CH6 – Modèles de dynamique des populations

Plan du chapitre

1 Quelques mots sur la modélisation 2
A) Est-ce que la modélisation est une discipline mathématique ? . 2
B) Qu'est-ce qu'un modèle ? 2
C) À quoi sert un modèle ? 2
D) Quelles sont les qualités attendues d'un modèle ? 2
2 Modèles à temps discret / continu 2
A) Grandeurs étudiées 3
B) Modèle mathématique 3
C) Choix du modèle 3
3 Les toy-models à connaître 5
A) Modèle malthusien (Malthus 1798) 5
B) Modèle logisitque (Verhulst 1840) 6
C) Modèle de Gompertz (1825) 7
4 Choisir un modèle discret ou continu ? 7

Liste des définitions

Déf.1 Modèle mathématique 3
Déf.2 Point d'équilibre du modèle 4
Déf.3 Toy-model 5

Liste des techniques de base

T1. Interpréter un modèle 4

1 Quelques mots sur la modélisation

A) Est-ce que la modélisation est une discipline mathématique ?

Pas vraiment. Elle mobilise certes des compétences mathématiques, mais on peut être un excellent mathématicien et être un mauvais modélisateur. Inversement, on peut être un très bon modélisateur avec de modestes compétences mathématiques.

B) Qu'est-ce qu'un modèle ?

Voir déf.1

C) À quoi sert un modèle ?

Un modèle sert à *expliquer* les variations d'une (ou de plusieurs) grandeur(s) d'intérêt, mettons $y_1, \dots, y_n$ en fonction de grandeurs qu'on *juge* (assez subjectivement) *explicatives*. C'est dans ce choix de variables que réside une des compétences du modélisateur : sélectionner les paramètres/grandeurs explicatives pertinentes $g_1, \dots, g_p$ (et cette pertinence n'est en *aucun cas* en rapport avec les mathématiques) et proposer un mécanisme f tel que les grandeurs mesurées produisent les observations $y_1, \dots, y_n$ que le modèle cherche à expliquer :

$$f(g_1, \dots, g_p) = (y_1, \dots, y_n)$$

D) Quelles sont les qualités attendues d'un modèle ?

Trois qualités sont attendues :

1. **Simplicité.** À deux modèles explicatifs de même force explicative on préfèrera celui ayant le plus faible nombre de variables explicatives.
2. **Calculabilité.** Le modèle doit produire des objets traitables théoriquement dans l'idéal, informatiquement dans le pire des cas.
3. **Prédictibilité.** C'est l'intérêt essentiel des modèles : il doivent permettre de faire des *prévisions*.

2 Modèles à temps discret / continu

- Les modèles explicitement au programme sont des modèles **temporels** : pas de considération de l'éventuelle hétérogénéité de la distribution spatiale de la population étudiée.
- Si l'on prenait en compte de la variable **espace**, on serait dans le contexte des *fonctions de plusieurs variables* et des *équations aux dérivées partielles*.
- Les modèles étudiés ici sont **déterminsites** : pas de grandeurs stochastiques qui interviennent (pas de VAR).

CC BY NC SA

A) Grandeurs étudiées

	Discret en temps	Continu en temps
`Variable temporelle`	$t \in \mathbf{N}$	$t \in \mathbf{R}_+$
`Effectifs dans le temps`	Suite $(N_t)_{t\in\mathbf{N}}$	Fonction $t \mapsto N(t)$
`Taux (ou vitesse) de croissance`	$\dfrac{N_{t+1}-N_t}{1}$	$\dfrac{dN}{dt} = N'(t)$
`Taux de croissance` *`per capita`*	$\tau_t = \dfrac{N_{t+1}-N_t}{N_t}$	$\tau(t) = \dfrac{N'(t)}{N(t)}$

■ Remarque 1.
Pour le taux de croissance, le lien entre les deux types de modèles est le suivant :

$$\frac{dN}{dt} = \lim_{h\to 0} \frac{N(t+h)-N(t)}{h}$$

tandis que dans les modèles discrets :

$$N_{t+1}-N_t = \left.\frac{N(t+h)-N(t)}{h}\right|_{h=1}$$

Autrement dit, dans les modèles discrets, l'incrément temporel est macroscopique (il vaut 1), tandis qu'il est *intfinitésimal* dans les modèles continus (il vaut $\mathrm{d}t$ avec $t \to 0$).

B) Modèle mathématique

■ Définition 1 ..... `[Modèle mathématique]`
Choix opéré par vous dans la manière de mettre en relation les grandeurs étudiées. La mise en relation des grandeurs consiste à choisir une **fonction** μ exprimant cette relation. Les mathématiciens appellent *la fonction μ elle-même* le modèle

■ Remarque 2.

1. Un bon modèle est donc un choix pertinent de μ, avec les qualités requises énoncé dans le I.
2. On ne peut juger de la pertinence d'un modèle sans comparer les valeurs qu'il produit avec les grandeurs observées expérimentalement.
3. On verra par exemple que les méthodes euclidiennes permettent de déterminer le *meilleur modèle linéaire* par la méthode des moindres carrés.

C) Choix du modèle

Les modèles au programme consistent à relier à chaque instant t considéré la grandeur «`taux de croissance per capita`» à la grandeur «`Effectif`», c'est-à-dire à **choisir** une fonction μ telle que $\tau = \mu(N)$, les grandeurs à relier devenant donc des variables.

■ Remarque 3.

1. Dans le cas d'un modèle continu en temps, on obtient une équation différentielle d'inconnue la fonction N.
2. Dans le cas d'un modèle discret en temps, on obtient une suite récurrente à un pas. On parle aussi dans ce contexte d'équation aux différences puisque $N_t \times \tau_t = N_{t+1} - N_t$
3. Dans les modèles au programme, le taux de croissance par individu ne dépend que de l'effectif de la population, et pas du temps, ni même de l'espace. L'équation différentielle est alors qualifiée d'*autonome*.

	Modèle discret	Modèle continu
`Modèle`	$\tau_t := \dfrac{N_{t+1}-N_t}{N_t} \underset{\text{choix}}{=} \mu(N_t)$	$\tau(t) := \dfrac{N'(t)}{N(t)} \underset{\text{choix}}{=} \mu(N(t))$
`Formulation biologique`	$N_{t+1} = (1+\mu(N_t)) \times N_t$	$N'(t) = \mu(N_t) \times N_t$
$\Leftrightarrow$ `Formulation mathématique`	$N_{t+1} = F(N_t)$ **suite récurrente**	$N'(t) = F(N(t))$ **équation différentielle autonome**
où	**(1)** $F(N) = N(1+\mu(N))$	$F(N) = N \times \mu(N)$
	(2) $\tau = \mu(N) = \dfrac{F(N)}{N} - 1$	$\tau = \mu(N) = \dfrac{F(N)}{N}$

■ Remarque 4.

La dernière ligne du tableau sert à retrouver le sens biologique du modèle, puisque la fonction μ décrit la grandeur τ, alors que la fonction mathématique F est un objet sans lien direct avec l'expérience, donc n'a pas d'interprétation physique. Ce qui est clair notamment dans le modèle discret.

■ Définition 2 ..... `[Point d'équilibre du modèle]`

Toute solution N constante du modèle

■ Remarque 5.

1. Dans ce cas la suite (N_t) (cas du modèle discret), ou la fonction N (cas du modèle continu) est constante.
2. D'après **(1)**
3. Interprétation : les valeurs $N_\star$ de ces constantes sont à interpréter comme des états d'équilibre démographique, puisque dans ce cas l'effectif ne varie pas dans le temps.
4. Dans un modèle pertinent de dynamique des populations, la solution nulle est toujours un état d'équilibre.

■ Exercice 1.

1. Interpréter cette dernière remarque en termes de pertinence du modèle.
2. Que dire d'un modèle qui produit des valeurs négatives de N ? Autrement dit, que penser de μ si pour certaines valeurs de N, $F(N) < 0$?

T1 Interpréter un modèle

Question récurrente dans l'épreuve B de modélisation à l'écrit.

1. De manière générale, l'interprétation d'un modèle consiste à *traduire* les termes mathématiques en termes du modèle à l'aide du *dictionnaire indicatif* suivant :

Math.	Démographique
N	effectif
t	temps (ou génération, *etc.*)
N est croissante	l'effectif augmente
exponentiel/géométrique	malthusien
point fixe	équilibre démographique
$N \to 0$	extinction de la population
$t \to \infty$	en temps long (ou au bout de plusieurs $\tau \ldots$)
$\ldots$	$\ldots$

2. **Interdit** : utiliser des connaissances externes (notamment cours de svt) pour faire dire aux équations plus de choses que ce qu'elles expriment. Exemple : si on a trouvé que K est un équilibre démographique, **rien** n'autorise à interpréter K comme un effectif maximal à moins d'avoir étudié le modèle et **prouvé** que $N_t \leq K$ (ou $N(t) \leq K$) pour tout instant t.
3. Dans les exercices, le modèle n'est pas nécessairement démographique. Si par exemple il est chimique : adapter la colonne 2 du dictionnaire ! (p.ex : effectif $\to$ concentration, équilibre démographique $\to$ équilibre chimique, taux de croissance *per capita* $\to$ variation instantanée de la concentration par unité de matière, etc.).

■ **Proposition 1** ..... [Caractérisation des points d'équilibre]

1. Pour le modèle discret $N_{t+1} = F(N_t)$, les points d'équilibre sont les suites constantes égales les points fixes de la fonction F.
2. Pour le modèle continu $N' = F(N)$, les points d'équilibre sont les fonctions constantes égales aux zéros de F.

3 Les toy-models à connaître

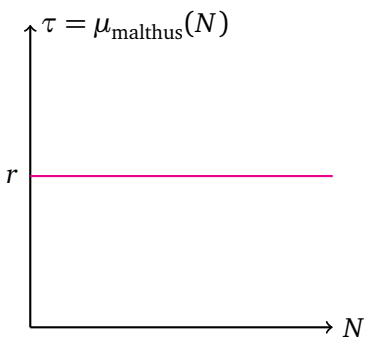
■ **Définition 3** ..... [Toy-model]
Modèle simplifié permettant de comprendre des idées sans entrer dans toute la complexité du phénomène réel qu'il est censé expliqué.

■ **Remarque 6.**
Ils servent souvent de références, au même sens que le modèle de Hardy-Weiberg.

A) Modèle malthusien (Malthus 1798)

Le taux de croissance par individu est **constant** : c'est-à-dire que quel que soit l'effectif N (et ce, à tout instant), il a toujours la même valeur $r \in \mathbf{R}$ (voir graphique) :

Modèle	$\mu_{\text{malthus}}(N) = r$
Version discrète	$N_{t+1} = N_t \times [1 + r]$
Version continue	$\dfrac{dN}{dt} = rN$



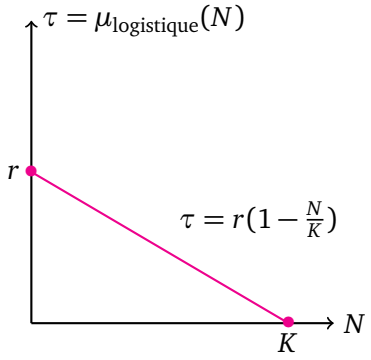
■ **Remarque 7.**

1. Dans la version discrète du modèle, on a nécessairement $r \geq -1$ sans quoi N_{t+1} serait négatif si $N_t > 0$, ce qui n'est pas acceptable pour un modèle pertinent.
2. La solution du modèle discret est $N_t = N_0(1+r)^t$.
3. La solution du modèle continu est $N(t) = N(0)e^{rt}$.

B) Modèle logisitque (Verhulst 1840)

Le modèle $\mu_{\text{logistique}}$ décroît **linéairement** : il est maximal égal à $r > 0$ quand l'effectif est proche de 0, et nul lorsque l'effectif atteint un seuil $K > 0$ appelée *capacité du milieu* (voir graphique).

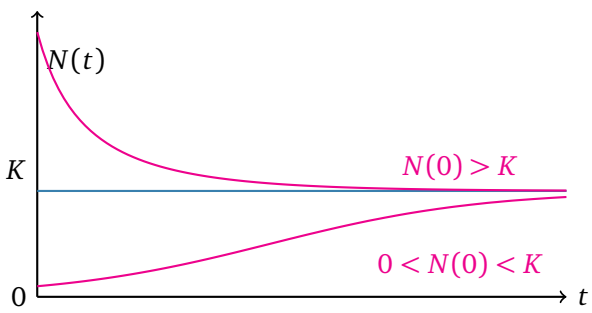
Modèle
$\mu_{\text{logistique}}(N) = r\left(1 - \dfrac{N}{K}\right)$
Version discrète
$N_{t+1} = N_t \times \left[1 + r\left(1 - \dfrac{N_t}{K}\right)\right]$
Version continue
$\dfrac{dN}{dt} = rN\left(1 - \dfrac{N}{K}\right) \qquad (L)$



■ **Remarque 8.**

1. Le modèle logistique apparaît comme une correction du modèle malthusien puisque les deux modèles sont reliés par un facteur correctif linéaire. En effet on a :
   $\mu_{\text{logistique}}(N) = \mu_{\text{malthus}}(N) \times (1 - N/K)$.
2. **Résoluton de** (L). Sous les hypothèses *ad hoc*, la fonction $u = \dfrac{1}{N}$ vérifie après calcul : $u' + ru = \dfrac{r}{K}$. D'où on tire u, et :

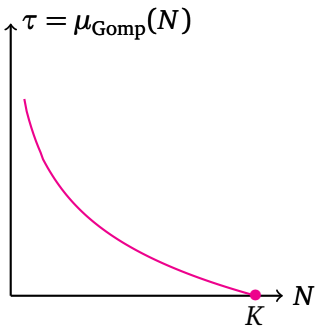
$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\dfrac{K}{N(0)} - 1\right)e^{-rt}}$$



C) Modèle de Gompertz (1825)

C'est un modèle continu. Variante du modèle logisitique

$$\frac{dN}{dt} = rN\ln\left(\frac{K}{N}\right) \quad (G)$$



Résolution de (G)**.** En posant $u = \dfrac{N}{K}$, u vérifie sous des hypothèses *ad hoc* et après calculs : $-\dfrac{u'}{u\ln u} = r$ (éq. diff. autonome), et qui s'intègre à vue en $u = e^{Ce^{-rt}}, (C \in \mathbf{R})$ puisque la dérivée de $t \mapsto \ln(|\ln t|)$ est $t \mapsto \dfrac{1}{t\ln t}$. D'où on tire après calculs :

$$N(t) = K\exp\left(\ln\left(\frac{N(0)}{K}\right)e^{-rt}\right) = K\left(\frac{N(0)}{K}\right)^{e^{-rt}}$$

Comparaison qualitative avec le modèle logisitique :

1. Décroissance de $\tau = \mu_{\text{Gomp}}(N)$ sur $[0, K]$ (comme pour $\mu_{\text{logistique}}$).
2. La courbe de Gompertz est aussi sigmoïde (il faudrait étudier N'').
3. Pour Gompertz : $\dfrac{dN}{dt} \underset{N\to 0}{\sim} -rN\ln(N)$. Dans le modèle logistique, $\dfrac{dN}{dt} \underset{N\to 0}{\sim} rN$: le taux de croissance à l'origine dans le modèle logistique (ou malthusien d'ailleurs puisque $N \to 0$), est infiniment plus petit que dans le modèle de Gompertz.
4. Ainsi, à paramètres égaux d'après **3**, la courbe de Gompertz devrait être à tout instant au dessus-de la courbe logistique (ce qui se démontre).

4 Choisir un modèle discret ou continu ?

C'est l'analyse correcte de l'échelle de temps qui reste cruciale.

1. **Modèles continus.**
   - **a)** Avant l'avènement de l'ère informatique, ils étaient les modèles standards car tractables analytiquement. Ils sont donc plus satisfaisants conceptuellement, surtout lorsqu'il reste possible de les résoudre explicitement !
   - **b)** Dans certains domaines tels que la physiologie par exemple, ou même la physique, les états du système décrit semblent varier à tout instant. Il est donc pertinent de recourir à un modèle continu en temps.
2. **Modèles discrets.**
   - **a)** Pour une échelle de temps discrète, ce sont les modèles naturels. Ainsi, dans l'étude de populations d'insectes par exemple, où les changements de «phases» de développement sont synchrones et plutôt bien différenciées, c'est une approche pertinente.
   - **b)** Les modèles discrets demandent peu de connaissances mathématiques pour être appréhendés, et peuvent être aujourd'hui facilement simulés informatiquement.

c) Ils peuvent toutefois donner lieu à des comportements très compliqués et exiger une analyse mathématique parfois difficile. Penser à la suite logistique : on peut observer chaos, ou cycles, ce que l'on n'a pas sur le modèle en temps continu. Cette différence significative de comportement peut aussi orienter le choix du modélisateur.

d) Cause de cette différence : dans le modèle discret, après avoir atteint un état N_t, le temps de réponse du système est de taille 1, puisque la réponse s'observe dans l'état N_{t+h} avec $h = 1$. La réponse est instantanée dans les modèles continus, puisque $h \to 0$, voir **Rem. 1**).