

Interactions prédateur-proie et ressources non utilisées : éclaircie dans les problèmes de rareté et de persistance

Autor(en): **Doncaster, C. Patrick**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **120 (1997)**

PDF erstellt am: **19.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-89476>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

INTERACTIONS PRÉDATEUR-PROIE ET RESSOURCES NON UTILISÉES: ÉCLAIRCIE DANS LES PROBLÈMES DE RARETÉ ET DE PERSISTANCE

C. PATRICK DONCASTER

Biodiversity and Ecology Division, School of Biological Sciences, University of Southampton,
Bassett Crescent East, Southampton SO16 7PX, United Kingdom.

Mots-clés: population, régulation, densité-dépendance, extinction, prédation, ressources, métapopulation.

Key-words: population, regulation, density-dependence, extinction, predation, resources, metapopulation.

Résumé

Pourquoi et comment se fait-il que des populations animales persistent dans la nature sans augmentation indéfinie, ou à l'inverse, diminution jusqu'à l'extinction ? Vulnérabilité et rareté sont-ils des phénomènes différents ? Ces questions sont au cœur d'un débat vieux de 50 ans sur la régulation des populations. Beaucoup de mammalogistes s'y intéressent, non seulement du point de vue fondamental, mais aussi pour des applications pratiques: menace d'extinction de certaines espèces ou éradication d'espèces nuisibles. Un problème demeure: celui de trouver un cadre théorique suffisant pour expliquer la persistance des populations naturelles.

La théorie classique de l'équilibre (NICHOLSON, 1933) postule que l'effectif d'une population doit être réglé par des processus dépendants de la densité. Citons, par exemple, la mortalité due à la prédation, la famine ou les maladies qui augmente avec la densité de la population et compense le recrutement par les naissances. Cette théorie expliquerait pourquoi les populations naturelles ont des limites définies. Depuis ANDREWARTHA & BIRCH (1954) pourtant, le paradigme de "densité-dépendance" a été contesté par les empiristes qui n'y trouvent pas un contexte théorique satisfaisant pour expliquer les mécanismes de persistance. Le phénomène de "densité-dépendance" n'étant pas un mécanisme, il ne peut expliquer comment les populations persistent dans la nature. Les partisans du paradigme de "non-équilibre" pensent que la densité n'est pas la variable pertinente concernant la persistance. Ils constatent un manque de preuves expérimentales pour les processus dépendants de la densité et observent que bon nombre de populations naturelles ne maintiennent pas un équilibre de leurs effectifs.

Mon but est de combler cette lacune entre le *pourquoi* et le *comment* de la persistance. Pour comprendre ces mécanismes, il faut manipuler des populations, mais il faut tout d'abord un cadre théorique afin de situer les hypothèses à tester. Je propose un tel cadre, récemment développé pour des populations équilibrées ou non. Il est fondé sur des modèles simples d'interactions prédateur-proie ou animal-habitat. Ces modèles montrent pourquoi un animal n'utilise pas toute la ressource "proie", si celle-ci bénéficie de défenses morphologiques ou comportementales anti-prédation. En règle générale, la notion de fraction d'une ressource limitante non utilisée fournit une base théorique pour distinguer densité et persistance, ou même rareté et vulnérabilité. Ces

idées nous aident à mieux comprendre la dynamique des populations, à l'échelle locale ou régionale. En fin de compte, il semble bien qu'on puisse répondre à cette vieille question concernant les mécanismes de persistance en utilisant les processus dépendants de la densité.

Summary: Predator-prey interactions and unused resource: new light on how populations persist.

Why and how do natural populations of animals persist without either increasing indefinitely or going extinct? Does 'vulnerability to extinction' equate with 'rarity', or are the two concepts independent of one another? These questions are at the heart of a 50-year debate on population regulation, which has been one of the defining themes in the science of ecology. It is a central feature of many studies by mammalogists, emanating both from a fundamental interest in the processes that determine abundance, and from an applied interest in conserving endangered mammals, or equally, in eradicating pest species. The problem is that we are still searching for a theoretical framework adequate to the task of explaining how populations persist in nature. Classical equilibrium theory, founded on the work of A.J. Nicholson in the 1930s, postulates that population size can only be regulated by density-dependent processes: for example, rates of mortality through predation or starvation that increase per capita with population density, to balance recruitment from births. This is the reason why natural populations tend to remain within definable limits. Since the studies of H.G. Andrewartha and L.C. Birch in the 1950s, however, the paradigm of density-dependence has been criticised for failing to provide an adequate theoretical context to the mechanisms of persistence. Since density is not a mechanism, density-dependence cannot explain how populations persist. Advocates of the non-equilibrium paradigm argue that density is not the relevant variable for understanding persistence. They also note a paucity of experimental evidence for density-dependence, and observe that many populations are not maintained at stable equilibria. In the absence of good theory, the onus seems to be on field biologists to seek more empirical information on the mechanisms of regulation.

My discussion focuses on this hiatus between explanations of why and how populations persist. To understand the mechanisms of population regulation requires experimental manipulation, but it requires first a theoretical framework in which to place the hypotheses to be tested. I describe a newly-developed framework for resolving the mechanisms of persistence for populations at equilibrium or fluctuating. The theory draws on simple models describing the interactions of a predator with a limiting prey, and with a fragmented habitat. These demonstrate how the animal does not use all the prey resource if the prey have effective morphological or behavioural responses to predation threat. More broadly, the notion of an unused but suitable fraction of limiting resource provides the theoretical context for distinguishing between density and persistence, or rarity and vulnerability. This is crucial to understanding the theory of population dynamics both at the local and regional scales. The decades-old question of how populations persist can be resolved after all in terms of the density-dependent processes that were first invoked to explain why populations are regulated within definable limits.

INTRODUCTION

Comment peut-on favoriser une espèce animale menacée d'extinction? Comment peut-on exterminer une espèce nuisible? Le problème de la persistance des populations touche tous ceux qui sont concernés par la préservation de la faune sauvage ou

l'aménagement des habitats dits naturels. C'est un problème général, et donc il comporte un côté théorique. Pourtant, trop souvent, nous oublions de prendre une certaine distance vis-à-vis des espèces que nous étudions pour jeter un coup d'oeil sur

les règles générales. Celles-ci peuvent influencer le comportement et l'écologie des espèces, et leur connaissance nous aide à prédire l'avenir. La règle générale dont je vais parler ici, est le phénomène de "densité-dépendance". Mon but est de montrer quelques prédictions, inattendues mais retentissantes et de valeur pratique, basées sur une seule supposition: il existe un point de saturation pour une population, au-dessus duquel le recrutement net devient zéro ("carrying capacity").

Je me base sur les études de LANDE (1987), NEE (1994), LAWTON *et al.* (1994), PAGEL & PAYNE (1996), et sur mes travaux actuels menés en collaboration avec Mark Pagel et son étudiant Matthew Collett (DONCASTER *et al.*, 1996; COLLETT *et al.*, 1997).

LE PROBLÈME THÉORIQUE

Commençons par aborder le problème de persistance dans un langage plutôt conceptuel. On peut se demander pourquoi, et comment, il se fait que des populations persistent dans la nature sans augmentation indéfinie, ou inversement sans diminution jusqu'à l'extinction? Cette question originelle posée par NICHOLSON (1933) a initié un débat de 50 ans sur la régulation naturelle des populations. La réponse de Nicholson est devenue la théorie classique de l'équilibre; celle-ci postule que l'effectif d'une population doit être réglé par des processus dépendants de la densité. Citons, par exemple, la mortalité due à la prédation, la famine ou les maladies, qui augmente avec la densité de la population et compense le recrutement par les naissances. Cette théorie permettrait d'expliquer *pourquoi* les populations naturelles ont des limites définies. Cependant, depuis les années 50 et les travaux de ANDREWARTHA & BIRCH (1954), le

paradigme dit de "densité-dépendance" a été contesté par beaucoup d'empiristes dont récemment WOLDA (1995) et KREBS (1995). Le coeur de leurs critiques est l'observation que la plupart des populations persistent en l'absence d'un équilibre, tel qu'il est prédit par le modèle de Nicholson. Les populations naturelles se caractérisent par des fluctuations plus ou moins au hasard, et peu d'études ont pu montrer des processus dépendants de la densité.

En plus, les partisans du paradigme de "non-équilibre" remarquent que la "densité-dépendance" est un processus et non un mécanisme; elle ne peut donc pas expliquer *comment* les populations persistent dans le temps. La densité n'est donc pas la variable pertinente concernant la persistance. Selon eux, pour comprendre la persistance, il faut étudier directement les mécanismes comme la prédation, la compétition, les maladies, et ce sans l'interface d'une théorie peu utile.

Le débat continue vivement aujourd'hui encore. Mon but est de vous montrer qu'il existe bien une manière d'insérer les mécanismes de persistance dans la théorie de "densité-dépendance", et donc de réunir les partisans des deux parties. Pour comprendre la régulation des populations, il faut les manipuler, mais il faut tout d'abord un cadre théorique afin de situer les hypothèses à tester.

PRÉSENTATION GRAPHIQUE

Regardons l'essentiel du phénomène de "densité-dépendance" dans un système prédateur-proie du type VOLTERRA (1926). La figure 1 montre que la population de proies ne va ni augmenter ni diminuer lorsque le taux de perte (ici présenté par individu et dû à la prédation) est en équilibre avec le

taux de recrutement (encore par individu). C'est à n^* que nous voyons le seul effectif de la population, ou densité d'individus, avec cet équilibre. C'est un équilibre stable parce que le recrutement diminue quand la densité des proies augmente (ligne continue), jusqu'au point de saturation pour ces proies en l'absence de prédation (K). Au-dessus de n^* , la prédation (ligne pointillée) dépasse le recrutement et l'effectif de la population diminue vers n^* ; en dessous de n^* , le recrutement dépasse la prédation, et l'effectif de la population augmente vers n^* . Dans l'exemple de la figure 1, le taux de prédation sur chaque proie ne change pas avec la densité des proies, donc c'est un facteur "densité-indépendant" qui ne fait que limiter la population.

Intégrons maintenant dans la réflexion le prédateur qui vit sur ces proies: sur la figure 2, le recrutement des prédateurs suit le même plan que celui des proies, parce que sa densité peut augmenter (en l'absence de mortalité μ) jusqu'à une capacité saturée où il n'existe plus de proies non consommées.

La figure 3 réunit les deux graphiques précédents en un seul, afin de voir comment l'effectif de chaque population peut varier selon l'effectif équilibré de l'autre. La ligne continue de la figure 3 représente un taux net de zéro pour la proie. Cette ligne indique le nombre de prédateurs pour un nombre donné de proies équilibrées. De la même façon, la ligne pointillée représente un taux de zéro pour le prédateur limité par ces proies. Le point où les deux lignes se croisent nous donne le seul équilibre pour les deux populations, à n^* pour les proies et p^* pour les prédateurs.

SEUIL D'EXTINCTION

A partir du plan-phase de la figure 3, nous

pouvons nous poser une question d'importance pratique concernant la persistance du prédateur: jusqu'à quel point peut-on détruire l'habitat des proies avant que le prédateur n'arrive plus à persister sur ces proies? La figure montre ce qui se passe lorsqu'un changement de l'environnement réduit la valeur de K . La ligne continue est alors poussée vers la gauche (elle devient plus raide); le nombre de prédateurs diminue en conséquence, mais pas le nombre de proies non consommées, qui prend toujours la valeur n^* . Ceci est dû au fait que la densité équilibrée des proies ne dépend pas de son point de saturation. Lorsque K arrive à n^* , le nombre de prédateurs arrive à zéro.

Le besoin minimal du prédateur, en terme de ressources limitantes, est donc la fraction de proies non consommées. Le seuil d'extinction vaut donc n^*/K (NEE, 1994). C'est un beau résultat, parce qu'il nous permet de prédire la vulnérabilité d'une population de prédateurs, sans connaissance détaillée des processus de recrutement et de consommation. Les seuls paramètres nécessaires sont K et n^* . Les formules nous donnent $n^* = \mu/\alpha\beta$ (fig. 3), ce qui signifie que la densité des proies équilibrées est fonction seulement de l'efficacité de la consommation par le prédateur (elle est indépendante de K). Cette prédiction constitue l'inverse du paradoxe d'enrichissement (ROSENZWEIG, 1971), et elle reste valable pour n'importe quelle forme de prédation, y compris la prédation "densité-dépendante" et "inverse densité-dépendante" (réponses fonctionnelles de types III et II, aussi bien que I; HOLLING, 1959).

Tandis que l'abondance du prédateur nous est donnée sur l'axe vertical, sa vulnérabilité en termes de seuil d'extinction se trouve sur l'axe horizontal. On arrive alors à la

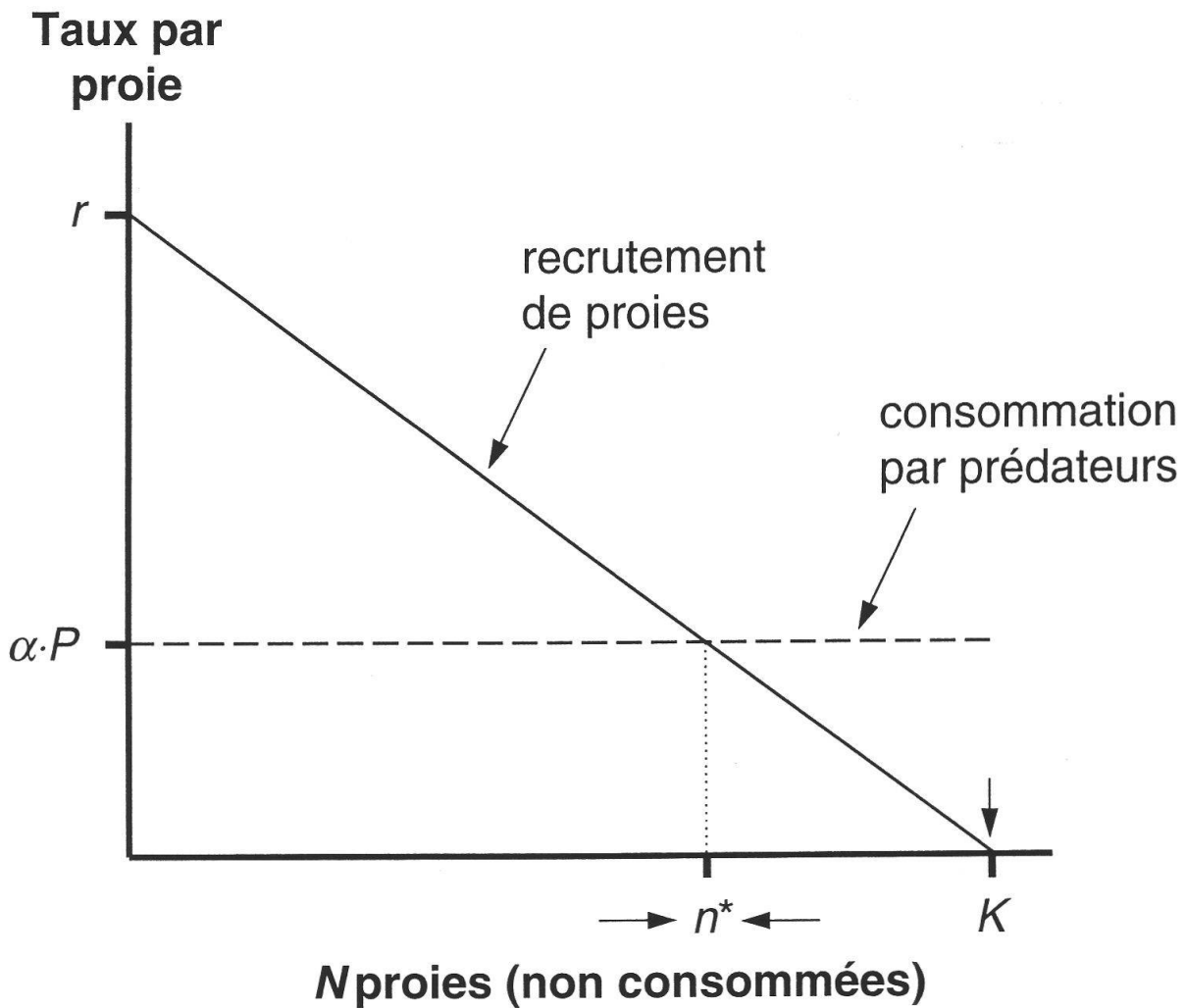


Figure 1 : Réponse numérique des proies dans un système prédateur-proie hypothétique.

La ligne continue représente un recrutement dit "logistique" des proies en l'absence de prédation; elle montre une proie qui se reproduit à sa capacité maximale (r) en l'absence de compétition intra-spécifique, mais pour laquelle le taux net par individu diminue lorsque la densité des proies (N) augmente, arrivant à un recrutement zéro quand la densité arrive à sa capacité saturée pour l'environnement (K). La ligne pointillée représente le taux de consommation par prédateur, qui ne change pas avec la densité de proies. Elle montre un risque de prédation par proie qui est indépendant de la densité des proies. En formule cette dynamique est représentée par:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \alpha \cdot P$$

La dérivée dans le temps de chaque proie (l'axe vertical dans la figure) est alors donnée par un composant "densité-dépendant" de recrutement, et un composant "densité-indépendant" de prédation (avec un taux donné par le nombre de prédateurs et leur taux de capture α). Le nombre équilibré de proies est donné par l'intersection de ces deux lignes, à n^* . Les deux flèches sur l'axe horizontal signifient que l'équilibre est stable lors des fluctuations de chaque côté de n^* .

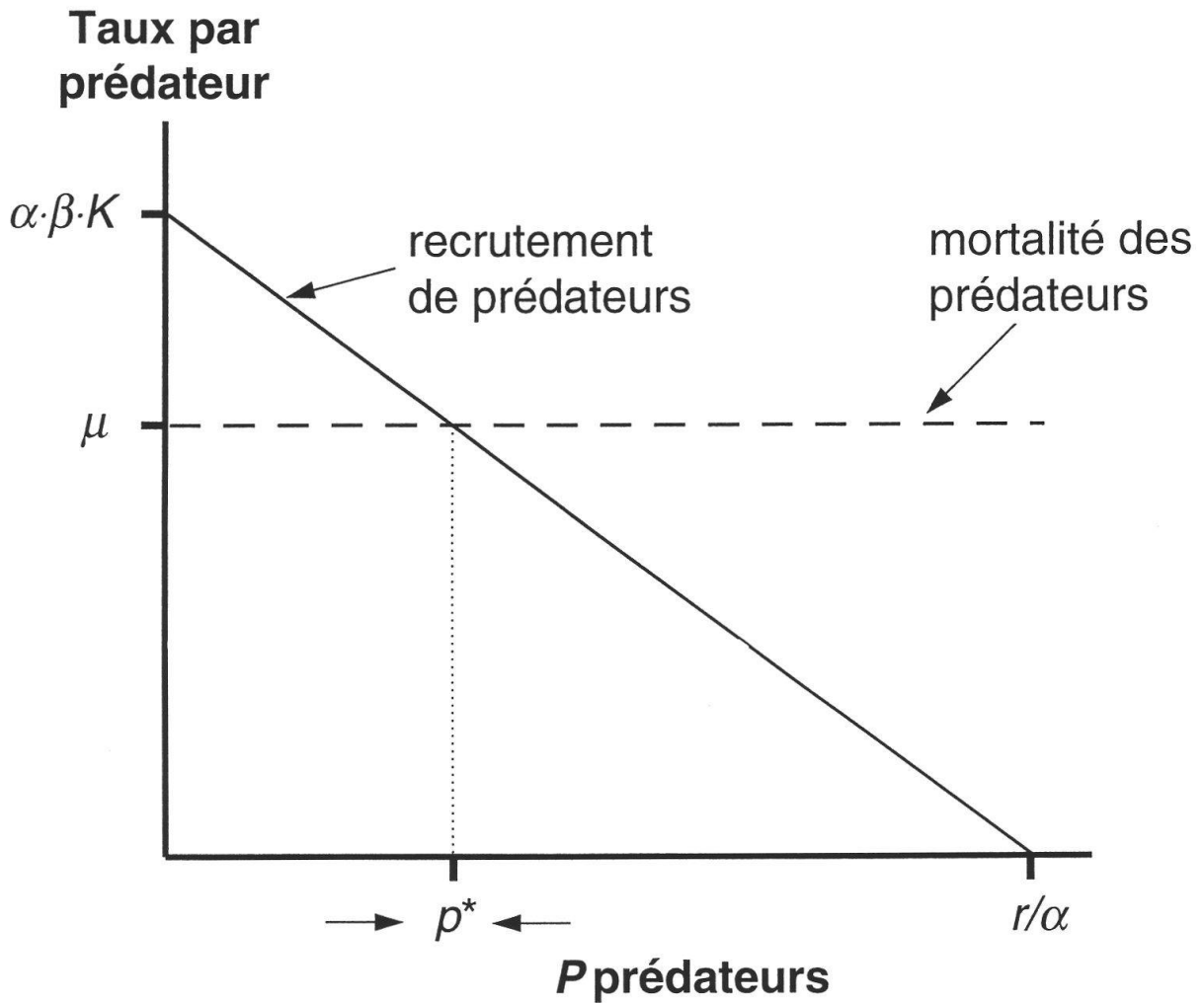


Figure 2 : Réponse numérique des prédateurs dans le système prédateur-proie.

Comme pour la figure 1, la ligne continue représente un recrutement logistique des prédateurs. Le recrutement pour chaque prédateur est limité par son taux de capture de chaque proie, α , et sa conversion en biomasse, β . La ligne pointillée représente une mortalité "densité-indépendante" (μ) qui réduit la population en dessous de sa capacité saturée. En formule:

$$\frac{dP}{dt} \cdot \frac{1}{P} = \alpha \cdot \beta \cdot N - \mu$$

La dérivée dans le temps de chaque prédateur (l'axe vertical dans la figure) est alors donnée par un composant "densité-dépendant" de recrutement (parce que N dépend de P), et un composant "densité-indépendant", de mortalité (avec un taux donné par μ).

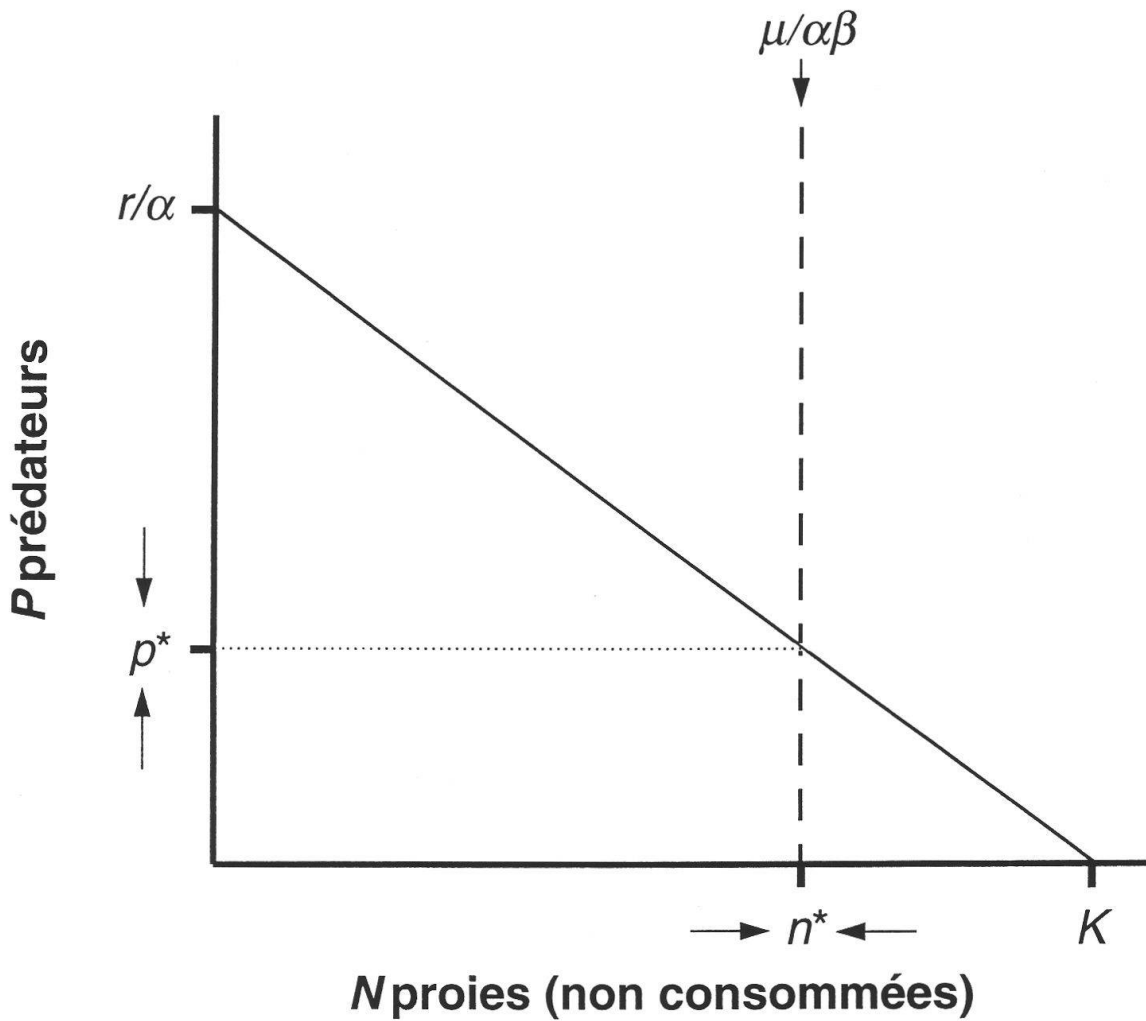


Figure 3 : Plan-phase pour le système prédateur-proie.

La ligne continue représente un taux net d'accroissement égal à zéro pour la proie; c'est à dire que, dans les formules, l'on a fixé la dérivée du temps pour les proies à zéro ($dN/dt = 0$). Elle montre le nombre de prédateurs pour un nombre donné de proies équilibrées. La ligne pointillée représente un taux de zéro pour le prédateur limité par ces proies; dans les formules, on a fixé la dérivée du temps pour les prédateurs à zéro ($dP/dt = 0$), ce qui donne le nombre de proies non consommées:

$$n^* = \mu / \alpha \cdot \beta$$

Cette ligne montre le nombre de proies pour un nombre donné de prédateurs équilibrés. Le seul point où les deux lignes se croisent représente l'équilibre pour les deux populations, à n^* pour les proies et p^* pour les prédateurs.

conclusion que la vulnérabilité d'une population est complètement indépendante de sa densité. C'est exactement la conviction des critiques de la théorie de "densité-dépendance", et pourtant notre réflexion n'est basée que sur cette théorie. En fin de compte, la théorie de "densité-dépendance", qui a été si utile pour montrer le processus de régulation d'une population et qui semblait être inutile pour expliquer les mécanismes de persistance nous permet aussi des les révéler.

RESSOURCES NON UTILISEES

Avec la formule $n^* = \mu / \alpha\beta$, nous avons la clé pour comprendre pourquoi un animal (le prédateur) peut vivre à sa capacité naturelle, sans utiliser toutes ses ressources limitantes. La formule représente l'efficacité de consommation par le prédateur par rapport à sa mortalité. Il reste toujours une fraction de proies non utilisée, parce que l'animal n'est pas parfaitement efficace à chasser sa proie, et parce que les proies ont des défenses contre la prédation. La quantité non utilisée est fixée à n^* par l'efficacité des adaptations que l'animal a développées pour chasser sa proie.

La valeur de n^* dépasse zéro pour plusieurs raisons: a) le prédateur lui-même souffre de prédation ou de maladie, et il doit détourner ses réserves d'énergie contre ces menaces, b) il est distrait par la compétition intraspécifique ou par les dérangements de l'homme, c) les proies se défendent bien contre la menace de prédation ou l'habitat leur procure un abri contre la prédation. Ce sont bien là les mécanismes de persistance ou de vulnérabilité, et ils se trouvent au coeur de la théorie de "densité-dépendance", en dépit des affirmations des critiques de cette théorie.

MÉTAPOPULATION

Finalement, qu'en est-il de la première riposte des partisans du paradigme de "non-équilibre"? Ils affirment que les populations naturelles semblent capables de persister en l'absence d'équilibre, et que l'équilibre n'existe que rarement dans la réalité.

Pour contrer cette objection, il suffit de voir la situation d'une certaine distance. Imaginons que la population de prédateurs ne se trouve pas en équilibre (par exemple en raison d'une pente de "densité-dépendance" trop sévère), que va-t-il se passer? Ses fluctuations vont éventuellement mener la population jusqu'à l'extinction (conséquence inévitable du déséquilibre). Mais ce n'est pas forcément un problème pour la persistance, du moins si l'extinction locale est suivie dans le temps par une nouvelle colonisation; ces colonisateurs seront les émigrants des populations voisines, qui sont tous membres de la métapopulation régionale.

Le terme "métapopulation" regroupe ici un ensemble de populations locales, dont chacune subit l'extinction de temps en temps, mais qui sont toutes liées les unes aux autres par une migration d'individus. Lorsque ce mélange des populations est faible, il va toujours exister quelques parcelles d'habitat inoccupées mais prêtes à accueillir une population.

La figure 4a montre cette dynamique en termes de "densité-dépendance". L'axe horizontal, qui a servi auparavant pour indiquer la densité des proies limitantes mais non consommées, indique maintenant la densité de parcelles d'habitat limitantes mais inoccupées. La prédation exercée sur les proies devient, dans ce nouveau modèle, la colonisation des parcelles; et le

renouvellement "densité-dépendant" des proies devient le rajeunissement de l'habitat par l'extinction. C'est le modèle de LEVINS (1969), mieux connu comme modèle de la dynamique des parcelles occupées par une population (fig. 4b).

A l'aide du plan-phase (fig. 5), on peut à nouveau se poser la question: jusqu'à quel point peut-on détruire l'habitat, c'est à dire enlever des parcelles, avant que les populations n'arrivent plus à persister dans cette métapopulation? On peut y répondre de la même manière que précédemment: lorsque le nombre de parcelles habitables, donné par K , est réduit à n^* , il n'y a plus de transferts entre populations et la métapopulation s'éteint. Comme pour le système prédateur-proie, le seuil d'extinction vaut n^* / K (LAWTON *et al.*, 1994); cette mesure de vulnérabilité se trouve sur l'axe horizontal tandis que l'abondance du colonisateur se trouve sur l'axe vertical. Comment caractériser cette fraction inoccupée? - Les mécanismes de vulnérabilité de la métapopulation sont les mêmes que pour le prédateur, c'est à dire dérangements et problèmes d'accès. Ainsi, comme le nombre de proies qui échappent à la prédation était donné par le rapport "mortalité / efficacité du prédateur" ($\mu/\alpha\beta$; fig.3), le nombre de parcelles qui échappent à la colonisation est donné par le rapport "extinction locale / efficacité du colonisateur" (e/c ; fig. 5).

On voit donc que le problème du colonisateur, qui doit se déplacer entre parcelles dans un habitat hétérogène et fluctuant, est le même que celui du prédateur, qui doit aller d'une proie à la prochaine dans une population locale. Lorsque l'on commence à abîmer son habitat, l'animal devient de plus en plus rare, tandis que la partie non utilisée de ses ressources ne change pas (parce que celle-ci est fixée par

l'efficacité des adaptations de l'animal à chasser ou à coloniser la ressource).

CONCLUSION

Dans cette discussion je n'ai pas tenté de comparer l'analyse conceptuelle avec la réalité des données empiriques, et ceci pour deux raisons. Premièrement, parce que la réalité est nécessairement plus compliquée que les modèles, elle risque d'obscurcir les processus fondamentaux qui néanmoins actionnent le système. Deuxièmement, à ma connaissance, personne n'a encore produit une base de données pour tester le seuil d'extinction. Cependant, l'évidence expérimentale en faveur d'un effet "densité-dépendant" au niveau du recrutement est claire pour beaucoup de populations et métapopulations de mammifères (SINCLAIR, 1989), et le concept d'une capacité saturée, K , qui ressort d'une telle "densité-dépendance", est le seul préalable pour prédire le seuil d'extinction. Si une des fonctions de la théorie est de montrer quelles sont les données pertinentes, l'analyse précédente nous donne quelques indications pratiques pour la conservation de la faune:

- La densité, ou rareté, d'une population n'est pas forcément liée à sa persistance, ou vulnérabilité;

- Pour étudier la vulnérabilité, il est recommandé de mesurer la fraction non utilisée de la ressource limitante, et de chercher les raisons pour lesquelles elle n'est pas utilisée;

- Cette ressource peut être la nourriture pour une population locale, ou l'habitat pour une métapopulation. Les mécanismes de persistance sont les moyens dont l'animal dispose pour franchir soit les défenses des proies contre la consommation, soit les barrières de l'habitat entre des parcelles habitables. Lorsque ces moyens sont faibles par rapport au taux de mortalité de l'animal,

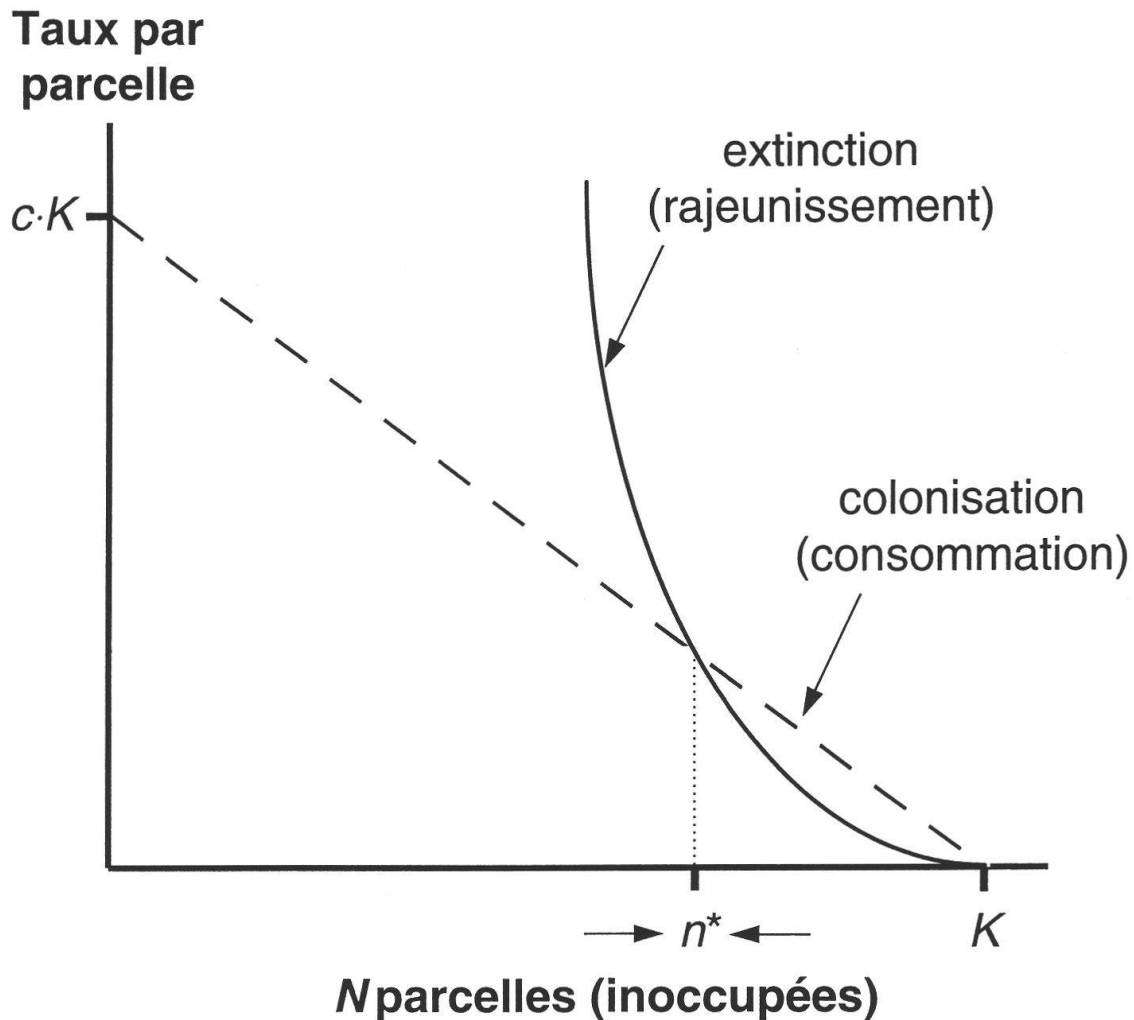


Figure 4a : Réponse numérique des parcelles habitables dans une métapopulation hypothétique.

La figure représente la dynamique des parcelles inoccupées mais habitables pour une métapopulation, dans les mêmes termes que celle des proies non consommées mais consommables pour un prédateur (fig. 1). La courbe continue représente ici un taux d'extinction constant de chaque population dans une métapopulation. Ce rajeunissement des parcelles habitables dépend du nombre de parcelles inoccupées, comme le recrutement des proies dépendait du nombre de proies non consommées dans la figure 1. La ligne pointillée représente un taux de colonisation des parcelles inoccupées qui augmente avec l'augmentation des populations (de droite à gauche sur la figure) qui elles-mêmes produisent des colonisateurs. Cette dynamique et celle de la figure 4b peuvent être représentées par la même formule (voir légende de la figure 4b).

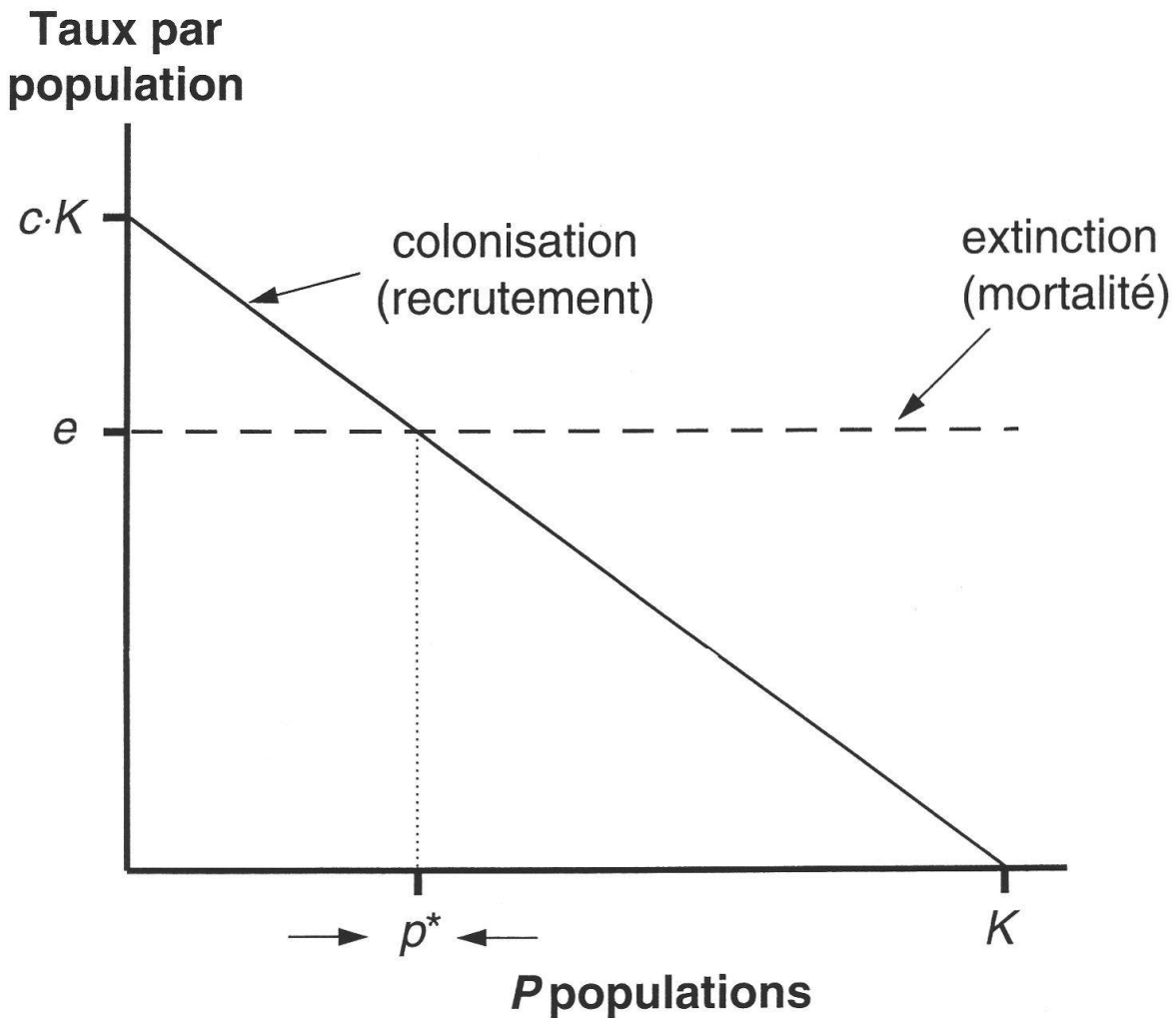


Figure 4b : Réponse numérique des populations, dans une métapopulation hypothétique.

La figure représente l'évolution des populations de la métapopulation, comme la figure 2 montrait celle des prédateurs de la population locale. Cette dynamique et celle de la figure 4a peuvent être représentées par une seule formule (où $N = K - P$ parcelles inoccupées) pour P populations, parmi K parcelles habitables, ayant le même taux de colonisation, égal à c , et le même taux d'extinction, égal à e :

$$\frac{dP}{dt} = c \cdot P \cdot (K - P) - e \cdot P$$

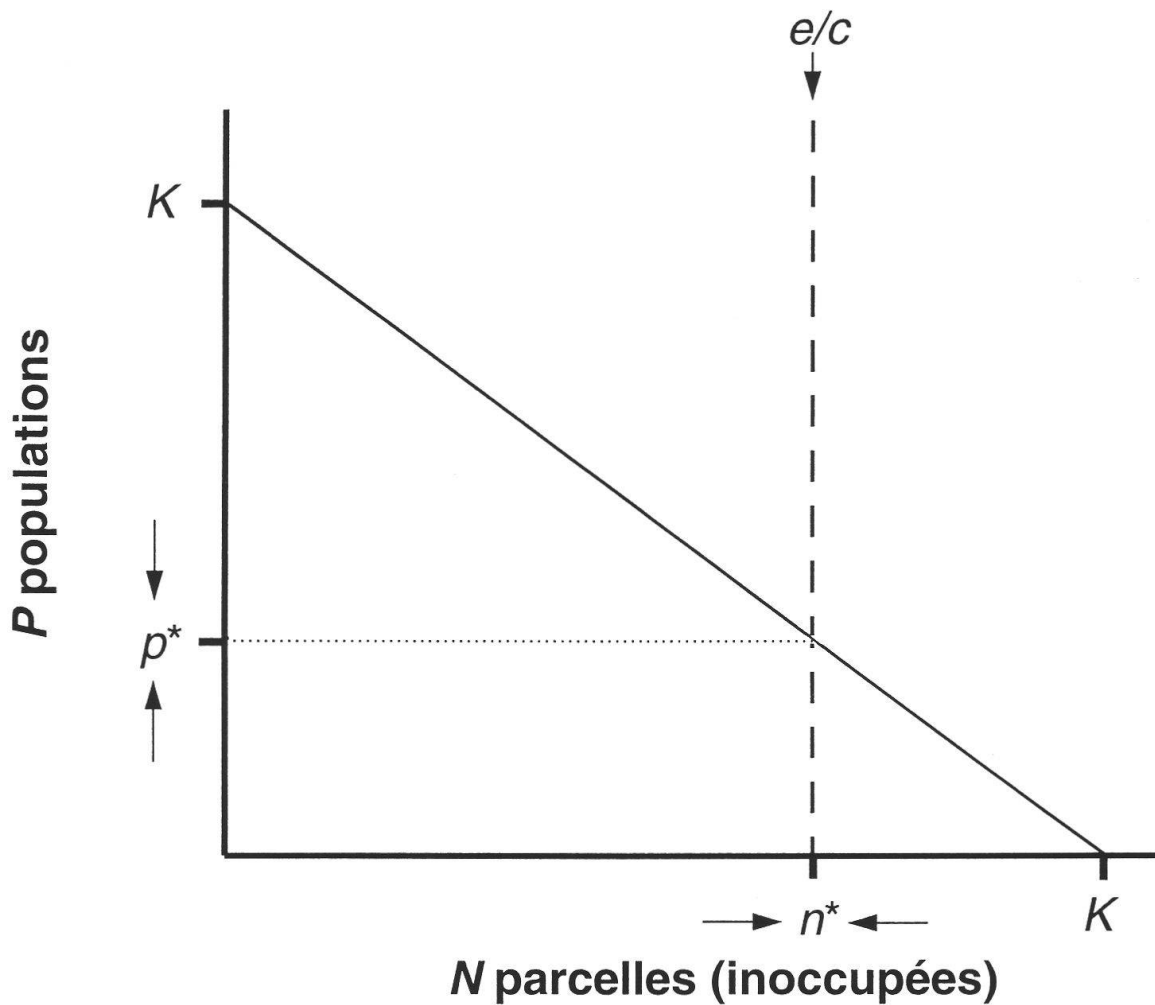


Figure 5 : Plan-phase pour la métapopulation.

La ligne continue montre le nombre de populations pour un nombre donné de parcelles inoccupées ($P = K - N$). La ligne pointillée représente un taux de zéro pour les parcelles occupées; dans la formule, on a fixé la dérivée du temps pour les populations à zéro ($dP/dt = 0$), ce qui donne le nombre de parcelles inoccupées:

$$n^* = e/c$$

Cette ligne montre le nombre de parcelles inoccupées pour un nombre donné de populations équilibrées. Le point où les deux lignes se croisent représente l'équilibre pour la densité de parcelles habitables mais inoccupées, à n^* , et pour la densité de parcelles occupées, à p^* .

la ressource n'est que peu utilisée, et l'animal se trouve près de son seuil d'extinction;

- Des statistiques multivariées permettent de mettre en évidence la fraction non utilisée mais utilisable (n^*/K) de la ressource. Par exemple, une analyse en composantes principales sur un échantillon de points relevés pour l'animal étudié permet de distinguer la région de l'espace biologique, K , qui est susceptible d'être occupée par l'animal, et la fraction de cette région habitable, n^*/K , qui est inoccupée à un

moment donné (MICOL *et al.*, 1994; DONCASTER *et al.*, 1996).

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier vivement Martin Liberek et tout le comité d'organisation du XX^e Colloque Francophone de Mammalogie de leur accueil. Je dois beaucoup à J.-S. Meia et M. Artois pour leurs efforts à rendre mon texte lisible en français.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. *University of Chicago Press, Chicago*. 782 pp.
- COLLET, M., DONCASTER, C.P., & PAGEL, M. 1997. Extinction thresholds: the role of equilibrium densities. In: Lawler, S. & Crozier, R. (eds.): Setting Conservation Priorities. *Sous presse*.
- DONCASTER, C. P., MICOL, T. & PLESNER JENSEN, S. 1996. Determining minimum habitat requirements in theory and practice. *Oikos* 75: 335-339.
- HOLLING, C.S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- KREBS, C.J. 1995. Two paradigms of population regulation. *Wildlife Research* 22: 1-10.
- LANDE, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* 130: 624-635.
- LAWTON, J. H., NEE, S., LETCHER, A. J. & HARVEY, P. H. 1994. Animal distributions: patterns and processes. In: Edwards, P. J., May, R. M. & Webb, N. R. (eds.): Large Scale Ecology and Conservation Biology. *35th Symposium of the British Ecological Society, Blackwell Scientific, Oxford*. pp. 41-58.
- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- MICOL, T., DONCASTER, C. P. & MACKINLAY, L. A. 1994. Correlates of local variation in the abundance of hedgehogs *Erinaceus europaeus*. *Journal of Animal Ecology* 63: 851-860.
- NEE, S. 1994. How populations persist. *Nature* 367: 123-124.
- NICHOLSON, A.J. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- PAGEL, M. & PAYNE, R. J. H. 1996. How migration affects estimation of the extinction threshold. *Oikos* 76: 323-329.

- ROSENZWEIG, M. L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171: 385-387.
- SINCLAIR, A.R.E. 1989. Population regulation in animals. In: Cherrett, J. M. (ed.): *Ecological Concepts: the Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World. Blackwell Scientific, Oxford.* pp. 197-241.
- VOLTERRA, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558-560.
- WOLDA, H. 1995. The demise of the population regulation controversy? *Research on Population Ecology* 37: 91-93.
-