

SUPPORT DE COURS DE B61 : BIOLOGIE DES POPULATIONS ET EVOLUTION

Première partie : Biologie des populations

Attention : ce support de cours est incomplet.

**Il manque exemples et approfondissements qui doivent faire l'objet d'un travail personnel (ou collectif) des étudiants.
Un grand nombre de réponses se trouvent dans le poly de TD n° 1 et 2.**

Bon travail !

Pascale Giraudet

Introduction et définitions

1) **Biosphère** : Système planétaire incluant l'ensemble des organismes vivants et des milieux où ils vivent (avec la lithosphère, l'hydrosphère et l'atmosphère).

2) **Ecosystème** : Subdivision de la biosphère constituée d'un ensemble d'espèces (biocénose) et du milieu (biotop) où il se déploie.

3) **Peuplement = biocénose** : Tous les êtres vivants d'un écosystème

4) **Gilde (nf)** : sous-peuplement regroupant des espèces d'un même genre ou d'un genre voisin, qui occupent un même habitat et s'en partagent les ressources (notamment alimentaires).

5) **Population** : ensemble des individus d'une même espèce et vivant dans une même aire géographique (= interféconds)

6) **Biologie des populations** : étude du vivant au niveau des populations

Molécules → Biologie moléculaire, Biochimie

Cellules → Biologie cellulaire

Organisme → Physiologie

Population → Biologie des populations, écologie

L'étude d'une population peut se faire au niveau :

- de ses caractéristiques démographiques (abondance, natalité, mortalité... et leur dynamique) → **cf I**

- des interactions - avec environnement → **cf écologie**

- entre individus d'une même population (→ occupation de l'espace) → **cf II**,

- avec les autres populations → **cf III**,

- de la diversité - interspécifique → **cf III** biodiversité,

- intraspécifique → **cf 2^e partie : Génétique des populations.**

I. Caractéristiques démographiques d'une population

Démographie : étude quantitative des populations et de leurs dynamiques, à partir de caractéristiques telles que l'abondance, la natalité, la fécondité, la mortalité, et la migration, les structures d'âge, le/la sex-ratio...

1) Abondance d'une population

L'abondance d'une population peut se caractériser en terme d'effectif (nombre d'individus), de densité (nombre d'individu par unité de surface ou de volume) ou de biomasse (quantité totale de matière en masse d'une ou de toutes les espèces vivantes présentes dans un milieu naturel donné).

Les méthodes qui permettent de déterminer l'abondance d'une population sont très nombreuses.

a) Le comptage direct donne une idée de la densité absolue mais il n'est possible que pour des individus assez grands, faciles à voir et à déterminer. La méthode des itinéraires échantillons consiste à parcourir un itinéraire balisé et à noter tout ce qui est vu ou entendu de chaque côté de l'itinéraire dans une bande de largeur donnée.

b) La méthode de capture-recapture = méthode de Lincoln-Petersen (du nom de ses inventeurs). Dans une population d'effectif inconnu, C individus sont capturés et marqués d'une façon indélébile (bagues, taches de couleur, etc.) puis relâchés. Au bout d'un certain temps on capture à nouveau un nombre R d'individus dont M ont été marqués précédemment. L'effectif estimé N de la population est: $N = C.R/M$.

Hypothèse : la proba de recapturer un animal déjà capturé est la même que celle de capturer un nouvel animal (→ pas de modif du comportement de l'animal suite à la première capture, pas de conséquence du marquage).

Cette formule n'est valable que pour M est supérieur à 20.

c) L'étude par piégeage. Méthode applicable aux Rongeurs ou aux poissons d'eau douce par exemple. Marquage inutile, mais il faut piéger une proportion non négligeable et constante de la population. Si tous les individus d'une population ont la même probabilité de capture p et si N est l'effectif de la population, on capture lors de la première séance de piégeage un nombre d'individus C1 égal à p.N et lors de la deuxième séance un nombre d'individus C2 égal à p.(N - C1), On en déduit que:

$C1 = p.N$ $C2 = p.(N - C1)$	$C1 - C2 = p.C1$ $N = C1/p$	$p = (C1 - C2)/C1$ $N = C1^2 / (C1 - C2)$
---------------------------------	--------------------------------	--

2) Autres caractéristiques démographiques d'une population

- a) Taux de natalité : rapport du nombre de naissances vivantes de l'année à la population totale moyenne de l'année. Dépend entre autres des ressources du milieu (nourriture, abris), de la densité, et de la santé de la population (maladie, parasite).
- b) Taux de mortalité : rapport du nombre de morts de l'année à la population totale moyenne de l'année. Dépend entre autres des prédateurs, du climat, et de la santé de la population.
- c) Taux d'émigration : rapport du nombre d'émigrants (animaux quittant la population) à la population totale moyenne de l'année.
- d) Taux d'immigration : rapport du nombre d'immigrants (animaux rejoignant la pop) à la population totale moyenne de l'année.
- e) Sex-ratio : Rapport nb de mâles / nb de femelles. Dépend de la différence selon le sexe de la natalité et/ou de la mortalité.
- f) Structure d'âge (pyramide des âges) : dépend de la mortalité différentielle en fonction du temps ou de l'âge.

3) Dynamique d'une population :

$N_{n+1} = N_n + B_n + D_n + I_n - E_n = N_n + b_n \cdot N_n - d_n \cdot N_n + i_n \cdot N_n - e_n \cdot N_n = N_n \cdot (1 + b_n - d_n + i_n - e_n)$ **EXO : QUE REPRESENTENT CES PARAM ?**

$N_{n+1} = N_n \cdot (1 + r_n)$ où r est le taux d'accroissement intrinsèque de la population : $r_n = b_n - d_n$ si on néglige la migration.

Quatre types principaux de variations d'abondance peuvent être distingués.

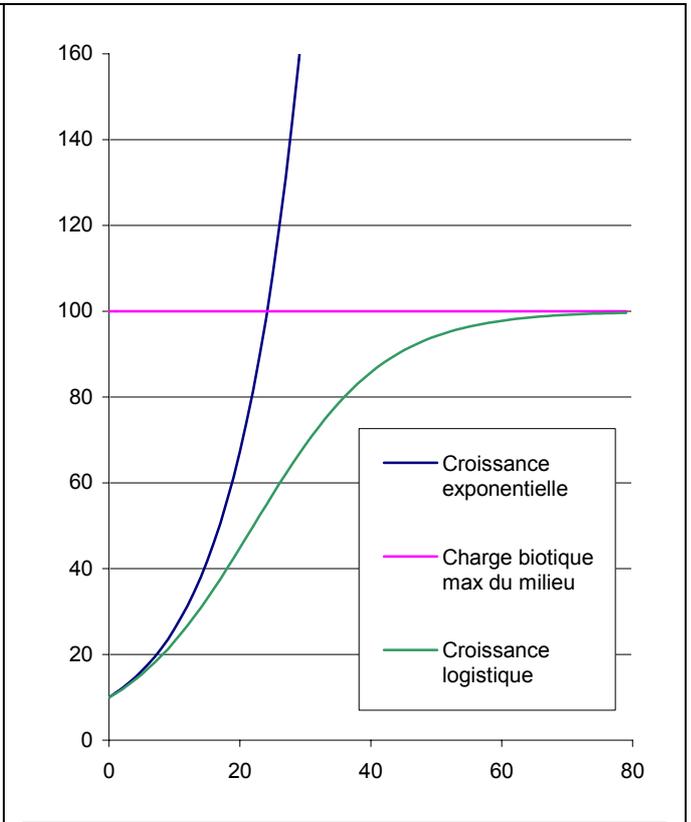
a) Colonisation d'un milieu nouveau

- L'arrivée d'une espèce dans un milieu nouveau se traduit au début par une augmentation rapide des effectifs qui ne dépend pas de l'effectif (pas de limitation du milieu au début car effectifs faibles) : r_n constant au début de la croissance. Donc $N_n = N_0 \cdot (1+r)^n$. Cette croissance exponentielle n'est possible que pour une durée limitée lorsque l'espèce colonise un nouveau milieu. Elle est ensuite limitée par l'action de divers facteurs.

- Si le milieu est stable, au bout d'un moment, stabilisation autour d'une valeur moyenne à peu près constante K qui correspond à la charge biotique maximale du milieu (nombre maximum d'individus que le milieu peut supporter) : pour n grand, $N_{n+1} \approx N_n \approx K$

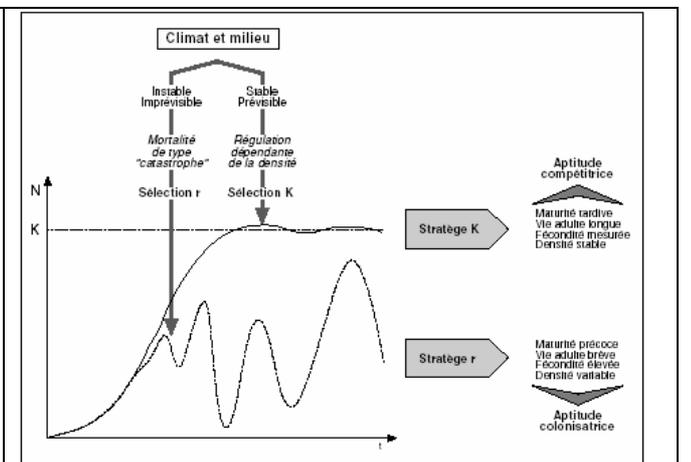
- Bilan : L'effet de la charge biotique maximale se fait d'autant plus sentir (en diminuant r) que N se rapproche de K : $r_n = r(K - N_n)/K$ donc $N_{n+1} = N_n \cdot (1 + r(K - N_n)/K)$.

Prévision de l'évolution de N par modélisation informatique ou par calcul mathématique (équation différentielle) : $N = K / (1 + e^{-a \cdot t})$ où a est une constante déterminée à partir de N_0 : $a = \ln(K/N_0 - 1)$. Cette croissance s'appelle **croissance logistique** et rend bien compte de l'évolution de l'effectif d'une population qui colonise un nouveau milieu stable.



Une population ne se stabilise pas forcément sur la charge biotique max du milieu : on peut définir deux types d'évolution (Mac Arthur) qui dépendent des caractéristiques du milieu et provoquent deux types de stratégies de reproduction :

- milieu instable → mortalité forte par à-coups imprévisibles → populations à faible densité avec un fort taux de multiplication → production de beaucoup de descendants, quitte à gaspiller les ressources du milieu, ce qui est possible car ces populations se trouvent éloignées de la densité maximale $K =$ **stratégie r** (max r)
- milieu stable → mortalité faible et stable → les populations allouent moins de ressources à la reproduction, mais cherchent un meilleur rendement dans celle-ci (par exemple, production de moins de graines, mais ayant plus de chances de germer et de donner un semis) → densités élevées de population (proches de K) = **stratégie K** (maximisation de Nmax).



Les espèces à stratégie *r* ont une aptitude colonisatrice : elles sont souvent ubiquistes et peu spécialisées alors que les espèces à stratégie *K* ont une aptitude compétitrice dans un milieu donné : elles sont souvent très spécialisées et efficaces dans leur adaptation au milieu et à la concurrence. **EXERCICE : TROUVER UN EXEMPLE DE CHAQUE.**

b) Variations d'abondance saisonnières ou climatiques

Ce type de variation d'abondance est très répandu et dépend des caractéristiques du milieu, en particulier des variations climatiques saisonnières et annuelles. Les variations d'abondance de beaucoup d'espèces sont en général faibles, mais les petites populations peuvent voir leur effectif chuter de moitié et sont beaucoup plus fragiles vis-à-vis des variations climatiques. **EXERCICE : TROUVER UN EXEMPLE.**

c) Autres variations d'abondance cycliques

Ces variations se rencontrent surtout chez des Mammifères, des oiseaux et des insectes. Elles peuvent être dues à des interactions entre populations (cf modèle prédateur-proie), ou à des interactions entre une population et son milieu.

d) Variations d'abondance irrégulières et imprévisibles

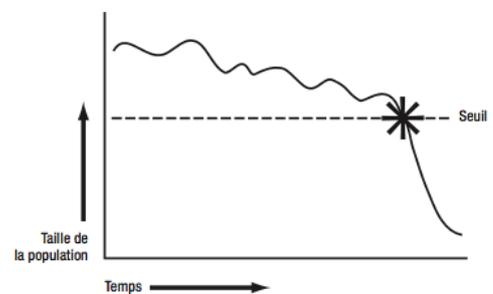
Certaines espèces apparaissent brusquement et se raréfient tout aussi vite (ex : insectes ou champignons liées au bois brûlé). Certaines espèces pullulent ou se raréfient sans que la cause en soit bien élucidée. **EXERCICE : TROUVER UN EXEMPLE.**

e) Extinction d'une population

L'extinction d'une population est la disparition de tous les individus d'une population = extinction locale (différent de l'extinction d'une espèce).

Les populations varient naturellement. Il existe cependant un seuil à ne pas dépasser dans le cas de la taille des petites populations. Une fois ce seuil franchi (*), la population ne peut plus augmenter, et diminue jusqu'à son extinction. Plus l'effectif est faible, plus les fluctuations naturelles risquent de faire passer l'effectif sous ce seuil critique.

La probabilité d'extinction est une fonction décroissante de la taille initiale de la population et de son taux de croissance, et croissante de la variabilité du taux de croissance.



Les causes possibles de cette baisse critique d'effectif: **A REFLECHIR.**

Les conséquences possibles : **A REFLECHIR**

L'extinction des espèces et leur remplacement par d'autres est un phénomène naturel de l'évolution (99% des espèces qui ont existé sont éteintes). Le rythme moyen d'extinction au cours de l'évolution de la vie est de une espèce par an. L'impact de l'homme fait passer ce rythme à 100 voire 1000 espèces par an (17500 espèces par an dans les régions tropicales à cause de la déforestation).

II. Interactions intraspécifiques et occupation de l'espace

1) La compétition intraspécifique

a) Causes : La compétition intraspécifique se manifeste entre les individus d'une même espèce lorsque les ressources exploitées (nourriture, abris, site de nidification...) sont en quantité limitée, ce qui est souvent le cas; ou lorsque ces ressources ne sont pas en quantité limitée mais que les organismes en concurrence se nuisent.

La compétition intraspécifique peut intervenir pour de très faibles densités de population.

b) Manifestations : La compétition intraspécifique peut se manifester de façon indirecte = par exploitation si ressources sont limitées ; ou directe = par interférence dans tous les cas (ressources limitées ou pas).

- La compétition indirecte, ou par exploitation, se produit lorsqu'un individu accapare les ressources aux dépens de l'autre.

La compétition pour l'alimentation augmente avec la densité de population et sa conséquence la plus fréquente est la baisse du taux de croissance des populations. Cette baisse peut se manifester de façons très variées (TD doc 13)

- Chez les végétaux la compétition intraspécifique liée aux fortes densités se fait surtout pour deux facteurs limitants, l'eau et la lumière, et elle produit des modifications plastiques des individus, phénomène qui ne s'observe que rarement chez les animaux. Elle se manifeste également par une mortalité importante qui réduit fortement les effectifs (TD doc 13).

- La compétition directe ou par interférence se manifeste lorsqu'un individu a un comportement agressif vis-à-vis de ses concurrents ou bien lorsqu'elle se fait par l'intermédiaire de substances toxiques qui sont sécrétées dans le milieu.

- Le comportement territorial consiste à défendre une certaine surface contre les incursions des autres individus de la même. La défense d'un territoire est interprétée comme un moyen d'augmenter les chances de survie en fragmentant les ressources et en évitant une compétition trop grande.

- Le maintien d'une hiérarchie sociale, fréquente chez les mammifères, peut être assimilée à une forme de compétition.

2) Distribution spatiale

Les individus d'une population peuvent être distribués dans l'espace selon trois modalités principales:

Uniforme régulière m=4 $\sigma^2=0$		contagieuse en agrégats m=4 $\sigma^2=16$		aléatoire m=4 $\sigma^2=4$	
--	--	--	--	----------------------------------	--

Soit un milieu dans lequel ont été réalisés n prélèvements sur des surfaces identiques qui renferment chacune un nombre x d'individus. Si m est la moyenne arithmétique du nombre d'individus dans l'ensemble des n prélèvements, la variance de la distribution σ^2 est donnée par la formule: $\sigma^2 = \frac{\sum(x - m)^2}{n}$

Dans le cas d'une distribution uniforme σ^2 est voisin de zéro et $\sigma^2/m < 1$.

Dans une distribution au hasard σ^2 est égal (ou proche) de m et σ^2/m est peu différent de l'unité.

Dans une distribution contagieuse σ^2 est supérieur à m et $\sigma^2/m > 1$.

Le comportement et la structure du milieu règlent la répartition spatiale des individus :

a) La répartition au hasard (ou aléatoire) existe dans des milieux très homogènes chez les espèces qui n'ont aucune tendance à se grouper et pour lesquelles la position dans l'espace de chaque individu est indépendante de celle des autres individus. **EXERCICE : TROUVER UN EXEMPLE.**

b) La distribution uniforme (ou régulière) est rare. Elle est l'indice d'une intense compétition entre les divers individus qui ont tendance à se tenir à égale distance les uns des autres. **EXERCICE : TROUVER UN EXEMPLE.**

c) La répartition en agrégats (ou contagieuse) est la plus fréquente. Elle est due à des variations des caractéristiques du milieu ou bien au comportement des êtres vivants qui ont tendance à se grouper. **EXERCICE : TROUVER UN EXEMPLE.**

3) Effet de groupe et effet de masse

a) Effet de groupe : ensemble des modifications physiologiques, morphologiques et du comportement qui apparaissent lorsque plusieurs individus de la même espèce vivent ensemble dans un espace raisonnable et avec une quantité de nourriture suffisante.

Effets bénéfiques du groupement des individus de la même espèce (Poissons, Oiseaux, Insectes, Vertébrés).

- L'effet de groupe agit sur la vitesse de croissance
- L'effet de groupe agit sur la fécondité et reproduction.
- La vie en groupe permet en particulier de limiter l'effet des prédateurs
- La vie en groupe aide à la prédation .
- La vie en groupe permet une coopération intraspécifique
- L'effet de groupe peut entraîner des modifications morphologiques et physiologiques spectaculaires chez certaines espèces

EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.

b) L'effet de masse apparaît lorsque l'espace est limité et se caractérise par ses effets néfastes pour les animaux alors que l'effet de groupe a des conséquences bénéfiques

III. Interactions entre populations et niche écologique

Dans une communauté coexistent des espèces entre lesquelles s'établissent des interactions nombreuses. Si l'on considère un couple de deux espèces A et B, il est possible de définir huit types principaux d'interactions. La limite entre les divers types d'interactions, et en particulier entre le commensalisme, la symbiose et le parasitisme n'est pas toujours facile à établir et il existe de nombreux cas ambigus. Les trois interactions les plus importantes sont la compétition, la prédation et le mutualisme.

Les types d'interaction entre deux espèces

espèce A \ espèce B	+	0	-
+	mutualisme (coopération/symbiose)	commensalisme	prédation/parasitisme
0		neutralisme	amensalisme
-			compétition

1) Prédation et parasitisme

On appelle prédateur tout organisme libre qui se nourrit aux dépens d'un autre. Cette définition permet de considérer les animaux herbivores comme des prédateurs de végétaux. Le parasite se nourrit lui aussi au dépend de son hôte, mais il ne mène pas une vie libre; il est, au moins à un stade de son développement, lié à la surface (ectoparasite) ou à l'intérieur (endoparasite) de son hôte.

a) Les régimes alimentaires : ensembles des proies ou hôtes d'un prédateur ou parasite. Importants à connaître pour étudier la dynamique des populations de prédateurs ou de parasites.

Les espèces polyphages ont un régime varié. **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.**

Les animaux oligophages vivent aux dépens de quelques espèces voisines. **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.**

Les espèces monophages attaquent un seul hôte. **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.**

NB : - Le régime alimentaire varie souvent avec le stade de développement. **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES**
- Le régime alimentaire varie aussi avec les saisons, selon les disponibilités alimentaires et l'activité des animaux. **ID.**

b) Les complexes parasitaires

On appelle complexe parasitaire l'ensemble des parasites et prédateurs qui vivent aux dépens d'une espèce. La connaissance des complexes parasitaires est importante lorsqu'on veut étudier la dynamique d'une espèce qui présente des prédateurs et les facteurs de régulation de son abondance ou bien rechercher des espèces parasites ou prédatrices qui peuvent être utiles en lutte biologique.

c) L'influence des prédateurs sur les proies

- Sur leur effectif :

Le rôle limitant des prédateurs sur les populations proies est évident dans beaucoup de cas. Il augmente en général le taux de mortalité de la population de proies, d'autant plus que l'effectif des prédateurs est important. Dans une première approximation (modèle de Volterra) on peut considérer que le T_m est proportionnel à l'effectif des prédateurs.

Le rôle limitant des prédateurs sur les populations proies est confirmé par la pratique de la lutte biologique qui a réussi à contrôler plusieurs insectes ravageurs à l'aide de prédateurs ou de parasites, introduits ou indigènes.

Les organismes parasites et pathogènes jouent souvent un rôle semblable à celui des prédateurs dans le contrôle des populations.

- Sur les réactions de défense des proies :

Elles sont très variées.

- 1) Certaines produisent des substances toxiques et prennent alors des couleurs très voyantes pour prévenir leurs prédateurs de leur toxicité (défense chimique, réalisée grâce à des glandes spécialisées que l'on trouve chez de nombreux Arthropodes).
- 2) Le mimétisme est un moyen de défense qui consiste à se camoufler pour passer inaperçu, ou bien à se rendre visible pour ressembler à une proie dangereuse ou immangeable.
- 3) Le groupement peut offrir aux proies une protection efficace contre leurs ennemis.
- 4) Des réactions de défense acquises ayant comme résultat des modifications du phénotype sont connues dans divers groupes d'Invertébrés .

d) L'influence des proies sur les prédateurs

Les réponses d'un prédateur aux variations de densité de ses proies sont de deux sortes (Holling, 1959).

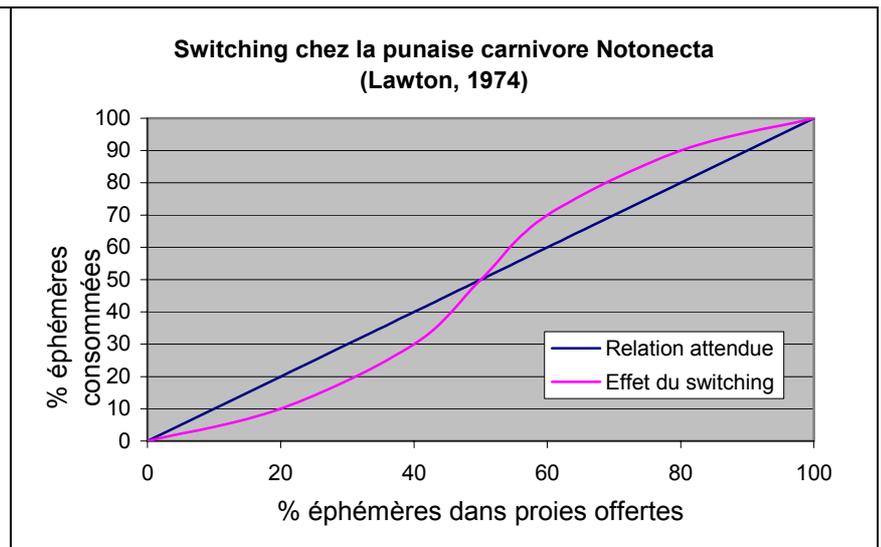
- La réponse numérique (sur leur effectif) :

Lorsque les proies deviennent abondantes, la fécondité des prédateurs augmente, et leur mortalité peut diminuer : leur abondance augmente donc. Certaines espèces réagissant peu, d'autres beaucoup. Il est en général nécessaire que le prédateur ait un taux d'accroissement r voisin de celui de la proie pour pouvoir suivre l'augmentation de son effectif et pouvoir la contrôler.

- La réponse fonctionnelle (sur leur comportement) :

Elle correspond aux variations du nombre de proies consommées par individu et par jour. Elle peut rester stable ou augmenter. Elle reste en général stable lorsque la quantité de proies n'était pas limitante pour le prédateur. Elle peut augmenter si le prédateur était sous-alimenté et si il augmente donc sa ration alimentaire, ou bien si il n'est pas monophage et favorise cette espèce au dépend d'une autre.

Les prédateurs peuvent réagir en modifiant leur comportement de capture et en montrant une préférence pour une proie qui varie avec l'abondance relative de cette proie par rapport aux autres proies. Ce phénomène est connu sous le nom de switching (Lawton et al., 1974). Une théorie dite de la recherche optimale de la nourriture (optimal foraging) admet que les pressions de sélection conduisent les prédateurs à rechercher leurs proies de la façon la plus efficace possible: (a) en minimisant le temps et l'énergie passés dans la recherche, c'est-à-dire en concentrant leur recherche là où les proies sont les plus abondantes; (b) en optimisant le gain d'énergie obtenu, c'est-à-dire en consommant les proies qui apportent le plus d'énergie (ce sont souvent les plus grosses).



- La combinaison de la réponse fonctionnelle et de la réponse numérique permet de déterminer la réponse totale qui indique le pourcentage de prédation en fonction de l'abondance de la proie. Pour que la prédation soit un facteur de régulation d'une population, il est nécessaire que le taux de prédation augmente avec la densité de la proie, c'est-à-dire que la prédation soit un facteur dépendant de la densité. Mais la quantité de proies consommées n'augmente généralement pas aussi vite que la densité des proies.

e) Dynamique du couple prédateur-proie

Ces influences réciproques des proies sur les prédateurs et des prédateurs sur les proies induit une dynamique conjointe des deux populations. Par exemple, au Canada le lièvre variable et le lynx ont des variations d'abondance régulières dont la période est de 9,6 ans. La période d'abondance du lièvre précède en général celle du lynx de un ou deux ans (TD doc 11). Ce type d'interaction prédateur-proie est semblable à celui qui est prévu par les équations de Lotka et Volterra et les expériences de Gause.

2) L'amensalisme

L'amensalisme est une interaction dans laquelle une espèce est éliminée par une autre espèce qui sécrète une substance toxique (compétition à sens unique). **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.**

3) Le commensalisme

Il s'agit d'une interaction entre une espèce commensale qui en tire un bénéfice et une espèce hôte qui n'en tire ni avantage ni nuisance (mutualisme à sens unique). **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.**

4) Le mutualisme (coopération et symbiose)

Le mutualisme est une association entre deux espèces qui procure des avantages réciproques (la protection, l'apport de nutriments, la pollinisation, la dispersion, etc.). L'association peut être facultative (coopération) ou indispensable (symbiose).

a) La coopération

Elle apparaît lorsque deux espèces forment une association qui n'est pas indispensable puisque chacune peut vivre isolément.

b) La symbiose

L'association obligatoire et indissoluble entre deux espèces est une forme de mutualisme à laquelle on réserve généralement le nom de symbiose. **EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES.**

6) Compétition interspécifique

- La compétition se manifeste dans deux circonstances: (a) lorsque des individus, appartenant des espèces différentes, recherchent et exploitent la même ressource (nourriture, abris, site de nidification...) qui est présente en quantité limitée; (b) ou bien, si ces ressources ne sont pas en quantité limitée, lorsque les organismes en concurrence se nuisent. Elle peut être directe (par interférence) ou indirecte (par exploitation).

- La compétition interspécifique se produit le plus souvent entre espèces voisines appartenant à un même niveau trophique.

- Mais elle peut aussi exister entre espèces éloignées

EXERCICE : TROUVER DES EXEMPLES chez a) les Végétaux b) les Insectes c) d'autres invertébrés d) les Vertébrés

e) La notion de niche écologique

La notion de compétition interspécifique est indissociable de celle de niche écologique et du principe d'exclusion compétitive.

EXERCICE : FAIRE DES RECHERCHES SUR CETTE NOTION DE NICHE ECOLOGIQUE

f) La biodiversité

La diversité biologique peut être interspécifique ou intraspécifique.

* La diversité interspécifique est dite biodiversité. Elle représente la richesse en espèce d'un peuplement. Elle se mesure en terme de nombre d'espèces S (mais ne rend pas compte de l'importance numérique de chaque espèce), ou par différents indices numériques.

Soit n_i l'abondance de l'espèce i , $N = \sum n_i$ le nombre total d'individus et $p_i = n_i/N$ l'abondance relative de l'espèce i :

- l'indice de dominance : $D = 100 * (n_1 + n_2) / N$ où n_1 et n_2 sont les effectifs des deux espèces les plus abondantes.

- l'indice de Simpson $I = 1 - (\sum n_i(n_i - 1)) / (N(N - 1))$

- l'indice de Shannon $H = -\sum p_i \cdot \log_2(p_i)$: nul si une seule espèce, et égal à $\log_2(S)$ si S espèces de même abondance.

- l'équitabilité $E = H / \log_2(S)$ varie entre 0 (lorsqu'une espèce domine) et 1 (lorsque équirépartition) : complète S le nombre d'espèces.

La biodiversité est en général très faible dans les milieux très contraignants où un petit nombre d'espèces adaptées dominant.

L'étude de la variation des indices de biodiversité au cours du temps permet de diagnostiquer des modifications du milieu. Les pollutions par exemple rendent le milieu plus contraignant et réduisent la biodiversité. **VOIR TD EXEMPLE CAMARGUE.**

EXERCICE : CALCULER LES 4 INDICES DES 4 PEUPELEMENTS FICTIFS SUIVANTS :

1) S=6, $p_1=16\%$, $p_2=17\%$, $p_3=15\%$, $p_4=17\%$, $p_5=18\%$, $p_6=17\%$.

2) S=6, $p_1=3\%$, $p_2=8\%$, $p_3=4\%$, $p_4=72\%$, $p_5=8\%$, $p_6=5\%$.

3) S=10, $p_1=9\%$, $p_2=11\%$, $p_3=p_7=8\%$, $p_4=p_8=12\%$, $p_5=p_9=7\%$, $p_6=p_{10}=13\%$.

4) S=10, $p_1=1\%$, $p_2=p_3=p_4=p_6=p_8=2\%$, $p_7=p_9=p_{10}=3\%$, $p_5=80\%$.

DE QUOI DEPEND H ?

* La diversité intraspécifique est notamment génétique (cf chapitre suivant).