

Biomodélisation

Philippe Thieullen, Université Bordeaux 1

26 janvier 2013

3 Modèles de plusieurs espèces en compétition

Nous considérons dans cette partie plusieurs espèces en compétition : quelques exemples en dynamique discrète sont présentés en première partie ; les notions d'état d'équilibre et de stabilité sont alors développées.

3.1 Quelques exemples de modèles discrets

Exemple 1. Interaction : hôtes – parasitoïdes. On considère dans ce modèle deux espèces d'organisme de cycle de vie fortement corrélé : un organisme appelé hôte, pouvant se reproduire indépendamment de l'autre espèce, un deuxième organisme, appelée parasitoïde, ne se reproduisant qu'en détruisant un individu de la première espèce. Ce modèle s'applique bien à deux espèces d'insecte dont l'une des deux ne peut se reproduire qu'en pondant ses œufs dans les larves de l'autre espèce et en les détruisant finalement. On suppose que tous les adultes meurent en fin de cycle. On introduit les variables suivantes

- t : nombre commun de générations aux deux espèces,
- N_t : nombre de larves de l'espèce hôte,
- P_t : nombre de parasitoïdes,
- r : taux de reproduction des adultes hôtes (qui ont survécus au bout du cycle, larve – puppe – adulte et ont donné naissances à r larves par adulte) ; on suppose que $r > 1$,
- $q(N_t, P_t)$: fraction des larves hôtes qui ne sont pas parasitées,
- c : nombre d'œuf pondus par le parasitoïde sur chaque larve de l'hôte.

On constate ici qu'on ne s'intéresse pas aux trois stades (larve, puppe et adulte) de chaque individu, mais plutôt à chaque cycle complet comme faisant un tout. Le modèle hôte – parasitoïde est donc décrit par le système d'équations aux différences

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= r q(N_t, P_t) N_t \\ P_{t+1} &= c(1 - q(N_t, P_t)) N_t \end{aligned} \tag{1}$$

Il reste alors à trouver la relation entre le taux d'hôtes non parasités $q(N, P)$ et (N, P) . Il est naturel de prendre $q(N, 0) = 1$ lorsqu'il n'y a pas de parasitoïdes et $q(N, +\infty) = 0$ dans le cas opposé. Nicholson-Bailey propose le modèle suivant

$$q(N, P) = \exp(-aP)$$

où a s'interprète comme un nombre moyen de rencontre du parasite avec l'hôte. On est donc amené à étudier le système

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= r \exp(-aP_t)N_t \\ P_{t+1} &= c(1 - \exp(-aP_t))N_t \end{aligned} \quad (2)$$

Nous allons voir plus loin que l'état d'équilibre non trivial (non réduit à $(N_*, P_*) = (0, 0)$) est instable.

Exemple 2. Modèles génétiques de population. On s'intéresse aux fréquences des différents génotypes d'un certain gène dans une population de N individus pour un locus donné du chromosome. On suppose que le gène appartient aux deux chromosomes formant une même paire homologue et peut prendre uniquement deux formes ou allèles distincts A ou a . Les différents génotypes de la paire sont donc AA , Aa et aa . On note respectivement u_t , v_t et w_t , les fréquences de ces génotypes dans la population à la génération t . On a bien sûr la relation

$$u_t + v_t + w_t = 1.$$

A la génération suivante $t+1$, chaque parent cède un des deux allèles de manière indépendante. Le tableau de croisement devient donc

	AA, u_t	Aa, v_t	aa, w_t
AA, u_t	AA, u^2	$\frac{AA, \frac{1}{2}uv}{Aa, \frac{1}{2}uv}$	Aa, uw
Aa, v_t	$\frac{AA, \frac{1}{2}uv}{Aa, \frac{1}{2}uv}$	$\frac{AA, \frac{1}{4}v^2}{Aa, \frac{1}{2}v^2}$ $\frac{aa, \frac{1}{4}v^2}{aa, \frac{1}{2}v^2}$	$\frac{Aa, \frac{1}{2}vw}{aa, \frac{1}{2}vw}$
aa, w_t	Aa, uw	$\frac{Aa, \frac{1}{2}vw}{aa, \frac{1}{2}vw}$	aa, w^2

Le génotype Aa à la génération $t+1$ apparaît plusieurs fois (dans 7 cases) et sa fréquence est donc égale à la somme des fréquences pour chacun des cas ($u_t v_t$ arrive par exemple deux fois avec le facteur $\frac{1}{2}$). Si on répète le calcul pour chaque génotype, on obtient

$$\begin{aligned} u_{t+1} &= u_t^2 + u_t v_t + \frac{1}{4}v_t^2 \\ v_{t+1} &= u_t v_t + 2u_t w_t + \frac{1}{2}v_t^2 + v_t w_t \\ w_{t+1} &= \frac{1}{4}v_t^2 + v_t w_t + w_t^2 \end{aligned} \quad (3)$$

Nous venons d'obtenir un modèle discret d'évolution du génotype. Nous allons voir qu'il va nous permettre de montrer que certaines propriétés de la population restent constantes dans le temps. On note p et q les fréquences des allèles A et a . Dans une population de taille N , les $2N$ chromosomes, portant le gène en question, sont de la forme AA , Aa et aa de fréquence u_t , v_t et w_t . On obtient donc à chaque instant

$$p_t = u_t + \frac{1}{2}v_t \quad \text{et} \quad q_t = \frac{1}{2}v_t + w_t.$$

On a bien sûr $p_t + q_t = 1$. On constate alors

$$u_{t+1} = p_t^2, \quad v_{t+1} = 2p_tq_t \quad \text{et} \quad w_{t+1} = q_t^2.$$

Entre deux instants successifs, on a donc

$$\begin{aligned} p_{t+1} &= u_{t+1} + \frac{1}{2}v_{t+1} = p_t^2 + p_tq_t = p_t(p_t + q_t) = p_t, \\ q_{t+1} &= \frac{1}{2}v_{t+1} + w_{t+1} = p_tq_t + q_t^2 = q_t(p_t + q_t) = q_t. \end{aligned}$$

On vient de démontrer une loi de génétique, dite *loi de Hardy-Weinberg* dans un cas de croisement simplifié (pas de mutation, pas d'enjambement, ...):

« Dans le cas d'un gène ne présentant que deux allèles possibles, la fréquence de chaque allèle reste constante dans le temps d'une génération à l'autre. »

3.2 Etats d'équilibre et stabilité

On reprend un modèle général d'interaction entre deux espèces N et P qu'on décrit par un système d'équations aux différences

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= g(N_t, P_t) \end{aligned} \tag{4}$$

Un état d'équilibre est un état du système, constant dans le temps : $(N_t, P_t) = (N_*, P_*)$ pour tout $t > 0$. Un état d'équilibre est donc un point (N_*, P_*) solution de

$$(N_*, P_*) \text{ est un état d'équilibre} \iff \begin{cases} N_* = f(N_*, P_*) \\ P_* = g(N_*, P_*) \end{cases} \tag{5}$$

Un état d'équilibre est dit *stable* si, pour toute condition initiale (N_0, P_0) proche de (N_*, P_*) , le système évolue de sorte que (N_t, P_t) retourne vers (N_*, P_*) exponentiellement vite.

Dans le cas d'un modèle à une espèce $N_{t+1} = f(N_t)$, la stabilité du point d'équilibre $N_* = f(N_*)$ est équivalente à $|f'(N_*)| < 1$. Nous allons voir qu'une condition similaire existe pour un modèle à plusieurs espèces. On considère une petite perturbation initiale du système (N_0, P_0) proche de (N_*, P_*) et on note

$$u_t = N_t - N_* \quad \text{et} \quad v_t = P_t - P_0,$$

les variations des variables d'états par rapport aux valeurs à l'équilibre. On cherche une équation aux différences des variables u_t et v_t . On rappelle qu'une dérivée partielle $\frac{\partial f}{\partial N}$ est une dérivée classique dans laquelle la seconde variable – en l'occurrence P – est supposée fixe. Pour des petite variations u , on peut donc identifier une dérivée partielle à une pente

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_*) &\simeq \frac{f(N_* + u, P_*) - f(N_*, P_*)}{u}, \quad \text{ou encore} \\ f(N_* + u, P_*) &\simeq f(N_*, P_*) + u \frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_*) + \text{termes d'ordre supérieur en } u. \end{aligned}$$

De la même manière, l'expression $f(N_* + u, P_* + v)$ se développe en puissances de u et de v . En indiquant par ... des termes d'ordre u^2, uv, v^2 ou d'ordre supérieur, on obtient alors

$$\begin{aligned}
(*) &= f(N_* + u, P_* + v) \\
&= f(N_*, P_* + v) + u \frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_* + v) + \dots \\
&= \left[f(N_*, P_*) + v \frac{\partial f}{\partial P}(N_*, P_*) + \dots \right] + u \left[\frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_*) + v \frac{\partial^2 f}{\partial N \partial P}(N_*, P_*) + \dots \right] + \dots \\
&= f(N_*, P_*) + u \frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_*) + v \frac{\partial f}{\partial P}(N_*, P_*) + \dots
\end{aligned}$$

En revenant aux variables u_t et v_t on obtient

$$\begin{aligned}
u_{t+1} &= N_{t+1} - N_* = f(N_* + u_t, P_* + v_t) - f(N_*, P_*) \\
&= u_t \frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_*) + v_t \frac{\partial f}{\partial P}(N_*, P_*) + \dots \\
v_{t+1} &= P_{t+1} - P_* = g(N_* + u_t, P_* + v_t) - g(N_*, P_*) \\
&= u_t \frac{\partial g}{\partial N}(N_*, P_*) + v_t \frac{\partial g}{\partial P}(N_*, P_*) + \dots
\end{aligned}$$

ou bien sous une forme matricielle plus compacte

$$\begin{bmatrix} u_{t+1} \\ v_{t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial N}(N_*, P_*) & \frac{\partial f}{\partial P}(N_*, P_*) \\ \frac{\partial g}{\partial N}(N_*, P_*) & \frac{\partial g}{\partial P}(N_*, P_*) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_t \\ v_t \end{bmatrix} \quad \text{avec} \quad \begin{bmatrix} u_t \\ v_t \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} N_t - N_* \\ P_t - P_* \end{bmatrix}. \quad (6)$$

On appelle *matrice jacobienne* au point d'équilibre (N_*, P_*) , la matrice

$$\text{Jac}(N_*, P_*) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f}{\partial N} & \frac{\partial f}{\partial P} \\ \frac{\partial g}{\partial N} & \frac{\partial g}{\partial P} \end{bmatrix}_{(N_*, P_*)} \quad (7)$$

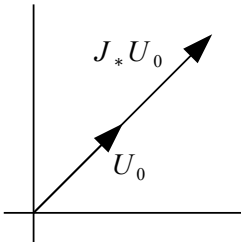
L'équation (6) est appelée *équation linéarisée* autour du point d'équilibre (N_*, P_*) . En introduisant un vecteur colonne U_t regroupant u_t et v_t , elle s'écrit plus simplement sous la forme

$$U_{t+1} = J_* U_t \quad \text{avec} \quad U_t = \begin{bmatrix} u_t \\ v_t \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad J_* = \text{Jac}(N_*, P_*).$$

La stabilité du système au point (N_*, P_*) revient à montrer que u_t et v_t tendent vers 0 exponentiellement vite et donc à étudier le comportement de U_t en grand temps. On constate d'abord que

$$\begin{aligned}
U_1 &= J_* U_0, \quad U_2 = J_* U_1 = J_* J_* U_0, \quad \text{et plus généralement} \\
U_t &= \underbrace{J_* J_* \dots J_*}_{t \text{ fois}} U_0 = J_*^t U_0
\end{aligned}$$

où $J_* J_* \dots J_*$ désigne le produit t fois de la même matrice J_* .



Supposons qu'il existe une condition initiale non triviale $U_0 \neq 0$ telle que J_*U_0 soit colinéaire à U_0 . On note λ le facteur de proportionnalité. Un tel vecteur est appelé *vecteur propre* et λ est appelée *valeur propre*. Ces deux quantités sont donc reliées par la relation fondamentale

$$J_*U_0 = \lambda U_0 \quad \text{et} \quad U_0 \neq 0. \tag{8}$$

L'existence d'un tel vecteur est certainement exceptionnel. Cependant, si U_0 existe, comme

$$J_*^2U_0 = \lambda J_*U_0 = \lambda^2U_0 \quad \text{et plus généralement} \quad U_t = J^tU_0 = \lambda^tU_0,$$

le système, préparé sous la condition U_0 , est stable, si et seulement si $|\lambda| < 1$. Nous allons en fait admettre que, plus généralement, un système est stable indépendamment de la condition initiale, si est seulement si toutes les valeurs propres sont en module strictement inférieure à 1. Avant dénoncer un critère plus précis de stabilité, on introduit deux définitions. Si J_* désigne une matrice quelconque 2×2 , on appelle *trace* et *déterminant* de J_* , les quantités

$$J_* = \begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix}, \quad \begin{cases} \text{trace}(J_*) &= a + d & \text{(termes diagonaux)} \\ \det(J_*) &= ad - bc & \text{(produit croisé)} \end{cases} \tag{9}$$

On admettra d'abord le premier résultat

$$\lambda \text{ est valeur propre de } J_* \iff \lambda^2 - \text{trace}(J_*)\lambda + \det(J_*) = 0. \tag{10}$$

L'équation polynômiale (10) est appelée *équation caractéristique*. On admettra ensuite le second résultat

$$\text{Le système est stable si et seulement si les valeurs propres de la matrice jacobienne } \text{Jac}(N_*, P_*) \text{ sont en module strictement inférieures à 1.} \tag{11}$$

Pratiquement, la stabilité du système (4) se traduit par écrire la matrice jacobienne (7), par déterminer les solutions de l'équation caractéristique (10) et par vérifier que les solutions sont en module strictement inférieures à 1.

Il existe cependant un test simple permettant de décider si toutes les valeurs propres ont un module strictement inférieur à 1. Ce test évite de calculer les racines d'un polynôme.

Test de Jury. Les valeurs propres d'une matrice J_* de dimension 2×2 ont toutes un module strictement inférieur à 1 si et seulement si les trois inéquations suivantes sont réalisées :

$$\text{trace}(J_*) < \det(J_*) + 1, \quad \text{trace}(J_*) > -\det(J_*) - 1 \quad \text{et} \quad \det(J_*) < 1.$$