

**MODÉLISATION DE LA CROISSANCE
D'UNE POPULATION EN PHASE COLONISATRICE :
LE CAS DE *APHIS FABAE* SCOPOLI
(HOMOPTERA : APHIDIDAE)**

par

THIERRY HANCE

Université Catholique de Louvain
Unité d'Écologie et de Biogéographie
Place Croix du Sud 5, 1348 Louvain-la-Neuve

RÉSUMÉ

Lorsque la distribution d'âges d'une population est constante, LOTKA (1925) a montré que sa croissance peut être décrite par l'équation exponentielle : $N_t = N_0 e^{rt}$ dans laquelle N_0 est l'effectif initial de la population, N_t l'effectif au temps t et r le taux intrinsèque d'accroissement naturel.

Cependant, si cette équation peut prédire, dans des conditions théoriques définies, la croissance d'une population établie depuis longtemps, elle ne peut s'appliquer à une population colonisatrice.

En effet, dans le cas d'*Aphis fabae*, la colonisation d'une nouvelle plante-hôte se fait généralement au départ de quelques jeunes femelles, c'est-à-dire que la distribution d'âges est éloignée de celle prédite par la table de survie et de fécondité. De plus, cette distribution sera modifiée chaque fois qu'une nouvelle larve sera produite ou qu'un individu mourra.

Pour résoudre ce problème, l'évolution du taux de natalité d'une population créée par une femelle virginipare adulte âgée de 1 jour a été étudiée. A partir de cette observation, un nouveau modèle a été établi. Il montre que la natalité évolue de manière sinusoïdale amortie et atteint après 50 jours la valeur du taux intrinsèque de natalité. En conséquence, la croissance de la population est plus rapide et le nombre d'individus plus élevé dans le cas d'une population en phase colonisatrice par rapport à ce que le modèle exponentiel prévoyait.

**Modelisation of the population increase
during a colonizing phase :**
The case of *Aphis fabae* Scopoli (Homoptera : Aphididae)

SUMMARY

LOTKA (1925) showed that, when the age distribution within a population is constant, the growth can be described by the exponential equation $N_t = N_0 e^{rt}$, where N_0 is the initial size of the population, N_t the size at time t , and r the intrinsic rate of natural increase.

Yet, if this equation may predict the growth of a long standing population in defined conditions, it cannot be applied to colonizing populations.

Indeed, in the case of *Aphis fabae*, the colonization of the host plant starts generally with a few young females, meaning that a population at an age distribution is far away from that predicted by life and fertility tables. Moreover, this distribution will be modified according to births and deaths.

To solve this problem, we have studied the evolution of the birth rate in a population created by only one newly-hatched adult virginiparous female. A new model has been established, which shows that the birth rate evolves in a damped sinusoidal way and reaches the intrinsic birth rate only after 50 days.

Consequently, the population appears to grow faster in a colonizing population than it is predicted by the exponential equation.

INTRODUCTION

L'établissement de la table de survie et de fécondité d'une espèce est un des éléments essentiels des études de dynamique de population. Elle contient entre autre, les probabilités de survie pour chaque âge, la fécondité âge-spécifique et prédit la distribution d'âges de la population (DEEVEY, 1947 ; ANDREWARTHA et BIRCH, 1954 ; LEBRUN, 1973 ; SOUTHWOOD, 1976).

Le taux d'accroissement de la population (r) s'obtient en résolvant l'équation de LOTKA (1925) :

$$\frac{dN}{dt} = bN - \mu N = (b - \mu)N = rN \quad (1)$$

où (b) est le taux instantané de natalité, (μ) le taux instantané de mortalité et (dN) l'accroissement de l'effectif N au cours de l'intervalle de temps infinitésimal dt . L'intégration de l'équation (1) est le modèle exponentiel bien connu :

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

Si la distribution d'âges de la population considérée est stable, c'est-à-dire que la proportion des différentes classes d'âges reste constante au cours du temps, on peut démontrer que les taux de natalité (b) et de mortalité (μ), et par conséquent le taux d'accroissement (r) sont des constantes. Celui-ci reçoit alors le nom de « taux intrinsèque d'accroissement naturel » et peut se calculer grâce à l'équation suivante :

$$1 = \sum_0^k e^{-r_m x} l_x m_x \quad (3)$$

où x est l'âge, k est la valeur maximale de x , l_x la probabilité de survie et m_x la fécondité âge-spécifique (LOTKA, 1925 ; PIELOU, 1969).

Ce taux constant de croissance permet de prédire l'évolution des effectifs d'une population installée depuis suffisamment longtemps pour avoir atteint une distribution stable des différentes classes d'âge.

Par contre, il ne donne aucun renseignement sur l'évolution des effectifs d'une population en phase colonisatrice. C'est-à-dire, par exemple, ce qui se passe lorsqu'un puceron colonise une nouvelle plante hôte et y fonde une population. Dans ce cas, chaque fois qu'une larve est déposée, la distribution d'âges est en effet modifiée et dès lors le taux d'accroissement devient variable. La question se pose alors de savoir comment évolue ce taux d'accroissement pendant la phase colonisatrice.

Pour résoudre ce problème, le cheminement suivi comprend deux étapes. Dans un premier temps la table de survie et de fécondité de *Aphis fabae* a été construite. Les résultats utiles ici seront brièvement exposés. Ensuite, sur base des données expérimentales obtenues, l'évolution de la natalité d'une population créée au départ d'une seule femelle adulte âgée de 1 jour a été analysée et un nouveau modèle de croissance a été élaboré.

TABLE DE SURVIE DE *APHIS FABAE*

Matériel et méthodes

La table de survie de *Aphis fabae* a été établie en suivant une cohorte de 56 femelles virginiennes de la naissance à la mort du dernier individu.

Chaque jour, les événements concernant chaque femelle ont été consignés dans un tableau, à savoir, la mort, la mue et le nombre de larves déposées.

L'expérience a été réalisée dans des conditions constantes de température, d'humidité et de luminosité. Une description exhaustive de ces conditions est entreprise dans HANCE (1988). En outre, on s'est efforcé à ce qu'aucun facteur ne soit limitant : ni la nourriture, ni l'espace et qu'aucune prédation ne soit possible. La

méthode de calcul des différents paramètres de la population est également décrite dans HANCE (1988).

Résultats

Le Tableau 1 présente la table de survie et de fécondité. La première colonne contient les valeurs de probabilité d'être encore en vie à l'âge x (l_x), et la seconde colonne la fécondité journalière moyenne, m_x .

TABLEAU 1

Table de survie et de fécondité d'Aphis fabae. x : âge en jour, l_x : probabilité d'atteindre l'âge x , m_x : fécondité de l'âge x , r_m : taux d'accroissement naturel, c_x : proportion des individus d'âge x

x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$e^{-r_m x} l_x m_x$	$e^{-r_m x} l_x$	C_x	$C_x \%$
0	1,000	0,000	0,000	0,0000	1,0000	0,3666	
1	0,974	0,000	0,000	0,0000	0,6285	0,2304	
2	0,956	0,000	0,000	0,0000	0,3981	0,1460	89,50 %
3	0,938	0,000	0,000	0,0000	0,2521	0,0924	
4	0,938	0,000	0,000	0,0000	0,1627	0,0596	
5	0,938	0,057	0,053	0,0060	0,1050	0,0385	
6	0,920	2,767	2,546	0,1839	0,0664	0,0244	
7	0,903	6,818	6,157	0,2869	0,0421	0,0154	
8	0,903	6,860	6,195	0,1863	0,0272	0,0100	
9	0,850	7,717	6,559	0,1273	0,0165	0,0060	10,50 %
10	0,850	8,019	6,816	0,0854	0,0106	0,0039	
11	0,850	7,906	6,720	0,0543	0,0069	0,0025	
12	0,832	6,863	5,710	0,0298	0,0043	0,0016	
13	0,814	6,102	4,967	0,0167	0,0027	0,0010	
14	0,797	5,313	4,234	0,0092	0,0017	0,0006	
15	0,761	4,778	3,636	0,0051	0,0011	0,0004	
16	0,726	4,049	2,940	0,0027	0,0007	0,0002	
17	0,690	3,461	2,388	0,0014	0,0004	0,0001	
18	0,690	2,333	1,610	0,0006	0,0003	0,0001	
19	0,637	2,083	1,327	0,0003	0,0002	0,0001	
20	0,602	1,647	0,991	0,0002	0,0001	0,0000	
21	0,566	0,781	0,442	0,0000	0,0001	0,0000	
22	0,513	0,690	0,354	0,0000	0,0000	0,0000	
23	0,478	0,222	0,106	0,0000	0,0000	0,0000	
24	0,460	0,231	0,106	0,0000	0,0000	0,0000	
25	0,460	0,038	0,017	0,0000	0,0000	0,0000	

TABLEAU 1 (suite)

x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$e^{-r m x} l_x m_x$	$e^{-r m x} l_x$	C_x	$C_x \%$
26	0,425	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
27	0,372	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
28	0,319	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
29	0,301	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
30	0,230	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
31	0,124	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
32	0,106	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
33	0,071	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
34	0,035	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
35	0,035	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
36	0,035	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
37	0,035	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
38	0,000	0,000	0,000	0,0000	0,0000	0,0000	
TOTAL		78,735	63,875	0,9961	2,728	1,0000	100,00 %

En appliquant la formule (3), le calcul du taux intrinsèque d'accroissement naturel vaut 0,438, ce qui revient à dire que dans ces conditions, la population double tous les 1,58 jours. Les taux intrinsèques de natalité et de mortalité valent respectivement 0,461 et 0,023.

Ce sont ces données expérimentales qui serviront de base au raisonnement suivant.

ÉTAPES DE LA CONCEPTION D'UN NOUVEAU MODÈLE

Modélisation de l'évolution de la natalité

La question posée peut se résumer de la façon suivante : dans le cas d'une population créée au départ d'une seule femelle virginipare adulte âgée de 1 jour, comment les paramètres de la population vont-ils évoluer et quel temps faudra-t-il avant d'atteindre une distribution d'âges stable ?

Plusieurs éléments sont à considérer. Le taux d'accroissement d'une population est la différence entre le taux de natalité et le taux de mortalité. Il a été montré par LOTKA (1925) que lorsque la distribution d'âges est stable, ce taux est constant. Cependant, la distribution d'âges d'une population qui se constitue au départ d'une seule femelle va fortement se modifier à chaque intervalle de temps, avec la ponte de nouveaux individus, avant d'atteindre une valeur fixe. Dès lors, le taux de natalité b devient un paramètre variable qui va conditionner les valeurs du taux d'accroissement pour chaque unité de temps.

Le taux de natalité s'exprime comme étant le rapport du nombre total de naissances dans la population au temps t et du nombre total d'individus, soit $B_t/N_t = b$.

Or, lorsque la population est créée par une femelle âgée de 1 jour, le nombre total de naissances le premier jour est assimilable à la valeur de la fécondité m_x de ce jour, c'est-à-dire m_5 dans le cas de la femelle virginipare de *Aphis fabae*. Les jours suivants, ce nombre restera la valeur de m_x correspondant à l'âge de la femelle et ce jusqu'au moment où les larves déposées le premier jour se mettront également à pondre, ce qui pour *Aphis fabae* est le sixième jour. Donc, pendant les cinq premiers jours, le nombre de naissances dans la population est équivalent à la fécondité journalière de la femelle de départ. De même, la valeur de N_t le premier jour est égale à 1, étant donné qu'une seule femelle constitue alors toute la population. Ensuite, la valeur de N_t s'accroîtra du nombre de larves produites la veille, à condition que, pour faciliter le raisonnement, la mortalité de ces larves soit considérée comme nulle. Dans le cas exemplatif de *Aphis fabae*, l'évolution de la natalité pour les cinq premiers jours calculée sur base des valeurs de la table de survie s'exprime comme suit :

$$b_1 = B_{t1}/N_1 = m_5/1 = 0,057$$

$$b_2 = B_{t2}/N_2 = m_6/(1 + m_5) = 2,767/1,057 = 2,618$$

$$b_3 = B_{t3}/N_3 = m_6/(1 + m_5 + m_6) = 1,783$$

$$b_4 = B_{t4}/N_4 = m_6/(1 + m_5 + m_6 + m_7) = 0,645$$

$$b_5 = B_{t5}/N_5 = m_6/(1 + m_5 + m_6 + m_7 + m_8) = 0,441$$

On remarque immédiatement que les valeurs de b pour chaque unité de temps sont différentes.

Sur base des valeurs précédentes, il est possible de calculer :

$$\frac{b_1 - b_2}{t_1 - t_2} = \frac{\Delta b}{\Delta t}$$

Si l'intervalle de temps tend vers zéro, alors la limite de Δb est la dérivée de b , soit db .

Dans le cadre de ce travail, on appellera la quantité infinitésimale db/dt : « vitesse instantanée de natalité, v_t ». De nouveau, grâce aux données expérimentales on détermine :

$$v_2 = \frac{b_2 - b_1}{t_2 - t_1} = 2,561$$

$$v_3 = \frac{b_3 - b_2}{t_3 - t_2} = 0,835$$

$$v_4 = \frac{b_4 - b_3}{t_4 - t_3} = - 1,138$$

$$v_5 = \frac{b_5 - b_4}{t_5 - t_4} = -0,204$$

On constate que les vitesses ne sont pas égales entre elles et que la quantité,

$$\frac{v_2 - v_1}{t_2 - t_1} = \frac{\Delta v}{\Delta t}$$

peut également être calculée ; elle exprime alors la variation de la vitesse de natalité entre deux intervalles de temps. Lorsque l'intervalle de temps tend vers zéro, alors : Δv tend vers dv et $dv/dt = a_t$ ou l'accélération instantanée de natalité. Sachant que $v = db/dt$, dv/dt sera égal à d^2b/dt^2 . Comme pour la vitesse, l'accélération peut être calculée sur base des données expérimentales et on obtient les valeurs du Tableau 2.

TABLEAU 2

Valeurs de b_t , v_t et a_t pendant les cinq premiers jours de croissance d'une population au départ d'une femelle âgée de 1 jour, de Aphis fabae

Jour	b	v	a
1	0,057	—	—
2	2,618	2,561	—
3	1,783	- 0,835	- 3,581
4	0,645	- 1,138	- 0,303
5	0,441	- 0,204	0,934

Trois éléments vont donc influencer l'évolution du taux d'accroissement : le taux de natalité instantané (b_t), la vitesse instantanée de natalité, et l'accélération instantanée de natalité. Il est donc nécessaire d'établir la relation existant entre ces trois éléments. Si l'accélération était nulle, la vitesse serait constante et le taux de natalité serait incrémenté, à chaque unité de temps, d'un nombre constant. De même, une accélération constante ou variable déterminera de manière différente l'évolution de la natalité. Il est donc intéressant de trouver la relation qui existe entre l'accélération et la natalité.

Le Tableau 2 laisse supposer qu'il existe une relation linéaire entre l'accélération et la natalité du type :

$$b = C_1 - C_2 a \quad (4)$$

Le calcul de régression linéaire sur ces valeurs permet, en effet, d'obtenir un coefficient de détermination de 0,9977. Il reste à découvrir la signification des

constantes qui permettent d'exprimer cette relation linéaire existant entre l'accélération et la natalité.

Un premier facteur qui peut modifier, de manière constante, l'évolution de la natalité, est la durée du temps de développement (D). Il est facile de s'en rendre compte en imaginant deux espèces qui possèdent la même fécondité, mais dont l'une commence à pondre un jour plus tôt. Une population de cette espèce fondée au départ d'un seul œuf aura une descendance un jour plus tôt. Cette avance d'un jour, se répercutera aussi sur le moment où les premières larves de la seconde génération apparaîtront à leur tour, cette fois deux jours avant celles de la première population. Cet effet cumulatif représente une accélération supérieure. Il en découle que plus le temps de développement sera long, plus la population devra fournir un grand effort de natalité pour obtenir une même accélération.

Le même raisonnement est applicable à la fécondité. A savoir que deux populations dont les espèces respectives sont dotées du même temps de développement mais non de la même fécondité n'auront pas le même faciès d'évolution quant à leur natalité. Deux éléments interviennent dans la fécondité : d'une part, le nombre d'œufs (n) qu'une femelle est capable de pondre au maximum durant sa vie (taux brut de reproduction : G.R.R.) et d'autre part, la durée de la vie adulte (I). Plus celle-ci sera longue pour un même nombre d'œufs pondus, moins les accélérations de natalités seront contrastées. C'est donc du rapport $G.R.R./I = F$, dont il faut tenir compte.

L'équation 4 peut donc s'exprimer sous la forme :

$$b = C_1 - (D/F)a$$

ou encore :

$$b = C_1 - \frac{D}{F} \frac{d^2b}{dt^2} \quad (5)$$

sachant que

$$a = \frac{d^2b}{dt^2}$$

Cependant, cette équation ne tient pas compte de la mortalité possible des femelles au cours de leur période d'oviposition. Cette mortalité est un effet frein qui s'oppose à la natalité et qui s'applique sur la vitesse en la diminuant. Elle s'exprime mathématiquement comme $-Sv$ (où S est la survie). L'équation (4) devient alors :

$$b = C_1 - \frac{D}{F} a - Sv$$

ou encore :

$$b = C_1 - \frac{D}{F} \frac{d^2b}{dt^2} - S \frac{db}{dt} \quad (6)$$

Recherche des solutions de l'équation (6)

Il s'agit d'une équation différentielle linéaire du second degré à coefficients constants. Selon le théorème d'existence et d'unicité des solutions, elle possède une solution unique (ROUCHE et MAWHIN, 1973). Pour notre part, la méthode de résolution adoptée est celle des approximations successives. Elle consiste à chercher l'ensemble des solutions particulières dont la somme constitue la solution générale de l'équation (DEFARES et SNEDDON, 1960). Cette méthode offre l'avantage de faciliter la compréhension du devenir des constantes lors des développements mathématiques.

a) Recherche des solutions particulières de

$$D \frac{d^2b}{dt^2} + S \frac{db}{dt} + Fb = C_1 \quad (6)$$

1) C_1 étant une constante, C_1/F est une solution particulière de l'équation et toutes les solutions de (6) tendent vers C_1/F lorsque t tend vers l'infini. On peut vérifier cela en remplaçant b par sa valeur C_1/F dans (6) et on obtient

$$F \frac{C_1}{F} = C_1$$

la dérivée première et donc la dérivée seconde d'une constante étant nulle.

En pratique, C_1/F doit être égal au taux de natalité lorsque la distribution d'âges est stable. En effet, lorsque le temps tend vers l'infini, la distribution d'âges se stabilise et la natalité tend vers le b prévu par la table de survie.

2) Il reste à trouver une solution générale de l'équation sans second membre.

$$D \frac{d^2b}{dt^2} + S \frac{db}{dt} + Fb = 0 \quad (7)$$

Dans ce cas on peut chercher une solution particulière de la forme $b = e^{at}$. Ce qui implique que

$$\frac{db}{dt} = a e^{at} \text{ et } \frac{d^2b}{dt^2} = a^2 e^{at}$$

En substituant dans (7)

$$Da^2e^{at} + Sa e^{at} + Fe^{at} = 0$$

en mettant e^{at} en évidence

$$e^{at} (Da^2 + Sa + E) = 0$$

et il apparaît que $b = e^{at}$ est une solution de l'équation différentielle et seulement si a est une solution de $Da^2 + Sa + F = 0$ (8) appelée équation caractéristique (en effet e^{at} sera toujours différent de 0).

L'équation 8, comme toute équation du second ordre, admet deux racines (qui peuvent être confondues) de la forme :

$$a_1 = \frac{-S + \sqrt{S^2 - 4DF}}{2D}$$

et

$$a_2 = \frac{-S - \sqrt{S^2 - 4DF}}{2D}$$

Sa résolution dépend donc de la valeur du terme $S^2 - 4DF$.

Or S étant la valeur de la survie, D le temps de développement et F la fécondité journalière, $S^2 - 4DF < 0$.

L'équation (7) ne peut donc avoir que deux racines complexes du type

$$a = p \pm qi \tag{9}$$

où

$$\begin{aligned} p + qi &= \frac{-S + \sqrt{S^2 - 4DF}}{2D} \\ &= \frac{-S}{2D} + \frac{\sqrt{S^2 - 4DF}}{2D} \\ &= \frac{-S}{2D} + \sqrt{\frac{(S^2 - 4DF)}{4D^2}} (-i^2) \end{aligned}$$

- i^2 par définition des nombres complexes étant égal à 1 et donc

$$p + qi = -\frac{S}{2D} - \sqrt{\frac{-S^2 + F}{4D^2}} + \frac{F}{D} i$$

on en déduit que

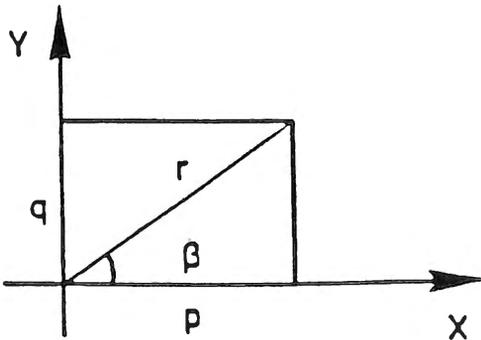
$$p = -\frac{S}{2D} \text{ et } q = \sqrt{\frac{-S^2}{4D^2} + \frac{F}{D}}$$

La solution générale de (7) sera donc la somme des deux solutions particulières,

$$b = K_1 e^{a_1 t} + K_2 e^{a_2 t}$$

$$b = K_1 e^{(p + qi)t} + K_2 e^{(p - qi)t} \quad (10)$$

Or, tout nombre complexe peut s'écrire sous forme trigonométrique en passant des coordonnées cartésiennes aux coordonnées polaires. En effet, un nombre complexe est la somme d'un nombre réel et d'un nombre imaginaire (voir Fig. 1).



$$z = p + qi$$

ou

$$z = r \cos \beta + i \sin \beta$$

Fig. 1. — Relation entre la forme cartésienne et la forme trigonométrique d'un nombre complexe.

et donc $z = r (\cos \beta + i \sin \beta)$

en développant les valeurs $\sin \beta$ et $\cos \beta$ en série on obtient

$$z = r \left[1 - \frac{\beta^2}{2!} + \frac{\beta^4}{4!} - \frac{\beta^6}{6!} \dots + i \left(\beta - \frac{\beta^3}{3!} + \frac{\beta^5}{5!} \dots \right) \right]$$

$$z = r \left[1 + i\beta - \frac{\beta^2}{2!} - \frac{i\beta^3}{3!} - \dots \right] \text{ et } i^2 = -1$$

$$z = r \left[1 + i\beta + \frac{(i\beta)^2}{2!} + \frac{(i\beta)^3}{3!} + \dots \right]$$

$$z = r e^{i\beta}$$

et donc

$$e^{i\beta} = \cos\beta + i \sin\beta$$

Dès lors en remplaçant dans (7) on obtient

$$\begin{aligned} b &= e^{pt} [K1 (\cos qt + i \sin qt) + K2 (\cos qt - i \sin qt)] \\ &= e^{pt} [\cos qt (K1 + K2) + i \sin qt (K1 - K2)] \\ &= e^{pt} (C1 \cos qt + C2 \sin qt) \end{aligned}$$

posons

$$\frac{C1}{\sqrt{C1^2 + C2^2}} = \sin \omega$$

et

$$\frac{C2}{\sqrt{C1^2 + C2^2}} = \cos \omega$$

alors

$$\begin{aligned} b &= e^{pt} \sqrt{C1^2 + C2^2} (\sin\omega \cos qt + \cos\omega \sin qt) \\ &= e^{pt} A (\sin qt + \Omega) \end{aligned}$$

b) *Solution générale de (6)*

La solution finale de

$$D \frac{d^2 b}{dt^2} + S \frac{db}{dt} + Fb = C1$$

est la somme des solutions trouvées aux points 1 et 2, soit

$$b = \frac{C1}{F} + e_{pt} A (\sin qt + \Omega) \quad (11)$$

or il a été montré précédemment que

$$p = -\frac{S}{2D}$$

et

$$q = \sqrt{\frac{F}{D} - \frac{S^2}{4D^2}}$$

on en déduit

$$b = \frac{C1}{F} + e^{(-S/2D)t} A \left(\sin \sqrt{\frac{F}{D} - \frac{S^2}{4D^2}} t + \Omega \right) \quad (12)$$

où A est l'amplitude de l'onde non amortie et Ω la phase de départ. Selon cette équation, le taux de natalité d'une population créée au départ d'une femelle évolue comme une sinusoïde amortie et tend vers $C1/F$ (qui correspond au taux intrinsèque de natalité) lorsque le temps tend vers l'infini.

Calcul de la solution de l'équation (12) pour *Aphis fabae*

Les constantes de l'équation :

$$b = \frac{C1}{F} + e^{(-S/2D)t} A \sin \left(\sqrt{\frac{F}{D} - \frac{S^2}{4D^2}} t + \Omega \right) \quad (13)$$

sont connues expérimentalement et peuvent être extraites de la table de survie. La durée du temps de développement, la fécondité journalière moyenne et la survie ont respectivement pour valeur : $D = 5$ j, $F = 2,38$ larves/jour et $S = 1 - d = 0,977$.

La valeur de la natalité à l'état stationnaire ($C1/F$) a été déterminée grâce à la table de survie : $b = 0,461$. De plus, la phase initiale peut être considérée comme nulle. Il reste à connaître la valeur de A . A représente l'amplitude maximale, c'est-à-dire la valeur maximale que peut prendre b . Or, il a été montré que b vaut 2,618 (Tableau 2), le deuxième jour de la croissance de la population. Il suffit alors d'égaliser cette valeur de b à l'équation (12), dans laquelle on remplace t par 2 et où A demeure la seule inconnue :

On en déduit que $A = 2,679$.

Une fois la valeur journalière de b connue, l'étape suivante consiste à trouver la relation unissant le taux d'accroissement et le taux de natalité. En effet, vu l'évolution sinusoïdale de b , la relation exponentielle qui dit que

$$N_t = N_0 e^{r_m t} \text{ et } \lambda = e^{r_m}$$

ne peut plus s'appliquer tant que la stabilisation n'est pas survenue. Par contre, on sait que, à chaque unité de temps, la population s'accroît du nombre des naissances (B) et est diminuée du nombre de morts (M), soit :

$$N_t = N_{(t-1)} + B_{(t-1)} - M_{(t-1)}$$

En égalant cette équation à la suivante $N_t = \lambda N_{(t-1)}$, alors il revient

$$\lambda = \frac{N_{(t-1)}}{N_{(t-1)}} + \frac{B_{(t-1)}}{N_{(t-1)}} - \frac{M_{(t-1)}}{N_{(t-1)}}$$

Après simplification $\lambda = 1 + b_{(t-1)} - \mu_{(t-1)}$.

La croissance des effectifs s'obtient par $N_t = \lambda N_{(t-1)}$.

Vérification de la validité du modèle

Afin de vérifier la validité du modèle, 3 types de contrôle ont été effectués. D'une part en condition de laboratoire, le suivi d'une population de pucerons en phase colonisatrice a bien montré que la natalité évolue comme une sinusoïdale amortie.

Ensuite un programme de simulation a été mis au point par VAN IMPE sur base du travail qu'il a effectué en 1985 pour *Tetranychus urticae*. Il correspond au développement théorique de NISBET et GURNEY (1982). Il permet de connaître l'évolution journalière des effectifs de la population de pucerons, de calculer la répartition en classes d'âge et le taux d'accroissement pour chaque unité de temps. Il est principalement constitué de deux équations :

1) le nombre de femelles (F) d'âge x au temps t est égal au nombre de femelles d'âge $(x - 1)$ au temps $(t - 1)$, multiplié par la survie (S) propre à cet âge $(x - 1)$:

$$F_{x,t} = F_{x-1,t-1} S_{x-1}$$

2) le nombre d'œufs pondus au temps t égale la somme des œufs pondus par les femelles des différents âges. Ces œufs donnant toujours naissance à des femelles, leur symbole est F_0 , soit les femelles d'âge 0 :

$$F_{0,t} = \sum_0^x F_{x,t} m_x$$

La population au temps t sera donc :

$$N_t = \sum_0^x F_{x,t}$$

La matrice de données de départ est constituée des fécondités âge-spécifiques et des valeurs de survie, cette dernière étant posée constante. Les résultats obtenus donnent l'évolution de la natalité (b), la valeur par laquelle la population est multipliée à chaque unité de temps (λ), et les effectifs correspondants.

Ce programme a mis en évidence l'adéquation entre le modèle différentiel présenté ici et la simulation sur ordinateur. La Fig. 2 montre en effet, que non seulement l'évolution des taux de croissance au cours du temps est similaire, mais que de plus la période de la sinusoïde amortie est identique. En outre de cette façon, il a été possible de confirmer l'existence d'une relation linéaire entre la natalité et son accélération, relation qui est à la base de l'élaboration du modèle. La Fig. 3 illustre bien ce caractère linéaire de la droite obtenue dont l'équation est $b = 0,481 - 1,364 a$ où b est la natalité et a son accélération ($r^2 = 0,741$).

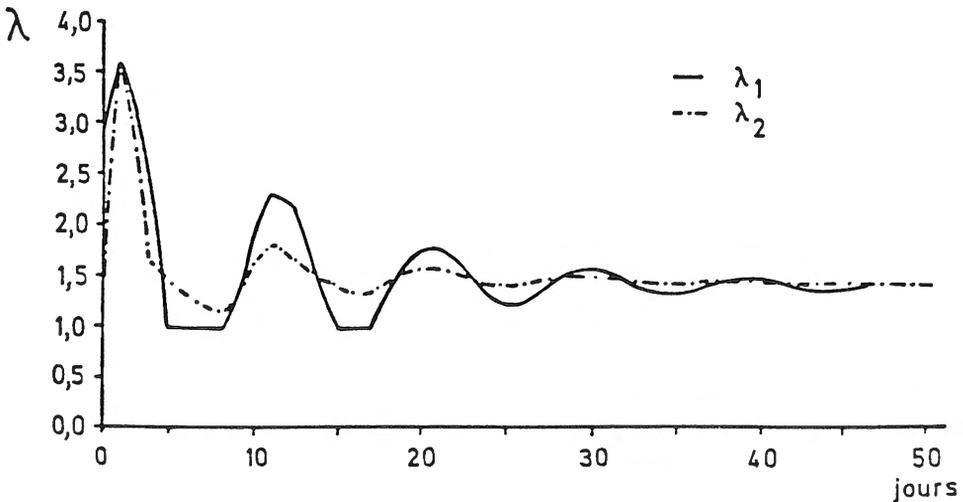


Fig. 2. — Comparaison de l'évolution des taux d'accroissement d'une population d'*Aphis fabae*. Valeurs prévues 1) par la sinusoïdale amortie, 2) par le programme de simulation.

Enfin, en troisième lieu, la comparaison entre l'évolution des effectifs générée par le modèle élaboré ici par le modèle exponentiel de LOTKA (1924) a été réalisée. Pour le modèle exponentiel, le taux intrinsèque d'accroissement naturel de *Aphis fabae* a été appliqué (0,438).

La Fig. 4 montre que la croissance est plus rapide lorsque l'on tient compte de l'évolution sinusoïdale de la natalité par rapport au taux constant du modèle exponentiel. Cette observation tient son origine dans le fait que 1) dans le modèle sinusoïdal, ce sont d'abord les amplitudes qui interviennent et 2) celles-ci sont dès lors

moins amorties que les amplitudes négatives. La résultante des deux donne donc une valeur de natalité en moyenne supérieure à la valeur de stabilisation.

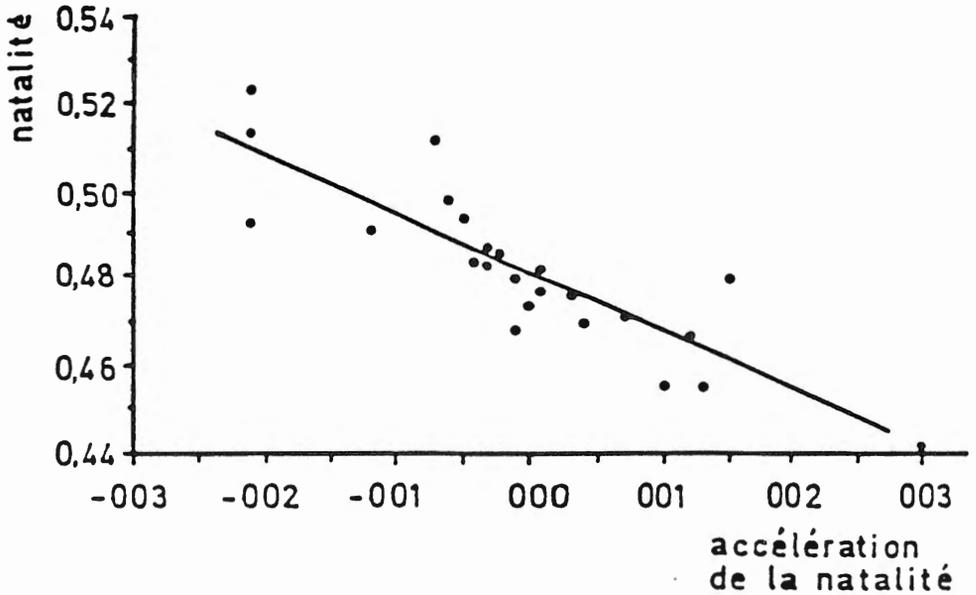


Fig. 3. — Relation entre la natalité de la population de *Aphis fabae* et son accélération, sur base des valeurs obtenues par le programme de simulation. La vitesse (larves/jours) est en ordonnée et l'accélération (larves/jours²) en abscisse.

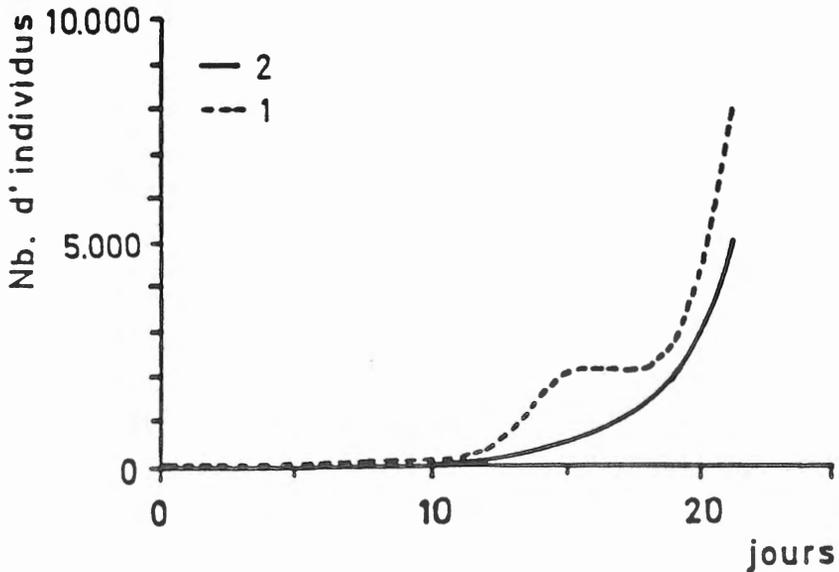


Fig. 4. — Comparaison de la croissance des effectifs de *Aphis fabae*. Valeurs prévues 1) par la sinusoïde amortie, 2) par le modèle exponentiel.

Il ressort de ces différentes comparaisons, que l'évolution sinusoïdale de la natalité prédite par l'équation (12) permet de modéliser l'évolution d'une population créée au départ d'une femelle adulte et donc extrêmement éloignée d'une distribution d'âges stable. L'introduction dans ce modèle de l'étude de l'évolution de la mortalité conduira à un ajustement plus précis par rapport aux données expérimentales.

CONCLUSIONS

Plus de cinquante jours sont nécessaires avant d'obtenir une stabilisation de la natalité de la population. A ce moment, les effectifs atteints sont de l'ordre de 400 millions d'individus, c'est-à-dire bien plus que ce qui est supportable par la plante hôte. Or, la colonisation d'une nouvelle plante se fait en général chez *Aphis fabae* par de jeunes femelles adultes, ailées ou non, soit une population toujours éloignée de la distribution d'âges stable. Dès lors, les effectifs de la population seront toujours plus élevés que ceux qui seraient observés dans l'hypothèse d'une croissance purement exponentielle ! Cette particularité est donc une explication de plus au prodigieux pouvoir de multiplication des pucerons.

Trois facteurs jouent un rôle primordial dans ce modèle, le temps de développement (D), la fécondité journalière moyenne (n/t) et la survie (S). Ce sont ces éléments qui concernent l'individu qui détermineront le temps nécessaire à l'amortissement, et la période de la sinusoïde exprimant la natalité de la population. Le taux de natalité de la population à l'état stationnaire reste un facteur déterminant, auquel il faut ajouter l'amplitude maximale de la première oscillation.

Ce modèle montre qu'il existe une régulation du taux de natalité qui est la conséquence mathématique du type de croissance de la population. En effet, le taux de natalité est maximum en début de phase colonisatrice et puis tend progressivement vers une valeur de stabilisation à mesure que s'élève l'effectif de la population. Il ne s'agit donc pas de densité dépendance à proprement parler mais d'un phénomène naturel lié à la stabilisation au cours du temps de la distribution d'âges de la population colonisatrice. Deux causes distinctes peuvent donc être invoquées pour expliquer la diminution de la natalité avec l'augmentation des effectifs : 1) un effet mathématique de stabilisation que l'on nommera « amortissement », 2) un second effet à caractère adaptif plus net connu sous le nom de « densité dépendance ». Il est évident qu'en conditions naturelles voire expérimentales, il est pratiquement impossible de distinguer la part de ces deux effets.

L'application de ce nouveau modèle à toute espèce qui montre une stratégie démographique similaire, c'est-à-dire un grand nombre d'Arthropodes préjudiciables aux plantes cultivées, est envisageable. D'autant que le développement mathématique rend possible des comparaisons entre espèces distinctes ou entre conditions expérimentales différentes. L'influence de l'augmentation du temps de développement ou de mortalité, due par exemple à une diminution de la température ou même à une application d'un traitement insecticide, pourra donc être aisément quantifiée.

REMERCIEMENTS

Au terme de cet article, je tiens à remercier le Professeur Ph. Lebrun pour son aide et ses précieux conseils. Par les discussions nombreuses et fructueuses que nous avons eues, le Docteur G. Van Impe m'a encouragé pour la conception de ce modèle. Il a en outre réalisé le programme de simulation qui a permis la vérification de la théorie décrite ici. Je lui en suis profondément reconnaissant. Je remercie également M. L. Renier pour le dessin des graphiques et M^{elle} B. Janssens pour la dactylographie du manuscrit. Ce travail a été réalisé grâce au concours financier de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (IRSIA).

RÉFÉRENCES

- ANDREWARTHA, H. G. et L. C. BIRCH (1954), *The distribution and abundance of animals*, The University of Chicago Press, Chicago, 782 pp.
- DEEVEY, E. S. (1947), « Life tables for natural populations of animals », *Q. Rev. Biol.*, **22**, 283-314.
- DEFARES, J. G. et I. N. SNEDDON (1960), *The mathematics of medicine and biology*, Year Book Medical Publ. INC, Chicago, 663 pp.
- HANCE, Th. (1968), *Étude des bases écologiques de la relation proie-prédateur dans le contexte de la protection des végétaux*, Dissertation doctorale, U.C.L., inédit, Louvain-la-Neuve, 246 pp.
- LEBRUN, Ph. (1973), « La dynamique des populations, buts et approches expérimentales », *Ann. Soc. R. Zool. B.*, **103**, 7-20.
- LOTKA, A. J. (1925), *Elements of Physical Biology*, Williams & Wilkins, Baltimore.
- NISBET, R. M. et W. S. C. GURNEY (1982), *Modelling fluctuating populations*, Wiley & Sons, Chichester, 379 pp.
- PIELOU, E. C. (1969), *An introduction to mathematical Ecology*, Wiley-interscience, New York, 286 pp.
- ROUCHE, H. et J. MAWHIN (1973), *Equations différentielles ordinaires. Tome 1. Théorie générale*, Masson & Cie, Paris, 154 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1976), *Ecological methods*, Chapman & Hall, London, 524 pp.
- VAN IMPE, G. (1985), *Contribution à la conception de stratégies de contrôle de l'Acarien tisserand commun. Tetranychus urticae Koch (Acari: Tetranychidae)*, Dissertation doctorale, U.C.L., inédit, Louvain-la-Neuve, 382 pp.