

Dynamique des populations

Rappels

- Les modèles sont des modèles **temporels** : pas de considération de l'éventuelle hétérogénéité de la distribution spatiale de la population étudiée.
- Si l'on prenait en compte de la variable **espace**, on serait dans le contexte des *fonctions de plusieurs variables* et des *équations aux dérivées partielles*.

I MODÈLES À TEMPS DISCRET / CONTINU

A) GRANDEURS ÉTUDIÉES

	Discret en temps $t \in \mathbf{N}$	Continu en temps $t \in \mathbf{R}_+$
Variable temporelle		
Effectifs dans le temps	Suite $(N_t)_{t \in \mathbf{N}}$	Fonction $t \mapsto N(t)$
Taux ou vitesse de croissance)	$\frac{N_{t+1} - N_t}{1}$	$\frac{dN}{dt} = N'(t)$
Taux de croissance <i>per capita</i> par unité de temps	$\tau_t = \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t}$	$\tau(t) = \frac{N'(t)}{N(t)}$

Rem.1 Pour le taux de croissance, le lien entre les deux types de modèles est le suivant :

$$\frac{dN}{dt} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{N(t+h) - N(t)}{h}$$

tandis que dans les modèles discrets :

$$N_{t+1} - N_t = \frac{N(t+h) - N(t)}{h} \Big|_{h=1}$$

B) CE QU'EST UN MODÈLE

[modèle mathématique]

Déf. 1

Choix opéré par vous dans la manière de mettre en relation les grandeurs étudiées. La mise en relation des grandeurs consiste à choisir une **fonction** μ exprimant cette relation. Les mathématiciens appellent *la fonction* μ elle-même le modèle.

Rem.2 Un bon modèle est donc un choix pertinent de μ .

C) CHOIX DU MODÈLE

Les modèles au programme consistent à relier à chaque instant t considéré la grandeur «taux de croissance per capita» à la grandeur «Effectif», c'est-à-dire à **choisir** une fonction μ telle que $\tau = \mu(N)$, les grandeurs à relier devenant donc des variables.

Rem.3

- Dans le cas d'un modèle continu en temps, on obtient une équation différentielle d'inconnue la fonction N .
- Dans le cas d'un modèle discret en temps, on obtient une suite récurrente à un pas. On parle aussi dans ce contexte d'équation aux différences puisque $N_t \times \tau_t = N_{t+1} - N_t$
- Dans les modèles au programme, le taux de croissance par individu ne dépend que de l'effectif de la population, et pas du temps, ni même de l'espace. L'équation différentielle est alors qualifiée d'*autonome*.

	Modèle discret	Modèle continu
Modèle	$\tau_t := \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} = \underset{\text{choix}}{\mu(N_t)}$	$\tau(t) := \frac{N'(t)}{N(t)} = \underset{\text{choix}}{\mu(N(t))}$
Formulation biologique	$N_{t+1} = (1 + \mu(N_t)) \times N_t$	$N'(t) = \mu(N_t) \times N_t$
\Leftrightarrow	$N_{t+1} = F(N_t)$	$N'(t) = F(N(t))$
où	$F(N) = N(1 + \mu(N))$	$F(N) = N \times \mu(N)$
c-à-d.	$\tau = \mu(N) = \frac{F(N)}{N} - 1$	$\tau = \mu(N) = \frac{F(N)}{N}$

Rem.4

La dernière ligne du tableau sert à retrouver le sens biologique du modèle, puisque la fonction μ décrit la grandeur τ , alors que la fonction mathématique F est un objet sans lien direct avec l'expérience, notamment dans le modèle discret.

II EXEMPLES DE MODÈLES

A) MODÈLE MALTHUSIEN (MALTHUS 1798)

Le taux de croissance par individu est **constant** : c'est-à-dire que quel que soit l'effectif N (et ce, à tout instant), il a toujours la même valeur $r \in \mathbf{R}$ (voir graphique) :

Modèle	$\mu_{\text{malthus}}(N) = r$	<p>Le graphique illustre le modèle malthusien. L'axe vertical est étiqueté $\tau = \mu_{\text{malthus}}(N)$ et l'axe horizontal est étiqueté N. Une ligne horizontale verte est tracée à la hauteur r sur l'axe vertical, indiquant que le taux de croissance est constant et indépendant de l'effectif N.</p>
Version discrète	$N_{t+1} = N_t \times [1 + r]$	
Version continue	$\frac{dN}{dt} = rN$	

Rem.5

- a. Dans la version discrète du modèle, on a nécessairement $r \geq -1$ sans quoi N_{t+1} serait négatif si $N_t > 0$, ce qui n'est pas acceptable pour un modèle pertinent.
- b. La solution du modèle discret est $N_t = N_0(1+r)^t$.
- c. La solution du modèle continu est $N(t) = N(0)e^{rt}$.

B) MODÈLE LOGISTIQUE (VERHULST 1840)

Le modèle $\mu_{\text{logistique}}$ décroît **linéairement** : il est maximal égal à $r > 0$ quand l'effectif est proche de 0, et nul lorsque l'effectif atteint un seuil $K > 0$ appelée *capacité du milieu* (voir graphique).

Modèle

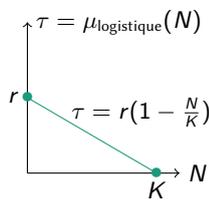
$$\mu_{\text{logistique}}(N) = r \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

Version discrète

$$N_{t+1} = N_t \times \left[1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right]$$

Version continue

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (L)$$



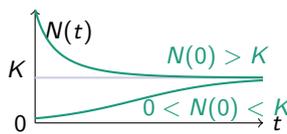
Rem.6

- a. Le modèle logistique apparaît comme une correction du modèle malthusien puisque les deux modèles sont reliés par un facteur correctif linéaire. En effet on a :

$$\mu_{\text{logistique}}(N) = \mu_{\text{malthus}}(N) \times (1 - N/K).$$

- b. **Résolution de (L).** Sous les hypothèses *ad hoc*, la fonction $u = \frac{1}{N}$ vérifie après calcul : $u' + ru = \frac{r}{K}$. D'où on tire u , et :

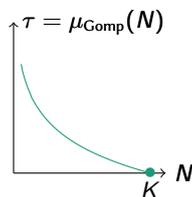
$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N(0)} - 1 \right) e^{-rt}}$$



C) MODÈLE DE GOMPERTZ (1825)

C'est un modèle continu. Variante du modèle logistique

$$\frac{dN}{dt} = rN \ln \left(\frac{K}{N} \right) \quad (G)$$



Résolution de (G). En posant $u = \frac{N}{K}$, u vérifie sous des hypothèses *ad hoc* et après calculs : $-\frac{u'}{u \ln u} = r$ (éq. diff. autonome), et

qui s'intègre à vue en $u = e^{C e^{-rt}}$, ($C \in \mathbf{R}$) puisque la dérivée de $t \mapsto \ln(|\ln t|)$ est $t \mapsto \frac{1}{t \ln t}$. D'où on tire après calculs :

$$N(t) = K \exp \left(\ln \left(\frac{N(0)}{K} \right) e^{-rt} \right) = K \left(\frac{N(0)}{K} \right)^{e^{-rt}}$$

Comparaison qualitative avec le modèle logistique :

- a. Décroissance de $\tau = \mu_{\text{Gomp}}(N)$ sur $[0, K]$ (comme $\mu_{\text{logistique}}$).
- b. La courbe de Gompertz est aussi sigmoïde.
- c. $\frac{dN}{dt} \underset{N \rightarrow 0}{\sim} -rN \ln(N)$, alors que dans le modèle logistique, $\frac{dN}{dt} \underset{N \rightarrow 0}{\sim} rN$ (le taux de croissance à l'origine dans le modèle logistique ou malthusien (ce qui revient au même puisque $N \rightarrow 0$), est infiniment plus petit que dans le modèle de Gompertz).
- d. À paramètres égaux, la courbe de Gompertz devrait être à tout instant au-dessus de la courbe logistique (ce qui se démontre).

III CHOISIR UN MODÈLE DISCRET OU CONTINU ?

C'est l'analyse correcte de l'échelle de temps qui reste cruciale.

a. Modèles continus.

- 1) Avant l'avènement de l'ère informatique, ils étaient les modèles standards car tractables analytiquement. Ils sont donc plus satisfaisants conceptuellement, surtout lorsqu'il reste possible de les résoudre explicitement!
- 2) Dans certains domaines tels que la physiologie par exemple, ou même la physique, les états du système décrit semblent varier à tout instant. Il est donc pertinent de recourir à un modèle continu en temps.

b. Modèles discrets.

- 1) Pour une échelle de temps discrète, ce sont les modèles naturels. Ainsi, dans l'étude de populations d'insectes par exemple, où les changements de «phases» de développement sont synchrones et plutôt bien différenciées, c'est une approche pertinente.
- 2) Les modèles discrets demandent peu de connaissances mathématiques pour être appréhendés, et peuvent être aujourd'hui facilement simulés informatiquement.
- 3) Ils peuvent toutefois donner lieu à des comportements très compliqués et exiger une analyse mathématique parfois difficile. Penser à la suite logistique : on peut observer chaos, ou cycles, ce que l'on n'a pas sur le modèle en temps continu. Cette différence significative de comportement peut aussi orienter le choix du modélisateur.
- 4) Cause de cette différence : dans le modèle discret, après avoir atteint un état N_t , le temps de réponse du système est de taille 1, puisque la réponse s'observe dans l'état N_{t+h} avec $h = 1$. La réponse est instantanée dans les modèles continus, puisque $h \rightarrow 0$, voir **Rem. 1**.