

## TD05 - Equations différentielles - Correction

**Problème :**

On cherche à analyser mathématiquement et interpréter certains modèles de dynamique des populations, au delà des seuls modèles discrets étudiés en début d'année en informatique.

On notera  $N(t)$  le nombre d'individus d'une espèce donnée présents à l'instant  $t \in \mathbb{R}_+$ . La répartition spatiale des individus ne sera pas prise en compte ici. Les modèles considérés seront donc des équations différentielles ordinaires de la forme :

$$\begin{cases} N'(t) = f(N(t)), & t \in \mathbb{R}_+^* \\ N(0) = N_0 \end{cases}$$

où  $N_0 \geq 0$  représente le nombre d'individus à l'instant initial et  $f \in \mathcal{C}^\infty$  devra contenir certaines caractéristiques biologiques naturelles pour une population.

Pour fixer les idées, nous considérerons par la suite qu'il s'agit d'une population de poissons dont  $N(t)$  désigne la quantité évaluée en tonnes à l'instant  $t$  donné en années.

$f$  étant connue, l'objectif est d'étudier le comportement sur le temps long de la fonction  $N$ .

**I/ Modèle malthusien**

Nous supposons dans un premier temps que la population de poissons croît de façon proportionnelle à la population existante en l'absence de pression du milieu (démographique, trophique, de compétition, de prédation...) selon un taux  $r$  de croissance *per capita* constant au cours du temps puisque l'accroissement relatif de la population ne dépend que du taux de fécondité et du taux de mortalité et en aucun cas de l'effectif.

Le modèle associé devient,  $r$  étant un réel strictement positif :

$$\begin{cases} N'(t) = r \cdot N(t), & t \in \mathbb{R}_+^* \\ N(0) = N_0 \end{cases}$$

- ① *Quelle est l'unité de  $r$  ?* :  $N$  est dérivable et sa dérivée  $N'$  se mesure en tonnes par unité de temps, à savoir en année.

**Conclusion :** L'unité de  $r$  est « année<sup>-1</sup> »

- ② *Écrivons une fonction `evolPopulation1(r, N0, h, n)` qui permet, à l'aide de la méthode d'Euler explicite ( $h = 0.01$ ), de simuler sur  $n = 14$  années l'évolution de la population lorsque  $r = 1/2$  et  $N_0 = 2 \cdot 10^5 T$  :*

Cette fonction repose sur l'idée que

$$N(t+h) \approx N(t) + h * N'(t) = N(t) + h * rN(t) = (1 + hr) \cdot N(t) \text{ avec } N(0) = N_0$$

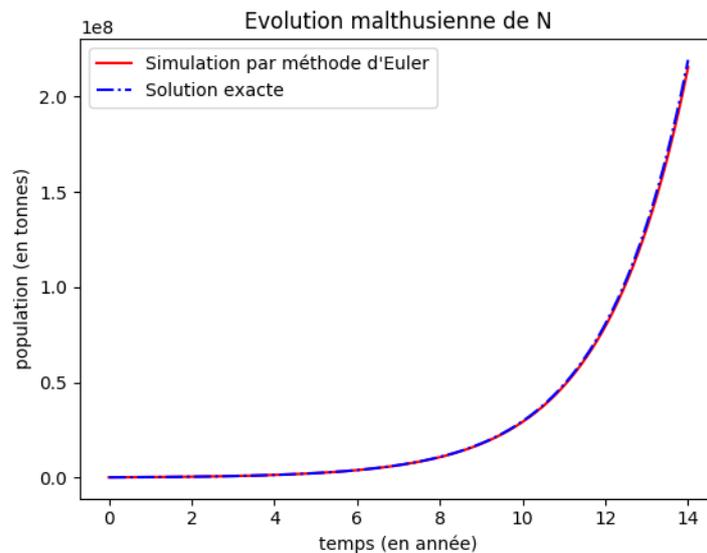
En considérant un pas de temps  $h$  petit et en posant  $t_n = t_0 + nh = nh$  et  $N_n = N(t_n)$ , il suffit de mettre en place la récurrence :

$$\begin{cases} t_{n+1} = t_n + h \\ N_{n+1} = (1 + hr) \cdot N_n \end{cases} \text{ avec } t_0 = 0, N_0 \text{ étant fourni en paramètre d'entrée}$$

Une écriture possible de ce programme est la suivante :

```
def evolPopulation1(r,N0,h,n):
    # r : taux de croissance per capita en année**(-1)
    # N0 : population initiale (en tonnes).
    # h : pas de temps (ici h = 0.01)
    # n : entier naturel égale au nombre d'années de simulation.
    nb_pas = int(n/h)
    T=[0]*(nb_pas+1)
    N=[0]*(nb_pas+1) # initialise la solution approchée
    N[0] = N0 # ici T0 = 0 = T[0]
    for k in range(nb_pas):
        T[k+1] = T[k]+h
        N[k+1] = (1+h*r)*N[k]
    return T,N
```

On obtient alors en confrontant la solution approchée avec la solution exacte (à savoir  $N(t) = N_0 e^{rt}$ ) la représentation graphique suivante :



On retiendra que ce modèle présente un ajustement satisfaisant avec les croissances de populations dont les effectifs sont faibles. Il illustre l'aptitude à proliférer, comportement biologique présent par exemple chez les espèces *pionnières*, dans le cadre d'invasions biologiques liées à la conquête d'un territoire.

On signale par ailleurs que, d'un point de vue historique, il tient une grande place dans l'introduction par Darwin de la notion de sélection naturelle.

## II/ Modèle logistique ou modèle de « Verhulst »

Le modèle exponentiel n'est pas satisfaisant puisque l'effectif de la population ne dépend en rien des ressources disponibles et plus généralement de la capacité d'accueil du milieu. L'idée est de faire dépendre le taux de croissance *per capita* de la population de l'effectif même de cette population. Si cette population est de faible effectif, alors elle adopte un comportement malthusien et le taux d'accroissement *per capita* est

maximum tandis que, lorsque l'effectif augmente et ce rapproche de la capacité de charge de l'environnement, ce taux tend vers 0.

Soit  $K \in \mathbb{R}_+^*$  et  $N_0 \in \mathbb{R}_+^*$ . On considère maintenant le modèle suivant :

$$\begin{cases} N'(t) &= rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), & t \in \mathbb{R}_+^* \\ N(0) &= N_0 \end{cases}$$

① On reconnaît un modèle différentiel de la forme  $y'(t) = f(y(t))$ ,  $y(0) = y_0$ .

Identifions la fonction  $f$  : Il suffit ici de poser  $f : x \mapsto r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ .

On définit par ailleurs la fonction  $\rho$  par  $\rho(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ . Il s'agit du taux de croissance *per capita*, désormais fonction linéaire de  $N$  et, à ce titre,  $1 - \frac{N}{K}$  peut être vu comme **la part de la capacité biotique encore disponible**.

Précisons le signe de  $\rho(N)$  en fonction des valeurs de  $N$  :  $N$  et  $K$  étant positifs, on a immédiatement :

$$N \leq K \Leftrightarrow \frac{N}{K} \leq 1 \Leftrightarrow 1 - \frac{N}{K} \geq 0$$

D'où

$$\begin{cases} \rho(N) &\geq 0 \text{ si } N \leq K \\ \rho(N) &< 0 \text{ si } N > K \end{cases}$$

② La constante  $K$  est appelée « capacité de charge » ou « potentiel d'accueil ». *Commentons cette appellation et donnons son unité* : Il est immédiat que  $K$  se mesure en tonnes. Quant à son appellation, elle découle du fait que  $\lim_{N \rightarrow K} \rho(N) = 0$ . Autrement dit :

$$\lim_{N \rightarrow K} \frac{N'(t)}{N(t)} = 0 \text{ et donc } \lim_{N \rightarrow K} N'(t) = 0$$

En conséquence, le taux de reproduction de la population diminue lorsque l'effectif s'approche de  $K$  et, d'après la question qui précède, la population décroît si elle dépasse la valeur de  $K$ , poursuit sa croissance sinon, mais de plus en plus lentement à mesure qu'elle s'approche de  $K$ .

③ *Reprenons la fonction Python `evolPopulation1()` pour simuler grâce à la méthode d'Euler explicite ( $h = 0.1$ ) quatorze années d'évolution de la population de poissons pour laquelle  $r = 0.5 \text{an}^{-1}$ ,  $N_0 = 2.10^5 T$  et  $K = 2.10^6 T$  :*

La fonction repose sur le même principe, sauf que :

$$N(t+h) \approx N(t) + h * N'(t) = N(t) + h * f[N(t)] \text{ avec } f(x) = rx(1 - x/K) \text{ et } N(0) = N_0$$

On commence par définir la fonction  $f$  :

$$f = \text{lambda } x:r*x*(1-x/K)$$

On obtient dès lors la fonction Python suivante :

```

def evolPopulationVerhulst(r,K,N0,h,n):
    # r,K : taux de croissance per capita (en année**(-1)) et capacité de charge (en tonnes)
    # N0 : population initiale (en tonnes).
    # h : pas de temps (ici h = 0.1)
    # n : entier naturel égale au nombre d'années de simulation.
    nb_pas = int(n/h)
    T=[0]*(nb_pas+1)
    N=[0]*(nb_pas+1) # initialise la solution approchée
    N[0] = N0 # ici T0 = 0 = T[0]
    for k in range(nb_pas):
        T[k+1] = T[k]+h
        N[k+1] = N[k]+h*f(N[k])
    return T,N

```

En appelant une première fois cette fonction avec les paramètres indiqués (à savoir  $N_0 = 2e5T = K/10$ ), on note que la population croît vers une valeur limite égale à  $K$ , conformément au résultat de la question précédente.

Il peut être intéressant de faire varier de  $N_0$ , les paramètres  $r$  et  $K$  restant par ailleurs inchangés. On vérifie alors graphiquement (cf. figure ci-dessous) que :

- Si  $N_0 = K$ , alors  $N(t) = K$  pour tout  $t > 0$ . La population est stationnaire.
- Si  $N_0 > K$ , alors il y a surpopulation et l'effectif décroît pour tendre vers la valeur limite de  $K$ .
- Si  $0 < N_0 < K$ , alors  $N$  est croissante mais deux comportements différents se dessinent selon que  $N_0 < K/2$  et  $K/2 < N_0 < K$ .

Expliquons ce phénomène : Puisque  $N'(t) = rN(1 - N/K)$  alors  $N''(t) = rN'(t)(1 - 2N(t)/K)$

→ Si  $N_0 > K/2$  alors, la population étant croissante, on a pour tout  $t \geq 0$  :

$$N(t) > K/2 \Leftrightarrow 2N(t)/K > 1 \Leftrightarrow 1 - 2N(t)/K < 0 \Leftrightarrow N''(t) < 0 \text{ - la courbe est concave}$$

→ Si  $0 < N_0 < K/2$  alors la population croît de  $N_0$  à  $K$  en passant par  $K/2$  qui est un point d'inflexion, à savoir valeur pour laquelle  $N''(t) = 0$  et pour laquelle  $N'$  admet un maximum (ce qu'on vérifiera aisément en traçant le tableau de variation de  $N'$  sur  $\mathbb{R}_+^*$ .)

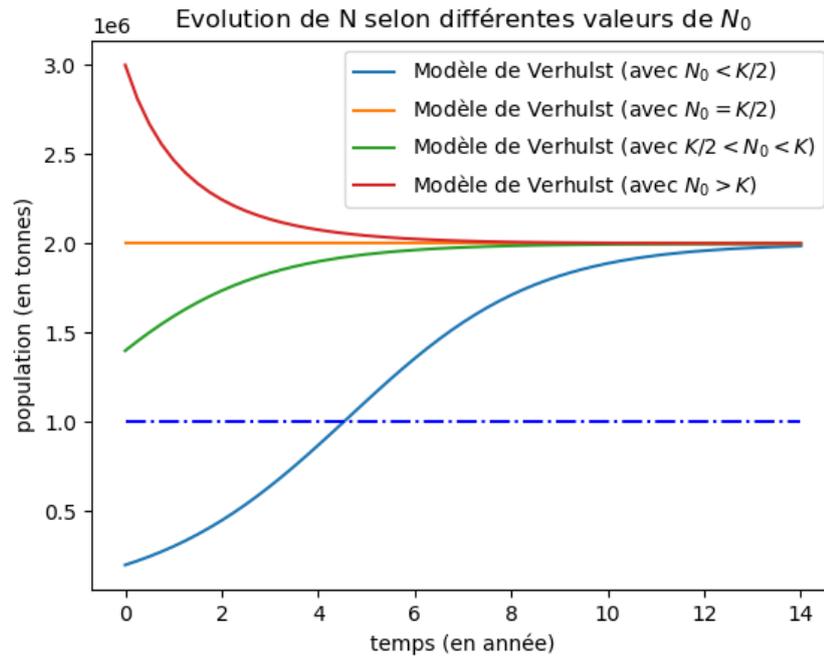
- ④ Montrons que 0 et  $K$  (en tant que fonctions constantes) sont les états stationnaires (ou encore solutions constantes) du modèle et commentons-les :

La dynamique de la population présente un état stationnaire si, et seulement si,  $N'(t) = 0$ , c'est-à-dire lorsque la population ne varie pas. Dans le modèle étudié, il est immédiat que :

$$N'(t) = 0 \Leftrightarrow f(N(t)) = 0 \Leftrightarrow N(t) = 0 \text{ ou } N(t) = K$$

L'interprétation biologique est la suivante :

- Si  $N = 0$  alors il n'y a aucun individu et, sans génération spontanée, il est impossible que la population puisse croître ou décroître. On peut ajouter que cet état est instable car, dès que des individus sont introduits dans le milieu, ils se reproduisent et la population s'éloigne de cet état.
- Si  $N = K$ , alors on a saturation du milieu avec une mortalité telle qu'elle compense exactement la natalité. On peut noter par ailleurs que cet état est stable. Lorsque le milieu est saturé, si la population augmente encore, alors la mortalité l'emporte sur la natalité et la population diminue. En revanche, si la population vient à baisser pour devenir inférieure à  $K$  alors il n'y a plus de saturation et la population peut à nouveau augmenter.



⑤ Résolution analytique de l'équation logistique :

- a. Sachant que  $N_0 > 0$  (sans quoi il n'y a pas de population à étudier...), justifions l'existence de  $a \in \mathbb{R}_+^*$  tel que :

$$\forall t \in [0, a], N(t) > 0$$

D'après ce qui précède, on peut dire que  $\lim_{t \rightarrow 0} N(t) = N_0 > 0$ .

Par définition, on a donc :

$$\forall \varepsilon > 0 / \exists a \in \mathbb{R}_+^* / \forall t \in [0, a], |N(t) - N_0| < \varepsilon$$

Et en prenant  $\varepsilon = N_0/2$ , on obtient :

$$\exists a \in \mathbb{R}_+^* / \forall t \in [0, a], 0 < \frac{N_0}{2} < N(t) < \frac{3}{2}N_0$$

Nous sommes donc assurés que  $N$  est non nul sur l'intervalle  $[0, a]$ .

- b. Montrons que la fonction  $y$  définie sur  $[0, a]$  par  $y(t) = 1/N(t)$  vérifie une équation différentielle du premier ordre qu'on résoudra : Commençons par dire que la fonction  $y$  est bien définie sur l'intervalle  $[0, a]$  puisque  $N$  est non nul sur cet intervalle.

Alors  $\forall t \in [0, a], y'(t) = -\frac{N'(t)}{N^2(t)}$ .

Dès lors :

$$N'(t) = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \Leftrightarrow \frac{N'(t)}{N^2(t)} = \frac{r}{N(t)} \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) = r \left(\frac{1}{N(t)} - \frac{1}{K}\right)$$

Soit

$$N'(t) = rN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \Leftrightarrow -y'(t) = r \cdot \left(y(t) - \frac{1}{K}\right)$$

**Conclusion :**  $y$  vérifie l'équation différentielle  $y' + ry = \frac{r}{K}$  (H)

c. Il s'agit de résoudre l'équation linéaire du premier ordre ci-dessus.

➤ On commence par l'équation sans second membre  $y' + ry = 0$  ( $H_0$ ).  
 $y_0$  est solution de  $H_0$  équivaut à :  $\exists c \in \mathbb{R} / y_0(t) = ce^{-rt}$

➤  $y_p : t \mapsto \frac{1}{K}$  est une solution particulière évidente.

Dès lors, toute solution de ( $H$ ) s'écrit sous la forme  $y(t) = ce^{-rt} + \frac{1}{K}$

➤ On sait par ailleurs que  $y(0) = \frac{1}{N(0)} = \frac{1}{N_0} = c + \frac{1}{K}$ . D'où  $c = \frac{1}{N_0} - \frac{1}{K}$

$$\text{Soit } y(t) = \frac{1}{N(t)} = \left( \frac{1}{N_0} - \frac{1}{K} \right) e^{-rt} + \frac{1}{K} = \frac{1}{K} \left( \left( \frac{K}{N_0} - 1 \right) e^{-rt} + 1 \right)$$

$$\text{Conclusion : } \boxed{N(t) = \frac{K}{1 + \left( \frac{K}{N_0} - 1 \right) e^{-rt}}, \forall t \in \mathbb{R}_+}$$

☞ *Remarque* : C'est Verhulst qui a nommé cette fonction la fonction *logistique*. Elle est toujours connue sous ce nom qui désigne aussi le nom de ce modèle.

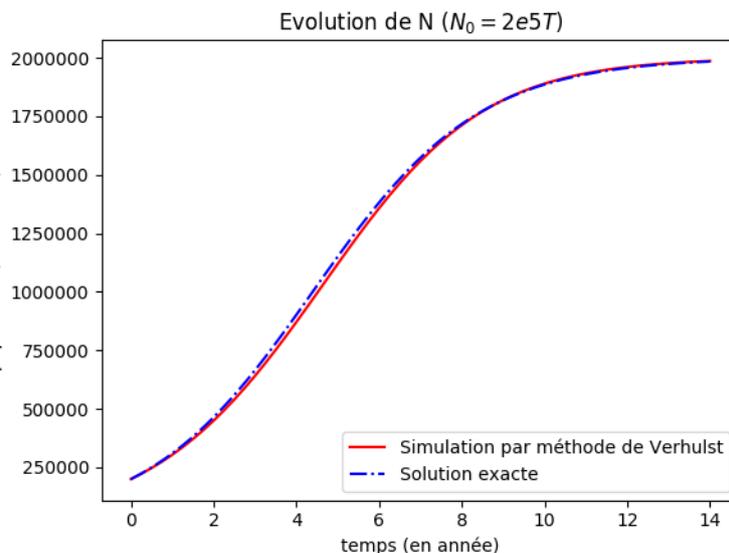
d. Tracer son graphe sur la même figure que la simulation Python et valider la méthode d'Euler dans ce cas.

Il suffit de faire pour  $h = 0.1$  : `T1,N1 = evolPopulationVerhulst(0.5,2e6,2e5,0.1,14)`

Puis :

```
plt.plot(T1,N1,'r-',label='modèle de Verhulst')
Sol = lambda t:K/(1+(K/N0-1)*np.exp(-r*t))
X1 = np.linspace(0,n,100)
plt.plot(X1,Sol(X1),'b-.',label = 'Solution exacte')
```

Soit :

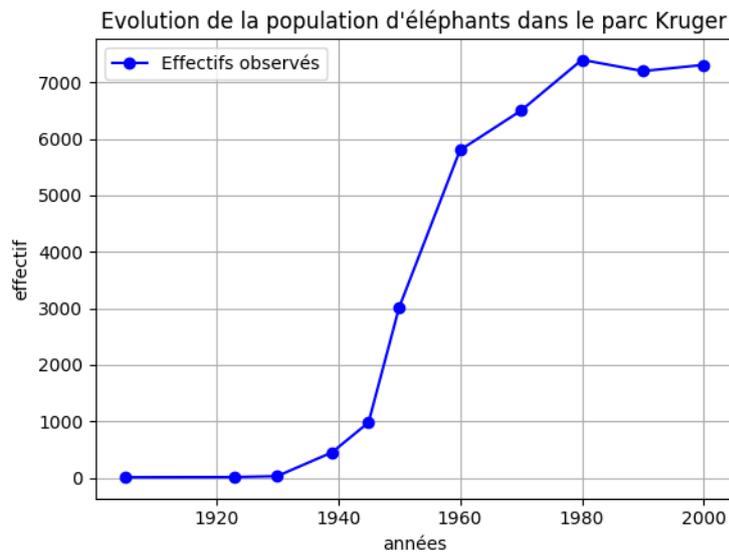


Notre solution et son approximation par la méthode d'Euler se trouvent mutuellement confirmées !

- ⑥ **Ajustement du modèle de Verhulst.** Considérons l'évolution du nombre des éléphants africains dans le parc Kruger, ouvert en 1903 à la frontière entre l'Afrique du Sud et le Mozambique pour sauver de la disparition cet espèce (*loxodonta africana*) qui ne compte alors plus que quelques représentants. En 1905, 10 éléphants sont repérés et, suite à des mesures de protections strictes, on a recensé au fil des années les effectifs suivants :

| années   | 1905 | 1923 | 1930 | 1939 | 1945 | 1950 | 1960 | 1970 | 1980 | 1990 | 2000 |
|----------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| effectif | 10   | 13   | 29   | 450  | 980  | 3010 | 5800 | 6500 | 7400 | 7200 | 7310 |

- a. Donnons une représentation graphique de ces effectifs et proposez une valeur de  $K$  :



A la lecture du graphe, on peut supposer que  $K$  est de l'ordre de 7500

- b. On considère la fonction auxiliaire  $h$  définie par :  $h(t) = \ln \frac{N(t)}{K - N(t)}$ .  
Montrons qu'elle permet de réécrire la solution du système logistique sous la forme

$$h(t) = r(t - t^*) \text{ où } N(t^*) = K/2$$

On a par hypothèse  $N(t^*) = K/2$  soit

$$\begin{aligned} N(t^*) = K/2 &\Leftrightarrow \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right)e^{-rt^*}} = \frac{K}{2} \\ &\Leftrightarrow 1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right)e^{-rt^*} = 2 \Leftrightarrow e^{-rt^*} = \frac{1}{K/N_0 - 1} \\ &\Leftrightarrow e^{rt^*} = \frac{K}{N_0} - 1 \end{aligned}$$

Dès lors, la forme explicite de la fonction logistique obtenue à la question 5.c) devient :

$$N(t) = \frac{K}{1 + e^{rt^*} e^{-rt}} = \frac{K}{1 + e^{r(t^*-t)}}$$

On en déduit :

$$e^{r(t^*-t)} = \frac{K}{N} - 1 = \frac{K - N(t)}{N(t)}$$

Et par passage au logarithme :

$$\ln \frac{K - N(t)}{N(t)} = r(t^* - t) \Leftrightarrow h(t) = r(t - t^*)$$

**Conclusion :**  $h(t) = rt - rt^* = rt - B$  ou  $B = \ln \left( \frac{K}{N_0} - 1 \right)$

- c. Dédouisons-en un moyen statistique pour estimer  $r$  et confrontons notre équation logistique aux effectifs observés :

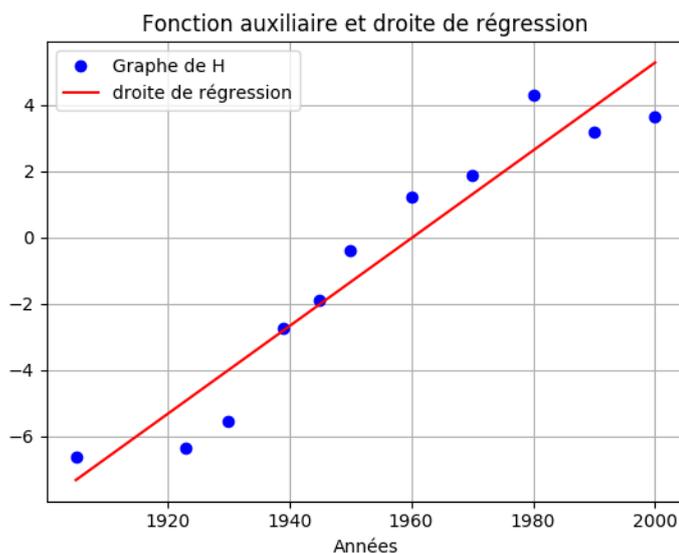
Au regard de la question précédente, si le modèle logistique se vérifie et rend compte de l'évolution de la population d'éléphants dans le parc Kruger, alors on observera une relation linéaire entre  $h(t)$  et  $t$ .

En exécutant :

```
Annees = np.array([1905,1923,1930,1939,1945,1950,1960,1970,1980,1990,2000])
N = np.array([10,13,29,450,980,3010,5800,6500,7400,7200,7310])
H = np.log(N/(K-N))
plt.plot(Annees,H,'bo',label='Graphe de H')
```

On vérifie sur le graphique la corrélation linéaire.

Il suffit alors de calculer l'équation de la droite de régression grâce aux formules de statistiques ou bien grâce à la fonction `np.polyfit()`. Son coefficient directeur donnera une valeur approchée de la valeur de  $r$  qui nous manque.



Pour obtenir ce graphique avec Python, nous nous sommes contentés d'écrire :

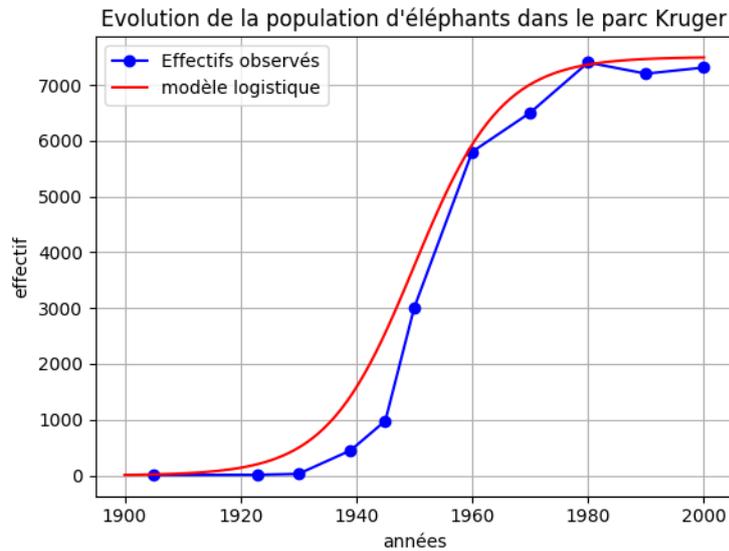
```
r,B = np.polyfit(Annees,H,1)
plt.plot(Annees,r*Annees+b,'r-',label='droite de régression')
```

☞ *Remarque* : Un sujet de concours peut tout à fait demander d'écrire les fonctions Python permettant d'obtenir les coefficients de la droite de régression. **S'assurer de savoir le faire si nécessaire !**

Le coefficient directeur de la droite permet d'obtenir  $r \approx 0.13$ .

Pour valider notre modèle, il suffit de tracer sur la même figure les effectifs observés et la courbe

représentative de la fonction logistique avec  $r = 0.13 \text{annee}^{-1}$  et  $K = 7500$  éléphants.  
Ce qu'on observe ci-dessous :



**Signification biologique du modèle de Verhulst :** A la lumière de ce modèle, des analyses différentiées se sont développées concernant les stratégies démographiques des êtres vivants.

- On parlera de stratégie  $r$  en l'absence de pression du milieu ( $K$  infini) ou bien lorsque les populations fluctuent fortement et que de nombreuses phases de conquête s'enchaînent. Bruno Anselme écrit : « On trouvera ainsi dans cette catégorie des espèces qui produisent un grand nombre d'oeufs et/ou de jeunes, qui ont un cycle de vie relativement court, qui alternent de nombreuses phases d'installation et de disparition, souvent de petite taille et à courte durée de vie. »<sup>1</sup>
- On parle de stratégie  $K$  lorsque, à l'inverse, la pression du milieu est forte. « Ont une stratégie  $K$  les êtres vivants qui produisent peu de jeunes et qui privilégient la meilleure adéquation possible au milieu (donc qui optimisent la valeur de  $K$ ) de chaque individu. On trouvera ainsi des espèces qui prodiguent beaucoup de soins aux jeunes, qui forment des couples stables et qui sont souvent de grande taille et ont une durée de vie importante. »<sup>2</sup>

### III/ Prélèvements constants

Nous cherchons désormais à décrire l'impact de la pêche sur notre population de poissons. On imagine un modèle pour lequel le taux de prélèvement  $P \in \mathbb{R}_+$  est constant au cours des années et ne dépend pas de l'état de la population.

Le modèle devient le suivant :

$$\begin{cases} N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - P, & t \in \mathbb{R}_+^* \\ N(0) = N_0 \end{cases}$$

en supposant que  $f$  reste nulle dès qu'elle devient nulle pour la première fois.

1. Bruno Anselme, *Biomathématiques*, p. 15

2. *op. cité*, p 15

- ① On suppose à nouveau que le taux de croissance maximum vaut  $r = 0.5/an$ , que la capacité d'accueil vaut  $K = 2.10^6T$  et on pose  $P = 2.10^5T/An$  le taux de prélèvement dû à la pêche.

Complétons le programme Python proposé. On commence par définir la fonction  $f$  pour laquelle désormais  $N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - P = f[N(t)]$ .

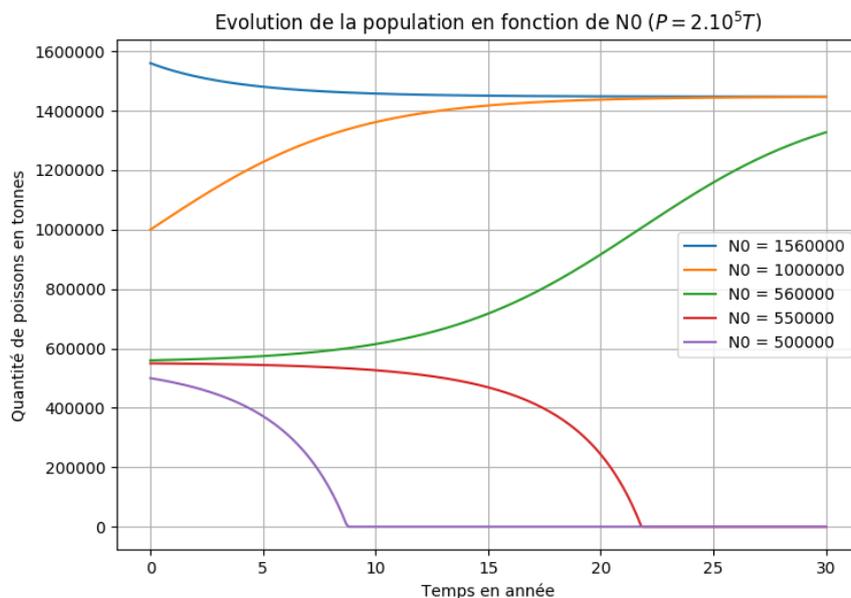
Soit :

$$f = \text{lambda } x:r*x*(1-x/K)-P$$

Ensuite, on complète la fonction `croissance_logistique()` en indiquant  $N_0$  en paramètre d'entrée. Il suffit de s'assurer que, si la population n'est pas éteinte (`Stock>0`) alors elle évolue selon le modèle logistique et, sinon, elle doit rester constante égale à 0 car il n'est plus possible de prélever  $P = 2.10^5T.an^{-1}$  a une population qui n'existe plus...

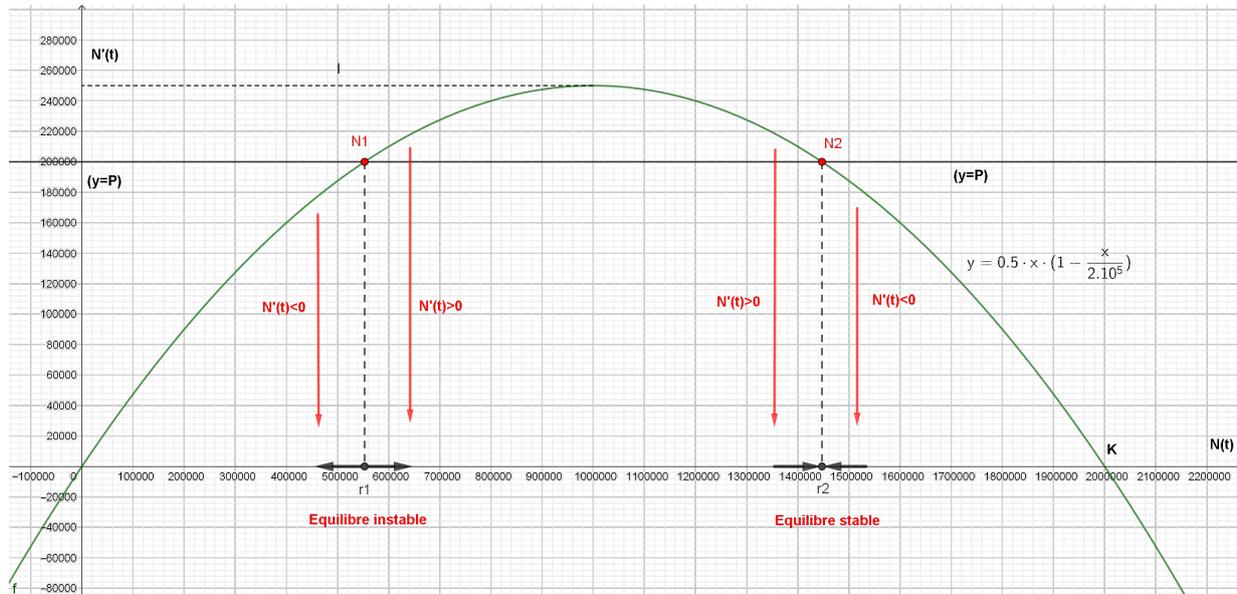
```
def croissance_logistique(N0):
    poisson = np.zeros(nbe_pas + 1) # tonnes
    poisson[0] = N0
    for pas in range(nbe_pas):
        Stock=poisson[pas]+h*f(poisson[pas])
        if Stock>0:
            poisson[pas+1]=Stock
        else:
            poisson[pas+1]=0.
    return poisson
```

Et maintenant observons l'évolution de la population sur vingt années en fonction de différentes populations initiales prises dans  $\{1e6, 0.5e6, 0.56e6, 1.56e6\}$  :



Il semble qu'il y ait deux états stationnaires dont l'un est stable et l'autre est instable...

- ② Déterminons les états stationnaires de ce modèle. On pourra les visualiser en traçant simultanément grâce à Python l'allure de la fonction  $f$  définie par  $f(x) = rx(1 - \frac{x}{K})$  et la fonction constante  $y = P$  : Il est en effet possible de représenter  $N'(t)$  en fonction de  $N(t)$  en utilisant Geogebra. Les points d'équilibre sont obtenus lorsque  $N'(t) = 0$ , autrement dit lorsque  $f(N(t)) = P$ , ce qui est réalisé pour deux valeurs  $N_\infty^1$  et  $N_\infty^2$ , appelées  $N1$  et  $N2$  sur la représentation graphique ci-dessous, respectivement d'abscisse  $r1$  et  $r2$ .



Pour préciser les valeurs de  $r_1$  et de  $r_2$ , il faut résoudre  $N'(t) = 0 \Leftrightarrow -\frac{r}{K}N^2(t) + rN(t) - P = 0$ .

Cette équation du second degré admet deux racines réelles, à savoir  $r_1 = \frac{r - \sqrt{\Delta}}{2r/K} = 0.5510^6T$  et

$$r_2(t) = \frac{r + \sqrt{\Delta}}{2r/K} = 1.4510^6T \text{ où } \Delta = r^2 - 4rP/K.$$

✎ Pour éviter tout calcul, on peut utiliser les fonctions `np.poly1d()` qui permet de créer un polynôme en donnant en variable d'entrée ses coefficients sous forme d'une liste. A savoir ici :

$$P1 = \text{np.poly1d}([-r/K, r, -P])$$

Ensuite la méthode `r` permet d'obtenir ses racines. On obtient dans notre cas :

$$r1, r2 = P1.r[0], P1.r[1] \text{ avec } r1 = 552786.40 \text{ et } r2 = 1447213.59$$

Interprétons les résultats obtenus précédemment : Les états stationnaires sont au nombre de 2.

- ③ **Définition** : On dit qu'un état stationnaire  $N_\infty$  est **stable** lorsque toute solution ayant pour condition initiale un  $N_0$  proche de  $N_\infty$  tend vers  $N_\infty$  lorsque  $t$  tend vers l'infini. Un état stationnaire qui n'est pas stable au sens de cette définition est dit **instable**.

Il s'agit de dire, à l'aide du graphe précédent, quels sont les états qui sont stables parmi les états stationnaires obtenus précédemment et justifier les comportements observés à la question 1 :

On s'appuie, pour en décider, sur la représentation graphique obtenue avec Geogebra :

- $N_\infty^1 \approx 5.52 \cdot 10^5 T$  est un **état stationnaire instable** car, si  $N_0$  est proche de  $N_\infty^1$  et inférieur, alors  $N'$  est négatif et l'effectif de la population tend à décroître (la population s'éteint). Si  $N_0$  est proche de  $N_\infty^1$  et supérieur, alors  $N'$  est positif et l'effectif va croître en s'éloignant de  $N_\infty^1$ .
- En revanche,  $N_\infty^2 \approx 1.44 \cdot 10^6 T$  est un **état stationnaire stable** car si  $N_0$  est proche de  $N_\infty^2$  et inférieur, alors  $N'$  est positif et la solution tend vers  $N_\infty^2$ . Si  $N_0$  est proche de  $N_\infty^2$  et supérieur, alors  $N'$  est négatif et la solution tend là aussi vers  $N_\infty^2$ .

☞ *Remarque* : Ces assertions se vérifient clairement sur le graphe proposé à la question III.1)

- ④ Justifier pourquoi on parle pour  $P = 2e5T/an$  de *Prélèvement Maximum Supportable*.

On a vu que les états stationnaires s'obtiennent par intersection de la courbe représentant la fonction logistique et de la droite horizontale d'équation ( $y = P$ ).

Considérons le maximum de la fonction logistique.

Il est immédiat, étant donné que  $f(x) = rx(1 - x/K)$  que ce maximum est atteint en  $\frac{K}{2}$  (dériver  $f$  pour le vérifier) et vaut :

$$f\left(\frac{K}{2}\right) = r \frac{K}{2} \left(1 - \frac{1}{2}\right) = \frac{rK}{4}$$

Si le prélèvement dû à la pêche est supérieur à cette valeur, alors  $N' = f(N) - P < 0$  pour tout  $N$  et la population s'éteint quelle que soit  $N_0$ . On appellera désormais cette valeur  $P_{max}$  pour prélèvement maximum.

Avec les données de l'énoncé  $P_{max} = \frac{0.5 \cdot 2 \cdot 10^6}{4} T = 0.25 \cdot 10^6 T = 2.5 \cdot 10^5 T$ .

On note par ailleurs que, si le prélèvement  $P$  s'approche de  $P_{max}$  par valeurs inférieures, alors les deux points stationnaires s'approchent l'un de l'autre et, même si  $N_\infty^2$  est stable, il suffit qu'un souffle fasse basculer  $N$  vers une valeur inférieure à  $N_\infty^1$  pour conduire la population à l'extinction.

On note alors que  $P = 2 \cdot 10^5 T = 0.8 \cdot P_{max}$ .

Il a, en effet, été communément admis que 80% du prélèvement maximum était un bon candidat pour représenter le *P.M.S.* (prélèvement maximum supportable).

Les questions précédentes nous ont permis de juger des évolutions possibles de la population avec ce prélèvement et de son caractère « raisonnable »...

#### IV/ Les modèles proies, prédateurs et l'impact de la pêche

On s'intéresse à l'influence de la présence d'un prédateur sur une population de proies et, en retour, on imagine que la réduction des effectifs des proies agit sur la dynamique des populations des prédateurs. Nous appelons par la suite  $N_1(t)$  et  $N_2(t)$  l'effectif respectif des proies et des prédateurs.

Lotka et Volterra ont émis les hypothèses selon laquelle l'évolution de la population des proies peut s'exprimer par la relation :

$$N_1'(t) = (a - bN_2(t))N_1(t)$$

① *Justifions en la commentant l'expression de cette équation et proposons une relation similaire reliant  $N_2'(t)$  à  $N_1(t)$  et  $N_2(t)$  grâce à deux paramètres  $c$  et  $d$  strictement positifs,  $d$  désignant une constante de prédation :*

- On commence par noter que, sous l'hypothèse retenue par Lotka et Volterra, les proies ne sont pas sensibles à la densité de population. En effet, cela se traduit par le fait qu'en l'absence de prédateurs ( $N_2 = 0$ ) l'effectif des proies suit un modèle malthusien de la forme  $N_1' = aN_1$  avec  $a > 0$ .

☞ *Remarque 1 :* On peut éventuellement justifier le recours à ce modèle en disant que la prédation restreint la population des proies largement en dessous de la saturation du milieu et que, dans ces conditions, le terme  $-N_1/K$  qui apparaît dans le modèle logistique demeure négligeable ( $K$  étant la capacité d'accueil de l'environnement).

- Le terme  $N_1'(t)$  est ensuite corrigé par l'expression  $-bN_2(t)N_1(t)$  pour rendre compte de la mortalité due à la prédation. Dans ces conditions et pour tenir compte de l'homogénéité de la formule,  **$b$  représente le taux de proies mangée par prédateurs et par an.** En conséquence :

$$N_1'(t) = (a - bN_2)N_1$$

- Considérons maintenant l'évolution du nombre de prédateur en le faisant dépendre uniquement du nombre de proies et d'une mortalité liée à la famine.

→ Si  $N_1 = 0$  alors on considère que la population des prédateurs décroît selon la relation  $N_2' = -cN_2$  où  $c > 0$  représente le taux de mortalité des prédateurs en l'absence de proies (décroissance exponentielle de la population).

→ Par ailleurs, les prédateurs se reproduisent d'autant plus que leur accès à la nourriture est important. Si on note  $d > 0$  **le taux de reproduction des prédateurs rapporté au nombre de proies mangées par an**, on aura donc :

$$N_2'(t) = N_2(t)(-c + dN_1(t))$$

**Conclusion :** On obtient le système différentiel : 
$$\begin{cases} N_1'(t) &= (a - bN_2(t))N_1(t) \\ N_2'(t) &= (-c + dN_1(t))N_2(t) \end{cases}$$

☞ *Remarque 2 :* On peut aussi interpréter ce système sous la forme d'un transfert d'énergie en considérant que lorsque  $bN_1(t)N_2(t)$  est prélevé sur les proies, alors  $dN_1(t)N_2(t)$  est apporté aux prédateurs.

- ② On considère une population de poissons pour laquelle le taux de croissance maximum vaut  $r_1 = 0.5/an$ . On imagine par ailleurs que l'espérance de vie des prédateurs, en l'absence de ces proies, est de cinq ans. En supposant le phénomène constant au cours du temps, on dire que sous ces conditions un cinquième de la population de prédateurs disparaît chaque année.

Après des prélèvements répétés dans chacune des populations, on supposera enfin que l'équilibre est atteint à  $5e6$  tonnes de proies et  $1e6$  tonnes de prédateurs.

Déterminons  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$  sous ces conditions :

Par analogie avec le modèle malthusien, il est immédiat que  $a = 0.5.an^{-1}$ .

De même,  $c$  représentant la mortalité des prédateurs par an en l'absence de proies, on a :  $c = \frac{1}{5}.an^{-1}$ .

A l'équilibre, on a  $N_1'(t) = 0 = N_2'(t)$  soit le système (S) 
$$\begin{cases} (a - bN_2(t))N_1(t) & = 0 \\ (-c + dN_1(t))N_2(t) & = 0 \end{cases}$$

Or, à l'équilibre,  $N_1(t) = 5 \cdot 10^6$  et  $N_2(t) = 1 \cdot 10^6$ , donc :

$$(S) \Leftrightarrow \begin{cases} a - bN_2(t) & = 0 \\ -c + dN_1(t) & = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} b & = a/N_2(t) = \frac{0.5}{10^6}pred^{-1}an^{-1} \\ d & = c/N_1(t) = \frac{1}{25 \cdot 10^6}proies^{-1}an^{-1} \end{cases}$$

**Conclusion :**  $a = 0.5.an^{-1}$ ,  $c = \frac{1}{5}.an^{-1}$ ,  $b = 5 \cdot 10^{-7}pred^{-1}an^{-1}$ ,  $d = 4 \cdot 10^{-8}proies^{-1}an^{-1}$

- ③ a. Rappelons le principe de la méthode d'Euler explicite pour approcher la solution du problème de Cauchy :

$$\begin{cases} u'(t) & = f(u(t)), t > 0 \\ u(0) & = u_0 \end{cases}$$

Si on veut approcher une solution sur l'intervalle  $I = [a, b]$  de  $\mathbb{R}$ , on commence par considérer une subdivision de  $I$ , suite de points  $(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$  définie par  $t_n = a + nh \in I$ ,  $\forall n \in \mathbb{N}$  et  $h$  est un réel strictement positif qu'on pourra choisir aussi petit qu'on le souhaite.

Dès lors,

$$\forall t_n \in I, u(t_{n+1}) \cong u(t_n) + h \cdot u'(t_n) = u(t_n) + h \cdot f[u(t_n)]$$

- b. Écrivons une fonction Python permettant de simuler par la méthode d'Euler explicite l'évolution des populations respectives des proies et des prédateurs sur cinquante années en supposant que  $N_1(0) = 4e6$  t et  $N_2(0) = 0.9e6$  t :

Dans ce contexte, l'intervalle est  $I = [0, 50]$  et on considère une subdivision de  $I$  sous la forme :

$$(t_n)_{n \in [0, N]} = \{0, h, 2h, \dots, Nh\} \text{ où } Nh = 50 \text{ ou encore } N = \frac{50}{h}$$

On prendra des pas suffisamment petit en considérant par la suite  $h = 0.1$ .

Enfin, la méthode d'Euler assure que :

$$\begin{cases} N_1(t_n + h) & = N_1(t_n) + hN_1'(t_n) = N_1(t_n) + hf(N_1(t_n), N_2(t_n)) \\ N_2(t_n + h) & = N_2(t_n) + hN_2'(t_n) = N_2(t_n) + hg(N_1(t_n), N_2(t_n)) \end{cases}$$

avec

$$f(x, y) = (a - by) * x \text{ et } g(x, y) = (-c + dx) * y$$

Ce qui donne, avec Python, l'écriture suivante :

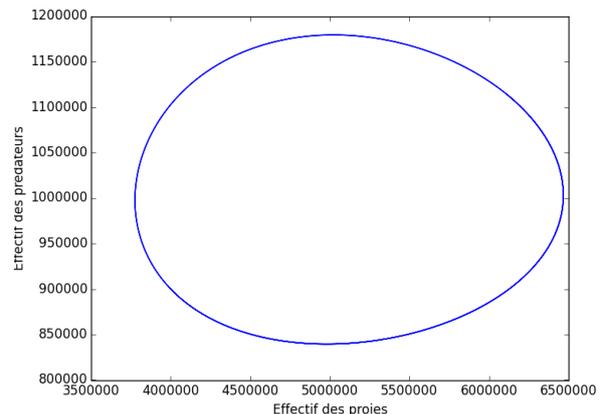
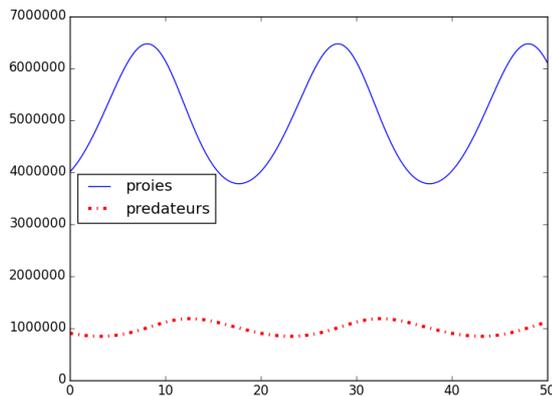
```
def lotka_Voltera(N10,N20,tps_final,h):
    a,b,c,d = 0.5,5e-7,0.2,4e-8
    N=int(tps_final/h)
    proie = np.zeros(N+1)
    predateur = np.zeros(N+1)
    proie[0],predateur[0]=N10,N20
    for pas in range(N):
        proie[pas+1] = proie[pas]+h*(a-b*predateur[pas])*proie[pas]
        predateur[pas+1] = predateur[pas]+h*(-c+d*proie[pas])*predateur[pas]
    return proie,predateur
```

Fonction qui sera appelée par l'instruction :

```
proie,predateur = lotka_Voltera(4e6,0.9e6,50,0.1)
```

On donnera une représentation graphique de cette évolution en écrivant :

```
temps = h*np.arange(N+1)
plt.figure(1)
plt.plot(temps,proie,'b',label='proies')
plt.plot(temps,predateurs,'r',label='predateurs')
plt.figure(2)
plt.plot(proie,predateur) # portrait de phase
plt.xlabel('Effectif des proies')
plt.ylabel('Effectif des prédateurs')
```



- ④ Les fonctions  $N_1$  et  $N_2$  sont périodiques de même période qu'on notera  $T$ . On définit les moyennes de  $N_1$  et de  $N_2$  sur une période  $[0, T]$  comme :

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T N_1(t) dt \text{ et } \bar{y} = \frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt$$

- a. Montrons que  $\bar{x} = \frac{c}{d}$  et  $\bar{y} = \frac{a}{b}$  :

$$N_1'(t) = (a - bN_2(t))N_1(t) \Leftrightarrow \frac{N_1'(t)}{N_1(t)} = a - bN_2(t) \Leftrightarrow N_2(t) = \frac{1}{b} \left( a - \frac{N_1'(t)}{N_1(t)} \right)$$

Dès lors,

$$\bar{y} = \frac{1}{bT} \int_0^T \left( a - \frac{N_1'(t)}{N_1(t)} \right) dt = \frac{1}{bT} \left[ at - \ln(N_1(t)) \right]_0^T = \frac{aT}{bT} = \boxed{\frac{a}{b}}$$

car  $N_1(T) = N_1(0)$  puisque  $N_1$  est une fonction de période  $T$ .

On obtient par un raisonnement absolument identique que  $\boxed{\bar{x} = \frac{c}{d}}$ .

- b.** On imagine désormais un prédateur commun aux deux espèces (chasse ou pêche) qui prélève chaque année une proportion  $e$  et  $f$  respectivement de proies et de prédateurs.

Le système précédent devient donc :

$$\begin{cases} N_1'(t) &= (a - bN_2(t))N_1(t) - eN_1(t) \\ N_2'(t) &= (-c + dN_1(t))N_2(t) - fN_2(t) \end{cases}$$

Ce qui s'exprime aussi sous la forme :

$$\begin{cases} N_1'(t) &= (a - e - bN_2(t))N_1(t) \\ N_2'(t) &= (-c - f + dN_1(t))N_2(t) \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} N_1'(t) &= (\tilde{a} - bN_2(t))N_1(t) \\ N_2'(t) &= (-\tilde{c} + dN_1(t))N_2(t) \end{cases}$$

où  $\tilde{a} = a - e$  et  $\tilde{c} = c + f$ .

Les calculs menés en 4.a) permettent de conclure directement que les valeurs moyennes valent désormais :

$$\bar{x} = \frac{\tilde{c}}{d} > \frac{c}{d} \text{ et } \bar{y} = \frac{\tilde{a}}{b} < \frac{a}{b}$$

En conséquence, les campagnes de pêches conduisent à favoriser l'abondance des proies et à défavoriser celle des prédateurs, ce qui peut se vérifier aisément sur le portrait de phase.

☞ *Remarques :*

- a.** Cette approche ne s'applique évidemment pas qu'aux poissons et certains auteurs la cite en référence pour, par exemple, mettre en garde contre l'emploi d'insecticides tuant indifféremment les insectes nuisibles et leurs prédateurs...
- b.** Dans un autre contexte, Bruno Anselme dans *Biomathématiques, Outils, méthodes et exemples* (Dunod, 2015) signale que ce modèle a été souvent repris pour modéliser des oscillations biologiques, comme par exemple des réseaux de neurones. Il indique en exemple un système neuronique au sein duquel des neurones  $N$  et  $P$  sont connectés de telle manière que le jeu des synapses excitatrices et inhibitrices produise :
- Une auto-excitation du neurone  $N$  à un taux  $a$ .
  - Une auto-inhibition du neurone  $P$  à un taux  $c$ .
  - Une excitation mutuelle du neurone  $P$  sur les neurones  $N$  au taux  $b$  et du neurone  $N$  sur le neurone  $P$  au taux  $d$ .

Modélisé par un système d'équations différentielles identiques à celui du modèle de Lotka Volterra, on montre qu'un réseau neuronique peut engendrer des rythmes dont il est possible de modifier la période par inhibition ou excitation du système en imitant l'effet des campagnes de pêches.