

Introduction à la modélisation en écologie

J.-C. Poggiale - Septembre 2008

1 Principe de la construction d'un modèle

1.1 Modèles à temps discrets

Un système naturel peut être étudié au moyen de la mesure de différentes grandeurs. Ces grandeurs, lorsqu'elles caractérisent le système, sont appelées *variables d'état*. On définit une variable d'état X_t qui représente une grandeur qui évolue au cours du temps. On cherche à représenter la valeur de cette grandeur à l'instant $t + \Delta t$. De manière très générale, on peut écrire:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + (\text{sources} - \text{puits}) \Delta t \quad (1)$$

Par exemple, en dynamique des populations, on peut définir la densité d'une population à l'instant t par X_t et écrire:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + (\text{naissances} - \text{mortalité}) \Delta t \quad (2)$$

Il est possible de préciser davantage l'exemple précédent en supposant par exemple que le *taux de natalité* et le *taux de mortalité* sont constants. Le taux de natalité est le nombre d'individus moyens produits par individus présents par unité de temps, le taux de mortalité est la proportion d'individus qui meurent par unité de temps. Posons b le taux de natalité et m le taux de mortalité, en accord avec les définitions précédentes on a:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + (bX_t - mX_t) \Delta t \quad (3)$$

Les grandeurs b et m sont appelées paramètres du modèles, elles sont supposées constantes ici. Dans l'exemple ci-dessus, on peut simplifier l'expression mathématique obtenue, ce qui donne:

$$X_{t+\Delta t} = X_t (1 + (b - m) \Delta t) \quad (4)$$

En posant $r = 1 + \Delta t (b - m)$, le modèle précédent devient:

$$X_{t+\Delta t} = rX_t \quad (5)$$

Le paramètre r est le taux de croissance de la population. La première remarque que l'on peut faire à partir de l'expression précédente, c'est que si

$r > 1$, la densité de populations augmente entre t et $t + \Delta t$ alors que si $r < 1$, la densité de populations diminue entre t et $t + \Delta t$. L'interprétation de ce point est immédiate car par construction de r , on voit que $r > 1$ signifie que la natalité est plus forte que la mortalité, donc il est intuitif de penser que la densité de population doit alors augmenter. On peut même analyser davantage le modèle (5) en remarquant que l'équation $X_{t+\Delta t} = rX_t$ implique que $X_t = r^t X_0$. Cette dernière expression permet de déterminer directement la densité de la population à l'instant t en fonction de la densité initiale (obtenue à l'instant $t = 0$) et du taux de croissance de la population. La figure suivante illustre les deux dynamiques possibles de ce modèle, qui dépendent de la valeur de r par rapport à 1. De manière générale, en utilisant la formule (1), on peut exprimer la dynamique d'une variable d'état X_t au moyen de l'expression:

$$X_{t+\Delta t} = F(X_t) \tag{6}$$

où F est une fonction de \mathbb{R} dans \mathbb{R} . On fera l'hypothèse dans la suite que la fonction F est dérivable. Dans l'exemple donné par l'équation (5), la fonction F est une fonction linéaire: $F(X) = rX$.

1.2 Modèles à temps continu

Nous pouvons maintenant nous demander comment représenter des grandeurs qui évoluent de manière continue au cours du temps. Le modèle (1) ne permet d'accéder au système qu'aux instants correspondant à des multiples de Δt . Afin de pouvoir accéder à tous les instants possibles, on peut par exemple faire tendre Δt vers 0. Le modèle (1) permet d'exprimer la variation de la variable d'état par unité de temps:

$$\frac{X_{t+\Delta t} - X_t}{\Delta t} = \text{sources} - \text{puits} \tag{7}$$

Le terme de gauche est ce qu'on appelle un *taux de variation*. Sa limite lorsque Δt tend vers 0 est ce qu'on appelle la dérivée de X par rapport au temps, qu'on notera $\frac{dX}{dt}$:

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{X_{t+\Delta t} - X_t}{\Delta t} = \frac{dX}{dt} \tag{8}$$

L'équation générale d'un modèle décrivant la dynamique à temps continu d'une variable d'état, s'écrira donc:

$$\frac{dX}{dt} = F(X) \tag{9}$$

où F est une fonction supposée dérivable de \mathbb{R} dans \mathbb{R} .

En reprenant l'exemple d'une population isolée ayant des taux de natalité et mortalité constant, on obtient le modèle suivant:

$$\frac{dX}{dt} = (b - m) X = rX \quad (10)$$

où maintenant $r = b - m$. Si le taux de natalité est supérieur au taux de mortalité, alors $r > 0$ et comme X est une densité de population, c'est un nombre positif; il en résulte que la dérivée de X par rapport au temps est positive, ce qui implique que X augmente au cours du temps. Si le taux de natalité est inférieur au taux de mortalité, on montrerait de même que X diminue au cours du temps. On montre dans le chapitre sur les équations différentielles linéaires que l'équation (10) se résoud et sa solution est:

$$X(t) = X(0) \exp(rt) \quad (11)$$

Encore une fois, la solution permet d'exprimer directement la variable d'état en fonction de sa valeur initiale et des paramètres du modèle (ici le taux de croissance r). Le modèle linéaire à temps continu possède donc une dynamique similaire à celle du modèle linéaire à temps discret.

2 Introduction aux méthodes d'étude qualitative des modèles

2.1 Equilibres: définition et stabilité

Dans le cas particulier des modèles linéaires à temps continu ou discret, on a vu qu'on pouvait *résoudre* le modèle, c'est-à-dire exprimer directement la variable d'état à l'instant t en fonction de sa valeur initiale et des paramètres du modèle. Cette résolution n'est cependant en général pas possible et deux solutions restent alors envisageables: l'étude qualitative que nous présentons ici et l'étude quantitative au moyen de simulations numériques. Un chapitre introductif est consacré à cette dernière approche. Dans un premier temps, les concepts d'équilibre et de stabilité qui permettent de débiter l'analyse qualitative d'un modèle. Cette introduction est présentée également dans le cas des modèles à temps discrets, puis des modèles à temps continus.

2.1.1 Modèles à temps discrets

Etant donné un modèle décrivant la dynamique d'une variable d'état:

$$X_{t+\Delta t} = F(X_t) \quad (12)$$

où F est une fonction de \mathbb{R} dans \mathbb{R} dérivable. On appelle *équilibre* toute valeur \bar{X} de la variable d'état X qui n'évolue pas au cours du temps. Autrement dit, si à un instant t la variable d'état prend la valeur \bar{X} alors elle prend également cette valeur à l'instant $t + \Delta t$ et donc à tout instant futur. Afin de déterminer les valeurs possibles d'équilibre, il faut déterminer un critère de calcul, celui-ci doit utiliser la formule (12) et la définition d'un équilibre. On obtient donc l'expression suivante:

$$F(\bar{X}) = \bar{X} \quad (13)$$

Cette expression signifie que si on calcule la valeur de la variable d'état au pas de temps $t + \Delta t$ sachant qu'elle vaut \bar{X} à l'instant t , alors on obtient à nouveau \bar{X} .

Sur le plan technique, un équilibre est une solution particulière de l'équation (12), sur le plan pratique, la recherche des équilibres permet de détecter les états particuliers du système pour lesquels les forces qui gouvernent son évolution se compensent, de tel sorte que sa dynamique est constante. Dans le cas particulier du modèle linéaire (avec $F(X) = rX$), les équilibres sont donc donnés par l'équation:

$$r\bar{X} = \bar{X}$$

et donc, si $r \neq 1$, alors le seul équilibre possible est $\bar{X} = 0$. Cela signifie que dans le cas d'une dynamique de population isolée, avec un taux de croissance constant et différent de 1, le seul état possible du système qui n'évolue pas au cours du temps est l'état qui correspond à une densité nulle. En effet, si aucun individu n'est présent à un instant donné, il n'y a ni naissance ni mortalité, la densité reste nulle.

La notion de *stabilité d'un équilibre* permet de savoir si une valeur de la variable d'état proche de l'état d'équilibre va s'approcher de celui-ci où au contraire s'en éloigner au cours du temps. De manière très grossière, on dira qu'un équilibre est stable si tout état voisin de l'équilibre tend à se rapprocher de celui-ci lorsque le temps passe. Nous donnons ici un critère plus précis qui ne peut être bien compris qu'avec une bonne connaissance des notions données dans le chapitre "Rappel sur les fonctions d'une variable réelle". Considérons donc une

petite déviation δ de l'état autour de la valeur d'équilibre \bar{X} . A chaque instant t , on pose $\delta_t = X_t - \bar{X}$. La stabilité de l'équilibre \bar{X} sera caractérisée par le fait que δ_t tend vers 0 lorsque t tend vers l'infini. Afin de préciser ce critère, on peut exprimer la valeur de la déviation à l'instant $t + 1$, δ_{t+1} , en fonction de la déviation à l'instant t , de la manière suivante:

$$\begin{aligned}\delta_{t+1} &= X_{t+1} - \bar{X} \\ &= F(X_t) - \bar{X} \\ &= F(\bar{X} + \delta_t) - \bar{X}\end{aligned}$$

La fonction F étant dérivable, on peut utiliser le théorème des accroissement finis qui donne:

$$F(\bar{X} + \delta_t) \approx F(\bar{X}) + F'(\bar{X}) \delta_t$$

où F' est la dérivée de F . En conclusion, on obtient:

$$\begin{aligned}\delta_{t+1} &\approx F(\bar{X}) + F'(\bar{X}) \delta_t - \bar{X} \\ &= F'(\bar{X}) \delta_t\end{aligned}$$

Comme l'équilibre \bar{X} est fixé, la quantité $F'(\bar{X})$ est une constante et donc l'expression précédente nous apprend que la déviation à l'instant $t+1$ est obtenue en multipliant la déviation à l'instant t par la quantité $F'(\bar{X})$. Cette quantité peut être positive ou négative. Lorsqu'elle est négative, cela signifie que la déviation change de signe à chaque pas de temps et donc que la variable d'état oscille autour de l'équilibre. De plus, si $|F'(\bar{X})| < 1$ alors la déviation tend vers 0 quand le temps augmente, ce qui implique que l'équilibre est stable. Par contre, si $|F'(\bar{X})| > 1$, alors la déviation est de plus en plus importante et l'équilibre est donc instable. En résumé:

$$\text{L'équilibre } \bar{X} \text{ est stable} \iff |F'(\bar{X})| < 1 \quad (14)$$

Nous allons illustrer l'application de ce critère dans le cas du modèle de croissance linéaire d'une population isolée. Dans ce cas, la fonction F est donnée par $F(X) = rX$, sa dérivée est donc $F'(X) = r$. Comme r est un taux de croissance, il est supposé positif. Il en résulte que le critère (14) nous informe que l'équilibre $\bar{X} = 0$ est stable si et seulement si $r < 1$. Ce résultat est conforme à ce que nous avons conclu dans la section précédente. Cependant, le critère (14) peut être utilisé dans le cas de modèles plus complexes où le raisonnement produit dans le cas linéaire ne serait plus possible.

2.1.2 Modèles à temps continu

Nous considérons maintenant le cas d'un modèle à temps continu et reprenons l'équation (9):

$$\frac{dX}{dt} = F(X)$$

où F est une fonction dérivable de \mathbb{R} dans \mathbb{R} . On appelle *équilibre* toute valeur \bar{X} de la variable d'état X qui n'évolue pas au cours du temps. Autrement dit, si à un instant t la variable d'état prend la valeur \bar{X} alors elle prendra également cette valeur à tout instant futur. Afin de déterminer les valeurs possibles d'équilibre, il faut à nouveau déterminer un critère de calcul. Sur le même principe que dans le cas du temps discret, celui-ci doit utiliser la formule (9) et la définition d'un équilibre. Dans le cas d'un modèle continu, afin de s'assurer que la variable d'état ne change pas au cours du temps, il suffit d'annuler sa vitesse à sa valeur d'équilibre. On obtient donc l'expression suivante:

$$F(\bar{X}) = 0 \tag{15}$$

Comme dans le cas du temps discret, sur le plan technique, un équilibre est une solution particulière de l'équation (9). Dans le cas particulier du modèle linéaire (avec $F(X) = rX$), les équilibres sont donc donnés par l'équation:

$$r\bar{X} = 0 \tag{16}$$

Comme r est généralement non nul, la solution de cette équation est $\bar{X} = 0$, ce qui donne le même résultat et la même interprétation que dans le cas du modèle à temps discret, avec pourtant un critère différent. Il faut noter que la différence de critère provient du fait que la notion d'équilibre est la même mais que le formalisme a changé. Cette modification de formalisme a donc nécessité un changement de critère pour obtenir la même notion.

Cette remarque reste valable pour la notion de stabilité. On dira encore qu'un équilibre est stable si tout état voisin de l'équilibre tend à se rapprocher de celui-ci lorsque le temps passe. Considérons donc à nouveau une petite déviation δ de l'état autour de la valeur d'équilibre \bar{X} . A chaque instant t , on pose $\delta(t) = X(t) - \bar{X}$. La stabilité de l'équilibre \bar{X} sera caractérisée par le fait que $\delta(t)$ tend vers 0 lorsque t tend vers l'infini. Afin de préciser ce critère, on exprime la vitesse de la déviation à l'aide de la formule qui suit:

$$\begin{aligned} \frac{d\delta}{dt} &= \frac{dX}{dt} \\ &= F(X) \\ &= F(\bar{X} + \delta) \end{aligned}$$

Nous utilisons à nouveau le théorème des accroissements finis (cf. chapitre "Fonctions d'une variable réelle") pour conclure que $F(\bar{X} + \delta) \approx F(\bar{X}) + F'(\bar{X})\delta$. Comme \bar{X} est un équilibre, il en découle que $F(\bar{X} + \delta) \approx F'(\bar{X})\delta$ et donc:

$$\frac{d\delta}{dt} \approx F'(\bar{X})\delta \quad (17)$$

Cette équation est résoluble et sa solution est : $\delta(t) = \delta(0) \exp(F'(\bar{X})t)$, donc si $F'(\bar{X})$ est négatif, la déviation tend vers 0 alors que si $F'(\bar{X})$ est positif, la déviation augmente avec le temps. Par conséquent, on dira que l'équilibre est stable si $F'(\bar{X}) < 0$. Notons qu'on peut raisonner sur l'équation précédente sans connaître la solution de manière explicite. En effet, l'équation donnant la dynamique de la déviation nous dit que si $F'(\bar{X})$ est positif et que δ est positif, alors $\frac{d\delta}{dt} > 0$ et donc δ augmente, alors que si δ est négatif, alors $\frac{d\delta}{dt} < 0$ et donc δ diminue. On en conclut que si $F'(\bar{X})$ est positif, δ ne peut pas tendre vers 0. Par contre, si $F'(\bar{X})$ est négatif et δ est positif, alors $\frac{d\delta}{dt} < 0$ et donc δ diminue, alors que si δ est négatif, alors $\frac{d\delta}{dt} > 0$ et donc δ augmente. On conclut que si $F'(\bar{X})$ est négatif, δ tend vers 0 lorsque le temps augmente. En résumé:

$$\text{L'équilibre } \bar{X} \text{ est stable} \iff F'(\bar{X}) < 0 \quad (18)$$

Dans l'exemple de la dynamique de population isolée avec un taux de croissance constant, $F(X) = rX$, pour appliquer le critère précédent, on calcule la dérivée de F ce qui donne $F'(X) = r$. L'équilibre $\bar{X} = 0$ est stable si $r < 0$, on retrouve ainsi le résultat et son interprétation obtenus dans la section précédente avec notre critère général.

3 Modèles à plusieurs variables d'état

Nous avons montré dans les sections précédentes quelques éléments permettant de construire et d'aborder l'étude d'un modèle mathématique décrivant la dynamique d'une grandeur appelée variable d'état. Dans la plupart des applications, les processus font intervenir plusieurs grandeurs (variables d'état) qui interagissent entre elles. Nous allons montrer dans cette section quelques éléments qui généralisent les sections précédentes et qui permettent d'aborder les modèles à plusieurs variables d'état.

3.1 Exemple de modèle linéaire

Nous commençons par donner un exemple de modèle à deux variables d'état. Nous considérons une population divisée en deux stades, les juvéniles et les adultes. Cette représentation permet de distinguer des détails de la population qui peuvent avoir une influence sur sa propre dynamique, contrairement aux exemples des sections précédentes, où tous les individus d'une population étaient considérés comme identiques. Notons $J(t)$ et $A(t)$ les densités respectives de juvéniles et d'adultes à l'instant t et proposons un modèle à temps continu fondé sur les hypothèses suivantes: le taux de passage v du stade juvénile au stade adulte est supposé constant, le taux de mortalité des juvéniles m_J est constant, le taux de mortalité des adultes m_A est constant, le taux de fécondité f est constant. Le modèle s'écrit:

$$\begin{aligned}\frac{dJ}{dt} &= -(m_J + v)J + fA \\ \frac{dA}{dt} &= vJ - m_A A\end{aligned}$$

Dans cet exemple, on constate que l'équation de chacune des variables dépend de la seconde variable, elles sont donc couplées dans un système appelé système d'équations différentielles ordinaires. De plus, ces équations différentielles sont, dans cet exemple, linéaire. Il est donc possible de le représenter sous forme matricielle. Pour ce faire, nous introduisons le vecteur X des variables d'état:

$$X = \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix}$$

Notons $\frac{dX}{dt}$ le vecteur des dérivées des variables d'état:

$$\frac{dX}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{dJ}{dt} \\ \frac{dA}{dt} \end{pmatrix}$$

Enfin, nous noterons M la matrice démographique:

$$M = \begin{pmatrix} -(m_J + v) & f \\ v & m_A \end{pmatrix}$$

Le modèle s'écrit alors:

$$\frac{dX}{dt} = MX$$

La matrice M est diagonalisable. Cela signifie qu'il existe une matrice de passage P et une matrice diagonale D avec

$$D = P^{-1}MP$$

Dans la base des vecteurs propres, notons U le vecteur d'état: $U = P^{-1}X$.
Il s'ensuit:

$$\begin{aligned}\frac{dU}{dt} &= P^{-1} \frac{dX}{dt} \\ &= P^{-1}MX \\ &= P^{-1}MPU \\ &= DU\end{aligned}$$

Si on pose $U = \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix}$ et $D = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$, le système précédent s'écrit:

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= \lambda_1 u_1 \\ \frac{du_2}{dt} &= \lambda_2 u_2\end{aligned}$$

D'où on déduit que $u_i(t) = C_i \exp(\lambda_i t)$. La connaissance de $U(t)$ permet de donner $X(t)$ puisque $X = PU$.

Nous pouvons par exemple nous demander si le nombre de juvéniles va augmenter où tendre vers 0 (disparition des individus), la question peut également se poser au niveau des adultes. La réponse à ces questions est donnée par le signe des valeurs propres: si celles-ci sont négatives, alors $u_i(t)$ tend vers 0 quand le temps t tend vers l'infini. Dans ce cas, $X(t) = PU(t)$ tend vers le vecteur $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$. Par contre, si l'une des valeurs propres est positive, alors l'un des $u_i(t)$ ne tend pas vers 0, donc le vecteur $X(t)$ ne tend pas vers $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$.

3.2 Modèles à temps discret

Généralisons ce type d'exemple dans le cadre des modèles à temps discrets. Les modèles sont en général non linéaire et la méthode ci-dessus ne s'applique pas. Dans ce cas, nous procédons comme dans les deux premières sections, en déterminant des solutions particulières appelées "équilibres" et analysons le comportement des solutions "proches" des ces solutions particulières en linéarisant le système.

Un modèle général à temps discret se met sous la forme suivante:

$$X_{t+1} = F(X_t)$$

où X_t est le vecteur d'état dans \mathbb{R}^n à l'instant t et F est une application de \mathbb{R}^n dans \mathbb{R}^n .

3.2.1 Modèles linéaires

Dans un premier temps, nous supposons que F est linéaire. Nous notons M sa matrice dans la base canonique de \mathbb{R}^n . Sous forme matricielle, le modèle précédent s'écrit:

$$X_{t+1} = M.X_t$$

Le vecteur nul est une solution qui ne varie pas au cours du temps pour ce système:

$$0 = M.0$$

Par ailleurs, on peut déduire:

$$X_t = M^t.X_0$$

Supposons que la matrice M soit diagonalisable. Dans ce cas, il existe une matrice de passage P vers une base de vecteurs propres et une matrice D diagonale telles que:

$$D = P^{-1}MP$$

Autrement dit:

$$M = PDP^{-1}$$

Cette égalité entraîne:

$$M^t = PD^tP^{-1}$$

Si le module des valeurs propres de la matrice M sont inférieurs à 1, alors D^t tend vers la matrice 0 quand t tend vers l'infini. En conclusion, X_t tend vers le vecteur 0, dont on a remarqué qu'il représentait une solution qui n'évoluait pas au cours du temps. On dit que 0 est un vecteur d'*équilibre* pour le modèle et si X_t tend vers 0 (ce qui est le cas si les valeurs propres de M sont de modules inférieurs à 1), alors on dit que 0 est un *équilibre stable*.

3.2.2 Notion d'équilibre

On appelle *équilibre* toute valeur \bar{X} du vecteur d'état X qui n'évolue pas au cours du temps. Autrement dit, si à un instant t le vecteur d'état prend la valeur \bar{X} alors il prend également cette valeur à l'instant $t + 1$ et donc à tout instant futur. Afin de déterminer les valeurs possibles d'équilibre, il faut déterminer un critère de calcul. On obtient donc l'expression suivante:

$$F(\bar{X}) = \bar{X}$$

Cette expression signifie que si on calcule la valeur du vecteur d'état au pas de temps $t + 1$ sachant qu'il vaut \bar{X} à l'instant t , alors on obtient à nouveau \bar{X} .

3.2.3 Notion de stabilité

La notion de *stabilité d'un équilibre* permet de savoir si une valeur du vecteur d'état proche de l'état d'équilibre va s'approcher de celui-ci ou au contraire s'en éloigner au cours du temps. De manière très grossière, on dira qu'un équilibre est *stable* si tout état voisin de l'équilibre tend à se rapprocher de celui-ci lorsque le temps passe.

Afin de donner un critère permettant de savoir si un équilibre est stable ou non, notons δ_0 le vecteur $X_0 - \bar{X}$. Cet écart mesure la différence entre le vecteur d'état initial et la position de l'équilibre \bar{X} . Cet écart varie au cours du temps et le modèle décrit cette variation comme suit:

$$\begin{aligned}\delta_{t+1} &= X_{t+1} - \bar{X} \\ &= F(X_t) - \bar{X} \\ &= F(\bar{X} + \delta_t) - \bar{X} \\ &\simeq F(\bar{X}) + DF(\bar{X})\delta_t - \bar{X} \\ &= DF(\bar{X})\delta_t\end{aligned}$$

La dynamique de l'écart entre le vecteur d'état et le vecteur d'équilibres, lorsque l'écart est faible, suit un modèle linéaire, dont la matrice est la matrice jacobienne $DF(\bar{X})$. Comme nous l'avons remarqué plus tôt, dans le cas des modèles linéaires, le vecteur $\delta = 0$ est un vecteur d'équilibre pour le modèle linéaire qu'on vient de construire et si les valeurs propres de $DF(\bar{X})$ sont toutes de modules inférieurs à 1 alors le vecteur δ_t tend vers le vecteur nul quand t tend vers l'infini. Dans ce cas, le vecteur X_t tend vers le vecteur \bar{X} . On en conclut le résultat suivant.

L'équilibre \bar{X} est stable si toutes les valeurs propres de $DF(\bar{X})$ sont de modules inférieurs à 1.

3.3 Modèles à temps continu

3.3.1 Notion d'équilibre

3.3.2 Notion de stabilité

3.4 Cas particulier des modèles à deux variables d'état