

# Support de cours “dynamique des populations”

---

Ludovic Mailleret

Février 2022

Polytech Nice Sophia, MAM4, 2021 - 2022 : séance 1 & 2

# Introduction

---

La 1e partie du cours traitera de la modélisation en **dynamique des populations**: il s'agit de décrire les variations temporelles des effectifs de population(s) qui peuvent le cas échéant interagir entre elles

- équations différentielles ordinaires
- études qualitatives et quantitatives du comportement des modèles
- simulations numériques sous Python

La 2e partie du cours concernera l'étude de l'**évolution** de stratégies ou traits des populations

- Théorie des jeux matriciels
- Théorie de la dynamique adaptative

- Populations isolées
- Populations exploitées
- Populations en interaction
  - Populations en compétition
  - Interactions proies-prédateurs

## **Populations isolées : modèle de Malthus**

---

## Le modèle de Malthus (1)

Modèle historique (début XIXe) en temps continu (population humaine)

Les individus ont un taux de reproduction et de mortalité per capita constant:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{\dot{x}}{x} = n - m$$

avec  $x$  la taille/densité de la population,  $n$  le taux de natalité,  $m$  le taux de mortalité.

Ainsi, avec  $r = n - m$  :

$$\dot{x} = rx$$

Analyse qualitative :

## Le modèle de Malthus (1)

Modèle historique (début XIXe) en temps continu (population humaine)

Les individus ont un taux de reproduction et de mortalité per capita constant:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{\dot{x}}{x} = n - m$$

avec  $x$  la taille/densité de la population,  $n$  le taux de natalité,  $m$  le taux de mortalité.

Ainsi, avec  $r = n - m$  :

$$\dot{x} = rx$$

Analyse qualitative :

# Le modèle de Malthus (1)

Modèle historique (début XIXe) en temps continu (population humaine)

Les individus ont un taux de reproduction et de mortalité per capita constant:

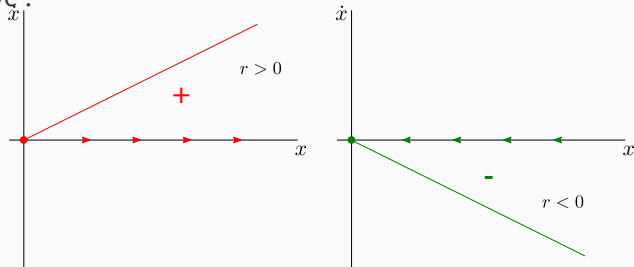
$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{\dot{x}}{x} = n - m$$

avec  $x$  la taille/densité de la population,  $n$  le taux de natalité,  $m$  le taux de mortalité.

Ainsi, avec  $r = n - m$  :

$$\dot{x} = rx$$

Analyse qualitative :





## Le modèle de Malthus (2)

Nous pouvons aussi calculer explicitement la solution du modèle :

$$\dot{x} = rx$$

c'est une équation différentielle linéaire, dont la solution peut être calculée par séparation des variables :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r d\tau$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \left| \frac{x(t)}{x(t_0)} \right| \right) = r(t - t_0)$$

$$\Leftrightarrow x(t) = e^{r(t-t_0)} x(t_0)$$

- si  $r > 0 \Leftrightarrow n > m$ , la population croît de manière exponentielle
- si  $r < 0 \Leftrightarrow n < m$ , la population s'éteint (de manière exponentielle)

## Le modèle de Malthus (2)

Nous pouvons aussi calculer explicitement la solution du modèle :

$$\dot{x} = rx$$

c'est une équation différentielle linéaire, dont la solution peut être calculée par séparation des variables :

$$\begin{aligned}\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} &= \int_{t_0}^t r d\tau \\ \Leftrightarrow \ln \left( \left| \frac{x(t)}{x(t_0)} \right| \right) &= r(t - t_0) \\ \Leftrightarrow x(t) &= e^{r(t-t_0)} x(t_0)\end{aligned}$$

- si  $r > 0 \Leftrightarrow n > m$ , la population croît de manière exponentielle
- si  $r < 0 \Leftrightarrow n < m$ , la population s'éteint (de manière exponentielle)

## Le modèle de Malthus (2)

Nous pouvons aussi calculer explicitement la solution du modèle :

$$\dot{x} = rx$$

c'est une équation différentielle linéaire, dont la solution peut être calculée par séparation des variables :

$$\begin{aligned}\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} &= \int_{t_0}^t r d\tau \\ \Leftrightarrow \ln \left( \left| \frac{x(t)}{x(t_0)} \right| \right) &= r(t - t_0) \\ \Leftrightarrow x(t) &= e^{r(t-t_0)} x(t_0)\end{aligned}$$

- si  $r > 0 \Leftrightarrow n > m$ , la population croît de manière exponentielle
- si  $r < 0 \Leftrightarrow n < m$ , la population s'éteint (de manière exponentielle)

## Modèle bien posé : positivité

En biologie des populations, les quantités sont intrinsèquement positives (densités)

Une propriété essentielle des modèles de dynamique des populations est donc leur “positivité”, c’est à dire le fait que les dynamiques créées depuis des conditions initiales positives restent positives pour tout  $t > t_0$

En dimension 1, il suffit que la taille de la population ne tende pas à diminuer lorsque la taille de la population est nulle, *i.e.*

$$\dot{x}(x=0) \geq 0$$

C’est bien le cas pour le modèle de Malthus puisque:

$$\dot{x}(x=0) = r \times 0 = 0$$

## Modèle bien posé : positivité

En biologie des populations, les quantités sont intrinsèquement positives (densités)

Une propriété essentielle des modèles de dynamique des populations est donc leur “positivité”, c’est à dire le fait que les dynamiques créées depuis des conditions initiales positives restent positives pour tout  $t > t_0$

En dimension 1, il suffit que la taille de la population ne tende pas à diminuer lorsque la taille de la population est nulle, *i.e.*

$$\dot{x}(x = 0) \geq 0$$

C’est bien le cas pour le modèle de Malthus puisque:

$$\dot{x}(x = 0) = r \times 0 = 0$$

## Modèle bien posé : positivité

En biologie des populations, les quantités sont intrinsèquement positives (densités)

Une propriété essentielle des modèles de dynamique des populations est donc leur “positivité”, c’est à dire le fait que les dynamiques créées depuis des conditions initiales positives restent positives pour tout  $t > t_0$

En dimension 1, il suffit que la taille de la population ne tende pas à diminuer lorsque la taille de la population est nulle, *i.e.*

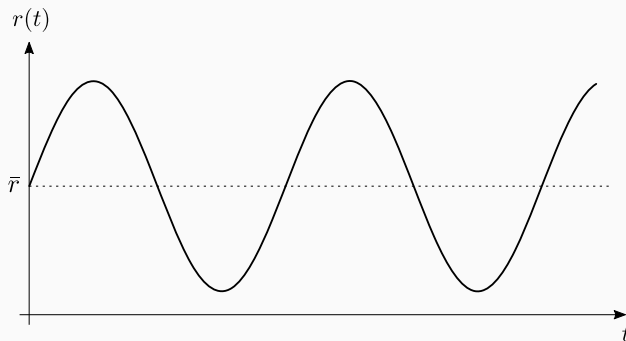
$$\dot{x}(x = 0) \geq 0$$

C’est bien le cas pour le modèle de Malthus puisque:

$$\dot{x}(x = 0) = r \times 0 = 0$$

# Le modèle de Malthus saisonnier (1)

Les taux de croissance et de mortalité peuvent subir des variations saisonnières



$r(t)$  est alors périodique de période  $T$  avec une moyenne égale à  $\bar{r}$

- quel est le comportement à long terme de ce modèle ?

## Le modèle de Malthus saisonnier (2)

Par séparation des variables, il vient :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r(\tau) d\tau$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^{t_0+kT} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k \int_{t_0}^{t_0+\bar{T}} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k\bar{T}} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$k$  augmente clairement avec  $t$ , et les autres facteurs sont bornés si bien que :

- si  $\bar{r} > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$
- si  $\bar{r} < 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$



## Le modèle de Malthus saisonnier (2)

Par séparation des variables, il vient :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r(\tau) d\tau$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^{t_0+kT} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k \int_{t_0}^{t_0+\bar{T}} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k\bar{T}} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$k$  augmente clairement avec  $t$ , et les autres facteurs sont bornés si bien que :

- si  $\bar{r} > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$
- si  $\bar{r} < 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$

## Le modèle de Malthus saisonnier (2)

Par séparation des variables, il vient :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r(\tau) d\tau$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^{t_0+kT} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k \int_{t_0}^{t_0+T} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k\bar{r}T} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$k$  augmente clairement avec  $t$ , et les autres facteurs sont bornés si bien que :

- si  $\bar{r} > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$
- si  $\bar{r} < 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$

## Le modèle de Malthus saisonnier (2)

Par séparation des variables, il vient :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r(\tau) d\tau$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^{t_0+kT} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k \int_{t_0}^{t_0+T} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k\bar{r}T} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$k$  augmente clairement avec  $t$ , et les autres facteurs sont bornés si bien que :

- si  $\bar{r} > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$
- si  $\bar{r} < 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$

## Le modèle de Malthus saisonnier (2)

Par séparation des variables, il vient :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r(\tau) d\tau$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^{t_0+kT} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k \int_{t_0}^{t_0+T} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k\bar{r}T} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$k$  augmente clairement avec  $t$ , et les autres facteurs sont bornés si bien que :

- si  $\bar{r} > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$
- si  $\bar{r} < 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$

## Le modèle de Malthus saisonnier (2)

Par séparation des variables, il vient :

$$\int_{x(t_0)}^{x(t)} \frac{dx}{x} = \int_{t_0}^t r(\tau) d\tau$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{\int_{t_0}^{t_0+kT} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k \int_{t_0}^{t_0+T} r(\tau) d\tau} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = x(t_0) e^{k\bar{r}T} e^{\int_{t_0+kT}^t r(\tau) d\tau}$$

$k$  augmente clairement avec  $t$ , et les autres facteurs sont bornés si bien que :

- si  $\bar{r} > 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$
- si  $\bar{r} < 0$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$

# Populations isolées : modèle logistique

---

## Le modèle logistique ou de Verhulst (1)

Le modèle de Malthus suppose que la taille de la population n'a pas d'influence sur son taux de croissance *per capita*.

Cependant lorsque l'environnement est trop surpeuplé, il est clair que le taux de croissance est affecté (compétition directe ou dans l'accès aux ressources ou simplement à l'espace).

C'est ce qu'on appelle la **densité dépendance négative** du taux de croissance.

Verhulst (1840) a proposé d'utiliser une décroissance linéaire, c'est le modèle logistique :

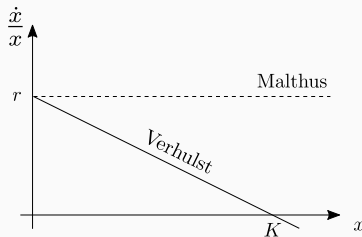
$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (1)

Le modèle de Malthus suppose que la taille de la population n'a pas d'influence sur son taux de croissance *per capita*.

Cependant lorsque l'environnement est trop surpeuplé, il est clair que le taux de croissance est affecté (compétition directe ou dans l'accès aux ressources ou simplement à l'espace).

C'est ce qu'on appelle la **densité dépendance négative** du taux de croissance.



Verhulst (1840) a proposé d'utiliser une décroissance linéaire, c'est le modèle logistique :

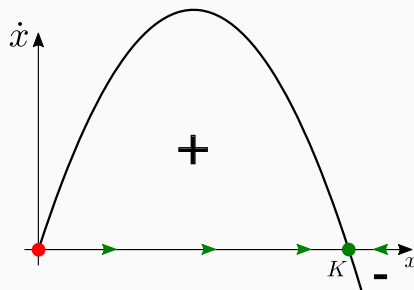
$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$



## Le modèle logistique ou de Verhulst (2)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse qualitative :

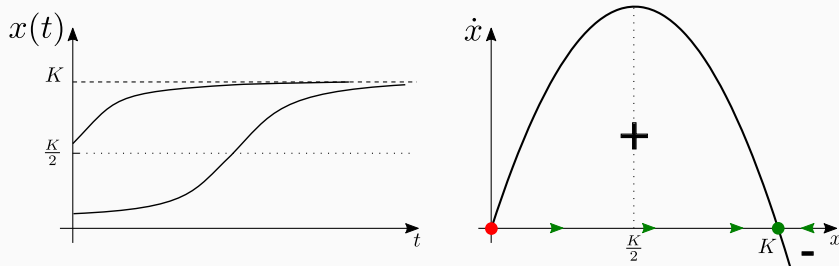


- deux points d'équilibre :  $x = 0$  et  $x = K$
- 0 est instable
- $K$  est globalement asymptotiquement stable sur  $\mathbb{R}_*^+$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (3)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Dynamiques en fonction du temps :



- phase de croissance exponentielle si la population initiale est de petite taille

## Bref rappel sur la stabilité des points d'équilibre

### Stabilité :

- Un point d'équilibre  $x^*$  est **stable** si pour tout  $\epsilon > 0$  il existe  $\delta > 0$  tel que

$$\|x_0 - x^*\| < \delta \Rightarrow \forall t > 0, \|x(t) - x^*\| < \epsilon$$

- Un point d'équilibre  $x^*$  est asymptotiquement stable si il est stable et si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

- Un point d'équilibre est instable si il n'est pas stable

Linéarisation : soit  $x^*$  un équilibre et  $J(x^*) = \left( \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right) (x = x^*)$

- si toutes les valeurs propres de  $J(x^*)$  sont à parties réelles  $< 0$ ,  $x^*$  est asymptot. stable
- si une des valeurs propres de  $J(x^*)$  est à partie réelle  $> 0$ ,  $x^*$  est instable

## Bref rappel sur la stabilité des points d'équilibre

Stabilité :

- Un point d'équilibre  $x^*$  est stable si pour tout  $\epsilon > 0$  il existe  $\delta > 0$  tel que

$$\|x_0 - x^*\| < \delta \Rightarrow \forall t > 0, \|x(t) - x^*\| < \epsilon$$

- Un point d'équilibre  $x^*$  est **asymptotiquement stable** si il est stable et si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

- Un point d'équilibre est instable si il n'est pas stable

Linéarisation : soit  $x^*$  un équilibre et  $J(x^*) = \left( \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right) (x = x^*)$

- si toutes les valeurs propres de  $J(x^*)$  sont à parties réelles  $< 0$ ,  $x^*$  est asymptot. stable
- si une des valeurs propres de  $J(x^*)$  est à partie réelle  $> 0$ ,  $x^*$  est instable

## Bref rappel sur la stabilité des points d'équilibre

Stabilité :

- Un point d'équilibre  $x^*$  est stable si pour tout  $\epsilon > 0$  il existe  $\delta > 0$  tel que

$$\|x_0 - x^*\| < \delta \Rightarrow \forall t > 0, \|x(t) - x^*\| < \epsilon$$

- Un point d'équilibre  $x^*$  est asymptotiquement stable si il est stable et si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

- Un point d'équilibre est instable si il n'est pas stable

Linéarisation : soit  $x^*$  un équilibre et  $J(x^*) = \left( \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right) (x = x^*)$

- si toutes les valeurs propres de  $J(x^*)$  sont à parties réelles  $< 0$ ,  $x^*$  est asymptot. stable
- si une des valeurs propres de  $J(x^*)$  est à partie réelle  $> 0$ ,  $x^*$  est instable

# Bref rappel sur la stabilité des points d'équilibre

## Stabilité :

- Un point d'équilibre  $x^*$  est stable si pour tout  $\epsilon > 0$  il existe  $\delta > 0$  tel que

$$\|x_0 - x^*\| < \delta \Rightarrow \forall t > 0, \|x(t) - x^*\| < \epsilon$$

- Un point d'équilibre  $x^*$  est asymptotiquement stable si il est stable et si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*$$

- Un point d'équilibre est instable si il n'est pas stable

Linéarisation : soit  $x^*$  un équilibre et  $J(x^*) = \left( \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right) (x = x^*)$

- si toutes les valeurs propres de  $J(x^*)$  sont à parties réelles  $< 0$ ,  $x^*$  est **asymptot. stable**
- si une des valeurs propres de  $J(x^*)$  est à partie réelle  $> 0$ ,  $x^*$  est **instable**

## Le modèle logistique ou de Verhulst (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Stabilité des équilibres  $x^* = 0$  et  $x^* = K$  (linéarisation)

Jacobienne :

$$J(x) = \frac{\partial f}{\partial x}(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{rx}{K} = r \left(1 - \frac{2x}{K}\right)$$

D'où :

$$J(x^* = 0) = r > 0 \Rightarrow x^* = 0 \text{ est instable}$$

$$J(x^* = K) = -r < 0 \Rightarrow x^* = K \text{ est asymptotiquement stable}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Stabilité des équilibres  $x^* = 0$  et  $x^* = K$  (linéarisation)

Jacobienne :

$$J(x) = \frac{\partial f}{\partial x}(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{rx}{K} = r \left(1 - \frac{2x}{K}\right)$$

D'où :

$$J(x^* = 0) = r > 0 \Rightarrow x^* = 0 \text{ est instable}$$

$$J(x^* = K) = -r < 0 \Rightarrow x^* = K \text{ est asymptotiquement stable}$$



## Le modèle logistique ou de Verhulst (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Stabilité des équilibres  $x^* = 0$  et  $x^* = K$  (linéarisation)

Jacobienne :

$$J(x) = \frac{\partial f}{\partial x}(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{rx}{K} = r \left(1 - \frac{2x}{K}\right)$$

D'où :

$$J(x^* = 0) = r > 0 \Rightarrow x^* = 0 \text{ est instable}$$

$$J(x^* = K) = -r < 0 \Rightarrow x^* = K \text{ est asymptotiquement stable}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse quantitative : adimensionalisation (peut être utile pour simplifier les calculs)

- Changement de variable,  $\chi = \frac{x}{K}$  :

$$\frac{d\chi}{dt} = \frac{1}{K} r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = r \chi (1 - \chi)$$

- Changement de temps,  $t' = r t$  :

$$\frac{d\chi}{dt'} = \frac{d\chi}{dt} \cdot \frac{dt}{dt'} = r \chi (1 - \chi) \cdot \frac{1}{r} = \chi (1 - \chi)$$

pour un système de dimension  $n$ , on peut supprimer au plus  $n + 1$  paramètres via  $n$  changements de variables et 1 changement de temps

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse quantitative : adimensionalisation (peut être utile pour simplifier les calculs)

- Changement de variable,  $\chi = \frac{x}{K}$  :

$$\frac{d\chi}{dt} = \frac{1}{K} r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = r \chi (1 - \chi)$$

- Changement de temps,  $t' = r t$  :

$$\frac{d\chi}{dt'} = \frac{d\chi}{dt} \cdot \frac{dt}{dt'} = r \chi (1 - \chi) \cdot \frac{1}{r} = \chi (1 - \chi)$$

pour un système de dimension  $n$ , on peut supprimer au plus  $n + 1$  paramètres via  $n$  changements de variables et 1 changement de temps

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse quantitative : adimensionalisation (peut être utile pour simplifier les calculs)

- Changement de variable,  $\chi = \frac{x}{K}$  :

$$\frac{d\chi}{dt} = \frac{1}{K} r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = r \chi (1 - \chi)$$

- Changement de temps,  $t' = r t$  :

$$\frac{d\chi}{dt'} = \frac{d\chi}{dt} \cdot \frac{dt}{dt'} = r \chi (1 - \chi) \cdot \frac{1}{r} = \chi (1 - \chi)$$

pour un système de dimension  $n$ , on peut supprimer au plus  $n + 1$  paramètres via  $n$  changements de variables et 1 changement de temps

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse quantitative : adimensionalisation (peut être utile pour simplifier les calculs)

- Changement de variable,  $\chi = \frac{x}{K}$  :

$$\frac{d\chi}{dt} = \frac{1}{K} r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = r \chi (1 - \chi)$$

- Changement de temps,  $t' = r t$  :

$$\frac{d\chi}{dt'} = \frac{d\chi}{dt} \cdot \frac{dt}{dt'} = r \chi (1 - \chi) \cdot \frac{1}{r} = \chi (1 - \chi)$$

pour un système de dimension  $n$ , on peut supprimer au plus  $n + 1$  paramètres via  $n$  changements de variables et 1 changement de temps

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse quantitative : adimensionalisation (peut être utile pour simplifier les calculs)

- Changement de variable,  $\chi = \frac{x}{K}$  :

$$\frac{d\chi}{dt} = \frac{1}{K} r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = r \chi (1 - \chi)$$

- Changement de temps,  $t' = r t$  :

$$\frac{d\chi}{dt'} = \frac{d\chi}{dt} \cdot \frac{dt}{dt'} = r \chi (1 - \chi) \cdot \frac{1}{r} = \chi (1 - \chi)$$

pour un système de dimension  $n$ , on peut supprimer au plus  $n + 1$  paramètres via  $n$  changements de variables et 1 changement de temps

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Analyse quantitative : adimensionalisation (peut être utile pour simplifier les calculs)

- Changement de variable,  $\chi = \frac{x}{K}$  :

$$\frac{d\chi}{dt} = \frac{1}{K} r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) = r \chi (1 - \chi)$$

- Changement de temps,  $t' = r t$  :

$$\frac{d\chi}{dt'} = \frac{d\chi}{dt} \cdot \frac{dt}{dt'} = r \chi (1 - \chi) \cdot \frac{1}{r} = \chi (1 - \chi)$$

pour un système de dimension  $n$ , on peut supprimer au plus  $n + 1$  paramètres via  $n$  changements de variables et 1 changement de temps

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1+x(t_0)(e^{t-t_0}-1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$



## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1+x(t_0)(e^{t-t_0}-1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1+x(t_0)(e^{t-t_0}-1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1+x(t_0)(e^{t-t_0}-1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1 + x(t_0)(e^{t-t_0} - 1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1 + x(t_0)(e^{t-t_0} - 1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$

## Le modèle logistique ou de Verhulst (5)

$$\dot{x} = x(1 - x)$$

Analyse quantitative : séparation des variables (solution explicite)

$$\int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x(1-x)} dx = \int_{t_0}^t d\tau$$

$$\Leftrightarrow \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{x} dx + \int_{x_0}^{x(t)} \frac{1}{1-x} dx = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \ln \left( \frac{|x(t)|}{|x(t_0)|} \right) - \ln \left( \frac{|1-x(t)|}{|1-x(t_0)|} \right) = t - t_0$$

$$\Leftrightarrow \frac{x(t)(1-x(t_0))}{x(t_0)(1-x(t))} = e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0)) = x(t_0)(1-x(t))e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t)(1-x(t_0) + x(t_0)e^{t-t_0}) = x(t_0)e^{t-t_0}$$

$$\Leftrightarrow x(t) = \frac{x(t_0)e^{t-t_0}}{1 + x(t_0)(e^{t-t_0} - 1)} = \frac{x(t_0)}{x(t_0) + (1-x(t_0))e^{-(t-t_0)}}$$

**Exercice :**  
**épidémiologie mathématique**

---

# Un modèle épidémiologique simpliste

Dynamique d'une maladie non létale :  $S$  susceptibles,  $I$  infectés/tieux,  $N$  pop. totale

$$\begin{cases} \dot{S} = -\beta SI + \gamma I \\ \dot{I} = \beta SI - \gamma I \end{cases}$$

- $\beta$  taux d'infectiosité à l'occasion d'un contact entre individus  $S$  et  $I$
- $\gamma$  taux de guérison (pas d'immunité)
- la démographie générale de la population est négligée à l'échelle temporelle de l'épidémie

Questions :

- quelle est la dynamique de la population totale ? exploitez cette propriété afin de simplifier le modèle en considérant uniquement l'équation  $\dot{I}$
- calculez les équilibres. sous quelle condition existe-t-il un équilibre endémique (correspondant à un nombre d'infectés  $> 0$ )
- étudiez qualitativement le modèle dans les différents cas
- apparté vaccination - théorème du seuil - immunité de groupe : supposez que nous pouvons vacciner une proportion  $p$  de la population au départ de l'épidémie ; sous quelle condition le programme de vaccination permet-il d'empêcher la maladie de se répandre ?



# Un modèle épidémiologique simpliste

Dynamique d'une maladie non létale :  $S$  susceptibles,  $I$  infectés/tieux,  $N$  pop. totale

$$\begin{cases} \dot{S} = -\beta SI + \gamma I \\ \dot{I} = \beta SI - \gamma I \end{cases}$$

- $\beta$  taux d'infectiosité à l'occasion d'un contact entre individus  $S$  et  $I$
- $\gamma$  taux de guérison (pas d'immunité)
- la démographie générale de la population est négligée à l'échelle temporelle de l'épidémie

Questions :

- quelle est la dynamique de la population totale ? exploitez cette propriété afin de simplifier le modèle en considérant uniquement l'équation  $\dot{I}$
- calculez les équilibres. sous quelle condition existe-t-il un équilibre endémique (correspondant à un nombre d'infectés  $> 0$ )
- étudiez qualitativement le modèle dans les différents cas
- apparté vaccination - théorème du seuil - immunité de groupe : supposez que nous pouvons vacciner une proportion  $p$  de la population au départ de l'épidémie ; sous quelle condition le programme de vaccination permet-il d'empêcher la maladie de se répandre ?

## Un modèle épidémiologique simpliste (2)

- il vient aisément que  $\dot{N} = \dot{S} + \dot{I} = 0$  si bien que  $N(t) = S(t) + I(t) = N_0, \forall t \geq 0$
- ainsi, le modèle peut se réécrire:

$$\dot{I} = \beta I \left( N_0 - \frac{\gamma}{\beta} - I \right)$$

- ce modèle admet deux équilibres :  $I^* = 0$  et  $I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$   
le second équilibre n'existe ( $> 0$ ) que si  $N_0 > \frac{\gamma}{\beta} \Leftrightarrow \mathcal{R}_0 \triangleq \frac{\beta N_0}{\gamma} > 1$
- analyse qualitative : si  $\mathcal{R}_0 > 1, I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$  est GAS ; si  $\mathcal{R}_0 < 1, I^* = 0$  est GAS.

## Un modèle épidémiologique simpliste (2)

- il vient aisément que  $\dot{N} = \dot{S} + \dot{I} = 0$  si bien que  $N(t) = S(t) + I(t) = N_0, \forall t \geq 0$
- ainsi, le modèle peut se réécrire:

$$\dot{I} = \beta I \left( N_0 - \frac{\gamma}{\beta} - I \right)$$

- ce modèle admet deux équilibres :  $I^* = 0$  et  $I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$   
le second équilibre n'existe ( $> 0$ ) que si  $N_0 > \frac{\gamma}{\beta} \Leftrightarrow \mathcal{R}_0 \triangleq \frac{\beta N_0}{\gamma} > 1$
- analyse qualitative : si  $\mathcal{R}_0 > 1, I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$  est GAS ; si  $\mathcal{R}_0 < 1, I^* = 0$  est GAS.

## Un modèle épidémiologique simpliste (2)

- il vient aisément que  $\dot{N} = \dot{S} + \dot{I} = 0$  si bien que  $N(t) = S(t) + I(t) = N_0, \forall t \geq 0$
- ainsi, le modèle peut se réécrire:

$$\dot{I} = \beta I \left( N_0 - \frac{\gamma}{\beta} - I \right)$$

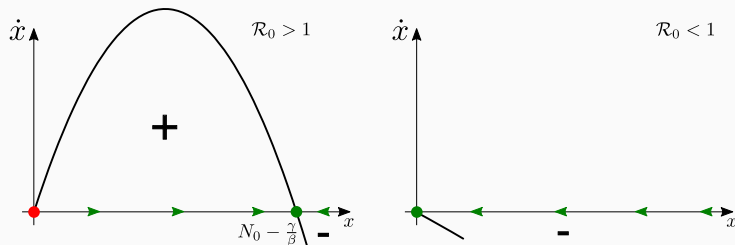
- ce modèle admet deux équilibres :  $I^* = 0$  et  $I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$   
le second équilibre n'existe ( $> 0$ ) que si  $N_0 > \frac{\gamma}{\beta} \Leftrightarrow \mathcal{R}_0 \triangleq \frac{\beta N_0}{\gamma} > 1$
- analyse qualitative : si  $\mathcal{R}_0 > 1, I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$  est GAS ; si  $\mathcal{R}_0 < 1, I^* = 0$  est GAS.

## Un modèle épidémiologique simpliste (2)

- il vient aisément que  $\dot{N} = \dot{S} + \dot{I} = 0$  si bien que  $N(t) = S(t) + I(t) = N_0, \forall t \geq 0$
- ainsi, le modèle peut se réécrire:

$$\dot{I} = \beta I \left( N_0 - \frac{\gamma}{\beta} - I \right)$$

- ce modèle admet deux équilibres :  $I^* = 0$  et  $I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$   
le second équilibre n'existe ( $> 0$ ) que si  $N_0 > \frac{\gamma}{\beta} \Leftrightarrow \mathcal{R}_0 \triangleq \frac{\beta N_0}{\gamma} > 1$
- analyse qualitative : si  $\mathcal{R}_0 > 1, I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$  est GAS ; si  $\mathcal{R}_0 < 1, I^* = 0$  est GAS.



## Un modèle épidémiologique simpliste (3)

- si on vaccine une proportion  $p$  de la population au démarrage de l'épidémie ( $I \approx 0$ ), alors la taille de la population susceptible n'est pas  $N_0$ , mais  $(1 - p)N_0$

- ainsi :

$$\lim_{I \rightarrow 0^+} \frac{\dot{I}}{I} = \beta S - \gamma = \beta(1 - p)N_0 - \gamma$$

et le taux de croissance initial du nombre d'infectés est négatif (l'épidémie ne tant pas à se répandre) tant que :

$$\beta(1 - p)N_0 - \gamma < 0$$

$$\Leftrightarrow p < 1 - \frac{\gamma}{\beta N_0}$$

- il n'est donc pas nécessaire de vacciner l'ensemble de la population pour empêcher l'épidémie de se répandre, mais seulement une certaine proportion  $p < 1$ . c'est ce que Kermack et Mc Kendrick (1927) ont appelé le "théorème du seuil"
- cette propriété démontre que la vaccination n'a pas seulement un intérêt individuel, mais a aussi (et surtout) un intérêt collectif via un phénomène "d'immunité collective / de troupeau" : si suffisamment de personnes sont immunisées dans une population, alors l'ensemble de la population est protégée de l'épidémie

## Un modèle épidémiologique simpliste (3)

- si on vaccine une proportion  $p$  de la population au démarrage de l'épidémie ( $I \approx 0$ ), alors la taille de la population susceptible n'est pas  $N_0$ , mais  $(1 - p)N_0$
- ainsi :

$$\lim_{I \rightarrow 0^+} \frac{\dot{I}}{I} = \beta S - \gamma = \beta(1 - p)N_0 - \gamma$$

et le taux de croissance initial du nombre d'infectés est négatif (l'épidémie ne tant pas à se répandre) tant que :

$$\beta(1 - p)N_0 - \gamma < 0$$

$$\Leftrightarrow p > 1 - \frac{\gamma}{\beta N_0} = 1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0}$$

- il n'est donc pas nécessaire de vacciner l'ensemble de la population pour empêcher l'épidémie de se répandre, mais seulement une certaine proportion  $p < 1$ . c'est ce que Kermack et Mc Kendrick (1927) ont appelé le "théorème du seuil"
- cette propriété démontre que la vaccination n'a pas seulement un intérêt individuel, mais a aussi (et surtout) un intérêt collectif via un phénomène "d'immunité collective / de troupeau" : si suffisamment de personnes sont immunisées dans une population, alors l'ensemble de la population est protégée de l'épidémie

## Un modèle épidémiologique simpliste (3)

- si on vaccine une proportion  $p$  de la population au démarrage de l'épidémie ( $I \approx 0$ ), alors la taille de la population susceptible n'est pas  $N_0$ , mais  $(1 - p)N_0$
- ainsi :

$$\lim_{I \rightarrow 0^+} \frac{\dot{I}}{I} = \beta S - \gamma = \beta(1 - p)N_0 - \gamma$$

et le taux de croissance initial du nombre d'infectés est négatif (l'épidémie ne tant pas à se répandre) tant que :

$$\beta(1 - p)N_0 - \gamma < 0$$

$$\Leftrightarrow p > 1 - \frac{\gamma}{\beta N_0} = 1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0}$$

- il n'est donc pas nécessaire de vacciner l'ensemble de la population pour empêcher l'épidémie de se répandre, mais seulement une certaine proportion  $p < 1$ . c'est ce que Kermack et Mc Kendrick (1927) ont appelé le "théorème du seuil"
- cette propriété démontre que la vaccination n'a pas seulement un intérêt individuel, mais a aussi (et surtout) un intérêt collectif via un phénomène "d'immunité collective / de troupeau" : si suffisamment de personnes sont immunisées dans une population, alors l'ensemble de la population est protégée de l'épidémie



## Un modèle épidémiologique simpliste (3)

- si on vaccine une proportion  $p$  de la population au démarrage de l'épidémie ( $I \approx 0$ ), alors la taille de la population susceptible n'est pas  $N_0$ , mais  $(1 - p)N_0$
- ainsi :

$$\lim_{I \rightarrow 0^+} \frac{\dot{I}}{I} = \beta S - \gamma = \beta(1 - p)N_0 - \gamma$$

et le taux de croissance initial du nombre d'infectés est négatif (l'épidémie ne tant pas à se répandre) tant que :

$$\beta(1 - p)N_0 - \gamma < 0$$

$$\Leftrightarrow p > 1 - \frac{\gamma}{\beta N_0} = 1 - \frac{1}{\mathcal{R}_0}$$

- il n'est donc pas nécessaire de vacciner l'ensemble de la population pour empêcher l'épidémie de se répandre, mais seulement une certaine proportion  $p < 1$ . c'est ce que Kermack et Mc Kendrick (1927) ont appelé le "théorème du seuil"
- cette propriété démontre que la vaccination n'a pas seulement un intérêt individuel, mais a aussi (et surtout) un intérêt collectif via un phénomène "d'immunité collective / de troupeau" : si suffisamment de personnes sont immunisées dans une population, alors l'ensemble de la population est protégée de l'épidémie

## **Populations isolées : modèle avec effets Allee**

---

## La coopération entre individus

- certaines populations ne sont pas uniquement soumises à la compétition ( $DD < 0$ ) mais coopèrent dans diverses activités (défense, dissimulation, accès aux ressources, chasse, reproduction, etc.)
- les populations de tailles importantes subissent toujours les effets de compétition, mais a plus petit effectif, le taux de croissance de la population va croître avec la taille de la population ( $DD > 0$ ), ce qui caractérise un “effet Allee”

- effets Allee forts  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(x=0) < 0 \right)$  ou effets Allee faibles  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(0) > 0 \right)$

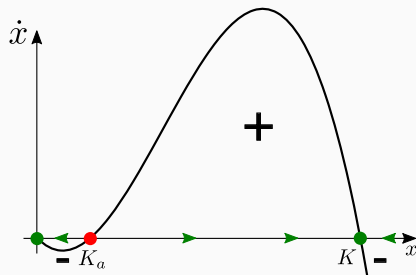
## La coopération entre individus

- certaines populations ne sont pas uniquement soumises à la compétition ( $DD < 0$ ) mais coopèrent dans diverses activités (défense, dissimulation, accès aux ressources, chasse, reproduction, etc.)
- les populations de tailles importantes subissent toujours les effets de compétition, mais a plus petit effectif, le taux de croissance de la population va croître avec la taille de la population ( $DD > 0$ ), ce qui caractérise un “effet Allee”

- effets Allee forts  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(x=0) < 0 \right)$  ou effets Allee faibles  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(0) > 0 \right)$

## La coopération entre individus

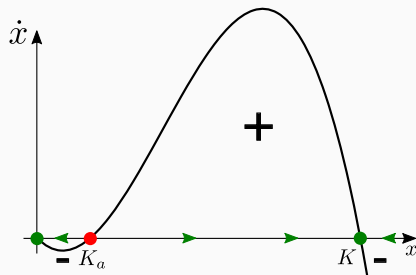
- certaines populations ne sont pas uniquement soumises à la compétition ( $DD < 0$ ) mais coopèrent dans diverses activités (défense, dissimulation, accès aux ressources, chasse, reproduction, etc.)
- les populations de tailles importantes subissent toujours les effets de compétition, mais a plus petit effectif, le taux de croissance de la population va croître avec la taille de la population ( $DD > 0$ ), ce qui caractérise un “effet Allee”



- effets Allee forts  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(x=0) < 0 \right)$  ou effets Allee faibles  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(0) > 0 \right)$

## La coopération entre individus

- certaines populations ne sont pas uniquement soumises à la compétition ( $DD < 0$ ) mais coopèrent dans diverses activités (défense, dissimulation, accès aux ressources, chasse, reproduction, etc.)
- les populations de tailles importantes subissent toujours les effets de compétition, mais à plus petit effectif, le taux de croissance de la population va croître avec la taille de la population ( $DD > 0$ ), ce qui caractérise un “effet Allee”



- effets Allee forts  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(x=0) < 0 \right)$  ou effets Allee faibles  $\left( \frac{\dot{x}}{x}(0) > 0 \right)$

## Un modèle avec effets Allee forts

- le modèle le plus simple pour ce taux de croissance croissant puis décroissant de  $x$  est une parabole concave (Bazykin, 1985)
- en notant  $0 < K_a < K$  les deux racines, la modélisation d'un effet Allee fort prend la forme :

$$\frac{\dot{x}}{x} = r \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \Leftrightarrow \dot{x} = rx \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

- analyse qualitative : 3 points d'équilibre  $x = 0$ ,  $K_a$  et  $K$  ;  $0$  et  $K$  sont stables,  $K_a$  est instable.  
**multistabilité** : la taille initiale de la population détermine le devenir de la population

- $x = K_a$  représente le seuil d'extinction de la population ;  $x = K$  correspond à la capacité de charge de l'environnement, comme dans le modèle logistique

# Un modèle avec effets Allee forts

- le modèle le plus simple pour ce taux de croissance croissant puis décroissant de  $x$  est une parabole concave (Bazykin, 1985)
- en notant  $0 < K_a < K$  les deux racines, la modélisation d'un effet Allee fort prend la forme :

$$\frac{\dot{x}}{x} = r \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \Leftrightarrow \dot{x} = rx \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

- analyse qualitative : 3 points d'équilibre  $x = 0, K_a$  et  $K$  ;  $0$  et  $K$  sont stables,  $K_a$  est instable.  
**multistabilité** : la taille initiale de la population détermine le devenir de la population
- $x = K_a$  représente le seuil d'extinction de la population ;  $x = K$  correspond à la capacité de charge de l'environnement, comme dans le modèle logistique

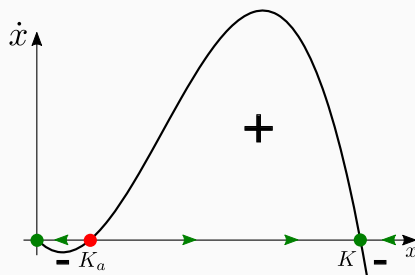


# Un modèle avec effets Allee forts

- le modèle le plus simple pour ce taux de croissance croissant puis décroissant de  $x$  est une parabole concave (Bazykin, 1985)
- en notant  $0 < K_a < K$  les deux racines, la modélisation d'un effet Allee fort prend la forme :

$$\frac{\dot{x}}{x} = r \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \Leftrightarrow \dot{x} = rx \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

- analyse qualitative : 3 points d'équilibre  $x = 0, K_a$  et  $K$  ;  $0$  et  $K$  sont stables,  $K_a$  est instable.  
**multistabilité** : la taille initiale de la population détermine le devenir de la population



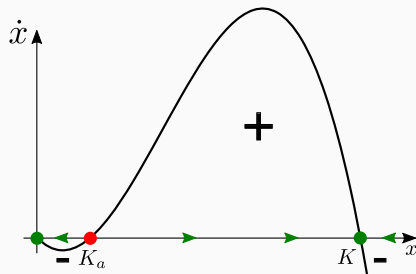
- $x = K_a$  représente le seuil d'extinction de la population ;  $x = K$  correspond à la capacité de charge de l'environnement, comme dans le modèle logistique

# Un modèle avec effets Allee forts

- le modèle le plus simple pour ce taux de croissance croissant puis décroissant de  $x$  est une parabole concave (Bazykin, 1985)
- en notant  $0 < K_a < K$  les deux racines, la modélisation d'un effet Allee fort prend la forme :

$$\frac{\dot{x}}{x} = r \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \Leftrightarrow \dot{x} = rx \left( \frac{x}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$$

- analyse qualitative : 3 points d'équilibre  $x = 0, K_a$  et  $K$  ;  $0$  et  $K$  sont stables,  $K_a$  est instable.  
**multistabilité** : la taille initiale de la population détermine le devenir de la population



- $x = K_a$  représente le seuil d'extinction de la population ;  $x = K$  correspond à la capacité de charge de l'environnement, comme dans le modèle logistique

## **Populations exploitées : le modèle de Schaefer**

---

# Le modèle de Schaefer (1)

Problématique de pêche et plus largement d'exploitation d'une population naturelle (Schaefer, 1954) :

$$\dot{x} = \underbrace{rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)}_{\text{croissance logistique}} - \underbrace{Ex}_{\text{prélèvements}}$$

- les prélèvements sont proportionnels à l'effort de prélèvement  $E$  et à la densité de la population  $x$
- le modèle est bien positif

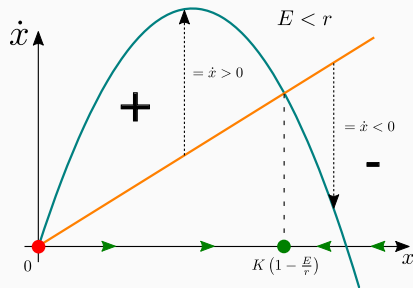
Ce modèle admet deux équilibres :

- $x^* = 0$  qui existe toujours
- $x^* = K \left(1 - \frac{E}{r}\right)$  qui n'existe ( $>0$ ) que si  $E < r$

## Le modèle de Schaefer (2)

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

analyse qualitative, deux situations différentes :  $E < r$  et  $E > r$

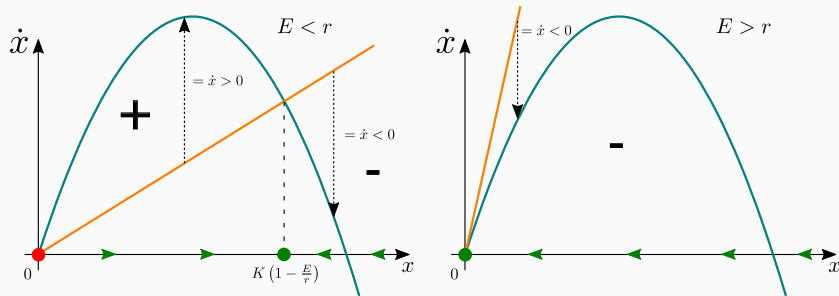


- si  $E < r$ , la pêche est soutenable : la population est réduite, mais se maintient
- si  $E > r$ , il y a surpêche : les prélèvements sont trop importants et la population s'éteint
- ce changement qualitatif en fonction d'un paramètre s'appelle une **bifurcation**

## Le modèle de Schaefer (2)

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

analyse qualitative, deux situations différentes :  $E < r$  et  $E > r$



- si  $E < r$ , la pêche est soutenable : la population est réduite, mais se maintient
- si  $E > r$ , il y a surpêche : les prélèvements sont trop importants et la population s'éteint
- ce changement qualitatif en fonction d'un paramètre s'appelle une **bifurcation**

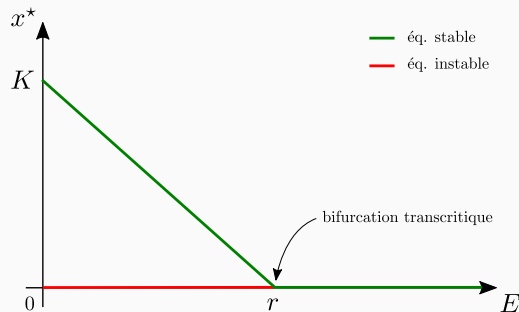
## Le modèle de Schaefer (3)

**diagramme de bifurcation** : tracer les équilibres et leur stabilité en fonction d'un paramètre

- bif. transcritique : 2 équilibres se rencontrent et échangent leur stabilité
- une vue globale des comportements du système selon la valeur du paramètre
- analyse les effets des changements de valeur du paramètre
  - pêcher de manière non soutenable pendant un certain temps peut être corrigé en revenant à une pêche soutenable (dans ce modèle)

# Le modèle de Schaefer (3)

diagramme de bifurcation : tracer les équilibres et leur stabilité en fonction d'un paramètre

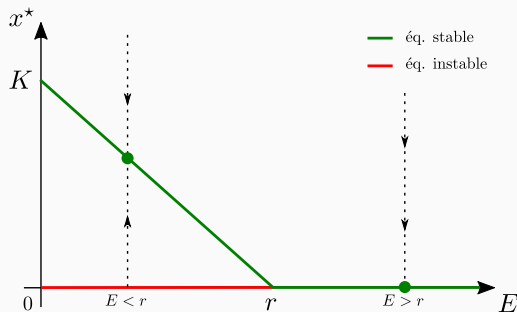


- bif. transcritique : 2 équilibres se rencontrent et échangent leur stabilité
- une vue globale des comportements du système selon la valeur du paramètre
- analyse les effets des changements de valeur du paramètre
  - pêcher de manière non soutenable pendant un certain temps peut être corrigé en revenant à une pêche soutenable (dans ce modèle)



## Le modèle de Schaefer (3)

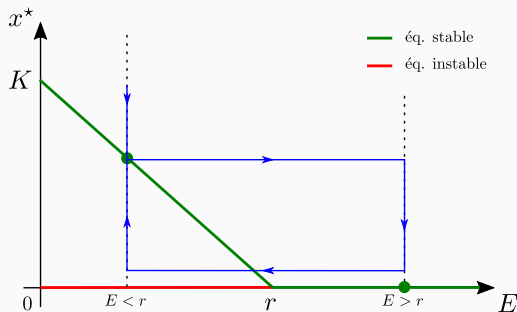
diagramme de bifurcation : tracer les équilibres et leur stabilité en fonction d'un paramètre



- bif. transcritique : 2 équilibres se rencontrent et échangent leur stabilité
- une vue globale des comportements du système selon la valeur du paramètre
- analyse les effets des changements de valeur du paramètre
  - pêcher de manière non soutenable pendant un certain temps peut être corrigé en revenant à une pêche soutenable (dans ce modèle)

# Le modèle de Schaefer (3)

diagramme de bifurcation : tracer les équilibres et leur stabilité en fonction d'un paramètre



- bif. transcritique : 2 équilibres se rencontrent et échangent leur stabilité
- une vue globale des comportements du système selon la valeur du paramètre
- analyse les effets des changements de valeur du paramètre
  - pêcher de manière non soutenable pendant un certain temps peut être corrigé en revenant à une pêche soutenable (dans ce modèle)

## **Exercice : bifurcations et épidémiologie**

---

Rappel :

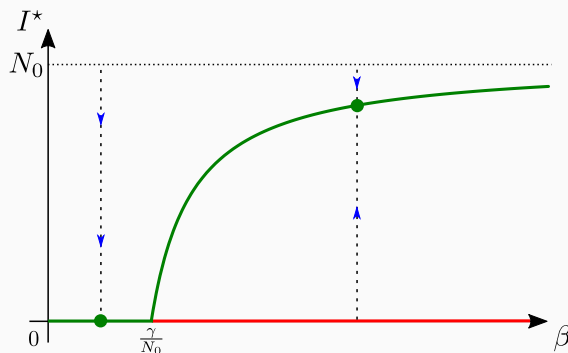
$$\begin{cases} \dot{S} = -\beta SI + \gamma I \\ \dot{I} = \beta SI - \gamma I \end{cases}$$

Questions :

- tracer le diagramme de bifurcation du modèle selon la variable  $I$  en fonction du taux de transmission  $\beta$
- analyser l'effet d'un confinement temporaire qui aurait pour effet de réduire fortement le taux de transmission pendant une période transitoire

## Retour sur le modèle épidémiologique (réponses)

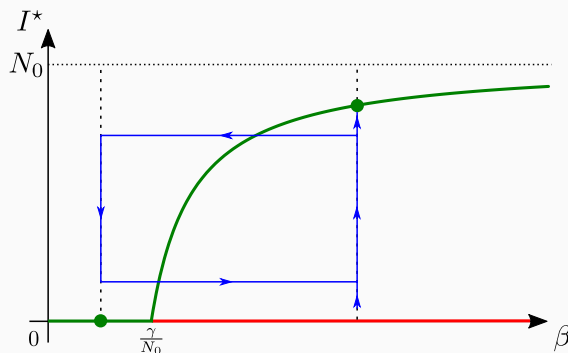
Diagramme de bifurcation :  $I^* = 0$  et  $I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$



- on observe une bifurcation transcritique qui se produit en  $\beta = \frac{\gamma}{N_0}$
- un confinement temporaire permet de faire décroître l'intensité épidémique le temps du confinement, mais l'épidémie repart dès lors que les mesures de confinement sont levées

## Retour sur le modèle épidémiologique (réponses)

Diagramme de bifurcation :  $I^* = 0$  et  $I^* = N_0 - \frac{\gamma}{\beta}$



- on observe une bifurcation transcritique qui se produit en  $\beta = \frac{\gamma}{N_0}$
- un confinement temporaire permet de faire décroître l'intensité épidémique le temps du confinement, mais l'épidémie repart dès lors que les mesures de confinement sont levées

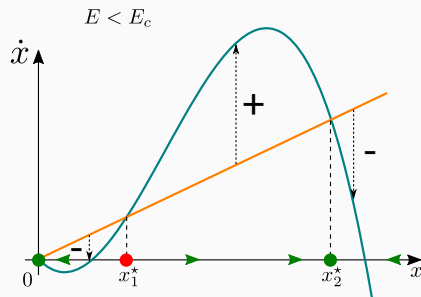
## **Populations exploitées : effets Allee et prélèvements**

---

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (1)

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

analyse qualitative, deux situations génériques différentes :  $E < E_c$  et  $E > E_c$



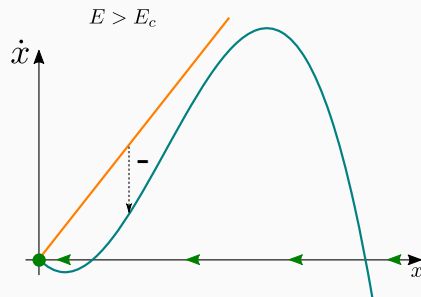
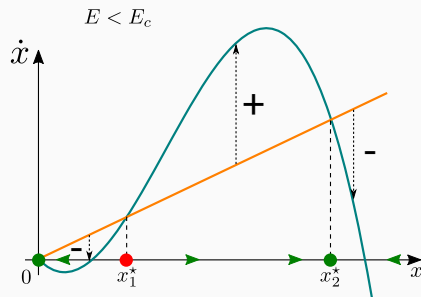
$E < E_c$  : instabilité de  $x_1^*$ , bistabilité 0 et  $x_2^*$  ;  $E > E_c$  : 0 est GAS



# Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (1)

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

analyse qualitative, deux situations génériques différentes :  $E < E_c$  et  $E > E_c$

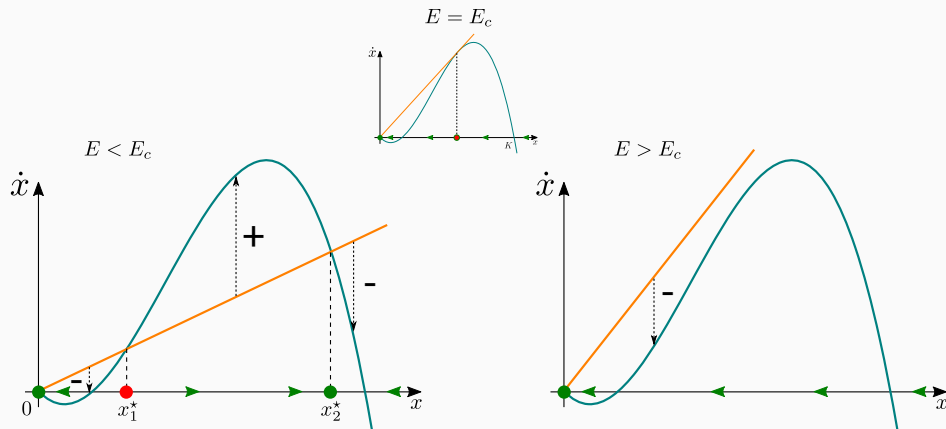


$E < E_c$  : instabilité de  $x_1^*$ , bistabilité 0 et  $x_2^*$  ;  $E > E_c$  : 0 est GAS

# Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (1)

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

analyse qualitative, deux situations génériques différentes :  $E < E_c$  et  $E > E_c$



$E < E_c$  : instabilité de  $x_1^*$ , bistabilité 0 et  $x_2^*$  ;  $E > E_c$  : 0 est GAS

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (2)

Diagramme de bifurcation en fonction de  $E$  : lieux des équilibres

- $x^* = 0$  asymptotiquement stable
- $E = r \left( \frac{x^*}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x^*}{K} \right)$  avec

Il est difficile d'exprimer les équilibres en fonction de  $E$ , mais il est facile de tracer  $E$  en fonction des équilibres et de "retourner" le diagramme

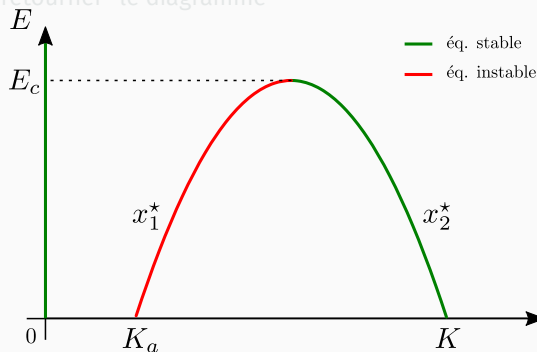
éq. stable et instable se rencontrent et disparaissent : bifurcation selle-noeud ou pli

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (2)

Diagramme de bifurcation en fonction de  $E$  : lieux des équilibres

- $x^* = 0$  asymptotiquement stable
- $E = r \left( \frac{x^*}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x^*}{K} \right)$  avec

Il est difficile d'exprimer les équilibres en fonction de  $E$ , mais il est facile de tracer  $E$  en fonction des équilibres et de "retourner" le diagramme



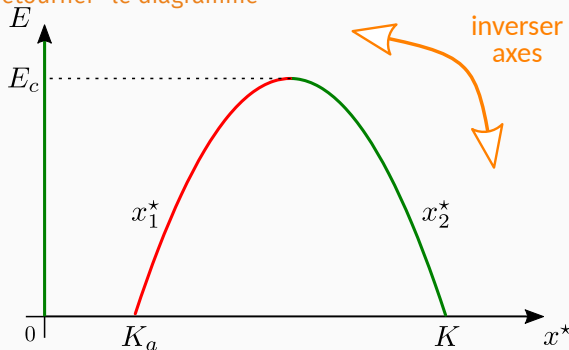
éq. stable et instable se rencontrent et disparaissent : **bifurcation selle-noeud** ou **pli**

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (2)

Diagramme de bifurcation en fonction de  $E$  : lieux des équilibres

- $x^* = 0$  asymptotiquement stable
- $E = r \left( \frac{x^*}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x^*}{K} \right)$  avec

Il est difficile d'exprimer les équilibres en fonction de  $E$ , mais il est facile de tracer  $E$  en fonction des équilibres **et de "retourner" le diagramme**



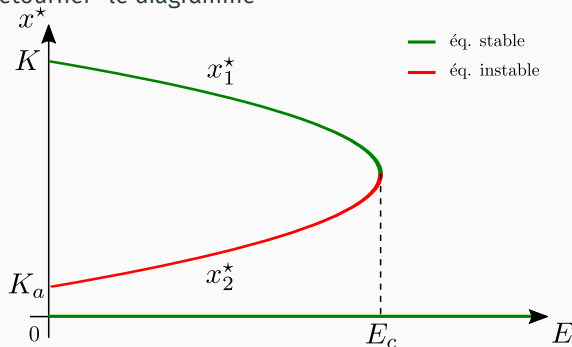
éq. stable et instable se rencontrent et disparaissent : **bifurcation selle-noeud** ou pli

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (2)

Diagramme de bifurcation en fonction de  $E$  : lieux des équilibres

- $x^* = 0$  asymptotiquement stable
- $E = r \left( \frac{x^*}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x^*}{K} \right)$  avec

Il est difficile d'exprimer les équilibres en fonction de  $E$ , mais il est facile de tracer  $E$  en fonction des équilibres et de "retourner" le diagramme



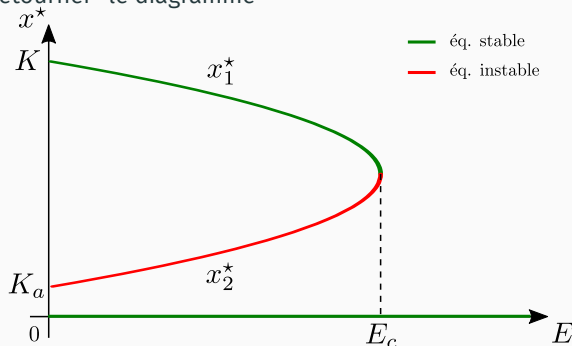
éq. stable et instable se rencontrent et disparaissent : bifurcation selle-noeud ou pli

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (2)

Diagramme de bifurcation en fonction de  $E$  : lieux des équilibres

- $x^* = 0$  asymptotiquement stable
- $E = r \left( \frac{x^*}{K_a} - 1 \right) \left( 1 - \frac{x^*}{K} \right)$  avec

Il est difficile d'exprimer les équilibres en fonction de  $E$ , mais il est facile de tracer  $E$  en fonction des équilibres et de "retourner" le diagramme



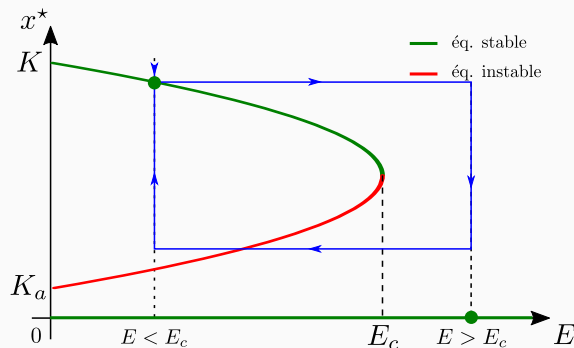
éq. stable et instable se rencontrent et disparaissent : **bifurcation selle-noeud** ou **pli**

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (3)

En cas de période de surpêche transitoire, deux situations sont possibles :

- retour du stock à son équilibre soutenable (si la surpêche ne dure pas trop longtemps)
- extinction du stock (si la surpêche dure trop longtemps)

On parle de point de basculement et de catastrophe



des circonférences de pêche se sont déjà produits  
exemple de la pêche de morue à Terre-Neuve

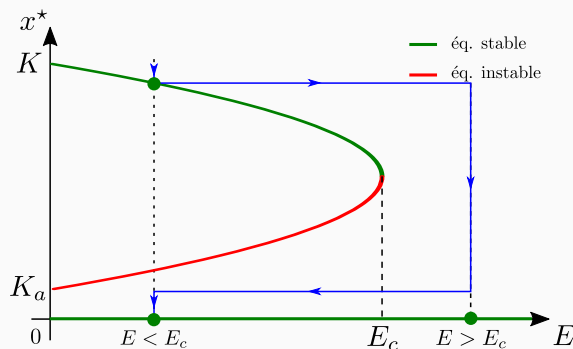


## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (3)

En cas de période de surpêche transitoire, deux situations sont possibles :

- retour du stock à son équilibre soutenable (si la surpêche ne dure pas trop longtemps)
- **extinction du stock** (si la surpêche dure trop longtemps)

On parle de point de basculement et de catastrophe



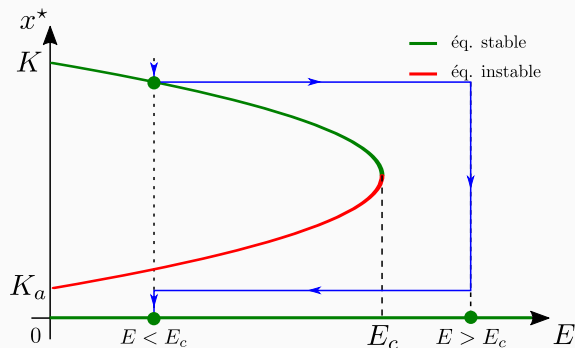
des effondrements de pêche se sont déjà produits :  
exemple de la pêche de morue à Terre-Neuve

## Le modèle à effets Allee forts avec prélèvements (3)

En cas de période de surpêche transitoire, deux situations sont possibles :

- retour du stock à son équilibre soutenable (si la surpêche ne dure pas trop longtemps)
- extinction du stock (si la surpêche dure trop longtemps)

On parle de point de basculement et de catastrophe



des effondrements de pêcherie se sont déjà produits :  
exemple de la pêcherie de morue à Terre-Neuve

## **Exercice : effets Allee faibles et prélèvements**

---

## Un modèle à effets Allee faibles avec prélèvements

Un modèle avec effets Allee faible et prélèvements peut s'écrire :

$$\dot{x} = rx^2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex$$

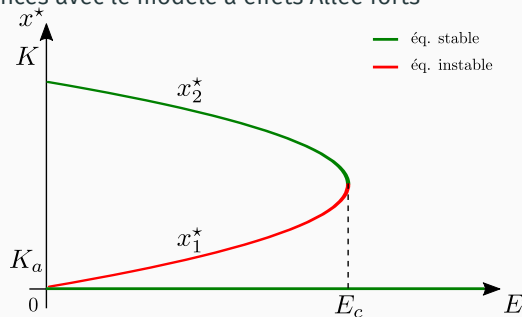
- effectuer une analyse qualitative du modèle
- tracer le diagramme de bifurcation en fonction de  $E$
- discuter des différences avec le modèle à effets Allee forts

# Un modèle à effets Allee faibles avec prélèvements

Un modèle avec effets Allee faible et prélèvements peut s'écrire :

$$\dot{x} = rx^2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex$$

- effectuer une analyse qualitative du modèle
- tracer le diagramme de bifurcation en fonction de  $E$
- discuter des différences avec le modèle à effets Allee forts



## **Populations exploitées : la tordeuse du bourgeon de l'épinette**

---

## Tordeuse du bourgeon de l'épinette : le modèle de Ludwig et al. 1978

Tordeuse : chenille de lépidoptère ravageur du pin, facultés de camouflage dans les épinettes, prédation par les oiseaux

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

- $x$  : densité de tordeuses.  $y$  : densité d'oiseaux (**constante**)
- croissance logistique des tordeuses
- prédation par les oiseaux proportionnelle :
  - à la densité d'oiseaux  $y$
  - à une sigmoïde dépendant de la densité de tordeuses  $x$  (camouflage des tordeuses)
    - $x \ll h$  : bon camouflage, peu de prédation par les oiseaux
    - $x \gg h$  : mauvais camouflage, prédation tend vers taux  $\alpha$

# Tordeuse du bourgeon de l'épinette : le modèle de Ludwig et al. 1978

Tordeuse : chenille de lépidoptère ravageur du pin, facultés de camouflage dans les épinettes, prédation par les oiseaux

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

- $x$  : densité de tordeuses.  $y$  : densité d'oiseaux (constante)
- croissance logistique des tordeuses
- prédation par les oiseaux proportionnelle :
  - à la densité d'oiseaux  $y$
  - à une sigmoïde dépendant de la densité de tordeuses  $x$  (camouflage des tordeuses)
    - $x \ll h$  : bon camouflage, peu de prédation par les oiseaux
    - $x \gg h$  : mauvais camouflage, prédation tend vers taux  $\alpha$



# Tordeuse du bourgeon de l'épinette : le modèle de Ludwig et al. 1978

Tordeuse : chenille de lépidoptère ravageur du pin, facultés de camouflage dans les épinettes, prédation par les oiseaux

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

- $x$  : densité de tordeuses.  $y$  : densité d'oiseaux (constante)
- croissance logistique des tordeuses
- prédation par les oiseaux proportionnelle :
  - à la densité d'oiseaux  $y$
  - à une sigmoïde dépendant de la densité de tordeuses  $x$  (camouflage des tordeuses)
    - $x \ll h$  : bon camouflage, peu de prédation par les oiseaux
    - $x \gg h$  : mauvais camouflage, prédation tend vers taux  $\alpha$

# Tordeuse du bourgeon de l'épinette : le modèle de Ludwig et al. 1978

Tordeuse : chenille de lépidoptère ravageur du pin, facultés de camouflage dans les épinettes, prédation par les oiseaux

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

- $x$  : densité de tordeuses.  $y$  : densité d'oiseaux (constante)
- croissance logistique des tordeuses
- prédation par les oiseaux proportionnelle :
  - à la densité d'oiseaux  $y$
  - à une sigmoïde dépendant de la densité de tordeuses  $x$  (camouflage des tordeuses)
    - $x \ll h$  : bon camouflage, peu de prédation par les oiseaux
    - $x \gg h$  : mauvais camouflage, prédation tend vers taux  $\alpha$

# Tordeuse du bourgeon de l'épinette : le modèle de Ludwig et al. 1978

Tordeuse : chenille de lépidoptère ravageur du pin, facultés de camouflage dans les épinettes, prédation par les oiseaux

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

- $x$  : densité de tordeuses.  $y$  : densité d'oiseaux (constante)
- croissance logistique des tordeuses
- prédation par les oiseaux proportionnelle :
  - à la densité d'oiseaux  $y$
  - à une sigmoïde dépendant de la densité de tordeuses  $x$  (camouflage des tordeuses)
    - $x \ll h$  : bon camouflage, peu de prédation par les oiseaux
    - $x \gg h$  : mauvais camouflage, prédation tend vers taux  $\alpha$

## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (1)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

équilibres :

- $x^* = 0$
- $r \left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - \frac{\alpha x^*}{h^2 + x^{*2}} y = 0$

analyse graphique selon valeurs de  $y$  :

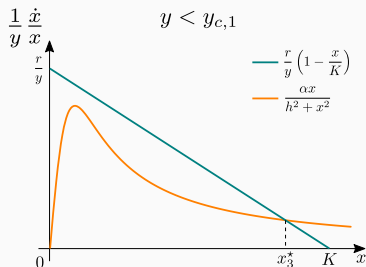
# Tordeuse du bourgeon de l'épinette (1)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

équilibres :

- $x^* = 0$
- $r \left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - \frac{\alpha x^*}{h^2 + x^{*2}} y = 0$

analyse graphique selon valeurs de  $y$  :



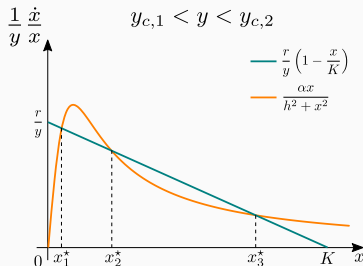
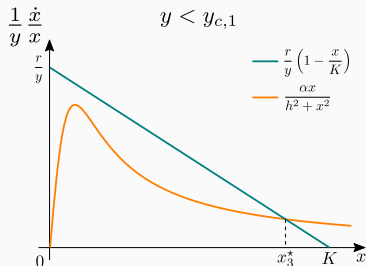
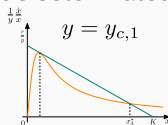
# Tordeuse du bourgeon de l'épinette (1)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

équilibres :

- $x^* = 0$
- $r \left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - \frac{\alpha x^*}{h^2 + x^{*2}} y = 0$

analyse graphique selon valeurs de  $y$  :



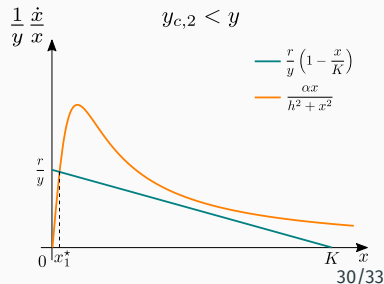
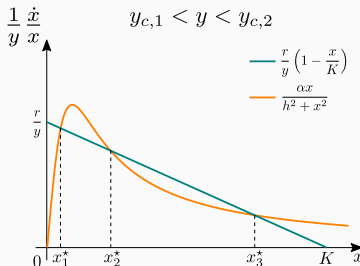
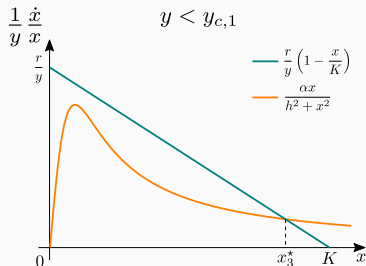
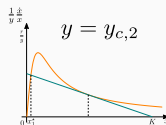
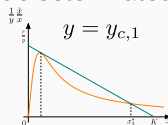
# Tordeuse du bourgeon de l'épinette (1)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

équilibres :

- $x^* = 0$
- $r \left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - \frac{\alpha x^*}{h^2 + x^{*2}} y = 0$

analyse graphique selon valeurs de  $y$  :



## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (2)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

analyse de stabilité via le signe de  $\frac{1}{y} \frac{\dot{x}}{x}$  (qui est le même que le signe de  $\dot{x}$ )

- si  $y < y_{c,1}$  alors  $x_3^*$  est GAS
- si  $y_{c,1} < y < y_{c,2}$ , alors  $x_1^*$  et  $x_3^*$  sont AS (bistabilité)
- si  $y_{c,2} < y$ , alors  $x_1^*$  est GAS

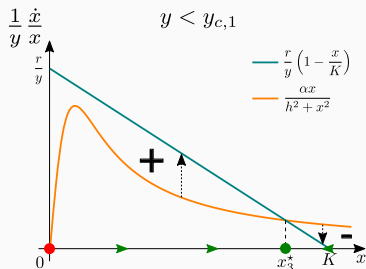


## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (2)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

analyse de stabilité via le signe de  $\frac{1}{y} \frac{\dot{x}}{x}$  (qui est le même que le signe de  $\dot{x}$ )

- si  $y < y_{c,1}$  alors  $x_3^*$  est GAS
- si  $y_{c,1} < y < y_{c,2}$ , alors  $x_1^*$  et  $x_3^*$  sont AS (bistabilité)
- si  $y_{c,2} < y$ , alors  $x_1^*$  est GAS

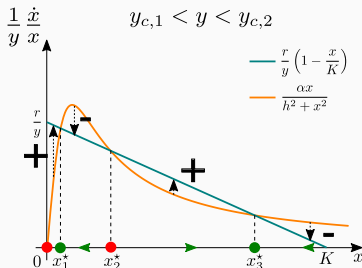
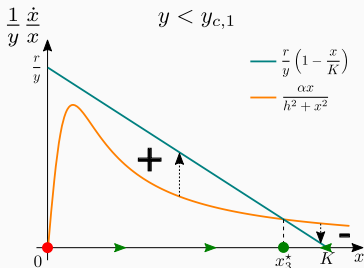
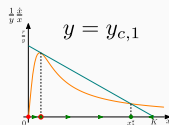


# Tordeuse du bourgeon de l'épinette (2)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

analyse de stabilité via le signe de  $\frac{1}{y} \frac{\dot{x}}{x}$  (qui est le même que le signe de  $\dot{x}$ )

- si  $y < y_{c,1}$  alors  $x_3^*$  est GAS
- si  $y_{c,1} < y < y_{c,2}$ , alors  $x_1^*$  et  $x_3^*$  sont AS (bistabilité)
- si  $y_{c,2} < y$ , alors  $x_1^*$  est GAS

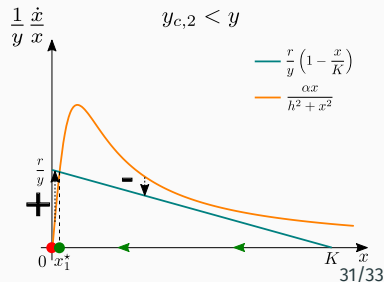
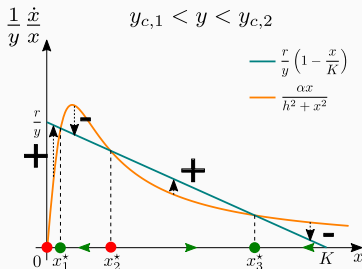
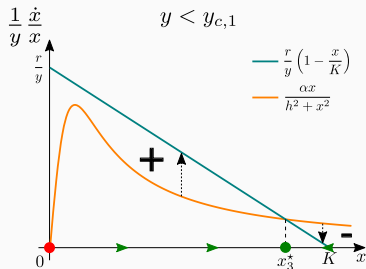
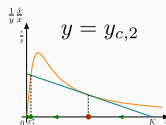
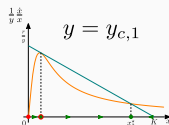


# Tordeuse du bourgeon de l'épinette (2)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

analyse de stabilité via le signe de  $\frac{1}{y} \frac{\dot{x}}{x}$  (qui est le même que le signe de  $\dot{x}$ )

- si  $y < y_{c,1}$  alors  $x_3^*$  est GAS
- si  $y_{c,1} < y < y_{c,2}$ , alors  $x_1^*$  et  $x_3^*$  sont AS (bistabilité)
- si  $y_{c,2} < y$ , alors  $x_1^*$  est GAS



## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (3)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

diagramme de bifurcation en fonction de  $y$  (même technique de retournement que pour l'effet Allee):

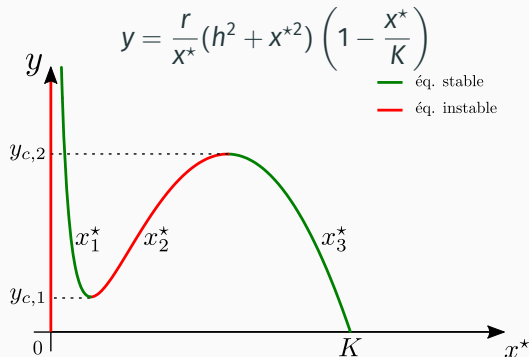
$$y = \frac{r}{x^*} (h^2 + x^{*2}) \left(1 - \frac{x^*}{K}\right)$$

deux bifurcations pli en  $y = y_{c,1}$  et  $y = y_{c,2}$

## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (3)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

diagramme de bifurcation en fonction de  $y$  (même technique de retournement que pour l'effet Allee):

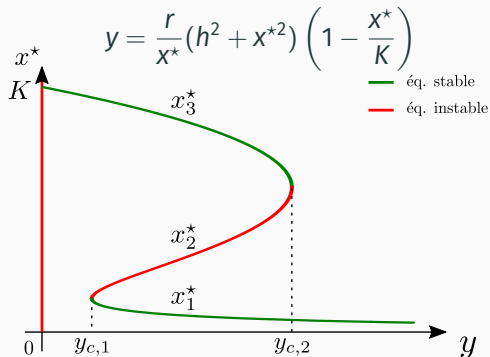


deux bifurcations pli en  $y = y_{c,1}$  et  $y = y_{c,2}$

## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (3)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

diagramme de bifurcation en fonction de  $y$  (même technique de retournement que pour l'effet Allee):



deux bifurcations pli en  $y = y_{c,1}$  et  $y = y_{c,2}$

## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

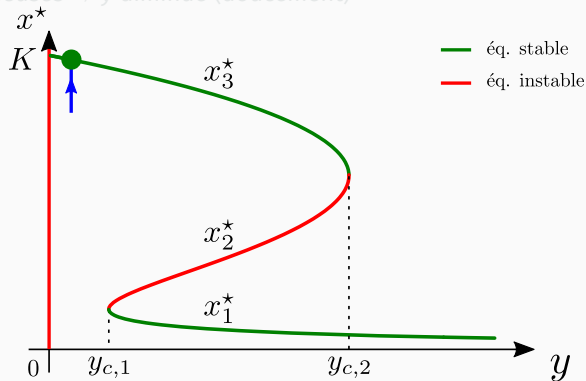
- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)

## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)



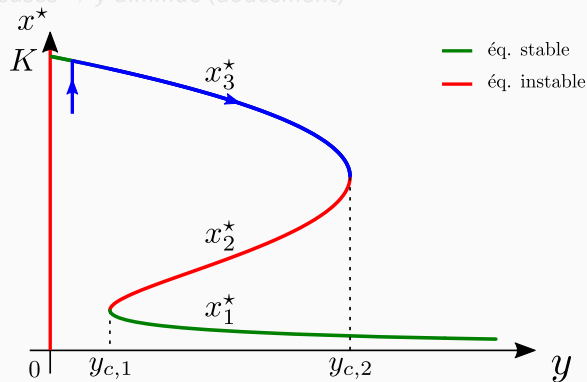


## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)

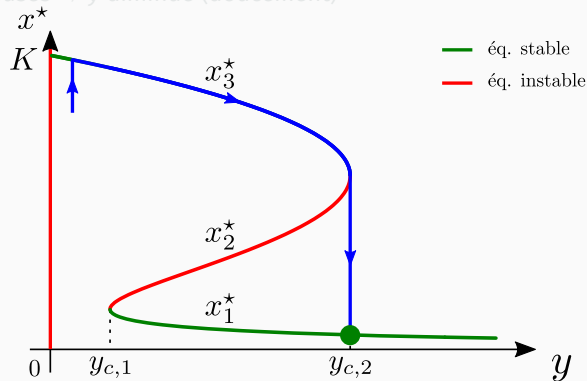


## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)

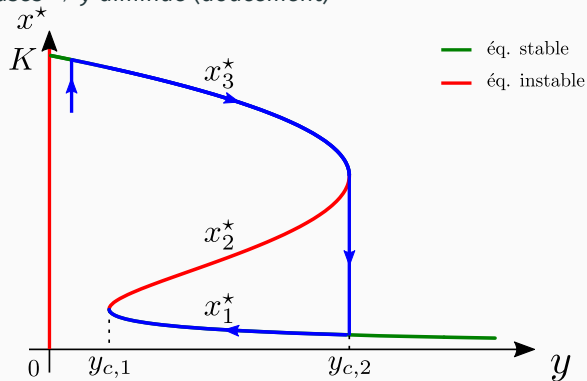


## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)

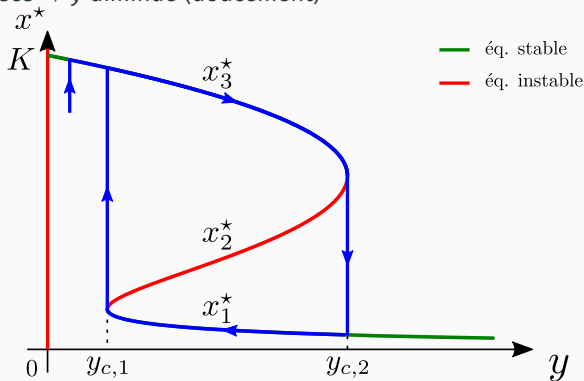


## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)



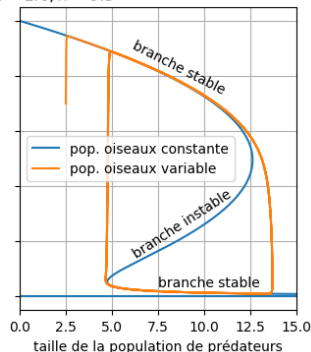
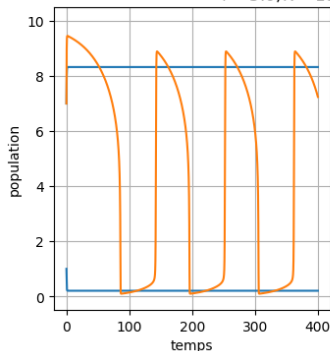
## Tordeuse du bourgeon de l'épinette (4)

$$\dot{x} = r x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\alpha x^2}{h^2 + x^2} y$$

Bifurcations dynamiques ; supposons que :

- “beaucoup” de tordeuses  $\Rightarrow y$  augmente (doucement)
- “peu” de tordeuses  $\Rightarrow y$  diminue (doucement)

Simulations du modèle de la tordeuse du bourgeon de l'épinette  
 $r = 5.0, K = 10.0, a = 1.0, h = 0.5$



**Fin du cours sur  
les populations isolées/exploitées**