

La notion de population en dynamique et génétique des populations

DOMITIEN DEBOUZIE

Il est clair que tous les organismes vivent « en population » ; mais la constitution de ces populations, leur origine, leur développement, leur taille, leur fonctionnement posent de nombreux et difficiles problèmes, et conduisent les chercheurs à ne pas avoir une définition unifiée de cette structure pourtant fondamentale. L'auteur de cet article, biologiste, contribue à éclairer la situation et par conséquent à faciliter les échanges entre écologues, démographes, historiens, ethnologues, etc. On y verra que la pluridisciplinarité et la modélisation y sont mises à contribution.

Quasiment tous les écologues ont, à un moment ou à un autre de leurs études, travaillé sur des populations. La biologie des populations naturelles, discipline reconnue depuis le début des années 1970-80 (Mayr, 1974 ; Legay et Debouzie, 1985), s'appuie bien évidemment sur l'existence d'entités, les populations, au sein d'une espèce donnée. Or, la définition d'une population naturelle ne fait pas l'unanimité chez les écologues ; on peut même suggérer que de nombreux écologues mènent leurs recherches en ignorant les contours des populations qu'ils étudient. Parler de la population humaine française revêt un intérêt pour certains économistes, mais il est peu probable que le biologiste ou le généticien des populations étudie une telle population à l'échelle de la France. Il existe en effet une ambiguïté dans la définition d'une population selon le point de vue considéré, « biologique » ou « mathématique ». Cette dernière a été introduite par les généticiens des populations au début du siècle, et plus précisément par les mathématiciens d'entre eux qui avaient besoin d'une population de référence pour développer des modèles mathématiques de la génétique des populations. Une population, perçue au sens biologique du terme, n'est pas nécessairement et seulement une collection d'individus présents dans un espace donné. Le fait que de nombreux écologues utilisent, consciemment ou non, la définition mathématique d'une population, nous incite à réfléchir, entre autres, sur les rapports entre disciplines, et sur l'impact des mathématiques sur les sciences de la vie.

Une autre explication réside dans l'extraordinaire diversité des espèces étudiées et de leur environnement. Comme nous tenterons de le montrer, même si par déformation une proportion importante des références citées concerne le monde des arthropodes, la notion même de population varie selon les espèces. Un chercheur travaillant sur des espèces forestières conçoit actuellement les populations d'une autre façon que ceux étudiant les animaux. Les réflexions sur la notion de population en biologie végétale sont d'autant moins avancées que celles sur l'espèce susci-

tent toujours des controverses. C'est dans ce domaine que le vocabulaire lié aux structures d'organisation du monde végétal reste le plus diversifié et flou : par exemple, la notion de peuplement végétal illustre l'ambiguïté du concept pour certains écologues (ceux du domaine forestier) qui l'assimilent aux populations (e.g. la Santé des forêts, 1998).

La diversité du monde animal suscite aussi une appréciation assez variable de la notion de population. Si celle-ci semble préoccuper de nombreux chercheurs intéressés par l'étude des mammifères, en revanche la définition de populations au sein des

DOMITIEN DEBOUZIE
UMR CNRS 5558

Biométrie et biologie évolutive
université Claude-Bernard
43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne cedex,
France

Domitien.Debouzie@univ-lyon1.fr

Abstract – Definition of the population in population dynamics and genetics

Theories in ecology are based on a paradox: a universal definition of natural populations does not seem to be widely accepted. Two points of view exist among researchers: a mathematical approach to populations and a biological one. First, we quote the successive definitions proposed for populations, both by population geneticists and biologists. A second part accounts for different kinds of populations: closed, open, contiguous, subdivided and metapopulations. Third, we review the main methods for defining natural populations: marking of individuals, gene flow estimation, level of genetic differentiation, estimation of scale domain, level of synchronisation. In a last part, we show the limitations of the mathematical viewpoint of populations in ecological theories. However, the ecological approach based on the study of individual interactions, especially those linked to reproduction, needs to overcome many practical and methodological difficulties that are briefly summarised. We suggest that the ecological literature contains only a restricted number of physical models of natural populations. From our point of view, population geneticists and biologists seem to perceive and study populations in different manners. A pluri- and interdisciplinary approach is required to face the high complexity of the population concept. © 1999 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

population / definition / population biology / population genetics

arthropodes semble être une problématique nettement moins pertinente pour les écologues concernés. La faiblesse des relations sociales généralement observées entre individus ne suffit pas à expliquer cette différence de comportement des écologues. Il est important de remarquer que, quel que soit le modèle biologique étudié, une absence de réflexion sur la notion de population n'implique pas que les populations n'existent pas au sein d'une espèce. Hormis quelques chercheurs isolés, la communauté des écologues reconnaît l'existence généralisée des populations au sein de toutes les espèces. Les populations sont maintenant reconnues pour être l'une des unités principales à l'échelle desquelles interviennent les processus évolutifs.

Nos réflexions sur la notion de population naturelle s'organiseront autour de trois axes : les définitions d'une population et leurs variations au cours des années, un essai de typologie des populations et les principales méthodes utilisées pour délimiter une population. Nous proposons que, d'une part, les écologues considèrent comme indispensable une réflexion préalable sur la nature même de leur objet d'étude, la population, et d'autre part qu'il est souhaitable de rapprocher les points de vue actuellement différents des écologues et des généticiens des populations.

Les définitions d'une population

La notion de population repose sur l'existence d'une structure intermédiaire entre l'individu et l'espèce. Elle implique aussi que la population est le lieu d'émergence de propriétés nouvelles qu'on ne peut pas déduire de la connaissance des individus qui la composent (Mayr, 1998). L'existence de populations implique que par exemple tous les individus d'une espèce ne se répartissent pas au hasard dans l'aire de distribution de l'espèce. Au contraire, ils sont distribués selon des motifs particuliers, les structures spatiales, liées en particulier à l'hétérogénéité de l'habitat. Pour d'autres espèces, la structuration relève plutôt d'une origine sociale dans la mesure où certains individus entretiennent entre eux des relations privilégiées en particulier pour leur reproduction.

Les définitions de la population proposées par les généticiens et les biologistes des populations ont suivi des chemins assez parallèles depuis le début du siècle. En génétique des populations, on doit à Wright (1931) la première définition d'une population, ensemble d'individus partageant le même *pool* génique ou ensemble d'individus pour lesquels la loi de Hardy-Weinberg¹ s'applique. Ces populations mendéliennes sont des constructions mathématiques indispensables aux généticiens des populations ; elles ne préjugent en rien de l'organisation réelle des individus d'une espèce dans leurs divers habitats. Les généticiens des populations ont aussi introduit le concept de population locale, de voisinage ou de dème², entités relativement isolées des autres entités par rapport à la reproduction et à la dispersion des individus (Gilmour et Gregor, 1939 ; Wright, 1943). Leurs limites spatiales

reposent essentiellement sur les capacités dispersives des individus. Ces entités sont adaptées très précisément à leur environnement local (Mayr, 1974). Elles sont définies d'un point de vue théorique, relativement à un modèle génétique de structure de population comme le pas japonais³ ou l'isolement par la distance (Wright, 1946). On doit aussi à Wright (1940) la notion de métapopulation qui, pour un généticien des populations, représente d'abord une population subdivisée en dèmes entre lesquels circulent des gènes. Pour le généticien des populations, les termes dèmes, populations locales, populations et métapopulations se réfèrent à des échelles spatiales, et à un degré moindre temporelles, différentes. Si ces échelles sont souvent utilisées pour construire un modèle mathématique de génétique des populations, en revanche elles ne sont pas souvent définies avec précision pour une population donnée (Neigel, 1997). Une telle conception des populations reste donc assez théorique.

Les définitions n'ont pas suivi la même évolution en dynamique et biologie des populations. Pour de nombreux écologues, la population fut, et est encore pour certains d'entre eux, identifiée à un échantillon d'individus prélevés dans un site particulier ou vivant dans un habitat donné. Ainsi, den Boer (1968) considérait qu'une population constitue un groupe d'individus d'une espèce donnée vivant dans une localité particulière dont les limites spatiales sont déterminées par des barrières naturelles ou, même, imposées arbitrairement par l'écologue. Pour cet auteur, la population est avant tout une unité écologique de travail, comme le probabiliste définit une population de billes. Elle n'est donc pas considérée comme une entité biologique ; aucune émergence de propriétés nouvelles et spécifiques de la population n'est alors attendue de cette « unité » ; ses propriétés ne se déterminent qu'en additionnant celles des individus présents. Cette conception des populations rejoignait celle, très descriptive, d'Andrewartha et Birch (1954) pour lesquels une population est un ensemble de groupes d'individus plus ou moins liés entre eux et plus ou moins séparés les uns des autres. Cette définition a néanmoins le mérite de tenir compte de l'hétérogénéité environnementale et de l'existence de nombreux îlots de l'habitat. Dans l'esprit de ces auteurs les groupes d'individus pourraient correspondre à des populations locales, à l'image de l'approche en génétique des populations. D'une manière implicite, les populations sont alors assez strictement séparées les unes des autres, au moins d'un point de vue démographique (McArdle et Gaston, 1993). C'est d'ailleurs la même idée qui s'applique aux métapopulations dont la notion fut réintroduite en biologie des populations par Levins (1970). Pour ce mathématicien, des populations pourraient être structurées en *patches*⁴, analogues des populations locales, et la survie globale des métapopulations résulterait de l'équilibre entre extinctions et recolonisations des *patches*. D'autres modèles mathématiques de métapopulations ont été proposés, dont celui de Boorman et Levitt (1973), fréquemment observé dans la nature. Dans ce modèle, un ou quelques *patches* dominent les autres

¹ Dans une population isolée d'effectif illimité, non soumise à la sélection, et en l'absence de mutation, les fréquences alléliques restent constantes. Cette situation correspond à une panmixie et une telle population est dite panmictique ou mendélienne.

² Un dème ou un voisinage est la plus petite entité au sein de laquelle la reproduction est panmictique.

³ Dans un modèle « pas japonais », la dispersion n'a lieu qu'entre sous-populations adjacentes.

⁴ Un *patch* est une entité discrète et homogène dans sa composition, qui se différencie de l'entourage par sa nature ou son aspect.

patches par leur taille et leur effectif ; ce sont ce ou ces quelques patches qui en général assurent par leurs émigrants la colonisation des autres patches et la survie globale de la métapopulation.

Dans la plupart des définitions précédentes, les interactions entre individus sont appréhendées à une autre échelle que la population, celles de voisinages écologiques⁵ (Addicott et al., 1987) ou groupes d'individus en interaction (den Boer, 1979). Ces populations locales sont interprétées comme des unités démographiques dans lesquelles ont lieu les principaux processus populationnels, la reproduction, la compétition, la prédation (Kindvall, 1999). Cette vue des populations est très hiérarchique, avec des structures imbriquées : l'espèce, la population ou la métapopulation, la population locale et les individus⁶. Cette approche conçoit souvent les populations et, a fortiori, les populations locales comme des entités totalement inféodées à des sites géographiques fixes, bien établis ; la population, locale ou globale, est fixée dans un espace aux frontières bien définies, à l'intérieur duquel les éléments de la population sont supposés accomplir les actes essentiels à leur survie et à leur reproduction.

Legay et Debouzie (1985) ont proposé une définition plus souple des populations puisque celles-ci ne seraient plus considérées comme fixées à l'intérieur d'un espace précis. Ils suggèrent de tenir compte des interactions entre individus quel que soit le moment dans leur cycle de développement à la condition bien évidemment, que ces interactions influent sur leur reproduction. Ces auteurs recommandent également de considérer l'hétérogénéité des individus dans l'étude de la génétique ou de la dynamique des populations. Une conception dynamique des populations permet par exemple de considérer que la migration éventuelle des individus ne détruit pas forcément leur population, de même que l'existence de diapause⁷ de durée variable. Une telle définition décrit mieux l'organisation et la vie des populations naturelles au sein de leur environnement, en particulier pour les espèces à *sociabilité développée* ; en revanche, l'étude pratique d'une population selon cette définition soulève de nombreuses difficultés malgré les nombreux progrès techniques récents (Legay et Barbault, 1995).

Ce rappel historique des définitions fait apparaître une grande variabilité dans la conception, par les écologues et les généticiens, d'une population, allant de la méconnaissance des limites et de la composition de celle-ci jusqu'à une étude fine d'individus et de leurs interactions à la fois dans l'espace et le temps. Cette variabilité traduit aussi une continuité de points de vue, depuis une conception mathématique jusqu'à une considération écologique et éthologique de la population.

Nomenclature des populations animales

Il est possible de dresser un inventaire, plus ou moins complet, de différents types de populations

considérées selon un point de vue écologique. Cet inventaire concernera surtout les espèces animales compte tenu des difficultés rencontrées dans la définition des populations en écologie végétale.

L'expression « population fermée » est utilisée pour rendre compte d'une situation particulière : le biologiste ou le généticien des populations a choisi une situation qui a toutes les chances de lui assurer que les principaux processus vitaux (reproduction, ...) se dérouleront entre les individus étudiés. Le plus souvent, la situation choisie correspond à un espace géographique isolé, comme une île ou tout habitat favorable à une espèce et entouré d'espaces hostiles ou au moins défavorables à une installation des individus de l'espèce considérée. C'est une situation que de nombreux chercheurs recherchent pour leurs études car, en l'absence de phénomènes de dispersion ou de migration, la population est implicitement définie. La population est donc isolée par sa position géographique. Cependant, des considérations autres que géographiques peuvent aussi être à l'origine d'un isolement. Par exemple, certaines populations humaines sont isolées d'autres populations par des règles sociales strictes qui maintiennent les membres reproducteurs de la population en son sein (exemples des Amish aux États-Unis, des isolats tels les Kel Nummer en Afrique, Legay et Debouzie, 1985). Les résultats acquis sur ces populations fermées relèvent de l'étude de cas, pris au sens d'un modèle de population en interaction avec un environnement donné. La généralisation des conclusions obtenues ne devra pas oublier les contraintes expérimentales initiales qui induisent la fermeture de la population.

Certains biologistes (e.g. Mayr, 1974) considèrent qu'il existe aussi des populations « contiguës » dont les caractéristiques changent progressivement le long d'un gradient ou d'un cline⁸ en fonction de facteurs environnementaux. De telles populations sont rencontrées dans la majorité des espèces continentales animales ou végétales (Mayr, 1974), mais à notre connaissance leur statut n'a été considéré que par les généticiens des populations. Cependant, les chercheurs comparant les dynamiques de telles populations devraient être attentifs aux difficultés liées à la délimitation de ces populations. Ce type de populations se rencontre typiquement pour de nombreuses espèces d'insectes ravageurs des forêts.

Il existe aussi des populations « hybrides » (Barton et Hewitt, 1985) qui résultent du mélange permanent entre des populations de caractéristiques différentes se déployant de part et d'autre de ces zones. Ces populations sont souvent associées à des clines environnementaux mais néanmoins, au moins en l'état actuel de nos connaissances, semblent rarement liées à une discontinuité de l'environnement (Orr, 1996).

Le terme « population ouverte » ne s'oppose pas seulement, dans sa définition stricte, à la population fermée. Il semble plutôt relever d'une discipline particulière, l'écologie marine, et caractérise des espèces au cycle de vie complexe dont l'un des stades au moins, en général les larves, se disperse totalement dans des espaces qui dépassent souvent nos capacités d'investigation, et dont au moins un autre stade est

⁵ Un voisinage écologique est défini pour des organismes et un processus écologique donnés. C'est la région à l'intérieur de laquelle les organismes sont actifs ou exercent une certaine influence pendant un laps de temps donné.

⁶ Goodwin et Fahrig (1998) introduisent même un autre niveau, la population régionale.

⁷ La diapause est un état physiologique dynamique caractérisé le plus souvent par une activité métabolique, une croissance et une morphogenèse réduites, ainsi qu'une résistance élevée aux conditions environnementales défavorables.

⁸ Un cline représente une variation spatiale, à peu près continue et régulière, d'un caractère en réponse à une variation d'une composante écologique selon un gradient géographique.

sédentaire (Sale, 1990 ; Steele, 1997). Les populations ou les populations locales ne se maintiennent en un site donné que grâce aux immigrations du stade dispersif. Cette situation est classiquement observée en milieu marin pour la plupart des invertébrés marins et des poissons marins démersaux⁹, de nombreuses plantes aquatiques, mais aussi chez certains insectes (papillons en particulier). Certains auteurs (e.g. Dempster et al., 1995) soulignent les difficultés pratiques pour définir des populations pour toutes ces espèces ; d'autres considèrent qu'elles se définissent à l'échelle d'un continent (Steele, 1978), ou même que certaines espèces ne seraient composées que d'une seule population (McArdle et Gaston, 1993).

La distinction entre métapopulations et populations subdivisées mérite quelques commentaires. Une métapopulation et une population subdivisée sont composées d'unités connectées entre elles par une très forte dispersion des individus. Cependant, on considère généralement que les *patches* d'une population subdivisée ont une durée de vie éphémère n'autorisant le développement que d'une seule génération d'individus (Harrison, 1991). Ces *patches* ne supportent donc pas réellement des populations locales, car aucune persistance de celles-ci n'est observable pendant plusieurs générations. En ce sens, les populations subdivisées se distinguent donc des métapopulations, mais en pratique la séparation n'est pas toujours aussi claire. Les notions de métapopulation et de population subdivisée doivent donc être perçues comme des variations le long d'un continuum en fonction du degré de dispersion des individus et du degré de stabilité temporelle des *patches*.

Méthodes utilisées pour délimiter une population

La situation où une population correspond à un isolat géographique confirmé par des études antérieures ne soulève aucune difficulté particulière puisque l'écologue s'est placé dans une condition telle que les capacités dispersives de l'espèce étudiée ne permettent pas aux individus de quitter l'isolat, donc la population. En revanche, dans toutes les autres situations environnementales, la délimitation des membres appartenant à une population pose souvent problème et diverses méthodes ou approches sont adoptées par les chercheurs. On retrouvera dans la diversité des méthodes les deux points de vue : dynamique ou génétique des populations.

L'observation des déplacements individuels

L'approche la plus classique et la plus intuitive a consisté à mesurer les déplacements des individus. Certains individus sont lâchés en un ou plusieurs endroits, porteurs d'une marque qui les identifie (ou identifie leur groupe). La marque peut être naturelle (phénotype particulier par exemple) ou artificielle ; les individus soit appartiennent à la « population »

étudiée, soit ont été obtenus autrement et/ou ailleurs (élevages, captures dans un autre site). La recapture d'un certain nombre d'entre eux et l'enregistrement des distances parcourues compte tenu du temps écoulé permettent d'estimer un domaine dans lequel sont supposées avoir lieu les principales interactions entre individus, donc de préciser les limites d'une population locale. Il existe de nombreuses techniques de marquage (dont les plus récentes font appel à des puces électroniques ou des transpondeurs, selon en particulier la taille des individus).

Cette approche par l'étude des déplacements individuels ne donne des résultats que si il existe une certaine philopatrie¹⁰ des individus et plus particulièrement de ceux apparentés, ou au moins si la dispersion des individus reste accessible à l'expérimentation. Cette approche n'est donc applicable qu'à un nombre limité d'espèces. En outre, elle souffre d'un certain nombre de limites méthodologiques.

La première difficulté réside dans l'existence de plusieurs types de dispersion. Sont distinguées classiquement pour de nombreuses espèces, la dispersion natale, entre le lieu de reproduction et celui de naissance, et la dispersion d'activités en particulier alimentaires. Une approche par marquages d'individus enregistrera en général les deux types de dispersion, d'où une première source d'imprécision dans la délimitation de la population.

La mesure de la seule dispersion natale, en particulier à l'échelle d'une population, dépend fortement du mode de reproduction des espèces. La mesure s'avérera moins difficile pour une espèce semelpare¹¹ que pour une espèce itéropare dont les adultes se reproduiraient plusieurs fois en des lieux différents. Dans ce dernier cas, une simple mesure de dispersion à un instant donné n'apportera qu'une information peu fiable pour apprécier la composition de la population.

Il est également connu que, chez certaines espèces itéropares et en particulier chez les mammifères et les oiseaux, la dispersion natale peut différer notablement selon le sexe ; des estimations séparées pour les mâles et les femelles seront donc nécessaires.

La recapture d'un individu marqué n'indique pas que la dispersion ait été efficace, c'est-à-dire que le « migrant » se soit reproduit (ou se reproduise) là où il a été recapturé. Il existe de nombreux exemples montrant les difficultés pour un migrant d'intégrer un ensemble d'individus ayant déjà établi des relations sociales entre eux.

Pour les espèces caractérisées par une migration au cours d'une génération, la migration peut être à l'origine de difficultés techniques pour suivre les individus marqués si l'espèce se révèle peu fidèle au site de départ. En effet, dans ce cas, les limites au moins physiques d'une population deviennent plus difficiles à cerner (exemple de la mouette rieuse) tant des points de vue de la dynamique que de la génétique des populations.

Enfin, la méthode des marquages tend à sous-estimer les distances parcourues (supposées en général linéaires entre le point de départ et celui de recapture). En effet, la probabilité de capturer un individu se dispersant loin de son lieu de lâcher est très

⁹ Une espèce démersale vit au fond, ou près de celui-ci, d'un lac ou de la mer.

¹⁰ La philopatrie mesure le degré de fidélité au site de naissance.

¹¹ Les individus d'une espèce semelpare meurent aussitôt après leur reproduction, tandis que ceux d'une espèce itéropare se reproduisent à plusieurs reprises au cours de leur vie.

faible par rapport à celle de piéger un individu ayant fait preuve d'une mobilité réduite (Koenig et al., 1993), ne serait ce parce que dans un plan et a fortiori dans un volume, il est difficile de maintenir une densité de pièges constante en fonction de la distance. Seul un échantillon d'individus est marqué ; l'information sur les déplacements est donc forcément partielle. Néanmoins, la méthode est jugée coûteuse par les expérimentateurs, en temps passé sur le terrain et, dans une moindre mesure, en matériel. Dans certaines espèces, le marquage reste difficile, malgré les progrès techniques récents (Lebreton et Clobert, 1995) pour diverses raisons : taille réduite des individus, effectifs énormes, dispersion des individus à une telle échelle que le chercheur éprouve des difficultés à recapter les individus marqués (invertébrés marins, pucerons, de nombreuses plantes,...).

Le marquage « moléculaire »

L'autre approche classique pour délimiter une population utilise les développements successifs de la biologie moléculaire (e.g., Bonhomme et al., 1995). Cette approche est indirecte par rapport à la précédente, car elle cherche à déduire a posteriori les déplacements et la composition de la population à partir de marqueurs génétiques polymorphes. Un premier ensemble de techniques est utilisé pour rechercher des paternités et/ou reconstruire des arbres généalogiques, et ensuite identifier des unités de reproduction. Les premières initiatives en génétique des populations ont fait appel à des marqueurs sérologiques comme les groupes sanguins et le système HLA chez l'homme et certains singes. Des généalogies ou au moins certains arbres généalogiques ont pu ainsi être reconstruits (Chepko-Sade et Olivier, 1979). Les méthodes progressent rapidement (Graur et Li, 2000) et utilisent différents types de polymorphisme (séquences d'ADN nucléaire ou mitochondrial, amplifications aléatoire RAPD, variabilité du nombre de copies mini- et microsatellites, transposons). La méthode est maintenant utilisée pour des espèces les plus diverses : plantes (mesure de dispersion du pollen), insectes, vertébrés. Les reconstructions généalogiques sont actuellement réalisées davantage dans une optique de génétique des populations (Nason et al., 1998) ou d'évolution (Moritz, 1994) que de dynamique des populations. Elles conduisent souvent à estimer les aires de voisinage ou les unités significatives en évolution (Moritz, 1994).

Les techniques mentionnées précédemment servent aussi à estimer les flux géniques entre des échantillons prélevés dans différents sites (Slatkin, 1985). Si ces flux sont élevés, il est alors légitime de supposer que les échantillons relèvent de la même population globale. Il est classique de mesurer ces flux par des indices (indices de fixation de Wright ou celui dérivé de Nei) et par suite d'estimer le degré de différenciation des échantillons prélevés qu'il est possible de faire correspondre dans certains cas à des populations locales. De nombreuses réserves ont été émises sur la pertinence de l'approche (voir la synthèse de Bonhomme et al., 1995). Notons simplement que l'estimation du

flux génique peut difficilement être comparée à une mesure de déplacements des individus ; un flux génique considère les effets cumulés de tous les déplacements sur des échelles temporelles, et spatiales, en général très supérieures à celles d'une mesure instantanée (Neigel, 1997). Par ailleurs, la méthode fondée sur une comparaison d'échantillons se révèle plus adaptée à la mise en évidence de dômes ou de populations locales, que de populations. Cependant, pour des raisons pratiques, l'approche reste, en génétique des populations, la seule possible pour de nombreuses espèces (milieu marin, plantes, nombreux invertébrés).

Des méthodes indirectes utilisées par des écologues

Certains écologues ont développé des approches indirectes pour délimiter une population, en particulier lors de l'étude de la dynamique des populations. À notre connaissance, ils ont utilisé les deux principales méthodes indirectes suivantes. La première s'appuie sur des études embrassant plusieurs échelles spatiales (et éventuellement temporelles) emboîtées. Selon Wiens (1989), il existerait, pour certaines espèces, des domaines d'échelles¹² caractérisés par une discontinuité dans les mécanismes gouvernant la dynamique d'une population. Il est alors tentant de s'appuyer sur ces domaines pour délimiter des populations. Cette approche peut conduire à définir des limites probables d'une population qui correspondent à des unités géographiquement artificielles, non discontinues, mais liées à certaines caractéristiques éthologiques des individus (Rukke et Midtgaard, 1998). La population peut alors être perçue comme l'ensemble des individus considérés à une échelle (spatiale et temporelle) telle que cette dernière autorise une prédiction correcte de la persistance de la population, sur la base d'un modèle statistique ou mécaniste de la population (Debouzie et Ballanger, 1993 ; Goodwin et Fahrig, 1998).

Une autre méthode indirecte utilisée par certains biologistes des populations repose sur une comparaison des degrés de synchronisation entre les dynamiques de « populations » (ce sont plutôt des échantillons d'individus). L'approche est fondée sur le postulat assez intuitif que des entités reliées par un flux non négligeable d'individus qui se dispersent, présenteront des dynamiques fortement synchronisées (Sutcliffe et al., 1996). Corrélativement, le degré de synchronisation doit diminuer quand la distance géographique entre les entités augmente, et en particulier quand elle dépasse un certain seuil. La difficulté de l'approche vient de l'obligation de supposer que la réciproque du postulat est toujours vraie, c'est-à-dire que deux entités ayant des dynamiques synchronisées échangent de nombreux individus, donc font partie de la même population. Or, des variables liées à l'environnement, ou toute variable critique pour la dynamique des populations, sont connues pour exercer un fort effet synchroniseur des dynamiques (Gaston, 1988). Il faudrait donc pouvoir séparer les effets de ces variables de ceux résultant d'une forte connectivité

¹² Selon Wiens un domaine d'échelle inclut une ou plusieurs échelles au sein desquelles interviennent un certain nombre de mécanismes gouvernant la dynamique ou la génétique des populations.

entre les entités étudiées. Cette méthode indirecte doit donc plutôt être perçue comme une source d'informations complémentaires permettant d'accéder à la notion de population.

Signalons enfin que dans certains cas particuliers les individus vivant un habitat donné se caractérisent par des spécificités morphologiques, biochimiques, génétiques ou autres qui leurs sont propres, parfois à la suite d'une adaptation poussée vis-à-vis de leur environnement. Dans ces cas les populations peuvent se définir sur la base de ces spécificités (mais ceci n'est pas la règle générale).

Discussion et conclusion

La notion de population reste un thème très discuté en écologie ; ce sera l'objet de la première partie de cette discussion. Une seconde partie sera consacrée à des propositions qui tenteront de faire converger les principaux points de vue actuels sur la perception d'une population.

Les dangers d'une méconnaissance des populations

De nombreux écologues semblent, soit ignorer la question de la définition d'une population, soit considérer que c'est un problème mineur. Il peut paraître paradoxal de travailler sur un objet donné, une population, sans l'avoir défini au préalable (mais il est vrai qu'on ne sait pas définir dans tous les cas ce qu'est un individu ou une espèce !). Du point de vue des théories écologiques, l'absence de définition d'une population conduit à s'interroger sur certaines conclusions de la dynamique ou de la génétique des populations. Des populations contiguës échangeant des individus à un rythme variable au cours du temps seront très mal représentées par des échantillons prélevés au hasard, sans aucune référence à une population. Les mesures des effectifs, des taux vitaux ou le calcul de diverses fréquences (des allèles¹³, de caractères morphologiques,...) perdent beaucoup de leur pertinence si les limites des populations sont inconnues. L'intérêt de cette remarque varie fortement selon l'espèce considérée. D'une manière générale, les écologues étudiant des arthropodes, terrestres et surtout marins, risquent de commettre des contresens dans leurs interprétations plus souvent que par exemple les mammalogistes. Par exemple, les résultats divergents enregistrés en dynamique des populations d'insectes quant au rôle des mécanismes densité-dépendants (Dempster et al., 1995 ; Berryman, 1996) résultent, pour partie, de conceptions différentes des populations, conceptions allant fréquemment jusqu'à l'ignorance totale des populations. Il est assez intéressant de constater que les généticiens et les biologistes ignorent toujours ce qu'est vraiment une population de *Drosophiles*, malgré les centaines de milliers de publications concernant ces espèces. Enfin, d'un point de vue appliqué, l'ignorance de la définition des populations conduit souvent à une faible efficacité des méthodes de lutte contre certains ravageurs,

compensée alors par une intensification des applications de pesticides. L'échec de certaines luttés biologiques résulte en grande partie du refus de considérer que les ravageurs pouvaient être structurés en populations.

La nécessité d'une définition des populations

Nous défendons l'idée qu'une définition non ambiguë des populations naturelles est indispensable en écologie, à l'opposé de certains philosophes des sciences pour lesquels les définitions ne sont pas nécessaires ; seuls compteraient les attributs essentiels aux populations (revue dans Mayr, 1998 : 71). Une définition et une conception biologiques des populations nous semblent indispensables en écologie car elles vont conditionner les méthodes mises en œuvre pour les étudier tant pour leur dynamique que pour leur génétique. Nous renvoyons à d'autres textes (e.g. Legay et Debouzie, 1985) pour un exposé sur les stratégies d'échantillonnage spatial adapté. Ajoutons seulement que des études à court terme (2-3 ans) ne garantissent pas que l'objet étudié formé d'individus appartenant à un espace donné, constitue réellement une population (voir le constat de Dempster (1997) après 12 ans de piégeages d'un papillon !).

On peut opposer l'extrême abondance des recherches sur les échelles de structuration (*pattern*) et la rareté de celles sur la constitution d'une population. Or, si les recherches de *pattern* sont des prérequis indispensables pour toute étude écologique ou génétique, elles n'en demeurent pas moins statiques (au moins pour la majorité d'entre elles) et ne débouchent que trop rarement sur la notion de population. Il est remarquable de constater que dans un article brillant sur la notion d'échelle, Wiens en 1989 n'aborde jamais le problème de la structuration d'une espèce en populations. L'extrême focalisation des recherches sur la question des échelles (spatiales et temporelles) a, de mon point de vue, largement occulté celles sur la définition des populations.

La population comme objet original

Comme le soulignaient encore récemment McArdle et Gaston (1993), une population ne peut pas être considérée par le chercheur comme un groupe d'individus vivant dans un certain espace, à l'intérieur de frontières arbitrairement fixées sur des considérations trop centrées sur notre perception de l'environnement. Une population doit être considérée comme une entité biologique, lieu d'émergence de propriétés nouvelles, spécifiques de ce niveau de structuration. Une population est plus que la somme de tous les individus qui la composent. Une conception purement mathématique des populations n'est pas recevable en écologie. Il est essentiel que le biologiste ou le généticien des populations s'intéresse aux individus, étudie leurs particularités, leurs différences, leurs interactions (on rejoint la préoccupation de certains modélisateurs dans l'approche fondée sur des individus, Lomnicki, 1999). Ce retour aux individus permettrait aussi d'ef-

¹³ Des allèles sont des gènes homologues qui en général occupent le même emplacement chromosomique.

facier la coupure actuelle, assez artificielle, entre biologie des organismes et biologie des populations.

En définitive, si on admet que pour parler de populations naturelles, au moins les deux conditions suivantes, à savoir la connaissance partielle ou correcte des membres de la population et un suivi à long terme, doivent être réalisées, il existe alors dans la littérature peu de cas bien documentés tant en dynamique qu'en génétique des populations. Nous ne disposons donc que d'un nombre limité de modèles physiques de populations naturelles.

Le besoin d'une approche pluridisciplinaire

Les populations sont des entités complexes, sièges de multiples interactions entre les individus et entre ceux-ci et leur habitat, interactions souvent variables au cours du temps. L'écologue accepte généralement cette complexité (un peuplement ou un écosystème l'est encore davantage !) mais, pour y faire face, il doit travailler au sein d'une équipe pluridisciplinaire et, si possible, travailler en interdisciplinarité. Si chaque discipline revendique de nos jours le besoin de mener des travaux au sein d'équipes pluridisciplinaires, la réflexion s'applique particulièrement à la biologie des populations. En effet, la notion de population ne pourra être appréhendée qu'en confrontant des informations collectées dans les domaines les plus divers (éthologie, biochimie, physiologie, géophysique, modélisation,...). L'interdisciplinarité de l'approche autorisera ensuite une synthèse des informations collectées.

Concilier les points de vue de la génétique et de la biologie des populations

L'analyse bibliographique précédente permet de constater qu'actuellement les populations semblent en général perçues différemment en biologie et génétique des populations. Le critère de la dispersion des individus illustre bien cette disparité des conceptions. En dynamique des populations, c'est la dispersion réalisée de tous les individus qui est l'élément central, c'est-à-dire la dispersion entre les lieux de naissance et de reproduction. En revanche, en génétique des populations, l'existence de quelques rares migrants efficaces dans leur reproduction peut modifier profondément la structure génétique de la population. En général, un flux de migrants d'environ 5 % dans une population ne change pas nos estimations des paramètres vitaux de la dynamique des populations, car il est rare que la précision des estimations atteigne une telle valeur. En revanche, un flux d'immigrants de 5 % peut avoir des conséquences très marquées sur la structure génétique des populations. Notons d'ailleurs que des modèles démographiques développés en dynamique des métapopulations ou de populations subdivisées suggèrent qu'un taux de 5 % (Goodwin et Fahrig, 1998) ou de 10 % (Hastings, 1993) de migrants définit un seuil pour décider si des populations locales fluctuent indépendamment les unes des autres.

En plus des conséquences méthodologiques auxquelles il a été fait allusion précédemment, le fait de concevoir une population comme un ensemble d'individus en interaction, ensemble non figé dans l'espace et le temps, implique qu'il est indispensable de s'intéresser aux individus qui composent la population et de tenir compte des informations recueillies par individu. Dans de nombreux cas, c'est autant la variabilité individuelle d'un caractère que sa valeur moyenne, qui détermine la dynamique et/ou la génétique de la population. Cette prise en compte des individus concerne alors aussi bien la dynamique que la génétique des populations. Il importe donc de rapprocher les points de vue de ces deux disciplines, la question étant de savoir si l'état de nos connaissances le permet actuellement.

La classification proposée par Haila (1990) des îles et des échelles attachées à ces îles (individus, dynamique de populations, différenciation des populations et divergence évolutive), s'applique en partie aux populations. Mais, davantage qu'une île, une population est complexe et nécessitera une approche pluridisciplinaire, de longue durée et sans a priori anthropocentré sur sa composition. Malgré le nombre réduit de modèles physiques disponibles de populations naturelles, la littérature suggère déjà qu'il n'existe pas un seul modèle de population. À l'inverse, il est peu probable que chaque population soit tellement originale qu'elle en devienne unique et qu'il existerait alors une infinité de modèles de populations. Il est essentiel qu'une approche des populations davantage centrée sur les individus soit développée en écologie en rapprochant les points de vue de la dynamique et de la génétique des populations.

Résumé

La littérature écologique repose sur une ambiguïté dans la définition d'une population, perçue comme un objet mathématique ou biologique. Après un rappel de l'histoire des définitions, le présent article montre les limites, pour l'écologue, de la conception mathématique des populations. Inversement, une approche écologique fondée sur l'étude des interactions entre individus, en particulier celles liées à leur reproduction, soulève de multiples problèmes méthodologiques qui sont brièvement rappelés. Il est suggéré qu'il n'existerait actuellement qu'un nombre limité de modèles physiques de populations. Les généticiens et les biologistes semblent percevoir différemment les populations naturelles. Néanmoins, seule une approche pluri- et interdisciplinaire permettra d'appréhender la complexité de la notion de population. © 1999 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

population / définition / biologie des populations /
génétique des populations

RÉFÉRENCES

- Addicott J.F., Aho J.M., Antolin M.F., Padilla D.K., Richardson J.S., Soluk D.A. 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49, 340–346.
- Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Barton N.H., Hewitt G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. System.* 16, 113–148.
- Berryman A.A. 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera. *Trends Ecol. Evol.* 11, 28–32.
- Bonhomme F., Boursot P., Dalais J., Taberlet P. 1995. Les marqueurs moléculaires du flux génique et de la structuration spatiale, in : *La révolution technologique en écologie*, Masson, Paris, 89–107.
- Boorman S.A., Levitt P.R. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. *Theor. Pop. Biol.* 4, 85–128.
- Chepko-Sade B.D., Olivier T.J. 1979. Coefficient of genetic relationship and the probability of intragenealogical fission in *Macaca mulatta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5, 263–278.
- Debouzie D., Ballanger Y.S. 1993. Dynamics of a *Ceutorhynchus napi* population in winter rape fields. *Acta Oecol.* 14, 603–618.
- Dempster J.P. 1997. The role of larval food resources and adult movement in the population dynamics of the orange-tip butterfly (*Anthocharis cardamines*). *Oecologia* (Berlin) 111, 549–556.
- Dempster J.P., Atkinson D.A., Cheesman O.D. 1995. The spatial population dynamics of insects exploiting a patchy food resource. I. Population extinctions and regulation. *Oecologia* (Berlin) 104, 340–353.
- den Boer P.J. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.* 18, 165–194.
- den Boer P.J. 1979. The significance of dispersal power for the survival of species, with special references to the carabid beetles in a cultivated countryside. *Fortschr. Zool.* 25, 79–94.
- Gaston K.J. 1988. Patterns in the local and regional dynamics of moth populations. *Oikos* 53, 49–57.
- Gilmour J.S.L., Gregor J.W. 1939. Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144, 333–334.
- Goodwin B.J., Fahrig L. 1998. Spatial scaling and animal population dynamics, in : *Ecological scale*. Peterson D.L., Parker V.T. (eds.), Columbia University Press, New York, 193–206.
- Graur D., Li W.-H. 2000. *Fundamentals of molecular evolution* (2^e éd.), Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- Haila Y. 1990. Toward an ecological definition of an island: a northwest European perspective. *J. Biogeogr.* 17, 561–568.
- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 73–88.
- Hastings A. 1993. Complex interactions between dispersal and dynamics – lessons from coupled logistic equations. *Ecology* 74, 1362–1372.
- Kindvall O. 1999. Dispersal in a metapopulation of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera : Tettigoniidae). *J. Anim. Ecol.* 68, 172–185.
- Koenig W.D., Van Vuren D., Hooge P.N. 1996. Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 11, 514–517.
- Lebreton J.D., Clobert J. 1995. Le suivi d'individus marqués en dynamique des populations animales et son analyse statistique, in : *La révolution technologique en écologie*. Masson, Paris, 155–182.
- Legay J.M., Barbault R. 1995. Une révolution silencieuse dans les sciences de la nature, in : *La révolution technologique en écologie*. Masson, Paris, 1–5.
- Legay J.M., Debouzie D. 1985. *Introduction à une biologie des populations*. Masson, Paris.
- Levins R.A. 1970. Extinction. *Lect. Maths Life Sci.* 2, 75–107.
- Lomnicki A. 1999. Individual-based models and individual-based approach to population ecology. *Ecol. Model.* 115, 191–198.
- McArdle B.H., Gaston K.J. 1993. The temporal variability of populations. *Oikos* 67, 187–191.
- Mayr E. 1974. *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris.
- Mayr E. 1998. *Qu'est ce que la biologie ?* Fayard, Paris.
- Moritz C. 1994. Defining 'evolutionary significant units' for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 9, 373–375.
- Nason J.D., Herre E.A., Hamrick J.L. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature* 391, 685–687.
- Neigel J.E. 1997. A comparison of alternative strategies for estimating gene flow from genetic markers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28, 105–128.
- Orr M.R. 1996. Life-history adaptation and reproductive isolation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution* 50, 704–716.
- Rukke B.A., Midtgaard F. 1998. The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography* 21, 561–572.
- Sale P.F. 1990. Recruitment of marine species: is the bandwagon rolling in the right direction? *Trends Ecol. Evol.* 5, 25–27.
- Santé des Forêts 1998. *Bilan annuel 1997*, ministère Agriculture et Pêche, Paris.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. System.* 16, 393–430.
- Steele J.H. 1978. *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, New York.
- Steele M.A. 1997. Population regulation by post-settlement mortality in two temperate reef fishes. *Oecologia* (Berlin) 112, 64–74.
- Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Moss D. 1996. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65, 85–95.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.* 3, 386–397.
- Wright S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159.
- Wright S. 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am. Nat.* 84, 232–248.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28, 114–138.
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31, 39–59.