Chapitre 3:
modèles de population, des EDO aux EDP

1 Un modèle de population avec dynamique adaptative : vers un principe de sélection

On considère une population d'individus dont la dynamique est basée sur un principe de sélection : la population ayant le trait le mieux adapté est favorisée. On néglige, de ce fait, la possibilité de mutations qui consisterait à considérer que le trait peut évoluer d'une mère à son enfant.

On note $n(t, x)$ la densité de population à l'instant t ayant le trait x (avec $x \in \mathbb{R}$). On se place dans le cadre du modèle de Verhulst : plus la population totale

$$\rho(t) := \int_{\mathbb{R}} n(t, x)\,\mathrm{d}x \tag{1.1}$$

est grande, plus le taux de mort croît. On considère alors le système :

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t} n(t, x) = \big(b(x) - \rho(t)\big) n(t, x), \\ n(0, x) = n_0(x), \end{cases}$$

avec les hypothèses suivantes :

- n_0 est à support compact, *i.e.* il existe $\alpha < \beta$ tels que $n_0(x) > 0$ pour $x \in (\alpha, \beta)$ et $n_0(x) = 0$ sinon ;
- $b \in C^0(\mathbb{R})$;
- Il existe $\underline{b} > 0$ tel que, pour tout $x \in \mathbb{R}$, $b(x) \geqslant \underline{b}$;
- $\exists!\ \overline{x} \in \mathbb{R}$, $b(\overline{x}) = \max_{\mathbb{R}} b$.

Dans ce problème, la variable x ne joue pas un rôle de paramètre : le problème est en effet non linéaire (et non local). Nous allons montrer que le trait qui a le taux de reproduction le plus élevé est sélectionné en temps long, indépendamment de la condition initiale.

Théorème 1.1 (Principe de sélection). *La densité de population et la population convergent en temps long selon le principe de sélection du trait qui a le taux de reproduction le plus élevé :*

$$\lim_{t \to +\infty} n(t, x) = b(\overline{x}) \delta_{x = \overline{x}}, \qquad \lim_{t \to +\infty} \rho(t) = \overline{\rho} := b(\overline{x}).$$

2 Démonstration du principe de sélection

Étape 1. Changement de variable

La détermination de l'évolution de la population totale repose sur une astuce de calcul associée à un changement de variable. L'idée du changement de variable est inspirée de l'EDO associée $n'(t) = -\rho(t)n(t)$ dont la solution est $n(t) = n(0)\exp\left(-\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s\right)$.

On définit la "densité auxiliaire"

$$N(t,x) := n(t,x)\exp\left(\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s\right). \tag{2.1}$$

On a alors

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}(t,x) &= \frac{\mathrm{d}n}{\mathrm{d}t}e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} + N(t,x)\rho(t) = (b(x)n(t,x) - \rho(t)n(t,x))e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} + N(t,x)\rho(t)\\ &= b(x)n(t,x)e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} - \rho(t)n(t,x)e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} + N(t,x)\rho(t),\end{aligned}$$

soit :

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t}(t,x) = b(x)N(t,x).$$

Notons que, dans l'équation différentielle que nous venons d'obtenir, la variable x ne joue qu'un rôle de paramètre. On peut donc intégrer cette équation linéaire pour obtenir

$$N(t,x) = N(0,x)e^{b(x)t} = n_0(x)e^{b(x)t}. \tag{2.2}$$

Étape 2. Détermination de la population totale

Afin de déterminer la population totale ρ, il faut "inverser" l'équation (2.1). On va pouvoir exprimer ρ en fonction des données. En effet,

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} = e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s}\rho(t) = \int_{\mathbb{R}} N(t,x)\,\mathrm{d}x,$$

d'après l'équation (2.1). Remarquons que par intégration de (2.2), on a :

$$\int_{\mathbb{R}} N(t,x)\,\mathrm{d}x = \int_{\mathbb{R}} n_0(x)e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x =: g(t),$$

où g ne dépend que des données. En combinant les deux dernières égalités, il vient

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} = g(t) \implies e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} = 1 + \int_0^t g(s)\,\mathrm{d}s.$$

Or,

$$\int_0^t g(s)\,\mathrm{d}s = \int_0^t \int_{\mathbb{R}} n_0(x)e^{b(x)s}\,\mathrm{d}x\,\mathrm{d}s = \int_{\mathbb{R}} n_0(x)\left(\int_0^t e^{b(x)s}\,\mathrm{d}s\right)\mathrm{d}x = \int_{\mathbb{R}} n_0(x)\left(\frac{e^{b(x)t}}{b(x)} - \frac{1}{b(x)}\right)\mathrm{d}x.$$

On en déduit

$$e^{\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} = G(t) := \int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)}e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x + K \qquad \text{avec} \qquad K := 1 - \int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)}\,\mathrm{d}x.$$

Par composition, on obtient $\displaystyle\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s = \ln G(t)$ et, par dérivation, $\rho(t) = G'(t)/G(t)$, soit

$$\rho(t) = \frac{\displaystyle\int_{\mathbb{R}} n_0(x)e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)}e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x + K} \geqslant 0. \tag{2.3}$$

Remarquons que le dénominateur est plus grand que 1, grâce à la propriété de positivité de b :

$$\mathcal{D}(t) := \int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x + K = 1 + \underbrace{\int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)} (e^{b(x)t} - 1) \,\mathrm{d}x}_{\geqslant 0}.$$

Étape 3. Comportement en temps long

Proposition 2.1 (Borne supérieure)**.**

$$\lim_{t \to +\infty} \rho(t) \leqslant b(\overline{x}).$$

Démonstration. D'après les hypothèses sur b, on a

$$\rho(t) \leqslant b(\overline{x}) \frac{\displaystyle\int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x + K}.$$

Or,

$$\int_{\mathbb{R}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x = \int_{\alpha}^{\beta} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x \geqslant e^{\underline{b}t} \int_{\alpha}^{\beta} \frac{n_0(x)}{b(x)} \,\mathrm{d}x \xrightarrow[t \to +\infty]{} +\infty.$$

On en déduit que la borne supérieure tend vers $b(\overline{x})$ lorsque t tend vers $+\infty$. □

Proposition 2.2 (Borne inférieure)**.**

$$\lim_{t \to +\infty} \rho(t) \geqslant b(\overline{x}).$$

Démonstration. Soit $\varepsilon > 0$. Par continuité de b, on peut considérer les ensembles

$$I_\varepsilon := \{x \in \mathbb{R},\, b(x) \geqslant b(\overline{x}) - \varepsilon\} \neq \emptyset, \qquad J_\varepsilon := \{x \in \mathbb{R},\, b(x) < b(\overline{x}) - \varepsilon\} = \mathbb{R} \setminus I_\varepsilon.$$

Par l'équation (2.3), on a

$$\rho(t) \geqslant \frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} n_0(x) e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}{\mathcal{D}(t)} \geqslant \frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{b(\overline{x}) - \varepsilon}{b(x)} n_0(x) e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}{\mathcal{D}(t)} \geqslant (b(\overline{x}) - \varepsilon) \frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}{\mathcal{D}(t)},$$

soit $\rho(t) \geqslant \frac{b(\overline{x}) - \varepsilon}{\mathcal{A}_\varepsilon(t)}$, où

$$\mathcal{A}_\varepsilon(t) := \frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x + \int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x + K}{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}.$$

Montrons que $\lim\limits_{t \to +\infty} \mathcal{A}_\varepsilon(t) = 1$. On a

$$\mathcal{A}_\varepsilon(t) = 1 + \underbrace{\frac{K}{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}}_{\to 0} + \frac{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}$$

et il reste à démontrer que

$$\lim_{t \to +\infty} \frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t} \,\mathrm{d}x} = +\infty.$$

Introduisons $I_{\frac{\varepsilon}{2}} := \left\{x \in \mathbb{R},\, b(x) \geqslant b(\overline{x}) - \frac{\varepsilon}{2}\right\} \subset I_\varepsilon$. On a

$$\frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x} = \frac{\displaystyle\int_{I_{\frac{\varepsilon}{2}}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x} + \underbrace{\frac{\displaystyle\int_{I_\varepsilon \setminus I_{\frac{\varepsilon}{2}}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}}_{\geqslant 0}$$

et il suffit de montrer que

$$\lim_{t \to +\infty} \frac{\displaystyle\int_{I_{\frac{\varepsilon}{2}}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x} = +\infty.$$

Or,

$$\lim_{t \to +\infty} \frac{\displaystyle\int_{I_{\frac{\varepsilon}{2}}} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x}{\displaystyle\int_{J_\varepsilon} \frac{n_0(x)}{b(x)} e^{b(x)t}\,\mathrm{d}x} \geqslant \frac{\displaystyle\min_{I_{\frac{\varepsilon}{2}}} \left(\frac{n_0}{b}\right) e^{(b(\overline{x}) - \frac{\varepsilon}{2})t} \mathrm{mes}(I_{\frac{\varepsilon}{2}})}{\displaystyle\max_{J_\varepsilon} \left(\frac{n_0}{b}\right) e^{(b(\overline{x}) - \varepsilon)t} \mathrm{mes}(J_\varepsilon)} \geqslant C_\varepsilon e^{\frac{\varepsilon}{2}t} \to +\infty,$$

ce qui démontre le résultat intermédiaire souhaité. On a ainsi établi que, pour tout $\varepsilon > 0$ arbitrairement petit,

$$b(\overline{x}) - \varepsilon \leqslant \lim_{t \to +\infty} \rho(t),$$

ce qui permet de prouver le résultat. □

Démonstration. (Th. 1.1) Les Propositions 2.1 et 2.2 permettent de conclure que

$$\lim_{t \to +\infty} \rho(t) = \overline{\rho} := b(\overline{x}).$$

Par ailleurs, d'après les équations (2.1) et (2.2),

$$n(t,x) = N(t,x) e^{-\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} = n_0(x) e^{b(x)t} e^{-\int_0^t \rho(s)\,\mathrm{d}s} = n_0(x) e^{-\int_0^t (\rho(s) - b(x))\,\mathrm{d}s}.$$

Si $x \neq \overline{x}$, on a la propriété : $b(x) < b(\overline{x})$. Comme $\lim_{s \to +\infty} \rho(s) = b(\overline{x})$, on en déduit qu'il existe $C > 0$ et un temps $T > 0$ tels que,

$$\forall s > T, \qquad \rho(s) - b(x) > C > 0.$$

Par suite, pour $x \neq \overline{x}$ et pour tout t suffisamment grand (*i.e.* $t > T$),

$$e^{-\int_0^t (\rho(s) - b(x))\,\mathrm{d}s} = e^{-\int_0^T (\rho(s) - b(x))\,\mathrm{d}s} e^{-\int_T^t (\rho(s) - b(x))\,\mathrm{d}s} \leqslant e^{-\int_0^T (\rho(s) - b(x))\,\mathrm{d}s} e^{-C(t-T)} \xrightarrow[t \to +\infty]{} 0.$$

On en déduit que si $x \neq \overline{x}$, $\lim_{t \to +\infty} n(t,x) = 0$. □

3 Un modèle de population structuré en âge

Le modèle de dynamique adaptative décrit dans la section 1 repose sur une équation différentielle non linéaire dans laquelle interviennent les variables de temps et d'espace mais dont la loi d'évolution repose uniquement sur une dérivée en temps de la densité de population. Nous allons décrire un modèle de population dans laquelle interviennent les dérivées en temps et en espace de la densité de population : il s'agit d'un modèle décrit par une *équation aux dérivées partielles.*

On note

- $n(t,x)$ le nombre d'individus ayant à l'instant t l'âge x ;
- $\mu(t,x)$ le taux de mortalité (en s^{-1}), qui dépend de t et de x.

En effectuant un bilan entre deux instants t et $t+\delta$, on obtient :

$$n(t+\delta, x+\delta) = n(t,x) - \mu(t,x)n(t,x)\delta \tag{3.1}$$

ce qui signifie que les individus qui avaient l'âge x à l'instant t ont désormais l'âge $x+\delta$ à l'instant $t+\delta$. Parmi cette population d'individus, on a dénombré le nombre de morts pendant l'intervalle δ : $\mu(t,x)n(t,x)\delta$. Notons qu'aucun terme de naissance n'est inclus dans l'équation (3.1) : cela signifie qu'il n'y a pas de naissance spontanée à un âge x donné !

En supposant que l'intervalle de temps considéré est petit, on peut effectuer formellement un développement de Taylor :

$$n(t+\delta, x+\delta) = n(t,x) + \delta\partial_t n(t,x) + \delta\partial_x n(t,x) + \mathcal{O}(\delta^2)$$

et l'équation (3.1) devient, en faisant tendre δ vers 0 :

$$\partial_t n(t,x) + \partial_x n(t,x) = -\mu(t,x)n(t,x) \tag{3.2}$$

Il reste à compléter cette équation, définie pour tout $t>0$ et tout $x>0$, par une condition initiale (afin de connaître l'état initial de la population) et une condition aux limites (afin de décrire le processus de naissance). Nous considérerons le système suivant :

$$\begin{cases} \partial_t n(t,x) + \partial_x n(t,x) = -\mu(t,x)n(t,x), & t>0,\ x>0, \\ n(0,x) = n_0(x), & x>0, \\ n(t,0) = \displaystyle\int_0^{+\infty} b(y)n(t,y)\,\mathrm{d}y, & t>0, \end{cases}$$

où b est une fonction ad hoc que nous allons préciser. Terminons cette présentation par quelques considérations sur le choix des paramètres μ et b :

- la fonction "taux de mortalité" μ dépend en particulier de la variable x qui représente l'âge des individus. C'est une fonction positive et une hypothèse raisonnable du point de vue de la modélisation consiste à choisir une fonction croissante par rapport à x afin de signifier que l'âge est un facteur important de mortalité ; la dépendance en temps permet de modéliser des épisodes de mortalité localisés en temps, tels que des épidémies.
- Le terme de naissance est modélisé par un terme intégral

  $$\int_0^{+\infty} b(y)n(t,y)\,\mathrm{d}y$$

  L'idée sous-jacente consiste à dire que les naissances sont d'autant plus importantes que la population est importante ; si l'on suppose que le terme de naisance est directement proportionnel à la population totale, on aurait alors

  $$n(t,0) = b_\infty \int_0^{+\infty} n(t,y)\,\mathrm{d}y$$

  où b_∞ représente la taux de natalité. Mais on peut considérer que tous les individus ne contribuent pas de façon identique à la natalité : les personnes âgées et les enfants sont exclus de ce processus et, d'une manière générale, le noyau b pondère cet effet de l'âge : on choisira, par exemple, une fonction b de type gaussienne, centrée autour de l'âge correspondant au pic de fertilité, avec une variance dont l'ordre de grandeur tend à exclure les individus trop jeunes ou trop âgés pour procréer.