

Équations aux Différences & Modélisation

Équations aux différences non linéaires dans \mathbb{R}^2

Sandrine CHARLES - sandrine.charles@univ-lyon1.fr

Arnaud CHAUMOT - arnaud.chaumot@irstea.fr

Christelle LOPES - christelle.lopes@univ-lyon1.fr

8 novembre 2017

Applications of Nonlinear Difference Equations to Population Biology

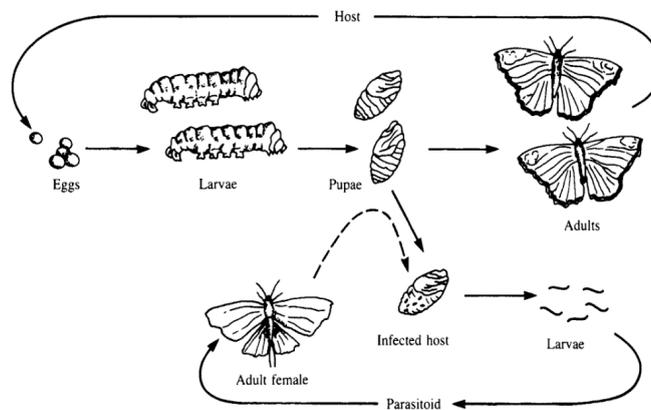


Figure 3.2 Schematic representation of a host-parasitoid system. The adult female parasitoid deposits eggs on or in either larvae or pupae of the host. Infected hosts die, giving rise to parasitoid progeny. Uninfected hosts may develop into adults and give rise to the next generation of hosts.

D'après Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical models in biology*. SIAM (eds). 556p.



Table des matières

1	Introduction	5
2	Étude qualitative des systèmes non linéaires	6
2.1	Généralités	6
2.2	L'équation logistique de Pielou	8
3	Les modèles hôtes-parasitoïdes	10
3.1	Le modèle de Nicholson-Bailey	13
3.1.1	Recherche des points fixes	14
3.1.2	Stabilité locale du point fixe non trivial	15
3.2	Modifications du modèle de Nicholson-Bailey	17
4	Interaction plantes-herbivores	21
4.1	Hypothèses	21
4.2	Formulation du modèle et questionnements	21
4.3	Résolution du problème	22
4.3.1	Le point fixe	22
4.3.2	Normalisation du système	23
4.3.3	Le point fixe normalisé	24
4.3.4	Stabilité du point fixe normalisé	24
5	La loi de Hardy-Weinberg	26
5.1	Énoncé	26
5.2	Solution	29

Table des figures

1	Représentations graphiques de la parabole $f(\lambda) = \lambda^2 - \beta\lambda + \gamma$ avec $\beta/2 \in]-1; 1[$	7
2	Simulation du modèle logistique de Pielou (1969) : $y_{n+1} = \frac{\alpha y_n}{1 + \beta y_{n-1}}$, avec $\alpha = 1.2$ et $\beta = 0.1$	9
3	Représentation schématique d'un système hôte-parasitoïde. La femelle adulte dépose des œufs dans ou sur la larve ou la pupa de l'hôte. L'hôte infecté meure, donnant naissance à un jeune parasitoïde. Les hôtes non infectés deviennent des adultes et poursuivent leur cycle. D'après Edelstein-Keshet (1988).	10
4	Évolution dans le temps des densités de la guêpe parasitoïde <i>Heteropsilus prosopilus</i> (ligne pleine) et de son hôte le charançon du haricot azuki <i>Callosobruchus chinensis</i> (ligne pointillée); d'après Utida, 1957.	11
5	Représentation graphique des fractions d'hôtes non parasités (à gauche) et parasités (à droite) en fonction du nombre d'hôtes sous l'hypothèse du modèle de Nicholson-Bailey.	15
6	Simulations du modèle de Nicholson-Bailey avec $R = 2$, $c = 1$ et $a = 0.068$	16
7	Réponse fonctionnelle d'une population de terrain de <i>Diadegma</i> , estimée comme le nombre d'œufs déposés par guêpe en fonction de la densité d'hôtes par plante et par réplicat.	17
8	Réponse fonctionnelle d'une population de <i>Nemeritis canescens</i> en fonction de la densité des hôtes, <i>Plodia interpunctella</i>	17
9	Relation entre l'efficacité de recherche ($\log E$) et le log de la densité des parasitoïdes, chez <i>Encarsia formosa</i>	18
10	Zones de stabilité du point fixe non trivial du modèle de Beddington <i>et al.</i> (1975). La quantité q vaut H^*/K et représente l'efficacité destructrice des parasitoïdes sur les hôtes ($q < 1$); le point fixe est asymptotiquement stable dans la zone hachurée. Les valeurs de r pointées sur la droite $q = 0.4$ correspondent aux simulations de la Figure 11.	19

11	Simulation du modèle de Beddington pour $q = 0.4$: colonne de gauche, portrait de phase (H_t, P_t) , colonne de droite, chronique H_t (en noir) et P_t (en rouge) en fonction du temps. Panel du haut ($r = 0.5, K = 14.47, H_0 = 8.6$ et $P_0 = 1.1$) : convergence vers le point fixe $(H^*, P^*) = (5.8, 1.5)$ qui est asymptotiquement stable ; notez que la trajectoire est orientée dans le sens des aiguilles d'une montre. Panel du milieu ($r = 2.0, K = 21.47, H_0 = 5.0$ et $P_0 = 2.0$) : le point fixe est $(H^*, P^*) = (8.6, 6.0)$; il y a un cycle limite asymptotiquement stable, dentelé aux bords ; si on diminue la valeur de r , les bords des cycles sont plus lisses. Panel du bas ($r = 2.2, K = 22.51, H_0 = 12.0$ et $P_0 = 1.0$) : le point fixe est $(H^*, P^*) = (9.01, 6.6)$; on a ici un cycle limite stable de période 5 ; si on augmente la valeur de r on obtient des cycles de périodes 10, 20, 40, etc.	20
12	Zone de stabilité asymptotique pour le point fixe (bleu) dans le plan (k, b) : $k < 1$ et $b < \frac{4}{2-k}$. La courbe en trait plein épais a pour équation $b = \frac{4}{2-k}$	25
13	Simulation du modèle plantes-herbivores dans sa formulation originale avec $a = 0.1, f = 1.05, r = 1.5$ et $\delta = 2$. Il y a bien convergence vers le point fixe.	26
14	Croisements possibles entre génotypes.	28
15	Autres croisements possibles entre génotypes.	30

1 Introduction

On traite ici des systèmes dynamiques récurrents de la forme :

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n) \\ y_{n+1} = g(x_n, y_n) \end{cases}$$

Par analogie avec ce que nous avons vu dans les chapitres précédents, les points fixes sont les couples (x^*, y^*) solutions de :

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \\ y_{n+1} = y_n \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x^* = f(x^*, y^*) \\ y^* = g(x^*, y^*) \end{cases}$$

De même que pour l'étude des équations récurrentes non linéaires dans \mathbb{R} , l'étude des systèmes non linéaires se fait par approximation au voisinage des points fixes, par la méthode de linéarisation.

On pose $u_n = x_n - x^*$ et $v_n = y_n - y^*$ pour $(x_n, y_n) \in V(x^*, y^*)$:

$$\begin{cases} u_{n+1} = x_{n+1} - x^* = f(x_n, y_n) - x^* \\ v_{n+1} = y_{n+1} - y^* = g(x_n, y_n) - y^* \end{cases}$$

On utilise ensuite le développement en série de Taylor à l'ordre 1 au voisinage de (x^*, y^*) .

$$\begin{cases} f(x_n, y_n) = f(x^*, y^*) + \frac{\partial f}{\partial x_n} \Big|_* \underbrace{(x_n - x^*)}_{u_n} + \frac{\partial f}{\partial y_n} \Big|_* \underbrace{(y_n - y^*)}_{v_n} + \dots \\ g(x_n, y_n) = g(x^*, y^*) + \frac{\partial g}{\partial x_n} \Big|_* u_n + \frac{\partial g}{\partial y_n} \Big|_* v_n + \dots \\ u_{n+1} = \underbrace{f(x^*, y^*) - x^*}_{=0} + \frac{\partial f}{\partial x_n} \Big|_* u_n + \frac{\partial f}{\partial y_n} \Big|_* v_n + \dots \\ v_{n+1} = \underbrace{g(x^*, y^*) - y^*}_{=0} + \frac{\partial g}{\partial x_n} \Big|_* u_n + \frac{\partial g}{\partial y_n} \Big|_* v_n + \dots \\ u_{n+1} \approx \frac{\partial f}{\partial x_n} \Big|_* u_n + \frac{\partial f}{\partial y_n} \Big|_* v_n + \dots \\ v_{n+1} \approx \frac{\partial g}{\partial x_n} \Big|_* u_n + \frac{\partial g}{\partial y_n} \Big|_* v_n + \dots \end{cases}$$

Ainsi,

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} \Leftrightarrow \begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = \mathbf{A}^* \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix}$$

où \mathbf{A} est la matrice Jacobienne du système :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x_n} & \frac{\partial f}{\partial y_n} \\ \frac{\partial g}{\partial x_n} & \frac{\partial g}{\partial y_n} \end{pmatrix}$$

et \mathbf{A}^* la matrice Jacobienne calculée au point fixe (x^*, y^*) :

$$\mathbf{A}^* = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x_n} \Big|_{(x^*, y^*)} & \frac{\partial f}{\partial y_n} \Big|_{(x^*, y^*)} \\ \frac{\partial g}{\partial x_n} \Big|_{(x^*, y^*)} & \frac{\partial g}{\partial y_n} \Big|_{(x^*, y^*)} \end{pmatrix}$$

2 Étude qualitative des systèmes non linéaires

2.1 Généralités

Théorème 2.1. *Le point fixe (x^*, y^*) du système $\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n) \\ y_{n+1} = g(x_n, y_n) \end{cases}$ est asymptotiquement stable si et seulement si le module de toutes les valeurs propres de \mathbf{A}^* est strictement inférieur à 1.*

L'équation caractéristique de \mathbf{A}^* est $\lambda^2 - \text{tr}\mathbf{A}^* \lambda + \det \mathbf{A}^* = 0$ avec $\Delta = (\text{tr}\mathbf{A}^*)^2 - 4\det\mathbf{A}^*$. Supposons que $\Delta > 0$, alors \mathbf{A}^* possède deux valeurs propres réelles distinctes λ_1 et λ_2 . Le point fixe (x^*, y^*) est asymptotiquement stable si et seulement si $|\lambda_1| < 1$ et $|\lambda_2| < 1$, condition que l'on va chercher à exprimer en fonction de la trace et du déterminant.

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{\text{tr}\mathbf{A}^*}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{(\text{tr}\mathbf{A}^*)^2 - 4\det\mathbf{A}^*} \\ \lambda_2 = \frac{\text{tr}\mathbf{A}^*}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{(\text{tr}\mathbf{A}^*)^2 - 4\det\mathbf{A}^*} \end{cases}$$

On désigne $\text{tr}\mathbf{A}^*$ par β et $\det\mathbf{A}^*$ par γ : $\lambda_{1,2} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{\sqrt{\Delta}}{2}$ avec $\Delta = \beta^2 - 4\gamma (> 0)$.

Graphiquement, si on suppose que (x^*, y^*) est asymptotiquement stable, alors on a quatre dessins possibles (Figure 2).

On note :

- d_1 la distance de $\frac{\beta}{2}$ à λ_1 : $d_1 = \lambda_1 - \frac{\beta}{2} = \frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} = \frac{\sqrt{\Delta}}{2}$
- d_2 la plus petite des distances entre $\frac{\beta}{2}$ et 1 ou -1 : $d_2 = 1 - \frac{|\beta|}{2}$.

En effet, si $\beta > 0$, alors $d_2 = 1 - \frac{\beta}{2}$; si $\beta < 0$, alors $\beta = -|\beta|$ et $d_2 = 1 + \frac{\beta}{2}$.

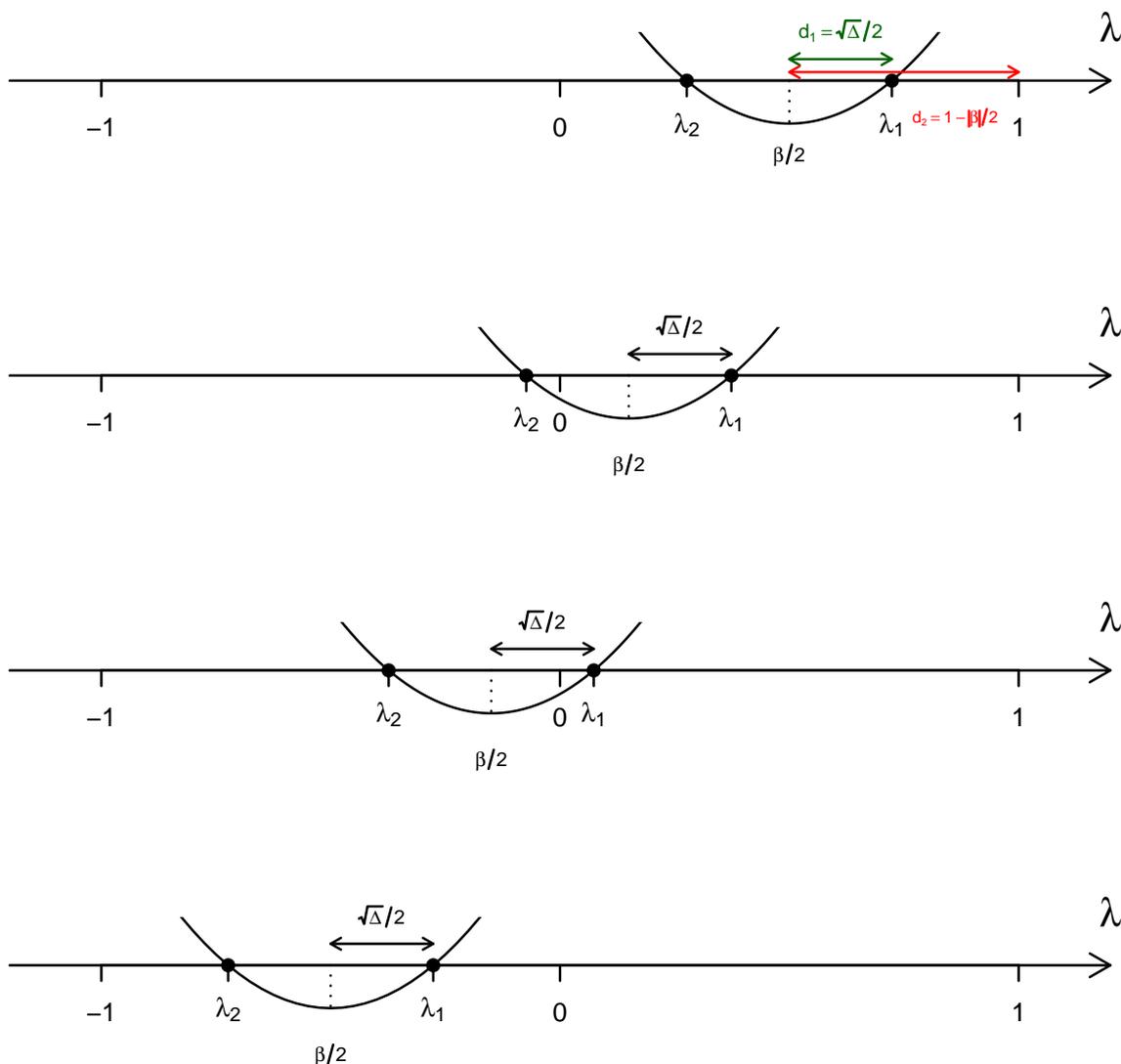


FIGURE 1 – Représentations graphiques de la parabole $f(\lambda) = \lambda^2 - \beta\lambda + \gamma$ avec $\beta/2 \in]-1; 1[$.

Sous l'hypothèse que (x^*, y^*) est asymptotiquement stable, $|\lambda_1| < 1$ et $|\lambda_2| < 1$. Ceci implique nécessairement trois conditions :

- (i) $-1 < \frac{\beta}{2} < 1 \Leftrightarrow \left| \frac{\beta}{2} \right| < 1 \Leftrightarrow |\beta| < 2$ (sinon on a au moins $\lambda_1 > 1$);
- (ii) $d_2 > d_1 \Leftrightarrow 1 - \frac{|\beta|}{2} > \frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow \left(1 - \frac{|\beta|}{2}\right)^2 > \left(\frac{\sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}\right)^2 &\Leftrightarrow 1 - |\beta| + \frac{\beta^2}{2} > \frac{\beta^2}{4} - \gamma \\ \Leftrightarrow 1 + \gamma > |\beta| \end{aligned}$$

(iii) $\gamma = \lambda_1 \lambda_2 < 1$ sous l'hypothèse de la stabilité asymptotique de (x^*, y^*) , ce qui implique nécessairement que $1 + \gamma < 2$.

En combinant les trois conditions précédentes, on arrive au théorème suivant :

Théorème 2.2. *Le point fixe (x^*, y^*) du système $\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n, y_n) \\ y_{n+1} = g(x_n, y_n) \end{cases}$ est asymptotiquement stable si et seulement si $|\beta| < 1 + \gamma < 2 \Leftrightarrow |\text{tr}\mathbf{A}^*| < 1 + \det \mathbf{A}^* < 2$.*

2.2 L'équation logistique de Pielou

Le modèle de Pielou¹ décrit l'évolution de la dynamique de population de la mouche bleue (*Lucilia cuprina*) selon l'équation suivante :

$$y_{n+1} = \frac{\alpha y_n}{1 + \beta y_{n-1}}$$

avec $\alpha > 1$ et $\beta > 0$.

En posant $x_{1,n} = y_{n-1}$ et $x_{2,n} = y_n$, il vient :

$$\begin{cases} x_{1,n+1} = x_{2,n} \\ x_{2,n+1} = \frac{\alpha x_{2,n}}{1 + \beta x_{1,n}} \end{cases}$$

Le point fixe est solution de :

$$\begin{cases} x_1^* = x_2^* \\ x_2^* = \frac{\alpha x_2^*}{1 + \beta x_1^*} \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x_1^* = x_2^* \\ x_1^* = \frac{\alpha x_1^*}{1 + \beta x_1^*} \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x_1^* = x_2^* \\ x_1^* \left(1 - \frac{\alpha}{1 + \beta x_1^*}\right) = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} x_1^* = x_2^* \\ x_1^* = 0 \text{ ou } x_1^* = \frac{\alpha - 1}{\beta} \end{cases}$$

Il y a donc deux points fixes : $(0, 0)$ et $\left(\frac{\alpha - 1}{\beta}, \frac{\alpha - 1}{\beta}\right)$. Etant donné que $\alpha > 1$ et $\beta > 0$, ces deux points ont du sens biologiquement.

1. Pielou, E. C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New-York. 294p.

La matrice jacobienne du système est :

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{\alpha\beta x_{2,n}}{(1+\beta x_{1,n})^2} & \frac{\alpha}{1+\beta x_{1,n}} \end{pmatrix}$$

Au point fixe $(0,0)$, il vient :

$$\mathbf{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}$$

La condition $|\beta| < \gamma + 1 < 2$ se traduit par $\alpha < 1 < 2$, ce qui n'est pas vérifié ($\alpha > 1$). Le point fixe $(0,0)$ est donc répulsif.

Au point fixe $\left(\frac{\alpha-1}{\beta}, \frac{\alpha-1}{\beta}\right)$, il vient :

$$\mathbf{J}_{\left(\frac{\alpha-1}{\beta}, \frac{\alpha-1}{\beta}\right)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{1-\alpha}{\alpha} & 1 \end{pmatrix}$$

Ainsi, $|\beta| < \gamma + 1 < 2 \Leftrightarrow 1 < \frac{\alpha-1}{\alpha} + 1 < 2$.

$1 < \frac{\alpha-1}{\alpha} + 1 \Leftrightarrow \frac{\alpha-1}{\alpha} > 0 \Leftrightarrow \alpha > 1$, ce qui est vérifié.

$\frac{\alpha-1}{\alpha} + 1 < 2 \Leftrightarrow \frac{\alpha-1}{\alpha} < 1 \Leftrightarrow -1 < 0$ ce qui est aussi vérifié.

Le point fixe $\left(\frac{\alpha-1}{\beta}, \frac{\alpha-1}{\beta}\right)$ est donc **asymptotiquement stable**.

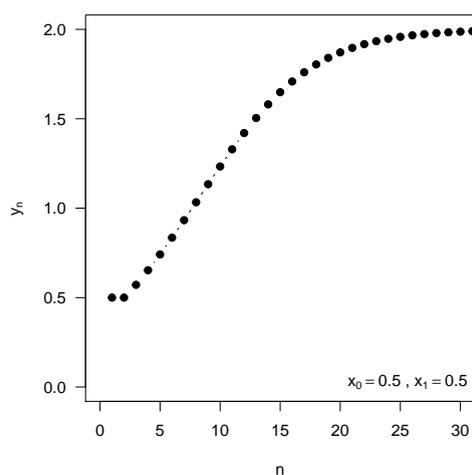


FIGURE 2 – Simulation du modèle logistique de Pielou (1969) : $y_{n+1} = \frac{\alpha y_n}{1+\beta y_{n-1}}$, avec $\alpha = 1.2$ et $\beta = 0.1$.

3 Les modèles hôtes-parasitoïdes

Les parasitoïdes sont des insectes qui évoluent librement au stade adulte, mais qui déposent leurs œufs dans les larves ou les pupes d'autres insectes, voire d'araignées ou de cloportes. Les larves de parasitoïdes se développent sur ou à l'intérieur de leurs hôtes en les consommant et en les tuant avant de passer au stade pupue (Figure 3).

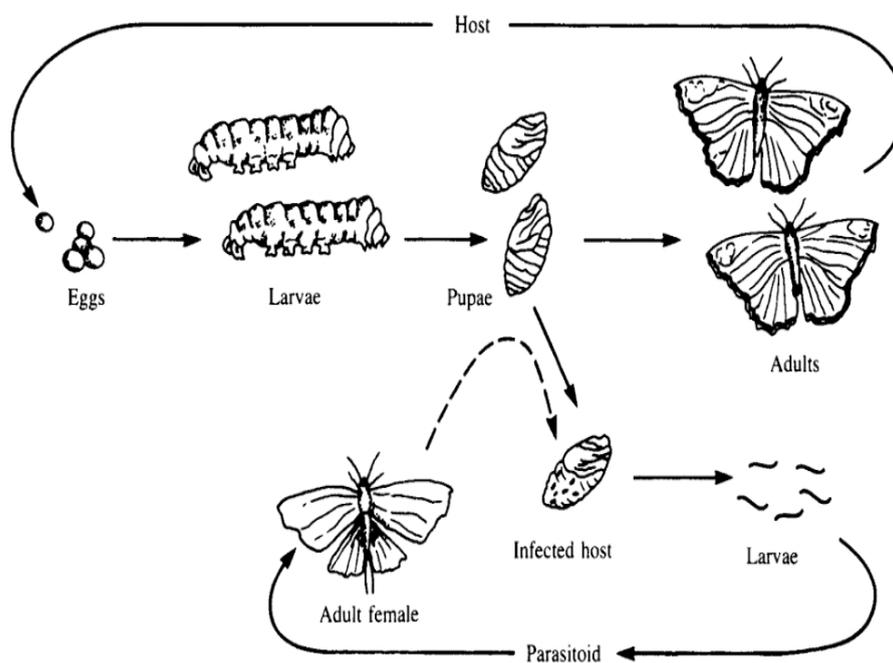


FIGURE 3 — Représentation schématique d'un système hôte-parasitoïde. La femelle adulte dépose des œufs dans ou sur la larve ou la pupue de l'hôte. L'hôte infecté meurt, donnant naissance à un jeune parasitoïde. Les hôtes non infectés deviennent des adultes et poursuivent leur cycle. D'après Edelstein-Keshet (1988).

Souvent, un seul parasitoïde émerge à partir d'un hôte, mais chez certaines espèces il peut émerger plusieurs parasitoïdes d'un seul hôte. Dans les deux cas, le nombre de d'hôtes parasités à une génération est directement relié au nombre de parasitoïdes à la génération suivante. Ce lien direct entre la dynamique des parasitoïdes et celle des hôtes rend l'interaction hôte-parasitoïde particulièrement intéressante à la fois pour le travail expérimental et le développement de modèles mathématiques.

Un domaine d'application très important de ce type d'étude est la lutte biologique contre les insectes nuisibles (notamment les ravageurs des cultures).

Historiquement, les premières données à l'origine de la validation des modèles hôtes-parasitoïdes sont issues d'une étude expérimentale menée par Utida en 1957² sur la guêpe parasitoïde *Heteropsilus prosopilus* (famille des braconidae) et son hôte le charançon du haricot azuki (*Callosobruchus chinensis*). Les populations étaient maintenues dans des conditions constantes de température, humidité, lumière, nourriture et espace.

La Figure 4 montre des densités d'hôtes et de parasitoïdes qui fluctuent de manière plus ou moins régulière, pour différentes conditions initiales et avec une amplitude qui varie. Dans l'expérience 3, la population s'éteint brutalement à la 112^{ème} génération.

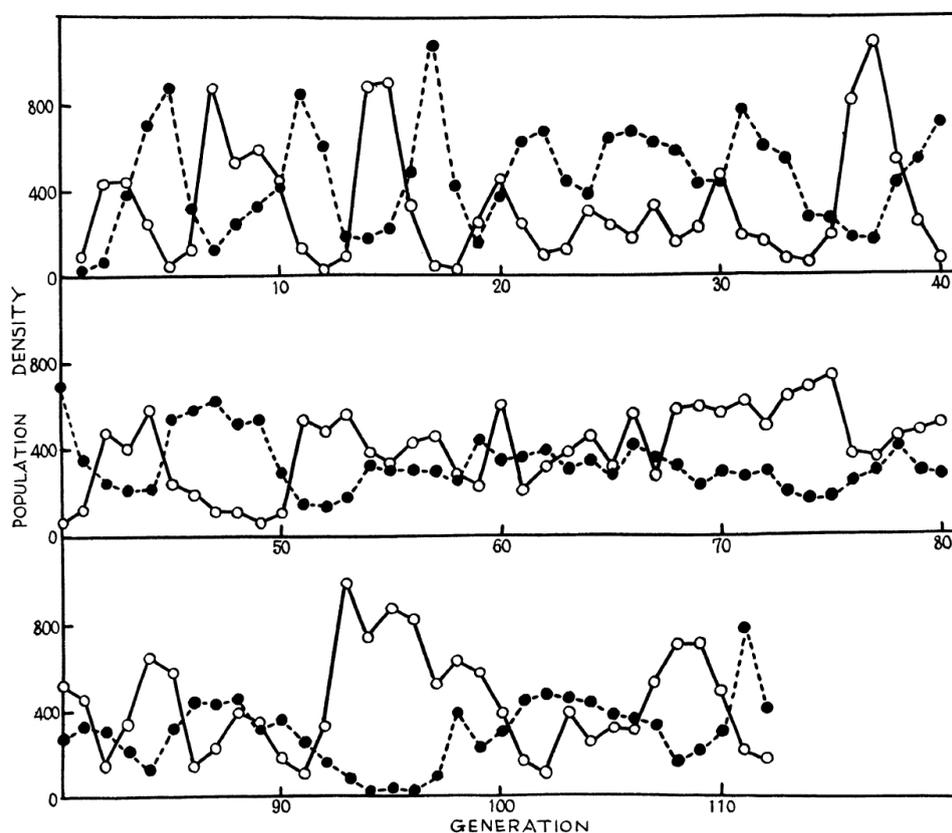


FIGURE 4 — Évolution dans le temps des densités de la guêpe parasitoïde *Heteropsilus prosopilus* (ligne pleine) et de son hôte le charançon du haricot azuki *Callosobruchus chinensis* (ligne pointillée); d'après Utida, 1957.

Dans une autre série d'expériences, sur une durée de 25 générations, la population d'hôtes s'est éteinte, suivie par une extinction de la population de parasitoïdes. Enfin, dans une

2. Utida S. 1957. Cyclic Fluctuations of Population Density Intrinsic to the Host-Parasite System. *Ecology*. 38 :442-449.

troisième série d'expériences, la population de parasitoïdes s'est éteinte après 15 générations, alors que la population d'hôtes s'est maintenue à un niveau d'équilibre stable. Tout ceci signifie que, même dans un environnement relativement contrôlé et constant, l'interaction hôte-parasitoïde peut afficher toute une gamme de dynamiques différentes.

La plupart des modèles d'interaction hôte-parasitoïde reposent sur l'hypothèse de générations qui ne se recouvrent pas (*i.e.*, pas de survie entre générations), avec une reproduction à intervalles de temps réguliers. Les changements de densité de population sont donc quantifiés à intervalles de temps réguliers et décrits par des équations aux différences.

On peut décrire l'évolution de la densité de **femelles hôtes** au temps $t + 1$ comme le produit de la fécondité nette des femelles hôtes (\times le sex-ratio), de la densité de femelles hôtes au temps t et de la fraction de femelles hôtes *non parasitées* :

$$H_{t+1} = RH_t f(H_t, P_t)$$

De même, on peut décrire l'évolution de la densité de **femelles parasitoïdes** au temps $t + 1$ comme le produit de la fécondité nette des femelles parasitoïdes (\times le sex-ratio), de la densité de femelles hôtes au temps t et de la fraction de femelles hôtes *parasitées* :

$$P_{t+1} = cH_t [1 - f(H_t, P_t)]$$

- H_t est la densité de femelles hôtes au temps t ;
- P_t est la densité de femelles parasitoïdes au temps t ;
- R est la fécondité nette des femelles hôtes (\times sex-ratio) ;
- c est la fécondité nette des parasitoïdes, *i.e.*, le nombre moyen de femelles parasitoïdes qui émergent d'une unique femelle hôte et qui survivent jusqu'à la génération suivante (\times sex-ratio) ;
- $f(H_t, P_t)$ est la fraction de femelles hôtes **non** parasités.

La fraction d'hôtes parasités dépend de la probabilité de rencontre entre hôtes et parasitoïdes ; elle dépend donc *a priori* à la fois de la densité d'hôtes et de la densité de

parasitoïdes. Mais elle peut aussi dépendre d'autres facteurs qui affecteraient l'efficacité de recherche de l'hôte par le parasitoïde.

3.1 Le modèle de Nicholson-Bailey

Le premier modèle d'interaction hôte-parasitoïde³ a été développé, sur des bases théoriques, conjointement par le biologiste entomologiste Alexander John Nicholson et le physicien Victor Albert Bailey en 1935. Le modèle est déterministe et repose sur les hypothèses suivantes :

1. En l'absence du parasitoïde, la population hôte se développe selon une croissance de type exponentiel, c'est-à-dire que la croissance de la population hôte est seulement limitée par la présence des parasitoïdes (paramètre R) ;
2. Le nombre d'attaques par parasitoïde dans la population (c'est-à-dire la *réponse fonctionnelle*) est proportionnel au nombre d'hôtes avec un coefficient de proportionnalité a qui représente l'efficacité de la recherche d'un hôte par un parasitoïde et donnant lieu à infection.

Le paramètre a est supposé constant, c'est-à-dire indépendant du nombre d'hôtes (capacité limite infinie - croissance exponentielle au taux R) et indépendant du nombre de parasitoïdes (pas de compétition et pas d'évitement d'un hôte déjà infecté).

Soit X la variable aléatoire du nombre d'attaques par parasitoïde sur 1 hôte. Le nombre total d'attaques dans la population sera donc aH_tP_t , avec aH_t le nombre d'attaques par parasitoïde. On peut alors modéliser X par une loi binomiale :

$$X \sim \mathcal{B}\left(aH_tP_t, \frac{1}{H_t}\right)$$

Si on suppose une répartition spatiale aléatoire des attaques sur les H_t hôtes, alors $1/H_t$ est la probabilité d'attaque d'un hôte.

Il est raisonnable de considérer que H_t et P_t sont grands, donc que aH_tP_t est grand et que $1/H_t$ est petit. Ainsi, on peut faire l'approximation de la loi binomiale par une loi de

3. Nicholson AJ, Bailey VA. 1935. The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 3 :551–598.

Poisson de paramètre $\mu = aH_tP_t \times \frac{1}{H_t} = aP_t$:

$$X \sim \mathcal{P}(aP_t)$$

Il découle de la loi de Poisson que :

$$p(X = k) = \frac{e^{-\mu} \mu^k}{k!}$$

Ainsi, la fraction d'hôtes non parasités $f(H_t, P_t)$ est $p(X = 0)$, c'est-à-dire :

$$f(H_t, P_t) = e^{-\mu} = e^{-aP_t}$$

La fonction $f(H_t, P_t)$ ne dépend pas du nombre d'hôtes (Figure 5).

Finalement, le modèle de Nicholson-Bailey s'écrit :

$$\begin{cases} H_{t+1} = RH_t e^{-aP_t} \\ P_{t+1} = cH_t (1 - e^{-aP_t}) \end{cases}$$

3.1.1 Recherche des points fixes

$$\begin{cases} H^* = RH^* e^{-aP^*} \\ P^* = cH^* (1 - e^{-aP^*}) \end{cases}$$

La première équation implique $H^* = 0$ ou bien $e^{aP^*} = R \Leftrightarrow P^* = \frac{\ln R}{a}$.

L'existence biologique de $P^* = \frac{\ln R}{a}$, impose $P^* > 0$ c'est-à-dire $R > 1$.

Si $H^* = 0$, alors $P^* = 0$: $(0, 0)$ est un point fixe.

La matrice jacobienne du système s'écrit comme suit :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial H_t} & \frac{\partial f}{\partial P_t} \\ \frac{\partial g}{\partial H_t} & \frac{\partial g}{\partial P_t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} R e^{-aP_t} & -RaH_t e^{-aP_t} \\ c(1 - e^{-aP_t}) & acH_t e^{-aP_t} \end{pmatrix}$$

$\mathbf{A}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} R & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$ avec $\det \mathbf{A}_{(0,0)} = \mathbf{0}$ et $\text{tr} \mathbf{A}_{(0,0)} = \mathbf{R} > \mathbf{1}$. Donc on ne vérifie pas que

$|\text{tr} \mathbf{A}_{(0,0)}| < \det \mathbf{A}_{(0,0)} + \mathbf{1}$, ce qui implique que $(0, 0)$ est **instable**.

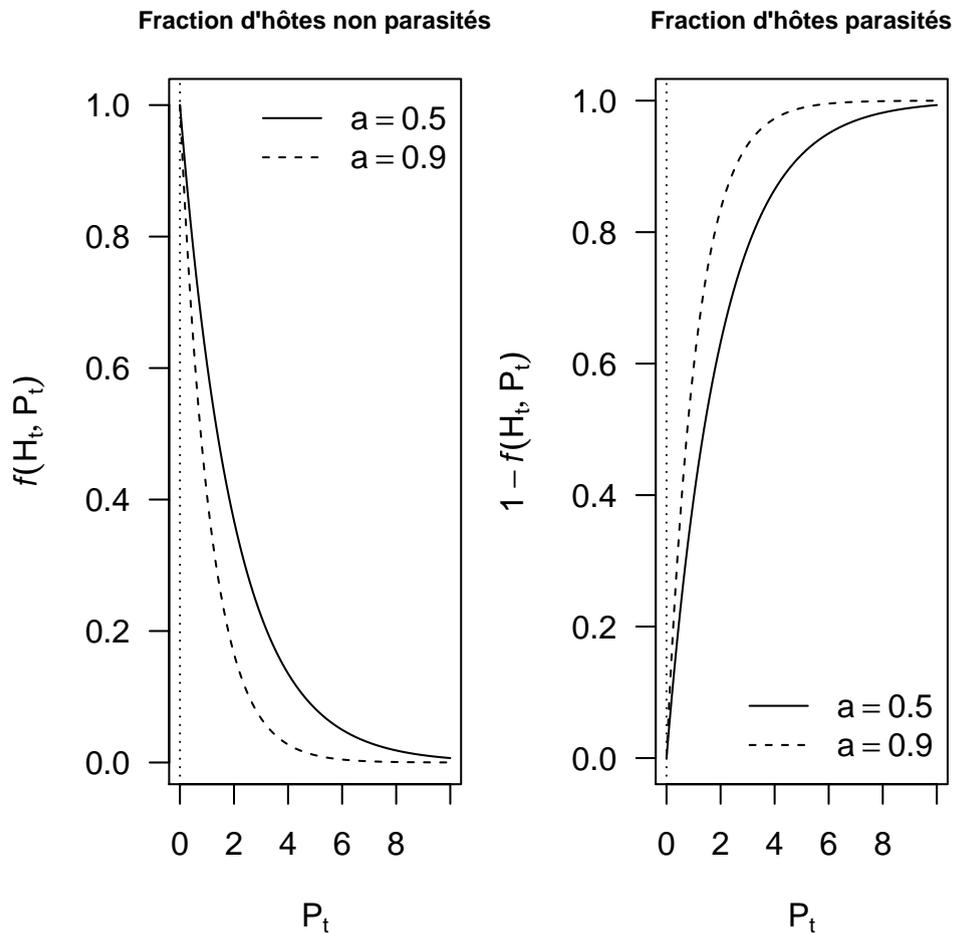


FIGURE 5 – Représentation graphique des fractions d'hôtes non parasités (à gauche) et parasités (à droite) en fonction du nombre d'hôtes sous l'hypothèse du modèle de Nicholson-Bailey.

Si $P^* = \frac{\ln R}{a}$, alors la seconde équation impose $H^* = \frac{P^*}{c(1 - e^{-aP^*})}$. Ainsi :

$$H^* = \frac{\ln R}{ac(1 - 1/R)} = \frac{R \ln R}{ac(R - 1)}$$

Dans la mesure où $R > 1$, on a $H^* > 0$.

3.1.2 Stabilité locale du point fixe non trivial

$$\mathbf{A}^* = \begin{pmatrix} 1 & -aH^* \\ c(1 - 1/R) & acH^*/R \end{pmatrix}$$

On calcule $\det \mathbf{A}^* = acH^* = \frac{R \ln R}{R-1}$ et $\text{tr} \mathbf{A}^* = 1 + \frac{\ln R}{R-1}$. On rappelle que la condition de stabilité asymptotique du point fixe est $|\text{tr} \mathbf{A}^*| < \det \mathbf{A}^* + 1 < 2$. Ici, il est plus facile de montrer que $\det \mathbf{A}^* = acH^* = \frac{R \ln R}{R-1} > 1$.

$$\det \mathbf{A}^* > 1 \Leftrightarrow \frac{R \ln R}{R-1} > 1$$

$$\det \mathbf{A}^* > 1 \Leftrightarrow R \ln R > R - 1 \text{ (on rappelle que } R > 1 \text{)}$$

$$\det \mathbf{A}^* > 1 \Leftrightarrow R \ln R - R + 1 > 0$$

On se donne la fonction $S(R) = R - 1 - R \ln R$, dont on va chercher à montrer qu'elle est strictement négative pour $R > 1$.

$$S(1) = 0$$

$$\frac{dS(R)}{dR} = 1 - \ln R - R \frac{1}{R} = -\ln R < 0 \text{ (on rappelle que } R > 1 \text{)}$$

$S(R)$ est donc une fonction strictement décroissante pour $R > 1$. Comme $S(1) = 0$, on peut en conclure que $\forall R > 1, s(R) < 0$.

Conclusion : sous l'hypothèse que le point fixe (H^*, P^*) existe biologiquement ($R > 1$), il est **instable** (Figure 6).

Ceci n'est pas en accord avec les données de Utida (1957) qui montrait, pour certaines expériences, une co-existence possible des hôtes et des parasitoïdes (Figure 4).

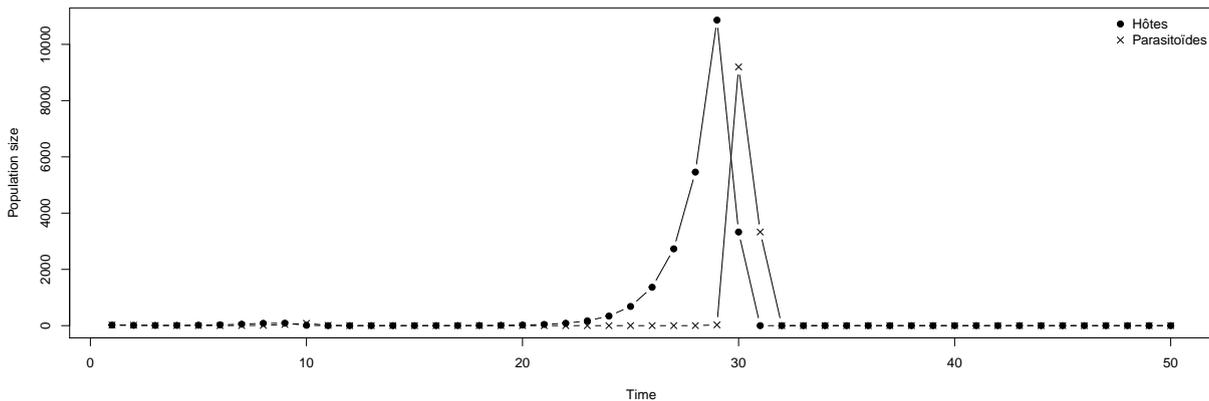


FIGURE 6 – Simulations du modèle de Nicholson-Bailey avec $R = 2$, $c = 1$ et $a = 0.068$.

La Figure 6 montre un début d'oscillation d'amplitude croissante, puis soudain les deux populations sont à zéro. Ceci est dû à un problème d'approximation numérique, les valeurs de H_t et de P_t devenant trop proches de zéro au bout d'un certain temps.

3.2 Modifications du modèle de Nicholson-Bailey

Dans le modèle de Nicholson-Bailey, la réponse fonctionnelle, définie comme le nombre d'attaque par parasitoïde dans la population d'hôtes, est linéaire en fonction du nombre d'hôtes H_t (pente égale à a).

Bien d'autres hypothèses peuvent être formulées pour pallier le fait que le point fixe d'intérêt biologique est instable :

1. On peut essayer une réponse fonctionnelle de type II (hyperbolique, Figure 7)⁴ ou de type III (sigmoïde, Figure 8)⁵.

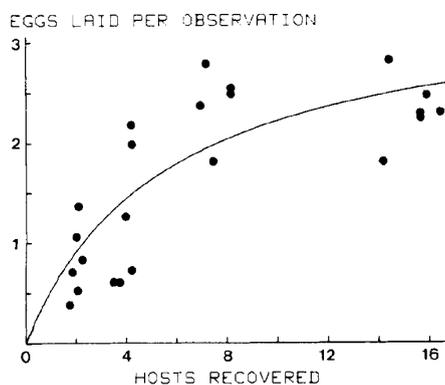


FIGURE 7 – Réponse fonctionnelle d'une population de terrain de *Diadegma*, estimée comme le nombre d'œufs déposés par guêpe en fonction de la densité d'hôtes par plante et par réplicat.

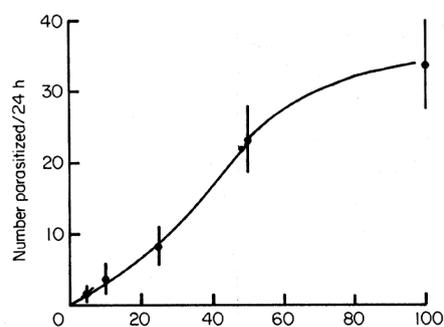


FIGURE 8 – Réponse fonctionnelle d'une population de *Nemeritis canescens* en fonction de la densité des hôtes, *Plodia interpunctella*.

2. Le paramètre a (efficacité de recherche d'un hôte par un parasitoïde et donnant lieu à infection) peut dépendre de P_t (interférence entre parasitoïdes), comme sur la Figure 9 tirée de Beddington (1975)⁶.

4. Waage JK. 1983. Aggregation in field parasitoid populations : foraging time allocation by a population of *Diadegma* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Ecol. Entomol.* 8 :447–453.

5. Hassell MP, Lawton JH, Beddington JR. 1977. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 46 :249–262.

6. Beddington JR. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.* 44 :331–340.

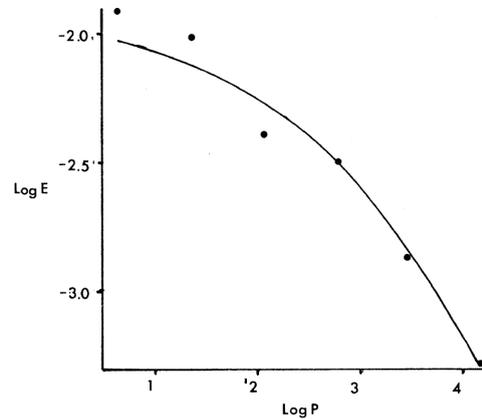


FIGURE 9 – Relation entre l'efficacité de recherche ($\log E$) et le \log de la densité des parasitoïdes, chez *Encarsia formosa*.

3. Les hôtes peuvent ne pas être répartis aléatoirement et de manière homogène dans l'espace, c'est-à-dire qu'il faudra tenir compte d'une structuration spatiale des hôtes.
4. On peut enfin modifier le modèle de croissance des hôtes, celle-ci étant supposée exponentielle dans le modèle de Nicholson-Bailey.

C'est ainsi que Beddington *et al.* (1975) proposèrent d'introduire de la densité-dépendance⁷ dans le taux de croissance des hôtes :

$$\begin{cases} H_{t+1} = e^{r(1-H_t/K)} H_t e^{-aP_t} = H_t e^{r(1-H_t/K)-aP_t} \\ P_{t+1} = cH_t (1 - e^{-aP_t}) \end{cases}$$

Le paramètre K est la capacité limite, c'est-à-dire la densité d'hôtes à l'équilibre en l'absence de parasitoïdes. Le paramètre r est directement relié au paramètre R du modèle précédent par la relation $r = \ln R$.

La recherche des points fixes et l'étude de leur stabilité est assez complexe avec ce modèle. D'après Beddington *et al.* (1975), on peut dresser le diagramme de bifurcation de la Figure 10. La Figure 11 montre des exemples de simulations pour des valeurs particulières des paramètres.

7. Beddington JR, Free C a., Lawton JH. 1975. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*. 255 :58–60.

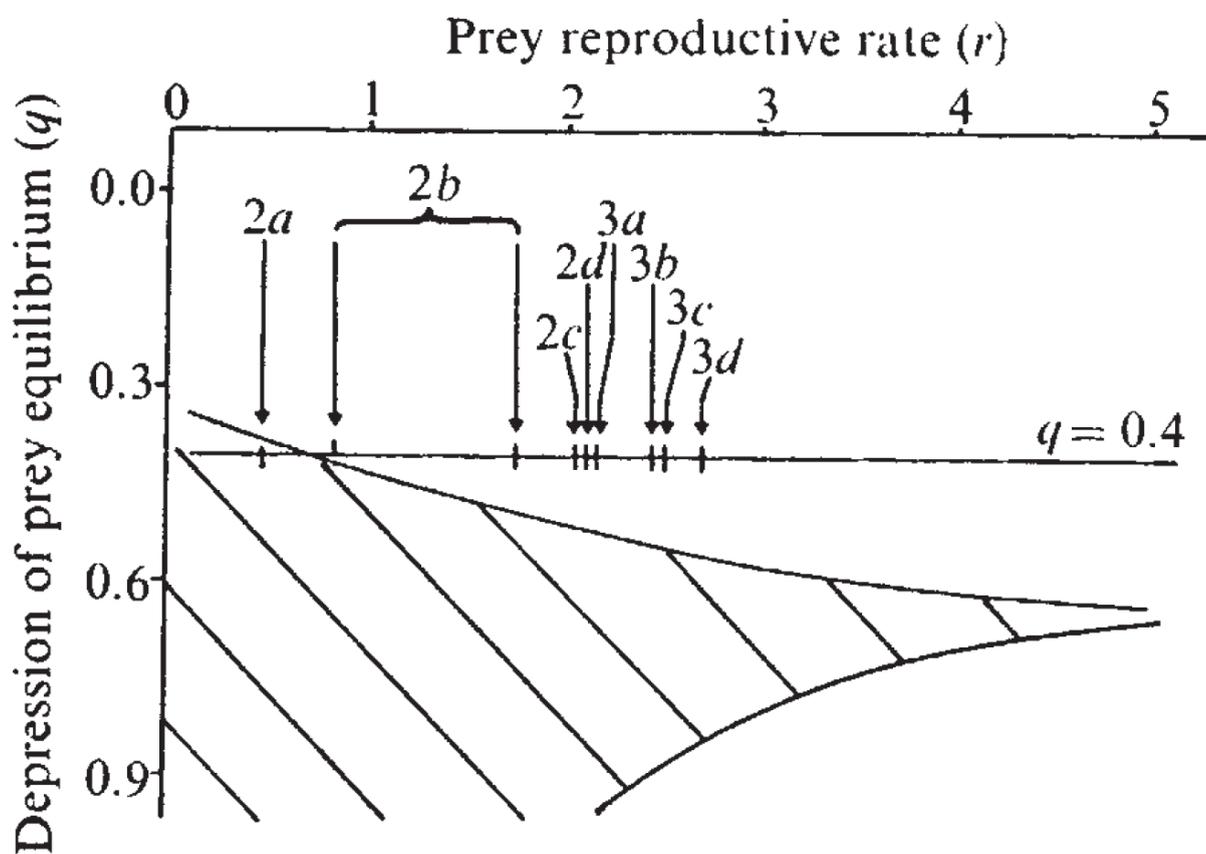


FIGURE 10 – Zones de stabilité du point fixe non trivial du modèle de Beddington *et al.* (1975). La quantité q vaut H^*/K et représente l'efficacité destructrice des parasitoïdes sur les hôtes ($q < 1$); le point fixe est asymptotiquement stable dans la zone hachurée. Les valeurs de r pointées sur la droite $q = 0.4$ correspondent aux simulations de la Figure 11.

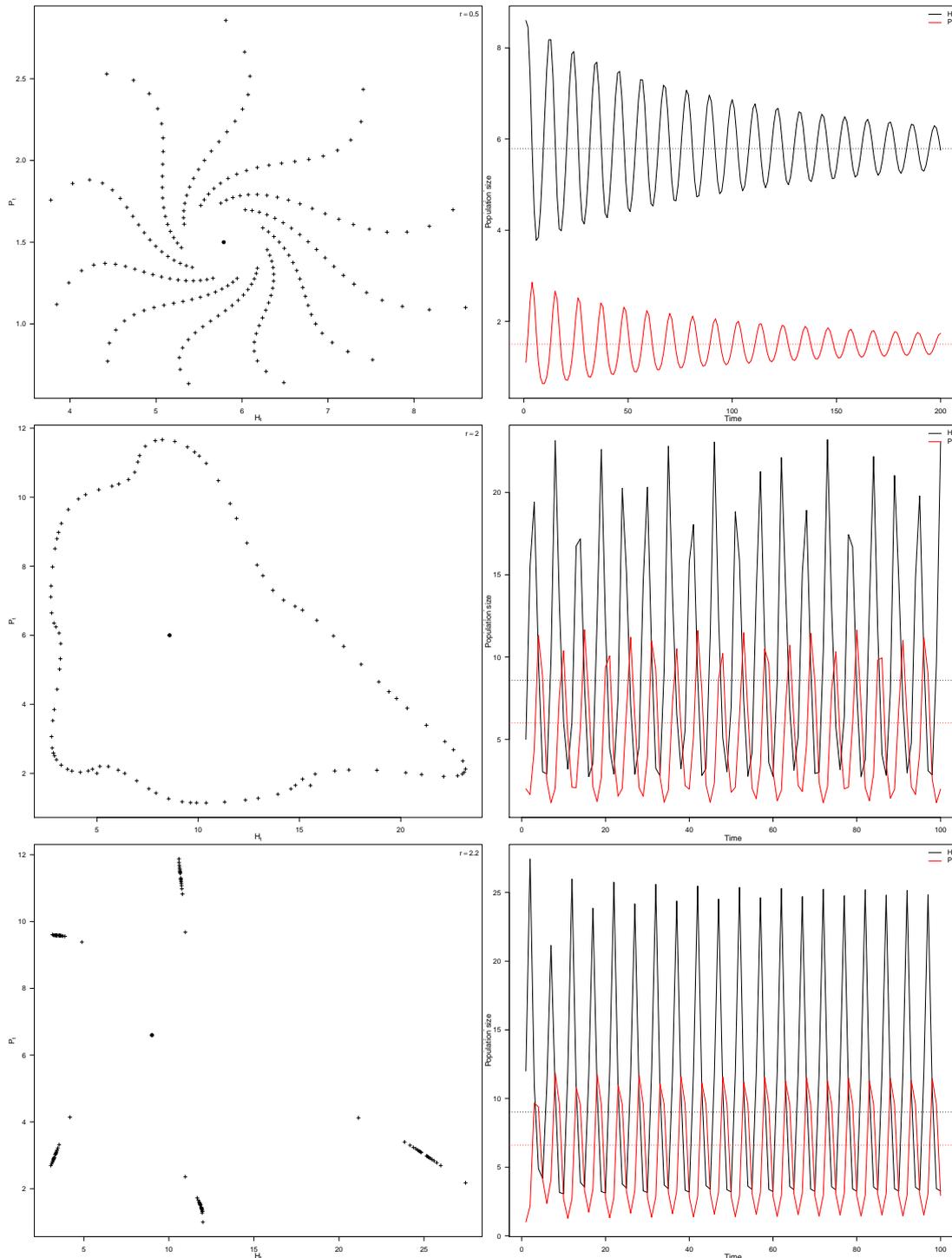


FIGURE 11 — Simulation du modèle de Beddington pour $q = 0.4$: colonne de gauche, portrait de phase (H_t, P_t) , colonne de droite, chronique H_t (en noir) et P_t (en rouge) en fonction du temps. Panel du haut ($r = 0.5$, $K = 14.47$, $H_0 = 8.6$ et $P_0 = 1.1$) : convergence vers le point fixe $(H^*, P^*) = (5.8, 1.5)$ qui est asymptotiquement stable ; notez que la trajectoire est orientée dans le sens des aiguilles d'une montre. Panel du milieu ($r = 2.0$, $K = 21.47$, $H_0 = 5.0$ et $P_0 = 2.0$) : le point fixe est $(H^*, P^*) = (8.6, 6.0)$; il y a un cycle limite asymptotiquement stable, dentelé aux bords ; si on diminue la valeur de r , les bords des cycles sont plus lisses. Panel du bas ($r = 2.2$, $K = 22.51$, $H_0 = 12.0$ et $P_0 = 1.0$) : le point fixe est $(H^*, P^*) = (9.01, 6.6)$; on a ici un cycle limite stable de période 5 ; si on augmente la valeur de r on obtient des cycles de périodes 10, 20, 40, etc.

4 Interaction plantes-herbivores

4.1 Hypothèses

On considère ici des herbivores se nourrissent de plantes dont ils consomment une partie de la biomasse. Malgré la prédation, les dégâts ou la consommation infligés par l'herbivore, communément appelés **herbivorie**, ne conduisent pas à la mort de la plante hôte. Par contre, les herbivores peuvent réduire la biomasse de la végétation qu'ils consomment, causant alors potentiellement d'autres changements qualitatifs chez la plante. Dans un premier essai pour modéliser les interactions plantes-herbivores, nous nous contenterons de changements quantitatifs, c'est-à-dire de changements de la biomasse de la population des plantes.

Considérons les hypothèses suivantes :

- Les herbivores ont des générations discrètes qui correspondent à la saisonnalité de la végétation ;
- La disponibilité de la végétation et la densité de population des herbivores sont les principaux facteurs qui déterminent la fécondité et la survie des herbivores ;
- L'abondance de la végétation dépend d'une part de l'ampleur de l'herbivorie à laquelle sont soumises les plantes à la saison précédente, d'autre part de la biomasse précédente de la végétation. On se place ici en *pre-breeding census*.

4.2 Formulation du modèle et questionnements

Considérons les deux variables suivantes :

v_n = la biomasse végétale à la génération n ;

h_n = le nombre d'herbivores à la génération n .

On peut écrire le modèle suivant :

$$\begin{cases} v_{n+1} = f v_n e^{-a h_n} \\ h_{n+1} = r h_n \left(\delta - \frac{h_n}{v_n} \right) \end{cases}$$

où les paramètres f, a, r, δ sont des constantes strictement positives.

Le paramètre f représente le taux d'accroissement de la population de plantes ; la croissance est supposée exponentielle en l'absence d'herbivores.

Les herbivores suivent un modèle de croissance logistique de paramètre $r\delta$ (taux de croissance intrinsèque) et de capacité limite δh_n , donc une capacité limite dépendante de la ressource (biomasse de plantes).

1. Trouver les points fixes (\bar{v}, \bar{h}) du système. Que se passe-t-il si $f = 1$? Quelles relations doivent vérifier les paramètres pour que le point fixe existe biologiquement ?
2. Montrer qu'en normalisant les équations, il est possible de réduire le nombre de paramètres. Pour cela, définir $V_n = v_n/\bar{v}$ et $H_n = h_n/\bar{h}$. Montrer alors que le système peut être ré-écrit sous la forme :

$$\begin{cases} V_{n+1} = V_n e^{k(1-H_n)} \\ H_{n+1} = bH_n \left(1 + \frac{1}{b} - \frac{H_n}{V_n}\right) \end{cases}$$

Donner les expressions de b, k en fonction de f, a, r, δ .

3. Montrer que le système précédent possède un point fixe $V^* = H^* = 1$.
4. Etudier la stabilité locale du point fixe $V^* = H^* = 1$.

4.3 Résolution du problème

4.3.1 Le point fixe

Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} v_{n+1} = f v_n e^{-a h_n} \\ h_{n+1} = r h_n \left(\delta - \frac{h_n}{v_n}\right) \end{cases}$$

D'après la seconde équation, il vient $v_n \neq 0$. On cherche à résoudre :

$$\begin{cases} \bar{v} = f \bar{v} e^{-a \bar{h}} \\ \bar{h} = r \bar{h} \left(\delta - \frac{\bar{h}}{\bar{v}}\right) \end{cases}$$

Sachant que $\bar{v} \neq 0$, la première équation donne :

$$\bar{v} = f \bar{v} e^{-a \bar{h}} \Leftrightarrow f e^{-a \bar{h}} = 1 \Leftrightarrow \bar{h} = \frac{\ln f}{a}$$

La seconde équation conduit à $\bar{h} = 0$ (ce qui n'est pas possible compte-tenu du résultat précédent) ou bien $1 = r \left(\delta - \frac{\bar{h}}{\bar{v}} \right)$. Ainsi :

$$r \left(\delta - \frac{\bar{h}}{\bar{v}} \right) = 1 \Leftrightarrow \delta - \frac{\bar{h}}{\bar{v}} = \frac{1}{r} \Leftrightarrow \frac{\bar{h}}{\bar{v}} = \delta - \frac{1}{r} = \frac{r\delta-1}{r}$$

$$\frac{\bar{v}}{\bar{h}} = \frac{r}{r\delta-1} \Leftrightarrow \bar{v} = \frac{r\bar{h}}{r\delta-1} = \frac{r \ln f}{a(r\delta-1)}$$

Le point fixe du système est donc $(\bar{v}, \bar{h}) = \left(\frac{r \ln f}{a(r\delta-1)}, \frac{\ln f}{a} \right)$.

D'un point de vue mathématique, l'existence de ce point fixe impose $f > 0$, ce qui est le cas, ainsi que $r\delta \neq 1$.

Si $f = 1$, le point fixe devient $(0, 0)$, ce qui est impossible.

D'un point de vue biologique, il faut rajouter les conditions $\ln f > 0$ (imposé par $\bar{h} > 0$) et $r\delta > 1$, c'est-à-dire $f > 1$ (croissance exponentielle des plantes en l'absence d'herbivores) et $r\delta > 1$ (croissance des herbivores même à faible biomasse de plantes).

4.3.2 Normalisation du système

On pose $V_n = v_n/\bar{v}$ et $H_n = h_n/\bar{h}$. On part de :

$$\begin{cases} v_{n+1} = f v_n e^{-a h_n} \\ h_{n+1} = r h_n \left(\delta - \frac{h_n}{v_n} \right) \end{cases}$$

La première équation conduit à :

$$v_{n+1} = f v_n e^{-a h_n} \Leftrightarrow \frac{v_{n+1}}{\bar{v}} = f \frac{v_n}{\bar{v}} e^{-a \bar{h} H_n} \Leftrightarrow V_{n+1} = f V_n e^{-a \bar{h} H_n}$$

En utilisant le fait que $f = e^{\ln f}$ et que $\bar{h} = \ln f / a$, il vient :

$$V_{n+1} = V_n e^{\ln f} e^{-\ln f H_n} = V_n e^{\ln f (1-H_n)}$$

d'où l'on déduit $k = \ln f$.

D'après la seconde équation,

$$\begin{aligned} H_{n+1} &= rH_n \left[\delta - \frac{\bar{h}H_n}{\bar{v}V_n} \right] \\ H_{n+1} &= r \left(\delta - \frac{1}{r} \right) H_n \left[\frac{r\delta}{r\delta-1} - \frac{H_n}{V_n} \right] \\ H_{n+1} &= (r\delta - 1) H_n \left[\frac{r\delta}{r\delta-1} - \frac{H_n}{V_n} \right] \\ H_{n+1} &= (r\delta - 1) H_n \left[1 + \frac{1}{r\delta-1} - \frac{H_n}{V_n} \right] \\ H_{n+1} &= bH_n \left[1 + \frac{1}{b} - \frac{H_n}{V_n} \right] \end{aligned}$$

avec $b = r\delta - 1$.

4.3.3 Le point fixe normalisé

Le nouveau système est donc :

$$\begin{cases} V_{n+1} = V_n e^{k(1-H_n)} \\ H_{n+1} = bH_n \left(1 + \frac{1}{b} - \frac{H_n}{V_n} \right) \end{cases}$$

Comme précédemment, le système impose $V_n \neq 0$.

Le point fixe est solution de :

$$\begin{cases} V^* = V^* e^{k(1-H^*)} \\ H^* = bH^* \left(1 + \frac{1}{b} - \frac{H^*}{V^*} \right) \end{cases}$$

La première équation conduit à $e^{k(1-H^*)} = 1 \Leftrightarrow H^* = 1$.

De la seconde équation, on tire $1 = b \left(1 + \frac{1}{b} - \frac{H^*}{V^*} \right) \Leftrightarrow 1 - \frac{H^*}{V^*} = 0 \Leftrightarrow V^* = H^*$.

On a donc bien un point fixe $(H^*, V^*) = (1, 1)$ pour le système normalisé.

4.3.4 Stabilité du point fixe normalisé

La matrice jacobienne du système normalisé s'écrit :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} e^{k(1-H)} & -kV e^{k(1-H)} \\ b\frac{H^2}{V^2} & b + 1 - 2b\frac{H}{V} \end{pmatrix}$$

Au point fixe, on obtient :

$$\mathbf{A}_{(1,1)} = \begin{pmatrix} 1 & -k \\ b & 1 - b \end{pmatrix}$$

On en déduit $\text{tr}\mathbf{A}_{(1,1)} = 2 - b$ et $\det\mathbf{A}_{(1,1)} = 1 - b + bk$.

La condition de stabilité du point fixe est donc $|2 - b| < 2 - b + bk < 2$.

On a d'abord $2 - b + bk < 2 \Leftrightarrow b(k - 1) < 0 \Leftrightarrow k - 1 < 0 \Leftrightarrow k < 1$. Cette condition est équivalente à $f < e$ si on revient aux paramètres initiaux ($k = \ln f$).

On a ensuite $|2 - b| < 2 - b + bk \Leftrightarrow -2 + b - bk < 2 - b < 2 - b + bk$.

$2 - b < 2 - b + bk \Leftrightarrow bk > 0$ ce qui est toujours vérifié.

$-2 + b - bk < 2 - b \Leftrightarrow b(2 - k) < 4 \Leftrightarrow b < \frac{4}{2-k}$ (on rappelle que $k < 1$ donc $2 - k > 0$).

Finalement, le point fixe $(H^*, V^*) = (1, 1)$ est asymptotiquement stable si et seulement si $k < 1$ et $b < \frac{4}{2-k}$.

On peut représenter la zone de stabilité asymptotique dans le plan des deux paramètres (k, b) (Figure 12).

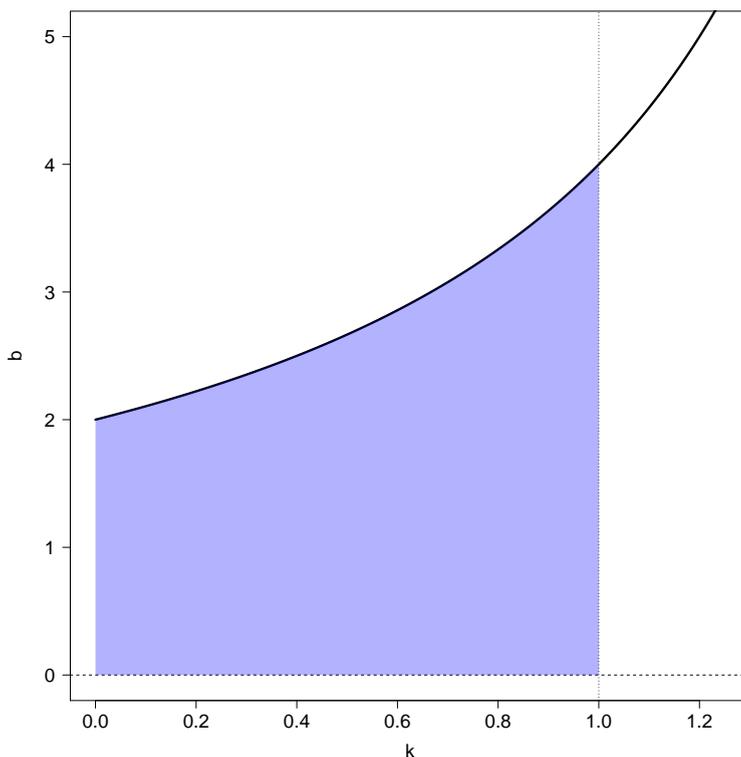


FIGURE 12 – Zone de stabilité asymptotique pour le point fixe (bleu) dans le plan (k, b) : $k < 1$ et $b < \frac{4}{2-k}$. La courbe en trait plein épais a pour équation $b = \frac{4}{2-k}$.

La Figure 13 montre un exemple de simulation du modèle plantes-herbivores avec convergence vers le point fixe.

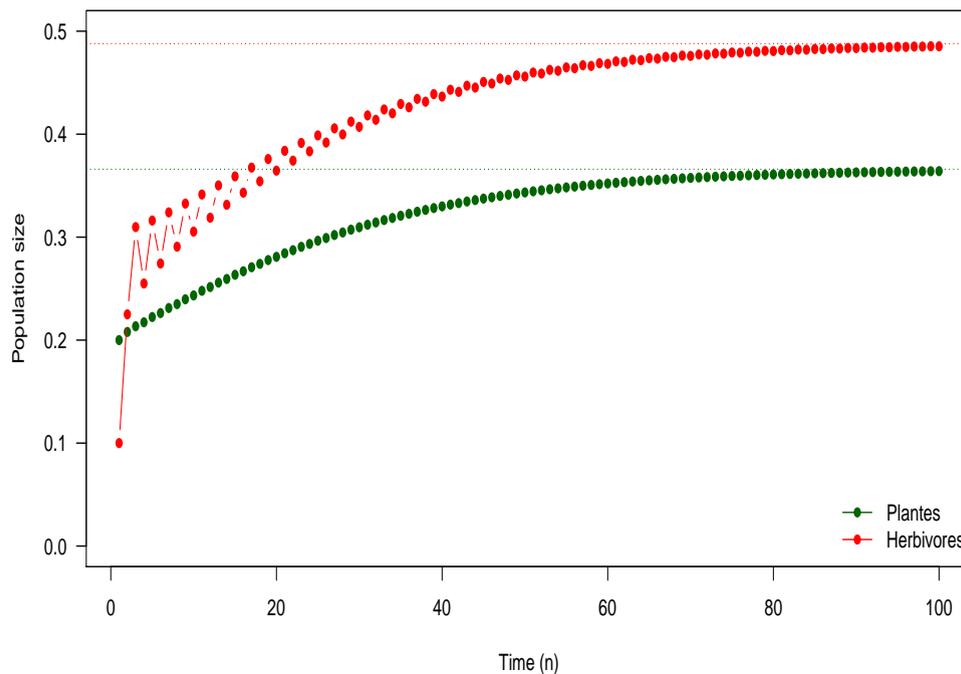


FIGURE 13 – Simulation du modèle plantes-herbivores dans sa formulation originale avec $a = 0.1$, $f = 1.05$, $r = 1.5$ et $\delta = 2$. Il y a bien convergence vers le point fixe.

5 La loi de Hardy-Weinberg

5.1 Énoncé

Dans les problèmes de génétique, on adopte couramment les notations suivantes pour les fréquences des allèles A et a à la $n^{\text{ième}}$ génération :

$$p = \text{fréquence de l'allèle } A = \frac{\text{nombre total d'allèles } A}{2N}$$

$$q = \text{fréquence de l'allèle } a = \frac{\text{nombre total d'allèles } a}{2N}$$

où N est la taille de la population avec $p + q = 1$.

On fait les hypothèses suivantes :

- Les croisements se font aléatoirement (on parle de **panmixie**) ;

- Il n'y a pas de variation du nombre de descendants des parents des différents génotypes ;
- Les descendants ont des fitness identiques (même probabilité de survie) ;
- Il n'y a jamais de mutations.

On définit ensuite les fréquences des génotypes AA , aA et aa dans une population donnée :

u = fréquence du génotype AA ,

v = fréquence du génotype aA ,

w = fréquence du génotype aa .

Alors $u + v + w = 1$. Et puisque aA est équivalent à Aa , il est clair que :

$$\begin{cases} p = u + \frac{1}{2}v \\ q = \frac{1}{2}v + w \end{cases}$$

L'étape suivante consiste à calculer la probabilité que les parents de génotypes particuliers se croisent. Si les croisements sont aléatoires, la probabilité de croisement dépend seulement de la probabilité de rencontre. Celle-ci dépend à son tour du produit des fréquences des deux parents. La table des croisements suivante, **à compléter**, résume ces probabilités.

		Pères			
		Génotypes	AA	Aa	aa
		Fréquence	u	v	w
Mères	AA	u	u^2	uv	uw
	Aa	v	...	v^2	...
	aa	w

En se basant sur les probabilités de croisement, on peut déterminer la probabilité qu'un croisement donné résulte en un descendant de génotype donné. Pour cela, il faut prendre en compte les quatre combinaisons possibles d'allèles qui dérivent d'une paire de parents donnée. La Figure 14 montre ce qu'il se passe dans le cas de deux parents hétérozygotes

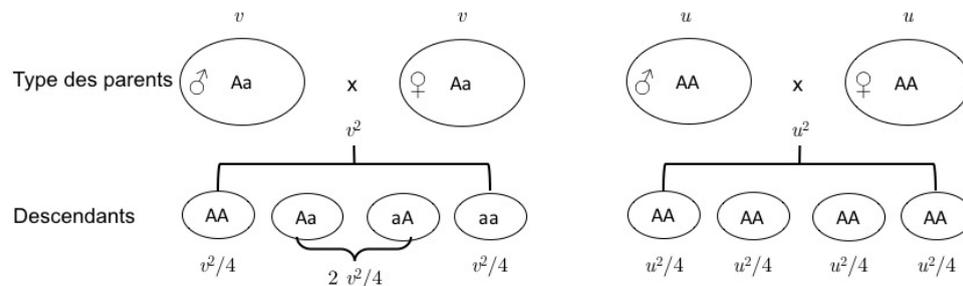


FIGURE 14 – Croisements possibles entre génotypes.

ou dans le cas de deux parents homozygotes.

La table des descendants peut alors être construite et permet de résumer toute l'information.

		Fréquence des génotypes des descendants		
Type des parents	Fréquence	AA	aA	aa
$AA \times AA$	u^2	u^2
$AA \times Aa$	$2uv$	uv	uv	...
$AA \times aa$...	0
$Aa \times Aa$	v^2	$v^2/4$	$v^2/2$	$v^2/4$
$Aa \times aa$...	0
$aa \times aa$...	0
TOTAL		$u^2 + uv + v^2/4$

1. Compléter la table des croisements ;
2. Tracer un diagramme similaire à celui de la Figure 14 pour des croisements de parents de type $AA \times aa$ et $Aa \times AA$;
3. Compléter la table des descendants ;
4. Écrire le système d'équations qui régit les fréquences cumulatives des génotypes AA , Aa et aa chez les descendants (variables u_{n+1} , v_{n+1} et w_{n+1}) ;

5. Montrer que $u_{n+1} + v_{n+1} + w_{n+1} = 1$, c'est-à-dire que $\forall n$, u, v, w ont une somme égale à 1 ;
6. Supposons que (u^*, v^*, w^*) est le point fixe du système d'équations ci-dessus. En utilisant l'information obtenue à la question précédente, montrer que $u^* = v^{*2}/4w^*$.
7. Puisque w_{n+1} est relié à u_{n+1} et v_{n+1} (ainsi que w_n à u_n et v_n), on peut éliminer une variable des trois équations du système ci-dessus. Ré-écrire ces équations avec les seules variables u_n et v_n ; en déduire que :

$$\begin{cases} u_{n+1} = \left(u_n + \frac{1}{2}v_n\right)^2 \\ v_{n+1} = \left(u_n + \frac{1}{2}v_n\right)(2 - 2u_n - v_n) \end{cases}$$

8. Montrer maintenant que $u_{n+1} + \frac{1}{2}v_{n+1} = u_n + \frac{1}{2}v_n$;
9. Montrer que le résultat précédent implique que p et q ne changent pas d'une génération à l'autre, c'est-à-dire que $p_{n+1} = p_n$ et $q_{n+1} = q_n$.

Remarque : On pourra utiliser le fait que $p + q = 1 \Leftrightarrow (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

5.2 Solution

1. La table des croisements

		Pères			
		Génotypes	AA	Aa	aa
Mères	Génotypes	Fréquence	u	v	w
	AA	u	u^2	uv	uw
	Aa	v	uv	v^2	vw
	aa	w	uw	vw	w^2

2. La Figure 15 montre les croisements de parents de type $AA \times aa$ et $Aa \times AA$.
3. La table des descendants

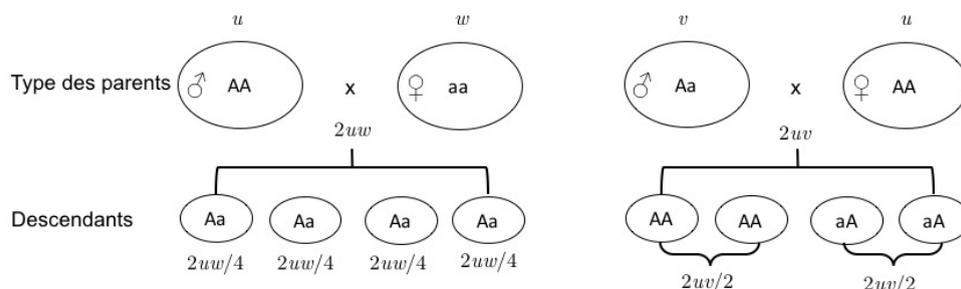


FIGURE 15 – Autres croisements possibles entre génotypes.

Type des parents	Fréquence	Fréquence des génotypes des descendants		
		AA	aA	aa
$AA \times AA$	u^2	u^2	0	0
$AA \times Aa$	$2uv$	uv	uv	0
$AA \times aa$	$2uw$	0	$2uw$	0
$Aa \times Aa$	v^2	$v^2/4$	$v^2/2$	$v^2/4$
$Aa \times aa$	$2vw$	0	vw	vw
$aa \times aa$	w^2	0	0	w^2
	TOTAL	$u^2 + uv + v^2/4$	$uv + 2uw + vw + \frac{v^2}{2}$	$\frac{v^2}{4} + vw + w^2$

Remarque : $uv + 2uw + vw + \frac{v^2}{2} = u(v + 2w) + \frac{v}{2}(v + 2w) = (u + \frac{v}{2})(v + 2w)$

4. D'après la table précédente :

- $u_{n+1} = u_n^2 + u_n v_n + \frac{v_n^2}{4} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)^2$
- $v_{n+1} = u_n v_n + 2u_n w_n + v_n w_n + \frac{v_n^2}{2}$
 $v_{n+1} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)(v_n + 2w_n)$
 $v_{n+1} = 2\left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(\frac{v_n}{2} + w_n\right)$
- $w_{n+1} = \frac{v_n^2}{4} + v_n w_n + w_n^2 = \left(\frac{v_n}{2} + w_n\right)^2$

5. D'après ce qui précède :

$$u_{n+1} + v_{n+1} + w_{n+1} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)^2 + 2\left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(\frac{v_n}{2} + w_n\right) + \left(\frac{v_n}{2} + w_n\right)^2$$

$$u_{n+1} + v_{n+1} + w_{n+1} = p_n^2 + 2p_nq_n + q_n^2 \text{ (par définition de } p, q)$$

$$u_{n+1} + v_{n+1} + w_{n+1} = (p_n + q_n)^2 = 1$$

Remarque : On rappelle que $p_n = u_n + \frac{v_n}{2}$ et $q_n = \frac{v_n}{2} + w_n$, ce qui conduit aux relations

$$u_{n+1} = p_n^2, v_{n+1} = 2p_nq_n \text{ et } w_{n+1} = q_n^2.$$

6. D'après ce qui précède, on a $u^* + v^* + w^* = 1$. D'après l'écriture du système, et en particulier de la première équation, il vient :

$$u^* = u^{*2} + u^*v^* + \frac{v^{*2}}{4}$$

$$\Leftrightarrow 1 = u^* + v^* + \frac{v^{*2}}{4u^*}$$

$$\Leftrightarrow 1 = 1 - w^* + \frac{v^{*2}}{4u^*}$$

$$\Leftrightarrow w^* = \frac{v^{*2}}{4u^*}$$

$$\Leftrightarrow u^* = \frac{v^{*2}}{4w^*}$$

7. On a déjà établi que

$$u_{n+1} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)^2$$

D'après la seconde équation du système :

$$v_{n+1} = 2\left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(\frac{v_n}{2} + w_n\right)$$

$$v_{n+1} = 2\left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(\frac{v_n}{2} + 1 - u_n - v_n\right)$$

$$v_{n+1} = 2\left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(1 - u_n - \frac{v_n}{2}\right)$$

$$v_{n+1} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)(2 - 2u_n - v_n)$$

8. D'après ce qui précède :

$$u_{n+1} + \frac{v_{n+1}}{2} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)^2 + \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(1 - u_n - \frac{v_n}{2}\right)$$

$$u_{n+1} + \frac{v_{n+1}}{2} = \left(u_n + \frac{v_n}{2}\right)\left(u_n + \frac{v_n}{2} + 1 - u_n - \frac{v_n}{2}\right)$$

$$u_{n+1} + \frac{v_{n+1}}{2} = u_n + \frac{v_n}{2}$$

9. Par définition, $p = u + \frac{v}{2}$, donc $p_n = u_n + \frac{v_n}{2}$. D'après ce qui précède, il vient immédiatement $p_{n+1} = p_n$. Par ailleurs, $p + q = p_n + q_n = p_{n+1} + q_{n+1} = 1$. Donc, si $p_{n+1} = p_n$, il vient nécessairement $q_{n+1} = q_n$.