

Année 2004



**Dépendance entre individus et réalisme des modèles d'extinction
en Biologie de la Conservation.**

Application à l'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*)

THESE

Pour le

DOCTORAT VETERINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

Le 29 avril 2004

par

Sophie Véran

Née le 06 mars 1975 à Paris 17^{ème} (PARIS)

JURY

**Président : M.
Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL**

Membres

**Directeur : M. Courreau
Professeur de zootechnie et économie rurale à l'ENVA
Assesseur : M. Guillot
Professeur de parasitologie à l'ENVA**

**Invité : M. Lebreton
Directeur de Recherche (CNRS)**

Remerciements

A Monsieur le Professeur

Qui me fait l'honneur de présider le jury de thèse.

Aux professeurs Courreau et Guillot

Pour avoir accepté dans un délai imparti très court les rôles de directeur de thèse et d'assesseur et de les avoir tenus avec application.

A Jean-Dominique Lebreton

Pour avoir encadré mon travail de DEA et en avoir signé à nouveau pour une thèse. Former une Sophie au métier de chercheur n'est pas toujours de tout repos et je le remercie pour sa patience passée et future.

Au Professeur Turquier

Pour m'avoir fait découvrir le milieu universitaire, pour avoir enseigné avec passion et pédagogie et m'avoir transmis l'envie d'en faire de même. Et enfin, un énorme merci pour avoir donné l'occasion à deux petites darwinnettes d'accomplir un périple formidable, qui a sans aucun doute influencé nos orientations professionnelles et nos convictions.

A ma famille pour son soutien pendant ces longues, très longues études (qui ne sont pas encore achevées...), même si personne n'a jamais très bien compris ce que je faisais.

A mes deux mères de clinique, Isa et Barbara, qui ont eu la patience de travailler avec moi en troisième année, lorsque je faisais des allers-retours entre la fac et l'école, et qui ont trop bien assuré (surtout les soins de nuit !). Et puis à tous ces bons moments : aux fous rires au chenil, au désespoir de Barbara en consultations de dermatologie (et de médecine aussi je crois, et peut-être aux urgences aussi, mais ça s'est amélioré l'année suivante.....), aux cafés que je suis allée (trop) souvent prendre chez vous à l'improviste, aux discussions sur l'Afrique et à mes prochaines visites dans vos terres lointaines !

A Maud pour toutes ces franches rigolades, ces bons moments, en cours, à champi, en soirées et n'importe où d'ailleurs (chez le tatoueur de Saint-Nazaire...). Merci pour sa disponibilité lorsque j'avais besoin d'être remplacée pour aller suivre des cours à la fac (souvent le matin en plus!), pour son accueil lorsque je suis arrivée de Lyon (merci pour le parking moto) et son soutien pendant les TD de malacanta.

A Caro et Mathi, qui furent les miss Kolobo 2001. A tous ces instants magiques que l'on a vécus là-bas, ces paysages magnifiques, les gens tellement curieux, ouverts et accueillants, la bronzette à Logone Beach, la vaccination du bétail, les pauses coca et les moments chez les italiens, et surtout.....surtout..... que serait Kolobo sans la visite de la base Epervier, de son hôpital (des petites culottes de Caro séchant sur son lit d'hôpital...) et de ses petits militaires. Merci Caro pour les conseils précieux que tu nous a donnés, tu as permis que cette première expérience de développement évite les écueils trop souvent présents dans ce genre de mission et ne nous décourage définitivement. Et au reste de l'équipe, Aurélie, Juju et Will surtout, pauvre Will seul garçon au milieu de 9 folles !

Merci au groupe de clinique pour son accueil en troisième année, pour les efforts déployés pour m'intégrer, et tous les bons moments qu'on a eus. Merci en particulier à Spil, on s'est souvent retrouvés ensemble aux urgences et c'était mieux à deux !

Merci aux enseignants de l'école, que je suis souvent allée solliciter, parce que j'avais souvent, très souvent des problèmes d'emplois du temps entre la fac et l'école, et j'ai toujours trouvé une oreille compréhensive et arrangeante.

Merci à la scolarité, le nombre de fois où je suis venue vous déranger pour mes petits problèmes de scolarité bizarre, et où vous avez toujours tout fait pour me faciliter le travail et les démarches, merci beaucoup.

Merci à toute la troupe du DEA de Montpellier, on a passé une année excellente, dans une ambiance soudée, amicale et tout de même travailleuse ne l'oubliions pas. Cathy pour les moments de révisions ensemble, ce furent des discussions passionnantes et c'est bien la première fois de ma vie que j'ai aimé les révisions ! Carla pour ce moment magique lors de la soutenance de DEA, tu as résumé à ce moment l'ambiance géniale qui régnait au sein de notre promo. A tous les autres pour les BBQ sur la plage, les soirées sans fin et tous les très bons moments passés à Montpellier : c'est cool le sud !

Merci à l'équipe de biométrie, à Gimenez pour son soutien pendant les longues nuits de rédaction dans la panique totale....à nath, paquito et tous les autres.

Et enfin mais non les moindres.....**à mes coloc de Montpellier**, BB, Praia et ses poils dans toute la maison, et Olive et Carole : c'est parce que je savais que vous étiez là que je suis descendue dans le sud, et je n'ai pas regretté une seule seconde mon choix. Au 18 rue Auguste Comte !!!!!!!!!!!!!!! et à tous les souvenirs que nous y avons !!!!!!!

"All bodies have some dependence upon one another"

R. Bradley (1721) in *A philosophal account of the works of nature.*

"Strange, isn't it? Each man's life touches so many other lives, and when he isn't around he leaves an awful hole, doesn't he?" [....]
"Every man on that transport died. Harry wasn't there to save them because you weren't there to save Harry."

Henry Travers in Franck Capra's film "It's a Wonderful Life" (1946)

Dépendance entre individus et réalisme des modèles d'extinction en Biologie de la Conservation.

Application à l'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*)

Sophie Véran

Résumé

Le risque d'extinction à court terme des espèces est un paramètre important à considérer en Biologie de la Conservation dans l'adoption de mesures de protection. Ce risque est évalué à partir de méthodes d'Analyse de Viabilité des Populations, qui estiment les probabilités d'extinction d'une population ou d'une espèce sur un pas de temps donné. Or ces méthodes se basent le plus souvent sur l'hypothèse d'indépendance entre individus d'une population, sans qu'elle n'ait vraiment été vérifiée. J'ai donc étudié l'influence de divers types de dépendance entre individus, soit généralisées à l'ensemble de la population, soit restreintes à certains individus, sur les probabilités d'extinction des populations. Dans le cas d'une dépendance généralisée, je montre qu'elle correspond à de la stochasticité environnementale, et qu'elle augmente fortement le risque d'extinction d'une population. Une dépendance ne concernant qu'une partie des individus d'une population, due aux interactions sociales entre ces individus, augmente aussi de manière importante la probabilité d'extinction de la population. Dans le cas de l'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*), espèce dont les effectifs sont très faibles, et en construisant un modèle démographique incorporant les différentes formes de dépendances étudiées, il apparaît que l'influence de la survie des parents sur celle de leurs descendants augmente autant le risque d'extinction à court terme de l'espèce que l'effet de la stochasticité environnementale.

Mots clés

Espèces en danger, modélisation, processus de ramification, dépendance entre individus, Albatros d'Amsterdam, *Diomedea amsterdamensis*, veuvage.

Jury :

Président : Pr.

Directeur : Pr. Courreau

Assesseur : Dr Guillot

Invité : M. Lebreton

Adresse de l'auteur :

Melle Sophie Véran
19 rue Bréa 75006 Paris

Dependence between individuals and realism of extinction models in Conservation Biology.

Application to the Amsterdam Albatross (*Diomedea amsterdamensis*)

Sophie Véran

Summary

The short-term risk of a species becoming extinct is an important factor to take into account when drawing up measures for their protection in the field of Conservation Biology. This risk is assessed using the methods of Population Viability Analysis, which tries to determine the probability of a species or a population becoming extinct over a given period of time. However, these methods are often premised on the supposed independence of members of a given population, without there being any real justification for such a hypothesis. Therefore, I have studied the influence of different kinds of dependence between individuals – those existing at the level of an entire population and those existing between certain individuals – on the probabilities of populations becoming extinct. In the case of a generalized dependence, I demonstrate that it amounts to a degree of environmental stochasticity, and that it strongly increases a population's chances of becoming extinct. A dependence that concerns only certain individual members of a population, due to the social interaction between these individuals, also strongly increases a population's probability of becoming extinct. In the case of the Amsterdam Albatross (*Diomedea amsterdamensis*), of which there are few specimens, by constructing a demographic model incorporating the different forms of dependence studied, it appears that the influence of parents' survival on that of their offspring increases the short-term risk of extinction as much as the effect of environmental stochasticity.

Keywords

Endangered species, modelisation, branching process, dependence between individuals, Amsterdam Albatross, *Diomedea amsterdamensis*, widowng.

Jury:

Président: Pr.

Director: Pr. Courreau

Asesor: Dr Guillot

Guest: M. Lebreton

Author's address:

Melle Sophie Véran
19 rue Bréa 75006 Paris

Sommaire

<i>Introduction</i>	<i>1</i>
<i>A- LES MODELES D'EXTINCTION AU SERVICE DE LA CRISE DE LA BIODIVERSITE</i>	<i>5</i>
<i>1- Quelques repères sur l'extinction</i>	<i>5</i>
1-1 Rappels sur la notion d'espèce et d'extinction	5
1-2 Accélération du rythme des extinctions	7
1-3 Les facteurs responsables des extinctions	8
1-4 Pourquoi protéger les espèces ?	11
<i>2- Les modèles d'extinction</i>	<i>12</i>
2-1 Rôles des modèles d'extinction	12
2-2 Les différents modèles d'extinction	13
<i>B- DEPENDANCE ENTRE INDIVIDUS ET REALISME DES MODELES D'EXTINCTION</i>	<i>17</i>
<i>1- Une classe de modèle d'extinction, les Processus de Ramification</i>	<i>17</i>
1-1 Principe de base des processus de ramification	17
1-2 Propriétés principales des processus de ramification	18
<i>2-Dépendance générale entre individus</i>	<i>21</i>
2-1 Hypothèses	21
2-2 Effectif efficace d'extinction	22
2-3 Vérification de la qualité de l'approximation par simulation	25
<i>3- Densité Dépendance</i>	<i>30</i>
3-1 Processus de Ramification Densité Dépendants	30
3-2 Effectif efficace d'extinction et densité dépendance	31

4-Dépendance généralisée entre individus et variabilité de l'environnement	36
5-Effet Allee	38
5-1 Processus de Ramification avec effet Allee	39
5-2 Analyse de sensibilité	39
6- Interactions sociales	42
7-Application à l'Albatros d'Amsterdam	45
7-1 Stochasticité environnementale	46
7-2 Dépendance parents-jeunes	47
7-3 Effet allee sur le veuvage et le coût de la reformation des couples	48
Discussion	50
Conclusion	54
Bibliographie	55
Annexe 1 : les fonctions génératrices de probabilités	59
Annexe 2 : Calcul de la probabilité d'extinction individuelle dans une population structurée en âge	60

Introduction

Toutes les espèces sont amenées à s'éteindre, par le jeu de l'Evolution et de la lutte pour l'existence. Mais depuis l'apparition de l'homme, les extinctions s'accélèrent. Ainsi, depuis le XV^{ième} siècle on a enregistré l'extinction d'au moins 486 espèces animales (tous taxa confondus) et on sait qu'au moins 600 espèces végétales se sont éteintes (Smith et al., 1993), principalement dans des régions du globe colonisées par l'homme ces 400 dernières années. Au cours du XX^{ième} siècle, on estime ainsi que le taux d'extinction est dix fois supérieur à celui du siècle précédent (Pimm, 1998). C'est dans ce contexte d'érosion de la biodiversité qu'est née la Biologie de la Conservation.

Même si l'extinction de toute espèce ou population est certaine à long terme (Gosselin, 1997), l'objectif de la Biologie de la Conservation est de limiter les effets de la « crise de la Biodiversité », soit en préservant l'habitat et les écosystèmes, soit en se focalisant sur des espèces particulières et en les classant en fonction de leur risque de disparition pour déterminer les priorités des programmes de conservation à mettre en place. Pour ce faire, on utilise notamment l'Analyse de Viabilité des Populations (« Population Viability Analysis », PVA : Soulé 1987), qui vise à déterminer par des modèles la probabilité de persistance - ou d'extinction - d'une population (Lebreton, 2000a) sur un pas de temps défini (par exemple sur 100 ans), ou bien à déterminer des critères de viabilité des populations (comme l'effectif initial de la population) assurant une probabilité de survie élevée sur un pas de temps suffisant (Shaffer, 1981).

Les modèles utilisés, que l'on peut replacer dans le cadre général des analyses de risque (Shaffer, 1990), ne doivent pas être employés comme des outils calculatoires, dont le but est d'obtenir des probabilités d'extinction faisant valeur de références : les jeux de données sont souvent incomplets et les modèles basés sur des hypothèses non vérifiées ou trop simplistes (Reed et al., 2002 ; Ludwig, 1999). Les études de terrain sont souvent trop courtes (études sur quelques générations) pour détecter des événements rares ou quantifier l'intensité de la densité-dépendance (Brook, 2000). Il en résulte une sous-estimation des probabilités d'extinction (Taylor, 1995) qui peut parfois conduire à des prises de décisions totalement inadaptées. Ce type d'erreur est commun à toutes les analyses de risque faible. Un exemple célèbre d'une erreur d'analyse de risque aux conséquences dramatiques est celui de la navette

Challenger (Dalal et al., 1989). La navette Challenger a explosé le 28 janvier 1986, quelques minutes seulement après son décollage. L'enquête menée pour déterminer les causes de l'accident a conclu à la défaillance d'un joint assurant l'étanchéité d'un des moteurs. Une analyse de risque menée après l'accident a montré qu'avec les données disponibles au moment du décollage, la probabilité de défaillance de cette pièce était de 0,13. Or une mauvaise sélection des données avait permis de conclure qualitativement à l'absence de risque au décollage.

La grande difficulté en analyse de risque provient de la multitude de facteurs à prendre en compte. Il faut déterminer de manière pertinente lesquels semblent être les plus importants, s'assurer qu'aucun facteur de risque majeur n'a été omis et que les probabilités d'évènements associés aux différents facteurs sont correctement évaluées. Dans le contexte des risques faibles -cadre naturel des modèles d'extinction- les hypothèses d'indépendance entre évènements sont cruciales car les probabilités faibles sont fortement sensibles à un écart à de telles hypothèses. La probabilité d'occurrence simultanée de deux évènements indépendants de probabilité 10^{-3} , comme la défaillance simultanée des deux moteurs d'un avion par exemple, est de 10^{-6} . Mais si la corrélation entre les deux évènements est de 0,5, la probabilité simultanée devient voisine de 0,0005. L'écart à l'indépendance multiplie donc le risque par 50. Pourtant, en biologie de la conservation, les modèles d'Analyse de Viabilité des Populations postulent l'indépendance des individus dans la réalisation des processus démographiques (Engen et al., 1998). Par exemple la survie des individus est souvent modélisée de la manière suivante: chaque individu pris séparément a une probabilité p de survie, indépendamment de la survie des autres individus.

Ceci ne semble pas forcément être le cas dans les conditions naturelles: les populations présentent souvent des fluctuations d'effectifs importantes d'une année sur l'autre, dues parfois à des variations de conditions climatiques, à des épidémies... Dans de telles situations, tous les individus de la population réagissent de la même manière : le devenir d'un individu n'est plus indépendant de celui des autres et la survie générale augmente ou diminue brusquement. Toutes les interactions entre individus ne sont pas généralisées à l'ensemble de la population : souvent certains individus sont plus particulièrement liés entre eux qu'avec le reste de la population. Chez le Méliphage casqué (*Lichenostomus melanops cassidix*), la survie des femelles diminue lorsque leur partenaire meurt. La survie des femelles est donc corrélée à celle des mâles. McCarthy (1994), en incorporant ce facteur dans la construction d'un modèle de PVA, montre qu'il augmente la probabilité d'extinction de cette population. Tous ces comportements contredisent l'hypothèse d'indépendance des individus. Cette

hypothèse est lourde, et son influence sur les estimations de probabilités d'extinction des populations mérite donc d'être évaluée.

L'objectif général de cette étude est donc de vérifier la pertinence de l'hypothèse d'indépendance entre individus dans les Analyses de Viabilité des Populations, qui nous semble être une des causes majeures de sous estimation des risques d'extinction, et d'évaluer l'effet d'écart plausibles à cette hypothèse. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un stage de recherche du DEA de Biologie de l'Evolution et Ecologie, à Montpellier, au sein de l'équipe de biométrie (appartenant au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEFE-CNRS UMR 5175), sous la direction de Jean-Dominique Lebreton. La première étape consiste à choisir un modèle d'Analyse de Viabilité des Populations, en fonction de ses propriétés et des paramètres que l'on peut y incorporer. Un modèle approprié à ce type d'étude est le processus de ramification densité-indépendant, utilisé pour la première fois par Galton et Watson (1874) dans l'étude des lignées de grandes familles et de leur extinction.

Il faut ensuite classer les types de dépendances de façon opératoire : nous distinguerons une dépendance généralisée à l'ensemble des individus d'une population, d'intensité variable dans le temps, et qui provoque de grandes fluctuations d'effectifs au cours du temps, et une dépendance entre certains individus d'une population, due à leurs interactions sociales.

Pour étudier l'influence d'une dépendance générale entre tous les individus sur les risques d'extinction d'une population, on incorpore un indice de corrélation entre individus dans un processus de ramification densité-indépendant, puis densité-dépendant. L'approche utilisée pour quantifier l'effet de la corrélation entre individus sur les risques d'extinction des populations repose sur la notion d'effectif efficace d'extinction, développée par Niel (2000), dans laquelle l'effectif μ de la population étudiée est comparé à l'effectif μ' d'une population de référence qui aurait la même probabilité d'extinction. Les espèces ou populations concernées par des mesures de conservation ont rarement de forts effectifs. Bien au contraire, celles que l'on considère en danger d'extinction ont le plus souvent de faibles effectifs. Cela crée un effet Allee (Courchamp et al, 1999); un affaiblissement des paramètres démographiques avec la diminution de l'effectif de la population et augmente fortement le risque d'extinction de la population. On modifie notre modèle de façon à prendre en compte un effet Allee : le processus de ramification incorpore en même temps une dépendance généralisée entre individus et un effet Allee, et l'on étudie l'interaction entre ces deux facteurs.

Dans le cas de dépendances non généralisées à l'ensemble de la population, un exemple d'interactions fortes entre individus est la dépendance des jeunes vis-à-vis de leurs parents, durant les premiers temps de leur vie. Ils sont nourris et protégés par leurs parents, et leur survie est totalement liée à celle de leurs parents. Ce type d'interactions non généralisées à l'ensemble de la population et persistantes dans le temps modifie-t-il les résultats des analyses de risque des populations ?

A partir d'une étude de cas, celui de l'Albatros d'Amsterdam, il est intéressant d'incorporer séparément et simultanément les différentes formes de dépendance entre individus étudiées précédemment, et de comparer leurs effets propres et cumulés sur le temps d'extinction de la population estimé par le modèle. L'Albatros d'Amsterdam appartient à la famille des *Diomedeidae*, qui regroupe 21 espèces d'Albatros (BirdLife International). Lors du dernier rapport de l'IUCN, 17 espèces ont été classées comme vulnérables ou menacées d'extinction. Les Albatros font l'objet de nombreuses études de conservation et de dynamique de populations, en particulier pour juger de l'impact de la pêche palangrière sur les populations. Il s'agit d'espèces particulièrement sensibles, et toute sous-estimation de leur risque d'extinction pourrait se révéler désastreuse pour leur survie. Une autre caractéristique qui rend leur étude intéressante concerne leur biologie complexe et leur longévité extrême (certains individus pouvant atteindre jusqu'à 50 ans), cela en fait d'excellents candidats dans les études de dépendance particulière entre individus, et en particulier deux types de dépendances : le fait que chaque poussin reste dépendant de ses parents pendant pratiquement une année et que les couples se forment pour toute la vie des partenaires. L'Albatros d'Amsterdam est un exemple type d'une petite population (à peine une centaine d'individus) isolée sur l'île d'Amsterdam, et dont la persistance dans le temps est sujette à nombre de discussions (Weimerskirch et al., 1997).

A- LES MODELES D'EXTINCTION AU SERVICE DE LA CRISE DE LA BIODIVERSITE

1- Quelques repères sur l'extinction

Avant d'étudier plus en détails les différents modèles permettant d'estimer les temps d'extinction ou de persistance d'une espèce donnée, il semble nécessaire de définir les notions d'espèce et d'extinction. En effet, même si elles peuvent paraître triviales et connues en premier abord, elles n'en demeurent pas moins encore à l'heure actuelle sujettes à controverses.

1-1 Rappels sur la notion d'espèce et d'extinction

On distingue classiquement trois concepts d'espèce. La plus ancienne notion d'espèce est l'espèce typologique, qui remonte à Linné et Buffon au 18^{ème} siècle (Mayr, 1982); ils conçoivent l'espèce comme représentant un groupe (une population) d'individus semblables, indépendamment de leur âge ou de leur sexe, cette similarité étant d'ordre morphologique et structurale. L'espèce typologique est avant tout une méthode pratique de classification des objets biologiques, sans idée évolutionniste à la base. Il s'agissait au départ avant tout d'un outil permettant de nommer des ensembles pour les manipuler. Cette définition typologique est toujours utilisée actuellement, elle est la base de la taxinomie et des reconstructions phylogénétiques, aussi bien à partir de critères morphologiques que moléculaires. En effet, les reconstructions des arbres du vivant à partir des séquences d'ADN se fondent elles aussi sur l'étude des similarités et différences non pas de caractères morphologiques mais de séquences en acides nucléiques entre espèces.

A cette conception typologique s'oppose la conception biologique de l'espèce, définie en particulier par Mayr (1975) comme des « Groupes de populations naturelles qui se reproduisent réellement (ou potentiellement) par croisement et qui sont isolées d'autres groupes ». Dans cette seconde conception de l'espèce, le critère primordial d'espèce n'est pas la ressemblance ou différence entre individus mais la possibilité de flux de gènes entre

individus ou populations. Deux populations sont des espèces différentes s'il n'existe pas d'échanges génétiques entre elles, donc s'il existe un isolement reproducteur entre les individus de chaque population. Cette définition de l'espèce est celle qui a ouvert la voie aux recherches sur les mécanismes de spéciation et la mise en place d'isolements reproducteurs.

Enfin, issue de la théorie synthétique de l'Evolution, et tentant d'englober les conceptions descriptives et biologiques de l'espèce, et surtout d'y ajouter une échelle temporelle, une conception évolutive de la notion d'espèce a émergé dans les années 60, initiée par Simpson (1961), et reprise par Wiley (1981), qui définit une espèce évolutive comme « une lignée évolutive formée de populations ancestrales et de leurs descendants qui est distincte des autres lignées évolutives et qui a son propre destin ». Cette définition de l'espèce sous-tend l'idée même d'extinction puisqu'elle mentionne des populations ancestrales et ses descendants.

La difficulté à définir précisément une espèce n'est pas sans conséquences en biologie de la conservation, en particulier lorsque se pose le problème de la détermination du risque d'extinction et du choix des individus, groupes, populations ou espèces à préserver. Ainsi l'exemple qui sera traité par la suite, l'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*) n'a été découvert en tant qu'espèce qu'en 1983 (Roux et al.). Il a été longtemps confondu avec l'Albatros hurleur (*Diomedea exulans*) et ce ne fut qu'après des analyses morphologiques et comportementales poussées qu'il fut considéré comme une espèce différente et non une sous-espèce ou une simple population. Or actuellement il n'en reste plus qu'une centaine d'individus, et c'est bien grâce à son statut d'espèce que furent prises des mesures de protections importantes (notamment un accès très restreint aux sites de nidification) afin de diminuer son risque d'extinction. Le concept de l'espèce évolutive n'est pas celui qui est utilisée préférentiellement dans les programmes de conservation, où l'échelle de temps n'est pas géologique mais de l'ordre de quelques siècles au maximum, on se réfère plutôt à la définition biologique de l'espèce. Par contre, cette définition évolutive pose le problème même de notion de conservation des espèces, de son bien-fondé puisque toute espèce est amenée à disparaître. D'ailleurs ce débat est toujours d'actualité.

Il paraît en revanche assez naturel et simple de définir l'extinction d'une espèce comme étant la disparition du dernier individu de cette espèce, et l'extinction d'une population de la même façon, c'est-à-dire comme étant la disparition du dernier individu de cette population.

Là encore, certains auteurs attribuent un autre sens au mot extinction : celle d'extinction écologique (Redford, 1992). Il considère en effet que même si une espèce donnée subsiste, elle est en effectifs tellement réduits qu'elle ne joue plus son rôle habituel dans l'écosystème. Cette définition, comme nous le verrons par la suite, n'est pas celle qui est reconnue et utilisée dans les programmes de conservation actuellement, elle n'est pas non plus celle sur laquelle le travail de cette thèse se fondera, pour la simple raison qu'il est actuellement très difficile de quantifier le rôle d'une espèce au sein de son écosystème, et donc d'avoir une évaluation précise et mesurable de l'extinction selon cette définition. Elle n'en reste pas moins pertinente puisqu'elle replace une espèce dans son environnement, alors que beaucoup de mesures de conservation se focalisent sur une espèce donnée, quelque soit son environnement et son impact sur celui-ci.

D'un point de vue évolutif, la notion d'extinction existe au moins depuis Darwin et la publication de l'Origine des Espèces (1859). Cette notion d'extinction est inhérente même à la notion d'espèce et d'évolution. Puisque toutes les espèces sont issues d'un même ancêtre, il y a donc succession des espèces au cours du temps, et forcément extinction des espèces ancêtres à un moment donné. Pourquoi donc s'intéresser alors aux risques d'extinction à l'heure actuelle ? A-t-on des arguments suffisants pour penser que le rythme des extinctions s'est accéléré depuis l'apogée de l'espèce humaine ?

1-2 Accélération du rythme des extinctions

Depuis une trentaine d'année, la communauté biologique s'inquiète d'une grande dégradation de l'environnement et de la perte de biodiversité qu'elle entraîne. Pour étayer ces propos, de nombreux travaux ont cherché à estimer et comparer les taux d'extinction à différents moments de l'histoire du vivant.

Comme le laisse entendre la définition d'espèce évolutive, l'extinction des espèces est inévitable, ce que prouvent d'ailleurs les études des fossiles. En effet les paléontologues estiment que 99.9% des espèces qui ont vécu sur terre depuis l'apparition de la vie il y a trois milliards et demi d'années, ont péri (Raup, 1993). Mais ces disparitions d'espèces ne sont pas linéaires et constantes : on distingue des périodes d'extinctions massives que l'on nomme crises majeures d'extinction, et des périodes de taux d'extinction plus faible (dénommé taux d'extinction basal), de l'ordre de quelques espèces par siècle (Ramade, 1993). Jusqu'à

présent, l'histoire de la vie sur terre a été ponctuée par cinq crises majeures d'extinction. Entre 65% et 85% des espèces animales marines se sont éteintes à l'Ordovicien (500 millions d'années -Ma), au Dévonien (345 Ma), au Trias (180 Ma) et au Crétacé (65 Ma). La plus importante crise est l'extinction permienne (250 Ma) où 95% des espèces se seraient éteintes. Finalement on estime la durée de vie moyenne d'une espèce fossile à 10 millions d'années (Raup, 1993).

Par opposition au rythme d'extinction des espèces fossiles, il s'éteint au cours du siècle précédent une espèce d'oiseau ou de mammifère chaque année (Leakey et Lewin, 1997). Si l'on considère que ces deux groupes d'animaux comportent respectivement quelques 10 000 et 5 000 espèces, la durée de vie moyenne d'une espèce serait actuellement de 10 000 soit mille fois moins que la durée de vie d'une espèce fossile. Cette accélération du phénomène caractérise la phase actuelle d'extinction amorcée il y a 100 000 ans, lors de l'extension de l'aire de répartition de l'homme, que l'on dénomme « sixième extinction de masse » (Leakey et Lewin, 1997). Mais la phase critique de ce phénomène date essentiellement du XX^{ème} siècle en raison de la nature exponentielle de la croissance démographique humaine : la moitié des extinctions connues depuis 1 600 ans sont intervenues au XX^{ème} siècle (Smith et al., 1993). Certains chercheurs pensent qu'au cours des 50 prochaines années, la moitié des espèces actuelles de vertébrés pourraient être amenées à disparaître (Pimm, 1998).

Cette véritable crise de la biodiversité comme on la nomme encore actuellement a donné naissance à une discipline scientifique ; la biologie de la conservation. La biologie de la conservation repose principalement sur l'analyse des processus de maintien de la biodiversité, à différents niveaux spatio-temporels et écosystémiques, afin de fournir des éléments tangibles pour la gestion conservatoire et durable des espèces, des communautés, des écosystèmes et des paysages (Burgman et al ., 1993). Un des premiers objectifs de la biologie de la conservation consiste donc à comprendre le phénomène d'extinction, et à identifier les principaux facteurs de risques.

1-3 Les facteurs responsables des extinctions

L'extinction d'une espèce s'opère en deux temps : il se produit d'abord une réduction drastique des effectifs des populations qui constituent l'espèce et, une fois les effectifs

restreints, cette espèce devient vulnérable à certains facteurs endogènes qui peuvent réduire totalement ses effectifs, même en l'absence de facteurs exogènes.

La principale raison de l'accélération constatée des extinctions vient de la destruction massive d'habitat (Wilcove et al., 1998). Celle-ci s'opère sous la pression démographique humaine, que ce soit par réduction de la superficie totale (destructions de fragments entiers d'habitat), par fragmentation (qui accompagne par exemple la construction de routes et d'autoroutes), par détérioration de parcelles d'habitat (par exemple par pollution de nappes phréatiques), ou par détérioration des espaces situés entre les habitats favorables (par exemple la mise en place de milieux interdisant le passage des individus migrateurs). Or les effectifs des populations naturelles augmentent avec la surface qu'elles peuvent occuper (Mac Arthur et Wilson, 1967). La dégradation des habitats et la fragmentation qui l'accompagne nécessairement constituent donc une réelle menace pour les espèces, en ceci qu'elles contribuent à la diminution des effectifs des populations qui les composent. D'autres causes d'extinctions tout aussi imputables à l'homme existent ; la chasse, l'introduction d'espèces invasives et la pollution. De plus, il est probable qu'à l'avenir l'impact du changement climatique global viendra s'ajouter aux déjà nombreux facteurs humains responsables de réductions drastiques d'effectifs de populations.

Lorsque ces espèces atteignent de petits e

Un deuxième effet est lié aux facteurs environnementaux (ou stochasticité environnementale). Ce processus est du aux changements cycliques mais non prévisibles du milieu (années particulièrement sèches ou humides, intempéries..), qui modifient alors les paramètres démographiques d'une population. Toujours dans notre exemple de taux de survie des individus d'une population de 0,7 en moyenne sur une dizaine d'années. Si une année il se produit une forte sécheresse, cette survie diminuera avec la sévérité de la sécheresse pour toute la population, et sera alors par exemple de 0,4. Si quelques années plus tard il se trouve au contraire qu'il s'agit une année particulièrement abondante en nourriture, alors cette fois la survie globale de la population sera élevée, de 0,8 par exemple. Si cette espèce présente une large répartition géographique, toutes les populations ne seront pas soumises aux mêmes contraintes du milieu en même temps. En revanche, si sa population n'est plus très importante, un événement climatique extrême touchera tous les individus de la population et le risque d'extinction sera d'autant plus important.

Un dernier facteur est d'ordre génétique. Chez une espèce diploïde, la dérive génétique c'est-à-dire la variation aléatoire de la diversité génétique ou de l'hétérozygotie au cours du temps, peut aboutir à une perte progressive de diversité génétique, en l'absence d'immigration. Les effets de la dérive sont donc plus importants dans les petites populations, pour lesquelles les pertes aléatoires d'allèles d'une génération à l'autre ne sont pas compensées par suffisamment de mutations. Un résultat classique de ce modèle est la fameuse règle des « 500 » suivant laquelle les populations ayant une taille efficace (Frankel et Soulé, 1981) supérieure à 500 ne souffriraient pas des effets de la dérive génétique. Un deuxième danger génétique encouru par les petites populations est la dépression de consanguinité. La consanguinité, quantifiée par le taux de consanguinité, résulte de l'accouplement de deux individus apparentés, voire d'autofécondation. Les deux parents étant eux-mêmes apparentés, ils ont plus de chances d'avoir des allèles communs que des parents non apparentés : la consanguinité a donc tendance à réduire le taux d'hétérozygotie et à entraîner une baisse de viabilité des individus consanguins. D'après des expériences menées en captivité, le taux d'extinction d'une lignée est positivement corrélé au taux de consanguinité. C'est sur cette base que Frankel et Soulé (1981) ont recommandé de préserver au moins 50 individus pour éviter que la dépression de consanguinité ne soit trop menaçante.

1-4 Pourquoi protéger les espèces ?

Une raison évidente qui peut justifier de la préservation des espèces est que chaque espèce est unique, issue d'un long processus évolutif unique et qu'une fois éteinte, l'espèce a une probabilité nulle de réapparaître (Darwin 1859, p370) : l'extinction d'une espèce est irréversible. Il s'agit aussi d'un argument contradictoire : chaque espèce est unique d'un point de vue évolutif certes, mais chaque espèce est aussi indéniablement vouée à s'éteindre.

Les espèces sauvages ont aussi un intérêt économique et sanitaire pour l'homme : par exemple la préservation d'espèces proches de celles cultivées par l'homme permettrait non seulement de cultiver de nouvelles espèces mais aussi de conserver l'information génétique utilisable plus tard au sein des espèces domestiques. Les applications en pharmacologie et dans d'autres industries sont aussi très importantes.

D'autre part les biologistes craignent que l'équilibre des écosystèmes ne soit menacé par la disparition d'un grand nombre de populations qui, rappelons-le sont les sous-unités de l'écosystème. Or la qualité de notre vie est liée à certains services rendus par les écosystèmes (par exemple la régulation des flux hydriques, le maintien de la qualité des sols, de l'eau, de la terre, la lutte contre l'érosion...) que nous ne saurions probablement pas remplacer. Or notre connaissance des écosystèmes n'est pas assez poussée pour prédire dans quelles conditions leur fonctionnement est menacé.

Des motifs plus désintéressés peuvent aussi nous conduire à vouloir préserver les espèces : reposant sur des valeurs humaines dépassant la recherche d'intérêts (Bourg, 1996) ou sur des systèmes de valeurs accordant aux espèces sauvages des droits indépendamment de l'homme. Toutefois, quelque soit la raison pour laquelle nous cherchons à protéger les espèces d'extinction, il se pose toujours le problème des espèces qui s'éteignent naturellement, pour autant que l'on puisse déterminer qu'une extinction est naturelle. Avant de juger de ces considérations, il est d'abord utile de juger du risque ou non d'extinction d'une espèce et des facteurs responsables de ce risque élevé, à l'aide de modèles d'extinction.

2- Les modèles d'extinction

2-1 Rôles des modèles d'extinction

On appelle modèle d'extinction un modèle soit explicite (c'est-à-dire dont le résultat est obtenu de manière formelle sous forme d'équation mathématique) soit basé sur les simulations, et qui a pour but de prédire la viabilité d'une espèce ou d'une population, c'est-à-dire sa persistance dans le temps. De telles modèles sont aussi appelés Analyse de Viabilité des Populations (AVP ou PVA en anglais).

Ils ont deux intérêts principaux : d'une part ils aident à déterminer le statut d'une espèce : plus le temps d'extinction est faible, plus son risque d'extinction est important. On estime son temps d'extinction c'est-à-dire le temps minimum pour atteindre un effectif nul de population (avec une certaine probabilité). Ainsi par exemple une espèce sera classée dans la catégorie gravement menacée d'extinction si une analyse quantitative montre que la probabilité d'extinction à l'état sauvage est d'au moins 50% en l'espace de 10 ans ou de 3 générations (prise en compte du délai le plus long) (IUCN).

D'autre part, une fois une espèce classée comme menacée d'extinction, il s'agit de trouver des critères de viabilité. Pour ce faire, à partir des modèles utilisés dans ce premier temps pour estimer le temps d'extinction, on modifie certains paramètres du modèle (par exemple la survie des jeunes, ou des adultes, ou la fécondité...) et on quantifie l'effet d'une telle modification sur le devenir de la population. Il est ainsi possible de déterminer les facteurs pertinents qui influencent le plus son risque d'extinction, afin essentiellement de trouver des mesures de conservation. Concrètement, on va déterminer un critère de viabilité (par exemple « 95% de chances de survie sur 200 ans ») et chercher quelles modifications peuvent être apportées aux performances démographiques de l'espèce pour satisfaire ce critère, comme par exemple diminuer la prédatation sur une catégorie de la population, ou augmenter la reproduction (par exemple en captivité) (Boyce, 1992).

Une fois reconnus les différents rôles des modèles d'extinction, l'utilisateur se trouve face à une grande diversité de choix, les formes de ces modèles variant amplement d'un cas à l'autre: en général ils se fondent sur une base démographique, sur laquelle viennent se greffer des aspects écologiques, génétiques... Il n'existe pas de règles ou de structures déterminées pour construire de tels modèles (Boyce, 1992).

2-2 Les différents modèles d'extinction

Le principe des modèles d'extinction est de simuler les effectifs d'une espèce ou d'une population à partir des informations connues sur cette espèce ou population (en particulier les paramètres démographiques tels que les taux de survie et fécondité). Les modèles d'extinction se confondent souvent avec les modèles démographiques puisque une espèce ou population est considérée comme éteinte lorsque ses effectifs sont nuls.

Assez souvent, surtout au début de l'utilisation des modèles en biologie de la conservation, des modèles adoptant des formes classiques en dynamique des populations ont été utilisés pour étudier la viabilité de populations. Les modèles matriciels (Caswell, 2001) ont ainsi été mis à contribution. Dans ce type de modèles, le temps est discret, les effectifs de la population sont divisés en catégories définies selon l'âge, la taille, ou des lieux différents (Lebreton, 2000a) et sont des grandeurs continues. La caractéristique des ces modèles est que la taille de la population au temps t , Z_t dépend de Z_{t-1} , l'état de la population au pas de temps précédent, par une relation matricielle simple : $Z_t = A_t Z_{t-1}$, où A_t est une matrice positive. Ce genre de modèles très simples permet de grandes applications biologiques et une grande facilité d'utilisation. La matrice A est construite à partir des paramètres démographiques des populations étudiées (survie, reproduction), elle peut varier dans le temps, en utilisant des matrices A non pas constantes mais temps dépendantes (A_t) et donc incorporer de la stochasticité environnementale. On peut aussi faire varier au sein de chaque matrice les paramètres démographiques en ne les traitants non pas comme des scalaires mais comme des tirages de variables aléatoires (stochasticité démographique). Toutefois, ces modèles bien que très pratiques et très utilisés en démographie, ne présentent pas de solutions explicites du risque d'extinction mais uniquement des études par simulations. De plus, la population étant définie de manière continue et non discrète, il se pose le problème de définir explicitement l'extinction, car un effectif nul sera rarement atteint mais des effectifs inférieurs à un individus peuvent être atteints.

Un des premiers modèles considérés en écologie pour traiter explicitement du problème de l'extinction est ce qu'on appelle en mathématiques le processus de naissance et de mort (Mac Arthur et Wilson, 1967). Dans ces modèles, le temps est continu (et non discret comme dans les modèles matriciels), et l'état de la population au temps t , Z_t est lui discret. Dans ce type de modèles, la définition de l'extinction ne pose pas de problèmes : il s'agit d'avoir des effectifs nuls, ce qui est possible puisque la population est une variable discrète. Souvent Z_t est une variable aléatoire entière positive qui représente l'effectif de la population au temps t . Ces modèles permettent une solution explicite de la probabilité d'extinction, sous la forme d'une équation de diffusion (Feller, 1968). Le problème majeur de ces modèles est la complexité de l'outil mathématique demandé : la théorie de la diffusion n'est pas accessible à tout biologiste mais demande de très solides connaissances mathématiques, et donc cette technique a peu de chance d'être répandue et utilisée en biologie de la conservation. De plus, il s'agit de modèles assez rigides, qui incorporent difficilement certains facteurs biologiques comme la saisonnalité, la structure en classes d'âge de la population, l'environnement aléatoire... C'est pourquoi ils sont surtout utilisés en biologie théorique.

Une dernière classe de modèles utilisés en biologie de la conservation est les processus de ramification. Il s'agit de processus stochastiques en temps discret, basés sur des effectifs discrets de population (donc ne posant pas de problèmes pour définir l'extinction). Le passage du temps t au temps $t+1$ se fait de la manière suivante : dans une population de Z_t individus au temps t , chaque individu est remplacé au temps $t+1$ par un nombre aléatoire, issu d'une distribution de probabilité calculée à partir de la survie et du taux de reproduction de l'individu considéré, ceci de manière indépendante du remplacement des autres individus. Ce genre de modèles permet d'obtenir une solution explicite du risque d'extinction et des vérifications par simulations. De plus, il est aisément d'y incorporer des paramètres biologiques plus complexes (structure en classe d'âges, de taille, saisonnalité...) Enfin, il prend en compte de manière explicite la stochasticité démographique ce qui a un intérêt non négligeable en PVA où l'on a souvent à traiter le cas de petites populations : on ne peut négliger l'effet de la stochasticité démographique. Dès lors, les effectifs d'une population suivent des trajectoires stochastiques, et chaque répétition du modèle donne une trajectoire différente. On n'obtient pas un effectif par pas de temps mais une distribution d'effectifs par pas de temps, c'est-à-dire la probabilité d'avoir un effectif d'une taille donnée. L'étude du phénomène moyen n'est pas suffisant (Fig. 1) : il faut en plus prendre en compte la distribution des effectifs dans le temps

et les paramètres descriptifs de ces distributions (espérance, variance et autres moments des distributions). Ce type de modèle utilisé dans ce travail, et les propriétés mathématiques de ce type de modèle feront l'objet d'un chapitre particulier.

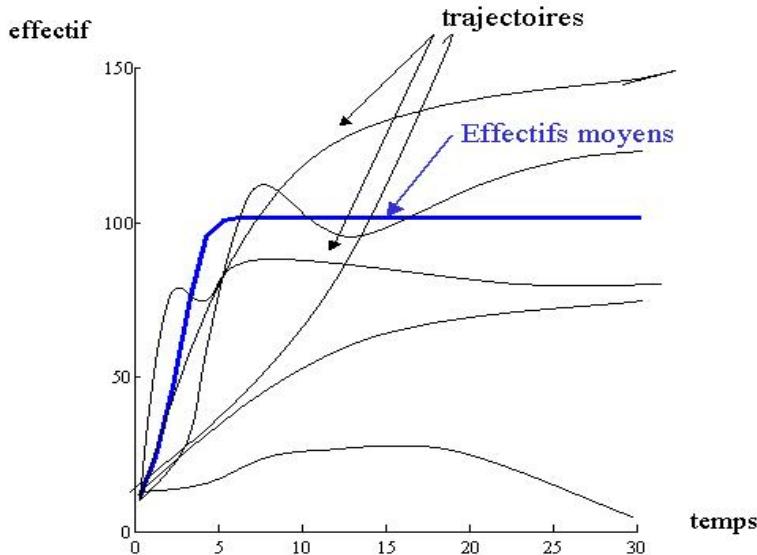


Figure 1 : Différentes trajectoires des effectifs au cours du temps obtenus à partir d'un processus de ramifications (Branching Process). Chaque trajectoire correspond à une simulation (= 1 répétition).

Malgré la diversité des modèles qui existent et sont utilisés en biologie de la conservation, malgré le nombre d'études théoriques et pratiques réalisées à partir de ses divers modèles, très peu d'études ont considérés les individus comme étant non statistiquement indépendants (Burgman et al., 1993). D'un point de vue biologique, cette dépendance statistique signifie qu'il n'existe pas d'influences sur la survie ou la reproduction entre les animaux : le fait de savoir par exemple qu'un ou plusieurs individus d'une population survit une année donnée ne donne aucune information sur la survie des autres individus. Pourtant, on observe souvent dans les populations naturelles de fortes variations des paramètres démographiques, qui concernent souvent tous les individus d'une même population : lorsque les individus ont une bonne survie et reproduction par exemple, on qualifie souvent cela de bonne année et le cas inverse de mauvaise année. Cela montre bien qu'il existe une tendance générale d'une population à se comporter de la même façon, et donc qu'il n'y a probablement pas indépendance entre individus d'une même population. Pourquoi alors un tel phénomène n'est pas ou peu pris en compte dans les modèles ? Cela tient essentiellement à des problèmes mathématiques. Dès lors que des événements probabilistes ne sont plus indépendants

statistiquement, les calculs mathématiques deviennent beaucoup plus complexes : la probabilité de deux événements indépendants est égale au produit des probabilités de chaque événement. Dès que l'on s'écarte de l'hypothèse d'indépendance, cette formule n'est plus valable et rentre alors en jeu la notion de corrélation qui complique sérieusement les calculs. Néanmoins, même si cette hypothèse d'indépendance entre individus est pratique d'un point de vue modélisation et compréhension des systèmes biologiques, elle doit être testée afin de vérifier qu'elle n'engendre pas de coût important quant à la précision et l'exactitude des résultats.

B- DEPENDANCE ENTRE INDIVIDUS ET REALISME DES MODELES D'EXTINCTION

1- Une classe de modèle d'extinction, les Processus de Ramification

Dans cette étude, nous avons choisi d'utiliser comme cadre les processus de ramification (ou « Branching Processes » en anglais).

1-1 Principe de base des processus de ramification

Pour un processus à un seul type d'individus (Caswell, 2001), le principe est le suivant (Fig. 2) : chaque individu est remplacé par X individus à la génération suivante (appelés contribution individuelle), X étant un nombre entier aléatoire, tiré selon une loi de probabilité qui dépend des paramètres de survie et de reproduction. L'effectif de la population à la génération suivante est déterminé par la somme des contributions individuelles.

Si un individu meurt sans se reproduire, il est remplacé par 0 individu à la génération suivante. Si tous les individus meurent sans se reproduire, la population s'éteint. Pour obtenir directement la loi ou les moments de l'effectif de la population au temps t (Z_t), on utilise fréquemment le concept de fonction génératrice de probabilités, un outil qui permet de résumer les propriétés d'une distribution de probabilités discrète.

Ce type de modèle incorpore de manière directe les paramètres démographiques: ils ont donc une pertinence biologique et une bonne lisibilité. Ils intègrent de la stochasticité démographique, c'est-à-dire la variabilité des performances de reproduction et des processus de mortalité entre individus, phénomène non négligeable dans le cas de petites populations. Ces modèles permettent souvent une approche formelle et une approche par simulation. Le cadrage des simulations par des résultats théoriques les rend alors plus pertinents et plus interprétables.

Nous nous restreignons à des modèles en temps discret, basés sur des effectifs discrets. La population ou l'espèce est éteinte lorsqu'elle atteint l'effectif nul, la notion

d'extinction est sans ambiguïté, contrairement à certains modèles où les effectifs sont continus.

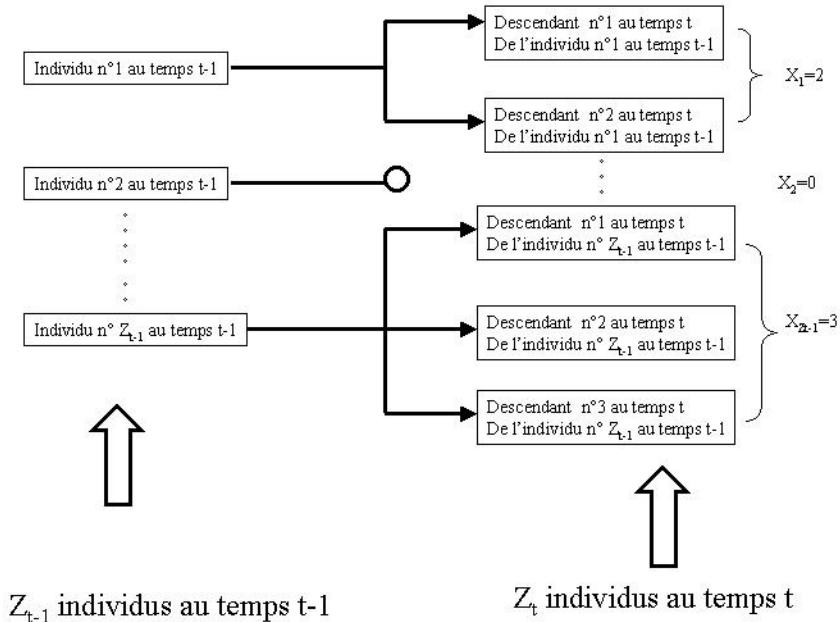


Figure 2 : Le remplacement des individus dans un processus de ramification en temps discret.

1-2 Propriétés principales des processus de ramification

Un processus de ramification tel que décrit ci-dessus est un cas particulier d'une chaîne de Markov à temps discret et à espaces d'états discrets: l'effectif de la population au temps t ne dépend du passé que via l'effectif de la population au temps $t-1$ (Karlin et Taylor, 1975).

Les différents états $\{Z_i\}$ de la chaîne de Markov sont constitués par les différentes valeurs que peut prendre la population au temps t . 0 est un état absorbant : lorsque le système atteint l'état 0, il y reste. M est la matrice de transition des effectifs (Fig. 3), permettant de passer du temps $t-1$ au temps t , d'éléments $p_{i,j}$: $p_{i,j} = \Pr\{Z_{t+1} = j / Z_t = i\}$.

Z_t	0	1	2i.....
Z_{t+1}	0	$P_{0,1}$	$P_{0,2}$	$P_{0,i}$
	1	$P_{1,1}$	$P_{1,2}$	$P_{1,i}$
	2	$P_{2,1}$	$P_{2,2}$	$P_{2,i}$
	...j..	$P_{j,1}$	$P_{j,2}$	$P_{j,i}$

Figure 3: Matrice de transition d'une chaîne de Markov en temps discret et à espaces d'états discrets et infinis.

Cette matrice est infinie mais bénéficie dans les cas les plus simples des mêmes propriétés qu'une matrice finie (Gosselin et Lebreton, 2000). Ainsi, si le processus est subcritique c'est-à-dire si chaque individu est remplacé en moyenne par $m = E(X_i)$ individus ($m \leq 1$), alors le système converge vers l'extinction. **Mais la distribution des effectifs des populations non éteintes se stabilise** (Fig. 4) : le deuxième vecteur propre à gauche, $V_2 = (b_1, b_2, \dots, b_i, \dots) = \{b_k\}_{k \in N^*}$ associé à la deuxième valeur propre λ_2 de la matrice M représente la distribution stable des **effectifs non-éteints** quel que soit l'effectif initial de la population ou encore que : $\lim_{t \rightarrow \infty} \Pr(Z_t = i / Z_t > 0) = b_i \quad \text{avec } i \in N^*$

On appelle alors la distribution de probabilité $\{b_k\}_{k \in N^*}$ Distribution Quasi-Stationnaire (DQS) des effectifs car il s'agit bien d'une distribution **stationnaire mais conditionnellement à la non-extinction**.

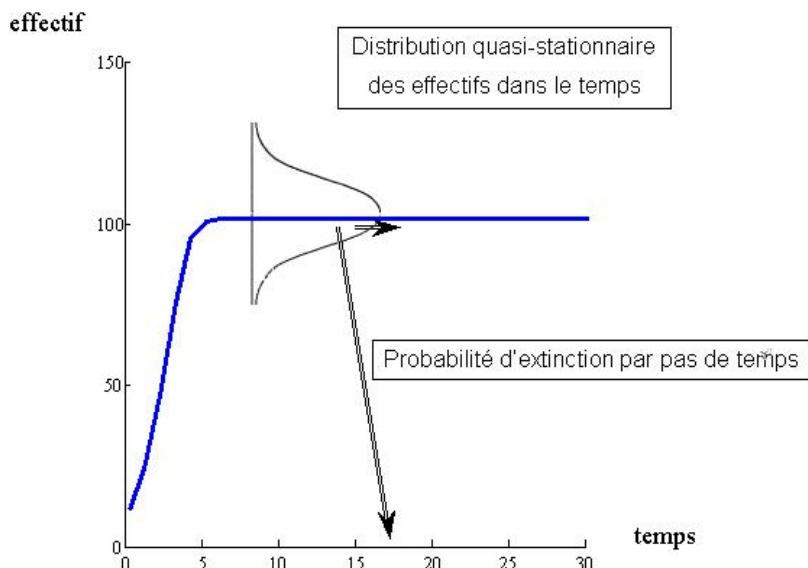


Figure 4: Probabilité annuelle d'extinction d'une population et distribution quasi-stationnaire des effectifs non-éteints.

Sous cette Distribution Quasi-Stationnaire, la probabilité de persistance de la population sur un pas de temps est constante (Lebreton et al., soumis):

$$\Pr(Z_{t+1} > 0 / Z_t = \{b_i\}_{i \in N^*}) = \lambda_2$$

d'où la probabilité d'extinction sur un pas de temps:

$$\Pr(Z_{t+1} = 0 / Z_t = \{b_i\}_{i \in N^*}) = 1 - \lambda_2 = \sum_{i=1}^{\infty} b_i p_{i0}$$

ou encore, en définissant P_i comme la probabilité d'extinction individuelle telle que $(P_i)^i = p_{i0}$:

$$\Pr(Z_{t+1} = 0 / Z_t = \{b_i\}_{i \in N^*}) = \sum_{i=1}^{\infty} b_i (P_i)^i$$

Sur i pas de temps, la date d'extinction d'une population suit une distribution géométrique : $\Pr(Z_{t+i} = 0 / Z_t = \{b_i\}_{i \in N^*}) = \lambda_2^{i-1} (1 - \lambda_2)$. Connaissant la probabilité d'extinction annuelle, il est donc possible de déterminer la date d'extinction de la population.

Pour notre objectif général d'étude des dépendances entre individus, malgré l'hypothèse de base d'indépendance dans les processus de ramification les plus simples, ce type de modèles se prête à diverses généralisations. Voici tout d'abord le cas d'une dépendance généralisée entre individus.

2-Dépendance générale entre individus

Les processus de ramification les plus simples, et beaucoup d'autres modèles d'extinction se basent sur l'hypothèse de ramification selon laquelle la descendance X_i de chaque individu est tirée au sort indépendamment des descendances des autres individus (Gosselin, 1997). Dans le cas contraire, si les individus sont liés entre eux, la covariance de la contribution de deux individus (X_i, X_j) à la génération suivante n'est pas nulle. Une des façons de représenter une telle covariance est de considérer que chaque individu est remplacé à la génération suivante par une variable aléatoire U_i , propre à chaque individu, et une autre variable aléatoire V commune à l'ensemble de la population. Alors la covariance de (X_i, X_j) est égale à la variance de V , toujours positive :

En effet de $X_i = U_i + V$ et $X_j = U_j + V$, avec $\text{cov}(U_i, U_j) = 0$, $\text{cov}(U_i, V) = 0$ et $\text{cov}(U_j, V) = 0$

on déduit que $\text{cov}(X_i, X_j) = \text{cov}(U_i + V, U_j + V) = \text{var}(V)$

et donc $\rho = \frac{\text{var}(V)}{\text{var}(X_i)} = \frac{\text{var}(V)}{\text{var}(V) + \text{var}(U_i)}$ avec ρ : coefficient de corrélation entre X_i et X_j .

2-1 Hypothèses

Nous avons défini l'effectif de la population au temps $t+1$, Z_{t+1} comme la somme des contributions individuelles de la population au temps t :

$$Z_{t+1} = \sum_{r=1}^{Z_t} (U_r + V) \quad \text{on note } \Pr(U_r = i) = p_i, i=0,1,2\dots \text{ et } \sum_{i=0}^{\infty} p_i = 1 ; \Pr(V = k) = v_k$$

d'où $Z_{t+1} = \sum_{r=1}^{Z_t} U_r + Z_t \times V$ et $\sum_{k=0}^{\infty} v_k = 1$

Quelques propriétés peuvent être obtenues en utilisant un outil classique d'étude des processus de ramification, les Fonctions Génératrices de Probabilités (Annexe 1). La

Fonction Génératrice de Probabilités (FGP) $f(s)$ de U_r est définie: $f(s) = \sum_{i=0}^{\infty} p_i s^i$, et la

Fonction Génératrice de Probabilités $g(s)$ de V : $g(s) = \sum_{k=0}^{\infty} v_k s^k$. La Fonction Génératrice de

la somme de variables aléatoires indépendantes est le produit des Fonctions Génératrices (la Fonction Génératrice de $i \times V$ est $g(s^i)$), d'où l'expression de celle de $Z_{t+1} : \sum (p_i f(s)^i \times g(s^i))$. La probabilité d'extinction de la population au temps $t+1$, sachant que $\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=p_i) = p_i = f(0)^i g(0)$ est égale à :

$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=\{p_i\}) = \sum p_i f(0)^i g(0) \geq \sum p_i f(0)^i g(0)^i$ (indépendance des individus), car $g(0)$ est inférieur à 1, donc $g(0) > g(0)^i$ (i étant supérieur à 1)

La probabilité d'extinction lorsqu'il existe une dépendance généralisée entre individus est donc supérieure à celle sous l'hypothèse d'indépendance. Cette dépendance est représentée par le coefficient de corrélation ρ de la somme de deux contributions individuelles à la génération suivante. Dans quelle mesure l'intensité de la corrélation augmente la probabilité d'extinction ?

2-2 Effectif efficace d'extinction

Pour obtenir des résultats plus complets de probabilité d'extinction, notamment grâce à des simulations, il faut attribuer une loi de probabilité à la variable X_i . Nous avons choisi à titre d'exemple une loi de Poisson, de paramètre λ . En effet, le nombre d'individus remplaçant un individu entre t et $t+1$ est fréquemment modélisé par une loi de Poisson (Lebreton, 2000b). Il est alors possible de simuler les trajectoires de populations dans le temps, en tirant à chaque pas de temps et pour chaque individu une variable aléatoire issue d'une loi de Poisson de paramètre λ . Nous commençons par le cas où λ est toujours inférieur à 1 pour se situer dans le cas sub-critique et avoir donc à terme une extinction certaine.

Schématiquement : $1 \rightarrow U + V$ ($U+V$) suit une loi de Poisson de paramètre $\lambda = a+b$, et la corrélation entre U et V est $\rho = a/a+b$.

$$Z_t \rightarrow Z_{t+1} = \sum_{i=1}^{Z_t} U_i + Z_t \times V$$

Le coefficient de corrélation ρ entre U et V représente l'intensité de la dépendance entre les individus : si ρ vaut 1, tous les individus se comportent de la même façon, il n'existe pas de variabilité individuelle. Si ρ est nul, les individus sont indépendants les uns des autres et nous nous trouvons donc ramené au cas usuel.

Dans le cas extrême d'une corrélation de 1 ($\rho = 1$, donc $\lambda = b$), toute la population se comporte comme un seul individu. La probabilité de n'avoir aucun individu à la génération suivante vaut e^{-b} (pour une loi de poisson de paramètre b , $P(X=0)=e^{-b}$).

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=k)=e^{-b} \text{ avec } \lambda=a+b \text{ et } \rho=b/(a+b)=1 \text{ donc } a=0$$

La probabilité d'extinction annuelle est alors indépendante de l'effectif de la population, elle ne dépend que de son taux moyen de renouvellement. Or même avec un taux de renouvellement moyen de 0,99, donc très proche de 1, la probabilité d'extinction annuelle de la population est supérieure à 10%, quelque soit l'effectif de la population. Dans notre exemple, $e^{(-0,99)}=0,3716$, il y a en moyenne 37,16% des populations qui s'éteignent par pas de temps. Cette valeur élevée résulte bien sûr de la dépendance totale entre individus.

Dans le deuxième cas extrême d'une corrélation nulle ($\rho=0$, donc $\lambda=a$), c'est-à-dire d'indépendance entre individus, chaque individu est remplacé en moyenne par « a » individus toujours selon une loi de poisson de paramètre λ . La probabilité qu'un individu ne soit pas remplacé, c'est-à-dire la probabilité d'extinction individuelle vaut $e^{(-a)}$. Comme tous les individus sont indépendants, la probabilité que tous les individus d'une population de taille k ne donnent aucun descendant vaut alors le produit des probabilités individuelles. Dans notre cas, cette probabilité vaut $e^{(-0,99)k}$. **La probabilité d'extinction annuelle est alors dépendante de l'effectif de la population au temps précédent : plus l'effectif de la population augmente, plus sa probabilité d'extinction diminue** (Fig. 5). On retrouve les conclusions classiques selon lesquelles les populations de petits effectifs sont les plus vulnérables.

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=k)=\left(e^{-a}\right)^k \text{ avec } \lambda=a+b \text{ et } \rho=b/(a+b)=0 \text{ donc } b=0$$

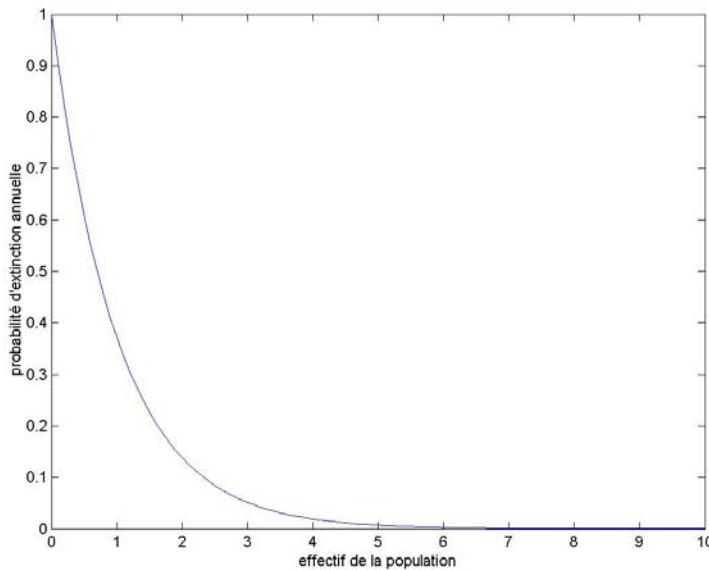


Figure 5 : Probabilité annuelle d'extinction $P(0)$ d'une population à distribution de remplacement Poisson (0,99) en fonction de l'effectif de la population μ selon la relation $P(0)=e^{(-0.99)\mu}$.

Entre ces deux cas extrêmes, que se passe-t-il ? Pour une population d'effectif i au temps t , la probabilité d'extinction à la génération suivante est :

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=i) = (e^{-a})^i e^{-b}$$

et pour l'ensemble des trajectoires de la distribution $\{b_i\}$:

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=\{b_i\}) = \sum b_i e^{-ai} e^{-b}$$

Si l'on approche la distribution $\{b_i\}$ par son espérance notée μ en négligeant sa dispersion, on obtient alors :

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=\{b_i\}) \approx e^{-b} (e^{-a})^\mu$$

Si l'on compare l'effectif μ à **un effectif efficace μ' , effectif d'une population dont les individus seraient indépendants et qui donnerait la même valeur de la probabilité d'extinction** c'est-à-dire :

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=\{b_i\}) = e^{-(a+b)\mu'}$$

On obtient alors une relation entre μ et μ' :

$$\boxed{\mu' = \mu - \rho(\mu - 1)} \quad (\text{équation 1})$$

En traçant la fonction $\mu'=f(\mu)$ (Fig. 6), on constate bien que pour les fortes valeurs de corrélation, une forte augmentation de l'espérance provoque un faible accroissement de l'effectif efficace.

Si l'on note P la probabilité d'extinction individuelle :

$$\Pr(Z_{t+1}=0/Z_t=\{b_i\}) \approx P^{\mu'} \approx P^{\mu - \rho(\mu - 1)} \quad (\text{équation 2})$$

On retrouve bien dans le cas où ρ vaut 1, un effectif efficace de 1 : toute la population se comporte comme un seul individu, et dans le cas où ρ vaut 0, un effectif efficace égal à l'effectif réel. Entre les deux, **plus ρ tend vers 1, moins l'effectif réel de la population a une influence sur l'effectif efficace, et plus l'extinction de la population dépend de la probabilité d'extinction individuelle.**

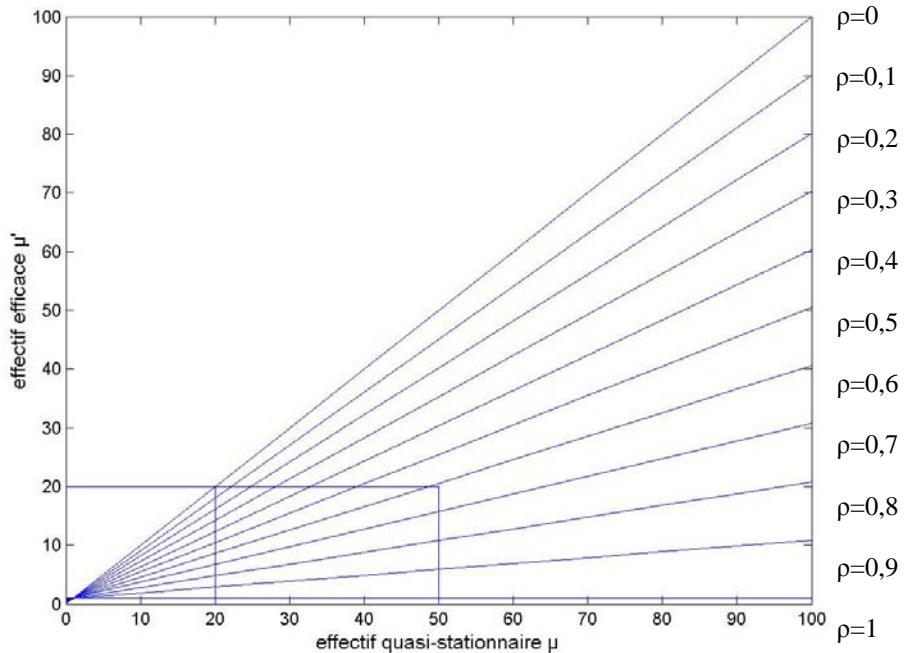


Figure 6 : Effectif efficace μ' d'une population en fonction de l'effectif quasi-stationnaire μ et du coefficient de corrélation entre individus ρ , selon la relation $\mu' = \mu - \rho(\mu - 1)$. On voit par exemple qu'une population d'effectif $\mu = 50$ avec une corrélation entre individus $\rho = 0,6$ a le même risque d'extinction qu'une population d'effectif $\mu = 20$ dans laquelle les individus sont indépendants.

2-3 Vérification de la qualité de l'approximation par simulation

Dans la partie précédente, les calculs ont abouti à une formule d'effectif efficace d'extinction en fonction du degré de corrélation entre individus et de l'effectif moyen de la distribution quasi-stationnaire. Pour vérifier la qualité de cette approximation, j'ai évalué par simulation les différents paramètres de cette expression. Dans ce but, j'ai simulé les trajectoires en nombre suffisant pour qu'au bout de 100 pas de temps, il subsiste encore 500 populations non éteintes. Sur les derniers pas de temps (en pratique lorsque l'on a atteint la distribution quasi-stationnaire), on estime la probabilité d'extinction annuelle, la moyenne des effectifs des populations non-éteintes et la distribution des effectifs des populations $\{b_i\}_{i \in N^*}$.

Ces simulations sont répétées pour des valeurs de ρ allant de 0 à 0,5 obtenues en faisant varier a et b mais avec $\lambda=a+b$ constant.

Ainsi, on obtient les valeurs des probabilités d'extinction annuelle pour différentes valeurs de corrélation entre individus. Pour des raisons pratiques, ρ ne varie pas jusqu'à 1 ; à partir de 0,5 la plupart des trajectoires s'éteignent. Pour obtenir 500 trajectoires non-éteintes au bout de 100 pas de temps, cela demande un nombre de répétitions beaucoup trop important.

L'estimateur \hat{p}_t de la probabilité d'extinction de la population $\Pr(Z_t=0/Z_{t-1}=\{b_i\})$ représente le nombre de trajectoires éteintes au pas temps t par rapport au nombre de trajectoires non-éteintes au pas de temps $t-1$:

$$\hat{p}_t = 1 - \left(\frac{N_t}{N_{t-1}} \right) \text{ avec } N_t : \text{nombre de trajectoires non-éteintes au temps } t$$

Cette probabilité augmente avec l'intensité de la corrélation. (Fig. 7).

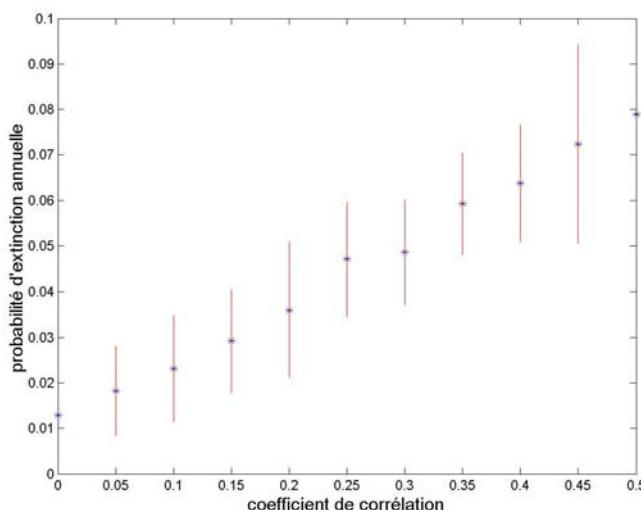
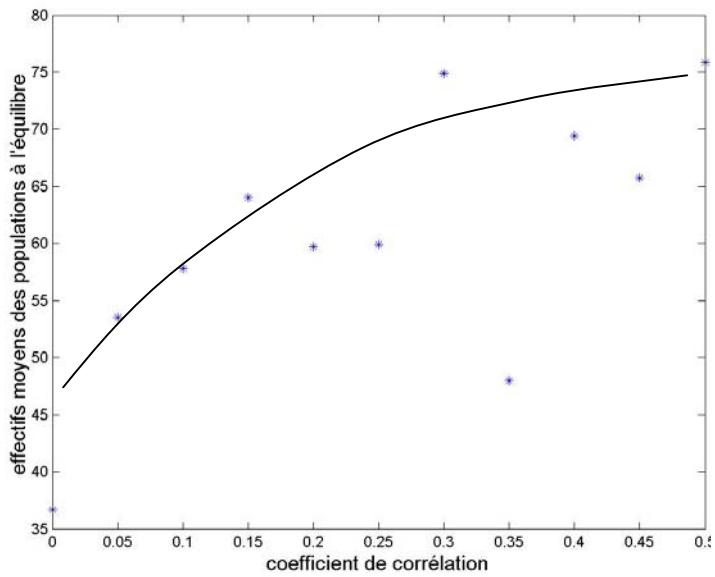
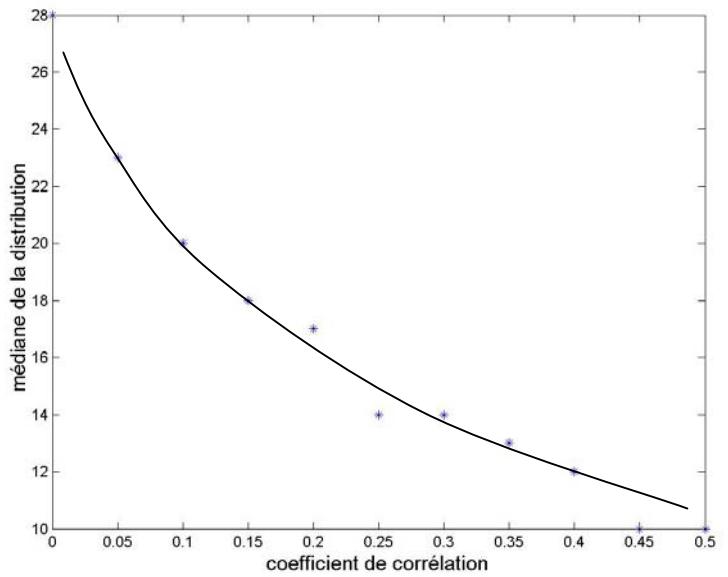


Figure 7: Augmentation de la probabilité annuelle d'extinction d'une population simulée selon un processus de ramification en temps discret (voir explication dans le texte) en fonction du coefficient de corrélation entre individus.

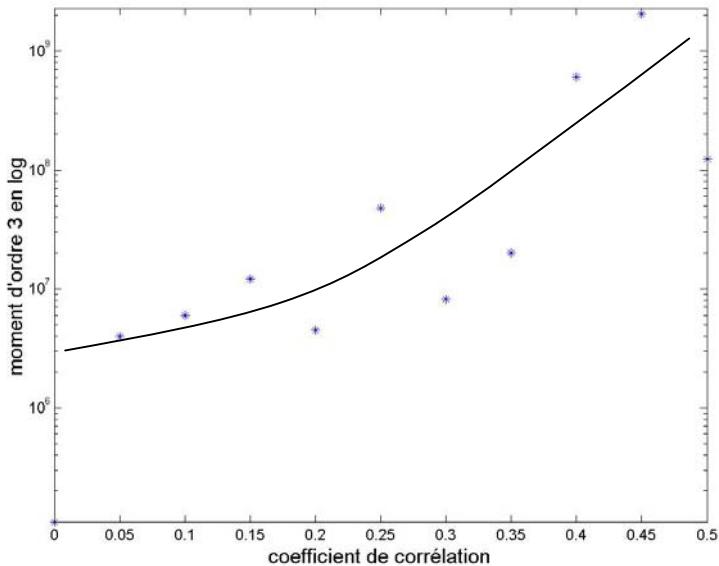
En ce qui concerne les paramètres de la distribution quasi-stationnaire, son espérance $\hat{\mu}$ (c'est-à-dire **l'effectif moyen des populations non-éteintes**) augmente avec ρ (Fig. 8) alors que la médiane diminue. Ce qui est confirmé par le moment d'ordre 3, coefficient d'asymétrie, qui croît avec l'augmentation de la corrélation, tout comme l'écart type de la distribution.



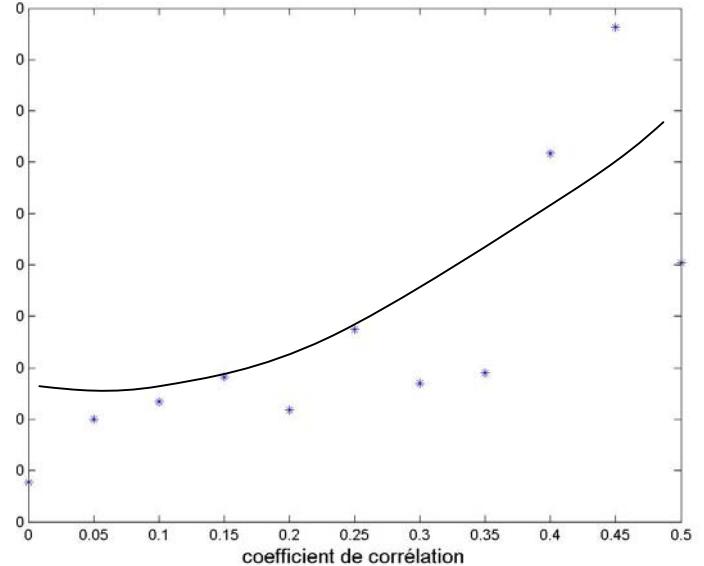
a : espérance



b : médiane



c : asymétrie



d : écart-type

Figure 8 : Caractéristiques de la distribution quasi-stationnaire de populations simulées en fonction du coefficient de corrélation entre individus. Courbes ajustées visuellement.

Si l'on reprend l'expression (2), et que l'on évalue la probabilité d'extinction en fonction de l'espérance de la distribution μ , et du coefficient de corrélation ρ , les valeurs de probabilité calculées et celles estimées par simulation sont totalement différentes (Tableau 1).

ρ	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5
P(0)	1.32e-002	2.48e-002	3.94e-002	4.65e-002	6.06e-002	7.85e-002
moyenne m	36,44	57,73	64,17	65,67	64,27	73,19
$e^{(-0,99) * (m - \rho(m-1))}$	2,13e-016	4,12e-023	6,89e-023	1,27e-020	1,77e-017	1,12e-016
médiane m'	26	22	18	12	11,5	10
$e^{(-0,99) * (m - \rho(m-1))}$						

Tableau 1: Probabilité d'extinction obtenue par simulation P(0) et calculée selon l'équation (2) : $P(0) = P^{\mu - \rho(\mu-1)}$ avec P probabilité d'extinction individuelle égale à $e^{-0,99}$ avec μ égale à l'espérance de la distribution et μ égale à la médiane de la distribution

En reprenant la même démarche, mais avec la médiane cette fois, les valeurs calculées de probabilité d'extinction restent plus élevées que les valeurs obtenues par simulation, mais elles suivent la même tendance: elles augmentent avec le coefficient de corrélation ρ . Plus la corrélation entre individus est forte, plus il existe de populations à forts effectifs, ce qui augmente l'espérance de la distribution, alors que la majorité des trajectoires se situent vers les petits effectifs et font diminuer la médiane. La distribution est de plus en plus asymétrique (Fig. 9). Dans l'expression (1), il faudrait donc plutôt utiliser la médiane de la distribution que son espérance. Ce serait un point à reprendre dans le développement d'approximation de l'effectif efficace d'extinction pour des distributions dissymétriques.

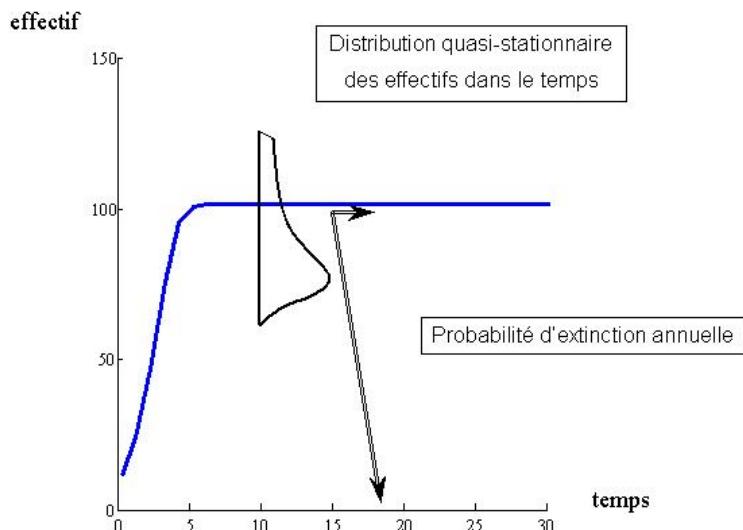


Figure 9 : Asymétrie de la distribution quasi-stationnaire des effectifs non-éteints en cas de corrélations entre individus.

Lorsque la dépendance entre individus est forte, la distribution des effectifs non-éteints est très asymétrique. L'espérance de la distribution représente mal l'état d'une population ; ce n'est pas parce qu'elle est élevée que la population s'éloigne de l'extinction.

Mais même si le paramètre μ de l'équation (1) et (2) n'est pas simple à déterminer, et demande des études plus poussées sur le sujet, cette formule de probabilité n'en reste pas moins très pertinente : **elle permet de représenter l'effet de la corrélation entre individus comme une perte d'effectifs par rapport à une population d'individus indépendants, et montre qu'une variation de l'intensité de la corrélation modifie beaucoup cette perte d'effectifs.**

La critique principale de ce résultat ne se porte pas tant sur l'estimation du paramètre μ , que sur le modèle utilisé. En effet, dans ce modèle, chaque individu est remplacé en moyenne par m individus (m étant l'espérance de X_i), avec m constant dans le temps et indépendant de la densité de la population. Un modèle réaliste du point de vue biologique devrait incorporer de la densité-dépendance c'est-à-dire une régulation des paramètres démographiques selon la densité de la population.

3- Densité Dépendance

Jusqu'à présent nous avons considéré que les populations pouvaient croître sans limite, et dans nos simulations, certaines trajectoires atteignent de grands effectifs par rapport à l'effectif initial. Dans les premières parties, nous avons posé l'hypothèse de populations à croissance densité-indépendante. Or, même si les premiers modèles de démographie (proposés par Malthus dans son « *Essay on Population* » en 1798.) postulaient une croissance exponentielle, sans limite, ceux-ci n'ont pas de réalité biologique : une croissance exponentielle à long terme est impossible et il existe inévitablement une régulation des effectifs des populations (Boyce, 1992). La raison d'un tel comportement est variée : une grande population épuise les ressources rapidement, les individus deviennent des proies plus accessibles... Les performances démographiques se détériorent alors avec l'accroissement des effectifs : on parle de régulations « densité-dépendantes ». L'existence d'un rétrocontrôle négatif sur les performances démographiques réduit les fluctuations des effectifs et peut diminuer de façon importante les risques d'extinction (Ginzburg et al., 1990). Or l'estimation des paramètres de densité-dépendance (capacité limite et taux de croissance intrinsèque de la population dans le cas d'un modèle logistique) étant mal-aisée, l'usage de modèles densité-indépendants reste le plus courant. Ceux-ci sont censés surestimer les probabilités d'extinction par rapport aux modèles densité-dépendants, leur usage resterait donc justifié. L'existence d'une corrélation entre individus peut changer le comportement des modèles densité-dépendants vis-à vis de l'extinction, ces deux facteurs n'agissant pas dans le même sens : l'un à tendance à réduire les fluctuations d'effectifs et à diminuer les risques d'extinction, l'autre agit exactement dans le sens opposé.

3-1 Processus de Ramification Densité Dépendants

Pour réaliser des analyses de viabilité des populations avec corrélation entre individus et densité dépendance, on utilise un processus de ramification qui intègre de la densité dépendance. Ce type de processus de ramification est caractérisé par une contribution individuelle à la génération suivante $X_{i,t}$ variable dans le temps : elle diminue avec l'augmentation des effectifs. L'extinction est certaine si pour toutes les populations

d'effectifs i supérieurs à un effectif seuil i_0 , l'espérance de $X_{i,t}$ est inférieure à 1 (Gosselin, 1997). Autrement dit, lorsque la population a atteint un effectif assez important, chaque individu est remplacé en moyenne par moins de 1 individu, ce qui est correspond à l'hypothèse de régulation démographique. Dans de telles conditions, Gosselin (1997) démontre qu'il existe une distribution quasi-stationnaire et une probabilité d'extinction par pas de temps. Pour représenter la corrélation entre contributions individuelles, on reprend la même approche que dans le cas du modèle densité-indépendant : un individu est remplacé à la génération suivante par X_i individus, somme de deux variables aléatoires indépendantes U_i et V , et tel que la covariance de la contribution de deux individus à la génération suivante est égale à la variance de V .

Pour simuler la densité-dépendance, nous avons utilisé un modèle logistique, dans lequel la croissance de la population est nulle pour un effectif K (appelé capacité limite), tandis que pour des effectifs supérieurs à K , la croissance de la population est inférieure à 1. Le taux de croissance maximum de la population r représente le temps mis par la population pour atteindre l'effectif d'équilibre K dans un modèle déterministe (Case, 1999). Dans notre simulation, la variable aléatoire X_i suit encore une loi de Poisson de paramètre λ qui varie selon l'effectif de la population Z au temps t . Le paramètre λ est égale à $e^{r(1-\frac{Z}{K})}$ avec r le taux de croissance maximum de la population et K la capacité limite, ce qui entraîne : $E(Z_{t+1}/Z_t = z) = e^{r(1-\frac{z}{K})}$. Il s'agit donc d'un équivalent stochastique du modèle de Ricker (1975) en temps discret.

3-2 Effectif efficace d'extinction et densité dépendance

Différentes valeurs de paramètres de densité dépendance sont attribuées au modèle ; la capacité limite K varie de 30 à 100 et le taux de croissance intrinsèque de la population r varie de 0,1 à 0,3. Nous ne nous sommes pas attachés aux valeurs de r plus élevées conduisant dans les modèles déterministes à des comportements chaotiques. Sans corrélation, la probabilité d'extinction de la population diminue avec des fortes valeurs de K et r , ce qui va dans le sens d'un effet modérateur de la densité dépendance sur le risque d'extinction de la population. Dans un premier temps, le taux d'accroissement est fixé à 0,1 et la capacité limite K varie de 30 à 100. La probabilité d'extinction de la population au bout de 100 pas de temps s'accroît

avec l'augmentation du coefficient de corrélation ρ (Fig. 10) pour toutes les valeurs de K . Dans un deuxième temps, la capacité limite K est fixée à 50, et le taux d'accroissement r varie de 0,1 à 0,3. La tendance est similaire, à savoir l'accroissement de la probabilité d'extinction avec l'intensité de la corrélation (Fig. 11), quelle que soit la valeur de r .

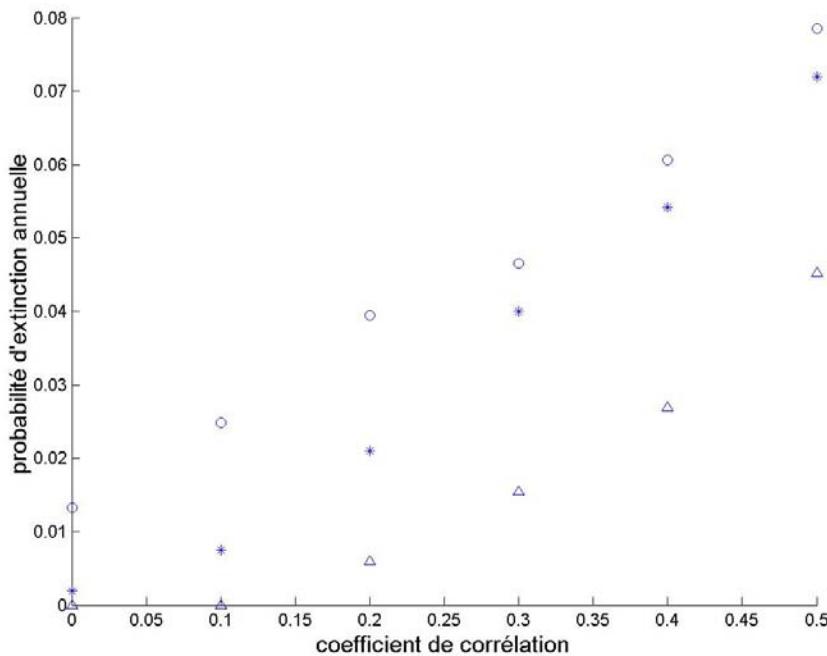


Figure 10 : Probabilité d'extinction obtenue par simulation d'un processus de ramification densité dépendant, en fonction du coefficient de corrélation entre individus, pour un effectif à l'équilibre K fixé à 50 (et pour un taux de croissance maximum $r = 0,01$ (°) ; 0,1 (*); 0,2 (^))

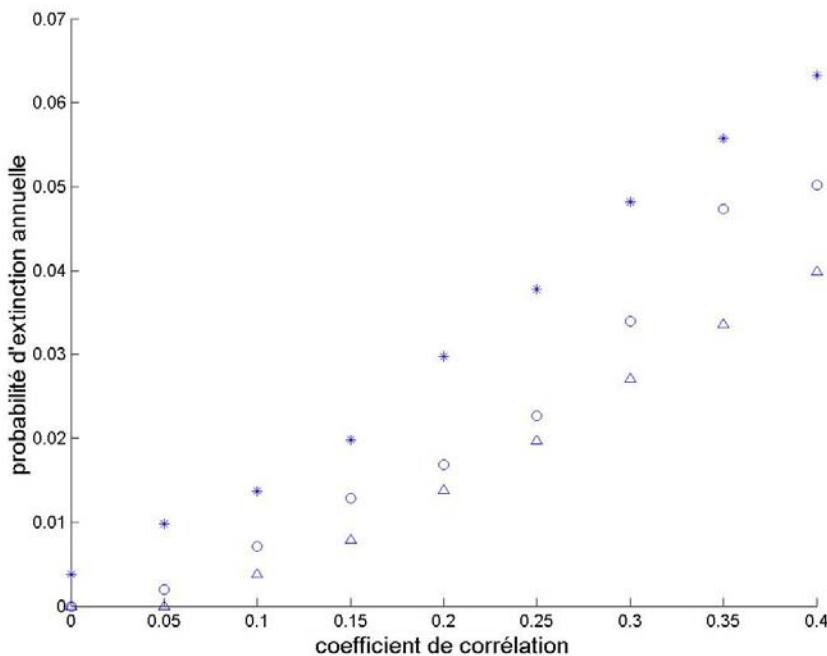


Figure 11 : Probabilité d'extinction obtenue par simulation d'un processus de ramification densité dépendant, en fonction du coefficient de corrélation entre individus, pour un taux de croissance maximum r fixé à 0,1 (et pour un effectif à l'équilibre $K=30$ (*); 60 (°); 100 (^)).

La variation de la probabilité d'extinction (notée $P(0)$) à chaque pas de temps avec la corrélation entre individus est donc très forte. Si l'on relie le logarithme de la probabilité d'extinction estimée par simulation aux paramètres du modèle par régression multiple, on obtient les relations suivantes :

$$P(0) = e^{-5,187 - 0,00594K + 6,320\rho} \text{ équation (3) avec } r^2=0,932$$

$$P(0) = e^{-4,847 - 8,858r + 7,091\rho} \text{ équation (4) avec } r^2=0,964$$

Les équations permettent de calculer un véritable coefficient de sensibilité. On peut aussi comparer grossièrement les pentes des 3 paramètres étudiés, en les rapportant à l'ampleur des variations des paramètres :

$\Delta \log P = 1,26$ pour une variation de 0,2 unités de corrélation alors que $\Delta \log P = -0,416$ pour une augmentation de K de 70

$\Delta \log P = 3,6$ pour une variation de 0,2 unités de corrélation alors que $\Delta \log P = -1,77$ pour une augmentation de r de 0,2 unités.

Une faible variation de l'intensité de la corrélation entre individus entraîne une forte variation de la probabilité d'extinction de la population, tandis qu'une forte variation de K ou de r entraîne une faible variation de la probabilité d'extinction de la population. **Le facteur principal qui agit sur la variation de la probabilité d'extinction dans un modèle densité dépendant est le facteur de dépendance entre individus, bien avant les paramètres d'intensité de la densité dépendance.**

Mais on peut également analyser ces simulations en référence à la formule d'approximation de la probabilité d'extinction par pas de temps développée précédemment :

$$P(0)=P^{\mu-\rho(\mu-1)} \text{ avec } P : \text{probabilité d'extinction individuelle}$$

De fait, au voisinage de l'équilibre, la distribution de remplacement étant une loi de Poisson, P est voisin de $\text{Pr}(X=0)$ pour une loi de Poisson de paramètre 1, soit e^{-1} .

$$\text{On obtient alors } P(0)=e^{-\mu+\rho(\mu-1)} \text{ ou encore } \log P(0)=-\mu+\rho(\mu-1).$$

L'analyse par régression multiple de $\log P(0)$ en fonction de K et ρ conduit à $\log P(0) = -5,187 - 0,00594K + 6,320\rho \approx -5,187 + 6,320\rho$. Cette équation est très proche de notre approximation théorique puisque à la similitude $-\mu$ et $(\mu-1)$ correspond celle entre ordonnée à l'origine (-5,187) et pente de ρ (6,320). Elle suggère un très faible effectif efficace d'extinction, voisin de 6, même pour des valeurs de K élevées et de faibles valeurs de ρ . Dans ce type de populations, les excursions vers les faibles valeurs sont donc suffisamment fréquentes pour abaisser l'effectif efficace d'extinction considéré en dessous de l'effectif à l'équilibre.

En employant -même si c'est dans le contexte une approximation encore plus grossière car les Distributions Quasi-Stationnaires sont fortement dissymétriques -l'approche de l'effectif efficace d'extinction pour une Distribution Quasi-Stationnaire normale de Niel (2000), on obtient des valeurs d'effectifs efficaces d'extinction à partir de K et de l'écart-type de la distribution. Ces effectifs efficaces calculés sont négatifs et très élevés en valeur absolue, du fait de la forte asymétrie de la distribution des effectifs à l'équilibre pour lesquels l'approximation par une distribution normale est inefficace. Des analyses supplémentaires et plus précises sont à poursuivre dans ce sens, afin d'avoir une formule d'effectif efficace prenant en compte la forme de la distribution et la corrélation entre individus. Mais cette approche d'effectifs efficaces d'extinction est à développer : **elle permet en effet de comparer différents facteurs influençant l'extinction en ayant une idée immédiate et lisible de leurs effets respectifs, et de prendre alors les mesures de conservation nécessaire pour maintenir les populations à des risques d'extinction acceptables.**

Ces premières analyses montrent donc un rôle extrêmement fort de la corrélation entre individus et suggèrent également que les approches assez générales et simples de l'effectif efficace d'extinction sont à portée de main. Cette importance de la corrélation entre individus amène donc à tenter de l'interpréter plus finement : la nature de la variabilité qu'elle engendre est ainsi discutée dans le prochain paragraphe. Conformément à nos objectifs d'ensemble, il reste également à juger du rôle de cette corrélation face à d'autres types de dépendance entre individus. C'est l'objet du chapitre 6.

Que ce soit dans un modèle incorporant ou non un effet de densité-dépendance, on note l'aspect de plus en plus erratique des trajectoires des populations avec l'augmentation de la corrélation, du à de grandes fluctuations des tailles d'effectifs d'un pas de temps à l'autre (Fig. 12). Ce type de fluctuations ressemble à de la stochasticité environnementale (définie comme la variabilité des conditions environnementales, qui affecte tous les individus de la même façon) : la valeur prise par la variable aléatoire de corrélation V fluctue dans le temps, elle peut être élevée à un moment donné, et alors tous les individus de la population génèrent beaucoup d'individus, puis faible au pas de temps suivant, et réduire brusquement l'effectif de la population. Or l'environnement dans lequel vivent les animaux est fluctuant dans le temps, il est parfois favorable, par exemple en cas d'abondance de ressources alimentaires, puis devient brusquement hostile comme dans le cas de fortes sécheresses. Cette variation de l'environnement se répercute sur les populations : lorsque les conditions sont favorables la

survie et la reproduction sont globalement meilleures pour toute la population, et l'inverse lorsque les conditions sont mauvaises.

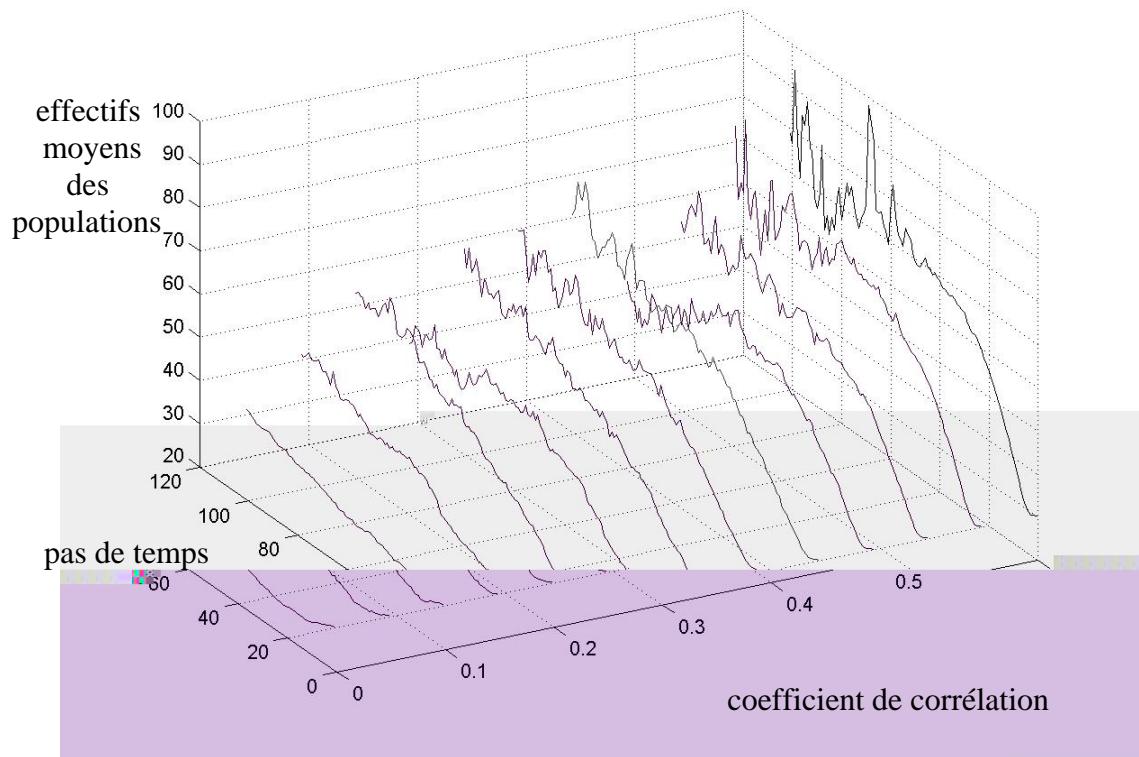


Figure 12 : Effectifs moyens de populations obtenus par simulation d'un processus de ramification densité indépendant, en fonction du temps et du coefficient de corrélation entre individus.

4-Dépendance généralisée entre individus et variabilité de l'environnement

Eengen et Saether (1998) ont montré que la stochasticité environnementale utilisée classiquement dans les modèles démographiques se décompose, dans l'étude de processus de vie et de mort, en somme de la variance environnementale et de la covariance des contributions de deux individus.

La stochasticité environnementale est prise en compte dans certains modèles de processus de ramifications : on appelle de tels modèles les Processus de Ramifications en Environnement Aléatoire (« Branching Process with Random Environments », BPRE en anglais) (voir par exemple Arthreya et al., 1972, page 249). Dans ce cas, la contribution X_i de chaque individu i à la génération suivante suit une loi de probabilité qui varie dans le temps et représente les fluctuations de l'environnement et son impact sur les paramètres démographiques de la population. En cas d'environnement défavorable une année, comme par exemple une faible pluviométrie, les ressources alimentaires diminuent, ce qui se répercute sur toute la population et le nombre d'individus qui se reproduisent et/ou qui survivent diminue : la contribution de chaque individu à la génération suivante est plus faible. En cas d'année favorable au contraire, celle-ci augmente. La fonction génératrice de l'effectif de la population Z_i au temps i , au lieu d'être identique dans le temps (une seule fonction génératrice de Z_i : $f(s)$), est différente à chaque pas de temps : $f_i(s)$ est une fonction génératrice aléatoire. La fonction génératrice d'une population Z au temps $t+1$ est l'espérance de fonction génératrice d'une population Z au temps t : $f_{t+1}(s) = E\{f_{t-1}(f_t(s))\}$.

Dans le cas de dépendance entre individus, si la fonction génératrice de Z_t est $f(s) = \sum_{i=0}^{\infty} p_i s^i$, celle de Z_{t+1} est $\sum (p_i f(s)^i \times g(s^i))$ soit $\sum_k v_k \left\{ \sum p_i f(s)^i s^{ki} \right\} = E\left(\sum p_i f(s)^i s^{Vi}\right)$. On retrouve bien une fonction génératrice de probabilité d'un Processus de Ramifications en Environnement Aléatoire de fonction génératrice aléatoire $f(s)s^V$.

La dépendance entre individus génère donc un processus aléatoire de même nature que de la variation de l'environnement. Eengen et Saether (1998) décomposent la stochasticité environnementale en somme de la variance de l'environnement et corrélation entre individus. Ce découplage n'est pas indispensable ; la corrélation entre individus entraîne

une réaction des populations face à des modifications d'environnement, les deux phénomènes sont confondus.

La variation dans le temps de l'effectif d'une population est due à la fois à la stochasticité démographique et à la stochasticité environnementale. La difficulté consiste à séparer la part de chacun de ces facteurs dans la variation des effectifs de la population. Or la variation intra-individuelle inter-année (soit le fait qu'un individu ne se comporte pas de la même manière à chaque pas de temps) est engendrée à la fois par de la stochasticité environnementale et par de la stochasticité démographique). Par contre, la stochasticité démographique augmente la variation inter-individuelle intra-année (le fait que tous les individus ne se comportent pas de la même manière sur un pas de temps, du au tirage aléatoire des paramètres démographiques) tandis que la stochasticité environnementale diminue cette même variation entre individus. La corrélation intra-année entre individus résume alors la force de la stochasticité environnementale vis-à-vis de la stochasticité démographique. Il existe une analogie exacte entre le coefficient de corrélation entre individus ρ et le **coefficient de corrélation intra-classe dans le cas d'une analyse de variance avec modèle à effet aléatoire (ex Scheffé, 1959, page 223)**. A partir de données démographiques, il est alors possible d'estimer la variance environnementale.

5-Effet Allee

Le plus souvent, lorsque l'on s'intéresse à la préservation d'une espèce ou d'une population, elle a déjà atteint de faibles effectifs. La diminution des effectifs se répercute fortement sur les espèces sociales, qui s'alimentent ou se protègent en groupe (Birkhead, 1977)). C'est particulièrement le cas chez de nombreux grands carnivores comme les lions ou les lycaons, dont le succès reproducteur, la survie juvénile et l'alimentation sont améliorées de manière significative par la taille du groupe social (McCloud, 1997). Ce type de comportements a été analysé par Warder Clyde Allee en 1931, qui en a déduit des effets sur le taux d'accroissement de la population : contrairement au phénomène de densité dépendance, il existe une relation positive entre le taux de croissance de la population et sa densité, jusqu'à un effectif seuil K' , puis à nouveau on retrouve un effet densité dépendance classique. (Courchamp et al., 1999, Stephens et Sutherlands, 1999). En d'autres termes, plus l'effectif est faible, plus le remplacement moyen par individu m diminue (Fig. 13). Les conséquences d'un effet Allee en analyse de viabilité des populations sont extrêmement importantes, ce mécanisme crée un seuil critique ou un effectif critique de population au-delà duquel l'extinction est beaucoup plus probable voire inévitable.

Remplacement moyen par individu

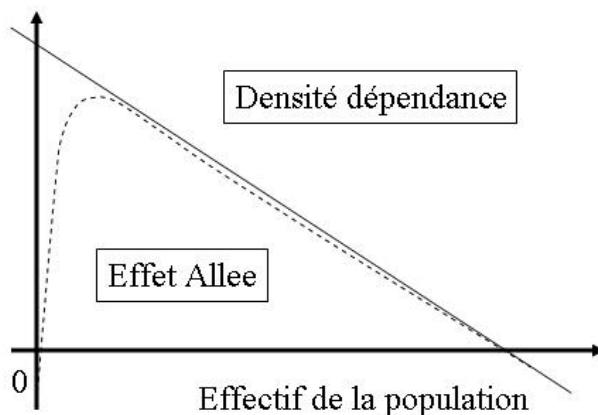


Figure 13 : Remplacement moyen par individu en présence de densité dépendance sans effet Allee (____) ou avec un effet Allee (---).

Or nous avons vu jusqu'à présent que l'existence de dépendance entre individus augmentait fortement la probabilité d'extinction de la population. Si l'on tien compte en plus d'un effet Allee, est-ce que le risque d'extinction est encore plus important, ou bien comme dans le cas de l'effet densité-dépendance, l'effet Allee est négligeable devant l'effet de la dépendance entre individus sur les risques d'extinction ?

5-1 Processus de Ramification avec effet Allee

Dans le cas d'un effet Allee, comme dans le cas d'un effet densité dépendance, la contribution individuelle à la génération suivante $X_{i,t}$ varie dans le temps suivant les effectifs de populations : elle est faible pour de petits effectifs, augmente jusqu'à ce que l'effectif atteigne un certain nombre puis diminue à nouveau comme dans le cas en densité dépendance. De la même façon que pour un processus de ramification densité dépendance, l'extinction est certaine si pour toutes les populations d'effectifs i supérieurs à un effectif seuil i_0 , l'espérance de $X_{i,t}$ est inférieure à 1. Il existe donc aussi dans ce cas une distribution quasi-stationnaire et un taux de croissance asymptotique (Gosselin, 1997).

Pour simuler cet effet Allee, nous avons utilisé le schéma suivant : la variable aléatoire X_i suit encore une loi de Poisson de paramètre λ qui varie selon l'effectif de la population Z

au temps t . Le paramètre λ est égal à $e^{r\left(1-\frac{Z}{K}\right)} \times \frac{e^{(\alpha+\beta Z)}}{1+e^{(\alpha+\beta Z)}}$ équation dans laquelle α et β sont

des paramètres qui caractérisent l'intensité de l'effet Allee. Ce qui entraîne : $E(Z_{t+1} / Z_t = z) = e^{r(1-\frac{z}{k})} \times \frac{e^{(\alpha+\beta z)}}{1+e^{(\alpha+\beta z)}}$.

5-2 Analyse de sensibilité

Différentes valeurs du paramètre α ont été attribuées au modèle avec effet Allee; il varie de -3,5 à -0,5. Le paramètre K est fixé à 50 et r à 0,1. Le coefficient de corrélation varie lui de 0 à 0,2 seulement, pour des valeurs supérieures, le modèle requiert un nombre de répétitions trop importantes pour atteindre les 500 trajectoires non-éteintes au bout de 100 pas de temps.

Que ce soit le coefficient de corrélation entre individus ou l'intensité de l'effet Allee, les deux effets vont dans le même sens : ils augmentent fortement la probabilité d'extinction de la population (Fig. 14). En reliant le logarithme de la probabilité d'extinction estimée par simulation aux paramètres du modèle par régression multiple, on obtient la relation suivante :

$$P(0) = e^{-4,10-0,248\alpha+7,71\rho} \text{ équation (4) avec } r^2=0,4484$$

Le coefficient de corrélation r^2 de la régression multiple est faible, le modèle de régression multiple s'ajuste mal aux données, il doit probablement manquer un facteur explicatif. Malgré tout, il montre bien que les deux effets vont dans le même sens (alpha étant négatif, cela explique le signe du coefficient) et si on étudie l'impact relatif de α et ρ sur la variation de la probabilité d'extinction à partir de ce modèle, on obtient :

$$\Delta \log P = 0,372 \text{ pour une augmentation d'alpha de 1,5}$$

$$\Delta \log P = 0,771 \text{ pour une augmentation de rho de 0,1}$$

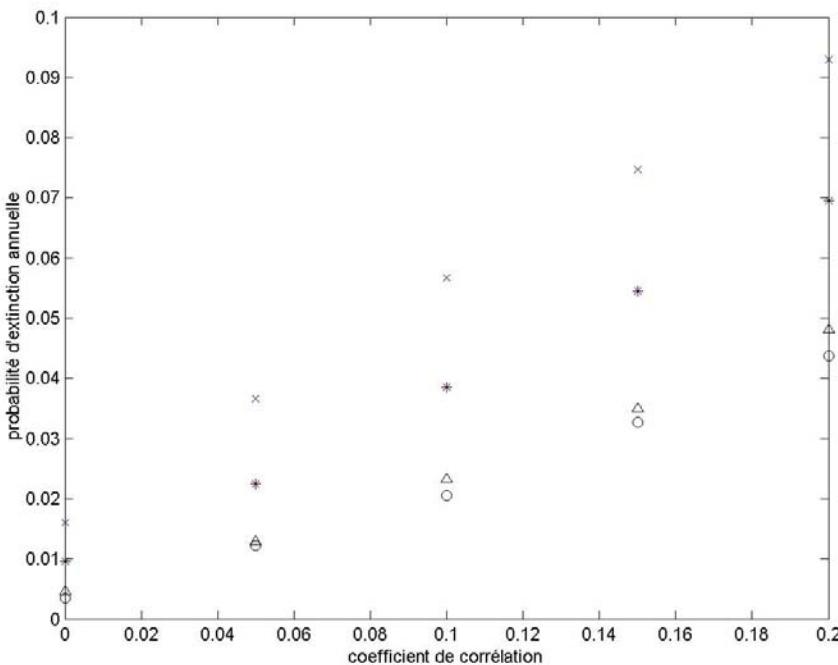


Figure 14 : Probabilité d'extinction obtenue par simulation d'un processus de ramification en fonction de la corrélation entre individus, avec $r = 0,1$, $K = 50$ pour différentes intensité d'effet Allee ($\alpha = -3,5$ (x) ; -2 (*) ; -0,5 (^) ; 0 (o)).

La variation de la probabilité d'extinction est presque aussi importante dans les cas de variation de l'intensité de l'effet Allee et de la corrélation entre individus. L'effet Allee est essentiellement du aux interactions sociales qui existent entre les individus d'une même espèce. Il semble donc y avoir un impact très fort des interactions sociales entre individus sur les risques d'extinction des populations. Un effet Allee associé à de la stochasticité environnementale diminue de manière encore plus drastique l'effectif efficace d'extinction de la population, celui-ci devra donc être pris en compte dans le développement futur de formules d'effectif efficace d'extinction.

Dans le cas d'un effet Allee, l'impact des interactions sociales sur les risques d'extinction de la population s'exprime lors de réductions des effectifs, mais est-ce uniquement le cas ? L'existence de relations de dépendances entre certains individus de la population, c'est-à-dire une dépendance non généralisée, peuvent-elles avoir des conséquences sur les risques d'extinction quel que soit l'effectif de la population ?

6- Interactions sociales

Comme nous l'avons vu dans la première partie, une corrélation uniformément positive entre performances des individus est équivalente à une stochasticité environnementale. Dans bien des cas, seuls quelques individus d'une population sont liés, par exemple entre une mère et son jeune dans les premiers temps de sa vie. Ainsi, chez les éléphants, si la mère meurt dans les 24 premiers mois de la vie de sa progéniture, cette dernière ne peut survivre (Owen-Smith, 1988).

C'est un cas de figure que l'on retrouve chez beaucoup d'animaux, à partir du moment où le jeune qui vient de naître a besoin de soin parental pour survivre (Gubernick et Teferi, 2000). Ce phénomène est particulièrement important chez les mammifères, où le jeune allaité et est donc totalement dépendant de la survie de sa mère, de sa condition physique, de sa disponibilité. Or dans les modèles classiques de dynamique des populations, la survie des jeunes est indépendante de celle de leurs parents.

Cette hypothèse d'indépendance a-t-elle un effet sur le modèle démographique de la population et plus particulièrement sur sa probabilité d'extinction ?

Supposons une population à plusieurs classes d'âges, où les animaux se reproduisent à partir d'un âge α . La survie s_1 des juvéniles et différente de celle des adultes s_2 . Le taux de fécondation f est nul pour les individus d'âge inférieur ou égal à α et constant pour ceux d'âge supérieur.

La population à l'équilibre a une distribution stable de ses classes d'âges, et cette distribution est égale au vecteur propre à gauche de la matrice de Leslie (Caswell, 2001), vecteur noté V . La probabilité d'extinction au temps t d'une population de k individus au temps $t-1$, dépend de la probabilité individuelle d'extinction P_i d'un individu d'âge i

$$P(N_t = 0 / N_{t-1} = k) = \prod_{i=0}^{\infty} P_i^{V_i k} = \left(\prod_{i=1}^{\infty} P_i^{V_i} \right)^k = P^k \text{ avec } P = \left(\prod_{i=1}^{\infty} P_i^{V_i} \right) \text{ et } \sum_{i=1}^{\infty} V_i = 1$$

On peut considérer, en notant P la probabilité d'extinction individuelle telle qu'elle est égale au produit des probabilités d'extinction par classe d'âge élevées à la puissance V_i , qu'une population structurée en classes d'âge est équivalente à une population à une seule classe d'âge, de probabilité d'extinction individuelle P . Cette approche proposée par Niel (2000) permet de traiter de façon simple la probabilité d'extinction d'une population

structurée en classes d'âge comme si elle était formée d'une seule classe d'individus. Dans le cas simple d'individus indépendants et d'un taux de survie identique s pour toute la population, Niel a montré que cette probabilité individuelle P est égale à $(1-s)e^{-(1-s)}$. Ce résultat peut s'étendre au cas d'une population dont la survie juvénile est différente de la survie adulte. Nous verrons par la suite qu'elle permet de prendre en compte une éventuelle dépendance entre parents-enfants.

En notant s_1 la survie juvénile et s_2 la survie adulte, et α l'âge auquel les animaux deviennent reproducteurs, on calcule la probabilité qu'un individu ne contribue pas à la génération suivante. Un individu ne donne aucun individu à la génération suivante (P_i) s'il meurt $(1-s)$ et ne se reproduit pas (e^{-f}) s'il est en âge de se reproduire.

$$\text{si } i < \alpha \quad P_i = (1-s_1) \quad \text{et si } i > \alpha \quad P_i = (1-s_2)e^{-f}$$

Dans une population à l'équilibre quasi-stationnaire, on montre (Annexe 2) que la probabilité d'extinction individuelle $P_{indépendance}$ vaut $(1-s_1)^{\frac{1-s_2}{s_1}} \times e^{-\left(\frac{1-s_2}{s_1}\right)} \times (1-s_2)$.

Dans le cas d'une dépendance parents-enfants forte, lorsqu'un parent meurt (terme « $1-s_2$ »), le jeune ne survit pas. Le terme de reproduction e^{-f} n'est pas à prendre en compte, et P_i vaut $(1-s)$ quel que soit i .

Dans le cas de dépendance parents-enfants, la probabilité d'extinction individuelle $P_{dépendance}$ vaut $(1-s_1)^{\frac{1-s_2}{s_1}} \times (1-s_2)$.

Le rapport $\frac{P_{indépendance}}{P_{dépendance}}$ vaut $e^{\frac{s_2-1}{s_1}}$, s étant compris entre 0 et 1 puisqu'il s'agit d'un taux

de survie, ce rapport est toujours inférieur à 1. Soit R tel que R est égal à $1 - \frac{P_{indépendance}}{P_{dépendance}}$, ce

rapport R quantifie l'effet d'une dépendance parents-enfants sur le risque d'extinction de la population : lorsque R tend vers 0, l'existence d'une dépendance parents-enfants ne modifie pas le risque d'extinction de la population. A l'inverse lorsque R tend vers 1, cela correspond à un fort effet d'une dépendance parents-enfants sur le risque d'extinction de la population.. Si l'on trace la courbe de R en fonction de s_1 et s_2 (Fig. 15), on note que ce rapport diminue avec l'augmentation de la survie adulte et juvénile et qu'il y a un **effet important des faibles taux de survie juvénile sur l'augmentation de la probabilité d'extinction.**

Les interactions sociales entre individus peuvent créer un certain type de dépendance, non pas généralisé à l'ensemble de la population mais restreint à certains individus. Ce type

d'interactions, lorsqu'il est observé biologiquement, doit être pris en considération dans la construction des modèles démographiques, car il tend lui aussi à augmenter la probabilité d'extinction de la population ou de l'espèce considérée, de façon plus ou moins forte selon la longévité de cette espèce. Dans le cas d'espèces longévives ou fortement itéropares, ce type de dépendance devrait à priori avoir un impact assez faible sur les probabilités d'extinction de telles populations. C'est ce que l'on va vérifier sur un exemple, celui de l'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*). Il est intéressant effectivement de voir quelle est l'influence d'une dépendance parents-jeunes dans l'exemple précis d'une espèce, et de la comparer aux autres types de dépendances étudiées jusque là.

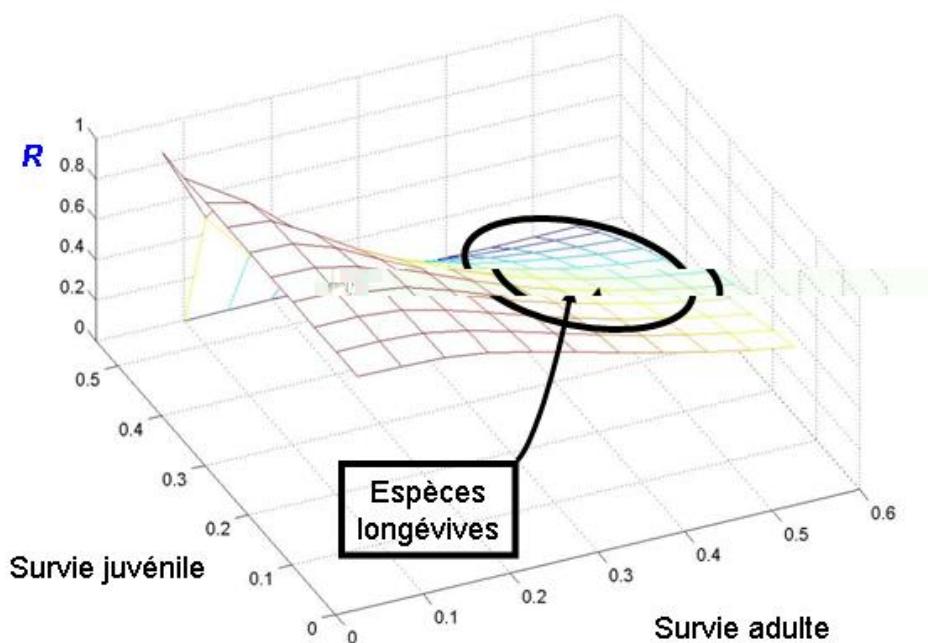


Figure 15 : Effet de la dépendance parents-jeunes sur le risque d'extinction d'une population, dans un modèle structuré en classes d'âges, en fonction de la survie adulte et de la survie juvénile. R correspond au rapport $1 - \frac{P(\text{extinction})_{\text{indépendance}}}{P(\text{extinction})_{\text{dépendance}}}$. Lorsque R tend vers 0, l'effet d'une dépendance parents-jeunes sur le risque d'extinction de la population est faible. A l'opposé, lorsque R tend vers 1, cet effet est très fort.

7-Application à l'Albatros d'Amsterdam

Les interactions entre individus semblent donc en théorie avoir un effet marqué sur la démographie et le risque d'extinction des espèces. Que se passe-t-il si on les incorpore à un modèle démographique ? Quelle est la part des différents types de dépendance étudiés en vraie grandeur ? Concourent-ils tous et de quelle manière, à créer des risques d'extinction plus élevés que dans les modèles conventionnels ? Un sujet d'étude intéressant est l'Albatros d'Amsterdam (*Diomedea amsterdamensis*), espèce endémique à l'île d'Amsterdam, située dans l'extrême sud de l'Océan indien. La population atteint une centaine d'individus, avec une dizaine de couples reproducteurs chaque année (Jouventin et al., 1989), il s'agit d'une espèce classée en annexe une de la convention de Bonn sur la conservation des espèces migratoires (Robertson et Gales, 1998). Des études de démographie et d'analyse de viabilité des populations ont été effectuées sur cette espèce (Weimerskirch et al., 1997), en particulier pour déterminer l'impact de la pêche palangrière et des hameçons utilisés par cette dernière sur la survie adulte et donc sur la démographie de l'espèce. Dans ces études, les phénomènes d'interactions entre individus n'ont pas été pris en compte. Nous allons donc, à partir des traits d'histoire de vie utilisés dans ces modèles, construire différents modèles de démographie, en prenant en compte alternativement puis simultanément différents facteurs de dépendance.

En résumé, les Albatros vivent en moyenne 20 ans, accèdent à la reproduction entre 6 et 9 ans ; ce sont des oiseaux monogames, les couples formés sont stables. Les animaux se reproduisent une année sur deux, avec à chaque fois une seule ponte (Schreiber et Burger, 2001). La population a été divisée en 38 classes différentes, pour des classes d'âges allant de 1 à 20, mais pour les individus âgés de 6 à 20 ans les classes ont été subdivisées : entre 6 et 9 ans trois catégories différentes existent ; les individus immatures, les individus reproducteurs et les individus sexuellement matures mais non reproducteurs. A partir de 10 ans, tous les individus sont sexuellement matures, mais du fait de la reproduction biennale, seule une partie de cette population se reproduit. Le modèle qui nous sert de comparaison comporte de la stochasticité démographique et un effet de densité dépendance. On étudie l'effectif d'une population (la somme des effectifs de chaque classe d'âge) sur 100 pas de temps, avec 3000 répétitions. La probabilité d'extinction cumulée correspond au nombre de trajectoires éteintes à chaque pas de temps par rapport au nombre de répétitions. Le critère de persistance considéré

est classiquement le temps pour lequel 95% des trajectoires sont éteintes. La probabilité d'extinction annuelle est estimée sur les 40 derniers pas de temps.

7-1 Stochasticité environnementale

Comme nous l'avons vu dans la quatrième partie, la stochasticité environnementale correspond à l'existence d'une corrélation entre individus. Les lois de probabilités des paramètres de survie et de reproduction varient alors aléatoirement d'un pas de temps à l'autre. Dans notre modèle, la variation due à l'environnement est modélisée par une variable aléatoire V , de loi uniforme. Cette variable modifie alors l'espérance des lois de probabilités de survie et de reproduction de la population. Le problème consiste à choisir l'intervalle de V , qui détermine la variance de l'environnement. Dans un premier modèle V est tiré dans un intervalle de [-0,1 à 0,1] puis dans un deuxième intervalle de plus grande amplitude : [-0,4 à 0,4]. Ainsi nous pouvons jauger l'effet de l'amplitude de l'intervalle de V sur les risques d'extinction estimés par le modèle.

Par rapport à un modèle de référence, similaire mais sans stochasticité environnementale, les trajectoires sont beaucoup plus variables lorsque l'on ajoute de la stochasticité environnementale et le temps d'extinction de la population est plus court (Fig.16). L'amplitude de l'intervalle dans lequel on tire la variable environnementale modifie énormément le temps d'extinction obtenu par simulation : plus la variance de l'environnement est importante, plus le risque d'extinction augmente. L'amplitude de l'intervalle correspond à la valeur de notre coefficient de corrélation ρ de notre étude générale, avec ρ égal à la variance de V : plus il augmente et plus la variance de V augmente. L'exemple de l'Albatros confirme bien l'effet de la dépendance générale entre individus : plus elle est forte, plus le risque d'extinction augmente. Retrouve-t-on aussi les mêmes conclusions dans le cas d'une dépendance particulière ?

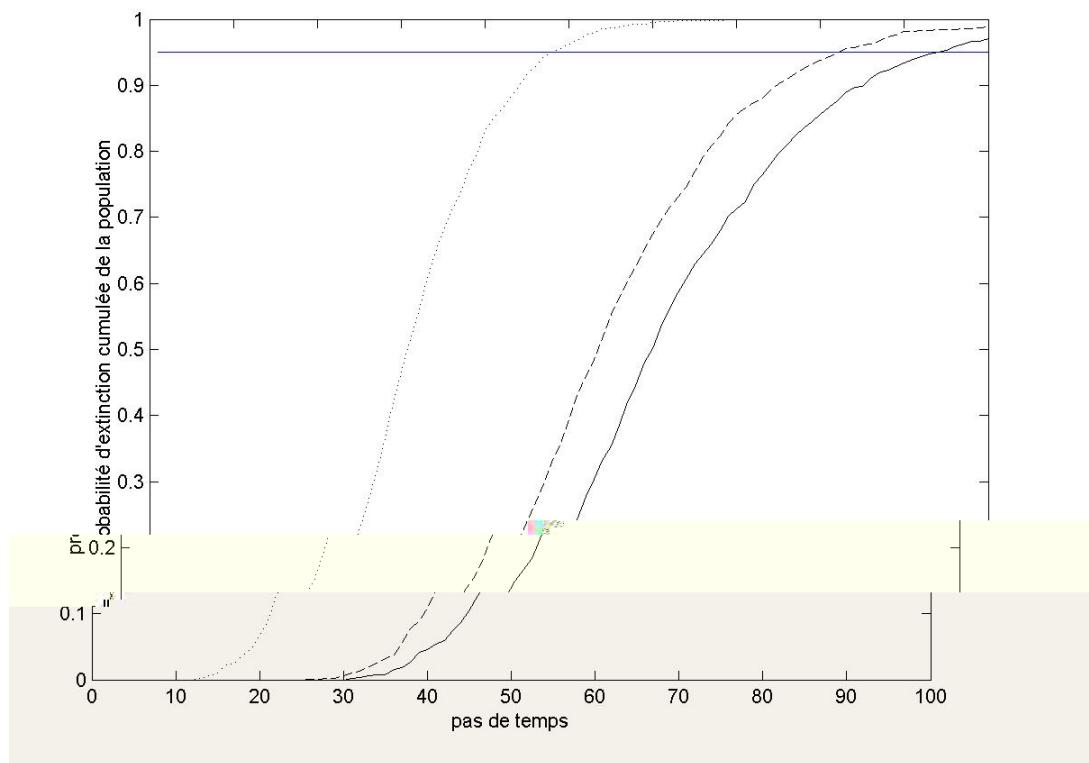


Figure 16 : Probabilité d'extinction cumulée d'une population d'Albatros d'Amsterdam par simulation pour différentes intensités de stochasticité environnementale : intervalle d'amplitude 0,4 (....) ; 0,1 (----) et sans stochasticité environnementale (traits pleins). La droite $y=0,95$ représente la probabilité seuil pour laquelle 95% des trajectoires sont éteintes.

7-2 Dépendance parents-jeunes

Le soin aux jeunes poussins est assuré par les deux parents, aussi bien pour l'incubation que pour l'élevage du jeune. Si un des deux parents meurt durant cette période, l'oisillon meurt systématiquement (Lequette, 1992). Le modèle général est modifié de façon à prendre en compte ce phénomène : les adultes qui ne survivent pas ne donnent pas de descendance. Le taux de survie appliqué aux individus de la première classe d'âge est réajusté de façon à avoir le même taux de survie des oisillons dans les deux modèles.

On observe alors que l'extinction est plus importante lorsque l'on considère la dépendance parents-enfants (Fig. 17), le temps d'extinction est plus court et la probabilité annuelle d'extinction plus élevée, comme ce que l'on avait prédit dans la deuxième partie. Si l'on rajoute en plus dans notre modèle de la stochasticité environnementale, le temps d'extinction diminue de manière encore plus importante, les deux facteurs interagissent. Cela démontre d'autant plus l'intérêt de prendre en compte ce type de dépendances dans les études ultérieures d'analyse de viabilité des populations.

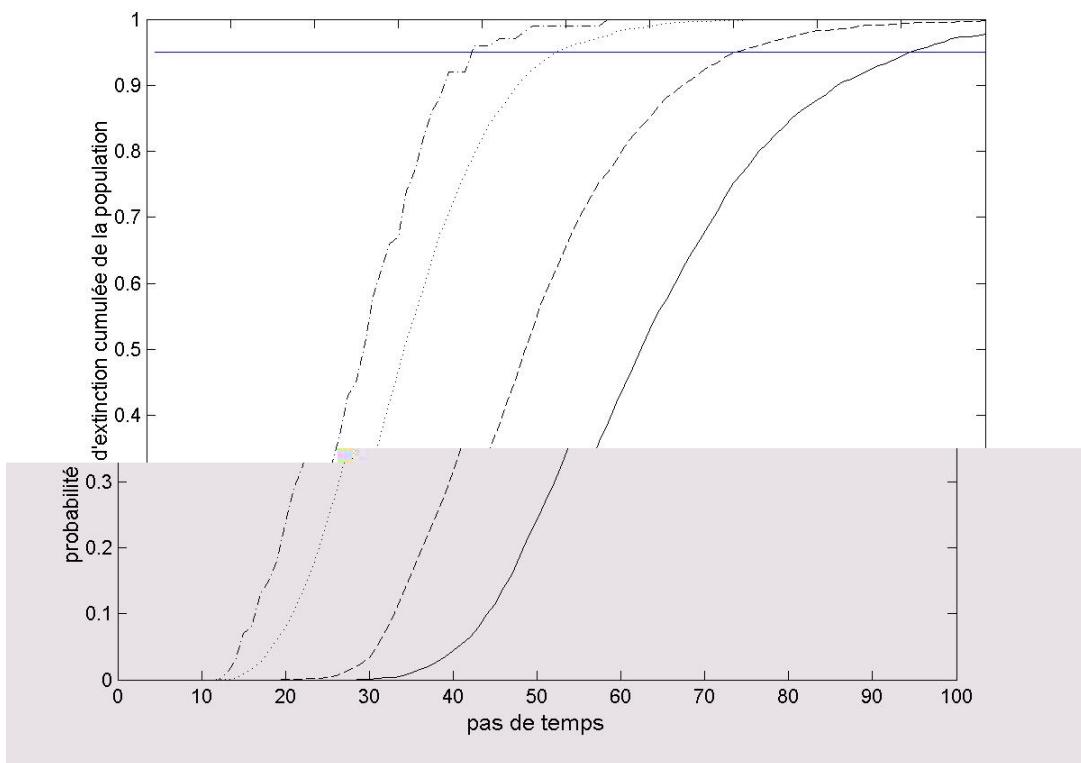


Figure 17 : Probabilité d'extinction cumulée d'une population d'Albatros d'Amsterdam par simulation avec un effet de dépendance parents-jeunes (----), ou bien de la stochasticité environnementale avec un intervalle d'amplitude 0,4 (....) ; les deux effets simultanés (.-.-.) et sans aucun effet (traits pleins). La droite $y=0.95$ représente la probabilité seuil pour laquelle 95% des trajectoires sont éteintes.

7-3 Effet allee sur le veuvage et le coût de la reformation des couples

Les couples formés chez les Albatros sont très stables, et durent toute la vie de l'animal, sauf rares exceptions (Lequette, 1992). Ils se forment alors que les individus ne sont pas encore matures. Lorsqu'un des deux partenaires meurt, le partenaire survivant, veuf, doit trouver un nouveau partenaire. Une telle reformation d'un couple demande en moyenne plus de 2 années, dans le cas de l'Albatros hurleur *D. Exulans* (Lequette, 1992), avec un minimum d'un an, dans des conditions très favorables. Le temps perdu lors du changement de partenaire a un impact important sur le succès reproducteur de l'individu. Dans les petites populations, pour un individu, l'occasion de trouver un tel partenaire est faible, et cela peut entraîner un coût important, en retardant d'une année supplémentaire la reproduction. Pour modéliser cet effet, les individus non reproducteurs qui ne survivent pas laissent autant de veufs et veuves. Selon le nombre de ces veufs, ils vont mettre un ou deux ans pour accéder à un nouveau partenaire, ce qui représente autant d'années de décalage dans la reproduction. Le nombre d'individus qui vont mettre un an de plus à accéder à la reproduction est déterminé par :

N_v =nombre de veufs qui perdent deux années

N =nombre total de veufs

K =effectif seuil : pour $N < K$, $N_v = N$: tous les veufs perdent deux années

pour $N > K$, $N_v < N$, certains veufs ne perdent qu'une année

$$N_v = N^{0.5 \left(1 - \frac{N}{K}\right)}$$

Il existe peu de différence dans nos simulations (Fig.18) entre un modèle incorporant un effet Allee et le modèle de référence. Même si l'on ajoute de la stochasticité environnementale, il n'y a pas d'effet Allee qui ressorte. Ces résultats ne sont pas en accord avec ceux obtenus dans la 5^{ème} partie, qui montraient au contraire un fort effet Allee sur les probabilités d'extinction. Cela peut s'expliquer par un taux de survie adulte très élevé, et donc une probabilité faible d'être veuf faible, ce qui ressemblerait plus à de la stochasticité démographique qu'à un véritable effet Allee. Le coût de la reformation des couples appliqué à l'Albatros d'Amsterdam n'est peut-être pas le meilleur exemple d'effet Allee.

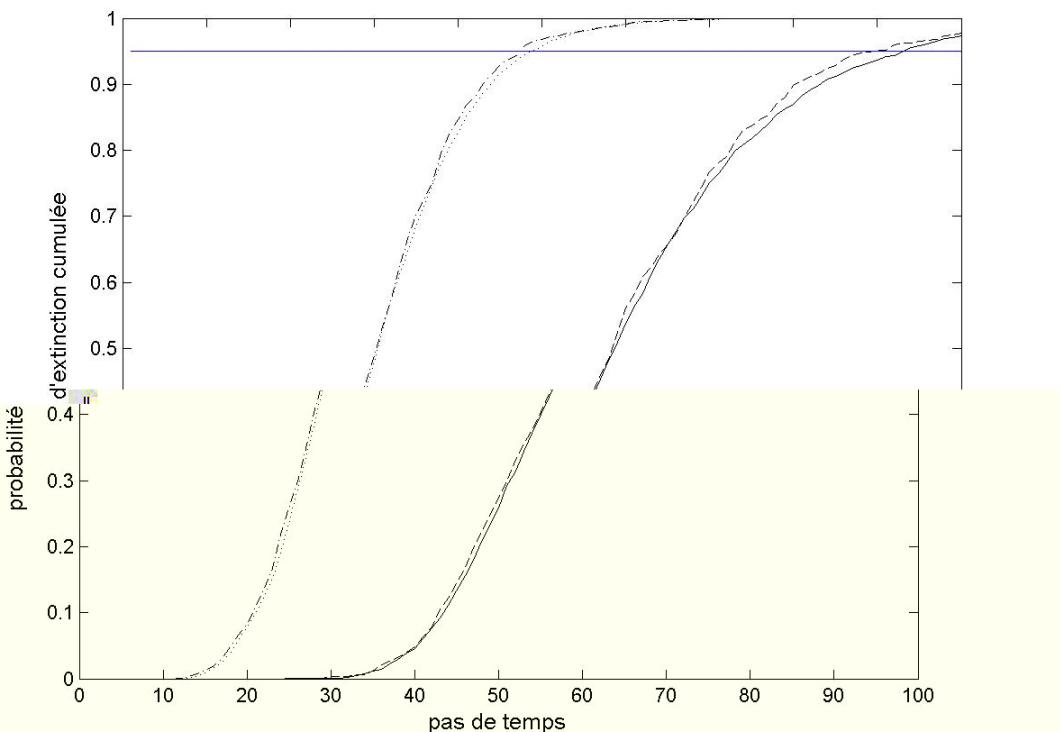


Figure 18: Probabilité d'extinction cumulée d'une population d'Albatros d'Amsterdam par simulation avec un effet Allee (----), ou bien de la stochasticité environnementale avec un intervalle d'amplitude 0,4 (....) ; les deux effets simultanés (.-.-.) et sans aucun effet (traits pleins). La droite $y=0.95$ représente la probabilité seuil pour laquelle 95% des trajectoires sont éteintes.

Discussion

Comme le laissaient pressentir des réflexions générales sur l'analyse des risques, les dépendances entre individus sont donc susceptibles d'influencer fortement les probabilités d'extinction des populations. Que ce soit dans le cas d'une dépendance générale équivalente à de la stochasticité environnementale ou une dépendance particulière entre certains individus, la valeur de la probabilité d'extinction issue de modèles simples et robustes augmente de manière importante dès qu'une dépendance est considérée. Ce résultat est vérifié à la fois dans des analyses théoriques et dans l'exemple d'un modèle démographique appliqué à l'Albatros d'Amsterdam.

Ce travail sera approfondi dans le cadre d'une thèse de doctorat en Sciences, sous la direction de Jean-Dominique Lebreton, au sein de l'équipe de biométrie du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE). En effet, cette étude encore très générale sur les effets de dépendances entre individus sur les risques d'extinction ouvre à beaucoup de perspectives, à la fois théoriques sur les risques liés à l'environnement aléatoire, à relier aux connaissances acquises par d'autres méthodes, et sur des applications plus pratiques en biologie de la conservation et en dynamique des populations.

Le cas d'une dépendance générale entre individus correspond comme nous l'avons montré à de la stochasticité environnementale, c'est-à-dire à une variation aléatoire dans le temps des paramètres démographiques de tous les individus d'une population. Effectivement sous cette forme elle est de plus en plus prise en compte dans les modèles d'Analyse de Viabilité des Populations suite à des études théoriques ayant montré son importance (Goodman, 1987 ; Engen, 1998). Mais cela reste une méthode empirique : l'intervalle de variation est choisi empiriquement par le modélisateur (Boyce, 1992). L'équivalence dépendance générale et stochasticité environnementale devrait permettre de quantifier la stochasticité environnementale dans des conditions assez variées en utilisant l'analogie avec les théories statistiques sur les modèles d'analyse de variance à effets aléatoires. Nous avons suggéré l'utilisation du coefficient intra-classe pour quantifier à partir de suivis de terrain la

force de la stochasticité environnementale. Cela permettrait d'une part de vérifier l'utilisation de cette mesure, en simulant une stochasticité environnementale à partir d'un jeu de données fictif, puis en comparant les résultats obtenus par calcul du coefficient de corrélation intra-classe et par simulations. Une fois cette vérification faite, il serait intéressant d'étudier dans diverses populations animales l'intensité de la stochasticité environnementale, afin de voir si toutes les espèces réagissent de la même manière face à un environnement donné, et si tel n'est pas le cas, quels facteurs peuvent moduler leur réponse.

Mais certaines limites subsistent. La stochasticité environnementale représente les variations aléatoires de l'environnement, or celles-ci existent à plusieurs échelles de temps et d'intensité : les évènements catastrophiques sont rares mais de forte intensité, et expliquent les fortes excursions des populations vers les petits effectifs tandis que les variations de l'environnement d'une année sur l'autre sont plutôt considérées comme un bruit de fond. Entre les deux, il existe toute une gamme de temps et d'intensité, qui caractérise les régimes de perturbation (Shaffer, 1987). Selon la durée dans le temps des études, les variations dans le temps des effectifs d'une population caractériseront une certaine stochasticité environnementale : une étude très courte aura peu de chance de mettre en évidence des évènements environnementaux rares (Ludwig, 1999). De plus, on suppose l'environnement variable de façon indépendante au cours du temps, ce qui n'est pas forcément le cas, il peut exister par exemple un phénomène d'autocorrélation temporelle (Legendre, 1993). Enfin, nous n'avons traité que des dépendances conduisant à des corrélations positives entre individus. Des réflexions sur la quantification de ce type d'évènements sont à développer.

En ce qui concerne l'estimation même du taux d'extinction, il serait intéressant de développer une formule d'approximation, permettant d'estimer le taux d'extinction à partir du coefficient de corrélation et des paramètres de position de la distribution quasi-stationnaire (moyenne, variance, et autres moments centrés). En effet la première approximation faite lors de ces travaux, en estimant le taux d'extinction uniquement en fonction de la corrélation entre individus et de la moyenne de la distribution quasi-stationnaire (sans tenir compte de sa fonction de répartition) n'est pas satisfaisante et de plus amples recherches seraient nécessaires. Une piste à suivre serait de réaliser une estimation du taux d'extinction à partir d'un développement limité autour de la moyenne de la distribution, et fonction du risque d'extinction individuel et de la fonction de répartition de la distribution quasi-stationnaire.

Enfin, pour se ramener à des cas concrets de conservation de la faune, dès lors que l'on se trouve dans le cas de petites populations, il existe une part démographique aléatoire non négligeable et les effectifs d'une population dans le temps suivent des trajectoires non pas déterministes mais stochastiques. Dès lors, lorsque l'on estime par recensements à intervalles de temps réguliers les effectifs d'une population animale sauvage, on ne fait que tracer une des trajectoires possibles des effectifs au cours du temps et chaque point se trouve quelque part sur la distribution quasi-stationnaire (Fig. 19). Etudier ces effectifs de population uniquement à partir des trajectoires et non des distributions quasi-stationnaires risque de faire perdre de l'information et peut-être d'aboutir à des conclusions erronées. Il serait intéressant de tenter de généraliser ce type de modèles à des cas plus complexes de populations subdivisées en classes d'âge, ou de sexe...

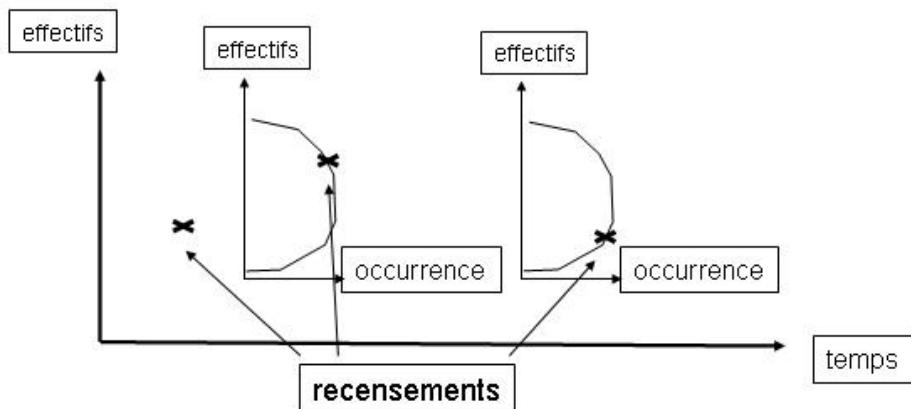


Fig 19 : Relation entre recensements et distribution quasi-stationnaire. Les recensements ne sont qu'une réalisation d'un processus de ramifications complexes.

Les dépendances particulières entre individus sont rarement prises en compte. Mis à part McCarthy (1994) qui a considéré une dépendance entre partenaires chez Méliphage casqué (*Lichenostomus melanops cassidix*), la grande majorité des études omettent le problème. Or du point de vue biologique, les interactions sociales sont présentes chez de nombreuses espèces, mammifères et oiseaux en particulier et l'on peut craindre que beaucoup d'analyses de viabilité des populations sous-estiment la probabilité d'extinction des populations étudiées. Il est donc nécessaire pour réaliser une analyse correcte de viabilité d'une population, d'avoir

une connaissance globale de la biologie de l'espèce considérée et non uniquement un point de vue démographique. Fort heureusement, les interactions sociales entre individus sont de plus en plus prises en compte dans les programmes de réintroduction, suite à des échecs retentissants. Ainsi, pendant des années, les éléphants réintroduits dans le Parc National du Pilanesberg, en Afrique du Sud, étaient de jeunes mâles, les projections démographiques montrant qu'il s'agissait de la meilleure solution pour accroître rapidement la population. Or ces jeunes mâles se retrouvaient souvent seuls ou en troupeaux de jeunes, se sont mis à avoir des comportements atypiques, entre autres à éventrer de nombreux rhinocéros. Il s'est révélé que la présence de mâles âgés et d'une structure hiérarchique stricte canalisait le comportement des jeunes éléphants, et qu'en dehors de cette structure, ils se retrouvaient déstabilisés et modifiaient leur comportement (Slotow et Van Dyk, 2001).

Conclusion

Chez l’Albatros d’Amsterdam, la dépendance parents-jeunes diminue le temps d’extinction de la population de manière très importante. Surtout l’interaction de la stochasticité environnementale et de ce type de dépendance modifie considérablement les risques d’extinction. Il semble donc que les dépendances particulières, liées au comportement social des animaux soient très importantes. Mais ça ne peut être qu’une conclusion provisoire : de telles dépendances peuvent être trn

d

Bibliographie

- Arthreya, K. B. and Ney, P. E.** 1972. *Branching Process*. Berlin : Springer Verlag, 287p.
- Birkhead, T. R.** 1977. The effect of habitat and density on breeding success in the common guillemot (*Uria aalge*). *Journal of animal ecology*, 46, 751-764.
- Boyce, M. S.** 1992. Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23, 481-506.
- Brook, B. W.** 2000. Pessimistic and optimistic bias in population viability analysis. *Conservation Biology*, 14, (2), 564-566.
- Bourg, D.** 1996 Modernité et appartenance à la nature. *Esprit*, juin 1996, 55-80.
- Burgman, M. A., Ferson, S. and Akcakaya, H., R.** 1993. *Risk assessment in conservation biology*. New York: Chapman and Hall, 322p.
- Case, T. J.** 1999. *An illustrated guide to theoretical ecology*, New York: Oxford New York, 449p.
- Caswell, H.** 2001. *Matrix population models*. Second Edition. Sunderland : Sinauer, 722p.
- Courchamp, F., Clutton-Brock T. and Grenfell, B.** 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE*, 14, 405-410.
- Dalal, S. R., Fowlkes E. B. and Hoadley B.** 1989. Risk analysis of the space shuttle: pre-Challenger prediction of failure. *Journal of the American Statistical Association*, 84, 945-957.
- Darwin, C.** 1859. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle et de la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie*, Paris : Flammarion. 604p.
- Eengen, S. and Saether, B. E.** 1998. Stochastic population models : some concepts, definitions and results. *Oikos* 83, 345-352.
- Feller, W.** 1968. *An introduction to probability theory and its applications. Third edition. Volume 1*. Wiley, New York, 528p.
- Frankel, O. H. and Soulé, M., E.** 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. 402p.
- Ginzburg, L. R., Ferson, S. and Akcakaya, H. R.** 1990. Reconstruction of density dependence and the conservative assessment of extinction risks. *Conservation Biology*, 4, 63-70.

- Goodman, D.** 1987. The demography of chance extinction . *Viable population for conservation*. Pages 10-34. Cambridge : Cambridge University Press, 206p.
- Gosselin, F.** 1997. *Modèles stochastiques d'extinction de population : propriétés mathématiques et leurs applications*. Thèse de Doctorat d'université, Université Paris VI, 297p.
- Gosselin, F. and Lebreton, J-D.** 2000. Potential of Branching processes as a modeling tool for conservation biology. *Quantitative Methods for Conservation Biology* . Pages 199-225, New York : Springer Verlag, 322p.
- Gubernick, D. J., and Teferi, T.** 2000. Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 267, 147-150.
- Jouventin, P., Martinez, J. and Roux, J. P.** 1989. Breeding biology and current status of the Amsterdam Island Albatross *Diomedea amsterdamensis*. *Ibis*, 131, 171-182.
- Karlin, S. and Taylor, H. M.** 1975. *A first course in stochastic processes*. Second Edition. New York : Academic Press, 557p.
- Leakey, R., and Lewin, R.** 1995. *The sixth extinction. Biodiversity and its survival*. London : Phoenix-Orion Books, 510p.
- Lebreton, J-D.** 2000 a. Extinction et viabilité des populations : concepts et exemples. *Rev. Ecol., suppl.*, 113-115.
- Lebreton, J-D.** 2000b. Pourquoi les espèces s'éteignent-elles? *Le courrier de la nature*. 182, 4-9.
- Lebreton, J-D., Gosselin, F. et Niel, C.** Extinction et viabilité des populations : paradigmes et concepts des modèles d'extinction. Soumis.
- Legendre, P.** 1993. Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ? *Ecology*, 74, (6), 1659-1673.
- Lequette, B.** 1992. *Formation du couple et succès reproducteur chez l'Albatros hurleur*. Thèse de Sciences, Université de Rennes I, 235p.
- Ludwig, D.** 1999. Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*, 80, (1), 298-310.
- Mayr, E.** 1982. *Histoire de la biologie* (trad française Paris : Fayard, 1989) 635p.

Mayr, E. 1975. *Populations, species and evolution. An abridgment of Animal species and evolution.* The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 453 p.

MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton : Princeton University Press, 224p.

McCarthy, M. A. 1994. The importance of demographic uncertainty: an example from the helmeted honeyeater *Lichenostomus melanops cassidix*. *Biological Conservation*, 67, 135-142.

McCloud, C. A. 1997. Influences on group size and population decline in african wild dogs. *Animal behavior bulletin*, 2, 1-7.

Niel, C. 2000. *Démographie comparée et biologie de la conservation : quelques principes simples.* Rapport de DEA, Université Montpellier II, 39p.

Pimm, S. L. 1998. Extinction. *Conservation Science and Action.* Pages 20-38. Oxford : W. J. Sutherland , 376p.

Ramade, F. 1993. *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement.* Paris : Ediscience internatlonl, 838p.

Raup, D. 1993. *De l'extinction des espèces*, Paris : Gallimard, 240p.

Redford, K. H. 1992. The empty forest. *BioScience*, 42, (6) 412-422.

Reed, J. M., Mills, L. S., Dunning, J. B., Menges, E. S., McKelvies, K. S., Frye, R., Anstett, M. C. and Miller, P. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation biology*, 16, (1) 7-19.

Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Board. Can. Bull.*, 191, 2-6.

Roux, J.P., Jouventin, P., Mougin, J.L., Stahl, J.C. and Weimerskitch, H. 1983. Un nouvel Albatros *Diomedea amsterdamensis* n. sp. découvert sur l'île Amsterdam (37°50'S, 77°35'E). *L'oiseau*, 53, 1-11

Owen-Smith, R.N. 1988. *Megaherbivores.* Cambridge : Cambridge University Press, 384p.

Scheffe, H. 1959. *The analysis of variance*, New York : Wiley, 477p.

Schreiber, E. A. and Burger, J. 2001. *Biology of marine birds.* New York : CRC Press, 722p.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31, 131-134.

- Shaffer, M. L.** 1987. MVPs: coping with uncertainty. *Viable population for conservation*. Pages 69-86. Cambridge : Cambridge University Press, 206p.
- Shaffer, M.L.** 1990. Population Viability Analysis. *Conservation Biology*. 4, 39-40.
- Simpson, G. G.** 1961. *Principles of Animal Taxonomy*, New York: Columbia University 247p.
- Slotow, R. and Van Dyk, G.** 2001. Role of delinquent young "orphan" male elephants in high mortality of white rhinoceros in Pilanesberg National Park, South Africa. *Koedoe*, 44 , (1) 85-91.
- Smith, F. D. M., May, R. M., Pellew, R., Johnson, T. H. and Walter K. R.** 1993. How much do we know about the current extinction rate? *TREE*, 8, 374-379.
- Soulé, M. E.** 1987. *Viable population for conservation*. Pages 1-10. Cambridge : Cambridge University Press, 206p.
- Stephens, P. A. and Sutherlands, W. J.** 1999. Consequences of the Allee effect for behavior, ecology and conservation. *TREE*, 14, 401-405.
- Taylor, B. L.** 1995. The reliability of using population viability analysis for risk of classification of species. *Conservation Biology*, 9, (3), 551-558.
- Robertson, G. and Gales, R.** 1998. *Albatross. Biology and conservation*. Chipping Norton : Surrey Beatty and Sons, 249p.
- Weimerskirch, H., Brothers, B. and Jouventin, P.** 1997. Population dynamics of wandering Albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam Albatross *D. amsterdamensis* in the Indian ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. *Biological Conservation*., 79, 257-270.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Philips, A., and Losos, E.** 1998. Quantifying threats to imperilled species in the United States. *Bioscience*, 48, 607-615.
- Wiley, E. O.** 1981, *Phylogenetics : The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, New York : Wiley. 456p.

Annexe 1 : les fonctions génératrices de probabilités

Soit X une variable aléatoire discrète de loi $p_k = \Pr\{X = k\}$ pour $k \geq 0$.

Sa fonction génératrice notée $g_X(s)$ est définie par :

$$g_X(s) = \sum_{k \geq 0} p_k s^k = E(s^X)$$

On dit encore que $g_X(s)$ est la fonction génératrice de la distribution de probabilités p_k ($k \geq 0$). La fonction génératrice $g_X(s)$ caractérise complètement la variable aléatoire X ; elle définit sa distribution de probabilités et ses moments.

Si X_1, X_2, \dots, X_m sont m variables aléatoires indépendantes de mêmes lois et de fonctions génératrices g_X , alors la fonction génératrice de leur somme

$Z = \sum_{i=1}^m X_i$ est :

$$g_Z(s) = [g_X(s)]^m$$

Dans un processus de ramification, Z_t au temps t est fonction de Z_{t-1} au temps $t-1$ tel que :

$$Z_t = \sum_{i=1}^{Z_{t-1}} X_i \text{ avec } g_X(s) \text{ la fonction génératrice de } X.$$

Dans ce cas la fonction génératrice de Z au temps t est la composée de la fonction génératrice de Z au temps $t-1$ et de la fonction génératrice de X :

$$g_t(s) = g_{t-1}[g(s)] = \underbrace{g \circ g \circ \dots \circ g}_{m \text{ fois}}(s)$$

Si Z représente l'effectif de la population au temps t , on dit que 0 est un état absorbant :

si $Z_t=0$ alors $X_k=0 \ \forall k > m$ et $\Pr\{Z_{t+1} = 0 / Z_t = 0\} = 1$.

La probabilité que la population soit éteinte à la date t est :

$$q_t = \Pr\{Z_t = 0\} = g_t(0)$$

Annexe 2 : Calcul de la probabilité d'extinction individuelle dans une population structurée en âge

Hypothèses : Population structurée en âge avec :

- survie juvénile : s_1 pour $i < \alpha$, âge de la première reproduction
- survie adulte : s_2 pour $i \geq \alpha$
- fécondité constante f pour $i \geq \alpha$:

La survie jusqu'à l'âge i , notée l_x vaut (Case, 1999, p79) $\prod_1^{i-1} s_i = s_1 s_2^{i-2}$ et par définition $l_1=1$.

La proportion V_i d'individus d'âge i dans la population peut s'écrire (Case, 1999, page 81):

$$V_i = \frac{l_i}{\sum_2^{\max} l_i} = \frac{s_1 s_2^{i-2}}{\sum_2^{\max} s_1 s_2^{i-2}} = s_2^{i-2} (1 - s_2) \text{ et } \sum s_2^{i-2} = \frac{1}{1 - s_2} \text{ pour } i > 1 ; \text{ et } V_1 = \frac{1}{\sum_1^{\max} s_1 s_2^{i-2}} = \frac{1 - s_2}{s_1}$$

et l'équation d'Euler s'écrit : $1 = \sum f_i l_i = \sum f \times s_1 s_2^{i-2}$

En considérant une population à l'équilibre quasi-stationnaire, dont les effectifs sont distribués selon une loi de probabilité constante dans le temps, on néglige les variations de la probabilité d'extinction individuelle P autour de la moyenne de la distribution.

La probabilité individuelle d'extinction P_i se décompose ainsi :

$$\text{pour les individus d'âge } i < \alpha, \quad P_i = (1 - s_1) \\ \text{et pour ceux d'âge } i > \alpha, \quad P_i = (1 - s_2) e^{-f}$$

On cherche à calculer la probabilité d'extinction individuelle P équivalente à $\prod_{i=0}^{\infty} P_i^{V_i}$:

$$\log P = \sum_0^{\infty} V_i \log P_i$$

$$\log P = V_1 \log P_1 + \sum_2^{\infty} V_i \log P_i$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{1-s_2}{s_1} \times \log(1-s_1) + \sum_2^{\infty} s_2^{i-2} (1-s_2) \times \log[(1-s_2)e^{-f}] \\
&= \frac{1-s_2}{s_1} \times \log(1-s_1) + \sum_2^{\infty} s_2^{i-2} (1-s_2) \times \log(1-s_2) + \sum_2^{\infty} s_2^{i-2} (1-s_2) \times (-f) \\
&= \frac{1-s_2}{s_1} \times \log(1-s_1) + \frac{1}{1-s_2} \times (1-s_2) \times \log(1-s_1) - \frac{1}{s_1} \times (1-s_2) \\
&= \frac{1-s_2}{s_1} \times \log((1-s_1)-1) + \log(1-s_2) \\
&= \log \left[(1-s_1)^{\frac{1-s_2}{s_1}} \times e^{-\left(\frac{1-s_2}{s_1}\right)} \times (1-s_2) \right]
\end{aligned}$$

d'où
$$P = \left[(1-s_1)^{\frac{1-s_2}{s_1}} \times e^{-\left(\frac{1-s_2}{s_1}\right)} \times (1-s_2) \right]$$

Dans le cas d'une dépendance mère-jeune, si la mère ne survit pas, le jeune non plus, alors la probabilité individuelle d'extinction P_i devient :

Pour les individus d'âge $x < \alpha$, $P_x = (1-s_1)$ et pour ceux d'âge $x > \alpha$, $P_x = (1-s_2)$.

En reprenant le calcul de $P = \prod_{i=0}^{\infty} P_i^{V_i}$, et

$$\log P = \sum_0^{\infty} V_i \log P_i$$

$$\log P = V_1 \log P_1 + \sum_2^{\infty} V_i \log P_i$$

on obtient et d'où
$$P = \left[(1-s_1)^{\frac{1-s_2}{s_1}} (1-s_2) \right]$$