Introduction aux Systèmes Dynamiques

Introduction

Deux grands chapitres :

- Les équations différentielles ordinaires dans IR
- Les systèmes d'équations différentielles dans IR²

<u>Applications </u>: Dynamique des populations

La modélisation (1)

- « Calcul différentiel » - à la fin du XVII^{ième} siècle
- La deuxième guerre mondiale
- En Biologie
  - 1798 Malthus, 1838 Verhulst
  - Début du XX^{ième} siècle
- « Stratégie » de construction et d'utilisation des modèles
- Modéliser ≠ Théoriser

La modélisation (2)

- La démarche d'élaboration d'un modèle doit prendre en compte :
  - L'objet et/ou le phénomène biologique à décrire
  - Le formalisme choisi (langage math)
  - Les objectifs (utilité du modèle)
  - Les données et/ou connaissance disponibles (littérature, expériences, observations)
- La modélisation consiste donc à:
  - Formaliser l'objectif
  - Manipuler le modèle (propriétés)
  - Interpréter et confronter avec la réalité biologique

Buts du cours

- Modéliser la dynamique d'une population animale ou de deux populations en interaction
- Formalismes nombreux $\Rightarrow$ EDO = outil simple pour l'analyse et l'interprétation
- Problème biologique (amont) ≠ développement mathématique (aval)
- **Résultats mathématiques toujours confrontés aux connaissances biologiques du système étudié**

PARTIE 1

EDO du 1er ordre (dans IR)

Généralités

- Description de l'évolution (ou variation) dans le temps d'une variable :

Pour $x(t) \in \mathbb{R}$: $\dot{x} = x' = \frac{dx}{dt} = f_{(x,t)}$

- $\boxed{\text{EDO} \quad \text{autonome : } dx/dt = f(x)}$

  non autonome : $dx/dt = f(x,t)$

- EDO linéaire : $dx/dt = ax+b$

  non linéaire : $dx/dt = ax^2+bx+c$

1- EDO d’ordre 1 autonome : Étude qualitative

Résolution explicite (rappels)

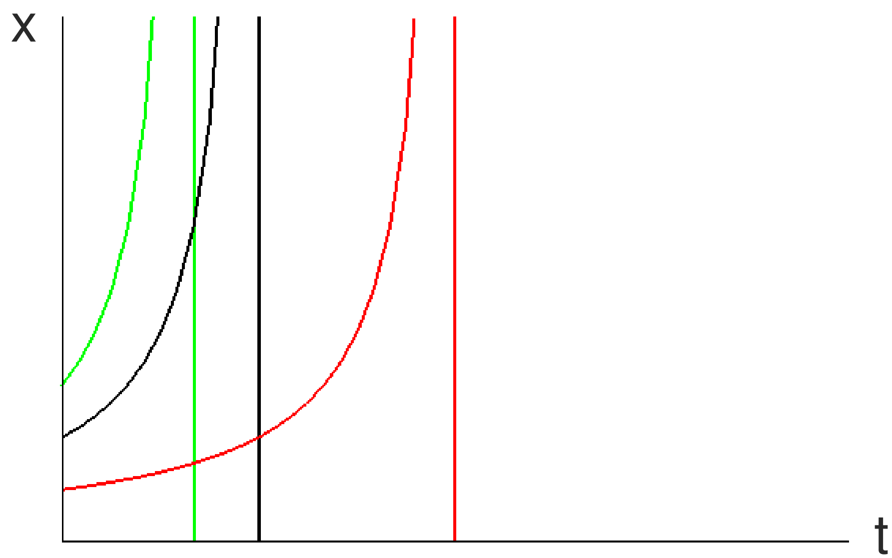
- EDO d'ordre 1 à variables séparables :

$$\frac{dx}{dt} = 2x^2 \Rightarrow x(t) = \frac{-1}{2t + C_{ste}}$$

➡ déterminée par la condition initiale

$$\Downarrow$$

$$C_{ste} = \frac{-1}{x(0)}$$



Résolution explicite (rappels)

- EDO d'ordre 1 linéaire

$$\frac{dx}{dt} = \frac{-\beta}{\alpha} x + \frac{\gamma}{\alpha} \Rightarrow \alpha \frac{dx}{dt} + \beta x = \gamma$$

1- Résoudre ESSM :

$$\alpha \frac{dx}{dt} + \beta \; x = 0$$

2- Soit x(t) = solution (ESSM) + solution particulière (EASM)

2- Soit méthode de variation de la constante

Étude qualitative

- Comportement (allure) des solutions d'un point de vue qualitatif

- Équations du type $$\frac{dx}{dt} = \dot{x} = f(x)$$

Équations dynamiques car x dépend de t

$\dot{x} = \frac{dx}{dt}$: dérivée première de x par rapport à t

$\ddot{x} = \frac{d^2x}{d^2t} = \frac{d\dot{x}}{dt}$: dérivée seconde de x par rapport à t

Étude qualitative de $\dot{x} = f(x)$

- Recherche des points d'équilibre x^*

x^*: valeurs de x qui vérifient $\dot{x} = 0 \Leftrightarrow \frac{dx}{dt}|_{x=x^*} = 0 \Leftrightarrow f(x^*) = 0$

Quand $x(t)$ atteint x^*, on n'en bouge plus :

Il peut y avoir 0, 1, 2… infinité de points d'équilibre.

- Étude de stabilité au voisinage de x^* :

si $x = x^*$, on ne bouge plus

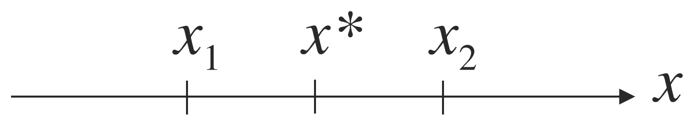
pour $x(t)$ proche de x^*, est-ce qu'on s'en **approche** ou est-ce qu'on s'en **éloigne**?

Étude de stabilité

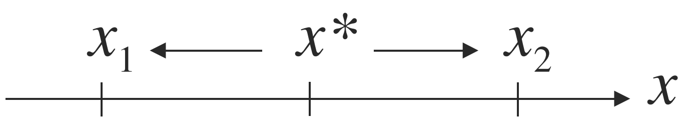
- Variable locale : $u(t) = \Delta x = x(t) - x^*$

  Comment varie Δx quand t augmente?

$\boldsymbol{t_0}$

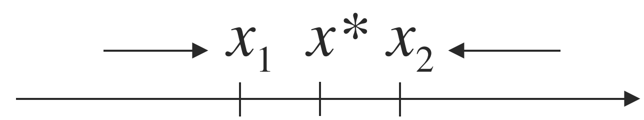


$\boldsymbol{t >> t_0}$



$\Delta x \rightarrow \infty$: on s'éloigne de x^*

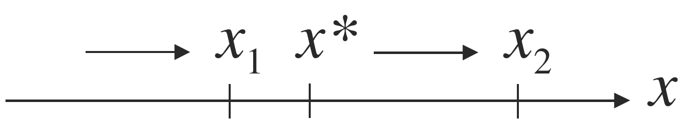
x^* instable



$\Delta x \rightarrow 0$: on s'approche de x^*

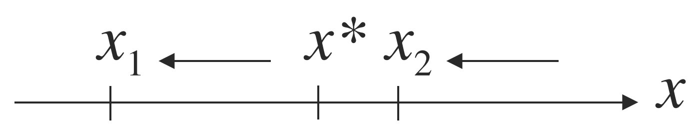
x^* stable

$\boldsymbol{t >> t_0}$



shunt positif

(sens des $x > 0$)



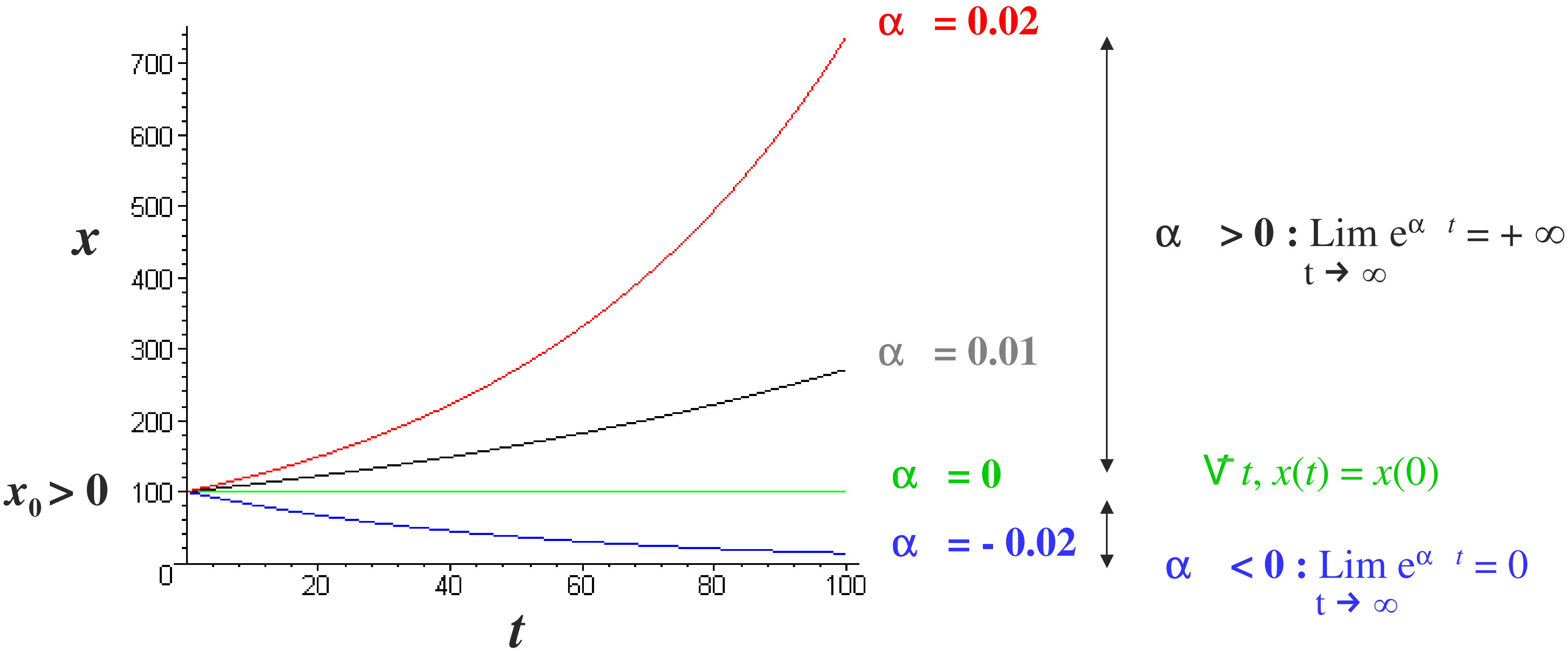
shunt négatif

(sens des $x < 0$)

2- EDO d’ordre 1 autonome et linéaire

Cas simple $\dot{x} = \alpha x$

- Résolution explicite $\dfrac{dx}{dt} = \alpha x \Rightarrow x(t) = x(0)\, e^{\alpha t}$
- Représentation des solutions (chroniques)



Cas simple $\dot{x} = \alpha x$

- Points d'équilibre $\quad \dfrac{dx}{dt} = \alpha\, x = 0 \;\Leftrightarrow\; x = 0$

  $x^* = 0$ est le seul point d'équilibre

- Stabilité : dépend uniquement du signe de α

  $\alpha > 0 \Rightarrow \dot{x} > 0$: on s'éloigne de $x^* = 0$ $\Rightarrow$ <u>x^* instable</u>

  $\alpha < 0 \Rightarrow \dot{x} < 0$: on s'approche de $x^* = 0$ $\Rightarrow$ <u>x^* stable</u>

  $\alpha = 0 \Rightarrow \dot{x} = 0$: cas particulier $x(t) = \mathrm{C}_{\mathrm{ste}}$

  Stabilité globale (car modèle linéaire)

3- EDO d'ordre 1 autonome et non linéaire

Généralités

- L'idée est de se ramener au cas linéaire
- Définition :

  x^* est stable, si pour tout $x(t) \in V(x^*)$, $x(t)$ tend vers x^* quand t tend vers l'infini

- Soit $\dot{x} = f(x)$ avec f non linéaire

  Stabilité locale de x^* ?

- Variable locale : $u(t) = x(t) - x^*$

  Si $u(t) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow \infty$, alors $x(t) \rightarrow x^*$: stabilité

  Si $u(t) \rightarrow \infty$ quand $t \rightarrow \infty$, alors $x(t) \rightarrow \infty$: instabilité

Étude de stabilité (1)

- Transformation de l'équation : $\dot{u} = \dot{x} - \dot{x}^* = \dot{x} = f(x)$

Voisinage de $x^* = V(x^*)$ $\Rightarrow$ Approximation de $f(x)$ pour des valeurs de x proches de x^*

Développement en série de Taylor de $f(x)$ au $V(x^*)$:

$$f(x) = \underbrace{f(x^*)}_{\text{Terme constant}} + \underbrace{\frac{df}{dx}\Big|_{x=x^*}(x-x^*)}_{\text{Terme linéaire d'ordre 1}} + \underbrace{\cancel{\frac{1}{2!}\frac{d^2f}{dx^2}\Big|_{x=x^*}(x-x^*)^2}}_{\cancel{\text{Terme linéaire d'ordre 2}}} + \ldots$$

Approximation linéaire de f au V(x^*) : $\boxed{f(x) = f(x^*) + \frac{df}{dx}\Big|_{x=x^*}(x-x^*)}$

Étude de stabilité (2)

Au $\mathcal{V}(x^*)$:

$$\underbrace{f(x)}_{\dot{u}} = \underbrace{f(x^*)}_{0} + \frac{df}{dx}\Big|_{x=x^*} \underbrace{(x - x^*)}_{u}$$

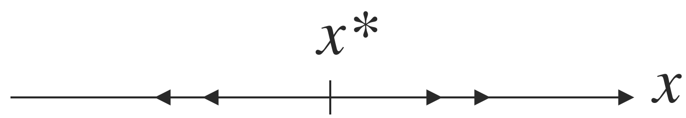
Linéarisation du modèle au $\mathcal{V}(x^*)$

$$\boxed{\dot{u} = \lambda^* u \quad \text{avec} \quad \lambda^* = \frac{df}{dx}\Big|_{x=x^*}}$$

- Localement, au $\mathcal{V}(x^*)$, $\dot{x} = f(x)$ est équivalente à $\dot{u} = \lambda^* u$
- Stabilité <u>locale</u> de x^* déterminée par le signe de λ^*
- Solution explicite (rappel) : $u(t) = K\, e^{\lambda^* t}$

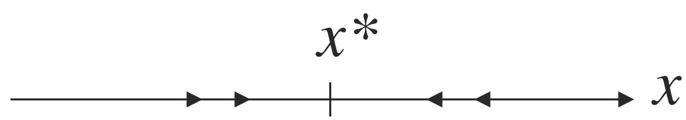
Portraits de phase

- Si $\lambda^* > 0$, $\lim\limits_{t \to \infty} u(t) = +\infty$ donc $\lim\limits_{t \to \infty} x(t) = +\infty$



x^* instable

- Si $\lambda^* < 0$, $\lim\limits_{t \to \infty} u(t) = 0$ donc $\lim\limits_{t \to \infty} x(t) = x^*$



x^* stable

- Si $\lambda^* = 0$: on ne peut pas conclure

Exemple 1

$$\frac{dx}{dt} = x^2 - 1 = f(x)$$

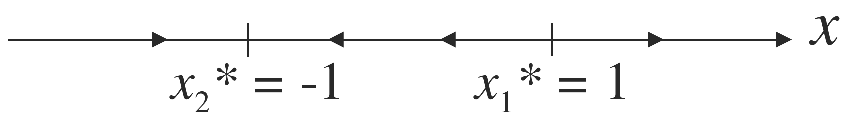
- Points d'équilibre : $x_1^* = 1$ et $x_2^* = -1$
- Stabilité locale $\Rightarrow$ linéarisation $\frac{df}{dx} = 2x$

Au $\mathcal{V}(x_1^* = 1)$: $\lambda_1^* = \frac{df}{dx}\Big|_{x=x^*} = 2 > 0 \longrightarrow x_1^* = 1$ est instable

Au $\mathcal{V}(x_1^* = -1)$: $\lambda_2^* = \frac{df}{dx}\Big|_{x=x^*} = -2 < 0 \longrightarrow x_2^* = -1$ est stable

Exemple 1

- Portrait de phase



- Chroniques (une par CI)

Rq : les chroniques ne se coupent pas

Exemple 1

- Étude du modèle par le signe de $\dot{x} = f(x) = x^2 - 1$
  - Parabole convexe passant par (-1,0) et (0,1), de sommet (0,-1)
  - Points d'équilibre à l'intersection de la courbe avec l'axe des abscisses : $f(x) = 0$
  - $f(x) > 0 \leftrightarrow \dot{x} > 0$ donc x varie dans le sens des $x > 0$

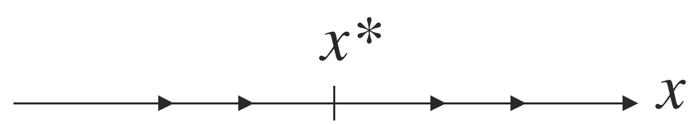
Exemple 2

$$\frac{dx}{dt} = x^2$$

- Points d'équilibre : $x^* = 0$
- Stabilité locale : $\frac{df}{dx} = 2x$

Au $\mathcal{V}(x^* = 0)$: $\lambda^* = \frac{df}{dx}\Big|_{x^*=0} = 0 \longrightarrow$ On ne peut pas conclure : la linéarisation ne marche pas

- Étude de $f(x) = x^2 > 0 \ \forall x$, donc x varie dans le sens des $x > 0$
- Portrait de phase :



shunt positif

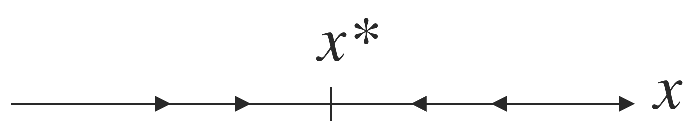
Exemple 3

$$\frac{dx}{dt} = -x^3$$

- Points d'équilibre : $x^* = 0$
- Stabilité locale : $\frac{df}{dx} = -3x^2$

Au $\mathcal{V}\,(x^* = 0)$: $\lambda^* = \frac{df}{dx}\Big|_{x^*=0} = 0 \longrightarrow$ On ne peut pas conclure : la linéarisation ne marche pas

- Étude de $f(x) = -x^3 < 0$ si $x > 0$ et $f(x) > 0$ si $x < 0$
- Portrait de phase :



Équilibre stable

Modèle exponentiel (Malthus, 1798)

- Premier modèle pour décrire l'évolution dans le temps de l'effectif d'une population
- Hypothèses :
  - Accroissement proportionnel à l'effectif et à la longueur de l'intervalle de temps
  - Pas de migration
  - Individus identiques (mêmes paramètres)
  - Reproduction asexuée
  - Taille de population représentée par sa moyenne
- Modèle déterministe en temps continu

Modèle exponentiel : formalisme

- Soit $n(t)$ l'effectif d'une population au temps t :

$$\frac{dn}{dt} = r\,n$$

- dn/dt : accroissement absolu
  $dn/(ndt)$: accroissement relatif (par individu)
- Décomposition de $r = b - d$

  $b > 0$: taux de natalité
  $d > 0$: taux de mortalité

$r = dn/(ndt)$: taux de croissance relatif = taux de croissance malthusien ou intrinsèque

Modèle exponentiel : étude

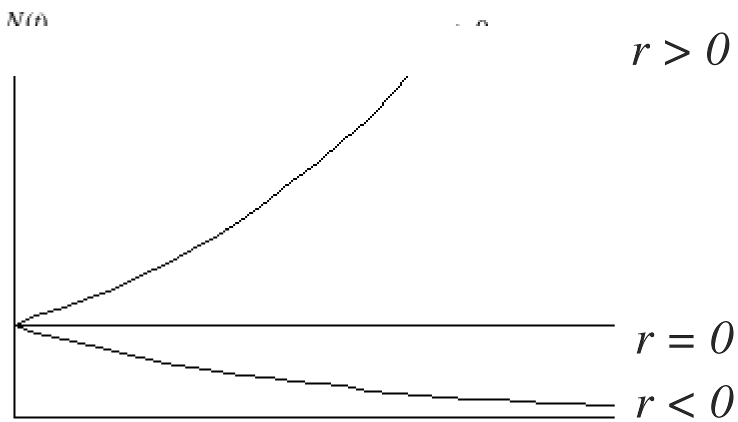
- Point d'équilibre : $n^* = 0$
- Stabilité : $f'(n) = r$

Si $r > 0$, $n^* = 0$ est instable : la population croît à l'infini

Si $r < 0$, $n^* = 0$ est stable : la population tend vers l'extinction

Si $r = 0$, $n(t) = n(0)$, $\forall\ t$

- Chroniques :



Inconvénient :

Croissance illimitée

$dn/(ndt)$ constant, $\forall n$

modèle densité-indépendant

Modèle logistique (Verhulst, 1838)

- Croissance densité-dépendante :

Natalité : $b(n) = b_0 - \beta\ n\ ;\ b_0$ et $\beta > 0$ (b décroît quand n augmente)

Mortalité : $d(n) = d_0 + \alpha\ n\ ;\ d_0$ et $\alpha > 0$ (d augmente quand n augmente)

Hyp. : croissance quand n petit $\longrightarrow b_0 > d_0$

- Équation logistique :

$$\frac{dn}{dt} = b(n)\, n - d(n)\, n \;\Rightarrow\; \boxed{\frac{dn}{dt} = r\, n \left(1 - \frac{n}{K}\right)}$$

$r = b_0 - d_0 > 0$: taux de croissance intrinsèque

$K = (b_0 - d_0) / (\alpha + \beta)$: Capacité limite

Modèle logistique : étude qualitative

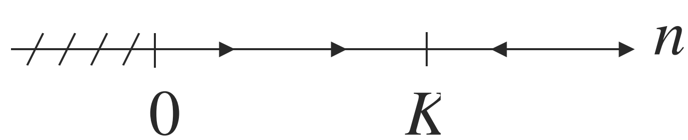
- Points d'équilibre : $n_1{}^* = 1$ et $n_2{}^* = K$
- Stabilité locale :

$$f(n) = r\,n\left(1 - \frac{n}{K}\right) \qquad \frac{df}{dn} = r - 2\,r\,\frac{n}{K}$$

Au $\mathcal{V}\,(n_1{}^* = 0)$: $\left.\frac{df}{dn}\right|_{n_1^*=0} = r > 0 \longrightarrow n_1{}^* = 0$ est instable

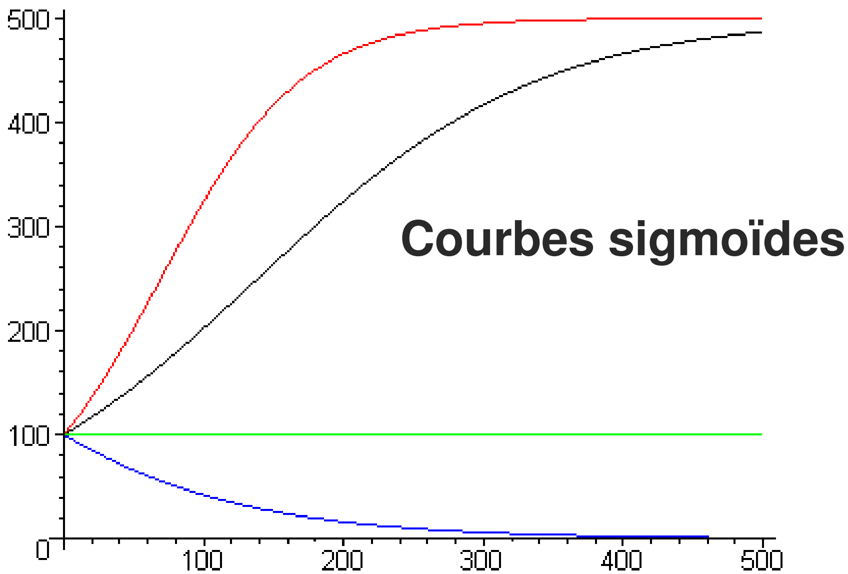
Au $\mathcal{V}\,(n_2{}^* = K)$: $\left.\frac{df}{dn}\right|_{n_2^*=K} = -r < 0 \longrightarrow n_2{}^* = K$ est stable

- Portrait de phase :

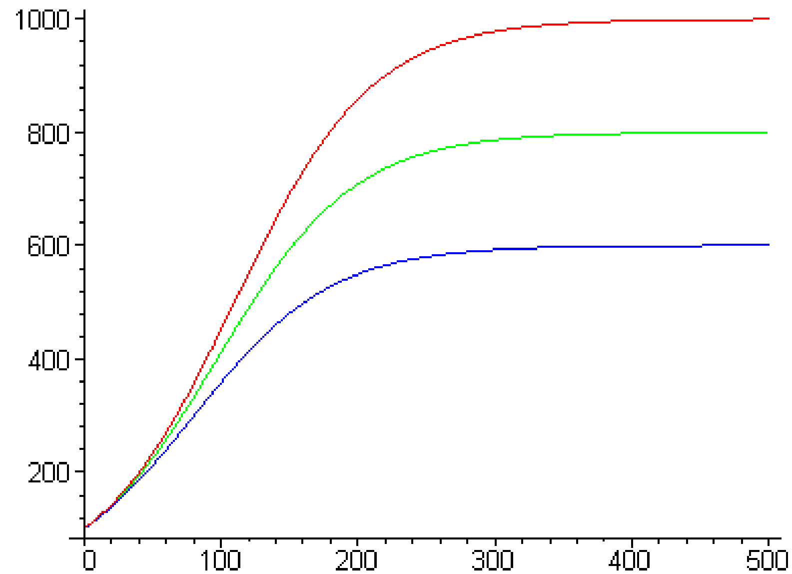


Modèle logistique : chroniques

Variation de r



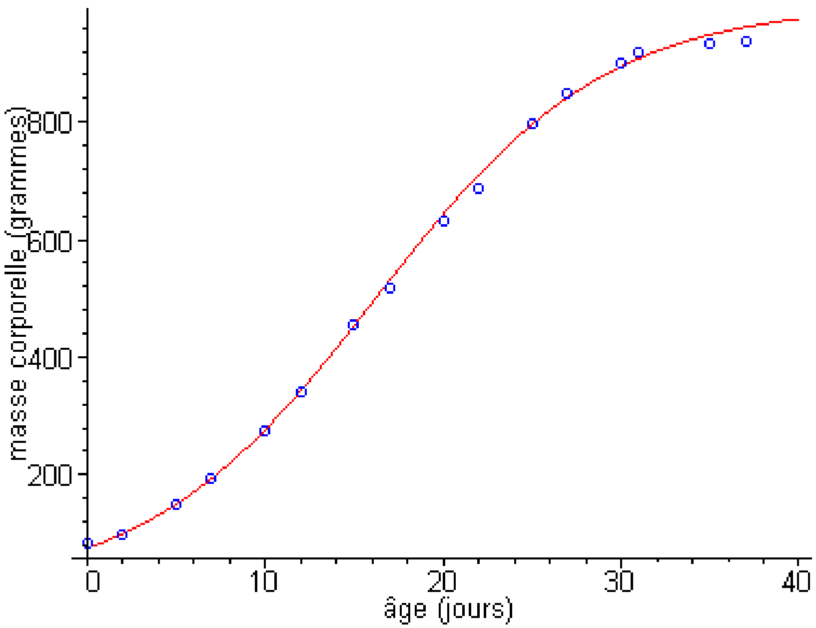
Variation de K



$dn/(ndt)$ = fonction affine décroissante de $n \longrightarrow$ Modèle densité-dépendant

Modèle logistique : exemple

Masse corporelle d'un jeune goéland en fonction de son âge : Ajustement du modèle de Verhulst aux données avec $n(0) = 75$, $r = 0.155$ et $K = 1000$.



Modèle logistique : résolution

- Solution générale : $n(t) = K \dfrac{\alpha}{\alpha + e^{-r\,t}}$ déterminé par CI

- Solution particulière : $n(t) = \dfrac{K\ n(0)}{n(0) + (K - n(0))\,e^{-r\,t}}$

Si $t \rightarrow 0$, alors $n(t) \rightarrow n(0)$

Si $t \rightarrow +\infty$, alors $n(t) \rightarrow K$

- Point d'inflexion de la courbe sigmoïde :

$$\frac{d^2 n}{dt^2} = \frac{d}{dt}\left(\frac{dn}{dt}\right) = \frac{d}{dt}(f(n)) = \frac{df}{dn}\,\frac{dn}{dt} = 0 \;\Leftrightarrow\; \frac{df}{dn} = 0 \;\Leftrightarrow\; n = \frac{K}{2}$$

Modèle de Gompertz (1825)

- Modéliser la croissance d'une pop. régulée
- Équation : $$\frac{dn}{dt} = r\ n\ \ln\left(\frac{K}{n}\right)$$
- Point d'équilibre : $n_1^* = 0$ et $n_2^* = K$
- Stabilité locale : $$\frac{df}{dn} = r\ \ln(K) - r\ \ln(n) - r$$

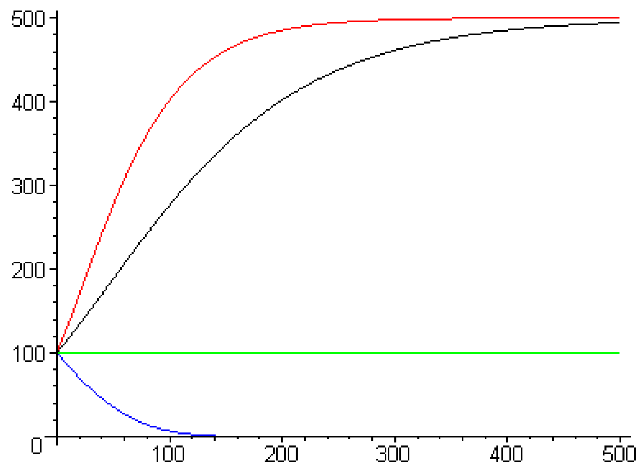
Au ∀ ($n_1^* = 0$) : $\left.\frac{df}{dn}\right|_{n_1^*=0}$ non défini, mais $\lim\limits_{n \to 0}(df/dn) = +\infty > 0$

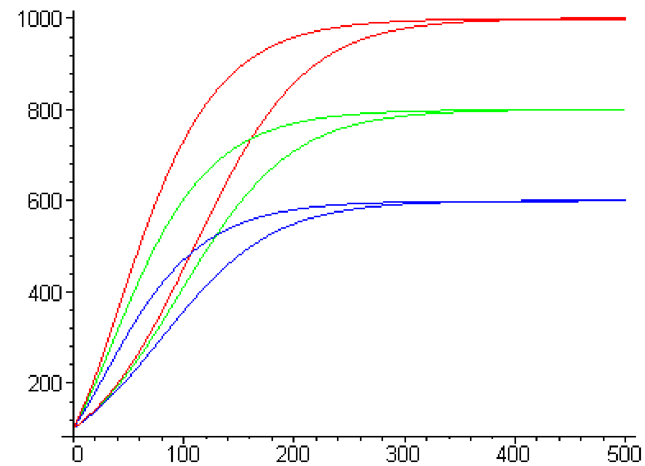
$\longrightarrow n_1^*$ instable

Au ∀ ($n_2^* = K$) : $\left.\frac{df}{dn}\right|_{n_2^*=K} = -r < 0$ $\longrightarrow$ $n_2^* = K$ est stable

Modèle de Gompertz (1825)

- Même comportement qualitatif que modèle logistique mais croissance plus rapide

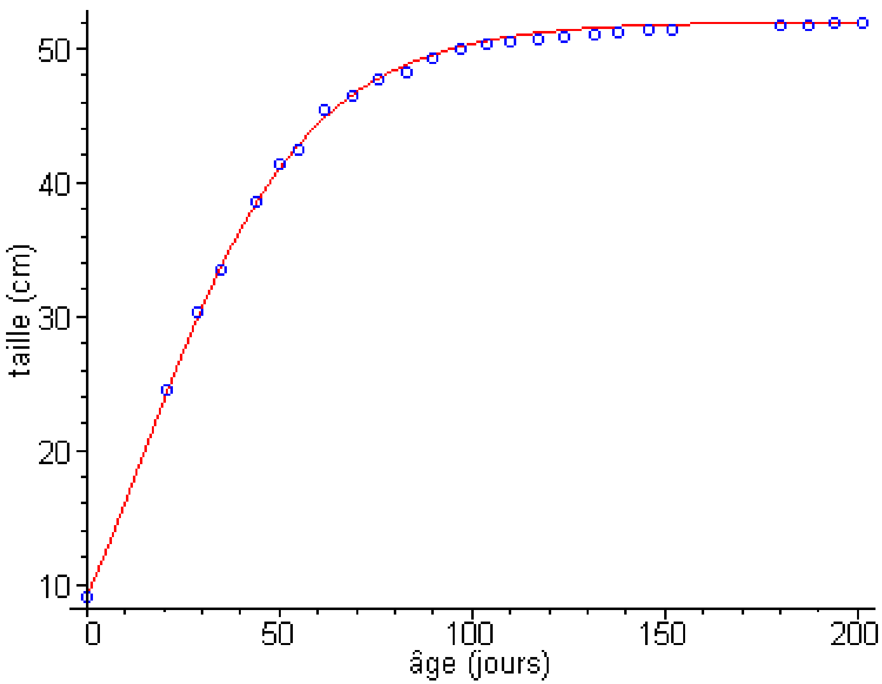


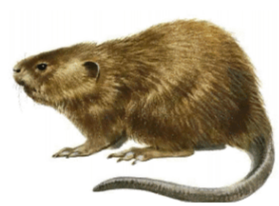


- Point d'inflexion : $n = K\,\mathrm{e}^{-1} < K / 2$

Modèle de Gompertz (1825)

Taille d'un jeune rat musqué en fonction de son âge : ajustement du modèle de Gompertz aux données avec $n(0) = 9$, $r = 0.004$ et $K = 75$.



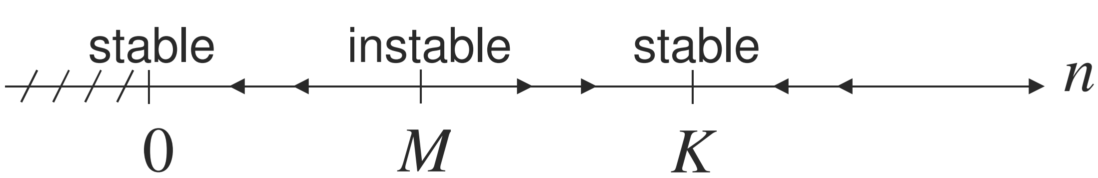


Modèle avec effet Allee

$$\frac{dn}{dt} = r\,n(M-n)(n-K) = f(n) \qquad r > 0 \text{ et } 0 < M < K$$

- Points d'équilibre : $n_1^* = 0$; $n_2^* = M$ et $n_3^* = K$
- Stabilité locale par l'étude de fonction

n	0		M		K	$+\infty$
$r\,n$	0	$+$		$+$		$+$
$M - n$		$+$	0	$-$		$-$
$n - K$		$-$		$-$	0	$+$
$f(n)$	0	$-$	0	$+$	0	$-$



M : seuil de densité pour maintenir pop.

Modèle de population exploitée

- Population exploitée (par pêche ou chasse), proportionnellement à la densité :

$$\frac{dn}{dt} = r\,n\left(1 - \frac{n}{K}\right) - E\,n \qquad E > 0 \text{ : effort de pêche}$$

- Points d'équilibre : $n_1^* = 0$; $n_2^* = K\,(1 - E/r)$
  - Si $E > r$, $n_2^* < 0$ donc seul n_1^* biologiquement réaliste
  - Si $E < r$, $n_2^* > 0$ donc n_1^* et n_2^* biologiquement réalistes

Modèle de population exploitée

- Stabilité locale : linéarisation

$$\frac{df(n)}{dn} = r - E - 2r\frac{n}{K}$$

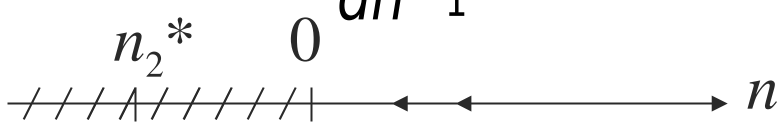
Au ∀ ($n_1{*} = 0$) :

$$\frac{df(n)}{dn}\Big|_{n_1^*=0} = r - E$$

Au ∀ ($n_2{*} = K(1\text{-}E/r)$) :

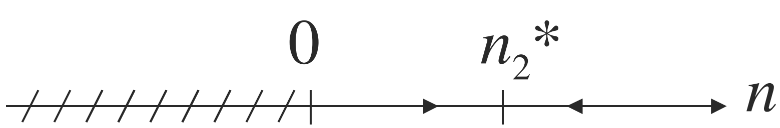
$$\frac{df(n)}{dn}\Big|_{n_2^*=K(1-\frac{E}{r})} = E - r$$

<u>Cas 1 :</u> $E > r \longrightarrow n_2{*} < 0$ et $\frac{df}{dn}\Big|_{n_1{*}=0} < 0$ donc $n_1{*}$ est stable



Extinction

<u>Cas 2 :</u> $E < r \longrightarrow n_1{*}$ est instable et $n_2{*} = K(1\text{-}E/r)$ est stable



Équilibre < K

Modèle de population exploitée

- Capture : $Y(E) = E\, n_2^*$

Effort optimal pour maximiser capture ?

On cherche E tel que $Y(E)$ soit maximale, *i.e.* $dY/dE = 0$

$$\frac{dY}{dE} = K\left(1 - \frac{2E}{r}\right) = 0 \iff E_{opt} = \frac{r}{2}$$

La capture maximale est alors : $Y(E_{opt}) = Y_{max} = K\, r / 4$

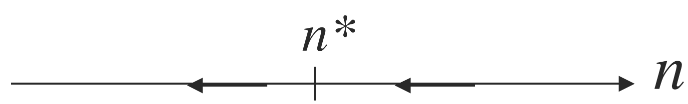
Modèle de pêche par quotas

- Quantité fixée Q de poissons pêchés par unité de temps :

$$\frac{dn}{dt} = r\, n\left(1 - \frac{n}{K}\right) - Q \qquad Q > 0$$

- Points d'équilibre : dépend de Q

Si $Q = K\,r\,/\,4$: $\quad n^* = K\,/\,2$



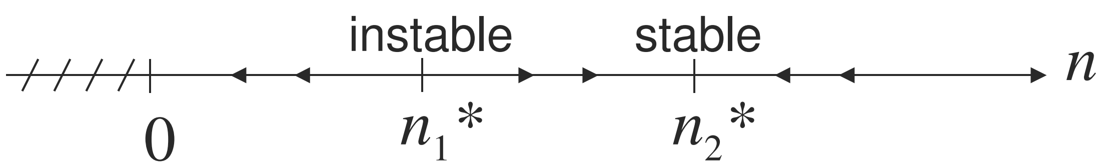
shunt négatif

Si $Q < K\,r\,/\,4$: $\quad n_1^* = \frac{K}{2}\left[1 + \sqrt{1 - \frac{4\,Q}{K\,r}}\right]$ et $n_2^* = \frac{K}{2}\left[1 - \sqrt{1 - \frac{4\,Q}{K\,r}}\right]$

Étude de stabilité complexe $\longrightarrow$ Étude du signe de $\dot{n}$

Modèle de pêche par quotas

- Courbe de $\dot{n}$ = courbe de l'équation logistique translatée verticalement vers le bas



Sorte d'effet Allee car il faut $n \geq n_1*$ pour maintenir la pop

0 n'est pas point d'équilibre donc si $n < n_1*$ la pop s'éteint en un temps fini
$\longrightarrow$ <u>pseudo - effet Allee</u>

Si Q augmente, n_1* et n_2* se rapprochent donc le risque d'extinction augmente $\longrightarrow$ Influence de Q sur prédictions