

CHAPITRE 55

Écologie des individus et des populations

Aperçu du chapitre

- 55.1 Les défis environnementaux
- 55.2 Les populations : groupes d'individus d'une même espèce vivant au même endroit
- 55.3 Démographie et dynamique des populations
- 55.4 Histoire de la vie et coût de la reproduction
- 55.5 Limites environnementales à la croissance des populations
- 55.6 Facteurs de régulation des populations
- 55.7 Croissance de la population humaine



Introduction

L'écologie, étude des relations entre les organismes et entre les organismes et leur milieu, est un domaine fascinant de la biologie, avec des implications importantes pour chacun de nous. Au cours de notre exploration des principes écologiques, nous verrons d'abord comment les organismes répondent au milieu abiotique où ils se trouvent et comment ces réponses affectent les propriétés des populations, en mettant l'accent sur la dynamique des populations. Au chapitre 57, nous envisagerons les communautés où coexistent plusieurs espèces et leurs interactions. Dans les chapitres suivants, nous considérerons le fonctionnement d'écosystèmes complets et de la biosphère, pour conclure par les problèmes posés à notre planète et à notre espèce.

55.1 Les défis environnementaux

Objectifs

1. Citer quelques défis rencontrés par les organismes dans leur environnement.
2. Décrire comment les individus répondent aux modifications de l'environnement.
3. Expliquer comment les espèces s'adaptent aux conditions environnementales.

La nature du milieu physique détermine dans une large mesure l'identité des organismes qui vivent sous un climat ou dans une région donnée. Les éléments clés sont les suivants :

La température. La plupart des organismes sont adaptés à une gamme relativement étroite de températures et ne pourront prospérer si les températures sont plus froides ou plus chaudes. La saison de croissance des plantes, par exemple, est fortement influencée par la température.

L'eau. Les plantes et tous les autres organismes ont besoin d'eau. Sur la terre ferme, l'eau est souvent rare et la répartition des pluies a une influence majeure sur la vie.



Figure 55.1 Réponse au défi posé par la recherche d'eau. Dans les dunes sableuses sèches du désert du Namib, dans le sud-ouest de l'Afrique, ce scarabée (*Onymacris unguicularis*) récolte l'humidité du brouillard en soulevant son abdomen au sommet d'une dune pour collecter l'eau de condensation ; l'eau se condense sous forme de gouttelettes et coule jusqu'à la bouche de l'insecte.

La lumière solaire. Presque tous les écosystèmes reposent sur l'énergie captée par la photosynthèse ; la lumière disponible influence la quantité de vie que peut supporter un écosystème, particulièrement sous la surface de la mer dans les communautés marines.

Le sol. La structure physique, le pH et la composition minérale du sol limitent souvent gravement la croissance des plantes, particulièrement la quantité d'azote et de phosphore disponible.

En présence d'une variation environnementale, l'individu peut maintenir un environnement interne « constant » : c'est l'*homéostasie*. Beaucoup d'animaux et de plantes utilisent activement des mécanismes physiologiques, morphologiques ou comportementaux pour conserver l'homéostasie. L'insecte de la figure 55.1 utilise un mécanisme comportemental pour s'adapter à des modifications drastiques de la quantité d'eau disponible. On connaît d'autres animaux et des plantes qui se mettent en conformité avec leur milieu, leur organisme adoptant la température, la salinité et d'autres caractéristiques physiques de leur milieu.

On peut observer des réponses aux modifications du milieu à court terme comme à long terme. À court terme, pour des durées allant de quelques minutes jusqu'à toute la durée de vie d'un individu, les organismes disposent de divers moyens pour s'adapter aux modifications du milieu. Pour des périodes plus longues, la sélection naturelle peut agir et améliorer l'adaptation d'une population au milieu.

Les organismes sont capables de répondre aux modifications du milieu survenant au cours de leur vie

Sur la journée, la saison ou toute sa vie, l'organisme doit s'adapter à toutes sortes de conditions. Il y arrive grâce à ses propres facultés physiologiques, morphologiques et comportementales. Sur le long terme, ces facultés sont le produit de la sélection naturelle agissant dans une situation environnementale particulière, ce qui explique pourquoi un individu mis dans un milieu différent peut être incapable de survivre.



TABLEAU 55.1

Modifications physiologiques à haute altitude

Respiration accrue

Production plus importante d'érythrocytes et augmentation de la quantité d'hémoglobine dans le sang

Diminution de la capacité de fixation de l'hémoglobine, augmentant le niveau auquel l'oxygène est livré aux tissus

Densité accrue des mitochondries, des capillaires et de la myoglobine musculaire

Réponses physiologiques

Beaucoup d'organismes sont capables de s'adapter aux modifications du milieu par des ajustements physiologiques. Quand il fait chaud, par exemple, la sueur augmente les pertes de chaleur par évaporation et empêche ainsi une élévation exagérée de notre température. De même, voyager à des altitudes élevées provoque, au début, la maladie de l'altitude – les symptômes sont des palpitations, des nausées, la fatigue, des maux de tête, une diminution des facultés mentales et, dans les cas graves, des œdèmes pulmonaires –, due à la faible pression atmosphérique et à la réduction de la teneur de l'air en oxygène. Après quelques jours, cependant, on se sent bien, parce que plusieurs modifications physiologiques ont accru la fourniture d'oxygène aux tissus (tableau 55.1).

Certains insectes échappent à la congélation en hiver en ajoutant du glycérol « antigel » à leur sang ; d'autres tolèrent la congélation en transformant une grande partie de leurs réserves de glycogène en alcools qui protègent leurs membranes cellulaires des dégâts du gel.

Facultés morphologiques

Les animaux qui conservent une température interne constante (endothermes) dans un milieu froid possèdent des adaptations qui tendent à réduire les dépenses énergétiques. Par exemple, beaucoup de mammifères développent des fourrures plus épaisses en hiver, leur fourrure agit comme isolant en conservant la chaleur de leur corps. En général, l'isolation est d'autant meilleure que la fourrure est plus épaisse (figure 55.2). Ainsi, la fourrure du loup est environ trois fois plus épaisse en hiver qu'en été et l'isolation est deux fois meilleure.

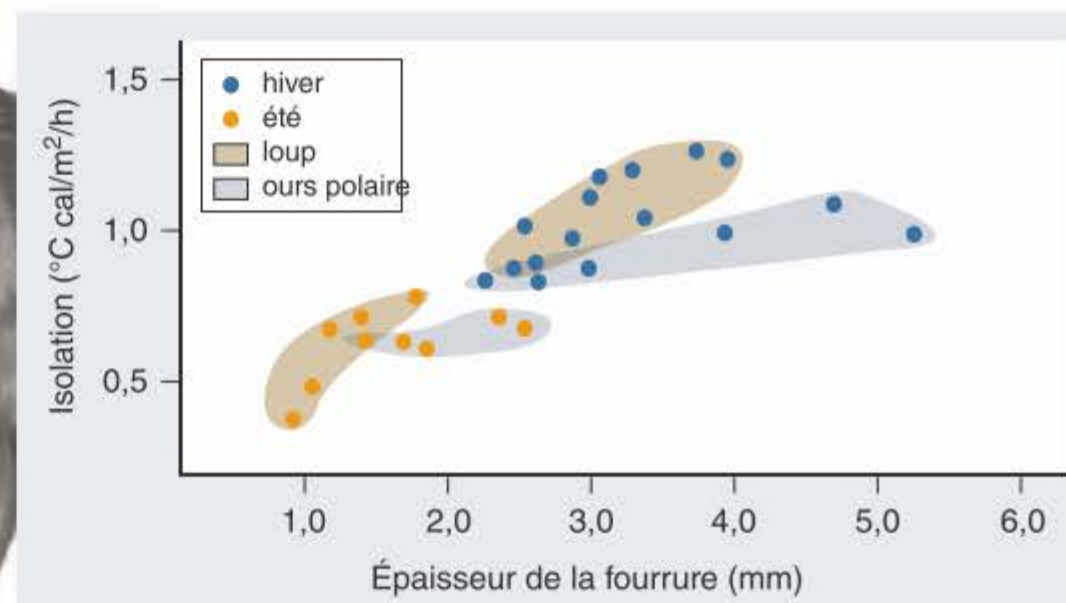


Figure 55.2 Adaptation morphologique. L'épaisseur de la fourrure des mammifères d'Amérique du Nord a une influence majeure sur l'isolation.

Réponses comportementales

Beaucoup d'animaux réagissent aux changements du milieu en se déplaçant et en évitant les régions qui ne leur conviennent pas. Le lézard tropical de la figure 55.3 s'arrange pour conserver une température corporelle assez uniforme dans un habitat ouvert en se chauffant dans les plages de soleil et en se réfugiant à l'ombre quand il fait trop chaud. Au contraire, dans les forêts ombragées, le même lézard n'a pas la possibilité de réguler la température de son corps en adaptant son comportement. Il se met donc en conformité avec le milieu en adoptant sa température.

Les adaptations comportementales peuvent être extrêmes. Les crapauds pélobates (genre *Scaphiopus*) des déserts d'Amérique du Nord peuvent s'enterrer jusqu'à un mètre de profondeur et y rester jusqu'à neuf mois par an ; leur métabolisme est fortement réduit et ils vivent sur leurs réserves de graisses. Quand les conditions redeviennent humides et fraîches, les crapauds sortent et se reproduisent. Les jeunes arrivent rapidement à maturité et s'enterrent à nouveau dans le sol en attendant de se reproduire à leur tour l'année suivante.

La sélection naturelle conduit à une adaptation évolutive aux conditions environnementales

La capacité, pour un individu, de modifier sa physiologie ou son comportement est par elle-même une adaptation évolutive, le résultat de la sélection naturelle. On peut aussi constater les résultats de la sélection naturelle en comparant des espèces étroitement apparentées vivant dans des milieux différents. Dans ces cas, les espèces ont souvent acquis des adaptations très nettes au milieu où elles vivent.

Des animaux vivant sous des climats différents, par exemple, montrent de nombreuses différences. Les mammifères des climats froids ont tendance à avoir des oreilles et des membres plus courts – ce phénomène est la « règle d'Allen » – ce qui réduit les surfaces susceptibles de perdre de la chaleur. La physiologie des lézards vivant sous des climats différents est adaptée à des températures différentes. Les lézards du désert ne sont pas affectés par les températures élevées qui seraient mortelles pour un lézard d'Europe du Nord, mais celui-ci est capable de courir, de capturer une proie et de digérer sa nourriture à des températures basses, auxquelles les lézards du désert seraient complètement immobilisés.

Beaucoup d'espèces aussi sont adaptées à des régions pauvres en eau. Chacun sait que le chameau et les autres animaux du désert sont capables de rester longtemps sans boire. Un autre exemple d'adaptation au désert s'observe chez les grenouilles. La plupart des grenouilles ont une peau humide permettant le passage facile de l'eau. Ces animaux ne pourraient survivre dans les climats arides parce qu'ils seraient rapidement déshydratés et mourraient. Cependant, certaines grenouilles ont résolu ce problème en perdant très peu d'eau au travers de la peau. Une espèce, par exemple, possède des glandes spéciales qui sécrètent une substance cireuse : sa peau est hydrofugée et les pertes d'eau sont réduites de 95 %.

On peut aussi étudier expérimentalement l'adaptation à des milieux différents. Par exemple, quand on a cultivé des souches d'*E. coli* à haute température (42°C), la vitesse à laquelle elles ont utilisé leurs ressources s'est améliorée avec le temps. Après 2000 générations, cette faculté a augmenté de 30 % par rapport au début de l'expérience. On ne connaît pas encore le mécanisme permettant cette augmentation de l'efficacité et il fait actuellement l'objet de recherches.

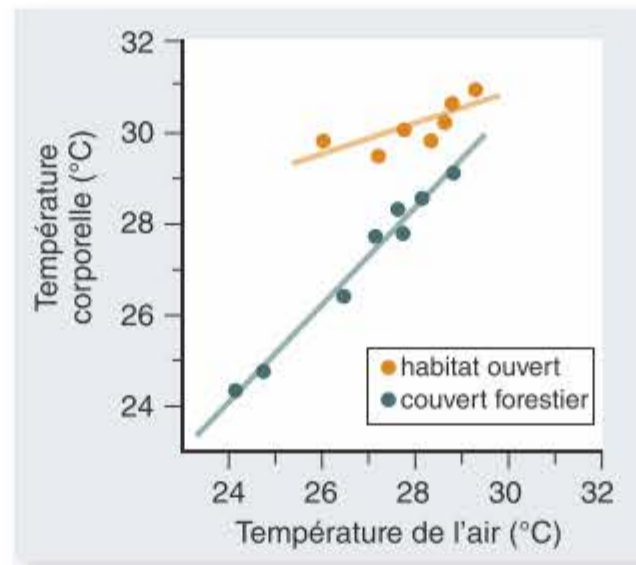


Figure 55.3 Adaptation du comportement. Dans les habitats ouverts, le lézard de Porto Rico *Anolis cristatellus* garde une température relativement constante en recherchant les plages éclairées pour s'y étendre ; il conserve ainsi une température assez élevée même si l'air est frais. Par contre, dans les forêts ombragées, ce comportement n'est pas possible et la température corporelle du lézard s'adapte à celle du milieu.



Question Quand ils en ont l'occasion, les lézards régulent leur température corporelle pour qu'elle reste optimale pour le fonctionnement physiologique. Les lézards des habitats ouverts auraient-ils un comportement différent de ceux qui vivent à l'ombre de la forêt ?



Analyse de données La pente du trait peut-il nous apprendre quelque chose à propos de comportement du lézard ?

Synthèse 55.1

Les conditions environnementales concernent la température, l'eau et la lumière disponibles, ainsi que les caractéristiques du sol. En cas de modification de l'environnement, les organismes individuels s'adaptent grâce à divers mécanismes physiologiques, morphologiques et comportementaux. Avec le temps, des adaptations à des milieux différents peuvent évoluer dans les populations.

- Comment une espèce pourrait-elle réagir à une augmentation continue de la température au cours du temps ?

55.2 Les populations : groupes d'individus d'une même espèce vivant au même endroit

Objectifs

1. Faire la distinction entre une population et une métapopulation.
2. Voir pourquoi l'aire géographique d'une espèce se modifie avec le temps.

Les organismes font partie de **populations**, groupes d'individus se trouvant au même endroit et au même moment. Dans le reste de ce chapitre, nous considérons les propriétés des populations, en mettant l'accent sur les éléments qui font qu'une population s'accroît ou se réduit, et à quel rythme. La croissance explosive de la population mondiale de l'homme au cours des derniers siècles représente un objectif de notre enquête.

On peut donner, du terme population, une définition étroite ou large. Grâce à cette flexibilité, on peut appliquer le même terme à la population humaine mondiale, à la population de protistes du tube digestif d'un termite ou à la population de chevreuils d'une forêt. Les limites d'une population sont parfois nettes, comme la rive d'un lac de montagne isolé pour une truite, et elles sont parfois plus floues, par exemple quand un chevreuil se déplace facilement dans deux forêts séparées par un champ de maïs.

Trois caractéristiques de l'écologie des populations sont particulièrement importantes : (1) leur étendue, ou surface occupée, (2) le mode d'espacement des individus dans l'aire occupée et (3) les modifications de la taille de la population au cours du temps.

L'aire d'une population correspond à sa répartition géographique

Aucune population, même celle des humains, n'occupe tous les habitats du globe. La plupart des espèces disposent en fait d'étendues géographiques relativement restreintes, et l'aire occupée par certaines espèces est minuscule. Le cyprinodon du trou du diable, par exemple, vit dans une seule source chaude du nord du Nevada (figure 55.4) et l'isopode de Socorro (*Thermosphaeroma thermophilus*) n'est connu que d'un seul système de sources au Nouveau-Mexique. À l'opposé, certaines espèces sont largement répandues. Le dauphin commun (*Delphinus delphis*), par exemple, se retrouve dans tous les océans du globe.

Comme nous l'avons vu, les organismes doivent être adaptés au milieu où ils se trouvent. Les ours polaires sont merveilleusement adaptés pour supporter le froid de l'Arctique, mais vous n'en trouveriez pas dans la forêt tropicale. Certains procaryotes peuvent vivre dans des eaux proches de l'ébullition des geysers du Yellowstone, mais n'existent pas dans les rivières plus froides du voisinage. Chaque population a ses exigences propres – température, humidité, type de nourriture et bien d'autres facteurs – qui déterminent l'endroit où elle peut ou ne peut pas vivre et se reproduire. En outre, dans les endroits qui, par ailleurs, pourraient convenir, la présence de prédateurs, de compétiteurs ou de parasites peut empêcher l'occupation d'une région par une population, ce que nous verrons au chapitre 56.

Les aires s'élargissent et se contractent

Les aires occupées par les populations ne sont pas statiques ; elles se modifient au cours du temps. Ces modifications sont dues à deux raisons. Dans certains cas, le milieu change. Avec le retrait des glaciers à la fin de la dernière période glaciaire, il y a environ 10 000 ans, beaucoup de populations végétales et animales se sont étendues vers le nord. À la même époque, avec le réchauffement du climat, les espèces se sont déplacées vers les altitudes qui leur convenaient (figure 55.5).

En outre, les populations peuvent étendre leur aire si elles sont capables de contourner un habitat inhospitalier et de coloniser des régions inoccupées qui leur conviennent. Par exemple, le garde-bœufs est originaire d'Afrique. Vers la fin des années 1800, ces oiseaux ont fait leur apparition dans le nord de l'Amérique du Sud après un voyage tran-



Figure 55.4 Le cyprinodon du trou du diable (*Cyprinodon diabolis*). De tous les vertébrés du monde, ce poisson est celui dont l'aire est la plus restreinte.

satlantique de près de 3500 kilomètres, aidés peut-être par des vents violents. Depuis lors, ils ont progressivement étendu leur aire et se rencontrent aujourd'hui dans la plus grande partie des États-Unis (figure 55.6).

Influence de l'homme

En modifiant l'environnement, l'homme a permis à certaines espèces, comme les coyotes, d'étendre leur aire et de migrer vers des régions qu'elles n'occupaient pas. En outre, les humains ont été des agents de

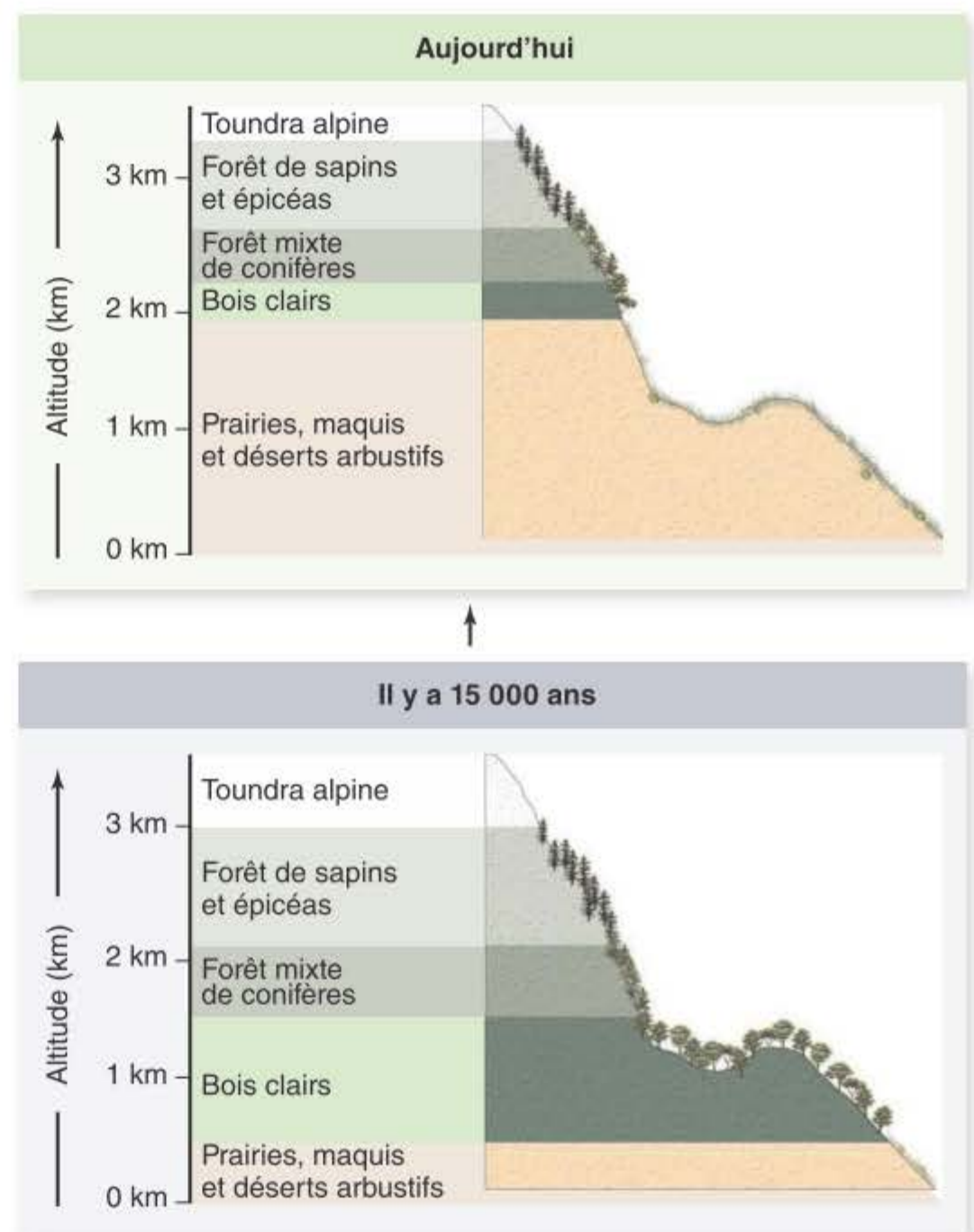


Figure 55.5 Glissement en altitude des aires des populations dans les montagnes du sud-ouest de l'Amérique du Nord. Au cours de la période glaciaire, il y a 15 000 ans, les températures étaient plus basses qu'aujourd'hui. Avec le réchauffement climatique, les espèces d'arbres qui ont besoin de températures plus basses sont montées en altitude pour vivre dans des conditions climatiques auxquelles elles sont adaptées.

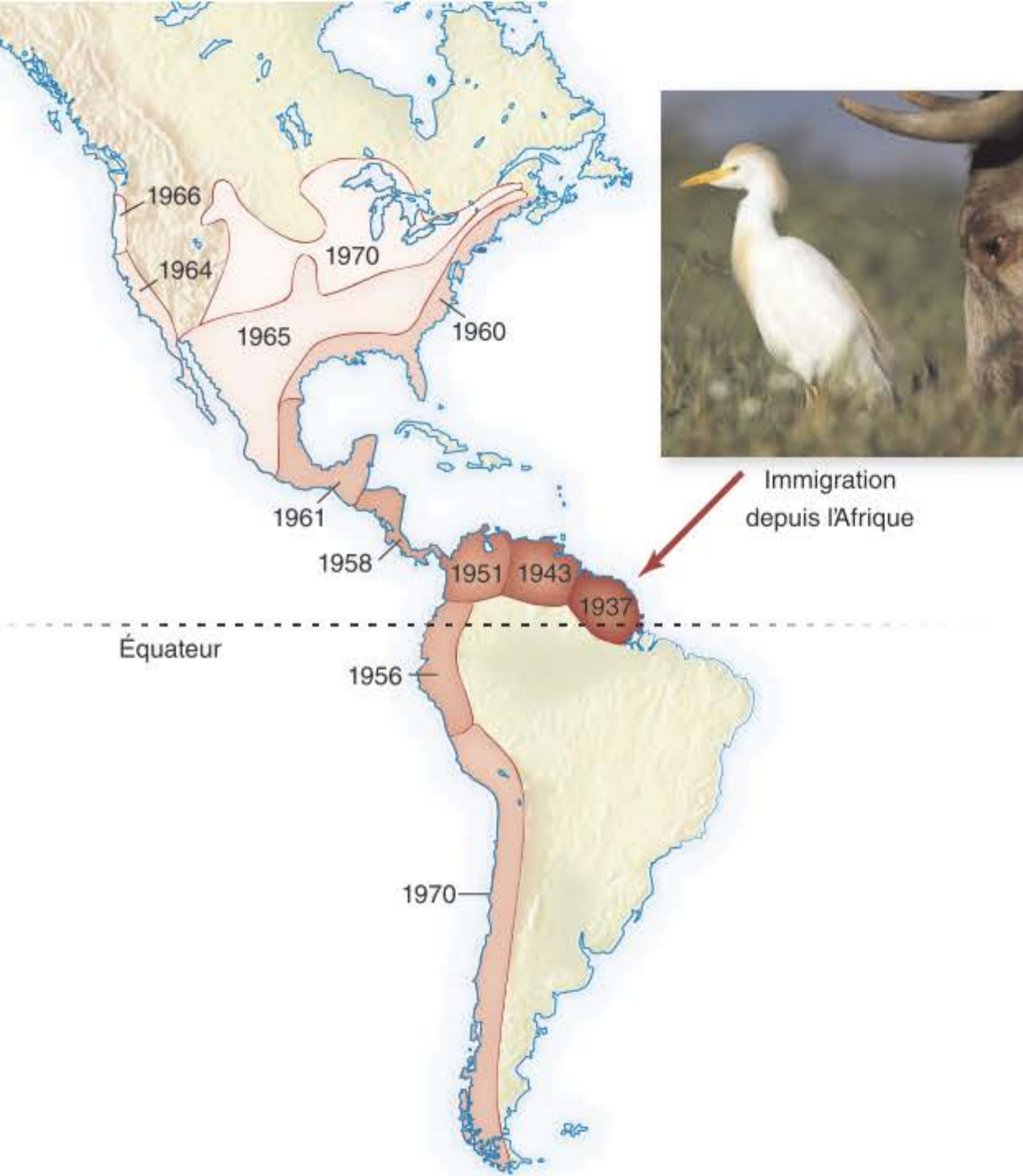


Figure 55.6 Expansion de l'aire de répartition du héron garde-bœufs. Le garde-bœufs – ainsi appelé parce qu'il suit les bovins et autres animaux à cornes et capture les insectes ou petits vertébrés gênants – est arrivé en Amérique du Sud à la fin du dix-neuvième siècle. Depuis les années 1930, l'expansion de son aire est bien connue ; il s'est déplacé vers l'ouest et dans une grande partie de l'Amérique du Nord, ainsi qu'à l'ouest des Andes et près de la pointe australe de l'Amérique du Sud.

dispersion pour beaucoup d'espèces. Certains de ces transferts ont été très efficaces, comme nous le verrons plus précisément au chapitre 59. Par exemple, 100 étourneaux ont été introduits à New York en 1896 lors d'une tentative malencontreuse d'installer toutes les espèces d'oiseaux signalées par Shakespeare. Leur population s'est répandue progressivement, en sorte qu'en 1980, elle couvrait tous les États-Unis. On pourrait raconter les mêmes histoires à propos de quantité de plantes et d'animaux et la liste s'allonge chaque jour. Malheureusement, le succès de ces envahisseurs se fait souvent au détriment des espèces indigènes.

Mécanismes de dispersion

La dispersion dans des aires nouvelles peut emprunter de nombreuses voies. Des lézards, par exemple, ont colonisé de nombreuses îles lointaines, probablement à partir d'individus ou d'œufs qui ont flotté ou dérivé avec de la végétation. Les chauves-souris sont souvent les seuls mammifères sur les îles éloignées parce qu'elles sont capables de voler.

Les graines des plantes possèdent divers moyens de dissémination (figure 55.7). Certaines ont une forme aérodynamique et peuvent être portées par le vent à grande distance. D'autres possèdent des structures qui collent à la fourrure ou aux plumes des animaux et sont ainsi transportées au loin avant de tomber sur le sol. D'autres encore sont dans des fruits charnus. Ces graines peuvent passer par le système digestif des mammifères ou des oiseaux, puis germer là où les excréments sont dépo-

sés. Enfin, les graines d'*Arceuthobium* sont projetées avec violence de la base du fruit par une décharge explosive. Bien que la probabilité d'une dispersion à longue distance permettant l'installation efficace de nouvelles populations soit mince, beaucoup de ces événements se sont produits sur des millions d'années.

Dans les populations, les individus sont espacés de diverses façons

Une autre caractéristique importante de la structure des populations est la manière dont les individus sont répartis. Ils peuvent être distribués aléatoirement, uniformément espacés ou groupés.

Répartition aléatoire

Les individus sont répartis aléatoirement au sein des populations quand il n'existe pas de fortes interactions entre eux ni avec des aspects non uniformes de leur milieu. La répartition aléatoire n'est pas fréquente en nature. La distribution de certaines espèces d'arbres paraît cependant aléatoire dans les forêts pluviales du Panama.

Espacement uniforme

L'espacement uniforme dans une population peut souvent, mais pas toujours, résulter d'une compétition pour les ressources. La manière d'y arriver est cependant variable.

Chez les animaux, l'espacement uniforme provient souvent d'interactions comportementales, comme on l'a vu au chapitre 54. Dans beaucoup d'espèces, les individus d'un sexe ou des deux défendent un territoire dont sont exclus les autres individus. Ces territoires offrent, à leur propriétaire, un accès exclusif à des ressources comme la nourriture,




Fruits portés par le vent	Fruits adhérents	Fruits charnus
 <i>Asclepias syriaca</i>	 <i>Medicago polycarpa</i>	 <i>Solanum dulcamara</i>
 <i>Acer saccharum</i>	 <i>Bidens frondosa</i>	 <i>Juniperus chinensis</i>
 <i>Terminalia calamansanai</i>	 <i>Ranunculus muricatus</i>	 <i>Rubus fruticosus</i>

Figure 55.7 Quelques-unes des nombreuses adaptations des diaspores. Les semences ont évolué de différentes façons pour faciliter leur dispersion à partir de la plante mère. Certaines peuvent être portées au loin par le vent, d'autres sont dans des fruits charnus transportés par des animaux.

l'eau, les refuges ou les partenaires sexuels, et les individus ont tendance à se répartir uniformément dans l'habitat. Même pour les espèces qui ne sont pas liées à un territoire, les individus défendent souvent un espace dans lequel les autres animaux ne peuvent pénétrer.

Chez les plantes aussi, l'espacement uniforme est souvent la conséquence d'une compétition pour les ressources. Quand elles sont proches, les plantes seront en compétition pour la lumière solaire, les nutriments ou l'eau, disponibles. Cette concurrence peut être directe, par exemple quand une plante fait de l'ombre à une autre, ou indirecte, quand deux plantes sont en compétition pour extraire des nutriments ou l'eau d'une aire commune. En outre, certaines plantes, comme le créosotier, libèrent dans le sol des substances chimiques toxiques pour les autres individus de leur espèce. Dans tous ces cas, seules les plantes situées à une distance suffisante les unes des autres pourront coexister, et leur espacement sera uniforme.

Distribution groupée

Les individus forment des groupes pour répondre à une répartition inégale des ressources dans leur environnement immédiat. Ce type de distribution est fréquent en nature parce que les animaux, les plantes et les micro-organismes individuels ont tendance à préférer des habitats définis par le type de sol, l'humidité ou d'autres facteurs du milieu auxquels ils sont le mieux adaptés.

Les interactions sociales peuvent aussi entraîner une distribution groupée. Beaucoup d'espèces vivent et se déplacent par grands groupes portant divers noms (troupeau, bande, meute). Ces regroupements peuvent avoir beaucoup d'avantages, comme une vigilance et une défense améliorées contre les prédateurs, un coût énergétique moindre pour les déplacements dans l'air et l'eau, et la connaissance de tous les membres du groupe.

À plus grande échelle, les populations sont souvent plus denses au centre de leur aire qu'à leur périphérie. Ces modèles découlent habituellement de la manière dont l'environnement se modifie dans les différentes aires. Les populations sont souvent mieux adaptées aux conditions au centre de leur aire de répartition. Quand les conditions environnementales se modifient, les individus sont moins bien adaptés et la densité diminue donc. Finalement, on arrive à un endroit où les individus ne peuvent absolument plus rester ; ce point constitue la limite de l'aire d'une population.

Une métapopulation est un ensemble de populations distinctes entre lesquelles des échanges sont possibles

Les espèces sont souvent réparties dans un réseau de populations distinctes qui interfèrent les unes avec les autres par des échanges d'individus. Ces réseaux, ou **métapopulations**, se trouvent en général dans des zones où l'habitat convenable forme des plages séparées par des zones inadaptées.

Dispersion et occupation de l'habitat

Le niveau d'interaction entre les populations d'une métapopulation dépend de l'importance de la dispersion ; souvent, cette interaction n'est pas symétrique. Quand leur taille augmente, les populations ont tendance à laisser partir plus d'individus, tandis que les autres ont tendance à accepter plus d'immigrants qu'ils n'en expulsent. En outre, les populations assez isolées ont tendance à accueillir peu d'immigrants.

Tous les habitats convenables de l'aire d'une métapopulation ne sont pas nécessairement occupés en même temps. Pour diverses raisons,

des populations individuelles peuvent s'éteindre, peut-être à la suite d'une épidémie, d'un incendie catastrophique ou d'une perte de diversité génétique faisant suite à une réduction de la population (voir chapitre 59). Ces aires peuvent finalement être recolonisées par les autres populations. Dans certains cas, le nombre d'habitats occupés dans une métapopulation peut représenter un équilibre entre l'extinction des populations présentes et la recolonisation des habitats vacants.

Les métapopulations source-puits

Une espèce peut aussi montrer une structure de métapopulation si certains habitats permettent le maintien de la population sur le long terme, alors que d'autres ne le permettent pas. Dans ce cas, on parle de **métapopulations source-puits** : les populations des aires les meilleures (les sources), envoient continuellement des migrants qui renforcent les populations des habitats plus pauvres (les puits). Sans cet apport continu, les populations des puits auraient un taux de croissance négatif et finiraient par disparaître.

On a étudié des populations de papillons avec une attention particulière. Dans un de ces programmes, les chercheurs ont échantillonné des populations d'un papillon, le damier du plantain, dans 1600 pelouses du sud-ouest de la Finlande (figure 55.8). En moyenne, 200 populations ont disparu chaque année, mais 114 pelouses inoccupées étaient colonisées. Divers facteurs semblaient augmenter la probabilité d'une extinction, comme la faible taille de la population, l'isolement par rapport aux sources d'immigrants, la pauvreté des ressources disponibles (correspondant au nombre de fleurs dans une pelouse) et la faible diversité génétique dans la population.

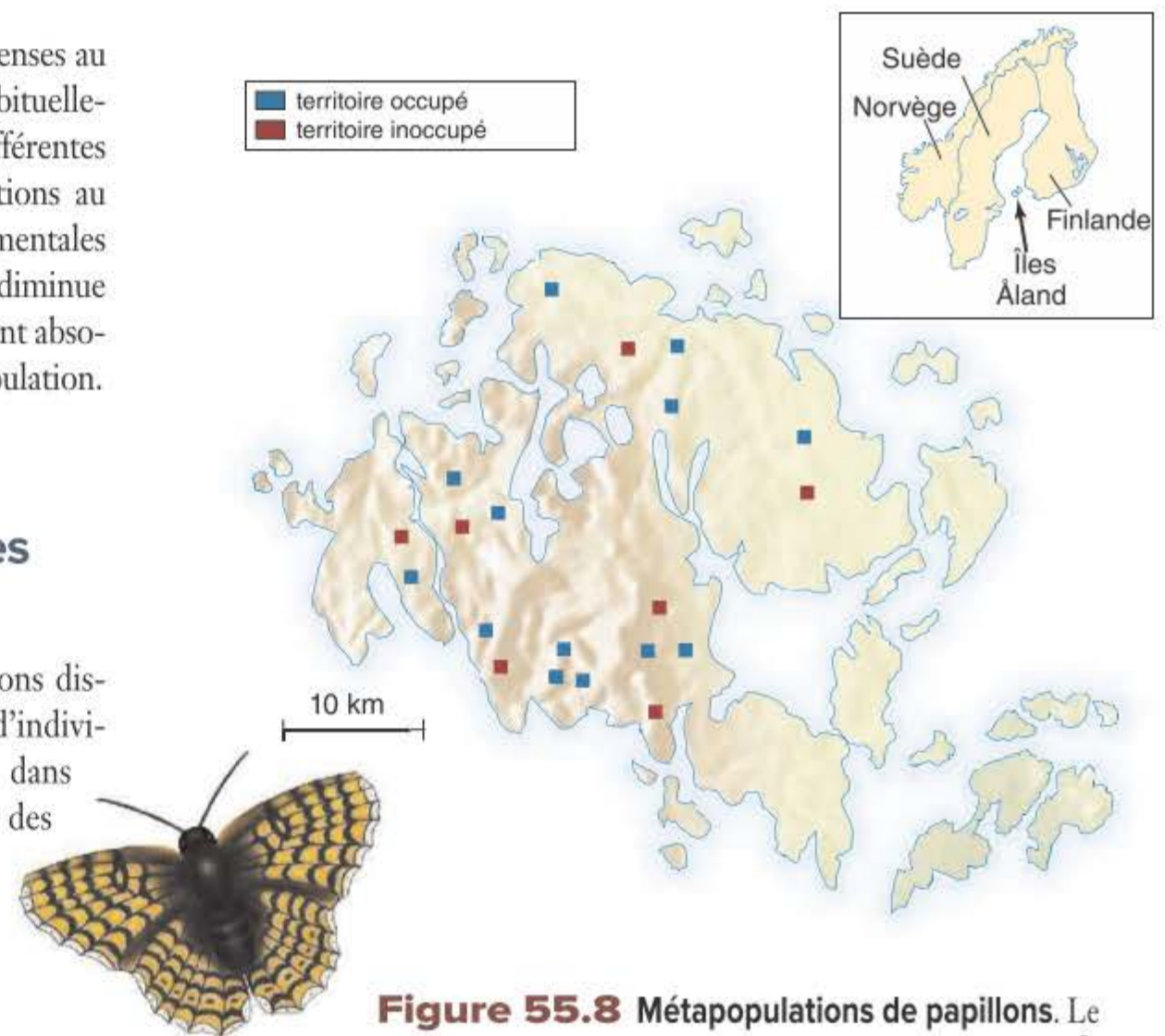


Figure 55.8 Métapopulations de papillons. Le damier du plantain forme des métapopulations dans les îles Åland, au sud-ouest de la Finlande. Aucune population n'est assez grande pour survivre longtemps seule, mais la migration continue d'individus provenant d'autres populations permet la survie de certaines populations. En outre, l'installation continue de nouvelles populations tend à contrebalancer l'extinction de populations déjà établies, bien que, ces dernières années, les extinctions aient été plus nombreuses que les colonisations.

Les chercheurs attribuent le plus grand nombre d'extinctions, comparé aux colonisations, à une succession d'étés très secs. Aucune population n'étant assez vaste pour se suffire à elle-même, la survie de l'espèce dans le sud-ouest de la Finlande semble reposer sur la persistance d'une métapopulation en réseau, avec l'apparition continuelle de nouvelles populations et le renforcement des populations existantes par des immigrants. La persistance du mauvais temps peut donc condamner l'espèce, au moins dans cette partie de son aire.

Quand elles existent, les métapopulations peuvent avoir deux conséquences importantes pour l'aire d'une espèce. En premier lieu, grâce à la colonisation continuelle de zones inoccupées, elles empêchent l'extinction à long terme. Sans cette dispersion, toutes les populations pourraient finalement périr et l'espèce disparaîtrait de toute l'aire. En outre, dans les métapopulations source-puits, l'espèce occupe une aire plus vaste, même dans les zones marginales qui ne pourraient entretenir une population sans un afflux continu d'immigrants. Pour ces raisons, l'étude des métapopulations est devenue importante pour la biologie de la conservation parce que les habitats se sont de plus en plus morcelés.

Synthèse 55.2

Une population est un ensemble d'individus d'une même espèce vivant dans une aire commune. L'aire occupée par une population se modifie au cours du temps. De leur côté, les populations peuvent former un réseau, ou métapopulation, relié par des individus qui vont d'un groupe à l'autre. Au sein d'une population, la répartition des individus peut être aléatoire, uniforme ou groupée en partie en fonction de la disponibilité des ressources.

- Comment l'aire géographique d'une espèce pourrait-elle se modifier si les populations ne pouvaient échanger entre elles des individus ? Comment le type de métapopulation pourrait-il influencer votre réponse ?

55.3 Démographie et dynamique des populations

Objectifs

1. Définir la démographie
2. Décrire les facteurs qui influencent la démographie d'une espèce.
3. Expliquer la signification des courbes de survie.

La dynamique d'une population – la manière dont elle se modifie au cours du temps – est affectée par divers facteurs. Un facteur important est la répartition des individus en fonction de leur âge – la proportion des adultes, des jeunes et des bébés.

La **démographie** est l'étude quantitative des populations. On peut étudier les modifications d'une population au cours du temps à deux niveaux : dans sa totalité ou par fragments. Au niveau le plus large, nous pouvons étudier l'ensemble de la population afin de voir si elle s'accroît, décroît ou reste constante. Pour le dire simplement, les popu-

lations s'accroissent si les naissances sont plus nombreuses que les décès et elles décroissent s'il y a plus de décès que de naissances (en ne tenant pas compte, pour le moment, de l'immigration et de l'extinction). Il est cependant plus facile d'appréhender ces tendances en découpant la population en unités plus petites composées d'individus du même âge (par exemple d'un an) et en étudiant les facteurs qui affectent les taux des naissances et des décès pour chaque unité.

Le sex-ratio et la durée des générations affectent les taux de croissance des populations

Le taux de croissance peut être influencé par le sex ratio de la population. Le nombre de naissances dans une population est en général directement lié au nombre de femelles, mais il n'est pas nécessairement lié de façon aussi étroite au nombre de mâles chez les espèces où un seul mâle peut s'unir à plusieurs femelles. Dans beaucoup d'espèces, il existe une compétition entre mâles pour l'accès aux femelles, comme on l'a vu au chapitre 54 ; par conséquent, quelques mâles interviennent dans de nombreux accouplements et beaucoup ne se reproduisent pas du tout. Dans ces espèces, le sex ratio est biaisé en faveur des femelles et n'affecte pas le taux de croissance de la population ; la réduction du nombre de mâles modifie simplement l'identité des mâles reproducteurs sans réduire le nombre de naissances. Par contre, chez les espèces monogames, comme beaucoup d'oiseaux, chez lesquelles les couples reproducteurs sont durables, une réduction du nombre de mâles peut directement réduire le nombre de naissances.

La **durée des générations** est l'intervalle de temps moyen entre la naissance d'un individu et la naissance de sa descendance. Ce facteur peut également affecter le taux de croissance d'une population. Cette durée varie beaucoup suivant les espèces. Cette variation s'explique en grande partie par la taille de l'organisme – les souris produisent une centaine de générations pendant une seule génération d'éléphants – mais pas seulement (figure 55.9). Une petite taille ne signifie pas toujours une courte durée de génération. Les tritons, par exemple, sont plus petits que les souris, mais leur durée de génération est beaucoup plus longue.

En général, la taille des populations à courtes générations peut s'accroître plus vite que celles qui ont une longue génération. Inversement, la durée de génération et l'espérance de vie étant en général étroitement liées, les populations à courte durée de génération peuvent aussi décroître plus rapidement en cas de diminution subite de la natalité.

La structure d'âge est déterminée par le nombre d'individus dans les différents groupes d'âge

Une **cohorte** est un groupe d'individus de même âge. Dans la plupart des espèces, la probabilité de reproduction ou de décès d'un individu varie au cours de sa durée de vie. Par conséquent, au sein d'une population, chaque cohorte est caractérisée par un taux de naissances, une **fécondité**, défini par le nombre de descendants produits pendant une durée standard (par exemple par an) et par un taux de décès, une **mortalité**, nombre d'individus qui meurent pendant cette période.

Le nombre relatif d'individus de chaque cohorte définit la **structure d'âge** d'une population. La fécondité et la mortalité étant différentes suivant les cohortes, la structure des âges a un impact critique sur

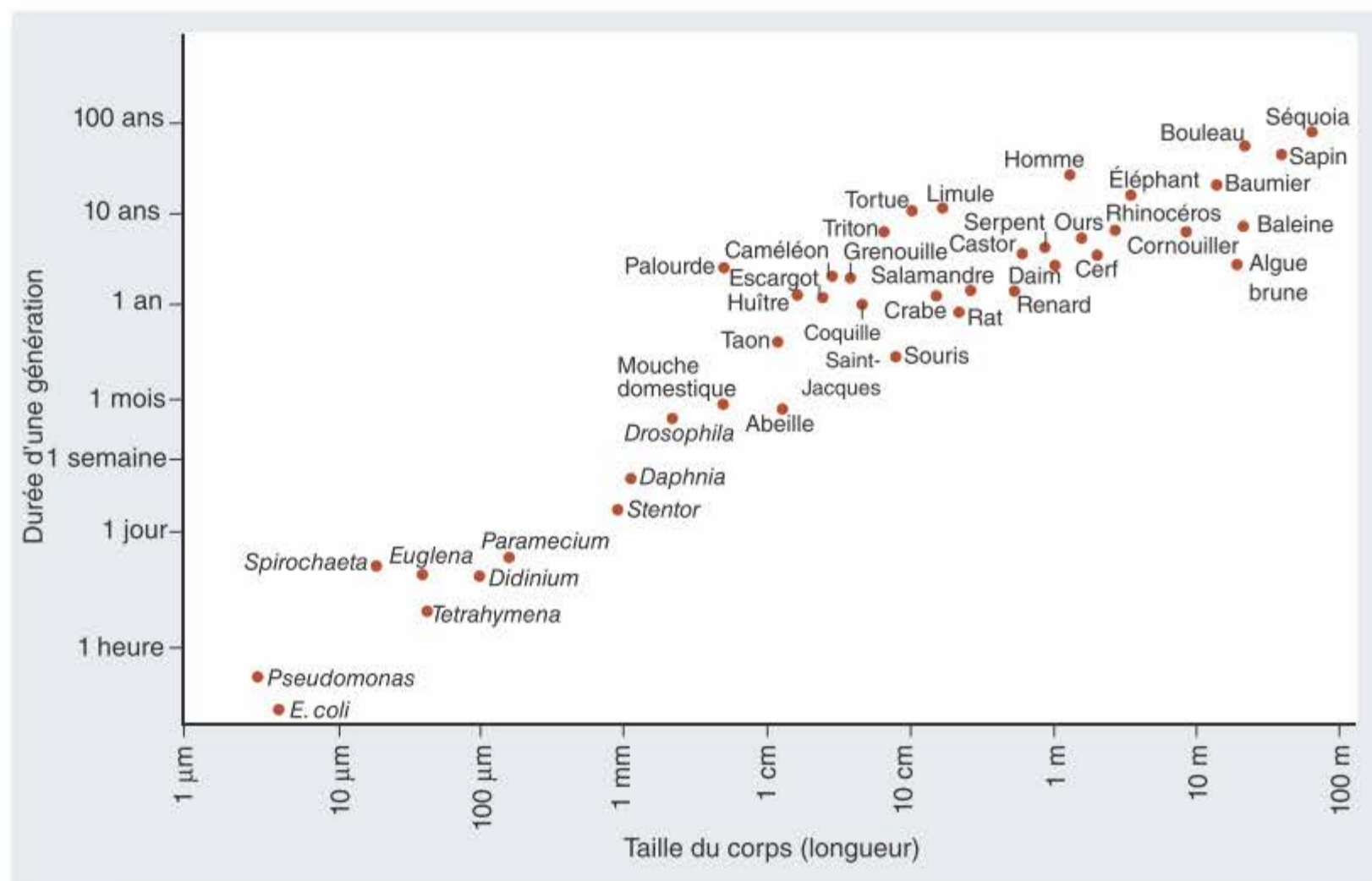
Figure 55.9 Relation entre la taille du corps et la durée des générations. En général, les animaux plus grands ont des générations plus longues, mais il existe des exceptions.



Question Si les ressources devenaient plus abondantes, pensez-vous que la taille des populations augmenterait plus rapidement dans les espèces de petite ou grande taille ?



Analyse de données Jusqu'à quel point pourriez-vous prédire l'espérance de vie à partir de la taille du corps ?



le taux de croissance d'une population. Les populations représentées par une grande proportion d'individus jeunes, par exemple, ont tendance à croître rapidement en raison d'une proportion croissante d'individus capables de se reproduire. Les populations humaines de beaucoup de pays en développement en sont un exemple, comme nous allons le voir. Au contraire, si une grande proportion de la population est relativement âgée, les populations peuvent décliner. Ce phénomène est actuellement caractéristique du Japon et de certains pays riches d'Europe.

Les tables de mortalité indiquent la probabilité de survie et de reproduction pendant la durée de vie de la cohorte

Pour juger comment les populations se modifient en nature, les écologues utilisent des **tables de mortalité**, qui représentent le sort d'une cohorte de la naissance à la mort en indiquant le nombre de descendants produits et le nombre d'individus qui meurent chaque année. Le tableau 55.2

Âge (intervalles de 3 mois)	Nombre de plantes en vie depuis le début	Proportion de la cohorte en vie depuis le début (survie)	Nombre de morts pendant l'intervalle de temps	Taux de mortalité pendant l'intervalle de temps	Semences produites pendant l'intervalle de temps	Semences produites par les individus survivants (fécondité)	Semences produites par membre de la cohorte (fécondité × survie)
0	843	1,000	121	0,144	0	0,00	0,00
1	722	0,856	195	0,270	303	0,42	0,36
2	527	0,625	211	0,400	622	1,18	0,74
3	316	0,375	172	0,544	430	1,36	0,51
4	144	0,171	90	0,626	210	1,46	0,25
5	54	0,064	39	0,722	60	1,11	0,07
6	15	0,018	12	0,800	30	2,00	0,04
7	3	0,004	3	1,000	10	3,33	0,01
8	0	0,000	—		Total = 1665		Total = 1,98

donne un exemple d'analyse des tables de mortalité pour une étude de la graminée des pelouses *Poa annua*. Cette étude suit le sort de 843 individus au cours du temps, notant le nombre de survivants à chaque intervalle et le nombre de descendants de chaque survivant.

Dans le tableau 55.2, la première colonne donne l'âge de la cohorte (avec des intervalles de 3 mois à partir du début de l'étude). Les deuxième et troisième colonnes indiquent le nombre de survivants et la proportion de la cohorte d'origine encore en vie au début de cet intervalle. La cinquième colonne donne le **taux de mortalité**, proportion des individus qui étaient vivants au début de cet intervalle, mais qui sont morts avant la fin. La septième colonne indique le nombre moyen de graines produites par chaque individu survivant dans cet intervalle, et la dernière colonne présente le nombre de graines produites par rapport à la taille de la cohorte originelle.

L'examen des tables de mortalité peut nous apprendre beaucoup de choses. Dans le cas du pâturin annuel par exemple, nous voyons que la probabilité de mourir et le nombre des descendants par individu survivant augmentent progressivement avec l'âge. En additionnant les valeurs de la dernière colonne, nous obtenons le nombre de descendants produits par individu de la cohorte initiale. Ce nombre est proche de deux, ce qui signifie que, pour chaque membre originel de la cohorte, deux nouveaux individus en moyenne ont été produits. Une valeur de 1,0 serait la limite à partir de laquelle la population n'augmente ni ne diminue. Dans le cas présent, la population paraît s'accroître rapidement.

Analyse de données Si le pâturin annuel était une mauvaise herbe indésirable et si vous souhaitiez cibler un groupe d'âge pour l'éliminer, choisiriez-vous la classe d'âge qui produit le plus de graines par individu ? Pouvez-vous imaginer un cas où votre réponse serait différente ?

L'analyse des tables de mortalité est généralement plus compliquée. D'abord, sauf pour les organismes à courte durée de vie, il est dif-

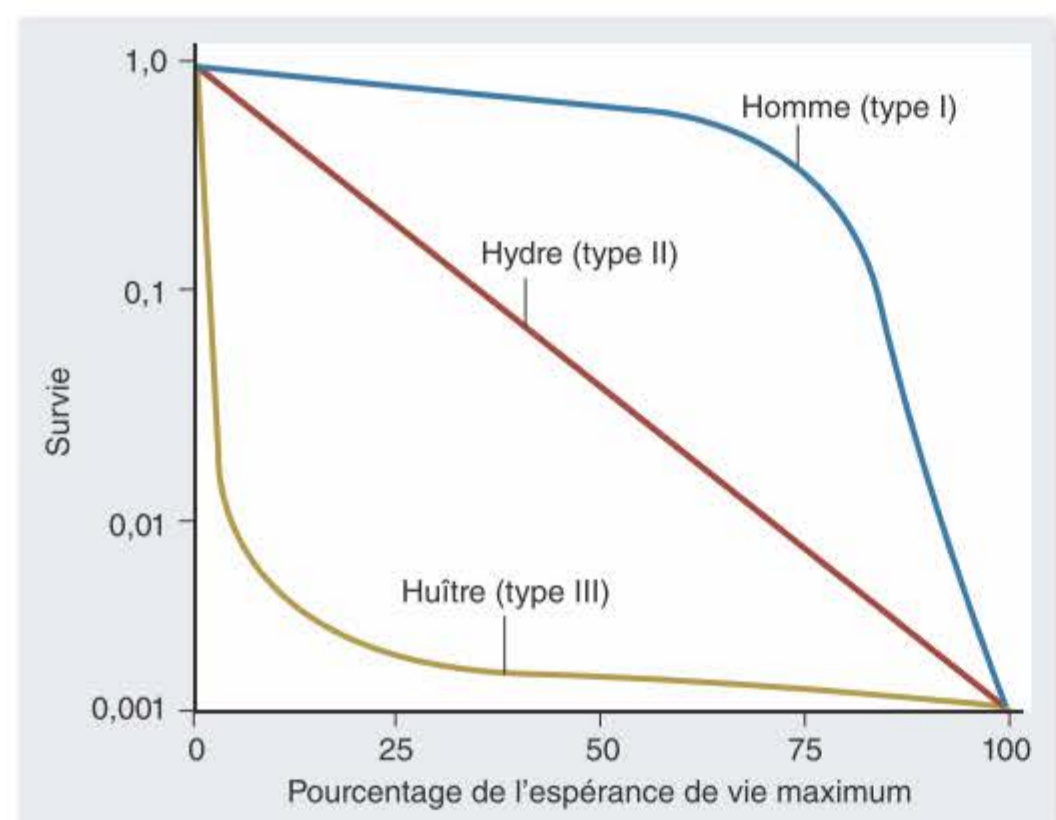


Figure 55.10 Courbes de survie. Par convention, la survie (axe vertical) est donnée sous une forme logarithmique, ce qui donne une ligne droite si le taux de mortalité reste constant au cours du temps. Les humains ont un cycle vital de type I, l'hydre (animal proche des méduses) de type II et les huîtres, de type III.

ficile de suivre le sort d'une cohorte jusqu'à la mort du dernier individu. Une autre méthode est l'étude d'une coupe transversale, consistant à examiner le sort de toutes les cohortes pendant une seule année. En outre, de nombreux facteurs – comme la reproduction de certains descendants avant la disparition de tous les membres de la cohorte de la génération parentale – font qu'il est plus compliqué de savoir si les populations s'accroissent ou diminuent.

Les courbes de survie montrent les modifications de la probabilité de survie avec l'âge

Le pourcentage d'une population originelle qui survit à un âge donné est sa **survie**. La *courbe de survie* est un moyen d'exprimer certains aspects de la répartition des âges dans les populations. La figure 55.10 donne des exemples de ces courbes. Les huîtres produisent des descendants très nombreux, mais très peu arrivent à l'âge de reproduction. Cependant, quand elles sont installées et atteignent cet âge, leur taux de mortalité est extrêmement faible (courbe de survie de type III). Chez les hydres, animaux proches des méduses, la probabilité de mourir est à peu près la même à tous les âges. Le résultat est une droite (type II). Finalement, chez les humains et beaucoup d'autres animaux et de protistes, les taux de mortalité augmentent brutalement à un âge plus avancé (courbe de survie de type I).

Ces descriptions ne sont bien sûr que des généralisations et les modèles sont beaucoup plus compliqués chez nombre d'organismes. L'examen des données du pâturin annuel par exemple, montre qu'elles se rapprochent beaucoup d'une courbe de survie de type II (figure 55.11).



Figure 55.11 Courbe de survie d'une cohorte de pâturin annuel (*Poa annua*). Après quelques mois, la mortalité augmente à une allure constante au cours du temps.

Question Supposons que vous souhaitiez planter le pâturin dans votre chambre utilisée comme serre. Supposons, en outre, que vous souhaitiez acheter une plante susceptible de vivre aussi longtemps que possible. Quel serait l'âge de la plante à acheter ? Comment la forme de la courbe de survie influencerait-elle votre choix ?

Synthèse 55.3

La démographie est l'étude quantitative des populations. Les caractéristiques démographiques sont la structure d'âge, le sex-ratio, la durée des générations, les taux de natalité et de mortalité. La structure d'âge d'une population et la variation des taux de mortalité et de naissance dans les différentes cohortes d'âge déterminent si la taille d'une population augmente ou diminue.

- Les populations à taux de survie élevé ont-ils toujours une croissance supérieure à celle des populations à taux de survie moindres ?

55.4 Histoire de vie et coût de la reproduction

Objectifs

1. Décrire les compromis de la reproduction dans l'histoire d'un organisme.
2. Comparer les coûts et bénéfices des ressources allouées à la reproduction.

La sélection naturelle favorise les traits de vie qui augmentent au maximum le nombre de descendants survivants jusqu'à la génération suivante. Deux facteurs ont une influence sur cette valeur : la durée de vie de l'individu et le nombre de jeunes produits annuellement.

Pourquoi chaque organisme ne se reproduit-il pas immédiatement dès sa naissance, pourquoi ne donne-t-il pas une grande famille, pourquoi ne prend-il pas grand soin de ses descendants et tout cela pendant toute une longue vie ? La réponse est qu'en général, aucun organisme n'est capable de tout cela, tout simplement parce que les ressources dont il dispose ne sont pas suffisantes. Par conséquent, les organismes utilisent les ressources soit pour se reproduire immédiatement, soit pour améliorer leurs perspectives de survie et de reproduction à un âge plus avancé.

Le cycle vital complet d'un organisme est son cycle de développement. Tous ces cycles impliquent des compromis importants. Les ressources étant limitées, toute modification favorisant la reproduction peut diminuer la survie et réduire la reproduction ultérieure. Ainsi, un sapin de Douglas qui produit plus de cônes améliore son succès reproducteur actuel, mais il se développe aussi plus lentement. Le nombre de cônes produits étant proportionnel à la taille de l'arbre, cette réduction de la croissance réduira le nombre de cônes qu'il pourra produire dans l'avenir. De même, les oiseaux qui ont plus de descendants annuellement ont plus de chance de mourir au cours de l'année ou de donner des couvées plus réduites pendant l'année suivante (figure 55.12). Au contraire, les individus qui retardent leur reproduction peuvent se développer plus vite et devenir plus grands, améliorant ainsi leur reproduction future.

Dans une expérience élégante, des chercheurs ont modifié le nombre d'œufs d'un oiseau, le gobe-mouches à collier (figure 55.13). Les oiseaux dont la taille de la nichée (le nombre d'œufs produits par période de reproduction) était réduite, ont pondu plus d'œufs l'année suivante, tandis que ceux auxquels on avait rajouté des œufs ont eu plus

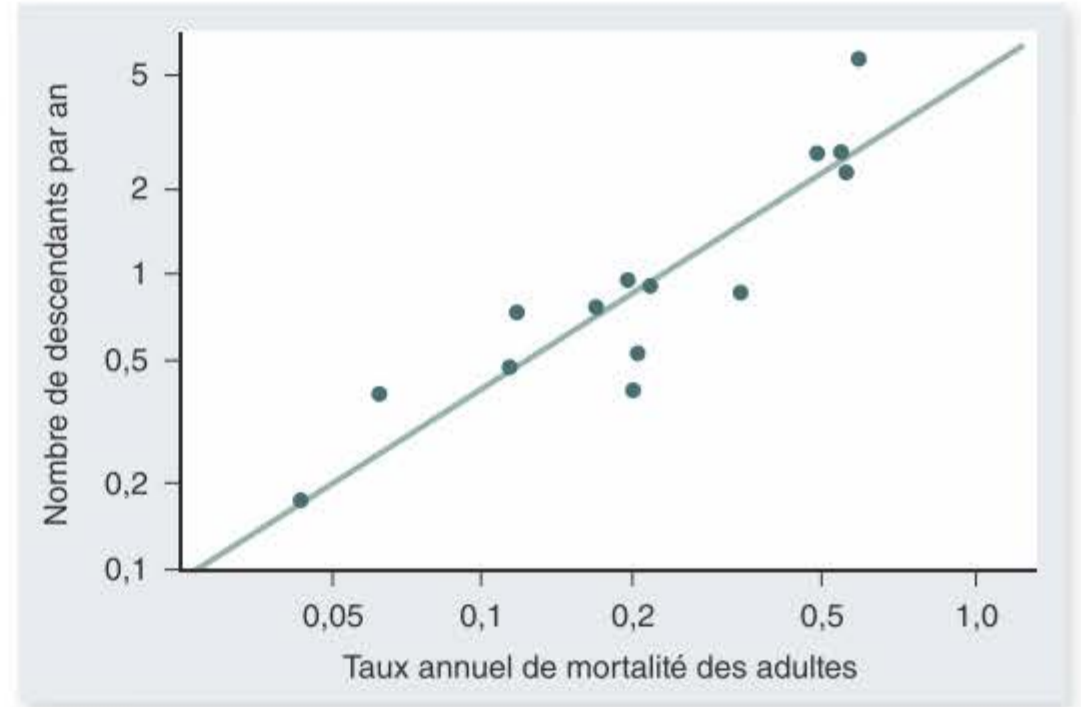


Figure 55.12 La reproduction a un prix. L'augmentation de la fécondité est liée à une hausse de la mortalité dans plusieurs populations d'oiseaux, de l'albatros (la plus faible) au moineau (la plus forte). Les oiseaux qui produisent le plus grand nombre de descendants par an ont plus de chance de mourir pendant l'année.

de travail et, en conséquence, ont pondu moins d'œufs l'année suivante. Les écologues parlent du **coût de la reproduction** pour désigner la réduction du potentiel reproducteur futur résultant des efforts reproducteurs présents.

La sélection naturelle favorise le cycle de développement qui maximise le succès reproducteur au cours de la vie. Quand le coût de la reproduction est faible, les individus devraient produire autant de descendants que possible. Le coût de la reproduction peut être faible quand les ressources sont abondantes, et il peut aussi être relativement faible quand les taux de mortalité sont élevés. Dans ce dernier cas, les individus ont peu de chance de survivre jusqu'à la saison de reproduction suivante, et donc les efforts plus importants faits pour la reproduction n'entraînent pas nécessairement de différences pour la survie future.

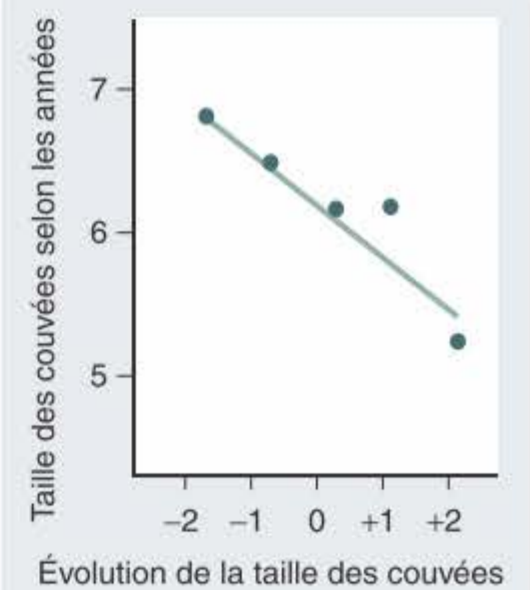


Figure 55.13 Nombre de reproductions pendant la durée de vie. L'ajout d'œufs aux nids des gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*) augmente les efforts reproducteurs de la femelle qui élève les jeunes et réduit la taille de la couvée de l'année suivante. Cette expérience prouve l'existence d'un compromis entre l'effort reproducteur actuel et le succès futur de la reproduction.



Analyse de données Quel facteur a le plus d'effet, l'ajout ou l'enlèvement d'œufs d'un nid ?

Inversement, quand les coûts de la reproduction sont élevés, le succès de la reproduction pendant la vie entière peut être maximal si la reproduction actuelle est retardée ou réduite au profit de la croissance et du taux de survie. Ce peut être le cas quand les coûts de la reproduction affectent significativement la survie d'un individu ou réduisent le nombre de descendants qu'il pourra avoir dans l'avenir.

Il existe un compromis entre le nombre de descendants et l'investissement par descendant

En termes de sélection naturelle, connaître le nombre de descendants produits est moins important que connaître le nombre de ces descendants qui survivent jusqu'à leur propre reproduction. En supposant que l'énergie à consacrer à la descendance est limitée, il faut arriver à un compromis entre le nombre de descendants produits et la taille de chacun (figure 55.14). On a démontré expérimentalement l'existence de ce compromis chez un lézard, *Uta stansburiana*, qui pond généralement en moyenne de quatre à cinq œufs à la fois. Quand on élimine chirurgicalement des œufs au début du cycle de reproduction, la femelle ne produit que 1 à 3 œufs, mais ces œufs reçoivent une quantité supérieure de vitellus ; les œufs, et donc les jeunes, sont beaucoup plus volumineux que la normale (figure 55.15).

Chez ce lézard et chez beaucoup d'autres espèces, la taille des descendants a une influence critique – les plus grands ont plus de chance

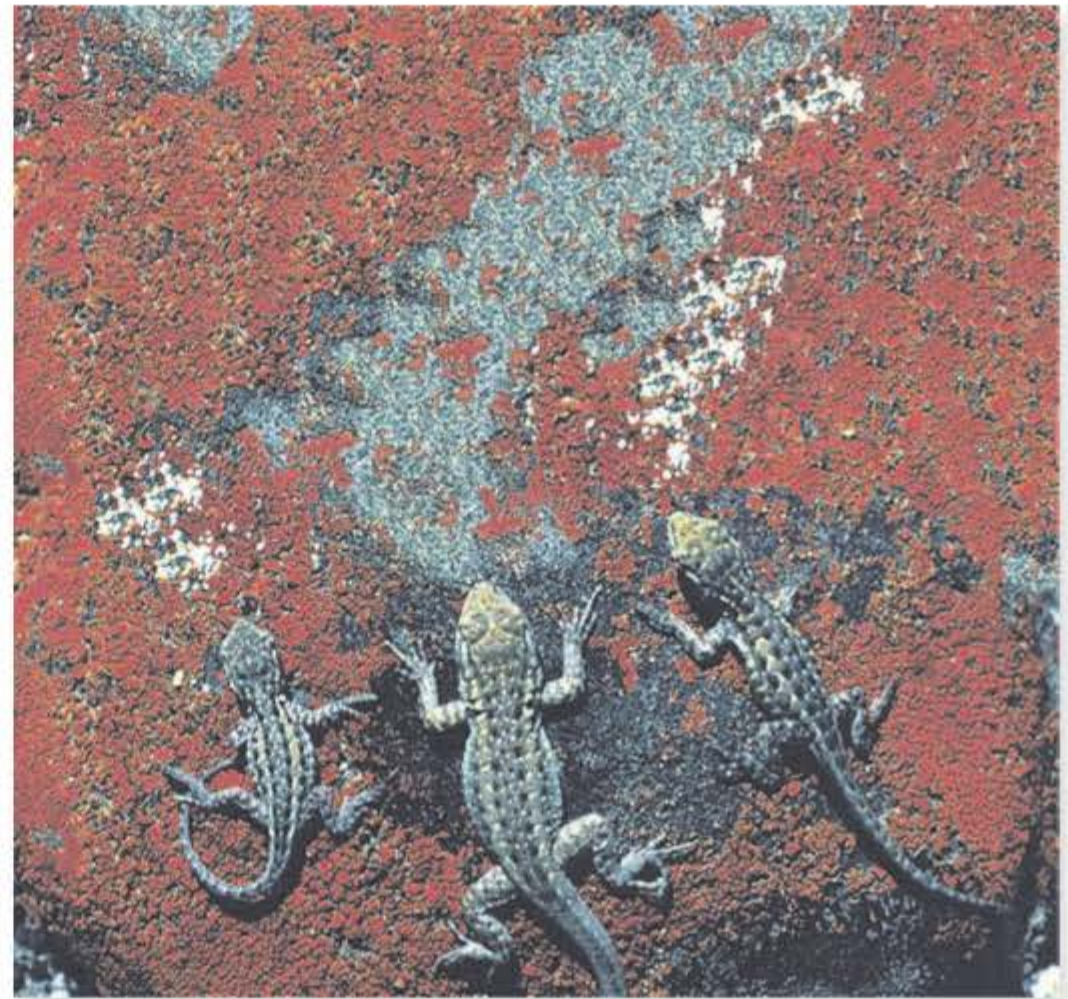


Figure 55.15 Variation de la taille de jeunes lézards (*Uta stansburiana*) après manipulations expérimentales. Dans les couvées où quelques œufs en développement ont été éliminés, les jeunes restants avaient une plus grande taille (au centre) que les lézards provenant de couvées témoins où tous les œufs avaient pu se développer (à droite). On a démontré la relation entre le vitellus provenant de la mère et la taille de la descendance par la plus petite taille des lézards après l'élimination d'une partie du vitellus de l'œuf (à gauche).

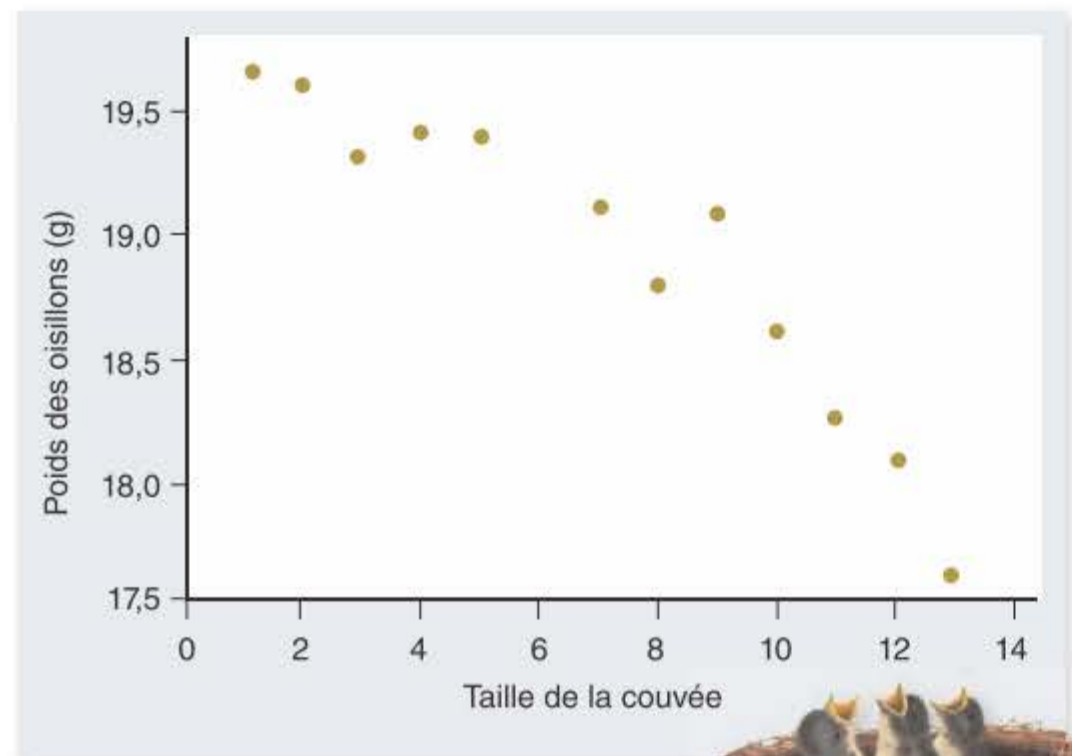


Figure 55.14 Relation entre la taille de la couvée et la taille des descendants.

Chez la grande mésange (*Parus major*), la taille des poussins est inversement proportionnelle au nombre d'œufs pondus. Plus ils ont de bouches à nourrir, moins les parents peuvent s'occuper de chaque jeune.

Analyse de données Au total, quelle est la taille de la couvée qui demande probablement des parents la plus forte dépense d'énergie ?

Question La sélection naturelle favoriserait-elle la production de jeunes petits et nombreux ou de quelques grands ?

de survivre. La production de nombreux descendants avec une faible probabilité de survie n'est pas la meilleure stratégie, mais la production d'un seul descendant extraordinairement robuste ne donnerait pas non plus le nombre maximum de descendants viables. C'est plutôt la situation intermédiaire, avec une descendance assez grande, qui devrait donner le nombre maximum de descendants viables.

Le nombre de reproductions pendant la durée de la vie est un autre compromis

Le compromis entre l'âge et la fécondité joue un rôle clé dans beaucoup d'histoires de vie. Les plantes annuelles et beaucoup d'insectes concentrent toutes leurs ressources reproductrices sur un seul événement, puis ils meurent. Ce cycle de vie est une **sémelparité**. L'adaptation du cycle de développement des organismes qui se reproduisent plusieurs fois pendant de nombreuses saisons est l'**itéroparité**.

Les espèces qui se reproduisent une fois par an doivent éviter une surcharge au cours d'un épisode de reproduction, pour pouvoir survivre et se reproduire plus tard. On trouve généralement la **sémelparité**, ou reproduction « big bang » chez les espèces à courte durée de vie qui ont peu de chance de rester vivantes entre deux reproductions, comme les plantes annuelles dans les climats rigoureux. La **sémelparité** est également favorisée quand la fécondité impose un coût de la reproduction important, par exemple lorsque le saumon du Pacifique migre dans les rivières vers les lieux de ponte. Chez ces espèces, plutôt que d'investir des ressources dans un effort improbable de survie jusqu'à la saison de reproduction suivante, les individus utilisent toutes leurs ressources pour une seule reproduction.

L'âge de la première reproduction est corrélé avec la durée de vie

Parmi les mammifères et beaucoup d'autres animaux, les espèces à longue durée de vie retardent la reproduction plus longtemps que les espèces à courte durée de vie. Une reproduction tardive est avantageuse parce que les jeunes peuvent acquérir de l'expérience et se développer plus rapidement avant de payer un prix élevé pour la reproduction. Chez les animaux à longue durée de vie, ces avantages compensent les coûts qu'entraîne une reproduction plus tardive.

Chez les animaux à courte durée de vie, par contre, le temps est essentiel ; une reproduction rapide est donc plus importante que l'éducation des jeunes, et la reproduction a tendance à être plus précoce.

Synthèse 55.4

Les adaptations du cycle vital impliquent de nombreux compromis entre le coût de la reproduction et l'investissement pour la survie. Ces compromis prennent des formes diverses, allant de la ponte d'un nombre d'œufs inférieur au maximum possible à l'attribution de toute l'énergie à une seule reproduction. La sélection naturelle favorise un succès maximum de la reproduction, mais le nombre de descendants produits doit être à la mesure des ressources disponibles.

- Quelles pourraient être les différences d'histoire de vie de deux espèces si l'une était soumise à une prédation importante et si l'autre avait peu de prédateurs ?

55.5 Les limites environnementales à la croissance des populations

Objectifs

1. Expliquer la croissance exponentielle.
2. Montrer pourquoi la croissance exponentielle des populations ne peut être infinie.
3. Définir la capacité maximale et expliquer ce qui peut la modifier.

La taille des populations reste souvent relativement constante, quel que soit le nombre des descendants. Au chapitre 1, nous avons vu que Darwin a fondé sa théorie de la sélection naturelle sur cette contradiction apparente. La sélection naturelle fonctionne parce qu'un frein agit sur la reproduction, certains individus produisant moins de descendants survivants que d'autres. Pour comprendre les populations, nous devons considérer comment elles s'accroissent et quels sont les facteurs naturels qui limitent leur croissance.

Le modèle de la croissance exponentielle s'applique aux populations quand cette croissance n'est pas limitée

Le taux de croissance de la population, r , est, par définition, la différence entre le taux de naissances, b et celui des décès, d , corrigée pour tenir

compte des entrées et sorties, (e pour les émigrations et i pour les immigrations). Donc

$$r = (b - d) + (i - e)$$

Les déplacements individuels peuvent avoir un impact important sur le taux de croissance des populations. Par exemple, l'augmentation de la population des États-Unis pendant les dernières décennies du vingtième siècle provenait principalement de l'immigration. Moins de la moitié de l'augmentation provenait de la reproduction des personnes qui y vivaient déjà.

Le modèle le plus simple pour la croissance des populations suppose que la population s'accroît sans limites à son taux maximum et que les taux d'immigration et d'émigration sont égaux. Ce taux, ou **potentiel biotique**, est le taux de croissance d'une espèce qui n'est soumise à aucune limitation. En termes mathématiques, on le définit par la formule suivante :

$$\frac{dN}{dt} = r_i N$$

où N est le nombre d'individus de la population, dN/dt est la vitesse à laquelle ce nombre change au cours du temps et r_i est le taux intrinsèque de croissance naturelle de cette population – sa capacité innée de croissance.

Le potentiel biotique de toute population est exponentiel (*trait rouge* sur la figure 55.16). Même lorsque le *taux* de croissance reste constant, le *nombre* réel d'individus augmente rapidement avec l'aug-

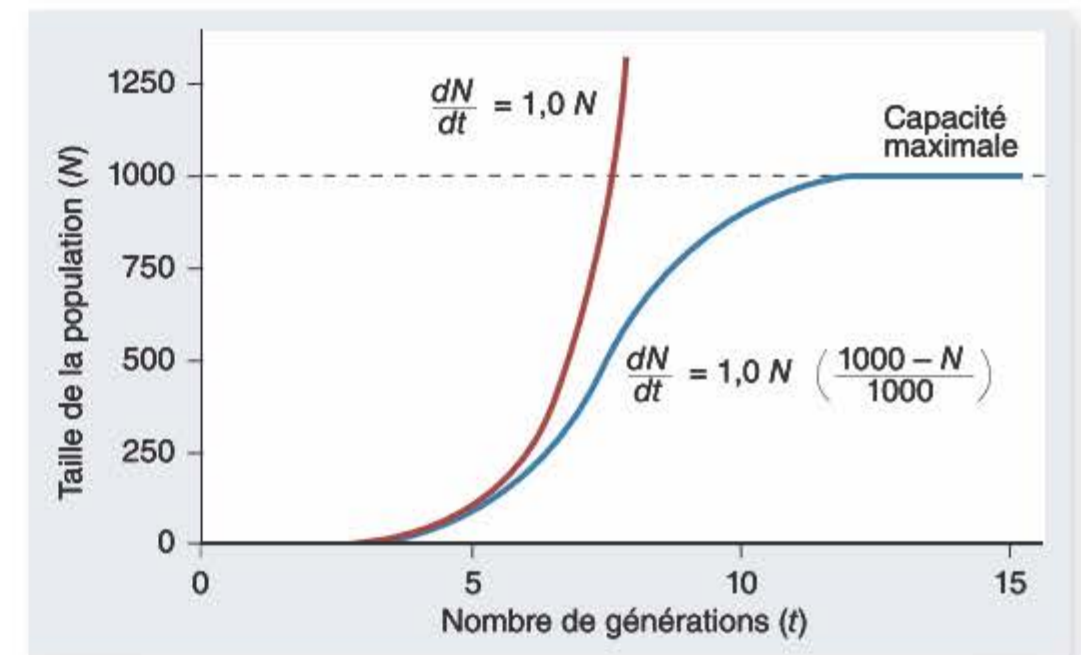


Figure 55.16 Deux modèles de croissance des populations. Le trait rouge représente le modèle de croissance exponentielle d'une population avec $r = 1,0$. Le trait bleu correspond au modèle de croissance logistique dans une population avec $r = 1,0$ et $K = 1000$ individus. Au début, la croissance s'accélère de façon exponentielle ; ensuite, quand les ressources se réduisent, la mortalité augmente et la croissance ralentit. La croissance cesse quand les taux de mortalité et de natalité sont égaux. La capacité maximale (K) dépend finalement des ressources disponibles dans le milieu.

Analyse de données Supposons que, dans une espèce de souris, chaque couple a donné quatre descendants en vie, alors que, dans une autre population, chaque couple en a donné cinq. Si cet accroissement de la population reste le même, dans quelle mesure la population de la seconde espèce serait-elle plus grande après 10 générations ?

mentation de la taille de la population. Le résultat d'une croissance exponentielle incontrôlée est une explosion de la population.

Un seul couple de mouche domestique, pondant 120 œufs par génération, pourrait donner plus de 5 000 milliards de descendants par an. En 10 ans, ses descendants formeraient un essaim de plus de 2 m d'épaisseur sur toute la surface de la terre ! En pratique, une telle croissance illimitée ne dure pas longtemps ; ce n'est généralement le cas que si un organisme arrive dans un nouvel habitat riche en ressources. Comme exemples, dans la nature, on trouve l'arrivée des pissenlits d'Europe dans les champs, les pelouses et les prairies d'Amérique du Nord, la colonisation d'un nouvel étang par des algues ou l'introduction de chats dans une île où les oiseaux sont nombreux, mais sans prédateurs à l'origine.

Capacité limite de l'habitat

Quelle que soit la vitesse de leur croissance, les populations finissent par atteindre une limite imposée par la raréfaction de facteurs importants du milieu, comme l'espace, la lumière, l'eau ou les nutriments. La population peut finalement se stabiliser à un certain niveau, c'est la **capacité limite de l'habitat** de l'endroit particulier où elle vit. Cette capacité, représentée par K , est le nombre maximum d'individus que le milieu peut supporter.

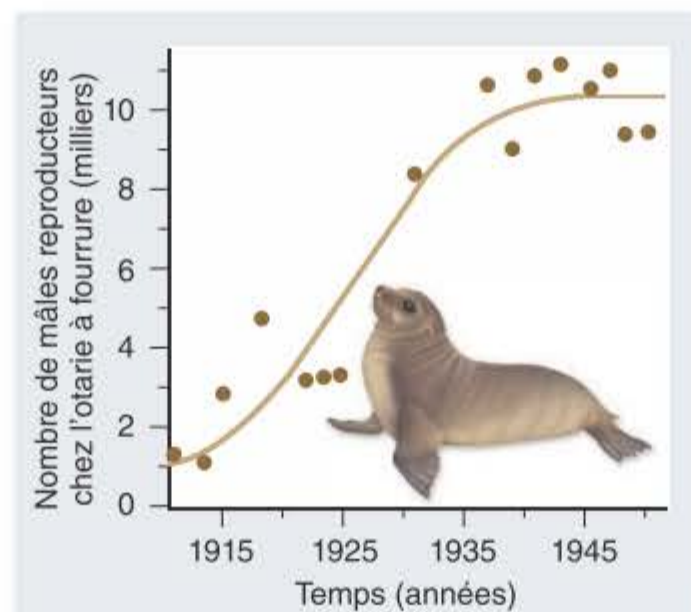
Le modèle de la croissance logistique s'applique aux populations qui s'approchent de la capacité limite de leur habitat

Quand une population se rapproche de sa capacité limite de l'habitat, sa croissance devient beaucoup plus lente parce qu'il reste moins de ressources pour tous les nouveaux individus. La courbe de croissance de cette population, toujours limitée par un ou plusieurs facteurs du milieu, peut être représentée approximativement par l'équation suivante de la croissance logistique :

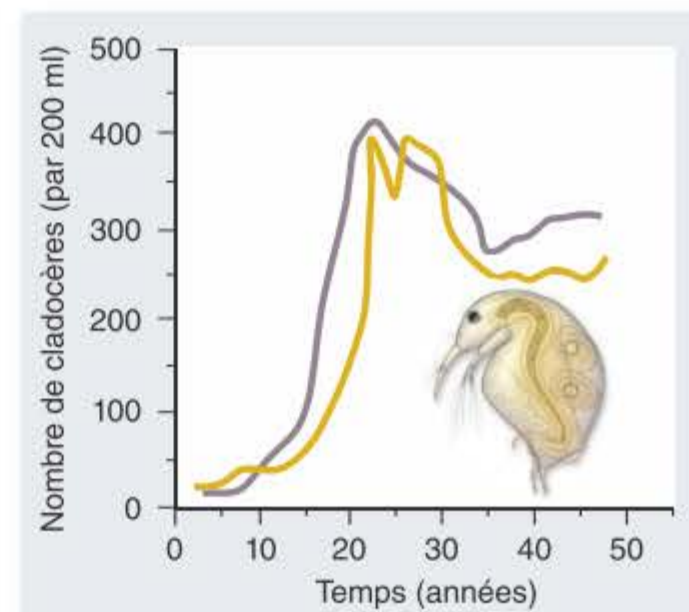
$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

Dans ce modèle, le taux de croissance de la population (dN/dt) est égal au taux intrinsèque de croissance naturelle (r multiplié par N , nombre d'individus présents à un moment donné) adapté à la quantité de ressources disponibles. On effectue cet ajustement en multipliant rN par la fraction de K encore inutilisée $[(K - N)/K]$. Quand N augmente, la fraction des ressources par laquelle on multiplie r devient de plus en plus petite et la croissance de la population devient plus lente.

Figure 55.18 Beaucoup de populations ont une croissance logistique. *a.* Une population d'otaries à fourrure, *Callorhinus ursinus*, de l'île St.-Paul, en Alaska. *b.* Deux populations expérimentales de cladocères, *Bosmina longirostris*. Notez que ces populations ont d'abord dépassé la capacité limite de l'habitat avant de décroître jusqu'à une taille où elles se sont maintenues.



a.



b.

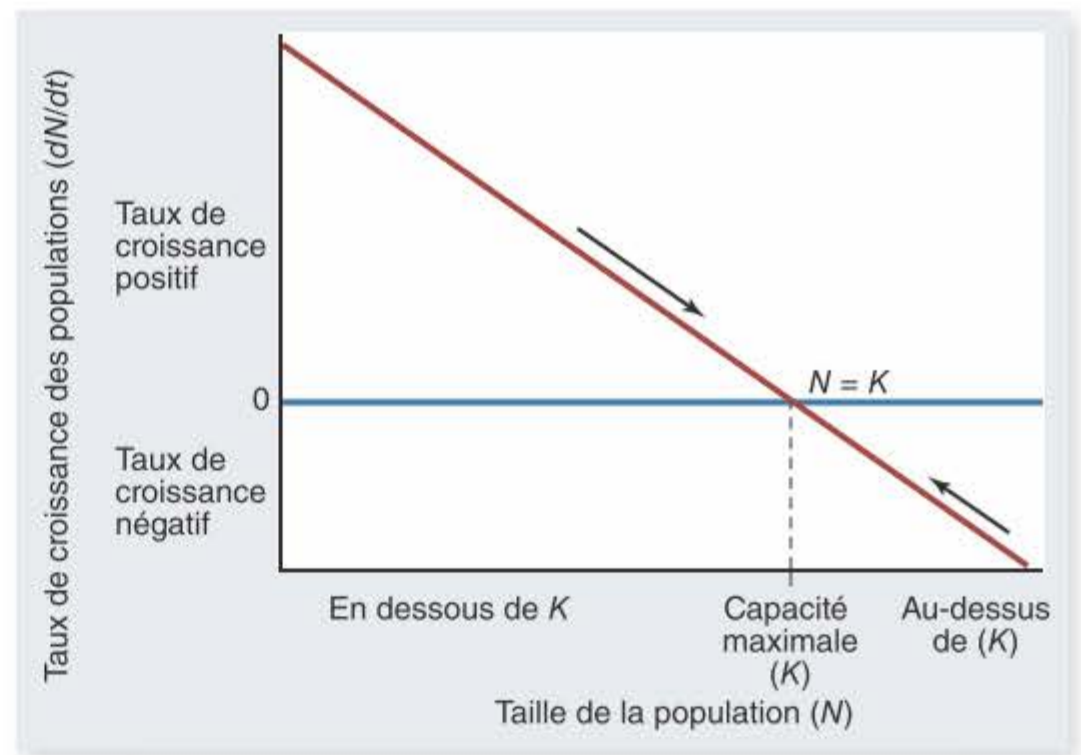


Figure 55.17 Relation entre le taux de croissance et la taille des populations. Les populations éloignées de leur capacité limite de l'habitat (K) auront des taux de croissance élevés – positifs si la population se trouve en dessous de K et négatifs si elle est au-dessus. Quand la population se rapproche de K , la croissance devient nulle.

Question Qu'en serait-il si le taux de croissance tendait vers zéro ?

Si l'on représente graphiquement les valeurs de N par rapport au temps (t), on obtient une **courbe de croissance sigmoïde** caractéristique de nombreuses populations biologiques. La courbe est « sigmoïde » parce que ses deux courbures rappellent la lettre S. Quand la taille de la population se stabilise à la capacité maximale, sa croissance ralentit, puis s'arrête (*trait bleu* sur la figure 55.16).

En termes mathématiques, quand N se rapproche de K , la vitesse (dN/dt) de la croissance de la population commence à diminuer, pour arriver à 0 quand $N = K$ (figure 55.17). Inversement, si la taille de la population dépasse la capacité limite de l'habitat, $K - N$ devient négatif et la croissance de la population deviendra négative. Quand la taille de la population décroît vers la capacité maximale, la vitesse de cette croissance négative diminuera pour atteindre 0 quand $N = K$.

Il faut noter que la population a tendance à aller vers la capacité limite de l'habitat, qu'elle se trouve initialement au-dessus ou en dessous. Pour cette raison, la croissance logistique a tendance à ramener la

population à la même taille. En ce sens, on considère que ces populations sont à l'équilibre parce qu'on peut s'attendre à ce qu'elles soient toujours proches de la capacité limite de leur habitat.

Très souvent, les populations réelles respectent les tendances correspondant à une courbe de croissance logistique. C'est vrai non seulement en laboratoire, mais aussi dans les populations naturelles (figure 55.18a). Dans certains cas, cependant, la correspondance n'est pas parfaite (figure 55.18b) et, comme nous allons le voir, beaucoup de populations obéissent à un autre schéma.

Synthèse 55.5

La croissance exponentielle s'applique aux populations dont l'augmentation du nombre d'individus s'accélère en dépit d'un taux de croissance constant ; elle entraîne une explosion de la population. La croissance exponentielle est finalement limitée par les ressources disponibles. Une population localisée à un endroit donné se stabilise pour une taille correspondant à la capacité limite de l'habitat de cet endroit pour cette espèce. Les populations s'accroissent souvent jusqu'à la capacité limite de l'habitat dans leur environnement.

- Quel facteur pourrait modifier la capacité limite de l'habitat d'une population et quelle serait la réponse de la population ?

55.6 Facteurs de régulation des populations

Objectifs

1. Comparer les facteurs dépendant et indépendants de la densité.
2. Voir pourquoi la taille de certaines populations est cyclique.
3. Voir comment les adaptations des espèces peuvent dépendre de la fréquence avec laquelle les populations se trouvent à la capacité limite de leur habitat.

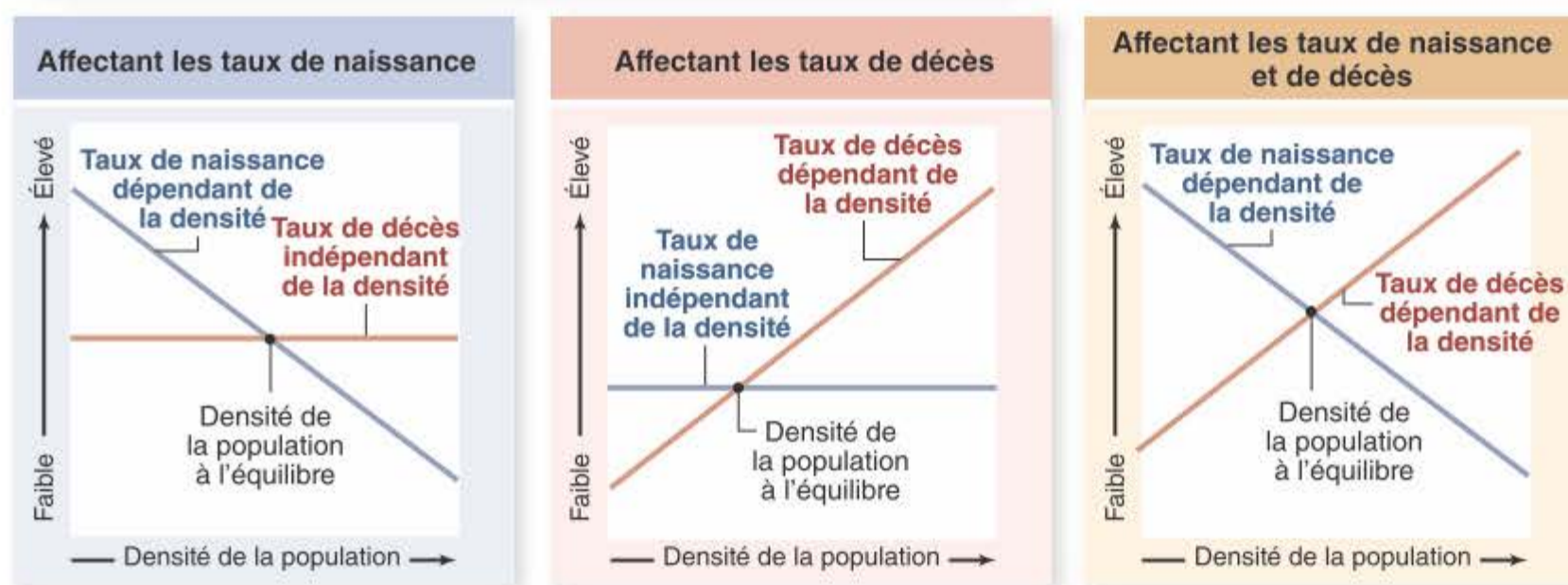


Figure 55.19 Régulation des populations dépendant de la densité. Les facteurs dépendant de la densité peuvent affecter la natalité, la mortalité ou les deux.

Question Pourquoi les taux de croissance pourraient-ils dépendre de la densité ?

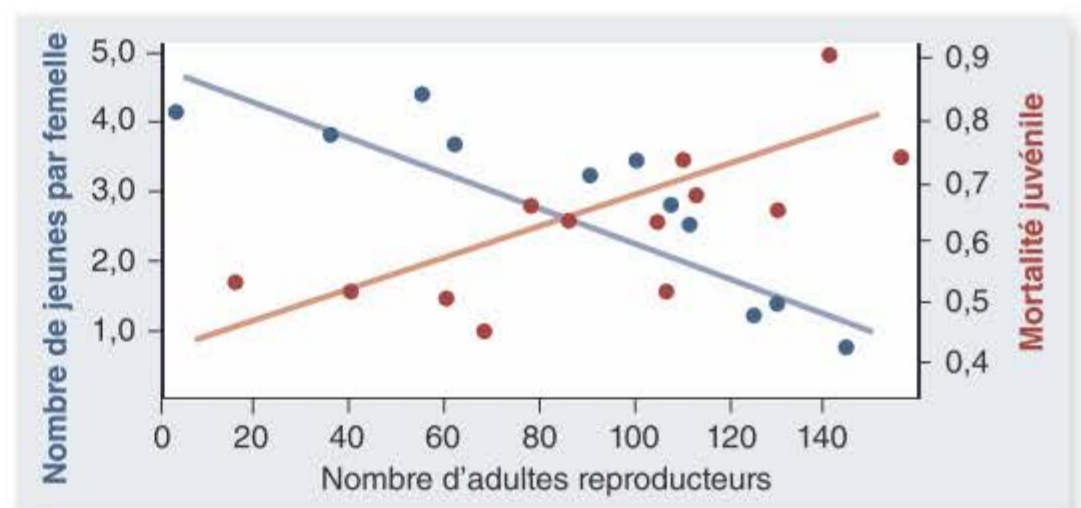


Figure 55.20 Dépendance de la densité chez le pinson chanteur (*Melospiza melodia*) sur l'île Mandarte. Le succès reproducteur diminue et la mortalité augmente quand la taille de la population augmente.

Question Qu'arriverait-il si les chercheurs donnaient aux oiseaux un supplément de nourriture ?

Plusieurs facteurs peuvent influencer la taille des populations au cours du temps. Certains de ces facteurs dépendent de la taille des populations et sont donc des facteurs *dépendants de la densité*. D'autres, comme des désastres naturels, affectent les populations quelle que soit leur taille ; ce sont des facteurs *indépendants de la densité*. Les fluctuations de la taille de beaucoup de populations sont cycliques et peuvent entraîner des interactions complexes entre les facteurs.

On a des effets dépendants de la densité quand la reproduction et la survie sont influencées par la taille des populations

Les taux de croissance des populations dépendent de la taille des populations parce que de nombreux processus ont des **effets dépendants de la densité**. Cela signifie que, si la taille d'une population augmente, soit le taux de reproduction diminue, soit le taux de mortalité augmente, ou les deux : on parle d'un phénomène de *rétroaction négative* (figure 55.19).

La régulation peut s'exercer de bien des manières. Quand les populations se rapprochent de la capacité limite de leur habitat, la compétition pour les ressources peut être sévère et entraîner à la fois une réduction de la natalité et une augmentation de la mortalité (figure 55.20). De plus, l'attention des prédateurs est souvent attirée par une proie particulièrement abondante, ce qui a également comme conséquence d'augmenter la mortalité quand les populations s'accroissent. Les fortes densités de population peuvent aussi entraîner une accumulation de déchets toxiques dans l'environnement.

Des changements de comportement peuvent aussi affecter le taux de croissance des



Figure 55.21 Effets dépendants de la densité. Les criquets migrateurs (*Locusta migratoria*) sont une peste de légende dans de vastes zones d'Afrique et d'Eurasie. Aux fortes densités des populations, les caractéristiques hormonales et physiques des criquets se modifient et ils essaiment.

populations. Dans certaines espèces de rongeurs, par exemple, les animaux deviennent antisociaux, se battent plus souvent, se reproduisent moins et sont en général hypertendus. Ces changements de comportement ont une origine hormonale, mais leur cause ultime n'est pas encore claire ; il est très probable que ce sont des réponses adaptatives apparues par évolution à la suite d'une raréfaction des ressources. De plus, dans les populations denses, le taux de croissance peut diminuer en raison d'une émigration plus importante des individus tentés par des conditions meilleures à l'extérieur (figure 55.21).

Tous les facteurs dépendant de la densité ne sont cependant pas corrélés négativement à la taille des populations. Dans certains cas, le taux de croissance augmente avec la taille des populations. Ce phénomène est l'**effet Allee** (d'après Warder Allee, qui l'a décrit pour la première fois) : c'est un exemple de *rétroaction positive*. L'effet Allee peut prendre plusieurs formes. Bien évidemment, dans les populations trop dispersées, les individus peuvent difficilement trouver des partenaires. En outre, certaines espèces peuvent dissuader les prédateurs grâce à des groupes plus importants ou assurer la stimulation nécessaire aux activités de reproduction. L'effet Allee représente un risque pour beaucoup d'espèces menacées, incapables de reconstituer une population réduite par la destruction de l'habitat, la surexploitation ou d'autres causes (voir chapitre 59).

Les perturbations de l'environnement et les catastrophes sont des exemples d'effets indépendants de la densité

Le taux de croissance des populations ne correspond pas toujours à l'équation de croissance logistique. Très souvent, ces modèles sont contrôlés par des **effets indépendants de la densité**. En d'autres termes, le taux de croissance est à tout moment limité par un facteur qui n'est pas lié à la taille de la population.

Indépendamment de la densité, divers facteurs peuvent affecter les populations. La plupart dépendent du milieu externe, comme des hivers extrêmement froids, des sécheresses, des tempêtes ou des éruptions volcaniques. Les individus sont souvent influencés par ces activités indépendamment de la taille de la population.

Dans les régions assez souvent soumises à ces événements, les populations montreront souvent une croissance erratique, rapide quand

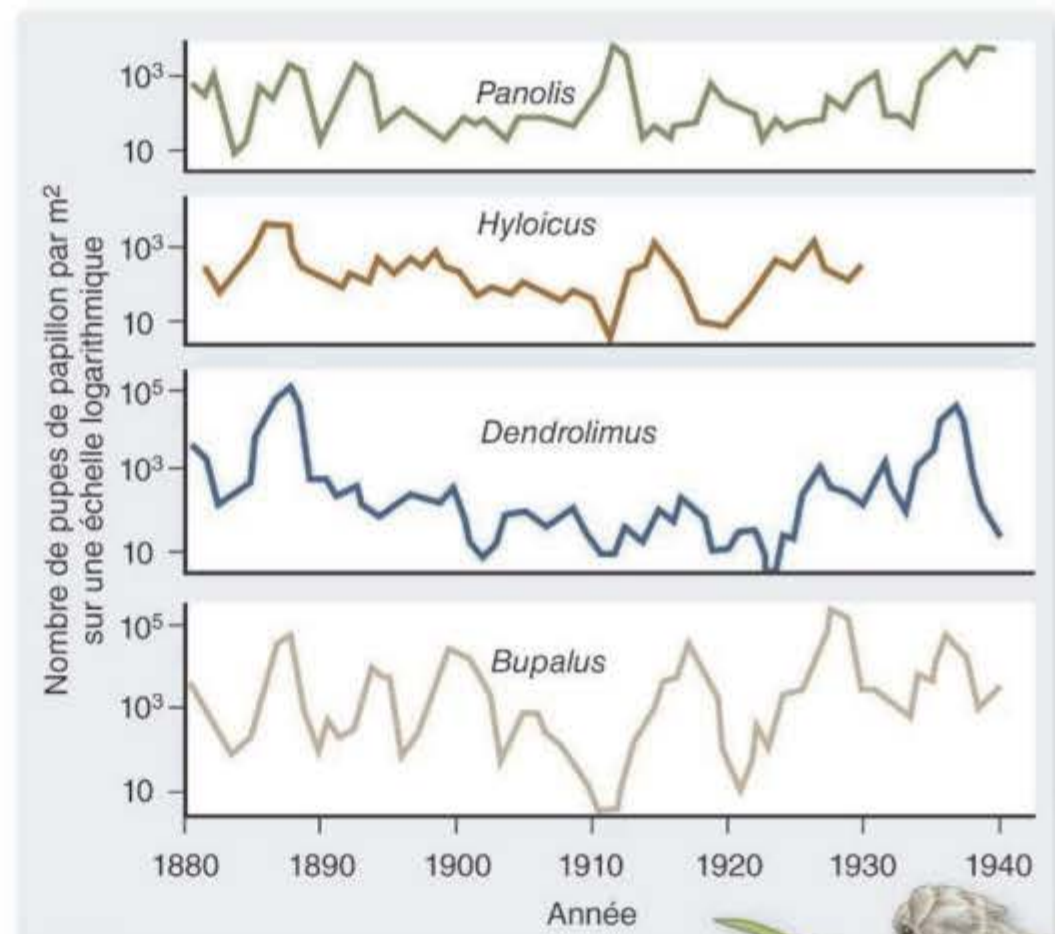


Figure 55.22 Fluctuation du nombre de pupes de quatre espèces de papillons en Allemagne. Les fluctuations de ces populations suggèrent que leur taille est contrôlée par des facteurs dépendants de la densité. Le parallélisme entre les tendances au cours du temps suggère que les mêmes facteurs contrôlent la taille des populations de ces quatre espèces.

les conditions sont bonnes, mais très réduite quand le milieu devient hostile (figure 55.22). Inutile de dire que ces populations n'obéissent pas aux courbes de croissance sigmoïdes caractéristiques de l'équation logistique.

Les cycles de populations peuvent être le reflet d'interactions complexes

Dans certaines populations, les effets dépendant de la densité n'aboutissent pas à un équilibre, mais à des augmentations et diminutions cycliques de la taille des populations. Par exemple, les écologues ont étudié ces cycles dans des populations de lièvres depuis les années 1820. Ils ont constaté que le lièvre des neiges d'Amérique du Nord (*Lepus americanus*) passe par un « cycle de 10 ans » (variant en réalité entre 8 et 11 ans). Les populations se réduisent de 10 à 30 fois dans un cycle typique, et jusqu'à 100 fois (figure 55.23). Deux facteurs semblent être à l'origine du cycle : les plantes utilisées comme nourriture et les prédateurs.

Les plantes alimentaires. Les aliments préférés du lièvre des neiges sont les pousses de saule et de bouleau. Quand la densité des lièvres augmente, ces pousses deviennent plus rares, forçant les lièvres à se nourrir d'aliments riches en fibres (de moindre qualité). Il en résulte une diminution des naissances, une moindre survie des jeunes et un faible taux de croissance. Les lièvres passent aussi plus de temps à rechercher leur nourriture et cette activité les expose plus aux prédateurs. Le résultat est un déclin rapide de l'abondance des pousses de saule et de bouleau et une diminution parallèle de l'abondance des lièvres. Il faut de deux à trois ans pour le rétablissement de la quantité de pousses adultes.

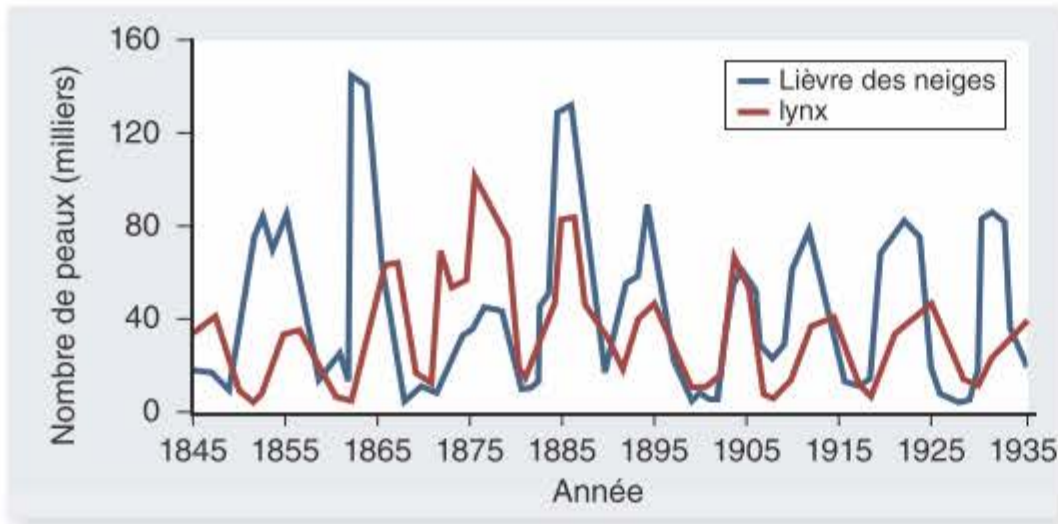


Figure 55.23 Parallélisme entre les cycles dans les populations du lièvre des neiges (*Lepus americanus*) et du lynx arctique (*Lynx canadensis*). Ces données sont basées sur les nombres de fourrures déclarés par les trappeurs de la région de la baie d'Hudson au Canada. La population du lynx suit fidèlement celle du lièvre, mais elle est légèrement en retard.

? **Question** Supposons que des expérimentateurs maintiennent artificiellement la population de lièvres à un niveau élevé et constant ; qu'advient-il de la population de lynx ? À l'inverse, s'ils maintenaient artificiellement la population de lynx à un niveau élevé et constant, qu'advient-il de la population de lièvres.

Les prédateurs. Un prédateur important du lièvre des neiges est le lynx du Canada (*Lynx canadensis*). L'abondance du lynx passe par un « cycle de 10 ans » qui semble remarquablement correspondre au cycle d'abondance du lièvre (figure 55.23). Quand le nombre de lièvres augmente, celui des lynx augmente aussi, répondant à la plus grande quantité de nourriture à leur disposition. Quand le nombre de lièvres diminue, celui des lynx diminue aussi, faute de nourriture.

Quel est le facteur responsable des oscillations prédateur-proie ? Le nombre plus élevé de lièvres entraîne-t-il une surconsommation des plantes (un cycle lièvre-plante), ou le nombre croissant de lynx entraîne-t-il une surconsommation des lièvres (un cycle lièvre-lynx) ? Les expériences de terrain réalisées par C. Krebs et ses collaborateurs en 1992 apportent une réponse.

Dans le Yukon (Canada), Krebs a délimité des parcelles expérimentales occupées par des populations de lièvres. Si l'on ajoutait de la nourriture (pas d'influence d'une pénurie de nourriture) et en l'absence de prédateurs (pas d'influence des prédateurs) dans une parcelle expérimentale, le nombre de lièvres était multiplié par dix et se stabilisait – il n'y avait plus de cycle. Cependant, le cycle persistait si on laissait inter-

venir un des facteurs : exclusion des prédateurs sans ajout de nourriture (influence de la pénurie de nourriture seulement) ou ajout de nourriture en présence des prédateurs (influence du prédateur seulement). Les deux facteurs peuvent donc affecter le cycle qui, en pratique semble résulter de l'interaction des deux.

On a traditionnellement considéré que les cycles des populations étaient rares ; une revue de près de 700 travaux de longue durée (25 ans au moins) sur les tendances au sein des populations a montré que les cycles ne sont pas rares ; près de 30 % de ces études – sur des oiseaux, des mammifères, des poissons et des crustacés – prouvent l'existence d'une évolution cyclique de la taille des populations au cours du temps, bien que la plupart de ces cycles n'aient pas l'amplitude de ceux du lièvre des neiges et du lynx. Dans certains cas, comme pour les lièvres et les lynx, des facteurs dépendant de la densité peuvent intervenir alors que, dans d'autres cas, des facteurs indépendants de la densité, comme des conditions climatiques cycliques, peuvent être en cause.

La disponibilité des ressources influence les adaptations du cycle vital

Nous avons vu que, chez certaines espèces, la taille des populations reste généralement stable à proximité de la capacité maximale, tandis que la taille des populations d'autres espèces fluctue beaucoup et se situe souvent en dessous de la capacité maximale. Les facteurs de sélection affectant ces espèces sont très divers. Il est possible que les populations proches de la capacité maximale soient soumises à une forte compétition pour des ressources limitées ; au contraire, ces ressources sont abondantes pour les populations très éloignées de la capacité maximale.

Adaptation	Adaptations du cycle vital sélectionnées pour r et pour K	
	Populations sélectionnées pour r	Populations sélectionnées pour K
Âge de la première reproduction	Précoce	Tardive
Espérance de vie	Courte	Longue
Durée de la maturation	Courte	Longue
Mortalité	Souvent élevée	Généralement faible
Nombre de descendants par épisode reproducteur	Élevé	Faible
Nombre de reproductions pendant la durée de vie	Généralement une seule	Souvent plusieurs
Soins parentaux	Aucun	Souvent importants
Nombre de descendants ou d'œufs	Faible	Élevé

Quand les ressources sont limitées, le coût de la reproduction est souvent très élevé. Par conséquent, la sélection favorisera les individus les plus compétitifs utilisant efficacement les ressources. Ces adaptations se font souvent au prix d'une réduction du taux de reproduction. Ces populations sont désignées comme **sélectionnées pour K** , parce qu'elles sont capables de prospérer à proximité de la capacité limite de leur habitat (K). Le tableau 55.3 donne une liste de quelques caractères typiques de ces populations. Parmi les exemples, on peut citer les cocotiers, les grues blanches, les baleines et les humains.

Au contraire, dans les populations très éloignées de la capacité limite de l'habitat, les ressources peuvent être abondantes. Le coût de la reproduction sera faible et la sélection jouera en faveur des individus capables de produire le plus grand nombre de descendants. Ici, la sélection favorise les individus avec les taux de reproduction les plus élevés ; ce sont des populations **sélectionnées pour r** . Les pissenlits, les pucerons, les souris et les blattes sont des exemples d'organismes dont les adaptations ont été sélectionnées pour r .

La plupart des populations naturelles montrent des adaptations de leur cycle vital réparties selon un continuum qui va de caractères parfaitement sélectionnés pour r à des caractères parfaitement sélectionnés pour K . Bien que ces tendances soient valables de façon générale, peu de populations sont uniquement sélectionnées pour r ou pour K et manifestent tous les caractères cités au tableau 56.3. Il faut considérer ces caractères comme des généralités, en sachant qu'il existe beaucoup d'exceptions.

Synthèse 55.6

Les facteurs dépendant de la densité, comme la disponibilité des ressources, entrent en jeu en particulier dans les populations étendues ; les facteurs indépendants de la densité, comme les calamités naturelles, agissent quelle que soit la taille de la population. La densité de la population peut être cyclique à cause d'interactions complexes comme des ressources cycliques et les effets de la prédation. Les populations dont la régulation dépend de la densité sont souvent proches de la capacité limite de leur habitat ; quand les populations sont bien en dessous de la capacité limite de leur habitat, la sélection naturelle peut favoriser les taux élevés de reproduction si les ressources sont abondantes.

- Une population peut-elle être soumise à des effets positifs et négatifs dépendant de la densité ?

55.7 Croissance des populations humaines

Objectifs

1. Expliquer les modifications du taux de croissance des populations humaines au cours du temps.
2. Montrer les effets de la répartition des âges sur la croissance à venir.
3. Évaluer l'importance relative de la croissance rapide des populations et de la consommation des ressources comme menaces pour la biosphère et le bien-être humain.

Les humains montrent beaucoup de caractères d'un cycle vital sélectionné pour K , comme la petite taille des portées, la reproduction tardive et des soins parentaux très développés. Ces caractères ont évolué au début de l'histoire des hominidés, quand les ressources disponibles limitées de l'environnement contrôlaient la taille des populations. Pendant la plus grande partie de l'histoire de l'humanité, notre population a été régulée par la disponibilité de l'alimentation, la maladie et les prédateurs. Des perturbations inhabituelles, comme les inondations, la peste et la sécheresse, ont sans doute affecté le mode de croissance des populations humaines, mais leur taille globale s'est accrue lentement au début de notre histoire.

Il y a deux mille ans, 130 millions d'individus devaient peupler la terre. Il a fallu mille ans pour doubler ce nombre, et c'est en 1650 qu'il a de nouveau doublé pour atteindre environ 500 millions. En d'autres termes, pendant plus de 16 siècles, la population humaine a été caractérisée par une croissance très lente. De ce point de vue, les populations humaines ressemblaient à bien d'autres espèces caractérisées principalement par des adaptations du cycle vital sélectionnées pour K .

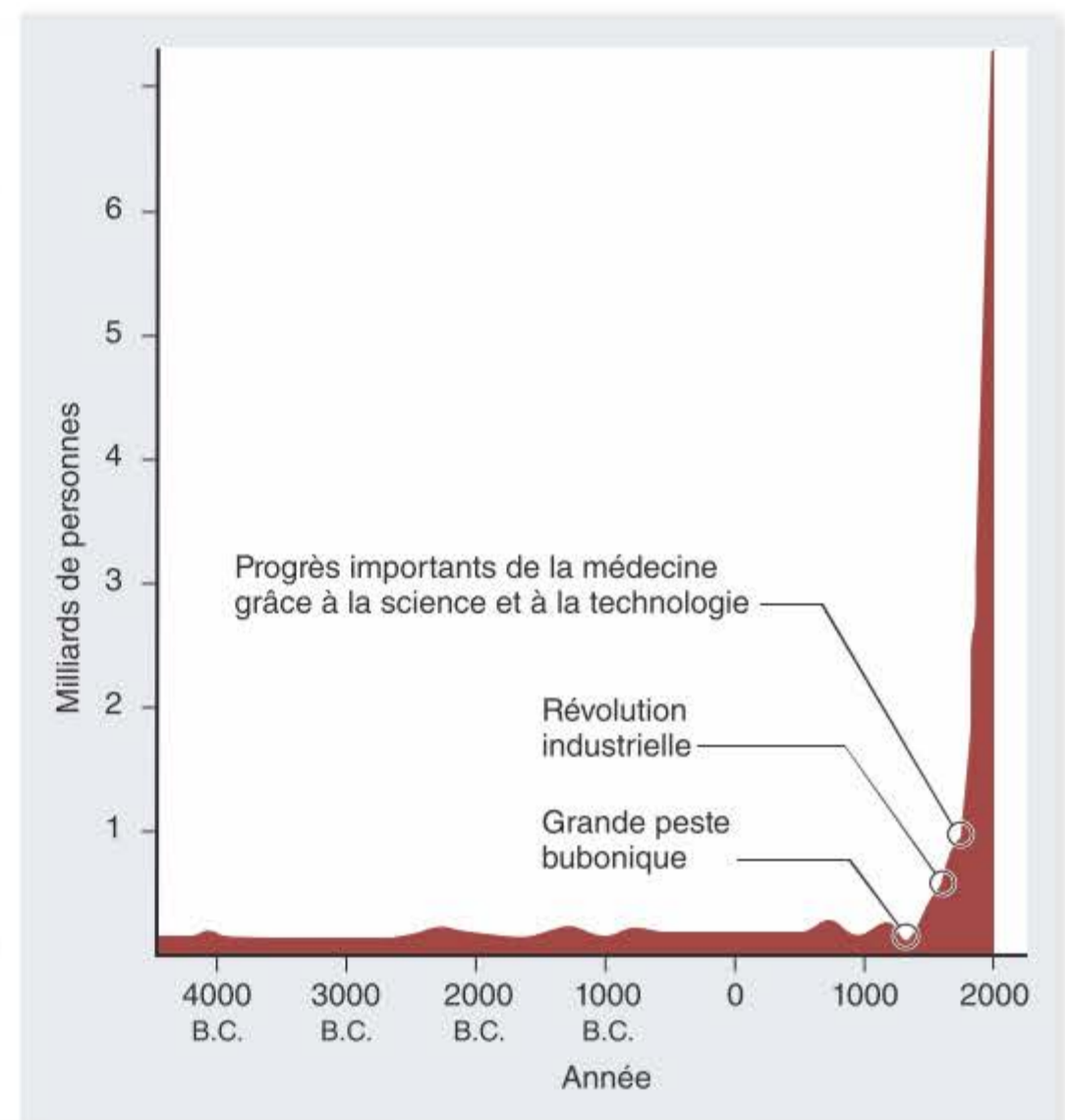


Figure 55.24 Importance historique de la taille de la population humaine. Les augmentations temporaires de la mortalité, même à l'occasion de la grande peste du quatorzième siècle, ont eu peu d'effet durable. La croissance est devenue explosive avec la révolution industrielle du dix-neuvième siècle, qui a entraîné une diminution importante et durable de la mortalité. La population mondiale vient de dépasser 7 milliards et, au rythme actuel, elle doublera en 63 ans.



Question Sur la base de ce que nous avons vu de la croissance des populations, que prévoyez-vous pour la taille des populations humaines ?

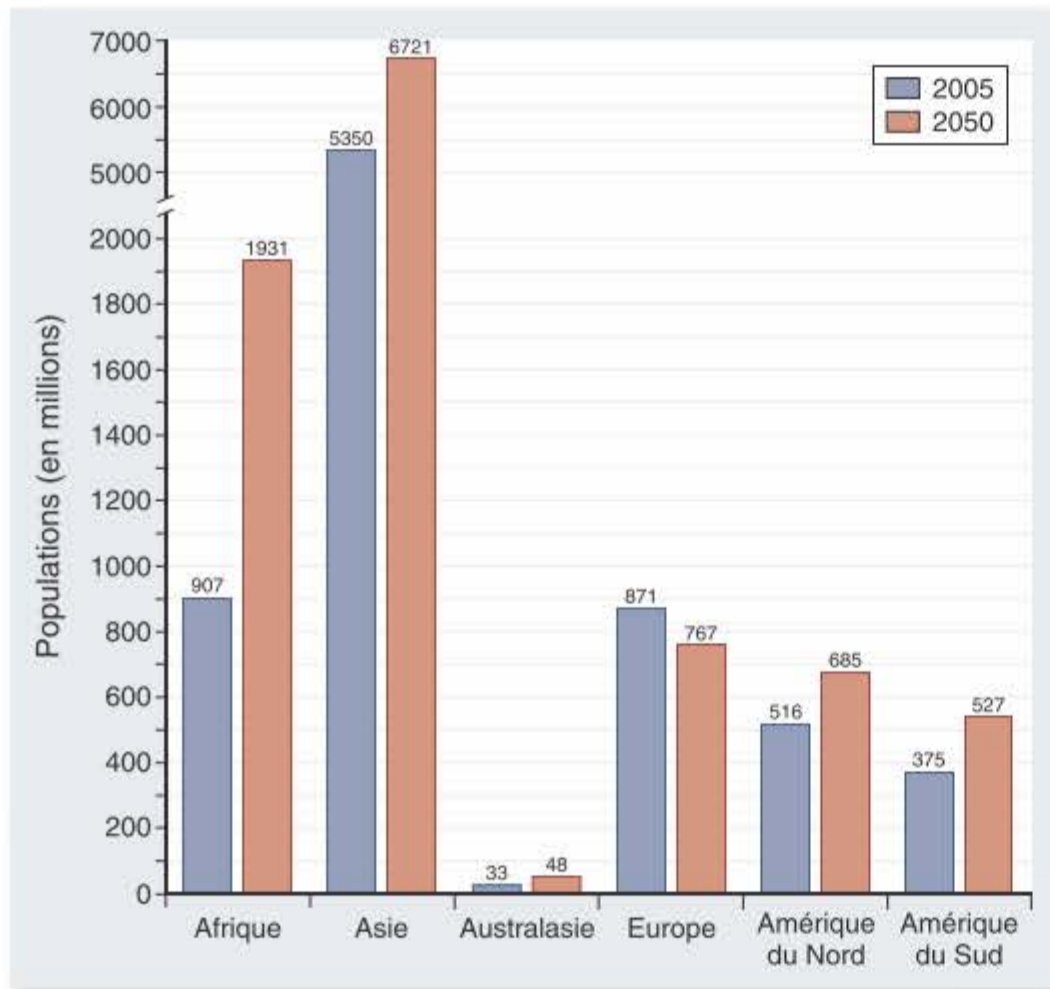


Figure 55.25 Croissance de la population prévue en 2050. On prévoit peu de croissance dans les pays développés ; presque toute la croissance de la population sera le fait des pays peu développés.

Les populations humaines ont augmenté de façon exponentielle

À partir du début du dix-huitième siècle, l'évolution des technologies a donné à l'homme un meilleur contrôle sur ses sources alimentaires, et lui a permis de mettre au point de meilleures armes pour échapper aux pré-

dateurs et soigner beaucoup de maladies. En même temps, grâce à l'amélioration de l'habitat et du stockage, les humains ont été moins vulnérables face aux aléas climatiques. Ces modifications ont permis aux humains d'élargir la capacité limite des habitats où ils vivaient, d'échapper ainsi aux limites de la croissance logistique et de rentrer à nouveau dans la phase exponentielle de la courbe de croissance sigmoïde.

En réponse à l'absence de contraintes environnementales, la population humaine a explosé au cours des 300 dernières années. Bien que la natalité ait diminué au cours du temps, la mortalité a diminué beaucoup plus. La différence entre les naissances et les décès signifie que la population s'est accrue jusqu'à 2 % par an, mais ce taux est aujourd'hui descendu à 1,1 %.

Une croissance annuelle de 1,1 % peut sembler faible, mais elle a conduit à la population actuelle de plus de 7 milliards d'individus (figure 55.24). À ce rythme, 78 millions d'individus s'ajoutent chaque année à la population mondiale, et cette population devrait doubler en 63 ans. Le niveau actuellement atteint par la population humaine et son taux de croissance prévu peuvent avoir des conséquences graves pour notre avenir.

Les pyramides des âges montrent les tendances des naissances et décès

Dans son ensemble, la population humaine continue à croître rapidement en ce début du vingt et unième siècle, mais cette croissance n'est pas uniforme sur toute la planète. La croissance se situe essentiellement en Afrique, en Asie et en Amérique Latine (figure 55.25). Les populations décroissent par contre dans certains pays européens.

On peut estimer graphiquement la vitesse de croissance attendue dans l'avenir pour une population grâce à une **pyramide des âges** : c'est

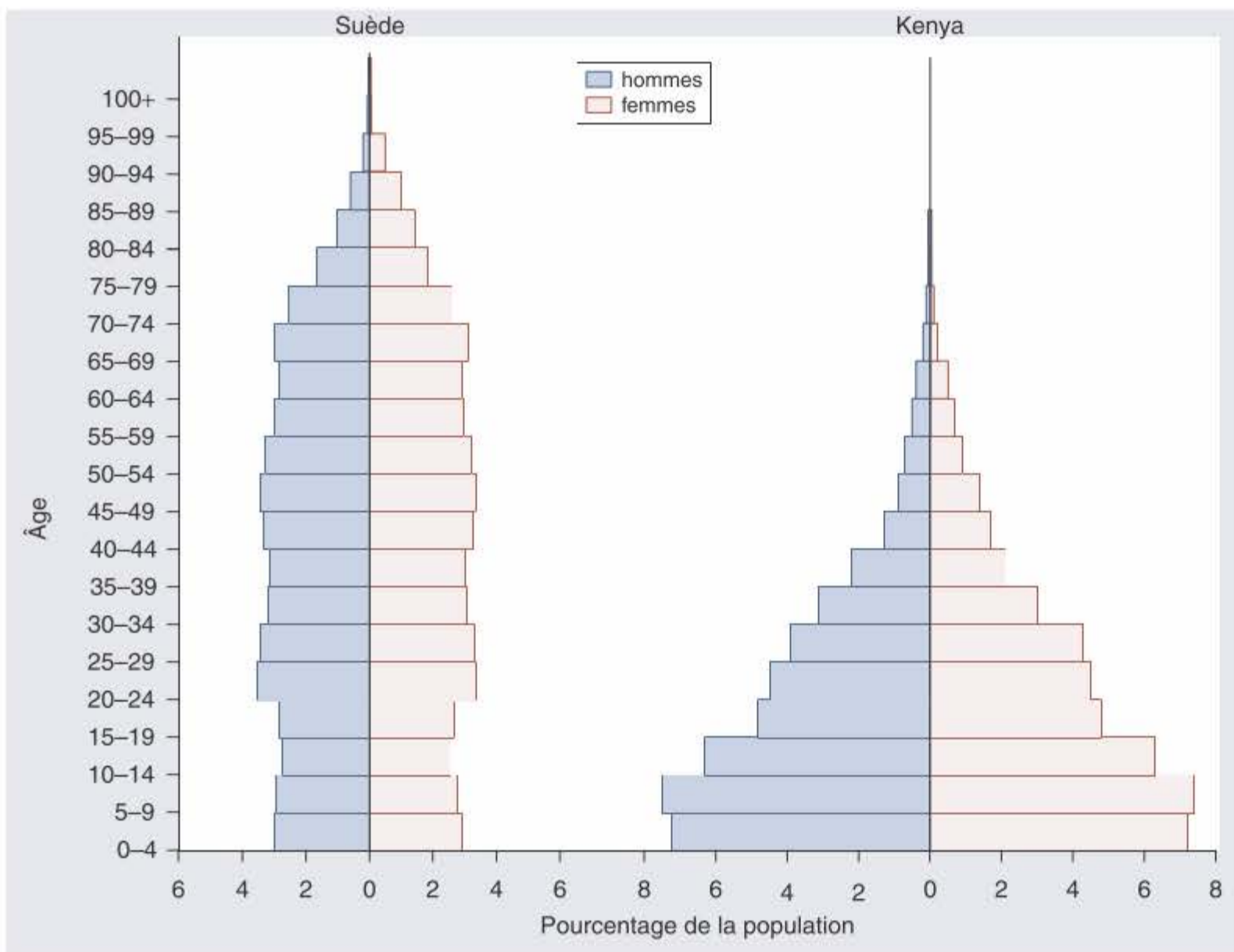


Figure 55.26 Comparaison des pyramides des âges suédoise et kényane. Pour 2014, les pyramides des âges sont dessinées en fonction de la répartition des âges dans les populations. La pyramide du Kenya possède une base large à cause du grand nombre d'individus qui n'ont pas encore atteint l'âge d'avoir des enfants. Quand cette population jeune commencera à se reproduire, la population augmentera rapidement. Pour la Suède, la pyramide montre un léger renflement correspondant aux Suédois d'âge moyen, suite au « baby boom » du milieu du vingtième siècle et les nombreux individus âgés résultant de la longue espérance de vie des Suédois.

Question À quoi ressemblera la répartition des populations dans 20 ans ?

un graphique où les rectangles représentent le nombre d'individus appartenant aux différentes classes d'âge (figure 55.26). Par convention, les hommes sont représentés à gauche de l'axe vertical des âges et les femmes à droite. Une pyramide des populations humaines montre donc la répartition des âges par sexe. Dans la plupart des cas, le nombre de femmes âgées dépasse celui des hommes âgés parce que, dans la plupart des régions, leur espérance de vie est supérieure.

À partir de cette pyramide, il est possible de prédire les tendances démographiques pour les naissances et les décès. En général, une pyramide rectangulaire caractérise les pays dont les populations sont stables, les nombres n'augmentant pas et ne se réduisant pas. Une pyramide triangulaire caractérise un pays où la croissance deviendra rapide parce que la plus grande partie de sa population n'a pas encore atteint l'âge de la reproduction. Les triangles inversés sont caractéristiques de populations qui se réduisent, en général à la suite d'une forte baisse des naissances.

La figure 55.26 représente les pyramides des âges pour la Suède et le Kenya en 2014. La répartition des âges est très différente dans ces deux pays. La pyramide presque rectangulaire de la Suède signifie que la population ne s'accroît pas parce que les taux de naissance ont diminué et l'espérance de vie moyenne a augmenté. La pyramide bien triangulaire du Kenya, par contre, provient d'un taux de naissance relativement élevé et d'une espérance de vie plus basse conduisant à une croissance explosive dans le futur. La différence est surtout visible quand on considère que 17 % seulement de la population suédoise ont moins de 15 ans, pour plus de 40 % pour les Kényans. En outre, le taux de fertilité (nombre d'enfants par femme) est de 1,9 en Suède et de 4,5 au Kenya. Par conséquent, la population du Kenya pourrait doubler en moins de 30 ans, alors que celle de la Suède restera stable.

La croissance future de l'humanité est incertaine

La croissance rapide de la population humaine constitue peut-être le plus grand défi pour l'avenir de la biosphère, communauté réunissant tous les êtres vivants du globe. L'humanité ajoute chaque année 75 millions de personnes à la population de la Terre – plus d'un million tous les

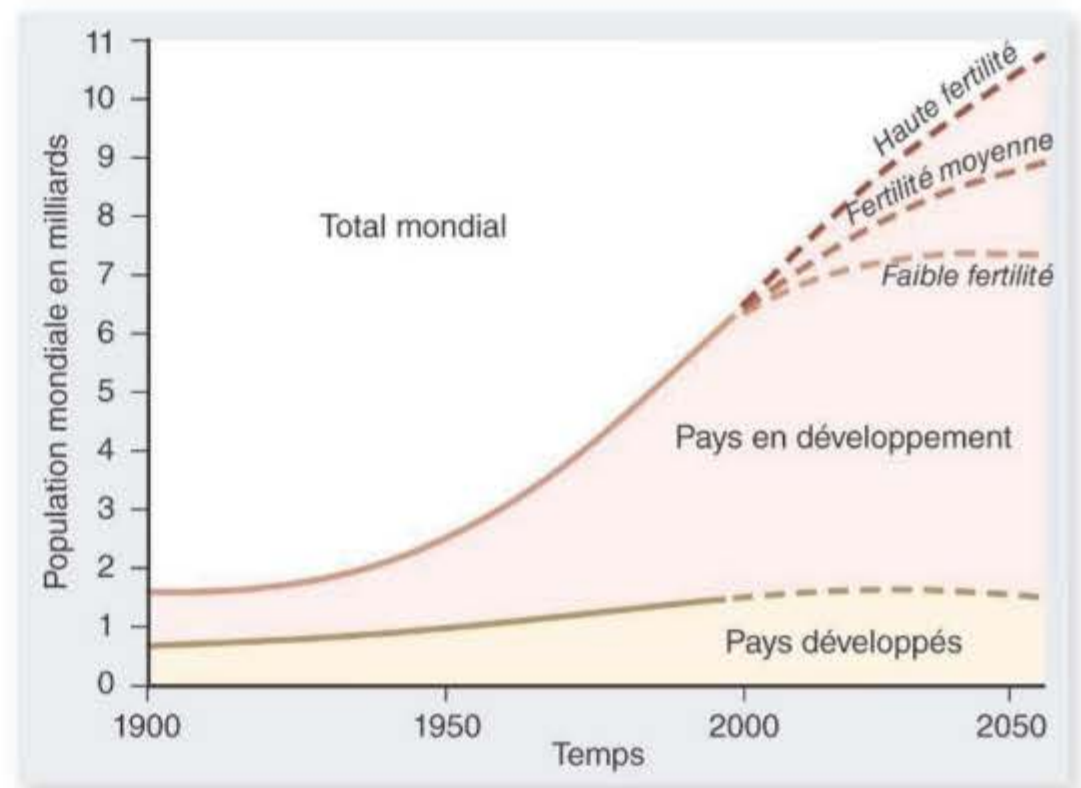


Figure 55.27 Répartition de la croissance des populations.

Depuis 1950, la population mondiale s'est surtout accrue dans les pays en développement. La structure des âges dans ces pays montre que cette tendance se poursuivra dans le proche avenir. En 2050, la population mondiale devrait se situer entre 7,3 et 10,7 milliards, selon une étude récente des Nations Unies. À ce moment, la population devrait augmenter rapidement ou lentement ou, dans le meilleur des cas, décliner lentement en fonction du taux de natalité.

5 jours, 150 chaque minute ! Dans les pays à croissance rapide, l'augmentation de la population qui en résulte est incertaine (tableau 55.4). La population de l'Inde, par exemple, était de 1,05 milliard en 2002 ; elle dépassera 1,6 milliard en 2050.

Un élément clé de la croissance de la population mondiale est sa répartition inégale entre les pays. Sur le milliard d'individus qui se sont ajoutées à la population mondiale dans les années 1990, 90 % vivent dans les pays en développement (figure 55.27). Il en résulte une réduction de la fraction de la population mondiale vivant dans les pays industrialisés. En 1950, au moins un tiers de la population mondiale vivait dans ces pays ; en 1996, cette proportion est tombée à un quart ; en 2020,

TABLEAU 55.4	Comparaison des chiffres concernant la population de pays développés et en développement en 2010		
	États-Unis (très développé)	Brésil (modérément développé)	Éthiopie (peu développé)
Taux de fertilité	1,9	1,8	4,6
Temps nécessaire (années) au doublement, à l'allure actuelle	99	77	27
Mortalité infantile (pour 1000 naissances)	6	19	56
Espérance de vie à la naissance (années)	79	74	63
Revenu par tête (U.S.\$)	53 042 \$	11 208 \$	505 \$
Population < 15 ans (%)	20	24	41

*GDP, gross domestic product.

elle ne sera plus que d'un sixième. Dans l'avenir, la croissance de la population mondiale se concentrera donc dans les parties du monde les moins bien équipées pour s'adapter aux pressions dues à une croissance rapide.

La croissance rapide des populations dans les pays en développement a eu, comme conséquence néfaste, d'élargir l'écart entre les riches et les pauvres. Aujourd'hui, les 19 % de la population mondiale vivant dans le monde industrialisé ont un revenu par habitant de 22 060 \$, tandis que 81 % vivent avec seulement 3580 \$. En outre, environ un quart des habitants des pays en développement doivent se contenter d'un dollar par jour. Quatre-vingts pour cent de toute l'énergie utilisée aujourd'hui est consommée par le monde industrialisé, pour seulement 20 % par les pays en développement.

Personne ne sait si le monde peut supporter la population actuelle de 7 milliards de personnes, nombre bien inférieur à ce que l'on peut attendre dans l'avenir. Comme le souligne le chapitre 57, l'écosystème mondial est déjà soumis à des tensions considérables. Nous ne pouvons raisonnablement espérer élargir indéfiniment sa capacité maximale et il semble en fait que nous en repoussons déjà les limites.

En dépit d'une utilisation estimée à 45 % de la productivité biologique totale des masses terrestres et de plus de la moitié de toutes les sources renouvelables d'eau douce, entre un quart et un huitième de la population totale du globe est mal nourrie. En outre, comme le prédisait Thomas Malthus dans son fameux « *Essay on the principle of population* » de 1798, la mortalité commence à augmenter dans certaines régions. Dans l'Afrique sub-saharienne, par exemple, les projections concernant la population pour l'année 2025 ont été réduites de 1,33 milliard à 1,05 milliard (21 %) à cause de l'impact du SIDA. Les mêmes diminutions sont prévues pour la Russie à cause d'une mortalité plus élevée due aux maladies.

Si nous voulons éviter une augmentation catastrophique des taux de mortalité, la natalité doit fortement chuter. Face à cette dichotomie sinistre, des efforts importants sont mis en œuvre dans le monde entier pour réduire la natalité.

Le taux de croissance des populations a décliné

Le taux de croissance de la population mondiale est en déclin, passant de 2,0 % pendant la période 1965-1970 à 1,1 % en 2015. Néanmoins, la population étant plus vaste, cela correspond à un accroissement de 75 millions d'individus, à comparer aux 53 millions par an pour les années 1960.

La plupart des pays s'intéressent beaucoup au ralentissement de la croissance de leurs populations, et il existe des signes tangibles de succès. Par exemple, de 1984 à 2008, les programmes de contrôle des naissances au Kenya ont réussi à réduire la fertilité des couples de 8,0 à 4,5 enfants, abaissant ainsi la croissance de la population de 4,0 à 2,4 % par an. Grâce à ces efforts, la population du globe peut se stabiliser à environ 8,9 milliards au milieu de ce siècle. Le nombre d'individus que la planète peut supporter durablement dépend de la qualité de vie que nous souhaitons atteindre ; le nombre d'habitants dépasse déjà ce que les technologies actuelles permettent de supporter durablement.

La consommation dans le monde développé épuise encore les ressources

La taille des populations n'est pas le seul facteur déterminant l'utilisation des ressources ; la consommation par individu est également impor-

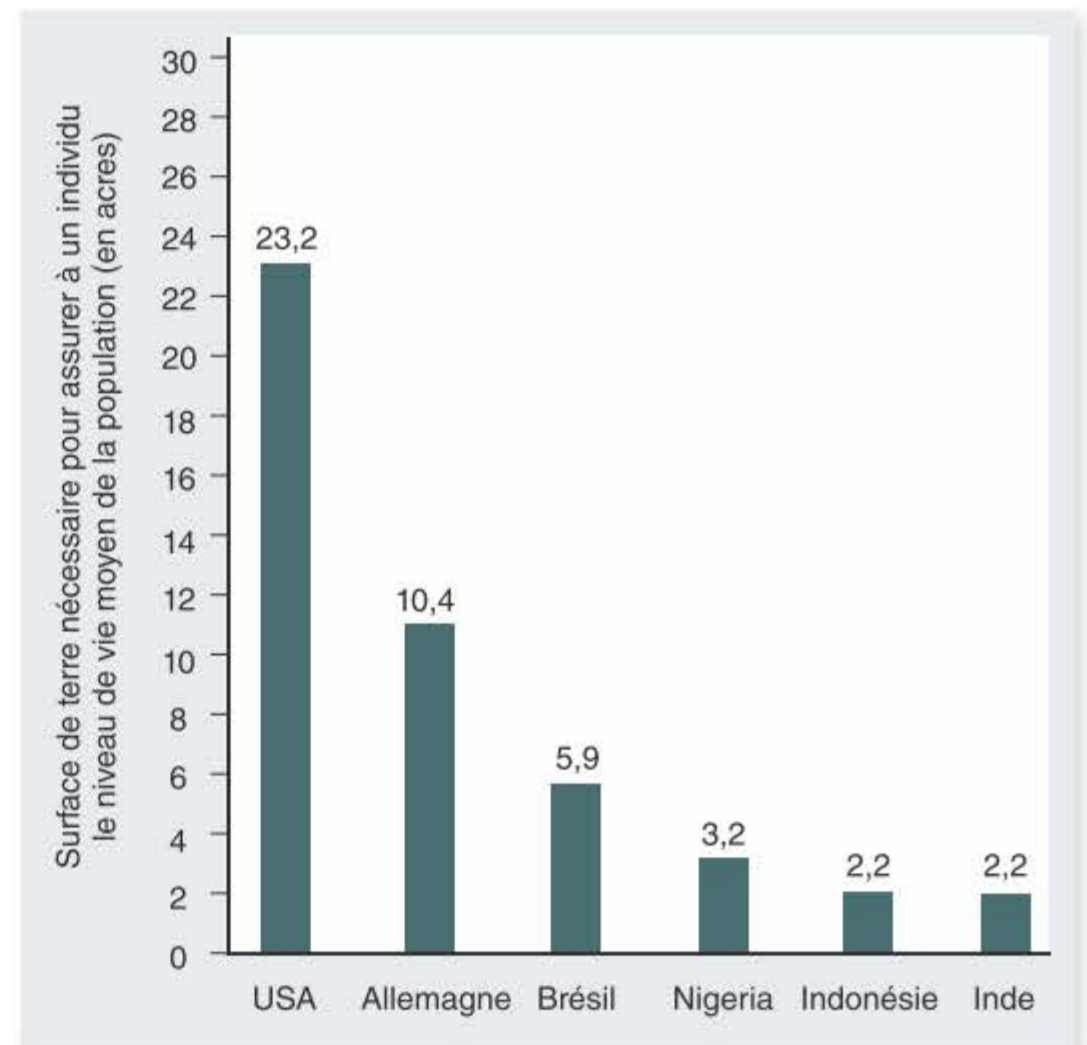


Figure 55.28 Empreinte écologique des individus dans différents pays. L'empreinte écologique calcule la surface de terre nécessaire pour faire vivre un individu pendant toute sa vie, y compris la surface nécessaire pour la nourriture, les produits forestiers et le logement, en plus de la forêt nécessaire pour absorber le dioxyde de carbone produit par les combustibles fossiles.

Question Quelle est la principale cause de la pénurie des ressources, la surpopulation ou la surconsommation ?

tante. À cet égard, nous, dans les pays industrialisés, devons faire plus attention à réduire l'impact dont nous sommes tous responsables parce que, même si la grande majorité de la population du globe vit dans les pays en développement, la majeure partie des ressources est consommée dans les pays industrialisés. En fait, les 20 % les plus riches de la population mondiale consomment 86 % des ressources du globe et produisent 53 % des émissions de dioxyde de carbone du monde, alors que les 20 % les plus pauvres ne sont responsables que de 1,3 % de la consommation et de 3 % des émissions de dioxyde de carbone. Vu sous un autre angle, en termes d'utilisation des ressources, un enfant né aujourd'hui dans le monde industrialisé consommera beaucoup plus au cours de sa vie qu'un enfant né dans le monde en développement.

Un moyen de quantifier cette disparité consiste à calculer ce que l'on a appelé l'**empreinte écologique**, quantité de terre productive nécessaire pour assurer à un individu le mode de vie propre à une population pendant toute sa vie. Cette valeur est une estimation de la superficie utilisée pour la nourriture (animale et végétale), les produits forestiers et l'habitat, de même que la surface de forêt nécessaire pour absorber le dioxyde de carbone produit par les combustibles fossiles. La figure 55.28 montre que l'empreinte écologique d'un individu est plus de 10 fois plus importante aux États-Unis qu'en Inde.

En se basant sur ces mesures, les chercheurs ont calculé que l'utilisation des ressources par les humains est actuellement supérieure d'un tiers à la quantité que la nature peut remplacer de façon durable. En

outre, la consommation augmente rapidement dans certaines parties du monde en développement ; si tout le monde avait le niveau de vie du monde industrialisé, il faudrait deux planètes Terre supplémentaires.

Construire un monde durable est la tâche la plus importante pour l'avenir de l'humanité. La qualité de vie dont jouiront nos enfants dépendra dans une large mesure de notre succès à limiter en même temps la croissance des populations et la consommation par personne.

Synthèse 55.7

Pendant la plus grande partie de son histoire, la population humaine sélectionnée pour K a crû progressivement. Au cours des 400 dernières années, avec le contrôle des ressources, elle a augmenté de façon exponentielle ; au rythme actuel, elle doublerait en 63 ans. Une pyramide des âges montre le nombre d'individus des différentes classes d'âge. Les pyramides à large base croissent plus rapidement que celles qui sont uniformes de haut en bas. Les taux de croissance globaux déclinent, mais la consommation par individu dans le monde développé reste une fuite importante de ressources.

- Est-il plus important de réduire la croissance globale de la population ou de réduire la consommation des ressources dans les pays développés ?

Résumé

55.1 Les défis environnementaux

Les facteurs environnementaux clés sont la température, l'eau, la lumière solaire et le type de sol. Les individus cherchent à conserver leur homéostasie interne.

Les organismes sont capables de répondre aux modifications du milieu survenant au cours de leur vie.

Les plupart des organismes peuvent supporter des variations de leur habitat naturel, comme les changements temporaires de température et des disponibilités en eau.

La sélection naturelle conduit à une adaptation évolutive aux conditions environnementales.

Au cours de l'évolution, des adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales évoluent et améliorent l'appropriation des organismes à l'environnement où ils vivent.

55.2 Les populations : groupes d'individus d'une même espèce vivant au même endroit

L'aire d'une population correspond à sa répartition géographique.

Les aires s'élargissent et se contractent.

L'aire géographique de la plupart des populations est limitée ; elle peut s'étendre ou se contracter au cours du temps si l'environnement change.

Les mécanismes de dispersion permettent à certaines espèces de franchir une barrière et d'étendre leur aire. L'action des humains a favorisé l'extension de l'aire de certaines espèces, souvent avec des conséquences néfastes.

Dans les populations, les individus sont espacés de diverses façons.

Dans une population, les individus sont répartis au hasard, uniformément ou sont groupés. Les répartitions non aléatoires peuvent être le reflet d'une distribution des ressources ou d'une compétition pour les ressources.

Une métapopulation est un ensemble de populations distinctes entre lesquelles des échanges sont possibles.

Dans une métapopulation, les échanges sont plus importants quand les populations sont grandes et reliées entre elles.

Les métapopulations peuvent agir comme tampon à l'égard des extinctions en permettant la recolonisation des aires vacantes ou marginales.

55.3 Démographie et dynamique des populations

Le sex-ratio et la durée des générations affectent les taux de croissance des populations.

Un grand nombre de femelles, une courte durée de génération, ou les deux ensemble peuvent accélérer la croissance des populations.

La structure des âges est déterminée par le nombre d'individus dans les différents groupes d'âge.

Chaque cohorte d'âge a une fécondité et un taux de mortalité caractéristiques ; la structure d'âge de la population influence donc sa croissance.

Les tables de mortalité indiquent la probabilité de survie et de reproduction pendant la durée de vie de la cohorte.

Les courbes de survie montrent les modifications de la probabilité de survie avec l'âge (figures 55.10, 55.11).

Dans certaines populations, la survie est élevée jusqu'à un âge avancé, alors que dans d'autres, elle est la plus faible parmi les individus jeunes.

55.3 Démographie et dynamique des populations

Parce que les ressources sont limitées, la reproduction a un coût. Les ressources allouées aujourd'hui à la reproduction ne pourront servir à améliorer la survie et la reproduction ultérieure (figure 55.13).

Il existe un compromis entre le nombre de descendants et l'investissement par descendant.

Quand le coût de la reproduction est élevé, l'adaptation peut être améliorée par une reproduction tardive ou par la production de jeunes peu nombreux, mais de grande taille, dont la probabilité de survie est plus grande.

Le nombre de reproductions pendant la durée de la vie est un autre compromis.

Le semelparité est une reproduction unique et abondante. L'itéroparité est la production de descendants plusieurs fois, sur plusieurs saisons.

L'âge de la première reproduction est corrélé avec la durée de vie.

Les espèces à longue durée de vie retardent la première reproduction plus longtemps que les espèces à courte espérance de vie, pour lesquelles le temps est essentiel.

55.5 Les limites environnementales à la croissance des populations

Le modèle de la croissance exponentielle s'applique aux populations quand cette croissance n'est pas limitée.

Le taux de croissance d'une population, r , est défini comme la différence entre le taux des naissances, b , et celui des décès, d .

On a une croissance exponentielle quand une population n'est pas limitée par les ressources ou par d'autres espèces (figure 55.16).

Le modèle de la croissance logistique s'applique aux populations qui s'approchent de leur capacité maximale.

On observe une croissance logistique quand une population atteint sa capacité limite de l'habitat. En général, la croissance des populations ralentit jusqu'à un plateau. Dans certains cas, la population le dépasse, puis revient à la capacité limite de l'habitat.

55.6 Facteurs de régulation des populations

On a des effets dépendant de la densité quand la reproduction et la survie sont influencées par la taille des populations.

Une compétition accrue et la maladie sont des facteurs dépendant de la densité. Pour stabiliser la taille d'une population, il faut une réduction de la natalité, une augmentation de la mortalité ou les deux.

Les perturbations de l'environnement et les catastrophes sont à l'origine des effets indépendants de la densité.

Les facteurs indépendants de la densité ne sont pas corrélés avec la taille des populations : ce sont entre autres des facteurs environnementaux entraînant une mortalité.

Les cycles de populations peuvent être le reflet d'interactions complexes.

Dans certains cas, la taille des populations est cyclique à cause de l'interaction de facteurs tels que l'alimentation et la prédation (figure 55.23).

La disponibilité des ressources influence les adaptations du cycle vital.

Les populations se trouvant à leur capacité maximale sont adaptées à la compétition pour des ressources limitées ; les populations qui se trouvent bien en dessous se reproduisent beaucoup pour utiliser des ressources abondantes.

55.7 Croissance des populations humaines

Les populations humaines ont augmenté de façon exponentielle.

La technologie et d'autres innovations ont en même temps augmenté la capacité maximale et réduit la mortalité au cours des 300 dernières années.

Les pyramides des âges montrent les tendances des naissances et décès.

Les populations comprenant une forte proportion d'individus jeunes ont des chances d'avoir des taux de croissance élevés quand ces individus atteignent l'âge de reproduction.

La croissance future de l'humanité est incertaine.

La population humaine est inégalement répartie. La croissance rapide dans les pays en développement a entraîné la pauvreté, alors que la plupart des ressources sont utilisées par le monde industrialisé.

Le taux de croissance des populations a décliné.

Même avec de faibles taux de croissance, le nombre d'individus sur la planète plafonnera probablement entre 7 et 10 milliards.

La consommation dans le monde développé épuise encore les ressources.

Les taux de consommation des ressources dans le monde développé sont très élevés ; un avenir durable implique une limitation de la croissance de la population et de la consommation des ressources par individu.



Questions

COMPRÉHENSION

1. Les métapopulations source-puits sont différentes des autres parce que
 - a. il n'y a pas d'échanges d'individus que dans les premières.
 - b. les populations à taux de croissance négatif sont classées dans les premières.
 - c. dans les premières, il n'y a jamais d'extinction.
 - d. toutes les populations finissent par s'éteindre dans les premières.
2. Les possibilités d'interactions sociales entre individus devraient être maximales quand les individus
 - a. sont répartis aléatoirement dans leur environnement.
 - b. sont répartis uniformément dans leur environnement.
 - c. ont une répartition groupée dans leur environnement.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.

3. Quand les écologues parlent du coût de la reproduction, ils pensent à
 - a. la réduction du rendement de la reproduction dans le futur comme conséquence de la reproduction actuelle.
 - b. la quantité de calories nécessaire pour toutes les activités requises pour une reproduction efficace.
 - c. la quantité de calories présente dans les œufs ou les descendants.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.
4. Un compromis entre la taille des couvées et la taille des descendants
 - a. signifie que si la taille de la couvée augmente, la taille des descendants augmente.
 - b. signifie que si la taille de la couvée augmente, la taille des descendants diminue.
 - c. signifie que si la taille de la couvée augmente, la taille des adultes augmente.
 - d. signifie que si la taille de la couvée augmente, la taille des adultes diminue.
5. La différence entre les taux de croissance exponentiel et logistique est que
 - a. la croissance exponentielle dépend des taux des naissances et des décès et pas la logistique.
 - b. dans la croissance logistique, l'émigration et l'immigration ne sont pas importantes.
 - c. les deux sont affectées par la densité, mais la croissance logistique est plus lente.
 - d. seule la croissance logistique reflète les effets dépendant de la densité sur les naissances et les décès.
6. Le modèle de la croissance logistique des populations, $dN/dt = rN[(K - N)/K]$, décrit la croissance d'une population quand on suppose une limite supérieure à la croissance. Quand N s'approche (numériquement) de la valeur de K
 - a. dN/dt augmente rapidement.
 - b. dN/dt se rapproche de 0.
 - c. dN/dt augmente lentement.
 - d. la population risque de disparaître.
7. Qu'est-ce qui est un exemple d'effet dépendant de la densité sur la croissance des populations ?
 - a. Un hiver extrêmement froid
 - b. Une tornade
 - c. Un été extrêmement chaud et des refuges frais moins nombreux que les individus de la population
 - d. Une sécheresse

APPLICATION

1. Si la taille d'une population est réduite par une calamité naturelle comme une inondation
 - a. le taux de croissance de la population n'augmente pas parce que cette population n'est plus proche de sa capacité maximale.
 - b. le taux de croissance de la population peut diminuer parce que les individus ont difficile de trouver des partenaires.
 - c. les effets a et b sont possibles et l'on ne peut prévoir si le taux de croissance de la population augmentera ou diminuera.
 - d. Tous ces choix sont corrects.

2. Dans les populations soumises à une forte prédation
 - a. les individus devraient investir peu dans la reproduction au profit de leur survie.
 - b. les individus devraient donner peu de descendants et investir peu pour chacun d'eux.
 - c. les individus devraient investir beaucoup dans la reproduction parce que leur chance est faible de survivre jusqu'à une autre saison de reproduction.
 - d. les individus devraient cesser totalement de se reproduire.
3. Dans une population où les individus sont uniformément répartis,
 - a. La population se trouve probablement bien en dessous de sa capacité maximale.
 - b. la sélection naturelle devrait favoriser les caractères qui améliorent la compétitivité pour les ressources.
 - c. l'immigration à partir d'autres populations empêche probablement son extinction.
 - d. Aucun de ces choix n'est correct.
4. L'élimination des prédateurs par l'homme
 - a. entraînera une croissance exponentielle de la proie jusqu'à l'arrivée d'un nouveau prédateur.
 - b. entraînera une augmentation de la capacité maximale de l'environnement.
 - c. peut augmenter la taille de la population de la proie si elle était régulée par le prédateur.
 - d. entraînera un effet Allee.

RÉVISION

1. Voyez la figure 55.8. Quelles sont les conséquences pour la divergence évolutive dans des populations qui font partie d'une métapopulation et celles qui sont indépendantes ?
2. Voyez la figure 55.13. En raison d'un compromis entre l'effort de reproduction actuelle et son succès futur (le coût de la reproduction), pensez-vous que l'effort reproductif « optimal » serait le même pour les individus âgés et jeunes ?
3. Voyez la figure 55.14. Le nombre de descendants qu'un parent peut produire étant souvent le résultat d'un compromis avec la taille des descendants individuels, beaucoup de circonstances sont en faveur d'un nombre et d'une taille moyens des descendants. Si la taille d'un descendant est sans rapport aucun avec sa qualité (ses chances de survie quand il arrivera à l'âge de se reproduire), pensez-vous que les parents se retrouveront à gauche ou à droite de l'axe des x ? Expliquez.
4. Voyez la figure 55.26. Une augmentation de la durée des générations aurait-elle le même effet sur le taux de croissance des populations que la réduction du nombre d'enfants par femme ? Quel facteur aurait la plus forte influence sur le taux de croissance des populations ? Expliquez.