



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 53.1** Pourquoi la survie des bébés tortues varie-t-elle grandement d'une année à l'autre ?

CONCEPTS CLÉS

- 53.1** Des facteurs biotiques et abiotiques influent sur la densité et la dispersion des populations et sur leur démographie
- 53.2** Le modèle exponentiel décrit la croissance démographique dans un environnement idéal aux ressources illimitées
- 53.3** Le modèle logistique décrit comment la croissance démographique ralentit lorsqu'une population atteint la capacité limite du milieu
- 53.4** Les caractéristiques des cycles biologiques sont le produit de la sélection naturelle
- 53.5** Des facteurs dépendants de la densité régissent la croissance démographique
- 53.6** La population humaine n'augmente plus de manière exponentielle, mais croît néanmoins rapidement

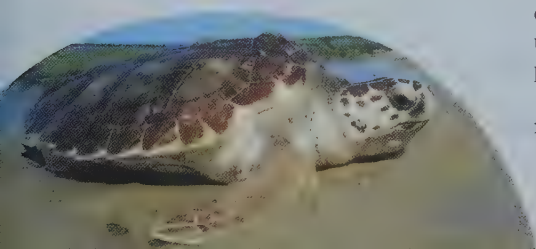
La piste des tortues

Bon an mal an, sur la côte de la Floride, des milliers de tortues caouanes (*Caretta caretta*) nouvellement écloses sous le sable se frayent un chemin vers la surface et descendent la plage afin d'entrer pour la première fois dans l'océan (**figure 53.1**). Combien de tortues réussissent à éclore, à vaincre les dangers qui les guettent sur la plage et à se rendre jusqu'à l'eau ? À vrai dire, ce nombre varie énormément d'une année à l'autre. Le nombre de femelles qui reviennent pour pondre fluctue, tout comme le nombre d'œufs dévorés par des rats laveurs et d'autres prédateurs. Parmi tous les bébés tortues qui réussissent à sortir du sable, certains sont désorientés par la lumière et s'éloignent sans le savoir de l'océan ou sont mangés par des oiseaux ou des crabes avant de l'atteindre.

Lorsque des scientifiques se demandent comment des facteurs tels que les prédateurs et la lumière influent sur les populations de tortues caouanes, ils font de l'**écologie des populations**, une discipline qui étudie les populations sous l'angle de l'environnement. Cette discipline explore l'influence de facteurs biotiques et abiotiques sur l'abondance, la dispersion et la pyramide des âges des populations.

Rappelez-vous que les populations évoluent au gré des effets de la sélection naturelle sur les variations génétiques parmi les individus, en modifiant la fréquence des allèles et des caractères au fil du temps (voir le concept 23.3). L'évolution reste un fil conducteur tandis que nous entreprenons, dans ce chapitre, l'étude des populations dans un contexte écologique.

Nous aborderons ce chapitre en examinant quelques-unes des caractéristiques fondamentales des populations. Nous explorerons ensuite les outils et les modèles



qu'utilisent les écologistes pour analyser les populations, ainsi que les facteurs qui peuvent déterminer l'abondance des organismes. Enfin, nous examinerons certaines tendances récentes quant à la taille et à la composition de la population humaine à la lumière de ces principes fondamentaux.

CONCEPT 53.1

Des facteurs biotiques et abiotiques influent sur la densité et la dispersion des populations et sur leur démographie

Une **population** est un groupe d'individus de la même espèce vivant dans une aire géographique donnée, à un moment précis. Ces individus consomment les mêmes ressources et sont influencés par les mêmes facteurs écologiques. De plus, la probabilité qu'ils interagissent et se reproduisent entre eux est très élevée. Cette définition de la population convient bien lorsque les organismes étudiés sont unitaires, comme les humains, les chiens ou les éléphants. Par contre, elle est moins appropriée quand on veut l'appliquer aux organismes modulaires, comme plusieurs espèces végétales qui se reproduisent par bouturage et produisent de multiples clones de façon asexuée (voir le concept 38.2, et les figures 38.12 et 38.13). Il faut alors distinguer les individus génétiquement différents des clones. Habituellement, pour faciliter le travail, les clones sont comptés comme des individus à part entière. Certains animaux, comme les coraux et les éponges, ainsi que plusieurs eumycètes et eucaryotes unicellulaires sont eux aussi des organismes modulaires. On décrit souvent les populations selon leurs frontières et leur taille (soit le nombre d'individus vivant à l'intérieur de ces frontières). Pour étudier la dynamique des populations, les écologistes commencent par définir des limites géographiques appropriées aux organismes observés et aux questions posées. Les limites d'une population peuvent être naturelles, comme dans le cas d'une île ou d'un lac. Elles peuvent aussi être définies de façon arbitraire par les chercheurs, par exemple un comté du Sud du Québec destiné à l'étude des chênes blancs (*Quercus alba*).

La densité et la dispersion

La **densité de population** est le nombre d'individus par unité d'aire ou de volume, par exemple le nombre de chênes blancs par kilomètre carré dans un comté du Sud du Québec ou le nombre de bactéries *Escherichia coli* par millilitre d'eau dans une éprouvette. La **dispersion**, quant à elle, définit le mode d'espacement des individus à l'intérieur des limites géographiques de la population.

La densité de population : une perspective dynamique

Dans certains cas, on détermine la taille et la densité d'une population en comptant tous les individus qui se trouvent à l'intérieur de ses limites. Par exemple, on peut compter toutes les étoiles de mer (classe des astéridés) qui se trouvent dans une mare d'eau de mer laissée par la marée (ou étang à marée). On peut également dénombrer avec exactitude les troupeaux de grands

mammifères en les comptant du haut des airs, comme on le fait notamment pour les caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*), les buffles africains (*Syncerus caffer*) et les éléphants de savane d'Afrique (*Loxodonta africana*).

Cependant, dans la plupart des cas, il est impossible de compter tous les individus d'une population. Les écologistes ont alors recours à diverses techniques d'échantillonnage pour estimer la densité et la taille des populations. Ainsi, pour évaluer la taille de la population de chênes blancs dans la totalité d'une zone, ils peuvent compter le nombre d'arbres qui se trouvent dans plusieurs lots (échantillons) de 100 m × 100 m choisis au hasard. Ils calculent ensuite la densité moyenne des arbres dans ces lots, puis ils estiment la taille de la population dans la totalité de la zone. L'exactitude des estimations augmente avec le nombre de lots étudiés et avec le degré d'homogénéité de l'habitat. Dans d'autres cas, au lieu de compter les organismes eux-mêmes, les écologistes estiment la densité à partir d'un quelconque indice de la taille de la population, comme le nombre de nids, de terriers, de traces ou de déjections. La **technique de capture-recapture** est une technique d'échantillonnage que les écologistes utilisent communément pour estimer les populations d'animaux sauvages (figure 53.2).

La densité n'est pas une propriété statique; elle change au gré des ajouts et des retraits d'individus d'une population (figure 53.3). Les processus d'adjonction sont la natalité (quel que soit le mode de reproduction) et l'**immigration**, soit l'arrivée d'individus provenant d'autres régions. Les processus de soustraction sont la mortalité et l'**émigration**, soit le départ d'individus vers d'autres régions.

La densité de toutes les populations ne dépend pas uniquement de la natalité et de la mortalité: elle est également tributaire de l'immigration et de l'émigration, qui peuvent la faire varier de façon importante. Par exemple, des études portant sur la population de dauphins d'Hector (voir la figure 53.2) en Nouvelle-Zélande ont montré que l'immigration comptait pour environ 15 % de la taille de la population chaque année. L'émigration des dauphins dans cette région tend à survenir durant l'hiver, lorsque les animaux s'éloignent du littoral. À long terme, l'immigration et l'émigration correspondent toutes deux à des échanges importants entre les populations sur le plan biologique.

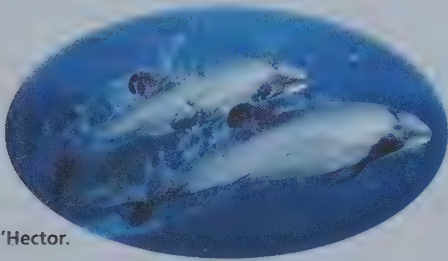
Les modes de dispersion d'une population

À l'intérieur de l'aire de répartition géographique, la densité de population peut présenter des variations locales considérables et produire des modes de dispersion différents. Les variations de la densité locale comptent parmi les principales caractéristiques étudiées par les écologistes des populations, car elles permettent de comprendre les facteurs biotiques et abiotiques qui influent sur les individus de la population.

Le mode de dispersion le plus courant est la dispersion *en agrégats*, les individus formant des groupes. Les végétaux et les eumycètes sont regroupés en agrégats dans certains sites, parce que les conditions du sol et les autres facteurs écologiques favorisent la germination et la croissance. Par exemple, des champignons peuvent se développer en groupes à l'intérieur ou à la surface de billes de bois en décomposition. Des insectes et des salamandres se regroupent sous les bûches, où l'humidité a tendance à être plus élevée que dans les endroits plus exposés.

Comment déterminer la taille d'une population à l'aide de la technique de capture-recapture ?

■ **APPLICATION** ■ Les écologistes ne peuvent compter tous les individus d'une population si ceux-ci se déplacent trop rapidement ou s'ils ne sont pas visibles. Dans de telles situations, les chercheurs ont souvent recours à la technique de capture-recapture pour estimer la taille d'une population. Andrew Gormley et ses collègues de la University of Otago ont appliqué cette méthode à une population menacée de dauphins d'Hector (*Cephalorhynchus hectori*) près de la péninsule de Banks, en Nouvelle-Zélande.



► Dauphins d'Hector.

■ **TECHNIQUE** ■ Les scientifiques commencent généralement par capturer un échantillon aléatoire d'individus. Ils marquent les animaux à l'aide d'étiquettes, puis les relâchent. Pour certaines espèces, les chercheurs identifient des individus sans les capturer pour autant. Par exemple, Gormley et ses collègues ont identifié 180 dauphins d'Hector en photographiant, de leurs bateaux, les nageoires dorsales caractéristiques de cette espèce.

Après avoir laissé le temps aux individus marqués, ou identifiés autrement, de se mêler à la population – c'est-à-dire quelques jours ou quelques semaines –, les scientifiques capturent ou échantillonnent

un deuxième groupe d'individus. Près de la péninsule de Banks, Gormley et son équipe sont tombés sur 44 dauphins lors de leur second échantillonnage, dont 7 qu'ils avaient photographiés la première fois. Le nombre d'animaux marqués capturés pour ce second échantillonnage (x), divisé par le nombre total d'individus capturés lors de cet échantillonnage (n), devrait correspondre au nombre d'individus marqués et relâchés lors du premier échantillonnage (s), divisé par la taille estimée de la population (N):

$$\frac{x}{n} = \frac{s}{N} \text{ ou, pour connaître la taille de la population, } N = \frac{sn}{x}$$

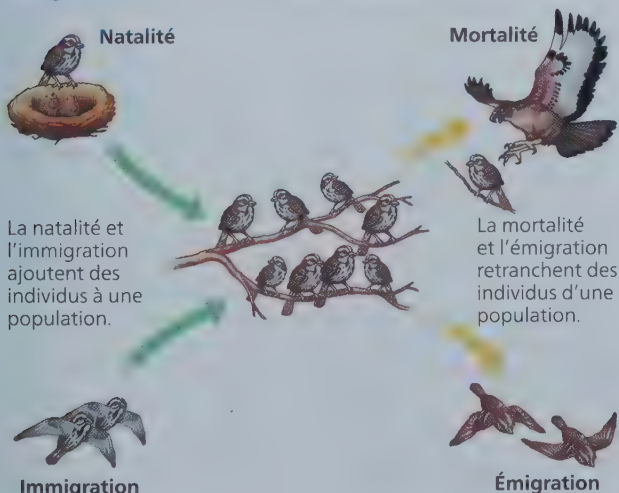
Cette méthode présume que les individus marqués et non marqués présentent la même probabilité d'être capturés ou échantillonnés, que les organismes marqués ont bien réintégré la population et qu'aucun individu n'est né, n'a immigré ou émigré entre les deux échantillonnages.

■ **RÉSULTATS** ■ Selon ces données initiales, la population estimée de dauphins d'Hector près de la péninsule de Banks correspondrait à $180 \times 44/7 = 1\,131$ individus. Les échantillons pris ultérieurement par Gormley et ses collègues laissent supposer que la population tourne plutôt autour de 1 100 individus.

Source des données: A. M. Gormley et coll., Capture-recapture estimates of Hector's dolphin abundance at Banks Peninsula, New Zealand, *Marine Mammal Science* 21 : 204-216 (2005).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Si aucun des 44 dauphins capturés lors du second échantillonnage n'avait été photographié au premier échantillonnage, seriez-vous capable de résoudre l'équation et de trouver la valeur de N ? Que pourriez-vous conclure au sujet de la taille de la population, dans ce cas ?

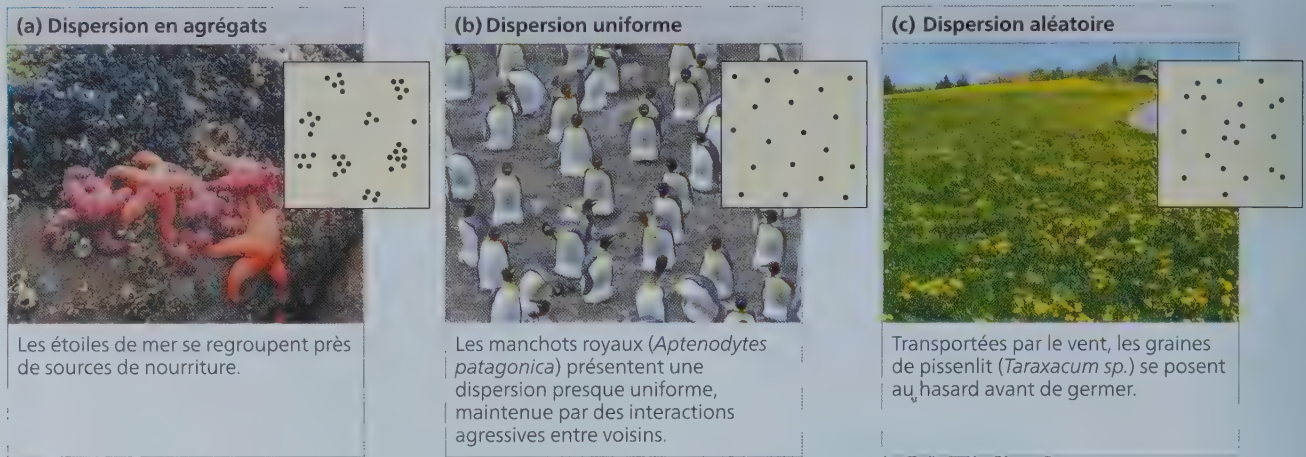
▼ Figure 53.3 La dynamique des populations.



L'agrégation d'animaux est aussi liée au comportement d'accouplement. Ainsi, les étoiles de mer se regroupent dans des baches (petits étangs formés à marée descendante), où elles trouvent de la nourriture et peuvent se reproduire facilement (figure 53.4a). L'agrégation peut également améliorer l'efficacité de prédation ou de défense; par exemple, une meute de loups a plus de chances qu'un individu seul de capturer une grosse proie comme un orignal, et une volée d'oiseaux a de meilleures chances qu'un seul d'être avertie d'un danger imminent.

La dispersion *uniforme*, dans laquelle les individus sont également répartis, résulte souvent d'interactions directes entre les membres de la population. Par exemple, certaines plantes sécrètent des substances chimiques qui inhibent autour d'elles la germination et la croissance d'espèces avec lesquelles elles sont en compétition pour les ressources. Dans les populations animales, une dispersion uniforme peut résulter d'interactions sociales agressives, notamment de la **territorialité**, un comportement qui consiste à empêcher d'autres individus de pénétrer dans un espace physique circonscrit (figure 53.4b).

▼ **Figure 53.4** Les modes de dispersion à l'intérieur de l'aire de répartition géographique d'une population.



Les modes de dispersion peuvent sembler différents selon l'échelle. Vu d'un avion survolant la banquise, à quoi pourrait ressembler le mode de dispersion des manchots royaux ?

Selon la dispersion *aléatoire* (dispersion imprévisible), l'endroit qu'occupe chaque individu est indépendant de celui des autres. On observe ce mode de dispersion en l'absence d'attirances ou de répulsions marquées entre les individus d'une population ou quand les principaux facteurs physiques ou chimiques sont relativement homogènes dans le territoire étudié. Ainsi, les plantes qui poussent à partir de graines transportées par le vent, comme les pissenlits (*Taraxacum sp.*), sont quelquefois réparties au hasard dans un habitat assez uniforme (**figure 53.4c**).

La démographie

Les facteurs biotiques et abiotiques qui influent sur la densité et le mode de dispersion des populations ont aussi une incidence sur d'autres caractéristiques, telles que les taux de natalité, de mortalité et de migration. L'étude quantitative des populations et de leurs variations au fil du temps est appelée **démographie**. Les tables de survie constituent un moyen efficace de résumer les données démographiques d'une population.

Les tables de survie

Une **table de survie** permet de calculer les taux de survie et de reproduction des individus d'une population, par groupes d'âge. Pour construire une telle table, les chercheurs suivent souvent, de la naissance jusqu'à la mort, la destinée d'une **cohorte**, c'est-à-dire d'un groupe d'individus du même âge. Ils déterminent la proportion de la cohorte qui survit, d'un groupe d'âge à l'autre, et calculent le nombre de descendants produits par les femelles de chaque groupe d'âge.

Les démographes qui étudient des espèces à reproduction sexuée choisissent souvent de ne tenir compte que des femelles d'une population, car seules les femelles ont des petits. Selon cette méthode, une population se compose des femelles donnant naissance à de nouvelles femelles. Le **tableau 53.1** présente une table de survie construite selon cette méthode pour les spermophiles de Belding (*Urocitellus beldingi*) provenant d'une population vivant dans les montagnes de la Sierra Nevada en Californie. Dans la prochaine section, nous examinerons les données présentées dans une table de survie.

Les courbes de survie

On peut représenter graphiquement les taux de survie d'une table de survie en traçant une **courbe de survie**, c'est-à-dire en indiquant la proportion ou le nombre de survivants d'une cohorte en fonction de l'âge. À l'aide des données se rapportant aux spermophiles de Belding femelles présentées au tableau 53.1, construisons une courbe de survie pour cette population. Souvent, on commence avec une cohorte de taille pertinente, disons 1 000 individus. Pour obtenir les autres points de la courbe pour la population de spermophiles de Belding, on multiplie la proportion de survivants du début de chaque intervalle (troisième colonne du tableau 53.1) par 1 000 (la cohorte de départ hypothétique). On obtient ainsi le nombre de survivants au début de chaque intervalle. La **figure 53.5** montre un graphique opposant ces nombres à l'âge des femelles. Les lignes assez droites du graphique indiquent un taux de mortalité relativement constant.

La **figure 53.5** ne représente qu'une des nombreuses courbes de survie qu'on peut observer chez les populations naturelles. À travers toute cette diversité, on peut distinguer trois grands types de courbes de survie (**figure 53.6**). La courbe de type I présente un segment initial relativement plat qui correspond à de faibles taux de mortalité chez les jeunes et les adultes. Puis, elle s'infléchit brusquement lorsque les taux de mortalité augmentent dans les groupes d'individus âgés. De nombreux grands mammifères qui produisent un nombre relativement faible de rejetons mais leur prodigent beaucoup de soins, dont l'humain et l'éléphant, ont une courbe de survie de type I.

À l'opposé, la courbe de type III montre un segment initial très incliné, proche de la verticale, reflétant un fort taux de mortalité chez les jeunes. Puis elle s'aplatit à mesure que les taux de mortalité diminuent chez les rares individus qui ont survécu à ces premières années où ils étaient exposés à de grands dangers. Ce type de courbe s'observe chez des organismes qui, tels les végétaux de grande longévité, de nombreux poissons et la plupart des invertébrés marins, produisent un très grand nombre de rejetons mais ne s'en occupent à peu près pas. Par exemple, une huître du genre *Ostrea* libère des millions d'œufs, mais la plupart des larves sont dévorées ou meurent. Cependant, les

Tableau 53.1 Table de survie d'une cohorte de spermophiles de Belding femelles (Tioga Pass, dans la chaîne de la Sierra Nevada, en Californie)

Âge (années)	Nombre d'individus vivants au début de l'intervalle	Proportion d'individus vivants au début de l'intervalle*	Taux de mortalité†	Nombre moyen de descendants femelles par femelle
0-1	653	1,000	0,614	0,00
1-2	252	0,386	0,496	1,07
2-3	127	0,197	0,472	1,87
3-4	67	0,106	0,478	2,21
4-5	35	0,054	0,457	2,59
5-6	19	0,029	0,526	2,08
6-7	9	0,014	0,444	1,70
7-8	5	0,008	0,200	1,93
8-9	4	0,006	0,750	1,93
9-10	1	0,002	1,00	1,58

Source des données: P. W. Sherman et M. L. Morton, Demography of Belding's ground squirrels, *Ecology* 65: 1617-1628 (1984).

* Indique la proportion de la cohorte initiale de 653 individus encore en vie au début de l'intervalle.

† Le taux de mortalité est la proportion d'individus qui meurent durant l'intervalle.



▲ Chercheurs travaillant avec un spermophile de Belding.

rares individus qui survivent assez longtemps pour se fixer à un substrat approprié et pour sécréter une coquille rigide ont une espérance de vie relativement longue. Enfin, la courbe de type II se situe à mi-chemin entre les deux autres. Elle correspond à un taux de mortalité constant au cours de la vie des individus d'une population. On obtient ce type de courbe pour les spermophiles de Belding de même que pour certains autres rongeurs, de nombreux invertébrés, les lézards et les plantes annuelles.

De nombreuses espèces se caractérisent par des courbes intermédiaires ou plus complexes que les courbes I, II et III. Ainsi, les oiseaux ont un taux de mortalité souvent élevé parmi les individus les plus jeunes (comme dans la courbe de type III), mais plutôt constant parmi les adultes (comme dans la courbe de type II). Certains invertébrés, tels que les crabes, ont une courbe

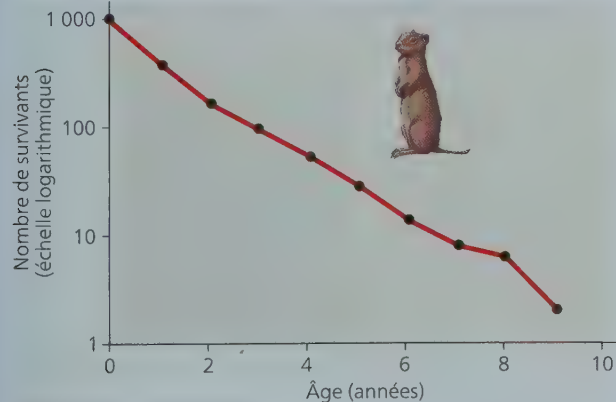
« en escalier »: le taux de mortalité s'élève pendant les périodes de mue (durant lesquelles ces animaux sont vulnérables ou présentent des troubles physiologiques), puis il diminue pendant les périodes où leur exosquelette protecteur est rigide.

Lorsque l'immigration et l'émigration sont minimales, la survie constitue l'un des deux facteurs importants qui déterminent les variations de taille des populations. Nous allons maintenant étudier le taux de reproduction, l'autre facteur qui influe de façon marquée sur la variation de la taille d'une population au fil du temps.

Le taux de reproduction

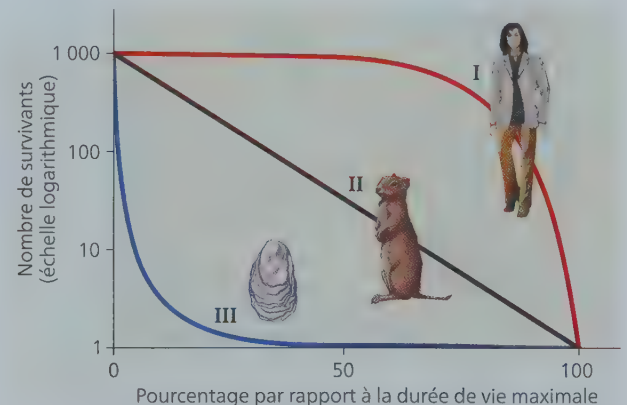
Comme nous l'avons mentionné plus tôt, les démographes ne tiennent généralement pas compte des mâles et s'occupent surtout des femelles de la population, parce qu'elles seules donnent

▼ **Figure 53.5** La courbe de survie des femelles chez le spermophile de Belding. L'échelle logarithmique employée ici permet d'observer les changements dans le nombre de survivants d'un bout à l'autre de l'intervalle de variation (de 2 à 1 000 individus) du graphique.



? Quel pourcentage des femelles atteignent trois années de vie?

▼ **Figure 53.6** Les courbes de survie: types I, II et III. L'axe des y est logarithmique et l'axe des x est relatif, si bien qu'on peut comparer sur un même graphique des espèces dont la durée de vie varie grandement.



naissance à des rejetons. Ils envisagent donc les populations en fonction des femelles qui donnent naissance à de nouvelles femelles. La manière la plus simple de décrire le modèle de reproduction d'une population consiste à se demander comment l'efficacité de la reproduction varie avec le nombre de génitrices et leur âge.

Comment les écologistes estiment-ils le nombre de génitrices d'une population ? Il est possible de procéder soit par recensement direct, soit par capture-recapture (voir la figure 53.2), mais aussi de recourir aux outils moléculaires. Par exemple, des scientifiques qui travaillent en Géorgie, aux États-Unis, ont recueilli des échantillons de peau chez 198 tortues caouanes femelles entre 2005 et 2009. À partir de ces échantillons, ils ont multipliés des séquences répétitives courtes en tandem (STR) de l'ADN génomique correspondant à 14 locus, par amplification en chaîne par polymérase (PCR), puis ils ont établi le profil génétique de chaque femelle (figure 53.7). Ils ont ensuite extrait de l'ADN d'une coquille d'œuf de chaque nid de tortue sur les plages étudiées et, après avoir comparé avec les profils génétiques de leur base de données, ils ont fait correspondre chaque nid à une femelle. Grâce à cette méthode, les chercheurs ont pu

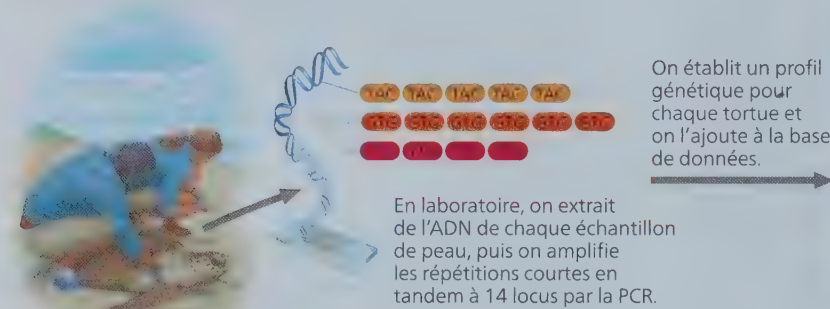
déterminer la proportion des 198 femelles qui avait pondu (et le nombre de rejetons produits par chacune) sans avoir à déranger les femelles durant la ponte.

Pour les espèces à reproduction sexuée comme les oiseaux et les mammifères, l'efficacité de la reproduction correspond habituellement au nombre moyen de rejetons femelles produits par les femelles d'un groupe d'âge donné. Dans certains cas, les chercheurs peuvent compter directement le nombre de rejetons de chaque femelle; autrement, ils peuvent recourir à des méthodes moléculaires (voir la figure 53.7). C'est ainsi qu'on a pu recenser les rejetons des spermophiles de Belding, qui commencent à se reproduire à l'âge d'un an. Le nombre de rejetons augmente jusqu'à atteindre un maximum chez les femelles âgées de quatre ou cinq ans. Puis il diminue chez les plus vieilles (voir le tableau 53.1).

Les taux de reproduction en fonction des groupes d'âge varient beaucoup selon les espèces. Les écureuils (de la famille des sciuridés), par exemple, ont des portées de deux à six petits par année pendant moins d'une décennie, alors que les chênes blancs laissent tomber des milliers de glands chaque année pendant des dizaines ou des centaines d'années. Les moules

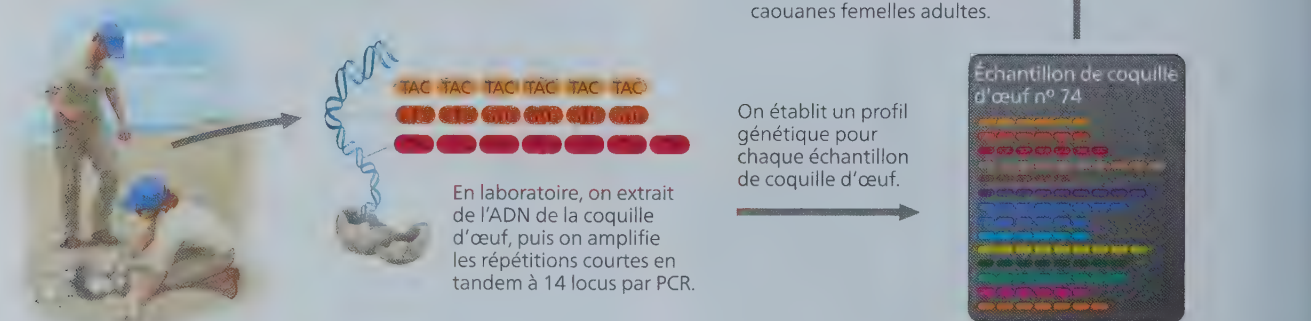
▼ **Figure 53.7** L'utilisation des profils génétiques à partir de coquilles d'œufs de tortues caouanes pour recenser les femelles qui ont pondu.

Étape 1 : Établir la base de données



On prélève des échantillons de peau des tortues caouanes femelles.

Étape 2 : Comparer les échantillons de la base de données



On recueille un échantillon de coquille d'œuf dans un nid de tortue caouane.

HABILETÉS VISUELLES ► À l'aide des profils illustrés ici, indiquez quelle femelle a pondu les œufs du nid où l'on a recueilli l'échantillon de coquille d'œuf n° 74.

et d'autres invertébrés peuvent libérer des millions d'œufs et de spermatozoïdes dans un cycle de frai. Néanmoins, un taux de reproduction élevé n'entraînera pas une croissance rapide de la population à moins que les rejetons ne jouissent de conditions à peu près idéales à leur croissance et à leur survie. C'est ce que nous verrons dans la prochaine section.

RETOUR SUR LE CONCEPT 53.1

- 1. FAITES UN DESSIN** ► Chaque femelle d'une certaine espèce de poissons produit chaque année des millions d'œufs. Dessinez la courbe de survie la plus plausible pour cette espèce et expliquez votre choix.
- 2. ET SI ?** ► Imaginez que vous construisez une table de survie comme celle du tableau 53.1, mais pour une population différente de spermophiles de Belding. Si 485 individus sont en vie au début de l'année 0-1 et que 218 sont toujours en vie au début de l'année 1-2, quelle est la proportion d'individus en vie au début de chacune de ces années (voir la colonne 3 du tableau 53.1) ?
- 3. FAITES DES LIENS** ► L'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) mâle attaque les autres mâles qui empiètent sur son territoire de reproduction (voir la figure 51.2a). Présumez le mode de dispersion probable des mâles de cette espèce et expliquez votre raisonnement.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 53.2

Le modèle exponentiel décrit la croissance démographique dans un environnement idéal aux ressources illimitées

Toutes les populations, quelle que soit l'espèce, font preuve d'un extraordinaire potentiel de développement lorsque les ressources sont abondantes. Pour avoir une idée du potentiel de croissance d'une population, imaginons une seule bactérie qui se reproduirait par scissiparité toutes les 20 minutes dans des conditions de laboratoire idéales. Il y aurait 2 bactéries au bout de 20 minutes, puis 4 au bout de 40 minutes et 8 au bout de 60 minutes. Si le processus se poursuivait à ce rythme pendant un jour et demi sans mortalité, la population bactérienne serait si nombreuse qu'elle formerait une couche de 30 cm d'épaisseur autour de la Terre. Mais la croissance sans limite ne dure jamais longtemps dans la nature, car les ressources auxquelles les individus ont habituellement accès deviennent moins abondantes à mesure que la population croît. Néanmoins, les écologistes étudient la croissance démographique dans un environnement idéal aux ressources illimitées afin de découvrir les capacités maximales de croissance des populations et les conditions dans lesquelles cette croissance rapide peut s'exprimer.

La variation de la taille de la population

Imaginons une population composée de quelques individus vivant dans un milieu idéal, sans limites de ressources. Dans ces conditions, rien n'entrave l'obtention d'énergie, la croissance ni

la reproduction de ces organismes. La taille de la population augmente chaque fois qu'un organisme naît ou immigre ; elle diminue chaque fois qu'un organisme meurt ou émigre. L'équation descriptive suivante exprime la variation de la taille de la population au cours d'une période donnée :

$$\begin{aligned} \text{Variation} \\ \text{de la} \\ \text{de la} \\ \text{population} \end{aligned} = \text{Naissances} + \text{Immigrants} - \text{Morts} - \text{Émigrants}$$

Pour l'instant, nous allons simplifier nos calculs et ne pas tenir compte de l'immigration ou de l'émigration.

La notation mathématique permet de décrire cette équation simplifiée de façon plus concise. Ainsi, si N représente la taille de la population, et t , le temps, alors ΔN est la variation de taille de la population, et Δt , la période considérée (appropriée à la longévité et au temps de génération de l'espèce) durant laquelle nous évaluons la croissance de la population. La lettre grecque Δ indique une variation, comme dans la variation du temps. En utilisant B (pour *birth*, « naissance ») pour indiquer le nombre de naissances survenues dans la population pendant la période, et M , pour le nombre de morts, nous pouvons récrire l'équation descriptive comme suit :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - M$$

Habituellement, les écologistes des populations s'intéressent surtout aux variations de la taille d'une population, c'est-à-dire au nombre d'individus qui s'ajoutent à une population, ou qui s'en soustraient, au cours d'une période donnée, représenté par R . Ici, R correspond à la *différence* entre le nombre de naissances (B) et le nombre de morts (M) qui surviennent au cours de cette période. Donc, $R = B - M$, ce que l'on peut simplifier comme suit :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = R$$

Nous pouvons maintenant convertir cette équation en un modèle dans lequel on exprime par individu (*per capita*) la variation de la taille de la population. La variation de la taille de la population *par individu* ($r_{\Delta t}$) est la part de chaque membre représentatif de la population par rapport au nombre d'individus qui s'ajoutent à la population ou qui s'en retranchent durant l'intervalle de temps Δt . Par exemple, si une population de 1 000 individus s'accroît de 16 individus par année, alors la variation annuelle de sa taille, par individu, est de 16/1 000, ou 0,016. Si nous connaissons la variation annuelle de la taille d'une population, par individu, nous pouvons utiliser la formule $R = r_{\Delta t}N$ pour calculer le nombre d'individus qui s'ajouteront à population ou qui en disparaîtront annuellement. Par exemple, si $r_{\Delta t} = 0,016$ et si la taille de la population est de 500,

$$R = r_{\Delta t}N = 0,016 \times 500 = 8 \text{ par année}$$

Puisque le nombre d'individus dont la population s'accroît ou décroît (R) peut s'exprimer par individu avec l'équation $R = r_{\Delta t}N$, nous pouvons récrire l'équation exprimant la croissance démographique en tenant compte de ceci :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r_{\Delta t}N$$

Gardez à l'esprit que cette équation s'applique pour un intervalle de temps précis (souvent établi à un an). De nombreux écologistes préfèrent cependant employer la notation du calcul différentiel pour exprimer la croissance démographique sous forme de taux de variation à *n'importe quel moment dans le temps* :

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Dans ce dernier cas, r désigne simplement la variation de la taille d'une population, par individu, qui se produit à n'importe quel moment dans le temps (alors que $r_{\Delta t}$ représentait la variation par individu qui se produisait durant l'intervalle de temps Δt). Si vous ne connaissez pas le calcul différentiel, ne vous laissez pas intimider par cette dernière équation. Elle est semblable à la précédente, sauf que la période Δt est très courte et est exprimée dans l'équation par dt . En fait, lorsque Δt raccourcit, la variable $r_{\Delta t}$ est de plus en plus proche de la valeur r .

La croissance exponentielle

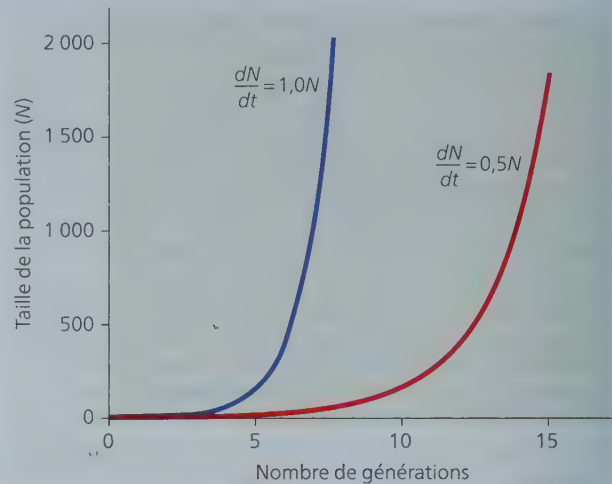
Au début de la section, nous avons évoqué une population dont les membres ont tous accès à une nourriture abondante et se reproduisent autant que leur capacité physiologique le permet. Dans certains cas, une population vivant dans ces conditions idéales s'accroît selon une proportion constante à n'importe quel moment dans le temps. Lorsqu'il en est ainsi, on qualifie ce modèle de croissance de **croissance démographique exponentielle**. L'équation exprimant la croissance démographique exponentielle est celle présentée à la fin de la section précédente, soit :

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Dans cette équation, dN/dt représente le taux de croissance de la taille de la population à n'importe quel moment dans le temps (aussi appelé potentiel biotique), un peu comme l'indicateur de vitesse d'une voiture indique la vitesse à laquelle la voiture roule à l'instant où on y jette un œil. Comme nous l'avons vu plus haut, dN/dt correspond à la taille actuelle de la population, N , multipliée par une constante, r . Les écologistes appellent r le **taux intrinsèque de croissance**, qui est le taux, par individu, auquel augmente la taille d'une population qui croît de façon exponentielle à tout moment.

La taille d'une population qui s'accroît de façon exponentielle augmente à une vitesse constante par individu. Quand on la représente sous forme graphique en fonction du temps, on obtient une courbe en J (**figure 53.8**). Bien que le taux de croissance de la population, par individu, soit constant (et égal à r), une grande population s'adjoint en fait plus de nouveaux individus par unité de temps qu'une petite population. Par conséquent, la pente des courbes montrées à la figure 53.8 devient plus prononcée avec le temps. En effet, la croissance dépend autant de N que de r , et donc les grandes populations connaissent plus de naissances (et de morts) que les petites populations ayant pourtant le même taux de croissance par individu. Il est également clair, d'après la figure 53.8, que sur deux populations celle qui a un taux de croissance plus élevé ($dN/dt = 1,0N$) s'accroîtra plus rapidement que celle qui a un taux de croissance plus faible ($dN/dt = 0,5N$).

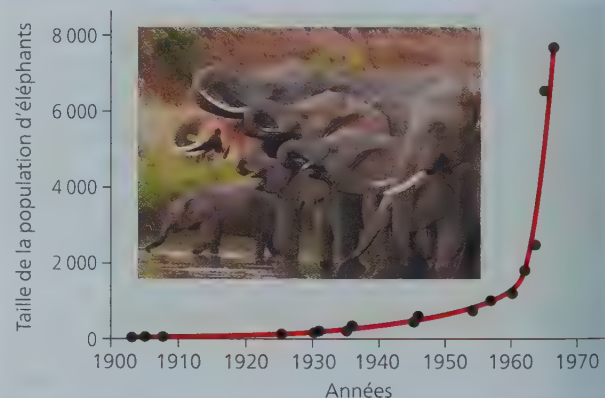
▼ **Figure 53.8** La croissance démographique selon le modèle exponentiel. Ce graphique compare la croissance d'une population dont la valeur $r = 1,0$ (courbe bleue) à la croissance d'une population dont la valeur $r = 0,5$ (courbe rouge).



? Dans combien de générations ces populations atteindront-elles la taille de 1 500 individus ?

La courbe de croissance exponentielle en forme de J est caractéristique de certaines populations introduites dans de nouveaux habitats ou de populations qui se mettent à augmenter après avoir été décimées par un événement catastrophique. Par exemple, la population d'éléphants dans le Kruger National Park, en Afrique du Sud, a connu une croissance exponentielle pendant environ 60 ans après qu'on a pris des mesures pour les protéger des chasseurs (**figure 53.9**). La population de plus en plus grande d'éléphants a fini par endommager la végétation du parc à un point tel que la nourriture aurait pu commencer à manquer. La famine aurait alors mis fin à la croissance démographique. Pour protéger d'autres espèces et l'écosystème du parc avant que cela ne se produise, les autorités ont décidé de limiter la population d'éléphants en administrant des agents contraceptifs aux femelles et en déportant des individus vers d'autres pays.

▼ **Figure 53.9** La croissance exponentielle de la population d'éléphants dans le Kruger National Park, en Afrique du Sud.



1. Expliquez pourquoi, dans une population, un taux de croissance constant par individu (r) se traduit par une courbe en forme de J.
2. Sur quel territoire une population de plantes a-t-elle le plus de chances de connaître une croissance exponentielle : sur le site d'une forêt détruite par le feu ou dans une forêt humide mature, exempte de perturbations ? Pourquoi ?
3. **ET SI ?** ► En 2014, la population des États-Unis comptait environ 320 millions d'individus. Si la variation (annuelle) de la taille de la population par individu ($r_{\Delta t}$) était de 0,005, combien d'individus se sont ajoutés à la population cette année-là (sans tenir compte de l'immigration et de l'émigration) ? Que devriez-vous savoir pour être en mesure de déterminer si la population des États-Unis connaît actuellement une croissance exponentielle ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **53.3**

Le modèle logistique décrit comment la croissance démographique ralentit lorsqu'une population atteint la capacité limite du milieu

Le modèle de croissance exponentielle suppose que les ressources demeurent abondantes, ce qui se produit rarement dans la réalité. Lorsque la densité d'une population augmente, il s'avère plutôt que la part des ressources revenant à chacun des membres s'amenuise. Par conséquent, le nombre d'individus qui peuvent occuper un habitat n'est pas infini. Les écologistes appellent **capacité limite du milieu** (ou capacité de support) le nombre maximal d'individus d'une population capables de vivre dans un milieu au cours d'une période donnée, sans dégradation de l'habitat. La capacité limite du milieu, notée K , varie dans le temps et dans l'espace en fonction de l'abondance des ressources. Cependant, l'énergie, les abris, les refuges contre les prédateurs, la disponibilité des éléments nutritifs, l'eau et les sites appropriés de nidification peuvent être des facteurs limitants. Par exemple, pour des chauves-souris, la capacité limite du milieu peut être élevée dans un habitat où les insectes aériens sont abondants et où il y a des cavernes pour le repos, et plus faible dans un habitat où la nourriture est abondante mais où les abris convenables font défaut.

La surpopulation et l'épuisement des ressources peuvent avoir un effet marqué sur le taux de croissance démographique. Si les individus n'obtiennent pas les ressources en quantité suffisante pour se reproduire, le taux de natalité par individu décroît. De même, si la famine ou la maladie augmentent avec la densité, le taux de mortalité par individu s'élèvera. Une diminution du taux de natalité par individu ou une augmentation du taux de mortalité par individu fera baisser le taux de croissance par individu. Il s'agit là d'une situation très différente de la croissance exponentielle où le taux de croissance par individu (r) est constant.

Le modèle logistique de croissance démographique

Nous pouvons modifier notre modèle mathématique pour lui faire exprimer la diminution du taux de croissance de la population par individu à mesure que N augmente. Selon le **modèle logistique de croissance démographique**, le taux de croissance par individu s'approche de zéro lorsque la taille de la population s'approche de sa capacité limite (K).

Mathématiquement, nous pouvons construire le modèle logistique en ajoutant au modèle exponentiel une expression qui réduit la valeur du taux de croissance par individu quand N augmente. Si la capacité limite du milieu est K , alors l'expression $K - N$ indique le nombre d'individus qui peuvent s'ajouter au milieu, et l'expression $(K - N)/K$ représente le pourcentage de K qui admet encore une croissance démographique. En multipliant le taux exponentiel de croissance démographique rN par $(K - N)/K$, nous réduisons la valeur du taux de croissance à mesure que N augmente :

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

Lorsque la valeur de N est faible comparée à celle de K , la valeur de $(K - N)/K$ s'approche de 1. Dans ce cas, le taux de croissance par individu $r(K - N)/K$ s'approche du taux intrinsèque de croissance que nous avons vu dans la croissance exponentielle de la population. Mais quand la valeur de N est élevée et que les ressources diminuent, la valeur de $(K - N)/K$ avoisine 0, et le taux de croissance par individu est faible. La population se stabilise lorsque N égale K . Le **tableau 53.2** présente les taux de croissance démographique pour une population hypothétique qui croît selon le modèle logistique, où $r = 1,0$ par individu par année. Remarquez que le taux de croissance démographique global est à son maximum, soit +375 individus par année, lorsque la population atteint 750, ce qui équivaut à la moitié de la capacité limite du milieu. Lorsque la taille de la population arrive à 750 individus, le taux de croissance par individu demeure relativement élevé (la moitié de la valeur de r), et les individus reproducteurs (N) sont alors beaucoup plus nombreux que dans des populations de plus petite taille.

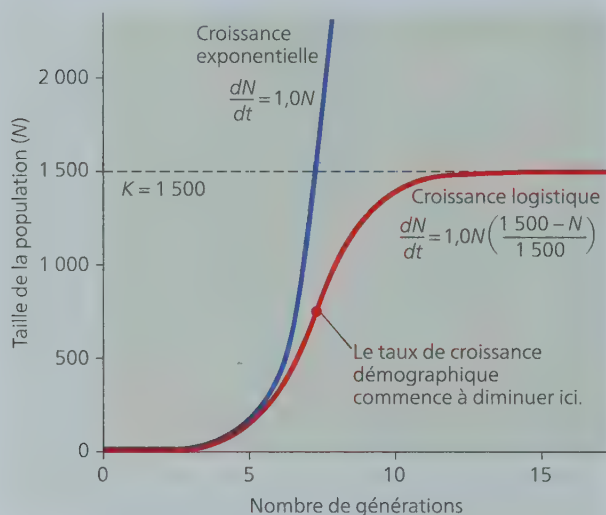
Tableau 53.2 La croissance logistique d'une population hypothétique ($K = 1\ 500$)

Taille de la population N	Taux intrinsèque de croissance r	$\frac{(K - N)}{K}$	Taux de croissance par individu $r \frac{(K - N)}{K}$	Taux de croissance démographique* $rN \frac{(K - N)}{K}$
25	1,0	0,983	0,983	+25
100	1,0	0,933	0,933	+93
250	1,0	0,833	0,833	+208
500	1,0	0,667	0,667	+333
750	1,0	0,500	0,500	+375
1 000	1,0	0,333	0,333	+333
1 500	1,0	0,000	0,000	0

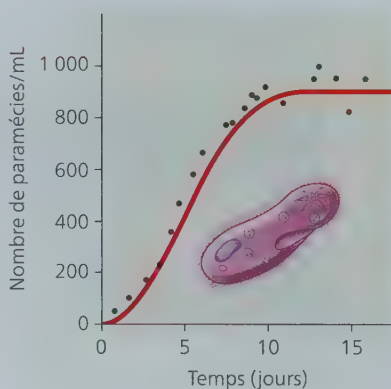
* Arrondi au nombre entier près.

Comme le montre la **figure 53.10**, le modèle logistique de croissance démographique produit une courbe sigmoïde (en forme de S) quand on représente N sous forme graphique en fonction du temps (ligne rouge). L'accroissement est plus rapide dans le cas d'une population de taille intermédiaire, c'est-à-dire lorsque les individus reproducteurs sont nombreux, mais que l'espace et les autres ressources sont encore abondants. Le nombre d'individus qui s'ajoutent à la population diminue radicalement quand N s'approche de K .

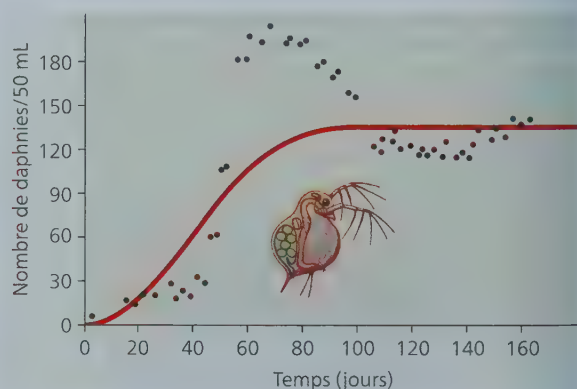
▼ **Figure 53.10** La prédiction de la croissance démographique au moyen du modèle logistique. Le taux de croissance démographique diminue au fur et à mesure que la taille de la population (N) s'approche de la capacité limite du milieu (K). La ligne rouge représente l'accroissement logistique d'une population pour laquelle $r = 1,0$ et $K = 1\,500$ individus. Afin d'établir une comparaison, la ligne bleue représente la croissance d'une population qui continue de s'accroître de façon exponentielle avec le même r .



► **Figure 53.11** Le modèle logistique rend-il bien compte de la croissance de ces populations? Dans chaque graphique, les points noirs représentent la croissance réelle de la population, tandis que la ligne rouge représente la croissance prédite par le modèle logistique.



(a) **Population de paramécies en culture.** La croissance d'une population de paramécies (*Paramecium aurelia*) dans de petites cultures (points noirs) est presque conforme au modèle logistique (courbe en rouge) quand on maintient des conditions constantes.



(b) **Population de daphnies en culture.** La croissance d'une population de puces d'eau (*Daphnia spp.*) dans une petite culture (points noirs) n'est pas tout à fait conforme au modèle logistique (courbe en rouge). En effet, la population s'est accrue si rapidement qu'elle a dépassé la capacité limite de son milieu artificiel, avant de revenir à une taille relativement stable.

Par conséquent, le taux de croissance démographique (dN/dt) diminue également quand N s'approche de K .

Notez que nous n'avons rien dit de la cause du ralentissement de la croissance démographique quand N s'approche de K . Pour que la croissance d'une population ralentisse, le taux de natalité doit diminuer, ou le taux de mortalité doit augmenter, ou encore les deux à la fois. Plus loin dans le chapitre, nous examinerons quelques-uns des facteurs qui ont une incidence sur ces taux, notamment la présence de maladies et de prédateurs, ainsi que la quantité limitée de nourriture et d'autres ressources.

Le modèle logistique et les populations naturelles

En laboratoire, la croissance des populations de certains petits animaux, tels les coléoptères et les crustacés, et de microorganismes, telles les bactéries, les paramécies et les levures, suit une courbe plus ou moins sigmoïde sous des conditions de ressources limitées (**figure 53.11a**). Toutefois, ces populations expérimentales croissent dans un milieu constant où il n'y a ni prédation ni compétition susceptible de réduire la croissance démographique; or, ces conditions idéales existent rarement dans la nature.

Certains des postulats sur lesquels repose le modèle logistique ne s'appliquent manifestement pas à toutes les populations. Ainsi, ce modèle suppose que les populations s'ajustent instantanément à la croissance et s'approchent de la capacité limite du milieu par une croissance régulière. En réalité, il s'écoule un certain temps avant que les inconvénients de l'accroissement se fassent sentir. Ainsi, quand la nourriture vient à manquer pour une population, la reproduction finira par diminuer, mais les femelles utiliseront leurs réserves d'énergie pour continuer à se reproduire pendant une courte période. La population peut alors dépasser temporairement la capacité limite du milieu, comme le montre la **figure 53.11b** pour une population de daphnies ou puces d'eau (*Daphnia spp.*). Dans la rubrique **Habiletés scientifiques**, vous aurez l'occasion de représenter par un modèle ce qui peut arriver à une telle population lorsque N devient plus grand que K . Bien d'autres populations fluctuent grandement. Il est alors difficile d'estimer la capacité limite du milieu. Les

conséquences d'un dépassement de la capacité limite du milieu varient selon les modifications affectant le milieu. Celles-ci peuvent être mineures et sans gravité, ou encore majeures et diminuer la capacité limite du milieu ou mener à l'extinction de la population. Plus loin dans le chapitre, nous étudierons quelques raisons qui peuvent expliquer ces fluctuations.

Le modèle logistique veut aussi que chaque ajout d'individus exerce toujours le même effet négatif sur le taux d'accroissement, quelle que soit la densité de la population. Mais en réalité, certaines populations subissent l'effet Allee (nommé en l'honneur du chercheur W. C. Allee, de la University of Chicago, qui l'a découvert), selon lequel la survie et la reproduction sont difficiles quand la taille de la population est trop petite. Par exemple, une plante isolée subit l'assaut du vent et risque la déshydratation, alors qu'une plante faisant partie d'un groupe est protégée.

Le modèle logistique constitue un bon point de départ pour l'étude de la croissance démographique et pour l'élaboration de modèles plus complexes. Son rôle est similaire à celui joué par le modèle de Hardy-Weinberg pour se représenter l'évolution des populations. Ce modèle est également utile dans le domaine de la biologie de conservation, car il permet d'évaluer la rapidité d'accroissement d'une population après qu'elle a beaucoup diminué, ou d'estimer des taux de récolte durables pour des populations d'espèces sauvages. Les biologistes de la conservation peuvent utiliser ce modèle pour estimer la taille critique en deçà de laquelle les populations de certaines espèces, comme le rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*), risquent de disparaître (figure 53.12).

▼ **Figure 53.12** Un rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*) femelle et son petit. Ces deux spécimens font partie d'une sous-espèce du Sud dont la population dépasse 20 000 individus. La sous-espèce du Nord est menacée de disparition et compte seulement quelques individus connus.



RETOUR SUR LE CONCEPT 53.3

1. Expliquez pourquoi une population qui correspond au modèle logistique de croissance démographique s'accroît plus rapidement lorsqu'elle est de taille moyenne que lorsqu'elle est de grande ou de petite taille.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE HABILETÉS SCIENTIFIQUES

Représenter la croissance d'une population à l'aide du modèle logistique

■ QU'ARRIVE-T-IL À LA TAILLE D'UNE POPULATION LORSQU'ELLE EXCÈDE LA CAPACITÉ LIMITE DU MILIEU ? ■

Dans le modèle logistique de croissance démographique, le taux de croissance par individu tend vers zéro à mesure que la taille de la population (N) s'approche de la capacité limite du milieu (K). Dans certaines conditions, toutefois, une population qui croît en laboratoire ou dans son milieu naturel peut dépasser K , du moins temporairement. Par exemple, si une population vient à manquer de nourriture, il peut se passer un certain temps avant que le taux de reproduction commence à diminuer, de sorte que N peut alors brièvement excéder K . Dans le présent exercice, vous utiliserez le modèle logistique pour représenter la croissance de la population hypothétique du tableau 53.2 lorsque $N > K$.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. En supposant que $r = 1,0$ et que $K = 1\,500$, calculez le taux de croissance démographique pour les quatre cas suivants où la taille de la population (N) est supérieure à la capacité limite (K): $N = 1\,510$; $N = 1\,600$; $N = 1\,750$; et $N = 2\,000$. Pour effectuer ce calcul, écrivez d'abord l'équation du taux de croissance démographique, indiquée dans le tableau 53.2. Insérez-y les valeurs de chacun des quatre cas, en commençant par $N = 1\,510$, et résolvez chaque équation. Laquelle des quatre populations présente le plus haut taux de croissance ?



► *Daphnia*.

2. En supposant que r est deux fois plus grand, prédiriez comment changeront les taux de croissance des quatre populations de la question 1. Après quoi, calculez les taux de croissance démographique des mêmes quatre populations avec $r = 2,0$ (K ne change pas et est égale à 1 500).
3. Maintenant, voyons comment la croissance d'une vraie population de *Daphnia* correspond à ce modèle. Dans la figure 53.11b, à quels moments la population de *Daphnia* change-t-elle conformément aux valeurs que vous avez calculées ? Formulez une hypothèse qui pourrait expliquer pourquoi la population devient brièvement inférieure à la capacité limite du milieu vers la fin de l'expérience.

2. **ET SI ?** ▶ Étant donné que l'intensité de l'ensoleillement varie selon la latitude (voir la figure 52.3), quelle comparaison feriez-vous entre la capacité limite des espèces végétales vivant à l'équateur et la capacité limite de celles vivant à des latitudes élevées ?
3. **FAITES DES LIENS** ▶ Imaginez qu'un changement brusque des conditions environnementales entraîne une baisse notable de la capacité limite d'une population. Prédisez les effets de la sélection naturelle et de la dérive génétique sur cette population (voir le concept 22.2).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **53.4**

Les caractéristiques des cycles biologiques sont le produit de la sélection naturelle

ÉVOLUTION La sélection naturelle favorise, chez les organismes, les caractéristiques qui améliorent les chances de survie et le succès reproducteur. Chez toutes les espèces, il s'effectue des compromis entre la survie et les caractéristiques de reproduction telles que la fréquence de reproduction, le nombre de rejetons (nombre de graines produites chez les végétaux supérieurs et taille de la portée ou de la couvée chez les animaux) et l'investissement dans les soins parentaux. Les facteurs qui influent sur la reproduction et la survie déterminent le **cycle biologique** de tout organisme. Les caractéristiques du cycle biologique d'un organisme sont le résultat de l'évolution tel qu'il se manifeste dans son développement, sa physiologie et son comportement.

La diversité des cycles biologiques

Nous allons ici examiner les trois aspects clés du cycle biologique d'un organisme : le moment où la reproduction débute (l'âge lors de la première reproduction ou l'âge de la maturité), la fréquence de la reproduction et le nombre de rejetons produits au cours d'une période de reproduction. L'idée fondamentale voulant que l'évolution explique la diversité du vivant s'exprime dans la grande variété des caractéristiques des cycles biologiques observables dans la nature. Par exemple, l'âge auquel la reproduction débute varie considérablement d'une espèce à l'autre. Une tortue caouane a habituellement une trentaine d'années lorsqu'elle monte sur la plage pour y pondre ses premiers œufs (voir la figure 53.1). À l'autre extrême, le saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) a souvent trois ou quatre ans seulement lorsqu'il fraye.

La fréquence de la reproduction varie elle aussi d'une espèce à l'autre. Le saumon coho est un exemple d'organisme qui connaît une seule période de reproduction. Il s'agit d'un cycle biologique appelé **sémelparité** (du latin *semel*, « une fois », et *pario*, « engendrer »). Ces saumons éclosent en amont d'un cours d'eau, puis ils migrent vers la pleine mer (océan Pacifique), où

ils atteignent leur maturité en une à quatre années. Ensuite, ils retournent vers leur cours d'eau natal, y frayent une seule fois et produisent des millions d'œufs avant de mourir. La **sémelparité** existe aussi chez certains végétaux, dont l'agave (*Agave americana*) (figure 53.13a). L'agave croît généralement dans des régions au climat aride, où les pluies sont imprévisibles, et le sol, pauvre. Il se développe pendant des années en emmagasinant des nutriments dans ses tissus, jusqu'à ce que survienne une année inhabituellement humide. Il produit alors une hampe florale et des graines, avant de mourir. Le cycle biologique de l'agave semble être une adaptation aux rigueurs de son environnement désertique.

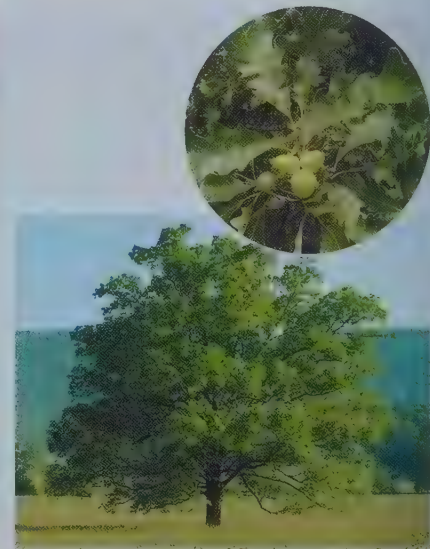
L'**itéroparité** (du latin *itero*, « répéter ») ou périodes de reproduction multiples, s'oppose à la **sémelparité**. Par exemple, une tortue caouane femelle pond quatre fois dans une même année, ce qui représente environ 300 œufs, puis elle attend généralement deux ou trois ans avant de pondre à nouveau, vraisemblablement parce que les ressources ne suffiraient pas pour lui permettre de pondre autant d'œufs chaque année. À partir de l'âge de la maturité, une tortue peut pondre pendant 30 ans après sa première ponte. Les chevaux et d'autres grands mammifères se reproduisent également plusieurs fois au cours de leur vie, tout comme beaucoup de poissons, les oursins de mer et les arbres à grande longévité, tels les érables et les chênes (figure 53.13b).

Enfin, le nombre de rejetons produits par période de reproduction varie également d'une espèce à l'autre ce qui constitue le troisième aspect du cycle biologique. Certaines espèces, comme



(a) **La sémelparité, ou période de reproduction unique.** L'agave (*Agave americana*) est dit sémelpare, son mode de reproduction étant la sémelparité. Les feuilles de la plante sont visibles à la base de la tige géante en fleurs qui est produite seulement à la fin de sa vie.

▼ **Figure 53.13** La sémelparité et l'itéroparité.



(b) **L'itéroparité, ou périodes de reproduction multiples.** Les organismes qui se reproduisent plusieurs fois, comme le chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa*), sont dits itéropares. Un seul chêne peut produire des milliers de glands par année (voir en médaillon), et ce, durant plusieurs décennies.

le rhinocéros blanc (voir la figure 53.12), ont un seul petit lorsqu'elles se reproduisent, alors que la plupart des insectes et beaucoup de végétaux produisent un grand nombre de rejetons. Ces différences ont plusieurs conséquences. Comme on l'a déjà mentionné, les espèces qui produisent un rejeton ou quelques-uns seulement ont tendance à veiller davantage sur eux que les espèces qui en produisent un grand nombre. Nous étudierons ce phénomène en détail à la section suivante.

Quels facteurs contribuent, du point de vue de l'évolution, à la sémelparité et à l'itéroparité ? Selon une hypothèse, deux facteurs sont déterminants : le taux de survie des rejetons et la probabilité que l'adulte survive et se reproduise à nouveau. Lorsque ce taux est faible, par exemple dans les milieux où les conditions sont très variables ou imprévisibles, la sémelparité est favorisée. Les chances de survie des adultes sont également plus faibles dans ce type d'environnement, si bien que la production d'un grand nombre de rejetons augmente la probabilité de survie d'au moins quelques-uns d'entre eux. L'itéroparité, par contre, est favorisée dans des milieux plus stables, où les adultes ont de meilleures chances de survivre et de se reproduire, et où la compétition pour les ressources est parfois intense. Dans de tels milieux, quelques rejetons relativement gros, bien nourris, ont davantage de chances de survivre jusqu'à l'âge de la reproduction.

La nature abonde d'exemples de cycles de vie qui sont des compromis entre les deux extrêmes que représentent la sémelparité et l'itéroparité. C'est notamment le cas du chêne et de l'oursin, qui peuvent vivre longtemps tout en produisant de façon répétée une quantité relativement importante de descendants.

Les «compromis» et les cycles biologiques

Il n'existe aucun organisme capable, à maintes reprises, de produire des milliers de rejetons tout en s'en occupant aussi bien que le fait un rhinocéros blanc avec son unique petit. Un compromis s'impose donc entre le nombre de rejetons et la quantité de ressources qu'un parent peut donner à ses petits. Ces compromis sont nécessaires, car les organismes ne disposent pas de ressources illimitées. L'utilisation de ressources pour une seule fonction (comme la reproduction) peut ainsi diminuer les ressources disponibles pour une autre fonction (comme la survie). Par exemple, chez les faucons crécerelles d'Eurasie (*Falco tinnunculus*), les parents qui prennent soin de nombreux petits voient leur taux de survie diminuer (figure 53.14). Dans une autre étude portant sur des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) en Écosse, des chercheurs ont découvert que les femelles qui se reproduisent l'été présent, l'hiver suivant, un taux de mortalité plus élevé que celles qui ne se sont pas reproduites.

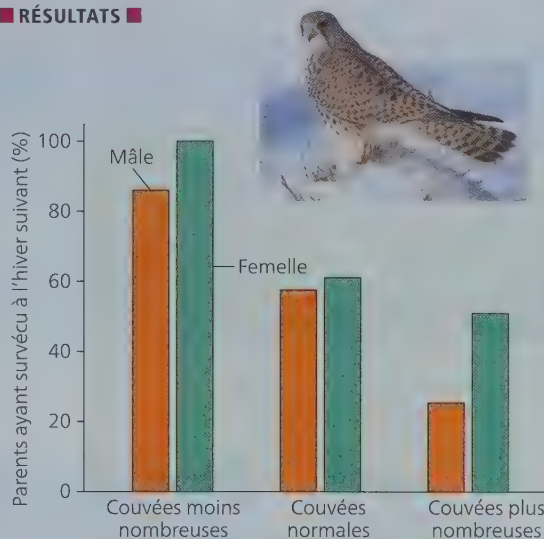
La pression de sélection influe également sur les compromis entre le nombre et la taille des rejetons. Les végétaux et les animaux dont les jeunes ont peu de chances de survie engendrent souvent beaucoup de jeunes de petite taille. Ainsi, les végétaux qui colonisent des milieux inhospitaliers produisent habituellement beaucoup de petites graines dont très peu atteindront un milieu favorable. En effet, ces graines très légères ont plus de chances de se disséminer sur de longues distances et de permettre à certaines d'entre elles d'atteindre un éventail d'habitats plus large (figure 53.15a). Il en est de même des animaux soumis à une intense prédation qui engendrent également de nombreux rejetons. Citons en exemple les cailles japonaises (*Coturnix japonica*), les sardines (*Sardina pilchardus*) et les souris communes (*Mus musculus*).

Chez les faucons crécerelles, quelle incidence les soins prodigués aux petits ont-ils sur la survie des parents ?

■ HYPOTHÈSE ■ Puisque les ressources disponibles sont limitées et qu'elles doivent être utilisées soit pour la reproduction, soit pour la survie, on devrait constater que les chances de survie sont plus faibles chez les individus qui investissent davantage dans la reproduction (une couvée plus nombreuse) et qu'elles sont plus élevées chez les individus investissant moins dans la reproduction (une couvée moins nombreuse).

■ EXPÉRIENCE ■ Aux Pays-Bas, Cor Dijkstra et ses collègues ont étudié les effets des soins parentaux chez les faucons crécerelles d'Eurasie sur une période de cinq ans. Ils ont changé les petits de nids de façon à obtenir des couvées moins nombreuses (trois ou quatre petits), des couvées normales (cinq ou six) et des couvées plus nombreuses (sept ou huit). Ils ont ensuite mesuré le pourcentage de parents mâles et femelles ayant survécu à l'hiver suivant. (Le mâle et la femelle s'occupent tous deux des petits.)

■ RÉSULTATS ■



■ CONCLUSION ■ Les taux de survie plus bas des faucons crécerelles dont les couvées sont les plus nombreuses indiquent que plus le nombre de rejetons est élevé, plus les chances de survie des parents qui en prennent soin sont réduites.

Source des données: C. Dijkstra et coll., Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parent survival, *Journal of Animal Ecology* 59: 269-285 (1990).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Chez certaines espèces d'oiseaux, les mâles ne donnent aucun soin aux petits. En supposant que c'est le cas du faucon crécerelle, prédiriez de quelle façon un tel comportement modifierait les résultats ci-dessus.

Chez d'autres organismes, un investissement supplémentaire fourni par les parents augmente considérablement les chances de survie des rejets. Ainsi, les noyers (*Juglans spp.*) et les noyers du Brésil (*Bertholletia excelsa*) produisent de grosses graines renfermant d'importantes réserves de nutriments que les jeunes plants peuvent utiliser pour s'établir (figure 53.15b). Les primates n'ont généralement qu'un ou deux rejets à la fois. Or, pour le succès reproducteur de ces derniers, le soin parental et une période prolongée d'apprentissage dans les premières années de vie sont cruciaux. Ces soins additionnels s'avèrent particulièrement importants dans les habitats très densément peuplés.

On peut décrire la variation des caractéristiques d'un cycle biologique en se servant du modèle logistique de croissance démographique présenté au concept 53.3. Lorsque la sélection favorise des caractéristiques qui sont avantageuses dans des populations denses, on parle de **sélection K**. Par contre, lorsque la sélection favorise les caractéristiques qui maximisent le succès de reproduction dans les populations peu denses, on parle de **sélection r**. Ces termes proviennent des variables de l'équation logistique. La sélection K est réputée agir dans des populations vivant à une densité proche de la limite imposée par les ressources (capacité limite du milieu K), où règne une intense compétition

entre les individus. Des arbres matures qui croissent dans une forêt primaire (ou forêt vierge) sont un exemple d'organismes à sélection K. De son côté, la sélection r maximise r, autrement dit le taux de croissance. On l'observe dans des milieux variables où les densités de population fluctuent bien au-dessous de la capacité limite ou lorsque les individus affrontent peu de compétition. On trouve souvent ces conditions dans les habitats perturbés qui sont en cours de recolonisation. Les racines qui envahissent une terre agricole abandonnée sont un exemple d'organismes de sélection r.

Les concepts de la sélection r et de la sélection K représentent les deux extrêmes d'une gamme de cycles biologiques réels. Les principes qui sous-tendent l'utilisation de la sélection r et de la sélection K s'appuient sur la notion de capacité limite du milieu et nous ramènent à l'importante question que nous avons étudiée plus tôt : *pourquoi* le taux de croissance démographique diminue-t-il lorsque la population s'approche de la capacité limite du milieu ? C'est ce que nous verrons dans la prochaine section.

▼ **Figure 53.15** Variation en nombre et en grosseur des graines produites par les plantes.



(a) Les pissenlits (*Taraxacum officinale*) croissent rapidement et produisent un grand nombre de petites graines, de sorte qu'au moins quelques-unes germent et se reproduisent à leur tour.



(b) Certaines espèces végétales, comme le noyer du Brésil (à droite), produisent un petit nombre de graines volumineuses insérées dans une gousse (ci-dessus). De grandes quantités d'albumen fournissent des nutriments à l'embryon, une adaptation qui favorise la survie d'une proportion relativement forte de rejets.



RETOUR SUR LE CONCEPT 53.4

1. Nommez trois caractéristiques importantes d'un cycle biologique et donnez trois exemples d'organismes qui présentent de grandes différences quant à chacune de ces caractéristiques.
2. *Symphodus tinca* est une espèce de poisson dont les femelles dispersent une partie de leurs œufs dans la nature et pondent les autres dans un nid. Seuls les rejets qui naîtront dans le nid bénéficieront de soins de la part des parents. Expliquez le compromis qu'illustre ce comportement sur le plan de la reproduction.
3. **ET SI ?** ► Il arrive que des souris abandonnent leurs petits lorsqu'elles subissent un stress, par exemple un manque de nourriture. Expliquez comment ce comportement pourrait être un produit de l'évolution dans le contexte des compromis relatifs à la reproduction et des cycles biologiques.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 53.5

Des facteurs dépendants de la densité régissent la croissance démographique

Quels facteurs écologiques empêchent une population de croître indéfiniment ? Pourquoi la taille de certaines populations demeure-t-elle à peu près stable alors que celle d'autres populations ne l'est pas ?

Les réponses à ces questions peuvent améliorer certaines applications pratiques. Par exemple, les agriculteurs peuvent souhaiter réduire la quantité d'insectes nuisibles dans leurs champs ou freiner la croissance envahissante d'une mauvaise herbe. Les écologistes de la conservation doivent connaître les facteurs environnementaux qui créent un habitat propice à l'alimentation ou à la reproduction d'une espèce en voie de disparition, comme le rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*) ou la grue blanche d'Amérique (*Grus americana*). En somme, qu'il s'agisse de chercher à réduire la taille d'une population

indésirable ou d'augmenter la taille d'une population menacée, il importe de comprendre les facteurs qui exercent une influence sur l'abondance d'une population.

Les variations démographiques et la densité de population

Pour comprendre pourquoi une population se stabilise lorsqu'elle atteint une certaine taille, les écologistes étudient les variations des taux de natalité et de mortalité, de l'immigration et de l'émigration lorsque la densité de population augmente. Si l'immigration et l'émigration s'annulent, alors la population s'accroît quand le taux de natalité est supérieur au taux de mortalité, et diminue dans le cas contraire.

Un taux de natalité ou de mortalité qui *ne varie pas* avec la densité de population est dit **indépendant de la densité**. Par exemple, des chercheurs ont découvert que la mortalité de la vulpie à une seule glume (*Vulpia fasciculata*), une sorte de graminée qui pousse dans les dunes, découle principalement de facteurs physiques qui tuent la même proportion d'individus dans une population locale, peu importe sa densité. Une sécheresse qui survient lorsque les racines des plantes sont dénudées est un exemple d'un facteur indépendant de la densité. À l'opposé, on dit d'un taux de mortalité qui s'élève quand la densité de population augmente et d'un taux de natalité qui diminue à mesure que la densité augmente qu'ils sont **dépendants de la densité**. Des chercheurs ont observé que, chez la vulpie à une seule glume, la reproduction baisse lorsque la densité de population augmente, notamment parce que l'eau et la nourriture se font plus rares. Donc, dans cette population, les principaux facteurs de régulation du taux de natalité sont dépendants de la densité, tandis que les facteurs de régulation du taux de mortalité sont indépendants de celle-ci. La **figure 53.16** montre comment la reproduction dépendante de la densité combinée à la mortalité indépendante de la densité peut freiner la croissance démographique d'espèces comme la vulpie à une seule glume et conduire à un point d'équilibre.

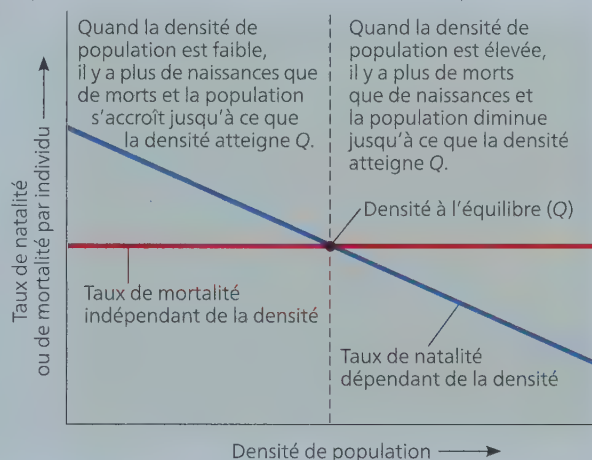
En variant, des facteurs indépendants de la densité tels que la température et les précipitations peuvent provoquer des changements radicaux dans la taille d'une population. Par exemple, une sécheresse ou une canicule peut faire grimper le taux de mortalité de façon considérable, réduisant d'autant la taille d'une population. Notez cependant qu'un facteur indépendant de la densité ne peut pas, de façon constante, réduire la taille d'une grande population ou augmenter la taille d'une petite population; seul un facteur *dépendant* de la densité peut exercer un effet constant. On dira donc d'une population qu'elle est *régulée* lorsqu'au moins un facteur dépendant de la densité réduit sa taille lorsqu'elle est grande (ou l'augmente lorsqu'elle est petite).

Les mécanismes de régulation dépendants de la densité

Le principe de la régulation par rétroaction (voir le concept 40.2) s'applique à la dynamique des populations. Aucune population ne cesserait de croître sans l'intervention d'une certaine forme de rétro-inhibition entré la densité de population et les taux de natalité et de mortalité. Aucune population ne peut croître indéfiniment. À un moment donné, lorsque la taille d'une population est grande, la régulation dépendante de la densité fournit cette rétro-inhibition par l'intermédiaire de mécanismes permettant

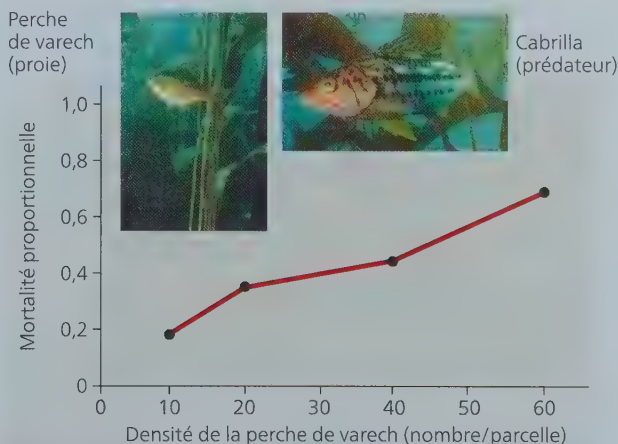
de réduire le taux de natalité ou d'augmenter le taux de mortalité. Par exemple, une étude portant sur des populations de perche de varech (*Brachyistius frenatus*) a montré que le taux de mortalité de ce poisson croît proportionnellement à l'augmentation de la densité de la population (**figure 53.17**). Lorsque le varech n'est plus assez abondant pour permettre à la perche de se cacher, celle-ci devient vulnérable à la prédation par une autre espèce de poisson, la cabrilla (*Paralabrax clathratus*). La **figure 53.18** présente plus en détail la prédation et d'autres mécanismes de régulation dépendants de la densité.

▼ **Figure 53.16 La détermination du point d'équilibre de la densité de population.** Ce modèle graphique simple ne tient compte que des taux de natalité et de mortalité (il suppose que les taux d'immigration et d'émigration sont soit nuls, soit égaux). Dans cet exemple, le taux de natalité varie selon la densité de population, tandis que le taux de mortalité est constant. Au point de densité à l'équilibre (Q), les taux de natalité et de mortalité s'équivalent.



FAITES UN DESSIN ► Redessinez ce diagramme selon un scénario où les taux de natalité et de mortalité sont dépendants de la densité, comme on l'observe chez beaucoup d'espèces.

▼ **Figure 53.17 La prédation: un mécanisme de régulation dépendant de la densité.** À mesure que la population de perche de varech se densifie, la prédation par la cabrilla s'intensifie, augmentant d'autant le taux de mortalité de la perche de varech.



Lorsque la population s'accroît, de nombreux mécanismes dépendants de la densité ralentissent ou freinent la croissance démographique en réduisant le taux de natalité ou en augmentant le taux de mortalité.

► La compétition pour l'obtention des ressources

L'augmentation de la densité de population intensifie la compétition pour l'obtention de la nourriture et des autres ressources, ce qui entraîne une baisse des taux de reproduction. Les agriculteurs réduisent ces effets sur la croissance du blé (*Triticum aestivum*) et d'autres cultures en appliquant des engrais pour réduire les contraintes nutritives sur le rendement des récoltes.



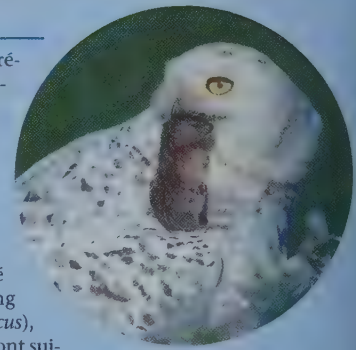
◀ La maladie

L'impact d'une maladie sur une population peut dépendre de la densité si la vitesse de transmission de la maladie augmente avec la taille de cette population. Chez les humains, des maladies respiratoires comme l'influenza et la tuberculose se propagent dans l'air lorsqu'une personne infectée éternue ou tousse. Ces deux maladies frappent un plus fort pourcentage de personnes dans les villes densément peuplées qu'en milieu rural.



► La prédation

Pour certaines populations, la prédation constitue aussi un important facteur de mortalité dépendant de la densité. En effet, un prédateur trouve et capture un nombre croissant de proies lorsque la densité de population des proies augmente. Il peut alors manifester une préférence pour cette espèce et capturer un pourcentage plus élevé d'individus. Ainsi, chez le lemming à colerette (*Dicrostonyx groenlandicus*), les augmentations de population sont suivies d'une prédation dépendante de la densité par plusieurs prédateurs, dont le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*).



Ces divers exemples de régulation de la population par rétro-inhibition montrent que l'augmentation de la densité provoque la diminution du taux de croissance démographique par ses effets sur la reproduction, la croissance et la survie des individus. Or, si la rétro-inhibition contribue à expliquer les raisons entraînant l'arrêt de la croissance d'une population, elle ne permet pas de comprendre pourquoi la taille de certaines populations fluctue énormément au fil du temps, alors que celle d'autres populations reste stable.

La dynamique des populations

Toutes les populations présentent des fluctuations d'effectif. Ces fluctuations démographiques d'une année ou d'un endroit à l'autre sont influencées par de nombreux facteurs et se répercutent sur d'autres espèces. Ce phénomène porte le nom de **dynamique des populations**. Par exemple, les fluctuations

des populations de poissons influent sur les populations d'oiseaux marins qui se nourrissent de poissons. L'étude de la dynamique des populations s'applique aux interactions complexes entre les facteurs biotiques et les facteurs abiotiques responsables des variations de la taille des populations.

La stabilité et la fluctuation

On présumait auparavant que les populations de grands mammifères étaient plus ou moins stables, mais des études à long terme ont mis en doute cette idée. Par exemple, la population d'orignaux (*Alces americanus*) de l'île Royale, dans le lac Supérieur, a considérablement fluctué depuis 1900 environ. À cette époque, des orignaux du continent (rive ontarienne, à 25 km de distance) sont venus peupler l'île, vraisemblablement en traversant le lac gelé. Les loups, qui s'alimentent principalement d'orignal, ont fait de même vers 1950. Toutefois, comme les eaux du lac n'ont pas gelé au cours des dernières années, les deux populations



◀ La territorialité

La territorialité peut limiter la densité de population lorsque l'espace où un animal établit un territoire devient la ressource qui fait l'objet d'une compétition. Les guépards (*Acinonyx jubatus*) utilisent un marqueur chimique contenu dans leur urine pour faire connaître les limites de leur territoire aux autres membres de cette espèce. Le territoire améliore les chances de l'animal de trouver suffisamment de nourriture pour se reproduire. La présence d'individus en surplus ou non reproducteurs constitue un bon indice que la territorialité restreint la croissance démographique.

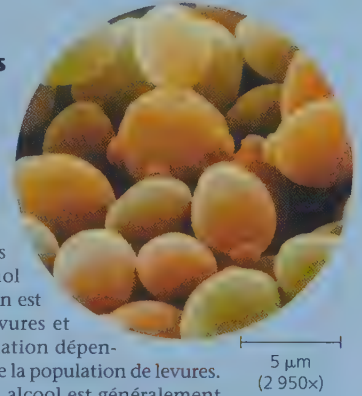


◀ Les facteurs intrinsèques

Des facteurs intrinsèques (physiologiques) déterminent parfois la taille des populations. Le taux de reproduction des souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) vivant dans une petite parcelle de terrain peut chuter même lorsque la nourriture et les gîtes y sont abondants. Ce déclin de la reproduction est associé à des interactions agressives et à des changements hormonaux qui retardent la maturation sexuelle et affaiblissent le système immunitaire. Dans ce cas, les fortes densités provoquent une augmentation de la mortalité et une diminution des taux de natalité.

▶ Les déchets toxiques

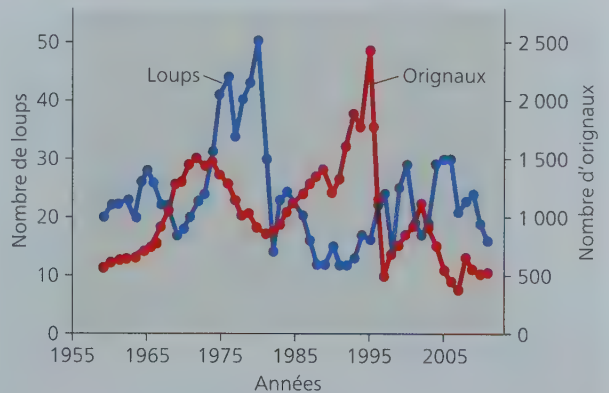
Dans la fabrication du vin, les levures comme la levure de bière *Saccharomyces cerevisiae* servent à convertir les glucides en éthanol. L'éthanol accumulé dans le vin est toxique pour les levures et contribue à la régulation dépendante de la densité de la population de levures. La teneur du vin en alcool est généralement inférieure à 13 %, car c'est la concentration maximale d'éthanol que peuvent tolérer la plupart des levures utilisées en vinification.



sont restées isolées, sans immigration ni émigration depuis ce temps. Malgré cet isolement, la population d'orignaux a connu deux augmentations et diminutions majeures au cours des 50 dernières années (figure 53.19).

Quels facteurs expliquent un changement aussi radical de la taille de cette population d'orignaux ? Les rigueurs du climat, particulièrement les hivers froids et les abondantes chutes de neige, peuvent affaiblir les orignaux et réduire la disponibilité de la nourriture, ce qui entraîne une diminution de la taille de la population. Lorsque la population d'orignaux est petite, la nourriture ne manque pas et la population croît rapidement. À l'inverse, lorsque la population d'orignaux est élevée, des facteurs comme la prédation et la prolifération des populations de tiques, telles que la tique d'hiver (*Dermacentor albipictus*), ou d'autres parasites entraînent une réduction du troupeau. La figure 53.19 présente les effets de certains de ces facteurs. La première chute de population que ces orignaux ont connue

▼ **Figure 53.19** Les fluctuations des populations d'orignaux et de loups dans l'île Royale, de 1959 à 2011.



coïncide avec un sommet dans la population de loups, de 1975 à 1980. La deuxième, survenue vers 1995, coïncide avec des conditions hivernales particulièrement rigoureuses, qui ont accru les besoins en énergie des bêtes et réduit l'accès à la nourriture, ensevelie sous une épaisse couche de neige.

Les cycles démographiques : investigation

Si de nombreuses populations fluctuent de façon imprévisible, d'autres connaissent des cycles d'augmentation et de diminution d'une remarquable régularité. Ainsi, certains petits mammifères herbivores, comme le campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*) et le lemming d'Ungava (*Dicrostonyx hudsonius*), présentent des cycles démographiques de 3 ou 4 ans, tandis que certains oiseaux, comme la gélinothe huppée (*Bonasa umbellus*) et le lagopède des saules (*Lagopus lagopus*), ont des cycles allant de 9 à 11 ans.

Parmi les cycles démographiques les plus remarquables, on compte les cycles de 10 ans du lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et du lynx du Canada (*Lynx canadensis*), dans les forêts septentrionales du Canada et de l'Alaska. Le lynx du Canada est un prédateur spécifique du lièvre d'Amérique; la corrélation entre le cycle du premier et celui du second n'est donc pas étonnante (figure 53.20).

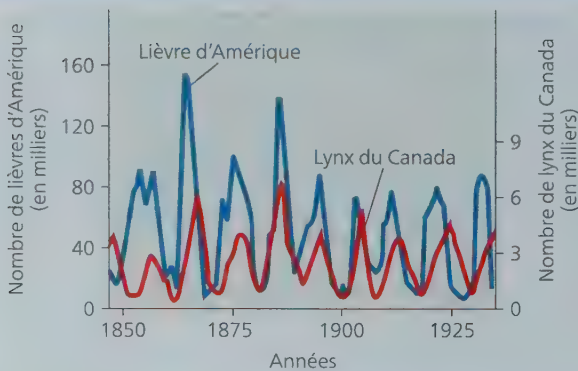
Mais pourquoi l'augmentation et la diminution du nombre de lièvres d'Amérique se conforment-elles à un cycle d'environ 10 ans? Il y a deux grandes hypothèses. Selon la première, c'est la pénurie de nourriture pendant l'hiver qui serait la cause des cycles. En effet, les lièvres d'Amérique se nourrissent alors

des brindilles qui se trouvent à l'extrémité des branches d'arbrisseaux comme le saule (*Salix spp.*) et le bouleau (*Betula spp.*), mais il n'y a pas d'explication satisfaisante quant au fait que cette source de nourriture suive un cycle de 10 ans. Selon la seconde hypothèse, les cycles seraient dus aux interactions entre le prédateur et sa proie. De nombreux prédateurs autres que le lynx du Canada mangent le lièvre d'Amérique, et il se peut que ces proies soient surexploitées.

Examinons les faits à l'appui de ces deux hypothèses. Si les cycles du lièvre d'Amérique sont dus à la pénurie de nourriture en hiver, l'apport d'un supplément d'aliments devrait y mettre fin. Des chercheurs ont fait l'expérience au Yukon, pendant 20 ans, ce qui correspond à 2 cycles du lièvre d'Amérique. Ils ont constaté que la densité des populations du lièvre d'Amérique dans les aires où il y a eu un supplément de nourriture a triplé, mais que leur cycle est resté le même que celui des populations témoin qui n'ont pas reçu de nourriture supplémentaire. Par conséquent, les disponibilités alimentaires ne sont pas la cause du cycle du lièvre d'Amérique illustré à la figure 53.20. On peut donc écarter la première hypothèse.

Dans le but d'étudier les effets de la prédation, des chercheurs ont utilisé des colliers émetteurs pour trouver des lièvres d'Amérique dès leur mort et déterminer la cause de leur mort. Quelque 95 % des lièvres morts avaient été tués par des prédateurs, dont des lynx, des coyotes, des faucons et des chouettes. Aucun lièvre ne semblait être mort de faim. Ces résultats confirment la seconde hypothèse. Lorsque les écologistes ont posé des clôtures électriques pour exclure les prédateurs de certaines aires, il n'y a pratiquement pas eu de diminution du taux de survie lors de la phase de déclin du cycle. La prédation excessive semble donc être une partie essentielle du cycle du lièvre d'Amérique; sans prédateurs, les populations de lièvres d'Amérique ne démontreraient probablement pas de cycle démographique dans le Nord du Canada.

▼ **Figure 53.20** Les cycles démographiques du lièvre d'Amérique et du lynx du Canada. L'effectif des populations se fonde sur le nombre de peaux vendues par les trappeurs à la Compagnie de la Baie d'Hudson.



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Qu'observez-vous à propos de la relative correspondance des pointes de population de lièvres et de lynx? Qu'est-ce qui pourrait expliquer cette observation?

L'immigration, l'émigration et les métapopulations

Jusqu'ici, notre étude de la dynamique des populations s'est attachée principalement aux effets de la natalité et de la mortalité. Toutefois, comme nous l'avons déjà mentionné, l'immigration et l'émigration peuvent aussi modifier la taille des populations. L'émigration augmente souvent lorsqu'une population devient importante au point d'accroître la compétition pour les ressources.

L'immigration et l'émigration sont particulièrement importantes lorsque des populations locales interagissent et forment une **métapopulation**. Les populations locales d'une métapopulation peuvent être vues comme occupant des zones particulières d'un habitat approprié dispersées parmi bien d'autres habitats inappropriés. Ces zones varient selon leur taille, leur qualité et leur degré d'isolement par rapport aux autres, autant de facteurs qui influent sur le nombre d'individus qui se déplacent d'une population vers une autre. Si une population disparaît, la parcelle d'habitat qu'elle occupait pourra être colonisée à nouveau par des immigrants d'une autre population. Il arrive que certains habitats permettent aux populations de survivre à long terme contrairement à d'autres, plus pauvres en ressources. Lorsque de grandes populations situées dans des habitats riches (sources) enrichissent continuellement des habitats pauvres (puits) d'individus émigrants, il s'agit alors de **métapopulations source-puits**.

La méléite du plantain (*Melitaea cinxia*) illustre bien le mouvement des individus entre des populations. On trouve ce papillon dans environ 500 îles des îles Åland, en Finlande, mais son habitat potentiel dans les îles est beaucoup plus vaste et compte environ 4 000 zones convenables. De nouvelles populations de ce papillon font régulièrement leur apparition, pendant que disparaissent les populations existantes, si bien que les 500 zones colonisées changent constamment (**figure 53.21**). Cet équilibre entre les extinctions et les recolonisations permet à l'espèce de survivre.

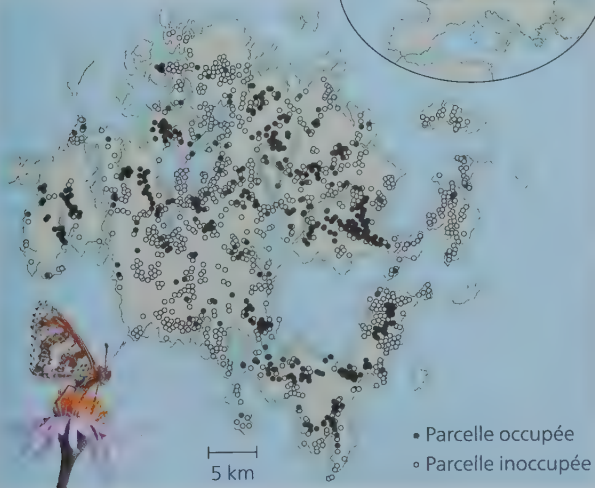
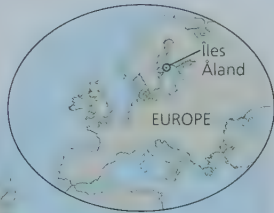
La capacité d'un individu de se déplacer d'une population à une autre dépend d'un certain nombre de facteurs, dont sa constitution génétique. Le gène *GPI*, qui code pour l'enzyme glucose-6-phosphate isomérase, est un des gènes qui influe fortement sur la capacité de la méléite du plantain de se déplacer. Cette enzyme catalyse la deuxième étape de la glycolyse (voir la figure 9.9), et son activité est associée au taux de production de dioxyde de carbone (CO₂) du papillon au cours de la respiration. Des écologistes ont étudié des papillons hétérozygotes et homozygotes pour le polymorphisme d'un seul nucléotide (SNP) du gène *GPI*. Ils ont suivi les déplacements de plusieurs papillons au moyen d'un radar et de transpondeurs fixés sur les papillons et émettant un signal de localisation. Les déplacements ont varié considérablement (de 10 m à 4 km) au cours des périodes

▼ **Méléite du plantain (*Melitaea cinxia*) portant un transpondeur de localisation.**



▼ **Figure 53.21** La méléite du plantain: une métapopulation.

Sur les îles Åland, des populations locales de ce papillon (les cercles noirs) se trouvent dans une fraction des parcelles d'habitats qui lui conviendrait. Les individus peuvent se déplacer d'une population à une autre et coloniser des parcelles inoccupées (les cercles blancs).



d'observation de deux heures. Les chercheurs ont constaté que les individus hétérozygotes se déplaçaient plus de deux fois plus loin le matin et à des températures plus basses que les individus homozygotes. Selon les résultats de cette étude, le génotype hétérozygote est avantageux sur le plan de l'adaptabilité aux basses températures et les hétérozygotes ont plus de chances de coloniser de nouvelles aires dans la métapopulation.

Le concept de métapopulation permet de comprendre l'importance de l'immigration et de l'émigration au sein des populations de papillons comme la méléite du plantain ainsi que chez plusieurs autres espèces. Il aide en outre les écologistes à étudier la dynamique des populations et la circulation des gènes entre des zones d'habitat, et leur procure un cadre de travail pour la conservation des espèces vivant dans un réseau d'habitats fragmentés et de réserves.

RETOUR SUR LE CONCEPT 53.5

1. Décrivez trois attributs de zones d'habitat qui sont susceptibles d'influer sur la densité de population et les taux d'immigration et d'émigration.
2. **ET SI ?** ► Imaginez que vous étudiez une espèce ayant un cycle démographique d'environ 10 ans. Combien de temps votre étude devrait-elle durer pour déterminer si la population est en déclin ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► La rétro-inhibition est un processus de régulation des systèmes biologiques (voir le concept 40.2). Expliquez en quoi le taux de natalité dépendant de la densité, chez la vulpie à une seule glume, est un exemple de rétro-inhibition.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 53.6

La population humaine n'augmente plus de manière exponentielle, mais croît néanmoins rapidement

Au cours des derniers siècles, la population humaine a crû à une vitesse sans précédent, plus proche de celle de la population d'éléphants du Kruger National Park (voir la figure 53.9) que de la vitesse de croissance des populations régulées par des facteurs liés à la densité. Cependant, aucune population ne peut s'accroître indéfiniment. Dans la dernière section de ce chapitre, nous allons appliquer les concepts de la dynamique des populations au cas particulier de la population humaine.

La population humaine à l'échelle mondiale

La population humaine a crû de manière explosive depuis quatre siècles (**figure 53.22**). En 1650, elle comptait environ 500 millions d'individus, puis elle a doublé au cours des deux siècles suivants. Elle avait à nouveau doublé en 1930, pour atteindre 2 milliards, puis à nouveau en 1975, dépassant 4 milliards de personnes. Remarquez que le temps nécessaire au doublement

de la population est passé de 200 ans en 1650 à seulement 45 ans en 1930. La croissance de la population a donc été plus *rapide* encore que la croissance exponentielle, dont le taux de croissance et par conséquent le temps de doublement sont constants.

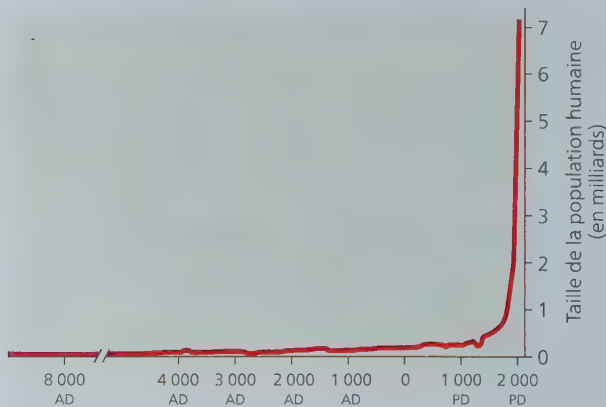
La population humaine mondiale compte aujourd'hui plus de 7,8 milliards de personnes. Elle s'accroît de quelque 78 millions d'individus chaque année, c'est-à-dire d'environ 200 000 personnes par jour, un chiffre qui équivaut à un peu plus de la population d'une agglomération de la taille de la ville de Sherbrooke, au Québec, ou du Havre, en France. À ce rythme, il ne faudra que quatre ans pour ajouter à la population mondiale l'équivalent de la population des États-Unis. Selon les écologistes, la Terre comptera entre 8,1 et 10,6 milliards d'humains en 2050.

Bien que la population mondiale continue d'augmenter, son *taux* de croissance a commencé à ralentir au cours des années 1960 (**figure 53.23**). Le taux de croissance annuelle de la population mondiale a culminé à 2,2% en 1962, alors qu'il était de 1,1% seulement en 2014. Les modèles actuels annoncent un taux de croissance de 0,5% d'ici 2050, un taux qui ajouterait néanmoins 45 millions de personnes chaque année si la population atteint les 9 milliards projetés. Cette baisse du taux de croissance des quatre dernières décennies indique que la population humaine croît maintenant plus lentement que le prédisait le modèle de croissance exponentielle. Elle est la conséquence des changements fondamentaux que des maladies, comme le sida, et la régulation démographique volontaire ont entraînés dans la dynamique des populations.

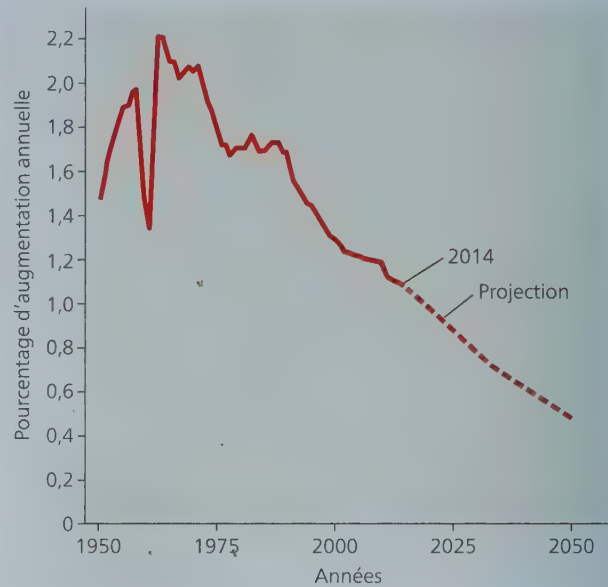
Les variations démographiques régionales

Nous avons parlé des variations de la population mondiale, mais la dynamique des populations est très différente d'une région à l'autre. Dans une population régionale stable, le taux de natalité équivaut au taux de mortalité (en ne tenant pas

▼ **Figure 53.22** L'accroissement de la population humaine (données de 2015). À l'échelle mondiale, la population humaine s'est accrue presque continuellement au cours de son histoire, mais elle est montée en flèche après la révolution industrielle. Bien que cela ne soit pas visible à cette échelle, son taux de croissance démographique a ralenti au cours des dernières décennies, surtout à cause de la baisse des taux de natalité survenue un peu partout dans le monde. (Par souci de concision, nous avons remplacé «avant Jésus-Christ» par «AD» (*ante Domino*) et «après Jésus-Christ» par «PD» (*post Domino*), des emprunts de l'anglosaxon.)



▼ **Figure 53.23** Le pourcentage d'augmentation annuelle de la population humaine mondiale (données de 2014). Le fléchissement marqué des années 1960 est principalement imputable à une famine au cours de laquelle environ 60 millions de personnes sont mortes en Chine.



compte des effets de l'émigration et de l'immigration). Ce type de population présente l'une ou l'autre des deux configurations suivantes :

$$\text{Croissance démographique nulle} = \text{Taux de natalité élevés} - \text{Taux de mortalité élevés}$$

ou

$$\text{Croissance démographique nulle} = \text{Taux de natalité faibles} - \text{Taux de mortalité faibles}$$

Le passage des taux de natalité et de mortalité élevés à des taux faibles, qui semble accompagner l'industrialisation et l'amélioration des conditions de vie, est appelé **transition démographique**. En Suède, la transition démographique s'est effectuée en 150 ans environ, soit de 1810 à 1960, l'année où les taux de natalité ont fini par rejoindre les taux de mortalité. Au Mexique, où la population humaine croît toujours rapidement, on prévoit que les changements vont se poursuivre pendant encore un certain temps après 2050. La transition démographique est associée à une augmentation de la qualité des soins de santé et de l'hygiène de même qu'à un accès plus facile à l'éducation, en particulier pour les femmes.

Après 1950, les taux de mortalité ont rapidement diminué dans la plupart des pays en voie de développement. Les taux de natalité, eux, ont diminué de façon variable. En Chine, le recul a été exceptionnel. En 1970, le taux de natalité prévoyait une taille moyenne des familles de 5,9 enfants par femme (taux de fécondité total) ; en 2011, en grande partie à cause de la stricte politique gouvernementale de l'enfant unique, le taux de fécondité total prévu était de 1,6 enfant. Dans certains pays d'Afrique, la transition vers des taux de natalité plus faibles a également été rapide, bien que ceux-ci demeurent élevés

dans la plupart des pays de l'Afrique subsaharienne. En Inde, les taux de natalité ont décliné plus lentement.

Comment des taux de natalité aussi disparates influent-ils sur la croissance de la population mondiale? Dans les pays industrialisés, les populations tendent vers un équilibre, les taux de fécondité étant proches du niveau de remplacement, qui s'élève à 2,1 enfants par femme (au cours de sa vie). En fait, dans de nombreux pays industrialisés, dont le Canada, la France, l'Allemagne, le Japon et le Royaume-Uni, le taux de fécondité se situe *sous* le niveau de remplacement. Les populations en question vont tôt ou tard décroître s'il n'y a pas d'immigration et si le taux de natalité ne change pas. En fait, dans de nombreux pays de l'Est et du centre de l'Europe, la population a déjà commencé à décroître. Actuellement, environ 80% de la population mondiale vit dans les pays en voie de développement. De plus, la majeure partie de la croissance démographique mondiale se produit dans ces pays.

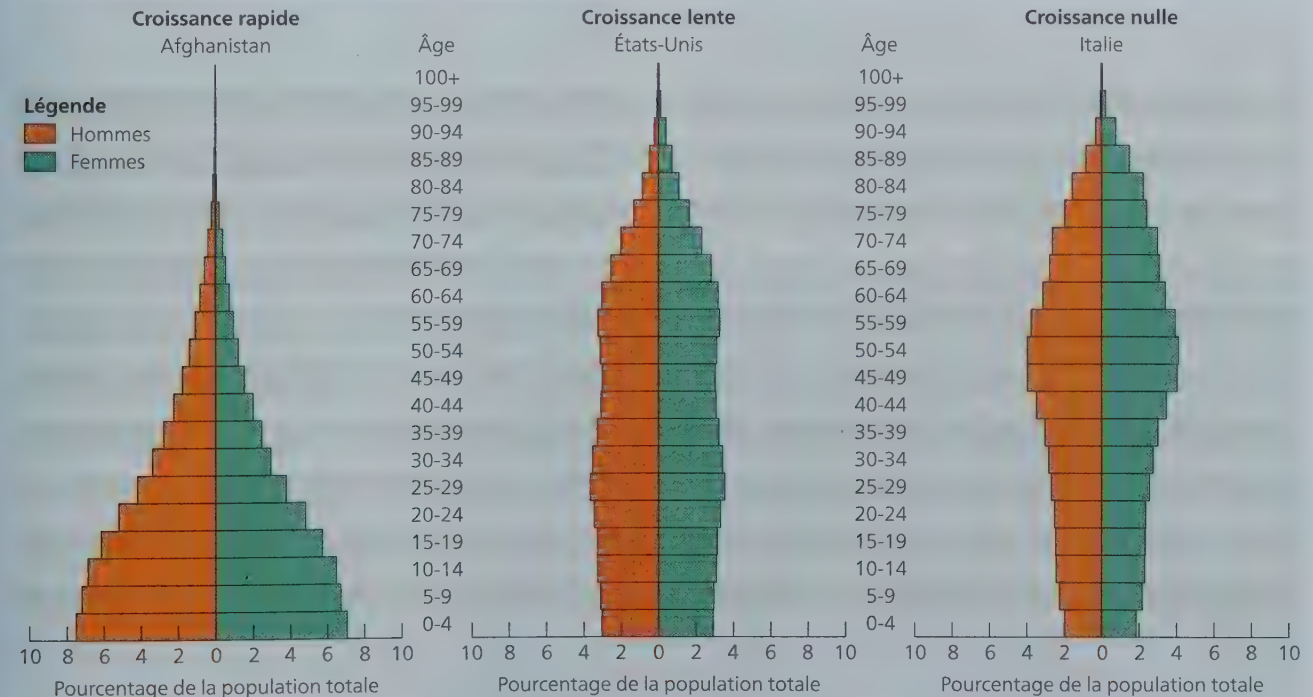
La croissance de la population humaine a ceci de particulier qu'elle peut être limitée par la contraception volontaire et par les programmes de planification familiale. Dans plusieurs cultures, les changements sociaux, une plus grande instruction des femmes et leur aspiration à faire carrière les encouragent à retarder leur mariage et leur première grossesse. Les taux de croissance démographique s'en trouvent réduits. Or, il est plus facile de planifier une **croissance démographique nulle** lorsque les taux de natalité et de mortalité sont faibles. La solution, pour la transition démographique, réside dans la réduction de la taille des familles. Cependant, il existe de grandes divergences d'opinions sur l'importance du soutien à fournir aux programmes globaux de planification familiale et à l'éducation.

La pyramide des âges

La **pyramide des âges**, qui indique le pourcentage d'individus d'une population dans chacun des groupes d'âge, peut également avoir un effet important sur la croissance démographique d'un pays. La **figure 53.24** présente trois pyramides des âges. Celle de l'Afghanistan se caractérise par une base très large, ce qui signifie que le pays compte un très grand nombre de jeunes qui grandiront et qui, en engendrant des enfants, prolongeront l'explosion démographique. Pour leur part, les États-Unis ont une pyramide des âges relativement uniforme jusqu'aux groupes d'âge dépassant l'âge de procréation. Bien que le taux de fécondité totale actuel y soit de 2,1 enfants par femme, soit à peu près le niveau de remplacement, on prévoit que la population s'accroîtra lentement jusqu'en 2050 en raison de l'immigration. Quant à la pyramide de l'Italie, avec sa base étroite, elle indique que les individus qui n'ont pas encore atteint l'âge de procréation sont relativement sous-représentés. Cette situation confirme la projection selon laquelle la population future continuera de décroître dans ce pays.

Les pyramides des âges ne révèlent pas seulement les tendances de la croissance démographique; elles peuvent également indiquer quelles seront les conditions sociales dans l'avenir. À l'aide des diagrammes de la figure 53.24, par exemple, on peut prédire que l'emploi et l'éducation continueront de représenter, dans un avenir prévisible, un problème important en Afghanistan. En Italie et aux États-Unis, une proportion décroissante de personnes en âge de travailler supportera bientôt une proportion croissante de personnes prenant leur retraite. Aux États-Unis, cette caractéristique démographique a fait de l'avenir des

▼ **Figure 53.24** Les pyramides des âges des populations humaines de trois pays (données de 2019). Le taux de croissance annuelle de la population de l'Afghanistan était approximativement de 2,8%, celui des États-Unis, de 0,8%, alors que celui de l'Italie était nul. (© Populationpyramide.net.)



programmes de sécurité sociale et d'assurance maladie un enjeu politique majeur. Une bonne compréhension de la pyramide des âges peut nous aider à planifier l'avenir.

La mortalité infantile et l'espérance de vie

Les populations des différents pays se distinguent les unes des autres par des variations importantes dans la *mortalité infantile*, qui se définit comme le nombre de décès d'enfants au cours de la première année de vie pour 1 000 naissances vivantes, et dans l'*espérance de vie*, soit la durée moyenne de vie prévue à la naissance. En 2011, par exemple, le taux de mortalité infantile en Afghanistan était de 149 (14,9 %), alors qu'il n'était que de 2,8 (0,28 %) au Japon. De plus, l'espérance de vie à la naissance était de 48 ans en Afghanistan comparativement à 82 ans au Japon. Ces écarts témoignent de la qualité de vie dont jouissent les enfants à la naissance et influent sur les choix des parents quant à leur reproduction. Si la mortalité infantile est élevée, les parents sont plus susceptibles d'avoir plus d'enfants pour accroître les chances que certains atteignent l'âge adulte.

À l'échelle mondiale, l'espérance de vie est à la hausse depuis environ 1950, mais plus récemment, elle a diminué dans un certain nombre de régions, dont certains pays de l'ex-Union soviétique et de l'Afrique subsaharienne. En effet, dans ces régions, les bouleversements sociaux, la détérioration des infrastructures et les maladies infectieuses comme le sida et la tuberculose ont contribué à la régression de l'espérance de vie. En Angola, un pays d'Afrique, par exemple, l'espérance de vie était approximativement de 43 ans en 2011, soit environ la moitié de celle du Japon, du Canada, de la Suède, de la France, de l'Italie et de l'Espagne.

La capacité limite de la Terre

Le problème écologique le plus important est sans contredit la future taille de la population humaine. Comme nous l'avons mentionné plus tôt, les écologistes prévoient que la population mondiale se situera entre 8,1 et 10,6 milliards de personnes en 2050. Autrement dit, on estime que de 1,2 à 4 milliards de personnes s'ajouteront à la population mondiale dans les quatre prochaines décennies en raison de la lancée de la croissance démographique. Mais quelle est la taille de la population humaine que la biosphère est capable de supporter ? La planète sera-t-elle surpeuplée en 2050 ? Est-elle déjà surpeuplée ?

Les estimations de la capacité limite de la Terre

Quelle est la capacité limite de la Terre pour les humains ? Depuis plus de 300 ans, les scientifiques qui s'intéressent à la démographie tentent de répondre à cette question. En 1679, Anton Van Leeuwenhoek (un scientifique hollandais qui a également découvert les protistes ; voir l'introduction du chapitre 28), a effectué la première estimation connue de la capacité limite de la Terre, qu'il a évaluée à 13,4 milliards de personnes. Depuis, l'estimation de la capacité limite a varié de moins de 1 milliard à plus de 1 000 milliards (1 billion de personnes).

En fait, la capacité limite est difficile à estimer. Les scientifiques qui font ces estimations utilisent différentes méthodes. Certains chercheurs se servent de courbes comme celles que produit l'équation de croissance logistique (voir la figure 53.10) pour prédire la population humaine maximale. D'autres font une généralisation, à partir de la densité de population « maximale »

existante, qu'ils multiplient par la superficie de territoire habitable. D'autres encore s'appuient sur un seul facteur limitant, comme la nourriture, et tiennent compte de nombreuses variables, comme la superficie des terres agricoles disponibles, le rendement moyen des récoltes, les habitudes alimentaires dominantes (végétarisme ou consommation de viande) et le nombre de calories nécessaires chaque jour à une personne.

Les limites à la taille de la population humaine

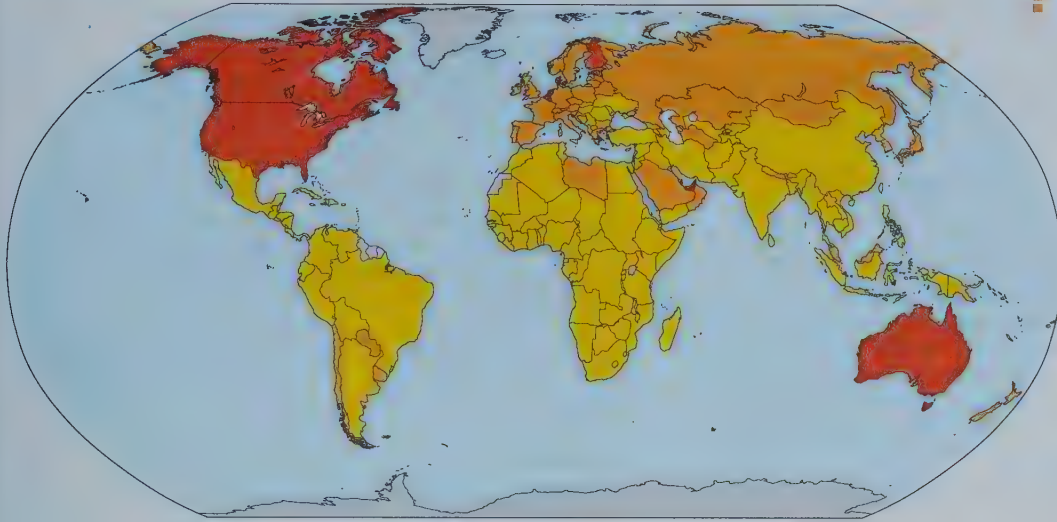
Une approche plus globale pour estimer la capacité limite de la Terre consiste à considérer que nous faisons face à de multiples contraintes : nourriture, combustibles, matériaux de construction et autres nécessités comme les vêtements et le transport. Selon le concept d'**empreinte écologique**, on calcule, pour chaque personne, ville ou pays, la superficie totale des terres et des eaux requises pour la production de toutes les ressources consommées et pour l'assimilation de tous les déchets.

À quoi ressemble une empreinte écologique durable pour la population humaine mondiale ? L'une des façons d'estimer l'empreinte écologique consiste à diviser la somme de tous les milieux écologiquement productifs de la planète par la taille de la population humaine. En général, cette estimation s'exprime en *hectares globaux*, une unité de mesure selon laquelle un hectare global (gha) représente un hectare de terre ou d'eau dont la productivité est égale à la superficie de productivité biologique moyenne à l'échelle mondiale (1 hectare = 10 000 m²). Ce calcul donne environ 1,7 gha par personne. Cette valeur sert de référence dans la comparaison d'empreintes écologiques. Qui-conque consomme des ressources dont la production monopolise plus de 1,7 gha est réputé pour consommer une portion non renouvelable des ressources de la planète, comme c'est le cas des citoyens de nombreux pays (**figure 53.25**). Par exemple, l'empreinte écologique type d'une personne vivant au Canada ou aux États-Unis est de 8 gha environ, alors que celle d'une personne vivant en France est de 5 gha environ.

On peut calculer notre impact sur la planète au moyen de critères autres que la superficie de territoire, par exemple la consommation d'énergie. La consommation moyenne d'énergie varie considérablement entre les personnes des pays en développement et celles des pays industrialisés (**figure 53.26**). Un consommateur moyen vivant aux États-Unis, au Canada ou en Suède dépense environ 30 fois plus d'énergie qu'une personne vivant en Afrique centrale. De plus, les combustibles fossiles comme le pétrole, le charbon et le gaz naturel fournissent au moins 80 % de l'énergie consommée dans la plupart des pays industrialisés. Comme nous le verrons plus en détail au chapitre 56, cette insoutenable dépendance vis-à-vis des combustibles fossiles transforme le climat planétaire et accroît la quantité de déchets que les humains produisent. En somme, c'est notre consommation individuelle, combinée à la densité de la population, qui détermine notre empreinte écologique mondiale.

Quels facteurs finiront par limiter la croissance de la population humaine ? La nourriture sera peut-être le principal facteur. La malnutrition et les famines sont courantes dans certaines régions, mais sont surtout le fait d'une répartition inéquitable de la nourriture, et non d'une production inadéquate. Jusqu'à présent, les progrès technologiques dont a bénéficié l'agriculture ont permis aux ressources alimentaires de suivre l'accroissement démographique global.

▼ **Figure 53.25** L'empreinte écologique par individu et par pays.



La superficie de productivité de la planète correspond à 11,9 milliards gha. Si l'empreinte écologique moyenne était de 8 gha par personne (comme aux États-Unis), combien d'humains la Terre pourrait-elle accueillir de façon durable ?

Empreinte écologique par individu (gha)

- 0-3
- 3-6
- > 6
- Données insuffisantes

Dans de nombreuses populations, toutefois, les besoins dépassent déjà de beaucoup les réserves locales et même régionales de la ressource renouvelable qu'est l'eau douce. En effet, plus de 1 milliard de personnes n'ont pas accès à des quantités d'eau suffisantes pour satisfaire leurs besoins de base en matière d'hygiène. Il est également possible que la population humaine se retrouve limitée par la capacité de l'environnement à assimiler tous ses déchets. Les occupants actuels de la planète pourraient ainsi faire baisser à long terme la capacité limite de la Terre pour les générations futures.

Les progrès techniques ont sans aucun doute repoussé la capacité limite de la Terre pour les humains, mais, comme nous l'avons souligné, aucune population ne peut croître indéfiniment. Au terme de ce chapitre, vous devriez avoir compris que la capacité limite de la Terre n'est pas unique partout. Le nombre de personnes que notre planète peut accueillir dépend de la qualité de vie que nous souhaitons et de la distribution des richesses entre les individus et les pays. Ces sujets font l'objet de grandes inquiétudes et de débats politiques. Nous pouvons choisir le moyen qui nous permettra d'arrêter notre croissance démographique : nous pouvons opter pour les changements sociaux issus

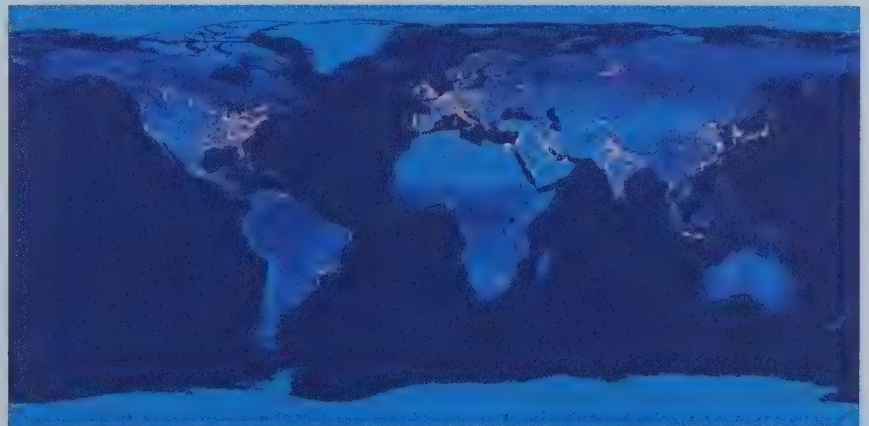
des décisions que nous aurons prises, ou pour une augmentation de la mortalité attribuable au manque de ressources, aux fléaux, aux guerres et à la dégradation de l'environnement.

RETOUR SUR LE CONCEPT **53.6**

1. Quelle incidence la pyramide des âges d'une population a-t-elle sur son taux de croissance ?
2. Quels changements la croissance de la population mondiale a-t-elle connus au cours des dernières décennies ? Votre réponse doit tenir compte du taux de croissance et du nombre de personnes qui s'ajoutent chaque année.
3. **ET SI ?** ► Tapez les mots clés « calcul empreinte écologique personnelle » dans un moteur de recherche et utilisez un des calculateurs proposés pour estimer votre empreinte écologique. Votre mode de vie est-il durable ? Quels choix pouvez-vous faire pour modifier votre propre empreinte écologique ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

► **Figure 53.26** La répartition inéquitable de l'électrification sur la planète. Cette image composite de la surface de la Terre, prise la nuit depuis l'espace, montre la densité inégale de l'éclairage électrique dans le monde, une des utilisations de l'énergie par les humains.



RÉVISION DU CHAPITRE 53



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

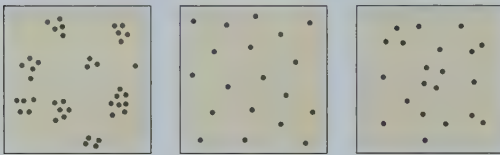
Résumé des concepts clés

CONCEPT 53.1

Des facteurs biotiques et abiotiques influent sur la densité et la dispersion des populations et sur leur démographie (p. 1306 à 1311)

- La **densité de population**, c'est-à-dire le nombre d'individus par unité d'aire ou de volume, est le reflet d'une interaction entre la natalité, la mortalité, l'immigration et l'émigration. Des facteurs environnementaux ou sociaux influent sur la **dispersion** des individus dans l'espace.

Modes de dispersion



En agrégats

Uniforme

Aléatoire

- La natalité et l'**immigration** sont des facteurs d'accroissement des populations, et la mortalité et l'**émigration**, des facteurs de diminution. Les **tables de survie** et les **courbes de survie** permettent d'obtenir une vue d'ensemble de certaines tendances en matière de **démographie**.

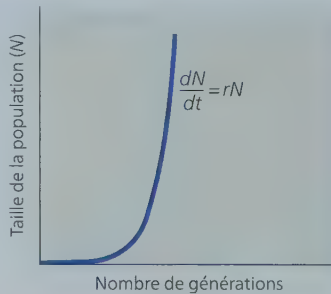
- Des baleines grises (*Eschrichtius robustus*) convergent chaque hiver près de Baja California (ou péninsule de Basse-Californie, au Mexique) pour donner naissance à leurs petits. En quoi un tel comportement facilite-t-il la tâche des écologistes qui souhaitent estimer les taux de natalité et de mortalité de l'espèce ?

CONCEPT 53.2

Le modèle exponentiel décrit la croissance démographique dans un environnement idéal aux ressources illimitées (p. 1311 à 1313)

- Si on ne tient pas compte de l'immigration et de l'émigration, la différence entre le taux de natalité et le taux de mortalité détermine le taux de croissance démographique par individu.

- L'équation de **croissance démographique exponentielle** $dN/dt = rN$ représente la croissance d'une population lorsque les ressources sont relativement abondantes : r est le **taux intrinsèque de croissance** et N est le nombre d'individus dans une population.

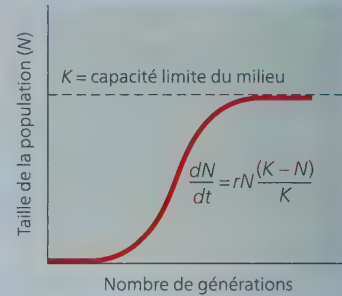


- Supposons que le r d'une population soit deux fois plus important que celui d'une autre population. Quelle est la taille maximale qu'atteindront les deux populations avec le temps, selon le modèle exponentiel ?

CONCEPT 53.3

Le modèle logistique décrit comment la croissance démographique ralentit lorsqu'une population atteint la capacité limite du milieu (p. 1313 à 1316)

- La croissance exponentielle ne peut se maintenir indéfiniment dans une population. Le **modèle logistique de croissance démographique**, plus réaliste que le modèle exponentiel, limite la croissance en intégrant la **capacité limite du milieu** (K), qui correspond à la taille maximale de population que les ressources disponibles peuvent supporter.



- Selon l'équation de la croissance logistique $dN/dt = rN(K-N)/K$, la croissance de la population plafonne lorsque la taille de la population s'approche de la capacité limite du milieu.
- Le modèle logistique décrit fort peu de populations naturelles avec exactitude, mais il permet d'estimer leurs possibilités de croissance.

- À titre d'écologiste gestionnaire d'une réserve faunique, vous souhaitez accroître la capacité limite du milieu pour une espèce menacée. Comment vous y prendrez-vous ?

CONCEPT 53.4

Les caractéristiques des cycles biologiques sont le produit de la sélection naturelle (p. 1316 à 1318)

- Les caractéristiques des **cycles biologiques** résultent de l'évolution et se reflètent sur le développement, la physiologie et le comportement d'un organisme.
- La **sémelparité** s'applique aux organismes qui se reproduisent une seule fois, puis meurent. À l'opposé, l'**itéroparité** se rapporte aux organismes qui produisent des rejetons à maintes reprises.
- Les caractéristiques des cycles biologiques, comme le nombre et la taille des rejetons, l'âge de la maturité et les soins donnés aux rejetons par les parents, représentent des compromis entre les besoins divergents de temps, d'énergie et de nourriture, qui sont des ressources limitées. Il existe deux modèles de sélection naturelle qui favorisent les caractéristiques des cycles biologiques : la **sélection K** et la **sélection r**.

- Expliquez pourquoi les compromis écologiques sont courants.

CONCEPT 53.5

Des facteurs dépendants de la densité régissent la croissance démographique (p. 1318 à 1323)

- Selon la régulation de population **dépendante de la densité**, les taux de mortalité augmentent et les taux de natalité baissent au fur et à mesure que la densité augmente. Un taux de natalité ou de mortalité qui ne varie pas en fonction de la densité est dit **indépendant de la densité**.

- Les variations des taux de natalité et de mortalité dépendantes de la densité freinent par rétro-inhibition la croissance démographique et peuvent à la longue stabiliser une population autour de sa capacité limite. Il existe de nombreux facteurs de régulation dépendants de la densité : la compétition intraspécifique pour une nourriture et un espace limités, l'augmentation de la prédation, la maladie, les facteurs physiologiques intrinsèques et l'accumulation de substances toxiques.
- Toutes les populations connaissent des fluctuations plus ou moins importantes de leur taille en raison des perturbations qu'entraîne périodiquement la modification des conditions environnementales. De nombreuses populations connaissent des cycles réguliers d'accroissement et de diminution qui sont influencés par des interactions complexes entre les facteurs biotiques et abiotiques. Une **métapopulation** est un groupe de populations interreliées par l'immigration et l'émigration.

? Nommez un facteur biotique et un facteur abiotique qui contribuent chaque année aux fluctuations de la taille de la population humaine.

CONCEPT 53.6

La population humaine n'augmente plus de manière exponentielle, mais croît néanmoins rapidement (p. 1323 à 1327)

- Depuis environ 1650, la population humaine a connu une croissance exponentielle, mais au cours des 50 dernières années, son taux de croissance a diminué de moitié. Les différences dans les **pyramides des âges** révèlent que si la taille de certaines populations croît rapidement, celle d'autres est stable ou en baisse. Dans les pays industrialisés et les pays en voie de développement, les taux de mortalité infantile et l'espérance de vie à la naissance sont sensiblement différents.
- L'**empreinte écologique** se définit comme la superficie totale des terres et des eaux requises pour produire toutes les ressources que consomment une personne ou un groupe de personnes et absorber tous leurs déchets. C'est une mesure qui indique à quel point nous nous approchons de la capacité limite de la Terre, que nous ignorons. Alors que la population mondiale compte plus de 7,2 milliards de personnes, nous consommons déjà de nombreuses ressources d'une façon non durable.

? Qu'est-ce qui distingue les humains des autres espèces au chapitre de l'aptitude à «choisir» la capacité limite de leur milieu?

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Les écologistes des populations suivent l'évolution des cohortes d'individus du même âge afin de déterminer :
 - a) la capacité limite du milieu pour une population.
 - b) le taux de natalité et de mortalité de chaque groupe dans une population.
 - c) si une population est régulée par des processus dépendants de la densité.
 - d) les facteurs qui régulent la taille d'une population.
2. La capacité limite du milieu pour une population :
 - a) peut varier selon les conditions du milieu.
 - b) peut être déterminée de manière précise à l'aide du modèle logistique de croissance démographique.
 - c) augmente lorsque le taux de croissance par individu diminue.
 - d) ne peut jamais être dépassée.
3. Les études scientifiques des cycles démographiques du lièvre d'Amérique et de son prédateur, le lynx du Canada, ont démontré que :
 - a) les prédateurs sont le principal facteur qui régule la taille des populations de proies.

- b) les deux espèces ont évolué parallèlement, et sont si dépendantes l'une de l'autre que chacune ne peut survivre sans l'autre.
- c) les deux populations sont régulées par des facteurs abiotiques.
- d) la population de lièvres d'Amérique est à sélection r , tandis que la population de lynx du Canada est à sélection K .

4. Selon l'analyse des empreintes écologiques :
 - a) la capacité limite de la planète augmenterait si la consommation de viande par individu augmentait.
 - b) la demande courante en ressources de la part des pays industrialisés est bien inférieure à leur empreinte écologique.
 - c) il est impossible que les progrès techniques accroissent la capacité limite de la Terre pour la population humaine.
 - d) les États-Unis et le Canada ont une grande empreinte écologique parce que la consommation de ressources par individu est élevée.
5. D'après les taux de croissance actuels (supposons 1,2%), la taille de la population humaine mondiale en 2025 sera près de :
 - a) 2 milliards.
 - b) 4 milliards.
 - c) 8 milliards.
 - d) 10 milliards.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

6. Une population qui présente une dispersion uniforme :
 - a) vit dans un milieu où les ressources sont réparties de manière hétérogène.
 - b) est formée d'individus qui se font compétition pour les ressources.
 - c) est formée d'individus entre lesquels il n'y a ni attirance ni répulsion marquée.
 - d) a une faible densité.
7. Selon l'équation du modèle logistique

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

- a) le nombre d'individus qui s'ajoutent par unité de temps est plus grand quand N s'approche de zéro.
 - b) le taux de croissance par individu augmente quand N s'approche de K .
 - c) la population stagne quand N est égal à K .
 - d) la croissance démographique devient exponentielle quand K est faible.
8. Une population qui croît de façon exponentielle :
 - a) a un taux de croissance constant par individu.
 - b) atteint rapidement la capacité limite du milieu.
 - c) connaît des cycles.
 - d) perd des individus par phénomène d'émigration.
 9. Parmi les énoncés suivants sur la population humaine dans les pays industrialisés, lequel est *incorrect* ?
 - a) Les taux de natalité et de mortalité sont élevés.
 - b) La famille moyenne est relativement petite.
 - c) La population a connu une transition démographique.
 - d) La courbe de survie est de type I.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

10. **INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ► Pour estimer quelle cohorte d'âges, dans une population de femelles, produit le plus de rejetons femelles, vous devez connaître le nombre de rejetons engendrés par individu au sein de cette cohorte et le nombre d'individus vivants qui la composent. Faites cette estimation pour le spermophile de Belding en multipliant le nombre de femelles vivantes au début de l'intervalle (colonne 2 du tableau 53.1) par le nombre moyen de rejetons femelles par femelle (colonne 5 du tableau 53.1). Dessinez un diagramme en bâtons en plaçant l'âge des femelles sur l'axe des x (0-1, 1-2, etc.) et le nombre total de rejetons femelles engendrés pour chaque cohorte sur l'axe des y . Quelle cohorte de spermophiles de Belding femelles produit le plus de rejetons femelles ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

