

Chapitre 4

Modèles dynamiques discrets/continus

Lorsqu'on observe l'évolution (déterministe) d'une quantité variant au cours du temps, on dispose généralement de données discrètes, c'est-à-dire de valeurs relevées à intervalles de temps réguliers (ou parfois irréguliers), mais rarement de données relevées en continu. C'est ce qui conduit naturellement à choisir pour modèles des équations aux différences (ou des récurrences) $(Y_t)_{t=0,1,2,\dots}$, comme nous l'avons fait au chapitre précédent. Mais ces suites discrètes sont parfois plus facile à comprendre et à étudier si on les voit comme les valeurs échantillonnées d'une fonction continue (et même dérivable) du temps $t \rightarrow y(t)$, qui existerait pour tout $t \geq 0$ mais dont on n'aurait considéré les valeurs qu'en certains instants $t = 0, t = 1, t = 2, \dots$ seulement. Les modèles continus sont souvent préférés aux modèles discrets par les mathématiciens car l'arsenal des outils qu'ils ont développés pour les étudier les rendent généralement plus facile à manipuler. Pour le biologiste, il y a des cas où les uns seront plus pertinents que les autres mais le plus souvent il y a le choix. Par contre il est toujours utile de savoir comment l'on passe de l'un à l'autre, en "lissant" des données pour les modéliser plus simplement en continu d'une part ou, à l'inverse, en discrétisant un modèle continu pour pouvoir l'étudier avec un ordinateur d'autre part.

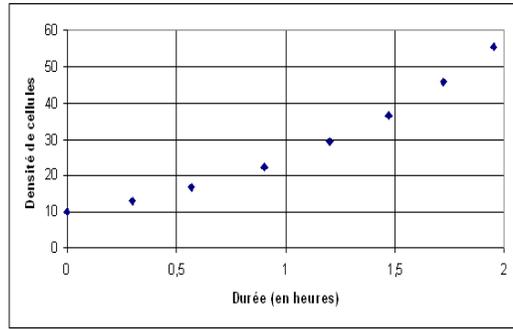
4.1 Exemple introductif

Cet exemple est inspiré du livre *Mathématiques Terminale S*, Breal, 2002. On a observé la croissance d'une population de bactéries (*Escherichia coli*) durant deux heures dans un milieu liquide minimum glucosé et obtenu le tableau de données suivant, où t est la durée exprimée en heures et Y_t la densité de cellules en fonction de la durée (mesurée par des moyens optiques) :

t	0	0,3	0,57	0,9	1,2	1,47	1,72	1,95
Y_t	10,2	13,2	16,8	22,5	29,4	36,5	46	55,5

Afin de quantifier la croissance de cette population bactérienne pour prévoir son évolution au cours du temps, on recherche un modèle dynamique qui donnerait la densité de la population en fonction du temps. L'examen de la suite des points (t, Y_t) (voir la figure) montre une croissance qui pourrait être exponentielle et donc la première idée est d'ajuster un modèle malthusien discret $Y_{t+1} = (1 + r)Y_t$. Mais l'irrégularité des pas de temps conduit à rechercher plutôt une fonction $y(t)$ définie pour tout $t \geq 0$ et qui prendrait approximativement les valeurs observées aux instants d'observation.

Pour trouver une telle fonction $y(t)$, on procède de la façon suivante. A partir des observations, on étudie non pas la fonction $y(t)$ elle-même mais sa dérivée $y(t)' = \frac{dy}{dt}$. En se souvenant



que cette dérivée, en un point t_0 , est par définition égale à

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{y(t_0 + \Delta t) - y(t_0)}{(t_0 + \Delta t) - t_0},$$

la moins mauvaise approximation dont on dispose pour la valeur de cette dérivée en t_0 est

$$\frac{\Delta Y_t}{\Delta t} = \frac{Y_{t_1} - Y_{t_0}}{t_1 - t_0} \quad (4.1)$$

où (t_1, Y_{t_1}) est le point *suivant* (t_0, Y_{t_0}) sur la figure ci dessus. On peut construire ainsi une fonction *linéaire par morceaux* dont le graphe est simplement la succession des segments joignant deux points (t, Y_t) consécutifs. L'équation du segment joignant les deux points (t_0, Y_{t_0}) et (t_1, Y_{t_1}) est, pour $t_0 \leq t \leq t_1$,

$$y(t) = \frac{\Delta Y_t}{\Delta t}(t - t_0) + Y_{t_0},$$

où la pente $\frac{\Delta Y_t}{\Delta t}$ est simplement le taux d'accroissement donné par (4.1). En observant les valeurs de ces pentes successives (que l'on peut calculer facilement), on voit qu'elles sont presque égales à Y_t .

t	0	0,3	0,57	0,9	1,2	1,47	1,72	1,95
Y_t	10,2	13,2	16,8	22,5	29,4	36,5	46	55,5
$\Delta Y_t / \Delta t$	10,0	13,33	17,27	23,00	26,3	38,0	41,30	.

D'où l'idée de rechercher une fonction $y(t)$ vérifiant l'équation différentielle $\frac{dy}{dt} = y$. La solution de cette équation différentielle sera la fonction cherchée.

4.2 Equations différentielles et champs de vecteurs

Rappelons qu'une équation différentielle (du premier ordre)

$$y' = f(y)$$

est une équation ayant pour solution une fonction dérivable $y(t)$ qui vérifie pour tout t la relation $y'(t) = f(y(t))$ où f est une fonction donnée (par exemple $f(y) = y$) et y est la *fonction inconnue*. En général une équation différentielle a une infinité de solutions. Par exemple pour l'équation $y' = ay$, toutes les fonctions de la forme $y(t) = Ce^{at}$, où C est un réel quelconque, sont des solutions. Comme la valeur $y(0)$ en $t = 0$ est C , la constante C s'appelle la *condition initiale* de la solution.

On dit qu'une équation différentielle est *linéaire* lorsque la fonction f est une fonction affine $f(y) = ay + b$. Dans ce cas, on connaît l'ensemble des solutions

$$\left\{ y(t) = Ce^{at} - \frac{b}{a}, C \in \mathbb{R} \right\}.$$

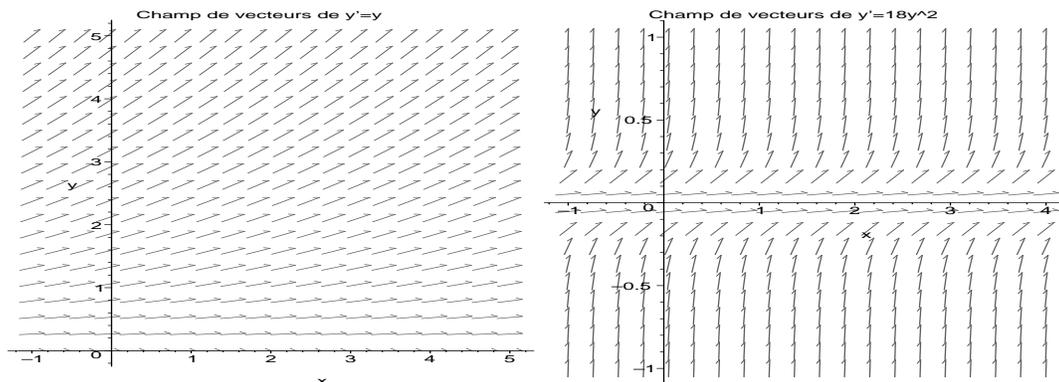


FIG. 4.1 – Les champs de vecteurs associées aux équations différentielles $y' = y$ et $y' = 18y^2$.

Mais lorsque l'équation n'est pas linéaire, il est très rare que l'on puisse la résoudre explicitement. Cependant, même si l'on ne peut pas calculer la famille des solutions de l'équation différentielle, on peut avoir une idée de l'allure des graphes des solution en observant le *champs de vecteurs* associé. En effet le graphe $(t, y(t))$ d'une solution de $y' = f(y)$ est par définition tangent au vecteur *vitesse* $(1, y'(t))$ et donc au vecteur $(1, f(y))$. La connaissance de f permet donc de représenter ces vecteurs en un grand nombre de points, répartis dans le plan (t, y) . La figure (4.2) présente deux champs de vecteurs, celui qui est associé à l'équation $y' = y$ et celui qui est associé à l'équation $y' = 18y^2$. La simple observation de ces champs de vecteurs permet souvent de deviner les graphes des solutions, puisqu'il s'agit des courbes qui sont tangentes en tous leurs points aux vecteurs du champs de vecteurs, même lorsqu'on ne sait pas résoudre l'équation. A noter qu'on peut montrer que les graphes de deux solutions d'une même équation différentielle ne peuvent jamais se recouper.

4.3 Modèles malthusiens et logistiques : le cas continu

Si l'on considère non plus le taux de reproduction r sur une génération mais le taux de reproduction r_t sur un intervalle de temps $[t, t + \Delta t]$ (1 jour, 1 mois, ...), avec par exemple $\Delta t = \frac{1}{N}$ s'il y a N intervalles de temps Δt dans une génération, le modèle malthusien discret peut se réécrire :

$$\frac{Y_{t+\Delta t} - Y_t}{Y_t} = r_t.$$

En notant $\Delta Y_t = Y_{t+\Delta t} - Y_t$ la variation de la taille de la population durant l'intervalle de temps $[t, t + \Delta t]$ et en divisant l'égalité par Δt , on obtient

$$\frac{\Delta Y_t}{\Delta t} = r Y_t$$

où $r = \frac{r_t}{\Delta t}$ (ou encore $r = N r_t$). Si Δt est suffisamment petit, on peut assimiler le quotient $\frac{\Delta Y_t}{\Delta t}$ à la dérivée $Y'(t)$ aussi notée $\frac{dY(t)}{dt}$ et on obtient alors le modèle suivant, qui est simplement la version continue du modèle malthusien discret :

$$\frac{dy(t)}{dt} = r y(t). \quad (4.2)$$

Dans ce modèle, la taille de la population $y(t)$ est une solution de l'équation différentielle $y' = r y$ et sa valeur $y(0)$ à l'instant $t = 0$ est la taille initiale de la population (que l'on supposera positive). On sait que, pour chaque condition initiale $y(0)$, cette équation possède une solution unique qui est égale à $y(t) = y(0)e^{rt}$. Il y a donc deux comportements possibles pour $y(t)$ selon le

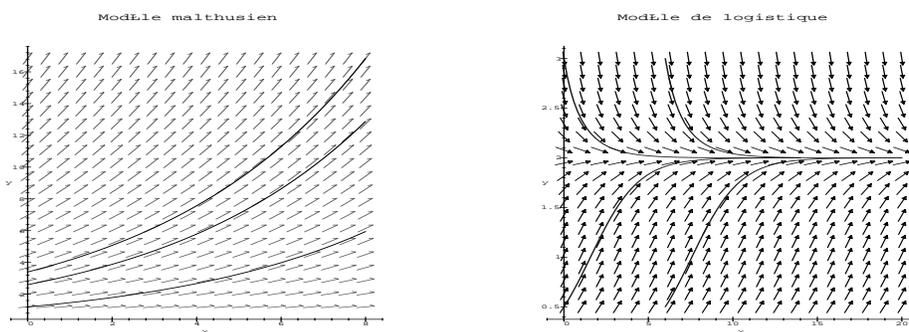


FIG. 4.2 – A gauche : le champs de vecteurs et 3 solutions d'un modèle malthusien. A droite : le champs de vecteurs et 4 solutions d'un modèle logistique

signe de r : si $r > 0$, la population croît exponentiellement (explosion) et si $r < 0$, elle disparaît rapidement (extinction).

Si l'on suppose à présent que le taux de reproduction n'est plus le même quelque soit la taille de la population mais qu'au contraire il dépend de cette taille, on a le modèle discret logistique pour un petit intervalle de temps $[t, t + \Delta t]$

$$\frac{Y_{t+\Delta t} - Y_t}{Y_t} = r_t Y_t \left(1 - \frac{Y_t}{K}\right)$$

qui se réécrit comme précédemment $\frac{\Delta Y_t}{\Delta t} = r Y_t \left(1 - \frac{Y_t}{K}\right)$ avec $r = \frac{r_t}{\Delta t}$. On est ainsi conduit au *modèle logistique continu* :

$$\frac{dy(t)}{dt} = r y(t) \left(1 - \frac{y(t)}{K}\right) \quad (4.3)$$

Les modèles malthusiens et logistiques sont des *équations différentielles* de la forme $y' = f(y)$ (avec $f(y) = ry$ pour (4.2) et $f(y) = ry\left(1 - \frac{y}{K}\right)$ pour (4.3)). Le premier est un modèle linéaire et le second un modèle non linéaire. Dans les deux cas, on peut calculer explicitement les solutions. C'est évident dans le cas malthusien et dans le cas logistique un calcul montre que, pour chaque condition initiale $y(0)$, l'équation différentielle (4.3) possède une solution unique $y(t)$ égale à

$$y(t) = \frac{y(0)K e^{rt}}{K + y(0)(e^{rt} - 1)}.$$

En réalité, si l'on s'intéresse au comportement du système ainsi modélisé, l'expression de la solution exacte n'est guère utile. Les propriétés des solutions (croissance, comportement limite, ...) se déduisent en effet plus facilement d'une *étude qualitative*. Elle consiste à décrire, sans qu'il soit nécessaire de résoudre l'équation explicitement, l'évolution de la population $y(t)$ en fonction de sa taille initiale $y(0)$ en examinant simplement le champs de vecteurs et en étudiant ses équilibres comme nous l'indiquons au paragraphe suivant. Dans le cas de l'équation logistique, on voit qu'elle a une solution constante $y(t) = K$ appelé *équilibre biotique*, qui est un comportement limite vers lequel tendent toutes les solutions du modèle, quelque soit leur condition initiale (sauf si $y(0) = 0$ bien entendu).

4.4 Équilibres et stabilité des équilibres

On définit de façon générale cette notion d'équilibre pour toute dynamique de la forme

$$\frac{dy(t)}{dt} = f(y(t)) \quad (4.4)$$

de la façon suivante. On appelle *population d'équilibre* ou *état stationnaire* un niveau constant y^* de population tel que si $y(0) = y^*$ alors $y(t) = y^*$ pour tout t . Une population d'équilibre est donc une solution constante de l'équation différentielle. Une telle solution a donc nécessairement une dérivée nulle, c'est-à-dire que l'on a $f(y^*) = 0$, ce qui implique y^* est un zéro de la fonction f . Ainsi dans le modèle malthusien, il y a un seul équilibre $y^* = 0$ et dans le modèle logistique il y en a deux, $y^* = 0$ et $y^* = K$.

Il y a autant d'équilibres différents dans un modèle de type (4.4) qu'il y a de zéros différents de la fonction f . On peut donc visualiser les différents équilibres de la dynamique en traçant le graphe de cette fonction f . Les équilibres sont les abscisses des points d'intersection du graphe avec l'axe horizontal (qui est ici l'axe des y). Mais ce graphe permet aussi de visualiser, sur cet axe, un schéma de la dynamique : il suffit de mettre une flèche dans le sens des y croissants sur les segments de l'axe où $f > 0$ (c'est-à-dire où le graphe de f est au dessus de l'axe) et une flèche dans le sens des y décroissants sur les segments de l'axe où $f < 0$. Parfois ce schéma de la dynamique est suffisant et peut remplacer à lui seul une résolution de l'équation (qui, de toute façon, est bien souvent impossible).

On dit qu'une population d'équilibre y^* pour laquelle on a $f'(y^*) < 0$ est une *population d'équilibre stable* car dans ce cas l'évolution de toute population dont la taille initiale est proche de l'équilibre y^* est de s'en rapprocher. De façon analogue, on dit qu'une population d'équilibre y^* pour laquelle on a $f'(y^*) > 0$ est une *population d'équilibre instable* car dans ce cas l'évolution de toute population dont la taille initiale est proche de l'équilibre y^* est de s'en éloigner. On peut vérifier en appliquant ce critère que l'unique équilibre du modèle malthusien est stable lorsque $r < 0$ (extinction) et instable lorsque $r > 0$ (explosion) et de même, si l'on suppose $r > 0$, on peut vérifier que l'équilibre $y^* = K$ du modèle logistique est un équilibre stable (capacité biotique) alors que $y^* = 0$ est un équilibre instable. Lorsque $f'(y^*) = 0$, on ne peut pas conclure.

La condition $f'(y^*) < 0$ (resp. $f'(y^*) > 0$) est donc *un critère de stabilité* (resp. *d'instabilité*) qui se révèle très opérationnel puisqu'il se calcule facilement. Pour rendre ces critères intuitifs, on se reportera à nouveau au schéma de la dynamique obtenu à partir du graphe de f . On y voit facilement que lorsque $f'(y^*) < 0$ le graphe de f passe au point y^* de valeurs positives à des valeurs négatives et donc que la population croît tant qu'elle est plus petite que y^* (puisque $f'(y) > 0$) et décroît tant qu'elle est plus grande. Elle tend donc dans tous les cas à se rapprocher de l'équilibre. On fait le même raisonnement, inversé cette fois, dans le cas où $f'(y^*) > 0$.

4.5 Méthode d'Euler

La méthode d'Euler est connue (programmes de 1e S et de terminale S) comme une méthode permettant de calculer approximativement des primitives de fonctions ou d'explorer les liens entre la fonction exponentielle et les séries géométriques. Nous allons voir qu'elle permet beaucoup plus généralement de calculer des solutions approchées d'équations différentielles.

Comme il est généralement impossible de calculer explicitement les solutions d'une équation différentielle (de la même façon qu'il est bien souvent impossible de calculer la primitive exacte d'une fonction), on est donc réduit à calculer le plus souvent non pas les solutions exactes mais des solutions approchées. La méthode d'Euler est la méthode la plus simple pour cela. En réalité les programmes d'ordinateurs utilisent des méthodes plus élaborées (par exemple la méthode de Runge-Kutta dite du 4e ordre) mais ces méthodes reposent en général aussi sur l'idée très simple d'Euler. Cette idée est la suivante :

Elle utilise le fait que l'équation différentielle donne, en chaque point (t, y) , un vecteur $(1, f(y))$ tangent au graphe de la solution. On part d'un point $M_0 = (t_0, y_0)$, on choisit un pas $h > 0$, et on trace un premier segment d'origine M_0 , de pente $f(y_0)$ et d'extrémité le point M_1 d'abscisse $t_1 = t_0 + h$. Puis on recommence de M_1 à M_2 mais en remplaçant la pente du segment $f(y_0)$ par $f(y_1)$ et ainsi de suite. On obtient les formules suivantes pour la suite des

points $M_0, M_1, M_2, \dots, M_n, \dots$:

$$(t_0, y_0), (t_1 = t_0 + h, y_1 = y_0 + f(y_0)(t_1 - t_0)), \dots, (t_n = t_{n-1} + h, y_n = y_{n-1} + f(y_{n-1})(t_n - t_{n-1})), \dots$$

Il assez est clair que cette solution approchée sera d'autant proche de la solution exacte que le pas h sera choisi petit et on peut effectivement vérifier que lorsque ce pas tend vers zéro, la solution approchée tend vers la solution exacte. Mais, pour un pas donné, même petit, on n'est jamais complètement sûr que le comportement de la solution approchée est le même que celui de la solution exacte (exercice 4). Comme toujours, il est prudent de contrôler le résultat fourni par l'ordinateur par des considérations de nature différente, comme par exemple une étude qualitative.

4.6 Exercices

Exercice 1 : Soient a et b deux constantes et soit le modèle dynamique suivant : $\frac{dz(t)}{dt} = az(t) + b$.

1. Résoudre cette équation différentielle par le calcul et décrire le comportement des solutions en fonction de la condition initiale.
2. En supposant $(a, b) = (1, -2)$, tracer dans le plan (t, z) suffisamment de vecteurs vitesse $(1, \frac{dz}{dt})$ pour deviner l'allure des diverses solutions de ce modèle.
3. Même question pour $(a, b) = (-1, 3)$. On dit que $\frac{b}{a}$ est un *équilibre* de la dynamique. Expliquer pourquoi.

Réponses : 1. Cette équation différentielle $z' = az + b$ est une équation différentielle linéaire qui a une solution "triviale" $z(t) = -\frac{b}{a}$ et dont l'ensemble des solutions s'écrit $\{z(t) = z_0 e^{at} - \frac{b}{a}, z_0 \in \mathbb{R}\}$.

2. Avec ces valeurs des paramètres, l'équation différentielle s'écrit $z' = z - 2$. Voici quelques exemple de vecteurs que l'on peut tracer : au point $(t, z) = (1, 1)$, on représente le vecteur de coordonnées $(1, z - 2) = (1, -1)$, au point $(t, z) = (1, 2)$, on représente le vecteur de coordonnées $(1, z - 2) = (1, 0)$, au point $(t, z) = (2, 3)$, on représente le vecteur de coordonnées $(1, z - 2) = (1, 1)$. On note que les vecteurs situés en des points de même ordonnée sont égaux entre eux (ce qui signifie que le champ de vecteur est invariant par translation horizontale).
3. Avec ces valeurs des paramètres, l'équation différentielle s'écrit cette fois $z' = -z + 3$. Voici quelques exemple de vecteurs que l'on peut tracer : au point $(t, z) = (0, 1)$, on représente le vecteur de coordonnées $(1, -z + 3) = (1, 2)$, au point $(t, z) = (1, -1)$, on représente le vecteur de coordonnées $(1, -z + 3) = (1, 4)$, au point $(t, z) = (0, 3)$, on représente le vecteur de coordonnées $(1, -z + 3) = (1, 0)$. La trajectoire issue du point $(0, z(t) = -\frac{b}{a} = -3)$ est une trajectoire constante car les vecteurs situés sur la droite $z = -3$ sont horizontaux. C'est pourquoi on appelle la solution $z = -3$ un équilibre.

Exercice 2 : On modélise la dynamique d'une population de bactéries responsable d'une maladie des conifères par l'équation

$$\frac{dy(t)}{dt} = 0,1y^2(t)$$

(t exprimé en mois et $y(t)$ en dizaine de milliers).

1. Sans résoudre l'équation, indiquer le comportement de cette population à l'avenir, selon ce modèle (à l'aide du champ de vecteurs par exemple).
2. Vérifier que $y(t) = \frac{10}{1-t}$ est une solution. Quelle est sa valeur initiale? Tracer son graphe.
3. Calculer la valeur approchée de cette solution par la méthode d'Euler en prenant le pas $h = 1/10$. Comparer avec la solution exacte.

Réponses : 1. Cette équation différentielle est de la forme $y' = f(y)$ avec $f(y) \geq 0$ pour tout y . Comme $f(y)$ est égale à la dérivée de la solution $y(t)$, les solutions seront toutes des fonctions croissantes. L'examen du champs de vecteurs montre en outre qu'elles tendent vers l'infini.

2. On calcule d'une part $\frac{dy}{dt} = \frac{d}{dt}\left(\frac{10}{1-t}\right)$ et d'autre part $(0,1)y(t) = (0,1)\left(\frac{10}{1-t}\right)$ et on constate que ces deux quantités sont égales à $\frac{10}{(1-t)^2}$. Le graphe de cette fonction est celui d'une branche d'hyperbole issue du point $(1, 10)$ ayant une asymptote verticale en $t = 1$.

3. On a $(t_0, y_0) = (0, 10)$, $(t_1 = h, y_1 = y_0 + hf(y_0) = (\frac{1}{10}, 10 + (\frac{1}{10})10 = 11)$, $(t_2 = \frac{2}{10}, y_2 = 11 + (\frac{1}{10})(\frac{100}{9}) = (\frac{2}{10}, \frac{10}{9})$. On trouve pour les trois points suivants $(t_3, y_3) = (\frac{3}{10}, 13.79)$, $(t_4, y_4) = (\frac{4}{10}, 15.356)$, et $(t_5, y_5) = (\frac{5}{10}, 17.456)$.

Exercice 3 : Pour l'équation différentielle $\frac{dy(t)}{dt} = -0,1y(t)$, calculer les 5 premiers points de la suite (t_n, y_n) de l'approximation d'Euler de la trajectoire issue de $(O, 10)$ (on choisira le pas $h = 0,25$) et tracer sur le même dessin le graphe de la solution approchée et celui de la solution exacte.

Exercice 4 : On s'intéresse à la solution de l'équation différentielle $\frac{dy(t)}{dt} = 18y^2(t)$ de condition initiale $y(0) = -0,1$. Nous dégagons d'abord quelques propriétés générales de l'ensemble des solutions.

1. Vérifier que $y(t) = y^* = 0$ est une solution (équilibre).
2. En utilisant la figure du champ de vecteur associé (figure (??)), vérifier qu'une solution de cette équation de condition initiale positive (resp. négative) reste positive (resp. négative) pour tout $t > 0$.
3. Calculer les 4 premiers termes de l'approximation d'Euler de la solution de condition initiale $y(0) = -0,1$ en prenant $h=1$.
4. Comparer les résultats des deux questions précédentes. Qu'en pensez-vous ?

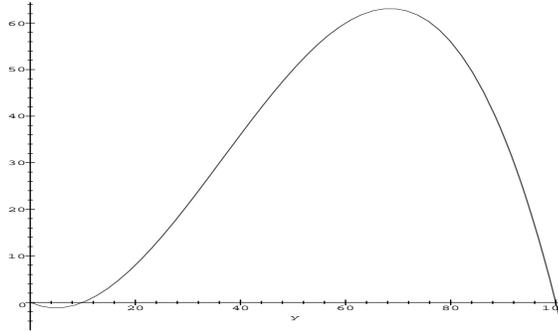
Exercice 5 : L'écureuil est un petit animal ayant un instinct territorial très développé. En observant la dynamique d'une population d'écureuils, on peut faire les deux observations suivantes :

- Si la population est trop grande, le taux de croissance décroît ou même devient négatif.
- Si la population est trop petite, les écureuils en âge de se reproduire courent le risque de ne pas trouver de partenaire et donc, là encore, le taux de croissance est négatif.

Il est donc proposé le modèle dynamique suivant pour une population d'écureuils, k , N et M étant des constantes positives telles que $N > M$:

$$y' = ky \left(1 - \frac{y}{N}\right) \left(\frac{y}{M} - 1\right)$$

1. Voici le graphe de la fonction $f(y) = ky(1 - \frac{y}{N})(\frac{y}{M} - 1)$, dans le cas où $k = 0,5$, $M = 10$ et $N = 100$. Calculer les équilibres de ce modèle et déterminer leur stabilité à l'aide du graphique.



2. Tracer plusieurs trajectoires $(t, y(t))$ de façon à avoir une idée graphique de la dynamique.
3. Préciser, en discutant selon les valeurs de la population initiale $y(0)$, ce qu'il advient de la population d'écureuils selon ce modèle (explosion, extinction, ...) et expliquer ce que représentent les trois constantes k , N et M .

Exercice 6 : On considère une population de prédateurs $y(t)$ qui se nourrissent exclusivement de proies celle-ci formant une population notée $x(t)$. On propose le modèle suivant pour la dynamique de la population de prédateurs (β et q sont des constantes positives) :

$$\frac{dy(t)}{dt} = \beta x(t)y(t) - qy(t)$$

1. Décrire la dynamique de la population de prédateurs en l'absence de proies.
2. Expliquer ce que représente le terme $\beta x(t)y(t)$.
3. Décrire la dynamique de la population de prédateurs lorsque la populations des proies est supposée constante ($x(t) = C^{ste}$).
4. Quelle équation pourriez-vous proposer pour modéliser la dynamique de la population de proies ?
5. Notons qu'ici l'équation différentielle considérée est de la forme $y' = f(y, t)$, avec $f(y, t) = \beta x(t)y - qy$ c'est-à-dire que la fonction f qui la définit dépend du temps à travers la taille $x(t)$ de la population de proies. On dit dans ce cas que l'équation différentielle est *non autonome*. L'une des conséquence est que le champs de vecteur associé n'est plus invariant par translation horizontale. Voyez-vous pourquoi ?