

# Modélisation mathématique pour les populations dynamiques

## 1. Généralités :

### **La modélisation :**

- La modélisation est la démarche scientifique qui permet l'élaboration d'un modèle
- La partie la mieux connue de la modélisation est fondée sur les mathématiques
- La modélisation intervient dans les grandes étapes de la démarche scientifique :
  - a) Détection et énoncé des questions
  - b) Problématique et acquisition de données et de connaissances
  - c) Définition des actions et étude de leurs conséquences
- On s'inspire du problème biologique ou écologique pour proposer une méthode et non l'inverse : « il faut se garder de fabriquer des fusils à chasser les dinosaures et passer le reste de sa vie à chercher ces dinosaures pour utiliser ces fusils »

### **Le modèle :**

- Est une représentation symbolique de certains aspects d'un objet ou d'un phénomène du monde réel ici biologique ou écologique
- N'est pas une fin en soi
- Est fortement couplé à l'expérience et à l'observation
- Est efficace s'il répond aux objectifs de la modélisation, s'il est interprétable en terme biologique

### **Le choix du bon formalisme :**

Bien représenter pour bien résoudre est une des clés de la modélisation : quelle catégorie de modèles formels choisir ?

- Les modèles mathématiques (exemple :  $\frac{dx}{dt} = \alpha x$ )

- Les modèles logiques (exemple :  $A \vee B \longrightarrow P$ )
- Les modèles géométriques (exemple : courbes, cartes, surfaces,...)
- Les modèles de structures de données (exemple : BDD relationnelles)

### **L'élaboration d'un modèle :**

Les tâches à accomplir par le modélisateur dépendent de la situation biologique et du système formel choisi. Néanmoins, il devra toujours :

- Formaliser le problème c'est-à-dire écrire le modèle
- Manipuler le modèle pour le rendre plus utilisable et étudier ses propriétés
- Etablir des relations avec d'autres représentations (exemple:le graphe d'une fonction un programme informatique de simulation)
- Interpréter le modèle et confronter les résultats obtenus avec la réalité biologique le plus souvent vue à travers les données expérimentales.

### **Population structurée :**

Une population structurée est un ensemble d'individus d'une même espèce simplifié, par modélisation au moyen de classes décrivant leurs histoires propres, afin de faciliter son étude ou sa comparaison, de comprendre son évolution et potentiel, notamment sur la base de différents *taux vitaux* : taux de natalité, de croissance, de maturation, de fertilité.

Une population structurée est par principe *fermée* : les phénomènes d'immigration, d'émigration et de dispersion y sont négligés.

### **Types de structuration :**

Une population peut être structurée de différentes manières, selon différents critères :

- La division d'une population par classe d'âge fut introduite par Leslie
- Lefkovich introduisit une classification des individus par stades de développement

- H. Caswell a permis une généralisation du modèle matriciel permettant de prendre en compte tous types de structuration : classe d'âge, de taille, de sexe, de degré de maturité, de stade de développement, de condition physiologique

Il est important d'utiliser le type de structuration le plus représentatif de la population. En effet le nombre de classe est important, plus le nombre de classe défini sera petit, plus le modèle sera éloigné de la population, mais plus il sera facile à étudier.

Par exemple, la structuration d'une population par classe de taille est souvent utilisée quand il s'agit d'étude sur les populations végétales.

## **2. Modèles continus à une seule espèce pour les populations non structurées :**

### **2.1 Modèle exponentiel (ou modèle Malthusien 1792)**

Le modèle de Malthus (ou modèle exponentiel) est l'un des premiers modèles de dynamique des populations (1792). Les hypothèses de ce modèle sont :

- ❖ On considère une population de taille  $N(t)$  dont tous les individus sont identiques (pas de variabilité inter-individus)
- ❖ On suppose constant le taux d'accroissement par unité de temps de la population quel que soit  $N(t)$
- ❖ On néglige les processus de migration des individus

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

**Les variables et les paramètres du modèle :**

#### **1. La variable :**

Elle varie au cours du temps (processus dynamique).

$N(t)$  : la taille de la population au temps  $t$ .

#### **2. Le paramètre :**

On le note par  $r$ ,  $r$  étant le résultat de la balance entre les naissances (taux  $b$ , birth) et les morts (taux  $d$ , death) :  $r = b - d$ . Intuitivement, si  $b > d$  ( $r > 0$ ), on devine qu'il y aura croissance.

Il est fixé et constant pour toute la durée de l'expérience, on l'appelle :

- Le taux d'accroissement intrinsèque de la population par unité de temps,
- Le taux instantané de l'accroissement naturel
- Le paramètre Malthusien

### 3. L'équation du modèle de Malthus :

L'évolution la taille de la population au cours du temps vérifie alors :

$$dN(t) = r N(t) dt \Leftrightarrow \frac{dN(t)}{N(t)} = r dt \quad (1)$$

Il s'agit d'une EDO d'ordre 1 à variables séparables

### 4. Solution de l'équation différentielle (1) :

$$\text{L'équation (1)} \Leftrightarrow \frac{dN(t)}{N(t)} = r dt$$

Cette équation admet la solution :

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

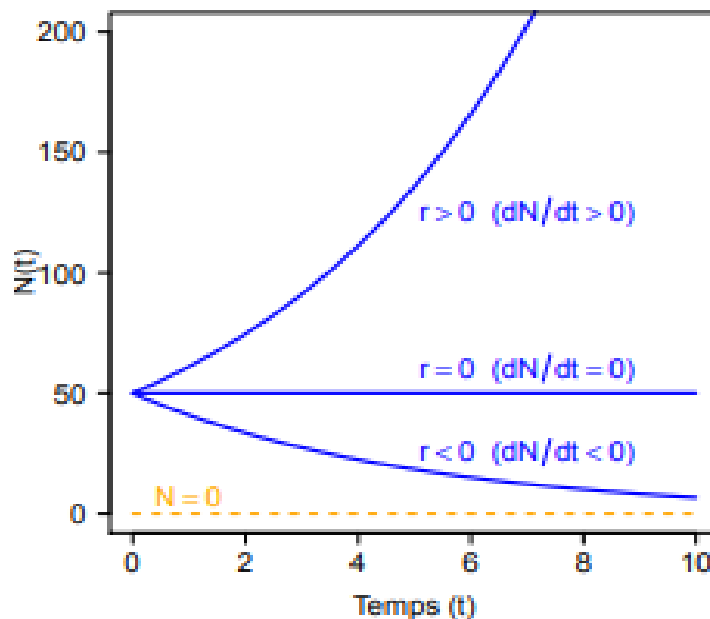
Avec  $N_0 = N(0)$  condition initiale

#### **Remarques :**

Suivant le signe de  $r$ , on distingue 3 cas possibles :

- si  $r > 0$  alors la population croit exponentiellement
- si  $r < 0$  alors la population décroît exponentiellement
- si  $r = 0$  alors la population reste constante (égale à la population initiale  $N_0$ )

### 5. Représentation graphique des solutions :Chroniques



## 6. Hypothèses du modèle :

- a) La fécondité et la mortalité sont continues et non saisonnières
- b) Tous les individus de la population sont considérés comme étant identiques

### 2.2 Modèle logistique(ou modèle de Verhulst 1838) :

Biologiquement, le modèle de dynamique des populations de Malthus présente des inconvénients :

- Le taux de croissance  $r$  ne dépend pas de la taille de la population
- Il fait l'hypothèse implicite de ressources et d'espace illimités
- Il mène à l'extinction de la population ( $r < 0$ ) ou à une explosion démographique ( $r > 0$ )

### 1. Hypothèses du modèle :

- a) Le taux de natalité est constant :  $b = b_0$
- b) Le taux de mortalité croît avec l'effectif :  $d = d_0 + \delta N$  avec  $\delta > 0$

### 2. Equation différentielle du modèle :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (2)$$

Avec  $K = r/\delta$

$K$  est appelée la taille maximale que peut atteindre théoriquement la population ou la capacité du site

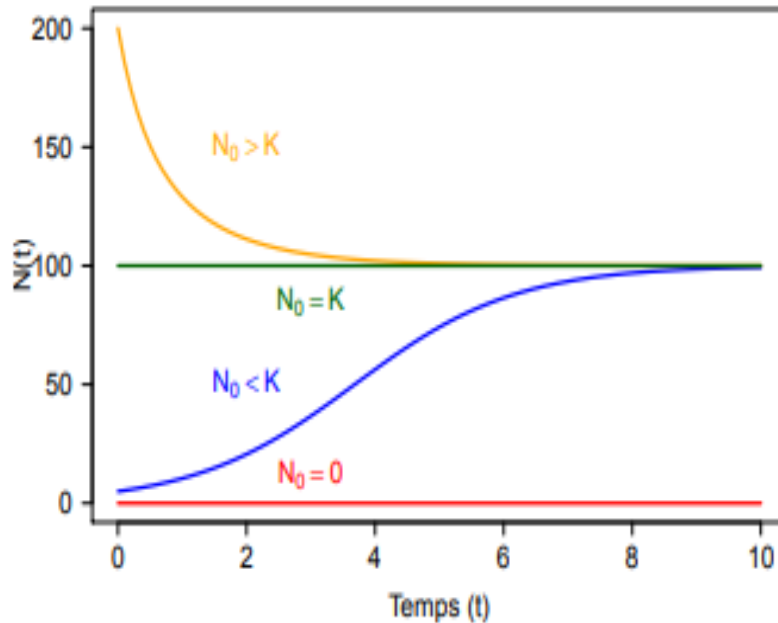
### 3. Solution de l'équation (2) :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)$$
$$\Leftrightarrow N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) \exp(rt)} \quad \text{avec } N_0 = N(t=0)$$

### Remarques :

- 1. Si  $N_0 = 0$ , alors  $\forall t, N(t) = 0$  (condition initiale)
- 2. Si  $N_0 = K$ , alors  $\forall t, N(t) = K$  ;  $\rightarrow$  On a donc deux solutions constantes
- 3.  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$  car  $\lim_{t \rightarrow \infty} e^{-rt} = 0$  si  $r > 0$

#### 4.Représentation graphique des solutions: chroniques



#### **2.3 Modèle de Gompertz :**

##### 1. Equation différentielle du modèle :

A l'instar du modèle logistique, le modèle de Gompertz est un modèle de dynamique des populations .

Son équation est la suivante

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\text{Ln}\left(\frac{K}{N(t)}\right)$$

$$\Leftrightarrow \frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\text{Ln}\left(K - \text{Ln}N(t)\right) \quad (3)$$

Avec  $r$  : est le taux d'accroissement de la population par unité de temps

$K$  : est la capacité limite

##### 2.Solution de l'équation différentielle :

$$N(t) = K e^{be^{-rt}}$$

Avec  $b = \text{Ln}\left(\frac{N_0}{K}\right)$

### 3. Points d'équilibre :

Les points d'équilibre vérifient :

$$\frac{dN(t)}{dt} = 0 \iff f(N^*) = 0 \quad \text{avec } f(N) = rN(t) \ln\left(\frac{K}{N(t)}\right)$$

$$rN \ln\left(\frac{K}{N}\right) = 0 \iff N = K \quad \text{car } N = 0 \text{ est à rejeter}$$

Il y a donc un point d'équilibre  $N^* = K$

### 4. Points d'inflexion :

Les points d'inflexion des solutions  $N(t)$  de Gompertz correspondent aux extremums de la fonction  $f(N)$  :

$$\frac{df(N)}{dN} = r \left( \ln\left(\frac{K}{N}\right) - 1 \right)$$

$$\frac{df(N)}{dN} = 0 \iff \ln\left(\frac{K}{N}\right) = 1 \iff \frac{K}{N} = e \iff N = Ke^{-1}$$

Les chroniques du modèle de Gompertz présentent un point d'inflexion  $N_i = Ke^{-1}$

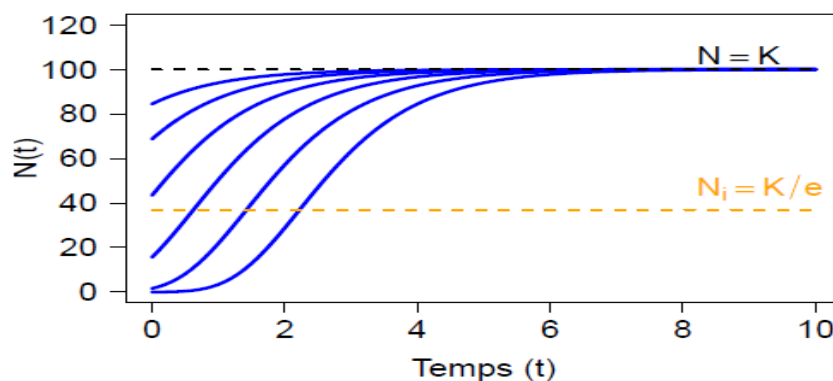
### Remarques :

—Le modèle est utilisé pour représenter la croissance de certains organismes (par exemple la croissance des bactéries qui est souvent décrite comme une succession de 3 processus :

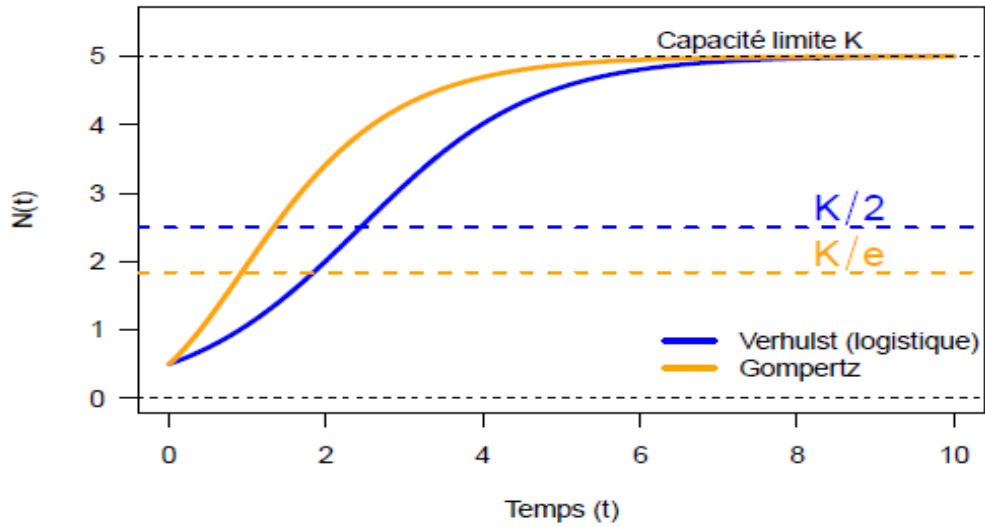
un temps de latence, une croissance exponentielle enfin une tendance vers une saturation)

- Lorsque l'on compare le modèle de Gompertz au modèle de Verhulst, on observe un comportement similaire (croissance exponentielle de la population) néanmoins dans le cas du modèle de Gompertz, elle est plus rapide. Ces deux modèles sont concurrents pour la modélisation de la croissance des organismes.

### 5. Représentation graphique (chroniques) :



Comparaison entre le modèle de Gompertz et le modèle de Verhulst



**3. Modèles discrets à une seule espèce pour les populations non structurées :**

Dans ce qui suit, le temps n'est pas une variable continue mais représente le numéro d'une génération. Les générations sont supposées non chevauchantes.

**3.1 Modèle exponentiel discret :**

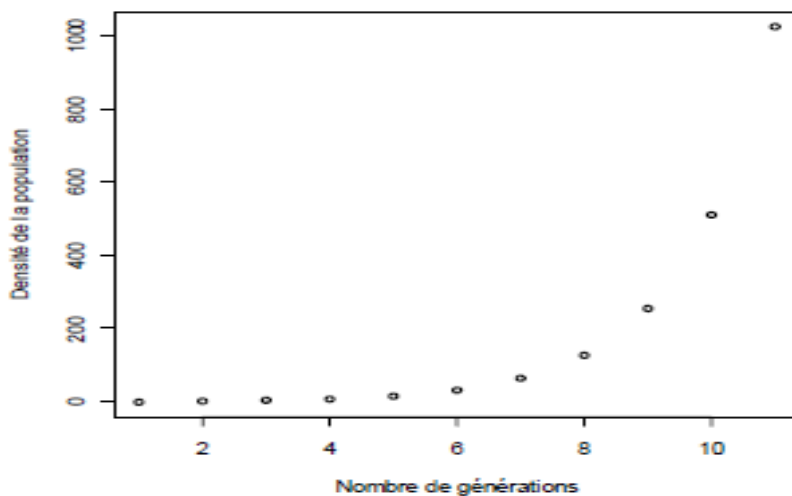
Soit P une population dont la densité de la génération t est  $N_t$ , le modèle exponentiel discret

$$N_{t+1} = r N_t \quad (4)$$

Où r est le taux de fécondité.

Si la population est à une génération par an, r est le nombre de juvéniles par parent.

Les dynamiques décrites par ce modèle sont similaires au modèle exponentiel continu



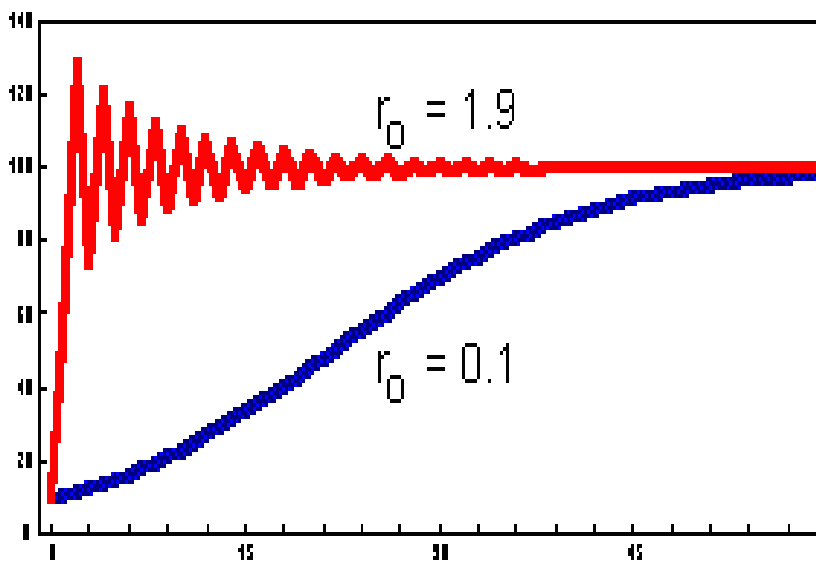


### 3.2 Modèle de Ricker :

Par analogie au modèle continu de Verhulst, Ricker propose le modèle suivant pour le cas discret :

$$N_{t+1} = N_t \exp \left( r_0 \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right) \quad (5)$$

Il ressemble beaucoup au modèle en temps continu si  $r_0$  est petit ( $0 \leq r \leq 0.5$ ). Par contre, quand  $r_0$  est plus grand la dynamique de la courbe est plus complexe: oscillations amorties, cycles. Voici un exemple d'oscillations amorties :



Ces dynamiques complexes résultent d'un retard temporel dans certains mécanismes de réponse. Il n'y a pas d'étapes intermédiaires entre une étape  $t$  et une étape  $t+1$ , ce qui engendre une surcompensation si la croissance ou la diminution sont trop rapides. Dans le modèle en temps continu, il n'y a pas de délai de réponse, c'est pourquoi la population ne peut pas dépasser la capacité du milieu. Dans le modèle en temps discret, le délai permet dans certains cas le dépassement de la capacité du milieu.

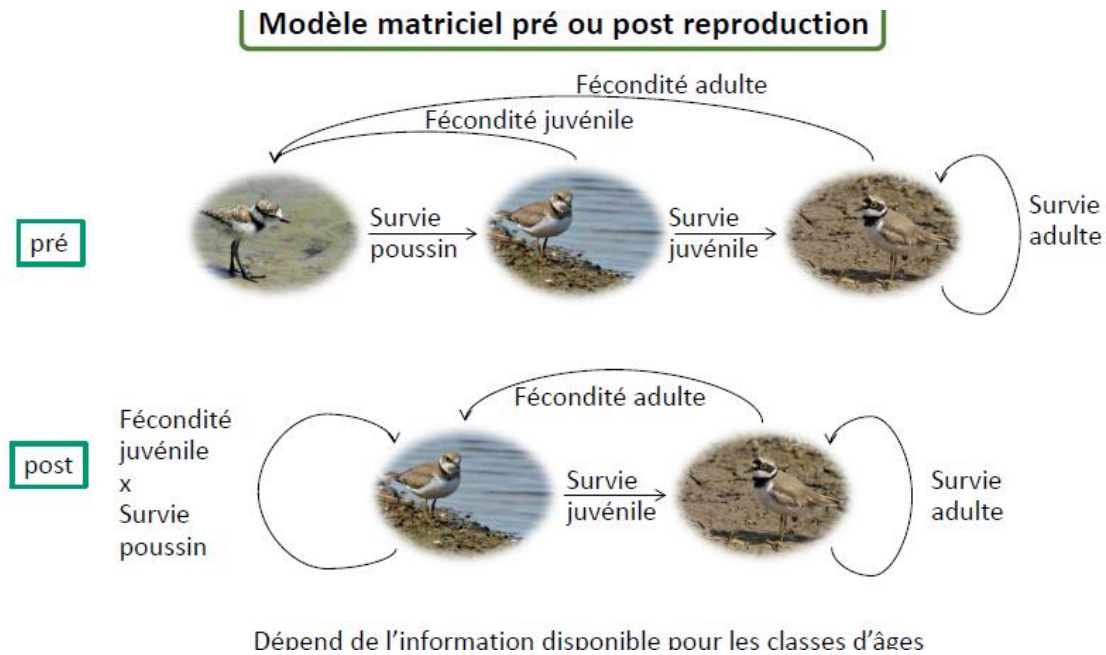
### 4. Modèles discrets à une seule espèce pour les populations structurées :

Le temps discret est pertinent pour les systèmes (populations, communautés):

- Où la croissance se produit à une période particulière
- Systèmes structurés
- Cycle de vie à générations chevauchantes

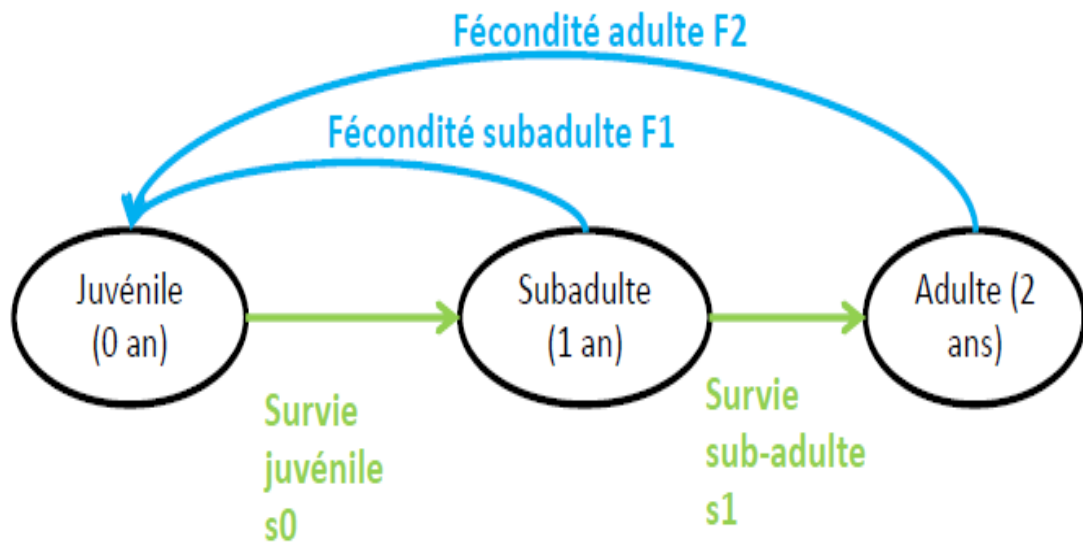
#### 4.1 Modèle de Leslie :

a) cas d'une population à 3 classes d'âge :

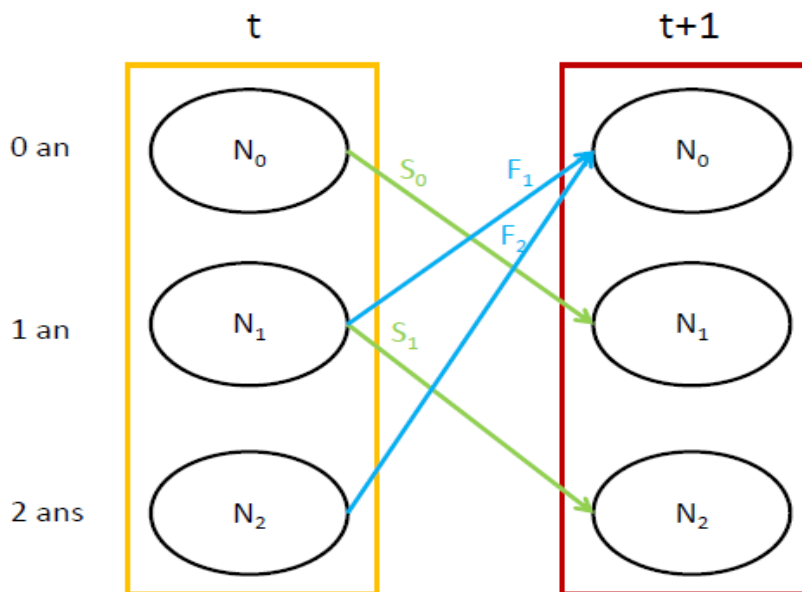


L'âge est subdivisé en  $i$  classes d'âge numérotées de 1 à  $\omega$

- Le temps est une **variable discrète**. Le pas de temps est appelé intervalle de projection
- Le pas de temps est exactement égal à la durée de chacune des classes d'âge: de  $t$  à  $t+1$ .  
Tous les individus passent de la classe d'âge  $i$  à la classe d'âge  $i+1$



**Modèle de Leslie**



Le modèle de Leslie est alors représenté comme suit :

$$\begin{cases} N_0(t + 1) = F_1 N_1(t) + F_2 N_2(t) \\ N_1(t + 1) = S_0 N_0(t) \\ N_2(t + 1) = S_1 N_1(t) \end{cases}$$

On peut alors écrire le modèle sous la forme équivalente :

$$\begin{cases} N_0(t+1) = 0N_0(t) + F_1N_1(t) + F_2N_2(t) \\ N_1(t+1) = S_0N_0(t) + 0N_1(t) + 0N_2(t) \\ N_2(t+1) = 0N_0(t) + S_1N_1(t) + 0N_2(t) \end{cases}$$

Sous forme matricielle on obtient :

$$\longrightarrow \begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & F_1 & F_2 \\ S_0 & 0 & 0 \\ 0 & S_1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_0 \\ N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} (t) \quad (6)$$

La forme compacte de cette équation est :

$$\longrightarrow N(t+1) = M N(t) \quad (7)$$

Où :  $N(t)$  est appelé vecteur d'état de la population

$M$  est appelée matrice de projection de la population ou matrice de transition de la population ou matrice de Leslie

b) cas d'une population à  $\omega$  classes d'âge :

On partitionne la population en  $\omega$  classes d'âge en supposant que chaque classe d'âge soit fertile. Les effectifs de chaque classe sont :

$$N_i(t+1) = F_1N_1(t) + F_2N_2(t) + \dots + F_{i-1}N_{i-1}(t) + F_iN_i(t)$$

$$N_{i+1}(t+1) = S_i N_i(t) \quad i = 1, \dots, \omega-1$$

Sous la forme matricielle, on considère :

$$M = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_{\omega-1} & F_{\omega} \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{\omega-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Fécondité

Survie

Et on obtient :

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ \vdots \\ N_\omega \end{pmatrix}(t+1) = \mathbf{M} \begin{pmatrix} N_1 \\ \vdots \\ N_\omega \end{pmatrix}(t) \quad (8)$$

$\mathbf{M}$  est appelée matrice de transition ou de Leslie

**Remarques :**

1. les éléments de la matrice de transition  $\mathbf{M}$  des paramètres démographiques sont positifs
2. Si les éléments de la matrice  $\mathbf{M}$  dépendent de l'environnement on obtient un modèle du type :

$$N(t+1) = \mathbf{M}(t) N(t) \quad (9)$$

3. De façon générale, les éléments de la matrice  $\mathbf{M}(t)$  de l'équation (9) sont des variables aléatoires, le modèle est dit stochastique.
4. Il est possible aussi que les éléments de la matrice  $\mathbf{M}$  dépendent de la densité de la population, dans ce cas le modèle est dit densité dépendant :

$$N(t+1) = \mathbf{M}(n) N(t) \quad (10)$$

5. Enfin dans le cas général, on peut avoir un modèle stochastique densité dépendant

$$N(t+1) = \mathbf{M}(n, t) N(t) \quad (11)$$

**Exemple :**

Il s'agit d'une population de rongeurs ayant un cycle de reproduction de 3 ans. On ne considère ici que la sous population formée des individus femelles. On suppose que chaque femelle donne en moyenne naissance à 6 femelles durant sa deuxième année et à 10 femelles durant sa troisième année. Cependant, seul un rongeur sur deux survit au delà de sa première année et seul 40% de ceux qui survivent la deuxième année survivront jusqu'à la troisième année.

On va étudier la dynamique de ce type de modèle et notamment chercher à répondre aux deux questions suivantes :

1. l'effectif total, somme des effectifs des différentes classes, a-t-il, comme dans le cas malthusien d'une classe unique, une croissance exponentielle avec un taux de croissance constant, et dans ce cas, comment calculer ce taux ?

2. La répartition des individus dans les différentes classes, la distribution initiale, se maintient-elle au cours du temps ou bien se modifie-t-elle et de quelle façon ?

Solution :

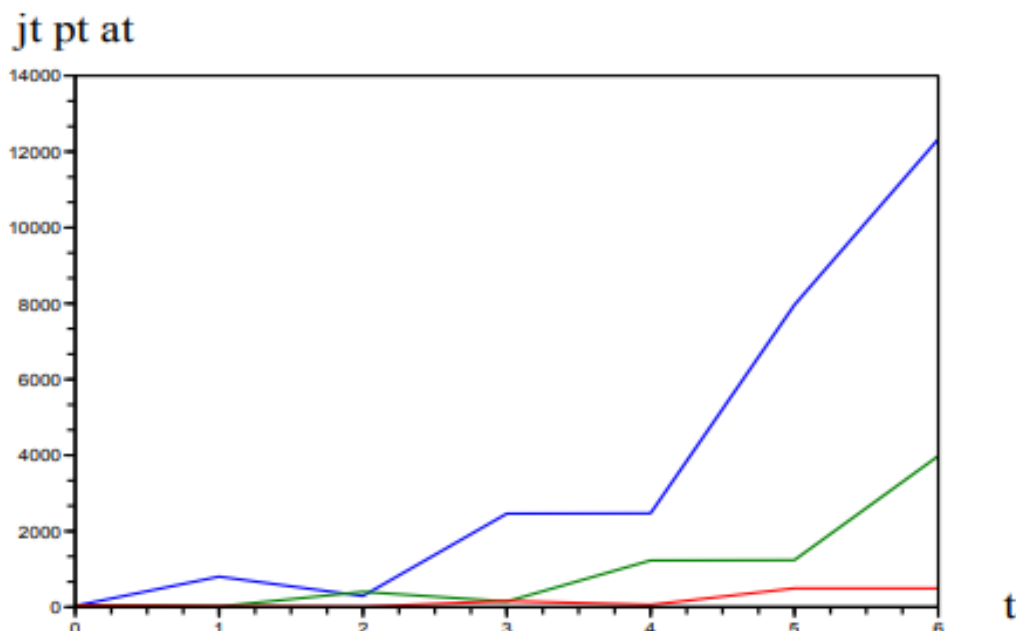
Si l'on désigne respectivement par  $j_t$ ,  $p_t$  et  $a_t$  les effectifs à l'instant  $t$  des femelles juvéniles, des femelles préadultes (rongeurs de 1 an) et des femelles adultes (rongeurs de 2 ans), les informations précédentes peuvent s'écrire :

$$\begin{cases} j_{t+1} = 6p_t + 10a_t \\ p_{t+1} = 0.50j_t \\ a_{t+1} = 0.40 p_t \end{cases} \quad (S)$$

Ces formules du système (S) permettent à partir des effectifs initiaux des trois classes, ( $j_0$ ,  $p_0$ ,  $a_0$ ), de calculer les effectifs ( $j_1$ ,  $p_1$ ,  $a_1$ ) à l'instant suivant  $t = 1$ , puis, ( $j_2$ ,  $p_2$ ,  $a_2$ ) à l'instant  $t = 2$  et ainsi de suite. Si  $(j_0, p_0, a_0) = (30, 50, 50)$ , on obtient par exemple :

| T     | 0  | 1   | 2   | 3    | 4    | 5    | 6     |
|-------|----|-----|-----|------|------|------|-------|
| $j_t$ | 30 | 800 | 290 | 2460 | 2470 | 7960 | 12330 |
| $p_t$ | 50 | 15  | 400 | 145  | 1230 | 1235 | 3980  |
| $a_t$ | 50 | 20  | 6   | 160  | 58   | 492  | 494   |

On peut voir la dynamique des trois classes sur la figure suivante qui montre les premiers termes des trois suites ( $j_t$ ), ( $p_t$ ) et ( $a_t$ ) pour  $0 \leq t \leq 6$ .



Si l'on désigne par  $K_t = j_t + p_t + a_t$  l'effectif total de la population à l'instant  $t$  (et donc  $K_0$  l'effectif initial), on peut également calculer à partir de (S) les termes successifs de la suite

(Kt), ce qui permet d'appréhender aussi la dynamique de cette population dans son ensemble.  
On a ici :

|    |     |     |     |      |      |      |       |
|----|-----|-----|-----|------|------|------|-------|
| T  | 0   | 1   | 2   | 3    | 4    | 5    | 6     |
| Kt | 130 | 835 | 696 | 2765 | 3758 | 8687 | 16804 |

Pour avoir une idée du taux de croissance de chacune des classes, on peut calculer les quotients :  $\frac{j_{t+1}}{j_t}$ ,  $\frac{p_{t+1}}{p_t}$ ,  $\frac{a_{t+1}}{a_t}$

|                       |       |        |        |        |       |       |       |    |    |    |
|-----------------------|-------|--------|--------|--------|-------|-------|-------|----|----|----|
| t                     | 0     | 1      | 2      | 3      | ..... | 31    | 32    | 33 | 34 | 35 |
| $\frac{j_{t+1}}{j_t}$ | 26.66 | 0.3625 | 8.4827 | 1.004  | ..... | 2.000 | 2     | 2  | 2  | 2  |
| $\frac{p_{t+1}}{p_t}$ | 0.3   | 26.66  | 0.3625 | 8.4827 | ..... | 1.999 | 2     | 2  | 2  | 2  |
| $\frac{a_{t+1}}{a_t}$ | 0.4   | 0.3    | 26.66  | 0.3625 | ..... | 2     | 1.999 | 2  | 2  | 2  |

Si on laisse le temps augmenter, on constate que les taux de croissance de chacune des classes tendent tous vers la même valeur  $\lambda$ , ici  $\lambda = 2$ , c'est-à-dire qu'après un certain temps, la dynamique considérée consiste simplement en une multiplication par un facteur 2 des effectifs de chaque classe d'une période à la suivante.

On peut écrire le système (S) sous la forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} j_{t+1} \\ p_{t+1} \\ a_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 6 & 10 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} j_t \\ p_t \\ a_t \end{pmatrix} \quad (S1)$$

La forme compacte de cette équation est :

$$N_{t+1} = M N_t \quad (S2)$$

Le facteur multiplicatif qui correspond à un taux de croissance  $\lambda$  s'appelle la valeur propre dominante de la matrice de Leslie M

Ainsi la matrice M possède deux valeurs propres  $\lambda = 2$  et  $\lambda = 1$  et  $N^* = (100, 25, 5)$  est un vecteur propre associé à  $\lambda = 2$  puisque l'on a :

$$M N^* = 2 N^*$$

### Propriétés de la matrice de Leslie :

Si l'effectif initial de la population  $N_0$  est égal à un vecteur propre de la matrice M associé à la valeur propre  $\lambda$ , alors on aura pour tout  $t \geq 0$  la dynamique suivante :  $N_t = \lambda^t N_0$ .

Il est facile d'en déduire qu'on aura alors également cette dynamique pour l'effectif total  $K_t$ .

En d'autres termes, lorsque la répartition de la population entre les diverses classes d'âge forme un vecteur propre de  $M$  associé à la valeur propre  $\lambda$ , alors la dynamique de la population dans son ensemble et de chaque classe d'âge en particulier est tout simplement une dynamique malthusienne de taux de croissance  $\ln(\lambda)$  puisque l'on a:  $\lambda^t = e^{t \ln \lambda}$

Ce résultat est déjà très intéressant mais il ne permet pas de décrire la dynamique dans le cas où la répartition initiale est différente de cette répartition idéale. Dans ce cas on utilise le théorème de Perron Frobenius