Étude qualitative des équilibres d'un modèle dynamique de population

Alain Stucki, lycée cantonal de Porrentruy

Introduction

Ce texte fait référence à un chapitre d'un cours que j'ai déjà donné trois fois à des élèves de l'option spécifique «Physique et applications des mathématiques» au lycée de Porentruy. Cette thématique a toujours intéressé les étudiants.

Par dynamique de population, on entend l'étude de la variation du nombre d'individus d'un groupe d'êtres vivants au cours du temps. Ce type d'analyse est essentiel pour contrôler la gestion de la pêche ou de la chasse, pour prévoir le nombre d'individus nécessaires à la réintroduction d'une espèce animale dans un environnement, etc..

Le but des modèles est de prédire le type d'évolution d'une population donnée soumise ou non à des contraintes, c'est-à-dire savoir si la population reste stable, si elle est croissante ou décroissante et s'il existe des risques d'extinction (e.g. pour une population animale utile à l'homme) ou d'explosion (e.g. pour des nuisibles à l'homme).

Dans cet article, nous allons donner quelques outils permettant une étude qualitative des équilibres des solutions de l'équation différentielle liée à une dynamique.

Le modèle logistique comme exemple introductif

C'est vers 1840 que le mathématicien belge Pierre Verhulst propose un modèle de croissance de la population non exponentiel qu'il nomma «logistique» (ceci en réponse au modèle exponentiel et sans frein proposé par Thomas Malthus vers 1800).

Soit $P(t)$ l'effectif d'une population à l'instant t. En écrivant que le taux de variation est proportionnel au nombre d'individus présents à l'instant t, soit

$$\frac{dP}{dt} = r\,P$$

on obtient le modèle malthusien avec un taux de croissance relatif r constant

$$\frac{1}{P}\,\frac{dP}{dt} = r.$$

L'idée de Verhulst est de supposer que si la croissance d'une population est effectivement exponentielle lorsque le nombre d'individus est faible, elle se stabilise petit à petit vers une capacité maximale à cause de ressources (nourriture, grandeur du territoire, etc.) limitées. Le taux de croissance relatif doit donc diminuer lorsque la population P augmente. Pour tenir compte de ces constatations, Verhulst imagine que le taux de natalité $n(P)$ est une fonction affine décroissante (voire constante), et que le taux de mortalité $m(P)$ est une fonction affine croissante. Le taux de croissance relatif devient $(n(P) - m(P))$, et on peut écrire

$$\frac{1}{P}\,\frac{dP}{dt} = (n(P) - m(P)).$$

Compte tenu du type des fonctions $n(P)$ et $m(P)$ et en supposant que le taux de croissance est positif pour P petit, l'équation peut s'écrire

$$\frac{dP}{dt} = P\,(r - q\,P) \quad r, q \geq 0 \quad \text{ou encore} \quad \frac{dP}{dt} = r\,P\,(1 - \frac{P}{K}) \quad r, K \geq 0, \tag{1}$$

cette dernière version étant la forme la plus courante de l'équation logistique.

On remarque facilement que le taux de croissance relatif est bien proche de r lorsque la population P est petite, qu'il diminue lorsque P augmente et qu'il devient même négatif lorsque la population dépasse la valeur K.

L'équation (1) est à variable séparable et moyennant une petite décomposition en éléments simples, on obtient les solutions qui sont de la forme

$$P(t) = \frac{K}{1 + A\,e^{-rt}} \quad \text{où} \quad A = \frac{K - P_0}{P_0} \quad \text{et} \quad P_0 = P(0)$$

Voici trois solutions (FIG.1) dessinées dans le champ de vecteurs correspondant à une équation logistique.

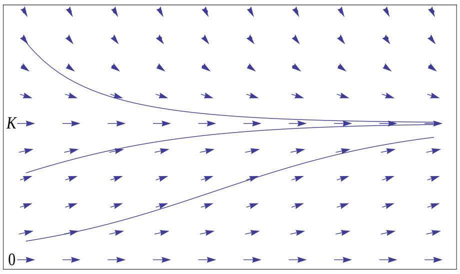


FIGURE 1

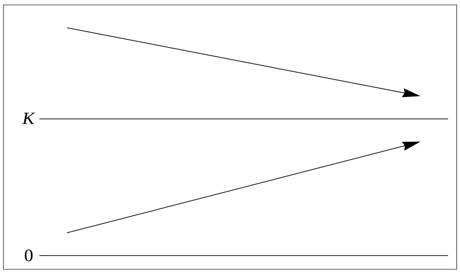


FIGURE 2

Il est intéressant de remarquer que $P = K$ est un *équilibre stable* ou *attractif*. En effet, quelle que soit la population au temps $t = 0$ (mais non nulle), la courbe d'évolution est attirée par $P = K$. Autrement dit, dès que l'on s'éloigne de cet équilibre, on est condamné à y revenir. Cette valeur K est appelée *capacité maximale*, ou *capacité biotique* ou encore *capacité d'accueil.*

Par contre l'équilibre $P = 0$ est *instable* : dès que l'on s'en écarte un peu, on s'en éloigne définitivement.

En fait, la résolution complète est souvent inutile (et souvent impossible !). La connaissance des équilibres et la variation des solutions suffisent pour établir le graphique de la FIG.2 qui renseigne parfaitement sur l'évolution de la population.

Recherche des équilibres et de leurs natures

On va s'intéresser à une dynamique $P(t)$ qui satisfait une équation de la forme

$$\frac{dP(t)}{dt} = f(P(t)). \tag{2}$$

On appelle *population d'équilibre* un nombre P^* tel que $P(t) = P^*$ pour tout $t \geq 0$. Il s'agit d'une solution constante de l'équation différentielle et par conséquent sa dérivée est nulle. On a donc la condition $f(P^*) = 0$.

Résultat 1 *Les populations d'équilibre P_i^* d'une dynamique de type* (2) *sont les zéros de la fonction f.*

Notons que pour des dynamiques de type (2), le champ de vecteurs donne des pentes identiques sur les horizontales $P(t) = constante$ car f dépend de la fonction $P(t)$ sans dépendre explicitement de la variable t (e.g. FIG.1). Ainsi, le signe de la fonction $f(P(t)) = P'(t)$ donne le sens de variation des solutions $P(t)$ quand la population initiale se situe entre deux équilibres ou au-delà de l'équilibre le plus grand.

Une caractérisation de la nature d'un équilibre peut se faire à l'aide de $f'(P)$.

Résultat 2 *Si $f'(P^*) < 0$ (respectivement $f'(P^*) > 0$), alors P^* est un équilibre stable (respectivement instable). Si $f'(P^*) = 0$, alors on ne peut pas conclure.*

Ce résultat se justifie ainsi : si $f'(P^*) < 0$, alors la courbe représentative de f est décroissante au voisinage du point P^* et le taux de variation de $P(t)$ passe de valeurs positives à des valeurs négatives. Par conséquent, dans un voisinage de P^* ne contenant pas d'autre équilibre, les courbes $P(t)$ où la population initiale est plus petite que P^* sont croissantes et celles où la population initiale est plus grande que P^* sont décroissantes ; ces courbes n'ont pas d'autres choix que d'avoir un comportement asymptotique $P(t) = P^*$ et l'équilibre est stable. Le raisonnement est identique si $f'(P^*) > 0$ pour un équilibre instable.

Exemples

1. Si on applique les résultats ci-dessus à la fonction logistique, les points d'équilibre s'obtiennent en résolvant $f(P) = r\,P\,(1 - \frac{P}{K}) = 0$ et on trouve bien les deux points d'équilibre $P_1^* = 0$ et $P_2^* = K$.
   La nature de ces points s'étudie via la dérivée seconde. Calculons $f'(P) = r\,(1 - \frac{2P}{K})$, $f'(0) = r$ et $f'(K) = -r$. En supposant r positif (taux de croissance intrinsèque de la population si P petit), on obtient bien que $P_1^* = 0$ est un équilibre instable et que $P_2^* = K$ est un équilibre stable.

2. Considérons la dynamique correspondant à l'équation
   $$\frac{dP}{dt} = f(P) = 0.1\,P - 6\sqrt{P}$$
   Cette dynamique pourrait correspondre à une population d'insectes qui se regroupent en essaim ou une population de poissons qui se regroupent en banc. Le taux de croissance intrinsèque serait de 0.2 mais un taux de mortalité élevé existerait pour les individus se trouvant à la périphérie du groupe (existence de prédateurs, victimes du froid, etc.).
   Les équilibres sont donnés par $f(P) = 0$, et on obtient $P_1^* = 0$ et $P_2^* = 3600$. Comme $f'(P) = 0,1 - \frac{3}{\sqrt{P}}$, $f'(0)$ n'existe pas et on ne peut pas conclure quant à la nature de $P_1^* = 0$. Par contre, l'équilibre est instable en $P_2^* = 3600$ car $f'(3600) = 0,05 > 0$.
   La nature de $P_2^* = 3600$ et le signe de $f(P(t)) = P'(t)$ (FIG. 3) permettent d'établir le schéma de la FIG. 4 qui nous donne l'évolution des solutions

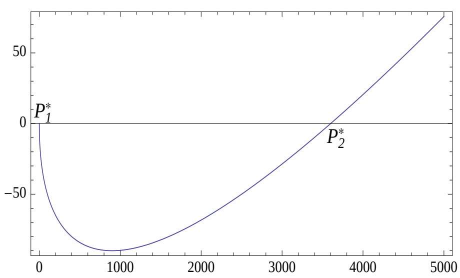


FIGURE 3

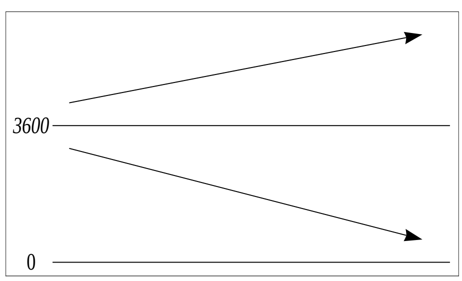


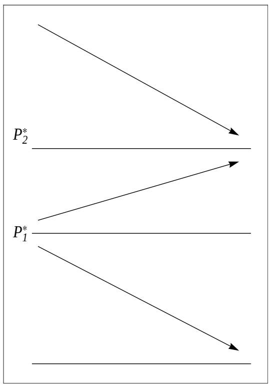
FIGURE 4

Ainsi, l'équilibre $P_1^* = 0$ est attractif. De plus, il y a explosion si la population initiale dépasse 3600 (ce qui serait problématique dans le cas d'une population de nuisibles), et extinction si la population initiale est inférieure à 3600 (ce qui serait problématique dans le cas d'une population qui constitue une ressource alimentaire pour l'homme).

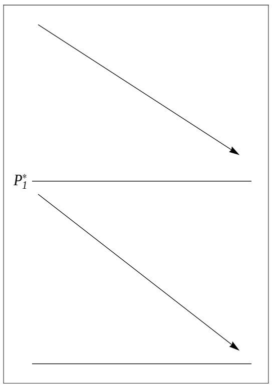
3. Étude d'un modèle de pêche avec prélèvement constant.
   On suppose que la dynamique d'une population de poissons est de type logistique en absence d'exploitation. Si on décide d'effectuer un prélèvement constant q, l'évolution de la taille de la population peut être modélisée par

   $$\frac{dP}{dt} = f(P) = r\,P\,(1 - \frac{P}{K}) - q.$$

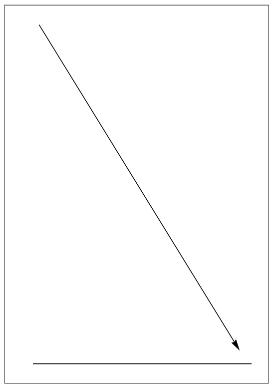
   Les équilibres sont donnés par $f(P) = 0$, et on obtient $P_{1,2}^* = \frac{Kr \pm \sqrt{Kr(Kr-4q)}}{2r}$.
   1) Si $q > \frac{Kr}{4}$, alors il n'y a pas d'équilibre (discriminant négatif car $K, r, q > 0$).
   2) Si $q = \frac{Kr}{4}$, alors il existe un unique équilibre $P_1^* = \frac{K}{2}$.
   3) Si $q < \frac{Kr}{4}$, alors il y a deux équilibres $P_{1,2}^* = \frac{Kr \pm \sqrt{Kr(Kr-4q)}}{2r}$.
   Afin de déterminer la nature des équilibres, calculons $f'(P) = r\,(1 - \frac{2P}{K})$.
   Dans le cas 2), $f'(\frac{K}{2}) = 0$ et on ne peut pas conclure.
   Dans le cas 3), $f'(P_1^* = \frac{Kr - \sqrt{Kr(Kr-4q)}}{2r}) = \frac{\sqrt{Kr(Kr-4q)}}{K} > 0$ indique que l'équilibre P_1^* est instable, et $f'(P_2^* = \frac{Kr + \sqrt{Kr(Kr-4q)}}{2r}) = -\frac{\sqrt{Kr(Kr-4q)}}{K} < 0$ atteste d'un équilibre stable en P_2^*.
   Ces résultats et le signe du graphe de la fonction $f(P)$ (parabole tournée vers le bas) nous permettent d'établir les graphiques correspondant à chacun des trois cas.



$q < \frac{Kr}{4}$



$q = \frac{Kr}{4}$



$q > \frac{Kr}{4}$

   La décision d'octroyer un quota de pêche doit évidemment dépendre des évolutions décrites par ces graphiques. On note en particulier que pour les deux premiers cas, si la population initiale de poissons est inférieure à P_1^*, un quota satisfaisant la condition du cas respectif mène à l'extinction. Dans le troisième cas, tous les quotas $q > \frac{Kr}{4}$ mènent à l'extinction, quelle que soit la population initiale.

Dans un prochain article, je traiterai de dynamiques à deux espèces en compétition. A+.

Références

[1] Analyse Volume 1. Fonctions d'une variable, James Stewart, p. 537-544
[2] Cours de Licence SV1 des professeurs Diener : http ://math.unice.fr/∼diener/