

II.1. INTRODUCTION

La population constitue l'unité fondamentale de toute biocénose. Les communautés animales et végétales propres à chaque écosystème sont en effet toujours l'expression du rassemblement d'un nombre important de populations différentes appartenant à l'un ou l'autre des grands règnes d'êtres vivants, qui interagissent les unes sur les autres.

Une *population* peut se définir de la façon la plus simple comme un groupe d'individus appartenant à la même espèce, occupant le même biotope, et qui échange librement son pool de gènes. En ce sens, il ne faut pas confondre population et *peuplement*. Ce dernier terme désignant un ensemble d'individus appartenant à des espèces différentes d'un même groupe systématique que l'on rencontre dans un écosystème déterminé.

Une population constitue une entité écologique qui possède ses caractéristiques propres. Ces derniers s'expriment de façon optimale par un ensemble de fonctions statistiques, lesquelles concernent strictement le groupe d'organismes concernés et non les individus qui le composent. Ainsi, la natalité, la mortalité, la distribution en classe d'âge, la sex-ratio, la dispersion, etc., représentent autant d'entités spécifiques d'un ensemble d'individus et non d'individus isolés.

II.2. Densité

La connaissance de la densité d'une population constitue un paramètre démoécologique primordial. La densité s'exprime en nombre d'individus rapporté à l'unité de surface, d'aire ou de volume, cette dernière étant choisie en tenant compte de la plus ou moins grande abondance et (ou) de la taille de l'espèce étudiée. Ainsi, on exprimera en règle générale la densité des ongulés dans une savane africaine en nombre d'individus par Km². Celle des arbres dans une forêt tempérée en nombre de sujets par hectare. Celle des arthropodes de litière en nombre d'individus par m². D'autres unités, Comme la biomasse de la population étudiée, peuvent être adoptées pour exprimer cette densité.

Il importe aussi de distinguer *la densité brute*, rapport de l'effectif total de la population (ou de sa biomasse) à la surface totale du biotope considéré et *la densité écologique*, rapport de l'effectif à la surface de l'habitat réellement disponible pour l'espèce considérée.

Il existe pour chaque espèce vivante une densité maximale et minimale de ses populations que l'on peut observer dans la nature et qui peuvent se maintenir en permanence. Ainsi, dans une forêt tempérée, on ne pourra jamais relever des densités aussi fortes que 10 000 cerfs par Km² ou à l'opposé aussi faibles que 20 araignées par ha. La limite supérieure des effectifs est déterminée par la valeur du flux de l'énergie dans l'écosystème (quantité de nourriture disponible par unité de surface et de temps pour les animaux par exemple), la limite inférieure, quoique moins nette, est déterminée par la probabilité de rencontres des sexes opposés nécessaire pour assurer la reproduction et donc la pérennité de la population considérée.

$$D = \frac{N}{A} \quad \text{ou} \quad D = \frac{N}{V}$$

D : densité

N : nombre d'individus par unité d'aire (A) ou de surface (S) ou de volume (V)

A : unité d'aire

Exemple 1:

Une population d'aye-aye comprend 1300 individus répartis sur un territoire de 142 km²

Quelle est la densité ?

$$D = \frac{N}{A} = D = \frac{1300}{142} = 7,063 \text{ ind/km}^2$$

Exemple 2 : Une population de Tarsier comprend 88 individus la densité de cette population est de 3,4 Tarsier par km². Quelle est l'aire de répartition de cette population ?

$$D = \frac{N}{A} \quad \text{donc} \quad A = \frac{N}{D} = \frac{88}{3,4} = 25,882 \text{ km}^2$$

2.2. Structure par âge

La structure démographique d'une population désigne l'ensemble des paramètres caractérisant les individus de la population d'un point de vue quantitatif, à l'exception des caractères génétiques (tab1).

TABLEAU I. Quelques caractères démographiques d'une population de Mésanges.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

COMPOSITION D'UNE POPULATION DE MÉSANGES CHARBONNIÈRES.

Âge (an)	Effectif	Mâles	Femelles	Œufs pondus	Nombre d'œufs par femelle
0 - 1	241	124	117	0	0
1 - 2	128	63	65	455	7
2 - 3	67	36	31	279	9
3 - 4	30	13	17	102	6
4 - 5	5	2	3	9	3
Total	471	238	233	845	-

La structure des âges des populations peut être représentée graphiquement par des pyramides des âges. Celles-ci sont édifiées par superposition de rectangles de largeur constante et de longueur, donc de surface, proportionnelle aux effectifs de chaque classe d'âge (fig.00). Les mâles et les femelles sont disposés en deux groupes distincts situés de part et d'autre d'une médiane puisque la mortalité n'affecte pas de façon égale les deux sexes en fonction de l'âge.

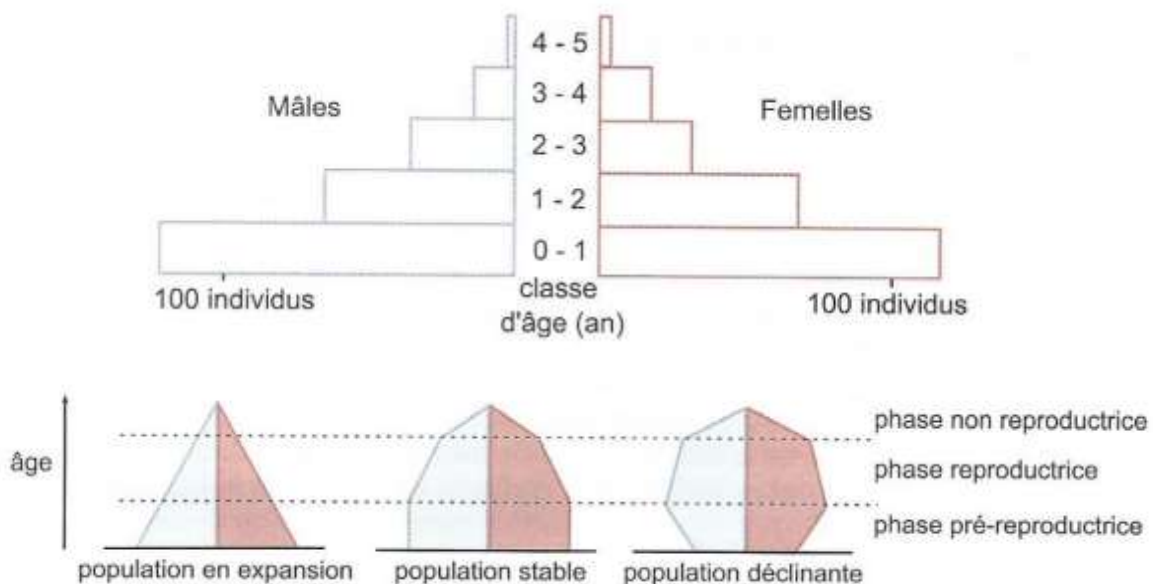


Figure 01: Représentation schématique des principaux types de pyramides des âges (Pyramide des âges de la population de mésanges charbonnières étudiée avec les effectifs de la première année d'observation en haut et typologie en bas) d'après (Peycru *et al.*, 2014).

Comment définir l'âge d'un individu ?

- Soit on marque un individu à sa naissance ;
- Soit on recherche des caractères morphologiques ou anatomiques en relation avec les variations du métabolisme induites par le rythme des saisons ;

Exemples de caractères :

- Les anneaux de croissance annuels chez les végétaux ligneux ;
- Les anneaux ou stries de croissance annuelle chez différents animaux.

On les observe, par exemple, sur les coquilles des mollusques, sur les écailles des poissons ou les otolithes (structures minéralisées contenues à l'état normal dans l'organe d'équilibration de l'oreille interne), les cornes, les bois des ongulés, l'état de la denture, le poids du cristallin augmente avec l'âge...etc.

II.2.1. Sex-ratio

Un sex-ratio désigne le taux comparé de mâles et de femelles au sein d'une population d'une espèce. Il constitue un paramètre démoécologique de grande importance : ce rapport peut affecter le succès de la reproduction. Il permet en outre de donner une idée sur l'évolution de la population en analysant le nombre de femelles disponibles et aptes à se reproduire. En règle générale, les espèces animales sont gonochoriques, c'est-à-dire à sexes séparés, bien que l'hermaphrodisme ou la parthénogenèse (= production d'individus mâles ou femelles à partir d'ovocytes non fécondés) puissent être fréquents dans certains ordres d'invertébrés.

Chez la plupart des vertébrés existe un léger excès de mâles à la naissance (c'est entre autres le cas de l'espèce humaine). Chez les adultes, la sex-ratio peut pencher en faveur des mâles ou des femelles selon le groupe taxonomique mais aussi l'habitat et d'autres conditions de milieu, divers facteurs écologiques influant sur celui-ci. Le mot sex-ratio peut être employé au masculin ou au féminin.

$$\text{Sex -ratio} = \frac{\text{nombre de mâles}}{\text{nombre de femelles}}$$

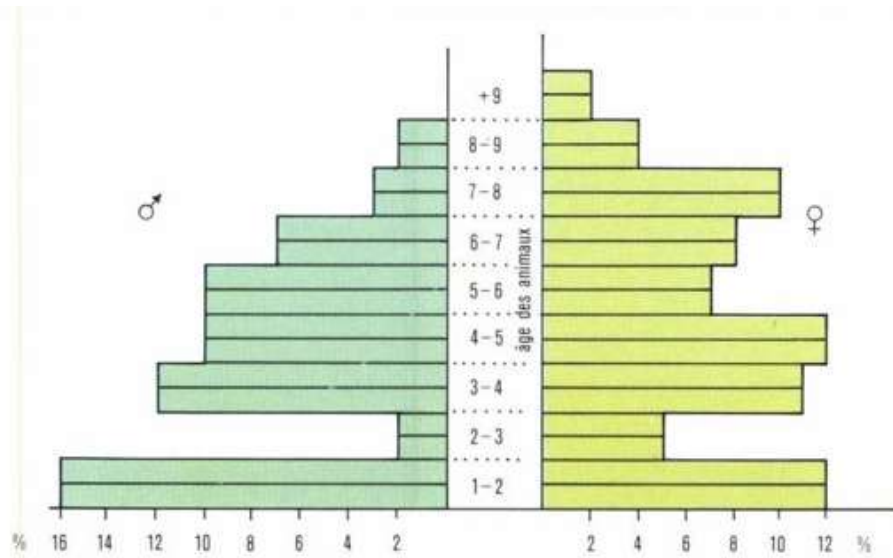


Figure 02. Pyramide des âges de la population des Mouflons de la réserve de Bavella, en Corse. La rareté des animaux de 2 à 3 ans correspond à l'incendie de la forêt, qui entraîne une mortalité élevée

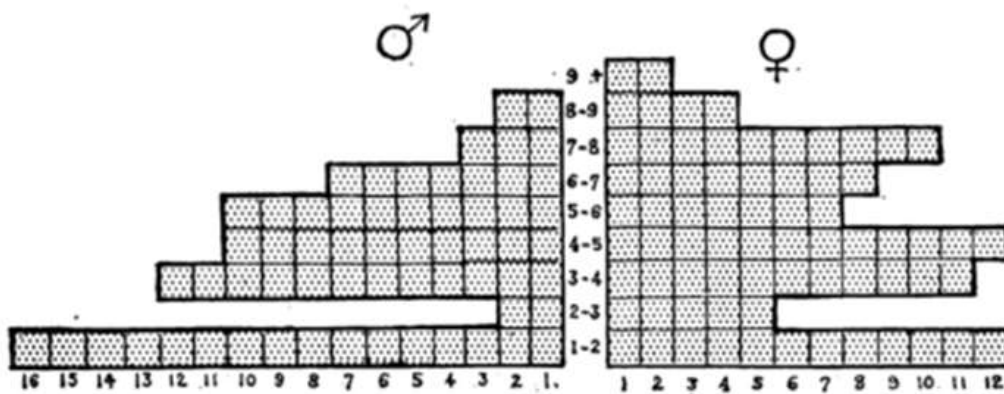


Figure 03. Pyramide des âges des Mouflons de Bavella en octobre-décembre 1962

2.2 Croissance des populations

La densité d'une population, sa croissance, ou son déclin, dépendent du nombre d'individus qui lui sont ajoutés (natalité) et de ceux qui disparaissent (mortalité, émigration). En d'autres termes, les effectifs de chaque espèce dépendent principalement de la différence entre les taux de natalité et de mortalité et de l'équilibre entre émigration et immigration.

La natalité constitue le principal facteur d'accroissement des populations. On distingue toujours la natalité maximale (ou encore physiologique) et la natalité réelle. La première traduit le potentiel biotique de l'espèce considérée.

Le taux brut de natalité s'exprime en proportion de la population totale : 50 naissances pour 1000 individus et par an par exemple. À l'opposé, le taux net de reproduction désigne le nombre total de femelles produit par chaque femelle féconde. C'est le taux de multiplication par génération.

La mortalité constitue le second paramètre démographique d'importance fondamentale. De la même façon que la natalité, la mortalité varie en fonction du groupe d'âge considéré. Elle s'exprime par le taux de mortalité ou par la probabilité de mort.

Le taux de mortalité caractérise le nombre de morts survenues dans un intervalle de temps donné, divisé par l'effectif au début de l'intervalle. La mortalité écologique, ou réelle, caractérisant la disparition d'individus dans des conditions d'environnement données, n'est pas encore constante, mais varie en fonction de la population considérée et des facteurs du milieu.

Le changement de la taille d'une population peut donc être calculer par l'équation :

$$\Delta N = (n+i) - (m+e)$$

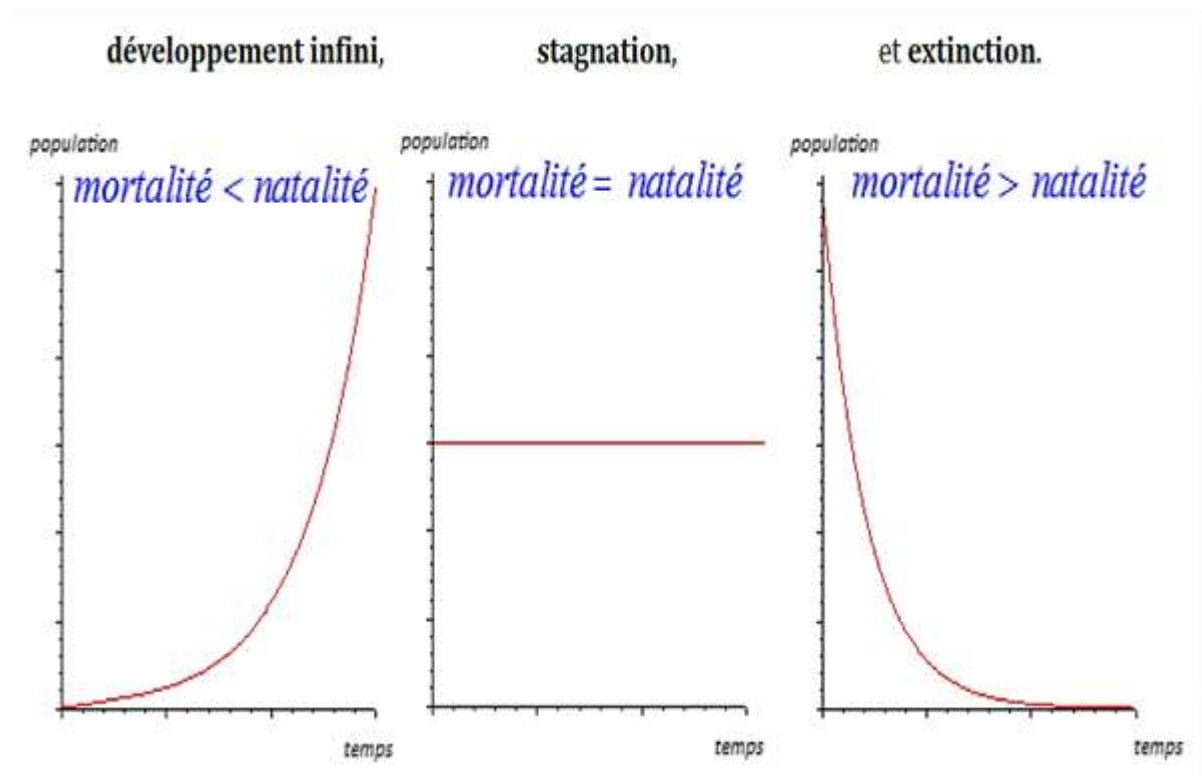


Figure 04. Différentes formes de croissance

Le taux de croissance d'une population se calcule alors par :

$$t_c = \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad \text{où} \quad t_c : \text{taux de croissance,}$$

ΔN : variable du nombre d'individus

Δt : intervalle de temps

Exemple 1 : une population de séquoia en Colombie -Britannique est passé de 3242 individus en 1997 à 2443 individus en 2010.

Quel est le taux de croissance de cette population ?

Solution : $t_c = \frac{\Delta N}{\Delta t}$ $\Delta N = N_{\text{final}} - N_{\text{initial}} = 2443 - 3242 = -799 \text{ ind}$

$$\Delta t = t_f - t_i = 2010 - 1997 = 13 \text{ ans}$$

$$t_c = \frac{-799}{13} = -61,46 \text{ ind/ans}$$

Donc la population est diminuée par un taux de croissance de $-61,46 \text{ ind/ans}$.

Exemple 2 : En 1926, on comptait 408 léopards des neiges dans la région du Népal. Depuis ce temps, cette population a changée par un taux de croissance de $-4,5 \text{ léopards/année}$.

Quelle est la taille de la population des léopards des neiges du Népal aujourd'hui ?

$$t_c = \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad \Delta t = t_f - t_i = 2024 - \mathbf{1926} = 98 \text{ ans}$$

$$\Delta N = N_{\text{final}} - N_{\text{initial}} \quad N_f = \Delta N + 908$$

$$\Delta N = t_c \times \Delta t = -4,5 \times 98 = -441 \text{ léopards}$$

$$N_f = \Delta N + N_i = -441 + 408 = -33 \text{ léopards}$$

La taille a diminuée de -33 léopards aujourd'hui.

Lorsqu'on veut connaître le taux de changement d'une population par individu, on doit calculer le taux de croissance par habitant (t_{ch}) :

$$t_c = \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad t_{ch} = \frac{\Delta N}{N_i} \quad \text{où} \quad t_{ch} : \text{taux de croissance/habitant}$$

ΔN : variation des différents individus

N : nombre initial d'individus

Exemple 1 : Quel est le taux de croissance par habitant d'une population de goélands si la population a passée de 748 individus en 1999 à 2804 individus en 2005 ?

$$t_{ch} = \frac{\Delta N}{N_i} \quad \Delta N = N_f - N_i = 2804 - 748 = 2056$$

$$t_{ch} = \frac{2056 \text{ nouv ind}}{788 \text{ ind init}} = 2,75 \text{ nouveaux individus/individus initiales}$$

$$t_c = \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{2056 \text{ ind}}{6 \text{ ans}} = 342,6 \text{ ind/ans}$$

Exemple 2 : Le taux de croissance par habitant pour une population des fougères était de 8,3 entre les années 1908 et 1923. Si cette population comprenait 1204 individus en 1908. Combien de fougères y avait-il en 1923 ?

$$t_{ch} = \frac{\Delta N}{N_i} \quad \Delta N = N_f - N_i$$

$$N_f = \Delta N + N_i = ? + 1204$$

$$\Delta N = t_{ch} \times N_i = 8,3 \frac{\text{nouv ind}}{\text{ind init}} \times 1204 \text{ ind init} = 9993,2 \text{ nouv ind}$$

$$\text{Donc} \quad N_f = 9993,2 \text{ nouv ind} + 1024 \text{ ind init}$$

$$N_f = 11017,2 \text{ indi}$$

11017 individus de fougères

2.2.1 Croissance exponentielle

Lorsqu'un milieu offre temporairement des ressources naturelles en quantité surabondante les populations qui le peuplent vont pouvoir croître sans que des facteurs limitant ne viennent freiner cet accroissement.

Le meilleur exemple de croissance exponentielle des organismes est celui des bactéries. Les bactéries sont des procaryotes qui se reproduisent rapidement, environ une heure pour de nombreuses espèces.

Exemple 1 :

Si 1 000 bactéries sont placées dans un grand flacon contenant une quantité abondante de nutriments (afin que les nutriments ne s'épuisent pas rapidement), le nombre de bactéries aura doublé, passant de 1 000 à 2 000 en seulement une heure.

Qu'elle est le nombre de bactéries après 24 cycles ?

Heures	Population
0	1000 bactéries
1	1000 x 2
2	1000 x (2) ²
3	1000 x (2) ³
4	1000 x (2) ⁴
.	.
.	.
.	.
.	.
N	1000 x (2) ⁿ

Le concept important de la croissance exponentielle est que le taux de croissance, c'est-à-dire le nombre d'organismes ajoutés à chaque génération reproductrice, augmente lui-même, c'est-à-dire que la taille de la population augmente de plus en plus rapidement. Après 24 de ces cycles, la population serait passée de 1 000 à plus de 16 milliards de bactéries.

$$P(n) = 1000 \times (2)^n$$

$$1000 \times (2)^{24} = 16 \text{ milliards de bactéries}$$

Exemple 2 :

Soit une population composée de 2000 individus et que sa vitesse de croissance est de 10% par mois.

Quelle est la taille de la population après 10 ans ?

Mois	Population
0	2000 individus
1	2000 x 1,1
2	2000 x (1,1) ²
3	2000 x (1,1) ³
4	2000 x (1,1) ⁴
.	.
.	.
.	.
.	.
n	2000 x (1,1) ⁿ

$$P(n) = 2000 \times (1,1)^n$$

$$P(120) = 2000 \times (1,1)^{120} \approx 93.000.000$$

Dans la croissance exponentielle, le taux de croissance d'une population par habitant (par individu) reste le même, quelle que soit la taille de la population, ce qui implique que la population croît de plus en plus rapidement à mesure qu'elle augmente.

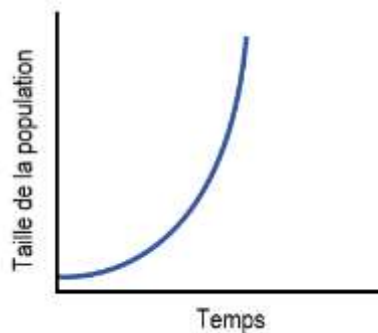


Figure 05. Nombre d'individus en fonction du temps dans une population qui croît exponentiellement selon son potentiel biotique

Comment peut-on modéliser la croissance exponentielle d'une population ?

Comme on l'a déjà brièvement mentionné, on obtient une croissance exponentielle lorsque le taux de croissance (r) est positif et constant pour notre population d'intérêt.

Le taux de croissance maximal par individu pour une espèce particulière dans des conditions idéales, varie d'une espèce à l'autre.

Par exemple, les bactéries peuvent se reproduire beaucoup plus rapidement que les humains, et ont un taux de croissance maximal par individu plus élevé. Le taux de croissance maximal de la population d'une espèce, parfois qualifié de potentiel biotique, est exprimé dans l'équation suivante :

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

N : effectif ou la taille de la population

r : taux de croissance instantané ou intrinsèque de la population

Pour un très court instant :

$$dN /dt = \text{taux de natalité (n)} \times N - \text{taux de mortalité (m)} \times N = (n-m) \times N = R_{\max} \times N$$

Taux maximal d'accroissement (R_{\max}) = taux intrinsèque d'accroissement = potentiel biotique.

$$N_t = N_0 e^{r \cdot t} \quad \text{avec } N_t : \text{effectif au temps } t$$

N_0 : effectif initial

$$r = n - m$$

dont, $r > 0$ la population est en croissance

$r = 0$ la croissance est stable

$r < 0$ la population est en déclin

2.2.2 Croissance logistique

Dans les populations naturelles, l'effet cumulé des divers facteurs limitant propres aux milieux auxquels elles sont inféodées, va empêcher le potentiel biotique de s'exprimer en diminuant la natalité (n), et en augmentant la mortalité (m), l'influence globale de ces facteurs écologiques limitant traduit *la résistance du milieu*, laquelle va s'opposer d'autant plus à l'accroissement des effectifs que la population considérée sera plus nombreuse. Ces facteurs tant *intrinsèques* (c'est-à-dire propre à l'espèce considérée) qu'*extrinsèques* (liée au milieu) combinent leurs effets pour ajuster les effectifs à une valeur donnée, à laquelle ils plafonneront.

En définitive, le taux de croissance atteint un plateau, ou se stabilise, générant une courbe en forme de S. Il plafonne à la taille maximale de la population - aussi appelée capacité de charge ou [K] qu'un environnement donné peut supporter.

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K - N)}{K} \quad \text{ou} \quad \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Avec : $\frac{dN}{dt}$: variation de la population en fonction du temps

N : nombre d'individus ou biomasse à un instant t ;

r : coefficient de croissance ;

K : nombre maximum d'individus que le biotope peut porter en fonction de ses ressources.

La courbe logistique a toujours la même forme, mais plus la valeur du coefficient r est importante, plus elle s'élève rapidement. D'autre part, lorsque N s'approche de K la valeur (K-N) est voisine de 0, le produit $rN(K-N) = 0$, la croissance est alors nulle, le milieu est saturé, son potentiel ne lui permet pas d'héberger davantage d'individus (**Claude Fauré et al., 2012**).

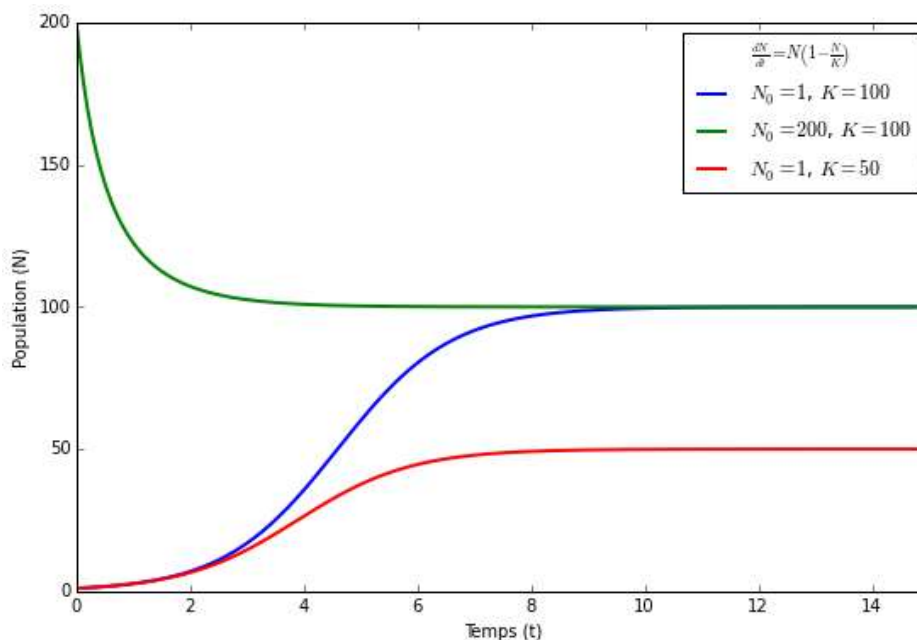


Figure 06. Quelques réalisations du modèle de croissance logistique en temps continu.

La population tend vers sa capacité biotique K (**Geeklhem, 2016**).

À n'importe quel moment de la croissance d'une population, l'expression $[K - N]$ indique combien d'individus supplémentaires peuvent être ajoutés à la population avant qu'elle n'atteigne sa capacité de charge. $[(K - N)/K]$ représente donc la fraction de la capacité de charge qui n'a pas encore été "épuisée". Plus on utilise de capacité de charge, plus le rapport $[(K - N)/K]$ réduira le taux de croissance.

Exemple

Dans un lac de barrage nouvellement construit, l'effectif d'une population de poisson s'accroît selon une loi logistique à un taux intrinsèque d'accroissement $r = 0,456 \text{ an}^{-1}$.

Supposons que l'effectif initial était de **500 individus**, au bout de combien d'années la population atteindra-t-elle sa vitesse maximale sachant que l'effectif maximum stable (capacité biotique du milieu ou capacité de charge= K) qu'elle atteint est de **1000 individus** ?

Solution

En présence de facteurs limitants (ressources limitées) : la natalité diminue et la mortalité augmente en fonction de N ;

La vitesse de croissance logistique est décrite par l'équation :

$\frac{dN}{dt} = r.N.(1-N/K)$ où $(1-N/K)$ c'est la résistance du milieu

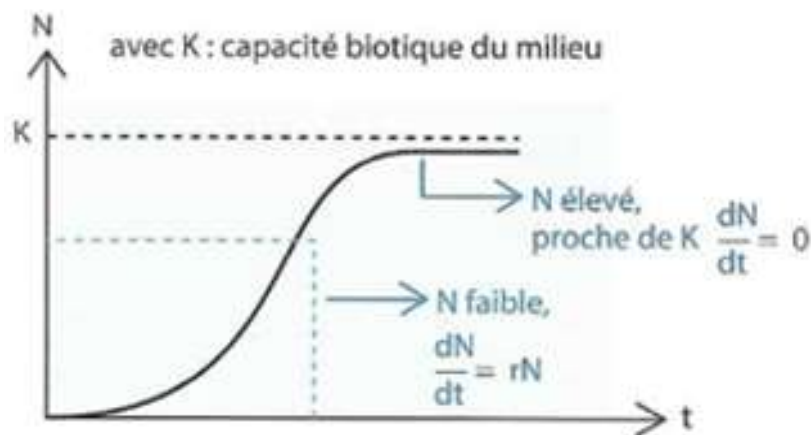


Figure 07 : Croissance logistique en temps continu. La population tend vers sa capacité biotique K

Quand N tend vers 0, $\frac{dN}{dt}$ tend vers $r.N$ (croissance exponentielle) ;

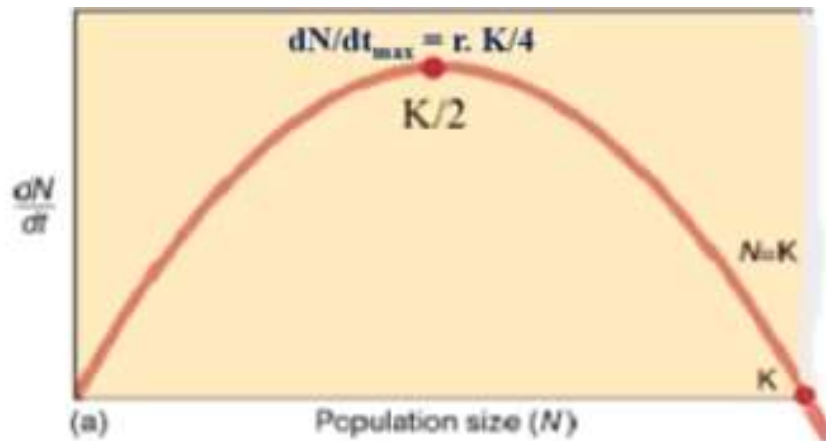
Quand N tend vers K , $\frac{dN}{dt} = 0$

On démontre que la vitesse de croissance est maximale quand $N=K/2$

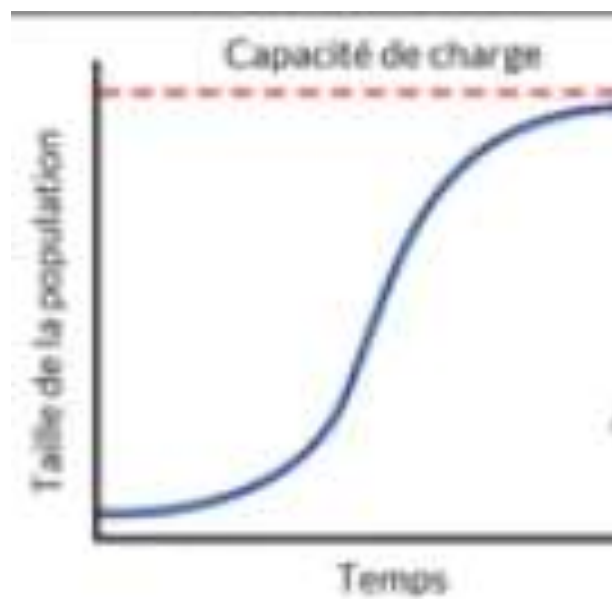
Quand la dérivée seconde de $\frac{dN}{dt}$, $\frac{d^2N}{dt^2} = 2r - r.K/N = 0$: on remplace N par $K/2$ dans l'équation $\frac{dN}{dt}$ et on a :

$$\frac{dN}{dt}_{\max} = r.K/2(1-K/2/K) = r.K/4, \quad \frac{dN}{dt}_{\max} = r.K/4 = 0,456 \times 1000/4 = 1140 \text{ individus/an}$$

$\frac{dN}{dt}$ augmente quand $N < K/2$ et diminue quand $N > K/2$ (courbe en cloche).



L'équation logistique obtenue par intégration de $dN/dt = r \cdot N \cdot (1 - N/K)$, s'écrit comme suit :
 $N_t = K / (1 + c \cdot e^{-rt})$ décrit une courbe en S dite sigmoïde,
 où $c =$ constante d'intégration $= (K - N_0) / N_0 = (10000 - 500) / 500 = 19$



Au bout de combien du temps la population atteint-elle sa production maximale (vitesse de croissance maximale) ?

On applique l'équation logistique et on extrait le temps t : $N_t \cdot (1 + c \cdot e^{-rt}) = K$

La production maximale est atteinte quand $N = K/2 = 10000/2 = 5000$ ind.

D'où $5000 \cdot (1 + 19 \cdot e^{-0,456t}) = 10000$, on divise les deux parties de l'équation par 5000 et en déduit $t = [\ln(1/19)] / -0,456 = 6,5$ an (point d'inflexion de la courbe de croissance sigmoïde).

2.3 Les fluctuations dans le temps des populations naturelles

Dans les populations naturelles, les fluctuations d'effectifs et non leur constance constituent une règle absolue, même si dans de nombreux cas, ces derniers font preuve d'une stabilité relative lorsqu'on les étudie sur une assez longue période.

Dès 1756, le célèbre naturaliste Buffon écrivait dans un de ses ouvrages que toutes les populations végétales et animales, y compris l'espèce humaine, présentaient des fluctuations dues à l'existence de facteurs du milieu qui exerçaient une action négative : maladies, surpeuplement et manque de nourriture, prédation. Il arrivait à la conclusion que les populations fluctuent entre une limite inférieure et supérieure par suite des variations des taux de mortalité et de natalité.

Selon les conditions climatiques, l'alimentation, la compétition interspécifique seront plus ou moins favorables ; le taux de croissance des effectifs R sera positif si ($b > m$), nul ($b = m$), Ou négative ($b < m$), entraînant selon le cas une croissance, un plafonnement ou une diminution des effectifs.

2.3.1 Populations stables

On désigne sous ce terme des populations naturelles qui présentent des oscillations de faible amplitude autour d'une valeur moyenne. Elles caractérisent généralement des espèces de grande taille vivant dans des milieux où les facteurs biotiques sont contraignants (compétition intense par exemple) et exercent donc une action déterminante. Nous citons à titre d'exemple le cas des populations d'arbres dominants dans une forêt primitive dont la densité à l'hectare varie faiblement même sur des périodes supérieures à la décennie.

2.3.2 Populations cycliques

La majorité des espèces animales, mais aussi de nombreuses espèces végétales herbacées (plantes annuelles), ou croissant dans un environnement contraignant (plante des zones sahéliennes par exemple), présentent des variations cycliques, d'amplitude importante et parfois même très considérable, de leurs effectifs.

2.3.2.1 Fluctuations saisonnières

Elles peuvent résulter de l'existence de plusieurs générations annuelles dans l'espèce considérée (au moins deux), de mouvements migratoires, d'une mortalité importante à la fin

de la période de reproduction. Dans les populations aviennes migratrices s'observent ainsi deux pics annuels- printanier et automnal- liés aux passages migratoires allés et retour.

2.3.2.2 Fluctuations annuelles

Egalement liées au cycle des saisons, ces fluctuations s'observent dans la majorité des populations animales et chez les plantes annuelles. Ici encore, les migrations peuvent jouer un rôle important chez les espèces ayant une longévité supérieure à l'année.

2.3.2.3 Fluctuations pluriannuelles

Certaines fluctuations cycliques de populations, tout en présentant une assez remarquable régularité, sont d'une période supérieure à l'année. Chez les insectes, un exemple classique est celui des populations de hannetons (*Melolontha melolontha*) qui surviennent tous les trois ans en Europe.

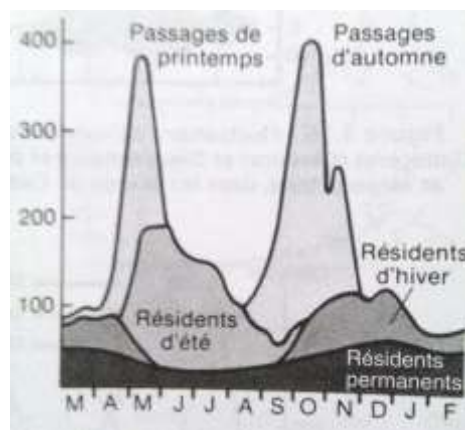


Figure 08. Fluctuations d'abondance des diverses populations d'oiseaux dans une forêt de l'Ohio au cours du cycle annuel

II.3. Répartition spatiale des populations

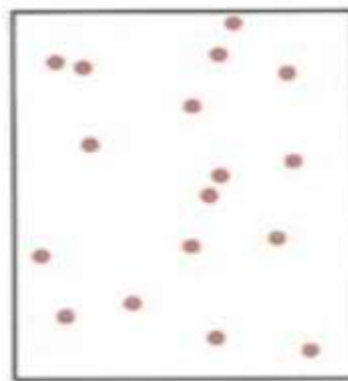
La répartition spatiale est la distribution des individus d'une population sur leur territoire. Aussi, c'est la façon dont les individus sont concrètement répartis. Il existe trois types de répartition spatiale (en fonction des conditions environnementales ainsi que le mode de vie des organismes) :

- Répartition aléatoire (au hasard) ;
- Répartition uniforme (régulière) ;

- Répartition agrégative.

II.3.1 Répartition aléatoire (au hasard)

La répartition aléatoire est une répartition spatiale dans laquelle les individus de la population sont placés au hasard sur le terrain sans tenir compte de la présence des autres (Espacement interindividuel très variable). C'est une distribution rare qui ne se rencontre que dans des milieux homogènes et chez des espèces qui n'ont aucune tendance au groupement.



Distribution aléatoire
(collemboles)

Figure 09. Répartition aléatoire (au hasard) D'après PEYCRU et al. (2014).

II.3.2 Répartition uniforme (régulière)

La répartition régulière implique que les individus occupent le terrain approximativement à la même distance des uns des autres, le nombre d'individus moyen par unité de surface est à peu près constant. Si on réalise un échantillonnage par la méthode des quadrats, on va donc obtenir des nombres d'individus très similaires d'un quadrat à l'autre (**Alain Canard et Denis Poinsot ; 2004**). C'est l'emplacement uniforme sur le terrain (Espace interindividuel constant), rarement observée dans la nature (hétérogénéité du milieu). Elle suggère deux choses :

- Soit la compétition intra-spécifique est sévère, ce qui dispose les individus à distances égales (Comportement territorial) ;
- Soit il existe un antagonisme positif entre individus, ce qui fait que les individus s'attirent ou se repoussent avec les mêmes forces.

La répartition régulière implique que les individus occupent le terrain approximativement à la même distance des uns des autres. Ce type de répartition apparaît donc en cas de comportement territorial. Ce comportement territorial est également l'explication de la merveilleuse régularité d'espacement des hirondelles sur les lignes téléphoniques ou l'écart entre les nids d'oiseaux coloniaux : chaque individu est placé très exactement hors de portée du bec de son voisin.

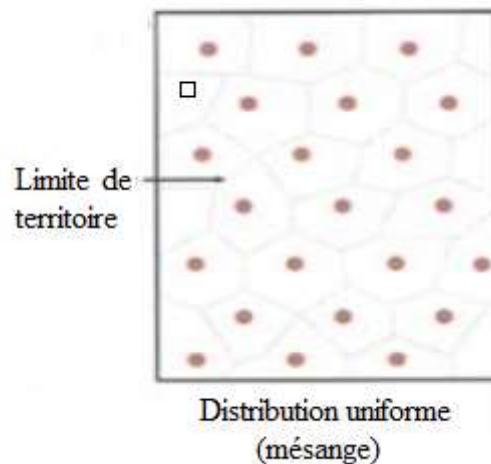


Figure 10. Répartition uniforme (régulière) D'après PEYCRU et al. (2014).

II.3.3 Répartition agrégative

Une répartition spatiale dans laquelle les individus sont regroupés de façon à former des agrégats (petits paquets) sur le terrain (Espace interindividuel hétérogène). Elle se produit lorsque le milieu est hétérogène. Elle est fréquente en milieu naturel. Elle suggère plusieurs choses : Les individus sont regroupés pour la reproduction, la nutrition, la défense du territoire, la vie communautaire (cas des populations coloniales ou grégaires).

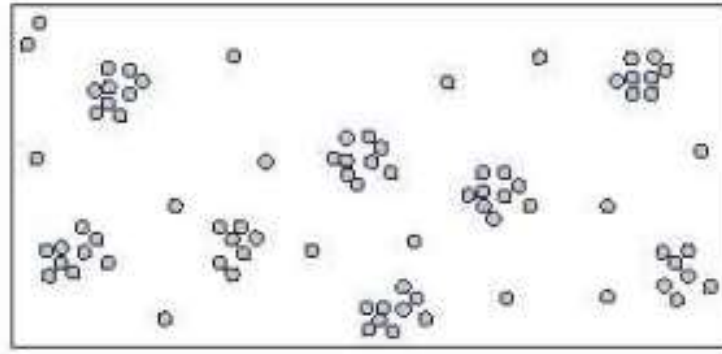


Figure11. Répartition agrégative (contagieuse)

Dans les populations végétales, l'agrégation constitue un facteur très rapidement défavorable pour les individus constituant le groupe, à cause de la concurrence pour la lumière. En conséquence, la réponse écologique (croissance, survie, fécondité, par exemple) décroîtra de façon monotone en fonction de l'effectif du groupe (en généralisant la densité de la population).

Chez les animaux supérieurs, cette agrégation des individus peut résulter d'une attraction sociale (comportement grégaire), du résultat des processus de reproduction, de l'influence quotidienne ou saisonnière des fluctuations climatiques, de la réponse de la population à des différences locales dans la nature du biotope.

II.4 Principe d'Allée

Dans les populations végétales, l'agrégation constitue un facteur très rapidement défavorable pour les individus constituant le groupe, à cause de la concurrence pour la lumière. En conséquence, la réponse écologique (croissance, survie, fécondité, par exemple) décroîtra de façon monotone en fonction de l'effectif du groupe (en généralisant la densité de la population) (**Fig. 12**).

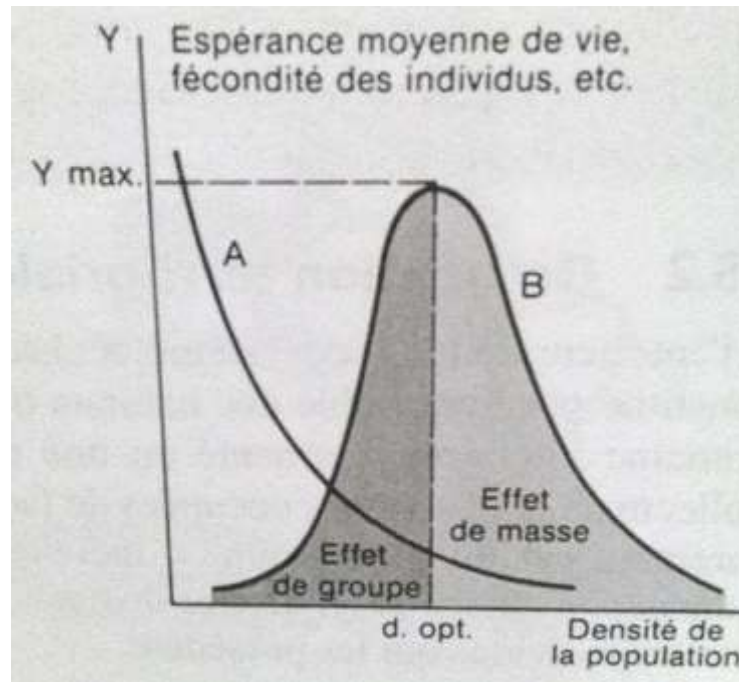


Figure 12. Divers types de réponses biologiques d'une espèce à l'augmentation de densité de ses populations

Indique que la densité constitue un facteur écologique limitant pour une population naturelle, que sa valeur soit faible ou forte. Il stipule qu'il existe une corrélation positive entre la densité d'une population et son taux de croissance lorsque la population comporte relativement peu d'individus.

Le taux de croissance de la population diminue quand sa taille diminue, et inversement, une augmentation de ce taux se produit quand sa taille augmente. Ce principe s'oppose à l'idée qu'il existe toujours une corrélation négative entre la densité d'une population et son taux de croissance, liée essentiellement aux phénomènes de compétition. De très nombreux mécanismes peuvent donner naissance à un effet Allée dans une population à faible densité, comme la consanguinité, la stochasticité démographique et les phénomènes de facilitation.

On distingue deux formes de l'effet Allée :

Effet Allée élémentaire : Observé quand un composant de la fitness individuelle, par exemple le taux de survie ou de reproduction, il est positivement corrélé à la taille de la population. Ainsi, dans une même population il peut y avoir de nombreux effets Allée élémentaires.

Effet Allée démographique : Il ne se manifeste que si les effets Allée élémentaires ne sont pas contrebalancés par des phénomènes de densité dépendance négative, comme la compétition. Dans ce cas, l'effet Allée s'observe à l'échelle de la population et va influencer la dynamique de cette dernière, pour des faibles densités. Pour constater un effet Allée démographique, il suffit d'observer l'évolution de la population à des faibles densités, alors que pour un effet Allée élémentaire, il faut parvenir à mesurer la variation de composants particuliers de la fitness à des faibles densités de population, ce qui est plus difficile à réaliser.

Par conséquent, bien que théoriquement admis depuis longtemps, l'effet Allée élémentaire a été peu observé dans des populations naturelles, contrairement à l'effet Allée démographique dont on a trouvé des manifestations dans la majorité des grands taxa animaux.

En termes d'intensité, on sépare l'effet Allée en deux catégories :

Effet Allée fort : S'il existe une densité de population, dite critique, en dessous de laquelle le taux de croissance par individu est négatif.

Effet Allée faible : Si le taux de croissance par individu est toujours positif, mais plus faible pour des faibles densités que pour des densités plus élevées. Quoique difficile à observer dans des populations naturelles, l'effet Allée est un principe théoriquement simple qui peut aisément être observé dans des modèles simples de dynamique de population.

En matière de conservation, quand des populations déclinent, différents processus peuvent opérer pour contribuer à ce déclin en agissant sur la fitness individuelle moyenne (probabilité de survie, taux de reproduction, taux de croissance). La synergie des différents types d'effets Allée peut augmenter le déclin et l'extinction plus qu'un seul en raison de l'auto-renforcement des rétroactions. Aussi ne pas connaître les effets Allée potentiels peut conduire à des biais sur le calcul de la taille minimale d'une population viable, sur les efforts de restauration et sur les prédictions relatives au taux d'extinction.