

Modèles de dynamique des populations : des problématiques du 18^{ème} siècle à la pandémie actuelle

Florence Hubert
Aix-Marseille Université

Pertuis

9 octobre 2020

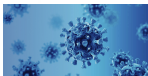
Quelques exemples historiques

- La population aux Etats-Unis ou en Europe au 18^{ème} siècle
- Les populations de lièvres et de lynx au Canada au 19^{ème} siècle



Quelques exemples en épidémiologie

- Les populations infectées par une maladie (paludisme, malaria,) au début du 20^{ème} siècle
- Le COVID actuellement !



Que cherche t-on à comprendre ?



En terme de prédiction

- Que va devenir la/les population(s) dans quelques années ? Va-t-elle **disparaître**, ou au contraire **croître**, ou **se stabiliser** ?
 - Que sont devenus les rennes de l'île de Saint Matthew ?
 - Les lynx vont-ils manger tous les lièvres ?
 - Quelle est la proportion de la population immunisée contre le covid ?

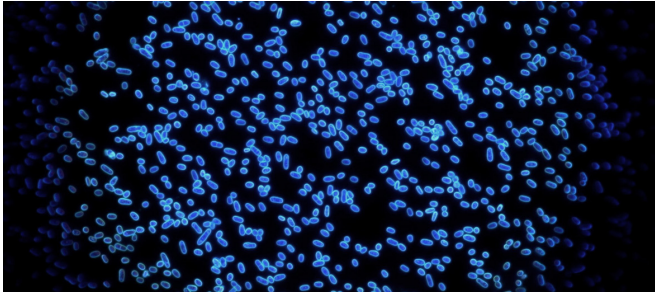


En terme d'action

- Doit-on tuer plus ou moins de lynx pour que les deux populations coexistent ?
- Quel est l'impact de la distanciation sur la propagation du covid ?



Modèles pour une population



Le principe de base

- Nombre d'individus d'une population au fil des jours

$$\text{Variations} = \text{nombre de naissances} - \text{nombre de morts}$$

On note Y_n le nombre d'individus le $n^{\text{ième}}$ jour.

Le modèle de Malthus

- Le nombre de naissance et de mort dans la population sont proportionnels à la taille de la population.



T. Malthus
1766-1834

Le principe de base

- Nombre d'individus d'une population au fil des jours

Variations = nombre de naissances - nombre de morts

On note Y_n le nombre d'individus le $n^{\text{ième}}$ jour.

Le modèle de Malthus

- Nombre de naissance : λY_n , Nombre de mort : μY_n
- Variations de la population entre les 2 jours

$$Y_{n+1} - Y_n = \lambda Y_n - \mu Y_n = \underbrace{(\lambda - \mu)}_{=a, \text{ taux de croissance}} Y_n$$



T. Malthus
1766-1834

Le principe de base

- Nombre d'individus d'une population au fil des jours

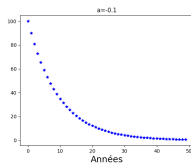
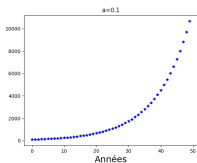
Variations = nombre de naissances - nombre de morts

On note Y_n le nombre d'individus le $n^{\text{ième}}$ jour.

Le modèle de Malthus

Croissance géométrique $Y_n = (1 + a)^n Y_0$

- Extinction de la population si $a < 0$: **Prédateurs** !
- Expansion de la population si $a > 0$: **Proies** !



T. Malthus

1766-1834

Version continue du modèle de Malthus

Changeons notre échelle de temps

Z_n représente maintenant la taille de la population à la n ième seconde

$$Z_{n+1} - Z_n = dt a Z_n$$

avec $dt = 1/(24 * 60 * 60) = 1/86400$ très petit.

On va chercher une fonction $t \mapsto Z(t)$ telle que $Z_n \sim Z(ndt)$

$$\underbrace{\frac{Z(t_n + dt) - Z(t_n)}{dt}}_{\sim \text{pente}} \sim aZ(t_n) \Rightarrow Z'(t) = aZ(t)$$

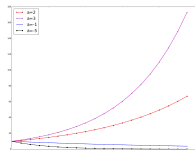
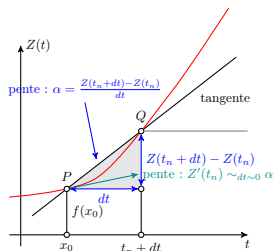
On parle d'équations différentielles

La population suit une loi exponentielle :

$$Z(t) = Z(0)e^{at}$$

On appelle taux de croissance

$$\tau(t) = \frac{Z'(t)}{Z(t)}$$



Version discrete vs version continue

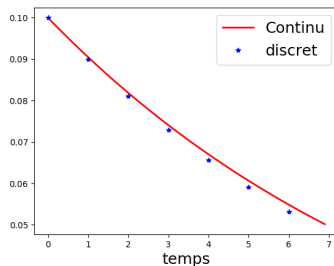
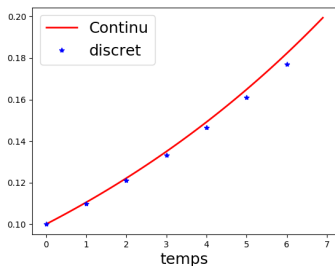
Malthus discret

$$Y_n = (1 + a dt)^n Y_0$$

Malthus continu

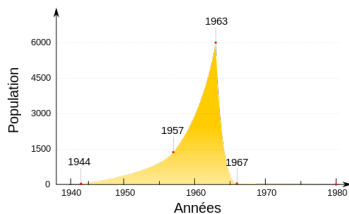
$$Y(ndt) = e^{at_n} Y_0$$

Expansion vs extinction : $a = \pm 1$



Catastrophe malthusienne

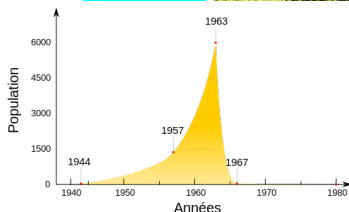
- En 1944, introduction de 29 rennes sur l'île de St Matthew en mer de Béring. (...)
- En 1963, la population atteint plus de 6000 individus, soit plus de 30% d'augmentation par an



Que s'est-il passé entre 1963 et 1967 ?

Catastrophe malthusienne

- En 1944, introduction de 29 rennes sur l'île de St Matthew en mer de Béring. (...)
- En 1963, la population atteint plus de 6000 individus, soit plus de 30% d'augmentation par an



- Un hiver rigoureux a fait disparaître toute la végétation de façon durable !
- Toute la population exceptées 42 femelles était morte de faim.

Le modèle de Malthus ne tient pas compte des limitations des ressources !

Le modèle de Malthus

- Le taux de croissance est constant

$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{Y_n} = a dt$$



T. Malthus

(1766-1834)

Idée : Le taux de croissance doit décroître avec la taille de la population

Le modèle logistique ou modèle de Verhultz (1838)

$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{Y_n} = a dt \left(1 - \frac{Y_n}{K} \right)$$



P.-F. Verhulst

(1804-1849)

Prise en compte des limites en ressources

Le modèle logistique ou modèle de Verhultz (1838)

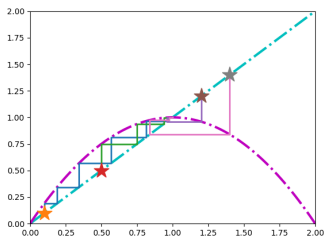
$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{Y_n} = a dt \left(1 - \frac{Y_n}{K}\right)$$



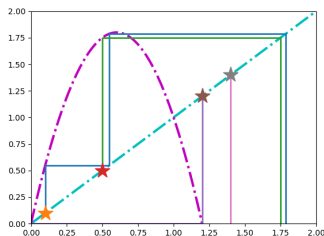
P.-F. Verhultz
(1804-1849)

Le calcul des solutions est facile à faire (sur un ordi!)

$$\frac{Y_{n+1} - Y_n}{Y_n} = a dt \left(1 - \frac{Y_n}{K}\right) \Rightarrow Y_{n+1} = Y_n + a dt Y_n \left(1 - \frac{Y_n}{K}\right) = f_{a,K,dt}(Y_n)$$



$$a = 1, K = 1, dt = 1$$



$$a = 5, K = 1, dt = 1$$

Prise en compte des ressources - version continue

Version discrète

Modèle logistique

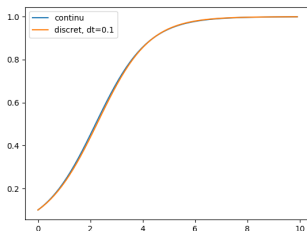
$$Y_{n+1} = Y_n + adtY_n \left(1 - \frac{Y_n}{K}\right)$$

Version continue

Modèle logistique

$$Y'(t) = aY(t) \left(1 - \frac{Y(t)}{K}\right)$$

$$Y(t) = \frac{1}{\frac{1}{K} + \left(\frac{1}{Y(0)} - \frac{1}{K}\right) e^{-at}}$$



Modèles pour plusieurs populations



Les lièvres et les Lynx dans la baie d'Hudson

Milieu du 19^{ème} siècle au Canada

Données de la compagnie de la baie d'Hudson : nombre de fourrures de chaque espèce récoltées entre 1850 et 1945



Les proies



Les prédateurs

Les deux populations peuvent-elles coexister ?

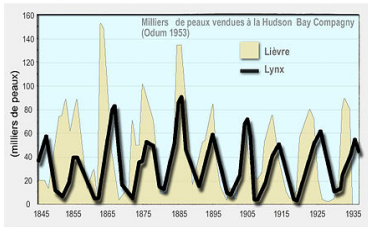
Les lièvres et les Lynx dans la baie d'Hudson

Milieu du 19^{ème} siècle au Canada

Données de la compagnie de la baie d'Hudson : nombre de fourrures de chaque espèce récoltées entre 1850 et 1945



Les proies



Les prédateurs

Nombre de fourrures vendues

Les deux populations semblent coexister et mieux on a un Comportement périodique

- Les mathématiques peuvent-elles expliquer ce résultat ?

Les sardines et les requins en mer adriatique

Un problème analogue

Données portant sur la pêche dans le nord de la mer Adriatique

- **Observation** : accroissement relatif de la classe des Sélaciens (requins, raies, ...) pendant la période 1915-1920.
- **Justification mathématique** dûe à V. Volterra, beau-père du zoologiste Umberto d'Ancona

Le modèle mathématique (1925)



V. Volterra
(1860-1940)



A. Lokta
(1880-1949)

En l'absence de l'autre espèce, les sardines et les requins suivent une croissance de Malthus !



$$\frac{S_{n+1} - S_n}{S_n} = \underbrace{a}_{\text{expansion}}$$



$$\frac{R_{n+1} - R_n}{R_n} = \underbrace{-c}_{\text{extinction}}$$

Les sardines et les requins en mer adriatique

Un problème analogue

Données portant sur la pêche dans le nord de la mer Adriatique

- **Observation** : accroissement relatif de la classe des Sélaciens (requins, raies, ...) pendant la période 1915-1920.
- **Justification mathématique** dûe à V. Volterra, beau-père du zoologiste Umberto d'Ancona



V. Volterra
(1860-1940)



A. Lotka
(1880-1949)

La présence de l'autre espèce modifie le taux de croissance



$$\frac{S_{n+1}-S_n}{S_n} = \underbrace{a}_{\text{expansion}} \quad \underbrace{-bR_n}_{\text{mortalité due à la présence des requins}}$$



$$\frac{R_{n+1}-R_n}{R_n} = \underbrace{-c}_{\text{extinction}} \quad \underbrace{+dS_n}_{\text{naissances dus à la présence de sardines}}$$

Les sardines et les requins en mer adriatique

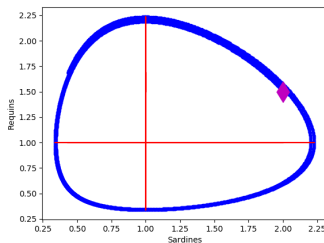
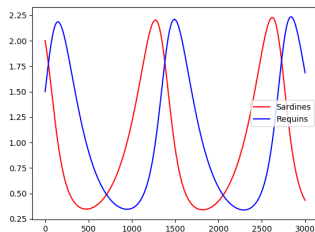
On peut calculer les solutions de proche en proche

Si on connaît $S_0 = 2$, $R_0 = \frac{3}{2}$, pour $a, b, c, d = 0.005$ on a

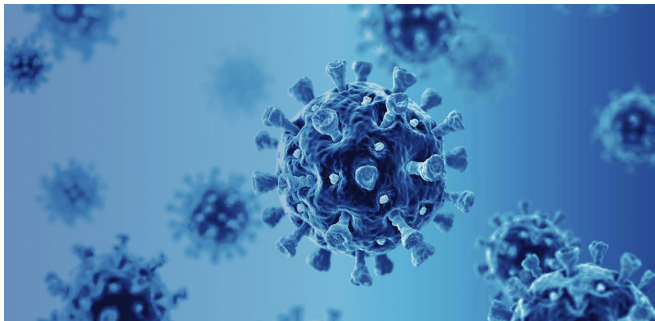
$$S_1 = S_0 + S_0(a - bR_0) = 1.5075$$

$$R_1 = R_0 + R_0(-c + dS_0) = 1.995$$

Visualisation des solutions



Modélisation de l'épidémie du Covid 19



Historique - fin du 19^{ème}, début 20^{ème} siècle



- **Sir R. Ross** (médecin militaire au service de l'armée des Indes)
Prix nobel de médecine en 1902, montre que le paludisme est transmis par des moustiques.
1911. Construction du modèle SI.
- **Kermack** (biochimiste écossais), **McKendrick** (médecin militaire écossais et épidémiologiste)
Etudient l'épidémie de peste de Bombay (1905-06)
1927. Construction du modèle SIR

Modèle SIR pour le Covid 19

Le modèle de base : SIR version discrète

↪ le modèle utilisé pour modéliser l'évolution de la pandémie actuelle

Dumas & al, <http://dumas.perso.math.cnrs.fr/>



- S_n ou $S(t)$: susceptibles d'être infectés
- I_n ou $I(t)$: infectés
- R_n ou $R(t)$: "recovered" ↪ guéris (mais aussi les morts)

$$S_{n+1} - S_n = -dt\beta S_n I_n$$

$$I_{n+1} - I_n = dt(\beta S_n I_n - \gamma I_n)$$

$$R_{n+1} - R_n = dt\gamma I_n$$

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$

- β taux de transmission $\beta = \beta_c \beta_t$:
 - β_c nombre moyen de contact par personne
 - β_t Probabilité de transmission lors d'un contact
- γ taux de rémission ($\frac{1}{\gamma}$ durée moyenne de l'infection ~ 17 jours)

Utilisé aussi pour : moustiques, sida, grippe, gastro, dengue....

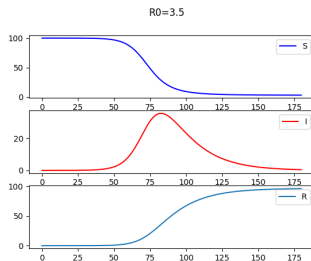
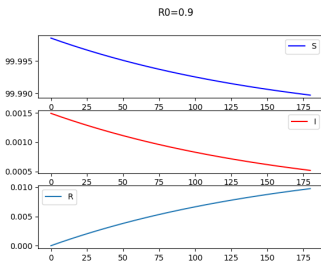
A quoi servent ces modèles :

- Prédire l'évolution de l'épidémie, en particulier en fonction du nombre moyen d'individus qu'une personne infectieuse pourra infecter
- Prédire l'impact de mesures sanitaires (distanciation)
- Prédire l'impact de traitements quand ils seront opérationnels

Modèle SIR pour le Covid 19

Deux types de comportements observés

$$\begin{aligned}S'(t) &= -\beta S(t)I(t) \\I'(t) &= \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) \\R'(t) &= \gamma I(t)\end{aligned}$$



en fonction du fameux R_0 !

Sans avoir une expression des solutions de ce système, on va caractériser l'évolution en temps long des solutions en fonction de R_0 .

Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0, I_{init} > 0, R_{init} = 0$

$$\begin{aligned}S'(t) &= -\beta S(t)I(t) \\I'(t) &= \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma) \\R'(t) &= \gamma I(t)\end{aligned}$$

- **Existence.** Il existe $S, I, R \in \mathcal{C}^1([0, +\infty[; \mathbb{R}^+)$ solutions à valeurs positives telles que $S(0) = S_{init}, I(0) = I_{init}, R(0) = R_{init}$.

Théorie de Cauchy-Lipschitz

- **Taille de la population constante :**

$$N(t) = S(t) + I(t) + R(t) = N(0) = S(0) + I(0) + R(0) := N_{init}$$

car $N'(t) = 0$.

↪ **Bornes sur la solution**

$$0 \leq S(t), I(t), R(t) \leq N_{init}$$

Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$

- La fonction S est décroissante minorée : $S(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} S^*$
- La fonction R est croissante majorée : $R(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} R^*$
- Comportement de la fonction I . $I'(t)$ du signe de $\beta S(t) - \gamma$.

Introduisons

- ▶ $R_0 = S_{init} \frac{\beta}{\gamma}$ taux de reproduction ou nombre d'infections secondaires.

↪ **Cas 1** : $R_0 \leq 1$,

$$\beta S(t) - \gamma \underbrace{\leq}_{\text{décroissance de } S} \beta S_{init} - \gamma \leq 0, \forall t > 0 \Rightarrow I'(t) \leq 0.$$

La fonction I est décroissante minorée donc converge vers I^* .

↪ **Cas 2** : $R_0 > 1$, $S^* \frac{\beta}{\gamma} \leq 1$. Alors I croît jusqu'à t_1 tel que $\beta S(t_1) - \gamma = 0$, puis décroît. La fonction I converge vers I^* .

↪ **Cas 3** : $R_0 > 1$, $S^* \frac{\beta}{\gamma} > 1$. Alors I est croissante pour tout temps et majorée donc converge vers $I^* \geq 0$.

Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

$$\begin{aligned}S'(t) &= -\beta S(t)I(t) \\I'(t) &= \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma) \\R'(t) &= \gamma I(t)\end{aligned}$$

- La fonction S est décroissante minorée : $S(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} S^*$
- La fonction R est croissante majorée : $R(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} R^*$
- Comportement de la fonction I : $I(t) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} I^* = 0$

Si $I^* \neq 0$

$$R'(t) \geq \gamma(I^* - \epsilon) > 0, t > t_2 \Rightarrow R(t) \geq R(t_2) + \gamma(I^* - \epsilon)(t - t_2) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} +\infty$$

Donc

$$S^* + R^* = N_{init} \text{ et } S^* \frac{\beta}{\gamma} \leq 1$$

Etude du modèle SIR

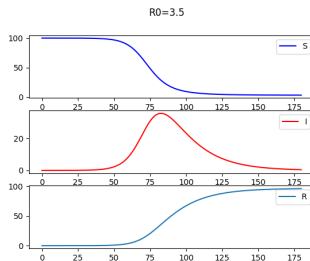
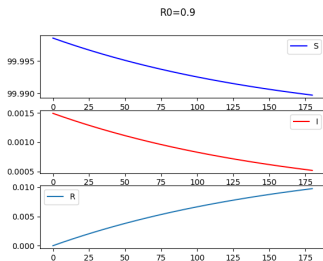
Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$

Deux types de comportement $\gamma = \frac{1}{17}$, $N_{init} = 67e6$, $I_{init} = 1e3$



en fonction du fameux R_0 !

Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0, I_{init} > 0, R_{init} = 0$

$$\begin{aligned}S'(t) &= -\beta S(t)I(t) \\I'(t) &= \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma) \\R'(t) &= \gamma I(t)\end{aligned}$$

- $S(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} S^*, I(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} 0, R(t) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} R^*$

Remarquons que

$$I(t) = -\frac{1}{\beta} \frac{S'(t)}{S(t)} = \frac{1}{\gamma} R'(t)$$

Ou encore si $\delta = \frac{\beta}{\gamma}$

$$(\ln(S(t)) + \delta R(t))' = 0$$

\Rightarrow

$$\ln(S^*) + \delta R^* = \ln(S^*) + \delta(N_{init} - S^*) = \ln(S_{init})$$

Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$

- Caractérisation de S^* : $\ln(S^*) - \ln(S_{init}) + \delta(N_{init} - S^*) = 0$

Etudions les variations sur $]0, S_{init}[$ de f définie par

$$f(s) = \ln(s) - \ln(S_{init}) + \delta(N_{init} - s) \Rightarrow f'(s) = \frac{1}{s} - \delta$$

s	0	$\frac{1}{\delta}$	S_{init}
$f'(s)$		+	-
$f(s)$	$-\infty$	> 0	δI_{init}

$$R_0 > 1$$

s	0	S_{init}
$f'(s)$		+
$f(s)$	$-\infty$	δI_{init}

$$R_0 < 1$$

Etude du modèle SIR

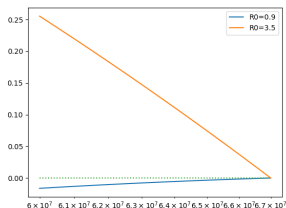
Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$

- Caractérisation de S^* : $\ln(S^*) - \ln(S_{init}) + \delta(N_{init} - S^*) = 0$



Dans tous les cas, on a une et une seule solution.

↪ la population qui a été atteinte par la maladie est $1 - S^*$.

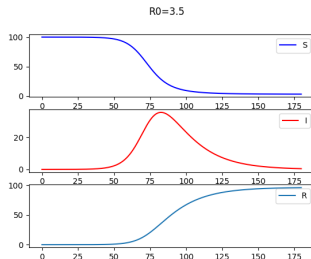
Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$



- **Caractérisation de I_{\max} .** I est maximal quand $S(t_{\max}) = \frac{1}{\delta}$ et en utilisant

$$\ln\left(\underbrace{S}_{\frac{1}{\delta}}\right) + \delta\left(N_{init} - \underbrace{S}_{\frac{1}{\delta}} - I_{\max}\right) = \ln(S_{init}) \Rightarrow I_{\max} = N_{init} - \frac{S_{init}}{R_0}(1 + \ln(R_0))$$

Etude du modèle SIR

Hypothèse : $S_{init} > 0$, $I_{init} > 0$, $R_{init} = 0$

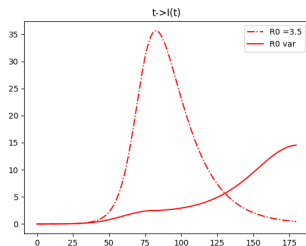
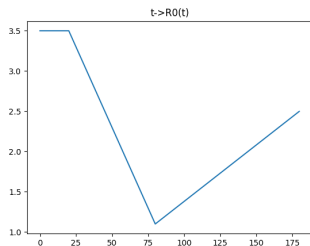
$$S'(t) = -\beta S(t)I(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t)$$

Impact du confinement et déconfinement

$\rightsquigarrow \beta$ fonction décroissante pendant le confinement puis à nouveau croissante après le déconfinement



Première extension possible

Les personnes guéries finissent par perdre leur immunité!

$$S'(t) = -\beta S(t)I(t) + \eta R(t)$$

$$I'(t) = \beta S(t)I(t) - \gamma I(t) = I(t)(\beta S(t) - \gamma)$$

$$R'(t) = \gamma I(t) - \eta R(t)$$

Prise en compte plus fine des données existantes

- Une population supplémentaire pour les personnes décédées.
- Deux populations de personnes infectées (identifiées ou non identifiées)
- Plusieurs populations de personnes infectées (hospitalisées, en réanimation, en ehpad,...)

Les mathématiques pour la biologie

- existe depuis la fin du 18^{ème} siècle
- essor très important dans les 20 dernières années avec une révolution qui s'annonce dans le milieu médical
- une explosion les 6 derniers mois pour tout ce qui concerne le COVID 19.

Des outils mathématiques très variés

- de la modélisation
- des statistiques ou de l'IA pour profiter au mieux de la quantité massives des données
- des algorithmes pour approcher les solutions des modèles
- des mathématiques difficiles pour étudier les modèles

De nouvelles formations interdisciplinaires

- Master “Computational and mathematical Biology” à AMU
<http://centuri-livingsystems.org/cmb/>

Les mathématiques pour la biologie

- existe depuis la fin du 18^{ème} siècle
- essor très important dans les 20 dernières années avec une révolution qui s'annonce dans le milieu médical
- une explosion les 6 derniers mois pour tout ce qui concerne le COVID 19.

Des outils mathématiques très variés

- de la modélisation
- des statistiques ou de l'IA pour profiter au mieux de la quantité massive des données
- des algorithmes pour approcher les solutions des modèles
- des mathématiques difficiles pour étudier les modèles

De nouvelles formations interdisciplinaires

- Master “Computational and mathematical Biology” à AMU
<http://centuri-livingsystems.org/cmb/>



Merci pour votre attention !