université PARIS-SACLAY — FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY

Dynamique d'une population

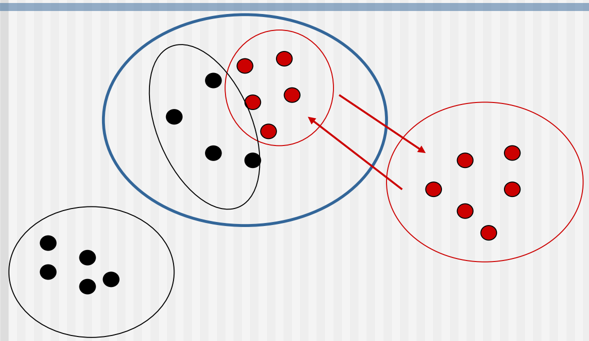
Le pouvoir de la reproduction

Marc Girondot, Université Paris Sud

Les lapins d'Australie

- Octobre 1859, un colon britannique nommé Thomas Austin importe en Australie douze couples de lapins pour varier les cibles lors de ses chasses. Quelques lapins finissent par s'échapper de leur enclos suite à un incendie.
- Ils étaient 22 millions, 6 ans plus tard.

Définitions



Population: ensemble d'individus de la même espèce vivant au même endroit

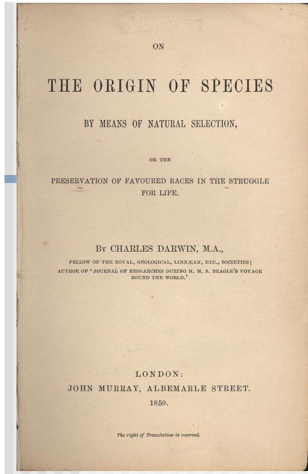
Métapopulation: ensemble de populations de la même espèce échangeant des individus

Communauté: ensemble de populations d'espèces différentes vivant au même endroit

Plan

- Dynamique d'une population
  - Croissance exponentielle
    - Modèle à temps discret
    - Modèle à temps continu
  - Croissance logistique
    - Modèle en temps continu
    - Modèle en temps discret et cas particulier

DYNAMIQUE D'UNE POPULATION EN RESSOURCES NON-LIMITÉES


ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

BY CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNÆAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

Charles Darwin, dans *The origin of Species*, écrit:

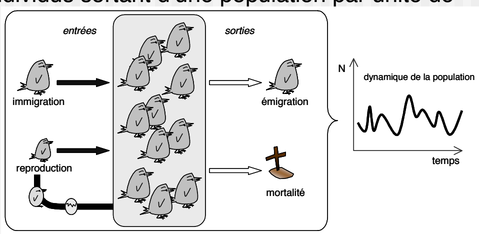
- *"There is no exception to the rule that every organic being naturally increases at so high a rate, that if not destroyed, the earth would soon be covered by the progeny of a single pair."*

Il n'y a pas d'exception au fait que toutes les espèces croissent à une vitesse telle, que si elles n'étaient détruites, la terre serait couverte rapidement par la descendance d'un seul couple.

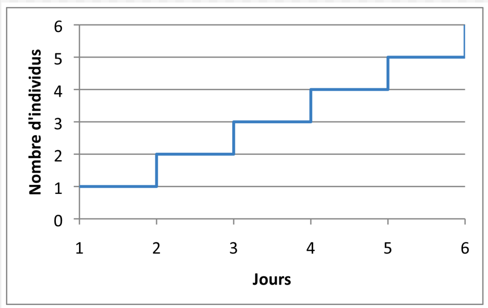
Quatre processus modifient la dynamique d'une population

- Naissance, B = nombre de nouveaux-nés dans une population par unité de temps
- Morts, D = Nombre de morts dans une population par unité de temps
- Immigration, I = Nombre d'individus arrivant dans une population par unité de temps
- Emigration, E = Nombre d'individus sortant d'une population par unité de temps

ΔN=B+I-D-E



Assumons que vous modélisez une population de moineaux et que chaque jour apparaît un nouveau moineau, *i.e.*, B=1, D=0.



Croissance arithmétique

Taux de croissance *per capita*

Les populations naturelles ne changent pas d'un nombre constant, mais plutôt chaque individu a une potentialité de se reproduire. Le changement est donc fonction de la taille de la population.

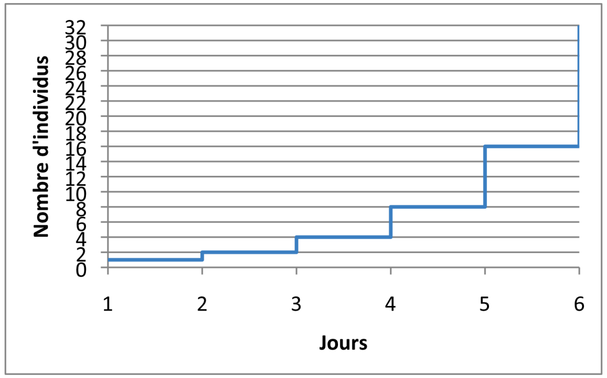
Tb = B/N, taux de naissance *per capita*

Td = D/N, taux de décès *per capita*

N = Taille totale de la population

Le taux de croissance *per capita* est donc Tb-Td = r

Donc si chaque moineau peut se reproduire dans chaque intervalle de temps.



Croissance géométrique

An Essay on the Principle of Population

An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers.

Thomas Malthus

London

Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard

1798.

Thomas Malthus

1766-1834

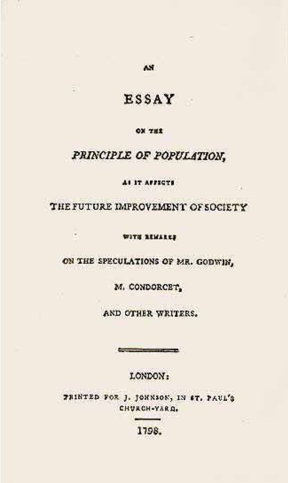
Chapelle de Okewood

L'origine

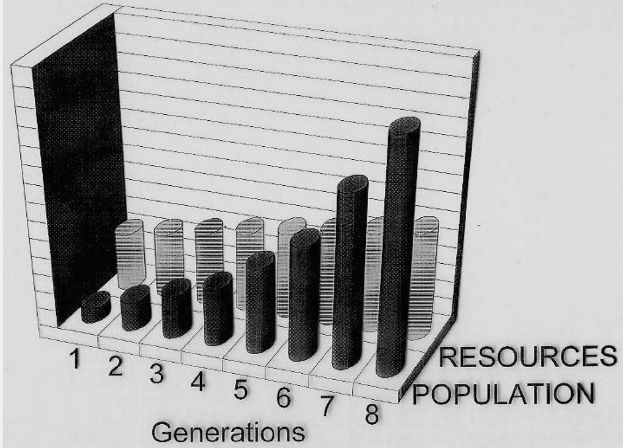
- Lorsqu'il réfléchissait à Essai sur le principe de population (paru en 1798), Malthus officiait à Okewood, un village du Sud-Ouest de l'Angleterre où, entre 1792 et 1794, on enregistra 51 baptêmes et 12 funérailles… Dans cette région arriérée, la population augmentait rapidement et, avec elle, le nombre des pauvres.

Taking the population of the world at any number, a thousand millions, for instance, the human species would increase in the ratio of -- 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc. and subsistence as -- 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, etc. In two centuries and a quarter, the population would be to the means of subsistence as 512 to 10: in three centuries as 4096 to 13, and in two thousand years the difference would be almost incalculable, though the produce in that time would have increased to an immense extent.

« Prenez la population du monde à n'importe quel nombre, un milliard par exemple, le nombre d'humain augmentera selon un ratio de _1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc. et les ressources comme _1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, etc. En 225 ans, la population en comparaison des ressources sera de 512 pour 10; en 300 ans comme 4096 pour 13 et en 2000 ans la différence sera pratiquement incalculable même si les ressources à cette époque auront augmenté énormément. »


AN
ESSAY
ON THE
PRINCIPLE OF POPULATION,
AS IT AFFECTS
THE FUTURE IMPROVEMENT OF SOCIETY
WITH REMARKS
ON THE SPECULATIONS OF MR. GODWIN,
M. CONDORCET,
AND OTHER WRITERS.
LONDON:
PRINTED FOR J. JOHNSON, IN ST. PAUL'S CHURCH-YARD.
1798.

Le dilemme de Malthus

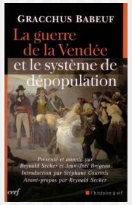


Guerre de Vendée, 1793-1794

François Noël Babeuf
1760-1797

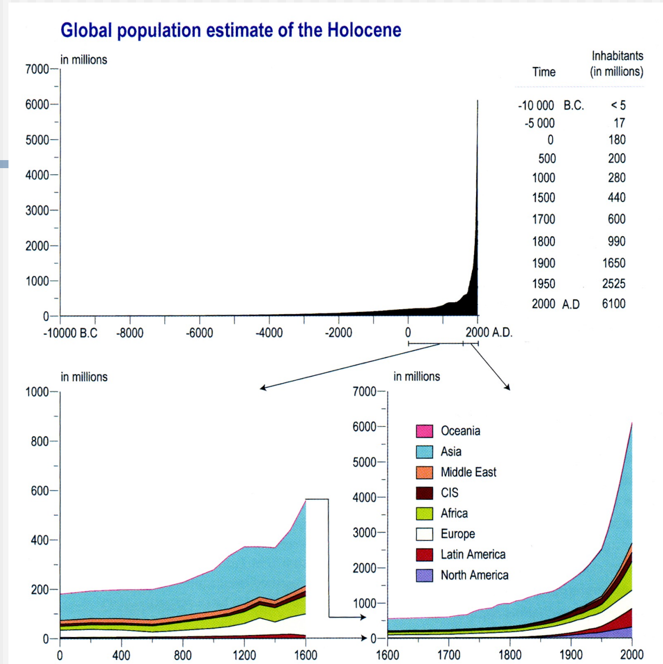
Les prémices en France

Dans ***La Guerre de Vendée et le système de dépopulation*** (1794) Gracchus Babeuf accuse la Convention nationale (21 septembre 1792-26 octobre 1795) d'avoir délibérément organisé un génocide en Vendée :



Sur la justification des massacres… « Que d'ailleurs un dépeuplement était indispensable, parce que, calcul fait, la population française était en mesure excédente des ressources du sol, et des besoins de l'industrie utile: c'est-à-dire, que les hommes se pressaient trop chez nous pour que chacun y pût vivre à l'aise. »

Croissance de la population humaine



Time		Inhabitants (in millions)
-10 000	B.C.	< 5
-5 000		17
0		180
500		200
1000		280
1500		440
1700		600
1800		990
1900		1650
1950		2525
2000	A.D	6100

Modèle discret de croissance

- La plupart des organismes se reproduisent de façon annuelle.
- Donc la croissance de la population s'effectue durant la saison de reproduction.
- Une telle croissance ou décroissance dans les populations pendant un intervalle de temps discret produit une croissance géometrique.

Croissance géométrique

La fraction de la taille de la population d'une année par rapport à celle de l'année précédente (ou du pas de temps précédent) est = λ

$\lambda = N_{t+1} / N_t$ t est une unité arbitraire de temps

Donc $N_{t+1} = N_t \lambda$

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

Modèle continu de la croissance

La population humaine croît de façon continue.

Il n'y a pas de période de reproduction particulière dans l'année même si on détecte une fluctuation dans l'année.

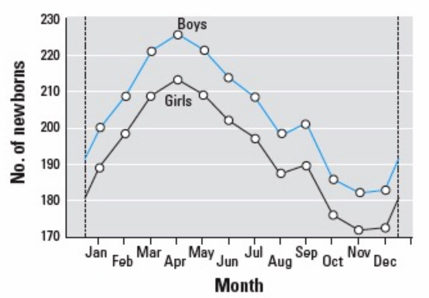
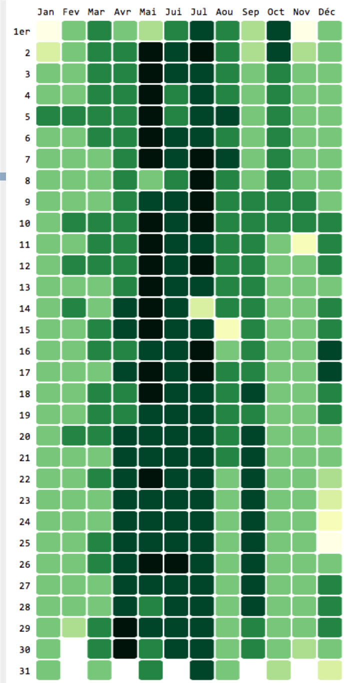


Figure 2. Seasonal variation (mean number per month) in the annual rates of living newborn boys and girls in the Czech Republic calculated from 1950–1999 data. To eliminate the problem arising from the varying number of days in a month (e.g., 31 days in January, 28 or 29 in February) for a total of 600 months, we calculated the mean number of newborns per day; we used that number to calculate a mean value for each month in a year.

Environmental Health Perspectives Volume 115, Number 12, December 2007

Et en France…

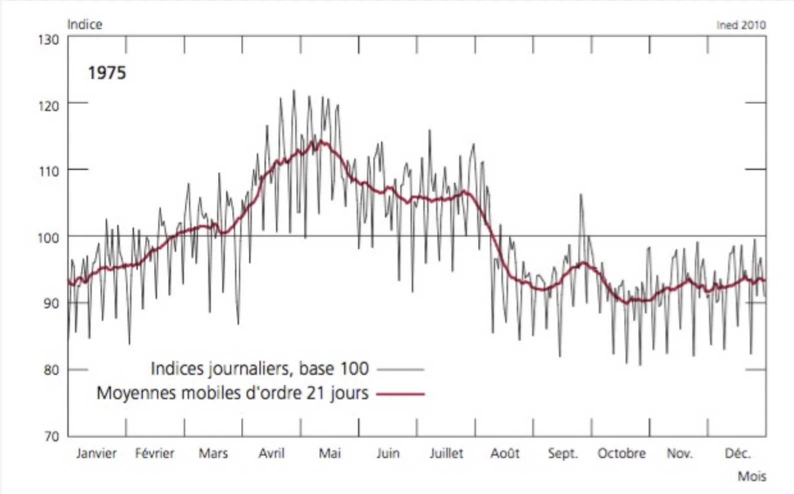
Discussion de cause proximale et cause ultime



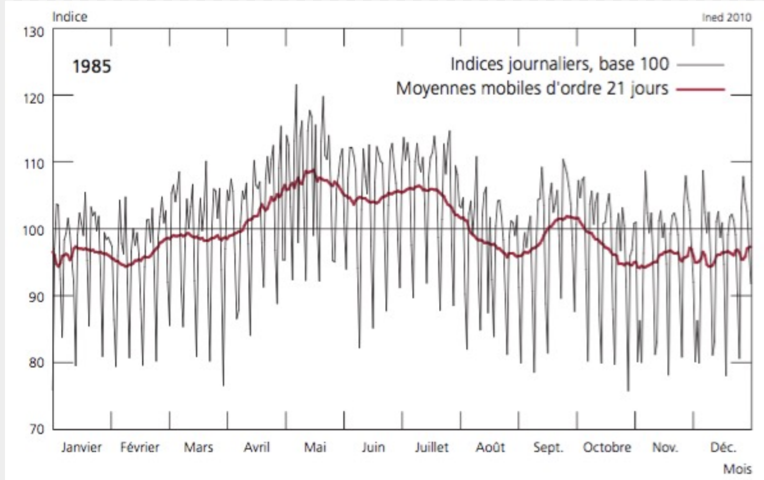
Jours favorables pour les naissances en France, moyennes de 1968 à 2010

Régnier-Loilier A. 2010 Evolution de la saisonnalité des naissances en France de 1975 à nos jours. Population-F 65(1), 147-190.

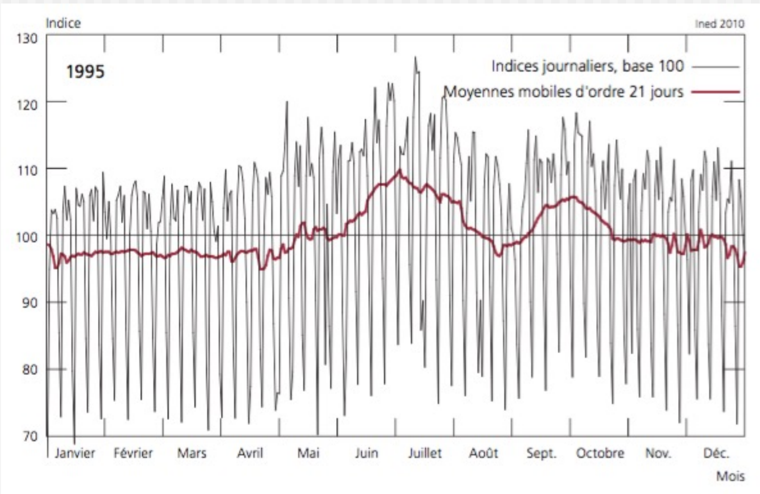
Suivi temporel de la saisonalité - 1975



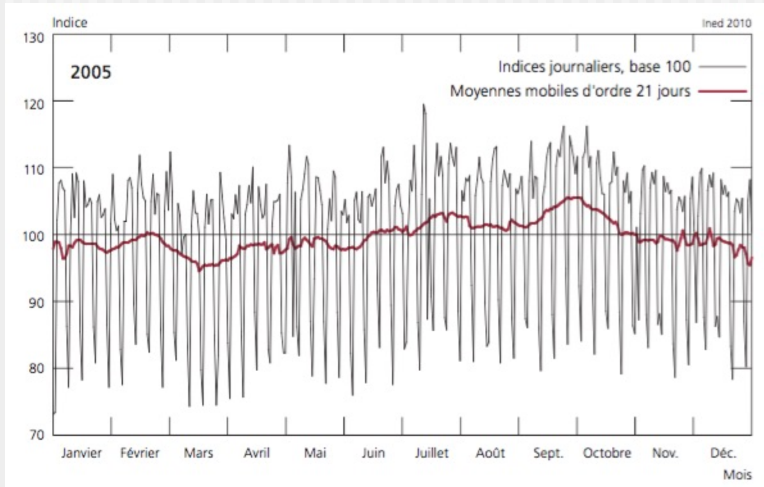
Suivi temporel de la saisonalité - 1985



Suivi temporel de la saisonalité - 1995



Suivi temporel de la saisonalité - 2005



Origine des fluctuations…

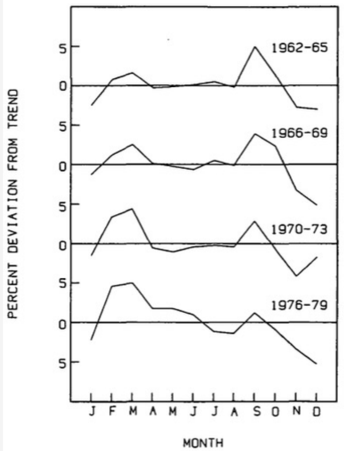


FIGURE 1 *Seasonal distributions of births in four-year groups, Australia 1962 to 1979.*

Mathers C.D., Harris R.S. 1983 Seasonal distribution of births in Australia. International Journal of Epidemiology 12(3), 326-331.

Modèle continu de la croissance

Pour les populations qui se reproduisent de façon continue, des équations différentielles sont utilisées. Rappelons que r = Tb - Td (taux intrinsèque d'accroissement aussi appelé paramètre Malthuséen). L'équation est:

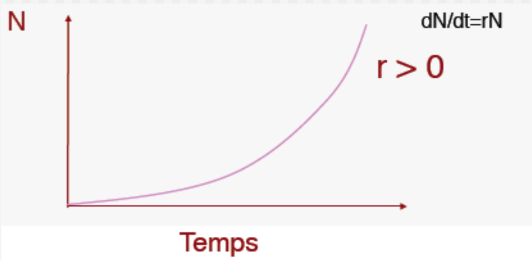
$$\frac{dN}{dt} = r\,N$$

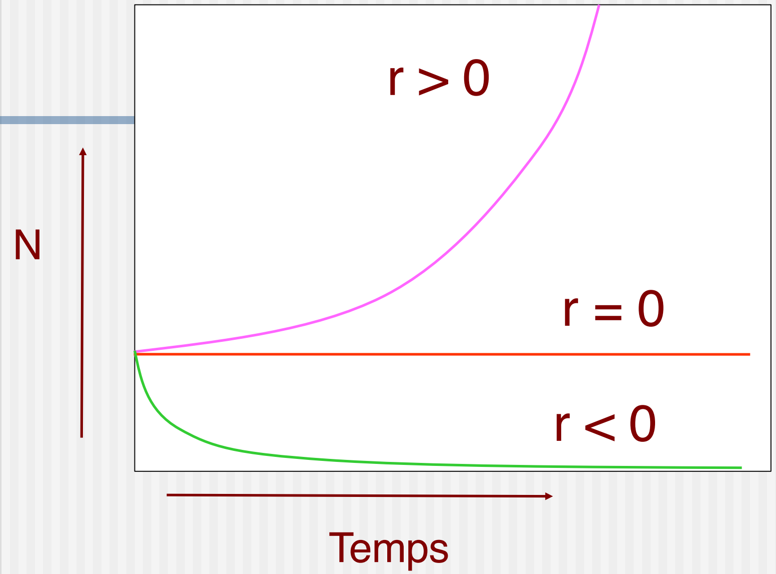
La solution de cette équation est:

$$N_t = N_0\, e^{rt}$$

Croissance exponentielle

- Une croissance exponentielle résulte d'une accélération continue de la courbe du nombre d'individus dont la pente varie directement en fonction de la taille de la population.





Exemple

A la fin des années 1970's le taux d'accroissement intrinsèque des mésanges était de 9,9% ou r=0,099 et celui des rouges-gorges de 15% ou r=0,15.

Une façon plus intuitive de comparer la croissance des populations est d'utiliser le temps de doublement de la taille de la population. C'est le temps mis par une population pour doubler son effectif pour une valeur fixée de r.

Temps de doublement

On cherche la valeur t=T pour laquelle $N_T=N_0\ e^{rT}$ est égale au double de N_0 donc $N_T = (2)\ N_0$

$2N_0 = N_0\ e^{rT}$,diviser les deux côtés par N_0

$2 = e^{rT}$

Prendre le ln des deux côtés

$\ln(e^{rT}) = rT \ln e$ or $\ln e = 1$

$\ln 2 = rT$

$\ln 2/r = T$ et comme $\ln 2 = 0{,}693$ donc

Le temps de doublement est $T = 0{,}693/r$

Pour résumer, nous avons introduit deux modèles de croissance équivalents:

1) Une équation basée sur une différence (intervalle de temps discret) $N_{t+1} = N_t\lambda$, ou $N_t = N_o\ \lambda^t$

Le temps de doublement est $T = \ln 2 / \ln \lambda$

2) Une équation différentielle (temps continu) $dN/dt = rN$ avec pour solution $N_t = N_o\ e^{rt}$

Le temps de doublement est $T = \ln 2 / r$

Comment comparer ces deux modèles?

- Noter que l'équation de croissance géométrique est la même que celle de la croissance exponentielle avec λ à la place de e^r.

$$N_t = N_o\ e^{rt} \qquad N_t = N_o\ \lambda^t$$

- Il existe une correspondance directe entre r et ln λ, avec r un taux d'accroissement instantané et λ un taux d'accroissement discret.

Pour une population stable: λ=1 et r=0

Modèle exponentiel de la croisssance d'une population

Conditions requises pour que le modèle de Malthus puisse être utilisé

- Ressources non-limitantes
- Identité des individus composant la population
- Pas de migration
- Constance du paramètre r
- Pas d'effet stochastique

Quels sont les facteurs pouvant influencer le taux d'accroissement ?

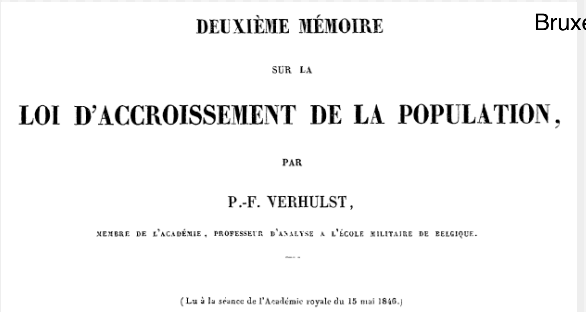
- Facteurs de l'environnement (spatiaux et temporels)
  - climat
  - humidité
  - température
  - etc.
- Densité de la population
- Facteurs stochastiques
- Densité des autres populations
  - Cela devient un modèle à plus d'une espèce.

Est-ce que la croissance exponentielle est réaliste ?

- Comme Darwin et avant lui Malthus l'avaient noté, les croissances exponentielles ou géométriques produisent rapidement un nombre astronomique d'individus.
- Il doit donc exister des facteurs qui limitent ou arrêtent la croissance.
- En particulier, les ressources et l'espace sont de tailles finies.
- Une population à très forte densité a aussi une augmentation de transmission de maladies.

DYNAMIQUE D'UNE POPULATION EN RESSOURCES LIMITÉES

Pierre François Verhulst
28 octobre 1804 - 15 février 1849
Bruxelles



DEUXIÈME MÉMOIRE

SUR LA

LOI D'ACCROISSEMENT DE LA POPULATION,

PAR

P.-F. VERHULST,

MEMBRE DE L'ACADÉMIE, PROFESSEUR D'ANALYSE A L'ÉCOLE MILITAIRE DE BELGIQUE.

(Lu à la séance de l'Académie royale du 15 mai 1846.)

Croissance logistique

En 1838, le mathématicien Belge Pierre François Verhulst modifie le modèle de Malthus pour permettre au taux d'accroissement de dépendre de la taille de la population:

- Il utilise une modification de l'équation décrivant la croissance exponentielle pour décrire l'effet de la densité de la population.

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\left(1-\frac{N}{K}\right)$$

où K est la capacité de charge de l'environnement et r le taux d'accroissement maximal.

Croissance logistique

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\left(1-\frac{N}{K}\right)$$

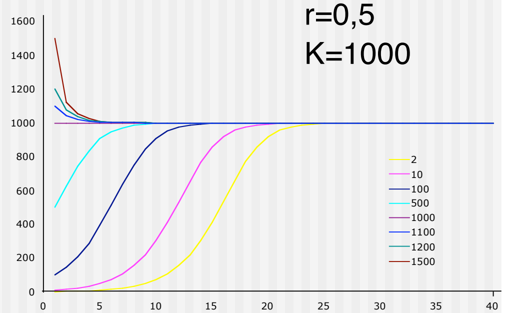
- Si N→0 alors N/K→0 et 1-N/K→1 alors $\frac{dN}{dt} \to r\,N$
- Si N=K alors N/K=1 et 1-N/K=0 alors $\frac{dN}{dt} = 0$
- Si N>K alors N/K>1 et 1-N/K<0 alors $\frac{dN}{dt} < 0$

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}$$

Croissance logistique.

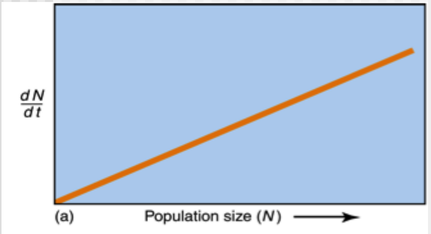
- Lors d'une croissance logistique, la taille de la population tend vers la capacité de charge, K.
- Tant que la taille de la population ne dépasse pas K, la population continue de croître.
- Quand N excède K, la population décroît.
- Donc K est la situation d'équilibre d'une population sous l'effet d'une croissance logistique.

r=0,5
K=1000

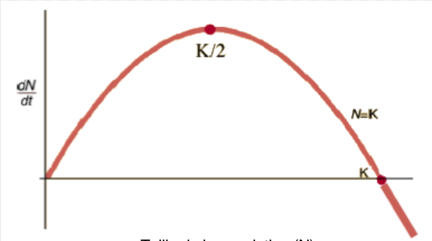


Comparaison d'une croissance exponentielle & et d'une croissance logistique

Croissance exponentielle

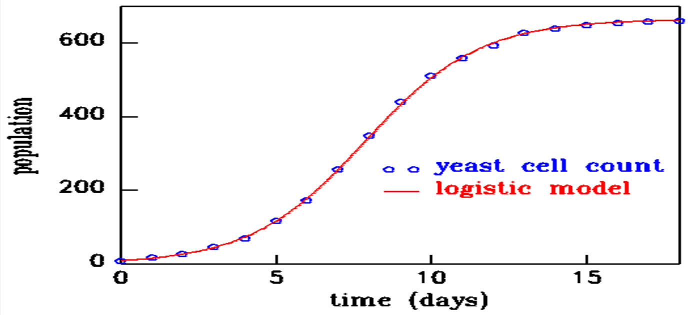


Croissance logistique



Est-ce que ce modèle est réaliste?

- Des études en laboratoire et *in natura* d'animaux ou de plantes ont montré qu'il existe bien des effets dépendant de la densité dans la croissance des organismes.



Modèle logistique de la croisssance d'une population

Conditions requises pour que le modèle de Verhulst puisse être utilisé

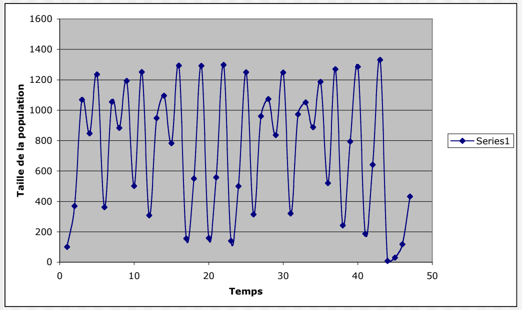
- Ressources limitées
- Identité des individus composant la population
- Pas de migration
- Constance des paramètres r et K
- Pas d'effet stochastique

CAS PARTICULIER DU MODÈLE LOGISTIQUE

Cas particulier: que penser de cette dynamique ?

Soit un modèle logistique où K est la capacité de charge de l'environnement

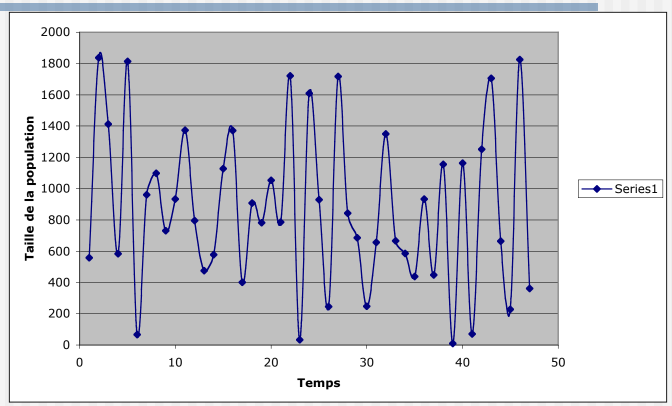
$$\frac{dN}{dt} = r\,N\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$



K=1000
r=3
N0=100

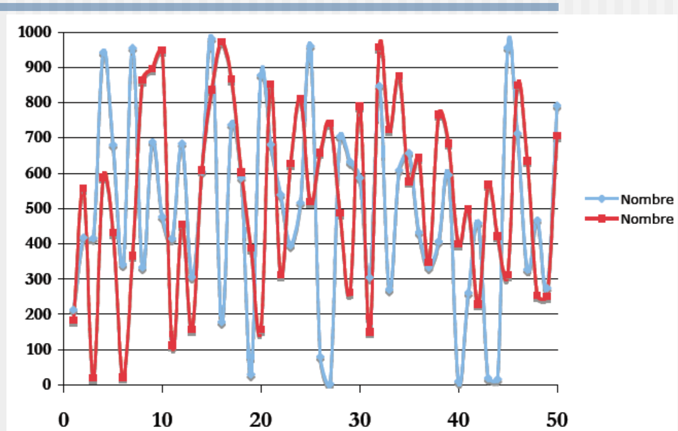
Est-ce une fluctuation aléatoire ?

Exemple d'une dynamique stochastique



Connaissant N_t, on ne peut faire aucune prédiction sur N_{t+1}

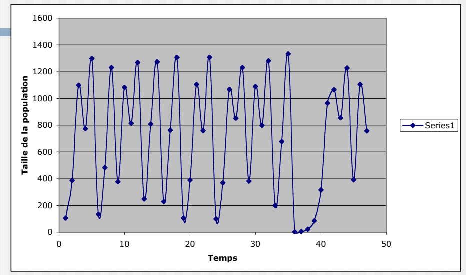
Exemple d'une dynamique stochastique



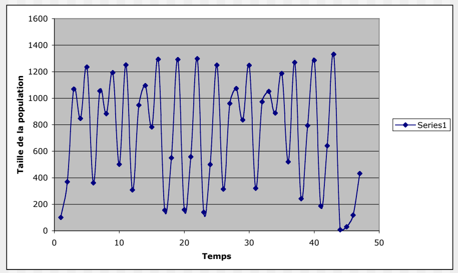
Connaissant N_t, on ne peut faire aucune prédiction sur N_{t+1}

Est-ce le cas ?

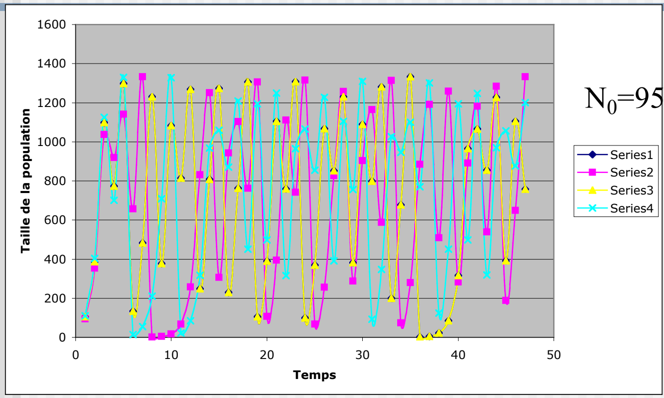
K=1000
r=3
N0=105



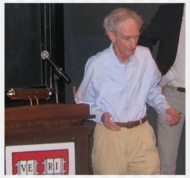
K=1000
r=3
N0=100



Forte sensibilité aux conditions initiales: dynamique chaotique



N_0=95, 100, 105, 110



Robert M. May (1938-)

May RM, 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature **261**: 459-467.

Application à la biologie

- Pour obtenir une dynamique chaotique, il est nécessaire d’avoir une espèce présentant une valeur de r très forte.
- Rappelons que r=Tb-Td
- Si Tb est très fort (très forte fécondité), alors une dynamique chaotique peut se mettre en place.

Schistocerca gregaria (Forskål, 1775)

Phase grégaire

Le criquet pèlerin *(Schistocerca gregaria)* appartient à la catégorie des acridiens de type locuste présentant un phénomène de polymorphisme phasaire, c'est-à-dire la possibilité de développer des aspects variés et réversibles, selon la densité des populations, elle-même fonction des conditions écologiques et météorologiques.
Les individus se développant en phase grégaire mangent leur poids de feuille par jour.

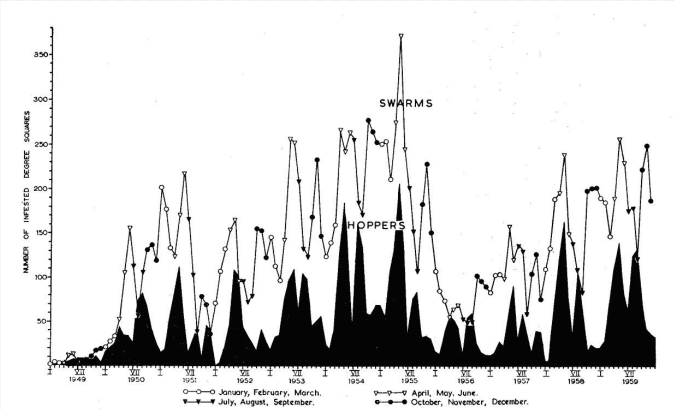
Phase solitaire

Le criquet pèlerin en Afrique

Normalement, on trouve le criquet pèlerin dans une aire vaste mais limitée aux régions les plus désertiques d'un territoire (incluant une vingtaine de pays) allant de la Mauritanie à l'Inde.

Après de bonnes pluies, les conditions sont favorables à sa reproduction.

Le criquet pèlerin en Afrique



Essaims

Solitaires

Z.V. Waloff (1960) The fluctuating distribution of the Desert locust in relation to the strategy of control. Report of the 7th Commonwealth Entomological Conference, London, 6th-15th July, 1960, p. 132-139.

Les dix plaies d'Egypte

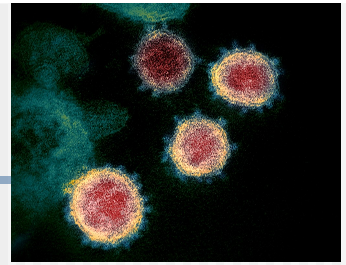
- Les dix plaies d'Égypte sont les dix châtiments que, selon le Livre de l'Exode, Dieu inflige à l'Égypte pour convaincre Pharaon de laisser partir le peuple d'Israël :
  - 8 - Les sauterelles : « [...] Elles recouvrirent la surface de toute la terre et la terre fut dans l'obscurité ; elles dévorèrent toutes les plantes de la terre et tous les fruits des arbres, tout ce que la grêle avait laissé et il ne resta aucune verdure aux arbres ni aux plantes des champs dans tout le pays d'Égypte [...] » - Exode 10:13-14,19

Explosion démographique

Mauritanie, 2004

D'après l'équation r=Tbirth-Tdeath, il y a deux approches possibles: Soit on limite les naissances, soit on augmente la mortalité.

SRAS-CoV2



DYNAMIQUE D'UNE ÉPIDÉMIOLOGIE

Quel modèle

- Le virus se réplique au sein d'un hôte et passe d'hôte en hôte.
- En général, on s'intéresse au nombre d'hôtes infectés.
  - On ne mesure donc pas réellement la dynamique du virus mais celle des hôtes infectés.

Que prendre en compte ?

- Quelle est la probabilité que le virus soit transmis à un nouvel hôte ?
- Quelle est la probabilité que le nouvel hôte soit sensible ?
- Combien de temps un hôte reste contaminant ?

Un modèle simple

- Le R_0 est le taux de « reproduction » des maladies infectieuses, c'est-à-dire le nombre moyen de personnes qu'une personne contagieuse peut infecter <u>lorsque l'ensemble de la population est susceptible</u>.
- Il se calcule sur le mode d'une équation simple :

$$R_0 = \beta.c.d$$

  - β représentant la probabilité de transmission,
  - c le taux de contact (ou nombre de contacts par unité de temps),
  - d la durée de contagiosité

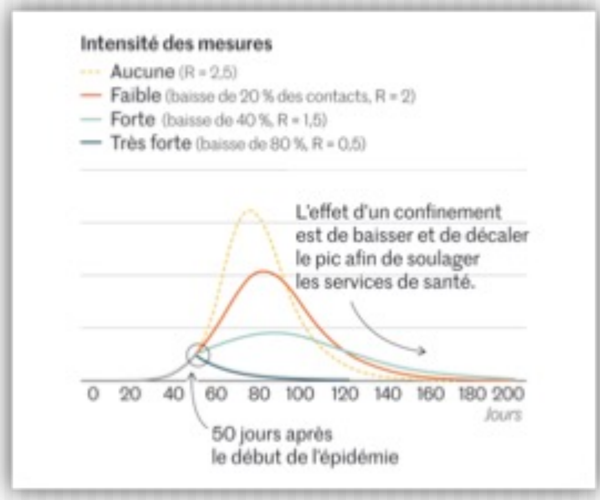
Au début du modèle

- Le nombre de personnes susceptibles dans la population est très grand (hypothèse pour le R_0). Ce sont les ressources pour le virus, donc on peut considérer qu'on est dans un modèle exponentiel.
- Ensuite, quand des personnes deviennent immunisées, les ressources diminuent et donc le modèle change et ce n'est plus le R_0 qui va décrire la progression de la maladie.

Immunité de groupe

- Le R_0 permet de calculer notamment le temps de doublement d'une épidémie quand il n'y a pas encore d'immunité et permet d'approcher le pourcentage de la population (P) qui devrait être immunisée (par l'infection naturelle ou par vaccination) pour empêcher le déclenchement ou la persistance d'une épidémie : $P = 1-1/R_0$
- En quelque sorte c'est le pourcentage de la population qui devrait être immunisée pour que l'effet groupe (herd immunity) soit suffisant pour empêcher l'épidémie de prospérer.

Le cas du SRAS-CoV2



Ce qui doit être pris en compte

- L'homme est un animal grégaire;
- La taille de la population change;
- Des personnes acquièrent une immunité;
- Le changement de ß ou c au cours du temps produit des vagues;
- Etc…