**Chapitre 03 : Evolution déterministe d’un phénomène biologique**

1. **Qu’est ce qu’un phénomène déterministe ?**

Nous introduisons le problème à travers un exemple illustratif. Nous reprenons la méthodologie proposée dans l’introduction "modélisation" :

1. Etape 1 - Cadre et Problématique :

– Cadre : Des biologistes ont tenté d’acclimater le renne dans les îles de Beiring. Dans l’une d’elles, 21 individus furent introduits en 1911. En 1938, avant l’effondrement de la population, 2000 rennes furent dénombrés.

– Problématique : Quelle est l’évolution de la population de rennes sur cette île ?

2. Etape 2 - Hypothèses :

– Caractéristique de l’environnement des rennes :

La population étudiée vit sur un site isolé, comprenant des ressources suffisantes pour le développement de la population initiale de rennes. les ressources de l’île permettent à la population initiale de subsister sans contraintes.

– L’évolution des populations est de type déterministe.

3. Modélisation :

A partir de ces premières hypothèses, le problème de modélisation est alors de proposer une formalisation abstraite de la description suivante : "La population de rennes sur une île de Beiring évolue de manière déterministe, avec un effectif en 1911 de 21 individus et un effectif en 1938 de 2000 individus." On modélise l’effectif de la population par une fonction du temps y(t). A chaque instant t, y(t) représente le nombre de rennes.

1. **Equations différentielles et Champs de vecteurs**

**2.1 Dérivée et taux d’accroissement**

Soit y(t) une fonction dérivable sur R. Le taux d’accroissement d’une fonction y(t) en un point

t0 est :

$$y^{'}\left(t\_{0}\right)=\lim\_{h\to 0}\frac{y\left(t\_{0}+h\right)-y(t\_{0})}{h}$$

Le taux d’accroissement représente la dérivée de la fonction y au point t0.

Interprétation :

La formule du taux d’accroissement conduit à l’interprétation suivante de la notion de dérivée :

"Lorsque je suis à l’instant t, de combien ma fonction y va augmenter entre l’instant t et l’instant suivant." La représentation graphique de cette affirmation est la tangente. Au point d’abscisse ti, la tangente à la courbe y(t) est donné par l’équation suivante :

$$f\left(t\right)=y^{'}\left(t\_{i}\right)\left(t-t\_{i}\right)+y(t\_{i})$$

La dérivée représente la pente de la tangente. On peut alors comprendre les deux interprétations

suivantes :

– La dérivée y′(ti) représente l’accroissement instantanée de la courbe y(t) au point d’abscisse

ti.

– La tangente d’une courbe au point d’abscisse ti est une approximation linéaire de la courbe

en ce point.

**2.2 Equation différentielle du premier ordre**

2.2.1 Définition

Une équation différentielle est une équation du type :

$$y^{'}=F[y]$$

On peut noter aussi cette équation :

$$\frac{d\left(y\right)}{d\left(t\right)}\left(t\right)=F[y\left(t\right)]$$

Cette seconde notation permet de bien avoir à l’esprit que y et y′ sont des fonctions du temps.

Cette équation a pour solution une fonction y(t) dérivable qui vérifie cette relation en tout point

t. La condition initiale de la solution y(t), notée y(0), est une constante à préciser. En général,

une équation différentielle a une infinité de solutions.

Interprétation :

– y′ et y sont des fonctions du temps.

– F(y) est une fonction de y.

y joue ainsi le rôle soit de variable, soit de fonction suivant le point de vue que l’on prend. Dans

l’étude d’une équation différentielle ordinaire, les deux graphiques suivants nous intéresseront :

– Le graphique de la fonction y(t) en fonction du temps t.

– Le graphique de la fonction F(y) en fonction de la variable y.

**équation différentielle linéaire**

Cette catégorie d’équation différentielle est de la forme :

$$y^{'}=ay+b$$

Les équations différentielles linéaires sont de type exponentielle. L’ensemble des solutions vérifiants cette équation est :

$$y\left(t\right)=y\left(0\right)e^{at}-\frac{b}{a}$$

L’ensemble des solutions dépend de la valeur initiale de la population. La condition initiale pouvant prendre une infinité de valeurs, l’ensemble des solutions est infini. Dans le cas des populations, les possibilités de conditions initiales sont restreintes à R+

**2.3 Etude qualitative : les équilibres**

L’étude qualitative d’une équation différentielle consiste à décrire l’évolution de la population y(t) en fonction de sa population initiale y(0) grâce :

– Au signe de la dérivée y′ ou, de manière équivalente, au signe de F(y)) ;

– Aux équilibres de la dynamique de population ;

Nous donnons dans cette partie les définitions. Les études qualitatives des modèles dans la partie suivante serviront d’illustration des études qualitatives.

**Définition 1** : On appelle population d’équilibre un niveau y\* de population tel que son niveau reste stable au cours de temps :

$$y\left(t\right)=y\left(0\right)=y\*=constant$$

Théorème 1 : Soit y\* une population d’équilibre.

Si $F^{'}\left(y\*\right)<0 $: alors y\* est dit population d’équilibre stable.

Si $F^{'}\left(y\*\right)>0 $: alors y\* est dit population d’équilibre instable.

Si $F^{'}\left(y\*\right)=0 $: alors y\* est dit population d’équilibre ni stable ni instable

**En pratique :**

– Pour trouver les équilibres, on résoud l’équation F(y) = 0.

– Pour montrer la stabilité d’un équilibre y\*, on dérive la fonction F(y) en fonction de y. On

regarde ensuite le signe de F′(y\*) pour chaque équilibre.

Cas particulier : si F′(y\*) = 0, l’équilibre n’est ni stable, ni instable.

– On peut vérifier ces résultats sur le graphique de F(y) en fonction de y. En effet, les équilibres sont les points d’intersection de la courbe avec l’axe des abscisses. La stabilité des équilibres se déduit du signe de la courbe avant et après les équilibres : négatif puis positif équivaut à instable et positif puis négatif équivaut à stable.

**Interprétation :**

– Si un équilibre y\* est stable, toute population dont la taille initiale est proche de cet équilibre

Y\* tend vers cet équilibre.

– Si un équilibre y\* est instable, toute population dont la taille initiale est proche de cet

équilibre y\* s’éloigne de cet équilibre.

– Si F′(y\*) = 0 alors y\* est ni stable ni instable. Y\* est un extremum de la fonction F(y).

Si il s’agit d’un maximum de la fonction F(y) alors F(y) est négatif pour tout y proche de

Y\*. On en déduit que les populations d’effectif initial inférieur à y\* s’éloignent de y\* et les populations d’effectif initial supérieur à y\* tendent vers y\*. On peut faire un raisonnement symétrique dans le cas où il s’agit d’un minimum.

**Remarques** :

Effectuer une étude qualitative avant de tracer le champs de vecteur permet d’avoir une idée précise de la tendance du champs de vecteurs.

En effet : Pour une ordonnée y\* (y\* est un équilibre), les vecteurs vitesses correspondant sont horizontaux (par définition des équilibres).

La stabilité des équilibres permet de connaître le sens des vecteurs vitesses (mais pas le niveau de la pente !) entre les équilibres :

– Lorsque l’équilibre est instable, les vecteurs vitesses s’éloignent de l’équilibre. Lorsque l’équilibre est stable, les vecteurs vitesses tendent vers l’équilibre.

**2.4 Champs de vecteurs**

Un champ de vecteurs associé à une équation différentielle :

$$y^{'}=F[y]$$

est un graphe de deux dimensions (t, y(t)) représentant des vecteurs vitesses $\vec{v}=(h,hF\left(y\right))$

**2.5 Méthode d’Euler**

Lorsque le calcul explicite des solutions d’une équation différentielle n’est pas possible, il faut estimer numériquement celles-ci. La méthode d’Euler est la méthode la plus simple pour approcher la solution d’une équation différentielle. Cette méthode peut se comprendre facilement à partir du champs des vecteurs. Elle correspond à l’implémentation numérique de l’interprétation du champs de vecteurs selon la formule suivante :

Soit t0, t1, . . . , tn les instants successifs de pas de temps constant h = ti+1 − ti.

Une approximation de la dérivée de y au point d’abscisse ti est donnée par la formule suivante : y(ti+1) = y(ti) + hF (y(ti)) (1) avec h = ti+1 − ti.

La méthode d’Euler consiste alors, pour une condition initiale donnée et un pas de temps fixé à tracer une succession de segment selon la formule 1 :

**Initialisation :**

On part d’une condition initiale (t0, y(t0)). On choisit un pas de temps h.

**Itération i :**

A partir du point y(ti), on trace un segment de pente F(y(ti)). On arrête le segment au niveau

de l’abscisse ti+1.

**Stop :** lorsque la courbe est estimée sur l’intervalle souhaité (i.e. lorsque l’abscisse t est suffisament grand).

**Interprétation :**

– L’approximation sera d’autant meilleure que le pas de temps h sera petit (en fonction de

l’échelle de temps de notre population : s’il s’agit de rennes ou de bactéries, h petit n’a pas

la même signification).

– Attention : dans certains cas (complexes), cette méthode propose une approximation fausse.

Pour éviter une utilisation abusive de celle-ci, on complètera l’approximation numérique par

une étude qualitative de l’équation différentielle.

**3 .Modèle Malthusien**

**3.1 Modélisation**

En 1798, Malthus proposa un modèle pour étudier l’évolution de la population. L’hypothèse essentiel de son modèle est : Le taux de croissance est constant. L’équation différentielle associée est :

y′ = ry (2)

Si une population suit le modèle malthusien alors sa dynamique est donnée par l’équation différentielle 2 et une condition initiale y(0).

L’équation différentielle du modèle de Malthus est linéaire. L’ensemble des solutions explicites est connu : $y\left(t\right)=y(0)e^{rt}$

**3.2 Etude qualitative**

**Equilibres** :

– Si $r\ne 0$, cette équation possède un unique équilibre y\* = 0. En effet F(y) = ry = 0 ⇒ y = 0.

– Si r = 0 la dérivée est nulle. L’évolution de la population est stationnaire pour n’importe

quelle condition initiale.

Stabilité :

– Si $r\ne 0$, F′(y) = r.

– Si r > 0 alors la dérivée en y\* (F′(y\*) = r) est positive. L’équilibre est instable (les vecteurs

vitesses s’éloignent de l’équilibre). L’effectif de la population tend exponentiellement vers l’infini (explosion) pour n’importe quelle condition initiale strictement positive.

– Si r < 0 la dérivée en y\* (F′(y\*) = r) est négative. L’équilibre est stable pour n’importe quelle condition initiale. La population décroît avec un taux de croissance instantanée de r et disparaît rapidement.

**3.3 Interprétation**

Dans notre exemple, le modèle de Malthus semble à première vu adapté. Il génère une explosion de la population et propose une certaine dynamique pour cette explosion. Ce premier modèle simple fournit une modélisation pertinente de la dynamique de population.

Mais, comme tous modèles simples, il comporte des limites importantes. En voici quelques-unes :

– La capacité d’accueil de l’île à des limites biologiques (espaces, nourritures,...). Elle ne peut accueillir une population de rennes trop importante. Cette remarque est peut être à l’origine

de l’effondrement de la population peu de temps après le dernier relevé.

– Le taux de croissance n’est pas forcément constant : la présence de maladies, de prédateurs,... ont une influence importante et irrégulière sur la croissance d’une population.

**4 .Modèle Logistique**

**4.1 Modélisation**

Les modèles qui se sont développés sur la base du modèle Malthusien ont tenté de répondre à ces limites en proposant des équations différentielles plus complexes. Nous présentons dans cette partie le modèle logistique, qui apporte une solution à la capacité limite d’un environnement. En 1936, Verhulst revient sur la remarque suivante :

Dans le modèle de Malthus, une population peut croître indéfiniment.

Il remarque que cette conséquence est dans certains cas biologiquement innacceptable. Par exemple, l’île ne peut pas accueillir une population trop importante de rennes. Il propose alors une capacité maximale de population que l’environnement étudié est capable d’accepter. Cette capacité est appelée capacité biotique. On la notera K

L’équation différentielle du modèle logistique est alors :

$$y^{'}=F\left(y\right)=r\left(1-\frac{y}{k}\right)y$$

où r est le taux de croissance intrinsèque et K la capacité biotique.

**Illustration :**

Supposons que l’île a une capacité biotique de 3000 rennes.

Remarques : Le taux de croissance intrinsèque représente le taux de croissance si la capacité

biotique d’un environnement est infini (i.e. sans contrainte de capacité). Cette quantité est en général différente du taux de croissance.

Le taux de croissance n’est plus constant comme dans le modèle malthusien mais fonction de

l’effectif de la population $r\left(1-\frac{y}{k}\right)$

Le principe qui le dirige est le suivant : Si l’effectif est très faible par rapport à la capacité limite, alors la population évolue selon son taux de croissance intrinsèque. Plus l’effectif augmente, plus le taux de croissance diminue jusqu’à s’annuler lorsque l’effectif est égal à la capacité biotique de l’environnement.

**4.2 Etude qualitative**

**Equilibres :**

– Si r = 0 la dérivée est nulle. L’évolution de la population est stationnaire pour n’importe

quelle condition initiale.

– Si $r\ne 0$:

On obtient deux équilibres : y1\* = 0 et y2\* = K.

**Stabilité :**

Si $r\ne 0 $: $F^{'}\left(y\right)=r\left(1-\frac{2y}{k}\right)$

– Si r > 0 :

La dérivée en y1\* (F′(y1\*) = r) est positive. L’équilibre est instable (les vecteurs vitesses s’éloignent de l’équilibre).

La dérivée en y2\* (F′(y2\*) = −r) est négative. L’équilibre est stable (les vecteurs vitesses tendent vers cet équilibre).

– A l’inverse, si r < 0, y1\* est un équilibre stable et y2\* est un équilibre instable.

**Interprétation :**

On trouve alors le résultat suivant :

– Pour une condition initiale 0 < y(0) < K, la population tend vers l’équilibre stable (à définir en fonction du signe de r).

– Pour une condition initiale y(0) > K, la population initiale tend vers K si le taux de croissance est positif et tend vers l’infini si le taux de croissance est négatif.

Ce deuxième résultat est incohérent avec un taux de croissance intrinsèque négatif. Le modèle

logistique ne s’adapte pas à l’étude de population dont le taux de croissance intrinsèque est négatif.

**4.3 Interprétation**

Ce modèle permet de répondre en partie au problème de capacité maximum d’un environnement.

Attention : pour un taux de croissance intrinsèque négatif et une population initiale supérieure

à la capacité biotique, la modélisation mathématique du modèle logistique est incohérente par rapport à la réalité.

Nous proposons dans la partie exercices de modélisation d’autres types de modélisation important.

L’étude de ces modèles se déroule à chaque fois en trois étapes :

1. Proposer une modélisation cohérente en fonction de la problématique.

2. Effectuer l’étude qualitative (et tracer le champs de vecteurs si l’on souhaite connaître précisément l’allure des solutions).

3. Interpréter les résultats obtenus. Donner les avantages et inconvénients du modèle. Voir si l’on peut améliorer certaines hypothèses.