

université PARIS-SACLAY FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY

Amis d'une population

Le pouvoir de la reproduction

Marc Gironde, Université Paris-Sud

1

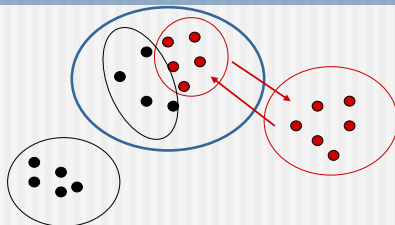
Les lapins d'Australie

- 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.



2

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

3

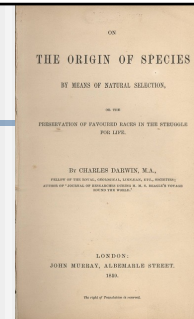
Plan

- 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

4

DYNAMIQUE D'UNE POPULATION EN RESSOURCES NON-LIMITÉES

5



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.”

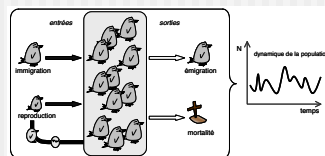
Il n'y a pas d'exception au fait que toutes les espèces croissent à une vitesse telle, que si elles n'étaient détruites, la terre serait couverte rapidement par la descendance d'un seul couple.

6

Quatre processus modifient la dynamique d'une population

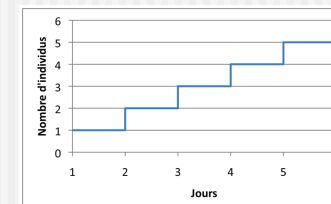
- Naissance, B = nombre de nouveaux-nés dans une population par unité de temps
- Morts, D = Nombre de morts dans une population par unité de temps
- Immigration, I = Nombre d'individus arrivant dans une population par unité de temps
- Emigration, E = Nombre d'individus sortant d'une population par unité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

$$\Delta N = B + I - D - E$$



7

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



Croissance arithmétique

8

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.

$T_b = B/N$, taux de naissance *per capita*

$T_d = D/N$, taux de décès *per capita*

N = Taille totale de la population

Le taux de croissance *per capita* par unité de temps est donc $\mu = T_b - T_d$

9

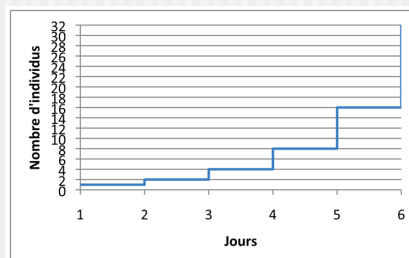
Population ouverte

- On peut l'étendre à une population ouverte avec:

$$\mu = T_b + T_i - T_d - T_e$$

10

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



Croissance géométrique

11

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

12

L'origine

- Thomas Malthus connaît et adhère, au moins dans un premier temps, aux idées de William Godwin, un rationaliste du XVIII^e siècle, influencé par la pensée de Jean-Jacques Rousseau et celle de Condorcet et qui croit à un progrès sans limites.
- Dans son ouvrage utopiste « La justice politique » (1793), Godwin décrit une société où une population croissante va connaître la prospérité et la justice.

William Godwin est un philosophe, théoricien politique et romancier britannique né le 3 mars 1756 à Wisbech (Cambridgeshire) et mort le 7 avril 1836 à Londres.



13

L'origine

Chapelle de Okewood

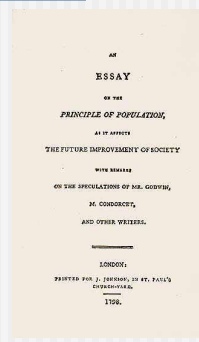
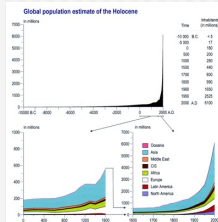


- Le pasteur Malthus officiait à Okewood, un village du Sud-Ouest de l'Angleterre. Il est chargé de l'aide aux pauvres dans sa commune ; les mauvaises récoltes de 1794 à 1800 engendrent misère et détresse.
- Le divorce entre les idées de Godwin et la réalité brutale qu'il observe conduit Malthus à changer radicalement d'analyse. Son Essai sur le principe de population, publié en 1798, est un pamphlet en réaction contre les idées de Godwin.

14

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. »



15

D'où viennent les valeurs 1, 2, 4, etc

- Dans son texte, Malthus parle de :
 - le nombre d'humain augmentera selon un ratio de _1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc
- Suite géométrique:
 - $u_{n+1} = q \times u_n$; $u_0 = a$ avec q la raison de la suite donc $u_n = a q^n$
- Donc pour obtenir 1, 2, 4, etc, la raison est $q = 2$. L'utilisation d'une raison $q = 2$ n'a qu'un but pédagogique dans la démonstration de Malthus.

16

D'où viennent les valeurs 1, 2, 4, etc

- Suite géométrique:
 - $u_{n+1} = q \times u_n$; $u_0 = a$ avec q la raison de la suite
donc $u_n = a q^n$
- Donc pour obtenir 1, 2, 4, etc, la raison est $q = 2$.
L'utilisation d'une raison $q = 2$ n'a qu'un but
pédagogique dans la démonstration de Malthus.
- Quelque soit la vraie raison, le modèle reste une suite
géométrique.

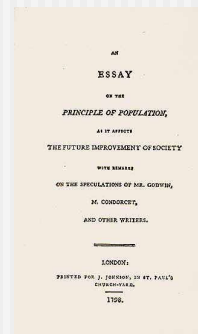
17

INTERMÈDE: LE DILEMME DE MALTHUS

18

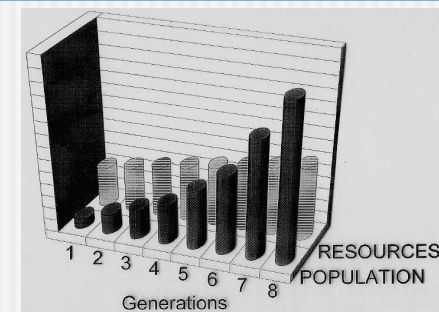
Taking the population of the world at any number, a thousand millions, for instance, the human species would increase in the ratio of -- 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc. and subsistence as -- 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, etc. In two centuries and a quarter, the population would be to the 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. »



19

Le dilemme de Malthus



20

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 excédante 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. »

21

FIN DE L'INTERMÈDE

22

Croissance géométrique: lien avec la démographie

$$N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$$

$$N_{t+1} = N_t + N_t \cdot T_B + N_t \cdot T_I - N_t \cdot T_D - N_t \cdot T_E$$

$$N_{t+1} = N_t(1 + T_B + T_I - T_D - T_E)$$

$$N_{t+1} = N_t \cdot \lambda \text{ avec } \lambda = 1 + T_B + T_I - T_D - T_E = 1 + \mu$$

μ est le taux de croissance *per capita* par unité de temps

23

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 $= \lambda$

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

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

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

24

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 géométrique**.

25

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.

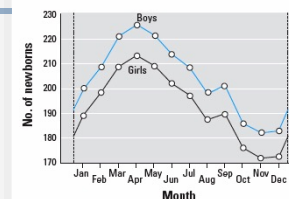


Figure 2. Seasonal variation (mean number per month) in the annual rates of living newborn boys and girls in the Czech Republic calculated from 1950–1999 data. To eliminate the problem arising from the varying number of days in a month (e.g., 31 days in January, 28 or 29 in February) for a total of 600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

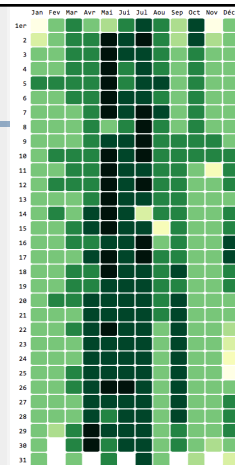
Environmental Health Perspectives Volume 115, Number 12, December 2007

26

Et en France...

Discussion de cause proximale et cause ultime

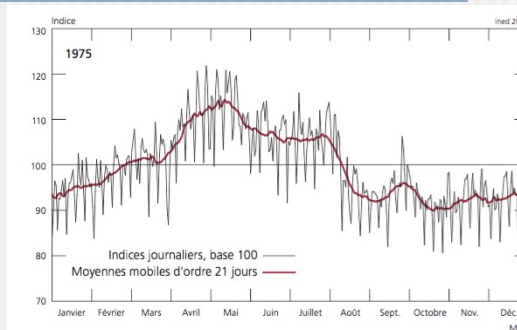
Jours favorables pour les naissances en France, moyennes de 1968 à 2010



27

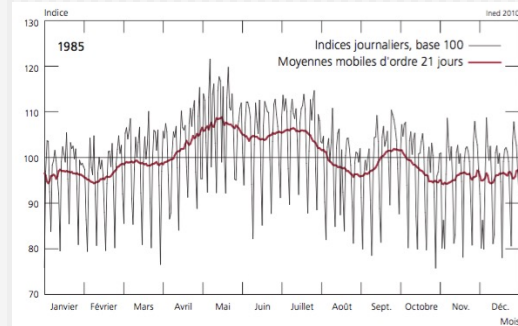
Régnier-Loilier A. 2010 Evolution de la saisonnalité des naissances en France de 1975 à nos jours. Population-F 65(1), 147-190.

Suivi temporel de la saisonnalité - 1975



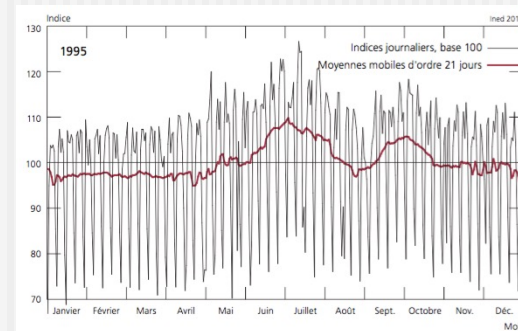
28

Suivi temporel de la saisonalité - 1985



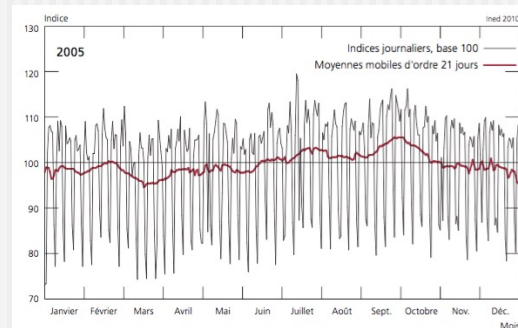
29

Suivi temporel de la saisonalité - 1995



30

Suivi temporel de la saisonalité - 2005



31

Origine des fluctuations...



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

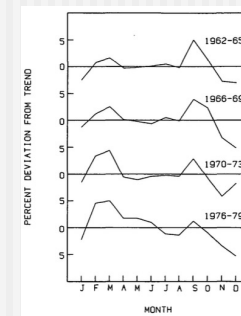


FIGURE 1 Seasonal distributions of births in four-year groups, Australia 1962 to 1979.

32

Modèle continu de la croissance

Pour les populations qui se reproduisent de façon continue ou dont la mortalité est continue, des équations différentielles sont utilisées.

On appelle $r = T_B + T_I - T_D - T_E$ le taux intrinsèque d'accroissement aussi appelé paramètre malthuséen.

L'équation est alors:

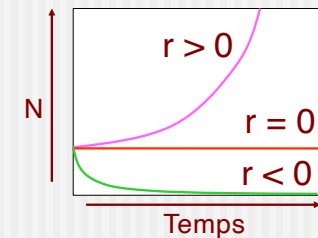
$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{La solution intégrée de cette équation est:}$$

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

33

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.



34

Comment comparer ces deux modèles?

- On a deux formulations

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad \text{et} \quad N_t = N_0 \lambda^t = N_0 (1 + \mu)^t$$

- Le taux de croissance par unité de temps μ (temps discret) et le taux de croissance intrinsèque r (temps continu) sont liés par la relation:

$$\lambda = (1 + \mu) = e^r$$

Pour une population stable: $\lambda = 1$, $\mu = 0$ et $r = 0$

35

Modèle exponentiel de la croissance 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

36

Temps de doublement

A la fin des années 1970's le taux d'accroissement des mésanges bleues 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 .



37

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 $T = 0,693/r$

38

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 $N_t = N_0 \lambda^t$

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

2) Une équation différentielle (temps continu) $dN/dt = rN$ avec pour solution $N_t = N_0 e^{rt}$

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

39

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 explicite.

40

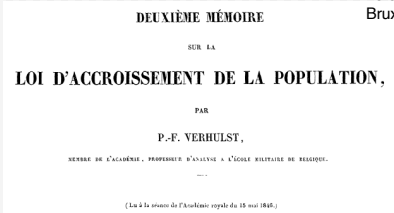
Est-ce que la croissance exponentielle est réaliste ?

- 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 pathogènes (modèle à plus d'une espèce).

41

DYNAMIQUE D'UNE POPULATION EN RESSOURCES LIMITÉES

42



DEUXIÈME MÉMOIRE
SUR LA
LOI D'ACCROISSEMENT DE LA POPULATION,
PAR
P.-F. VERHULST,
MEMBRE DE L'ACADÉMIE, PROFESSEUR D'ANALYSE A L'ÉCOLE ROYALE DE BRUXELLES.

(Livrée à la vente de l'Académie royale du 18 mai 1848.)



P. F. VERHULST.
Pierre François Verhulst
28 octobre 1804 - 15 février 1849
Bruxelles

43

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 en incluant une fonction de freinage 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.

44

Croissance logistique

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

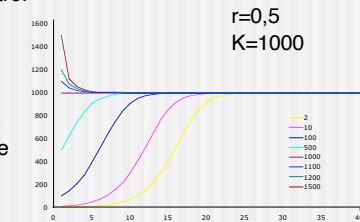
- Si $N \rightarrow 0$ alors $N/K \rightarrow 0$ et $1 - N/K \rightarrow 1$ alors $\frac{dN}{dt} \rightarrow rN$
- Si $N=K$ alors $N/K=1$ et $1 - N/K=0$ alors $\frac{dN}{dt} = 0$
- Si $N > K$ alors $N/K > 1$ et $1 - N/K < 0$ alors $\frac{dN}{dt} < 0$

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

45

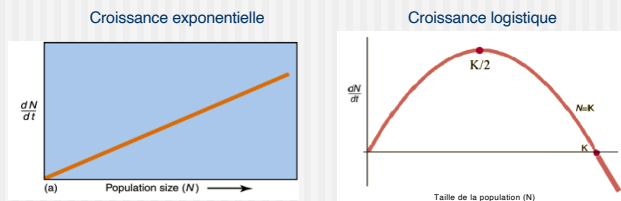
Croissance logistique.

- 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.



46

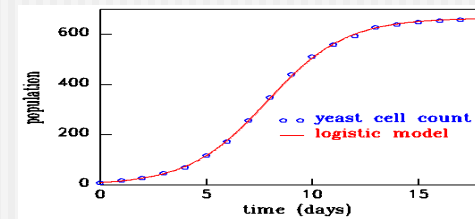
Comparaison d'une croissance exponentielle & et d'une croissance logistique



47

Est-ce que ce modèle est réaliste?

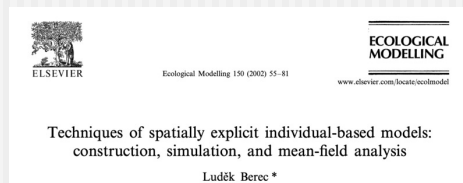
- Des études en laboratoire et *in natura* d'animaux ou de plantes ont montré qu'il existe bien des effets dépendant de la densité dans la croissance des organismes.



48

Démonstration mécaniste

- En 2002, Ludek Berec a démontré de façon élégante que le modèle logistique était bien une approximation mécaniste de la dynamique d'une population.



49

Modèle logistique de la croissance 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

50

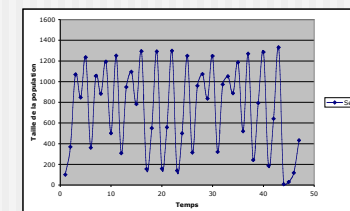
CAS PARTICULIER DU MODÈLE LOGISTIQUE

51

Cas particulier: que penser de cette dynamique ?

$$\Delta N = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right) \Delta t$$

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

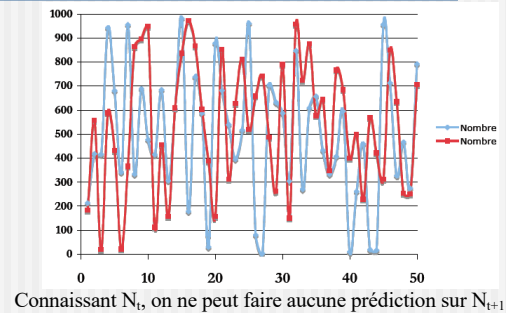


$K=1000$
 $r=3$
 $N_0=100$

Est-ce une fluctuation aléatoire ?

52

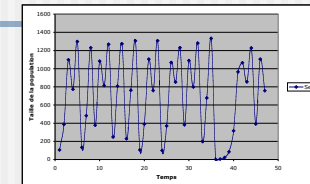
Exemple d'une dynamique stochastique



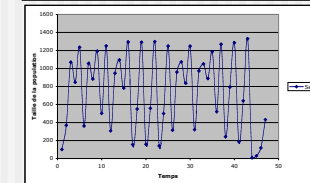
53

Est-ce le cas ?

$K=1000$
 $r=3$
 $N_0=105$

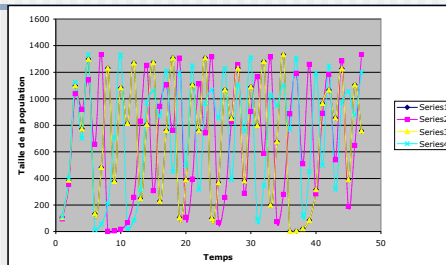


$K=1000$
 $r=3$
 $N_0=100$



54

Forte sensibilité aux conditions initiales: dynamique chaotique



$N_0=95, 100,$
 $105, 110$



Robert M. May (1938-2020)

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

55

Application à la biologie

- Pour obtenir une dynamique chaotique, il est nécessaire d'avoir une espèce présentant une valeur de r très forte.
- L'équivalent du paramètre malthuséen $r = T_b - T_d$ est:
$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$
- Si r est très fort (> 2.54), alors une dynamique chaotique peut se mettre en place.

56

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 masse de feuille par jour.



Phase solitaire

57

Le déterminisme de la coloration

- Le polyphénisme (le terme correct désignant ce type de polymorphisme à base non-allélique) a un déterminisme complexe. La couleur elle-même est déterminée par les hormones juvéniles I et III. Les HJ I et III sont des chaînes carbonées aliphatiques.
- La synthèse de ces hormones dépend de la densité des criquets ressentie par la mère (via des stimuli tactiles sur les antennes) d'abord puis par la larve de stade 3 ainsi qu'un effet de la couleur du substrat via probablement les longueurs d'onde réfléchies.

Tanaka, S., Harano, K., Nishide, Y., 2012. Re-examination of the roles of environmental factors in the control of body-color polyphenism in solitary nymphs of the desert locust *Schistocerca gregaria* with special reference to substrate color and humidity. *Journal of Insect Physiology* 58, 89-101.

58

Le criquet pèlerin en Afrique

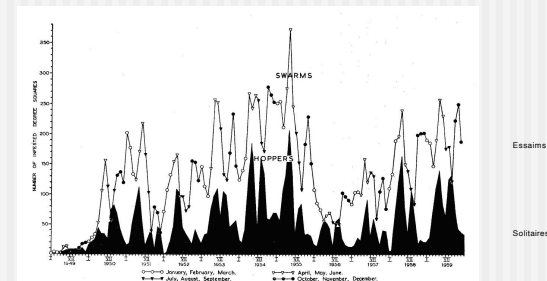
Normalement, on trouve le criquet pèlerin dans une aire vaste mais limitée aux régions les plus désertiques d'un territoire (incluant une vingtaine de pays) allant de la Mauritanie à l'Inde.

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



59

Le criquet pèlerin en Afrique



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.

60

Les dix plaies d'Égypte



- Les dix plaies d'Égypte sont les dix châtements 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

61

Explosion démographique

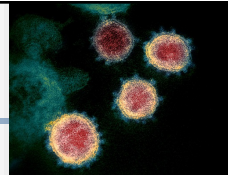


D'après l'équation $r = T_b - T_d$, il y a deux approches possibles :
Soit on limite les naissances, soit on augmente la mortalité.

62

DYNAMIQUE D'UNE ÉPIDÉMIE

SRAS-CoV2



63

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.

64

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 ?

65

Un modèle simple

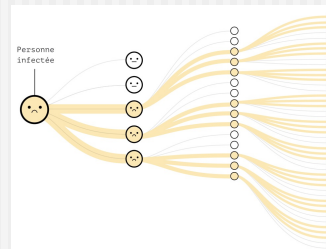
- Le R_0 est le taux de « reproduction » des maladies infectieuses, c'est-à-dire le nombre moyen de personnes qu'une personne contagieuse peut infecter lorsque l'ensemble de la population est susceptible.
- Il se calcule sur le mode d'une équation simple :

$$R_0 = \beta \cdot c \cdot d$$
 - β représentant la probabilité de transmission,
 - c le taux de contact (ou nombre de contacts par unité de temps),
 - d la durée de contagiosité

66

Visualiser l'effet de R

- Le R_0 du Covid-19 était estimé début 2020, d'après les données de l'épidémie en Chine, à 3,28 en moyenne, un chiffre calculé d'après douze estimations différentes dans une revue de la littérature publiée dans le Journal of Travel Medicine.



67

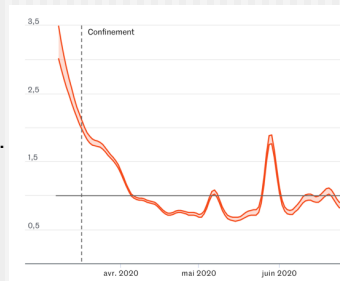
Au début du modèle

- 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.

68

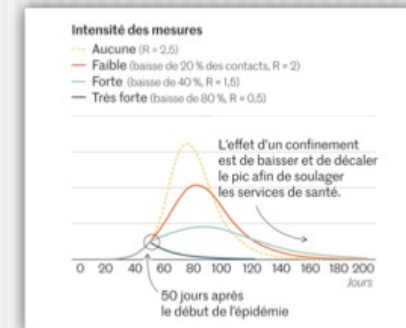
Le R_{effectif} ou R_e

- Le R_e est un taux de reproduction qui évolue pendant l'épidémie en fonction des mesures de contrôle (confinement, distanciation physique, mesures d'hygiène...).
- Ce taux peut être constamment recalculé afin d'estimer la dynamique de l'épidémie et de projeter son évolution.



69

Le cas du SRAS-CoV2



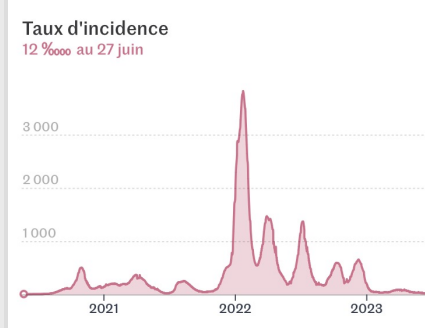
70

Ce qui doit être pris en compte

- L'homme est un animal grégaire;
- Le comportement dépend de l'âge;
- La taille de la population change;
 - Au 30 juin 2023, 167 664 morts de personnes porteuses du SARS-CoV-2.
- Des personnes acquièrent une immunité;
- Le changement de β ou c au cours du temps produit des vagues;
- Etc...

71

Les vagues...



- le taux d'incidence en moyenne sur une semaine (pour 100 000 habitants)



72