

Dynamique des populations et coexistence des espèces

Introduction générale sur la dynamique des populations

Population = ensemble d'individus d'une même espèce qui occupent un **territoire commun** et qui peuvent se reproduire entre eux.

Cette définition présente toutefois des complexités comme la **capacité à définir un individu** (les fraisières et la reproduction par stolons). De même, on pourra définir différents types de populations en fonction de **l'échelle spatiale** considérée (Par exemple les mésanges bleues d'une parcelle d'une forêt, ou de l'entièreté de la France).

De ce fait, la définition du territoire commun peut se faire en fonction de si l'on a des **connexions possibles** entre les habitats ainsi que l'intensité et les **modalités de dispersion des organismes**

On peut étudier la probabilité d'appariement entre deux individus en fonction de la distance entre ces derniers. Si on prend l'exemple de fleurs, elles peuvent avoir des habitats séparés par exemple par une zone urbaine, mais rester en connexion grâce à une **autre espèce : un pollinisateur**, on pourra donc parler d'une seule **population génétique**, mais rien n'empêche de focaliser notre étude sur un seul des habitats et on travaillera ainsi sur une **sous-population**.

Une population est un système structuré : on peut y retrouver des sous-populations selon des **classes/catégories d'individus** (sexe-ratio, âge, taille, statut reproducteur, structurations sociales et spatiales)

Une population est un **système en interaction avec des facteurs biotiques et abiotiques** comme les conditions environnementales et les autres espèces.

C'est un système dynamique dans le temps, on ne s'arrête pas à un instant t et on regarde son évolution (ce qui peut par exemple être fait avec des données paléo-océanographiques). La dynamique d'une population retrace l'influence de ses traits d'histoire de vie et de ses caractéristiques génétiques.

On peut chercher à prédire la dynamique de cette population à venir et faire de la modélisation à partir des données actuellement acquises.

Une population est un **système dynamique dans l'espace** (exemple de *Danaus plexippus* qui migre du Mexique au Canada et de la progression du frelon asiatique en France).

- ➔ La dynamique des populations vise donc à expliquer les variations au cours du temps du nombre d'individus d'une population et de comprendre les facteurs responsables de ces variations. Pour répondre à ces questions, on possède des outils : statistiques, génétiques, expérimentation, modélisation, etc.

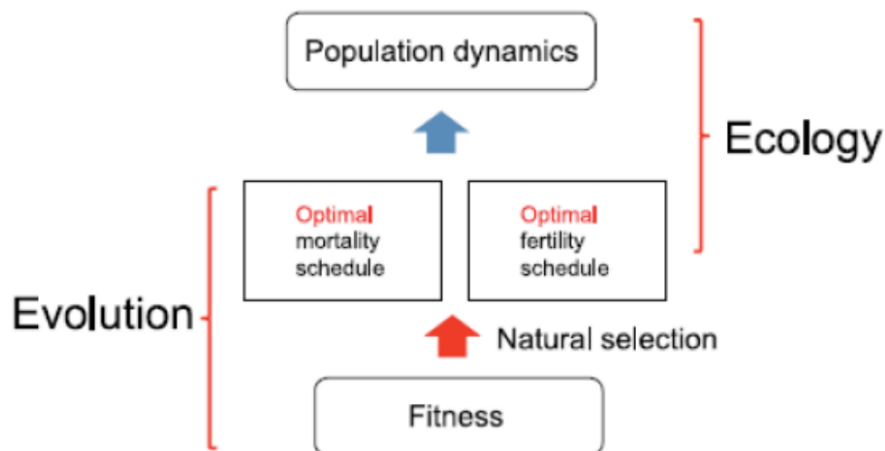
Pour étudier la dynamique d'une population il faut considérer le nombre d'individus dans une population ainsi que l'ensemble de ces variations → naissances, morts (facteurs intrinsèques), immigration et émigration (facteurs extrinsèques).

Pour modéliser les variations d'abondance : $N_{(t+\Delta t)} = N_{(t)} + B + I - D - E$

Dans les populations, on représente aussi les choses avec des taux :

$$\left. \begin{aligned} N_{(t+\Delta t)} &= N_{(t)} + bN_{(t)} + iN_{(t)} - dN_{(t)} - eN_{(t)} \\ N_{(t+\Delta t)} &= N_{(t)} + (b+i-d-e)N_{(t)} \\ N_{(t+\Delta t)} &= RN_{(t)} \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} \text{R est le } \textbf{facteur} \\ \textbf{d'accroissement} \end{array}$$

La démographie évolutive traduit le fait que l'on a des processus comme la sélection naturelle qui vont modifier la dynamique d'une population.



Suivre et décrire la dynamique d'une population

On parlera quasi-exclusivement de l'étude des populations en milieu naturelle puisque l'étude de la dynamique des populations nécessite un suivi à long terme avec une série temporelle d'effectifs. Il faut aussi connaître la biologie et l'écologie de l'espèce pour déterminer les différents paramètres de l'étude.

Estimation des effectifs (N)

- On peut mesurer l'**abondance relative** qui se base sur un indice de présence (**traces**)
- On peut faire du **dénombrement absolu** par comptage direct

Le dénombrement absolu n'est jamais exhaustif, donc on va faire des estimations par échantillonnage en utilisant un protocole standardisé que l'on répète en ayant en amont estimé l'effort d'échantillonnage en l'adaptation à l'organisme étudié.

On peut aussi utiliser une **méthode par retrait** : on retire des individus de la population et on observe de déclin de la prise d'individus. On l'utilise beaucoup pour estimer la pression de pêche ; on part de l'hypothèse que la probabilité de capture p est constante entre 2 retraits

$$\begin{aligned} 1^{\text{er}} \text{ retrait: } N_1 &= p * N_{\text{tot}} \Rightarrow p = N_1/N_{\text{tot}} \\ 2^{\text{ème}} \text{ retrait: } N_2 &= p * (N_{\text{tot}} - N_1) \Rightarrow p = N_2/(N_{\text{tot}} - N_1) \\ p &= N_1/N_{\text{tot}} = N_2/(N_{\text{tot}} - N_1) \\ N_{\text{tot}} &= N_1^2 / (N_1 - N_2) \end{aligned}$$

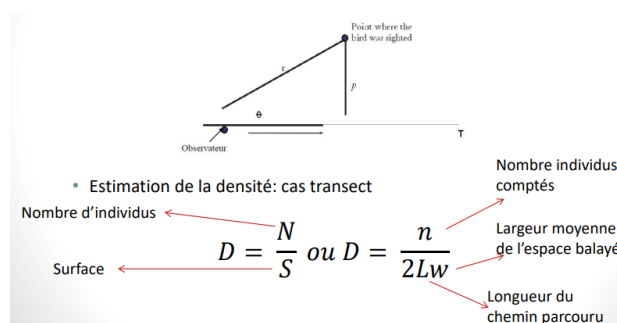
- 1^{er} observateur: $N_1, p_1 : N_1 = p_1 * N_{\text{tot}} \Rightarrow p_1 = N_1/N_{\text{tot}}$
- 2^{ème} observateur: $N_2, p_2 : N_2 = p_2 * N_{\text{tot}} \Rightarrow p_2 = N_2/N_{\text{tot}}$
- Vu en commun: $N_{12} = p_1 * p_2 * N_{\text{tot}}$

$$\begin{aligned} N_{12} &= (N_1/N_{\text{tot}}) * (N_2/N_{\text{tot}}) * N_{\text{tot}} \\ N_{\text{tot}} &= N_1 * N_2 / N_{12} \end{aligned}$$

Ou utiliser la **méthode des doubles observateurs** où 2 personnes comptent indépendamment le nombre d'individus qu'ils observent le long d'un tracé.

Autres méthodes très connues : **quadrats ; transects ; points d'écoute**

Méthode de distance sampling où on mesure la distance entre l'observateur et l'individu, on aura donc une probabilité moins importante que l'observateur voit un individu loin de son transect :



Se servir de la science participative : augmentation du nombre de données qui ne sont pas produites par des experts (en suivant des protocoles qui sont, eux, donnés par des experts) ce qui permet d'avoir une couverture spatiale plus importante. Toutefois, seuls les programmes participatifs validés par des professionnels sont utilisés en dynamique des populations. Ils sont donc plutôt utilisés pour connaître la répartition spatiale des communautés. De plus, il est compliqué de demander des mesures de facteurs externes à des personnes qui ne sont pas équipées...

La méthode de **Capture – Marquage – Recapture** : on doit s'assurer que le marquage n'impacte pas la vie de l'animal tout en étant durable. Le fonctionnement : on capture les individus, que l'on marque ensuite, puis peu de temps après on recapture des individus : parmi eux une proportion sera déjà marquée et on pourra utiliser la méthode de Lincoln-Petersen :

$$n_1/N_{\text{tot}} = m/n_2 \quad \rightarrow \quad N_{\text{tot}} = n_1 * n_2/m$$

Pour que cette technique fonctionne, on fait les hypothèses que la population est fermée, que l'on a une même probabilité de capture, que l'on a un mélange homogène des individus marqués dans la population et que l'on n'a pas de dépendance au piège

→ on aura du *trap happy* (sous-estimer l'effectif) ou du *trap shy* (surestimer)

On peut utiliser l'**outil génétique** dont l'idée est de prélever des échantillons sur les individus ou leurs traces et d'utiliser des marqueurs génétiques polymorphes (afin d'avoir une empreinte unique d'ADN), ce qui permet de savoir que l'on a déjà capturé cet individu et fait des estimations. Puis on pourra estimer la taille efficace de la population → la taille de la population idéale qui aurait les mêmes caractéristiques génétiques que la population observée.

Pour faire des estimations on peut aussi chercher à comparer des méthodes entre elles... en tout cas, un suivi de population nécessite de nombreuses études en amont pour ajuster le protocole.

Estimation des paramètres démographiques

Fécondation → estimée à partir des naissances, en comptant le nombre de nouveaux nés engendrés par unité de temps et par individu. Pour de la reproduction sexuée, on peut regarder le nombre de femelles engendrées par unité de temps et par femelle.

Mortalité → on calcule 1 – survie : dénombrer le nombre de morts est trop complexe. La fonction de survie permettra de déterminer la probabilité qu'un nouveau-né survive jusqu'à l'âge x.

Émigration → la proportion d'individus quittant la population pour en rejoindre une autre. On a du mal à la distinguer de la mortalité.

Immigration → les individus qui arrivent dans la population. On utilise la génétique pour l'estimer.

Pour estimer ces paramètres on peut utiliser des tables de vie ou du capture-marquage-recapture sur plusieurs pas de temps.

Estimation par table de vie

La table de survie est utile lorsqu'il n'y a pas de marquages, ou un marquage uniquement par cohorte. On fait l'hypothèse forte qu'on a une structure de population à l'équilibre.

La méthode d'estimation est peu utilisée car les hypothèses sont rarement vérifiées, les calculs sont longs et on n'a pas d'information sur les mécanismes.

Dans la table de survie, on entre :

- Les âges des individus
- Les effectifs comptés d'individus vivants pour chaque tranche d'âge (= nombre de survivants)

à partir de cet effectif, on obtient le % de survivants qui va décroître avec l'âge.

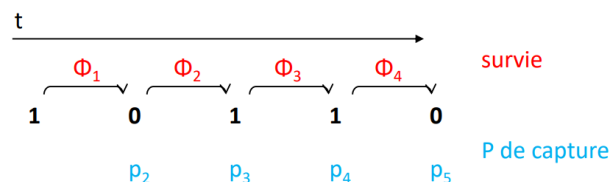
Ensuite, on calcule la proportion d'individus qui meurent entre chaque âge (différence de survivants entre chaque âge) pour avoir la proportion d'individus qui meurent par rapport à la cohorte originale.

Ces deux dernières entrées permettent d'obtenir respectivement le % de survivants, de mortalité, le taux de reproduction et le nombre moyen de descendants par survivant.

Estimation par CMR

Si on veut estimer les taux de survie ou de reproduction, il faut que le marquage individualise les individus (qu'on puisse le reconnaître précisément). Ce modèle d'estimation est donc une combinaison du processus de survie et d'observation.

Grâce à l'individualisation on peut noter si à chaque nouvelle recapture on observe de nouveau notre individu ou non, on pourra alors calculer la probabilité de son histoire de vie :



$$\text{Probabilité: } P(10110) = \Phi_1 (1-p_2) * \Phi_2 p_3 * \Phi_3 p_4 * [(1-\Phi_4)+\Phi_4(1-p_5)]$$

Estimation de Φ et p de façon à ce que les nombres estimés d'histoire de capture soit \approx au nombre observé

Puis des logiciels vont chercher les meilleures estimations et probabilités de capture pour correspondre aux observations faites...

On utilise le même type de modèle pour estimer les dispersions : plutôt que de voir à chaque recapture si on l'a vu, on va préciser dans quel site.

Autres caractéristiques d'intérêt

Il existe des **répartitions spatiales** :

- **Uniformes** (exemple : répartition des manchots dans les colonies où les nids sont à égale distance)
- **Aléatoires** (exemple : répartition des pucerons dans un milieu homogène comme un champ)
- En **agréats** (majorité des cas, en fonction des ressources naturelles ou d'une structure sociale)

On peut aussi calculer le sex-ratio entre mâles et femelles : son estimation est facilitée lorsqu'on a un dimorphisme sexuel. En général, il est proche de 1 à la naissance mais va évoluer en fonction des pressions différentielles au cours de la vie sur les sexes et donc en fonction des stratégies évolutives.

On peut toutefois avoir des biais comme la chasse de la gélinotte des bois à l'happeau qui attire principalement les mâles...

On peut quantifier les structures d'âge et voir où on a les plus fortes mortalités.

Différents types de dynamique

Les dynamiques peuvent être croissantes, décroissantes ou faibles.

Elles peuvent être observées à l'échelle d'une espèce ou de l'étape de la vie d'une espèce.

On peut aussi identifier des variations cycliques, saisonnières et irrégulières.

Comprendre la dynamique d'une population

Facteurs de variation

4 grandes classes de facteurs : les facteurs **environnementaux** (partie abiotique), le facteur de **régulation intrinsèque**, la partie **biotique** et les facteurs **anthropiques**.

Ces facteurs vont faire varier les paramètres démographiques et vont donc faire varier l'effectif et les différents taux de la population. Il est rare qu'il n'y ait qu'un seul type de facteur qui joue.

Facteurs environnementaux

Les facteurs environnementaux, abiotiques, peuvent être les variables de milieu comme l'hygrométrie, le pH, les variables climatiques ou des variations plus drastiques comme des catastrophes naturelles.

- ➔ Ils régulent les populations et sont **densité-indépendants** : ils agissent sur les populations en provoquant la destruction d'un pourcentage constant d'individus quel que soit leur nombre. Le taux de mortalité sera le même.

Facteurs de régulation intrinsèque : densité dépendance

Les facteurs intrinsèques, donc internes à la population elle-même, peuvent être des phénomènes de compétitions entre individus pour l'accès aux ressources, l'installation de hiérarchie, etc.

- ➔ Ce sont des facteurs **densité-dépendants** : plus il y a d'individus, plus il y a de compétition.

La compétition intraspécifique pour accéder aux ressources : affecte les performances des individus (survie et/ou reproduction)

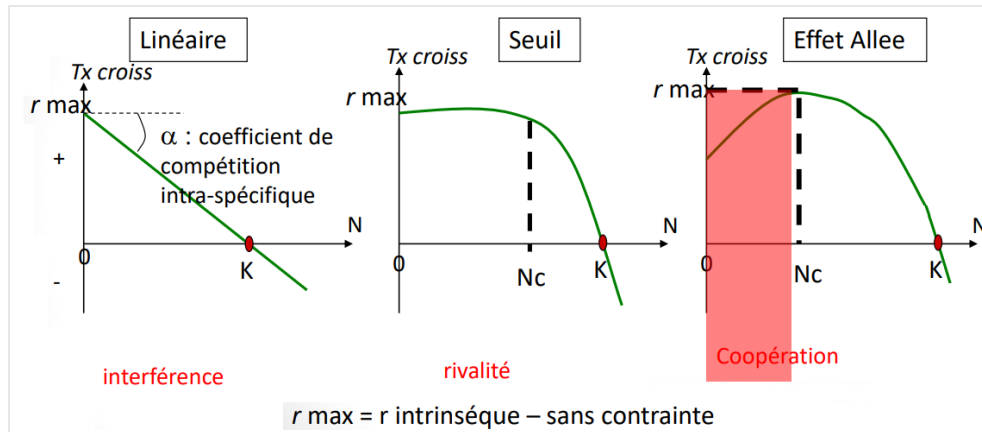
- Compétition par interférence : indirecte – tous les individus sont affectés de la même façon, donc sont à capacités compétitives égales (même taux de compétition).
- Compétition par rivalité : directe – seuls certains individus vont être affectés par la densité, donc capacités compétitives inégales (*par dominance par exemple*)

Exemples de compétitions : chez les Fous de Basan, il y a des zones de nidification sur un îlot qui seront plus propices car avec un meilleur accès aux ressources et une meilleure protection. La compétition pour ces sites fait que plus la densité va augmenter, plus il y aura d'individus dans les zones moins propices et donc plus le succès moyen de la population va diminuer. On a pu aussi constater que les individus plus vieux étaient plus présents dans les zones propices du fait de la compétition, ce qui fait que l'on aura une croissance réduite de la population.

Interférence : avec augmentation de la densité, le taux de croissance va diminuer linéairement pour passer dans le négatif et induire un décroissement de la population.

Rivalité : le taux de croissance va diminuer brusquement lorsque l'on aura atteint un seuil de densité.

Coopération : l'effet Allee a été observé sur des espèces de petites populations comme le Lycaon où les individus chassent en groupe ce qui fait que l'on a d'abord une augmentation du taux de croissance avec la densité grâce à la coopération avant d'atteindre un seuil où il se mettra à diminuer.



Interaction entre espèces

Effet de l'espèce 1 → Effet de l'espèce 2 ↓	Positif	Neutre	Négatif
Positif	Symbiose, mutualisme	commensalisme	Prédation et parasitisme
Neutre		Rien !	Antibiose
Négatif			Compétition

Ces interactions sont densité-dépendantes

Mécanismes de compétition interspécifiques indirectes → la diminution de la ressource diminue les performances des individus

Mécanismes de compétition interspécifiques directes → interactions comportementales ou chimiques entre les individus

Prédation, parasitisme, herbivorie = consommation d'un organisme vivant par un autre organisme
→ affectent également négativement le taux de croissance

(Exemple : plus il y a de chenilles, plus le taux de croissances chez une espèce de plantes va diminuer)

Facteurs anthropiques

Les facteurs anthropiques vont englober tous les autres facteurs : ils peuvent modifier les facteurs environnementaux, augmenter la compétition entre les individus et espèces en limitant les habitats et en exploitant les mêmes ressources et en modifiant les interactions entre espèces au travers de l'introduction d'espèces invasives, la chasse ou des événements positifs comme des campagnes de réintroduction.

Identification des facteurs de variation par l'observation et l'expérimentation

L'intérêt est de mieux comprendre les **modalités de la variation démographique des populations** et de pouvoir **relier** les différents **facteurs** sur le temps à la **dynamique** de la population étudiée.

Exemple : on peut étudier l'évolution de la taille des sardines et anchois en la mettant en lien avec les variations de la taille de leurs oiseaux prédateurs et les changements de température et de l'eau

→ Avec ce genre d'études, on peut identifier les principaux facteurs.

En faisant varier les facteurs que l'on souhaite tester, alors, on fait des expérimentations en milieux contrôlés (il est important d'avoir des témoins et de nombreuses répétitions)

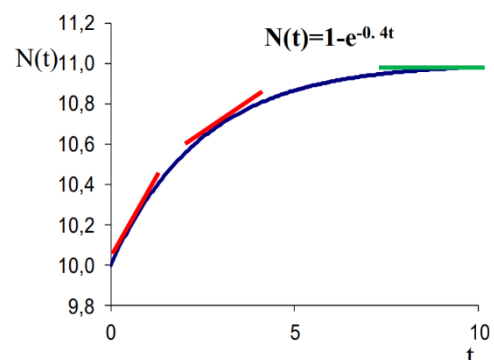
Mais ça demande du temps et de l'argent : il faut parfois avoir recours à des **modèles théoriques**, même si certaines interactions complexes ne peuvent pas être réduites à des analyses informatiques.

→ Etudier l'impact de la variation des facteurs potentiels sur la dynamique de la population en confrontant les effectifs simulés selon une relation supposée aux effectifs observés ; avec possibilité de définir plusieurs types de relations entre facteurs et dynamiques ou autre.

Faire de la modélisation → partir d'un modèle de base avec la dynamique de la population (**$N = f(t)$**)

On s'intéresse à la vitesse d'accroissement de la population : dérivée de la fonction (**dN/dt**) pour avoir un **système à l'équilibre** lorsque l'accroissement est nul donc que les effectifs sont stables → lorsque **$dN/dt = 0$** (= lorsque la valeur de **$N = N_{eq}$**)

On veut savoir si l'équilibre est stable et si on s'en approche ou non : ça s'étudie en regardant ce qu'il se passe lorsqu'on s'écarte de N_{eq}



Identification des facteurs de variation des modèles théoriques de modélisation

Le modèle de base 1 espèce (exponentiel et logistique)

- Espèces à générations continues : pas de reproduction saisonnière
- Espèces à générations discrètes : phases de forte natalité et mortalité (variation en dent de scie)

On ne s'intéresse qu'aux modèles déterministes en ne parlant que de générations continues avec des paramètres qui ne varient pas → on néglige la stochasticité environnementale et démographique.

1. Modèle exponentiel ou Malthusien

Le modèle postule que **la taille d'une population croît proportionnellement à son effectif**

Hypothèses du modèle :

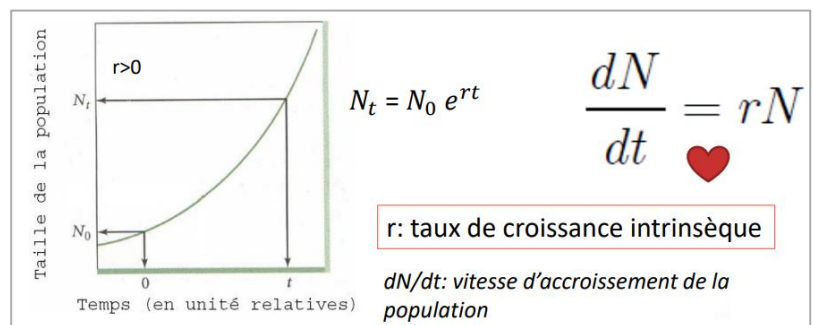
- **Population fermée** (on ne considère que la mortalité et la naissance)
- **Reproduction en continu**, taux de naissance et de mortalité constants (pas de saisonnalité)
- Tous les **individus** sont **identiques** (mêmes taux, pas de structure d'âge)
- **Environnement constant** dans l'espace et le temps (ressources illimitées et taux d'accroissement indépendant de l'effectif de la population)

→ Limites au réalisme du modèle

$(dN/dt = rN \rightarrow \text{vitesse d'accroissement de la population} = \text{taux de croissance intrinsèque} * N)$

On obtient r avec le coefficient de la droite →

Le taux de croissance intrinsèque r peut être estimé par des données expérimentales où on élève une population sans exercer de restrictions de ressources ni de pressions.



Exemples d'applications du modèle :

- Le cas des pucerons dans une zone sans restriction de nourriture
- pour les bactéries dans un milieu riche
- pour l'Homme


Ce modèle est aussi observé dans des cas d'invasion d'un milieu par une espèce → cas de l'invasion de l'île de Saint Paul en Alaska par les rennes.

Mais souvent, après cette croissance exponentielle, un **crash de la population**, dû par exemple à la consanguinité.

2. Modèle logistique ou modèle de Verhulst

On prend en compte la **capacité limite K** : nombre maximum d'individus que le milieu peut supporter.

Cette limitation a une signification biologique pour les populations avec de fortes interactions entre les individus ce qui contrôle leur reproduction et leur survie.

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{rN}_{\text{Partie exponentielle (quand N petit)}} \left(1 - \underbrace{\frac{N}{K}}_{\text{Partie freinage (signe -)}} \right)$$


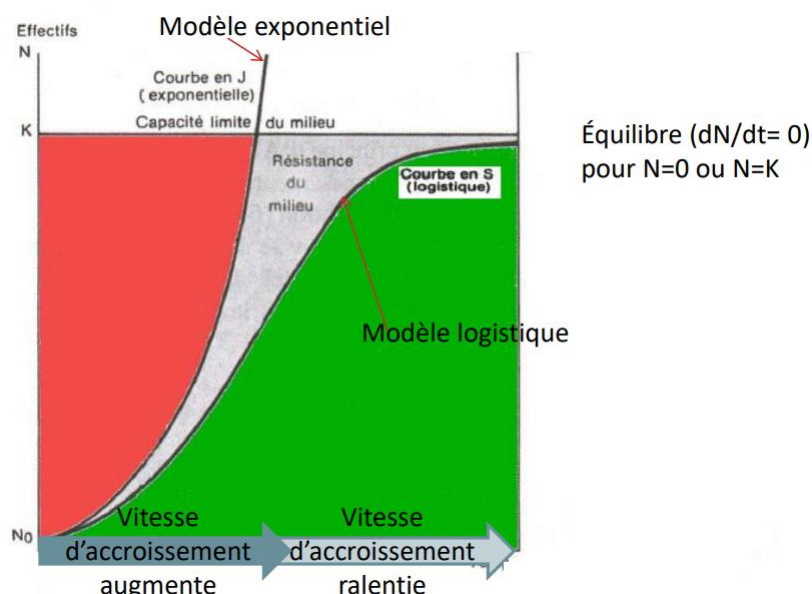
- On considère que chaque individu a le même impact : **N/K**
- Il y aura un effet dépresseur de chaque individu sur la croissance : **1/K**

Quand N est de petite taille, on retrouve le modèle exponentiel et quand N va beaucoup augmenter, il y aura une diminution progressive de la croissance avec l'augmentation de ce N.

L'équation de $dN/dt \rightarrow$ obtention d'une **courbe sigmoïde** à deux paramètres r et K

Pour estimer la capacité limite K du milieu, on va identifier le facteur limitant et observer des populations de l'espèce selon différentes variations du facteur limitant. L'estimer est donc particulièrement complexe.

Ce modèle n'est quand même pas parfait puisqu'il ne prend en compte aucun facteur stochastique. La réalité ne colle pas forcément très bien au modèle mais colle au **plafond du modèle** : c'est surtout à la valeur max qu'on s'intéresse.



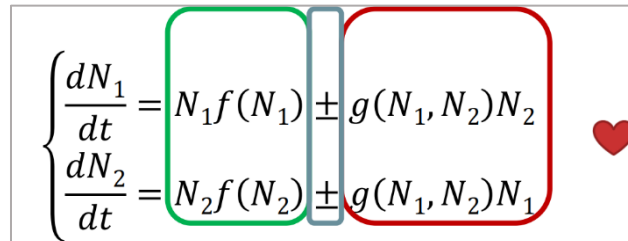
Les modèles 2 espèces (Lotka-Volterra pour la compétition et la prédation)

On utilise le modèle de Lotka-Volterra (LV) pour construire le système d'équation avec deux espèces et dont les équations sont ajustables selon si l'interaction est délétère pour l'une ou les 2 espèces.

➔ Ce modèle permettra de tirer des conclusions pour savoir si les espèces peuvent coexister ou non et selon quels effectifs

Analyses des cas où :

- $dN_1/dt=0$
- $dN_2/dt=0$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1 f(N_1) \pm g(N_1, N_2) N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 f(N_2) \pm g(N_1, N_2) N_1 \end{cases}$$


The diagram shows the Lotka-Volterra equations for two species. The equations are enclosed in a large box. The first equation, $\frac{dN_1}{dt} = N_1 f(N_1) \pm g(N_1, N_2) N_2$, is highlighted with a green box around the first term and a red box around the second term. The second equation, $\frac{dN_2}{dt} = N_2 f(N_2) \pm g(N_1, N_2) N_1$, is highlighted with a green box around the first term and a red box around the second term. A small red heart icon is placed to the right of the equations.

LV pour la **compétition**, 2 cas :

- Cas de la croissance exponentielle des deux espèces (exclusion compétitive)
- Cas de la croissance logistique des deux espèces (coexistence peu probable)

LV pour les relations **proie-prédateur**, 2 cas :

- Cas de la croissance exponentielle de la proie (oscillations entretenues)
- Cas de la croissance logistique de la proie (oscillations amorties)

1. La compétition

Dans le cas d'une croissance exponentielle

Pour écrire les équations, on va écrire le modèle de base de chaque espèce avec son taux de croissance intrinsèque et un **coefficient alpha α d'interaction interspécifique** où α_{ij} est l'effet de l'espèce i sur l'espèce j et inversement. On aura $N_1 * N_2$ pour la rencontre entre 2 individus.

Exemple : si 2 espèces de rongeurs entrent en compétition pour les ressources, on mettra un « - » puisque l'interaction est délétère pour les 2.

Plus les effectifs sont grands, plus les individus vont se rencontrer et plus il y aura une diminution importante du taux de croissance.

Les hypothèses du modèle :

- Si chaque espèce était isolée, elle croîtrait exponentiellement (r constant)
- La croissance est diminuée au prorata des rencontres entre les individus des 2 espèces
- Les rencontres se produisent au hasard
- L'effet des rencontres est instantané
- Les individus au sein des populations sont identiques

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \alpha_{21} N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - \alpha_{12} N_1 N_2 \end{cases}$$

/!\ Le modèle ne prend pas en compte de décalage dans le temps : les effets de la rencontre sont considérés instantanés

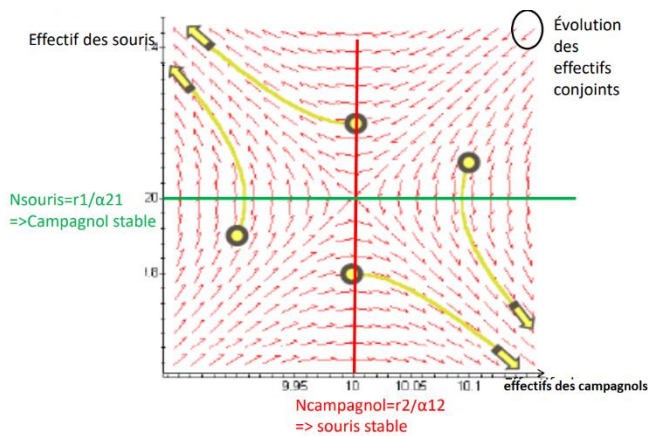
➔ Pour quels effectifs de population les effectifs seront nuls et donc l'interaction sera stable ?

S'il y a beaucoup d'une espèce, elle prendra le dessus ; s'il y a beaucoup ou peu des deux espèces, les deux populations vont tendre à s'équilibrer (si elles sont grandes elles vont diminuer et inversement)

➔ arriver à un point central demande des conditions TRÈS précises donc l'équilibre sera instable

- ✓ La population est stable ($dN/dt = 0$) pour $N_1 = 0$ et $N_2 = 0$
- ✓ N_2 est stable lorsque $N_1 = r_2/\alpha_{12}$ et N_1 est stable lorsque $N_2 = r_1/\alpha_{21}$

Exemple avec des souris et des campagnols :



1. En haut à gauche : si beaucoup de souris et peu de campagnols : les souris s'accroissent et les campagnols diminuent jusqu'à extinction

2. En bas à droite : si beaucoup de campagnols et peu de souris : les campagnols s'accroissent et les souris diminuent jusqu'à extinction

3. En haut à droite : si beaucoup de campagnols et beaucoup de souris : la compétition est rude et les deux populations diminuent

4. En bas à gauche : si peu de campagnols et peu de souris : la compétition est faible et les deux populations croissent

L'issue de la compétition dépend de r_1 , de r_2 et des conditions initiales : équilibre instable.

- Principe de l'exclusion compétitive : lorsque 2 espèces partagent les mêmes ressources, une des deux va tendre à disparaître. Une espèce à faible taux d'accroissement peut quand même prendre le dessus si elle a un avantage numérique !

Validation du modèle par l'expérience de Gause (1934) et par l'expérience de Huffaker (1958), la deuxième ayant testé avec un dispositif plus naturel (moins de limitations d'espace).

Dans la nature : exemple de l'écureuil gris arrivé d'Amérique qui a pris le dessus sur bcp de milieux au détriment de l'écureuil roux (en Grande-Bretagne)

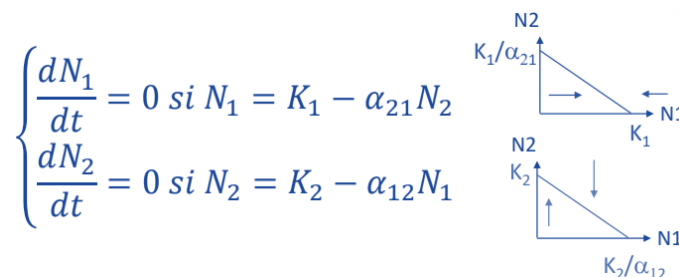
Dans le cas d'une croissance logistique

Ici, on couple les effets de la compétition interspécifique avec nos alphas avec les compétitions intraspécifiques avec r/K . Les hypothèses du modèle restent les mêmes.

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - \alpha_{21} \frac{r_1}{K_1} N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - \alpha_{12} \frac{r_2}{K_2} N_2 N_1 \end{cases}$$

En l'absence de l'autre espèce, $N = K$

Il y a 4 issues possibles selon les coefficients de compétition intra et inter spécifique :



- La compétition intraspécifique est supérieure à la compétition interspécifique
→ stabilisation $K_1 < K_2/\alpha_{12} \Rightarrow 1/K_1 > \alpha_{12}/K_2$
- La compétition interspécifique est supérieure à la compétition intraspécifique
→ exclusion compétitive $K_1 > K_2/\alpha_{12} \Rightarrow 1/K_1 < \alpha_{12}/K_2$

L'exclusion dépend de la densité initiale ou des relations de dominance.

/!\ c'est le rapport entre les r et α qui fait augmenter ou diminuer les populations : pas l'effectif.

Pour estimer α :

On peut faire des expérimentations mais c'est difficile si la communauté comporte beaucoup d'espèces

On peut aussi estimer alpha sur les observations : à partir des degrés de chevauchement des niches par rapport aux courbes d'utilisation des ressources.

On peut aussi l'estimer avec une approche statistique : on se sert des données de lorsqu'on observe l'espèce dans plusieurs milieux, on regarde les conditions environnementales et on prend l'effectif de l'espèce avec laquelle elle est en compétition (à un t donné, étude de la taille de plusieurs populations : on fait une analyse par régression multiple mais ça suppose que les populations soient à l'équilibre au moment de l'observation)

Il y a aussi une approche dynamique pour estimer alpha : sur l'ensemble de la série temporelle, on regarde l'évolution du taux de croissance en présence de l'autre espèce et on résout les équations du modèle.

2. La prédation

Dans le cas d'une croissance exponentielle

D'abord, on construit un modèle découplé :

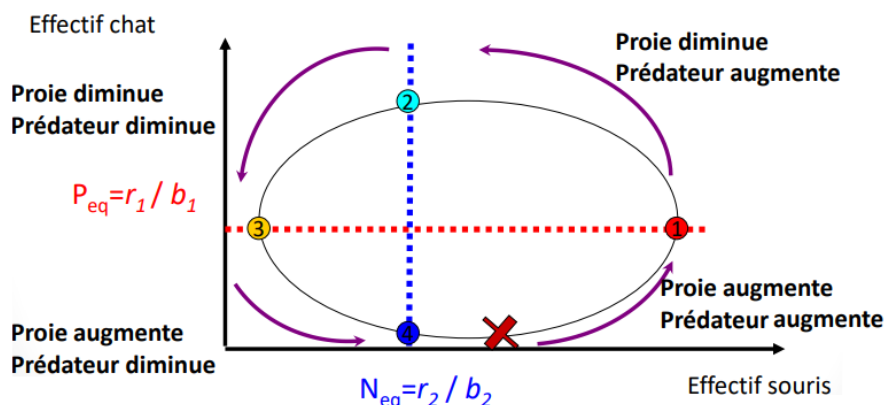
- On écrit le **modèle exponentiel de la proie** en absence de prédateur et on écrit le modèle du prédateur en introduisant le fait que sans proies, la population ne peut pas croître, d'où le -r.
- On intègre ensuite **l'interaction avec l'autre espèce** : Pour la proie, on va mettre un signe - car elles sont mangées et à l'inverse un + pour le prédateur.
- On a **$N \cdot P$** car les rencontres se font au hasard.
- **b_1** : le coefficient de capturabilité qui représente le taux de capture par prédateur, donc les pertes chez les proies
- **b_2** : le coefficient de prédation, donc l'efficacité de la prédation sur la croissance.

Dans ce modèle, on considère qu'on a un effet direct de la conversion
 → la consommation d'une proie est directement convertie en natalité chez les prédateurs.

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r_1 N - b_1 NP \\ \frac{dP}{dt} = -r_2 P + b_2 NP \end{cases}$$

Quand les populations arriveront-elles à l'équilibre ? → constante de l'équilibre des proies et constante de l'équilibre des prédateurs (les constantes pourront se croiser)

- Quand on est en dessous du K des prédateurs, les proies vont augmenter et inversement.
- Quand on est en dessous du K des proies, les prédateurs vont diminuer et inversement.
- Si on fait la somme vectorielle de l'évolution de ces deux populations en fonction des 4 situations, on forme un cycle.



Les effectifs en fonction du temps → **oscillations entretenues et alternées** entre proies et prédateurs.

A partir d'expériences, on a retrouvé ces oscillations mais à la fin les oscillations s'estompaient avant que les deux espèces ne disparaissent → Ce qui manque pour s'approcher de la réalité, sont les émigrations de prédateurs et les immigrations de proies. D'autres expériences ont permis de maintenir un peu plus longtemps ces oscillations dans un milieu hétérogène où les proies pouvaient se cacher, ce qui permet d'éviter que les prédateurs n'épuisent pas d'un coup toutes leurs ressources en proies.

Dans la nature, on retrouve des oscillations fonctionnelles de ce modèle : **interactions Lynx-Lièvre**. Mais où l'on a une synchronisation des oscillations, contrairement au modèle. On a donc de nombreux facteurs qui interviennent, comme les conditions environnementales.

Méthodes pour estimer les coefficients b_1 et b_2 :

- b_1 → **distinguer la prédation du reste de la mortalité**, on fait donc des comparaisons des études de dynamique des populations, avec ou sans prédation.
- b_2 → **estimer l'apport métabolique des proies pour le prédateur**. On aura des estimations de l'énergie nécessaire à un individu pour sa survie en fonction des taux vitaux et de l'énergie journalière nécessaire en fonction de l'âge. Il faut prendre en compte le soin aux jeunes et l'énergie apportée par une proie

Manque de réalisme du modèle : on considère que tout prédateur est capable de tuer à coup sûr autant de proies qu'il le veut, qu'il n'y a pas de décalage entre la prédation et la natalité chez les prédateurs, que le prédateur n'a pas de proie de remplacement et que les rencontres se font au hasard (normalement, les prédateurs ont une stratégie de chasse et les proies fuient/se cachent).

Dans le cas d'une densité-dépendance

Alors que dans la nature ces oscillations semblent **stables** ou du moins **persistantes**. Pour stabiliser le modèle, il faudrait **prendre en compte la densité dépendance de la proie**

- ➔ Changer par $rN(1-(N/K))-b_1NP$: la constante des prédateurs sera décroissante et donc le cycle deviendra une spirale qui se resserre sur le centre d'équilibre des deux constantes

Dans le cas de la réponse fonctionnelle

Pour les prédateurs, on peut prendre en compte les **réponses fonctionnelles et numériques** : si la densité de proies augmente, le nombre de proies ingérées par prédateur ne va pas indéfiniment augmenter car il y a une limite de l'activité de chasse.

Exemple : les araignées orbitèles vont avoir leur toile qui va se remplir de proies et elles vont consommer progressivement tout ce qui est piégé.

On peut aussi considérer une réponse sigmoïde : quand il y a peu de proies A, le prédateur va consommer d'autres proies. A un certain seuil de proies A, le prédateur va les consommer.

Dynamique des populations structurées en âge

Cycle de vie

Cycle de vie = ensemble des étapes que va suivre un organisme dans sa vie, c'est l'unité fondamentale de la description de la vie d'un organisme

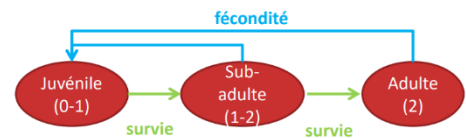
On peut définir différents stades : **juvénile** → **subadulte** → **adulte**, qui s'enchaînent en survivant. Ce cycle peut-être défini en fonction de classes de taille, de stades de développement ou d'âge.

La vie de l'organisme reste linéaire, mais avec la fécondité au stade adulte on produit des juvéniles : la passation de gènes forme le « cycle ».

Du cycle de vie aux modèles matriciels

Les modèles matriciels intègrent à la fois la dynamique et la structure des populations. On pourra alors prendre en compte de nombreux paramètres.

(M = matrice)

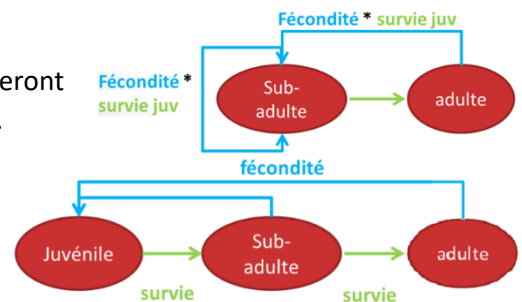


$$N_{t+1} = MN_t$$

Matrice de Leslie

Pour les espèces à reproduction saisonnière, le nombre de classes d'âge observées dépend du timing du suivi :

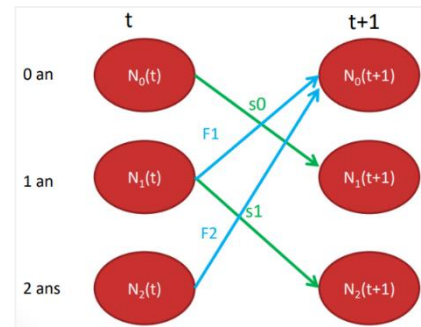
- Si le suivi est fait avant la reproduction, les juvéniles se seront pas vus et les classes commenceront à partir du subadulte.
- Si le suivi est fait après la reproduction, les juvéniles sont vus et les classes commencent à 0 an



Il faut prendre en compte l'évolution des stades → les juvéniles de t_0 ne seront pas retrouvés en t_1 car ce sont devenus des subadultes, etc. Il faut prendre en compte que les juvéniles sont issus des stades pouvant se reproduire à une année donnée

Exemple d'une espèce à 3 classes d'âge :

- Une flèche = 1 pas de temps
- F = le nombre de descendants par individu vivant, c'est-à-dire $f \times$ survie de la classe reproductrice



Equation de l'évolution de chacun des stades à $t+1$:

$$\begin{cases} N_0(t+1) = F_1 N_1(t) + F_2 N_2(t) \\ N_1(t+1) = S_0 N_0(t) \\ N_2(t+1) = S_1 N_1(t) \end{cases} \quad \begin{cases} N_0(t+1) = 0N_0(t) + F_1 N_1(t) + F_2 N_2(t) \\ N_1(t+1) = S_0 N_0(t) + 0N_1(t) + 0N_2(t) \\ N_2(t+1) = 0N_0(t) + S_1 N_1(t) + 0N_2(t) \end{cases}$$

La matrice de Leslie à partir des équations :

(la matrice ne fonctionne qu'avec les coefficients qu'on extrait pour les mettre dans un tableau)

$$\begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & F_1 & F_2 \\ S_0 & 0 & 0 \\ 0 & S_1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t)$$

\Downarrow

$$N_{t+1} = M N_t$$

Pour faire une matrice : on développe, en précisant dans le même ordre pour chaque stade à un temps donné, de quels autres stades les individus viennent. On peut donc convertir les équations en un calcul matriciel. Dans ces matrices on met les termes de reproduction en premier et les termes de survie en sous diagonale. → **ce sont les Matrices de Leslie**

Généralisation à w classes d'âge :

Cette matrice donne le devenir d'une population sans avoir à connaître les effectifs initiaux

$$M = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_{w-1} & F_w \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{w-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Fécondité

Survie

Autres modèles matriciels

Il existe d'autres matrices pour des cycles plus complexes. Par exemple lorsque l'on a des individus qui restent dans leur même classe d'âge pendant plusieurs temps avant de faire des transitions vers les autres classes. C'est le cas de nombreuses plantes et animaux.

On utilise alors la **matrice de Lefkovich** dans laquelle on introduit un facteur correspondant à la probabilité de rester dans la même classe.

- Il y a aussi le cas d'organismes avec des rétro-régressions (individus qui reviennent au stade d'avant) et d'autres cas encore plus complexes comme le modèle de la cardère sauvage.

Propriétés des modèles matriciels

On peut calculer le nombre d'individus dans chaque classe d'âge par **itérations successives**

Exemple : un quart des individus de classe 0 meure avant la première année, la moitié avant la seconde année ($S_0=0,75$, $S_1=0,5$). Les individus d'un an donnent 2 individus, ceux de 2 ans donnent 4 individus. $F_1=2 \times 0,75$ et $F_2=4 \times 0,5$

$$\begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 1,5 & 2 \\ 0,75 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t)$$

A l'année 0, il y a 8 individus de 0 an, 6 de 1 an et 4 de 2 ans. L'année suivante :

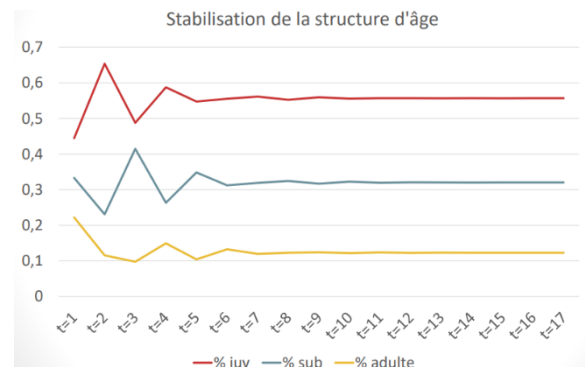
$$\begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t^1) = \begin{pmatrix} 0 & 1,5 & 2 \\ 0,75 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 8 \\ 6 \\ 4 \end{pmatrix} (t^0) = \begin{pmatrix} 0 \times 8 + 1,5 \times 6 + 2 \times 4 \\ 0,75 \times 8 + 0 \times 6 + 0 \times 4 \\ 0 \times 8 + 0,5 \times 6 + 0 \times 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 17 \\ 6 \\ 3 \end{pmatrix}$$

On pourrait alors tracer le graphique du nombre d'individus en fonction du temps, avec une courbe par classe d'âge.

En répétant les calculs de matrices on pourra arriver à une stabilisation des effectifs et arriver à un taux de croissance asymptotique λ (= « à long terme ») calculable à un temps t et selon sa valeur on saura comment évolue la population :

- $\lambda > 1$: la population s'accroît exponentiellement
- $\lambda < 1$: la population décroît exponentiellement
- $\lambda = 1$: équilibre, l'effectif total reste constant

On va pouvoir aussi avoir des stabilisations de la structure d'âge avec le rapport du nombre d'individus de chaque classe qui va devenir constant.



Damping ratio = vitesse de convergence vers la structure d'âge stable.

Plus λ est élevé, plus la convergence vers la stabilisation des structures d'âge sera rapide.

Les espèces qui ont une faible productivité et un long temps de maturation (espèces longévives) ont tendance à être les plus menacées par les perturbations. Sur ce principe, elles mettent beaucoup de temps à revenir à l'équilibre.

Calcul des **valeurs reproductives** de chaque classe d'âge : elles seront faibles pour les 1ères classes d'âge, maximum à l'âge de la première reproduction, puis diminueront pour les stades plus âgés.

La valeur reproductrice de la classe s'estime sur la **potentialité** que l'individu produise un individu dans sa vie et pas au temps t . C'est pourquoi les juvéniles qui ne se reproduisent pas ont une valeur reproductrice non nulle, car ils ont une chance de survivre et de grandir pour se reproduire. La valeur reproductrice n'est donc pas égale à la fécondité au temps t donné.

Etude d'un cycle de vie avec un outil matriciel :

- **Comportement asymptotique** : à très long terme, pour savoir ce qu'on peut espérer avoir dans la population
- **Ergodicité** : le comportement à long terme est-il dépendant des conditions initiales ? (pas dans la matrice de Leslie mais dans les matrices plus complexes)
- **Comportement de transition** : à court terme, pour revenir à l'équilibre (damping ratio)
- **Analyses de perturbation** : sensibilité des résultats aux imprécisions d'estimations des paramètres. Ça permet de savoir s'il est grave d'avoir de grosses incertitudes sur les paramètres ou de savoir si un petit changement des conditions initiales va avoir de fortes influences sur l'évolution de la population.

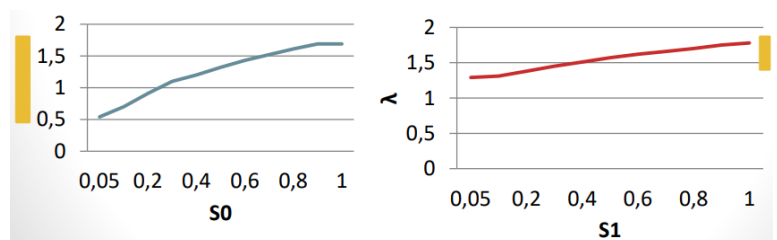
Ces analyses de perturbations passent par des **analyses prospectives** (= **analyses d'élasticité**). L'objectif est de voir comment va varier le taux de croissance λ à une modification future des paramètres démographiques.

- Ça permet de déterminer les **stades critiques** de la démographie d'une population
- Ça permet de **prévoir** comment change la démographie si un paramètre change (*utilisation en gestion des populations pour déterminer sur quel paramètre il faut jouer pour être efficace, c'est-à-dire assurer le déclin d'une espèce envahissante et assurer la croissance d'une espèce protégée*)
- Ça permet d'estimer un **intervalle de confiance pour λ** (important si on est à cheval sur la valeur de 1)

Les mesures d'élasticité permettent de calculer une matrice où chaque paramètre est remplacé par sa valeur d'élasticité (la somme des valeurs étant égale à 1).

- Les valeurs s'interprètent relativement les unes par rapport aux autres
- Les paramètres aux valeurs les plus élevées sont ceux qui sont susceptibles de faire varier le plus la population (et donc faire varier λ)

Exemple : étude de la variation de λ à la variation de 1) un paramètre à valeur élevée (0,47) et 2) un paramètre à valeur faible (0,06)



En refaisant des simulations : on fait varier la survie des juvéniles ou la survie du S_1 . Dans le 1^{er} cas, la population est en décroissance et dans l'autre cas, la population reste en croissance → quelle que soit la survie S_1 , la population restera quand même toujours en croissance : **des stades sont ++ importants que d'autres**

Les **analyses LTRE** = Life Table Respnse Experiment

→ Lorsqu'on possède les données de la population

L'objectif de ces analyses est d'étudier la variation de λ à une modification passée des paramètres démographiques (Donc ici on n'est plus dans la projection).

On cherche alors à trouver quel paramètre démographique a le plus expliqué le taux de croissance. Cette analyse nécessite, pour faire les comparaisons, d'avoir plusieurs matrices temporelles ou plusieurs matrices de plusieurs populations à un temps t .

Exemple : Schaub et al 2006 -> dans une pop, ce qui contribue le + à λ c'est l'immigration, dans une autre pop l'immigration est dans le négatif ce qui veut dire que l'apport n'était pas suffisant et les augmentations sont seulement dues à de la survie juvénile.

Les variations de λ ne sont pas généralisables à toutes les situations dans toutes les populations.
C'est **contexte-dépendant**.

Applications

Les modèles matriciels permettent de déterminer l'exploitation optimale d'une population :

On applique à la matrice la valeur de prélèvement pour chaque classe d'âge, pour voir les conséquences... On pourra alors définir la contrainte en fonction des objectifs : si l'on souhaite réaliser une exploitation durable ; mettre des restrictions de taille, âge, etc ; contrôler des populations de ravageurs en la réduisant ou à l'inverse préserver une population.

On pourra ainsi savoir que les espèces longévives sont plus sensibles aux variations de survie des adultes alors que les espèces à courte durée de vie sont plus sensibles aux variations de fécondité.

→ C'est ce qu'on appelle la **canalisation environnementale** des traits démographiques : on a une sélection stabilisante des mécanismes de développement les maintenant proches de leur état optimal quelque soient les perturbations environnementales.

Dynamique des populations structurées dans l'espace : métapopulation et dynamique d'invasion

Populations fragmentées et métapopulations

Les populations sont souvent distribuées en patches selon la disponibilité hétérogène des ressources ou selon des gradients d'une variable de l'environnement. Ça crée des métapopulations.

Papillons de prairie : les prairies sont séparées les unes des autres et on va donc avoir une métapopulation dans chaque prairie

Les origines de la fragmentation peuvent être naturelles et dépendent des traits d'histoire de vie adaptés, ou anthropiques (créations de ville, de champs éoliens, etc.) avec des modifications des règles de dispersion et diminution des tailles des populations, ce qui augmente les risques d'extinction.

Dispersion

Jusqu'ici, on a considéré les populations comme relativement fermées...
mais qui dit **structure spatiale** dit **dispersion** !

Dispersion = mouvement d'individus ou de propagules entraînant des conséquences sur le flux de gènes dans l'espace

- Les dispersions **passives** (transport des graines par le vent) ou **actives** (migration des animaux)

La conséquence entre passive et active étant la prise de décisions comportementales guidées.

- Les dispersions **natales** (Quand un individu quitte son site de naissance pour aller se reproduire à un autre endroit, a évolué en réponse à un évitement dans la consanguinité et de la compétition avec ses apparentés) ou **reproductive** (Individus qui se sont déjà reproduits à un site et décident de se déplacer pour se reproduire)
- Les dispersions **d'individus** ou **de gamètes** (cas des organismes aquatiques et des plantes)

Les différents modèles de dispersion :

- La **matrice paysagère homogène** :
 - Le **modèle en îles** : avec différentes configurations de patches interconnectés suivant différents patterns possibles, on considère qu'un disperseur a une probabilité identique de se rendre dans tous les différents patches.
 - La **configuration en pas japonais** : un disperseur ne migre que vers les patches au voisinage immédiat, des voisins qui seront à la même distance auront la même probabilité.

Ces deux configurations sont les **deux extrêmes d'un continuum d'isolement par la distance**.

- Les **matrices non homogènes** : effets des éléments du paysage avec des choses qui peuvent être délétères ou non pour la dispersion. certains flux peuvent alors être plus importants entre 2 patchs éloignés que 2 patchs proches, dépendant des éléments du paysage.

Pour étudier ces flux, il faudra faire des analyses par SIG en indiquant pour chaque polygone si la zone est un frein plus ou moins fort à la dispersion.

Métabpopulations et types de métabpopulations

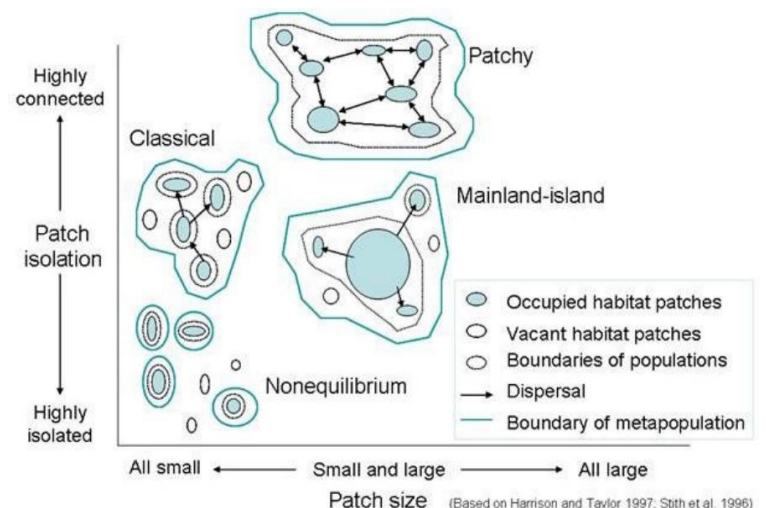
Métabpopulation = population constituée de sous-populations

C'est un système de populations occupant des patchs d'habitats spatialement distincts, connectés par des événements de dispersion occasionnels. Et de ce fait, chaque population est instable et est soumise aux processus d'**extinction** et de colonisation.

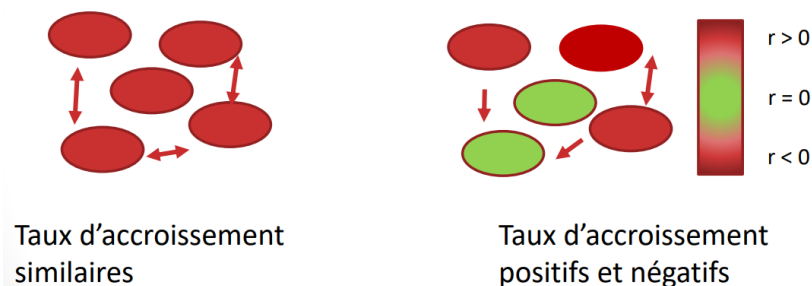
La viabilité de ce système de métabpopulations est **assurée par la dispersion** : quel que soit le taux de survie de l'espèce, c'est toujours ce qui expliquera la croissance ou non de la dispersion.

Les métabpopulations sont classées en fonction des différents degrés d'isolement des populations qu'elles contiennent et leur taille.

- Métabpopulation classique en **patches**
- Métabpopulation en **île-continent** avec une grande population d'où partent des flux unidirectionnels vers de petites populations.



Les métabpopulations sont aussi classées en fonction du taux d'accroissement des différentes populations, donc à la dynamique interne de chaque population.



- Taux d'accroissement similaire entre les populations : métapopulation classique.
- Taux d'accroissement positif dans certaines et négatif dans d'autres populations : métapopulation avec **dynamique de type source-puit**
 - La persistance des populations négatives dépend uniquement de l'apport d'individus (flux) par des populations sources positives.
 - Attention, ce n'est pas parce qu'il y a des flux asymétriques que l'on est en source-puit.
 - Ce type de métapopulation est en général dû à une différence de qualité d'habitats. Ce qui inclue la notion de **piège écologique** : les individus sont poussés à se rendre dans un habitat de mauvaise qualité car les conditions alentours les y forcent.

Le paramètre de dispersion est énormément important puisqu'il va conditionner la colonisation des patchs et influencer la démographie avec les effets sauvetage ou la dynamique source-puit.

Effets sauvetage → quand une extinction locale est empêchée par des flux d'immigration

La dispersion va influencer la **structuration génétique** des populations et leur **diversité**.

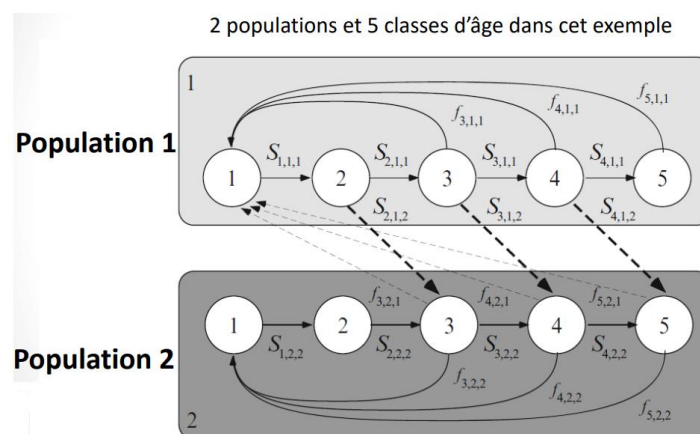
Elle peut être estimée par des méthodes de CMR ou des approches de génétique des populations afin d'étudier les facteurs de cette variation.

Une la structure de la métapopulation va elle-même influencer les paramètres de la dispersion → au travers de la variabilité de la qualité de l'habitat ou des ressources dans le temps, des stratégies d'évitement de la consanguinité et de la compétition entre apparentés.

Modélisation

Modèles matriciels

Ces modèles prennent en compte la dynamique interne de la population (structure d'âge, etc.) et ont donc un nombre de paramètres démographiques importants.



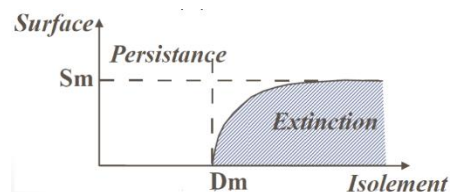
Modèles de métapopulation type patch occupancy

Ces modèles négligent la dynamique interne de la population car ils considèrent que les processus internes se passent à une dynamique beaucoup plus rapide que la dynamique de la métapopulation. Donc on va pouvoir prendre en compte un plus faible nombre de paramètres démographiques.

- Le **modèle de métapopulation de type île-continent** : on considère qu'une grande population va servir de ressources aux petites et que toutes les petites populations ont la même probabilité d'être colonisées. On prend en compte le **taux de colonisation**, le **taux d'extinction local** et la **proportion de sites occupés**.
- Le **modèle classique de métapopulations** de Levins, aussi appelé modèle de **dispersion en îles** : on considère que la proportion de nouveaux sites occupés dépend des sites donneurs (p) et receveurs ($1-p$). Pour que la métapopulation existe, il faut que le taux de colonisation soit plus grand que le taux d'extinction.

A partir de ces modèles, on peut complexifier et faire des prédictions des modèles de population en patchs en prenant en compte la **probabilité de colonisation** en fonction de la taille et de la distance entre les patchs. Mais aussi évaluer la **persistance de la population**.

Petit éloigné Grand connexe



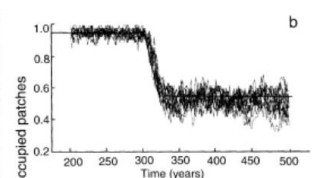
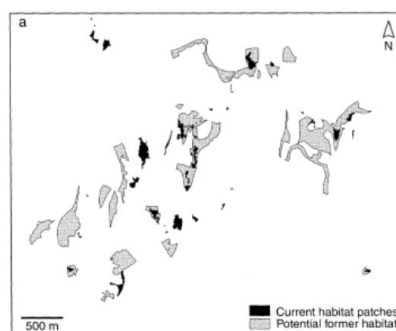
Etude de la métapopulation de *Melitaea cinxia* en prairie sèche (Hanski et al. 2004)

Sur les +10 années de suivi, on va pouvoir identifier des habitats favorables par présence plante-hôte ou non et faire du suivi annuel sur plusieurs années des sites occupés. On obtient des données comme des taux de colonisation qui pourront être reliés à la taille et à l'isolement des patchs. A partir de ces données on peut prédire le taux d'occupation sous différents scénarios de fragmentation et pertes d'habitats.

Year	Occupied	Empty	Extinctions	Colonizations
1993	483	749		
1994	383	872	234	111
1995	356	926	155	106
1996	303	1026	170	101
1997	332	1146	131	142

➔ Calcul taux occupation, colonisation, extinction

Area (ha)	taille				isolement			
	Patch area		Number of patches (per 4 km ²)		Patch density		Occupancy	
	Extinctions	Occupancy	Extinctions	Occupancy	Extinctions	Occupancy	Extinctions	Occupancy
	n_1	%	n_2	P	n_1	%	n_2	P
<0.01	4	50	23	0.24	1	100	61	0.21
0.01-0.10	15	73	138	0.24	2-3	100	70	0.32
0.10-1.0	20	30	88	0.40	4-7	71	58	0.25
>1.0	3	0	6	0.56	>7	33	66	0.41



Prédiction du taux d'occupation sous différents scénarios de fragmentation et perte d'habitats

Dynamique d'invasion

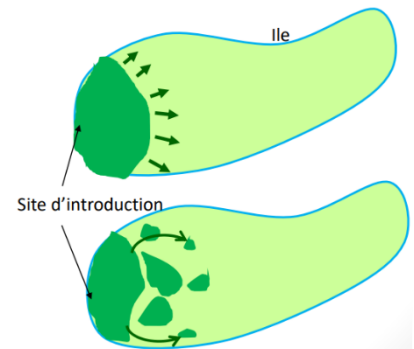
Les différentes **barrières** à franchir pour devenir une espèce invasive :

- La barrière géographique : dispersion pour arriver dans la nouvelle région.
- La barrière environnementale : acclimatation de l'espèce.
- La barrière reproductive : la naturalisation de l'espèce.
- Barrière de dispersion locale : donc l'expansion de l'espèce sur son nouveau site.

Une fois que l'espèce arrive dans sa phase d'expansion spatiale dans un habitat connu, cette dernière sera de différents types :

- **Expansion de type remplissage** en faisant grandir son aire
- **Expansion de type étendue** en créant de petites populations dans des sites

En général, c'est un mélange des deux.



Modélisation

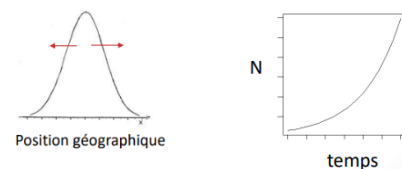
Différentes approches :

- Modèles continus (équations de réaction-diffusion)
- Modèles en grille
- Modèles basé-individus spatialisés

Modèles continus (diffusion-réaction)

Les équations de diffusion-réaction sont des modèles mathématiques qui décrivent l'évolution d'une variable distribuée dans l'espace et soumise à 2 processus :

- Processus de diffusion dans l'espace
- Processus de réaction (transformation)

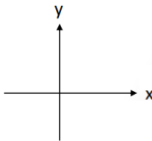


L'équation de Kolmogorov Petrovsky-Piskounov (à 1 dimension) : prend en compte la variable temps (avec la réaction) et l'espace (avec la diffusion du phénomène)

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \underbrace{D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}}_{\text{Diffusion}} + \underbrace{f(N)}_{\text{Réaction}}$$

→ x
Par exemple progression dans un habitat linéaire (cours d'eau, littoral,...)

On peut aussi décrire la propagation en 2 dimensions :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \boxed{D_x \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + D_y \frac{\partial^2 N}{\partial y^2}} + \boxed{f(N)}$$


A partir de données collectées sur une espèce invasive, on peut calculer son coefficient de diffusion que l'on va pouvoir injecter dans le modèle afin de prédire son évolution.

Modèles en grille

Le paysage est représenté en une grille avec des pixels (cellules) où chaque cellule contient une population d'individus avec une certaine dynamique (exponentielle, logistique...). Les individus peuvent coloniser et se disperser dans les pixels voisins en fonction des paramètres injectés dans le modèle.

Modèles individus-centrés spatialisés

Ils modélisent explicitement la vie de chaque individu.

Avantage du modèle : on peut prendre en compte toutes les particularités de l'espèce étudiée et de son environnement (c'est donc très réaliste) : ça prend en compte notamment le cycle de vie et le comportement de dispersion selon le paysage.

Inconvénient : temps de simulation très long avec beaucoup de paramètres à estimer et s'il y a des incertitudes sur les paramètres, le nombre de conditions à simuler augmente très vite.

Applications des modèles structurés dans l'espace

Ces modèles permettent d'évaluer comment avoir les meilleures formes de réserves naturelles : de grande taille, non fragmentée ou alors avec des fragments étant proches et connectés et avec des formes plutôt rondes pour avoir un cœur plus grand.

- ❖ Attention, en présence d'extinction catastrophiques (corrélées ou pas dans l'espace) les recommandations pourront être différentes !

Les modèles de population structurée dans l'espace permettent de **renforcer les continuités écologiques** en définissant des corridors, des trames verts, bleues, etc.

Dynamique des petites populations

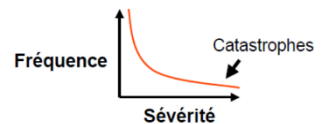
Certaines choses peuvent influencer particulièrement les populations à petits effectifs, sur lesquelles le hasard aura un fort impact :

- La **stochasticité environnementale** : fluctuation des variables de l'environnement
- La **stochasticité démographique** : une population est une collection d'individus chacun aura une chance de survivre avec une moyenne donnée et une variabilité autour de celle-ci
- Les **effets génétiques** : dérive génétique, consanguinité, etc.

Stochasticité environnementale

Les perturbations externes à la population affectent les paramètres démographiques de l'ensemble des individus d'une même classe. Certains vont survivre ou non ce qui va influencer sur la population.

Les fluctuations peuvent être corrélées dans le temps ou périodiques, comme des mauvaises années. Ces fluctuations environnementales seront donc définies par rapport à leur amplitude et leur fréquence → Les fluctuations de forte amplitude et de faible fréquence sont des catastrophes VS les perturbations environnementales.



Dans un modèle, on peut définir qu'une population ayant un taux de croissance supérieur à 1 n'aura pas une probabilité d'extinction nulle car elle n'est pas à l'abri de catastrophes.

- Impact sur la croissance:

$$N_{t+1} = \lambda_t \cdot N_t \quad \text{avec } \lambda_t = \begin{cases} 0.86 & \text{avec probabilité } 1/2 \\ 1.16 & \text{avec probabilité } 1/2 \end{cases}$$

- Modèle déterministe: $\lambda_A = 1.01$
 - Taille de pop à 500 ans pour $N_0 = 100$

$$N_{500} = \lambda^{500} \cdot N_0 = 14477$$

- Modèle stochastique:

- On aura la moitié du temps $\lambda = 0.86$ et l'autre moitié du temps $\lambda = 1.16$

$$N_{500} = (0.86)^{250} \cdot (1.16)^{250} \cdot N_0 = 54.8$$

- Déclin de la population

Modélisation de matrices multiples : estimation des paramètres sur plusieurs années et variations inter-annuelles (une matrice par année pour par période d'évènement particulier (type el niño), tirage aléatoire à chaque pas de temps ou tirage toujours dans le même ordre (autocorrélation temporelle) ou tirage dans un ordre particulier (périodicité))

$$\begin{pmatrix} 0 & 2.4 & 3 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.6 \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} 0 & 2.8 & 3.1 \\ 0.6 & 0 & 0 \\ 0 & 0.6 & 0.65 \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} 0 & 2.1 & 2 \\ 0.45 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0.5 \end{pmatrix}$$

Les avantages des matrices multiples → il y a toujours corrélation entre les paramètres au sein d'une même année (biologiquement réaliste)

Les inconvénients des matrices multiples → elles ne permettent pas de tester de nouvelles combinaisons et sont peu représentatives s'il y a peu de données

Modélisation de paramètres variables : Une seule matrice mais à chaque pas de temps les paramètres sont tirés au sort dans une loi de probabilité définie qui est paramétrée avec la moyenne et la variance estimées à partir des données observées. Possibilité d'introduire une covariation entre les paramètres

$$\begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & \mathcal{N}(F, \sigma^2) & \mathcal{N}(F, \sigma^2) \\ \beta(s, \sigma^2) & 0 & 0 \\ 0 & \beta(s, \sigma^2) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t)$$

Stochasticité démographique

Stochasticité démographique = fait qu'un individu a des chances de vivre ou de mourir et de se reproduire ou non → la moyenne sur n individus donne le taux de survie et la fécondité

Si on fait de nombreuses simulations de ces modèles stochastiques, on va avoir énormément de chemins différents et on pourra donc faire le rapport du nombre de chemins menant à une extinction.

Diapo 14 part4

Système démogénétique

Analyses de viabilité

Exemples d'application

saut jusqu'au CM7 juste après

Coexistence entre espèces

Des espèces A et B peuvent réussir à maintenir leurs populations (sans immigration permanente) sans que ce soit de la coexistence pour autant.

- La coexistence entre A et B peut être expliquée par un modèle de croissance de la population de A en fonction d'elle-même et en fonction de la population B (et inversement)

(Pour ce qui va suivre : [Mittelbach, Community Ecology, part II](#))

Coexistence en fonction des déterminants écologiques

Ressources partagées

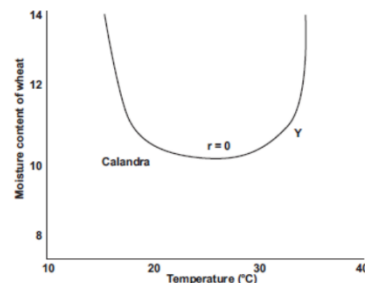
La coexistence est favorisée par de multiples types de ressources et différentes capacités à les utiliser.

Un outil : le Zero Net Growth isoclines (ZNGI)

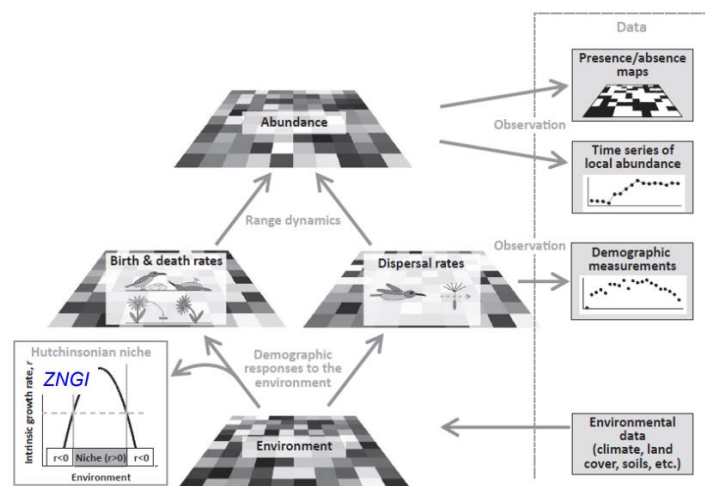
- ❖ Rappel : les isoclines sont les lignes qui séparent les zones de croissance et de diminution de la population (natalité et mortalité) en fonction d'elle-même et d'une autre espèce.

Donc les ZNGI sont les lignes où mortalité = natalité

Exemple ([Holt, 2009](#)) :



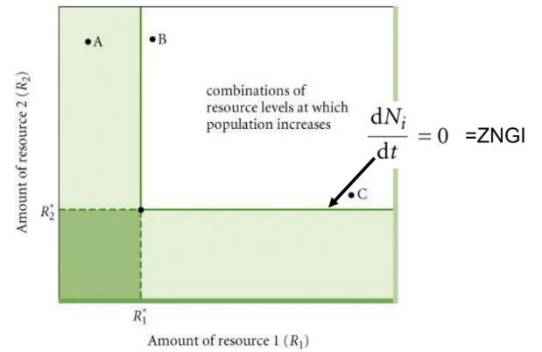
Les ZNGI permettent en théorie de conceptualiser différents scénarios écologiques et évolutifs : elle permettrait donc de délimiter des aires ([Schurr et al., 2012](#)) et seraient donc une bonne manière de comprendre la biogéographie des espèces... mais en réalité, les données sur la mortalité et la natalité sont rarement disponibles sur le terrain. ([Diez et al., 2014 : Probabilistic and spatially variable niches inferred from demography](#))



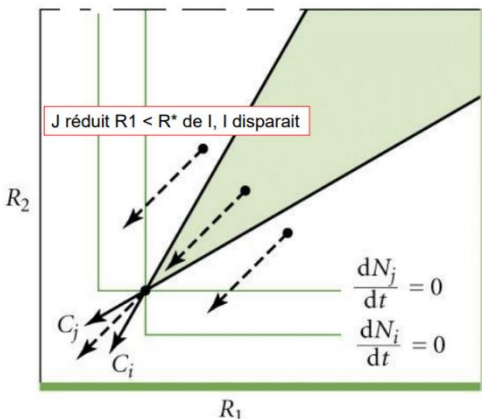
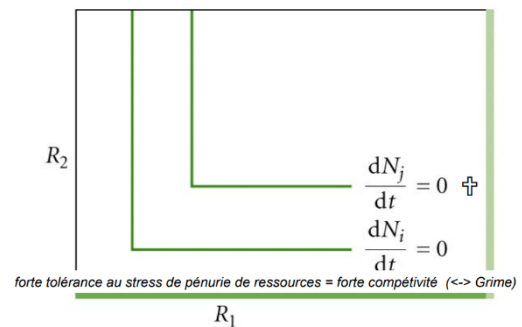
Concept : modèle de Tilman

Tilman, 1982 : *Resource Competition and Community Structure*, Princeton University Press.

- 2 ressources et une seule espèce :



- 2 ressources et 2 espèces dont une gagnante :



- **2 ressources, 2 espèces**, chacune gagne quelque chose :

Dans une zone (zone verte) → les **espèces coexistent**

Cette zone est l'endroit où les 2 boxeurs sont épuisés et aucun ne peut mettre de KO à l'autre...

Généralisation : similarité limitante

Lorsqu'il y a deux ressources, alors on trouve une zone de coexistence entre espèces complémentaires.

En revanche, des espèces trop similaires ne coexistent pas. *Et au niveau des mécanismes égalisants ?*

Ennemis partagés

Partager un ennemi, peut, sous certaines conditions, favoriser la coexistence

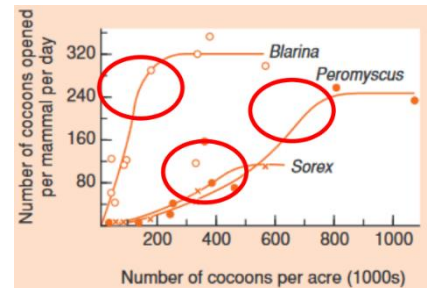
→ Lorsqu'il y a de la **compétition apparente**

Dans ce cas, alors, la présence de A augmentera le taux de prédation sur B aussi. Et vice-versa. Il y a une corrélation négative entre les deux espèces mais c'est de la compétition apparente et non une compétition directe entre les deux espèces. Les deux populations **se maintiennent** alors entre elles par le biais du prédateur qui les prédate toutes les deux.

Cette coexistence n'est possible que si :

- L'**abondance** de l'ennemi est **contrôlée** par d'autres facteurs (= abondance limitée)
- La **pression** par l'ennemi augmente avec la **densité** de la proie : si l'ennemi consomme davantage les proies abondantes, alors les espèces rares sont protégées de l'exclusion.

Partager un ennemi peut favoriser la coexistence si l'ennemi consomme davantage les proies les plus abondantes **par choix** : exemple des prédateurs qui attaquent des cocons abondants de façon sur-proportionnelle (Begon & Harper, 2015)



L'ennemi peut aussi consommer davantage les proies les plus abondantes **par accessibilité** (exemple : les plantes les plus grandes se font brouter plus rapidement que celles proches du sol)

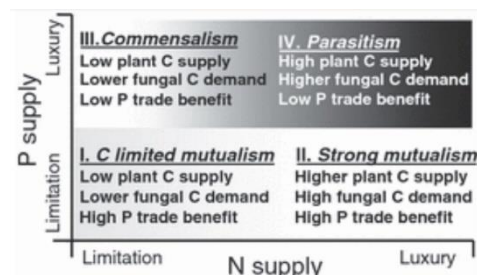
Ressources complémentaires

Deux espèces peuvent coexister car elles se **facilitent**. La facilitation est possible si les espèces :

- Utilisent des ressources complémentaires
- Sont des partenaires spécifiques
- Fournissent des ressources qui sont limitantes (tandis que d'autres ressources ne le sont pas)

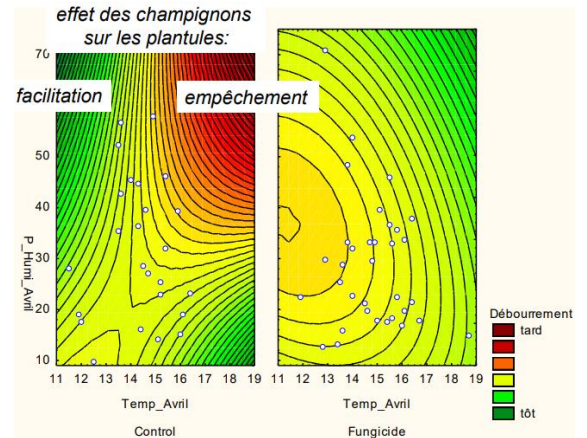
D'un point de vue darwinien, la facilitation ne peut durer longtemps...

Exemple 1 : les mycorhizes à arbuscules → spécificité de certains champignons pour certaines plantes... dépendant du contexte de ressources (Johnson et al., 2010)

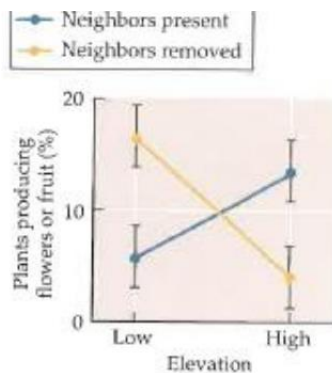


Exemple 2 : effet complexe des interactions entre plantules de chênes et champignons

Si on compare les 2 images, il y a des zones changeantes : montrant facilitation et empêchement entre les 2 espèces.



Exemple 3 : effet des interactions entre plantes voisines (entre-aide en haute altitude) (Callaway et al., 2002)



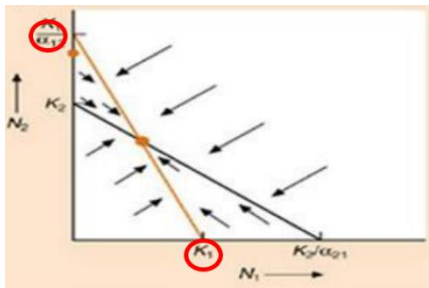
C'est potentiellement un mécanisme selon l'exposition au microclimat... Donc une interaction positive dans certains contextes. En termes de ressources fournies, d'abri fourni... (ça reste spéculatif)

Coexistence entre A et B en fonction des aléas

Mécanismes stabilisants vs égalisants

- **Mécanismes stabilisants** → les espèces sont **différentes**
 - Les espèces sont différentes, il y a plus de compétition intraspécifique que de compétition interspécifique et donc davantage de partage d'ennemis au niveau intraspécifique qu'au niveau interspécifique
 - Les espèces rares profitent de la faible compétition/prédation et peuvent rebondir...
- **Mécanismes égalisants** → les espèces sont **similaires**
 - Il n'y a pas d'espèce gagnante excluant une espèce perdante

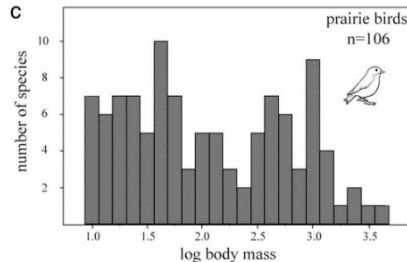
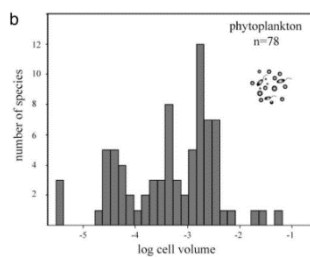
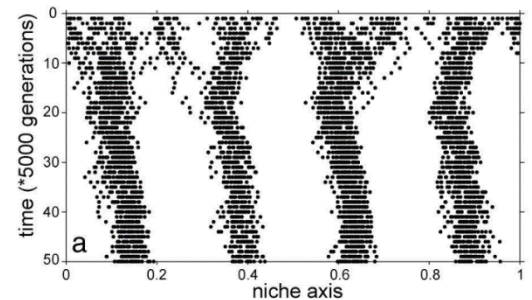
Exemple du mécanisme stabilisant : compétition intraspécifique > interspécifique



L'espèce 1 supporte peu de conspécifiques mais beaucoup d'espèce 2. Sous faible abondance, l'espèce 1 peut rebondir malgré l'abondance forte de l'espèce 2. Même chose pour l'espèce 2 (puisque l'espèce 1 tape surtout sur elle-même) → Rétroaction qui favorise la coexistence

Exemple du mécanisme égalisant : modèle par Scheffer & Van Nees, 2006

Le modèle montre qu'il y a une évolution des clusters d'espèces similaires. Pas de compétition entre clusters mais seulement une compétition égalisante intracluster. La compétition existe mais elle est symétrique, il n'y a ni gagnant ni perdant.



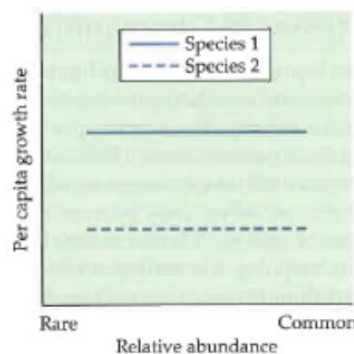
On peut le voir aussi sur des clusters de distribution de tailles

Comment savoir si c'est stabilisant ou égalisant ?

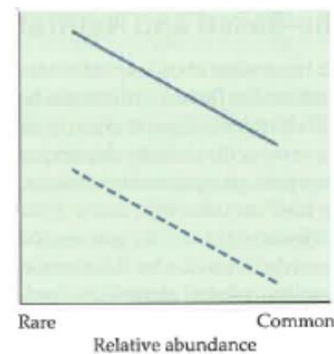
On peut essayer de faire des manipulations expérimentales pour regarder le **taux de croissance** des 2 espèces en fonction de l'abondance relative de cette même espèce.

- ➔ Si c'est égalisant, alors ça ne change en rien la croissance de l'espèce focale, qu'elle soit face à un grand nombre de compétiteurs intraspécifiques ou interspécifiques. Les espèces sont similaires donc confondues : ça ne change rien.
- ➔ Si c'est stabilisant : le grand nombre de compétiteurs intraspécifiques fait baisser le taux de croissance individuel

A : no niche differences



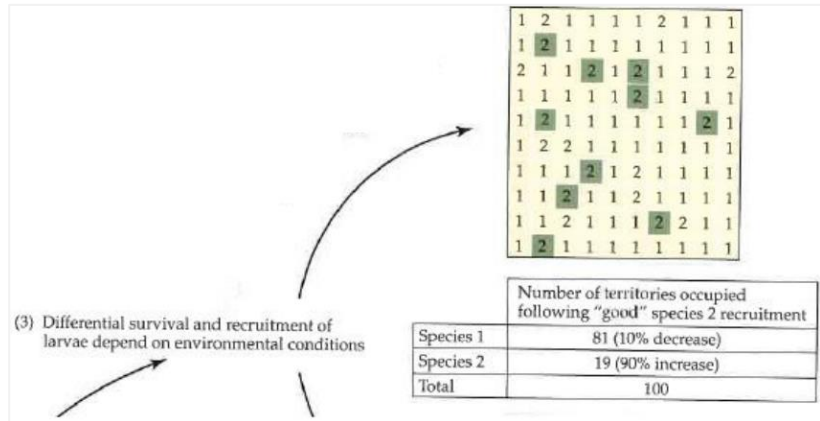
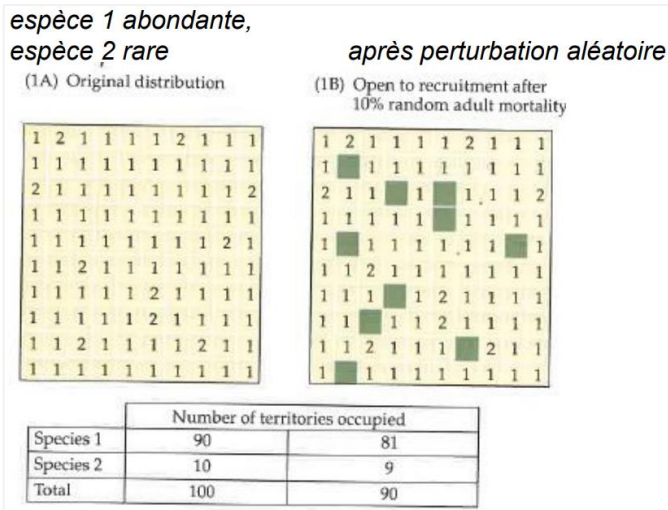
B : niche differences



Les mécanismes stabilisants : fonctionnent encore mieux avec des perturbations aléatoires

Les perturbations aléatoires peuvent empêcher l'exclusion compétitive

Il y a une loterie de recrutement (*modèle de Chesson, 2000*) : les pertes sont aléatoires. Il y a des années où on peut gagner à la loterie et d'autres années où on ne peut pas... Tout ça provoque un « stockage » de quelques individus de l'espèce rare qui vont se maintenir dans les années mauvaises pour l'espèce grâce aux rebondissements pendant les bonnes années.



Les mécanismes égalisants : nécessitent des aléas de dispersion

Les espèces sont similaires et aucune n'en exclue une autre, il y a coexistence. Mais cette coexistence n'est pas stable : si, aléatoirement, une **espèce** devient **rare**, alors rien ne la sauve. L'arrivée de nouveaux migrants compenserait l'effet de dérive locale :

Les mécanismes égalisants nécessitent des **aléas de dispersion via l'immigration**

RÉSUMÉ

Deux espèces peuvent coexister lorsque :

- Les espèces moins abondantes sont à l'abri de la compétition et de la prédation notamment sous l'effet de perturbations aléatoires
- Les espèces sont similaires mais la dispersion d'individus doit compenser les extinctions stochastiques

Perturbations et dispersion sont considérées comme aléatoires !

Déterminants évolutifs de la coexistence

Déterminants macroévolutifs de la coexistence (évolution interspécifique)

L'histoire macroévolutive d'une espèce correspond à son histoire très ancienne.
Différentes histoires signifient différentes interactions.

Y'a-t-il une interface entre macroévolution et coexistence au sein des communautés ?

Les communautés agissent *a priori* sur des échelles différentes que la macroévolution. À première vue, la macroévolution semble large et continue. Et inversement, les communautés semblent être petites et locales : rendant difficile de faire le lien entre elles et la macroévolution.

Pour étudier la coexistence entre deux espèces dans un milieu éphémère comme le bord d'un étang, on ne peut se baser que sur une petite échelle de temps : on sait qu'en 30 ans, l'étang aura complètement changé ou disparu, mais ce changement ou cette disparition n'informent en rien sur l'état de la coexistence des deux espèces vivant dedans à quelques mètres de distance entre elles.

2 échelles à prendre en compte, dont les paramètres sont à vérifier indépendamment l'une de l'autre :

- **L'échelle de résolution fine** → puisque les communautés locales sont ce qu'elles sont, la macroévolution est la somme de ces événements locaux : **spéciations et extinctions locales**
- **L'échelle d'expansion** → la macroévolution produit des unités ayant une expansion planétaire et souvent un âge important... Alors, les communautés forment des **réseaux de « types de communautés » avec des habitats larges** : ces réseaux maintiennent le pool d'espèces.

Exemple à propos de l'échelle d'expansion :

- Deux tâches d'un même type de communauté : les macrophytes aquatiques et l'oiseau associé
→ valable en Europe et en Amérique : très souvent, ce sont les mêmes genres d'espèces.

Les espèces utilisent les habitats de leurs ancêtres du au conservatisme de traits !

Les communautés locales sont donc connectées à l'histoire macro-évolutive des lignées. Il y a alors une interface entre macroévolution et coexistence au sein des communautés puisque macroévolution et communautés sont **globales et locales à la fois**.

Différentes histoires, différentes interactions

Histoire → traits → interactions

La position évolutive d'une espèce contrôle les interactions avec d'autres espèces puisque différentes **lignées** sont **caractérisées** par **différents traits**.

Par exemple, on peut identifier des lignées de végétaux grâce à leurs caractères floraux qui ont été conservés et certains de ces caractères correspondent à certains types d'interactions.

Les différentes manières de **traduire les relations globales des espèces** qui interagissent dans des interactions locales au sein d'une communauté :

1. Par des **réseaux d'interactions**
2. Par des **facilitations interspécifiques**
3. Par la **compétition interspécifique**

Conséquences locales : structure macro-évolutive des réseaux d'interactions

Des espèces apparentées interagissent avec des partenaires qui sont apparentés entre eux... ce qui peut augmenter la compartimentalisation et donc la **stabilité du système** en termes de réseau entier et en termes de coexistence entre une espèce proie et une espèce prédatrice.

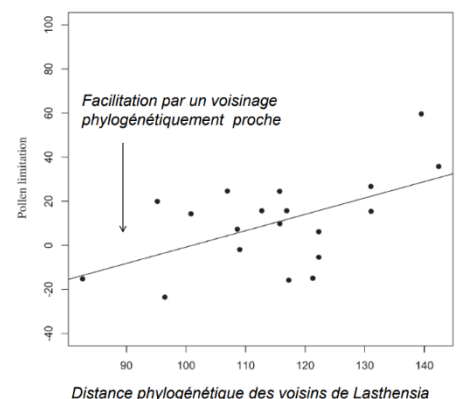
Facilitation entre espèces

La facilitation est due à une **complémentarité entre traits des espèces** : différentes lignées évolutives signifient l'acquisition de traits différents. (Valiente-Banuet & Verdu, 2010)

Exemple : dans des savanes, les arbustes aident les herbacées (accumulation de sol par exemple)

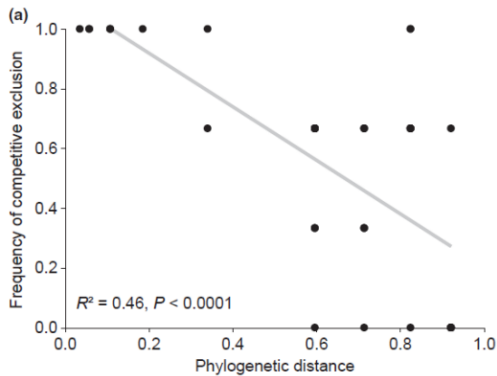
Contre-exemple : dans une prairie, les fleurs similaires attirent des pollinisateurs partagés... (Sargent et al., 2011)

Dans ce cas, la facilitation est donc due à une **similarité des traits** floraux. Les espèces apparentées ont des fleurs similaires.



Compétition entre espèces

Dans une même niche, il y a un **remplacement compétitif** (principe de Gause). En tendance générale, un remplacement se fait plutôt **entre des espèces apparentées** puisque une lignée évolutive = un trait.

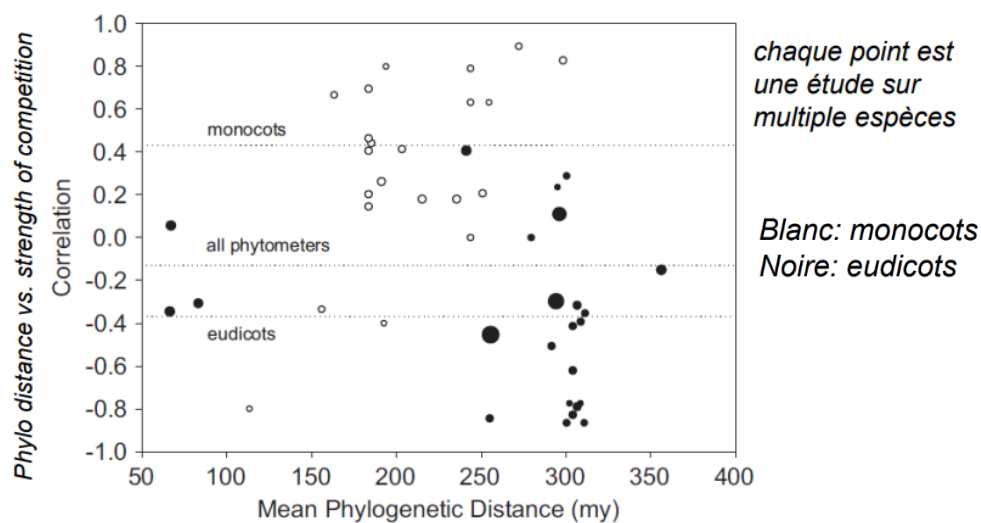


(Cyrille Violle et al., 2011)

Etude en laboratoire sur les Ciliates dont les espèces apparentées ont des bouches de taille similaire (se nourrissent de façon similaire). Si l'hypothèse est vraie, alors ces espèces doivent se remplacer entre elles selon la plus compétitive. → l'étude a montré que les espèces se remplacent fréquemment : les espèces phylogénétiquement proches ne coexistent pas tandis que les espèces éloignées ne se remplacent jamais.

Mais dans des systèmes plus complexes... ? (James F. Cahill Jr. Et al., 2008)

- ➔ Méta-analyse sur des manipulations de compétition : elle a montré peu d'évidence pour le remplacement entre espèces apparentées. Parfois, elles se remplacent fortement et parfois elles se remplacent moins fortement...



Does macroevolution affect microecology ? → **Assembling a meadow from a tree : close relatives repulse each other in some but attract each other in other lineages**

- Species resulting from ancient diversifications might coexist : reduced competition through complementary life strategies ; facilitation reducing enemy pressure
 - Repulsion of phylogenetically closely related species !
- Species resulting from recent diversifications might coexist : facilitation sharing mutualists ; dispersal maintaining equalizing coexistence
 - Attraction of phylogenetically closely related species

Méthode : une manip de biodiversité en Allemagne (travail de terrain pendant une période de 4 ans où la biodiversité a été contrôlée) : observation d'un réassemblage naturel entre espèces pour des plantes. Pour les plantes testées et plantées, on a supprimé la partie « dispersion », supprimant l'effet de « meilleure dispersion pour certains que pour d'autres »

- Il y a effectivement des espèces pour lesquelles les lignées proches coexistent bien et des lignées pour lesquelles c'est le contraire. Signe d'une macroévolution de l'assemblage de la communauté ?

Déterminants microévolutifs de la coexistence (évolution intraspécifique)

La diversité et composition intraspécifique : géotypes et phénotypes

Les **populations** peuvent être très **différentes** que ce soit dans leur **diversité génétique**, dans leur **diversité phénotypique**, dans leur **composition génétique** et dans leur **composition phénotypique**.

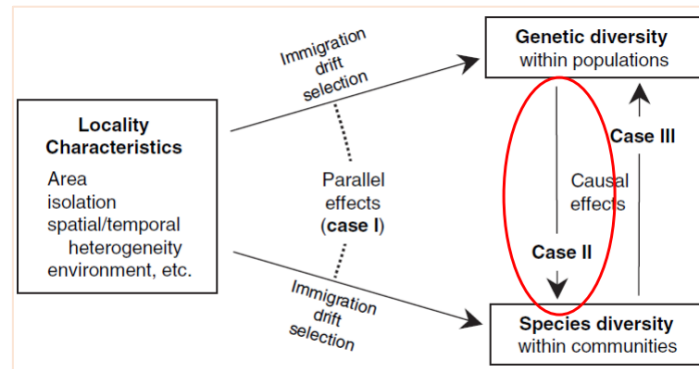
- ❖ Rappels : il y a des facteurs historiques et géographiques qui expliquent diversité et composition intraspécifique. Les coexistences dépendent indirectement de cette histoire, de cette différenciation géographique.

Diversité génétique : on regarde l'hétérozygotie et on voit qu'avec l'âge d'une population, il peut y avoir une augmentation de la diversité. Les jeunes populations sont alors moins diverses.

Diversité phénotypique : une étude de la diversité phénotypique des crânes humains a montré qu'il y avait une différence géographique : ils ont remarqué une augmentation de la diversité phénotypique avec la proximité à l'Afrique. Les populations plus proches du Nord ont des formes de crâne similaires.

Composition génétique : Différents haplo-groupes de populations humaines pour des caractères phénotypiques comme les langues parlées : si on compare le *genetic tree* et le *linguistic tree* : on peut expliquer une bonne partie de la variation et similitude des langues par la distance génétique entre les peuples qui parlent ces langues.

La diversité intraspécifique détermine la coexistence entre espèces



La diversité des individus au sein d'une espèce contrôle la coexistence entre espèces !

- ➔ Les génotypes et phénotypes diversifiés permettent la coexistence d'espèces nombreuses. Bien que, rarement, il y a des feed-back négatifs via le soutien des ennemis.

La diversité génétique augmente le nombre de compétiteurs qui peuvent être en coexistence

Etude sur une espèce de graminée sur laquelle on peut échantillonner des clones sur le terrain... Le plus probable serait que 2 clones différents montrent 2 génotypes différents. Quel est le succès d'établissement des autres espèces végétales parmi les clones de l'espèce 1 ? Si la richesse est importante, alors l'indice de Shannon le sera.

- Au début de l'expérience, pour tous traitements, il n'y avait aucun effet sur l'indice de diversité... la situation a duré quelques années mais au bout d'un moment, il y a eu un effet.
- ➔ Pour une espèce focale, s'il n'y a qu'un seul génotype de cette espèce, alors ça permet la coexistence avec peu d'autres espèces. S'il y a beaucoup de génotypes de l'espèce focale, alors sur le long terme, la diversité d'espèces en coexistence sera plus importante.

La diversité génétique augmente ou diminue la coexistence entre plantes et herbivores

Expérience sur *Arabidopsis* avec ajout d'herbivores 4 semaines après germination. A la base, les plantes seules ont une meilleure productivité lorsque la diversité génétique est plus importante (meilleure exploitation des différents types de ressources peut-être ?). Du côté des herbivores, ils ont une plus forte croissance lorsque les plantes ont une bonne productivité... grâce à la diversité au sein de la population des plantes, donc.

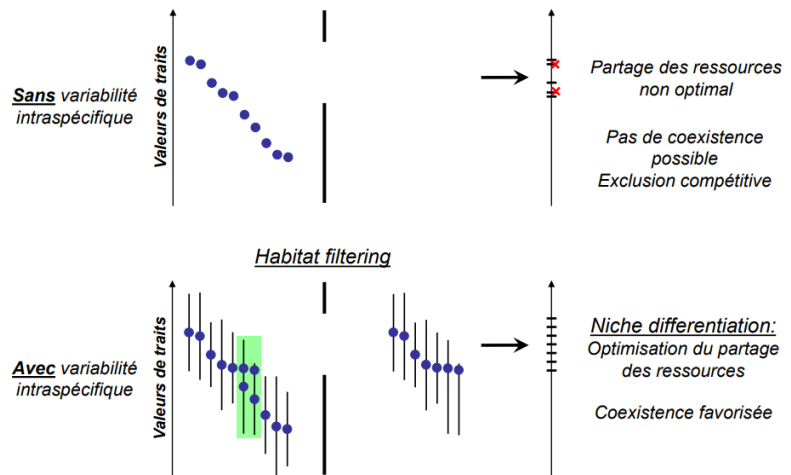
Il y a quand même un scénario où la diversité végétale est trop intéressante pour les herbivores : ils s'y attaquent à tel point que la productivité de la végétation baisse à cause des herbivores, ce qui menace potentiellement la coexistence plante/herbivore...

La diversité phénotypique peut augmenter la coexistence entre compétiteurs

Développement d'un scénario conceptuel pour coexistence entre espèces avec et sans variabilité intraspécifique des traits.

Les points = les espèces

Les traits autour = la variation



Les différentes niches jouent un rôle de filtration d'habitat (tri écologique !).

Lorsque l'habitat est sous-optimal, il y a un risque de se faire détruire par la compétition... Grâce à la variabilité intraspécifique, quelques individus passent quand même le filtre, soit beaucoup d'individus qui passent le filtre avec variabilité que sans variabilité. On a **besoin de différences entre espèces**.

Dans un cadre de sélection stabilisante, ça ne fonctionne pas bien : le partage des ressources n'est pas optimal. La coexistence égalisante peut fonctionner mais il y a quand même de l'exclusion compétitive. La coexistence stabilisante apporte un partage optimal des ressources mais il y a des risques de feedback négatif de l'espèce sur elle-même.

Tandis qu'avec le système de variabilité intraspécifique, les espèces vont pouvoir établir un espacement entre elles : une différenciation de niche pourrait optimiser l'exploitation des ressources.

La composition intraspécifique détermine la coexistence entre espèces

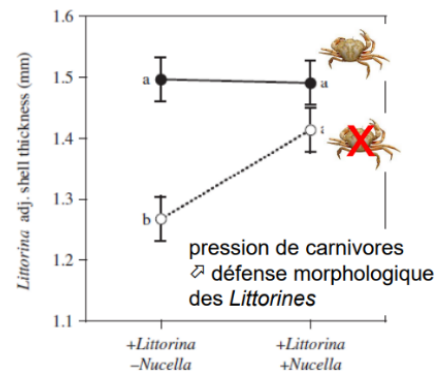
Les interactions médiées par les traits : augmentation de la coexistence entre carnivores et plantes

On sait que l'abondance d'une espèce peut avoir un effet sur l'abondance d'une ou plusieurs autres. C'est un effet numérique. Mais il y a aussi d'autres effets que la densité numérique :

Le **changement de traits** → l'abondance de l'espèce A influe sur les **traits** de l'espèce B (=composition intraspécifique), ce qui a un impact sur l'abondance de l'espèce C...

(Geoffrey C. Trussell et al., 2017) : morphologie des littorines en fonction de la coexistence avec nuelles et crabes

- Avec les nuelles : l'épaisseur de la coquille augmente.
- Avec les crabes : l'épaisseur de la coquille augmente.
- Avec les deux : l'épaisseur est encore plus importante.



Ce qui a été testé permet de conclure sur l'état du trait en soi.

Lorsqu'on ajoute les fucus consommés par les littorines dans l'équation :

- La présence des littorines baisse l'abondance des fucus. En présence de crabes aussi, on se rend compte qu'il y a toujours une réduction globale des fucus en présence des littorines, mais quand même davantage de fucus ! Leur abondance diminue moins. L'abondance des littorines a été gardée constante durant l'expérience donc ce n'est pas dû à ça → c'est peut-être dû aux littorines qui sont maintenant moins efficaces dans leur consommation des fucus à cause du changement de leur trait phénotypique (coquille plus épaisse, plus lourde... ça a pu rendre le déplacement énergétiquement plus coûteux), ça peut aussi être dû à un effet comportemental : elles essaient de se cacher à des endroits auxquels les crabes n'ont pas accès et alors les fucus, poussant ailleurs, sont protégés.
- Même test avec les nuelles : ça ne fonctionne pas si bien, il y a une consommation plus importante des fucus. On peut spéculer que c'est à cause des comportements (les nuelles arrivent peut-être à entrer dans les crevasses aussi... donc les littorines en sortent et mangent autour. C'est aussi dû au fait que les nuelles mangent des balanes, qui sont en compétition avec les fucus pour la surface des roches. Donc si les nuelles sont nombreuses, alors elles aident indirectement les fucus...

Coévolution, mosaïque géographique : augmentation de la coexistence entre mutualistes

Il y a trop de partenaires mutualistes potentiels pour permettre une réponse coévolutive. C'est plutôt un partenaire par tâche spécifique. (B. Anderson & S. D. Johnson, 2007)

Sur l'ensemble des populations, on voit une grosse variation mais elle n'est pas suffisamment convaincante.

En revanche, quand on regarde population par population : l'existence d'une telle mosaïque individuelle, semble intégrer une coexistence en tant que mode mutualiste entre ces deux espèces. → Ça passe par une coévolution qui change les caractères au sein des populations. Et donc résulte en une coexistence stable.

La diversité d'espèces coexistantes détermine la diversité intraspécifique

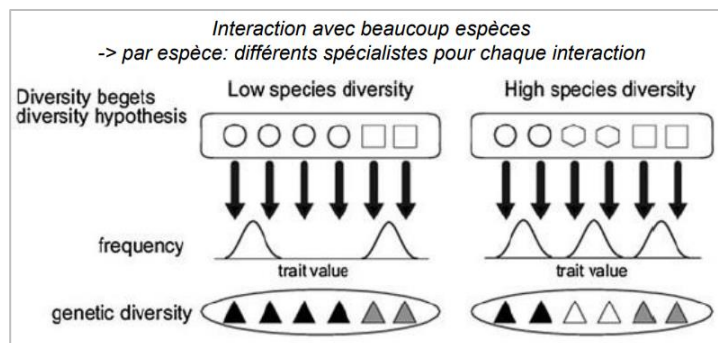
La diversité d'une communauté d'espèces contrôle la diversité au sein des populations.

La diversité d'espèces qui coexistent (interspécifiques) augmente la diversité intraspécifique

Comment expliquer cet effet positif ? : **Les traits sont complémentaires** (pas un mécanisme égalisant) :

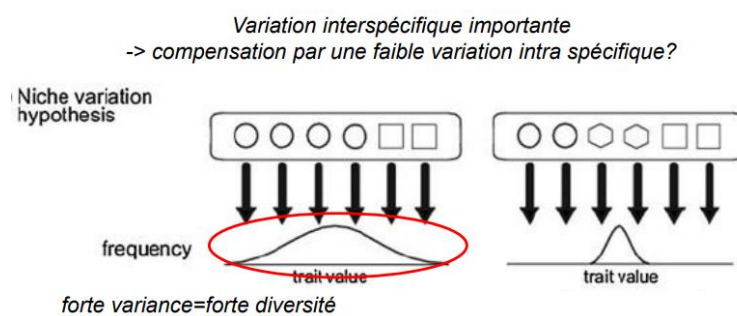
Avec moins d'espèces en coexistence, on a moins de valeurs de traits qui sont retenues au sein de la population de l'espèce focale.

(Utsumi, 2013, Ecological research)



Ces traits correspondent à des génotypes donc on a une diversité génétique plus importante au sein de l'espèce focale avec la diversité en espèces coexistant plus importante.

La diversité interspécifique réduit la diversité intraspécifique



Si la communauté entière représente déjà une forte diversité pour chacune des espèces... j'ai pas compris le reste de ce qu'il a dit mais apparemment c'était le schéma de droite. A gauche, au contraire, que 2 sp en coexistence qui représentent une gamme + faible donc ça laisse + d'espace fonctionnel de traits (????). Une forte variabilité de traits au niveau intra. Ça va correspondre à une plus grande variabilité des allèles au sein de la population

Effet de la diversité fonctionnelle/phylogénétique ou effet de la richesse interspécifique ?

Expérience : cultures des dactyles dans différents voisinages. Quelles conséquences sur le métabolome des descendants en milieu expérimental ? (Hennion, Prinzing, 2016)

C'est un effet de la diversité fonctionnelle (le nombre de groupes fonctionnels présents dans la population) → Cet effet se retrouve même si on garde la diversité spécifique constante. Donc ce n'est sûrement pas le nombre d'espèces avec lesquels une espèce focale coexiste qui est important, c'est plutôt le nombre de groupes fonctionnels. Ça **augmente la possibilité de spécialisation**.

La diversité plus forte vécue par les ancêtres correspond alors à une diversité plus forte sélectionnée dans la population focale (population actuelle).

➔ Les espèces en coexistence se ressemblent parfois, mais sont aussi différentes parfois.

L'intérêt de l'expérience était de savoir si le fait qu'une espèce soit entourée d'autres espèces fasse baisser ou augmenter la diversité dans l'espèce focale. On veut savoir si le nombre d'espèces autour joue un rôle là-dedans ou si ce qui joue un rôle serait plutôt que ces autres espèces soient toutes égales entre elles (*autres graminées seulement*), soient du même groupe fonctionnel...

3 espèces de légumineuses ont-elles un effet plus grand sur la diversité de l'espèce focale que 3 espèces végétales différentes. Si c'est bien le cas, alors il y a davantage de groupes fonctionnels représentés parmi les espèces en coexistence. Donc, dans l'espèce focale, il y a une **pression de sélection héritable** pour créer une plus forte diversité.

La diversité d'une communauté d'espèces contrôle la diversité au sein des populations.

Oui, mais ce n'est pas non plus si simple :

On retrouve la relation positive plutôt lorsque les espèces en coexistence sont différentes entre elles et différentes de l'espèce focale. C'est une autre échelle, on fait plus un simple comptage d'espèces mais on quantifie une diversité avec une information seulement taxonomique.

(le binaire « même espèce / espèce différente »)

La composition d'espèces coexistantes détermine la composition intraspécifique

La composition des espèces voisines dans une communauté contrôle la composition des individus au sein des populations.

Réponse des populations à la présence des ennemis

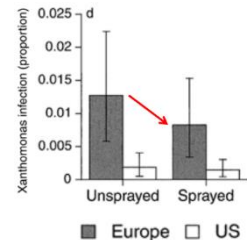
« **Enemy release** » : moins d'ennemis, par exemple pour une espèce introduite dans une région, elle aurait moins de défense contre les ennemis de cette région mais ces ennemis auraient eux aussi moins de stratégies de prédation pour l'espèce introduite.

Comme si on allait mettre une littorine bretonne en Afrique du Sud : il y a des chances qu'elle ne soit pas attaquée puisque inconnue des prédateurs de la zone.

EXEMPLE : le cas du Canadensis introduite en Europe : les populations en Europe investissent-elles effectivement moins dans la défense puisque la communauté d'herbivores ne connaît pas cette espèce végétale ?

Introduction de la plante dans des milieux où les ennemis la connaissent ou non :
mesures de traces d'attaque par les ennemis (infection par les champignons transmis par les insectes...)

- ➔ Résultat : les descendants en Europe ont un taux d'attaque plus élevé que les descendants d'Amérique du Nord, donc les descendants d'Europe investissent moins dans les défenses. Lorsqu'on apporte une défense avec l'insecticide, on parvient à baisser le taux d'attaques donc c'était bien un manque de défense de la part des plantes. Le taux d'attaque est baissé grâce aux insecticides seulement chez les descendants d'Europe, les descendants d'Amérique n'ont pas besoin qu'on les aide à se défendre puisqu'ils le font déjà eux-mêmes.

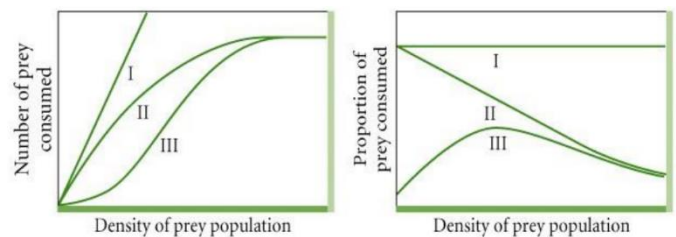


Absence de coexistence avec les herbivores spécialisés.

Réponse des populations à l'abondance des victimes

Changement selon la préférence des prédateurs :
défense comportementale qui n'est pas forcément héritable.

Feedback sur la communauté de victimes : évolution
vers une réponse fonctionnelle de type III pour
stabiliser les populations de victimes.



Réponse des populations à la présence et proximité évolutive des compétiteurs

Lorsque les populations subissent un **déplacement de caractère** en réaction à une population compétitrice, ça permet la coexistence des espèces.

Les **caractères locaux** d'une espèce sont **contrôlés** par la **composition de la communauté** ambiante.

... La diversité en espèces coexistantes contrôle-t-elle la composition des individus dans une population ?
(à chercher dans la littérature !) <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2745.13661>

➔ **UN FEEDBACK (MICRO)ÉVO-ÉCOLOGIQUE**

Introduction à la génétique de la conservation

Comment les approches génétiques peuvent aider à avoir la stratégie de conservation des espèces que ce soit dans leur milieu naturel ou non

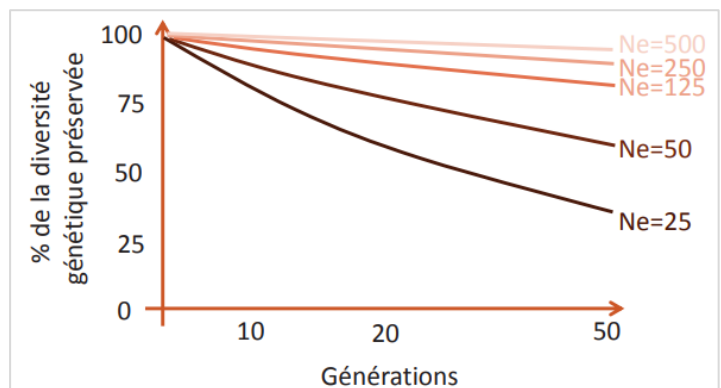
Génétique des petites populations

Rappels

La spécificité génétique des petites populations : il y a **perte de la diversité génétique par stochasticité** (effet de la dérive)

- ➔ Plus la population est petite, plus la dérive aura un effet (elle sera d'autant plus forte et rapide).
La dérive aboutit à la **fixation d'un allèle** dans la population

La perte d'allèle est proportionnelle à la taille de la population

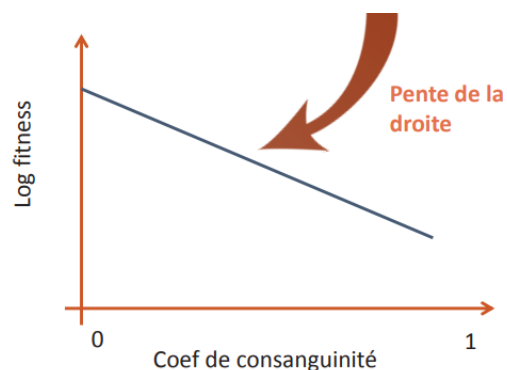


Les espèces en danger ont souvent une diversité génétique réduite ➔ l'indice d'hétérozygotie va servir à catégoriser les espèces entre menacées ou non, en voie d'extinction ou non... Un autre critère est le nombre d'individus dans la population

Le fait d'avoir une petite population avec faible diversité entraîne le risque de consanguinité !

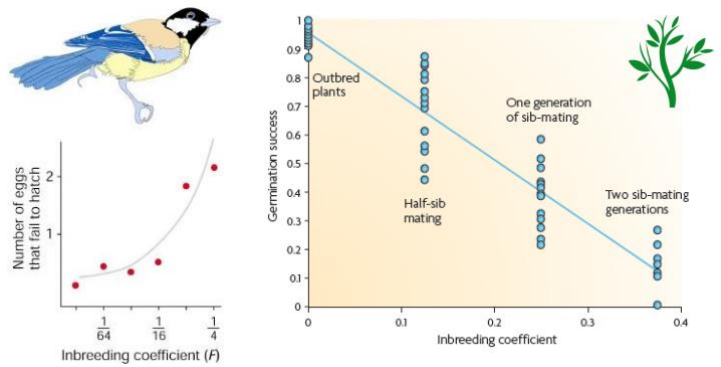
Risque de consanguinité = augmentation de la probabilité d'avoir 2 allèles identiques au même locus

La réduction de la fitness en cas de consanguinité est proportionnelle au **fardeau génétique** (pente de la droite)



Exemple chez les mésanges et chez les plantes :

- Plus les croisements sont consanguins, moins il y a de germination des plantes. Ça se mesure par la fitness et ça s'observe par le nombre de descendants ou la capacité à survivre dans un environnement donné



Les petites pops sont d'autant plus soumises à l'effet de la **fragmentation**

→ La réduction de la diversité dépend :

- Du nombre de populations et de la distance les séparant
- Du temps depuis la fragmentation
- De la qualité de la matrice séparant les populations
- Des capacités de dispersion

La fragmentation n'aura pas le même effet suivant la **capacité de dispersion** de la population.

Importance de la diversité génétique pour la fitness des populations

Le **potentiel évolutif** dans une population est proportionnel à sa diversité génétique, la préservation de la diversité génétique est donc cruciale pour la persistance à long terme des populations.

Le taux d'hétérozygotie dans une population est souvent associé à la **fitness**.

Mollusques : on mesure leur fitness par la taille de leur coquille (les mollusques en bonne santé auront une plus grande coquille pour un même âge). Expérimentalement, on remarque que plus la coquille est grande, plus il y a de diversité génétique (hétérozygotie)

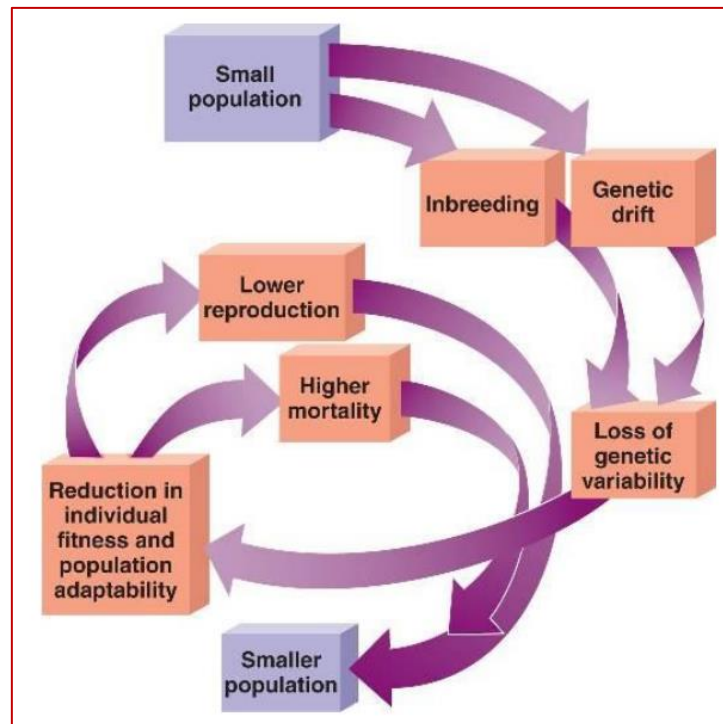
Bernatchez & Landry, 2003 : la variabilité des gènes du CMH chez les Vertébrés → il y a un fort polymorphisme de ces gènes dû à l'évolution des populations en présence de nombreux pathogènes. Ils évoluent :

- Soit sous sélection balancée (grâce à l'avantage de l'hétérozygote)
- Soit sous sélection directionnelle condition dépendante (avantage de certains génotypes pour certains parasites, donc on verra un déficit en hétérozygotes en faveur de ces gènes)

- ❖ Attention à la différence locus/gène : un gène code forcément pour une protéine tandis qu'un locus peut coder pour une protéine mais peut aussi être silencieux ou autre.

La **sélection balancée** = souvent, la survie des individus hétérozygotes peut être supérieure à celle des individus homozygotes en cas d'infection parasitaire (permet de vite s'adapter si le parasite mute)

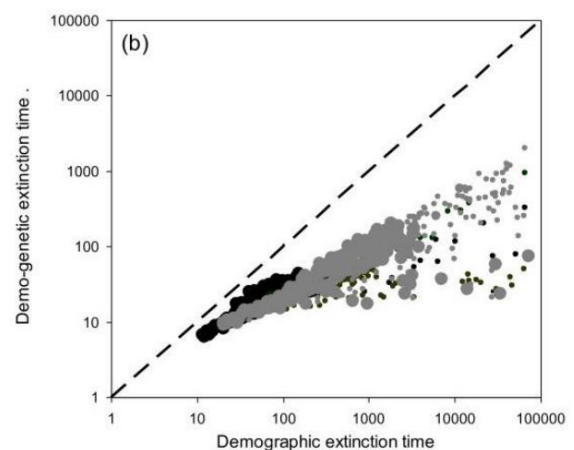
Interaction démogénétique et vortex d'extinction :



En incluant la génétique, on voit que la population s'éteint plus rapidement (scénarios génétiques visant à comprendre comment les populations vont survivre à long terme dans le modèle).

Exemple (Robert et al., 2001) d'intégration de la génétique dans les analyses de viabilité

➔ On prédit une extinction plus rapide en tout cas



Outils d'évaluation des facteurs de déclin

Evaluation des facteurs de déclin de la diversité génétique

Les caractéristiques génétiques des populations au temps t sont issues de leur histoire évolutive et démographique. Plusieurs catégories d'outils :

- **Analyse de la diversité**
→ effet de fondation, fluctuation des tailles de population et pression de sélection
- **Analyse de la structuration génétique**
→ fragmentation et flux de gènes, modification des types d'appariement

Signatures génétiques des perturbations sur la **diversité** génétique

Effet fondateur = résulte à ce qu'une sous-partie de la population soit isolée (du fait de certains mécanismes). Cette sous-population ne représentera qu'une partie de la diversité génétique de départ (par effet d'échantillonnage).

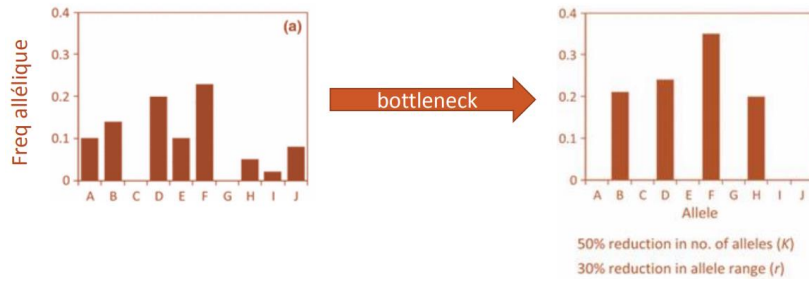
Que la population mère soit grande ou non, il y aura forcément une diversité génétique moins forte dans la petite population.

La fluctuations des tailles de populations → **goulot d'étranglement**

- La perte de diversité va être proportionnelle à la **perte d'effectif** (va dépendre aussi de l'effectif de la population générée par effet fondateur) et au **temps de réduction des effectifs**
- A chaque génération, dans une population qui a subi un goulot d'étranglement, on aura une perte d'hétérozygotie de $1 - (1/(2N_e))$
- La perte de diversité va être aléatoire et toucher toutes les régions du génome (que les gènes soient sous sélection ou neutres)

Détection des goulots d'étranglement :

- on fait des **comparaisons** de la diversité neutre observée par rapport à celle attendue sous l'hypothèse de l'équilibre mutation-dérive
 - L'équilibre entre ces 2 forces : s'il n'y a pas de mutation, la dérive va fixer un allèle. Les mutations apparaissent sporadiquement dans le génome des individus, dépendant de leur taux et de l'effectif de départ, en tout cas il y a un équilibre qui se fait entre dérive et mutation à condition que la population soit assez diverse et assez grande
- Détection de la **disparition des allèles rares**

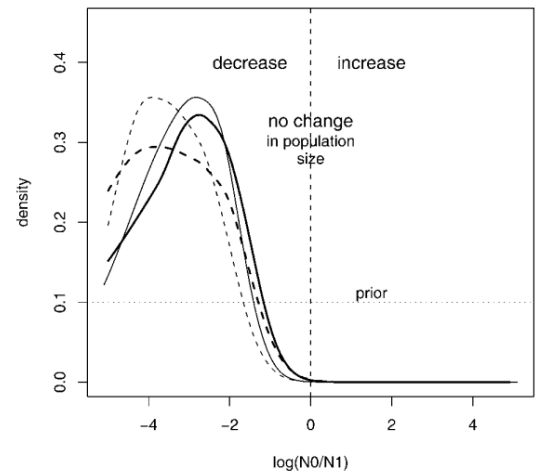


Exemple de détection de la diminution des effectifs d'Orang-outan à Bornéo en lien avec la déforestation (Goossens et al., 2006)

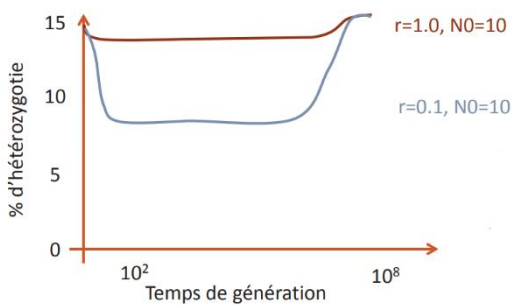
- 200 individus avec 14 marqueurs satellites (microsatellite = polymorphisme dans l'ADN : répétition d'une petite séquence)
- Simulation bayésienne des différences de taille de population et du temps depuis le changement de taille sous différents scénarios de paramètres démographiques

Toutes les simulations indiquent un crash démographique → essayer de dater ce crash avec des modèles bayésiens. Le crash observé est alors apparemment lié au début de l'exploitation forestière.

On peut alors inférer des tailles de populations, mettre en évidence des goulots d'étranglement et les dater...



ATTENTION : tous les crash démographiques n'entraînent pas de signature génétique.



À la suite du goulot d'étranglement : l'impact génétique (via le pourcentage d'hétérozygotie) va être modulé par le **taux de croissance** de la population

Mécanismes limitant la perte de diversité → une **diversité initiale élevée** ; une **taille** après perturbation supérieure à 50 individus ; une **reproduction** suffisante ; de l'**immigration**

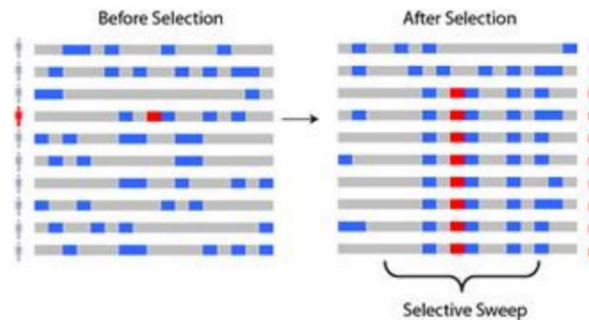
Dans ces cas-là, on limite la perte de diversité due au bottleneck, donc pas d'incidence sur la population

Les goulots d'étranglement sans signature génétique

Les **pressions de sélection** : certaines menaces sont dirigées vers certains génotypes (exploitation de certains phénotypes, maladie, changements environnementaux, stress, polluants...)

→ Ça entraîne un **balayage sélectif**

= Si l'allèle rouge est fortement adaptatif (**résistance à une maladie**), alors l'individu aura une meilleure fitness et le locus/allèle va se répandre dans la population chez la majorité des individus après des générations. Lors des CO de la méiose : en raison des réappariements entre chromosomes, certaines zones physiques adjacentes au locus sélectionné vont aussi être entraînées par la sélection



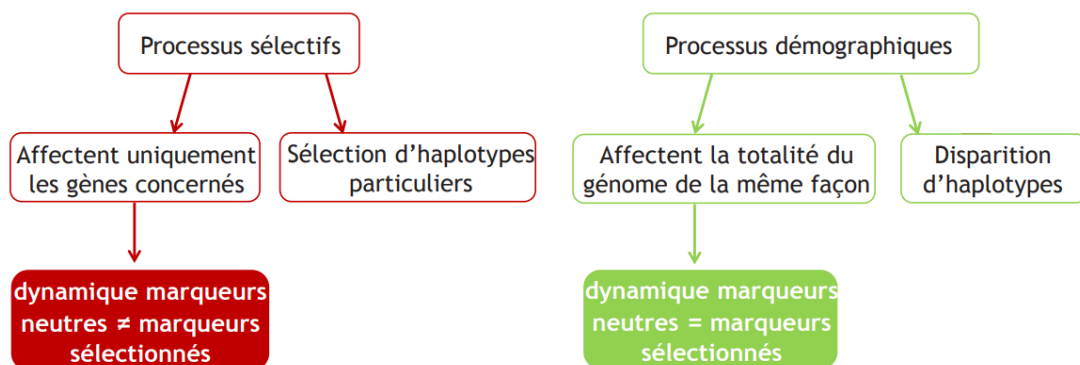
Ces balayages sélectifs, **marqueurs des éléments de la sélection**, peuvent être détectés avec des tests de neutralité :

- Construction de modèle nul où la variabilité génétique n'est affectée que par mutation, dérive, recombinaison et migration
- Comparaison de la composition génétique observée par rapport au modèle nul

Certains de ces **tests de neutralité** sont basés sur la **distribution de fréquences alléliques et/ou de degré de variabilité**, d'autres sont basés sur la **comparaison de divergence et/ou de variabilité entre différentes classes de mutation**

Problème de l'effet confondant des **variations d'effectif**

→ comparaisons entre marqueurs neutres et sélectionnés



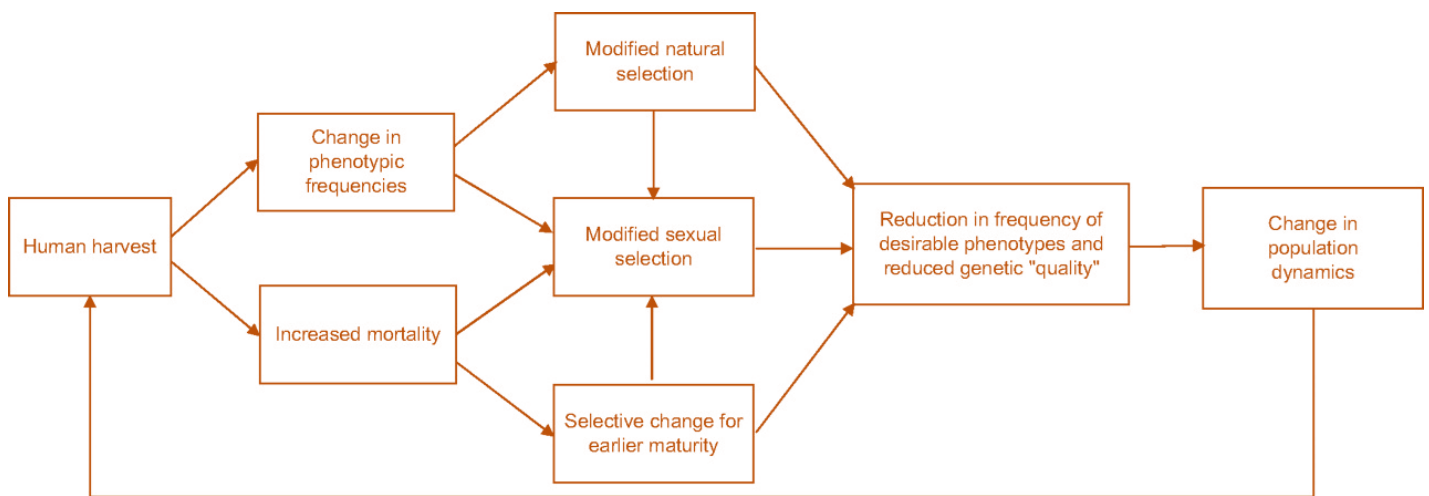
Pour détecter notamment des effets de sélection, on ne s'intéressera pas au même locus.

De plus, un processus démographique va affecter tout le génome de tous les individus (disparition de certains haplotypes, etc.). Si un processus sélectif est en œuvre : il n'affectera seulement que certains locus ou certains gènes en particulier. Les locus neutres et sélectionnés ne vont pas se comporter de la même manière.

Exemple : réduction de la diversité du CMH chez le chimpanzé dû à un balayage sélectif par le SIV
(Groot & Bontrop, 2013)

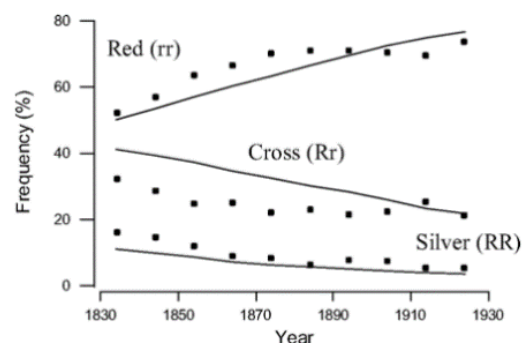
Réduction de la diversité due au **prélèvement sélectif** :

Le prélèvement sélectif est dû à l'homme. Il impacte la mortalité des individus prélevés et provoque un changement dans les fréquences phénotypiques, etc.

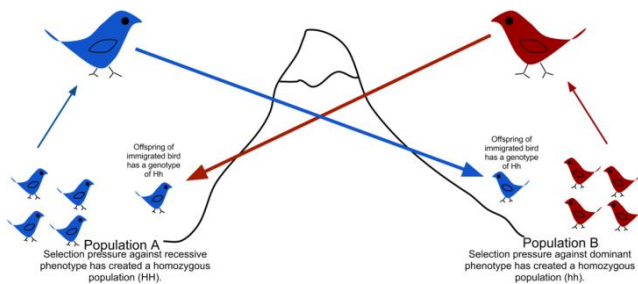


Exemple : avantage des renards roux dans la population puisqu'ils ne sont pas prélevés

(Allendorf et Hard, 2009)



Signatures génétiques des perturbations sur la **structuration** génétique



La distribution spatiale de la variabilité génétique est modulée par la **dispersion**

→ Cas de l'adaptation locale

Détection de la **fragmentation** et limitation des flux de gènes :

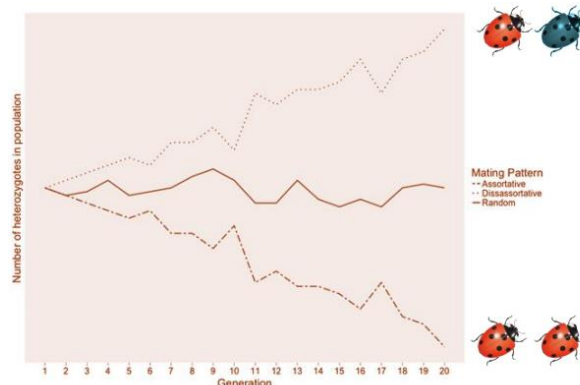
- **Estimation de la différenciation génétique** : quand $F_{st} = 0$ il n'y a pas de structuration de la diversité et quand $F_{st} = 1$ alors la population peut être séparée en plusieurs groupes distincts.

Le F_{st} , basé sur l'hétérozygotie, est un indicateur de la structuration génétique de la population. On peut aussi l'utiliser pour détecter des écarts, donc de la sélection de certains gènes.

- **Partition de la variance génétique** (AMOVA) au sein de l'individu, entre populations et à l'intérieur des populations
- **Estimation par assignement** : idée de faire des groupes de population différents pour structurer la diversité observée

Exemple : empreinte génétique de la fragmentation des populations de marsouin (Chen et al., 2017) :
Détection de 3 populations et une population ancestrale mixte ; forte asymétrie des flux de gènes

Les **appariements** peuvent aussi influencer la structuration génétique
(lien entre le type d'appariement et la diversité génétique) (Campbell et al., 2017)



Il faut tenir compte des **comportements reproducteurs** pour construire les plans de conservation.

La modification des comportements d'appariement peut aboutir à la disparition des individus reproducteurs et à la limitation des occasions de rencontres.

Les règles de décision de choix de partenaire sont condition-dépendantes :

Cas du choix du partenaire basé sur la variabilité des gènes CMH

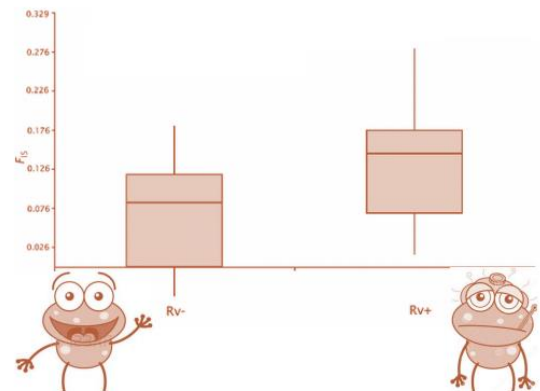
- Choix d'un **partenaire très différent** → descendance hétérozygote
- Choix d'un **partenaire portant un allèle particulier** en cas de pression directionnelle → descendance plus résistante

Exemple : cas de la modification de structuration génétique de populations chez la grenouille rousse affectée par le ranavirus

(Teacher et al., 2009)

La mesure de ressemblance entre individus a été calculée indépendamment de la consanguinité.

- Ça signifie que les individus se reproduisant avec des individus semblables vont être davantage sensibles au virus. Les autres, s'accouplant avec des non-semblables, donneront une descendance plus résistante

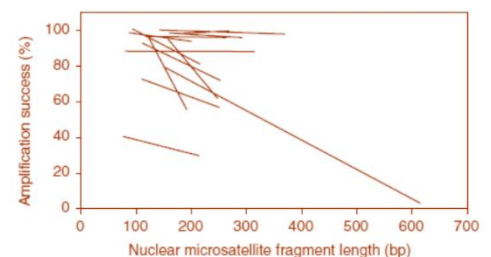


Défis méthodologiques du suivi génétique sur des populations menacées

Dans le cas des **suivis non invasifs** : il n'y a pas de manipulation stressante des individus mais pas non plus d'accès direct à eux, l'ADN est peu concentré et très dégradé (les erreurs de génotypage sont fréquentes et seuls les petits fragments sont accessibles)

On privilégie quand même souvent un échantillonnage non invasif.

Taux d'amplification de l'ADN en fonction de la longueur du fragment lorsque l'ADN est de mauvaise qualité (Broquet et al., 2007) : si on veut un ADN de 600pb, le taux de succès de l'amplification est de 0...



Il n'y a pas d'accès direct aux individus, mais il y a quand même la possibilité d'obtenir une **empreinte génétique multilocus** : ça permet de faire des analyses de parenté et permet l'assignement pour les estimations de dispersion.

Tout ce dont on a parlé depuis le début était faisable avec un échantillonnage non invasif.

Applications en gestion des populations

OBJECTIFS : Il s'agit d'utiliser les informations génétiques afin de préserver les espèces comme des **entités dynamiques** capables de répondre aux changements environnementaux

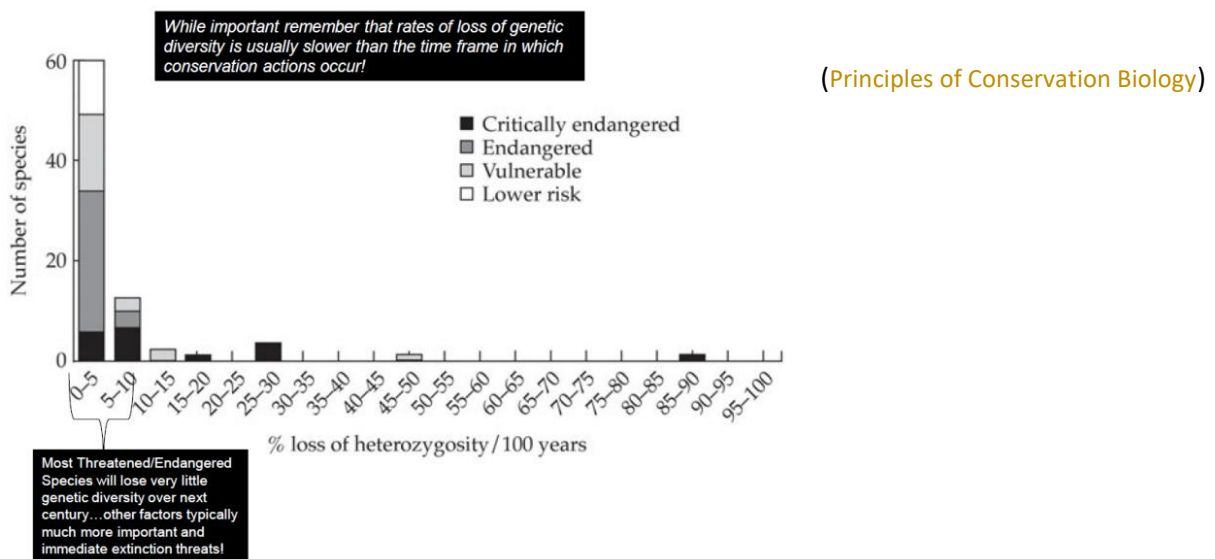
Gestion **adaptée à la cause de déclin** de la diversité génétique

Il est nécessaire de connaître les causes de la diminution de la diversité génétique pour adapter les mesures de conservation :

- Dérive, fluctuations des tailles de populations → **augmentation de la taille**
- Limitation des flux de gènes → **reconstruction de corridors**
- Modification des appariements → **introduction de nouveaux reproducteurs**

La génétique seule ne permet pas de conserver une espèce, mais ça aide.

Pour remettre en perspective, les **enjeux génétiques** seuls :

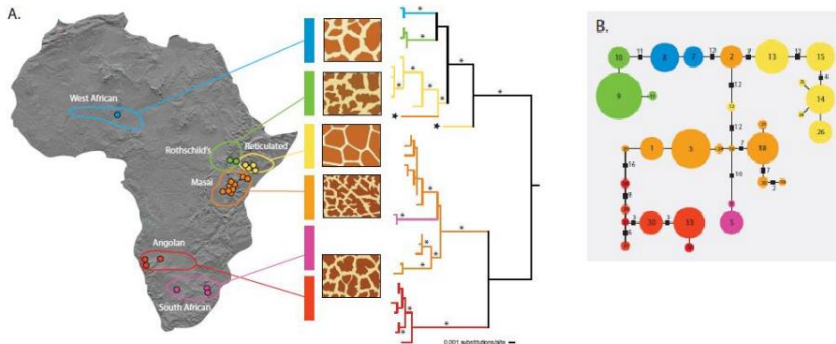


Principales utilisation des outils génétiques en conservation

- Définition des unités évolutivement significatives (ESU)
- Résolution de problèmes taxonomiques
- Preuve génétique de braconnage
- Gestion des stocks captifs
- Optimisation des programmes de réintroduction

Evolutionary Significant Units (ESUs) = populations au sein d'une espèce avec une forte valeur de conservation car elle contient une portion significative de l'histoire (diversité) et/ou du potentiel évolutif de l'espèce

- ❖ À ne pas confondre avec les Management Units (MUs) = populations génétiquement et démographiquement distinctes qui doivent être gérées comme des stocks séparés



Exemple des populations de girafes qui, chacune, forment des ESU → analyse de la structuration génétique des populations de girafes, espèce à fort potentiel de dispersion : découverte de 6 lignées génétiquement distinctes en absence de barrière aux flux de gènes (Brown et al., 2007)

Résolution des problèmes taxonomiques : clarification des statuts espèces/sous-espèces/hybridation

Le cas des grenouilles tomates → seulement 3 mutations séparent l'espèce protégée de l'espèce sans protection légale : peut-on vraiment les considérer comme des espèces différentes, nécessitant un statut de protection différent... (Chiari et al., 2006)

Preuves génétiques de braconnage : **Wildlife forensic** → détecter l'origine des produits (lieu de prélèvement, sexage et espèce)

Optimisation des programmes de réintroduction

- Choix des sites de réintroduction : **minimiser l'adaptation requise** (évaluer l'adaptation locale)
- Choix des individus à relâcher : **maximiser la diversité** (gestion des stocks captifs et choix d'une ou plusieurs sources dépendant de la dépression hybride)

Avant de se lancer dans les programmes, il faut **évaluer leur faisabilité** : faire des analyses de viabilité, tracer les changements de composition génétique après réintroduction, évaluer la restauration du potentiel évolutif (comparaison aux populations natives et évaluation des flux de gènes)

- ➔ Utilisation de modélisation démogénétique pour optimiser les programmes de réintroduction

