1 T.P.1 : Modèles discrets de dynamique des populations

Nous souhaitons modéliser l'évolution au cours du temps d'un organisme. Il peut s'agir d'une population bactérienne, de mammifères, d'oiseaux ou encore d'espèces végétales. L'idée est d'évacuer toute idée d'organisation spatiale pour se consacrer exclusivement à leur effectif.
Pour cela des modèles se sont mis en place et nous allons découvrir les premiers d'entre eux, relativement simples mais essentiels pour comprendre les outils mathématiques et informatiques dont ils relèvent.

I/ Le modèle malthusien.

Il semble raisonnable de supposer que, chaque unité de temps (secondes, heures, jours ou années...), l'effectif de la population change suite à de nouvelles naissances et que, sous cette seule hypothèse, il augmente par addition d'un certain multiple f de la population lié à la fécondité. Sur cette même durée, une fraction d de la population va mourir.

On admet que si P_n désigne le nombre d'individus à l'instant $t = n$, alors

$$\Delta P = P_{n+1} - P_n = fP_n - dP_n = (f-d)P_n = rP_n \text{ où } r = f - d$$

On parle de *modèle linéaire*.

① On qualifie également ce modèle de *modèle géométrique*. Pourquoi ? Justifier pourquoi $d \in]0,1[$, $f \in \mathbb{R}_+$ et dire à quel intervalle appartient la raison λ de ce modèle.

② Considérons la population de mouches qui s'est installée dans cette classe durant l'été dont $N_0 = 10$ individus distincts ont été dénombrés au 1er septembre. Les paramètres démographiques nous assurent que $f = 0.13$ et $d = 0.07$ sur un pas de temps d'une journée.
Estimer l'évolution de la population entre le 1er et le 30 septembre en donnant les résultats sous forme d'un tableau obtenu à l'aide de Python. Compléter pour ça la fonction `evolution1()` qui vous est fournie.

③ On s'intéresse aux femelles d'une population d'insectes dont le développement s'effectue par stades. Chaque femelle pond en moyenne 200 oeufs avant de mourir. Au moment de l'éclosion, seuls 3% survivent pour devenir à leur tour des femelles adultes, le reste devenant des mâles ou mourant. On mesure cette fois le temps t en générations.

a. Exprimer l'équation logistique. La population va-t-elle croître ou décroître ?
b. Supposons que nous ne connaissions pas la fécondité mais sachions seulement que la population reste stable au cours du temps. Estimer le taux de survie dans ce cas.
c. Dans quels cas ignorer le mâles pour suivre l'évolution d'une population serait une mauvaise idée ?

④ On imagine une population dont la dynamique est modélisée annuellement par l'équation : $P_{n+1} = 0.9P_n$ et $P_0 = 100$.

a. Que pouvez-vous dire de son évolution au cours du temps ?

b. On suppose qu'une immigration constante notée c a lieu à chaque intervalle de temps. Utiliser la fonction Python `ModLinIm.py` afin de modéliser l'évolution de cette population en fonction des valeurs de c. A partir de quelle valeur de c la population va-t-elle adopter un comportement différent ?

c. Justifier ce résultat mathématiquement.

II/ Les modèles non linéaires.

Les modèles malthusiens prédisent une croissance géométrique des populations. On conçoit aisément les limites d'un tel modèle qui suppose en particulier que les taux de fécondité et de mortalité sont indépendants de la taille de la population. Pourtant on sait que les paramètres démographiques d'une population dépendent largement de la capacité d'accueil du milieu qui impose en particulier que le taux de mortalité augmente (pour des raisons de ressources par exemple) si l'effectif s'approche de cette capacité maximum.

① **Création d'un modèle non linéaire :**

Observons la variation relative de population par individu au cours d'un pas de temps : $\dfrac{\Delta P}{P}$.
Dans le modèle malthusien, ce rapport est indépendant de P et vaut la constante $r = f - d$.
On suppose que lorsque l'effectif de la population est faible au regard de la capacité d'accueil de l'environnement, les ressources disponibles n'ont pas d'impact sur la dynamique qui peut être considérée comme malthusienne.

A l'inverse, pour de grandes valeurs de P, la compétition entre individus, à la fois pour de la nourriture et de l'espace, modifie largement $\Delta P/P$. Une façon simple de représenter l'accroissement de population par individu en fonction de la taille de la population est une fois encore de considérer un modèle linéaire, ainsi que le montre la figure ci-dessous.

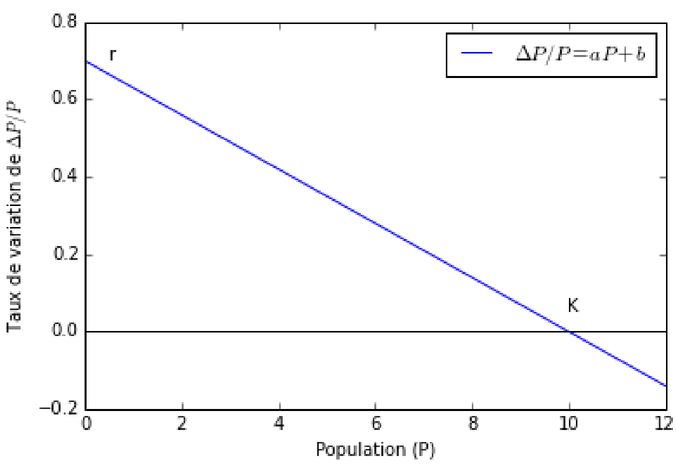

FIGURE 1 – Accroissement relatif en fonction de la taille de la population

a. Ce graphe reflète-t-il convenablement nos hypothèses ?

b. Utiliser le graphe pour déterminer a et b en fonction de r et de K.

c. On s'intéresse à une population de carpes dans un étang dont la population est évaluée en tonnes. L'équation logistique obtenue est : $P_{n+1} = P_n \cdot \left(1 + 0.7 \cdot (1 - \frac{P_n}{10})\right)$ avec un pas de temps d'une année. Déterminer r et K dans ce cas précis.

d. Dans le cas général, pour tout $n \in \mathbb{N}$, on a :

$$P_{n+1} = f(P_n) \text{ où } f(x) = x\left(1 + r(1 - \frac{x}{K})\right)$$

Étudier la fonction f sur un intervalle $[a, b]$ qu'on précisera sur lequel elle est positive.
Déterminer son maximum P_{max} ainsi que ses éventuels points fixes (valeurs réelles l telles que $f(l) = l$).
Soit x_1 l'abscisse de son maximum. Tracer le graphe de f en distinguant trois cas, selon que $x_1 < K$, $x_1 = K$ et $x_1 > K$. Montrer que ces trois cas peuvent se ramener à une condition sur r qu'on précisera.
Quelle limite au modèle proposé envisagez-vous à partir de l'étude de f ? Pour quelle raison désignera-t-on désormais b par P_{limite} ?

e. Pour quelle taille de la population l'accroissement est-il maximal et que vaut-il ?

② **Itérations du modèle. Un exemple :** On considère à nouveau l'exemple de la population de carpes dans un étang dont l'équation est données par : $P_{n+1} = P_n \cdot (1 + 0.7 \cdot (1 - \frac{P_n}{10}))$.

a. Compléter la fonction `EvolPop1.py` afin de simuler l'évolution au cours du temps de la population. On prendra successivement $P_0 = 0.4346$, $P_0 = 2.3$, $P_0 = 13.245$, $P_0 = 18$, $P_0 = 10$ et $P_0 = 26$.
Pouvez-vous, au regard de ces résultats, émettre une nouvelle critique du modèle présenté ?

b. Justifier ces différents comportements en étudiant la suite récurrente $(P_n)_{n\in\mathbb{N}}$ selon les valeurs de P_0. On pourra s'aider pour ça de la fonction `suiteRec.py` et de Geogebra.

c. On considère cette fois l'équation logistique $\Delta P = rP(1 - P/10)$. Utiliser `EvolPop1.py` et `suiteRec.py` afin d'étudier sur le long terme ($n = 50$ années) et selon les valeurs de P_0 le comportement de la population pour $r = 0.2, 0.8, 1.9, 2.2, 2.5,$ 2.55 et 2.95.

③ **Estimation des paramètres** On suppose avoir relevé les variations d'une population d'insectes au cours du temps. Les données obtenues sont les suivantes :

t	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
P_t	0.97	1.52	2.31	3.36	4.63	5.94	7.04	7.76	8.13	8.3	8.36

On considère le modèle logistique pour lequel $r = 0.8$ et $K = 10$. Donner les dix premières valeurs obtenues à l'aide de l'équation logistique correspondante. Ce modèle vous semble-t-il adapté ? Sinon, proposez une valeur de r et de K permettant d'approcher les valeurs expérimentales. Justifier votre démarche.

III/ Analyse des modèles non linéaires.

Nous avons pu constater dans les sections précédentes que l'évolution du modèle était sensible à la fois aux conditions initiales (P_0) mais aussi aux paramètres choisis, notamment r.
Dans l'exemple du suivi de la population de carpes dont le modèle (M_1) était :

$$P_{n+1} = P_n\left(1 + r(1 - \frac{P_n}{10})\right) = f_r(P_n) \text{ avec } r = 0.7$$

toute valeur de P_0 conduisait à un comportement à long terme identique, à savoir, la convergence vers $P^* = 10$. A la question II.2.c) on a noté que pour toute valeur de $r < 2$ cette même valeur P^* d'équilibre semble être atteinte.
Conformément au cours sur les suites récurrentes, la fonction f_r étant continue sur $\mathbb{R}_+$, cette valeur vérifie en cas de convergence, $f_r(P^*) = P^*$. C'est un point fixe de f_r.

Définition

état stationnaire

*On appelle **état stationnaire** toute solution constante du modèle. On parle aussi de valeur d'équilibre ou de point fixe du modèle.*

Toute valeur d'équilibre se situe donc graphiquement à l'intersection de la courbe représentant f_r et de la droite d'équation $(y = x)$.
Pour le modèle (M_1) on dénombre donc deux états stationnaires : $P_1^* = 0$ et $P_1^* = 10$ et, plus généralement, pour tout modèle logistique, les états stationnaires sont $P_1^* = 0$ et $P_1^* = K$.

Les équilibres, pour autant, peuvent présenter différentes caractéristiques. Ainsi, dans l'exemple ci-dessus, une population proche de 0 tend à s'éloigner de 0 tandis qu'une population proche de 10 tend à se rapprocher de 10. On dira que $N^* = 0$ est un état stationnaire **instable** tandis que $N^* = 10$ est un état stationnaire **stable**.

Définition

état stable

*On dit qu'un état stationnaire N^* d'un modèle logistique est **stable** lorsque toute suite (P_n) solution de ce modèle ayant pour condition initiale N_0 proche de N^* tend vers N^* lorsque n tend vers l'infini.*
*Un état stationnaire qui n'est pas stable au sens de cette définition sera dit **instable**.*

Tout système écologique étant soumis à de légères perturbations, on peut estimer que ce sont les équilibres stables que nous devrions observer dans la nature et que l'étude de nos modèles devra se focaliser sur ces états stationnaires s'ils existent.

Principe de linéarisation L'objectif est de déterminer analytiquement si un état stationnaire est stable ou instable. On pose $P_n = P^* + \varepsilon_n$ où ε_n désigne la perturbation par rapport à l'équilibre à l'instant $t = n$.
La relation $P_{n+1} = P^* + \varepsilon_{n+1} = f_r(P_n) = f_r(P^* + \varepsilon_n)$ pour tout $n \geq 0$ permet d'obtenir ε_{n+1} en fonction de ε_n. Si $|\varepsilon_{n+1}| > |\varepsilon_n|$ alors P_{n+1} s'est éloigné de l'équilibre, sinon il s'en est rapproché. Il sera dit stable.

Exemple : Dans le cadre du modèle (M_1), posons $P_1^* = 0$ et $P_2^* = 10$ et commençons par observer l'état stationnaire P_2^*. Dans ce cas : $P_n = P_2^* + \varepsilon_n = 10 + \varepsilon_n$. Alors :

$$\begin{aligned} P_{n+1} = 10 + \varepsilon_{n+1} = f_r(P_n) &= (10+\varepsilon_n)\left(1 + 0.7\left(1 - \frac{10+\varepsilon_n}{10}\right)\right) \\ &= (10+\varepsilon_n)(1 - 0.07\varepsilon_n) = 10 + 0.3\varepsilon_n - 0.07\varepsilon_n^2 \end{aligned}$$

D'où

$$\varepsilon_{n+1} = 0.3\varepsilon_n - 0.7\varepsilon_n^2$$

Mais comme on s'intéresse à de petites perturbations autour de N_2^*, on a ε_n proche de zéro et donc

$$\varepsilon_{n+1} \underset{\varepsilon_n \to 0}{\sim} 0.3\varepsilon_n \text{ et donc } |\varepsilon_{n+1}| < |\varepsilon_n|$$

On peut donc conclure à une compression des perturbations, ce qui confirme que $N_2^* = 10$ est un état stable.

Question 1 : Vérifier qu'au voisinage de $P_1^* = 0$, $|\varepsilon_{n+1}| > |\varepsilon_n|$ lorsque ε_n proche de zéro.
Les perturbations sont augmentées, ce qui assure le caractère instable de $N_1^* = 0$.

Remarque : L'instabilité ou non d'un état stationnaire repose sur le fait que $|\frac{\varepsilon_{n+1}}{\varepsilon_n}|$ est supérieur ou pas à 1 lorsque ε_n tend vers 0.
Une autre caractérisation de la stabilité devient donc possible :

$$\frac{\varepsilon_{n+1}}{\varepsilon_n} = \frac{P_{n+1} - P^*}{P_n - P^*} = \frac{f_r(P_n) - f_r(P^*)}{P_n - P^*}$$

puisque P^* est un point fixe.
Dès lors :

$$\underset{\varepsilon_n \to 0}{lim} \frac{\varepsilon_{n+1}}{\varepsilon_n} = \underset{P_n \to P^*}{lim} \frac{f_r(P_n) - f_r(P^*)}{P_n - P^*} = f_r'(P^*)$$

Théorèmes

Si un modèle $P_{n+1} = f_r(P_n)$ possède un état stationnaire P^*, alors $|f_r'(P^*)| > 1$ implique que P^* est instable tandis que $|f_r'(P^*)| < 1$ implique que P^* est stable. Si $|f_r'(P^*)| = 1$ alors cette information n'est pas suffisante pour conclure sur la stabilité de cet état.

Question 2 : Vérifier ce théorème au regard des évolutions modélisées à la question II.2.c). On pourra pour ça utiliser une figure Geogebra.