

Ecole CIMPA
Béjaïa, 07-18 Novembre 2021

Introduction aux systèmes dynamiques et à leurs applications en
dynamiques des populations et épidémiologie

Ali MOUSSAOUI

Université Abou Bekr Belkaid Tlemcen
Département de Mathématiques
moussaoui.ali@gmail.com

9 novembre 2021



Equations différentielles ordinaires

I désigne un intervalle de la forme $[t_0, T]$, $[t_0, T[$ ou $[t_0, \infty[$. On se donne une fonction f définie et continue sur \mathbb{R}^m à valeur dans \mathbb{R}^m , un élément x_0 de \mathbb{R}^m . et on cherche à trouver une fonction x continue et dérivable sur l'intervalle I ; à valeurs dans \mathbb{R}^m , telle que, pour tout $t \in I$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x(t)). \\ x(t_0) = x_0 \end{cases} \quad (1)$$

Si la fonction f dépend du temps, l'équation (1) est dite non-autonome. Au contraire, on dit que l'équation est autonome si la fonction f ne dépend pas explicitement du temps.

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (2)$$

Rappelons qu'un système d'ordre p de la forme

$$x^{(p)}(t) = \phi(x(t), x'(t), \dots, x^{p-1}(t)),$$

peut se ramener à un système du type (1) par la transformation

$$y_1(t) = x(t), y_2(t) = x'(t), \dots, y_p(t) = x^{p-1}(t).$$

Définition

Une trajectoire est l'ensemble des points $x(t)$, $t \geq t_0$, où x est une solution de (1).

Points d'équilibre, stabilité locale et portrait de phase quand $m = 1$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x(t)). \\ x(t_0) = x_0 \end{cases} \quad (3)$$

Nous nous intéressons aux états d'équilibre, définis par $f(x^*) = 0$.

Remarque

Le problème (3) avec condition initiale $x(t_0) = x^*$ admet la fonction $x(t) \equiv x^*$ comme solution.

Définissons une nouvelle variable locale $u(t) = x(t) - x^*$. si $u(t) \rightarrow 0$ alors $x(t) \rightarrow x^*$

$$\frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(x)$$

$$\frac{du}{dt} = f(x^*) + \frac{df}{dx}(x^*)(x - x^*) + o(x - x^*)$$

En utilisant la définition de l'équilibre, nous avons $f(x^*) = 0$, ce qui nous donne :

$$\frac{du}{dt} = \lambda^* u \quad \text{avec} \quad \lambda^* = \frac{df}{dx}(x^*)$$

elle admet comme solution

$$u(t) = u(0)\exp(\lambda^* t)$$

$$u(t) = u(0)\exp(\lambda^*t)$$

La stabilité du point d'équilibre est donc donné par le signe de λ^* .

- Si $\lambda^* < 0$, $\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t) = 0$ et par conséquent $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$, on dit que l'équilibre est **stable**.
- Si $\lambda^* > 0$, $u(t)$ tend vers $\pm\infty$ selon le signe de $u(0)$, et par conséquent, $x(t)$ s'éloigne de x^* , on dit que l'équilibre est **instable**



(a)



(b)

$n = 2$: Deux équations différentielles ordinaires

La forme générale d'un système de deux équations différentielles ordinaires autonomes est la suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = g(x, y). \end{cases} \quad (4)$$

On suppose que f et $g \in C^1$. Un point d'équilibre (x^*, y^*) est une solution du système algébrique :

$$\begin{cases} f(x^*, y^*) = 0, \\ g(x^*, y^*) = 0. \end{cases} \quad (5)$$

Soient $(u(t), v(t))$ les coordonnées locales au voisinage d'un point d'équilibre donné (x^*, y^*) :

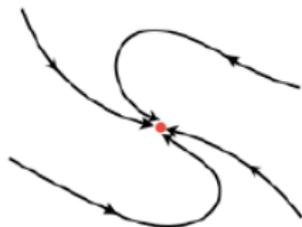
$$\begin{aligned} u(t) &= x(t) - x^*, \\ v(t) &= y(t) - y^*. \end{aligned}$$

Le système d'équations qui gouverne les variables (u, v) en faisant une approximation du premier ordre au voisinage de l'équilibre est donné par :

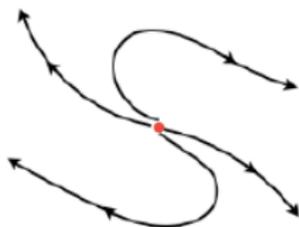
$$\begin{pmatrix} \frac{du}{dt} \\ \frac{dv}{dt} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \quad (6)$$

avec

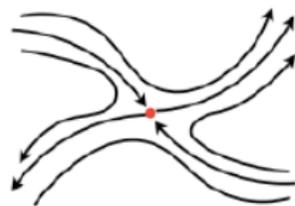
$$J = \begin{pmatrix} \frac{df}{dx}(x^*, y^*) & \frac{df}{dy}(x^*, y^*) \\ \frac{dg}{dx}(x^*, y^*) & \frac{dg}{dy}(x^*, y^*) \end{pmatrix} \quad (7)$$



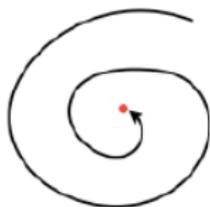
Nœud stable
 $\lambda_1 < 0 \quad \lambda_2 < 0 \quad \lambda_1 \neq \lambda_2$



Nœud instable
 $\lambda_1 > 0 \quad \lambda_2 > 0 \quad \lambda_1 \neq \lambda_2$



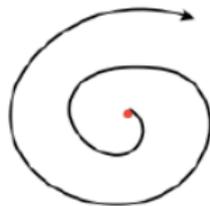
Col
 $\lambda_1 \times \lambda_2 < 0$



Foyer stable
 $\lambda_1 = \lambda + i\omega \quad \lambda_2 = \lambda + i\omega \quad \lambda < 0$



Centre
 $\lambda_1 = i\omega \quad \lambda_2 = -i\omega$



Foyer instable
 $\lambda_1 = \lambda + i\omega \quad \lambda_2 = \lambda - i\omega \quad \lambda > 0$

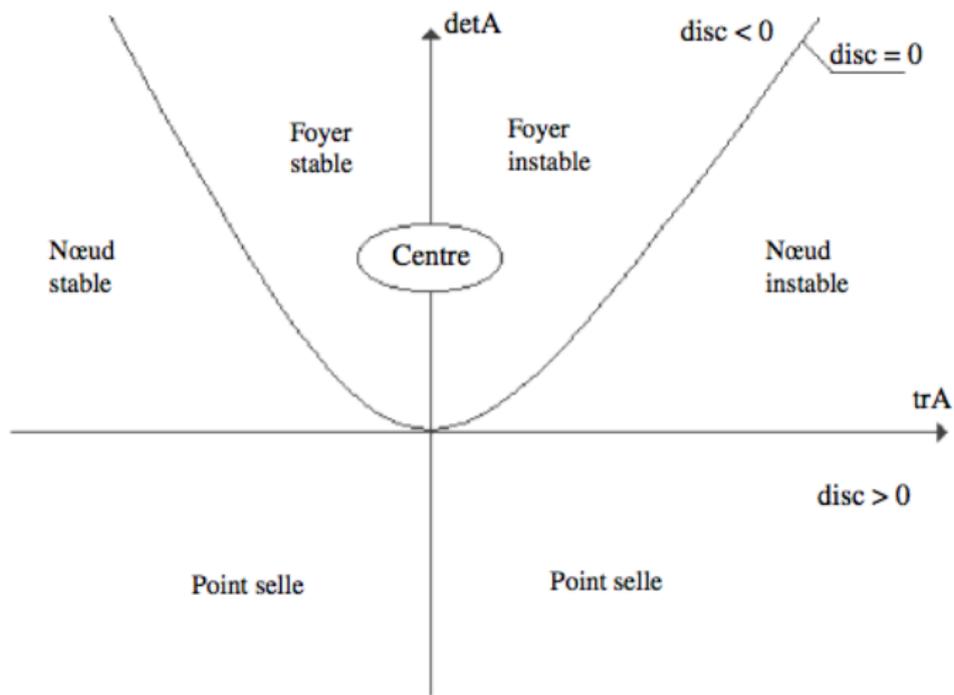


FIGURE – Typologie des systèmes planaires en dimension 2 en fonction de la trace et du déterminant de la matrice A , ici $\text{disc} = (\text{trace}(A))^2 - 4\det(A)$

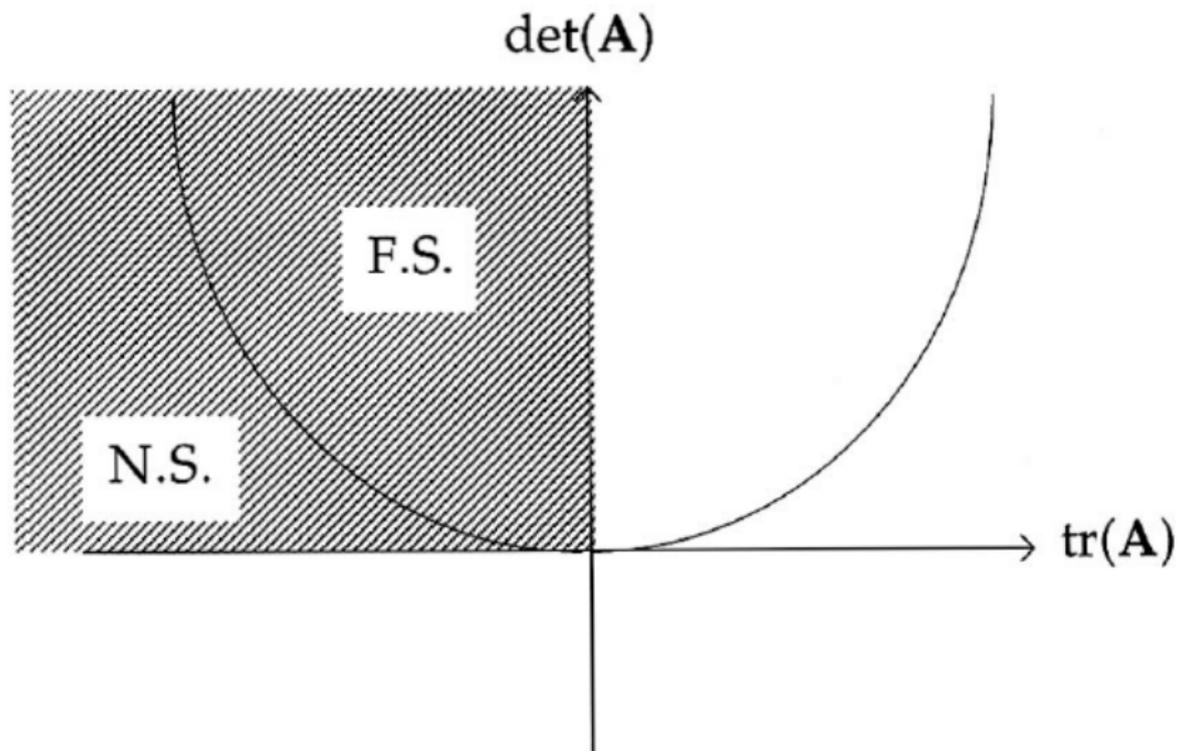


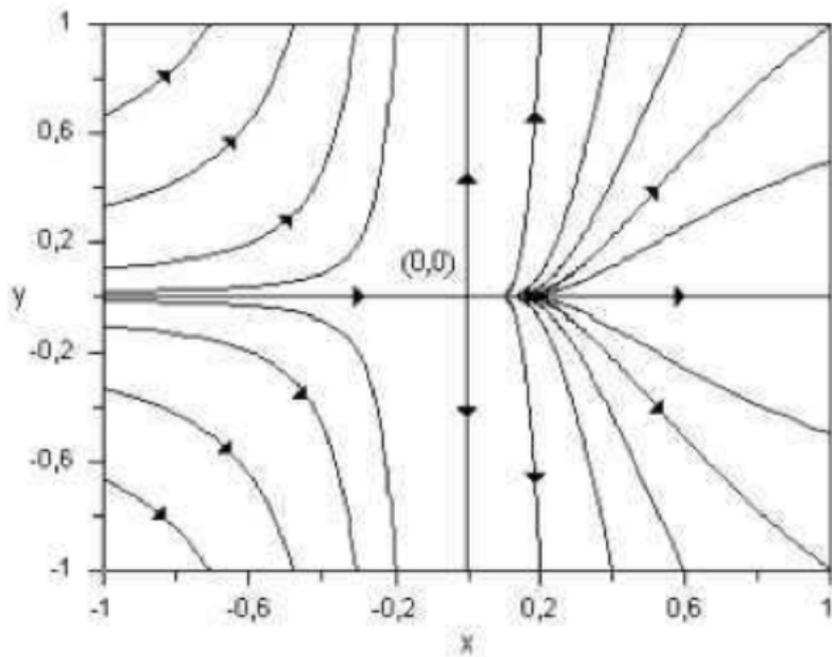
FIGURE – Condition de stabilité locale

Etude des systèmes dynamiques en temps continu

Considérons le système suivant :

$$\dot{x} = x^2$$

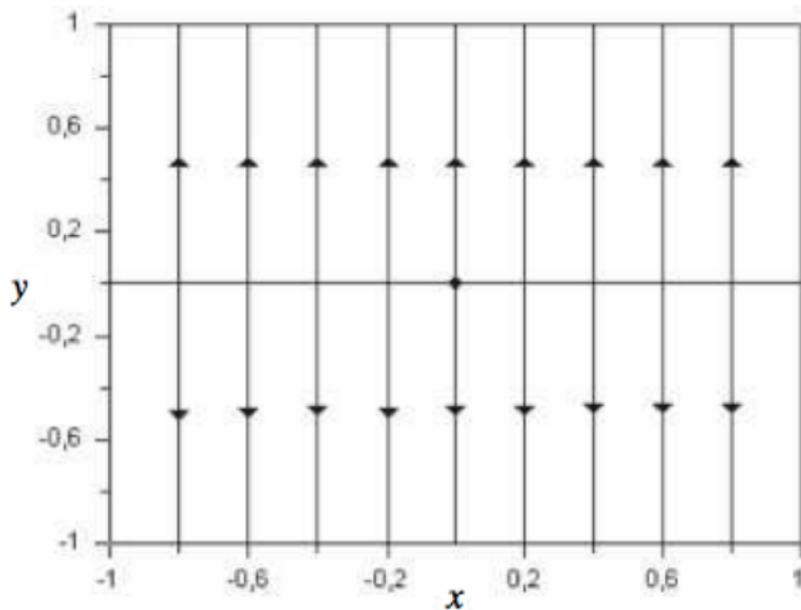
$$\dot{y} = y$$



Etude des systèmes dynamiques en temps continu

Le système linéarisé

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \quad (8)$$



Linéarisation : du linéaire au non linéaire

l'équilibre peut être étudié par linéarisation si la partie réelle des valeurs propres n'est pas nulle : l'équilibre est dit **hyperbolique**

Si pour un équilibre la linéarisation donne une valeur propre de partie réelle nulle, l'équilibre est dit **non hyperbolique** et l'espace propre associé à ces valeurs propres est appelé variété centrale.

Théorème de linéarisation

Soit un système dynamique non linéaire défini sur un ouvert $U \subset \mathbb{R}^2$ et admettant un unique équilibre en $0 \in U$. Les portraits de phase du système non linéaire et de son système linéarisé au voisinage de l'équilibre sont topologiquement équivalents si l'équilibre est hyperbolique.

$n > 2$: Critère de Routh-Hurwitz

$$\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n), \quad i \in [1, n]$$

Un point d'équilibre $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ est défini par le système algébrique suivant :

$$\dot{x}_i = f_i(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) = 0, \quad i \in [1, n]$$

$$\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0.$$

Considérons les n déterminants suivants :

$$\begin{aligned} H_1 &= a_1, \\ H_2 &= \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix}, \\ H_3 &= \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ 1 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_3 \end{vmatrix}, \\ H_k &= \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \dots & \dots \\ 1 & a_2 & a_4 & \dots & \dots \\ 0 & a_1 & a_3 & \dots & \dots \\ 0 & 1 & a_2 & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & a_k \end{vmatrix}, \end{aligned}$$

avec $k \in [1, n]$. Dans le cas de dimension n , tous les a_j avec $j > n$ sont pris égaux à zéro. Nous avons le résultat suivant :

L'équilibre est asymptotiquement stable $\Leftrightarrow \forall k \in [1, n], H_k > 0$.

Fonction de Lyapunov

On considère le système autonome

$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

défini sur un domaine D de \mathbb{R}^n . $f \in C^1$

$V : U \rightarrow \mathbb{R}$ avec $U \subset D$ et $V \in C^1$.

On note par $\dot{V}(x)$, le produit scalaire du gradient :

$$\frac{\partial V}{\partial x} = \left(\frac{\partial V}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial V}{\partial x_n} \right)$$

de V et du champ de vecteurs f :

$$\dot{V}(x) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial x_i}(x) f_i(x)$$

On appelle $\dot{V}(x)$ la dérivée de la fonction V dans la direction du champs de vecteur f

Cette dérivée est appelée aussi la dérivée de Lie de V le long de f et se note $L_f V$

Fonction de Lyapunov

On considère le système autonome

$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

défini sur un domaine D de \mathbb{R}^n . $f \in C^1$

$V : U \rightarrow \mathbb{R}$ avec $U \subset D$ et $V \in C^1$.

On note par $\dot{V}(x)$, le produit scalaire du gradient :

$$\frac{\partial V}{\partial x} = \left(\frac{\partial V}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial V}{\partial x_n} \right)$$

de V et du champ de vecteurs f :

$$\dot{V}(x) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial x_i}(x) f_i(x)$$

On appelle $\dot{V}(x)$ la dérivée de la fonction V dans la direction du champs de vecteur f

Cette dérivée est appelée aussi la dérivée de Lie de V le long de f et se note $L_f V$

Théorème de stabilité de Lyapunov :

Théorème

Soit $x^* \in D$ un point d'équilibre de système $\frac{dx}{dt} = f(x)$ et soit V une fonction définie sur un voisinage U de x^* , admettant des dérivées partielles continues et telle que :

1) $V(x^*) = 0$ et $V(x) > 0$ si $x \neq x^*$;

2) $\dot{V}(x) \leq 0$ si $x \neq x^*$;

alors x^* est stable. Si de plus on a :

3) $\dot{V}(x) < 0$ si $x \neq x^*$ alors x^* est LAS.

Si de plus on a $\|V(x)\| \rightarrow +\infty$ lorsque x tend vers le bord de U , alors x^* est GAS dans U .

Cycle limite

Définition

Un cycle limite est une trajectoire fermée isolée, au moins d'un côté.

Un cycle limite attractif (resp. répulsif) est une trajectoire fermée (donc une solution périodique) vers laquelle tendent (resp. de laquelle s'éloignent), lorsque t tend vers ∞ , les trajectoires voisines. Les cycles limites sont aussi des séparatrices : ils séparent des régions où les trajectoires ont des comportements différents.

Remarque : Par définition, un cycle limite est isolé de toute autre trajectoire, ce qui implique que les centres ne sont pas des cycles limites.

Théorème de Poincaré-Bendixson

Théorème

Si D un domaine borné attractant du plan, Une orbite sur la sphère ne peut avoir que trois destinées :

- 1. soit elle aboutit à un point d'équilibre.*
- 2. soit elle s'enroule asymptotiquement autour d'une orbite périodique isolée (cycle limite).*
- 3. soit un ensemble constitué de la réunion de points d'équilibres et d'orbites régulières qui les joignent (hétérocline ou homoclines)*

Critère négatif de Bendixson

Soit un système dynamique donné de $\dim=2$. Soit D une région simplement connexe. Si la quantité

$$\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$$

est de signe constant sur D , alors il n'existe pas de cycle limite entièrement contenu dans D .

Critère négatif de Dulac

Soit un système dynamique donné de $\dim=2$. Soit D une région simplement connexe. Soit $B(x, y)$ une fonction strictement positive, continue et différentiable quelconque sur D , si la quantité

$$\frac{\partial(Bf)}{\partial x} + \frac{\partial(Bg)}{\partial y}$$

est de signe constant sur D , alors il n'existe pas de cycle limite entièrement contenu dans D .

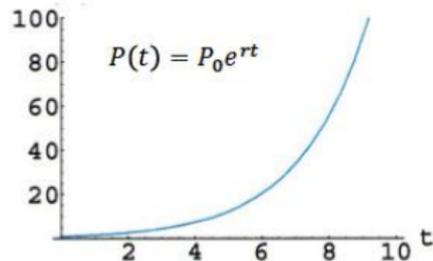
Applications en dynamique des populations

$P(t)$ l'effectif de la population à l'instant t

$$\frac{dP}{dt} = \text{Naissance} - \text{Décès} + \text{Migration}$$

R. Malthus 1798

$$\frac{dP}{dt} = rP$$



$$r = n - m$$

Essai sur le principe de population (1798)

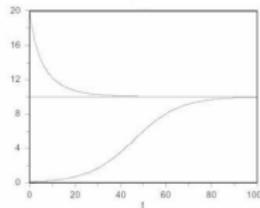
Modèle de croissance logistique : Modèle de Verhulst, 1832

$$\frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

avec $r > 0$ et $K > 0$



FIGURE – Verhulst(1804-1849)



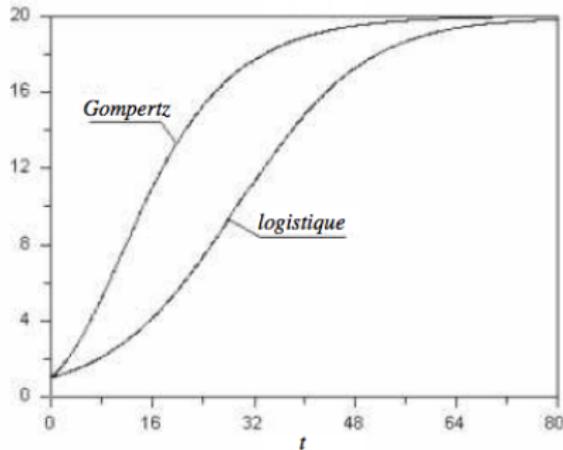
L'équation de Gompertz

L'équation de croissance de Gompertz s'écrit de la manière suivante :

$$\frac{dP}{dt} = rP \ln\left(\frac{K}{P}\right) = f(P)$$

La dérivée de la fonction $f(P)$ s'écrit dans ce cas :

$$\frac{df}{dP} = r\left(\ln\left(\frac{K}{P}\right) - 1\right),$$



Comparaison des chroniques des solutions de l'équation logistique et de l'équation de Gompertz avec les mêmes valeurs de $r = 0.1$ et de $K = 20$.

L'équation de Gompertz a une croissance plus rapide que la logistique.

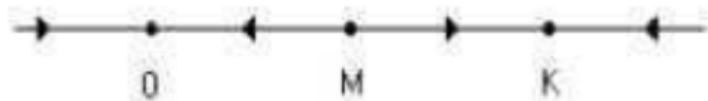
Modèle de croissance avec effet Allee

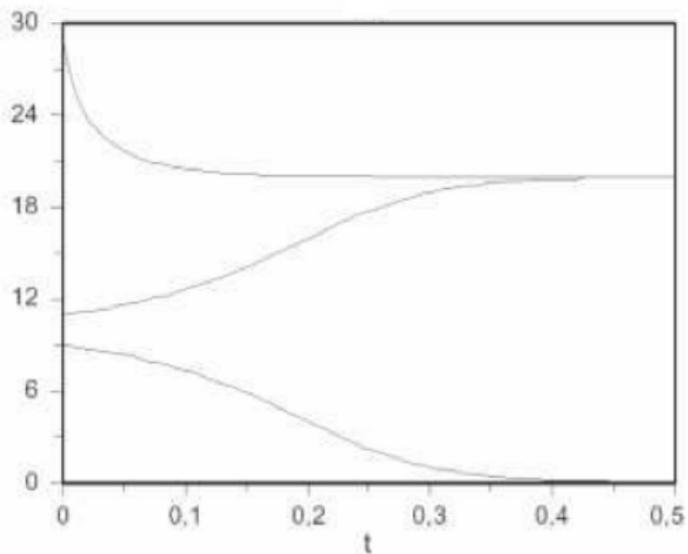
$$\frac{dP}{dt} = rP(P - M)(K - P) = f(P), \quad \text{avec } 0 < M < K.$$

Cette équation admet trois points d'équilibre, l'origine, M et K . La dérivée de la fonction $f(P)$ est la suivante :

$$\frac{df}{dP} = r(-3P^2 + 2(M + K)P - MK).$$

À l'origine, cette dérivée vaut $-rMK < 0$. Elle prend les valeurs $rM(K - M) > 0$ en M et $rK(M - K) < 0$ en K . En conséquence, l'origine et K sont stables alors que l'équilibre intermédiaire M est instable.





Il correspond à des populations qui ne sont viables qu'à partir d'un certain seuil limite en effectif.

Dynamique d'une population exploitée

Pour simplifier, nous allons supposer qu'en absence d'exploitation, la population obéit à l'équation logistique avec un taux de croissance r et une capacité limite K .

L'exploitation de la population, par pêche ou par chasse par exemple, conduit à ajouter un terme négatif dans l'équation. Ce terme correspond à l'effectif prélevé par unité de temps par l'exploitation. Nous allons traiter deux cas possibles.

a) Exploitation à effort constant

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex$$

où $E > 0$ est l'effort d'exploitation, par exemple l'effort de pêche.

$$\frac{dx}{dt} = \rho x\left(1 - \frac{x}{\Psi}\right)$$

avec $\rho = r - E$, et $\Psi = K\left(1 - \frac{E}{r}\right)$

On retrouve donc un modèle de type logistique et deux cas sont possibles :

* $\rho < 0$, c'est-à-dire $E > r$. Le seul équilibre non négatif est l'origine, qui est stable. L'effort est supérieur au taux de croissance intrinsèque de la population. Tous les termes de l'équation sont négatifs. La population est surexploitée et disparaît.

* $\rho > 0$, c'est-à-dire $E < r$. Il y a deux équilibres, l'origine et $\Psi > 0$. L'origine est instable mais $\Psi < K$ est stable. Dans ce cas, l'équation est équivalente à une équation logistique dont l'équilibre Ψ est bien sûr inférieur à l'équilibre K obtenu en l'absence d'exploitation.

Dynamique d'une population exploitée

Pour simplifier, nous allons supposer qu'en absence d'exploitation, la population obéit à l'équation logistique avec un taux de croissance r et une capacité limite K .

L'exploitation de la population, par pêche ou par chasse par exemple, conduit à ajouter un terme négatif dans l'équation. Ce terme correspond à l'effectif prélevé par unité de temps par l'exploitation. Nous allons traiter deux cas possibles.

a) Exploitation à effort constant

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex$$

où $E > 0$ est l'effort d'exploitation, par exemple l'effort de pêche.

$$\frac{dx}{dt} = \rho x\left(1 - \frac{x}{\Psi}\right)$$

avec $\rho = r - E$, et $\Psi = K\left(1 - \frac{E}{r}\right)$

On retrouve donc un modèle de type logistique et deux cas sont possibles :

* $\rho < 0$, c'est-à-dire $E > r$. Le seul équilibre non négatif est l'origine, qui est stable. L'effort est supérieur au taux de croissance intrinsèque de la population. Tous les termes de l'équation sont négatifs. La population est surexploitée et disparaît.

* $\rho > 0$, c'est-à-dire $E < r$. Il y a deux équilibres, l'origine et $\Psi > 0$. L'origine est instable mais $\Psi < K$ est stable. Dans ce cas, l'équation est équivalente à une équation logistique dont l'équilibre Ψ est bien sûr inférieur à l'équilibre K obtenu en l'absence d'exploitation.

Dynamique d'une population exploitée

Pour simplifier, nous allons supposer qu'en absence d'exploitation, la population obéit à l'équation logistique avec un taux de croissance r et une capacité limite K .

L'exploitation de la population, par pêche ou par chasse par exemple, conduit à ajouter un terme négatif dans l'équation. Ce terme correspond à l'effectif prélevé par unité de temps par l'exploitation. Nous allons traiter deux cas possibles.

a) Exploitation à effort constant

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex$$

où $E > 0$ est l'effort d'exploitation, par exemple l'effort de pêche.

$$\frac{dx}{dt} = \rho x\left(1 - \frac{x}{\Psi}\right)$$

avec $\rho = r - E$, et $\Psi = K\left(1 - \frac{E}{r}\right)$

On retrouve donc un modèle de type logistique et deux cas sont possibles :

* $\rho < 0$, c'est-à-dire $E > r$. Le seul équilibre non négatif est l'origine, qui est stable. L'effort est supérieur au taux de croissance intrinsèque de la population. Tous les termes de l'équation sont négatifs. La population est surexploitée et disparaît.

* $\rho > 0$, c'est-à-dire $E < r$. Il y a deux équilibres, l'origine et $\Psi > 0$. L'origine est instable mais $\Psi < K$ est stable. Dans ce cas, l'équation est équivalente à une équation logistique dont l'équilibre Ψ est bien sûr inférieur à l'équilibre K obtenu en l'absence d'exploitation.

Dynamique d'une population exploitée

Pour simplifier, nous allons supposer qu'en absence d'exploitation, la population obéit à l'équation logistique avec un taux de croissance r et une capacité limite K .

L'exploitation de la population, par pêche ou par chasse par exemple, conduit à ajouter un terme négatif dans l'équation. Ce terme correspond à l'effectif prélevé par unité de temps par l'exploitation. Nous allons traiter deux cas possibles.

a) Exploitation à effort constant

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex$$

où $E > 0$ est l'effort d'exploitation, par exemple l'effort de pêche.

$$\frac{dx}{dt} = \rho x\left(1 - \frac{x}{\Psi}\right)$$

avec $\rho = r - E$, et $\Psi = K\left(1 - \frac{E}{r}\right)$

On retrouve donc un modèle de type logistique et deux cas sont possibles :

* $\rho < 0$, c'est-à-dire $E > r$. Le seul équilibre non négatif est l'origine, qui est stable. L'effort est supérieur au taux de croissance intrinsèque de la population. Tous les termes de l'équation sont négatifs. La population est surexploitée et disparaît.

* $\rho > 0$, c'est-à-dire $E < r$. Il y a deux équilibres, l'origine et $\Psi > 0$. L'origine est instable mais $\Psi < K$ est stable. Dans ce cas, l'équation est équivalente à une équation logistique dont l'équilibre Ψ est bien sûr inférieur à l'équilibre K obtenu en l'absence d'exploitation.

Il est usuel de rechercher la condition optimale d'exploitation, c'est-à-dire la valeur de E qui maximise la capture à l'équilibre $Y(E) = E\Psi = EK(1 - \frac{E}{r})$. Il est donc donné par l'expression suivante : $E_{opt} = \frac{r}{2}$. La capture optimale est alors donnée par la valeur suivante :

$$Y(E_{opt}) = \frac{rK}{4}$$

Exploitation à prélèvement constant

Une autre hypothèse consiste à effectuer un prélèvement constant par unité de temps, ce qui correspond à la notion de quota :

$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{K}) - Q = f(x, Q)$$

où $Q > 0$, est le quota par unité de temps. Les points d'équilibre sont solutions de l'équation du second degré suivante :

$$rx^2 - rKx + KQ = 0.$$

Deux cas peuvent se produire :

Il est usuel de rechercher la condition optimale d'exploitation, c'est-à-dire la valeur de E qui maximise la capture à l'équilibre $Y(E) = E\Psi = EK(1 - \frac{E}{r})$. Il est donc donné par l'expression suivante : $E_{opt} = \frac{r}{2}$. La capture optimale est alors donnée par la valeur suivante :

$$Y(E_{opt}) = \frac{rK}{4}$$

Exploitation à prélèvement constant

Une autre hypothèse consiste à effectuer un prélèvement constant par unité de temps, ce qui correspond à la notion de quota :

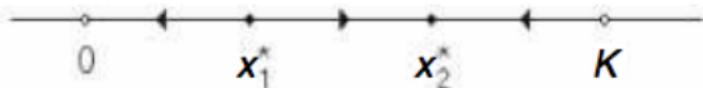
$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{K}) - Q = f(x, Q)$$

où $Q > 0$, est le quota par unité de temps. Les points d'équilibre sont solutions de l'équation du second degré suivante :

$$rx^2 - rKx + KQ = 0.$$

Deux cas peuvent se produire :

- $Q > rK$, le discriminant est négatif. Il n'y a aucun équilibre, $\frac{dx}{dt} < 0$ et donc la population est surexploitée et va à l'extinction.
- $Q < rK$, dans ce cas il apparaît deux points d'équilibre strictement positifs $x_1^* < x_2^*$ dont le premier est instable et le second stable. De cette manière, on voit que l'exploitation par quota induit un effet de type "Allee".



En conclusion, ces deux modèles très simples d'exploitation d'une population suggèrent qu'il serait préférable de procéder à un prélèvement par effort constant plutôt que par quota pour éviter l'induction d'un effet de type « Allee » qui pourrait provoquer l'extinction de la population si celle-ci passe au-dessous d'un certain seuil.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + h(x, y)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(y) + k(x, y)$$

On choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right).$$

Si la population d'effectif y est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant m , on choisira : $g(y) = -my$.

Plusieurs cas sont possibles :

$(-, -)$: chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

$(+, -)$ ou $(-, +)$: une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

$(+, +)$: chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type $(0, +)$, $(+, 0)$ ou $(0, -)$, $(-, 0)$ habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

Modèle de Lotka-Volterra



FIGURE – Lotka (1880–1949)

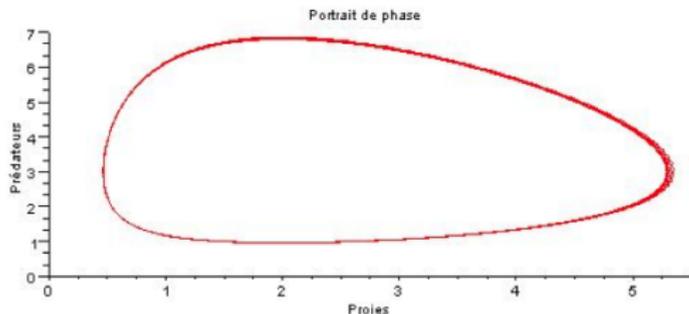
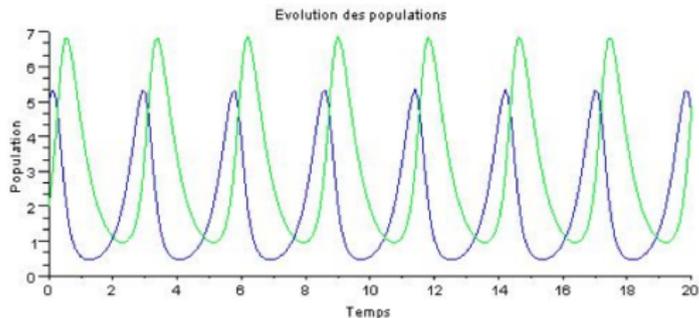


FIGURE – Volterra (1860–1940)

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy$$

1. La trajectoire tourne autour du point d'équilibre $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ dans le sens inverse des aiguilles d'une montre.
2. Près de ce point d'équilibre, le système suit de petite oscillations de période $\frac{2\pi}{\sqrt{ac}}$.
3. Les valeurs moyennes coïncident avec celles d'équilibre.



Influence de la pêche

Nous pouvons maintenant revenir au problème initial posé par D'Ancona à Volterra et voir ce que répond le modèle.

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy - Ex$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy - Ey$$

$$x^* = \frac{c+E}{d}; \quad y^* = \frac{a-E}{b};$$

Applications en épidémiologie

Bernoulli et la Variole, 1760

Au *XVIII^e*, Daniel Bernoulli a utilisé le calcul inféinitésimal et le calcul des probabilité pour étudier l'inoculation de la variole permettrait d'augmenter l'espérance de vie.

$$\frac{dS}{dx} = -qS - m(x)S$$
$$\frac{dR}{dx} = q(1-p)S - m(x)R$$



FIGURE – Daniel Bernoulli 1700-1782

$P(x) = S(x) + R(x)$: le nombre total d'individus qui sont encore en vie à l'âge x

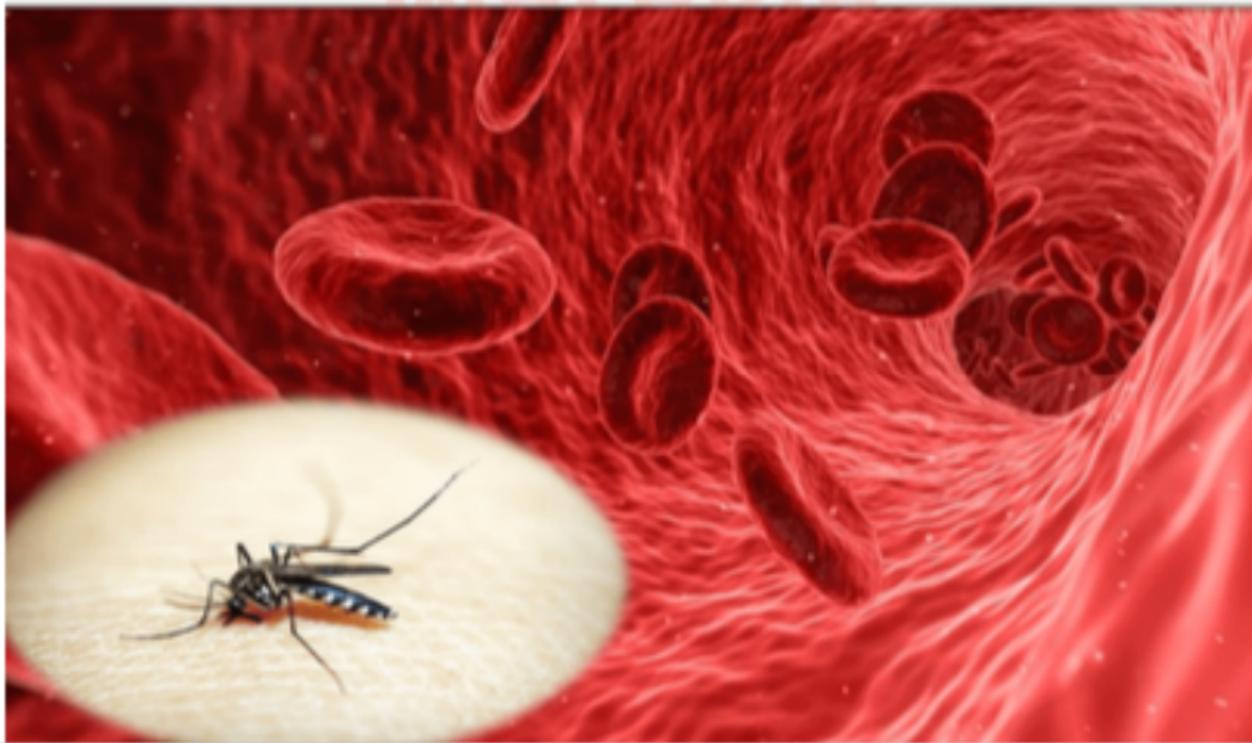
Ross et le Paludisme, 1902

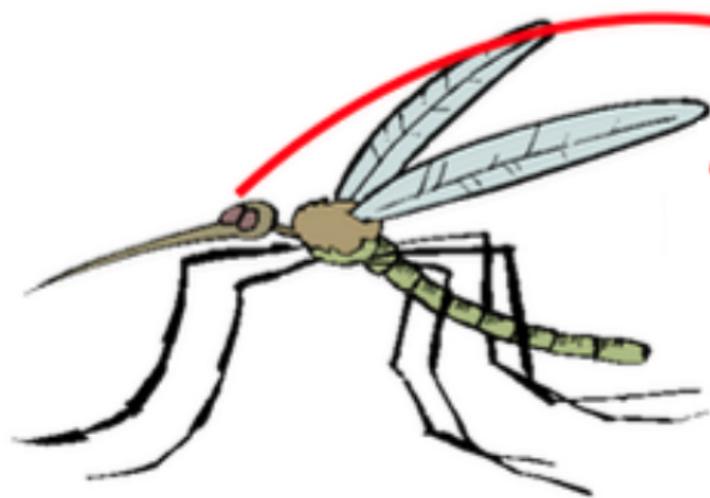
$$\frac{dI}{dt} = bp'i \frac{N - I}{N} - aI$$
$$\frac{di}{dt} = bp(n - i) \frac{I}{N} - mi$$



FIGURE – Ronald Ross 1857-1932

MALARIA





Anophèle

Piqûre



Homme

$$\frac{dI}{dt} = bp'i \frac{N - I}{N} - aI$$
$$\frac{di}{dt} = bp(n - i) \frac{I}{N} - mi$$

$$\mathcal{R}_0 = \frac{b^2 pp' n}{amN}$$
$$n^* = \frac{amN}{b^2 pp'}$$

($dI/dt = 0$ et $di/dt = 0$)

- il y a toujours l'équilibre avec $I = 0$ et $i = 0$, qui correspond à l'absence de malaria.
- $I > 0$, $i > 0$,

$$I = N \frac{1 - amN/(b^2 pp' n)}{1 + aN/(bp'n)} \quad i = n \frac{1 - amN/(b^2 pp' n)}{1 + m/(bp)}$$



FIGURE – Ronald Ross 1857-1932

Kermack, McKendrick, 1927

Dans sa correspondance avec McKendrick, Ross énonce clairement son désir d'établir la loi générales des épidémies.

En 1911 Ross écrit une lettre à McKendrick : We shall end by establishing a new science. But first let you and me unlock the door and then anybody can go in who likes.

c : fréquence des contacts

p : probabilité de transmission

g : vitesse de guérison

$$\frac{dS}{dt} = -cpS \frac{I}{N}$$

$$\frac{dI}{dt} = cpS \frac{I}{N} - gI$$

$$\frac{dR}{dt} = gI$$

$$S(0) = s, I(0) = i, R(0) = 0$$

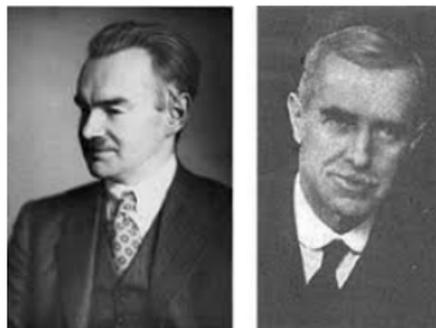


FIGURE – W.O Kermack et A. G. McKendrick

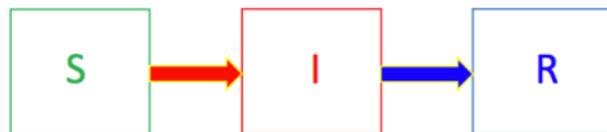


FIGURE – Etats possibles : susceptible (S), infecté (I), immunisé (R).

Propriété du modèle SIR

- $S(t) + I(t) + R(t) = N$.
- $S(t) \geq 0, I(t) \geq 0, R(t) \geq 0$
- Quand $t \rightarrow +\infty$ $S(t) \searrow S_\infty > 0, I(t) \rightarrow 0$ et $R(t) \nearrow R_\infty < N$;
- De plus, ce système a l'avantage d'avoir une intégrale première, et donc ça nous permet d'avoir une équation pour la taille finale de l'épidémie.

Nombre de reproduction de base : \mathcal{R}_0

\mathcal{R}_0 est le nombre moyen de cas secondaire infectés par chaque nouveau cas.

- Si $\mathcal{R}_0 > 1$, un malade va contaminer plus d'une personne et l'épidémie va progresser.
- Si $\mathcal{R}_0 < 1$, les malades contaminent moins de personnes et l'épidémie régresse, voire disparaît.

$$\mathcal{R}_0 = c \times p \times \frac{1}{g} = \frac{cp}{g}$$

$$\mathcal{R}_0 = 20 \times 0.1 \times 1 = 2$$



Diekmann O., Heesterbeek J.A.P., Metz J.A.J. On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations. *Journal of Mathematical Biology*. 1990 ;28(4) :365–382.



van den Driessche P., Watmough J. Reproduction numbers and sub-threshold endemic equilibria for compartmental models of disease transmission. *Mathematical Biosciences*. 2002 ;180 :29–48.

L'objectif est de faire baisser le \mathcal{R}_0 au dessous de 1

$$\mathcal{R}_0 = c \times p \times 1/g,$$

c = nombre de "contact" par jour

p = probabilité de transmission à un "contact"

$1/g$ = durée (nombre de jours) de la période d'infection

Les mesures de prévention visent à réduire \mathcal{R}_0 en réduisant

- c : limiter les contacts, confinement...
- p : laver les mains, masques, distanciation sociale, vaccin (s'il existe)...
- $1/g$: tester massivement, isolation des infectés, consultation, médicaments,...

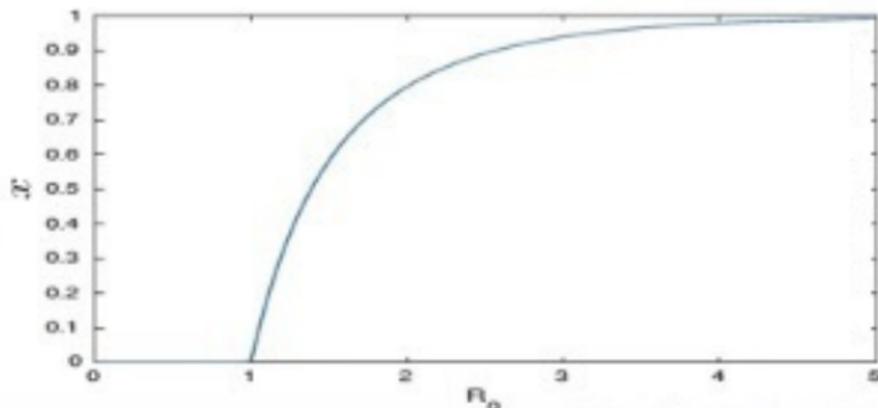
Taille finale de l'épidémie

La fraction finale de la population atteinte par l'épidémie ($x = \frac{R_\infty}{N}$) satisfait

$$1 - x = e^{-\mathcal{R}_0 x}$$

\mathcal{R}_0	1.5	2	2.5	3
x	58%	79%	89%	94%

TABLE – Taille finale de l'épidémie en fonction de \mathcal{R}_0 .



Vaccination

- La connaissance de \mathcal{R}_0 permet d'estimer le nombre minimal de doses de vaccins nécessaires pour parvenir à une immunité collective.
- Quelle proportion minimale d'une population faut-il vacciner pour empêcher le déclenchement ou la persistance d'une épidémie ?

Initialement $S(0) = 1$. Supposons qu'une fraction p de la population soit vaccinée. Alors la nouvelle proportion de personnes susceptibles est $(1 - p)$ et le nombre moyen de personnes qu'une personne contagieuse peut infecter vaut

$$\mathcal{R}_c = (1 - p)\mathcal{R}_0$$

Pour empêcher la propagation de l'épidémie il faut vacciner la fraction

$$p^* = 1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0}$$

de la population totale.

-  F. Brauer, C. Castillo-Chavez. Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology, Springer, 2012.
-  N. Bacaër. Histoires de mathématiques et de populations, Éditions Cassini, Paris, 2009.
-  P. Auger, C. Lett, J.C. Poggiale. Modélisation mathématique en écologie-2e éd. : Cours et exercices corrigés. Dunod.2015.