Cours III : Étude qualitative d'une équation différentielle

Dans les deux premiers cours nous avons étudié des équations différentielles assez spéciales, en particulier on avait souvent une formule explicite pour les solutions. Si

$$y'(t) = f(t, y)$$

est une équation différentielle arbitraire et $y(t)$ une solution pour une condition initiale y_0 donnée, nous avons nettement moins d'informations : on peut calculer

$$y'(0) = f(0, y_0)$$

pour savoir si *à court terme* la solution sera croissante ou décroissante.

0.1 Exemple. Considérons l'équation différentielle $y' = y(1 - \frac{y}{100}) - 10$.

— Soit $y(t)$ la solution pour la condition initiale $y_0 = 50$. Alors on a

$$y'(0) = 50 \cdot (1 - \frac{50}{100}) - 10 = 15,$$

donc $y(t)$ est croissante pour t proche de 0.

— Soit $y(t)$ la solution pour la condition initiale $y_0 = 100$. Alors on a

$$y'(0) = 100 \cdot (1 - \frac{100}{100}) - 10 = -10,$$

donc $y(t)$ est décroissante pour t proche de 0.

Le comportement *à long terme* ne se réduit pas à un simple calcul, mais nécessite une étude plus détaillée. Nous allons introduire ces outils dans la section suivante, puis revenir à l'exemple dans la section 2.1.

1 Étude qualitative

L'étude qualitative est un outil pour étudier des équations différentielles dont on ne dispose pas de solution explicite. Nous allons restreindre l'étude qualitative à des équations différentielles de la forme

$$y' = f(y), \tag{1}$$

c'est-à-dire on se concentre sur le cas où la fonction f ne dépend pas de la variable t, mais uniquement de la variable y. Le modèle de Malthus et le modèle logistique sont de ce type, par contre le modèle de Malthus avec latence $y' = r(1 - e^{-at})y$ ne satisfait pas cette condition : en effet $f(t, y) = r(1 - e^{-at})y$ dépend de t.

1.1 Définition. *Un* équilibre *ou* état stationnaire *d'une équation différentielle* (1) *est un nombre c telle que la fonction constante $y(t) \equiv c$ est une solution de* (1).

Autrement dit si la condition initiale y_0 est un équilibre, alors $y(t) \equiv y_0$ est une *solution constante* de l'équation différentielle. Puisque la dérivée d'une fonction constante est zéro, il est assez simple de déterminer les équilibres :

1.2 Proposition. *Un nombre c est un équilibre de l'équation différentielle* (1) *si et seulement si on a*

$$f(c) = 0.$$

On doit donc résoudre *l'équation classique* $f(y) = 0$ pour connaître les équilibres. C'est nettement moins difficile que résoudre une *équation différentielle* :

1.3 Exemple. Considérons l'équation de Malthus $y' = ry$, donc $f(y) = ry$. Soit $r \neq 0$. Alors l'unique solution de l'équation

$$ry = 0$$

est $y = 0$. Donc 0 est l'unique équilibre du modèle de Malthus.

1.4 Exemple. Considérons l'équation logistique $y' = ry(1 - \frac{y}{K})$, donc

$$f(y) = ry(1 - \frac{y}{K}) = ry - \frac{ry^2}{K}.$$

Soit $r > 0$ et $K > 0$. Alors les solutions de l'équation

$$ry - \frac{ry^2}{K} = 0$$

sont $y = 0$ et $y = K$. Donc 0 et la capacité biotique K sont les équilibres du modèle logistique.

On peut distinguer deux types d'équilibres :

1.5 Définition. *Soit c un équilibre de l'équation différentielle* (1). *On dit que c est*
- *un* équilibre stable (ou attractif) *si* $f'(c) < 0$.
- *un* équilibre instable (ou répulsif) *si* $f'(c) > 0$.

La terminologie est justifiée par la propriété suivante : soit y_0 une condition initiale proche d'un équilibre stable c. Alors la solution $y(t)$ pour la condition initiale y_0 va s'approcher de c. On aura

$$\lim_{t\to\infty} y(t) = c.$$

Vice versa si y_0 est une condition initiale proche d'un équilibre instable c, la solution $y(t)$ va s'éloigner de c. Regardons deux exemples pour confirmer cette intuition :

1.6 Exemple. Considérons l'équation de Malthus $y' = ry$, donc $f(y) = ry$. La dérivée de f est

$$f'(y) = r.$$

On sait que 0 est un équilibre.

1er cas : $r < 0$. Alors $f'(0) = r < 0$, l'équilibre est donc stable. Soit $y_0 > 0$ une condition initiale, alors la solution est $y(t) = y_0 e^{rt}$. Puisque $r < 0$ on a $\lim_{t\to\infty} e^{rt} = 0$. On obtient

$$\lim_{t\to\infty} y(t) = \lim_{t\to\infty} y_0 e^{rt} = 0,$$

la solution s'approche de l'équilibre stable 0.

2nd cas : $r > 0$. Alors $f'(0) = r > 0$, l'équilibre est donc instable. Soit $y_0 > 0$ une condition initiale, alors la solution est encore $y(t) = y_0 e^{rt}$. Puisque $r > 0$ on a $\lim_{t\to\infty} e^{rt} = \infty$. Donc la solution s'éloigne de l'équilibre instable 0.

1.7 Exemple. Considérons l'équation logistique $y' = ry(1 - \frac{y}{K})$, donc

$$f(y) = ry(1 - \frac{y}{K}) = ry - \frac{ry^2}{K}.$$

La dérivée de f est

$$f'(y) = r - \frac{2ry}{K}.$$

On sait que 0 et K sont les équilibres. On a

$$f'(0) = r - \frac{2r \cdot 0}{K} = r > 0,$$ [1]

donc 0 est un équilibre instable. On a

$$f'(K) = r - \frac{2rK}{K} = r - 2r = -r < 0,$$

donc K est un équilibre stable. On peut résumer ces informations dans le croquis suivant :

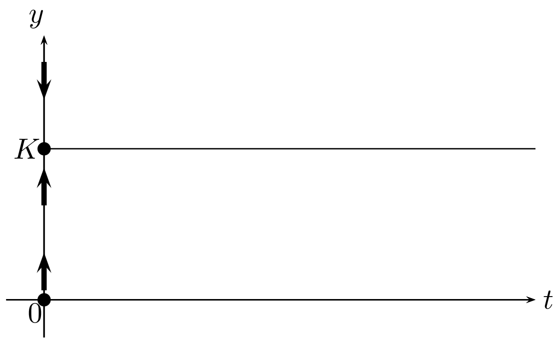


FIGURE A – Équilibres du modèle logistique : les flèches s'éloignent de 0 car il est instable, ils pointent vers K car il est stable.

Considérons maintenant une solution $y(t)$ de l'équation logistique avec condition initiale y_0. Supposons que y_0 est différente des équilibres 0 et K. Qu'est-ce qu'on peut dire sur la solution $y(t)$? Elle va «suivre les flèches» !

— Si $y_0 > K$, la fonction $y(t)$ va décroître pour s'approcher de l'équilibre stable K.
— Si $y_0 < K$, la fonction $y(t)$ va augmenter : elle s'éloigne de l'équilibre instable 0 et s'approche de l'équilibre stable K.

Nous pouvons donc compléter la figure A comme suit :

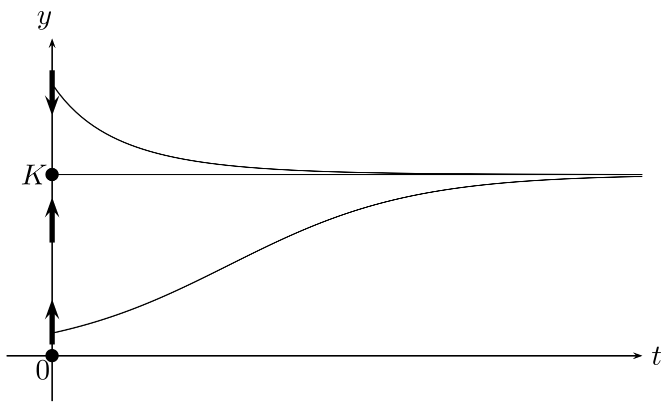


FIGURE B – Esquisse des solutions du modèle logistique basée sur une étude qualitative.

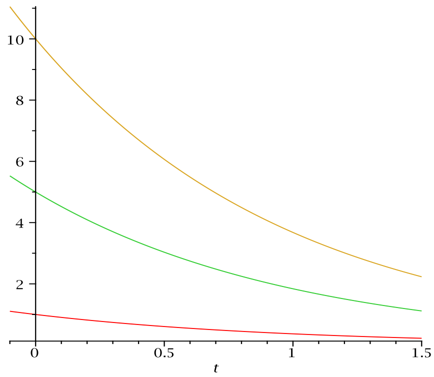
1. Rappelons nous que pour un modèle logistique on suppose toujours $r > 0$ et $K > 0$.

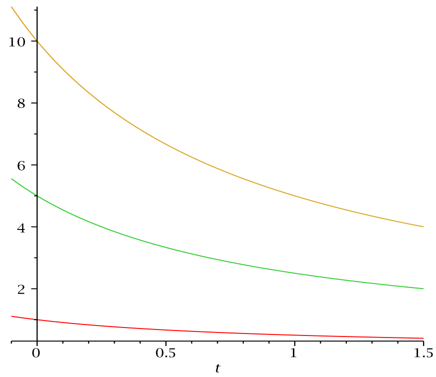
En résumé : les équilibres sont des solutions très particulières de l'équation (1). On peut les calculer grâce à la Proposition 1.2. Si on connaît la stabilité des équilibres, on peut déduire des propriétés de *toutes* les solutions, même si l'on ne sait pas les calculer explicitement.

1.8 Remarque pour les amateurs des mathématiques.

— Le critère de stabilité 1.5 n'est pas parfaite : si $f'(c) = 0$, il ne dit rien sur la nature de l'équilibre. Dans ce cas il faut étudier le signe de la fonction f proche de c.

— Nos méthodes d'étude qualitative ne permettent pas de déterminer la forme précise des solutions. Par exemple l'étude qualitative ne permet pas de dire lequel des dessins suivants esquissent les solutions de l'équation de Malthus $y' = -y$:





2 Exemples

2.1 Dynamique d'une population de lapins

Une population de lapins est introduite sur une île (p.ex. l'Australie), notons $y(t)$ le nombre de lapins. Sans influence humaine la population se développe selon un modèle logistique $y' = y(1 - \frac{y}{K})$ [2]. On quota de chasse de 10% de la capacité biotique est instauré par le gouvernement, la population est donc décrite par l'équation différentielle

$$y' = y(1 - \frac{y}{K}) - 0,1K. \tag{2}$$

Comment va se développer la population à long terme ? Notons d'abord que l'équation (2) n'est pas une équation logistique : la fonction

$$f(y) = y(1 - \frac{y}{K}) - 0,1K = \frac{-1}{K}y^2 + y - 0,1K$$

est un polynôme de degré deux, mais avec un terme constant $0,1K$ non-nul. Dans le modèle logistique le terme constant est nul. Par conséquent nous n'avons pas de solution explicite à notre disposition, nous allons donc faire une étude qualitative : puisque $f(y) = \frac{-1}{K}y^2 + y - 0,1K$ ne dépend pas de t, on peut appliquer les résultats de la section 1. On peut calculer les équilibres de (2) en cherchant les solutions de l'équation classique

$$\frac{-1}{K}y^2 + y - 0,1K = 0.$$

C'est une équation de degré deux, on calcule ses racines par la formule habituelle :

$$\Delta = 1^2 - 4 \cdot \frac{-1}{K} \cdot (-0,1K) = 0,6 > 0.$$

2. Pour simplifier les notations nous supposons que taux de croissance intrinséque r est égal à 1.

Il y a donc deux équilibres

$$y_1 = \frac{-1+\sqrt{\Delta}}{\frac{-2}{K}} \approx 0,11K \qquad y_2 = \frac{-1-\sqrt{\Delta}}{\frac{-2}{K}} \approx 0,89K.$$

La dérive la fonction $f(y)$ par rapport à la variable y est $f'(y) = \frac{-2}{K}y + 1$. On a donc

$$f'(y_1) \approx \frac{-2}{K} \cdot 0,11K + 1 = 0,78 > 0 \qquad f'(y_2) \approx \frac{-2}{K} \cdot 0,89K + 1 = -0,78 < 0.$$

L'équilibre $y_1 \approx 0,11K$ est donc instable, et l'équilibre $y_2 \approx 0,89K$ est stable. Nous illustrons ces résultats par les figures C et D :

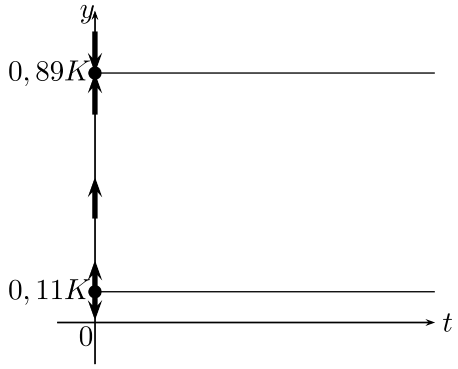


FIGURE C – Équilibres de l'équation différentielle (2) : les flèches s'éloignent de $0,11K$ car il est instable, ils pointent vers $0,89K$ car il est stable.

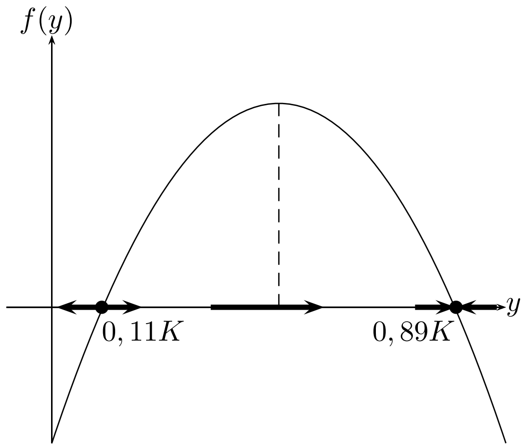


FIGURE D – Graphe de la fonction $f(y) = \frac{-1}{K}y^2 + y - 0,1K$. Les racines de la fonction correspondent aux équilibres de l'équation différentielle (2), les flèches indiquent la stabilité. La fonction $f(y)$ est maximale pour $y = \frac{K}{2}$ (ligne en pointillé), la population augmentera donc particulièrement vite pour cette valeur.

Nous pouvons maintenant décrire le développement de la population à long terme :

- Si la population initiale y_0 est plus petite que l'équilibre instable $y_1 = 0,11K$, la fonction $y(t)$ va s'éloigner de l'équilibre et décroître de plus en plus vite : la population va donc disparaître après un certain temps.
- Si la population initiale y_0 est plus grande que l'équilibre instable $y_1 = 0,11K$ et plus petite que l'équilibre stable $y_2 = 0,89K$, la fonction $y(t)$ va s'éloigner de l'équilibre $0,11K$ pour converger vers $0,89K$.
- Si la population initiale y_0 est plus grande que l'équilibre stable $y_2 = 0,89K$, elle va s'approcher de cette valeur.

Exercice : dans la figure C, esquisser le graphe des solutions de (2) pour les conditions initiales $y_0 = 0,05K$, $y_0 = 0,2K$ et $y_0 = K$.

2.2 Retour à l'effet Allee

Dans le cours II nous avons raffiné le modèle logistique en tenant compte de l'effet Allee. Ceci conduit à l'équation différentielle

$$N' = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\frac{N-A}{K} \tag{3}$$

où r est le taux de croissance intrinsèque, K la capacité biotique et $A < K$ la population critique. Nous avons vu que la fonction

$$f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\frac{N-A}{K}$$

s'annule exactement pour $N = 0, N = A$ et $N = K$. Afin de déterminer la nature de ces équilibres, nous devons dériver la fonction f. On utilise la règle pour dériver des produits :

$$f'(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)\frac{N-A}{K} + rN\frac{-1}{K}\frac{N-A}{K} + rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\frac{1}{K}.$$

Ensuite on remplace N par les points critiques :

$$f'(0) = r\left(1 - \frac{0}{K}\right)\frac{0-A}{K} + r \cdot 0 \cdot \frac{-1}{K}\frac{0-A}{K} + r \cdot 0 \cdot \left(1 - \frac{0}{K}\right)\frac{1}{K} = -\frac{Ar}{K}.$$

Puisque A, r et K sont strictement positifs, on obtient $f'(0) < 0$. Donc $N = 0$ est un équilibre stable.

$$f'(A) = r\left(1 - \frac{A}{K}\right)\frac{A-A}{K} + rA\frac{-1}{K}\frac{A-A}{K} + rA\left(1 - \frac{A}{K}\right)\frac{1}{K} = \frac{rA}{K}\left(1 - \frac{A}{K}\right).$$

Puisque A, r et K sont strictement positifs et $A < K$ on obtient $f'(A) > 0$. Donc $N = A$ est un équilibre instable.

$$f'(K) = r\left(1 - \frac{K}{K}\right)\frac{K-A}{K} + rK\frac{-1}{K}\frac{K-A}{K} + rK\left(1 - \frac{K}{K}\right)\frac{1}{K} = -r\frac{K-A}{K}.$$

Puisque r et K sont strictement positifs et $K > A$ on obtient $f'(K) < 0$. Donc $N = K$ est un équilibre stable.

On peut résumer ces informations dans le croquis suivant :

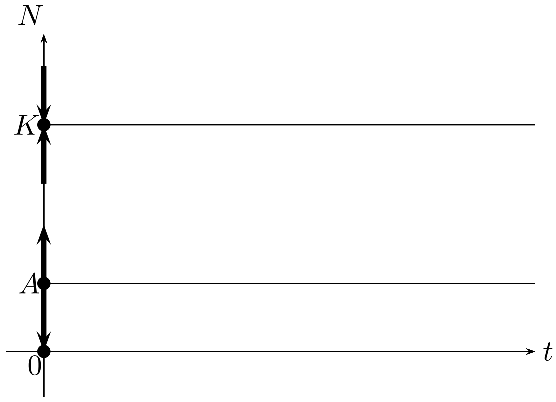


Figure E – Équilibres du modèle logistique avec effet Allee : les flèches s'approchent de 0 et K car ils sont stables, ils s'éloignent de l'équilibre instable A.

Qu'est-ce qu'on peut dire sur les solutions $N(t)$ de (3) ? Elles vont suivre les flèches :

— Si $N_0 > K$, la fonction $N(t)$ va décroître pour s'approcher de l'équilibre stable K.
— Si $K > N_0 > A$, la fonction $N(t)$ va augmenter : elle s'éloigne de l'équilibre instable A et s'approche de l'équilibre stable K.
— Si $A > N_0 > 0$, la fonction $N(t)$ va décroître pour s'approcher de l'équilibre stable 0.

Nous verrons un cas particulier de cette équation différentielle en TD.

2.3 Cinétique de destruction bacterienne [1, Ch.4.9]

On considère une population bactérienne dans une culture, notons $y(t)$ la taille de la population. Notons par $A(t)$ la concentration d'un agent antimicrobien qu'on introduit au temps $t = 0$ dans la culture. On suppose que cet agent se dégrade selon un modèle de Malthus avec un taux de croissance $-\lambda < 0$. On utilise un modèle de Monod/Michaelis-Menten [3] pour décrire la cinétique de la destruction bactérienne par l'agent antimicrobien. On obtient un système d'équations différentielles

$$\begin{aligned} A'(t) &= -\lambda A(t) && (4) \\ y'(t) &= -\frac{K_{max}}{\frac{K}{A(t)} + 1} y(t) && (5) \end{aligned}$$

où K_{max} est le taux maximal de destruction bactérienne et K une constante de Michaelis-Menten.

Cet exemple est différent des exemples précédents : nous considérons maintenant *deux* populations $A(t)$ et $y(t)$, et nous avons aussi *deux* équations différentielles (4) et (5) qui décrivent *leur interaction*. C'est la situation que nous allons regarder systèmatiquement à partir du cours IV. Pour cet exemple on peut simplifier le système d'équations : on sait que la solution du modèle de Malthus (4) est donnée par la fonction

$$A(t) = A_0 e^{-\lambda t}$$

où A_0 est la concentration au temps $t = 0$. En remplaçant dans l'équation (5) on obtient l'équation différentielle linéaire

$$y'(t) = -\frac{K_{max}}{\frac{K}{A_0 e^{-\lambda t}} + 1} y(t). \qquad (6)$$

Cette équation différentielle est donnée par la fonction

$$f(t, y) = -\frac{K_{max}}{\frac{K}{A_0 e^{\lambda t}} + 1} y$$

qui *dépend de t*. Les résultats de la section 1 ne s'appliquent donc pas. En TD nous allons voir que les solutions de (6) s'approchent d'un «équilibre»

$$\lim_{t \to \infty} y(t) = y_0 \left(\frac{K}{K + A_0} \right)^{\frac{K_{max}}{\lambda}}$$

Références

[1] Khalid Addi, Daniel Goeleven, and Rachid Oujja. Principes mathématiques pour biologistes, chimistes et bioingénieurs. *Editions Ellipses*, 2013.

3. Les équations de Michaelis-Menten seront proprement étudiées dans le cours VII.