Biologie et Modélisation

Modèles continus :
Analyse des systèmes dynamiques dans $\mathbb{R}$

M. Bailly-Bechet, très largement inspiré de S. Mousset

Université Claude Bernard Lyon I – France

Document disponible à :
`http://pbil.univ-lyon1.fr/members/mbailly`

Table des matières

Table des matières

Qu'est-ce qu'une EDO ?

Définition

Une EDO dans $\mathbb{R}$, dite EDO du premier ordre décrit l'évolution (ou la variation) dans le temps (ou l'espace) d'une variable de $\mathbb{R}$.

Exemples

- une variable quelconque $x(t)$,
- l'effectif d'une population $N(t)$,
- la concentration d'une substance chimique $c(t)$...

Notation des EDO

Pour une variable $x(t) \in \mathbb{R}$, une EDO d'ordre 1 s'écrit :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t)$$

$\frac{dx}{dt}$ peut aussi être noté $x'(t)$ ou $\dot{x}$ et décrit la variation de x par rapport au temps.

$$\frac{dx}{dt} = x'(t) = \dot{x}$$

Les EDO autonomes / non autonomes

Une EDO est dite autonome si $\dot{x}$ ne dépend pas directement de t.

EDO autonome

$$\dot{x} = f(x)$$

EDO non autonome

$$\dot{x} = f(x, t)$$

Les EDO autonomes linéaires / non linéaires

Une EDO autonome est dite linéaire si $\dot{x} = f(x)$ est une expression linéaire de x.

EDO autonome linéaire

$$\dot{x} = f(x) = ax + b$$

où $(a, b) \in \mathbb{R}^2$

EDO autonome non linéaire

Le modèle de Monod

$$\dot{x} = \frac{a(b-x)x}{K-x}$$

Table des matières

Les modèles linéaires

- Modèles les plus simples
- Une analyse quantitative complète est possible
- Une analyse qualitative permet de décrire le comportement du modèle.

Le modèle de Malthus (ou modèle exponentiel) en 1800

Le modèle de Malthus est l'un des premiers modèles de dynamique des populations. Les hypothèses de ce modèle sont les suivantes :

- On considère une population de taille $N(t)$.
- L'accroissement individuel de la population est constant quel que soit $N(t)$.

Comment la taille de la population évolue-t-elle au cours du temps ?

Les variables et les paramètres du modèle

Les variables

$N(t)$ est la taille de la population.

Les paramètres

r est le "taux de croissance" intrinsèque de la population.

Les équations du modèle

L'évolution la taille de la population vérifie :

$$dN = rNdt \iff \frac{dN}{dt} = rN$$

On résoud l'équation différentielle $\dfrac{dN}{dt} = rN$. On obtient :

Les équations du modèle

L'évolution la taille de la population vérifie :

$$dN = rNdt \iff \frac{dN}{dt} = rN$$

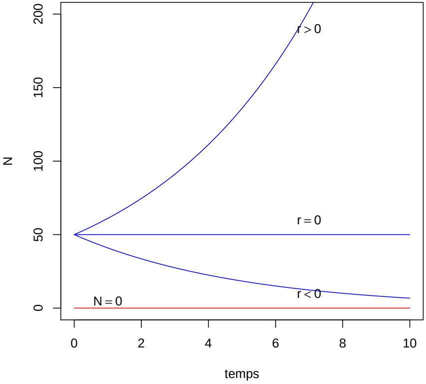
On résoud l'équation différentielle $\dfrac{dN}{dt} = rN$. On obtient :

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

Représentation graphique des solutions : Chroniques

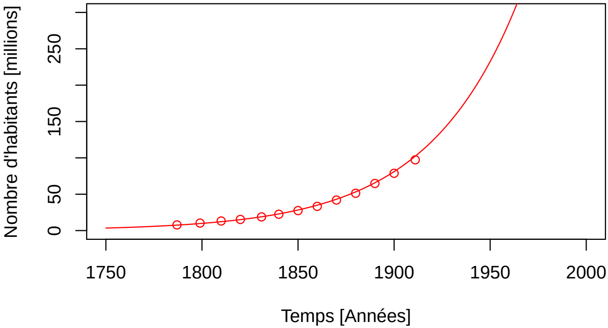
L'allure des solutions $N(t)$ varie selon le signe de r.

$$\dot{N} = rN$$



Ajustement des données à un modèle

Le nombre d'habitants aux USA (données publiées en 1925)



Ajustement des données à un modèle

Le nombre d'habitants en France (données publiées en 1925)

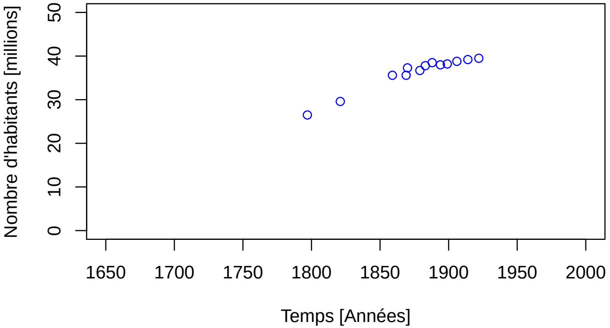


Table des matières

Le modèle de Verhulst ou modèle logistique

Le modèle de dynamique des populations de Malthus est insatisfaisant car :

- le taux de croissance de la population ne dépend pas de sa taille
- il fait l'hypothèse de ressources illimitées
- il mène à l'extinction de la population ou à une explosion démographique.

Dans le modèle de Malthus, on a $r = b - d$ où b est le taux de fécondité et d le taux de mortalité par individu.

Les équations du modèle

Les hypothèses du modèle :

- Le taux de fécondité par individu est constant : $b = b_0$.
- Le taux de mortalité par individu croît avec l'effectif : $d = d_0 + \delta N$.

Le taux de croissance intrinsèque de la population est $r = b - d = b_0 - d_0 - \delta N$. La variation de l'effectif dN durant la différentielle de temps dt est donc :

$$dN = (b_0 - d_0 - \delta N)Ndt$$

Les équations du modèle

Les hypothèses du modèle :

- Le taux de fécondité par individu est constant : $b = b_0$.
- Le taux de mortalité par individu croît avec l'effectif : $d = d_0 + \delta N$.

Le taux de croissance intrinsèque de la population est $r = b - d = b_0 - d_0 - \delta N$. La variation de l'effectif dN durant la différentielle de temps dt est donc :

$$dN = (b_0 - d_0 - \delta N)Ndt$$

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

avec $r = b_0 - d_0$ et $K = \frac{r}{\delta}$.

Analyse quantitative du modèle logistique

Les solutions de l'équation 1 sont donc du type :

Analyse quantitative du modèle logistique

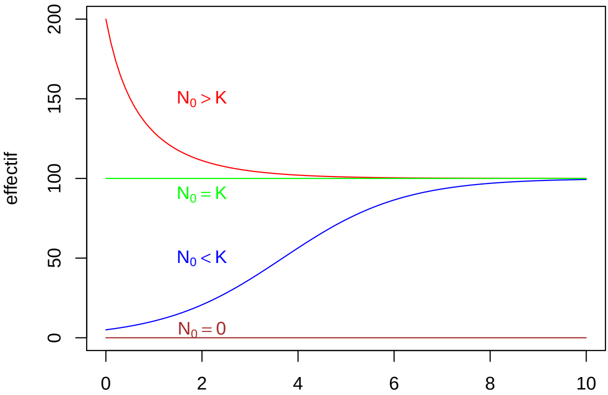
Les solutions de l'équation 1 sont donc du type :

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}. \tag{2}$$

Quatre cas possibles :

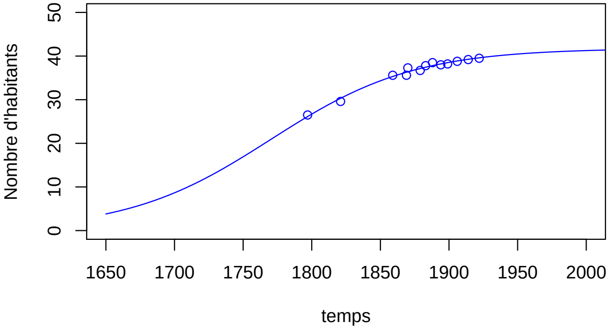
- Si $N_0 = 0$, alors $\forall t,\ N(t) = 0$.
- Si $K > N_0 > 0$, alors $\forall t,\ \dot{N} > 0$ et $\lim_{t\to\infty} N(t) = K$.
- Si $N_0 = K$, alors $\forall t,\ N(t) = N_0$.
- Si $N_0 > K$, alors $\forall t,\ \dot{N} < 0$ et $\lim_{t\to\infty} N(t) = K$.

Représentation graphique des solutions (chroniques)



Ajustement à un jeu de données

Le nombre d'habitants en France (données publiées en 1925)



Propriétés du système

Plutôt que l'étude quantitative détaillée du système, il serait intéressant d'étudier simplement ses propriétés :

- Existe-t-il des points invariants ?
- Comment le système évolue-t-il ailleurs qu'en ces points invariants ?
- Quelle est la forme des chroniques ?

Les points singuliers ou points d'équilibre

Le cas du modèle logistique

Un point d'équilibre $N^\star$ du modèle est tel qu'à ce point N n'évolue plus, c'est à dire $\left.\frac{dN}{dt}\right|_{N=N^\star} = 0$.

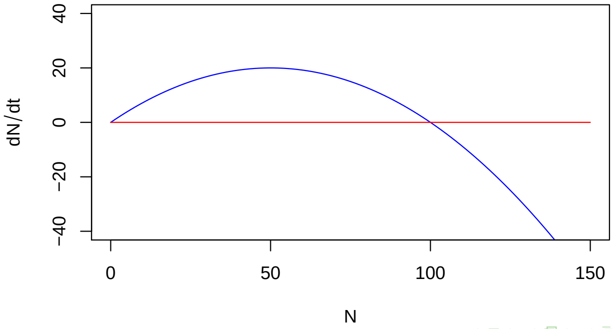
$$\left.\frac{dN}{dt}\right|_{N=N^\star} = 0 \iff rN^\star\left(1 - \frac{N^\star}{K}\right) = 0$$

Il existe deux points d'équilibre, $N_0^\star = 0$ et $N_1^\star = K$.
N va-t-il tendre à se rapprocher de ces points d'équilibre ou bien à s'en éloigner ?

L'évolution du système entre les points singuliers

Le cas du modèle logistique

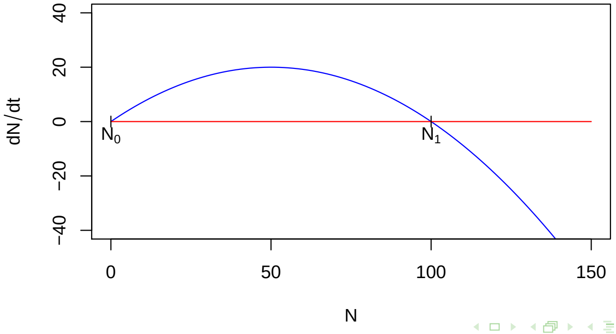
Pour savoir si N croît ou décroît, on étudie le signe de $\dot{N}$



L'évolution du système entre les points singuliers

Le cas du modèle logistique

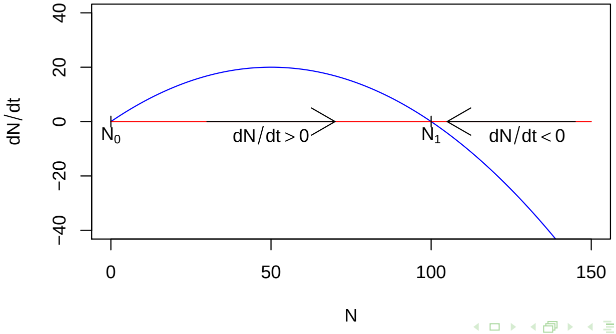
Aux points d'équilibre $N_0^\star$ et $N_1^\star$, $\frac{dN}{dt} = 0$.



L'évolution du système entre les points singuliers

Le cas du modèle logistique

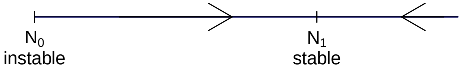
Ailleurs, le signe de $\frac{dN}{dt}$ indique le sens d'évolution de N.



Portrait de phase du système

Le cas du modèle logistique

Le portrait de phase d'un système dynamique indique les points singuliers du système et le sens de variation de la variable étudiée de part et d'autre des points d'équilibre.



Les chroniques

Le cas du modèle logistique

Les chroniques d'un systèmes sont la représentation graphique des solutions. Elles ont les propriétés suivantes :

- Les chroniques ne sont jamais sécantes (par un point (N, t) il ne passe qu'une seule chronique).
- Au voisinage des points d'équilibre, les pentes des chroniques tendent à devenir nulles (horizontales).
- La chronique passant par le point $(N, t + \lambda)$ s'obtient par translation de la chronique passant par le point (N, t) : on parle d'invariance temporelle, et ce phénomène vient du fait que l'équation de départ est autonome.

Les chroniques

Le cas du modèle logistique

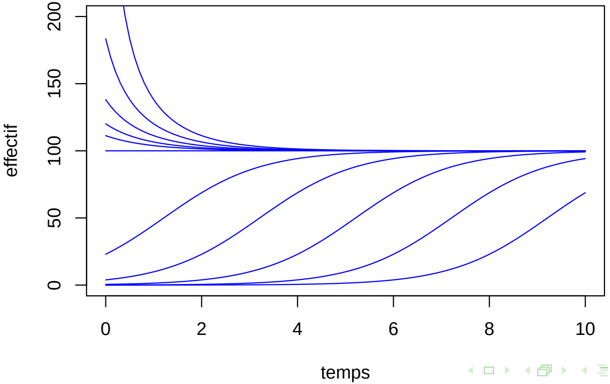


Table des matières

Analyse qualitative d'un modèle quelconque dans $\mathbb{R}$

Comme nous l'avons vu pour le modèle logistique, il est possible d'effectuer une analyse qualitative d'un modèle lorsque celui-ci est trop complexe.

Analyse quantitative

- Recherche de solutions exactes.
- Étude des fonctions solutions.

Analyse qualitative

- Étude des propriétés des solutions.
- Étude des tendances (points d'équilibre, stabilité. . .)

Points singuliers

Les points singuliers (ou points d'équilibre) notés $x^\star$ d'un système quelconque du type $\dot{x} = f(x)$ satisfont :

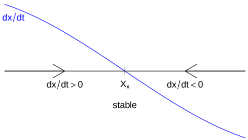
$$\left.\frac{dx}{dt}\right|_{x=x^\star} = 0 \qquad \Longleftrightarrow \qquad f(x^\star) = 0.$$

Rechercher les points d'équilibre d'un système $\dot{x} = f(x)$ revient donc à trouver les solutions de l'équation $f(x) = 0$.
Un système peut n'avoir aucun point d'équilibre, un nombre fini ou un nombre infini de points d'équilibres.

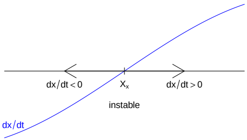
Stabilité des points d'équilibre

Si dans un système quelconque $\dot{x} = f(x)$, la fonction f est continue, alors il suffit d'étudier le signe de f au voisinage des points d'équilibre pour connaître leur stabilité.
Il existe 4 cas possibles.

$x^\star$ stable

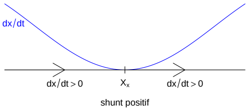


$x^\star$ instable

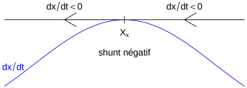


Stabilité des points d'équilibre

$x^\star$ shunt positif



$x^\star$ shunt négatif



Stabilité des points d'équilibre

Linéarisation de $\frac{dx}{dt}$ au voisinage des points d'équilibre

On utilise un développement de Taylor d'ordre 1 pour linéariser $\frac{dx}{dt}$ au voisinage des points d'équilibre $x^\star$.

$$\frac{dx}{dt} = f(x - x^\star) \approx \underbrace{f(x^\star)} + \underbrace{(x - x^\star)f'(x^\star)}$$
$$\approx 0 + (x - x^\star) \left.\frac{d\dot{x}}{dx}\right|_{x=x^\star}$$

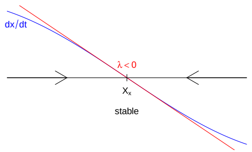
La stabilité de $x^\star$ dépend du signe de $\lambda = \left.\frac{d\dot{x}}{dx}\right|_{x=x^\star}$

Stabilité des points d'équilibre

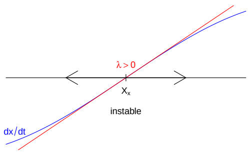
Linéarisation de $\frac{dx}{dt}$ au voisinage des points d'équilibre

$\lambda = \left.\frac{d\dot{x}}{dx}\right|_{x=x^\star}$ est la pente de la tangente à la courbe représentative de $\frac{dx}{dt} = f(x)$ au point $x = x^\star$.

$\lambda < 0 \Rightarrow x^\star$ stable



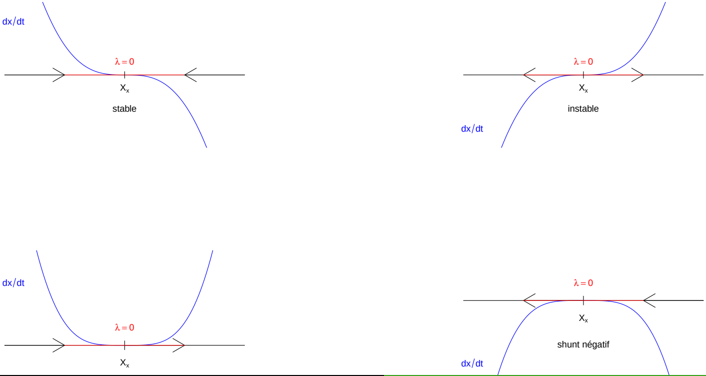
$\lambda > 0 \Rightarrow x^\star$ instable



Stabilité des points d'équilibre

Linéarisation de $\frac{dx}{dt}$ au voisinage des points d'équilibre

$\lambda = 0 \Rightarrow$ on ne peut pas conclure



Points d'inflexion

Les points d'inflexion des chroniques d'un système dynamique de type $\dot{x} = f(x)$ sont les points pour lesquels.

$$\left.\begin{array}{l} \dfrac{dx}{dt} = \dot{x} \neq 0 \\[2ex] \dfrac{d^2x}{dt^2} = \dfrac{d\dot{x}}{dt} = 0 \Leftrightarrow \dfrac{d\dot{x}}{dx}\dfrac{dx}{dt} = 0 \end{array}\right\} \Rightarrow \frac{d\dot{x}}{dx} = f'(x) = 0$$

Points d'inflexion

Les points d'inflexion des chroniques d'un système dynamique de type $\dot{x} = f(x)$ sont les points différents des points singuliers qui s'obtiennent en résolvant l'équation

$$\left.\frac{d\dot{x}}{dx}\right|_{x=x_{\text{infl}}} = f'(x_{\text{infl}}) = 0.$$

Points d'inflexion

Exemple du modèle logistique

L'équation (1) du modèle de Verhulst vu précédemment est :

$$\dot{N} = \frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K}) = rN - \frac{rN^2}{K}$$

Il existe deux points d'équilibre, $N_0^\star = 0$ et $N_1^\star = K$.
Les points d'inflexion des chroniques vérifient

$$\frac{d\dot{N}}{dN} = 0 \iff r - \frac{2rN}{K} = 0 \iff N = \frac{K}{2}$$

Points d'inflexion

Exemple du modèle logistique

Les chroniques du modèle logistique présentent donc un point d'inflexion pour $N = \dfrac{K}{2}$.

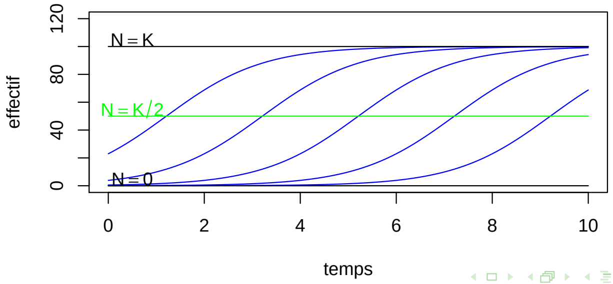


Table des matières

Le modèle de Gompertz

Un concurrent du modèle logistique

Le modèle de Gompertz est un modèle de dynamique des populations. Son équation est la suivante :

$$\frac{dN}{dt} = rN \ln\left(\frac{1}{N}\right),$$

où $r > 0$.

Le modèle de Gompertz

Caractéristiques du modèle

Quelles sont les caractéristiques de ce modèle ?

Le modèle de Gompertz

Caractéristiques du modèle

Quelles sont les caractéristiques de ce modèle ?

- Points d'équilibre :

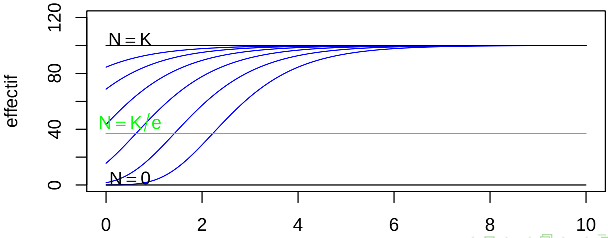
$$N = N_0^\star = 0$$
$$N = N_1^\star = 1$$

- Stabilité : $N_0^\star = 0$ est instable et $N_1^\star = 1$ est stable.
- Points d'inflexion : $N = e^{-1}$

Le modèle de Gompertz

Chroniques

Un changement d'échelle peut permettre d'adapter le modèle de Gompertz pour obtenir une capacité limite de K individus et un point d'inflexion pour $N = \dfrac{K}{e}$.



Les modèles de populations exploitées

Les modèles de populations exploitées sont utilisés pour leur intérêt commercial ou écologique. De nombreux modèles ont été proposés, ils sont toujours composés :

- d'un type de croissance (Logistique, Gompertz...)
- d'un type de prédation (constant, linéaire, non linéaire...)

Dans le cadre de ce cours nous verrons deux modèles de populations exploitées. Pour chaque modèle, la croissance de la population sera de type logistique.

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

La croissance logistique

On s'intéresse à la fonction $\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) = rN - r\frac{N^2}{K}$.

- Racines (points d'équilibre du modèle logistique)
- Tangentes aux points d'équilibre
- Extremums (points d'inflexion des chroniques)

La croissance logistique

Points d'équilibre

$$\dot{N} = 0 \iff rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) = rN - r\frac{N^2}{K} = 0$$

Deux points d'équilibre :

- $N_0^\star = 0$
- $N_1^\star = K$

La croissance logistique

Extremum

$$\frac{d\dot{N}}{dN} = 0 \iff r - 2r\frac{N}{K} = 0 \iff N = \frac{K}{2}$$

$\frac{dN}{dt}$ admet un maximum local pour $N = \frac{K}{2}$, qui vaut :

$$\left.\frac{dN}{dt}\right|_{N=\frac{K}{2}} = r\frac{K}{2}\left(1 - \frac{K}{2K}\right) = \frac{rK}{4}$$

La croissance logistique

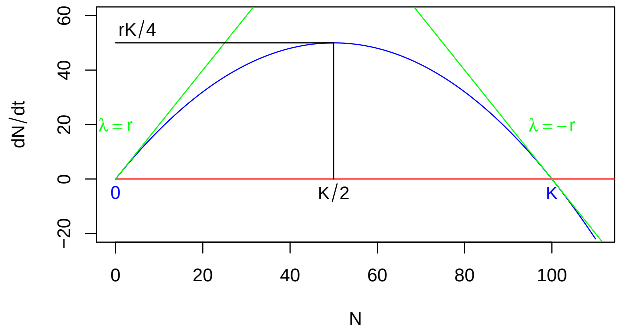
Tangentes aux points d'équilibre

$$\left.\frac{dN}{dt}\right|_{N=0} = r$$

$$\left.\frac{dN}{dt}\right|_{N=K} = r - 2r\frac{K}{K} = -r$$

Les pentes des tangentes aux points d'équilibre sont respectivement r et $-r$.

La croissance logistique



L'exploitation d'une population

L'exploitation d'une population consiste à prélever des individus dans cette population. Ce prélèvement peut-être

- Constant
- Proportionnel à la taille de la population
- non linéaire et croissant avec la taille de la population

Pêche avec quota

Equation du modèle

Il s'agit du modèle le plus simple d'exploitation, où la quantité d'individus prélevés par unité de temps est constante Q (quota).

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

Pêche avec quota

Points d'équilibre

On résoud $\dfrac{dN}{dt} = 0.$

Pêche avec quota

Points d'équilibre

On résoud $\frac{dN}{dt} = 0$.

$$-\frac{r}{K}N^2 + rN - Q = 0$$

Il existe 3 cas possibles selon le signe de $\Delta = r^2 - 4\frac{rQ}{K}$

- $r - \frac{4Q}{K} > 0 \iff Q < \frac{rK}{4} \Rightarrow \Delta > 0 \Rightarrow$ il existe 2 points d'équilibre.
- $r - \frac{4Q}{K} = 0 \iff Q = \frac{rK}{4} \Rightarrow \Delta = 0 \Rightarrow$ il existe 1 point d'équilibre.
- $r - \frac{4Q}{K} < 0 \iff Q > \frac{rK}{4} \Rightarrow \Delta < 0 \Rightarrow$ il n'existe pas de point d'équilibre.

Pêche avec quota

Points d'équilibre, $Q < \frac{rK}{4}$

Dans le cas $\Delta > 0$, les points d'équilibre sont :

- $N_0^\star = K \dfrac{r - \sqrt{r^2 - 4\frac{rQ}{K}}}{2r} > 0$
- $N_1^\star = K \dfrac{r + \sqrt{r^2 - 4\frac{rQ}{K}}}{2r} > 0$

Avec $0 < N_0^\star < \dfrac{K}{2} < N_1^\star < K$.

Pêche avec quota

Points d'équilibre, $Q = \frac{rK}{4}$

Dans le cas $\Delta = 0$, le seul point d'équilibre est :

$$N^\star = \frac{K}{2}$$

Pêche avec quota

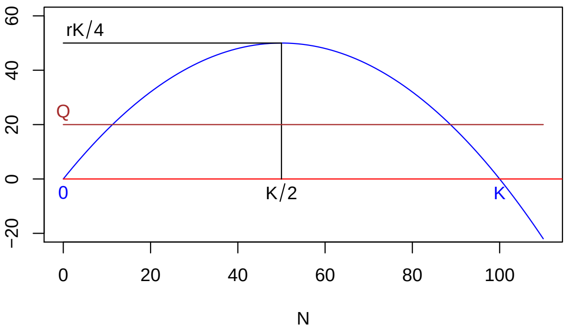
$Q > \frac{rK}{4}$

Dans le cas $\Delta > 0$, il n'y a pas de point d'équilibre et

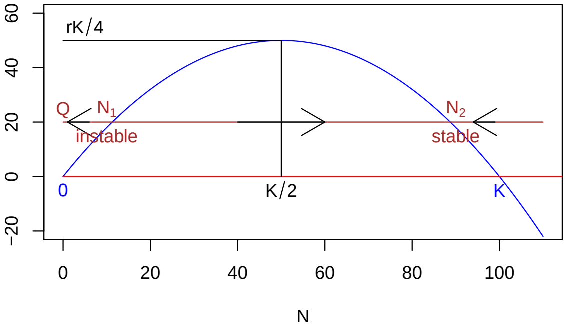
$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - Q < 0.$$

Le modèle prédit que la taille de la population décroît sans cesse.
Peut-on trouver une méthode *simple* expliquant ces résultats ?

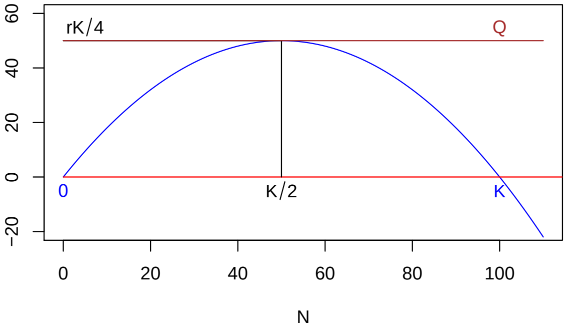
Pêche avec quota, $Q < \frac{rK}{4}$



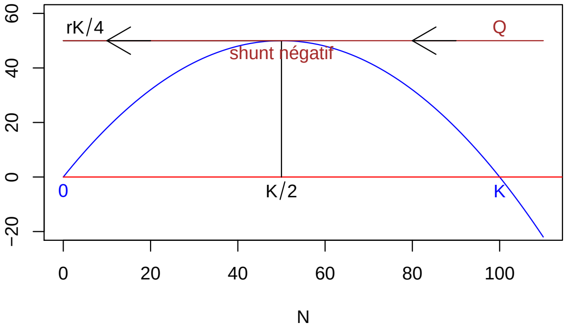
Pêche avec quota, $Q < \frac{rK}{4}$



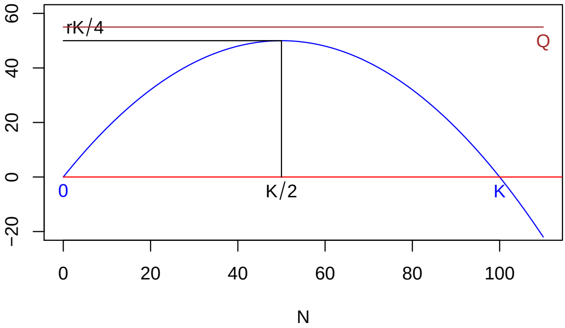
Pêche avec quota, $Q = \frac{rK}{4}$



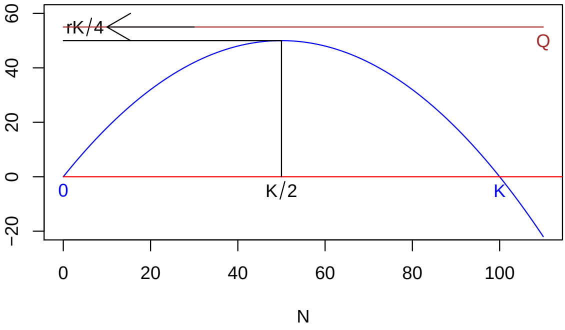
Pêche avec quota, $Q = \frac{rK}{4}$



Pêche avec quota, $Q > \frac{rK}{4}$



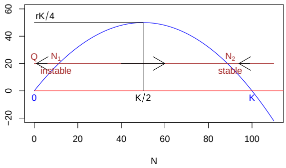
Pêche avec quota, $Q > \frac{rK}{4}$



Pêche avec quota

Conclusions

- Dans le meilleur des cas, 2 états d'équilibre.
- 1 état instable / 1 état stable.
- L'augmentation du quota rapproche les deux états.
- On ne peut pas pêcher avec $Q \geq \frac{rK}{4}$.



Pêche à effort constant

Equation du modèle

Ici, l'effort de pêche E est constant, c'est à dire que la quantité d'individus prélevés par unité de temps est proportionnelle à la taille de la population EN.

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

Pêche à effort constant

Points d'équilibre

On résoud $\dfrac{dN}{dt} = 0.$

Pêche à effort constant

Points d'équilibre

On résoud $\dfrac{dN}{dt} = 0$. Il existe deux points d'équilibre : $N_0^\star = 0$ et
$N_1^\star = K\dfrac{r-E}{r}$
$N_1^\star$ n'a de sens biologique que si $N_1^\star > 0$, c'est à dire $r > E$

Pêche à effort constant

Optimum de l'effort de pêche, $E < r$

Dans le cas où $N_1^\star$ existe, on peut chercher un optimum de l'effort de pêche permettant d'obtenir le prélèvement le plus élevé possible. La quantité pêchée au point d'équilibre $N_1^\star$ est :

$$EN_1^\star = EK\frac{r-E}{r} = KE - K\frac{E^2}{r}$$

Pêche à effort constant

L'optimum de l'effort de pêche $E^\star$ est tel que $EN_1^\star$ est maximum pour $E = E^\star$, soit :

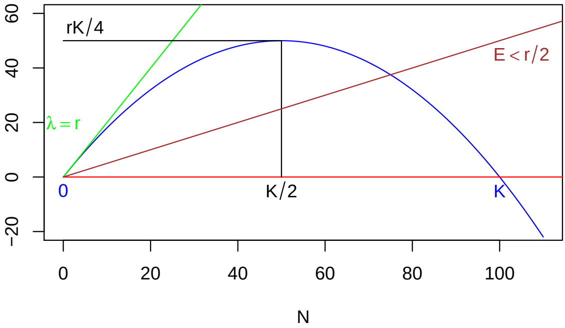
Pêche à effort constant

L'optimum de l'effort de pêche $E^\star$ est tel que $EN_1^\star$ est maximum pour $E = E^\star$, soit :

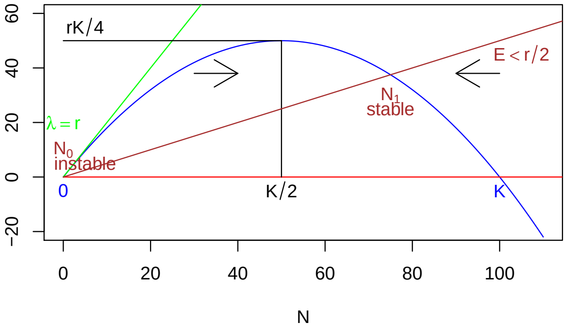
$$E^\star = \frac{r}{2}$$

À l'effort de pêche optimum, la population est maintenue à une taille $N_{\mathrm{opt}}^\star = K\frac{r-E^\star}{r} = \frac{K}{2}$, et la quantité d'individus prélevés est $N_{\mathrm{opt}}^\star E^\star = \dfrac{rK}{4}$

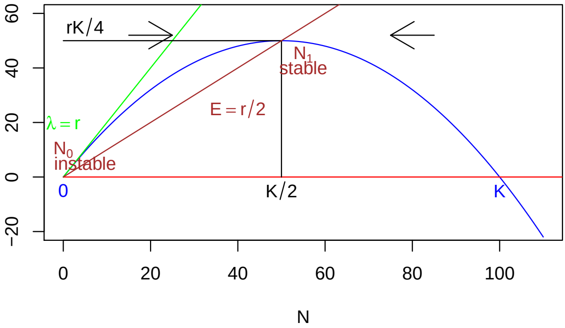
Pêche à effort constant, $E < \frac{r}{2}$



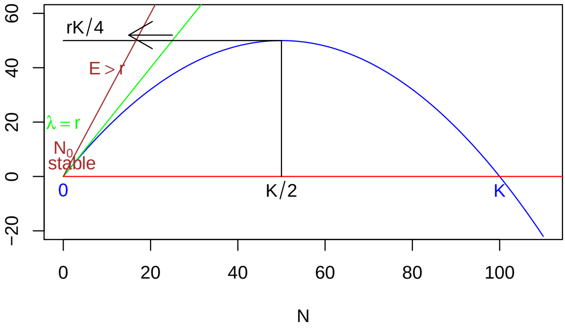
Pêche à effort constant, $E < \frac{r}{2}$



Pêche à effort constant, $E = \frac{r}{2}$



Pêche à effort constant, $E > r$



Pêche à effort constant

Conclusions

- 2 états d'équilibre tant que $E < r$.
- 1 état instable / 1 état stable.
- La population ne s'éteint que lorsque $E > r$

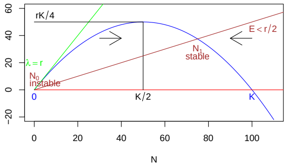


Table des matières

Conclusions

Analyse des systèmes dynamiques dans $\mathbb{R}$

Nous avons appris à effectuer l'analyse qualitative d'un système dynamique quelconque dans $\mathbb{R}$ du type $\dot{x} = f(x)$

- Recherche de points d'équilibre ($f(x^\star) = 0$),
- Étude de la stabilité (signe de f entre les points d'équilibre ou linéarisation de f aux points d'équilibre),
- Étude de la forme des chroniques (courbes des solutions de l'équation de $\dot{x} = f(x)$).