

Feuille de cours 1 : Modèles pour la dynamique des populations

Dans l'étude de la dynamique des populations on cherche à modéliser l'évolution dans le temps de la taille d'une population d'êtres vivants (par exemple les bactéries). Les premiers modèles de croissance de populations datent de la fin du 18ème siècle.

1. Le modèle de Malthus

Thomas Robert Malthus posa en 1798 les fondements modernes de la dynamique des populations. Son modèle stipule que, si elle n'est pas freinée, une population s'accroît géométriquement, ce qui se traduit par l'équation différentielle suivante :

$$P'(t) = rP(t), \quad t > 0 \quad (1)$$

où $P(t)$ désigne la taille de la population étudiée au temps t et r son taux de croissance. Suivant les valeurs de r la population va soit diminuer ($r < 0$), soit rester constante ($r = 0$), soit augmenter exponentiellement ($r > 0$).

En intégrant en temps entre l'instant 0 et l'instant t , on obtient la loi de croissance exponentielle :

$$P(t) = P(0)e^{rt}.$$

Ce modèle peut se mettre sous une forme discrète tout-à-fait équivalente :

$$P_{n+1} = \lambda P_n, \quad (2)$$

où P_n désigne la taille de la population au temps $t^n = n\Delta t$, Δt est le pas de temps, et $\lambda (= e^{r\Delta t})$ le paramètre malthusien, appelé aussi raison géométrique.

Ce modèle n'est pas biologiquement acceptable, car une population ne peut augmenter exponentiellement jusqu'à l'infini. En effet, lors d'expériences en laboratoire, on constate que les prévisions de la loi malthusienne restent correctes sur de petits effectifs, mais divergent pour des valeurs élevées de la population. Des phénomènes d'autorégulation doivent être pris en compte. C'est à partir de ces considérations que le biologiste Pierre François Verhulst (1804-1849) proposa le modèle qui suit.

2. Le modèle de Verhulst

Ce modèle est aussi appelé modèle à croissance logistique. En continu, il se présente sous la forme de l'équation différentielle :

$$P'(t) = rP(t)\left(1 - \frac{P(t)}{K}\right), \quad (3)$$

où $r > 0$ est le taux de croissance de la population et $K > 0$ la capacité d'accueil du milieu, c'est-à-dire le nombre d'individus maximal que le milieu peut accueillir en tenant compte de l'espace, des ressources etc.

La solution de l'équation différentielle, associée à la donnée initiale $P(0) = P_0 > 0$, est la suivante :

$$P(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{P_0} - 1\right)e^{-rt}}. \quad (4)$$

Une population à croissance logistique tend donc toujours vers K , la capacité d'accueil, quelle que soit la densité de population d'origine ($P_0 > 0$).

3. Le modèle logistique en temps discret

Le modèle de Verhulst peut également être considéré sous une forme discrète en temps. En effet, certaines évolutions de populations se prêtent plus à un modèle à temps discret, notamment les populations dont les générations ne se chevauchent pas. C'est le cas par exemple des insectes dont les oeufs éclosent au même moment, dont les larves muent au même moment... La discrétisation par la méthode d'Euler explicite de l'équation différentielle (3) aboutit au modèle discret suivant (on prend $\Delta t = 1$) :

$$P_{n+1} = P_n + rP_n\left(1 - \frac{P_n}{K}\right).$$

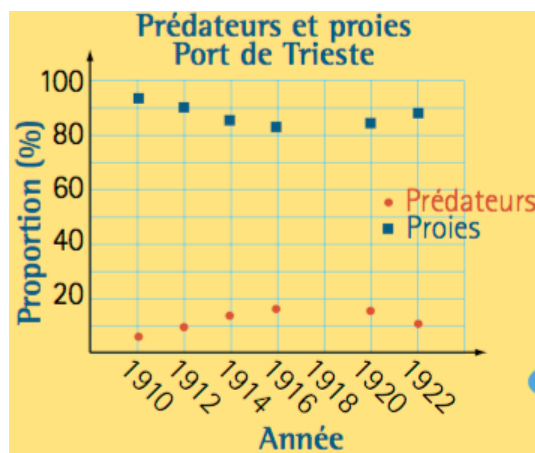
Il s'agit de ce qu'on appelle une suite logistique ; elle fut popularisée par le biologiste Robert May en 1976.

Le modèle à temps continu conduit à une équation différentielle simple, dont on connaît parfaitement les solutions et on sait les interpréter. En revanche, le modèle discret peut mener, pour certaines valeurs des paramètres, à des comportements beaucoup plus compliqués, voire chaotiques. L'étude des suites logistiques est relativement récente et elle est partie des applications ; elle pose des problèmes mathématiques extrêmement riches qui ont donné lieu à une multitude de recherches et de résultats importants.

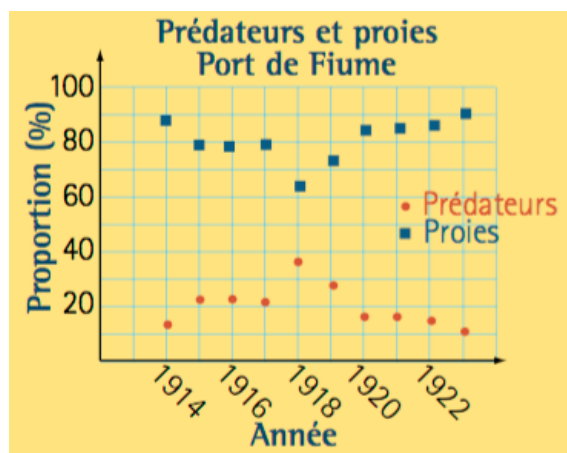
4. Un modèle de type proie-prédateur : le modèle de Lotka-Volterra

Après la première guerre mondiale, le zoologiste Umberto d'Anconna étudia les effets de la guerre sur la pêche de la sardine dans les ports de la mer Adriatique. Le résultat de cette étude surprenait : alors que pendant la guerre la pêche à la sardine avait diminué, la part de celles-ci dans les captures, qui aurait dû augmenter, avait pourtant baissé au profit de leurs prédateurs dont les requins, ce qui est paradoxal. Ce comportement fut observé simultanément dans les ports de Trieste et de Fiume comme en attestent les données suivantes.

Proportions de prédateurs (requins, raies, etc.) et de proies débarquées au port de Trieste							
Année	1910	1912	1914	1916	1918	1920	1922
Prédateurs	5,7	9,5	14,6	16,2	-	15,8	10,7
Proies	94,3	90,5	85,4	83,8	-	84,2	89,3



Proportions de prédateurs (requins, raies, etc.) et de proies débarquées au port de Fiume											
Année	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923	
Prédateurs	11,9	21,4	22,1	21,2	36,4	27,3	16	15,9	14,8	10,7	
Proies	88,1	78,6	77,9	78,8	63,6	72,7	84	84,1	85,2	89,3	



D'Anconna demanda alors à Vito Volterra, qui était un des grands mathématiciens de l'époque, s'il pouvait trouver une explication mathématique à ce phénomène. Il écrivit un modèle mathématique

basé sur un système d'équations différentielles régissant la dynamique des espèces considérées :

$$\begin{cases} H'(t) = H(t)(a - bP(t)) \\ P'(t) = P(t)(-c + dH(t)), \end{cases} \quad (5)$$

où $H(t)$ désigne la taille de la population de sardines (les proies) et $P(t)$ celle de la population de requins (les prédateurs) au temps t , et où $a, b, c, d > 0$.

L'impact de la pêche peut alors être pris en compte de la façon suivante dans le modèle, en supposant que l'on pêche une même proportion $p \geq 0$ de requins et de sardines :

$$\begin{cases} H'(t) &= (a - p)H(t) - bH(t)P(t), \\ P'(t) &= (-c - p)P(t) + dH(t)P(t). \end{cases}$$

5. Courbes paramétrées dans le plan

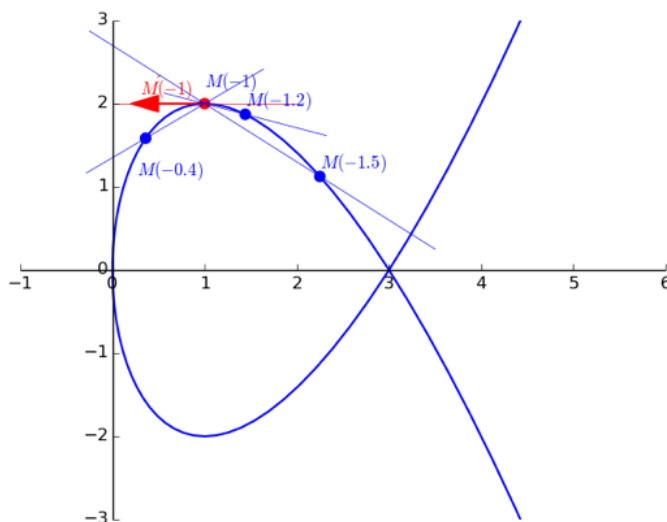
Dans tout ce qui précède, on cherche à savoir comment évolue une certaine quantité $N(t)$ (le nombre d'individu d'une population) en fonction du temps t . Vous savez depuis longtemps qu'un dessin vaut mieux qu'un long discours, et que le tracé de la courbe représentative de la fonction N est un très bon moyen de répondre à la question. On rappelle quelques notions sur les courbes du plan.

- Le plan est supposé muni d'un repère (O, \vec{i}, \vec{j}) . Une courbe \mathcal{C} est décrite comme la trajectoire d'un point $M(t) = (x(t), y(t))$ obtenue en faisant varier un paramètre t - pensez au chemin parcouru par une fourmi sur votre feuille, où t peut être compris comme le temps qui s'écoule entre le début et la fin du parcours.

- Si l'on trace la droite $(M(t), M(t+h))$, et que l'on fait tendre h vers 0, on voit apparaître la tangente à la courbe au point $M(t)$. Plus précisément on appelle vecteur vitesse de la courbe \mathcal{C} au point $M(t)$ le vecteur limite (s'il existe)

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} \overrightarrow{M(t)M(t+h)} = \begin{pmatrix} x'(t) \\ y'(t) \end{pmatrix},$$

que l'on note $M'(t)$. On peut remarquer que la longueur du vecteur vitesse est liée au choix de la paramétrisation pour la courbe \mathcal{C} , alors que sa direction et son sens sont seulement liés à l'objet géométrique qu'est la courbe.



-Il y a une catégorie de courbe du plan qui nous sont très familières : les courbes représentatives de fonctions. Il s'agit des courbes qui ne croisent les droites verticales qu'en un point au plus. Notant (x, y) les coordonnées des points de la courbe, y est alors une fonction de x : c'est l'ordonnée du seul point de la courbe d'abscisse x . Dans ce cas, un choix malin de paramètre pour décrire la courbe \mathcal{C} est de prendre $t = x$, autrement dit de décrire la courbe comme l'ensemble des points

$$M(t) = (t, y(t)).$$

On obtient immédiatement l'expression du vecteur vitesse pour ce genre de courbes, c'est

$$M'(t) = (1, y'(t)).$$

D'ailleurs, en calculant l'équation cartésienne de la droite de vecteur directeur $M'(t)$ qui passe par $M(t)$, on retrouve un résultat bien connu : le nombre $y'(t)$ est le coefficient directeur de la tangente à la courbe représentative de la fonction y au point d'abscisse t .

