

Bruno Anselme


# Biomathématiques

Outils, méthodes et exemples

DUNOD

Illustration de couverture © i-stock.com/bereta

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	--



© Dunod, 2015

5 rue Laromiguière, 75005 Paris  
www.dunod.com

ISBN 978-2-10-072221-1

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

# PRÉFACE

Mathématiques et biologie ne sont pas réputées faire bon ménage. . . Sans doute parce que beaucoup d'approches des sciences du vivant sont qualitatives, se prêtent mal à la quantification. Peut-être aussi l'histoire personnelle des mathématiciens les rend-elle méfiants vis-à-vis d'une réalité vivante si complexe, tandis que celle des biologistes ne les pousse pas à « aimer les chiffres ».

Pourtant, à y regarder d'un peu plus près, on voit bien que de nombreux croisements existent dans des domaines un peu particuliers de la biologie : la génétique, la dynamique des populations, en sont des exemples majeurs.

Ceux qui connaissent un peu Bruno Anselme le savent bien, il n'est pas homme à se contenter des chemins tout tracés. Fin biologiste, il se passionne pour les mathématiques et n'a de cesse de rapprocher ses deux disciplines de prédilection. Abandonnant l'exploration facile d'un domaine de savoir circonscrit, il aime à fouiner aux interfaces, là où, justement, les rencontres fécondes abondent. Le voilà donc en pleine déconstruction d'une limite disciplinaire que beaucoup estiment étanche.

Cet ouvrage n'est sans doute pas le premier à traiter de biomathématiques, mais celui-ci est original par la largeur du champ biologique qu'il explore. Ainsi investit-il, en plus des classiques déjà cités, les domaines de l'épidémiologie, de l'enzymologie, des régulations, de la morphogenèse, ou de la physiologie neuronale. En outre, cet ouvrage est écrit par un biologiste passionné de mathématiques, tandis que le plus souvent les auteurs sont des mathématiciens qui portent leur regard sur la biologie.

À un niveau très expert, Bruno Anselme aborde des questions qui agitent la communauté des pédagogues, celles que pose l'interdisciplinarité. À ce titre, cet ouvrage est exemplaire et tombe à point nommé. Il illustre la richesse d'une démarche intellectuelle que l'on cherche à promouvoir dès le plus jeune âge des élèves. Certes, bien des paragraphes de l'ouvrage seront difficilement utilisables en collège, du moins directement. Mais ils pourront être source d'inspiration. Et l'on peut parier que cet ouvrage deviendra un livre de chevet pour tous ceux que ces approches passionnent.

Voici donc le fruit d'un travail érudit, approfondi, fouillé, qui suscitera la réflexion. Ce travail considérable sera sans aucun doute dévoré avec gourmandise par ses lecteurs.

**Dominique Rojat**

IGEN sciences de la vie et de la Terre

Groupe sciences et technologies du vivant, de la santé et de la Terre



# TABLE DES MATIÈRES

<b>Préface</b>	<b>III</b>
<b>Avant-propos</b>	<b>XI</b>
<b>Chapitre 1. Modèles continus de dynamique pour une population isolée</b>	<b>1</b>
1.1 De l'analyse d'une fluctuation à une équation différentielle	1
1.1.1 Modèle discret ou modèle continu ?	1
1.1.2 Croissance et variation de croissance	3
1.1.3 Équations différentielles	4
1.2 Le modèle de Malthus	4
1.2.1 L'hypothèse de Malthus	4
1.2.2 La croissance exponentielle	5
1.2.3 Démonstration et modélisation	5
1.2.4 Les implications du modèle malthusien	6
1.3 Le modèle de Verhulst	8
1.3.1 Les hypothèses du modèle	8
1.3.2 La croissance logistique	10
1.3.3 États stationnaires du modèle logistique	11
1.3.4 Signification biologique du modèle logistique	14
1.3.5 Autres domaines d'application du modèle logistique	16
<b>Chapitre 2. Variations autour du modèle logistique</b>	<b>19</b>
2.1 Exploitation d'une ressource : une justification du modèle	19
2.1.1 Production primaire et consommateurs	19
2.1.2 Allocation de la ressource : entretien vs reproduction	20
2.2 Population avec effet Allee	20
2.2.1 La dépendance positive à la densité	20
2.2.2 L'effet Allee et sa modélisation	22
2.3 Exploitation d'une ressource biologique	26
2.3.1 Population subissant un taux constant de prélèvement	26
2.3.2 Population subissant un quota constant de prélèvement	35
2.3.3 Prélèvement par un prédateur : la tordeuse de bourgeon de l'épinette	36
2.4 Modèle avec effet retardé (délai)	37
2.4.1 Application au modèle logistique	37
2.4.2 Périodicité	39
2.4.3 Exemple de la lucilie cuivrée, mouche du mouton australien	41
2.5 Autres modèles et autres applications	42
2.5.1 Le modèle de Gompertz	42
2.5.2 Ajustement de la position du point d'inflexion	44
2.5.3 Le modèle de von Bertalanffy	44

<b>Chapitre 3. Modèles discrets pour une population isolée</b>	<b>47</b>
3.1 Relations de récurrence dans une population sans recouvrement de génération	47
3.1.1 Quelques modèles simples	48
3.1.2 Les caractères d'un modèle discret	51
3.1.3 Suivi de la dynamique par cheminement graphique	52
3.2 Exemples de modèles discrets	54
3.2.1 Les fonctions caractéristiques admissibles	54
3.2.2 Un modèle plus réaliste : le modèle de Ricker	55
3.2.3 Adimensionnement des modèles	55
3.2.4 Prépondérance du paramètre $r$	56
3.3 Stabilité, périodicité, chaos	57
3.3.1 Traitement numérique du modèle de Ricker	57
3.3.2 Analyse des conditions d'équilibre, les valeurs propres du système	58
3.3.3 Comportement au voisinage des points d'équilibre	60
3.3.4 Le diagramme de Feigenbaum	61
3.3.5 Le chaos et les bifurcations	63
3.3.6 Le chaos : effet mathématique ou effet biologique?	65
3.3.7 Analogie avec un modèle continu avec retard	66
3.4 Variations autour du modèle de Ricker	67
3.4.1 Modèles avec retard	67
3.4.2 Effet Allee en temps discret	67
3.4.3 Exploitation d'une ressource biologique	67
3.5 La synchronisation des cigales périodiques	69
3.5.1 Cigales périodiques et non-périodiques	69
3.5.2 Modélisation	71
3.5.3 Ajustement des paramètres du modèle	73
3.5.4 Simulation de la synchronisation	74
<b>Chapitre 4. Modèles de compétition entre deux populations</b>	<b>77</b>
4.1 Compétition entre êtres vivants	77
4.1.1 Compétition en milieu naturel	77
4.1.2 Compétition expérimentale	78
4.2 Un modèle continu de compétition	79
4.2.1 Un système croisé d'équations différentielles	79
4.2.2 Compétition et capacité de charge	80
4.2.3 Trajectoires dans le portrait de phase : étude détaillée du cas 1	84
4.3 Stabilité des équilibres – matrice jacobienne et valeurs propres du système	87
4.3.1 Linéarisation au voisinage des points d'équilibre	87
4.3.2 Conditions d'équilibre	88
4.3.3 Retour au modèle de compétition	90
4.4 Le principe d'exclusion écologique	92
4.4.1 Le principe de Gause	92
4.4.2 Critique du principe	92
4.5 Les stratégies $r$ et $K$	93
4.5.1 Peut-on modéliser ainsi la compétition intraspécifique?	93
4.5.2 Capacités de charge différentes – stratégie $K$	94
4.5.3 Modèle avec une même capacité de charge fluctuante – stratégie $r$	94

<b>Chapitre 5. Modèles d'interaction de type proie-prédateur</b>	<b>97</b>
5.1 Dynamique proie-prédateur	97
5.1.1 Le modèle de la baie de l'Hudson	97
5.1.2 Une belle idée est-elle toujours une idée pertinente ?	99
5.2 Le modèle Lotka-Volterra (continu)	101
5.2.1 Un système croisé de deux équations différentielles	101
5.2.2 Stabilité	102
5.2.3 Fonctionnement cyclique	103
5.2.4 Les solutions à proximité du point d'équilibre	106
5.2.5 Sardines et requins en Adriatique nord : Volterra et d'Ancona	107
5.2.6 Neurones et oscillateurs biologiques	108
5.3 Autres modèles proie-prédateur	109
5.3.1 Comment modifier le modèle Lotka-Volterra	109
5.3.2 Modèle continu plus réaliste : le modèle de Rosenzweig et MacArthur	112
5.3.3 Modèles proie-prédateur en temps discret	116
5.4 Le modèle hôte-parasitoïde de Nicholson et Bailey	118
5.4.1 Les guêpes parasitoïdes	118
5.4.2 Le modèle	118
5.4.3 Le comportement du modèle	122
5.5 Modèles de symbiose	124
5.5.1 Échec des approches type Lotka-Volterra	125
5.5.2 Changer le signe de la compétition	125
<b>Chapitre 6. Populations fonctions de plusieurs variables</b>	<b>129</b>
6.1 Les équations de conservation à travers l'exemple d'une structure d'espace	129
6.1.1 Choses qui bougent...	129
6.1.2 Objets dans un flux unidirectionnel	130
6.1.3 Cas d'un flux convectif	133
6.1.4 Cas d'un flux diffusif	134
6.1.5 Cas d'un flux attiré : exemple du chimiotactisme	136
6.2 Reproduction et diffusion d'une espèce invasive	138
6.2.1 Modèle unidimensionnel	138
6.2.2 Passage à deux dimensions	138
6.2.3 Application : les rats musqués en Europe centrale	140
6.3 Proies, prédateurs, poursuite et évation	142
6.3.1 Principe de la modélisation	142
6.3.2 Simulations	143
6.4 Populations avec classes de maturité : le cycle cellulaire	144
6.4.1 Modèle discret de cycle cellulaire	144
6.4.2 Modèle continu : analogie avec un flux convectif	149
6.4.3 Assimilation de la maturité à l'âge	152
6.4.4 La mémorisation du temps de régénération	158
6.4.5 Croissance d'une tumeur	159
6.5 Populations avec structure d'âge	161
6.5.1 Modèle discret : la matrice de Leslie	161
6.5.2 Évolution à long terme d'une pyramide des âges	165
6.5.3 Modèle continu : retour sur l'équation de Mc Kendrick	167
6.5.4 Évolution à long terme	168
6.5.5 Recherche d'une solution exponentielle	169

<b>Chapitre 7. Épidémies, virus et parasites</b>	<b>173</b>
7.1 L'inoculation de la variole : un modèle statique de Daniel Bernoulli	173
7.1.1 La pratique de l'inoculation	173
7.1.2 La démonstration de Bernoulli	175
7.2 Le paludisme et le rôle des anophèles	180
7.2.1 Le <i>Plasmodium</i> , agent du paludisme	180
7.2.2 Les flux entre différentes populations : un modèle compartimental	181
7.2.3 Les points d'équilibre du modèle	183
7.2.4 Lutte contre le paludisme	186
7.2.5 Signification biologique du <i>Mosquito theorem</i>	187
7.3 Les modèles dynamiques SIR	188
7.3.1 Le modèle SIR de Kermack et McKendrick	188
7.3.2 Une épidémie de peste à Bombay	193
7.3.3 Diversité des modèles compartimentaux	194
7.4 Stratégie parasitaire : le compromis virulence/transmission	196
7.4.1 L'hypothèse de l'avirulence	197
7.4.2 Les conditions d'un compromis	197
7.4.3 La courbe du compromis	198
7.4.4 Compromis dans un modèle SIR	199
<b>Chapitre 8. Enzymes et vitesses de réaction</b>	<b>201</b>
8.1 La cinétique enzymatique : le modèle de Michaelis et Menten	201
8.1.1 Les paramètres du modèle	202
8.1.2 Modélisation de la vitesse initiale de réaction	202
8.1.3 Les conditions de l'approximation de l'état quasi-stationnaire	205
8.1.4 Analyse détaillée de la catalyse Michaelienne	208
8.1.5 Modélisation en conditions de réversibilité	211
8.2 Inhibiteurs des réactions enzymatiques	212
8.2.1 Inhibition ne modifiant pas $V_{max}$	213
8.2.2 Inhibition modifiant $V_{max}$	216
8.3 Coopérativité, cinétiques sigmoïdes et interrupteurs	218
8.3.1 Coopérativité et catalyse multisite	219
8.3.2 « Raideur » de la sigmoïde et représentation de Hill	222
8.3.3 Coopérativité d'une enzyme monomérique	223
8.4 Phosphorylation et déphosphorylation : un interrupteur	224
8.4.1 Un système de deux réactions antagonistes	225
8.4.2 Un interrupteur biologique efficace	227
<b>Chapitre 9. Contrôles, rétrocontrôles, régulations et oscillations</b>	<b>231</b>
9.1 Rétrocontrôles négatifs et positifs en physiologie	231
9.1.1 Les principes des contrôles	231
9.1.2 Étude d'un contrôle simple	234
9.2 Les oscillations de la glycolyse	236
9.2.1 Glycolyse et énergie cellulaire	236
9.2.2 Oscillations et PFK1	237
9.2.3 La situation originale de la PFK1	238



9.3	Modèle pour le contrôle de la PFK1	239
9.3.1	Un modèle d'enzyme coopérative (Monod, Wyman, Changeux)	239
9.3.2	Les équations du modèle	241
9.3.3	Simplification pour une enzyme dimérique	244
9.3.4	Points d'équilibre et stabilité	244
9.3.5	Installation d'un cycle limite	245
<b>Chapitre 10. Modèles de réaction-diffusion – Propagation d'ondes et morphogenèse</b>		<b>249</b>
10.1	La diffusion et ses conséquences	249
10.1.1	Diffusion et marche aléatoire	249
10.1.2	Une vitesse en $\sqrt{t}$	250
10.1.3	Passage au continu	251
10.1.4	Diffusion et loi de Fick	252
10.1.5	Temps de parcours moyen	253
10.1.6	Équation de réaction-diffusion – généralisation à plusieurs dimensions	254
10.2	Les modèles de réaction-diffusion	255
10.2.1	L'équation de Fisher : la propagation d'une onde	255
10.2.2	La mise en place de patrons de développement	259
10.2.3	Les anneaux de Turing	264
10.2.4	Les motifs de Turing	265
10.3	La phyllotaxie	268
10.3.1	Feuillages, tournesols et pommes de pin : l'angle de Fibonacci	269
10.3.2	L'angle d'or semble fournir un avantage biologique	271
10.3.3	Une règle simple aboutit à l'angle d'or $2\pi/\Phi$ : les plantes ne sont pas géomètres	275
<b>Chapitre 11. Cellules nerveuses</b>		<b>277</b>
11.1	Le neurone, les canaux ioniques et l'influx nerveux	277
11.1.1	Potentiel de membrane et canaux ioniques	278
11.1.2	Le neurone : une cellule excitable	278
11.1.3	Des canaux à ouverture variable	279
11.1.4	La modélisation d'un canal ionique	281
11.2	Le potentiel d'action et sa propagation	284
11.2.1	Potentiel d'action et variations de conductance	285
11.2.2	La propagation du potentiel d'action	288
11.3	Le modèle de FitzHugh-Nagumo	290
11.3.1	Réduction du modèle de Hodgkin et Huxley	290
11.3.2	Le comportement du modèle FitzHugh-Nagumo	292
11.4	La synapse et le cumul de potentiels calibrés	295
11.4.1	La communication synaptique	295
11.4.2	Démonstration du caractère quantifié de la réponse synaptique	298

## **Biomathématiques**

<b>Chapitre 12. Génétique et génétique des populations – Évolution</b>	<b>303</b>
12.1 Allèles et structure génétique d'une population : loi de Hardy-Weinberg	303
12.1.1 Génotype et phénotype	304
12.1.2 Diversité allélique, diversité génotypique	305
12.1.3 Fréquence d'allèles, fréquence de génotypes	306
12.1.4 La structure de Hardy-Weinberg	306
12.1.5 La stabilité des fréquences alléliques	307
12.1.6 Structure génotypique et écarts à la panmixie	310
12.1.7 Les écarts à la loi de Hardy-Weinberg	312
12.2 Les mutations	312
12.2.1 L'expérience de Delbrück et Luria (1943)	313
12.2.2 Conditions de fixation d'une mutation	317
12.2.3 La dérive génétique	318
12.3 Les effets de la sélection	323
12.3.1 Valeur sélective et évolution d'une population	323
12.3.2 Sélection de parentèle	328
12.4 Évolution et théorie des jeux	328
12.4.1 Faucons et colombes	329
12.4.2 Dynamique des populations de colombes et de faucons	330
12.4.3 Équilibres et stabilité	330
<b>Bibliographie</b>	<b>332</b>
<b>Index</b>	<b>335</b>

# AVANT-PROPOS

## BIOLOGIE PAR LES MATHÉMATIQUES – MATHÉMATIQUES PAR LA BIOLOGIE

Ce livre trouve son origine dans ces années où, jeune étudiant en classes préparatoires, je me prenais à rêver que les mathématiques pourraient, à l'image de leur contribution aux sciences physiques, apporter un regard pertinent sur la biologie. J'ai toujours été persuadé que les mathématiques étaient une science de la nature, et pas uniquement un outil d'observation de la nature.

Plus tard et jusqu'à aujourd'hui, comme professeur de SVT en classe préparatoire BCPST, je suis resté convaincu que la biologie et les questions de la biologie peuvent être un moyen de faire découvrir des notions de mathématiques ; et qu'inversement les mathématiques sont un moyen de décrypter certains systèmes biologiques et de découvrir des notions de biologie. *Faire de la biologie par les mathématiques et faire des mathématiques par la biologie.*

J'ai beaucoup partagé ces préoccupations depuis que j'enseigne au lycée Fénelon, avec mes collègues de mathématiques Sébastien Kerner et Martine Ginestet et plus récemment Francis Denise. Nous avons ainsi pu expérimenter quelques pistes de démarches transversales, tantôt dans nos cours respectifs, tantôt dans la réalisation de travaux dirigés ou l'encadrement de projets. De nos échanges est venue la nécessité de faire ce livre ; de faire le livre que j'aurais aimé consulter lorsque j'étais étudiant. Un livre d'amateur : je n'ai pris aucune part, en aucune manière, aux travaux présentés ici ; j'espère simplement éclairer sous un angle peut-être nouveau les connaissances du lecteur.

L'essor des biomathématiques ces deux ou trois dernières décennies a été considérable ; pour autant, les modèles présentés ici ne sont pas nouveaux. Le lecteur trouvera plutôt un panorama, une promenade entre biologie et mathématiques, à la découverte des grands classiques. La difficulté mathématique a parfois été volontairement gommée et certains résultats sont admis. Mais il ne faut pas perdre de vue qu'une maîtrise réelle des modèles proposés exige un aller-retour entre biologie et mathématiques et suppose de bien comprendre les correspondances entre objet biologique et objet mathématique. Il faudra donc peut-être parfois se référer à un cours de mathématiques.

J'ai bénéficié, dans cette entreprise, du soutien et de l'aide de nombreuses personnes et en premier lieu des éditions Dunod qui ont accepté d'accompagner le projet. Des relectures impitoyables (c'est un peu énervant) et des critiques nombreuses (c'est

## Biomathématiques

énervant) et toujours pertinentes (c'est très énervant) ont été faites par Louis Allano, Roger Arditi, Avner Bar-Hen, Francis Dorra, Frédéric Hamelin, Franck Picard et Laurent Pujo-Menjouet. Qu'ils soient ici chaleureusement remerciés.

Ceux qui connaissent Martine Ginestet savent la chance que j'ai eue de bénéficier de son amical soutien, de ses explications et démonstrations, de ses relectures, conseils et corrections. Ceux qui ne connaissent pas Martine Ginestet n'ont pas de chance.

Le livre vise un public assez divers. Les étudiants en mathématiques ou mathématiques appliquées trouveront des illustrations de leurs cours en analyse, en algèbre ou en probabilités, avec un niveau parfois facile mais couvrant l'ensemble licence-master. Les étudiants de biologie en licence ou en BCPST seront surtout concernés par les premiers chapitres de dynamique des populations (chapitres 1 à 5) et par le chapitre 12 (génétique et génétique des populations), où le niveau mathématique est adapté. Ils trouveront également de nombreux échos à leurs cours de biologie dans les chapitres traitant d'infection et de parasitisme (chapitre 7) de cinétique chimique (chapitres 8 et 9) et de cellules nerveuses (chapitre 11), mais avec une difficulté mathématique plus grande. Les autres chapitres s'adressent à des étudiants plus confirmés et souhaitant aller plus avant dans la modélisation mathématique.

# MODÈLES CONTINUS DE DYNAMIQUE POUR UNE POPULATION ISOLÉE

1

*Un modèle démographique consiste en la description mathématique de la dynamique d'une population. L'effectif d'une population varie avec le temps. L'objectif est de parvenir à définir une fonction du temps qui représente le mieux possible cet effectif. Le modèle sera d'autant meilleur qu'il restera proche des données réelles de fluctuation d'une population considérée.*

## 1.1 DE L'ANALYSE D'UNE FLUCTUATION À UNE ÉQUATION DIFFÉRENTIELLE

Certaines espèces vivantes présentent un cycle biologique qui justifie le recours à des fonctions continues du temps. Dans ce cas, l'objet mathématique adapté à la modélisation de ces variations est l'équation différentielle. Nous verrons ici dans quels cas un modèle continu est adapté et ce que sont les équations différentielles que nous utiliserons.

### 1.1.1 Modèle discret ou modèle continu ?

Pour décrire l'évolution démographique d'une population, nous avons besoin tout d'abord de choisir le modèle qui convient le mieux : modèle de croissance discrète ou modèle de croissance continue.

#### a) Croissance discrète

De nombreux êtres vivants ont un mode de reproduction rythmé. Par exemple, les coquelicots produisent des graines en été, puis meurent (figure 1.1). Les graines passent l'hiver en vie ralentie, et une nouvelle population voit le jour au printemps suivant, par germination de ces graines.

Autre exemple, de nombreux insectes produisent des œufs qui passeront l'hiver, alors que tous les adultes disparaissent à la mauvaise saison (figure 1.2). Le développement est donc rythmé par des cycles clairement disjoints (et pas nécessairement annuels) : de telles populations suivent une croissance par paliers, une croissance discrète. Pour de telles populations, les effectifs sont donc les éléments d'une suite  $(u_n)$  dont les termes  $u_k, u_{k+1}$  représentent les effectifs de la population respectivement à l'année  $k$  et à l'année  $k + 1$  (figure 1.3).

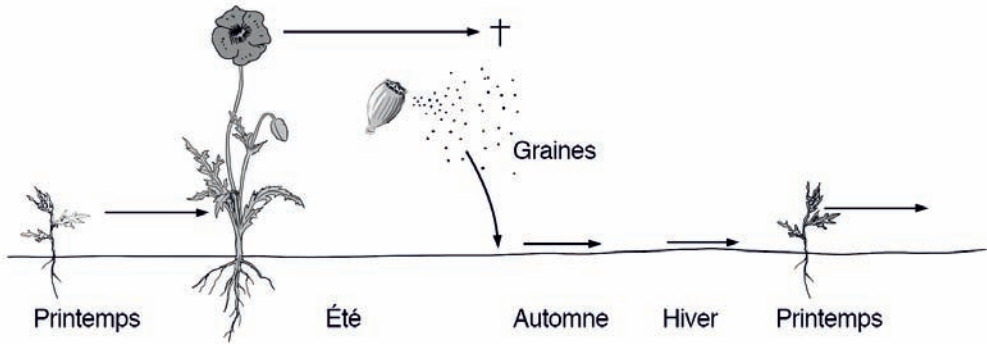


Figure 1.1- Cycle biologique d'un coquelicot.

Lorsque de nouveaux individus sont formés au printemps, tous les individus de l'année précédente ont disparu.

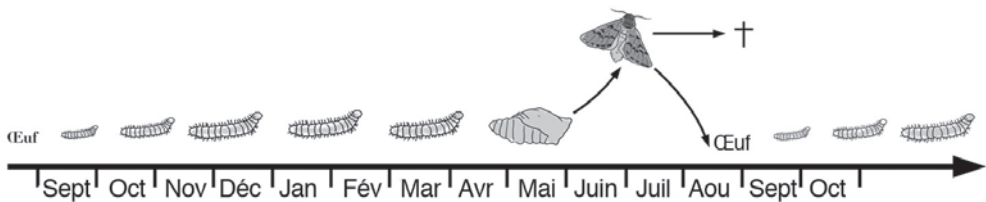


Figure 1.2- Cycle biologique d'une chenille processionnaire du chêne.

b) Croissance continue

De nombreuses espèces, cependant, ont une croissance bien différente. Les générations peuvent se recouvrir. Les adultes ne meurent pas nécessairement tous au cours de l'année  $k$ , et la population à l'année  $k + 1$  comprend des individus nés cette année-là, ainsi que d'autres individus nés à l'année  $k$ , à l'année  $k - 1$ , à l'année  $k - 2$ , etc. Il y a donc superposition de plusieurs cycles, ce qui rend difficile l'approche par une suite (figure 1.4).

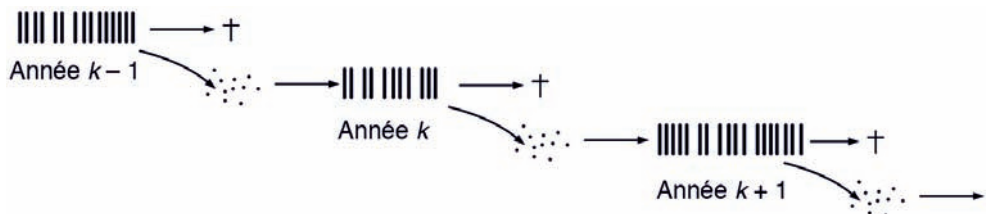


Figure 1.3 - Succession de générations sans recouvrement.

## 1.1. De l'analyse d'une fluctuation à une équation différentielle



Figure 1.4 - Évolution d'une population avec recouvrement des générations.

Plus encore, dans le cas, par exemple, de l'homme, la reproduction n'est même pas saisonnière, et le recouvrement des générations interdit tout recours à une suite numérique pour décrire l'évolution de la population. Il en sera de même pour des micro-organismes (bactéries, levures. . .) qui se divisent régulièrement.

### 1.1.2 Croissance et variation de croissance

Considérons la croissance de la population d'éléphants dans le parc national Kruger en Afrique du Sud. En 1905, à la création du parc, seuls 5 éléphants étaient répertoriés. La création du parc a permis la protection de ces éléphants et leur population a augmenté, jusqu'à un palier depuis les années 1990. Nous pouvons tout autant considérer une population de cellules de levure de bière en culture au laboratoire : une telle culture atteint, elle aussi, un palier (figure 1.5).

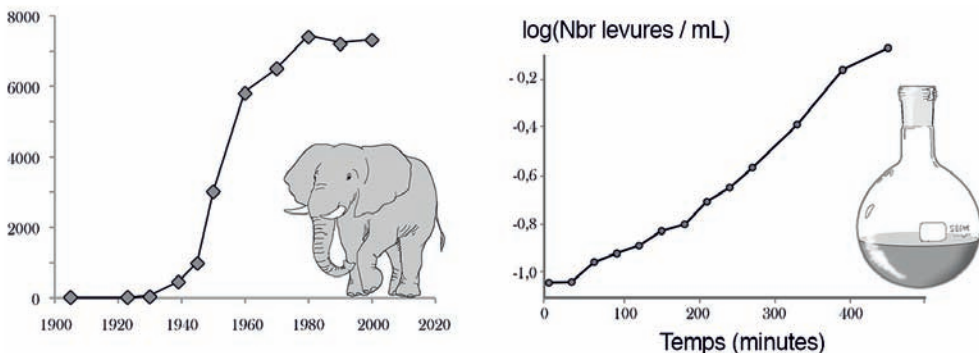


Figure 1.5 - Évolutions d'une population d'éléphants et d'une population de levures.

L'unité est le logarithme des données dans le cas des levures.

L'analyse de cette évolution semble assez simple. Au cours d'une première phase, la population croît fortement et de plus en plus (c'est ce que montre la concavité de la courbe, tournée vers le haut) : plus la population grandit, plus sa vitesse de croissance augmente. Puis l'évolution s'infléchit et l'accroissement diminue, jusqu'à un palier où la croissance est nulle : à partir d'une certaine densité de population, la croissance diminue puis s'annule. Il ressort de cette analyse que l'interprétation fait appel à la description des variations du taux de croissance de la population. Une description mathématique de cette population exige donc que l'on puisse décrire l'effectif de la population, et surtout les variations de sa croissance selon la valeur de l'effectif. L'effectif de la population est un nombre d'individus  $N$  qui varie en fonction du temps, c'est-à-dire une fonction  $N$  du temps  $t$ . Le taux de croissance de la population est alors la dérivée de cette fonction par rapport au temps  $N'(t)$  que l'on pourra également noter  $dN/dt$ .

Notre analyse ci-dessus nous fait envisager que le taux de croissance dépend de l'effectif de la population, c'est-à-dire qu'il y a une relation entre la valeur de  $N'(t)$  et la valeur de  $N(t)$ , une dépendance de  $N'(t)$  vis-à-vis de  $N(t)$ . Une telle relation définit une équation différentielle.

### 1.1.3 Équations différentielles

En mathématiques, une équation différentielle est une relation liant une fonction (ou plusieurs fonctions) inconnue à ses dérivées. L'ordre d'une équation différentielle est le degré maximal de dérivation de la fonction apparaissant dans l'équation. Notre première analyse ci-dessus nous mènera donc à définir une relation entre la fonction  $N$  et sa dérivée première  $N'$  : il s'agira donc d'une équation différentielle d'ordre 1. Résoudre une équation différentielle consiste à déterminer une expression analytique de la fonction inconnue. Cette solution permet alors de connaître le comportement du système étudié et de prévoir son évolution (dans le temps, dans le cas qui nous intéresse ici).

## 1.2 LE MODÈLE DE MALTHUS

### 1.2.1 L'hypothèse de Malthus

L'hypothèse de départ de Thomas Malthus est très simple. Il s'agit de considérer que la production de nouveaux individus est proportionnelle au nombre d'individus présents. En effet, pendant un intervalle de temps  $\Delta t$ , la variation  $\Delta N$  de la population est donnée par la différence entre les naissances et les morts :

$$\Delta N = (B - D)\Delta t \quad (1.1)$$



avec  $B$ , les naissances par unité de temps et  $D$  les morts par unité de temps Il est naturel de considérer que le nombre de naissances est proportionnel à l'effectif de la population :  $B = b.N$ , de même que le nombre de morts :  $D = d.N$

$$\Delta N = (b - d)N\Delta t \quad (1.2)$$

avec  $b$  la natalité et  $d$  la mortalité. Ou encore  $\Delta N/\Delta t = (b - d)N$ . En faisant tendre  $\Delta t$  vers 0, il vient :

$$N' = \frac{dN}{dt} = (b - d).N = rN$$

$$N'(t) = rN \quad (1.3)$$

Avec  $r = b - d$  le taux apparent d'accroissement de la population. La quantité  $N'(t)/N$  est donc ici une constante. Elle s'exprime en inverse d'un temps. Il s'agit du « nombre » de nouveaux individus que peut produire en moyenne chaque individu de la population par unité de temps. Nous nommerons cette quantité  $N'(t)/N$  « taux de croissance *per capita* », et nous retenons que, dans le cas du modèle de Malthus, ce taux de croissance *per capita* est une constante.

### 1.2.2 La croissance exponentielle

De l'équation différentielle (1.3), il vient naturellement la solution :

$$N(t) = N_0.e^{rt} \quad (1.4)$$

$N_0$  étant la valeur initiale de  $N$ , pour  $t = 0$ . On comprend que pour  $r = 0$ , la croissance est nulle à toute date, et la population reste constante. Pour  $r < 0$ , la population décroît exponentiellement vers 0, et pour  $r > 0$ , la population est l'objet d'une croissance exponentielle. C'est ce dernier aspect que Malthus met en avant pour illustrer la pression démographique que peut exercer une population. Pour Malthus, ce modèle est un argument économique dans une perspective pessimiste : il s'agit de montrer que la croissance exponentielle de la population dépassera toujours la croissance linéaire de la production.

### 1.2.3 Démonstration et modélisation

Il est important, à ce stade, de bien faire la distinction entre démonstration et modélisation. Nous pouvons démontrer mathématiquement que la fonction définie par (1.4) est une solution de notre équation différentielle (1.3). Mais nous n'avons pas démontré que la population d'éléphants du parc Kruger obéit à cette loi. Nous proposons juste un modèle : «En admettant que la population semble, à première vue, obéir à l'équation (1.3), il est raisonnable de chercher à représenter son évolution par la fonction définie en (1.4)».

### 1.2.4 Les implications du modèle malthusien

D'un point de vue biologique, trois points doivent être soulignés :

a) Ajustement du modèle

Le modèle présente un très bon ajustement avec la croissance d'une population à partir d'un effectif faible (éléphants du parc Kruger, première phase, figure 1.6). En l'absence de pression (démographique, trophique, de compétition, de prédation...), les hypothèses de Malthus semblent bien acceptables. En cherchant à ajuster cette fonction exponentielle aux données réelles, nous pouvons même déterminer la valeur de  $r$ , taux de croissance *per capita*. Cependant, le modèle souffre d'une incohérence profonde : la croissance exponentielle n'est en aucune manière limitée dans ce modèle. La deuxième phase des exemples présentés plus haut n'est donc pas prise en compte.

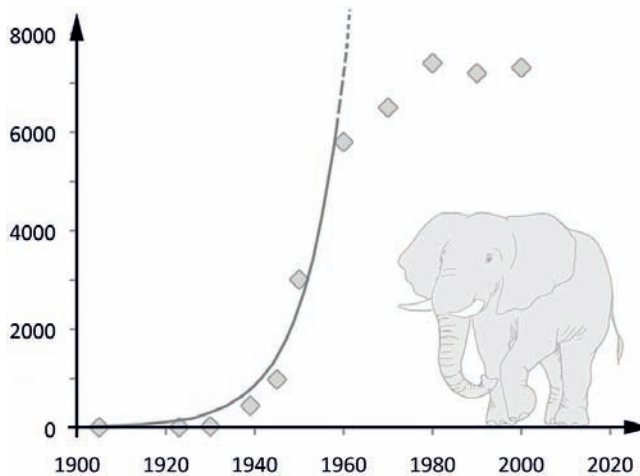


Figure 1.6 – Ajustement du modèle de Malthus à la croissance d'une population d'éléphants.

Plus simplement, n'importe quelle espèce qui suivrait le seul modèle de Malthus finirait très vite par atteindre des densités de population irréalistes. Prenons pour exemple un couple de souris. Dans des conditions optimales d'élevage les souris peuvent multiplier leur population par 6 en environ deux mois. En quatre années, la planète, océans compris, serait totalement couverte de souris ( $4,7 \cdot 10^{18}$  souris).