Cours 5 : Le modèle de croissance logistique

Dans cette leçon et les deux suivantes on s'intéresse encore à modéliser l'évolution au cours du temps de la taille $N(t)$ d'une population mais avec deux différences majeures par rapport à la précédente leçon. D'une part, et bien que les mesures $N(t_1)$, $N(t_2)$, ... ne peuvent généralement être effectuées qu'à intervalles de temps discrets, t_1, $t_2 \ldots$, on choisit à présent un *modèle en temps continu*, c'est-à-dire qu'on suppose que la fonction $N(t)$ est une fonction définie pour tout t qui, de surcroit, est dérivable. La principale raison de ce choix est qu'il permet de faire appel à la puissante théorie mathématique des *équations différentielles*. D'autre part, comme on va s'initier à cette théorie mathématique, on va le faire dans le cas simplifié où la population est supposée d'une seule classe d'âges.

1 Croissance d'une population d'éléphants

Commençons par un exemple. L'*éléphant africain de la savane* (*loxodonta africana*) se comptait par millions dans la savane africaine avant qu'il ne soit décimé, durant des siècles, par des chasseurs, notamment pour exploiter l'ivoire de ses défenses et prendre possession de ses territoires à des fins agricoles. A la fin du 19e siècle, cette population étant pratiquement arrivée à extinction en Afrique du Sud, il fut décidé la création d'un parc naturel, le parc Kruger à la frontière entre l'Afrique du Sud et le Mozambique. Le premier responsable du parc en 1903 ne trouva aucun éléphant à son arrivée mais un petit groupe de 10 éléphants furent repérés en 1905, vraissemblablement venu du Mozambique. Des mesures de protection strictes, à la fois des animaux et de leur habitat furent décidées dans ce parc et maintenues tout au long du 20e siècle. Elles permirent une croissance *naturelle* de cette population, qui fut d'abord lente jusque dans les années 30, puis très rapide jusque dans les années 60. C'est alors qu'on observa à la fois un ralentissement du taux de croissance et, en même temps, un début de dégradation par les éléphants d'autres espèces de l'écosystème comme les baobabs par exemple.

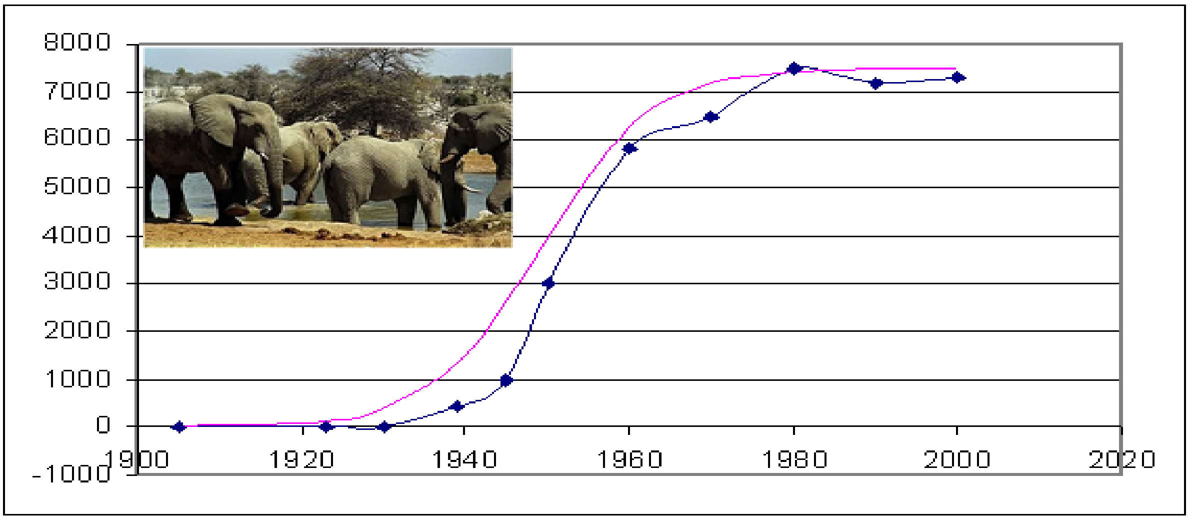

Fig. 1 – Effectifs observés et effectifs théoriques de la population d'éléphants dans le parc Kruger.

Pour décider de l'attitude à adopter pour gérer au mieux les populations de ce parc, les responsables eurent recours à un modèle mathématique appelé *modèle logistique*.

Le tableau suivant indique les *effectifs observés* $N^{obs}(t)$ ainsi que les *effectifs théoriques* $N(t)$ calculés en suivant ce modèle (et arrondis à l'entier le plus proche).

t	1905	1923	1930	1939	1945	1950	1960	1970	1980	1990	2000
$N^{obs}(t)$	10	13	29	450	980	3010	5800	6500	7400	7200	7310
$N(t)$	10	146	402	1346	2623	3994	6271	7186	7428	7484	7496

Cela permit de déterminer la valeur d'une taille limite, ici $K = 7500$, qui représente la taille de la population en deça de laquelle il convient de rester si l'on veut préserver la cohabitation harmonieuse de la population avec son écosystème. Le parc mit alors en place un programme d'abattage controlé destiné à limiter la surpopulation en maintenant le nombre d'éléphants approximativement égal à cette valeur.

2 Le modèle logistique

La courbe représentant les effectifs théoriques est appelée une *courbe logistique* en raison de sa forme particulière qui présente cette caractéristique de croissance amortie. Elle est en réalité le graphe de la solution de l'équation différentielle

$$N'(t) = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \tag{1}$$

dite é*quation logistique* de condition initiale $N(t_0) = 10$, avec $t_0 = 1905$. Cette équation comporte deux paramètres, $r = 0,15$ qui s'appelle le *taux de croissance intrinsèque* et $K = 7500$ qu'on appelle la *capacité biotique.* L'idée du modèle logistique, introduit par Verhulst en 1836, est la suivante. Si la population concernée pouvait croître indéfiniment, sans rencontrer aucune limitation de ressource ou d'espace, elle aurait une *croissance exponentielle.* En effet elle serait solution de l'équation différentielle suivante

$$N'(t) = rN(t) \tag{2}$$

que l'on appelle, comme dans le cas des modèles à temps discrets, un *modèle de Malthus* (en prenant pour taux de croissance $r = 0,15$). Or la solution de cette équation différentielle, de condition initiale $N(t_0) = 10$, s'écrit $N(t) = N(t_0)e^{r(t-t_0)} = 10e^{0,15(t-1905)}$. On peut le vérifier en remplaçant $N(t)$ par cette fonction dans l'équation différentielle (2). On obtiendrait alors pour $N(t)$ les valeurs suivantes :

t	1905	1923	1930	1939	1945	1950	1960	1970	1980	1990	2000
$10e^{0,15(t-1905)}$	10	149	425	1640	4034	8541	38276	171542	768799	3445519	15441745

La taille de la population dépasserait alors les 15 millions dès la fin de la période considérée et cela ne s'arrêterait pas là. Une telle croissance exponentielle n'est donc pas adaptée aux effectifs observés ici, à l'exception peut-être de la période située avant 1940. En effet, pour l'équation (2), le taux de croissance $\frac{N'(t)}{N(t)}$ reste constant (égal à r) au cours du temps et ceci ne tient pas compte des limitations environnementales qui, de fait, ralentissent la croissance lorsqu'on s'approche de la capacité biotique K. D'où l'idée de remplacer ce taux constant r par un taux variable $r(1 - \frac{N(t)}{K})$ qui dépend de la taille de la population. On voit en effet que le coefficient $1 - \frac{N}{K}$ reste proche de 1 lorsque la taille de la population est très petite, ce qui explique le début de croissance exonentielle, puis il diminue jusqu'à tendre vers 0 lorsque la taille de la population augmente et tend vers la capacité biotique. En fait ce coefficient représente la *part de la capacité biotique encore disponible à* chaque instant t. Plus cette part s'amenuise et plus la croissance se ralentit.

3 Calcul des solutions

On peut calculer explicitement les solutions de l'équation différentielle logistique $N' = rN(1 - \frac{N}{K})$ de la façon suivante :

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

peut se réécrire

$$\frac{1}{N(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)} dN(t) = rdt$$

Mais comme on a l'égalité $\frac{1}{N(1-\frac{N}{K})} = \frac{1}{N} + \frac{\frac{1}{K}}{1-\frac{N}{K}}$, l'équation devient

$$\frac{dN(t)}{N(t)} + \frac{\frac{1}{K}dN(t)}{1 - \frac{N(t)}{K}} = rdt$$

d'où, en intégrant,

$$\ln N(t) - \ln(1 - \frac{N(t)}{K}) = rt + C^{ste}$$

soit encore en prenant l'exponentielle

$$\frac{N(t)}{1 - \frac{N(t)}{K}} = e^{rt} e^{C^{ste}}$$

Il est facile de vérifier que la constante d'intégration vaut ici $C^{ste} = \ln\left(\frac{N(0)K}{K - N(0)}\right)$. D'où, après simplifications, la solution

$$N(t) = \frac{N(0)K}{N(0) + e^{-rt}(K - N(0))}. \tag{3}$$

Pour savoir qu'elle est l'allure du graphe de cette solution (en réalité il y a autant de solutions que de choix de valeurs initiale $N(0)$), on pourrait calculer sa dérivée (ce qui serait légèrement fastidieux...) mais il est bien plus simple d'utiliser l'équation différentielle : en effet, l'équation différentielle donne la dérivée N' comme une fonction de N, puisque $N' = rN(1 - N/K)$. On voit donc, sans calcul, que

- N' s'annule lorsque $N = 0$ et $N = K$
- $N' > 0$ lorsque N est compris entre 0 et K
- $N' < 0$ sinon.

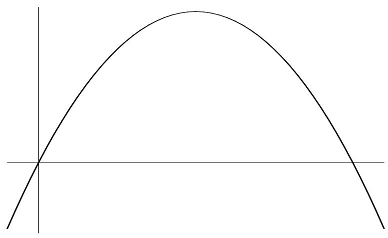

FIG. 2 – La parabole qui s'annule en $N = 0$ et $N = K$, graphe de la fonction $N' = f(N)$.

Il en résulte que, aussi longtemps que la population reste inférieure à sa capacité biotique K, elle ne cesse de croître (puisque $N' > 0$). Et on calcule facilement la limite, quand t tend vers l'infini, de l'expression trouvée pour la solution $N(t)$, qui vaut précisément K. A l'inverse, si $N(t)$ est supérieure à cette capacité, $N(t)$ décroît (puisque $N' < 0$) et on vérifie facilement qu'elle tend également vers K.

L'examen du graphe de la fonction $f(N) = rN(1 - N/K)$, qui représente la dérivée de N, renseigne aussi sur le *taux de croissance maximal* d'une population soumise à une croissance logistique. En effet, la maximum de f est atteint pour $N = \frac{1}{2}K$, ce qui signifie que c'est lorsque la taille de la population est égale à la moitié de sa capacité biotique que sa croissance est la plus forte.

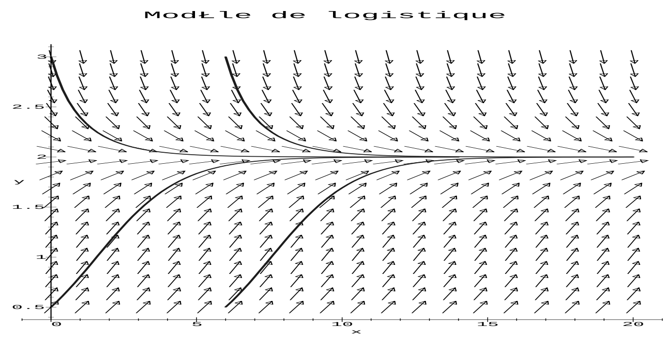

FIG. 3 – Quatres solutions d'une dynamique logistique : elles sont croissantes si la taille de la population est inférieure à sa capacité biotique et décroissantes si elle est supérieure. La capacité biotique est un équilibre de la dynamique. Chaque vecteur représenté au point de coordonnées (t, N) a pour composantes $(1, N' = f(N))$.