

Tutorat no 1

Equations différentielles et évolution de populations

Résumé

Il est sans doute inutile de vous rappeler l'importance des équations différentielles qui interviennent à peu près dans tous les domaines scientifiques : physique, économie, biologie, écologie... Dans ce tutorat nous aborderons quelques exemples d'équations et systèmes d'équations différentielles régissant l'évolution de populations animales. Nous commencerons par étudier de systèmes avec une seule espèce puis dans un deuxième temps, après avoir démontré quelques résultats généraux sur les systèmes différentiels, nous traiterons un exemple très connu de deux espèces en compétition de type proie-prédateur.

1 Modèles de population sans interaction externe

Dans cette section nous étudierons quelques équations différentielles gouvernant l'évolution de populations animales sans interaction de compétition avec d'autres espèces.

1.1 Loi de Malthus

Il peut sembler a priori étrange de modéliser une population qui se compte en nombre d'individus par une équation différentielle sur une variable continue. Cependant lorsque les populations sont grandes (par rapport à l'unité) il est assez naturel de considérer une variation continue. Soit $p(t)$ le nombre d'individus d'une espèce à l'instant t et $r(t, p)$ la différence entre le taux de naissance et de mortalité. Si la population est isolée c'est à dire qu'il n'y a ni immigration ni émigration alors la variation de la population $p(t)$ est donnée par l'équation $dp/dt = rp(t)$. Dans le modèle le plus simple on suppose que r est constant et vaut a . Soit la loi de Malthus

$$\frac{dp}{dt} = ap(t)$$

Montrez que toute population suivant une loi de Malthus croît exponentiellement.

En 1965 on estimait la population mondiale à 3,34 milliards et un taux de croissance de 2% par an. **En supposant que la population mondiale suive une loi de Malthus en combien d'années la population doit elle doubler ?** Le résultat est en bon accord avec la valeur observée mais il apparait que cette loi ne peut pas continuer éternellement car la population tendrait à l'infini..

1.2 Loi de Verhulst

La loi de Malthus ne peut s'appliquer que pour des populations qui ne sont pas trop nombreuses. Lorsqu'une population commence à croître de manière importante il est indispensable de prendre en compte les interactions entre individus et leur "compétition". Un choix raisonnable pour prendre en compte la compétition est d'introduire un terme du type $-bp^2$, le coefficient b étant beaucoup plus petit que a . La population évolue alors selon la loi :

$$\frac{dp}{dt} = ap - bp^2$$

Montrez¹ que la population $p(t)$ est donnée par la relation :

$$p(t) = \frac{ap_0}{bp_0 + (a - bp_0)e^{-a(t-t_0)}}$$

où p_0 est la population à l'instant $t = t_0$.

Montrez que la population $p(t)$ tend vers une constante (a/b) indépendante des conditions initiales.

L'évolution de la population $p(t)$ suit une courbe que l'on appelle logistique avec un "plafonnement" vers une constante. **Montrez que si la condition initiale p_0 est inférieure à a/b alors la dérivée de dp/dt est positive tant que $p < a/2b$ et négative si $p > a/2b$ et la courbe possède un point d'inflexion pour $p = a/2b$.** Tracez l'allure de la courbe que l'on appelle aussi courbe en S.

Quelle est le comportement de $p(t)$ si la condition initiale p_0 est supérieure à a/b ?

1.3 Quelques exemples

Une étude sur les paramécies montre que lorsque l'on met 5 "individus" dans un tube (dans un milieu nutritif) la croissance initiale est très rapide, de l'ordre de 230% par jour. Au bout du quatrième jour la population sature autour de 375 individus. En déduire les valeurs de a et b et montrez que

$$p(t) = \frac{375}{1 + 74e^{-2.3t}}$$

Afin d'étudier l'évolution de la population humaine $p(t)$ sur terre, nous devons estimer les coefficients a et b si on suppose que $p(t)$ suit une courbe logistique. Des scientifiques ont estimé que la valeur "naturelle" de a est de 0.029. On estime également que la population humaine augmentait de 2% par an quand la population était de 3,34 milliards. En déduire la valeur de b ainsi que la valeur limite du nombre d'habitants.

2 Systèmes d'équations différentielles linéaires

On s'intéresse aux systèmes différentiels de la forme :

$$\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$$

où A est une matrice carrée $n \times n$ à coefficients constants (ne dépendant pas de la variable t), \mathbf{x} un vecteur et $\dot{\mathbf{x}}$ sa dérivée (c'est à dire le vecteur formé de la dérivée de chacune des composantes de \mathbf{x}). Vous connaissez tous la solutions générale de ce type de système différentiel en dimension 1, $x(t) = x_0 e^{a(t-t_0)}$ où x_0 est la valeur de $x(t)$ à $t = 0$. Nous allons généraliser ce résultat en dimension n .

2.1 Exponentielle de matrice carrée

2.1.1 Définition

Commençons par définir et étudier quelques propriétés de l'exponentielle d'une matrice carrée.

On la définit naturellement de la manière suivante :

$$\exp(A) = I + A + \frac{A^2}{2!} + \frac{A^3}{3!} + \dots = \sum_{n=0}^{+\infty} \frac{A^n}{n!}$$

¹On décomposera en éléments simples la fraction $1/(ap - bp^2)$

On admettra l'existence de $\exp(A)$ pour toute matrice carrée A ²

2.1.2 Quelques exemples et propriétés

a) *exponentielle d'une matrice diagonale*

Soit A une matrice diagonale dont les éléments diagonaux sont $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ **montrez que** $\exp(tA)$ est une matrice diagonale dont les éléments diagonaux sont $e^{t\lambda_1}, e^{t\lambda_2}, \dots, e^{t\lambda_n}$

b) *exponentielle d'une matrice diagonalisable*

Soit A une matrice diagonalisable de valeurs propres $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ **montrez que** $\exp(tA)$ est une matrice diagonalisable dans la même base que A et dont les valeurs propres sont $e^{t\lambda_1}, e^{t\lambda_2}, \dots, e^{t\lambda_n}$,

c) *formule d'addition*

Soit A et B deux matrices $n \times n$ qui commutent, **montrez que**

$$\exp(A+B) = \exp(A)\exp(B)$$

d) *formule de dérivation*

Soit A une matrice $n \times n$. **Montrez que**

$$\frac{d}{dt} \exp(tA) = A \exp(tA)$$

2.1.3 Solution générale

Vérifiez que la solution $\mathbf{u}(t)$ de l'équation $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ avec pour condition initiale $\mathbf{u}(t_0) = \mathbf{x}_0$ est :

$$\mathbf{u}(t) = \exp((t-t_0)A)\mathbf{x}_0$$

2.2 classification des comportements en dimension 2

Soit A une matrice 2×2 à coefficients réels constants.

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

On s'intéresse au comportement des solutions de l'équation $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x}$ et à l'allure des trajectoires dans le plan (x, y) . Comme on vient de le voir on doit calculer l'exponentielle $\exp(tA)$ et pour classifier les différents types de comportement on distinguera deux cas.

(1) deux valeurs propres λ_1 et λ_2 réelles.

(2) deux valeurs propres λ_1 et λ_2 complexes conjuguées $\alpha \pm i\beta$

a) *Etude du cas (1)*

Soit \mathbf{v}_1 et \mathbf{v}_2 les deux vecteurs propres associés aux valeurs propres λ_1 et λ_2 . **Montrez que** les solutions générales s'écrivent :

$$\mathbf{x}(t) = C_1 e^{\lambda_1 t} \mathbf{v}_1 + C_2 e^{\lambda_2 t} \mathbf{v}_2$$

Tracez l'allure des trajectoires selon le signe des valeurs propres.

²Pour ceux intéressés par la démonstration de ce résultat on pourra utiliser la norme triple pour prouver la convergence de la série de matrice. La norme triple $\|A\|$ d'une matrice est définie par $\|A\| = \sup_{\mathbf{x}} \frac{\|A\mathbf{x}\|}{\|\mathbf{x}\|}$ et possède notamment la propriété suivante : $\|AB\| \leq \|A\| \cdot \|B\|$.

b) Etude du cas (2)

Soit \mathbf{v} le vecteur propre associé à $\alpha + i\beta$ **montrez que** le vecteur propre associé à $\alpha - i\beta$ est $\bar{\mathbf{v}}$. On pose $\mathbf{v} = \mathbf{w}_1 - i\mathbf{w}_2$ où \mathbf{w}_1 et \mathbf{w}_2 sont réels. **Montrez que** la matrice A a pour expression dans la nouvelle base $\mathbf{w}_1, \mathbf{w}_2$:

$$A_1 = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}$$

On décompose alors A_1 sous la forme :

$$A_1 = \alpha I + \beta \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

Montrez que

$$e^{tA_1} = e^{t\alpha} \begin{pmatrix} \cos \beta t & -\sin \beta t \\ \sin \beta t & \cos \beta t \end{pmatrix}$$

Tracez l'allure des trajectoires selon le signe de α .

3 Systèmes différentiels non linéaires

Dans cette section nous énonçons sans démonstration quelques résultats importants sur les systèmes d'équation différentiels non linéaires ?

considère le système différentiel en dimension 2 :

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

3.1 Comportement local

On linéarise autour d'un point singulier (x_0, y_0) :

$$\begin{cases} f(x_0, y_0) = 0 \\ g(x_0, y_0) = 0 \end{cases}$$

On fait un développement au premier ordre autour du point singulier en posant $x = x_0 + h$ et $y = y_0 + k$:

$$\begin{pmatrix} \dot{h} \\ \dot{k} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}|_{x_0, y_0} & \frac{\partial f}{\partial y}|_{x_0, y_0} \\ \frac{\partial g}{\partial x}|_{x_0, y_0} & \frac{\partial g}{\partial y}|_{x_0, y_0} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} h \\ k \end{pmatrix}$$

Théorème : *Le comportement local est presque toujours identique au cas linéaire.*

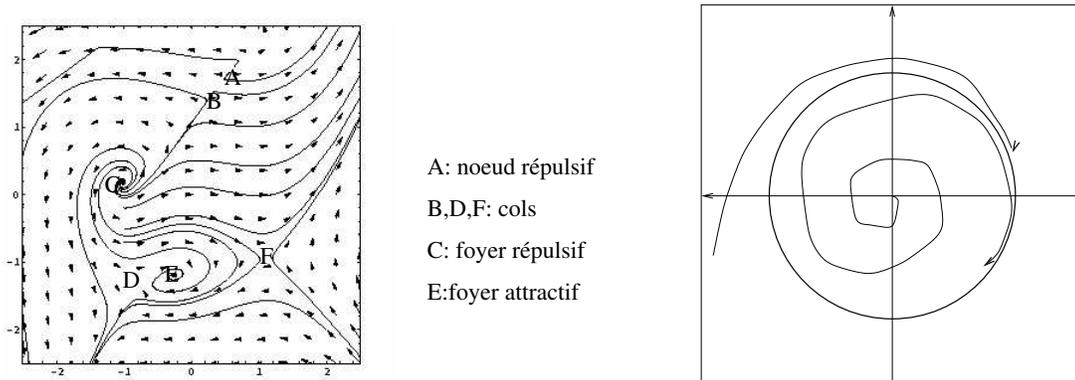
2 exceptions à cette assertion :

- cas où les valeurs propres sont imaginaires pures.
- cas d'une valeur propre nulle.

Dans ces deux cas il faut faire une étude plus détaillée...

3.2 Comportement global

Le comportement global est fixé par le nombre la position et la nature des points critiques. Il existe cependant un comportement NOUVEAU : **le cycle limite**.



A: noeud répulsif
 B,D,F: cols
 C: foyer répulsif
 E: foyer attractif

FIG. 1 – A gauche : Comportement global d'une solution d'un système non linéaire et son champ de vecteur associé. A droite : Cycle limite

4 Modèle de deux populations en interaction : système proie prédateur

Après la première guerre mondiale un responsable du bureau de la pêche italienne contacte Vito Volterra mathématicien pour analyser la proportion de requins (prédateur) et de sardines (proie) dans les eaux italiennes. Volterra proposa le système différentiel suivant pour expliquer les phénomènes observés :

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - bxy \\ \dot{y} = -cy + dxy \end{cases}$$

Où x et y représentent respectivement le nombre de sardines et de requins. Avec a, b, c, d des réels positifs.

- Comment se comporte la population de sardines en l'absence de requins ?
- Même question pour les requins en l'absence de sardines.
- Trouvez les points singuliers et caractérisez (si possible) leur comportement local. Que se passe-t-il avec le point $(c/d, a/b)$?
- En considérant y comme variable de x montrez que dy/dx vérifie une équation différentielle à variables séparables.
- Intégrez par quadrature cette équation et mettez sous la forme :

$$p(x) + q(y) = K$$

avec

$$\begin{cases} p(x) = dx - c \ln x \\ q(y) = by - a \ln y \end{cases}$$

- Tracez les courbes $p(x)$ et $q(y)$ et en déduisez la forme de $p + q$ et de ses lignes de niveaux.
- Montrez que les trajectoires sont périodiques. Quel est le sens de parcours des trajectoires.
- Calculer la valeur moyenne des populations de sardine \bar{x} et de requins \bar{y} le long d'une trajectoire fermée et montrez qu'elle est constante.

$$\bar{x} = \frac{c}{d} \quad ; \quad \bar{y} = \frac{a}{b}$$

- Dans le modèle précédent les effets de la pêche sont ignorés. La pêche a pour effet de diminuer la population d'un taux $\epsilon x(t)$ pour les sardines et $\epsilon y(t)$ pour les requins. En déduisez qu'une pêche modérée a pour effet

d'augmenter le nombre de sardines et diminuer le nombre de requins. Ce résultat remarquable connu sous le nom de principe de Volterra explique parfaitement les résultats observés par le bureau des pêche italiens.

j) On peut également généraliser le modèle de Volterra en introduisant une compétition interne :

$$\begin{cases} \dot{x} &= ax - bxy - ex^2 \\ \dot{y} &= -cy + dxy - fy^2 \end{cases}$$

Les solutions de ce système ne sont plus périodiques et sont beaucoup plus complexes. Elles dépendent fortement des valeurs relatives des coefficients. On peut montrer par exemple que si $c/d > a/e$ alors la population de prédateur finit par disparaître..