

Dynamique des populations

Cours et exercices corrigés

Christine Lauzeral

Professeure agrégée de mathématiques
à l'université Paul Sabatier (Toulouse 3)

Robin Aguilée

Maître de conférences en écologie évolutive
à l'université Paul Sabatier (Toulouse 3)

Christophe Andalo

Maître de conférences en écologie évolutive
à l'université Paul Sabatier (Toulouse 3)

Jean-Baptiste Ferdy

Professeur en écologie évolutive
à l'université Paul Sabatier (Toulouse 3)

DUNOD

© Dunod, Paris, 2024
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-087209-1

Table des matières

Introduction	1
Chapitre 1 Population isolée : modèles en temps discret	3
1. Dynamique d'une population sans densité-dépendance	4
2. Dynamique d'une population avec densité-dépendance	5
Entraînez-vous	16
Solutions	18
Chapitre 2 Population isolée : modèles en temps continu	25
1. Construction d'un modèle en temps continu	25
2. Dynamique d'une population sans densité-dépendance	27
3. Le modèle de croissance logistique	29
4. L'effet Allee	35
Entraînez-vous	41
Solutions	44
Chapitre 3 Populations en interaction	51
1. Modèle de compétition	51
2. Modèle d'épidémiologie	62
Entraînez-vous	73
Solutions	77
Chapitre 4 Populations structurées	89
1. Structuration en âge	89
2. Comportement asymptotique	96
3. Matrices de Leslie	100
Entraînez-vous	106
Solutions	109
Chapitre 5 Métapopulations	113
1. Les métapopulations sous l'angle des populations en interaction	113
2. Le modèle déterministe de Levins (1970)	117

3. Modèle de Levins et stochasticité	119
Entraînez-vous	125
Solutions	127
Chapitre 6 Dynamique adaptative	129
1. Le cas de deux stratégies différentes	129
2. Le cas d'un continuum de stratégies	133
Entraînez-vous	149
Solutions	152
Chapitre 7 Étude de la stabilité des équilibres	157
1. Modèles de population isolée	158
2. Modèles de populations en interaction	161
Entraînez-vous	175
Solutions	176
Chapitre 8 Quand les processus démographiques sont aléatoires : les modèles stochastiques	183
1. Un modèle en temps discret	183
2. Le passage en temps continu : les équations des moments	194
3. Dynamique de l'espérance de N	195
4. Pour aller plus loin : comment mieux modéliser les extinctions ?	196
Problème de synthèse	199
Solutions	202
Glossaire	211
Bibliographie	213
Index	215

Introduction

À l'heure où la population humaine atteint des densités records et alors que la grande majorité des autres espèces vivantes est en grave déclin, la démographie apparaît comme une discipline scientifique incontournable. Si la crise de la biodiversité se perçoit souvent comme l'effondrement du nombre d'espèces, c'est bien avant tout d'un effondrement du nombre d'individus dont il s'agit. La démographie essaye de comprendre les variations de ce dernier en intégrant des paramètres liés à la capacité des individus à rester en vie et à la donner.

Prédire les variations temporelles d'effectifs peut se faire à l'aide de modèles très détaillés, intégrant des interactions complexes avec l'environnement biotique et abiotique à plusieurs échelles. À l'inverse, nous avons pris le parti dans cet ouvrage de présenter des modèles très simples, souvent imaginés et étudiés il y a longtemps, et d'aider nos lecteurs à les analyser mathématiquement ou numériquement. Il apparaît ainsi souvent qu'avec un minimum d'hypothèses, il est possible de reproduire des dynamiques temporelles de prime abord complexes, comme par exemple des dynamiques cycliques ou chaotiques.

Plusieurs chapitres s'attacheront à assouplir certaines hypothèses (par exemple l'isolement des populations) ou à ajouter des mécanismes (par exemple le prélèvement par les humains) pour leur permettre d'alimenter les débats autour de problématiques toujours plus actuelles, comme la fragmentation des habitats, l'exploitation des ressources ou la capacité des espèces à s'adapter. Enfin, le hasard étant une composante essentielle dans le développement et l'évolution de la vie sur notre planète, nous consacrerons un chapitre entier aux modèles stochastiques.

Cet ouvrage est le fruit de nombreuses années d'enseignement de la Licence au Master et il s'adresse donc prioritairement aux étudiants en écologie et évolution dans l'enseignement supérieur. Les doctorants et chercheurs y trouveront les fondamentaux à connaître pour développer des modèles plus avancés sur leurs thématiques. À quelques exceptions près, les connaissances mathématiques nécessaires à la compréhension des différents chapitres sont minimales et ne dépassent pas le niveau lycée. Par ailleurs, nous avons privilégié, autant que possible, les analyses graphiques et nous avons isolé dans des encadrés les parties les plus techniques. Enfin, les exercices proposés en fin de chapitre permettent à chacun d'assimiler les différentes notions et de mettre en pratique l'utilisation de ces modèles en écologie et évolution.

Population isolée : modèles en temps discret

Introduction

Le but de ce chapitre est d'étudier, à l'aide de quelques modèles classiques, la dynamique d'une population d'une espèce chez laquelle la reproduction et la mortalité présentent une périodicité marquée (la période étant appelée le « pas de temps »). On peut par exemple penser à une population d'oiseaux dont la reproduction se fait tous les printemps et dont les effectifs chutent tous les hivers, les périodes de froid provoquant une forte mortalité. Pour modéliser mathématiquement une population de ce type, on utilise généralement des modèles en temps discret. Nous nous limiterons ici au cas d'une espèce unique qui interagit avec son environnement abiotique. Ces interactions peuvent prendre diverses formes : compétition pour une ressource alimentaire en quantité limitée, compétition pour un territoire ou un partenaire sexuel... On cherchera à décrire les variations d'effectif sur un pas de temps identifié comme pertinent d'un point de vue biologique, puis à en déduire les changements sur une longue période.

Objectifs

- Comprendre** la notion de densité-dépendance.
- Interpréter** les courbes représentant l'accroissement de la population en fonction de l'effectif.
- Prédire** les évolutions temporelles possibles pour quelques modèles classiques.
- Déterminer** mathématiquement les points d'équilibre du système.
- Analyser** graphiquement leur stabilité.

Plan

- 1 Dynamique d'une population sans densité-dépendance
- 2 Dynamique d'une population avec densité-dépendance

1 Dynamique d'une population sans densité-dépendance

Le modèle le plus simple représente l'étude de l'évolution des effectifs d'une population dont la dynamique ne connaît aucune contrainte. Le nombre de nouveaux individus ainsi que le nombre de morts sont alors simplement proportionnels à l'effectif de la population. La différence d'effectif au bout d'un pas de temps étant le bilan entre les naissances et les morts, elle est, elle aussi, proportionnelle à l'effectif, autrement dit $N_{t+1} - N_t = R \cdot N_t$ où R est le coefficient de proportionnalité prenant en compte à la fois la natalité et la mortalité. L'expression de l'effectif à un instant en fonction de l'effectif au pas de temps précédent est donc :

$$N_{t+1} = N_t + R \cdot N_t$$

En temps discret, le taux de croissance est la variation moyenne de l'effectif de la population liée à un seul individu sur un « pas de temps » (la variation d'effectif *per capita* par pas de temps). Le taux de croissance représentant le changement d'effectif de la population dû à un individu, il est obligatoirement supérieur ou égal à -1 (cas où tous les individus meurent sans laisser de descendant).

Ici, le taux de croissance est

$$\frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} = R$$

Il est donc constant : il ne dépend pas de l'effectif de la population à cet instant. Un tel modèle est dit densité-indépendant (ou modèle sans densité-dépendance). Ce modèle semble assez peu réaliste d'un point de vue biologique, puisqu'il fait en particulier l'hypothèse que la population se trouve dans une situation où les ressources sont présentes en quantité infinie (non limitante pour la croissance de la population). Il décrit cependant très bien l'évolution de l'effectif d'une population introduite dans un nouveau milieu où les ressources sont encore abondantes, comme par exemple une population de bactéries introduites sur un milieu de culture frais (après la phase de latence).

Dans un tel modèle, l'effectif est constant si $N_{t+1} - N_t = 0$ soit $R \cdot N_t = 0$. La population est donc stable :

- si son effectif est nul ($N_t = 0$) ;
- si son taux de croissance est nul ($R = 0$), c'est-à-dire si le nombre de nouveaux individus compense exactement le nombre de morts.

Le premier cas (effectif stable nul) étant assez peu intéressant d'un point de vue biologique, on se placera dans tout ce qui suit dans le cas d'un effectif initial non nul.

On peut, en factorisant par N_t , réécrire le modèle sous la forme

$$N_{t+1} = N_t + R \cdot N_t = (R + 1) \cdot N_t$$

La suite $(N_t)_t$ est donc une suite géométrique de raison $R + 1 \geq 0$, ce qui permet d'écrire $N_t = (R + 1)^t \cdot N_0$ où N_0 est l'effectif initial de la population. Autrement dit, si à chaque

pas de temps l'effectif est multiplié par un coefficient $R + 1$ alors, au bout de t pas de temps, il est multiplié par $(R + 1)^t$.

On en déduit que :

- si $R + 1 > 1$ soit $R > 0$ (c'est-à-dire quand les naissances sont plus nombreuses que les morts), la population est croissante et l'effectif tend vers l'infini ;
- si $0 < R + 1 < 1$ soit $-1 < R < 0$, la population est décroissante et l'effectif tend vers 0.

Dans les deux cas, l'évolution des effectifs est extrêmement rapide. On parle de croissance ou décroissance exponentielle car l'effectif à l'instant t peut aussi s'écrire $N_t = e^{t \cdot \ln(R+1)} \cdot N_0$. Les différents cas sont illustrés par la figure 1.1. On peut remarquer ici que dans ce modèle très simple, il n'y a jamais d'inversion du sens de la croissance, alors que c'est possible et même fréquent dans la nature d'observer qu'une population augmente pendant un certain temps, puis diminue, puis ré-augmente, etc. Ce modèle n'est pas fait pour représenter ce type de phénomène puisque le taux de croissance est ici supposé constant.

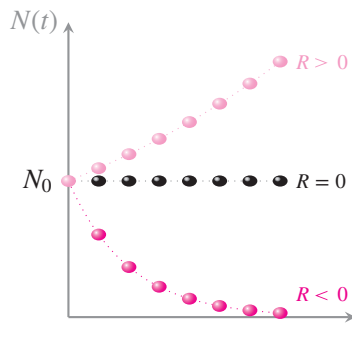


Figure 1.1 – Les évolutions possibles de la population en modèle discret densité-indépendant (de paramètre R). La courbe en pointillé correspond au modèle en temps continu développé dans le chapitre 2.

2 Dynamique d'une population avec densité-dépendance

2.1 Le modèle classique

Dans cette section, nous nous intéressons à des populations viables, autrement dit avec des taux de croissance R positifs, mais évoluant dans des milieux où les ressources sont potentiellement limitantes. Dans ces conditions, le milieu ne peut subvenir aux besoins que d'un nombre limité d'individus et le nombre maximum d'individus soutenable est appelé « capacité de charge » (ou capacité de soutien, capacité d'accueil, *carrying capacity* en anglais) et est noté K dans la suite. Plus il y a d'individus et moins il y a de

ressources pour chacun. On s'attend donc à une augmentation de la mortalité et une diminution de la natalité quand l'effectif de la population augmente, ce qui se traduira par un ralentissement de la croissance de la population. Mais, à petits effectifs, la compétition pour la ressource se fait très peu sentir. On doit alors retrouver un modèle proche du modèle densité-indépendant. Une manière de traduire cela mathématiquement est de pondérer le taux de croissance R par un facteur proche de 1 pour de petits effectifs et d'autant plus petit qu'on se rapproche de la capacité de charge K pour finalement passer dans les négatifs au-delà de la capacité de charge (la ressource étant insuffisante, il y aura plus de morts que de naissances). Ce facteur est classiquement pris égal à $1 - \frac{N_t}{K} = \frac{K - N_t}{K}$. La relation entre l'effectif à un pas de temps et celui au pas de temps suivant est donc

$$N_{t+1} = N_t + R \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \cdot N_t$$

Dans ce modèle, appelé « modèle de croissance logistique », la densité influence la mortalité et/ou la fécondité à l'échelle de l'individu. Un tel modèle est dit densité-dépendant.

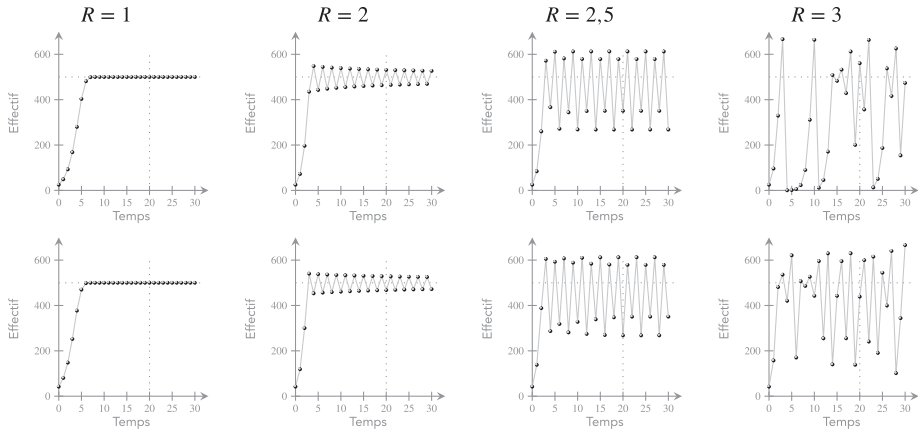
R est le « taux de croissance intrinsèque » (dans notre cas, c'est aussi le taux de croissance maximum). Il représente le nombre de nouveaux individus venant s'ajouter (positivement ou négativement) à la population par individu déjà présent dans la population, sur un pas de temps, quand il n'y a pas de contrainte liée aux autres individus (ici la contrainte de ressource), c'est-à-dire, ici, pour des effectifs réduits (petits par rapport à K).

Il est à noter que pour des effectifs très grands, ce modèle n'est plus pertinent d'un point de vue biologique puisqu'on peut obtenir des taux de croissance $R \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$ inférieurs à -1 autrement dit plus de morts que d'individus susceptibles de mourir.

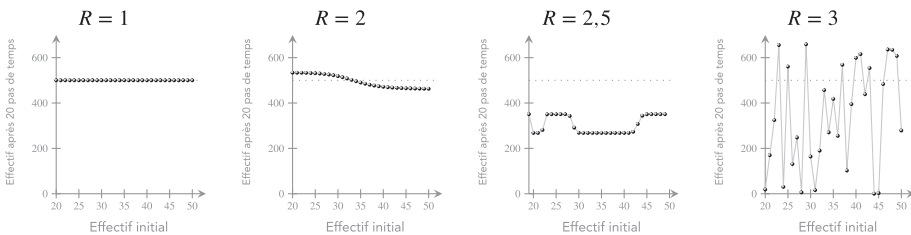
Ce modèle est difficile à étudier mathématiquement. Il est plus facile de réaliser des simulations. La figure 1.2a représente la dynamique d'une population sur 30 pas de temps pour différentes valeurs du taux de croissance intrinsèque R , avec un effectif initial faible par rapport à la capacité de charge. On peut observer différents comportements :

- pour un taux de croissance intrinsèque faible, l'effectif varie de façon monotone jusqu'à se stabiliser à la capacité de charge ;
- pour un taux de croissance intrinsèque un peu plus grand, l'effectif varie de façon monotone puis se met à osciller autour de la capacité de charge. Les oscillations sont amorties. L'effectif finit par tendre vers la capacité de charge ;
- pour un taux de croissance intrinsèque encore plus grand, l'effectif varie de façon monotone puis se met à osciller autour de la capacité de charge. Les oscillations ne sont pas amorties. L'effectif de la population ne tend vers aucune limite mais on voit apparaître un cycle. En fonction de la valeur de R choisie, on peut observer différentes durées de cycle ;
- pour un taux de croissance intrinsèque très grand, l'effectif varie autour de la capacité de charge sans qu'un patron ne se répète dans le temps.

2 Dynamique d'une population avec densité-dépendance



(a) Évolution de l'effectif pendant 30 pas de temps, pour différentes valeurs du taux de croissance intrinsèque R , pour deux effectifs initiaux différents ($N_0 = 25$ en haut et $N_0 = 42$ en bas).



(b) Effectif au bout de 20 pas de temps en fonction de la condition initiale, pour différentes valeurs de R .

Figure 1.2 – Évolution des effectifs en fonction du temps et des conditions initiales pour le modèle logistique. La ligne en pointillés représente la capacité de charge.

Dans les deux premiers cas, si le système est à l'équilibre et qu'une petite perturbation l'en éloigne, l'évolution temporelle tend à ramener le système vers sa valeur d'équilibre. On parlera d'équilibre stable. Dans les deux derniers cas, si on écarte le système de sa valeur d'équilibre, l'évolution temporelle ne l'y ramène pas. On parle d'équilibre instable.

On peut observer que, l'effectif initial étant faible par rapport à K , dans tous les cas l'effectif connaît une phase de croissance rapide au début des simulations.

Si dans les trois premiers cas, l'évolution des effectifs semble prévisible, ce n'est plus le cas pour les très grandes valeurs de R . Pour étudier ce phénomène plus en détail, on représente l'effectif au bout de 20 pas de temps pour différentes conditions initiales (c'est-à-dire différents effectifs de départ) et différentes valeurs du paramètre R (figure 1.2b).

Dans les trois premiers cas, l'effectif au bout de 20 pas de temps dépend peu de la condition initiale. Dans le premier cas, l'effectif est, au bout des 20 pas de temps,