Mathématiques pour la modélisation Dynamique des populations

B. Andreianov, C. Caldini, C. Donadello, P. Klein

Université de Franche-Comté

16 novembre 2011

Introduction

Population : ensemble fini d'objets (les individus ou unités statistiques) sur lesquels porte une étude et dont les éléments répondent à une ou plusieurs caractéristiques communes. (Source : Wikipedia)

Exemples : une colonie d'animaux (on peut compter les individus ou les couples), une forêt, une tumeur (individus : cellules).

Hypothèse raisonnable : le nombre d'individus (ou d'unités statistiques) est un nombre entier.

Combien d'information retenir sur chaque individu ?

Figure: Un groupe de flamants.

Figure: Un groupe de mathématiciens.

Source : http://www.bigfoto.com/

Variation d'une population dans le temps

- Evénements qui augmentent la population : . . . ;
- Evénements qui diminuent la population : . . . .

Autres caractéristiques du modèle

- Temps écoulé entre deux mesures successives : modèles continus ou discrets ?
- Modèles déterministes ?

Modèle de Malthus

En 1798, Thomas Malthus publie la première version de son essai sur la dynamique de la population humaine. Son œuvre fait une grande clameur.

Il y a 100 couples de hamsters dans un laboratoire
qui fournit une quantité illimitée de nourriture et de cages.
Chaque couple donne la vie à 12 petits par an.
La vieillesse est la seule cause de mort.
Un hamster vit 4 ans donc chaque an 25% des hamsters meurent.

Catastrophe malthusienne

En 1944, 29 rennes ont été introduits sur l'île de St Matthew en mer de Béring. En l'absence de prédateur, et en présence de ressources alimentaires abondantes, la population a explosé, atteignant 6000 individus dans l'été 1963, soit une croissance de 30% *par an. Six mois plus tard toute la population sauf 42 femelles était morte de faim, et la végétation gravement et durablement dégradée.*

Citation de Wikipedia.
(Source : `http://dieoff.org/page80.htm`)

Modèle structuré par tranches d'âge

Les lapins de Fibonacci (1202)

Un couple de bébés lapins est parachuté sur une île pleine de carottes et sans prédateurs.
Les lapins arrivent à la maturité sexuelle à 2 mois d'âge.
Après, ils se reproduisent tous les 2 mois et ils donnent la vie à 2 lapins par portée. Les lapins en examen sont immortels.

Unité de temps : 2 mois

Modèle structuré par tranches d'âge

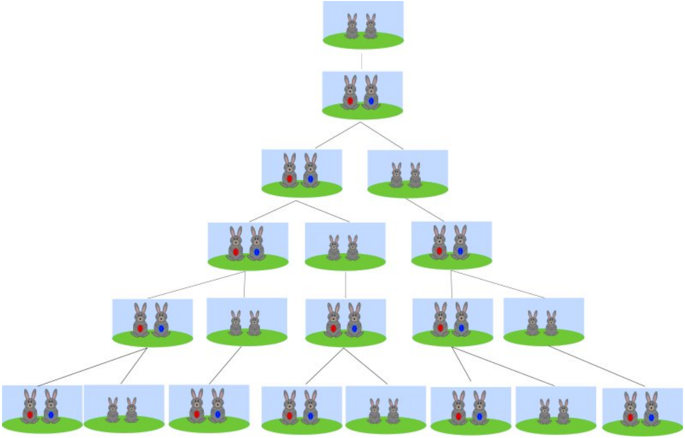


Figure:
http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:FibonacciRabbit.svg

Du modèle à la population

Une population de rongeurs est décrite par le modèle suivant, où $P(t)$ est la population totale et $N_i(t)$ est le nombre d'individus qui ont i ans à l'instant t.

$$\begin{aligned} P(t) &= N_0(t) + N_1(t) + N_2(t), \\ N_0(t+\Delta t) &= 3N_1(t) + N_2(t), \\ N_1(t+\Delta t) &= \frac{2}{3}N_0(t), \\ N_2(t+\Delta t) &= \frac{5}{6}N_1(t). \end{aligned} \tag{1}$$

Ce modèle est utilisé (avec discernement) pour la population humaine

Les données de l'INSEE

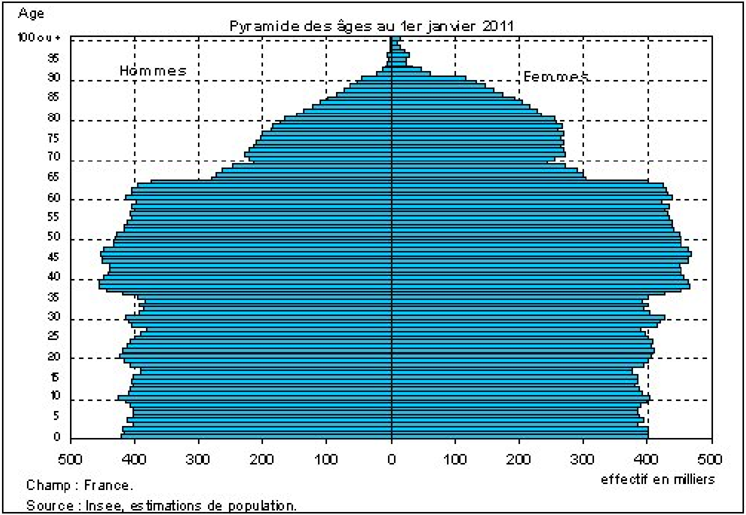


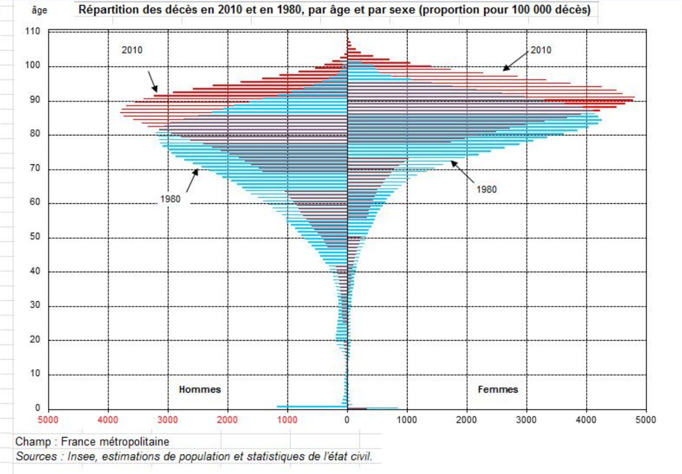
Figure: `http://www.insee.fr/fr/themes/tableau.asp?reg_id=0&ref_id=ccc&page=graph`

Fécondité par groupe d'âges

	Nombre de naissances pour 100 femmes					Âge moyen des mères (en années) (1)
	15-24 ans	25-29 ans	30-34 ans	35-39 ans	40 ans ou plus	
1994	3,4	12,9	9,4	3,8	0,4	28,8
1995	3,3	13,2	10,0	4,0	0,4	28,9
1996	3,2	13,1	10,4	4,2	0,4	29,0
1997	3,1	12,8	10,5	4,3	0,4	29,1
1998	3,1	12,9	10,9	4,6	0,5	29,3
1999	3,1	12,9	11,1	4,8	0,5	29,3
2000	3,3	13,4	11,7	5,0	0,5	29,3
2001	3,4	13,2	11,7	5,1	0,5	29,3
2002	3,3	13,0	11,6	5,2	0,6	29,4
2003	3,3	12,9	11,9	5,3	0,6	29,5
2004	3,3	12,9	12,0	5,4	0,6	29,5
2005	3,2	12,8	12,3	5,6	0,6	29,6
2006	3,3	13,1	12,7	6,0	0,7	29,7
2007	3,2	12,8	(r) 12,6	6,1	0,7	29,8
2008 (p)	3,3	12,9	(r) 12,9	6,2	0,7	29,8
2009 (p)	3,2	(r) 12,8	13,0	6,3	0,7	29,9
2010 (p)	3,1	12,7	13,3	6,4	0,7	30,0

p : données provisoires.
r : données révisées.
(1) : âge calculé pour une génération fictive de femmes qui auraient à chaque âge la fécondité observée pour les femmes du même âge l'année considérée.
Champ : France.
Source : Insee, estimation de population et statistiques de l'état civil.

Figure: http://www.insee.fr/fr/themes/tableau.asp?reg_id=0&ref_id=NATTEF02235



Pour plus de détails voir le cours en ligne de F. Mazerolle (Faculté d'Économie Appliquée, Aix-Marseille),
`http://www.economie-cours.fr`

Influence de l'environnement

Limitation de la population par l'environnement :

- nourriture à disposition,
- espace nécessaire à l'espèce.

Un exemple : Les mouches

Supposons que l'on mette 10 mouches dans un espace limité.

- Au bout d'une heure, on peut en voir 20.
- Au bout de 12 heures, il y en a environ 80.
- Au bout de 24 heures, il y en a toujours environ 80.

La taille de la population semble se "stabiliser" autour d'une taille limite.

Modélisation

On modélise ce phénomène à l'aide de l'équation logistique.

$$N(t+\Delta t) - N(t) = (\Delta t)\, N(t)\, [a \underbrace{-\, b\, N(t)}_{\text{régulation}}]$$

- a : taux d'accroissement de la population sans interaction.
- b : facteur de diminution de l'accroissement en fonction de la taille de la population.

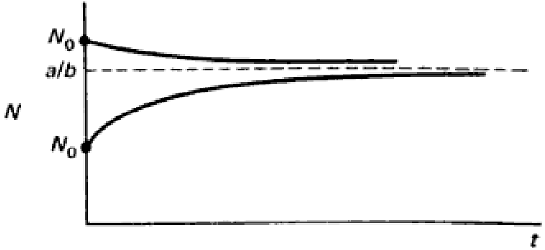


Figure: Évolution de la population selon le modèle logistique.

Source : *Mathematical models: mechanical vibrations, population dynamics, and traffic flow*, Richard Haberman.

Introduction d'un délai

On considère une population de cerfs, mesurée tous les ans ($\Delta t = 1$ an).
L'accroissement dans une zone donnée dépend de la végétation disponible.
La végétation disponible est celle qui n'a pas été mangée par les cerfs l'année d'avant.
Il y a donc un délai d'un an à considérer.

Modélisation

On modélise ce phénomène à l'aide de l'équation logistique avec délai en temps.

$$N(t+\Delta t) - N(t) = (\Delta t)\, N(t)\, [a \underbrace{- \, b\, N(t - \Delta t)}_{\text{délai}}]$$

On voit intervenir 3 niveaux de temps : $t - \Delta t$, t, et $t + \Delta t$.

Exemple

Prenons $N_0 = 10$, $a = 1/5$, $b = 1/400$.

Que veulent dire ces valeurs?

Mise en évidence de la “convergence”

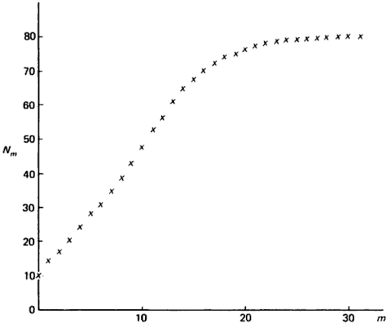


Figure: Simulation numérique.

Source : *Mathematical models: mechanical vibrations, population dynamics, and traffic flow*, Richard Haberman.

Interactions entre deux espèces de population

L'évolution conjointe de deux espèces en interaction peut suivre différents principes :

neutralisme	$0 / 0$	
compétition	$- / -$	pour la même nourriture
coopération	$+ / +$	
mutualisme	$+ / +$	anémone de mer / poisson clown
commensalisme	$+ / 0$	tire parti de son hôte sans l'endommager
symbiose	$+ / +$	bactéries digérant la cellulose (termites, vaches)
parasitisme	$+ / -$	le parasite endommage l'hôte mais ne le tue pas
prédation	$+ / -$	le prédateur tire parti de sa proie en la tuant

...

Interactions obligatoires ou non-obligatoires.

Modèle de prédation

Exemple

En mer Adriatique,

$$\text{plancton} \xleftarrow{\text{mangé par}} \text{sardines} \xleftarrow{\text{mangé par}} \text{requins}$$

- Avant la première guerre mondiale, la pêche intensive des sardines établissait un équilibre entre ces populations.
- Pendant la guerre, il n'y a pas eu de pêche.
  Les sardines se sont développées.
- A la fin de la guerre, les pêcheurs reviennent.

$\Rightarrow$ Qu'observe-t-on ?

Modèle de prédation

Exemple

En mer Adriatique,

$$\text{plancton} \xleftarrow{\text{mangé par}} \text{sardines} \xleftarrow{\text{mangé par}} \text{requins}$$

- Avant la première guerre mondiale, la pêche intensive des sardines établissait un équilibre entre ces populations.
- Pendant la guerre, il n'y a pas eu de pêche.
  Les sardines se sont développées.
- A la fin de la guerre, les pêcheurs reviennent.

$\Rightarrow$ Qu'observe-t-on ?

Peu de sardines !

Explication

Début de la guerre

Pas de pêche

$$\Downarrow$$

Pop. sardines $\nearrow$

Explication

Début de la guerre

Pas de pêche

$\Downarrow$

Pop. sardines $\nearrow$

$\searrow$

Pop. requins $\nearrow$

Explication

Début de la guerre

Pas de pêche

$\Downarrow$

Pop. sardines $\nearrow$

Pop. requins $\nearrow$

Pop. sardines décimée, $\searrow$

Fin de la guerre

Explication

Début de la guerre

Pas de pêche

$\Downarrow$

Pop. sardines $\nearrow$

$\searrow$

Pop. requins $\nearrow$

$\swarrow$

Pop. sardines décimée, $\searrow$

Fin de la guerre

$\nwarrow$

Pop. requins

affamée, $\searrow$

Explication

Début de la guerre

Pas de pêche

$\Downarrow$

Pop. sardines $\nearrow$

Pop. requins $\nearrow$

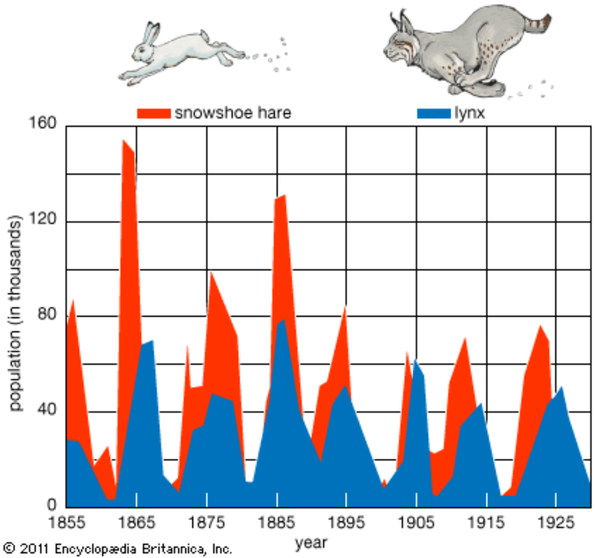
Pop. sardines décimée, $\searrow$

Fin de la guerre

Pop. requins affamée, $\searrow$

Variations périodiques !

Autre observation : lièvre / lynx (Canada)



Modélisation

Principes

- Une espèce *proie* et une espèce *prédateur*
  Ex. : mouton/loup, lapin/renard, sardine/requin, ...
- Migrations négligeables
- La variation de chacune des deux espèces de population ne dépend que de la population précédente pour les deux espèces

Notations

- S_n = nombre de sardines au temps n
- R_n = nombre de requins au temps n

On cherche à décrire l'évolution de chaque population :

$$S_{n+1} - S_n, \qquad R_{n+1} - R_n$$

Population de sardines en l'absence de requins

- En l'absence de requins, les sardines se multiplient (natalité > mortalité naturelle)

$\Rightarrow$ Si la nourriture (plancton) est illimitée, taux de croissance constant.

$$S_{n+1} - S_n = a\,S_n, \quad a > 0$$

La population de sardines croît de manière exponentielle.

Population de sardines en l'absence de requins

- En l'absence de requins, les sardines se multiplient (natalité > mortalité naturelle)

⇒ Si la nourriture (plancton) est illimitée, taux de croissance constant.

$$S_{n+1} - S_n = a\,S_n, \quad a > 0$$

La population de sardines croît de manière exponentielle.

Population de requins en l'absence de sardines

- En l'absence de sardines, les requins n'ont pas de nourriture.

⇒ Taux de mortalité > taux de natalité (famine)

$$R_{n+1} - R_n = -k\,R_n, \quad k > 0$$

Dans ce cas, la population de requins tend vers l'extinction.

Requins et sardines

- La présence de requins décime la population de sardines, proportionnellement à la population de requins (et à celle de sardines)

$$S_{n+1} - S_n = a\,S_n - b\,S_n\,R_n, \qquad b > 0$$

Requins et sardines

- La présence de requins décime la population de sardines, proportionnellement à la population de requins (et à celle de sardines)

$$S_{n+1} - S_n = a\, S_n - b\, S_n\, R_n, \qquad b > 0$$

- La présence de sardines permet aux requins de se nourrir : le taux de natalité reprend, proportionnellement à la population de nourriture.

$$R_{n+1} - R_n = -k\, R_n + c\, S_n\, R_n, \qquad c > 0$$

Requins et sardines

- La présence de requins décime la population de sardines, proportionnellement à la population de requins (et à celle de sardines)

$$S_{n+1} - S_n = a\, S_n - b\, S_n\, R_n, \qquad b > 0$$

- La présence de sardines permet aux requins de se nourrir : le taux de natalité reprend, proportionnellement à la population de nourriture.

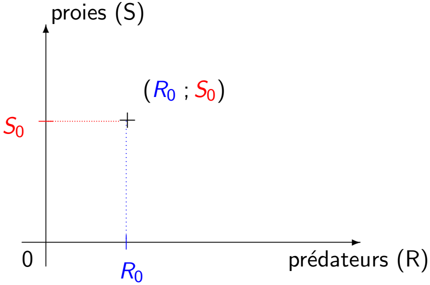
$$R_{n+1} - R_n = -k\, R_n + c\, S_n\, R_n, \qquad c > 0$$

Modèle de Lotka-Volterra (1920)

$$\begin{cases} S_{n+1} - S_n = S_n\,(a - b\, R_n) \\ R_{n+1} - R_n = R_n\,(-k + c\, S_n) \end{cases}$$

Etude du modèle de Lotka-Volterra

$$\begin{cases} S_{n+1} - S_n = S_n\,(a - b\,R_n) \\ R_{n+1} - R_n = R_n\,(-k + c\,S_n) \end{cases}$$

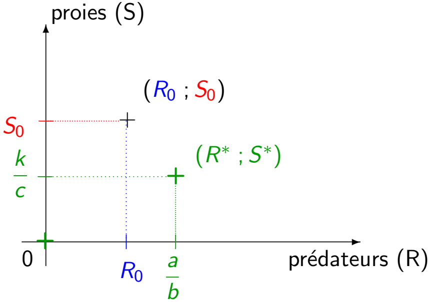


Recherche d'une situation d'équilibre

Stabilisation des populations ? $\begin{cases} S_{n+1} - S_n = 0 \\ R_{n+1} - R_n = 0 \end{cases} \Rightarrow \quad \ldots$

Etude du modèle de Lotka-Volterra

$$\begin{cases} S_{n+1} - S_n = S_n\,(a - b\,R_n) \\ R_{n+1} - R_n = R_n\,(-k + c\,S_n) \end{cases}$$



Recherche d'une situation d'équilibre

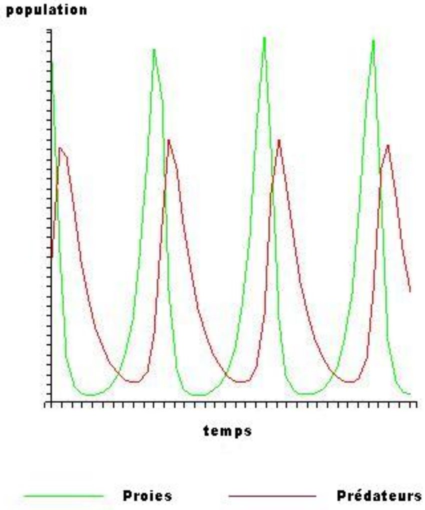
Stabilisation des populations ? $\begin{cases} S_{n+1} - S_n = 0 \\ R_{n+1} - R_n = 0 \end{cases} \Rightarrow \quad \dots$

$\Rightarrow$ Deux points d'équilibre :

- $R^* = 0$ et $S^* = 0$
- $R^* = \dfrac{a}{b}$ et $S^* = \dfrac{k}{c}$

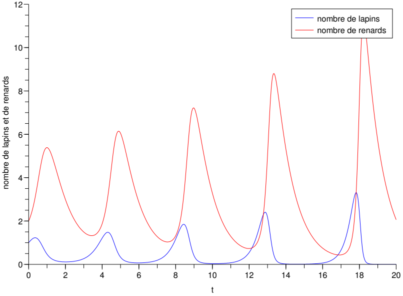
Solutions du modèle de Lotka-Volterra

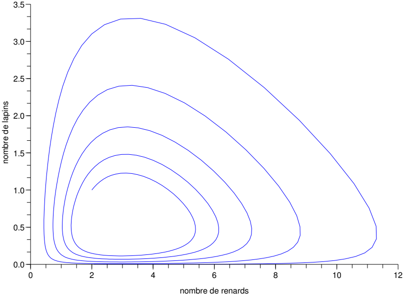
- Variations périodiques
- Retour à l'effectif initial
- Prédateur en retard d'un quart de période



Source :
http://fr.wikipedia.org/wiki/Equations_de_Lotka-Volterra

Lapins et renards : le problème de l'approximation numérique





Variations au cours du temps

— lapins

— renards

Diagramme de phase :
nb de lapins / nb de renards

La spirale "s'élargit" : augmentation globale des effectifs

Simulations : U. Razafison

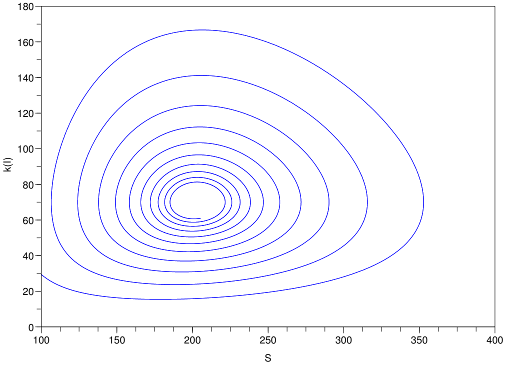
Autre comportement : convergence

Etude de la propagation d'une maladie contagieuse

- Individus susceptibles d'être infectés
- Individus infectés

La spirale “s'enroule”

$\Rightarrow$ convergence vers un point d'équilibre entre les deux populations.



Simulation : U. Razafison

Prise en compte des migrations

Jusqu'à présent, nous avons négligé les effets de migration des populations. Cela est parfois nécessaire.

$\Rightarrow$ Nouvelle variable : temps t et position x des individus

Exemple

Phénomène d'attraction par une ressource qui intéresse la population, et qui est disponible uniquement à certains endroits de l'espace

$\longrightarrow$ migration vers les "mines de ressources"

$\longrightarrow$ problèmes de désertion des zones pauvres

$\longrightarrow$ surpopulation des zones riches en ressources

Exemple historique : la vallée du Nil (Egypte ancienne / actuelle)

Exemple moderne : la région d'Île-de-France (ressource : le travail)

Exemple : le chimiotactisme

Un cas très étudié mathématiquement est le chimiotactisme, l'attraction des *amibes* par une substance chimique qu'elles secrètent elles-mêmes (mais qu'on peut aussi déposer artificiellement dans certaines régions de leur habitat). Ce sont donc les amibes qui s'attirent mutuellement au moyen d'un intermédiaire chimique qu'elles secrètent.

Les modèles s'écrivent sous la forme d'équations dites "aux dérivées partielles". On représente l'évolution, en temps et en espace, de la quantité P (population) et de la quantité A (attractant). On programme un algorithme simulant les équations.

On part d'une population d'amibes concentrées dans un carré au centre du domaine ; et des ressources (matière chimique attractante) sont déposées sur quatre sites symétriques éloignés de la population initiale.

Observations et explications

- On observe pour l'attractant A :
  "Diffusion" (cf. sucre dans un verre d'eau)
  Mais pourquoi la diffusion semble-t-elle s'arrêter ?

Observations et explications

- On observe pour l'attractant A :
  "Diffusion" (cf. sucre dans un verre d'eau)
  Mais pourquoi la diffusion semble-t-elle s'arrêter ?
- On observe pour la population d'amibes P :
  Attraction forte, plus un peu de "diffusion" : les amibes se concentrent sur les quatres sites de ressources, puis entretiennent la quantité intéressante de l'attractant par leur production propre, pour y rester.