



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITÉ 8 MAI 1945 – GUELMA

*Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des
Sciences De la Terre et de l'Univers*

Département d'Écologie et Génie de
l'Environnement

Master1: Biodiversité et environnement

Matière

Ecologie des Peuplements

Présenté par:

Dr. BAALOUJ Affef

Année 2023

Table des matières

Préambule

Chapitre I : Eléments d'écologie

1.1 Notions d'écologie générale

1.2 Notions d'écosystème

1.3 Fonctionnement d'un écosystème

1.4 Facteur écologique

1.5 Types de relations

1.6 Impact des facteurs écologiques

1.5 Dynamique des populations

1.5 Ecologie des écosystèmes et des populations:

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

2.1 Biologie des populations

2.2 Structure d'une population

2.3 Systèmes population-environnement

-Réglementation de la taille des populations : stratégies « r » et « k » et facteurs indépendants ou dépendants de la densité :

- Régulation de la taille des populations par les facteurs indépendants de la densité :

- Régulation de la taille des populations par les facteurs dépendants de la densité :

- La croissance exponentielle et la régulation dépendante de la densité

- Les facteurs limitants qui dépendent de la densité de population

Chapitre III : les analyses d'équilibre

3.1 Interactions en écologie :

3.2 Le flux énergétique :

3.3 Niveaux trophiques de l'écosystème :

3.4 Dynamique des communautés ?

3.5 Analyse de la dynamique des communautés :

Chapitre IV : Les modèles de métapopulation

4.1 Qu'est-ce qu'une métapopulation ?

4.2 Origines

4.3 Changements Climatiques :

4.5 Modélisation :

4.6 Modèle classique de la métapopulation, R. Levins :

4.7 Modèle ile-continent « MacArthur et Wilson :

4.8 Métapopulation de non équilibre :

Chapitre V: La stabilité et la matrice de la communauté :

5.1 La population et son patrimoine génétique : le polymorphisme :

Population stable : loi (ou équilibre) de Hardy–Weinberg :

5.2 Niche écologique

Chapitre VI : Les modèles de la concurrence Lotka - Volterra

6.1 Modèle de deux proies et un prédateur

6.2 Modèle simple de compétition entre deux populations

6.3 Le modèle de Lotka-Volterra, entre discret et continu

6.4 Etude qualitative du modèle continu :

Chapitre VII : interactions prédateur-proie modèles Lotka – Volterra

7.1 Aspects mathématiques et graphiques du modèle:

Chapitre VIII: Modèles interactions métapopulation prédateur-proie :

8.1 Que signifie relation prédateur-proie ?

8.2 Le modèle Lotka-Volterra:

8.3 Équilibres prédateurs-proies:

Références bibliographiques

Préambule

Utiliser le bon mot, la bonne notion, le bon concept, avec la définition la plus couramment acceptée, ou mieux avec la définition unanimement acceptée relève parfois de l'exploit, tant le vocabulaire de la diversité biologique et de la conservation de la nature est devenu complexe, complexifié même, en raison de cette tendance fâcheuse à croire que, pour être pris au sérieux, il faut user d'un langage difficile à comprendre. Pourtant la nature n'a pas besoin d'une surenchère jargonneuse, mais d'être expliquée et comprise par tous pour être mieux protégée.

Patrick Triplet

Dictionnaire encyclopédique de la diversité biologique et de la conservation de la nature (Version 2016)

Ce cours-polycopié vise à donner des définitions, parfois très courtes, de termes essentiels dans les domaines liés à l'écologie de la population, en abordant les problèmes de l'évolution, la conservation, l'épidémiologie et la gestion des ressources.

Un accent particulier est mis sur les différentes notions essentielles les termes écologiques pertinents pour les interactions entre espèces, structure de la communauté, de la dynamique de la population, et les fonctions des écosystèmes.

L'objectif de ce cours vise également à décrire un système de la population et d'expliquer les facteurs qui affectent les processus au sein du système de la population, de décrire une communauté écologique et les relations entre les espèces qui composent la communauté. Les interactions entre les composantes biotiques et abiotiques d'un écosystème sont présentées et ces éléments interdépendants sont expliqués. Enfin, la coévolution est décrite et expliquées par quelques exemples.

Affef Baaloudj

Chapitre I : Eléments d'écologie

1.1 Notions d'écologie générale

Le mot écologie est d'origine grecs **oikos** signifie la maison ou le milieu de vie, et logos signifie la science.

Le terme **ÉCOLOGIE** a été inventé au XIX^{ème} siècle (1866) par un biologiste allemand Ernst Haeckel (tableau 1).

« **Étude de la maison** » (= **habitat**)



Ecologie = Science de l'habitat

L'écologie est la science qui relève de multiples disciplines issues des sciences naturelles : Agronomie, Climatologie, Pédologie, Physiologie, Phytosociologie et Phytoécologie, Zooécologie, Génétique, Ethologie, Evolution...

C'est une Science qui étudie la distribution et l'abondance des organismes, les interactions de ceux-ci avec leur milieu biotique et abiotique et les conséquences de toutes ces interactions.

La synécologie est une discipline de l'écologie qui étudie la structure, le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes).

Il s'agit des études des interactions entre les organismes, d'une part, et entre ceux-ci et leur milieu, d'autre part. Une autre définition peut aussi être, à savoir une étude de la distribution et l'abondance des organismes (avec, en sous-entendu, la prise en compte des facteurs abiotiques et biotiques).

Chapitre I : Eléments d'écologie

L'écologie est une discipline très polymorphe, constituée principalement à partir du XIX^{ème} siècle autour de plusieurs courants de pensée. Deléage (1991) en a identifié trois principaux, le courant botaniste, le courant géologique et le courant populationnel.

Contrairement aux affirmations de quelques auteurs, il n'y a rien de « écologique » dans les écrits d'Aristote, de Linné ou même de Buffon. Il faut attendre la géographie végétale du XIX^{ème} siècle pour que se constitue le cadre conceptuel pour l'élaboration de concepts centraux de l'écologie.

On sait que le mot **oekologie** a été créé en 1866 par l'un des plus ardents disciples de Charles Darwin, Ernest Haeckel, auquel il déclare que « par **oekologie** nous entendons la totalité de la science des relations de l'organisme avec l'environnement, comprenant, au sens large, toutes les conditions d'existence ». Pour cet auteur, cette nouvelle discipline avait pour objectif d'étudier les êtres vivants dans leurs milieux naturels et non plus dans les conditions de laboratoire.

C'est dans les années 1960 qu'a émergé le concept actuel d'écologie. Les êtres vivants étant en interrelation entre eux (relations intra et interspécifiques) qu'avec le milieu naturel (dont ils subissent les contraintes, mais qu'ils contribuent à modifier), c'est l'ensemble de ces interrelations qu'il convient d'aborder pour comprendre l'organisation et le fonctionnement des systèmes naturels ou écosystèmes. Ceux-ci peuvent être considérés comme des « super-organismes » présentant des propriétés globales non prévisibles par la seule étude des propriétés des éléments qui les composent (Auly *et al.*, 2011).

Chapitre I : Eléments d'écologie

Tableau 1 : Dates importantes sur l'histoire de l'écologie

1805	Alexandre de Humboldt, géographe et explorateur, observe les étages de végétation sur les flancs du mont Chimborazo à l'équateur. Il semble évident que la répartition des paysages végétaux à la surface du globe est fonction des climats.
1838	le botaniste allemand Grisebach crée le concept de "formation phytogéographique".
1866	le biologiste allemand Ernst Haeckel propose le terme d'écologie pour désigner une nouvelle science des relations des organismes avec leur environnement, mais il ne pratiquera pas l'écologie. C'est le danois Eugen Warming, professeur de botanique qui entreprend les premiers travaux d'écologie végétale.
1877	Möbius, en observant un banc d'huîtres, constate que les organismes vivants ne sont jamais réunis au hasard mais groupés en communautés vivantes.
1901	le botaniste Flahaut définit le concept d'association végétale.
1913	Braun-Blanquet et son école entament la recherche des espèces caractéristiques des différentes associations végétales. Fondation, la même année, de la « société britannique d'écologie ».
1926	le soviétique Vernardsky parle pour la première fois de « biosphère ».
1935	l'écologue anglais A.G. Tansley invente le mot "écosystème".
1939	création de l'expression "écologie du paysage" par le biogéographe allemand Troll.
1941	l'écologue américain Raymond Lindeman, se basant sur l'étude d'un lac, présente une théorie du fonctionnement des écosystèmes à partir de la production végétale photosynthétique et de l'énergie solaire. La notion de réseau trophique émerge.
1953	les frères Odum comparent les écosystèmes à des unités de production industrielle, leur ouvrage « Fundamentals of ecology » sera la bible des écologues.
1960	RanonMargalef approfondit la notion de "niche écologique".
1967	naufage du Torrey Canyon.
1968	conférence de l'UNESCO à Paris sur l'utilisation rationnelle et la conservation des ressources de la biosphère.
1972	conférence de Stockholm sur la dégradation de l'environnement du globe.
1982	création de l'association internationale pour l'écologie du paysage.
1992	sommet de la Terre à Rio de Janeiro. Idée maîtresse : les problèmes d'environnement et de développement sont liés. Une convention-cadre sur la préservation de la diversité biologique est cosignée par 157 pays.
1995	conférence mondiale de Berlin sur les changements climatiques et l'effet de serre.

1.2 Notions d'écosystème

Le concept d'écosystème est une notion abstraite : l'association d'un milieu physico-chimique (le **biotope**) et d'une communauté d'êtres vivants (la **biocénose**), crée un réseau d'interactions entre leurs éléments constitutifs. Dans la pratique cependant, les écologistes ont tendance à assimiler les écosystèmes à des entités morphologiques ou biotiques, telles que les lacs, les bassins versants, ou les massifs forestiers intuitivement reconnues (Fig. 1).

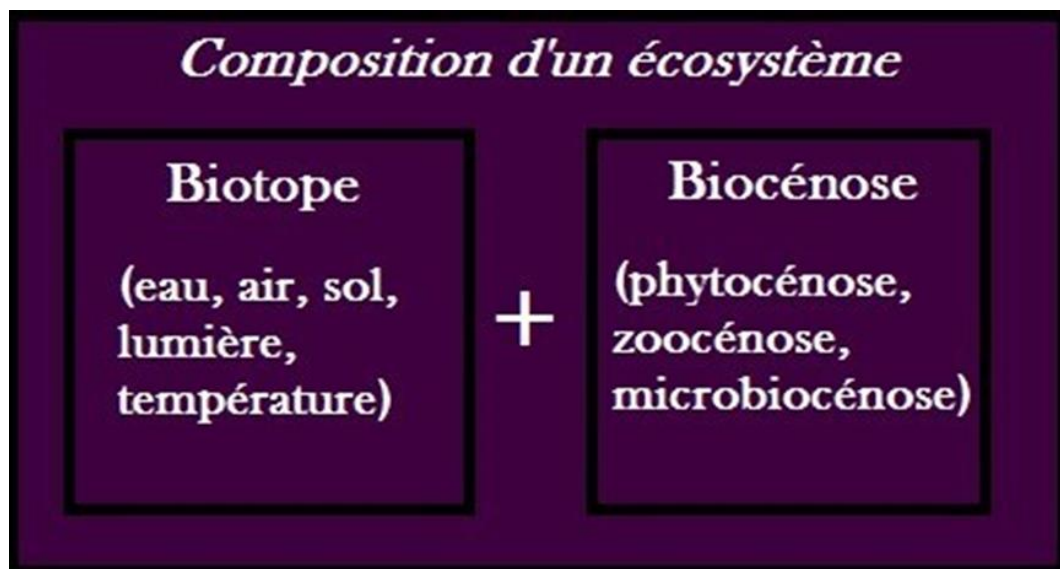


Fig. 1: composition d'un écosystème.

Un écosystème est un ensemble dynamique d'organismes vivants (plantes, animaux et micro-organismes) qui interagissent entre eux et avec le milieu (sol, climat, eau, lumière) dans lequel ils vivent.

Une forêt ou écosystème forestier est constituée d'arbres, de plantes herbacées, d'animaux et d'un sol.

L'étude de l'écologie se fait à **plusieurs niveaux**, des organismes individuels en passant par les populations et les communautés jusqu'aux écosystèmes (Fig.2).

Chapitre I : Eléments d'écologie

Les écosystèmes sont souvent classés par référence aux biotopes concernés. On parlera de (Barbault, 1981):

Ecosystèmes continentaux (ou terrestres) tels que : les écosystèmes forestiers (forêts), les écosystèmes prairiaux (prairies), les agroécosystèmes (systèmes agricoles) ;

Ecosystèmes des eaux continentales, pour les écosystèmes lentières des eaux calmes à renouvellement lent (lacs, marécages, étangs) ou écosystèmes lotiques des eaux courantes (rivières, fleuves) ;

Ecosystèmes océaniques (les mers, les océans).

Suivant l'échelle de l'écosystème nous avons :

- **un micro-écosystème** : exemple un arbre ;
- **un méso-écosystème** : exemple une forêt ;
- **un macro-écosystème** : exemple une région.

Quelques définitions et notions générales pour mieux assimiler la notion d'écosystème :

Ecologisme ; position dominée par le souci de protéger la nature et l'homme lui-même contre les pollutions, altérations et destructions diverses issues de l'activité des sociétés industrielles. (L'écologisme a pris à partir de 1980 une réelle importance politique, d'abord en Allemagne, puis en France et dans l'ensemble de l'Union européenne. Dans les années 1990, son influence s'est concrétisée par la participation de partis écologistes dans plusieurs gouvernements européens.)

Population : ensemble des individus d'une même espèce qui vivent dans un lieu donné. Exemple : tous les lapins d'une prairie.

Chapitre I : Eléments d'écologie

Peuplement, guildes, cohorte : ensemble des individus d'un même groupe taxonomique qui vivent dans un lieu donné. Exemple : tous les Mammifères d'une prairie

Biocénose ou communauté : ensemble de toutes les populations (donc de tous les êtres vivants) qui vivent dans un lieu donné. Exemple : tous les êtres vivants d'une prairie.

La biocénose est l'ensemble des êtres vivants qui peuplent un espace donné (le biotope). Elle se compose en trois groupes écologiques fondamentaux d'organismes : les producteurs (la phytocénose, soient les végétaux), les consommateurs (la **zoocénose**, soient les animaux), et les décomposeurs (la **microbiocénose**, soient les bactéries, champignons, insectes...).

Biocénose : phytocénose (arbres, plantes herbacées) et zoocénose (animaux).

Paysage : ensemble d'écosystèmes plus ou moins différents mais interconnectés où l'homme exerce une influence variable (de nulle à très forte).

Biome : ensembles de paysages en lien avec un climat particulier, notamment caractérisés par un type prédominant de végétation naturelle (fig. 3) Exemples : toundra, forêt caducifoliée, désert. Les biomes peuvent être regroupés en zones biogéographiques ou **écozones** (fig. 4).

Biosphère : ensemble de tous les êtres vivants de la planète, et de tous les milieux qu'ils habitent.

Chapitre I : Eléments d'écologie

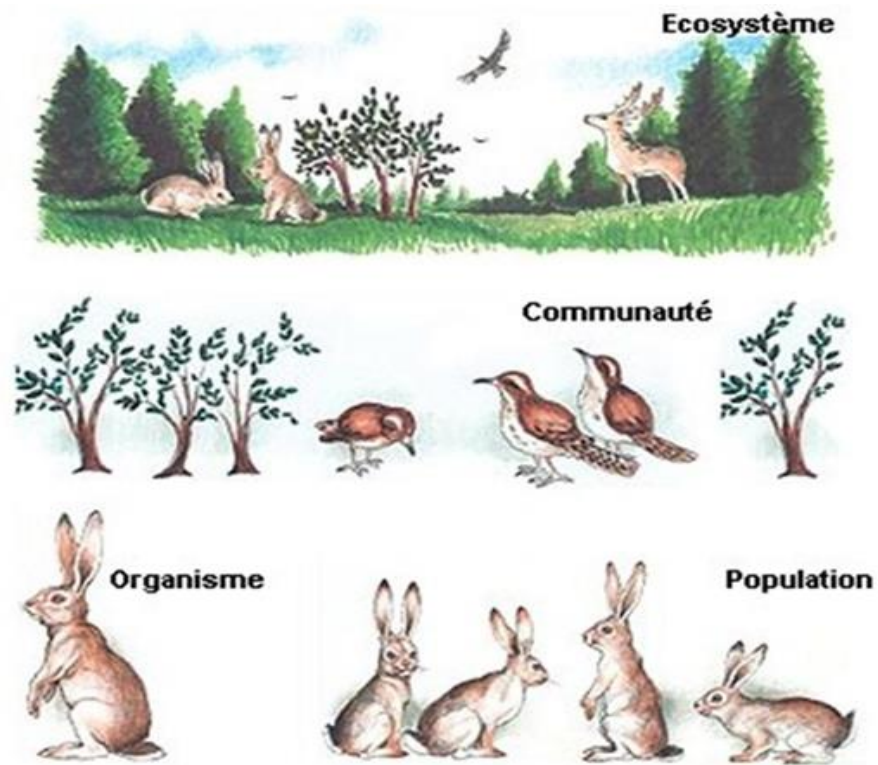


Fig. 2 : Niveaux d'organisation du vivant : de l'individu à l'écosystème.

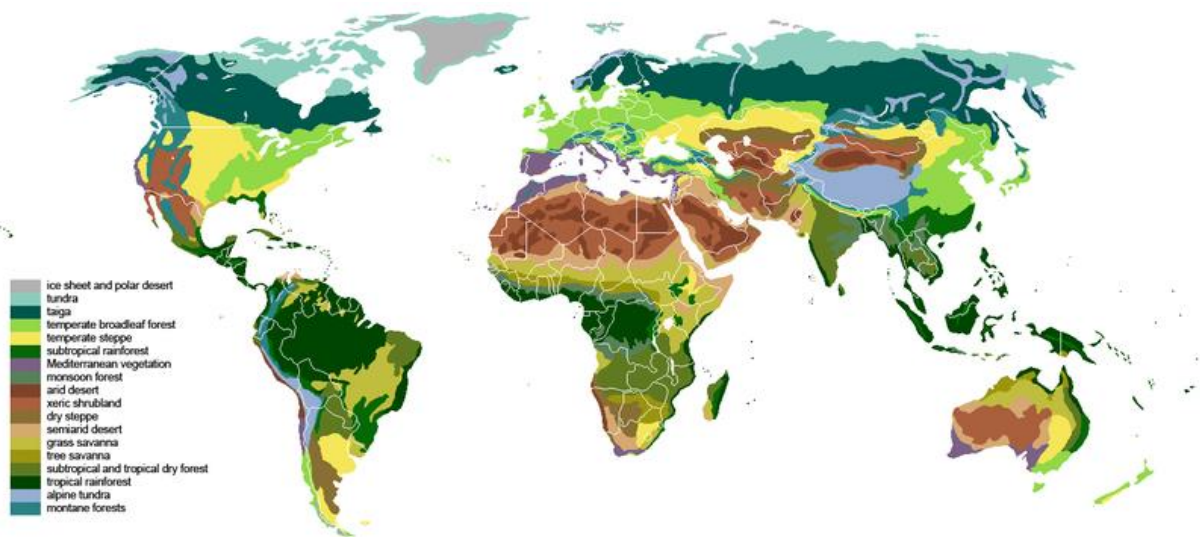


Fig. 3: Les principaux biomes terrestres.

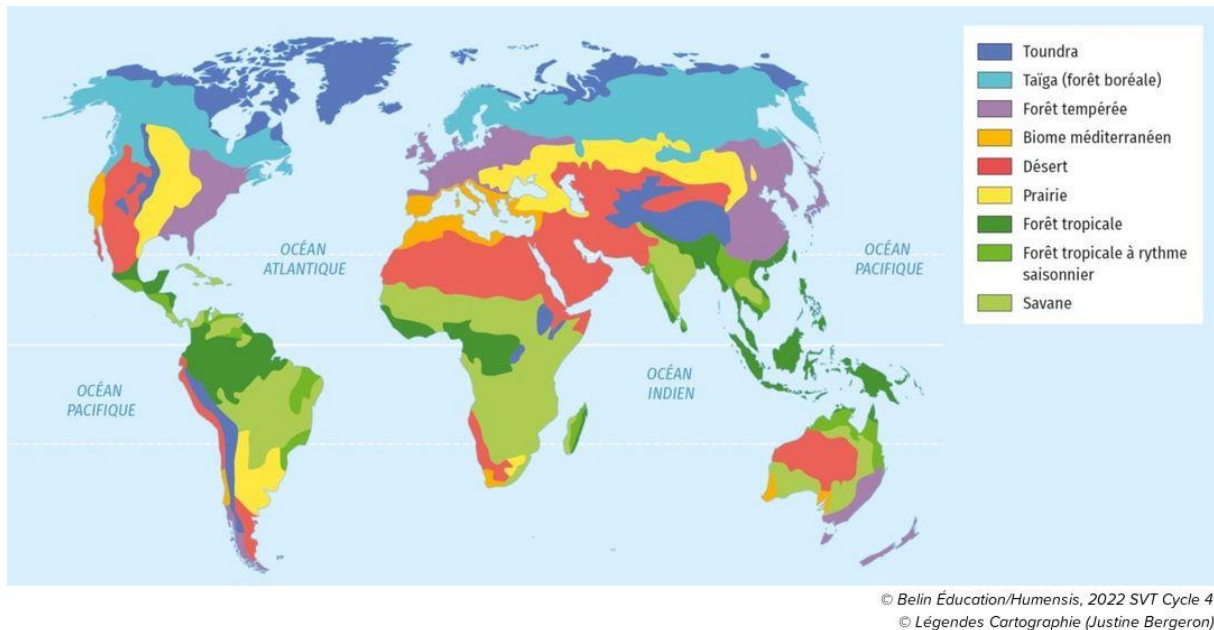


Fig. 4: Les biomes terrestres regroupés en écozones.

Biotope :

Un biotope est une aire géographique de dimensions variables (souvent de taille réduite) qui offre des conditions constantes et cycliques aux espèces qui y vivent : c'est donc un lieu de vie. Il est défini par les caractéristiques et qualités de 5 éléments indispensables à la vie : l'eau, le sol, l'air, la lumière et la température. On retrouve ces éléments dans tous les biotopes, mais en quantité et en composition différentes.

Cycle biogéochimique:

C'est le processus de transport et de transformation cyclique d'un élément ou composé chimique entre les grandes réservoirs que sont la géosphère, l'atmosphère et l'hydrosphère, dans lesquels se retrouve la biosphère.

La notion d'écosystème est multiscalair (multi-échelle), c'est à dire qu'elle peut s'appliquer à des portions de dimensions variables de la biosphère ; un lac, une prairie, ou un arbre mort...

Suivant l'échelle de l'écosystème nous avons :

- un micro-écosystème : exemple un arbre ;

Chapitre I : Eléments d'écologie

- un méso-écosystème : exemple une forêt ;
- un macro-écosystème : exemple une région.

Les écosystèmes sont souvent classés par référence aux biotopes concernés. On parlera de :

➤ Ecosystèmes continentaux (ou terrestres) tels que :

- les écosystèmes forestiers (forêts),
- les écosystèmes prairiaux (prairies),
- les agroécosystèmes (systèmes agricoles);

➤ Ecosystèmes des eaux continentales, pour

- les écosystèmes lentiques des eaux calmes à renouvellement lent (lacs, marécages, étangs)
- ou écosystèmes lotiques des eaux courantes (rivières, fleuves) ;
- Ecosystèmes océaniques (les mers, les océans).

1.3 Fonctionnement d'un écosystème

Le fonctionnement d'un écosystème est caractérisé par:

- Des flux d'énergie entre les organismes tels les végétaux qui accumulent de l'énergie solaire par photosynthèse, les animaux herbivores qui utilisent cette énergie, et les décomposeurs qui recyclent la matière organique.
- Des cycles biogéochimiques qui résultent de la circulation de la matière sous forme de substances alternativement minérales et organiques. Ces cycles concernent en particulier l'eau, le carbone, l'oxygène, l'azote, le phosphore, etc...

La vie s'inscrit dans des cycles globaux, qui, à l'échelle de la planète, brassent en permanence les principaux éléments constitutifs qui organisent la vie.

Chapitre I : Eléments d'écologie

L'édification de la matière vivante nécessite la présence d'une quarantaine d'éléments essentiels et d'une source d'énergie constante : le soleil. Au sein de l'environnement physico-chimique, un nutriment peut circuler entre l'air, l'eau, le sol et la pierre avant d'être capturé à nouveau par un producteur dans ce que l'on appelle un cycle biogéochimique (2 types : les cycles sédimentaires et les cycles gazeux). Les nutriments circulent soit rapidement (quelques jours), soit très lentement entre les organismes et l'environnement physico-chimique. De nombreux cycles de nutriments opèrent en continu au sein des écosystèmes : cycle de l'azote (N) (Fig. 5), du carbone (C), du phosphore (P) (Fig. 5 bis), du magnésium (Mg). Ces différents cycles assurent la disponibilité constante des éléments minéraux essentiels à la vie (Bonnin, 2008).

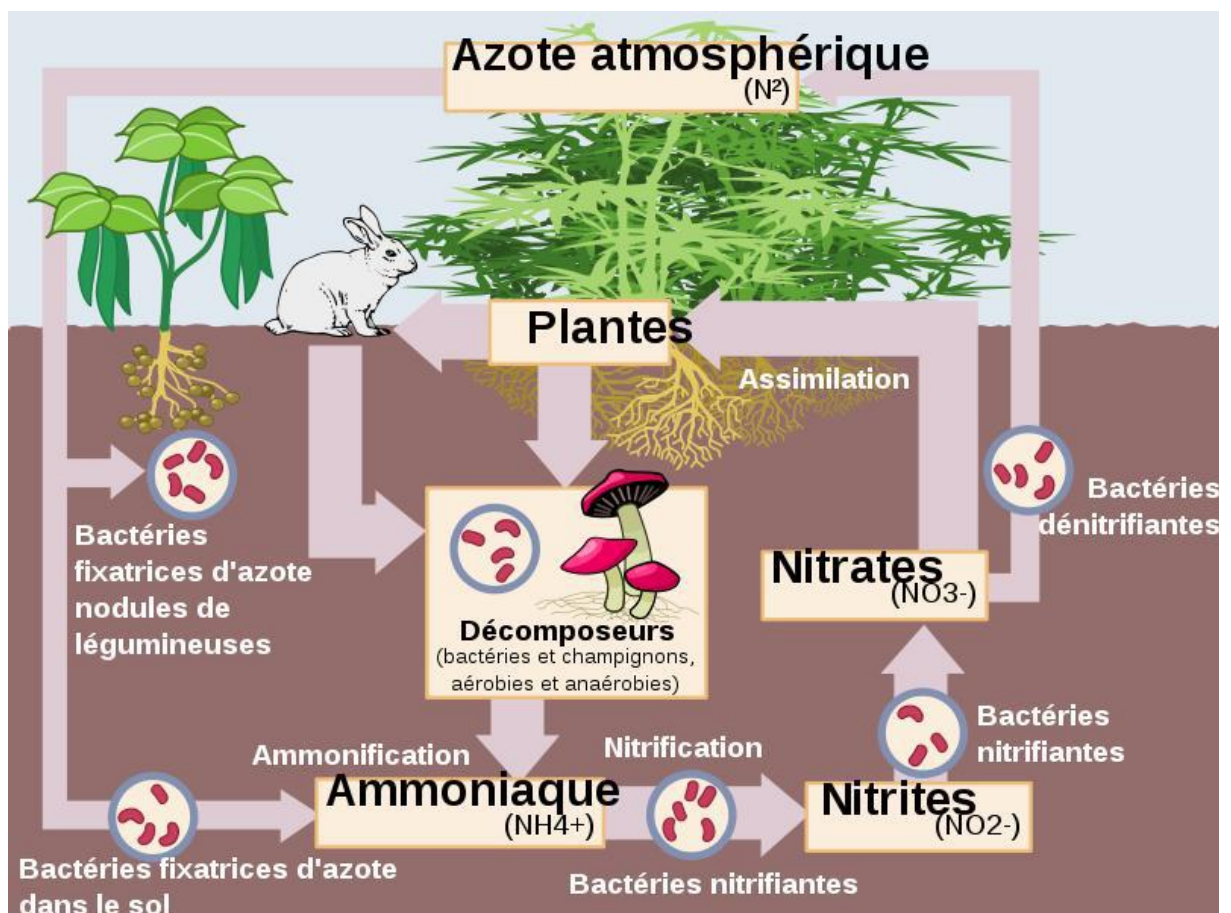


Fig.5 : Cycle biologique de l'Azote

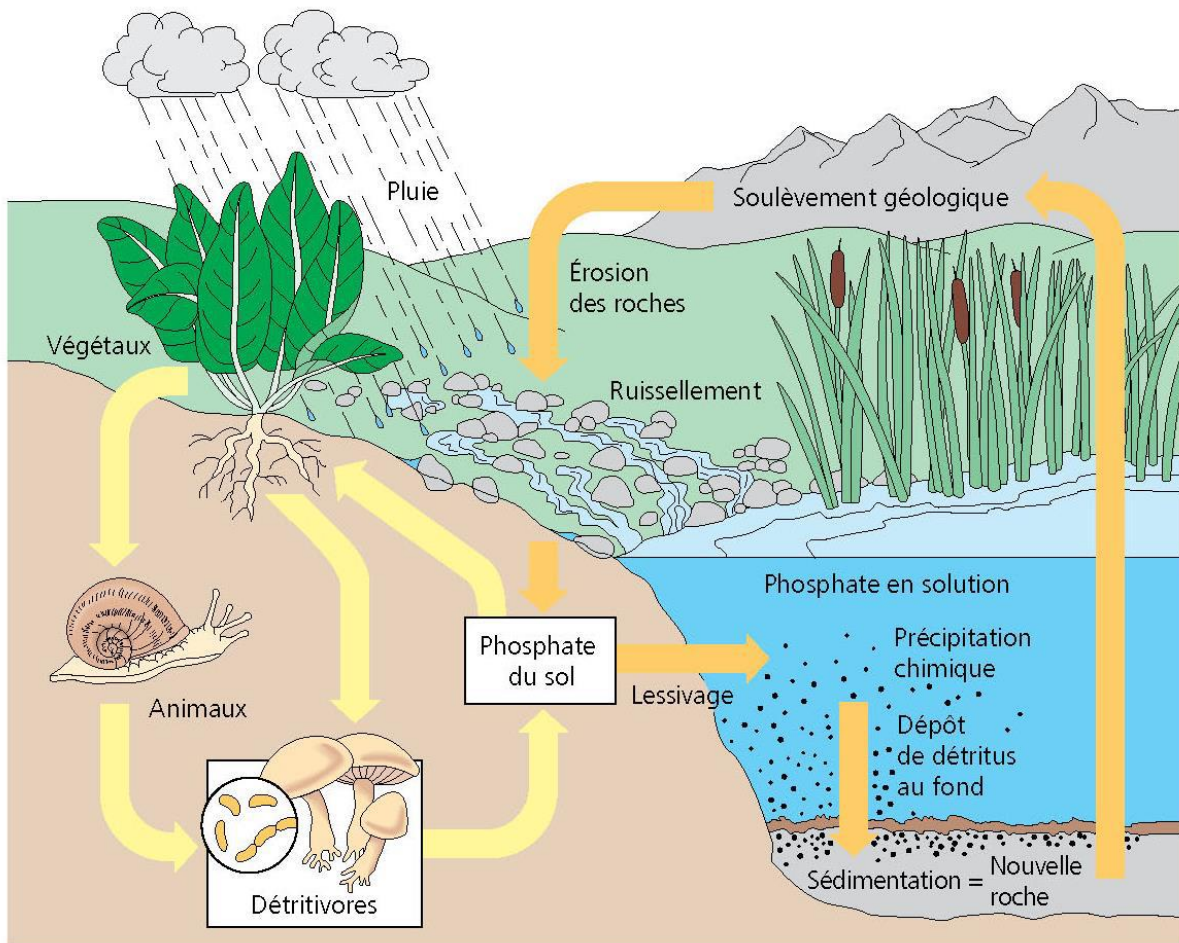


Fig.5 bis : Cycle biologique du posphore

Des chaînes alimentaires qui structurent l'écosystème en niveaux trophiques. Les interactions de type trophique – ou alimentaire – sont les moteurs des flux d'énergie et de matière.

La chaîne alimentaire est une relation d'alimentation. Ce lien est constitué d'une série d'êtres vivants

Ex: Plante \Rightarrow sauterelle \Rightarrow renouille \Rightarrow ouleuvre \Rightarrow ton laveur

\Rightarrow Signifie: est mangé par

Chapitre I : Eléments d'écologie

L'écosystème est une notion essentiellement dynamique: les flux, les cycles biogéochimiques et les structures trophiques évoluent en permanence dans le temps et dans l'espace. Un bon exemple pour illustrer ce phénomène est celui d'un fleuve avec son lit mineur et sa plaine d'inondation: en fonction du cycle hydrologique, le niveau d'eau modifie profondément le paysage ainsi que les interactions entre espèces (Durocher, 1995).

1.4 Facteur écologique

On appelle facteur écologique tout élément du *milieu* (milieu naturel ou anthropisé) susceptible d'agir directement sur tous les êtres vivants au moins pendant une phase de leur développement. Ces facteurs écologiques servent à décrire et analyser ou modéliser un écosystème ou une espèce ou un taxon donnée. Selon la classification utilisée, on peut distinguer plusieurs types de *facteurs écologiques* du milieu s'exerçant sur un organisme vivant (Darveau, 1982).

De manière simplifiée et pratique, les principaux facteurs sont regroupés en :

- facteurs biotiques, liés aux composantes biologiques, interactions du vivant sur le vivant, intraspécifique (au sein de la même espèce) et interspécifique (entre deux espèces différentes ou plus). Ce facteur résulte des différentes interactions entre l'ensemble des êtres vivants du milieu (biocénose) et le biotope.
- facteurs abiotiques, liés aux conditions physico-chimiques du milieu (biotope)

Le **facteur limitant** est le facteur qui va conditionner la vitesse ou l'amplitude d'un phénomène plurifactoriel à un moment précis. À ce moment-là, tous les autres facteurs permettant la réalisation de ce phénomène sont en excès par rapport au facteur limitant. Le concept de quantité relative est très important, une modification des proportions peut changer la nature du facteur limitant (Bonnin, 2008).

En écologie, elle désigne pour une espèce ou un groupe d'espèce, un facteur écologique absent ou présent (hors de la capacité d'adaptation d'un organisme). Les facteurs limitants sont ceux qui expliquent la présence durable ou non de populations

Chapitre I : Eléments d'écologie

viables d'organismes dans un écosystème donné ou dans une niche écologique au sein de cet écosystème ou d'un organisme (bactéries dans l'intestin par exemple).

Comme exemples de facteurs limitants :

seuils de pression, température, lumière, humidité, salinité, biodisponibilité des nutriments, toxiques, présence/absence d'une espèce symbiote, etc.). On peut distinguer deux grands types théoriques de facteurs limitants (qui peuvent coexister) :

- Des conditions abiotiques du milieu (absence ou manque d'eau libre et biodisponible par exemple)
- Des conditions biotiques (ex : présence d'humus pour certaines plantes, ou encore présence/absence de prédateurs ou de concurrence avec une autre espèce plus compétitive pour l'accès à certaines ressources).

En écologie, les facteurs abiotiques représentent l'ensemble des facteurs physico-chimiques d'un écosystème ayant une influence sur une biocénose donnée. C'est l'action du non-vivant sur le vivant. Opposables aux facteurs biotiques, ils constituent une partie des facteurs écologiques de cet écosystème. Les facteurs abiotiques sont indépendants de la flexibilité. Bien qu'ils soient impossibles à lister de façon exhaustive, on peut les classer en plusieurs catégories :

Les facteurs édaphiques (du sol) :

- la structure du sol
- la granulométrie
- la teneur en sels minéraux
- la teneur en humus
- la salinité

Le développement des espèces est variable en fonction de la structure, de la composition, de la teneur en humus et de la richesse en vie microbienne des sols. Par

Chapitre I : Eléments d'écologie

exemple, les plantes halophiles se développent en milieu salé, les orties sur sols riches en nitrates.

1.5 Types de relations

On emploie aussi le terme d'interaction homotypique. Ce sont les relations qu'ont les individus au sein d'une même espèce, comme la compétition, la coopération, la reproduction et la trophallaxie.

On parle aussi d'interaction hétérotypique. Ce sont les relations qu'ont les individus entre deux (ou plusieurs) espèces différentes. Ces relations peuvent être positives ; neutres ou négatives pour les organismes. On distingue plusieurs types de relations interspécifiques :

- Neutralisme
- Compétition
- Symbiose
- Mutualisme
- Amensalisme
- Commensalisme
- Parasitisme

La compétition interspécifique est la compétition entre les membres d'espèces différentes pour des ressources, par exemple la nourriture. La compétition intraspécifique est la compétition entre les membres de la même espèce pour des ressources, par exemple la nourriture. La principe d'exclusion compétitive: Théorie d'après laquelle des espèces ayant les mêmes besoins ne peuvent pas cohabiter. Les espèces ayant des besoins suffisamment différents peuvent cohabiter (probablement en nombres limités).

Chapitre I : Eléments d'écologie

Une relation symbiotique est une interaction étroite entre deux espèces d'une façon qui profite aux deux. L'hôte est le partenaire le plus gros et le plus indépendant dans une relation symbiotique.

Le mutualisme est un type de relation symbiotique dans laquelle deux espèces différentes bénéficient de leur association de la croissance d'une des deux populations.

Le commensalisme est une relation entre deux ou plusieurs organismes dans laquelle un symbiote profite d'une relation symbiotique, sans nuire à son hôte.

Le parasitisme est un type de relation symbiotique dans laquelle un symbiote vit aux dépens de son hôte et lui nuit.

1.6 Impact des facteurs écologiques

Ils peuvent agir de différentes façons sur la biocénose. Ils vont notamment intervenir sur :

- L'aire de répartition biogéographique des espèces : une espèce peut être éliminée par un certain facteur d'une aire biogéographique. Il y aura incompatibilité avec les exigences vitales de l'espèce ;
- La densité des populations : modification des taux de natalité-mortalité-fécondité ;
- L'apparition de modifications adaptatives : modification du comportement, du métabolisme.

Par exemple, à partir d'observation de terrain, pour les plantes, le botaniste suisse Elias Landolt a produit une échelle (dite *échelle des valeurs Landolt* ou *Indices Landolt*) décrivant les besoins des plantes (de 1 à 5) pour chacun des facteurs suivants ;

F = Exigences en humidité de la plante,

Chapitre I : Eléments d'écologie

L = Exigences en lumière de la plante,

T = Exigences en température,

N = Exigences en nutriments (sels minéraux) et notamment en Azote.

D'autres paramètres interviennent à long terme (exemple: présence ou absence d'un symbiote, d'un pollinisateur, mais il s'agit alors de facteurs biotiques).

1.5 Dynamique des populations

Une population désigne l'ensemble des êtres vivants qui vivent dans un lieu donné et appartiennent à la même espèce.

Ce sont donc des individus qui interagissent entre eux (**interactions intra-spécifiques**) mais aussi avec les autres espèces présentes dans l'écosystème (**interactions inter-spécifiques**) ou encore leur milieu physico-chimique (= **biotope**).

La notion de population repose sur l'existence d'une structure intermédiaire entre l'individu et l'espèce. Elle implique aussi que la population est le lieu d'émergence de propriétés nouvelles qu'on ne peut pas déduire de la connaissance des individus qui la composent.

Les organismes d'une même espèce qui vivent ensemble en même temps et au même endroit constituent une population écologique. La population est l'unité écologique dans laquelle se déroulent les processus d'accouplement et de production d'une descendance, elle est composée des individus d'une même espèce rencontrés dans un lieu donné.

La population présente une structure de population, qui comprend les paramètres tels que la densité, l'espacement, et les mouvements des individus, la proportion des individus dans chaque classe d'âge, la variabilité génétique, la taille et l'organisation des surfaces d'habitat favorable. (ces paramètres peuvent varier dans l'espace et dans le temps) par exemple le STOCK ou le STOCK UNITÉ de poissons adultes dans laquelle la

Chapitre I : Eléments d'écologie

mortalité, la croissance, et le recrutement, au niveau des classes d'âge adultes, sont les mêmes dans toutes les zones de pêche échantillonnées.

L'étude des populations s'appelle biologie des populations, écologie des populations ou encore démécologie (= démo-écologie). Elle comprend, au sens le plus large :

- L'étude de la structure des populations, c'est-à-dire de la démographie et de la répartition des individus qui la composent.
- L'étude de leurs fluctuations démographiques qu'on peut appeler dynamique des populations.
- L'étude de la diversité génétique en leur sein et son évolution dans le temps qu'on peut appeler génétique des populations et qui présente des liens avec la *biologie évolutive*.

Biologie des populations : étude du vivant au niveau des populations.



Molécules → Biologie moléculaire, Biochimie

Cellules → Biologie cellulaire

Organisme → Physiologie

Population → Biologie des populations, écologie

C'est l'association de populations différentes, elle est définie par la nature des interactions entre les populations coexistantes.

Chapitre I : Eléments d'écologie

La communauté inclut seulement les organismes d'un endroit donné tandis que l'écosystème inclut toutes les parties en interaction des mondes physiques et biologiques.

Chacun de ces trois niveaux fait l'objet d'une division de l'écologie :

L'**individu** concerne l'autoécologie : c'est la science qui étudie les rapports d'une seule espèce avec son milieu. Elle définit les limites de tolérances et les préférences de l'espèce étudiée vis-à-vis des divers facteurs écologiques et examine l'action du milieu sur la morphologie, la physiologie et l'éthologie.

La population concerne l'écologie des populations ou la dynamique des populations : c'est la science qui étudie les caractéristiques qualitatives et quantitatives des populations : elle analyse les variations d'abondance des diverses espèces pour en rechercher les causes et si possible les prévoir.

La biocénose concerne la synécologie : c'est la science qui analyse les rapports entre les individus qui appartiennent aux diverses espèces d'un même groupement et de ceux-ci avec leurs milieux (Delbard, 2011).

1.5 Ecologie des écosystèmes et des populations:

L'écologie est souvent considérée comme une branche des sciences de la vie, un diverticule de la botanique et de la zoologie. Cette interprétation n'est pas fautive sur le plan historique dans la mesure où l'écologie tire pour partie son origine de la géographie des plantes du début du XIX^{ème} siècle. Mais cette interprétation est également réductrice, étant donné que dans la définition même du concept d'écosystème, qui est central à l'écologie, ce sont les interactions entre systèmes biologiques et systèmes physiques et chimiques qui sont explicitement visées.

En réalité, on reconnaît généralement l'existence de deux domaines en écologie qui se sont développés de manière relativement indépendante, avec chacun ses propres concepts, théories et méthodes : d'une part l'écologie des populations, et d'autre part l'écologie des écosystèmes (tableau 2).

Chapitre I : Eléments d'écologie

Tableau 2 : Domaines en écologie

Ecologie des populations	Ecologie des écosystèmes
<p>Concerne :</p> <ul style="list-style-type: none">- Les modes de distribution et la dynamique de l'abondance des espèces dans le temps et dans l'espace,- les interactions entre les espèces (surtout la compétition sur les ressources).- Le monde vivant tout en considérant les facteurs abiotiques comme des contraintes externes qui contrôlent la dynamique des populations.	<p>On s'intéresse aux :</p> <ul style="list-style-type: none">- Cycle de matière et d'énergie qui structurent les écosystèmes : processus et mécanismes de production et de transfert de la matière organique, de décomposition et de la minéralisation...- Les cycles biogéochimiques ont pour support des populations microbiennes, végétales, ou animales que l'on regroupe sur la base de leur rôle dans la régulation des flux.

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

L'existence, la vie des individus dépend de l'environnement ; c'est-à-dire de facteurs abiotiques (comme l'eau) et des relations biotiques inter- et intra-spécifiques.

Ces relations biotiques peuvent être de différents types : la relation pacifique ou l'exploitation (comme la prédation).

Une population englobe l'ensemble des individus d'une même espèce occupant une aire géographique commune ; c'est-à-dire des individus pouvant se reproduire entre-eux d'un point de vue biologique et d'un point de vue géographique)

Les individus peuvent être distribués en groupes plus ou moins isolés géographiquement et peuvent constituer autant de populations.

Les populations ouvertes sont des populations qui restent génétiquement liées grâce aux phénomènes de migration. On parle de métapopulation.

Contrairement, les populations fermées ne présentent pas d'échanges génétiques à cause d'un isolement dû à des bouleversements climatiques ou géologiques.

Ces populations fermées peuvent évoluer différemment et donner naissance à des nouveaux taxons (il s'agit de l'unité de classement : espèce- genre – famille – etc...).

On parle alors de spéciation allopathique.

La description des peuplements actuels et passés fournit des arguments très forts en faveur de l'importance de la spéciation en tant que phénomène évolutif.

Une espèce est ordinairement constituée de nombreux groupes désignés ici sous le nom de populations. Sauf d'exceptionnels migrants, les individus nés dans une population y trouvent leur(s) partenaires(s) sexuel(s) et y laissent leur progéniture. Ces

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

populations sont disséminées sur un domaine constituant l'aire géographique de l'espèce (Levecque et Mounolou, 2009).

Les membres d'une espèce ne sont pas tous génétiquement identiques. L'hétérogénéité génétique entre populations tend à augmenter sous l'effet de la sélection naturelle, qui ne retient pas les mêmes génotypes dans des populations vivant dans des milieux différents, et de fluctuations fortuites indépendantes du milieu. Les migrations ont au contraire un puissant effet homogénéisateur.

Dans une situation simple, toutes les populations de l'espèce sont liées par des flux migratoires suffisants pour équilibrer les effets diversificateurs de la sélection naturelle et des fluctuations fortuites. C'est sans doute généralement vrai si chaque population reçoit en moyenne au moins un immigrant par génération. La cohésion de l'espèce est alors préservée, et elle conserve le statut d'espèce unique. Ce n'est plus le cas si survient une rupture de l'équilibre entre facteurs de diversification et effets homogénéisateurs des migrations. À trois types de rupture correspondent trois familles de modèles de spéciation : la spéciation géographique ou allopatrique, la spéciation par sélection diversifiante et la spéciation par isolement génétique (Levecque et Mounolou, 2009)..

Spéciation géographique (ou allopatrique)

S'il apparaît sur l'aire géographique d'une espèce un obstacle physique interdisant les migrations entre deux (ou plusieurs) groupes de populations, ceux-ci sont voués à diverger génétiquement, notamment sous l'effet de la sélection naturelle qui les adapte à des milieux différents. La divergence doit comporter l'accumulation de différences contribuant à l'isolement reproductif, d'où procède, avec la durée, la spéciation. Ce processus a priori très lent peut être accéléré par des facteurs tels que les effets de fondation et le renforcement sympatrique.

Spéciation par sélection diversifiante

Si l'aire d'une espèce est (ou devient) une mosaïque de territoires écologiquement très différents, la puissance diversificatrice de la sélection naturelle

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

l'emporte sur l'effet homogénéisateur des migrations et fait diverger des groupes de populations de plus en plus spécialisés chacun dans l'exploitation d'un type de territoire, jusqu'à devenir des espèces distinctes. La spéciation par changement d'hôte des parasites est un cas particulier, illustré par l'exemple de la mouche nord-américaine *Rhagoletis pomonella*, dont les larves vivaient exclusivement sur des fruits d'aubépine avant l'introduction du pommier par l'homme.

Au milieu du XIX^{ème} siècle, la mouche s'est attaquée aussi aux pommes et deux groupes de populations se sont différenciés, entre lesquels l'isolement reproductif est maintenant presque complet, du fait en particulier du décalage des périodes de reproduction, accordées aux dates de fructification des hôtes. Moins de deux cents générations ont suffi pour une spéciation presque achevée, ce à quoi ont pu contribuer un effet de fondation lors de la première attaque de pommes, puis un renforcement sympatrique, les hybrides n'exploitant bien ni le pommier ni l'aubépine (Levecque et Mounolou, 2009)..

2.1 Biologie des populations

Elle consiste en l'analyse des propriétés collectives des individus organisés en populations ainsi que l'évolution de ces propriétés au cours du temps.

La population constitue différents individus. Ceux-ci sont éphémères ; l'axe central est la transmission héréditaire des caractères.

La variabilité génétique et phénotypique des populations permettra l'adaptation aux modifications de l'environnement (facteurs abiotiques ou biotiques) : « Rien n'est figé ; tout évolue ou risque de disparaître ».

A titre d'exemple, les couleurs du plumage ou de la peau permettent la protection vis-à-vis des prédateurs.

2.2 Structure d'une population

Au sein d'une population, les individus interagissent :

- Appariement pour la reproduction,
- Concurrence pour l'utilisation des ressources communes (nourriture, abris, partenaires sexuels),
- Coopération (exploitation des ressources, défense contre les prédateurs),
- Transmission des parasites et des maladies,
- Etc...

Les populations, considérées comme des unités biologiques fondamentales, sont caractérisées par une série de variables telles que l'effectif (ou la densité), la structure spatiale (modalités de distribution des individus dans le milieu), la structure démographique (âge et sexe), la structure génétique (fréquences alléliques) et l'organisation sociale (pour les espèces animales sociales). Cependant, les populations naturelles ne sont jamais des entités isolées : elles s'insèrent dans un environnement avec lequel elles sont en étroite relation et dont elles dépendent (Levecque et Mounolou, 2009)..

Une population constitue un système avec des variables telles que :

- L'effectif ou la densité,
- Le type de distribution spatiale des individus,
- La structure d'âge,
- La structure génétique (fréquence allélique),

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

- Organisation sociale...

- **Densité des populations**

Il s'agit du nombre d'individus par unité de surface ou de volume. Il existe 2 grands types de population : les organismes fixés comme les végétaux et les invertébrés sessiles.

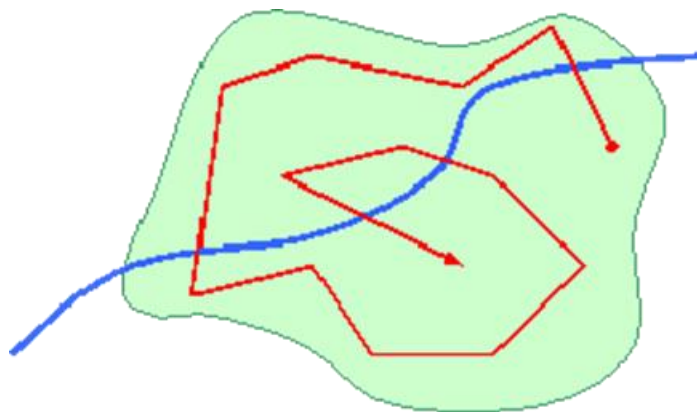
- **Méthodes par prélèvement**

Le dénombrement à vue est parfois possible soit par un comptage direct, soit par la méthode d'itinéraire d'échantillons.

Exemple d'itinéraire d'échantillon :

La méthode des indices talométriques d'abondance utilisée en forêt. Elle permet l'étude des variations annuelles d'abondance de certaines espèces de mammifères.

On définit un parcours de 50 km pour couvrir d'ensemble du secteur en une seule fois.



Pour les grands mammifères, il est possible de faire des photographies aériennes (antilopes, otaries, canards de surface hibernant dans divers pays européens, etc...)

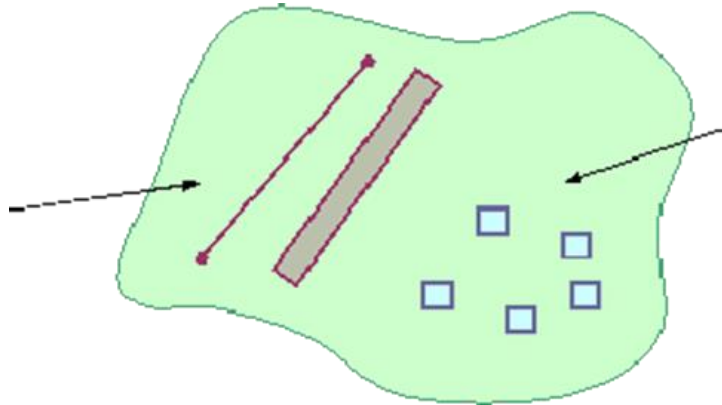
Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Il est aussi possible de faire des photos infrarouges pour les mammifères en forêt qui peuvent se cacher.

Les échantillons :

Il s'agit d'une estimation par des prélèvements au hasard. On peut effectuer :

- Soit un dénombrement à vue avec 2 méthodes possibles :



- La méthode des transecteurs (en ligne ou en bande)
 - La méthode des quadrats
- Soit un dénombrement par prélèvement d'échantillons (pour les invertébrés terrestres et aquatiques) :

Là encore, plusieurs techniques sont possibles.

- **L'appareil de Berlese** est utilisé pour la faune du sol ; le filet de Surber pour le macrofaune benthique.
- **Méthode capture – recapture** : Il s'agit d'un test de Lincoln et Peterson (pour les oiseaux, les poissons, etc...)

On procède dans l'ordre suivant :

-Capture d'individus au hasard,

-Marquage de ces individus avec une bague ou une tache de couleur,

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

-Relâchement dans le milieu,

-Recapture après un laps de temps,

-Calcul du taux d'animaux marqués sur les non bagués.

Exemple :

50 bécasseaux sont bagués (groupe A)

2 semaines plus tard, capture de 100 bécasseaux (groupe B) dont 10 sont bagués (groupe C).

- Quel est l'effectif N de la population totale ?

S'il y a 10% de la population qui est baguée, la population s'élève à 500 individus.

$$N = A * B / C$$

$$N = \frac{\text{Animaux capturés et marqués} \times \text{Animaux capturés la 2ème fois}}{\text{Animaux marqués recapturés}}$$

- Conditions de réalisation

Les individus marqués doivent :

- Se répartir de façon homogène dans l'ensemble de la population,
- Présenter la même probabilité de recapture (absence de peur ou de fuite),
- Présenter le même taux de mortalité que les individus non marqués,
- Ne pas perdre la marque.

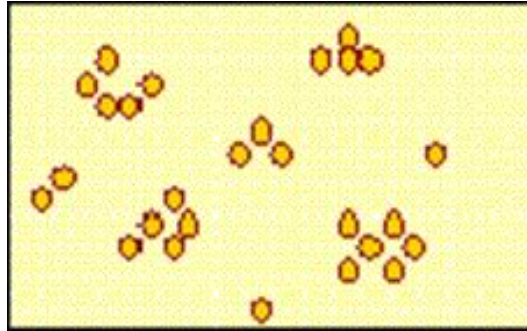
- Différents types de distribution

Les modèles de dispersion—ou modèles de distribution— désignent la façon dont les individus d'une population sont répartis dans l'espace à un moment donné.

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Les organismes individuels qui composent une population peuvent être plus ou moins équitablement espacés, dispersés au hasard sans modèle prévisible, ou classés en groupes. Ils sont respectivement connus sous le nom de modèles de dispersion uniforme, aléatoire et en agrégats.

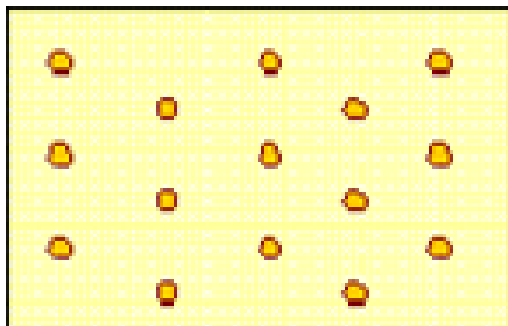
- Distribution en agrégat :



- Regroupement d'individus : dû à une concentration des ressources.

Dans une dispersion en agrégats, les individus sont regroupés en groupes. Une dispersion en agrégats s'observe chez les plantes qui déposent leurs graines directement au sol — comme les chênes — ou les animaux qui vivent en groupe — comme les bancs de poissons ou les troupes d'éléphants. Les dispersions groupées ont aussi lieu dans des habitats qui sont parcellaires, c'est à dire avec seulement certaines parcelles qui sont habitables.

- Distribution uniforme :

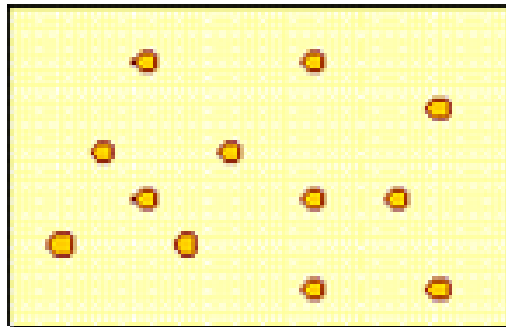


= Équidistance des individus.

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Dans la dispersion uniforme, les individus d'une population sont plus ou moins uniformément espacés. Un exemple de dispersion uniforme est celui des plantes qui sécrètent des toxines pour empêcher la croissance des individus voisins – c'est un phénomène qu'on appelle l'allélopathie. Nous trouvons également une dispersion uniforme chez les espèces animales où les individus se battent et défendent leur territoires.

- Distribution aléatoire :



Dans une dispersion aléatoire, les individus sont répartis aléatoirement, sans modèle prévisible. Un exemple de dispersion aléatoire est celui des pissenlits et d'autres plantes qui ont des graines dispersées par le vent. Les graines se propagent largement et poussent là où elles tombent, si l'environnement est favorable — il faut qu'elles aient suffisamment de terre, d'eau, de nutriments et de lumière.

2.3 Systèmes population-environnement

Les fondements modernes de la dynamique des populations datent de T. R. Malthus (1798), qui établit le concept de la croissance exponentielle et de son impossibilité à long terme, qui sous-tend encore toute la dynamique actuelle des populations, animales comme végétales. Ces fondements ont conduit C. Darwin à envisager les phénomènes de sélection naturelle (« survie du plus apte »). Au cours du XIX^{ème} siècle se développe, sur la lancée de Malthus, une dynamique des populations quantitative et théorique, avec notamment le modèle logistique de P. F. Verhulst en 1838. La prise en compte des paramètres de fécondité, de mortalité et de migration date du début du XX^{ème} siècle (A. J. Lotka)

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Les populations, considérées comme des unités biologiques fondamentales, sont caractérisées par une série de variables telles que l'effectif (ou la densité), la structure spatiale (modalités de distribution des individus dans le milieu), la structure démographique (âge et sexe), la structure génétique (fréquences alléliques) et l'organisation sociale (pour les espèces animales sociales). Cependant, les populations naturelles ne sont jamais des entités isolées : elles s'insèrent dans un environnement avec lequel elles sont en étroite relation et dont elles dépendent.

La dynamique des processus démographiques résulte, d'une part des propriétés des individus qui composent la population et, d'autre part, des propriétés de l'environnement. Il faut par exemple ne pas oublier l'existence des rétroactions exercées par l'ensemble de la population sur les propriétés de chaque individu comme sur celles de l'environnement.

Le système est donc capable d'autorégulation et d'évolution. Ainsi, lorsque les conditions climatiques sont particulièrement favorables, la mortalité diminue, la natalité augmente et la densité de la population s'accroît. Cet accroissement de densité peut affecter négativement le fonctionnement physiologique, le comportement ou les capacités démographiques (fécondité, probabilité de survie) des individus qui composent la population. Il y a donc régulation de la densité par le jeu de mécanismes « **densité-dépendants** ».

- Réglementation de la taille des populations : stratégies « r » et « k » et facteurs indépendants ou dépendants de la densité :

- Les espèces à stratégie « **r** » : espèce opportuniste (ou pionnière)
- Les espèces à stratégie « **k** » : espèce spécialisée.

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Caractère :	Espèce à stratégie « r »	Espèce à stratégie « k »
Mécanisme homéostatique	Limité	Souvent perfectionné
Temps de maturation	Court	Long
Durée de vie	Brève	Longue
Taux de mortalité	Souvent élevé	Généralement faible
Nombre de jeunes produits par reproduction	Élevé (beaucoup de jeunes avec peu de survie)	Restreint (peu de jeunes avec plus de chances de survie)
Nombre de reproduction au cours de la vie	Généralement une	Souvent plusieurs
Âge de la 1 ^{ère} reproduction	Précoce	Avancé
Taille des petits ou des œufs	Petite	Grande
Soins parentaux	Peu	Important
Climat	Variable, imprévisible	Assez constant
Mortalité	Indépendante de la densité (surtout dépendante du climat)	Dépendante de la densité (protégé du climat)
Courbe de survie	De type III	De type I
Taille de population	Variable, inférieure à K	Assez constante, proche de K
Compétition	Généralement faible	Généralement intense
Valeur de r	Élevée	Faible
Mode de dispersion	Espèce mobile, vagabonde	Espèce peu mobile, sédentaire
Type d'écosystème	Jeune	Mature

- Régulation de la taille des populations par les facteurs indépendants de la densité :

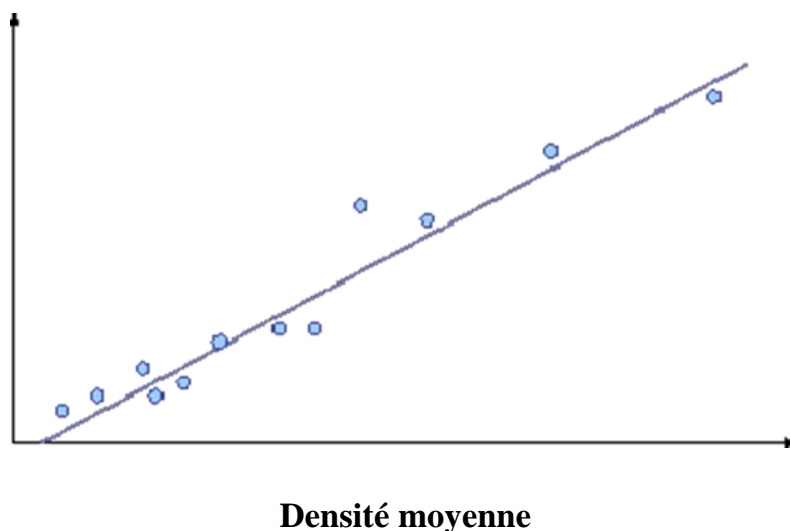
Ils concernent la quasi-totalité des facteurs abiotiques (froid, sécheresse, pesticides, etc...).

Ils exercent plus une modification de type catastrophe sur les populations animales et végétales.

On observe un certain pourcentage de mortalité en fonction de l'intensité du facteur et avec des valeurs extrêmes durant des périodes occasionnelles.

Les invertébrés terrestres et aquatiques (par exemple) sont plus sensibles à ces facteurs que les vertébrés (comme les mammifères)

La relation entre la densité moyenne des troupeaux de buffles et la pluviométrie annuelle moyenne dans différentes régions de l'Est africain.



Contrairement aux facteurs limitants qui dépendent de la densité, les facteurs indépendants de la densité, à eux seuls, ne suffisent pas à maintenir une population à des niveaux constants. Leur force n'étant pas influencée par la taille de la population, ils ne "corrigent" donc pas cette dernière lorsqu'elle devient trop importante. Au lieu de cela, ces facteurs peuvent induire des changements brusques et incohérents de la

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

taille d'une population. Ainsi, les petits foyers de peuplement risquent d'être anéantis par des événements sporadiques indépendants de la densité

- Régulation de la taille des populations par les facteurs dépendants de la densité :

Les effets de surdensité sur l'individu sont multiples :

- Affaiblissement physiologique,
- Diminution de la croissance individuelle,
- Baisse de la fécondité et de la longévité,
- Modification du comportement,
- Augmentation du stress par stimulation du cortisol (= hormone du stress)

Baisse de la densité (feed back) et parfois modifications génétiques.

- La croissance exponentielle et la régulation dépendante de la densité

Le modèle démographique le plus simple considère une population théorique N dans laquelle entre deux dates, t et $t + 1$, chaque individu donne en moyenne naissance à F individus et meurt avec une probabilité M . L'environnement est donc considéré comme constant. Entre t et $t + 1$, il entre donc en moyenne dans la population $FN(t)$ individus et il en meurt en moyenne $MN(t)$. Le bilan des entrées et des sorties $N(t + 1) = N(t) + F N(t) - MN(t)$ conduit donc à : $N(t + 1) = (1 + F - M) N(t) = AN(t)$. Si les naissances l'emportent sur les décès ($F > M$), la population augmente.

La même formule s'applique au pas de temps suivant, mais à partir de $N(t + 1)$, et l'excédent précédant de croissance est donc capitalisé: la croissance est exponentielle, avec un taux de multiplication $A = 1 + F - M$, selon $N(t) = N(0) A^t$.

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Des résultats similaires s'obtiennent en passant à une échelle de temps continue : on écrit alors le nombre de naissances dans l'intervalle de temps infinitésimal entre t et $t + dt$, $FN(t)$ sous la forme $f dt N(t)$ où f est un taux instantané de fécondité. De même on écrit $MN(t) = m dt N(t)$ où m est un taux instantané de mortalité.

On obtient alors l'équation $dN/dt = (f - m) N$.

Cependant, ces modèles ne sont pas directement applicables à des populations animales ou végétales *in natura*, car ils considèrent que tous les individus ont les mêmes performances. Ce n'est évidemment pas le cas et il faut considérer les classes d'âge.

On représentera donc la population par les effectifs des différentes classes d'âge, regroupés dans un vecteur $N(t)$. L'hypothèse de paramètres constants conduit à la même équation $N(t + 1) = M N(t)$, où M est une matrice, construite à partir des paramètres démographiques.

Donc des paramètres démographiques constants engendrent une croissance (ou décroissance) exponentielle des effectifs. La principale utilité des modèles démographiques, plus encore que de permettre des projections de populations, est de permettre de hiérarchiser l'effet des variations des différents paramètres démographiques sur le régime de croissance des populations. L'étape suivante est, bien sûr, la prise en compte de l'inévitable diminution des performances démographiques avec l'augmentation de l'effectif de la population étudiée.

Fluctuations, limitation et régulation des populations

Les effectifs des populations fluctuent dans l'espace et dans le temps. Dans beaucoup de cas, ces fluctuations sont faibles par rapport aux capacités de multiplication des espèces. Les effectifs des populations sont ajustés à la capacité limite du milieu grâce à des processus de régulation. La proposition est qu'une population ne peut être en équilibre avec son milieu que si sa croissance dépend de sa densité, ce que traduit en termes mathématiques simples l'équation dite logistique de Verhulst, ou régulation densité-dépendante.

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Dans le modèle $dN/dt = rN$, on considère que le taux de croissance r décroît avec l'effectif N . On écrit donc : $dN/dt = r(N) N$.

Le modèle logistique s'appuie sur la plus simple fonction décroissante de l'effectif qui puisse être, $r(N) = r_{\max} - bN$. L'effectif croît de façon sigmoïde et tend vers une asymptote

$$K = r_{\max}/b,$$

la capacité limite du milieu (ou capacité de charge).

Le principal mécanisme de réglage de la densité serait la compétition, le facteur limitant étant généralement la quantité de nourriture disponible, ou chez certains organismes, également une régulation éco-éthologique des effectifs comme l'émigration. Par exemple, les émigrations massives du criquet *Chortoicetesterminifera*, induites par l'accroissement de la densité, surviennent avant l'épuisement des ressources, ce qui augmente évidemment les chances de survie de tous les individus, qu'ils partent ou qu'ils restent.

Cependant, il existe des populations instables (à comportement chaotique), soumises aux aléas de leur environnement physique et climatique (cas des « suicides » de lemmings). Par exemple, l'abondance des chenilles de *Dendrolimus pini* a varié de l'ordre de 200 000 fois sur 60 générations suivies dans des forêts de pins en Allemagne (Strong et al. 1984).

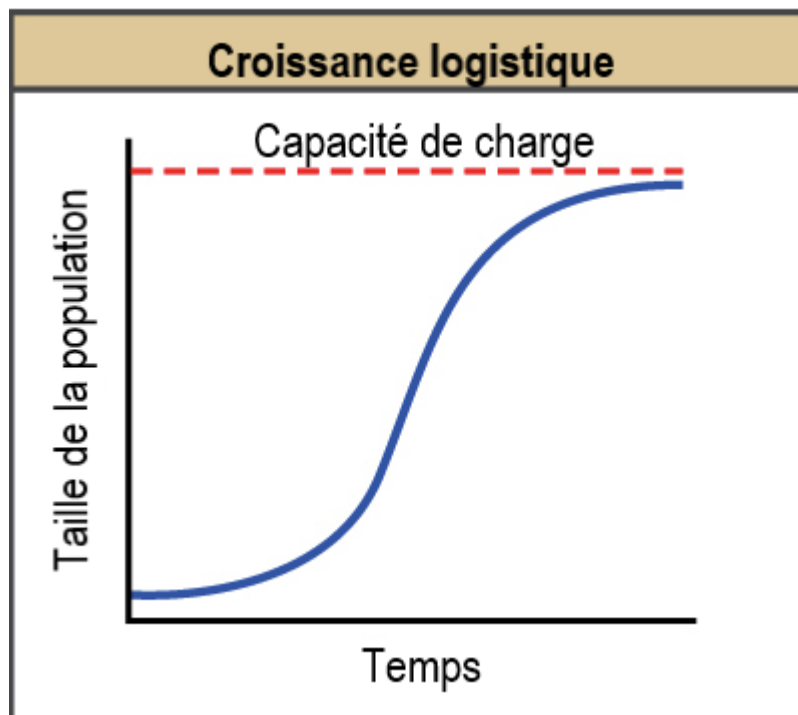
- Les facteurs limitants qui dépendent de la densité de population

Une population de N organismes, avec un accès à une quantité fixe et constante de nourriture. Si la population est petite, il y aura assez de nourriture pour tout le monde. Mais, si la population devient suffisamment grande, la quantité limitée de nourriture ne sera peut-être plus suffisante, mettant la population en compétition. À cause de la concurrence, certains organismes pourraient mourir de faim ou échouer à se reproduire. Le taux de croissance *par habitant* (par individu) baissera donc et la taille de la population se stabilisera ou diminuera (Blondel, 1979).

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

Dans ce scénario, la compétition pour de la nourriture constitue un facteur limitant qui dépend de la densité. En général, on définit les facteurs limitants *densité-dépendants* comme des facteurs qui affectent le taux de croissance *par habitant* d'une population différemment selon la densité effective de la population. La plupart des facteurs dépendants de la densité font baisser le taux de croissance *par habitant* à mesure que la population augmente. C'est un exemple de rétrocontrôle négatif qui limite la croissance de la population.

Les facteurs limitants densité-dépendants peuvent conduire à un modèle logistique de croissance, dans lequel la taille d'une population se stabilise à un maximum déterminé par l'environnement et appelé capacité de charge. Parfois, ce processus a lieu en douceur. Mais, dans d'autres cas, la population peut dépasser la capacité de charge et être réduite par l'action de facteurs dépendants de la densité.



Les facteurs limitants qui dépendent de la densité sont souvent biotiques — liés aux organismes vivants — par opposition aux caractéristiques physiques de

Chapitre II : La croissance de la population dépendante et indépendante de la densité

l'environnement. Voici quelques exemples courants de facteurs limitants densité-dépendants :

- **Compétition au sein de la population:**

Lorsqu'une population atteint une forte densité, plus d'individus tentent d'utiliser la même quantité de ressources. Cela peut induire une concurrence pour la nourriture, l'eau, les abris, les partenaires, la lumière et d'autres ressources nécessaires à la survie et à la reproduction.

- **Prédation:**

Les populations à forte densité peuvent attirer des prédateurs qui ne se satisferaient pas d'une population plus modeste. Lorsque ces prédateurs mangent des individus de la population, ils en diminuent le nombre, mais ils peuvent augmenter le leur. Cela peut générer des modèles cycliques intéressants.

- **Maladies et parasites :**

Les maladies sont plus susceptibles de se manifester et d'être mortelles lorsque plusieurs individus vivent ensemble au même endroit. De même, les parasites ont plus tendance à se propager dans ces conditions.

- **Accumulation des déchets :**

Une forte densité de population peut entraîner l'accumulation de déchets nocifs qui tuent ou nuisent à la reproduction des individus, réduisant la croissance de la population.

La régulation en fonction de la densité peut aussi opérer sous la forme de changements comportementaux ou physiologiques chez les organismes qui composent la population. Par exemple, les lemmings (des rongeurs) réagissent à une forte densité de population en émigrant par groupes à la recherche d'un nouveau lieu de vie moins peuplé. Ce processus de migration a été interprété par erreur comme un quelconque suicide de masse dans la culture populaire, parce que les lemmings meurent parfois en essayant de traverser des étendues d'eau.

Chapitre III : les analyses d'équilibre

L'écosystème présente un état d'équilibre (homéostasie) et est capable de se régulariser. L'équilibre dans les écosystèmes assure un maximum de biodiversité.

L'ingérence humaine dans les écosystèmes crée de profonds déséquilibres.

La destruction et la parcellisation des habitats (agriculture, foresterie, mines, croissance urbaine...) provoquent la disparition de nombreuses espèces.

Parmi les autres causes :

- **Une espèce exotique** qui s'introduit dans un écosystème vient modifier la structure trophique de cet écosystème en compétition exagérément avec les espèces indigènes. En effet, au début, elles n'ont pas de prédateurs, de parasites ou d'agents pathogènes capables de les contrôler.
- **La surexploitation** : Exploitation par les humains de plantes ou d'animaux sauvages à un rythme qui dépasse la capacité de reproduction de l'espèce.
- **La perturbation des chaînes alimentaires** : la disparition d'une espèce par la surexploitation humaine peut conduire à la disparition d'autres espèces qui s'en nourrissaient (Ramade, 1978).

3.1 interactions en écologie :

Les interactions écologiques représentent les influences réciproques entre les organismes entre eux et entre les organismes et leur milieu.

Il existe 4 types d'interactions :

- Interaction directe :

Les gros arbres diminuent la quantité de lumière au sol disponible pour les autres plantes.

- Interaction indirecte :

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

Les excréments des animaux s'incorporent graduellement au sol avec des bactéries et contribuent ainsi à l'enrichissement du sol afin que les plantes en profitent.

- Interaction immédiate :

Un renard qui mange une grenouille.

- Interaction différée :

Les faucons influencent le patrimoine génétique des mulots et en conséquence leur évolution car, ils restreignent le succès reproductif de certains individus.

3.2 Le flux énergétique :

Le flux énergétique est le transfert de l'énergie d'un niveau trophique à l'autre dans les écosystèmes.



Le rôle de l'énergie est d'organiser la matière minérale en matière organique en fournissant l'énergie des liaisons chimiques entre les atomes.

La source d'énergie des écosystèmes est généralement la lumière solaire.

L'énergie circule des producteurs aux détritvores (Fig. 6). Le flux de l'énergie est unidirectionnel.

Environ 1% de l'énergie lumineuse pénètre dans les écosystèmes et y maintient les niveaux trophiques.

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

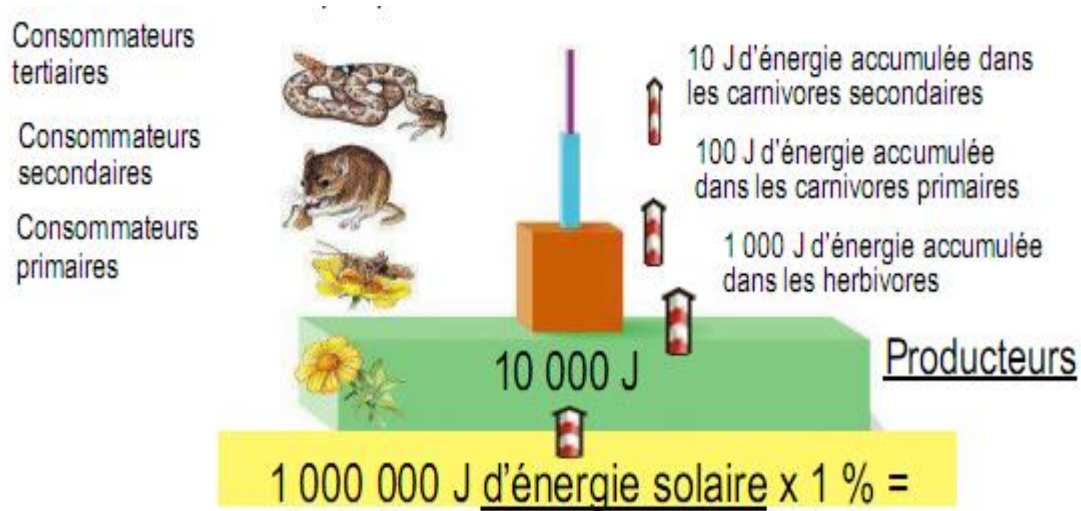


Fig. 6 : Productivité d'un réseau trophique

Environ 10% de l'énergie contenue dans un niveau trophique s'incorpore à la biomasse (masse biologique des organismes) du niveau suivant. La différence de 90% est perdue de multiples façons.

Toute l'énergie qui entre dans l'écosystème finit par se perdre en chaleur. **Cette énergie perdue « dans l'espace » n'est pas recyclable.**

L'énergie est continuellement renouvelée car le soleil continue d'éclairer la Terre. **L'énergie est renouvelable.**

La quantité d'énergie qui entre dans un écosystème détermine le nombre maximal de niveaux trophiques qu'il contient. **Quand il n'y a plus assez d'énergie pour maintenir un niveau trophique supérieur, la chaîne alimentaire s'arrête.** Pour cette raison, il y a rarement plus de 4 niveaux trophiques.

Chaque chaîne alimentaire correspond à un seul circuit au sein du flux énergétique.

3.3 Niveaux trophiques de l'écosystème :

Un niveau trophique est l'ensemble des organismes qui obtiennent leur énergie à partir du même étage alimentaire (Fig. 7).

Un niveau trophique = un étage alimentaire

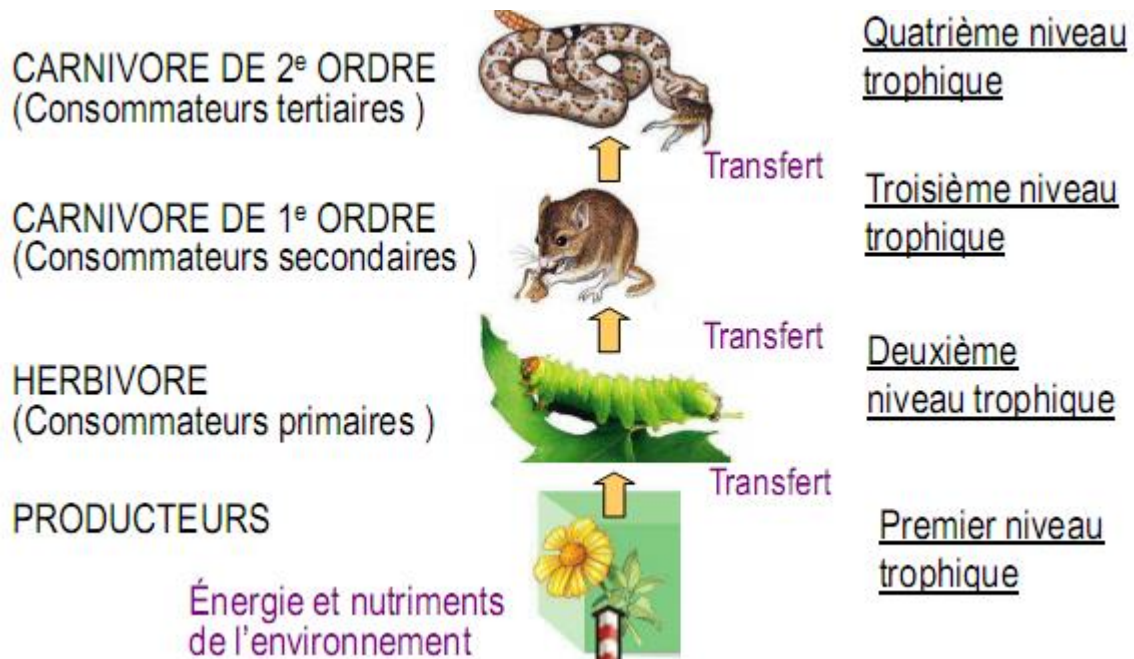


Fig. 7: Niveau trophique

- Chaîne alimentaire :

C'est l'ensemble des êtres vivants qui se nourrissent « directement » les uns des autres (Fig. 8 et 9).

Elle représente le transfert de l'énergie et des nutriments d'un niveau trophique à l'autre, depuis les producteurs jusqu'aux détritivores, en passant par les consommateurs.

- **Consommateur tertiaire:** carnivore qui se nourrit principalement d'autres carnivores.
- **Consommateur secondaire:** carnivore ou omnivore qui se nourrit principalement d'herbivores.

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

- **Consommateur primaire:** herbivore ou tout organisme qui mange des producteurs.
- **Producteurs:** autotrophe ou organisme qui produisent des molécules organiques et l'énergie requise pour tous les autres niveaux trophiques.

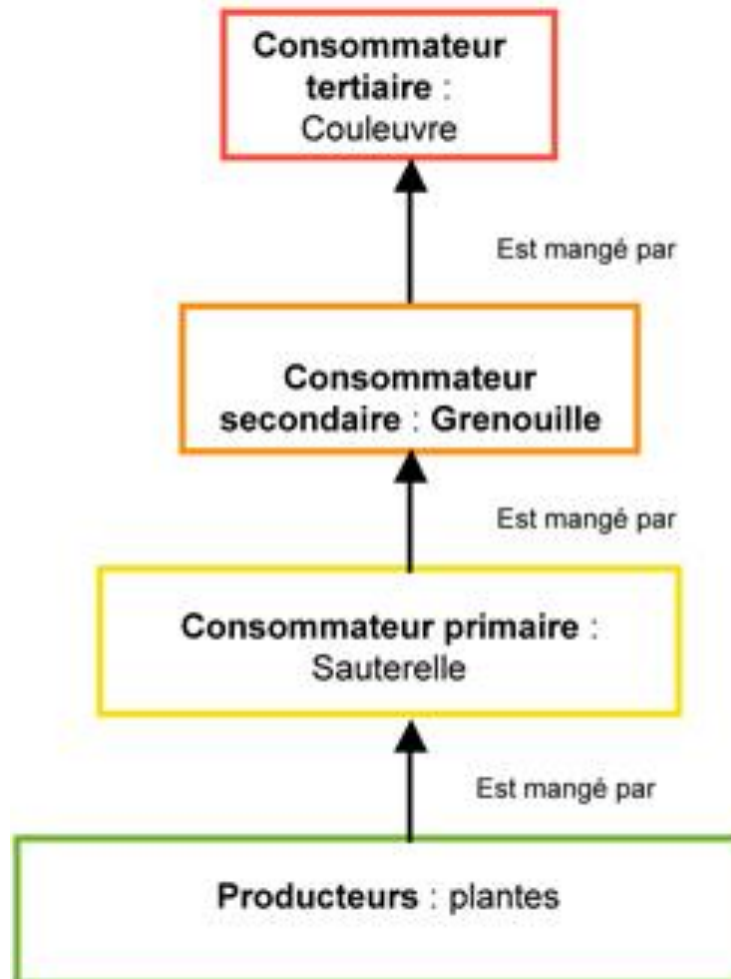


Fig.8 : Exemple d'une chaîne alimentaire

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

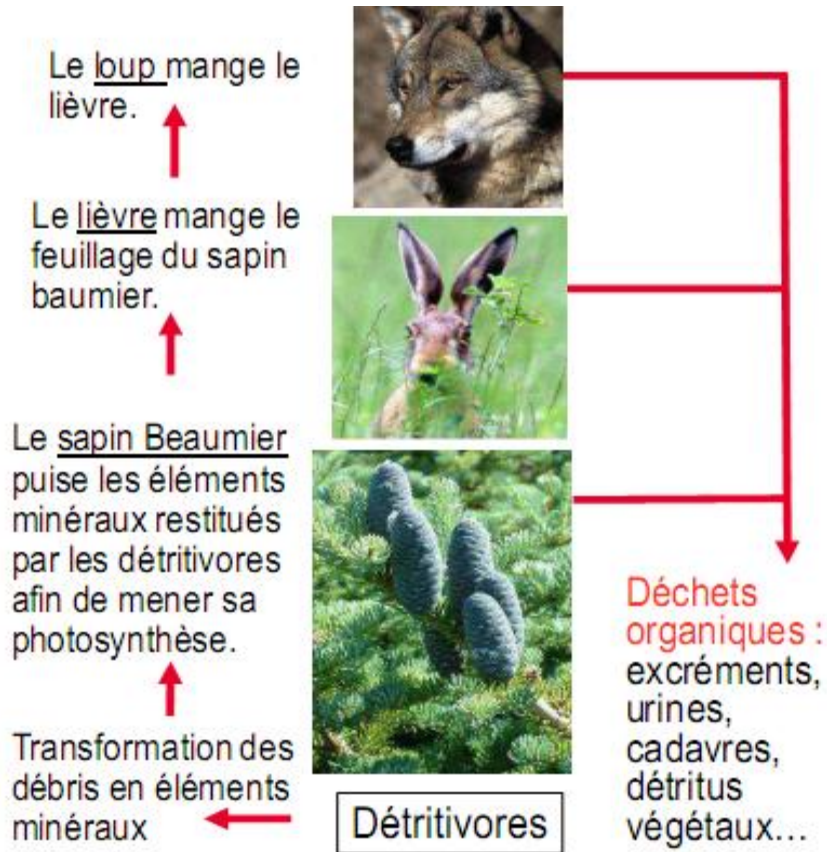


Fig.9 : Une chaîne alimentaire de la forêt boréale.

- Réseau trophique :

Un réseau trophique est constitué **de multiples chaînes alimentaires** reliées les unes aux autres de diverses façons (Fig. 9).

= structure trophique

= réseau trophique

= réseau alimentaire

Réseau trophique

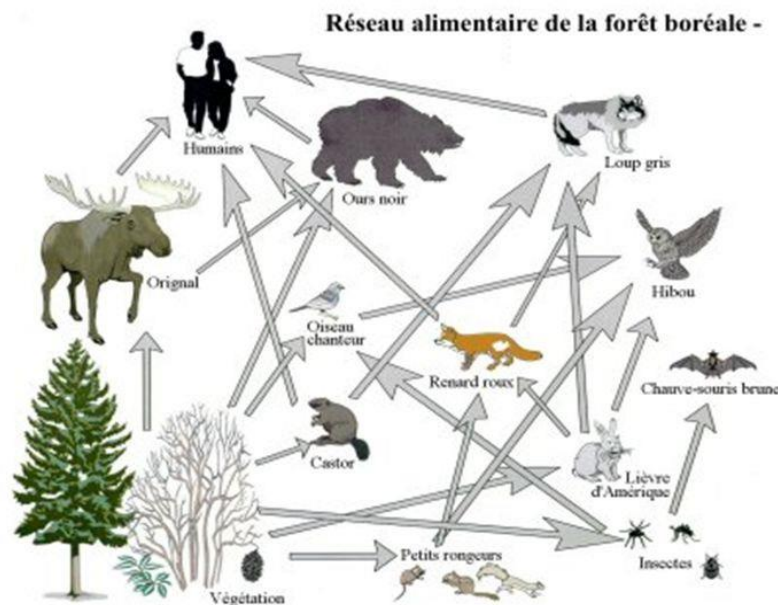


Fig.10 : Réseau trophique

3.4 Dynamique des communautés ?

Pour éclairer les processus qui sous-tendent les changements observés à l'échelle de la communauté, il est nécessaire de savoir dans quelles mesures chaque espèce contribue aux changements, ainsi que la direction et l'ampleur de ces contributions. En effet, les espèces ne réagissent pas toutes de la même manière aux perturbations. A la suite d'une perturbation de l'environnement, les espèces dites généralistes, c'est-à-dire possédant une niche fondamentale large, sont plus résilientes que les espèces spécialistes.

Par ailleurs, la modification de la biologie de certaines espèces peut avoir un effet majeur dans la dynamique d'une communauté. Un changement de leur dynamique peut profondément modifier la structure de la communauté par rapport à des espèces qui ont moins de connexions avec les autres (Ramade, 1993).

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

Aussi, selon le rôle fonctionnel d'une espèce dans la communauté, la présence ou l'absence de cette dernière peut impacter différemment l'équilibre de la communauté (Fig. 10).

En effet, certaines espèces ont un rôle fonctionnel redondant avec d'autres espèces de la communauté.

Ainsi, leur absence impacte faiblement le fonctionnement global de la communauté, contrairement à certaines espèces qui ont un rôle fonctionnel unique et pour lesquelles l'absence conduit à un changement de composition de la communauté.

Il est ainsi important de comprendre quelles espèces sont les plus susceptibles de modifier la structure et la dynamique de la communauté. Par exemple, les implications en matière de conservation et de gestion sont très différentes si seulement une ou deux espèces sont responsables d'un changement observé à l'échelle de la communauté (Fig. 11).

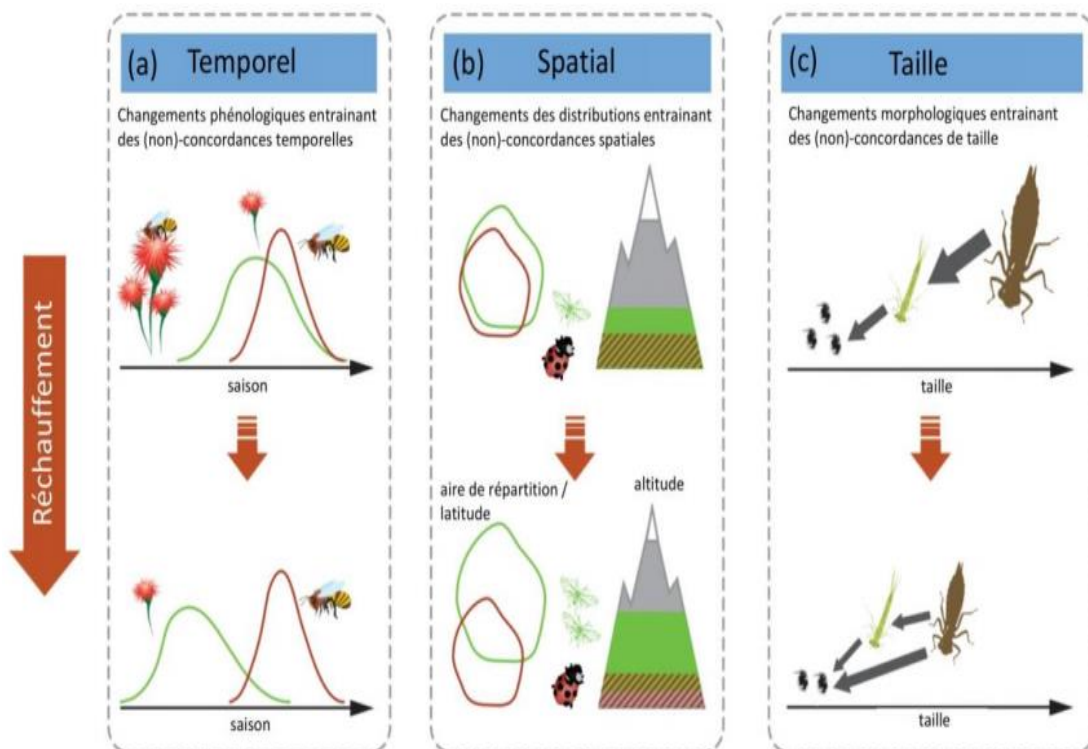


Fig. 10: Exemples des conséquences d'une modification de la biologie d'une espèce liée au réchauffement climatique sur les interactions entre espèces : changements dans la phénologie (gauche), la distribution spatiale (milieu) et la taille (droite).

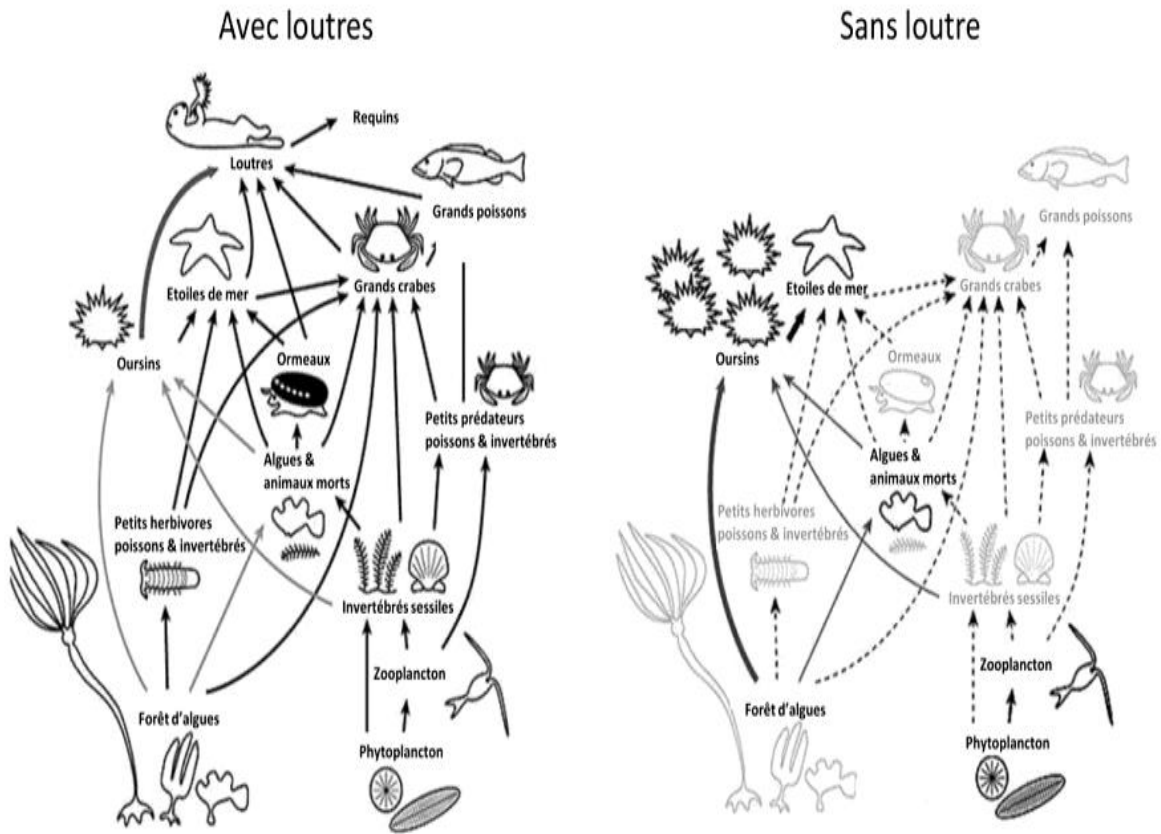


Fig. 11 : Schéma simplifié des changements dans la structure de la communauté avant et après la disparition des loutres. Les flèches représentent les flux d'énergies. Les couleurs grises et les pointillés représentent des flux et des tailles de populations réduits.

3.5 Analyse de la dynamique des communautés :

- Utilisation des IPM multispécifiques pour analyser les interactions entre espèces :

Les modèles de population intégrés (IPM) sont de plus en plus utilisés en dynamique des populations. Cette méthode permet d'analyser la démographie des populations en utilisant les différentes sources d'informations disponibles. Dans leur forme la plus simple, ces modèles combinent des données de capture-recapture et de comptages dans une même analyse, ce qui permet d'estimer avec précision des paramètres démographiques et des tailles de population tout en tenant compte des

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

diverses sources d'incertitude dans chacune des données. A ce jour, ces modèles ont été très peu appliqués à l'échelle multispécifique alors qu'ils semblent offrir un grand potentiel pour l'analyse de la dynamique des communautés.

- Présentation des IPM :

Un modèle de population intégré (IPM) est un modèle qui intègre différentes sources de données. La caractéristique principale d'un IPM est qu'il possède une vraisemblance jointe formée du produit des vraisemblances pour chaque jeu de données, et que certains paramètres sont partagés entre les différentes vraisemblances (Fig. 12).

Ces paramètres sont généralement des taux démographiques comme la survie ou la productivité. Ainsi, les IPM permettent d'analyser conjointement plusieurs jeux de données, tant au niveau de l'individu, comme des données de capture-recapture (CR), que de la population, comme des données de comptages. Si le lien entre taille de population et taux démographiques est évident, ces différents jeux de données sont traditionnellement analysés séparément, chacun avec une vraisemblance propre. En utilisant conjointement différents jeux de données dans un IPM, on obtient une estimation plus précise des paramètres, ce qui permet par exemple, d'augmenter la puissance de détection de variations temporelles de paramètres démographiques. L'intégration permet également de réduire les biais pouvant être associés à un seul ensemble de données. Enfin, ces modèles permettent d'estimer certains paramètres particulièrement difficiles à évaluer ou impossible à analyser à partir d'une analyse séparée de chaque source d'information. C'est le cas, par exemple, de paramètres démographiques comme la fécondité ou le taux d'immigration.

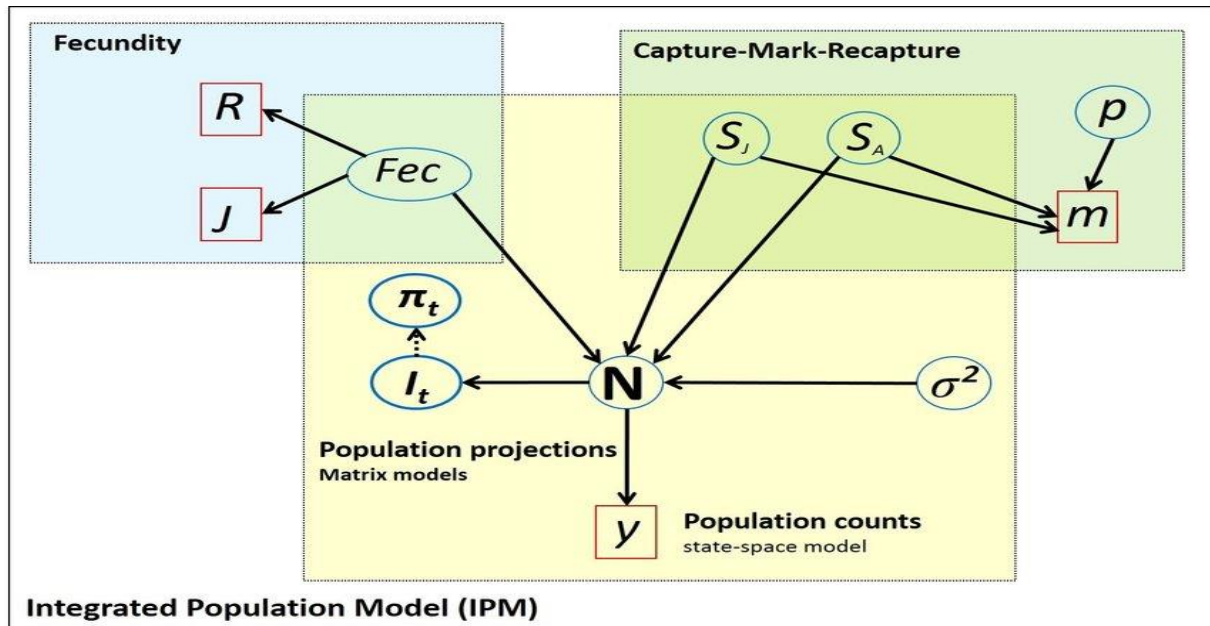


Fig.12 : Schéma structurel d'un modèle intégré de dynamique de population (IPM) visant à estimer l'immigration (données entourées en rouge, paramètres en bleu). La fécondité Fec est relevée via le nombre de reproduction R et le nombre total de jeunes produits J . La survie âge-spécifique (S_J & S_A , pour les juvéniles et adultes respectivement) est obtenue grâce à des données de capture-recapture m . La taille de population N , et sa variance associée σ^2 est estimée à partir des données de comptage y . Les paramètres relatifs à l'immigration, I ou π , ne sont pas directement estimés à partir d'une source de données mais sont dérivés de l'intégration de l'ensemble des sources.

- Perturbations de la dynamique des populations :

Les perturbations typiques de la dynamique des populations incluent :

- Les invasions biologiques, qui peuvent être ponctuelles ou invasions récurrentes et plus ou moins régulières (de criquets pèlerins par exemple) ;

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

- Les perturbations d'origine anthropiques et pouvant conduire à des disparitions massives d'espèces ou de populations, en raison des excès de chasse, pêche, brûlage, etc...

Ainsi peut-on spécifiquement étudier les dynamiques de « populations exploitées » ou surexploitées (dans le cadre de la gestion durable des pêches par exemple). C'est par ce type d'étude qu'on a montré que la pêche en mer pouvait considérablement influencer la taille, la composition et la diversité des poissons démersaux.

- Du prévisible au chaotique

Une population présentant une dynamique stable ou cyclique peut évoluer vers une dynamique chaotique.

Cette évolution pourrait être due à des changements des conditions environnementales, à des phénomènes de prédation ou de dispersion. Cette transition a été décrite mathématiquement par plusieurs modèles qui en fonction des paramètres qu'ils étudient (dispersion, prédation, conditions environnementales) mènent à des dynamiques chaotiques.

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

Chapitre IV : Les modèles de métapopulation

Qu'est-ce qu'une métapopulation ?

Etymologiquement : "population de populations". Plusieurs populations séparées géographiquement connectées par migration. Le lieu de vie d'une composante de la population est appelé "patch" Les patchs peuvent abriter plusieurs espèces, avoir des caractéristiques très différentes

Le concept est introduit par R.Levins en 1969 avec un modèle déterministe d'occupation/absence pour étudier les insectes nuisibles dans les surfaces agraires

Origines

Le concept est introduit par R.Levins en 1969 avec un modèle déterministe d'occupation/absence pour étudier les insectes nuisibles dans les surfaces agraires. Cette structure peut apparaître naturellement ou résulter de l'action humaine (urbanisation, pratiques agricoles, réintroduction...)

Nombreuses questions théoriques et pratiques

Point de vue démographique : "sauvetage" de populations

Point de vue génétique : perte ou maintien de la diversité, apparition de dépression de consanguinité en grande population... Etude de la dispersion et de la dynamique spatiale : destruction d'habitat, résistance aux catastrophes, évolution de la dispersion, influence de la géométrie.. Conservation des espèces : construction de réserves, sauvegardes d'habitat, échange de populations...

Changements Climatiques :

Du fait de l'hétérogénéité spatiale de la métapopulation, des changements environnementaux globaux peuvent avoir des effets différents sur chacune des

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

populations qui la constituent, et induire des comportements différents dépendant de cette hétérogénéité.

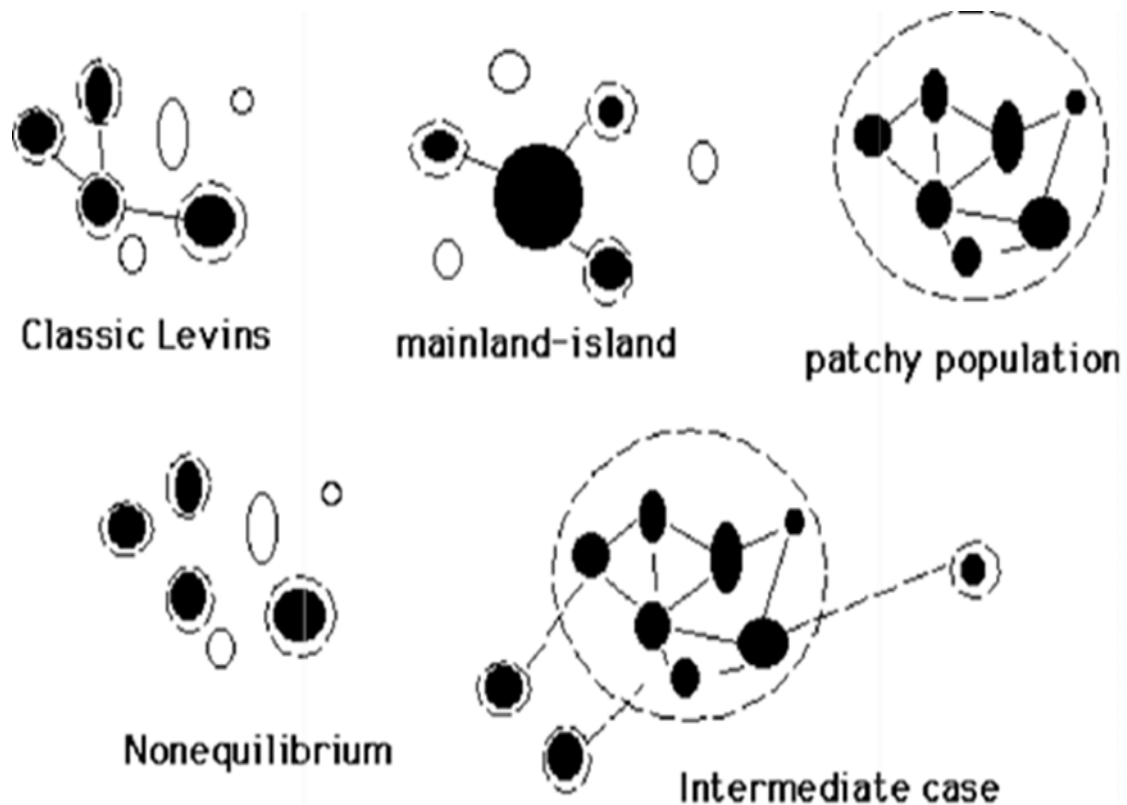
Objectif :

Etudier la réponse d'une métapopulation à un changement brutal de ses conditions environnementales.

Modélisation :

Différentes approches permettent de caractériser les métapopulations :

Les différents types de métapopulations :



Modèle classique de la métapopulation, R. Levins :

C'est un vaste réseau de petites parcelles similaires (occupées en noir ou inoccupées en blanc), avec des dynamiques locales qui se produisent à une échelle de

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

temps beaucoup plus rapide que la dynamique de la métapopulation entière. Ce modèle est parfois utilisé pour décrire un système dans lequel toutes les populations locales ont un risque élevé d'extinction. Il est appelé patch occupancy model.

Modèle ile-continent « MacArthur et Wilson :

Comme vu précédemment ce modèle caractérise un ensemble de parcelles d'habitat situées à distance d'une très grande parcelle d'habitat où la population locale ne va jamais s'éteindre et qui sert de source aux plus petites.

Source-puits « Pulliam » :

Le modèle source-puits de dynamique des métapopulations prend en compte les différences dans la qualité des parcelles d'habitat : Dans les parcelles sources, où les ressources sont abondantes : les individus produisent plus de descendants que nécessaire pour les remplacer (croissance positive de la population). Le surplus de progéniture est dispersé vers d'autres parcelles (exportations nettes). Dans les parcelles puits, où les ressources sont rares : les populations sont maintenues par l'immigration d'individus (importateurs nets) et les taux de croissance sont négatifs sans immigration.

Le modèle de dynamique source-puits développé par Pulliam est appelé modèle "BIDE rates". Il soutient que l'équilibre de chaque patch sera atteint si :

$$B (\text{naissances}) + I (\text{immigration}) - D (\text{mort}) - E (\text{émigration}) = 0$$

Soit pour la métapopulation lorsque la somme est égale à 0. Il définit donc à l'équilibre qu'un patch sera source si $b > d$ et $e > i$ et qu'un autre sera puits si $d > b$ et $i > e$. Pulliam considère dans ce modèle la variabilité de l'habitat.

Métapopulation de non équilibre :

Chapitre III : Les analyses d'équilibre

C'est un système dans lequel les taux d'extinction à long terme dépassent la colonisation ou vice-versa. Un cas extrême est celui où l'isolement des populations est si grand que la dispersion (et donc recolonisation) est exclue.

Cas intermédiaire :

Un cas intermédiaire constitue un mélange des modèles île-continent, source-puits et de non équilibre.

Chapitre V: La stabilité et la matrice de la communauté :

5.1 La population et son patrimoine génétique : le polymorphisme :

Les individus membres d'une même population, qui appartiennent à la même espèce, présentent toujours entre eux une ressemblance foncière. Celle-ci est à la base de la notion courante d'espèce et permet, le plus souvent sans grande difficulté, de classer et de désigner par son nom spécifique correct tout être vivant.

Cependant, cette ressemblance n'est, en aucun cas, une identité parfaite et la situation qui nous est familière dans l'espèce humaine, où l'individu est toujours identifiable à la fois en tant qu'individu et en tant que membre de la collectivité, existe en fait, à des degrés divers, chez tous les organismes (Ramade, 1978).

Parmi les caractères qui permettent de distinguer les individus, c'est-à-dire le phénotype, certains sont uniquement liés aux stades de développement, telles les différences d'aspect en rapport avec l'âge. D'autres, en revanche, correspondent à des différences dans les génotypes individuels, et leur existence traduit ce que l'on appelle le polymorphisme de la population. Ce polymorphisme comporte diverses modalités. Il peut s'agir de variations dans l'aspect extérieur des individus : par exemple, variation de la coloration de la chevelure ou de l'iris dans l'espèce humaine ; variation du plumage, grisou roux, de la hulotte ; variation de la couleur et de l'ornementation de la coquille du petit escargot des haies.

Chez les plantes, le polymorphisme peut affecter la couleur des fleurs, et c'est ainsi que chez la violette commune, *Viola odorata*, il n'est pas rare de rencontrer des pieds à fleurs blanches.

Il peut s'agir aussi de caractères physiologiques et biochimiques : l'espèce humaine fournit, avec les groupes sanguins, un exemple bien connu de cette situation. Outre le système A, B, O, qui comprend les quatre groupes classiques, on a pu identifier plusieurs autres systèmes indépendants qui correspondent, de la

Chapitre V : La stabilité et la matrice de la communauté

même manière, à la présence sur les hématies ou dans le sérum de substances à propriétés antigéniques différentes. En dehors des vrais jumeaux, il existe peu de chances de trouver deux individus possédant dans le sang strictement les mêmes antigènes, car la diversité des combinaisons possibles est quasiment infinie.

Enfin, dans certains cas, le polymorphisme intéresse la structure des chromosomes. Un exemple est connu chez une espèce de drosophile nord-américaine, *Drosophila pseudoobscura*, chez laquelle un même chromosome peut se rencontrer sous plusieurs types, qui diffèrent les uns des autres par des inversions : un segment de chromosome a subi un retournement de 180° avant de se recoller aux segments terminaux.

La description du polymorphisme d'une population conduit à définir trois catégories de fréquences. Les fréquences phénotypiques correspondent au groupement dans un même ensemble de tous les individus qui présentent le même phénotype ; les fréquences des quatre groupes sanguins du système A, B, O en sont un exemple. Une deuxième catégorie de fréquences est établie avec les fréquences génotypiques ; dans le cas des groupes sanguins, on sait qu'il existe ainsi six génotypes qui correspondent à toutes les combinaisons, homozygotes et hétérozygotes, de trois allèles : O, A, B. Les groupes O et AB n'incluent chacun qu'un seul génotype, respectivement. Les fréquences de ces génotypes sont alors égales aux fréquences phénotypiques correspondantes. En revanche, chacun des deux groupes A et B inclut deux génotypes distincts et les deux types de fréquences ne peuvent alors être confondus (Ramade, 1993).

Pour définir la troisième catégorie, celle des fréquences géniques, ce ne sont plus les individus diploïdes qui sont considérés comme les unités dénombrables, mais les allèles présents dans leurs génotypes. En reprenant l'exemple des groupes sanguins, on définit les fréquences des trois allèles, A, B et O, dans la population.

Population stable : loi (ou équilibre) de Hardy–Weinberg :

Très souvent, les unions se font au hasard, c'est-à-dire, plus précisément, qu'elles sont indépendantes aussi bien des génotypes (on dit qu'il y a absence d'homogamie) que des liens de parenté (absence de consanguinité). Cette situation correspond à ce que l'on appelle la panmixie. Il existe, dans ce cas, des relations simples (loi de Hardy-Weinberg), entre les fréquences p et q des deux allèles a_1 et a_2 et les fréquences des trois génotypes, qui sont p^2 pour le génotype a_1/a_1 , $2pq$ pour a_1/a_2 et q^2 pour a_2/a_2 .

La démonstration que la panmixie aboutit effectivement à ce résultat est aisément apportée. Il suffit de remarquer que, dans une génération née de l'union au hasard des reproducteurs, tout se passe comme si chaque individu prenait naissance par le double tirage au sort de ses deux gamètes. Ce tirage se fait expérimentalement dans les deux cas, dans une urne où les deux types possibles a_1 et a_2 se rencontrent avec les fréquences p et q . Lorsqu'il existe plus de deux allèles, il suffit de considérer que l'urne contient plus de deux possibilités. La validité de la loi de Hardy-Weinberg est certainement très générale. De fait, dans la plupart des cas où la vérification a pu être faite, on s'est aperçu qu'effectivement les populations naturelles étaient sensiblement panmictiques.

Quand il n'y a pas de dominance entre les allèles, les fréquences des génotypes peuvent être directement observées et permettent alors une vérification directe de la loi de Hardy-Weinberg. Dans le système de groupes sanguins M et N, il existe trois groupes qui correspondent aux trois génotypes possibles avec un couple de gènes allèles M et N. Sur 1 279 individus dénombrés en Angleterre, on en a trouvé 28,4 p. 100 du groupe M, 49,6 p. 100 de MN et 22,0 p. 100 de N (Ramade, 2008).

Chapitre V : La stabilité et la matrice de la communauté

Les populations naturelles sont caractérisées par leur diversité génétique.

Pour un locus donné, chaque gène peut être représenté par des allèles différents.

Les individus qui composent la population sont tous génétiquement différents.

Leurs caractéristiques phénotypiques qui résultent de l'expression du génotype (modulé par les interactions avec l'environnement) sont-elles– mêmes différentes.

On dit que l'ensemble des gènes que possède la population à un instant donné constituent le patrimoine génétique de cette population.

On parle de **pool-génétique** ; ce dernier représente l'ensemble des allèles de la population.

Le **phénotype** exprime les potentialités du génotype modulées par les interactions avec l'environnement.

La **génétique des populations** a été créée en 1920 et s'est développée à partir de la théorie scientifique de l'évolution de Darwin (1859).

La génétique des populations est la discipline biologique qui étudie, au niveau collectif des populations d'organismes, les conséquences des trois propriétés fondamentales du matériel génétique : l'aptitude à la reproduction conforme, l'aptitude à être redistribué lors de la reproduction sexuée, l'aptitude à subir des mutations. Sous le nom de population, on désigne tout ensemble d'individus de même espèce cohabitant dans la même aire géographique et reliés génétiquement les uns aux autres. C'est essentiellement au cas des organismes à nombre chromosomique diploïde et à reproduction sexuée biparentale que s'intéresse la génétique des populations classique. La population est alors l'ensemble des individus à l'intérieur duquel s'opère systématiquement le choix des conjoints pour les actes reproducteurs qui assurent le passage d'une génération à la suivante, comme cela est réalisé pour la plupart des organismes supérieurs.

Malgré l'existence d'un important fond génétique commun, les individus

Chapitre V : La stabilité et la matrice de la communauté

d'une population ne sont presque jamais génétiquement identiques. Un même gène peut en effet exister dans une population sous la forme de plusieurs allèles. La description de cette diversité génétique, ou *polymorphisme*, utilise deux notions statistiques : les fréquences des génotypes diploïdes et les fréquences des gènes.

La génétique des populations n'étudie donc que la structure génétique (aspect qualitatif) des populations, laissant l'étude de leur structure spatiale et de leurs fluctuations (aspect quantitatif) aux écologistes et éthologistes. Les objets et les phénomènes qui relèvent de son domaine se prêtent assez aisément à une formulation mathématique abstraite.

Elle permet **d'évaluer l'important de la diversité** génétique de la population.

Si tous les individus d'une population portent des allèles identiques, on a que des **homozygotes**.

Dans ce cas, on parle de **fixation d'allèles** dans la population.

Dans la plus part des cas, il existe 2 allèles pour un gène donné.

Donc on peut calculer les différentes fréquences alléliques. Et on analyse, dans l'espace et dans le temps, le maintien ou l'évolution de cette diversité génétique.

Au cours de l'évolution, il peut y avoir des variations de ces fréquences alléliques et de telles variations sont l'illustration de ce qu'on appelle la micro-évolution.

5.2 Niche écologique

Il s'agit de l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue la population. Il correspond à un espace à n dimensions (facteurs abiotiques et biotiques)

-Axe spatial,

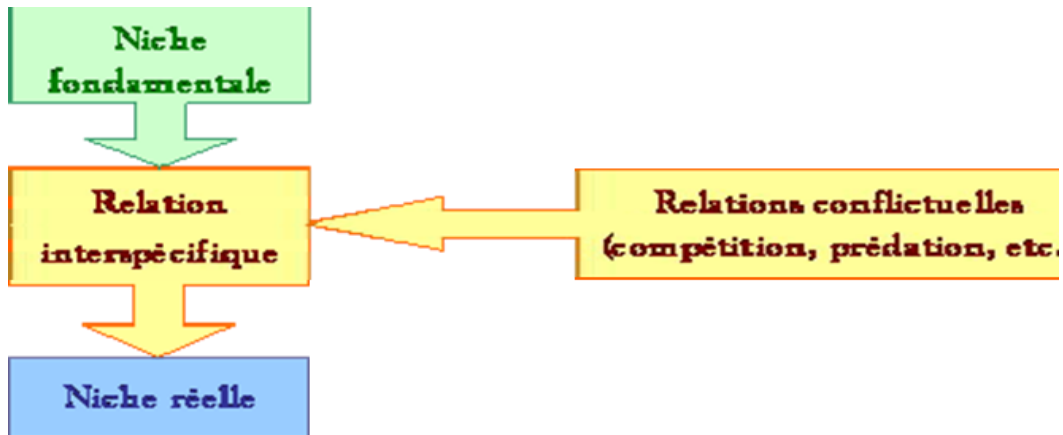
-Axe temporel,

-Axe temporel, etc.

- Niche fondamentale :

Chapitre V : La stabilité et la matrice de la communauté

Elle réunit les conditions idéales pour la survie de l'espèce.



Neutralisme :

Il s'agit de la cohabitation pacifique en toute ignorance.

Relation de coopération :

Commensalisme :

Il s'agit de l'art de profiter sans nuire : une espèce va profiter de la présence d'une autre espèce sans réduire la valeur sélective de celle-ci (= contribution à la génération suivante).

Le profit consiste à la protection, la nutrition, le déplacement sans porter préjudice à l'espèce utilisée.

Exemples :

Les plantes épiphytes (= qui vivent sur d'autres plantes) comme les mousses, les orchidées.

Notion de support avec une capture d'ions et un accès à la photosynthèse.

Du commensalisme au mutualisme :

Il s'agit d'une relation bénéfique aux 2 espèces mais qui n'est pas obligatoire, vitale.

Chapitre V : La stabilité et la matrice de la communauté

Exemples :

- Les grands herbivores (comme le buffle de Tanzanie) et les oiseaux (comme le héron–garde–bœuf) Les oiseaux se nourrissent des puces et avertissent d'un danger en s'envolant.

Symbiose :

Il existe 3 types.

Type	Situation des 2 symbiotes (A et B)	Exemple
<i>Ectosymbiose</i>	Juxtaposition des 2 symbiotes ou contact superficiel	Lichens
<i>Mésosymbiose</i>	A est à l'intérieur (dans une cavité) de B	Rumen
<i>Endosymbiose</i>	A est à l'intérieur (dans des vésicules d'endocytose) des cellules de B	Nodosité

Chapitre VI : Les modèles de la concurrence Lotka - Volterra

Les équations de Lotka-Volterra, que l'on désigne aussi sous le terme de "modèle proie-prédateur", sont un couple d'équations différentielles non-linéaires du premier ordre, et sont couramment utilisées pour décrire la dynamique de systèmes biologiques dans lesquels un prédateur et sa proie interagissent.

Elles ont été proposées indépendamment par Alfred James Lotka en 1925 et Vito Volterra en 1926.

6.1 Modèle de deux proies et un prédateur

On considère un modèle où deux populations, l'une de densité x , l'autre de densité y , sont en compétition. Il y a en plus une troisième population, de densité z , qui exerce sa prédation sur ces deux populations.

Pour certaines valeurs des paramètres, la dynamique de ces trois populations conduit à un attracteur complexe, du même genre que celui du modèle de Lorenz. L'attracteur n'est ni un point, ni un cycle limite mais un ensemble fractal. Les équations différentielles de ce modèle :

$$\begin{cases} \dot{x} &= x(1 - x - y - 10z) \\ \dot{y} &= y(1 - 1.5x - y - z) \\ \dot{z} &= z(-1 + 5x + 0.5y - 0.01z) \end{cases}$$

L'expérience numérique ci-dessous illustre la *sensibilité aux conditions initiales*. On prend deux conditions initiales proches sur l'attracteur. Pendant un certain temps, les deux trajectoires correspondantes sont proches mais elles se séparent nettement, avant de se rapprocher à nouveau à cause du fait que les trajectoires sont confinées dans l'attracteur (sans jamais se croiser à cause du déterminisme). Et ainsi de suite.

Le phénomène remarquable est qu'on ne peut pas prédire quand les deux trajectoires vont se rapprocher à nouveau : il n'y a pas de périodicité, les mouvements

Chapitre VI : Les modèles de la concurrence Lotka-Volterra

ont l'air erratique alors que le système est déterministe : c'est ce qu'on appelle le *chaos déterministe*.

Pour plus de clarté, on projette la dynamique dans le plan (Oxy) et on visualise également $x(t)$.

6.2 Modèle simple de compétition entre deux populations

Le modèle présenté ici est le modèle le plus simple décrivant deux populations qui sont en compétition pour une ressource commune (nourriture, espace, etc). On note $x(t)$ la densité de la population 1 et $y(t)$ la densité de la population 2.

Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - a_{12}y) \\ \dot{y} = \rho y(1 - y - a_{21}x) \end{cases}$$

où ρ , a_{12} et a_{21} sont des paramètres positifs. Si la population 2 est absente, alors $x(t)$ tend vers 1 et vice-versa. Quand les deux populations sont présentes, chacune inhibe le développement de l'autre. L'impact (négatif) de la population 2 sur la population 1 est proportionnel à $x(t)y(t)$. Cet impact est mesuré par le coefficient a_{12} qui représente la pression compétitive exercée sur la population 1 par la population 2. De même, l'impact de la population 1 sur la population 2 est mesuré par a_{21} .

6.3 Le modèle de Lotka-Volterra, entre discret et continu

➤ Le modèle continu :

Le système de Lotka-Volterra continu est le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases}, \quad (\text{E})$$

Avec des conditions initiales $x(0) = x_0 > 0$ et $y(0) = y_0 > 0$. Ce modèle est sensé représenter l'évolution de deux populations, l'une de proies (par exemple des capybaras, dont la population est notée x) et l'une de prédateurs (par exemple des caïmans, dont la population est notée y). L'idée de la modélisation du système proie-prédateur (ou capybara-caïman) et de dire que la population de proies se reproduit à une vitesse a en l'absence de prédateurs, et se fait manger à une vitesse proportionnelle au nombre de prédateurs, à savoir by ; de même la population de prédateurs meurt à une vitesse c en l'absence de proies et se reproduit d'autant plus qu'il y a de proies (à la vitesse dx). Il va sans dire que cela reste un modèle imparfait : non seulement il est évident qu'une population ne saurait être continue (jusqu'à preuve du contraire, personne n'a jamais vu un continuum de capybaras), mais on ne tient pas compte de beaucoup d'autres paramètres naturels : d'autres prédateurs, des maladies, les variations de la météo, des phénomènes de surpopulation etc.

6.4 Etude qualitative du modèle continu :

-Pour toutes les conditions initiales $x_0 > 0$ et $y_0 > 0$, les solutions de (E) sont définies pour tous les temps positifs et de plus, pour tout $t \geq 0$, $x(t)$ et $y(t)$ sont strictement positifs (ce qui est une condition nécessaire pour que les quantités x et y représentent bien une population réelle).

-La quantité :

$$H(x, y) = dx + by - c \ln x - a \ln y \quad (\mathbf{1})$$

est constante au cours du temps (c'est une intégrale première).

-Toutes les orbites $(x(t); y(t))$ sont périodiques ; chacune parcourt la sous-variété de \mathbf{R}^2 définie par l'équation $H(x; y) = H(x_0; y_0)$. Autrement dit, il existe un temps T auquel les populations de capybaras et de caïmans sont les mêmes qu'au temps 0 ; puisque les équations gouvernant le système sont indépendantes du temps (le système est dit

autonome), on aura aussi les mêmes populations de capybaras et de caïmans au temps $2T$, $3T$ etc. De plus, le système possède un unique point fixe (elliptique) différent de $(0; 0)$, à savoir $(c/d; a/b)$: si $x(0) = c/d$ et $y(0) = a/b$, alors les populations de capybaras et de caïmans sont constantes au cours du temps.

➤ **Modèle discret :**

A priori, il n'y a aucune raison particulière de modéliser le système capybara-caïman par un modèle continu plutôt qu'un modèle discret (en temps). On peut donc chercher à étudier le modèle discret correspondant au modèle continu (E) : dans le cas continu, on a, en développant $x(t)$ à l'ordre 1,

$$x(t+h) = x(t) + h.x'(t) + o(h) = x(t) + h(ax(t) - bx(t)y(t)) + o(h).$$

Le modèle discret à l'ordre 1 correspondant s'obtient en négligeant le reste du développement pour un pas de temps h fixé, i.e. en considérant l'équation :

$$x(t+h) = x(t) + h(ax(t) - bx(t)y(t)).$$

Et de même pour $y(t)$:

$$y(t+h) = y(t) + h(-cy(t) + dx(t)y(t)).$$

Ces équations nous permettent, à partir de $x(0)$ et de $y(0)$, de calculer $x(h)$ et $y(h)$, puis $x(2h)$ et $y(2h)$, $x(3h)$ et $y(3h)$ etc. En remplaçant les notations $x(nh)$ et $y(nh)$ par celles (plus naturelles lorsqu'on a des suites) x_n et y_n , on aboutit au système d'équations suivant :

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a' + 1)x_n - b'x_ny_n \\ y_{n+1} = (-c' + 1)y_n + d'x_ny_n \end{cases}, \quad (\text{E}')$$

où on a posé $a' = ha$, $b' = hb$, $c' = hc$ et $d' = hd$. Comme avant, on impose les conditions initiales $x_0 > 0$ et $y_0 > 0$. Rappelons que le réel $h > 0$ correspond au pas de temps du système continu ; a priori plus on prend h petit, plus le système discret (E') se rapprochera du système continu (E).

Chapitre VI : Les modèles de la concurrence Lotka-Volterra

Lorsqu'on étudie le système discret, la première constatation est que la perte de la continuité empêche d'utiliser des arguments de connexité comme dans le modèle discret ; il n'y a donc plus aucune raison pour que les populations x_n et y_n restent tout le temps positives (on peut donc avoir un continuum négatif de capybaras). Pire encore, on montre que la quantité \mathbf{H} (définie par (1) en mettant des primes partout) est strictement croissante au cours du temps, ce qui fait que le système discret est extrêmement instable. En effet :

$$\begin{aligned}\delta_n &= H(x_{n+1}, y_{n+1}) - H(x_n, y_n) \\ &= d'((a' + 1)x_n - b'x_n y_n) + b'((-c' + 1)y_n + d'x_n y_n) \\ &\quad - c' \ln((a' + 1)x_n - b'x_n y_n) - a' \ln((-c' + 1)y_n + d'x_n y_n) \\ &\quad - d'x_n - b'y_n + c' \ln x_n + a' \ln y_n\end{aligned}$$

En réunissant la première et la dernière ligne et en développant les logarithmes dans la seconde, on obtient :

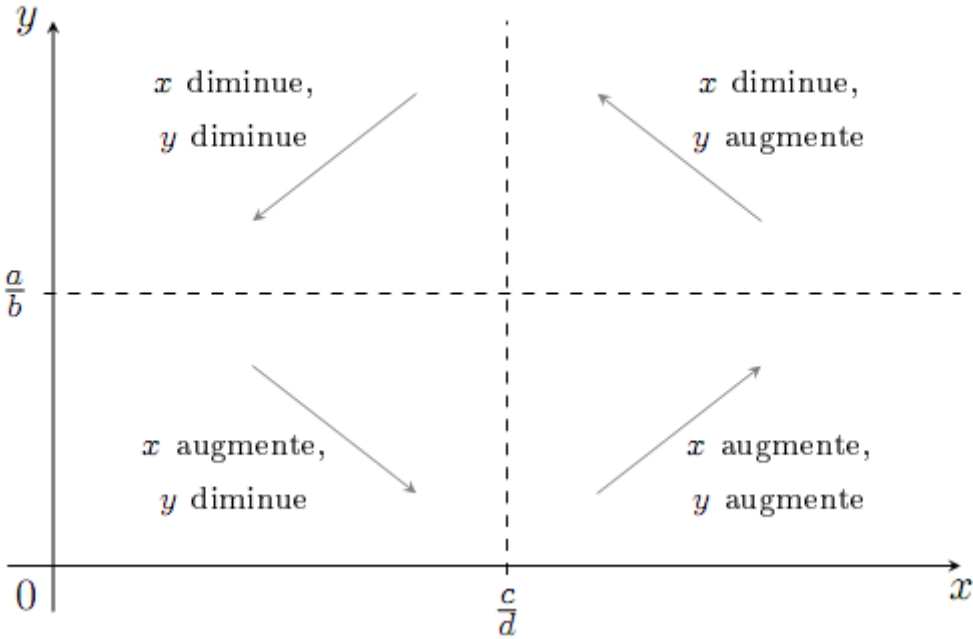
$$\begin{aligned}\delta_n &= a'd'x_n - b'c'y_n + c' \ln x_n + a' \ln y_n \\ &\quad - c'(\ln x_n + \ln(a' + 1 - b'y_n)) - a'(\ln y_n + \ln(-c' + 1 + d'x_n)) \\ &= a'd'x_n - b'c'y_n - c' \ln(a' + 1 - b'y_n) - a' \ln(-c' + 1 + d'x_n)\end{aligned}$$

La concavité du logarithme permet d'écrire que $\ln(1 + x) \leq x$, on en déduit que :

$$\delta_n \geq a'd'x_n - b'c'y_n - c'(a' - b'y_n) - a'(-c' + d'x_n) = 0, \quad (2)$$

avec inégalité stricte si $x_n \neq c'/d'$ ou si $y_n \neq a'/b'$, autrement dit si $(x_n; y_n)$ n'est pas égal au point d'équilibre du modèle continu. Ainsi, si la condition initiale est différente du point d'équilibre $(c'/d'; a'/b') = (c/d; a/b)$, la quantité $\mathbf{H}(x; y)$ est strictement croissante au cours du temps. On peut même affiner l'inéquation 2 : pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\eta > 0$ tel que si $|x_n - c'/d'| \geq \varepsilon$ ou si $|y_n - a'/b'| \geq \varepsilon$.

Chapitre VI : Les modèles de la concurrence Lotka-Volterra



Chapitre VII : interactions prédateur-proie modèles Lotka – Volterra

Le modèle de Lotka - Volterra décrit l'évolution d'une population proie et d'une population prédatrice en interaction.

7.1 Aspects mathématiques et graphiques du modèle:

On s'intéresse à l'évolution de deux populations en situation de prédation où **N** est l'effectif des proies et **P** l'effectif des prédateurs. Le modèle permet de prévoir l'évolution des populations l'une par rapport à l'autre. On considère là encore un écosystème isolé *sans migrations*.

Les équations différentielles :

- Effectif des proies N_t (variation infinitésimale au cours du temps) :

$$\frac{dN}{dt} = r N_t - a N_t P_t$$

- Effectif des prédateurs P_t (variation infinitésimale au cours du temps) :

$$\frac{dP}{dt} = q P_t N_t - b P_t$$

r : **taux d'accroissement des proies** (natalité – mortalité, hors mortalité due à la prédation)

a : **taux de proies prélevées par les prédateurs** (nombre de proies tuées par unité de temps)

– **a × N_t × P_t** correspond au **taux de prédation**.

q : **facteur de conversion de proies en jeunes prédateurs** = nombre de descendants qu'un prédateur peut avoir après l'ingestion d'une proie (nombre évidemment inférieur à 1) ; c'est un taux d'accroissement dépendant des proies ingérées.

Chapitre VII : Interaction prédateur-proie modèles Lotka – Volterra

b : **taux de mortalité intrinsèque des prédateurs** non dépendant du nombre de proies.

$q \times Pt \times Nt$ correspond au **taux de natalité des prédateurs par individu et par unité de temps**. Il dépend des proies disponibles.

Ce système d'équations est classiquement utilisé comme modèle pour la dynamique du lynx et du lièvre des neiges, pour laquelle de nombreuses données de terrain ont été collectées sur les populations des deux espèces par la Compagnie de la baie d'Hudson au XIXe siècle.

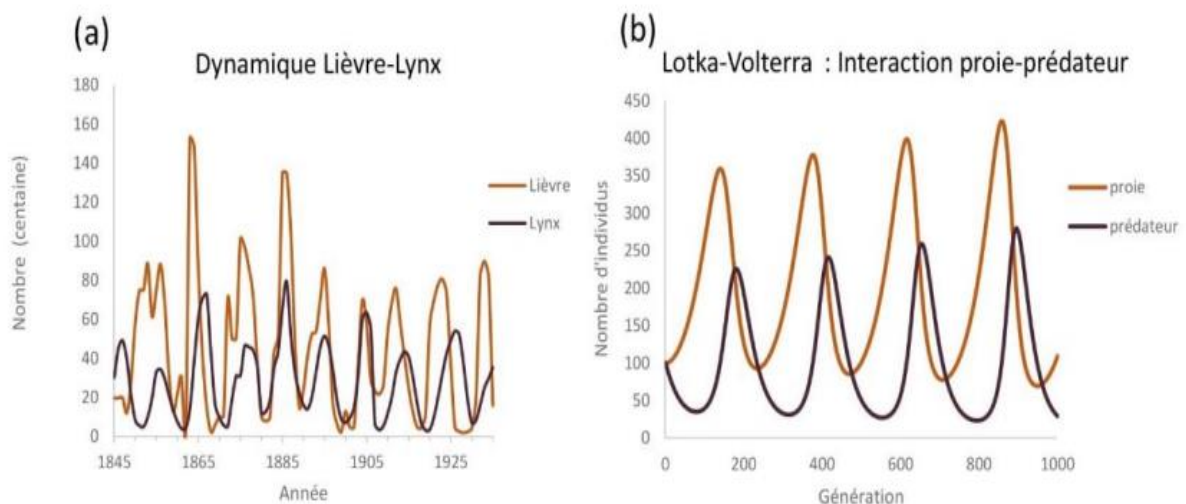


Fig. 11 : (a) Dynamique de l'abondance du prédateur le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et de la proie le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) dans la baie d'Hudson au Canada entre 1845 et 1935 (b) Dynamique des abondances prédateur-proie selon les équations de Lotka-Volterra.

Les interactions prédateur-proie induisent une dynamique cyclique de l'abondance des espèces au cours du temps. C'est ce qui a été mis en évidence par les modèles prédateur-proie de Lotka-Volterra. Lorsque que les proies augmentent en nombre, la ressource devient plus importante pour les prédateurs qui vont augmenter en abondance. Plus l'abondance du prédateur est grande, plus le nombre de proies consommées est important. Ainsi le nombre de proies diminue et il n'y a plus assez de proies pour les prédateurs qui diminuent à leur tour. En théorie, tant que le nombre de

Chapitre VII : Interaction prédateur-proie modèles Lotka – Volterra

prédateurs ou de proies ne tombe pas à zéro, ce cycle peut se répéter indéfiniment (Dajoz, 1972).

Chapitre VIII: Modèles interactions métapopulation prédateur-proie :

8.1 Que signifie relation prédateur-proie ?

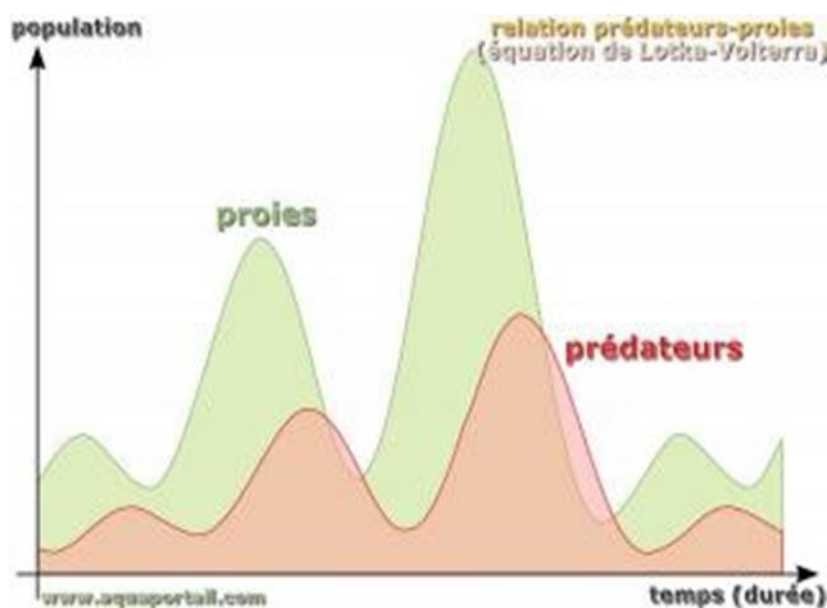
Un *prédateur* est un organisme qui consomme tout ou une partie du corps d'un autre organisme — vivant ou récemment tué — qui constitue sa *proie*.

Dans la prédation, un prédateur mange tout ou une partie du corps de sa proie, avec un effet positif (+) sur le prédateur et un effet négatif (-) sur la proie.

La *relation prédateur-proie*, ou rarement la relation proie-prédateur, décrit l'interaction dynamique entre les populations de prédateurs et de proies pendant de longues périodes. C'est un modèle simplifié d'une section des réseaux alimentaires qui sont analysés dans le domaine biologique de l'écologie.

Les relations prédateurs-proies peuvent être représentées mathématiquement et peuvent être utilisées dans une mesure limitée pour prédire les tendances démographiques futures. Le modèle mathématique dépend des *équations de Lotka-Volterra*

Des relations prédateurs-proies en équation:



Les fluctuations de population chez les prédateurs et les proies selon le modèle de Lotka-Volterra. Il est typique que la courbe du prédateur (brun rougeâtre) suive la courbe de la proie.

8.2 Le modèle Lotka-Volterra:

Dans le modèle Lotka-Volterra, les prédateurs et les proies montrent des fluctuations de fréquence couplées. Un approvisionnement abondant en nourriture ou en proie permet aux voleurs d'élever beaucoup de progéniture de sorte que la population de prédateurs se développe. La plus grande densité de population des prédateurs conduit à un appauvrissement de la population de proies et donc à un manque d'approvisionnement alimentaire pour les prédateurs, de sorte que peu ou pas de jeunes animaux peuvent être élevés et affamer les prédateurs adultes faibles. Ce déclin de la population de prédateurs permet maintenant à la population de proies de se rétablir et le cours périodique recommence.

Le modèle, cependant, est ce qu'on appelle des cycles stables neutres. Cela signifie: les cycles sont produits sans influences externes, la longueur du cycle résulte du choix des variables (sans temporisation), sans perturbation externe, ces cycles se poursuivraient pour toujours sans aucune déviation. Mais les cycles réellement observables dans les systèmes naturels ne peuvent généralement pas se produire à cause de ce mécanisme, en raison des variations inévitables et toujours agissantes des variables environnementales, les populations soumises à la dynamique du modèle fluctueraient en réalité de façon acyclique et erratique. Les populations dont les variations ne peuvent être expliquées que par le modèle sont peu susceptibles d'exister. Néanmoins, le modèle est utile en première approximation pour expliquer les variations de densité de population couplées.

Le cas le plus connu, dans lequel des cycles couplés et retardés pour la population d'un prédateur et sa proie ont été observés dans la nature, sont les cycles du

Chapitre VIII : Modèles interactions métapopulation prédateur-proie

lièvre d'Amérique *Lepus americanus* et de son prédateur, le lynx *Lynx canadensis*. Les espèces montrent sur une vaste

Chapitre VIII : Modèles interactions métapopulation prédateur-proie

zone (une grande partie du nord de l'Amérique du Nord, de l'Alaska à Terre-Neuve) un cycle d'environ dix ans de longueur (effectivement observé : 9-11 ans). Cet exemple a même été adopté dans les manuels. A l'origine interprété comme un exemple particulièrement frappant d'une oscillation du type Lotka-Volterra, selon des études récentes, les conditions ici sont beaucoup plus compliquées. Les populations de grands lapins semblent s'effondrer principalement en raison du manque de nourriture.

Cependant, la nourriture ne se fait pas rare ici (les lapins ne mangent pas leur habitat), mais la bonne nourriture avec la valeur nutritive élevée. Les plantes broutées peuvent former des poisons de pâturage (toxines) pendant le pâturage intensif, ce qui les rend moins comestibles pour les lapins. Ils ne forment ces toxines (énergétiquement chères) que lorsqu'une forte pression d'alimentation existe. L'interaction du lièvre d'Amérique "prédateur" et de sa "proie" à base de plantes semble être le moteur du cycle. Le lynx ne suit donc que passivement. Cet exemple (qui en aucun cas n'a été éclairci jusque dans les moindres détails) montre clairement qu'il faut se méfier des explications simples des faits complexes, même s'ils semblent bien cadrer dans le modèle utilisé pour l'explication.

8.3 Équilibres prédateurs-proies:

Les populations prédatrices-proies tendent à montrer un comportement chaotique dans des limites où la taille des populations change de manière aléatoire, mais obéit en fait à des lois déterministes basées uniquement sur la relation entre une population et sa source de nourriture illustrée par l'équation de Lotka-Volterra.

Les populations prédatrices-proies tendent à montrer un comportement chaotique dans des limites où la taille des populations change de manière aléatoire, mais obéit en fait à des lois déterministes basées uniquement sur la relation entre une population et sa source de nourriture illustrée par l'équation de Lotka-Volterra.

Un exemple expérimental de ceci a été montré dans une étude de huit ans sur de petites créatures de la mer Baltique telles que le plancton, qui ont été isolées du reste de l'océan. Chaque membre de la chaîne alimentaire a été montré à tour de rôle

Chapitre VIII : Modèles interactions métapopulation prédateur-proie

multiplier et diminuer, même si les scientifiques ont gardé les conditions extérieures constantes. Un article dans la revue Nature a déclaré : "*Les techniques mathématiques avancées ont prouvé la présence indiscutable du chaos dans ce réseau trophique... une prédiction à court terme est possible, mais la prédiction à long terme ne l'est pas*".

Il existe obligatoirement un équilibre prédateurs-proies, sinon les proies disparaîtraient, et les prédateurs ensuite, menant à la fin du réseau trophique de la chaîne alimentaire. C'est le principe de l'**équilibre de la nature** avec des règles de sélection naturelle.

Des difficultés qui s'expliquent par la faible complexité du modèle et ses limites :

Si le modèle présente l'intérêt de proposer une possible quantification des effets de la prédation sur la dynamique des populations, sa simplicité et la négligence de nombreux paramètres en font un modèle trop grossier pour assurer pleinement son rôle prédictif.

Les limites principales que l'on peut relever sont par exemple :

Une proie possède rarement dans la nature un seul prédateur,

Un prédateur possède rarement dans la nature une seule proie,

Dans le modèle, le taux d'attaque est une constante alors que beaucoup de facteurs fonctionnels (faim, sommeil, période de la journée ou de l'année, disponibilité en autres ressources...) peuvent faire varier la réponse du prédateur à la présence d'une proie,

Les variations de la population de proies en lien avec leurs propres ressources nutritives ne sont pas envisagées.

Références

Références bibliographiques

- AULY T., HOFFMANN F. & MEYER A.-M. (2011). Petit vocabulaire de l'environnement. *Éditions confluentes, Bordeaux*, 88 p.
- BARBAULT R. (1981). Ecologie des populations et des peuplements. *Masson, Paris*, 200 p.
- BLONDEL J. (1979). Biogéographie et écologie. *Collection d'écologie, Masson, Paris*, 171 p.
- BONNIN M. (2008). Les corridors écologiques. Vers un troisième temps du droit de la conservation de la nature ? *L'Harmattan, Paris*, 272 p.
- DAJOZ R. (1972). Précis d'écologie. *Dunod, Paris*. 434 p.
- DARVEAU P., VIEL J. (1982). Pour une pensée écologique, *Montréal, Guérin*, 1982, 313 p.
- DELBARD O. (2011). Dictionnaire bilingue de l'environnement et du développement durable. *Pocket, Paris*, 351 p.
- DUROCHER R. (1995). Pour un monde écologique, *Montréal, École Nouvelle*, 258 p.
- GRALL J. & COÏC N. (2005). Synthèse des méthodes d'évaluation de la qualité du benthos en milieu côtier. *IFREMER*, 91 p.
- LEVEQUE C. & MOUNOLOU J.-C. (2009). *Biodiversité, dynamique biologique et conservation*. 2ème édition *Dunod, Paris*. 259 p.
- PARADIS O., ST-PIERRE L. (1996). Écologie, Laval, *Édition HRW*, 408 p.
- POURRIOT R. & MEYBECK M. (1995). Limnologie générale. *Masson, Paris*, 956 p.
- RAMADE F. (1978). Éléments d'écologie appliquée. *McGraw-Hill Inc., Paris*. 576 p.
- RAMADE F. (1993). Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. *Ediscience international, Paris*, 822 p.
- RAMADE F. (2008). Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. *Dunod, Paris*, 737 p.
- UICN (2012). Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : Version 3.1. Deuxième. édition. *Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni : UICN*. vi + 32pp.

Références

Biblio-net :

- <http://www.etab.accaen.fr/amfrevil/2000/haie/chaine.htm>
- <http://www.acnice.fr/iennice6/annexe/sn/Page6.htm>
- <http://worldwildlife.org/science/wildfinder/>
- <http://www.ecology.uq.edu.au/marxan.htm>
- <http://www.glossaire-international.com/pages/classement-alphabetique/a-2.html>
- <http://termecologie.free.fr/Glossaire.htm>
- <http://www.glossaire.eaufrance.fr/glossaire>