

MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES À LA BIOLOGIE

P. Michel

Département de Mathématiques et Informatique



Table des matières

1	Modèles Appliqués à la Biologie : Un Peu d'Histoire	5
1.1	Deux Bonnes Raisons de Dire des Conneries	5
1.2	Complexification et Applications Diverses	7
1.2.1	Épidémiologie : McKendrick (1926 [19])	7
1.2.2	Écologie : Volterra (1926) [33]	10
1.2.3	Science Humaine : Modélisation et Interaction Dans le Couple (voir [12] p.146)	11
1.3	Plan du cours	13
2	Non-Homogénéité et Structures	15
2.1	Exemples	16
2.2	Un Peu d'Algèbre Linéaire	17
2.2.1	Matrices Positives	18
2.2.2	Matrices Irréductibles : Définition	19
2.2.3	Matrices Irréductibles : Graphe	20
2.2.4	Théorème de Perron-Frobenius [28]	21
2.2.5	Exercices	21
2.3	Convergence en Temps Long	22
2.4	Applications	22
2.4.1	Pêche : []	23
3	Modèles Non Linéaires	25
3.1	Existence et Unicité : Cauchy-Lipshitz [2]	26
3.2	Simulations Numériques	26
3.3	Bornes sur les Solutions	27
3.4	Equilibres et Stabilités	27
4	Modèles Probabilistes : Chaînes de Markov	29
4.1	Définitions (voir [5] p. 111)	29
4.2	Matrices de Transition	31
4.3	Simulation de Chaînes de Markov	33
4.4	Chaîne de Markov Irréductible et Apériodique	34
4.5	Applications	35
4.5.1	Lapin Cretin :	35
4.5.2	Banlieu : [3] p.214	36
4.5.3	Fate of Atlantis : [3] p.215	36
4.5.4	Galton Watson : [8].	36

4.5.5	Modèle épidémiologique ([9])	37
4.5.6	Modèle épidémiologique 2	38
4.6	Classification des états	39
4.7	Princesse suite et fin (exercice 16)	43
5	Annexe	45
5.1	Preuve du Théorème de Perron-Frobenius	45
5.2	Preuve du théorème 2.3.1	47

Chapitre 1

Modèles Appliqués à la Biologie : Un Peu d'Histoire

Comme nous allons le voir dans la partie 1.1, l'histoire de la modélisation mathématique appliquée à la biologie commence avec un écueil sur les conséquences et les limites de la modélisation qu'il faudra garder en mémoire. Néanmoins, les outils de modélisation et d'abstraction du vivant ont leurs utilités (et leurs limites) et nous verrons différentes applications dans la partie 1.2.

1.1 Deux Bonnes Raisons de Dire des Conneries

Notre histoire commence avec Thomas Robert Malthus. Né près de Guildford le 13 février 1766 et mort à Bath le 29 décembre 1834, il est un économiste britannique de l'école classique, et également un pasteur anglican ([17] p515). Il écrit "I SAID THAT POPULATION, WHEN UNCHECKED, increased in a geometrical ratio, and subsistence for man in an arithmetical ratio." ([21] p. 6). L'idée étant que la taille d'une population suit le modèle suivant.



Modèle

La taille d'une population N au temps t évolue suivant la loi (voir [12] p. 2) :

$$N(t+1) = N(t) + \underbrace{B.N(t)}_{\text{nombre de naissances}} - \underbrace{D.N(t)}_{\text{nombre de mort}},$$

avec B le taux de naissance et D le taux de mort. La version continue en temps est $N'(t) = (B - D)N(t)$.

Analyse mathématiques

Puisque les solutions sont données par

$$\boxed{N(t) = N(0)(1 + B - D)^t \quad (\text{resp. } N(t) = N(0)e^{(b-d)t})},$$

Or les ressources croissent de manière arithmétique par hypothèse de Malthus.

Conclusion

On arrête d'aider les pauvres (qui se reproduisent trop) avant que leur population ne dépasse les ressources utilisables ! (voir [20] pour une critique plus précise de Malthus).

Il s'est produit quelque chose de fâcheux dans ce raisonnement : un modèle ne peut (et ne doit) pas dire plus que ce que ces propres limitations lui imposent. Un modèle a des hypothèses. Ici pour assuré que B et D sont invariant par rapport au temps il faut :

HP1 : *Ressources illimités du milieu ou à croissance suffisante*

HP2 : *Validité tant que la population reste grande*

HP3 : *Population homogène...*

Les biais de perceptions, les arguments d'autorités... et plus généralement la politisation de la science rendent l'exercice de la modélisation périlleuse. Il n'a pas fallu longtemps pour proposer une loi plus réaliste de croissance de population (en supposant que HP1 n'est pas vérifiée et donc les taux de naissances et de morts sont variables). Pierre-François Verhulst est né à Bruxelles le 28 octobre 1804 et mort le 15 février 1849 dans cette même ville) est un mathématicien belge (voir [22] p 52) qui proposera une évolution (en ce sens) du modèle de croissance de population.



Modèle

La taille d'une population N au temps t évolue suivant la loi (voir [12] p. 3, [24] p. 113) :

$$N'(t) = (B - D)N(t)(1 - N(t)/K),$$

avec B le taux de naissance, D le taux de mort et K les ressources du milieu (qui ne sont plus illimitées). Par contre le modèle n'est valide que pour une population grande et homogène.

Analyse mathématiques

Puisque les solutions sont données par

$$N(t) = \frac{Ce^{(B-D)t}}{1 + (C/K)e^{(B-D)t}},$$

avec $C = N(0)/(1 - N(0)/K) > 0$ dès que $N(0) < K$.

Conclusion

Malthus se trompe et le pendant fanatique de malthusianistes [20] et eugénistes (Darwinistes [6, 18] et une certaine vision du monde [25]) qu'il a laissé derrière lui montre à quel point il faut rester prudent lors de l'utilisation et des conclusions que l'on peut faire au regard de sa construction et de ses hypothèses.

Il faudra attendre le 19^{ème} siècle (développement des outils d'analyse) pour voir les mathématiques appliquées à la biologie se développer et ses applications se diversifier (voir [12, 13]). Néanmoins, il faut garder à l'esprit que ces modèles sont construits sur des hypothèses, parfois affichées et transparentes, parfois cachées et difficiles voire impossibles à vérifier. Ceci rend les conclusions parfois fausses et même trompeuses (escroqueries, par exemple [32]).

1.2 Complexification et Applications Diverses

Nous nous proposons de donner quelques exemples (non exhaustifs) d'applications : en épidémiologie, en écologie et en science du comportement.

1.2.1 Épidémiologie : McKendrick (1926 [19])

Application des mathématiques à la dynamique d'une épidémie. Les bases de l'épidémiologie et de l'application à la médecine (voir [19, 12, 26, 27] par exemple). On note :

\mathcal{S} les susceptibles ("susceptible") : pas d'immunité

\mathcal{I} les infectés ("infected") : infecté et capable de transmettre l'infection

\mathcal{R} les immunisés ("removed") : ne participent plus à la propagation de l'épidémie

Ces quantités évoluent au cours du temps en fonction d'interactions entre ces différentes classes de populations. Par exemple, en considérant le modèle suivant :



Modèle (voir [16])

On **structure** la population en infectés \mathcal{I} , et susceptible (d'être mordu) \mathcal{S} , au cours du temps t on a l'évolution donnée par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}\mathcal{S}(t) = -Fonction_{infection}(\mathcal{S}, \mathcal{I}) - Taux_{mort\ naturelle}\mathcal{S}, \\ \frac{d}{dt}\mathcal{I}(t) = Fonction_{infection}(\mathcal{S}, \mathcal{I}) - Taux_{mort\ pas\ naturelle}\mathcal{I}, \end{cases}$$

La fonction d'infection est INCONNUE! Certains se battent encore sur wikipedia pour faire émerger la leur mais on ne sait pas quelle forme elle a, ni si elle existe!! Elle est donc choisie de manière plus ou moins raisonnable [4, 1, 14].

On note qu'en l'absence d'infecté, on a

$$\frac{d}{dt}\mathcal{S}(t) = -Taux_{mort\ naturelle}\mathcal{S},$$

par conséquent

$$\mathcal{S}(t) = \mathcal{S}(0)e^{-Taux_{mort\ naturelle}t}.$$

Il n'y a pas de naissance dans ce modèle : cette hypothèse peut être raisonnable si l'on considère que le temps de validité du modèle n'est pas grand et que la population ne varie que très peu durant l'épidémie, ou alors que les problèmes des individus Sains sont tels qu'il n'y a ni le temps ni l'envie de faire des enfants. D'autre part, on note que

$$\mathcal{S}(0) - \mathcal{S}(t) = 1 - e^{-Taux_{mort\ naturelle}t} = \mathbb{P}(\text{loi exponentielle de paramètre}(Taux_{mort\ naturelle}) > t)$$

c'est-à-dire que $Taux_{mort\ naturelle} \sim 1/\mathbb{E}(\text{durée de vie d'un individu}) \sim 1/(80.365)$ en $1/jour$.

Exemples de modèles en épidémiologie (voir [12] p.321)

$$(*) \begin{cases} \frac{d}{dt}\mathcal{S}(t) = -\beta\mathcal{S}\mathcal{I}, & \mathcal{S}(0) = s_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{I}(t) = \beta\mathcal{S}\mathcal{I} - \gamma\mathcal{I}, & \mathcal{I}(0) = i_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{R}(t) = \gamma\mathcal{I}, & \mathcal{R}(0) = 0 \end{cases}$$

- Expliquer et commenter les hypothèses du modèle. A quel type de maladie pense-t-on ?
- Résoudre (*) lorsque $s_0 = 0$ et $i_0 = 1$. Montrer que $J(t) = \begin{cases} 0, & t \leq 0 \\ \mathcal{I}(t) / \int_0^\infty \mathcal{I}(s) ds, & t > 0 \end{cases}$ est la fonction de densité d'une variable aléatoire. Que représente γ pour J ? pour \mathcal{I} (sur l'infection) ?
- A t'on existence, unicité et positivité des solutions du sous système

$$(*)' \begin{cases} \frac{d}{dt}\mathcal{S}(t) = -\beta\mathcal{S}\mathcal{I}, & \mathcal{S}(0) = s_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{I}(t) = \beta\mathcal{S}\mathcal{I} - \gamma\mathcal{I}, & \mathcal{I}(0) = i_0 \end{cases}$$

- Montrer que $\mathcal{H}(\mathcal{S}, \mathcal{I}) = (\mathcal{S} + \mathcal{I}) - (\gamma/\beta) \log(\mathcal{S}, \mathcal{I})$ est conservée le long des trajectoires, i.e. solutions de (*). En déduire la dynamique des solutions en temps long. Simuler avec Python ce système EDO.

$$(**) \begin{cases} \frac{d}{dt}\mathcal{S}(t) = B(\mathcal{S} + \mathcal{I} + \mathcal{R}) - \beta\mathcal{S}\mathcal{I} - \mu\mathcal{S}, & \mathcal{S}(0) = s_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{I}(t) = \beta\mathcal{S}\mathcal{I} - \gamma\mathcal{I} - \mu\mathcal{I}, & \mathcal{I}(0) = i_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{R}(t) = \gamma\mathcal{I} - \mu\mathcal{R}, & \mathcal{R}(0) = 0 \end{cases}$$

- Que représentent B ; μ ? Expliquer et commenter les hypothèses du modèle. A quel type de maladie pense-t-on ?
- A t'on existence, unicité et positivité des solutions. Simuler avec Python ce système EDO.
- (optionnel) On pose $s_0, i_0, r_0 \in]0, 1[$ tel que $s_0 + i_0 + r_0 = 1$ dans le modèle SIR suivant avec $\boxed{B = \mu}$. Montrer que $\mathcal{S} + \mathcal{I} + \mathcal{R} = cst$. Existe t'il un état d'équilibre s^*, i^*, r^* de (**)?
Montrer que $H(\mathcal{I}, \mathcal{S}) = \mathcal{S}(t) - s^* \ln(\mathcal{S}(t)) + \mathcal{I}(t) - i^* \ln(\mathcal{I}(t))$ est strictement décroissante au cours du temps. Conclure.

$$(***) \begin{cases} \frac{d}{dt}\mathcal{S}(t) = -\beta\mathcal{S}\mathcal{I}/(\mathcal{S} + \mathcal{I}) + \gamma\mathcal{I}, & \mathcal{S}(0) = s_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{I}(t) = \beta\mathcal{S}\mathcal{I}/(\mathcal{S} + \mathcal{I}) - \gamma\mathcal{I}, & \mathcal{I}(0) = i_0 \end{cases}$$

- Expliquer et commenter les hypothèses du modèle. A quel type de maladie pense-t-on ?
- Réécrire le système avec $s(t) = \mathcal{S}(t)/(\mathcal{S}(t) + \mathcal{I}(t))$ et $i(t) = \mathcal{I}(t)/(\mathcal{S}(t) + \mathcal{I}(t))$. Trouver les états d'équilibres et montrer que la dynamique dépend du rapport β/γ . Simuler sous Python.

FIV (voir [11])



Modèle

Le FIV est le sida du chat, en l'absence de celui ci, la population $N(t)$, au temps t , de chat suit une loi logistique. En effet, lorsque le milieu a une capacité infini, la population de chat suit une loi de Malthus et

$$\frac{d}{dt}N(t) = \text{Taux de naissance } N(t) - \text{Taux de mort } N(t),$$

mais dans la nature, la capacité d'accueil est limité et le taux de mort $d = d(N)$ croît en fonction de la quantité de chat N : $\boxed{r = b - d > 0, \quad d(N) = d + rN/K}^a$

a. avec K la quantité de Kroquette

On note X la quantité de chats sains, Y la quantité de chats atteints de FIV et $N = X + Y$ le nombre total de chats. Un chat sain rencontre un chat malade avec une probabilité $p = Y/N$ et tombe malade avec un taux de transmission Σ . Le taux de mort due au FIV est μ . Donc

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}X(t) = bX(t) + bY(t) - d(N)X(t) - \Sigma pX, \\ \frac{d}{dt}Y(t) = -d(N)Y(t) + \Sigma pX - \mu Y. \end{cases} \quad (1.2.1)$$

1. Sachant que $\Sigma pX = Y\Sigma \frac{X}{X+Y}$, $X > 0$ et $Y > 0$, quel est le signe de Y' lorsque $\mu \geq \Sigma$? Lorsque le taux de mortalité de la maladie est plus élevé que son taux de transmission, vers quoi va tendre le nombre d'individus malades?

Dans le cas du sida, le taux de transmission est plus élevé que le taux de mort (la durée d'incubation étant élevée), on supposera dans la suite que $\boxed{\Sigma > \mu}$.

On pose $x(t) := X(t)/N(t)$, $y(t) := Y(t)/N(t)$, que vaut $x(t) + y(t)$?

2. Calculer $x'(t)$ en fonction de $x(t)$. Calculer $y'(t)$ en fonction de $y(t)$ et étudier la dynamique (états stationnaires et stabilité) de $x(t)$, $y(t)$.¹
3. On suppose $R_0 > 1$. Montrer que l'équation en N est asymptotiquement équivalente à $N'(t) = \left[(b - m - \mu y^*) - \frac{b-m}{K}N \right] N$, avec y^* l'état stationnaire stable de l'équation en $y(t)$. Etudier la dynamique de N en utilisant l'équation donnée en question.²
4. Les coefficients sont évalués à $b = 2,4$, $d = 0,6$, $K = 46$, $\Sigma = 3,0^3$ et $\mu = 0,2^4$, quelle sera la dynamique de la population de chats sains et malades?

1. On pourra introduire $\boxed{R_0 = \Sigma/(\mu + b)}$ et étudier le cas R_0 est plus grand ou plus petit que 1.

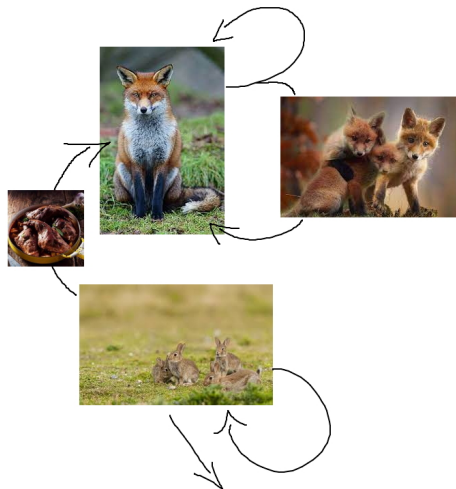
2. On pourra introduire $\boxed{R_1 = b/(m + \mu y^*)}$ et étudier le cas R_1 est plus grand ou plus petit que 1. Dans quels cas a t'on extinction de la population de chat? Dans quels cas a t'on extinction de la population de chat? Dans quels cas a t'on extinction de la population de chats malades?

3. taux de transmission élevé

4. L'infection dure entre 2 et 8 ans (soit $1/2 > \mu > 1/8$)

1.2.2 Écologie : Volterra (1926) [33]

Application des mathématiques à l'écologie avec des questions sur la coexistence d'espèces en compétitions, d'espèces proies/prédateurs, l'évaluation des effets d'une moisson (pêche, chasse...) sur une espèce voire au sein d'un écosystème (voir [12]).



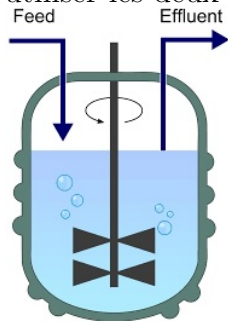
Modèle

Dans ce modèle, les lapins (\mathcal{L}) naissent, se reproduisent, mangent, vivent, se reproduisent, meurent et peuvent au hasard d'une rencontre modélisée par une fonction (réponse) des renards qui peuvent les bouffer. Les renards, quant à eux, naissent, vivent s'ils ont assez à manger et meurent. Les fonctions d'interactions sont également inconnues mais certaines sont plus ou moins raisonnables [4, 1, 14].

$$(*) \begin{cases} \frac{d}{dt}\mathcal{L}(t) = \mathcal{L}(a - b\mathcal{R}), & \mathcal{L}(0) = l_0 \\ \frac{d}{dt}\mathcal{I}(t) = \mathcal{R}(c\mathcal{L} - d), & \mathcal{R}(0) = r_0 \end{cases}$$

Écologie : Chemostat (voir [15])

Un organisme, dont le nombre est $X(t)$ au temps t , a accès à deux nutriments de concentrations S_1 et S_2 , il est caractérisé par un trait x (nombre entre 0 et 1) qui donne sa capacité à utiliser les deux ressources.



$$\begin{cases} \frac{d}{dt}S_1 = S_{01} - S_1 - xS_1X, \\ \frac{d}{dt}S_2 = S_{02} - S_2 - (1-x)S_2X, \\ \frac{d}{dt}X = -X + xS_1X + (1-x)S_2X. \end{cases} \quad (1.2.2)$$

- Soit \bar{S}_1 , \bar{S}_2 et $\bar{X} > 0$ un état stationnaire du système.
 - Exprimer \bar{S}_1 en fonction de S_{01} , x et \bar{X} .
 - Exprimer \bar{S}_2 en fonction de S_{02} , x et \bar{X} .
 - Montrer que \bar{X} doit vérifier la condition $F(x, S_{01}, S_{02}, \bar{X}) := -1 + \frac{xS_{01}}{1+x\bar{X}} + \frac{(1-x)S_{02}}{1+(1-x)\bar{X}} = 0$.
 - Etudier la fonction $\bar{X} \mapsto F(x, S_{01}, S_{02}, \bar{X})$. A quelle condition sur x , S_{01} et S_{02} existe-t-il $\bar{X} > 0$ vérifiant la condition précédente ?
- On note $\mathcal{U} := S_1 + S_2 + X$. Quelle équation vérifie \mathcal{U} ? Résoudre cette équation. Quelle est la limite \mathcal{U}_∞ de \mathcal{U} lorsque $t \rightarrow \infty$?
- Remplacer X par $(\mathcal{U} - \mathcal{U}_\infty) - (S_1 + S_2 - \mathcal{U}_\infty)$ dans les deux premières équations de (1.2.2) et étudier la dynamique du système.

1.2.3 Science Humaine : Modélisation et Interaction Dans le Couple (voir [12] p.146)

On place un couple dans une pièce, on leur demande de choisir un sujet (argent, sexe...) et de discuter dessus pendant 15 minutes⁵. Durant ce quart d'heure, on filme et on compte les points, c'est à dire, réponses positives (resp. négatives) de l'homme et de la femme. On définit l'état du couple par

$$W(t) := \text{etat de la femme}, \quad H(t) := \text{etat de l'homme},$$

qui peut être positif ou négatif⁶.

1-Sans interaction dans le couple, l'état a tendance à se stabiliser,

$$W'(t) = W(t)(r_1 - 1) + a, \quad H'(t) = H(t)(r_2 - 1) + b, \quad r_1, r_2 \in [0, 1[,$$

1) Que représentent $(a/(1 - r_1), b/(1 - r_2))$ et $(r_1 - 1, r_2 - 1)$ pour le couple ?

2-Interactions dans le couple. On fixe les constantes (a, b) et (r_1, r_2) et on introduit des fonctions d'interactions I_{HW} (resp. I_{WH}) de l'homme sur la femme (resp. de la femme sur l'homme). Lors de la discussion, l'état du couple évolue

$$W'(t) = I_{HW}(H(t)) + W(t)(r_1 - 1) + a, \quad H'(t) = I_{WH}(W(t)) + H(t)(r_2 - 1) + b, \quad r_1, r_2 \in [0, 1[,$$

2) Quel système d'équations doivent vérifier les états stationnaires (s'il en existe) ?

L'écrire sous la forme,

$$W = f(H), \quad H = g(W),$$

3) Exprimer les valeurs propres du système linéarisé en fonction de $(r_1, r_2, I_{WH}, I_{HW})$?

4) Donner une condition sur $(r_1, r_2, I_{WH}(\bar{W}), I_{HW}(\bar{H}))$ pour que l'état stationnaire (\bar{W}, \bar{H}) soit stable ?

5) Reprendre les fonctions f, g trouvées dans la question Q.2 et calculer f' et g' en fonction de $(r_1, r_2, I_{WH}, I_{HW})$?

6) Donner une condition sur $f'(\bar{H})$ et $g'(\bar{W})$ pour que l'état stationnaire (\bar{W}, \bar{H}) soit stable ? On rappelle que $g^{-1'}(\bar{H}) = 1/g'(\bar{W})$, que signifie graphiquement la condition Q.6 ?

3-Exemples.

$$I_{HW}(z) = \begin{cases} i_0^{HW} z, & z \geq 0 \\ i_1^{HW} z, & z < 0 \end{cases}$$

$$I_{WH}(z) = \begin{cases} i_0^{WH} z, & z \geq 0 \\ i_1^{WH} z, & z < 0 \end{cases}$$

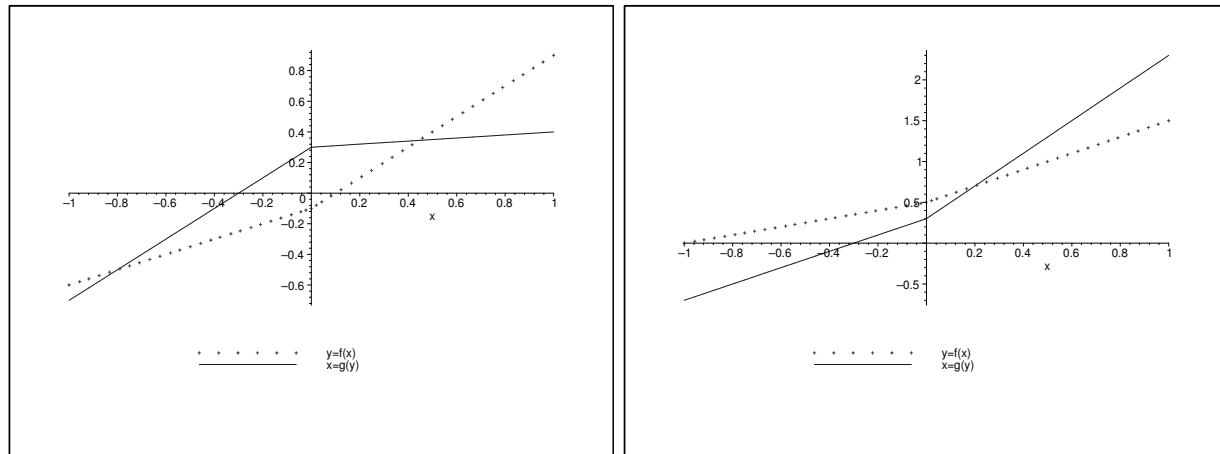
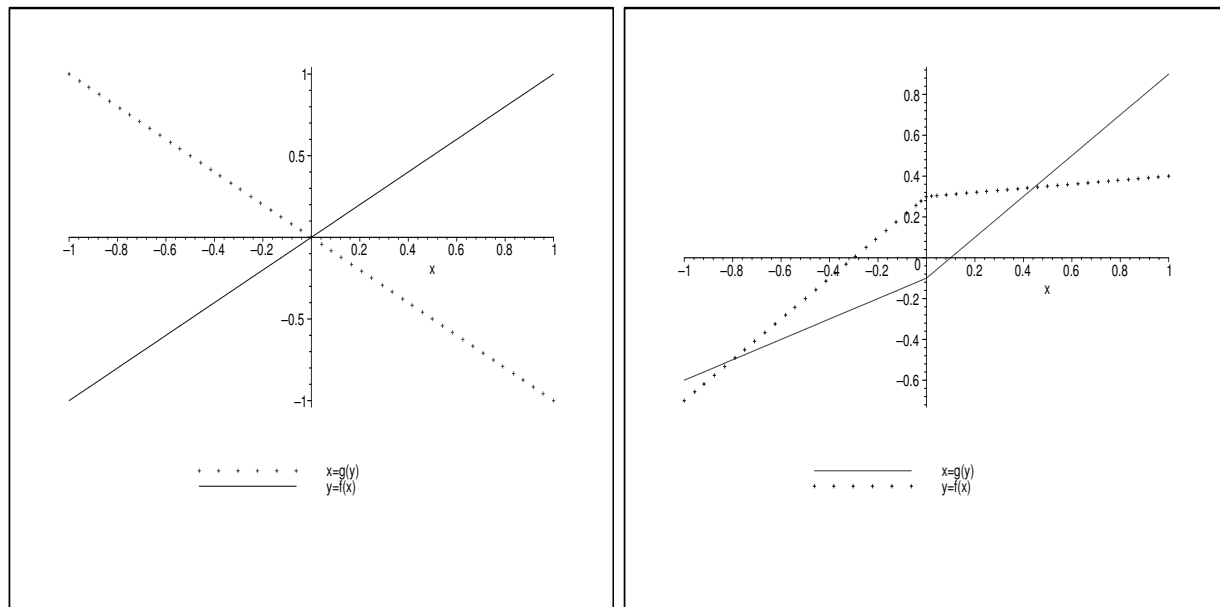
On a représenté sur les figures 1.1 et 1.2, $y = f(x)$ en trait plein et $y = g^{-1}(x)$ en pointillé.

7) Trouver sur la figure 1.1, les états stationnaires et indiquer s'ils sont stables ou instables.

8) Quels seront les comportements des couples de la figure 1.2 ?

5. Rapid Couple Interaction Scoring System

6. Voir le Jerry Springer Show pour des exemples pratiques

FIGURE 1.1 – $y = f(x)$, $y = g^{-1}(x)$ FIGURE 1.2 – $y = f(x)$, $y = g^{-1}(x)$

1.3 Plan du cours

Revenons au modèle de Malthus et aux hypothèses

HP1 : *Ressources illimités du milieu ou à croissance suffisante*

HP2 : *Validité tant que la population reste grande*

HP3 : *Population homogène...*

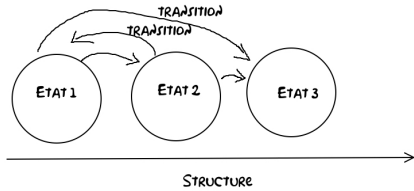
Comme on l'a vu, l'introduction de non linéarité a permis de prendre en compte le fait que HP1 n'était pas vérifiée, en effet les taux de naissances et de morts dépendant de la taille de la population l'équation de Verhulst est par conséquent non linéaire. Nous rappellerons les outils d'analyses introduits dans le cours d'Analyse appliquée de première année dans le chapitre 3. Dans un premier temps, nous nous intéresserons à l'hypothèse HP3 d'homogénéité, plus précisément, lorsque HP1 et HP2 sont vérifiées mais pas HP3, il est possible de structurer la population pour prendre en compte l'inhomogénéité de celle-ci. On obtient des modèles linéaires, du type de Malthus, mais en dimension supérieure. Nous introduirons les outils algébriques permettant d'étendre les notions de croissance exponentielle à des solutions en dimension supérieure dans la partie 2. Enfin, dans la partie 4, nous donnerons les outils probabilistes permettant de modéliser l'évolution de population ayant un faible nombre d'individus, c'est-à-dire, pour lesquelles les interactions probabilistes ne sont pas moyennées au point qu'une modélisation déterministe puisse être satisfaisante.

Chapitre 2

Non-Homogénéité et Structures

Modèle

On structure une population en *états* (ici de 1 à 3), il est possible de passer d'un état i à un état j (*transition*) avec des taux de transitions t_{ij} :



$$\begin{cases} \frac{d}{dt}Etat_1 = t_{21}Etat_2 - t_{12}Etat_1 - t_{13}Etat_1, \\ \frac{d}{dt}Etat_2 = t_{12}Etat_1 - t_{21}Etat_2 - t_{23}Etat_2, \\ \frac{d}{dt}Etat_3 = t_{23}Etat_2 + t_{13}Etat_1. \end{cases} \quad (2.0.1)$$

L'évolution de la dynamique de population suit une équation de la forme, en temps discret :

$$N(t+1) = AN(t), \quad (2.0.2)$$

ou continue en temps,

$$\frac{d}{dt}N(t) = AN(t), \quad (2.0.3)$$

avec $N(t)$ un vecteur et A une matrice (**matrice d'évolution**). Notons que, lorsque la matrice A est diagonalisable, il existe $(x_i)_i$ une base de vecteurs propres de A : $Ax_i = \lambda_i x_i$, et les systèmes dynamiques linéaires de la forme (2.0.2) et (2.0.3) admettent un comportement exponentiel simple.

Proposition 2.0.1 *Si la matrice A est diagonalisable, alors il existe une base x_i de vecteurs propres (de valeurs propres λ_i) et pour $N(0) = \sum_i a_i x_i$ avec N solution de (2.0.2) (resp. (2.0.3)), on a*

$$N(t) = \sum_i a_i \lambda_i^t x_i.$$

(resp. $N(t) = \sum_i a_i e^{\lambda_i t} x_i$).

Dans un premier temps (partie 2.1), nous donnerons des exemples de systèmes de la forme 2.0.3 représentant l'évolution de populations. Ensuite, dans la partie 2.2, nous introduirons les outils d'algèbres nécessaire à l'étude de ce type de systèmes et montrer que la dynamique, sous réserve d'avoir une matrice d'évolution ayant certaines propriétés (assez peu contraignantes), est exponentielle. Nous noterons que la valeur propre de partie réelle maximale de la matrice d'évolution donne le terme dominant de la croissance/décroissance exponentielle.

2.1 Exemples

Nous allons donner trois exemples.

Exemple 1 Modèle LPA (Larve - Pupe - Adulte) [7, 10] : Pour certaines espèces d'insectes, on peut classer les individus suivant leur niveau de développement. Les individus sont au départ des larves puis évoluent en pupes et enfin deviennent adultes. On note L le nombre d'individus qui sont au stade de larve, P au stade de pupe et A au stade adulte.

$$\begin{cases} L' = \underbrace{t_{31}A}_{\text{naissance}} - \underbrace{t_{11}L}_{\text{mort}} - \underbrace{t_{12}L}_{\text{evolution}}, \\ P' = t_{12}L - t_{22}P - t_{23}P, \\ A' = t_{23}P - t_{33}A. \end{cases} \quad (2.1.4)$$

On obtient donc un modèle de la forme

$$\begin{pmatrix} L \\ P \\ A \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} -t_{11} - t_{12} & 0 & t_{31} \\ t_{12} & -t_{22} - t_{23} & 0 \\ 0 & t_{23} & -t_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} L \\ P \\ A \end{pmatrix} \quad (2.1.5)$$

Exemple 2 Modèle en âge : Matrice de Leslie/Usher. [31] Le modèle précédent peut être étendu à des populations animales quelconques. On classe les individus suivant leur âge. On compte les individus qui ont entre 0 et 1 an et on note n_1 cette quantité. De même, on note n_{i+1} la quantité d'individus dont l'âge est compris entre i et $i + 1$ ans. On a alors un modèle matriciel, à k classes d'âge, de la forme

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_k \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_k \\ s_1 & -d_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & s_{k-1} & -d_k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_k \end{pmatrix} \quad (2.1.6)$$

Lorsque les taux de mort d_i sont nuls, on a une matrice de transition de Leslie, sinon on a une matrice de transition de Usher. Les termes f_i sont les taux de naissance par classe d'âge et s_i les taux de passage d'une classe à la suivante.

Exemple 3 Modèle en taille : Matrice de Leslie/Usher. [30] Similaire au modèle précédent, ce type de modèle permet d'étudier la dynamique forestière. On classe les individus (arbres par exemple) suivant leur taille. On compte les individus qui ont entre 0 et 1 cm, et on note n_1 cette quantité. De même, on note n_{i+1} la quantité d'individus dont la taille est comprise entre i et $i + 1$ cm. On a alors un modèle de Usher, à k classes de taille.

On peut complexifier ces modèles en prenant en compte le rythme biologique. En effet les coefficients de transitions, de mort et de naissance peuvent être considérés comme périodiques. Les cellules du corps humain suivent le rythme circadien (journalier) pour se diviser. Certaines espèces animales se reproduisent à une période bien précise de l'année pour optimiser la survie de l'espèce...

2.2 Un Peu d'Algèbre Linéaire

Soit A une matrice carrée ayant n lignes (n colonnes). On rappelle que λ est une valeur propre de A et $x \in \mathbb{R}^n$ non nul est un vecteur propre associé à λ si

$$Ax = \lambda x.$$

Exemple 4 Les valeurs propres d'une matrice triangulaire sont situées sur la diagonale.

$$A_0 = \begin{pmatrix} \boxed{1} & 0 & 5 & 2 & 0 \\ 0 & \boxed{3} & 4 & 0 & 7 \\ 0 & 0 & \boxed{5} & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & \boxed{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \boxed{2} \end{pmatrix}.$$

Dans le cas général, pour trouver les valeurs propres et vecteurs propres de la matrice A , il faut

- Chercher les racines du *polynôme caractéristique*, c'est à dire, chercher tous les $\lambda \in \mathbb{C}$ tels que

$$\det(A - \lambda Id) = 0.$$

- Prendre une racine λ du polynôme caractéristique et chercher un vecteur x non nul tel que

$$Ax = \lambda x.$$

Il suffit de résoudre un système linéaire (méthode de Gauss). Maintenant, nous allons définir ce qu'est le **rayon spectral**¹ d'une matrice et donner quelques propriétés qui y sont associées.

Définition 2.2.1 [28] Soit A une matrice carrée, on appelle spectre de A l'ensemble des valeurs propres de A :

$$Sp(A) = \{\lambda : \lambda \text{ est valeur propre de } A\},$$

et le rayon spectral de A , noté $\rho(A)$, est la plus grande de ces valeurs en module

$$\rho(A) = \max \{ |\lambda| : \lambda \in Sp(A) \}.$$

Exemple 5 Pour

$$A_1 = \begin{pmatrix} \boxed{1} & 1 & 5 & 2 & -1 \\ 0 & \boxed{3} & 4 & -2 & -17 \\ 0 & 0 & \boxed{5} & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & \boxed{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \boxed{-7} \end{pmatrix},$$

on a $Sp(A) = \{1, 3, 5, 2, -7\}$ et $\rho(A) = 7$.

Puisque $\det(A - xI) = \det({}^t(A - xI)) = \det({}^tA - xI)$, les valeurs propres de A sont les mêmes que celles de tA .

Proposition 2.2.2 Soit A une matrice carrée, alors $\boxed{Sp(A) = Sp({}^tA)}$.

1. à ne pas confondre avec le rayon delta

2.2.1 Matrices Positives

Pour des matrices dans \mathbb{R}^n , il est possible de trouver des matrices n'admettant pas de valeur propre réelle, comme par exemple

$$A_1 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Il est alors plus difficile d'apprécier la dynamique d'un système de la forme (2.0.3). Néanmoins, lorsque la matrice est positive, on peut alors prouver l'existence d'une valeur propre de valeur maximale et donner le comportement asymptotique (dominant) de (2.0.3).

Définition 2.2.3 [28] Une matrice carrée $A = (a_{i,j})$ de \mathbb{R}^p est dite **positive** (resp. **strictement positive**) si pour tout $i, j \in [1, p]$, $a_{i,j} \geq 0$ (resp. > 0) et on note $A \geq 0$ (resp. > 0).

Théorème 2.2.4 [28] Si A est une matrice carrée **positive** alors

- $\rho(A)$, le rayon spectral de A , est une valeur propre de A ,
- Il existe un vecteur propre positif associé à la valeur propre $\rho(A)$ pour la matrice A ,
- Il existe un vecteur propre positif associé à la valeur propre $\rho(A)$ pour la matrice tA .

Exemple 6 Dans cet exemple, on crée une matrice dont les coefficients sont aléatoires (à gauche sur la figure 2.1 entre $[-1, 1]$ et à droite entre $[0, 1]$). On note que dans le cas positif, le rayon spectral est une valeur propre de la matrice.

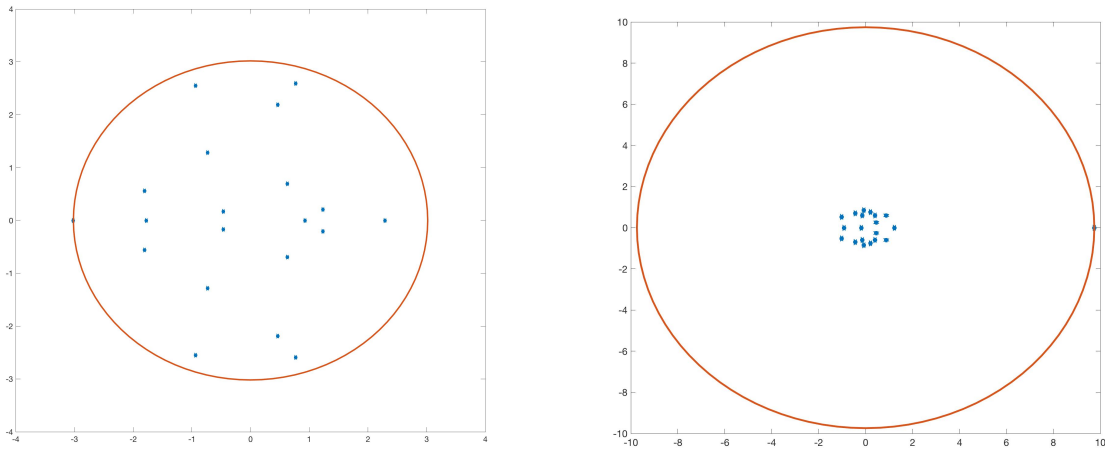


FIGURE 2.1 – A gauche : le spectre '*' bleues sont dans le disque de rayon (rayon spectral) en rouge dans \mathbb{C} . A droite, on remarque que, pour une matrice positive, le rayon spectral est une valeur propre (valeur propre le plus à droite)

2.2.2 Matrices Irréductibles : Définition

Définition 2.2.5 [28] Une matrice de permutation P est une matrice carrée telle que

- les coefficients $a_{ij} = 0$ ou 1 .
- sur chaque ligne (resp. chaque colonne), il y a un et un seul terme valant 1 .

Exemple 7 La matrice

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

est une matrice de permutation. Le nom de "permutation" provient de l'action que cette matrice a par multiplication. Plus précisément, soit A une matrice 4 lignes et 4 colonnes de la forme

$$A = \left(\begin{pmatrix} C_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_4 \end{pmatrix} \right),$$

où C_i est la $i^{\text{ème}}$ colonne de A . Alors, en reprenant la matrice de permutation donnée dans l'exemple précédent, on trouve que

$$AP = \left(\begin{pmatrix} C_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_4 \end{pmatrix} \right).$$

Donc la multiplication à droite par une matrice de permutation échange les colonnes et on montre de même que la multiplication à gauche échange les lignes de la matrice. On remarque ici que AP échange les colonnes de A et ${}^tP(AP)$ échange les lignes de AP . Plus précisément, si $a_{ij} = 1$ alors la $i^{\text{ème}}$ colonne de A devient la $j^{\text{ème}}$ pour AP , et la $i^{\text{ème}}$ ligne de AP devient la $j^{\text{ème}}$ ligne de ${}^tP(AP)$.

Définition 2.2.6 [28] Une matrice carrée est dite réductible si il existe une matrice de permutation P telle que

$${}^tPAP = \begin{pmatrix} B & C \\ 0 & D \end{pmatrix}, \quad (2.2.7)$$

où B, C, D sont des matrices carrées. Sinon la matrice est dite irréductible.

Exemple 8 Soit

$$A = \begin{pmatrix} 2 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 2 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 2 \\ 0 & 2 & 4 & 3 \end{pmatrix},$$

est trivialement réductible en échangeant les colonnes 3 et 4 avec les colonnes 1 et 2, puis les lignes avec la tP :

$${}^tPAP = \begin{pmatrix} 1 & 2 & 1 & 0 \\ 4 & 3 & 0 & 2 \\ 0 & 0 & 2 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 2 \end{pmatrix}.$$

2.2.3 Matrices Irréductibles : Graphe

Lorsque la matrice est positive, on peut caractériser de manière plus simple l'irréductibilité.

Théorème 2.2.7 [28] Soit $\mathbf{A} \geq \mathbf{0}$, alors on a

$$\boxed{A \text{ irréductible} \iff \forall i, j \quad \exists q : (A^q)_{ij} > 0.} \quad (2.2.8)$$

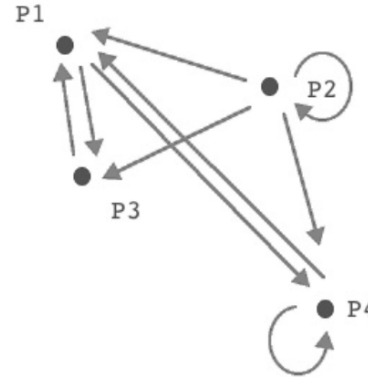
Une manière plus élégante de montrer l'irréductibilité d'une matrice A est l'utilisation d'un graphe associé à cette matrice.

Définition 2.2.8 [28] Le graphe associé $G(A)$ d'une matrice carrée A (n lignes, n colonnes) consiste en un ensemble de n points, P_1, P_2, \dots, P_n liés entre eux. Le point P_i est lié au point P_j ssi $a_{ij} \neq 0$.

Soit
Exemple 9 $A = \begin{pmatrix} 0 & 5 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \\ 2 & 0 & 0 \end{pmatrix},$
 alors on a le graphe associé :

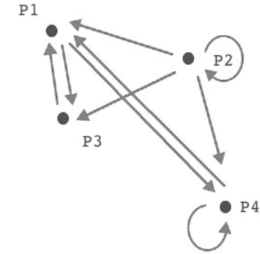


Soit
Exemple 10 $A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 & 1 \\ 8 & 1 & 2 & 4 \\ 2 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$
 alors on a le graphe associé :



Définition 2.2.9 [28] Un graphe est fortement connecté si pour tout i, j , il existe un chemin allant de P_i à P_j .

On reprend l'exemple précédent. On note qu'il n'y a pas
Exemple 11 de chemin allant de P_1 à P_2 donc le graphe n'est pas fortement connecté.



Théorème 2.2.10 [28] Une matrice $A \geq 0$ est irréductible ssi son graphe $G(A)$ est fortement connecté

$$\boxed{A \text{ irréductible} \iff G(A) \text{ fortement connecté.}} \quad (2.2.9)$$

2.2.4 Théorème de Perron-Frobenius [28]

On a finalement le théorème de Perron-Frobenius pour les matrices positives irréductibles.

Théorème 2.2.11 [28] *Si A est une matrice carrée positive et irréductible alors*

- *le rayon spectral de A ($\rho(A) > 0$) est une valeur propre simple de A ,*
- *Il n'existe pas d'autre valeur propre de module égal à $\rho(A)$,*
- *Il existe un vecteur propre > 0 associé à la valeur propre $\rho(A)$ pour la matrice tA .*

2.2.5 Exercices

Exercice 1 :

Tracer les graphes associés aux matrices A , B et C

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad B = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad C = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

Est ce que A , B ou C sont irréductibles? Mettre des éléments non nuls sur la diagonale les changerait il la réductibilité?

Exercice 2 :

Soit A la matrice positive défini par $A = \begin{pmatrix} -5 & 1 & 1 & 22 \\ 1 & -2 & 0.9 & 1 \\ 0.5 & 18 & -3 & 0.7 \\ 2 & 0.1 & 0 & 5 \end{pmatrix}$

Quel sera la dynamique de $N' = AN$ avec $N(0) \in \mathbb{R}_+^4$?

Exercice 3 :

$$\mathcal{M}(\alpha) = \begin{pmatrix} 1 & 4 & 1 + 0.9\alpha \\ 3 & 0.8\alpha & 3 \\ \alpha & 5 & 1 \end{pmatrix}$$

- 1) Montrer que $\rho(\alpha) := \rho(\mathcal{M}(\alpha)) \leq \max_{N \in \mathbb{R}_+^3} \min_{\phi \in \mathbb{R}_+^3} \frac{{}^t\phi \mathcal{M}(\alpha) N}{{}^t\phi N}$.
- 2) Montrer que s'il existe $N_0 \in \mathbb{R}_+^3$ tel que $\rho(\alpha) < \min_{\phi \in \mathbb{R}_+^3} \frac{{}^t\phi \mathcal{M}(\alpha) N_0}{{}^t\phi N_0}$ alors $\rho(\alpha) < \rho(\alpha)$, conclure.
- 3) Montrer que pour $\alpha \geq 0$, la fonction $\rho(\alpha) := \rho(\mathcal{M}(\alpha))$ est strictement croissante en $\alpha \in \mathbb{R}_+$.
- 4) Quelle est la valeur de $\rho(0)$?

2.3 Convergence en Temps Long

De plus, on peut entièrement déterminer la dynamique de $N(t)$ solution de

$$\boxed{N'(t) = AN(t)}, \quad (2.3.10)$$

en utilisant un outil d'entropie. En effet, lorsque A est positive irréductible, il existe $X, \Psi > 0$ vecteurs propres de A et tA : $\boxed{X, \Psi > 0, \quad AX = \rho(A)X \quad \text{et} \quad {}^tA\Psi = \rho(A)\Psi.}$

Théorème 2.3.1 *Si A est une matrice carrée positive et irréductible alors*

$$\boxed{N(t)e^{-\rho(A)t} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} CX}, \quad (2.3.11)$$

avec $C = \sum_i N_i(t=0)\Psi_i / \sum_i X_i\Psi_i$.

Voir en Annexe 5.2 pour la démonstration.

2.4 Applications

Que faire si réductible ? Soit A la matrice positive défini par $A = \begin{pmatrix} .1 & .5 & 1 & 0 \\ .5 & .2 & 0 & 0 \\ 0 & .3 & .4 & 0 \\ 0 & 0 & .5 & .1 \end{pmatrix}$

1) Montrer que A peut s'écrire sous la forme $A = \begin{pmatrix} B & 0 \\ L & d \end{pmatrix}$ avec B matrice irréductible, L un vecteur ligne, d un nombre et 0 un vecteur colonne de 0 . La matrice A est elle irréductible ?

2) On considère le système $N'(t) = AN(t)$, avec $N = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix}$. Montrer que le vecteur $M =$

$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}$ est solution d'un système d'équations différentielles ordinaires $M'(t) = BM(t)$.

Quel est le comportement dominant de $M(t)$ lorsque t tend vers l'infini ?

3) Exprimer n_4 en fonction des composantes du vecteur M . Quelle est la dynamique de N ?

Que faire si A est irréductible, les termes sont positifs SAUF sur la diagonale ?

1) Montrer que pour K assez grand, $A + KId$ est positive.

2) Soit M telle que $M'(t) = (A + Id)M$, quelle est la dynamique de $M(t)$?

3) Soit N telle que $N'(t) = AN$, exprimer N en fonction de M ? Comparer le spectre de A et de $(A + Id)$. Conclure.

2.4.1 Pêche :

Une population de thon est classée par âge : $x_1(t)$ le nombre de jeunes au temps t , $x_2(t)$ le nombre d'adultes au temps t et $x_3(t)$ le nombre de vieux individus au temps t ($t \in [0, \infty[$). Les adultes peuvent donner naissance à des jeunes avec un taux de naissance b . Les jeunes deviennent adulte avec un taux m_1 , les adultes deviennent vieux avec un taux m_2 . Les jeunes meurent avec un taux d_1 , les adultes avec un taux d_2 et les vieux avec un taux d_3 . On pêche le thon avec un taux de pêche h_1 pour les jeunes, h_2 pour les adultes et h_3 pour les vieux. On dit qu'il y a sur-pêche si la population de thon s'éteint $\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$ pour $i = 1..3$.

1) Dessiner le graphe de transition. Donner la matrice de transition. Mettre en équation le problème.

2a) La matrice de transition est elle irréductible ? Comment étudier le comportement asymptotique des solutions ?

2b) La matrice de transition est elle positive ? Comment étudier le comportement asymptotique des solutions ?

2c) En justifiant vos raisonnements hachurez la zone de sur-pêche dans le plan m_1 en abscisse, m_2 en ordonné.

3) Simuler la dynamique de la population en l'absence de pêche pour

$$b = 1.31; \quad d_1 = 0.1 \quad d_2 = 0.2 \quad d_3 = 0.7$$

$$m_1 = 0.2; \quad m_2 = 0.4$$

Qu'observe t'on ?

- sur $X(t) = (x_1(t), x_2(t), x_3(t))$?
- sur $X(t)/\|X(t)\|_1$?
- sur $\log(\|X(t)\|_1)$? avec $\|X(t)\|_1 = \sum_i x_i(t)$.

Chapitre 3

Modèles Non Linéaires

Questions modélisations

MI- "Interactions" Les non linéarités apparaissent lorsque l'on prend en compte les interactions (que ce soit de l'espèce sur son milieu ou entre espèce). On a vu, par exemple dans les modèles épidémiologique, que la/les fonction(s) d'infection sont inconnue(s). Elles représentent l'effet macroscopique mais d'un phénomène qui est par essence microscopique [4, 1, 14]. Les lois physique sont 'plus robustes' et on en connaît les limites (essentiellement d'échelle : entre mécanique Newtonnienne, statistique, quantique ou relativiste). Il faut donc rester prudent sur la validité d'un modèle.

MII- "Validité tant que la population reste grande?"

MIII- "Validité tant que la population reste homogène?"

Questions mathématiques

I- "Existe t'il des solutions au modèle mathématique ? Reste t'elle positive?"

Loin d'être anodine, cette question est centrale : ce n'est pas parceque l'on écrit une équation qu'il existe une solution. Même s'il existe une solution numérique (on verra plus loin), rien ne dit qu'il existe une solution du problème de départ. La conservation de la positivité des quantités biologiques est aussi quelque chose de non trivial.

II- "Existe t'il des bornes ? Existe t'il des solutions particulières (équilibres) ? Quels sont leurs stabilités?"

Par exemple, le modèle de Verhulst possède deux équilibres : population éteinte ($N = 0$) qui est instable et population utilisant au mieux ses ressources ($N = K$) qui est stable. Si la population initiale est entre 0 et K , elle le reste en tout temps.

III- "Quel est la dynamique des solutions (temps court/temps long)?"

Par exemple, toutes solutions (non triviale $N(0) > 0$) du modèle de Verhulst converge en temps long vers K .

Questions validité

"Limite du modèle confronté au réel"

Lorsque l'on a accès aux évolutions "en vie réelle", a-t-on une bonne approximation par le modèle : est-t-il robuste ?

3.1 Existence et Unicité : Cauchy-Lipfshitz [2]

On considère un intervalle ouvert $I \subset \mathbb{R}$, $t_0 \in I$, et Ω un ouvert de \mathbb{R}^d . Le problème général étudié ici consiste à trouver une fonction $y : I \rightarrow \Omega$, de classe C^1 , satisfaisant

$$\begin{cases} y'(t) = f(t, y(t)), & \text{pour } t \in I, \\ y(t_0) = y_0, \end{cases} \quad (3.1.1)$$

où la fonction $f : I \times \Omega \rightarrow \mathbb{R}^d$ et la donnée initiale $y_0 \in \mathbb{R}^d$ sont donnés. La version intégrée en temps

$$y(t) = y_0 + \int_0^t f(s, y(s)) ds, \quad \text{pour } t \in I, \quad (3.1.2)$$

Théorème 3.1.1 *Rien n'assure qu'on puisse construire une solution définie sur I tout-entier : on parle de solution locale. Toutefois, on peut considérer la solution définie sur le plus grand intervalle possible I^* , qu'on appelle solution maximale.*

Hypothèses sur f	\implies	Conclusion
$f \in C^0(I, \Omega)$	\implies	$\exists y^* \in C^1(I^*, \Omega)$ solution de (3.1.1)
$f \in C^1(I, \Omega)$	\implies	$\exists ! y^* \in C^1(I^*, \Omega)$ solution de (3.1.1)
$f \in C^1(I, \Omega)$ et $\sup_{I \times \Omega} \frac{\partial}{\partial y} f < \infty$	\implies	$\exists ! y \in C^1(I, \Omega)$ solution de (3.1.1)

Remarque 1 L'hypothèse $f \in C^1(I, \Omega)$ et $\sup_I |f'| < \infty$, peut être affaiblie en

$$\exists L > 0, \quad \forall t \in I, \quad \forall y, z \in \Omega, \quad |f(t, y) - f(t, z)| \leq L|y - z|. \quad (3.1.3)$$

L'hypothèse $f \in C^1(I, \Omega)$, peut être affaiblie en

$$\forall t \in I, \quad \forall y, z \in \Omega, \quad \exists L > 0, \quad |f(t, y) - f(t, z)| \leq L|y - z|. \quad (3.1.4)$$

3.2 Simulations Numériques

On considère l'équation (3.1.1) et on se place dans le cas globalement lipschitzien (pour lequel le théorème CL assure existence et unicité). Afin de construire une approximation numérique de la solution (**Méthode d'Euler**), on introduit une subdivision $t_0 < t_1 < \dots < t_N$ de l'intervalle $[0, T] \subset I$, dont le pas maximal est noté $h = \max_{0 \leq n \leq N-1} (t_{n+1} - t_n)$.

$$y_{n+1} = y_n + (t_{n+1} - t_n) f(t_n, y_n) \quad (n = 0, 1, \dots, N-1).$$

Voir également : **Méthode d'Euler implicite, Méthode Runge Kutta....**

Attention : $\delta t = t_{n+1} - t_n$ doit être petit pour assurer la précision du calcul voire le fait que la suite $(y_n)_n$ n'explose pas !!

3.3 Bornes sur les Solutions

Proposition 3.3.1 (Majorations *a priori*) *On suppose $\Omega = \mathbb{R}^d$, et $I = \mathbb{R}$*

1) *Si la solution maximale $y^* : I^* \rightarrow \mathbb{R}^d$ est bornée sur I^* . Alors $I^* = \mathbb{R}$.*

2) *Si $T^* = \sup I^* < \infty$. Alors $\lim_{t \rightarrow T^*} |y^*(t)| = \infty$.*

Lemme 3.3.2 (Grönwall) *Soit $y \in C(I, \mathbb{R})$ une fonction satisfaisant,*

$$\exists C \in \mathbb{R}, \quad \forall t \in I, \quad y(t) \leq y(t_0) + C \int_{t_0}^t y(s) ds.$$

Alors, pour tout $t \in I$, $t \geq t_0$: $y(t) \leq y(t_0)e^{C(t-t_0)}$.

Définition 3.3.3 *On dit qu'un sous-ensemble fermé F de \mathbb{R}^d est invariant pour le système différentiel (3.4.6) si $\left\{ y(0) \in F \right\} \implies \left\{ \forall t > 0, y(t) \in F \right\}$.*

Théorème 3.3.4 (Champ rentrant) *Soit F un sous-ensemble fermé de \mathbb{R}^d possédant une normale sortante $n(v)$ pour presque tout $v \in \partial F$. On suppose l'inégalité suivante vérifiée :*

$$\forall v \in \partial F, \quad f(v) \cdot n(v) \leq 0. \quad (3.3.5)$$

Alors le fermé F est invariant.

3.4 Equilibres et Stabilités

On considère un système d'EDO autonome :

$$y'(t) = f(y(t)), \quad (3.4.6)$$

pour lequel on suppose existence globale de solutions.

Définition 3.4.1 *On dit que u est un point d'équilibre (ou point stationnaire) pour (3.4.6) si $f(u) = 0$. Un tel point est dit*

- stable si $\forall \delta > 0, \quad \exists \eta > 0, \quad \left\{ \|y(0) - u\| < \eta \right\} \implies \left\{ \forall t > 0, \quad \|y(t) - u\| < \delta \right\}$.
- attractif si $\exists \eta > 0, \quad \left\{ \|y(0) - u\| < \eta \right\} \implies \left\{ \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = u \right\}$.
- asymptotiquement stable s'il est stable et attractif.
- instable s'il n'est pas stable.

Théorème 3.4.2 *On considère un système non-linéaire de la forme $y' = f(y)$, où f est une fonction de classe C^1 telle que $f(u) = 0$. Alors u est point d'équilibre. On note $A = \text{Jac}_u f$ la matrice jacobienne de f en u .*

- *Le point u est asymptotiquement stable si toutes les valeurs propres (complexes) de A sont de partie réelle strictement négative.*
- *Le point u est instable dès qu'une valeur propre (complexe) de A a une partie réelle strictement positive.*

Chapitre 4

Modèles Probabilistes : Chaînes de Markov

Lorsque la taille de la population est 'trop' faible, les interactions microscopiques ne se moyennent plus et il faut prendre en compte le hasard. Nous allons présenter une modélisation simple probabiliste : les chaînes de Markov. Celles ci sont caractérisées par deux choses : les différents états possibles et avec quelle probabilité on passe de l'un à l'autre de ces états.

4.1 Définitions (voir [5] p. 111)

Soit S un ensemble fini (ou dénombrable) d'états $S = \{x_1, x_2, \dots, x_N\}$. On peut donner comme exemple d'ensemble S :

- $S = \{\text{"sain"}, \text{"infecté"}, \text{"remis"}\}$ les états possibles des individus lors d'une épidémie
- $S = \{0, 1, \dots\} = \mathbb{N}$ la taille d'une population
- $S = \{\text{"vivre en ville"}, \text{"vivre en banlieue"}\}$ les états possibles des habitants d'une ville
- ...

La propriété de Markov est simple : *"le futur proche ne dépend que du présent et non de tout ce qu'il s'est passé dans le passé"*.

Définition 4.1.1 On dit que la suite de variables aléatoires $(X_n)_n$ est une chaîne de Markov à valeurs dans S si X_n ne dépend que de X_{n-1} (et non de X_k pour $k < n-1$), c'est-à-dire si

$$P(X_{n+1} = y_{n+1} \mid X_n = y_n, X_{n-1} = y_{n-1}, \dots, X_0 = y_0) = P(X_{n+1} = y_{n+1} \mid X_n = y_n). \quad (4.1.1)$$

De plus, lorsque cette probabilité ne dépend pas de n , alors

$$P(X_{n+1} = y \mid X_n = x) = Q(x, y), \quad (4.1.2)$$

et on dit que la chaîne de Markov est homogène¹.

Définition 4.1.2 La matrice Q définie dans (4.1.2) pour une chaîne de Markov homogène est appelée matrice de transition.

1. Q indépendant de n

Les *marches aléatoires*, comme la ruine du joueur, fournissent une classe d'exemples de chaînes de Markov.

Exemple 12 Fortune du joueur : Un joueur lance une pièce. Il gagne 1 euro si la pièce tombe sur pile (avec probabilité p), perd 1 euro si la pièce tombe sur face (avec probabilité $1 - p$). La suite (X_n) donnant la fortune après chaque lancé de pièce est une chaîne de Markov homogène et

$$P(X_{n+1} = x + 1 \mid X_n = x) = p, \quad P(X_{n+1} = x - 1 \mid X_n = x) = 1 - p.$$

Proposition 4.1.3 *Soit (Y_n) une suite de variables aléatoires, à valeurs dans \mathbb{Z} , indépendantes, de loi μ_n , alors $X_n = \sum_{k=0}^n Y_k$ est une chaîne de Markov.*

Preuve On a par définition des probabilités conditionnelles

$$\begin{aligned} P(X_{n+1} = x_{n+1} \mid (X_k = x_k)_{k \leq n}) &= \frac{P(X_{n+1} = x_{n+1} \text{ et } (X_k = x_k)_{k \leq n})}{P((X_k = x_k)_{k \leq n})}, \\ &= \frac{P(Y_{n+1} = x_{n+1} - x_n \text{ et } (Y_k = x_k - x_{k-1})_{0 < k \leq n} \text{ et } X_0 = x_0)}{P((Y_k = x_k - x_{k-1})_{0 < k \leq n} \text{ et } X_0 = x_0)}. \end{aligned}$$

Puisque les V.A.² (Y_n) sont indépendantes, on a

$$P((Y_k = x_k - x_{k-1})_k) = \prod_k P(Y_k = x_k - x_{k-1}),$$

et

$$P(X_{n+1} = x_{n+1} \mid (X_k = x_k)_{k \leq n}) = P(Y_{n+1} = x_{n+1} - x_n).$$

De même, on trouve

$$P(X_{n+1} = x_{n+1} \mid X_n = x_n) = P(Y_{n+1} = x_{n+1} - x_n).$$

Par conséquent, on a $P(X_{n+1} = x_{n+1} \mid (X_k = x_k)_{k \leq n}) = P(X_{n+1} = x_{n+1} \mid X_n = x_n)$ et $(X_n)_n$ est bien une chaîne de Markov. \square

Exercice 1 Soit une chaîne de Markov homogène à espace d'état fini. Montrer que, pour tout $n, m \in \mathbb{N}$ et $x_{n+m}, x_m \in \mathcal{S}$, on a

$$P(X_{n+m} = x_{n+m} \mid X_m = x_m) = P(X_n = x_{n+m} \mid X_0 = x_m).^3$$

Exemple 13 ([23] p. 379) Division Cellulaire. Une cellule contient N particules de type A ou B, avant de se diviser elle double chacune de ses particules et en distribue aléatoirement N à sa fille. Ensuite la cellule meurt. On note X_n = nombre de particules de type A à la génération n . La suite $(X_n)_n$ est une chaîne de Markov. Donner les probabilités de transitions.

2. variables aléatoires

3. Montrer que $P(X_{n+m} = x_{n+m} \mid X_m = x_m) = \sum_{(x_0, x_1, \dots, x_{n-1}, x_n) \in \{x_m\} \times S^{n-1} \times \{x_{n+m}\}} Q(x_i, x_{i+1})$.

4.2 Matrices de Transition

Lorsque l'espace est fini $S = \{1, 2, \dots, N\}$, on pose $Q_{i,j}$ la probabilité de passage de l'état i à l'état j :

$$\boxed{Q_{i,j} = P(X_{n+1} = j \mid X_n = i) \geq 0.} \quad (4.2.3)$$

La matrice $(Q_{i,j})_{i,j}$ est positive et vérifie la condition

$$\sum_{j=1}^N Q_{i,j} = 1. \quad (4.2.4)$$

Définition 4.2.1 *Une matrice carrée réelle vérifiant (4.2.3) et (4.2.4) est appelée matrice stochastique.*

On note μ_n la loi de X_n , c'est-à-dire

$$\boxed{\mu_n(k) = P(X_n = k),} \quad (4.2.5)$$

alors on peut définir μ_n en fonction de μ_0 et de la matrice de transition $(Q_{i,j})_{i,j}$.

Exemple 14 ([23] p380) Dans ce modèle, deux individus se reproduisent et parmi leurs descendants sont sélectionnés au hasard et sont les deux individus de la génération suivante se reproduisent. Il y a trois génotypes AA, Aa et aa pour chaque parent et donc 6 états possibles

$$AA \times AA, AA \times Aa, Aa \times Aa, Aa \times aa, aa \times aa, AA \times aa$$

Ecrire la matrice de transition.

Proposition 4.2.2 *Soient $(X_n)_n$ une chaîne de Markov homogène à valeurs dans $S = \{1, 2, \dots, N\}$, μ_n la loi de X_n vérifiant (4.2.5) et Q la matrice de transition définie par (4.2.3), alors on a*

$$\boxed{\mu_{n+1} = \mu_n Q, \quad \mu_n = \mu_0 Q^n \quad \text{et} \quad P(X_n = j \mid X_0 = i) = [Q^n]_{i,j}.} \quad (4.2.6)$$

On remarque qu'il s'agit d'avoir le comportement de Q^n lorsque n tend vers l'infini, où Q est une *matrice positive*, pour avoir le comportement de la loi de X_n lorsque n tend vers l'infini.

Définition 4.2.3 *On dit que $\bar{\mu} = (\bar{\mu}_1, \dots, \bar{\mu}_N)$ est un vecteur de probabilité invariant pour la matrice de transition Q si*

$$\boxed{\bar{\mu} Q = \bar{\mu},} \quad (4.2.7)$$

avec $\bar{\mu}_i \geq 0$ et $\sum_i \bar{\mu}_i = 1$.

On remarque ici que la multiplication vecteur-matrice se fait à gauche (peu habituel). On peut se ramener à une multiplication à droite en transposant

$$\mu_{n+1} = \mu_n Q \iff {}^t \mu_{n+1} = {}^t Q {}^t \mu_n, \quad (4.2.8)$$

avec μ_n un vecteur colonne. On note alors qu'un vecteur de probabilité invariant X pour la matrice Q vérifie

$$X = XQ \iff {}^t X = {}^t Q {}^t X, \quad (4.2.9)$$

et donc que ${}^t X$ est un vecteur propre de ${}^t Q$ associé à la valeur propre 1.

Remarque 2 Si Q est une matrice stochastique, alors la somme des éléments de chaque ligne vaut 1 (voir eq. 4.2.4) et donc le vecteur ayant toutes ses composantes égales à 1 est un vecteur propre de Q associé à la valeur propre 1 :

$$Q \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (4.2.10)$$

Puisque Q et ${}^t Q$ ont le même spectre et que 1 est valeur propre de Q (voir remarque 2), on a que 1 est valeur propre de ${}^t Q$. La positivité de ${}^t Q$ entraîne, par le théorème de Perron, qu'il existe une valeur propre positive ${}^t V$. Il suffit de normaliser V , c'est-à-dire de prendre $W = V / \sum_i V_i$ pour obtenir un vecteur de probabilité invariante pour Q . On a donc le théorème suivant :

Théorème 4.2.4 *Si Q est une matrice stochastique, c'est-à-dire vérifiant (4.2.3) et (4.2.4), alors il existe un vecteur de probabilité invariante.*

Exemple 15 ([9]) Deux joueurs jouent à un certain jeu, le joueur 1 gagne un euro avec probabilité p et perd un euro avec $1 - p$ tant qu'aucun des joueurs n'est ruiné. A partir de ce moment, les joueurs restent avec leurs mises. Ecrire la matrice de transition et les vecteurs de probabilités invariantes.

Exemple 16 ([5] p 113) Une princesse doit choisir parmi r prétendants qui arrive dans l'ordre de présentation (mais pas forcément l'ordre de préférence) : S_1, S_2, \dots, S_r .

On note $X_1 = 1$, et X_2, X_3, \dots les positions successives des prétendants qui sont préférés à tous leurs prédécesseurs. Par exemple $X_2 = 4$ et $X_3 = 6$ signifie :

$$\begin{aligned} S_1 &> S_2, S_3. & S_4 &> S_1, S_2, S_3 \\ S_4 &> S_1, S_2, S_3, S_5. & S_6 &> S_1, S_2, S_3, S_4, S_5 \end{aligned}$$

la suite $X_k \in [1, m]$ avec $m \leq r$, on note que pour $k \geq m + 1$, $X_k = r + 1$ (par convention).

- Montrer que $P(X_{n+1} = j \mid X_n = i) = i/(j(j-1))$ pour $1 \leq i < j \leq r$
- Montrer que $P(X_{n+1} = r + 1 \mid X_n = i) = i/r$ pour $1 \leq i \leq r$
- Ecrire la matrice de transition et chercher les vecteurs de probabilité invariante.

4.3 Simulation de Chaînes de Markov

Pour simuler une chaînes de Markov de matrice de transition Q :

— On pose N un temps final de simulation, on part d'un état $X_0 = x_0$ avec $n = 0$.

Tant que $n < N$

— On extrait la ligne x_n de la matrice Q : $L = Q(x_n, :)$

$$Q = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} & \cdots & p_{1n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \textcolor{red}{p_{x_0 1}} & \textcolor{red}{p_{x_0 2}} & \cdots & \textcolor{red}{p_{x_0 n}} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ p_{n1} & p_{n2} & \cdots & p_{nn} \end{pmatrix}$$

donc $L \leftarrow \textcolor{red}{[p_{x_0 1} \ p_{x_0 2} \ \cdots \ p_{x_0 n}]}$

— On simule une variable aléatoire de loi L : $x_{n+1} = \text{simul}(L)$ (il faut écrire cette fonction)

En python ci dessous

et en Matlab à droite

`np.random.choice(n, 1, p=L)`

```
function [n] = randomnonunif(p)
n=1;x=p(1);y=rand();
while (y>x)
    n=n+1;
    x=x+p(n);
end
end
```

— (facultatif) $P(n+1, :) = P(n, :)$ et $P(n+1, x_{n+1}) = P(n, x_{n+1}) + 1$ permet de compter les apparition de des états au cours du temps.

— $n = n + 1$

On trace ensuite x_n en fonction de n , les apparitions et leurs fréquences.

4.4 Chaîne de Markov Irréductible et Apériodique

Une chaîne de Markov est irréductible si sa matrice de transition l'est.

Définition 4.4.1 Une chaîne de Markov est dite irréductible si tous les états communiquent

$$\forall i, j \in S, \quad \exists n : P(X_n = j \mid X_0 = i) > 0. \quad (4.4.11)$$

Théorème 4.4.2 Si X_n est une chaîne de Markov homogène irréductible d'espace d'états $S = \{1, \dots, N\}$, alors il existe un vecteur de probabilité invariante chargeant tous les états (c'est à dire strictement positif).

Preuve Il suffit d'appliquer le théorème de Perron-Frobenius 2.2.11.

On remarque dans l'exemple qui suit que l'irréductibilité de la matrice de transition ne suffit pas pour avoir la convergence de la loi de X_n lorsque n tend vers l'infini. Soit la matrice de transition Q définie ci-dessous

$$Q = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 1/2 & 0 & 1/2 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (4.4.12)$$

Alors

$$Q^2 = \begin{pmatrix} 1/2 & 0 & 1/2 \\ 0 & 1 & 0 \\ 1/2 & 0 & 1/2 \end{pmatrix} \quad (4.4.13)$$

et $Q^3 = Q$, donc on a une chaîne périodique (elle ne converge pas) $\lim_{n \rightarrow \infty} \mu_{2n} = \mu_0 Q^2 \neq \mu_0 Q = \lim_{n \rightarrow \infty} \mu_{2n+1}$.

Théorème 4.4.3 Si X_n est une chaîne de Markov, à espace d'états $S = \{1, \dots, N\}$,

- homogène,
- irréductible
- le PGCD des longueur de chemin pour aller d'un état à lui même est égal à 1

Alors

- il existe un vecteur de probabilité invariante μ_∞ strictement positif,
- $\boxed{\mu_n \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \mu_\infty}$, i.e., X_n converge en loi vers X_∞ de loi μ_∞ .

On remarque, que la condition de PGCD n'apparaît pas dans les systèmes dynamiques continus :

$$\frac{d}{dt}n = An$$

En discrétisant ce système :

$$n(t + \delta t) = (A + \delta t Id)n(t)$$

on remarque que l'on ajoute des éléments sur la diagonale, via le $\delta t Id$: il existe donc un chemin allant de i à i pour tout i . Le PGCD est par conséquent égale à 1.

4.5 Applications

4.5.1 Lapin Cretin :

Panpan le lapin ne connaît que trois endroits,

- *Les copeaux* où il dort
- *La mangeoire* où il mange, boit et se lave
- *Dehors* où il fait du sport et se lave.

Toutes les minutes il change (ou non) d'activité.

Lorsqu'il dort, la minute suivante

- avec probabilité 1/10 il continue de dormir
- avec probabilité 2/10 il va dehors
- avec probabilité 7/10 il va manger

Lorsqu'il mange, la minute suivante,

- avec probabilité 5/10 il continue de manger
- avec probabilité 4/10 il va dehors
- avec probabilité 1/10 il va dormir

Lorsqu'il va dehors, la minute suivante

- avec probabilité 4/10 il reste dehors
- avec probabilité 6/10 il va manger

1) Tracer le graphe représentant les déplacements de l'animal.

2) Soit $\pi^n = (\pi_{dort}^n, \pi_{dehors}^n, \pi_{man}^n)$ avec π_{dort}^n la probabilité que le lapin dorme à la minute n , π_{dehors}^n la probabilité que le lapin soit dehors à la minute n et π_{man}^n la probabilité que le lapin mange à la minute n , exprimer π^{n+1} en fonction de π^n . Ecrire le modèle Markovien associé et la matrice de transition $P = (p_{ij})$ associée.⁴

3) Simuler les déplacements du Lapin. Mesurer les fréquences empiriques des événements : "Le lapin dort", "Le lapin mange" et "Le lapin est dehors" sur une heure, une journée, 15 jours, un mois ? Qu'observe t'on ?

4) Soit Y la loi de présence du lapin, donner une estimation de

$$P(Y = \text{"copeaux"}) = P(\text{"Le lapin dort"}) \sim ?, \quad P(Y = \text{"mangeoire"}) \sim ?, \quad P(Y = \text{"dehors"}) \sim ?$$

5) Etudier le spectre (valeurs propres et vecteurs propres) de la matrice de transition et de la transposée de la matrice de transition. Que peut t'on dire de la loi de Y ?

6) En utilisant un théorème du cours, en déduire le comportement de l'animal en temps long. De plus, trouver la probabilité qu'en temps long, il soit dehors, en train de dormir ou en train de manger, c'est à dire π^∞ .

4. Attention si vous choisissez π comme vecteur ligne, la multiplication matrice P vecteur (ligne) π est πP et pas $P\pi$

4.5.2 Banlieu : [3] p.214

Durant l'année 1971, le nombre de personnes vivant à New York était de :

- N-Y même : 57633 $\pi_0 = (57633 \ 71549)$.
- N-Y banlieu : 71549

On estime la probabilité qu'une personne vivant à N-Y change pour vivre en banlieu à 0.04. Réciproquement, la probabilité qu'une personne vivant en banlieu change pour la ville est de 0.01.

1) En considérant que le nombre total de personnes reste constant, au bout de k année quel sera la distribution de personne ville Vs banlieu ?

2) Même question lorsque la population croît de 1% par an.

3) Simuler la dynamique de population. Quelle fréquence empirique d'individus se trouve en banlieu (pour 10 ans, 20 ans, 50ans et 300 ans). Est ce que l'on pouvait s'y attendre ?

4.5.3 Fate of Atlantis : [3] p.215

La population d'Atlantis est de 1800 personnes. Il y a trois cités à Atlantis : A , B et C , contenant respectivement 200, 600 et 1000 personnes. $\pi_0 = (200, 600, 1000)$

Chaque année, toute la population déménage. La population d'une ville se divise en deux groupes de taille égale qui déménagent dans les deux autres villes.

Par exemple, les 200 habitants de la ville A se divise en deux groupes de tailles 100 dont l'un va aller dans la ville B , l'autre dans la ville C .

1) Ecrire la matrice de transition (Markov) M .

2) Soit π_n la répartition de la population l'année n , exprimer π_n en fonction de M et π_0 .

3) Montrer que M^k est de la forme $M^k = \begin{pmatrix} t_k & t_{k+1} & t_{k+1} \\ t_{k+1} & t_k & t_{k+1} \\ t_{k+1} & t_{k+1} & t_k \end{pmatrix}$ avec t_k à déterminer.

4) Quelle est la limite de M^k lorsque $k \rightarrow \infty$? Quelle est la répartition finale $\pi = \lim_{k \rightarrow \infty} \pi_k$?

4.5.4 Galton Watson : [8].

On considère une population qui se comporte selon les règles suivantes

- 1- Les individus ont tous une durée de vie égale à 1 unité de temps.
- 2- Lorsqu'un individu meurt, il donne naissance à un nombre aléatoire d'enfants.
- 3- Si $Y_{n,k}$ représente le nombre d'enfants du k^{ieme} individu de la n^{ieme} génération, alors $Y_{n,k}$ sont des variables aléatoires indépendantes et de même loi

$$P(Y_{n,k} = j) = p_j.$$

4- X_n est la taille de la population au temps n ($X_0 = x_0 > 0$).

1) Exprimer X_n en fonction de $Y_{n-1,k}$ et X_{n-1} .

2) Quelle propriété a la suite X_n ? Simuler la suite du nombre d'individus lorsque $Y_{n,k} \sim \mathcal{P}(a)$ avec $a < 1$; $a = 1$ et $a > 1$? La population s'éteint elle ?

4.5.5 Modèle épidémiologique ([9])

SIS ($S(t) = s_0 + i_0 - I(t)$). On discrétise le temps et l'on considère la chaîne de Markov suivante : $I_n = I(n\Delta t)$ avec

$$p_i(n\Delta t) = P(I_n = i), \quad \sum_{i=0}^{s_0+i_0} p_i(n) = 1$$

avec $P(I_{n+1} = 0 \mid I_n = 0) = 1$ et pour $i \neq 0$,

$$P(I_{n+1} = j \mid I_n = i) = \begin{cases} \Delta t \beta i (N - i) / N & j = i + 1 \\ \Delta t \gamma i & j = i - 1 \\ 1 - \Delta t (\gamma i + \beta i (N - i) / N) & j = i \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

avec $N = s_0 + i_0$.

1) Ecrire $p_i((n+1)\Delta t)$ en fonction de $p_j(n\Delta t)$ (pour $j = i, i+1, i-1$), β , γ , i et N

2) Quelle forme a la matrice de transition M ?

3) Simuler la chaîne Markov sous Matlab ou Python.

4) Montrer que (E est l'espérance)

$$E(I_{n+1}) = E(I_n) + (\beta - \gamma)\Delta t E(I_n) - (\beta/N)\Delta t E(I_n^2)$$

5) En simulant "suffisamment" de fois la chaîne, tracer (sous matlab) la moyenne empirique en fonction du temps. Tracer les solutions de $y'(t) = (\beta/N)(N - y(t))y(t) - \gamma y(t)$, $y(0) = I_0$. Comparer.

6*) Montrer que $(\Delta t \rightarrow 0) : \frac{d}{dt}E(I(t)) \leq \beta/N(N - E(I(t)))E(I(t)) - \gamma E(I(t))$.

7*) Montrer que $M = \underbrace{\begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \end{pmatrix}}_{=K} + M_2$ avec $K^n = K$, $\forall n \geq 1$, $M_2 K = 0$

$$M^n = M_2^n + K \sum_{k=0}^{n-1} M_2^k \xrightarrow{n \rightarrow \infty} K(Id - M_2)^{-1}$$

En déduire que $(p_i(n\Delta t))_i \rightarrow (1, 0, \dots, 0)$ lorsque $n \rightarrow \infty$.

4.5.6 Modèle épidémiologique 2

On se donne une population de taille donnée fixe. Un individu peut être **Susceptible** d'attraper la maladie, **Infecté** ou bien Immunisé après avoir contracté la maladie. On note S_n le nombre de susceptible au temps n et I_n le nombre d'infecté au temps n . Une variation de temps de 1 ($n \mapsto n + 1$) permet aux infectés : d'infecter un susceptible (au début de ce laps de temps) et de devenir immunisé (à la fin de ce laps de temps).

1) Exprimer S_n en fonction de S_{n+1} et I_{n+1} .

2) Récréation probabiliste : On note p la probabilité qu'une pièce tombe sur pile, quelle loi suit la variable aléatoire $X =$ le nombre de fois ou la pièce est tombée sur pile après n lances.

2a) On considère que chaque individu Susceptible a une probabilité p (resp. $1 - p$) d'être infecté (resp. non infecté) au cours d'une variation de temps de 1. Écrire la probabilité $P(I_{n+1} = i_{n+1} \mid S_n = n)$ en fonction de p , $1 - p$, s_n , s_{n+1} .

2b) En déduire $P(S_{n+1} = i \mid S_n = j)$ et écrire la matrice de transition associée.

On considère que S_n est une chaîne de Markov qui modélise l'évolution du nombre de susceptible tant que $I_n \neq 0$. La maladie s'arrête lorsqu'il n'y a plus d'infecté, c'est-à-dire, la première fois que $S_{n+1} = S_n$.

3) Montrer que $P(S_{n+1} > 0 \mid S_n = 0) = 0$ et

$$P(S_{n+1} = 0 \mid S_n > 0) = \sum_{j>0} a_{j0} \frac{P(S_n = j)}{\sum_{j'>0} P(S_n = j')}.$$

En déduire que $P(S_{n+1} > 0) \leq qP(S_n > 0)$ avec $q = \max_{j>0} a_{j0} < 1$ et que $S_n \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0$ presque sûrement.

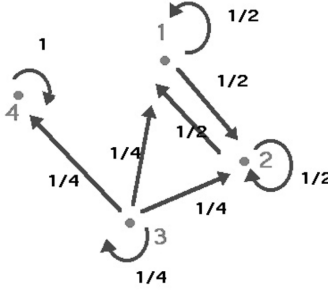
4) Soit T , la variable aléatoire $T = \inf\{n > 0 : \forall k < n \ S_{k-1} \neq S_k \text{ et } S_{n-1} = S_n\}$ qui représente la durée de la contamination : Exprimer l'espérance de T en fonction de la matrice de transition et de l'état initial S_0 .

4.6 Classification des états

Tous les états d'une chaîne de Markov ne sont pas "équivalents". En effet, prenons par exemple la matrice suivante pour matrice de transition :

$$Q = \begin{pmatrix} 1/2 & 1/2 & 0 & 0 \\ 1/2 & 1/2 & 0 & 0 \\ 1/4 & 1/4 & 1/4 & 1/4 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad (4.6.14)$$

ce qui correspond à avoir une chaîne de Markov dont le graphe est dessiné ci-dessous.



On remarque immédiatement que si l'on part de l'état 4, on y reste tout le temps, l'état est dit *récurrent*. Tandis que si l'on part de l'état 3, on y reste qu'un certain temps puis on s'en échappe car

$$P(X_n = 3 \mid X_0 = 3) = (1/4)^n,$$

et il est impossible d'y revenir car

$$P(X_n = 3 \mid X_k \neq 3) = 0, \quad \forall n > k,$$

l'état est dit *transitoire*. On va définir de manière plus précise ces deux types d'états pour une chaîne de Markov homogène à espace d'états S fini. Pour cela, on doit définir le temps de premier retour et le nombre de retour en un état y de S .

Définition 4.6.1 Soit (X_n) une chaîne de Markov homogène à d'états S , on note

$$T_y = \inf\{n \geq 1, \quad X_n = y\}, \quad (4.6.15)$$

le temps de premier retour, avec la convention $T_y = \infty$ si $X_n \neq y$ pour tout $n \geq 1$. On note

$$N_y = \text{Card} \{n \geq 1, \quad X_n = y\}, \quad (4.6.16)$$

le nombre de retour en y . Enfin, on note

$$\rho_{xy} = P(T_y < \infty \mid X_0 = x), \quad (4.6.17)$$

la probabilité de passer par l'état y si on commence à l'état x .

Définition 4.6.2 Soit (X_n) une chaîne de Markov homogène à état dans S , on dit que y est un état transitoire si

$$P(T_y < \infty \mid X_0 = y) < 1. \quad (4.6.18)$$

Un état y est récurrent si

$$P(T_y < \infty \mid X_0 = y) = 1. \quad (4.6.19)$$

Proposition 4.6.3 Soit $(X_n)_n$ une chaîne de Markov homogène, alors

- $P(N_y \geq k \mid X_0 = x) = \rho_{xy} \rho_{yy}^{k-1}$,
- $P(N_y = k \mid X_0 = x) = P(N_y \geq k) - P(N_y \geq k+1)$,
- y est récurrent si $\rho_{yy} = 1$.

Preuve Pour simplifier la démonstration, on utilise la notation

$$A_n^k = \{X_k \neq y, X_{k+1} \neq y, \dots, X_{k+n-1} \neq y, X_{k+n} = y\},$$

et

$$B = \{X_0 = x\}.$$

De plus, on remarque que

$$\sum_m P(T_y = m \mid X_0 = x) = P(T_y < \infty \mid X_0 = x).$$

On a

$$\begin{aligned} P(N_y \geq n \mid X_0 = x) &= \sum_{m_1} \sum_{m_2} \dots \sum_{m_n} P(A_{m_1}^1 \cap A_{m_2}^{m_1+1} \dots \cap A_{m_n}^{m_{n-1}+1} \mid B), \\ &= \sum_{m_1} \sum_{m_2} \dots \sum_{m_n} P(A_{m_n}^{m_{n-1}+1} \mid A_{m_1}^1 \cap A_{m_2}^{m_1+1} \dots \cap A_{m_{n-1}}^{m_{n-2}+1} \cap B) P(A_{m_1}^1 \cap A_{m_2}^{m_1+1} \dots \cap A_{m_{n-1}}^{m_{n-2}+1} \mid B). \end{aligned}$$

Or, on a $P(A_{m_n}^{m_{n-1}+1} \mid A_{m_1}^1 \cap A_{m_2}^{m_1+1} \dots \cap A_{m_{n-1}}^{m_{n-2}+1} \cap B) = P(A_{m_n}^{m_{n-1}+1} \mid X_{m_{n-1}} = y)$ qui est égal à $P(T_y = m_n \mid X_0 = y)$. Par conséquent, on trouve que

$$\begin{aligned} P(N_y \geq n \mid X_0 = x) &= \sum_{m_1} \sum_{m_2} \dots \sum_{m_n} P(T_y = m_1 \mid X_0 = x) \prod_{k=2}^n P(T_y = m_k \mid X_0 = y) \\ &= P(T_y < \infty \mid X_0 = x) P(t_y < \infty \mid X_0 = y)^{n-1}, \end{aligned}$$

ce qui démontre le premier point. Les second et troisième points sont triviaux. \square

Par conséquent, on a le résultat suivant :

Corollaire 4.6.4 Soit $(X_n)_n$ une chaîne de Markov homogène,

- y transitoire alors $P(N_y < \infty \mid X_0 = y) = 1$ "on ne revient p.s. qu'un nombre fini de fois en y ",
- y récurrent alors $P(N_y = \infty \mid X_0 = y) = 1$ "on revient p.s. une infinité de fois en y ",
- y transitoire alors $P(N_y < \infty \mid X_0 = x) = 1$,
- y récurrent alors $P(N_y = \infty \mid X_0 = y) = \rho_{xy}$.

Preuve On a

$$P(N_y = k \mid X_0 = x) = P(N_y \geq k) - P(N_y \geq k+1) = \rho_{xy}\rho_{yy}^{k-1} - \rho_{xy}\rho_{yy}^k = \rho_{xy}\rho_{yy}^{k-1}(1 - \rho_{yy}),$$

donc si y est transitoire, on a

$$P(N_y < \infty \mid X_0 = x) = \underbrace{P(N_y = 0 \mid X_0 = x)}_{1-\rho_{xy}} + \underbrace{\sum_{k=1}^{\infty} \rho_{xy}\rho_{yy}^{k-1}(1 - \rho_{yy})}_{\rho_{xy}} = 1.$$

De même, si y est récurrent, on a

$$P(N_y \geq k \mid X_0 = x) = \rho_{xy}\rho_{yy}^{k-1} = \rho_{xy}.$$

En passant à la limite $k \rightarrow \infty$, on trouve que $P(N_y = \infty \mid X_0 = y) = \rho_{xy}$. Les deux premiers points en découlent. \square

De plus, en introduisant la probabilité conditionnelle et l'espérance conditionnelle :

$$P_x(A) = P(A \mid X_0 = x) \quad \text{et} \quad E_x(Z) = \int Z dP_x, \quad (4.6.20)$$

avec par définition

$$E_x(1_{S=y}) := P_x(S = y \mid X_0 = x). \quad (4.6.21)$$

Corollaire 4.6.5 Soit $(X_n)_n$ une chaîne de Markov homogène, alors on a

$$E_x(N_y) = \sum_n (Q^n)_{xy}, \quad (4.6.22)$$

et

— y transitoire implique que $E_x(N_y) = \rho_{xy}/(1 - \rho_{xy})$,

— y récurrent implique que $E_x(N_y) = 0$ (resp. ∞) si $\rho_{xy} = 0$ (resp. $\rho_{xy} \neq 0$).

Preuve En utilisant la définition de l'espérance conditionnelle ((4.6.20) et (4.6.21)), on a

$$E_x(N_y) = E_x\left(\sum_n 1_{X_n=y}\right) = \sum_n P(X_n = y \mid X_0 = x) = \sum_n (Q^n)_{xy}.$$

Si y est transitoire alors on trouve

$$\begin{aligned} E_x(N_y) &= \sum_k k P(N_y = k \mid X_0 = x) + \underbrace{\infty P(N_y = \infty \mid X_0 = x)}_0 \\ &= \sum_k k \rho_{xy} \rho_{yy}^{k-1} (1 - \rho_{yy}) = \rho_{xy} / (1 - \rho_{yy}). \end{aligned}$$

Lorsque y est récurrent, on a $\rho_{yy} = 1$ et deux cas sont possibles : $\rho_{xy} = 0$ et la somme est évidemment nulle, soit $\rho_{xy} \neq 0$ et, dans ce cas, la somme précédente est infinie.

Théorème 4.6.6 Soit $(X_n)_n$ une chaîne de Markov homogène à espace d'états fini alors

- Il y a toujours au moins un point récurrent
- Si, de plus, la chaîne est irréductible alors tous les points sont récurrents.

Preuve

• Si y est transitoire alors $E_x(N_y) < \infty$ par le corollaire 4.6.5. Or, $E_x(N_y) = \sum_n (Q^n)_{xy}$ donc en particulier $(Q^n)_{xy} \rightarrow_{n \rightarrow \infty} 0$ ⁵. Si tous les points étaient transitoires alors

$$\sum_{y \in S} (Q^n)_{xy} \rightarrow_{n \rightarrow \infty} 0.$$

Or, $\sum_{y \in S} (Q^n)_{xy} = 1$ pour tout n . Par conséquent, il existe au moins un point récurrent.

• Si x est récurrent et $\rho_{xy} > 0$, alors y est aussi récurrent. Puisque $\rho_{xy} > 0$, il existe une chaîne de longueur minimale $(x_1, x_2, \dots, x_{n-1})$ reliant x à y :

$$P(X_1 = x_1, X_2 = x_2, \dots, X_n = x_n = y \mid X_0 = x) = Q_{xx_1} Q_{x_1 x_2} \dots Q_{x_{n-1} y}.$$

De plus, si l'on suppose que la probabilité de l'événement $E =$ "Parti de y , ne pas revenir en x " est strictement positive ($(1 - \rho_{yx}) > 0$), alors

$$P(X_1 = x_1, X_2 = x_2, \dots, X_n = x_n = y \text{ et } E \mid X_0 = x) = Q_{xx_1} Q_{x_1 x_2} \dots Q_{x_{n-1} y} (1 - \rho_{yx}) > 0,$$

et le point x n'est pas récurrent (on n'y revient pas). Par conséquent, on a $\rho_y x = 1$. Maintenant, il suffit de dire que pour aller de y à y , il existe un chemin qui va de y à x , de x à x et de x à y et de noter que

$$(Q^{n_0+n_1+n})_{yy} \geq P(X_{n_1} = x, X_{n_1+n} = x \text{ et } X_{n_1+n+n_0} = y \mid X_0 = y) = \underbrace{(Q^{n_1})_{yx}}_{>0} (Q^n)_{xx} \underbrace{(Q^{n_0})_{xy}}_{>0}.$$

En effet, on a alors

$$\sum_n (Q^n)_{yy} \geq (Q^{n_1})_{yx} \underbrace{\left[\sum_n (Q^n)_{xx} \right]}_{=\infty \text{ car } x \text{ recurrent}} (Q^{n_0})_{xy} = \infty,$$

donc y est aussi récurrent. □

5. car pour tout $\epsilon > 0$, $\text{Card}(\{n : (Q^n)_{xy} > \epsilon\})$ est fini

4.7 Princesse suite et fin (exercice 16)

Notre stratégie est de choisir le premier prince qui domine tous ses prédécesseurs et qui est à un rang de passage au moins égal à n_0 : τ est la variable aléatoire $= \min\{j : X_j \geq n_0\}$. On veut n_0 de manière à ce que cette stratégie maximise nos chances que ce prince soit le meilleur. Soit $w = P(X_{\tau+1} = r+1 \text{ et } X_\tau \leq r)$ la probabilité que ce prince soit effectivement le meilleur.

- Montrer que $w = \sum_{i=n_0}^r \frac{i}{r} P(X_\tau = i)$.
- Soit $\tau' = \tau + 1$ (le second prince qui domine tous ses prédécesseurs et qui est à un rang de passage au moins égal à n_0), et $\bar{w} = \sum_{i=n_0+1}^r \frac{i}{r} P(X_{\tau'} = i)$ montrer que $\bar{w} = \sum_{k=n_0}^{r-1} \left[\sum_{i=k+1}^r \frac{1}{(i-1)} \right] \frac{k}{r} P(X_\tau = k)$. En déduire que $\sum_{i=n_0+1}^r \frac{1}{(i-1)} \leq 1 \implies \bar{w} \leq w$.
- Soit $\tau'' = \tau - 1$ (le prince qui domine tous ses prédécesseurs et qui est à un rang de passage précédent juste avant n_0), et $\underline{w} = \sum_{i=1}^{n_0-1} \frac{i}{r} P(X_{\tau''} = i)$ montrer que

$$w = \sum_{k=1}^{n_0-1} \left[\sum_{i=\max(k+1, n_0)}^r \frac{1}{(i-1)} \right] \frac{k}{r} P(X_{\tau''} = k).$$

En déduire que $\sum_{i=n_0}^r \frac{1}{(i-1)} \leq 1 \implies w \leq \underline{w}$.

- Pour que la stratégie donnée par τ soit le meilleur, il faut au moins qu'elle soit meilleur que celle donnée par τ'' et donc

$$1 \leq \sum_{i=n_0}^r \frac{1}{(i-1)}.$$

On suppose que la condition trouvée dans la b) soit aussi suffisante et alors

$$\sum_{i=n_0+1}^r \frac{1}{(i-1)} \leq 1.$$

Pour r grand, montrer que $n_0 \sim r/e$. Quel sera la stratégie de la princesse.

Chapitre 5

Annexe

5.1 Preuve du Théorème de Perron-Frobenius

Lemme 5.1.1 *Si A est une matrice carrée n lignes et n colonnes, positive et irréductible alors*

$$(I + A)^{n-1} > 0. \quad (5.1.1)$$

Preuve Soit $x^0 \in \mathbb{R}^n$, $x^0 \neq 0$ et pour tout i , on a $x_i^0 \geq 0$. Par conséquent, on peut construire la suite $x^{k+1} = (I + A)x^k$ et $x^n = (I + A)^n x^0$. On note m_k le nombre de composantes nulles de x_k . Puisque A est **positive**, on a

$$x^{k+1} = x^k + \underbrace{Ax^k}_{\geq 0},$$

et la suite m_k est décroissante :

$$m_{k+1} \leq m_k.$$

Si il existait k_0 tel que $m_{k_0+1} = m_{k_0}$ alors il existerait une matrice de permutation P telle que

$$Px^{k_0} = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \vdots \\ \alpha_{m_{k_0}} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \quad Px^{k_0+1} = \begin{pmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \\ \vdots \\ \beta_{m_{k_0}} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Par conséquent, on aurait

$$\begin{pmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \\ \vdots \\ \beta_{m_{k_0}} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \vdots \\ \alpha_{m_{k_0}} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} + PA^t P \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \vdots \\ \alpha_{m_{k_0}} \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix},$$

avec $\alpha_i > 0$ et $\beta_i > 0$. On peut écrire que

$$PA^tP = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & \dots & b_{1m_{k_0}} & c_{1(m_{k_0}+1)} & \dots & c_{1n} \\ b_{21} & b_{22} & \dots & b_{2m_{k_0}} & c_{2(m_{k_0}+1)} & \dots & c_{2n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ b_{m_{k_0}1} & b_{m_{k_0}2} & \dots & b_{m_{k_0}m_{k_0}} & c_{m_{k_0}(m_{k_0}+1)} & \dots & c_{m_{k_0}n} \\ d_{(m_{k_0}+1)1} & d_{(m_{k_0}+1)2} & \dots & d_{(m_{k_0}+1)m_{k_0}} & e_{(m_{k_0}+1)(m_{k_0}+1)} & \dots & e_{(m_{k_0}+1)n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ d_{n1} & d_{n2} & \dots & d_{nm_{k_0}} & e_{n(m_{k_0}+1)} & \dots & e_{nn} \end{pmatrix}$$

et puisque les α_i et β_i sont strictement positifs, il est nécessaire que $d_{ij} = 0$ pour $(i, j) \in [(m_{k_0} + 1), n] \times [1, m_{k_0}]$ et la matrice PA^tP peut s'écrire sous la forme

$$PA^tP = \begin{pmatrix} A_1 & A_2 \\ 0 & A_3 \end{pmatrix}.$$

elle serait donc **réductible**. Or, par hypothèse, elle ne l'est pas et il n'existe pas de k_0 tel que $m_{k_0} = m_{k_0+1}$. La suite m_k est par conséquent strictement décroissante et $m_{n-1} = 0$, donc toutes les composantes de $(I + A)^{n-1}x_0$ sont strictement positives et $(I + A)^{n-1} > 0$. \square

Lemme 5.1.2 *Si A est une matrice carrée n lignes et n colonnes, positive et irréductible alors*

$$r := \sup_{x \geq 0, x \neq 0} \min_{i : x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i} > 0, \quad (5.1.2)$$

et il existe $z > 0$ vecteur propre de A associé à la valeur propre r . De plus, tout autre vecteur propre associé à la valeur propre r est proportionnel à z .

Preuve On prouve que r existe, puis que c'est une valeur propre de A .

Etape 1 : Existence de r . Puisque

$$\min_{i : x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i} = \min_{i : x_i > 0} \frac{(A \frac{x}{\|x\|})_i}{\frac{x_i}{\|x\|}},$$

il suffit de prouver l'existence du sup sur l'ensemble $P = \{x \geq 0, \|x\| = 1\}$. De plus, on a,

$$(A - (\min_{i : x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i})I)x \geq 0.$$

Or $(I + A)^{n-1} > 0$ par le lemme 5.1.1 donc

$$(I + A)^{n-1}(A - (\min_{i : x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i})I)x > 0,$$

soit en posant $y = (I + A)^{n-1}x$,

$$(A - (\min_{i : x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i})I)y > 0.$$

Par conséquent, on obtient

$$\min_{i: x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i} \leq \min_{i: y=(I+A)^{n-1}P} \frac{(Ay)_i}{y_i},$$

et il suffit de prouver l'existence du sup sur l'ensemble *compact* $Q = (I + A)^{n-1}P > 0$. Or, la fonction qui à x associe $\min_{i: x_i > 0} \frac{(Ax)_i}{x_i} = \min_{i: x_i > 0}$ est continue sur Q compact donc elle atteint son maximum sur Q et il existe $z > 0$ (et $r > 0$) tel que

$$Az \geq rz.$$

Etape 2 : r est un vecteur propre. Si $\eta = Az - rz \neq 0$, alors $\zeta = (I + A)^{n-1}z > 0$ et

$$A\zeta - r\zeta > 0,$$

et $\min_{i: \zeta_i > 0} \frac{(A\zeta)_i}{\zeta_i} > r$ ce qui est absurde car r est maximal. Soit z_1 un autre vecteur propre non proportionnel à z , alors il existe α tel que $z - \alpha z_1 \neq 0$ soit positif et admette une composante nulle d'où $(A - rI)(z - \alpha z_1) = 0$ et $(A - rI)(I + A)^{n-1}(z - \alpha z_1) > 0$, ce qui est absurde. Par conséquent, z et z_1 sont proportionnels. □

Lemme 5.1.3 *Si A est une matrice carrée n lignes et n colonnes, positive et irréductible et $x > 0$ est une valeur propre de A , alors $Ax = \rho(A)x$.*

Preuve On a $Ax = \mu x$ et $Az = \rho(A)z$ avec $\mu > 0$, alors il existe γ tel que

$$\gamma = \max\{t : x - tz \geq 0\}.$$

On a par positivité de A

$$A(x - \gamma z) = \mu(x - \frac{\rho(A)}{\mu}\gamma z) \geq 0,$$

et par définition de γ , $\frac{\rho(A)}{\mu}\gamma \leq \gamma$ (c'est à dire $\rho(A) \leq \mu$). Donc, par définition du rayon spectral, on trouve que $\mu = \rho(A)$. □

5.2 Preuve du théorème 2.3.1

Avant de démontrer le théorème, nous aurons besoin du résultat suivant :

Théorème 5.2.1 [29] *Si A est une matrice carrée positive et irréductible, alors pour toute fonction positive et strictement convexe H , on a*

$$\frac{d}{dt} \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i}\right) e^{-\rho(A)t} X_i \Psi_i = -D_H\left(\frac{N_i(t)}{X_i}\right) e^{-\rho(A)t} \leq 0, \quad (5.2.3)$$

et

$$D_H\left(\frac{N_i(t)}{X_i}\right) e^{-\rho(A)t} = 0 \iff \exists C_t : N_i(t) e^{-\rho(A)t} = C_t X_i. \quad (5.2.4)$$

Preuve On a par dérivation

$$\frac{d}{dt} \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) X_i \Psi_i = \sum_i H'\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i \left[N'_i(t) - \rho(A) N_i(t) \right] e^{-\rho(A)t}.$$

Or, N vérifie (2.3.10) donc $N'_i(t) = \sum_j a_{ij} N_j(t)$ et on obtient que

$$\begin{aligned} & \frac{d}{dt} \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) X_i \Psi_i \\ &= \sum_{ij} H'\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i a_{ij} N_j(t) e^{-\rho(A)t} - \sum_i H'\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i \rho(A) N_i(t) e^{-\rho(A)t}. \end{aligned} \quad (5.2.5)$$

Puisque $AX = \rho(A)X$, on a $\rho(A)X_i = \sum_{ij} a_{ij} X_j$ et

$$\sum_i H'\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i \rho(A) N_i(t) = \sum_{ij} H'\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i a_{ij} X_j \frac{N_i(t)}{X_i},$$

et on trouve que

$$\frac{d}{dt} \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) X_i \Psi_i = \sum_{ij} H'\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i X_j a_{ij} \left[\frac{N_j(t)}{X_j} e^{-\rho(A)t} - \frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t} \right].$$

Maintenant, on a

$$\sum_{ij} H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i X_j a_{ij} = \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i \sum_j X_j a_{ij} = \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i \rho(A) X_i,$$

et de même

$$\sum_{ij} H\left(\frac{N_j(t)}{X_j} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i X_j a_{ij} = \sum_j H\left(\frac{N_j(t)}{X_j} e^{-\rho(A)t}\right) X_j \sum_i \Psi_i a_{ij} = \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) \Psi_i \rho(A) X_i.$$

Par conséquent, on a

$$\frac{d}{dt} \sum_i H\left(\frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}\right) X_i \Psi_i = \sum_{ij} \underbrace{\left[H'(\omega_i) [\omega_j - \omega_i] - [H(\omega_j) - H(\omega_i)] \right]}_{\leq 0 \text{ car } H \text{ est convexe}} \Psi_i X_j a_{ij}, \quad (5.2.6)$$

avec $\omega_i = \frac{N_i(t)}{X_i} e^{-\rho(A)t}$. En fait, par stricte convexité,

$$\left[H'(\omega_i) [\omega_j - \omega_i] - [H(\omega_j) - H(\omega_i)] \right] < 0,$$

si $\omega_i \neq \omega_j$. Par conséquent, pour avoir le second membre nul, il faut que $\omega_j = \omega_i$ dès que $a_{ij} \neq 0$ or A est irréductible donc ω_i doit être indépendant de i . \square

Preuve En prenant $H(y) = y$, on voit que

$$\sum_i N_i e^{-\rho(A)t} \Psi_i = \sum_i N_i(t=0) \Psi_i = C \sum_i X_i \Psi_i. \quad (5.2.7)$$

En prenant $H(y) = \max(y - D, 0)$, avec $D = \max_i N_i(t=0)/X_i$, qui est convexe positive, on a par le théorème précédent que

$$0 \leq \sum_i \max(N_i e^{-\rho(A)t} - DX_i, 0) \Psi_i \leq \sum_i \max(N_i(t=0) - DX_i, 0) \Psi_i \leq 0,$$

donc $N_i(t) e^{-\rho(A)t} \leq DX_i$ et la fonction $N_i(t) e^{-\rho(A)t}$ est bornée en temps. Par conséquent, pour toute suite croissante $(t_k)_k$ telle que $t_k \rightarrow_{k \rightarrow \infty} \infty$, la quantité $\omega_i(t + t_k) = \frac{N_i(t_k)}{X_i} e^{-\rho(A)t_k}$ est une suite :

- bornée
 - de dérivée bornée (car $\frac{d}{dt} n = An$ et $|\omega'_i| \leq \sup_{i,j} [a_{ij} + \rho(A)] \sup_j |\omega'_j|$)
- dont on peut extraire une sous-suite $\omega_i(t + t_{k'})$ convergente (compacité dans C^0 : voir Th Ascoli). En prenant $H(y) = y^2$ strictement convexe, on a la convergence de $-D_H(\omega_i(t + t_{k'}))$ vers $-D_H(\lim_{k'} \omega_i(t + t_{k'}))$ qui doit être nul car la quantité $\sum_i H(\omega_i(t_k)) X_i \Psi_i$ est bornée et

$$\int_0^\infty D_H(\omega_i(t)) dt < \infty,$$

et par convergence dominée

$$\int_0^\infty D_H(\omega_i(t + t_{k'})) dt = \int_{t_{k'}}^\infty D_H(\omega_i(t)) dt \rightarrow_{t_{k'} \rightarrow \infty} 0.$$

Or, par le théorème précédent, pour annuler D_h , on doit avoir $\lim_{k'} \omega_i(t_{k'}) = C t e X_i$. Or la constante est fixée par la loi de conservation (5.2.7) et vaut $C = \sum_i N_i(t=0) \Psi_i / \sum_i X_i \Psi_i$. Par conséquent, $N_i(t) e^{-\rho(A)t}$ converge vers $C X_i$ lorsque $t \rightarrow \infty$. \square

Bibliographie

- [1] Res Altwegg, Margaret Eng, Stephanie Caspersen and Bradley R. Anholt, *Functional response and prey defence level in an experimental predator-prey system*, Evolutionary, Ecology Research, 2006, 8 : 115-128
- [2] Arnold, V. I., *Ordinary Differential Equations*. Trans. Richard A. Silverman. Cambridge, Massachusetts : MIT Press, 1973.
- [3] Berman, Avi. *Non-Negative Matrices in the Mathematical Sciences*. Advances in Mathematics, Elsevier BV, 1983.
- [4] Billiard S, Bansaye V, Chazottes J-R., *Rejuvenating functional responses with renewal theory.*, J. R. Soc. Interface 15 : 20180239, 2018.
- [5] Billingsley P., *Probability and Measure* : (1995) : (3rd ed.). New York : Wiley
- [6] Bowler, Peter J (2003), *Evolution : The History of an Idea* (3rd ed.), University of California Press, pp. 308-310
- [7] J. M. Cushing, *The LPA model*, Fields Institute Communications 43 (2004), 29-55
- [8] Jean-François Delmas and Benjamin Jourdain. Modèles aléatoires : applications aux sciences de l'ingénieur et du vivant. Springer, 2006.
- [9] Iosifsecu M., *Finite Markov Processes and their Applications*, John Wiley, New York (1980)
- [10] T. Kostova, J. Li, *Oscillations and stability due to juvenile versus adult competition*, Int. J. Comput. Math. Applic., 32 (1996), p. 57
- [11] Langlais M. et al., *Population Dynamics of Feline Immunodeficiency Virus within Cat Populations*, J. theor. Biol. (1995) 175, 553-560.
- [12] J. D. Murray, *Mathematical biology I*, Springer, 2003.
- [13] J. D. Murray, *Mathematical biology II*, Springer, 2003.
- [14] Palamara, G.M.; Capitan, J. A.; Alonso, D., *The Stochastic Nature of Functional Responses*. Entropy, 23, 575, 2021.
- [15] Perthame B. (2007), *Transport Equations in Biology*, Birkhauser, Basel.
- [16] Robert Smith?, *Mathematical Modelling of Zombies*, University of Ottawa Press, 2014
- [17] The Encyclopaedia Britannica (11th Edition), 1910-1911, Vol. XVII, p. 515.
- [18] Hawkins, Mike (1997). *Social Darwinism in European and American Thought*. Cambridge University Press. pp. 62, 292.
- [19] Kermack, W; McKendrick, A. *Contributions to the mathematical theory of epidemics*, *À I, II, III*. Bulletin of Mathematical Biology. 53 (1-2), 1991, p33-118.
- [20] Meillassoux, *La Leçon de Malthus...*, Paris, ORSTOM- EDI, CEPED, 1991, 15-32

- [21] *An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers* London, printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard.
- [22] Bernard Delmas, "*Pierre-François Verhulst et la loi logistique de la population*", Mathématiques & sciences humaines, no 167, automne 2004, p. 51-81.
- [23] Feller, W. (1957) *An Introduction to Probability Theory and Its Applications*. John Wiley, New York.
- [24] Pierre-François Verhulst, "*Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement* ", Correspondance mathématique et physique, no 10, 1838, p. 113-121
- [25] Hansen, Randall ; King, Desmond (1 January 2001). '*Eugenic Ideas, Political Interests and Policy Variance Immigration and Sterilization Policy in Britain and U.S.*'. *World Politics*. 53 (2) : 237-263
- [26] Anderson, Roy M., *The Population Dynamics of Infectious Diseases : Theory and Applications*. Allemagne : Springer US, 2013.
- [27] Brauer, F. and Castillo-Chavez, C. and Feng, Z., *Mathematical Models in Epidemiology*, Texts in Applied Mathematics, Springer New York, 2019.
- [28] Carl Meyer, *Matrix analysis and applied linear algebra*, SIAM, 2000
- [29] P. Michel, Mischler S. and Perthame B., *General relative entropy inequality : an illustration on growth models*, JMPA, 84(9), 1235-1260, 2005.
- [30] Mortier, F., Rossi, V., Guillot, G., Gourlet-Fleury, S. and Picard, N. (2013), Population dynamics of species-rich ecosystems : the mixture of matrix population models approach. *Methods Ecol Evol*, 4 : 316-326.
- [31] Salehnasab, A. ; Burkhart, H.E. ; Bayat, M. ; Khaleghi, B. ; Heidari, S. ; Masood Awan, H.U. *Projection Matrix Models : A Suitable Approach for Predicting Sustainable Growth in Uneven-Aged and Mixed Hyrcanian Forests*. *Sustainability* 2022, 14, 6777.
- [32] R.N. Watteel, *Fisman's Fraud : The Rise of Canadian Hate Science*, RainSong Books, 2003
- [33] Volterra, V. *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*. In Chapman, R. N. (ed.). *Animal Ecology*. McGraw-Hill, 1931.