

Chapitre 16

Les populations et leur démographie

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Les paramètres démographiques d'une population
- 2 La variation démographique et sa modélisation
- 3 Les facteurs de la variation démographique

ZOOM

- 1 Estimation de l'effectif d'une population
- 2 La notion de stratégie en écologie
- 3 Le modèle de Lotka et Volterra

INTRODUCTION

Une population constitue un niveau d'intégration supérieur à celui de l'organisme. Elle est définie comme un ensemble d'individus de même espèce, vivant simultanément dans un même milieu. La population est la pièce élémentaire des systèmes écologiques. La variation du nombre de ses individus (variation démographique) est une composante de sa dynamique.

- Quels paramètres permettent de caractériser l'état démographique d'une population ?
- Comment varie son effectif ?
- Quels facteurs (intrinsèques à la population, ou extrinsèques) influencent ces variations démographiques ?

1 Les paramètres démographiques d'une population

Deux types de paramètres démographiques permettent de caractériser une population : les uns sont de véritables variables d'état du système représenté par la population ; les autres rendent compte des processus démographiques et dépendent de ces variables d'état.

1.1 L'effectif total et sa distribution

L'effectif (nombre des individus d'une population ou d'un sous-groupe de cette population) reflète l'abondance de la population à un moment donné. Les méthodes pour l'estimer dépendent de la nature des organismes de la population.

Chez les plantes clonales (à reproduction asexuée), on différencie l'individu génétique, le **genet** (cadre bleu de la figure 16.1), de l'individu au sens fonctionnel, le **ramet** (cercle rouge).

ZOOM 1

Estimation de l'effectif d'une population

Un ensemble de ramets (ou colonie) peuvent appartenir à un même genet (ce sont des clones), qu'ils soient connectés entre eux (comme à gauche de la figure) ou non.

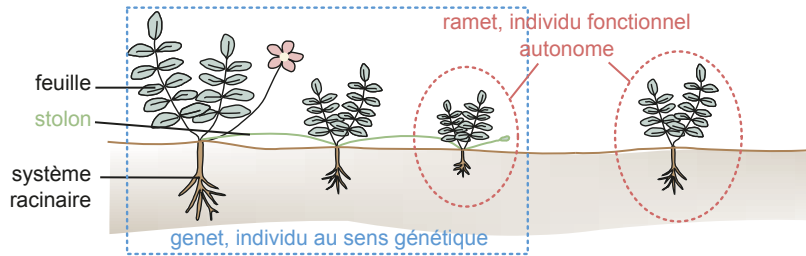


Figure 16.1 La notion d'individu génétique (genet) et fonctionnel (ramet) chez les plantes.
(D'après Lafarge M. et Durand J.L., 2011. *Comment l'herbe pousse*. Editions Quae).

Le nombre d'individus par unité de surface, ou **densité de la population**, est très souvent limité par les ressources du milieu ; on parle alors de densité - dépendance (voir § 3.1).

Dans un milieu donné, les individus d'une population s'organisent dans l'espace. Cette **distribution spatiale** est régie par des facteurs biologiques ou environnementaux. On en distingue trois principaux types (figure 16.2).

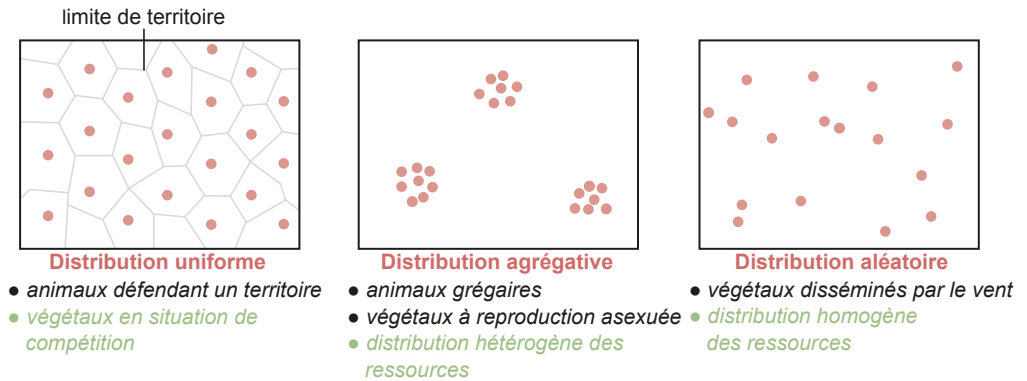


Figure 16.2 Principaux types de distribution spatiale des individus d'une population.

En noir les facteurs liés à la biologie de la population ; en vert les facteurs environnementaux. La distribution des effectifs peut varier au cours du temps, de façon saisonnière ou en fonction de la date d'installation de la population dans son milieu : une population de plantes dont les graines sont disséminées par le vent a d'abord une distribution aléatoire ; plus tard, si cette plante se reproduit de façon asexuée, les descendants forment des agrégats autour de la plante souche.

1.2 Les paramètres caractérisant la composition de la population

Tous les individus d'une population ne contribuent pas de la même façon à sa dynamique. Deux exemples illustreront l'importance de distinguer plusieurs catégories au sein d'une population.

a) Effectifs par classe d'âge

De nombreux organismes ne se reproduisent pas de façon uniforme au cours de leur vie. La démographie d'une population dépend alors de la proportion de ses individus en âge de procréer. L'estimation **du nombre d'individus de chaque tranche d'âge**, de la **sex-ratio** (rapport des effectifs de mâles et de femelles dans la population), de la **fécondité** (nombre moyen de descendants par femelle) contribue aussi à définir l'état de la population. Ainsi, la pyramide des âges

de la population de mésanges de la [figure 16.3a](#) montre une base large (présence de nombreux jeunes), qui se rétrécit jusqu'au sommet, caractéristique d'une population en expansion. Ce type de schématisation permet de distinguer deux autres types de structures : stable ou déclinante ([figure 16.3b](#)).

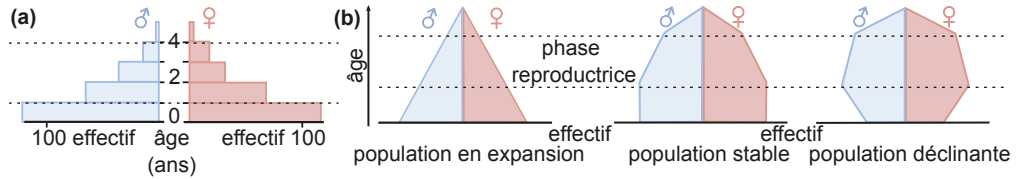


Figure 16.3 (a) Pyramide des âges d'une population de mésanges ; (b) représentation schématique de trois types de populations.

Repérer l'importance relative de l'effectif des individus n'étant pas encore en âge de procréer (base du graphique), par rapport à l'effectif des individus en phase reproductrice.

b) Effectifs par stade physiologique

Dans une population, à un moment donné, on peut définir différents stades de développement. La succession de ces stades dans le temps correspond à la **phénologie de l'espèce** ; elle dépend de facteurs environnementaux (le plus souvent saisonniers). Il en découle que dans une population, à un moment donné, un mélange de ces stades phénologiques peut être observé. Chez les poacées d'une prairie ([figure 16.4](#)), les individus de la phase végétative sont uniquement composés d'organes (racines, feuilles) servant à acquérir les ressources nutritives ; ils sont limités à se reproduire de façon clonale. Sous l'effet cumulé de températures basses en hiver et de l'augmentation de la photopériode au début du printemps, le passage du stade végétatif au stade reproducteur (où se forment des organes producteurs de gamètes) s'accompagne de modifications morphologiques (apparition d'une tige et d'une inflorescence) et anatomiques (renforcement de tissus de soutien rigides et lignifiés). La biomasse s'accroît mais elle est alors surtout constituée de molécules des parois (cellulose) plus difficiles à digérer.

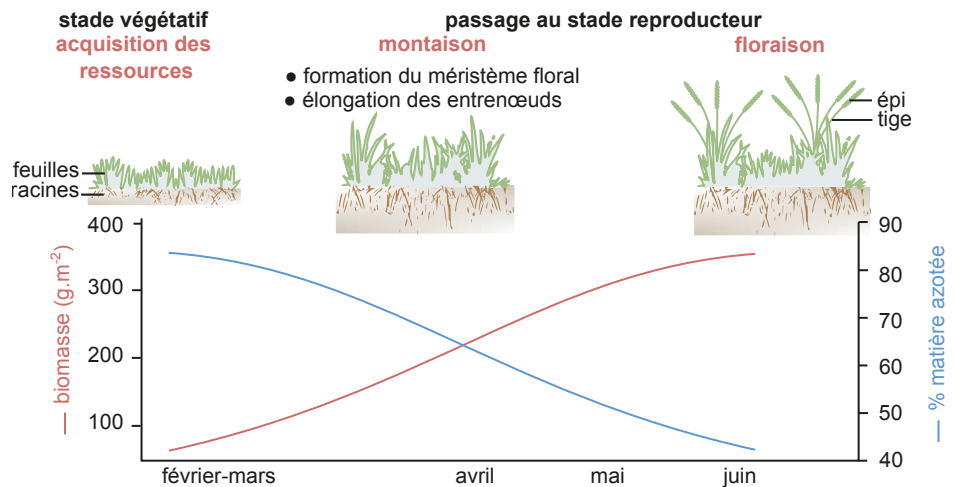


Figure 16.4 Stades phénologiques et évolution de la quantité (biomasse) et de la qualité fourragère (en % d'azote) d'une population de dactyle.

(Adapté de Innov'Herbe 2020).

Corrélativement, la teneur en azote diminue, par un phénomène de dilution de l'azote dans des molécules dont la quantité de carbone est de plus en plus importante. Au fur et à mesure

de l'avancement de la végétation, la production augmente, mais la valeur nutritive des tissus diminue.

Le suivi phénologique permet aussi d'étudier les effets des variations climatiques sur les populations (par exemple floraisons ou maturation des fruits plus précoces).

1.3 Les processus démographiques

Quatre processus démographiques tendent à faire varier les effectifs (tableau 16.1).

Tableau 16.1 Les processus démographiques.

Conséquence	Processus	Définition	Facteurs de contrôle ⁽¹⁾
Augmentation de l'effectif	natalité	nombre de naissances ou de nouveaux descendants	sex-ratio ; fécondité ⁽²⁾ ; effectif des classes sexuellement matures ; viabilité à la naissance ; disponibilité des ressources
	immigration	nombre d'arrivées de nouveaux individus de l'espèce en provenance d'autres populations	déplacement actif (animaux) ou passif (semences des angiospermes)
Diminution de l'effectif	mortalité	nombre de décès	effectif des classes d'âge ; disponibilité des ressources ; prédation ; parasitisme
	émigration	nombre de départs hors de la population	suit souvent la période de reproduction

(1) En gras les facteurs extérieurs à la population.

(2) La fécondité s'exprime en nombre moyen de descendants par femelle.

Chacun de ces paramètres est évalué pendant une unité de temps. Il peut être rapporté à un nombre donné d'individus (qu'il convient de préciser, par exemple pour 1 000 individus), ce qui définit un **taux**.

L'évaluation des paramètres démographiques permet de décrire l'état d'une population à un moment ou pendant une période donnée. Le suivi de ces paramètres au cours du temps permet l'étude des variations démographiques.

2

La variation démographique et sa modélisation

2.1 Taux de croissance intrinsèque d'une population

À un instant donné, on définit le **taux de croissance intrinsèque** d'une population (noté r) comme la différence entre le nombre de nouveaux individus issus de la reproduction (nn) ou de l'immigration (ni) et celui des individus morts (nd) ou émigrés (ne), le tout rapporté à l'effectif total N (taux de croissance *per capita*, ou par tête, *i.e.* individu).

$$r = \frac{(nn + ni) - (nd + ne)}{N}$$

La même différence rapportée à la population initiale N_0 définit le taux de croissance effectif.

$$r_e = \frac{(nn + ni) - (nd + ne)}{N_0}$$

La figure 16.5 résume la façon dont les paramètres démographiques influencent le taux d'accroissement d'une population.

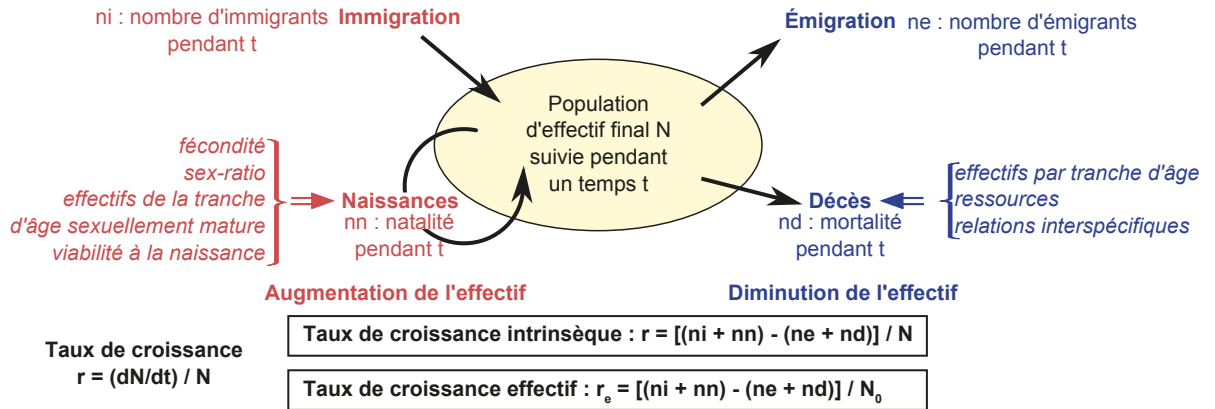


Figure 16.5 Les principaux processus démographiques et les facteurs dont ils dépendent.

2.2 Deux modèles mathématiques simples de la variation d'effectif

Une variation élémentaire d'effectif au cours du temps t sera alors décrite comme $\frac{dN}{dt} = r \cdot N$ avec r , le taux de croissance intrinsèque par tête (*per capita*), et N , l'effectif de la population.

Cette relation peut aussi s'écrire : $\frac{dN}{dt} = r \cdot dt$ (1)

a) Modèle exponentiel : taux d'accroissement indépendant de l'effectif

Si r est constant et indépendant de l'effectif de la population, en intégrant la relation (1) sur un intervalle de temps t , à partir d'une population initiale d'effectif N_0 , on obtient la relation (2).

$$N = N_0 \cdot e^{rt} \quad (2)$$

La croissance de la population apparaît donc **exponentielle** (figure 16.6a). Cela s'observe fréquemment, dans des cultures de micro-organismes (bactéries, paramécies ou levures), sur un milieu neuf. L'accroissement exponentiel peut aussi se rencontrer naturellement dans les océans, avec les micro-organismes planctoniques qui pullulent (*bloom*) ou dans des jeunes populations de pluricellulaires, qui conquièrent un nouveau milieu.

b) Modèle logistique

Cependant, l'accroissement exponentiel ne semble s'appliquer que pour des populations à faible effectif. En effet, un milieu naturel présente des ressources nutritives et un espace limités. Le taux d'accroissement r diminue quand la densité de population augmente, du fait de la **compétition intraspécifique**. Cela conduit à introduire un autre paramètre : la **capacité biotique** (ou charge biologique maximale), c'est-à-dire le nombre maximal d'individus que le milieu peut porter, noté K . Une autre relation exprime alors la croissance de l'effectif : c'est la loi d'accroissement **logistique** des populations.

$$\frac{dN}{N} = r_{\max} \times \left(1 - \frac{N}{K}\right) dt \quad (3)$$

Où $1 - \frac{N}{K}$ représente la résistance du milieu.

L'effectif s'accroît selon deux phases (figure 16.6), exponentielle au début (tant que l'effectif est inférieur à la capacité biotique) et stationnaire ensuite : la densité de la population exerce un **rétrocontrôle négatif** sur sa propre croissance.

Voir TP12, § 1

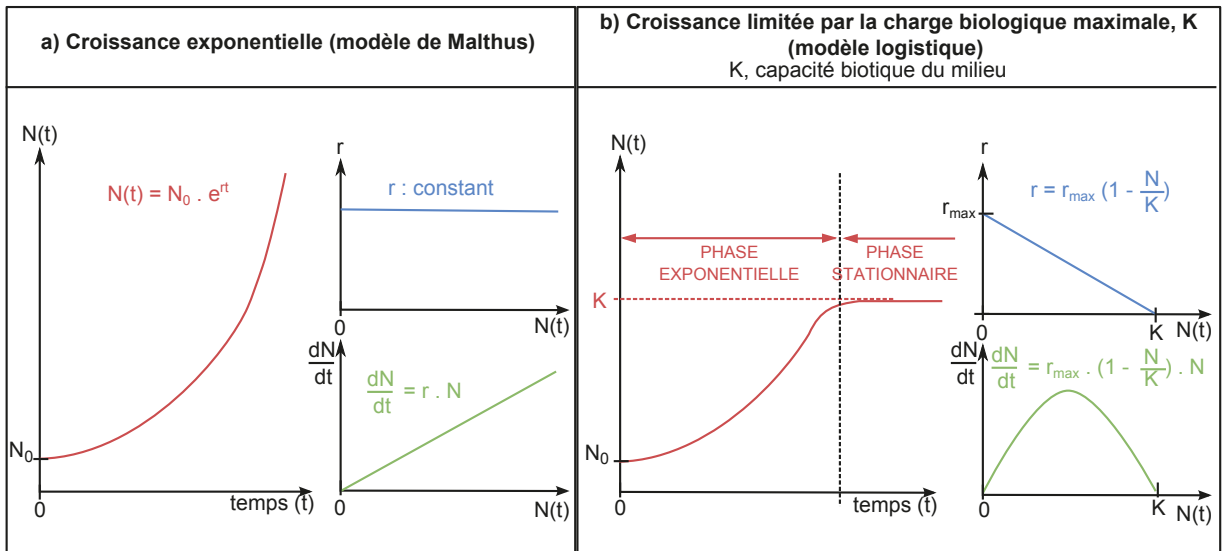


Figure 16.6 Deux modèles simples d'accroissement de l'effectif d'une population.

N_0 : effectif de la population au temps 0 ; $N(t)$: effectif de la population au temps t ; r : taux d'accroissement *per capita* ; $r = (dN/dt)/N$

Pour chaque modèle trois représentations sont possibles : en rouge, évolution de l'effectif N au cours du temps ; en vert, variation d'effectif dN/dt en fonction de l'effectif N ; en bleu, taux d'accroissement *per capita* $(dN/dt)/N$ en fonction de l'effectif N .

2.3 Deux stratégies démographiques dans le cadre du modèle logistique

a) Le compromis d'allocation des ressources

Les ressources prélevées par un organisme dans son milieu servent à la réalisation de deux grands types de fonctions.

- Les fonctions associées à la **vie végétative** contribuent à l'entretien et à la croissance de l'organisme : leur coût énergétique est lié au métabolisme des cellules qui transforment matières minérale et organique.
- Les fonctions directement liées à la **reproduction** représentent aussi un coût pour l'organisme. Par exemple, la survie à un an de mésanges charbonnières adultes est augmentée lorsque le nombre des poussins qu'elles ont élevés est diminué (figure 16.7a) ; le coût de la fécondité d'une année influence la survie (et donc la fécondité) l'année suivante.
- La figure 16.7b illustre le fait que la **quantité d'énergie allouée à la reproduction est limitée**. Chez les angiospermes herbacées, un compromis a été mis en évidence entre la masse et le nombre des graines produites par chaque individu : les plantes produisent soit un petit nombre de grosses graines, soit un grand nombre de petites graines.

Ces paramètres (masse et nombre des graines) influencent les performances de reproduction de chaque individu et la dynamique des populations. Ce sont des **traits fonctionnels**.

Ainsi, dans de nombreuses espèces, animales ou végétales, il existe un **compromis** d'allocation des ressources (*trade-off*) entre vie végétative et reproduction. La dynamique d'une population résulte de l'existence de ce **compromis**, qui concilie à la fois la viabilité des parents et la production d'un nombre suffisant de descendants viables.

Voir chapitre 1,
§ 2 et § 3 ;
chapitre 2, § 2 et § 3

Voir chapitre 11, § 1

Voir chapitre 17,
Zoom 2

ZOOM 2

La notion de stratégie
en écologie

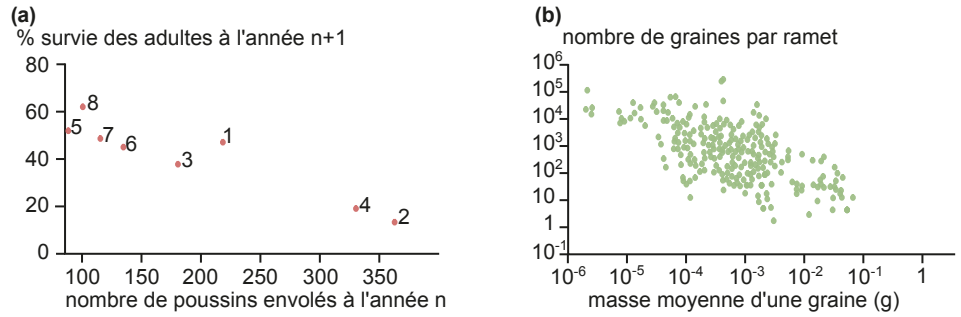


Figure 16.7 Limitation des ressources allouées à la reproduction.

(a) Anticorrélation entre le nombre de poussins à l'envol et la survie des adultes dans une population de mésanges charbonnières étudiée pendant 8 ans. Pendant les années 5 à 8, des œufs ont été retirés des nids par les expérimentateurs qui ont ainsi réduit artificiellement le nombre des poussins à élever, donc l'énergie allouée à la reproduction (d'après Kluijver H.N., *Regulation of numbers in populations of Great Tits (Parus major)*, Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Number Popul., 1970, 507 - 523)

(b) Compromis entre le nombre de graines par ramet et la masse de ces graines chez différentes espèces d'herbacées ; chaque point est le résultat d'une mesure sur un ramet (d'après Garnier E & Navas M.L., *Diversité fonctionnelle des plantes*. De Boeck, 2013).

b) Stratèges r et stratèges K

Le compromis est différent, par exemple, chez une coccinelle ou chez un mammifère comme le cerf. Chacune de ces espèces se distingue par des caractéristiques biologiques, appelées **traits d'histoire de vie**, qui influencent la dynamique de leur population (figure 16.8).

La prise en compte des traits d'histoire de vie et du modèle logistique de dynamique des populations, aboutit à l'identification de deux types de combinaisons de caractères, issues de la sélection naturelle, et appelées **stratégies**.

Voir ouvrage de 2^e année

	coccinelle	cerf
masse corporelle	15 mg	♀ 130 kg ♂ 230 kg
effectif des populations	très variable ; inférieur à K	stable ; proche de K
durée moyenne de vie	< 1 an	plus de 15 ans
croissance	rapide	lente
maturité sexuelle	quelques mois	après 2 ans
fécondité (par femelle et an)	1000 œufs	1 faon, au plus
investissement parental (survie des descendants)	faible : oviparité	élevé : viviparité allaitement
taux de survie des descendants	2 ‰	90 ‰
capacité de dispersion	élevée	faible

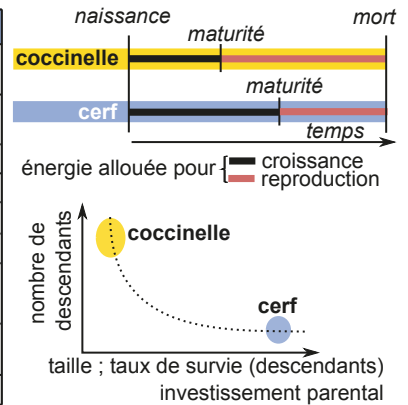


Figure 16.8 Traits d'histoire de vie de la coccinelle (stratège r) et du cerf (stratège K).

Dans les populations de coccinelles, les pressions de sélection dérivent surtout de **l'instabilité du milieu** ; elles favorisent les génotypes à forte prolificité qui confèrent une importante aptitude colonisatrice. Le taux d'accroissement r_{max} est alors optimisé ; on parle de **stratégie r**.

Dans les populations de cerfs, les pressions de sélection, liées surtout à la densité élevée de la population, favorisent les génotypes qui transforment le plus efficacement les ressources du

milieu en nombre de descendants. L'effectif de la population à l'équilibre est ainsi maximisé, proche de K ; on parle de **stratégie K**, caractérisant une aptitude compétitive forte.

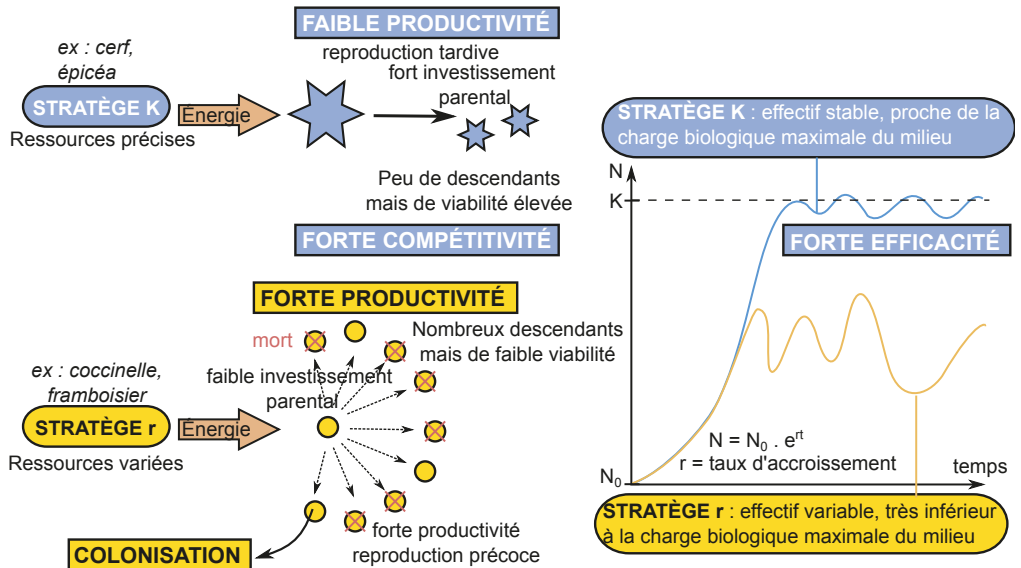


Figure 16.9 Caractéristiques comparées des stratégies r et K.

Aucune espèce ne présente la totalité des caractéristiques r ou K. Certaines sont à tendance r, d'autres à tendance K. Par ailleurs, différentes populations d'une espèce ou les individus d'une même population peuvent moduler leur stratégie de reproduction en fonction des conditions du milieu.

ZOOM 2

La notion de stratégie en écologie

3

Les facteurs de la variation démographique

La modélisation des variations démographiques a permis de définir des paramètres (r et K) qui caractérisent une population donnée. Deux groupes de facteurs influencent ces paramètres : la densité de la population, d'une part et des facteurs externes à la population, d'autre part.

3.1 Contrôle par la densité de la population

a) Paramètres démographiques densité-dépendants

Le modèle logistique repose sur le fait qu'un milieu donné limite l'effectif d'une population qui l'occupe, en fonction des **ressources** qu'il peut offrir (capacité biotique K). Il s'ensuit une **compétition intraspécifique** qui dans les cas les plus simples, fait diminuer la fécondité ou augmenter la mortalité : ces paramètres sont **densité-dépendants**. La compétition tend à exercer un effet régulateur sur la démographie : en dessous de la capacité biotique du milieu, l'effectif tend à s'accroître ; au-dessus, il tend à rester stable. Cependant, du fait des délais de réponse cette régulation n'est pas toujours effective.

La densité-dépendance n'est **pas seulement due à la compétition intraspécifique**. Par exemple, si l'effectif d'une population est très faible, les reproducteurs ont du mal à se rencontrer ; les capacités de reproduction diminuent ; en dessous d'une densité seuil, le taux d'accroissement par individu peut devenir négatif ($r < 0$) et conduire à l'extinction de la population. Des facteurs extérieurs à la population (comme la prédation) peuvent aussi causer de la densité-dépendance.

b) Traits fonctionnels densité-dépendants.

La densité de la population contrôle aussi des caractéristiques des individus ayant un impact direct sur leur croissance et leur survie, appelées **traits fonctionnels**.

C'est particulièrement le cas chez les plantes de la prairie dont le phénotype varie beaucoup en fonction de leur environnement. Dans des conditions de forte densité entraînant une forte compétition pour la lumière, la surface foliaire augmente. Si c'est la compétition pour l'eau qui est importante, alors la longueur des racines augmente. Ainsi, en fonction de l'importance relative des tissus racinaires ou foliaires dans une plante, elle peut être plus ou moins capable de supporter la compétition pour les ressources hydrominérales, ou pour la lumière.

Il y a donc deux aspects à la compétition : un **effet de compétition**, par lequel un individu prive ses congénères d'une partie de la ressource et une **réponse compétitive** qui lui permet de continuer à croître et à se reproduire avec moins de ressources. Ces effets ne sont pas sans conséquence sur le pilotage par l'homme des dynamiques des populations naturelles ou cultivées (voir § 3.3).

La densité-dépendance peut aussi entraîner une modification de la structure génétique de la population, ce qui sera étudié en 2^e année.

3.2 Facteurs de contrôle externes à la population

a) Facteurs abiotiques

Les facteurs physico-chimiques de l'environnement qui caractérisent le **biotope** peuvent influencer la dynamique d'une population autrement que par les ressources disponibles. Par exemple, les facteurs climatiques contrôlent à la fois les processus reproducteurs et la mortalité des individus. Des événements ponctuels, catastrophiques (grand froid, tempête...) peuvent aussi éliminer une partie des effectifs et contribuer au caractère instable de l'environnement.

b) Facteurs biotiques venant d'autres espèces

En 1934, Gause étudie l'effet démographique de la prédation sur des populations de microorganismes. Il met au point un protocole impliquant deux ciliés : une proie, la paramécie et un prédateur, le *Didinium*. En milieu homogène, le suivi des effectifs sur 4 jours dans un milieu de 0,5 cm³ a montré que la population de paramécies décline après introduction de *Didinium*. Les prédateurs finissent par capturer toutes les proies puis meurent eux aussi d'inanition (**figure 16.10a**) : le prédateur contrôle la démographie des proies, et réciproquement. Si l'on ajoute régulièrement des paramécies, les deux espèces peuvent alors cohabiter et les effectifs fluctuent périodiquement, avec un décalage temporel entre prédateurs et proies (**figure 16.10b**).

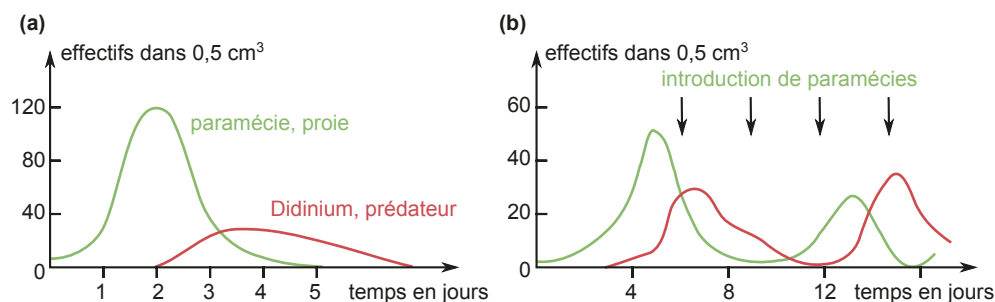


Figure 16.10 Expériences de Gause : variations des effectifs de paramécies (proies) et *Didinium* (prédateur) dans un milieu contrôlé.

Un modèle mathématique, le modèle de Lotka et Volterra, rend compte de ces variations périodiques d'effectif, mais son adéquation avec des résultats obtenus dans la nature est discutable.

ZOOM 3

Le modèle de Lotka
et Volterra

De ces études, il importe de retenir que si la prédation peut conduire à l'extinction d'une population de proies, le manque de proies peut conduire à l'extinction des prédateurs (interactions bidirectionnelles).

Une population établit avec d'autres espèces de son biotope des relations interspécifiques négatives (parasitisme, prédation, compétition interspécifique) mais aussi positives (mutualisme). Les effets de toutes ces relations interspécifiques ne se limitent pas au simple contrôle de la démographie. Ces différents aspects seront envisagés dans le chapitre suivant.

c) Facteurs biotiques venant d'autres populations de la même espèce

Dans l'expérience de Gause, le système représenté par les proies et leurs prédateurs, ne parvient à un état d'équilibre que si des proies sont périodiquement réintroduites dans la culture. Dans la nature, des immigrants provenant de populations de la même espèce géographiquement proches, pourraient jouer ce rôle.

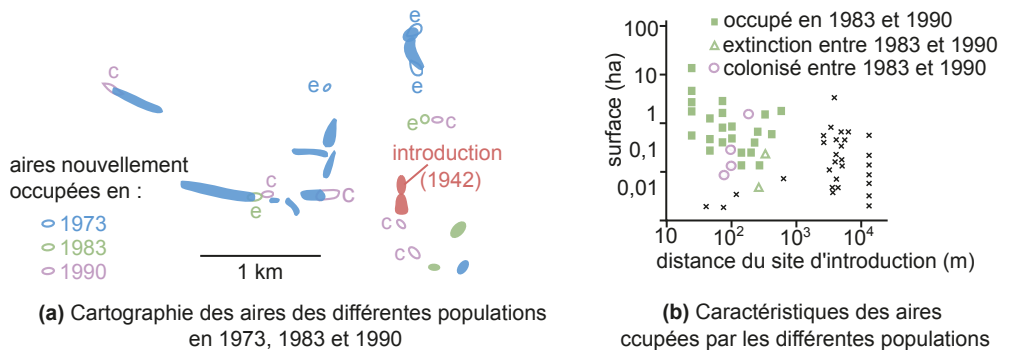


Figure 16.11 Suivi de populations d'un papillon (*Plejebus argus*) suite à l'introduction de 90 femelles en 1942 (site délimité par un trait rouge).

(D'après Thomas C.D. & Harrison S., *Journal of Animal Ecology* Vol. 61, No. 2, 1992).

(a) Les aires coloriées sont celles où une population de papillons est présente à la fois en 1983 et 1990 ; celles qui ne le sont pas correspondent à une population éteinte avant 1990 (notée e), ou nouvellement installée en 1990 (notée c).

(b) Les sites favorables les plus proches du lieu d'introduction sont souvent colonisés en premier. Les croix représentent des sites dont les caractéristiques sembleraient favorables aux papillons mais qui n'ont pas été colonisés, sans doute à cause d'une distance excessive.

La figure 16.11 rapporte les résultats du suivi de populations d'un papillon (*Plejebus argus*) qui vit dans des pelouses calcaires au Pays de Galles et ne s'éloigne pas à plus d'un kilomètre de son milieu d'origine. En cartographiant les populations autour du site où les papillons ont été introduits en 1942, on constate que l'occupation du milieu n'est pas homogène. Ceci est lié à l'hétérogénéité spatiale de leur habitat qui comprend des sites favorables à l'installation d'une population et d'autres moins favorables. On constate aussi que des émigrants des populations installées en 1973 (contours bleus) ont pu plus tard coloniser de nouveaux sites (contours verts ou violets). L'ensemble de ces populations forme une **métapopulation**, c'est-à-dire un ensemble de populations d'une même espèce, séparées spatialement et qui interagissent par leur dispersion.

On note aussi l'extinction de certaines populations (notées e) alors que d'autres étendent leur aire de répartition. Le **caractère asynchrone** de la dynamique des sous-ensembles de la métapopulation permet de distinguer des populations « sources » (dont le taux d'accroissement par individu r est positif) et des populations « puits » ($r < 0$). La migration depuis les populations « sources » vers les populations « puits » permet d'assurer la stabilité de la métapopulation.

Cette notion, qui présente un grand intérêt pour la conservation des populations, peut aussi être appliquée aux populations végétales, qui forment des structures de dispersion (graines, spores), avec cependant certaines limites. Par exemple, le modèle d'aires favorables pour la population, clairement délimitées et dispersées dans un ensemble qui serait par ailleurs défavorable, s'applique plus difficilement aux plantes. Les migrations au sein d'une métapopulation sont aussi à l'origine de la **dynamique génétique** des populations, notion abordée en 2^e année.

3.3 Combinaison des facteurs internes et externes

À l'échelle d'une population de plantes de la prairie, on décrit une relation dynamique entre la densité (i.e. le nombre d'individus par unité de surface) et leur masse moyenne, qui a été modélisée par une loi dénommée « loi d'auto-éclaircissage » (figure 16.12) : sur une surface donnée, les individus entrent en compétition pour la lumière et les plus gros éliminent les moins gros (contrôle par la densité).

Figure 16.12 Loi d'auto-éclaircissage.

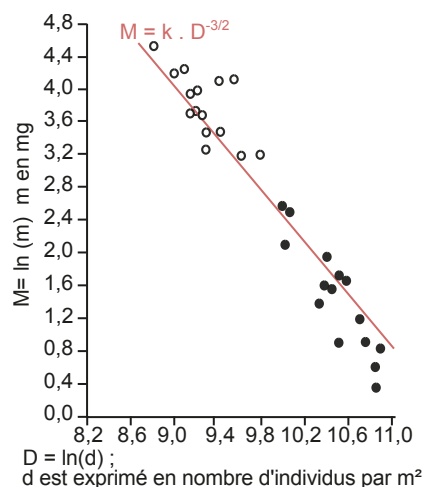
(D'après Westoby, 1984).

La densité (d , exprimée en nombre d'individus par m^2 , en abscisse) et la masse d'un individu (m , exprimée en mg, en ordonnée) sont exprimées en logarithme népérien.

Le coefficient « k » est censé dépendre de l'espèce. En pratique, il varie très peu à l'échelle des changements de densités et de poids individuels pris en compte par la relation.

Cercles blancs : populations de ray-grass anglais gérées en fauche ; cercles noirs : populations de ray-grass anglais gérées par le pâturage.

Les pratiques de fauche, qui alternent accumulation de biomasse et prélèvement favorisent l'émergence de populations peu denses composées de gros individus. En pâturage, la pression de prélèvement par l'animal, plus constante, induit la production d'individus de petite taille mais en plus grand nombre (stratégie d'évitement).



Voir cours chapitre 17, Zoom 6

La figure 16.12 montre également que la **gestion** (facteur externe) a un impact sur cette relation entre masse et densité. En effet dans des populations gérées en fauche (cercles blancs) les individus sont plus gros et moins nombreux alors qu'en pâturage continu (cercles noirs), on observe un grand nombre de petits individus. Ainsi, dans les prairies, les pratiques agricoles affectent la dynamique des populations. L'augmentation de l'intensité de pâturage (nombre d'animaux par unité de surface) entraîne une augmentation de la densité d'individus par unité de surface et une réduction de leur taille. En effet une intensité de pâturage forte se traduit par un prélèvement important qui maintient le couvert végétal à une hauteur faible, donc favorise la pénétration de la lumière jusqu'au sol ; de plus le piétinement favorise le développement de racines et la multiplication végétative par tallage.

La structure d'une population peut donc résulter de l'**effet combiné de facteurs endogènes et exogènes** à cette population.

Dans les écosystèmes, coexistent différentes populations d'espèces différentes, présentant des caractéristiques fonctionnelles communes et constituant des **communautés**. Les relations, trophiques notamment entre populations d'une même communauté ou entre différentes communautés influencent la démographie. Leur étude fait l'objet du prochain chapitre.

ZOOM 1

Estimation de l'effectif d'une population

Dans la plupart des cas, il est impossible de déterminer directement l'effectif complet d'une population. Celui-ci sera déduit par un calcul statistique de l'effectif d'une sous-population, appelée « échantillon ». Deux types de stratégies peuvent être mises en œuvre, en fonction des moyens disponibles. L'échantillonnage est **systématique** (quand les échantillons à étudier sont régulièrement répartis dans l'espace ou dans le temps) ou **aléatoire** (si la position des relevés est déterminée par tirage au sort). Les méthodes sont généralement coûteuses à mettre en œuvre.

- Pour les **organismes fixés** (végétaux, coraux, divers lamellibranches), il « suffit » de compter les individus retrouvés dans un espace défini, comme une parcelle de surface donnée (quadrat) et de forme variable (circulaire, carrée, rectangulaire) ou en ligne (transect). La précision de l'évaluation de l'effectif total dépend du nombre de parcelles étudiées.
- Une variante de ces méthodes peut s'appliquer aux **populations d'oiseaux**, en dénombrant les individus d'une espèce observables sur une surface donnée pendant un temps déterminé, ou lors d'un déplacement sur une distance donnée. Les valeurs ainsi obtenues ont surtout un intérêt comparatif.
- La méthode de **capture-marquage-recapture** est couramment utilisée pour évaluer les effectifs des populations animales. Un échantillon d'effectif connu n est capturé, marqué puis relâché. Ultérieurement, un autre échantillon n' de la population est capturé. De la proportion d'animaux marqués n'_m dans ce nouvel échantillon, on déduit l'effectif total N

$$\text{de la population par la relation : } \frac{n}{N} = \frac{n'_m}{n'}$$

ZOOM 2

La notion de stratégie en écologie

Les **traits fonctionnels** sont des caractéristiques mesurables des différents individus d'une population (et plus largement d'espèces différentes) qui impactent leur croissance, leur reproduction et leur survie. L'identification et la quantification de ces traits permet de comparer le fonctionnement des organismes et leur rôle dans les écosystèmes (ce qui sera développé dans le chapitre 17).

La [figure 16.7b](#) montre que le trait « masse d'une graine élevée » est associé au trait « grand nombre de graines produites par ramet ». On a ainsi pu identifier un petit nombre de **combinaisons de traits** qui vont de pair et qui influencent des grandes fonctions comme l'utilisation de l'espace, des ressources trophiques du milieu ou la reproduction. On constate ainsi, chez les plantes notamment, que la répartition de différents traits ne se fait pas de façon indépendante. Chacune de ces combinaisons de caractéristiques favorables au fonctionnement dans des conditions de milieu donné, constitue une **stratégie écologique**.

Les stratégies résultent de l'action de la **sélection naturelle** ; elles correspondent à des compromis dans la façon d'utiliser les ressources d'un milieu. Un compromis favorable dans des conditions données est défavorable dans d'autres conditions ; c'est ce qui conduit à l'existence de différentes stratégies.

ZOOM 3

Le modèle de Lotka et Volterra

Hypothèses de calcul

Le modèle s'applique à un système simple, reproduit par les expériences de Gause, et constitué de deux populations : une de proies et une de leurs prédateurs.

- En l'absence de prédateurs, les proies vivent dans un monde idéal, sans effet de densité-dépendance ; leur effectif (noté N_N) montre une **croissance exponentielle** :

$$\frac{dN_N}{dt} = r_N \cdot N_N \quad (1)$$

- En présence de prédateurs (P), N_N décroît du nombre de proies capturées, ce nombre étant déterminé par le nombre de prédateurs N_p et une constante de « capturabilité » k_N (d'autant plus grande que la proie se laisse plus facilement attraper par le prédateur). La croissance de la population de proies en présence des prédateurs est alors :

$$\frac{dN_N}{dt} = (r_N - k_N \cdot N_p) \cdot N_N \quad (2)$$

- En l'absence de proies, les effectifs de prédateurs diminuent, faute de ressources trophiques, qui ne sont constituées que par les proies N :

$$\frac{dN_p}{dt} = -r_p \cdot N_p \quad (3)$$

- En présence de proies, la relation devient (4) avec k_p la constante de prédation (d'autant plus grande que le prédateur capture davantage de proies) :

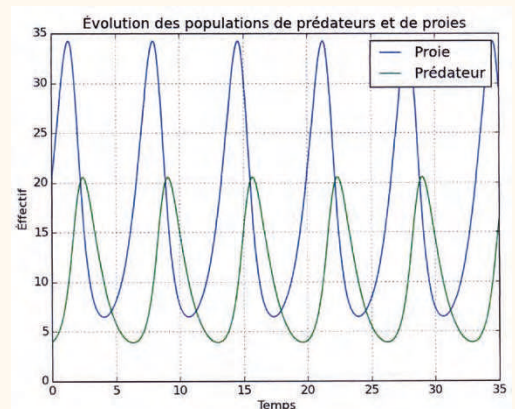
$$\frac{dN_p}{dt} = (k_p \cdot N_N - r_p) \cdot N_p \quad (4)$$

Résultats : variations périodiques décalées des effectifs

Le système d'équations différentielles (2) et (4) peut facilement être résolu informatiquement. La courbe ci-dessous a été obtenue à l'aide d'un programme écrit sous Python : la solution de ce système d'équations est un couple d'oscillations périodiques décalées, analogue à ce qui a été observé *in vivo* lors des expériences de Gause.

Valeurs des paramètres utilisés

$r_N = r_p = 1$;
 constante de « capturabilité » : $k_N = 0,1$;
 constante de prédation $k_p = 0,06$;
 nombre initial de proies : $N_{N0} = 20$;
 nombre initial de prédateurs : $N_{p0} = 4$



Résultats de l'application du modèle de Lotka et Volterra

Validité du modèle

Le modèle de Lotka et Volterra a été établi avec l'idée de mettre en équation le processus biologique de la prédation. La recherche ultérieure de situations réelles qui seraient décrites par ce modèle, n'a pas permis de retrouver une évolution cyclique des effectifs qui ne s'arrêterait jamais. D'autres modèles, plus complexes, intègrent d'autres paramètres comme les effectifs de classe d'âge, l'influence du biotope, la densité-dépendance.

Réviser

Résumé

Une population est un ensemble d'individus de la même espèce, vivant dans un même écosystème, et donc susceptibles d'interagir entre eux (relations intraspécifiques). Son état démographique est caractérisé par différents paramètres : effectif total, densité, effectifs des différentes classes d'âge ou des différents stades de développement (stades phénologiques), la *sex-ratio*.

Une population est une entité dynamique : son effectif fluctue en fonction des paramètres démographiques intrinsèques à la population. Le taux d'accroissement par individu (noté r) est défini, pour une unité de temps, comme la différence du nombre des individus nouveaux (immigration, naissance) et des individus disparus (mortalité, émigration) rapportée à l'effectif. Dans un milieu non saturé, colonisé par une population jeune, l'accroissement peut être exponentiel (r est alors constant) mais les ressources limitées du milieu et l'effet de densité menant notamment à des compétitions, aboutit le plus souvent à un effectif maximal (capacité biotique K) : l'accroissement d'abord exponentiel devient alors logistique.

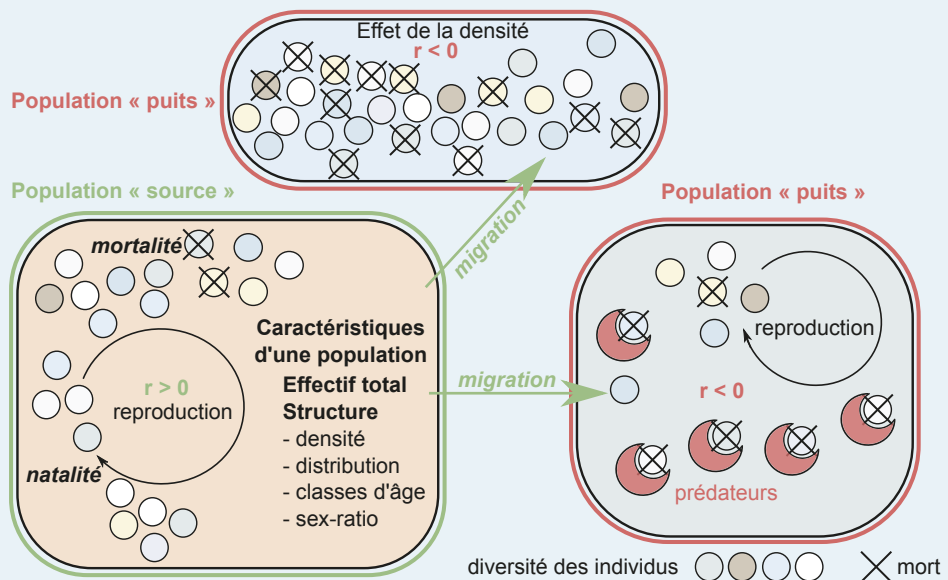


Figure de synthèse Quelques facteurs de la dynamique des populations.

Dans les milieux naturels, seules les populations les plus compétitives, dites stratégies K, parviennent à atteindre la capacité biotique du milieu, alors que les populations peu exigeantes, dites stratégies r, ont une forte aptitude de conquête de nouveaux territoires, où elles se propagent rapidement. Cependant leur population décline ensuite du fait de l'occupation du milieu par les stratégies K, sans toutefois disparaître totalement. On définit une stratégie écologique comme une combinaison de traits fonctionnels (caractéristiques mesurables des individus de la population) qui impactent leur croissance, leur reproduction et leur survie. Les stratégies r et K résultent de deux compromis (*trade-off*) très différents dans l'allocation des ressources entre vie végétative et reproduction.

La démographie d'une population dépend aussi des facteurs du biotope et des autres espèces de l'écosystème avec lesquelles elle entretient des relations interspécifiques.

Une métapopulation correspond à un ensemble de populations connectées. Les migrations font varier les effectifs des populations

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 À propos de la *sex-ratio* :
 - a. C'est le rapport du nombre de mâles au nombre des femelles dans une population.
 - b. C'est le rapport du nombre de femelles au nombre des mâles dans une population.
 - c. Elle rend compte du rapport mâles/femelles dans une population.
- 2 Identifier les paramètres démographiques dans la liste ci-dessous :
 - a. La capacité biotique du milieu (K).
 - b. L'effectif des femelles en âge de se reproduire.
 - c. Le taux d'accroissement intrinsèque par individu.
 - d. La teneur en eau du milieu de vie.
 - e. La masse moyenne par individu.
 - f. La *sex-ratio*.
- 3 Selon le modèle logistique :
 - a. Le taux d'accroissement intrinsèque par individu est constant.
 - b. Le taux d'accroissement intrinsèque par individu est maximal quand l'effectif a atteint la capacité biotique du milieu (K).
 - c. La variation d'effectif dN/dt est maximale pour un effectif égal à $(K-N_0)/2$.
 - d. Les stratégies r ont un effectif supérieur aux stratégies K.
 - e. L'effectif est donné par la relation $N = e^{rt}$, tant que N reste inférieur à K.

QCM à partir de documents

- 1 Le **tableau 16.2** résume des données concernant la reproduction de deux oiseaux. Le taux de survie annuel est la proportion des poussins d'une année qui survivent l'année suivante. Lesquelles des propositions ci-dessous sont vraies ?
 - a. Un albatros peut réaliser dix fois plus de cycles de reproduction qu'une mésange.
 - b. Une mésange peut pondre jusqu'à quatre fois plus d'œufs qu'un albatros.
 - c. Une mésange peut avoir cinq fois plus de descendants viables qu'un albatros.
 - d. Comparée à l'albatros, la mésange apparaît comme un stratège K.

Tableau 16.2 Quelques caractéristiques de reproduction de deux oiseaux.

	Mésange bleue	Albatros hurleur
Maturité sexuelle (âge moyen en années)	1	10
Nombre d'œufs par ponte	8 à 14	1
Nombre de pontes par an	2	≤ 1
Taux de survie annuel	0,3	0,95
Longévité moyenne (années)	2 à 3	30

- 2 Un suivi de population de lièvres à raquettes (*Lepus americanus*) a été réalisé pendant 8 ans sur une surface forestière de 1 km² au Canada. Les expérimentateurs délimitent :
- trois parcelles dans lesquelles ils n'interviennent pas ;
 - deux parcelles auxquelles est ajoutée de la nourriture tout au long de l'année ;
 - une dernière est grillagée, ce qui empêche tout prédateur d'entrer, mais laisse passer les lièvres.

Les lièvres sont comptés par la méthode de capture et recapture en mars et octobre. Des variations naturelles importantes des effectifs ont été observées avec un pic de la population entre 1989 et 1990 puis un déclin de 1991 à 1993. On suit alors le rapport entre les densités des populations expérimentales et témoins (figure 16.13).

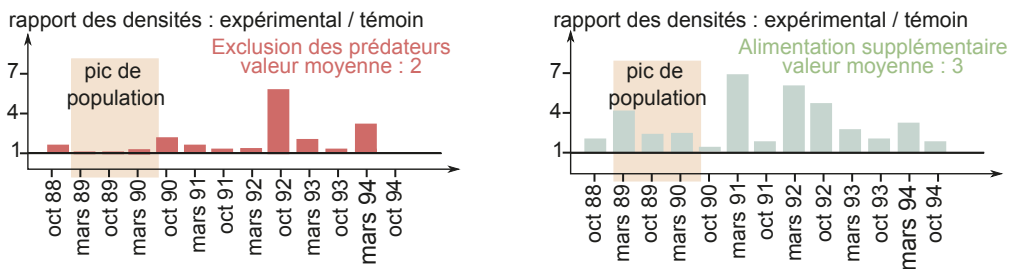


Figure 16.13 Rapports des densités des populations de lièvres dans les deux aires d'étude.

Lesquelles des propositions ci-dessous sont vraies ?

- a. La parcelle témoin est celle sans prédateurs.
- b. Le protocole permet de tester l'influence des relations trophiques sur la démographie des lièvres.
- c. Les différentes parcelles constituent une métapopulation de lièvres.
- d. Ce protocole permet de tester les effets de la densité des lièvres sur leur démographie.
- e. L'apport alimentaire a plus d'effet que l'exclusion des prédateurs.
- f. Quand la densité est importante, la prédation a peu d'influence sur la dynamique de la population.

Question de synthèse courte

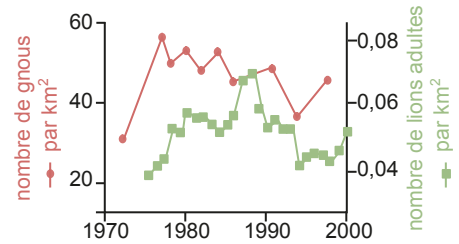
Les variations d'effectif d'une population.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

(D'après un sujet du concours ABio 2019)

- 1 Commentez les résultats de la figure 16.14. Valident-ils ou questionnent-ils ce que vous savez des modalités de contrôle des effectifs d'une population de proies par une population de prédateurs.

Figure 16.14 Suivi des densités des populations de lions et de gnous dans le parc national du Serengeti.



2 D'après les résultats de la figure 16.15, identifiez ou formulez des hypothèses sur le(s) facteur(s) limitant l'effectif des populations d'herbivores de l'écosystème.

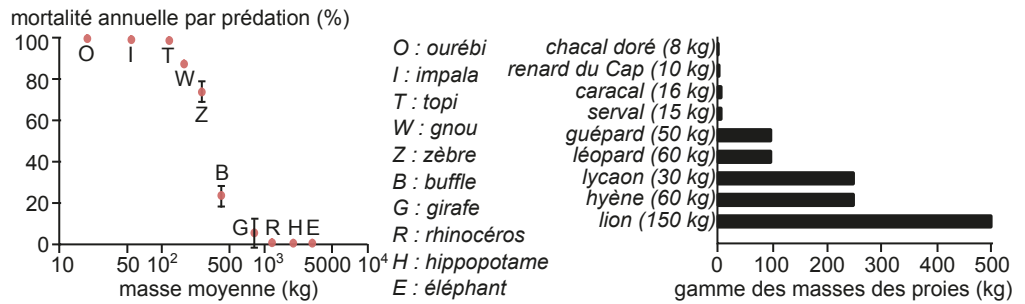


Figure 16.15 À gauche : mortalité annuelle due à la prédation pour dix espèces d'herbivores de l'écosystème, reporté en fonction de la masse moyenne des adultes ; à droite : chaque barre représente la gamme des masses corporelles des proies chassées par différents prédateurs de l'écosystème dont la masse moyenne adulte est indiquée entre parenthèses.

3 Interprétez succinctement les résultats de la figure 16.16 qui concernent le parc de Serengeti, en lien avec les résultats de la figure 16.15.

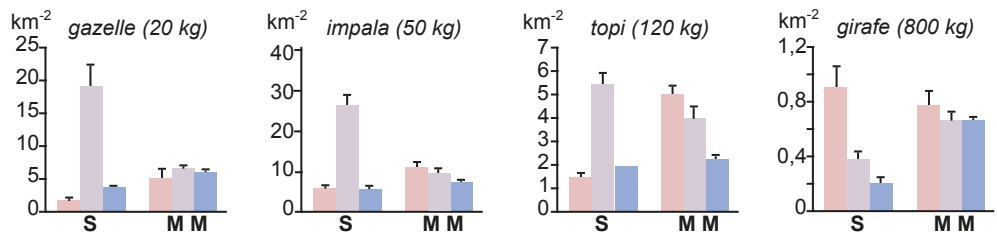


Figure 16.16 Densités (en nombre par km²) des populations de 4 espèces d'herbivores.

Les densités sont déterminées dans le parc national du Serengeti (S) :
 - de 1967 à 1980 (barres roses) : les prédateurs y étaient nombreux ;
 - de 1981 à 1987 (barres violettes) : les prédateurs étaient bien moins nombreux, du fait du braconnage intense qui était pratiqué à cette époque ;
 - à partir de 1989 (barres bleues) : période marquée par le retour progressif des prédateurs en abondance.

Les mêmes mesures sur les mêmes périodes de temps sont réalisées dans la réserve nationale du Masai Mara (M M), située dans le prolongement naturel du parc du Serengeti, et où les populations de prédateurs sont restées plus stables.