

# Quelques modèles d'évolution de populations

Vallon

26 mars 2020

- 1 Problématique
- 2 Modèle de Malthus
- 3 Modèle de Verhulst
- 4 Modèle de Volterra
- 5 Modèle de Markov (exemple de modèle stochastique)

- Quel est le rôle d'un **modèle** en sciences ?
- Plus précisément quel est le rôle d'un **modèle mathématique** en sciences ?
- Regardons cela sur le problème de l'évolution de populations

- On **observe** l'évolution du nombre d'éléments d'une population en relevant une série de nombres  $n_1, n_2, \dots, n_p$  à des intervalles de **temps** réguliers
- On aimerait remplacer cette série soit par une fonction  $t \rightarrow N(t)$  (modélisation **continue**)
- Soit par une suite  $(N_m)$  (modélisation **discrète**)
- A quoi ça sert ?
- $N(t)$  ou  $(N_m)$  permettent de faire des **prévisions**
- Comment fait on en général dans le cas **déterministe** ? (on verra à la fin un modèle probabiliste)
- Qui dit évolution dit **vitesse d'évolution** caractérisée, soit par la dérivée  $\frac{dN}{dt} = N'(t)$ , soit par la différence  $N_{m+1} - N_m$
- A partir des données on **formule des hypothèses** sur la dérivée  $N'(t)$  dans le cas continu ou sur la différence  $N_{m+1} - N_m$  ce qui conduit à des équations qu'il s'agit de résoudre pour avoir  $N(t)$  ou  $(N_m)$

# Modèle de Malthus (1798)

- L'hypothèse est que le **taux d'accroissement**  $\frac{N_{m+1} - N_m}{N_m}$  (cas discret) ou  $\frac{N'(t)}{N(t)}$  est **constant** et égal à  $k$
- Ce qui donne comme équations :
- $N'(t) = kN(t)$  (cas continu)
- $N_{m+1} = (1 + k)N_m$  (cas discret)

## Théorème

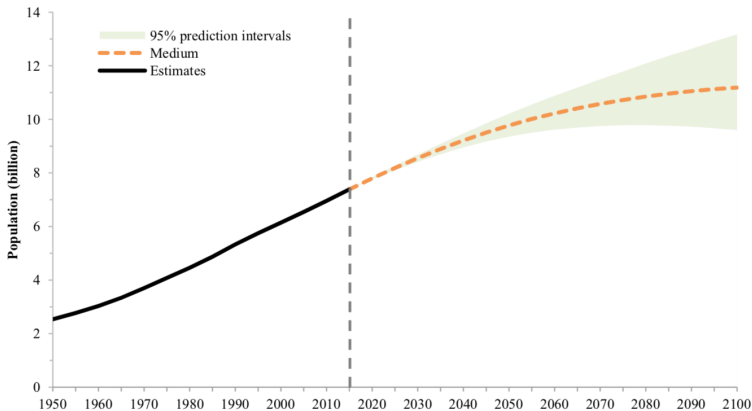
- $N_{m+1} = (1 + k)N_m$  signifie que  $N_m$  est une suite géométrique de raison  $1 + k$
- $N'(t) = kN(t)$  signifie que  $N(t) = Ce^{kt}$  avec  $C = N(0)$

**Problème** : le taux n'est pas constant, par exemple lorsqu'on observe l'évolution de la population humaine mondiale (voir document suivant)

## Projected growth of the global population

Today, the world's population continues to grow, albeit more slowly than in the recent past. Ten years ago, the global population was growing by 1.24 per cent per year. Today, it is growing by 1.10 per cent per year, yielding an additional 83 million people annually. The world's population is projected to increase by slightly more than one billion people over the next 13 years, reaching 8.6 billion in 2030, and to increase further to 9.8 billion in 2050 and 11.2 billion by 2100 (table 1).

**Figure 2. Population of the world: estimates, 1950-2015, and medium-variant projection with 95 per cent prediction intervals, 2015-2100**



Source: United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division (2017).

# Modèle de Verhulst (1836)

- A cause des ressources finies de l'environnement il est raisonnable de penser que  $N$  est limité dans le temps c'est à dire  $\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = K > 0$
- Pour éviter une croissance exponentielle on fait l'hypothèse que le **taux d'accroissement**  $\frac{N'(t)}{N(t)}$  est **variable** et que ce taux tend vers 0 à l'infini
- D'où l'hypothèse  $\frac{N'(t)}{N(t)} = \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)k$  où  $k$  est une constante
- Que l'on peut écrire aussi  $N'(t) = kN(t) - \frac{k}{K}N(t)^2$
- Le terme  $-\frac{k}{K}N(t)^2$  freine la croissance exponentielle de  $N(t)$  et  $N(t) \times N(t)$  modélise la compétition entre les individus de la population lorsque les ressources se font plus rare



## Théorème

L'équation  $N'(t) = kN(t) - \frac{k}{K}N(t)^2$  a pour solution

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

$$\frac{N'(t)}{N(t)} = \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)k \iff \frac{-N'(t)}{N^2(t)} = \left(\frac{1}{N(t)} - \frac{1}{K}\right) \times -k$$

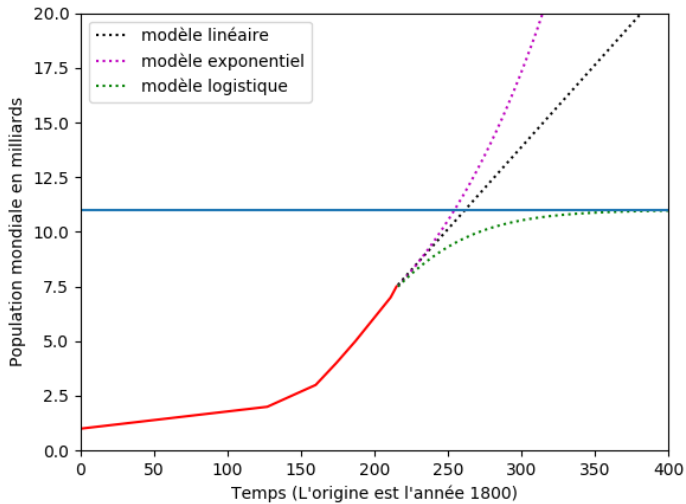
D'où l'idée de faire le changement de variable  $y(t) = \frac{1}{N(t)}$

On obtient l'équation équivalente  $y'(t) = -k\left(y - \frac{1}{K}\right)$

D'où l'idée de faire le changement de variable  $z(t) = y(t) - \frac{1}{K}$

On obtient l'équation équivalente  $z'(t) = -kz(t)$  dont la solution est  $z(t) = z(0)e^{-kt}$

Donc  $N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N(0)} - 1\right)e^{-kt}}$  (courbe logistique en forme de S)



Premièrement l'industrie de la *pêche* est directement intéressée par les variations de la répartition et des densités numériques des diverses espèces de poissons vivant ensemble. Ainsi le D<sup>r</sup> Umberto D'Ancona (<sup>1</sup>) a tiré de statistiques sur la pêche pendant la guerre et les périodes voisines le tableau suivant indiquant les proportions centésimales de poissons appartenant à la classe des Sélaciens, dans la pêche totale de quelques ports :

	1905.	1910.	1911.	1912.	1913.	1914.	1915.	1916.
Trieste...	-	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume....	-	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Venise....	21,8	-	-	-	-	-	-	-

	1917.	1918.	1919.	1920.	1921.	1922.	1923.
Trieste.....	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Fiume.....	21,2	36,4	27,3	16	15,9	14,8	10,7
Venise.....	-	-	30,9	25,3	25,9	26,8	26,6

Source : Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie - Vito Volterra -(1931)

<https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k29088s.image>

Le biologiste Italien Umberto D'Ancona à partir des statistiques précédentes pose le problème suivant

- 1 L'augmentation de la proportion des Sélaciens (requins, raies, etc..) durant la guerre est-elle due à la réduction de la pêche ou aurait elle eu lieu malgré tout ?
- 2 De quelle manière l'intensité de la pêche affecte l'évolution des populations de poissons ?

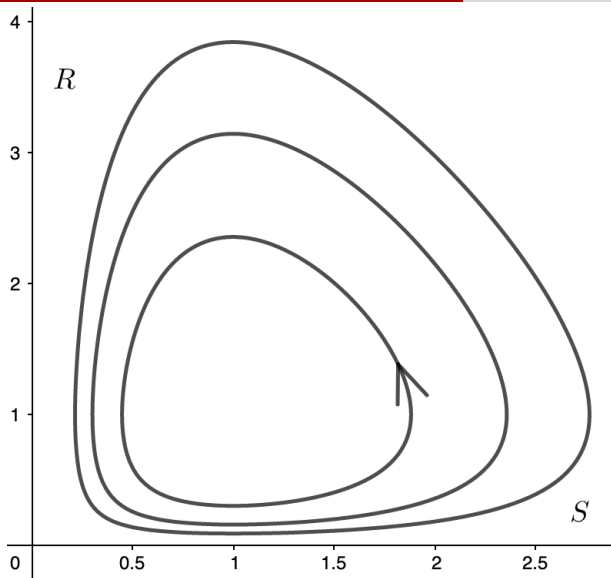
## Modèle de Volterra(1925)

- Dans un premier temps on néglige la pêche
- Deux espèces  $R(t)$  (requins) et  $S(t)$  (sardines) vivent dans un environnement clos
- Les requins sont les prédateurs des sardines qui s'alimentent à partir de plancton
- Sans la présence des prédateurs les sardines suivent une croissance exponentielle modélisée par  $S'(t) = aS(t)$  avec  $a > 0$
- Comme dans le modèle de Verhulst cette croissance est freinée par un terme  $-bS(t)R(t)$  avec  $b > 0$ . Le produit  $S(t)R(t)$  mesure la confrontation entre les requins et les sardines
- D'où l'équation  $S'(t) = aS(t) - bS(t)R(t)$
- A l'inverse sans leurs proies il est raisonnable de penser que les prédateurs vont décroître suivant la loi  $R'(t) = -cR(t)$  avec  $c > 0$
- Cette décroissance est freinée par un terme  $dS(t)R(t)$  avec  $d > 0$ .
- D'où le système  $S'(t) = aS(t) - bS(t)R(t)$ ,  
 $R'(t) = -cR(t) + dR(t)S(t)$

## Théorème

Les solutions de  $S'(t) = aS(t) - bS(t)R(t)$ ,  $R'(t) = -cR(t) + dR(t)S(t)$  sont

- $S(t) = 0$  et  $R(t) = 0$  (point d'équilibre ie  $S'(t) = R'(t) = 0$ )
- $S(t) = \frac{c}{d}$  et  $R(t) = \frac{a}{b}$  (point d'équilibre)
- $S(t) = S(0)e^{at}$  et  $R(t) = 0$  (cas limite : absence de Requins)
- $R(t) = R(0)e^{-ct}$  et  $S(t) = 0$  (cas limite : absence de Sardines)
- Dans le **plan de phases**  $(S, R)$  les autres solutions  $(S, R)$  sont liées par une relation :  
 $bR + dS - \ln(R^a S^c) = C$  avec  $C > 0$  (constante fixée par les conditions initiales)
- On admettra que la relation précédente définit des courbes **fermées** dans le plan  $(S, R)$
- Donc Il existe une **période**  $T$  tel que pour tout  $t$  on a  
 $R(t + T) = R(t)$  et  $S(t + T) = S(t)$



Trois courbes particulières en fonction des conditions initiales  
La flèche montre le sens de parcours des courbes lorsque le temps s'écoule

- 1 Le modèle de Volterra apporte une première réponse au problème de d'Ancona, **s'il n'y a pas de pêche les fluctuations des deux espèces sont stables (Loi du cycle périodique)**
- 2 Une conséquence de la périodicité de  $S$  et  $R$  est la **loi de conservation des moyennes** : Les moyennes pendant une période des nombres des individus des deux espèces sont **indépendantes des conditions initiales**

### Théorème

Sur une période  $T$ ,  $\bar{S} = \frac{c}{d}$  et  $\bar{R} = \frac{a}{b}$  (points d'équilibre)

Par définition,  $\bar{S} = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} S(t) dt$  or

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} \frac{S'(t)}{S(t)} dt = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} (a - bR(t)) dt = \frac{1}{T} [at]_{t_0}^{t_0+T} - \frac{b}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} R(t) dt$$

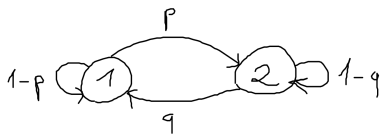
La première intégrale est nulle car  $S(t_0 + T) = S(t_0)$  et le dernier membre vaut  $a - b\bar{R}$  donc

$\bar{R} = \frac{a}{b}$ . On procède pareil pour  $\bar{S}$



- On introduit deux coefficients  $\epsilon_1 > 0$  et  $\epsilon_2 > 0$  pour modéliser l'influence **modérée** de la pêche ( $\epsilon_1 < a$ ) sur la croissance de  $S$  et de  $R$  tel que :
- $S'(t) = aS(t) - \epsilon_1 S(t) - bS(t)R(t) = (a - \epsilon_1)S(t) - bS(t)R(t)$ ,  
 $R'(t) = -cR(t) - \epsilon_2 R(t) + dR(t)S(t) = -(c + \epsilon_2)R(t) + dR(t)S(t)$
- Formellement le système est le même puisque  $\epsilon_1 < a$  donc les lois précédentes sont encore valables
- On peut donc répondre à la deuxième question de D'Ancona : **Tant que la pêche reste modérée il y a aussi fluctuation stable du nombre des deux espèces**
- D'après la loi de conservation des moyennes  $\bar{S} = \frac{c + \epsilon_2}{d} > \frac{c}{d}$  et  
 $\bar{R} = \frac{a - \epsilon_2}{b} < \frac{a}{b}$  d'où la troisième loi
- **(Loi de la perturbation des moyennes)** "Si l'on détruit les deux espèces uniformément et proportionnellement aux nombres de leurs individus, assez peu pour que les fluctuations subsistent, la moyenne du nombre des individus de l'espèce dévorée **croît** et celle de l'espèce dévorante **diminue** " (Volterra)

On modélise la mobilité d'individus dans une grande métropole entre deux régions notées 1 et 2, par le **graphe probabiliste** suivant



- ① Chaque année une proportion  $p$  de la région 1 émigre vers la région 2
- ② Chaque année une proportion  $q$  de la région 2 émigre vers la région 1
- ③ A l'instant initial il y a un certain nombre  $a$  d'habitants dans la région 1 et un certain nombre  $b$  dans la région 2
- ④ L'état du système est décrit par un vecteur colonne  $E_n = \begin{pmatrix} a_n \\ b_n \end{pmatrix}$  où  $a_n$  (respectivement  $b_n$ ) est le nombre d'habitants dans la région 1 (respectivement dans la région 2) au bout de  $n$  ans
- ⑤ **Problème** Que valent  $\lim_{n \rightarrow +\infty} a_n$  et  $\lim_{n \rightarrow +\infty} b_n$  ?

- On décrit la transition entre deux états successifs par une matrice de transition  $T = \begin{pmatrix} 1-p & q \\ p & 1-q \end{pmatrix}$  où  $p$  et  $q$  sont deux nombres appartenant à  $]0; 1[$ . Ainsi  $E_{n+1} = TE_n$
- On dit que  $T$  est une matrice **stochastique suivant les colonnes** car la somme des éléments d'une colonne vaut 1
- Le polynôme caractéristique de  $T$  est  $P(\lambda) = \lambda^2 - (2 - (p + q))\lambda + 1 - (p + q)$
- $\lambda_1 = 1$  est **racine évidente** de  $P$  donc l'autre racine est  $\lambda_2 = 1 - (p + q)$
- Puisque  $p$  et  $q$  sont deux nombres appartenant à  $]0; 1[$ ,  $\lambda_1 \neq \lambda_2$  donc  $T$  est **diagonalisable**
- $V_1 = \begin{pmatrix} q \\ p \end{pmatrix}$  et  $V_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$  sont deux vecteurs propres associés à  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$

- $P$  la matrice définie par  $P = (V_1 \ V_2)$  est **inversible** et  $P^{-1}TP = D = \text{diag}(\lambda_1 \ \lambda_2)$

- $T^n = PD^nP^{-1} = \frac{1}{p+q} \begin{pmatrix} q + \lambda_2^n p & q - \lambda_2^n q \\ p - \lambda_2^n p & p + \lambda_2^n q \end{pmatrix}$

- Or  $|\lambda_2| = |1 - (p + q)| < 1$  donc  $\lim_{n \rightarrow +\infty} \lambda_2^n = 0$  ce qui nous permet de définir la limite de  $T^n$  quand  $n$  tend vers l'infini par

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} T^n = \frac{1}{p+q} \begin{pmatrix} q & q \\ p & p \end{pmatrix} = \frac{1}{(p+q)} (V_1 \ V_1)$$

- $\frac{1}{p+q} \begin{pmatrix} q & q \\ p & p \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} = \frac{1}{p+q} \begin{pmatrix} qa + qb \\ pa + pb \end{pmatrix}$  donc

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} a_n = \frac{1}{p+q} (qa + qb) \text{ et } \lim_{n \rightarrow +\infty} b_n = \frac{1}{p+q} (pa + pb)$$