



INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

Séance solennelle de l'Académie des sciences / 19 juin 2007
Discours sous la Coupole de Membres élus en 2005

Dynamique des populations et biodiversité
Jean-Dominique Lebreton

Le chasseur paléolithique devait compter les rennes et l'apiculteur antique ses essaims avec attention. Pourtant la dynamique des populations animales, et aussi végétales, s'est organisée beaucoup plus tard que la dynamique des populations humaines. Dès 1798, Malthus, si critiqué par ailleurs, soulignait ainsi à propos des populations humaines l'impossibilité d'une croissance exponentielle à l'infini.

Mais ce n'est que vers 1930 que les questions spécifiques aux populations animales sont clairement posées. La plus centrale concerne la relative stabilité des effectifs, comparée parfois à une simple houle à la surface de l'océan. Face aux variabilités de l'environnement et à la diversité des styles de vie, des arthropodes aux nombreuses générations annuelles aux tortues marines vivant probablement plus d'un siècle, pourquoi et comment certaines populations fluctuent-elles plus que d'autres ? Comment opère la sélection naturelle ? Pourquoi certaines espèces s'éteignent-elles ? Lesquelles sont les plus sensibles à des perturbations ? Ces dernières questions prennent bien sûr une résonance toute particulière dans le contexte actuel des changements planétaires ; j'y reviendrai.

A la fin des années 60, le rôle inévitable du freinage démographique avec l'augmentation des effectifs, souligné par David Lack, semble totalement masqué dans les études empiriques par les fortes variations environnementales des paramètres démographiques.

Pour éclairer le jeu relatif des deux types de phénomènes, une pluridisciplinarité quasi-intrinsèque entre mathématique et biologie s'imposait. A de rares exceptions près, les tentatives de modélisation mathématique ou statistique butaient sur des spécificités mal prises en compte par les outils issus de la démographie humaine.

Le premier obstacle est que personne n'est encore arrivé à forcer les mouettes, les orchidées ou les baleines à déclarer leurs naissances et leurs morts en mairie. En marquant des individus, et en suivant ces individus marqués, on pallie partiellement ce problème. Mais le suivi ne peut être exhaustif, et on ne peut donc utiliser sans dégâts les méthodes usuelles de table de vie. On accède en fait à un état civil partiel, comme un paysage vu à travers une passoire.

L'analyse statistique par les méthodes dites de capture-recapture est donc pour une large part un traitement de signal. Il a fallu tout d'abord réorienter l'accent traditionnel de ces méthodes de l'estimation des effectifs vers l'estimation des paramètres démographiques, c'est-à-dire des flux d'individus. On a pu alors y introduire de manière féconde les idées de la régression

linéaire et de l'analyse de variance. Il est ainsi devenu possible et courant d'estimer la mortalité dans des populations *in natura*, et de pouvoir décider de sa constance ou de sa variation avec la température hivernale, l'âge, le sexe, ou le statut reproducteur des individus. Un exemple me tient à cœur : c'est celui de la décroissance spectaculaire de la cigogne en Alsace dès les années 60. Il préfigure les questions concernant les conséquences biologiques des changements climatiques. En effet cette décroissance a pu être attribuée à une relation forte et directe entre mortalité et pluviométrie au Sahel, où les cigognes passent l'hiver, exonérant pour ainsi dire largement les changements environnementaux en Alsace même. Réintégrées pleinement dans le giron de la Statistique, les méthodes de capture-recapture permettent désormais d'analyser finement les données de suivi individuel, basées de plus en plus sur des marques et des capteurs électroniques apportant des informations de plus en plus riches.

Un deuxième verrou était celui des modèles dynamiques : comment représenter un cycle de vie et des paramètres de naissance, mortalité, immigration et émigration pour projeter les effectifs dans le temps ? Comment tenir compte de la saisonnalité presque universelle des cycles de reproduction, et de leur diversité ?

La projection inter-annuelle, pour déterminer la viabilité d'un phénotype ou d'une population, étant l'objectif principal, les modèles en temps discret, c'est-à-dire construits selon une échelle de temps discontinue et régulière, sont devenus l'outil de base. Ils tiennent compte de façon simple des différences universelles de performances démographiques avec l'âge, et de la complexité des cycles de vie. Le calcul matriciel et d'autres approches explicites permettent d'en comprendre finement le comportement ; leurs paramètres sont ceux des modèles statistiques de capture-recapture.

Les généralisations les plus paradoxales concernent les modèles d'extinction de population. On s'intéresse alors à la probabilité d'extinction à long terme d'une population, et non plus à son taux de croissance, et l'intuition ordinaire est bien peu armée pour comprendre l'imbrication des effets déterministes et aléatoires, et son amplification par le décours du temps.

On appelle stochasticité démographique, la variabilité irréductible qui fait que la mortalité se comporte comme une partie de pile ou face. Dans un modèle sans autre effet, l'effectif à long terme est soit nul, soit infini. Pour engendrer une stabilisation des effectifs, il faut introduire par exemple une augmentation de mortalité avec l'augmentation des effectifs. ...Mais cette rétroaction, en empêchant les effectifs de diverger vers l'infini, rend alors l'extinction certaine... Paradoxe : en introduisant un mécanisme de persistance, on rend l'extinction certaine ! Il ne peut donc y avoir de stabilisation que conditionnellement à la non extinction. Le paradoxe est finalement résolu en remarquant qu'une petite population relictuelle d'une dizaine d'individus peut avoir une probabilité d'extinction annuelle voisine par exemple de 0.05, et s'éteindra rapidement. Au contraire, une population de quelques centaines d'individus aura une probabilité d'extinction annuelle infiniment faible, par exemple 10 puissance moins 40. L'extinction reste certaine tout en étant de probabilité négligeable sur tout intervalle de temps fini.

En s'appuyant sur l'arsenal des processus stochastiques et de la dynamique des systèmes non linéaires, la modélisation en dynamique des populations est donc elle aussi rentrée dans le giron des mathématiques appliquées.

La dynamique des populations est ainsi devenue, pour reprendre un vers d'Aragon, « une tapisserie aux verdure banales », pleinement appropriée par les biologistes des populations. Les conséquences pour la biologie des populations ont été multiples. La dynamique des

populations apporte notamment son éclairage sur ce qu'il est convenu d'appeler la crise de la biodiversité.

Pratiquement pour tous les matériels biologiques étudiés, les estimations de survie et d'âge de première reproduction ont été révisées vers le haut au cours des trente dernières années. Une conséquence immédiate est une révision à la hausse de la durée de génération, qu'on a donc pu enfin par le jeu conjoint des modèles statistiques et dynamiques, estimer correctement pour une large variété de matériels biologiques.

La durée de génération, définie comme l'âge moyen des mères lors des naissances de leurs enfants, est une excellente mesure de la longévité reproductive. Elle a peu retenu l'attention des démographes humains, parce qu'elle varie peu entre populations humaines, au maximum d'un facteur 1 à 2. À l'échelle des Vertébrés, elle varie de quelques dizaines de jours chez les micromammifères à des dizaines d'années chez les oiseaux de mer ou les grands cétacés, dans un rapport de 1 à 300. Or, par le jeu de l'étalement de l'investissement de reproduction sur la vie entière de l'individu, la durée de génération est directement liée aux capacités de croissance de la population. Chez les oiseaux et les mammifères, le taux de croissance maximum d'une population est ainsi voisin de l'inverse de la durée de génération. Or ce taux de croissance maximum, c'est aussi le taux maximum de prélèvement ou de surmortalité que peut supporter une espèce. Par exemple une population d'albatros avec une durée de génération de 25 ans ne peut croître à plus de 4 % par an, et donc supporter plus de 4% de captures accidentelles par les hameçons de la pêche palangrière.

Les vertébrés homéothermes ont donc une durée de génération beaucoup plus élevée qu'on le croyait il y a seulement 20 ans. Le taux d'intérêt que représente leur taux de croissance maximum est donc plus faible qu'on ne le croyait. Comme un capital placé à un faible taux d'intérêt, il n'est donc pas surprenant qu'ils supportent très mal l'impôt des activités humaines. Les efforts de protection de grands vertébrés comme l'Ours brun ou le Condor de Californie, ou demain, l'Ours blanc et le Manchot empereur sont donc justifiés non parce que ces grands vertébrés sont emblématiques, mais parce qu'ils sont longévifs. De fait la longévité et la taille corporelle qui lui est fortement corrélée sont effectivement de bons prédicteurs du risque d'extinction. Que l'on parle d'Albatros, de baleines, de tortues marines ou de Séquoias il y a donc véritablement une malédiction des espèces longévives.

Environ 45 000 espèces de vertébrés, et nous en perdons au moins une par an depuis plus de 400 ans. 45 000 ans donc : l'échelle de temps fera sourire le géologue et l'homme politique, pour des raisons diamétralement opposées.

La dynamique des populations est encore en rapide évolution, avec des défis méthodologiques, comme l'intégration d'informations multiples dans un cadre de modélisation unique. Les défis empiriques concernent aussi bien la biologie évolutive que la compréhension des effets des changements planétaires. De ce point de vue, la dynamique des populations d'arthropodes, eux-mêmes souvent inféodés à des végétaux à grande durée de génération, et la compréhension de leurs risques d'extinction constituent une des grandes questions. La poursuite du développement d'une dynamique des populations comparée, dont participent mes réflexions sur la durée de génération, en est une autre. Merci de votre attention.