**Cours I : Modèle de Malthus et modèle logistique**

Ce semestre notre but sera de découvrir les nombreuses applications des systèmes d'équations différentielles en biologie. C'est une théorie assez vaste, mais le principe de base est assez simple : étant donné une population (p.ex. une population de micro-organismes dans un milieu liquide) on connaît des règles pour décrire sa croissance (p.ex. le taux de natalité/mortalité). La formulation mathématique de ces règles sera une équation différentielle. L'étude de l'équation différentielle permet alors de faire un prognostique sur le développement de la population. La découverte de ce formalisme mathématique se fera succéssivement à travers des exemples issus de la biologie.

# 1 Datation au carbone 14 [1, Ch.4.1]

Les collisions entre particules cosmiques et atomes d'azote dans l'atmosphère provoquent la formation de l'isotope carbone 14 dans l'atmosphère.

$$^{14}\mathrm{N} + \mathrm{n} \qquad \longrightarrow \qquad ^{14}\mathrm{C} \text{ atmosphérique} + \mathrm{p}$$

Les végétaux absorbent des atomes de carbone 14 (sous forme de dioxyde de carbone) au cours de leur vie via la photosynthèse.

$$^{14}\mathrm{C} \text{ atmosphérique} + \mathrm{O}_2 \;\rightarrow\; ^{14}\mathrm{CO}_2 \;\hookrightarrow\; \text{végétaux}$$

Tant qu'un organisme est vivant, le rapport $\frac{[^{14}C]}{[^{12}C]}$ entre la concentration $[^{14}C]$ en carbone 14 et la concentration $[^{12}C]$ en carbone 12 est constante, il est égal à environ $1,3\%$. Après la mort de l'organisme, il n'absorbe plus de carbone. Les atomes de carbone 14 sont instables, ils se désintègrent en atomes d'azote 14 et un éléctron.

La méthode de datation au carbone 14 utilise cette propriété pour déterminer l'âge d'objets anciens à base de végétaux (comme des papyrus égyptiens). Notons $x(t)$ la fonction qui donne le pourcentage de carbone 14 en fonction du temps $t$ [1]. Nous savons que pour $t = 0$ (quand l'organise meurt) on a $x(0) = 1,3\%$. Il est aussi connu que la vitesse de désintegration $x'(t)$ du carbone 14 est proportionnelle à sa concentration $x(t)$. Si on note $r$ le coefficient de proportionalité on peut exprimer cette relation par l'équation suivante :

$$x'(t) = -rx(t).$$

Le coefficient $r$ est déterminé par les propriétés physiques de $^{14}C$, il est égal à $-1,21 \cdot 10^{-4}$. Supposons maintenant que nous avons trouvé un papyrus égyptien dont le pourcentage de $^{14}C$ est égal à $0,7\%$. Quel est l'âge du papyrus ?

Dans la section suivante nous allons voir que l'équation ci-dessus est un cas particulier du modèle de Malthus, puis utiliser ce modèle pour déterminer l'âge du papyrus.

1. L'unité de temps pour cet exemple est une année, donc $x(1)$ désigne le pourcentage de $^{14}C$ un an après la mort de la plante.

## 2 Le modèle de Malthus

Soit $x(t)$ une quantité (par exemple le pourcentage de $^{14}C$, le nombre de lapins sur une île, etc.) qui varie en fonction du temps $t$. Notre but est de módeliser cette évolution au cours du temps, c'est-à-dire nous cherchons un formalisme mathématique qui permet de décrire la fonction $x(t)$.

Le premier modèle de ce type est le *modèle malthusien* : on suppose que la variation de la quantité $x(t)$, donc la dérivée $x'(t)$, est proportionnelle à la quantité $x(t)$. Si on note $r$ le coefficient de proportionalité on peut exprimer cette relation par l'équation suivante :

$$x'(t) = r\ x(t). \tag{1}$$

On dit que (1) est une équation différentielle car elle établit un lien entre la fonction $x(t)$ et sa dérivée $x'(t)$. Les solutions d'une équation différentielle sont des *fonctions*, contrairement aux équations classiques (p.ex. $x^2 = 2$) dont les solutions sont des nombres.

**2.1 Proposition.** *Les solutions de l'équation de Malthus* (1) *sont les fonctions exponentielles*

$$x(t) = x_0\ e^{rt}.$$

*On appelle la constante $x_0$ la condition initiale de l'équation différentielle, elle est donnée par la valeur de $x(t)$ au temps $t = 0$.*

La fonction exponentielle est une des fonctions les plus importantes, rappelons-nous quelques propriétés (voir aussi la figure A) :

- Si le coefficient $r$ est positif, la fonction $e^{rt}$ est croissante. Cette croissance est assez lente pour $t$ proche de zéro, mais accelère fortement : pour $t$ grand, la fonction exponentielle «explose».
- Si le coefficient $r$ est négatif, la fonction $e^{rt}$ est décroissante. Si $t$ tends vers l'infini, elle converge vers zéro. On écrit

$$\lim_{t\to\infty} e^{rt} = 0.$$

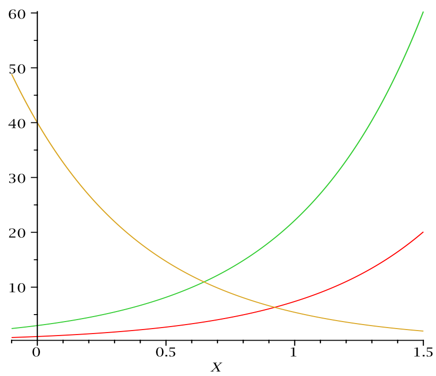


FIGURE A – Quelques exemples de fonctions exponentielles : $e^{2x}$ (rouge), $3e^{2x}$ (vert), $40e^{-2x}$ (jaune).

Appliquons notre théorie à la datation au carbone 14 : la désintégration du $^{14}C$ suit un modèle de Malthus avec constante $r = 1,21 \cdot 10^{-4}$. Le pourcentage de $^{14}C$ dans notre papyrus est donc donné par une solution de l'équation différentielle

$$x'(t) = -1,21 \cdot 10^{-4}\ x(t). \tag{2}$$

Nous savons aussi que la condition initiale, donc la concentration de $^{14}C$ à la mort du bambou servant à produire le papyrus, est $x_0 = 1,3\% = 0,013$. Selon la proposition 2.1 on a donc

$$x(t) = 0,013\ e^{-1,21\cdot 10^{-4} t}.$$

Nous pouvons utiliser ce résultat dans deux directions : par exemple, on peut calculer qu'après $t = 1000$ ans la concentration de $^{14}C$ est

$$x(1000) = 0,013\ e^{-1,21 \cdot 10^{-4} \cdot 1000} = 0,0115 = 1,15\%.$$

Vice versa, si on suppose que la concentration de $^{14}C$ est $0,7\% = 0,007$, nous pouvons calculer l'âge de l'objet :

$$0,007 = 0,013\ e^{-1,21 \cdot 10^{-4} t} \ \Rightarrow\ 0,538 = e^{-1,21 \cdot 10^{-4} t} \ \Rightarrow\ -0,619 = -1,21 \cdot 10^{-4} t \ \Rightarrow\ t = 5116.$$

Notre papyrus a donc plus que 5000 ans.

## 3 Croissance d'une population d'éléphants

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 les chasseurs, notamment pour exploiter l'ivoire de ses défenses et prendre possession de ses territoires à des fins agricoles. À la fin du 19e siècle, cette population étant pratiquement arrivée à extinction en Afrique du Sud, on décida 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 fut repéré en 1905, vraisemblablement 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 à partir des années 40.

| Année | 1905 | 1923 | 1930 | 1939 | 1945 | 1950 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $N^{obs}$ | 10 | 13 | 29 | 450 | 980 | 3010 |

Cette accéleration de la croissance donne envie de décrire cette population avec un modèle malthusien

$$N'(t) = rN(t) \tag{3}$$

avec un coefficient $r > 0$, car (contrairement au cas du carbone $^{14}C$) la population s'aggrandit avec le temps. Le coefficient $r$ est une donnée biologique (elle ne sera pas la même pour une population d'éléphants ou de lapins...), on peut faire un premier essai avec $r = 0{,}125$. Si on choisit pour le moment $t = 0$ l'année 1905 la condition initiale est $N(0) = 10$. Selon la proposition 2.1 la population d'éléphants est donc donnée par la formule

$$N(t) = 10e^{0{,}125t}.$$

Calculons quelques valeurs de cette fonction (arrondies à l'entier le plus proche)

| Année | 1905 | 1923 | 1930 | 1939 | 1945 | 1950 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| t | 0 | 8 | 25 | 34 | 40 | 45 |
| $N(t)$ | 10 | 27 | 228 | 701 | 1484 | 2773 |

Si on compare ces valeurs théoriques avec les observations, on voit que le modèle malthusien donne une bonne approximation de la réalité dans le parc Kruger pour la période 1905-1950. Par contre si on calcule la valeur théorique pour 2019 (donc $t = 114$), on obtient

$$N(114) = 10e^{0{,}125 \cdot 114} \approx 1\ 544\ 174.$$

Clairement cette estimation ne correspond pas à la réalité, le nombre d'éléphants pour tout l'Afrique étant estimé à 415 000 pour l'année 2019. Les valeurs observées dans le parc Kruger sont données par le tableau suivant :

| Année | 1905 | 1923 | 1930 | 1939 | 1945 | 1950 | 1960 | 1970 | 1980 | 1990 | 2000 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| t | 0 | 8 | 25 | 34 | 40 | 45 | 55 | 65 | 75 | 85 | 95 |
| $N^{obs}$ | 10 | 13 | 29 | 450 | 980 | 3010 | 5800 | 6500 | 7400 | 7200 | 7310 |

Après une croissance exponentielle au début de l'observation, la population se stabilise entre 7000 et 7500 individus.

*C'est le défaut principal du modèle malthusien :* il n'est pas valable à longue terme, car la croissance exponentielle est freinée par la limite des ressources naturelles. Dans la section suivante nous allons étudier un modèle qui tient compte de ces limites.

# 4 Le modèle logistique

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 serait décrit par un modèle de Malthus

$$N'(t) = rN(t).$$

Afin de tenir compte des limitations naturelles, on voudrait que le taux de croissance $r$ dépende de la population $N(t)$. Verhulst propose d'exprimer cette dépendance par une équation logistique

$$N'(t) = rN(t)(1 - \frac{N(t)}{K}). \tag{4}$$

Cette équation comporte deux paramètres, le *taux de croissance intrinsèque* $r > 0$ et la *capacité biotique* $K > 0$. Notons que dans le modèle logistique les coefficients $r$ et $K$ sont toujours strictement positifs[2]. Commençons avec deux observations :

— Si la population $N(t)$ est petite comparée à la capacité biotique $K$, on a $\frac{N(t)}{K} \approx 0$. Donc l'équation logistique devient
$$N'(t) \approx rN(t).$$
Pour des petites populations le modèle logistique coincide donc avec le modèle de Malthus. Le coefficient $1 - \frac{N(t)}{K}$ représente la *part de la capacité biotique encore disponible* à chaque instant $t$. Plus cette part s'amenuise et plus la croissance se ralentit.

— Si la population $N(t)$ est plus grande que la capacité biotique $K$, on a $1 - \frac{N(t)}{K} < 0$. Donc la partie droite de l'équation (4) sera négative, la population va décroître. En particulier on n'aura pas le problème d'une croissance exponentielle irréaliste à long terme.

Comme pour le modèle malthusien on a une formule explicite pour les solutions :

**4.1 Proposition.** *Les solutions de l'équation logistique* (4) *sont la solution triviale* $N(t) \equiv 0$ *et les fonctions*

$$N(t) = \frac{K}{1 + (\frac{K}{N_0} - 1)e^{-rt}},$$

*où* $N_0 > 0$ *est la condition initiale de l'équation différentielle.*

Voici quelques propriétés des fonctions logistiques (voir aussi la figure B) :

— Puisque $r > 0$, la fonction exponentielle $e^{-rt}$ décroît à zero. Par conséquent le terme $(\frac{K}{N_0} - 1)e^{-rt}$ devient négligeable pour $t$ grand et on a

$$\lim_{t\to\infty} \frac{K}{1 + (\frac{K}{N_0} - 1)e^{-rt}} = K.$$

Les solutions vont donc s'approcher de la capacité biotique.

2. Autrement les considérations suivantes sont fausses ou n'ont pas de sens.

— Si la condition initale $N_0$ est plus petite que $K$, le terme $\frac{K}{N_0} - 1$ est positif. Un calcul montre alors que la fonction $N(t)$ est croissante.
— Si la condition initale $N_0$ est plus grande que $K$, le terme $\frac{K}{N_0} - 1$ est négatif. Un calcul montre alors que la fonction $N(t)$ est décroissante.

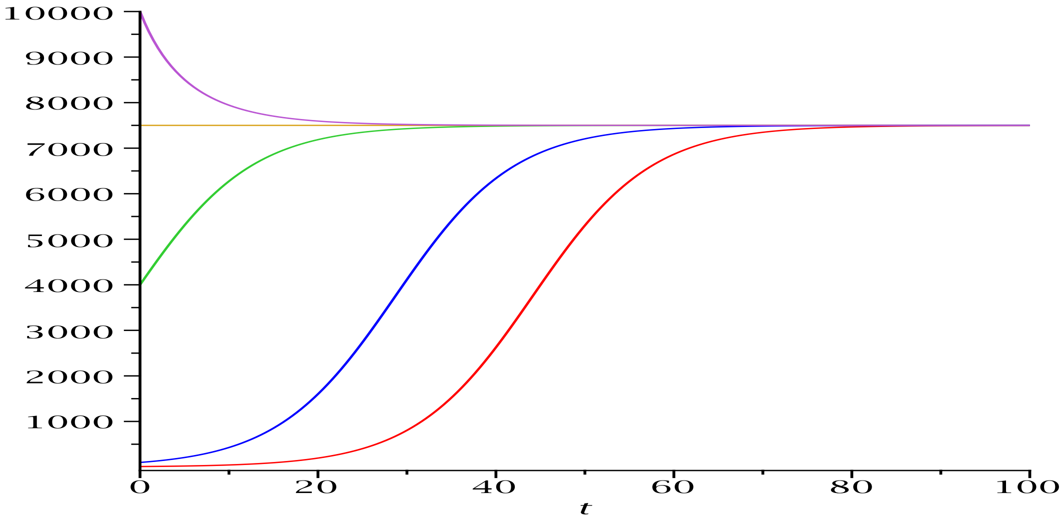


FIGURE B – Quelques exemples de courbes logistiques avec $r = 0,15$ et $K = 7500$. Si la condition initiale $N_0$ est petite (p.ex. $N_0 = 10$ en rouge, $N_0 = 100$ en bleue), la fonction croît d'abord comme une fonction exponentielle, puis la croissance est fortement amortie. Si la condition initiale $N_0$ est grande mais plus petite que $K$ (p.ex. $N_0 = 4000$ en vert) la croissance est de plus en plus amortie. Si la condition initiale $N_0$ est plus grande que $K$ (p.ex. $N_0 = 10000$ en violet) la fonction décroît rapidement vers $K$.

Utilisons la proposition 4.1 pour décrire la population des éléphants dans le parc Kruger : en vue des chiffres experimentales on choisit $r = 0{,}15$ et $K = 7500$. On a la condition initiale $N_0 = 10$, car en 1905 il y a 10 éléphants. Les valeurs théoriques sont donc données par la formule

$$N(t) = \frac{7500}{1 + (\frac{7500}{10} - 1)e^{-0{,}15t}} = \frac{7500}{1 + 749e^{-0{,}15t}}.$$

Le tableau suivant indique les *effectifs théoriques* $N(t)$ calculés en suivant ce modèle (et arrondis à l'entier le plus proche).

| t | 0 | 8 | 25 | 34 | 40 | 45 | 55 | 65 | 75 | 85 | 95 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $N(t)$ | 10 | 33 | 403 | 1347 | 2626 | 3996 | 6273 | 7186 | 7428 | 7484 | 7496 |

La figure C montre que le modèle logistique donne une bonne approximation de la réalité :

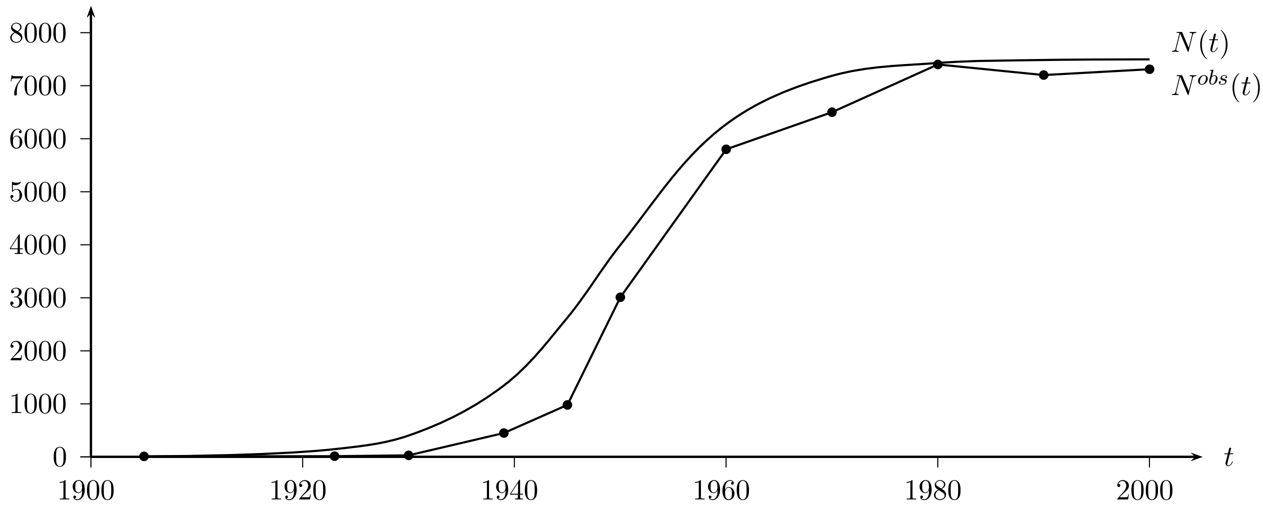

FIGURE C – Effectifs observés dans le parc Kruger et effectifs théoriques donnés par le modèle logistique.

# Références

[1] Khalid Addi, Daniel Goeleven, and Rachid Oujja. Principes mathématiques pour biologistes, chimistes et bioingénieurs. *Editions Ellipses*, 2013.