République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université 8 Mai 1945 Guelma

Faculté des Mathématiques et de l'Informatique
et des Sciences de la Matière
Département de Mathématiques

Mémoire

Présenté en vue de l'obtention du diplôme de

Master Académique en Mathématiques

Option : **Equations aux Dérivées Partielles**

Et analyse numérique

Par : **Chahra Haddad**

Intitulé

Systèmes dynamiques : applications en dynamique des populations

Dirigé par :

Devant le jury

PRESIDENT	Dr.	MELLAL Romaissa	MCB	Univ-Guelma
RAPPORTEUR	Dr.	DJENAOUI Saliha	MCB	Univ-Guelma
EXAMINATEUR	Dr.	AYACHI Asma	MCB	Univ-Guelma

Session Juin 2023

Table des matières

Résumé

Dans ce mémoire, nous nous intéressons aux applications des systèmes dynamiques en Biologie, en étudiant des modèles continus de dynamique des populations. Pour une seule population, nous étudierons les modèles continus de Malthus et Verhulst. Pour deux populations, nous étudierons le modèle de Lotka-Volterra.

Mots clés : Système dynamique, dynamique des populations, ...

ABSTRACT In this thesis, we are interested in the applications of dynamical systems in Biology, by studying continuous models of population dynamics. For a single population, we will study the continuous models of Malthus and Verhulst. For two populations, we will study the Lotka-Volterra model.

Keywords :Dynamic system, population dynamics, ...

Remerciements

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde gratitude à ma directrice de mémoire Dr. Saliha Djenaoui.

Je souhaite également exprimer ma sincère reconnaissance envers les membres du jury, Mellal Romaissa et Ayachi Asma, pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail et pour leurs précieuses remarques et suggestions qui ont contribué à améliorer la qualité de ma recherche.

Mes remerciements vont ensuite à mes chers amis : Amira Zitouni, Kardoussi Chorouk, Labiod Safa et Affaf. Leur amitié et leur soutien moral ont été une source de motivation et de réconfort tout au long de ce parcours.

J'adresse mes remerciements les plus chaleureux à ma famille qui m'a soutenue de manière inconditionnelle. En particulier, je suis profondément reconnaissante envers ma mère Rahima, mon père Mouhamed, mes frères Zakaria et Walid, ma chère sœur Nourhene, ainsi que mon plus jeune et cher frère de mon cœur, Aissa. Leur amour, leur encouragement et leur soutien constant ont été les piliers de ma réussite académique.

Je tiens aussi à exprimer ma gratitude envers mon mari, Mourad Dif, pour son soutien constant tout au long de mon parcours universitaire.

Enfin, je tiens à adresser un grand merci à toutes les personnes travaillant au département de mathématiques, y compris les professeurs et les administrateurs. Je tiens particulièrement à remercier les professeurs Chiheb, Chaoui et Hamlaoui pour leurs idées scientifiques qu'ils m'ont données.

Introduction

La dynamique des populations est un domaine de recherche essentiel pour comprendre l'évolution et l'interaction des espèces au sein d'un écosystème. Depuis les travaux de Thomas Robert Malthus, plusieurs modèles ont été développés pour décrire les variations de taille et de structure des populations. Parmi ces modèles, les plus connus sont le modèle de Malthus, le modèle de Verhulst et le modèle de Lotka-Volterra.

Le modèle de Malthus, également connu sous le nom de modèle de croissance exponentielle, suppose une croissance démographique sans contrainte, où la population augmente de manière proportionnelle à sa taille actuelle, sans prendre en compte les facteurs limitants. Cependant, cette vision simpliste ne reflète pas la réalité des écosystèmes, où les ressources sont souvent limitées.

Pour tenir compte de ces facteurs limitants, le modèle de Verhulst a été développé. Aussi connu sous le nom de modèle logistique, il intègre une capacité de charge, représentant la limite supérieure de la population supportée par les ressources disponibles. Ainsi, la croissance initialement exponentielle ralentit progressivement à mesure que la population se rapproche de sa capacité de charge.

Le modèle de Lotka-Volterra, quant à lui, s'intéresse aux interactions entre les populations de prédateurs et de proies. Il repose sur des équations différentielles couplées décrivant l'évolution des deux populations en fonction des taux de prédation et de reproduction. Ce modèle permet d'analyser les cycles de fluctuations des populations de prédateurs et de proies.

L'objectif de ce mémoire de Master est d'explorer les applications des systèmes dynamiques continus dans le domaine de la dynamique des populations, en se concentrant sur les modèles de Malthus, de Verhulst et Lotka-Volterra.

Organisation du mémoire. Le chapitre 1 sera consacré à un rappel des systèmes dynamiques.
Le chapitre 2 sera consacré à deux modèles de population isolée : le modèle de Malthus et le modèle de Verhulst.
Dans le chapitre 3, nous nous intéresserons à un modèle de deux populations : le modèle de Lotka-Volterra.

Chapitre 1

Systèmes dynamiques et modélisation

Dans ce chapitre, nous rappelons les systèmes dynamiques continus, tels que les équations et les systèmes d'équations différentielles. Nous nous intéressons particulièrement aux points stationnaires et à la stabilité des systèmes, qu'ils soient linéaires ou non linéaires.

1.1 Systèmes dynamiques

La dynamique est un processus évolutif dans le temps, l'ensemble des équations décrivant cette dynamique est appelé un système dynamique.

Un système dynamique peut être représenter à temps continu ou à temps discret.

— Système dynamique continu : Un système dynamique continu consiste en un espace X et une famille d'applications à un paramètre $\{f^t : X \to X\}_{t\in\mathbb{R}}$ tel que

$$f^{t+s} = f^t \circ f^s$$

et $f^0 = Id_X$, avec f une fonction continue sur X. La variable t est interprétée comme le temps.

Un système dynamique continu est dit :

— Autonome : si la fonction f ne dépend pas explicitement du temps t.

— Non autonome : si la fonction f dépend du temps explicitement.

— Système dynamique discret : Soit E un sous ensemble de $\mathbb{C}$. Un système dynamique discret est défini par une application $f : E \to E$ et une condition initiale $x_0 \in \mathbb{C}$, comme une séquence d'itérations suivantes :

$$x_0,\ f(x_0),\ f(f(x_0)),\ f(f(f(x_0))),\ \ldots$$

On écrit :

$$\underbrace{f(f\dots(f(x_0)))}_{n\ fois} = f^n(x_0).$$

Notons

$$x_1 = f(x_0),\ x_2 = f(f(x_0)) = f(x_1),\ \dots$$

On obtient alors la forme générale du système dynamique discret :

$$x_{n+1} = f(x_n).$$

On s'intéresse dans ce chapitre aux systèmes dynamiques continus.

1.1.1 Comportement des solutions d'équations différentielles

Un système dynamique en temps continu est décrit par un système d'équations différentielles. Étude de comportement des solutions d'équations différentielles peut s'effectuer selon trois méthodes importantes.

1. La méthode analytique : Cette méthode permet d'obtenir des solutions exactes sous la forme explicite.

2. La méthode numérique : Elle permet de se rapprocher de la solution exacte par des approximations effectuées sur un intervalle de temps borné et pour des conditions initiales données.

3. L'étude qualitative : On utilise cette méthode lorsqu'il n'est pas possible de résoudre l'équation différentielle analytiquement. Elle consiste à étudier les points stationnaires, la stabilité, ...

On va s'intéresser à cette dernière méthode. Considérons maintenant le système différentiel autonome suivant :

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f_1(x,y) \\ \dot{y}(t) = f_2(x,y) \end{cases} \tag{1.1}$$

où $x,\ y \in \mathbb{R}$ et $f_1,\ f_2$ sont des fonctions de R^2 dans R de classe $\mathbb{C}^1$.

On va présenter quelques notions importantes pour cette étude.

Définition 1.1.1. *[4]*

1. *Une trajectoire (ou une orbite) du système différentiel (1.1) est l'ensemble des points de coordonnées $(x(t), y(t))$ qui parcourent le plan (x, y) lorsque t parcour $\mathbb{R}$. Autrement dit, une trajectoire est définit par l'ensemble suivant :*

$$\Big\{ \ (x(t), y(t)) \ , \quad t \in \mathbb{R} \ \Big\}.$$

2. *On appel portrait de phase d'un système différentiel (1.1) l'ensemble de ses trajectoires.*

   En pratique, tracer le portrait de phase de (1.1) c'est tracer suffisamment de trajectoires pour qu'on puisse les imaginer toutes.

3. *Soit f une fonction à deux variables de surface S, et k un réel. La courbe d'intersection de la surface S avec un plan d'équation $z = k$ est appelée la courbe de niveau k de la fonction f.*

4. *On appelle solution périodique du système (1.1) toute solution $(x(t), y(t))$ de (1.1) telle qu'il existe un nombre réel $T > 0$, vérifiant*

$$x(t+T) = x(t) \quad et \quad y(t+T) = y(t).$$

   Une solution périodique du système (1.1) correspond à une trajectoire fermée dans le portrait de phase correspondant. Cette trajectoire est dite un cycle.

5. *Un champ de vecteurs est défini par l'application :*

$$F : \mathbb{R}^2 \to \mathbb{R}^2$$
$$(x, y) \to (f_1(x, y), f_2(x, y)).$$

   En chaque point $M = (x, y)$ du plan, on associe le vecteur

$$V(M) = (f_1(x, y), f_2(x, y)).$$

   À noter également que si $V(M) \neq (0, 0)$, la trajectoire qui passe par le point M est tangente à $V(M)$ en ce point.

6. *Les isoclines sont les ensembles sur lesquels les composantes* $\overline{X}$ *ou* $\overline{Y}$ *s'annulent, on distingue deux types d'isoclines :*

   (a) *L'isocline horizontale est l'ensemble des points* (x,y) *pour lesquels* $f_2(x,y) = 0$.

   Sur l'isocline horizontale, le champs de vecteurs est horizontal, dirigé vers la droite si $f_1(x,y) > 0$ *et vers la gauche si* $f_2(x,y) < 0$.

   (b) *L'isocline verticale est l'ensemble des points* (x,y) *pour lesquels* $f_1(x,y) = 0$.

   Sur l'isocline verticale, le champs de vecteurs est vertical, dirigé vers le haut si $f_2(x,y) > 0$ *et vers le bas si* $f_2(x,y) < 0$.

7. *Un point stationnaire* $M = (x^*, y^*)$ *(ou point singulier ou point d'équilibre) du système (1.1) est un point de* $\mathbb{R}^2$ *vérifiant*

$$f_1(x^*, y^*) = f_2(x^*, y^*) = 0.$$

   Autrement dit, un point stationnaire est l'intersection d'une isocline verticale avec une isocline horizontale.

   Un point stationnaire $M = (x^*, y^*)$ *du système (1.1) est dit hyperbolique si toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne* $D_f(x^*, y^*)$ $(F = (f_1, f_2))$ *associée à (1.1) en* M *ont la partie réelle non-nulle. Sinon, le point* M *est dit non-hyberbolique.*

   Un système différentiel peut admettre aucun, un seul ou plusieurs points stationnaires.

1.1.2 Stabilité des points stationnaires des systèmes linéaires

On considère l'équation différentielle de $\mathbb{R}^2$:

$$\dot{X} = AX \tag{1.2}$$

où $X = (x,y) \in \mathbb{R}^{k}$ et A est une matrice d'ordre 2 à coefficients constants.

Le point $(0,0)$ est toujours un point stationnaire du système (1.2).

Supposons que $det(A) \neq 0$; $\lambda = 0$ n'est pas une valeur propre de la matrice A. Ainsi, $(0,0)$ est l'unique point stationnaire du système (1.2).

La stabilité du point stationnaire $(0,0)$ dépend du signe des valeurs propres de la matrice A.

1. La matrice A admet deux valeurs propres λ_1, λ_2 réelles :

   — Si $\lambda_1 > 0$ *et* $\lambda_2 > 0$: l'origine est un noeud instable (répulsif).

   — Si $\lambda_1 < 0$ *et* $\lambda_2 < 0$: l'origine est un noeud instable (attractif).

   — Si $\lambda_1 > 0$ *et* $\lambda_2 < 0$: l'origine est un point selle (ou un col).

   Dans le cas réel, on rappelle que les signes de λ_1 et λ_2 se déduisent des signes de leur somme $\lambda_1 + \lambda_2 = tr(A)$ et de leur produit $\lambda_1 \times \lambda_2 = det(A)$.

2. La matrice A admet une valeur propre double λ réelle : l'origine est un noeud instable (resp. stable) lorsque $\lambda > 0$ (resp. $\lambda < 0$).

3. La matrice A admet deux valeurs propres complexes conjuguées $\lambda_1 = \alpha + i\beta$, $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ $(\alpha \in \mathbb{R}, \beta \in \mathbb{R}^*)$.

   — Si $\alpha > 0$, alors l'origine est un foyer instable.

   — Si $\alpha < 0$, alors l'origine est un foyer stable.

   — Si les deux valeurs propres sont purement imaginaires; $\alpha = 0$, alors l'origine est un centre.

   Dans le cas complexe, on rappelle que le signe de α se déduit du signe de $tr(A)$ puisque $2\alpha = tr(A)$.

La figure 1.1 récapitule les types possibles du système dynamique $\dot{X}(t) = AX(t)$ en fonction des valeurs de $tr(A)$ et $det(A)$.

- Les axes sont les droites d'équation $tr(A) = 0$ et $det(A) = 0$.

- La courbe séparatrice est la parabole d'équation $tr(A)^2 = 4.det(A)$.

1.1.3 Stabilité des points stationnaires des systèmes non linéaires

On considère l'équation différentielle suivante :

$$\dot{X} = F(X) \tag{1.3}$$

où $X \in \mathbb{R}^2$ *et* $F(X) = (f_1(X), f_2(X))$ est une fonction vectorielle non linéaire de R^2 dans R^2 qu'on suppose de classe $\mathbb{C}^1$ (pour garantir l'existence et l'unicité des solutions).

Soit $M = (x^*, y^*)$ un point stationnaire du système (1.3).

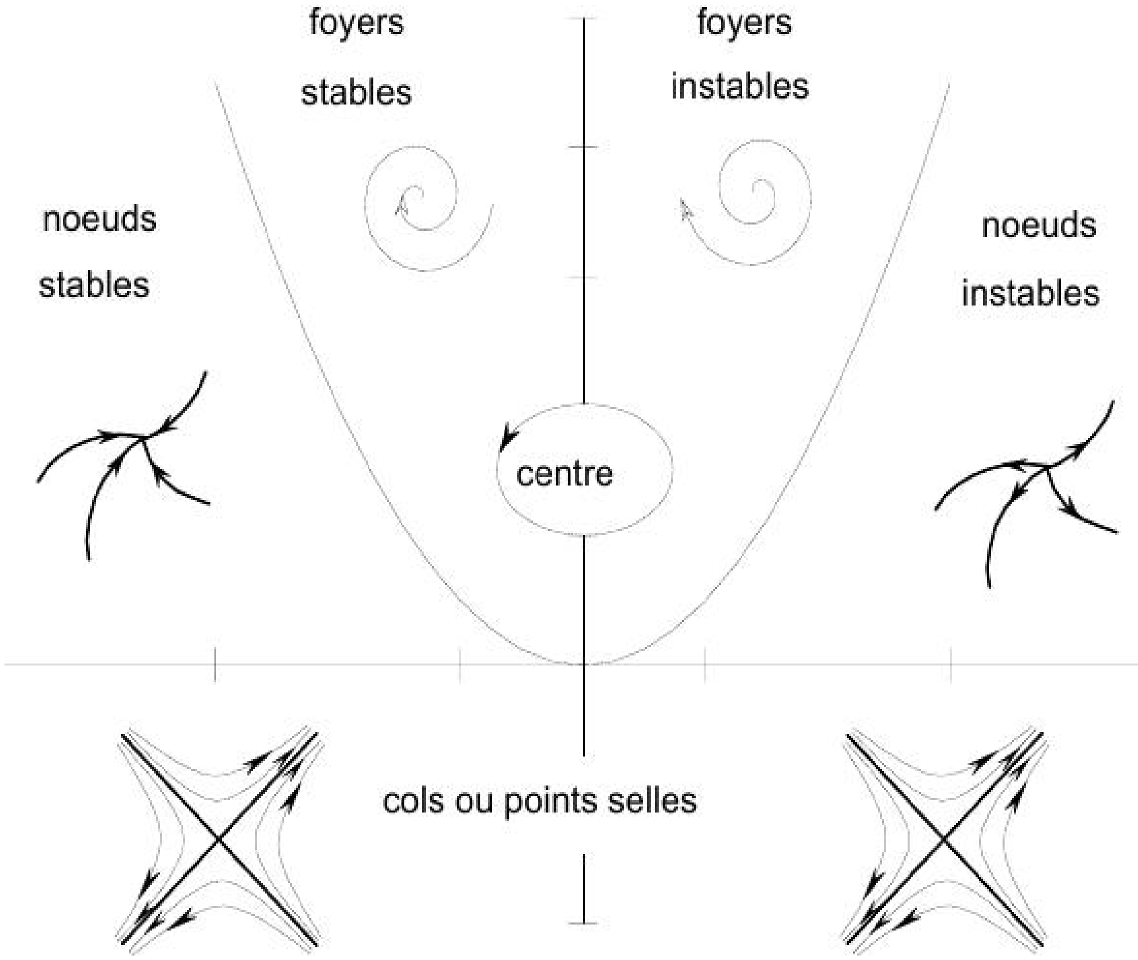

FIGURE 1.1 – Type du système dynamique $\dot{X}(t) = AX(t)$ en fonction de $tr(A)$ (en abscisse) et $det(A)$ (en ordonnée).

Pour savoir la nature du point stationnaire M, On linéarise le système (1.3) au voisinage de ce point, en utilisant le développement de Taylor, afin d'approcher le système non linéaire (1.3) par un système linéaire.

Premièrement, on doit translater le point stationnaire M à l'origine par le changement de variables :

$$\begin{cases} h = x - x^* \\ k = y - y^* \end{cases}.$$

Puisque on a

$$\begin{cases} \dot{h} = \dot{x} \\ \dot{k} = \dot{y} \end{cases}.$$

En remplacant dans (1.3), on obtient

$$\begin{cases} \dot{h} = f_1(x, y) \\ \dot{k} = f_2(x, y) \end{cases}.$$

Ceci est équivalent à

$$\begin{cases} \dot{h} = f_1(x^* + h,\ y^* + k) \\ \dot{k} = f_2(x^* + h,\ y^* + k) \end{cases}.$$

Le développement de Taylor au voisinage du point (x^*, y^*) des deux fonctions f_1 et f_2 donne

$$\begin{cases} \dot{h} = f_1(x^*, y^*) + \frac{\partial f_1}{\partial x}(x^*, y^*)h + \frac{\partial f_1}{\partial y}(x^*, y^*)k + R_1(h, k), \\ \\ \dot{k} = f_2(x^*, y^*) + \frac{\partial f_2}{\partial x}(x^*, y^*)h + \frac{\partial f_2}{\partial y}(x^*, y^*)k + R_2(h, k). \end{cases} \tag{1.4}$$

où les restes $R_1(h, k), R_2(h, k)$ sont des fonctions négligeables au voisinage de $(0, 0)$ devant les termes de degrés 1 en h et k lorsque ceux ci ne sont pas nuls.

On pose

$$a = \frac{\partial f_1}{\partial x}(x^*, y^*), \qquad b = \frac{\partial f_1}{\partial y}(x^*, y^*), \qquad c = \frac{\partial f_2}{\partial x}(x^*, y^*), \qquad d = \frac{\partial f_2}{\partial y}(x^*, y^*).$$

Soit le système différentiel linéaire suivant :

$$\begin{cases} \dot{h} = ah + bk \\ \dot{k} = ch + dk \end{cases} \tag{1.5}$$

Le système (1.5) s'écrit aussi sous la forme :

$$\dot{H} = JH \tag{1.6}$$

où $H = (h,k)$ et $J = D_f(x^*,y^*)$ qui est la matrice jacobienne de F au point (x^*,y^*). Le système (1.6) est appellé le linéarisé du système (1.3).

Le comportement du système (1.3) est donné par le théorème de Hartman-Grobman ci-dessous. On suppose que $M = (0,0)$ et $J = D_F(0,0)$.

Théorème 1.1.2. *[4][Théorème de Hartman-Grobman.] Si la matrice Jacobienne J n'admet aucune valeur propre de partie réelle nulle, alors les deux systèmes (1.3) et (1.6) sont topologiquement conjugués.*

Autrement dit, si le point stationnaire du linéarisé (1.6) du système (1.3) est stable (resp. instable) alors le point stationnaire du système non linéaire est aussi stable (resp. instable).

Si la matrice J admet une valeur propre de partie réel nulle, alors les comportements qualitatifs des solutions des deux systèmes (système non linéaire et son système linèarisé) au voisinage des points stationnaires peuvent être complètement différents.

Remarque 1.1.3. *Dans le cas d'un centre ($Re(\lambda) = 0$) pour le système (1.6), le point stationnaire du système (1.3) est soit un centre, soit un foyer. Pour trouver sa nature il faudra faire une étude plus poussée.*

Exemple 1.1.4.

$$\begin{cases} \dot{x} = -y - x(x^2 + y^2) \\ \\ \dot{y} = x - y(x^2 + y^2) \end{cases} \tag{1.7}$$

$(0,0)$ *est un point stationnaire de système (1.7).*

La linéarisation du système (1.7) montre que l'origine est un centre, mais l'étude de ce système montre que l'origine est un foyer stable. En effet, par passage aux coordonnées polaires, le système (1.7) devient :

$$\begin{cases} \dot{r} = -r^3 \\ \dot{\theta} = 1 \end{cases} .$$

On a θ croissant et tend vers l'infini quand t tend vers l'infini, et r est décroissant. Ceci signifie que l'origine est un foyer stable.

1.2 Modélisation

La modélisation est le processus de représentation d'un système réel à l'aide de concepts mathématiques, de formules et d'équations. En utilisant des modèles, nous pouvons analyser et comprendre le comportement d'un système, prédire son évolution future et évaluer l'impact de différentes variables et paramètres.

En ce qui concerne la dynamique des populations, la modélisation permet de décrire et d'étudier les changements de taille et de structure d'une population au fil du temps. Les systèmes dynamiques continus sont un outil couramment utilisé pour modéliser la dynamique des populations. Ils reposent sur des équations différentielles ou des systèmes d'équations différentielles qui décrivent l'évolution continue des variables de population en fonction du temps.

Dans un modèle de dynamique des populations basé sur des systèmes dynamiques continus, les variables représentent généralement la taille de la population ou les taux de croissance ou de décès, et les équations différentielles décrivent comment ces variables changent au fil du temps en fonction de divers facteurs, tels que les taux de reproduction, les migrations, les interactions avec l'environnement, etc.

La modélisation des populations à l'aide de systèmes dynamiques continus permet d'étudier de nombreux aspects de la dynamique des populations, tels que la croissance, l'extinction, les interactions entre différentes espèces, etc.

Chapitre

2

Modèles continus pour une seule population

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à la dynamique de population isolée. Plus précisément, nous allons nous intéresser aux modèles de Malthus et de Verhulst.

2.1 Croissance

Un modèle démographique consiste en la description mathématique de la dynamique d'une population. L'effectif d'une population varie avec le temps, L'objectif est de parvenir à définir une fonction du temps qui représente le mieux possible cet effectif. Le modèle sera d'autant meilleur qu'il restera proche des données réelles.

Pour décrire l'évolution démographique d'une population, nous avons besoin tout d'abord de choisir le modèle qui convient le mieux : modèle de croissance discrète ou modèle de croissance continue.

2.1.1 Croissance discrète.

De nombreux êtres vivants ont un mode de reproduction rythmé par des cycle disjoints (et pas nécessance annuels) : de telles populations suivent une une croissance discrète. Pour de telles populations, les effectifs sont donc les éléments d'une suite (u_n) dont les termes u_k, u_{k+1} représentent les effectifs de la population respectivement à l'année k et à l'année $k+1$.

Exemple 2.1.1. *Les coquelicots produisent des graines en été, puis meurent (figure 2.1). Les graines passent l'hiver en vie ralentie, et une nouvelle population voit le jour au printemps suivant par germination de ces graines.*

2.1.2 Croissance continue.

De nombreuses espèce ont une croissance différente. Les générations peuvent se recouvrir. Les adultes ne meurent pas nécessairement tous au cours de l'année k et la population à l'année $k+1$ comprend des individus nés cette année-là, ainsi que d'autre individu nés à l'année k,... Il y a donc superposition de plusieurs cycles, ce qui rend difficile l'approche par une suite.

Exemple 2.1.2. *Considérons la croissance de la population d'éléphants dans un parc. En* 1905*, à la création du parc, seuls* 5 *éléments étaient répertoriés. La création du parc a permis la protection de ces éléphants et leur population a augmenté (figure 2.2).*

Au cours d'une première phase, la population croît. À partir d'une certaine densité de population, la croissance diminue puis s'annule.

Ainsi, le taux de croissance dépend de l'effectif de la population (L'effectif de la population est un nombre d'individus N qui varie en fonction du temps t. Le taux de croissance de la population est alors la dérivée de cette fonction par rapport au temps $N'(t)$ que l'on pourra noter dN/dt). Autrement dit, il y a une relation entre la valeur de $N'(t)$ et la valeur de $N(t)$. Une telle relation définit une équation différentielle.

La solution d'une équation différentielle permet de connaître le comportement du système étudié et de prévoir son évolution dans le temps.

2.2 Modèle de Malthus

2.2.1 Hypothèse de malthus

L'hypothèse de Thomas Malhus (économiste britannique, 1798) est simple. Il s'agit de considérer que la production de nouveaux individus est proportionnelle au nombre d'individus présents.
En effet, pendant un intervalle de temps Δt, la variation ΔN de la population est donnée par la différence entre les naissances et les morts :

$$\Delta N = (B - D)\Delta t \tag{2.1}$$

avec B les naissances par unité de temps et D les morts par unité de temps.
On a considéré que le nombre de naissances est proportionnel à l'effectif de la population : $B = b.N$, de même que le nombre de morts : $D = d.N$

$$\Delta N = (b - d)N(t)\Delta t \tag{2.2}$$

avec b la natalité et d la mortalité.
Quand Δt tends vers 0, on obtient :

$$\begin{aligned} N' = \frac{dN}{dt} &= (b - d).N(t) = rN(t) \\ N'(t) &= rN(t) \qquad (2.3) \end{aligned}$$

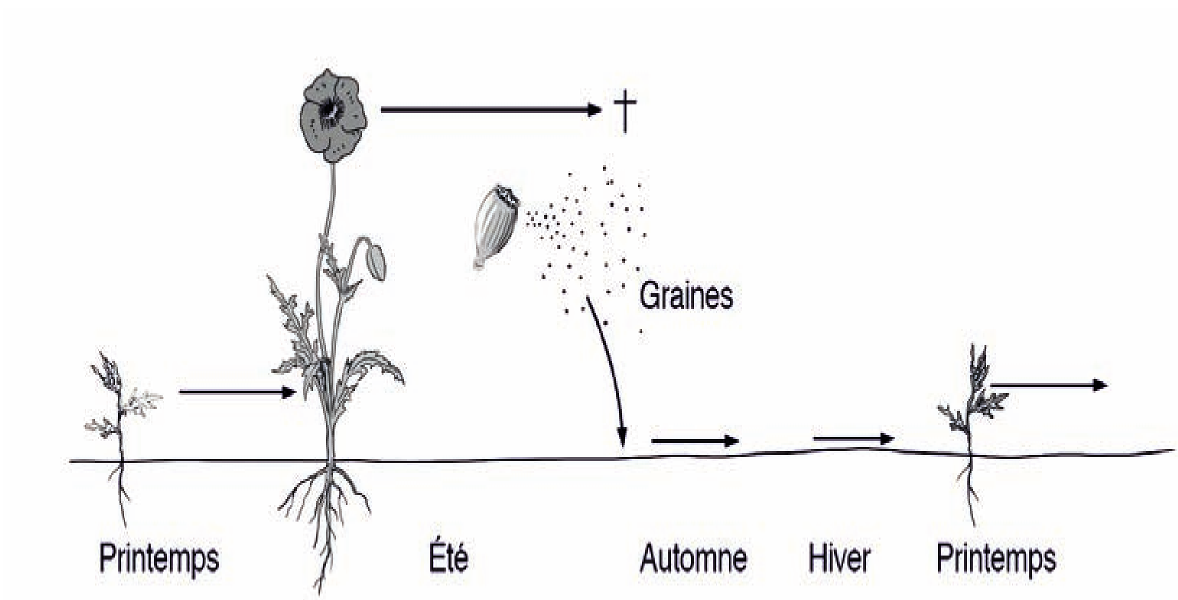

FIGURE 2.1 – Cycle biologique d'un coquelicot.

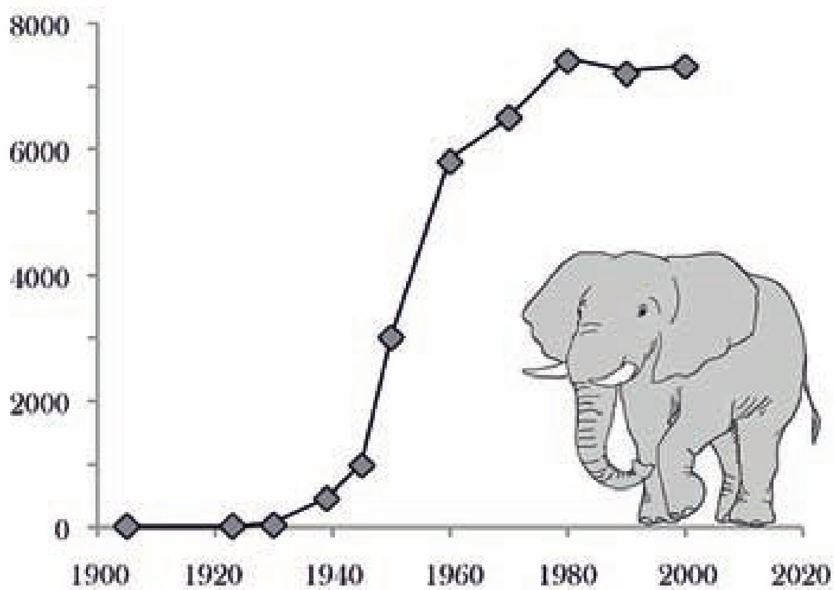

FIGURE 2.2 – Évolutions d'une population d'éléphants.

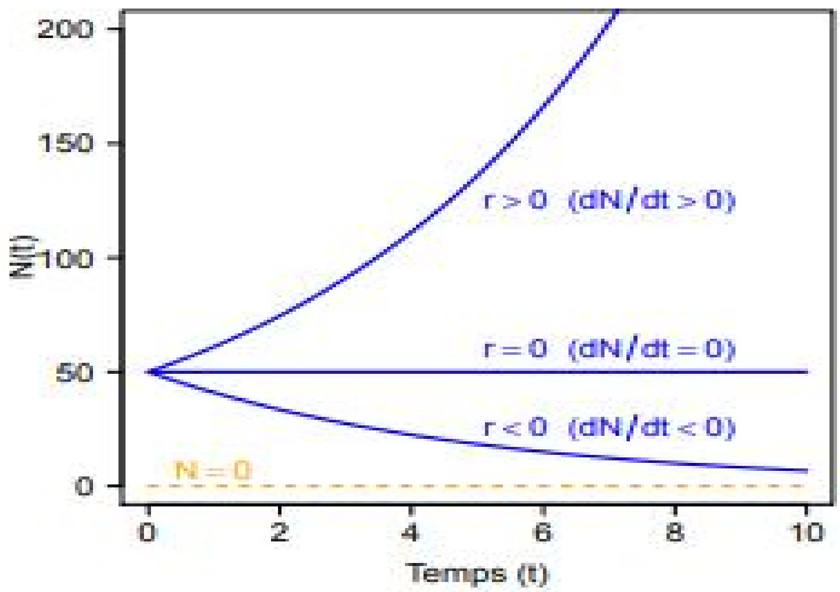

Figure 2.3 – Dynamique du modèle malthusien.

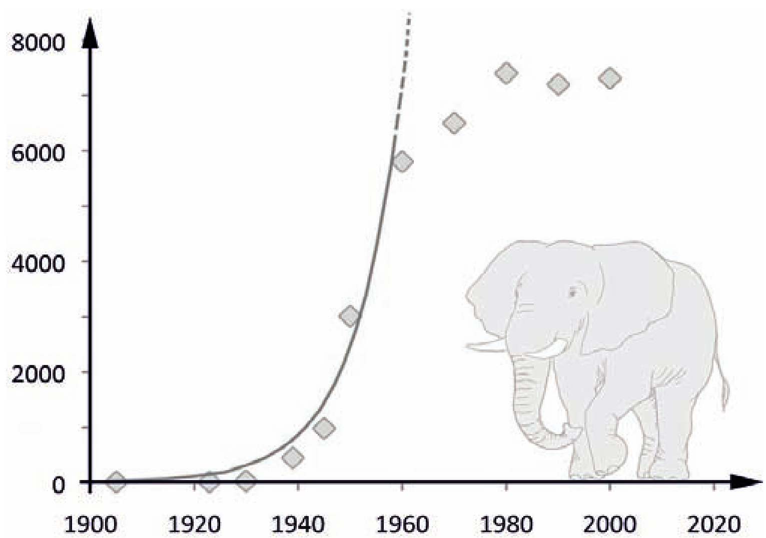

Figure 2.4 – Ajustement du modèle de Malthus à la croissance d'une population d'éléphants.

Avec $r = b - d$ le taux apparent d'accroissement de la population.
Il s'agit du "nombre" de nouveaux individus que peut produire en moyenne chaque individu de la population par unité de temps.
La quantité $N'(t)/N$ s'appelle "taux de croissance per capita", et dans le cas du modèle de Malthus, ce taux de croissance per capita est une constante.

2.2.2 Stabilité des points d'équilibre

La solution de l'équation différentielle (2.3) est :

$$N(t) = N_0.e^{rt} \tag{2.4}$$

N_0 est la valeur initiale de N, pour $t = 0$.

Le modèle admet un seul point d'équilibre $N^* = 0$.

On pose $f(N) = rN$, par dérivation on obtient :

$$f'(N) = r,$$

Comme

$$f'(0) = r > 0,$$

le point d'équilibre $N^* = 0$ est un point d'équilibre instable.
Par conséquent, ce modèle prévoit trois types de comportement (figure 2.3) :

— Si $r > 0$, la population croît exponentiellement vers une densité infinie (explosion de la population) ; $N(t) \to \infty$ quand $t \to \infty$.

— Si $r < 0$, la population décroît exponentiellement vers une densité nulle (extinction de la population) ; $N(t) \to 0$ quand $t \to \infty$.

— Si $r = 0$, la population reste à une densité constante (l'évolution de la population est stationnaire pour n'importe quelle condition initiale) ;
$N(t) = N_0, \quad \forall t \geqslant 0$.

2.2.3 Implications pour le modèle malthusien.

D'un point de vue biologique, l'hypothèse sur laquelle Malthus a basé son modèle proposé peut être valide pour une courte période, (bon ajustement aux premiers temps d'installation d'une population (figure 2.4)), mais elle est irréaliste à long terme (très éloigné de la réalié), puisque l'environnement ne peut pas supporter un nombre d'individus au-delà d'une certaine limite, pour éviter et résoudre ce problème, Verhulst a proposé son modèle.

2.3 Modèle de Verhulst

2.3.1 Hypothèses de Verhulst

L'objectif du modèle de Pierre-François Verhulst (mathématicien belge, 1838) est de prendre en compte les ressources du milieu qui étant limitées.
L'idée est de construire un modèle qui tend vers le modèle de Malthus lorsque les densités de population sont très faibles mais qui s'en éloigne lorsque la densité augmente. Il s'agit donc de ne plus prendre un taux de croissance per capita constant, mais une fonction $c(N)$ variable selon la valeur de N.

$$\frac{dN}{dt} = c(N)N \tag{2.5}$$

où $c(N)$ est donc le taux de croissance per capita.
La construction du modèle revient donc à construire l'expression de $c(N)$, ce qui peut se faire en construisant une fonction g telle que :

$$\text{Taux de croissance} = c(N) = r.g(N)$$

On définit g comme une fonction linéaire de N qui s'annule pour $N = K$ et qui vaut 1 lorsque $N = 0$, ce qui donne :

$$g(N) = (1 - \frac{N}{K}). \tag{2.6}$$

Donc,

$$c(N) = r.(1 - \frac{N}{K}).$$

Le modèle de Verhulst s'écrit :

$$\frac{dN}{dt} = r.(1 - \frac{N}{K}).N \tag{2.7}$$

où r est le taux de croissance per capita optimal et K la capacité de charge du milieu.

2.3.2 Stabilité des points d'équilibre

L'équation (2.7) a une solution facile à trouver avec le changement de variable $X = \frac{1}{N}$ (avec $N > 0$). Cela signifie que l'on considère la fonction $X(t) = \frac{1}{N(t)}$. Cela transforme l'équation (2.7) en

$$X'(t) = r.(X - \frac{1}{K})$$

dont les solutions sont les fonctions de la forme :

$$X(t) = \lambda.e^{-rt} + \frac{1}{K}$$

En revenant à $N(t) = \frac{1}{X(t)}$ et en considérant la condition initiale $N(0) = N_0$:

$$N(t) = K\frac{1}{1 + (\frac{K}{N_0} - 1)e^{-rt}} \tag{2.8}$$

On peut aussi écrire :

$$N(t) = \frac{N_0 e^{rt}}{1 + \frac{N_0}{K}(e^{rt} - 1)} \tag{2.9}$$

Cette fonction s'appelle la fonction logistique et le modèle est connu sous ce nom.

Pour différentes valeurs de la population initiale N_0, l'allure de la courbe logistique varie (figure 1.10).

Pour $N_0 > K$, l'effectif est en surpopulation, la croissance est négative, et la population diminue pour se stabiliser à la valeur K.

Pour $N_0 < \frac{K}{2}$, la courbe présente un point d'inflexion à l'ordonnée $N = \frac{K}{2}$. En effet, lorsque N est égal à $\frac{K}{2}$, la dérivée $\frac{dN}{dt}$ est maximale.

Pour $\frac{K}{2} < N_0 < K$, la courbe est croissante et ne passe pas par un point d'inflexion.

La dynamique d'une population présente un état stationnaire lorsque

$$N'(t) = 0.$$

Dans le cas du modèle logistique, l'équation (2.7) montre que cela est réalisé pour

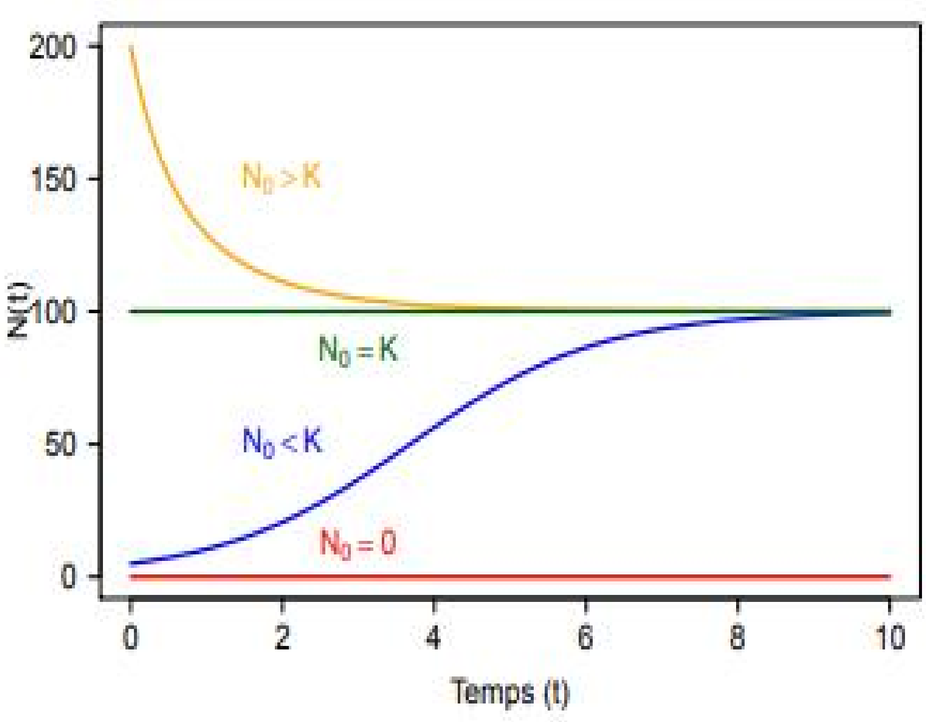

Figure 2.5 – Différentes courbes logistiques selon la valeur de N_0.

$$N_0^* = 0 \quad et \quad N_1^* = K.$$

La signification biologique des ces états stationnaires est :

— $N = 0$ correspond à l'absence de tout individu, on aurait du mal à imaginer que la population puisse croître (ou décroître).

— $N = K$ correspond à la saturation du milieu avec une mortalité telle qu'elle compense exactement la natalité (d'où la valeur nulle de dN/dt).

Un état stationnaire est dit stable si une petite variation de l'effectif autour de cet état est compensée par le système, le faisant revenir à l'état stationnaire. L'équation (2.7) peut s'écrire sous la forme :

$$N' = f(N)$$

avec, dans le cas du modèle logistique :

$$f : \mathbb{R} \to \mathbb{R}$$

$$x \to f(x) = r(1 - \frac{x}{K})x.$$

Si n est une petite variation de l'effectif au voisinage de la valeur N^*, on écrit :

$$N = N^* + n.$$

Donc,

$$\frac{dn}{dt} = \frac{dN}{dt} = f(N) = f(N^* + n)$$
$$\frac{dn}{dt} = f(N^* + n)$$

Par passage au développement limité au voisinage de N^*, on obtient :

$$\frac{dn}{dt} \approx f(N^*) + n.f'(N^*) \quad avec \quad f(N^*) = 0,$$

par définition de N^*.

$$\frac{dn}{dt} = \lambda n \text{ où } \lambda = f'(N^*)$$

Donc,

$$n = ce^{\lambda t} \text{ où } c = n(0).$$

On analyse la valeur de $\lambda = f'(N^*)$ (valeur propre du système) pour voir de quelle manière n évolue au cours du temps.

— Si $\lambda = f'(N^*) > 0$, alors l'équilibre est instable. En effet, n suit une exponentielle croissante. $f'(N^*) > 0$ signifie que, au voisinage de N^*, f est croissante. Si N augmente, alors $f(N)$ augmente et devient positive (on a que $f(N^*) = 0$). Ainsi, $N'(t)$ est positif, ce qui fait augmenter N.
Symétriquement, N diminue au voisinage de N^*.

— Si $\lambda = f'(N^*) < 0$, alors l'équilibre est stable. En effet, n suit une exponentielle décroissante. On montre par le même raisonnement que si N augmente, alors il tend à diminuer (et revient à N^*) et si N diminue, alors il augmente (et revient à N^*).

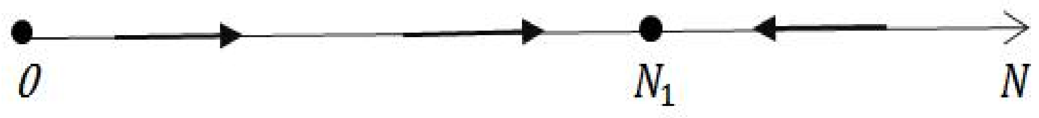

FIGURE 2.6 – Stabilité du point $N_1^* = N_1 = k$ et instabilité du point $N_0^* = 0$.

Dans le cas du modèle logistique qui nous intéresse, la fonction f et sa dérivée f' sont :

$$f(x) = rx - \frac{rx^2}{K} \quad \text{et donc} \quad f'(x) = r - \frac{2rx}{K}.$$

Avec

$$N_0^* = 0 \;\; et \;\; N_1^* = K,$$

on obtient :

$$f'(N_0^*) = r \;\; et \;\; f'(N_1^*) = -r \quad avec \quad r > 0.$$

Le point stationnaire $N_0^* = 0$ est donc instable : s'il n'y a aucun individu, l'état est bien stationnaire, mais dès que des individus sont introduits dans le système, ils se reproduisent et s'éloignent de cet état.

Le point stationnaire $N_1^* = K$ est stable : lorsque le milieu est saturé, si la population augmente encore, alors la mortalité l'emporte sur la natalité et la population diminue. Si la population vient à baisser, alors il n'y a plus saturation et la population peut à nouveau augmenter.

Les points d'équilibre sont les points d'intersection du graphe de $\frac{dN}{dt}$ en fonction de N, avec l'axe des abscisses (figure 2.6).

On représente sur l'axe des abscisses et au voisinage de chacun des points d'équilibre (à droite comme à gauche de chaque point) une flèche vers la droite si $\frac{dN}{dt}$ est positive et une flèche vers la gauche si dN/dt est négative.

Un point sur lequel les deux flèches convergent est un équilibre stable (c'est le cas de N_1^*) et un point duquel divergent les deux flèches est un équilibre instable (c'est le cas de N_0^*).

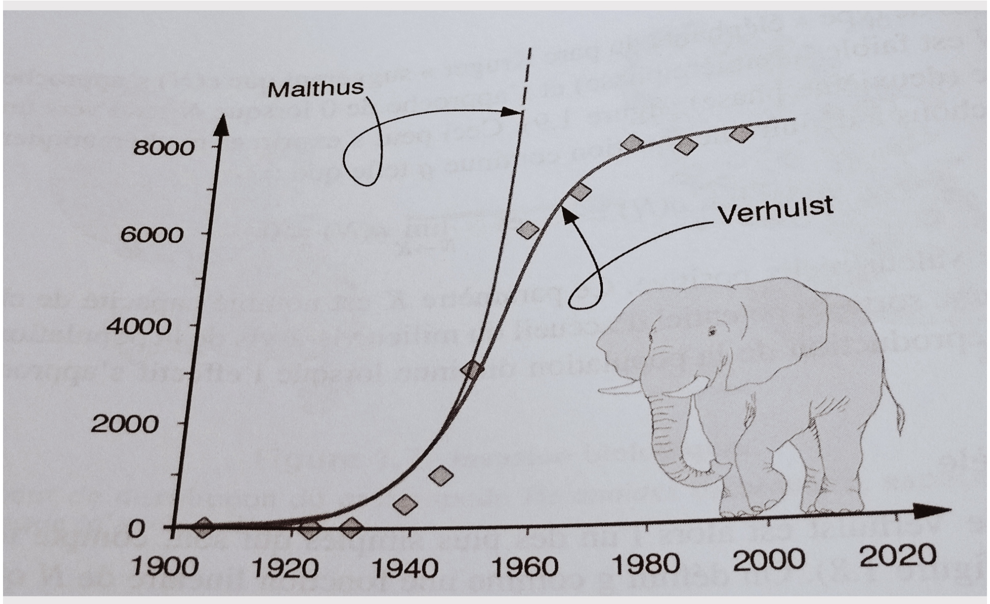

FIGURE 2.7 – Comparaison du modèle de Malthus et du modèle logistique.

2.4 Comparaison du modèle de Malthus et du modèle logistique

D'après la figure 2.7, le modèle de Malthus conduit à une explosion de la population. En revanche, selon le modèle logistique, la taille de la population va se stabiliser et converger vers une taille maximale en fonction du milieu, ce qui décrit mieux la réalité.

Ces modèles sont simples, mais ils révèlent la possibilité d'une modélisation mathématique des processus biologiques, et ils nous montrent une première façon de procéder.

Le modèle de Verhulst a ensuite été largement modifié et complété. Il constitue le cadre de base de la plupart des modèles démographiques, y compris les plus complexes, ce qui révèle en quelque sorte sa robustesse.

Chapitre 3

Modèle d'interaction de type proie-prédateur

Nous avons vu la dynamique d'une population isolée et nous nous intéressons dans ce chapitre à la dynamique de deux populations en interaction. Plus précisément, nous allons nous intéresser au modèle de Lotka-Volterra.

3.1 Modèle continu de Lotka-Volterra

Ce modèle a été énoncé indépendamment en 1925 et en 1926 par Alfred James Lotka, mathématicien américain, et Vito Volterra, mathématicien italien.

Le modèle de Lotka-Volterra s'écrit :

$$dN/dt = N(t).(\alpha - \beta.P(t)) \tag{3.1}$$

$$dP/dt = P(t).(\gamma.N(t) - \delta) \tag{3.2}$$

où $N(t)$ représente la population de proies et $P(t)$ la population de prédateurs.

Avec les changements de variable suivants :

$$u(\tau) = \frac{\gamma.N(t)}{\delta}$$
$$v(\tau) = \frac{\beta.P(t)}{\alpha}$$
$$\tau = \alpha t.$$

$A = \delta/\alpha$, nous obtenons la transformation du système suivante :

$$\begin{aligned} du/d\tau &= f(u,v) = u.(1-v) \\ dv/d\tau &= g(u,v) = A.v.(u-1) \end{aligned} \tag{3.3}$$

3.1.1 Signification biologique

— Les proies ne sont pas sensibles à la densité de population. En effet, si l'on suppose une absence de prédateur ($P = 0$), alors la proie seule suit un modèle malthusien avec α le taux de croissance par per capita. Cela peut être considéré comme une simplification excessive.

  En cas de forte pression de prédation, on peut considérer que les proies sont systématiquement maintenues loin de la saturation du milieu, ce qui justifie l'absence d'un terme de mortalité de type $-N/K$ selon la densité. On a donc dN/dt qui s'exprime selon un modèle malthusien corrigé d'un terme de mortalité dû à la seule prédation.

  Le paramètre β représente le taux de proies prises par le prédateur.

— Le paramètre δ représente la mortalité des prédateurs en l'absence de proies et le paramètre γ représente le taux de reproduction des prédateurs en fonction de la quantité de proies consommées. Ainsi, dY/dt est exprimé comme une croissance indexée sur les proies et la mortalité liée à la famine.

— On peut aussi considérer que dans ce système il a un transfert d'énergie des proies vers les prédateurs : lorsque $\beta.N(t).P(t)$ est prélevé sur les proies, alors $\gamma.N(t).P(t)$ est apporté aux prédateurs.

Exemple 3.1.1. *Les pêcheurs de la Méditerranée attrapent des sardines et des requins. Les requins se nourrissent de sardines, et les sardines mangent des petits organismes en quantité suffisante.*

Les pêcheurs ont constaté que les stocks de sardines et de requins varient de manière cyclique dans le temps, avec la même fréquence, mais leurs cycles sont déséquilibrés.

Le modèle de Lotka-Volterra suivant décrit ce phénomène.

$$\begin{aligned} N'(t) &= \alpha N(t) - \beta N(t)P(t) \\ P'(t) &= \gamma N(t)P(t) - \delta P(t) \end{aligned}$$

où

— $N(t)$: *population de requins à l'instant* t.

— $P(t)$: *population de sardines à l'instant* t.

— *Les deux termes*

$$-\beta N(t)P(t) \quad et \quad \gamma N(t)P(t)$$

correspondent à des termes d'interaction entre les deux espèces. Si ces termes n'étaient pas là, les sardines proliféreraient suivant le modèle de Malthus, alors que les requins s'éteidraient.

— *Si une activité de pêche est pratiquée, les taux de mortalité des sardines et des requins augmentent du même montant. Le système initial (Lotka-Volterra sans pêche) devient (Lotka-Volterra avec pêche)*

$$N'(t) = \alpha N(t) - \lambda N(t) - \beta N(t)P(t)$$
$$P'(t) = \gamma N(t)P(t) - \delta P(t) - \lambda P(t).$$

3.1.2 Stabilité des points d'équilibre

Il y a deux points d'équilibre :

$$(u_1^*, v_1^*) = (0,0) \quad et \quad (u_2^*, v_2^*) = (1,1).$$

Autrement dit,

$$N_1^* = P_1^* = 0 \;\; et \;\; N_2^* = \delta/\gamma, \; P_2^* = \alpha/\beta.$$

Les isoclines-zéros sont tout autant facile à définir, ce sont les droites verticales $u = 0 \;\; et \;\; u = 1$ et les droites horizontales $v = 0 \;\; et \; v = 1$.

Nous évaluons la stabilité. Dans un premier temps, nous linéarisons le système au voisinage d'un point d'équilibre, ce qui nous donne une matrice jacobienne :

$$M_j = \begin{pmatrix} 1 - v & -u \\ Av & A(u-1) \end{pmatrix} \tag{3.4}$$

Les valeurs propres de cette matrice aux différents points d'équilibre nous renseignent sur la stabilité de ces équilibres.

— Pour le point fixe $(0,0)$:

$$M_j(0,0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -A \end{pmatrix} \tag{3.5}$$

Les valeurs propres de cette matrice sont

$$1 \quad et \quad -A.$$

Le point $(0,0)$ est donc instable (l'une des valeurs propres est positive) et il s'agit d'un point selle.

— Pour le point fixe (1.1), on a :

$$M_j(1,1) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ A & 0 \end{pmatrix} \tag{3.6}$$

Les valeurs propres sont des imaginaires purs :

$$\lambda_1 = i\sqrt{A} \quad et \quad \lambda_2 = -i\sqrt{A}.$$

Cela signifie que le point $(1,1)$ est un centre.

Les trajectoires stables sont des cycles autour du point $(1,1)$.

Conclusion

En conclusion, la dynamique des populations est un domaine clé pour comprendre l'évolution et les interactions au sein des écosystèmes. Les modèles de Malthus, Verhulst et Lotka-Volterra sont des outils importants pour décrire les variations de taille et de structure des populations, en tenant compte des facteurs limitants et des interactions entre espèces. Ce mémoire vise à explorer les applications des systèmes dynamiques continus dans ce domaine de recherche.

Bibliographie

[1] Bruno Anselme, "Biomathématiques : Outils, méthodes et exemples", Dunod, Paris, 2015.

[2] Charles- Michel MARLE, " SYSTEMES DYNAMIQUES : Une introduction", Ellipses Edition Marketing S.A., 2003.

[3] Inela Bensidhoum et Nadjet Chergui, " Modélisation et systèmes dynamiques ", mémoire de Master, Béjaïa, 2019.

[4] Jean-Louis Pac, "Systèmes dynamiques : Cours et exercices corrigés", Dunod, Paris, 2012, 2016.

[5] Jean Roux, "Systèmes dynamiques et méthodes de continuation : Applications en biologie et dynamique des populations", Ellipses.

[6] Pierre Auger, Christophe Lett and Jean-Christophe Poggiale, "Modélisation mathématique en écologie : Cours et exercices corrigés", Dunod, Paris, 2010.

[7] Robin Michard, "Systèmes dynamiques et évolution de populations", Mémoire d'initiation à la recherche, Paris.