Université de Nice
Département de Mathématiques

SV1, année 2008-2009
Mathématiques pour la Biologie (semestre2)

Cours 6 : Etude des équilibres d'un système différentiel

L'étude qualitative d'un système différentiel (isoclines, équilibres, flèches) ne permet pas toujours à elle seule de déduire le comportement de toutes les trajectoires du système. Parfois il est nécessaire de compléter l'étude. On peut le faire par exemple en recherchant une loi de conservation comme nous l'avons vu pour le système de Lotka-Volterra, ou bien encore en étudiant plus précisément le comportement du système au voisinage de chaque équilibre. C'est ce que nous allons apprendre à faire dans cette leçon.

1 Regarder un système différentiel à la loupe :

Supposons que (x^*, y^*) soit un équilibre du système différentiel

$$\left\{ \begin{array}{lcl} x' & = & f(x,y) \\ y' & = & g(x,y) \end{array} \right. \tag{1}$$

c'est-à-dire un zéro commun de f et g. Soit $\varepsilon > 0$ un très petit paramètre. Effectuer le changement de variables $X := \frac{x-x^*}{\varepsilon}$, $Y := \frac{y-y^*}{\varepsilon}$ revient à *regarder à la loupe* au voisinage de l'équilibre (x^*, y^*). En effet, lorsque $x - x^*$ et $y - y^*$ sont très petits, de l'ordre de ε, X et Y sont alors des grandeurs appréciables et donc les dessins obtenus dans le plan (X, Y) correspondent à l'image de points (x, y) très proches de l'équilibre. Après calculs, on constate que le sytème obtenu sous la loupe peut s'écrire sous la forme

$$\left\{ \begin{array}{lcl} X' & = & aX + bY + o_1(\varepsilon) \\ Y' & = & cX + dY + o_2(\varepsilon) \end{array} \right. \tag{2}$$

où $o_1(\varepsilon)$ et $o_2(\varepsilon)$ sont des expressions qui contiennent ε en facteur et qui donc tendent vers 0 avec ε. Si l'on néglige ces deux termes, le système différentiel devient linéaire (cela signifie que quand on regarde à la loupe un système différentiel au voisinage d'un de ses équilibre, on voit un système différentiel pratiquement linéaire), c'est-à-dire qu'il peut s'écrire sous la forme

$$\begin{pmatrix} X' \\ Y' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix}$$

La matrice $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ s'appelle la *matrice jacobienne* du système initial, le nombre $tr(A) := a + d$ s'appelle la *trace* de la matrice et le nombre $det(A) := ad - bc$ son *déterminant*. On peut en fait calculer facilement cette matrice A à partir des dérivées partielles de f et g calculées au point d'équilibre (x^*, y^*). En effet on a

$$A = A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix}$$

Exemple : A titre d'exemple, prenons le système de Lotka-Volterra étudié lors du premier cours :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} x' & = & 0,8x(t) - 0,4x(t)y(t) \\ y' & = & -0,6y(t) + 0,2x(t)y(t) \end{array} \right. \tag{3}$$

qui a pour équilibre le point $(x^* = 3 \ ; y^* = 2)$. Sous la loupe $X := \frac{x-3}{\varepsilon}$, $Y := \frac{y-2}{\varepsilon}$, le système est presque linéaire et vaut (après calculs) :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} X' & = & -1,2Y - 0,4\varepsilon XY \\ Y' & = & 0,4X + 0,2\varepsilon XY \end{array} \right. \tag{4}$$

et on a donc dans ce cas $A = \begin{pmatrix} 0 & -1,2 \\ 0,4 & 0 \end{pmatrix}$. Cette matrice a une trace nulle et un déterminant égal à $0,48$. Mais on peut aussi calculer directement la matrice jacobienne A à partir des dérivées partielles de $f(x, y) = 0,8x - 0,4xy$ et de $g(x, y) = -0,6y + 0,2xy$,

$$A(x, y) = \begin{pmatrix} 0,8 - 0,4y & -0,4x \\ 0,2y & -0,6 + 0,2x \end{pmatrix}$$

qui, évaluée au point d'équilibre $(x^* = 3 \ ; y^* = 2)$ donne bien A.

2 Nature des équilibres : noeud, col, foyer, centre

Les équilibres d'une dynamique sont le plus souvent de l'un des modèles représentés sur la figure ci dessous. Il est facile de savoir dans quelle cas de figure on se trouve à partir de la seule connaissance de A et plus précisément de celle des deux quantités $tr(A)$ et $det(A)$ comme indiqué sur cette figure. Il y a principalement 4 types d'équilibres (et quelques équilibres dégénérés sans grand intérêt), les noeuds, les cols, les foyers et les centres. Les noeuds et les foyers se divisent eux-même en deux catégories selon qu'ils sont stables ou instables. Le type de l'équilibre s'appelle sa *nature*. La connaissance de la nature des équilibres d'une dynamique apporte souvent des renseignement précieux sur le comportement des trajectoires de cette dynamique.

1. Si l'équilibre est un *centre* ($tr(A) = 0$ et $det(A) > 0$), ce qui est le cas pour le système de Lotka-Volterra, les deux populations oscillent de façon périodique autour de l'équilibre.
2. Si l'équilibre est un *foyer* ($tr(A) \neq 0$ et $det(A) > \frac{tr(A)^2}{4}$), les deux populations oscillent encore mais en se rapprochant ou en s'éloignant de l'équilibre selon qu'il s'agisse d'un *foyer stable* (ou *attractif*) ($tr(A) < 0$) ou d'un *foyer instable* (ou *répulsif*) ($tr(A) > 0$).
3. Si l'équilibre est un *noeud* ($0 < det(A) < \frac{tr(A)^2}{4}$), les deux populations tendent, sans osciller cette fois, vers l'équilibre (cas *stable* ou *attractif*, $tr(A) < 0$) ou bien s'en écartent également sans oscillation (cas *instable* ou *répulsif*, $tr(A) > 0$).
4. Enfin, si l'équilibre est un *col* ($det(A) < 0$), les solutions semblent se rapprocher de l'équilibre mais elles l'évitent et finalement s'en éloignent. Dans le cas d'un col, il y a 4 trajectoires particulières appelées *séparatrices du col* qu'il est souvent très utile (mais pas toujours facile) de tracer pour mener à bien l'étude qualitative.

On a vu déjà des exemples de systèmes différentiels modélisant deux espèces en compétition du type

$$\left\{\begin{array}{lcl} x' &=& (\alpha_1 - \beta_1 x - \gamma_1 y)x \\ y' &=& (\alpha_2 - \beta_2 x - \gamma_2 y)y \end{array}\right. \tag{5}$$

où les constantes α_1, α_2, β_1, β_2, γ_1, et γ_2 sont supposées positives. Une étude qualitative de ces systèmes montre qu'il y a, en plus des deux axes de coordonnées, deux isoclines, horizontale et verticale respectivement, qui sont des droites D_1 et D_2. La disposition respective de ces deux droites conduit à quatre cas de figure. Dans le premier quadrant, il y a trois équilibres situés sur les axes de coordonnées :

$$\mathcal{O} = (0,0) \ \ , \ \ \mathcal{A} = (\frac{\alpha}{\beta}, 0) \ \ , \ \ \mathcal{B} = (0, \frac{\alpha}{\beta})$$

et dans certains cas de figure un quatrième équilibre $\mathcal{C}$ situé à l'intersection des deux droites D_1 et D_2. Sur les quatres dessins ci dessous, on observe selon les valeurs des constantes α_1, α_2, β_1, β_2, γ_1, et γ_2, soit l'extinction de l'une ou de l'autre des deux espèces, soit leur cohabitation en un équilibre qui est un noeud stable, soit enfin, lorsque cet équilibre est un col, l'extinction de l'espèce qui au départ possède le plus grand effectif (sauf dans les cas extrêmement improbables où les effectifs des deux espèces seraient exactement les mêmes au départ). Les quatres dessins correspondent respectivement aux choix suivant des constantes :

$$\left\{\begin{array}{lcl} x' &=& (1 - x/2 - y/3)x \\ y' &=& (1 - x - y/2)y \end{array}\right. \tag{6}$$

$$\left\{\begin{array}{lcl} x' &=& (1 - x/2 - y)x \\ y' &=& (1 - x/3 - y/2)y \end{array}\right. \tag{7}$$

$$\left\{\begin{array}{lcl} x' &=& (2 - x - 2y/3)x \\ y' &=& (2 - 2x/3 - y)y \end{array}\right. \tag{8}$$

$$\left\{\begin{array}{lcl} x' &=& (1 - x - 2y)x \\ y' &=& (1 - 2x - y)y \end{array}\right. \tag{9}$$

A titre d'exemple, vérifions que dans le cas où la seconde espèce $y(t)$ disparaît (système 6), l'équilibre $\mathcal{B} = (0, 2)$ (qui correspond à la capacité biotique de la deuxième espèce en l'absence de la première) est un col alors que l'équilibre $\mathcal{A} = (2, 0)$ est un noeud stable. Pour cela, on calcule la matrice A pour le point $\mathcal{B}$, puis sa trace et son déterminant. On trouve $tr(A) = -\frac{2}{3}$ et $det(A) = -\frac{1}{3}$, ce qui assure qu'il s'agit bien d'un col. Au contraire, pour le point $\mathcal{A}$, on trouve $tr(A) = -2$ et $det(A) = 1$, ce qui assure qu'il s'agit bien d'un noeud stable. Il en résulte que, quelque soient les effectifs initiaux des deux espèces (supposés strictement positifs), ils évolueront en s'éloignant finalement de l'équilibre $\mathcal{B}$ et en se rapprochant de

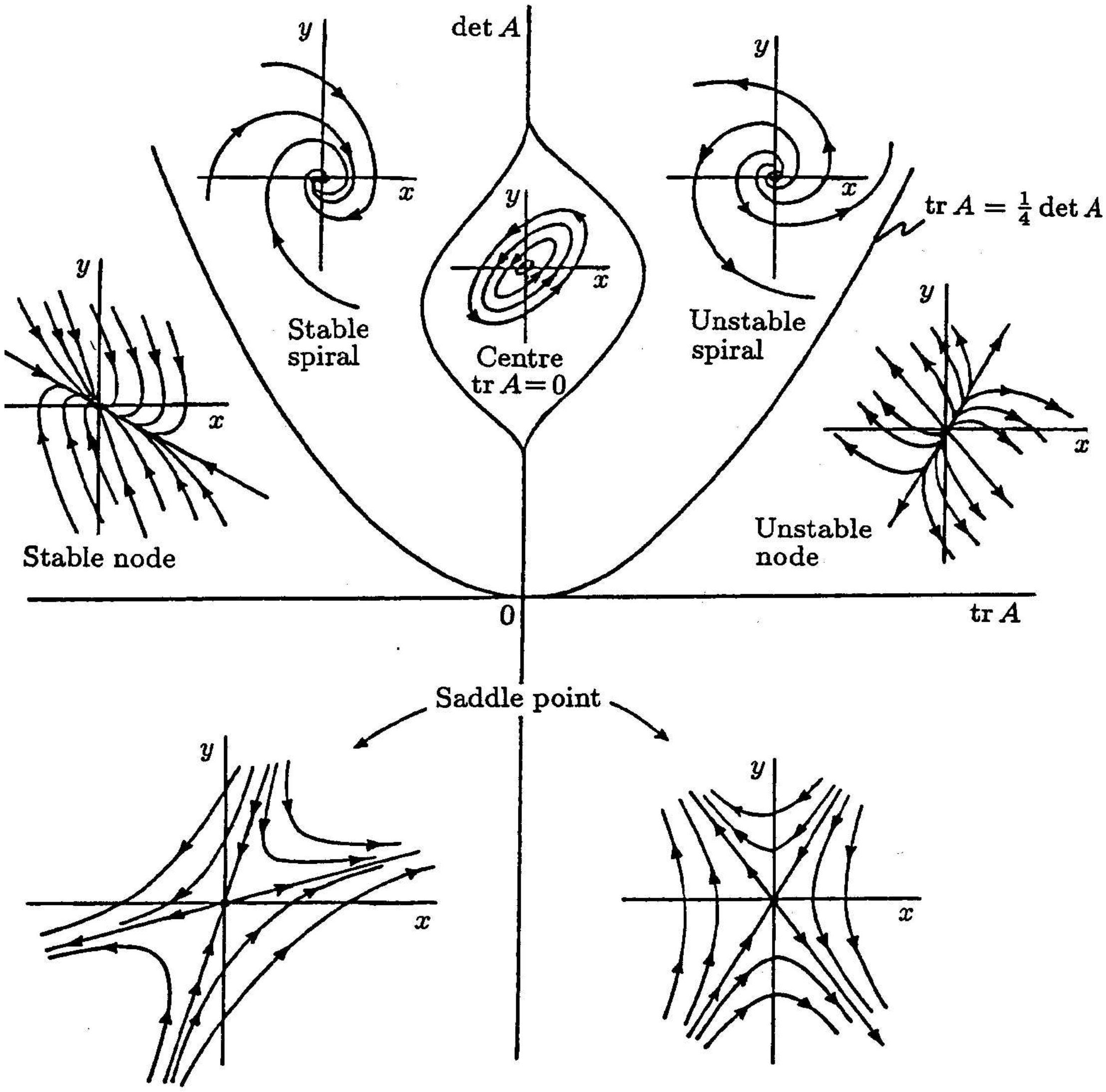

FIG. 1 – Cette figure est tirée du livre *Mathematical Biology* de J.D. Murray (Springer-Verlag éditeur), p 700. Elle représente, en fonction des deux quantités $tr(A)$ et $det(A)$ les différents types d'équilibres, centre, foyer (spiral), noeud (node) et col (ou point selle (saddle point)).

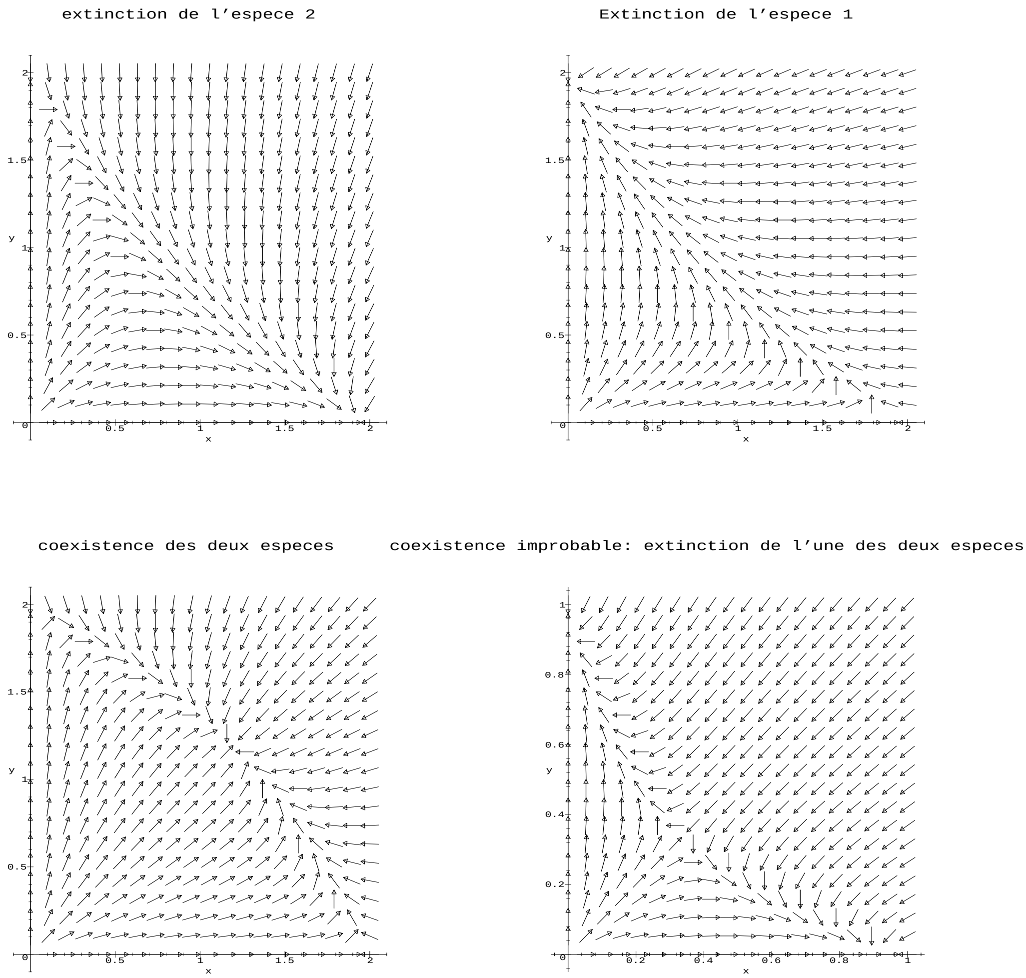

FIG. 2 – Evolution des deux populations en compétition selon les valeurs des constantes α_1,α_2,β_1,β_2,γ_1, et γ_2 (systèmes (6), (7), (8) et (9) respectivement)

l'équilibre $\mathcal{A}$, équilibre qui correspond à la disparition de la population $y(t)$ et une stabilisation de la population restante $x(t)$ à sa capacité biotique.

Vérifions également que dans le cas où la coexistence est possible (système 8), l'équilibre $\mathcal{C} = (\frac{5}{6}, \frac{5}{6})$ est bien un noeud stable. Pour cela, on calcule la matrice A, puis sa trace et son déterminant. On trouve ici $tr(A) = -\frac{12}{5}$ et $det(A) = \frac{52}{25}$, ce qui assure qu'il s'agit bien d'un noeud attractif. Il en résulte que, quelque soient les effectifs initiaux des deux espèces (supposés strictement positifs), ils évolueront en se rapprochant, quand t augmente, de cet équilibre $\mathcal{C}$.