



HAL
open science

Régulation par le recrutement chez la mouette rieuse *Larus ridibundus*

Jean-Dominique Lebreton

► **To cite this version:**

Jean-Dominique Lebreton. Régulation par le recrutement chez la mouette rieuse *Larus ridibundus*.
Revue d'Écologie, 1987, Sup4, pp.173-182. hal-03529255

HAL Id: hal-03529255

<https://hal.science/hal-03529255>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

RÉGULATION PAR LE RECRUTEMENT CHEZ LA MOUETTE RIEUSE *LARUS RIDIBUNDUS*

Jean-Dominique LEBRETON

C.E.P.E./C.N.R.S., B.P. 5051, F-34033 Montpellier Cedex

David Lack soulignait en 1954 la remarquable stabilité des populations d'oiseaux en comparant les fluctuations de leurs effectifs à la houle sur la surface de l'océan. Cette stabilité suppose que des régulations viennent déprimer certains paramètres démographiques lorsque les effectifs augmentent (« Dépendances de la densité »). Si l'existence de telles régulations n'est plus guère mise en doute (voir par exemple Royama, 1977, pour une discussion complète), leur nature reste mal connue : quels sont les paramètres démographiques sur lesquels les variations d'effectifs vont faire sentir leurs effets ? par quels mécanismes biologiques (raréfaction de la nourriture hivernale, raréfaction des sites de nid...) ? Ces questions, très largement discutées dans les années soixante (Wynne-Edwards, 1962 ; Lack, 1966 ; Brown, 1969...) restent d'actualité et constituent un problème central en écologie fonctionnelle. On attachera un intérêt tout particulier à la résistance à des perturbations, permanentes (résilience) ou temporaires (stabilité), d'une population dont la régulation s'effectue par l'intermédiaire de tel ou tel paramètre.

Alors qu'on a cru dans le passé pouvoir comprendre les phénomènes de fluctuation et de régulation par de simples analyses des recensements successifs (voir un ex. dans Krebs, 1970), la faillite de ces méthodes (Maelzer, 1970 ; Eberhardt, 1970 ; Saint-Amant, 1970 ; Ito, 1972...) amène à privilégier l'analyse des paramètres démographiques par rapport à celle des effectifs.

L'étude de la dynamique de la population forézienne de Mouette rieuse *Larus ridibundus* s'efforce ainsi, parallèlement à un constat de stabilité ou de faible croissance des effectifs, de comprendre par une analyse des paramètres démographiques, comment s'effectue la régulation des effectifs. Le présent article vise à dresser un deuxième tableau d'ensemble de nos résultats, après dix ans d'étude, en affinant ou en éprouvant les hypothèses d'un précédent bilan (Lebreton, 1981). L'accent sera mis en conclusion sur les conséquences de la régulation sur la résilience des effectifs. Des résultats plus classiques de biologie de population ont été publiés par ailleurs (Lebreton, 1984).

Le Forez, bassin d'effondrement traversé par la Loire, à 60 km à l'Ouest de Lyon (France), abrite la nidification de la Mouette rieuse depuis le XIX^e siècle au moins (Lebreton, 1981, p. 89). Une description générale de la région est donnée par Lebreton et Landry (1979) (voir également Lebreton, 1981). Cette population de Mouette rieuse est tout à fait représentative des populations de

l'espèce nichant à l'intérieur des terres, tandis que la Mouette rieuse est elle-même un modèle largement étudié d'animal colonial.

LES EFFECTIFS

Les effectifs nicheurs avoisinent 7 000 couples (Fig. 1). Le recensement de 1976, première année de notre travail, a connu une sous-estimation manifeste

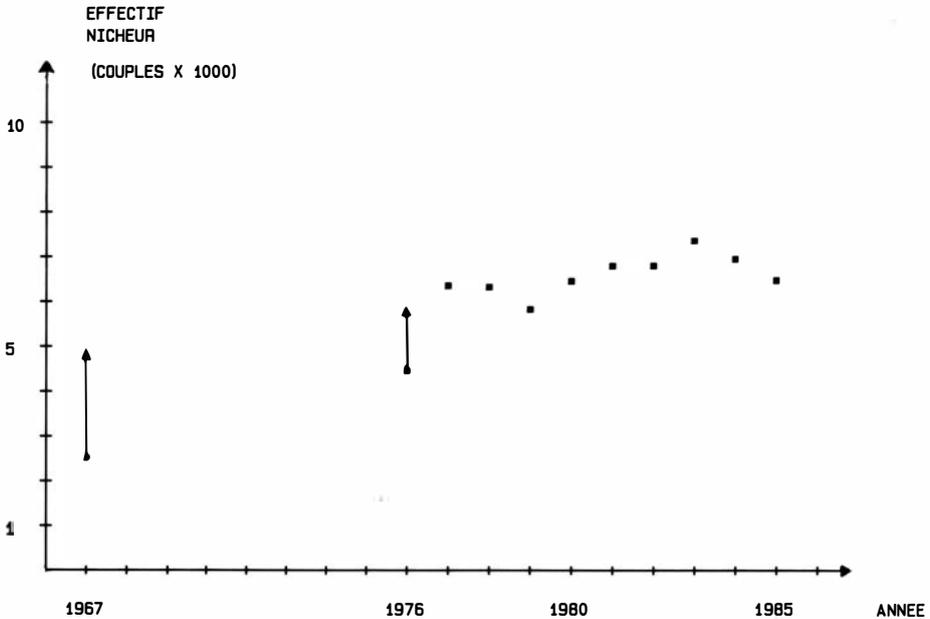


Figure 1. — Effectifs nicheurs de Mouette rieuse en Forez.

(Lebreton, 1981, p. 94), tout comme le recensement de 1967 (Lebreton et Faure, 1969), qui ignorait notamment la plus importante colonie, déjà existante. L'effectif moyen par colonie est d'environ 250 couples : il est faible par comparaison avec d'autres régions d'Europe (Lebreton, 1981, p. 97). L'effectif nicheur semble remarquablement stable au cours du temps. Une évaluation du biais et de la précision de la méthode de recensement (Lebreton, 1981, p. 93-96 ; Dervieux *et al.*, 1980) ne permet pas d'écarter l'hypothèse d'une faible croissance, d'autant que les effectifs de la plus importante colonie, celle de l'étang de la Ronze, qui abrite plus de 2 000 couples, ne peuvent être connus avec précision. L'intervalle de confiance approché obtenu pour le taux de croissance de 1977 à 1985 est en effet de $[- 4 \%, + 4 \%]$, ce qui indique au plus une croissance ralentie par rapport à ce qui a pu être observé dans d'autres populations de l'espèce (Lebreton et Isenmann, 1976), comme chez d'autres Laridés (Chabrzyk et Coulson, 1976).

DYNAMIQUE DES COLONIES

Le suivi de la reproduction réalisé sur l'ensemble des colonies de 1976 à 1980 à l'aide d'un indice qualitatif (Lebreton, 1981, p. 131-140) permet de mettre en évidence de forts contrastes entre colonies : certains sites subissent des échecs de reproduction (Tab. I et Lebreton et Landry, 1980) qui entraînent presque invariablement l'éclatement de la colonie vers d'autres sites. Le statut de la colonie influence à son tour la reproduction à venir (Tabl. II) : un site qui a subi un échec de reproduction aura tendance à en subir d'autres. Les colonies peuvent ainsi être classées en bons sites réoccupés d'année en année et subissant rarement des échecs de reproduction, et mauvais sites occupés plus ou moins temporairement par des colonies qui subissent des échecs partiels ou complets, et décroissent rapidement ou éclatent. Ces éclatements de colonies sont suffisamment fréquents (10 % des colonies de 1976 à 1980) pour expliquer leur faible effectif moyen, malgré l'existence d'une colonie de plus de 2 000 couples.

TABLEAU I

Influence du succès de reproduction sur le destin des colonies de Mouette rieuse en Forez.

Reproduction	Destin de la colonie l'année suivante	
	Disparue	Non disparue
Nulle	9	2
Non nulle	4	18

Chi2 (1) = 12,43 ; P < 0,001.

TABLEAU II

Influence du statut des colonies de Mouette rieuse en Forez sur leur succès de reproduction.

Statut de la colonie	Reproduction	
	Nulle	Non nulle
Stable, en augmentation, ou réoccupant un site classique après une modification temporaire du milieu	1	59
En décroissance, ou occupant un site nouveau	5	29

Chi2 (1) = 11,29 ; P < 0,001.

Les contrastes entre sites semblent résulter de différences de « qualité », notamment en ce qui concerne la nature de la végétation, la stabilité des niveaux d'eau, et la tranquillité. Le simple fait qu'une partie des mouettes occupe des sites de qualité médiocre suggère une saturation des sites de bonne qualité, où la densité des nids est d'ailleurs très forte.

COMPÉTITION POUR LES SITES DE NIDS

Une compétition pour les sites de nids est révélée notamment par le fait que, dans la plus importante colonie, les plus jeunes nicheurs ne peuvent accéder qu'à des nids bas, médiocrement protégés de variations de niveau d'eau et des vagues (Fig. 2 ; Lebreton, 1984). Ces indices de saturation de la plus importante colonie ont conduit à une étude poussée de ses paramètres démographiques.

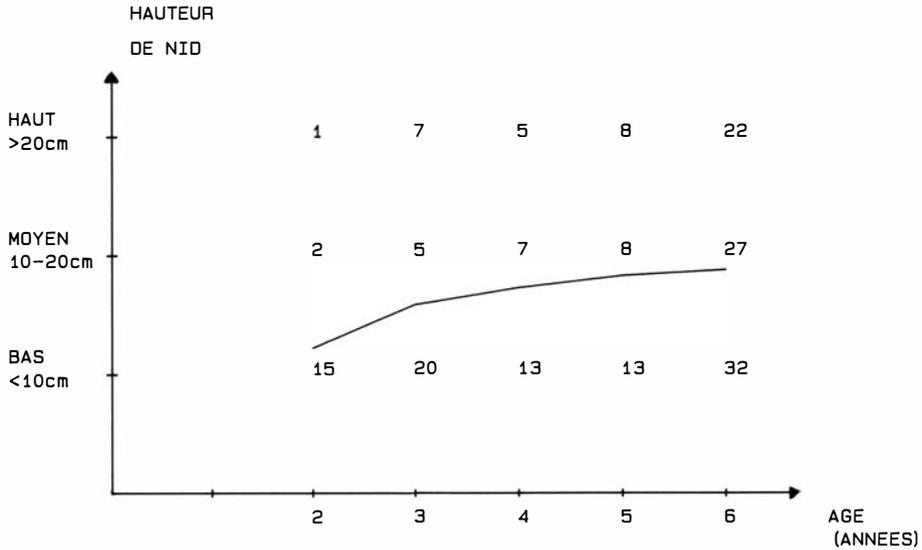


Figure 2. — Hauteur du nid en fonction de l'âge chez la Mouette rieuse (la ligne continue relie les moyennes de l'indice de hauteur des différentes classes d'âge.)

FÉCONDITÉ

La fécondité dans la plus importante colonie est élevée (moyenne : 1,7 poussins élevés par couple, Lebreton, 1984), mais varie fortement avec la pluviométrie (Fig. 3). Une étude énergétique (Landry, 1979), démontre qu'une limitation par la nourriture en saison de reproduction semble bien improbable (voir également Lebreton, 1984). Nous sommes donc conduit à écarter l'hypothèse d'une régulation par une limitation de la fécondité sur les colonies les plus importantes.

SURVIES

La survie juvénile obtenue à partir des reprises d'oiseaux marqués poussins est de 0,40, mais on sait qu'il convient de regarder de telles estimations avec la plus extrême prudence (Anderson *et al.*, 1985). La survie adulte a été estimée à 0,822 (écart-type 0,032) (Clobert *et al.*, 1987) à l'aide de données de capture-

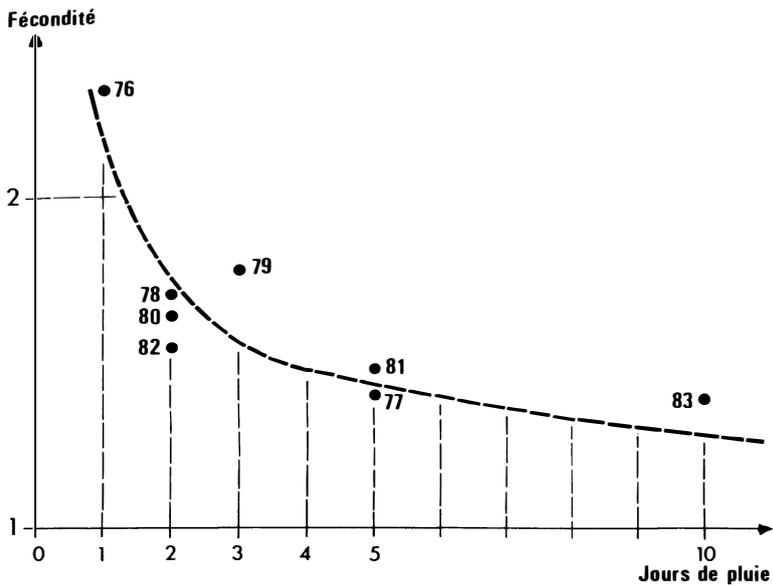


Figure 3. — Relation entre la pluviométrie (nombre de jours avec plus de 10 mm de pluie en mai), en abscisse, et la fécondité moyenne de la Mouette rieuse (en poussins élevés par couples), en ordonnée.

recapture de nicheurs (marqués après capture au canon-net) et de modèles généraux d'estimation de taux de survie qui permettent par leur flexibilité de cerner au mieux les caractéristiques de chaque jeu de données. Soulignons au passage que les recaptures consistent à lire le numéro de bague à partir d'un affût flottant (Fig. 4) et n'impliquent donc pas une recapture physique des oiseaux. Le taux de survie obtenu semble plutôt inférieur aux données éparées de la littérature (qui sont moins précises ; Viksne, 1985 ; Lebreton et Isen-

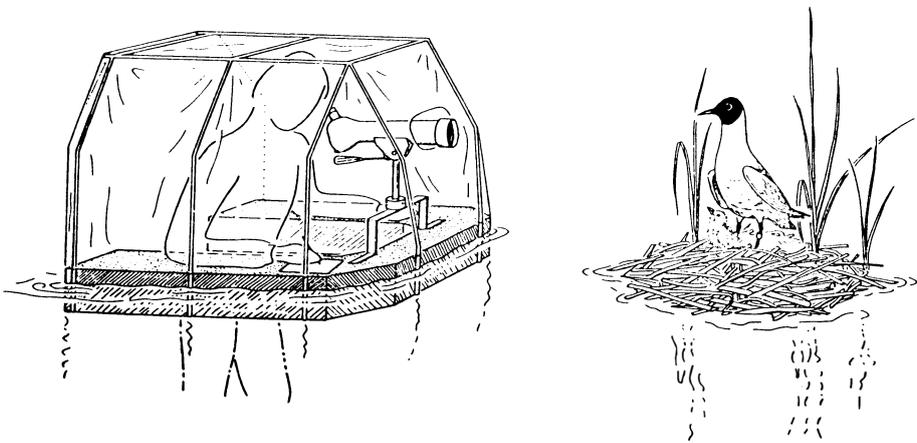


Figure 4. — L'affût flottant utilisé pour contrôler les Mouettes rieuses sur leur nid (dessin de R. Prodon).

mann, 1976), ce qui pourrait s'expliquer par l'absence de protection légale des mouettes sur leurs lieux d'hivernage dans la péninsule ibérique. Il n'y a pas lieu de suspecter *a priori* de variation dépendant de la densité pour les taux de survie, dans la mesure où les oiseaux sont dispersés pendant la période internuptiale sur une aire beaucoup plus vaste que l'aire de nidification, tout en étant alors mêlés à un grand nombre d'hivernants d'autres origines.

RECRUTEMENT

Les contrôles comme nicheurs d'individus marqués poussins permettent d'étudier l'âge de première nidification. L'augmentation du nombre des contrôles à partir de la deuxième année traduit une accession progressive à la reproduction à partir de l'âge de deux ans. Une approche statistique de ces recaptures par des modèles log-linéaires (Lebreton *et al.*, proposé pour publication) permet d'estimer les proportions de reproducteurs dans les différentes classes d'âge (Fig. 5). La pleine reproduction n'est pas atteinte avant l'âge de cinq ans. Les seules données disponibles jusqu'alors (Viksne, 1985) indiquent une pleine reproduction plus hâtive (3 ans chez les femelles, 4 ans chez les mâles). Cette reproduction tardive est en accord avec les difficultés qu'éprouvent les jeunes nicheurs à accéder à des sites convenables (Cf. supra et Fig. 2). A partir des mêmes modèles log-linéaires nous démontrons que le taux de retour à la colonie d'origine, qui est en fait un taux de retour multiplié par la probabilité de survivre jusqu'à 2 ans, diffère significativement d'une cohorte à l'autre. Cet « *effet cohorte* » est représenté dans les modèles sous forme du logarithme du taux de retour : ses variations sont expliquées de façon significative (mais pas entièrement) par une relation étroite avec le logarithme de la

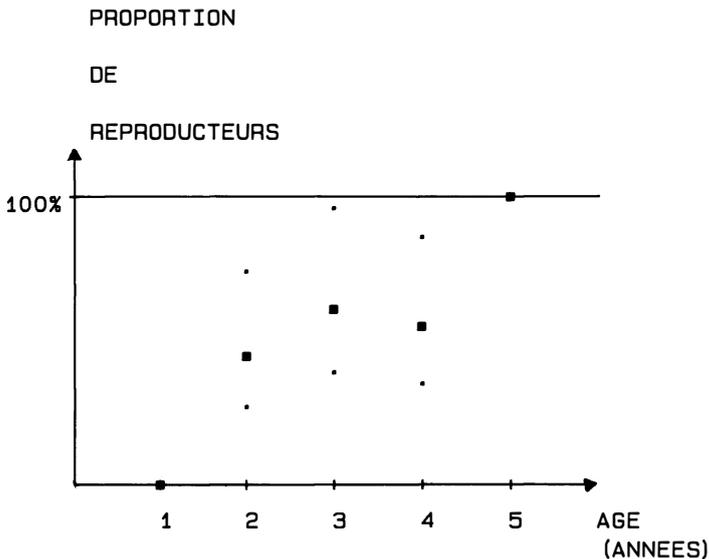


Figure 5. — Proportion de reproducteurs en fonction de l'âge chez la Mouette rieuse. Chaque estimation est accompagnée de son intervalle de confiance à 95 %.

fécondité initiale dans la cohorte : le coefficient de corrélation est de $-0,552$; la pente ne diffère pas significativement de -1 . C'est dire que la somme du log de la fécondité et du log du taux de retour tend à être constante d'une année à l'autre. Le produit fécondité x taux de retour tend donc à être constant : en le multipliant par l'effectif nicheur, lui-même resté constant, on obtient le nombre de mouettes recrutées localement dans chaque cohorte. Il y a donc régulation, puisqu'une cohorte avec de nombreux oiseaux nouveau-nés donnera lieu *en proportion* à moins de recrutements ultérieurs qu'une cohorte avec peu d'oiseaux.

Le taux de retour incluant l'effet de la survie au cours des deux premières années de vie, il faut s'interroger sur le paramètre qui est réellement dépendant de la densité : il n'y a aucune corrélation entre la fécondité dans une cohorte et le nombre de reprises en première année de cette cohorte, quoi que ce nombre varie fortement d'année en année. Il semble donc possible d'écarter l'idée que la survie pendant la période d'immaturation puisse dépendre de la densité, d'autant que la majorité des immatures passe la première année sur les côtes méditerranéennes dans les mêmes conditions de mélange que les adultes en hivernage.

DISCUSSION

Les colonies importantes, où l'on observe une forte compétition pour les sites de nids, refoulent donc un certain nombre de candidats à la nidification : ceux-ci ne peuvent y nicher qu'à un âge assez tardif, sur des sites au départ médiocres, et en nombre limité. Le refoulement d'un certain nombre de nicheurs vers des sites de moins bonne qualité est confirmé par l'étude de la reproduction sur l'ensemble des colonies. Deux types de preuves complémentaires pourraient être apportées : les premières sont de type comportemental, similaires à celles que Danchin et Pasquet (1987) mettent en évidence chez la Mouette tridactyle *Rissa tridactyla* ; les secondes consisteraient à démontrer que les colonies médiocres recrutent des oiseaux plus jeunes. La difficulté à recueillir des échantillons suffisants risque d'être importante, mais c'est un point que nous souhaitons explorer dans l'avenir. Nous souhaitons également affiner les résultats en séparant les sexes à partir d'une analyse biométrique.

Il reste cependant à vérifier que ce recrutement dépendant de la densité, et ce refoulement d'individus vers des sites de moins bonne qualité, suffit à induire une stabilisation des effectifs. Cela nous conduira également à commenter brièvement les conséquences en matière de gestion. Nous sommes dans le cas d'une population fortement saisonnière, régulée par un paramètre de reproduction. Un modèle dépendant de la densité (Lebreton, 1981) permet de prédire — sous des hypothèses qui ne sont pas encore toutes vérifiées (survie en première année voisine de $0,40\dots$) — le niveau d'équilibre de la population selon différentes valeurs des paramètres. En choisissant parmi les analyses de sensibilité les valeurs des paramètres les plus proches de celles que nous connaissons désormais (Fig. 6), on constate que le niveau d'équilibre de la population est voisin des effectifs observés, ce qui, sans constituer une validation, donne quelque poids aux autres enseignements du modèle. Le plus net est que le niveau d'équilibre est extrêmement fragile. Il dépend fortement de la fécondité moyenne, ce qui veut dire qu'une détérioration ou une amélioration des conditions de reproduction peuvent changer assez considérablement l'effectif à

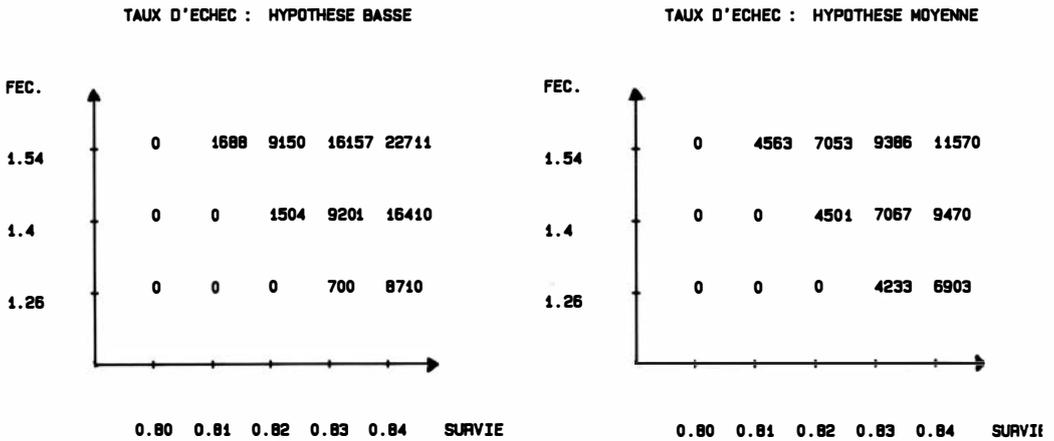


Figure 6. — Niveau d'équilibre (en couples nicheurs) prédit par un modèle démographique dépendant de la densité pour la population forézienne de Mouette rieuse (d'après Lebreton, 1981). En abscisse : survie adulte annuelle ; en ordonnée : fécondité adulte, en poussins élevés par couple.

l'équilibre. Il dépend encore plus fortement de la survie internuptiale, ce qui est une conséquence de la saisonnalité et du caractère longévif de la Mouette rieuse (Lebreton, 1981). Paradoxalement, la *valeur* du niveau d'équilibre, dont *l'existence* est déterminée par les conditions de milieu foréziennes à travers la régulation par le recrutement, dépend donc essentiellement des conditions hivernales dans la péninsule ibérique, et singulièrement de la chasse. Cela signifie que le nombre de mouettes nichant sur des sites médiocres reste limité parce que probablement suffisant en l'état des paramètres de survie pour stabiliser la population à travers ses échecs de reproduction. Cet effet, mis en évidence pour la première fois par Fretwell (1972 ; voir également May, 1976) est d'autant plus accentué que l'espèce est plus longévive, et conduit à remettre en cause dans de telles situations le terme de « capacité limite du milieu » au profit de celui de « niveau d'équilibre ». Ceci explique aussi probablement pourquoi Wynne-Edwards (1962) constatait que bon nombre d'espèces, surtout longévives, ne semblaient pas saturer leur milieu, ce qui l'avait amené à conférer à divers comportements une valeur d'avertissement de surdensité (manifestations « épидéictiques »). Au-delà de ces paradoxes, cette situation particulière permet d'illustrer le destin de populations primitivement en équilibre et soumises à une détérioration de leurs conditions hivernales. C'est le cas de diverses espèces hivernant en zone sahélienne : tandis que celles à faible durée de génération persistent malgré des aléas (par ex. la Fauvette grisette *Sylvia communis*), les espèces plus longévives subissent de plein fouet cette détérioration : la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* (Lebreton, 1978) et le Héron pourpré *Ardea purpurea* (Cave, 1983) en sont de bons exemples, d'autant qu'ils n'ont pas la plasticité écologique de la Mouette rieuse. On ne peut espérer ramener leurs effectifs à l'équilibre en n'agissant que sur les paramètres de reproduction.

En conclusion, notons aussi que le refoulement de candidats au recrutement vers des habitats de moindre qualité chez un nicheur colonial est une généralisation de « l'effet tampon », introduit par Brown (1969) à propos

d'espèces territoriales. Cet effet paraît donc avoir une portée assez générale, ce qui justifie le regain d'intérêt pour l'étude des phénomènes de dispersion et de recrutement.

SUMMARY

The Black-headed Gull population of the Forez (central France), under study since 1976, is remarkably stable. This stability, or slow growth at the very most, implies a change in some demographic parameters of the population. Indeed, large differences in breeding success were found between colonies established on traditional sites, successfully occupied year after year (where breeding success is high), and those established on sites that are occupied discontinuously (where breeding success is low). Such differences suggest that the gull population has reached saturation at the best sites.

Most of our work was carried out in one of the traditional colonies (with more than 2 000 breeding pairs). Here, the saturation hypothesis is supported by the strong competition taking place for nest sites, which leads the younger breeders to make use of nest sites low over water, therefore highly vulnerable to wave action, and to variations of water level. A study of mortality and recruitment, using a capture-resighting technique, provided a more direct evidence of population saturation on this colony : full breeding was only reached at five years of age. But the strongest evidence of density-dependence in recruitment is brought forward by the estimation of the proportion of birds locally recruited in each cohort : this proportion varies inversely with the initial fecundity of the cohort. Only a limited number of breeders can therefore be recruited each year in this colony. A density-dependent population model confirms that density-dependence is strong enough to induce a stabilization in numbers of the colony members. Theoretical and practical consequences of this mode of population regulation are discussed.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON, D.R., BURNHAM, K.P. et WHITE, G.C. (1985). — Problems in estimating age-specific survival rates from recovery data of birds ringed as young. *J. Anim. Ecol.*, 54 : 89-98.
- BERNSTEIN, C. (1985). — Détection de l'influence des facteurs de l'environnement sur la dynamique des populations d'insectes : une note sur l'emploi des calculs de régression. *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, 6 : 383-394.
- BROWN, J.L. (1969). — Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.*, 81 : 283-329.
- CAVE, A.J. (1983). — Purple Heron survival and drought in tropical West Africa. *Ardea*, 71 : 217-224.
- CHABRYK, G. et COULSON, J.C. (1976). — Survival and recruitment in the Herring Gull. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 187-205.
- CLOBERT, J., LEBRETON, J.D. et ALLAINE, D. (1987). — A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds. *Ardea*, sous presse.
- DANCHIN, E., MONNAT, J.Y. et PASQUET, E. (1987). — Rôle des facteurs comportementaux dans les mécanismes de régulation des populations d'oiseaux coloniaux. *Actes Coll. Biol. Popul.*, Lyon, 1986, pp. 618-627.
- DERVIEUX, A., LEBRETON, J.D. et TAMISIER, A. (1980). — Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 34 : 69-99.

- EBERHARDT (1970). — Correlation, regression, and density-dependence. *Ecology*, 51 : 306-310.
- FRETWELL, S.D. (1972). — *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- ITO, Y. (1972). — On the methods for determining density-dependence by means of regression. *Oecologia (Berl.)*, 10 : 347-372.
- KREBS, J.R. (1970). — Regulation of numbers of the Great Tit (Aves, Passeriformes). *J. Zool.*, 162 : 317-333.
- LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Oxford.
- LACK, D. (1966). — *Population studies of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- LANDRY, P. (1979). — *Modélisation et comparaison de l'impact énergétique de deux populations françaises de Mouette rieuse (Larus ridibundus L.)*. Thèse, Doctorat de Spécialité, Université Lyon I.
- LEBRETON, J.D. (1978). — Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche (*Ciconia ciconia* L.) en Europe occidentale. pp. 277-343 in LEGAY, J.M. et TOMASSONE, R. (Eds) *Biométrie et Ecologie*. Société française de Biométrie, Paris.
- LEBRETON, J.D. (1981). — *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. Thèse, Doctorat ès-Sciences, Université Lyon I.
- LEBRETON, J.D. (1984). — Eléments sur la biologie de la population forézienne de Mouette rieuse. pp. 293-310 in *Paysages et milieux naturels de la plaine du Forez*. Centre d'Etudes Foréziennes. Université de Saint-Etienne, Saint-Etienne.
- LEBRETON, J.D. et ISENMANN, P. (1976). — Dynamique de la population camarguaise de Mouette rieuse : un modèle mathématique. *Terre et Vie*, 30 : 529-549.
- LEBRETON, J.D., HEMERY, G., CLOBERT, J. et COQUILLART, H. (proposé pour publication). — The estimation of age-specific breeding probabilities from recaptures or resightings in vertebrate populations : I. Transversal models.
- LEBRETON, J.D. et 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. et LANDRY, P. (1980). — Succès de reproduction et mouvements des colonies de Mouette rieuse en Forez (Résumé). *L'Oiseau et R.F.O.*, 50 : 271.
- LEBRETON, P. et FAURE, J.M. (1969). — Contribution à la connaissance avifaunistique de la plaine du Forez. *Mélanges* (Université de Saint-Etienne) : 255-289.
- MAELZER, D.A. (1970). — The regression of $\text{Log}(N_{t+1})$ on $\text{Log}(N_t)$ as a test of density-dependence : an exercise with computer constructed density-independent populations. *Ecology*, 51 : 810-822.
- MAY, R.M. (Ed.) (1976). — *Theoretical ecology. Principles and Applications*. Blackwell, Oxford.
- ROYAMA, T. (1977). — Population persistence and density-dependence. *Ecological Monographs*, 47 : 1-35.
- SAINT-AMANT, J.L.S. (1970). — The detection of regulation in animal populations. *Ecology*, 51 : 823-838.
- VIKSNE, J. (1985). — Long-term study of population demography of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) in Latvia (Résumé). *Proc. XVII^e Cong. Orn. Int., Moscou*, p. 1187. ILYICHEN, V.D. et GAVRILOV, V.M. eds.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962). — *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edimbourg.