



**HAL**  
open science

# Modélisation en comportement et neurosciences : une introduction avec applications

Christian Jost

► **To cite this version:**

Christian Jost. Modélisation en comportement et neurosciences : une introduction avec applications. 2026. <hal-05466777>

**HAL Id: hal-05466777**

**<https://hal.science/hal-05466777v1>**

Preprint submitted on 20 Jan 2026

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC-SA 4.0 - Attribution - Non-commercial use - ShareAlike - International License



Modélisation en comportement et neurosciences :  
une introduction avec applications

Christian Jost

email : christian.jost@utoulouse.fr

CBI - Centre de Recherches sur la Cognition Animale  
Université de Toulouse, Paul Sabatier

Poly développé pour l'UE SysDynE dans le M2 MSE  
travail en cours, ne pas diffuser s'il-vous-plaît

©C. Jost

3 septembre 2025



# Sommaire

<b>1</b>	<b>Modélisation : pour quoi faire ?</b>	<b>5</b>
1.1	Modélisation guidée par les données . . . . .	5
1.2	Modélisation guidée par la théorie . . . . .	6
1.3	Le but de ce module . . . . .	7
<b>2</b>	<b>Jouons au jeu de la vie</b>	<b>9</b>
2.1	Petite histoire du jeu de la vie . . . . .	10
2.2	Les automates cellulaires . . . . .	10
2.2.1	Ce qu'on peut découvrir avec les AC . . . . .	12
2.2.2	Le GOL et les ordinateurs universels . . . . .	12
2.2.3	« On the edge of chaos » . . . . .	14
<b>3</b>	<b>Phénomènes de croissance et de recrutement</b>	<b>17</b>
3.1	Ajouter un feedback négatif : le modèle logistique . . . . .	18
3.1.1	Dynamiques du modèle logistique . . . . .	19
3.2	Emergence du chaos déterministe . . . . .	21
3.3	Qu'est-ce que la non-dimensionalisation ? . . . . .	22
<b>4</b>	<b>L'analyse de modèles à plusieurs variables d'état</b>	<b>25</b>
4.1	Les systèmes dynamiques : qu'est-ce que c'est ? . . . . .	25
4.2	Injection d'un inhibiteur dégradable : exemple d'un système dynamique . . . . .	26
4.3	Equations différentielles linéaires . . . . .	27
4.3.1	Analyse graphique de ce système . . . . .	29
4.3.2	Analyse formelle I : Les équilibres du système . . . . .	31
4.3.3	Analyse formelle II : Les dynamiques du système . . . . .	32
4.3.4	Un autre exemple : le potassium dans le sang . . . . .	33
4.4	Equations différentielles non-linéaires . . . . .	35
4.4.1	Quelques exemples d'EDO non-linéaires . . . . .	36
4.4.2	Analyse des EDO non-linéaires I : comment trouver une solution ? . . . . .	37
4.4.3	Analyse des EDO non-linéaires II : méthode des isoclines . . . . .	39
4.4.4	Analyse des EDO non-linéaires III : simulation numérique . . . . .	41
4.4.5	Analyse des EDO non-linéaires IV : analyse de stabilité locale . . . . .	42
<b>5</b>	<b>La nature stochastique du comportement</b>	<b>49</b>
5.1	Introduction : la sortie des fourmis du nid revisitée . . . . .	49
5.2	Grandeurs observables et variables aléatoires . . . . .	51
5.3	Modèle statistique . . . . .	52
5.3.1	Exemple d'un modèle statistique de comportement . . . . .	52
5.4	Le cas de plusieurs comportements stochastiques . . . . .	53
<b>6</b>	<b>La modélisation du déplacement dans l'espace</b>	<b>57</b>
6.1	Modèles Lagrangien et Eulerien . . . . .	57
6.1.1	L'espace 1D et sa modélisation . . . . .	58
6.1.2	L'espace 2D . . . . .	61
6.1.3	Qu'est-ce qui se passe au bord de l'espace ? . . . . .	61
6.2	Comment détecter une marche aléatoire « diffusive » ? . . . . .	61
6.3	La diffusion comme moyen de transport . . . . .	62

<b>A</b>	<b>Quelques rappels mathématiques</b>	<b>65</b>
A.1	Petit formulaire des mathématiques du Bac . . . . .	65
A.1.1	Les fonctions les plus utilisées . . . . .	65
A.1.2	La dérivée . . . . .	66
A.1.3	L'intégrale . . . . .	67
A.2	Le calcul matriciel . . . . .	68
A.2.1	Les souris et la matrice . . . . .	68
A.2.2	Les espaces vectoriels et les fonctions linéaires . . . . .	69
A.2.3	La relation entre fonctions linéaires et matrices . . . . .	70
A.2.4	Régression linéaire $\leftrightarrow$ fonction linéaire . . . . .	74
A.3	Un changement de base et la résolution d'une EDOLIN . . . . .	74
A.3.1	Qu'est-ce qu'une base et un changement de base? . . . . .	74
A.3.2	Diagonalisation et résolution d'une EDOLIN . . . . .	75
A.4	Le théorème de Perron-Frobenius et ses conséquences . . . . .	77
A.5	Les fonctions dans l'espace . . . . .	77
A.5.1	Les dérivées partielles . . . . .	78
A.5.2	Le gradient et la divergence . . . . .	79
<b>B</b>	<b>Exercices (pour s'entraîner)</b>	<b>81</b>
<b>C</b>	<b>Glossaire</b>	<b>87</b>
	<b>Références bibliographiques</b>	<b>90</b>

# Chapitre 1

## Modélisation : pour quoi faire ?

« All models are wrong but some are useful » Box (1976); Box & Draper (1987)<sup>1</sup>

Pour répondre à une question scientifique en biologie on peut se servir de l'observation des systèmes dans leurs états naturels et d'essayer de trouver des explications pour les corrélations observées, ou passer à l'expérimentation dans laquelle on soumet le système biologique à des conditions spécifiques pour observer les réponses du système et pour les comparer aux réponses attendues si le système fonctionne comme on le pense. Ces expériences peuvent être du type *in vivo* (sur l'organisme entier), *in vitro* (à l'extérieur de l'organisme vivant) ou *in situ* (dans son milieu naturel).

Ces derniers temps on voit apparaître de plus en plus un nouveau type d'expérience : *in silico*. A l'origine ce terme se réfère uniquement à la simulation numérique d'un système étudié, c'est-à-dire on en construit un modèle mathématique, on le valide en le comparant avec le système biologique, et ensuite on se sert de ce modèle pour faire des expériences virtuelles (simulations numériques) où on étudie les prédictions du modèle sous différentes conditions. Cette étude sert à planifier de « vraies » expériences, à construire des hypothèses testables sur notre système biologique, ou tout simplement à mieux comprendre le fonctionnement de ce système.

De nos jours, la frontière entre modèle mathématique et simulation numérique devient de plus en plus floue : les mathématiciens se servent de la simulation pour mieux appréhender les propriétés de leurs objets abstraits, et les informaticiens se servent de la pensée analytique des mathématiques pour assurer que leurs logiciels et leurs systèmes n'ont pas de failles fatales. J'ai ainsi envie d'inclure dans ce terme *in silico* toute expérimentation par modélisation.

Mais, en fait, c'est quoi, cette modélisation ?

Modélisation : Mise en équation d'un phénomène complexe permettant d'en prévoir les évolutions (Le Petit Robert (1993))

Il s'agit donc de comprendre un phénomène complexe, et la formalisation des connaissances actuelles dans un modèle (qu'il soit verbal, purement qualitatif ou en forme d'équations mathématiques) aide à détecter les connaissances manquantes, à extrapoler (prédire) à partir des connaissances existantes et à soumettre ces prédictions à des nouvelles expériences pour vérifier si on a bien compris/formalisé ces connaissances. La modélisation n'est donc qu'un outil en plus, *in silico*, pour répondre aux questions scientifiques qui nous préoccupent.

### 1.1 Modélisation guidée par les données

Il y a deux façons de construire un modèle : a) on mesure les variables d'intérêts et ensuite on essaye de trouver une description mathématique qui concorde le mieux possible avec ces données (modèle statistique), ou b) on se laisse guider par des raisonnements théoriques (modèle mécaniste).

Prenons un exemple : les fourmis des genres *Formica* et *Messor* sont connues pour leur comportement nécrophorique, c'est-à-dire elles sortent les cadavres de leurs congénères du nid et les agrègent à l'extérieur dans des tas, ressemblant à des cimetières de fourmis. Un thésard veut comprendre les

1. See also [https://en.wikipedia.org/wiki/All\\_models\\_are\\_wrong](https://en.wikipedia.org/wiki/All_models_are_wrong)

comportements individuels des fourmis qui permettent cette performance. Dans ce but il a enregistré sur vidéo le transport des cadavres et il est actuellement en train d'étudier quand une fourmi transporteuse laisse tomber ce cadavre spontanément (en dehors d'un cimetière). Un sous-problème est donc la description quantitative de ce comportement « dépôt spontané ».

Le thésard a mesuré le temps entre prise de cadavre et dépôt spontané pour  $N_0 = 71$  fourmis, résultant dans un jeu de données  $x = (9, 10, 11, 12, 12, \dots, 205)$  (unité  $s$ ). Ce type de donnée peut se visualiser dans une « courbe de survie » : si on suppose que toutes les  $N_0$  fourmis observées commencent à transporter au même instant, cette courbe est la proportion de fourmis  $N(t)$  qui transportent encore en fonction du temps  $t$  écoulé (voir Figure 1.1, notons qu'elle montre le nombre de fourmis qui transportent encore au temps  $t$ ,  $N(t)$ , et non la proportion  $N(t)/N_0$  parce que cela nous sera plus utile ici). Quand on regarde ces données en échelle log-linéaire (Figure 1.1b) on voit que cette courbe peut être approximée assez correctement par une droite  $f(t) = a - \lambda t$  (on estime les paramètres  $a$  et  $\lambda$  par les techniques de régression linéaire, mais selon le protocole expérimental il faut parfois fixer  $a = \log(N_0)$ , ce qu'on fera ici).

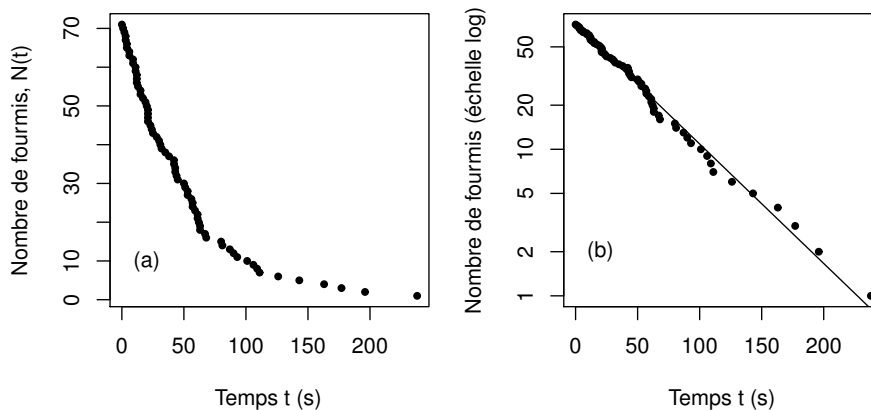


FIGURE 1.1 – « Courbe de survie » pour le dépôt spontané d'un cadavre : (a) en échelle linéaire et (b) en échelle log-linéaire (avec la droite de régression  $\log(N(t)) = a - \lambda t = 4.26 - 0.019 t$  qui ajuste le mieux les points sous la condition  $\log(N(0)) = \log(71) = 4.26$ ). Une fourmi transporteuse dépose son cadavre donc avec un taux de  $0.019 s^{-1}$ . Notez qu'une 'vraie' courbe de survie aurait l'ordonnée normalisée à 1, mais cette transformation ne changerait pas la forme de la courbe.

On a donc  $\ln(N(t)) = \ln(N_0) - \lambda t$ , ou, en retransformant en unités linéaires,

$$N(t) = N_0 e^{-\lambda t}, \quad (1.1)$$

c'est-à-dire le nombre de fourmis qui transportent décroît de façon exponentielle avec le temps  $t$ .

## 1.2 Modélisation guidée par la théorie

Si nous abordons le même problème d'un côté théorique on essaye d'abord de comprendre ce qui fait varier le nombre de fourmis transporteuses. Si  $N(t)$  est le nombre de fourmis transporteuses à l'instant  $t$ , la variation du nombre de fourmis à l'instant  $t$  est donc  $\frac{dN}{dt}(t)$ , avec valeur positive si  $N(t)$  augmente et négative si  $N(t)$  diminue. Une courbe de survie a par construction une pente négative, la variation de  $N(t)$  dépend donc en toute généralité d'une fonction positive  $g(t, N(t))$ ,

$$\frac{dN}{dt}(t) = -g(t, N(t)), \quad N(0) = N_0.$$

L'équation ci-dessus est appelée une équation différentielle ordinaire (EDO) de la variable d'état  $N(t)$  avec condition initiale  $N_0$ . A part du fait qu'il est positive, quelles sont les autres propriétés de ce terme  $g(t, N)$  ?

Il semble intuitivement évident que s'il y a plus de fourmis qui transportent, le nombre net de fourmis qui arrêtent de transporter à chaque instant  $t$  sera plus grand :  $g$  devrait donc augmenter avec  $N$ . Il est aussi clair que sans fourmis il n'y a pas de variation, donc  $g(t, 0) = 0$ . Le modèle le

plus simple<sup>2</sup> pour rendre compte de ces deux propriétés est  $g(t, N) = r(t)N$  avec une paramètre  $r$  qui peut être fonction du temps  $t$  écoulé. La fonction  $r(t)$  représente la probabilité instantanée d'une fourmi de déposer son cadavre, et il semble raisonnable (première approximation) de penser que cette probabilité reste constante au cours du temps,  $r(t) = r$  (on dit dans ce cas que cette probabilité est « sans mémoire », c'est-à-dire indépendamment du passé elle a toujours la même valeur). Notre modèle devient donc

$$\frac{dN}{dt} = -rN, \quad N(0) = N_0$$

(c'est une EDO autonome parce que son côté droit ne dépend plus du temps  $t$ ). Il est assez facile de vérifier que  $N(t) = N_0 e^{-rt}$  est la solution de cette EDO (calculer sa dérivée et comparer au côté droit de l'EDO, ensuite vérifier la condition initiale). On tombe ainsi sur la même équation comme dans l'approche par les données (équation 1.1), ce qui nous confirme d'un côté le bon choix des propriétés de  $g$  et de l'autre côté nous fournit une méthode pour estimer le paramètre  $r$  (c'est la valeur absolue de la pente de la courbe de survie en échelle log-linéaire, voir Figure 1.1). Remarquons quand même que cette correspondance ne peut pas être interprétée comme une preuve que les propriétés évoquées sont justes, mais uniquement qu'elles ne sont pas contredites par les données : tout modèle n'est qu'une caricature du système biologique qu'il décrit.

Dans un cas idéal l'approche par les données et l'approche par la théorie se rejoignent comme nous l'avons vu ci-dessus. Cependant, il arrive souvent qu'on n'a pas encore suffisamment compris les mécanismes sous-jacents d'un phénomène biologique, on est donc obligé de se laisser guider par les données et d'utiliser le modèle statistique obtenu comme une boîte noire. De l'autre côté, un phénomène peut être très difficile à observer, on est donc obligé de se laisser guider par les mécanismes actuellement connus et identifiés. Si on se rend compte par la suite que les prédictions du modèle sont validées par les observations disponibles on est rassuré d'avoir utilisé les mécanismes pertinents. Si, par contre, on note une différence entre prédictions et observations, on est forcé de replonger dans les mécanismes pour modifier son modèle. La modélisation est donc un va-et-vient continu entre raisonnement théorique et confrontation (de façon qualitative et quantitative avec des techniques statistiques) avec les données disponibles.

### 1.3 Le but de ce module

Dans un tour d'horizon à travers différents types de modèles mathématiques (illustrant des systèmes dynamiques en éthologie, physiologie et écologie des populations) ce texte essaye de vous familiariser suffisamment avec ces outils pour

- comprendre un modèle (tel que celui des fourmis qui déposent un cadavre) quand vous le rencontrerez dans la littérature,
- juger la valeur d'un modèle pour la question qui vous préoccupe actuellement,
- vous donner un esprit critique capable de détecter les limites de l'utilité d'un modèle (définir le champ d'application d'un modèle),
- construire votre propre modèle adapté à votre question scientifique.

Le dernier point est le plus difficile parce qu'il demande une forte capacité d'abstraction du problème biologique pour le rendre modélisable, mais je pense qu'un biologiste typique peut tout à fait y arriver.

Les outils mentionnés ci-dessus comprennent les calculs mathématiques pour analyser les propriétés d'un modèle et l'utilisation de logiciels pour étudier ces propriétés par simulation. On se servira de deux gratuits ("freeware") qui facilitent la simulation spatiale, la simulation numérique tout court et l'analyse statistique. Cette dernière devient impérative dès qu'on confronte un modèle à des données expérimentales. Cependant, l'analyse statistique ne sera abordée que de loin, en se concentrant à priori sur les outils mathématiques de modélisation.

---

2. C'est le principe de parcimonie, c'est-à-dire s'il y a plusieurs explications possibles on préfère celle qui fait le moins d'hypothèses. On l'appelle aussi souvent « Le rasoir d'Occam » (ou d'Ockham) d'après le philosophe médiéval anglais William Ockham (1280(?)–1349). Une version moderne est attribuée à Antoine de Saint-Exupéry : « Dans quelque domaine que ce soit, la perfection est enfin atteinte non pas lorsqu'il n'y a plus rien à ajouter mais lorsqu'il n'y a plus rien à enlever. »



## Chapitre 2

# Jouons au jeu de la vie

Quelqu'un connaît-il le jeu de la vie ? Imaginons un immense tableau d'échec avec des millions de cases (ou cellules). A chaque instant  $t$ , une cellule est soit vivante, soit morte. Chaque cellule connaît l'état de ses 8 voisines les plus proches avec lesquelles elle a un côté ou un coin en commun. D'un instant  $t$  à l'instant  $t + 1$  elle va modifier son état en fonction de son état actuel et celui de ses voisines en suivant les règles suivantes :

- si moins de deux voisines sont vivantes, la cellule meurt d'isolement,
- si plus de trois voisines sont vivantes, la cellule meurt par surpeuplement,
- s'il y a exactement 3 voisines vivantes, la cellule sera vivante au temps  $t + 1$ ,
- s'il y a exactement 2 voisines vivantes, une cellule vivante peut survivre, mais une cellule morte le reste.

Jouons à ce jeu et donnons au temps 0 pour chaque cellule l'état vivant ou mort aléatoirement, comment vont-elles évoluer au cours du temps ? La figure 2.1 en donne quelques exemples. On voit qu'il peut y avoir une extinction locale, des structures périodiques (clignotant, "blinker") ou des structures qui ne changent pas du tout (nature morte, "stillife").

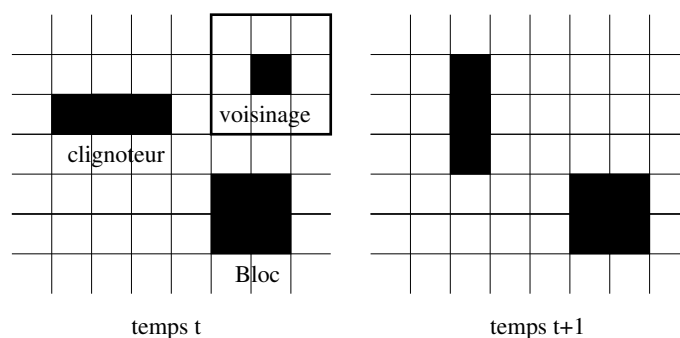


FIGURE 2.1 – Le jeu de la vie : les cellules sont vivantes (noires) ou mortes (blanches) et elles ne voient que leurs voisines les plus proches (cadre noir pour la cellule noire en haut à droite au temps  $t$ ). Il y a des objets qui ne varient pas au cours du temps (par ex. un bloc), qui clignotent (par ex. le clignoteur) ou qui disparaissent (par ex. la cellule isolée).

On peut aussi découvrir des objets qui se déplacent dans notre tableau, les planeurs ("glider"), qui peuvent disparaître quand ils tombent sur un mangeur ("eater") ou sur un autre planeur (voir Figure 2.2). Ils peuvent aussi entrer en collision avec d'autres cellules vivantes, donnant naissance à de nouvelles structures. En observant simplement l'évolution de notre jeu, on peut découvrir tout un zoo d'objets : des serpents ("snake"), des ruches ("beehive"), etc. (voir Figure 2.3).

La diversité de formes qu'on peut trouver dans le jeu de la vie est épatante, il offre des surprises à longueur de journée. Plus on regarde les petits rectangles évoluer moins on ose prédire les patrons émergents, l'évolution semble être complètement irrégulière. Tout cela a commencé il y a plus de 30 ans par un défi lancé à la communauté scientifique par un jeune chercheur : est-ce qu'on peut trouver dans ce zoo d'objets une configuration qui crée d'autres objets, assurant ainsi une croissance illimitée ?

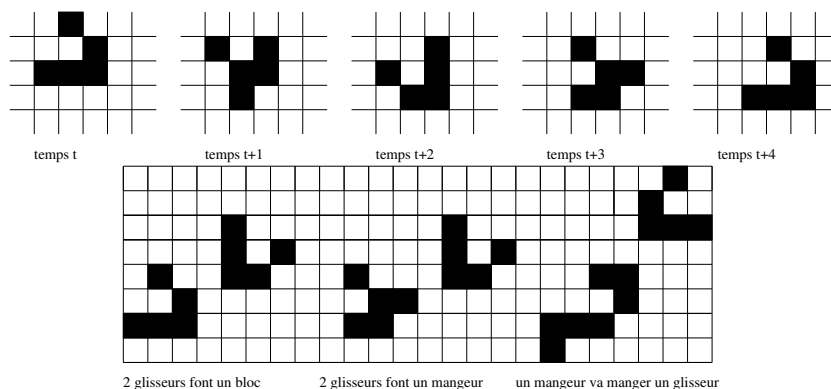


FIGURE 2.2 – Un planeur, qui se déplace en retrouvant tous les 4 pas sa forme initiale (en haut), qui fait un bloc après une collision avec un autre planeur (en bas à gauche) ou un mangeur (en bas à milieu), et qui se fait manger par un mangeur (en bas à droite).

## 2.1 Petite histoire du jeu de la vie

Ce jeu de la vie (« Game of Life » ou simplement GOL) a été inventé au début des années 1970 par J. H. Conway<sup>1</sup>, un mathématicien très joueur de Cambridge. Son idée était de créer quelque chose qui ressemble à la vie (qui bouge, qui est créatif, qui se reproduit, ...). GOL n'est pas sa première création, mais celle qui a eu le plus de répercussions. En fait, il se posait la question de la croissance illimitée, mais n'arrivait pas tout de suite à trouver la solution (ce qui lui plaisait bien, il avait trouvé un problème non-trivial). Il publie alors le problème dans « Scientific American » et offre une récompense de 50 \$ pour celui ou celle qui trouvera la solution.

Ce fut un succès infernal : les ordinateurs du monde entier commencèrent à travailler sur ce problème, souvent en négligeant les tâches pour lesquelles ils avaient été construits ou achetés et les administrateurs des ordinateurs consacraient plus de temps à ce problème que leurs employeurs ne l'auraient cru possible.<sup>2</sup>

La solution au problème fut finalement trouvée par un groupe d'étudiants du MIT : une mitrailleuse de planeurs (« Glider gun »<sup>3</sup>) qui produit périodiquement un planeur tout en retrouvant sa forme initiale (voir Figure 2.4). Mais avant de continuer l'histoire du GOL, regardons plus précisément le type de modèle qu'il représente.

## 2.2 Les automates cellulaires

Le GOL est ce qu'on appelle un automate cellulaire (AC). Nous verrons plus tard qu'il est un bel exemple que des règles très simples, locales et purement déterministes (sans aucun effet aléatoire)

1. John Horton Conway (1937-...), né à Liverpool, étudie en mathématiques à Cambridge, actuellement à Princeton, New Jersey.

2. Une description extensive et très amusant du GOL se trouve dans Sigmund (1993), une des sources de ce cours.

3. Rennard (2002) l'a traduit par 'canon', mais mitrailleuse me semble une traduction plus adéquate.

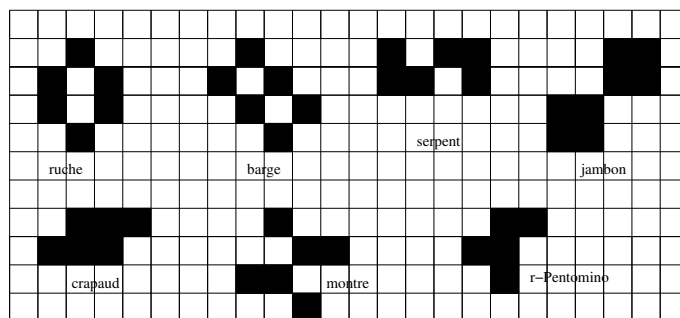


FIGURE 2.3 – Quelques autres objets du jeu de la vie.

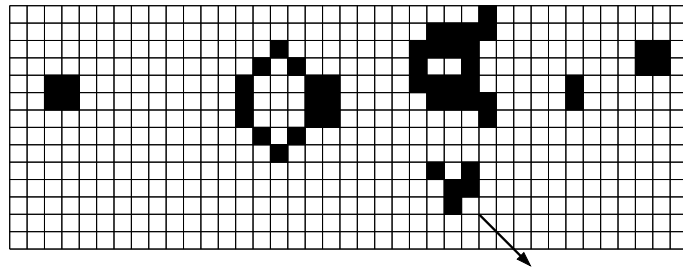
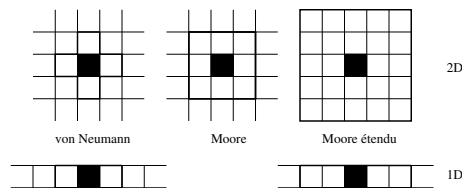


FIGURE 2.4 – Une mitrailleuse de planeurs. La flèche indique la direction dans laquelle le glisseur produit va s'échapper.

peuvent créer quelques chose qui ressemble à un processus de vie. Combiné avec la puissance des ordinateurs modernes ces AC sont devenus un objet d'étude privilégié pour explorer la vie artificielle ou, en d'autres mots, d'explorer les mécanismes éventuels qui ont permis l'apparition de la vie sur la terre.

Définissons d'abord plus précisément ce qu'est un AC. Il a quatre composantes principales

1. Une cellule avec ses états (mort/vivant, plusieurs stades de vie, etc.).
2. Une grille de dimension une (1D), deux (2D) ou trois (3D) contenant des cellules de la même forme (rectangles, hexagones, triangles).
3. Un voisinage, du type 'von Neumann' (les cellules avec lesquelles la cellule initiale partage un côté), du type 'Moore' (les cellules avec lesquelles elle partage un côté ou un coin, possible dans les AC à 2 ou 3 dimensions) ou du type 'Moore étendu' qui ajoute une deuxième lignée de cellules autour le voisinage de 'Moore',



Pour les cellules au bord de la grille on définit d'habitude des 'bordures circulaires'. En une dimension avec un fil de cellules, cela veut dire que la cellule tout à droite a comme voisin de droite la cellule qui est tout à gauche dans le fil de cellule (et vice versa), comme si ce fil avait une forme de collier. En deux dimensions (tableau d'échec) les cellules en haut ont comme voisin d'en haut les cellules qui sont en bas du tableau et similaire pour les cellules à gauche et à droite, le tableau forme ainsi un tore.

4. Un jeu de règles qui déterminent la transition du temps  $t$  au temps  $t + 1$ . Pour chaque configuration de voisins et de la cellule elle-même ces règles définissent quelle sera la valeur de la cellule au prochain pas de temps. Par exemple, un jeu de règles pour un AC à une dimension avec un voisinage de von Neumann et des seuls états mort/vivant contient  $8 = 2^3$  règles. On peut le représenter par 8 fois quatre cellules où les trois cellules d'en haut représentent les états de la cellule concernée (au centre) et de ses voisines (à gauche et à droite) au temps  $t$ , la cellule en bas l'état de la cellule concernée au temps  $t + 1$  :



L'évolution de l'AC associé peut être visualisée sur un grand tableau d'échec où chaque ligne représente l'état de l'AC au temps  $t$  et la ligne suivante celui au temps  $t + 1$  (voir Figure 2.5 pour quatre exemples). Il existe alors  $2^8 = 256$  jeu de règles différents possibles (le 2 représentant les deux états et le 8 étant le nombre de règles pour former un jeu de règles). Il existe aussi des règles dites totalitaires où seulement le nombre de voisins morts ou vivants compte, non pas leur position (le GOL a ce type de règles totalitaires).

Enfin, il y a aussi des règles légales (introduites par S. Wolfram, une des références en AC) qui évitent de créer quelque-chose à partir de rien.

### 2.2.1 Ce qu'on peut découvrir avec les AC

Quels types de comportements dynamiques est-ce qu'on peut découvrir avec ces AC ? Regardons d'abord les AC à une dimension (on n'a pas un tableau d'échec mais un long fil de cellules enchaînées). La Figure 2.5 montre 4 exemples représentatifs.

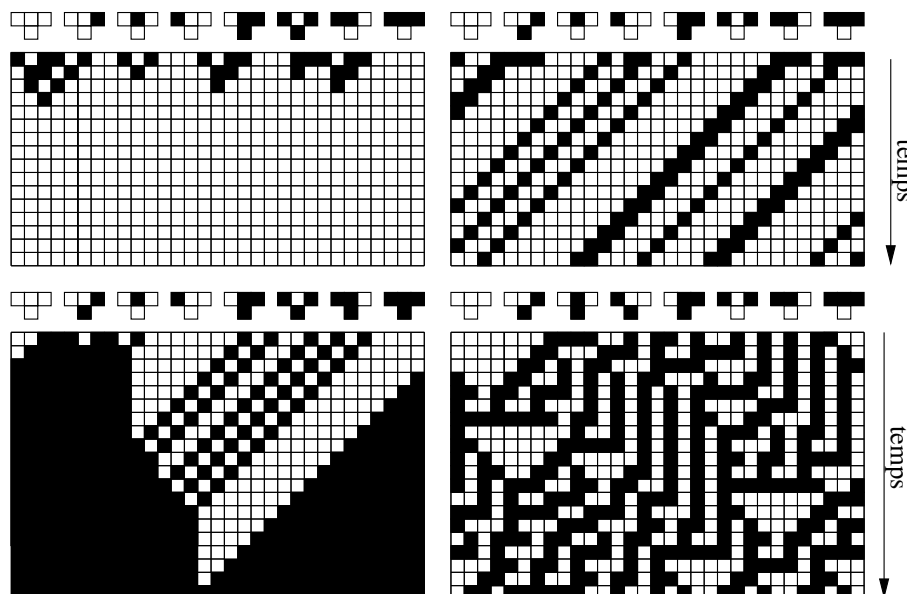


FIGURE 2.5 – Quatre exemples représentatifs de l'évolution d'un AC à une dimension. De gauche à droite et de haut en bas on a extinction de l'AC, comportement périodique (ou stable), explosion (toutes les cellules deviennent vivantes) et comportement aperiodique (ou chaotique).

Il peut arriver qu'après un certain temps toutes les cellules soient mortes et le restent pour l'éternité. On parle alors de l'extinction du système. L'autre extrême est l'explosion du système où toutes les cellules deviennent vivantes et le restent. Un comportement plus intéressant est l'état périodique ou stable (le nombre de cellules vivantes ne varie plus au cours du temps), on y retrouve des patrons ressemblant aux rayures sur les coquillages de certains escargots<sup>4</sup>. Finalement, on peut aussi observer des patrons périodiques où le nombre de cellules vivantes s'accroît et diminue de façon périodique, ou même purement aperiodiques ou chaotiques (le nombre de cellules vivantes varie à chaque pas et aucune périodicité n'est détectable dans cette variation).

En vue de cette diversité de patrons créés déjà en une dimension, il est clair qu'en deux dimensions on va pouvoir observer une énorme gamme de patrons. Pour illustrer cela nous allons continuer à explorer le GOL (qui a, rappelons-le, un jeu de règles particulièrement simple du type totalitaire).

### 2.2.2 Le GOL et les ordinateurs universels

On a déjà vu qu'on peut observer des planeurs et des mangeurs, que la collision de deux planeurs peut mener à la disparition des deux, à la création d'un bloc ou d'un mangeur. On peut également observer la disparition d'un des planeurs tandis que l'autre se retourne et repart d'où il est venu. Notamment, les étudiants du MIT qui avaient déjà trouvé la mitrailleuse à planeurs ont découvert que la collision de 13 planeurs peut créer une telle mitrailleuse à planeurs (Figure 2.6).

Cette dernière découverte inspirait à Conway la question : pourrait-on trouver une configuration de cellules vivantes qui se reproduise toute seule (comme dans la vraie vie). Cette fois-ci il ne mettait pas à prix la résolution de cette question mais il la trouvait lui-même. Mais n'avançons pas trop vite, regardons d'abord quelques autres structures du GOL.

On peut interpréter un planeur comme un bit d'information et l'émission de planeurs par une mitrailleuse de planeurs comme une émission continue du même signal. Dans les ordinateurs modernes toute l'information est codée par une séquence de 0 et de 1 (tout comme dans notre ADN l'information est codée par la séquence des 4 acides aminés A(dénine), C(ytosine), G(uanine) et T(yrosine)). De

4. Pour plus d'informations voir le livre de Meinhardt (1995) ou son récent article dans *Pour la Science* (Dossier hors-série, juillet/sept 2004, p. 40-45).

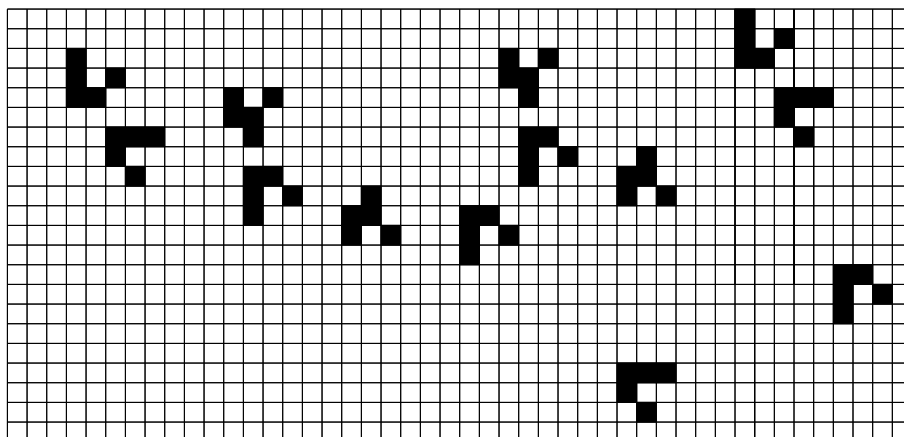
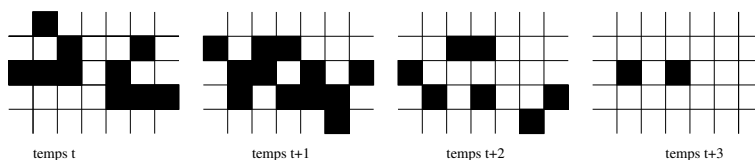


FIGURE 2.6 – La collision de ces 13 planeurs va créer une mitrailleuse à planeurs.

la même façon, on peut encoder toute information par une longue chaîne de présence/absence de planeurs. Mais l’analogie entre GOL et l’informatique ne s’arrête pas là. Le fait que deux planeurs qui entrent en collision avec un angle perpendiculaire peuvent disparaître tous les deux,



permet de créer un NON logique. Prenant une séquence de planeurs (encodant n’importe quelle information) qui heurte les planeurs émis d’une mitrailleuse à planeurs : chaque fois qu’il y a un planeur dans notre chaîne, il va tamponner celui de la mitrailleuse et disparaître. Par contre, s’il n’y a pas de planeur celui de la mitrailleuse continue son chemin. Le résultat est donc une chaîne qui a un planeur là où la chaîne originale n’avait pas et qui a des ‘trous’ là où la chaîne originale avait des planeurs (voir Figure 2.7), exactement ce qu’on appelle un NON logique.

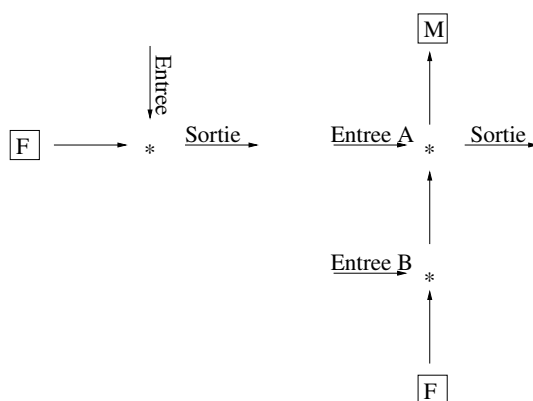


FIGURE 2.7 – On peut créer avec des mitrailleuses (F) et des mangeurs (M) un NON logique (à gauche) ou un ET logique (à droite).

Prenons maintenant deux chaînes de planeurs parallèles comme 2 entrées (A et B) et laissons-les heurter (ou tamponner) perpendiculairement la chaîne venant d’une mitrailleuse (voir Figure 2.7 à droite) : s’il y a un planeur dans la chaîne A, le planeur venant de la mitrailleuse disparaîtra, laissant un trou dans la chaîne venant de la mitrailleuse par lequel peut passer un planeur de la chaîne B. Par contre, s’il y a seulement un planeur dans la chaîne A ou B, il disparaîtra après collision avec celui venant de la mitrailleuse, et s’il n’y a aucun planeur dans les chaînes A et B celui venant de la mitrailleuse se fera manger par le mangeur. En somme, nous avons un ET logique. Et, avec un NON et un ET, on a automatiquement aussi un OU (OU = NON[NON(A) ET NON(B)]). Finalement, les

blocs (Figure 2.1) représentent la ‘mémoire’, ils peuvent stocker des informations, et par des collisions spécifiques avec des armadas de planeurs cette information peut être utilisée ou simplement déplacée. Bref, on a maintenant tous les éléments nécessaires pour dire que GOL est un **ordinateur universel**. Tout ce qu’on peut écrire en forme algorithmique, GOL peut le résoudre.

En utilisant donc ces capacités d’ordinateur universel et quelques autres constructions astucieuses (je n’entrerai pas dans les détails, les curieux peuvent trouver une description étendue dans l’excellent livre de Sigmund 1993) Conway a finalement réussi à créer un automate dans une plaine immense qui au bout d’un temps très long se reproduit lui-même (Figure 2.8). En bas à gauche est l’automate qui devrait être reproduit. Au-dessous de celui-ci se trouvent quelques blocs qui représentent une mémoire extérieure. Au début, l’automate envoie des planeurs vers cette mémoire qui reviennent avec les instructions pour sa réplication. Ensuite, l’ordinateur universel prépare la reproduction (ce qui prend un temps très long). Maintenant deux bras commencent à se former, un glissant lentement vers le haut, l’autre vers la droite. Deux premières armadas de planeurs s’échappent des bras, une allant vers la droite, l’autre vers le haut. Elles rencontrent après un très long temps des planeurs venant du bout des bras, la moitié des planeurs disparaissent, les autres sont renvoyés. Deux autres armadas s’échappent entretemps des deux bras. Au milieu (c’est-à-dire en haut à droite de l’automate du début) les quatre armadas se rencontrent et commencent à reconstruire l’automate. Les bras, ayant fait leur travail, disparaissent. Et à la fin les instructions de la mémoire externe sont reconstruites au-dessous du nouveau automate.

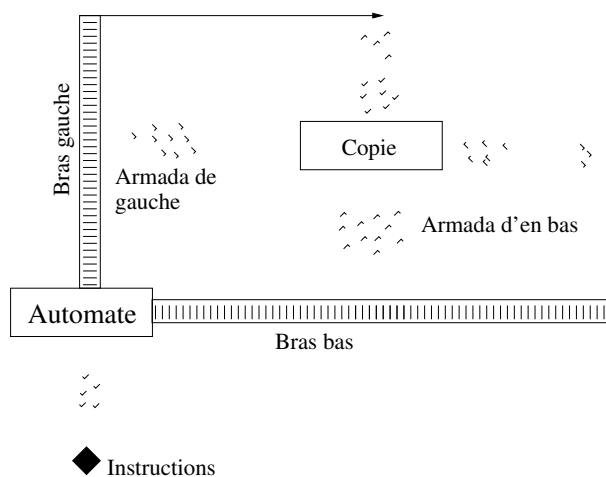


FIGURE 2.8 – L’automate de Conway qui se reproduit lui-même (voir texte pour plus d’information).

Voilà : les démonstrations de Conway ont mis en évidence qu’un AC aussi simple que le GOL peut avoir des comportements ressemblant à la vie, notamment il peut se reproduire. On a même montré que l’automate en bas à gauche peut être programmé pour se détruire à la fin du cycle. Conway pense que si on a un tableau d’échec infiniment grand et si on laisse tourner un GOL avec des conditions initiales aléatoires très longtemps, tôt ou tard un automate capable de se reproduire lui-même sera créée, tout comme la vie s’est créée il y a 4 milliards d’années dans la soupe originelle.

### 2.2.3 « On the edge of chaos »

Revenons à notre AC unidimensionnelle avec ses quatre comportements (Figure 2.5). Est-ce qu’il existe un paramètre qui nous laisse prédire que tel ou tel jeu de règles démontre une extinction, une explosion ou autre chose ? C. Langton<sup>5</sup>, un autre spécialiste des automates qui se reproduisent, en a trouvé un pour nos AC unidimensionnelles :  $\lambda$ , exprimant la probabilité qu’une cellule soit vivante au pas suivant. Ayant un jeu de règles, c’est tout simplement la proportion de règles qui font vivre la cellule au prochain pas. Par exemple, l’AC qui s’est éteint a  $\lambda = 2/8 = 0.25$ , celui qui a explosé a  $\lambda = 5/8 = 0.625$ , l’AC périodique a  $\lambda = 0.25$  et celui avec une dynamique chaotique a  $\lambda = 0.5$ . Langton a pu démontrer que pour des  $\lambda$  proches de 0 il y a toujours extinction. Pour des  $\lambda$  loin de 0 et proche de 0.3 ( $0 \ll \lambda < 0.3$ ) on a un comportement cyclique. Pour des  $\lambda$  autour de 0.3 on peut obtenir des dynamiques très complexes, potentiellement capable de devenir un ordinateur universel.

5. Christopher G. Langton, informaticien, directeur du programme « Vie artificielle » de l’institut de Santa Fe.

Et finalement, pour  $0.3 < \lambda < 0.5$  on obtient des comportements purement chaotiques. C'est donc entre le comportement périodique et le comportement chaotique que le comportement d'un AC peut ressembler à la vie. Langton a interprété ce résultat en disant que l'apparition de la vie est la plus probable dans un système qui est au bord du chaos ou, en anglais, « on the edge of chaos ».

## Pour aller plus loin

Les livres de Sigmund (1993) et de Rennard (2002) sont de bons points de départ pour apprendre plus sur la vie artificielle. Le premier est aussi très didactique sur les questions de l'évolution et les forces sous-jacentes.



## Chapitre 3

# Phénomènes de croissance et de recrutement

Imaginons qu'à l'instant  $t$  un nombre  $N_t$  de fourmis sont en train de ramener de la nourriture depuis une source vers le nid. Durant une unité de temps, chaque fourmi a la probabilité  $\mu$  d'abandonner cette activité ou, au contraire, de recruter  $\nu$  congénères (en moyenne). Dans ce cas la dynamique s'écrit

$$N_{t+1} = N_t + \nu N_t - \mu N_t = (1 + \nu - \mu)N_t = RN_t. \quad (3.1)$$

Ce modèle de recrutement (ou de croissance) est connu sous le nom 'Loi de Malthus'<sup>1</sup>. Commenant avec une population initiale de taille  $N_0$  on observe que

$$\begin{aligned} N_1 &= RN_0 \\ N_2 &= RN_1 = R^2 N_0 \\ &\vdots \\ N_t &= R^t N_0, \end{aligned}$$

ce modèle a pour résultat une croissance exponentielle (pour  $R > 1$ , voir exemple dans la Fig 3.1a) ou une décroissance exponentielle (si  $R < 1$ ) menant à l'arrêt de l'activité de ravitaillement.

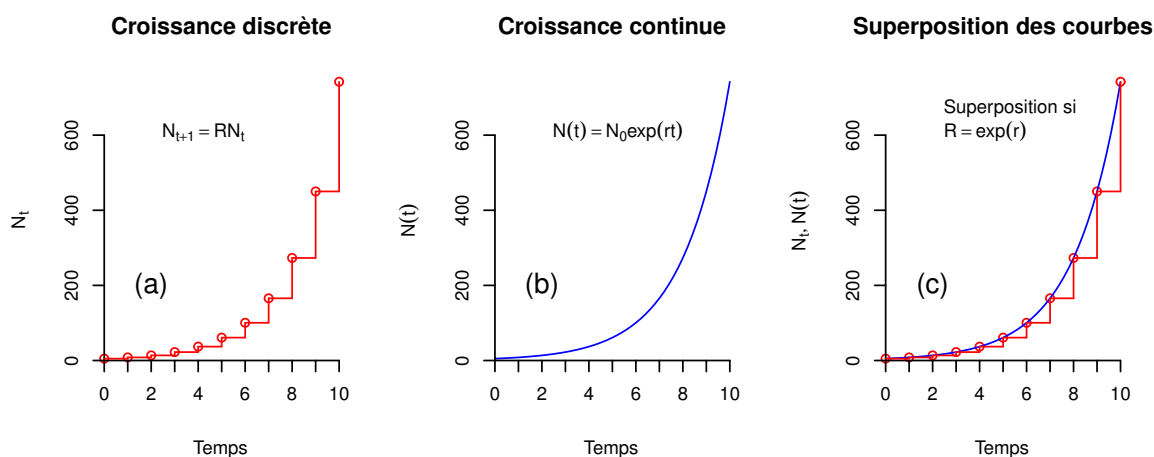


FIGURE 3.1 – Les modèles de la croissance exponentielle. (a) croissance discrète, (b) croissance continue, (c) superposition exacte des deux si  $R = \exp(r)$ .

Notons que ce modèle peut être interprété comme la première loi de Newton de la mécanique classique, qui dit que "tout corps se déplace de façon rectiligne et à vitesse constante à défaut d'une

1. Thomas Robert Malthus (1766-1834) : économiste britannique, qui observait une tendance de croissance exponentielle de la population humaine. Supposant que la production agricole n'augmente que linéairement il prédisait une augmentation de la misère humaine et proposait donc un contrôle de la natalité humaine.

force extérieure”. Une population aussi, si elle disposait d’une infinité de ressources et de place, ‘explorerait’ en suivant une croissance Malthusienne. Ce modèle est aussi un des exemples classiques pour un feedback positif, plus il y a de fourmis en train de se ravitailler, plus le nombre de fourmis recrutées par unité de temps pour cette activité sera grand.

Nous avons écrit le modèle précédent en temps discret,  $N_{t+1} = f(N_t)$ . Ceci est correct si tous les individus d’une population recrutent ou abandonnent au même instant. Clairement, dans notre exemple c’est une idéalisation, abandon ou recrutement peuvent se faire à n’importe quel moment.<sup>2</sup> Dans ce cas la dynamique se fait en temps continu, c’est donc plutôt le formalisme des équations différentielles ordinaires (EDO) qui est proposé comme outil mathématique pour décrire la dynamique. L’analogie de l’équation (3.1) s’écrit alors de la façon suivante

$$\begin{aligned} \frac{dN(t)}{dt} &= rN(t) \\ N(0) &= N_0 \end{aligned} \quad (3.2)$$

dont on peut trouver la solution (par exemple par la méthode de la séparation de variables, voir chapitre 4.4.2),  $N(t) = N_0 \exp(rt)$ .<sup>3</sup>

**Exercice:** Vérifier par différentiation que ceci est effectivement une solution de l’équation 3.2

Voir la Figure 3.1b pour une représentation de la dynamique de  $N(t)$ . Le paramètre  $r$  est la somme du nombre d’individus recrutés à l’instant  $t$  moins le nombre d’individus qui arrêtent cette activité à l’instant  $t$ . Si  $r = 0$  l’effectif  $N(t)$  ne change pas et reste à sa même valeur (croissance nulle).

Comparant cette solution avec celle du modèle discret on trouve facilement que pour  $\exp(r) = R$  les deux modèles génèrent la même courbe de croissance (Figure 3.1c). Remarquons cependant que cette relation est purement empirique, les processus sous-jacents (discret ou continu) sont différents avec synchronisation des phénomènes de recrutement d’un côté et continuité de ces phénomènes de l’autre côté.

**Exercice:** En mettant  $N_t = N(t)$  démontrer la relation ci-dessus

On appelle  $R$  ou  $r$  le ‘taux d’accroissement’. Un ‘taux’ est toujours quelque chose ‘par unité de temps’. On appelle donc  $N_{t+1}/N_t$  ou  $dN/(Ndt)$  le taux de croissance d’une population.

### 3.1 Ajouter un feedback négatif : le modèle logistique

Il est clair qu’une population ne peut pas s’accroître de façon infinie, on s’intéresse donc aux facteurs qui font dévier la croissance d’une population de la croissance Malthusienne. Par exemple, le taux d’abandon peut augmenter avec la densité due à des problèmes à l’intérieur du nid (se débarrasser de la nourriture ramenée). Le taux de recrutement peut aussi diminuer parce que le nombre de fourmis recrutables est épuisé (localement ou même globalement). On parle alors d’un effet densité-dépendant ou d’un **feedback négatif**.

Modélisons ce phénomène à travers l’exemple de l’agrégation des blattes (voir Figure 3.2). Notons par  $N(t)$  le nombre de blattes agrégés et par  $S(t)$  le nombre de blattes non-agrégés (donc recrutables). D’une façon générale, la variation de l’effectif  $N$  va dépendre du nombre dans l’agrégat et du nombre recrutables. On observe aussi une symétrie, c’est-à-dire les individus recrutés dans  $N$  disparaîtront de  $S$ . En équation cela donne

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= f(N, S), \quad N(0) = N_0 \\ \frac{dS}{dt} &= -f(N, S), \quad S(0) = S_0. \end{aligned}$$

$f(N, S)$  devrait augmenter avec  $N$  (« je m’agrège là où il y a déjà beaucoup de congénères ») et avec  $S$  (« plus il y a de blattes recrutables, plus le recrutement augmente »). En plus, sans blattes agrégés

2. Dans d’autres exemples biologiques ce modèle discret pourrait être parfaitement adapté, par exemple pour décrire la reproduction des gnous qui se fait à un moment de l’année précis et synchronisé pour tous les individus d’une population.

3. Cette solution ressemble à l’objet que vous avez étudié abondamment durant les cours de math en Bac, une fonction  $f$  d’un argument  $x$ , donc  $f(x) = \dots$ . Dans ce module ce type de fonction ne représente qu’un outil qu’il faut maîtriser à un certain degré (voir annexe A.1), mais le vrai objet d’étude sont les systèmes dynamiques ou on ne dispose que d’un point de départ et d’une règle de progression, comme dans les équations (3.1) et (3.2). Trouver une solution explicite tel que  $N(t) = N_0 \exp(rt)$  est plutôt rare et on rencontrera d’autres outils pour comprendre et analyser les dynamiques de nos systèmes biologiques.

ou sans blattes à recruter il ne devrait pas y avoir de recrutement ( $f(0, S) = f(N, 0) = 0$ ). Le modèle le plus simple pour modéliser ces deux propriétés est  $f(N, S) = kNS$ .<sup>4</sup> Si notre espace est fermé on a aussi conservation du nombre de blattes,  $S(t) + N(t) = N_{tot} = S_0 + N_0$  (constant). On peut donc réduire nos équations à une seule

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= kN(N_{tot} - N) = kN_{tot}N \left(1 - \frac{N}{N_{tot}}\right) \\ &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \end{aligned} \quad (3.3)$$

avec  $r = kN_{tot}$  et  $K = N_{tot}$ . Ceci est le modèle logistique. Il a été introduit au XIX<sup>e</sup> siècle par Verhulst (1838), on l'appelle donc souvent le modèle de Verhulst<sup>5</sup>.

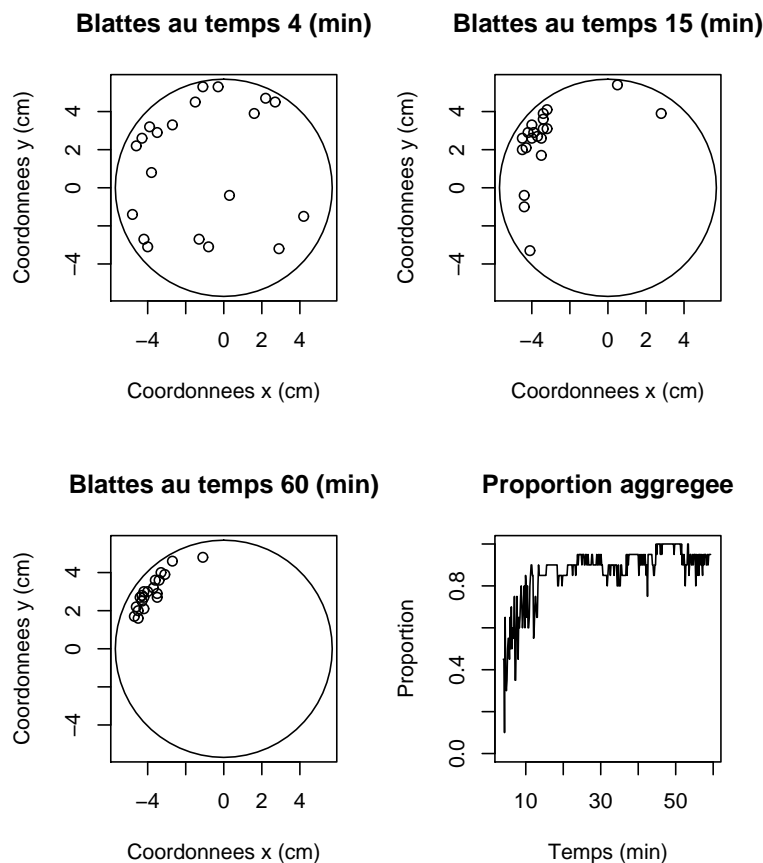


FIGURE 3.2 – L’agrégation de 20 blattes dans une arène de 20 cm : après 5 min les blattes sont encore très dispersées, après 20 min on voit apparaître un agrégat qui grandit et se maintient jusqu’à la fin de l’expérience (60 min). Le dernier graphe avec l’évolution de la fraction de blattes agrégées résume ces dynamiques.

### 3.1.1 Dynamiques du modèle logistique

Quelles sont les dynamiques prédites par le modèle de Verhulst ? Est-ce qu’elles sont compatibles avec les phénomènes de recrutement observés dans la Figure 3.2 ? Pour  $N \ll K$  (le signe  $\ll$  veut dire « beaucoup plus petit que ») on a

$$\frac{dN}{dt} \approx rN,$$

4. Bien sûr, des modèles plus complexes sont envisageables, mais faute de plus d’information biologique on choisit toujours le modèle le plus simple qui est encore compatible avec l’information biologique/théorique disponible, voir le rasoir d’Ockham ci-dessus.

5. Pierre-François Verhulst (1804-1849), mathématicien belge.

au début un agrégat devrait donc s'accroître de façon exponentielle (indiqué dans la Figure 3.3(a) en trait discontinu). Par contre, quand  $N$  approche le seuil  $K$ , on a

$$\frac{dN}{dt} \approx 0,$$

l'accroissement va donc s'arrêter. En somme, l'accroissement de l'agrégat va, après un début exponentiel, décélérer et s'arrêter entièrement quand l'agrégat a la taille  $K$  (notons que ce  $K$  n'est pas toujours la population totale, il peut aussi être la taille optimale de l'agrégat qui est indépendante de la population totale). La courbe décrivant l'évolution de la taille de l'agrégat (voir Figure 3.3(a)) est appelée une croissance sigmoïde. Cette courbe ressemble qualitativement aux courbes observées (Figure 3.2), les prédictions qualitatives du modèle logistique sont donc compatibles avec les observations (la première étape pour valider un modèle).

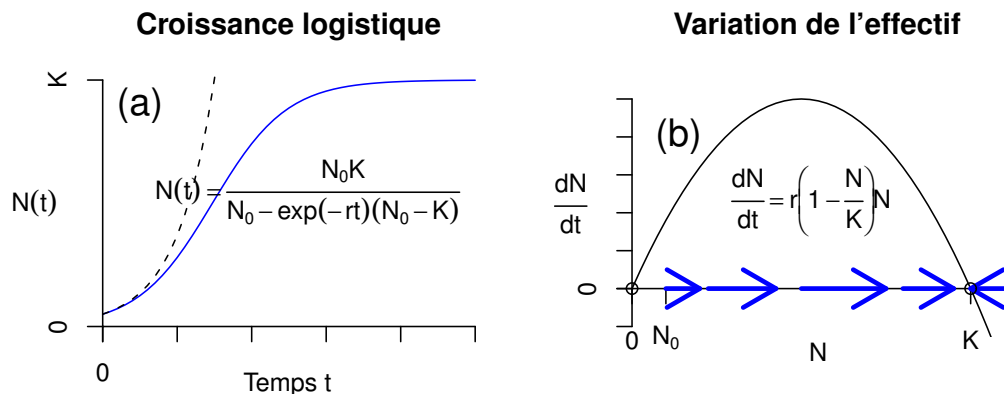


FIGURE 3.3 – Les dynamiques de la croissance logistique : (a) dynamique en fonction du temps (croissance malthusienne en pointillée), (b) dynamique dans l'espace de phase (abscisse) connaissant la variation de l'effectif (ordonnée). Les  $\circ$  indiquent les équilibres :  $N^* = 0$  est un équilibre instable tandis que l'équilibre  $N = K$  est un équilibre stable ou attractive (voir les flèches qui indiquent si  $\frac{dN}{dt}$  est positive (croissance) ou négative (décroissance), les dynamiques « poussent »  $N(t)$  vers la valeur  $K$ ).

On peut analyser les dynamiques d'un modèle en forme d'EDO aussi de façon graphique. Dans ce cas, on regarde la forme de la courbe reliant la variation de l'effectif,  $dN/dt$ , à sa propre densité  $N$  (voir Figure 3.3(b), le côté droit de (3.3) est une parabole ouverte vers le bas). Si on se place à la condition initiale  $N_0$  on voit immédiatement que la variation  $dN/dt$  est positive, la population va donc s'accroître. Par contre, si on a une condition initiale supérieure à  $K$  (possible dans le cas où le  $K$  ne représente pas la population totale, voir ci-dessus), on voit immédiatement que la variation est négative, la population va donc décroître jusqu'à ce qu'elle atteigne la valeur  $K$ . Cette analyse graphique nous permet donc de conclure que pour toutes les conditions initiales non-nulles les populations vont converger vers  $K$ , de façon rapide si  $dN/dt$  est grand et lentement si  $dN/dt$  est petit. On appelle  $K$  (ou le point  $(K, 0)$  dans l'espace  $(N, dN/dt)$ ) un **équilibre stable**. Et on appelle l'espace des valeurs possibles de la variable d'état l'**espace de phase** (dans la Figure 3.3(b) c'est l'abscisse).

En général, on appelle un équilibre chaque point dans l'espace de phase pour lequel  $dN/dt = 0$ . Pour la croissance logistique on a donc un deuxième point d'équilibre,  $N^* = 0$ .<sup>6</sup> Cet équilibre est instable, parce que si vous vous en éloignez un peu (par exemple le point  $N_0$  dans la Figure 3.3(b)) la variation devient immédiatement positive et la densité va croître, donc s'éloigner encore plus.

Bref, cette analyse graphique permet souvent de comprendre toutes les dynamiques possibles de façon qualitative sans connaître les solutions explicitement. On reviendra sur ces analyses qualitatives quand nous étudierons des systèmes à plusieurs variables d'état.

6. L'astérisque  $*$  est souvent utilisé pour marquer l'effectif à l'équilibre,  $N^* = K$  était donc l'équilibre stable ci-dessus.

## 3.2 Emergence du chaos déterministe

Nous allons étudier maintenant l'effet de la densité dépendance dans le cas d'un modèle discret (c'est-à-dire dans le cas hypothétique où les événements de recrutement sont synchronisés pour toute la population<sup>7</sup>). Par analogie avec le modèle (3.3) on utilise souvent le modèle

$$N_{t+1} = N_t \exp \left( r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right). \quad (3.4)$$

Est-ce que ce modèle aussi ne montre que des dynamiques en forme de sigmoïde (Fig 3.3(a)) ? On va étudier cette question en simulant les trajectoires  $N_t$  pour  $K = 1$  fixe et en faisant varier le taux de recrutement  $r$ . Commençant avec un faible  $r$  et en l'augmentant, on observe d'abord aussi une stabilisation monotone sigmoïde à la densité  $K$ , voir Figure 3.4 en haut à droite. On appelle la partie sigmoïde de la courbe **dynamique transitoire** (parce que sa forme dépend de la condition initiale) et la partie stabilisée la **dynamique stationnaire** (qui correspond ici à un équilibre stable).

En continuant d'augmenter  $r$  on observe d'abord des oscillations amorties avec stabilisation, ensuite des oscillations soutenues (la dynamique stationnaire correspond maintenant à l'oscillation entre deux valeurs fixes, voir Figure 3.4 pour  $r = 2.3$  et  $t > 10$ ). Ces oscillations (amorties ou soutenues) n'existent pas dans le modèle (3.3). Mais ça ne s'arrête pas là : en régime stationnaire les dynamiques varient donc d'abord entre deux valeurs, mais ensuite (pour un  $r$  un peu plus grand) entre 4 valeurs, ensuite entre 8 valeurs, 16 valeurs, . . . , et finalement on ne détecte plus aucune périodicité dans la trajectoire. La trajectoire a une allure qu'on appelle le « chaos déterministe »<sup>8</sup>.

On peut visualiser ces transitions d'un type de dynamique à l'autre dans un **diagramme de bifurcation** où on trace la dynamique stationnaire (dans l'espace de phase qui représente la ligne verticale correspondant à chaque  $r$ ) en fonction de la valeur du paramètre de bifurcation  $r$ . La Figure 3.4 montre ce diagramme de bifurcation avec les trajectoires correspondantes. Ce chaos a deux caractéristiques : l'apériodicité en régime stationnaire qu'on a déjà mentionnée, et deuxièmement, une forte sensibilité à la valeur initiale. Qu'est-ce que ça veut dire ? Faisons une petite expérience de simulation. Pour un  $K = 500$  nous allons faire 50 itérations du modèle (3.4) et prédire ainsi la population  $N_{50}$  en faisant varier légèrement la condition initiale  $N_0$  de 41 à 50. Cette expérience est répétée pour un  $r = 2.5$  (correspondant à un 2-cycle) et avec  $r = 2.8$  (chaos). Le Tableau 3.1 contient le résultat de cette expérience. On observe qu'en régime du 2-cycle, la légère variation de  $N_0$  entraîne une légère variation de  $N_{50}$ . Par contre, en régime chaotique,  $N_{50}$  varie violemment. Cette forte sensibilité à la condition initiale veut dire que la moindre incertitude sur  $N_0$  (ou sur la valeur des paramètres  $r$  et  $K$ ) rend la prédiction à long terme impossible !

TABLE 3.1 – Prédiction de la population  $N_{50}$  en fonction de la condition initiale  $N_0$  (variant de 41 à 50) en régime du 2-cycle ( $r = 2.5$ ) et en régime chaotique ( $r = 2.8$ ). Voir le texte pour les détails.

$N_0$	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
$r = 2.5$	859	859	859	859	857	855	853	851	851	854
$r = 2.8$	42	128	55	285	57	151	46	269	316	420

Le mot déterministe est utilisé pour bien clarifier qu'il n'y a aucun phénomène aléatoire ou stochastique à la source de ces dynamiques. Si on connaît précisément la valeurs de  $N_0$ , de  $r$  et de  $K$  on peut prédire les dynamiques. Mais la moindre incertitude dans un de ces paramètres rend la prédiction à long terme impossible. Elle reste cependant possible à court terme (2-4 pas en avant).

7. En neurosciences et éthologie ce type de synchronisation est rare, mais j'utilise ici ce modèle logistique discret pour expliquer d'un côté ce qu'est le chaos déterministe et de l'autre côté pour démontrer les différences entre les dynamiques d'un modèle continu et celles de son analogue discret. L'équation (3.4) a toute sa justification en écologie pour décrire la dynamique d'une population qui se reproduit de façon synchronisée une fois chaque année.

8. Notons que c'est souvent la physique qui inspirait la théorie en biologie. L'exemple du chaos déterministe a inversé pour une fois cette règle, ce sont d'abord les écologistes (May, 1976) qui explorèrent ce phénomène et qui lancèrent ensuite toute une vague de recherche en physique. Cependant, les meilleurs exemples de systèmes en régime chaotique se trouvent dans la littérature physique (voir les exemples dans Kantz & Schreiber 1997) parce que la quantité et la qualité de données nécessaire pour mettre en évidence le chaos dépasse d'habitude ce qui est disponible en biologie. Mais voir les travaux de Dennis et al. (1997) démontrant qu'on peut trouver du chaos même avec des populations en laboratoire.

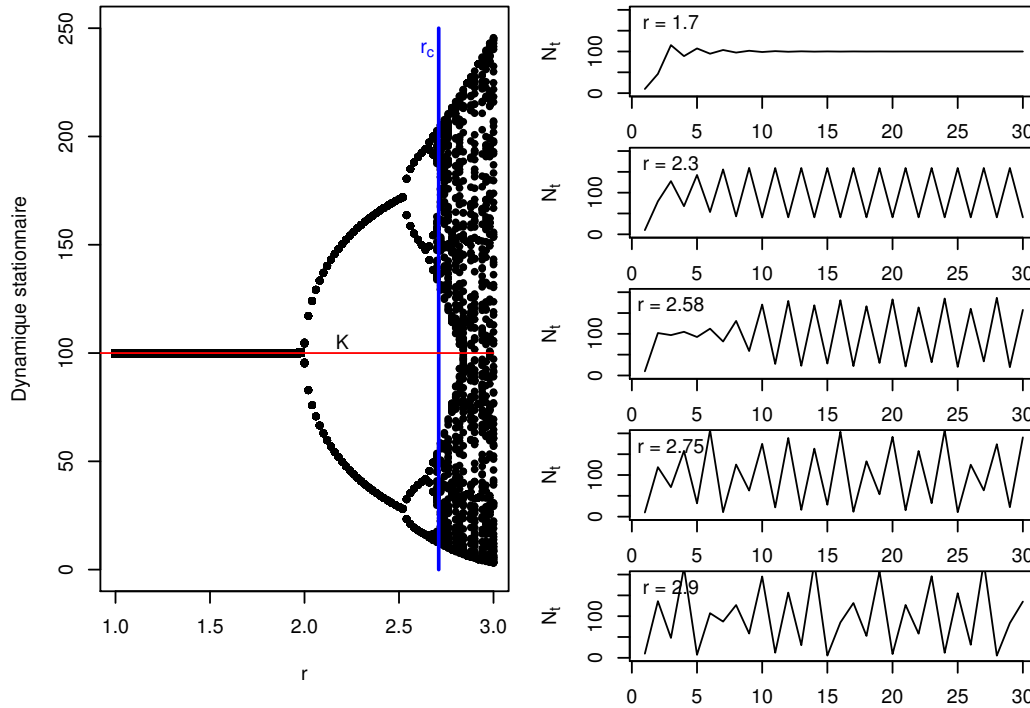


FIGURE 3.4 – Diagramme de bifurcation du modèle (3.4) ( $K = 500$ ,  $r_c \approx 2.692$  indique le début du chaos déterministe) et quelques trajectoires ( $N_t$  en fonction de  $t$ ) des différentes dynamiques (de haut en bas) : oscillations amorties ( $r < 2.0$ ), 2-cycle ( $2.0 < r < 2.526$ ), 4-cycle ( $2.526 < r < 2.656$ ), et deux exemples de chaos (d'après May 1975 et May 1976).

### 3.3 Qu'est-ce que la non-dimensionnalisation ?

Dans des travaux théoriques vous trouverez souvent la remarque que « le modèle a été simplifié par non-dimensionnalisation avant l'analyse théorique ». Ça a l'air plus méchant que ça ne l'est. L'idée est simple et je l'illustre avec le modèle de Verhulst,

$$\frac{dN}{dt} = r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) N.$$

L'unité de  $N(t)$  est la densité de fourmis au temps  $t$ , par exemple 'fourmis par  $m^2$ ', et l'unité de temps est la minute (ou l'heure, le jour ...). Dans les paramètres l'unité de  $r$  est 'par minute' et l'unité de  $K$  la même que celle de  $N$ . Est-ce qu'on ne pourrait pas transformer les équations pour qu'elles deviennent indépendantes de ces unités, et ensuite analyser le nouveau modèle et faire des prédictions qui sont valables pour tous les phénomènes décrits par une équation logistique ?

Par exemple,  $\tilde{N} = N/K$  n'a plus d'unité, et  $\tau = rt$  non-plus, ce sont des variables non-dimensionnelles. Le nouveau système dynamique dans ces variables s'écrit

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{N}}{d\tau} &= \frac{1}{Kr} \frac{dN}{dt} \\ &= \frac{1}{Kr} r \left( 1 - \frac{N}{K} \right) N \\ &= (1 - \tilde{N}) \tilde{N}. \end{aligned}$$

La nouvelle équation s'écrit donc d'une façon beaucoup plus simple,  $d\tilde{N}/d\tau = \tilde{N}(1 - \tilde{N})$ . Tous les paramètres ont disparu (ou plutôt ont été transformés pour avoir la valeur 1). Analyser par la suite cette équation est beaucoup plus simple, parce qu'on ne trimballe plus de paramètres pendant tous les calculs algébriques.

Cette technique de non-dimensionnalisation est souvent utilisée pour réduire le nombre de paramètres dans son système dynamique. Il y a d'habitude plusieurs possibilités pour faire cela, et l'activité

créative est celle de trouver la meilleure pour étudier la question qui préoccupe le chercheur. Avec le modèle logistique ça a l'air trivial, mais l'allègement est considérable si vous pouvez travailler avec 3 au lieu de 6 paramètres. Vous n'aurez probablement jamais une telle non-dimensionnalisation à faire vous-même, mais je voulais en parler pour que vous la reconnaissiez quand vous la verrez dans un article. Aussi faut-il savoir qu'on ne peut pas ajuster un modèle non-dimensionnel à des données, sauf si vous non-dimensionnalisez au préalable aussi les données, ce qui reviendrait dans le cas de la logistique à estimer les paramètres  $r$  et  $K$ , on n'aurait donc rien gagné. La non-dimensionnalisation n'a donc qu'un intérêt théorique.

		<b>Modèles exponentiels</b>	
		discret	continu
équations	$N_{t+1} = RN_t, N_0$ condition initiale		$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$ $N(0) = N_0$
dynamiques	croissance/décroissance exponentielle	exponentielle	croissance/décroissance exponentielle
solution	$N_t = R^t N_0$		$N(t) = N_0 \exp(rt)$
		<b>Modèles logistiques</b>	
		discret	continu
équations	$N_{t+1} = N_t \exp(r(1 - N_t/K)), N_0$ condition initiale		$\frac{dN(t)}{dt} = r \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) N(t)$ $N(0) = N_0$
dynamiques	$K$ équilibre stable (stabilisation monotone ou oscillante), $K$ instable avec 2-cycles, 4-cycles, ..., chaos		croissance sigmoïde, $K$ est toujours équilibre stable
solution			$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 - \exp(-rt)(N_0 - K)}$

**Remarque :** Le monde est d'habitude continu, pourquoi avoir discuté les modèles discrets ? Pour les simulations sur ordinateurs on est toujours obligé de « discrétiser » ses équations, c'est-à-dire d'approximer le problème continu par un problème discret. La comparaison des dynamiques entre modèle logistique discret et continu démontre que cette discrétisation peut complètement changer les dynamiques potentielles. Si le problème biologique est continu, cette différence a donc de fortes chances d'être un artéfact numérique et non un phénomène biologique. Comment peut-on éviter ce piège ? On verra plus tard qu'on peut moduler le pas de la discrétisation et tester si la dynamique prédite est robuste par rapport à cette modulation.

FIGURE 3.5 – Résumé des modèles de recrutement et de croissance.



## Chapitre 4

# L'analyse de modèles à plusieurs variables d'état

On a vu dans le chapitre précédent plusieurs modèles à une seule variable d'état (nombre de blattes dans un agrégat au cours du temps, nombre de fourmis en train d'exploiter une source de nourriture au cours du temps, ...). Quand vous construisez un modèle vous serez bientôt tenté d'ajouter une ou plusieurs autres variables d'état, par exemple de diviser les fourmis exploitant une source en celles qui cherchent la nourriture et celles qui l'ont trouvée et passent leur temps à la ramener au nid et à recruter d'autres fourmis. Ou vous divisez vos fourmis en jeunes fourmis et en vieilles fourmis qui font des tâches assez différentes dans le fonctionnement d'une fourmilière. Dans ce chapitre nous verrons quelques modèles de ce type et comment les analyser. Dans un premier temps nous ferons une analyse purement graphique qui nous permet d'identifier l'état du système à l'équilibre et d'anticiper les dynamiques du système d'une façon qualitative. Ensuite nous allons faire une étude plus formelle mais qui nous permettra de trouver la solution d'une classe particulières de systèmes. Pour ces calculs formels on aura besoin du calcul matriciel. Si vous n'êtes pas encore ou plus familier avec ce formalisme puissant je vous suggère de lire l'appendix A.2 avant de vous attaquer aux calculs formels.

Mais avant de plonger dans ces modèles, précisons l'objet de base dans ces études : le système dynamique.

### 4.1 Les systèmes dynamiques : qu'est-ce que c'est ?

Dans chaque système biologique il y a des objets qui changent au cours du temps :

- une protéine est d'abord synthétisée, elle remplit ensuite sa fonction, et finalement elle est dégradée,
- la taille d'un agrégat commence par un faible nombre de quelques individus fondateurs, et ensuite change au fur et au mesure que des individus le quittent ou que d'autres individus se joignent à l'agrégat,
- ...

On peut même aller jusqu'à dire que le fonctionnement d'un système biologique est caractérisé par les changements de toutes ses composantes au cours du temps de façon dynamique : qu'il est donc un (petit, grand ou énorme) système dynamique. Les objets mathématiques du même nom nous aident à comprendre ces systèmes biologiques en formalisant le fonctionnement et en servant de squelette qui résume notre connaissance actuelle et qui nous aide à identifier les lacunes.

Un système dynamique mathématique est défini par

- les **variables d'état**, c'est-à-dire une quantité du système biologique dont on veut comprendre comment elle varie au cours du temps, ou dont on a besoin pour comprendre la dynamique d'une autre variable d'état,
- les **règles d'interactions** des variables d'état entre elles et entre l'environnement (constant ou lui-même dynamique) et les variables d'état,
- des **règles de progression** qui décrivent comment les variables d'états changent au cours du temps en fonction des règles d'interaction.

Par exemple, dans le modèle logistique (3.3) la variable d'état est  $N(t)$ , le nombre de blattes dans un agrégat. Les règles d'interaction sont le recrutement,  $rN(t)$ , et la saturation,  $(1 - N(t)/K)$ , qui

définissent la variation de  $N(t)$  au cours du temps (c'est-à-dire comment la variation de l'effectif,  $\frac{dN(t)}{dt}$ , dépend du recrutement et de la saturation).

Pour se servir de modèles en forme de système dynamique il faut

1. identifier les variables d'état (celles qui nous intéressent),
2. identifier les règles d'interaction,
3. étudier le modèle avec ces composantes (analyse mathématique et numérique),
4. comparer les prédictions du modèle aux observations disponibles (première validation), prédire les résultats de nouvelles expériences pour les faire ensuite réellement et ainsi continuer la validation du modèle.

La modélisation devient donc un va-et-vient entre modèle et système biologique, jusqu'à ce qu'on trouve la réponse à la question qu'on se pose.

On se limitera à l'étude de systèmes dynamiques en forme d'équations différentielles ordinaires<sup>1</sup> (EDO), parce que les interactions dans tous les phénomènes que nous rencontrerons peuvent se passer à n'importe quel moment, il n'y a pas une synchronisation dans ces événements.

### Des fonctions simples aux systèmes dynamiques :

Les fonctions mathématiques que vous avez vues durant le baccalauréat ou en premières années universitaires étaient d'habitude du type « explicite », c'est-à-dire ce sont des fonctions  $f(x)$  où pour chaque  $x$  vous pouvez calculer explicitement sa valeur  $f(x)$  (par exemple,  $\exp(x)$  prend la valeur 7.39 pour  $x = 2$ , vous pouvez le savoir sans connaître les valeurs d' $\exp(x)$  pour les autres  $x$ ). Quand on modélise un système dynamique ceci n'est plus directement possible : au lieu d'avoir une fonction explicite (qui nous donne la valeur de notre variable d'état à chaque instant  $t$ ) on définit le début du système (condition initiale) et une règle de progression dans le temps (le modèle mathématique en forme d'une équation différentielle, d'une équation récurrente ou d'un code de simulation). Tout de même, le but final est de connaître les dynamiques temporelles de nos variables d'états, c'est-à-dire leurs valeurs à l'instant  $t$ . Dans certains cas les mathématiques nous fournissent les outils pour trouver cette solution explicite (voir la méthode de la séparation des variables dans la section 4.4.2, et le développement ci-dessous pour les EDO linéaires), des fois elles fournissent une méthode qui nous permet de savoir qualitativement ce que feront les variables d'état (augmenter, diminuer, se stabiliser, osciller, voir la section 4.4.3 et la Figure 3.3), mais le plus souvent il faut employer des méthodes numériques (voir la section 4.4.4) et simuler des solutions pour des valeurs données des paramètres et des conditions initiales.

## 4.2 Injection d'un inhibiteur dégradable : exemple d'un système dynamique

Prenons comme premier exemple l'injection d'un neuroinhibiteur dans une partie du cerveau (par exemple l'hippocampe). Notons par  $x$  la concentration de l'inhibiteur dans les neurones de l'hippocampe. On veut faire une expérience avec une concentration constante de  $0.5 M/\mu l$ . Mais l'inhibiteur se dégrade avec un taux de  $0.1 s^{-1}$  (c'est-à-dire que la quantité  $0.1x$  disparaît par seconde), il faut donc l'ajouter en continu en quantité qu'on nommera  $E$  (qui a l'unité  $M \mu l^{-1} s^{-1}$ ). Combien faut-il donc injecter ?

Pour résoudre cette question appliquons ce que nous venons de dire sur les systèmes dynamiques. La variable d'état est la concentration de l'inhibiteur,  $x$ , qui peu varier au cours du temps ( $x(t)$ ) et qui est 0 au début ( $x(0) = 0$ ). La variation de l'inhibiteur est simplement sa dérivée dans le temps,  $dx(t)/dt$ , et il faut identifier les interactions qui l'influencent. D'abord, il y a l'apport constant  $E$  qu'on injecte. Ensuite, il y a la dégradation qui va diminuer la concentration, on l'écrit donc  $-0.1x(t)$ . Ceci nous donne le système dynamique

$$\frac{dx(t)}{dt} = E - 0.1x(t), \quad x(0) = 0 \quad (4.1)$$

(voir Figure 4.1 pour une représentation schématique de ce système).

<sup>1</sup>. 'ordinaire' veut dire qu'on ne considère que des dérivées dans le temps et pas dans l'espace, nos modèles ne prendront pas en compte les phénomènes spatiaux.

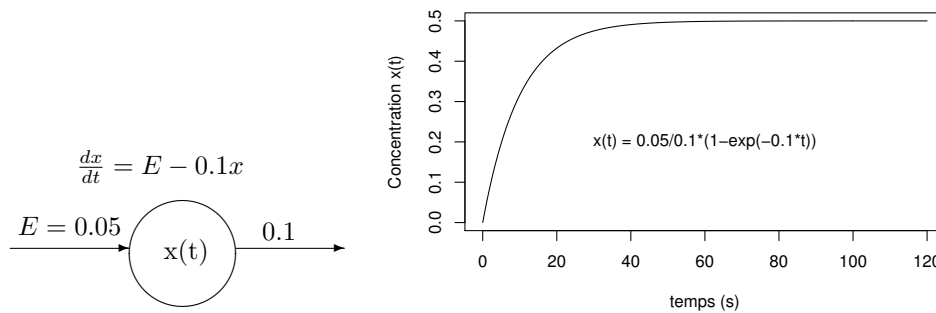


FIGURE 4.1 – Le diagramme schématique de notre système d’injection continu d’un neuroinhibiteur (à gauche) et la solution de ce système au cours du temps avec la condition initiale  $x(0) = 0$  et avec  $E = 0.05$  (à droite).

Passons à l’étude du système. La première question est de trouver l’équilibre du système, c’est-à-dire la valeur  $x^*$  tel que la variation de  $x$  est 0 ( $dx/dt = 0$ ). On voit immédiatement que c’est le cas si  $x^* = E/0.1$ , pour avoir une concentration de  $0.5 \text{ M}/\mu\text{l}$  à l’équilibre il nous faut injecter  $E = 0.05 \text{ M } \mu\text{l}^{-1} \text{ s}^{-1}$ .

Mais, on tombe tout de suite sur une autre question : au début la concentration sera 0, combien de temps faut-il donc attendre avant de commencer notre expérience ? Pour cela il faut trouver la solution de l’équation différentielle (4.1). En fait, elle ressemble fortement à l’équation (3.2), mais pas tout à fait. Essayons de la ramener à cette forme (cela demande un peu d’intuition mathématique) et posons  $w(t) = x(t) - x^* = x(t) - E/0.1$ . On aura une nouvelle équation

$$\frac{dw(t)}{dt} = \frac{dx(t)}{dt} - \underbrace{\frac{dx^*}{dt}}_{=0} = E - 0.1 \underbrace{\left(w(t) + \frac{E}{0.1}\right)}_{=x(t)} = -0.1w(t), \quad w(0) = -\frac{E}{0.1}$$

Effectivement, on retrouve l’équation (3.2) qui a la solution  $w(t) = w(0) \exp(-0.1t)$ . En revenant sur notre variable d’état originale on obtient comme solution

$$x(t) = w(t) + \frac{E}{0.1} = \frac{E}{0.1} (1 - \exp(-0.1t)) \quad (4.2)$$

**Exercice:** Vérifiez par différentiation que c’est effectivement une solution de (4.1).

La Figure 4.1 montre l’évolution de la concentration  $x(t)$  au cours du temps  $t$ , et on voit bien qu’il suffit d’attendre environ  $60 \text{ s}$  pour atteindre la concentration voulue (mais notons bien qu’il ne s’agit que d’un ordre de grandeur d’attente, notre modèle n’inclut pas en détail la vitesse de diffusion du neuroinhibiteur dans l’hippocampe, en situation réelle on attendra donc plutôt 2-3 minutes).

Dans cet exemple on n’avait qu’une seule variable d’état,  $x(t)$ . Ceci simplifie l’analyse et la compréhension du système, mais nous verrons dans la section suivante que même trois variables d’états en interaction sont assez simple à analyser. Mais notons déjà maintenant que l’équation (4.1) représente ce qu’on appelle une équation différentielle linéaire. La concentration  $x(t)$  est comme un compartiment avec une entrée  $E$  et une sortie  $0.1 x(t)$ , et la variation de  $x$  dépend de soi-même d’une façon linéaire.

### 4.3 Les fourmis entre nid et ravitaillement : un cas pour les équations différentielles ordinaires linéaires (EDOLIN)

Prenons maintenant un exemple avec plusieurs variables d’états. On a une enceinte expérimentale dans laquelle se trouvent un nid de fourmis et une source de nourriture (eau sucrée). En suivant chaque fourmi individuellement on constate qu’il y a trois activités principales : a) être dans le nid, b) être

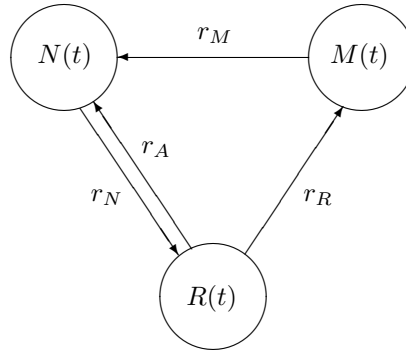


FIGURE 4.2 – Les activités des fourmis et les transitions d'une activité à l'autre,  $N(t)$  : fourmis dans le nid,  $R(t)$  : fourmis à la recherche,  $M(t)$  : fourmis en train de manger. Voir le texte pour plus de détails.

à la recherche de nourriture et c) se nourrir à la source. Nos variables d'état sont donc le nombre de fourmis dans le nid ( $N(t)$ ), le nombre de fourmis à la recherche de nourriture ( $R(t)$ ) et le nombre de fourmis en train de 'manger' ( $M(t)$ ). Comme se sont toujours de très grands nombres on se permet de les traiter comme des nombres réels (au lieu d'entiers), ce qui simplifiera l'analyse. On se pose alors deux questions : a) est-ce que la division dans ces trois activités nous suffit pour prédire combien de fourmis il y aura en moyenne dans le nid, à la recherche et à la source, et b) en cas de perturbation (qui éloigne les effectifs de cet équilibre) en combien de temps est-ce que le système revient à l'état stationnaire ?

On mesure d'abord :

- le temps moyen pendant lequel une fourmi reste dans le nid est  $T_N = 5$  min,
- le temps moyen de recherche avant de trouver l'eau sucrée est  $T_R = 1$  min,
- au cas où elle ne trouverait pas la source, le temps moyen avant d'abandonner la recherche est  $T_A = 30$  min,
- le temps moyen que passe une fourmi à s'alimenter est  $T_M = 2$  min.

On vérifie d'ailleurs que les courbes de survie de ces mesures (voir partie 1.1) sont linéaires en échelle log-linéaire et que les pentes de régression sont les inverses des temps moyens,  $r_N = 1/T_N$ ,  $r_R = 1/T_R$ ,  $r_A = 1/T_A$  et  $r_M = 1/T_M$  (c'est une relation générale entre le temps moyen passé à une activité et la pente de la courbe de survie correspondante). La relation entre la variation d'une variable d'état et les changements d'activité (voir Figure 4.2) peut s'écrire en forme d'une équation différentielle exponentielle comme dans la partie 1.1).

Les équations reliant la variation dans nos variables d'états à ces transitions entre états s'écrivent de la façon suivante

$$\begin{aligned}
 \frac{dN(t)}{dt} &= \overbrace{-r_N N(t)}^{\text{quitter le nid}} + r_A R(t) + r_M M(t), & N(0) &= 100 \\
 \frac{dR(t)}{dt} &= r_N N(t) \quad \overbrace{-r_R R(t)}^{\text{trouver la source}} \quad \overbrace{-r_A R(t)}^{\text{abandon de la recherche}}, & R(0) &= 0 \\
 \frac{dM(t)}{dt} &= r_R R(t) \quad \overbrace{-r_M M(t)}^{\text{arrêt de s'alimenter}}, & M(0) &= 0,
 \end{aligned} \tag{4.3}$$

avec les conditions initiales notées à droite des équations (au début nos 100 fourmis sont dans le nid).<sup>2</sup>

Quelles sont les prédictions de ce modèle ? La Figure 4.3 (à gauche) montre le résultat d'une simulation numérique réalisée avec les paramètres estimés ci-dessus (pour la méthode utilisée pour

2. D'un point de vue mathématique on peut noter que ces équations sont du premier ordre (pas de dérivée seconde), homogènes (tous les termes du côté droit dépendent d'une des variables d'état, voir l'équation (4.1) pour un exemple non-homogène) et autonomes (les paramètres du côté droit des équations ne dépendent pas directement du temps  $t$ ).

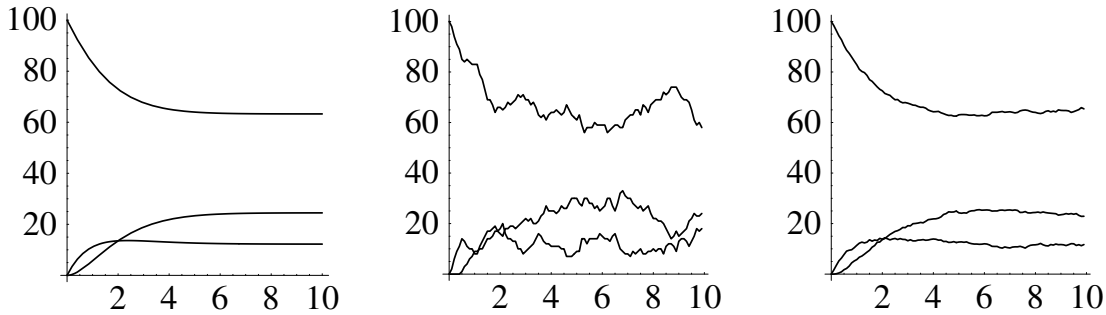


FIGURE 4.3 – Les dynamiques de 100 fourmis entre nid, recherche et ravitaillement. A gauche la solution du modèle déterministe (4.3), au milieu une réalisation stochastique et à droite la moyenne sur 20 réalisations stochastiques.

cette simulation numérique voir la partie 4.4.4). On voit qu’au bout de 10 minutes les effectifs des fourmis dans les différentes activités se stabilisent à 63 restant dans le nid, 12 en train de chercher et 25 en train de s’alimenter à la source. Cette prédiction est effectivement similaire à ce qu’on a observé dans les expériences, c’est donc une première validation de notre modèle.

Mais comment est-ce qu’on trouve cette solution numérique? Est-ce qu’on en a besoin pour connaître les valeurs des effectifs à l’équilibre? Et est-ce que le résultat serait le même avec d’autres conditions initiales? Pour répondre à toutes ces questions on procédera maintenant à une analyse mathématique du système.

#### Faut-il prendre un modèle déterministe ou stochastique?

On pourrait faire l’objection au modèle (4.3) que même si nos fourmis changent d’activité à n’importe quel moment (ainsi justifiant l’utilisation du formalisme continu) le nombre de fourmis dans chaque activité devrait être un entier et les changements entre activités devraient se faire de façon probabiliste. Au milieu de la Figure 4.3 on voit une simulation stochastique (on discutera ce formalisme en détail dans le chapitre 5) ou à chaque pas de temps chaque fourmi change d’activité avec une probabilité qui est proportionnelle aux taux de changement mesurés ( $r_N$ ,  $r_A$ ,  $r_M$  et  $r_R$ ) : les trajectoires sont effectivement beaucoup plus erratiques, mais en moyenne les dynamiques semblent se stabiliser autour des équilibres trouvés avec le modèle déterministe. Cette impression se confirme si on répète cette simulation 20 fois (comme si on faisait 20 répliques de la même expérience) : la moyenne sur toutes ces simulations commence à ressembler fortement aux dynamiques déterministes (Figure 4.3 à droite). D’où l’utilité d’étudier aussi le modèle déterministe, sachant qu’il ne représente que la tendance moyenne des dynamiques qu’on observerait dans des vraies expériences.

### 4.3.1 Analyse graphique de ce système

Dans cette première analyse on va essayer de comprendre les dynamiques du système (4.3) par une analyse purement graphique qu’on appelle « analyse par isoclines ». Le premier pas est de simplifier le système : notons qu’on n’a pas de fourmis qui se perdent dans notre système. A chaque instant  $t$ , la somme  $N(t) + R(t) + M(t) = N_{tot}$  reste constant. En d’autres mots, si on connaît  $R(t)$  et  $M(t)$  on connaît automatiquement  $N(t) = N_{tot} - R(t) - M(t)$ . Le système (4.3) peut donc s’écrire de façon simplifiée

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt}(t) &= r_N(N_{tot} - R(t) - M(t)) - r_R R(t) - r_A R(t), & R(0) &= 0 \\ \frac{dM}{dt}(t) &= r_R R(t) - r_M M(t), & M(0) &= 0 \end{aligned} \quad (4.4)$$

et si on comprend le système (4.4) on comprend automatiquement aussi le système (4.3).

Au lieu d’essayer de comprendre les dynamiques du système (4.4) en fonction du temps (voir exemple figure 4.4a) la méthode des isoclines essaye de les comprendre dans l’espace de phase, c’est-à-dire l’espace des variables d’état. Comme dans notre nouveau système on n’a gardé que deux variables

d'état,  $R$  et  $M$ , cet espace de phase est un graphique 2D, voir figure 4.4b) dans laquelle est tracé la dynamique de la figure 4.4a. Comprenez-vous que les mêmes dynamiques sont représentées dans ces deux graphiques? Cette correspondance est la clé pour comprendre la méthode des isoclines. Si au moment  $t_1$  vous avez les valeurs des variables d'état  $M(t_1)$  et  $R(t_1)$ , dans l'espace de phase, il est assez simple d'anticiper la direction dans laquelle la trajectoire va continuer : il suffit de connaître les valeurs de  $\frac{dM}{dt}(t_1)$  et de  $\frac{dR}{dt}(t_1)$  qui définissent cette direction. En fait, il suffit déjà de connaître les signes de ces deux fractions : si les deux sont positives, la trajectoire évolue vers la droite et en haut (c'est le case dans la figure 4.4c), si les deux sont négatives, elle évolue vers la gauche et vers le bas, etc.

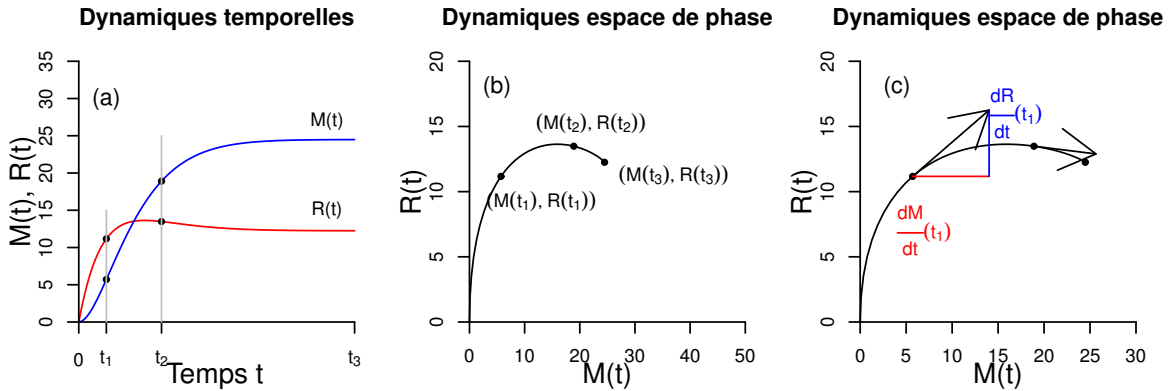


FIGURE 4.4 – Les dynamiques du système (4.4) tracé en fonction du temps (a) et dans l'espace de phase avec  $M$  en abscisse et  $R$  en ordonnée (b). Essayez de voir la correspondance entre ces deux représentations des mêmes dynamiques. (c) illustre que la trajectoire à l'instant  $t$  (point  $(M(t), R(t))$ ) suit le vecteur  $(\frac{dM}{dt}(t), \frac{dR}{dt}(t))$ .

La première étape dans la méthode des isoclines est donc d'identifier ces signes de  $\frac{dR}{dt}$  et de  $\frac{dM}{dt}$  partout dans l'espace de phase. Commençons par les signes de  $\frac{dR}{dt}$ . L'isocline de  $R$  comprend toutes les valeurs  $(M, R)$  pour lesquelles  $\frac{dR}{dt} = 0$  :

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= r_N(N_{tot} - R - M) - r_R R - r_A R = 0 \\ \Leftrightarrow R &= \frac{r_N N_{tot} - r_N M}{r_N + r_R + r_A} = \frac{r_N N_{tot}}{r_N + r_R + r_A} - \frac{r_N}{r_N + r_R + r_A} M = \text{iso}(M). \end{aligned}$$

C'est une droite à pente négative  $-\frac{r_N}{r_N + r_R + r_A}$  et ordonnée à l'origine  $\frac{r_N N_{tot}}{r_N + r_R + r_A}$ , voir figure 4.5a. Pour tous les points  $(M, R)$  au-dessus de cette droite on a  $\frac{dR}{dt} < 0$ , représenté par des flèches verticales qui pointent vers le bas ( $R$  est représenté sur l'abscisse, les flèches sont donc verticales). Au-dessous de cette ligne on a  $\frac{dR}{dt} > 0$ ,  $R$  augmente donc.

Le même calcul pour l'isocline de  $M$  nous donne

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} &= r_R R - r_M M = 0 \\ \Leftrightarrow R &= \frac{r_M}{r_R} M =: \text{iso}(M) \end{aligned}$$

qui est une droite à pente positive  $\frac{r_M}{r_R}$  qui passe par l'origine, voir figure 4.5b. A gauche de cette droite on trouve que  $\frac{dM}{dt} > 0$ , représenté par des flèches qui pointent vers la droite. A droite de la droite on a  $\frac{dM}{dt} < 0$  (flèches pointent vers la gauche).

La superposition des deux isoclines (figure 4.5c) nous indique d'abord le ou les équilibres du système (par définition, ce sont les points  $(M, R)$  ou on a simultanément  $\frac{dN}{dt} = 0$  et  $\frac{dR}{dt} = 0$ , c'est-à-dire les points où les deux isoclines se croisent). Dans notre système il y a un seul équilibre, indiqué sur la figure 4.5c par un  $\circ$ . Ensuite, connaissant maintenant tous les signes des variations des deux effectifs, on pourrait tracer à la main la trajectoire pour toute condition initiale  $(M_0, R_0)$ . A titre d'exemple, je l'ai fait dans la figure 4.5c pour la condition initiale utilisée dans la figure 4.4,  $(M_0, R_0) = (0, 0)$

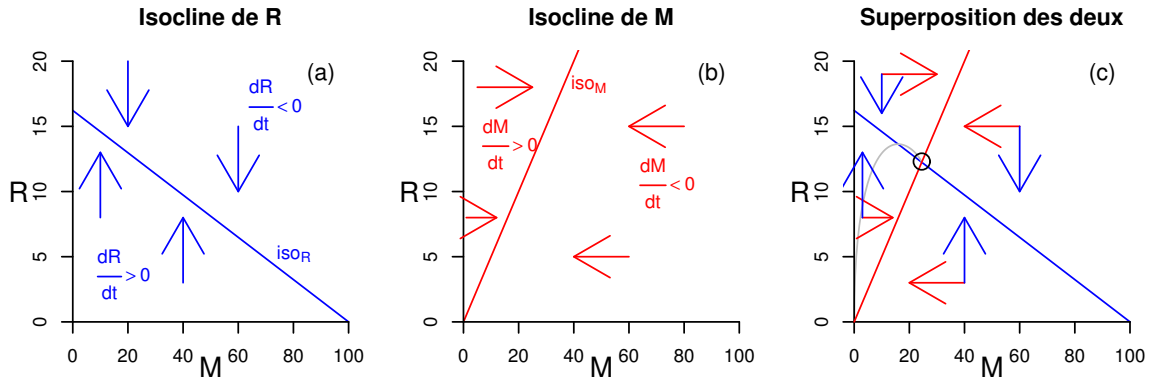


FIGURE 4.5 – Analyse par isocline du système (4.3) des fourmis entre nid, recherche de nourriture et ravitailleur. (a) isocline de  $R$ , (b) isocline de  $M$ , et (c) superposition des deux isoclines.  $\circ$  est l'équilibre (point(s) commun(s) entre les deux isoclines). La ligne en gris est la solution/trajectoire de la figure 4.4.

(ligne grise). Veuillez noter que cette ligne grise croise l'isocline de  $R$  de façon horizontale : ce n'est pas possible autrement parce qu'à gauche de  $iso_R$  on a  $\frac{dR}{dt} > 0$ , la ligne doit donc augmenter, tandis qu'à droite de  $iso_R$  on a  $\frac{dR}{dt} < 0$ , la ligne doit donc descendre. Le même raisonnement nous indique qu'une trajectoire doit croiser  $iso_M$  d'une façon verticale. Entraînez-vous en traçant à la main une trajectoire à partir de la condition initiale  $(M_0, R_0) = (80, 5)$  et une autre à partir de  $(M_0, R_0) = (30, 20)$ .

Les flèches nous indiquent aussi que l'équilibre  $\circ$  doit être stable : si on s'éloigne un peu de l'équilibre, les flèches vont « repousser » les dynamiques vers l'équilibre. Comme il n'y a pas d'autres équilibres dans notre système on peut conclure que les trajectoires pour toutes les conditions initiales vont finalement converger vers l'équilibre  $\circ$ , il est donc globalement attractif.

Cependant, la méthode des isoclines ne nous permet pas de connaître exactement les valeurs numériques de  $(M(t), R(t))$  à chaque instant  $t$ . Pour les obtenir on a besoin d'une analyse plus formelle qui nous demandera pas mal de calculs algébriques. Ils sont développés dans les prochaines trois sections. Parcourez-les, mais ne vous étonnez pas si vous ne comprenez pas tout de suite tous les raisonnements. On s'y sert du calcul matricielle qui est rappelé dans l'Annexe A.2.

### 4.3.2 Analyse formelle I : Les équilibres du système

Selon la définition d'un équilibre nous devons trouver toutes les combinaisons d'effectifs  $N$ ,  $R$  et  $M$  telles que les trois variations des effectifs (4.3) s'annulent simultanément. On marque ces valeurs d'habitude avec une  $*$ . Notons d'abord qu'on peut écrire notre système en forme matricielle,

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} N(t) \\ R(t) \\ M(t) \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} -r_N & r_A & r_M \\ r_N & -(r_R + r_A) & 0 \\ 0 & r_R & -r_M \end{pmatrix}}_{\text{matrice } A} \begin{pmatrix} N(t) \\ R(t) \\ M(t) \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} N_0 \\ R_0 \\ M_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 100 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

ou plus simplement  $d\mathbf{x}/dt = A\mathbf{x}$  avec  $\mathbf{x} = (N(t), R(t), M(t))^T$  (le  $T$  indique la « transposée », c'est-à-dire le vecteur écrit en vertical comme dans l'équation précédente, voir aussi A.2). Un premier équilibre est trivial :  $(N^*, R^*, M^*) = (0, 0, 0)$ . Cependant, cet équilibre est incompatible avec notre système parce que le nombre de fourmis dans l'enceinte reste constant à  $N(t) + R(t) + M(t) = N_0 + R_0 + M_0 = 100 = N_{tot}$ . Pour trouver l'équilibre de notre système il faut se servir de cette propriété et remplacer une des variables d'états par les autres et l'effectif total, par exemple, remplacer  $N$  par  $100 - R - M$ . Mettons maintenant la dernière équation dans (4.3) égale à 0, cela nous donne  $r_R R^* = r_M M^* \Leftrightarrow M^* = r_R/r_M R^*$ . Mettons ce résultat dans la deuxième équation (et remplaçons  $N$  par  $100 - R - r_R/r_M R$ ), cela nous donne  $R^* = \frac{100 r_M r_N}{r_R r_M + r_A r_M + r_N r_M + r_N r_R}$ . Avec nos valeurs mesurées on a  $R^* = 12.3$  et donc  $M^* = 24.5$ , et alors  $N^* = 63.2$ .

Avec des calculs simples on a donc trouvé l'équilibre non-trivial de notre système. Mais ce calcul ne nous dit pas si cet équilibre est effectivement stable et si le système y converge à partir de toutes les conditions initiales ! La simulation numérique dans la Figure 4.3 et l'analyse par les isoclines indique que

cet équilibre est stable pour nos valeurs de paramètres, mais qu'en est-il pour d'autres valeurs ? Faire une simulation numérique pour chaque jeu de paramètres imaginable nous occuperait bien jusqu'à la retraite sans nous en apprendre autant. Continuer notre analyse mathématique prendra moins de temps et nous apprendra tout.

### 4.3.3 Analyse formelle II : Les dynamiques du système

L'Annexe A.3 explique qu'il suffit maintenant de calculer (par exemple avec le logiciel **R**) les valeurs et vecteurs propres (voir Annexe A.2) de la matrice  $A$  de notre système des fourmis (4.3). Avec les valeurs propres on construit la matrice diagonale  $D$  (qui contient les valeurs propres sur la diagonale) et les vecteurs propres associés forment directement les colonnes de la matrice de passage  $P$ , ce qui nous permet d'appliquer l'équation (A.7) pour obtenir la solution

$$\begin{pmatrix} N(t) \\ R(t) \\ M(t) \end{pmatrix} = P \exp(Dt) P^{-1} \begin{pmatrix} N_0 \\ R_0 \\ M_0 \end{pmatrix}$$

Mais le faire à la main est assez fastidieux pour une matrice  $3 \times 3$ . On va donc encore une fois profiter du fait que le nombre total de fourmis reste constant à  $N_{tot} = 100$ . On remplace  $N(t) = N_{tot} - R(t) - M(t)$  et on réécrit le système avec les variables  $R$  et  $M$  seulement (en forme matricielle),

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} R \\ M \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} r_N N_{tot} \\ 0 \end{pmatrix}}_{\mathbf{b}} + \underbrace{\begin{pmatrix} -(r_A + r_R + r_N) & -r_N \\ r_R & -r_M \end{pmatrix}}_B \begin{pmatrix} R \\ M \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} R(0) \\ M(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (4.5)$$

On tombe sur une EDOLIN non-homogène (ce qui ne nous fait plus peur, voir Annexe A.3) de dimension 2, et on va faire nos calculs là-dedans. L'équilibre ne change pas par rapport au système original,

$$\mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} R^* \\ M^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{N_{tot} r_M r_N}{r_R r_M + r_A r_M + r_N r_M + r_N r_R} \\ \frac{r_R}{r_M} R^* \end{pmatrix}.$$

Commençons par les valeurs propres  $\lambda_i$ . Ce sont les solutions de l'équation  $\det(B - \lambda I_2) = 0$ , donc les solutions d'une équation quadratique, et on peut démontrer que pour toute matrice  $2 \times 2$

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{trace } B \pm \sqrt{(\text{trace } B)^2 - 4 \det B}}{2}$$

avec  $\text{trace } B = -(r_M + r_A + r_R + r_N) < 0$  et  $\det B = r_A r_M + r_R r_M + r_R r_N + r_M r_N > 0$ .<sup>3</sup> Le discriminant  $((\text{trace } B)^2 - 4 \det B)$  est toujours soit plus petit que  $\text{trace } B$ , soit complexe, la partie réelle des  $\lambda_i$  est donc toujours négative, on a un système qui converge vers  $\mathbf{x}^*$  de façon monotone (le discriminant est réelle) ou oscillante (le discriminant est complexe).

On va voir un exemple du calcul des vecteurs propres dans la section suivante. Contentons-nous ici de constater qu'on peut calculer de façon numérique la matrice de passage  $P$  (les colonnes de  $P$  seront les vecteurs propres associés à  $\lambda_{1,2}$ ), définir la matrice

$$D = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix},$$

et construire la solution dans un logiciel comme **R** par la formule (A.9), voir aussi l'encadré 4.8,

$$\begin{pmatrix} R(t) \\ M(t) \end{pmatrix} = \mathbf{x}^* + P e^{Dt} P^{-1} (\mathbf{x}_0 - \mathbf{x}^*) = \mathbf{x}^* - P e^{Dt} P^{-1} \mathbf{x}^*$$

avec

$$e^{Dt} = \begin{pmatrix} e^{\lambda_1 t} & 0 \\ 0 & e^{\lambda_2 t} \end{pmatrix}.$$

En donnant des valeurs numériques à tous les paramètres et aux conditions initiales la solution sera donc de la forme

$$\begin{aligned} R(t) &= c_1 + c_2 e^{\lambda_1 t} + c_3 e^{\lambda_2 t} \\ M(t) &= c_4 + c_5 e^{\lambda_1 t} + c_6 e^{\lambda_2 t} \end{aligned}$$

pour des constantes  $c_1$  à  $c_6$ . L'équilibre  $\mathbf{x}^*$  ne peut donc être stable que si  $\Re(\lambda_1) \leq 0$  et  $\Re(\lambda_2) \leq 0$ .

3. La trace d'une matrice est tout simplement la somme des éléments de la diagonale de la matrice.

### 4.3.4 Un autre exemple : le potassium dans le sang

*Remarque : cette section est surtout un exemple pour s'entraîner dans l'utilisation des EDOLIN et assez technique. Elle n'est pas indispensable pour comprendre la suite du polycopié, vous pouvez donc la laisser de côté si vous n'avez pas trop de temps.*

Pour ceux qui n'ont pas trop d'affinités avec les fourmis voici un exemple d'une EDOLIN provenant d'un autre domaine. En physiologie et en chimie on utilise souvent des modèles à "compartiments". Ces compartiments peuvent être d'une nature très variée (tissu, organe, sang, concentration d'une molécule dans le sang, liquide dans une éprouvette, etc.) et le modèle tente de décrire les flux entre ces compartiments, venant de l'extérieur (càd en dehors des compartiments qu'on considère) ou allant vers l'extérieur. Notre premier exemple dans la section 4.2 était de ce type. Le chimiste ou le physiologiste s'intéresse à quantifier la vitesse d'une réaction chimique, à déterminer le taux de résorption d'une substance organochimique dans un tissu ou de décrire ces processus de façon plus générale (évolution dans le temps, état final, état transitoire pour y arriver, etc.). Ces connaissances peuvent être nécessaires pour doser correctement un médicament, pour déterminer la quantité d'anesthésique nécessaire pour une anesthésie de dix minutes, pour étudier l'effet de médicaments sur la fonctionnalité d'une cellule, etc.

En fait, nous avons déjà utilisé le formalisme des compartiments pour décrire le système des fourmis qui sont soit dans le nid, soit à la recherche de nourriture, soit en train de manger. Après la détermination expérimentale des probabilités qu'une fourmi change d'un compartiment à l'autre (nid, recherche, manger) nous avons construit un modèle simple qui nous a permis de prédire le nombre de fourmis dans chaque compartiment en fonction du temps. Comparant ces prédictions avec les vrais dynamiques expérimentales on avait constaté qu'elles correspondent très bien, nous confortant dans le fait que les mécanismes à partir desquels on avait construit le modèle représentent les mécanismes principaux et que les hypothèses supplémentaires (pas de mémoire chez la fourmi, càd après 10 min dans le nid la fourmi a la même probabilité de le quitter dans la seconde qui suit comme après deux minutes ; aucun effet des densités dans les compartiments sur les taux de transferts) sont raisonnables.

Dans ce qui suit, je vais développer un autre exemple où c'est le contraire : à partir des dynamiques globales observables je vais utiliser un modèle à compartiments pour trouver les taux de transfert entre compartiments.

**Le potassium entre plasma et globules** Le potassium dans notre sang peut se trouver dans le plasma ou dans les globules, et il change entre les deux de façon continue (Figure 4.6). Il influence de façon vitale la transmission nerveuse, la contraction musculaire ou la sécrétion hormonale. Le transport du potassium entre la cellule et le plasma se fait de façon active (pompe Na/K ATPase) et passive (canaux ioniques potassiques). Les taux de transfert entre plasma et globules ne sont pas directement observables. Mais il est utile de les connaître pour étudier par exemple un effet pharmacologique sur la contraction musculaire. Il faut alors déterminer ces taux indirectement. A cette fin, un chercheur a injecté dans le plasma une quantité  $k$  de potassium marqué radioactivement et il mesure ensuite le rapport du potassium marqué sur le potassium total dans le plasma et dans les globules. Les dynamiques qu'il observe sont visualisées dans la figure 4.7(a). Comment est-ce qu'on peut trouver les taux de transfert  $f_{12}$  et  $f_{21}$  à partir de ces mesures ?

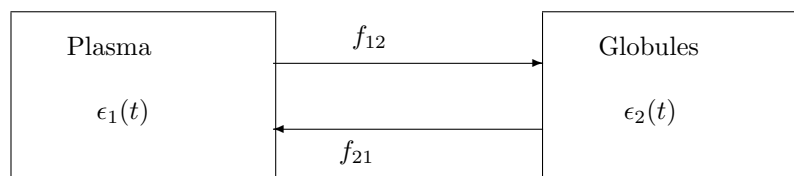


FIGURE 4.6 – Schéma du transfert du potassium entre le plasma et les globules.  $\epsilon_1(t)$  est la concentration de potassium marqué dans le plasma,  $\epsilon_2(t)$  celle dans les globules.

L'expérience faite par le chercheur nous donne l'évolution temporelle du potassium marqué. Evidemment, cette évolution dépend des taux de transfert. Donc, si nous arrivons à écrire une formule mathématique (contenant  $f_{12}$  et  $f_{21}$ ) qui décrit cette dynamique, nous pouvons déterminer les valeurs numériques des taux tels que la courbe décrite par la formule mathématique corresponde le mieux à la dynamique observée. C'est un problème d'ajustement que les ordinateurs peuvent résoudre. Par

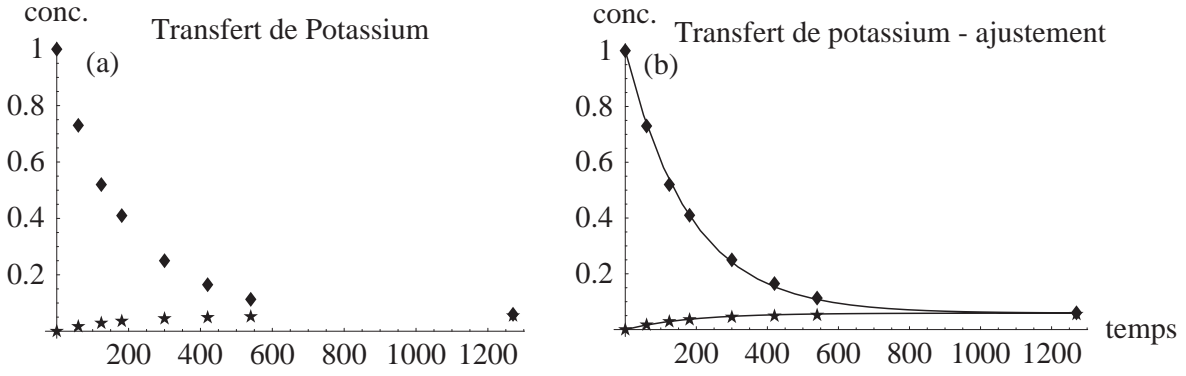


FIGURE 4.7 – Mesures de potassium marqué dans le plasma (losanges) et dans les globules (étoiles). (a) les données brutes, (b) ajustement du modèle aux données. Le temps est mesuré en minutes.

contre, les ordinateurs ne savent pas nous donner cette formule mathématique. C'est ce problème de calcul formel qu'on va discuter dans ce qui suit.

Le transfert du potassium marqué (Figure 4.6) est décrit par les équations

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\epsilon_1(t)}{dt} &= -f_{12}\epsilon_1(t) + f_{21}\epsilon_2(t) \\ \frac{d\epsilon_2(t)}{dt} &= f_{12}\epsilon_1(t) - f_{21}\epsilon_2(t) \end{aligned} \right\} = \begin{pmatrix} -f_{12} & f_{21} \\ f_{12} & -f_{21} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \epsilon_1(t) \\ \epsilon_2(t) \end{pmatrix}, \quad \epsilon_0 = \begin{pmatrix} \epsilon_1(0) \\ \epsilon_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} k \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (4.6)$$

$q_1$  et  $q_2$  sont les quantités totales de potassium dans le plasma et dans les globules. Ces quantités sont inconnues, mais elles se trouvent dans un équilibre physiologique et ne changent pas pendant l'expérience. Notons par  $a_i(t) = \epsilon_i(t)/q_i$  l'activité spécifique dans le compartiment  $i$  (c'est celle-là qu'on observe), et pour avoir une condition initiale normalisée nous travaillerons avec les variables d'état  $r_i(t) = a_i(t)/a_1(0)$ . Dans ces nouvelles variables le système devient

$$\left. \begin{aligned} \frac{dr_1(t)}{dt} &= -f_{12}r_1(t) + \frac{q_2}{q_1}f_{21}r_2(t) \\ \frac{dr_2(t)}{dt} &= \frac{q_1}{q_2}f_{12}r_1(t) - f_{21}r_2(t) \end{aligned} \right\} = \underbrace{\begin{pmatrix} -f_{12} & \frac{q_2}{q_1}f_{21} \\ \frac{q_1}{q_2}f_{12} & -f_{21} \end{pmatrix}}_A \begin{pmatrix} r_1(t) \\ r_2(t) \end{pmatrix}, \quad r_0 = \begin{pmatrix} r_1(0) \\ r_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 4.3, il suffit maintenant de trouver les valeurs propres et les vecteurs propres de la matrice  $A$  pour construire la solution de notre système.

$$\det \begin{pmatrix} -f_{12} - \lambda & \frac{q_2}{q_1}f_{21} \\ \frac{q_1}{q_2}f_{12} & -f_{21} - \lambda \end{pmatrix} = \lambda(f_{12} + f_{21} + \lambda)$$

$A$  a donc les valeurs propres  $\lambda_1 = 0$  et  $\lambda_2 = -f_{12} - f_{21}$ . Le vecteur propre associé à  $\lambda_1$  se calcule en résolvant les équations

$$\begin{pmatrix} -f_{12} & \frac{q_2}{q_1}f_{21} \\ \frac{q_1}{q_2}f_{12} & -f_{21} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_{11} \\ v_{12} \end{pmatrix} \implies \mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} \frac{f_{21}}{f_{12}} \\ \frac{q_1}{q_2} \end{pmatrix}.$$

Le vecteur propre associé à  $\lambda_2$  se calcule de la même façon et on obtient la matrice de passage

$$P = (\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2) = \begin{pmatrix} \frac{f_{21}}{f_{12}} & -1 \\ \frac{q_1}{q_2} & \frac{q_1}{q_2} \end{pmatrix}.$$

Notons  $a = \frac{f_{12}}{f_{12}+f_{21}}$  et  $c = f_{12} + f_{21}$ . La solution se construit simplement par le calcul matriciel suivant,

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} r_1(t) \\ r_2(t) \end{pmatrix} &= P \begin{pmatrix} e^{0t} & 0 \\ 0 & e^{-(f_{12}+f_{21})t} \end{pmatrix} P^{-1} r_0 \\ &= \begin{pmatrix} \frac{f_{21}}{f_{12}} & -1 \\ \frac{q_1}{q_2} & \frac{q_1}{q_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & e^{-ct} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{q_1}{q_2} & 1 \\ -\frac{q_1}{q_2} & \frac{f_{21}}{f_{12}} \end{pmatrix} \frac{q_2}{q_1} \underbrace{\frac{f_{12}}{f_{12} + f_{21}}}_a \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \begin{pmatrix} \frac{q_1}{q_2} \left( \frac{f_{21}}{f_{12}} + e^{-ct} \right) & \frac{f_{21}}{f_{12}} (1 - e^{-ct}) \\ \left( \frac{q_1}{q_2} \right)^2 (1 - e^{-ct}) & \frac{q_1}{q_2} \left( 1 + \frac{f_{21}}{f_{12}} e^{-ct} \right) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{q_2}{q_1} a \\ 0 \end{pmatrix} \\
&= \begin{pmatrix} (1-a) + ae^{-ct} \\ \frac{q_1}{q_2} a (1 - e^{-ct}) \end{pmatrix}
\end{aligned}$$

(notez qu'on n'a utilisé que  $\frac{f_{21}}{f_{12}} = \frac{1-a}{a}$ ).

On peut simplifier encore plus en prenant en compte que les  $\epsilon_i$  seront finalement dans le même équilibre physiologique que les  $q_i$ ,

$$\frac{q_1}{q_2} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\epsilon_1(t)}{\epsilon_2(t)} = \frac{(1-a)k}{ak} = \frac{(1-a)}{a}.$$

La solution de notre système s'écrit alors

$$\begin{pmatrix} r_1(t) \\ r_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1-a) + ae^{-ct} \\ (1-a)(1 - e^{-ct}) \end{pmatrix}$$

Pour trouver maintenant les taux de transfert (c'est finalement pour eux qu'on a fait tout ce travail) on utilise ce qu'on appelle généralement la régression non-linéaire. Derrière ce mot se cache une technique plus au moins sophistiquée pour trouver les valeurs numériques des paramètres  $a$  et  $c$  tels que la trajectoire prédite soit aussi proche que possible des valeurs mesurées. La méthode la plus utilisée est celle des moindres carrés (qui minimise la somme des carrés des écarts entre prédiction et observation). Sans nous occuper ici des détails, elle nous donne des estimations  $a = 0.941$  et  $c = 0.0055$ , ce qui revient aux taux de transfert de  $f_{12} = 0.0052$  et  $f_{21} = 0.00032$ . La figure 4.7(b) montre comment la solution passe effectivement très près des observations.

En somme, la construction d'un modèle dynamique décrivant le transfert de potassium entre plasma et globules nous a permis de trouver les taux de transfert (non-mesurable) à partir des concentrations de potassium au cours du temps (mesurables). Notez que pour trouver ces estimations on a supposé que le modèle utilisé est correct. Ceci est très différent de ce qu'on a fait chez les fourmis où les paramètres étaient estimés à part et la bonne concordance à posteriori entre simulation et observation était interprétée comme une validation des mécanismes proposés. Ici on a supposé que le modèle est valide et on a inféré ensuite les valeurs des taux recherchés.

Pendant, à un moment ou un autre, il faut aussi s'occuper de la validation du modèle, sinon on risque des erreurs graves dans nos estimations. Cette validation peut venir des expériences supplémentaires ou d'un fondement théorique plus approfondi des mécanismes proposés. Par exemple, on a vu que

$$\frac{q_1}{q_2} = \frac{f_{21}}{f_{12}} = 0.062.$$

Des mesures indépendantes ont donné  $q_1 = 5mM$  et  $q_2 = 140mM$ , ce qui donne le rapport  $q_1/q_2 = 0.038$ . D'où vient cette différence? Une première source d'erreur pourrait être la négligence de la dégradation de la radioactivité (certains traceurs ont une demi-vie de l'ordre de quelques minutes). Avec cette modification on resterait dans le cadre des EDO linéaires, mais on ne pourrait plus faire disparaître le terme  $\frac{q_1}{q_2}$  de nos équations (plus de paramètres à ajuster). Une autre source d'erreur est que le transport passif du plasma vers les globules,  $f_{12}$ , ne semble pas être constant mais qu'il augmente avec la concentration du potassium,  $f_{12} = \bar{f}_{12} \sqrt{\epsilon_1}$ . Cette modification transformerait notre modèle en une EDO non-linéaire dont on ne connaît pas la solution explicite. Notre modèle linéaire n'est alors pas très précis, mais on peut considérer qu'il donne une première approximation des taux de transfert (ce qui peut être suffisant dans la cas de la comparaison de l'efficacité de différents médicaments).

## 4.4 Encore les mêmes fourmis, mais avec un recrutement actif : un cas pour les équations différentielles non-linéaires

Les systèmes dont on parlera dans cette partie auront la forme générale

$$\begin{aligned}
\frac{d}{dt} x_1(t) &= f_1(x_1(t), \dots, x_m(t), t, E), & x_1(0) &= x_{10} \\
&\vdots & & \\
\frac{d}{dt} x_m(t) &= f_m(x_1(t), \dots, x_m(t), t, E), & x_m(0) &= x_{m0}
\end{aligned}$$

Un système d'équations différentielles de la forme

$$\frac{d}{dt}\mathbf{x}(t) = \mathbf{b} + A\mathbf{x}(t), \quad \mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}^n, \quad \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$$

est une EDO linéaire non-homogène. Pour la résoudre on passe par les étapes suivantes

1. trouver un équilibre  $\mathbf{x}^*$  tel que  $\mathbf{b} + A\mathbf{x}^* = 0$ ,
2. définir  $\mathbf{w} = \mathbf{x} - \mathbf{x}^*$  qui correspond à l'EDO linéaire homogène

$$\frac{d}{dt}\mathbf{w}(t) = A\mathbf{w}(t), \quad \mathbf{w}(0) = \mathbf{w}_0 = \mathbf{x}_0 - \mathbf{x}^*,$$

3. calculer les valeurs propres ( $\lambda_i$ ) et les vecteurs propres ( $\mathbf{v}_1$ ), construire la matrice de passage  $P = (\mathbf{v}_1, \dots, \mathbf{v}_n)$  et  $D$  (matrice avec les valeurs propres sur la diagonale, 0 ailleurs),
4. la solution de  $\mathbf{w}$  est

$$\mathbf{w}(t) = Pe^{Dt}P^{-1}\mathbf{w}_0$$

où  $e^{Dt} = \sum_{i=0}^{\infty} \frac{D^i}{i!}t^i$  est l'exponentielle de la matrice  $Dt$ , dans notre cas une matrice avec  $e^{\lambda_i t}$  sur la diagonale et 0 ailleurs,

5. la solution de  $\mathbf{x}$  est

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^* + Pe^{Dt}P^{-1}(\mathbf{x}_0 - \mathbf{x}^*).$$

Notons que si nous ne nous intéressons qu'à la stabilité de notre équilibre  $\mathbf{x}^*$  (et pas du tout de quelle façon on l'atteint) on peut se contenter des étapes 1. et 3. : si toutes les valeurs propres ont une partie réelle négative ( $\Re(\lambda_j) \leq 0 \forall j$ ) notre équilibre est bien stable, sinon il sera instable.

**Remarque :** une matrice n'est pas toujours diagonalisable. Dans ce cas  $D$  est triangulaire et a des éléments non-nuls au-dessus de la diagonale (numériquement elle se calcule avec les mêmes fonctions). Le calcul à la main de  $e^{Dt}$  devient plus fastidieux, mais pour le calcul numérique il existe des fonctions qui calculent l'exponentielle pour tout type de matrice et la solution ci-dessus reste valable.

FIGURE 4.8 – Résumé : équations différentielles linéaires et leur solution.

où  $E$  représente l'influence des variables environnementales sur le système. On sait maintenant analyser ce type de systèmes s'ils peuvent s'écrire sous forme linéaire,

$$\frac{d}{dt}\mathbf{x}(t) = \mathbf{b} + B\mathbf{x}, \quad \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0.$$

Dans tous les autres cas on parle d'un système non-linéaire. En règle générale on ne peut pas trouver une solution analytique  $\mathbf{x}(t) = \dots$  comme dans les EDOLIN (éq. A.9), on a alors besoin d'autres méthodes pour analyser ces systèmes.

#### 4.4.1 Quelques exemples d'EDO non-linéaires

On a déjà eu affaire à un modèle non-linéaire, la croissance logistique (3.3, voir Figure 3.3) pour décrire des phénomènes de recrutement et de croissance. Plusieurs variantes de ce modèle existent pour prendre en compte d'autres observations. Par exemple, on observe souvent qu'un agrégat ne se forme que si une taille initiale minimale  $\epsilon$  est dépassée, sinon l'agrégat se dissout. On appelle ce phénomène l'effet d'Allee<sup>4</sup>, et on peut l'écrire sous forme mathématique

$$\frac{d}{dt}N(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \left(\frac{N(t)}{\epsilon} - 1\right), \quad 0 < \epsilon \ll K. \quad (4.7)$$

**Exercice:** Dessinez  $dN/dt$  en fonction de  $N$  pour comprendre les conséquences dynamiques de cet effet Allee.

Revenons à l'exemple des fourmis entre nid, recherche de nourriture et ravitaillement (4.3). On avait fait l'hypothèse que chaque fourmi cherche la nourriture individuellement et au hasard. Cependant,

4. Warder Clyde Allee (1885-1955), écologiste américain. Très connu pour ses livres fondamentaux « The social life of animals » (1938) et « Animal aggregations » (1931).

on observe dans de nombreuses espèces que les fourmis revenant de la source de nourriture recrutent activement d'autres fourmis. Dans le cas le plus simple on peut considérer que le recrutement pour aller chercher de la nourriture est proportionnel au nombre de fourmis recrutables (celles dans le nid) et au nombre de fourmis en train de se ravitailler. Le système linéaire (4.3) devient ainsi

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}R &= cM \overbrace{(N_{tot} - R - M)}^{\text{fourmis dans le nid}} - r_A R - r_R R \\ \frac{d}{dt}M &= r_R R - r_M M.\end{aligned}\quad (4.8)$$

Il peut aussi y avoir un effet de saturation à la source de nourriture, c'est-à-dire plus il y a de fourmis en train de se ravitailler, moins il y aura de nouvelles fourmis qui les rejoignent. En conservant le recrutement actif, le système avec saturation peut s'écrire

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}R &= cM(N_{tot} - R - M) - r_A R - r_R R \\ \frac{d}{dt}M &= r_R R \left(1 - \frac{M}{K}\right) - r_M M.\end{aligned}\quad (4.9)$$

Un dernier exemple sont les systèmes proie-prédateur classiques

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= Nf(N) - g(N, P)P \\ \frac{dP}{dt} &= eg(N, P)P - \mu P\end{aligned}$$

( $N$  densité de la proie,  $P$  densité du prédateur,  $e$  efficacité de la conversion,  $\mu$  mortalité du prédateur,  $f(N)$  la fonction de croissance *per capita* de la proie et  $g(N, P)$  la réponse fonctionnelle du prédateur (nombre de proies mangées par prédateur par unité de temps). Avec une croissance logistique ( $f(N) = r(1 - N/K)$ ) et une prédation du type Lotka-Volterra ( $g(N, P) = aN$ ,  $a$  est le taux de prédation), on obtient le système

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - aNP \\ \frac{dP}{dt} &= eaNP - \mu P\end{aligned}\quad (4.10)$$

Dans les trois cas, le nouveau système n'est pas de la forme (A.9). Ce sont donc des EDO non-linéaires.

#### 4.4.2 Analyse des EDO non-linéaires I : comment trouver une solution ?

Dans le cas d'une seule variable d'état on peut des fois trouver une solution analytique de l'équation différentielle

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t), \quad x(0) = x_0$$

par diverses méthodes qui reviennent tous à pouvoir intégrer certaines fonctions. Tant qu'on peut trouver ces intégrales ces méthodes sont très utiles, mais vous vous souvenez peut-être qu'il n'y a aucune garantie qu'une primitive existe pour une fonction donnée.

Une première méthode est la **séparation de variables**. L'idée est la suivante : si on peut séparer du côté droit les termes dépendant de la variable d'état de ceux dépendant du temps  $t$ ,

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t) = g(x)h(t), \quad x(0) = x_0$$

il est possible de traiter le  $dx/dt$  comme un rapport, de mettre les  $x$  d'un côté et les  $t$  de l'autre, d'intégrer les deux côtés,

$$\int_{x_0}^{x(\tau)} \frac{dx}{g(x)} = \int_0^\tau h(t)dt,$$

et de résoudre ces équations pour  $x(\tau)$ . Prenons l'exemple de la croissance logistique (3.3). On obtient

$$\begin{aligned}
 & \int_{N_0}^{N(\tau)} \frac{dN}{N(1-N/K)} = \int_0^\tau r dt = r\tau \\
 \Leftrightarrow & \ln \left( \frac{N}{N-K} \right) \Big|_{N_0}^{N(\tau)} = r\tau \\
 \Leftrightarrow & \ln \frac{N(\tau)}{N(\tau)-K} = r\tau + \ln \frac{N_0}{N_0-K} \\
 \Leftrightarrow & \frac{N(\tau)}{N(\tau)-K} = e^{r\tau} \frac{N_0}{N_0-K} \\
 \Leftrightarrow & N(\tau) = \frac{KN_0}{N_0 - e^{-r\tau}(N_0-K)}. \tag{4.11}
 \end{aligned}$$

Le second pas n'est pas tout à fait trivial : comme souvent en intégration on utilise une astuce. Dans le cas présent c'est que

$$\frac{1}{y(1-y)} = \frac{1}{y} + \frac{1}{(1-y)} \quad \text{avec } y = N/K,$$

un cas particulier des fractions partielles.

Grâce à cette solution analytique on voit immédiatement que  $N(\tau)$  s'accroît de façon monotone pour  $N_0 < K$ , décroît de façon monotone dans le cas contraire, et converge dans tous les cas vers  $K$  pour  $\tau \rightarrow \infty$ . En plus, on peut calculer  $N(\tau)$  pour n'importe quel  $\tau$  sans connaître les valeurs de  $N(t)$  pour  $t < \tau$  (ce qui est en fait une des raisons principales pour trouver une solution analytique, à comparer avec le chapitre 4.4.4).

Une autre méthode s'appelle la **méthode de la variation de la constante**. Elle s'applique dans le cas d'une EDO non-homogène

$$\frac{dx}{dt} = A + g(x, t), \quad x(0) = x_0 \tag{4.12}$$

avec un terme constant  $A$  et tous les termes dans  $g$  dépendent de  $x$  et/ou de  $t$ . L'idée est de trouver d'abord une solution du problème homogène  $\frac{dx}{dt} = f(x, t)$ ,  $x(0) = x_0$  (par exemple par la méthode de la séparation de la variable), et de traiter ensuite la constante dans cette solution comme une variable d'état et reconstruire cette variable d'état en l'injectant dans l'équation (4.12). Faisons directement un exemple avec l'équation (4.1) de la partie 4.2

$$\frac{dN(t)}{dt} = E - rN(t), \quad N(0) = N_0 \tag{4.13}$$

avec  $A = E$  et  $g(N, t) = -rN$  avec  $r > 0$  (pour information, vous trouverez cette équation aussi dans le contexte du chemostat). La méthode passe par différentes étapes

1. Solution du problème homogène : on cherche la solution de

$$\frac{dN}{dt} = -rN, \quad N(0) = N_0$$

qui est facile à trouver, c'est  $N(t) = N_0 \exp(-rt)$

2. Traiter la constante  $N_0$  comme une variable dynamique  $N_0 = N_0(t)$  et l'injecter dans l'équation (4.13) : j'utiliserai le ' pour indiquer la dérivée par rapport au temps afin de simplifier l'écriture.

$$\begin{aligned}
 \frac{dN}{dt} &= -rN_0(t)e^{-rt} + N_0'(t)e^{-rt} = -rN(t) + N_0'(t)e^{-rt} \stackrel{4.13}{=} E - rN(t) \\
 \Leftrightarrow & E = N_0'(t)e^{-rt} \Leftrightarrow N_0'(t) = Ee^{rt} \\
 \Leftrightarrow & N_0(t) = \frac{E}{r}e^{rt} + C
 \end{aligned}$$

$C$  est la constante de l'intégration.

3. Mettre  $N_0(t)$  dans la solution du problème homogène :

$$N(t) = \left( \frac{E}{r}e^{rt} + C \right) e^{-rt} = \frac{E}{r} + Ce^{-rt}$$

4. Utiliser la condition initiale pour déterminer  $C$

$$\begin{aligned} N(0) &= \frac{E}{r} + C \stackrel{!}{=} N_0 \Leftrightarrow C = N_0 - \frac{E}{r} \\ \Rightarrow N(t) &= \frac{E}{r} + \left(N_0 - \frac{E}{r}\right) e^{-rt} = \frac{E}{r} (1 - e^{-rt}) + N_0 e^{-rt} \end{aligned}$$

Vous remarquerez que cette solution est une généralisation de la solution (4.2) pour le cas  $N_0 \neq 0$ .

#### 4.4.3 Analyse des EDO non-linéaires II : méthode des isoclines

Trouver une solution analytique n'est pas toujours possible. Pire encore, on n'en trouve que dans des cas exceptionnels (quelques systèmes à une variable d'état, quasiment pas pour des systèmes à plusieurs variables d'état). Quels autres outils existe-t-il pour nous faire une idée des dynamiques engendrées par un système dynamique ? Nous allons nous inspirer de la Figure 3.3 : l'abscisse représente les valeurs que la variable d'état  $N$  peut prendre. On l'appelle l'**espace de phase**. Si pour chaque  $N \in \mathbb{R}^+$  on connaissait le signe de  $dN/dt$  on saurait si l'effectif  $N$  va augmenter (signe positif) ou diminuer (signe négatif). En fait, la Figure 3.3 nous fournit directement cette information, et le signe est indiqué par des flèches : pour un  $N < K$  le signe est positif, l'effectif augmente donc, tandis que pour  $N > K$  le signe est négatif. On voit ainsi immédiatement que pour toute condition initiale  $N_0 \in \mathbb{R}^+(0)$  la dynamique fait converger l'effectif vers  $K$ .

**Exercice:** A titre d'exercice essayez de faire cette analyse pour le modèle de recrutement (4.7), par traitement théorique ou en traçant  $dN/dt$  en fonction de  $N$  à l'aide d'un logiciel.

Cette analyse graphique se laisse généraliser facilement pour le cas d'un système à deux variables d'état (voir aussi la section 4.3.1, c'est la même démarche indépendamment si le système est linéaire ou non-linéaire). Dans le cas du système (4.8), la dynamique d'un point  $(m, r)$  dans l'espace de phase  $M \times R$  est définie par le signe de  $dM/dt$  et de  $dR/dt$  (voir Figure 4.9 ou  $dM/dt < 0$  et  $dR/dt > 0$ , la dynamique va donc continuer vers la gauche en haut). Si on connaît pour chaque point  $(m, r) \in M \times R$  le signe des dérivées on peut ainsi dessiner à la main l'évolution des dynamiques (on appelle ce tracé une **trajectoire**). Et c'est exactement ce que nous allons faire.

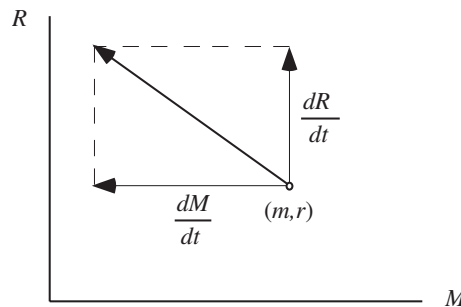


FIGURE 4.9 – L'espace de phase et la détermination de la direction de la trajectoire émanant du point  $(m, r)$  : il suffit de calculer les valeurs de  $dM/dt$  et de  $dR/dt$  en ce point.

On procède équation par équation. Déterminons d'abord pour chaque point dans l'espace de phase le signe de  $dR/dt$ . On commence par calculer l'**isocline de R**, c'est-à-dire tous les points où  $dR/dt = 0$ . Ceci nous donne

$$cM(N_{tot} - R - M) - r_A R - r_R R = 0 \quad (4.14)$$

$$\Leftrightarrow R = \frac{cM(N_{tot} - M)}{cM + r_A + r_R} =: \text{iso}_R(M), \quad (4.15)$$

le numérateur est donc un polynôme en  $M$  de degré 2 (ouvert vers le bas), tandis que le dénominateur est positif et augmente avec  $M$ , l'isocline  $\text{iso}_R$  va donc ressembler à une parabole ouverte vers le bas avec une inclinaison vers la gauche, voir Figure 4.10. Sous  $\text{iso}_R$  on a  $dR/dt > 0$  (regardez (4.14), ayant un point  $(m, r) \in \text{iso}_R$  et en réduisant  $r$  légèrement l'équation deviendra positive), et au-dessus d' $\text{iso}_R$  on a  $dR/dt < 0$  (indiqué dans la Figure 4.10 par des flèches verticales).

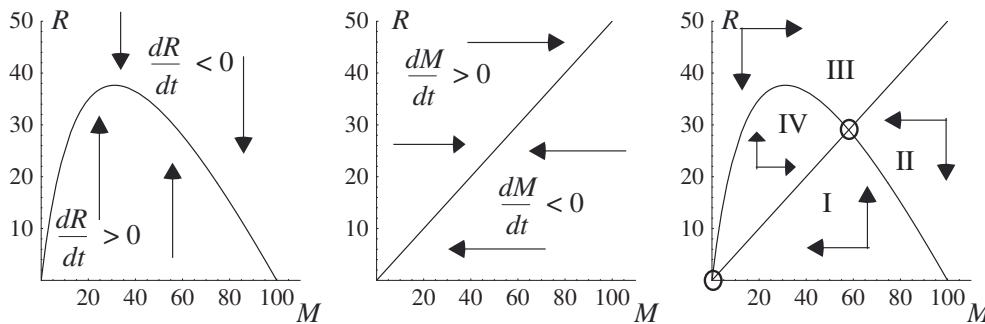


FIGURE 4.10 – Construction des isoclines et des flèches principales : on détermine d'abord l'isocline de  $R$  ( $dR/dt = 0$ ) et les signes de  $dR/dt$  dans l'espace de phase (à gauche), ensuite l'isocline de  $M$  avec les signes (au milieu), pour finalement les superposer et obtenir les directions principales des trajectoires pour chaque point dans l'espace de phase. Les cercles  $\circ$  indiquent les équilibres de ce système, l'équilibre trivial  $(0, 0)$  et l'équilibre non-trivial  $(m^*, r^*)$ .

Procédons de la même façon pour l'analyse de la deuxième équation. L'isocline de  $M$  est facile à calculer,

$$r_R R - r_M M = 0 \Leftrightarrow R = \frac{r_M}{r_R} M = \text{iso}(M), \quad (4.16)$$

c'est donc une droite qui passe par l'origine (voir Figure 4.10 milieu). Au-dessous d' $\text{iso}_M$  on a  $dM/dt < 0$  et au-dessus  $dM/dt > 0$ , indiqué par des flèches horizontales.

En superposant les deux graphiques on obtient la Figure 4.10 à droite. Les deux isoclines divisent l'espace de phase en quatre parties,

- I :  $R$  augmente et  $M$  diminue,
- II :  $R$  et  $M$  diminuent,
- III :  $R$  diminue et  $M$  augmente,
- IV :  $R$  et  $M$  augmentent.

Mais cette Figure nous donne encore plus d'informations. Rappelons-nous la définition d'un équilibre : c'est un point dans l'espace de phase où  $dR/dt = dM/dt = 0$ , donc les points où les deux isoclines se croisent (indiqué dans la Figure par des cercles  $\circ$ ) sont les équilibres du système. On a un équilibre trivial  $(0, 0)$ , et en regardant les flèches près de cet équilibre on voit qu'il est instable (on s'éloignant un peu de l'équilibre les flèches vont pousser le système encore plus loin). Pour l'équilibre non-trivial  $(m^*, r^*)$  il n'est pas immédiatement clair s'il est instable ou stable. Il faut simuler quelques trajectoires pour explorer cet équilibre : dans la Figure 4.11 on voit 3 trajectoires pour 3 conditions initiales différentes, et toutes ces trajectoires convergent vers l'équilibre non-trivial, c'est donc un équilibre stable. Au lieu de tracer les trajectoires dans l'espace de phase on peut aussi les tracer dans l'espace de temps. La Figure 4.11 au milieu trace  $R(t)$  et  $M(t)$  pour la trajectoire avec la condition initiale  $(1, 0)$ . Avez-vous bien compris ce lien entre évolution dans l'espace de phase et évolution dans l'espace de temps ?

L'existence de cet équilibre non-trivial dépend en fait des valeurs des paramètres du système. Dans la Figure 4.11 à droite j'ai réduit  $N_{tot}$  de 100 à 10 : il n'y a plus de croisement 'non-trivial' entre les deux isoclines, l'origine est le seul équilibre qui reste, et les flèches indiquent maintenant qu'il est devenu stable (ce qui est confirmé par les deux trajectoires simulées). Le paramètre  $N_{tot}$  est donc un **paramètre de bifurcation**, en le diminuant l'origine est passée qualitativement d'un équilibre instable vers un équilibre stable.

**Exercice:** Discuter une interprétation biologique de cette bifurcation. Supposons pour cela que le recrutement des congénères se fait par une piste de phéromone. Le système prédit que les fourmis vont finalement tous rester dans le nid ( $(R^*, M^*) = (0, 0)$  est devenu stable) : est-ce que vous pensez que c'est ce qui va se passer dans une vraie expérience ? Discuter le lien entre modélisation et système expérimental.

En somme, l'analyse par isoclines nous permet de découvrir les équilibres d'un système non-linéaire et de tracer à la main les dynamiques qualitatives de ce système. Elle nous permet également d'étudier comment le système change en fonction des paramètres. Pour vous entraîner vous pouvez faire la même analyse avec le système avec recrutement et encombrement à la source de nourriture (4.9).

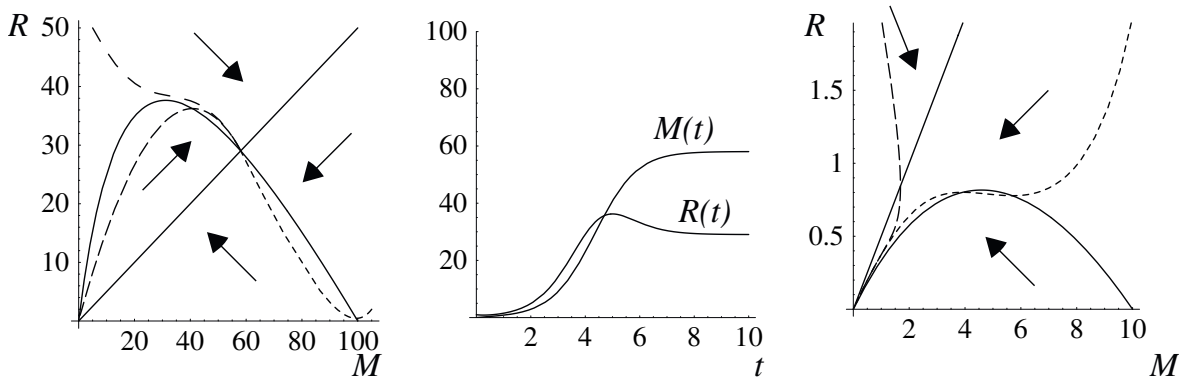


FIGURE 4.11 – Le cas où il y a un équilibre non-trivial avec trois exemples de trajectoires en traits discontinus (à gauche), les évolutions de  $R(t)$  et  $M(t)$  correspondant à la trajectoire émanant de la condition initiale  $(0, 1)$  (au milieu), le cas où  $N_{tot}$  est trop petit,  $(0, 0)$  est le seul équilibre du système et toutes les trajectoires convergent vers lui (à droite).

#### 4.4.4 Analyse des EDO non-linéaires III : simulation numérique

Dans la section précédente j'ai mentionné des trajectoires simulées numériquement. Cette simulation numérique est une troisième façon d'analyser le comportement d'un système dynamique, elle permet de prédire quantitativement l'évolution des variables d'état pour des valeurs des paramètres et des conditions initiales données. Elle est donc plus précise que l'analyse par isocline parce qu'elle permet de connaître les vraies valeurs de nos variables d'état (même s'il y en a plus que deux), mais elle est moins puissante dans le sens qu'elle ne fait cette prédiction que pour une seule condition initiale, tandis que sur le graphe des isoclines (Figure 4.11) on peut faire une prédiction qualitative pour toutes les conditions initiales à la fois, donc en fait une sorte d'analyse globale.

L'idée de base de la simulation numérique est simple. Prenons le système général

$$\frac{d}{dt} \mathbf{x} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, t), \quad \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$$

( $\mathbf{x}$  peut être un vecteur de dimension 1 ou plus grand). On se rappelle que la dérivée est la limite

$$\frac{d}{dt} \mathbf{x}(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\mathbf{x}(t + \Delta t) - \mathbf{x}(t)}{\Delta t} \approx \frac{\mathbf{x}(t + \Delta t) - \mathbf{x}(t)}{\Delta t} \text{ pour un } \Delta t \text{ petit.}$$

Le système devient donc approximativement

$$\begin{aligned} \frac{\mathbf{x}(t + \Delta t) - \mathbf{x}(t)}{\Delta t} &\approx \mathbf{f}(\mathbf{x}(t), t) \\ \Leftrightarrow \mathbf{x}(t + \Delta t) &\approx \mathbf{x}(t) + \Delta t \mathbf{f}(\mathbf{x}(t), t). \end{aligned}$$

A l'exemple de la croissance logistique ( $f(N(t), t) = f(N(t)) = rN(t)(1 - N(t)/K)$ ), cet algorithme nous donne

$$\begin{aligned} N(0) &= N_0 \\ N(\Delta t) &= N(0) + \Delta t r N(0) \left(1 - \frac{N(0)}{K}\right) \\ N(\Delta t + \Delta t) = N(2\Delta t) &= N(\Delta t) + \Delta t r N(\Delta t) \left(1 - \frac{N(\Delta t)}{K}\right) \\ N(3\Delta t) &= N(2\Delta t) + \Delta t r N(2\Delta t) \left(1 - \frac{N(2\Delta t)}{K}\right) \\ &\vdots \end{aligned}$$

Cette méthode s'appelle la « méthode d'Euler »<sup>5</sup>. On peut directement voir la qualité de cette approximation dans la Figure (4.12) où on voit plusieurs simulations à divers  $\Delta t$  en comparaison avec la solution analytique (4.11).

5. Leonhard Euler (1707-1783), mathématicien suisse qui a quitté Bâle à l'âge de 20 ans vers St. Pétersbourg parce que l'université de Bâle lui refusait un poste de professeur.

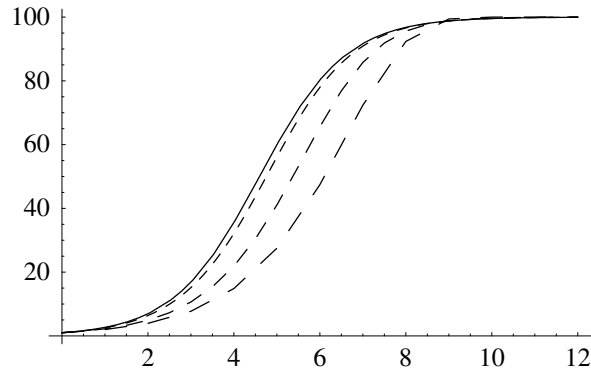


FIGURE 4.12 – La qualité de la méthode d'Euler pour approximer la solution de la croissance logistique ( $r = 1, K = 100$ , trait continu) pour  $\Delta t = 1.0$  (trait discontinu long),  $\Delta t = 0.5$  (trait discontinu moyen) et  $\Delta t = 0.1$  (trait discontinu court).

Il existe aujourd'hui beaucoup d'autres méthodes de simulation numérique qui sont plus précises et moins coûteuses (en temps de calcul) que la méthode d'Euler. Mentionnons par exemple la famille des méthodes de Runge-Kutta qui sont fournies dans tous les bon logiciels de simulation numérique (par ex. les fonctions `rk4` et `lsoda` dans la bibliothèque `deSolve` de **R**). Mais toutes ces méthodes fonctionnent sur les mêmes principes comme la méthode d'Euler (on construit la solution de façon discrète récursive en avançant dans le temps à pas discrets, ces pas discrets étant de taille fixe ou adaptative en fonction de la dynamique du moment).

#### 4.4.5 Analyse des EDO non-linéaires IV : analyse de stabilité locale

L'analyse par isocline du système (4.8) avait permis de déterminer graphiquement sous quelles conditions l'équilibre non-trivial existe et s'il existe, s'il est stable ou non (Figure 4.11). Mais souvent la direction des flèches ne permet pas de déterminer avec certitude la stabilité d'un équilibre. Dans ce cas on a besoin de revenir à des méthodes mathématiques dites « calcul de stabilité locale » (qui demandent malheureusement plus de calcul algébrique). Pour illustrer cette méthode nous allons d'abord confirmer l'interprétation de la Figure 4.11 et ensuite nous servir d'un modèle de recrutement de fourmis dans un dispositif expérimental avec deux sources alimentaires.

##### Stabilité locale du système des fourmis avec recrutement (4.8)

Rappelons d'abord les équations :

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}R &= cM(N_{tot} - R - M) - r_A R - r_R R \\ \frac{d}{dt}M &= r_R R - r_M M.\end{aligned}$$

Ce système a deux équilibres, l'origine  $(R_1^*, M_1^*) = (0, 0)$  et un équilibre non-trivial  $(R_2^*, M_2^*)$ . Nous aurons besoin de la forme algébrique de cet équilibre : la seconde expression nous donne l'expression  $R = \frac{r_M}{r_R} M$ , qui nous permet de remplacer tous les  $R$  de la première équation par cette expression et résoudre l'équation

$$cM\left(N_{tot} - \frac{r_M}{r_R}M - M\right) - r_A \frac{r_M}{r_R}M - r_R \frac{r_M}{r_R}M = M \left( c\left(N_{tot} - \frac{r_M}{r_R}M - M\right) - r_A \frac{r_M}{r_R} - r_R \frac{r_M}{r_R} \right) = 0.$$

Comme nous savons déjà que  $(0, 0)$  est un équilibre concentrons-nous sur l'équation

$$\begin{aligned}c\left(N_{tot} - \frac{r_M}{r_R}M - M\right) - r_A \frac{r_M}{r_R} - r_R \frac{r_M}{r_R} &= 0. \\ \Leftrightarrow M &= \frac{r_R c N_{tot} - r_A r_M - r_R r_M}{c(r_R + r_M)}.\end{aligned}$$

L'équilibre non-trivial a donc la forme

$$(R_2^*, M_2^*) = \left( \frac{r_M r_R c N_{tot} - r_A r_M - r_R r_M}{r_R c(r_R + r_M)}, \frac{r_R c N_{tot} - r_A r_M - r_R r_M}{c(r_R + r_M)} \right).$$

Comment peut-on établir de façon analytique, sans représentation graphique, si ces deux équilibres sont stables ou instables ?

L'idée est de travailler de façon locale autour de chaque équilibre. On avait vu qu'il est assez simple de déterminer la stabilité d'un équilibre pour une équation différentielle linéaire (encadré 4.8) : il suffit de regarder si les valeurs propres de la matrice  $A$  ont des parties réelles négatives ou nulles. Si on arrivait à approximer notre EDO non-linéaire (4.8) localement autour un équilibre par une EDO linéaire on pourrait se servir de la même technique. Pour illustrer l'idée rappelons-nous du théorème de Taylor<sup>6</sup> (voir Annexe A.1) : une fonction  $f(x)$  peut être approximée localement autour de  $x^*$  par une fonction linéaire

$$f(x) \approx f(x^*) + \frac{df}{dx} \Big|_{x=x^*} (x - x^*).$$

Il existe une version du théorème de Taylor pour des fonctions en plusieurs dimensions, par exemple pour  $g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2, (x, y) \rightarrow (g_1(x, y), g_2(x, y))$  cette formule nous donne

$$\begin{pmatrix} g_1(x, y) \\ g_2(x, y) \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} g_1(x^*, y^*) \\ g_2(x^*, y^*) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{dg_1}{dx}(x^*, y^*) & \frac{dg_1}{dy}(x^*, y^*) \\ \frac{dg_2}{dx}(x^*, y^*) & \frac{dg_2}{dy}(x^*, y^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x - x^* \\ y - y^* \end{pmatrix}$$

Pour appliquer cette version à notre système on va noter  $dR/dt =: g_1(R, M)$  et  $dM/dt =: g_2(R, M)$  et on va développer autour un équilibre  $(R^*, M^*)$ , ce qui nous donne

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} \frac{dR}{dt} \\ \frac{dM}{dt} \end{pmatrix} &\approx \underbrace{\begin{pmatrix} g_1(R^*, M^*) \\ g_2(R^*, M^*) \end{pmatrix}}_{=0} + \underbrace{\begin{pmatrix} \frac{dg_1}{dR}(R^*, M^*) & \frac{dg_1}{dM}(R^*, M^*) \\ \frac{dg_2}{dR}(R^*, M^*) & \frac{dg_2}{dM}(R^*, M^*) \end{pmatrix}}_{=A} \begin{pmatrix} R - R^* \\ M - M^* \end{pmatrix} \\ &= A \begin{pmatrix} R \\ M \end{pmatrix} - \underbrace{A \begin{pmatrix} R^* \\ M^* \end{pmatrix}}_b \end{aligned}$$

Notre approximation est effectivement une EDO linéaire, il suffit donc de calculer la matrice  $A$  (qu'on appelle la matrice Jacobienne) pour chacun de nos équilibres et de calculer ses valeurs propres. La seule différence avec les EDO linéaires est que pour avoir stabilité locale de l'équilibre il faut que les parties réelles de toutes les valeurs propres soient strictement  $< 0$  et pas seulement  $\leq 0$ . L'autre différence importante est qu'il ne s'agit que d'une stabilité **locale**, parce que l'approximation n'est bonne que proche de l'équilibre, notre analyse ne nous dira rien sur ce qui se passe loin de cet équilibre.

Comme le calcul des valeurs propres reste fastidieux il existe une méthode dite de « Routh-Hurwitz » qui dit (dans le cas de deux équations) que les parties réelles des valeurs propres sont négatives (donc stabilité) si deux inégalités sont vraies :

- la trace de  $A$  doit être négative,  $\text{trace}(A) = A_{1,1} + A_{2,2} < 0$ , et
- le déterminant de  $A$  doit être positive,  $\det(A) = A_{1,1}A_{2,2} - A_{1,2}A_{2,1} > 0$ .

Regardons cela pour l'équilibre trivial  $(R^*, M^*) = (0, 0)$ . Les dérivées sont simplement

$$\begin{pmatrix} \frac{dg_1(R, M)}{dR} & \frac{dg_1(R, M)}{dM} \\ \frac{dg_2(R, M)}{dR} & \frac{dg_2(R, M)}{dM} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -cM - r_A - r_R & -cM + c(N_{tot} - M - R) \\ r_R & -r_M \end{pmatrix}$$

et à l'équilibre trivial on a donc

$$A = \begin{pmatrix} -r_A - r_R & cN_{tot} \\ r_R & -r_M \end{pmatrix}$$

avec  $\text{trace}(A) = -(r_M + r_A + r_R) < 0$  et  $\det(A) = r_M(r_A + r_R) - r_R c N_{tot} > 0 \Leftrightarrow \frac{r_M}{r_R} > \frac{cN_{tot}}{r_A + r_R}$ . La dernière inégalité est équivalente à dire que la pente de  $\text{iso}_M$  (équation 4.16) est supérieure à la pente de  $\text{iso}_R$  (équation 4.15) à l'origine : l'origine est stable quand l'équilibre non-trivial n'existe pas (voir figure 4.11 à droite).

6. Brook Taylor (1685-1731), mathématicien anglais et auteur de l'ouvrage "Methodus incrementorum directa et inversa" (1715) qui contient le développement d'une fonction en série de Taylor.

Pour l'équilibre  $(R_2^*, M_2^*)$  les calculs prennent un peu plus de temps. On obtient la Jacobienne

$$A = \begin{pmatrix} \frac{-r_R(cN_{tot}+r_A+r_R)}{r_R+r_M} & \frac{r_A r_M(r_M+2r_R)+r_R(r_M^2-cN_{tot}r_R+2r_M r_R)}{r_R(r_M+r_R)} \\ r_R & -r_M \end{pmatrix}$$

avec  $\text{trace}(A) = -r_M - \frac{r_R(cN_{tot}+r_A+r_R)}{r_R+r_M} < 0$  et  $\det(A) = cN_{tot}r_R - r_M(r_A+r_R) > 0 \Leftrightarrow \frac{r_M}{r_R} < \frac{cN_{tot}}{r_A+r_R}$ . La dernière inégalité est vraie si l'équilibre non-trivial existe (voir figure 4.11 à gauche), il est donc stable dès qu'il existe.

### Simplification du système par non-dimensionalisation

On avait vu dans la section 3.3 qu'un changement des unités peut considérablement simplifier le système (dans le sens de réduire le nombre de paramètres). Rappelons l'idée : dans notre système des fourmis le temps avait été mesuré en min, mais rien nous y oblige, on peut choisir comme unité de base s, h, j, voir même 2 min. Cette liberté nous permet de réduire le nombre de paramètres dans le système et ainsi la complexité algébrique dans les calculs des équilibres et de leur stabilité.

Reprenons notre système (4.8)

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}R &= cM(N_{tot} - R - M) - r_A R - r_R R \\ \frac{d}{dt}M &= r_R R - r_M M \end{aligned}$$

avec ses 5 paramètres  $c, r_A, r_R, r_M$  et  $N_{tot}$ . On se débarrasse d'abord du paramètre  $r_R$  en posant comme unité de temps  $dT = r_R dt$ .

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dT} &= \frac{1}{r_R} \frac{dR}{dt} = \frac{c}{r_R} M(N_{tot} - R - M) - \frac{r_A}{r_R} R - R \\ &= \frac{cN_{tot}}{r_R} M \left( 1 - \frac{R}{N_{tot}} - \frac{M}{N_{tot}} \right) - \frac{r_A}{r_R} R - R \\ \frac{dM}{dT} &= \frac{1}{r_R} \frac{dM}{dt} = R - \frac{r_M}{r_R} M \end{aligned}$$

Posons maintenant  $M' = M/N_{tot}$  et  $R' = R/N_{tot}$ . Cela nous donne le système

$$\begin{aligned} \frac{dR'}{dT} &= \frac{1}{N_{tot}} \frac{dR}{dT} = \frac{cN_{tot}}{r_R} \frac{M}{N_{tot}} \left( 1 - \frac{R}{N_{tot}} - \frac{M}{N_{tot}} \right) - \frac{r_A}{r_R} \frac{R}{N_{tot}} - \frac{R}{N_{tot}} \\ &= \alpha M' (1 - R' - M') - \beta R' - R' \\ \frac{dM'}{dT} &= \frac{1}{N_{tot}} \frac{dM}{dT} = \frac{R}{N_{tot}} - \frac{r_M}{r_R} \frac{M}{N_{tot}} = R' - \gamma M' \end{aligned}$$

Avec les 3 nouveaux paramètres  $\alpha = \frac{cN_{tot}}{r_R}$ ,  $\beta = \frac{r_A}{r_R}$  et  $\gamma = \frac{r_M}{r_R}$  il est considérablement plus simple que le système d'origine (4.8) avec ses 5 paramètres.

**Exercice:** Montrez pour le système proie-prédateur (4.10) avec ses 5 paramètres que les nouvelles variables

$T = rt$ ,  $N' = \frac{N}{K}$  et  $P' = \frac{P}{eK}$  permettent d'obtenir un système avec seulement deux paramètres  $\alpha = \frac{eaK}{r}$  et  $\beta = \frac{\mu}{r}$ . Faites une analyse de stabilité locale des équilibres de ce système.

### Un exemple plus complexe : le choix des fourmis face à un pont en Y

Passons à notre troisième exemple. Les fourmis venant du nid ont le choix entre deux branches qui mènent toutes les deux vers une source d'eau sucrée 1M (dispositif en Y, voir Figure 4.13(a)). Au début le choix d'aller à gauche ou à droite est complètement aléatoire (avec une probabilité de 1/2 d'aller à gauche). Mais en revenant de la source de nourriture les fourmis vont déposer une phéromone qui influencera le choix des autres fourmis. Est-ce que les fourmis vont utiliser les deux branches avec la même intensité ? Ou est-ce qu'elles vont faire un « choix collectif » pour l'une des deux ? Des expériences montrent les deux types de comportement, mais quels sont les facteurs qui déterminent si c'est un trafic symétrique ou asymétrique ?

Notons par  $C_1$  et  $C_2$  les concentrations de phéromone sur les branches 1 et 2. La probabilité d'une fourmi arrivant à un branchement des deux chemins de choisir celui de la branche 1 dépendra de ces deux concentrations, notons donc cette probabilité par  $p_1(C_1, C_2)$ . Les travaux de Deneubourg et al. (1990) et Beckers et al. (1992, 1993) ont montré que cette probabilité a la forme

$$p_1(C_1, C_2) = \frac{(k + C_1)^2}{(k + C_1)^2 + (k + C_2)^2} \quad (4.17)$$

où  $k$  est un paramètre qui décrit l'attractivité intrinsèque d'une branche : plus  $k$  est grand, plus la différence entre les deux concentrations de phéromone doit être grande pour faire basculer le choix significativement d'un côté. Par exemple, pour la fourmi *Lasius niger* Beckers et al. (1992) ont trouvé expérimentalement  $k = 4$  (voir Figure 4.14(a)). On appelle  $p_1(C_1, C_2)$  aussi une fonction de choix.

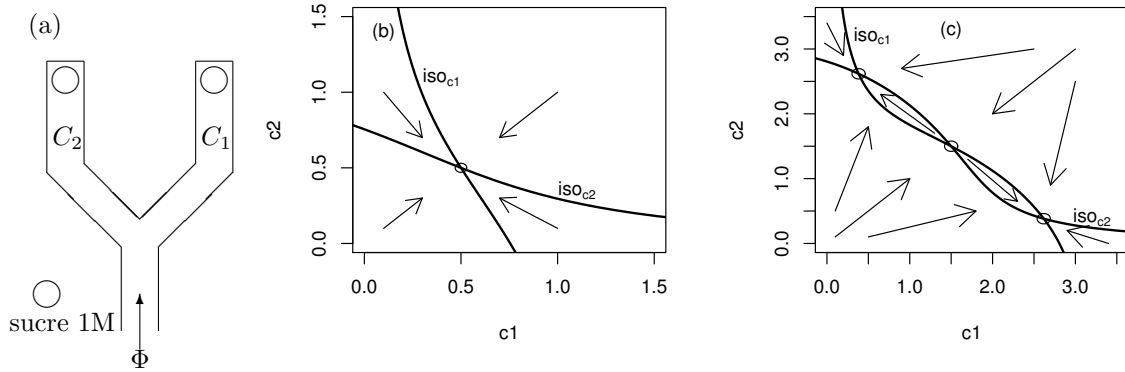


FIGURE 4.13 – Dynamique de concentration de phéromone sur les deux branches d'une expérience à choix binaire. a) Schéma du dispositif : les fourmis arrivent du nid à un flux constant  $\phi$ ,  $C_1$  et  $C_2$  sont les concentrations de phéromones sur les branches 1 et 2 respectivement, les deux petits ronds représentent du coton imbibé d'une solution sucrée 1M. b) Le graphe des isoclines pour  $\phi = 1$  (voir le système (4.19)), le cercle indique l'unique équilibre (qui est globalement stable). c) Le graphe des isoclines pour  $\phi = 3$ . Il y a trois équilibres, donc deux localement stable et un localement instable.

Pour modéliser maintenant la dynamique des deux concentrations de phéromone faisons l'hypothèse que les fourmis arrivent du nid à un taux constant  $\Phi$  (fourmis par minutes) et que la phéromone s'évapore à un taux constant de  $\mu$

$$\begin{aligned} \frac{dC_1}{dt} &= \Phi \frac{(k + C_1)^2}{(k + C_1)^2 + (k + C_2)^2} - \mu C_1 \\ \frac{dC_2}{dt} &= \Phi \frac{(k + C_2)^2}{(k + C_1)^2 + (k + C_2)^2} - \mu C_2 \end{aligned} \quad (4.18)$$

Ces équations sont relativement compliquées à résoudre à cause des exposants 2 partout, nous allons donc d'abord simplifier la notation par non-dimensionnalisation (voir section 3.3). Remplacer  $C_1 \rightarrow c_1 k$ ,  $C_2 \rightarrow c_2 k$  et  $t \rightarrow \tau/\mu$ , définir  $\phi = \Phi/(k\mu)$  et recalculer les équations différentielles (je vous laisse vérifier les détails) nous donne le système plus simple

$$\begin{aligned} \frac{dc_1}{dt} &= \phi \frac{(1 + c_1)^2}{(1 + c_1)^2 + (1 + c_2)^2} - c_1 \\ \frac{dc_2}{dt} &= \phi \frac{(1 + c_2)^2}{(1 + c_1)^2 + (1 + c_2)^2} - c_2 \end{aligned} \quad (4.19)$$

Essayons d'abord de comprendre les dynamiques de ce système par analyse des isoclines (voir section 4.4.3). Rappelons que les isoclines représentent tous les points  $(c_1, c_2)$  tels que  $dc_1/dt = 0$  ou  $dc_2/dt = 0$ , ce qui veut dire en équation

$$iso_1 : c_1 = \phi \frac{(1 + c_1)^2}{(1 + c_1)^2 + (1 + c_2)^2} \Leftrightarrow c_2 = \frac{-c_1 + \sqrt{(\phi - c_1)c_1(1 + c_1)^2}}{c_1}$$

$$\text{iso}_2 : c_1 = \phi \frac{(1+c_2)^2}{(1+c_1)^2 + (1+c_2)^2} \Leftrightarrow c_1 = \frac{-c_2 + \sqrt{(\phi - c_2)c_2(1+c_2)^2}}{c_2}$$

La forme de ces fonctions est assez difficile à comprendre analytiquement (monotonie, convexité/concavité, etc.), essayez si vous voulez vous entraîner et réviser vos cours de math du Bac. Mais on peut assez facilement tracer ces fonctions avec un logiciel (par exemple **R**), ce que j'ai fait dans la Figure 4.13. Le graphe (b) montre l'image des isoclines pour  $\phi = 1$  : il y a un seul équilibre et les flèches indiquent qu'il est globalement attractif (les fourmis vont donc utiliser les deux branches de façon symétrique). Le graphe (c) montre la même image pour  $\phi = 3$  : on voit maintenant trois équilibres et les flèches indiquent que celui d'utilisation symétrique des deux branches est devenu un point selle (donc instable) tandis que les deux autres équilibres (utilisation asymétrique des deux branches) semblent être stable et le système va converger vers l'un ou l'autre en fonction des conditions initiales. Dans notre système le choix aléatoire des 2 à 3 premières fourmis va être décisif. Mais est-ce qu'on peut être sûr de nos interprétations ? Il faudrait regarder ces graphes pour de nombreuses valeurs de  $\phi$  et encore on ne pourrait pas être sûr à 100% d'avoir découvert toutes les dynamiques possibles.

Passons donc à une analyse mathématique. La première étape est de trouver les équilibres, c'est-à-dire tous les points tels que  $dc_1/dt = dc_2/dt = 0$  simultanément. Ceci nous donne les équations

$$\begin{aligned} c_1 &= \phi \frac{(1+c_1)^2}{(1+c_1)^2 + (1+c_2)^2} \\ c_2 &= \phi \frac{(1+c_2)^2}{(1+c_1)^2 + (1+c_2)^2} \\ c_1 + c_2 &= \phi \Leftrightarrow c_2 = \phi - c_1 \end{aligned}$$

Calculons le rapport des deux premières équations et faisons disparaître  $c_2$  par la troisième équation,

$$\frac{c_1}{c_2} = \frac{(1+c_1)^2}{(1+c_2)^2} \xrightarrow{c_2 = \phi - c_1} c_1(1+\phi-c_1)^2 = (1+c_1)^2(\phi-c_1).$$

Il faut maintenant trouver tous les  $c_1$  pour lesquelles cette équation est vraie. C'est un polynôme du troisième degré dont vous avez sûrement oublié la formule pour calculer les zéros. Mais on peut s'en passer : on devine intuitivement que le choix symétrique,  $(c_1, c_2) = (\phi/2, \phi/2)$ , est un premier équilibre du système (4.19). On peut donc essayer de sortir le facteur  $(c_1 - \phi/2)$  de l'équation ci-dessus,

$$\begin{aligned} c_1(1+\phi-c_1)^2 - (1+c_1)^2(\phi-c_1) &= 0 \\ \Leftrightarrow 2(c_1 - \frac{\phi}{2})(c_1^2 - \phi c_1 + 1) &= 0 \end{aligned}$$

(vous pouvez le vérifier avec un peu de manipulation algébrique, cela remplira une demi-page A4). Ok, maintenant on peut trouver tous les équilibres :

- le premier est  $(c_1^*, c_2^*) = (\phi/2, \phi/2)$ , et il existe toujours ;
- les autres équilibres correspondent aux solution de

$$(c_1^2 - \phi c_1 + 1) = 0 \Leftrightarrow c_1^* = \frac{\phi \pm \sqrt{\phi^2 - 4}}{2}, c_2^* = \phi - c_1^*$$

qui existe si  $\phi \geq 2$ . Ce cas correspond aux isoclines de la Figure 4.13(c), tandis que le cas  $\phi < 2$  correspond à la Figure 4.13(b).

Cette analyse nous permet déjà de tracer les équilibres en fonction de  $\phi$  dans la Figure 4.14(b), il ne nous manque que l'information sous quelles conditions ces équilibres sont stables ou instables.

Pour appliquer la méthode décrite ci-dessus à ce nouveau système (4.19) on va noter  $dc_1/dt =: g_1(c_1, c_2)$  et  $dc_2/dt =: g_2(c_1, c_2)$  et on va développer autour un équilibre  $(c_1^*, c_2^*)$ , ce qui nous donne

$$\begin{pmatrix} \frac{dc_1}{dt} \\ \frac{dc_2}{dt} \end{pmatrix} \approx \underbrace{\begin{pmatrix} g_1(c_1^*, c_2^*) \\ g_2(c_1^*, c_2^*) \end{pmatrix}}_{=0} + \underbrace{\begin{pmatrix} \frac{dg_1}{dc_1}(c_1^*, c_2^*) & \frac{dg_1}{dc_2}(c_1^*, c_2^*) \\ \frac{dg_2}{dc_1}(c_1^*, c_2^*) & \frac{dg_2}{dc_2}(c_1^*, c_2^*) \end{pmatrix}}_{=A} \begin{pmatrix} c_1 - c_1^* \\ c_2 - c_2^* \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix} - \underbrace{\begin{pmatrix} A c_1^* \\ A c_2^* \end{pmatrix}}_b$$

Mettons-nous au calcul de  $A$ . N'essayez pas de le faire à la main, de nos jours on se sert pour ce type de calcul de logiciels tel que Maxima, Mathematica ou Maple. Calculons d'abord les dérivées

$$\begin{pmatrix} \frac{dg_1}{dc_1} & \frac{dg_1}{dc_2} \\ \frac{dg_2}{dc_1} & \frac{dg_2}{dc_2} \end{pmatrix}$$

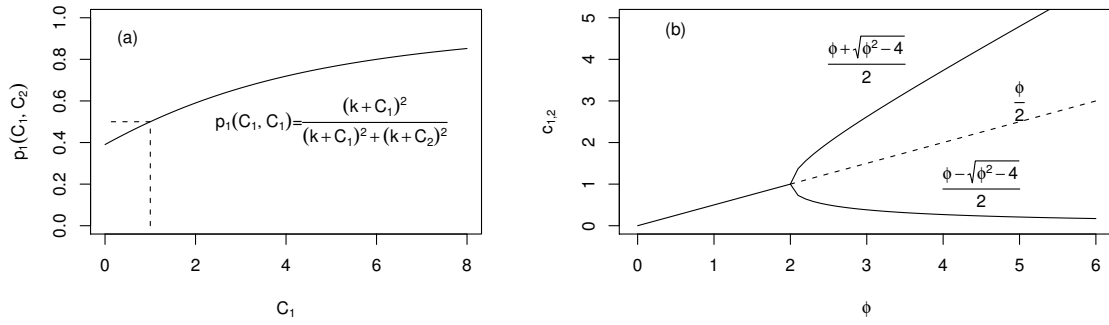


FIGURE 4.14 – (a) La probabilité de choisir entre deux branches 1 et 2 (4.17) en fonction de la concentration de phéromone sur la branche 1 ( $C_1$ );  $C_2 = 1$  est fixé,  $k = 4$ . (b) Le diagramme de bifurcation du système (4.19) du choix de branches en fonction du flux  $\phi$ . Pour  $\phi < 2$  les deux branches sont utilisées de la même façon (correspondant à la Fig. 4.13(b)), à  $\phi = 2$  il y a une bifurcation au-dessus de laquelle une branche est plus utilisée que l'autre (choix ou brisure de symétrie, correspondant à la Fig. 4.13). Les lignes continues représentent des équilibres localement stables, les lignes en tirets les équilibres instables.

$$= \begin{pmatrix} -1 - \frac{2(1+c_1)^3\phi}{((1+c_1)^2+(1+c_2)^2)^2} + \frac{2(1+c_1)\phi}{(1+c_1)^2+(1+c_2)^2} & -\frac{2(1+c_1)^2(1+c_2)\phi}{((1+c_1)^2+(1+c_2)^2)^2} \\ -\frac{2(1+c_1)(1+c_2)^2\phi}{((1+c_1)^2+(1+c_2)^2)^2} & -1 - \frac{2(1+c_2)^3\phi}{((1+c_1)^2+(1+c_2)^2)^2} + \frac{2(1+c_2)\phi}{(1+c_1)^2+(1+c_2)^2} \end{pmatrix}$$

Pour l'équilibre  $(c_1^*, c_2^*) = (\phi/2, \phi/2)$  on obtient la Jacobienne

$$\begin{pmatrix} \frac{dg_1}{dc_1} & \frac{dg_1}{dc_2} \\ \frac{dg_2}{dc_1} & \frac{dg_2}{dc_2} \end{pmatrix} (\phi/2, \phi/2) = \frac{1}{\phi+2} \begin{pmatrix} -2 & -\phi \\ -\phi & -2 \end{pmatrix}$$

qui a les valeurs propres  $\lambda_1 = -1$  et  $\lambda_2 = \frac{\phi-2}{\phi+2}$ . Cet équilibre (symétrique) est donc localement stable si  $\phi - 2 < 0 \Leftrightarrow \phi < 2$ . Ceci est indiqué dans la Figure 4.14(b) par la ligne  $c_{1,2} = \phi/2$  qui est continue pour  $\phi < 2$  et en tirets pour  $\phi \geq 2$ . Cette stabilité est même globale, comme on peut le voir sur le graphe des isoclines (Figure 4.13(b)).

Pour l'équilibre asymétrique  $(c_1^*, c_2^*) = (\frac{\phi - \sqrt{\phi^2 - 4}}{2}, \frac{\phi + \sqrt{\phi^2 - 4}}{2})$  on obtient la Jacobienne

$$\begin{pmatrix} \frac{dg_1}{dc_1} & \frac{dg_1}{dc_2} \\ \frac{dg_2}{dc_1} & \frac{dg_2}{dc_2} \end{pmatrix} (c_1^*, c_2^*) = \frac{1}{\phi(\phi+2)} \begin{pmatrix} 2 - \phi - \phi^2 + \sqrt{\phi^2 - 4} & -2 - \phi + \sqrt{\phi^2 - 4} \\ -2 - \phi - \sqrt{\phi^2 - 4} & -2 + \phi + \phi^2 + \sqrt{\phi^2 - 4} \end{pmatrix}$$

qui a les valeurs propres  $\lambda_1 = -1$  et  $\lambda_2 = \frac{2-\phi}{\phi}$ . Cet équilibre est donc stable si  $\phi > 2$ . On obtient exactement le même résultat pour l'autre équilibre asymétrique. Ce résultat correspond aux lignes continues de ces équilibres pour  $\phi > 2$  dans la Figure 4.14(b). Comme les deux équilibres asymétriques sont stables pour  $\phi > 2$  il ne peut que s'agir d'une stabilité locale. Selon les conditions initiales (cà savoir selon le choix aléatoire des quelques premières fourmis qui passent sur la branche en Y) le système va converger vers l'un ou vers l'autre (à comparer à la Fig 4.13(c)). Comme le choix d'une branche est probabiliste il peut même arriver que le système tend d'abord vers un équilibre mais converge finalement vers l'autre.

Remarque : le calcul algébrique ci-dessus est assez fastidieux et prend beaucoup de temps si on le fait à la main sans logiciel. Mais il existe des simplifications tel que le critère de Routh-Hurwitz mentionné dans le premier exemple (voir aussi Edelstein-Keshet 1988) qui permettent de procéder à la main.

## Pour aller plus loin

Pour un bon livre de référence (mais un peu ennuyeux à lire) concernant les outils mathématiques de base dont on s'est servi dans ce chapitre je vous renvoie à Bertrandias & Bertrandias (1997). Sinon, un

excellent ouvrage est Edelstein-Keshet (1988), très didactique et méthodologique et couvrant beaucoup d'outils. Malheureusement il est bourré de fautes de frappe, mais prenez cela comme un défi de les découvrir. Un ouvrage moins complet (mais en français) serait Pavé (1994).

Tout système d'équations différentielles

$$\frac{d}{dt}\mathbf{x}(t) = f(\mathbf{x}(t), t), \mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}^n, \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$$

qui n'est pas une EDOLIN (voir encadré 4.8) est une EDO non-linéaire. Pour comprendre le comportement dynamique de ces systèmes on a recours à plusieurs méthodes :

- Essayer de trouver une solution analytique, par exemple par la méthode de la séparation de la variable. Ceci n'est possible que dans le cas d'une seule variable d'état, si on peut écrire  $f(x, t) = g(x)h(t)$ , et si on arrive à résoudre les intégrales

$$\int_{x_0}^{x(\tau)} \frac{dx}{g(x)} = \int_0^\tau h(t)dt.$$

- Faire une analyse graphique par la méthode des isoclines où on détermine pour chaque point dans l'espace de phase les signes des variations des variables d'état pour identifier à partir de cette information les équilibres et les trajectoires du système. Cette méthode n'est praticable que dans le cas d'une ou de deux variables d'états (avec trois variables d'état c'est encore faisable mais c'est déjà très compliqué), et elle ne donne qu'une idée qualitative des dynamiques. Par contre, elle permet de voir ces dynamiques immédiatement pour toutes les conditions initiales, et même l'influence de la valeur des paramètres sur ces dynamiques qualitatives est relativement facile à étudier.
- Si l'analyse par isocline ne permet pas de conclure sur la stabilité de chaque équilibre on peut faire une analyse de stabilité locale en approximant l'EDO non-linéaire localement (autour d'un équilibre) par une EDO linéaire et en procédant comme pour celle-là (encadré 4.8, l'équilibre est localement stable si la partie réelle de toutes les valeurs propres de la Jacobienne est strictement inférieure à 0).
- Faire des simulations numériques pour des valeurs précises des paramètres et des conditions initiales. Cela permet d'étudier l'évolution quantitative des variables d'état, mais pour chaque nouvelle valeur d'un paramètre ou d'une condition initiale il faut refaire la simulation.
- Une analyse de stabilité locale permet d'établir l'attractivité locale d'un équilibre en toute généralité en fonction des valeurs des paramètres et sans faire des simulations numériques. Cette analyse passe par le calcul algébrique des valeurs propres d'une matrice et risque donc de devenir très vite assez compliquée. La méthode de Routh-Hurwitz permet une simplification de ces calculs.
- Une non-dimensionalisation préalable du système permet de simplifier considérables les expressions algébriques

FIGURE 4.15 – Résumé : équations différentielles non-linéaires et leur étude.

## Chapitre 5

# La nature stochastique du comportement : comment l'analyser

« La modélisation, ce n'est pas les mathématiques » Richard Fournier
---

Jusqu'à présent on a principalement parlé de modèles déterministes qui ne donnent une description raisonnable des dynamiques du vivant que si le nombre d'individus ou de molécules impliqués est grand. Cependant, souvent l'objet d'étude est un seul animal et il est évident que le comportement d'un seul animal n'est pas du tout déterministe. C'est plutôt une succession d'actes A, B, C, etc. caractérisés par leurs durées (qui peut être constante ou tirée aléatoirement d'une distribution telle que la distribution exponentielle, voir par exemple la Figure 1.1) et les probabilités de passer d'un acte A à un acte B. Aussi bien la distribution des durées comme les probabilités de changement d'un acte à l'autre peuvent être influencées par l'environnement et par l'état physiologique/motivationnel de l'individu. Cependant, on va traiter dans la suite les cas dans lesquels ces distributions et probabilités ne changent pas au cours du temps. Cela nous permettra d'introduire les notions de base de la nature stochastique du comportement. Les modèles et techniques qui en résultent représentent d'une certaine façon des modèles nuls contre lesquels on teste le comportement observé. Si on peut valider le modèle employé, tant mieux, c'est-à-dire qu'on a trouvé une description parcimonieuse du comportement étudié. Sinon, l'analyse nous permettra d'identifier lesquels des traits étudiés sont modifiés au cours du temps et peut-être même d'identifier les facteurs qui les modifient.

### 5.1 Introduction : la sortie des fourmis du nid revisitée

Reprenons notre exemple de fourmis qui sortent du nid. Au début on a  $N_0$  fourmis dans le nid et on note par  $N(t)$  le nombre de fourmis qui sont encore au nid au temps  $t$ . Une première hypothèse qui vient à l'esprit serait que le nombre de sorties par unité de temps est proportionnel au nombre de fourmis encore au nid. Comment peut-on modéliser cette sortie ? Entre le temps  $t$  et  $t + \Delta t$  le nombre de fourmis va diminuer de  $kN(t)\Delta t$  (où  $k$  est notre constante de proportionnalité, voir Figure 5.1(a)). On se place ici à une échelle de temps tel que  $N(t) \approx N(t + \Delta t)$ . En équation cela donne

$$\begin{aligned} N(t + \Delta t) - N(t) &= -kN(t)\Delta t \\ \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} &= -kN(t) \\ \stackrel{\Delta t \rightarrow 0}{\iff} \frac{dN}{dt} &= -kN \end{aligned}$$

qui est la traduction formelle de notre hypothèse et qui a comme solution (voir (3.2))

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

Mais si je fais une expérience avec 10 fourmis, les courbes observées ont une toute autre allure, voir Figure 5.2(a). Est-ce que notre traduction formelle n'est pas bonne ? En fait, pour un nombre infini de fourmis le modèle serait exact (ce qu'on voit dans la Figure 5.2(b) avec 1000 fourmis où il n'y

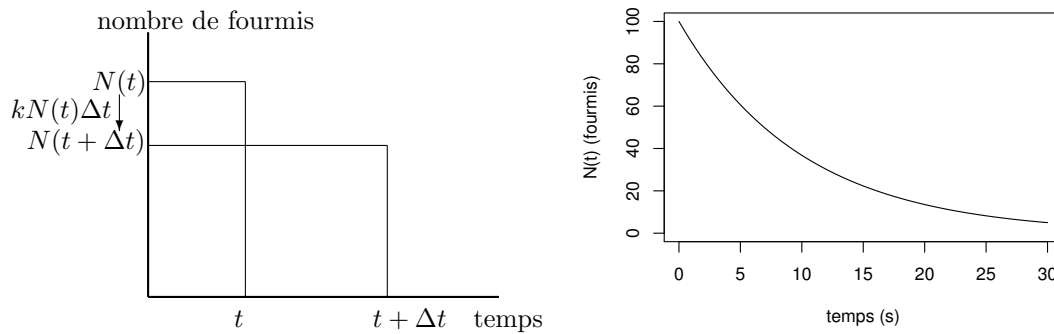


FIGURE 5.1 – La sortie des fourmis du nid. (a) Evolution entre  $t$  et  $t + \Delta t$ . (b) Traduction formelle : la décroissance exponentielle avec un  $N_0 = 100$  et  $k = 0.1$ .

a quasiment pas de différence entre expérience et modèle). Mais même pour l'expérience à 10 fourmis notre modèle n'est pas à jeter,

- le modèle peut servir comme référence,
- le modèle représente la tendance moyenne si on faisait beaucoup de répliques de l'expérience avec 10 fourmis (voir Fig 4.3).

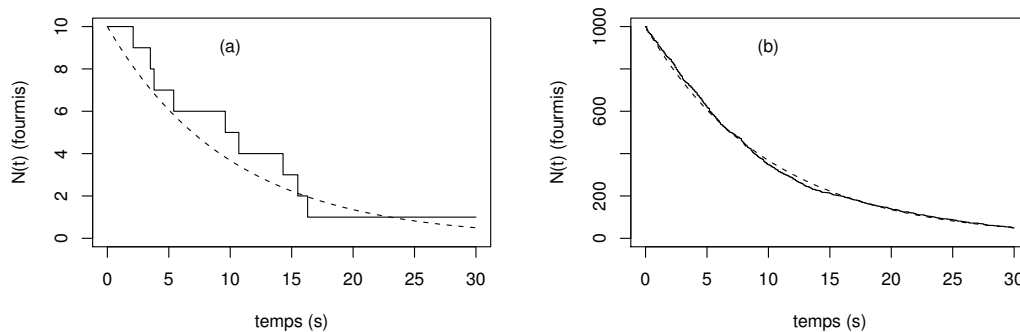


FIGURE 5.2 – Une “vraie” expérience avec 10 fourmis (a) et 1000 fourmis (b). La ligne en pointillée est la prédiction théorique avec  $k = 0.1$  mesuré expérimentalement.

Toutes les grandeurs qu'on observe dans la nature sont des grandeurs statistiques<sup>1</sup> (ici c'est la « pensée » statistique du comportement de l'animal), et la question se pose comment modéliser ces comportements statistiques. En physique, si on se place à une certaine échelle d'observation, un processus statistique peut quasiment être déterministe : si on lâche une bille de 1 kg, le temps de chute se calcule de façon déterministe malgré les zillions de rencontres statistiques entre la bille et les molécules de l'air, c'est un processus déterministe et l'unique incertitude pourrait être une incertitude de mesure. En biologie le phénomène reste souvent statistique, auquel s'ajoute encore un environnement lui aussi statistique. Modéliser ces comportements comme des processus statistiques devient donc incontournable. Mais on a l'avantage de pouvoir observer directement les individus (ce qui est beaucoup plus difficile en physique avec les particules).

1. Jusqu'à présent j'avais utilisé le mot « stochastique » pour ce type de processus (pour le distinguer des statistiques descriptives ou inférentielles traitées ailleurs), mais dans ce chapitre nous nous servirons des outils de la mécanique statistique, considérez donc le terme statistique synonyme de stochastique.

## 5.2 Grandeurs observables et variables aléatoires

Regardons deux observables sur l'expérience de fourmis sortant du nid

- $A_1 = N(t)$  : le nombre de fourmis dans le nid au temps  $t$ ,
- $A_2 =$  temps de sortie de la 10ème fourmi.

Ce sont deux observables statistiques, des **variables aléatoires**.

Une variable aléatoire (VA) se définit par : 1) son espace de définition et 2) les probabilités d'occurrence de chacune des valeurs possibles. On distingue deux types de VA, les VA discrètes (telle que  $A_1$ ) et des VA continues (telle que  $A_2$ ). Pour  $A_1$  l'espace de définition  $\mathcal{D} = \{0, 1, 2, \dots, N_0\}$  est discret et on parle de la probabilité d'observer l'évènement  $a \in \mathcal{D}$ . Pour  $A_2$  cet espace est  $\mathcal{D} = \mathbb{R}^+$  (c'est-à-dire tous les chiffres réels positifs ou nul), donc continu, et on parle d'une densité de probabilité.

Pourquoi est-ce qu'on fait cette différence entre discret et continu ? La probabilité que  $N(10) = 3$  est chiffrable, tandis que parler de la probabilité que le temps de la 10ème sortie soit exactement 1.31s n'a pas de sens, cette probabilité serait 0 (on peut faire une analogie avec la densité d'une substance dans  $1 \text{ m}^3$ ,  $1 \text{ cm}^3$  ou  $1 \text{ mm}^3$ , mais il n'y a pas de densité dans un point). Pour une VA continue on peut seulement parler de la probabilité qu'elle soit dans un intervalle, par exemple  $A_2 \in (10, 10.5)$ . Pour une VA discrète on note  $P(n)$ ,  $n \in \mathcal{D}$  la probabilité que l'évènement  $n$  arrive, et on a  $\sum_{n \in \mathcal{D}} P(n) = 1$ . Pour une VA continue on appelle  $p(x)$ ,  $x \in \mathcal{D}$  la densité de probabilité et on a  $\int_{x \in \mathcal{D}} p(x) dx = 1$ . La probabilité que cette VA soit dans l'intervalle  $(x_1, x_2)$  se calcule par une intégrale,  $\int_{x_1}^{x_2} p(x) dx$ . Ces deux cas de figures sont illustrés dans la Figure 5.3.

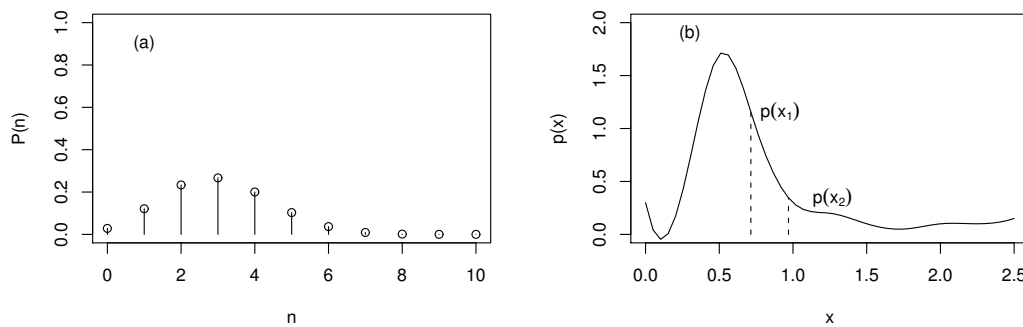


FIGURE 5.3 – (a) Probabilités des évènements d'une VA discrète, ces probabilités étant toutes  $< 1$  et la somme étant 1. (b) Densité de probabilités d'une VA continue, la probabilité que cette VA soit dans l'intervalle  $(x_1, x_2)$  est  $\int_{x_1}^{x_2} p(x) dx$ ,  $\int_{\mathcal{D}} p(x) dx = 1$ , et on a  $p(x) \in [0, \infty)$  (le crochet '[' veut dire que 0 est inclus dans l'intervalle).

Quand on pense des expériences, on pense des observables qui sont toujours des VA :  $A$ . Faire une expérience  $n$  fois nous donnera les  $n$  réalisations  $(a_1, a_2, \dots, a_n)$  de la VA  $A$ . Ce  $A$  est la traduction formelle de mon modèle, et les  $n$  réalisations nous apprennent quelques chose sur  $A$  (mais pas tout). Par exemple, si les  $n$  observations sont indépendantes, la moyenne arithmétique

$$\bar{a} = \sum_{i=1}^n a_i / n$$

est un estimateur de l'espérance  $E(A)$  de cette VA

$$\begin{aligned} \text{VA discrète :} & \quad E(A) = \sum_{n \in \mathcal{D}} n P(n) \\ \text{VA continue :} & \quad E(A) = \int_{x \in \mathcal{D}} x p(x) dx \end{aligned}$$

Ces  $n$  évènements nous laissent aussi estimer la variance  $\sigma^2(A)$  de notre VA<sup>2</sup>,

$$s^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(a_i - \bar{a})^2}{n} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n a_i^2 - \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n a_i\right)^2$$

qui a la valeur théorique

$$\begin{aligned} \text{VA discrète :} \quad & \sigma^2(A) = \sum_{n \in \mathcal{D}} (n - E(A))^2 P(n) \\ \text{VA continue :} \quad & \sigma^2(A) = \int_{x \in \mathcal{D}} (x - E(A))^2 p(x) dx = E(A^2) - (E(A))^2 \end{aligned}$$

### 5.3 Modèle statistique

Un modèle statistique est simplement la caractérisation complète de la VA correspondant à une observable, ce qui implique

- donner le domaine de définition  $\mathcal{D}$
- fixer les probabilités (ou densités de probabilités) des évènements

Exemples :

- $A_1$  : On a  $\mathcal{D} = \{0, 1, \dots, N_0\}$  et les  $P(i)$  sont des chiffres réels tels que  $P(i) \in [0, 1] \forall i$  et  $\sum_{i \in \mathcal{D}} P(i) = 1$ ,
- $A_2$  : on a  $\mathcal{D} = \mathbb{R}^+$  et la fonction  $p(x)$  est à définir telle que  $p(x) \geq 0 \forall x$  et  $\int_{\mathcal{D}} p(x) dx = 1$ .

#### 5.3.1 Exemple d'un modèle statistique de comportement

Prenons comme exemple une fourmi qui se trouve dans une boîte de Pétri avec un trou de sortie. Soit  $T$  le temps de sortie, notre VA. Partons d'une hypothèse qui représente la pierre de voûte (ou point de départ dans les réflexions) dans le comportement : la fourmi n'utilise pas sa mémoire pour sortir de la boîte, c'est-à-dire le fait d'y être depuis 1s, 10s ou 100s ne change en rien son comportement de sortie.  $T$  est donc une VA continue, elle est définie sur  $\mathcal{D} = [0, \infty)$  et elle a une densité de probabilité  $p_T(t)$ ,  $t \in \mathcal{D}$ . Quelle est la forme de ce  $p_T(t)$  ?

On va noter  $\mathcal{P}(t)$  la probabilité d'être encore dans la boîte au temps  $t$ . D'une façon générale, on a  $\mathcal{P}(t_1 + t_2) = \mathcal{P}(t_1) \times \{\text{probabilité de rester encore le temps } t_2 \text{ sachant que j'y étais déjà au temps } t_1\}$ . Si effectivement le temps de sortie est un processus sans mémoire comme décrit ci-dessus on a la relation fondamentale

$$\mathcal{P}(t_1 + t_2) = \mathcal{P}(t_1)\mathcal{P}(t_2) \quad \forall t_1, t_2.$$

L'unique fonction qui a cette propriété est l'exponentielle (c'est un résultat mathématique fondamental). Que la sortie de la fourmi de la boîte soit un processus sans mémoire implique donc que  $\mathcal{P}(t) = \alpha \exp(\beta t)$ . Par définition de  $\mathcal{P}(t)$  on a d'ailleurs  $\mathcal{P}(0) = 1$ , donc  $\alpha = 1$ . La biologie de notre exemple exige aussi que  $\mathcal{P}(t) < 1 \forall t > 0$ , on a donc  $\beta < 0$ , par exemple  $\beta = -r$  et

$$\mathcal{P}(t) = \exp(-rt). \tag{5.1}$$

$r$  est un taux et a l'unité  $s^{-1}$ , par exemple  $r = 0.2s^{-1}$ . Pour illustrer, cela veut dire que chaque seconde l'animal « tire » un chiffre aléatoire  $\nu$  dans l'intervalle  $(0, 1)$ , si  $\nu < 0.2$  elle sort durant cette seconde, sinon elle reste dans la boîte. Ce « tirage » se répète chaque seconde.

Quel est le lien entre ce  $\mathcal{P}$  et la densité de probabilité  $p_T(t)$  de la VA  $T$  que nous cherchons ?  $\mathcal{P}(t)$  représente la probabilité que la fourmi sorte entre  $t$  et  $\infty$ , donc

$$\mathcal{P}(t) = \int_t^\infty \underbrace{p_T(x)}_{\text{inconnu}} dx = 1 - \underbrace{\int_0^t p_T(x) dx}_{c_T(t)}$$

2. Deux remarques sont à faire sur cette équation. (a) On divise par  $n$  au lieu de  $n-1$  comme vous l'avez appris dans les cours de statistiques, cet estimateur est donc biaisé, mais on le garde ici à cause de la seconde partie de l'équation, qui (b) est la traduction de la définition de la variance,  $\sigma^2(A) = E(A^2) - (E(A))^2$  et qui permettrait dans une simulation de calculer  $\sigma^2(A)$  au fur et à mesure sans garder en mémoire les réalisations  $a_i$ . Pour des  $n$  grands le biais est négligeable et la simplicité de l'équation est une raison de la garder malgré le biais.

$c_T(t)$  est, par définition, la distribution cumulée ou fonction de répartition qui a la propriété  $c'_T(t) = p_T(t)$ . En dérivant l'équation ci-dessus des deux côtés et en utilisant (5.1) on obtient

$$\mathcal{P}'(t) = -c'_T(t) = -p_T(t) = -r \exp(-rt) \iff p_T(t) = r \exp(-rt).$$

Voilà, notre modèle statistique  $T$  est maintenant complet, on connaît son domaine de définition  $\mathcal{D}$  et sa densité de probabilité  $p_T(t)$ .

Connaissant  $p_T(t)$ , la question se pose comment estimer son paramètre  $r$ . Supposons qu'on dispose de  $n$  mesures  $a_i$ ,  $1 \leq i \leq n$ , de temps dans la boîte de Pétri avant de sortir, avec une moyenne empirique  $\bar{a}$ . Cette moyenne empirique est une estimation de l'espérance de  $p_T(t) = r \exp(-rt)$ ,  $E(p_T(t))$ . Cette espérance peut se calculer analytiquement en utilisant l'intégration en partie (p. 67, pour rappel :  $\int_a^b uv' = (uv)|_a^b - \int_a^b u'v$ ) :

$$\begin{aligned} E(p_T(t)) &= \int_0^\infty t p_T(t) dt = r \int_0^\infty \underbrace{t}_u \underbrace{\exp(-rt)}_{v'} dt \\ &= r \left( - \underbrace{t}_u \underbrace{\exp(-rt)}_v \frac{1}{r} \Big|_0^\infty + \int_0^\infty \underbrace{1}_{u'} \underbrace{\exp(-rt)}_v \frac{1}{r} dt \right) \\ &= r \left( -0 + 0 - \frac{1}{r^2} \exp(-rt) \Big|_0^\infty \right) \\ &= r \left( -\frac{1}{r^2} (0 - 1) \right) = \frac{1}{r} \end{aligned}$$

(on s'est servi du fait que  $\lim_{t \rightarrow \infty} t \exp(-rt) = 0$ ). Donc, l'estimation  $\bar{a}$  peut également servir pour estimer  $\bar{r} = \frac{1}{\bar{a}}$  : le taux  $r$  est simplement l'inverse du temps moyen que les fourmis restent dans la boîte avant d'en sortir.

**Remarque :** pour faire une simulation (informatique) d'un tel temps de sortie on tire d'abord un  $b \in (0, 1)$  aléatoire (chaque logiciel fournit une fonction qui donne un chiffre aléatoire qui est distribué uniformément dans l'intervalle  $(0, 1)$ , dans **R** c'est la fonction `runif(1)`). On se sert maintenant de  $b = 1 - c_T(t) = \exp(-rt)$  qui est équivalent à

$$t = -\frac{1}{r} \log(b)$$

( $\log$  est le logarithme népérien).  $t$  est maintenant un chiffre aléatoire distribué selon une exponentielle avec paramètre  $r$ .

On pourrait également avancer dans la simulation par d'un petit pas de temps  $dt$  à la fois et chaque fois tirer un chiffre aléatoire  $c_a \in (0, 1)$  (commencer à  $t = 0$  et incrémenter  $t$  à chaque pas par  $dt$ ) : sachant que la fourmi est encore au nid au temps  $t$ , la probabilité qu'elle ait quitté le nid au temps  $t + dt$  est (d'après l'équation (5.1))  $1 - \mathcal{P}(dt) = 1 - \exp(-r dt)$ , donc si  $c_a < 1 - \exp(-r dt)$  on note que la fourmi est sortie de la boîte à ce moment précis  $t$ , sinon elle y reste et on continue la simulation. Veillons noter que le calcul d'une exponentielle prends sur un ordinateur beaucoup plus de temps qu'une simple multiplication, on remplace donc souvent  $(1 - \exp(-r dt))$  par  $r dt$  qui, selon un développement de Taylor (p. 67), est quasiment identique pour des  $dt$  petits.

## 5.4 Le cas de plusieurs comportements : on revisite les fourmis entre nid, recherche et ravitaillement

Revenons à notre exemple des fourmis entre nid, recherche et ravitaillement (système (4.3) et la Figure 4.2). Quand on l'a modélisé par des EDO linéaires on a implicitement fait l'hypothèse que tous les comportements (quitter le nid, trouver la nourriture, ...) sont des processus sans mémoire. On va maintenant essayer d'écrire un modèle statistique pour ce système et ensuite comparer ses dynamiques à celles des EDO linéaires (Figure 4.3).

Regardons d'abord le cas du nombre de fourmis dans le nid et qui en sortent (sans retour de la recherche ou de la nourriture). Pour ce système on a l'équation continue

$$\frac{dN}{dt} = -r_N N, \quad N(0) = N_0$$

La sortie du nid est exactement le modèle statistique ci-dessus, pour le simuler il suffit de définir un pas de simulation  $dt$  suffisamment petit et de laisser sortir chaque fourmi avec une probabilité  $r_N dt$  durant le temps  $dt$ . On avait trouvé que  $r_N = 0.2 \text{min}^{-1}$ .

Un problème se pose pour le compartiment  $R$  (recherche de nourriture) : il y a deux issues, retourner au nid ( $r_A = 1/30 \text{min}^{-1}$ ) ou trouver la nourriture ( $r_R = 1 \text{min}^{-1}$ ). Cela ne cadre plus avec notre approche statistique ci-dessus. Séparons ce processus en deux parties : 1) quitter le compartiment “recherche” à un taux  $\lambda_R$  et 2) une fois la décision prise de le quitter, avoir une probabilité  $c_{RN}$  de rentrer au nid et  $c_{RM}$  de trouver la nourriture ( $c_{RN} + c_{RM} = 1$ ). Comment peut-on estimer ces trois paramètres ? On a  $r_R = \lambda_R c_{RM}$  et  $r_A = \lambda_R c_{RN}$ , ce qu'on peut résoudre pour trouver

$$\lambda_R = r_R + r_A = 1.0333 \text{min}^{-1}, \quad c_{RM} = \frac{r_R}{r_A + r_R} = 0.9677, \quad c_{RN} = 1 - c_{RM} = 0.0323$$

Finalement, le retour de la nourriture au nid est de nouveau un processus sans mémoire avec une probabilité de  $r_M dt$  ( $r_M = 0.5 \text{min}^{-1}$ ) par unité de temps  $dt$  de rentrer au nid.

On peut formaliser cette approche en définissant pour chaque compartiment ( $N$ ,  $R$  et  $M$ ) un taux de sortie  $\lambda_x$  ( $\lambda_R$  est calculé ci-dessus, et  $\lambda_N = r_N$ ,  $\lambda_M = r_M$ ). Ensuite il nous faut une matrice de transition qui, une fois la décision prise de quitter le compartiment  $x$ , définit les probabilités d'aller vers le compartiment  $y$  ou  $z$ . Cette matrice de transition aura des 0 sur la diagonale et les sommes des lignes seront toujours 1,

$$\mathcal{M}_T = \left( \begin{array}{c|ccc} & N & R & M \\ \hline N & c_{NN} & c_{NR} & c_{NM} \\ R & c_{RN} & c_{RR} & c_{RM} \\ M & c_{MN} & c_{MR} & c_{MM} \end{array} \right) = \left( \begin{array}{c|ccc} & N & R & M \\ \hline N & 0 & 1 & 0 \\ R & 0.0323 & 0 & 0.9677 \\ M & 1 & 0 & 0 \end{array} \right)$$

Du côté algorithmique c'est donc assez simple à simuler, on décide pour chaque fourmi dans le compartiment  $x$  d'une probabilité  $dt \lambda_x$  de quitter le compartiment  $x$  ( $= N, R, M$ ), et si elle le quitte on se sert de la matrice  $\mathcal{M}_T$  pour décider vers quel compartiment elle va. La figure 5.4 montre des réalisations numériques de ce processus statistique et démontre que pour  $dt = 0.01$  on a correspondance parfaite entre la dynamique déterministe (Figure 4.3) et l'espérance du modèle statistique. Notons que le choix de  $dt$  n'est pas arbitraire : un  $dt$  tel que  $dt \lambda_x > 1$  n'a aucun sens, mais en plus les dynamiques moyennes ne devraient pas être sensibles à une variation de  $dt$  d'un facteur 2 ou même 5.

Le fait que les  $\lambda_x$  et la matrice de transition  $\mathcal{M}_T$  ne changent pas avec le temps correspond au fait que c'est un processus sans mémoire. On l'appelle aussi un « Processus de Markov » ou « Chaîne de Markov à temps continu (Haccou & Meelis, 1992) »<sup>3</sup>. On peut introduire des non-linéarités en faisant dépendre ces paramètres du nombre de fourmis dans les différents compartiments à un moment donné, dans ce cas cela resterait un processus sans mémoire.

---

3. La propriété de Markov est (dans le sens stricte du terme) que les changements d'états à un instant donné ne dépendent que des états et conditions actuels, le passé n'a aucune importance (donc, absence de mémoire). Si en plus les paramètres définissant ces changements restent constants au cours du temps on parle d'un processus Markovien homogène.

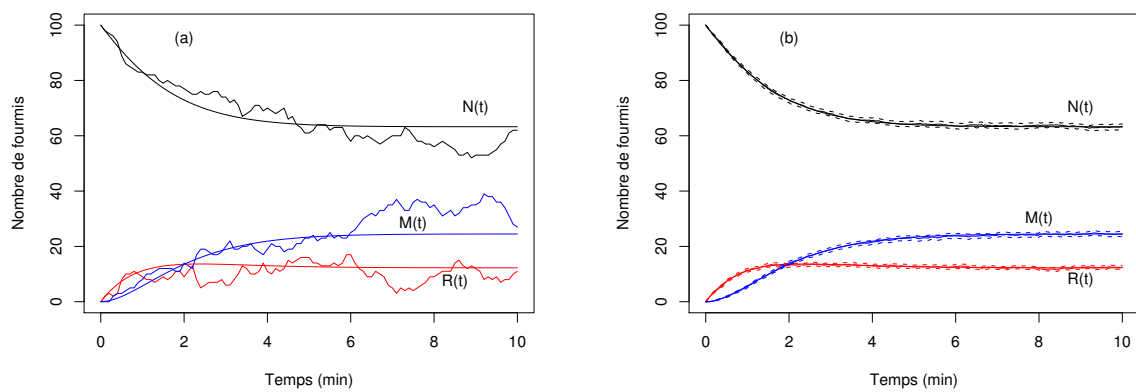


FIGURE 5.4 – (a) Une réalisation informatique du modèle statistique des fourmis entre nid, recherche et ravitaillement ( $dt = 0.1$ ) avec les dynamiques déterministes en comparaison. (b) Une dynamique moyenne sur 100 simulations Monte Carlo ( $dt = 0.01$ ), les lignes en tirets indiquent l'intervalle de confiance à 95% : on voit qu'il n'y a aucune différence entre cette moyenne et le modèle déterministe.



## Chapitre 6

# La modélisation du déplacement dans l'espace

Jusqu'à présent nos modèles n'ont jamais pris en compte la position exacte d'un animal ou d'un processus qu'on décrivait. On a vu une spatialisation approximative dans le modèle à compartiments des fourmis entre nid, recherche et ravitaillement (équations 4.3 et Figure 4.2), en ce sens qu'on a distingué si les fourmis sont dans le nid, à la source de nourriture ou entre les deux. Mais on n'a pas pris en compte la distance entre l'animal et la source de nourriture, il y a une sorte de déplacement instantané vers la source quand la fourmi qui cherche l'a « trouvée ». C'est une approximation qui peut s'avérer trop grossière (une fourmi ne peut commencer à se nourrir que si elle est proche de la nourriture, cela dépend donc de son rayon de perception ; également pour un prédateur qui ne peut manger une proie que s'il peut la percevoir et l'appréhender) et il faut inclure dans la modélisation l'espace où se passent les choses. Cet espace peut être uni-dimensionnel (1D, par exemple une haie longue, une branche qui sert de pont entre nid et source de nourriture ou le potentiel dans l'axone d'un neurone) ou bi-dimensionnel (2D, l'endroit où se trouve une fourmi dans une arène ou la biomasse verte dans un lac plat). Même un espace tri-dimensionnel est possible (un lac profond, un insecte qui vole dans l'air), mais on ne traitera pas ce cas dans ce polycopié.

### 6.1 Modèles Lagrangien et Eulerien

Il y a deux approches principales pour intégrer l'espace dans la modélisation. La première reprend l'idée du chapitre 5 où on considérait chaque fourmi individuellement et on modélisait ses changements d'états durant un temps  $dt$ . C'est en fait un modèle individu centré qu'on appellera par la suite IBM en référence à la terminologie anglo-saxonne (Individual Based Model). L'approche Lagrangienne<sup>1</sup> consiste simplement en un IBM où chaque individu n'est pas simplement caractérisé par son état mais également par sa position dans l'espace (1D ou 2D). Voir par exemple la trajectoire d'une fourmi dans une arène homogène (Figure 6.1(a)) qui est caractérisé à chaque seconde par sa position  $(x, y)$ . Dans une approche Lagrangienne on modélise donc pour chaque individu son déplacement au cours du temps et comment il change d'état en fonction de sa position, de l'environnement local (qui comprend des facteurs physiques tels que la température ou l'humidité, mais également la présence de congénères ou de proies) et de l'environnement global (polarisation, repère visuel à longue distance, ...). L'avantage de ce type de modèle est évident, on peut y intégrer tout ce qu'on sait sur la biologie et le comportement d'un individu, ensuite il suffit de programmer ce modèle et de faire tourner l'ordinateur pour prédire la dynamique d'un tel système. Pour un biologiste c'est le type de modèle le plus intuitif.

Mais l'approche Lagrangienne a aussi ses inconvénients. Le premier est qu'en ajoutant tous ces détails importants dans un logiciel on perd souvent de vue la question initiale qu'on se posait et si on a effectivement besoin de ces détails pour répondre à cette question. Un IBM devient ainsi facilement une usine à gaz<sup>2</sup>. Le second est qu'un IBM n'est d'habitude seulement explorable que par simulation numérique, il n'est pas accessible à une analyse mathématique. Toutes les prédictions

---

1. D'après le mathématicien Joseph-Louis Lagrange (1736-1813) qui s'est proposé de développer « la vraie métaphysique des principes du calcul différentiel et intégral ».

2. Les auteurs de ce type d'usine à gaz sont facilement repérable par leur discours quotidien que leur IBM est « quasiment fini ».

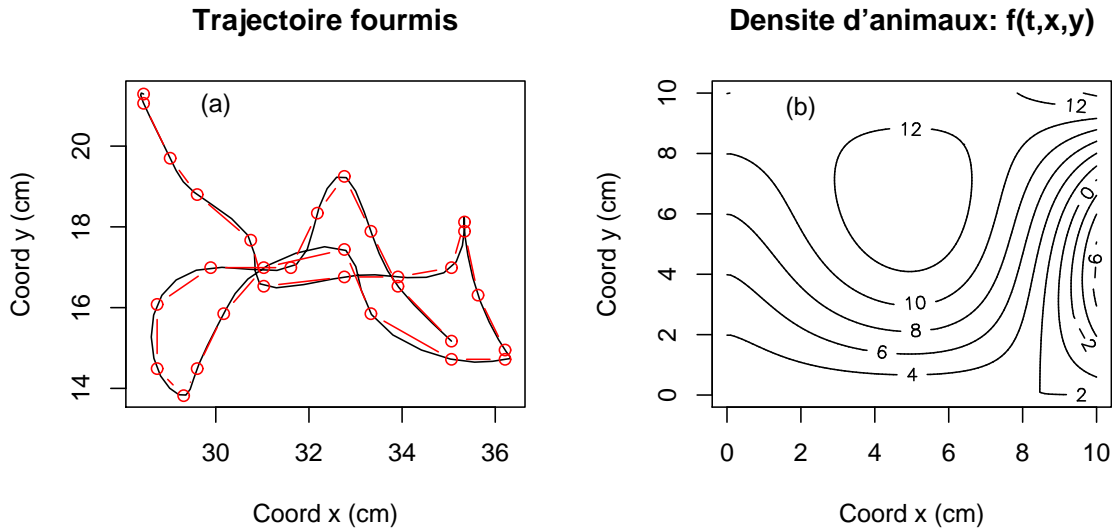


FIGURE 6.1 – (a) Trajectoire d'une fourmi *Messor sanctus* (ligne noire) échantillonnée une fois par seconde (points). (b) Densité de fourmis dans une arène de  $10 \times 10 \text{ cm}^2$ .

dépendent explicitement des valeurs choisies des paramètres biologiques et on ne peut pas généraliser pour d'autres systèmes avec des paramètres similaires. Finalement, si on a beaucoup d'individus dans son système (par exemple des millions de bactéries dans un milieu nutritif) le temps de calcul devient prohibitif.

Une autre approche est beaucoup plus classique et vient des sciences physiques. Cette approche Eulerien (d'après le mathématicien Leonhard Euler, voir page 41) ne regarde pas les individus et leur comportement mais la densité d'individus à un endroit  $(x, y)$  (voir Figure 6.1(b)) et les lois d'interactions à cet endroit entre les variables d'état elles-mêmes et avec l'environnement. Soit par exemple  $f(t, x, y)$  la densité de blattes dans la cave d'un laboratoire. On peut calculer à partir de cette fonction de densité le nombre de blattes dans un quadrant  $(x_1, y_1, x_2, y_2)$  au temps  $t$  simplement par intégration

$$\int_{x_1}^{x_2} \int_{y_1}^{y_2} f(t, x, y) dx dy.$$

L'augmentation de blattes à l'endroit  $(x, y)$  est décrit simplement par la dérivée de  $f(t, x, y)$  par rapport au temps  $t$ . Mais on peut aussi regarder la dérivée de  $f(t, x, y)$  en direction de  $x$ , ce qui représente l'augmentation (ou la diminution) de blattes quand on se déplace en direction de  $x$ . Ceci est nouveau par rapport à nos modèles en forme d'équations différentielles ordinaires (EDO) dans le chapitre 4, il n'y a pas seulement des dérivées par rapport à la variable temporelle  $t$  mais aussi par rapport aux variables spatiales  $x$  et  $y$ . Pour indiquer ce changement on parle de dérivées partielles et on remplace le  $d$  de la dérivée par un  $\partial$  (d rond) :  $\frac{\partial f}{\partial t}, \frac{\partial f}{\partial x}, \frac{\partial f}{\partial y}$ . Voir l'Appendice A.5 pour plus de détails sur les notations et les approximations de ces dérivées.

On voit bien que cette approche Eulerienne demande des outils mathématiques plus sophistiqués et moins intuitifs. En particulier, comment faut-il écrire un modèle dynamique en densité à partir d'observations des comportements individuels ? Mais en revanche cette approche permet des analyses formelles beaucoup plus puissantes des systèmes dynamiques biologiques qu'on étudie et on est moins limité par la puissance de calcul de notre ordinateur. Dans ce chapitre je vais essayer de faire un lien entre comportement individuel (Lagrangien) et description Eulerienne à l'exemple des déplacements dans les espaces 1D et 2D. On y parlera en particulier des marches aléatoires et de la diffusion.

### 6.1.1 L'espace 1D et sa modélisation

Prenons un bourdon idéalisé qui butine sur un alignement de fleurs dans un jardin bien rangé (Figure 6.2). Au temps  $t$  il se déplace avec une probabilité  $\frac{1}{2}$  de distance  $\lambda$  vers la gauche, et de  $\frac{1}{2}$  vers la droite. Au temps  $t + \Delta t$  les mêmes règles s'appliquent, indépendamment de ce qui s'est fait au

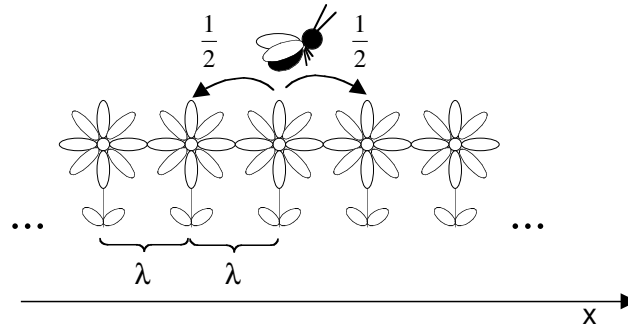


FIGURE 6.2 – Déplacement idéalisé d'un bourdon en train de butiner sur un alignement de fleurs dans un jardin bien rangé. Les fleurs sont espacées de la distance  $\lambda$ . Durant le temps  $dt$  un bourdon qui se trouve actuellement sur une fleur a la probabilité  $\frac{1}{2}$  d'aller sur la fleur voisine à gauche et la même probabilité d'aller sur la fleur à droite.

temps  $t$ . Ce type de déplacement est un cas particulier d'une marche aléatoire, on reviendra là-dessus.

Le but est de calculer la probabilité que le bourdon se trouve sur une fleur particulière à un temps donné, sachant qu'au temps  $t = 0$  il se trouve sur la fleur à l'endroit  $x = 0$  (connaître cette probabilité est en fait équivalent à connaître la distribution d'une population de 1000 bourdons qui se déplacent indépendamment l'un de l'autre, voir plus bas). Soit  $p(t, x)$  la probabilité que le bourdon se trouve au temps  $t$  sur la fleur à la position  $x$ . Quelle est  $p(t + \Delta t, x)$  ?

$$p(t + \Delta t, x) = \frac{1}{2} \underbrace{p(t, x - \lambda)}_A + \frac{1}{2} \underbrace{p(t, x + \lambda)}_B$$

avec  $A$  la probabilité au temps  $t$  pour qu'un bourdon se trouve sur la fleur à gauche et  $B$  celle qu'il a de se trouver à droite. On peut réécrire cette équation pour retrouver l'approximation (A.11),

$$\begin{aligned} p(t + \Delta t, x) - p(t, x) &= \frac{1}{2} [p(t, x + \lambda) - 2p(t, x) + p(t, x - \lambda)] \\ \Leftrightarrow \underbrace{\frac{p(t + \Delta t, x) - p(t, x)}{\Delta t}}_{\approx \frac{\partial p}{\partial t}} &= \frac{\lambda^2}{2\Delta t} \underbrace{\frac{p(t, x + \lambda) - 2p(t, x) + p(t, x - \lambda)}{\lambda^2}}_{\approx \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}} \end{aligned}$$

Définissons  $D = \frac{\lambda^2}{2\Delta t}$ . D'après les équations (A.11, A.12) et si on prend les limites  $\Delta t \rightarrow 0, \lambda \rightarrow 0$  on obtient les équations

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} \quad \text{avec } p = p(t, x) \quad (6.1)$$

Si on a  $n (\gg 1)$  bourdons qui se déplacent simultanément on peut définir la densité  $u(t, x) = np(t, x)$  qui obéit exactement à la même équation

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{\partial}{\partial x} D \frac{\partial u}{\partial x}.$$

Ceci est l'équation de diffusion en 1D et  $D$  est le taux de diffusion (il a pour unité  $\left[\frac{\text{m}^2}{\text{s}}\right]$  et correspond à l'espace parcouru par unité de temps). Comme il y a dans cette équation des dérivées temporelles à côté des dérivées spatiales on parle plus généralement d'équations différentielles partielles.

Qu'est-ce que cela veut dire, « diffusion » ? Le plus simple pour illustrer cette diffusion est de tracer la solution de (6.1) dans le cas où au temps  $t = 0$  on lâche  $n$  bourdons sur la fleur à l'endroit  $x = 0$  (c'est la condition initiale du système). Cette solution est

$$u(t, x) = \frac{n}{2\sqrt{\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}}.$$

La Figure 6.3 trace cette solution pour  $t = 1, 5$  et  $10$  min avec  $D = 1.0 \text{ m}^2/\text{min}$  et  $n = 1000$ . On voit bien le sens de ‘diffusion’, la fonction de la densité de bourdons s’aplatit au fur et à mesure que le temps avance.

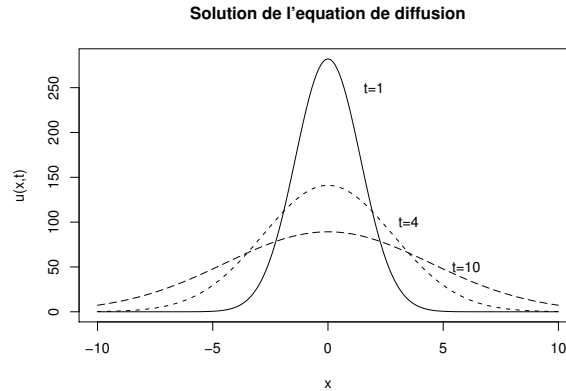


FIGURE 6.3 – Densité de  $n = 1000$  bourdons qui diffusent (équation 6.1) avec  $D = 1.0 \text{ m}^2/\text{min}$ . Au temps  $t = 0$  les 1000 bourdons sont lâchés à  $x = 0$ .

La diffusion est la dispersion de base si les animaux se déplacent aléatoirement dans un milieu homogène (c’est-à-dire sans repères particuliers pour l’animal). On peut ensuite ajouter des termes d’interaction (croissance, reproduction, mortalité). Le premier modèle de ce type est de Skellam (1951) qui ajoute simplement une croissance exponentielle,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \underbrace{ru}_{\text{croissance}}.$$

On appelle cela un modèle du type réacto-diffusif. On s’en sert par exemple pour modéliser les ondes de propagation d’un pathogène ou la formation de patrons réguliers (pelages, coquillages).

Le modèle de déplacement du bourdon avec lequel on a déduit l’équation de diffusion était assez particulier, mais des marches aléatoires bien plus générales mènent d’habitude aussi à cette équation (au moins approximativement et sous certaines contraintes entre comportement individuel et l’espace considéré). Par exemple, si un animal se déplace à vitesse constante  $v$  et fait de temps à autre des demi-tours (avec une distance moyenne  $l$  entre deux demi-tours successifs) cette marche aléatoire est du type « diffusive » et la densité d’individus est bien approximée par l’équation de diffusion (avec  $D = \frac{vl}{2}$ ). Les fourmis *Messor sanctus* qui se déplacent le long du bord d’une arène ronde font exactement ce type de marche aléatoire avec une distribution exponentielle des distances entre deux demi-tours successifs (cela a été vérifié dans le cadre d’une expérience où les fourmis agrégèrent des cadavres dans des petits tas régulièrement espacés, Theraulaz et al. 2002). Dans ce cas particulier l’approximation par l’équation de diffusion est bonne parce que la dimension de l’arène est bien supérieure à  $l$ .

On peut faire ici le lien avec le chapitre 5 : la marche aléatoire n’est rien d’autre qu’un modèle statistique et la diffusion représente le modèle déterministe qui représente la distribution moyenne (sur plusieurs expériences) ou la distribution de beaucoup d’individus qui sont simultanément en déplacement indépendamment l’un de l’autre (c’est-à-dire sans interactions entre les individus).

D’autres équations apparaissent si on change de façon plus fondamentale le déplacement des individus. Ajoutons que le bourdon ait la possibilité de rester un certain temps sur une fleur sans bouger, que la probabilité d’aller à gauche (noté  $p_G$ ) est différente de celle d’aller à droite ( $p_D$ ) et que ces deux probabilités peuvent varier dans l’espace en fonction de la qualité locale de l’environnement. Dans ce cas on obtient une équation plus compliquée dite de « Fokker-Planck »,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}(\beta u) + \frac{\partial^2}{\partial x^2}(\mu u), \quad \beta = \frac{\lambda(p_D - p_G)}{\Delta t}, \quad \mu = \frac{\lambda^2(p_D + p_G)}{2\tau}.$$

Le terme  $\beta$  caractérise l’asymétrie entre gauche et droite et le terme  $\mu$  la motilité (la tendance de ne pas rester sur place).

D'autres biologistes se sont inspirés de la mécanique des fluides et préfèrent travailler avec l'équation de « Fick »

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} D(x) \frac{\partial u}{\partial x}$$

(où  $D(x)$  indique que le coefficient de diffusion peut varier dans l'espace, par exemple dans un environnement hétérogène).

### 6.1.2 L'espace 2D

Dans un espace bi-dimensionnel on trouve exactement les mêmes concepts, mais adaptés au 2D. La marche aléatoire (telle qu'on la voit dans la Figure 6.1(a)) est caractérisé par une suite de déplacements droits et de changements d'orientation de l'individu. A partir de la vitesse des individus et des distributions des trajets droits et des changements d'orientation on peut calculer le coefficient de diffusion  $D$  et on retrouve une équation de diffusion du type Fickien pour la densité  $u = u(t, x, y)$ ,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} (D(x, y) \frac{\partial u}{\partial x}) + \frac{\partial}{\partial y} (D(x, y) \frac{\partial u}{\partial y}) \stackrel{D=D(x,y)}{=} D \left( \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right). \quad (6.2)$$

Comme cette notation devient assez lourde on introduit le signe de Laplace  $\Delta = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$ . Ce signe s'appelle un opérateur qu'on applique à une fonction tel que  $u$  pour obtenir l'équation de diffusion,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\Delta u.$$

On peut aussi se servir des notations introduit dans l'Appendix A.5, notamment le gradient et la divergence. Rappelons que

$$\text{gradu} = \nabla u = \left( \frac{\partial u}{\partial x}, \frac{\partial u}{\partial y} \right), \quad \text{div}g = \nabla \cdot g = \frac{\partial g_1}{\partial x} + \frac{\partial g_2}{\partial y}.$$

On mettant  $g = \nabla u$  on voit rapidement que  $\Delta u = \text{div} \text{gradu} = \nabla \cdot \nabla u$  et on peut réécrire l'équation de diffusion comme

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \text{div}(D(x, y)\text{gradu}) = \nabla \cdot (D(x, y)\nabla u) \stackrel{D=D(x,y)}{=} D \text{div} \text{gradu} = D(\nabla \cdot \nabla u) = D\Delta u.$$

### 6.1.3 Qu'est-ce qui se passe au bord de l'espace ?

Regardons la dynamique de la diffusion dans la Figure 6.3. Si ce graphique représente la diffusion des bourdons dans une serre mince et très longue de 20 m (la coordonnée 0 se trouve au milieu de la serre), qu'est-ce qui se passera quand un bourdon arrive à  $x = -10$  ou à  $x = 10$ ? Tout dépend des bords latéraux de cette serre : des bords ouverts vont laisser le bourdon s'échapper et la serre va se vider lentement de tous ses bourdons; au contraire, des bords fermés vont inciter les bourdons à faire demi-tour et les bourdons vont se disperser dans la serre de façon homogène; enfin, au lieu d'une serre linéaire on peut aussi construire une serre en forme d'un anneau, dans quel cas les bourdons vont circuler comme dans un espace à taille infini.

Dès qu'on regarde le déplacement dans un espace fermé il faut spécifier ce qui se passe au bord : on appelle cela les conditions de bord. Ils sont aussi importantes que les conditions initiales que nous avons vu dans les modèles en équations différentielles ordinaires (p. 18). Dans le cas des bords ouverts (les bourdons s'échappent) on parle des conditions de bords absorbantes, dans le cas de la serre en forme d'anneau il y a des conditions de bords circulaires. Plusieurs autres type de conditions de bord existent, mais ne retenir pour le moment seulement que ces conditions de bords méritent réflexion au même niveau que les conditions initiales.

## 6.2 Comment détecter une marche aléatoire « diffusive » ?

Une question fondamentale pour le biologiste qui veut se servir des modèles de diffusion est de savoir si les déplacement individuels sont effectivement du type « diffusif ». C'est en fait assez simple à vérifier si on dispose de plusieurs trajectoires de ses individus. Pour cela on s'appuie sur un résultat d'A. Einstein trouvé en 1905 et qui fait partie des papiers pour lesquels il a reçu son prix Nobel. Ce

résultat dit que la distance au carré moyenne entre le début de la trajectoire et la position actuelle de l'individu augmente au début de façon quadratique avec le temps (phase ballistique) et devient ensuite une droite. La figure 6.4 illustre cette méthode pour le déplacement de la fourmi *Messor sanctus* dans un espace 2D homogène.

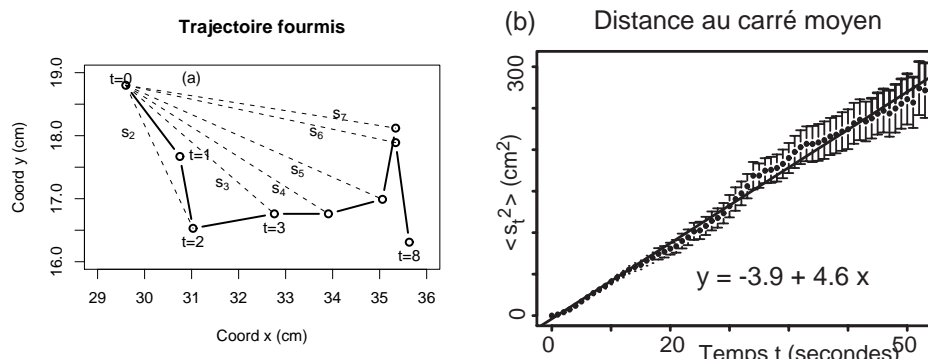


FIGURE 6.4 – La distance au carré moyenne entre début de trajectoire et position au temps  $t$  :  $\langle s_t^2 \rangle$  (le  $\langle \dots \rangle$  indique ‘moyenne’). (a) la ligne continue est la trajectoire et les lignes en pointillé sont les  $s_t$  aux différents  $t$ . (b) La moyenne des  $s_t^2$  calculée sur 30 trajectoires de la fourmi *Messor sanctus*.

Notons que la pente de la droite dans la figure 6.4(b) est quatre fois le coefficient de diffusion  $D$ . Avec une pente de 4.6 on a donc  $D = \frac{4.6}{4} = 1.15 \frac{\text{cm}^2}{\text{s}}$ , c’est-à-dire *M. sanctus* explore environ 1 cm<sup>2</sup> par seconde. La méthode d’Einstein offre donc à la fois la possibilité de vérifier que des trajectoires sont du type « marche aléatoire diffusive » et d’estimer le  $D$  associé.

### 6.3 La diffusion comme moyen de transport

Nous avons vu que la diffusion est une sorte de déplacement de base des particules ou individus dans un environnement homogène. Est-ce qu’il représente un moyen pour transporter du matériel, par exemple l’oxygène dans la cellule ou la nourriture chez les fourmis? Le tableau 6.1 donne les  $D$  de plusieurs « particules » dans des environnements divers. Nous voyons que la diffusion dépend fortement de la taille d’une particule ( $O_2$  diffuse plus vite que le sucre parce qu’il est plus petit) et de l’environnement dans lequel il diffuse ( $O_2$  diffuse beaucoup plus rapidement dans l’air que dans l’eau).

TABLE 6.1 – Les valeurs de  $D$  de plusieurs particules/animaux dans différentes conditions environnementales.

Température	Substance/Animal	$D$ ( $\frac{\text{cm}^2}{\text{s}}$ )
21°C	<i>Messor sanctus</i>	1.15
0°C	$O_2$ dans l’air	$1.78 \cdot 10^{-1}$
20°C	$O_2$ dans l’air	$2.01 \cdot 10^{-1}$
18°C	$O_2$ dans l’eau	$1.98 \cdot 10^{-5}$
25°C	$O_2$ dans l’eau	$2.41 \cdot 10^{-5}$
20°C	sucrose dans l’eau	$4.58 \cdot 10^{-6}$

Connaissant le  $D$  d’une particule dans un environnement précis le résultat d’Einstein permet de calculer le temps moyen que prend cette particule ou un animal pour traverser une certaine distance. La formule dépend de la dimensionnalité  $d$  de l’espace ..., par exemple en 2D le temps moyen pour parcourir une distance  $L$  est donné par

$$\langle t \rangle = \frac{L^2}{4D}.$$

Le tableau 6.2 donne ces temps pour l’exemple d’ $O_2$  dans l’eau à 18°C (dans l’espace 3D). On voit que la diffusion n’est pas très efficace pour transporter de l’oxygène à des distances supérieures à *mm*, notre organisme ne pourrait pas s’alimenter en  $O_2$  simplement par diffusion. Pour les fourmis *M. sanctus* on peut faire le même type de calcul. Cette fourmi récolte des graines souvent à des distances

de plusieurs dizaines de mètres de leur nid. Transporter une graine par diffusion sur une distance de 1 m avec  $D = 1.15 \frac{cm^2}{s}$  prendrait donc

$$\langle t \rangle = \frac{100^2}{4 \cdot 1.15} = 2174 \text{ s.}$$

Pour une distance  $L = 10$  m on atteint déjà des temps astronomiques de  $\langle t \rangle = 60.4$  h. Clairement cette fourmi a intérêt à trouver un autre moyen de transport, par exemple par piste de phéromone.

TABLE 6.2 – Le temps moyen que prend une molécule d’oxygène pour se déplacer par diffusion à une certaine distance dans l’eau (à 18°C).

Distance	Temps	ordre de grandeur
1 $\mu\text{m}$	$10^{-3}$ s	fente synaptique
10 $\mu\text{m}$	0.1 s	cellules
1 mm	15 min	biologiquement peu util
1 cm	25 h	biologiquement peu util
1 m	27 jours	...

## Pour aller vraiment plus loin

Pour un bon livre de référence (mais un peu ennuyeux à lire) concernant les outils mathématiques de base je vous renvoie à Bertrandias & Bertrandias (1997). Sinon, un excellent ouvrage est Edelstein-Keshet (1988), très didactique et méthodologique et couvrant beaucoup d'outils. Malheureusement il est bourré de fautes de frappe. Un ouvrage moins complet (mais en français) serait Pavé (1994).

Je n'ai quasiment pas parlé du lien entre modèle mathématique et données biologiques. Cela appartient à l'analyse statistique. Un très bon ouvrage traitant ce lien est Hilborn & Mangel (1997), qui sait parler au biologiste tout en restant formellement correct. Il donne aussi une bonne introduction à la théorie de l'information et ses applications en sélection de modèles. Pour les questions statistiques de base je vous renvoie à Zar (1999) qui s'adresse directement aux biologistes, aussi bien en langage qu'en exemples traités.

La modélisation du déplacement des animaux dans l'espace est très bien traité dans Turchin (1998) (destiné aux biologistes avec un flair pour le quantitatif) et Murray (2002, 2003) (destinés aux biologistes avec une vraie affinité avec les mathématiques).

On s'est concentré dans ce poly principalement sur les modèles déterministes. Cependant, comme on l'a vu dans les deux derniers chapitres, le comportement animal est plutôt d'une nature stochastique et le modèle déterministe ne décrit que la tendance moyenne. Un bon résumé de l'utilisation de ces approches et modèles stochastiques est fourni par Haccou & Meelis (1992).

Finalement, pour tout ce qui est simulation numérique, Press et al. (1992) donnent les recettes avec des introductions théoriques très compréhensibles.

# Annexe A

## Quelques rappels mathématiques

### A.1 Petit formulaire des mathématiques du Bac

La base de tous les calculs sont les fonctions. Une fonction  $f$  est définie sur un domaine  $D$  et attribue à chaque élément  $x \in D$  exactement une valeur  $f(x)$ ,

$$f : x \longrightarrow f(x) \quad \forall x \in D.$$

Typiquement  $D = \mathbb{N} = \{0, 1, 2, \dots\}$  (par exemple,  $f$  attribue à chaque mouton  $i$  son poids  $f(i)$  et il y a  $1 \leq i \leq m$  moutons) ou  $D = \mathbb{R}^+$  (les nombres réels positifs, par exemple  $f$  attribue à chaque instant  $t$  le potentiel électrique dans un neurone  $f(t)$ ).

#### A.1.1 Les fonctions les plus utilisées

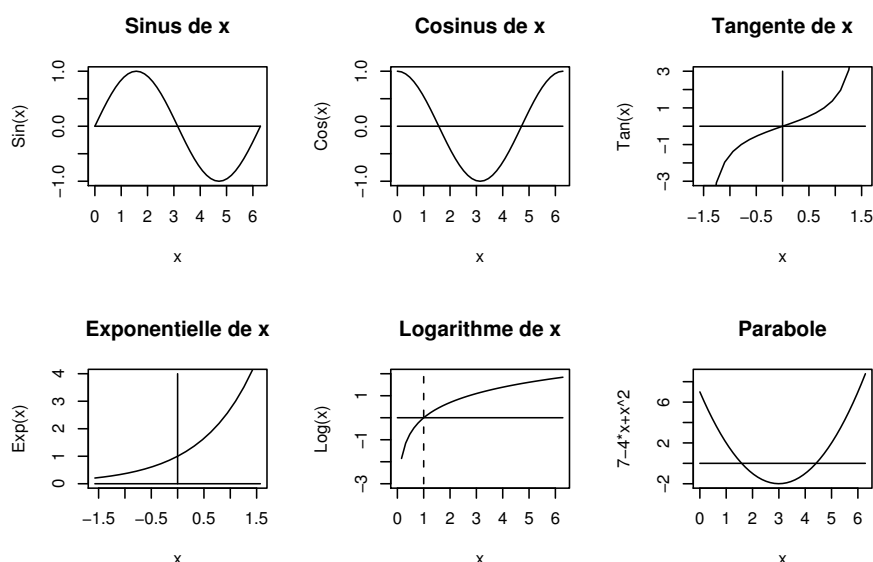


FIGURE A.1 – Les fonctions les plus utilisées.

Les fonctions qu'on rencontrera le plus souvent sont résumées dans la Figure A.1. Il y a les fonctions trigonométriques ( $\sin(x)$ ,  $\cos(x)$ ,  $\log(x)$ ), l'exponentielle  $\exp(x)$ , le logarithme naturel  $\log(x)$  et un polynôme de degré 2. Il existe aussi le logarithme à base 10,  $\log_{10}(x)$ , qui est lié au logarithme naturel par la formule

$$\log_{10}(x) = \frac{\log(x)}{\log(10)}.$$

Dans les fonctions trigonométriques il y a les relations suivantes

$$\begin{aligned}\sin^2(x) + \cos^2(x) &= 1 \\ \tan(x) &= \frac{\sin(x)}{\cos(x)} \\ \sin(x+y) &= \sin(x)\cos(y) + \cos(x)\sin(y) \\ \sin(x-y) &= \sin(x)\cos(y) - \cos(x)\sin(y) \\ \cos(x+y) &= \cos(x)\cos(y) - \sin(x)\sin(y) \\ \cos(x-y) &= \cos(x)\cos(y) + \sin(x)\sin(y) \\ \sin(2x) &= 2\sin(x)\cos(x) \\ \cos(2x) &= \cos^2(x) - \sin^2(x)\end{aligned}$$

et, à ne pas oublier, on a les règles

$$\begin{aligned}\exp(x+y) &= \exp(x)\exp(y) \\ \log(x/y) &= \log(x) - \log(y) \\ \log(x^y) &= y\log(x)\end{aligned}$$

Pour un triangle quelconque (avec les côtés  $a, b, c$  et les angles  $\alpha, \beta, \gamma$  opposés aux côtés) les deux relations suivantes sont fondamentales

$$\begin{aligned}\frac{a}{\sin(\alpha)} &= \frac{b}{\sin(\beta)} = \frac{c}{\sin(\gamma)} \\ a^2 &= b^2 + c^2 - 2bc\cos(\alpha)\end{aligned}$$

Finalement, un polynôme de degré  $n$  a la forme

$$f(x) = a_0 + a_1x + a_2x^2 + \dots + a_nx^n.$$

### A.1.2 La dérivée

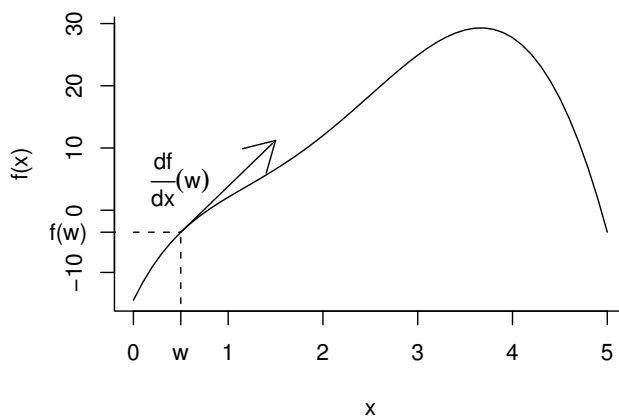


FIGURE A.2 – La dérivée d’une fonction.

La dérivée d’une fonction  $f$  (noté  $\frac{df}{dx}$ ,  $\partial_x f$ ,  $f'$  ou  $\dot{f}$ ) est elle-même une fonction qui attribue à chaque  $w \in D$  une valeur  $\frac{df}{dx}(w)$  (ou  $\partial_x f(w)$ ,  $f'(w)$ ,  $\dot{f}(w)$ )

$$\frac{df}{dx} : w \longrightarrow \frac{df}{dx}(w) \quad \forall w \in D.$$

Géométriquement la dérivée est la pente de la fonction  $f$  au point  $(w, f(w))$  (voir Figure A.2). Formellement, c'est la limite

$$\frac{df}{dx}(w) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(w + \Delta x) - f(w)}{\Delta x}.$$

Cette définition sert souvent à calculer une dérivée, par exemple pour  $f(x) = x^2$  on a

$$\frac{df}{dx}(w) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{(w + \Delta x)^2 - w^2}{\Delta x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{w^2 + 2w\Delta x + \Delta x^2 - w^2}{\Delta x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{2w\Delta x + \Delta x^2}{\Delta x} = 2w$$

Les dérivées les plus communes sont résumées dans le tableau A.1.

$f(x)$	$\dot{f}(x)$	$f(x)$	$\dot{f}(x)$
$ax^n$	$nax^{n-1}$	$\exp(ax)$	$a \exp(ax)$
$\log(x)$	$\frac{1}{x}$	$\sin(x)$	$\cos(x)$
$\cos(x)$	$-\sin(x)$	$\tan(x)$	$\frac{1}{\cos^2(x)}$
$a^{cx}$	$(c \log(a))a^{cx}$	$\sqrt{x}$	$\frac{1}{2\sqrt{x}}$

TABLE A.1 – Les dérivées de quelques fonctions.

Les règles suivantes servent à trouver les dérivées de formules composées

$$\begin{aligned} \frac{d}{dx}(af) &= a \frac{d}{dx}f \Leftrightarrow (af)' = af' \\ \frac{d}{dx}(fg) &= \left(\frac{d}{dx}f\right)g + f\left(\frac{d}{dx}g\right) \Leftrightarrow (fg)' = f'g + fg' \\ \frac{d}{dx}\left(\frac{f}{g}\right) &= \frac{\left(\frac{d}{dx}f\right)g - f\left(\frac{d}{dx}g\right)}{g^2} \Leftrightarrow \left(\frac{f}{g}\right)' = \frac{f'g - fg'}{g^2} \end{aligned}$$

**Les séries de Taylor** On peut dériver une fonction plusieurs fois, par exemple si  $f(x) = e^{ax}$  alors  $f'(x) = ae^{ax}$ ,  $f''(x) = a^2e^{ax}$ ,  $f''' = f^{(3)} = a^3e^{ax}$  etc. On peut se servir de ces dérivées pour approximer une fonction localement par un polynôme, c'est le théorème de Taylor,

$$f(x) = \sum_{k=0}^{k=m} f^{(k)}(x)|_{x=x^*} \frac{(x - x^*)^k}{k!} + O(|x - x^*|)^{m+1} \tag{A.1}$$

Le terme  $f^{(k)}(x)|_{x=x^*}$  veut dire de calculer d'abord la  $k$ -ème dérivée de la fonction  $f(x)$  et de l'évaluer ensuite à  $x = x^*$ . Par exemple,  $\exp^{(3)}(ax)|_{x=0} = (a^3e^{ax})|_{x=0} = a^3$ . L'autre terme bizarre,  $O(|x - x^*|)^{m+1}$ , veut dire que l'approximation est bonne d'un ordre  $m + 1$ , ou en termes non-technique, plus  $m$  est grand, plus l'approximation est bonne. Notons que l'égalité dans l'équation ci-dessus n'est souvent valable que pour des  $|x - x^*| < c$ ,  $c$  étant une constante qui dépend de la fonction à développer.

Développons par exemple l'exponentielle autour  $x^* = 0$ ,

$$\exp(x) \approx 1 + x + \frac{x^2}{2} + \frac{x^3}{6},$$

une approximation qui est assez bonne localement autour 0 (mais pas loin de 0). Souvent on ne développe que pour  $m = 1$  pour approximer par une fonction linéaire,

$$\exp(ax) \approx 1 + ax,$$

ce dont on s'est servi pour l'analyse de stabilité locale dans la section 4.4.5.

### A.1.3 L'intégrale

On dit qu'une fonction  $F$  est une primitive de  $f$  si  $F' = f$ . Il peut y avoir plusieurs primitives de la même fonction  $f$ , mais pour deux primitives  $F_1$  et  $F_2$  on trouve toujours un  $c \in \mathbb{R}$  tel que  $F_1 = F_2 + c$ . Donc, si  $F$  est une primitive de  $f$ , l'ensemble de toutes les primitives de  $f$  est donné par toutes les fonctions  $F + c$  avec  $c \in \mathbb{R}$ . Les primitives des fonctions courantes sont données dans les tableaux A.1 (en lisant de droite à gauche) et A.2.

$\int k dx = kx$	$\int \exp(cx) dx = \frac{1}{c} \exp(cx)$
$\int x^s dx = \frac{1}{s+1} x^{s+1}$	$\int \log( x ) dx = x(\log( x ) - 1)$
$\int \tan(x) dx = -\log( \cos(x) )$	$\int a^{cx} = \frac{1}{c \log(a)} a^{cx}$

TABLE A.2 – Les primitives de quelques fonctions.

Il existe aussi l'intégrale entre les bornes  $a$  et  $b$  ( $a, b \in D$ ),

$$\int_a^b f(x) dx.$$

On peut l'interpréter comme une fonction qui donne à chaque valeur  $b \in D$  (et  $a \in D$  fixe) une valeur  $\int_a^b f(x) dx \in \mathbb{R}$ ,

$$\int_a^b f : b \longrightarrow \int_a^b f(x) dx \in \mathbb{R}$$

qui correspond à la surface sous la courbe définie par  $f$ . On a les règles suivantes

$$\begin{aligned} \int_a^b f(x) dx &= F|_a^b = F(b) - F(a) \\ \int_a^b [f(x) + g(x)] dx &= \int_a^b f(x) + \int_a^b g(x) \\ \int_a^b cf(x) dx &= c \int_a^b f(x) dx \\ \int_a^b f'(x)g(x) dx &= [f(x)g(x)]|_a^b - \int_a^b f(x)g'(x) dx \\ \int_a^b f[u(x)]u'(x) dx &= \int_{u(a)}^{u(b)} f(z) dz, \quad \text{avec } u(x) = z \end{aligned}$$

## A.2 Le calcul matriciel

### A.2.1 Les souris et la matrice

Un thésard fait une expérience sur la dynamique d'une population de souris en conditions naturelles. Il lâche 150 individus dans une enceinte et compte tous les ans combien de ces individus sont encore en vie et combien de descendants ils ont produits (on appelle ça suivre une cohorte). Les résultats sont résumés dans le tableau ci-dessous.

âge	individus	survie par âge	fécondité
1	150	0.5	0.0
2	75	0.4	1.5
3	30	0.0	2.0
4	0		

A la base de ces données, il aimerait construire un modèle de la dynamique de ses souris pour prédire leurs dynamiques. Constatant qu'aucune souris n'a vécu jusqu'à l'âge de 4 ans il divise la population en 3 classes d'âge :  $N_1$  pour les souris d'un an,  $N_2$  pour celles de deux ans et  $N_3$  pour celles de trois ans. Faisant l'hypothèse que la cohorte a évolué de façon typique on peut facilement calculer les taux de survie d'une année à l'autre,

$$\begin{aligned} N_2 &= 0.5N_1 \\ N_3 &= 0.4N_2 \end{aligned}$$

et le nombre de jeunes souris produites par cette population se calcule par  $1.5N_2 + 2.0N_3$ . Notre thésard aimerait maintenant simuler comment la population de souris évolue d'année en année. La population au temps  $t$  est décrite par le vecteur

$$\mathbf{N}_t = \begin{pmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \end{pmatrix}.$$

A l'année  $t + 1$  on aura donc

$$\begin{aligned} N_{1,t+1} &= 1.5N_{2,t} + 2.0N_{3,t} \\ N_{2,t+1} &= 0.5N_{1,t} \\ N_{3,t+1} &= 0.4N_{2,t} \end{aligned}$$

ou, écrite d'une autre façon,

$$\begin{pmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1.5 & 2.0 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \end{pmatrix} := A \begin{pmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \end{pmatrix}. \quad (\text{A.2})$$

On appelle  $A$  la matrice de transition. Notre thésard a bien suivi ses cours de dynamique de populations et il sait donc qu'il suffit de calculer la valeur propre dominante de la matrice  $A$  pour connaître le taux d'accroissement global de sa population de souris (pour ceux qui n'ont pas eu ces cours, je reviens sur les valeurs et vecteurs propres vers la fin de ce texte). Dans notre cas il trouve  $\lambda = 1.0615$ , la population totale se multiplie chaque année par le facteur 1.0615. En plus, le vecteur propre associé à  $\lambda$  donne les proportions entre les différentes classes d'âge après quelques années. Dans notre cas, on a

$$v_\lambda = \begin{pmatrix} 1.29 \\ 0.61 \\ 0.23 \end{pmatrix}.$$

ce qui correspond assez bien aux proportions observées par le thésard.

Les taux de survie et de fécondité peuvent être mesurés relativement facilement dans la nature, et l'analyse décrite ci-dessus se fait souvent en biologie de conservation pour évaluer si une population est en déclin ( $\lambda < 1$ ) ou si des mesures de conservation ont un effet positif sur la population menacée. En dehors de la biologie de conservation, le calcul matriciel est à la base de beaucoup d'analyses et de techniques de simulations. Je vais ci-dessous développer quelques notions de bases de ce calcul en vous rappelant les espaces vectoriels, les fonctions linéaires, leur lien avec les matrices et l'analyse de ces matrices. Le calcul numérique est laissé aux logiciels (par exemple **R**), on se concentrera sur les concepts. Mais je vous conseille de vérifier les exemples mentionnés avec un tel logiciel.

### A.2.2 Les espaces vectoriels et les fonctions linéaires

L'état de notre population ci-dessus est décrit par le vecteur  $\mathbf{N}$  de dimension 3, càd  $N \in \mathbb{R}^3$ . En général, un vecteur  $\mathbf{x}$  peut être dans un espace de dimension  $n$ ,  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ , et il est décrit par une colonne,

$$\mathbf{x} = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}.$$

Soit  $\mathbf{y}$  un autre vecteur dans le  $\mathbb{R}^n$ . On définit l'addition  $\mathbf{x} + \mathbf{y}$  élément par élément, c'est-à-dire

$$\mathbf{x} + \mathbf{y} = \begin{pmatrix} x_1 + y_1 \\ x_2 + y_2 \\ \vdots \\ x_n + y_n \end{pmatrix}.$$

On vérifie immédiatement que  $\mathbf{x} + \mathbf{y} = \mathbf{y} + \mathbf{x}$  et que  $(\mathbf{x} + \mathbf{y}) + \mathbf{z} = \mathbf{x} + (\mathbf{y} + \mathbf{z})$  (associativité). Dans le plan ( $\mathbb{R}^2$ ), c'est l'addition classique de deux vecteurs,  $(x_1, x_2)' + (y_1, y_2)' = (x_1 + y_1, x_2 + y_2)'$  (l'apostrophe ' signifie la transposée d'un vecteur,  $(x_1, x_2)' = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$ ).

Ensuite, on définit la multiplication d'un vecteur avec un scalaire  $\mu \in \mathbb{R}$  par

$$\mu\mathbf{x} = \begin{pmatrix} \mu x_1 \\ \mu x_2 \\ \vdots \\ \mu x_n \end{pmatrix}$$

et on vérifie que  $\beta \cdot (\mu \cdot \mathbf{x}) = (\beta\mu) \cdot \mathbf{x}$ . On dit que le  $\mathbb{R}^n$  avec les opérations  $+$  et  $\cdot$ ,  $(\mathbb{R}^n, +, \cdot)$ , est un **espace vectoriel**.

Pour finir, on définit pour deux vecteurs  $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{R}^n$  le produit scalaire

$$\langle \mathbf{x}, \mathbf{y} \rangle = \sum_{i=1}^n x_i y_i$$

et vous reconnaîtrez immédiatement que dans le  $\mathbb{R}^2$  et  $\mathbb{R}^3$  la racine du produit scalaire,  $\sqrt{\langle \mathbf{x}, \mathbf{x} \rangle}$ , est la distance euclidienne entre l'origine et un point avec coordonnées  $\mathbf{x}$ . D'ailleurs, le plan ( $\mathbb{R}^2$ ) et l'espace tri-dimensionnel ( $\mathbb{R}^3$ ) sont deux exemples classiques d'espaces vectoriels, mais on verra d'autres espaces de plus grandes dimensions (par exemple, si nos souris pouvaient vivre 15 ans,  $\mathbf{N}$  serait dans l'espace  $\mathbb{R}^{15}$ ) et de plus grandes complexités.

Voilà, après tout ce travail pour définir ce qu'est un espace vectoriel, à quoi sert-il ? En premier lieu, il sert à comprendre ce qu'est une fonction linéaire. Considérons une fonction  $f$  qui associe à chaque point  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$  un point  $\mathbf{y} \in \mathbb{R}^m$ ,

$$\begin{aligned} f : \mathbb{R}^n &\longrightarrow \mathbb{R}^m \\ \mathbf{x} &\longrightarrow \mathbf{y} = f(\mathbf{x}) \end{aligned}$$

(par exemple,  $f(\mathbf{x}) = \sqrt{\langle \mathbf{x}, \mathbf{x} \rangle}$  associe à chaque vecteur sa longueur). On dit que  $f$  est une fonction linéaire si pour tous les vecteurs  $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{R}^n$  et pour tous scalaires  $\mu, \beta \in \mathbb{R}$  on a

$$f(\mu\mathbf{x} + \beta\mathbf{y}) = \mu f(\mathbf{x}) + \beta f(\mathbf{y}).$$

Par exemple, considérons la fonction

$$\begin{aligned} f : \mathbb{R}^2 &\longrightarrow \mathbb{R}^2 \\ \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} &\longrightarrow \begin{pmatrix} x_1 \cos \alpha - x_2 \sin \alpha \\ x_1 \sin \alpha + x_2 \cos \alpha \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (\text{A.3})$$

Vous vérifiez facilement qu'elle est parfaitement linéaire. Géométriquement elle correspond à une rotation du plan par l'angle  $\alpha$  dans le sens trigonométrique (càd en sens inverse de celui des aiguilles d'une montre).

La fonction

$$\begin{aligned} g : \mathbb{R}^3 &\longrightarrow \mathbb{R}^2 \\ (x_1, x_2, x_3)' &\longrightarrow (x_1, x_2, 0)' \end{aligned} \quad (\text{A.4})$$

est aussi une fonction linéaire et elle correspond à la projection verticale de l'espace sur le plan.

Finalement, notez aussi que la fonction  $h(\mathbf{N}) = A\mathbf{N}$  de nos souris ci-dessus (équation A.2) est linéaire du  $\mathbb{R}^3$  dans le  $\mathbb{R}^3$  (vérifiez que  $A(\mu\mathbf{N} + \beta\mathbf{M}) = \mu A\mathbf{N} + \beta A\mathbf{M}$ ).  $A$  est une matrice  $3 \times 3$  avec valeurs réelles,  $A \in \mathbb{R}^{3,3}$ .

### A.2.3 La relation entre fonctions linéaires et matrices

Le dernier exemple de la section précédente a démontré qu'une matrice carrée de dimension  $3 \times 3$  est une fonction linéaire du  $\mathbb{R}^3$  dans le  $\mathbb{R}^3$ . En fait, ce résultat se laisse généraliser : une matrice  $A$  à  $n$  lignes et  $m$  colonnes est une fonction linéaire du  $\mathbb{R}^m$  dans le  $\mathbb{R}^n$ , et inversement, chaque fonction linéaire  $f : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$  peut être représentée par une matrice  $A \in \mathbb{R}^{n \times m}$ . L'image d'un vecteur  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^m$  se calcule par la multiplication de la matrice avec ce vecteur,

$$\begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} & \dots & A_{1m} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ A_{n1} & A_{n2} & \dots & A_{nm} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ \vdots \\ x_m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=1}^m A_{1i}x_i \\ \vdots \\ \sum_{i=1}^m A_{ni}x_i \end{pmatrix},$$

et on voit facilement que  $\mathbf{y} = A\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ .

La preuve de cette relation entre fonctions linéaires et matrices est relativement ennuyeuse et on la laissera aux matheux. Mais ce qui est important pour nous est que, sachant comment manipuler

les matrices (ou comment les faire manipuler par un logiciel tel que **R** ou Matlab), il nous est permis de nous servir de toutes les fonctions linéaires. En corollaire, comme tout les processus du monde vivant peuvent être approximés par des fonctions linéaires (au moins localement, cf. le développement partiel par Taylor), nous pouvons traiter de façon approximative tous les processus du monde vivant ! Le reste de cette section sera donc la discussion comment manipuler et comprendre les matrices.

### Addition de deux matrices

Deux matrices du même nombre de lignes et de colonnes peuvent être additionnées élément par élément, par exemple,

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 3 & 2 & 1 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 2 & 0 & -1 \\ -1 & -2 & -3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & 2 & 2 \\ 2 & 0 & -2 \end{pmatrix}.$$

Ceci correspond à l'addition de deux fonctions  $f, g$  qui est également définie élément par élément,  $(f + g)(x) = f(x) + g(x)$ .

On peut également définir une multiplication scalaire,

$$5 \cdot \begin{pmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 3 & 2 & -1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 & 10 & 15 \\ 15 & 10 & -5 \end{pmatrix}.$$

On voit immédiatement que l'addition est commutative et la multiplication scalaire associative, les matrices à  $n$  lignes et  $m$  colonnes ( $\mathbb{R}^{n \times m}$ ) avec cette addition et la multiplication scalaire représentent donc un nouvel espace vectoriel de dimension  $mn$ .

### Multiplication de deux matrices

Prenons deux matrices  $A$  et  $B$ . Nous définissons une troisième matrice  $C$  dont l'élément  $C_{ij}$  (l'élément dans la  $i$ -ème ligne et la  $j$ -ème colonne) est le produit scalaire entre la  $i$ -ème ligne de la matrice  $A$  et la  $j$ -ème colonne de la matrice  $B$ ,

$$C_{ij} = \sum_k A_{ik} B_{kj}.$$

Par exemple,

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} 3 & -5 & 4 \\ 0 & 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 6 & 5 & 0 \\ 8 & -2 & 4 \\ 1 & 0 & 2 \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} 3 \cdot 6 - 5 \cdot 8 + 4 \cdot 1 & 3 \cdot 5 + 5 \cdot 2 + 4 \cdot 0 & 3 \cdot 0 - 5 \cdot 4 + 4 \cdot 2 \\ 0 \cdot 6 + 1 \cdot 8 - 1 \cdot 1 & 0 \cdot 5 - 1 \cdot 2 - 1 \cdot 0 & 0 \cdot 0 + 1 \cdot 4 - 1 \cdot 2 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} -18 & 25 & -12 \\ 7 & -2 & 2 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Il est évident que cette multiplication n'est possible que si la longueur d'une ligne de  $A$  est égale à la longueur d'une colonne de  $B$ . Cette restriction est raisonnable si on raisonne en terme de fonctions. Soit  $A \in \mathbb{R}^{n \times m}$ ,  $B \in \mathbb{R}^{m \times k}$ .  $A$  représente une fonction linéaire  $f : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$  et  $B$  représente une fonction linéaire  $g : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^m$ . Pour  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^k$  on a donc  $\mathbf{y} = B\mathbf{x} \in \mathbb{R}^m$ .  $\mathbf{y}$  fait donc partie du domaine de  $A$  et on peut calculer  $A\mathbf{y} \in \mathbb{R}^n$ . La multiplication  $AB$  n'est donc rien d'autre que la composition  $(f \circ g)$ ,

$$\begin{aligned} \mathbb{R}^k &\xrightarrow{B} \mathbb{R}^m &\xrightarrow{A} \mathbb{R}^n \\ \mathbf{x} &\longrightarrow g(\mathbf{x}) &\longrightarrow (f \circ g)(\mathbf{x}) \\ \mathbf{x} &\longrightarrow B\mathbf{x} &\longrightarrow AB\mathbf{x}. \end{aligned}$$

Regardons un exemple : on a vu que la rotation du plan par un angle  $\beta$  dans le sens trigonométrique est une fonction linéaire. Sa représentation matricielle est

$$A = \begin{pmatrix} \cos \beta & -\sin \beta \\ \sin \beta & \cos \beta \end{pmatrix} \tag{A.5}$$

Soit  $B$  une rotation de l'angle  $\gamma$ . La multiplication  $BA$  donne

$$\begin{pmatrix} \cos \gamma & -\sin \gamma \\ \sin \gamma & \cos \gamma \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \beta & -\sin \beta \\ \sin \beta & \cos \beta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos \gamma \cos \beta - \sin \gamma \sin \beta & -\cos \beta \sin \gamma - \cos \gamma \sin \beta \\ \sin \gamma \cos \beta + \cos \gamma \sin \beta & -\sin \gamma \sin \beta + \cos \gamma \cos \beta \end{pmatrix}.$$

En vous rappelant ce que vous avez appris en terminale (bases trigonométriques, voir chapitre A.1), la dernière matrice se simplifie,

$$BA = \begin{pmatrix} \cos(\gamma + \beta) & -\sin(\gamma + \beta) \\ \sin(\gamma + \beta) & \cos(\gamma + \beta) \end{pmatrix},$$

un résultat qui concorde avec le raisonnement intuitif qu'une rotation  $\beta$ , suivi d'une rotation  $\gamma$ , devrait avoir pour résultat une rotation  $\beta + \gamma$ .

### Les matrices carrées et le déterminant

Souvent on s'intéresse à des fonctions linéaires d'un espace dans lui-même, ce qui est représenté par des matrices carrées  $A \in \mathbb{R}^{nn}$  (càd chaque élément de la matrice est un nombre réel, noté  $A_{ij} \in \mathbb{R}$ ) :

$$\begin{pmatrix} A_{11} & \dots & A_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ A_{n1} & \dots & A_{nn} \end{pmatrix},$$

Pour ces matrices il existe un élément unitaire (qui n'a que des 1 sur la diagonale, des 0 ailleurs),

$$I_n = \begin{pmatrix} 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 1 \end{pmatrix},$$

pour lequel on a  $AI_n = I_nA = A$ .

Le déterminant est une fonction  $\det : \mathbb{R}^{nn} \rightarrow \mathbb{R}$ . Elle est définie de façon récursive, donc par un calcul assez fastidieux, on se contentera ici de la définir pour les matrices dans  $\mathbb{R}^{22}$  :

$$\det(A) = A_{11}A_{22} - A_{12}A_{21}$$

(pour des matrices de plus grande dimension on peut les calculer facilement avec un logiciel tel que **R**). On peut démontrer que  $\det(AB) = \det(A)\det(B)$ . L'importance majeure du déterminant est qu'il nous donne immédiatement l'information si une matrice  $A$  est inversible : si  $\det(A) \neq 0$  il existe une matrice  $A^{-1}$  tel que  $A^{-1}A = AA^{-1} = I_n$ . Dans le cas  $n = 2$  elle se calcule facilement

$$A^{-1} = \frac{1}{\det(A)} \begin{pmatrix} A_{22} & -A_{12} \\ -A_{21} & A_{11} \end{pmatrix},$$

et pour  $n > 2$  on la calcule facilement avec **R**.

Par exemple, pour la rotation (A.5) on a  $\det(A) = \cos^2 \beta + \sin^2 \beta = 1 \neq 0$ , la rotation est donc inversible et notre formule nous donne

$$A^{-1} = \begin{pmatrix} \cos \beta & \sin \beta \\ -\sin \beta & \cos \beta \end{pmatrix}.$$

Par contre, la projection  $g : (x_1, x_2)' \rightarrow (x_1, 0)'$  avec la représentation matricielle

$$C = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

nous donne  $\det(C) = 0$ , elle n'est donc pas inversible (ce qui est logique, en projetant le plan sur l'axe  $x$  on perd toute information par rapport à la coordonnée  $y$  du point original). Finalement, la matrice

$$P = \begin{pmatrix} -4 & -4 & 2 \\ 3 & 0 & 1 \\ 2 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

a un déterminant  $\det(P) = 2$  et la matrice inverse est

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} -1/2 & 1 & -2 \\ 1 & -2 & 5 \\ 3/2 & -2 & 6 \end{pmatrix}$$

(vérifiez que  $PP^{-1} = P^{-1}P = I_3$ ).

Enfin, la *trace* d'une matrice carrée est simplement la somme des éléments sur la diagonale

$$\text{trace}(A) = \sum_{i=1}^n A_{ii}$$

### Valeurs et vecteurs propres : à quoi servent-ils ?

Dans l'exemple des dynamiques des souris nous avons trouvé que la matrice  $A \in \mathbb{R}^{33}$  permet de calculer l'évolution des trois classes d'âge des souris par une simple formule de récurrence,

$$\mathbf{N}_t = A\mathbf{N}_{t-1} = A^t\mathbf{N}_0.$$

On pourrait calculer  $A^t$  avec l'aide de **R** et essayer de comprendre les dynamiques à partir de ces simulations. Mais la théorie matricielle nous donne des outils bien plus puissants. En particulier le théorème de Perron-Frobenius nous dit que pour une grande partie des matrices que nous rencontrons (plus exactement, celles qui ont des valeurs non-négatives et qui sont irréductibles, voir A.4 pour plus de détails), chaque classe d'âge augmente après quelques itérations du système à chaque pas par un facteur constant qui est la valeur propre dominante ( $\lambda_{max}$ ) et que les proportions entre les classes d'âges sont définies par le vecteur propre associé à  $\lambda_{max}$  (ou, en d'autres mots,  $\mathbf{N}_t$  devient lui-même un vecteur propre associé à  $\lambda_{max}$  pour un  $t$  très grand). Mais même pour les autres matrices les valeurs propres et les vecteurs propres nous donnent beaucoup d'informations sur l'évolution du système dynamique, et ceci pas seulement dans le contexte des équations de récurrence, mais aussi pour les équations différentielles ordinaires (linéaires et non-linéaires). Nous verrons plusieurs exemples de ces utilisations au cours de ce module.

Mais d'abord, qu'est-ce que c'est une valeur propre et un vecteur propre ? Comment les calculer ? Comment les interpréter ? Pour trouver les valeurs propres il faut d'abord calculer ce qu'on appelle le polynôme caractéristique,

$$p_A(\lambda) = \det(A - \lambda \cdot I_n),$$

et ensuite chaque  $\lambda$  pour lequel  $p_A(\lambda) = 0$  s'appelle une valeur propre. Par exemple, la matrice  $A$  de l'équation (A.2) a le polynôme caractéristique

$$p_A(\lambda) = \det(A - \lambda I_3) = 0.4 + 0.75\lambda - \lambda^3.$$

Les solutions de  $p_A(\lambda) = 0$  sont  $\lambda_1 = 1.06$ ,  $\lambda_{2,3} = -0.53 \pm 0.31i$  (on a donc des valeurs propres complexes avec  $i = \sqrt{-1}$ ). On obtient ces valeurs avec un logiciel numérique tel que **R** (`eigen(A)$values`, c'est-à-dire l'ensemble des valeurs propres de  $A$ ). Les valeurs absolues sont  $|\lambda_1| = 1.06$  et  $|\lambda_{2,3}| = 0.61$ , la valeur propre dominante (celle qui a la plus grande valeur absolue) est donc  $\lambda_1$ . En première conclusion, Perron-Frobenius nous dit donc que notre population est croissante avec un facteur de 1.06 après quelques itérations du système.

**R** nous permet aussi de calculer le vecteur propre associé à  $\lambda_1$ , c'est-à-dire un vecteur tel que

$$(A - \lambda_1 I_3)\mathbf{v}_1 = 0.$$

C'est toujours la commande `vp <- eigen(A)`, elle nous donnera une liste `vp` avec les vecteurs propres dans son deuxième élément, `vp$vector`, une matrice où la  $i$ -ème colonne représente le vecteur propre associé à la  $i$ -ème valeur propre dans `vp$values`. On obtient  $\mathbf{v}_1 = (0.89, 0.42, 0.16)'$  (ou un vecteur propre proportionnel à celui-là), et Perron-Frobenius nous dit donc que les classes d'âges auront des proportions

$$N_{1,t} : N_{2,t} : N_{3,t} = 0.89 : 0.42 : 0.16$$

pour un  $t$  suffisamment grand.

Regardons un autre exemple. Soit

$$M = \begin{pmatrix} 2 & 0 & 4 \\ 3 & -4 & 12 \\ 1 & -2 & 5 \end{pmatrix}.$$

$M$  a trois valeurs propres réelles,  $\lambda_1 = 0$ ,  $\lambda_2 = 1$  et  $\lambda_3 = 2$  (vous pouvez vérifier ça avec **R** ou faire les calculs à la main). Les vecteurs propres associés sont

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} -4 \\ 3 \\ 2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{v}_2 = \begin{pmatrix} -4 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{v}_3 = \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

(vérifiez dans **R** qu'effectivement  $(M - \lambda_i I_3)\mathbf{v}_i = 0$ , et notez aussi que les vecteurs propres ne sont définis qu'à une constante près, il se peut donc que la commande `eigen` dans **R** vous donnera des vecteurs propres différents par une constante de ceux ci-dessus). L'avez-vous déjà remarqué ? La matrice

$P$  qu'on a inversée ci-dessus est liée à ces vecteurs propres,

$$P = (\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \mathbf{v}_3),$$

et vous pouvez vérifier par multiplication matricielle que

$$P^{-1}MP = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 2 \end{pmatrix} = D. \quad (\text{A.6})$$

$D$  est une matrice diagonale avec les valeurs propres sur sa diagonale. On dit dans ce cas que la matrice  $M$  est diagonalisable. Dans les exercices vous avez aussi vu que pour une matrice diagonalisable  $M^k$  est très facile à calculer,

$$M^k = PD^kP^{-1}.$$

L'exemple des souris démontre qu'il y a aussi des matrices non-diagonalisables, mais même dans ce cas le calcul des valeurs et vecteurs propres facilite le calcul numérique avec ses matrices. Une autre application est l'analyse des équations différentielles où nous verrons que le calcul des valeurs propres nous permettra de prédire la dynamique de ces systèmes.

### A.2.4 Attention ! La régression linéaire ne donne pas de fonctions linéaires

En statistique vous avez sûrement entendu parler de la régression linéaire : avoir  $n$  mesures  $x_i$  d'une variable indépendante, les mesures  $y_i$  d'une variable dépendante correspondante, et en chercher une fonction  $f$  qui relie approximativement les  $x$  aux  $y$ ,  $y_i = f(x_i)$ ,  $1 \leq i \leq n$ . On parle de régression linéaire si  $f$  prend la forme  $f(x) = a + bx$  avec  $a$  la valeur de l'abscisse à l'origine ("intercept" en anglais) et  $b$  la pente de la droite qui passe par le nuage de points  $(x_i, y_i)$ . Ce nom laisse penser que  $f$  est une fonction linéaire. Passons à l'essai :

$$\begin{aligned} f(x+z) &= a + b(x+z) = a + bx + bz \neq a + bx + a + bz = f(x) + f(z), \\ f(\gamma x) &= a + \gamma x \neq \gamma(a + bx) = \gamma f(x) \end{aligned}$$

$f$  n'est donc pas une fonction linéaire !

Mais, en fait,  $f$  est presque linéaire, il suffit de faire une translation : mettez  $\tilde{f} = f - a$  et vous verrez que  $\tilde{f}$  est parfaitement linéaire. On peut donc dire que  $f$  est linéaire modulo une translation, "sauvant" ainsi la terminologie.

## A.3 Comment un changement de base peut simplifier une matrice et nous permettre de résoudre une EDOLIN

Un vecteur  $\mathbf{v}$  est un objet géométrique, qu'est-ce qui nous a alors permis ci-dessus d'écrire que ce vecteur  $\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix}$  ? En fait, ces chiffres 2 et 1 n'ont une signification que par rapport à une base  $(\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2)$  (voir Figure A.3). Mais le choix de cette base est complètement arbitraire. Mieux encore, par le choix intelligent d'une base on peut simplifier la matrice qui décrit une fonction linéaire. Nous allons d'abord rappeler ce que c'est une base et ensuite comment s'en servir pour résoudre nos EDOLIN.

### A.3.1 Qu'est-ce qu'une base et un changement de base ?

Une base est tout simplement un ensemble de vecteurs  $\mathbf{e}_i$  tel que chaque vecteur  $\mathbf{v}$  peut s'écrire de façon unique comme une combinaison linéaire de ces vecteurs  $\mathbf{e}_i$ . Il y donc autant de vecteurs de base qu'est la dimension de notre espace. Dans la Figure A.3(a) le vecteur  $\mathbf{v}$  s'écrit dans la base  $(\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2)$  comme  $\mathbf{v} = 2\mathbf{e}_1 + 1\mathbf{e}_2$  ou tout court  $\mathbf{v} = (2, 1)'$ .

Une fonction linéaire dans cette base  $(\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2)$  est par exemple représenté par la matrice  $A$  et elle transforme le vecteur  $\mathbf{v}$  en  $\mathbf{w} = A\mathbf{v}$  (voir Figure A.3(a))

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{w} = A\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix}$$

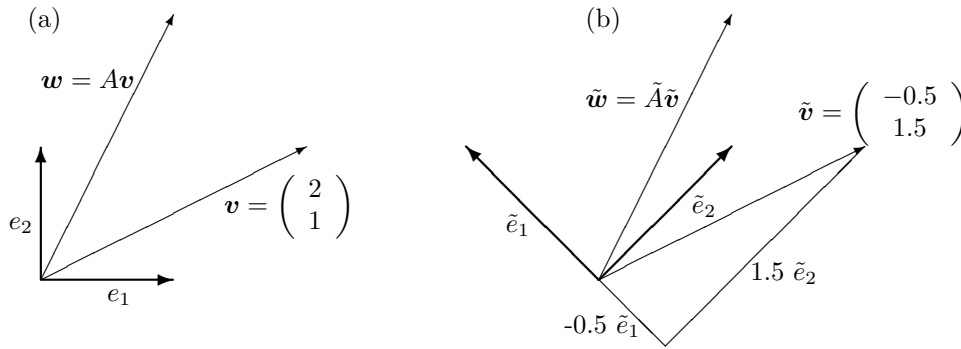


FIGURE A.3 – Dans (a) vous voyez la base habituel orthonormal  $(e_1, e_2)$ , le vecteur  $\mathbf{v}$  a, dans cette base, les coordonnées  $(2, 1)'$ . Dans (b) il y à une autre base  $(\tilde{e}_1, \tilde{e}_2)$  dans laquelle ce vecteur à les coordonnées  $(-1/2, 3/2)'$ . Ces chiffres sont donc relatifs à une base, et pour l'indiquer on change de notation, si  $\mathbf{v} = (2, 1)'$ , alors  $\tilde{\mathbf{v}} = (-1/2, 3/2)'$ . Mais géométriquement  $\mathbf{v}$  et  $\tilde{\mathbf{v}}$  représentent exactement le même vecteur.

Mais le choix d'une base est assez arbitraire. Dans la Figure A.3(b), par exemple, la base est  $(\tilde{e}_1, \tilde{e}_2)$  et le vecteur  $\tilde{\mathbf{v}}$  (qui est géométriquement identique à  $\mathbf{v}$ ) s'y écrit  $\tilde{\mathbf{v}} = -0.5\tilde{e}_1 + 1.5\tilde{e}_2$ . Et la même fonction linéaire s'écrit maintenant

$$\tilde{A} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad \tilde{\mathbf{w}} = \tilde{A}\tilde{\mathbf{v}} = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 1.5 \end{pmatrix}$$

Vous avez peut-être remarqué que la matrice  $\tilde{A}$  est diagonale (avec tous les avantages que cela peut apporter, par exemple appliquer la fonction linéaire  $\tilde{A}$  dix fois correspond simplement à une multiplication avec la matrice  $\tilde{A}^{10} = \begin{pmatrix} 0.5^{10} & 0 \\ 0 & 1.5^{10} \end{pmatrix}$ , un calcul beaucoup plus simple que de calculer  $A^{10}$ ). Ce n'est pas un hasard, et dans la section suivante nous verrons qu'on peut se servir d'un changement de base pour simplifier (diagonaliser) une matrice et résoudre une EDOLIN.

### A.3.2 Résoudre une EDOLIN par diagonalisation de la matrice qui la représente

Pour obtenir les coordonnées d'un vecteur dans une autre base on a besoin d'une matrice de passage  $P$  qui dépend de l'ancien base,  $e_i$ , et de la nouvelle base,  $\tilde{e}_i$ . Cette matrice est toujours inversible. Par exemple, dans l'exemple de la Figure A.3 la matrice de passage est

$$P = \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}, \quad P^{-1} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

et les coordonnées de  $\mathbf{v}$  et de  $\tilde{\mathbf{v}}$  sont liées par les équations

$$\mathbf{v} = P\tilde{\mathbf{v}} \Leftrightarrow \tilde{\mathbf{v}} = P^{-1}\mathbf{v}, \quad \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -0.5 \\ 1.5 \end{pmatrix} \Leftrightarrow \begin{pmatrix} -0.5 \\ 1.5 \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix}$$

$P$  permet aussi de calculer la matrice  $\tilde{A}$  à partir de la matrice  $A$ ,

$$\tilde{A} = P^{-1}AP, \quad \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}.$$

Pour faire l'application à notre système de fourmis entre nid et ravitaillement (4.3) on va formaliser cela en dimension 3,

$$\begin{array}{l} \text{base } (e_1, e_2, e_3) : \quad \mathbb{R}^3 \xrightarrow{A} \mathbb{R}^3 \\ \quad \quad \quad \quad \quad P \updownarrow P^{-1} \quad \quad \quad P \updownarrow P^{-1} \\ \text{base } (\tilde{e}_1, \tilde{e}_2, \tilde{e}_3) : \quad \mathbb{R}^3 \xrightarrow{\tilde{A}} \mathbb{R}^3 \end{array}$$

C'est-à-dire, si pour  $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{R}^3$  et dans la base  $(e_1, e_2, e_3)$  on a la fonction linéaire  $\mathbf{y} = A\mathbf{x}$ , dans la base  $(\tilde{e}_1, \tilde{e}_2, \tilde{e}_3)$  on a la fonction linéaire  $\tilde{\mathbf{y}} = \tilde{A}\tilde{\mathbf{x}}$  pour  $\tilde{\mathbf{x}} = P^{-1}\mathbf{x}$ ,  $\tilde{\mathbf{y}} = P^{-1}\mathbf{y}$  et  $\tilde{A} = P^{-1}AP$ . L'annexe A.2 nous avait montré (à titre d'un exemple) que si la matrice  $A$  est diagonalisable et si les colonnes dans  $P$  sont trois vecteurs propres indépendants, la matrice  $\tilde{A} = D$  a sur les diagonales les valeurs propres associées et partout ailleurs elle est remplie de 0,

$$D = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix}.$$

Appliqué à une EDOLIN  $d\mathbf{x}/dt = A\mathbf{x}$ ,  $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$  ce système s'écrit dans la nouvelle base (avec  $\tilde{\mathbf{x}} = P^{-1}\mathbf{x}$ )

$$\begin{aligned} d\tilde{\mathbf{x}}/dt &= P^{-1}d\mathbf{x}/dt = P^{-1}AP\tilde{\mathbf{x}} = D\tilde{\mathbf{x}}, \quad \tilde{\mathbf{x}}_0 = P^{-1}\mathbf{x}_0 \\ \iff & \begin{cases} d\tilde{x}_1/dt = \lambda_1\tilde{x}_1 & \tilde{x}_1(0) = \tilde{x}_{1,0} \\ d\tilde{x}_2/dt = \lambda_2\tilde{x}_2 & \tilde{x}_2(0) = \tilde{x}_{2,0} \\ d\tilde{x}_3/dt = \lambda_3\tilde{x}_3 & \tilde{x}_3(0) = \tilde{x}_{3,0} \end{cases} \iff \begin{cases} \tilde{x}_1(t) = \tilde{x}_{1,0}e^{\lambda_1 t} \\ \tilde{x}_2(t) = \tilde{x}_{2,0}e^{\lambda_2 t} \\ \tilde{x}_3(t) = \tilde{x}_{3,0}e^{\lambda_3 t} \end{cases}, \end{aligned}$$

c'est-à-dire dans la nouvelle base  $(\tilde{e}_1, \tilde{e}_2, \tilde{e}_3)$  on trouve facilement la solution de notre EDOLIN (parce qu'au lieu d'un système de trois équations couplés (4.3) on retombe après le changement de base sur un système de trois équations indépendantes, chacune du type (3.2)) et on peut l'écrire en forme matricielle,

$$\tilde{\mathbf{x}}(t) = e^{Dt}\tilde{\mathbf{x}}_0 \text{ pour } e^{Dt} = \begin{pmatrix} e^{\lambda_1 t} & 0 & 0 \\ 0 & e^{\lambda_2 t} & 0 \\ 0 & 0 & e^{\lambda_3 t} \end{pmatrix}.$$

**Remarque importante :** si on s'intéresse uniquement à savoir si notre système est stable ou instable on peut s'arrêter ici et regarder seulement la partie réelle des valeurs propre. Si pour chaque valeur propre  $\lambda_i$  on a  $\Re(\lambda_i) \leq 0 \forall i$ , notre système sera stable (parce que dans ce cas  $\lim_{t \rightarrow \infty} \exp(\lambda_i t) = 0$ ). S'il y a une seule valeur propre avec  $\Re(\lambda_j) > 0$  notre système sera instable et explosera (comme l'équation (3.2)).

Il suffit maintenant de revenir dans la base  $(e_1, e_2, e_3)$  pour trouver la solution de notre système original  $d\mathbf{x}/dt = A\mathbf{x}$ ,

$$\mathbf{x}(t) = P\tilde{\mathbf{x}}(t) = Pe^{Dt}\tilde{\mathbf{x}}_0 = Pe^{Dt}P^{-1}\mathbf{x}_0. \quad (\text{A.7})$$

Voilà, grâce au changement de base nous avons pu facilement trouver la solution de notre système dynamique<sup>1</sup>.

Cette solution nous dit aussi tout de suite le type de dynamiques de notre système (voir remarque ci-dessus) : si toutes les valeurs propres ont une partie réelle  $\leq 0$ ,  $e^{\lambda_i t}$  va converger vers 0 et l'équilibre  $(0, 0, 0)'$  sera globalement stable. Une valeur propre de valeur 0 (et les autres à partie réelle négative) a pour résultat un équilibre stable non-nul. Mais s'il y a une ou plusieurs valeurs propres positives le système explose (accroissement exponentiel). S'il y a une valeur propre complexe la solution va osciller et soit converger vers  $(0, 0, 0)'$  (toutes les parties réelles sont négatives), osciller infiniment à la même amplitude (une valeur propre est nulle, les autres sont complexes conjuguées) ou exploser (une des parties réelles est positive).

Qu'est-ce qui se passerait dans le cas d'une EDOLIN non-homogène,

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{b} + B\mathbf{x}, \quad \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0 ?$$

Aucune raison pour paniquer, il suffit de trouver un équilibre  $\mathbf{x}^*$  (c'est-à-dire  $\mathbf{b} + B\mathbf{x}^* = 0$ ), de définir une variable supplémentaire  $\mathbf{w} = \mathbf{x} - \mathbf{x}^*$  (déplacement du système par un vecteur constant, on s'en est déjà servie de la même technique pour trouver la solution (4.2) de notre système du neuroinhibiteur) et de regarder l'EDOLIN avec cette variable,

$$\frac{d\mathbf{w}}{dt} = \frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{b} + B(\mathbf{w} + \mathbf{x}^*) \quad (\text{A.8})$$

$$= B\mathbf{w} + \underbrace{\mathbf{b} + B\mathbf{x}^*}_{=0} = B\mathbf{w}, \quad \mathbf{w}_0 = \mathbf{x}_0 - \mathbf{x}^*$$

$$\iff \mathbf{w}(t) = Pe^{Dt}P^{-1}\mathbf{w}_0$$

$$\iff \mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^* + Pe^{Dt}P^{-1}(\mathbf{x}_0 - \mathbf{x}^*) \quad (\text{A.9})$$

1. Il est à ajouter que si une des valeurs propres est complexe,  $D$  et  $P$  seront des matrices complexes. Mais on peut démontrer que néanmoins la solution  $\mathbf{x}(t)$  a des valeurs réelles pour une matrice  $A$  réelle.

(où  $D$  est la matrice diagonale avec les valeurs propres de  $B$ ). Les dynamiques sont donc toujours déterminées par les valeurs propres, mais l'équilibre vers lequel elles convergent va changer.

## A.4 Le théorème de Perron-Frobenius et ses conséquences

Pour finir ce petit polycopié je n'ai pas pu me retenir de vous présenter un petit résultat mathématique : le théorème de Perron-Frobenius ! Il est fondamental dans le contexte du calcul matriciel et avec cela dans toutes les applications telles que les matrices de Leslie dont se sert par exemple la biologie de conservation pour estimer la viabilité de populations menacées.

Le théorème de Perron-Frobenius dit la chose suivante :

Si  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  est une matrice non-négative et irréductible elle possède une valeur propre  $\lambda_0$  tel que  $\lambda_0 \geq |\lambda_i|$  pour chaque autre valeur propre  $\lambda_i$  et son vecteur propre associé  $\mathbf{v}_0$  a toutes ses coordonnées du même signe.

Irréductibilité est une propriété relativement abstraite. Sans entrer dans les détails notons seulement qu'une matrice  $A$  positive (càd  $A_{ij} > 0 \quad \forall i, j$ ) est toujours irréductible et pour une matrice contenant des 0 le résultat suivant permet de tester facilement par ordinateur si elle est irréductible :

$$A \text{ est irréductible} \iff (I_n + A)^{(n-1)} > 0$$

Finalement, un corollaire du théorème de Perron-Frobenius dit que pour chaque matrice positive  $A$  on a

$$\lim_{m \rightarrow \infty} A^m = \lambda_0^m \mathbf{v}_0 \mathbf{w}_0$$

ou  $\mathbf{v}_0$  est le vecteur propre associé de droite ( $A\mathbf{v}_0 = \lambda_0\mathbf{v}_0$ ) et  $\mathbf{w}_0$  celui de gauche ( $\mathbf{w}_0 A = \lambda_0\mathbf{w}_0$ ). Ce résultat implique que pour des  $m \gg 0$  on a la relation

$$\begin{aligned} \mathbf{N}_{t+1} = A^{t+1} \mathbf{N}_0 &\approx \lambda_0^{m+1} \mathbf{v}_0 \mathbf{w}_0 \mathbf{N}_0 \\ \mathbf{N}_t &\approx \lambda_0^m \mathbf{v}_0 \mathbf{w}_0 \mathbf{N}_0 \\ \implies A \mathbf{N}_t \stackrel{\text{def}}{=} \mathbf{N}_{t+1} &\approx \lambda_0 \mathbf{N}_t \end{aligned}$$

càd  $\mathbf{N}_t$  devient un vecteur propre associé à  $\lambda_0$  pour  $m \gg 0$ .

C'est ce corollaire qui fait l'importance du théorème de Frobenius en biologie de conservation : il suffit de calculer les taux de survie et la fécondité des différentes classes d'âge d'une population pour obtenir  $A$ , sa valeur propre dominante  $\lambda_0$  nous donne ensuite la croissance nette de la population. Si  $\lambda_0 > 1$  on a alors une population croissante, sinon elle a un fort risque d'extinction. Pour plus de détails je vous réfère au livre de Caswell (2000) qui est très lisible pour un biologiste un peu branché du coté quantitatif.

## A.5 Les fonctions dans l'espace

Reprenons les fonctions de la section A.1. On a une fonction  $f$  qui est définie sur un domaine  $D$  et qui attribue à chaque élément  $x \in D$  exactement une valeur  $f(x)$ ,

$$f : x \longrightarrow f(x) \quad \forall x \in D.$$

Typiquement  $x$  est le temps  $t$  et  $f$  est une variable d'état qui décrit par exemple le nombre de fourmis actuellement en train de chercher de la nourriture (c'est-à-dire le nombre de fourmis actuellement dans le compartiment « recherche »).

Quand on s'intéresse à la dynamique des phénomènes qui se passent à un endroit particulier dans l'espace il faut ajouter cet endroit aux arguments de  $f$ . Par exemple, si on s'intéresse au nombre de fourmis au temps  $t$  à l'endroit  $x$  sur un pont entre nid et nourriture la fonction devient

$$f : (t, x) \longrightarrow f(t, x) \quad \forall (t, x) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}.$$

Si on s'intéresse à l'état d'une fourmi (recherche, repos, ravitaillement) qui se trouve au temps  $t$  à l'endroit  $(x, y)$  la fonction devient

$$f : (t, x, y) \longrightarrow f(t, x, y) \quad \forall (t, x, y) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^2.$$

Dans cette section je vais rappeler rapidement les notations et calculs mathématiques de base dans le cas où les arguments et les valeurs de  $f$  sont tous continus et qu'on peut calculer des dérivées.

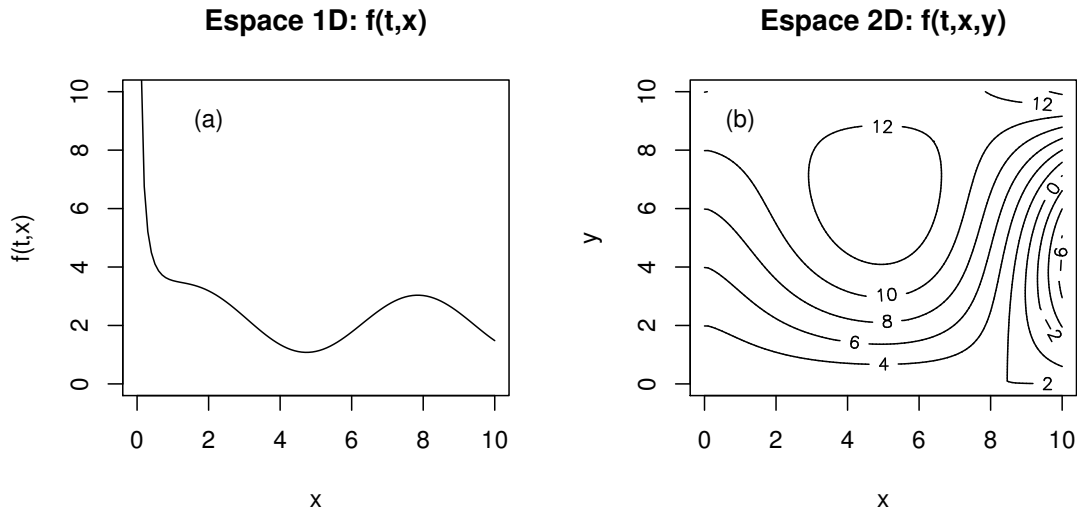


FIGURE A.4 – Les fonctions des dynamiques dans l'espace. (a) répartition spatiale au temps  $t$  dans un espace 1D (par exemple densité de fourmis sur un pont ou dans un tunnel, masse végétale dans une haie, bourdons sur un alignement de tulipes, ...). (b) répartition spatiale au temps  $t$  dans un espace 2D, visualisée par les contours/isolignes dans l'espace  $(x, y)$  (par exemple ravageurs dans un champ de maïs, densité moyenne de fourmis dans un terrain de fourragement, ...).

### A.5.1 Les dérivées partielles

On a déjà vu dans la section A.1 comment dériver une fonction par rapport à son argument,  $\frac{df}{dt}$  pour une fonction  $f(t)$ . Géométriquement cela correspond à calculer la pente d'une courbe  $f$  à chaque valeur de son argument  $t$ . Maintenant on a deux ou trois arguments, on peut donc dériver par rapport à chacune des variables

$$\frac{\partial f(t, x)}{\partial x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(t, x + \Delta x) - f(t, x)}{\Delta x} \approx \frac{f(t, x + \Delta x) - f(t, x)}{\Delta x} \quad (\text{A.10})$$

Ceci correspond à la pente de  $f$  en direction de  $x$ . Dans les calculs appliqués on l'approxime souvent par les différences finies. On pourrait également calculer la dérivée de  $f$  par rapport au temps  $t$ ,

$$\frac{\partial f(t, x)}{\partial t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{f(t + \Delta t, x) - f(t, x)}{\Delta t}.$$

Pour indiquer visuellement qu'il y a plusieurs façons de dériver ( $t$  ou  $x$  ou même  $y$ ) on remplace le  $d$  habituel par un  $\partial$  (appelé d-rond) et on parle d'une **dérivée partielle**. Souvent on note aussi  $\partial_x f = \frac{\partial f}{\partial x}$ .

Comme on peut calculer la seconde dérivée d'une fonction à un seul argument  $\left(\frac{d^2 f}{dt^2}\right)$  on peut également calculer la seconde dérivée par rapport à l'espace  $x$  (ou  $y$  dans le cas d'un espace bi-dimensionnel ; faisons le calcul dans cet espace)

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} &= \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{\frac{\partial f}{\partial x}(t, x + \Delta x, y) - \frac{\partial f}{\partial x}(t, x, y)}{\Delta x} \\ &\approx \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{\frac{f(t, x + \Delta x', y) - f(t, x, y)}{\Delta x'} - \frac{f(t, x, y) - f(t, x - \Delta x', y)}{\Delta x'}}{\Delta x} \\ &\underset{\Delta x = \Delta x'}{\approx} \frac{f(t, x + \Delta x, y) - 2f(t, x, y) + f(t, x - \Delta x, y)}{\Delta x^2} \end{aligned} \quad (\text{A.11})$$

$$\frac{\partial^2 f}{\partial y^2} \approx \frac{f(t, x, y + \Delta y) - 2f(t, x, y) + f(t, x, y - \Delta y)}{\Delta y^2} \quad (\text{A.12})$$

On peut également d'abord dériver par rapport à  $x$  et ensuite par rapport à  $y$ ,

$$\frac{\partial}{\partial y} \frac{\partial f}{\partial x} \approx \frac{\frac{f(t, x + \Delta x, y + \Delta y) - f(t, x, y + \Delta y)}{\Delta x} - \frac{f(t, x + \Delta x, y) - f(t, x, y)}{\Delta x}}{\Delta y}$$

$$= \frac{f(t, x + \Delta x, y + \Delta y) - f(t, x + \Delta x, y) - f(t, x, y + \Delta y) + f(t, x, y)}{\Delta x \Delta y}$$

Se pose alors la question dans quel ordre il faut faire les dérivées, d'abord par rapport à  $x$  et ensuite par rapport à  $y$ , ou le contraire ? Heureusement il y a le théorème de Fubini<sup>2</sup> qui dit que l'ordre n'a pas d'importance,

$$\frac{\partial}{\partial y} \frac{\partial f}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} \frac{\partial f}{\partial y}.$$

Enfin, il y a beaucoup de notations pour indiquer les dérivées partielles

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial x} &= \partial_x f = f_x, & \frac{\partial f}{\partial t} &= \partial_t f = f_t \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} &= \partial_{xx} f = f_{xx} \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y} &= \partial_{xy} f = f_{xy} \end{aligned}$$

### A.5.2 Le gradient et la divergence

Dans le cas d'un espace 2D il y a deux constructions importantes. La première est le **gradient**,

$$\text{grad} f = \nabla f = \begin{pmatrix} \partial_x f \\ \partial_y f \end{pmatrix}.$$

Le gradient est donc un vecteur. On peut démontrer que ce vecteur pointe dans la direction où la fonction  $f(x, y)$  augmente le plus fortement. C'est-à-dire, si vous vous imaginez que la fonction  $f$  est l'altitude des Pyrénées à l'endroit  $(x, y)$ , suivre le gradient de  $f$  vous conduit à grimper sur le prochain sommet en suivant la pente la plus raide (voir Figure A.5), quelque chose pour les sportifs. Quelqu'un de normal se déplace plutôt perpendiculairement au gradient, c'est-à-dire en suivant les isolignes d'altitude.

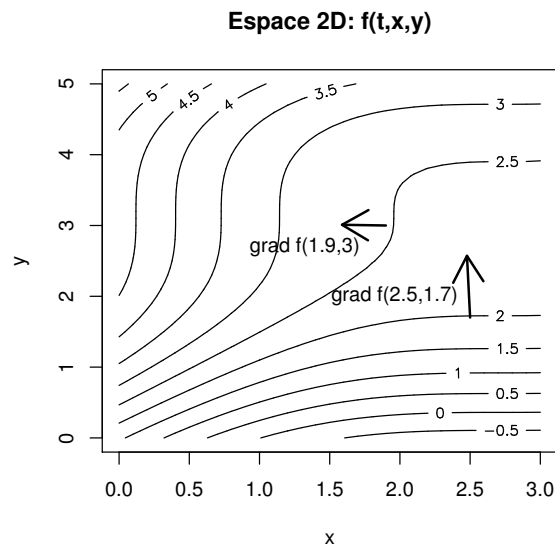


FIGURE A.5 – Pour une fonction 2D le gradient (flèches) pointe dans la direction où la pente de  $f$  est maximale, il est donc perpendiculaire aux isolignes.

La **divergence** ramène une fonction vectorielle à une fonction scalaire. Prenons une fonction  $g : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$  qui peut aussi s'écrire comme

$$g(x, y) = \begin{pmatrix} g_1(x, y) \\ g_2(x, y) \end{pmatrix},$$

2. Guido Fubini (1879-1943), mathématicien italien émigré en 1939 aux Etats-Unis.

la divergence est maintenant définie comme

$$\operatorname{div} g = \nabla \cdot g = \frac{\partial g_1(x, y)}{\partial x} + \frac{\partial g_2(x, y)}{\partial y} = \partial_x g_1(x, y) + \partial_y g_2(x, y).$$

Par exemple,  $g = \operatorname{grad} f$  (pour un  $f = f(x, y) : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ ) est une fonction du  $\mathbb{R}^2$  dans  $\mathbb{R}^2$  dont on peut calculer la divergence. En physique une divergence positive indique une source et une divergence négative un puits. Dans le contexte de la diffusion la divergence apparaît de la façon suivante :

$$f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}, \quad \operatorname{div}(\operatorname{grad} f) = \operatorname{div} \begin{pmatrix} \partial_x f \\ \partial_y f \end{pmatrix} = \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial y^2} = \left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) f.$$

## Annexe B

# Exercices (pour s'entraîner)

1. Prenons un automate cellulaire de dimension 1 (dix cellules) avec un voisinage de von Neumann et trois états (vivant, mort, zombie). Définissez vous-même un jeu de règles totalitaire et dessinez l'évolution de votre automate sur 5 générations.
2. Discutez les quatre classes de comportement possible de ce type d'automate et décidez pour votre automate ci-dessus à quelle classe il appartient.
3. Donnez un exemple biologique qui peut être modélisé avec le formalisme des automates cellulaires (en une ou deux dimensions, sans entrer dans les détails de l'automate).
4. Automate cellulaire à dimension 2 : est-ce que la grille de base consiste toujours de rectangles ? Donnez une autre possibilité avec un exemple de voisinage. Pour ce voisinage, combien de règles sont nécessaires pour définir un jeu de règles complet (états possibles : mort et vivant) ?
5. Banc de poissons : Soit  $N(t)$  le nombre de poissons dans un banc au temps  $t$ . On a trouvé que l'accroissement de ce banc peut s'écrire par l'équation

$$\frac{dN}{dt} = r(1 - N(t)/K)N(t)$$

Interprétez la signification biologique des paramètres  $r$  et  $K$ . Décrivez la courbe de l'évolution de  $N(t)$  au cours de temps. Indiquez l'état transitoire et l'état stationnaire de cette courbe. Comment est-ce que la condition initiale  $N(0) = N_0$  influence ces états ?

6. L'équation dans le dernier exemple était du type équation différentielle ordinaire, donc continue. On a aussi vu des équations de récurrences,  $N_{t+1} = f(N_t)$ . Donnez deux exemples de systèmes dynamiques biologiques, le premier étant plus adéquatement modélisé par un modèle continu, le deuxième par un modèle discret. N'écrivez pas un modèle, mais discutez pourquoi le formalisme continu ou discret serait plus adéquate.
7. On a étudié l'équation logistique discrète

$$N_{t+1} = N_t \exp\left(r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)\right) \quad (\text{B.1})$$

Discutez à l'aide d'une suite de représentations graphiques les comportements dynamiques possibles de ce modèle. En quoi est-ce qu'elle sont différentes des dynamiques du modèle de Verhulst continu ? Ensuite écrivez un petit code **R** qui dessine cette courbe dans une fenêtre graphique. Commentez vos commandes **R**.

8. Toujours pour l'équation logistique discrète (B.1) : la figure B.1 montre la dynamique de ce modèle pour  $K = 500$  et  $r = 2.6$ . Indiquez sur cette figure l'état transitoire et l'état stationnaire. Quel est la différence entre les deux par rapport à la population initiale  $N_0$  ? Lequel des deux états est pertinent pour la construction du diagramme de bifurcation ?
9. On a parlé du 'chaos déterministe'. Expliquez ce que veulent dire ces deux mots.
10. Reprenons le système des fourmis entre nid (effectif  $N(t)$ ), recherche (effectif  $R(t)$ ) et ravitaillement (effectif  $M(t)$ ). Il y a en total  $N_T = 200$  fourmis dans notre expérience, et les dynamiques sont décrites par

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}R &= r_N(N_T - R - M) - r_AR - r_RR \\ \frac{d}{dt}M &= r_RM - r_MM. \end{aligned}$$

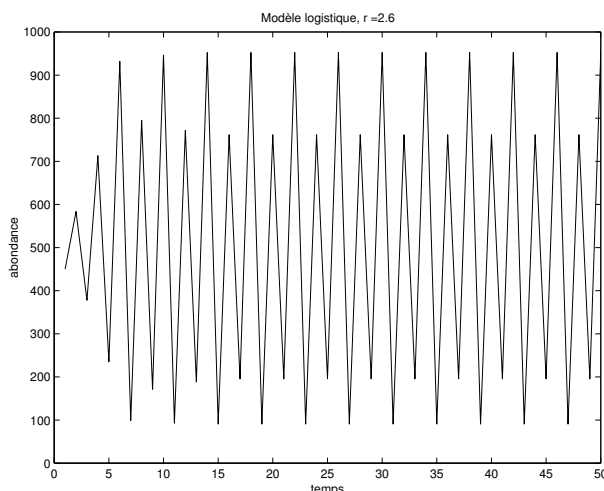


FIGURE B.1 – La dynamique du modèle logistique discret.

(avec  $r_N = 0.2 \text{ min}^{-1}$ ,  $r_R = 1 \text{ min}^{-1}$ ,  $r_A = 0.05 \text{ min}^{-1}$  et  $r_M = 0.5 \text{ min}^{-1}$ ).

- Qu'est-ce que représente le terme  $N_T - R - M$  ?
  - Est-ce que c'est une EDO linéaire ou non-linéaire ? Est-elle homogène ou non-homogène ? Justifiez vos réponses.
  - Calculez les isoclines  $Iso_R$  et  $Iso_M$ , tracez ces isoclines dans l'espace de phase (prenez  $R$  en ordonnée, cela sera plus simple pour la suite), ajoutez toutes les flèches et marquez le(s) équilibre(s). Ajoutez une trajectoire qui commence à  $R_0 = M_0 = 0.0$ . Résumez en une phrase les dynamiques possibles de ce système.
  - Calculez le(s) équilibre(s) de ce système.
11. On considère maintenant le cas où il n'y a que  $K = 20$  places au ravitailleur (effet d'un encombrement<sup>1</sup>),

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}R &= r_N(N_T - R - M) - r_A R - r_R R \\ \frac{d}{dt}M &= r_R R \left(1 - \frac{M}{K}\right) - r_M M. \end{aligned}$$

- Recalculez les isoclines et tracez-les (avec les flèches) dans l'espace de phase. Indiquez le(s) équilibre(s) et sa(leur) stabilité.
  - Ajoutez deux trajectoires  $((R_0, M_0) = (0, 0)$  et  $(20, 0)$ . Résumez en une phrase les dynamiques possibles de ce système.
  - Quelle est l'interprétation comportementale du terme  $-r_M M$  dans ces équations ?
12. Une expérience avec  $N = 1000$  fourmis dans une arène démontre qu'en première approximation les fourmis n'ont que deux activités : soit elles travaillent (creuser du sable pour faire un nid), soit elles se reposent. On observe que chaque fourmi a la même probabilité de passer d'un état à l'autre. En plus, une fourmi au travail continue cette activité en moyenne pendant 10 minutes, et une fourmi se repose en moyenne pendant 20 minutes.
- Décrivez ce système avec des équations différentielles linéaires, prenant  $F_T(t)$  et  $F_R(t)$  le nombre de fourmis au travail ou au repos respectivement. Au début toutes les fourmis sont au repos. Faites un dessin schématisé du système.
  - Quel est l'état stationnaire de ce système expérimental ? Y aura-t-il plus de fourmis au repos qu'au travail ?
  - Quel est la solution de ces équations (vous pouvez vous servir de  $\mathbf{R}$  pour répondre) ? Dessinez (de façon qualitative) l'évolution des trajectoires si au début toutes les fourmis sont au repos.

1. Veuillez noter que ce n'est qu'un système didactique, parce que du côté théorique il y a une faille : les fourmis disparaissent du compartiment  $R$  à un taux  $-r_R R$ , mais seulement la fraction  $(1 - M/K)$  arrive au mangeur, les autres disparaissent du système. Pour sauver l'exemple disons que ces fourmis sont tellement « frustrées » de ne pas avoir trouvé une place au mangeur qu'elles se mettent à bouder jusqu'à la fin de l'expérience.

- d) Vous vous rendez compte trop tard que votre arène a un petit trou par lequel les fourmis qui creusent s'échappent (et ne reviennent jamais) avec un taux  $\gamma = 0.005 \text{ min}^{-1}$ . Comment est-ce que ça change l'état stationnaire de votre système ? Combien de temps une fourmi restera-t-elle dans l'arène (en moyenne) ?

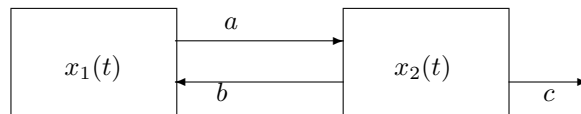
Travaillez de façon symbolique ou avec des chiffres (selon votre préférence).

13. Un processus physiologique avec deux compartiments  $x(t)$  et  $y(t)$  est décrit par les équations

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.0 \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -0.2 & 0 \\ 0.2 & -0.1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

Est-ce que c'est un système homogène ou non-homogène ? Faites un dessin schématique du système. Quel est l'état stationnaire ? Est-il stable ou instable ? Simulez dans **R** la solution de ce système si au début ( $t = 0$ ) les deux compartiments sont vides.

14. Vous avez le système à compartiments suivants :



avec  $a = 0.1$ ,  $b = 0.5$ ,  $c = 0.1$  et des conditions initiales  $x_1(0) = 0$ ,  $x_2(0) = 5.0$ . Devinez intuitivement l'évolution des variables d'états (transitoire et à l'équilibre). Calculez la solution du système. Quel est l'état d'équilibre ? Aviez-vous besoin de la solution pour trouver l'équilibre ?

En fait,  $a$  représente le taux d'un transport actif via un canal ionique. Vous le bloquez (désactivant la synthèse d'ATP) : quelle sera la nouvelle solution du système (transitoire et à l'équilibre) ?

15. Les équations suivantes ont été suggéré pour modéliser le système hormonal glucose-insuline ( $g, i$ ),

$$\begin{aligned} \frac{di}{dt} &= -K_i i + K_g (g - g_d) + K_s i_r \\ \frac{dg}{dt} &= K_h g - K_0 g i - K_s K_f \end{aligned}$$

avec des constantes  $K_i, K_g, K_s, K_h, K_0, g_d$  et  $i_r$ . De quel type de système s'agit-il ? Identifiez les équilibres de ce système en dessinant les isoclines. Dessinez à la main dans le graphique des isoclines les dynamiques de ce système. Comment est-ce que les valeurs numériques des constantes peuvent influencer la nature de ces trajectoires ?

16. **Des pêcheurs et des poissons** Nous avons un lac avec des poissons et des pêcheurs potentiels qui s'intéressent à ces poissons. Les hypothèses pour les poissons sont

- les poissons accroissent de façon logistique en absence de pêche,
- la croissance (variation d'effectif) des poissons est diminué par la présence de pêcheurs par un taux qui est proportionnel au produit de la densité des poissons et des pêcheurs.

Les hypothèses pour les pêcheurs sont

- les pêcheurs sont attirés par le lac à un taux qui est proportionnel à la densité des poissons,
- ils quittent le lac à un taux proportionnel à la densité de pêcheurs.

Ecrivez un système d'EDO non-linéaire qui incluent ces hypothèses. Ensuite, analysez ce système par la méthode des isoclines (équilibres, stabilité des équilibres, trajectoires).

17. Entraînement en analyse par isoclines : un système proie-prédateur ( $N, P$ ) pédagogique est le système suivant :

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN - \frac{aN}{1+ahN}P \\ \frac{dP}{dt} &= e \frac{aN}{1+ahN}P - \mu P \end{aligned}$$

On appelle  $\frac{aN}{1+ahN}$  la réponse fonctionnelle de Holling type II (saturée) ce qui n'est rien d'autre que le nombre de proie mangé par prédateur par unité de temps. Dessinez les isoclines et les flèches principales de ce système. Déterminez tous les équilibres et leurs stabilités. Dessinez une trajectoire à la main. Où est-ce que les dynamiques convergent ?

18. Pour décrire la dynamique de la taille d'un agrégat de blattes ( $N(t)$ ) un chercheur propose les équations suivantes :

$$\frac{dN}{dt} = 1.5 N \left(1 - \frac{N}{100}\right) \left(\frac{N}{20} - 1\right), \quad N(0) = N_0$$

où  $N_0$  est la taille initiale de cet agrégat.

- (a) Tracez  $dN/dt$  en fonction de  $N$  et recopiez ce graphique qualitativement. Quels sont les équilibres du système ? Sont-ils stables ou instables ?
- (b) Simulez des trajectoires pour  $N_0 = 25, 15$  et  $125$ , tracez  $N(t)$  en fonction du temps et recopiez qualitativement ces graphiques. Qu'est-ce que vous observez ?
- (c) Comparez (a) et (b). Comment appelle-t-on cet effet ?

Notez toutes vos commandes **R** que vous avez effectuées.

19. En quoi est-ce que la simulation d'une équation différentielle non-linéaire sans solution analytique est différent de celle où la solution analytique est connu ? Donnez en pseudo-code un algorithme pour trouver une solution (approximative) en fonction du temps dans le premier et dans le deuxième cas.
20. « On the edge of chaos » : expliquez d'où vient ce terme est quelle est sa signification en évolution.
21. Vous avez mesuré pour 10 fourmis le temps qu'elles restent dans le nid avant de le quitter (en secondes) : 135, 99, 71, 62, 52, 52, 32, 24, 20, 13. Dessinez la courbe de survie pour ces données, en échelle linéaire et en échelle log-linéaire. Sur la base de ces graphiques proposez un modèle pour décrire ces données. Comment est-ce que les paramètres de ce modèle sont-ils liés à la dynamique du nombre de fourmis dans le nid ( $N(t)$ ) dans le contexte d'un modèle continu

$$\frac{d}{dt}N(t) = f(N(t))?$$

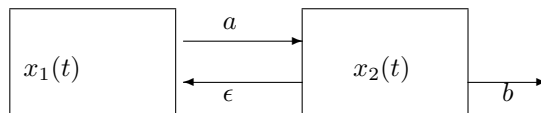
Ecrivez un 'pseudo'-code **R** pour faire le graphisme et l'estimation des paramètres du modèle.

22. Un automate cellulaire à une dimension et à bordures circulaires est défini par les règles suivantes :



Dessinez l'évolution de cet automate au cours du temps. Quel type de comportement observez-vous ? Quels sont les autres types possibles pour les automates cellulaires à une dimension ? Donnez un exemple biologique qui peut être modélisé avec ce type d'automate cellulaire à une dimension.

23. Vous avez le système à compartiments suivants (il s'agit d'un sous-système d'une fourmilière :  $x_1$  représente le nombre de fourmis soignant le couvin,  $x_2$  le nombre de fourrageuses, et les fourrageuses peuvent recommencer de s'occuper du couvin si elle ne meurent pas avant) :



Les paramètres ont les valeurs  $a = 0.2 \text{ jour}^{-1}$ ,  $b = 0.02 \text{ jour}^{-1}$  et on laissera  $\epsilon = 0.0$  (pour le moment). Les conditions initiales sont  $x_1(0) = 100.0$ ,  $x_2(0) = 50.0$ .

- (a) D'après cette description l'équation décrivant la dynamique de la variable d'état  $x_1$  est

$$\frac{dx_1}{dt} = -ax_1(t), \quad x_1(0) = 100$$

Dans cette écriture, quelle hypothèse (statistique) est faite sur le passage d'un individu de soigneuse à fourrageuse ?

- (b) Ecrivez les équations différentielles linéaires correspondantes du système total

- (c) Déterminez l'équilibre de ce système par la méthode des isoclines et tracez une trajectoire dans l'espace de phase avec les conditions initiales ci-dessus.
- (d) On ajoute les nouveaux nées qui deviennent des nourrices et alimentent ainsi le compartiment  $x_1$  à  $E = 5.0$  fournis par jour. On permet également la reconversion,  $\epsilon = 0.1$ . Ecrivez les nouvelles équations du système dynamique et déterminez son équilibre et sa stabilité par la méthode des isoclines.

Travaillez avec les chiffres ou les variables, selon votre préférence.

24. Vous voulez tester la performance mnésique d'une souris sous l'influence d'un neuroinhibiteur. Sa concentration dans les cellules est notée par  $x(t)$  ( $\mu\text{g}/\text{l}$ ). Vous ajoutez l'inhibiteur à un taux constant  $E$  ( $\mu\text{g}/\text{l}/\text{h}$ ), et il se dégrade dans les cellules à un taux  $d = 2.0 \text{ h}^{-1}$ . L'inhibiteur n'est efficace que si  $x > 0.4 \mu\text{g}/\text{l}$ , mais il devient léthal à  $x \geq 1.0 \mu\text{g}/\text{l}$ . Comment dosez-vous  $E$  ?
25. Depickère et al. (2004a) ont étudié le comportement d'agrégation des fourmis *Lasius niger*. La Fig. B.2 montre la courbe de survie des temps de déplacement d'un individu avant de s'arrêter spontanément et l'ajustement de cette courbe par une loi exponentielle. Commentez ce graphique et donnez une interprétation comportementale du phénomène des arrêts spontanés de *Lasius niger*.

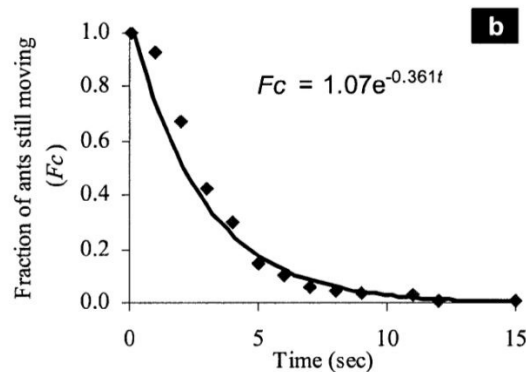


FIGURE B.2 – Courbe de survie du temps avant arrêt spontané d'une fourmi *Lasius niger* et la courbe exponentielle ajustée à cette courbe de survie. Données extraits de Depickère et al. (2004b).

26. AP5 est un antagoniste du récepteur NMDA du glutamate. Il peut bloquer la synthèse de quelques protéines et il est ainsi souvent utilisé pour tester si cette synthèse est nécessaire dans certains processus cognitifs. Il n'est efficace qu'à une concentration supérieure à 5 mmol/l (dans un rat cela correspond par exemple à une injection de 30  $\mu\text{g}$ ). Soit  $y(t)$  la concentration (mmol/l) d'AP5 dans l'hippocampe (avant injection elle est 0.0 mmol/l). Vous commencez une injection en continue avec débit  $E = 0.1 \text{ mmol}/\text{l}/\text{min}$ . La dégradation d'AP5 se fait d'après la loi exponentielle classique, la concentration d'AP5 suit donc l'équation

$$\frac{dy(t)}{dt} = E - qy(t), \quad q = 0.01 \text{ min}^{-1}$$

Soit  $z(t)$  la concentration du produit résultant de la dégradation d'AP5, sa dynamique est décrit par l'équation

$$\frac{dz(t)}{dt} = qy(t) - pz(t), \quad p = 0.05 \text{ min}^{-1}$$

(attention,  $q$  est un chiffre inventé, je ne connais pas la nature de  $z$ ).

- (a) Faites une analyse complète de ce système dynamique par la méthode des isoclines (prenez  $y$  en abscisse et  $z$  en ordonnée) en indiquant toutes les flèches et l'(es) équilibre(s) du système.
- (b) Tracez-y à la main une trajectoire si au début on a  $y(t) = z(t) = 0$ . Vers quelles valeurs convergent  $y(t)$  et  $z(t)$  ?
- (c) Tracez la dynamique de  $y(t)$  et de  $z(t)$  pour la même condition initiale en fonction du temps sur un graphique séparé.
- (d) Qu'est-ce que l'arrêt spontané d'une fourmi *Lasius niger* et la dégradation d'AP5 ont en commun ?



# Annexe C

## Glossaire

- bifurcation** Un changement qualitatif des dynamiques stationnaires d'un système dynamique (par ex. stable devient instable, cycle limite stable devenant chaotique) quand la valeur d'un paramètre change de façon quantitative.
- bifurcation, brisure de symétrie** La notion de symétrie étant liée à celle de l'invariance, la symétrie d'un objet se caractérise par l'ensemble des transformations qui le laissent invariant. Cet ensemble est changé lors d'une bifurcation, par exemple un système dynamique oscillant entre 2 valeurs va osciller entre 4 valeurs, ou finalement fluctuer d'une façon aperiodique.
- complexité et systèmes complexes** Se réfère à un système d'individus en interaction qui présente des propriétés qui ne se trouvent pas au niveau individuel. Les réponses d'un tel système sont souvent sensibles aux conditions initiales et aux interactions non-linéaires qui impliquent des amplifications et des coopérations. Des comportements complexes peuvent émerger même si les composantes du système sont très similaires et suivent des règles très simples.
- conditions initiales** Valeurs des variables d'état au début d'une simulation
- déterministe** Le terme déterministe se réfère à un système d'équations qui, une fois les valeurs des paramètres et des conditions initiales connues, peut prédire les dynamiques du système de façon précise et identique d'une simulation à l'autre. Voir par exemple les équations différentielles ordinaires. Voir aussi **stochastique**.
- dynamiques stationnaires** Synonyme d'attracteur', l'état vers lequel un système converge de n'importe quelle état initial à l'intérieur de son bassin d'attraction.
- dynamiques transitoires** La dynamique d'un système avant d'atteindre son état stationnaire.
- émergence** Une structure macroscopique/globale qui apparaît sans être codée directement au niveau microscopique/individuel. Le concept d'émergence est plutôt flou et s'applique aux structures qui ne sont pas une extrapolation linéaire des processus locaux/individuels.
- équilibre** Constance temporelle des états ou quantités macroscopiques (par ex. une population, une substance pure) tandis que les états microscopiques (individus, molécules) peuvent changer perpétuellement.
- feedback** Une modification dans la variable d'état d'un système dynamique influe sur (de façon direct ou indirecte) la variation de la même variable d'état.
- feedback négatif** Un accroissement (ou décroissance) d'une variable d'état change de façon directe ou indirecte (via d'autres variables d'état) la variation de cette variable d'état pour qu'elle devienne négative (ou positive). En physiologie on parle aussi d'homéostasie.
- feedback positif** Un accroissement (ou décroissance) d'une variable d'état change de façon directe ou indirecte (via d'autres variables d'état) la variation de cette variable d'état pour qu'elle devienne positive (ou négative). Il y a ainsi un renforcement en direction de la déviation initiale.
- macroétat/microétat** Deux échelles successives pour décrire un ensemble, par ex. individu et population, molécule et substance, etc. Mesurer un macroétat est synonyme de faire la moyenne des microétats.
- modèle** Représentation de la réalité dans laquelle les traits principaux d'un aspect du monde réel sont représentés de façon simplifiée afin de faciliter la compréhension de cet aspect et/ou l'élaboration de la prédiction dans d'autres conditions.

- modèle, Eulerien** Une approche qui se focalise sur un point dans l'espace caractérisé par les densités et flux de matière ou d'organismes. Cette approche nous emmène la plupart du temps vers des équations différentielles ordinaires (EDO) ou partielles (EDP).
- modèle, Lagrangien** Une approche qui prend comme unité de base l'individu, caractérisé par sa vitesse et sa direction, ses interactions locales avec les autres individus ou les ressources, etc. Cette approche nous emmène la plupart du temps vers une modèle individu centré.
- modèle, statistique** Caractérisation complète de la variable aléatoire correspondant à une observable statistique, c'est-à-dire déterminer son espace de définition et les probabilités (ou densité de probabilité) d'occurrence des éléments de cet espace.
- modèle, validation d'un** Si un modèle peut reproduire ou expliquer un patron observé on parle de validation de ce modèle, c'est-à-dire que le modèle est suffisant pour expliquer les données. Mais la validation n'est pas une preuve que les mécanismes proposés dans le modèle sont corrects, elle augmente seulement la confiance dans le choix de ces mécanismes.
- paramètre** Grandeur qui fait partie du modèle et qui ne change ni au cours du temps ni dans l'espace dans les limites d'un modèle.
- paramètre de forçage** Grandeur qui fait partie du modèle mais dont la valeur peut changer dans le temps et l'espace en fonction d'informations environnementales/extérieures au système d'équations.
- stochastique** Tout système qui n'est pas **déterministe**, qui contient donc des composantes aléatoires/probabilistes qui font que les dynamiques changent d'une simulation/réalisation à l'autre, est un système stochastique.
- variable aléatoire (VA)** Une VA est défini par son espace de définition  $\mathcal{D}$  et les probabilités (ou densité de probabilité) d'occurrence des éléments de cet espace. On distingue entre VA discrète et continue.
- variable d'état** Variable qui permet de décrire l'état d'un compartiment dont on veut modéliser les changements en fonction du temps et de l'espace.
- variable de forçage** Grandeur qui fait partie du modèle, mais qui dépend du temps et de l'espace et qui entre comme une information de source extérieure dans le modèle. Notons bien que ce n'est pas le modèle qui dira comment varie cette variable. Souvent aussi appelé une variable d'entrée.
- variable de sortie** Variable d'état elle-même ou combinaison (par exemple la somme ou rapport) de variables d'état qu'on pourra comparer avec les valeurs observées afin de valider le modèle.

# Références bibliographiques

- Beckers, R., J.-L. Deneubourg, & S. Goss. 1992. Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insectes Sociaux* 39 :59–72.
- Beckers, R., J.-L. Deneubourg, & S. Goss. 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *Journal of Insect Behavior* 6 :751–759.
- Bertrandias, J. P., & F. Bertrandias. 1997. Mathématiques pour les sciences de la vie, de la nature et de la santé. Presses universitaires de Grenoble, Grenoble.
- Box, G. E. P. 1976. Science and statistics. *Journal of the American Statistical Association* 71 :791–799.
- Box, G. E. P., & N. R. Draper. 1987. Empirical Model-Building and Response Surfaces. John Wiley & Sons.
- Caswell, H. 2000. Matrix Population Models : Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2nd edn.
- Deneubourg, J.-L., S. Aron, S. Goss, & J. M. Pasteels. 1990. The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. *Journal of Insect Behavior* 3 :159–168.
- Dennis, B., R. A. Desharnais, J. M. Cushing, & R. F. Costantino. 1997. Transitions in population dynamics : equilibria to periodic cycles to aperiodic cycles. *Journal of Animal Ecology* 66 :704–729.
- Depickère, S., D. Fresneau, & J.-L. Deneubourg. 2004a. A basis for spatial and social patterns in ant species : dynamics and mechanisms of aggregation. *Journal of Insect Behavior* 17 :81–97.
- Depickère, S., D. Fresneau, & J.-L. Deneubourg. 2004b. Dynamics of aggregation in *Lasius niger* (Formicidae) : influence of polyethism. *Insectes Sociaux* 51 :81–90.
- Edelstein-Keshet, L. 1988. Mathematical Models in Biology. McGraw-Hill, Inc.
- Haccou, P., & E. Meelis. 1992. Statistical analysis of behavioural data : an approach based on time structured models. Oxford University Press.
- Hilborn, R., & M. Mangel. 1997. The Ecological Detective. Princeton University Press, Princeton.
- Kantz, H., & T. Schreiber. 1997. Nonlinear Time Series Analysis. Cambridge University Press, London.
- May, R. M. 1975. Biological populations obeying difference equations : stable points, stable cycles, and chaos. *Journal of Theoretical Biology* 51 :511–524.
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261 :459–467.
- Meinhardt, H. 1995. The algorithmic beauty of sea shells. Springer, New York.
- Murray, J. D. 2002. Mathematical Biology I : an Introduction. Springer, New York, 3rd edn.
- Murray, J. D. 2003. Mathematical Biology II : Spatial models and biomedical applications. Springer, New York, 2nd edn.
- Pavé, A. 1994. Modélisation en biologie et en écologie. Aléas Editeur, Lyon.

- Press, W. H., S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling, & B. P. Flannery. 1992. Numerical Recipes in C : The Art of Scientific Computing. Cambridge University Press, London, 2nd edn.
- Rennard, J.-P. 2002. Vie artificielle - où la biologie rencontre l'informatique. Vuibert informatique.
- Sigmund, K. 1993. Games of Life : explorations in ecology, evolution and behaviour. Oxford University Press.
- Skellam, J. G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38 :196–218.
- Theraulaz, G., E. Bonabeau, S. C. Nicolis, R. V. Solé, V. Fourcassié, S. Blanco, R. Fournier, J.-L. Joly, P. Fernández, A. Grimal, P. Dalle, & J.-L. Deneubourg. 2002. Spatial patterns in ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99 :9645–9649.
- Turchin, P. 1998. Quantitative Analysis of Movement : Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Verhulst, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondances mathématiques et physiques* 10 :113–121.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, 4th edn.

# Index

- Allee, W.C., 36
- automate cellulaire, 10
- bifurcation, 87
  - brisure de symétrie, 87
  - diagramme de, 21
  - paramètre de, 21, 40
- chaos
  - au bord du, 14
  - déterministe, 21
- choix binaire, 45
- complexité, 87
- comportement stochastique, 50
- conditions de bord, 61
- conditions initiales, 87
- Conway, J.H., 10
- croissance
  - exponentielle, 17, 18
  - logistique, 19
- dérivée, 66
- densité de probabilité, 51, 52
- dérivée partielle, 78
- divergence, 79
- dynamique
  - chaotique, 12
  - déterministe, 21
  - périodique, 12
  - stationnaire, 21
  - transitoire, 21
- dynamiques
  - stationnaires, 87
  - transitoires, 87
- EDO, 18
  - autonome, 7
  - homogène, 28, 36
  - linéaire, 27, 36, 74, 75
  - linéaire, stabilité, 76
  - non-homogène, 36, 76
  - non-linéaire, 35, 48
- EDP, 59
- émergence, 87
- équation
  - de Fick, 60
  - de Fokker-Planck, 60
- équation différentielle, 7
  - ordinaire, 18
  - partielle, 59
- équilibre, 20, 46, 87
  - instable, 20
  - non-trivial, 31
  - stable, 20
  - trivial, 31
- espérance, 51
- espace de phase, 20, 39
- espace vectoriel, 69
  - changement de base, 74
- feedback, 87
  - négative, 87
  - positive, 87
- feedback négatif, 18
- feedback positif, 18
- fonction, 65
- fonction de choix, 45
- fonction linéaire, 69, 70, 74
- gradient, 79
- IBM, 57
- in silico, 5
- intégrale, 67
- isocline, 29, 39
- Jacobienne, matrice, 43
- jeu de la vie, 9
  - histoire, 10
- Langton, 14
- logique
  - ET, 13
  - NON, 13
  - OU, 14
- macroétat/microétat, 87
- Malthus, T.R., 17
- marche aléatoire, 59–61
- matrice, 69, 70
  - addition, 71
  - déterminant, 72
  - de passage, 32, 34, 75
  - de transition, 54
  - diagonalisable, 74
  - Jacobienne, 43
  - multiplication, 71
- May, R.M., 21
- méthode
  - d'Euler, 41

- des isoclines, 29, 39
- séparation des variables, 37
- variation de la constante, 37
- modélisation, 5
- modèle, 87
  - à compartiments, 33
  - construction d'un, 5
  - déterministe, 29, 49
  - de réaction-diffusion, 60
  - de recrutement, 23
  - discret, 21
  - Eulerien, 57, 88
  - exponentiel, 17, 23
  - individu centré, 57
  - Lagrangien, 57, 88
  - logistique, 18, 19, 23
  - proie-prédateur, 37, 44
  - recrutement actif, 37
  - statistique, 52, 88
  - stochastique, 29
  - validation d'un, 88
  - validation du, 26, 29
- Newton, 18
- non-dimensionalisation, 22, 44
- non-dimensionnalisation, 45
- observable statistique, 51
- ordinateur universel, 14
- paramètre, 88
  - de forçage, 88
- parcimonie, principe de, 7
- processus de Markov, 54
- processus sans mémoire, 7, 52, 54
- régression linéaire, 74
- recrutement
  - modèle de, 17
- règle d'interaction, 25
- règles de progression, 25
- sensibilité aux conditions initiales, 21
- simulation numérique, 41
- stabilité locale, 43
  - analyse de, 42
- stochastique, 88
- survie
  - courbe de, 6, 28
- système dynamique, 25, 26
- systèmes complexes, 87
- Taylor, série de, 43, 67
- trajectoire, 39
- valeur propre, 73
  - d'une matrice  $2 \times 2$ , 32
- variable
  - aléatoire, 88
  - d'état, 25, 88
  - de forçage, 88
  - de sortie, 88
- variable aléatoire, 51
  - continue, 51
  - discrète, 51
- variance, 52
- vecteur propre, 73
- Verhulst, P.-F., 19