

La population, unité fonctionnelle de la biocoenose

Patrick M. Arnaud et Christian C. Emig

Station Marine d'Endoume (CNRS UA 41), Rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille

Résumé

Une réflexion sur les concepts biologiques et écologiques en relation avec la notion de population conduit à redéfinir la population comme un "ensemble d'individus d'une même espèce occupant une niche dans une biocoenose déterminée". La population est caractérisée par ses particularités taxonomiques au sein de l'espèce à laquelle elle appartient et par sa niche au sein de la biocoenose. La biocoenose ne pouvant exister sans le biotope, l'écosystème doit être considéré comme une entité hiérarchique supérieure et il en est de même pour l'espèce par rapport à la population. La classification des biocoenoses et celle des populations étant basées sur des similarités structurales, on peut être conduit à considérer l'écotope comme un caractère phylogénétique de l'espèce et l'espèce comme un caractère phylogénétique de l'écosystème. Le fonctionnement et l'évolution d'une population du point de vue thermodynamique sont brièvement analysés.

Abstract: The population, functional unit of the biocoenosis.

Consideration of the biological and ecological concepts related to the population leads to a redefinition of the population as an "assemblage of individuals of a single species occupying a niche in a given biocoenosis". The population is characterized by its taxonomical peculiarities within the species to which the population belongs and its niche within the biocoenosis. With the biotope as a component of the biocoenosis, the ecosystem can be considered as a high-level hierarchical entity, like the species according to the population. The classification of biocoenoses and of populations based on structural similarities, one may be led to consider the ecotope as a phylogenetic character of the species and the species as that of the ecosystem. The functioning and evolution of the population from a thermodynamical point of view are briefly analyzed.

Introduction

Notre propos est ici de tenter de clarifier la place de la population dans son environnement, car au travers de la littérature (trop abondante pour être citée), on constate l'emploi de ce terme dans des sens différents et parfois contradictoires. Nous ne prétendons pas faire oeuvre originale, mais seulement restituer aussi clairement que possible les uns par rapport aux autres les divers concepts en relation avec la population, et en ébaucher l'approche thermodynamique.

Définitions des concepts écologiques

Avant d'analyser la place qu'occupe une population, en tant que système biologique, dans son environnement, il est nécessaire de définir les termes que nous utiliserons. Non seulement nous éviterons toute création de termes nouveaux, mais nous respecterons la définition originelle de ces termes, ou en adopterons l'acception la plus efficace.

La définition la plus usuelle et la plus simple de la population est: "ensemble d'individus d'une même espèce vivant en un même lieu". Mais ce lieu pour s'intégrer clairement dans un système écologique ne doit pas être quelconque: il doit correspondre au biotope, c'est-à-dire l'espace défini et délimité par la constance relative de ses facteurs abiotiques ou la prévisibilité de leurs fluctuations. Ces facteurs abiotiques n'étant relativement constants que dans une aire géographique restreinte ou très restreinte, un biotope n'aura jamais qu'une extension plus ou moins locale.

Or, ce biotope est aussi, selon la définition proposée par Picard (1985), "l'espace de vie dans lequel il y a potentialité d'existence d'une biocoenose déterminée,...". Le biotope est-il donc à la fois l'aire de vie de la biocoenose et l'aire de vie d'une population? La contradiction n'est qu'apparente, car la biocoenose est formée d'un ensemble de populations de plusieurs espèces, comme le suggérait déjà la définition originelle donnée par Möbius (1877): " Groupement d'êtres vivants correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à des conditions moyennes du milieu, groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et qui se maintiennent en se reproduisant dans un certain endroit de façon permanente" (traduction selon Dajoz, 1975). Cette définition souligne ainsi qu'une biocoenose, et à fortiori une population, unité de cette biocoenose, n'existent pas sans biotope et sont nécessairement circonscrits dans une aire restreinte et localisée. Définir l'écosystème comme la somme "Biocoenose + Biotope" (cf. Picard, 1985) n'est donc pas satisfaisant: aussi nous proposons de considérer l'écosystème comme une entité hiérarchique regroupant l'ensemble des biocoenoses ayant des caractéristiques analogues (Fig. 1).

Dans un écosystème, l'élément structural sera l'espèce, définie à partir des caractères taxonomiques de l'ensemble de ses populations. Les espèces ayant toutes leurs populations dans un même écosystème seront dites espèces sténotopes; celles qui ont au contraire des populations dans deux ou plusieurs écosystèmes, seront dites espèces eurytopes.

Chaque population n'occupe (et ne peut occuper) qu'une partie du biotope. C'est cette partie du biotope occupée par une population (et donc liée aux seuls facteurs abiotiques, contrairement à ce que propose Ramade, 1984) que nous nommerons habitat. Mais chaque population a un ensemble de caractéristiques biologiques définissables (interférant plus ou moins avec celles des autres populations au sein de la biocoenose) qui constituent avec l'habitat ce qui sera appelé la niche.

Chaque espèce étant généralement représentée par plusieurs populations (occupant donc chacune un habitat), l'ensemble des habitats de l'espèce constitue son aire de répartition (bien que cette expression ne soit pas entièrement satisfaisante, nous l'emploierons pour éviter de créer un terme nouveau). De même, on nommera écotope (Odum, 1971; Whittaker et al., 1973), l'ensemble des niches occupées par la même espèce (Fig. 1).

Fonctionnement et évolution de la population

Le biotope peut être considéré comme un ensemble fini, puisqu'il est défini et délimité par la constance de ses paramètres, mais on ne peut préjuger du nombre et de l'agencement des habitats. D'ailleurs, sa fragmentation en habitats qui varient en nombre et/ou en étendue en fonction du temps laisse généralement des espaces vacants, disponibles soit pour le nécessaire accroissement de l'habitat d'une population dont l'effectif augmente, soit pour l'installation d'une population immigrante. La disponibilité d'un tel espace vacant est la condition sine qua non de ces deux formes de colonisation; mais, même si cette condition est remplie, le maintien de la population ne sera possible que si ses caractéristiques biologiques lui permettent de s'intégrer à la biocoenose. Cependant, on doit admettre que des individus de passage dans le biotope (prédateurs, larves...), c'est-à-dire n'ayant ni habitat, ni population dans la biocoenose (et n'en étant donc pas membres) peuvent influencer sur le fonctionnement de cette biocoenose.

Si un espace est vacant dans un biotope, rien ne permet de prévoir les caractéristiques biologiques de la population qui parviendra à s'y maintenir (niche réalisée). En d'autres termes, les niches ne sont pas prédéterminées et n'épuisent pas les potentialités vitales (niches potentielles) dans les limites de la biocoenose.

Les caractéristiques de la niche dépendent de l'histoire individuelle et collective de la population: selon les cas, la niche est analogue à celle qu'occupait la population ancestrale ou bien elle est dérivée de la niche d'origine. Les interactions entre individus d'une population tendront toujours à élargir la niche de celle-ci. Selon les populations, l'organisation peut varier entre les limites d'une

stricte hiérarchie ou d'une totale anarchie (défense du territoire d'un individu par rapport aux autres de la même population...) (Johnson, 1981).

L'extinction d'une population est la plupart du temps liée à des facteurs externes à cette population (perturbations du biotope, compétition avec d'autres populations, maladies...); mais l'extinction d'une espèce ne pourra résulter que de la disparition de toutes les populations qui lui sont référerables. Une espèce aura donc d'autant plus de chance de survie que son écotope sera plus large.

Discussion sur le concept de population

Les structures dissipatives biologiques (Prigogine et Viame, 1946) actuellement reconnues et définies sont l'individu, la population et l'espèce. Ces systèmes biologiques sont partiellement limités par un contenu défini et une généalogie unique, et intimement insérés dans leur environnement. Les systèmes écologiques sont des structures dissipatives plus ouvertes, mais sans l'être totalement parce qu'incluant des systèmes biologiques (cf. Wiley et Brooks, 1982; Emig, 1985; Brooks et Wiley, 1986).

En tant que structure dissipative, la population possède deux caractéristiques qui sont absentes chez l'individu: (1) la continuité dans le temps, et (2) l'aptitude au changement (Johnson, 1981). La reproduction (et donc les modifications génétiques) est le fait d'une population, parce qu'elle est sans "bénéfice" direct pour l'individu, et parce que l'évolution, liée à cette reproduction, est aussi un phénomène de population: elle s'exprime en effet par un ensemble de caractéristiques qui ne peuvent être mesurées que dans une (ou des) population(s).

La population peut maintenant être définie comme: "*un ensemble d'individus d'une même espèce occupant une niche dans une biocoenose déterminée*" (Fig.1). Elle peut être caractérisée (1) par ses particularités taxonomiques au sein de l'espèce à laquelle elle appartient, et (2) par l'état de sa niche dans la biocoenose dans laquelle elle vit.

Dans une biocoenose, les populations sont des systèmes unis les uns aux autres par un réseau d'interactions dissymétriques, car les populations sont chacune à un stade d'évolution différent: il en résulte que le flux énergétique est continu dans une biocoenose et plus ce flux est élevé, plus les niches seront petites. La biocoenose aura tendance à favoriser la diversification des niches, la spéciation et l'immigration de nouvelles populations et à accroître le flux énergétique. Plus une population occupe un niveau trophique élevé et plus sa niche sera petite. La colonisation d'un habitat et le maintien dans une biocoenose d'un autre écosystème est en général le résultat d'une modification évolutive dans une population, modification qui n'est causée ni par les flux énergétiques, ni par la compétition pour des sources énergétiques nouvelles. De même que la spéciation (Brooks et Wiley, 1986), l'accroissement de l'écotope est indépendant des modifications de l'environnement et peut se produire à tout instant. La biocoenose est la résultante de l'histoire des niches qui la composent et l'évolution d'une biocoenose et d'une niche peuvent être considérées comme un phénomène entropique de systèmes non-en équilibre.

Écosystème et espèce sont des systèmes hiérarchiques supérieurs, définis par l'ensemble des intervalles de variations des caractères spécifiques irréductibles qui les distinguent des autres systèmes équivalents. Ces caractères sont testables phylogénétiquement à partir de l'ensemble des biocoenoses et des populations se référant respectivement à un écosystème et à une espèce. La classification des biocoenoses et celle des populations sont donc basées sur des similarités structurales. Ceci peut conduire à considérer l'écotope comme un caractère phylogénétique de l'espèce et l'espèce comme un caractère phylogénétique de l'écosystème.

Seuls les caractères irréductibles identifiant respectivement écosystème et espèce peuvent être extrapolés à la biocoenose et à la population.

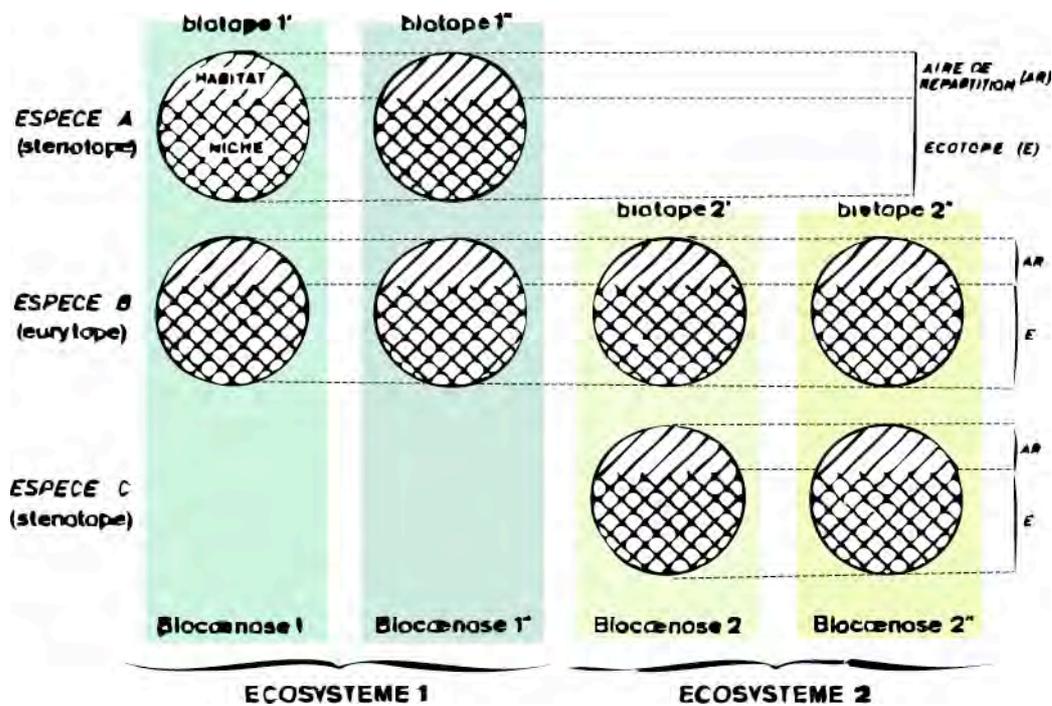


Fig. 1. Schéma des relations spatiales entre populations (figurées par des cercles), espèces et écosystèmes.

Références

- Brooks D. R. et Wiley E. O., 1986. Evolution as entropy. Toward a unified theory of biology. *Chicago, Univ. Chicago-Press*, 1-335.
- Dajoz R., 1975. Précis d'écologie. Ecologie fondamentale et appliquée (3e éd.). *Paris, Gauthier-Villars*, 1-549.
- Emig C. C., 1985. Relations entre l'espèce, structure dissipatrice biologique, et l'écosystème, structure dissipatrice écologique. Contribution à la théorie de l'évolution des systèmes non-en équilibre. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 300, Sér. 3 (8), 323-326.
- Johnson L., 1981. The thermodynamic origin of ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 571-580.
- Möbius K., 1877. Die Auster und die Austerwirtschaft. *Berlin, Wiegandt, Hempel et Parey*, 1-126
- Odum E. P., 1971. Fundamentals of ecology. *Philadelphia, Saunders*, 1-574.
- Picard J., 1985. Réflexions sur les écosystèmes marins benthiques: hiérarchisation, dynamique spatio-temporelle. *Tethys*, 11 (3/4), 230-242.
- Prigogine I. et Wiame J. M., 1946. Biologie et thermodynamique des phénomènes irréversibles. *Experientia*, 2, 451-453.
- Ramade F., 1984. Eléments d'écologie: écologie fondamentale. *Auckland, McGraw-Hill*, 1-394.o
- Whittaker R. H., Levin S. A. et Root R. B., 1973. Niche, habitat and ecotope. *Amer. Natur.*, 107, 321-338.
- Wiley E. O. et Brooks D. R., 1982. Victims of history - A nonequilibrium approach to evolution. *System. Zool.*, 31 (1), 1-24.