

# Chapitre 2

## Systèmes discrets et dynamique des populations

La forme générale d'un système discret

$$x_{n+1} = f(x_n); x_n \in \mathbb{R}^n.$$

### 2.1 Point Fixe

**Définition 3.** *Un point fixe d'un système discret noté  $x^*$  vérifie*

$$x^* = f(x^*).$$

### 2.2 Stabilités locale d'un point fixe

Nous définissons une variable locale  $u_n = x_n - x^*$  et nous procédons à la linéarisation (dans le cas de dimension un)

On réalisant un développement limite de la fonction  $f$  au voisinage de  $x^*$  le modèle linéarisé locale s'écrit :

$$u_{n+1} = \lambda u_n.$$

avec  $\lambda = \frac{df(x^*)}{dx_n}$  le point fixe pour ce système est l'origine.

la solution du système linéarisé s'écrit :

$$u_n = \lambda^n u_0$$

( $u_0$  la condition initiale). Plusieurs cas sont possible :

1. ( $\lambda < -1$ ) dans ce cas :  $u_n = (-1)^n |\lambda|^n u_0$  La solution s'éloigne du point fixe, en prenant des valeurs de signes alternés.
2. ( $\lambda = -1$ ), la solution s'écrit :  $u_n = (-1)^n u_0$ . Donc la solution prend des valeurs alternées  $u_0$  et  $-u_0$ .
3. ( $-1 < \lambda < 0$ ), la solution s'écrit :  $u_n = (-1)^n |\lambda|^n u_0$ . La solution prend des valeurs de signes alternées et s'approche du point fixe.
4. ( $\lambda = 0$ ), dès la première itération on va au point fixe 0.
5. ( $0 < \lambda < 1$ ), la solution s'écrit : ( $u_n = \lambda^n u_0$ ). La solution converge vers 0.
6. ( $\lambda = 1$ ) alors  $u_n = u_0$ .
7. ( $\lambda > 1$ ) la solution  $u_n = \lambda^n u_0$ . La solution s'éloigne du point fixe.

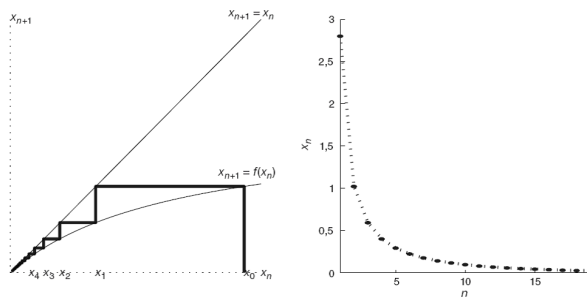


Figure 4.1 Solutions du modèle de Verhulst dans le cas  $\rho < K$  ( $\rho = 1.75$  et  $K = 2$ ).

## 2.3 Application à la dynamique des population

### 2.3.1 Dynamique d'une seul population

#### Modèle de Verhulst

L'équation de Verhulst en temps discret s'écrit :

$$x_{n+1} = \rho \frac{x_n}{x_n + k} = f(x_n)$$

où  $\rho$  est le taux de croissance de la population et  $k$  un paramètre positif et  $x_n$  est l'effectif de la population à l'itération  $n$ .

Les points fixes de cette équation sont solution de l'équation :

$$f(x) = x \Rightarrow \rho x = x(x + k) \Rightarrow x = 0 \text{ ou } x = \rho - k \text{ pour } \rho \geq k.$$

**Stabilité des points fixes :**

$$\text{On a } f'(x) = \frac{\rho(x+k) - \rho x}{(x+k)^2} = \frac{\rho x + \rho k - \rho x}{(x+k)^2} = \frac{\rho k}{(x+k)^2}$$

donc

$$f'(0) = \frac{\rho}{k}$$

\* si  $\frac{|\rho|}{k} < 1 \Rightarrow |\rho| < k$  alors,  $x = 0$  est asymptotiquement stable.

\* si  $|\rho| > k$  alors,  $x = 0$  est instable.

$$f'(\rho - k) = \frac{\rho k}{(\rho - k + k)^2} = \frac{k}{\rho}.$$

On a  $|f'(\rho - k)| < 1$  pour tout  $\rho > k$  et dans ce cas  $x = \rho - k$  est localement asymptotiquement stable.

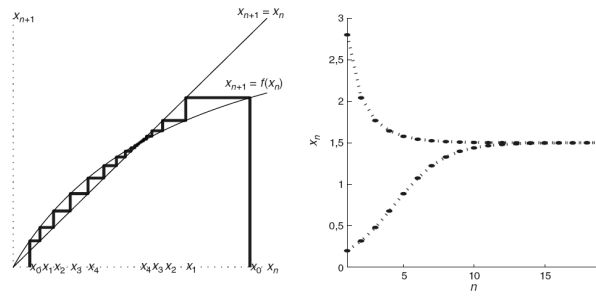


Figure 4.2 Solutions du modèle de Verhulst dans le cas  $\rho > K$  ( $\rho = 3.5$  et  $K = 2$ ), pour deux conditions initiales différentes.

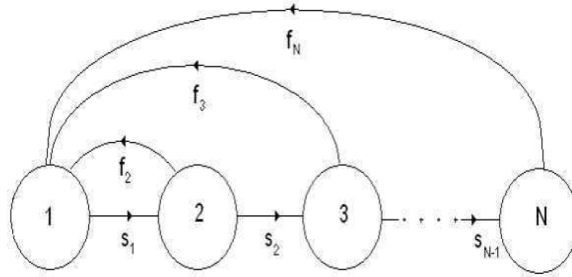


Figure 4.9 Cycle de vie d'une population structurée en classes d'âge.

## Modèle d'une population structurée : Modèle de Leslie

a) **Cycle de vie** Dans cette section nous considérons une population structurée en âge. Soit  $x_i(t)$  le nombre de femelles d'âge  $i$  d'une population au temps  $t$ , où  $i \in [1, N]$  avec  $N$  le nombre de classes d'âge. La figure (4.9) montre un cycle de vie où les classes d'âge sont représentées par des cercles et les flèches représentent le vieillissement, avec passage d'une classe d'âge à la suivante, ainsi que la reproduction en reliant une classe d'âge à la première. Nous supposons que la durée du pas de temps ( $t \rightarrow t + 1$ ) est égale à la durée d'une classe d'âge ( $i \rightarrow i + 1$ ), par exemple une année. Le modèle s'écrit de la manière suivante en prenant en compte le vieillissement des individus et la reproduction :

$$x_1(t+1) = \sum_{i=1}^N f_i x_i(t), \quad (2.1)$$

$$x_{i+1}(t+1) = s_i x_i(t), \quad (2.2)$$

avec  $f_i$  la fécondité de la classe d'âge  $i$ , c'est-à-dire le nombre de jeunes femelles de classe 1 au temps  $t + 1$  engendrées par une femelle d'âge  $i$  au temps  $t$ , et  $s_i$  est la survie de la classe d'âge  $i$ , c'est-à-dire la proportion des femelles de classe d'âge  $i$  au temps  $t$  survivant dans la classe d'âge  $i + 1$  au temps  $t + 1$ . c'est un modèle linéaire en temps discret, qui

s'écrit sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ \cdot \\ \cdot \\ x_N(t+1) \end{pmatrix} = L \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ x_N(t) \end{pmatrix},$$

Où

$$L = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & \cdot & \cdot & f_N \\ s_1 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & \cdot & \cdot & s_{N-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Cette matrice s'appelle une matrice de Leslie. Il s'agit d'une matrice non négative car tous ses éléments sont positifs ou nuls.

Dans le cas où les individus sont classés non pas par âge mais par taille, par exemple, ils sont susceptibles de survivre dans la même classe de taille l'année suivante, il s'agit d'une matrice d'Usher qui s'écrit :

$$L = \begin{pmatrix} f_1 + p_1 & f_2 & \cdot & \cdot & f_N \\ s_1 & p_2 & 0 & \cdot & 0 \\ 0 & s_2 & p_3 & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & \cdot & 0 & s_{N-1} & p_N \end{pmatrix},$$

où  $p_i$  représente la proportion d'individus qui survivent dans la classe de taille  $i$  entre  $t$  et  $t+1$ .

### b) Matrices réductibles, irréductibles, primitives

La solution d'un modèle de Leslie dépend de la nature du cycle de vie.

#### Définition 4. (Irréductibilité)

Un cycle de vie est dit irréductible s'il existe un chemin orienté permettant de passer de n'importe quelle classe d'âge à n'importe quelle autre classe d'âge.

La figure (4.10) montre un cycle de vie réductible, car il est impossible d'aller de la

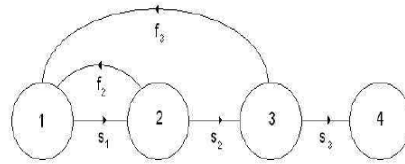


Figure 4.10 Exemple d'un cycle de vie réductible.

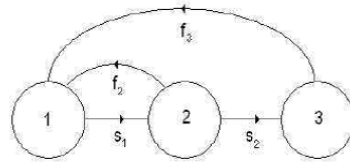


Figure 4.11 Exemple d'un cycle de vie irréductible et primitif.

classe d'âge 4 aux classes d'âge 1, 2 et 3. La figure (4.11) montre au contraire un cycle de vie irréductible, où il existe un chemin permettant de relier toutes les classes d'âge.

Nous ne considérerons que les cycles de vie irréductibles, car si un cycle de vie est réductible il est possible de le décomposer en plusieurs composantes irréductibles. Par exemple dans le cas de la figure 4.10, on peut enlever la classe d'âge 4 et le cycle ainsi constitué devient irréductible (figure 4.11). La solution de la classe d'âge 4 se déduirait des solutions du modèle avec les trois premières classes d'âge avec une simple relation de proportionnalité entre la classe 3 et la classe 4.

**Définition 5.** (*Primitivité*)

*Un cycle de vie est dit primitif s'il est irréductible et si le pgcd des longueurs de ses boucles est égal à 1.*

Une boucle est définie par un chemin partant d'une classe d'âge et y revenant. La figure 4.11 montre un cycle de vie primitif avec une boucle de longueur 2 et une boucle de longueur 3. Par contre, la figure 4.12 montre un cycle de vie imprimitif avec une seule boucle de longueur 3.

Dans le cas d'une matrice primitive, il existe le théorème de Perron-Frobenius qui prédit le comportement asymptotique du modèle.

**Théorème 1.** (*Théorème de Perron-Frobenius*)

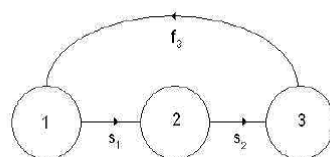


Figure 4.12 Exemple d'un cycle de vie irréductible et imprimitif.

1. Si  $L$  est une matrice de Leslie non négative et primitive, alors il existe une valeur propre réelle  $\lambda_1 > 0$ , qui est racine simple de l'équation caractéristique. Cette valeur propre est strictement plus grande que toutes les autres valeurs propres de la matrice et le vecteur propre  $w_1$  qui lui est associé est tel que toutes ses composantes sont réelles et positives.
2. Si  $L$  est irréductible mais non primitive (cyclique) avec un indice d'imprimitivité  $d$ , il existe une valeur propre réelle  $\lambda_1 > 0$ , qui est racine simple de l'équation caractéristique, telle que  $\forall i \neq 1, \lambda_1 \geq |\lambda_i|$ ; en outre, il existe  $(d-1)$  valeurs propres complexes dont le module est égal à  $\lambda_1$  :  $\lambda_k = |\lambda_1| \exp(\frac{2k\pi i}{d})$  avec  $k \in [1, d-1]$ . Dans ce cas la solution est asymptotiquement périodique avec une période égale à  $d$ .

La valeur propre  $\lambda_1$  a une signification biologique importante : elle représente le taux de croissance asymptotique de la population (voir la section suivante). Les composantes du vecteur propre  $w_1$  ont aussi une signification biologique importante : elles représentent les proportions d'individus dans les différentes classes d'âge dans le régime asymptotique.

### Théorème ergodique

Dans cette section, nous considérons le cas d'une matrice  $L$  irréductible et primitive. L'évolution de la population s'écrit :

$$n(t+1) = Ln(t) .$$

Partant de la condition initiale  $n(0)$ , il vient :

$$n(1) = Ln(0),$$

$$n(2) = Ln(1) = L^2n(0),$$

et ainsi de suite jusqu'à  $t$  :

$$n(t) = L^t n(0).$$

Soient  $\lambda_i$  les valeurs propres de la matrice  $L$  et  $w_i$  les vecteurs propres associés. Le théorème de Perron-Frobenius nous permet d'affirmer qu'il existe une valeur propre réelle  $\lambda_1 > 0$  de module strictement plus grand que celui de toutes les autres valeurs propres, et dont le vecteur propre  $w_1$  possède des composantes réelles et positives.

Décomposons la condition initiale sur la base des vecteurs propres de  $L$  :

$$n(0) = \sum_{i=1}^N c_i w_i.$$

En substituant dans les relations précédentes, il vient :

$$n(1) = Ln(0) = L \sum_i c_i w_i = \sum_i c_i \lambda_i w_i,$$

$$n(2) = Ln(1) = L \sum_i c_i \lambda_i w_i = \sum_i c_i \lambda_i^2 w_i,$$

et à l'année  $t$  :

$$n(t) = \sum_{i=1}^N c_i \lambda_i^t w_i,$$

ou encore :

$$n(t) = c_1 \lambda_1^t w_1 + \sum_{i=2}^N c_i \lambda_i^t w_i.$$

Divisons par  $\lambda_1^t$  cette expression :

$$\frac{n(t)}{\lambda_1^t} = c_1 w_1 + \sum_{i=2}^N c_i \left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1}\right)^t w_i,$$

et faisons tendre  $t \rightarrow \infty$  :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n(t)}{\lambda_1^t} = c_1 w_1,$$

car tous les autres termes s'annulent puisque les rapports  $\left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1}\right)^t \rightarrow 0$ ,  $\lambda_1$  étant la valeur propre dominante strictement plus grande que toutes les autres. Ce résultat est connu

sous le nom de théorème ergodique et il montre que lorsque  $t \rightarrow \infty$  :

1) La population s'accroît d'un facteur  $\lambda_1$  à chaque pas de temps.  $\lambda_1$  représente donc le taux de croissance asymptotique de la population.

2) La distribution d'âge stable est donnée par le vecteur propre  $w_1$  dont les composantes, une fois ce vecteur normalisé, représentent les proportions dans les différentes classes d'âge à l'asymptotique.

Dans le cas d'une matrice de Leslie, le calcul de la distribution d'âge stable est immédiat car on a :

$$Lw_1 = \lambda_1 w_1,$$

et en fixant la première composante du vecteur  $w_{11}$ , il vient pour la seconde :

$$w_{12} = \frac{s_1}{\lambda_1} w_{11},$$

$$w_{13} = \frac{s_2}{\lambda_1} w_{12} = \frac{s_1 s_2}{\lambda_1^2} w_{11},$$



et ainsi de suite :

$$w_{1i} = \frac{\prod_{j=1}^{i-1} s_j}{\lambda_1^{i-1}} w_{11},$$

$w_{11}$  étant déterminé par la condition de normalisation du vecteur propre  $w_1$ .

## Dynamique de deux populations

### Modèle de Nicholson-Bailey

C'est un modèle qui décrit la dynamique d'un système hôte-parasitoïde d'une génération à la suivante. Sa forme est la suivante

$$\begin{cases} x_{n+1} = \alpha x_n e^{-ay_n}, \\ y_{n+1} = cx_n(1 - e^{-ay_n}), \end{cases}$$

avec  $x_n, y_n$  sont le nombre d'hôtes et le nombre de parasitoïdes à la génération  $n$ ,  $\alpha$  le taux de croissance intrinsèque des hôtes.

En l'absence de parasitoïde la première équation s'écrit

$$x_{n+1} = \alpha x_n.$$

La fonction

$$e^{-ay_n} \leq 1$$

représente la fraction des hôtes non parasités qui vont contribuer à la génération suivante des hôtes. Cette fonction réduit la croissance des hôtes en présence du parasitoïde.

Le paramètre  $a > 0$  quantifie l'impact du parasitoïde sur son hôte. La fonction  $(1 - e^{-ay_n})$  représente la fraction des hôtes qui sont parasités qui vont donc contribuer à la prochaine génération des parasitoïdes.

$c$  est le nombre moyen de parasitoïdes viables issus d'un seul hôte parasité.

### Points fixes et stabilité

Les points fixes de ce système sont  $(x^*, y^*)$  tels que

$$\begin{cases} x^* = \alpha x^* e^{-ay^*}, \\ y^* = cx^*(1 - e^{-ay^*}), \end{cases}$$

ce qui donne  $(x^*, y^*) = (0, 0)$  ou  $(x^*, y^*) = (\frac{\alpha \ln(\alpha)}{ac(\alpha-1)}, \frac{\ln(\alpha)}{a})$ , qu'il a du sens si  $\alpha > 1$  (si le taux de croissance des hôtes est supérieur à 1).

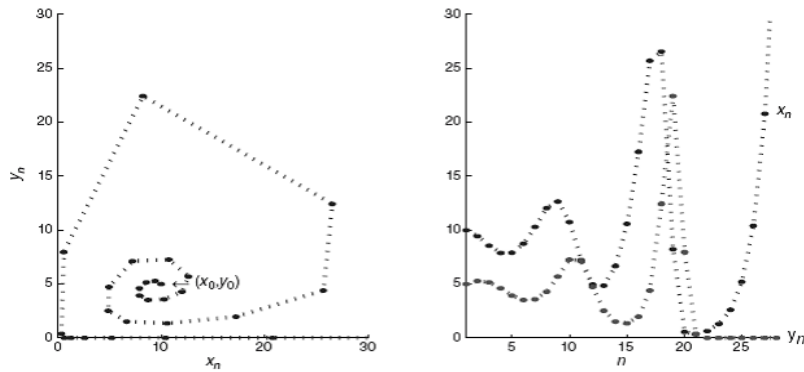


Figure 4.13 Solutions du modèle de Nicholson-Bailey (4.1).  $a = 0.15$ ,  $\lambda = 2$ ,  $c = 1$ .

Calculons la matrice Jacobienne  $A = \begin{pmatrix} \alpha e^{-ay_n} & -a\alpha x_n e^{-ay_n} \\ c(1 - e^{-ay_n}) & acx_n e^{-ay_n} \end{pmatrix}$ , l'équation caractéristique est

$$\lambda^2 - \text{tr}(A)\lambda + \det(A) = 0.$$

Le point fixe  $(x^*, y^*)$  est localement asymptotiquement stable ssi

$$|\lambda_i| < 1 \text{ pour } i = 1, 2. \iff 2 > 1 + \det(A) > |\text{tr}(A)|$$

### Stabilité de l'origine

On a  $A(0, 0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$ , alors l'origine est stable si  $\alpha < 1$ , et instable si  $\alpha > 1$ .

### Stabilité du point fixe non trivial $(x^*, y^*)$

On a après substitution et simplification

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 1 & -ax^* \\ c(1 - \frac{1}{\alpha}) & \frac{acx^*}{\alpha} \end{pmatrix},$$

dont le déterminant est  $\det(A(x^*, y^*)) = \frac{\alpha \ln(\alpha)}{\alpha - 1}$

Ce déterminant est supérieur à 1 pour  $\alpha > 1$ . En effet :

$$\det(A(x^*, y^*)) > 1 \iff f(\alpha) = \alpha \ln(\alpha) - \alpha + 1 > 0$$

On a  $f(1) = 0$  et  $\frac{df}{d\alpha} = \ln(\alpha) > 0$  pour  $\alpha > 1$ , En conséquence  $f(\alpha) > 0$ , donc  $\det(A(x^*, y^*)) > 1$ , d'où  $(x^*, y^*)$  est instable.