ;
- 2) rappel des principaux résultats démographique pour les études des populations sauvages, notamment le statut des populations synthétisé dans λ , le taux d'accroissement ;
- 3) discussion à propos des estimateurs valables de la *fitness* en fonction du type d'approche (statique ou dynamique), critique de l'approche *LRS* (*Lifetime Reproductive Success*) et modélisation pour la décomposition de la variance de la *fitness* en présence d'un *trade-off* ;
- 4) solution d'un problème de modélisation des méthodes capture-marquage-recapture pour estimer la survie des populations présentant un *pay-off* (effet non-immédiat à la capture) ;
- 5) extension de la matrice de Leslie pour les populations subdivisées, analyse du rôle joué par la migration et présentation d'un modèle source-puits ;
- 6) analyse du *métafonctionnement* des métapopulations et présentation de deux modèles linéaires généralisés pour décrire, respectivement, la dynamique des effectifs et les probabilités d'extinction des colonies.



DÉMOGRAPHIE ET BIOLOGIE DE POPULATIONS

La démographie classique a développé les modèles permettant de décrire et de prédire les variations du nombre d'individus des populations au cours du temps, autrement dit, d'apprendre le statut (croissance, décroissance, stationnarité) de la population étudiée. Dans le Chapitre 1, nous présentons les fondements de la démographie et, à titre d'exemple, les projections pour deux populations humaines, l'une en croissance (le Mexique) et l'autre en décroissance (la France). Ceci nous permet d'évoquer explicitement que le problème des interactions entre l'homme et son environnement implique incontestablement la compréhension de la démographie humaine.

Sur le plan démographique, l'écologie est avantagée par rapport à la génétique. L'approche écologique permet d'analyser la dynamique des populations itéropares (*sensu* Cole 1954), structurées, d'effectifs finis et variables, avec dépendance de la densité et en milieu hétérogène, mais sans distinction de l'hétérogénéité génétique. La génétique, en revanche, analyse les populations génétiquement hétérogènes, mais sémelpares (*sensu* Cole 1954) ou non structurées, d'effectifs infinis ou constants, indépendantes de la densité et en milieu homogène. Du point de vue de l'écologie des populations, nous verrons, dans le Chapitre 2, comment le taux d'accroissement permet d'estimer le statut des populations étudiées et, face aux biais générés par certaines méthodes *ad hoc*, nous rappellerons *comment* il faut l'estimer correctement à l'aide de modèles démographiques. Les résultats démographiques qui servent de support dans la gestion de populations sauvages, seront clairement établis.

Le taux d'accroissement d'une *classe* donnée d'individus peut coïncider avec la *fitness*. On appelle *fitness* le résultat démographique de la dynamique d'un génotype (ou phénotype) donné dans un environnement donné et par rapport aux autres génotypes (Charlesworth 1980, Endler 1986), partageant des taux de survie et de fécondité –âge ou stade dépendantes–, un âge de première reproduction et un autre de dernière reproduction. Ce résultat démographique est synthétisé par le taux d'accroissement (Fisher 1930). Ces taux et ces traits d'histoire de vie décrivent le développement des individus dans leur environnement, dont l'interaction détermine la dynamique des populations à l'échelle écologique (Andrewartha &



Birch 1954, Beverton & Holt 1957, Krebs 1972, Ricker 1975) et l'évolution d'histoires de vie à l'échelle évolutive (Cole 1954, Caswell 1989, Stearns 1992, Charnov 1993, Roff 1993). La *fitness* est une propriété d'une classe d'individus et non de gènes, elle est propre à un milieu donné à un moment donné et dans une population donnée (Maynard Smith 1989:38). La définition, selon laquelle la *fitness* est l'espérance du nombre de gamètes utiles que les individus d'un génotype donné transmettent à la génération suivante, n'est pas suffisante car il conviendrait de savoir ce qui se passe à travers plusieurs générations (Maynard Smith *ibid.*). Le concept de *fitness* est donc sujet à controverses de par sa situation au carrefour de l'écologie, de la génétique et de la démographie (Olivieri 1987), où le problème de transfert de connaissances est à l'ordre du jour. On observe, cependant, un processus d'intégration entre l'écologie et la génétique (Roughgarden 1979, Charlesworth 1980, Olivieri *ibid.*), la démographie constituant un moyen de transfert actif (Adams 1990, Stearns 1992).

A ce propos, l'une des controverses récentes porte sur *LRS*. Après l'ouvrage de Charlesworth (1980) (où sont développées les équations d'Euler-Lotka-Leslie permettant de modéliser les variations de fréquences géniques chez les populations structurées en âge, même dans le cas de structures d'âge différentes selon le sexe), une partie des biologistes de populations ont orienté leur attention sur R_0 , le taux de reproduction nette (Lotka 1924). En effet, lorsqu'on fait des études d'évolution de traits d'histoire de vie (approches « statiques » selon Stearns, 1992), on est en droit de supposer un taux d'accroissement à long terme égal à 1 et R_0 constitue un estimateur approprié de la *fitness* (e.g. Charnov 1993). Mais une certaine confusion s'est produite sur l'estimateur démographique à utiliser dans les études de populations sauvages. R_0 a été progressivement identifié à un taux de croissance permettant des comparaisons entre groupes (Grafen 1988), alors qu'un même R_0 peut se rapporter à des échelles de temps –durées de génération– très différentes.

L'estimation *ad hoc* de R_0 , rebaptisé *LRS* (succès reproductif total au cours de la vie), repose très souvent sur une analyse incomplète des cycles de vie. Lors du calcul du taux de remplacement, l'école *LRS* fait intervenir la longévité, la fécondité et la survie juvénile, négligeant d'autres traits ou paramètres qui interviennent de façon incontournable dans le cycle de vie, notamment la survie des adultes et les proportions de juvéniles qui se reproduisent à leur tour (nombreux exemples dans Clutton-Brock 1988 et Newton 1989). Dans le Chapitre 3, nous présenterons une critique du *LRS*, nous formaliserons l'approche *LRS* comme le développement d'un estimateur statistique de R_0 (ce qui n'a pas été fait jusqu'à présent) et



nous proposerons, à l'aide de fonctions génératrices et de processus de ramification (Feller 1968, Jagers 1975, et voir section 1.1.3.2), un modèle permettant la décomposition de la variance de R_0 pour une population itéropare à deux classes d'âge. Cette partie de la thèse nous permettra d'insister sur le lien existant entre les approches empiriques et les approches théoriques, lié au concept de *fitness*.

Traditionnellement, l'abondance des populations sauvages constituait l'intérêt majeur des études en écologie. Mais puisque le dénombrement des individus d'une population ne renseigne pas sur son statut (si elle est en croissance ou en décroissance), le centre d'attention s'est tourné vers l'estimation de la fécondité et, notamment, de la survie. Dans ce cas, l'itéroparité n'est pas la seule source de complexité dans l'étude des populations. Certaines espèces portent des traits complexes d'histoires de vie, dans leur reproduction par exemple, et pour appliquer les modèles démographiques type Leslie l'un des problèmes consiste à estimer les paramètres nécessaires. C'est le cas notamment de certaines espèces itéropares à reproduction saisonnière mais qui ne se reproduisent pas chaque année. On verra dans le Chapitre 4 *comment* estimer la survie d'une espèce à générations chevauchantes, qui présente un *pay-off* se reproduisant tous les deux ans : l'albatros hurlleur habitant les îles Crozet dans l'hémisphère sud. Ceci nous permettra de proposer une généralisation de la solution développée par Pradel (1992, 1993) au problème de trap-dépendance, en cas d'utilisation des modèles CMR (capture-marquage-recapture). Nous montrerons qu'il est indispensable de tenir compte des effets de la complexité évoquée ci-dessus pour obtenir une estimation correcte de la survie.

DÉMOGRAPHIE ET ÉCHELLES SPATIALES DE FONCTIONNEMENT

En écologie ainsi qu'en génétique, certains mécanismes de régulation ne peuvent être expliqués que si l'on fait appel à un niveau supérieur à celui de la population (Olivieri *et al.* 1990, Lebreton et González-Dávila 1993). La dispersion constitue un mécanisme de régulation des effectifs des populations au niveau démographique, donc écologique, qui engendre des pressions de sélection (Mayr 1963). On peut situer le début des modèles de dispersion, autrement dit, de populations subdivisées, avec la notion de voisinage et le « modèle en île » de



Discussion et conclusions générales

Nous 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, λ (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. λ (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 λ . 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 λ , le taux asymptotique de multiplication, que l'on ne peut estimer qu'à l'aide des modèles



démographiques. λ 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. λ 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 λ 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* λ 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 λ 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).

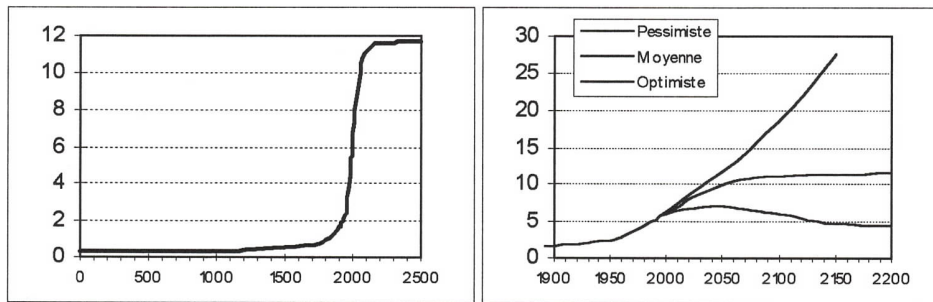
Mais les populations de vertébrés terrestres, et les problèmes qu'elles posent, offrent l'occasion d'étudier davantage les flux d'individus. La modélisation démographique trouve un terrain fertile au Mexique. Il convient donc de mettre l'accent sur l'estimation des paramètres, en particulier ceux de 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 λ 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 (~ 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.



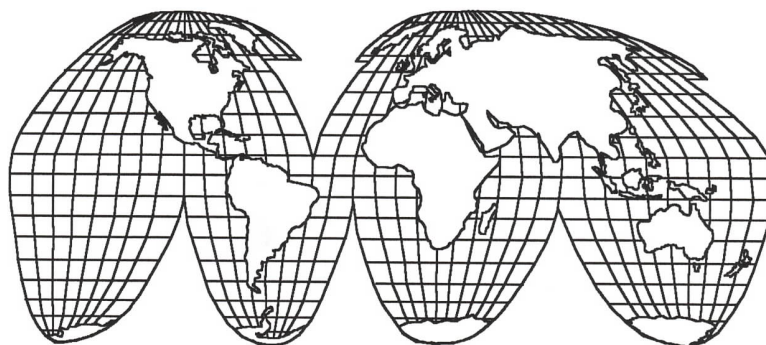
- Cooke D. & León J.A. 1976.** Stability of Population Growth Determined by 2'2 Leslie Matrix with Density-Dependent Elements. *Biometrics* 32:435-442.
- Danchin E., González-Dávila G. & Lebreton J.D.L. (in press)** Estimating bird fitness correctly by using demographic models. *J.Avian Biology* V:00-00.
- 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.

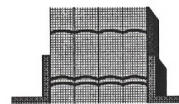


- Lande R. 1982. A quantitative genetic theory of life-history evolution. *Ecology* 63:607-615.
- Lebreton J.D. 1978. Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche *Ciconia ciconia* L. en Europe occidentale. In Legay J.M. & Tomassone R. eds. *Biométrie et Ecologie*:277-343, 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.





Références

A

- 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* :267–281, 2nd Ed. Akadémiai Kiadó, Budapest, HU.
- 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.
- 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.
- 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.
- Álvarez-Buylla E.R. & García-Barríos R.** 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *The American Naturalist* 137,2: 133-154.
- Alvarez-Buylla E.R. & Slatkin M.** 1991. Finding Confidence Limits on Population Growth Rates. *TREE* 6:221–224.
- Alvarez del Villar J.** 1973. Bosquejo histórico de la ictiología en México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 20:49–61
- Anderson D.H.** 1975. Estimation and computation of the growth rate in Leslie's and Lotka's population models. *Biometrics* 31:701–718.
- Andrewartha H.G. & L.C. Birch.** 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Auger P.** 1985. Stability of interacting populations with age-class distributions. *Journal of Theoretical Biology* 112: 595-605

B

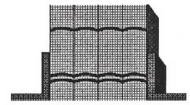
- Bailey N.T.J.** 1964. *The Elements of Stochastic Processes with Applications to the Natural Sciences*. New York: John Wiley & Sons.
- Bailey N.T.J.** 1968. Stochastic birth, death and migration processes for spatially distributed populations. *Biometrika* 55: 189-198.
- Barrat A., Barré H. & Mougín J.L.** 1976. Données écologiques sur les grands albatros *Diomedea exulans* de l'île de la Possession (archipel Crozet). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 46:143–155.
- 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.
- Beddington J.** 1974. Age distribution and the stability of simple discrete time population models. *Journal of Theoretical Biology* 47: 65-74.
- 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.
- Bernardelli H.** 1941. Population waves. *Journal of the Burma Research Society*, 31,2: 1-18.



- 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.
- Brooke M. 1990.** *The Manx Shearwater*. T & AD Poyser, London.
- 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.
- Brown J.L. 1969.** The buffer effect and productivity in tit populations. *Am.Nat.* 103:347-354.
- Brown L. 1972.** Reply to Mrs Gargett. *Ibis* 115:286.
- Burnham K.P., Anderson D.R., White G.C., Brownie C. & Pollock K.H. 1987.** *Design and Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release-Recapture*. Am.Fish.Soc. Monograph 5.
- Byers R.E. & Hansell R.I.C. 1992.** Stability-like Properties of Population Models. *Theor.Pop.Biol.* 42: 10-34.

U

- 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. & Cohen J.E. 1991.** Disturbance, interspecific interaction, and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 193-218.
- Caswell H. 1978.** A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theor.Pop.Biol.* 14:215-230.
- Caswell H. 1989.** *Matrix Population Models*. Sinauer Ass.Inc.Pub., Sunderland Mass.
- Caughley G. 1974.** Interpretation of age ratio. *J.Wildl.Manag.* 38:557-562.
- Charlesworth B. 1980.** *Evolution in age-structured populations*. Cambridge Univ. Press, UK.
- Charnov E.L. 1986.** Life history evolution in a « recruitment population »: why are adult mortality rates constant? *Oikos* 47:129-134.
- 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. 1992.** Allometric aspects of population dynamics: a symmetry approach. *Evolutionary Ecology* 6:307-311.
- 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.
- Chesson P. 1978.** Predator-Prey theory and variability. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 9: 323-347.
- Chiang Ch.L. 1967.** Variance and covariance of life table functions estimated from a sample of deaths. *Vital and Health Stat. Ser. 2, Nat.Cent.Health Stat.* 20:1-8.
- Chiang Ch.L. 1984.** *The Life Table and its Applications*. R.E. Krieger Pub. Co., Malabar, Fla. USA.
- Clark W.C. & Munn R.E. eds. 1986.** *Sustainable Development of the Biosphere*. Int.Inst.Appl.Syst.Anal. & Cambridge Univ. Press. Cambridge UK.
- Clobert J. & Pradel R. 1993.** Modélisation de quelques paramètres démographiques dans les populations animales suivies par capture, marquage et recapture : revue et perspectives. In Lebreton J.D. & Asselain B. eds. *Biométrie et Environnement*. Masson, Paris.
- Clutton-Brock T.H. ed. 1988.** *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. Univ. of Chicago Press, USA.



- Coale A.J. 1972.** *The Growth and Structure of Human Populations: A Mathematical Approach*. Princeton Univ. Press, NJ, USA.
- Cohen J.E. 1979.** Ergodic Theorems in demography. *Bull.Am.Mat.Soc.* 1:275-295.
- Cohen J.E. 1982.** Multiregional age-structured populations with changing vital rates: Weak and stochastic ergodic theorems. In K.C. Land & A. Rogers (éds), *Multiregional Mathematical Demography*: 477-503. Academic Press New York, USA.
- Cooke D. & León J.A. 1976.** Stability of Population Growth Determined by 2'2 Leslie Matrix with Density-Dependent Elements. *Biometrics* 32:435-442.
- Cormack R.M. 1964.** Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429-438.
- Coulson J.C. 1990.** The Population Dynamics of culling Herring Gulls and Lesser Black-backed Gulls. In: Perrins CM, Lebreton J.D. & Hirons 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.
- Croxall J.P. 1979.** Distribution and population changes in the Wandering Albatross *Diomedea exulans* at South Georgia. *Ardea* 67:15-21.
- Croxall J.P. 1982.** Aspects of the population demography of Antarctic and sub-antarctic seabirds. *Com.Nat.Fr. Rech. Antarctiques* 51:479-488.
- Croxall J.P. & Rothery P. 1991.** Population of seabirds: implications of their demography for conservation. In Perrins C.M., Lebreton J.D. & Hirons G.J.M. eds. *Bird population studies: their relevance to conservation and management*:272-296. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Cull P. & Vogt A. 1973.** Mathematical Analysis of the Asymptotic Behavior of the Leslie Population Model. *Bull.Math.Biol.*, 35:645-661.



- Daley D.J. 1979.** Bias in estimating the malthusian parameter for Leslie matrices. *Theor.Pop.Biol.* 15:257-263.
- Danchin E. 1992.** Modelling seabird populations and implications for management. The importance of models to study the demography of wild populations. *Ardea* 80:157-160.
- Danchinn E. & Monat J.Y. 1992.** Population dynamics modelling of two neighbouring Kittiwake *Rissa tridactyla* colonies. *Ardea*. 80:171-180.
- 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.
- Darwin C. 1872.** *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life*. Encyclopædia Britannica, 24th prt, 1982. London, UK.
- Davis G.J. & Howe R.W. 1992.** Juvenile Dispersal, Limited Breeding Sites, and the Dynamics of Metapopulations. *Theor.Pop.Biol.* 41: 184-207.
- De Roos A.M., Dekmann O. & Metz J.A.J. 1992.** Studying the dynamics of structured population models: a versatile technique and its application to *Daphnia*. *The American Naturalist*, 139, 1: 123-147.
- Deevey E.S. Jr. 1947.** Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Rev.Biol.* 22:283-314.
- Demetrius L. 1989.** The Demographic Evolution of Human Populations: The role of Selection and Environmental Factors. *Demography* 26:353-372.
- Deparcieux A. 1746.** *Essai sur les Probabilités de la Durée de la Vie Humaine*. Paris (1760).
- 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.



E

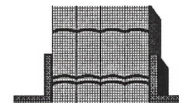
- Eberhardt L.L. 1985. Assessing the dynamics of wild populations. *J.Wildl.Manag.* 49:997-1012.
- Eberhardt L.L., & Siniff D.B. 1977. Population dynamics and marine mammal management policies. *J.Fish.Res.B.Can.* 34:183-190.
- Erlang A.K. 1929. Opgave til Løsning. *Matematisk Tidsskrift B.* 36.
- Escalante 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.
- Euler L. 1760. A General Investigation into the Mortality and Multiplication of the Human Species. Reimp. 1970. *Theor.Pop.Biol.* I: 307-314.

F

- Farr W. 1864. *English Life Table*. Longman, London.
- Fedigan L.M., Fedigan L., Gouzoules S., Gouzoules H. & Koyama N. 1986. Lifetime Reproductive Success in Female Japanese Macaques. *Folia Primatol.* 47:143-157.
- Feller W. 1970. *An Introduction to Probability Theory and its Applications Vol. I*. Wiley, New York USA.
- Ferrière R. & Clobert J. 1992. Evolutionary stable age at first reproduction in a density dependent model. *J.Theor.Biol.* 157:253-267.
- Ferson S., Ginzburg L. & Silver A. 1989. Extreme event risk analysis for age-structured populations. *Ecol.Modell.* 47:175-187.
- Ferson S., Rohlf F.J., Ginzburg L. & Jacques G. 1987. *RAMAS/a user manual: Demographic modeling and risk analysis for age-structured populations*. Exeter, Setauket, New York.
- Fisher R. 1922. On the dominance ratio. *Proc.Roy.Soc.* 42:321-341.
- Fisher R. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, NY. (Second Edition of the 1930 ed. by Clarendon Press, Oxford).
- 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.
- Food and Agriculture Organisation. 1986. *Yearbook of Forest products 1984*. Vol. 19/67. UNO, Rome.
- Food and Agriculture Organisation. 1990. *Yearbook of Production 1990*. Vol. 44. UNO, Rome.
- Food and Agriculture Organisation. 1991. *Yearbook of Fishery statistics. Catches and landings 1989*. Vol. 68. UNO, Rome.
- Futuyma D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Ass., Inc. USA.

G

- Gabriel W. & Bürger R. 1992. Survival of Small Populations under Demographic Stochasticity. *Theor.Pop.Biol.* 41: 44-71.
- 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.
- Galton F. & H.W. Watson. 1875. On the probability of the Extinction of Families. *J.Anthrop.Soc. London* 4: 138-144.
- Gargett V. 1972. Replacement rate, subadult mortality and longevity. *Ibis* 115:285-286.
- Gayon J. 1989a. *La théorie de la sélection : Darwin et l'après-Darwin*. Thèse de Doctorat ès Philosophie, Université de Paris I. Paris, FR.



- Gayon J. 1989b.** Epistémologie du concept de sélection. En Pierre Jacob (éd.) : *L'âge de la Science, Lect. Phil., 2 Epistémologie*. Ed. Odile Jacob. Paris, FR.
- 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.
- Gilpin M. & Hanski I. 1991.** *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. San Diego CA: Academic Press.
- 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. (in press).** Dynamics of Colony Size and Colony Persistence in a Black–headed Gull (*Larus ridibundus*) Population. *Colonial Waterbirds*.
- Goodman L.A. 1960.** On the exact variance of products. *J;Am.Stat.Ass.* 55:708–713.
- Goodman L.A. 1962.** The variance of the product of K random variables. *J.Am.Stat.Ass.* 57:54–60.
- Goodman L.A. 1968.** Stochastic models for the population growth of the sexes. *Biometrika* 55, 3:469–487.
- Goodman L.A. 1971.** On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age–specific birth and death rates. *Theor.Pop.Biol.* 2:339–354.
- Grafen A. 1988.** On the Uses of Data on Lifetime Reproductive Success. In Clutton–Brock T.H. ed. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:454–471. Univ. of Chicago Press, USA.
- Graunt J. 1662.** Natural and Political Observations Mentioned in a following Index, and Made upon the Bills of Mortality. Republished in 1964, *J. of the Institute of Actuaries* 90:1–61.
- Greenwood P.J. & Harvey P.H. 1982.** The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review Ecology & Systematics* 13: 1–21.
- Groenendael J., Kroon H. & Caswell H. 1988.** Projection Matrices in Population Biology. *TREE* 3:264–269.
- Gustafsson L. 1986.** Lifetime reproductive success and heritability: Empirical support for Fisher's fundamental theorem. *Am.Nat.* 128:761–764.
- H**
- Haldane J.B.S. 1927.** A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. V: Selection and Mutation. *Proc.Camb.Phil.Soc.* 23:838–844.
- Halley E. 1693.** An estimate of the degrees of the mortality of mankind. *Philosophical Transactions* 17:596–610, 653–656.
- Hanski I. 1982.** Dynamics of regional distributioin: the core and satellite hypothesis. *Oikos* 38:210–221.
- Hanski I. 1991.** Single–species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biol.J.Linn.Soc.* 42:17–38.
- Hanski I. & Gilpin M. 1991.** Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol.J.Linn.Soc.* 42:3–16.
- Hardin G. 1969.** *Population, Evolution and Birth Control*. W.H. Freeman & Co. USA.
- Harris M.P. 1983.** Biology and survival of the immature Puffin *Fratercula arctica*. *Ibis* 125:56–73.
- Hastings A. 1991.** Structured models of metapopulation dynamics. *Biol.J.Linn.Soc.* 42:57–71.



- Henny C.J., Overton W.S. & Wight H.M. 1970.** Determining parameters for populations by using structural models. *J.Wildl.Manag.* 34:690–703.
- 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.
- Heyde C.C. & Schuh H.J. 1978.** Uniform bounding of probability generating functions and the evolution of reproduction rates in birds. *J.Appl.Prob.* 15:243–250.
- Heyde C.C. & Seneta E. 1977.** J.J. Bienaymé: Statistical theory anticipated. *Studies in the History of Mathematics and Physical Sciences.* Springer-Verlag, Berlin.
- Holt R.D. 1983.** Models for Peripheral Populations: the Role of Immigration. In LEVIN, S. (Ed). *Population Biology, Lecture Notes in Biomathematics* 52:25-32.
- Houllier F., Lebreton J.D. & Pontier D. 1989.** Sampling Properties of the Asymptotic Behavior of Age- or Stage-Grouped Population Models. *Math.Biosc.* 95:161–177.
- Howard R. & Moore A. 1984.** *A Complete Checklist of the Birds of the World.* MacMillan, London.
- Hutchinson G.E. 1979.** *An Introduction to Population Ecology.* Yale University Press.. London, UK.

J

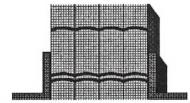
- INEGI. 1990.** *Resultados Preliminares, XI Censo General de Población y Vivienda, 1990.* Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Insenmann P. 1976.** L'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* en Europe, I. *L'oiseau et R.F.O.* 46: 337-366.
- 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.

J

- 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.
- Jagers P. 1975.** *Branching Processes with Biological Applications.* John Wiley & Sons. U.K.
- Johnson-Elandt R. & Johnson N.L. 1980.** *Survival Models and Data Analysis.* John Wiley & Sons, Inc. USA.
- Jolly G.M. 1965.** Explicit estimates from capture-recapture data with both dead and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225–247.
- Jouventin P., Stahl J.C., Weimerskirch. H. & Mougín J.L. 1984.** The seabirds of the French Subantarctic Islands & Adelie Land, their status and conservation. In Croxall J.P., Evans P.G.H. & Schreiber R.W. eds. *Status and conservation of the World's Seabirds I* :609–625. C.B.P. Technical Publication no. 2.

K

- Kanyamibwa S. 1991.** *Dynamique des populations de cigogne blanche (Ciconia ciconia L) en Europe Occidentale : Contribution à la conservation des populations naturelles.* Unpublished Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II, France.
- Kanyamibwa S., Shierer A, Pradel R & Lebreton J.D. 1990.** Changes in adult survival in a western european population of White Stork *Ciconia ciconia.* *Ibis* 132:27-35.
- Keyfitz N. 1968.** *Introduction to the mathematics of population.* Addison-Wesley Pub.Co. Mass. USA.
- Kimura M. 1953.** « Stepping-stone » model of population. *Ann.Rep.Nat.Inst.Genet. Japan* 3:62-62.
- King G. 1902.** *Institute of Actuaries Textbook, Part II.* Ch. & Ed. Layton, London.



- Kluyver H.N. & Tinbergen L. 1953. Territory and the regulation of density in titmice. *Arch.Néer.Zool.* 10:265-289.
- Kosinski R.J. & Podolski R.H. 1979. An analysis of breeding and mortality in a maturing Kittiwake colony. *Auk* 96:537-543.
- Krebs C.J. 1972. *Ecology*. Harper & Row, New York.



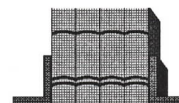
- Labreton J.D. 1981. *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. Thèse d'Etat ès Sciences, Univ. Claude Bernard Lyon I. France.
- Land K.C. & Rogers A. (Eds) 1982. *Multiregional Mathematical Demography*. Academic Press, New York.
- Lande R. 1982. A quantitative genetic theory of life-history evolution. *Ecology* 63:607-615.
- Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am.Nat.* 130:624-635.
- Lande R. 1989. Demographic models of the Northern spotted Owl *Strix occidentalis caurina*. *Oecologia* (Berlin) 75::601-607.
- Le Boeuf B.J. & Reiter J. 1988. Lifetime Reproductive Success in Northern Elephant Seals. In Clutton-Brock T.H. ed. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*: 344-362. Univ. of Chicago Press, USA.
- Le Cren E.D. 1965. A note on the history of mark-recapture populations estimates. *J.Anim.Ecol.* 34:453-454.
- Lebreton J.D. 1973. *Introduction aux modèles mathématiques de la dynamique des populations*. Informatique et Biosphère, 77-116. Paris.
- 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.Ecol. Paris.
- Lebreton J.D. 1981 *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. Thèse d'état ès sciences, Université Claude Bernard-Lyon I, France.
- 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 et Vie)*, Suppl. 4
- Lebreton J.D. 1989. Statistical methodology for the study of animal populations. Invited Lecturer, Proc. 47th Sess.Int.Stat.Inst. Paris, *Bull.Int.Stat.Inst.* 53:267-282.
- Lebreton J.D. & Clobert J. 1991. Bird population dynamics, management and conservation: the role of mathematical modelling. In Perrins C.M., Lebreton J.D. & Hiron G.J.M. eds. *Bird population studies: their relevance to conservation and management*:105-125, Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- 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. & González-Dávila G. 1993. An Introduction of Models of Subdivided Populations. *Journal of Biological Systems*, 1,4:389-423.
- 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. & North P.M. eds. 1993. *Marked Individuals in the Study of Bird Populations*. Birkhäuser Verlag, Germany.
- Lebreton J.D., Pradel R. & Clobert J. 1993. The Statistical Analysis of Survival in Animal Populations. *TREE* 8: 91-95.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J. & Anderson D.R. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol.Monog.* 62:67-118.



- 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.
- 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. *Biometrics* 21: 1-18.
- Lefkovich L.P. & Fahrig L. 1985.** Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecological Modelling* 30: 297-308.
- Leopold A.S. 1977.** *Fauna silvestre de México.* (Reed. of 1959 *Wildlife of Mexico.* Univ. of Calif.) Inst.Nal.Rec.Nat.Renov. México.
- Leslie P.H. 1945.** On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Leslie P.H. 1948a.** Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- Leslie P.H. 1948b.** Distribution in time of the births in successive generations. *Journal of the Royal Statistical Society, Ser. A*, 91: 44-53.
- Leslie P.H. 1959.** The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations. *Physiological Zoology*, 32,3: 151-159.
- Leslie P.H. 1966.** The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of gillemites (*Uria aalge* Pont.). *Journal of Animal Ecology*, 35: 291-301.
- Levene H. 1953.** Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am.Nat.* 105:345-354.
- 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. 1970a.** *Evolution in Changing Environments.* Second Ed. Princeton University Press, Princeton N.J.
- Levins R. 1970b.** Extinction. In M Gerstenhaber (ed), *Some Mathematical Problems in Biology:* 77-107. Providence RI: American Mathematical Society.
- Lewis E.G. 1942.** On the generation and growth of a population. *Sankhyā* 6,1:93-96.
- Lexis W. 1875.** *Einleitung in die Theorie der Bevölkerungs-Statistik.* K.J. Trübner, Strasbourg.
- Liaw K.L. 1976.** Sensitivity analysis of discrete-time interregional population systems. *Demography* V.13,4: 521-539.
- Lidicker W.Z. Jr. 1975.** The role of dispersal in the demography of small mammals. In Golley F.B, Petrusewics K. & Ryskowski L. eds. *Small mammals: their productivity and population dynamics* :103-128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lindén M. 1990.** *Reproductive investment and its fitness consequences in the great tit Parus major.* Unpubl. PhD Thesis, Univ. of Uppsala.
- Lotka A.J. 1956.** *Elements of Mathematical Biology.* (Reed. of 1924 *Elements of Physical Biology,* Williams & Wilkins Co.Inc.Ed., with Dr. Lotka's notes and a listing of his publications). Dover Inc. NY, USA.

AA

- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967.** *The Theory of Island Biogeography.* Princeton University Press, New Jersey.
- Malthus T.R. 1798.** An Essay on the Principle of Population. En G. Hardin, 1969, *Population, Evolution and Birth Control* : 3-70. W.H. Freeman & Co. USA.
- Margalef R. 1977.** *Ecología.* Ed. Omega. Barcelona, España.
- May R.M. 1973.** Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *The American Naturalist* V.107, 957 : 621-650.
- Maynard-Smith J. 1989.** *Evolutionary Genetics.* Oxford Univ. Press. New York, USA.



- Mayr E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press. Cambridge Mass., USA.
- Mayr E. 1988. *TOWARD A NEW PHILOSOPHY OF BIOLOGY. Observations of an Evolutionist*. Belknap Press. Cambridge Mass., USA.
- McCullagh P. & Nelder J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McDonald D.B. & Caswell H. 1993. Matrix methods for avian demography. *Current Ornithology* Vol. 10.
- McNicholl M.K. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *Auk* 92: 98–104.
- Migot P. 1992. Demographic changes in French Herring Gull *Larus argentatus argenteus* populations: a modelling approach and hypotheses concerning regulation of numbers. *Ardea* 80:161–169.
- 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.
- Milne J. 1815. *A Treatise on the Valuation of Annuities and Assurances on Lives and Survivorships*. London.
- Mood A.M., Graybill F.A. & Boes D.C. 1974. *Introduction to the Theory of Statistics*. McGraw-Hill Ser. in Prob.&Stat., USA.
- Morris D.W. 1991. On the evolutionary stability of dispersal to sink habitats. *Am.Nat.* 137:907–911.
- Murray B.G. 1985. Population growth rate as a measure of individual fitness. *Oikos* 44:509–511.
- Murray B.G. 1988. On measuring individual fitness: a reply to Nur. *Oikos* 51:249–250.
- Murray B.G. 1990. Population dynamics, genetic change, and the measurement of fitness. *Oikos* 59:189–199.
- Murray B.G. 1992. The evolutionary significance of lifetime reproductive success. *Auk* 109:167–172.
- Murray B.G. & Garding L. 1985. On the meaning of parameter x of Lotka's discrete equations. *Oikos* 2:323–326.



- NCIP 1984. *Neotropical Diversity Profile -1*. The Nature Conservancy International Program, Washington DC.
- 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.
- Newton I. 1989. Introduction. In Newton I. ed. *Lifetime Reproduction in Birds*:1–11. Academic Press Lim. London, UK.
- Newton I. ed. 1989. *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, UK.
- Nichols J.D. 1991. Capture-recapture models using marked animals to study population dynamics. *BioScience* 42: 94–102.
- Noordwijk A.J. & van Balen J.H. 1988. The Great Tit *Parus major*. In Clutton-Brock T.H. ed. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:119–135. Univ. of Chicago Press, USA.
- Nur N. 1987. Population growth rate and the measurement of fitness: a critical reflection. *Oikos* 48:338–341.



- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders Co. Philadelphia USA.
- Olivieri I. 1987. *Sélection et optimisation : au carrefour de la génétique, de la démographie et de l'écologie*. Thèse d'état ès Sciences, Université Montpellier II, France.



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.



Partridge L. 1989. Lifetime Reproductive Success and Life-history Evolution. In Newton I. ed. *Lifetime Reproduction in Birds*:421-440. Academic Press, London.

Payne C.D. (ed). 1986. *The Generalised Linear Interactive Modelling system.* Oxford U.K. Royal Statistical Society, Numerical Algorithm Group Ltd.

Perrins C.M., Lebreton J.D. & Hiron G.J.M. 1991. *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management.* Oxford University Press, UK.

Peterson R.T., Mountfort G. & Hollom P.A.D. 1983. *A field guide to the birds of Britain and Europe.* Houghton Mifflin Co., Boston.

Piñeiro D., Martínez-Ramos M. & Sarukhán J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72,3: 977-991.

Plane D.A. & Rogerson P.A. 1986. Dynamic flow modelling with interregional dependency effects: an application to structural change in the U.S. migration system. *Demography* V.23,1:91-104.

Pollard J.H. 1966. On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models. *Biometrika* 53: 397-415.

Pollock K.H. 1975. A *K*-sample tag-recapture model allowing for unequal survival and catchability. *Biometrika* 62:577-583.

Pollock K.H., Nichols J.D., Brown C. & Hines J.E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl.Monog.* 107:1-97.

Pradel R. (in prep.) Utilization of Capture-Mark-Recapture for the study of recruitment and population growth rate.

Pradel R. 1992. *Estimation et Comparaison de probabilités de Survie par Suivi Individuel et utilisation en Biologie des Populations.* 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.

Prévot-Julliard A.C. 1993. *Dispersion et recrutement chez la Mouette rieuse (Larus ridibundus), première approche par l'étude des flux démographiques.* Montpellier, France. Rapport du DEA.

Pulliam H.R. & Danielson B.J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* 137: S50-S66.

Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and populations regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.



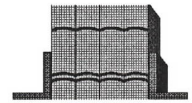
Reed L.J. & Merrel M. 1939. A short method for constructing an abridged life table. *American J. of Hygiene* 30:33-62.

Renshaw E. 1986. A survey of stepping-stone models in population dynamics. *Advances in Applied Probability* 18: 581-627.

Rich A., Rich J. & Stoutmyer D. 1989. *User Manual Derive, a Mathematical Assistant for your Personal Computer.* Soft Warehouse Inc. USA.

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. 1993. *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York USA.
- Rogers A. 1985. *Regional population projection models*. Scientific Geography Ser. Vol. 4. Sage Publications. Cal. USA.
- Rogers A. & Castro L.J. 1976. Model multiregional life tables and stable populations. *International Institute for Applied Systems Analysis*. Lanxenbutg, Austria.
- Roughgarden J. & Iwasa Y. 1986. Dynamics of a Metapopulation with Space-Limited Subpopulations. *Theor.Pop.Biol.* 29: 235-261.
- Roughgarden J., Iwasa Y. & Baxter C. 1985. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology* 66(1): 54-67.
- §
- Sandland R.L. & Kirkwood G.P. 1981. Estimation of survival in marker populations with possibly dependent sighting probabilities. *Biometrika* 68:531-541.
- Sarukhán J. & Gadgil M. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology* 62,3: 921-936.
- 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.
- Schoen R. 1988. *Modeling multigroup populations*. Plenum Press, New York.
- Searle S.R. 1967. *Matrix Algebra for the Biological Sciences*. John Wiley & Sons Pub. USA.
- Seber G.A.F. 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 54:249-259.
- Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Second ed. MacMillan, New York.
- Sharpe F.R. & A.J. Lotka. 1911. A problem in age distribution. *Phil. Mag.* 21: 435.
- Shiao-Yen Wu L. & Botkin D.B. 1980. Of elephants and men: a discrete, stochastic model for long-lived species with complex life histories. *The American Naturalist* 116, 6: 831-849.
- Smith D. & Keyfitz N. 1977. *Mathematical Demography: Selected Papers*. *Biomathematics* Vol. 6. Springer-Verlag, Berlin.
- Smouse P.E. & Weiss K.M. 1975. Discrete demographic models with density-dependent vital rates. *Oecologia* (Berl.) 21:205-218.
- 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.
- Söderström L. 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *The Bryologist* 92:349-355.
- Söndgerath D. & Ritcher O. 1990. An extension of the Leslie Matrix Model for describing population dynamics of species with several development stages. *Biometrics* 46: 595-607.
- Soulé M.E. [éd.] 1986. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Ass. Sunderland Mass. USA.
- Soulé M.E. [éd.] 1987. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, USA.
- Spendelow J.A. 1991. Postfledging Survival and Recruitment of Known-origin Roseate Terns (*Sterna dougallii*) at Falkner Island, Connecticut. *Colonial Waterbirds* 14: 108-115.
- Stearns S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press. NY, USA.
- Stearns S.C. & Crandall R.E. 1981. Quantitative predictions of delayed maturity. *Evolution* 35:455-463.
- Steffensen J.F. 1930. Om Sandsyndligheden for at Afkommet uddør. *Matematisk Tidsskrift* B:19-23.
- Sykes Z.M. 1969. On discrete stable population theory. *Biometrics* 25: 285-293.



T

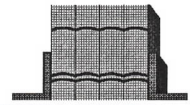
- Taïb Z. 1992.** *Branching Processes and Neutral Evolution*. Springer-Verlag, Deutchland.
- Tickell W.L.N. 1968.** The biology of the great albatrosses, *Diomedea exulans* and *Diomedea epomophora*. In Austin O.L. Jr. ed. *Antarctic Bird Studies* :1-55. Am. Geophysical Union, Washington DC.
- Toledo 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.
- Tomkins R.J. 1985.** Reproduction and mortality of Wandering Albatrosses on Macquaire Island. *Emu* 68:7-20.
- Trenerly C.F. 1926.** *The Origin and Early History of Insurance*. P.S. King & Son, London, UK.
- Tuljapurkar S. 1989.** An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population Biology* 35: 227-294.
- Tuljapurkar S. 1990.** *Population Dynamics in Variable Environments*. Springer-Verlag, Germany.

U

- 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. 1967.** *U.N. Manual IV: Methods of Estimating Basic Demographic Measures from Incomplete Data*. U.N., New York.
- 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. 1969.** A matrix model for forest management. *Biometrics* 25: 309-315.
- Usher M.B. 1972.** Developments in the Leslie matrix model. In J.N.R. Jeffers (éd) *Mathematical Models in Ecology, XII Symp.Brit.Ec.Soc.* Blackwell Sci.Pub. Oxford GB.
- 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.

V

- Van de Pol F. & Langeheine R. 1989.** Mixed Markov Models, Mover-Stayer Models and the EM Algorithm. In R. Coppi & S. Bolasco (éds) *Multiway Data Analysis* 485-495. Elsevier Sc.Pub. North-Holland.
- Verboom J., Lankester K. & Metz J.A.J. 1991.** Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biol.J.Linn.Soc.* 42:39-55.
- Verhulst P.F. 1838.** Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp.Math. et Phys.* 10:113-121.
- Vermeer K. & Devito K. 1989.** Population trend of nesting Glaucous-winged Gulls in the Strait of Georgia. In Vermeer K. & Butler R.W. eds. *The ecology and status of marine and shoreline birds in the Strait of Gerogia, British Columbia*:88-93. Proc.Symp. Sponsored by the Pacific Northwestern Bird & Mammal Soc. & Can.Wild.ser. Sydney B.C. Canada.
- 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.



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.



Weimerskirch H. & Jouventin P. 1987. Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. *Oikos* 49:315-322.

Weimerskirch H., Clobert J. & Jouventin P. 1987. Survival in five southern albatrosses and its relationship with their life history. *J.An.Ecol.* 56:1043-1055.

Weiss K.M. 1990. The Biodemography of Variation in Human Frailty. *Demography* 27:185-206.

Williamson M.H. 1959. Some extensions in the use of matrices in population theory. *Bull. Math. Biophys.* 21: 13-17.

World Comision on Environment and Development. 1987. *Our Common Future*. Oxford Univ. Press, Oxford UK.

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.

Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.



SOMMAIRE

Introduction.....	5
CHAPITRE 1	
Modèles démographiques fondamentaux	
1.1 Rappel des modèles démographiques de base.....	15
Annexe bibliographique.....	34
1.2 Tableaux de vie et projections matricielles, étude de deux populations humaines (le Mexique et la France).....	38
Tableaux.....	55
Références.....	61
CHAPITRE 2	
Estimation correcte de la <i>fitness</i> , critique des méthodes <i>ad-hoc</i>	65
<i>Estimating bird fitness correctly by using demographic models</i>	68
Article à apparaître dans <i>J. of Avian Biology</i>	
CHAPITRE 3	
Modélisation de la λ et de R_0 en présence de compensation entre paramètres :	
critique du <i>Lifetime Reproductive Success</i>	89
Références.....	104
Annexes mathématiques.....	105
CHAPITRE 4	
Estimation de la survie dans le cas de <i>pay-off</i> entre fécondité présente et fécondité future : l'albatros Hurlleur <i>Diomedea exulans</i>	
Références.....	113
Références.....	126
CHAPITRE 5	
Modèle matriciel type Leslie pour métapopulations et simulation d'un système source-puits.....	
<i>An Introduction to Models of Subdivided Populations</i>	129
Article apparu dans <i>J. of Biological Systems</i>	133
CHAPITRE 6	
Métapopulations et métafonctionnement.....	
<i>Dynamics of Colony Size and Colony Persistence in a Black-headed Gull (LARUS RIDIBUNDUS) Population</i>	169
Article à apparaître dans <i>Colonial Waterbirds</i>	174
Discussion et conclusions.....	195
Références.....	211

Démographie animale et biologie de populations

Modélisation et application pour la gestion d'espèces sauvages

Résumé

Étude des fondements de la démographie et de ses applications en écologie animale et en gestion de populations. Le chapitre 1 passe en revue les modèles sous-jacents en temps continu et en temps discret. A titre d'exemple, l'étude de deux populations humaines (Mexique, France) montre comment bâtir des tableaux de vie et estimer les paramètres démographiques. Le chapitre 2 discute les modèles sous-jacents en démographie animale et critique les modèles *ad-hoc* fréquemment utilisés. On étudie également la façon d'estimer la *fitness* et le statut de populations à l'aide de modèles indépendants de la densité, on délimite les statistiques qu'il est possible d'obtenir et l'on discute les résultats les plus intéressants pour la gestion d'espèces sauvages. Le chapitre 3 critique la simplification du taux de reproduction nette (R_0 , rebaptisé *Lifetime Reproductive Success*) et développe un modèle de processus de ramification pour la décomposition de la variance de la *fitness* en présence d'un compromis survie-fécondité. Le chapitre 4 propose une généralisation des modèles de capture-marquage-recapture permettant d'obtenir des estimations non-biaisées de la survie, malgré la présence d'effets de capture non-immédiats ou l'existence de *trade-offs* qui rendent hétérogènes les probabilités de capture. La survie d'une population d'albatros hurleur est estimée à titre d'exemple. Le Chapitre 5 introduit les modèles matriciels pour les populations subdivisées et analyse le rôle stabilisateur de la migration en étudiant le cas d'un système source-puits. Le chapitre 6 étudie la dynamique de métapopulations en développant deux modèles linéaires généralisés, l'un pour la dynamique des effectifs des colonies et l'autre pour les respectives probabilités d'extinction. On analyse le métafonctionnement des colonies de la mouette rieuse à Forez..

Au cours des travaux, des logiciels d'intérêt ont été utilisés et sont commentés. Les conclusions résument les résultats plus importants des modèles démographiques pour la gestion de populations sauvages.

Abstract

A survey on fundamentals of demography as applied to animal ecology and population management. The first chapter reviews the underlying continuous and discrete models of demography, with an example of human populations, how to build life tables and to estimate demographic parameters by using ULM software. Chapter two discusses the underlying models of animal demography and critiques the still widely used *ad hoc* computations. It also reviews how to estimate fitness and the status of populations with density independent models, delimits which statistics can be obtained, and discusses the most interesting outputs of demographic models. Chapter three critiques the simplification of R_0 , the net reproductive rate (renamed *Lifetime Reproductive Success*), and develops a branching process model for the decomposition of *fitness* elements in presence of a survival-fecundity trade-off (formal analysis tested with DERIVE software). Chapter four presents a generalization of capture-mark-recapture models allowing to obtain unbiased survival estimations notwithstanding trap-dependence effects, giving the example of the Great albatross by using RELEASE and SURGE software. Chapter five develops an introduction to matrix models of subdivided populations focusing on the stabilizer role of migration, with an example of source-sink models by using ULM software. Chapter six analyses the metafunctioning of subdivided populations, modelling the dynamics of colony size and colony persistence of a Black-headed Gull metapopulation, with generalized linear models (GLM) by using GLIM software.

Discussion and general conclusions summarize the main outputs of demographic models for animal ecology studies, population dynamics, and wild life management. The interest of demography for population biology studies is stressed, particularly for fragmented populations as well as for conservation biology. The relevancy for social affairs of human populations, especially for developing countries, is underlined.

Germán González-Dávila



Wright (1931). Kimura (1953) et son modèle « *stepping-stone* », Andrewartha et Birch (1954) et leur dynamique d'extinctions–recolonisations des populations locales, MacArthur et Wilson (1967) et leur théorie de biogéographie des îles et Levins (1969) et son modèle de « population de populations », participent au développement du concept de *métapopulation*.

Des développements intéressants apparaissent plus récemment au fur et à mesure que l'intérêt pour les populations fragmentées augmente. Ces modèles introduisent les différences de taille (Hastings 1991) ou les variations des taux de migration et d'extinction (Hanski 1991) entre les populations locales (dèmes), la qualité ou structure des habitats (*patches*) occupés (Lande 1987), voire la stochasticité (Verboom *et al.* 1991). Cependant, une intégration plus générale entre les modèles de métapopulations de type MacArthur-et-Wilson–Levins–Hanski et les modèles démographiques Euler–Lotka–Leslie reste à réaliser.

Fondamentalement, les modèles des métapopulations doivent introduire la structure et la dynamique des effectifs des populations locales ainsi que la dépendance de la densité. A notre avis, les modèles démographiques les plus appropriés sont les modèles matriciels (Lebreton & González–Dávila 1993). Dans le Chapitre 5, nous présenterons une introduction générale de ces modèles pour les populations subdivisées et une illustration de leurs performances par la modélisation d'un système « source–puits ». Cependant, si l'estimation des paramètres de survie et de recrutement nécessaires aux modèles matriciels constitue toujours un problème relatif à l'obtention des données du terrain, l'estimation de la migration est encore plus complexe. Dans les métapopulations, il faudra marquer des individus habitant les diverses populations locales et les réobserver systématiquement à la suite du marquage. Toutefois, on dispose assez souvent des données du terrain de la dynamique d'apparition–disparition des dèmes ou colonies des populations subdivisées. Si l'on compte, en plus, sur des données des effectifs et du degré de succès reproductif des populations locales (ou de la qualité des habitats occupés), on peut modéliser statistiquement une métapopulation. Ceci permet de rejoindre la tradition MacArthur-et-Wilson–Levins–Hanski et on peut alors parler de *métafonctionnement*. Un modèle de ce type est proposé dans le Chapitre 6 (González–Dávila *et al.* soumis), dans le cadre d'un processus de *turnover* caractéristique des métapopulations, tenant compte des probabilités de persistance des colonies mais aussi de la dynamique des effectifs au cours du temps



RÉFÉRENCES INTRODUCTION

- Adams J. 1990. Genetics and Demography and Historical Information. In Adams J., Hermalin A., Lam D. & Smouse P. eds. 1990. *Convergent Issues in Genetics and Demography*:3-13. Oxford Univ. Press, New York.
- Andrewartha H.G. & L.C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press. Chicago.
- Beverton R.J.H. & Holt S.J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. *Fish.Inv.Lond.*, Ser. 2:533pp.
- Blondel J. 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- Carabias J. & Toledo V.M. eds. 1983. *Ecología y Recursos Naturales. Hacia una política ecológica del PSUM*. Ed.Com.Cent. México.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer. Sunderland, Mass.
- Charlesworth B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Charnov E.L. 1993. *Life History Invariants. Some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford Univ. Press, UK.
- Clark W.C. & Munn R.E. eds. 1986. *Sustainable Development of the Biosphere*. Int.Inst.Appl.Syst.Anal. & Cambridge Univ. Press. Cambridge UK.
- Clutton-Brock T.H. ed. 1988. *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Cole L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quart.Rev.Biol.* 29:103-137.
- di Castri F. 1989. Global crises and the environment. In Marini-Bettolo ed. *A Modern Approach to the Protection of the Environment*. *Pontif.Ac.Scient.* 75:7-39.
- Endler J.A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Feller W. 1970. *An Introduction to Probability Theory and Its Applications*. Wiley, New York.
- Fisher R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, New York. (2nd ed.) (original ed: 1930 Clarendon Press, Oxford).
- Food and Agriculture Organisation. 1986. *Yearbook of Forest products 1984*. Vol. 19/67. UNO, Rome.
- Food and Agriculture Organisation. 1990. *Yearbook of Production 1990*. Vol. 44. UNO, Rome.
- Food and Agriculture Organisation. 1991. *Yearbook of Fishery statistics. Catches and landings 1989*. Vol. 68. UNO, Rome.
- 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. Submitted to *Colonial Waterbirds*.
- Grafen A. 1988. On the Uses of Data on Lifetime Reproductive Success. In Clutton-Brock T.H. (ed.) *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*:454-471. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Jagers P. *Branching Processes with Biological Applications*. Wiley, London.
- Kimura M. 1953. «Sepping-stone» model of population. *Ann.Rep.Nat.Inst.Genet. Japan* 3:62-63.
- Krebs C.J. 1972. *Ecology*. Harper & Row, New York.
- Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am.Nat.* 130:624-635.
- Lebreton J.D. & González-Dávila G. 1993. An Introduction to Models of Subdivided Populations. *J. of Biological Systems* 4:389-423.



- Levins R.** 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull.Entom.Soc.Am.* 15:237-240.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O.** 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton N.J.
- Mayr E.** 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge Mass.
- Newton I. ed.** 1989. *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, London.
- Olivieri I.** 1987. *Sélection et optimisation : au carrefour de la génétique, de la démographie et de l'écologie*. Thèse d'état ès Sciences, Université Montpellier II, France.
- Olivieri I., Couvet D. & Gouyon P.H.** 1990. The Genetics of Transient Populations: Research at the Metapopulation Level. *TREE* 5:207-210.
- Pradel R.** 1992. *Estimation et Comparaison de probabilités de Survie par Suivi Individuel et utilisation en Biologie des Populations*. 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, Bâle, Suisse.
- Ricker W.E.** 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Fish.Res.Bd.Can.Bull.* 191:382pp.
- Roff D.** 1993. *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York.
- Roughgarden J.** 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan, New York.
- Simberloff D.** 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 19:473-511.
- Soulé M.E. [éd.]** 1986. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Ass. Sunderland Mass. USA.
- Stearns S.C.** 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, New York.
- Toledo V.M.** 1992. Ecología y modernidad. *Nexos* 169:55-60. Ed. Nexos Soc.Cien.Lit. México.
- 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.** 1969. A matrix model for forest management. *Biometrics* 25:309-315.
- Verboom J., Lankester K. & Metz J.A.J.** 1991. Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biol.J.Linn.Soc.* 42:39-55.
- 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.
- Wright S.** 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.

