Partie III

Une histoire du vivant

5 Histoire de la modélisation mathématique de l'évolution des populations

L'une des toutes premières tentatives de modélisation mathématique de l'évolution d'une population semble avoir été proposée au Moyen Âge par le mathématicien italien Léonard de Pise (*ca*. 1175-1250), plus connu sous le nom de Leonardo Fibonacci, qui est la contraction latine de *filius Bonaccii* littéralement fils de Bonacci. En 1202, il propose dans son *Liber abaci*[1] le célèbre problème de la reproduction des lapins menant à la suite qui porte désormais son nom.

Question : La suite de Fibonacci

1. Voici comment Fibonacci présente ce problème dans son *Liber abaci* :

« Un homme dispose d'un couple de lapins, en un lieu entièrement clos par un mur. Nous souhaitons savoir combien de nouveaux couples seront engendrés en un an, si la nature de ces lapins est telle qu'ils engendrent chaque mois un nouveau couple qui devient lui-même fertile au début du second mois qui suit sa naissance. »

Réponse

1. Considérons la croissance mensuelle au cours d'une année de ces couples de lapins et notons en **gras**, les couples productifs (voir Tab. 1).

1. Leonardo Fibonacci, *Liber abaci*, reproduit dans, "A Translation into Modern English of Leonardo Pisano's Book of Calculation," New-York, Springer-Verlag, 2004.

mois de l'année	**couples**	**total**
janvier	1	1 couple
février	**1**	1 couple
Mars	1 + **1**	2 couples
Avril	1 + **2**	3 couples
Mai	2 + **3**	5 couples
Juin	3 + **5**	8 couples
Juillet	5 + **8**	13 couples
août	8 + **13**	21 couples
septembre	13 + **21**	34 couples
octobre	21 + **34**	55 couples
novembre	34 + **55**	89 couples
décembre	55 + **89**	144 couples

Tab. 1. Croissance mensuelle des couples de lapins pendant une année.

On obtient ainsi au bout d'une année 377 couples de lapins. Le nombre total de couples chaque mois constitue les termes de la suite de Fibonacci (voir Tab. 2) :

u_1	u_2	u_3	u_4	u_5	u_6	u_7	u_8	u_9	u_{10}	u_{11}	u_{12}
1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144

Tab. 2. Douze premiers termes de la suite de Fibonacci.

En calculant les valeurs approchées des quotients de deux termes successifs de la suite de Fibonacci, on obtient le résultat présenté dans le tableau ci-dessous (voir Tab. 3) :

Termes de la suite de Fibonacci	**Quotients de deux termes successifs**
1 couple	
1 couple	$1/1 = 1$
2 couples	$2/1 = 2$
3 couples	$3/2 = 1{,}5$
5 couples	$5/3 = 1{,}666$
8 couples	$8/5 = 1{,}6$
13 couples	$13/8 = 1{,}625$
21 couples	$21/13 = 1{,}615$
34 couples	$34/21 = 1{,}619$
55 couples	$55/34 = 1{,}617$
89 couples	$89/55 = 1{,}618$
144 couples	$144/89 = 1{,}618$

Tab. 3. Quotients de deux termes successifs de la suite de Fibonacci.

On remarque que les trois derniers quotients tendent vers une valeur connue : le *nombre d'or* :

$$\varphi = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1{,}618\ldots$$

En utilisant un *raisonnement par récurrence* on démontre que

Chaque terme à partir du troisième est la somme des deux précédents.

La suite de Fibonacci est devenue célèbre par ses multiples représentations en relation avec le *nombre d'or* φ. En effet, on la retrouve dans la fleur de tournesol, dans la formation de certains coquillages, sur l'ananas, le chou romain ou sur la pomme de pin qui présentent tous une spirale d'or (voir Fig. 1).

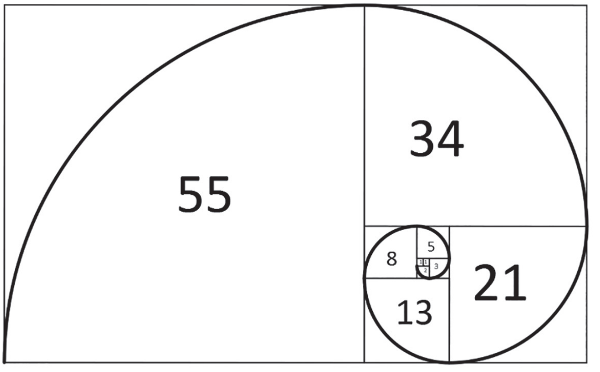

Fig. 1. Approximation d'une *spirale d'or* par la *spirale de Fibonacci*.

Sur la Figure 1, on obtient la *spirale de Fibonacci* en reliant les coins opposés de carrés dans un pavage composé de carrés de tailles 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, et 34.

Ainsi, l'universalité du nombre d'or semble provenir d'une part du fait qu'il fascina des peintres, des astronomes, des mathématiciens mais aussi des musiciens, des philosophes, des biologistes, etc., et d'autre part, du fait qu'on le retrouve à peu près partout et à presque toutes les époques dans la nature et dans l'art. Néanmoins, si la divine proportion, supposée harmonieuse, semble être présente dans l'architecture, la nature, la peinture, la poésie, la musique… de façon fortuite ou induite, aucune approche scientifique ne permet aujourd'hui de confirmer l'existence d'une transcendance esthétique qu'on serait censé lui attribuer[1].

Il faut ensuite attendre la fin du XVIII^e siècle pour voir apparaître les fondements modernes de la *dynamique des populations*[2] avec les travaux de l'économiste britannique Thomas Robert Malthus (1766-1834). Considérant une population[3] « idéale » constituée d'une seule *espèce animale* homogène, c'est-à-dire, dont il néglige les variations d'âge, de taille et de périodicité éventuelle pour la natalité ou la mortalité et qui vit seule dans un *milieu invariable* ou qui coexiste avec d'autres espèces sans influence directe ou indirecte, il fonde en 1798, avec son célèbre énoncé :

1. Jean-Marc Ginoux, *Petites chroniques scientifiques extraordinaires*, Paris, Ellipses, 2019.
2. La terminologie exacte devrait être « cinétique » des populations puisque l'interaction entre les espèces ne peut être représentée par des forces. Voir Serge Frontier & Denise Pichod-Viale, *Écosystèmes*, *structure*, *fonctionnement*, *évolution*, Paris, Dunod, 2001.
3. On désigne par population l'ensemble des individus d'une même espèce vivant sur un même territoire et pouvant se reproduire entre eux.

« Population, when unchecked, increases in a geometrical ratio[1] »,

le *paradigme*[2] de la croissance exponentielle[3].

Questions : Modélisation en temps discret ou en temps continu

2. a) Représenter l'évolution d'une population qui croit dans un rapport géométrique.

b) Exprimer cette évolution à l'aide d'une exponentielle.

Réponses

2. a) Si une population évolue dans un rapport géométrique, cela implique qu'il existe un nombre q tel que pour tout entier n, on ait : $u_n = u_0 \times q^n$, où u_0 est le premier terme, c'est-à-dire, le nombre d'individus de la population à l'instant initial.

b) En utilisant la relation $a^n = e^{n \, \mathrm{Ln}(a)}$, on obtient : $u_n = u_0 \times e^{n \, \mathrm{Ln}(q)}$. Il apparaît ainsi qu'une progression géométrique représente bien une croissance exponentielle. Si l'on remplace u_n par $N(t)$ et donc n par t, on obtient : $N(t) = N_0 \times e^{\mathrm{Ln}(q) \, t}$. On passe ainsi d'une modélisation en temps discret à une modélisation en temps continu.

Le *paradigme* de la croissance exponentielle consiste donc à supposer que l'accroissement du nombre $N(t)$ d'individus de cette population, pendant un court intervalle de temps, est proportionnel à $N(t)$. Ce qui se traduit par l'équation différentielle suivante :

$$\boxed{\frac{dN(t)}{dt} = \varepsilon N(t)} \qquad (1)$$

où ε est un facteur constant de proportionnalité qui représente le *coefficient d'accroissement* ou *taux de croissance*.

1. « Sans limitation, une population augmente dans un rapport géométrique [c'est-à-dire, de façon exponentielle]. »
2. Conception théorique dominante ayant cours à une certaine époque dans une communauté scientifique donnée, qui fonde les types d'explications envisageables, et les types de faits à découvrir dans une science donnée. Un paradigme est le modèle le plus représentatif relatif à une conception donnée. Par exemple, le paradigme du géocentrisme.
3. Thomas Robert Malthus, "An Essay on the Principle of Population," printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London, 1798.

Questions : Paradigme de la croissance exponentielle

3. a) Intégrer l'équation différentielle (1) de Malthus.

b) Représenter graphiquement sa solution.

Réponses

3. a) En divisant les membres de gauche et de droite par $N(t)$ et, en multipliant par dt, on obtient : $\frac{dN}{N} = \varepsilon dt$.

En intégrant chaque membre, on a : $\int \frac{dN}{N} = \int \varepsilon dt$.

Le membre de gauche s'intègre sans difficulté puisqu'il représente la primitive de u'/u qui est égale à $\text{Ln}|u| + \text{cte}$.

L'intégrale du membre de droite donne facilement : $\varepsilon t + \text{cte}$. On a donc :

$$\text{Ln}|N| + C_1 = \varepsilon t + C_2$$

où C_1 et C_2 représentent les constantes. L'exponentiation de cette dernière expression conduit à :

$$N(t) = e^{\varepsilon t + (C_2 - C_1)} = e^{(C_2 - C_1)} e^{\varepsilon t} = Ce^{\varepsilon t}$$

On suppose alors qu'à l'instant initial $t_0 = 0$, la population $N(t_0) = N_0$.

Il vient :

$$N(t_0) = Ce^{\varepsilon t_0} = C = N_0$$

La solution de l'équation différentielle (1) de Malthus s'écrit donc :

$$\boxed{N(t) = N_0 e^{\varepsilon t}} \qquad (2)$$

On remarque que la croissance de la population s'effectue bien dans un rapport géométrique, c'est-à-dire, selon le *paradigme de la croissance exponentielle*. Cette *loi de croissance exponentielle* est également appelée *loi de croissance malthusienne*.

b) La solution (2) de l'équation différentielle (1) de Malthus a été représentée graphiquement sur la Fig. 2, ci-dessous.

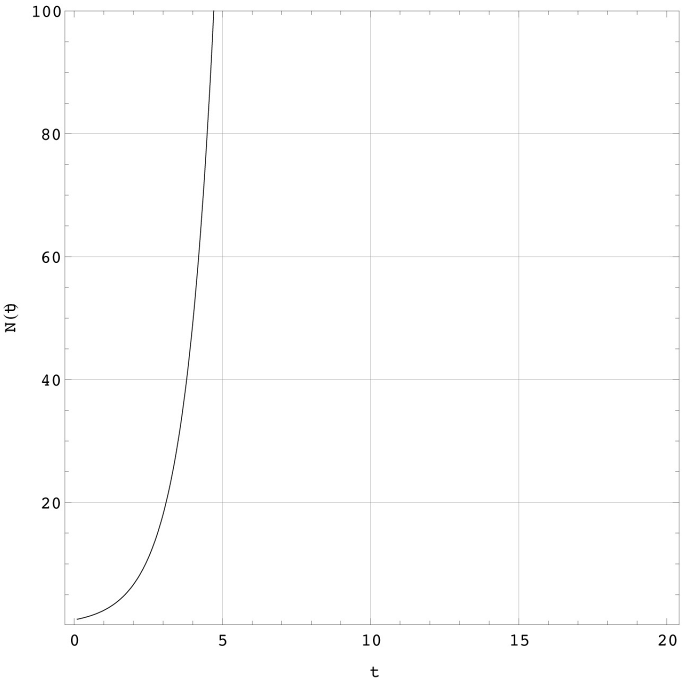

Fig. 2. Solution de l'équation différentielle de Malthus.

La *loi de croissance exponentielle* ou *loi de croissance malthusienne* ne tient pas en compte les limites que le *milieu* impose à la croissance. Bien qu'elle soit en désaccord avec les faits, elle influença profondément les travaux du naturaliste anglais Charles Darwin (1809-1882) sur la sélection naturelle. En effet, Darwin[1] fonda l'idée de « survie du plus apte » sur l'impossibilité d'une croissance indéfinie des populations. Il illustra cette impossibilité par une superbe parabole figurant la descendance d'un couple d'éléphants qui, dans des conditions optimales, couvrirait la surface de la Terre en quelques siècles[2]. Cependant, on constate, lors d'expériences en laboratoire que les prévisions de la *loi malthusienne* restent correctes sur de petits effectifs, tandis qu'il y a divergence pour des valeurs élevées de la population. On est donc amené à conclure que la *loi exponentielle* reste valable tant que la densité de la population ne sature pas le *milieu*.

1. Charles Darwin, *On the Origin of Species*, Londres, John Murray, 1859.
2. On trouve également un exemple de cette impossibilité dans le film de V.A. Kostitzin et J. Painlevé intitulé : « Images Mathématiques de la Lutte pour la Vie », 1937, Médiatèque du Palais de la découverte, Paris.

C'est à partir de ces considérations que le biologiste belge Pierre-François Verhulst (1804-1849) proposa en 1838 un modèle tenant compte de la limitation imposée par l'effectif croissant d'une population[1].

$$\boxed{\frac{dN(t)}{dt} = \varepsilon N(t) - \lambda N^2(t) = \varepsilon N(t)\left(1 - \frac{1}{K} N(t)\right)} \qquad (3)$$

où ε représente le *coefficient d'accroissement* ou *taux de croissance*. Le second coefficient $\lambda = \varepsilon / K$ trouve son origine dans une interprétation « mécaniste » du phénomène. Verhulst admet que la croissance est limitée par une sorte de « frottement » intérieur à la population, c'est-à-dire, qu'à ressources égales, plus le nombre d'individu est élevé, plus il est difficile de se nourrir donc de croître. Le facteur *K* appelé *carrying capacity* en anglais correspond à la *capacité de charge* du milieu à supporter la croissance de la population et représente la *population limite* au-delà de laquelle elle ne peut plus croître. Cette loi, à laquelle Verhulst donne le nom de *logistique*, est radicalement différente de celle de Malthus en ce sens qu'elle impose une valeur limite à la population.

Questions : Croissance logistique de Verhulst

4. a) Intégrer l'équation différentielle (3) de Verhulst.

b) Représenter graphiquement sa solution.

Réponses

4. a) En divisant les membres de gauche et de droite par $N(t)\left(1 - N(t)/K\right)$ et, en multipliant par dt, on obtient : $\dfrac{dN}{N(1 - N/K)} = \varepsilon dt$.

On remarque alors que $\dfrac{1}{N(1 - N/K)} = \dfrac{A}{N} + \dfrac{B}{1 - N/K}$.

En procédant par identification, on montre que $A = 1$ et $B = 1/K$. On a :

$$\int \frac{dN}{N(1 - N/K)} = \int \frac{dN}{N} - \int \frac{-dN/K}{1 - N/K} = \varepsilon dt$$

Le membre de gauche s'intègre sans difficulté puisqu'il représente la primitive de u'/u qui est égale à $\mathrm{Ln}|u| + \mathrm{cte}$.

L'intégrale du membre de droite donne facilement : $\varepsilon t + \mathrm{cte}$. On a donc :

$$\mathrm{Ln}|N| - \mathrm{Ln}|1 - N/K| + C_1 = \varepsilon t + C_2$$

1. Pierre François Verhulst, « Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement », *Correspondance Mathématique Physique*, X, pp. 113-121, 1838.