

Table des matières

1	Systèmes continus et dynamique des populations	3
1.1	Modèles de dynamique d'une seule population	3
1.1.1	Modèle de croissance linéaire(Malthus)	3
1.1.2	Modèle de croissance logistique (Verhulst)	4
1.2	Deux populations en interaction	5
1.2.1	Systèmes conservatifs, intégrale première	6
1.2.2	Modèle de Lotka-Volterra	7
1.3	Modèles de communauté	10
2	Systèmes discrets et dynamiques des populations	13
2.1	Point Fixe	13
2.2	stabilités locale d'un point fixe	13
2.3	Application à la dynamique des population	14
2.3.1	Dynamique d'une seul population	14
3	Modèles de transmission de Maladie	15
3.1	Premier modèle mathématique en épidémiologie (Daniel Bernoulli)	15
3.2	Modèle déterministe simple de Hamer (Modèle SI)	18
3.3	Modèle déterministe général de Kermack et MC Kendrick (Modèle SIR)	20

Introduction

La modélisation mathématique est devenue un élément incontournable de toute étude et recherche dans le domaine de l'écologie. Ce cours est destiné à des étudiants de niveau master 1 souhaitant acquérir les techniques de modélisation mathématique en écologie. Il présente les fondements en matière de modélisation mathématique en ce qui concerne les systèmes dynamiques déterministes, notamment les équations différentielles ordinaires et les modèles en temps discret.

Chapitre 1

Systemes continus et dynamique des populations

1.1 Modèles de dynamique d'une seule population

Dans le cas d'une population isolée, la variable d'état est l'effectif de la population $x(t)$ de cette population à un instant t , mais parfois la variable utilisée est la densité d'individu qui représente le nombre d'individu par unité de surface.

la forme générale de la loi de croissance de la population est la suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x) \\ x(t_0) = x_0 \end{cases}$$

avec la condition initiale $x(t_0) = x_0$.

1.1.1 Modèle de croissance linéaire(Malthus)

Le cas le plus simple est le cas d'un modèle linéaire initialement proposé par Malthus en 1798, qui sert à décrire l'évolution d'une certaine quantité au cours du temps en s'appuyant sur l'hypothèse suivante : la variation (ou l'accroissement) de cette quantité est proportionnelle à elle-même et le coefficient de proportionnalité est constant au cours du temps. Soient n le taux de natalité par une unité de temps et par individu, m le taux de mortalité.

n et m sont supposé constants, ce qui conduit au modèle linéaire suivant :

$$\frac{dx}{dt} = nr - mx = rx \tag{1.1}$$

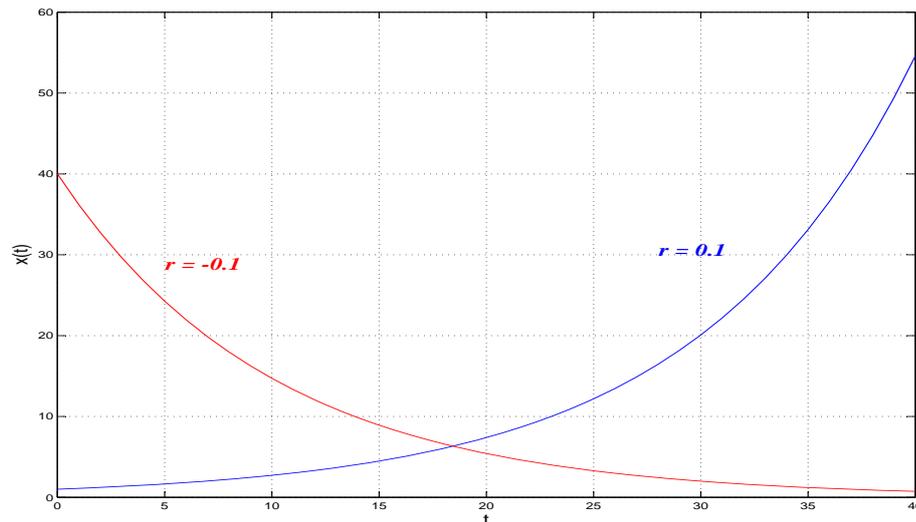
avec : $r = n - m$ est le taux de croissance de la population.

la solution de cette équation est la suivante :

$$x(t) = x_0 \exp(rt)$$

le signe de r détermine si la population est en croissance ($r > 0$) ou en extinction ($r < 0$) le cas ($r = 0$) correspond a une population dont la taille x presque constante et égale sa valeur initiale.

Ce modèle a l'avantage d'être simple et donc de pouvoir se résoudre très facilement. De plus, il modélise bien le début de la croissance des bactéries par exemple. Cependant, il ne décrit que deux types de comportements, l'extinction ou l'explosion des populations. Dans le cas où le taux de croissance est positif, ce modèle s'avère mauvais pour prédire l'évolution à long terme, puisqu'il suppose des ressources infinies et qu'aucun phénomène



de régulation n'intervient. En effet, une des limites de ce modèle vient du fait que cela suppose des ressources infinies puisque la population, si elle est viable et non constante, croît infiniment sans qu'aucun phénomène de régulation n'intervienne. C'est pour palier à ce problème de divergence que Verhulst propose son modèle logistique.

1.1.2 Modèle de croissance logistique (Verhulst)

Le modèle de Verhulst proposé en 1838, dit modèle logistique, est un modèle alternatif à celui de Malthus, pour introduire en particulier un processus d'autorégulation de la quantité observée. Dans ce modèle on suppose que le taux de natalité n'est pas constante mais diminue avec l'effectif.

Dans le cas le plus simple on choisit pour le taux de natalité une fonction linéaire décroissante de l'effectif : $n(x) = \alpha - \beta x$ où : α et β sont des constantes positives. De la même manière, il est raisonnable de supposer que le taux de mortalité va au contraire du taux de natalité augmenter avec l'effectif. Par exemple : $m(x) = \gamma + \delta x$ où : γ et δ sont des constantes positives.

La substitution des taux de natalité et de mortalité dépendant de l'effectif dans l'équation (1, 2) conduit à l'équation de croissance suivante :

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = f(x) \quad (1.2)$$

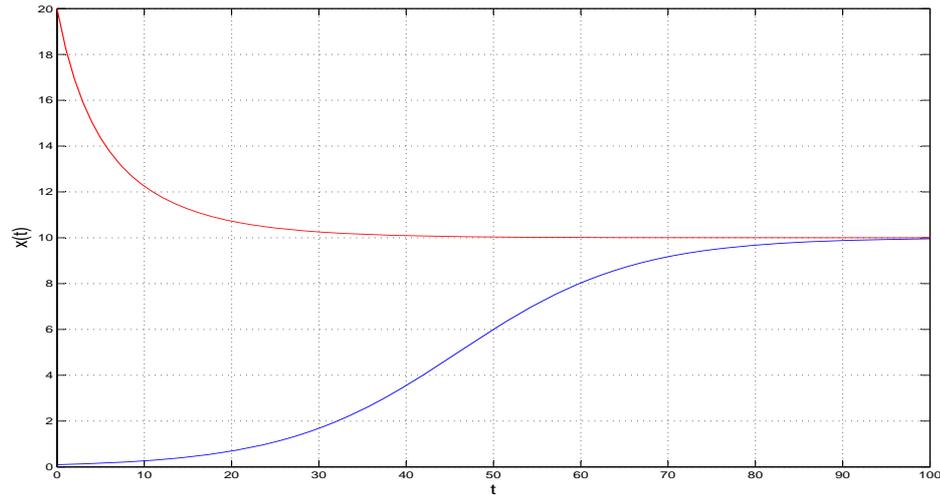
avec $r = \alpha - \gamma$ qui est le taux de croissance intrinsèque de la population.

Nous supposons que $\alpha > \gamma$, (c-à-d que $r > 0$).

K s'appelle la capacité limite du milieu donnée par : $K = \frac{\alpha - \gamma}{\beta + \delta} = \frac{r}{\beta + \delta} > 0$ dès que $r > 0$. Ce modèle continu de Verhulst admet une unique solution maximale définie sur un intervalle I ,

$$x(t) = K \frac{1}{1 + \left(\frac{K}{x_0} - 1\right)e^{-rt}}$$

D'autre part l'équation admet deux points d'équilibre, l'origine et K . On a $f'(x) = r - 2r \frac{x}{K}$. d'où $f'(0) = r$ et $f'(K) = -r$. Par conséquent, l'origine est instable et K est un équilibre stable. Pour toute condition initiale positive, nous avons : $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = K$. Il y a donc bien



autorégulation de la population, dont l'effectif (respectivement la densité ou la biomasse) ne peut pas dépasser la capacité d'accueil du milieu.
Lorsque $K \rightarrow +\infty$ on retrouve le modèle de Malthus.

1.2 Deux populations en interaction

Considérons le cas de deux populations en interaction, d'effectifs $x(t)$ et $y(t)$, le modèle dynamique correspondant est un système de deux équations différentielles ordinaires couplées.

Il est usuel décomposer chaque équation en une somme de deux termes le premier terme correspondent à la croissance de la population isolée et le second terme représentant les interactions entre les deux populations :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) + h(x, y) \\ \dot{y} = g(y) + k(x, y) \end{cases}$$

Où es fonctions $f(x)$ et $g(y)$ représentent les croissances des populations isolées et ne dépendent que de l'effectif de cette population alors que les termes $h(x, y)$, $k(x, y)$ correspondent au interactions entre les deux populations.

Les signes des fonctions $h(x, y)$ et $k(x, y)$ rendent compte des caractères favorable ou défavorable à la croissance, plusieurs cas sont possibles :

- $(-, -)$: Chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre, c'est le cas de la compétition inter-spécifiques.
- $(+, -)$ ou $(-, +)$: Une population a un effet positif sur la croissance de l'autre, avec un effet inverse dans l'autre sens.
Il s'agit par exemple des relations proie_prédateur ou encore hôte_parasite.
- $(+, +)$: c'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.
- $(0, +)$, $(+, 0)$, $(0, -)$ et $(-, 0)$: appelés commensalisme et amensalisme.

Dans le cas de la prédation, il est usuel de considérer que les proies et les prédateurs se déplacent en explorant leur milieu au hasard.

Cela conduit à une interaction de type "action de masse" où le nombre moyen de rencontres entre deux populations est proportionnel au produit des effectifs.

1.2.1 Systèmes conservatifs, intégrale première

Définition 1 (Intégrale première). .

Une fonction $H(x, y)$ est dite intégrale première d'un Système dynamique de la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$$

sur un domaine D du plan si $H(x(t), y(t))$ est constante pour toute solution $(x(t), y(t))$. Lorsque une intégrale première existe elle n'est pas unique en effet $aH + b$ est une intégrale première aussi pour tout $a \neq 0$ et $b \in \mathbb{R}$ le fait que la fonction $H(x, y)$ soit intégrale première implique qu'elle vérifie la relation suivante :

$$\begin{aligned} \frac{dH(x,y)}{dt} &= \frac{\partial H(x,y)}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial H(x,y)}{\partial y} \frac{dy}{dt} = 0 \\ &= \frac{\partial H(x,y)}{\partial x} f(x, y) + \frac{\partial H(x,y)}{\partial y} g(x, y) = 0 \end{aligned}$$

Définition 2 (Système conservatif). .

Un système dynamique qui admet une intégrale première est dit conservatif.

Exemple

Les systèmes Hamiltoniens définis par :

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{\partial H(x, p)}{\partial p} \\ \dot{p} = -\frac{\partial H(x, p)}{\partial x} \end{cases}$$

où x est la position d'une particule, p sa quantité de mouvement et $H(x, p)$ son énergie totale, sont des systèmes conservatifs.

Les intégrales premières sont très utiles en particulier pour démontrer l'existence des centres (car les centres ne sont pas structurellement stables, en conséquence le théorème de Hartman-Grobman ne s'applique pas).

Pour démontrer l'existence de trajectoires fermés autour de l'équilibre, on peut essayer de montrer que le système dynamique est conservatif et que son intégrale première possède un minimum local au point d'équilibre, dans ce cas les trajectoires du système qui sont les courbes de niveau de l'intégrale première s'obtient en fixant la valeur de l'intégrale première.

1.2.2 Modèle de Lotka-Volterra

Ce modèle a été proposé indépendamment par le chimiste et statisticien Lotka en 1920, et le mathématicien Volterra en 1926 pour expliquer des phénomènes oscillatoires (pour un modèle de réaction chimique, modèle de pêche). Dans cette section nous présentons la dérivation des équations qui portent leur nom, suivi d'une étude qualitative. Le modèle fait l'hypothèse que :

- La population de proies a une alimentation illimitée en tout temps.
- En l'absence de prédateurs, la population de proies x augmenterait proportionnellement à sa taille soit :

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

- l'absence de proies, la population de prédateurs y diminuerait proportionnellement à sa taille

$$\dot{y} = g(y) = -my.$$

Le couplage des deux populations par les termes de prédation peut avoir des effets stabilisateurs sur la dynamique des deux populations. Dans ce modèle il est supposé que le terme d'interaction est un terme classique de **Lotka-Volterra** ou de type I . Le modèle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx - axy \\ \dot{y} = -my + eaxy \end{cases}$$

On peut l'écrire en factorisant :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(r - ay) \\ \dot{y} = y(-m + bx) \end{cases}$$

telle que $b = ea$.

On remarque que les axes $x = 0$ et $y = 0$ sont isoclines zéros (nullclines) du système en conséquence aucune trajectoire ne peut couper ni l'axe des abscisses ni l'axe des ordonnées, ainsi toute trajectoire issue d'une condition initiale dans le cadran positif reste pour $t \geq 0$ à l'intérieur de ce cadran. On dit alors que le cadran positive est positivement invariant.

Les isoclines zéros sont les suivantes :

$$\begin{cases} \dot{x} = 0 \Rightarrow x = 0 \text{ ou } y = \frac{r}{a} \\ \dot{y} = 0 \Rightarrow y = 0 \text{ ou } x = \frac{m}{b} \end{cases}$$

Il est facile de voir que sur l'axe $x = 0$ on a pour $y > 0$

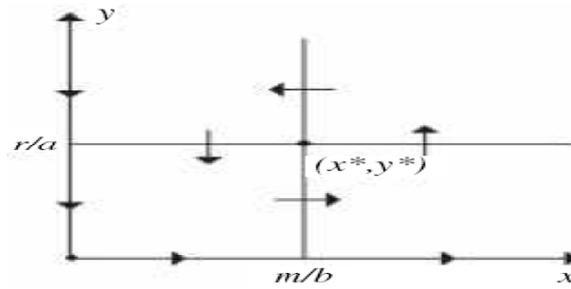
$$\dot{y} = -my < 0$$

sur l'axe $y = 0$ on a pour $x > 0$

$$\dot{x} = rx > 0$$

de la même manière on détermine la direction du champ de vecteurs sur l'isocline zéros $x = \frac{m}{b}$ et $y = \frac{r}{a}$ comme dans la figure.

Le modèle de Lotka-Volterra admet deux points d'équilibre l'origine $(0, 0)$ et (x^*, y^*)



avec :
$$\begin{cases} x^* = \frac{m}{b} \\ y^* = \frac{r}{a} \end{cases}$$

La matrice Jacobienne est :
$$\mathcal{A}(x, y) = \begin{pmatrix} r - ay & -ax \\ by & -m + bx \end{pmatrix}$$

donc :
$$\mathcal{A}(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix}$$

L'origine est un col (selle)

$$\mathcal{A}(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{ma}{b} \\ \frac{rb}{a} & 0 \end{pmatrix}$$

d'où la trace est nul et le déterminant $\det(A) = mr > 0$, les valeurs propres sont $\lambda = \pm i\sqrt{mr}$

Il s'agit d'un centre pour le système linéarisé, mais le théorème de Hartman-Grobman ne s'applique pas car : (x^*, y^*) n'est pas hyperbolique. Alors cherchons une intégrale première qui admet un extrémum locale au point (x^*, y^*) on a

$$\frac{\partial x}{\partial y} = \frac{rx - axy}{-my + bxy}$$

c'est une équation différentielle à variables séparables, donc :

$$-mydx + bxydx = rxdy - axydy$$

d'où pour $xy \neq 0$ on trouve :

$$\frac{-m}{x}dx + bdx = \frac{r}{y}dy - ady$$

après intégration on obtient :

$$-m \log x + bx = r \log y - ay + c$$

Donc :

$$-r \log y - m \log x + bx + ay = c$$

Il est clair que :

$$H(x, y) = -r \log y - m \log x + bx + ay$$

est une intégrale première car : $\frac{dH(x, y)}{dt} = 0$

on a :

$$\frac{dH(x, y)}{dx} = \frac{-m}{x} + b \Rightarrow \frac{dH(x^*, y^*)}{dx} = -b + b = 0$$

$$\frac{dH(x, y)}{dy} = \frac{-r}{y} + a \Rightarrow \frac{dH(x^*, y^*)}{dy} = -a + a = 0$$

$$\frac{d^2H(x, y)}{dx^2} = \frac{m}{x^2} > 0 \Rightarrow \frac{d^2H(x^*, y^*)}{dx^2} = \frac{b^2}{m}$$

$$\frac{d^2H(x, y)}{dy^2} = \frac{r}{y^2} > 0 \Rightarrow \frac{d^2H(x^*, y^*)}{dy^2} = \frac{a^2}{m}$$

$$\frac{d^2H(x, y)}{dxdy} = 0$$

Le développement limite à l'ordre deux de $H(x, y)$ au voisinage de (x^*, y^*) est :

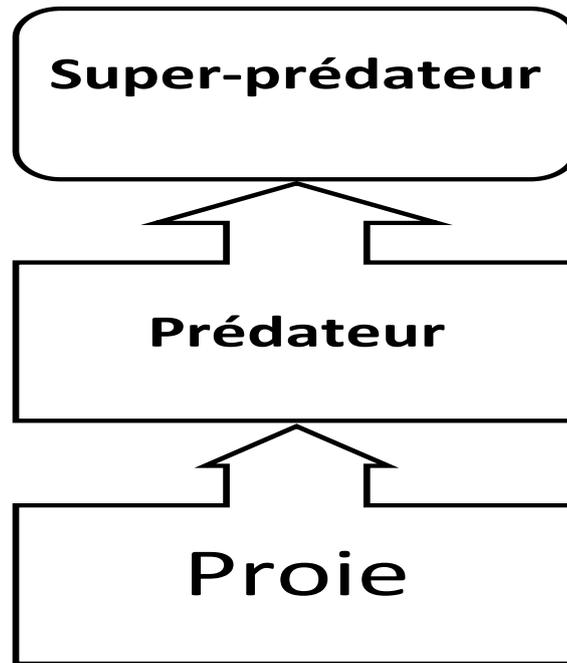
$$\begin{aligned} H(x, y) &= H(x^*, y^*) + \frac{1}{2} \frac{d^2H(x^*, y^*)}{dx^2} (x - x^*)^2 + \frac{1}{2} \frac{d^2H(x^*, y^*)}{dy^2} (y - y^*)^2 \\ &= H(x^*, y^*) + \frac{1}{2} \frac{b^2}{m} (x - x^*)^2 + \frac{1}{2} \frac{a^2}{r} (y - y^*)^2 \end{aligned}$$

D'où :

$$H(x, y) - H(x^*, y^*) = \frac{1}{2} \frac{b^2}{m} (x - x^*)^2 + \frac{1}{2} \frac{a^2}{r} (y - y^*)^2 > 0$$

Donc : $H(x, y)$ admet un minimum locale au point (x^*, y^*) .

On déduit que (x^*, y^*) est entouré par des orbites fermés, c'est un centre pour le système de Lotka-Voltera.



1.3 Modèles de communauté

En écologie, une communauté est un ensemble d'organismes appartenant à des populations d'espèces différentes constituant un réseau de relations.

Dans cette section nous allons étudier le cas d'un système de plus de deux populations en interaction. Le cas le plus simple est celui d'une proie, d'un prédateur et d'un super-prédateur qui mange le prédateur, on parle alors d'une chaîne trophique à trois niveaux. Un modèle simple est basé sur celui de Lotka-Volterra avec des fonctions réponses de type I et en faisant l'hypothèse que le super-prédateur obéit à une loi de croissance logistique :

$$\begin{cases} \dot{x} = x(r - ay) \\ \dot{y} = y(-m + bx - cz) \\ \dot{z} = sz(1 - \frac{z}{k}) + dyz \end{cases}$$

où : $x(t)$, $y(t)$ et $z(t)$ sont les densités respectives du proie, du prédateur et du super-prédateur au temps t .

En posant : $u = x$, $v = y$, $w = \frac{z}{k}$ et $\tau = st$, on obtient le système :

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(\rho - \alpha v) \\ \frac{dv}{d\tau} = v(-\mu + \beta u - \gamma w) \\ \frac{dw}{d\tau} = w(1 - w) + \delta vw \end{cases}$$

avec les relations suivantes : $\rho = \frac{r}{s}$, $\alpha = \frac{a}{s}$, $\mu = \frac{m}{s}$, $\beta = \frac{b}{s}$, $\gamma = \frac{ck}{s}$ et $\delta = \frac{d}{s}$

les trois plans $u = 0$, $v = 0$, $w = 0$ sont isoclines zéros, par conséquent aucune trajectoire ne peut traverser un de ces plans, ce qui implique que le cadran strictement positif est positivement invariant par le flot.

le système admet deux points d'équilibre l'origine $(0, 0, 0)$ et le point (u^*, v^*, w^*)

avec :

$$\begin{aligned} u^* &= \frac{\mu}{\beta} + \frac{\gamma}{\beta} \left(1 + \frac{\delta\rho}{\alpha}\right) > 0 \\ v^* &= \frac{\rho}{\alpha} > 0 \end{aligned}$$

$$w^* = 1 + \frac{\delta\rho}{\alpha} > 0$$

. Pour étudier la stabilité calculons la matrice Jacobienne :

$$\mathcal{A} = \begin{pmatrix} \rho - \alpha v & -\alpha u & 0 \\ \beta v & -\mu + \beta u - \gamma w & -\gamma v \\ 0 & \delta w & 1 - 2w + \delta v \end{pmatrix}$$

et

$$\mathcal{A}(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} \rho & 0 & 0 \\ 0 & -\mu & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

lorsque $\rho > 0, \mu > 0$ alors l'origine est un col .

$$\mathcal{A}(u^*, v^*, w^*) = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha u^* & 0 \\ \beta v^* & 0 & -\gamma v^* \\ 0 & \delta w^* & -w^* \end{pmatrix}$$

l'équation caractéristique est donnée par :

$$\lambda^3 + w^* \lambda^2 + (\alpha\beta u^* v^* + \alpha\delta v^* w^*) \lambda + \alpha\beta u^* v^* w^* = 0$$

pour étudier le signe des valeurs propres sans les avoirs calculés.

on applique le critère de Routh-Hurwitz.

Critère de Routh-Hurwitz

Soit le système différentiel linéaire $\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j; i = 1, n^-$
 det $A = [a_{ij}]$ une matrice carrée à coefficients constants et $\det(A) \neq 0$, l'équation caractéristique s'écrit : $\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0$

les déterminants d'Hurwitz sont donnés :

$$H_1 = a_1$$

$$\mathcal{H}_2 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix}$$

$$\mathcal{H}_3 = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ 1 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_3 \end{vmatrix}$$

$$\mathcal{H}_k = \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \dots & a_{k-1} \\ a_1 a_2 & a_4 \dots & a_k & & \\ a & a_1 & a_3 & \dots & a_{k-1} \\ 0 & 1 & a_2 & \dots & a_k \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \\ 0 & \dots & \dots & \dots & a_k \end{vmatrix}$$

Dans le cas de dimension n tous les a_j avec $j > n$ sont prés égaux à zéros.

l'équilibre 0 est asymptotiquement stable ssi : $\forall k = (1, n)^-; H_k > 0$. (les parties réelles de toutes les valeurs propres sont négatives).

dans notre modèle on à :

$$a_1 = w^* > 0$$

$$a_2 = \alpha\beta u^* v^* + \alpha\delta v^* w^* > 0$$

$$a_3\alpha\beta u^*v^*w^* > 0$$

On a :

$$H_1 = a_1 > 0$$

$$H_2 = a_1a_2 - a_3 = \alpha\delta v^*w^* > 0$$

$$H_3 = a_3H_2 > 0$$

D'après le critère de Routh-Hurwitz(u^*, v^*, w^*) est asymptotiquement stable.