Université Côte d'Azur — L1SV, année 2019-2020
Département de Mathématiques — Mathématiques pour la Biologie (semestre 2)

Cours VI : Équilibres d'un système d'équations différentielles

L'étude qualitative d'un système d'équations différentielles (isoclines, équilibres, champ de vecteur) ne permet pas toujours à elle seule de déduire le comportement de toutes les trajectoires du système. Par exemple, nous avons vu dans le cours IV que les systèmes

$$\left\{\begin{array}{rcrlrl} x' & = & + & 0{,}8x & - & 0{,}4xy \\ y' & = & - & 0{,}6y & + & 0{,}2xy \end{array}\right. \tag{1}$$

et

$$\left\{\begin{array}{rcrlrl} x' & = & + & 0{,}8x(1-\frac{x}{10}) & - & 0{,}4xy \\ y' & = & - & 0{,}6y & + & 0{,}2xy \end{array}\right. \tag{2}$$

ont des champs de vecteurs similaires, mais des trajectoires complètement différentes.

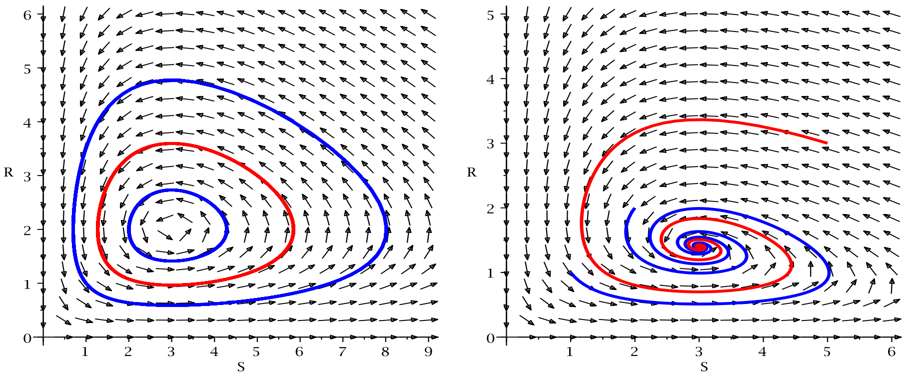

Figure A – Trajectoires pour le système (1) (à gauche) et (2) (à droite). En rouge la trajectoire pour les populations initiales $x_0 = 5, y_0 = 3$.

Un moyen pour compléter l'étude est de regarder plus précisément le comportement du système au voisinage de chaque équilibre. C'est ce que nous allons apprendre à faire dans cette leçon.

1 Linéarisation d'un système d'équations différentielles

On considère le système d'équations différentielles

$$\left\{\begin{array}{rcl} x' & = & f(x,y) \\ y' & = & g(x,y) \end{array}\right. \tag{3}$$

Supposons qu'on a trouvé un équilibre (p,q) de ce système, c'est-à-dire un point tel que

$$f(p,q) = 0,\ \ g(p,q) = 0.$$

Comme le système (3) peut être très compliqué, nous allons l'approximer dans un voisinage du point (p,q) par un système de la forme

$$\left\{\begin{array}{rcl} x' & = & a(x-p) + b(y-q) \\ y' & = & c(x-p) + d(y-q) \end{array}\right. \tag{4}$$

où a,b,c,d sont des constantes. On appelle (4) une linéarisation du système d'équations différentielles (3). Les solutions $(x(t), y(t))$ du système (4) sont connues, nous verrons des exemples de trajectoires dans le chapitre 2. Comment choisir des constantes a,b,c,d telles que (4) donne une bonne approximation du système (3) ? Le théorème de Taylor donne la réponse à cette question :

1.1 Proposition. *On obtient la meilleure approximation linéaire du système* (3) *proche de l'équilibre* (p, q) *si on choisit*

$$a = \frac{\partial f}{\partial x}(p, q) \qquad b = \frac{\partial f}{\partial y}(p, q)$$
$$c = \frac{\partial g}{\partial x}(p, q) \qquad d = \frac{\partial g}{\partial y}(p, q)$$

Afin de mieux organiser l'information nous allons utiliser quelques éléments du langage des matrices :

1.2 Définition. *Une matrice carrée* 2×2 *est un tableau*

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

où a,b,c,d *sont des nombres réels. On appelle* a,b,c,d *les coefficients de la matrice* A.
On appelle

$$tr(A) = a + d$$

la trace de la matrice A.
On appelle

$$\det(A) = ad - bc$$

le déterminant de A.

1.3 Exemple. On considère la matrice

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix}$$

Alors la trace de A est $\mathrm{tr}(A) = 1 + 4 = 5$ et son déterminant est $\det(A) = 1 \cdot 4 - 2 \cdot 3 = -2$.

On peut reformuler la proposition 1.1 comme suit :

1.4 Proposition. *Proche du point d'équilibre* (p, q) *on décrit le système* (3) *par sa* matrice jacobienne *:*

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

Pour simplifier la notation, on écrira souvent A *au lieu de* $A(p,q)$.

Il n'est pas clair que la description par la matrice jacobienne $A(p,q)$ est de bonne qualité : pour certains équilibres tous les coefficients de $A(p,q)$ sont zéro, dans ce cas on ne peut rien dire avec nos méthodes. Néanmoins, dans beaucoup de cas (et toutes les situations étudiées dans ce cours), la description avec la matrice jacobienne donnera des résultats intéressants.

1.5 Exemple. On reprend le système de Lotka-Volterra (1)

$$\left\{ \begin{array}{rcrcrcl} x' & = & + & 0{,}8x & - & 0{,}4xy \\ y' & = & - & 0{,}6x & + & 0{,}2xy \end{array} \right.$$

Nous avons vu dans le cours IV que le point $(p,q) = (3{,}2)$ est un équilibre de ce système. On cherche à calculer la matrice jacobienne $A(3{,}2)$. Ceci se fait en plusieurs étapes : on a

$$f(x{,}y) = 0{,}8x - 0{,}4xy \qquad \text{et} \qquad g(x{,}y) = -0{,}6y + 0{,}2xy.$$

Calculons les dérivées partielles de ces fonctions. On a

$$\frac{\partial f}{\partial x} = 0{,}8 - 0{,}4y \ , \quad \frac{\partial f}{\partial y} = -0{,}4x$$

$$\frac{\partial g}{\partial x} = 0{,}2y \ , \quad \frac{\partial g}{\partial y} = -0{,}6 + 0{,}2x$$

On obtient la matrice jacobienne en évaluant ces fonctions au point d'équilibre $(p,q) = (3{,}2)$. Ceci donne la matrice

$$A = A(3{,}2) = \begin{pmatrix} 0 & -1{,}2 \\ 0{,}4 & 0 \end{pmatrix}.$$

La trace de cette matrice est $\mathrm{tr}(A) = 0 + 0 = 0$ et son déterminant est

$$\det(A) = 0 \cdot 0 - 0{,}4 \cdot (-1{,}2) = 0{,}48.$$

On va voir que la trace et le déterminant donnent le type d'un point l'équilibre.

2 Classification des équilibres : col, centre, foyer, nœud

Les solutions explicites du système d'équations différentielles (4) sont connues, on peut utiliser ces formules pour déssiner les trajectoires proche du point d'équilibre. Nous n'avons pas besoin de connaître ces calculs, mais il est crucial d'observer que la forme de ces trajectoires dépend fortement de la trace et du déterminant de la matrice jacobienne (voir figure B).
En vu de ces trajectoires assez différents, on divise les équilibres en plusieurs types [1]. Il y a principalement 4 types d'équilibres (et quelques équilibres dégénérés) : les nœuds, les cols, les foyers et les centres. Les nœuds et les foyers se divisent eux-mêmes en deux catégories selon qu'ils sont stables ou instables. La connaissance de la nature des équilibres apporte souvent des renseignements précieux sur le comportement des trajectoires. Voici le théorème de classification des équilibres :

1. Si $\det(A) < 0$ l'équilibre est un *col* : 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 utile de tracer pour mener à bien l'étude qualitative.
2. Si $\mathrm{tr}(A) = 0$ et $\det(A) > 0$ l'équilibre est un *centre* [2]. Les deux populations oscillent de façon périodique autour de l'équilibre.
3. Si $\mathrm{tr}(A) \neq 0$ et $\det(A) > \frac{\mathrm{tr}(A)^2}{4}$ l'équilibre est un *foyer* : 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*) ($\mathrm{tr}(A) < 0$) ou d'un *foyer instable* (ou *répulsif*) ($\mathrm{tr}(A) > 0$).

1. Le type de l'équilibre s'appelle aussi sa *nature*.
2. Les centres sur le demi-axe $\det(A) > 0$ sont des centres pour le système linéarisé mais le système non linéarisé peut avoir en réalité un foyer stable ou instable. Faire la distinction est un problème mathématique difficile. Dans les exercices on aura toujours des exemples où un centre pour le système linéarisé donne un centre pour le système non linéarisé comme dans le système de Lotka-Volterra.

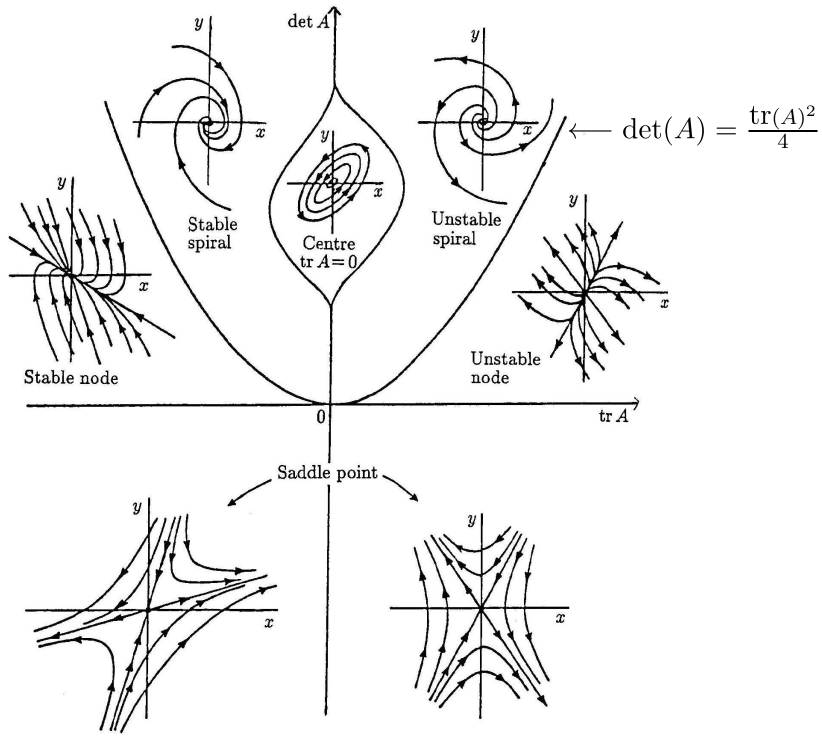

FIGURE B – Cette figure est tirée du livre [1, p.700]. Elle représente, en fonction des deux quantités $\mathrm{tr}(A)$ et $\det(A)$ les différents types d'équilibres : centre, foyer (spiral en anglais), nœud (node en anglais) et col (saddle point en anglais).

4. Si $0 < \det(A) < \frac{\mathrm{tr}(A)^2}{4}$ l'équilibre est un *nœud* : les deux populations tendent, sans osciller cette fois, vers l'équilibre (cas *stable* ou *attractif*, $\mathrm{tr}(A) < 0$) ou bien s'en écartent également sans oscillation (cas *instable* ou *répulsif*, $\mathrm{tr}(A) > 0$).
5. Enfin le cas $\det(A) = \frac{\mathrm{tr}(A)^2}{4}$ correspond à des nœuds dégénérés (stables ou instables) dont le dessin est un peu différent des autres nœuds.

2.1 Exemple. On reprend l'exemple 1.5 d'un système de Lotka-Volterra. On a vu que pour le point d'équilibre (3,2) la trace est 0 et le déterminant est 0,48. Ce point d'équilibre est donc un centre.

2.2 Exemple. On reprend l'exemple d'un système proie-prédateur à croissance logistique (2). Dans le cours IV nous avons que (3, 1,4) est un équilibre de ce système. On cherche à déterminer son type : pour le système (2) on a

$$f(x,y) = 0{,}8x - 0{,}08x^2 - 0{,}4xy \qquad \text{et} \qquad g(x,y) = -0{,}6y + 0{,}2xy.$$

Calculons les dérivées partielles de ces fonctions. On a

$$\frac{\partial f}{\partial x} = 0{,}8 - 0{,}16x - 0{,}4y\ , \quad \frac{\partial f}{\partial y} = -0{,}4x$$

$$\frac{\partial g}{\partial x} = 0{,}2y\ , \quad \frac{\partial g}{\partial y} = -0{,}6 + 0{,}2x$$

On obtient la matrice jacobienne en évaluant ces fonctions au point d'équilibre $(p,q) = (3,\ 1{,}4)$. Ceci donne la matrice

$$A = A(3,\ 1{,}4) = \begin{pmatrix} -0{,}24 & -1{,}2 \\ 0{,}28 & 0 \end{pmatrix}.$$

La trace de cette matrice est $\mathrm{tr}(A) = -0{,}24 + 0 = -0{,}24$ et son déterminant est

$$\det(A) = (-0{,}24) \cdot 0 - 0{,}28 \cdot (-1{,}2) = 0{,}336.$$

Puisque $\det A > 0$ et $\mathrm{tr}(A) \neq 0$ on voit que l'équilibre est ni col, ni centre. On a

$$\frac{\mathrm{tr}(A)^2}{4} = \frac{(-0{,}24)^2}{4} = 0{,}0144$$

ce qui est plus petit que $\det A$. D'après le théorème de classification l'équilibre est un foyer, il est attractif car $\mathrm{tr}(A) < 0$.

En résumé : pour un modèle proie-prédateur l'équilibre $\left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1}\right)$ est un centre, pour un modèle proie-prédateur à croissance logistique l'équilibre $\left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1}(1 - \frac{\frac{\alpha_2}{\beta_2}}{K})\right)$ est typiquement un foyer attractif. Ceci explique la différence entre les trajectoires (voir figure A).

3 Loi de conservation

Le système de Lotka-Volterra permet de modéliser la dynamique de deux populations ayant une relation de type proies-prédateurs. Ce système possède ce que l'on appelle une *loi de conservation*, c'est-à-dire une quantité qui dépend des deux tailles de population x et y, que l'on note $H(x,y)$ et qui *reste constante lorsque x et y parcourent une trajectoire.*
L'étude de cette fonction H est l'occasion d'aborder la présentation graphique des fonctions à deux variables : leurs graphes (qui sont des surfaces) et leurs courbes de niveau.

3.1 Courbes de niveau

Tandis que le graphe d'une fonction $x \mapsto h(x)$ à une variable est une courbe dans le plan, le graphe d'une fonction $(x,y) \mapsto h(x,y)$ à deux variables est une surface dans l'espace (voir figure C)

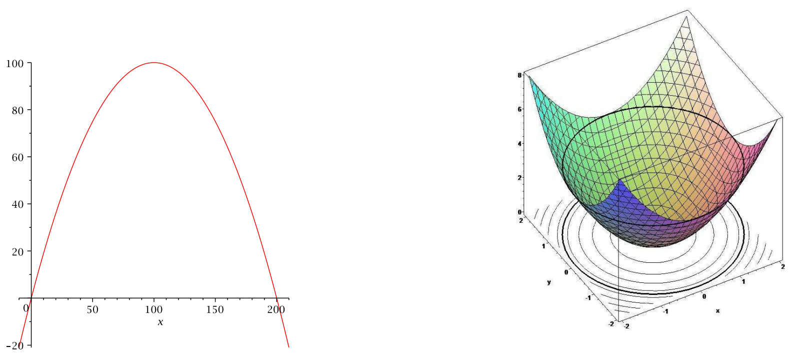

FIGURE C – Graphe d'une fonction à une variable (à gauche) et graphe d'une fonction à deux variables (à droite).

Dessiner une telle surface est compliquée et le résultat est souvent peu utile pour des considérations mathématiques. Au lieu de considérer le graphe de la fonction $h(x,y)$ il est plus pertinent de considèrer ses *courbes de niveau*. Les courbes de niveau sont en cartographie les courbes reliant les points de la carte ayant la même altitude : un chemin qui suit les courbes de niveau ne monte pas et ne descend pas. À coté des courbes d'égale altitude, il y a beaucoup d'autres exemples de courbes de niveau comme les courbes d'égale température (isothermes) ou d'égale pression (isobares) en météorologie. On généralise cette notion à des fonctions arbitraires :

3.1 Définition. *Soit $h(x,y)$ une fonction à deux variables et k un nombre. La courbe de niveau k de la fonction h est l'ensemble des points (x,y) qui vérifient l'équation*

$$h(x,y) = k.$$

3.2 Exemple. On considère la fonction $h(x,y) = x^2 + y^2$. On veut connaître la courbe de niveau $k = 4$ de cette fonction. On doit donc chercher les points (x,y) qui satisfont l'équation

$$x^2 + y^2 = 4.$$

D'après le théorème de Pythagore l'ensemble de solutions de cette équation est le cercle de centre $(0,0)$ et de rayon $r = 2$. Plus généralement on peut calculer que la a courbe de niveau $k \geq 0$ de la fonction h est le cercle de centre $(0,0)$ et de rayon $\sqrt{k}$.

Il n'est pas toujours facile de déterminer les courbes d'un niveau d'une fonction, mais les dérivées partielles fournissent un outil pour leur étude :

3.3 Définition. *Soit $h(x,y)$ une fonction à deux variables et soit (p,q) un point dans le plan. Le vecteur*

$$\mathrm{Grad}h(p,q) = \left(\frac{\partial h}{\partial x}(p,q) \ , \ \frac{\partial h}{\partial y}(p,q)\right)$$

s'appelle le gradient *de h au point (p,q).*

3.4 Exemple. Les dérivées partielles de la fonction $h(x,y) = x^2 + y^2$ sont

$$\frac{\partial h}{\partial x} = 2x, \qquad \frac{\partial h}{\partial y} = 2y.$$

Ainsi, au point $(p,q) = (-1,3)$, on obtient $\mathrm{Grad}h(-1,3) = (-2,6)$.

Le gradient joue un rôle important dans l'étude de la fonction h grâce à la propriétés suivante :

3.5 Proposition. *Soit $h(x,y)$ une fonction à deux variables et soit (p,q) un point dans le plan. Alors le vecteur gradient est perpendiculaire à la courbe de niveau de h passant par le point (p,q) et il est dirigé dans le sens des niveaux croissants.*

3.6 Exemple. On considère la fonction $h(x,y) = x^2 + y^2$ et le point $(p,q) = (\sqrt{2}, \sqrt{2})$. On a $h(\sqrt{2}, \sqrt{2}) = 4$, donc le point est sur la courbe de niveau $k = 4$. On a vu dans l'exemple 3.2 que cette courbe de niveau est un cercle autour de l'origine avec rayon 2. Selon l'exemple 3.4 on a

$$\mathrm{Grad}h(\sqrt{2}, \sqrt{2}) = (2 \cdot \sqrt{2}, 2 \cdot \sqrt{2}).$$

On voit sur la figure D que ce vecteur est perpendiculaire au cercle. On voit aussi qu'il pointe vers l'extérieur, donc dans la direction des courbes de niveau avec un niveau k plus grand que 2.

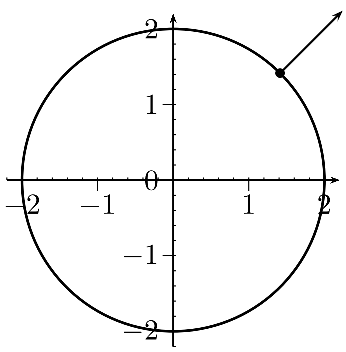

FIGURE D – Courbe de niveau $k = 4$ de la fonction $h(x,y) = x^2 + y^2$ et vecteur gradient au point $(\sqrt{2}, \sqrt{2})$.

Rappelons que deux vecteurs $v = (x_1, y_1)$ et $w = (x_2, y_2)$ sont *perpendiculaires* si leur produit scalaire $v \cdot w$ est nul, c'est-à-dire si

$$v \cdot w = x_1 x_2 + y_1 y_2 = 0.$$

En particulier on vérifie que le vecteur $(y_1, -x_1)$ est perpendiculaire à (x_1, y_1). Grace à cette observation on peut reformuler la Proposition 3.5 :

3.7 Proposition. *Soit $h(x,y)$ une fonction à deux variables et soit (p,q) un point dans le plan. Alors le vecteur*

$$\left(-\frac{\partial h}{\partial y}(p,q), \frac{\partial h}{\partial x}(p,q)\right)$$

est tangent à la courbe de niveau passant par (p,q).

En effet on sait que $\mathrm{Grad}h(p,q) = \left(\frac{\partial h}{\partial x}(p,q), \frac{\partial h}{\partial y}(p,q)\right)$ est perpendiculaire à la courbe de niveau. Comme il est aussi perpendiculaire au vecteur $\left(-\frac{\partial h}{\partial y}(p,q), \frac{\partial h}{\partial x}(p,q)\right)$, ce dernier est nécessairement tangent à la courbe de niveau.

3.2 Loi de conservation

On considère un système d'équations différentielles

$$\left\{ \begin{array}{lcl} x' & = & f(x,y) \\ y' & = & g(x,y) \end{array} \right. \tag{5}$$

3.8 Définition. *On dit qu'une fonction $H(x,y)$ est une* loi de conservation *du système (5) si les trajectoires des solutions de (5) sont exactement les courbes de niveau de H.*

Si H est une loi de conservation et $(x(t),y(t))$ une solution de (5), on vérifie facilement que la fonction

$$t \mapsto H(x(t),y(t))$$

est constante. Ceci explique la terminologie loi de conservation : la quantité H ne varie pas en fonction du temps.

3.9 Exemple. On reprend l'exemple de l'oscillateur harmonique étudié dans le cours V :

$$\left\{ \begin{array}{lcr} x' & = & -y \\ y' & = & x \end{array} \right. \tag{6}$$

Nous avons vu dans le cours V que ses trajectoires sont des cercles autour de l'origine. On a vu dans l'exemple 3.2 que les courbes de niveau de la fonction $H(x,y) = x^2 + y^2$ sont des cercles autour de l'origine. Donc H est une loi de conservation pour l'oscillateur harmonique.

Finalement on considère le cas du système de Lotka-Volterra :

$$\left\{ \begin{array}{lccccc} x' & = & + & \alpha_1 x & - & \beta_1 xy \\ y' & = & - & \alpha_2 y & + & \beta_2 xy \end{array} \right. \tag{7}$$

3.10 Proposition. *La fonction*

$$H(x,y) = \alpha_1 \ln y - \beta_1 y + \alpha_2 \ln x - \beta_2 x$$

est une loi de conservation pour le système de Lotka-Volterra.

La preuve de cette proposition n'est pas très profonde : on calcule que

$$\mathrm{Grad} H(x,y) = \left(\frac{\alpha_2}{x} - \beta_2, \frac{\alpha_1}{y} - \beta_1\right).$$

On sait aussi que le champ de vecteurs est tangent au trajectoires d'un système d'équations différentielles. Mieux, on sait que le champ de vecteurs de (7) est donné par la formule

$$(\alpha_1 x - \beta_1 xy,\ -\alpha_2 y + \beta_2 xy).$$

Alors il suffit de vérifier que le produit scalaire de ces deux vecteurs est zéro.

L'importance des lois de conservation pour l'étude d'un système d'équations différentielles est facile à comprendre : dès que la fonction H est connue on peut tracer ses courbes de niveau et en déduire les trajectoires solutions du système.
Alors qu'une étude qualitative permet de prévoir l'oscillation des deux populations (les trajectoires tournent dans le plan (x,y)), elle ne permet pas de s'assurer que les trajectoires se referment effectivement après un tour. Au contraire cette information découle de certaines propriétés (dite de concavité) de la fonction H.

Références

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