Modélisation du vivant : théorie

HAV629X

2024-2025

Enseignant : Pierre-Louis Montagard.
pierre-louis.montagard@umontpellier.fr

Faculté des Sciences
Université Montpellier

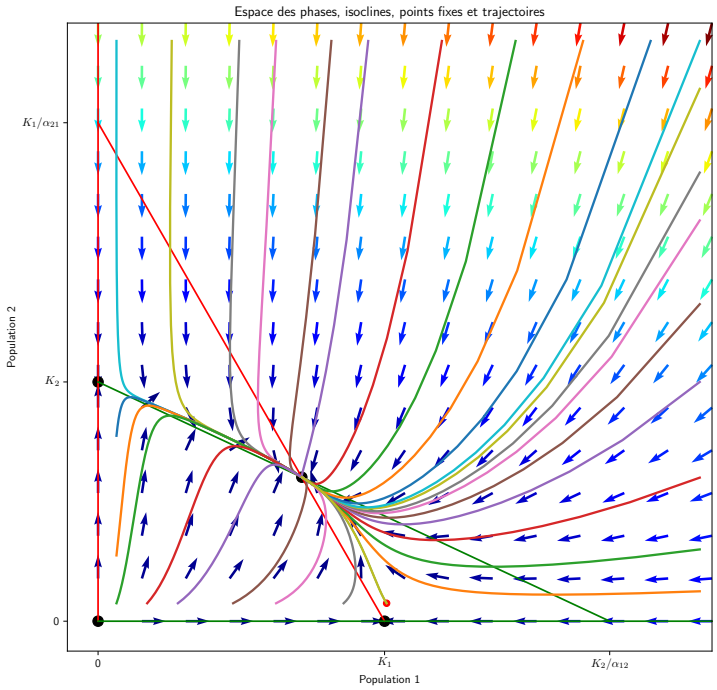


Table des matières

1 Modèles discrets d'évolution d'une seule population **5**
1.1 Premiers exemples . . . 5
1.1.1 Croissance fixe . . . 5
1.1.2 Croissance à taux fixe . . . 6
1.1.3 Croissance logistique . . . 6
1.2 Le cadre général . . . 7
1.3 Retour sur le modèle logistique . . . 9
1.3.1 Modèle de Ricker . . . 11
1.3.2 Croissance bistable ou avec seuil : effet Allee . . . 11
1.4 Exercices . . . 11

2 Modèle de type Leslie **15**
2.1 Définitions et opérations sur les matrices . . . 15
2.1.1 Addition de matrices . . . 16
2.1.2 Produit de matrices . . . 17
2.1.3 Quelques propriétés . . . 18
2.1.4 Inverse d'une matrice carrée . . . 18
2.1.5 Déterminant d'une matrice carrée et inversibilité . . . 19
2.1.6 Inverser une matrice . . . 19
2.2 Diagonalisation . . . 20
2.2.1 Pourquoi diagonaliser ? . . . 20
2.2.2 Comment diagonaliser ? . . . 20
2.3 Exercices . . . 21
2.4 Application des matrices à l'étude de plusieurs populations . . . 25
2.4.1 Matrice de Leslie . . . 25
2.5 Les nombres complexes . . . 26
2.6 Le comportement asymptotique d'un modèle de type Leslie . . . 28
2.7 Exercices . . . 29

3 Évolution d'une seule population, modélisation continue **35**
3.1 Présentation du problème . . . 35
3.2 Deux exemples . . . 36
3.2.1 Croissance linéaire . . . 36
3.2.2 Croissance logistique . . . 36
3.3 Un peu de théorie . . . 37
3.3.1 Le théorème de Cauchy-Lipschitz . . . 37

3.3.2 Approche qualitative des EDO, généralités, points d'équilibre. 38
3.4 Appendice : primitives de fonctions, résolution d'équations différentielles linéaires à coefficients constants 41
3.4.1 Les primitives d'une fonction 41
3.4.2 Résolution d'une EDO linéaire à coefficients constants 42
3.5 Exercices 43

4 Plusieurs populations (systèmes d'EDO) 45
4.1 Introduction 45
4.1.1 Exemple du système Proie-Prédateur 45
4.1.2 Le modèle de Lotka-Volterra compétitif 46
4.1.3 Le modèle épidémique SIR 46
4.2 Les outils 47
4.2.1 Notion de trajectoire ; espaces des phases 47
4.2.2 Isoclines 48
4.2.3 Points d'équilibres 48
4.2.4 Les directions des trajectoires dans l'espace des phases 49
4.3 Le système SIR 50
4.3.1 Notion de r_0, seuil épidémique 51
4.4 Le modèle de Lotka-Volterra compétitif 53

Ce poly réutilise plusieurs passages d'un polycopié antérieur de Mathieu Alfaro. Merci à lui.

Chapitre 1

Modèles discrets d'évolution d'une seule population

1.1 Premiers exemples

Dans ce chapitre on considère une unique population (sans compétiteur extérieur, sans prédateur, sans coopérateur...) non divisée en classes (mâles/femelles, matures/immatures...). Le temps est mesuré de manière discrète par un entier naturel n. Au temps n (mesuré en siècles, années, heures...) on note p_n la taille (mesurée en unités, centaines, milliers, millions...) de la population. Cette taille n'est pas connue et on essaie de la prévoir à partir de quelques observations sur le terrain. Il faut donc trouver un modèle mathématique qui permette de calculer la suite (p_n) et qui donne des valeurs cohérentes avec les observations. En particulier, on essaye d'avoir la condition $p_n \geq 0$ pour tout n. Par contre, en général, le terme p_n n'est pas forcément entier, cela serait beaucoup trop restrictif. De plus certaines populations nombreuses peuvent être mesurées en milliers, voire en millions, et la considération de nombres décimaux est dans ce cas là pertinent.

Commençons par quelques exemples simples et que vous avez sans doute déjà rencontré.

1.1.1 Croissance fixe

Si la population entre chaque instant augmente (ou diminue) d'une quantité fixe, alors la suite (p_n) est définie par :

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + a, \end{cases} .$$

où a est une constante positive ou négative. Mathématiquement, la suite (p_n) est une suite arithmétique. On peut calculer facilement p_n en fonction de n et p_0 :

$$p_n = p_0 + na.$$

La suite ci-dessus a un comportement lorsque n tend vers l'infini facilement calculable. Si $a < 0$ la suite (p_n) est décroissante et tend vers $-\infty$, si $a = 0$ la suite est constante, et enfin si $a > 0$ la suite est croissante et tend vers $+\infty$. Si on s'intéresse à l'évolution de la population sur le long terme, l'intérêt biologique de ce modèle est très faible.

1.1.2 Croissance à taux fixe

Si la population varie d'un instant à l'autre d'une proportion (positive ou négative) fixe, la suite (p_n) est alors définie par :

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + rp_n = p_n(1+r). \end{cases}$$

Mathématiquement, c'est une suite géométrique de raison $1+r$.

Le terme r peut être négatif, mais comme la population ne peut pas diminuer de plus de 100%, r vérifie la condition $r \geq -1$. Ce modèle est sans doute le premier modèle mathématique d'évolution d'une population : c'est le modèle de Malthus (1766-1834). Dans ce cas très simple, on peut encore une fois calculer explicitement tous les termes de la suite et en déduire son comportement.

Théorème 1.1.1 (Modèle linéaire discret)**.** *Pour tout $n \in \mathbb{N}$, on a :*

$$p_n = (1+r)^n p_0.$$

Si $r > 0$ alors $p_n \to +\infty$, la population croit indéfiniment et explose.

Si $-1 \leq r < 0$ alors $p_n \to 0$, la population décroît et s'éteint.

Si $r = 0$ la population est constante et la taille reste égale à p_0.

1.1.3 Croissance logistique

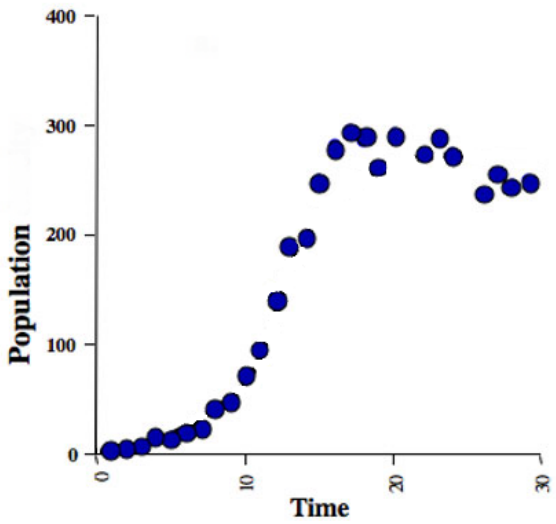
D'un point de vue biologique, le modèle précédent est plus pertinent que le modèle à croissance fixe et il est facile de trouver des exemples d'évolution de populations dont l'évolution est très proche de celle prédite par ce modèle pour des temps « petits ». Cependant, sur le long terme et si $r > 0$ lorsque la population augmente, elle tend vers l'infini, ce qui n'est évidemment pas réaliste notamment car le milieu dans lequel la population vit n'est pas infini. Par exemple, on peut considérer l'évolution de la concentration d'une population de paramécies sur la figure 1.1.3. Dans les premiers temps la variation est proche d'une variation « exponentielle », puis ensuite semble osciller autour d'une valeur fixe. Pour modéliser ce type de comportement, on introduit un troisième modèle.

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + rp_n(1 - p_n/K). \end{cases}$$

où r et K sont deux constantes strictement positives. La constante r modélise la croissance « intrinsèque » de la population (celle qu'elle aurait dans un environnement « infini ») et K est la capacité biotique du milieu. On parle de croissance logistique.

L'origine du terme logistique n'est pas claire ; ce modèle est l'équivalent discret d'un modèle continu que nous étudierons plus tard et qui a été introduit par Verhulst (1804-1849) ; c'est lui qui a proposé le terme logistique, sans que l'on sache vraiment pourquoi. L'avantage de ce nouveau modèle est que l'évolution est freinée lorsque la population p_n devient plus grande que la capacité K. En effet si $p_n > K$, alors $p_n/K > 1$ et donc le terme $(1 - p_n/K)$ est négatif, la population décroît. Ce modèle est un peu plus réaliste, mais en contrepartie sa complexité mathématique est d'un autre niveau. Il n'y a par exemple aucun espoir d'arriver à exprimer le terme p_n comme une fonction « simple » de n et p_0. Pourtant on va voir que dans certains cas, on peut prédire l'évolution de la population. Mais pour cela nous allons introduire quelques outils mathématiques supplémentaires.

FIGURE 1.1 – d'après le site : https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/how-populations-grow-the-exponential-and-logistic-13240157/



1.2 Le cadre général

Dans cette partie, on va s'intéresser au cas où la taille de la population à l'instant $n+1$ est supposée dépendre uniquement de la taille à l'instant n (à l'exception du modèle de l'exercice 1.4.6, où nous supposerons que la population au temps $n+1$ dépend des effectifs au temps n et $n-1$). Le cadre général est donc le suivant :

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + f(p_n), \end{cases} \tag{1.1}$$

où p_0 sont des données : p_0 est la population initiale et f est une fonction appelée fonction d'évolution. Remarquons que la suite (p_n) est complètement définie puisqu'on peut calculer ses termes de « proche en proche » ; mathématiquement on dit que la suite (p_n) est définie par récurrence.

L'écriture ci-dessus a l'avantage de faire apparaître clairement la variation de la population entre l'année $n+1$ et l'année n. Mais on peut aussi écrire les conditions définissant (p_n) sous la forme :

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = g(p_n). \end{cases} \tag{1.2}$$

Où g est une fonction qui est reliée à la fonction f par la relation suivante : $g(x) = x + f(x)$, et il est très facile de passer d'une forme à l'autre.

Une fois le modèle à notre disposition, on cherche principalement à répondre à deux questions. Tout d'abord, quel est l'évolution de cette population ? Va t-elle croître indéfiniment,

décroître, alterner des périodes de croissance et de décroissance ? Cela correspond à l'étude des variations de la suite (p_n). L'autre question (qui dépend en partie de la réponse à la question précédente) concerne le devenir de la population sur le long terme. Va t-elle s'éteindre ? Atteindre une taille limite finie ou infinie ? Un autre comportement ? Mathématiquement, cela revient à calculer la limite de la suite (p_n) lorsque n tend vers ∞. Les différents cas possibles sont :

1. $p_n \to 0$: extinction ;
2. $p_n \to l \neq 0$: survie avec saturation ;
3. $p_n \to +\infty$: explosion ;
4. la suite n'a pas de limite.

Évidemment le comportement va fortement dépendre de la fonction de croissance f (ou g) et de la condition initiale. Nous allons commencer par voir que les nombres l candidats pour être la limite de la suite (p_n) sont contraints. Pour cela nous allons introduire la notion de point fixe, puis celui d'intervalle stable.

Définition 1.2.1. *Soit une suite (p_n) définie par récurrence sous la forme 1.1. On dit que le nombre l est un point fixe de la suite (p_n) si on a $f(l) = 0$ (on dit que l est un zéro de la fonction f).*

Remarquons que si on définit la suite (p_n) sous la forme (1.2), alors $f(l) = 0$ se traduit par $g(l) = l$. On dit que l est un point fixe de la fonction g.

On peut généraliser la notion de point fixe et parler d'intervalle stable. On note I un intervalle qui peut être sous une forme quelconque : $[a, b]$, $[a, b[$, $[a, +\infty[$, etc.

Définition 1.2.2. *Soit g une fonction et I un intervalle, on dit que I est un intervalle stable pour g, si pour tout $x \in I$, on a $g(x) \in I$ (que l'on résume par $g(I) \subset I$).*

Cette notion de stabilité généralise la notion de point fixe. En effet, dans le cas très particulier ou $I = [l]$, alors I est stable si et seulement si l est un point fixe.

Propriétés 1.2.3. *Soit (p_n) une suite définie par récurrence sous la forme suivante :*

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = g(p_n). \end{cases} \tag{1.3}$$

Supposons qu'il existe un intervalle I qui soit stable par la fonction g, alors s'il existe n_0 tel que $p_{n_0} \in I$, on a $p_n \in I$ pour tout $n \geq n_0$.

Preuve. Cette démonstration se fait par une récurrence. Par hypothèse, on a donc que $p_{n_0} \in I$ ce qui montre l'initialisation ; supposons maintenant que pour tout entier k tel que $n_0 \leq k \leq n$ on ait $p_k \in I$, alors d'après l'hypothèse, $p_{n+1} = g(p_n) \in I$ et la propriété est bien démontrée. □

Dans le cas très particulier de cette propriété où $I = [l]$ contient un unique point, alors si I est stable, l est un point fixe de g et donc si $p_{n_0} = l$, alors $p_n = l$ pour tout $n \geq n_0$. C'est à dire que si la population arrive sur un point fixe alors la population ne varie pas ; la terminologie « point fixe » pour la suite (p_n) est bien cohérente. Évidemment cette propriété n'a pas vraiment de sens de point de vue biologique, puisque cela voudrait dire que la population

n'évolue jamais ; l'existence de points fixes est pourtant fondamentale pour comprendre le comportement des suites définies par récurrence puisque ces points sont des points limites potentiels de l'évolution de la population.

On a en effet le théorème suivant :

Théorème 1.2.4. *Si la fonction f est continue et si la suite (p_n) a une limite finie l quand $n \to +\infty$ alors l est un point fixe de la suite (p_n).*

Preuve. Cette preuve sera esquissée en cours. Notons que l'hypothèse de continuité est essentielle pour la preuve, et que cette hypothèse est le plus souvent « naturelle » dans le processus de modélisation. □

1.3 Retour sur le modèle logistique

Le modèle logistique est donc défini par :

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + rp_n(1 - p_n/K), \end{cases}$$

celui-ci correspond donc à la fonction d'évolution suivante :

$$\boxed{f(x) = rx(1 - x/K)}$$

On peut faire une étude rapide du signe de la fonction f en fonction de la variable x. Si on suppose x positif, alors $f(x)$ est positif lorsque $x \leq K$ (et donc la population est croissante), et $f(x)$ est négative lorsque $x \geq K$ (et dans ce cas la population est décroissante).

Ce modèle est définie par une relation à peine plus compliquée que dans le modèle précédent, et pourtant on va voir que son étude mathématique est beaucoup plus complexe.

Par exemple, on ne connaît pas d'expression simple de p_n en fonction de n comme dans le cas précédent. On va voir également que pour s'assurer que la suite (p_n) reste positive, on doit imposer des restrictions sur p_0 et r. Néanmoins, sans connaître explicitement la suite, on arrive à donner des informations dessus, et notamment à prédire à quelle condition la suite (p_n) admet une limite.

La première étape de cette étude consiste à se ramener au cas ou $K = 1$. Pour cela on considère la nouvelle suite (q_n) définie par $q_n = p_n/K$. Biologiquement on peut interpréter q_n comme étant le coefficient de « remplissage » relatif à la capacité K.

Il est facile de calculer la relation de récurrence vérifiée par la suite (q_n). La suite p_n vérifie :

$$p_{n+1} = p_n + rp_n(1 - p_n/K).$$

En remplaçant p_n par Kq_n (et p_{n+1} par Kq_{n+1}), on obtient :

$$Kq_{n+1} = Kq_n + rKq_n(1 - q_n),$$

en simplifiant par K qui est non nul, on obtient la relation suivante :

$$q_{n+1} = q_n + rq_n(1 - q_n).$$

Remarquons que cela correspond en fait à la relation vérifiée par (p_n) pour $K = 1$.

Le théorème 1.2.4 nous donne quatre possibilités concernant la limite de la suite (q_n). Soit $q_n \to 0$, soit $q_n \to 1$, soit $q_n \to +\infty$, soit la suite n'a pas de limite. Notez que l'on manipulera ce modèle (et d'autres) dans la séance de TP informatique dédiée. Vous pouvez dès maintenant aller visiter le site : https://www.geogebra.org/m/QJ79IWCL qui permet de visualiser l'évolution d'une suite définie par une fonction de son choix.

Dans le cas du modèle logistique discret, on va donc restreindre les conditions sur q_0 et r pour que la suite (q_n) reste positive. Une des façons pour assurer cette condition est d'imposer les inégalités suivantes sur r et p.

Propriétés 1.3.1. *Si $0 < r \leq 3$ et si $0 < q_0 \leq (r+1)/r$, alors pour tout n, on a : $0 < q_n \leq (r+1)/r$.*

Preuve. On suppose donc que l'on a une suite (q_n) définie par récurrence avec q_0 fixé et la relation :

$$q_{n+1} = g(q_n)$$

avec g la fonction $g(x) = x + rx(1-x)$, que l'on peut aussi écrire $g(x) = -rx^2 + (r+1)x$.

D'après la propriété 1.2.3 il suffit de vérifier que si $x \in]0, (r+1)/r]$ alors $g(x) \in]0, (r+1)/r]$. Pour cela on va faire une étude sommaire de la fonction g. Celle-ci s'annule en deux points $x_1 = 0$ et $x_2 = (r+1)/r$, et elle est positive entre ces deux points. Donc si $x \in]0, (r+1)/r]$, on a bien $g(x) \geq 0$. Ensuite, en faisant un simple calcul de dérivée $g'(x) = -2rx + r + 1$, on constate que la fonction g est croissante sur $]-\infty, (r+1)/2r]$ est décroissante sur $](r+1)/2r, +\infty[$. La fonction g admet donc un maximum pour $x_0 = (r+1)/2r$ et ce maximum est égal à :

$$g((r+1)/2r) = -r((r+1)/2r)^2 + (r+1)(r+1)/2r = (r+1)^2/4r.$$

Remarquons maintenant que si $r \leq 3$ alors $r + 1 \leq 4$ et $(r+1)/4 \leq 1$, on en déduit donc que pour $x \in]0, (r+1)/r]$, on a :

$$g(x) \leq (r+1)^2/4r = ((r+1)/r)\,((r+1)/4) \leq (r+1)/r.$$

□

Théorème 1.3.2 (Comportement du modèle logistique discret, le cas prévisible)**.** *Si $0 < r \leq 2$, on a survie avec saturation puisque la suite (q_n) converge vers 1. Pour être précis, on peut distinguer deux cas. Si $0 < r \leq 1$ alors $q_n \to 1$ avec $q_n \leq 1$ (sauf éventuellement q_0 qui peut être plus grand que 1.) Si $1 < r \leq 2$ alors on a encore $q_n \to 1$, mais cette fois la convergence se fait avec des termes qui sont alternativement en dessous de 1, puis au dessus. on a donc survie avec saturation.*

Remarque 1.3.3. *Montrer ce théorème n'est pas très difficile, la difficulté est du même ordre que la démonstration de la propriété précédente. Nous verrons en exercice un cas particulier.*

Par contre, lorsque $r > 2$ le comportement de la suite devient beaucoup plus complexe, nous en dirons juste quelques mots très vagues sans définir précisément les notions mathématiques. La suite a d'abord tendance à devenir « presque »périodique avec un nombre fini de valeurs d'adhérences (c'est à dire une valeur dont la suite s'approche une infinité de fois). Le nombre de ces valeurs d'adhérence augmente avec r. À ce stade le comportement de la suite reste prévisible au sens qu'une modification de la condition initiale ne change pas le comportement

de la suite. Puis lorsque r augmente encore cette prévisibilité disparaît, on dit que le système devient chaotique, c'est à dire que des modifications infinitésimales de la condition initiale p_0 peut conduire à des suites aux comportements complètement différents. Notons que cette complexité va disparaître lorsqu'on va considérer le modèle continu équivalent.

Nous finissons cette partie par une brève présentation d'autres modèles.

1.3.1 Modèle de Ricker

Voici un autre modèle qui tient compte de l'influence du milieu.

$$\begin{cases} 0 < p_0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n \exp\left(r(1 - p_n/K)\right), \end{cases}$$

où r et K sont des constantes positives. Nous étudierons ce modèle dans l'exercice 1.4.7.

1.3.2 Croissance bistable ou avec seuil : effet Allee

Dans le modèle de Verhulst, la croissance est maximale à faible taille de population. Néanmoins, dans certains cas, si la population est faible la croissance peut être freinée (effet Allee faible) voire négative (effet Allee fort) car il est alors difficile de trouver un partenaire sexuel ou les recombinaisons génétiques sont insuffisantes ou il est plus dur de lutter contre l'environnement (ex : manchots sur la banquise). Pour modéliser cet effet Allee fort, on introduit un effet seuil dans le modèle logistique. On se donne un seuil $0 < \theta < K$ puis : si p est inférieur à θ alors la population décroît, si p est supérieur à θ alors la population croit. Le prototype d'une telle fonction de croissance est

$$\boxed{f(x) = rx(x - \theta)(1 - x/K)}$$

où $r > 0$ est une constante. Il s'agit ici d'une croissance non linéaire. C'est un modèle bistable.

Le Théorème 1.2.4 nous dit déjà que : soit $p_n \to 0$, soit $p_n \to \theta$, soit $p_n \to K$, soit $p_n \to +\infty$, soit la suite n'a pas de limite. On a

$$\begin{cases} 0 < p_0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + rp_n(p_n - \theta)(1 - p_n/K). \end{cases}$$

On n'en dira pas plus sur le modèle bistable discret mais on se rattrapera sur l'équivalent continu dans le chapitre suivant.

1.4 Exercices

Exercice 1.4.1 (Les points fixes dans le modèle Malthusien)**.** *Calculer les points fixes de la suite obtenue dans le modèle Malthusien. Vérifier que le résultat est cohérent avec les limites calculées dans le cours.*

Exercice 1.4.2 (Suite arithmétique)**.** *En 2000, l'île de Ré compte 10 000 aigrettes. Chaque année elle gagne 100 aigrettes.*

1. *Quel est votre pronostic sur le devenir de la population d'aigrettes ? Extinction ? Survie avec saturation ? Explosion ? Autre ?*

   On note p_n le nombre d'aigrettes (comptées en milliers) l'année $2000 + n$.

2. *Que vaut p_0 ?*
3. *Écrire une relation de récurrence entre p_{n+1} et p_n.*
4. *Calculer p_n en fonction de n. Déterminer alors $\lim_{n\to+\infty} p_n$.*

Exercice 1.4.3 (Suite géométrique)**.** *En 2000, l'île de Ré compte 10 000 aigrettes. Chaque année 5% des oiseaux disparaissent. Reprendre les questions de l'exercice précédent.*

Exercice 1.4.4 (Suite arithmético-géométrique)**.** *En 2000, une petite ville compte 10 000 habitants. Chaque année 5% des habitants migrent vers la grande ville, mais 100 nouveaux habitants arrivent. On note p_n le nombre d'habitants l'année $2000 + n$.*

1. *Déterminer la fonction f telle que*

$$p_{n+1} = p_n + f(p_n).$$

2. *Déterminer l'unique nombre l vers lequel la suite (p_n) peut tendre.*
3. *On pose $v_n = p_n - l$. Trouver une relation de récurrence entre v_{n+1} et v_n. Calculer v_n en fonction de n.*
4. *Calculer p_n en fonction de n. Quel est le devenir de la population de la ville ?*

Exercice 1.4.5 (Modèle logistique discret)**.** *On considère le modèle logistique discret avec $r = 1$:*

$$\begin{cases} 0 < p_0 \leq 2 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + p_n(1 - p_n). \end{cases}$$

Dans ce cas précis ($r = 1$) on va montrer le Théorème 1.3.2, c'est à dire $p_n \to 1$ (survie avec saturation).

1. *Construire le tableau de variations de la fonction g définie par*

$$g(x) = x + x(1 - x) = 2x - x^2.$$

   En déduire que si $0 < p_0 < 1$, alors $0 < p_n < 1$ pour tout entier n. On va garder cette hypothèse pour les questions 2 et 3 qui suivent.

2. *Montrer que la suite (p_n) est croissante.*
3. *En déduire que $p_n \to 1$.*
4. *Que se passe t-il si $p_0 = 2$? Et si $1 < p_0 < 2$? Et si $p_0 > 2$?*

Exercice 1.4.6 (Suite de Fibonacci)**.** *On considère la suite récurrente définie par*

$$\begin{cases} u_0 = u_1 = 1 \\ u_{n+2} = u_n + u_{n+1}. \end{cases}$$

décrivant une population de lapins.

1. *Calculer les premiers termes. Quel est votre pronostic ?*

2. *Montrer que la suite est croissante. En déduire que* $u_n \to +\infty$.

   En fait on peut calculer tous les termes. Allons y !

3. *Déterminer les réels* $\alpha < \beta$ *solutions de* $x^2 - x - 1 = 0$.

4. *Déterminer les réels* A *et* B *pour que la suite* (v_n) *définie par*

$$v_n = A\alpha^n + B\beta^n,$$

   vérifie $v_0 = v_1 = 1$.

5. *Montrer que la suite* (v_n) *vérifie le problème initial de Fibonacci. Déterminer alors* $\lim_{n\to+\infty} v_n$.

Exercice 1.4.7 (Modèle de Ricker)**.** *On considère une population dont la taille à l'année* n *est notée* p_n. *On suppose que l'évolution de la population est donnée par l'équation :*

$$p_{n+1} = p_n \exp\left(r(1 - p_n/K)\right),$$

où r *et* K *sont des constantes strictement positive.*

1. *Expliciter l'expression de la fonction* g *telle que* $p_{n+1} = g(p_n)$.
2. *Montrer que la fonction* g *admet deux points fixes.*
3. *Vérifier que l'intervalle* $[0, +\infty[$ *est stable pour* g.
4. *Prédire l'évolution de la population entre les années* n *et* $n+1$ *suivant si* $p_n < K$, $p_n = K$ *ou* $p_n > K$.
5. *Justifier ce modèle d'un point de vue biologique, notamment en interprétant les constantes* r *et* K.

Chapitre 2

Modèle de type Leslie

Dans le Chapitre précédent, une seule population était étudiée, et dans ce cas les suites récurrentes sont l'outil de base.

Si on veut modéliser l'évolution de plusieurs populations qui interagissent ou d'une seule population structurée en classes, on va de nouveau rencontrer des suites récurrentes, mais cette fois des suites vectorielles et le passage d'une année à l'autre sera encodée par une matrice. Nous allons donc commencer par présenter les divers objets mathématiques nécessaires : matrices, vecteurs, addition et multiplication de matrices. Vous les avez peut-être rencontré dans votre cursus, par exemple lors de l'étude des modèles linéaires en dimension supérieures en statistiques.

2.1 Définitions et opérations sur les matrices

Définition 2.1.1 (Matrice)**.** *Une matrice A de taille (n,p) est un tableau à n lignes et p colonnes. Chaque case du tableau est occupée par un nombre réel (ou complexe).*

La valeur du nombre occupant la case située dans la i-ième ligne et la j-ième colonne est appelé coefficient à la position (i,j) et est en général noté a_{ij}. On note ceci :

$$A = (a_{i,j})_{\substack{1\leq i\leq n \\ 1\leq j\leq p}} .$$

— Voici quelques exemples : $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 2 \end{pmatrix}$, $B = \begin{pmatrix} 1 & \pi & 3,14 \\ 1 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}$, $C = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix}$.

— Si A est une matrice de taille (n,p) dont tous les coefficients de la matrice sont nuls, alors on dit que A est ma matrice nulle de taille (n,p). On la note $A = \mathbf{0}_{n,p}$.

— Les matrices qui ont le même nombre de lignes et de colonnes sont dites **matrices carrées**. Une matrice carrée très utile est la **matrice** I_n ou **matrice identité** de taille (n,n). Il s'agit de la matrice à n lignes et n colonnes dont les coefficients diagonaux sont égaux à 1 et tous les autres valent 0 :

$$I_n = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 1 \end{pmatrix} , \quad I_2 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} ,$$

ou encore : les coefficients de I_n sont les a_{ij} tels que $a_{ij} = 1$ si $i = j$ et $a_{ij} = 0$ sinon.

— D'autres matrices carrées particulières sont les **matrices diagonales**, de la forme :

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix},$$

où les λ_1, ..., λ_n sont des nombres réels (ou complexes).

— On rencontrera aussi les matrices **triangulaires supérieures** dont tous les coefficients en dessous de la diagonale sont nuls :

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & * & \cdots & * \\ 0 & \lambda_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & * \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \lambda_1 & * \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix},$$

où les λ_1, ..., λ_n sont des nombres réels, et où $*$ désigne un réel quelconque.

— Les matrices avec une seule colonne ou avec une seule ligne s'appelle des matrices colonne ou des matrices lignes ; on appelle aussi ce type de matrice des vecteurs. Une matrice colonne de taille $(2, 1)$ où $(3, 1)$ s'identifie à un vecteur du plan ou de l'espace via ses coordonnées.

Ce que nous avons présenté relève pour l'instant d'un simple jeu d'écriture. La situation s'enrichit par l'existence d'opérations sur les matrices : on va pouvoir additionner ou multiplier deux matrices entre elles et en obtenir ainsi une troisième.

2.1.1 Addition de matrices

Définition 2.1.2 (Addition)**.** *Soient A et B deux matrices* **de même taille** (n, p)*. Alors la somme $A + B$ est la matrice C obtenue en additionnant coefficient par coefficient. Autrement dit, le coefficient en position (i, j) de C est la somme du coefficient en position (i, j) de A et du coefficient en position (i, j) de B.*

Si $A = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix}$, $B = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 5 \end{pmatrix}$ alors leur somme est $A + B = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 5 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}$.

Pour deux matrices quelconques $A = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix}$ et $B = \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & b_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{n1} & \dots & b_{np} \end{pmatrix}$ on a $A + B = \begin{pmatrix} a_{11} + b_{11} & \dots & a_{1p} + b_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} + b_{n1} & \dots & a_{np} + b_{np} \end{pmatrix}$, qui peut aussi s'écrire

$$(a_{ij})_{\substack{1 \le i \le n \\ 1 \le j \le p}} + (b_{ij})_{\substack{1 \le i \le n \\ 1 \le j \le p}} = (a_{ij} + b_{ij})_{\substack{1 \le i \le n \\ 1 \le j \le p}}.$$

Remarque 2.1.3. *On ne peut additionner deux matrices uniquement quand elles ont même taille !*

2.1.2 Produit de matrices

Définition 2.1.4 (Produit)**.** *Soient* $A = (a_{ij})$ **une matrice de taille** (n, p)*, et* $B = (b_{ij})$ **une matrice de taille** (p, q)*. Alors le produit* AB *(« A fois B »,) est la matrice* $C = (c_{ij})$ **de taille** (n, q)*, où*

$$c_{ij} = a_{i1}b_{1j} + a_{i2}b_{2j} + \cdots + a_{ip}b_{pj}.$$

Remarque 2.1.5. *On ne peut donc multiplier deux matrices que si le nombre de colonnes de la matrice de gauche est égal au nombre de lignes de la matrice de droite. La multiplication de deux matrices est une opération qui a un « ordre » : le produit* BA *n'est pas pas forcément défini et, s'il l'est, il n'est a priori pas égal au produit* AB*.*

La formule de multiplication peut paraître compliquée, voici un moyen simple de calculer le produit de deux matrices :

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad B = \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & b_{1q} \\ \vdots & & \vdots \\ b_{p1} & \dots & b_{pq} \end{pmatrix}.$$

On place alors les matrices A et B et le résultat cherché C de la manière suivante :

$$\begin{array}{cc} & \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & b_{1q} \\ \vdots & & \vdots \\ b_{p1} & \dots & b_{pq} \end{pmatrix} \\ \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} c_{11} & \dots & c_{1q} \\ \vdots & & \vdots \\ c_{n1} & \dots & c_{nq} \end{pmatrix} \end{array}.$$

Cette présentation met en évidence la cohérence entre le nombre de lignes de A et C, (resp. entre le nombre de colonnes de B et C). Le coefficient c_{ij} de C est alors obtenu en multipliant tous les coefficients de A *situés sur la même ligne que lui* avec les coefficients de B *situés sur la même colonne que lui*, selon la règle suivante : **le premier coefficient sur la ligne se multiplie avec le premier coefficient sur la colonne, le deuxième avec le deuxième, etc... et on somme tous les résultats de ces multiplications pour avoir la valeur de**

c_{ij}. Autrement dit,

$$\begin{array}{cc} & \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & \boxed{b_{1j}} & \dots & b_{1q} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ b_{p1} & \dots & \boxed{b_{pj}} & \dots & n_{pq} \end{pmatrix} \\ \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ \boxed{a_{i1}} & \dots & \boxed{a_{ip}} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} c_{11} & \dots & | & \dots & c_{1q} \\ \vdots & & \downarrow & & \vdots \\ - & \rightarrow & \boxed{c_{ij}} & & \\ \vdots & & & & \vdots \\ c_{n1} & \dots & & \dots & c_{nq} \end{pmatrix} \end{array},$$

ce qui est exactement

$$\boxed{c_{ij}} = \boxed{a_{i1}} \times \boxed{b_{1j}} + \cdots + \boxed{a_{ip}} \times \boxed{b_{pj}}.$$

Exercice 2.1.6. *Soient les matrices* $A = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix}$, $B = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 5 \end{pmatrix}$. *Calculer* AB *et* BA.

2.1.3 Quelques propriétés

Vous savez depuis longtemps additionner et multiplier les nombres, et vous connaissez les propriétés de ces opérations. Nous venons d'introduire une addition et une multiplication entre d'autres objets : les matrices. Mise à part la commutativité du produit, les règles du calcul sur les nombres restent valables sur les matrices, à savoir pour toutes matrices A, B, C telles que les opérations ci-dessous sont bien définies, on a :

1. $A + B = B + A$ (Commutativité de l'addition) ;
2. $(A + B) + C = A + (B + C)$ et $(AB)C = A(BC)$ (Associativité) ;
3. $A(B + C) = AB + AC$ et $(B + C)A = BA + CA$ (Distributivité à gauche et à droite) ;
4. $A + \mathbf{0} = \mathbf{0} + A = A$;
5. $AI_n = I_nA = A$ pour A matrice carrée de taille n.

2.1.4 Inverse d'une matrice carrée

Définition 2.1.7 (Matrice inversible)**.** *Une matrice carrée (de taille n) est dite* **inversible** *s'il existe une matrice carrée B (de taille n) telle que*

$$AB = I_n \quad et \quad BA = I_n.$$

Dans ce cas B est appelée inverse de A et est notée A^{-1}.

Remarque 2.1.8. *Parler de l'inverse d'une matrice qui n'est pas carrée n'a pas de sens.*

Tout nombre x non nul admet un inverse noté x^{-1} qui n'est autre que $\frac{1}{x}$ puisque $x\frac{1}{x} = 1$... La situation est complètement différente pour les matrices : la matrice $A = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$ n'est pas la matrice nulle et il est facile de vérifier qu'il n'existe pas de matrice B telle que $BA = I_2$. Autrement dit, cette matrice A n'est pas inversible.

Si une matrice est inversible, alors il existe un unique inverse. Par ailleurs, pour vérifier que B est un inverse de A, il suffit de vérifier une seule des deux propriétés $AB = I_n$ ou $BA = I_n$ [1].

2.1.5 Déterminant d'une matrice carrée et inversibilité

Savoir si une matrice est inversible n'est pas très difficile, au moins si elle est de petite taille. On peut en effet calculer à partir de ses coefficients une quantité appelée **déterminant**, qui est non-nulle si et seulement si la matrice est inversible. On peut par exemple énoncer :

Théorème 2.1.9 (Matrice carrée de taille 2)**.** *Le déterminant de la matrice* $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ *est le nombre* $\det A = ad - bc$. *La matrice* A *est inversible si et seulement si* $\det A \neq 0$.

Théorème 2.1.10 (Matrice carrée de taille 3)**.** *Le déterminant de la matrice* $A = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \\ g & h & i \end{pmatrix}$ *est le nombre* $\det A = a(ei - fh) - d(bi - ch) + g(bf - ce)$. *La matrice* A *est inversible si et seulement si* $\det A \neq 0$.

Le déterminant est défini pour une matrice carrée de taille quelconque, mais sa définition serait trop longue à donner ici.

Exercice 2.1.11. *On donne* $A = \begin{pmatrix} 1 & -2 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \\ -4 & 3 & 1 \end{pmatrix}$. *Montrer que* A *n'est pas inversible.*

2.1.6 Inverser une matrice

Une fois qu'on sait que A est inversible (car on a calculé $\det A$ qui est non nul), on voudrait calculer A^{-1}. Pour cela, il faut « inverser » un système linéaire. Les exercices suivants ont valeur de méthode.

Exercice 2.1.12 (Méthode pour calculer un inverse)**.** *On donne* $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix}$. *Montrer que* A *est inversible et calculer* A^{-1}.

Exercice 2.1.13 (Méthode pour calculer un inverse)**.** *On donne* $A = \begin{pmatrix} 1 & -2 & 1 \\ 1 & 1 & -1 \\ -4 & 3 & 1 \end{pmatrix}$. *Montrer que* A *est inversible et calculer* A^{-1}.

Entraînez vous en TD !

1. Connaître le produit AB ne dit *a priori* rien sur la valeur de BA, *cf.* ce qui précède ; néanmoins, si $AB = I_n$, il se trouve que cela implique que $BA = I_n$, mais démontrer ce fait demande un peu plus de bagage.

2.2 Diagonalisation

2.2.1 Pourquoi diagonaliser ?

Au Chapitre 2.4 on va avoir besoin de calculer les puissances successives A^k ($k \in \mathbf{N}$) d'une matrice carrée A de taille n.

Notons d'abord que pour une matrice diagonale

$$D = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix} , ,$$

c'est trivial car alors

$$D^k = \begin{pmatrix} \lambda_1^k & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n^k \end{pmatrix} .$$

Ceci est un cas particulier d'un principe général : la multiplication de deux matrices *diagonales* est très simple : le produit est une matrice diagonale qui se calcule par le simple produit coefficients à coefficients des matrices à multiplier.

Supposons maintenant qu'on puisse écrire

$$\boxed{A = PDP^{-1}, \qquad \text{avec } D \text{ diagonale et } P \text{ inversible.}} \tag{2.1}$$

Alors, en utilisant plusieurs fois la règle d'associativité et la simplification $PP^{-1} = I_n$:

$$A^k = (PDP^{-1})(PDP^{-1}) \cdots (PDP^{-1}) = PD(PP^{-1})D(PP^{-1}) \dots (PP^{-1})DP^{-1} = PD^kP^{-1}.$$

Comme D est diagonale, le calcul de D^k est facile (voir ci-dessus) ; il reste alors à multiplier D^k par P^{-1} à droite puis par P à gauche et on a ainsi calculé tous les A^k.

Ainsi écrire (2.1) devient un objectif. Si une telle écriture existe alors on dit que la matrice est diagonalisable. Sinon, elle n'est pas diagonalisable.

Définition 2.2.1 (Matrice diagonalisable)**.** *Soit A une matrice carrée de taille n. On dit que A est* **diagonalisable** *s'il existe une écriture (2.1). Dans ce cas les nombres $\lambda_1, \lambda_2, ..., \lambda_n$ qui apparaissent sur la diagonale de D s'appellent les* **valeurs propres** *de la matrice A (attention, ils peuvent être nuls, et n'ont aucune raison d'être tous distincts).*

2.2.2 Comment diagonaliser ?

On vient de voir une motivation pour diagonaliser une matrice, il y en a d'autres. Maintenant, il faut apprendre à diagonaliser (quand c'est possible !).

2.2.2. *Diagonalisation, mode d'emploi : diagonaliser une matrice A signifie trouver une matrice P inversible et une matrice diagonale D telles que $A = PDP^{-1}$. Il faut donc trouver P, P^{-1} et D. La procédure ci-dessous marche toujours lorsque la matrice A est diagonalisable (et, évidemment, échoue lorsque A ne l'est pas !)*

1. *Trouver les valeurs propres : ce sont les solutions de* $\det(A - \lambda I) = 0$ *(équation polynômiale de degré* n*). En cas de racines multiples, la racine correspondante doit être répétée autant de fois que sa multiplicité ; ceci fournit donc une liste de* n *valeurs propres* $(\lambda_1, \ldots, \lambda_n)$ [2]
2. *Calculer une base de vecteurs propres : pour chaque* $i = 1, \ldots, n$*, trouver un vecteur* X_i *non-nul tel que* $AX_i = \lambda_i X_i$ *(vecteur propre pour la valeur propre* λ_i*),de telle sorte que, en juxtaposant les vecteurs* $X_1, \ldots, X_n$*, on obtient une matrice* P *inversible (et* P^{-1} *par inversion).*
3. *Conclusion : un succès aux deux étapes précédentes assure que la matrice* A *est diagonalisable. La matrice diagonale* D *a pour coefficients diagonaux* $(\lambda_1, \ldots, \lambda_n)$, rangés dans le même ordre que les vecteurs propres $(X_1, \ldots, X_n)$ formant les colonnes de P.

Attention, *toutes les matrices ne sont pas diagonalisables* !
Notons qu'il y a cependant un cas, où on est sûr que la matrice A est diagonalisable.

Propriétés 2.2.3. *Si* A *est une matrice carrée de taille* n *et si* A *admet* n *valeurs propres distinctes, alors* A *est diagonalisable.*

Les deux exemples suivants sont très éclairants. La matrice $A = \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ -1 & 1 \end{pmatrix}$ est diagonalisable. Par contre la matrice $B = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ ne l'est pas.

2.3 Exercices

Exercice 2.3.1 (Opérations sur les matrices)**.** *Dans chacun des cas suivant, calculer la matrice* $A + B$ *(si cette somme est possible) et les matrices* AB *et* BA *(si ces produits sont possibles).*

1. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 \\ 3 & 2 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 \\ -1 \end{pmatrix}$.
2. $A = \begin{pmatrix} 1 & i & 1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} -1 & 0 \end{pmatrix}$.
3. $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1-i \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} -1 \\ 0 \\ 1+i \end{pmatrix}$.
4. $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}$.
5. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 \\ 3 & 2 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -1 & 1 \end{pmatrix}$.
6. $A = \begin{pmatrix} 1 & a \\ 3 & -1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} b & 2 \\ 1 & -b \end{pmatrix}$.
7. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 & -1 \\ 3 & 2 & 6 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -1 & 2 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$.

2. Pour être sûr d'avoir une telle liste complète, on doit se laisser la possibilité de considérer des valeurs propres complexes. On dira quelques mots sur ces nombres complexes à la fin de cette section.

8. $A = \begin{pmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 4 & 8 & -6 \\ 1 & 0 & -1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 3 & -1 \\ -1 & 2 & 4 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$.

9. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 & -1 \\ 3 & 2 & 6 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 2 & -2 \\ -1 & 2 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \end{pmatrix}$.

10. $A = \begin{pmatrix} 0 & -2 & -a \\ 1 & 2 & 3 \\ 0 & b & -1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & a & -2 \\ -1 & 2 & b \\ -1 & 0 & 3 \end{pmatrix}$.

Exercice 2.3.2 (Produit avec la matrice identité)**.** *Soit Z une matrice à n lignes et p colonnes. On note I_n et I_p les matrices identités de tailles respectives (n, n) et (p, p). Que valent $I_n Z$ et $Z I_p$?*

Exercice 2.3.3 (Puissance d'une matrice diagonalisable)**.** *On se donne les matrices suivantes :*

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 2 \\ -1 & 3 & -1 \\ 3 & -3 & 1 \end{pmatrix}$$

$$P = \begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \end{pmatrix}$$

$$Q = \begin{pmatrix} 1/2 & 1/2 & 1/2 \\ -1/2 & 1/2 & 1/2 \\ -1/2 & 1/2 & -1/2 \end{pmatrix}$$

Calculer les produits PQ, QP, QAP. En déduire le calcul de A^n.

Exercice 2.3.4 (Inversibilité)**.** *Les matrices suivantes sont-elles inversibles ?*

1. $$\begin{pmatrix} 4 & 2 & 1 \\ 0 & 6 & 5 \\ 0 & 8 & -2 \end{pmatrix};$$

2. $$\begin{pmatrix} 2 & -2 & 0 \\ 1 & -3 & 1 \\ 2 & 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Exercice 2.3.5 (Calcul de l'inverse)**.** *Vérifier que les matrices suivantes sont inversibles, puis calculer leur inverse.*

1. $$\begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

2. $$\begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 2 & -2 \end{pmatrix}$$

Exercice 2.3.6 (Calcul de l'inverse)**.** *Montrer que les matrices suivantes sont inversibles et calculer leur inverse.*

1. $$\begin{pmatrix} 2 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 3 \end{pmatrix}$$

2. $$\begin{pmatrix} 2 & -1 & 1 \\ 0 & -1 & 1 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}$$

3. $$\begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \end{pmatrix}$$

Exercice 2.3.7 (Diagonalisation)**.** *On considère la matrice suivante*

$$A = \begin{pmatrix} 5 & -6 \\ 3 & -4 \end{pmatrix}.$$

1. *Montrer que A admet deux valeurs propres qui sont 2 et -1.*
2. *Diagonaliser A.*
3. *En déduire le calcul des puissances de A.*

Exercice 2.3.8 (Diagonalisation)**.** *On considère la matrice suivante*

$$A = \begin{pmatrix} -1 & 4 \\ -2 & 5 \end{pmatrix}.$$

1. *Montrer que A admet deux valeurs propres qui sont 3 et 1.*
2. *Diagonaliser A.*
3. *En déduire le calcul des puissances de A.*

Exercice 2.3.9 (Trigonalisation)**.** *On considère la matrice suivante*

$$A = \begin{pmatrix} 3 & 2 \\ -2 & -1 \end{pmatrix}.$$

1. *Montrer que A admet une valeur propre « double » qui est 1.*
2. *Chercher tous les vecteurs propres associés à la valeur propre 1 ; en déduire que A n'est pas diagonalisable.*
3. *Soit P la matrice suivante :*
$$P = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 2 & -2 \end{pmatrix}.$$
Vérifier que P est inversible et que $P^{-1}AP$ est une matrice triangulaire supérieure égale à
$$T = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

4. *Montrer que*
$$T^n = \begin{pmatrix} 1 & n \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$
5. *En déduire le calcul des puissances de A.*

Solutions

1. *On calcule le polynôme caractéristique. Celui est défini par :*
$$\chi_A(X) = \det \begin{pmatrix} 3-X & 2 \\ -2 & -1-X \end{pmatrix} = (3-X)(-1-X)+4 = X^2-2X+1$$
Ici, on peut soit calculer le discriminant (et trouver $\Delta = 0$), ou bien si on est attentif, on utilise l'identité remarquable :
$$X^2-2X+1 = (X-1)^2.$$
Et donc 1 est bien valeur propre double.
2. *Soit $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ un vecteur propre associé à la valeur propre 1. Alors x et y sont solutions du système suivant :*
$$\begin{array}{rcl} 3x+2y & = & x \\ -2x-y & = & y \end{array}.$$
Après simplification, les deux équations sont proportionnelles à l'équation $x+y=0$. L'ensemble des vecteurs propres associés à la valeur propre 1 est donc égal à l'ensemble : $\{(x,-x)\}$, avec x quelconque. Une matrice de passage P est définie par ses colonnes qui sont des vecteurs propres. Ainsi dans notre cas, une matrice de passage P sera donnée par :
$$P = \begin{pmatrix} x & x' \\ -x & -x' \end{pmatrix}$$
avec x et x' deux réels quelconques. Mais quels que soient x et x' choisis le déterminant de P est égal à 0, la matrice P n'est pas inversible et donc la matrice A n'est pas diagonalisable.
3. *Les calculs suivants ne devraient pas vous poser de problèmes. Le déterminant de P est égal à 2, et donc P est inversible. En utilisant la formule de l'inverse d'une matrice de taille 2, on obtient :*
$$P^{-1} = \begin{pmatrix} -1 & -1/2 \\ -1 & -1 \end{pmatrix}$$
Et enfin en effectuant le produit demandé, on obtient bien $P^{-1}AP = T$ avec $T = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$. Remarquons que si on multiplie à gauche par la matrice P et à droite par la matrice P^{-1} l'égalité ci-dessus, on obtient $A = PTP^{-1}$. Comme T est triangulaire, on dit que l'on a trigonalisé (triangulé) la matrice A.
4. *C'est typiquement une égalité qui se montre par récurrence. Pour $n=1$, on $T^1 = T$ et l'égalité est vérifiée. Supposons que l'égalité soit vraie pour tous les entiers k inférieurs ou égaux à n, et montrons qu'elle est vrai pour $k = n+1$. Pour cela, on écrit :*
$$T^{n+1} = T^n T.$$

Mais l'hypothèse de récurrence permet d'écrire :

$$T^n = \begin{pmatrix} 1 & n \\ 0 & 1 \end{pmatrix},$$

et donc :

$$T^{n+1} = \begin{pmatrix} 1 & n \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & n+1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

5. *Avec exactement le même calcul que dans le cas où la matrice est diagonalisable, l'égalité $A^n = PTP^{-1}$ implique $A^n = PT^nP^{-1}$, soit :*

$$A = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 2 & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & n \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -1 & -1/2 \\ -1 & -1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2n+1 & 2n \\ -2n & -2n+1 \end{pmatrix}.$$

On vérifie que si on remplace n par 1 dans la matrice obtenue, on retrouve bien la matrice A.

2.4 Application des matrices à l'étude de plusieurs populations

Dans le chapitre précédent, pour étudier une population on devait étudier une suite récurrente. On va ici s'intéresser à plusieurs populations (ou une population divisée en sous groupes) qui interagissent. On va donc se retrouver avec des suites récurrentes couplées que l'on va pouvoir écrire sous forme matricielle. Si la matrice est diagonalisable alors on pourra en quelque sorte « découpler » le système et tout calculer. On va expliquer ceci sur l'exemple historique des matrices de Leslie.

2.4.1 Matrice de Leslie

On considère une population structurée en classes d'âge d'amplitudes égales. Cette longueur est également utilisée pour mesurer le temps de manière discrète. Par exemple, on divise des animaux en 3 sous-groupes : ceux ayant $0-10$ ans (taille mesurée par une suite (x_n)), $10-20$ ans (taille mesurée par une suite (y_n)), $20-30$ ans (taille mesurée par une suite (z_n)). Disons que la condition initiale (c.a.d. la donnée de x_0, y_0 et z_0) correspond à l'année 2000. Alors x_n est la taille du sous-groupe des $0-10$ ans en $2000+10n$ etc... Le point essentiel est que toute l'information sur la population est contenue dans le vecteur (c.a.d. une matrice de taille $(3,1)$) :

$$X_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \\ z_n \end{pmatrix}.$$

Chez ces animaux, on suppose que le groupe 1 est trop jeune pour se reproduire, que le groupe 2 se reproduit avec un taux de fécondité égal à 1, que le groupe 3 se reproduit avec un taux de fécondité égal à 5. On suppose que la probabilité qu'un individu du groupe 1 survive jusqu'au groupe 2 est 0,2 et que la probabilité qu'un individu du groupe 2 survive jusqu'au groupe 3 est 0,5. On peut alors faire un schéma de cycle de vie et écrire le système linéaire :

$$\begin{cases} x_{n+1} = y_n + 5z_n \\ y_{n+1} = 0,2x_n \\ z_{n+1} = 0,5y_n, \end{cases}$$

qu'on réécrit sous la forme matricielle :

$$X_{n+1} = AX_n, \quad A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0,2 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix} \tag{2.2}$$

La matrice A est la **matrice de Leslie** du système. La récurrence (2.2) est l'équivalent dans le cas de « plusieurs populations » de la suite géométrique rencontrée précédemment dans le cas d'une seule population. La matrice A joue le rôle de la raison et en utilisant les règles du produit des matrices, on obtient :

$$\boxed{X_n = A^n X_0.}$$

Si on sait calculer les puissances de A, on sait alors calculer le vecteur X_n pour tous les n, et ainsi accéder à la taille des sous-groupes pour chaque n. Sait-on calculer A^n ? Oui si, par exemple, A est diagonalisable. C'était la raison d'être du chapitre précédent.

Notons que certaines contraintes que l'on a imposées sur l'évolution de la population peuvent être relâchées. Notamment les contraintes sur l'amplitude égale des classes, on considère alors des évolutions de population avec des matrices un peu plus générale que les matrices de Leslie, elles pourront, par exemple, avoir des coefficients diagonaux non nuls, on parlera de modèle de *type* Leslie.

Dans les exercices 11.4 et 11.5, on verra que dans un modèle de type Leslie, le comportement sur le long terme des tailles des sous-populations est donné par la plus grande des valeurs propres. On remarque aussi que les coefficients du vecteur propre associé à cette plus grande valeur propre permet de calculer la proportion des tailles de chacune des classes sur le long terme. Nous allons voir que ceci est un phénomène général, mais avant il faut passer un peu de temps pour définir « la plus grande des valeurs propres ». Pour cela, il faut considérer l'ensemble des valeurs propres d'une matrice, et comme déjà expliqué précédemment, pour éviter l'existence de matrices sans valeurs propres, il est commode de considérer l'ensemble des valeurs propres réelles ou *complexes*.

Nous allons donc commencer par expliquer rapidement quelques notions sur les nombres complexes.

2.5 Les nombres complexes

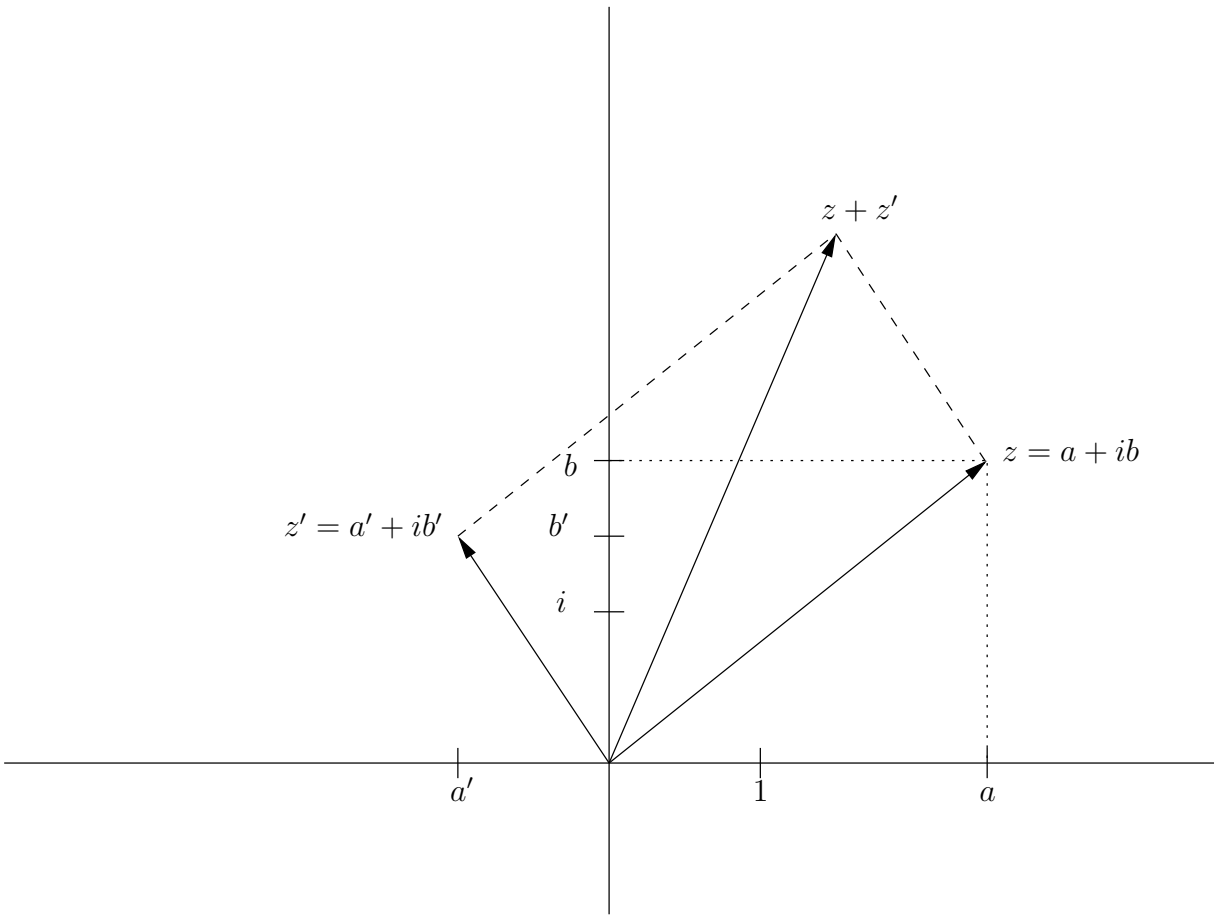
Les nombres usuels que l'on considère lorsqu'on mesure des longueurs, des températures, des masses est l'ensemble des nombres réels (noté $\mathbf{R}$). Cet ensemble contient tous les nombres entiers, les fractions de nombres entiers, et aussi beaucoup d'autres nombres comme $\pi, \sqrt{2}, \exp, \ldots$ Pourtant, dans cet ensemble, des équations dites algébriques très simples telles que $x^2 + 1 = 0$ n'ont pas de solution. Au cours du dix-huitième siècle, les mathématiciens ont « inventé »un ensemble de nombre plus grand : l'ensemble des nombres complexes, noté $\mathbf{C}$. Dans cet ensemble, l'équation ci-dessus admet deux solutions, solutions que l'on note i et $-i$. Par définition, on a donc $i^2 = (-i)^2 = -1$. Mais il y a d'autres nombres complexes ! En fait, tous les nombres complexes s'écrivent sous la forme $z = a + ib$ avec a et b des nombres « ordinaires », c'est à dire des nombres réels. Et on peut additionner et multiplier ces nombres en utilisant les règles d'addition et de multiplication usuelles sur les réels avec l'égalité supplémentaire $i^2 = -1$. En pratique, on a pour l'addition :

$$(a + ib) + (a' + ib') = (a + a') + i(b + b'),$$

et pour la multiplication (un peu plus compliquée) :

$$(a+ib)(a'+ib') = aa' + aib' + iba' + ibib' = aa' + ab'i + ba'i + bb'i^2 = (aa' - bb') + i(ab' + ba').$$

Remarquons que les nombres complexes sont une extension des nombres réels, c'est à dire que si $b = 0$, alors on a $z = a$ et dans ce cas, l'addition et la multiplication ci-dessus sont tout simplement l'addition et la multiplication « ordinaire ». Il existe un point de vue géométrique qui rend ces nombres complexes un peu plus concrets, en les interprétant comme des points du plan. À tout nombre complexe $z = a+ib$, on peut associer le point du plan de coordonnées (a, b). Les nombres réels sont alors les points sur l'axe des abscisses (l'axe horizontal), et les nombres complexes qui s'écrivent $z = ib$ sont les nombres sur l'axe des ordonnées (l'axe vertical). Ces derniers nombres s'appellent les nombres imaginaires. On peut faire un dessin pour illustrer tout cela voir la figure 2.5.



Un résultat remarquable des nombres complexes est qu'en rajoutant ce nombre imaginaire i, racine du polynôme $P(X) = X^2 + 1$, alors tout les polynômes à coefficients réels (et même complexes) de degré n ont exactement n racines si on les compte avec multiplicité. Précisons cela :

Théorème 2.5.1. *Soit $P(X) = a_nX^n + a_{n-1}X^{n-1} + \cdots + a_1X + a_0$ un polynôme à coefficients réels (ou complexes) de degré n (c'est à dire $a_n \neq 0$), alors il existe des nombres complexes*

$\lambda_1, \lambda_2, \dots \lambda_q$ distincts et des entiers $n_1, n_2, \dots, n_q$ dont la somme vaut n et tels que :

$$P(X) = a_n(X - \lambda_1)^{n_1}(X - \lambda_2)^{n_2} \dots (X - \lambda_q)^{n_q}.$$

Par exemple, si A est une matrice de Leslie de taille n, alors son polynôme caractéristique admet n racines complexes comptées avec multiplicités. Pour désigner parmi ces racines, « celle » qui sera la plus grande, on va définir une dernière notion : le module d'un nombre complexe. Si $z = a + ib$ est un nombre complexe, on appelle module de z, noté $|z|$, le nombre positif $|z| = \sqrt{a^2 + b^2}$. Ici encore, cela généralise un notion existante sur les réels. Si $z = a$ alors $|z| = \sqrt{a^2}$ est égal à la valeur absolue de a. Dans l'interprétation géométrique des nombres complexes comme point du plan, le module d'un nombre complexe $z = a + ib$ est tout simplement la distance entre l'origine et le point de coordonnées (a, b). Si deux nombres complexes sont de même module, ils sont à la même distance de l'origine, c'est à dire qu'ils sont tous les deux sur un même cercle centré en l'origine.

2.6 Le comportement asymptotique d'un modèle de type Leslie

Nous pouvons maintenant revenir à la situation d'une évolution d'une population structurée : on considère une population divisée en n classes de taille respective à l'instant k : $(p_1)_k, (p_2)_k, \dots, (p_n)_k$. On regroupe toutes ces classes en une matrice colonne (le vecteur population) P_k :

$$P_k = \begin{pmatrix} (p_1)_k \\ (p_2)_k \\ \vdots \\ (p_n)_k \end{pmatrix}.$$

On connaît la population initiale P_0 et l'évolution entre l'année $k+1$ et l'année k est donnée par :

$$P_{k+1} = AP_k,$$

A est une matrice carrée de taille n (la matrice de Leslie). On note $(p_{tot})_k = (p_1)_k + (p_2)_k + \dots + (p_n)_k$ la population totale au temps k.

Rappelons que $\chi_A(X)$ est le polynôme caractéristique de A ; il est de degré n. Soient $(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_q)$ ses racines réelles ou complexes de multiplicités $n_1, n_2, \dots, n_q$. On va ranger ces racines valeurs suivant leur module, c'est à dire que l'on va supposer : $|\lambda_1| \geq |\lambda_2| \geq \dots \geq |\lambda_q|$.

On va faire une hypothèse qui va nous permettre de pouvoir prédire le comportement de la taille des classes sur le long terme.

Propriétés 2.6.1. *Supposons que les hypothèses suivantes soient vérifiées :*

1. *la valeur propre λ_1 est réelle, strictement positive et $\lambda_1 > |\lambda_2|$;*
2. *sa multiplicité est égale à 1 ;*
3. *si V_1 est le vecteur propre associé, défini par :*

$$V_1 = \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix}$$

alors on a $a_i > 0$ pour tout $i = 1, 2, \dots, n$;

4. *Si N_0 est le vecteur initial et P la matrice de passage telle que $P^{-1}AP$ soit une matrice diagonale, la première coordonnées du vecteur $P^{-1}N_0$ est strictement positive.*

alors on a les résultats qui suivent.

(a) *Le module $|\lambda_1|$ gouverne le comportement sur le long terme des classes des populations, à savoir si $\lambda_1 < 1$ alors les tailles de toutes les classes vont tendre vers 0, si $\lambda_1 = 1$, les tailles des classes vont tendre vers une valeur finie, et si $\lambda_1 > 1$ alors les tailles de toutes les classes vont tendre vers l'infini.*

(b) *De plus la proportion sur le long terme de chacune des classes parmi la population totale est donnée par les coefficients de V_1, c'est à dire que pour tout $i = 1, 2, \ldots, n$*

$$\lim_{k \to +\infty} \frac{(p_i)_k}{(p_{tot})_k} = \frac{a_i}{a_1 + a_2 + \cdots + a_n}.$$

On ne va pas faire une démonstration de ce résultat un peu technique, même si cela serait possible à votre niveau. On peut cependant retenir que l'ingrédient essentiel pour faire cette démonstration est que pour tout $i = 1, 2, \ldots, n$ on a $\lambda_1 > |\lambda_i|$ et donc $|\lambda_i|/\lambda_1 < 1$ ce qui assure que la suite $(|\lambda_i|/\lambda_1)^n$ tend vers 0.

J'attends juste que vous compreniez l'énoncé (pensez à regarder les exemples vus en exercice : exercices 7.4 et 7.5).

Une remarque importante : même si on l'a supposé implicitement dans le dernier point, on n'a pas besoin ici de supposer que la matrice est diagonalisable, il suffit même de connaître la plus grande des valeurs propres. Par contre, si on veut connaître le comportement transitoire (comment se dirige t-on vers le comportement asymptotique) il faut connaître les autres valeurs propres.

Les hypothèses qui sont faites dans la propriété précédente peuvent paraître surprenantes et exceptionnelles. Pourtant, dans les exemples que nous avons rencontré, elles sont vérifiées. Ceci provient du fait que dans les exercices la matrice A est choisie de petite taille $n \leq 3$ et de sorte que les calculs soient faisables à la main, mais pas seulement ! En effet, pour une large classe de matrice de Leslie, les hypothèses 1 à 3 de la propriété sont vérifiées. C'est ce que nous dit le théorème de Perron-Frobenius. Si A est une matrice, on dira que A est positive si tous ses coefficients sont positifs, et strictement positive si tous ses coefficients sont strictement positifs.

Théorème 2.6.2. Le théorème de Perron-Frobenius *Soit A une matrice strictement positive ou plus généralement soit A une matrice dont une puissance est strictement positive. Alors les hypothèses 1 à 3 de la propriété précédente sont vérifiées.*

Les matrices de Leslie ont en général des coefficients positifs ou nuls, mais dans beaucoup de cas, il existe une puissance de A strictement positive, ce qui permet de retrouver la propriété 2.6.1 et d'obtenir des résultats sur le comportement asymptotique des tailles des classes.

2.7 Exercices

Exercice 2.7.1 (Modèle matriciel de taille 2)**.** *On considère la population d'un pays, divisée en une population rurale et en une population urbaine. On note R_n et U_n les populations rurales et urbaines à l'année n, a le taux d'exode rural annuel et b le taux d'exode urbain (supposés constants). Montrer que cette situation conduit aux équations $R_{n+1} = (1-a)R_n + bU_n$ et*

$U_{n+1} = aR_n + (1-b)U_n$. *Écrire ces équations sous forme matricielle. Diagonaliser la matrice obtenue en prenant* $a = 0,2\,an^{-1}$, $b = 0,1\,an^{-1}$. *Calculer* R_n *et* U_n *pour tous les* n *et en déduire leur comportement en grand temps.*

Exercice 2.7.2 (Modèle matriciel de taille 2)**.** *On veut étudier une population de chauve-souris. On suppose que le sex-ratio est équilibré et on s'intéresse donc uniquement au nombre de femelles. Une étude antérieure sur un échantillon a permis de vérifier qu'en moyenne, 3 chauve-souris femelles donnaient naissance à 4 juvéniles lors de leur première année de vie. En moyenne seule une sur 9 survit à la fin de cette première année. À partir de la deuxième année, les chauve-souris sont plus prolifiques : chacune donne naissance à deux chauve-souris par an (en moyenne 1 mâle et 1 femelle). On a enfin constaté que sur 3 individus âgés d'un an et plus, deux seront vivants un an plus tard.*

1. *En utilisant les hypothèses ci-dessus, modéliser l'évolution des effectifs entre l'année* n *et l'année* $n+1$.
2. *Vérifier que la matrice qui encode cette évolution est la suivante :*
$$A = \begin{pmatrix} 2/3 & 1 \\ 1/9 & 2/3 \end{pmatrix}.$$
3. *Trouver les valeurs propres de cette matrice. Calculer les vecteurs propres associés à chacune de ces valeurs propres.*
4. *A est elle diagonalisable ? Si oui diagonaliser la.*
5. *En déduire l'évolution de la population en fonction du nombre d'années écoulées et des populations initiales à l'instant initial.*
6. *Que se passe t il en temps grand ?*

Exercice 2.7.3. *[Modèle matriciel de taille 2, d'après "Mathématiques et statistiques pour les sciences de la nature", G. Biau, J. Droniou, M. Herzlich] On considère une population d'animaux sauvages divisée en deux classes d'âge, (les jeunes et les adultes), et l'on appelle* $e_i(n)$ $i = 1,2$ *les effectifs dans la* i*-ième classe d'âge au temps* n, f_i *et* m_i *le taux de natalité et de mortalité des individus de la classe* i, *et enfin* p_1 *la proportion d'individus passant de la classe 1 à la classe 2.*

1. *Écrire la matrice* A *telle que :* $E(n+1) = AE(n)$ *où* $E(n)$ *est le vecteur :* $\begin{pmatrix} e_1(n) \\ e_2(n) \end{pmatrix}$.
En déduire que $E(n) = A^n E(0)$.
2. *On prend ici* $f_1 = 0$, $p_1 = 1/2$, $m_1 = 1/4$, $f_2 = 2$ *et* $m_2 = 3/4$. *On admet que les valeurs propres sont* $5/4$ *et* $-3/4$. *Diagonaliser la matrice* A *et en déduire* $E(n)$ *en fonction de* n *et des conditions initiales* $e_1(0), e_2(0)$.
3. *Montrer qu'avec les choix précédents des constantes* $f_1, p_1, \ldots$, *et pour tout valeur initiale* $P(0)$ *non nulle, lorsque* t *tend vers l'infini, le rapport* $e_1(t)/e_2(t)$ *tend vers une limite égale à* $a/a+b$, *où* a, b *sont les coefficients du vecteur propre correspondant à la valeur propre* $5/4$.

Exercice 2.7.4. *[Modèle matriciel de taille 3] On veut étudier l'évolution d'une population d'insectes que l'on suppose structurée en trois classes d'âge : les larves, les adultes et les insectes âgés. L'unité de temps choisie est la semaine et on note* x_n, y_n *et* z_n *l'effectif des larves, des adultes et des individus âgés en début de semaine* n.

1. *La matrice qui modélise l'évolution de la population entre la semaine n et la semaine $n+1$ est la suivante :*
$$A = \begin{pmatrix} 1/2 & 9/4 & 0 \\ 1/4 & 1/2 & 0 \\ 0 & 1/4 & 1/4 \end{pmatrix}.$$
En une ou deux phrases, faire des hypothèses sur l'évolution des populations qui pourraient conduire à cette matrice.
2. *Trouver les valeurs propres de cette matrice. Calculer les vecteurs propres associés à chacune de ces valeurs propres.*
3. *A est elle diagonalisable ? Si oui diagonalisez A.*
4. *En déduire une expression explicite de x_n, y_n, z_n en fonction des conditions initiales x_0, y_0, z_0.*
5. *On note $p_n = x_n + y_n + z_n$ la population totale. Montrer que :*
$$\lim_{n\to+\infty} \frac{x_n}{p_n} = \frac{12}{17}.$$

Exercice 2.7.5 (Modèle matriciel de taille 2, puis 3)**.** *Le Cincle plongeur est un passereau des ruisseaux de montagne. Ses caractéristiques démographiques sont les suivantes : les oiseaux sont adultes au bout d'un an, le sex-ratio est équilibré à la naissance, chaque année les femelles de plus d'un an pondent en moyenne un œuf, le taux de survie entre 0 et 1 an est de $0,5$, et il est de $0,4$ au-delà d'un an. Modéliser l'évolution démographique du cincle plongeur. Trouver les valeurs propres de la matrice. En déduire le devenir de la population.*

Des observations plus élaborées conduisent en fait à distinguer les oiseaux dont l'âge est compris entre 1 et 2 ans de ceux de plus de 2 ans. On constate alors que 20% des femelles entre 1 et 2 ans et 60% des femelles au-delà de 2 ans se reproduisent, et qu'elles pondent en moyenne 4 œufs par an, indépendamment de leur âge. Enfin, le taux de survie des plus de 2 ans est en fait estimé à $0,6$ (celui des 1-2 ans restant estimé à $0,4$). Comment le modèle ci-dessus est-il modifié ? Déterminer le devenir de la population.

Solution ; première partie.

Dans cette première partie, la population est structurée en deux classes : les moins d'un an dont les effectifs à l'année n seront notés j_n et les plus d'un an dont les effectifs seront notés a_n. On va considérer ici la population totale (voir remarque plus bas). Entre l'année $n+1$ et l'année n la population varie comme suit :
$$\begin{array}{rcll} j_{n+1} & = & & 1/2a_n \\ a_{n+1} & = & 1/2j_n & +4/10a_n \end{array}.$$
Pour la première équation, chaque femelle donne naissance à un œuf (mâle ou femelle), mais comme il y a autant de mâles que de femelles, il faut deux individus (1 mâle et 1 femelle) pour faire un œuf, d'où le $1/2$. Pour la deuxième équation, on retrouve comme adultes, d'une part les jeunes qui ont survécu (taux de survie $1/2$) et les déjà adultes (taux de survie de $0,4$). Matriciellement ces équations s'écrivent :
$$\begin{pmatrix} j_{n+1} \\ a_{n+1} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} j_n \\ a_n \end{pmatrix}$$

où A est la matrice définie par :

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1/2 \\ 1/2 & 4/10 \end{pmatrix}.$$

Remarquons que si on décide de compter les femelles, les équations sont exactement les mêmes ; en effet chaque femelle donne naissance à $0,5$ femelle puisqu'on suppose que le sex-ratio est équilibré ; par contre, il y aura une différence au niveau des conditions initiales.

Calculons maintenant le polynôme caractéristique de A :

$$\chi_A(X) = \det \begin{pmatrix} -X & 1/2 \\ 1/2 & 4/10 - X \end{pmatrix} = -X(4/10 - X) - 1/4 = X^2 - 4/10\, X - 1/4.$$

Calculons le discriminant de cette équation :

$$\Delta = (-4/10)^2 - 4(-1/4) = 16/100 + 1 = \frac{16 + 100}{100} = 116/100.$$

Ici pour la première fois, nous sommes dans un cas où la racine carrée de Δ n'est pas un nombre entier, et où les racines ne seront pas entière non plus. Notons que c'est ce qui arrive le plus souvent ; mais cela ne change en rien aux calculs. On a deux valeurs propres qui sont :

$$\lambda_1 = \frac{4/10 + \sqrt{116/100}}{2} = 0,2 + \sqrt{1,16}/2,$$

et

$$\lambda_2 = 0,2 + \sqrt{1,16}/2.$$

On peut calculer une valeur approchée de ces valeurs propres : $\lambda_1 \simeq 0,74$ et $\lambda_2 =\simeq -0,34$. Comme ici on me demande juste de donner le devenir de la population, on peut utiliser la propriété expliquée dans le complément à cette partie. On a deux valeurs propres et la plus grande en valeur absolue est inférieure à un, donc la population va disparaître sur le long terme. On peut chercher la répartition asymptotique des populations respectives, c'est à dire la limite suivante :

$$\lim_{n \to +\infty} \frac{j_n}{j_n + a_n}.$$

Pour cela, il nous fait calculer un vecteur propre associé à la valeur propre λ_1. Un vecteur (x, y) est vecteur propre si ses coordonnées vérifient le système d'équation :

$$\begin{array}{rcl} 0,5y & = & \lambda_1 x \\ 0,5x + 0,4y = \lambda_1 y & & \end{array}.$$

Ce qui est équivalent au système suivant :

$$\begin{array}{rcl} \lambda_1 x - 0,5y & = & 0 \\ 0,5x + (0,4 - \lambda_1)y & = & 0. \end{array}$$

Comme dans les situations précédentes, on a bien ici deux équations qui sont multiples l'une de l'autre, même si cela ne se voit pas au premier coup d'œil. Si on a confiance en ses calculs, on peut par exemple utiliser la première équation, on pose $x = 1$, ce qui nous donne

$y = \lambda_1/0,5 = 2\lambda_1$, on a donc choisi comme vecteur propre le vecteur $V_1 = (1, 2\lambda_1) \simeq (1;\ 1,48)$. On en déduit :

$$\lim_{n\to+\infty} \frac{j_n}{j_n + a_n} = 1/(1 + 2\lambda_1) \simeq 0,40$$

Remarque : *On peut se rassurer en vérifiant que les deux équations qui définissent les vecteurs propres sont bien proportionnelles. Commençons par un point général. Soit $P(X) = X^2 + bX + c$ un polynôme de degré 2 unitaire (le coeffient devant X^2 est égal à 1), et soient λ_1, λ_2 ses deux racines. Alors on peut écrire :*

$$X^2 + bX + c = (X - \lambda_1)(X - \lambda_2) = X^2 - (\lambda_1 + \lambda_2) + \lambda_1\lambda_2.$$

En identifiant les deux polynômes on a les égalités $\lambda_1\lambda_2 = c$ et $\lambda_1 + \lambda_2 = -b$.

Revenons à notre cas : ici on a donc $\lambda_1\lambda_2 = -0,25$ et $\lambda_1 + \lambda_2 = 0,4$. Multiplions la première équation du système qui donne les valeurs propres par λ_2 :

$$\lambda_2(\lambda_1 x - 0,5y) = \lambda_1\lambda_2 x - 0,5\lambda_2 y = 0.$$

Grâce aux remarques ci-dessus, on a donc obtenu :

$$-0,25x - 0,5(0,4 - \lambda_1)y = 0.$$

Si on multiplie cette dernière équation par -2, on obtient bien la deuxième équation du système.

Deuxième partie *Dans cette partie, les calculs sont un peu plus délicats, je ne les détaillerai pas. Je donnerai juste la matrice de Leslie.*

Ici nous avons maintenant trois classes. Nous noterons les effectifs à l'année n par j_n, a_n, v_n. La matrice de Leslie est donnée par :

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0,4 & 1,2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0,6 \end{pmatrix}.$$

Notons qu'en utilisant un logiciel de calcul, on vérifie que cette matrice a trois valeurs propres distinctes, une réelle qui vaut à peu près $0,85$ et deux complexes de module plus petit. Comme la plus grande des valeurs propres est positive mais inférieure ou égale à 1, dans ces conditions la population va également s'éteindre.

Exercice 2.7.6. *On veut prédire l'évolution d'une population structurée en trois classes que l'on observe chaque année ;*

- *les individus de moins d'un an, dont l'effectif à l'année n sera notée j_n ;*
- *les individus entre un et deux ans, dont l'effectif à l'année n sera noté a_n ;*
- *les individus de deux ans et plus dont l'effectif à l'année n sera noté v_n. L'évolution entre l'année n et l'année $n + 1$ est donnée par la matrice suivante :*

$$A = \begin{pmatrix} 4 & 2 & 10 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1/2 \end{pmatrix}.$$

1. *Expliquer en quelques mots la signification biologique des coefficients de la matrice A.*

2. *Calculer le polynôme caractéristique de A et vérifier qu'il est égal à :*

$$\chi_A(X) = -(X - 9/2)(X^2 + 1).$$

3. *Calculer les trois valeurs propres de A.*
4. *En utilisant la propriété énoncée dans le complément à cette partie, déduire le comportement asymptotique de la population en général, ainsi que la répartition entre les trois classes sur le long terme.*

Exercice 2.7.7 (Examen 2014-2015)**.** *On veut étudier l'évolution d'une population de mammifères. On modélise cette évolution en faisant les hypothèses qui suivent. La population est structurée en trois classes d'âge : les jeunes qui ont moins de 10 ans, les adultes entre 10 et 20 ans et les individus âgés de plus de 20 ans. Jusqu'à 30 ans la mortalité est négligeable, puis une fois l'âge de 30 ans atteint, tous les individus meurent rapidement. Seuls les adultes se reproduisent : entre 10 et 20 ans, on estime que chaque individu femelle donne naissance à 8 jeunes (le sex-ratio sera supposé égal à un). On observe la population sur des intervalles de 10 ans. On note x_n, y_n et z_n les effectifs respectifs des jeunes, des adultes et des individus âgés à l'année $10n$. Par exemple, y_3 est égal au nombre d'individus adultes au bout de 30 années.*

1. *Justifier le fait que la matrice qui modélise l'évolution des trois classes de la population entre l'année $10n$ et l'année $10(n+1)$ est la matrice suivante :*

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 4 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

2. *Montrer que* $\det(A - \lambda I) = -\lambda(\lambda^2 - 4)$.
3. *En déduire que les valeurs propres de A sont $\lambda_1 = 0$, $\lambda_2 = 2$,$\lambda_3 = -2$.*
4. *Calculer un vecteur propre non nul X_1, X_2, X_3 associé à chaque valeur propre.*
5. *En déduire une matrice de passage P, son inverse P^{-1}, et une matrice diagonale D telle que $A = PDP^{-1}$.*
6. *En déduire une expression explicite de x_n, y_n, z_n en fonction des conditions initiales x_0, y_0, z_0.*

Chapitre 3

Évolution d'une seule population, modélisation continue

3.1 Présentation du problème

On reprend le cheminement de la première partie mais cette fois, le temps est mesuré de manière continue par un réel $t \geq 0$; au temps t on note $p(t)$ la taille de la population. Les observations biologiques vont ici conduire à proposer un modèle qui va porter sur l'évolution instantanée de la population. L'objet mathématique qui traduit cette évolution instantanée de la fonction p est la dérivée de p. En effet, rappelons que la dérivée de la fonction p au temps t est donnée par la limite de

$$\frac{p(t+dt)-p(t)}{dt}$$

lorsque dt tend vers 0. Cette « vitesse » d'évolution va supposer être une fonction de la population et éventuellement du temps, on obtient donc une équation de la forme :

$$p'(t) = f(t, p(t)). \tag{3.1}$$

Autrement dit, la fonction p est solution de l'équation suivante :

$$y'(t) = f(t, y(t)). \tag{3.2}$$

Cette équation dont l'inconnue est une fonction y et qui fait intervenir la dérivée de cette inconnue s'appelle une équation différentielle ordinaire d'ordre 1 (que l'on résume en EDO d'ordre 1).

Lorsque dans l'équation la dérivée y' ne dépend pas de t mais uniquement de y, on dit que l'équation est autonome :

$$y'(t) = f(y(t)). \tag{3.3}$$

Dans ce cours nous étudierons essentiellement ces dernières équations dont la théorie est plus simple.

En général, une équation admet une infinité de solutions. Pour avoir une seule solution, on impose une condition initiale, par exemple la valeur de la fonction en 0 ; dans le cas d'une population, cela correspond à la population initiale, notée p_0. L'équation plus la donnée de la condition initiale s'appelle le problème de Cauchy.

3.2 Deux exemples

3.2.1 Croissance linéaire

Si l'on suppose que la croissance est proportionnelle à la population, on se retrouve avec l'équivalent continu du modèle de Malthus. C'est à dire que la fonction p est solution du problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} y(0) = y_0 \geq 0 \text{ donné} \\ y'(t) = ry(t). \end{cases}$$

Dans ce cas on connaît la solution et si on suppose $p_0 > 0$, il y a trois alternatives.

Théorème 3.2.1 (Modèle linéaire continu)**.** *La solution du problème de Cauchy est*

$$p(t) = p_0 e^{rt}$$

- *Si $r > 0$ on a $p(t) \to +\infty$ quand $t \to +\infty$, soit explosion.*
- *Si $r = 0$, alors la population est constante.*
- *Si $r < 0$ on a $p(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$, soit extinction.*

On retrouve un comportement identique au cas correspondant discret, mais avec une expression des solutions différente.

3.2.2 Croissance logistique

Pour modéliser la compétition intraspécifique, on considère une population qui vérifie l'équation suivante :

$$P'(t) = rP(t)\left(1 - P(t)/K\right),$$

r modélise la croissance de la population « naturelle » sans la contrainte du milieu et K représente la notion biologique de capacité du milieu. Notons qu'ici, pour modéliser une évolution de population réelle, on suppose r et K strictement positif.

Comme dans le cas discret, en faisant le changement d'inconnues $p(t) = P(t)/K$, et on est ramené au cas suivant :

$$p'(t) = rp(t)(1 - p(t))$$

C'est le cas que nous allons considérer maintenant, qui conduit au problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} y' = ry(1 - y) \\ y(0) = y_0. \end{cases}$$

Dans ce cas, il y a deux solutions plus ou moins évidentes ; ce sont deux solutions constantes : $y_0(t) = 0$ et $y_1(t) = 1$. On verra que ces solutions correspondent à ce que l'on va appeler des points d'équilibre du système. D'un point de vue biologique, ces deux solutions sont peu intéressantes : la première dit que si population est nulle au départ, elle le restera. La deuxième indique que si la population initiale démarre exactement sur la capacité du système (capacité ici égale à 1), alors la population reste égale à cette capacité. Pourtant, en général ces points d'équilibres sont fondamentaux dans l'étude d'un problème de Cauchy. Ils sont notamment des

candidats à être des limites des solutions générales de l'équation (tout comme les points fixes étaient candidats pour être des limites des suites définies par récurrence dans le cas discret).

Tout ceci étant dit, dans ce cas qui reste relativement simple, on peut calculer explicitement la solution du problème de Cauchy.

Théorème 3.2.2 (Modèle logistique continu)**.** *La solution du problème de Cauchy est*

$$p(t) = \frac{p_0 e^{rt}}{1 - p_0 + p_0 e^{rt}}.$$

Et donc, si $p_0 \neq 0$, alors quand $t \to +\infty$, on a $p(t) \to 1$, soit survie avec saturation.

Remarque 3.2.3. *Il peut être utile de se rappeler que le modèle logistique discret est beaucoup plus complexe et plus riche. Notamment parce que l'on a trouvé des solutions qui « franchissent » le point d'équilibre, ce qui n'arrive pas ici.*

3.3 Un peu de théorie

3.3.1 Le théorème de Cauchy-Lipschitz

En général, une EDO admet une infinité de solutions, et comme expliqué dans l'introduction, si on fixe une condition initiale, on peut espérer obtenir une unique solution. D'où l'énoncé du problème de Cauchy pour une EDO du premier ordre autonome

$$\begin{cases} y' = f(y) \\ y(0) = y_0. \end{cases} \tag{3.4}$$

où y_0 et f sont donnés : y_0 est un nombre réel (la condition initiale) et f une fonction. On peut généraliser un peu, en fixant la condition en un temps t_0 non forcément égal à 0 :

$$\begin{cases} y' = f(y) \\ y(t_0) = y_0. \end{cases} \tag{3.5}$$

Qu'est-ce qu'une solution du problème ci-dessus ? C'est la donnée d'une *fonction* y dérivable dépendant d'une variable t (le temps) et d'un intervalle I (contenant t_0) sur lequel la fonction y est définie et tels que pour tout $t \in I$, on a les égalités : $y'(t) = f(y(t))$ et $y(t_0) = y_0$.

Une solution définie sur un intervalle I, peut éventuellement être prolongée sur un intervalle J plus grand. Si on ne peut pas faire ce type de prolongement on dit que la solution est maximale. Nous allons maintenant énoncer une version d'un théorème mathématique très utile.

Théorème 3.3.1. Théorème de Cauchy-Lipschitz *On suppose que la fonction f est dérivable et que sa dérivée est continue, alors pour tout y_0, il existe un unique solution maximale du problème de Cauchy.*

La démonstration de ce théorème est difficile et dépasse largement le cadre de cours. Cependant, son énoncé est important dans notre contexte. Traduisons l'unicité : si on sait comment la population évolue et si on connaît la population initiale, alors elle n'a qu'une façon d'évoluer. Dans le cas discret, on a le même type de résultat mais beaucoup plus facile à montrer.

Pour peu que la fonction f qui gouverne l'évolution soit « raisonnable », on peut parler de *la* solution de l'équation vérifiant la condition initiale donnée.

On verra en exercice que la condition sur la régularité de la fonction f est absolument nécessaire. Ceci dit, en pratique, dans les équations que l'on rencontre en dynamique des populations cette condition est vérifiée.

3.3.2 Approche qualitative des EDO, généralités, points d'équilibre.

En général, on sait qu'une solution au problème de Cauchy existe, mais on ne sait pas la calculer. Cependant, sans connaître cette solution, on peut comprendre le devenir de la population, en essayant de calculer la limite de $p(t)$ quand $t \to +\infty$ (si $p(t)$ n'explose pas avant...cf exercice 3.5.1). Évidemment le comportement va dépendre de la fonction de croissance f choisie et de la condition initiale. Comme dans la première partie sur les suites définies par récurrence, les limites possibles des solutions de l'EDO, si elles sont finies sont à chercher parmi les zéros de f.

Définition 3.3.2 (Équilibre)**.** *Les* **équilibres** *de l'équation différentielle $y' = f(y)$ sont les zéros de f, c.a.d. les solutions l de $f(l) = 0$.*

Remarquons qu'un point d'équilibre définit une solution constante. En effet, si l est un point d'équilibre et si on considère la fonction $y(t) = l$ pour tout t positif, alors comme cette fonction est constante, on a $y'(t) = 0$ et y est bien solution.

Ces solutions ne sont pas les plus intéressantes (elles sont constantes), mais elles sont très utiles pour décrire le comportement des autres solutions lorsque $t \to +\infty$. D'abord remarquons que le théorème de Cauchy-Lipschitz implique la propriété suivante :

Propriétés 3.3.3 (Les équilibres sont des frontières)**.** *Si une solution touche un équilibre l à un temps t_0 alors $p(t) = l$ pour tous les temps ! Dit autrement la solution d'un problème de Cauchy ne partant pas d'un équilibre ne peut jamais toucher un équilibre.*

On peut prédire le comportement des solutions qui s'approche des points d'équilibre.

Théorème 3.3.4 (Stabilité, instabilité)**.** *Soit l un équilibre.*

- *si $f'(l) > 0$ alors l'équilibre l est* instable *: si la condition initiale est proche de l alors la solution est chassée ;*
- *si $f'(l) < 0$ alors l'équilibre l est* stable *: si la condition initiale est proche de l alors la solution est attirée par l (et elle tend vers l en temps grand).*

On peut aussi anticiper la stabilité du point d'équilibre en dessinant le portrait des phases (on dit aussi l'espace des phases) de l'équation. Pour cela, on « oublie » en quelque sorte le temps et on fait apparaître sur un axe horizontal les points fixes et les variations des solutions entre ces points fixes par des flèches (ou bien par un signe + ou −). Comment cette variation se calcule ? La variation des solutions y est donnée par le signe de la dérivée y', c'est à dire par $f(y)$. On fait donc une étude de signe de la fonction $f(y)$ en considérant y comme une variable. Autour des points fixes, on a alors plusieurs types de comportement qui sont représentés dans la figure 3.1

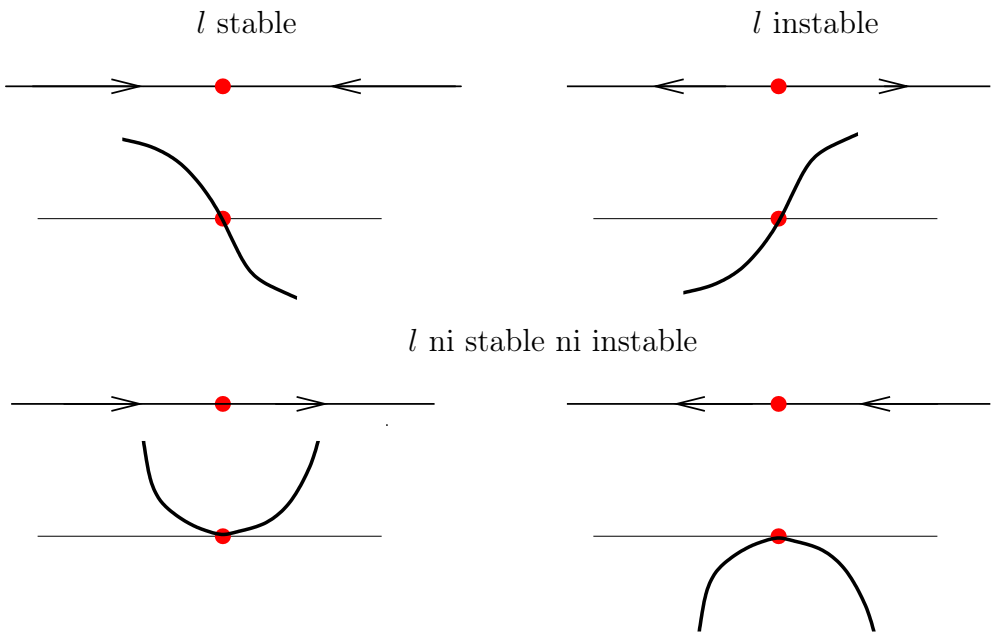


FIGURE 3.1 – Espace des phases autour d'un point fixe, allure de la fonction f correspondante

Retour sur le modèle logistique

Pour illustrer ce phénomène de stabilité, on peut reprendre l'équation logistique vue en exemple en début de cette section. On a vérifié qu'il y a deux points d'équilibre : 0 et K. Une étude de signe rapide (ou un calcul de dérivée) permet de vérifier que 0 est instable et le second est stable. L'espace des phases est représenté à la figure 3.2.

FIGURE 3.2 – Espace des phases du modèle logistique

Et donc sans calculer les solutions, on peut vérifier que si $p_0 \neq 0$ les solutions vont tendre vers K lorsque t tend vers l'infini.

Dans ce modèle, le calcul des solutions reste accessible, nous allons le faire ici. Pour simplifier les calculs on considère l'équation dans le cas où $K = 1$ (rappelons que l'on peut toujours se ramener à ce cas) :

$$y' = ry(1 - y)$$

Nous avons donc deux solutions constantes qui se déduisent des points fixes : $y_0(t) = 0$ et $y_1(t) = 1$. Soit y une autre solution. Le théorème de Cauchy-Lipschitz (général) nous assure que y ne peut pas prendre la valeur 0 ni la valeur 1, sinon il existerait t_0 telle que $y(t_0) = y_0$ (ou $y(t_0) = y_1$) et donc $y = y_0$ (ou $y = y_1$). Et donc le terme $ry(1 - y)$ ne s'annule pas, et l'équation de départ est équivalente à la suivante :

$$\frac{y'}{y(1 - y)} = r.$$

Pour la suite, on va « intégrer » cette égalité, c'est à dire calculer une primitive des deux membres. Pour cela on vérifie que

$$\frac{y'}{y(1-y)} = y'\left(\frac{1}{y} + \frac{1}{1-y}\right)$$

On peut ensuite utiliser la table des primitives (en annexe à cette partie) pour en déduire :

$$\ln|y| - \ln|1-y| = rt + C$$

où C es une constante à déterminer. Ensuite il faut se débarrasser des valeurs absolues. Si on suppose que $y_0 \geq 0$ alors l'approche qualitative nous dit que $y(t) \geq 0$ et donc $|y| = y$. Pour l'autre valeur absolue, il faut considérer deux cas (nous n'en ferons qu'un). Si $y_0 \leq 1$ alors $y(t) \leq 1$ pour tout t et donc $|1-y| = 1-y$. On a donc :

$$\ln y - \ln(1-y) = \ln\frac{y}{1-y} = rt + C.$$

Au final, on a donc :

$$\frac{y}{1-y} = \exp(rt + C).$$

On résout ensuite cette équation en y pour obtenir :

$$y = \frac{\exp(rt+C)}{\exp(rt+C)+1}.$$

Et pour finir, on calcule la constante C, en utilisant la condition $y(0) = y_0$ pour obtenir :

$$\exp C = \frac{y_0}{1-y_0}.$$

Et on obtient donc la solution :

$$y = \frac{y_0\exp(rt)}{y_0\exp(rt) - y_0 + 1}.$$

On vérifie que dans le deuxième cas, la solution a exactement la même expression, et que cette expression englobe aussi les deux solutions constantes en prenant $y_0 = 0$ et $y_0 = 1$.

On verra en exercice une autre façon de résoudre cette équation.

Croissance bistable ou avec seuil : effet Allee fort

Pour modéliser un effet Allee *fort*, on prend comme fonction croissance la fonction suivante :

$$\boxed{f(p) = rp(p-\theta)(1-p/K)}$$

où $K > 0$, $0 < \theta < K$, $r > 0$ et

$$p'(t) = rp(t)(p(t)-\theta)(1-p(t)/K)$$

On veut donc étudier le problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} y' = ry(1 - y/K)(y - \theta) \\ y(0) = y_0. \end{cases}$$

Ici l'équation devient plus difficile à résoudre, mais l'approche qualitative nous permet de prédire le devenir de la population. Les équilibres sont 0 (stable), θ (instable) et K (stable), et donc nous avons trois cas :

- si $0 < p_0 < \theta$ alors $0 < p(t) < \theta$ pour tout $t \geq 0$
- si $\theta < p_0 < K$ alors $\theta < p(t) < K$ pour tout $t \geq 0$.

Ensuite on voit que, comme annoncé, θ représente un seuil au sens où la position de la condition initiale par rapport à θ détermine le devenir de la population.

Théorème 3.3.5 (Modèle bistable continu)**.** *Si la taille initiale est trop petite, la population va s'éteindre. Plus précisément :*

- *Si $0 < p_0 < \theta$ alors $p(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$, soit extinction.*
- *Si $\theta < p_0$ alors $p(t) \to K$ quand $t \to +\infty$, en croissant si $p_0 < K$ et en décroissant si $p_0 > K$.*

Ces informations sont résumées dans la figure 3.3

FIGURE 3.3 – l'espace des phases pour le modèle Allee fort

3.4 Appendice : primitives de fonctions, résolution d'équations différentielles linéaires à coefficients constants

En général, même si on sait que les solutions d'une EDO existent, on ne sait pas les calculer. Il existe cependant quelques équations que l'on sait résoudre, comme par exemple les EDO linéaires. Nous allons rappeler ceci. Mais avant nous devons faire quelques rappels sur la notion de primitives d'une fonction.

3.4.1 Les primitives d'une fonction

Pour résoudre une équation différentielle, on essaie de se ramener à une équation du type : $y' = g(t)$; les solutions de ce type d'équation sont par définition les primitives de la fonction g. Rappelons cette définition.

Définition 3.4.1. *Si g est une fonction quelconque donnée, et si G est dérivable et vérifie $G'(t) = g(t)$ alors on dit que G est une primitive de g.*

Une primitive n'est jamais unique. En effet si G est une primitive de g et si C est une constante quelconque, alors $G + C$ est aussi une primitive de g.

Les primitives d'une fonction intervienne dans le calcul d'intégrale par la formule fondamentale suivante :

$$\int_a^b g(t)dt = G(b) - G(a) = [G(t)]_a^b.$$

C'est pour cela que l'on emploie parfois le terme intégrer une fonction au lieu de calculer une primitive de cette fonction. Dans la même veine, on rencontre aussi le terme intégrer une équation différentielle à la place de résoudre une telle équation.

Dans l'optique de résoudre quelques équations, il est donc utile de se rappeler des primitives des fonctions usuelles.

Fonction g	Primitive G
$t \to t^\alpha$ $(\alpha \neq -1)$	$t \to \frac{1}{\alpha+1} t^{\alpha+1}$
$t \to t^{-1} = \frac{1}{t}$	$t \to \ln\lvert t\rvert$
$t \to e^t$	$t \to e^t$
$t \to \ln(t)$	$t \to t\ln(t) - t$
$t \to \cos(t)$	$t \to \sin(t)$
$t \to \sin(t)$	$t \to -\cos(t)$

Les règles suivantes permettent aussi de se simplifier souvent la vie : si G est une primitive de g et H est une primitive de h alors

- une primitive de $g + h$ est $G + H$
- si C est constant, une primitive de Cg est CG
- si a est constant, une primitive de $t \to g(t + a)$ est $t \to G(t + a)$
- si a est constant non-nul, une primitive de $t \to g(at)$ est $t \to \frac{1}{a}G(at)$.
- Si h est dérivable, une primitive de $h'(t)g(h(t))$ est $G(h(t))$.

Remarquons que même le calcul de simples primitives est en général sans espoir. Par exemple une fonction que vous connaissez bien, à savoir la fonction densité de la loi normale centrée réduite :

$$f(t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp(\frac{-t^2}{2}),$$

admet des primitives, mais on sait aussi montrer qu'aucune de ces primitives ne peut s'exprimer avec les fonctions usuelles.

3.4.2 Résolution d'une EDO linéaire à coefficients constants

Ce sont les équations différentielles les plus simples. Elles sont de la forme suivante :

$$y'(t) - ry(t) = g(t) \tag{3.6}$$

où r est une constante, et g une fonction donnée. Pour résoudre une telle équation, on résout d'abord l'équation homogène associée : $y' - ry = 0$ (on dit aussi l'équation sans second membre). Il est facile de vérifier que les fonctions $y(t) = K\exp(rt)$ sont solutions et en utilisant le théorème de Cauchy-Lipschitz, on sait qu'il n'y en pas d'autres. Ensuite pour finir la résolution, on doit se débrouiller pour trouver *une* solution (notée y_0) de l'équation 3.6, on l'appelle « la » solution particulière. Au final, les solutions sont de la forme :

$$y(t) = y_0(t) + K\exp(rt).$$

On utilisera cette méthode pour retrouver les solutions de l'équation logistique.

3.5 Exercices

Exercice 3.5.1 (Explosion en temps fini)**.** *La solution d'un problème de Cauchy n'est pas toujours défini en tout temps t : elle peut exploser en temps fini. Ainsi, résolvez*

$$y'(t) = (y(t))^2,$$

avec la condition initiale $y(0) = 1$.

Exercice 3.5.2 (Contre-exemple à Cauchy-Lipschitz (unicité))**.** *Considérer l'équation suivante : $y' = 3y^{2/3}$. Montrer que la fonction y égale à zéro pour $t \leq 0$ et $y(t) = t^3$ est une solution de cette équation qui vérifie $y(0) = 0$. En voyez-vous une autre ?*

Exercice 3.5.3 (Compétition Gompertz)**.** *On considère le modèle de croissance de Gompertz :*

$$n'(t) = rn(t) \ln \frac{K}{n(t)}$$

où r et K sont des constantes positives. Quels sont les équilibres ? Tracer l'espace des phases associé, et en déduire la justification de ce modèle d'évolution de population. On pose $p(t) = \ln \frac{K}{n(t)}$. Déterminer l'EDO vérifiée par $p(t)$. La résoudre. En déduire $n(t)$. Quel est le comportement de $n(t)$ quand $t \to +\infty$.

Exercice 3.5.4 (Résolution explicite de l'équation logistique)**.** *On considère r et K deux constantes strictement positives, et l'équation logistique :*

$$n'(t) = rn(t) \left(1 - \frac{n(t)}{K}\right). \tag{3.7}$$

1. *Vérifier que la fonction constante $n(t) = 0$ est solution. Vérifier les hypothèses du théorème de Cauchy-Lipschitz ; en déduire que toutes les autres solutions vérifient $n(t) \neq 0$ pour tout t.*
2. *Pour chercher les solutions autres que la solution nulle, on pose : $y(t) = \frac{1}{n(t)}$. Montrer que $y(t)$ est solution de l'équation différentielle linéaire suivante :*

$$y'(t) = -ry(t) + \frac{r}{K}. \tag{3.8}$$

3. *Résoudre l'équation linéaire ci-dessus. (Indication : on cherchera une solution particulière sous la forme d'une solution constante).*
4. *Déduire des questions précédentes la solution de l'équation 3.7 qui vérifie $n(0) = n_0$.*

Exercice 3.5.5 (Comparaison de modèles de pêche)**.** *On considère une population de poissons, dont on suppose que l'évolution naturelle suit une loi de type logistique d'accroissement r et de capacité K (r et K sont des constantes strictement positives supposées connues). Le but de cet exercice est d'évaluer l'effet de la pêche sur cette population. On notera $n(t)$ la population en fonction du temps t (en jours), et on supposera dans tout l'exercice qu'à l'instant initial la population est de taille n_0.*

1. *On suppose d'abord que les pêcheurs ont un droit de prélèvement proportionnel. Avant le début de la pêche la population est égale à une valeur n_0. On connaît chaque jour la taille de la population, et les pêcheurs sont autorisés à prélever une fraction α de cette population. On supposera tout d'abord que $0 < \alpha < r$.*

   Justifier le fait que dans ce contexte la taille $n(t)$ de la population vérifie maintenant l'équation :

$$n'(t) = rn(t)\left(1 - \frac{n(t)}{K}\right) - \alpha n(t). \tag{3.9}$$

   Transformer l'équation ci-dessus pour montrer qu'elle peut s'écrire sous la forme d'une équation du type logistique avec un taux de croissance $\tilde{r} = r(1 - \alpha/r)$ et une capacité $\tilde{K} = K(1 - \alpha/r)$. Montrer que le modèle prédit que la population va tendre vers la valeur limite $\tilde{K}$ et que la quantité de poissons pêchés quotidiennement tend vers une valeur Q :

$$Q = \alpha\tilde{K} = \frac{\alpha(r - \alpha)K}{r}. \tag{3.10}$$

   Vérifier que cette quantité est identique si on remplace α par $r - \alpha$. Comment expliquez-vous cette observation ? Montrer qu'on peut donc imposer $\alpha \leq r/2$ sans pour autant restreindre la quantité de poissons pêchés.

   On suppose maintenant que $\alpha \geq r$, montrer que le modèle prédit que la population des poissons va disparaître.

2. *On va maintenant supposer que le droit de prélèvement est fixe.*

   Comme il est difficile de connaître chaque jour la taille de population des poissons, on propose de fixer un quota quotidien constant de pêche. Pour préserver la population, le service de contrôle des pêches propose que ce quota soit égal à la valeur Q donnée par l'égalité 3.10 (pour une valeur α telle que $\alpha \leq r/2$). Le responsable du service des pêches assure qu'en pêchant chaque jour la quantité correspondant à cette valeur, la population des poissons ne sera pas plus impactée que dans le cas d'un prélèvement proportionnel. On veut vérifier cette assertion.

   Justifier le fait que dans ce cas, la taille de la population vérifie l'équation :

$$n'(t) = rn(t)\left(1 - \frac{n(t)}{K}\right) - Q. \tag{3.11}$$

   Montrer que les points fixes de cette équation sont solutions de l'équation du second degré :

$$rX^2 - KrX + QK = 0.$$

   En remplaçant Q par la valeur obtenue dans la question 2, montrer que le discriminant de l'équation ci-dessus est égal à :

$$\Delta = (K(r - 2\alpha))^2 \ ;$$

   en déduire que l'équation 3.11 ci-dessus admet deux points fixes :

$$n_1^* = \frac{K\alpha}{r} \text{ et } n_2^* = \frac{K(r - \alpha)}{r}.$$

   On discutera ensuite suivant les valeurs de n_0 de la vérité de l'assertion du responsable du service des contrôles des pêches. Et on essaiera d'exposer les inconvénients de ce système de quota par rapport au précédent

Chapitre 4

Plusieurs populations (systèmes d'EDO)

4.1 Introduction

Dans le chapitre précédent, on a modélisé l'évolution d'une unique population par une EDO. On va ici s'intéresser à plusieurs populations qui interagissent entre elles (ou une population divisée en sous-classes). On va donc étudier des modèles avec plusieurs EDO dépendantes, c'est à dire un système d'EDO. La plupart de ces systèmes issus de problèmes de populations sont non linéaires, donc difficile à résoudre de façon exacte mathématiquement. Mais on peut, comme dans la partie précédente, adopter une approche qualitative qui permet d'obtenir des informations, spécialement sur le devenir des populations sur le long terme. On rencontrera à nouveau la notion de point d'équilibre. Ces points d'équilibre peuvent être visualisés dans un espace qui a la même dimension que le nombre d'équations : l'espace des phases. Dans cet espace, et notamment à proximité des points d'équilibre, on peut prédire le comportement des solutions de façon très analogue à ce que nous avons fait au premier chapitre. Commençons par quelques exemples de tels systèmes.

4.1.1 Exemple du système Proie-Prédateur

Ici $x(t)$ désigne la population d'une espèce de proies (des lièvres par ex.) et $y(t)$ la population d'une espèce d'un prédateur (des lynx par ex.). On peut modéliser cela par le système que nous appellerons système « proie-prédateur » ; il porte aussi le nom de système de Lotka-Volterra, mais nous avons gardé ce nom pour un autre système (voir la suite).

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases}$$

où a, b, c, d sont des constantes positives, que l'on supposera non nulles en général. En l'absence de prédateurs, la population des proies s'accroit et suit un modèle de type Malthus ; le terme non linéaire $-bxy$ représente la prédation (négative pour les proies). En l'absence de proies, la population des prédateurs décroît dans un modèle de type Malthus également ; le terme non linéaire dxy représente la prédation (positive pour les prédateurs).

4.1.2 Le modèle de Lotka-Volterra compétitif

On considère deux populations mesurées par $x(t)$ et $y(t)$ pour $t \geq 0$. On va écrire le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} x' = r_1 x(1 - \dfrac{x + \alpha_{21} y}{K_1}) \\ \\ y' = r_2 y(1 - \dfrac{y + \alpha_{12} x}{K_2}). \end{cases}$$

Interprétons les constantes apparaissant dans ces équations. Si α_{12} et α_{21} sont nulles alors on se retrouve avec deux populations qui évoluent *indépendamment* l'une de l'autre et où chacune suit le modèle logistique avec un taux de reproduction respectif r_1, r_2 et une capacité respective K_1, K_2. Ces 4 constantes (r_1, r_2, K_1, K_2) sont donc supposées strictement positives. *Rappelons que dans un modèle logistique, en général on suppose le taux de croissance naturel positif, car si ce taux est négatif, alors la population sera décroissante en dessous de la capacité et croissante au dessus, ce qui n'est pas vraiment ce que l'on veut modéliser.*

On va donc supposer dans la suite que α_{12} et α_{21} sont non nulles. Ces constantes modélisent l'interaction entre les deux espèces. Suivant leurs signes, on a un modèle complètement différent. Notons avant de continuer qu'il y a un signe moins devant le trait de fraction !

Le cas le plus pertinent d'un point de vue biologique est le cas où α_{12} et α_{21} sont positives ; on est dans un modèle de « compétition » avec deux espèces qui se partagent la même niche. C'est le cas que vous avez vu au semestre précédent dans l'UE écologie évolutive.

Si α_{12} et α_{21} sont de signe opposé, on est dans le cas d'une prédation où de parasitisme avec une espèce qui profite de l'autre.

Enfin, si les deux constantes α_{12} et α_{21} sont négatives toutes les deux, on est dans un cas de mutualisme ou de symbiose.

4.1.3 Le modèle épidémique SIR

Ici, on a une seule population ; celle-ci subit une infection, elle est divisée en trois parties : une partie de taille $S(t)$ (S pour sain – susceptible en anglais) composée des individus qui n'ont pas été infectés ; une deuxième partie de taille $I(t)$ (I pour infectés – infected) et une troisième partie de taille $R(t)$ (R pour rétablis – recovered en anglais). Le système différentiel s'écrit :

$$\begin{cases} S' = -\beta I S \\ I' = \beta I S - \gamma I \\ R' = \gamma I, \end{cases}$$

où β et γ sont des constantes positives ; β est une mesure de contagiosité de l'infection, en effet $\beta I S$ représente le nombre instantané d'infections, et γ représente un taux instantané de guérison, puisque le nombre instantané de guérison est égal à γI. Remarquons que comme $S' + I' + R' = 0$ la taille totale ne varie pas ; elle est donc toujours égale à la taille de la population initiale. Et donc, même si on a trois fonctions inconnues, elles sont liées et on peut considérer que le système SIR est un système à deux fonctions inconnues, par exemple S et I.

4.2 Les outils

On ne sait pas en général calculer les solutions des systèmes vus précédemment. Néanmoins, avec de simples raisonnement on peut parfois donner des informations qualitatives. Pour cela nous avons besoin de plusieurs outils que nous allons présenter et expliciter dans le cas du système Proie-Prédateur

On considère un système d'EDO général avec deux fonctions inconnues x et y dépendants du temps t ; ce système s'écrit :

$$\begin{cases} x' = f(x,y) \\ y' = g(x,y). \end{cases}$$

où f et g sont deux fonctions quelconques de **deux** variables. Une solution du système est ici un couple (x,y) de deux fonctions dépendant de la variable t. De même un condition initiale est la donnée d'un couple de nombre (x_0, y_0), et en général on recherche un couple solution (x,y) tel que $x(0) = x_0$ et $y(0) = y_0$ ou plus généralement tel que $x(t_0) = x_0$ et $y(t_0) = y_0$ pour un t_0 non forcément nul.

4.2.1 Notion de trajectoire ; espaces des phases

Pour comprendre la notion de trajectoire, commençons par considérer un exemple très simple (mais qui n'est pas du tout issu d'un problème de population).

$$\begin{cases} x' = -y \\ y' = x. \end{cases}$$

Les couples de fonctions suivantes : $(K\cos t, K\sin t)$ où K est une constante sont des solutions. Pour chaque K, je peux dans un repère, mettre t en abscisse et tracer les deux courbes représentatives des fonctions x, y, avec en ordonnée $x(t)$ (ou $y(t)$). Je suis donc dans le plan (t,x) (ou (t,y)) et nous obtenons ici deux sinusoïdes.

Une autre façon de représenter un couple de solutions est de tracer la trajectoire associée c.a.d. l'ensemble des points $(x(t), y(t)) = (K\cos t, K\sin t)$ quand le temps t décrit $\mathbf{R}$. Ici on se place dans le plan (x,y) et l'ensemble des points $(K\cos t, K\sin t)$ est un cercle de centre l'origine et de rayon K. En considérant la trajectoire plutôt que les deux fonctions séparément, on perd de l'information. L'intérêt est que dans un système général, on ne va pas pouvoir calculer les fonctions x et y, et pourtant on pourra prédire l'allure des trajectoires.

Précisons maintenant la notion de solution maximale dans ce contexte.

Définition 4.2.1. *Soit*

$$\begin{cases} x' = f(x,y) \\ y' = g(x,y). \end{cases}$$

un système différentiel. Une solution d'un tel système est la donnée d'un intervalle I et d'un couple de fonctions x, y définies sur I vérifiant les équations du système.

Si l'intervalle I est maximal, c'est à dire si on ne peut pas trouver un intervalle J contenant strictement I et sur lequel x et y sont définies et vérifient les équations du système alors on dit que la solution est maximale.

À toute solution maximale formée d'un intervalle I et d'un couple de fonctions (x,y) définies sur I, on associe une trajectoire qui est l'ensemble des points du plan de coordonnées $(x(t), y(t))$ lorsque t parcourt I.

Le plan dans lequel est dessiné les trajectoire s'appelle l'espace des phases du système.

On a dans ce contexte un théorème de type Cauchy-Lipschitz que nous allons énoncer en termes un peu vagues.

Théorème 4.2.2. *Si les fonctions f et g admettent des dérivées partielles continues, alors par tout point de l'espace des phases passe une unique trajectoire.*

Notons que les fonctions f et g qui définissent les systèmes que l'on a vu en introduction vérifient la condition du théorème.

Ce théorème peut se paraphraser : si l'on fixe une condition initiale à un instant t_0 : $(x(t_0), y(t_0)) = (x_0, y_0)$, alors il existe une unique solution (maximale) du système, c'est à dire une seule trajectoire passant par le point (x_0, y_0) en $t = t_0$.

4.2.2 Isoclines

La trajectoires associée à un couple de solutions est donc l'ensemble des points $(x(t), y(t))$ lorsque t parcours $\mathbf{R}$. Un tel ensemble s'appelle une courbe paramétrée. À un point $(x(t_0), y(t_0))$, cette courbe paramétrée admet une tangente dont la direction est donnée par le vecteur $(x'(t_0), y'(t_0))$. On peut penser ce vecteur dérivée comme le vecteur « vitesse » associé à la trajectoire. Les trajectoires associées à un système sont inconnues, par contre on connaît le vecteur vitesse en tous points ou les fonctions f et g sont définies. En étudiant la direction de ces vecteurs vitesse, on va pouvoir « prédire » la direction des trajectoires. Pour cela commençons par considérer les isoclines. Pour un système avec deux fonctions inconnues, il y a deux isoclines ; l'isocline I_x définie par :

$$I_x = \{(x, y) | f(x, y) = 0\}$$

et l'isocline I_y définie par

$$I_y = \{(x, y) | g(x, y) = 0\}.$$

Ces isoclines sont en général des courbes dans l'espace des phases. Calculons-les dans le cas du système Proie-Prédateur. Le système s'écrit :

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy. \end{cases}$$

On trace (en vert) l'isocline I_x associé à x, c.a.d. dans le plan (x, y) les points qui annulent $ax - bxy = x(a - by)$. On trouve deux droites, l'axe des ordonnées et la droite horizontale d'équation $y = a/b$. On trace (en rouge) l'isocline I_y associé à y, c.a.d. dans le plan (x, y) les points qui annulent $-cy + dxy = y(-c + dx)$. On trouve encore deux droites, l'axe des abscisses et la droite verticale d'équation $x = c/d$ (voir figure 4.1).

4.2.3 Points d'équilibres

L'intersection des deux types d'isoclines sont des points très intéressants de l'espace des phases ; on les appelle points d'équilibres. L'ensemble des points d'équilibre s'écrit donc :

$$I_x \cap I_y = \{(x, y) | f(x, y) = g(x, y) = 0\}.$$

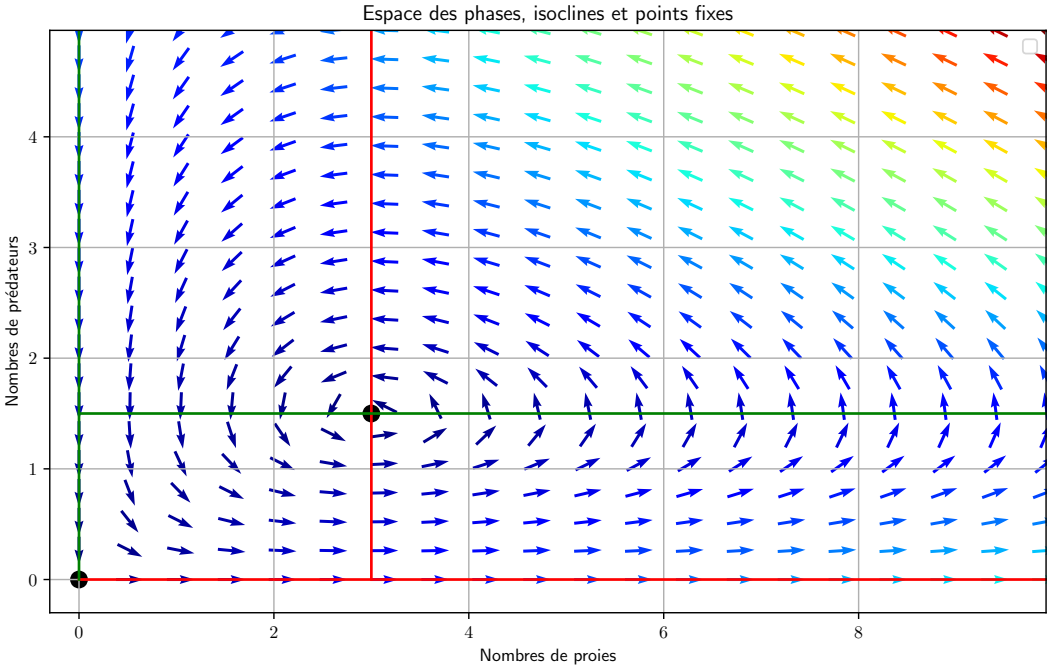


FIGURE 4.1 – L'espace des phases pour le système Proie-Prédateur

Il est d'usage de noter un point d'équilibre sous la forme (x^*, y^*). Comme dans le cas unidimensionnel, un point d'équilibre donne une solution du système, ou plus précisément les points d'équilibre sont les solutions **constantes** du système.

De la même façon qu'en dimension un, les points d'équilibre sont les candidats à être des points limites des trajectoires non constantes ; c'est à dire si une trajectoire tend vers un point de l'espace des phases, alors ce point est un point d'équilibre.

Dans le cas du système proie-prédateur, on obtient deux points d'équilibres, à savoir le point $(0, 0)$, et le point $(c/d, a/b)$; ils sont représentés par des points noirs sur la figure 4.1.

4.2.4 Les directions des trajectoires dans l'espace des phases

Les isoclines partagent l'espace des phases en secteurs sur lesquels les fonctions $f(x, y)$ et $g(x, y)$ gardent un signe constant. Si on considère une trajectoire $(x(t), y(t))$ solution du système, on connaît donc le signe de x' et y' sur chacun des secteurs. On a vu qu'en un point $x(t_0), y(t_0)$ le vecteur $(x'(t_0), y'(t_0))$ est le vecteur tangent à la trajectoire ; il représente la vitesse du point se déplaçant sur la trajectoire lorsque t varie. Connaître le signe de x' et y', c'est donc connaître la direction du vecteur tangent et et donc la direction approximative de la trajectoire sur chacun de ces secteurs.

Reprenons l'exemple du système proie-prédateur. Comment varie le signe de l'expression $x(a - by)$? Comme on s'intéresse à des populations, on va supposer que $x \geq 0$, il nous suffit donc de comprendre le signe de $a - by$. Cette expression est nulle sur la droite $y = a/b$, négative au dessus, et positive en dessous. Suivant la coordonnées "x", les trajectoires seront

donc croissantes en dessous de cette droite, et décroissantes au dessus. Pour finir, remarquons que cette droite $y = a/b$ est une partie de l'isocline I_x.

On considère ensuite l'expressions $y(-c + dx)$; comme on suppose que $y \geq 0$, il suffit de comprendre l'expression $(-c + dx)$ qui est négative à gauche de la droite $x = c/d$ et positive à droite. Suivant la coordonnée "y" les trajectoires seront donc croissantes à droite et décroissantes à gauche de la droite $x = c/d$.

On peut donc dessiner des flèches qui indiquent la direction des trajectoire. Avec ces directions, on comprend que les trajectoires auront tendance à tourner autour de l'équilibre $(c/d, a/b)$. C'est un début, mais ce n'est pas suffisant pour comprendre l'évolution des populations. En effet ces trajectoires vont-elles spiraler de manière concentrique ? Spiraler de manière excentrique ? Rester en orbite ? Pour répondre à ces questions, il nous faudrait étudier un peu plus précisément les équations. Nous allons ici donner juste l'esquisse de la méthode qui permet de trancher entre toutes ces possibilités. On introduit la fonction en deux variables suivantes :

$$E(x, y) = by - a\ln(y) + dx - c\ln(x).$$

En utilisant la formule des dérivées composées, on montre que cette fonction est constante sur les trajectoires (on dit que c'est une intégrale première). Ensuite, en raisonnant sur l'intersection d'une trajectoire avec la droite $y = a/b$ et en regardant comment peut évoluer la restriction de E sur la demi-droite à droite du point d'équilibre, on montre que les trajectoires sont forcément fermées et donc les solutions sont cycliques. Notons que l'on a ici aucune information sur la période des fonctions solutions. On sait que le système revient à son état initial, en temps fini, mais on ne connaît pas l'intervalle de temps nécessaire pour cela. Pour finir le traitement du système Proie-Prédateur qui nous a servi comme exemple pour présenter les notions d'espace de phases, trajectoires, isoclines et points fixes, nous avons représenté d'une part les graphes d'un couple de solutions dans la figure 4.3 ainsi que l'espace des phases complété par le dessin de quelques trajectoires dans la figure 4.2. Notons que les vecteurs tangents ont tous été normalisés à la même longueur. L'information sur leur longueur se lit via la couleur des flèches.

4.3 Le système SIR

Rappelons que celui-ci est défini par :

$$\begin{cases} S' = -\beta IS \\ I' = \beta IS - \gamma I \\ R' = \gamma I, \end{cases}$$

où β, γ sont des constantes positives. Ici les solutions sont données par un triplet de fonctions (S, I, R). On a vu que la somme $S + I + R$ est constante, on peut donc oublier par exemple la dernière fonctions et considérer l'espace des phases pour le couple (S, I). On peut aussi garder les trois fonctions, la conditions $S+I+R$ constante se traduit par le fait que le triplet (S, I, R) appartient au plan de l'espace d'équation $x+y+z = N$. Si de plus chacune des trois fonctions est positive (ce qui va être le cas si la condition initiale est positive), alors le triplet (S, I, R) appartient à un triangle de ce plan. C'est sur ce triangle que l'on va dessiner les isoclines, les points fixes et les trajectoires (voir la figure 4.3).

On vérifie que si $I(0) > 0$, alors on a toujours $S' < 0$ et $R' > 0$. Ce qui est cohérent avec la situation épidémique. S'il y a des personnes infectées au départ $(I(0) > 0)$ alors

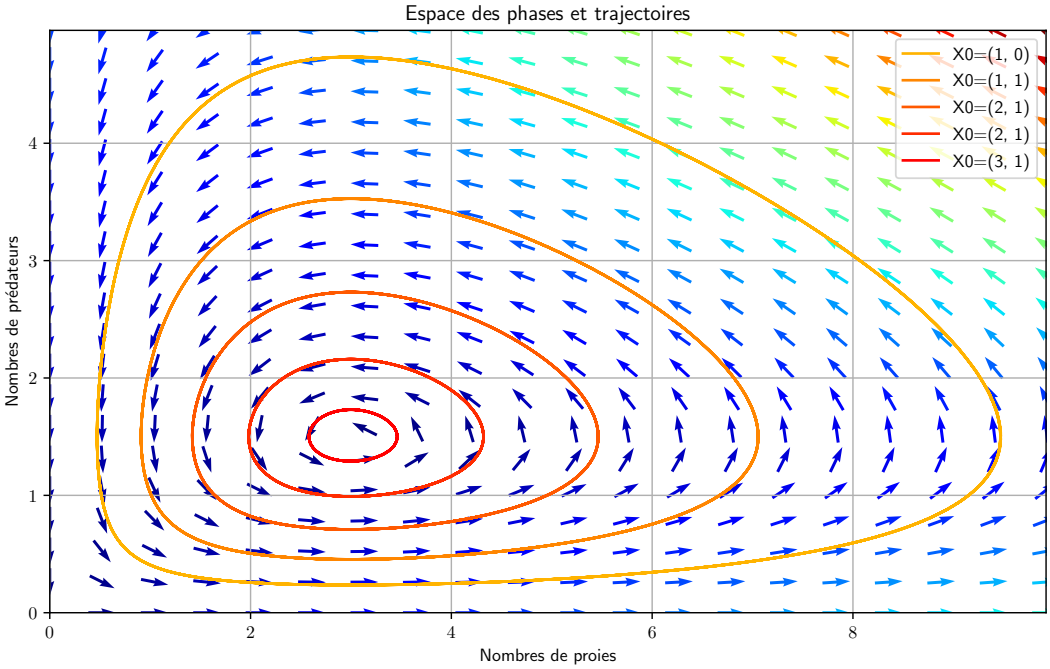


FIGURE 4.2 – Les trajectoires du système Proie-Prédateur

la population des personnes saines diminue ($S' < 0$) et la population des rétablis augmente ($R' > 0$). Concernant l'évolution de I, on vérifie que le signe de I' dépend du signe de $S - \gamma/\beta$. Plus précisément $S - \gamma/\beta = 0$ est l'isocline associée à I et la fonction I est croissante si et seulement si $S > \gamma/\beta$. De ces quelques remarques, on peut tracer la direction des trajectoires comme dans la figure 4.3. L'isocline $S - \gamma/\beta = 0$ est dessiné en bleu, et la droite $I = 0$ qui est dessiné en noir est un ensemble de point fixe. Avec l'aide de l'ordinateur nous avons tracé sur cette figure quelques exemples de trajectoires. Toujours avec l'ordinateur, nous donnons un exemple d'évolution avec le graphe séparé des trois fonctions dans la figure 4.3.

4.3.1 Notion de r_0, seuil épidémique

En début d'épidémie, en général seuls quelques individus sont infectés, sur la figure 4.3, j'ai donc représenté quelques trajectoires qui démarrent avec un $I(0)$ petit. On voit que si $S(0) < \gamma/\beta$ alors le nombre d'infectés décroît immédiatement et l'épidémie n'a pas lieu. Nous allons relier ce seuil au fameux r_0. Dans le cas du modèle SIR, ce nombre r_0 est l'estimation du nombre de personnes infectés par un malade au début de l'épidémie et en supposant que personne n'est protégé (*i.e. rétablis*). Ces hypothèses conduisent à supposer que I est petit et R presque égal à 0 et donc $S = N$ la population totale. Au départ de l'épidémie, les $I(0)$ malades vont être en contact avec les N personnes saines et parmi celle-ci, le nombre instantanée de contamination est de $\beta I(0)S(0)$. On peut donc supposer que chaque individu infectés va contaminer à peu près βN individus par unité de temps.

D'autre part comme γ est la vitesse de guérison, en l'absence de contamination supplémen-

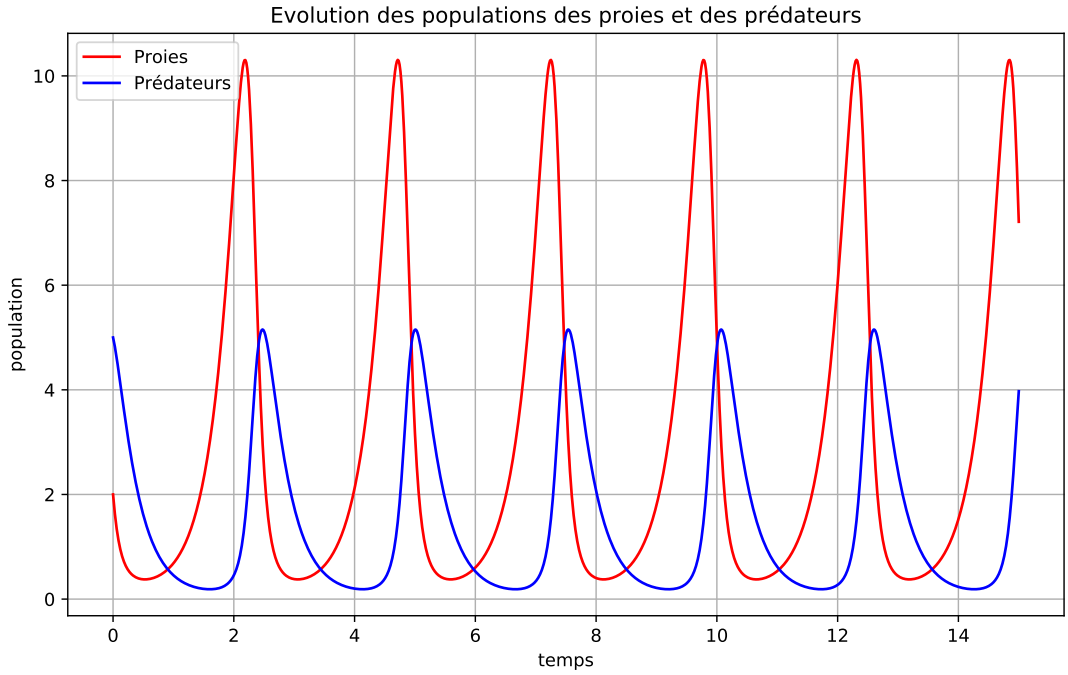


FIGURE 4.3 – Les graphes d'un couple de solution du système Proie-Prédateur

taire la population des individus infectés est solution de l'équation $I' = -\gamma I$. Cette équation se résout facilement : $I = I(0)\exp(-\gamma t)$. En terme probabiliste, le temps de guérison d'un individu suit donc une loi de type exponentielle de paramètre γ, on sait que l'espérance de cette loi est $1/\gamma$; en moyenne chaque individu est malade pendant un intervalle de temps $1/\gamma$. Et donc finalement, chacun des individus initialement malade va contaminer $r_0 = N\beta/\gamma$ personnes.

Supposons maintenant que l'épidémie redémarre avec cette fois une part importante $R(0)$ d'individus rétablis (ou protégé par la vaccination). Dans ce cas l'épidémie ne démarre pas si $S(0) < \gamma/\beta$. Comme $I(0)$ est petit on peut supposer que $R(0) = N - S(0)$. Et donc la condition pour que l'épidémie ne se propage pas devient :

$$R(0) > N - \gamma/\beta.$$

Si on divise cette inégalité par N, on obtient que la proportion des personnes rétablies (ou-vaccinées) doit être égale à au moins $1 - 1/r_0$ pour que l'épidémie ne se propage pas.

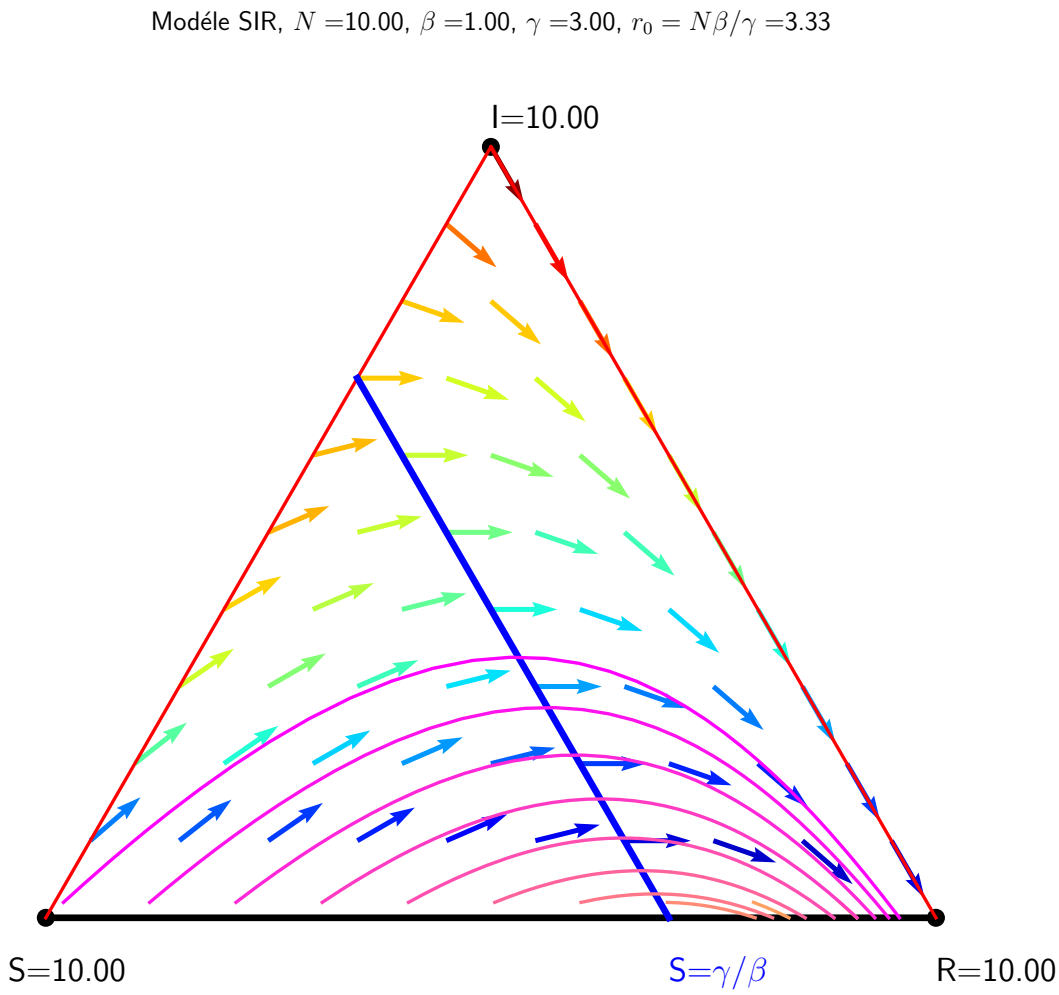


FIGURE 4.4 – L'espace des phases pour le modèle SIR

4.4 Le modèle de Lotka-Volterra compétitif

Rappelons les équations de ce modèle :

$$\begin{cases} x' = r_1 x(1 - \dfrac{x + \alpha_{21} y}{K_1}) \\ \\ y' = r_2 y(1 - \dfrac{y + \alpha_{12} x}{K_2}). \end{cases}$$

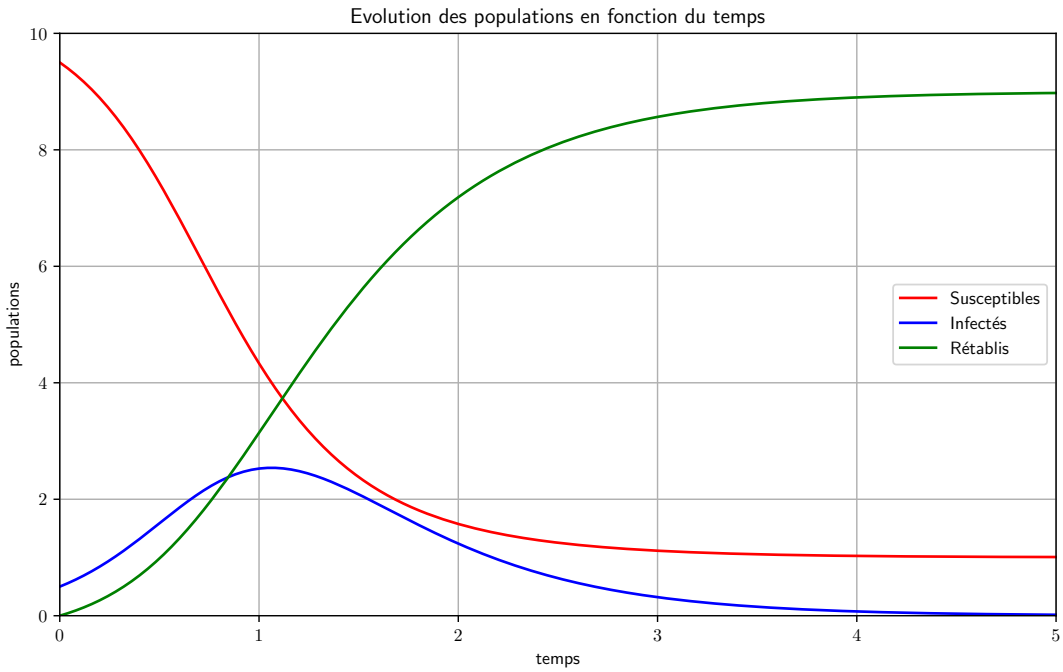


FIGURE 4.5 – Le graphe des 3 fonctions pour le modèle SIR

Nous allons supposer que toutes les constantes apparaissant dans ces équations sont strictement positives, c'est à dire que l'interaction des deux espèces sur l'autre est défavorable. Nous sommes dans un modèle de type compétition.

Calculons les isoclines. L'isocline I_x est s'obtient en résolvant l'équation $r_1 x(1 - \frac{x+\alpha_{21}y}{K_1}) = 0$. L'ensemble I_x est donc l'union de deux droites : l'axe des ordonnées (d'équation $x = 0$) et la droite d'équation $x + \alpha_{21}y - K_1 = 0$. Cette deuxième droite passe par les deux points suivants : $(0, K_1/\alpha_{21})$ et $(K_1, 0)$.

Par le même raisonnement, on obtient que l'isocline I_y est l'union de l'axe des abscisses et de la droite d'équation $y + \alpha_{12}x - K_2 = 0$; cette droite passe par les points $(0, K_2)$ et $(K_2/\alpha_{12}, 0)$.

La situation va dépendre fortement du positionnement relatif des nombres K_1 avec K_2/α_{12} ainsi que du positionnement de K_2 relativement à K_1/α_{21}. Nous allons étudier ici le cas où $K_1/\alpha_{21} > K_2$ et $K_1 > K_2/\alpha_{12}$. Dans ce cas, il existe trois points d'équilibre dans le quart de plan des coordonnées positives, à savoir l'origine, le point $(K_1, 0)$ et $(0, K_2)$. En cours, nous détaillerons les calculs élémentaires qui permettent d'esquisser la direction des trajectoires dans les parties du plan délimités par les isoclines. Nous avons représenté le portrait de phase, ainsi que quelques trajectoires dans la figure 4.6. Comme on peut le voir, nous sommes dans un cas où la population 1 « l'emporte » toujours (si elle a un effectif non nul au départ), c'est à dire que cette population va tendre vers K_1 tandis que la population 2 va s'éteindre. Dans la figure 4.7 vous trouverez le graphe de deux fonctions solutions en fonction du temps.

Comment interpréter cette situation biologiquement ? les deux inéquations du départ peuvent s'écrire différemment : $\alpha_{21}/K1 < 1/K_2$ et $1/K_1 < \alpha_{12}/K_2$. Les termes $1/K_1$ et

$1/K_2$ représentent ici l'effet négatif d'un individu sur sa propre espèce, c'est une mesure de la compétition intra-spécifique. Le terme α_{12}/K_2 mesure lui l'effet des individus de la population 1 sur la population 2 tandis que $\alpha_{21}/K1$ représentent l'effet réciproque. Ce sont les mesures de la compétition inter-spécifique. On voit ici que la population 1 a un impact plus fort sur la population 2 que sur elle-même, on dit que les individus de la population 1 sont des bons compétiteurs (par rapport aux individus de la population 2). Par contre les individus de la population 2 sont des faibles compétiteurs. Le résultat observé n'est donc pas surprenant.

En considérant toutes les possibilités entre α_{12}/K_2 et $1/K_1$ et $\alpha_{21}/K1$ et $1/K_2$, on a donc 4 cas.

1. $\alpha_{21}/K1 < 1/K_2$ et $\alpha_{12}/K_2 > 1/K_1$;
2. $\alpha_{21}/K1 > 1/K_2$ et $\alpha_{12}/K_2 < 1/K_1$;
3. $\alpha_{21}/K1 > 1/K_2$ et $\alpha_{12}/K2 > 1/K_1$;
4. $\alpha_{21}/K1 < 1/K_2$ et $\alpha_{12}/K2 < 1/K_1$.

Le cas 1. a été étudié ; le cas 2. est obtenu en permutant les deux populations et donc ici c'est la population 2 qui « l'emporte ».

Le cas 3. est le cas où les deux espèces sont des forts compétiteurs, on verra en TD et en TP que dans ce cas l'une ou l'autre des espèces peuvent l'emporter suivant les conditions initiales. Notons que si on a les deux inégalités : $\alpha_{21}/K1 > 1/K_2$ et $\alpha_{12}/K2 > 1/K_1$, alors en multipliant la première par α_{12}, on obtient :

$$\alpha_{12}\alpha_{21}/K_1 > \alpha_{12}/K_2 > 1/K_1.$$

En multipliant par K_1, on obtient donc $\alpha_{12}\alpha_{21} > 1$, ce qui veut dire que le cas avec deux compétiteurs forts ne peut arriver que si $\alpha_{12}\alpha_{21} > 1$. Par contre, cette condition à elle seule ne suffit pas pour être certain que l'on est bien dans ce cas !

Enfin le dernier cas est le cas où les deux populations sont des compétiteurs faibles. Dans ce cas, nous verrons que c'est le seul cas où les deux populations cohabitent et tendent vers le point fixe situé à l'intersection des deux isoclines obliques. On peut faire le même type de raisonnement que dans le cas 3. et vérifier que si les deux populations sont des compétiteurs faibles, alors on a forcément : $\alpha_{12}\alpha_{21} < 1$. Attention, là encore cette condition ne suffit pas à assurer que l'on est bien dans le cas 4.

En attendant le TD et le TP correspondant, vous pouvez dès maintenant jeter un œil sur la figure en couverture de ce polycopié ou bien ouvrir le notebook Python (qui servira pour le TP) et que l'on peut trouver en ligne ici.

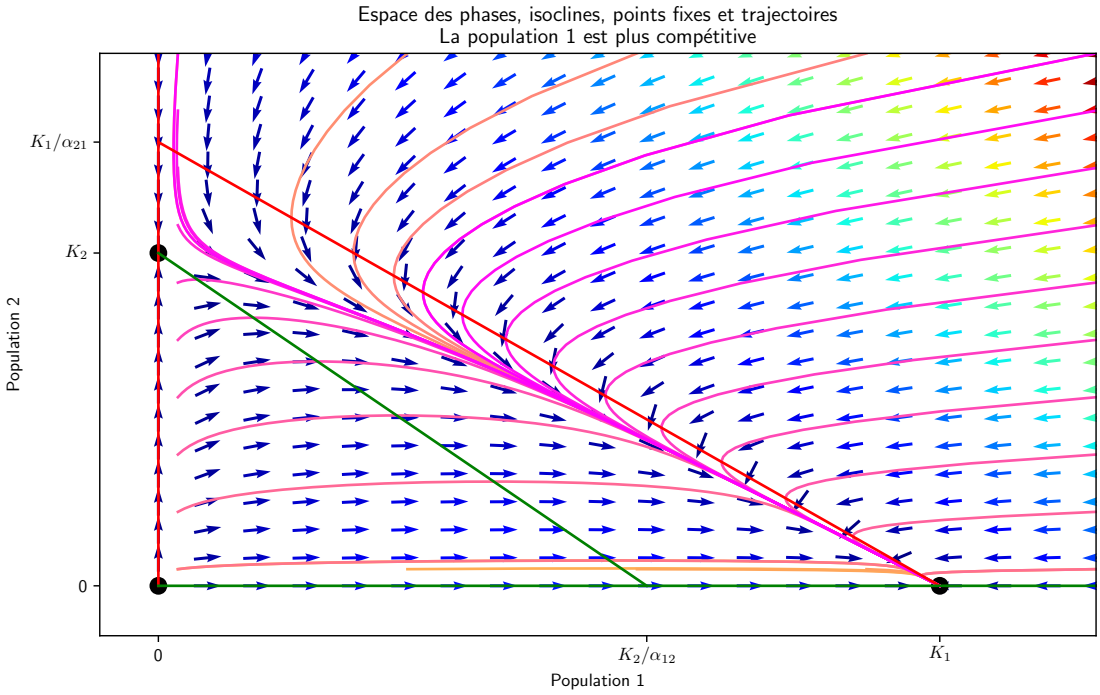


FIGURE 4.6 – Le modèle compétitif avec la population 1 qui l'emporte

Exercice 4.4.1. *On considère deux espèces en interaction. On note par $x(t), y(t)$ les effectifs des deux populations au temps t. On suppose que les évolutions des ces deux populations sont modélisées par un système d'équation de type Lotka-Volterra :*

$$\begin{aligned} x' = &\quad r_1 \left(1 - \tfrac{x+\alpha_{21}y}{K_1}\right) x \\ y' = &\quad r_2 \left(1 - \tfrac{y+\alpha_{12}x}{K_2}\right) y. \end{aligned}$$

Toutes les constantes apparaissant dans ces équations seront supposées strictement positives. On suppose qu'on a les inégalités suivantes :

$$K_1/\alpha_{21} > K_2 \text{ et } K_2/\alpha_{12} > K_1.$$

On va tracer l'espace des phases en faisant apparaître les éléments suivants :
- *les 4 points de coordonnées $(0, K_2), (0, K_1/\alpha_{21}), (K_1, 0), (K_2/\alpha_{12}, 0)$;*
- *Les isoclines par rapport à la fonction x (en vert) ;*
- *Les isoclines par rapport à la fonction y (en rouge) ;*
- *Les points d'équilibres du système ;*
- *La direction approximative des tangentes aux trajectoires dans chacune des régions délimitées par les isoclines ;*

Vérifier que dans ce cas les deux populations cohabitent et tendent toutes les deux vers une valeur finie inférieure à leur capacité respectives. Interpréter les inégalités du départ en terme de comparaison entre les compétitions inter et intra.

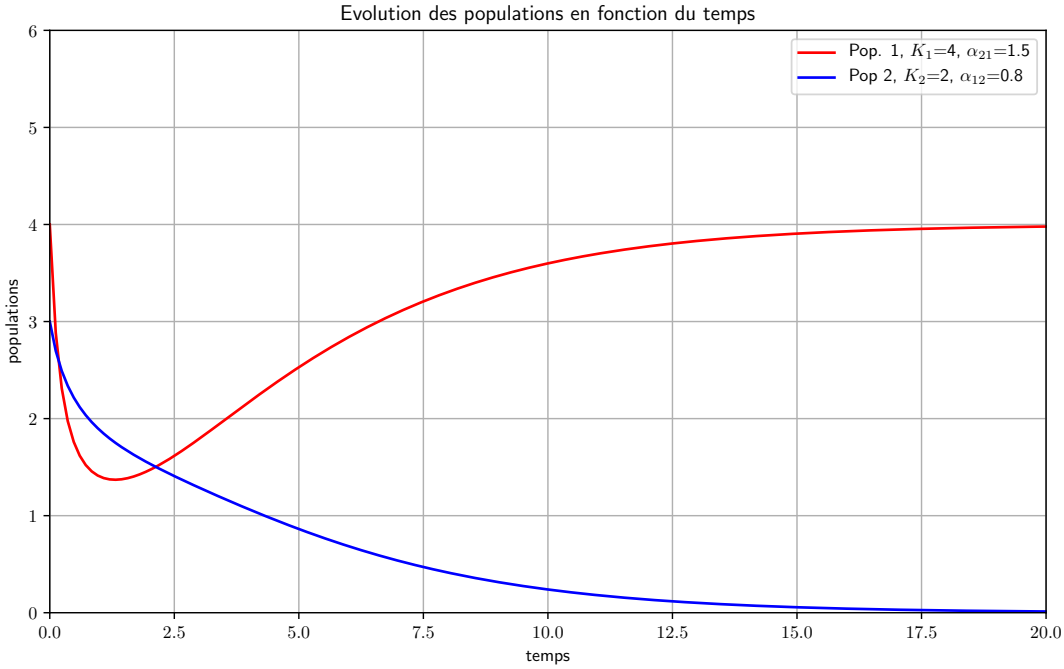


FIGURE 4.7 – Le graphe des 2 fonctions dans le cas précédent

Exercice 4.4.2. *On reprend l'exercice précédent mais cette fois on suppose que les inégalités suivantes sont vérifiées :*

$$K_1 < \alpha_{21}K_2 \text{ et } K_2 < \alpha_{12}K_1.$$

Dans ce cas la population « la plus nombreuse » au départ élimine l'autre et tend vers sa capacité.

Exercice 4.4.3 (Mutualisme)**.** *On considère un système de mutualisme*

$$\begin{cases} x' = x(1 - x + \alpha y) \\ y' = ry(1 - y + \beta x). \end{cases}$$

1. *Justifier le modèle et notamment son appellation « mutualisme ».*
2. *On suppose ici $\alpha\beta > 1$ (forte entraide). Étudier les isoclines, la direction des trajectoires, les équilibres et expliquer qu'on aura explosion des deux populations.*
3. *On suppose ici $\alpha\beta < 1$ (entraide "raisonnée"). Étudier les isoclines, la direction des trajectoires, les équilibres et expliquer qu'on aura convergence vers un équilibre $(x^* > 1, y^* > 1)$ (qui est donc meilleur que l'équilibre logistique $(1, 1)$).*

Exercice 4.4.4 (Examen 2014-2015)**.** *On considère deux populations mesurées par $x(t)$ et $y(t)$. Le modèle est le système différentiel non linéaire*

$$\begin{cases} x' = x(1 - x - \alpha y) \\ y' = y(-1 + \beta x), \end{cases}$$

où α et β sont deux constantes strictement positives.

1. *En quelques phrases, expliquer les phénomènes mis en jeu dans ce système.*
2. *Dans cette question, on suppose α très petit (c.a.d. $\alpha \to 0$ en termes mathématiques). Quel est le devenir de la population $x(t)$? Suivant la valeur de β, discuter ensuite le devenir de $y(t)$.*
3. *Dans cette question, on suppose $0 < \alpha < 1$ et $\beta > 1$. Tracer les isoclines et la direction des trajectoires. Quels sont les équilibres ? Étudier la stabilité des deux équilibres "faciles". Pour l'équilibre plus "subtil" on admet que :*

   • *pour β proche de 1, on a (après linéarisation) deux valeurs propres réelles négatives. Quel est le devenir des deux populations $x(t)$ et $y(t)$?*

   • *pour β grand, on a (après linéarisation) deux valeurs propres complexes conjuguées de partie réelle négative. Quel est le devenir des deux populations $x(t)$ et $y(t)$? Quelle différence avec le cas précédent ?*