Le modèle de Verhulst (1844)

Même si le modèle de Malthus reste parfois utilisé pour décrire certains phénomènes biologiques, il n'en reste pas moins biologiquement irréaliste, par le fait qu'il repose sur l'hypothèse d'une croissance sans aucune limitation, ni par l'espace, ni par la ressource, ni par la densité d'individus dans l'environnement considéré. Des modèles alternatifs ont donc été proposés, introduisant en particulier un processus d'autorégulation de la population, c'est-à-dire prenant en compte des phénomènes de densité-dépendance.
C'est ainsi que Verhulst proposa, en 1844, le fameux ***modèle logistique***.
Ce modèle prend en compte les phénomènes de densité-dépendance, *i.e.* que les taux de natalité (b) et de mortalité (d), et donc r, dépendent de n :

$b(n) = b_0 - \beta n$: la natalité diminue avec n ; $b_0 > 0$, $\beta > 0$.

$d(n) = d_0 + \alpha n$: la mortalité augmente avec n ; $d_0 > 0$, $\alpha > 0$.

Le modèle de Verhulst suppose par ailleurs que $b_0 > d_0$, c'est-à-dire que lorsque n est petit, il y a effectivement croissance : $b(n) - d(n) \underset{n \text{ petit}}{\approx} b_0 - d_0 > 0$.

Ainsi, le modèle de Malthus devient :

$$\begin{aligned}\frac{dn(t)}{dt} &= b(n)n - d(n)n \\ &= (b_0 - \beta n)n - (d_0 + \alpha n)n \\ &= (b_0 - d_0)n - (\alpha + \beta)n^2 = (b_0 - d_0)n\left[1 - \frac{\alpha + \beta}{b_0 - d_0}n\right]\end{aligned}$$

Si on pose $r = b_0 - d_0 > 0$ et $K = \dfrac{b_0 - d_0}{\alpha + \beta} > 0$, il vient :

$$\boxed{\frac{dn(t)}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right) \qquad (1.1)}$$

Pour comprendre quelles prédictions il est possible de formuler à partir de ce modèle, il est commode de décomposer la variation de $n(t)$ dans le temps de la manière suivante :

$$\frac{dn(t)}{dt} = rn - r\frac{n^2}{K} \qquad (1.2)$$

On comprend ainsi que la croissance naturelle de la population, représentée par le terme rn, est régulée négativement par un terme de *compétition intra-spécifique* ($-rn^2/K$), si on considère que la quantité n^2 correspond à la probabilité de rencontre entre individus de la même population.
De plus, le terme de compétition intra-spécifique (ou *compétition de Verhulst*) influence d'autant plus négativement la croissance naturelle de la population que le paramètre K est petit :

1. Si $K \to +\infty$, alors le phénomène de densité-dépendance n'est quasiment pas pris en compte ;
2. Si $K \to 0$, alors la croissance de la population est fortement contrainte par le phénomène de densité-dépendance.

C'est pourquoi le paramètre K représente la ***capacité d'accueil*** du milieu dans lequel vit la population considérée.
Du point de vue dynamique, on imagine alors ce qu'il peut se passer :

- Si n petit, alors $\dfrac{dn}{dt} \approx rn$. Sous l'hypothèse que $r > 0$ (hypothèse réaliste du point de biologique si on suppose que naturellement il y a effectivement croissance), la population croît de manière exponentielle depuis un $n_0 > 0$ quelconque ;
- Puis lorsque n approche la valeur K, alors $n \approx K$ et on a :

– Si $n < K$, on peut écrire d'après (1.2) :

$$\frac{d(K-n)}{dt} = -\frac{dn}{dt} = -r\frac{n}{K}(K-n)$$

Or $n \approx K \Leftrightarrow \frac{n}{K} \approx 1$ et $-r\frac{n}{K} < 0$; Donc $\lim\limits_{t\to+\infty}(K-n) = 0$, *i.e.*, $\lim\limits_{t\to+\infty} n = K$

– Si $n > K$, on peut écrire d'après (1.2) :

$$\frac{d(n-K)}{dt} = \frac{dn}{dt} = r\frac{n}{K}(K-n) = -r\frac{n}{K}(n-K)$$

Par un raisonnement identique au précédent, il vient $\lim\limits_{t\to+\infty} n = K$

Ainsi, quelle que soit la condition initiale, on a toujours $\lim\limits_{t\to+\infty} n(t) = K$.

Il y a donc bien autorégulation de la population, dont l'effectif (respectivement la densité ou la biomasse) ne peut pas dépasser la capacité d'accueil du milieu, c'est-à-dire la valeur *K*.

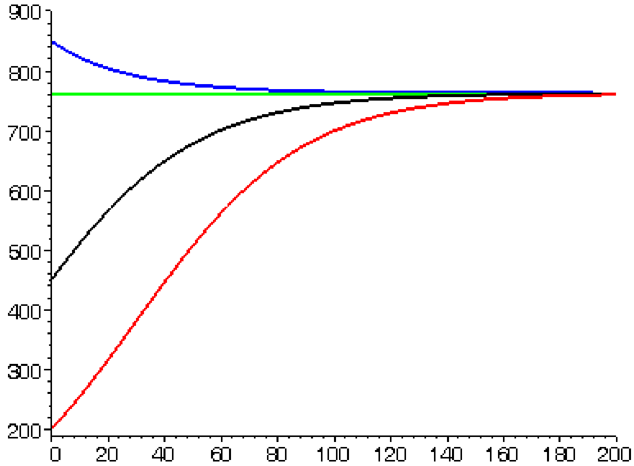

Figure 3 : Chroniques de l'équation logistique (2) pour $r = 0.0344$, $K = 762.54$, et différentes conditions initiales (n_0).

L'existence d'un point d'inflexion en $n_i = K/2$ est une caractéristique du modèle logistique, qui est assez contraignante et a conduit au développement parallèle d'autres modèles, comme celui de Gompertz.

Voici un exemple d'ajustement du modèle logistique sur un jeu de données décrivant la croissance individuelle du goéland d'Europe.

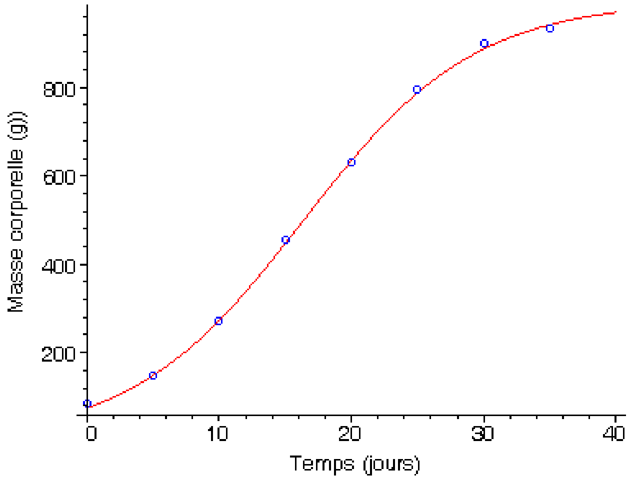

Figure 4 : Ajustement du modèle logistique sur des données de croissance individuelle du goéland d'Europe.

Les paramètres du modèle de logistique pour ce jeu de données sont estimés à :

$$r = 0.154 \text{ g/jour}$$

$$K = 995.08 \text{ g}$$

$$n_0 = 74.48 \text{ g}$$