

2012



DURECU Guillaume,
BELLUOT Vincent,
TINELLI Xavier

[PROJET DIFFERENCIE]

Il s'agit d'étudier la dynamique des populations et de coder notre propre système avec des prédateurs.

Table des matières

Présentation du problème.....	3
Modèle de Malthus.....	4
Modèle de Verhulst.....	5
Modèle de Lokta-Volterra.....	7
Equation de Fisher.....	14
Modèle logistique chaotique.....	15
Diagramme de Feigenbaum.....	19
Modèle de Leslie.....	22
Modèle de Capture Optimale de Scheafer.....	24
Taux de croissance avec la température.....	26
Conclusion.....	27

Présentation du

Problème

La dynamique des populations s'intéresse au développement numérique de toutes les populations d'êtres vivants, et plus particulièrement de celles des animaux sexués. Les répartitions de poids, la composition par âge des individus, l'environnement, la biologie des groupes, et les processus qui influent sur ces changements font également partie de son champ d'études. Ces études ont pour but, outre de prévoir les accroissements ou diminutions des populations, de comprendre les influences environnementales sur les effectifs des populations. Des études sur ces sujets sont incontournables par exemple pour la gestion de la pêche, la gestion cynégétique, le management des zones protégées, le contrôle des populations d'animaux dits nuisibles.

Notre travail va se décomposer en plusieurs parties.

Premièrement, nous allons étudier les différents modèles fondamentaux de la dynamique des populations, à comprendre leur intérêt et leurs limites. Traditionnellement, la dynamique des populations utilise des modèles d'équations mathématiques appelées les systèmes dynamiques : il s'agit d'un ensemble de variables dont l'évolution temporelle est gouvernée par des relations différentielles. Nous allons donc étudier plusieurs systèmes dont :

1. La croissance exponentielle (ou modèle de Maltus)
2. Le modèle de Verhulst
3. Le modèle de Lotka-Volterra
4. L'équation de Fisher

Contrairement aux modèles analytiques que l'on vient de citer qui gèrent le développement numérique d'une population dans son ensemble, les modèles individu-centré modélisent chaque individu et ses traits. Il s'agit donc de « modèle multi-agent » où chaque créature est représentée individuellement.

Deuxièmement, nous allons étudier la modélisation individu-centrée, à appréhender la notion d'agent et multi-agent, et à étudier quelques modèles classiques de la littérature. Ensuite, nous allons concevoir et implémenter notre propre modèle individu-centrée, en C++, sous forme d'un « écosystème artificiel ». Dans cette application, l'utilisateur aura la possibilité de créer et paramétrer un environnement en 2D, et de définir l'apparition d'un ou de plusieurs types de nourriture et de créature. Les créatures effectuent un véritable cycle de vie, c'est-à-dire qu'ils se déplacent dans l'environnement, mangent (broutent ou chassent), se reproduisent et meurent.

Enfin, nous allons étudier ce qui se passe dans notre écosystème artificiel.

Modèle de Malthus

Le modèle de Malthus (ou croissance exponentielle) est un modèle qui dit que la croissance en valeur absolue de la population est proportionnelle à la population existante, c'est-à-dire lorsque le taux de croissance est constant.

1. Principe

On exprime souvent la croissance sous forme d'un pourcentage. Par exemple, une croissance de 10% par an signifie que la population est multipliée par 1.1 chaque année. Ainsi, pour une population initiale de 1000 individus :

- Au bout d'un an, elle passe à 1100 individus (1000×1.1)
- Au bout de deux ans, elle passe à 1210 individus ($1000 \times 1.1 \times 1.1$)
- ...
- Au bout de 7 ans, elle a quasiment doublé ($1000 \times 1.1^7 = 1948,7...$)

Ainsi, la formule générale est $Pop_n = Pop_0 \times croissance^n$.

En mathématique, la croissance exponentielle s'exprime :

- Pour un phénomène discret (on prend des mesures à intervalle régulier) sous forme d'une suite géométrique
- Pour un phénomène continu (on essaie de calculer ce qui se passe entre deux mesures consécutives) sous forme d'une fonction exponentielle.

On suppose qu'il n'y a pas de migration de la population et que les taux de naissance et de décès sont proportionnels à l'effectif $N(t)$.

L'équation suivant se nomme la loi d'évolution « malthusienne » :

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N, \quad b, d > 0$$

La solution de cette équation différentielle est la suivante :

$$N(t) = N_0 e^{(b-d)t}$$

2. Propriétés

Prenons la solution de la loi d'évolution « malthusienne ».

Si $b > d$, il y a croissance exponentielle de la population.

Si $b < d$, il y a décroissance exponentielle de la population qui tend vers une extinction.

Pas d'équilibre, sauf si $b = d$.

Un des défauts de ce modèle est qu'il ne tient pas compte de la capacité du milieu à soutenir une croissance exponentielle.

Modèle de Verhulst

En dynamique des populations, le modèle de Verhulst est un modèle de croissance proposé par Pierre François Verhulst vers 1840. Verhulst a proposé ce modèle en réponse au modèle de Malthus qui proposait un taux d'accroissement constant sans frein conduisant à une croissance exponentielle de la population.

Le modèle de Verhulst imagine que le taux de natalité et le taux de mortalité sont des fonctions affines respectivement décroissante et croissante de la taille de la population. Autrement dit, plus la taille de la population augmente, plus son taux de natalité diminue et son taux de mortalité augmente. Verhulst pose d'autre part que, lorsque les populations sont de *petites tailles*, elles ont tendance à croître.

Il a l'avantage d'avoir un comportement asymptotique plutôt que divergent. De plus, les ressources sont normalement limitées et il y a une compétition entre individus.

1. Mise en place mathématique

Si on appelle :

- Y la taille de la population
- $M(y)$ le taux de mortalité
- $N(y)$ le taux de natalité

La taille de la population suit l'équation différentielle :

$$\frac{dy}{dt} = y(N(y) - M(y))$$

Si M et N sont des fonctions affines respectivement croissante et décroissante alors $N-M$ est une fonction affine décroissante. Si d'autre part, pour y tendant vers 0, la croissance est positive, l'équation peut s'écrire :

$$\frac{dy}{dt} = y(a - by) \quad \text{avec } a \text{ et } b \text{ deux réels positifs}$$

Puis, en posant $K = \frac{a}{b}$, l'équation devient

$$\frac{dy}{dt} = ay \left(1 - \frac{y}{K}\right) \quad \text{avec } a, K > 0$$

Une observation immédiate montre que :

- La fonction constante K est solution de cette équation
- Si $y < K$, alors la population croît
- Si $y > K$, alors la population décroît.

Le paramètre K est appelé la capacité d'accueil.

Le modèle auto-catalytique conduit à la même équation (accroissement proportionnel à la population touchée et à la population restante) :

$$\frac{dy}{dt} = \alpha y(K - y) = \alpha Ky\left(1 - \frac{y}{K}\right)$$

La solution est sous la forme :

$$N(t) = \frac{Ke^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}$$

2. Résolution en temps continu

La recherche des fonctions strictement positives définies sur $[0 ; +\infty[$ et vérifiant le système :

- $y(0) = y_0$ (terme de prédation)
- $y' = ay\left(1 - \frac{y}{K}\right)$ (partie logistique)

conduit à la solution logistique

$$y(t) = \frac{K1}{1} + \left(\frac{K}{y_0} - 1\right)e^{-at}$$

où l'on observe que la population tend vers la capacité d'accueil K , qu'elle est croissant si la population initiales est inférieure à la population d'accueil et décroissante sinon.

3. Résolution en temps discret

En temps discret, le modèle se transforme en :

$$u_{n+1} - u_n = au_n\left(1 - \frac{u_n}{K}\right)$$

Puis, en posant

- $a+1 = \mu$
- $v_n = \frac{au_n}{\mu K}$

La relation de récurrence devient

$$v_{n+1} = \mu v_n(1 - v_n)$$

C'est sous cette forme qu'elle est étudiée comme suite logistique. Cette suite, bien que très simple par son expression, peut conduire à des résultats très variés ; son comportement varie suivant les valeurs de μ :

- Pour μ compris entre 1 et 3, c'est-à-dire a compris entre 0 et 2, la suite (v_n) converge vers $\frac{\mu-1}{\mu}$ et l'on retrouve bien une suite (u_n) convergeant vers K.
- Pour μ supérieur à 3, la suite (v_n) peut, selon les valeurs de μ , osciller entre 2, 4, 8, 16 ... valeurs ou bien être chaotique.

Modèle de Lokta-Volterra

Ce modèle de dynamique de population, décrit une interaction de type proies-prédateurs. Il a été proposé par Volterra après la première guerre mondiale. Son but était d'expliquer la dynamique des populations de sardines et de requins de la mer Adriatique; et notamment d'expliquer pourquoi les quantités de sardine pêchées après l'interruption due à la guerre n'étaient plus aussi importantes qu'avant et pourquoi lors de la reprise de la pêche la proportion de requins avait augmenté.

Supposons dans un premier temps qu'il n'y ait pas d'interaction entre les deux populations.

Notons $N(t)$ le nombre d'individus proies et $P(t)$ le nombre d'individus prédateurs, en considérant une évolution de la population des proies en l'absence de pêche, on a :

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Et en l'absence de proies (dans le cas d'une pêche), le nombre de prédateurs diminue exponentiellement ce qui nous donne :

$$\frac{dP}{dt} = -mP$$

Il faut ensuite considérer que les deux espèces sont en interactions et non plus isolées. Dans le but de quantifier la contribution de l'interaction entre les deux espèces, nous considérerons seulement la prédation, en établissant que la valeur ou intensité de l'interaction est fonction de la probabilité de rencontre des proies-prédateurs qui sera elle suppose proportionnelle au produit $N * P$ des pourcentages des deux populations.

Ces rencontres n'ont, évidemment, pas le même effet sur les deux espèces. Chaque proie mangée par un prédateur est un gain net pour la population des prédateurs et une perte net pour la population des proies. Sans oublier que l'effet des interactions est accepté comme étant proportionnel à $N * P$, les signes d'interaction différeront pour les deux espèces de sorte que nos equations deviennent :

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN - cNP \\ \frac{dP}{dt} &= -mP + bNP\end{aligned}$$

Ce système d'équation est appelé le "modèle de Lokta-Volterra".

On cherche à présent les valeurs pour lesquelles les dérivés s'annulent (ce qui nous donnera le point d'équilibre du système) et condons l'écriture des dérivés :

$$\begin{aligned}rN' - cN'P' &= 0 \\ -mP' + bN'P' &= 0\end{aligned}$$

D'où

$$\begin{aligned}(r - cP')N' &= 0 \\ (bN' - m)P' &= 0\end{aligned}$$

Une solution trivial est "la solution d'extinction" (qu'on appelle aussi "solution critique") donnée par :

$$N'_e = P'_e = 0$$

Cette solution correspond donc à une extinction des deux espèces.

Sinon, nous avons aussi come solution possible:

$$\begin{aligned}r = cP' &\rightarrow P' = \frac{r}{c} \\ bN' = m &\rightarrow N' = \frac{m}{b}\end{aligned}$$

Normalisons les équations de Lokta-Volterra en les écrivant ainsi :

$$\begin{aligned}x = \frac{N}{N'} &= \frac{b}{m}N \rightarrow N = \frac{m}{b}x \\ y = \frac{P}{P'} &= \frac{c}{r}P \rightarrow P = \frac{r}{c}y\end{aligned}$$

Avec cette normalisation, le modèle de Lokta-Volterra s'écrit :

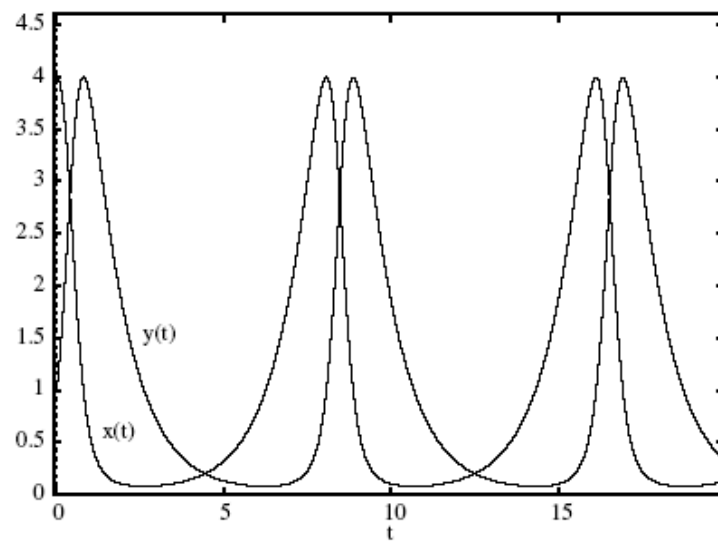
$$\begin{aligned}\frac{m}{b} \frac{dx}{dt} &= \frac{mr}{b}x - \frac{cmr}{bc}xy \\ \frac{r}{c} \frac{dy}{dt} &= \frac{bmr}{bc}xy - \frac{mr}{c}y\end{aligned}$$

En réarrangeant les coefficients, le système s'écrit finalement à l'équilibre (hors de la solution d'extinction) :

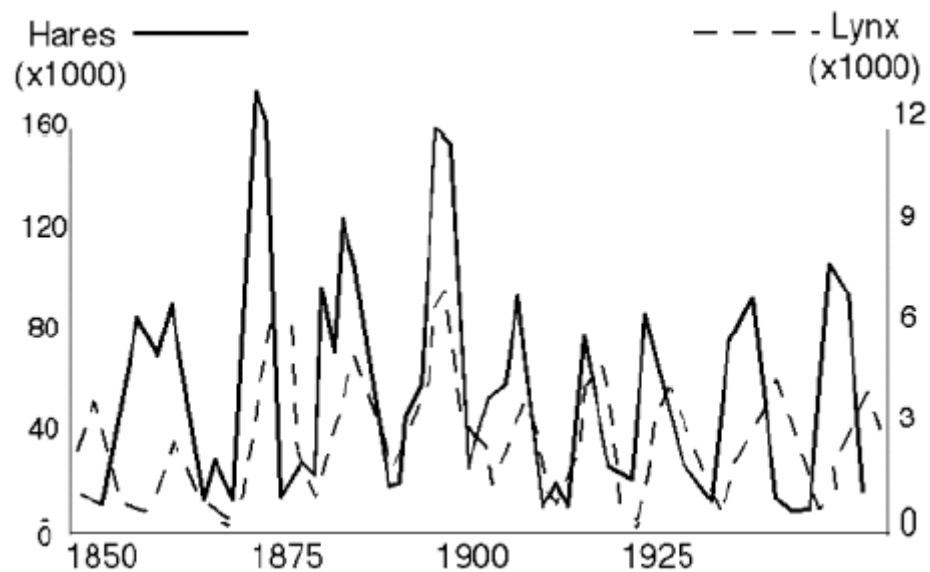
$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx(1-y) \\ \frac{dy}{dt} &= my(x-1)\end{aligned}$$

pour lequel les dérivés s'annulent aux points unitaires.

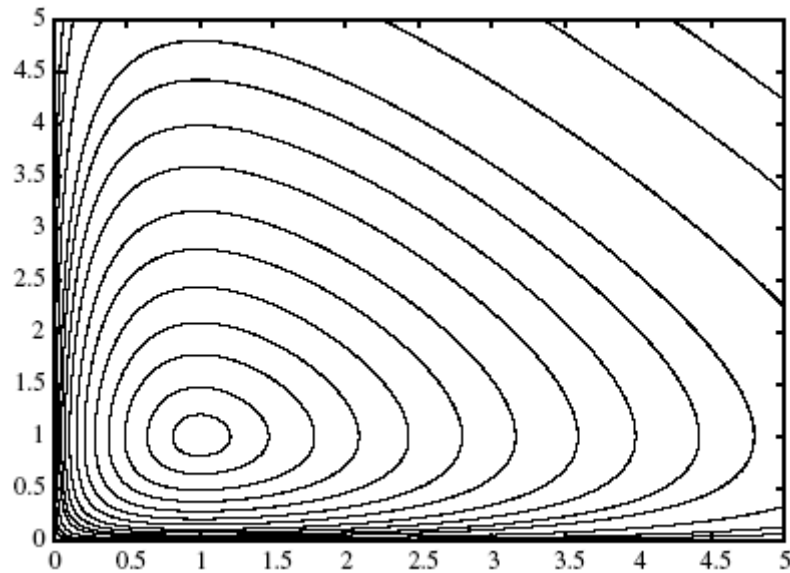
Le trace discret de ce système d'équations donne, avec $m = r = b = c = 1$ et les conditions initiales $(x_0, y_0) = (4, 1)$:



En comparaison, voici l'exemple pratique, c'est à dire réel, de mesures de proies-prédateurs (Lièvres – Lynx) faites par la Hudson Bay-Compagny.



Les deux diagrammes précédents représentent donc les variables x, y en fonction du temps. Cependant, ce qui peut être intéressant pour un scientifique (ou un écologiste) c'est la représentation de y en fonction de x et inversement. Ainsi, nous obtenons pour les mêmes conditions initiales m, r, b, c précédentes et pour les conditions (x_0, y_0) diverses (les prédateurs sont en ordonnée et les proies en abscisse):



Nous voyons donc à l'aide de cette représentation de l'espace des phases particulières $(x - y)$ que pour des conditions initiales fixes données, le système est périodique (oscillant) déphasé et a un point d'équilibre en :

$$(x, y) = (1, 1)$$

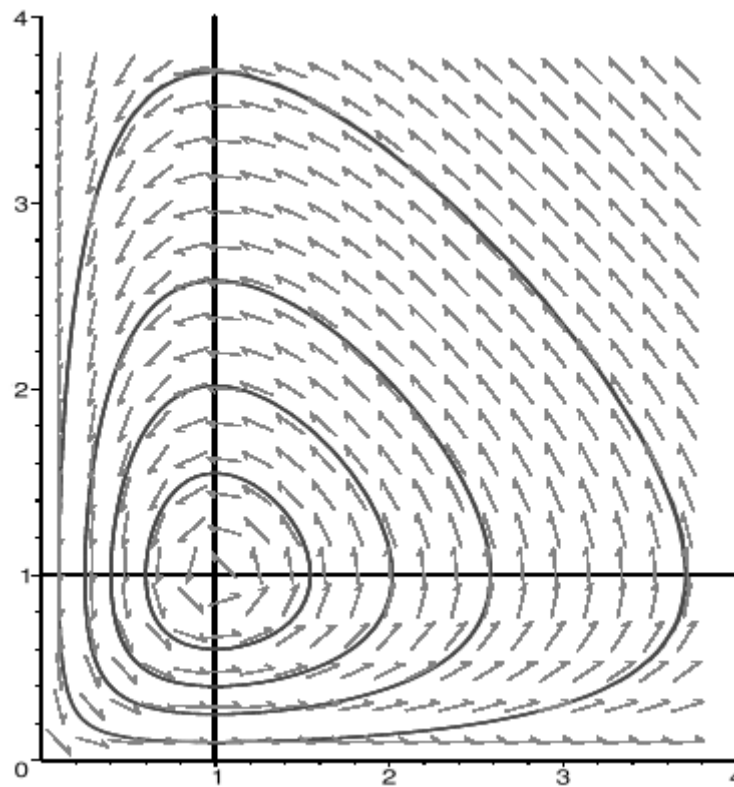
Appelé "point fixe" dans le domaine de la physique non-linéaire. Ce qui correspond au point où :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dy}{dt} = 0$$

Finalement, nous avons deux couples de points d'équilibre :

$$(x_1^e, y_1^e) = (0, 0) \text{ et } (x_2^e, y_2^e) = (1, 1)$$

La question qui se pose est le sens de rotation du plan des phases. Ainsi en représentant les directions à l'aide d'un champ de vecteurs, nous obtenons la représentation :



Pour savoir dans quelle direction on se dirige dans l'espace des phases à un moment donné, il suffit donc de connaître la dérivée $\frac{dy}{dx}$ (ou réciproquement $\frac{dx}{dy}$). Ainsi, nous avons :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{dy}{dt} \frac{dt}{dx} = \frac{dy}{dt} \left(\frac{dx}{dt} \right)^{-1} = \frac{my(x-1)}{rx(1-y)}$$

Ceci dit, nous voyons bien sur le diagramme des phases sous la forme de champ de vecteurs qu'il arrive un moment dans le cycle de ce modèle où le nombre de prédateurs est très élevé pour un faible nombre de proies. Donc le modèle mathématique (théorique) explique bien ce qui peut être a priori contre-intuitif pour l'être humain, c'est à dire que le nombre de prédateurs (requin) est augmenté après la reprise de la pêche, après guerre.

Cependant, nous pouvons nous poser la question de ce qu'il se passe après une petite perturbation autour des points d'équilibres.

Nous avons donc le système de Lokta-Volterra à l'équilibre :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx(1-y) \\ \frac{dy}{dt} &= my(x-1) \end{aligned}$$

En y mettant une perturbation infiniment petite on a :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= r(x + x^*)(1 - (y + y^*)) \\ \frac{dy}{dt} &= m(y + y^*)((x + x^*) - 1)\end{aligned}$$

En nous concentrant sur le point proche du point d'extinction (0,0), on néglige les termes xy , et on obtient :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &\cong r[x - y^*x + yx^* - y^*x^*] \cong r(x + x^*) \cong rx \\ \frac{dy}{dt} &\cong -m[y - x^*y + y^* - xy^* - x^*y^*] \cong -m(y + y^*) \cong -my \\ &\text{avec } x^*y^* = y^*x^* = y^*x = x^*y = 0 \\ &\text{et } x \gg x^* \text{ et } y \gg y^*\end{aligned}$$

Donc:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &\cong -ry \\ \frac{dy}{dt} &\cong mx\end{aligned}$$

Ce qui nous montre pour le système à l'équilibre, proche du point d'extinction, que le nombre d'individus des prédateurs diminue exponentiellement alors que les proies augmentent elles exponentiellement. Ceci a un sens biologique : quand il y a peu d'individus prédateurs, les proies se multiplient alors qu'au fur et à mesure que le nombre de proies augmente, les prédateurs se multiplient et se concentrent de plus en plus sur leurs proies; respectivement quand il y a peu de proies, le nombre de prédateurs diminue et à mesure le nombre de proies augmente.

Remarque : dans la littérature mathématique, on retrouve tantôt le signe “-” en haut ou en bas dans le système. En réalité cette position n'a aucune importance car il s'agit juste du choix de départ dans la dynamique du système.

Proche du point d'équilibre (1,1), nous avons donc (on change la position du signe puisque ce n'est pas significatif) :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &\cong -ry \\ \frac{dy}{dt} &\cong mx\end{aligned}$$

Pour résoudre ce système, on différencie l'équation des proies par rapport au temps telle que :

$$\frac{d^2x}{dt^2} = r - r \frac{dy}{dt}$$

en y injectant $\frac{dy}{dt}$ (prédateurs) :

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -rmx$$

Nous obtenons donc une petite équation différentielle du deuxième ordre dont la solution type est :

$$x = x_0 e^{-\lambda t}$$

En injectant cette solution dans l'équation différentielle, nous obtenons après simplification des exponentielles une simple équation du deuxième degré :

$$\lambda^2 x_0 + rm x_0$$

Dont la solution est triviale :

$$\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{rm}$$

Ainsi la solution générale de l'équation différentielle est la combinaison linéaire des deux solutions telles que :

$$x(t) = x_0 \left(e^{-i\sqrt{rm}t} + e^{i\sqrt{rm}t} \right)$$

Mais nous avons donc :

$$\frac{dx}{dt} = -ry \Rightarrow y(t) = -\frac{1}{r} \frac{dx}{dt}$$

Dés lors, connaissant $x(t)$ nous obtenons facilement :

$$y(t) = -x_0 \sqrt{\frac{m}{r}} \left(-ie^{-i\sqrt{rm}t} + ie^{i\sqrt{rm}t} \right)$$

Utilisons maintenant la relation d'Euler :

$$e^{ix} = \cos(x) + i\sin(x)$$

Ainsi, pour les proies, nous avons :

$$x(t) = x_0 \left[\cos(-\sqrt{rm}t) + i\sin(-\sqrt{rm}t) + \cos(\sqrt{rm}t) + i\sin(\sqrt{rm}t) \right]$$

Et comme :

$$\cos(x) = \cos(-x), -\sin(x) = \sin(-x)$$

Nous avons alors :

$$x(t) = 2x_0 \cos(\sqrt{rm}t)$$

Et de manière similaire, nous obtenons pour les prédateurs :

$$y(t) = 2x_0 \sqrt{\frac{m}{r}} \sin(\sqrt{rmt})$$

Ainsi, autour du point d'équilibre (1,1), les perturbations suffisamment petites pour valider la linéarisation (annulations des termes quadratiques) oscillent comme des ellipses (ou cercles) dont les axes sont définies par les deux équations précédents.

Equation de Fisher

L'équation de Fisher décrit la propagation de certains gènes ou d'épidémies dans une population.

On a l'équation suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ku(1-u) + \frac{D\partial^2 u}{dx^2} \quad t \geq 0 \quad x \in \mathbb{R} \quad D > 0$$

- extension du modèle de croissance logistique quand la population se disperse suivant une loi de diffusion linéaire
- intervention de la variable d'espace

Propriétés :

1. Il existe deux états stationnaires constants $u \equiv 0$ et $u \equiv 1$
2. L'équation admet des solutions qui sont des ondes progressives : $u(x, t) = U(z)$ avec $z = x - ct$, $c > 0$
Il y a propagation d'un profil initial à la vitesse c .
3. Si $c \geq 2$, il existe une telle solution connectant les états stationnaires constants :
 $\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1$, $\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = 0$

Modèle logistique chaotique

Nous allons supposer que chaque génération est proportionnelle à la précédente. D'une période à la suivante, l'évolution de la population peut alors se traduire par une suite du type:

$$x_{t+1} = kx_t$$

où x_t représente la population à la période t , x_{t+1} la population à la période $t + 1$ et k le taux de reproduction.

Mais on se rend très rapidement compte qu'un tel modèle est irréaliste: la terre aurait depuis longtemps été submergée par une marée humaine. En effet, le modèle exponentiel ignore des facteurs importants, comme celui des ressources qui ne sont pas illimitées.

Pour rétablir un modèle plus satisfaisant, il faut tenir compte du fait que les ressources disponibles sont limitées et que, pour tout territoire, il existe une population maximale au-delà de laquelle la population décroît, quelle que soit l'espèce. Pour trouver une fonction qui traduirait de façon plus réaliste l'évolution d'une population, énumérons, en les simplifiant un peu, les propriétés que doit vérifier cette évolution:

1. C'est un phénomène itératif: si x_{t+1} représente l'effectif de la population de la période $t + 1$, il dépend de celui de la période précédente x_t .
2. Une population ne peut croître indéfiniment sur un territoire délimité: il existe un maximum après lequel elle décroît. Il faut donc prévoir un facteur rétroactif limitant la hausse de population quand sa densité devient trop élevée. Pour simplifier les calculs, x ne représentera pas la population en nombre absolu, mais un pourcentage de ce maximum correspondant à un territoire donné; x ne peut donc fluctuer qu'entre 0 et 1.
3. k représente le taux de croissance effectif d'une période à la suivante.

L'effectif de la population de la période $t + 1$ sera la valeur x_{t+1} , exprimée en pourcentage de la population maximale que peut accueillir le territoire donné, et sera obtenu à partir de l'effectif de la population x_t de la période précédente t par l'équation:

$$x_{t+1} = kx_t(1 - x_t)$$

le facteur $(1 - x_t)$ représentant l'effet rétroactif. Cette suite est souvent appelée "suite logistique" et nous la retrouvons également dans de nombreux autres domaines de la physique non-linéaire.

En effet, quand la densité de la population est élevée, proche de la saturation, alors x_t est proche de 1 et, par conséquent, $1 - x_t$ sera proche de 0. Donc, ce facteur rétroactif aura tendance à minimiser la population x_{t+1} .

Nous allons voir que selon la valeur de son taux de croissance effectif k , une population animale, peut tendre vers un état d'équilibre, ou fluctuer entre deux ou quatre ou huit valeurs, ou varier de façon totalement aléatoire.

Ainsi, pour certaines espèces animales, il est normal que les populations varient régulièrement, tandis que pour d'autres, il est normal de tendre vers une situation d'équilibre. Cette variété, ce "chaos" dans certains cas, est liée aux propriétés mathématiques même de l'équation:

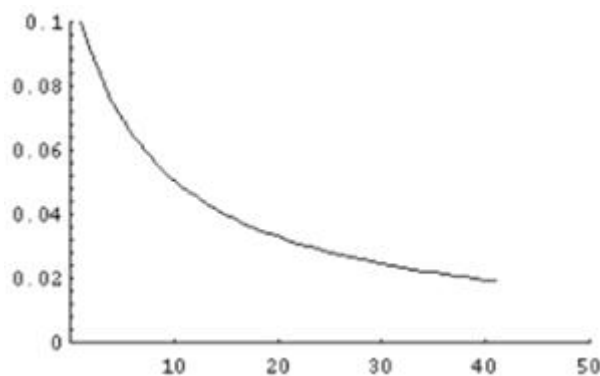
$$x_{t+1} = kx_t(1 - x_t)$$

La complexité devient la règle et non l'exception, et ce qui semble "chaotique" découle des propriétés bien précises d'une fonction bien précise.

Ce sont ces résultats que l'on va retrouver. Pour cela, on va étudier l'évolution de populations animales dont les taux de croissance effectifs k varient de 1 à 4. On étudiera ces évolutions par calcul et par l'étude du graphe de la fonction logistique.

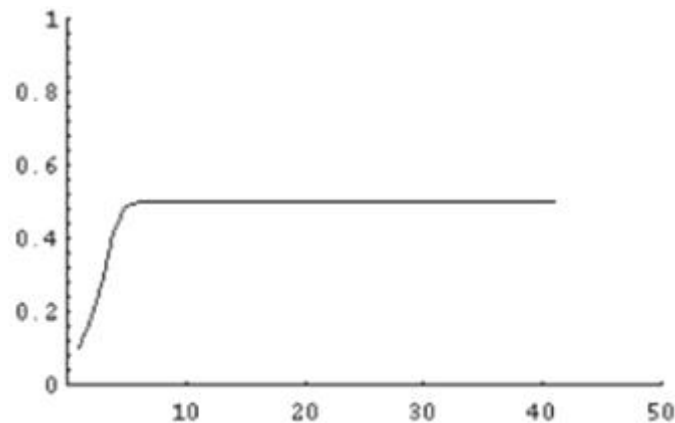
Voyons quelques cas particuliers:

- Si la valeur initiale x_0 vaut 0.1 et $k = 1$ l'évolution de la population pour les quarante premières périodes est représentée par la courbe ci-dessous:



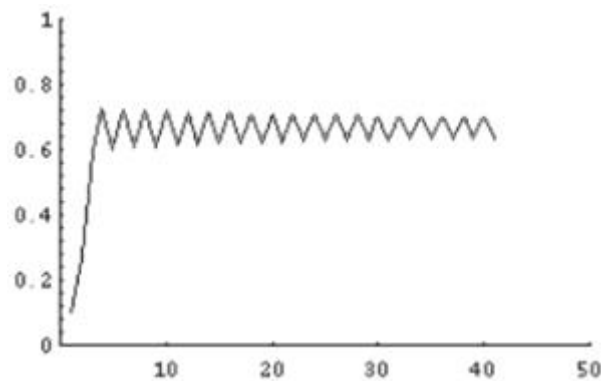
On constate que pour ce taux de croissance et cette condition initiale, la population décroît et va tendre vers zéro.

- Si la valeur initiale x_0 vaut 0.1 et $k = 2$ l'évolution de la population pour les quarante premières périodes est représentée par la courbe ci-dessous:



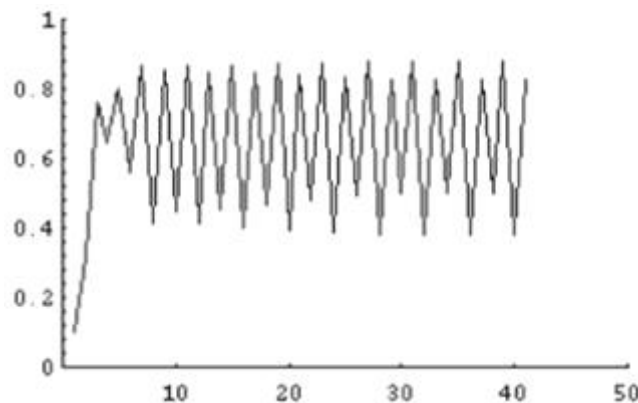
On constate que pour ce taux de croissance, la population va se stabiliser autour d'un nombre correspondant à la moitié de la population que le territoire pourrait accueillir.

- Si la valeur initiale x_0 vaut 0.1 et $k = 3$ l'évolution de la population pour les quarante premières périodes est représentée par la courbe ci-dessous:



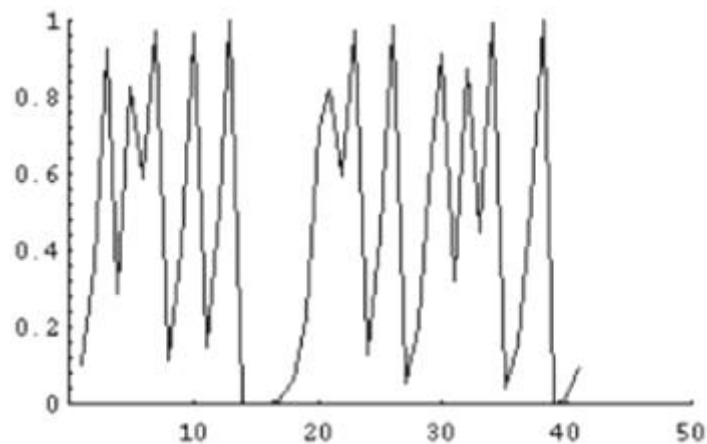
Avec un taux de croissance effectif de 3, le nombre d'individus de cette population se met à osciller entre deux valeurs que l'on peut calculer à l'aide de l'ordinateur. On obtient alors les valeurs 0.64 et 0.68.

- Si la valeur initiale x_0 vaut 0.1 et $k = 3.5$ l'évolution de la population pour les quarante premières périodes est représentée par la courbe ci-dessous:



Avec un taux de croissance effectif de 3.5 la population oscille entre quatre valeurs: 0.39, puis 0.83, puis 0.49, et enfin 0.87. L'évolution d'une population qui a un tel taux de croissance effectif est nettement cyclique.

- Si la valeur initiale x_0 vaut 0.1 et $k = 4.5$ l'évolution de la population pour les quarante premières périodes est représentée par la courbe ci-dessous:



On constate que, lorsque le taux de croissance effectif k est égal à 4, le nombre d'individus des populations des périodes successives semble osciller irrégulièrement, de façon "chaotique" entre les deux extrêmes: la saturation quand x tend vers 1 et l'extinction quand x tend vers 0.

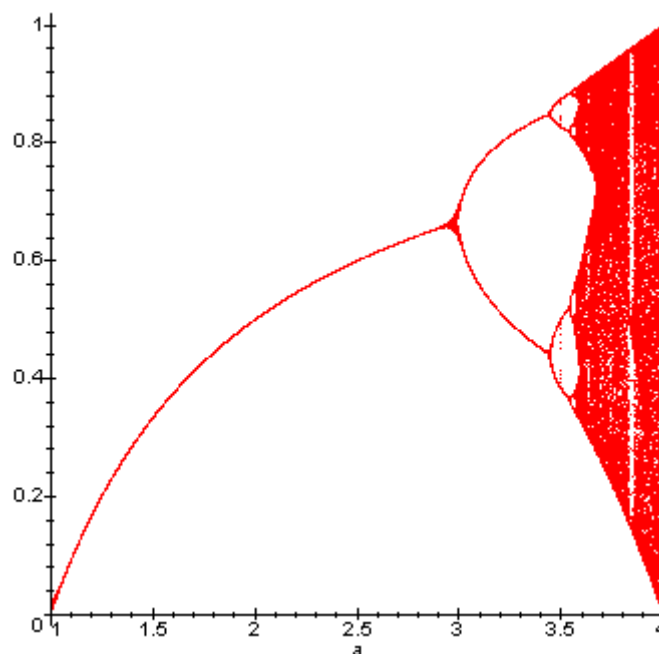
Conclusion: en dehors de la phase chaotique, la valeur initiale n'a aucune importance, mais dans cette phase chaotique, au contraire, la plus petite variation de valeur initiale change du tout au tout les valeurs suivantes. C'est ce qu'on appelle "l'effet papillon".

Diagramme de Feigenbaum

Pour comprendre l'évolution d'une population selon le modèle logistique, on a représenté l'évolution dans le temps, quarante périodes, d'une population correspondant à une valeur initiale précise et à une constante k déterminée. On a constaté, en prenant quelques valeurs particulières de k , que pour ces différentes valeurs, la population avait une évolution différente. On va donc étudier le comportement de la fonction logistique en prenant k comme variable.

En donnant à k des valeurs comprises entre 0 et 4 avec un pas de 0.02, nous allons, pour chacune de ces valeurs, calculer ce que deviendra la population pour chaque période comprise entre la 30^{ème} et la 130^{ème}.

Le graphique ci-dessous représente donc pour chaque valeur du taux de croissance effectif k en abscisse, cent valeurs successives de x_t en ordonnées pour t variant de 30 à 130.



Ce graphique (où l'on peut observer des bifurcations), est appelé "diagramme de Feigenbaum", du nom du physicien Mitchell Feigenbaum qui l'a étudié en profondeur et a montré qu'on le retrouvait dans de nombreux phénomènes naturels.

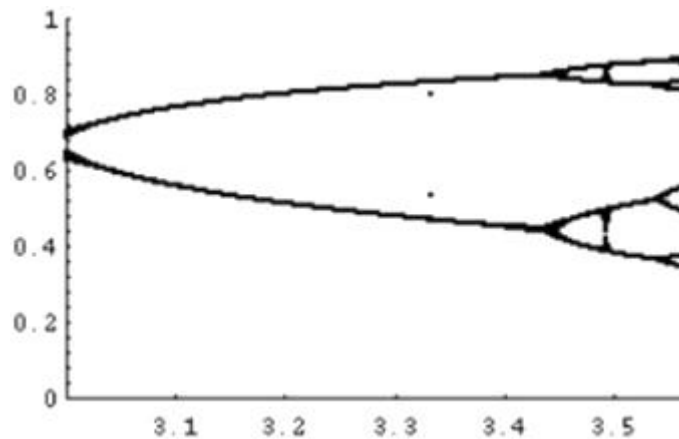
On va maintenant examiner deux propriétés remarquables de ce diagramme: le doublement de période et sa dimension fractale.

Si on revient à notre exemple où la fonction logistique donne l'évolution d'une population animale selon son taux de croissance effectif k , le diagramme de Feigenbaum indique que, quand ce taux est inférieur à 3, le système tend vers un état final stable. Cela correspond en général à notre intuition influencée par notre désir inconscient d'ordre et de simplicité.

Mais à partir de 3, cela se complique: le nombre d'individus par génération se met à osciller entre 2 puis 4, puis 8 valeurs... pour enfin entrer dans une zone "chaotique" où toute valeur semble possible.

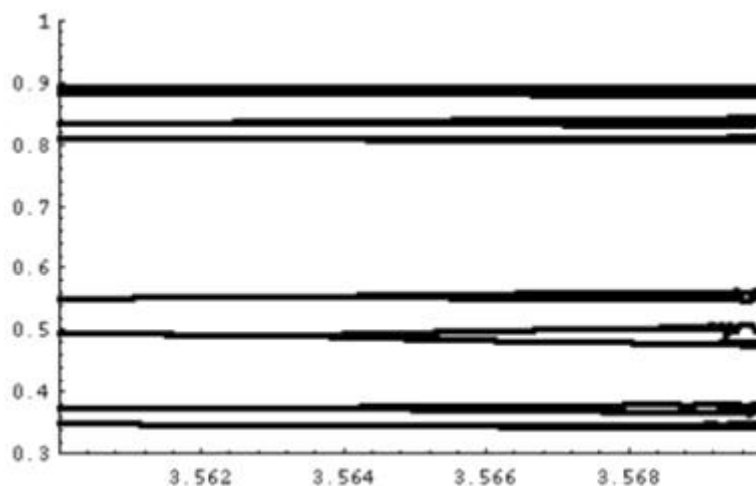
Il y a déjà quelque chose de fascinant. Mais si on observe de plus près cet intervalle de doublement qui précède la zone chaotique, on va découvrir des résultats encore plus curieux.

On prend ainsi d'abord la séquence des trois premiers doublements avec 2, puis 4, puis 8 branches, pour un taux de croissance effectif portant sur un intervalle $k = [3, 3.564407]$ et on obtient le graphique suivant:



Il est remarquable d'observer également sur le graphique ci-dessus qu'il y a deux points qui sont totalement stables (ceux juste après 3.3)!

Si on prend maintenant l'intervalle $k = [3.5, 3.569891]$ on obtient le diagramme de Feigenbaum suivant:



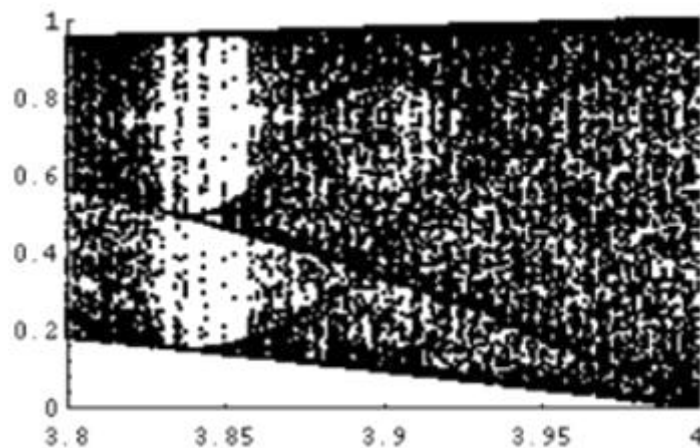
On constate sur le graphique ci-dessus que les bifurcations se multiplient à partir de points de plus en plus rapprochés et sur des intervalles de plus en plus courts. Le physicien Feigenbaum a démontré deux résultats curieux:

- les bifurcations vont se multiplier à l'infini sur un intervalle qui ne dépassera pas le point de d'abscisse 3.5699456 appelé le "point de Feigenbaum" ou "porte d'entrée sur le chaos", car, après ce point, le système devient chaotique. Il se met à fluctuer entre des valeurs "imprévisibles" et devient extrêmement sensible aux conditions initiales.

- la longueur des intervalles propres aux différentes classes de bifurcations (2, 4, 8, 16,...) diminue dans un rapport constant, 4.6692... appelé "constante de Feigenbaum".

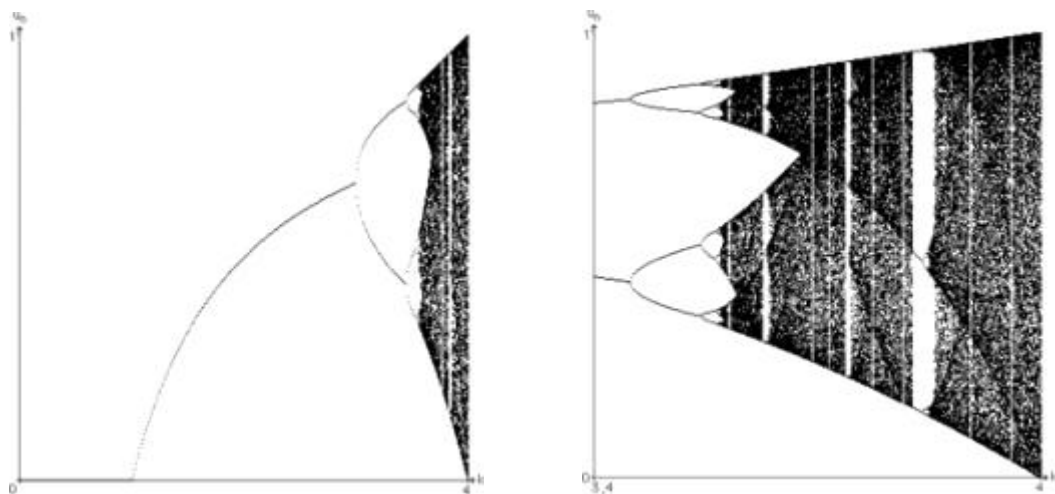
Peitgen indique que ces bifurcations, points et constante de Feigenbaum, ne se retrouvent pas seulement dans le cas de la fonction logistique étudiée par May (voir plus loin), mais dans de nombreux phénomènes physiques comme l'hydrodynamique, l'électronique, les lasers ou l'acoustique.

Remarquons enfin un dernier phénomène bien curieux, celui des "fenêtres". Si on examine plus attentivement la zone chaotique comprise entre le point de Feigenbaum et $k = 4$, on constate qu'il existe des zones étroites où la fonction logistique se remet à osciller entre un nombre fini de bifurcations avant de replonger dans le chaos.



On constate que, dans cette fenêtre, il y a des bifurcations qui ressembleraient au diagramme de Feigenbaum lui-même si on l'agrandissait.

On aurait pu reprendre les calculs entre $k = [3.848, 3.850]$ et on aurait alors constaté qu'on retrouve la même figure et que, si on l'agrandissait à l'infini, on retrouverait toujours (!) la même figure toujours et toujours:



On vient ainsi de découvrir une figure fractale: "l'attracteur étrange de la fonction logistique" appelé aussi "diagramme de bifurcation de l'équation logistique" ou encore simplement "diagramme de Feigenbaum".

Grâce à la théorie mathématique du chaos appliquée à la dynamique des populations, l'écologie reçoit une stimulation décisive. Jusqu'au début des années 1960, le débat sur la dynamique des populations opposait les tenants d'une théorie déterministe, voyant des évolutions régulières de populations ne subissant qu'exceptionnellement de brutales variations, à ceux pensant ces évolutions comme purement aléatoires. Mais de nombreux faits restaient mal expliqués. En particulier les explosions cycliques de certaines populations et leur périodicité étrange n'entraient dans aucune des deux explications. En montrant que des modèles déterministes peuvent donner naissance à un comportement aléatoire, Robert May, réconcilie ces points de vue à partir d'une théorie plus profonde. Ce qui apparaît à niveau d'appréhension comme une instabilité généralisée peut se concevoir à un autre comme un chaos stable. Une situation mathématique chaotique peut se révéler stable au point de vue écologique.

Révolution aux conséquences profondes dans la théorie de l'écologie, et aux implications pratiques non moins importantes, l'approche de Robert May est un trait de lumière dans la situation théorique passablement confuse qui règne encore dans la dynamique des populations.

Si, à cause de la montée en puissance des ordinateurs, la théorie du chaos a permis des avancées importantes dans différentes disciplines, elle soulève un débat majeur, celui du déterminisme. Dans quelle mesure la science permet-elle de prédire l'avenir ? Pour certains, les résultats obtenus jusqu'ici dans le cadre de la théorie du chaos prouvent l'importance des conditions initiales. Pour ces personnes, les équations déterministes n'ont qu'une portée limitée et l'avenir restera imprévisible. Pour d'autres au contraire, les résultats obtenus montrent que l'on peut trouver un ordre et des lois dans ce qui peut sembler chaotique. Ces lois sont tout simplement plus complexes.

Modèle de Leslie

Le modèle de Leslie est un peu plus perfectionné que les autres modèles déterministes mais tout aussi empirique (il est possible comme dans tout domaine de la science de construire des modèles théoriques valides et toujours plus complets et complexes).

Outre le taux de fécondité et de mortalité, il permet de prendre en compte les tranches d'âges de la population et certaines de leurs propriétés relativement aux deux facteurs précités. L'inconvénient de ce modèle est cependant les trop nombreux paramètres à déterminer pour l'ensemble des classes d'âges.

Le système se base sur la découpe de la population en tranches d'âges tels que par exemple :

- $N_1(t)$: est le nombre d'individus de 1 an
- $N_2(t)$: est le nombre d'individus de 2 ans
- ...

- $N_{10}(t)$: est le nombre d'individus de plus 10 ans
- ...

Ensuite, l'idée est que l'évolution d'une classe d'âge dépend des autres classes d'âge. Par exemple, les naissances sont données par le taux de reproduction r sommé sur toutes les classes d'âge (bien évidemment pour certaines d'entre elles le taux est nul...) tel que:

$$N_1(t+1) = \sum_{i=2}^T r_i N_i(t)$$

Il est de tradition et raisonnable pour l'être humain d'admettre que normalement seules les classes d'âge pour lesquelles $i \geq 11$ et $T = 55$ entrent en ligne de compte en ce qui concerne la reproduction ce qui implique que normalement les r_i sont non nuls que pour cet intervalle.

Ensuite, le vieillissement et la mortalité m seront pris en compte par les relations (nous reprenons les indices sur toute la population car évidemment il n'y pas que les individus entre 11 et 55 qui décèdent...) :

$$N_i(t+1) = N_{i-1}(t) - m_{i-1} N_{i-1}(t) \quad \forall i \in \mathbb{N}, i = 2 \dots T$$

Il est relativement aisé de voir que ces équations peuvent être mises sous forme matricielle de la manière suivante:

$$\begin{pmatrix} N_1(t+1) \\ N_2(t+1) \\ \vdots \\ N_i(t+1) \\ \vdots \\ N_T(t+1) \end{pmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & r_2 & \dots & r_i & \dots & r_T \\ 1-m_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-m_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & 0 & 0 & \vdots \\ \vdots & 0 & 0 & 1-m_i & 0 & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-m_{T-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \\ \vdots \\ N_i(t) \\ \vdots \\ N_T(t) \end{pmatrix}$$

où la matrice contenant les coefficients de mortalité et de reproduction est appelée "matrice de Leslie".

De manière plus compacte cela s'écrit:

$$N(t+1) = A \cdot N(t)$$

ou en partant de la population initiale:

$$N(t) = A \cdot N(0)$$

Il est possible de faire des analyses très intéressantes sur ce modèle relativement à l'âge de faire des enfants et aux conséquences y relatives. Ce modèle est relativement beaucoup utilisé en biologie marine.

Modèle de Capture Optimale de Schaefer

Un principe utile pour la gestion des quotas de pêche, de la chasse, de la cueillette sauvage ou de l'exploitation de matières premières est celui du "rendement équilibré maximal" qui est directement lié à une bonne gestion de la dynamique de la population concernée par l'exploitation.

Définition: Le "rendement équilibré maximal", c'est la quantité maximale de poissons, cerfs, oiseaux ou champignons, etc. qui peuvent être tués/récoltés dans une population sans mettre en péril sa survie.

Déterminer ce rendement équilibré maximal permet d'atteindre l'objectif de pêcher, chasser, cueillir le plus possible, sans toutefois tomber dans la surconsommation qui entraînerait potentiellement la disparition de la population.

La distinction entre une consommation de ressources naturelles équilibrée et exagérée est souvent difficile à faire. Des modèles mathématiques et statistiques sont alors comme toujours utiles et nécessaires pour établir cette frontière.

Ces calculs interviennent dans les calculs des quotas même encore en ce début du 21ème siècle. Le modèle simpliste que nous allons présenter est utilisé par certains grands États (mais il va avec le temps disparaître pour faire place à un modèle plus élaboré avec des paramètres probabilistes).

Nous nous intéressons donc à la biomasse d'une population d'un bien consommable. Le modèle mis en avant par Schaefer en 1954 fait intervenir deux paramètres seulement:

- La biomasse maximale M qui peut vivre en permanence dans un système
- La taux de reproduction r

Nous partirons sur l'hypothèse (à vérifier dans la pratique à cause du Modèle de Lotka-Volterra) qu'à l'année zéro (avant le début de la consommation de la ressource), la biomasse correspondante est:

$$X_0 = M$$

Le modèle empirique s'écrit:

$$X_{n+1} = X_n + rX_n \left(1 - \frac{X_n}{M}\right) - C$$

Pour bien comprendre ce modèle, supposons d'abord que la population n'est pas exploitée, c'est-à-dire que $C = 0$. À l'année n , la population s'accroît alors de:

$$r \left(1 - \frac{X_n}{M}\right)$$

Ainsi, en l'absence de pêche, si X_0 est plus petit que M , la population va croître tranquillement jusqu'à atteindre sa capacité limite M .

Dans le cas extrême, où la consommation C est égale à M , nous avons:

$$X_{0+1} = X_0 + rX_0 \left(1 - \frac{X_0}{M}\right) - C = M + rM \left(1 - \frac{M}{M}\right) - C = M + 0 - M = 0$$

ce qui est logique... (il y a extinction totale).

Maintenant, réécrivons le modèle de Schaefer sous la forme suivante:

$$X_{n+1} - X_n = \Delta X = rX_n \left(1 - \frac{X_n}{M}\right) - C$$

Nous souhaiterions savoir pour quelle valeur de X_n , nous aurions la biomasse qui ne varie plus. C'est-à-dire:

$$\Delta X = rX_n \left(1 - \frac{X_n}{M}\right) - C = 0$$

Dès lors:

$$rX_n - r\frac{X_n^2}{M} - C = \frac{r}{M}X_n^2 - rX_n + C = 0$$

Il s'agit donc d'une simple équation du deuxième degré! Elle n'a de solution réelle que si le discriminant est positif ou nul. Soit, sachant que r est positif ou nul par construction:

$$r^2 - 4\frac{r}{M}C \geq 0 \Leftrightarrow r\left(r - \frac{4C}{M}\right) \geq 0 \Leftrightarrow r - \frac{4C}{M} \geq 0 \Leftrightarrow C \leq \frac{rM}{4}$$

Ainsi, la plus grande valeur possible de C est $rM/4$. Lorsque nous remplaçons C par cette valeur dans l'équation initiale:

$$\frac{r}{M}X_n^2 - rX_n + C = 0$$

nous obtenons:

$$\frac{r}{M}X_n^2 - rX_n + \frac{rM}{4} = 0$$

Soit:

$$\begin{aligned}\frac{r}{M} \left(X_n^2 - MX_n + \frac{M^2}{4} \right) &= 0 \\ X_n^2 - MX_n + \frac{M^2}{4} &= 0 \\ \left(X_n - \frac{M}{2} \right)^2 &= 0\end{aligned}$$

Donc, la solution est:

$$X_n = \frac{M}{2}$$

Ainsi, il existe un temps n (infini) pour lequel la population tend asymptotiquement vers $M/2$ à la

condition que $X_0 \geq \frac{M}{2}$.

Cela dit, dans la pratique, on choisira une fraction de la valeur suivante afin de se prémunir des variations naturelles négatives de la reproduction:

$$C \leq \frac{rM}{4}$$

Malgré tout, sa grande simplicité et son côté déterministe font que le modèle de Schaefer est encore utilisé en ce début de 21ème siècle dans la gestion des pêches.

Taux de croissance avec la température

Pour de nombreuses espèces (mammifères, poissons, micro-organismes), il est raisonnable de considérer qu'en première approximation, la relation du taux de croissance de la population avec la température de l'environnement est un polynôme du second degré:

$$\mu = aT^2 + bT + c$$

où les valeurs a , b , c vont dépendre de l'espèce considérée.

Nous savons en plus qu'il existe pour chaque individu un optimum de croissance à une température donnée T_{opt} , ainsi que des températures minimale T_{min} et maximale T_{max} en deçà et au-delà desquelles il n'y a plus de croissance.

Ainsi, les paramètres a , b , c doivent vérifier les relations suivantes:

$$\frac{d\mu(T_{opt})}{dT} = 0$$

$$\mu(T_{min}) = \mu(T_{max}) = 0$$

Ce qui implique pour les trois températures cardinales T_{opt} , T_{min} , T_{max} de respecter les relations démontrées dans le cadre de l'étude des polynômes du deuxième degré:

$$T_{opt} = -\frac{b}{2a}$$

$$T_{min} = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} = \frac{-b}{2a} - \frac{\sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} = T_{opt} - \frac{\sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$$

$$T_{max} = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} = \frac{-b}{2a} + \frac{\sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} = T_{opt} + \frac{\sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$$

Donc si nous connaissons pour un objet vivant T_{opt} et T_{min} il est facile d'en déduire théoriquement une approximation de T_{max} .

Conclusion

La dynamique des populations est un sujet très important dans le monde dans lequel nous vivons. C'est pour cela que de nombreux scientifiques se sont penchés sur ce sujet et nous avons remarqué, durant notre recherche, qu'il existait de nombreux modèles mathématiques. Nous n'avons pas pu tous les traiter à cause du nombre de modèles, par manque de connaissance et de temps.

Pour notre prochain livrable, nous allons coder en C++ un environnement dans lequel vit des pandas. Nous allons créer des prédateurs et, grâce aux modèles que nous venons de voir, nous allons voir comment notre population de pandas évolue au cours du temps.