Cours V : Étude qualitative d'un système d'équations différentielles

Avec le modèle de Lotka-Volterra (ou *modèle proies-prédateurs*), nous avons étudié un exemple d'un système d'équations différentielles. Ce type de système modélise la dynamique de deux quantités (par exemple les effectifs de deux populations) qui évoluent avec le temps, non pas de façon indépendante l'une de l'autre, mais en interaction. Un tel système s'écrit plus généralement

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

où f et g sont deux fonctions.

0.1 Exemple. Un modèle proie-prédateurs

$$\left\{\begin{array}{rcrcl} x' & = & \alpha_1 x & - & \beta_1 xy \\ y' & = & -\alpha_2 y & + & \beta_2 xy \end{array}\right.$$

est défini par les fonctions $f(x,y) = \alpha_1 x - \beta_1 xy$ et $g(x,y) = -\alpha_2 y + \beta_2 xy$.
Un modèle proie-prédateurs à croissance logistique

$$\left\{\begin{array}{rclcl} x' & = & \alpha_1 x(1-\frac{x}{K}) & - & \beta_1 xy \\ y' & = & -\alpha_2 y & + & \beta_2 xy \end{array}\right.$$

est défini par les fonctions $f(x,y) = \alpha_1 x(1-\frac{x}{K}) - \beta_1 xy$ et $g(x,y) = -\alpha_2 y + \beta_2 xy$.

Une solution d'un système d'équations différentielles (1) est un couple de fonctions $(x(t), y(t))$ dépendant du temps t, telles que leurs dérivées satisfont les conditions imposées par le système : on a

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

Typiquement on aura une infinité de solutions qui dépendent de la condition initiale (x_0, y_0).

0.2 Exemple. Le système d'équations différentielles suivant, appelé *oscillateur harmonique*, est particulièrement simple [1] :

$$\left\{\begin{array}{rcr} x' & = & -y \\ y' & = & x \end{array}\right. \tag{2}$$

Ce système est défini par les fonctions $f(x,y) = -y$ et $g(x,y) = x$.
Le couple de fonctions $(x(t), y(t)) = (\cos t,\ \sin t)$ est une solution de ce système. En effet on a

$$x'(t) = (\cos t)' = -\sin t,$$

donc $x'(t) = -y(t)$, et

$$y'(t) = (\sin t)' = \cos t,$$

donc $y'(t) = x(t)$.
Plus généralement on vérifie que $(x(t), y(t)) = (r\cos t,\ r\sin t)$ est une solution, où r est un paramètre.

1. Les solutions de l'oscillateur harmonique n'ont pas d'interprétation en termes de dynamique de populations, mais il a l'avantage d'avoir des solutions explicites.

Si on a une solution explicite d'un système d'équations différentielles, on peut facilement dessiner le graphe des solutions et la trajectoire dans le plan de phase. Dans le cas de l'oscillateur harmonique on obtient les figures suivantes :

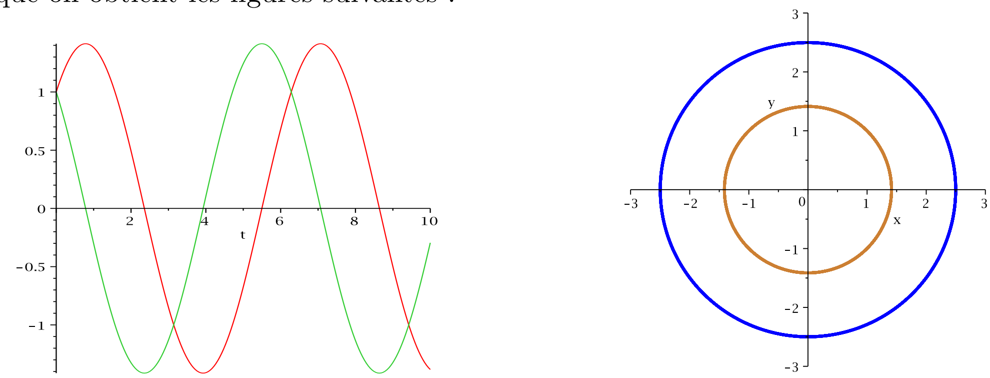


FIGURE A – À gauche : solution de l'oscillateur harmonique pour la condition initiale $(x_0, y_0) = (1, 1)$. À droite : trajectoire pour la condition initiale $(x_0, y_0) = (1, 1)$ (courbe orange) et trajectoire pour la condition initiale $(x_0, y_0) = (\frac{5}{2}, 0)$ (courbe bleue).

La plus grande partie des systèmes d'équations différentielles n'ont pas de solution explicite, on va donc décrire le comportement des solutions par une *étude qualitative*.

1 Étude qualitative

L'objet principal de l'étude qualitative est le *champ de vecteurs* : à tout point (x, y) dans le plan de phase on attache un vecteur dont la direction est donnée par $(f(x, y), g(x, y))$. Puisque les trajectoires des solutions sont déterminés par le système (1), elles vont «suivre les flèches». Dans l'exemple du système proie-prédateurs

$$\begin{array}{rcrcrcr} x' & = & + & 0{,}8x & - & 0{,}4xy \\ y' & = & - & 0{,}6x & + & 0{,}2xy \end{array} \tag{3}$$

étudié dans le cours IV on avait obtenu les figures suivantes :

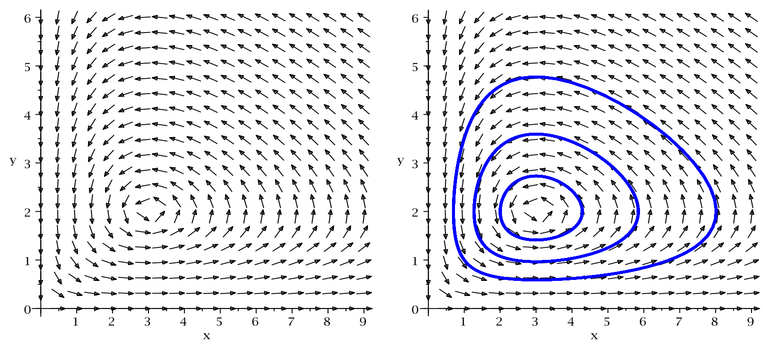


FIGURE B – Le champ de vecteurs et exemples de trajectoires pour le système (3).

Choisir des points (x, y) complètement *au hasard* et calculer leurs vecteurs tangents n'est pas spécialement efficace et on risque de rater des informations cruciales. Nous allons donc procéder de façon systematique et *déterminer* les points (x, y) dont les vecteurs tangents sont intéressants. Nous commençons avec les définitions abstraites, elles seront illustrées par trois exemples dans la suite. On considère un système arbitraire

$$\left\{ \begin{array}{rcl} x' & = & f(x, y) \\ y' & = & g(x, y) \end{array} \right. \tag{4}$$

1.1 Définition. *L'isocline $x' = 0$ du système (4) est l'ensemble des points (x, y) dont le vecteur tangent est* **vertical**. *L'isocline $x' = 0$ est donc l'ensemble de solutions de l'équation*

$$f(x, y) = 0.$$

1.2 Définition. *L'isocline $y' = 0$ du système (4) est l'ensemble des points (x, y) dont le vecteur tangent est* **horizontal**. *L'isocline $y' = 0$ est donc l'ensemble de solutions de l'équation*

$$g(x, y) = 0.$$

On note que l'ensemble de solutions d'une équation à deux variables est typiquement une courbe. Les isoclines sont donc des *courbes* dans le plan de phase (et non seulement des points).

1.3 Définition. *Un équilibre du système (4) est un point (x, y) tel que le vecteur tangent est $(0, 0)$. Il est donc une solution du système d'équations (classiques, à deux variables)*

$$\begin{cases} f(x, y) &= 0 \\ g(x, y) &= 0 \end{cases}$$

En termes plus géométriques : les équilibres du système (4) s'obtiennent comme intersection de l'isocline $x' = 0$ avec l'isocline $y' = 0$.

Nous avons dans les cours I-III que les équilibres d'une équation différentielle correspondent à des solutions très particulières, car constantes. Ici nous avons la même situation : si la condition initiale/population initiale (x_0, y_0) est un équilibre, alors les fonctions constantes

$$(x(t), y(t)) \equiv (x_0, y_0)$$

sont une solution du système (4). Autrement dit, si notre population initiale (x_0, y_0) est un équilibre, elle ne changera pas.

2 Trois exemples

2.1 Coexistence ou disparition ?

On modélise la compétition entre deux espèces par le système d'équations différentielles suivant [2] :

$$\begin{cases} x' &= (2 - x - \frac{2}{3}y)x \\ y' &= (2 - \frac{2}{3}x - y)y \end{cases} \tag{5}$$

Le système est donc défini par les fonctions

$$f(x, y) = (2 - x - \frac{2}{3}y)x \qquad \text{et} \qquad g(x, y) = (2 - \frac{2}{3}x - y)y.$$

Première étape : calcul de l'isocline $x' = 0$. D'après la définition 1.1 ce sont les points (x, y) dans le plan qui satisfont l'équation

$$(2 - x - \frac{2}{3}y)x = 0.$$

On observe que la partie de gauche de cette équation est un produit. On a donc deux possibilités :

2. Murray [1, Ch.3.5] discute en détail les modèles compétitifs. Ici nous nous restreignons à l'étude qualitative. Le système étudié ici était une partie de l'examen terminal en 2016-17.

1er cas : on a $2 - x - \frac{2}{3}y = 0$. On reconnaît l'équation d'une droite dans le plan. On l'écrit dans sa forme géométrique :

$$2 - x - \frac{2}{3}y = 0 \;\Leftrightarrow\; y = 3 - \frac{3}{2}x.$$

La première composante de l'isocline $x' = 0$ consiste de la droite $y = 3 - \frac{3}{2}x$.

2nd cas : on a $x = 0$. Les points (x, y) qui vérifient cette équation forment également une droite, mais elle est très particulière : c'est l'axe vertical. Cet axe est la seconde composante de l'isocline $x' = 0$.

Deuxième étape : calcul de l'isocline $y' = 0$. D'après la définition 1.2 ce sont les points (x, y) dans le plan qui satisfont l'équation

$$(2 - \frac{2}{3}x - y)y = 0.$$

De nouveau on observe que la partie de gauche de cette équation est un produit. On a donc deux possibilités :

1er cas : on a $2 - \frac{2}{3}x - y = 0$. On reconnaît l'équation d'une droite dans le plan. On l'écrit dans sa forme géométrique :

$$2 - \frac{2}{3}x - y = 0 \;\Leftrightarrow\; y = 2 - \frac{2}{3}x.$$

La première composante de l'isocline $y' = 0$ consiste de la droite $y = 2 - \frac{2}{3}x$.

2nd cas : on a $y = 0$. Les points (x, y) qui vérifient cette équation forment également une droite, mais elle est très particulière : c'est l'axe horizontal. Cet axe est la seconde composante de l'isocline $y' = 0$.

On peut visualiser le résultat de ces calculs en dessinant les isoclines dans le plan :

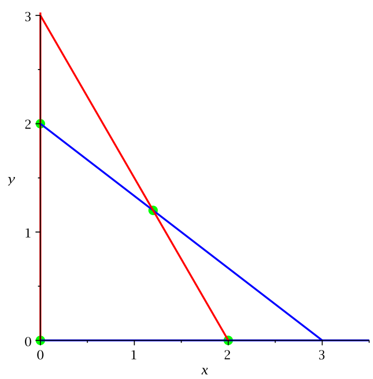


FIGURE C – L'isocline $x' = 0$ (en rouge) et l'isocline $y' = 0$ (en bleu) du système (5). Les points d'intersection des isoclines sont marqués en vert.

Troisième étape : calcul des équilibres. D'après la définition 1.3 on obtient les points d'équilibres comme l'intersection de l'isocline $x' = 0$ et l'isocline $y' = 0$. On peut «voir» ces points sur la figure C : ce sont les points

$$(x, y) = (0, 0) \qquad (x, y) = (0, 2) \qquad (x, y) = (2, 0) \qquad (x, y) = (\frac{6}{5}, \frac{6}{5}).$$

Un dessin ne remplace pas un calcul, essayons donc d'obtenir ces points de façon rigoureuse : selon la définition 1.3 les points d'équilibres sont les solutions du système d'équations

$$\begin{array}{rcl} (2 - x - \frac{2}{3}y)x & = & 0 \\ (2 - \frac{2}{3}x - y)y & = & 0 \end{array}$$

Ce système est un peu compliqué, mais on peut le ramener à quatre systèmes plus simple.

1er cas. On a $2-x-\frac{2}{3}y=0$ *et* $2-\frac{2}{3}x-y=0$. Comme pour le calcul des isoclines on reécrit chaque équation

$$\left\{\begin{array}{rcl} 2-x-\frac{2}{3}y & = & 0 \\ \\ 2-\frac{2}{3}x-y & = & 0 \end{array}\right. \Leftrightarrow \left\{\begin{array}{rcl} y & = & 3-\frac{3}{2}x \\ \\ y & = & 2-\frac{2}{3}x \end{array}\right.$$

On a donc

$$3-\frac{3}{2}x=2-\frac{2}{3}x \;\Leftrightarrow\; 3-2=(\frac{3}{2}-\frac{2}{3})x \;\Leftrightarrow\; 1=\frac{5}{6}x \;\Leftrightarrow\; x=\frac{6}{5}$$

On substitue $x=\frac{6}{5}$ dans une des équations et obtient $y=\frac{6}{5}$. Le premier point d'équilibre est donc $(\frac{6}{5},\frac{6}{5})$. Du point de vue biologique il correspond à une coexistence des deux espèces.

2ème cas. On a $2-x-\frac{2}{3}y=0$ *et* $y=0$. Ce système se résout plus facilement. On substitue $y=0$ dans la première équation et obtient

$$2-x=0 \;\Leftrightarrow\; x=2.$$

Le deuxième point d'équilibre est donc $(x,y)=(2,0)$. Du point de vue biologique il correspond à la situation où l'espèce y a disparu.

3ème cas. On a $x=0$ *et* $2-\frac{2}{3}x-y=0$. On substitue $x=0$ dans la seconde équation et obtient

$$2-y=0 \;\Leftrightarrow\; y=2.$$

Le troisième point d'équilibre est donc $(x,y)=(0,2)$. Du point de vue biologique il correspond à la situation où l'espèce x a disparu.

4ème cas. On a $x=0$ *et* $y=0$. Il n'y rien à simplifier, le quatrième point d'équilibre est $(x,y)=(0,0)$. Il n'y a aucune population.

Nous avons donc quatre points d'équilibre, ils correspondent à des situations biologiques radicalement différents. Supposons maintenant que nos populations initiales sont $(x_0,y_0)=(\frac{5}{2},1)$.

De quel équilibre va-t-on s'approcher à long terme ?

Comme la population x est plus nombreuse, on pourrait avoir envie de croire que la population y va disparaître. La trajectoire issue du point $(\frac{5}{2},1)$ devrait donc s'approcher du point d'équilibre $(2,0)$. Dans le cours VI nous allons voir comment répondre à cette question en déterminant le type de chaque point d'équilibre. Pour le moment nous pouvons utiliser le champ de vecteurs (figure D) : en suivant les flèches, la trajectoire va s'approcher de léquilibre $(\frac{6}{5},\frac{6}{5})$. Contrairement à nos attentes on aura donc à long terme une coexistence des deux espèces.

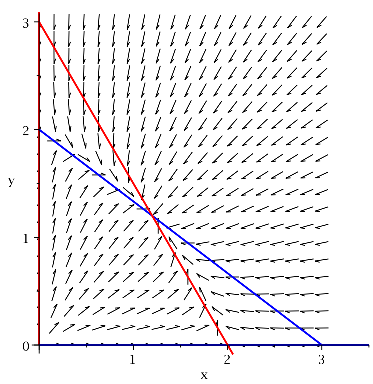


FIGURE D – Isoclines et champ de vecteurs du système (5). On note que sur l'isocline $x'=0$ les vecteurs tangents sont verticaux et que sur l'isocline $y'=0$ les vecteurs tangents sont horizontaux.

2.2 Isoclines de l'oscillateur harmonique

L'oscillateur harmonique

$$\begin{array}{rcr} x' & = & -y \\ y' & = & x \end{array}$$

est défini par les fonctions $f(x,y) = -y$ et $g(x,y) = x$. On connaît une solution explicite (cf. Exemple 0.2), mais il est instructif de faire l'étude qualitative.

Première étape : calcul de l'isocline $x' = 0$. D'après la définition 1.1 ce sont les points (x,y) dans le plan qui satisfont l'équation $-y = 0$. C'est donc l'axe horizontal.

Deuxième étape : calcul de l'isocline $y' = 0$. D'après la définition 1.2 ce sont les points (x,y) dans le plan qui satisfont l'équation $x = 0$. C'est donc l'axe vertical.

Troisième étape : calcul des équilibres. Selon la définition 1.3 les points d'équilibres sont les solutions du système d'équations

$$\begin{array}{lcl} -y & = & 0 \\ x & = & 0 \end{array}$$

Ce système est très simple, son unique solution est le point $(0,0)$. On a donc seulement un point d'équilibre.

Comparons le résultat de l'étude qualitative avec les trajectoires (à droite dans la figure A) : les trajectoires sont des cercles autour du point $(0,0)$. Donc les trajectoires

— ont une tangente horizontale quand elles coupent l'axe verticale (=l'isocline $y' = 0$).

— ont une tangente verticale quand elles coupent l'axe horizontale (=l'isocline $x' = 0$).

Le cercle de rayon 0 autour de $(0,0)$ est une trajectoire un peu étrange, c'est seulement un point. C'est l'unique équilibre du système.

2.3 Modèle de Lotka-Volterra

Considérons notre exemple favori, le système de Lotka-Volterra :

$$\left\{ \begin{array}{rcrcl} x' & = & \alpha_1 x & - & \beta_1 xy \\ y' & = & -\alpha_2 y & + & \beta_2 xy \end{array} \right. \tag{6}$$

Les isoclines du système de Lotka-Volterra sont assez particuliers[3] :

2.1 Proposition. *L'isocline $x' = 0$ du système (6) consiste de l'axe vertical $x = 0$ et de la droite horizontale $y = \frac{\alpha_1}{\beta_1}$.*

L'isocline $y' = 0$ du système (6) consiste de l'axe horizontal $y = 0$ et de la droite verticale $x = \frac{\alpha_2}{\beta_2}$.

On peut visualiser la proposition en dessinant les isoclines dans le plan :

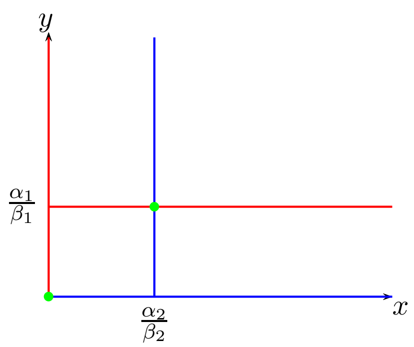


FIGURE E – L'isocline $x' = 0$ (en rouge) et l'isocline $y' = 0$ (en bleu) du système (6). Les points d'intersection des isoclines sont marqués en vert.

3. Le calcul sera fait dans un cas particulier en TD.

Les équilibres du système de Lotka-Volterra sont l'intersection de l'isocline $x' = 0$ et l'isocline $y' = 0$. Sur la figure E on voit que ce sont exactement les points

$$(x, y) = (0, 0) \qquad \text{et} \qquad (x, y) = (\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1}).$$

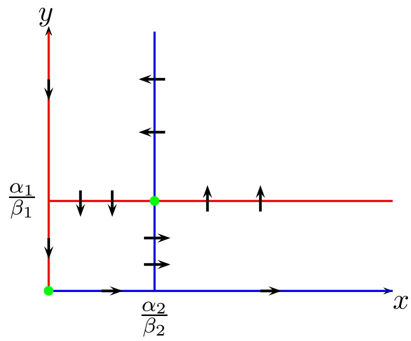
On retrouve donc les deux équilibres que nous avons discuté dans le cours IV.

On peut rendre la figure E plus riche en informations en rajoutant quelques vecteurs tangents sur les isoclines :

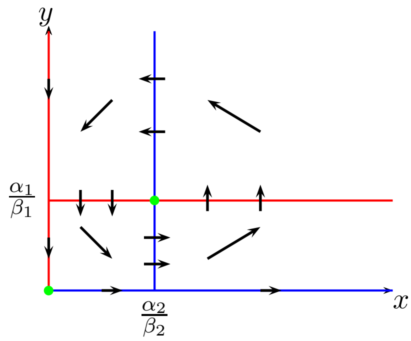
— Pour un point sur l'isocline $x' = 0$ on sait que le vecteur tangent sera horizontal (voir Définition 1.1). Il reste donc à voir si la pointe de la flèche est à droite ou à gauche.

— Pour un point sur l'isocline $y' = 0$ on sait que le vecteur tangent sera vertical (voir Définition 1.2). Il reste donc à voir si la pointe de la flèche est vers le haut ou le bas.

Un petit calcul (qui sera effectué en TD) donne le résultat suivant :



Finalement on observe que les isoclines découpent le plan en quatre régions. Dans chacune de ces régions les vecteurs du champs ≪ont des directions semblables≫, par exemples ils pointent tous vers le haut et à gauche (resp. vers le haut et à droite etc.). On arrive à la figure suivante :



Cette figure contient toutes les informations essentielles sur le champ de vecteurs du modèle de Lotka-Volterra (6).

3 Préparation technique : dérivées partielles

Un système d'équations différentielles

$$\begin{cases} x' &= f(x, y) \\ y' &= g(x, y) \end{cases}$$

est défini par des fonctions $f(x, y)$ et $g(x, y)$. Ce sont des fonctions *à deux variables*. Afin d'aller plus loin dans la compréhension des systèmes d'équations différentielles, nous devons apprendre à dériver une fonction à deux variables. On définit non plus une dérivée de f mais deux dérivées que l'on appelle *dérivées partielles* :

3.1 Définition. *Soit $f(x, y)$ une fonction à deux variables.*
La dérivée partielle de f par rapport à x, notée

$$\frac{\partial f}{\partial x}$$

est obtenue en considérant y comme une constante et en dérivant la fonction $x \mapsto f(x, y)$ comme fonction de x.
La dérivée partielle de f par rapport à y, notée

$$\frac{\partial f}{\partial y}$$

est obtenue en considérant x comme une constante et en dérivant la fonction $y \mapsto f(x, y)$ comme fonction de y.

3.2 Exemple. On considère la fonction $f(x, y) = x^2 + y^2$. Alors on a

$$\frac{\partial f}{\partial x} = 2x + 0 = 2x.$$

Explication : si on dérive x^2 par rapport à x, on obtient $2x$. Si on dérive la constante y^2 par rapport à x, on obtient 0.
On a

$$\frac{\partial f}{\partial y} = 0 + 2y = 2y.$$

Explication : si on dérive la constante x^2 par rapport à y, on obtient 0. Si on dérive y^2 par rapport à y, on obtient $2y$.

3.3 Exemple. On considère la fonction $f(x, y) = x^2y^2 + 2xy^3$. Alors on a

$$\frac{\partial f}{\partial x}(x, y) = 2xy^2 + 2y^3.$$

Explication : si on dérive x^2 par rapport à x, on obtient $2x$. Si on multiplie avec la constante y^2, le résultat de la dérivation est simplement multiplié par y^2. De même, si on dérive $2x$ par rapport à x, on obtient 2. Si on multiplie avec la constante y^3, le résultat de la dérivation est simplement multiplié par y^3.
Avec le même raisonnement (mais en échangeant les rôles de x et y) on obtient que

$$\frac{\partial f}{\partial y}(x, y) = 2x^2y + 6xy^2.$$

Notons que les dérivées partielles $\frac{\partial f}{\partial x}$ et $\frac{\partial f}{\partial y}$ sont encore des fonctions à deux variables. On peut donc calculer leur valeur dans un point (p, q). Dans le cours VI nous allons voir que pour un point d'équilibre, les valeurs des dérivées partielles contiennent des informations importantes sur la «nature» de l'équilibre.

Références

[1] J.D.Murray. Mathematical Biology. *Springer*, 2002.