

Méthodes mathématiques pour les sciences du vivant  
**Cours 6 : Nature des équilibres : application à l'étude d'un modèle  
de deux populations en compétition**

L'étude qualitative d'un système différentiel (isoclines, équilibres, flèches) ne permet pas toujours à lui seul 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.

**Regarder un système différentiel à la loupe :** Supposons que  $(x^*, y^*)$  soit un équilibre du système différentiel

$$\begin{cases} x' &= f(x, y) \\ y' &= g(x, y) \end{cases} \quad (1)$$

c'est-à-dire un zéro commun de  $f$  et  $g$ . Soit  $\varepsilon > 0$  un 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  $(x^*, y^*)$ . On constate que le système obtenu sous la loupe s'écrit sous la forme

$$\begin{cases} X' &= aX + bY + o_1(\varepsilon) \\ Y' &= cX + dY + o_2(\varepsilon) \end{cases} \quad (2)$$

où  $o_1(\varepsilon)$  et  $o_2(\varepsilon)$  sont des expressions qui contiennent  $\varepsilon$  en facteur et donc qui tendent vers 0 avec  $\varepsilon$ . Si l'on néglige ces termes, le système devient linéaire et 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  $M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$  s'appelle la matrice du système, le nombre  $tr(M) := a + d$  s'appelle la *trace* de la matrice et le nombre  $det(M) := ad - bc$  son *déterminant*. On peut aussi calculer cette en utilisant les dérivées partielles de  $f$  et  $g$ .

**Exemple :** L'image du système de Lotka-Volterra

$$\begin{cases} x' &= \alpha_1 x(t) - \beta_1 x(t)y(t) \\ y' &= -\alpha_2 y(t) + \beta_2 x(t)y(t) \end{cases} \quad (3)$$

sous la loupe  $X := \frac{x - \frac{\alpha_2}{\beta_2}}{\varepsilon}$ ,  $Y := \frac{y - \frac{\alpha_1}{\beta_1}}{\varepsilon}$  est le système

$$\begin{cases} X' &= -\frac{\beta_1 \alpha_2}{\beta_2} Y + o_1(\varepsilon) \\ Y' &= \frac{\alpha_1 \beta_2}{\beta_1} X + o_2(\varepsilon) \end{cases} \quad (4)$$

et on a donc dans ce cas  $tr(M) = 0$  et  $det(M) = \alpha_1 \alpha_2$ .

**Noeud, col, foyer, centre** La nature de l'équilibre peut être déduite des valeurs de  $tr(M)$  et  $det(M)$  selon le schéma ci-joint. 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 :

1. Si l'équilibre est un *centre* ( $tr(M) = 0$  et  $det(M) > 0$ ), 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* ( $tr(M) \neq 0$  et  $det(M) > \frac{tr(M)^2}{4}$ ), 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*) ( $tr(M) < 0$ ) ou d'un *foyer instable* (ou *répulsif*) ( $tr(M) > 0$ ).
3. Si l'équilibre est un *noeud* ( $0 < det(M) < \frac{tr(M)^2}{4}$ ), les deux populations tendent, sans osciller cette fois, vers l'équilibre (cas *stable* ou *attractif*,  $tr(M) < 0$ ) ou bien s'en écartent également sans oscillation (cas *instable* ou *répulsif*,  $tr(M) > 0$ ).

4. Enfin, si l'équilibre est un col ( $\det(M) < 0$ ), 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.

**Deux espèces en compétition** Le système de Lotka-Volterra permet de modéliser la dynamique de deux populations présentant une relation de type proies-prédateurs. Nous allons à présent modéliser la dynamique de deux populations en compétition, par exemple parce qu'elles partagent la même nourriture. Notre objectif est de déterminer les conditions qui permettent la coexistence des deux populations. La modélisation choisie consiste à faire les hypothèses suivantes : supposons qu'en l'absence de l'autre espèce, chacune des deux espèces suive un modèle logistique ( $x' = (\alpha_1 - \beta_1 x)x$  et  $y' = (\alpha_2 - \gamma_2 y)y$ ) et supposons également que le taux de mortalité supplémentaire pour chacune des espèces dû à la présence de l'autre espèce soit proportionnel à la fois à la taille de l'une et de l'autre des deux populations (et donc proportionnel à leur produit). Sous ces hypothèses, le système s'écrit :

$$\begin{cases} x' &= (\alpha_1 - \beta_1 x - \gamma_1 y)x \\ y' &= (\alpha_2 - \beta_2 x - \gamma_2 y)y \end{cases} \quad (5)$$

où les constantes  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\gamma_1$ , et  $\gamma_2$  sont supposées positives. Une étude qualitative de ce système 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 :

$$O = (0, 0) \quad , \quad A = \left(\frac{\alpha_1}{\beta_1}, 0\right) \quad , \quad B = \left(0, \frac{\alpha_2}{\beta_2}\right)$$

et dans certains cas de figure un quatrième équilibre  $C$  situé à l'intersection des deux droites  $D_1$  et  $D_2$ . Sur les quatre dessins ci-dessous, on observe selon les valeurs des constantes  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\gamma_1$ , et  $\gamma_2$ , 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 quatre dessins correspondent respectivement aux choix suivant des constantes :

$$\begin{cases} x' &= (1 - x/2 - y/3)x \\ y' &= (1 - x - y/2)y \end{cases} \quad (6)$$

$$\begin{cases} x' &= (1 - x/2 - y)x \\ y' &= (1 - x/3 - y/2)y \end{cases} \quad (7)$$

$$\begin{cases} x' &= (2 - x - 2y/3)x \\ y' &= (2 - 2x/3 - y)y \end{cases} \quad (8)$$

$$\begin{cases} x' &= (1 - x - 2y)x \\ y' &= (1 - 2x - y)y \end{cases} \quad (9)$$

**Extinction d'une des espèces** A titre d'exemple, vérifions que dans le cas où la seconde espèce  $y(t)$  disparaît (système 6), l'équilibre  $B = (0, 2)$  (qui correspond à la capacité biotique de la deuxième espèce en l'absence de la première) est un col alors que l'équilibre  $A = (2, 0)$  est un noeud stable. Pour cela, on calcule la matrice  $M$  pour le point  $B$ , puis sa trace et son déterminant. On trouve  $tr(M) = -\frac{2}{3}$  et  $\det(M) = -\frac{1}{3}$ , ce qui assure qu'il s'agit bien d'un col. Au contraire, pour le point  $A$ , on trouve  $tr(M) = -2$  et  $\det(M) = 1$ , 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  $B$  et en se rapprochant de l'équilibre  $A$ , équilibre qui correspond à la disparition de la population  $y(t)$  et une stabilisation de la population restante  $x(t)$  à sa capacité biotique.

**Coexistence des deux espèces** Vérifions également que dans le cas où la coexistence est possible (système 8), l'équilibre  $C = (\frac{5}{6}, \frac{5}{6})$  est bien un noeud stable. Pour cela, on calcule la matrice  $M$ , puis sa trace et son déterminant. On trouve ici  $tr(M) = -\frac{12}{5}$  et  $\det(M) = \frac{52}{25}$ , 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  $C$ .

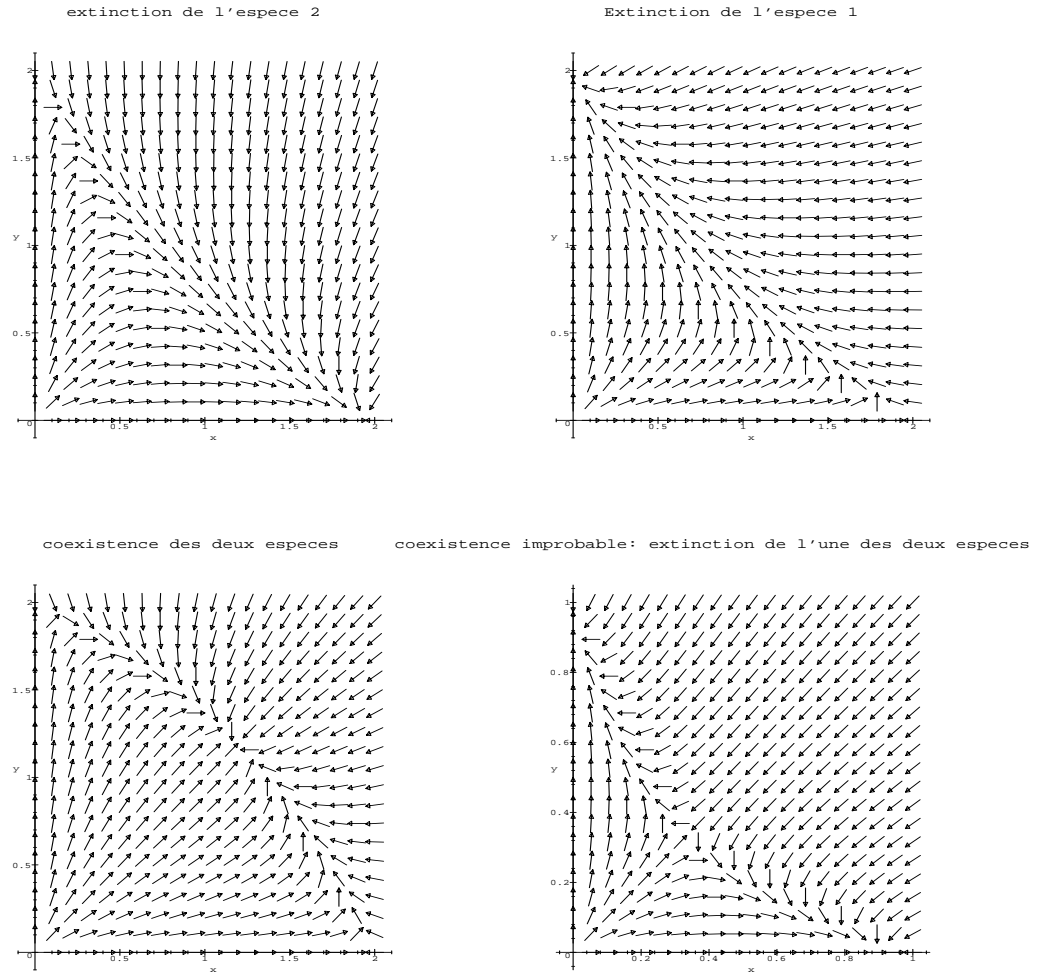


FIG. 1 – Evolution des deux populations en compétition selon les valeurs des constantes  $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2, \gamma_1$ , et  $\gamma_2$  (systèmes (6), (7), (8) et (9) respectivement)