

# Mathématiques appliquées à la dynamique de population

Calcul de la distribution  
asymptotique stable

Conférence invitée, présentée par

**Ovide Arino**  
Mathématicien

## I Préambule

Qu'est-ce que les mathématiques peuvent apporter à la dynamique de populations ? Que peuvent-elles apporter plus particulièrement à l'étude des pêcheries ?

À ces questions, beaucoup répondront sûrement : rien, ou peut-être, des ennuis. À vrai dire, je ne vais pas ici chercher à répondre à ces questions. Plus modestement, ce que je me propose de faire est de présenter dans cet exposé quelques exemples de ce que je considère comme des applications des mathématiques à la dynamique des populations. Je vais développer deux sujets sur lesquels j'ai travaillé et je continue de travailler : le premier a pour cadre les populations de cellules, le deuxième, les populations de poissons. Dans ces deux exemples, apparemment très différents, les problèmes étudiés sont les mêmes : il s'agit d'une part de calculer le taux de croissance exponentielle de la population et, d'autre part, de déterminer les proportions à l'équilibre des différentes classes d'âge. Pour motiver l'étude de ces problèmes et rappeler, à l'occasion, quelques notions et définitions, je n'ai pas trouvé meilleur exemple que celui que nous a transmis Leonardo Fibonacci, dit

Léonard de Pise, qui vivait à Pise à la fin du XII<sup>e</sup> siècle. Le dictionnaire Larousse nous enseigne que Fibonacci était un mathématicien italien, qui contribua notamment à répandre dans le monde chrétien les connaissances mathématiques des Arabes et l'emploi des chiffres dits arabes. Aussi sommaire que soit l'éducation mathématique d'un biologiste de nos jours, elle est probablement comparable à celle de Fibonacci. Si les connaissances de Fibonacci étaient réduites, son intelligence était, je suppose, comparable à celle de l'homme moderne. C'est cette intelligence, non réprimée par les préjugés de l'époque, qu'il exerça pour construire ce qui peut être considéré comme le premier modèle de dynamique de population structuré en âge. On peut regretter qu'aujourd'hui cette liberté d'esprit ne puisse s'exercer aussi facilement, et j'aimerais bien profiter de l'occasion qui m'est offerte d'inviter toute personne qui le souhaite à suivre l'exemple de Fibonacci.

## ■ La suite de Fibonacci

Le problème étudié par Fibonacci peut se formuler ainsi : évaluer le nombre de lapines résultant, au bout de dix générations, de la reproduction d'une lapine et de ses descendantes.

### **P**osition du problème, modélisation

Tel qu'il est formulé, le problème est impossible à résoudre. En effet, on se rend très vite compte qu'il y a un certain flou dans l'énoncé, qui peut conduire à des résultats différents. Ce flou porte sur la durée des générations, le nombre de nouveau-nés à chaque génération, la mortalité. Pour tenter de résoudre le problème, il convient tout d'abord de le reformuler, de faire des hypothèses. C'est cette étape qui constitue la modélisation proprement dite, les équations ne sont ensuite qu'une traduction chiffrée de ces hypothèses. Fibonacci divise la vie d'un individu en deux périodes : la période juvénile, qui va de la naissance à l'âge adulte, et la période adulte. La durée de la période juvénile est sensiblement égale à celle de la gestation, et correspond à la durée d'une génération. Dans chaque

couvée, on retient une femelle, et l'on suppose que les individus retenus ont une survie supérieure ou égale à dix générations.

### Modèle numérique

Les hypothèses énoncées permettent d'écrire un modèle numérique. Partant d'un individu né à un moment donné, pris comme instant initial, et en notant  $T$  la durée de la période juvénile, nous allons déterminer le nombre d'adultes  $u_1, u_2, u_3, \dots, u_n$ , aux instants  $T, 2T, 3T, \dots, nT$ , en fonction des valeurs à des instants précédents. Nous avons :

n							
0	N						
1	A						
2	A	N					
3	A	A	N				
4	A	A	A	N	N		
5	A	A	A	A	A	N	N

ce qui se lit :  $u_1 = 1, u_2 = 1, u_3 = 2 = u_1 + u_2, u_4 = 3 = u_2 + u_3, u_5 = 5 = u_3 + u_4$ . De manière générale, on obtient

$$u_n = u_{n-1} + u_{n-2} \quad (1)$$

suite connue sous le nom de suite de Fibonacci.

### Étude du modèle

L'étude mathématique du modèle est élémentaire et conduit à un certain nombre de conclusions. On reconnaît ici une suite récurrente d'ordre deux, ou suite récurrente à retard, linéaire, à coefficients constants. Sa résolution passe par la mise en évidence d'une équation caractéristique qui n'est autre que

$$r^2 - r - 1 = 0$$

Cette équation a deux racines réelles :

$$r = \frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}$$

La solution générale de l'équation de récurrence est

$$u_n = A \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + B \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n \quad (2)$$

Le calcul de  $A$  et  $B$  se fait en introduisant les conditions  $u_1 = 1$ ,  $u_2 = 1$ . On trouve  $A > 0$  et  $B \neq 0$ .

De plus, on constate que la suite  $u_n$  croît géométriquement, avec la raison  $\frac{1+\sqrt{5}}{2}$ , c'est-à-dire, un nombre compris entre  $3/2$  et  $2$ .

## Résultats

Le rapport entre le nombre d'adultes de deux générations successives,  $\frac{u_{n+1}}{u_n}$  est, asymptotiquement, égal à  $\frac{1+\sqrt{5}}{2}$

Ce nombre reflète les paramètres de passage d'une génération à la suivante : il est implicitement déterminé ici par les hypothèses que nous avons fait, en particulier, l'hypothèse de mortalité nulle. L'essentiel, au niveau qualitatif, est, à long terme, la croissance géométrique de la population. La formule se prête à la représentation de situations variées : de manière générale, la connaissance du nombre d'adultes de deux générations successives  $n_0$  et  $n_0+1$  détermine la population dans les générations suivantes,  $n \geq n_0+2$ . On peut observer en particulier des situations où la population oscille d'une génération à l'autre pendant quelques générations avant de se mettre à croître. C'est le cas si  $u_0 > u_1$  ou plus généralement  $u_{n_0} > u_{n_0+1}$ . Dans tous les cas plausibles, i.e., avec des données positives ou nulles, le nombre  $A > 0$  et donc, comme indiqué au début, asymptotiquement, le rapport :

$$\frac{u_{n+1}}{u_n}$$

tend vers :

$$\frac{1+\sqrt{5}}{2}$$

Parmi les solutions, il y en a une, unique à une constante multiplicative près, qui est une suite géométrique pure : c'est la solution qui correspond à  $B = 0$ . Il y a une autre suite géométrique pure, celle pour laquelle  $A = 0$ , mais puisque la deuxième raison est un nombre négatif, cette deuxième suite ne correspond pas à une solution plausible du problème. La propriété asymptotique peut s'énoncer ainsi : si l'on note, pour la distinguer des autres solutions, par  $e_n$  la solution définie par :

$$e_n = \left( \frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^n$$

alors, pour toute autre solution  $u_n$ , il existe un nombre  $C > 0$  tel que la différence

$$u_n - Ce_n$$

tend vers 0 à l'infini. On dit que  $e_n$  est la distribution asymptotique stable du problème. C'est la solution « pure », ou encore solution stationnaire du problème, celle que l'on trouve si les données initiales sont elles-mêmes pures, c'est-à-dire, telles que :

$$\frac{u_1}{u_0} = \frac{1 + \sqrt{5}}{2}$$

Toute autre donnée doit être considérée comme une perturbation et la solution correspondante est alors la somme d'une solution pure et d'un transitoire  $t_n$  qui se dissipe à une vitesse géométrique en oscillant autour de 0. On a donc

$$u_n = Ce_n + t_n$$

Plus généralement, on écrit souvent cette relation sous la forme

$$u_n = Ce_n + o(e_n)$$

où le terme  $o(e_n)$  représente une quantité très petite par rapport à  $e_n$ , mais qui ne tend pas nécessairement vers 0. Aussi élémentaire que soit la suite de Fibonacci, elle recèle en fait toute la problématique que l'on retrouve aujourd'hui dans l'étude mathématique des populations structurées linéaires. Avant de présenter les exemples annoncés au début de l'exposé, je fais quelques considérations supplémentaires inspirées par la suite de Fibonacci.

## *Une extension linéaire de la suite de Fibonacci*

La suite de Fibonacci a été obtenue en supposant une mortalité nulle et en ne retenant qu'une femelle par portée. Si l'on introduit un taux de mortalité  $\delta > 0$ , et un nombre moyen de femelles par portée  $\beta \geq 1$ , le modèle se complique à peine. Pour décrire le nouveau modèle, il est pratique de représenter explicitement les deux sous-populations de la génération numéro  $n$  : les femelles nouveau-nés,  $b_n$ , et les femelles adultes,  $a_n$ . L'hypothèse fondamentale est toujours que les nouveau-nés deviennent fertiles en une génération et que la durée d'une génération est égale à celle de la période de gestation. Le modèle s'obtient en exprimant  $a_{n+1}$  et  $b_{n+1}$  en fonction de  $a_n$  et  $b_n$  :

$$\begin{cases} a_{n+1} = (1-\delta)(a_n + b_n) \\ b_{n+1} = \beta(1-\delta)a_n \end{cases} \quad (3)$$

On note que si  $\beta = 1$  et  $\delta = 0$ , on trouve

$$\begin{cases} a_{n+1} = a_n + b_n \\ b_{n+1} = a_n \end{cases} \quad (4)$$

ce qui, en posant  $u_n = a_n$ , donne la formule (1). Dans le cas général, on peut encore éliminer  $b_n$  et se ramener à une relation de récurrence à retard

$$u_{n+1} = (1-\delta)u_n + \beta(1-\delta)^2u_{n-1} \quad (5)$$

L'étude des racines de l'équation (5) révèle une diversité de situations, suivant les valeurs des paramètres  $\beta$  et  $\delta$ . On a toujours deux racines réelles, une positive ; une négative. Dans tous les cas, le module de la racine négative est plus petit que la racine positive : sinon, les solutions présenteraient des oscillations avec changements de signes, ce qui est exclu dès que l'on part de données initiales positives. Ce qui est important pour le comportement à long terme est la place des racines par rapport à l'unité.  $r = 1$  est racine de l'équation (5) si et seulement si la relation suivante est vérifiée

$$s(\beta, \delta) \stackrel{\text{def}}{=} \delta - \beta(1-\delta)^2 = 0 \quad (6)$$

Le signe de la fonction  $s(\beta, \delta)$  détermine la nature stable ou instable du problème : si  $s(\beta, \delta) < 0$ , toutes les solutions « explosent », i.e., deviennent infiniment grandes quand  $n$  tend vers l'infini; si  $s(\beta, \delta) > 0$ , toutes les solutions tendent vers zéro à l'infini. Le cas où  $s(\beta, \delta) = 0$  est un cas critique : dans ce cas, toutes les solutions ont une limite finie qui dépend de la donnée initiale. Dans tous les cas, le signe négatif de la deuxième racine indique que la convergence des solutions vers une distribution asymptotique stable se fait par une suite d'approximations par excès et par défaut, et que les transitoires sont alternativement positifs et négatifs.

## Une extension non linéaire de la suite de Fibonacci

La pression démographique agit sur le nombre  $\beta$  de femelles nées par portée et sur la mortalité  $\delta$ . Il arrive notamment que les femelles mangent une partie de leur progéniture. Nous allons supposer que la pression s'exerce seulement à travers  $\beta$ ; donc,

$$\beta = \beta(a)$$

et  $\beta$  est supposé constant. L'allure de la fonction  $\beta$  peut être assez variée : cela peut être une fonction croissante pour les petites valeurs de  $a$ , puis décroissante; ou une fonction décroissante sur tout son domaine, par exemple,

$$\beta(a) = B \exp(-\tilde{\beta}a)$$

où  $\beta$  est un nombre positif fixe. Supposons pour l'instant que  $\beta(a)$  est décroissante et tend vers 0 quand  $a$  tend vers l'infini. (3) devient

$$\begin{cases} a_{n+1} = (1 - \delta)(a_n + b_n) \\ b_{n+1} = \beta(a_n)(1 - \delta)a_n \end{cases}$$

qui donne l'équation récurrente à retard

$$u_{n+1} = (1 - \delta)u_n + \beta(u_n)(1 - \delta)^2 u_{n-1} \quad (7)$$

Sous son apparente simplicité, l'équation (7) recèle une richesse de comportements remarquable, depuis la banale convergence vers un état d'équilibre jusqu'au comportement chaotique à « la Feigenbaum ». On note d'abord que le simple fait de supposer que  $\beta(a)$  tend vers 0 à l'infini a pour conséquence que toutes les solutions sont bornées. En comparant le comportement asymptotique aux valeurs de  $\delta$ , on constate qu'en partant de  $\delta = 1$ , on a d'abord extinction globale : on dit que la solution  $u_n = 0$ , qui est une solution particulière de (7), dite solution « stationnaire » ou encore équilibre, est globalement asymptotiquement stable. En diminuant la valeur de  $\delta$ , on arrive à une première valeur seuil  $\delta_1$  où l'équilibre trivial perd sa stabilité et devient en fait un « répulseur global ». Cette valeur  $\delta_1$  est déterminée à partir de l'étude de l'équation linéarisée de (7) autour de la

solution nulle. En gros, l'équation linéarisée est obtenue en déterminant les variations au premier ordre de la solution par rapport aux conditions initiales. Pour chaque  $n$ , la variation au premier ordre de  $u_n$  est un nombre que l'on notera  $U_n$  : la suite  $U_n$  vérifie l'équation de récurrence linéaire

$$U_{n+1} = (1 - \delta)U_n + \beta(0)(1 - \delta)^2 U_{n-1} \quad (8)$$

L'équation (8) est du même type que (4). La valeur seuil  $\delta_1$  est déterminée en résolvant l'équation (6) :  $s(\beta(0), \delta) = 0$ . Pour  $\delta < \delta_1$ , l'équation (7) a un équilibre non trivial

$$u^* = u^*(\delta)$$

$u^*(\delta)$  est solution de l'équation

$$\beta(u^*) = \frac{\delta}{(1 - \delta)^2}$$

$\delta_1$  est la valeur pour laquelle  $u^* = 0$ . On peut vérifier que pour  $\delta < \delta_1$ , assez proche de  $\delta_1$ , l'équilibre non trivial est stable. C'est le phénomène connu sous le nom d'échange de stabilité, la stabilité passant de la solution nulle à  $u^*$ . Graphiquement, si l'on représente dans un système à deux coordonnées  $(\delta, u^*)$  les couples constitués par une valeur de  $\delta$  et un équilibre pour cette valeur de  $\delta$ , en comptant notamment les couples  $(\delta, 0)$  qui correspondent à l'équilibre trivial, on constate qu'au point  $(\delta_1, 0)$  la « branche »  $u^* = 0$  et la branche  $u^* = u^*(\delta)$  se coupent. Le point  $(\delta_1, 0)$  est un point de bifurcation de solutions constantes, et la branche  $u^* = u^*(\delta)$  est une branche de bifurcation. Il n'y a pas d'autre point de bifurcation de solutions constantes. Mais, un autre phénomène peut se produire : quand  $\delta$  décroît, il se peut que la valeur absolue de la racine négative de l'équation caractéristique augmente jusqu'à prendre la valeur 1 pour  $\delta = \delta_2$ , puis à dépasser cette valeur lorsque  $\delta < \delta_2$ . À cette propriété correspond l'apparition d'une branche de solutions périodiques, de période deux, de l'équation (7), qui existe pour  $\delta < \delta_2$ . Par solution périodique de période  $\pi$ , on entend une solution  $u_n$  vérifiant

$$u_{n+\pi} = u_n, \text{ pour tout } n$$

Le phénomène d'échange de stabilité est encore vérifié, et l'on peut donc conclure que la solution périodique ainsi déterminée est stable.



Il se peut, quoique je ne l'ai pas vérifié, que cet exemple donne lieu à une « cascade » de bifurcations, c'est-à-dire, le phénomène dont je viens de décrire la première étape : l'apparition les unes à la suite des autres de familles de solutions périodiques, paramétrées par  $\delta$ , la famille  $p_j = p_j(\delta)$  étant définie pour  $\delta < \delta_j$ , et ayant pour période  $2^{j-1}$ . On a, de plus,  $p_j(\delta_j) = p_{j-1}(\delta_j)$ , et  $p_j(\delta)$  est stable  $\delta_{j+1} < \delta < \delta_j$  et instable pour  $\delta < \delta_{j+1}$ . Enfin, le chaos à la Feigenbaum signifie que la suite  $\delta_j$  tend vers un nombre  $\delta^* \geq 0$  en deçà duquel on a la situation suivante : une famille infinie de solutions périodiques, les  $p_j(\delta)$ , qui existent pour tout  $\delta > \delta^*$  et l'extrême sensibilité aux conditions initiales qui se traduit par l'observation suivante : deux données quelconques aussi proches l'une de l'autre qu'on le veut, vont donner deux solutions qui au cours du temps vont se rapprocher indéfiniment pour s'éloigner ensuite, puis se rapprocher à nouveau.

Le système (3) aussi bien que sa version non linéaire peut être interprété comme un modèle de dynamique de poissons. Il y manque l'effort de pêche. De tels modèles sont classiques en halieutique. Ils sont en général non linéaires, avec une non linéarité agissant sur les naissances, mais on peut aussi les considérer comme linéaires. Dans la plupart des cas, plusieurs (plus de deux) classes d'âge sont envisagées, ce qui conduit à des modèles matriciels linéaires ou non linéaires. Dans le cas linéaire, le principal problème est d'établir l'ordre de grandeur de chaque classe par rapport aux autres, c'est-à-dire, la distribution asymptotique stable. La non linéarité des processus apparaît dans les fluctuations à long terme des captures de plusieurs espèces. C'est un aspect très difficile. Il n'y a en effet pas de modèle « physique » de la non linéarité : des modèles différents ont été proposés par Ricker, par Beverton et Holt. Dans Beverton et Holt, la non linéarité est introduite dans le terme de consommation de la nourriture : les individus se partagent la nourriture disponible à proportion égale de leur nombre. La croissance en taille, donc la progression dans les stades successifs de développement, est fonction décroissante de la densité de population. La pression exercée par la pêche est aussi probablement un phénomène non linéaire : elle dépend notamment de la formation d'agrégats, les bancs de poissons. La manière de modéliser ces non linéarités n'est pas évidente et ne me semble pas, à l'heure actuelle, satisfaisante. Pour en terminer avec cet aperçu sur le rôle des effets non linéaires, je me dois de signaler une étude parue l'an dernier (Myers, Mertz and

Bridson, 1998) dans laquelle les fluctuations des captures de certaines espèces sont expliquées par l'effet de perturbations stochastiques. L'étude de ces phénomènes est sans nul doute un des champs possibles d'intervention de l'analyse mathématique, qui présente par sa complexité, sa richesse, un attrait considérable.

## Modèles linéaires structurés

Les années 1910 à 1930 ont vu l'apparition de modèles de dynamique de population qui représentent une généralisation profonde du modèle de Fibonacci. À l'origine de ces développements, on trouve les noms de A. Lotka, F. Sharpe, W. Kermack, A. McKendrick. On peut citer notamment les travaux suivants : (Sharpe and Lotka, 1911), (Lotka, 1922). Plus récemment, on rencontre les travaux fondamentaux de W. Feller (1941). Citons encore H. von Foerster (1959). À partir des années soixante-dix, la théorie non linéaire des problèmes de populations structurées se développe sous l'impulsion de M. Gurtin et R. MacCamy (1974), dont l'article a marqué le début de cette direction de recherche. La monographie que G. Webb (1985) a consacrée au sujet est une très bonne référence à la fois pour le cas linéaire et pour le cas non linéaire. Dans ces modèles, la population est divisée en un nombre infini de classes d'âge, l'âge devenant une variable continue. Elle est représentée, à tout instant  $t$ , par une fonction de l'âge, dont on étudie la variation au cours du temps. Le modèle linéaire de base, connu dans la littérature sous l'appellation « modèle de Sharpe-Lotka », est

$$\begin{cases} \frac{\partial l}{\partial a} + \frac{\partial l}{\partial t} = -\mu(a)l(a,t) \\ l(0,t) = \int_0^{+\infty} \beta(a)l(a,t)da \end{cases} \quad (9)$$

dans lequel  $\mu(a)$  est la mortalité et  $\beta(a)$  est le taux de fécondité à l'âge  $a$ . Le modèle continu est une généralisation directe du modèle de Leslie. Il est apparemment plus compliqué que le modèle de Leslie qui est un modèle matriciel. Mais, il a l'avantage de permettre

l'utilisation de l'analyse des équations aux dérivées partielles. Du point de vue de la modélisation, il est à la fois plus souple que le modèle matriciel, en ce sens qu'il n'impose pas de choisir un pas de temps, et en même temps plus riche, en ce sens qu'il se réduit au modèle de Leslie quand on suppose que les paramètres  $\beta$  et  $\mu$  sont constants par morceaux, mais qu'il est beaucoup plus général et s'applique à une variété de situations infiniment plus riche que le modèle de Leslie. Le prix à payer est l'utilisation de théorèmes et résultats mathématiques qui, en gros, généralisent les outils du calcul matriciel. Quelles sont les questions qui se posent dans l'étude de tels modèles ? Ces questions sont en fait contenues dans l'étude de la suite de Fibonacci. Je laisse de côté la positivité des solutions, condition minimum de pertinence d'un modèle de dynamique de population. Il arrive toutefois que cette condition soit violée dans certains modèles, notamment quand des retards sont introduits. Un modèle linéaire doit fournir trois informations fondamentales.

- 1) Le taux de croissance asymptotique de la population, que l'on peut mettre sous des formes diverses, par exemple, le temps de doublement de la population ;
- 2) La distribution asymptotique stable, les proportions que font entre elles les différentes classes d'âge ou autre de la population. En démographie humaine, c'est la pyramide des âges ;
- 3) La vitesse de stabilisation, le temps qu'il faut à une population, écartée de l'équilibre interclasses, pour rejoindre cet équilibre.

Dans le cadre matriciel, ces questions se traduisent ainsi : 1) Calcul de la plus grande valeur propre qui n'est autre que le rayon spectral de la matrice. Cette valeur propre doit être dominante en ce sens que toute autre valeur propre doit être de module strictement inférieur au rayon spectral ; 2) Existence d'un vecteur propre positif associé au rayon spectral ; 3) Évaluation du rapport entre la plus grande valeur propre et celle de module immédiatement inférieur. Le point 3) est le plus délicat : il n'existe pas de formulation analytique de ce rapport, par conséquent pas de méthode générale pour l'estimer. Nous mentionnons plus loin un calcul fait dans le cadre de la prolifération cellulaire. Une condition simple et générale qui apporte une réponse positive aux questions 1) et 2) est que la matrice soit positive et primitive. Cette condition a pour conséquence qu'une puissance de la matrice a toutes ses composantes strictement positives. Ces notions ont un analogue en dimension infinie. Nous n'allons pas

ici développer ces points : nous nous contenterons d'illustrer leur réalisation dans deux exemples, l'un en dynamique de cellules, l'autre dans le cadre des pêcheries.

### ***Modèle linéaire de prolifération cellulaire (Arino et Sanchez, 1997)***

La prolifération cellulaire est un domaine très important d'étude de la dynamique de population. Le sujet a été très actif dans les années quatre-vingt où ont été développés et étudiés les principaux modèles mathématiques connus aujourd'hui. Je renvoie le lecteur à Arino et Sanchez, 1997 pour une synthèse sur ces modèles. Les années quatre-vingt-dix ont vu un certain déclin de l'étude des cellules, du point de vue de la population, au profit de l'étude des processus biochimiques du cycle cellulaire (Val et Tyson, 1997). La situation aujourd'hui tendrait à favoriser le rapprochement entre les deux approches. Il paraît en effet impossible d'ignorer la dimension de la population dans l'étude du développement individuel des cellules. C'est précisément cette démarche : déduire de mesures prises dans une population de cellules des propriétés des cellules individuelles, qui inspire les travaux de Paolo Ubezio et son équipe, à l'Institut Mario Negri de Milan. L'une des collaboratrices de P. Ubezio est mon étudiante Giovanna Chiorino. À partir d'un modèle de croissance et prolifération cellulaire que je vais présenter, G. Chiorino (Chiorino *et al.*, à paraître) a pu mettre en évidence deux relations fondamentales entre le taux de convergence (ou vitesse de convergence) vers la distribution asymptotique stable,  $R$ , et la période des oscillations du transitoire,  $T$ , d'une part, et la durée moyenne du cycle cellulaire,  $m$ , et le coefficient de variation  $\sigma/m$ , de l'autre. Les deux premières quantités sont liées à la variabilité intercellulaire du développement et sont donc caractéristiques de la population; les deux dernières quantités sont propres à la cellule individuelle. L'expérimentation développée au laboratoire de P. Ubezio (Ubezio *et al.*, 1991) par cytométrie de flux appliquée à des lignées de cellules croissant en culture s'attache aux populations. Une expérience typique consiste à utiliser des marqueurs fluorescents qui se fixent sur la cellule au moment de la synthèse de l'ADN : on constate alors que, partant d'une population dans

laquelle le pourcentage de cellules dans la phase de synthèse peut être n'importe quel nombre entre 0 et 1, ce nombre va évoluer au cours du temps et converger vers une valeur limite ne dépendant que de la lignée de cellules. Il est également possible d'observer les cellules dans la phase précédant la division, et les cellules nouvellement divisées, et de tracer un histogramme des proportions respectives de cellules dans chacune des phases  $G1$ ,  $S$ ,  $G2$ ,  $M$ , et l'on constate que, à partir d'une souche quelconque, qui peut être par exemple synchrone, la population tend à se désynchroniser, à devenir asynchrone et à converger vers une distribution asymptotique caractéristique de la lignée de cellules.

### Description succincte du modèle

Nous présentons très brièvement le modèle de G. Chiorino *et al.*, (à paraître).

$$\begin{cases} \frac{\partial l}{\partial a} + \frac{\partial l}{\partial t} = -\beta(a)l(a,t) \\ l(0,t) = 2 \int_0^{+\infty} \beta(a)l(a,t) da \end{cases} \quad (10)$$

Dans ce modèle, la seule cause de diminution d'une classe d'âge est la division des cellules de cette classe. La fonction  $\beta(a)$  donne la fraction de cellule d'âge  $a$  par cellule qui se divise par unité de temps, à l'instant  $t$  : donc,  $\beta(a)l(a,t)da$  est le nombre de cellules d'âge compris entre  $a$  et  $a+da$  qui se divisent par unité de temps, à l'instant  $t$ , et par conséquent  $2\beta(a)l(a,t)da$  est le nombre de cellules nouvellement divisées par unité de temps, à l'instant  $t$ .  $\beta(a)$  n'est pas toujours une fonction. Si l'on suppose que la durée du cycle cellulaire est constante, égale à un nombre  $\tau > 0$ , on aura

$$\beta(a) = \delta_\tau$$

où  $\delta_\tau$  est la distribution de Dirac en  $\tau$ . Une autre distribution joue un rôle important : la distribution de la durée du cycle cellulaire, notée  $f(a)$ . Si l'on définit

$$F(a) = \int_a^{+\infty} f(s) ds = 1 - \int_0^a f(s) ds,$$

$F(a)$  est la probabilité pour une cellule de survivre sans se diviser au moins jusqu'à l'âge  $a$ . Et on a la relation suivante entre  $f$  et  $\beta$

$$\beta(a) = \frac{f(a)}{F(a)}$$

d'où l'on déduit

$$F(a) = \exp\left(-\int_0^a \beta(s) ds\right)$$

$$f(a) = \beta(a) \exp\left(-\int_0^a \beta(s) ds\right)$$

À partir de la distribution de la durée du cycle, on peut introduire les deux quantités suivantes

$$m = \int_0^{+\infty} af(a) da$$

$$\sigma^2 = \int_0^{+\infty} (m-a)^2 f(a) da$$

Le cas où la durée du cycle cellulaire est constante, égale à  $\tau$ , donne

$$m = \tau, \sigma = 0$$

G. Chiorino *et al.* (à paraître) étudient le cas d'une petite perturbation autour de cette situation, i.e., le cas où  $\sigma$  est proche de 0. Revenons à l'équation (10). Sous des conditions que nous ne chercherons pas à spécifier ici, il y a une distribution asymptotique stable, qui se met sous la forme

$$\zeta(a, t) = \pi(a) \exp(\lambda_0 t)$$

La fonction  $\pi(a)$  est exprimable en fonction de  $\lambda_0$

$$\pi(a) = \exp\left(-\lambda_0 a - \int_0^a \beta(s) ds\right)$$

$\lambda_0$  ainsi que toutes les valeurs propres de l'équation sont racines de l'équation caractéristique

$$1 = 2 \int_0^{+\infty} f(a) \exp(-\lambda a) da \quad (11)$$

On vérifie aisément que l'équation (11) a une et une seule racine réelle  $\lambda_0$  et qu'elle domine les autres racines, en ce sens que pour toute autre racine  $\lambda$ , on a

$$\operatorname{Re}(\lambda) < \lambda_0$$

On montre un peu moins aisément que si l'on considère les racines complexes dont la partie réelle est la plus grande, il y en a exactement deux, conjuguées l'une de l'autre. Nous noterons  $\lambda_1$  celle des deux racines à partie imaginaire positive. Et l'on introduit les deux quantités suivantes

$$R = \lambda_0 - \operatorname{Re}(\lambda_1); T = \frac{2\pi}{\operatorname{Im}(\lambda_1)} \quad (12)$$

La quantité  $R$  donne l'ordre de la vitesse de convergence vers la distribution asymptotique stable. Plus grand est  $R$  plus rapide est la convergence. Le nombre  $T$  donne la période des oscillations de stabilisation. Le résultat le plus important du travail de G. Chiorino *et al.* (à paraître) est d'avoir établi une relation entre les nombres  $R$  et  $T$ , d'une part, et les nombres  $m$  et  $\sigma$ , de l'autre. Sous l'hypothèse que la dispersion de la distribution  $f$  autour de la moyenne  $m$  soit limitée dans un intervalle  $[m-\varepsilon, m+\varepsilon]$  avec  $\varepsilon > 0$  assez petit, on a les formules suivantes :

$$\begin{cases} R = \frac{2\pi^2 \sigma^2}{m^3} \\ T = \frac{m^3}{m^2 + (\ln 2)\sigma^2} \end{cases} \quad (13)$$

Ces résultats ont été confrontés à des expériences. Pour l'une des lignées de cellules examinées, les résultats sont les suivants

$$R = 0.055 ; T = 19.9H$$

Avec ces valeurs, la formule (13) permet de retrouver les valeurs suivantes de la durée moyenne du cycle cellulaire et de son coefficient de variation :

$$m = 23.4H; \frac{\sigma}{m} = 0.16$$

Pour conclure sur cet exemple, je voudrais souligner l'importance de l'analyse mathématique de l'équation dans l'obtention des résultats précédents. En particulier, le résultat fondamental, la propriété d'asynchronicité asymptotique, repose sur la vérification des hypothèses d'un théorème qui décrit des conditions suffisantes garantissant cette propriété. Cette propriété, qui revient à dire que les solutions oublient leur passé et se structurent asymptotiquement comme la distribution stable, peut être en défaut, et elle l'est notamment dans le cas où  $f(a)$  est la distribution de Dirac en  $\tau$ . Dans ce cas, la structure initiale est conservée tout le temps et il n'y a bien sûr pas de distribution asymptotique.

## Modèle linéaire de dynamique de population avec migration

Dans Arino et Smith (1998 et 1999) on a considéré des populations structurées à la fois par l'âge et par l'espace. L'espace  $y$  est divisé en un nombre  $N$ , fini ou infini, de patches. Au cours de l'année, les animaux peuvent se déplacer d'un patch à un autre, peuvent se reproduire dans certains patches, etc. Nous avons en vue l'application aux pêcheries, les patches pouvant être les frayères et les nourriceries, ou des zones dans l'océan où l'on trouve des bancs de poissons, ou simplement une subdivision arbitraire de l'aire de répartition d'une espèce. La période transitoire correspondant au déplacement des individus entre deux patches n'est pas modélisée. Le déplacement est supposé extrêmement rapide. La notion de migration est vue ici sous l'angle du temps de résidence dans un patch donné. Il y a donc deux paramètres ou variables temporelles, en plus du temps chronologique : l'âge de chaque individu et le temps passé dans un patch. L'étude faite dans Arino et Smith (1998) est limitée au cas linéaire; dans Arino et Smith (1999), nous considérons le cas non linéaire, en supposant que les paramètres introduits dans Arino et Smith (1998) dépendent de la population totale et en faisant intervenir la mortalité par pêche. Dans la suite de ce texte, nous nous limitons au cas linéaire.

### Description succincte du modèle

Les variables d'état du modèle sont de deux types :  $l_i(a, t)$  est la densité des individus d'âge  $a$ , nés dans le patch  $i$ , et qui sont restés dans ce patch depuis leur naissance;  $m_i(a, b, t)$  est la densité des individus d'âge  $a$  à l'instant  $t$ , qui sont dans le patch  $i$  et qui sont dans ce patch depuis  $b$  unités de temps. On suppose :  $b < a$ . À noter que le modèle ne prend pas en considération l'histoire passée des patches visités par un individu depuis sa naissance. Seul est pris en compte le patch actuellement occupé. Il y a une relation entre  $l_i$  et  $m_i$ . Précisément, on a envie de poser

$$l_i(a, t) = m_i(a, a, t) \quad (14)$$

Il faut toutefois manier cette égalité avec précaution. La même remarque peut être faite dans le cas du modèle de Sharpe-Lotka :



dans ce modèle, on représente la densité des naissances à l'instant  $t$  par  $l(0, t)$ , ce qui ici suggère que l'on peut atteindre ce nombre en passant à la limite en  $a = 0$  sur les densités des classes d'âge  $a > 0$ . Ceci exclurait donc la possibilité de « poussées » de naissances. Dans le cas présent, l'égalité (14) avec l'hypothèse que

$m_i(a, a, t) = \lim_{b \rightarrow a} m_i(a, b, t)$  revient à identifier les deux groupes de populations suivants : les individus nés dans le patch  $i$  à l'instant  $t-a$  et qui sont restés dans ce patch jusqu'à l'instant  $t$ , d'une part, et les individus nés à l'instant  $t-a$  dans un autre patch, qui ont rejoint le patch  $i$  entre les instants  $t-a$  et  $t$ , et qui sont toujours dans ce patch à l'instant  $t$ . Visiblement, il s'agit de deux groupes différents.

Paramètres du modèle : nous pouvons distinguer deux familles de paramètres : les paramètres démographiques, qui interviennent dans la description des processus de naissance, de survie et de mort; et les paramètres spatiaux pour la description des flux entre patches.

Paramètres démographiques : dans chaque patch  $i$ , nous distinguons la fertilité  $\beta_i$  des individus fertiles du groupe sédentaire et la fertilité  $\gamma_i$  des individus fertiles du groupe des immigrants. Notons qu'à la naissance les individus sont supposés être dans le groupe sédentaire. Dans chaque patch  $i$ , les naissances sont donc comptabilisées dans la densité  $l_i(0, t)$ . Les taux de mortalité pour les groupes sédentaire et immigrant de chaque patch  $i$  sont respectivement  $\mu_{li}$  et  $\mu_{mi}$ . Pour l'instant, nous ne comptons pas la mortalité par pêche.  $\beta_i$  et  $\mu_{li}$  sont des fonctions de  $a$  et  $t$ ;  $\gamma_i$  et  $\mu_{mi}$  sont des fonctions de  $a, b$  et  $t$ .

Paramètres spatiaux : nous distinguons les paramètres de migration pour chacun des groupes, sédentaires et immigrants.  $\pi_{lij} = \pi_{lij}(a, t)$  est le taux de migration du patch  $j$  au patch  $i$  des individus sédentaires du patch  $j$ ,  $\pi_{mij} = \pi_{mij}(a, b, t)$  est le taux de migration du patch  $j$  au patch  $i$  des individus immigrants du patch  $j$ . Dans chaque patch, l'arrivée de nouveaux immigrants est comptabilisée dans la densité  $m_i(a, 0, t)$ .

Équations du modèle : les équations du modèle sont en deux blocs. le premier bloc décrit la variation des populations, sédentaires et migrants, dans chaque patch, due à la mortalité et à la migration. C'est un système d'équations aux dérivées partielles du premier ordre, l'analogue, dans la matrice de Leslie, de la partie sous-diagonale de la matrice. Le deuxième bloc décrit l'arrivée, par naissance aussi bien que par migration, dans chaque patch. C'est un système

d'équations intégrales, l'analogue, dans la matrice de Leslie, de la première ligne de la matrice.

$$\begin{cases} \frac{\partial l_i}{\partial a} + \frac{\partial l_i}{\partial t} = -\mu_{li} l_i - \sum_{j \neq i} \pi_{lj} l_j \\ \frac{\partial m_i}{\partial a} + \frac{\partial m_i}{\partial b} + \frac{\partial m_i}{\partial t} = -\mu_{mi} m_i - \sum_{j \neq i} \pi_{mj} m_j \end{cases} \quad (15)$$

$$\begin{cases} l_i(0, t) = \int_0^{+\infty} \beta_i l_i(a, t) da + \int_0^{+\infty} \int_0^a \gamma_i m_i(a, b, t) db da \\ m_i(a, 0, t) = \sum_{j \neq i} \pi_{ij} l_j(a, t) + \sum_{j \neq i} \int_0^a \pi_{mij} m_j(a, b, t) db \end{cases} \quad (16)$$

Pour résoudre le système (15, 16) à partir d'un temps  $t_0$ , il est nécessaire de se donner les valeurs des variables d'état à l'instant  $t_0$ , i.e.,

$$\begin{cases} l_i(a, t_0) = l_{i0}(a) \\ m_i(a, b, t_0) = m_{i0}(a, b) \end{cases} \quad (17)$$

Résultats : sous des hypothèses naturelles sur l'ordre de grandeur des paramètres du modèle, nous avons pu montrer dans Arino et Smith (1998) la résolubilité du système (15, 16, 17) et la positivité des solutions. Sous des hypothèses de périodicité des paramètres en la variable  $t$  et l'analogue d'une hypothèse de primitivité, nous avons montré l'existence d'un taux de croissance asymptotique de la population et d'une distribution asymptotique stable (Theorem 4.1, Arino et Smith (1998)).

Comparaison avec des modèles existants : nous avons observé plus haut que le modèle continu de Sharpe-Lotka comprend comme cas particulier le modèle de Leslie linéaire. La même observation peut être faite pour le modèle général que nous venons de présenter : il englobe comme cas particulier les modèles de Leslie multi-sites. Dans Arino et Smith (1998), nous appliquons cette approche à la modélisation du lieu noir (*pollachius virens*), en prenant comme point de départ un modèle discret à deux sites avec mortalité par pêche, de D. Pelletier et P. Magal (Pelletier et Magal, 1996).

## Bibliographie

- ARINO O., SANCHEZ E., 1997 —  
A survey of cell population dynamics,  
*J. of Theor. Medicine*, vol.1 : 35-51.
- ARINO O., SMITH W., 1998 —  
Migration in age structured  
population dynamics,  
*Math. Models and Methods  
in Appl.Sces.*,  
vol.8, n °5 : 905-925.
- ARINO O., HBID M.,  
BRAVO de la PARRA R., 1998 —  
A mathematical model of growth  
of population of fish in the larval  
stage : density-dependence effects,  
*Math. Biosc.* 150 : 1-20.
- ARINO O., SMITH W., 1999 —  
A nonlinear model for migrating  
species, *J. Math. Anal. & Appl.*,  
vol. 239 : 61-87.
- CHIORINO G., METZ J., TOMASONI D.,  
UBEZIO P., (preprint) —  
Asynchronicity in cell populations :  
mathematical modeling  
and experimental data.
- FELLER W., 1941 —  
On the integral equation of renewal  
theory, *Annals of Math.Studies*
- GURTIN M., MACCAMY R., 1974 —  
Nonlinear age-dependent population  
dynamics, *Arch. Rat. Mech. & Anal.*,  
54 : 281-300.
- KERMACK W., MCKENDRICK A., 1927 —  
A contribution to the mathematical  
theory of epidemics, *Proc. Roy. Soc.*  
(A) 115 : 700-721.
- KERMACK W., MCKENDRICK A., 1932 —  
Contributions to the mathematical  
theory of epidemics II. The problem  
of endemicity, *Proc. Roy. Soc. (A)*  
138 : 55-83.
- KERMACK W., MCKENDRICK A., 1933 —  
Contributions to the mathematical  
theory of epidemics III. Further  
studies on the problem of endemicity,  
*Proc. Roy. Soc. (A)* 141 : 94-122.
- LAUREC A., LE GUEN J.-C., 1981 —  
« Dynamique des populations  
marines exploitées » Tome 1,  
*Concepts et modèles*, Cnexo.
- LOTKA A., 1922 —  
The stability of the normal age  
distribution, *Proc. of the National  
Acad. Sciences*, 8 : 339-345.
- MYERS R., MERTZ G., BRIDSON J., 1998 —  
*Canadian J. of Fish. and Aquat.  
Science*, vol. 55, N°10 : 2355-2364.
- PELLETIER D., MAGAL P. 1996 —  
Dynamics of a migratory population  
under different fishing effort allocation  
schemes in time and space, *Can. J.  
Fish.* 53 : 1186-1199.
- SHARPE F., LOTKA A. 1911 —  
A problem in age-distribution, *Philos.  
Magazine*, Ser. 6, 21 : 435-438.
- UBEZIO P., FILIPPESCHI S.,  
SPINELLI L., 1991 —  
Method for kinetic analysis of drug-  
induced cell cycle perturbations,  
*Cytometry*, 12(2) : 119-126.
- VAL J., TYSON J., 1997 —  
A purely deterministic model  
for the population dynamics  
of budding yeast, in *Adv. in Math.  
Pop. Dyn.-Molecules, Cells and Man-*  
Arino O., D. Axelrod & M. Kimmel  
(eds), World Scientific.
- VON FOERSTER H., 1959 —  
Some remarks on changing  
populations, in *The Kinetics of  
Cellular Proliferation*, F.Stohhlman,  
Ed. Grunne e Stratton,  
New York : 382-407.
- Webb G., 1985 —  
Theory of nonlinear age-dependent  
population dynamics, New York :  
Marcel Dekker.