DLST

UNIVERSITÉ Grenoble Alpes

Licence L1-SV Sciences du vivant 2018-2019

MAT206 : Introduction à la biologie mathématique et à la dynamique des populations

Premier fascicule : Modèles en temps discret

Table des matières des deux fascicules

Premier fascicule : Introduction, modèles en temps discret, sujets de partiel

1. Motivation générale 2
2. Introduction aux systèmes dynamiques en temps discret 5
3. Modèles de Malthus en temps discret 10
4. TD sur les modèles de Malthus en temps discret 18
5. Systèmes dynamiques 1D en temps discret 21
6. TD sur les systèmes dynamiques 1D en temps discret 30
7. Systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret 37
8. TD sur les systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret 43
9. Fonctions usuelles 46
10. Sujets de partiel 47

Second fascicule : Modèles en temps continu, sujets d'examen

11. Introduction aux systèmes dynamiques en temps continu 54
12. Modèles de Malthus en temps continu 59
13. TD sur les modèles de Malthus en temps continu 63
14. Systèmes dynamiques 1D en temps continu 69
15. TD sur les systèmes dynamiques 1D en temps continu 75
16. Systèmes dynamiques linéaires 2D en temps continu 79
17. TD sur les systèmes dynamiques linéaires 2D en temps continu 89
18. Sujets d'examen 96

1. Motivation générale

Quelques citations pour s'ouvrir l'appétit :

– *Mathematics is biology's next microscope, only better ; biology is mathematics' next physics, only better.* Joel E. Cohen.

– *I have deeply regretted that I did not proceed far enough at least to understand something of the great leading principles of mathematics ; for men thus endowed seem to have an extra sense.* Charles Darwin (in Lettres).

– *The most that can be expected from any model is that it can supply a useful approximation to reality : All models are wrong ; some models are useful.* George Box (in Science and Statistics).

– *The only thing more unreasonable than the effectiveness of mathematics in physics is its ineffectiveness in biology.* Attribué à Israel M. Gelfand par Alexandre Borovik (in Mathematics under the Microscope).

– *Mathématiques : Dessèchent le cœur.* Gustave Flaubert (in Dictionnaire des idées reçues).

Et pour aller plus loin que ces formulations forcément lapidaires :

– L'article original de Joel Cohen dont la première citation ci-dessus est le titre, est disponible à l'adresse `https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc`, requête `"joel cohen next microscope"`, et l'adresse `https://www.youtube.com/watch?v=88gLFT0T_1k` en fournit une présentation vidéo.

– Pour une discussion de la citation de George Box, on pourra se reporter à la page wikipedia `"All models are wrong"`.

– Pour une discussion de la citation (putative) d'Israel Gelfand, on pourra se reporter aux pages wikipedia `"The Unreasonable Effectiveness of Mathematics in the Natural Sciences"` et `"Unreasonable ineffectiveness of mathematics"`.

Quoi qu'il en soit...

...la **modélisation mathématique** des phénomènes physiques, chimiques, biologiques et écologiques accompagne depuis longtemps les développements de la physique, de la chimie, de la biologie et de l'écologie, qu'elle rend possibles. Aujourd'hui plus que jamais, l'activité de modélisation dans chacune de ces disciplines est intense et cruciale, au point qu'on peut difficilement imaginer pratiquer l'une quelconque d'entre elles sans maîtriser au moins des rudiments de modélisation mathématique.

Le but de cette UE est de présenter quelques outils de base du modélisateur et de l'utilisateur (éclairé) de modèles mathématiques, en s'appuyant principalement sur des applications en **dynamique des populations**.

Rappelons tout d'abord que recourir à un modèle mathématique s'avère nécessaire dès que la complexité numérique des phénomènes observés ne permet plus à l'intuition d'en comprendre le fonctionnement ni d'en prévoir l'évolution (et on conviendra aisément que

de nombreux phénomènes naturels, pour peu qu'on prenne leur description au sérieux, relèvent de cette catégorie).

On doit alors tout d'abord formuler des hypothèses sur les lois mathématiques régissant les phénomènes observés. Bien sûr, ces lois ne sont elles-mêmes que des représentations de la réalité, souvent grossières, qui doivent par conséquent être systématiquement remises en question et, le cas échéant, réévaluées. Chaque loi mathématique met en jeu des variables et des paramètres dont les valeurs seront fixées à partir des données expérimentales disponibles. On devra ensuite évaluer la pertinence du modèle choisi, par son analyse mathématique et/ou par des simulations numériques, et en comparant les résultats obtenus d'après le modèle à ces données.

Dans le domaine des sciences du vivant, la modélisation mathématique s'avère particulièrement nécessaire en écologie, en dynamique des populations, en génétique, en épidémiologie, en médecine en général, et on en oublie.

Parmi les spécialités mathématiques les plus couramment mobilisées, figurent certainement les systèmes dynamiques, les probabilités, la statistique et la théorie des graphes. Calcul différentiel et intégral et analyse numérique s'avèrent indispensables. On constate que l'algèbre et l'analyse complexe sont à présent également mobilisées dans des études de réseaux de neurones, tout comme la géométrie et la topologie algébrique en biologie cellulaire et moléculaire.

Au sein de ce panorama foisonnant, la dynamique des populations constitue en tout cas un des domaines des sciences du vivant où les mathématiques sont les plus représentées, depuis fort longtemps.

Entendu en un sens très large, le terme de dynamique des populations ne concerne pas seulement l'évolution de populations animales, végétales ou bactériennes, mais aussi la cinétique des réactions chimiques, la génétique, ainsi que la génomique considérée aux niveaux cellulaire et moléculaire. On veut non seulement décrire l'évolution au cours du temps de la taille d'une population donnée mais aussi tenter d'expliquer les comportements évolutifs observés, ainsi que, possiblement, les interactions entre les espèces vivantes et leur milieu. On cherchera par exemple à prédire, selon les paramètres d'évolution du modèle, si une population s'éteint au bout d'un temps fini, ou bien si elle explose, ou bien si elle finit par se stabiliser autour d'une valeur fixée, ou finalement si elle va osciller indéfiniment.

L'activité de modélisation en dynamique des populations utilise des modèles déterministes et des modèles aléatoires.

Un modèle déterministe prédit un comportement unique à partir de chaque jeu de données initiales, c'est-à-dire une trajectoire unique d'évolution, censée représenter les paramètres moyens des populations réelles au cours du temps. Par contraste, les modèles aléatoires (dits aussi probabilistes) calculent des lois de probabilités, censées décrire les phénomènes observés. Bien sûr, toute évolution comporte au moins une part de hasard (dit aussi aléa) mais, dans de nombreuses situations, en particulier en grandes populations, les fluctuations aléatoires peuvent être négligées et les modèles déterministes, souvent plus simples à analyser, fournissent des prédictions tout à fait satisfaisantes.

Ce cours est consacré à des **modèles déterministes de dynamique de populations**.

On s'intéressera successivement aux modèles en temps discret, linéaires (que les biologistes appellent modèles de Malthus) ou affines, 1D puis 2D. Le cas 2D nous permettra de rappeler et d'utiliser des outils d'algèbre linéaire vus au premier semestre, concernant les matrices 2×2. On développera ensuite des outils efficaces, et relativement simples, permettant de déterminer le comportement qualitatif de nombreux modèles non linéaires, toujours en temps discret, et 1D uniquement (la situation en dimension supérieure étant redoutablement plus compliquée, dès la dimension 2, et hors d'atteinte pour ce cours).

Puis on abordera l'étude des modèles en temps continu, qui, bénéficiant de toute la puissance du calcul différentiel, se révèlera par de nombreux aspects paradoxalement plus simple qu'en temps discret. De nouveau, on résoudra complètement les modèles linéaires (de Malthus) et affines 1D, puis 2D. On adaptera au temps continu les outils qualitatifs développés pour le temps discret, ce qui permettra de traiter relativement aisément tous les modèles non linéaires 1D et tous les modèles 2D linéaires ou affines.

On effectuera des rappels sur les bases mathématiques nécessaires à l'étude des modèles envisagés, au fur et à mesure et selon les besoins, et la majeure partie des séances sera dévolue à la résolution de nombreux exercices.

2. Introduction aux systèmes dynamiques en temps discret

À retenir

– Système dynamique en temps discret : $X_{n+1} = F(X_n)$, avec X_n état au temps n, X_0 état initial, F fonction de mise à jour, $(X_n)_{n\geqslant 0}$ trajectoire.
– Chaque état X_n est entièrement déterminé par X_0 et F.
– Exemple 1D : $x_{n+1} = f(x_n)$ pour $f(x) = x + b(x) - d(x) + a(x) - c(x)$, avec $b(x)$, $d(x)$, $a(x)$ et $c(x)$ nombre de naissances, morts, immigrations, et émigrations par unité de temps dans une population de x individus.
– Analyse qualitative (déterminer le comportement asymptotique de X_n quand $n \to \infty$) vs. analyse quantitative (calculer la valeur de X_n pour tout temps n).

Les modèles de dynamique des populations visent à étudier l'évolution au cours du temps t de l'effectif $x(t)$ d'une population unique (on parle alors de modèles en dimension 1, ou 1D) ou les effectifs $x(t)$, $y(t)$, $z(t)$, …, de plusieurs populations en interaction (on parle alors de modèles en dimension d).

On peut choisir d'utiliser une échelle de temps continue ou discrète :

— Dans le cas continu, le temps t prend ses valeurs dans un intervalle, borné ou non, de la droite $\mathbb{R}$ des nombres réels.
— Dans le cas discret, le temps prend des valeurs entières, dans un intervalle, borné ou non, de la droite $\mathbb{Z}$ des entiers.

Dans le cas discret, on notera plutôt x_n la valeur de $x(n)$, y_n la valeur de $y(n)$, etc. Toujours dans le cas discret, l'unité discrète de temps, correspondant à chaque passage de n à $n+1$, est choisie en fonction de l'expérience considérée et peut correspondre à un temps effectif d'une seconde, une heure, une année, ou autre, pour le phénomène modélisé.

En fait, chaque système dynamique en temps continu pour les effectifs de population $\xi : t \mapsto \xi(t)$, $\eta : t \mapsto \eta(t)$, etc., permet de construire de multiples systèmes dynamiques en temps discret, chacun obtenu en fixant un intervalle de temps $\tau > 0$ et en considérant les suites

$$x_n = \xi(n\tau) \qquad y_n = \eta(n\tau) \qquad \text{etc.}$$

pour tout entier n tel que $\xi(n\tau)$, $y(n\tau)$, etc., existent. En d'autres termes, on se contente d'étudier la fonction $\xi : t \mapsto \xi(t)$ à travers une suite

$$x_0 = \xi(0) \quad x_1 = \xi(\tau) \quad x_2 = \xi(2\tau) \ \ldots \ x_n = \xi(n\tau) \ \ldots$$

et de même pour la fonction $\eta : t \mapsto \eta(t)$, etc. Si le temps τ est assez petit, on peut espérer que le comportement du système dynamique en temps discret $(x_n)_n$ donne une bonne idée du comportement global du système dynamique en temps continu $\xi : t \mapsto \xi(t)$, ainsi que (y_n) pour $\eta : t \mapsto \eta(t)$, etc. Le choix du temps discret peut également s'imposer quand la ou les populations étudiées varient de façon saisonnière ou bien s'il n'est possible de les observer qu'à des intervalles de temps réguliers (jours, mois, années, autres).

Quand plusieurs populations évoluent simultanément en temps discret, on peut noter leurs tailles respectives x_n, y_n, z_n, …, et alors x_n, y_n, z_n, …, sont des nombres réels (ou

des entiers). On peut rassembler tous ces nombres en un vecteur X_n dans $\mathbb{R}^d$, c'est-à-dire qu'on considère

$$X_n = \begin{pmatrix} X_n^1 \\ X_n^2 \\ \vdots \\ X_n^d \end{pmatrix}$$

où chaque coordonnée X_n^i du vecteur X_n désigne la taille à l'instant n de la $i$ème population, pour $i = 1$, $i = 2$,..., $i = d$. Pour deux populiations (x_n) et (y_n), on considèrera donc l'évolution du vecteur

$$X_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}$$

Les seuls systèmes dynamiques que nous étudierons dans ce cours sont dits autonomes et stationnaires. Il s'agit d'une classe restreinte mais importante de systèmes dynamiques, qui, en temps discret, correspond au cas où les populations qui composent X_{n+1} au temps $n+1$ ne dépendent que des populations qui composent X_n au temps précédent n et où cette dépendance reste la même en tout temps n.

Exemple 2.1. *En dynamique des populations, on peut penser à l'évolution d'une population x_n comme résultant de la superposition de plusieurs processus simultanés, par exemple un processus de naissances, un processus de morts, un processus d'immigrations et un processus d'émigrations, avec la règle*

$$x_{n+1} - x_n = \textit{naissances} - \textit{morts} + \textit{immigrations} - \textit{émigrations}$$

Si on suppose qu'en tout temps n, la taille de chacun de ces processus, c'est-à-dire les nombres de naissances, de morts, d'immigrations et d'émigrations ne dépendent que de la taille x_n de la population actuelle, suivant des fonctions

$$\textit{naissances} = b(x_n) \quad \textit{morts} = d(x_n) \quad \textit{immigration} = a(x_n) \quad \textit{émigration} = c(x_n)$$

l'équation précédente s'écrit alors

$$x_{n+1} - x_n = b(x_n) - d(x_n) + a(x_n) - c(x_n)$$

ou, de façon équivalente,

$$x_{n+1} = x_n + b(x_n) - d(x_n) + a(x_n) - c(x_n)$$

Dans le premier cas, on a exprimé la variation $x_{n+1} - x_n$ de la population entre les temps n et $n+1$ en fonction de la population x_n au temps n, dans le second cas on a exprimé directement la population x_{n+1} au temps $n+1$ en fonction de la population x_n au temps n. Si on note

$$g(x) = b(x) - d(x) + a(x) - c(x) \qquad f(x) = x + g(x) = x + b(x) - d(x) + a(x) - c(x)$$

tout ceci s'écrit

$$x_{n+1} - x_n = g(x_n) \qquad x_{n+1} = f(x_n)$$

Les deux écritures sont équivalentes. On utilisera plutôt la seconde et on cherchera à décrire l'évolution de la suite (x_n) en fonction des propriétés de la fonction f.

La définition 2.2 généralise la situation de l'exemple 2.1 au cas de d populations, décrites simultanément au temps n par les coordonnées d'un vecteur X_n de $\mathbb{R}^d$.

Définition 2.2. *On appelle système dynamique en temps discret la donnée d'une fonction $F : \mathbb{R}^d \to \mathbb{R}^d$ et d'une suite $(X_n)_{n\geqslant 0}$ à valeurs dans $\mathbb{R}^d$ telles que, pour tout $n \geqslant 0$,*

$$X_{n+1} = F(X_n)$$

On appelle alors X_0 l'état initial du système dynamique, X_n son état au temps n, la suite complète $(X_n)_{n\geqslant 0}$ la trajectoire issue de X_0, et F la fonction de mise à jour du système dynamique.

On voit qu'il est inutile de connaître n ou X_{n-1} ou X_{n-2}, ..., ou d'autres quantités auxiliaires, pour déterminer X_{n+1}. Au contraire, la valeur X_n au temps précédent et la fonction de mise à jour F suffisent pour connaître X_{n+1}.

Proposition 2.3. *La trajectoire $(X_n)_{n\geqslant 0}$ d'un système dynamique en temps discret est entièrement déterminée par sa condition initiale X_0 et par sa fonction de mise à jour F.*

Pour prouver la proposition 2.3, on démontre par récurrence que, pour tout $n \geqslant 1$,

$$X_n = (F \circ F \circ \cdots \circ F)(X_0)$$

où on a écrit n fois le symbole F.

Remarque 2.4. On prendra garde qu'il existe deux formulations différentes possibles de l'évolution d'une population : la fonction f de l'exemple 2.1 en dimension 1 et la fonction F de la définition 2.2 en toute dimension d fournissent la population au temps $n+1$ alors que la fonction g de l'exemple 2.1 en dimension 1 décrit les variations de la population entre les temps n et $n+1$.

Dans le cas d'un système dynamique 1D, on note (x_n) la suite des états, x_0 la condition initiale et f la fonction de mise à jour.

Exercice 1. On considère une population de taille x_n au temps n, telle que chaque individu vivant au temps n donne naissance en moyenne à β nouveaux individus, puis meurt avec probabilité θ ou survit avec probabilité $1-\theta$. De plus, une proportion ϵ des individus vivants au temps n choisit d'émigrer, et ν nouveaux individus arrivent dans la zone de peuplement de cette population entre les temps n et $n+1$. Décrire l'évolution de cette population par un système dynamique en temps discret dont on précisera la fonction de mise à jour f. Dans le cas où

$$\beta = 0,3 \qquad \theta = 0,2 \qquad \epsilon = 0,15 \qquad \nu = 100$$

essayer de deviner le comportement de cette population quand $n \to \infty$ (comportement que l'on démontrera rigoureusement plus tard). ///

Exercice 2. Les modèles SIR (pour susceptibles, infectés, retirés) décrivent la propagation de maladies. On s'intéresse aux évolutions simultanées de trois populations, de tailles respectives s_n, i_n et r_n au temps n. Chaque individu de type S (susceptible) peut devenir infecté par contact avec un des individus de type I (infecté), donc à un taux total ai_n, pour un taux réduit $a > 0$ donné. Chaque individu de type I cesse d'être infecté à un

taux $b > 0$, auquel cas il devient de type R (retiré) pour toujours (le type R correspond aux individus ayant déjà été touchés par la maladie et à présent immunisés ou morts). On obtient le système

$$s_{n+1} - s_n = -as_n i_n \qquad i_{n+1} - i_n = as_n i_n - bi_n \qquad r_{n+1} - r_n = bi_n$$

Écrire le système dynamique en temps discret décrivant

$$X_n = (s_n, i_n, r_n)$$

comme un système dynamique 3D en temps discret pour une fonction de mise à jour $F : \mathbb{R}^3 \to \mathbb{R}^3$ que l'on précisera. Montrer que

$$Y_n = (s_n, i_n)$$

correspond également à un système dynamique, mais 2D, en temps discret, pour une fonction de mise à jour $H : \mathbb{R}^2 \to \mathbb{R}^2$ que l'on précisera. Calculer $s_{n+1} + i_{n+1} + r_{n+1}$ en fonction de $s_n + i_n + r_n$. Expliquer pourquoi il suffit d'étudier le système 2D (s_n, i_n) et de connaître r_0 pour en déduire le comportement du système 3D (s_n, i_n, r_n). ///

Remarque 2.5. Un système dynamique en temps discret peut ne pas avoir de signification pour tout temps $n \geqslant 0$, soit parce que les prédictions deviennent absurdes par rapport à la situation considérée, soit parce que, de façon plus radicale, la dynamique entraîne qu'une des valeurs x_n n'est pas définie.

Par conséquent, en toute rigueur, on veut se permettre de définir les fonctions de mise à jour F et f uniquement sur une partie de $\mathbb{R}^d$ ou de $\mathbb{R}$ et non pas sur $\mathbb{R}^d$ ou $\mathbb{R}$ tout entier, voir l'exercice 4 pour un exemple simple. Les définitions ci-dessus passent ces subtilités sous silence.

Exercice 3. On considère le système dynamique en temps discret $x_{n+1} = f(x_n)$ de condition initiale $x_0 = 1/100$ et de fonction de mise à jour

$$f(x) = 5x(1 - x)$$

Calculer x_1, x_2, x_3, x_4 et x_5. En déduire que, si ce système dynamique en temps discret décrit l'évolution de la taille d'une population au cours du temps, le modèle cesse d'être pertinent en un temps que l'on calculera. ///

Exercice 4. On considère le système dynamique en temps discret $x_{n+1} = f(x_n)$ de fonction de mise à jour

$$f(x) = \frac{x}{1 - x}$$

Calculer $f(1/k)$ pour tout entier $k \geqslant 1$. En déduire que, si $x_0 = 1/k$ avec $k \geqslant 1$ entier, alors la suite (x_n) cesse d'être bien définie pour un indice n que l'on calculera (et si on est un peu curieux, on pourra aussi se demander ce qui se passe pour d'autres conditions initiales $x_0 \neq 0$). ///

Remarque 2.6. Augmenter la dimension du modèle en changeant le vecteur des populations considérées permet de modéliser des dynamiques de « mémoire » plus grande que 1. Le premier exercice ci-dessous explique cette stratégie dans le cas de la suite de Fibonacci, probablement le système dynamique en temps discret le plus célèbre, et le second exercice la généralise.

Retenir que, y compris pour étudier une seule grandeur scalaire, on peut avoir avantage à se placer dans $\mathbb{R}^d$ avec $d \geqslant 2$. Ce résultat sera utilisé plus tard dans le cours.

Exercice 5. On considère la suite de Fibonacci $(\varphi_n)_{n\geqslant 0}$, définie par $\varphi_0 = 1$, $\varphi_1 = 1$, et, pour tout $n \geqslant 0$,

$$\varphi_{n+2} = \varphi_{n+1} + \varphi_n$$

Montrer qu'on peut représenter cette suite par un système dynamique en temps discret $X_{n+1} = F(X_n)$, pour des couples d'entiers $X_n = (x_n, y_n)$, une fonction de mise à jour $F : \mathbb{R}^2 \to \mathbb{R}^2$ et une condition initiale X_0 que l'on précisera (ne pas résoudre ce système dynamique pour l'instant). ///

Exercice 6. Montrer que toute relation

$$x_{n+1} = h(x_n, x_{n-1})$$

où $(x_n)_n$ est une suite à valeurs réelles, équivaut à un système dynamique 2D en temps discret $X_{n+1} = F(X_n)$ pour une fonction de mise à jour $F : \mathbb{R}^2 \to \mathbb{R}^2$ dépendant de la fonction h et des inconnues X_n dans $\mathbb{R}^2$ que l'on précisera. ///

Terminons cette section par une description sommaire des objectifs des sections suivantes concernant l'analyse des systèmes dynamiques en temps discret.

Analyse quantitative : Pour un système dynamique en temps discret $X_{n+1} = F(X_n)$ de condition initiale X_0 et de fonction de mise à jour F données, il s'agit de déterminer une **formule explicite** pour X_n. Dans les (rares) cas où cette tâche est réalisable, en déduire le comportement asymptotique de X_n quand $n \to \infty$.

Analyse qualitative : Dans la majorité des cas, une formule explicite pour X_n se révèle hors d'atteinte mais on peut tout de même déterminer s'il y a :

- **convergence**, au sens où $X_n \to X_\infty$, et dans ce cas on cherche à calculer la limite X_∞, ou bien
- **explosion**, au sens où une ou plusieurs des coordonnées de X_n tend vers l'infini, et dans ce cas on cherche à calculer à quelle vitesse (linéaire, exponentielle, etc.) cette explosion se produit, ou bien
- **extinction**, au sens où toutes les coordonnées de X_n convergent vers 0, et dans ce cas on cherche à calculer à quelle vitesse cette extinction se produit, ou enfin
- **oscillations**, au sens où, par exemple, $X_{2n} \to L$ et $X_{2n+1} \to L'$, pour des limites L et L' distinctes.

En résumé, l'analyse quantitative d'un système dynamique en temps discret repose souvent sur la résolution exacte des équations alors que son analyse qualitative se contente de décrire le comportement du modèle à travers l'allure de ses solutions.

3. Modèles de Malthus en temps discret

À retenir

– Modèle de Malthus de raison r : fonction de mise à jour $f(x) = rx$.
– Applicabilité, solution $x_n = x_0 r^n$, extinction (si $|r| < 1$) vs. explosion (si $|r| > 1$).
– Comparaison de deux trajectoires $x_n = x_0 r^n$ vs. $\bar{x}_n = \bar{x}_0 \bar{r}^n$ pour $r \neq \bar{r}$.
– Identification de r à partir de deux valeurs x_n et x_k pour $n \neq k$.
– $2^{10} \approx 10^3$
– Modèles affines : fonction de mise à jour $f(x) = rx + s$.
– Applicabilité, attractivité quand $|r| < 1$.
– Résolution des modèles affines pour $r \neq 1$: point fixe x^*, changement de variable $y_n = x_n - x^*$, alors (y_n) modèle de Malthus de raison r.

Un des modèles les plus simples de dynamique des populations, introduit par Malthus en 1792, repose sur l'hypothèse que, comme l'écrit Malthus, « le nombre de naissances et de décès pendant une courte période sont tous deux proportionnels à l'effectif de la population au début de cette période et à la durée de celle-ci. »

Définition 3.1. *On appelle modèle de Malthus en temps discret, ou modèle linéaire 1D en temps discret, tout système dynamique en temps discret de fonction de mise à jour $f(x) = rx$ pour tout x, pour un nombre réel r fixé. On appelle r la raison du modèle de Malthus.*

Les hypothèses du modèle sont très fortes, on l'utilise par exemple pour décrire l'évolution d'une population telle que que les taux de natalité de tous les individus sont identiques, leurs taux de mortalité sont identiques, ces taux ne dépendent pas de la taille de la population, et les phénomènes d'émigration et d'immigration sont négligeables (ou à la rigueur on suppose une émigration proportionnelle à la population).

Pour un taux de naissances par individu $b \geqslant 0$ et un taux de mort par individu d tel que $0 \leqslant d \leqslant 1$, on obtient

$$x_{n+1} - x_n = bx_n - dx_n$$

donc la raison du modèle vaut

$$r = 1 + b - d$$

3.1. Résolution.

Proposition 3.2. *1. Pour toute condition initiale x_0, la solution du système dynamique en temps discret de Malthus de raison r vaut*

$$x_n = x_0 r^n$$

et s'appelle une suite géométrique de raison r.

2. Si $|r| < 1$, $x_n \to 0$ pour tout x_0 (extinction). Si $|r| > 1$, $|x_n| \to \infty$ pour tout $x_0 \neq 0$ (explosion).

3. Pour tout $r \neq 1$, la somme s_n des $n+1$ premières valeurs du système dynamique en temps discret de Malthus de taux r vaut

$$s_n = x_0 + x_1 + \cdots + x_n = x_0 \frac{1 - r^{n+1}}{1 - r}$$

Pour démontrer l'item 3., on peut remarquer les simplifications :

$$\begin{array}{rcccccccccccc} s_n & = & x_0 & + & x_0 r & + & x_0 r^2 & + & \cdots & + & x_0 r^{n-1} & + & x_0 r^n & & \\ r s_n & = & & & x_0 r & + & x_0 r^2 & + & \cdots & + & x_0 r^{n-1} & + & x_0 r^n & + & x_0 r^{n+1} \\ \hline s_n - r s_n & = & x_0 & & & & & & & & & & & - & x_0 r^{n+1} \end{array}$$

d'où la formule de la proposition. Énonçons encore une fois ce résultat : pour tout nombre réel $r \neq 1$ et tout entier $n \geqslant 0$,

$$1 + r + \cdots + r^n = \sum_{k=0}^{n} r^k = \frac{1 - r^{n+1}}{1 - r}$$

Exercice 7. Compléter l'énoncé de la proposition 3.2 en décrivant les cas $r = 1$ et $r = -1$ de l'item 2. et le cas $r = 1$ de l'item 3. ///

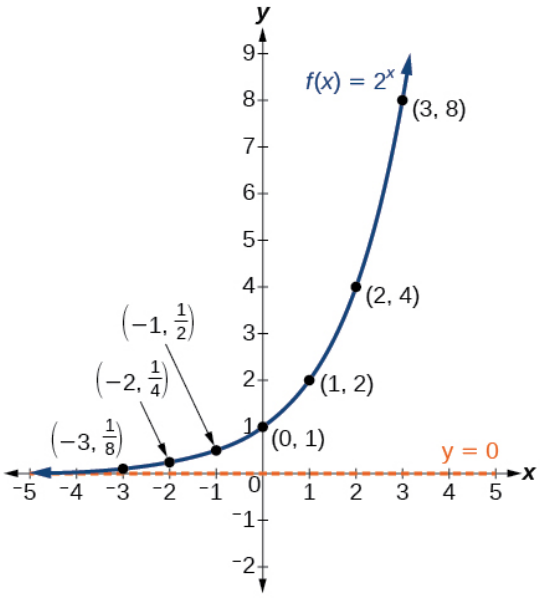


FIGURE 1. Fonction $x \mapsto 2^x$ et suite des 2^n

Remarque 3.3. Comprendre le point 2. de la proposition 3.2 est crucial pour la suite de ce cours. Les figures 1, 2 et 3 et l'exercice 9 peuvent aider à acquérir l'intuition que tout système dynamique en temps discret de Malthus qui ne s'éteint pas, croît sans discontinuer et à un rythme de plus en plus soutenu (on suppose dans cette remarque que $r > 0$ et on laisse de côté le cas $r = 1$, qui correspond à une dynamique assez… statique). Dans un univers fini, cette conclusion est évidemment irréaliste.

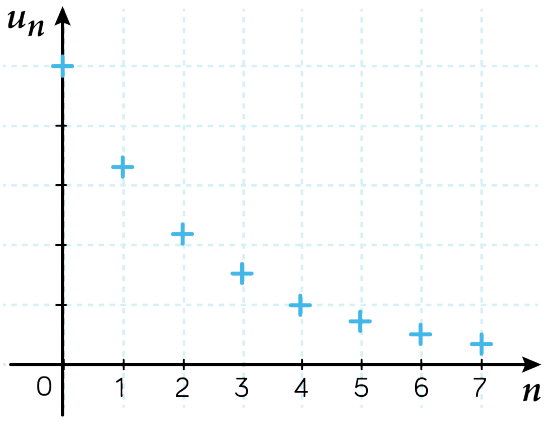


FIGURE 2. Suite géométrique $u_n = 5r^n$ avec $r \approx \frac{2}{3}$

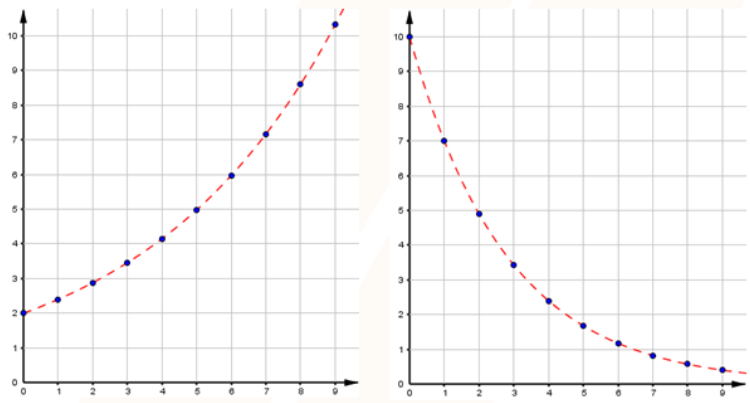


FIGURE 3. Croissance et décroissance géométriques

On pourra compléter les dessins par les données chiffrées du tableau de la figure 4 qui donne, pour quelques valeurs de n, la valeur de $x_n = r^n$ arrondie à l'entier le plus proche (sauf les valeurs pour $n = 100$, exprimées en écriture scientifique), pour $r = 1,2$ et pour $r = 1,3$.

On prendra donc garde à ne pas tirer de conclusions pratiques, absurdes, de ces modèles en dehors de leur domaine temporel de validité (typiquement, pour des temps « trop grands »). Par ailleurs, on cherchera, par exemple dans la suite de ce cours, à développer des modèles plus élaborés, adaptés à d'autres comportements que cette dichotomie extinction vs explosion rapide.

Exercice 8. Soient (x_n) et $(\bar{x}_n)$ les solutions des systèmes dynamiques en temps discret de Malthus de conditions initiales x_0 et $\bar{x}_0$ et de raisons r et $\bar{r}$, respectivement. On suppose que $x_0 \neq 0$, $\bar{x}_0 \neq 0$, et $|r| < |\bar{r}|$. Montrer que

$$\lim_{n\to\infty} x_n/\bar{x}_n = 0$$

Temps n	$x_n = (1,2)^n$	$x_n = (1,3)^n$
0	1	1
5	2	4
10	6	14
15	15	51
20	38	190
25	95	706
30	237	2617
35	591	9728
40	1470	36.119
45	3657	134.107
50	9.100	497.929
100	$8,28 \cdot 10^7$	$2,48 \cdot 10^{11}$

FIGURE 4. Quelques valeurs arrondies à l'entier le plus proche (sauf pour $n = 100$) des suites $x_n = r^n$ pour $r = 1,2$ et $r = 1,3$

///

Pour résoudre l'exercice 9 ci-dessous, on utilisera (et on retiendra) l'approximation importante :

$$\boxed{2^{10} \approx 10^3}$$

Exercice 9 (Grains de riz sur échiquier indien)**.** Comme chacun sait, l'origine du jeu d'échecs est controversée. Une légende, rapportée par Ibn Khallikan en 1256, place l'invention du jeu en Inde, 3000 ans avant J.-C. Un roi s'ennuyait beaucoup et cherchait à se distraire. Le brahmane Sissa lui apporta un jeu d'échecs. Le roi, enthousiasmé par le jeu, permit à Sissa de formuler une requête en guise de récompense pour son merveilleux cadeau. Sissa demanda alors « très modestement » qu'on place 1 grain de riz sur la première case de son échiquier, 2 grains de riz sur la deuxième case, 4 grains de riz sur la troisième case, et ainsi de suite jusqu'à la 64ème case en doublant à chaque fois. Bien sûr, le roi, après s'être étonné de la modestie de la requête, garantit aussitôt qu'elle serait satisfaite.

1. Calculer le nombre total de grains de riz à placer sur l'échiquier, et la puissance de 10 la plus proche de ce nombre.

2. On considère que 1000 grains de riz pèsent 30 grammes. Actuellement, la production annuelle totale de riz dans le monde varie chaque année entre environ 400 millions de tonnes et environ 500 millions de tonnes. Estimer la quantité de riz dont le roi a besoin pour s'acquitter de sa promesse, quantité mesurée en nombre de productions mondiales annuelles.

3. Calculer la proportion du total des grains de riz placés sur l'échiquier qui seraient sur la dernière case si le roi remplissait sa promesse, puis la proportion du total qui serait placé sur la dernière rangée. ///

Exercice 10. 1. Montrer que, dans le cas d'extinction d'un modèle de Malthus, pour toute condition initiale x_0, la population totale s_n jusqu'au temps n converge vers une valeur s_∞ que l'on calculera en fonction de x_0 et r.

2. Montrer que, pour tout modèle de Malthus, la suite $(s_n)_{n\geqslant 0}$ est décrite par un système dynamique en temps discret de condition initiale $s_0 = x_0$ et de fonction de mise à jour h que l'on précisera.

3. Dans le cas d'extinction, décrire la valeur s_∞ en termes de la fonction de mise à jour h et commenter ce lien entre s_∞ et h. ///

3.2. **Identification.** On souhaite identifier les paramètres d'un modèle de Malthus à partir de l'observation de certaines de ses valeurs.

Proposition 3.4. *Dans un modèle de Malthus de raison r, pour tout $n \geqslant 0$ et tout $k \geqslant 1$, les valeurs x_n et x_{n+k} déterminent r entièrement, selon la formule*

$$r = \left(\frac{x_{n+k}}{x_n}\right)^{1/k}$$

Exercice 11. On observe un modèle de Malthus aux temps $n = 3$ et $n = 8$ et on mesure les populations $x_3 = 24$ et $x_8 = 768$. Proposer des valeurs de x_0 et r. ///

Remarque 3.5 (À omettre en première lecture)**.** Une conséquence de la proposition 3.4 concerne l'identification des paramètres du modèle par régression linéaire sur $\log x_n$ dans le cas de suites (x_n) positives, c'est-à-dire que l'on cherche (a, b) minimisant l'erreur commise en remplaçant chaque $\log x_n$ observé par $an + b$, disons au sens des moindres carrés, donc

$$(\hat{a}, \hat{b}) \leftarrow \min_{a,b} \sum_{n\in M} (\log x_n - an - b)^2$$

où M désigne l'ensemble des instants n où on a mesuré x_n.

Cette procédure fournit les valeurs

$$\widehat{x_0} = \exp(\hat{b}) \qquad \widehat{r} = \exp(\hat{a})$$

où $\hat{a}$ et $\hat{b}$ valent

$$\hat{a} = \frac{\mathrm{Moy}_M(n \log x_n) - \mathrm{Moy}_M(n) \cdot \mathrm{Moy}_M(\log x_n)}{\mathrm{Moy}_M(n^2) - \mathrm{Moy}_M(n)^2}$$

et

$$\hat{b} = \frac{\mathrm{Moy}_M(n^2) \cdot \mathrm{Moy}_M(\log x_n) - \mathrm{Moy}_M(n) \cdot \mathrm{Moy}_M(n \log x_n)}{\mathrm{Moy}_M(n^2) - \mathrm{Moy}_M(n)^2}$$

Dans ces formules, pour toute suite (y_n), la notation $\mathrm{Moy}_M(y_n)$ désigne la moyenne des valeurs de (y_n) observées aux instants dans l'ensemble M, c'est à-dire

$$\mathrm{Moy}_M(y_n) = \frac{1}{\#M} \sum_{n\in M} y_n$$

Par exemple, si on a observé x_1, x_2, …, x_7 et x_{11} aux temps 1, 2, …, 7 et 11, on considèrera

$$\mathrm{Moy}_M(n \log x_n) = \frac{x_1 + 2x_2 + \cdots + 7x_7 + 11x_{11}}{8}$$

et toutes les autres moyennes correspondantes.

3.3. **Modèles affines.** Les modèles affines constituent une généralisation naturelle des modèles de Malthus, adaptés à des cas où, outre la reproduction et la mort des individus, une part de l'évolution de la population provient d'une émigration ou d'une immigration indépendante de la taille de la population. Également, ils permettent d'échapper à la dichotomie extinction/explosion, mentionnée dans la remarque 3.3.

On fixe donc un taux de reproduction $b \geqslant 0$ et un taux de mort $0 \leqslant d \leqslant 1$, mais aussi une immigration (absolue) $i \geqslant 0$ et une émigration (absolue) $e \geqslant 0$, et on obtient le système dynamique

$$x_{n+1} - x_n = bx_n - dx_n + i - e$$

Définition 3.6. *On appelle modèle affine 1D, tout système dynamique en temps discret de fonction de mise à jour $f(x) = rx + s$ pour tout x, pour des nombres réels r et s fixés.*

Dans le contexte du modèle de population décrit plus haut, on utilisera donc

$$r = 1 + b - d \qquad s = i - e$$

pour lequel $r \geqslant 0$, mais on considèrera aussi des modèles affines avec $r < 0$.

Proposition 3.7. *Quand $|r| < 1$, le modèle affine de condition initiale x_0 et de fonction de mise à jour $f(x) = rx + s$ est attractif au sens où $x_n \to x_\infty$ pour toute condition initiale x_0 et où la limite x_∞ ne dépend pas de x_0 mais seulement de (r, s).*

La preuve de ce résultat va nous donner l'occasion d'appliquer pour la première fois une stratégie que nous retrouverons par la suite.

Première étape : chercher les points fixes de la fonction de mise à jour

Définition 3.8. *On dit que X^* est un point fixe de la fonction de mise à jour F si $X^* = F(X^*)$.*

La propriété ne dépend donc pas de la condition initiale X_0 mais uniquement de la fonction de mise à jour F. Le nom « point fixe » vient du fait que, si la condition initiale X_0 est un point fixe, alors $X_n = X_0$ pour tout n. L'importance d'un point fixe X^* vient du fait que, très souvent, $X_n \to X^*$ pour de nombreuses conditions initiales X_0, voire pour toutes.

Pour un système affine tel que $r \neq 1$, il existe un point fixe unique

$$x^* = \frac{s}{1 - r}$$

Deuxième étape : ré-écrire la fonction de mise à jour en plaçant l'origine en un point fixe

En d'autres termes, on veut déterminer la fonction H telle que

$$Y_n = X_n - X^*$$

satisfait

$$Y_{n+1} = H(Y_n)$$

Pour un système affine tel que $r \neq 1$, on pose donc

$$y_n = x_n - x^* = x_n - \frac{s}{1-r}$$

et on constate que

$$y_{n+1} = x_{n+1} - x^* = rx_n + s - \frac{s}{1-r} = rx_n - \frac{rs}{1-r} = r(x_n - x^*) = ry_n$$

donc la suite (y_n) est décrite par un modèle de Malthus de condition initiale $y_0 = x_0 - x^*$ et de raison r.

Troisième et dernière étape : analyser le comportement de (Y_n), et en déduire le comportement de (X_n)

Pour un système affine tel que $|r| < 1$, cette dernière étape est particulièrement simple : $|r| < 1$ donc $y_n \to 0$ donc $x_n = y_n + x^* \to x^*$, pour toute condition initiale x_0.

3.4. **Application.** On conclut ce chapitre d'introduction aux modèles linéaires 1D en temps discret par la description, sous forme d'exercice développé, d'une procédure de calcul progressif de la moyenne de deux nombres, similaire à ces modèles.

On fixe un nombre a entre 0 et 1, des valeurs initiales (x_0, x_1), on suppose que, pour tout $n \geqslant 1$,

$$x_{n+1} = (1-a)x_n + ax_{n-1}$$

et on cherche à déterminer le comportement de x_n quand $n \to \infty$.

Pour cela, la procédure standard consiste à se ramener à un système dynamique 2D, comme expliqué dans l'exercice 6, donc à considérer

$$X_n = \begin{pmatrix} x_{n+1} \\ x_n \end{pmatrix}$$

et à remarquer qu'alors

$$X_{n+1} = MX_n$$

pour la matrice

$$M = \begin{pmatrix} 1-a & a \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

On peut effectivement, en appliquant les méthodes d'analyse des systèmes linéaires 2D du chapitre 7, résoudre le système dynamique de fonction de mise à jour $F(X) = MX$, mais nous expliquons à présent une façon de court-circuiter ces calculs dans ce cas spécifique.

En effet, si on ré-écrit la dynamique sous la forme

$$x_{n+1} - x_n = -a(x_n - x_{n-1})$$

on constate que la suite

$$y_n = x_{n+1} - x_n$$

vérifie

$$y_{n+1} = -ay_n$$

donc (y_n) est décrite par le système dynamique en temps discret de Malthus de condition initiale $y_0 = x_1 - x_0$ et de raison $r = -a$. En particulier, $|r| = a < 1$ donc, d'après la proposition 3.2, $y_n \to 0$ et, pour tout n,

$$y_0 + y_1 + \cdots + y_n = y_0 \frac{1 - r^{n+1}}{1 - r}$$

Le membre de gauche vaut

$$(x_1 - x_0) + (x_2 - x_1) + \cdots + (x_{n+1} - x_n) = x_{n+1} - x_0$$

et le membre de droite vaut

$$(x_1 - x_0) \frac{1 - (-a)^{n+1}}{1 + a}$$

donc tout ceci montre que, pour tout n,

$$x_n = x_0 + (x_1 - x_0) \frac{1 - (-a)^n}{1 + a}$$

Puisque $(-a)^n \to 0$, on obtient finalement

$$\lim_{n \to \infty} x_n = \frac{x_1 + a x_0}{1 + a}$$

A posteriori, on peut vérifier que $x_{n+1} + a x_n = x_1 + a x_0$ pour tout n et que la valeur de la limite est bien compatible avec cette identité.

4. TD sur les modèles de Malthus en temps discret

Exercice 12 (Le paradis des rennes[1])**.** En 1944, 29 rennes ont été importés sur l'île de Saint Mathieu (St. Matthew Island) dans la mer de Bering. Dix-neuf ans plus tard, faute de prédateurs, on en comptait 6000. Puis, les ressources s'épuisant rapidement, la population de rennes s'effondra au point qu'en 1966, il ne restait plus que 42 survivants et de nombreuses carcasses. Les renards arctiques (qui pèsent à l'âge adulte entre 2,5 et 3,2 kg chacun) étaient de nouveau les plus grands mammifères présents sur l'île.

À partir de ces données, et en supposant que la croissance de la population de rennes entre 1944 et 1963 est malthusienne, calculer son coefficient de croissance. ///

Exercice 13 (Croissances comparées)**.** Au début de l'année 2017, la population urbaine u_0 et la population rurale r_0 du canton de Thunder-ten-tronckh valent $u_0 = r_0 = 12.000$. On prévoit que dans les vingt années qui suivent la population urbaine va augmenter régulièrement de 5% par an, alors que la population rurale diminuera de 7% par an. On note respectivement u_n et r_n les populations prévues au début de l'année 2017+n.

a) Exprimer u_{n+1} et r_{n+1} en fonction de u_n et r_n.

b) Exprimer u_n et r_n en fonction de n.

c) Calculer l'année pendant laquelle la population urbaine du canton de Thunder-ten-tronckh dépassera pour la première fois le double de la population rurale.

d) Calculer les effectifs urbain et rural du canton au début de l'année 2040. ///

Exercice 14 (Croissances comparées, encore)**.** Lors de leur achat au 1er janvier 2017, deux plantes d'appartement, un ficus et un cactus, mesuraient respectivement 50 cm et 150 cm. On note f_n et c_n les hauteurs respectives, mesurées en mètres, de ces deux plantes au 1er janvier 2017+n. Enfin, on sait que la hauteur du ficus augmente de 20% par an, alors que celle du cactus n'augmente que de 4% par an.

a) Calculer f_1, f_2, c_1 et c_2 au centimètre près.

b) Calculer f_{n+1} et c_{n+1} en fonction de f_n et c_n. En déduire f_n et c_n en fonction de n.

c) Calculer l'année au cours de laquelle le ficus va atteindre le plafond, situé à 2 m 50 du sol. Préciser la plante qui atteindra le plafond la première. Calculer l'année au cours de laquelle les deux plantes auront la même hauteur. ///

Exercice 15 (Évolution moyenne d'une population)**.** 1. Premier schéma : On étudie une population composée de A_n individus au début de l'année n. Au cours de l'année n, chacun donne naissance à deux nouveaux individus, puis 60 individus périssent. Soit A_{n+1} le nombre d'individus au début de l'année $n+1$.

a) Déterminer A_{n+1} en fonction de A_n.

b) Soit $B_n = A_n - 30$. Montrer que (B_n) est une suite géométrique et en déduire B_n en fonction de B_0 et n.

1. http://www2.gi.alaska.edu/ScienceForum/ASF16/1672.html

c) Au début de la première année, la population comprend 40 individus. Déterminer si la taille de cette population peut décupler, et si c'est le cas, calculer la première année pendant laquelle il en sera ainsi.

2. Deuxième schéma : On étudie une population composée de jeunes et d'adultes. Au début de l'hiver n, la population comprend J_n enfants et A_n adultes. Pendant l'hiver, un sixième des jeunes deviennent adultes, les autres jeunes périssent (ouille...), et trois cinquièmes des adultes survivent. Pendant l'été, chaque adulte donne naissance à trois jeunes. Soit J_{n+1} et A_{n+1} les nombres d'enfants et d'adultes au début de l'hiver de l'année $n+1$.

a) Exprimer J_n en fonction de A_n. Prouver que $A_{n+1} = \alpha A_n$, pour un nombre α que l'on calculera.

b) On suppose que la population initiale comprend 100 adultes et aucun jeune. Préciser si la population globale va augmenter ou non, et l'évolution asymptotique du nombre total d'individus. ///

Exercice 16 (Malthus avec immigration)**.** En Cacanie, depuis l'an 2000, on observe un taux annuel de natalité de 13‰, un taux annuel de mortalité de 9‰, et environ 100.000 nouveaux arrivants chaque année. (Prendre garde que le symbole ‰ désigne des « pour mille », et non pas des « pour cent ».) On note x_n la population totale du pays l'année 2000+n, décomptée en millions, et on suppose que $x_0 = 60$.

Exprimer x_{n+1} en fonction de x_n. On note $y_n = x_n + 25$. Montrer que $(y_n)_n$ est une suite géométrique dont on calculera la raison. Estimer la population de Cacanie prédite par le modèle pour 2050. ///

Exercice 17 (Malthus avec migration)**.** Une population $(x_n)_n$ évolue selon un modèle malthusien avec migration, c'est-à-dire que les nombres de naissances et de morts entre les temps n et $n+1$ valent bx_n et dx_n respectivement et que le solde migratoire (immigrants moins émigrants) sur cette période vaut m, donc

$$x_{n+1} - x_n = (b-d)x_n + m$$

Étudier les comportements asymptotiques possibles de x_n en fonction des paramètres m, b et d. On supposera que $m \geqslant 0$, $b \geqslant 0$ et $0 \leqslant d \leqslant 1$. ///

Exercice 18 (Système poumons-sang)**.** Un exemple de diffusion concerne le passage de l'oxygène des poumons vers le sang et le passage du dioxide de carbone du sang vers les poumons. Considérons que les poumons constituent un compartiment où la concentration en oxygène vaut p_n et que le sang constitue un second compartiment, de même volume, où la concentration en oxygène vaut s_n. On considère que, pendant un temps court,

$$p_n + s_n = c$$

est constante. Pendant un temps encore plus court, la variation de s_n est proportionnelle à la différence des concentrations, donc

$$s_{n+1} - s_n = r(p_n - s_n)$$

Préciser les valeurs de r biologiquement possibles. Écrire les variations de la suite $(s_n)_n$ en fonction de $(s_n)_n$ seulement. Calculer le point d'équilibre s^* de cette dynamique. On

note $x_n = s_n - s^*$, écrire la dynamique de $(x_n)_n$, en déduire x_n pour tout n, puis s_n et p_n pour tout n. ///

Exercice 19 (Nutriments)**.** Une cellule contient des nutriments en concentration c_n au temps n. De nouveaux nutriments entrent dans la cellule en quantité constante $q = 1,7$ par unité de temps, et des nutriments déjà présents dans la cellule en sortent proportionnellement à la concentration, en quantité pc_n avec $p = 10\%$.

La dynamique s'écrit donc $c_{n+1} - c_n = q - pc_n$. Préciser si, d'après ce modèle, la concentration c_n va tendre vers un équilibre c^*, et, si c'est le cas, calculer la valeur de c^*. ///

5. Systèmes dynamiques 1D en temps discret

À retenir

– Modèle logistique : $x_{n+1} = rx_n(1 - x_n/K)$.
– Comportement du modèle logistique : cas $0 < r \leqslant 1$, cas $1 < r \leqslant 2$, cas $2 < r < 3$.
– Typologie des points fixes 1D : cas stable, cas instable, cas indéterminé.
– Typologie de systèmes dynamiques 1D : cas attractif croissant, cas attractif décroissant, cas attractif alterné, cas répulsif.

5.1. Exemple introductif : le modèle logistique.

Définition 5.1. *On appelle dynamique logistique en temps discret tout système dynamique $x_{n+1} = f(x_n)$ de fonction de mise à jour $f(x) = rx(1-x/M)$, pour des constantes r et M positives.*

Quelques remarques sur les motivations et la signification écologique de cette classe de modèles.

Tout d'abord, mathématiquement, on peut considérer tout modèle logistique comme une déformation d'un modèle de Malthus, au sens où la dynamique

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n/M)$$

peut s'écrire comme

$$x_{n+1} = \varrho(x_n)x_n$$

ce qui correspondrait un modèle « à la Malthus », mais avec une « raison » $\varrho(x_n)$ dépendant de la population au temps n, donnée par la fonction

$$\varrho : x \mapsto r(1 - x/M)$$

Considérons une population isolée (pas d'immigration ni d'émigration) avec un taux de mortalité constant $d \geqslant 0$ et un taux de natalité $B(x)$ dépendant de la taille de la population et décroissant quand la population augmente, par exemple du fait de la limitation des ressources. Un choix simple consiste à considérer

$$B(x) = b - cx$$

pour des valeurs $b \geqslant 0$ et $c \geqslant 0$ fixées.

La forme générale des dynamiques discrètes donnée dans l'exemple 2.1 devient dans ce cas

$$x_{n+1} - x_n = B(x_n)x_n - dx_n$$

donc la fonction de mise à jour

$$f(x) = x + B(x)x - dx = (1 + b - d)x - cx^2$$

c'est-à-dire la fonction de mise à jour logistique avec

$$r = 1 + b - d \qquad M = (1 + b - d)/c$$

Pour les petites populations, x_n est petit et positif donc on retrouve la forme

$$x_{n+1} \approx r x_n$$

des modèles de Malthus, mais, pour tout $r > 0$, quand la population augmente, le terme en x_n^2 vient modérer cette croissance. Enfin, toute condition initiale $x_0 > M$ donne $x_1 < 0$ donc les conditions initiales pertinentes sont

$$x_0 \in [0, M]$$

De même, si $r > 4$, l'intervalle $[0, M]$ n'est plus stable pour la fonction de mise à jour donc les valeurs pertinentes de r sont

$$0 \leqslant r \leqslant 4$$

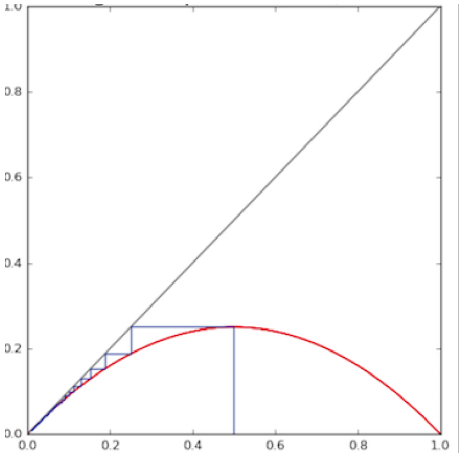


FIGURE 5. Toile d'araignée de dynamique logistique avec $r \leqslant 1$

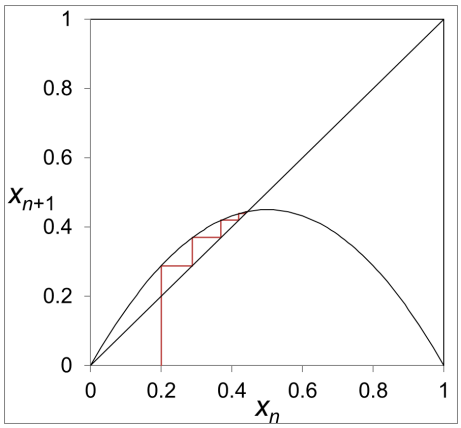


FIGURE 6. Toile d'araignée de dynamique logistique avec $1 < r < 2$

Si $0 < r < 3$, les diagrammes dits « en toile d'araignée » des figures 5, 6 et 7 fournissent aisément le comportement asymptotique suivant :

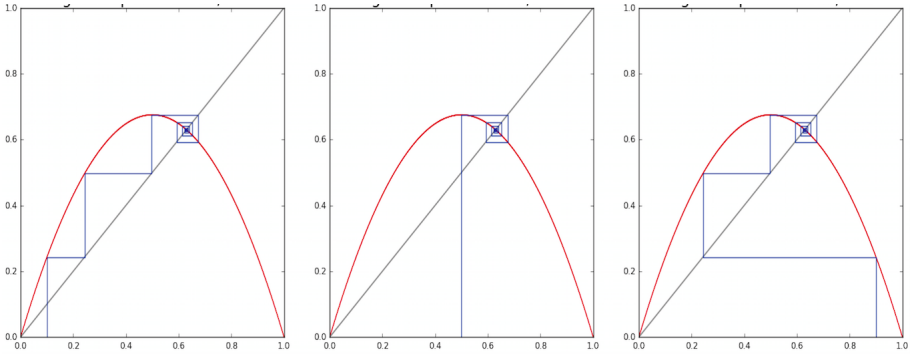


FIGURE 7. Toiles d'araignée de dynamique logistique avec $2 < r < 3$

— Si $0 < r \leqslant 1$, pour tout x_0 dans $[0, M]$,

$$x_n \to 0$$

— Si $1 < r < 3$, pour tout x_0 dans $]0, M[$,

$$x_n \to K = \frac{r-1}{r} M$$

Quand $1 < r < 3$, on appelle K la capacité du milieu, puisque K donne la taille de la plus grande population qui peut survivre dans un milieu correspondant aux paramètres (r, M).

On n'abordera pas ici le cas $r > 3$ mais on renverra aux figures 8, 9 et 10 qui indiquent que le comportement asymptotique devient alors plus compliqué à décrire. En cas de curiosité (forcément malsaine...) pour les phénomènes à l'œuvre, une recherche sur le web à partir des mots-clés `"chaos bifurcation logistic map"` fournira d'amples explications, et on pourra commencer par la page web `https://bayesianbiologist.com/tag/cobweb-plot`, relativement accessible.

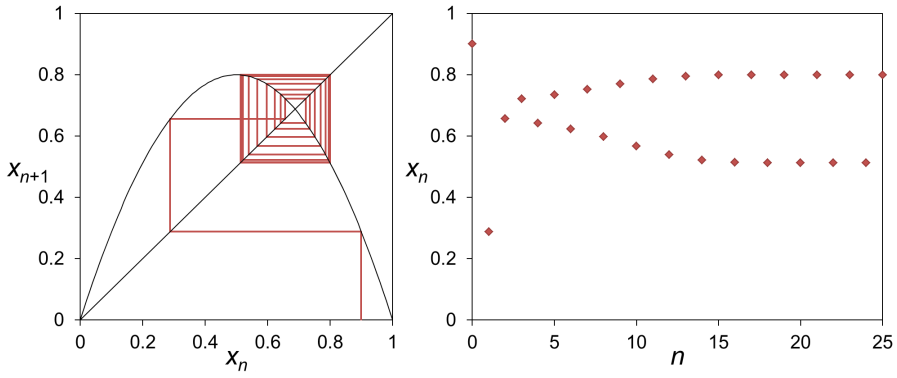


FIGURE 8. Toile d'araignée de dynamique logistique avec $3 < r < 4$

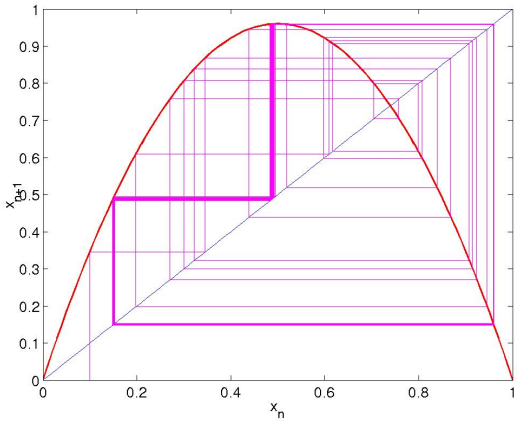


FIGURE 9. Toile d'araignée de dynamique logistique avec $3 < r < 4$

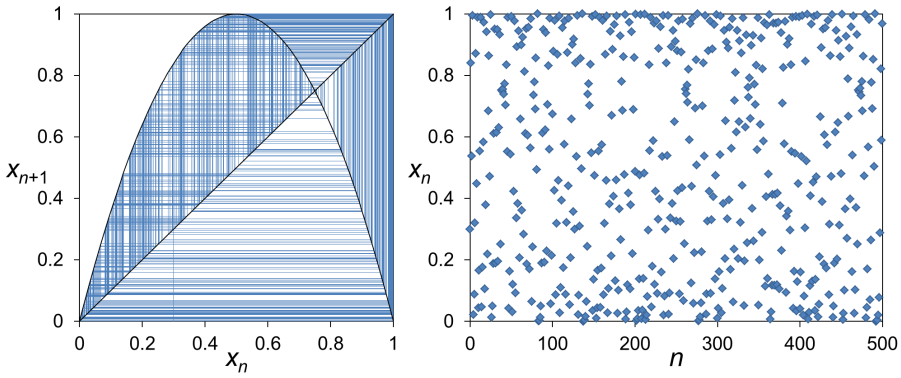


FIGURE 10. Toile d'araignée de dynamique logistique avec $r = 4$

5.2. **Résultats généraux.** On s'intéresse aux systèmes dynamiques en temps discret (x_0, f) pour une fonction de mise à jour f donnée.

Théorème 5.2 (Théorème du point fixe)**.** *Soit $S = [a, b]$ un segment stable par f, au sens où $f(S) \subset S$, tel que f est k-contractante sur $[a, b]$ avec $k < 1$, au sens où $|f(x) - f(y)| \leqslant k|x - y|$ pour tous x et y dans S.*

Alors f admet un point fixe unique x^* dans S et tout système dynamique en temps discret (x_0, f) avec condition initiale x_0 dans S, converge vers x^*.

L'existence d'un point fixe découle du fait (à démontrer) que toute suite (x_n) basée sur la fonction de mise à jour f avec condition initiale x_0 dans S converge vers une limite ℓ et du fait (qui serait à démontrer également) qu'alors $\ell = f(\ell)$, en d'autres termes toutes les limites possibles sont obligatoirement des points fixes. L'unicité est facile puisque si x^* et $\bar{x}^*$ sont des points fixes,

$$|x^* - \bar{x}^*| = |f(x^*) - f(\bar{x}^*)| \leqslant k|x^* - \bar{x}^*|$$

ce qui est impossible pour $k < 1$ sauf si $x^* = \bar{x}^*$. La même astuce permet de montrer la convergence des systèmes dynamiques en temps discret associés : on remarque que, pour tout n,

$$|x_{n+1} - x^*| = |f(x_n) - f(x^*)| \leqslant k|x_n - x^*|$$

donc

$$|x_n - x^*| \leqslant k^n |x_0 - x^*|$$

et le membre de droite tend vers 0 car $k < 1$, donc $x_n \to x^*$.

Théorème 5.3 (Typologie des points fixes 1D)**.** *Soit x^* un point fixe de la fonction de mise à jour f. Alors :*

- **Cas stable :** *Si $|f'(x^*)| < 1$, alors x^* est un équilibre stable, au sens où, pour toute condition initiale x_0 suffisamment proche de x^*, $x_n \to x^*$.*
- **Cas instable :** *Si $|f'(x^*)| > 1$, alors x^* est un équilibre instable, au sens où, pour toute condition initiale x_0 suffisamment proche de x^* mais différente de x^*, x_n s'éloigne de x^*, au moins pour n suffisamment petit.*
- **Cas indéterminé :** *Si $|f'(x^*)| = 1$, alors x^* peut être un équilibre stable ou instable.*

Exercice 20. Pour chaque système dynamique en temps discret (x_0, f_i) ci-dessous, tracer le graphe de la fonction de mise à jour f_i sur $\mathbb{R}_+$ et trouver la limite de la suite (x_n) associée, si cette limite existe.

$$f_1(x) = x + \frac{1}{3}(4 - x^2),\ x_0 = 0 \qquad f_2(x) = \frac{x+1}{3x+1},\ x_0 = 1$$

$$f_3(x) = \frac{1}{1+x},\ x_0 = 1 \qquad f_4(x) = \sqrt{3x},\ x_0 = 1$$

///

Théorème 5.4 (Théorème de la monotonie dans le cas croissant)**.** *Soit I un intervalle stable par f croissante, et x_0 dans I.*

- **Au dessus de la diagonale :** *Si $x_0 < f(x_0)$, alors la suite $(x_n)_n$ est croissante donc $(x_n)_n$ converge si et seulement si $(x_n)_n$ est bornée supérieurement. Si I est borné supérieurement, alors $(x_n)_n$ est bornée supérieurement.*
- **En dessous de la diagonale :** *Si $x_0 > f(x_0)$ alors la suite $(x_n)_n$ est décroissante donc $(x_n)_n$ converge si et seulement si $(x_n)_n$ est bornée inférieurement. Si I est borné inférieurement alors $(x_n)_n$ est bornée inférieurement.*

Théorème 5.5 (Théorème de la monotonie dans le cas décroissant)**.** *Soit I un intervalle stable par f décroissante, et x_0 dans I. Les deux sous-suites $(x_{2n})_n$ et $(x_{2n+1})_n$ sont monotones et de sens de variation contraires. Les sens de variation de $(x_{2n})_n$ et $(x_{2n+1})_n$ se déduisent du signe de $x_2 - x_0$. De plus, $(x_n)_n$ converge si et seulement si les deux sous-suites $(x_{2n})_n$ et (x_{2n+1}) sont adjacentes.*

Le plus souvent, on utilisera les théorèmes 5.3, 5.4 et 5.5 sous la forme du corollaire 5.6, qui synthétise donc les résultats de ce chapitre.

Corollaire 5.6. *Soit (x_n) un système dynamique en temps discret (x_0, f) et x^* un point fixe de f.*

Cas attractif croissant : *Supposons que $x_0 < x^*$, que la fonction de mise à jour f est croissante sur l'intervalle $[x_0, x^*]$ et que $f(x) > x$ sur $[x_0, x^*[$. Alors la suite (x_n) est croissante et $\lim_{n\to\infty} x_n = x^*$.*

Cas attractif décroissant : *Supposons que $x_0 > x^*$, que la fonction de mise à jour f est croissante sur l'intervalle $[x^*, x_0]$ et que $f(x) < x$ sur $]x^*, x_0]$. Alors la suite (x_n) est décroissante et $\lim_{n\to\infty} x_n = x^*$.*

Cas attractif alterné : *Supposons que $-1 < f'(x^*) < 0$. Alors, si x_0 est suffisamment proche de x^*, la suite (x_n) alterne entre des valeurs supérieures à x^* et des valeurs inférieures à x^*, et $\lim_{n\to\infty} x_n = x^*$.*

Cas répulsif : *Supposons que $|f'(x^*)| > 1$. Alors, si x_0 est suffisamment proche de x^*, la suite (x_n) commence par s'éloigner de x^* donc, en général, (x_n) ne converge pas vers x^*.*

Les figures 11, 12, 13, 14, 15 (pour une fonction de mise à jour croissante), et 16, 17, 18, 19 (pour une fonction de mise à jour décroissante), illustrent le corollaire 5.6.

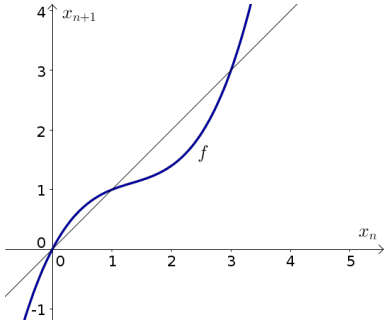


FIGURE 11. Cas croissant avec trois points fixes

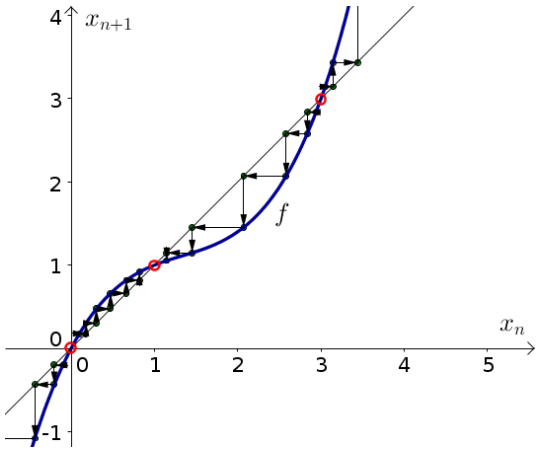


FIGURE 12. Cas croissant avec deux points fixes instables et un point fixe stable

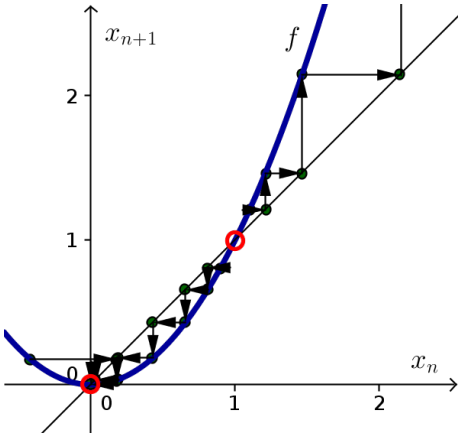


FIGURE 13. Cas croissant avec un point fixe instable et un point fixe stable

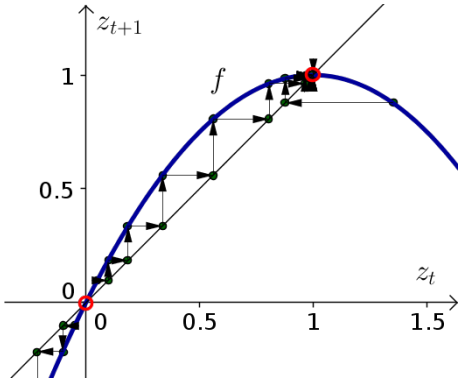


FIGURE 14. Cas croissant sur $]0, 1[$, attractif en 1

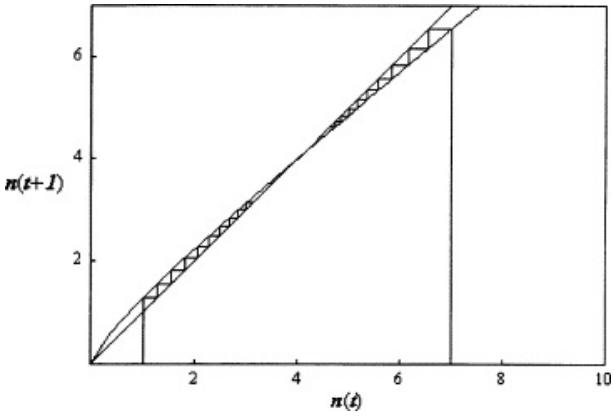


FIGURE 15. Cas croissant attractif

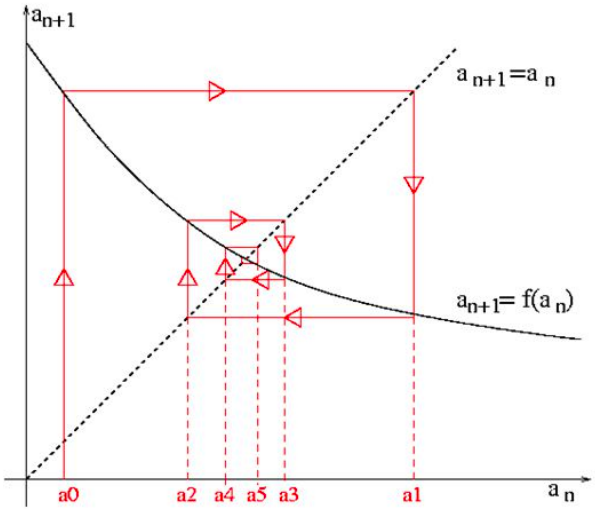


FIGURE 16. Cas décroissant attractif

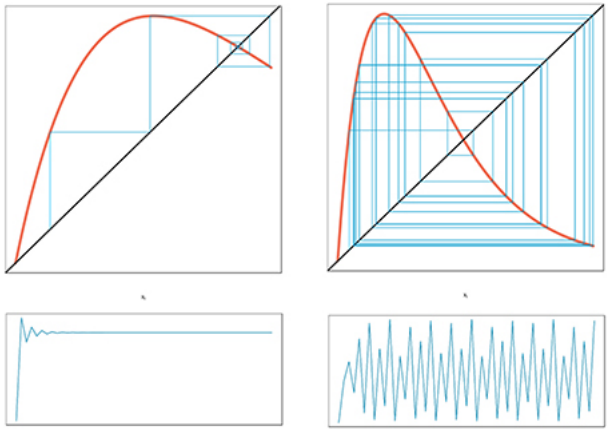


FIGURE 17. Cas décroissants, l'un stable et l'autre instable, et graphes de suites associées

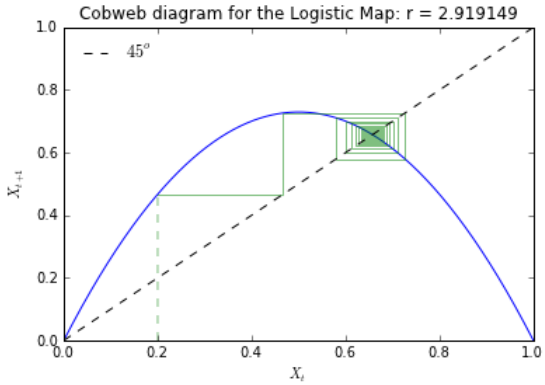


FIGURE 18. Cas finalement décroissant, attractif

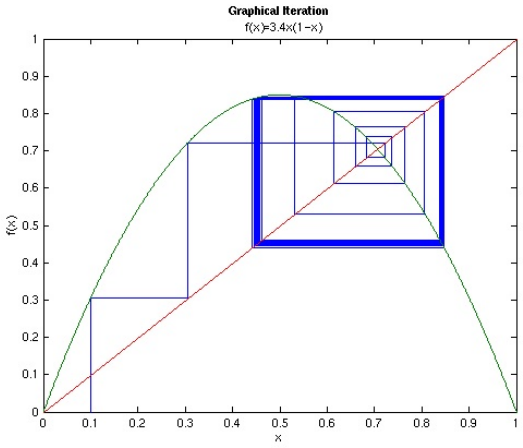


FIGURE 19. Cas finalement décroissant, répulsif

6. TD sur les systèmes dynamiques 1D en temps discret

Exercice 21. Utiliser le théorème de la monotonie pour déterminer un ensemble de valeurs de $r \geqslant 0$ aussi grand que possible tel que le modèle logistique décrit dans la section 5.1 converge vers K pour toute population initiale x_0 telle que $f(x_0) > 0$. ///

Exercice 22 (Fait suite à l'exercice 5)**.** On rappelle que la suite de Fibonacci $(\varphi_n)_{n\geqslant 0}$ est définie par $\varphi_{n+2} = \varphi_{n+1} + \varphi_n$ pour tout $n \geqslant 0$, et par $\varphi_0 = 1$, $\varphi_1 = 1$. On considère, pour tout $n \geqslant 0$,

$$x_n = \frac{\varphi_{n+1}}{\varphi_n}$$

Montrer que (x_n) est un système dynamique en temps discret (x_0, h) pour une fonction de mise à jour h que l'on précisera.

Appliquer le théorème du point fixe pour décrire le comportement de (x_n) (on pourra démontrer puis utiliser le fait que $\frac{3}{2} \leqslant x_n \leqslant 2$ pour tout $n \geqslant 1$). On montrera en particulier que x_n converge vers $\frac{1}{2}(1+\sqrt{5})$ le nombre d'or. ///

Exercice 23. Pour chaque graphe de fonction de mise à jour des figures 20 et 21, dessiner une ou plusieurs trajectoires typiques $(P_t)_t$ du système dynamique (P_0, f) et décrire leur comportement asymptotique. ///

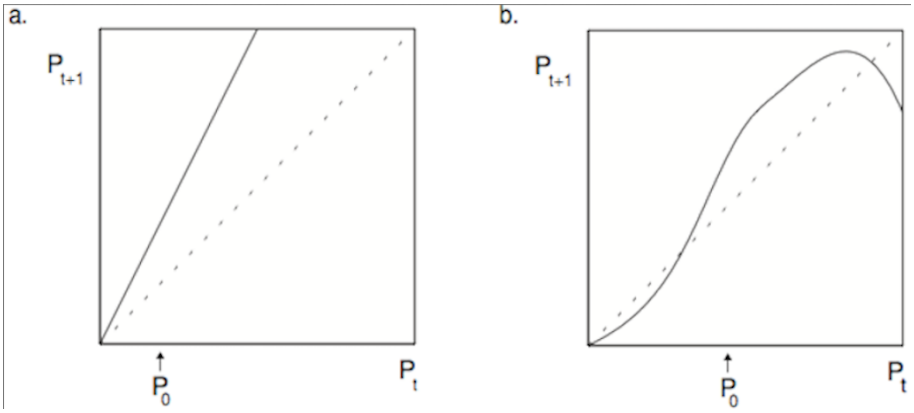


Figure 20. Graphes pour l'exercice 23

Exercice 24. 1. Les variations d'une population d'oiseaux granivores sont proportionnelles à son effectif, on compte 160 oiseaux le deuxième jour et 640 le quatrième, calculer l'effectif initial.
2. On suppose à présent que cette population suit un modèle logistique

$$x_{n+1} = rx_n - sx_n^2$$

avec $x_0 = 40$, $r = 1,6$ et $s = 0,001$. Tracer une représentation en toile d'araignée de la trajectoire et décrire son comportement asymptotique. Même question si $x_0 = 700$, puis si $x_0 = 980$, puis si $x_0 = 1400$. ///

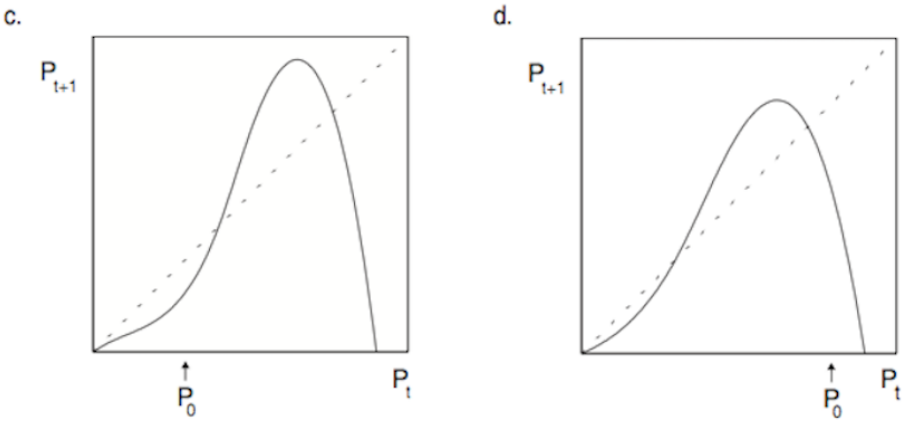


FIGURE 21. Graphes pour l'exercice 23

Exercice 25. On considère un système dynamique $(P_t)_t$ défini par $P_{t+1} = f(P_t)$ et possédant un point fixe P^*. On « zoome » sur le graphe de f autour de P^* jusqu'à ce que la courbe $y = f(x)$ ressemble à une droite. Pour chacun des « zooms » de la figure 22, décider si P^* est un équilibre stable ou instable. ///

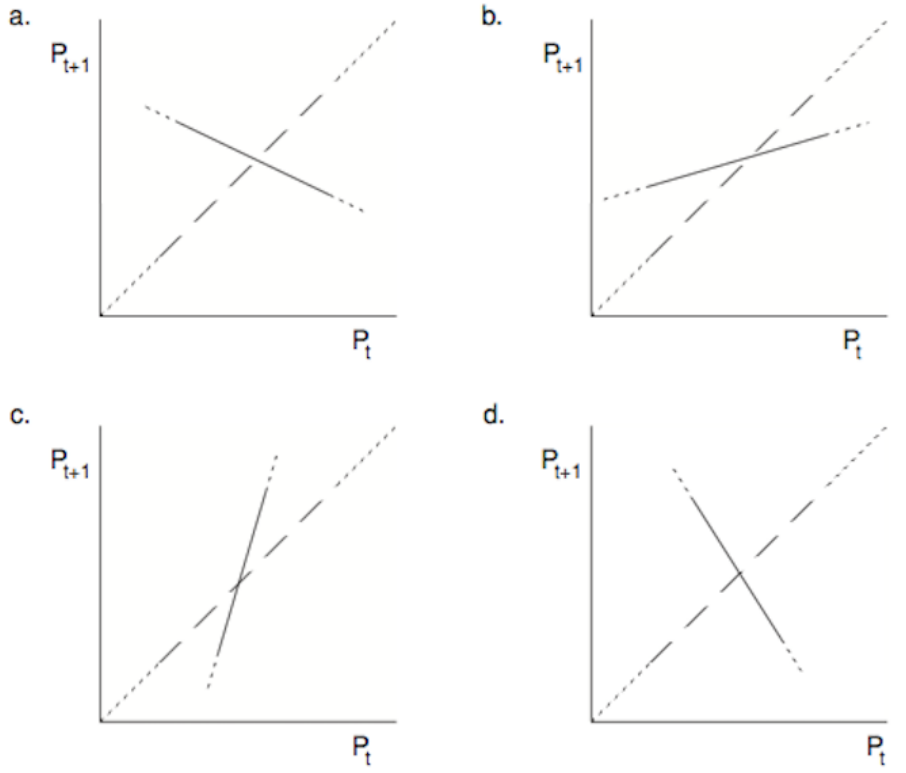


FIGURE 22. Graphes pour l'exercice 25

Exercice 26 (Génétique et dénombrement)**.** On considère un modèle génétique extrêmement simplifié où chaque cellule de souris contient un gène qui détermine la couleur de sa peau : grise ou blanche. Plus précisément, deux allèles interviennent pour la couleur de la peau, que nous noterons G (pour gris) et b (pour blanc). Il y a donc trois types de paires d'allèles possibles : GG, Gb, bb. La paire GG donne la couleur grise, la paire bb donne la couleur blanche, la paire Gb donne aussi la couleur grise (on dit que l'allèle G est dominant, d'où la majuscule). On s'intéresse à la recherche d'une lignée pure de souris grises.

On considère une population P0 de souris grises. On laisse cette population se reproduire, puis on isole les individus nés de cette reproduction en enlevant toutes les souris blanches (c'est-à-dire celles qui sont de type bb). On obtient ainsi une nouvelle population P1 de souris grises avec laquelle on réitère le processus et ainsi de suite. On veut savoir s'il est possible d'obtenir, après un certain nombre de reproductions, une lignée pure de souris grises, c'est-à-dire une population ne comprenant que des souris grises de type GG. Une telle population, si elle existe, ne pourrait alors donner naissance qu'à des souris grises, bien sûr.

On suppose par la suite, que le sex-ratio de la population P0 vaut 1 : 1 pour chaque type de souris, GG ou Gb, et qu'il en est de même après chaque phase de reproduction. Dans la population P0, on note N le nombre total de souris mâles et k le nombre de souris mâles de type GG. Il y a donc aussi N souris femelles, dont k de type GG. On suppose que $k \neq N$, sinon le problème est résolu.

1. Au cours d'une reproduction, calculer : a) le nombre total de paires d'allèles possibles, b) le nombre de paires d'allèles de type GG possibles, c) le nombre de paires d'allèles de type Gb possibles, d) le nombre de paires d'allèles de type bb possibles.

2. Quel lien doit-il y avoir entre les quatre nombres trouvés précédemment ? Vérifier ce lien sur les réponses de la question précédente.

3. On pose $u_0 = \frac{k}{N}$ la proportion de souris de type GG dans la population initiale.

a) Trouver la proportion u_1 des souris de type GG dans P1.

b) On note u_n la proportion de souris de type GG après n étapes. Démontrer la relation

$$u_{n+1} = \frac{1 + u_n}{3 - u_n}$$

4. Désormais on étudie la suite $(u_n)_n$.

a) On pose $v_n = 1 - u_n$. Montrer que $v_n \neq 0$ pour tout n.

b) Démontrer que la suite $w_n = \frac{1}{v_n}$ est une suite arithmétique dont on calculera la raison.

c) En déduire la valeur de u_n pour tout n, puis que $u_n \to 1$ quand $n \to \infty$, et interpréter ce résultat d'un point de vue génétique.

5. Application numérique : On suppose que dans P0, il y a autant de souris de type GG que de type Gb. Calculer le nombre de générations nécessaire pour obtenir une population de souris grises contenant au moins 90% de souris de type GG. ///

Exercice 27 (Modèle logistique)**.** Des biologistes estiment que l'évolution d'une population animale donnée qui s'installe dans un milieu nouveau obéit à la loi

$$u_{n+1} - u_n = bu_n - cu_n^2$$

où u_n désigne l'effectif de la population à l'année n, et b et c désignent des constantes positives qui dépendent de la population considérée et des conditions écologiques du milieu.

On suppose que pour une espèce donnée et pour un milieu donné, $c = 0,01$ et $b = 0,5$, et on veut étudier l'évolution de cette population lorsque l'effectif initial est $u_0 = 5$. On note f la fonction définie par $f(x) = 1,5x - 0,01x^2$.

1. a) Dresser le tableau de variation de f sur $\mathbb{R}_+$.

b) Démontrer que l'intervalle $I = [40; 50]$ est stable par f au sens où $f(I) \subset I$.

c) Démontrer que pour tout x de I, $|f'(x)| \leqslant 0,7$.

2. Avec la calculatrice, donner une valeur approchée de u_8. On constatera que u_8 appartient à I.

3. Déduire de ce qui précède que pour tout $n \geqslant 8$, u_n est dans I, puis que

$$|u_{n+1} - 50| \leqslant 0,7 \cdot |u_n - 50|$$

et enfin que la suite $(u_n)_n$ converge vers 50.

4. Expliquer dans le cas général pourquoi on appelle b le taux de reproduction en population raréfiée, et $K = b/c$ l'effectif d'équilibre de la population. ///

Exercice 28 (Modèle de Beverton-Holt [2])**.** Comme Malthus lui même l'avait remarqué, la croissance de toute population est limitée par les ressources du milieu où elle évolue. Pour modéliser de telles populations de façon plus réaliste, on peut considérer la fonction de mise à jour f sur $\mathbb{R}_+$ donnée par, pour $r > 0$ et $m > 0$ fixés,

$$f(x) = \frac{rx}{1 + x/m}$$

1. Représenter graphiquement quelques solutions de ce modèle pour $r = 0,5$ et $m = 5$ puis pour $r = 2$ et $m = 5$. Préciser le comportement de la suite $(x_n)_n$ dans chacun de ces cas : croissance illimitée de la population, autre comportement asymptotique, états d'équilibre, stabilité des états d'équilibre, autres propriétés.

2. Pour résoudre ce modèle dans le cas général, on considère $y_n = 1/x_n$. Montrer que $(y_n)_n$ est une suite arithmético-géométrique. Calculer explicitement y_n pour tout n. En déduire le comportement asymptotique de x_n quand $n \to \infty$ selon les valeurs des paramètres r et m.

3. Expliquer pourquoi, quand $r > 1$, on appelle $K = (r-1)m$ la capacité biotique du milieu. ///

Exercice 29 (Effet Allee [3])**.** Dans un modèle démographique d'une population sexuée visant à tenir compte des limites des ressources du milieu et de la possibilité d'extinction

2. https://en.wikipedia.org/wiki/Beverton-Holt_model
3. https://fr.wikipedia.org/wiki/Effet_Allee

de la population à cause des prédateurs, des conditions climatiques ou des difficultés à trouver un partenaire pour la reproduction, on considère que $x_{n+1} = f(x_n)$, où la fonction f est donnée par

$$f(x) = \frac{ax^2}{b + x^2}$$

avec $a5$ et $b = 6$. Déterminer le comportement asymptotique de la suite $(x_n)_n$.

On montrera que l'extinction est certaine quand x_0 est petit et que la survie est possible pour certaines valeurs de x_0 que l'on précisera.

Dans cette situation (extinction pour des populations initiales assez petites et survie sinon), on parle d'effet Allee. ///

Exercice 30 (Logistique, encore)**.** L'évolution d'une population de coccinelles, dont le nombre reste inférieur à 1 million, est décrite par le système dynamique

$$x_{n+1} = cx_n(1 - x_n)$$

où x_n désigne l'effectif compté en millions d'individus au temps n et $c > 0$ désigne un paramètre dépendant de l'environnement. On suppose donc que $0 < x_n \leqslant 1$.

Montrer que si $c \leqslant 4$ alors $0 < x_n \leqslant 1$ pour tout n.

Montrer que si $c \leqslant 1$ alors la suite $(x_n)_n$ converge vers 0.

Décrire le comportement asymptotique de la suite $(x_n)_n$ si $1 < c \leqslant 2$.

Montrer que le point fixe non nul est attractif si $2 < c < 3$ et conjecturer le comportement asymptotique de la suite $(x_n)_n$ dans ce dernier cas. ///

Exercice 31 (Auto-catalyse[4])**.** Une réaction chimique $A + B \xrightarrow{k} 2B$ est dite autocatalytique car le produit de la réaction catalyse la réaction. Le taux de réaction à chaque instant est proportionnel au produit des quantités de réactant A et de produit B. Pour $\tau > 0$, soit a_n la quantité de réactant A au temps $n\tau$ et b_n la quantité de produit B au temps $n\tau$.

Expliquer pourquoi, si τ est assez petit, la dynamique de la réaction est, pour une constante $C \geqslant b_0$ que l'on déterminera,

$$b_{n+1} - b_n = k\tau b_n(C - b_n)$$

En supposant de nouveau que $\tau > 0$ est petit et aussi à présent que $b_0 > 0$ est petit (car on part d'un produit B presqu'absent), décrire le comportement de la suite $(b_n)_n$. ///

Exercice 32 (Beverton-Holt avec prélèvement, suite de l'exercice 28)**.** Une population de poissons évoluant naturellement selon un modèle de Beverton-Holt est soumise à un effort de pêche e, donc son évolution est maintenant décrite par $x_{n+1} = f(x_n)$ avec, pour un paramètre $e > 0$ donné,

$$f(x) = \frac{rx}{1 + x/m} - ex$$

Déterminer les valeurs de (r, m, e) pour lesquelles la population survit. ///

4. `https://fr.wikipedia.org/wiki/Réaction_autocatalytique`

Exercice 33 (Modèles de pêche)**.** 1. (Effort total constant) On considère le système dynamique $x_{n+1} = f(x_n)$ de condition initiale $x_0 > 0$, avec, pour r, M et s positifs,

$$f(x) = rx(1 - x/M) - s$$

Le terme s représente un effort de pêche constant, indépendant de la population x_n. Si, après un certain temps, on observe que $x_n \leqslant 0$, on considère que la population est éteinte (donc la pêche s'arrête).

Déterminer si la survie est possible, c'est-à-dire si $x_n \to x_\infty$ avec $x_\infty > 0$.

2. (Effort à taux constant) On considère le système dynamique $x_{n+1} = f(x_n)$ de condition initiale $x_0 > 0$, avec, pour r, M et σ positifs,

$$f(x) = rx(1 - x/M) - \sigma x$$

Le terme σx représente un effort de pêche à taux constant, proportionnel à la population x. Si, après un certain temps, on observe que $x_n \leqslant 0$, on considère que la population est éteinte (donc la pêche s'arrête).

Déterminer si la survie est possible, c'est-à-dire si $x_n \to x_\infty$ avec $x_\infty > 0$.

Dans ce cas, calculer le taux de prélèvement optimal, c'est-à-dire la valeur de σ qui maximise σx_∞. ///

Exercice 34 (Modèle de Ricker[5])**.** On considère le système dynamique

$$x_{n+1} = rx_n e^{-ax_n}$$

avec $a > 0$ et $r > 0$. Identifier les points fixes. Pour chaque point fixe, préciser les valeurs des paramètres (a, r) tels qu'il est stable, respectivement instable.

Montrer que si $r \leqslant 1$ la population s'éteint et que si $1 < r \leqslant e$ la population survit et converge vers une population limite x_∞ que l'on calculera en fonction de (a, r). ///

Exercice 35 (Modèles haploïdes de sélection naturelle)**.** On considère une population haploïde dont les allèles, traditionnellement notés A et a, ont pour taux de reproduction respectifs w_A et w_a. Les nombres A_n et a_n d'individus portant l'allèle A et portant l'allèle a après n générations vérifient donc

$$A_{n+1} = w_A \cdot A_n \qquad a_{n+1} = w_a \cdot a_n$$

On suppose que $A_0 > 0$, $a_0 > 0$, et $w_A > w_a$, et on s'intéresse à la proportion p_n d'individus portant l'allèle A au sein de la population.

1. Montrer que $(p_n)_n$ obéit à la dynamique $p_{n+1} = f(p_n)$, avec

$$f(p) = \frac{w_A p}{w_A p + w_a(1 - p)}$$

2. Étudier le comportement de la fonction de mise à jour f sur l'intervalle $[0, 1]$ et en déduire que (p_n) converge vers une limite que l'on identifiera.

3. On note désormais

$$x_n = \frac{p_n}{1 - p_n}$$

5. https://en.wikipedia.org/wiki/Ricker_model

Écrire la dynamique de $(x_n)_n$ comme $x_{n+1} = h(x_n)$ pour une fonction de mise à jour h (très simple) que l'on déterminera.

En déduire x_n puis p_n en fonction de (n, A_0, a_0, w_A, w_a) et caractériser la vitesse à laquelle $p_n \to 1$ quand $n \to \infty$. ///

Exercice 36 (Révision)**.** Étudier les systèmes dynamiques en temps discret (x_0, f) et (x_0, h) avec $x_0 > 0$ et

$$f(x) = \frac{(1+u)x}{1+ux} \qquad h(x) = 1 + \frac{1}{x+1}$$

pour toute valeur du paramètre $u > 0$. On pourra commencer par tracer les graphes de f et h, et utiliser le Théorème de la monotonie et le Théorème du point fixe. ///

Commentaire sur les modèles logistiques en temps discret, en relation avec les exercices 28 et 31. On pourra omettre cette partie en première lecture.

Les dynamiques logistiques en temps discret ne permettent pas d'écrire des formules explicites pour les suites (x_n) associées et exhibent, pour certaines valeurs des paramètres, des phénomènes de chaos. De plus, une suite logistique observée à intervalles réguliers plus grands que 1 n'est plus décrite par une dynamique logistique en temps discret. Par contraste, les dynamiques logistiques en temps continu sont résolubles et fournissent les comportements attendus (voir le chapitre 14).

Il s'avère que ***les discrétisations de modèles logistiques en temps continu ne sont pas des modèles logistiques en temps discret mais des modèles de Beverton-Holt****.*

En effet, si $(x(t))$ suit une dynamique logistique en temps continu de paramètres (a, K), alors, pour tous temps $\tau > 0$ et t, d'après la formule explicite de la section 14.1,

$$x(t+\tau) = \frac{e^{a\tau}x(t)}{1 + (e^{a\tau} - 1)x(t)/K}$$

donc chaque suite (ξ_n) définie par

$$\xi_n = x(t_0 + n\tau)$$

pour t_0 et τ fixés, suit une dynamique de Beverton-Holt

$$\xi_{n+1} = \frac{r\xi_n}{1 + \xi_n/m}$$

de paramètres

$$r = e^{a\tau} \qquad m = \frac{K}{e^{a\tau} - 1}$$

Les mêmes remarques s'appliquent aux modélisations de réactions chimiques comme dans l'exercice 31.

7. Systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret

À retenir

– Transcription d'un système dynamique linéaire 2D en temps discret : $X_{n+1} = MX_n$.
– Trace, déterminant, discriminant des matrices 2×2.
– Typologie des matrices 2×2 : cas réel, cas complexe.
– Solutions des systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret dans le cas réel : $X_n = \lambda^n uU + \mu^n vV$ avec calcul de (λ, μ), (U, V) et (u, v).
– Solutions des systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret dans le cas complexe : $X_n = \varrho^n(\cos(n\vartheta)X_0 + \sin(n\vartheta)W)$, avec calcul de (ϱ, ϑ).
– Typologie des systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret dans le cas réel : puits, sources, selles/cols.
– Typologie des systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret dans le cas complexe : foyers stables, foyers instables, centres.

De façon générale, on recourt à des modèles 2D quand on souhaite étudier deux populations en interaction, par exemple des proies et des prédateurs, ou des hôtes et des parasites, ou deux populations en compétition, ou deux populations ayant développé des stratégies de mutualisme.

On commence par présenter les matrices 2×2 à valeurs réelles, qui seront l'outil principal d'analyse de ces systèmes dynamiques 2D. On rappelle en particulier les notions d'action d'une matrice sur des vecteurs, de multiplication des matrices, de trace, déterminant, polynôme caractéristique, valeurs propres et vecteurs propres d'une matrice, en se limitant aux matrices diagonalisables dans $\mathbb{C}$, ce qui permet de présenter une classification des systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret.

Les bases théoriques concernant les matrices seront de nouveau utilisées dans le chapitre concernant les systèmes dynamiques en temps continu 2D.

7.1. **Matrices.** Une matrice 2×2 est un tableau de deux colonnes et deux rangées de nombres, que l'on note

$$M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

Toute matrice (réelle) représente une unique application linéaire de $\mathbb{R}^2$ dans $\mathbb{R}^2$, en effet la matrice M ci-dessus représente l'application

$$\ell_M : (x, y) \mapsto (ax + by, cx + dy)$$

Si $X = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$, on note donc $\ell_M(X) = MX$ le vecteur

$$MX = \begin{pmatrix} ax + by \\ cx + dy \end{pmatrix}$$

On définit trois opérations sur les matrices : la multiplication par un scalaire, l'addition des matrices, la multiplication des matrices, leurs définitions et leurs propriétés sont à

savoir. Un aspect important de la multiplication des matrices est que l'ordre compte : en général, $M_1M_2 \neq M_2M_1$.

7.2. **Résolution de récurrences linéaires.** On fixe un vecteur X_0 de taille 2 et une matrice M de taille 2×2 et on cherche à résoudre le système dynamique en temps discret de dynamique

$$X_{n+1} = MX_n$$

Commençons par un résultat très simple :

Proposition 7.1. *Pour toute matrice M, la solution du système dynamique en temps discret (X_0, ℓ_M) vaut*

$$X_n = M^n X_0$$

Ce résultat semble clore le sujet de la résolution des systèmes dynamiques en temps discret linéaires 2D puisqu'on dispose d'une formule, en réalité il n'en est rien... à moins d'être capable de calculer M^n. Pour cela, on va devoir entrer dans le détail de la structure des matrices M vues comme opérateurs linéaires.

Plus précisément, pour résoudre une récurrence linéaire

$$x_{n+1} = ax_n + by_n \qquad y_{n+1} = cx_n + dy_n$$

on la réécrit d'abord comme $X_{n+1} = MX_n$ avec $X_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}$ et $M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$. Puis on introduit diverses caractéristiques de la matrice M :

- sa trace $\mathrm{tr}(M) = a + d$
- son déterminant $\det(M) = ad - bc$
- son discriminant $\Delta(M) = (\mathrm{tr}(M))^2 - 4\det(M) = (a-d)^2 + 4bc$
- son polynôme caractéristique $\chi_M(x) = x^2 - \mathrm{tr}(M)x + \det(M)$

Les solutions prennent alors une forme différente selon le signe du discriminant $\Delta(M)$. On omettra dans ce cours le cas limite $\Delta(M) = 0$ (on pourra éventuellement raconter rapidement en séance ce qui se passe dans ce cas mais ça ne sera pas au programme).

7.3. **Cas où le discriminant est strictement positif.** Dans ce cas, le polynôme caractéristique χ_M admet deux racines réelles distinctes λ et μ. On sait que $\lambda+\mu = \mathrm{tr}(M)$ et $\lambda\mu = \det(M)$. Il existe deux vecteurs propres non alignés U et V tels que $MU = \lambda U$ et $MV = \mu V$.

On calcule U et V en utilisant leur propriété d'être des vecteurs propres, par exemple $U = \begin{pmatrix} u_x \\ u_y \end{pmatrix}$ est solution simultanément des deux équations

$$au_x + bu_y = \lambda u_x \qquad cu_x + du_y = \lambda u_y$$

De même, $V = \begin{pmatrix} v_x \\ v_y \end{pmatrix}$ est solution simultanément des deux équations

$$av_x + bv_y = \mu v_x \qquad cv_x + dv_y = \mu v_y$$

Puis on détermine u et v tels que

$$X_0 = uU + vV$$

Cette identité admet une seule solution (u, v), qui dépend de x_0 et y_0, puisque

$$x_0 = uu_x + vv_x, \qquad y_0 = uu_y + vv_y.$$

Alors, pour tout n,

$$X_n = \lambda^n uU + \mu^n vV$$

c'est-à-dire,

$$x_n = \lambda^n uu_x + \mu^n vv_x, \qquad y_n = \lambda^n uu_y + \mu^n vv_y$$

7.4. **Cas où le discriminant est strictement négatif.** Dans ce cas (qui n'est possible que si $\det(M) > 0$), le polynôme caractéristique χ_M admet deux racines complexes conjuguées qu'on notera

$$\lambda = \varrho(\cos\vartheta + \mathrm{i}\sin\vartheta) \qquad \mu = \varrho(\cos\vartheta - \mathrm{i}\sin\vartheta)$$

On peut trouver (ϱ, ϑ) facilement en notant que

$$\varrho = \sqrt{\det(M)} > 0 \qquad \sin\vartheta \neq 0 \qquad 2\varrho\cos\vartheta = \mathrm{tr}(M)$$

On peut continuer à résoudre ce cas comme le premier, en utilisant des nombres complexes au lieu de nombres réels, mais nous préférons passer directement à la solution, qui affirme qu'il existe un vecteur $W = \begin{pmatrix} w \\ z \end{pmatrix}$ tel que, pour tout n,

$$X_n = \varrho^n \left(\cos(n\vartheta)X_0 + \sin(n\vartheta)W\right)$$

c'est-à-dire,

$$x_n = \varrho^n \cos(n\vartheta)x_0 + \varrho^n \sin(n\vartheta)w \qquad y_n = \varrho^n \cos(n\vartheta)y_0 + \varrho^n \sin(n\vartheta)z$$

On peut exprimer W en fonction des coefficients de M, il vient

$$w = \frac{(a-d)x_0 + 2by_0}{2\varrho\sin\vartheta} \qquad z = \frac{(d-a)y_0 + 2cx_0}{2\varrho\sin\vartheta}$$

On ne demande pas de retenir les formules donnant w et z car on peut aussi trouver ces deux nombres en calculant explicitement $X_1 = MX_0$ puis en résolvant le système

$$x_1 = \varrho\cos(\vartheta)x_0 + \varrho\sin(\vartheta)w \qquad y_1 = \varrho\cos(\vartheta)y_0 + \varrho\sin(\vartheta)z$$

7.5. **Remarques.** Tout d'abord, toute récurrence linéaire 1D d'ordre 2 de la forme

$$x_{n+2} = ax_{n+1} + bx_n$$

est équivalente à une récurrence linéaire 2D d'ordre 1 de la forme

$$X_{n+1} = MX_n$$

En effet, il suffit de considérer $X_n = \begin{pmatrix} x_{n+1} \\ x_n \end{pmatrix}$ et $M = \begin{pmatrix} a & b \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$.

Réciproquement, si $X_{n+1} = MX_n$ avec $X_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}$, alors les deux suites $(x_n)_n$ et $(y_n)_n$ sont des solutions de l'équation récursive 1D d'ordre 2 :

$$z_{n+2} = \mathrm{tr}(M)z_{n+1} - \det(M)z_n$$

Enfin, deux cas peuvent être résolus sans calculs :

— Si M est diagonale (c'est-à-dire, si $b = c = 0$), alors la dynamique vaut

$$x_{n+1} = ax_n \qquad y_{n+1} = dy_n$$

dont on connaît directement la solution

$$x_n = a^n x_0 \qquad y_n = d^n y_0$$

— Si X_0 est un vecteur propre de M, disons pour la valeur propre λ, alors là encore, on sait sans calculs que $X_n = \lambda^n X_0$ donc on connaît directement la solution

$$x_n = \lambda^n x_0 \qquad y_n = \lambda^n y_0$$

7.6. **Typologie des systèmes dynamiques linéaires de taille 2 en temps discret.** Pour toute matrice M, le point $(0, 0)$ est un point fixe de la dynamique linéaire en temps discret $\ell_M : X \mapsto MX$.

Quand les valeurs propres sont réelles, on appelle ce point :

— Un puits si $|\lambda| < 1$ et $|\mu| < 1$, voir figures 23, 24, 25.
— Une source si $|\lambda| > 1$ et $|\mu| > 1$, voir figure 26.
— Une selle ou un col si $|\lambda| > 1$ et $|\mu| < 1$, voir figure 27.

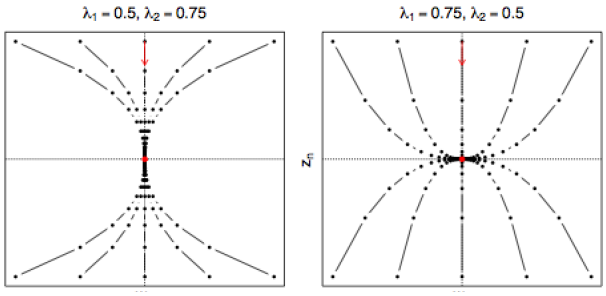


FIGURE 23. Puits avec valeurs propres positives

Quand les valeurs propres sont complexes non réelles, on appelle ce point :

— Un foyer stable si $\varrho < 1$, voir figure 28.
— Un foyer instable si $\varrho > 1$, voir figure 29.
— Un centre si $\varrho = 1$, voir figure 30.

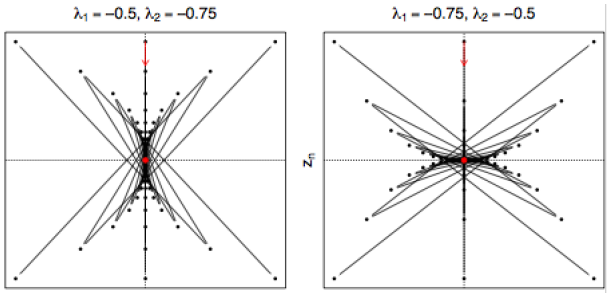


FIGURE 24. Puits avec valeurs propres négatives

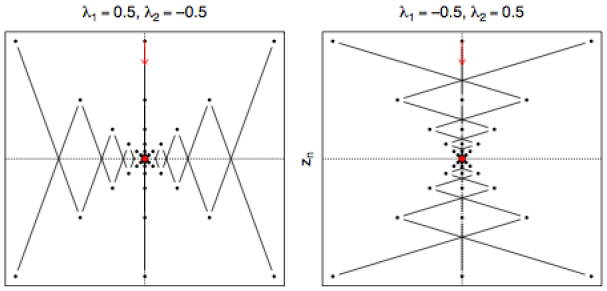


FIGURE 25. Puits avec valeurs propres positive et négative

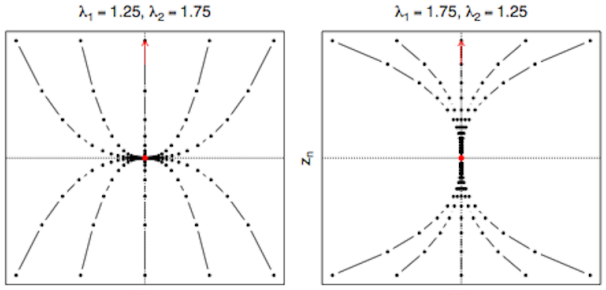


FIGURE 26. Source

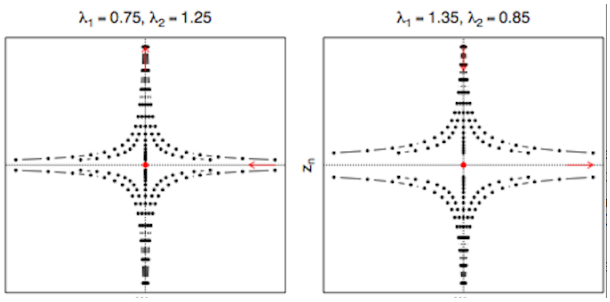


FIGURE 27. Selle ou col

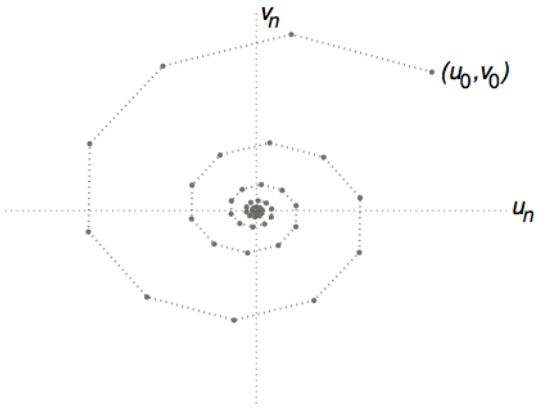


FIGURE 28. Foyer stable

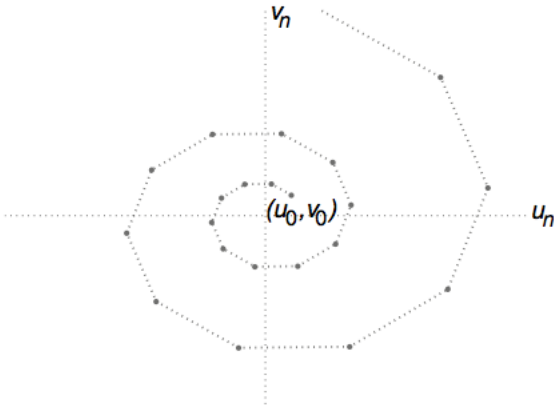


FIGURE 29. Foyer instable

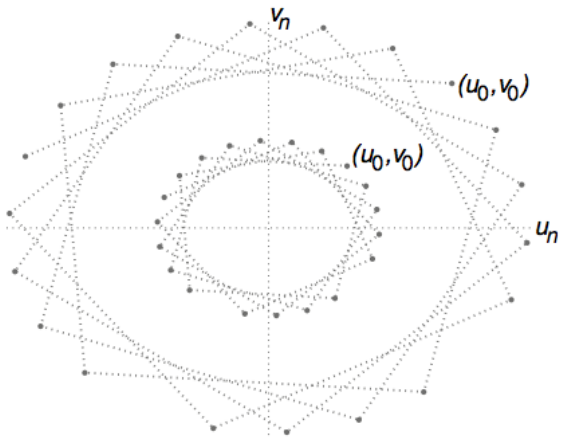


FIGURE 30. Centre (deux trajectoires)

8. TD sur les systèmes dynamiques linéaires 2D en temps discret

Exercice 37. On considère une forêt mixte composée de deux espèces d'arbres, des châtaigniers en nombre C_n l'année n et des bouleaux en nombre B_n l'année n. Quand un châtaignier ou un bouleau meurt, les bouleaux s'installent plus facilement que les châtaigniers dans l'espace libéré (on dit que le bouleau est une espèce pionnière). Par contre, les châtaigniers vivent plus longtemps que les bouleaux.

La durée de vie moyenne d'un bouleau est 100 ans, que celle d'un châtaignier est 1000 ans, donc on suppose que les châtaigniers meurent chaque année en proportion $c = 0,001$ et que les bouleaux meurent chaque année dans une proportion $b = 0,01$. Quand un arbre meurt, indépendamment de son espèce, il est instantanément remplacé par un bouleau avec probabilité $p = 0,8$ et par un châtaignier avec probabilité $1 - p = 0,2$.

1. Montrer que ces hypothèses se traduisent par la dynamique

$$C_{n+1} = (1-c)C_n + (1-p)cC_n + (1-p)bB_n$$

et

$$B_{n+1} = (1-b)B_n + pbB_n + pcC_n$$

2. Montrer que les valeurs propres du système sont $\lambda = 1$ et $\mu = 1 - pc - (1-p)b$, et que $0 < \mu < 1$ pour toutes valeurs de c, b, p dans $]0, 1[$.

3. En déduire que la composition de la forêt en châtaigniers et en bouleaux converge vers des proportions γ et $1 - \gamma$ respectivement, pour une valeur de γ que l'on calculera en fonction de (c, b, p).

4. Vérifier sur la formule que γ est une fonction croissante de b et une fonction décroissante de c et p, et expliquer pourquoi. ///

Exercice 38 (Modèle de Fibonacci [6])**.** On place un couple de lapins dans un endroit entouré d'un mur. Chaque mois chaque couple fécond engendre un nouveau couple qui devient fécond au bout d'un mois. Aucun couple ne meurt, ni ne devient stérile. On note ℓ_n le nombre de couples de lapins après n mois et on s'intéresse au comportement de ℓ_n quand n devient grand.

a) Donner une relation entre ℓ_{n+2}, ℓ_{n+1} et ℓ_n.

b) On pose $X_n = \begin{pmatrix} \ell_{n+1} \\ \ell_n \end{pmatrix}$. Calculer la matrice M telle que $X_{n+1} = MX_n$.

c) Déterminer les valeurs propres et les vecteurs propres de M.

d) En déduire une expression de X_n en fonction de n, puis une expression de ℓ_n en fonction de n. On rappelle que $X_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$.

e) Montrer que $\ell_n \to \infty$. Calculer les nombres $\varphi > 1$ et $c > 0$ tels que

$$\frac{\ell_n}{\varphi^n} \to c$$

6. https://fr.wikipedia.org/wiki/Suite_de_Fibonacci

f) (Facultatif) Montrer que, pour tout n, ℓ_n est l'entier le plus proche de $c\varphi^n$.

g) Résoudre de nouveau l'exercice en supposant cette fois que chaque couple fécond engendre trois nouveaux couples. ///

Exercice 39. Les individus féconds d'une population d'hirondelles de cheminée *Hirondo rustica* sont soit des jeunes, âgés d'un an, dont la fécondité moyenne est de $f = 4$ oisillons par femelle, soit des individus âgés de deux ans ou plus, dont la fécondité moyenne est de $g = 6,6$ oisillons par femelle. On considère que $u = 20\%$ des nouveaux-nés atteignent leur première année, que $v = 50\%$ des jeunes atteignent leur deuxième année, et que chaque individu âgé de deux ans ou plus survit jusqu'à l'année suivante avec probabilité $w = 70\%$. Le sex ratio de chaque classe d'âge vaut 1:1. Montrer que les effectifs J_n de jeunes et A_n d'individus âgés de deux ans ou plus vérifient

$$J_{n+1} = u \cdot \tfrac{1}{2} \cdot (fJ_n + gA_n) \qquad A_{n+1} = vJ_n + wA_n$$

Analyser l'évolution des populiations (J_n, A_n) : survie ou extinction, composition asymptotique. ///

Exercice 40 (Matrice de Leslie [7])**.** On considère la matrice de reproduction $L = \begin{pmatrix} f & g \\ s & 0 \end{pmatrix}$ pour une population $X_n = \begin{pmatrix} J_n \\ A_n \end{pmatrix}$ composée de J_n individus jeunes et A_n individus matures, avec $f = 2,25$, $g = 9$ et $s = 0,25$.

1. Rappeler la signification de chaque coefficient de L. Calculer les valeurs propres et des vecteurs propres de L. En déduire la valeur propre dominante λ et son vecteur propre U dont la somme des coordonnées vaut 1.

2. Montrer que la suite $(P_n)_n$ des proportions d'individus jeunes

$$P_n = \frac{J_n}{J_n + A_n}$$

vérifie la récurrence

$$P_{n+1} = \frac{g + (f - g)P_n}{g + (f + s - g)P_n}$$

3. En déduire la convergence de P_n vers une valeur P_∞ que l'on calculera. ///

Exercice 41 (Jeunes vs adultes, encore)**.** Une population composée de deux classes évolue selon la dynamique

$$J_{n+1} = 1,4A_n \qquad A_{n+1} = 0,55J_n + 0,4A_n$$

On donne $(J_0, A_0) = (2000, 1000)$. Déterminer si la population survit ou si elle s'éteint. ///

Exercice 42 (Pollution de deux lacs)**.** Deux lacs sont en communication. Pour chaque intervalle de temps, on note s_n la quantité de polluant dans le lac supérieur, i_n la quantité de polluant dans le lac inférieur, p_n l'apport de polluant arrivant dans le lac supérieur, m la proportion du polluant présent dans le lac supérieur qui est transférée vers le lac inférieur, et e la proportion du polluant présent dans le lac inférieur qui est éliminée.

7. `https://en.wikipedia.org/wiki/Leslie_matrix`

1. Écrire la dynamique de $X_n = \begin{pmatrix} s_n \\ i_n \end{pmatrix}$ comme $X_{n+1} = MX_n + P_n$ avec $P_n = \begin{pmatrix} p_n \\ 0 \end{pmatrix}$, pour une matrice M que l'on calculera.

2. On suppose que $p_n = p > 0$ pour tout n. Montrer que le système converge vers un régime permanent, c'est-à-dire que $X_n \to X_\infty$ pour un vecteur X_∞ que l'on calculera. Pour cela, on pourra chercher un vecteur constant Y tel que

$$(X_{n+1} - Y) = M \cdot (X_n - Y)$$

puis analyser la dynamique en temps discret $Z_{n+1} = MZ_n$.

3. Expliquer ce résultat. ///

9. Fonctions usuelles

Dérivées et opérations

- Si f et g sont deux fonctions dérivables sur I, $f+g$ est dérivable sur I et $(f+g)' = f' + g'$.
- Si f est dérivable sur I et si λ est un réel, λf est dérivable sur I et $(\lambda f)' = \lambda f'$.
- Si f et g sont deux fonctions dérivables sur I, $f \times g$ est dérivable sur I et $(f \times g)' = f'g + fg'$.
- Si f et g sont deux fonctions dérivables sur I et si g ne s'annule pas sur I, $\frac{f}{g}$ est dérivable sur I et $\left(\frac{f}{g}\right)' = \frac{f'g - fg'}{g^2}$.
- Si f est dérivable sur I, si g est dérivable sur J et si pour tout x de I, $f(x) \in J$, $g \circ f$ est dérivable sur I et $(g \circ f)' = f' \times g' \circ f$.
  Cette dernière formule fournit en particulier le tableau suivant :

Fonction	Dérivée	Domaine de dérivabilité
f^n, $n \in \mathbb{N}^*$	$nf'f^{n-1}$	en tout réel où f est dérivable
$1/f$	$-\frac{f'}{f^2}$	en tout réel où f est dérivable et non nulle
$\frac{1}{f^n}$, $n \in \mathbb{N}^*$	$-\frac{nf'}{f^{n+1}}$	en tout réel où f est dérivable et non nulle
f^n, $n \in \mathbb{Z}^*$	$nf'f^{n-1}$	
$\sqrt{f}$	$\frac{f'}{2\sqrt{f}}$	en tout réel où f est dérivable et strictement positive
e^f	$f'e^f$	en tout réel où f est dérivable
$\ln(f)$	$\frac{f'}{f}$	en tout réel où f est dérivable et strictement positive
$\sin(f)$	$f'\cos(f)$	en tout réel où f est dérivable
$\cos(f)$	$-f'\sin(f)$	en tout réel où f est dérivable

Dérivées des fonctions usuelles

Fonction	Dérivée	Domaine de définition	Domaine de dérivabilité
x^n, $n \in \mathbb{N}^*$	nx^{n-1}	$\mathbb{R}$	$\mathbb{R}$
$\frac{1}{x}$	$-\frac{1}{x^2}$	$\mathbb{R}^*$	$\mathbb{R}^*$
$\frac{1}{x^n}$, $n \in \mathbb{N}^*$	$-\frac{n}{x^{n+1}}$	$\mathbb{R}^*$	$\mathbb{R}^*$
x^n, $n \in \mathbb{Z}^*$	nx^{n-1}	$\mathbb{R}$ si $n \geq 1$, $\mathbb{R}^*$ si $n \leq -1$	$\mathbb{R}$ si $n \geq 1$, $\mathbb{R}^*$ si $n \leq -1$
$\sqrt{x}$	$\frac{1}{2\sqrt{x}}$	$[0, +\infty[$	$]0, +\infty[$
e^x	e^x	$\mathbb{R}$	$\mathbb{R}$
$\ln(x)$	$\frac{1}{x}$	$]0, +\infty[$	$]0, +\infty[$
$\sin(x)$	$\cos(x)$	$\mathbb{R}$	$\mathbb{R}$
$\cos(x)$	$-\sin(x)$	$\mathbb{R}$	$\mathbb{R}$
$\tan(x)$	$1 + \tan^2(x) = \frac{1}{\cos^2(x)}$	$\mathbb{R} \setminus \{\frac{\pi}{2} + k\pi,\ k \in \mathbb{Z}\}$	$\mathbb{R} \setminus \{\frac{\pi}{2} + k\pi,\ k \in \mathbb{Z}\}$

10. Sujets de partiel

10.1. **Partiel de mars 2018.** Durée : deux heures. Calculatrices, documents et téléphones portables interdits. La notation des copies tiendra compte de la qualité de la rédaction et des justifications des réponses. Les exercices sont indépendants les uns des autres.

Applications numériques : On pourra utiliser les valeurs exactes ou approchées $\frac{600}{24} = 25$; $25^{1/5} \approx 1,90$; $250^{1/5} \approx 3,02$; $250^{1/10} \approx 1,74$; $(1,005)^{40} \approx 1,22$; $(1,013)^{40} \approx 1,68$; $(1,008)^{40} \approx 1,38$; $(0,8)^2 = 0,64$; $0,8 \cdot 0,4 = 0,32$; $\sqrt{1,92} \approx 1,39$; $\sqrt{0,32} \approx 0,57$.

Exercice 1 En 1859, Thomas Austin, un britannique émigré dans le sud de l'Australie et nostalgique de la chasse, importe 12 couples de lapins pour pouvoir pratiquer son hobby. Cinquante ans plus tard, 600 millions de ces animaux ont colonisé 60 % du territoire à la vitesse moyenne de 110 kilomètres par an, ce qui constitue une des pires catastrophes de l'histoire de l'Australie. On note x_n la population de lapins l'année $1859 + (10 \cdot n)$, par exemple, $x_0 = 24$ et $x_5 = 600.000.000$.

1) En supposant que la suite (x_n) évolue selon un modèle de Malthus en temps discret de paramètre r, donner une formule exacte pour r, puis en calculer une valeur approchée en utilisant les valeurs numériques données au début de l'énoncé.

2) En 1919, la population de lapins était estimée à 10 milliards d'individus. Préciser si cette donnée est compatible avec le modèle de la question précédente (on pourra calculer la population prédite par le modèle de la question 1 pour l'année 1919).

(Note : Tous les chiffres donnés dans l'exercice 1 sont rigoureusement authentiques, d'ailleurs, l'Australie existe et encore aujourd'hui, elle cherche à se débarrasser de ce fléau.)

Exercice 2 En Cacanie, depuis l'an 2000, on observe un taux annuel de natalité de 13‰, un taux annuel de mortalité de 8‰, et environ 100.000 nouveaux arrivants chaque année. On note x_n la population totale du pays l'année $2000+n$, décomptée en millions.

1) Exprimer x_{n+1} en fonction de x_n.

2) On note $y_n = x_n + 20$. Montrer que $(y_n)_n$ est une suite géométrique dont on calculera la raison r.

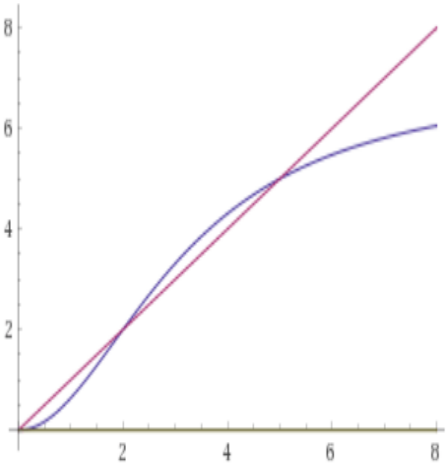
3) On suppose que $x_0 = 60$. Donner une formule exacte pour la population de Cacanie prédite par le modèle pour 2040, puis en calculer une valeur approchée en utilisant les valeurs numériques données au début de l'énoncé.

(Note : Tous les chiffres donnés dans l'exercice 2 sont inventés, d'ailleurs, la Cacanie n'existe pas.)

Exercice 3 (effet Allee) On considère une population de taille x_n au temps n, telle que $x_{n+1} = f(x_n)$ pour tout $n \geqslant 0$, avec $x_0 \geqslant 0$ et $f(x) = \dfrac{7x^2}{10 + x^2}$.

La figure ci-dessous représente le graphe de $y = f(x)$ et la diagonale $y = x$. On indique que la fonction f est croissante sur $[0, +\infty[$ et que l'équation $f(x) = x$ admet trois racines $x = 0$, $x = 2$ et $x = 5$.

Utiliser ces informations pour décrire le comportement de la suite (x_n). On précisera si elle est monotone (croissante ou décroissante), si elle converge, et la valeur éventuelle de sa limite ℓ. On justifiera soigneusement la réponse dans chacun des cas suivants :
(i) $x_0 = 0$
(ii) $0 < x_0 < 2$
(iii) $x_0 = 2$
(iv) $2 < x_0 < 5$
(v) $x_0 = 5$
(vi) $x_0 > 5$



Exercice 4 On considère une population composée au temps n de A_n individus adultes et de J_n individus jeunes. Entre les temps n et $n+1$:

- chaque individu jeune présent au temps n, ou bien meurt, ou bien devient adulte, avec probabilités $1-q$ et q respectivement ;
- chaque individu adulte présent au temps n, ou bien meurt, ou bien survit et donne naissance à r jeunes en moyenne, avec probabilités $1-p$ et p respectivement.

Pour des paramètres $0 < p < 1$, $0 < q < 1$ et $r > 0$ fixés, on considère donc la dynamique schématisée par : jeune $\xrightarrow{q}$ adulte, et adulte $\xrightarrow{p}$ adulte + r jeunes.

1) Exprimer (A_{n+1}, J_{n+1}) en fonction de (A_n, J_n). On montrera que

$$\begin{pmatrix} A_{n+1} \\ J_{n+1} \end{pmatrix} = M \cdot \begin{pmatrix} A_n \\ J_n \end{pmatrix}$$

pour une matrice M indépendante de n, dont on écrira les coefficients en fonction des paramètres (p, q, r) du modèle.

2) Rappeler les valeurs des paramètres (p, q, r) auxquelles correspond le modèle de Fibonacci étudié en cours.

On suppose désormais que $p = 80\%$, $q = 40\%$ et $r = 1$.

3) Calculer la trace, le déterminant et le discriminant de la matrice M, puis ses valeurs propres λ et μ (on pourra utiliser les valeurs numériques données au début de l'énoncé).

4) En déduire que, dans ce cas, la population explose.

10.2. **Partiel de mars 2017.** Durée : une heure. Calculatrice et documents interdits. Le barème est donné à titre indicatif.

Exercice 1 (9 points) On donne le nombre d'individus de la planète ARG au 1er janvier, exprimé en millions d'individus, pour les 3 dernières années :

Années	Nombre d'individus
2015	1
2016	3
2017	7

On note u_n le nombre d'individus en millions au 1er janvier de l'année $2015 + n$.

1) On suppose que cette population suit un modèle de Malthus $u_{n+1} = ku_n$.

1a) Si on ne considère que u_0 et u_1, préciser la valeur que prendrait k.

1b) Si on ne considère que u_1 et u_2, préciser la valeur que prendrait k.

1c) Conclure.

2) On considère le modèle $u_{n+1} = au_n + b$ où $a = 2$ et $b = 1$.

2a) Par rapport aux données fournies, ce modèle vous paraît-il plus réaliste ?

2b) Interpréter les coefficients a et b. Plusieurs réponses sont possibles, on s'inspirera des exemples vus en TD.

2c) On pose $y_n = u_n + 1$. Montrer que (y_n) est une suite géométrique. En déduire l'expression de y_n puis de u_n.

2d) Préciser si, selon ce modèle, le nombre d'individus va exploser dans le futur. Justifier la réponse avec soin.

3) Un grand savant propose un nouveau modèle, à savoir

$$u_{n+1} = \tfrac{10}{3}u_n - \tfrac{1}{3}u_n^2$$

3a) Déterminer les points d'équilibre de ce système dynamique.

3b) On pose $f(x) = \frac{10}{3}x - \frac{1}{3}x^2$. Étudier la fonction f puis tracer son graphe.

3c) Déterminer graphiquement comment va évoluer le nombre d'individus selon ce modèle.

3d) Préciser si ce modèle vous paraît plus raisonnable que les précédents.

Exercice 2 (5 points) Une citerne contient 100 litres d'eau. À une heure du matin, elle se perce et à partir de ce moment, elle perd toutes les heures 10% de ce qu'elle contenait l'heure précédente. Pour résoudre les questions ci-dessous, on pourra utiliser les valeurs numériques données à la fin de l'exercice.

1) Modéliser la situation par un modèle de Malthus. On pourra noter u_n le volume d'eau en litres dans la citerne à l'heure $n + 1$. Par exemple, u_3 est le volume d'eau dans la citerne à 4 heures du matin.

2) Calculer l'heure à partir de laquelle la citerne contient moins de la moitié de ce qu'elle contenait intialement.

3) Calculer l'heure à partir de laquelle la citerne a perdu plus des trois quarts de ce qu'elle contenait initialement.

4) Préciser si, sous ce modèle, la citerne finit par être vide.

Applications numériques : on donne $\frac{\ln(0,2)}{\ln(0,9)} \approx 15,27$, $\frac{\ln(0,5)}{\ln(0,9)} \approx 6,57$, $\frac{\ln(0,3)}{\ln(0,8)} \approx 5,39$, $\frac{\ln(0,25)}{\ln(0,8)} \approx 6,21$, $\frac{\ln(0,3)}{\ln(0,9)} \approx 11,42$, $\frac{\ln(0,25)}{\ln(0,9)} \approx 13,15$.

Exercice 3 (6 points) On considère une population dont l'évolution du nombre d'individus au temps n est donnée par le système dynamique

$$u_{n+1} = f(u_n)$$

où f est la fonction dont le graphe est représenté sur la figure 31.

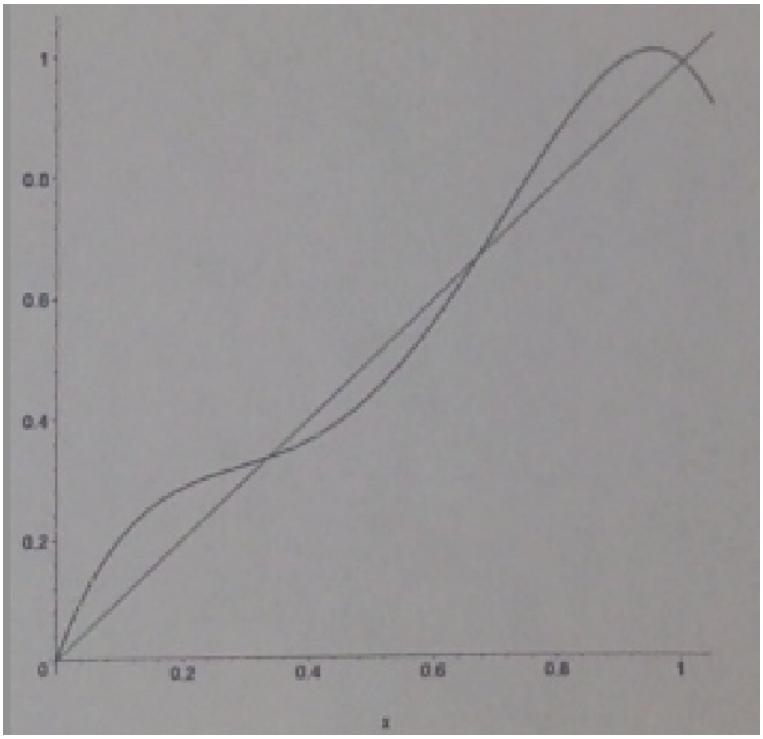


FIGURE 31. Graphe de la fonction f

1) Donner la définition d'une position d'équilibre d'un tel système puis donner le nombre de positions d'équilibre. On les désignera par les lettres A, B, C, etc.

2) Suivant la valeur initiale u_0 du nombre d'individus, étudier graphiquement, en utilisant la figure 31, les diverses évolutions possibles de la population. On donnera dans chaque situation la croissance éventuelle et l'asymptotique. On ne considèrera pas le cas où u_0 est une position d'équilibre.

3) D'après ce que vous avez pu observer à la question précédente, préciser si les positions d'équilibre sont stables ou instables.

4) Préciser s'il existe des valeurs u_0 du nombre d'individus de la population initiale qui entrainent l'extinction de la population.

Thomas Malthus (1766-1834)