

Biomodélisation

Philippe Thieullen, Université Bordeaux 1

26 janvier 2013

1 Modèles discrets pour une seule espèce

On note N_t le nombre d'individus d'une certaine espèce à l'instant t . Par exemple, N_t peut représenter la concentration d'une certaine bactérie en milieu fermée, le nombre d'une certaine espèce de parasites. On cherche à établir des lois de comportement, c'est-à-dire des lois d'évolution décrivant N_t à tous les instants. Dans ce chapitre, on suppose que le temps évolue de manière discrète, c'est-à-dire à chaque tour d'une horloge fictive. Certains cycles naturels, les saisons, la croissance par division cellulaires, fournissent des exemples d'unités de temps naturelles. On verra aussi plus tard que la simulation sur logiciel de phénomènes continus passe par une discrétisation du temps.

On peut distinguer deux grandes familles de modèles (qu'ils soient d'ailleurs discrets ou continus) : les modèles avec et sans retard :

$$\begin{aligned}\Delta N_t := N_{t+1} - N_t = g(N_t) & : \text{modèle d'évolution sans retard} \\ \Delta N_t = g(N_t, N_{t-1}, \dots) & : \text{modèle d'évolution avec retard}\end{aligned}$$

Dans un modèle sans retard, l'état du système ultérieur ne dépend que de son état présent. Dans un modèle retardé, l'évolution du système nécessite de connaître son passé ou une partie de son passé. Dans les deux cas on peut se ramener à une forme plus simple, $N_{t+1} = f(N_t)$ ou bien $N_{t+1} = f(N_t, N_{t-1}, \dots)$. Le modèle est dit d'ordre r s'il est nécessaire de connaître r instants pour calculer N_{t+1} , c'est-à-dire s'il se présente sous la forme

$$N_{t+1} = f(N_t, N_{t-1}, \dots, N_{t-r+1}), \quad (\text{modèle d'ordre } r).$$

1.1 Quelques exemples simples de modèles sans retard

Les exemples suivants décrivent des lois simples de croissance. N_t désigne le nombre d'individus à l'instant t et r désigne le taux de renouvellement, soit le nombre d'individus renouvelés par unité de temps (ou tour d'horloge) et par individu. Il se pourrait que le taux de renouvellement ne soit pas constant et dépende par exemple des ressources naturelles présentes. Ces ressources pourraient être fonction du nombre d'individus. Le taux r est donc *a priori* de la forme $r = r(N_t)$ dans une première approximation. On s'intéresse ici à des lois de comportement de la forme

$$N_{t+1} = r(N_t)N_t.$$

De manière équivalente on a $\Delta N_t = (r(N_t) - 1)N_t$: la population croît si $r > 1$ et décroît si $r < 1$.

Exemple 1. Modèle exponentiel On suppose que le taux r est constant. A chaque cycle, le nombre d'individus augmente de r ; on obtient donc

$$N_t = r^t N_0, \quad (N_0 : \text{nombre initial d'individus.}) \quad (1)$$

Ce modèle ne peut être réaliste que pendant un certain laps de temps. Il convient par exemple très bien pour décrire un modèle de croissance bactérielle ($r > 1$) pendant la phase où le milieu nutritif est riche et les déchets sont peu présents. En fin de croissance, par raréfaction des aliments et toxicité du milieu, les cellules ne peuvent plus se reproduire et le taux de renouvellement tend vers 0.

Exemple 2. (Modèle logistique) Il s'agit du modèle le plus simple après le modèle exponentiel. On introduit une quantité K de même dimension que celle de N_t correspondant au seuil maximal du nombre total d'individus. Le modèle de croissance est de la forme

$$N_{t+1} = r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) N_t, \quad (2)$$

où r est un taux de renouvellement et K est une constante appelée *capacité de charge*. Dans ce modèle, il est impossible de donner une formule explicite de N_t en fonction de t .

1.2 Quelques exemples simples de modèles avec retard

Les modèles suivants font parties d'une classe de modèles dit *modèles structurés par classes* et plus particulièrement dans le cas présent, par classes d'âge.

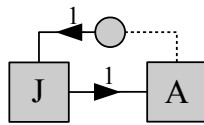


FIGURE 1 – Croissance de lapins. Modèle simplifié.

Exemple 3. On considère un modèle de croissance d'une communauté de lapins. Pour simplifier, on suppose que chaque paire mâle/femelle d'adultes donne naissance à une paire de juvéniles mâles/femelle, que le taux de mortalité est nul et que chaque juvénile devient adulte en un cycle. On appelle N_t le nombre de paires de lapins, qu'ils soient adultes ou juvéniles, à l'instant t . On distingue parmi ces N_t paires, A_t

adultes et J_t juvéniles. Les hypothèses permettent de calculer à l'instant suivant $t + 1$ les quantités J_{t+1} et N_{t+1} :

- $J_{t+1} - J_t = -J_t + A_t$: chaque paire d'adultes engendre une paire de juvéniles,
- $A_{t+1} - A_t = J_t$: tous les juvéniles deviennent adultes et aucun adulte ne meurt.

En ajoutant membre à membre et en se souvenant que $N_t = A_t + J_t$, on obtient

$$N_{t+1} = N_t + A_t = 2N_t - J_t = 2N_t - A_{t-1} = 2N_t - (N_t - N_{t-1})$$

On obtient finalement la relation de croissance dite de Fibonacci

$$N_{t+1} = N_t + N_{t-1} \quad (3)$$

Supposons qu'on ait initialement $N_0 = 1$ et $N_1 = 1$: une unique paire de juvéniles à l'instant $t = 0$ devient adulte à l'instant $t = 1$. Alors la suite de Fibonacci N_t s'écrit

$$N_t = 1 \quad 1 \quad 2 \quad 3 \quad 5 \quad 8 \quad 13 \quad 21 \quad 34 \quad \dots$$

On verra que la croissance d'une telle suite est exponentielle et en particulier que

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} \longrightarrow \gamma = \frac{1 + \sqrt{5}}{2}, \quad \text{lorsque } t \rightarrow +\infty.$$

Le nombre γ est appelé nombre d'or. On peut donner en fait une formule explicite de N_t

$$N_t = \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^{t+1} - \frac{1}{\sqrt{5}} \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^{t+1}. \tag{4}$$

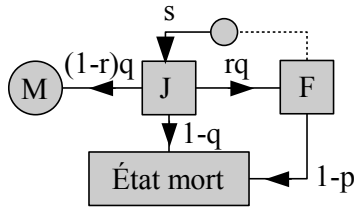


FIGURE 2 – Croissance de lapins

Exemple 4. Le modèle de croissance précédent ne tient pas compte du sexe des individus ni du fait que adultes ou juvéniles peuvent mourir. On suppose maintenant que la population est composée comme précédemment d'adultes et de juvéniles et que seules les adultes femelles peuvent donner naissance. On introduit 2 états : F_t le nombre femelles adultes et J_t le nombre de juvéniles mâles ou femelles. On introduit aussi une observable M_t désignant le nombre de mâles adultes.

On suppose connus les différents paramètres suivants du système :

- $1 - p$: le taux de mortalité chez les femelles adultes
- $1 - q$: le taux de mortalité chez les juvéniles
- r : le rapport chez les juvéniles mâles/femelles (qu'on suppose constant)
- s : le taux de naissance des femelles adultes

On écrit alors les systèmes d'équations

$$\begin{aligned} F_{t+1} - F_t &= -(1 - p)F_t + rqJ_t \\ J_{t+1} - J_t &= -(1 - q)J_t - rqJ_t - (1 - r)qJ_t + sF_t \end{aligned}$$

Puisque tous les juvéniles meurent ou passe à l'âge adulte, on obtient bien $E_{t+1} = sF_t$. Comme $F_{t+1} = pF_t + rqE_t$, on obtient finalement

$$F_{t+2} = pF_{t+1} + rqF_t. \tag{5}$$

C'est une équation aux différences linéaires que l'on résolvera plus tard. On remarque qu'on retrouve bien le modèle de croissance plus simple précédent avec $p = q = 1$ (taux de mortalité nul chez les adultes et les juvéniles), $r = 1$ (on ne différencie pas le sexe).

La figure 2 est appelée *graphe du cycle de vie* : elle est composée de compartiments carrés (les variables d'état), de flèches en traits pleins (les flux des individus) agrémentées de facteurs (les taux de transfert), des cercles (les variables externes : unités de calcul, variable de commande) et de flèches en pointillées (les flux d'information).

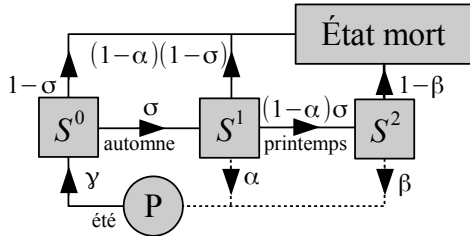


FIGURE 3 – Modèle de croissance de plantes selon Edelstein-Keshet

Exemple 5. (Modèle de Edelstein-Keshet) On considère un problème de survie de plantes. A la fin de l'été, une plante fournit un certain nombre de graines, appelée graines de génération 0. Après avoir passé un premier hiver, un certain nombre de ces graines meurent ou disparaissent par prédation. On appelle graine de première génération, celles qui ont survécues au premier hiver. Certaines de ces graines germent pour donner des plantes qui à leur tour fourniront des graines de génération 0. Les autres graines qui ne

germent pas et qui ont survécues à un deuxième hiver sont appelées graines de deuxième génération. Ou bien ces graines de deuxième génération germent, ou bien elles meurent définitivement.

On introduit 3 états S^0, S^1 et S^2 : S^0 représente le nombre de graines de génération 0 à la fin de l'été ; S^1 et S^2 représentent les graines de génération 1 et 2 au printemps. On suppose connues certaines constantes :

- γ : le nombre de graines produites par plante à la fin de l'été
- α : la proportion de graines de première génération qui germent
- β : la proportion de graines de deuxième génération qui germent
- σ : la proportion de graines qui survivent après un hiver

On note aussi par P le nombre de plantes en été. Le graphe de cycle de vie est représenté sur de la figure 3 traduit tous les flux entrant et sortant pour chaque état. Les équations d'évolution de chaque variable sont données par le système

$$\begin{aligned} S_t^0 &= \gamma P_t, \\ S_{t+1}^1 - S_t^1 &= -(1-\alpha)(1-\sigma)S_t^1 - (1-\alpha)\sigma S_t^1 - \alpha S_t^1 + \sigma S_t^0, \\ S_{t+1}^2 - S_t^2 &= -(1-\beta)S_t^2 - \beta S_t^2 + (1-\alpha)\sigma S_t^1, \\ P_t &= \alpha S_t^1 + \beta S_t^2. \end{aligned}$$

Le système se simplifie

$$\begin{aligned} S_t^0 &= \gamma P_t, & S_{t+1}^1 &= \sigma S_t^0, & S_{t+1}^2 &= (1-\alpha)\sigma S_t^1, \\ S_{t+1}^1 &= \gamma\sigma P_t, & S_{t+1}^2 &= \gamma\sigma(1-\alpha)\sigma P_{t-1}, \end{aligned}$$

On obtient finalement

$$P_{t+1} = \gamma\sigma\alpha P_t + \gamma\sigma(1-\alpha)\sigma\beta P_{t-1}. \quad (6)$$

1.3 Points d'équilibre et stabilité pour les modèles sans retard

On considère un modèle sans retard de la forme $N_{t+1} = f(N_t)$. Un point d'équilibre du système est une valeur de N_* qui reste constant dans le temps. On a donc $n_{t+1} = N_t = N_*$. Les points d'équilibre sont donc les solutions de l'équation

$$N_* = f(N_*).$$

$N_* = 0$ est en général toujours solution car une population initialement vide reste vide par la suite. Il se peut qu'il n'y ait pas d'autre point d'équilibre.

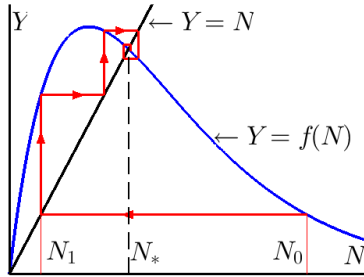


FIGURE 4 – Représentation graphique d'un point d'équilibre

Un point d'équilibre est graphiquement un point situé à l'intersection des courbes $Y = f(N)$ et $Y = N$. La figure 4 montre par exemple l'existence d'un unique point d'équilibre $N_* \neq 0$. Il est commode de visualiser l'évolution du système en traçant pour une donnée initiale N_0 une ligne brisée formée de points $(N_0, N_1), (N_1, N_2), \dots$ et de lignes joignant ces points. On constate que le point d'équilibre N_* est stable au sens où le système retourne vers N_* quelque soit sa position initiale N_0 . Le point d'équilibre 0 est par contre instable.

Plus généralement, on dit qu'un point d'équilibre $N_* = f(N_*)$ est *stable* si, pour toute condition initiale N_0 suffisamment proche de N_* , le système retourne vers N_* , c'est-à-dire si $N_t \rightarrow N_*$ lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Nous allons voir que le critère de stabilité se traduit analytiquement par la relation

$$N_* \text{ est stable } \iff -1 < f'(N) < 1$$

où $f'(N)$ désigne la dérivée de $f(N)$. en effet, si N_t est proche de N_* , on peut écrire en première approximation

$$N_{t+1} - N_* = f(N_t) - f(N_*) \simeq f'(N_*)(N_t - N_*),$$

$$\frac{N_t - N_*}{N_0 - N_*} \simeq [f'(N_*)]^t$$

1.4 Bifurcation vers le doublement de période

1.5 Stabilité pour les modèles retardés non linéaires

La stabilité des modèles linéaires retardés se ramène à un problème de stabilité de modèles sans retard faisant intervenir plusieurs degrés de liberté et sera étudiée dans un chapitre distinct. On s'intéresse ici à quelques exemples simples de la forme $N_{t+1} = f(N_t, N_{t-T})$ où T est un certain retard.

Exemple 6. L'industrie de la pêche à la baleine est très réglementée : des quotas de pêche sont régulièrement imposés de manière à éviter l'extinction des espèces. Il s'agit essentiellement de fixer le nombre maximum de prises par an. Pour cela on utilise des modèles de croissance déterministes. On utilise couramment

$$N_{1+t} = (1 - \mu)N_t + (1 - \mu)^T R(N_{t-T}) - C_t \tag{7}$$

où

- N_t : le nombre de baleines adultes
- μ : le taux de mortalité
- $R(N_t)$: le nombre de naissances

- C_t : le nombre de prises autorisées
- T : le temps que met un baleineau pour devenir adulte

Pour obtenir cette équation on peut structurer la population de baleines selon l'âge : B_t^0 désigne le nombre de baleineaux qui viennent tout juste de naître, B_t^1 , le nombre de baleineaux âgés d'un an, ... Alors

$$\begin{aligned} B_{t+1}^0 &= R(N_t), \\ B_{t+1}^1 &= (1 - \mu)B_t^0, \dots, B_{t+1}^{T-1} = (1 - \mu)B_t^{T-2}, \\ N_{t+1} &= (1 - \mu)N_t + (1 - \mu)B_t^{T-1} - C_t = (1 - \mu)N_t + (1 - \mu)^T R(N_{t-T}) - C_t. \end{aligned}$$

On prend comme forme d'augmentation de naissance $R(N)$, la fonction

$$R(N) = N \left[P + Q \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\psi \right) \right] \quad (8)$$

où

- K : le nombre théorique de baleines qu'on aurait dans un écosystème sans capture si on était à l'équilibre
- P : le taux de reproduction à l'équilibre; $P + Q$: le taux de reproduction de l'espèce en sous nombre.
- ψ : un facteur de sévérité; plus ψ est grand, plus le taux de reproduction est proche de $P + Q$

Ces constantes ne sont pas indépendantes puisque à l'équilibre, lorsqu'il n'y a pas de capture, $N_{t+1} = N_t$, on doit avoir

$$1 = (1 - \mu) + (1 - \mu)^T P$$

En remplaçant $(1 - \mu)$ dans l'équation d'évolution (7), on a

$$N_{t+1} = N_t + (1 - \mu)^T Q N_t \left(1 - \left(\frac{N_t}{K} \right)^\psi \right) - C_t. \quad (9)$$

Dans le cas par exemple des baleines boréales :

- $K \simeq 12000$ baleines; $Q \simeq 5\% - 8\%$ par an; $\mu \simeq 0.1\%$; $T \simeq 5 - 10$ ans
- $C_t \simeq 0 - 50$ baleines capturées; $N_0 \simeq 7000$ baleines actuellement.

On reprend l'exemple précédent de pêche à la baleines dans un cadre plus simple. On s'intéresse à la stabilité du point d'équilibre $N_* = K$. On simplifie le modèle en prenant comme forme de croissance, le modèle de Ricker

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_{t-1}}{K} \right) \right]$$

On commence par se ramener à des variables sans dimension en posant $x_t = N_t/K$. L'équation précédente devient alors

$$x_{t+1} = x_t \exp(r(1 - x_{t-1})) = f(x_t, x_{t-1}). \quad (10)$$

Les points d'équilibre x_* sont solutions de $f(x_*, x_*) = x_*$. Nécessairement $x_* = 1$. Du fait de la présence du retard, on ne peut plus invoquer le critère $-1 < f' < +1$. La notion de stabilité

reste cependant la même : le système revient à sa position d'équilibre pour toute perturbation initiale petite. On pose $x_t = x_* + u_t$ où u_t est sensé représenter une petite perturbation. On cherche alors à calculer la perturbation suivante u_{t+1} en fonction de u_t . On utilise dans la suite le résultat mathématique

$$\exp u = 1 + u + O(u^2), \quad (\text{pour } u \text{ proche de } 0)$$

où $O(u^2)$ désigne des termes d'ordre supérieur négligeables devant u^2 pour u petit. L'équation (10) devient

$$\begin{aligned} 1 + u_{t+1} &= (1 + u_t) \exp(r(1 - (1 + u_{t-1}))) = (1 + u_t) \exp(-ru_{t-1}) \\ &= (1 + u_t)(1 - ru_{t-1}) = 1 + u_t - ru_{t-1} - ru_t^2. \end{aligned}$$

En simplifiant par 1 et en éliminant le terme d'ordre 2, on arrive à l'équation que doit vérifier le terme perturbatif

$$u_{t+1} - u_t + ru_{t-1} = 0. \tag{11}$$

On obtient à nouveau une équation aux différences linéaires. On cherche des solutions de la forme $u_t = u_0 \lambda^t$ pour une certaine constante λ a priori complexe. En remplaçant u_t dans (11), on constate (après simplification par u_0) que λ doit vérifier

$$\lambda^{t+1} - \lambda^t + r\lambda^{t-1} = 0 \quad \text{ou bien} \quad \lambda^2 - \lambda + r = 0.$$

C'est une équation polynomiale admettant 2 racines λ_{\pm} . Si $|\lambda_{\pm}| < 1$, u_t tend exponentiellement vite vers 0 : le système est stable ; si $|\lambda_{\pm}| > 1$, u_t diverge de 0 exponentiellement vite : le système est instable. Plus précisément, le discriminant de l'équation est $1 - 4r$, on a donc

| | | | |
|---------------|---|----------------------------------|----------|
| $0 < r < 1/4$ | $\lambda_{\pm} = (1 \pm \sqrt{1 - 4r})/2$ | $0 < \lambda_- < \lambda_+ < 1$ | stable |
| $1/4 < r < 1$ | $\lambda = (1 \pm i\sqrt{4r - 1})/2$ | $ \lambda_{\pm} = \sqrt{r} < 1$ | stable |
| $1 < r$ | | $ \lambda_{\pm} = \sqrt{r} > 1$ | instable |

La première valeur de bifurcation est donc $r_* = 1$. A ce moment

$$\lambda_{\pm} = \frac{1 \pm i\sqrt{3}}{2} = \exp\left(\pm i\frac{\pi}{3}\right), \quad u_t = \rho \cos\left(2\pi\left(\frac{t}{6} + \phi\right)\right).$$

Le système évolue selon un cycle d'ordre 6 contrairement au modèle logistique qui présente un cycle d'ordre 2 à la deuxième bifurcation.