



HAL
open science

Dynamique de la population camarguaise de Mouettes rieuses *Larus ridibundus* L. : un modèle mathématique

Jean-Dominique Lebreton, Paul Isenmann

► **To cite this version:**

Jean-Dominique Lebreton, Paul Isenmann. Dynamique de la population camarguaise de Mouettes rieuses *Larus ridibundus* L. : un modèle mathématique. *Revue d'Écologie*, 1976, 4, pp.529-549. hal-03530591

HAL Id: hal-03530591

<https://hal.science/hal-03530591>

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.

DYNAMIQUE DE LA POPULATION CAMARGUAISE
DE MOUETTES RIEUSES *LARUS RIDIBUNDUS* L. :
UN MODELE MATHEMATIQUE

par

Jean-Dominique LEBRETON * et Paul ISENMANN **

La Mouette rieuse *Larus ridibundus* est devenue l'un des oiseaux les plus abondants de Camargue : ses effectifs nicheurs sont en effet passés de quelques 400 couples en 1936 à environ 8 000 à 10 000 couples en 1970 et en 1973 (Blondel et Isenmann, 1973 et Isenmann et Johnson, obs. non publiée pour 1973). Il est d'autant plus intéressant de rechercher les causes de ce développement que des accroissements d'effectifs analogues se sont produits dans d'autres régions d'Europe (Isenmann, en prépar.). Nous insistons sur le fait qu'il s'agit sans aucun doute d'accroissements réels des effectifs qui se sont d'ailleurs accompagnés d'extensions de l'aire de nidification ; les phénomènes de fluctuation et d'immigration lorsqu'ils interviennent ne jouent qu'un rôle accessoire et local (Isenmann, en prépar.). Les relations entre paramètres démographiques, connus par l'observation ou les reprises d'oiseaux bagués, et le rythme d'accroissement de la population ne sont complexes qu'en apparence : un modèle mathématique, dû à Leslie (1945), permet d'obtenir le taux annuel de multiplication correspondant à un jeu de paramètres donné. L'intérêt de la modélisation, qu'aucune autre démarche ne saurait remplacer en cela, est donc de tester et de souligner l'importance relative des différents paramètres, voire de cerner les potentialités cachées de certains d'entre eux. Comme en bien d'autres domaines, la méthode des modèles

(*) Laboratoire de Biométrie, Université de Lyon I, 69621 Villeurbanne.

(**) Centre d'Ecologie de Camargue, C.N.R.S., Le Sambuc, 13200 Arles.

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'A.T.P. « Dynamique des populations », décision n° 1893 : Stratégie d'occupation de l'espace écologique par les oiseaux. Il est un chapitre de la Thèse d'Etat de P. Isenmann : Contribution à l'analyse de l'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) en Europe et à l'étude d'un exemple local : la Camargue.

est donc bien en dynamique des populations, « l'état actuel de la méthode expérimentale » (Legay, 1973). Dans le souci d'une plus grande clarté, et pour ne pas rebuter le lecteur peu familiarisé avec des développements mathématiques, nous avons élagué le plus possible les indispensables explications théoriques, au profit de renvois fréquents à des essais plus purement méthodologiques (Lebreton, 1976 a et b).

I. — CONSTRUCTION DU MODELE

A) LE CYCLE ANNUEL DE LA MOUETTE RIEUSE EN CAMARGUE

La population camarguaise de Mouettes rieuses adultes est largement sédentaire tout au long de l'année, avec cependant un exode total tous les ans des juvéniles.

En général, les premiers adultes commencent à réoccuper leur colonie dans la dernière décade de février. Dans la seconde quinzaine de mars, tous les couples sont pratiquement installés. Mais la ponte ne commence que dans la deuxième décade d'avril et bat son plein jusque dans la première décade de mai. L'élevage des poussins a lieu de la première décade de mai jusqu'à juillet. La plupart des poussins prend son envol dans la dernière décade de juin, et dans les tout premiers jours de juillet. Les derniers couples terminent l'élevage de leur(s) jeune(s) dans la deuxième décade de juillet. Après la reproduction, les adultes muent jusqu'en septembre : ils renouvellent toutes leurs plumes, et perdent notamment leur capuchon brun. Après la mue, les oiseaux arborent un plumage de repos sexuel jusqu'au mois de février suivant. Dans la deuxième quinzaine de février et jusqu'au début de mars, tous les adultes muent leurs plumes de la tête et reprennent leur capuchon brun. Ils sont alors en plumage nuptial ; c'est l'époque de la réoccupation des colonies. Il est important de souligner que chaque couple se reproduit une fois l'an, avec la possibilité d'une ponte de remplacement lorsque la première ponte est détruite.

B) EXPRESSION QUANTITATIVE DE CE CYCLE

La première figure résume le découpage du cycle annuel que nous venons de décrire en quatre faits élémentaires ; tout au long de l'étude, le *sex-ratio* sera supposé équilibré, et nous ne nous intéresserons qu'aux femelles. Z_1 , Z_2 , Z_3 et Z_4 sont les nombres de femelles âgées respectivement de 1, 2, 3, 4 ans *et plus* au début de la saison de nidification.

1°) Il convient tout d'abord de distinguer temporairement parmi les oiseaux de 2 et 3 ans ceux qui vont réellement se reproduire ; toutes les femelles d'âge supérieur ou égal à 4 ans (Z_4) sont supposées le faire. Nous distinguons donc à ce stade 6 compartiments dans la population :

Matrice :

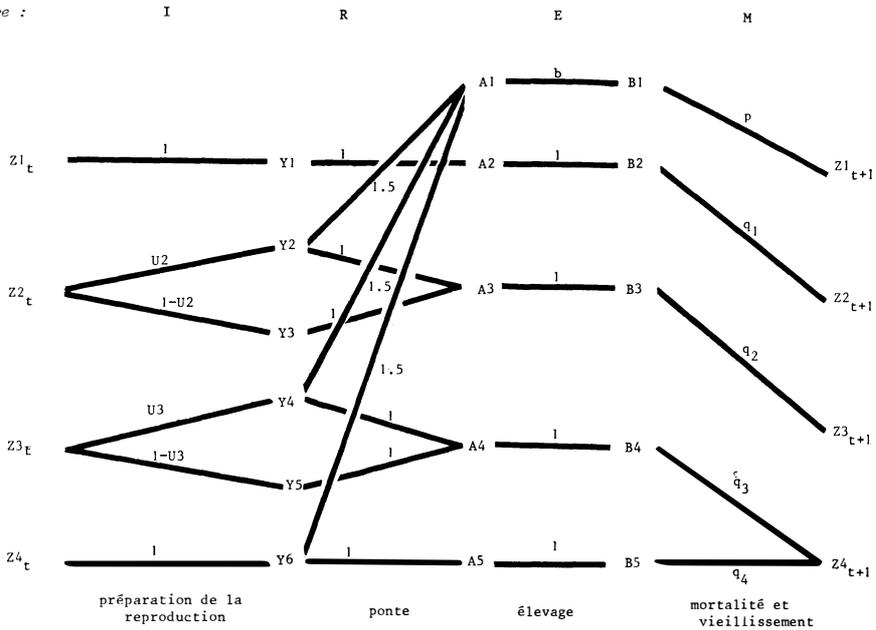


Figure 1. — Expression quantitative du cycle de vie de la Mouette rieuse *Larus ridibundus*.

Y1 oiseaux d'un an ;

Y2 reproducteurs de 2 ans (proportion U2 des oiseaux de 2 ans) ;

Y3 non reproducteurs de 2 ans (proportion 1-U2) ;

Y4 reproducteurs de 3 ans (proportion U3 des oiseaux de 3 ans) ;

Y5 non reproducteurs de 3 ans (proportion 1-U3) ;

Y6 oiseaux de 4 ans et plus (tous reproducteurs).

Les relations directes entre le vecteur Z et le vecteur Y peuvent se résumer en une multiplication matricielle (voir par exemple Lefort, 1967, chap. 4), qui s'écrit :

$$\begin{Bmatrix} Y1 \\ Y2 \\ Y3 \\ Y4 \\ Y5 \\ Y6 \end{Bmatrix} = Y_t = I \times Z = \begin{Bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & U2 & 0 & 0 \\ 0 & 1-U2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & U3 & 0 \\ 0 & 0 & 1-U3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{Bmatrix} \times \begin{Bmatrix} Z1 \\ Z2 \\ Z3 \\ Z4 \end{Bmatrix}_t \quad (1)$$

2°) Ensuite a lieu la reproduction, au cours de laquelle nous négligeons toute mortalité adulte. La ponte complète est de trois œufs : la production en œufs est donc de 1,5 « œufs femelles » — ou œufs qui donneront des femelles — par femelle nicheuse, soit globalement $1,5 \times (Y2 + Y4 + Y6)$, dans un compartiment « œufs femelles pondus par an », noté A1. L'oubli de cette division a mené certains auteurs (Brown, 1972) à des conclusions erronées (Garrett, 1973). A2 regroupe les femelles de 1 an (Y1) ; A3 les femelles de 2 ans (Y2 + Y3) ; A4 les femelles de 3 ans (Y4 + Y5) ; A5 les femelles de 4 ans et plus (Y6). Les relations liant A à Y peuvent encore s'écrire sous forme d'une multiplication matricielle :

$$\begin{pmatrix} A1 \\ A2 \\ A3 \\ A4 \\ A5 \end{pmatrix} = A = R \times Y = \begin{pmatrix} 0 & 1,5 & 0 & 1,5 & 0 & 1,5 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} Y1 \\ Y2 \\ Y3 \\ Y4 \\ Y5 \\ Y6 \end{pmatrix} \quad (2)$$

3°) Pendant l'élevage, une proportion b des œufs survit pour donner des jeunes volants ; nous supposons les autres compartiments inchangés ; un nouveau vecteur d'effectifs B est obtenu par la multiplication matricielle :

$$\begin{pmatrix} B1 \\ B2 \\ B3 \\ B4 \\ B5 \end{pmatrix} = B = E \times A = \begin{pmatrix} b & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} A1 \\ A2 \\ A3 \\ A4 \\ A5 \end{pmatrix} \quad (3)$$

4°) Pendant la saison internuptiale les oiseaux survivent selon leur classe d'âge en proportions respectives p, q^1, q^2, q^3, q^4 .

On passe de B au vecteur Z ($t + 1$) au printemps suivant par une nouvelle multiplication matricielle :

$$\begin{pmatrix} Z1 \\ Z2 \\ Z3 \\ Z4 \end{pmatrix}_{t+1} = Z(t+1) = M \times B = \begin{pmatrix} p & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & q^1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & q^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & q^3 & q^4 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} A1 \\ A2 \\ A3 \\ A4 \\ A5 \end{pmatrix} \quad (4)$$

C) LE MODÈLE MATRICIEL INTERSAISONNIER

On peut aussi écrire globalement à partir des équations (1), (2), (3), (4)

$$Z_{t+1} = M \times B = M \times E \times A = M \times E \times R \times Y$$

soit : $Z_{t+1} = (M \times E \times R \times I) \times Z_t$

Il est possible d'effectuer une fois pour toutes le produit des quatre matrices :

$$P = M \times E \times R \times I = \left\{ \begin{array}{cccc} 0 & 1,5pbU2 & 1,5pbU3 & 1,5pb \\ q^1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & q^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & q^3 & q^4 \end{array} \right\}$$

Une telle matrice est nommée matrice de Leslie, du nom du créateur de ce modèle (1945, 1948). Il est aussi possible de prendre comme point de référence d'autres stades du cycle annuel, et d'écrire ainsi les différentes permutations circulaires du produit en quatre matrices (Skellam, 1967) :

$$B_{t+1} = (E \times R \times I \times M) \times B_t$$

$$A_{t+1} = (R \times I \times M \times E) \times A_t$$

$$Y_{t+1} = (I \times M \times E \times R) \times Y_t$$

Nous aurions pu introduire la matrice définitive *P a priori*, mais cela nous aurait privé d'une interprétation détaillée en termes de cycle de vie et n'aurait pu qu'obscurcir la signification des différents paramètres démographiques. Il existe une littérature abondante sur ce modèle, que l'on peut classer en diverses rubriques :

— Exposés originaux : Leslie, 1945, 1948 ; Skellam, 1967 ; Cull et Vogt, 1973 ; Lebreton, 1973 ; Cancela da Fonseca et Hadjibiros, 1976.

— Extensions du modèle : Keyfitz et Murphy, 1967 ; Usher et Williamson, 1970 ; Lebreton, 1974 ; Beddington, 1974.

— Applications à des populations naturelles d'oiseaux, applications dans lesquelles les calculs ne sont pas toujours explicités sous forme matricielle : Leslie, 1966 (Guillemot de Troïl *Úria aalge*) ; Henry et Coll, 1972 (diverses espèces nord-américaines) ; Mertz, 1971 (Condor, *Gymnogyps californianus*) ; Lebreton, 1974 (Fuligule milouin, *Aythya ferina*) ; Lebreton, 1976 a (Cigogne blanche, *Ciconia ciconia*).

D) RÉSULTATS DU MODÈLE

Si Z_0 est un facteur initial, $Z_1 = P \times Z_0$ est aisé à calculer, ainsi que $Z_2 = P \times Z_1 = P \times P \times Z_0$: il suffit de multiplier la matrice P par elle-même. Mais si l'on veut calculer l'effectif au bout de 50 ans par exemple, il faut calculer :

$$Z_{50} = P \times P \times \dots \times P \times Z_0 = P^{50} \times Z_0.$$

Heureusement, quand t devient grand (t supérieur à 10), P^t devient de plus en plus proche d'une structure constante, appelée structure asymptotique. Z^t devient simplement proportionnel à Z_{t-1} : $Z_t = \lambda \times Z_{t-1}$.

La constante de proportionnalité ne dépend que de la matrice P et non de la valeur initiale Z_0 .

$$Z_t = \begin{pmatrix} Z1 \\ Z2 \\ Z3 \\ Z4 \end{pmatrix}_t \qquad Z_{t+1} = \begin{pmatrix} Z1 \\ Z2 \\ Z3 \\ Z4 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} \lambda Z1 \\ \lambda Z2 \\ \lambda Z3 \\ \lambda Z4 \end{pmatrix}_t$$

Cette dernière relation n'est vraie qu'approximativement, et ce avec une précision d'autant plus grande que t est plus grand. On remarquera que les proportions dans les différentes classes d'âge se conservent, et que la population totale est elle aussi multipliée par λ .

Pour le mathématicien, λ est la plus grande valeur propre de P , et le vecteur qui conserve ses proportions est le vecteur propre associé à λ , que nous noterons V .

Pour le Biologiste, λ est le taux annuel de multiplication, et V représente la structure stable des âges.

Le problème mathématique de la détermination de λ peut se ramener à la résolution d'une équation polynomiale du quatrième degré. Cette équation, quand λ est noté e^r est souvent utilisée par les biologistes de populations sous le nom d'équation de Lotka (par exemple David et Fouillet, 1971). Il est pourtant plus commode d'utiliser les méthodes habituelles de recherche de valeurs et vecteurs propres sur ordinateur (1). Si la survie en première année varie proportionnellement à la survie ultérieure, supposée constante dès la seconde année, on peut écrire :

$$p = k q ; q^1 = q ; q^2 = q ; q^3 = q ; q^4 = q.$$

On démontre alors aisément que le taux de multiplication λ

(1) Nous avons utilisé la méthode de la puissance, dite aussi de HOTTELING, parce qu'utilisée par cet auteur aux débuts de l'analyse multivariée.

varie proportionnellement à cette survie q . Nous utiliserons largement dans la suite ces hypothèses et cette propriété.

II. — APPRECIATION DES PARAMETRES

A) LE TAUX ANNUEL DE MULTIPLICATION

Depuis 1937, année du premier essai de décompte de la population nicheuse, la Mouette rieuse a vu ses effectifs nicheurs de

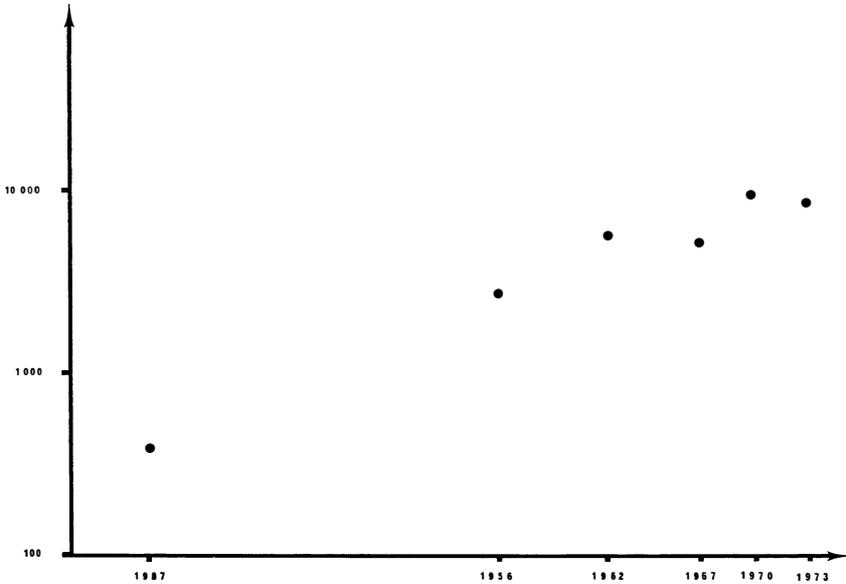


Figure 2. — Evolution du nombre de couples nicheurs de Mouettes rieuses *Larus ridibundus* en Camargue (voir détails et référence dans le texte).
 — En ordonnée (logarithmique), nombre de couples nicheurs
 — En abscisse, année de décompte.

Camargue augmenter de la façon suivante (Blondel et Isenmann, 1973, et Isenmann et Johnson, obs. non publiée pour 1973, résumée également sur la figure 2 :

année	nombre de couples nicheurs
1937	(395) (approximativement)
1956	2 900
1962	6 000
1967	5 200
1970	10 000
1973	8 485

Si N_t est l'effectif au temps t et N_{t+a} l'effectif a années plus tard, le taux de multiplication annuel peut être estimé par la quantité $\sqrt[a]{N_{t+a}/N_t}$, que nous noterons λ pour distinguer l'estimateur du paramètre. Les valeurs de l'estimateur sont les suivantes :

De 1937 à 1956	1,09
De 1956 à 1962	1,12
De 1962 à 1970	1,10

Une stabilisation s'est certainement produite depuis 1970, puisque les 16 000 couples prévisibles pour 1975 ($10\,000 \times 1,1^5$) sont loin d'être atteints. La relative constance du taux de multiplication de 1937 à 1970 exclut tout rôle important de l'immigration.

B) PRODUCTION EN JEUNES

a) Taille de famille

Sur divers îlots, l'un d'entre nous (P.I.) a mesuré des tailles de familles en 1974 et 1975. Seules les familles de poussins bien emplumés ont été prises en compte, et seulement pendant le nourrissage par les adultes pour éviter toute erreur. Ce type de mesure a l'avantage de fournir directement une liaison avec le baguage des poussins qui permet les mesures ultérieures de la survie. Les résultats figurent dans le tableau ci-dessous ; entre parenthèses sont mentionnés les effectifs théoriques sous l'hypothèse d'homogénéité.

Taille de famille (nb de poussins)	1	2	3	Total
<u>conditions de mesure</u>				
Îlot A, 1974	7 (5.96)	14 (15.58)	12 (11.46)	33
Îlot A, 1975	1 (3.61)	10 (9.44)	9 (6.94)	20
divers autres îlots, 1975	5 (3.43)	10 (8.97)	4 (6.60)	19
TOTAL	13	34	25	72

Un test de Chi carré ne permet de déceler aucune hétérogénéité dans ce tableau (à 4 DDL, seuil à 5 % : 9.48 ; valeur du Chi carré : 2.31).

b) *Estimation du succès d'élevage*

Dans les résultats que nous venons de donner, ne figurent pas les familles sans poussins, résultant d'un échec total de l'élevage. Il est toutefois possible de tenir compte de ce biais en supposant indépendants les devenirs des trois œufs d'une même couvée. Par une méthode adéquate (1), nous obtenons une estimation $b = 0,7032$ du succès d'élevage b , soit une taille moyenne de famille de 2,11 poussins. Par la théorie classique du maximum de vraisemblance, nous obtenons l'intervalle de confiance au risque 5 % :

$$b = 0,703 \pm 0,108 ; \text{ par simulation } b = 0,703 \pm 0,08.$$

L'homogénéité relative des résultats doit probablement être considérée comme le reflet des conditions favorables de nidification de la Mouette rieuse en Camargue, sur des îlots où les familles sont à l'abri quasi-total des prédateurs, ... et bien visibles pour l'observateur. Ces deux conditions ne sont remplies dans aucune autre des populations françaises, pour lesquelles on est en droit d'attendre des résultats à la fois plus bas et plus variables. Il est aussi plausible que le succès d'élevage ait augmenté au cours des deux dernières décennies à la suite notamment de l'exploitation des bonnes disponibilités alimentaires trouvées dans les rizières qui fournissent l'essentiel de la nourriture apportée aux jeunes.

La taille de famille de 2,11 est supérieure au maximum de 1,6 juvéniles énoncé par Viksne (1968 a) pour la Lettonie. Nos mesures ont pourtant été effectuées après 1970, c'est-à-dire dans une période de stabilité. Il semble donc clair que le succès de reproduction, qu'on imagine mal plus élevé, n'a pas joué de rôle primordial dans la stabilisation des effectifs, et par voie de conséquence, n'a joué qu'un rôle secondaire dans l'expansion qui a précédé.

c) *Proportion de reproducteurs*

La maturité sexuelle de la Mouette rieuse est atteinte à l'âge de deux ans (Viksne, 1968 a ; Géroudet, 1959), mais la reproduction effective ne paraît s'établir que progressivement, à cause de multiples phénomènes et interactions éco-physiologiques qui dépassent notre propos. Les proportions des effectifs des différen-

(1) Estimation au maximum de vraisemblance du paramètre p d'une loi binominale B dont on n'observe pas les zéros.

tes classes d'âge qui se reproduisent sont en tout cas extrêmement difficiles à mesurer, d'autant plus qu'on ne sait pas distinguer les deux sexes sur le terrain, et de telles mesures n'ont pas été effectuées en Camargue. Les seules données disponibles sont celles de Viksne (1968 a), réalisées en Lettonie (U.R.S.S.) qui confondent les deux sexes, et qui sont les suivantes :

proportion de reproducteurs âgés de :	1 an	2	3	plus de 3 ans
en % :	0,8	23,1	28,7	47,4

Vu l'ordre de grandeur des taux de survie (*Cf. infra*), les proportions des différentes classes d'âge de plus de deux ans sont environ de :

30 % pour 2 ans, 20 % pour 3 ans, 50 % pour plus de 3 ans.

Si l'on admet que tous les oiseaux de 3 ans se reproduisent, aux 28,7 % d'oiseaux nicheurs de cette classe d'âge doivent correspondre environ $28,7 \times 30/20$ oiseaux de 2 ans, soit 43, dont 23 se reproduisent. Nous avons utilisé dans les essais numériques qui suivent les valeurs :

$U_2 = 0$ (0 %) ; 0,25 (25 %) ; 0,5 (50 %) ; 0,75 (75 %).

La valeur 0,5 paraît la plus plausible.

Pour les oiseaux plus âgés nous avons utilisé :

$U_3 = 0,85$ (85 %), et $U_4 = 1$ (100 %).

C) SURVIES

Les oiseaux en général, et la Mouette rieuse en particulier, constituent en ce domaine un matériel privilégié puisque, moyennant quelques précautions d'ordre statistique, les reprises d'oiseaux bagués permettent d'apprécier ou d'estimer la mortalité. Nous formulerons les résultats en termes de survie annuelle (1 — mortalité annuelle) directement exploitables par le modèle.

a) Matériel

Parmi les 120 reprises ou contrôles de Mouettes baguées comme poussins en Camargue, nous n'avons pas distingué les différentes causes de reprises : les contrôles d'oiseaux vivants constituent en fait une part négligeable du total. La figure 3 résume la répartition selon l'année de baguage et l'année de reprise des reprises postérieures à 1955. L'année est supposée commencer au 1^{er} juin.

Total bagué		Totaux des diagonales (âge constant)													Total repris			
Ca 3415		57	5	7	4	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	77
Bagué		55-56			60-61			65-66			70-71			Repris				
1955	Ca .58	1	2	1			-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	
	202			2	1	1			-	-	-	-	-	-	-	-	4	
	293				4					-	-	-	-	-	-	-	4	
	1113					13					-	-	-	-	-	-	13	
1960	239						2			1			-	-	-	-	3	
	129							3		1			-	-	-	-	4	
	175								8	1				-	-	-	9	
	367									15	1	1		1	-	-	18	
1965	392												10	1	1	1	2	15
	429																	
	18														1	2		3
1970																		

Figure 3. — Tableau des reprises de Mouettes rieuses *Larus ridibundus* baguées comme poussin en Camargue. Le cycle annuel est coupé au 1er juin ; les reprises d'oiseaux de plus de 6 ans sont ignorées.

b) Méthodes

Nous avons utilisé une méthode d'estimation au maximum de vraisemblance dans un modèle multinomial, due à Cormack (*in* Fordham, 1970) ; on trouvera des détails sur la méthode du maximum de vraisemblance dans Mood, Graybill et Boes (1963), et sur son application aux reprises d'oiseaux bagués dans Seber (1972) et Lebreton (1976 b). Les paramètres sont la probabilité de reprise (renvoi de la bague) P , la survie en première année p , les survies en 2^e, 3^e, ..., i^e années, q^1, q^2, \dots, q^{i-1} . Si l'on suppose la survie constante dès la deuxième année, ce qui paraît admissible chez les Laridés (1), on a donc affaire à trois paramètres P, p, q .

(1) Cf. à ce sujet les récentes critiques de Coulson et Wooler (*J. Anim. Ecol.* 45, 1976 : 205-213).

Cette économie en paramètres est rendue nécessaire par le faible nombre de reprises disponibles, si l'on veut éviter une trop grande imprécision. La méthode d'estimation et celles que nous en avons dérivées tiennent compte des oiseaux encore vivants à l'issue de l'expérience. Elles représentent « un progrès majeur sur les calculs plus ou moins empiriques utilisés auparavant » (Anderson et Coll., 1974) (2). Les estimations obtenues par ces méthodes sont systématiquement plus élevées que les estimations obtenues par les formules analytiques (de Lack et Farner *in* Seber, 1972) ou par des régressions sur les logarithmes des fractions de recapture, qui négligent les oiseaux encore vivants et les interdépendances cachées du processus : nous trouverons ainsi que près de 30 % des Mouettes camarguaises atteignent l'âge de deux ans, là où Faure (1969) obtenait 11 % pour l'ensemble des Mouettes françaises. De telles sous-estimations ne sont bien sûr pas passées inaperçues, mais elles ont été le plus souvent attribuées à la perte des bagues (Kadlec et Drury, 1968, Viskne, 1968 b, par exemple) ; ce n'est que récemment qu'il a été reconnu que la perte des bagues ne saurait être invoquée avant l'âge de cinq ans (Ludwig, 1967 ; Kadlec, 1975). Il faut noter que, même sous cette hypothèse, la perte des bagues affecte toutes les survies puisqu'elle affecte le nombre supposé de survivants. Il est heureusement possible d'éliminer son effet en tronquant le tableau pour ne tenir compte que des reprises d'oiseaux d'âge inférieur ou égal à une limite donnée, ici six ans.

c) *Résultats*

Paramètres	:	P	p	q ¹	q ²	pq ¹	p/q ¹
avant 1950 nombre d'oiseaux bagués inconnus	:	-	0,25	0,51	-	0,13	0,49
après 1955 2 paramètres survie	:	0,0327	0,28	0,66	-	0,19	0,42
après 1955 3 paramètres survie	:	0,0374	0,27	0,765	0,55	0,206	0,36
après 1955 2 paramètres survie oiseaux de moins de 6 ans	:	0,0374	0,37	0,82	-	0,31	0,45

(2) Les estimations obtenues sont asymptotiquement sans biais, et l'on obtient également une estimation de la matrice des variances-covariances des paramètres. Ce dernier point autorise en théorie l'écriture d'un intervalle de confiance simultané des paramètres ; dans la pratique, les paramètres sont fortement liés positivement au point de créer parfois des difficultés de convergence vers la solution : les résultats ne peuvent en effet être obtenus explicitement et exigent un calcul itératif.

Malgré l'amélioration notable de l'ordre de grandeur de $p \times q$ qu'apportent les méthodes multinomiales, la troncature à 6 ans (dernière ligne du tableau) provoque une augmentation des estimateurs qui suggère une légère perte des bagues au-delà de la sixième année. L'emploi de trois paramètres de survie (troisième ligne du tableau) reflète surtout le faible nombre de données (1). Les résultats antérieurs à 1950 reflètent le même phénomène mais mettent tout de même en évidence une mortalité plus forte à l'époque. La troncature à un nombre plus faible d'années crée des difficultés de convergence numérique.

L'analyse des tableaux de reprise de Viksne (1968 b ; lac Babite) par la méthode de Cormack fournit des survies supérieures à celles énoncées par l'auteur ; la cause de cette sous-estimation est — avant la perte des bagues — une stabilisation tardive de la survie avec l'âge :

$$\begin{aligned} p &= 0,435 \\ q^1 &= 0,725 \\ q^2 &= 0,711 \\ q^3 &= 0,776 \\ q^4 &= 0,723 \\ q^5 &= 0,803 \\ q^6 &= 0,794 \end{aligned}$$

Insérées dans le modèle en même temps que les autres paramètres recueillis par Viksne (1968 a), ces valeurs ne sont pas incompatibles avec la stabilité, voire avec une légère extension, contrairement à ce que suggère l'auteur (1968 b).

III. — TEST DU MODELE

A) ACCORD DU MODÈLE

Ce paragraphe est pour l'essentiel le résultat d'une session de travail qui a réuni près de l'ordinateur outre les deux auteurs, J. Blondel (2), P. Landry (3), et A. Pave (3) que nous remercions vivement pour leur collaboration. Ce n'est, en effet, qu'en interaction avec les résultats numériques qu'il est possible de se faire une opinion sur tel ou tel jeu de paramètres : le modèle est donc essentiellement un outil (Legay, 1973), et seul son emploi pourra nous permettre de tester quel paramètre, du succès d'élevage, des

(1) Les Mouettes rieuses de Camargue ont été les moins baguées de France, mais elles possèdent le plus fort taux de reprise.

(2) Laboratoire d'Ecologie et Phytosociologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.

(3) Laboratoire de Biométrie, Université Lyon I.

proportions de reproducteurs, ou des survies, a joué un rôle-clé dans l'essor démographique de la Mouette rieuse en Camargue. C'est alors seulement que nous pourrons dégager un jeu de paramètres démographiques plausibles parce que compatibles avec le taux de multiplication observé.

a) *Rôle de la survie*

En supposant la survie q constante dès la deuxième année, et en gardant p/q égal à 0,45, valeur tirée des estimations précédentes de la survie, nous avons tracé les différentes droites liant le taux de multiplication et la survie q , pour différentes valeurs de la proportion de reproducteurs à l'âge de deux ans (U_2) (figure 4).

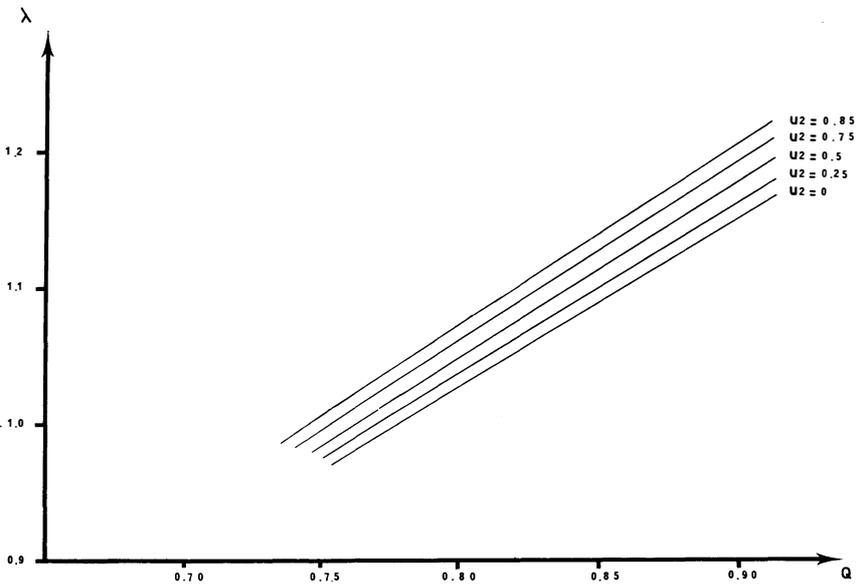


Figure 4. — Relation entre le taux de survie q (en abscisse) et le taux annuel de multiplication λ (en ordonnée), pour diverses valeurs de la proportion U_2 de reproducteurs parmi les oiseaux de 2 ans. (Explications dans le texte.)

Pour atteindre les valeurs observées du taux de multiplication, il faut que q atteigne des valeurs situées entre 0,82 et 0,86 selon les valeurs de U_2 ; ces valeurs figurent dans l'intervalle de confiance des survies obtenues *supra*. La stabilité probable des années 1930, retrouvée peut-être de nos jours correspond à des valeurs de la survie q comprises entre 0,74 et 0,79; ces dernières valeurs correspondent aux valeurs obtenues par Flegg et Cox (1975) pour les populations britanniques, mais avec une technique discutable qui empêche toute comparaison directe, et surtout à

celles que nous avons obtenues à partir des données de Viksne (1968 b). Les valeurs élevées de q nécessaires à l'accroissement peuvent conduire à remettre en cause le succès d'élevage ou le rapport p/q : c'est ce qui est fait dans la figure 5, pour différentes valeurs de U_2 .

succès d'élevage
 $b = 0,703$

U_2 Proportion de reproducteurs
 parmi les oiseaux de 2 ans

		0	0.25	0.50	0.75	0.85
rapport des survies p/q	0.40	0.88	0.87	0.86	0.85	0.84
	0.45	0.86	0.85	0.84	0.83	0.82
	0.60	0.82	0.81	0.80	0.79	0.78

succès d'élevage
 $b = 0,811$

U_2 Proportion de reproducteurs
 parmi les oiseaux de 2 ans

		0	0.25	0.50	0.75	0.85
rapport des survies p/q	0.4	0.86	0.85	0.84	0.83	0.82
	0.45	0.84	0.83	0.82	0.81	0.80
	0.5	0.82	0.81	0.80	0.79	0.78

Figure 5. — Valeurs de la survie adulte q nécessaires pour assurer un taux de multiplication de 1.1 pour différentes valeurs des paramètres U_2 , b , p/q (voir explications dans le texte). Les valeurs les plus plausibles sont encadrées.

b) Rôle des autres paramètres

$p/q = 0,60$, un extrême bien peu plausible, exige encore $q = 0,80$ pour atteindre un rythme de multiplication de 10 % par an. De la même façon, pousser à leur maximum succès d'élevage et proportion de reproducteurs en seconde année montre la faible part dévolue au paramètre de reproduction, et la grande sensibilité de λ à q ($=$ la survie). Il est bien sûr hors de question que plusieurs paramètres atteignent simultanément leur extrême (100 % de reproducteurs en deuxième année, succès d'élevage de 0,811, rapport p/q égal à 0,6...) : ces divers tests de sensibilité délimitent donc une fourchette somme toute étroite pour q , dont les valeurs plausibles sont comprises entre 0,82 et 0,86, et sont encadrées sur la figure 5.

B) CONCLUSIONS

Pour la période d'expansion de la Mouette rieuse en Camargue, soit de 1940 à 1970 environ, au rythme de 10 % par an, les valeurs les plus plausibles des paramètres démographiques sont les suivantes :

taille de ponte : trois œufs ;
succès d'élevage : 0,7 ;
proportions de reproducteurs, parmi les oiseaux de 2 ans : 0,5 (50 %), 3 ans : 0,85 (85 %), au-delà : 1 (100 %) ;
survie en première année p : 0,38 (38 %) ;
survie annuelle ultérieure q : 0,84 (84 %).

Pour une période de stabilité les modifications les plus importantes concernent p et q : $p = 0,34$ et $q = 0,765$ peuvent être retenues. Les éventuelles variations des paramètres de reproduction ont peu d'effet sur le taux de multiplication. Il n'est pas possible en l'état actuel des choses d'obtenir plus de détails sur le rapport p/q et sur d'éventuelles différences dans les survies au-delà de la seconde année. Les matrices de Leslie correspondant aux deux statuts successifs de la population s'écrivent :

$$P_{\text{extension}} = \begin{pmatrix} 0 & 0,30 & 0,34 & 0,40 \\ 0,84 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,84 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,84 & 0,84 \end{pmatrix} \quad P_{\text{stabilité}} = \begin{pmatrix} 0 & 0,18 & 0,31 & 0,36 \\ 0,765 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,765 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,765 & 0,765 \end{pmatrix}$$

Aucune modification n'ayant pu être notée dans les paramètres de reproduction, la structure stable des âges est la même dans les deux cas, soit au printemps :

23,6 % de jeunes d'un an, 18,1 % d'oiseaux de 2 ans ; 13,9 % de 3 ans ; 44,4 % de 4 ans et plus. 65,3 % de cette population se reproduit effectivement.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Comme tous les Laridés, et comme beaucoup d'oiseaux de grande taille, la Mouette rieuse en Camargue ne peut guère jouer sur certains paramètres essentiels de la reproduction pour modifier son statut démographique : ainsi l'âge de la maturité sexuelle (2 à 3 ans) et la taille de ponte (3 œufs) restent bornées par des contraintes physiologiques et restreignent considérablement l'influence des paramètres de reproduction sur le taux de multiplication. Nous proposons de mesurer cette tendance à la stratégie K

(Mac Arthur et Wilson, 1967 ; Pianka, 1972 ; Blondel, 1975) par l'indice :

$$I = q/\lambda = q_{\text{stabilité}}$$

Cet indice vaut 1 pour un stratège K pur optimisant aptitude à la compétition et survie, et 0 pour un stratège r pur, optimisant sa production en jeunes. Pour la Mouette rieuse, $I=0,765$ est à comparer à $I=0,75$ pour la Cigogne blanche (Lebreton, 1976 a), et — sans aller jusqu'aux passereaux — à $I=0,52$, dû en partie à la chasse il est vrai, pour le Fuligule milouin (d'après Lebreton, 1974). Cette brève comparaison situe bien les différences de stratégie entre Laridés et grands échassiers d'une part, Anatidés d'autre part. Il ne faut certainement pas chercher plus loin l'aptitude de ces derniers à supporter une chasse intensive.

La valeur $q=0,84$ de la survie adulte de la Mouette rieuse pendant son expansion en Camargue, semble supérieure à celle des populations britanniques (Flegg et Cox, 1975), à celle des populations lettones (d'après Viksne, 1968 b), et à celles des autres populations françaises actuellement en cours d'étude, et explique l'augmentation des effectifs : notre étude prouve en effet que, même si d'autres paramètres démographiques se sont modifiés, seule l'augmentation de la survie internuptiale pouvait apporter un tel changement au rythme de multiplication. L'origine écologique de cette augmentation de la survie doit à l'évidence d'être recherchée avant tout dans la multiplication des sources de nourriture en saison internuptiale. Ces sources sont essentiellement constituées, en Camargue et dans les environs proches, par les décharges publiques. Ces décharges dont l'importance exacte pour la Mouette rieuse est en cours d'étude, fournissent une alimentation avec une abondance et une régularité que les milieux naturels seraient incapables de fournir en saison internuptiale. Comme nous le fait remarquer Blondel (comm. or.), ces sources de nourriture artificielles suppriment ainsi la périodicité liée aux saisons des sources de nourriture de l'espèce. C'est donc à la faveur d'une source de nourriture pléthorique et prévisible en toute période de l'année, à laquelle l'espèce s'est adaptée aux moments où elle en a besoin, que la survie internuptiale s'est considérablement accrue. La Mouette rieuse a donc, par son aptitude à l'opportunisme, su modifier le paramètre démographique le plus susceptible d'agir sur son rythme de multiplication (1). Il est intéressant

(1) Les raisons écologiques directes de la récente stabilisation nous sont inconnues.

Au-delà donc de l'analyse purement numérique de sa démographie, qui révèle un glissement vers la stratégie K, la Mouette rieuse manifeste des capacités de réaction étonnantes. Pour s'en convaincre il suffit de la comparer à la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Alsace qui, à partir d'une démographie comparable à l'équi-

de tenter maintenant une brève comparaison avec quelques-unes des opinions émises quant à l'augmentation de certaines espèces de Laridés en général et de la Mouette rieuse en particulier (Coulson, 1963 ; Harris, 1970 ; Spaans, 1971 et Cramp, Bourne & Saunders, 1974). Pour Harris (op. cit.), le problème reste posé. En effet, il n'est pas clair que l'augmentation des disponibilités alimentaires, qu'il juge d'ailleurs hypothétique, ait effectivement contribué à l'expansion démographique des goélands. Il lui paraît aussi difficile, dans l'hypothèse d'une influence positive de l'augmentation de ces disponibilités alimentaires, de décider si ce sont les ressources alimentaires de l'« été » ou celles de l'« hiver » qui ont été déterminantes. Cet auteur nie enfin qu'une réduction des persécutions humaines soit à l'origine de l'explosion démographique. D'autres auteurs ont cependant d'ores et déjà proposé des solutions. Coulson (op. cit.) souligne à quel point une faible variation de la mortalité des adultes peut influencer les effectifs d'une population de Mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) dont la longévité est relativement importante et le taux de mortalité annuelle de l'ordre de 12 %. Il estime que c'est la diminution des persécutions par l'homme qui est responsable du récent développement spectaculaire des populations de cette mouette en Mer du Nord. Spaans (op. cit.) dans une étude fondamentale sur le Goéland argenté de Mer du Nord (*Larus argentatus*), a mis en évidence la corrélation entre l'explosion démographique et l'exploitation par cette espèce des décharges publiques (pour la Suède, cf. également Kihlman & Larsson, 1974). Il écrit notamment (p. 179) : « Ainsi, pendant l'hiver, les décharges publiques d'ordures et tout autre lieu où s'accumulent des déchets, jouent un grand rôle dans les ressources alimentaires dont dispose ce goéland dans le nord des Pays-Bas. Il paraît vraisemblable que celui-ci ait alors pu augmenter ses effectifs jusqu'à atteindre un niveau qu'il n'aurait jamais pu atteindre autrement » (traduction). C'est une belle prémisse à ce que nous venons de démontrer à propos de la Mouette rieuse. Il est curieux que l'auteur n'ait pas davantage insisté sur ce point car il pense que ce sont les mesures de protection qui sont à l'origine de l'actuelle explosion démographique et que la masse des disponibilités alimentaires d'origine humaine déterminerait seulement la limite jusqu'où les effectifs peuvent augmenter. C'est dans ce sens qu'argumentent également Cramp *et al.* (1974) pour qui l'arrêt des persécutions humaines, la protection, l'augmentation des disponibilités alimentaires et les nouvelles habitudes alimentaires des Laridés auraient contribué par leurs actions plus ou moins conjuguées à favoriser l'explosion

libre, est restée prisonnière de ses habitudes migratoires et n'a pu trouver d'alternative à l'accroissement de la mortalité sur ses lieux d'hivernage. (Lebreton, 1976 b).

démographique de beaucoup d'espèces de Laridés (y compris la Mouette rieuse) en Grande-Bretagne. Nous sommes conscients qu'il ne faut pas négliger de tels facteurs. Ainsi, en ce qui concerne plus particulièrement la Mouette rieuse en Camargue, il est certain que les facteurs suivants : 1) la sécurité des îlots de nidification due, d'une part, à l'abandon de la collecte des œufs et, d'autre part, au niveau d'eau constant des lagunes et 2) les disponibilités offertes par la mise en valeur agricole du delta (notamment la riziculture), ont optimisé le succès général de la reproduction. Mais, répétons-le, nous pensons avoir montré dans cette étude, au moins en ce qui concerne la Camargue, que le facteur-clé de l'explosion démographique a été la diminution de la mortalité hivernale pour la raison évoquée plus haut. L'amélioration de la survie *adulte* a joué un rôle beaucoup plus important que celle de la survie juvénile car elle touche plus d'oiseaux pendant plus longtemps. Qu'un nombre croissant de reproducteurs aient alors pu bénéficier de conditions favorables à une reproduction à succès optimal, n'a pu que faciliter en définitive l'explosion démographique.

RESUME

La dynamique de la population camarguaise de Mouette rieuse *Larus ridibundus* L. a été étudiée à l'aide d'un modèle matriciel de Leslie (1945), d'estimation au maximum de vraisemblance des survies à partir des reprises de bagues, et d'études de sensibilité du modèle aux valeurs des paramètres démographiques.

Nous avons pu mettre en évidence le facteur déterminant de l'explosion démographique de la Mouette rieuse en Camargue : la diminution de la mortalité hivernale des adultes. Les autres paramètres n'ont joué qu'un rôle secondaire. La réduction de la mortalité hivernale est mise en relation avec l'utilisation intensive, en période internuptiale, des sources de nourriture artificielles, comme les décharges publiques. La périodicité liée aux saisons des sources de nourriture naturelles de l'espèce a ainsi été supprimée. Une brève comparaison est tentée avec les opinions émises sur le même sujet par différents auteurs. Il est probable que les résultats obtenus à partir de ce modèle expliquent d'autres explosions démographiques chez la Mouette rieuse en particulier, et chez d'autres espèces de Laridés en général.

SUMMARY

The population dynamics of the Black-headed gulls of the Camargue has been studied with a Leslie (1945) matrix model, using maximum likelihood methods to estimate survival rates from band returns. A sensitivity analysis of the model with various values of the demographic parameters was also made.

A decrease in adult mortality is shown to be the major factor responsible for the large and recent increase in numbers of the Black-headed gulls in the area. The other parameters played only a secondary role. The reduction of winter mortality is related to the intensive use of new food sources, such as garbage dumps, during the internuptial season. This extra supply of food counterbalances the effects of the seasonal variation of natural foods.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D.R., KIMBALL, C.F. et FIEHRER, F. (1974). — A computer program for estimating survival and recovery rates. *J. Wildl. Manag.*, 38 : 309-310.
- BEDDINGTON, J.R. (1974). — Age distribution and the stability of simple discrete time population models. *J. Theor. Biol.*, 47 : 65-74.
- BLONDEL, J. (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux. In : *La démographie des populations de vertébrés*. LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F., pp. 147-232. Ed. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. et ISENMANN, P. (1973). — L'évolution de la structure des peuplements de Larolimicoles nicheurs de Camargue. *Terre et Vie*, 27 : 62-84.
- BROWN, L. (1972). — Reply to Mrs. GARGETT. *Ibis*, 115 : 286.
- CANCELA DA FONSECA, J.P. et HADJIBIROS, K. (1976). — Le modèle matriciel de Leslie. *Note technique D.G.R.S.T.*
- COULSON, J.C. (1963). — The status of Kittiwake in the British Isles. *Bird. Study*, 10 : 147-179.
- CRAMP, S., BOURNE, W.R.P. et SAUNDERS, D. (1974). — *The Seabirds of Britain and Ireland*. Collins, London.
- CULL, P. et VOGT, A. (1973). — Mathematical analysis of the asymptotic behavior of the Leslie matrix population model. *Bull. Math. Bioph.*, 35 : 645-661.
- DAVID, J. et FOUILLET, P. (1971). — Le taux intrinsèque d'accroissement naturel de *Drosophila melanogaster*. Intérêt de ce paramètre pour les études de dynamique des populations. *Terre et Vie*, 25 : 378-394.
- FAURE, J.M. (1969). — Les migrations des Mouettes rieuses françaises. *L'Oiseau et R.F.O.*, 39 : 202-224.
- FLEGG, J.J.M. et COX, C.J. (1975). — Mortality in the Black-headed gull. *Brit. Birds*, 68 : 437-449.
- FORDHAM, R.A. (1970). — Mortality and population change of Dominion Gulls in Wellington, New-Zeland. With a statistical appendix by R.M. Cormack. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 1-27.
- GARGETT, V. (1972). — Replacement rate, subadult mortality and longevity. *Ibis*, 115 : 285-286.
- GEROUDET, P. (1959). — *Les Palmipèdes*. Delachaux et Niestlé, Neuchatel, Paris, 284 p.
- HARRIS, M.P. (1970). — Rates and causes of increases of some british gull population. *Bird Study*, 17 : 325-335.
- HENNY, C.J. (1972). — An analysis of the population dynamics of selected avian species. *Bureau Sp. Fish. Wildl.*, Washington, Report n° 1, 99 p.
- KADLEC, J.A. (1975). — Recovery rates and loss of Aluminium, Titanium, and Incoloy bands on Herring gulls. *Bird Banding*, 46 : 230-235.
- KADLEC, J.A. et DRURY, W.H. (1968). — Structure of the New-England Herring gull population. *Ecol.*, 49 : 644-676.
- KEYFITZ N. et MURPHY, E.M. (1967). — Matrix and multiple decrement in population analysis. *Biometrics*, 23 : 485-503.

- KILHLMAN, J. et LARSSON, L. (1974). — On the importance of refuse dumps as a food source for wintering Herring Gulls (*Larus argentatus*). *Ornis Scandinavica*, 5 : 63-70.
- LERETON, J.D. (1973). — Introduction aux modèles mathématiques de la dynamique des populations. *Informatique et Biosphère*, Paris : 77-116.
- LEBRETON, J.D. (1974). — Quelques modèles en temps discret de la dynamique des populations. Applications à la Mésange charbonnière et au Fuligule milouin. *Thèse de spécialité*, Lyon, 28 p.
- LEBRETON, J.D. (1976 a). — Dynamique de population de la Cigogne blanche : un modèle mathématique. *En préparation*.
- LEBRETON, J.D. (1976 b). — Les méthodes d'estimation des taux de survie annuels de populations d'oiseaux à partir des reprises de bagues. *En préparation*.
- LEFORT, G. (1967). — *Mathématiques pour les Sciences biologiques et agronomiques*. Armand Colin, Paris, 679 p.
- LEGAY, J.M. (1973). — La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. *Informatique et Biosphère* Paris, 1-76.
- LESLIE, P.H. (1945). — On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 33 : 183-212.
- LESLIE, P.H. (1948). — Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35 : 213-245.
- LESLIE, P.H. (1966). — The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemots *Uria aalge* Pont. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 291-301.
- LUDWIG, J.P. (1967). — Band loss. Its effect on apparent survivorship in the Ring-Billed Gull population of the Great Lakes. *Bird Banding*, 38 : 309-32.
- MACARTHUR, R.H. et WILSON, E.O. (1967). — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, N-J, 203 p.
- MERTZ, D. (1971). — The mathematical demography of the California condor population. *Amer. Nat.*, 105 : 437-453.
- MOOD, A.M. GRAYBILL, F.A. et BOES, D.C. (1963). — *Introduction to the theory of statistics*. McGraw-Hill, New York, XVI et 564 p.
- PIANKA, E. (1972). — r and K or b and d selection ? *Amer. Nat.*, 106 : 582-588.
- SEBER, G.A.F. (1973). — *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Criffin, Londres, XII et 506 p.
- SKELLMAN, J.G. (1967). — Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proc. Vth Berkeley Symp.*, IV : 179-205.
- SPAANS, A.L. (1971). — On the feeding ecology of the Herring Gull (*Larus argentatus*) in the northern part of The Netherlands. *Ardea*, 59 : 74-188.
- USHER, M.B. et WILLIAMSON, M.H. (1970). — A deterministic matrix model for handling the birth, death, and migration processes of spatially distributed populations. *Biometrics*, 26 : 1-12.
- VIKSNE, J.A. (1968 a). — The structure of the nesting population of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) in the coastal lakes of Latvia. (*En russe, résumé anglais*). *Ekologija vodsplavaisuchtyk ptitch Latvii*, Riga, 1968, 207-227.
- VIKSNE, J.A. (1968 b). — Mortality rate of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) and the methods of establishing it. (*En russe, résumé anglais*). *Ekologija vodsplavaisuchtyk ptitch Latvii*, Riga, 1968, 229-241.