TS-DM

LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS

MODÈLE CONTINU

PARTIE 1 : MODÈLES SANS INTERACTION

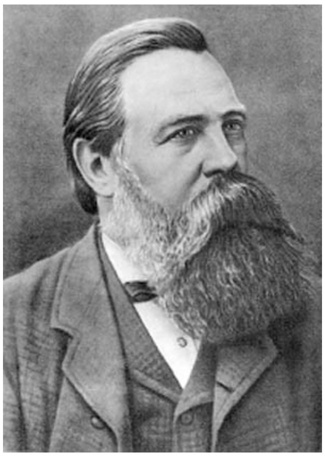
Pré-requis : dérivée fonction x → exp(ax), dérivée d'un produit

Malthus (1766-1834)

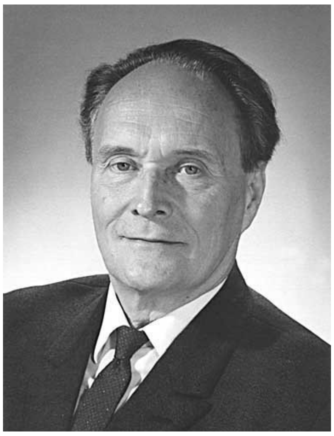
Quetelet (1796-1874)

Verhulst (1804-1849)

Karl Marx (1818-1883)



Friedrich Engels (1820-1895)



Gause (1910-1986)

***Les hommes ne sont point faits pour être entassés en fourmilières, mais épars sur la terre qu'ils doivent cultiver*.**
Plus ils se rassemblent, plus ils se corrompent. Les infirmités du corps, ainsi que les vices de l'âme, sont l'infaillible effet de ce concours trop nombreux. L'homme est de tous les animaux celui qui peut le moins vivre en troupeaux. Des hommes entassés comme des moutons périraient tous en très peu de temps. L'haleine de l'homme est mortelle à ses semblables : cela n'est pas moins vrai au propre qu'au figuré.

***Les villes sont le gouffre de l'espèce humaine*.** *Au bout de quelques générations les races périssent ou dégénèrent ; il faut les renouveler, et c'est toujours la campagne qui fournit à ce renouvellement. Envoyez donc vos enfants se renouveler, pour ainsi dire, eux-mêmes, et reprendre, au milieu des champs, la vigueur qu'on perd dans l'air malsain des lieux trop peuplés.*

Émile ou de l'éducation (1762), Jean-Jacques Rousseau

La suite de Fibonacci[1] permet de donner un « modèle d'évolution » célèbre des lapins… mais surtout un modèle d'étude des générations de certaines populations (par exemple les hyménoptères[2] – fourmis, abeilles, etc.). Mais le mode de reproduction des lapins ne suit pas, en réalité, la suite de Fibonacci. Notamment, une portée n'est que rarement limitée à un couple mâle-femelle, et ils ne vivent pas indéfiniment… De même pour les hyménoptères, ils ne vivent pas indéfiniment…

Nous allons ici « poursuivre » l'intérêt de Fibonacci pour la description d'un phénomène naturel, et nous intéresser à la dynamique des populations.

La ***dynamique des populations*** s'intéresse au développement numérique de toutes les populations d'êtres vivants, et plus particulièrement de celles des animaux sexués.

Les répartitions de poids, la composition par âge des individus, l'environnement, la biologie des groupes, et les processus qui influent sur ces changements font également partie de son champ d'étude.

Ces études ont pour but, outre de prévoir les accroissements ou diminutions des populations, de comprendre les influences environnementales sur les effectifs des populations.

Des études sur ces sujets sont incontournables par exemple pour la gestion de la pêche, la gestion cynégétique[3], le management des zones protégées, le contrôle des populations d'animaux dits nuisibles…

Notre objectif est de ***modéliser une population p*** qui dépend du temps de manière déterministe, c'est-à-dire avec une loi parfaitement définie.

Si on considère que le temps est continu : $t \in \mathbb{R}$. Et on a une fonction $p(t)$, à valeurs réelles.
A chaque instant *t*, l'évolution de cette population est donnée par la vitesse d'accroissement (ce que l'on appelle le *taux de variation instantané* de l'effectif de la population) c'est-à-dire par le nombre dérivé $p'(t)$.

• La ***vitesse moyenne*** entre t_1 et t_2 est $\dfrac{p(t_2)-p(t_1)}{t_2-t_1}$.

• La ***vitesse instantanée***, c'est la limite de la vitesse moyenne lorsque t_1 et t_2 sont très proches.
Donc c'est $\lim\limits_{t_1 \to t_2} \dfrac{p(t_2)-p(t_1)}{t_2-t_1}$, c'est-à-dire $p'(t)$.

1 Suite d'entiers dans laquelle chaque terme est la somme des deux termes qui le précèdent : $u_{n+2}=u_{n+1}+u_n$.
2 Leur nom provient des ailes membraneuses que portent les insectes hyménoptères.
Le mot vient du grec hymên, qui signifie « membrane », et de ptéron, « aile ».
3 Du grec ancien κυνηγέτικος, kunêgétikos (« qui a rapport à la chasse »), de κυνηγέτης, kynegetes (« chasseur »).
D'ailleurs, en langage soutenu, un *cynégète* est quelqu'un qui pratique la chasse, qui aime chasser.
Un *cynégéticien* est un professionnel de la chasse, de ses techniques et de ses procédés.

La gestion cynégétique est une partie de la gestion de faune sauvage (concerne souvent le gibier).
Elle comporte par exemple l'aménagement du territoire pour favoriser une espèce ; le choix raisonné des prélèvements en nombre et en qualité (âge, sexe et état de santé des animaux) ; des introductions ou réintroduction éventuelles (repeuplement, confortement de populations) ; etc.

I. Modèles historiques d'accroissement de la population

I.1 Modèle exponentiel de Malthus

On postule que la vitesse d'accroissement de la population est proportionnelle à la population, autrement dit : ***l'accroissement de p est proportionnel à p***.
Ceci traduit l'idée que « plus il y a de lapins, plus ils font des petits ».
En notant k le coefficient de proportionnalité, on veut donc trouver p tel que : $p'(t)=k\,p(t)$.

Cela s'appelle une ***équation différentielle***. On l'écrit en général $p'=k\,p$, mais attention : ici k est un nombre alors que p est une fonction « population » qui varie en fonction d'une variable t (le temps).

Afin de résoudre cette équation différentielle, voici quelques théorèmes fondamentaux, au programme de la classe de Terminale S il y a encore quelques années à peine.
Les démonstrations n'utilisent que la fonction exponentielle, et cela pourrait donc faire l'objet d'un exercice de Bac (en vous guidant bien sûr).

I.1.1 Équation différentielle y'=ay

Définition : Soit a un réel.
Résoudre l'équation différentielle $y'=a\,y$ c'est déterminer toutes les fonctions définies sur un intervalle I telles que pour tout réel x de I : $f'(x)=a\,f(x)$.

Théorème : Les solutions de l'équation différentielle $y'=a\,y$ sont les fonctions du type :
$y(x)=C\,\mathrm{e}^{ax}$ où C est une constante réelle.

DÉMONSTRATION À FAIRE :

On note (E) l'équation différentielle $y'=a\,y$.

1. Vérifier que les fonctions $y(x)=C\,\mathrm{e}^{ax}$ sont bien des solutions de (E).
   Cela prouve l'existence de solutions.
2. Montrons que ces fonctions sont les seules solutions de (E).
   On note y une solution quelconque de (E).
   Remarque : on peut écrire cela car on a prouvé l'existence de solutions au 1.
   On définit alors la fonction z par $z(x)=y(x)\mathrm{e}^{-ax}$.
   Montrer que $z'(x)=0$ et en déduire que $z(x)=C$ où $C\in\mathbb{R}$.
   En déduire que $y(x)=\mathrm{C}\,\mathrm{e}^{ax}$ et conclure.

I.1.2 Solutions du modèle de Malthus

On a vu que Malthus proposait de résoudre l'équation $y'=a\,y$.

Quelles sont les solutions à ce problème ?
Représentez quelques-unes de ces solutions sur un logiciel (Geogebra par exemple), afin d'observer l'influence du paramètre a.

I.2 La loi logistique de Verhulst

On part du modèle de Malthus, mais comme il ne s'adapte pas à la plupart des situations (***une croissance exponentielle ne peut durer longtemps***, ne serait-ce que parce qu'elle est limitée par le volume dans lequel la croissance s'effectue), on freine cette croissance exponentielle en appliquant un correctif bien choisi :

$$p'=m\,p-n\,p(p-b)$$

où m est le taux de croissance instantané dans la situation où aucun obstacle ne freine la croissance, n un nombre à déterminer et b est une « ***population normale*** » (au sens où c'est la population qui permet de n'avoir aucun problème : assez de nourriture pour tout le monde, du travail pour tous, etc).

Autrement dit : $\dfrac{p'}{p}=m-n(p-b)$.

L'affaiblissement (de l'accroissement relatif[4]) est proportionnel à la population surabondante.

I.2.1 Le modèle de Verhulst dans les livres modernes

Sur Wikipédia ou dans les livres d'aujourd'hui, la fonction logistique est définie ainsi :

> La recherche des fonctions strictement positives définies sur $[0;+\infty[$ et vérifiant le système :
>
> $y(0)=y_0$ (population connue au temps t=0) et $y'=a\,y\left(1-\dfrac{y}{\mathrm{K}}\right)$
>
> conduit à la solution logistique $y(t)=\mathrm{K}\dfrac{1}{1+\dfrac{\mathrm{K}-y_0}{y_0}\mathrm{e}^{-at}}$
>
> où l'on observe que la population tend vers la capacité d'accueil K, qu'elle est croissante si la population initiale est inférieure à la population d'accueil et décroissante sinon.
> ***La capacité d'accueil est la population maximale, pas un point d'équilibre***.

<u>*Remarque*</u> : $y'=a\,y\left(1-\dfrac{y}{\mathrm{K}}\right)$ s'écrit aussi $y'=\dfrac{a}{\mathrm{K}}y(\mathrm{K}-y)$ autrement dit $y'=\alpha\,y(\mathrm{K}-y)$ où $\alpha=\dfrac{a}{\mathrm{K}}$.
Ce qui correspond aux réactions auto-catalytiques en chimie. L'évolution est proportionnelle au volume de bactérie mais aussi au volume restant $\mathrm{K}-y$ (K étant le volume maximal)…

Mais quel est le lien entre cette formulation moderne et la formulation historique de Verhulst ?

- <u>forme moderne</u> : $\boxed{y'=a\,y\left(1-\dfrac{y}{\mathrm{K}}\right)}$ *équivaut à* $y'=a\,y-\dfrac{a}{\mathrm{K}}y^2$
- <u>forme historique</u> : $\boxed{y'=m\,y-n\,y(y-b)}$ *équivaut à* $y'=(m+n\,b)y-n\,y^2$

  En posant $a=m+n\,b$ on a : $y'=a\,y-\dfrac{a-m}{b}y^2$.

  En posant $\mathrm{K}=\dfrac{a\,b}{a-m}$ on obtient : $y'=a\,y-\dfrac{a}{\mathrm{K}}y^2$.

  Remarque : $m>0$ par définition ; $n\geqslant 0$ par définition ; $b\geqslant 0$ par définition. Donc $a>0$.

La forme moderne fait apparaître la population maximale.
La forme historique fait apparaître la population « normale » (sorte de point d'équilibre).

4 L'accroissement relatif est l'accroissement par rapport à la taille de la population.

I.2.2 Équation différentielle y'=ay+b

Théorème : Soient a et b deux réels.
Les solutions de l'équation différentielle $y'=a\,y+b$ sont les fonctions du type :
$$y(x)=C\,\mathrm{e}^{ax}-\frac{b}{a} \text{ où } C \text{ est une constante réelle.}$$

DÉMONSTRATION À FAIRE :

On note (E) l'équation différentielle $y'=ay+b$.

1. Montrer que la fonction p définie par $p(x)=-\frac{b}{a}$ est une solution de (E).

Cela prouve l'existence de solutions.

2. On note y une solution quelconque de (E).
Montrer que $(y-p)'=a(y-p)$ et en déduire que $y(x)-p(x)=C\,\mathrm{e}^{ax}$ où $C\in\mathbb{R}$.
Conclure.

I.2.3 Étude mathématique du problème

On a vu que le modèle logistique de Verhulst (forme moderne) revient à résoudre l'équation :
$$y'=a\,y\left(1-\frac{y}{\mathrm{K}}\right) \text{, que l'on note (E).}$$

1. Soit g une solution de (E).
Montrer que si à un instant *t*, on a $g(t)>\mathrm{K}$, alors la population décroît.
Et de même que si à un instant *t*, on a $g(t)\leqslant\mathrm{K}$, alors la population croît.

2. a) Démontrer que *g* est une solution strictement positive de (E) si et seulement si :
la fonction $h=\frac{1}{g}$ est une solution strictement positive de l'équation $y'=-a\,y+\frac{a}{\mathrm{K}}$, que l'on note (E').

b) Résoudre (E').

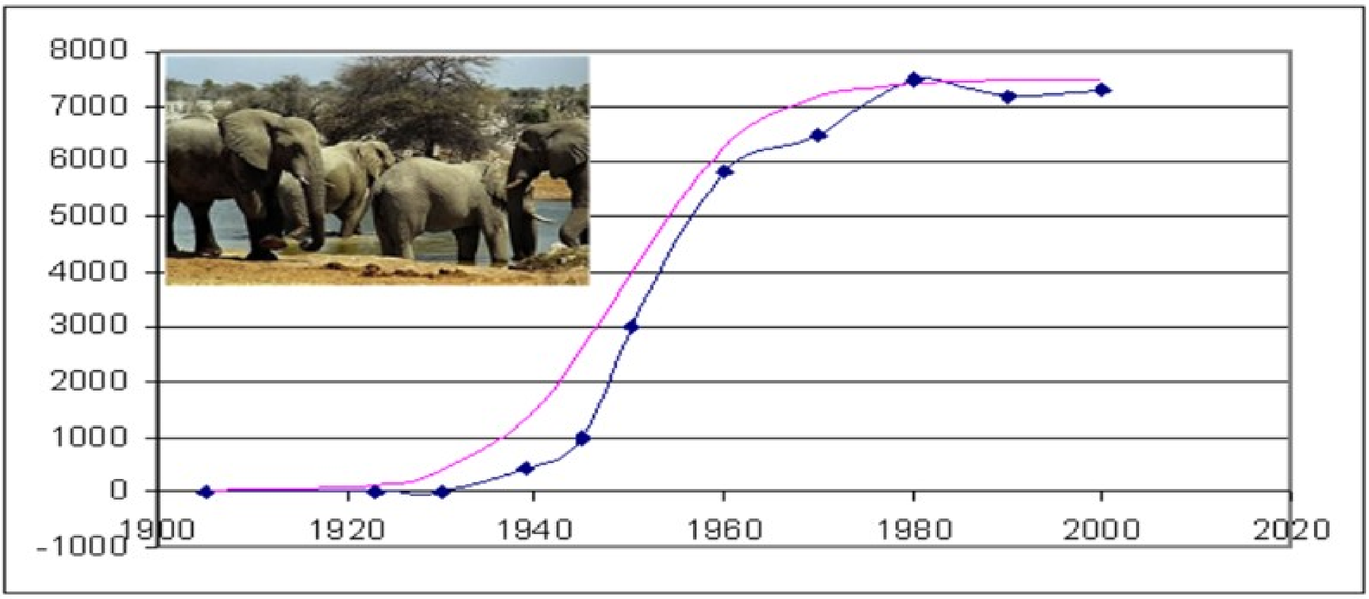
c) En ajoutant la condition $y(0)=y_0$ (population initiale), conclure sur les solutions de (E).

3. Créer un fichier Geogebra qui permet de faire varier les paramètres K , y_0 et a , et de représenter graphiquement la courbe solution du modèle de Verhulst $y'=a\,y\left(1-\frac{y}{\mathrm{K}}\right)$.

Observer et décrire l'effet de K , y_0 et a sur la courbe.
Remarque : je vous rappelle que K *et* y_0 *sont strictement positifs.*

I.2.4 Exemple : 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 des chasseurs, notamment pour exploiter l'ivoire de ses défenses et prendre possession de ses territoires à des fins agricoles.
A la fin du XIX^e 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, 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 XX^e 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.



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 au modèle logistique.
Le tableau suivant indique les effectifs observés ainsi que les effectifs théoriques calculés en suivant ce modèle (et arrondis à l'entier le plus proche).

	1905	1923	1930	1939	1945	1950	1960	1970	1980	1990	2000
Eff. observés	10	13	29	450	980	3010	5800	6500	7400	7200	7310
Eff. théoriques	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 deçà 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 contrôlé destiné à limiter la surpopulation en maintenant le nombre d'éléphants approximativement égal à cette valeur.

II. De Malthus à Verhulst : un peu d'histoire

II.1 Malthus

II.1.1 Rapide biographie

> ***Malthus est aussi connu que mal connu***.
> *J'espère vous en convaincre, et vous inciter fortement à ne jamais accorder trop d'importance à des résumés sur les écrits/pensées des autres. Mieux vaut lire les écrits publiés pour en juger, plutôt que de lire un résumé nécessairement subjectif (même dans les livres d'histoire).*

Thomas Robert Malthus (Angleterre, **1766-1834**) était un économiste et pasteur anglican.
Il est surtout connu pour ses travaux sur les rapports entre les dynamiques de croissance de la population et la production, analysés dans une perspective que l'on qualifie de « pessimiste ».

Son père, Daniel Malthus, est un ami de David Hume (philosophe, économiste et historien britannique, considéré comme un des plus importants penseurs des Lumières et est un des plus grands philosophes et écrivains de langue anglaise) et une relation de Jean-Jacques Rousseau qu'il a hébergée vers 1766 et dont il sera exécuteur testamentaire.

Malthus est vite attiré par l'économie politique. Il tente d'appliquer les idées de Godwin, un rationaliste du XVIII^{e} siècle, influencé par les pensées de Rousseau et Condorcet qui croient à un progrès sans limites.

Il est chargé de l'aide aux pauvres dans sa commune ; les mauvaises récoltes de 1794 à 1800 engendrent misère et détresse, et frappent son imagination. Il écrit en 1796 un pamphlet (*La crise*) sur la crise que subit l'Angleterre, essai qui prend position en faveur de la justice sociale et ***proposant de développer le système d'assistance publique aux pauvres, mais il ne le publie pas***. Cet ouvrage est aujourd'hui perdu, mais on connaît quelques passages.

Toutefois, le disciple de Godwin va se révolter contre son inspirateur lorsqu'il lit *La justice politique* (1793). Dans cet ouvrage utopiste, Godwin décrit une société où une population croissante va connaître la prospérité et la justice. ***Le divorce entre les idées de Godwin et la réalité brutale qu'il observe conduit Malthus à changer radicalement d'analyse*** : contre les réformateurs « moraux » qui attribuent au gouvernement la responsabilité des maux de la société, Malthus veut démontrer que ceux-ci viennent en réalité de lois naturelles et inéluctables.
En réaction contre ces idées, il publie en 1798, sans nom d'auteur, un pamphlet philosophique de 50.000 mots intitulé *Essai sur le principe de la population en tant qu'il influe sur le progrès futur de la société avec des remarques sur les théories de M. Godwin, de M. Condorcet*[5] *et d'autres auteurs*.

L'ouvrage connaît un immense succès et déclenche de nombreuses polémiques. Malthus entreprend alors d'approfondir ses recherches et voyage sur le continent, visitant l'Allemagne, la Suède la Norvège et une partie de la Russie. A son retour, il publie en 1800 un nouveau pamphlet, le *Prix élevé des provisions*.

En 1803, Malthus publie une nouvelle édition très augmentée de son *Essai* et la signe de son nom. Le titre a changé : *Essai sur le principe de population ou exposé de ses effets sur le bonheur humain dans le passé et le présent avec des recherches sur nos perspectives de supprimer ou de diminuer à l'avenir les maux qu'il occasionne*. Le retentissement est considérable.

Malthus prédit mathématiquement que sans freins, la population augmente de façon exponentielle ou géométrique (par exemple : 1, 2, 4, 8, 16, 32, …) ***tandis que les ressources ne croissent que de façon arithmétique*** (1, 2, 3, 4, 5, 6, …).
Il en conclut ***le caractère inévitable de catastrophes démographiques, à moins de limiter la croissance de la population***. Malthus préconise ainsi une régulation volontaire des naissances, la « contrainte morale » :

5 Dont je rappelle la formule : « ***il faut enseigner ce qu'il suffit à ne point dépendre*** ».
Condorcet a écrit : « Le but de l'instruction n'est pas de faire admirer aux hommes une législation toute faite, mais de les rendre capables de l'apprécier et de la corriger. Il ne s'agit pas de soumettre chaque génération aux opinions comme à la volonté de celle qui la précède, mais de les éclairer de plus en plus, afin que chacun devienne de plus en plus digne de se gouverner par sa propre raison ».

les couples prévoyants, en retardant l'âge du mariage et en pratiquant la chasteté jusqu'au mariage, seraient enclins à n'avoir que le nombre d'enfants qu'ils sont certains de pouvoir entretenir.
Il prône aussi l'arrêt de certaines aides aux nécessiteux, en opposition aux propositions de Godwin qui souhaite généraliser l'assistance aux pauvres.

En 1804, il se marie avec sa cousine et est nommé Professeur d'histoire et d'économie politique au Haileybury College, l'année suivante.
Il meurt subitement d'une crise cardiaque le 29 décembre 1834.

II.1.2 Un extrait célèbre et les réactions virulentes de Marx et Engels

Voici ***un extrait célèbre*** de la version de 1798, que Malthus supprimera dans les éditions ultérieures.

> Un homme qui est né dans un monde déjà possédé, s'il ne lui est pas possible d'obtenir de ses parents les subsistances qu'il peut justement leur demander, et si la société n'a nul besoin de son travail, n'a aucun droit de réclamer la moindre part de nourriture, et, en réalité, il est de trop. Au grand banquet de la nature, il n'y a point de couvert vacant pour lui ; elle lui ordonne de s'en aller, et elle ne tardera pas elle-même à mettre son ordre à exécution, s'il ne peut recourir à la compassion de quelques convives du banquet. Si ceux-ci se serrent pour lui faire place, d'autres intrus se présentent aussitôt, réclamant les mêmes faveurs. La nouvelle qu'il y a des aliments pour tous ceux qui arrivent remplit la salle de nombreux postulants. L'ordre et l'harmonie du festin sont troublés, l'abondance qui régnait précédemment se change en disette, et la joie des convives est anéantie par le spectacle de la misère et de la pénurie qui sévissent a dans toutes les parties de la salle, et par les clameurs importunes de ceux qui sont, à juste titre, furieux de ne pas trouver les aliments qu'on leur avait fait espérer.

Cette phrase, où l'égoïsme de classe se manifestait de façon aussi brutale, provoqua de si violentes réactions, que Malthus fut amené à la supprimer dans l'édition suivante. Mais le mal était fait et pour longtemps. Désormais, le problème avait quitté le domaine de la raison pour entrer dans celui, plus animé, des passions.

Marx critiquera violemment les propos de Malthus. Selon lui, la surpopulation n'est que le fruit de la propriété privée. "L'armée de réserve" des travailleurs pèse certes sur les salaires, mais elle résulte de l'accumulation du capital et de la réduction des effectifs ouvriers.
D'après lui, la classe bourgeoise/propriétaire écrase le prolétariat non seulement par un partage inégal, mais par un système qui limite la production et utilise mal les possibilités techniques et les ressources des hommes. Il est désormais possible, dit-il, de faire vivre tout le monde, sans réserve. ***Au banquet de la vie, on peut ajouter autant de couverts que nécessaire***.

Voici un extrait d'un livre d'Engels *La situation de la classe laborieuse en Angleterre*, écrit en 1845.
Engels était un grand ami de Marx.

> ***La déclaration de guerre la plus brutale que la bourgeoisie ait lancée contre le prolétariat***, c'est la théorie de la population de Malthus et la nouvelle loi des pauvres qu'elle a inspirée. Nous avons déjà fait allusion en de multiples occasions à la théorie de Malthus. Nous rappellerons simplement ici ses principales conclusions : la terre est perpétuellement surpeuplée, de sorte que la pauvreté, la misère, la disette et l'immoralité doivent toujours dominer ; que c'est le sort de l'humanité d'être éternellement condamnée à exister en trop grand nombre, donc en classes diverses, dont certaines sont plus ou moins riches, cultivées et morales, et les autres plus ou moins pauvres, misérables, ignorantes et immorales. Il s'ensuit dans la pratique – et Malthus lui-même tire ces conclusions – que ***la charité et les caisses de pauvres sont à proprement parler une absurdité, puisqu'elles ne servent qu'à maintenir en vie et à faire se multiplier la population en excédent, dont la concurrence ne fait que peser sur les salaires*** ; que l'occupation des miséreux par l'administration des pauvres est également déraisonnable, puisqu'une quantité fixe, tout à fait déterminée, de produits peut être consommée ; que, pour chaque ouvrier en chômage qui est occupé, on en jette un autre sur le pavé […] ; qu'il ne s'agit donc pas de nourrir la population en surnombre, mais de la limiter autant que possible, d'une façon ou d'une autre.
> Malthus déclare, en termes non voilés, que le droit qu'a tout homme vivant sur cette terre de manger, de boire et de se vêtir est un pur non-sens. Il cite à ce propos les paroles d'un poète : le pauvre arrive

« au banquet de la Nature » et ne trouve aucun couvert mis pour lui, puis il ajoute que la Nature lui enjoint alors de ficher le camp, « puisqu'avant de naître il n'a pas demandé à la société si elle voulait de lui ».
Telle est maintenant la théorie favorite de toute authentique bourgeoisie anglaise, et tout naturellement, puisqu'elle est devenue pour celle-ci la justification la plus commode, sans parler de ce qu'elle renferme une bonne part de vérité sur les conditions actuellement existantes. ***Dès lors, il ne s'agit plus de rendre active la « population excédentaire », en l'employant utilement, mais simplement de la faire mourir de faim de la manière la plus commode et de l'empêcher de mettre trop d'enfants au monde***. Et rien n'est plus facile en fait – à condition que la population en surnombre reconnaisse elle-même qu'elle est superflue et se laisse aller gentiment à mourir de faim. Cependant, en dépit des efforts les plus tenaces de la bourgeoisie philanthropique, il n'est guère d'espoir dans l'immédiat de faire partager ces idées aux ouvriers. Les prolétaires se sont plutôt mis en tête qu'avec leurs mains zélées ce sont précisément eux qui sont les plus utiles, tandis que les riches messieurs capitalistes, qui ne font rien, sont en trop.
Toutefois, comme les riches détiennent toujours le pouvoir, les prolétaires doivent subir le fait que la loi – si eux-mêmes ne veulent pas l'admettre volontairement – les déclare, eux, réellement superflus. C'est ce qui est arrivé avec la nouvelle loi des pauvres. La vieille législation sur les pauvres, qui reposait sur l'ordonnance de 1601, partait encore naïvement de l'idée que la paroisse avait le devoir de subvenir à la vie des pauvres. Quiconque n'avait pas de travail recevait une aide et, à la longue, le pauvre considérait que la paroisse était dans l'obligation de le préserver de la mort par inanition. Il revendiqua son assistance hebdomadaire comme s'il s'agissait d'un droit et non d'une faveur – et c'en fut trop à la fin pour la bourgeoisie. En 1833, alors que la bourgeoisie était tout juste arrivée au pouvoir […] et que le paupérisme avait atteint son apogée dans les districts campagnards, elle se mit aussitôt en devoir de réformer aussi, selon ses vues, la législation sur les pauvres. Elle désigna une commission d'enquête pour l'application de la législation sur les pauvres, et celle-ci découvrit une grande quantité d'abus : tout d'abord, que toute la classe laborieuse des campagnes était paupérisée et entièrement ou partiellement dépendante de la caisse des pauvres, qui, lorsque les salaires étaient trop bas, versait aux pauvres un supplément ; ensuite que, dans ce système grâce auquel le chômeur pouvait vivre, celui qui était mal payé, mais gratifié d'une nombreuse famille, était assisté, le père d'enfants illégitimes était tenu de payer une pension alimentaire ; bref, que ce système qui reconnaissait en général que le pauvre avait besoin de protection, ruinait le pays. […] Cette description des effets de l'ancienne législation sur les pauvres est certainement tout à fait exacte ; ***les secours favorisent la paresse et accroissent la surpopulation***. Dans les conditions sociales actuelles, ***il est tout à fait clair que le pauvre est obligé d'être un égoïste et que, s'il en a le choix et s'il vit tout aussi bien, il préfère ne rien faire plutôt que de travailler***. Mais, la seule conclusion à en tirer, c'est que les actuelles conditions sociales ne valent rien, et non pas – comme en concluent les commissaires malthusiens – que la pauvreté doit être traitée comme un crime et lourdement pénalisée, afin de servir d'avertissement aux autres, selon la théorie de l'intimidation.
[…] Ils (*les sages malthusiens*) proposèrent donc une nouvelle Loi sur les Pauvres, qui passa au Parlement en 1834 et est encore en vigueur. Tous les secours en argent ou en aliments furent supprimés ; la seule assistance permise fut l'admission dans les maisons de travail que l'on se mit aussitôt à construire partout. L'organisation de ces maisons du travail, ou – comme le peuple les appelle – ces bastilles de la Loi des Pauvres, est telle qu'elle fait reculer d'effroi quiconque a la moindre perspective de se tirer d'affaire sans cette forme de charité publique. Pour être sûr que la caisse des pauvres ne soit mise à contribution que dans les cas les plus extrêmes et que les efforts de chacun soient tendus au maximum avant de s'adresser à la charité publique, ***la maison du travail doit y rendre le séjour aussi repoussant que l'esprit raffiné d'un malthusien peut l'imaginer***. »

II.1.3 Un adjectif injuste associé à son nom

Son nom a donné dans le langage courant l'adjectif *malthusien*, souvent négativement connoté (désignant un état d'esprit plutôt conservateur, opposé à l'investissement ou craignant la rareté), et une doctrine, le ***malthusianisme*** qui inclut une politique active de contrôle de la natalité pour maîtriser la croissance de la population.

Le malthusianisme est issu de la pensée de Malthus craignant les effets dévastateurs du développement libre, supposé exponentiel, de la population humaine. Des récits de voyages de son époque – en particulier ceux de James Cook –, Malthus a tiré une loi naturelle des sociétés naturelles : la population tend à croître plus rapidement que ses ressources, jusqu'à ce qu'interviennent des freins ou des limites à cette croissance. Ces derniers font régresser la population à un niveau supportable pour assurer la nourriture de l'ensemble. Ces obstacles sont de deux natures : d'une part, les « obstacles répressifs » qui s'imposent de l'extérieur de façon brutale, à l'instar des famines ou des épidémies ; d'autre part, les « obstacles préventifs »), qui désignent les décisions conscientes prises en connaissance de cause pour freiner la croissance démographique : avortement, contrôle des naissances, célibat, entre autres. D'après Malthus, même chez les peuples dits primitifs, les obstacles préventifs existent. Ainsi, la difficulté de se procurer de la nourriture dans les tribus d'Indiens d'Amérique les oblige à vivre à de grandes distances les unes des autres, à défendre leur territoire de chasse, et, afin d'éviter le peuplement, ils procréent peu : un ou deux enfants par famille. Malthus s'appuie notamment sur les écrits de James Cook, qui s'étonne du peu d'ardeur amoureuse dans ces tribus.

Le « modèle malthusien » de formation du revenu minimal des économistes classiques n'a rien à voir avec le « comportement malthusien », restriction volontaire, non seulement de procréation, mais aussi de production. Le nom de Malthus désigne un état d'esprit doctrinal plus que l'homme qui a porté ce nom. ***Pour Malthus, seule la procréation des familles peu sûres de pouvoir nourrir leurs enfants devait être restreinte, et ceci par une chasteté volontaire*** fort éloignée des méthodes anticonceptionnelles et anti-natales qui seront pourtant désignées ultérieurement comme néo-malthusiennes.

Les préoccupations écologiques renouvellent aujourd'hui la problématique malthusienne. Ainsi, certains, comme le commandant Cousteau, voyaient dans l'excessive population humaine le principal obstacle à la sauvegarde des espèces animales et végétales.

Dans les dernières années de sa vie, l'anthropologue et ethnologue français Claude Lévi-Strauss rappelle le problème que soulève la surpopulation humaine : « Ce que je constate : ce sont les ravages actuels ; c'est la disparition effrayante des espèces vivantes, qu'elles soient végétales ou animales ; et le fait que du fait même de sa densité actuelle, ***l'espèce humaine vit sous une sorte de régime d'empoisonnement interne*** – si je puis dire – et je pense au présent et au monde dans lequel je suis en train de finir mon existence. Ce n'est pas un monde que j'aime. »

Voici, pour mieux comprendre les intentions véritables de Malthus, un extrait de sa préface de 1803 :

> […] Ceux qui s'obstinent à penser que tout obstacle à l'accroissement de la population est un mal pire que les malheurs auxquels il prétend remédier, je les renvoie aux conclusions de mon premier Essai, qui conservent toute leur force. En effet, celui qui adopterait une pareille opinion se verrait forcé d'admettre que la pauvreté et la misère des basses classes de la société sont absolument sans remèdes.
>
> *Exposition du sujet*
> Celui qui chercherait à prévoir les progrès futurs de la société verrait deux questions se poser immédiatement à son esprit :
> 1. Quelles sont les causes qui ont gêné jusqu'à présent le progrès de l'humanité vers le bonheur ?
> 2. Est-il possible d'écarter ces causes, en totalité ou en partie, dans l'avenir ?
> L'étude de ces causes étant beaucoup trop complexe pour qu'un seul homme puisse s'y livrer avec succès, cet Essai a pour objet d'étudier uniquement les effets d'une seule d'entre elles […] : la tendance constante de tous les êtres vivants à accroître leur espèce au-delà des ressources de nourriture dont ils peuvent disposer.
>
> *Les Lois sur les Pauvres*
> Pour remédier à la fréquente détresse des pauvres, on a établi des lois instituant un système de secours, et l'Angleterre s'est particulièrement distinguée en cette matière. Mais ***il est à craindre que si on a diminué par ce procédé les misères individuelles, on a par contre beaucoup étendu la pauvreté générale***.
> ***On s'étonne dans le pays que malgré les sommes immenses collectées annuellement pour soulager les pauvres, leur détresse soit encore si grande. Certains émettent le soupçon que les fonds destinés à cet usage sont détournés*** ; d'autres accusent les marguilliers et les contrôleurs d'en engloutir la majeure part en festins. ***Tous s'accordent à penser que, d'une manière ou d'une autre, l'administration en est bien mauvaise***. […]
> Aucun sacrifice de la part des riches, surtout s'il est consenti en argent, ne peut prévenir de façon

durable le retour de la misère dans les classes inférieures. On peut imaginer de grands changements dans les fortunes : les riches peuvent devenir pauvres, et certains pauvres riches ; mais tant que le rapport des subsistances à la population restera le même, il arrivera nécessairement que certains habitants auront beaucoup de peine à se nourrir, eux et leurs familles, et cette difficulté touchera toujours les plus pauvres.
Il peut sembler étonnant qu'avec de l'argent on ne puisse pas améliorer la condition d'un pauvre sans abaisser d'autant celle des autres membres de la société. C'est pourtant vrai. […]
On n'a pas suffisamment compris, semble-t-il, que le prix du blé en temps de disette dépend beaucoup moins de sa rareté que de l'obstination que chacun met à vouloir en consommer autant que d'habitude. […]
Plus les paroisses distribuent de secours, et plus on encourage chacun à maintenir sa consommation habituelle. […]
Les lois anglaises en faveur des pauvres conjuguent leur action pour empirer dans ces deux sens le sort du pauvre. D'abord, elles tendent manifestement à accroître la population, sans rien ajouter aux moyens de subsistance. Un pauvre peut se marier bien qu'il ait peu ou même pas du tout de possibilités de nourrir sa famille en dehors des secours paroissiaux : ***ainsi, ces lois créent les pauvres qu'elles assistent***. Le résultat de ces institutions secourables est que les subsistances doivent être réparties en parts plus petites, ce qui fait que le travail de ceux qui ne sont pas assistés permet d'acheter une quantité de nourriture moindre qu'auparavant : et le nombre de ceux qui ont recours à l'assistance augmente sans cesse. […]
Aussi dur que cela puisse paraître dans les cas particuliers, il faut que l'assistance s'accompagne toujours d'un peu de honte. Cet aiguillon est absolument nécessaire au bien général de la société.
Tout effort tendant à affaiblir ce sentiment, même si l'intention est bonne, produit un effet directement opposé à celui qu'on en attend. Quand on engage des hommes pauvres à se marier en leur offrant l'assistance de la paroisse, non seulement on les invite à se mettre, eux et leurs enfants, dans le malheur et la dépendance, mais on les entraîne (sans qu'ils s'en doutent eux-mêmes) à faire tort à tous ceux qui sont dans la même situation qu'eux.
Les lois sur les pauvres, telles qu'elles existent en Angleterre, ont contribué à faire monter le prix des subsistances et à abaisser le véritable prix du travail. Elles ont donc contribué à appauvrir la classe des travailleurs. […] ***Pour employer une expression vulgaire, les travailleurs pauvres semblent vivre éternellement au jour le jour*** : leurs besoins actuels polarisent toute leur attention et ils ne pensent guère à l'avenir ; ***même lorsqu'ils ont l'occasion de s'élever, ils l'utilisent rarement : mais tout ce qu'ils gagnent et qui excède leurs besoins immédiats va, d'une façon générale, au cabaret***.
En définitive, les lois sur les pauvres peuvent être considérées comme affaiblissant à la fois le goût et la faculté de s'élever chez les gens du commun ; elles affaiblissent ainsi un des plus puissants motifs de travail et de sobriété, et par suite de bonheur.
Les patrons de manufactures se plaignent généralement que les hauts salaires ruinent leurs ouvriers. Il est cependant difficile de penser que ceux-ci n'auraient pas envie d'économiser, pour leurs besoins futurs et ceux de leur famille (au lieu de dissiper une partie de leurs gains en boissons et en dépenses inconsidérées), s'ils n'étaient assurés d'obtenir en cas de besoin l'assistance de leur paroisse. […]
Si j'ai bien exposé la façon dont la loi a été appliquée et les résultats qui en résultent, il faut reconnaître que les pauvres ont été l'objet d'une impardonnable supercherie, car nous leur avions fait des promesses tout à fait impossibles à tenir. […]
Mais je ne voudrais pas non plus pousser leur application au-delà des limites légitimes : ***il existe des cas où le bien particulier obtenu est si grand, et l'inconvénient général si petit, que le premier doit nettement l'emporter dans la balance***.
Mon intention est seulement de montrer que le principe des lois en faveur des pauvres repose sur une erreur. Dire que le prix du travail doit suffire à l'entretien d'une famille et que l'on doit fournir du travail à tous ceux qui en demandent, c'est dire en d'autres termes que les fonds destinés au travail sont illimités, qu'ils peuvent être augmentés indéfiniment et que si le pays compte aujourd'hui six millions d'ouvriers il pourra en avoir 96 millions dans un siècle.

En espérant vous avoir convaincu que Malthus n'était pas celui que l'on décrit dans les manuels, et que l'on réduit injustement à des idées sans nuances.

II.2 Quetelet et Verhulst

II.2.1 Rapide biographie de Verhulst

Pierre-François Verhulst (1804-1849) était un ***mathématicien belge***.

L'essentiel de cette biographie provient d'un éloge funèbre que Quételet[6] (1796-1874) prononça peu après la mort de Verhulst, qui fut en effet son élève avant de devenir son collègue et ami.

Verhulst naît à Bruxelles le 28 octobre 1804. Il fait des humanités anciennes à l'Athénée Royal de Bruxelles où il obtient le prix de poésie latine. Mais il se découvre une passion pour les sciences exactes et il entre en 1822 à l'Université de Gand sans avoir terminé ses études littéraires.

A 21 ans, il devient docteur ès-sciences. Son intérêt pour les mathématiques continue à travers la théorie des nombres et la théorie des probabilités. Pendant ses loisirs, il traduit le *Traité de la lumière* de Herschel.
Sous la direction de Quételet, il donne des cours d'analyse mathématique au Musée de Bruxelles.
C'est alors qu'apparaissent ses premiers problèmes de santé dus probablement, selon Quételet, « à l'excès de travail et à un développement de taille peu ordinaire (1,89 m) ». C'était certainement une tuberculose.
Il part donc en Italie, début 1830, pour bénéficier d'un climat plus favorable. En cours de voyage, il s'arrange pour rencontrer un grand nombre d'hommes de sciences dans les pays traversés.

En septembre 1830, c'est la révolution en Belgique.
Quételet lui envoie des nouvelles, lui parle de la constitution belge.
Alors que Quetelet remplira sans discontinuer des fonctions officielles ou académiques très importantes qui le contraindront à une certaine réserve, ***Verhulst aura une vie assez mouvementée, très engagée en tout cas dans les combats politiques et sociaux qui agitent la Belgique*** à cette époque.
Malheureusement pour lui, il manque cet épisode essentiel de la révolution de Bruxelles.

Qu'à cela ne tienne, le combat pour la liberté n'ayant pas de frontières pour lui, il se lance aussitôt dans un projet grandiose : « opérer une réforme dans les États pontificaux et […] persuader le Saint-Père de donner une constitution à son peuple ». A Rome, il tente donc de persuader le Pape et les Cardinaux…
Cette témérité lui vaut d'être expulsé de Rome.

Il rentre alors en Belgique et, motivé par la lutte pour l'indépendance, il retrouve la santé. Il s'engage dans la politique et le gouvernement le charge de différentes missions. Il cherche à se faire élire à la Chambre des Représentants, mais sans succès. A ce moment, il ne fait pratiquement plus de mathématiques.
Mais dès 1834, il y revient en devenant répétiteur puis professeur d'analyse à l'École Militaire.

En 1837, Verhulst se marie et aura une fille. Il réalise ensuite encore de grands travaux en mathématiques.
En décembre 1841, il devient membre de l'Académie des Sciences.
Mais sa santé s'étant à nouveau détériorée, il repart en Italie.
Un an après, il revient, sans énergie, et il abandonne ses travaux purement mathématiques, car cela lui demande un travail trop soutenu. C'est alors que, sous l'impulsion de Quételet, Verhulst va s'intéresser à la théorie de la population et tenter de trouver des lois mathématiques régissant l'accroissement de la population de façon plus valable que la loi géométrique de Malthus. Il rédige deux mémoires sur le sujet en 1844 et 1846, où il invente notamment la fonction à laquelle il donne le nom de *logistique*. En 1848, il est nommé président de l'Académie.

Mais il tombe de plus en plus souvent malade et son existence devient une lente agonie qu'il supporte courageusement. Il meurt le 15 février 1849 à l'âge de 45 ans, probablement de la tuberculose.

6 Adolphe Quetelet (1796-1874) était un mathématicien reconnu, astronome, naturaliste, statisticien belge et fondateur de l'observatoire royal de Belgique.

II.2.2 Les idées de Verhulst qui le conduisent à la loi logistique

Le travail de Verhulst sur la dynamique des populations donna lieu à quatre publications d'importance inégale:

- une *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement* de 9 pages en 1838 ;
- un premier mémoire de 39 pages illustré d'un graphique : *Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population* en 1845 ;
- un texte de 3 pages : *Note sur la loi d'accroissement de la population […]* en 1846 ;
- un *Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population* de 32 pages en1847.

Il faut savoir qu'au début de ses recherches, ***Verhulst a lu Malthus*** et il s'est imprégné de ses idées et de son vocabulaire. ***Contrairement à ce qui est souvent écrit dans les manuels/livres, le modèle de Verhulst n'a pas été créé pour concurrencer celui de Malthus, bien au contraire***. Verhulst est parti des travaux de Malthus, en étant d'accord avec lui sur certaines idées, et au lieu d'essayer de trouver une « loi générale » qui décrirait mécaniquement les dynamiques d'une population (comme le demandait Quetelet, voir plus bas), il essaiera de partir du modèle de Malthus en lui appliquant des correctifs/retardateurs.

En 1838, Verhulst part donc de l'équation $p'=mp$ de Malthus, et propose de résoudre, entre autres, l'équation $p'=mp-np^2$ où *m* représente le taux de croissance instantané dans une situation où la croissance ne rencontre aucun obstacle, *t* le temps, *p* l'effectif de la population au temps *t* et *n* un nombre à déterminer. L'idée était d'essayer diverses fonctions retardatrices au modèle de Malthus ; elles donnent toutes sensiblement les mêmes résultats.
Verhulst indique ainsi avoir testé successivement pas moins de quatre fonctions retardatrices :

$$f(p)=n^2 \;;\; f(p)=n^3 \;;\; f(p)=n^4 \;;\; f(p)=n\ln(p).$$

Les résultats étant proches, il suffit selon lui de retenir « l'hypothèse la plus simple que l'on puisse faire », c'est-à-dire la première. L'expression de la vitesse de croissance est alors : $p'=mp-np^2$. Et il résout cette équation.
Verhulst introduit certes en conclusion quelques nuances mais, de manière assez surprenante, la difficulté est imputable selon lui à la faible qualité des données utilisées, qui ne permettent pas de vérifier l'exactitude de sa formule. Si, du fait de cette limite, « l'avenir seul pourra nous dévoiler le véritable mode d'action de la force retardatrice que nous avons représentée par *f(p)* », il reste convaincu de l'intérêt de sa démarche.

En 1845, il reprend essentiellement la même idée, mais en la justifiant moins par les mathématiques que par l'étude concrète de la population : $p'=mp-np(p-b)$ où *b* est une « population normale ».
Autrement dit, ***l'affaiblissement est proportionnel à la population surabondante***…
En réalité, cette équation est "la même" que celle de 1838, car $mp-np(p-b)=(m+nb)p-np^2$.
Il appelle ***fonction logistique*** la solution de cette équation qui vérifie $p(0)=b$ (on part de la « population normale »), sans préciser le choix de ce terme.
Il reste prudent sur ses travaux, comme toujours. Lui-même a conscience que le nombre d'années d'observation est trop faible pour qu'on puisse juger de la concordance de cette hypothèse avec la réalité. Aussi suggère-t-il d'essayer d'autres fonctions.
Plus précisément, il étudie le cas où les obstacles aux progrès de la population seraient proportionnels non plus à la population surabondante, mais à son carré, ou encore à sa racine carrée…
Mais il se heurte à des développements mathématiques qui le font finalement renoncer.

En 1847, Verhulst revient sur son idée, en remarquant qu'un de ses nombre révèle une incohérence d'homogénéité dans son équation : il remplace $p-b$ par $\frac{p-b}{b}$. Cela revient à supposer que ***les obstacles à l'accroissement de la population augmentent proportionnellement au rapport de la population surabondante à la population totale***.
Il résout alors son équation $p'=my-ny\frac{y-b}{b}$ et aboutit alors à une solution qui n'est plus une courbe « en S » mais exponentielle. Cette fonction semble bien s'adapter au comportement « après *b* ». Avant, le modèle exponentiel de Malthus semble convenir selon lui.
Il est intéressant de noter que Verhulst revient sur ce sujet deux ans après son travail sur la logistique, non

pas d'abord par intérêt sur les lois d'évolution d'une population, mais bien par un réflexe de physicien. Parti d'une approche modeste de « bricolage » de fonctions susceptibles de rendre compte d'une croissance freinée, Verhulst est parvenu à une formulation élégante et simple de ce type de dynamique. Malheureusement, si le modèle fonctionne très bien pour interpoler voire pour « rétropoler » des séries fragmentaires, il est beaucoup moins performant pour la prévision à moyen terme où trop de facteurs non contrôlés interviennent sur les résultats.

II.2.3 La croissance (humaine) s'arrêtera d'elle-même, sans augmentation de la misère ?

Verhulst finit par critiquer longuement, en argumentant, l'opinion des économistes qui pensent que la croissance de la population s'arrêtera d'elle-même, sans augmentation de la misère.

> Quand on songe aux calamités que doit nécessairement amener l'exubérance toujours croissante de la population, et à l'insuffisance, bien avérée aujourd'hui, des moyens essayés par les modernes pour y remédier, on ne peut s'empêcher d'être frappé de cette réflexion d'***Aristote***, à propos de la République de Platon : « ***Peut-être serait-il d'une bonne politique, de fixer le nombre des enfants plutôt que celui des propriétés, et de permettre ou de restreindre les naissances, d'après des calculs basés sur la stérilité ou le nombre des morts. C'est l'imprévoyance des gouvernements sur un point aussi essentiel, qui peuple aujourd'hui nos cités de tant de misérables*** ». Il faut que les maux dont il s'agit aient été bien vivement éprouvés par les anciens, pour qu'un de leurs plus illustres moralistes, ait osé louer les pauvres d'exposer ou de détruire leurs enfants, dans la crainte de les élever pour l'indigence et la servilité : « car, dit-il, ils ne peuvent supporter l'idée de leur laisser pour héritage la pauvreté, qu'ils regardent comme le plus grand des maux, comme une grave et cruelle maladie ».
>
> La loi de la population nous est inconnue, parce qu'on ignore la nature de la fonction qui sert de mesure aux obstacles, tant préventifs que destructifs, qui s'opposent à la multiplication indéfinie de l'espèce humaine.
> Cependant, si l'on suppose que ces obstacles croissent exactement dans la même proportion que la population surabondante, on obtient la solution complète du problème, sous le point de vue mathématique. […] Une longue série d'observations, ***non interrompues par de grandes catastrophes sociales ou des révolutions du globe***, fera probablement découvrir la fonction retardatrice dont il vient d'être fait mention.
>
> […] ***Le genre humain tourne donc dans un cercle fatal, l'excès de la population engendrant la misère, et la misère entretenant à son tour l'excès de la population par son excessive fécondité***.
> […] Il est certain que le goût du luxe et du bien-être, en pénétrant de plus en plus dans les derniers rangs de la société, doit tendre à augmenter le nombre des célibataires et à diminuer la fécondité des mariages. Mais à notre avis, ce n'est pas moins une erreur de croire que la pauvreté cessera d'être le partage de l'immense majorité du corps social.
> Quelle que soit la part de plus en plus grande que les animaux et les machines doivent occuper dans l'industrie par suite des progrès de la science, ***cette majorité sera toujours condamnée à de pénibles travaux***. Toujours il y aura des laboureurs, des mineurs, des matelots, des pêcheurs. Sans parler des obstacles provenant de la religion, peut-on raisonnablement attendre de gens voués à d'aussi rudes professions, qu'ils apportent dans l'union conjugale la prudence raffinée des fermiers bas-normands ? Si des circonstances favorables venaient à rendre la misère moins commune ou moins poignante, peut-on croire que c'est alors qu'ils se soumettraient à des privations, à des gènes contre nature, auxquelles ils ne veulent point se plier aujourd'hui ? Et, dans le cas où la misère augmenterait, ce qui paraît être en ce moment celui de la Belgique, l'expérience de tous les siècles et de tous les pays a démontré que cette cause ne suffit pas pour engager les prolétaires à restreindre leur multiplication. Nous ne pouvons donc nous empêcher de penser que ***le sort des classes laborieuses n'est guère susceptible de s'améliorer, aussi longtemps qu'on n'aura pas trouvé un moyen purement artificiel de tenir constamment l'offre de la main d'œuvre au-dessous de la demande***. C'est là l'énigme proposée aux économistes par ce sphinx des temps modernes qu'on appelle le paupérisme.

II.2.4 Contexte important (pourquoi ce domaine de recherche ?) et nuances absentes des biographies

Verhulst était le principal disciple de Quetelet. En réalité, ses recherches sur la population résultaient directement d'une "commande" de Quetelet.

Dès 1835, dans la première édition de sa *Physique sociale*, Adolphe Quetelet avait fixé les grandes lignes de sa conception du fonctionnement du corps social et des conséquences qu'il en tirait pour son programme de recherche:

- Le bien-être ou la pauvreté de la population ne résulte pas de l'effet d'une fatalité imprévisible mais de l'action de lois qui peuvent être décrites par la science sociale et servir de base aux prévisions ;
- Ces lois s'imposent certes au corps social, mais les hommes les connaissant peuvent les infléchir par leur action et faire, du bien-être social, un objectif ;
- Cet objectif est compromis en cas de déséquilibre entre la croissance de l'effectif global de la population et celle des moyens de subsistance ; il faut construire une science de la population.

On voit donc que ***Quetelet reprend des idées de Malthus, qu'il connaissait bien***.
Mais si Malthus a bien analysé les principaux obstacles à l'accroissement de la population et déterminé « la limite qu'elle ne saurait dépasser sans s'exposer aux plus grands préjudices », ni lui ni ses successeurs n'ont établi « le mode d'action des obstacles » ou plus précisément, « la loi en vertu de laquelle ils agissent ».

Quetelet : « Je crois avoir réalisé en partie ce que j'ai dit depuis longtemps sur ***la possibilité de faire une mécanique sociale comme l'on a une mécanique céleste*** ; de formuler les mouvements du corps social comme on a formulé les mouvements des corps célestes et d'en reconnaître toutes les propriétés et les lois conservatrices. »

Ce recours à l'analogie physique est clairement invoqué par Quetelet lorsqu'il expose sa théorie mathématique de la croissance de la population et des obstacles qu'elle rencontre :
« Les obstacles à la vitesse d'accroissement d'une population, agissent donc réellement comme la résistance qu'opposent les milieux au mouvement des corps qui les traversent ».
Mais Quetelet éprouve des difficultés insurmontées dans la mise en œuvre de l'analogie mécanique en matière de théorie de la population.

Verhulst était un proche de Quetelet, celui-ci y insiste dans sa nécrologie : « il fut successivement mon élève et mon collaborateur ; mon collègue à l'École militaire et mon confrère à l'Académie ; je m'honore d'avoir été son ami, depuis l'instant où j'ai pu le connaître jusqu'à celui où la mort nous a séparés ».

Quetelet décide de soumettre sa loi d'accroissement de la population à Verhulst : « Je priai M. Verhulst de soumettre ce principe à un calcul approfondi et d'en faire l'application aux meilleurs documents connus sur la population ». Peut-être que face aux difficultés qu'il rencontrait à trouver une « loi mécanique », il a fini par demander à son disciple de chercher à démontrer son intuition…

Mais finalement, ***la « loi de la Nature » de Quetelet n'a en aucun cas pour Verhulst ce statut*** : il la présente au contraire comme une hypothèse parmi d'autres.
Par politesse sans doute, Verhulst attribue cependant à la théorie de son maître un certificat de conformité aux données, mais c'est pour préciser aussitôt que ses propres formules donnent également de bons résultats. Verhulst n'a donc pas décidé de s'arrêter sur la voie de la théorisation en attendant de pouvoir tabler sur un ensemble de données satisfaisant, comme le prétend Quetelet.
Sa position est plus subtile : « j'ai tenté depuis longtemps de déterminer par l'analyse, la loi probable de la population ; mais j'ai abandonné ce genre de recherches parce que les données de l'observation sont trop peu nombreuses pour que les formules puissent être vérifiées, de manière à ne laisser aucun doute sur leur exactitude ».

Faute de pouvoir atteindre cette « véritable loi » de la population, Verhulst propose une nouvelle démarche qui diverge fondamentalement de celle de Quetelet : ***l'objectif essentiel n'est pas de prédire de manière précise le profil de croissance de la population d'un pays, mais de déterminer la population maximale qu'elle peut atteindre compte tenu de son évolution passée et de son niveau actuel de civilisation***, « ce maximum sera le chiffre de la population devenue stationnaire ».

Il s'agit, pour la première fois dans ce contexte, de tester une batterie de modèles mathématiques sans rechercher l'adéquation parfaite au processus que seule « la loi véritable » – au statut de loi physique –

pourrait fournir, mais en se bornant à s'assurer qu'elles vérifient :

- la condition fondamentale sur l'issue du processus : « Toutes les formules par lesquelles on essaiera de représenter la loi de la population, doivent […] satisfaire à la condition d'admettre un maximum qui ne soit atteint qu'à une époque infiniment éloignée. Ce maximum sera le chiffre de la population devenue stationnaire ».
- ***une conformité suffisante avec les données disponibles, que Verhulst – tout comme Quetelet – sait d'ailleurs bien peu fiables encore à l'époque***, malgré leurs efforts d'amélioration et de correction.

Au-delà de l'anecdote et de la complexité des relations – concurrentielles autant qu'amicales – entre les deux académiciens, il est clair que les deux approches épistémologiques sont sensiblement différentes.

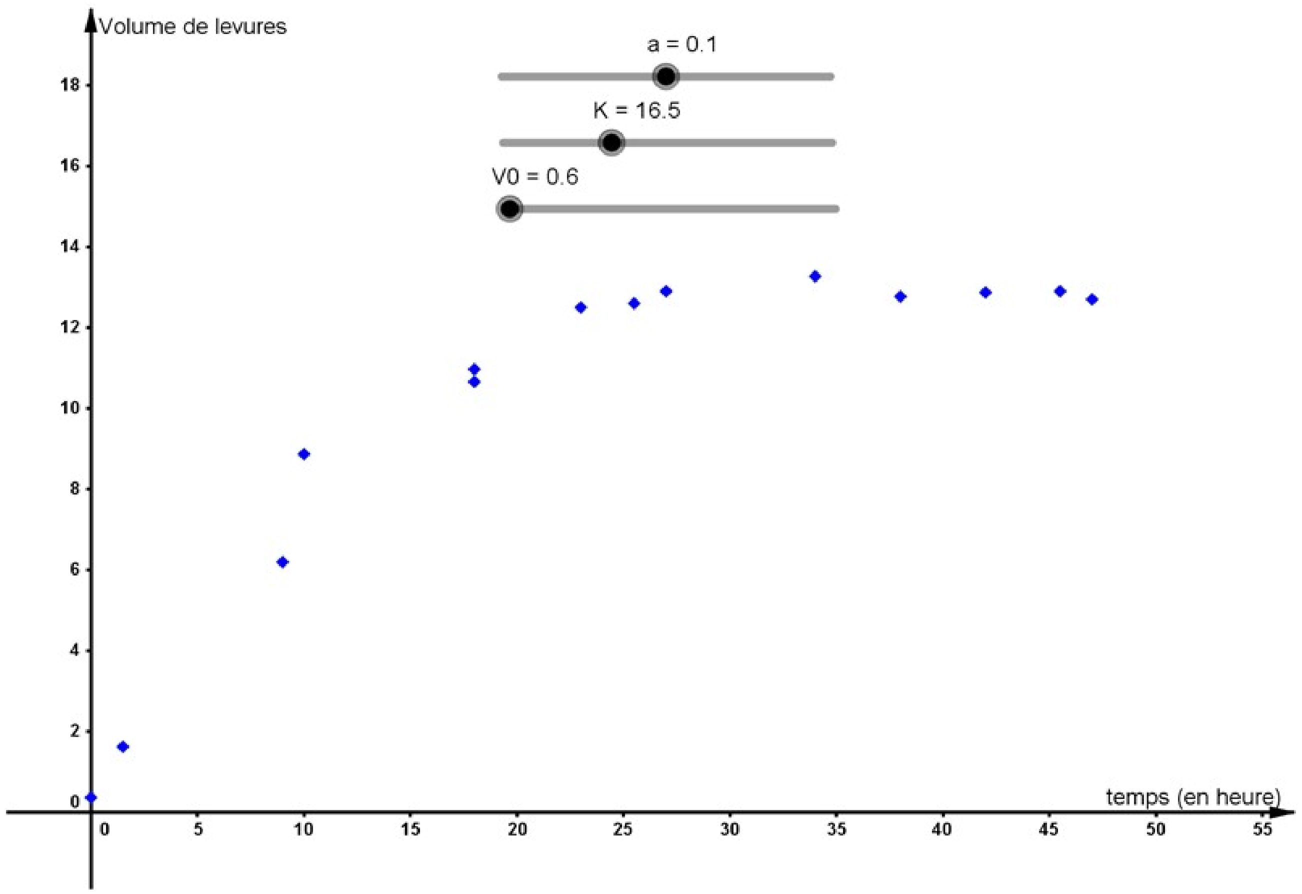
III. Un exemple d'utilisation : la population de levures de bière de Gause

Georgyi Gause était un biologiste russe du XXe siècle.
Une de ses expériences s'est intéressée à l'effectif d'une population de levures de bière, *Saccharomyces cerevisiae*, dans une cuve constituant un milieu fermé, avec un approvisionnement constant d'éléments nutritifs. Gause a placé une goutte de culture dans le milieu à un instant donné. Les premières données sont recueillies 6 heures après. Gause prélève un échantillon de la solution dans un tube à centrifuger. Les levures tombent au fond par centrifugation et Gause repère le volume à l'aide de marques sur le tube. Le volume de levures rend compte du nombre de levures présentes dans la solution. L'instant $t=0$ dans le tableau suivant correspondant à 6 heures après occupation du milieu par la levure de bière.

Volume V de *Saccharomyces cerevisiae* (en unités de volume) en fonction du temps t.

t en h	0	1,5	9	10	18	18	23	25,5	27	34	38	42	45,5	47
V	0,37	1,63	6,2	8,87	10,66	10,97	12,5	12,6	12,9	13,27	12,77	12,87	12,9	12,7

Représenter ces données par un nuage de points sur Geogebra.



On souhaite se donner un modèle mathématique de l'évolution de la population de levures dans le milieu.
On cherche donc une fonction (dérivable) qui modélise le volume de levures obtenu dans le tube à centrifuger, en fonction du temps. Cette fonction rend compte de l'évolution de la population de levures dans le milieu.
On appelle V_0 le volume (strictement positif) de levures obtenu à l'instant $t=0$ par le modèle étudié.
Attention : V_0 n'est pas nécessairement égal à 0,37 ; notre modèle doit approcher au mieux tous les points du nuage, donc n'imposons pas $\mathrm{V}_0=0{,}37$ si cela fausse tous les autres résultats…

III.1 Modèle exponentiel de Malthus

On considère que, après l'ensemencement du milieu de culture, la vitesse d'accroissement du volume de levures est proportionnelle au volume de levures. Dans ce modèle, on note $f(t)$ le volume de levures que l'on obtiendrait dans le tube à l'instant *t*. Appelons *a* le coefficient de proportionnalité.

1. a) Quelle équation différentielle (E) est vérifiée par la fonction *f* ?

b) Résoudre cette équation différentielle avec la condition initiale $f(0)=\mathrm{V}_0$.

2. Sur le fichier Geogebra (nuage de points), créer 2 paramètres V_0 et a.
Tracer la courbe de la fonction solution sur le nuage de points.
Chercher des valeurs de V_0 et a qui pourraient convenir. Qu'en pensez-vous ?

III.2 Modèle logistique de Verhulst

On constate que, le milieu étant limité en volume (et en nutriments), le nombre de levures ne peut pas croître indéfiniment. On note K le volume maximal de levures pouvant être obtenu dans le tube à centrifuger ? Ce nombre K rend compte de la capacité d'accueil du milieu.
Dans ce modèle, la vitesse d'accroissement du volume de levures à l'instant *t* est proportionnel au volume de levures présentes dans le milieu, mais aussi au volume qui peut encore être occupé. En notant α ce coefficient de proportionnalité (positif), en notant $g(t)$ le volume de levures à l'instant *t*, la fonction *g* est donc solution de l'équation différentielle $y'=\alpha y(\mathrm{K}-y)$.

1. a) Comment faire pour ramener cette équation à celle étudiée au I.2.3 , c'est-à-dire une équation de la forme $y'=ay\left(1-\frac{y}{\mathrm{K}}\right)$?

b) Résoudre alors le problème, avec la condition initiale $g(0)=\mathrm{V}_0$.

Remarque : vous devez trouver $y(t)=K\dfrac{1}{1+\dfrac{K-V_0}{V_0}\mathrm{e}^{-K\alpha t}}$.

2. Sur le fichier Geogebra (nuage de points), créer le paramètre K.
Tracer la courbe de la fonction solution sur le nuage de points.
Chercher des valeurs de K, V_0 et a qui pourraient convenir.

Remarque : il existe des méthodes pour trouver « les meilleurs » coefficients K, V_0 et a.
On parle de *régression logistique* : on approche le nuage de points par une courbe « en S » (*sigmoïde*).
En Terminale STMG, on apprend la *régression linéaire* (autrement dit approcher un nuage de points par une droite, on utilise ce qu'on appelle la *méthode des moindres carrés*). Votre calculatrice permet d'appliquer ces méthodes en quelques secondes. Pour la Casio Graph 35+, il faut aller dans le menu STAT, CALC, REG, puis LGST pour la régression logistique ou X pour la régression linéaire… Vous pouvez aussi tester d'autres régressions[7]. Si cela vous intéresse, demander à votre professeur.

7 En latin, *gradus* signifie « pas » ou « marche ». *Régression* signifiait donc à l'origine « marcher en arrière ». Le statisticien anglais Francis

IV. Autres modèles primaires

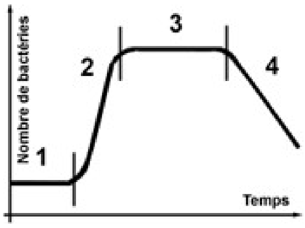
Décrire mathématiquement la dynamique d'une population est, vous l'avez vu, compliqué !
Nous avons étudié quelques modèles historiques dans ce devoir, qui s'adaptent parfois à des situations réelles. Mais bien sûr, de nombreuses dynamiques sont plus compliquées à modéliser.
D'ailleurs, c'est ***un sujet de recherche important, qui occupe les mathématiciens d'aujourd'hui****.*

IV.1 Modèle de Leslie (1945) : pour population structurée en âge

Il existe des modèles qui supposent que la population étudiée est constituée de plusieurs groupes d'individus, à des stades différents ou classes d'ages différentes (œufs/oisillons/oiseaux ou graines/rosettes/plantes en fleurs, etc.). Dans ces modèles, ***les effectifs de chacune des classes évoluent de façons différentes mais pas indépendamment les unes des autres***.

Un de ces modèles de dynamique de population structurée en âge est celui de Sir Paul Leslie (1945).
Il est l'un des plus utilisé en dynamique des populations et en démographie.
On l'étudie rapidement en Terminale Spécialité Mathématiques. =)

IV.2 Développement d'une bactérie : plusieurs modèles



Les biologistes relèvent en général 4 grandes phases dans le développement d'une bactérie dans un milieu restreint :
- une phase de latence ;
- une phase de croissance exponentielle ;
- une phase de stagnation ;
- une phase de décroissance.

On a vu que ***le modèle malthusien rend compte d'une seule phase*** : la phase exponentielle (les bactéries n'ont aucune contrainte de place ni de nourriture).
Le modèle logistique de Verhulst ne rend pas compte de la dernière phase, celle de décroissance (manque de nourriture et problème d'acidité par exemple dû au décès des bactéries).

Selon la situation, l'étude, ce que l'on souhaite mettre en valeur… ***il faut choisir le bon modèle***. Ici, les mathématiques sont au service de la physique-chimie, de la biologie, etc. Il faut donc modéliser les problèmes et ***les résoudre de façon à ce qu'ils décrivent la réalité***.

<u>C'est ici la différence majeure entre mathématiques appliquées et mathématiques fondamentales</u>.

Il existe donc d'autres modèles performants.

IV.2.1 Modèle de Gompertz (1925) : du "logistique accéléré"

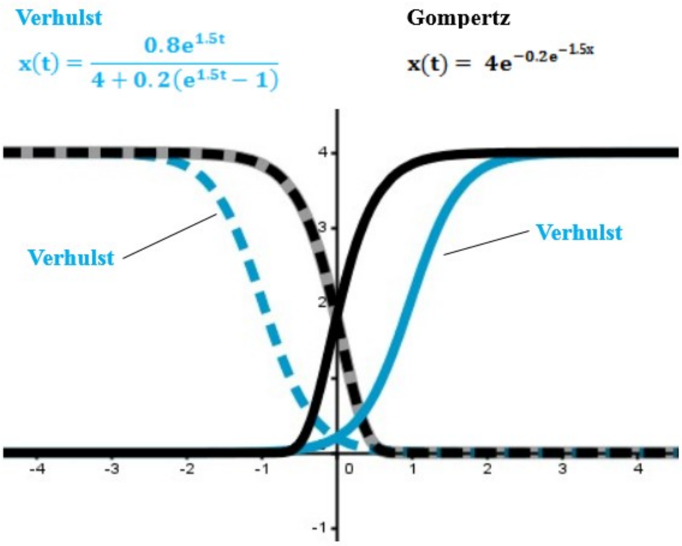
Benjamin Gompertz (1779-1865) était un mathématicien britannique de formation autodidacte.
On lui avait refusé l'entrée à l'université à cause de ses origines juives.
Il établit que le taux de mortalité est en partie dû à l'âge, et en partie indépendant de ce facteur (cet impact étant souvent négligeable). La fonction qu'il établit en 1925 permet de modéliser les situations où une population croît d'abord de façon exponentielle puis finit par se stabiliser en s'approchant d'une certaine valeur plafond.

Lorsque l'on compare le modèle de Gompertz au modèle de Verhulst, on observe un comportement similaire (croissance exponentielle de la population, courbe « en S »).
Lorsqu'elle est strictement croissante, la courbe de Gompertz croît plus rapidement et plus tôt que celle de Verhulst : la croissance est plus rapide avec le modèle de Gompertz.

Galton, cousin de Charles Darwin, introduisit ce terme en 1885. Travaillant sur l'hérédité, il cherchait à « expliquer » la taille des fils en fonction de celle de leur père : il constata que lorsque le père était plus grand que la moyenne, son fils avait tendance à être plus petit que lui et, a contrario, que lorsque le père était plus petit que la moyenne, son fils avait tendance à être plus grand que lui. Il y avait donc régression au sens courant du terme… Ce travail amena Galton a développer sa théorie *regression toward mediocrity*.

L'une des expressions de la fonction est la suivante : $g(t)=\exp(ab^t+c)$.
On trouve souvent une autre expression de cette fonction, en particulier lorsqu'elle est utilisée en biologie :

$$g(t)=\mathrm{K}\,\mathrm{e}^{-C\,\mathrm{e}^{-at}}.$$



Si on observe un phénomène qui tarde un peu à démarrer puis qui explose avant de se calmer progressivement, il est utile de posséder un logiciel qui compare, par exemple, la courbe de Gompertz et la courbe logistique afin de déterminer celle qui résumera davantage l'évolution constatée et dont on espère qu'elle sera la plus prédictive.

IV.2.2 Modèles récents en microbiologie alimentaire

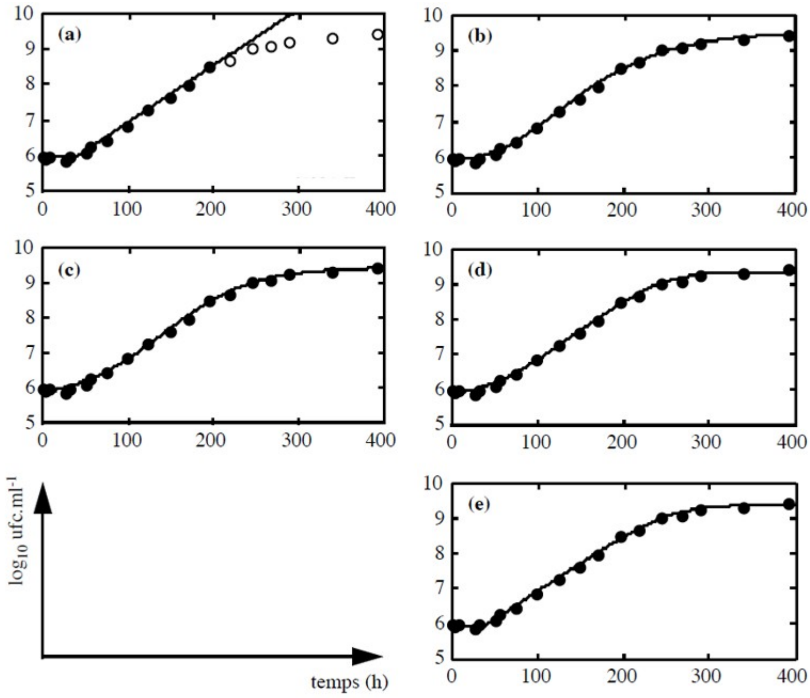
Voici les principaux modèles primaires utilisés en microbiologie alimentaire :

- le ***modèle exponentiel avec prise en compte de la phase de latence***,
  ou modèle de Zamora et Zaritsky, 1985 : $\begin{cases} N_0 & si\ t\leqslant \mathrm{lag} \\ N_0 e^{\mu(t-\mathrm{lag})} & si\ t>\mathrm{lag} \end{cases}$.
- le ***modèle de Gompertz*** et le ***modèle logistique*** :
  Ces deux modèles supposent que la croissance est maximale dès la fin du temps de latence. Ce qui ne correspond pas forcément à la réalité. On peut en effet supposer que, lors de la phase de latence, le taux de croissance augmente progressivement pour atteindre à la fin de cette phase le taux de croissance exponentiel.
- le ***modèle de Baranyi et Roberts*** (1994) répond à cette supposition.
  Il reste cependant très complexe et est donc peu utilisé. $\ln(\mathrm{N(t)})=\ln(\mathrm{N_0})+\mu\mathrm{A(t)}-\ln\left(1+\dfrac{\exp(\mu\mathrm{A(t)}-1)}{\dfrac{\mathrm{N_{max}}}{\mathrm{N_0}}}\right)$

  où

  $$\mathrm{A(t)}=\mathrm{t}+\frac{1}{\mu}\ln\left(\exp(-\mu\mathrm{t})+\exp(-\mu\mathrm{lag})-\exp(-\mu\mathrm{t}-\mu\mathrm{lag})\right)$$
- le ***modèle de Rosso*** (1995), ou ***modèle logistique avec délai et rupture***.
  Il suppose l'absence de croissance durant la phase de latence et de transition entre cette phase et la phase de croissance exponentielle (rupture). Le modèle prend l'expression suivante :

$$\begin{cases} N_0 & si\ t\leqslant \mathrm{lag} \\ N_{max}\div\left(1+\left(\dfrac{N_{max}}{N_0}-1\right)e^{-\mu(t-\mathrm{lag})}\right) & si\ t>\mathrm{lag} \end{cases}.$$



Ajustements de modèles primaires à une courbe croissance de L. monocytogenes obtenue à 4 °C en bouillon de culture. Les courbes représentent les ajustements des modèles :
(a) exponentiel b) de Gompertz (c) logistique (d) de Baranyi (e) logistique avec délai et rupture.
Le modèle exponentiel est ajusté sur les 13 premiers points correspondant aux phases de latence et exponentielle.

Cela se voit peu sur les graphiques, mais avec les données associées[8], on observe que, concernant le taux de croissance, les modèles exponentiel et logistique avec rupture donnent les mêmes résultats, alors que les modèles de Gompertz, Baranyi et logistique ont des résultats plus élevés. On observe également que les modèles exponentiel et logistique avec rupture donnent des estimations proches du temps de latence, les autres modèles montrant des écarts allant jusqu'à environ 8 heures.

V. Modèles secondaires : et l'environnement, on l'a oublié ?

On distingue les modèles primaires (ceux déjà cités) des modèles secondaires.
Les ***modèles secondaires*** permettent de ***décrire l'influence des facteurs environnementaux*** sur les paramètres primaires.
Il y a alors essentiellement deux approches dans l'élaboration de ces modèles secondaires :

- la première approche surtout utilisée par les équipes américaines et anglaises permet de décrire l'effet simultané de plusieurs facteurs environnementaux.

Ces modèles sont utilisés pour décrire l'évolution du temps de latence ou du taux de croissance en fonction de facteurs tels que la température, le pH, le taux de sel, le taux de nitrite ou d'autres substances inhibitrices (citons Buchanan et Phillips, 1990 ; Palumbo, 1991 ; Jones, 1994 ; Zaika, 1994 ; Fernández, 1997).
Ces modèles sont très efficaces lors des procédures d'ajustement aux données et ***permettent de prendre en compte les interactions entre facteurs environnementaux***.
Leur inconvénient majeur tient au fait qu'***ils ne sont pas extrapolables*** en dehors de la plage expérimentale (résultat de Baranyi, 1996) ce qui les rend donc difficilement utilisables en prévision ;

- la deuxième approche utilisée par les équipes australiennes, françaises et néerlandaises s'appuie sur l'étude de l'effet des facteurs environnementaux pris individuellement.

Contrairement à l'approche précédente, elle met en œuvre des modèles robustes comportant ***peu de paramètres qui généralement ont une signification biologique***. Ces modèles peuvent être complexifiés en prenant en compte progressivement plusieurs facteurs écologiques.
L'inconvénient de cette approche est que ***les interactions entre facteurs écologiques sont négligées sur le domaine de croissance des micro-organismes***.

8 Voir http://bookfel.org/download/fran%C3 %A7ais%282 %29/biologie/virologie/MICROBIOLOGIE%20PREVISIONNELLE.pdf

VI. À quoi ça sert alors ? C'est vraiment utile ces trucs ?

Depuis le début des mathématiques, une grande partie des recherches ont pour objectif de décrire l'Univers, de le comprendre, de l'apprivoiser…
Comprendre comment évolue une population est parfois utile. Voici quelques exemples.

VI.1 Microbiologie prévisionnelle : parfois le modèle logistique

La qualité hygiénique et microbiologique d'un produit fini constitue l'une des préoccupations majeure de la microbiologie alimentaire.
Des accidents récents dans le secteur des industries alimentaires, notamment celle de la contamination des aliments par des matières toxiques telle que la dioxine, les polychlorobiphényles (PBCs) ou par des micro-organismes comme *Bacillus cereus*, ont fait l'objet d'interrogation sur l'efficacité des procédés utilisés dans le contrôle des chaînes de production.
La microbiologie prévisionnelle consiste à prévoir le comportement des micro-organismes dans les aliments à l'aide de modèles statistiques.
Cela permet par exemple d'estimer la durée de conservation des aliments.

Le modèle de Gompertz et le modèle logistique sont les plus utilisés et ils se basent sur la théorie.
Au départ (vous l'avez bien vu avec l'historique de la fonction logistique de Verhulst), ils n'avaient pas été conçus pour modéliser la croissance bactérienne. Toutefois, les paramètres de ces modèles ont des significations physiques dont les valeurs sont nécessaires pour l'interprétation ou les résultats des simulations.
Ces dernières années, le modèle de Baranyi a plus été utilisé que celui de Gompertz puisqu'il permet une bonne prédiction alors que de plus en plus d'attention est accordé à la durée de conservation des aliments. De plus, c'est un vrai modèle dynamique : il peut s'ajuster aux conditions environnementales variantes.

VI.2 Datation au carbone 14 : modèle exponentiel. Et le carbone 13 ?

Un exemple concret et célèbre est celui du carbone 14 et de la désintégration des substances radioactives en général. ***Les substances radioactives (comme l'uranium) se désintègrent suivant le modèle exponentiel***.

Une de ces substances est ***le carbone 14 qui permet de dater tous les corps organiques*** (contenant du carbone). En effet, lorsqu'un morceau de bois ou un os fait partie d'un organisme vivant (arbre ou corps humain), il accumule des petites quantités de carbone 14. Lorsque l'organisme meurt, il n'en prend plus et les libère au fur et à mesure. En connaissant la moitié de la durée de vie du carbone 14, soit le temps qu'il faut pour que la moitié de la masse initiale se désintègre, on peut estimer l'âge des objets.

Un exemple très intéressant de substance radioactive suivant ce schéma est aussi celui du ***carbone 13***, utilisé en tant que traceur radioactif afin de réaliser des images du corps humain (radio,…) avec le système de tomographie.

VI.3 Diffusion d'une innovation : modèle logistique

La fonction logistique peut être utilisée pour ***illustrer l'état d'avancement de la diffusion d'une innovation durant son cycle de vie***. Historiquement, lorsque de nouveaux produits sont introduits, une intense phase de recherche et de développement permet une amélioration spectaculaire de la qualité et une réduction des coûts. Cela conduit à une période de croissance rapide de l'industrie. Certains des plus célèbres exemples d'un tel développement sont : ***les chemins de fer, les ampoules à incandescence, l'électrification, la Ford modèle T, le transport aérien et les ordinateurs***.
Par la suite, cette amélioration spectaculaire et les possibilités de réduction des coûts s'épuisent, le produit est largement utilisé avec de rares nouveaux clients potentiels, et les marchés deviennent saturés.

Le livre d'Arnulf Grübler (1990) donne un compte rendu détaillé de la diffusion des infrastructures, y compris canaux, chemins de fer, autoroutes et compagnies aériennes, montrant que leur diffusion a suivi des courbes en forme logistique.

VI.4 La mauvaise odeur d'un poisson : modèle de Baranyi

En Chine, des universitaires ont réalisé une étude sur la croissance des bactéries qui donnent de mauvaises odeurs au *tilapia*, une sorte de poisson.
Ils ont ajusté le modèle de Baranyi à la croissance microbienne, faite à température constante.
Ils ont identifié deux bactéries différentes dans l'intestin du poisson et ont calculé leur croissance à deux températures différentes. A l'aide des valeurs expérimentales et leurs représentations graphiques, ils ont vérifié que le modèle de Baranyi correspondait bien à la croissance des deux bactéries étudiées.

VI.5 Exemples d'utilités historiques : les espèces invasives

Lorsqu'on observe qu'une espèce est invasive, qu'elle se multiplie très vite et devient dangereuse pour diverses raisons, il est très utile de trouver un modèle qui décrit la croissance de cette espèce.
Voici plusieurs exemples[9] où cela a dû être très utile.

VI.5.1 L'algue tueuse de la Méditerranée

> Évadée du Musée océanographique de Monaco il y a 24 ans, la *Caulerpa taxifolia* a conquis toute la Méditerranée, et on l'a même retrouvée en Californie. Une négligence qui tourne mal…

En 1982, cette algue est amenée au Musée océanographique de Monaco pour y être cultivée. Déjà connue des aquariophiles amateurs, la *taxifolia* s'acclimate bien et sert de nourriture aux poissons tropicaux.
En 1989, elle s'échappe dans la mer et occupe un hectare en contrebas du musée.
Un an plus tard, on la retrouve déjà à 5 km de Monaco, et en 1992, sur les côtes italiennes et espagnoles.
En 1995, on la retrouve même sur les côtes croates, et aujourd'hui en Tunisie.

La prolifération rapide s'explique par le mode de reproduction de cette espèce. Transportée par les chaluts ou les ancres de bateaux de plaisance, très nombreux dans cette zone, l'algue envahit peu à peu la Méditerranée.

La Caulerpa taxifolia est aussi très résistante. Elle survit dans des eaux à 7 °C et jusqu'à 100 m de profondeur. Elle s'adapte aussi aux variations de salinité, et à des milieux pauvres en éléments nutritifs ou pollués. L'algue couvre aujourd'hui 13 000 hectares, et continue de s'étendre.

Même si on l'a surnommée "algue tueuse", la *caulerpe* n'est pas menaçante en soi (***elle n'a jamais tué personne et elle n'est pas toxique***). Mais ***elle tend à faire disparaître la biodiversité***. Partout où elle s'installe, elles prennent le pas sur les autres espèces.
Des plantes à fleurs fondamentales de l'écosystème méditerranéen, sont par exemple directement victimes de l'invasion. Les autres animaux l'apprécient diversement : les oursins et les crustacés la fuient, les escargots y sont indifférents. Certains scientifiques pensent même que la *taxifolia* serait finalement bénéfique pour l'écosystème marin.

La lutte contre la taxifolia s'est jusqu'ici limitée à la prévention : les plaisanciers sont invités à prendre garde aux algues prises dans les ancres, pour ne pas encourager sa propagation. Les clubs de plongée l'arrachent à la main. Mais c'est une goutte d'eau face à l'extension inexorable de l'algue.
De nombreux scientifiques souhaitent l'introduction de deux espèces de limaces tropicales qui se nourrissent exclusivement de l'algue. Mais le Ministère de l'environnement a refusé, redoutant des effets secondaires néfastes. Lorsque quelques colonies ont été découvertes sur les côtes californiennes, ***les autorités américaines ne se sont pas encombrées de telles précautions*** : 3 500 mètres carrés de *caulerpe* ont été ***décimées à l'aide de chlore*** ! Une bâche est étendue sur la prairie et du chlore est injecté dessous. ***Toute la végétation est détruite sans distinction***.

Outre l'aspect écologique, il y a eu une vaste polémique sur les responsabilités de sa dissémination (le Musée océanographique de Monaco a notamment été mis en accusation), sur les moyens de lutte ou sa dangerosité. Plus de 400 publications scientifiques du monde entier se sont penchées sur son cas.

9 Source : http://www.linternaute.com/science/biologie/dossiers/06/0604-especes-invasives/

VI.5.2 La lutte effrénée contre le lapin australien

En octobre 1859, Thomas Austin (1815-1871), un Britannique amateur de chasse du sud de l'Australie et nostalgique de son pays, importe de Grande-Bretagne 12 couples de lapins, « as game for shooting parties ». Cinquante ans plus tard, on en compte 600 millions qui ont colonisé 60 % du territoire !

Bien que ses efforts ont été félicités à l'époque, Austin a supporté le poids du blâme pour l'introduction de ces ravageurs en Australie.

Ce sont ***quelques lapins échappés de leur enclos suite à un incendie qui vont être à l'origine d'une des pires catastrophes qu'ait connu l'Australie***. Contrairement à l'Europe, les lapins ne rencontrent en Australie aucun ennemi naturel. Faisant preuve d'une remarquable faculté d'adaptation aux conditions climatiques locales, ils se multiplient sans limite.

Se propageant à la vitesse moyenne de 110 km par an, les rongeurs colonisent les deux tiers du continent en quelques années. Ils contribuent à la ***désertification en dévorant la végétation, causant une grave crise agricole et écologique***. Car dix lapins mangent autant d'herbe qu'un mouton ! Pâturages, récoltes, arbustes, etc, tout disparaît sur leur passage. Les *wallibies*, des petits kangourous auparavant très nombreux au sud de l'Australie, sont eux aussi directement menacés par le manque de nourriture. Et toutes les espèces natives voient leur population chuter.

Pour en venir à bout, toutes les méthodes sont bonnes : chasse, explosif, pièges, poison.$\rightleftharpoons$ Mais rien n'y fait.
En 1901 le lapin a gagné tout l'intérieur du pays. Les autorités décident donc de la ***construction d'une clôture de 1 833 km de long*** pour empêcher le rongeur d'atteindre les terres cultivées de l'Australie Occidentale. Cette clôture, la plus longue du monde, s'étire de Starvation Boat (au sud) jusqu'à Wallal, dans le Nord-Ouest du continent. Hélas, le temps que la barrière soit terminée, le lapin s'est déjà introduit de l'autre côté. Une deuxième puis une troisième barrière est érigée, pour un total de 3 000 km de long. Le lapin parvient quand même à les franchir.

Pour stopper le rongeur, le renard, un de ses prédateurs naturels, est introduit. C'est un désastre : au lieu de s'attaquer aux lapins, le renard mange les petits marsupiaux, déjà gravement menacés.

Dans les années 50, alors que le lapin semble incontrôlable, ***les australiens mettent donc au point une méthode radicale : la myxomatose***. Ce virus mortel est "construit" sur mesure pour le lapin de Garenne.
Dans les premières années, le virus tue effectivement 80 % de la population de lapins. Mais comme il se transmet par les moustiques, il est particulièrement inadapté à l'Australie, un vaste désert sur une grande partie de son territoire. En effet, dans certaines régions, en période sèche, la myxomatose a moins d'impact sur les effectifs des lapins que la seule prédation.
De plus, les lapins deviennent peu à peu résistants.
Résultat : 5 ans plus tard, les effets du virus sont quasi inexistants.

Ayant compris leur erreur, les Australiens décident d'***importer la puce espagnole***, adaptée elle aux milieux arides. ***Nouvel échec***. D'autres souches du virus, plus virulentes, sont introduites. ***Les écologistes commencent à s'inquiéter***, car ces dernières sont plus instables et peuvent donc potentiellement muter.

En 1995, le virus de la fièvre hémorragique est "accidentellement" introduit en Australie dans de mystérieuses circonstances. Venu de Tchécoslovaquie, ce dernier est censé avoir un effet foudroyant. Il tue les lapins en 24 à 48 heures, par asphyxie et arrêt cardiaque. Mais dans les zones humides, il semble être en concurrence avec un autre virus qui annihile sa virulence.

La tendance actuelle est à introduire un virus immuno-contraceptif (qui détruit les capacités de reproduction) pour juguler la propagation de l'espèce. Grâce à tous ces moyens, la population de lapins a quand même diminué d'un tiers et n'est plus que de deux cent millions.
Mais ***la lutte n'est pas prête de finir***.

VI.5.3 La grenouille taureau : mangeuse de poules

Une grenouille énorme capable d'avaler des poules : voilà le cauchemar des écologistes du Sud-ouest. Originaire des USA, la grenouille taureau prospère en France où sa progression semble inéluctable.

La grenouille taureau, originaire de Floride, a été introduite en France par le propriétaire d'un château pour agrémenter l'étang de son parc. Lors d'un hiver rigoureux, des individus se sont échappés dans la nature.

De 10 spécimens au départ, la grenouille a envahi la Gironde puis la Dordogne. Elle a gagné les Pays-Bas, l'Italie, l'Allemagne et l'Angleterre. Elle a aussi été introduite au Japon comme animal de compagnie, et en Amérique du Sud, où son impact sur des milieux naturels fragiles est particulièrement néfaste.

Cet énorme grenouille (40 cm) peut atteindre deux kilos et dévore tout sur son passage.
En Floride, elle se nourrit de petits alligators. Sur notre continent, elle reste d'une taille plus modeste (400 à 500 grammes), mais elle fait preuve d'une voracité hors du commun : poissons, petites grenouilles, poules d'eau, tortues et même des chauves souris !

Les rainettes et autres amphibiens se faisant rares, ***les moustiques prolifèrent dans le sud-ouest***.

La grenouille taureau s'introduit d'abord dans des zones peu fréquentées par les autres animaux, avant de coloniser l'ensemble des zones humides adjacentes. En phase d'expansion, elles peuvent parcourir jusqu'à 5 km par an, se déplaçant aussi bien sur Terre que dans l'eau grâce à des pattes postérieures puissantes.
Cette grenouille est envahissante et coriace. Son espérance de vie est de 9 ans en moyenne mais peut atteindre 16 ans ! Son taux de reproduction est exceptionnel : elle peut pondre jusqu'à 25 000 œœufs, ***vingt fois plus qu'une grenouille verte*** !

Mais surtout, ***elle ne connaît en Europe aucun prédateur***.
En Floride, elles sont mangées par les alligators adultes qui en raffolent.

Pour la plupart des espèces envahissantes, l'objectif est de réguler une population à un seuil où elle ne met pas en danger l'écosystème. Dans le cas de la grenouille taureau, ***les spécialistes préconisent une éradication totale*** tant qu'elle n'a pas encore gagné des territoires trop étendus. Mais cela coûte cher : en Angleterre, on a dépensé 35 000 euros pour l'éliminer de deux étangs en les asséchant ! Car les méthodes restent expérimentales : capture des individus à l'aide de pièges. En Allemagne, on a essayé la pêche électrique avec succès, et en Loir et Cher, on la chasse à la carabine !

VI.5.4 La plante qui tua le lac Tchad : la jacinthe d'eau

Ramenée sur lac Tchad, la jacinthe d'eau a recouvert 80 % de la surface en quelques années.
Elle bloque les barrages, asphyxie les poissons, infecte l'eau et cause des inondations.
Et dire qu'elle était recherchée pour sa beauté…

Originaire du bassin de l'Amazone, la jacinthe d'eau a été ***introduite dans la plupart des pays chauds comme plante d'ornement***. C'est devenu ***un véritable fléau*** en Afrique de l'ouest, Indonésie, Australie, et en Floride. Cette plante flottante peut mesurer de quelques centimètres à un mètre de haut, sur une épaisseur de 2 mètres de large. Le problème est qu'elle prolifère extrêmement rapidement : ***elle double sa surface en une à deux semaines***.

La jacinthe d'eau a été importée en 1989 dans le lac Tchad. Cinq ans plus tard, elle recouvrait déjà 80 % de la surface. Pour les pêcheurs, c'est une vraie catastrophe. Non seulement les lignes se prennent dans les racines, mais l'eau devient plus chaude et pauvre en oxygène, tuant les poissons. Les pêcheurs se plaignent de plus des attaques répétées de crocodiles et de serpents.
Cette plante envahisseuse a des conséquences catastrophiques sur l'écosystème et les populations.

Elle bloque les voies d'eau et les ports, et paralyse les barrages hydrauliques. En s'introduisant dans les turbines, elle provoque des interruptions de production.

La jacinthe d'eau provoque aussi des inondations : la couverture végétale est si dense à certains endroits que l'on peut marcher dessus sans s'enfoncer. Elle forme une sorte de barrage qui bouche les rivières.

Au lac Tchad, ***de nombreuses maladies ont accompagné l'arrivée de la jacinthe d'eau***. La *schistosomiase* provient par exemple des escargots qui pondent sur les feuilles. La *malaria* se développe grâce aux moustiques qui se reproduisent dans l'eau stagnante. En empêchant les autres plantes de respirer, elle entraîne un pourrissement végétal qui infecte l'eau potable.

Et ce n'est pas tout : selon plusieurs études, l'évapotranspiration serait 1,8 fois plus élevée en présence de la jacinthe d'eau. ***Le débit du Nil au lac Victoria serait ainsi réduit d'un dixième à cause de la plante***.

Plusieurs espèces d'insectes ou de champignons ont été identifiés comme prédateurs de la jacinthe d'eau. Une des plus efficaces est ***le charançon***, un petit parasite qui fait des trous dans les feuilles de la plante. Ces dernières s'enfoncent alors dans l'eau, captent donc moins de lumière, et finissent par mourir. De plus, les larves empêchent les jacinthes de respirer en colonisant ses racines. Mais cette méthode peut prendre longtemps.

La lutte chimique a été la première méthode utilisée. L'application d'herbicides est efficace sur des petites surfaces, mais elle est impuissante face à la prolifération excessive. De plus, le glysophate peut être toxique, notamment pour les personnes qui s'approvisionnent en eau potable au lac.

Reste la récolte manuelle : ***des bateaux qui ratissent la surface de l'eau***. La jacinthe d'eau peut atteindre des densités incroyables : jusqu'à 50 kg par m² ! Une fois débarrassées de toute leur eau, les feuilles récoltées peuvent servir de fibre pour du tissu ou du papier. Elles fournissent aussi un apport non négligeable de biomasse, et en Asie du Sud on les utilise même pour nourrir le bétail. Mais cette méthode est coûteuse (il faut transporter les énormes masses de feuilles par camion), et dangereuse (attaques de crocodiles et d'hippopotames).

VI.5.5 Le termite chinois à la conquête de l'Amérique

Débarqué de Chine, le termite de Formose s'est empressé de dévorer toutes les belles maisons en bois de la Nouvelle-Orléans. Portrait d'un envahisseur redoutable qui a trouvé en Louisiane son paradis.

Originaire de Chine, le termite de Formose (Taïwan) arrive sur le territoire américain après la seconde guerre mondiale. ***Il était caché dans des caisses en bois des GI revenant du Japon***. Son expansion a immédiatement été exponentielle, car il a hélas trouvé toutes les conditions favorables. En Louisiane, où ils ont débarqué, ces termites se sont particulièrement adaptés au climat chaud et humide de la région. Et surtout, ils ont trouvé à la Nouvelle-Orléans une majorité de maisons en bois. Un vrai garde-manger urbain pour cette espèce dont c'est la nourriture essentielle.

La nouvelle espèce prend vite le pas sur le termite indigène, car elle dispose d'un avantage considérable. Alors que ces derniers construisent leur nid sous terre, les termites de Formose peuvent nicher au-dessus du sol, sur les murs ou dans les arbres. Du coup, les traitements insecticides classiques ne les atteignent pas.

Le termite va donc se propager rapidement par le sol, en creusant des galeries ou en utilisant les réseaux enfouis (conduites d'eau, de gaz ou d'électricité). ***Il ronge les maisons de l'intérieur petit à petit, qui finissent par s'effondrer***.

Beaucoup plus agressif que ses congénères, le termite de Formose construit aussi des colonies d'une taille jusque-là inconnue. ***Une seule de ces colonies peut mesurer plus de 30 m de long, et une maison peut contenir jusqu'à 10 000 termites***. Et ils dévorent aussi les arbres vivants (citronniers, peupliers, lauriers⇌) et même toutes sortes de matériaux : cuivre et plomb, asphalte, plastique, plâtre, et caoutchouc.

Après la Louisiane, le termite des Formose a gagné plus de 20 états, dont le Mississipi, le Texas, la Floride ou Hawaï. Il serait le nuisible le plus destructeur aux États-Unis, où on estime à plus d'un milliard de dollars les coûts de prévention et de reconstruction.

Le traitement est souvent radical : destruction physique du nid (et donc hélas souvent du mur), désinsectisation chimique par aérosol ou mousse, asphyxie par fumigation… Dernière méthode mise au point : les appâts. De la poudre de cellulose, mets de choix pour les termites, est imprégnée d'un insecticide à effet retardé, l'*hexaflumuron*.

Hélas, ***sa propagation semble inexorable***, car des propriétaires achètent des arbres infestés pour leur jardin, et ***les larves voyagent par bateau de ville en ville***. De plus, leur présence passe souvent longtemps inaperçue, et il est déjà trop tard lorsqu'on les remarque.

En France, c'est le termite de Saintonge qui sévit. Débarquée d'Afrique par le commerce des bois tropicaux, il a conquis la Bretagne et le Sud-ouest. Dans la région méditerranéenne, c'est une autre espèce, le termite à cou jaune, qui ravage les habitations.

VI.5.6 De l'écrevisse à l'abeille tueuse, les exemples d'espèces invasives sont innombrables

Voici encore quelques cas édifiants. On ne joue pas avec la Nature.

L'abeille tueuse
Au Brésil, le gouvernement autorise en 1956 l'importation d'une abeille africaine pour l'étudier.
Relâchée involontairement, un essaim s'hybride avec l'abeille locale.
La nouvelle espèce, appelée "abeille tueuse" est particulièrement agressive.
Elle remonte vers le Mexique et on la trouve aujourd'hui aux États-Unis.

Le ragondin
Exploité au XIX^{e} siècle pour sa fourrure, il a été ramené d'Amérique du Sud.
Les éleveurs en faillite l'ont relâché dans la nature : en 40 ans, elle a colonisé toute la France, causant des dégâts sur les berges des cours d'eau.

La crépidule des moules
Ce coquillage a été introduit accidentellement par les bateaux américains lors du débarquement.
Elle entre en compétition avec les huîtres et les moules et menace l'ostréiculture.

L'écrevisse de Louisiane
Ramenée en France dans les années 70 pour faire face à la baisse de production de l'écrevisse locale, cette espèce prédatrice l'a non seulement fait disparaître totalement, mais aussi d'autres poissons et amphibiens.

Les tortues de Floride
Particulièrement appréciées des enfants, elles pullulent de façon incontrôlée sitôt qu'on les relâche dans la nature. Sa vente est interdite en France depuis 1992.

L'algue toxique
L'algue *Fallopia Japonica*, brune laminaire originaire du Japon et importée en France par des aquariophiles, a envahi les cours d'eau et menace les autres espèces d'algues, car elle secrète des substances toxiques pour ses voisines.

Le Miconia : l'ebola verte
En 1965, cette plante d'ornement est offerte au jardin botanique d'Hawaï. En 40 ans, le Miconia s'est étendu sur toute l'île. Surnommée *ebola verte*, il fait de l'ombre aux autres espèces qui meurent. Ses racines ne retiennent plus le sol et elle provoque donc des effondrements de terrain.

La crysomèle
Ce petit insecte venu d'Amérique par avion, est devenu le principal ravageur du maïs.
Dix de ses larves peuvent provoquer jusqu'à 80 % de perte de rendement.

VI.5.7 Et l'espèce la plus envahissante du monde est…

Eh bien… L'espèce la plus envahissante et la plus menaçante pour les autres reste $\rightleftharpoons$ l'être humain. Bravo.