

# MODÉLISATION MATHÉMATIQUE EN ÉCOLOGIE

Cours et exercices corrigés

***Pierre Auger***

Directeur de recherche à l'Institut de Recherche  
pour le Développement (IRD)

***Christophe Lett***

Chargé de recherche à l'Institut de Recherche  
pour le Développement (IRD)

***Jean-Christophe Poggiale***

Professeur à l'université de la Méditerranée

*SMAT'*



DUNOD

La série « Mathématiques pour le Master/SMAI » propose une nouvelle génération de livres adaptés aux étudiants de Master niveau M1 et aux élèves ingénieurs. Leur adéquation au cursus LMD et aux outils de calcul modernes sont au service de la qualité scientifique.

La SMAI (Société de Mathématiques Appliquées et Industrielles) assure la direction éditoriale grâce à un comité renouvelé périodiquement, et largement représentatif des différents thèmes des mathématiques appliquées et de leur évolution : analyse numérique, probabilités appliquées, statistique, optimisation, systèmes dynamiques et commande, traitement d'images et du signal, finance, recherche opérationnelle, etc. Son ambition est de constituer un ensemble d'ouvrages de référence.

#### DANS LA MÊME COLLECTION

Sylvie Benzoni-Gavage, *Calcul différentiel et équations différentielles*, 2010

Luca Amodei, Jean-Pierre Dedieu, *Analyse numérique matricielle*, 2008

Carl Graham, *Chaînes de Markov*, 2008

Bernard Bercu, Djalil Chafaï, *Modélisation stochastique et simulation*, 2007

Étienne Pardoux, *Processus de Markov et applications*, 2007

Frédéric Bonnans, *Optimisation continue*, 2006

Francis Comets, Thierry Meyre, *Calcul stochastique et modèles de diffusions*, 2006

Illustration de couverture : © Digitalvision

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du

droit de copie [CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris].



© Dunod, Paris, 2010

ISBN 978-2-10-054829-3

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2<sup>o</sup> et 3<sup>o</sup> a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.









# Table des matières

|                                                               |            |
|---------------------------------------------------------------|------------|
| <b>INTRODUCTION</b>                                           | <b>1</b>   |
| <b>CHAPITRE 1 • SYSTÈMES DYNAMIQUES CONTINUS</b>              | <b>3</b>   |
| 1.1 Étude d'une équation différentielle ordinaire             | 3          |
| 1.2 Deux équations différentielles ordinaires                 | 12         |
| 1.3 Étude des systèmes dynamiques en temps continu            | 43         |
| 1.4 Introduction à la notion de bifurcations                  | 74         |
| <b>CHAPITRE 2 • APPLICATIONS EN DYNAMIQUE DES POPULATIONS</b> | <b>99</b>  |
| 2.1 Modèle de dynamique d'une seule population                | 99         |
| 2.2 Deux populations en interaction                           | 111        |
| 2.3 Modèles de communauté                                     | 145        |
| 2.4 Théorie des jeux                                          | 151        |
| 2.5 Autres exemples de modèles biologiques                    | 174        |
| <b>CHAPITRE 3 • SYSTÈMES DYNAMIQUES DISCRETS</b>              | <b>183</b> |
| 3.1 Étude d'une équation en temps discret                     | 183        |
| 3.2 Étude d'un système de deux équations en temps discret     | 190        |
| <b>CHAPITRE 4 • APPLICATIONS EN DYNAMIQUE DES POPULATIONS</b> | <b>205</b> |
| 4.1 Dynamique d'une seule population                          | 205        |
| 4.2 Modèle d'une population structurée : modèle de Leslie     | 214        |
| 4.3 Dynamique de deux populations                             | 221        |

|                                                                                             |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE 5 • <b>MODÈLES SPATIALISÉS DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS</b> ....                   | 227 |
| 5.1 Structuration spatiale continue .....                                                   | 227 |
| 5.2 Modèles multisites .....                                                                | 237 |
| ANNEXE A • <b>RAPPELS D'ALGÈBRE LINÉAIRE</b> .....                                          | 249 |
| ANNEXE B • <b>QUELQUES ÉLÉMENTS SUR LES NOMBRES COMPLEXES</b> .....                         | 261 |
| ANNEXE C • <b>INITIATION À L'UTILISATION DU LOGICIEL MATLAB</b> .....                       | 265 |
| ANNEXE D • <b>CODE NETLOGO DES MODÈLES INFORMATIQUES PRÉSENTÉS<br/>DANS L'OUVRAGE</b> ..... | 283 |
| <b>BIBLIOGRAPHIE</b>                                                                        | 291 |



# Introduction

La modélisation mathématique est devenue un élément incontournable de toute étude et recherche dans le domaine de l'écologie. Cet ouvrage est destiné à des étudiants de niveau licence 3 et master souhaitant acquérir les techniques de modélisation mathématique en écologie. Il présente les rudiments en matière de modélisation mathématique en ce qui concerne les systèmes dynamiques déterministes, notamment les équations différentielles ordinaires et les modèles en temps discret. L'ouvrage présente également toute une série de modèles classiques dans le domaine de la dynamique des populations et de l'écologie. Il a l'ambition de présenter ces méthodes de manière rigoureuse sans pour autant être un ouvrage destiné aux seuls mathématiciens. Bien au contraire, ce livre a été conçu pour être abordable pour un large public allant des étudiants en sciences « dures » (mathématiques, physique...) aux étudiants des sciences de la vie n'ayant pas une formation initiale dans le domaine des systèmes dynamiques. L'ouvrage est illustré par de nombreux exemples d'applications et d'exercices permettant de pratiquer les techniques qui sont présentées et de les mettre en œuvre sur toute une série d'exemples dans le domaine des sciences écologiques.

Nous espérons ainsi que les étudiants plutôt mathématiciens trouveront ici un rappel clair des méthodes d'étude qualitative des systèmes dynamiques, qu'ils connaissent probablement déjà, et surtout de nombreuses applications de ces méthodes à des exemples concrets en écologie. Nous espérons aussi que les étudiants plutôt biologistes trouveront dans cet ouvrage une présentation rigoureuse, complète et abordable des principales techniques d'étude des systèmes dynamiques ainsi que de leur mise en œuvre dans les modèles classiques de la dynamique des populations et de l'écologie dont ils ont déjà entendu parlé dans les cours de Biologie et d'Écologie, comme par exemple le modèle de Lotka-Volterra, le modèle de Holling, et bien d'autres encore.

Cet ouvrage est la synthèse de l'activité d'enseignement des auteurs dans le domaine de la modélisation mathématique appliquée à l'écologie. L'ouvrage est donc principalement destiné à la formation des étudiants mais les doctorants, post-doctorants, enseignants-chercheurs et chercheurs souhaitant acquérir ou approfondir leurs connaissances dans le domaine seront aussi intéressés par son contenu. En effet, de nombreux membres d'instituts de recherche publics et privés étudient des systèmes naturels et sociaux complexes. La modélisation constitue aujourd'hui un outil incontournable

de la recherche moderne pour mieux appréhender les mécanismes qui gouvernent la dynamique de ces systèmes.

Il existe déjà plusieurs ouvrages couvrant le même champ mais ils sont pour la plupart rédigés en anglais. L'une des originalités de cet ouvrage réside dans sa rédaction en français. Il est donc destiné à populariser les méthodes de modélisation mathématique en écologie pour un large public francophone. D'autre part, la plupart des modèles appliqués présentés ici sont classiques, mais habituellement décrits dans différents ouvrages et certains modèles sont originaux. Les étudiants trouveront donc ici au sein d'un seul ouvrage un large éventail de modèles mathématiques couramment utilisés dans le domaine de l'écologie. Les chercheurs auront à leur disposition un ouvrage fondamental leur permettant de construire et d'analyser des modèles mathématiques appliqués à leurs propres thématiques.

Le manuscrit est organisé sous la forme de chapitres dont le contenu est soit méthodologique soit appliqué. Dans les chapitres méthodologiques sont exposées les techniques d'analyse des modèles mathématiques pour deux grandes familles de modèles : les modèles en temps continu et les modèles en temps discret. Dans les autres chapitres ces techniques sont utilisées pour étudier des modèles de dynamique des populations et des communautés. Nous présentons ainsi une revue des modèles de croissance d'une population et des modèles d'interaction entre deux populations (proie-prédateur, hôte-parasitoïde, compétition, mutualisme...). Nous abordons aussi les modèles d'interaction entre plusieurs populations dans le cadre d'un réseau trophique ainsi que les modèles de populations structurées en classes d'âge. L'ouvrage comporte également une annexe d'introduction à Matlab permettant au lecteur de réaliser une implémentation numérique des modèles mathématiques.

## Chapitre 1

---

# Systèmes dynamiques continus

### 1.1 ÉTUDE D'UNE ÉQUATION DIFFÉRENTIELLE ORDINAIRE

#### 1.1.1 Définition, existence de solutions

**Définition 1.1** *Equation différentielle du premier ordre :*

*Soit  $t$  une variable réelle et  $x(t)$  une fonction dérivable de  $t$  à valeur réelle, où  $t$  dans notre cas est le temps. Une équation différentielle du premier ordre s'écrit sous la forme générale suivante :*

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t). \quad (1.1)$$

Si la fonction  $f$  dépend du temps l'équation (1.1) est dite non autonome.

Au contraire, on dit que l'équation est autonome si la fonction  $f$  ne dépend pas explicitement du temps :

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (1.2)$$

Nous allons limiter notre étude aux équations autonomes. L'équation (1.2) est du premier ordre car elle ne fait intervenir que la dérivée d'ordre 1 de la variable  $x$ . On dit que l'équation est linéaire si la fonction  $f$  est du premier degré par rapport à la variable  $x$ . Sinon, on dit qu'elle est non linéaire.

Une solution  $x(t, x_0)$  de l'équation différentielle est une fonction du temps qui vérifie l'équation différentielle. On peut penser à un point mobile dont l'abscisse  $x$  change avec le temps. Une solution particulière dépend de la condition initiale  $x_0$ ,

c'est-à-dire de la valeur de la variable à un instant initial  $t_0$  :

$$x_0 = x(t_0).$$

Lorsque la fonction  $\frac{df}{dx}$  est continue sur un certain intervalle de  $I \subset \mathbb{R}$  de la variable  $x$ , il y a existence et unicité de la solution pour toute condition initiale  $x_0 \in I$ . Plus précisément, on a le théorème suivant.

**Théorème 1.2** *On considère une équation différentielle donnée par l'équation (1.2) où la fonction  $f$  est définie sur un intervalle ouvert  $I \subset \mathbb{R}$ . Si la fonction  $f$  est dérivable et de dérivée continue sur  $I$ , alors pour tout  $x_0 \in I$ , il existe  $T$  un réel positif et une fonction  $x$  définie sur  $[-T, T] \times \{x_0\}$  telle que  $x(t, x_0)$  est une solution de l'équation différentielle pour tout  $t \in [-T, T]$ . De plus, la solution est unique, c'est-à-dire que si  $y$  est également une solution de l'équation différentielle, alors  $x(t, x_0) = y(t, y_0)$  pour tout  $t \in [-T, T]$ .*

**Exercice** Résoudre l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x. \quad (1.3)$$

⇒ **Solution** Il s'agit d'une équation différentielle à variables séparables, c'est-à-dire que l'on peut la réécrire sous la forme suivante :

$$\frac{dx}{x} = \alpha dt,$$

dans laquelle le premier membre ne fait intervenir que la variable  $x$  et le second membre uniquement le temps  $t$ . La solution s'obtient en intégrant les deux membres, ce qui donne :

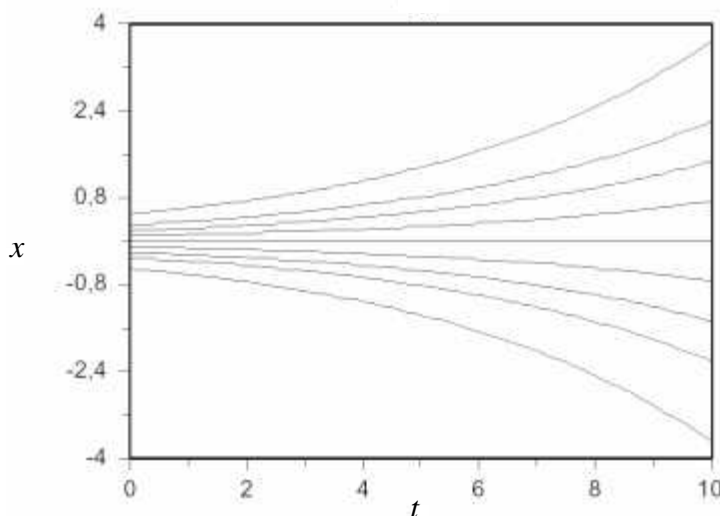
$$\ln(x) - \ln(x_0) = \alpha(t - t_0),$$

ou encore :

$$x(t, x_0) = x_0 \exp(\alpha(t - t_0)), \quad (1.4)$$

qui en supposant  $x_0 > 0$ , selon le signe de  $\alpha$  est une fonction croissante du temps ( $\alpha > 0$ ), décroissante ( $\alpha < 0$ ), ou constante ( $\alpha = 0$ ).

La figure 1.1 présente le graphe des solutions  $x(t, x_0)$  de l'équation linéaire (1.3) qui sont aussi appelées chroniques. La solution particulière issue d'une condition initiale  $x_0$  est appelée trajectoire.  $\frac{dx}{dt}$  est la vitesse en un point donné de la trajectoire.



**Figure 1.1** Solutions de l'équation linéaire  $\frac{dx}{dt} = \alpha x$  pour différentes conditions initiales, avec  $\alpha = 0.2$  et  $t_0 = 0$ .

On appelle différentielle de la fonction  $f(x)$  la variation de cette fonction pour une variation infinitésimale  $dx$  de la variable  $x$ . La différentielle est notée  $df$  et est définie par l'expression suivante :

$$df = \frac{df}{dx} dx.$$

Plus précisément, on a la définition suivante.

**Définition 1.3** On considère une fonction  $f$  de  $\mathbb{R}$  dans  $\mathbb{R}$ . La différentielle de la fonction  $f$  est une fonction de  $\mathbb{R}$  dans  $\mathbb{R}$  qui à tout  $x$  associe  $\frac{df}{dx}(x)$ . La notation  $dx$  représente l'application qui à tout  $x$  associe 1,  $dx(x) = 1$ .

Par exemple, la différentielle de la fonction  $f(x) = \sin^2(x)$  est

$$df = 2 \sin(x) \cos(x) dx.$$

### 1.1.2 Points d'équilibre, stabilité locale et portrait de phase

En général on ne sait pas résoudre l'équation différentielle (1.2). On fait alors une étude qualitative de ses solutions. Cette étude commence par la recherche des points d'équilibre (encore appelés singularités, points stationnaires, points fixes, ou simplement équilibres) de l'équation différentielle. En un point d'équilibre, la vitesse s'annule :

$$\frac{dx}{dt} = 0.$$

Les équilibres, que nous notons  $x^*$ , vérifient donc l'équation suivante :

$$f(x^*) = 0.$$

Une équation différentielle peut admettre un point d'équilibre, plusieurs points d'équilibre, ou aucun. Dans le cas où l'équation admet plusieurs points d'équilibre il est utile de les noter avec un indice,  $x_i^*$ ,  $i \in [1, N]$ , avec  $N$  le nombre d'équilibres. L'équation différentielle (1.3) n'admet qu'un seul point d'équilibre :  $x^* = 0$ .

**Exercice** Rechercher les points d'équilibre de l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \sin(x).$$

⇒ **Solution** Les équilibres vérifient  $\sin(x) = 0$ , il existe donc une infinité d'équilibres :

$$x_k^* = \pm k\pi,$$

où  $k$  est un entier naturel.

L'étape suivante consiste à déterminer si un point d'équilibre est localement stable. Pour cela, on considère un point  $x(t)$  voisin d'un équilibre  $x^*$ . Définissons une nouvelle variable locale,  $u(t) = x(t) - x^*$ . La variable  $u(t)$  est égale à zéro lorsque  $x(t) = x^*$ . Nous allons maintenant rechercher l'équation différentielle qui gouverne la variable  $u(t)$  quand la variable  $u(t)$  reste petite, c'est-à-dire que  $x(t)$  reste au voisinage de  $x^*$ . Nous avons :

$$\frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(x),$$

car  $x^*$  est une constante. Comme la variable  $x(t)$  reste dans le voisinage de l'équilibre  $x^*$ , nous développons la fonction  $f(x)$  en série de Taylor au premier ordre (voir le rappel plus loin à ce sujet) au voisinage de  $x^*$  :

$$\frac{du}{dt} = f(x^*) + \frac{df}{dx}(x^*)(x - x^*) + o(x - x^*).$$

En utilisant la définition de l'équilibre, nous avons  $f(x^*) = 0$ , ce qui finalement nous donne :

$$\frac{du}{dt} = \lambda^* u + o(u),$$

avec  $\lambda^* = \frac{df}{dx}(x^*)$ . Si on néglige le terme  $o(u)$ , l'équation différentielle ci-dessus admet la solution suivante :

$$u(t) = u(0) \exp(\lambda^* t).$$

La stabilité du point fixe est donc donnée par le signe de  $\lambda^*$ .

- si  $\lambda^* < 0$ ,  $u(t)$  tend vers 0 lorsque le temps tend vers  $+\infty$  et par conséquent  $x(t)$  tend vers  $x^*$ . On dit que l'équilibre est stable. Toute solution correspondant à une condition initiale prise dans le voisinage de l'équilibre donne lieu à un retour vers cet équilibre.

- si  $\lambda^* > 0$ ,  $u(t)$  tend vers  $\pm\infty$ , selon le signe de  $u(0)$ , et par conséquent  $x(t)$  s'éloigne de part et d'autre de  $x^*$ . On dit que l'équilibre est instable. Toute condition initiale prise dans le voisinage de l'équilibre conduit à une solution qui ne retourne pas à l'équilibre mais qui au contraire s'en éloigne.

- si  $\lambda^* = 0$ , la linéarisation n'apporte pas d'information sur la dynamique locale et il est nécessaire de considérer les termes d'ordre supérieur à 1 dans le développement en série de Taylor de la fonction  $f(x)$  au voisinage de  $x^*$ .

**Remarque :** Il faut bien noter que la stabilité dont nous venons de parler est locale, c'est-à-dire que notre critère ne s'applique qu'au voisinage de l'équilibre  $x^*$ , puisque nous avons négligé des termes qui ne sont petits qu'au voisinage de l'équilibre.



**Figure 1.2** (a) Portrait de phase d'un équilibre stable. (b) Portrait de phase d'un équilibre instable.

La figure 1.2 présente les portraits de phase, c'est-à-dire la représentation sur l'axe  $x$  du point d'équilibre et de l'évolution des trajectoires dans son voisinage. Les flèches indiquent le signe de la dérivée  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ , tournées vers les  $x$  positifs si  $x(t)$  augmente avec le temps et vers les  $x$  négatifs si  $x(t)$  diminue avec le temps. Par conséquent, les flèches sont dirigées vers l'équilibre de part et d'autre lorsque celui-ci est stable, figure 1.2 (a), ce qui signifie que toute trajectoire avec une condition initiale prise dans le voisinage de l'équilibre y retourne. Au contraire, elles sont dirigées vers l'extérieur de l'équilibre s'il est instable, figure 1.2 (b).



Figure 1.3 (a) Portrait de phase d'un shunt positif. (b) Portrait de phase d'un shunt négatif.

**Rappel sur le développement d'une fonction  $f(x)$  de Taylor au voisinage d'un point  $\bar{x}$  :**

Le développement de Taylor d'une fonction  $f(x)$  au voisinage d'un point  $\bar{x}$  est donné par l'expression suivante :

$$f(x) = f(\bar{x}) + \frac{df}{dx}(\bar{x})(x - \bar{x}) + \frac{1}{2!} \frac{d^2f}{dx^2}(\bar{x})(x - \bar{x})^2 + \dots + \frac{1}{n!} \frac{d^n f}{dx^n}(\bar{x})(x - \bar{x})^n + o((x - \bar{x})^n),$$

où  $o((x - \bar{x})^n)$  est appelé "petit o" de  $(x - \bar{x})^n$ , et est une fonction qui tend vers 0 plus vite que  $(x - \bar{x})^n$  lorsque  $x \rightarrow \bar{x}$ . On peut aussi écrire :

$$o((x - \bar{x})^n) = (x - \bar{x})^n \varepsilon(x),$$

où  $\varepsilon(x)$  est une fonction qui tend vers 0 lorsque  $x \rightarrow \bar{x}$ . L'approximation du premier ordre consiste à tronquer la série à partir du terme de second degré.

Le cas  $\lambda^* = 0$  mérite d'être traité à part. En effet, dans ce cas, le point d'équilibre peut être stable, instable ou encore conduire à deux nouveaux portraits de phase représentés sur la figure 1.3 et appelés respectivement shunt positif (resp. négatif), si la vitesse est positive (resp. négative) de part et d'autre du point d'équilibre. Ces deux types d'équilibres sont également appelés équilibres semi-stables (terminologie qui s'étendra dans le cas de plusieurs variables).

**Exemples :**

1)  $\frac{dx}{dt} = f(x) = x^2$ ,

qui admet un seul équilibre 0. La dérivée  $\frac{df}{dx} = 2x$  est nulle à l'équilibre. On a donc bien  $\lambda^* = 0$ . Cependant, pour tout  $x$ ,  $\frac{dx}{dt} > 0$  et par conséquent il s'agit d'un shunt positif.

2)  $\frac{dx}{dt} = f(x) = -x^2$ .

On a encore  $\lambda^* = 0$ . Cependant, pour tout  $x$ ,  $\frac{dx}{dt} < 0$  et par conséquent il s'agit d'un shunt négatif.

3)  $\frac{dx}{dt} = f(x) = x^3$ .

On a encore  $\lambda^* = 0$ . Le signe de  $\frac{dx}{dt}$  s'inverse lorsque l'on traverse le point fixe. Cette fois, il s'agit d'un équilibre instable.



$$4) \frac{dx}{dt} = f(x) = -x^3.$$

On a toujours  $\lambda^* = 0$ . Mais il s'agit cette fois d'un équilibre stable.

Les quatre exemples précédents montrent bien que lorsque  $\lambda^* = 0$ , il est nécessaire de prendre en compte les termes d'ordre supérieur du développement limité au voisinage du point d'équilibre. Lorsque le premier terme s'annule, le développement à l'ordre deux est le suivant :

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{2} \frac{d^2 f}{dx^2}(x^*) (x - x^*)^2 + o((x - x^*)^2) = \frac{1}{2} \frac{d^2 f}{dx^2}(x^*) u^2 + o(u^2).$$

La nature du point d'équilibre est donnée par le signe de la dérivée seconde  $\frac{d^2 f}{dx^2}(x^*)$ , un shunt positif si elle est positive et un shunt négatif si elle est négative. Si le terme d'ordre deux est également nul, il faut considérer le terme d'ordre trois, ce qui conduit à l'expression suivante :

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{3!} \frac{d^3 f}{dx^3}(x^*) u^3 + o(u^3).$$

Dans ce cas, il est évident que si la dérivée d'ordre trois est positive, le point est localement instable et stable si elle est négative. Et ainsi de suite, en recherchant la première dérivée d'ordre  $n$  non nulle, il est possible de connaître la nature de la stabilité locale du point d'équilibre.

**Définition 1.4** Un équilibre  $x^*$  de l'équation différentielle (1.2) est dit hyperbolique si  $\frac{df}{dx}(x^*)$  est non nul.

Les équilibres hyperboliques ont cette particularité qu'on peut comprendre le comportement local de l'équation différentielle seulement au moyen de la dérivée de  $f$  en  $x^*$ .

D'un point de vue pratique, il peut aussi être intéressant de tracer le graphe de la fonction  $f(x)$ . En effet, l'équation (1.2) montre que les points d'équilibre de l'équation différentielle correspondent aux zéros de la fonction  $f$ , et que le signe de la fonction  $f(x) > 0$  (resp.  $f(x) < 0$ ) permet de savoir si la fonction  $x(t)$  solution de l'équation différentielle décroît (resp. croît) avec le temps. De cette manière, on obtient des informations globales et pas seulement locales sur la dynamique de cette fonction.

**Exercice** Déterminer les équilibres de l'équation différentielle suivante ainsi que leurs propriétés de stabilité locale :

$$\frac{dx}{dt} = x^3 - 4x^2 - 11x + 30 = f(x).$$

⇒ **Solution** Cette équation peut être réécrite sous la forme suivante :

$$\frac{dx}{dt} = (x - 2)(x + 3)(x - 5).$$

Cette équation possède trois points d'équilibre :

$$x_1^* = -3, x_2^* = 2, x_3^* = 5.$$

Calculons la dérivée de la fonction  $f(x)$  :

$$\frac{df}{dx} = 3x^2 - 8x - 11.$$

Pour déterminer la stabilité des points d'équilibre, nous calculons cette dérivée pour chacun des équilibres précédents. Il vient :

$$\lambda_1^* = 40, \lambda_2^* = -15, \lambda_3^* = 24.$$

En conséquence,  $x_1^*$  et  $x_3^*$  sont instables alors que  $x_2^*$  est stable. Le portrait de phase est montré sur la figure 1.4.



**Figure 1.4** Portrait de phase de l'équation  $\frac{dx}{dt} = x^3 - 4x^2 - 11x + 30$ .

**Exercice** Mêmes questions pour l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \sin(x) = f(x).$$

⇒ **Solution** Cette équation différentielle admet une infinité de points d'équilibre que nous notons  $x_k^*$  avec :

$$x_k^* = \pm k\pi,$$

où  $k$  est un entier naturel. Pour déterminer la stabilité des équilibres, calculons les termes de premier ordre :

$$\lambda_k^* = \frac{df}{dx}(x_k^*) = \cos(x_k^*) = 1, \text{ si } k = 2p$$

$$\lambda_k^* = -1, \text{ si } k = 2p + 1$$

où  $p$  est un entier naturel. L'origine est donc instable et entourée de deux points stables en  $\pm\pi$ . Une alternance de points stables et instables se succédant à intervalles égaux à  $\pi$  constitue le portrait de phase qui est représenté sur la figure 1.5.

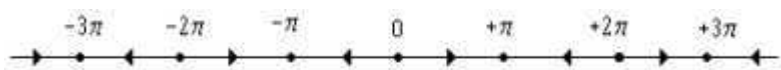


Figure 1.5 Portrait de phase de l’équation  $\frac{dx}{dt} = \sin(x)$ .

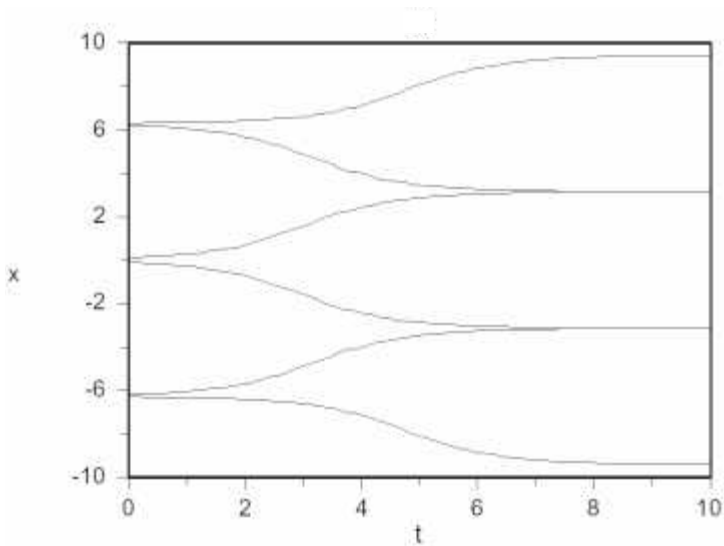


Figure 1.6 Chroniques de l’équation  $\frac{dx}{dt} = \sin(x)$ .

La figure 1.6 présente les chroniques, c’est-à-dire une représentation qualitative des solutions  $x(t)$  de l’équation différentielle  $\frac{dx}{dt} = \sin(x)$  pour diverses conditions initiales. Pour tracer ces chroniques on a utilisé le portrait de phase de la figure 1.5 dont les flèches indiquent le sens de variation (croissance ou décroissance) de la fonction  $x(t)$  entre deux points d’équilibre.

Des équations différentielles différentes peuvent avoir des comportements dynamiques qualitativement équivalents. On peut ainsi penser à regrouper les équations différentielles en des groupes possédant des dynamiques de même nature.

**Définition 1.5** *Équivalence qualitative :*  
Deux équations différentielles ordinaires sont dites qualitativement équivalentes si elles possèdent les mêmes portraits de phase, c’est-à-dire le même nombre de points d’équilibre avec les mêmes propriétés de stabilité et se trouvant rangés dans le même ordre.

**Exercice** Equivalence qualitative d'équations différentielles :

Parmi les équations différentielles suivantes, déterminez celles qui sont qualitativement équivalentes :

$$(1) \frac{dx}{dt} = x^2, (2) \frac{dx}{dt} = x^2 - 9, (3) \frac{dx}{dt} = ch(x) - 1, (4) \frac{dx}{dt} = x(1 - x), (5) \frac{dx}{dt} = (x - 1)(3 + x).$$

⇒ **Solution** En traçant les portraits de phase, le lecteur vérifiera que les systèmes (1) et (3), d'une part, et les systèmes (2) et (5), d'autre part, sont qualitativement équivalents.

## 1.2 DEUX ÉQUATIONS DIFFÉRENTIELLES ORDINAIRES

La forme générale d'un système de deux équations différentielles ordinaires autonomes est la suivante :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y),\end{aligned}\tag{1.5}$$

où nous utilisons la notation simplifiée de la dérivée de la variable  $x$  en fonction du temps avec un point au-dessus de celle-ci, soit  $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$ . Le système est défini par les fonctions  $f$  et  $g$  qui sont en général des fonctions non linéaires des variables  $x$  et  $y$ . On peut penser à un point mobile sur un plan dont les coordonnées dépendent du temps,  $(x(t), y(t))$ . La vitesse du point mobile est par définition égale au vecteur de composantes  $(\dot{x} = f(x, y), \dot{y} = g(x, y))$ . Par conséquent, les équations (1.5) définissent les composantes du vecteur vitesse en tout point du plan. À partir d'une condition initiale  $(x_0, y_0)$  définie par la position du point mobile à un instant initial de référence  $t_0$ , c'est-à-dire  $x_0 = x(t_0)$  et  $y_0 = y(t_0)$ , le point mobile va se déplacer sur le plan. L'ensemble des positions occupées successivement au cours du temps à partir de la condition initiale constitue une trajectoire particulière. L'ensemble des trajectoires constitue le portrait de phase.

Le système (1.5) définit un vecteur vitesse de manière unique en chaque point du plan. Une conséquence importante est donc que deux trajectoires ne peuvent jamais se couper en un point du plan, sauf en un équilibre. En effet, si deux trajectoires se coupaient transversalement, nous aurions deux vitesses différentes en un même point  $(x, y)$ , ce qui serait contraire à l'unicité de la vitesse en chaque point. Ce résultat est en réalité la conséquence du théorème de Cauchy d'existence et d'unicité des solutions d'un système différentiel autonome pour lequel on fixe les conditions initiales  $(x_0, y_0)$ . Il s'énonce comme suit.

**Théorème 1.6** *Considérons un ouvert  $U \subset \mathbb{R}^2$  sur lequel le système différentiel (1.5) est défini et sur lequel les fonctions  $f$  et  $g$  sont dérivables et de dérivées continues. On suppose que le point  $(x_0, y_0)$  appartient à l'ouvert  $U$ . Il existe un nombre réel  $T$  strictement positif tel que le système (1.5) avec  $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$  admet une solution  $(x(t), y(t))$  unique pour tout  $t \in [-T, T]$ .*

En d'autres termes, si un point de l'espace de phase n'est pas un équilibre, sa trajectoire est une courbe unique localement (et donc globalement). Les trajectoires ne peuvent donc pas se croiser dans l'espace des phases.

### 1.2.1 Linéarisation au voisinage d'un point d'équilibre

La démarche pour l'étude d'un système de deux équations différentielles est en partie la même que celle utilisée pour une seule équation. La première étape consiste à rechercher les équilibres et à déterminer leur propriété de stabilité locale. Un point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  du système (1.5) est un point où la vitesse est nulle. Un point d'équilibre est donc défini par les relations suivantes :

$$\begin{aligned} f(x^*, y^*) &= 0, \\ g(x^*, y^*) &= 0. \end{aligned} \tag{1.6}$$

Un système d'équations différentielles ordinaires peut admettre aucun, un, ou plusieurs points d'équilibre qu'il est dans ce dernier cas nécessaire d'indicer,  $(x_i^*, y_i^*)$ , avec  $i \in [1, N]$  et  $N$  le nombre de points d'équilibre. Pour avoir des informations sur la stabilité locale d'un point d'équilibre, on procède à la linéarisation du système au voisinage de chaque point d'équilibre. Soient  $(u(t), v(t))$  les coordonnées locales au voisinage d'un point d'équilibre donné  $(x^*, y^*)$  :

$$\begin{aligned} u(t) &= x(t) - x^*, \\ v(t) &= y(t) - y^*. \end{aligned}$$

Si les variables locales  $u(t)$  et  $v(t)$  tendent vers 0, alors la trajectoire tend vers l'équilibre  $(x^*, y^*)$ . Pour linéariser, comme dans le cas d'une seule équation, on recherche le système d'équations qui gouverne les variables  $(u, v)$  en faisant une approximation du premier ordre au voisinage du point d'équilibre :

$$\begin{aligned}
\dot{u} &= \dot{x} = f(x, y) = f(x^*, y^*) + \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*)(x - x^*) \\
&\quad + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*)(y - y^*) + \dots, \\
\dot{v} &= \dot{y} = g(x, y) = g(x^*, y^*) + \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*)(x - x^*) \\
&\quad + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*)(y - y^*) + \dots
\end{aligned} \tag{1.7}$$

En utilisant les relations définissant le point d'équilibre, c'est-à-dire  $f(x^*, y^*) = g(x^*, y^*) = 0$ , après substitution des coordonnées locales dans les équations (1.7) et en négligeant les termes d'ordre supérieurs à 1 dans le développement de Taylor, nous obtenons le système linéarisé suivant :

$$\begin{aligned}
\dot{u} &= \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) u + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) v, \\
\dot{v} &= \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) u + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) v,
\end{aligned} \tag{1.8}$$

qu'il est possible de réécrire sous une forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}. \tag{1.9}$$

La matrice précédente des dérivées partielles que nous notons  $A$  s'appelle la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \tag{1.10}$$

où  $a_{ij}$  est le coefficient  $(i, j)$  de la matrice Jacobienne de l'équation (1.10). Le modèle linéaire s'obtient donc en calculant la Jacobienne au point d'équilibre du système :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}^* & a_{12}^* \\ a_{21}^* & a_{22}^* \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \tag{1.11}$$

avec la notation  $a_{ij}^* = a_{ij}(x^*, y^*)$ . Le modèle linéaire (1.11) est aussi appelé la partie linéaire du système (1.5) au voisinage d'un équilibre. Ce modèle est un modèle plus simple que le système non linéaire dont il est issu car il est linéaire. Cependant, ce n'est qu'une approximation du système (1.5) au premier ordre qui n'a de sens que dans un voisinage immédiat d'un point d'équilibre de ce système.

**Rappel sur les développements limités en dimension deux :**

Soit une fonction de deux variables  $f(x, y)$ . Le développement limité de la fonction  $f(x, y)$  au voisinage d'un point  $(\bar{x}, \bar{y})$  à l'ordre  $n$  est donné par l'expression suivante :

$$\begin{aligned} f(x, y) = & f(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{\partial f}{\partial x}(x - \bar{x}) + \frac{\partial f}{\partial y}(y - \bar{y}) \\ & + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(x - \bar{x})^2 + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}(y - \bar{y})^2 \\ & + \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y}(x - \bar{x})(y - \bar{y}) + \dots + \frac{1}{n!} \left( \frac{\partial f}{\partial x}(x - \bar{x}) + \frac{\partial f}{\partial y}(y - \bar{y}) \right)^n + \dots, \end{aligned}$$

où nous utilisons la notation symbolique du produit en puissance. Dans cette notation, le terme de puissance  $(p, n - p)$  correspond à la dérivée  $n$  ième suivante  $\frac{\partial^n f}{\partial x^p \partial y^{n-p}}$ . Toutes les dérivées sont calculées au point  $(\bar{x}, \bar{y})$ .

**1.2.2 Système linéaire de deux équations différentielles ordinaires**

Dans la section précédente, nous avons obtenu un modèle linéaire en faisant une approximation au premier ordre dans un voisinage d'un équilibre du système non linéaire. Il est maintenant nécessaire de rechercher les solutions d'un système linéaire en dimension deux. La forme générale d'un système linéaire de deux équations différentielles ordinaires est la suivante :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= a_{11}x + a_{12}y, \\ \dot{y} &= a_{21}x + a_{22}y, \end{aligned} \tag{1.12}$$

ou encore,

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

où  $A = [a_{ij}]$  est une matrice à coefficients constants. Dans le cas de la linéarisation au voisinage d'un équilibre, la matrice  $A$  est la matrice Jacobienne calculée à cet équilibre.

Tout d'abord, il est facile de voir qu'un système de deux équations différentielles ordinaires est équivalent à une équation différentielle ordinaire du second ordre. En effet, en dérivant la première équation par rapport au temps, on obtient :

$$\ddot{x} = a_{11}\dot{x} + a_{12}\dot{y} = a_{11}\dot{x} + a_{12}(a_{21}x + a_{22}y). \tag{1.13}$$

De la première équation du système linéaire (1.12), il vient :

$$y = \frac{1}{a_{12}} (\dot{x} - a_{11}x).$$

Après substitution dans l'équation (1.13), nous obtenons une équation linéaire du second ordre de la variable  $x$  :

$$\ddot{x} - (a_{11} + a_{22})\dot{x} + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})x = 0,$$

que nous pouvons réécrire en fonction de la trace ( $tr A = a_{11} + a_{22}$ ) et du déterminant ( $\det A = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ ) de la matrice  $A$  :

$$\ddot{x} - tr A \dot{x} + \det A x = 0.$$

Le résultat inverse est valable, c'est-à-dire qu'une équation du second ordre peut être transformée en un système de deux équations différentielles du premier ordre. Soit une équation du second ordre :

$$\ddot{x} + b\dot{x} + cx = 0.$$

Cette équation peut être écrite sous la forme d'un système de deux équations différentielles du premier ordre en posant  $\dot{x} = y$  :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= y, \\ \dot{y} &= \ddot{x} = -by - cx. \end{aligned}$$

Il est souvent utile de passer d'une forme à l'autre. Nous allons maintenant utiliser les formes de Jordan des matrices de dimension deux pour trouver les solutions du système linéaire (1.12). Nous renvoyons le lecteur au rappel d'algèbre linéaire en annexe pour les méthodes permettant de mettre une matrice de dimension deux sous sa forme de Jordan réelle.

### 1.2.3 Solutions d'un système linéaire en dimension 2

Soit un système linéaire de deux équations différentielles ordinaires du type :

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}. \quad (1.14)$$

Soit  $A = [a_{ij}]$  la matrice des coefficients constants du système linéaire. Nous allons rechercher la solution de ce système pour une condition initiale donnée :



$$\begin{aligned}x(0) &= x_0, \\y(0) &= y_0.\end{aligned}$$

La méthode que nous allons utiliser comporte plusieurs étapes :

- 1) effectuer un changement de base afin de mettre la matrice sous sa forme de Jordan ;
- 2) résoudre le système dans la nouvelle base ;
- 3) revenir dans la base de départ.

Dans l'annexe d'algèbre linéaire nous voyons qu'il existe plusieurs formes de Jordan en fonction du signe du discriminant de l'équation caractéristique. Nous allons donc distinguer ces différents cas.

### a) Cas de deux valeurs propres réelles distinctes

Dans la base de départ, le système s'écrit sous la forme (1.14). Dans le cas de cette section, le discriminant de l'équation caractéristique associée à la matrice  $A$  est positif et cette matrice admet donc deux valeurs propres réelles  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$ . Rappelons les formules qui permettent d'effectuer le changement de la base de départ  $(x, y)$  vers la base de Jordan  $(u, v)$  :

$$\begin{aligned}\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} &= P \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \\ \text{et } \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} &= P^{-1} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},\end{aligned}$$

où  $P$  est la matrice utilisée pour mettre la matrice  $A$  sous sa forme de Jordan. Rappelons que dans ce cas la matrice  $P$  comporte sur sa première colonne le vecteur propre  $m_1$  associé à la première valeur propre  $\lambda_1$  et sur sa seconde colonne le vecteur propre  $m_2$  associé à la seconde valeur propre  $\lambda_2$ , et qu'on a :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

Dans la nouvelle base, le système s'écrit sous la forme simple suivante :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

où les deux équations sont découplées :

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \lambda_1 u, \\ \dot{v} &= \lambda_2 v.\end{aligned}$$

La solution évidente de ce système est :

$$\begin{aligned} u(t) &= \gamma \exp(\lambda_1 t), \\ v(t) &= \delta \exp(\lambda_2 t), \end{aligned}$$

où  $\gamma$  et  $\delta$  sont des constantes d'intégration. La solution du système dans la base de départ s'obtient par retour dans la base d'origine :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \gamma \exp(\lambda_1 t) \\ \delta \exp(\lambda_2 t) \end{pmatrix}.$$

Après développement on obtient :

$$\begin{aligned} x(t) &= \gamma m_{11} \exp(\lambda_1 t) + \delta m_{12} \exp(\lambda_2 t), \\ y(t) &= \gamma m_{21} \exp(\lambda_1 t) + \delta m_{22} \exp(\lambda_2 t), \end{aligned}$$

qui peut aussi s'écrire sous la forme suivante :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \gamma \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix} \exp(\lambda_1 t) + \delta \begin{pmatrix} m_{12} \\ m_{22} \end{pmatrix} \exp(\lambda_2 t).$$

Les constantes  $\gamma$  et  $\delta$  sont déterminées par les conditions initiales.

### ***b) Cas d'une valeur propre réelle double***

Avec le changement de base approprié, la matrice peut être mise sous forme de Jordan. Dans cette nouvelle base, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Dans ce cas, rappelons que la matrice de passage comporte sur sa première colonne le vecteur propre  $m_0$  associé à la valeur propre double  $\lambda_0$  et sur sa seconde colonne un vecteur  $m$  linéairement indépendant :

$$P = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix}.$$

La seconde équation du système linéaire est découplée de la première :

$$\dot{v} = \lambda_0 v,$$

et peut être résolue facilement :

$$v(t) = \delta \exp(\lambda_0 t),$$

où  $\delta$  est une constante d'intégration. La substitution de cette solution dans la première équation conduit à une équation du premier ordre avec second membre suivante :

$$\dot{u} = \lambda_0 u + v,$$

ou encore :

$$\dot{u} - \lambda_0 u = \delta \exp(\lambda_0 t).$$

La solution de cette équation est :

$$u(t) = (\delta t + \gamma) \exp(\lambda_0 t),$$

où  $\gamma$  est une constante d'intégration. La solution du système initial s'obtient en revenant dans la base de départ :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (\delta t + \gamma) \exp(\lambda_0 t) \\ \delta \exp(\lambda_0 t) \end{pmatrix}.$$

Après développement on obtient :

$$\begin{aligned} x(t) &= \exp(\lambda_0 t) (\gamma m_{10} + \delta m_1 + \delta m_{10} t), \\ y(t) &= \exp(\lambda_0 t) (\gamma m_{20} + \delta m_2 + \delta m_{20} t). \end{aligned}$$

Les constantes  $\gamma$  et  $\delta$  sont déterminées par les conditions initiales.

### c) Cas de deux valeurs propres complexes conjuguées

Avec le changement de base approprié, la matrice  $A$  peut être mise sous forme de Jordan. Dans cette nouvelle base, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Rappelons que dans ce cas, la matrice  $A$  admet deux valeurs propres complexes et conjuguées (le lecteur peut se référer à l'annexe consacrée au bref rappel sur les nombres complexes si besoin) ( $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ ,  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ ) et que la matrice de passage comporte sur sa première colonne le vecteur  $b$  associé à la partie imaginaire

et sur sa seconde colonne le vecteur  $a$  correspondant à la partie réelle des vecteurs propres conjugués  $m_{1,2} = a \pm ib$  :

$$P = \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix}.$$

Le système d'équations s'écrit donc :

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \alpha u - \beta v, \\ \dot{v} &= \beta u + \alpha v. \end{aligned}$$

Afin de résoudre ce système, nous allons effectuer un changement de coordonnées. Celui-ci peut se faire de deux manières, qui sont d'un point de vue théorique équivalentes, mais dont la mise en œuvre pratique diffère un peu. La première approche n'utilise que des nombres réels mais nécessite un peu plus de calculs que la seconde qui s'appuie sur l'utilisation des nombres complexes. La première méthode consiste à passer des coordonnées rectangulaires  $(u, v)$  aux coordonnées polaires  $(r, \theta)$ . On a :

$$r = \sqrt{u^2 + v^2}, \quad (1.15)$$

$$\tan \theta = \frac{v}{u},$$

et aussi :

$$\begin{aligned} u &= r \cos \theta, \\ v &= r \sin \theta. \end{aligned}$$

Effectuons le passage en coordonnées polaires, en recherchant l'équation gouvernant le rayon vecteur. En mettant l'équation (1.15) au carré puis en la dérivant il vient :

$$r\dot{r} = u\dot{u} + v\dot{v} = u(\alpha u - \beta v) + v(\beta u + \alpha v) = \alpha(u^2 + v^2) = \alpha r^2.$$

De la même manière, recherchons l'équation gouvernant l'angle  $\theta$  :

$$\frac{d(\tan \theta)}{dt} = \frac{\dot{\theta}}{\cos^2 \theta} = \frac{u\dot{v} - v\dot{u}}{u^2} = \frac{u(\beta u + \alpha v) - v(\alpha u - \beta v)}{u^2} = \frac{\beta(u^2 + v^2)}{u^2}.$$

Dans le système de coordonnées polaires, le système s'écrit finalement :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \alpha r, \\ \dot{\theta} &= \beta,\end{aligned}$$

dont les solutions sont évidentes :

$$\begin{aligned}r(t) &= \gamma \exp(\alpha t), \\ \theta(t) &= \beta t + \delta,\end{aligned}$$

où  $\gamma$  et  $\delta$  sont des constantes d'intégration. Les solutions  $(u(t), v(t))$  dans la base de Jordan sont donc :

$$\begin{aligned}u(t) &= r(t) \cos \theta(t) = \gamma \exp(\alpha t) \cos(\beta t + \delta), \\ v(t) &= r(t) \sin \theta(t) = \gamma \exp(\alpha t) \sin(\beta t + \delta).\end{aligned}$$

La solution du système initial s'obtient, comme dans les autres cas, en revenant dans la base de départ :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} = \gamma \exp(\alpha t) \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos(\beta t + \delta) \\ \sin(\beta t + \delta) \end{pmatrix}.$$

On obtient finalement :

$$\begin{aligned}x(t) &= \gamma \exp(\alpha t) (b_1 \cos(\beta t + \delta) + a_1 \sin(\beta t + \delta)), \\ y(t) &= \gamma \exp(\alpha t) (b_2 \cos(\beta t + \delta) + a_2 \sin(\beta t + \delta)).\end{aligned}$$

Les constantes  $\gamma$  et  $\delta$  sont déterminées par les conditions initiales. En fait, ces constantes sont données par :

$$\begin{aligned}r(0) &= \gamma, \\ \theta(0) &= \delta.\end{aligned}$$

Dans le cas général, cela nécessite encore un peu de calcul pour relier les constantes  $\gamma$  et  $\delta$  aux conditions initiales  $x_0$  et  $y_0$ .

La seconde approche consiste, à la place du changement de coordonnées polaires explicite dans  $\mathbb{R}^2$ , à poser :

$$z(t) = u(t) + i v(t)$$

Il en découle :

$$\begin{aligned}\dot{z} = \dot{u} + i \dot{v} &= \alpha(u + i v) + \beta(-v + i u) \\ &= \alpha z + i \beta z = \lambda_1 z\end{aligned}$$

Il s'agit alors d'une équation différentielle à variables séparables comme nous en avons vues en début de chapitre. Sa solution générale s'écrit :

$$z(t) = C e^{\lambda_1 t}$$

où  $C$  est une constante d'intégration, complexe ici,  $C = z(0) = u(0) + i v(0)$ . D'autre part,  $e^{\lambda_1 t} = e^{\alpha t} e^{i \beta t} = e^{\alpha t} (\cos(\beta t) + i \sin(\beta t))$ . La solution réelle  $(u(t), v(t))$  du système linéaire dans la base de Jordan est donc directement obtenue en prenant les parties réelles et imaginaires respectivement de  $z$ . On obtient :

$$\begin{aligned}u(t) &= e^{\alpha t} (u(0) \cos(\beta t) - v(0) \sin(\beta t)) \\ v(t) &= e^{\alpha t} (u(0) \sin(\beta t) + v(0) \cos(\beta t))\end{aligned}$$

Comme précédemment, les solutions exprimées dans la base initiale,  $(x(t), y(t))$  sont obtenues en multipliant le vecteur  $(u(t), v(t))$  par la matrice de passage  $P$ .

**Exercice** Résoudre les systèmes linéaires suivants :

- 1)  $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 6 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$
- 2)  $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 1 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$
- 3)  $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & 4 \\ -2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$

avec la condition initiale  $x(0) = 1$  et  $y(0) = 0$ .

⇒ **Solution** Il s'agit de systèmes dont les matrices ont été mises sous forme de Jordan dans les exercices de l'annexe d'algèbre linéaire auxquels nous renvoyons le lecteur.

1) Nous montrons dans l'annexe que les valeurs propres de la matrice associée à ce système sont réelles distinctes :  $\lambda_1 = 3$  et  $\lambda_2 = 2$ . La matrice est diagonalisable en utilisant la matrice de passage suivante :

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & 3 \end{pmatrix}.$$

Dans la base de Jordan, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

dont les solutions sont :

$$\begin{aligned} u(t) &= \gamma \exp(3t), \\ v(t) &= \delta \exp(2t). \end{aligned}$$

Les solutions s'obtiennent en revenant dans la base de départ :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix},$$

ou encore,

$$\begin{aligned} x(t) &= \gamma \exp(3t) + \delta \exp(2t), \\ y(t) &= 2\gamma \exp(3t) + 3\delta \exp(2t). \end{aligned}$$

Les constantes sont déterminées par la condition initiale :

$$\begin{aligned} 1 &= \gamma + \delta, \\ 0 &= 2\gamma + 3\delta, \end{aligned}$$

ce qui donne :

$$\begin{aligned} \gamma &= 3, \\ \delta &= -2. \end{aligned}$$

2) Dans ce cas, la valeur propre de la matrice associée à ce système est réelle et double :  $\lambda_0 = 2$ . La matrice peut être mise sous sa forme de Jordan en utilisant la matrice de passage suivante :

$$P_1 = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Dans la base de Jordan, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 0 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

dont les solutions sont :

$$\begin{aligned}u(t) &= (\delta t + \gamma) \exp(2t), \\v(t) &= \delta \exp(2t).\end{aligned}$$

Les solutions s'obtiennent en revenant dans la base de départ :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P_1 \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix},$$

ou encore,

$$\begin{aligned}x(t) &= \exp(2t)(\delta t + \gamma + 2\delta), \\y(t) &= \exp(2t)(\delta t + \gamma).\end{aligned}$$

Les constantes sont déterminées par la condition initiale :

$$\begin{aligned}1 &= \gamma + 2\delta, \\0 &= \gamma,\end{aligned}$$

ce qui donne :

$$\begin{aligned}\gamma &= 0, \\\delta &= \frac{1}{2}.\end{aligned}$$

3) La matrice admet deux valeurs propres complexes et distinctes :  $\lambda_1 = 1 + 2i$  et  $\lambda_2 = 1 - 2i$ . Elle peut être mise sous sa forme de Jordan en utilisant la matrice de passage suivante :

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Dans la base de Jordan, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & -2 \\ 2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$



Il est plus facile d'écrire ce système avec les coordonnées polaires :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r, \\ \dot{\theta} &= 2,\end{aligned}$$

dont les solutions  $(r(t), \theta(t))$  sont évidentes :

$$\begin{aligned}r(t) &= \gamma \exp(t), \\ \theta(t) &= 2t + \delta.\end{aligned}$$

Les solutions en coordonnées rectangulaires sont donc :

$$\begin{aligned}u(t) &= r(t) \cos(\theta(t)) = \gamma \exp(t) \cos(2t + \delta), \\ v(t) &= r(t) \sin(\theta(t)) = \gamma \exp(t) \sin(2t + \delta).\end{aligned}$$

Les solutions en  $(x(t), y(t))$  s'obtiennent en revenant dans la base de départ :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix},$$

ou encore,

$$\begin{aligned}x(t) &= 2\gamma \exp(t) \sin(2t + \delta), \\ y(t) &= \gamma \exp(t) (\cos(2t + \delta) - \sin(2t + \delta)).\end{aligned}$$

Les constantes sont déterminées par la condition initiale :

$$\begin{aligned}2\gamma \sin \delta &= 1, \\ \tan \delta &= 1,\end{aligned}$$

ce qui nous donne :

$$\begin{aligned}\gamma &= \frac{\sqrt{2}}{2}, \\ \delta &= \frac{\pi}{4}.\end{aligned}$$

**Exercice** Résoudre les systèmes linéaires suivants :

$$1) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ -12 & 5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

$$2) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 & -5 \\ 2 & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

⇒ **Solution** 1) Posons :

$$A = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ -12 & 5 \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres sont 1 et 2. On peut prendre comme matrice de passage la matrice :

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 3 & 4 \end{pmatrix}.$$

La solution générale est :

$$\begin{aligned} x(t) &= \gamma \exp(t) + 3\delta \exp(2t), \\ y(t) &= \gamma \exp(t) + 4\delta \exp(2t). \end{aligned}$$

2) Posons :

$$A = \begin{pmatrix} 4 & -5 \\ 2 & -2 \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres sont  $1 + i$  et  $1 - i$ . On peut prendre comme matrice de passage la matrice :

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 2 \end{pmatrix}.$$

La solution générale est :

$$\begin{aligned} x(t) &= \gamma \exp(t) (\cos(t + \delta) + \sin(t + \delta)), \\ y(t) &= \gamma \exp(t) (\cos(t + \delta) + 2 \sin(t + \delta)). \end{aligned}$$

### 1.2.4 Typologie des systèmes planaires linéaires

Rappelons que nous limitons notre étude au cas où  $\det A \neq 0$ . Dans la section précédente, nous avons présenté les solutions d'un système de deux équations linéaires couplées :

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

avec  $A = [a_{ij}]$  qui est une matrice à coefficients constants. Nous avons distingué trois cas qui dépendent des valeurs propres de cette matrice :

- 1) les valeurs propres sont réelles et distinctes ;
- 2) il existe une valeur propre double et réelle ;
- 3) les valeurs propres sont complexes conjuguées.

Il est usuel de présenter ces différents types de solutions dans le plan de la trace et du déterminant de la matrice ( $tr A, \det A$ ). Pour distinguer les trois cas, revenons à l'équation caractéristique (A.2) vue dans l'annexe d'algèbre linéaire :

$$\lambda^2 - tr A \lambda + \det A = 0.$$

Rappelons que pour une équation du second degré  $ax^2 + bx + c = 0$ , la somme des racines est égale à  $-\frac{b}{a}$  et le produit des racines à  $\frac{c}{a}$ . En conséquence, si  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont les valeurs propres racines de l'équation caractéristique, nous avons les relations suivantes :

$$tr A = \lambda_1 + \lambda_2,$$

$$\det A = \lambda_1 \lambda_2.$$

Les trois cas précédents dépendent du signe du discriminant :

$$\Delta = (tr A)^2 - 4 \det A.$$

Tout d'abord, le cas 2) correspond à  $\Delta = 0$ , ou encore  $\det A = \frac{1}{4} (tr A)^2$ , ce qui détermine dans le plan ( $tr A, \det A$ ) une parabole passant par l'origine et dont les axes sont tournés vers le haut.

Le cas 1) correspond à  $\Delta > 0$ , c'est-à-dire aux points du plan ( $tr A, \det A$ ) situés au-dessous de cette parabole.

Enfin, le cas 3) correspond à  $\Delta < 0$ , et donc aux points se trouvant au-dessus de la parabole, voir figure 1.13.

Nous allons maintenant examiner ces trois cas plus en détail.

a) *Cas de deux valeurs propres réelles distinctes*

Rappelons que dans ce cas la matrice  $A$  peut se mettre sous la forme de Jordan :

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

Les solutions dans la base de Jordan sont les suivantes :

$$\begin{aligned} u(t) &= \gamma \exp(\lambda_1 t), \\ v(t) &= \delta \exp(\lambda_2 t), \end{aligned}$$

et ainsi l'allure des trajectoires va dépendre du signe des valeurs propres.

Trois cas peuvent être distingués :

- $\lambda_1 > 0$  et  $\lambda_2 > 0$ . Les deux valeurs propres sont positives, il s'agit d'un nœud instable (« unstable node » en anglais) ou encore source (« source »). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 1.7. Lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , les solutions  $u(t)$  et  $v(t)$  tendent aussi vers l'infini. Toutes les trajectoires s'éloignent du point d'équilibre  $(0, 0)$  qui est par conséquent instable. Dans le plan  $(tr A, \det A)$ , les nœuds instables se trouvent au dessous de la parabole dans le demi plan supérieur  $\det A > 0$ , et dans la partie  $tr A > 0$  (figure 1.13) car le produit et la somme des valeurs propres sont positifs.
- $\lambda_1 < 0$  et  $\lambda_2 < 0$ . Les deux valeurs propres sont négatives, il s'agit d'un nœud stable (« stable node » en anglais) ou encore un puits (« sink »). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 1.8. Lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , les solutions  $u(t)$  et  $v(t)$  tendent vers 0. Toutes les trajectoires tendent vers le point d'équilibre  $(0, 0)$  qui est donc stable. Dans le plan  $(tr A, \det A)$ , les nœuds stables se trouvent en dessous de la parabole dans le demi plan supérieur  $\det A > 0$  car le produit des valeurs propres est positif et dans la partie  $tr A < 0$  car la somme des valeurs propres est négative (figure 1.13).
- $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont de signes contraires, il s'agit d'un point selle ou point col (« saddle point » en anglais). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 1.9. Lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , une des solutions tend vers  $\pm\infty$  et l'autre tend vers 0. Le point d'équilibre  $(0, 0)$  est instable. Dans le plan  $(tr A, \det A)$ , les points selles se trouvent dans le demi plan inférieur  $\det A < 0$  (figure 1.13) car le produit des valeurs propres est négatif.

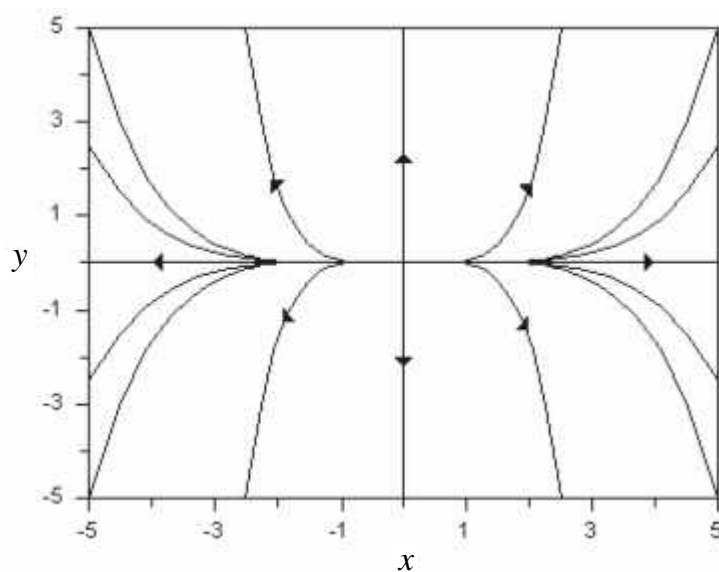


Figure 1.7 Portrait de phase d'un nœud instable.

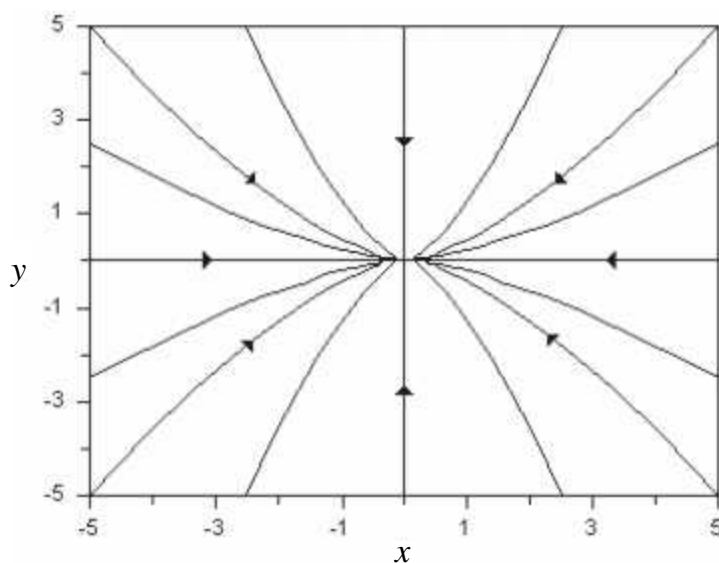


Figure 1.8 Portrait de phase d'un nœud stable.

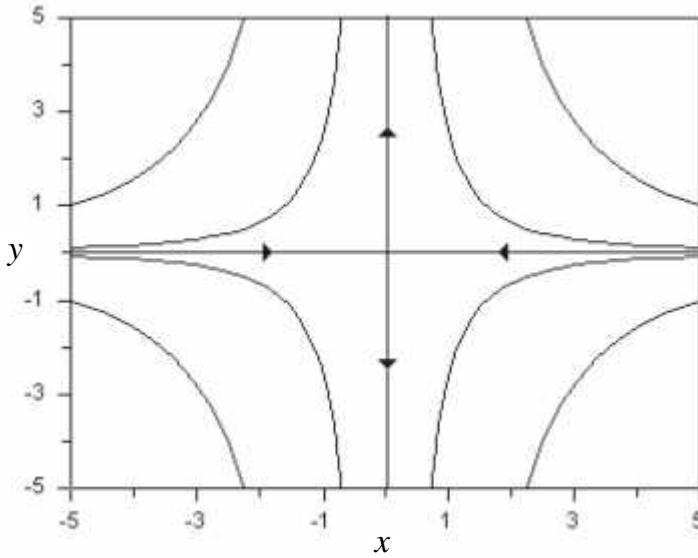


Figure 1.9 Portrait de phase d'un point selle.

*b) Cas d'une valeur propre réelle double*

Dans ce cas, la matrice peut se mettre sous la forme :

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

Dans le plan  $(\text{tr } A, \det A)$ , il s'agit de points se trouvant exactement sur la parabole (figure 1.13). Deux cas sont à distinguer :

$\lambda_0 > 0$  : il s'agit d'un nœud instable dégénéré,  $\text{tr } A > 0$ .

$\lambda_0 < 0$  : il s'agit d'un nœud stable dégénéré,  $\text{tr } A < 0$ .

L'allure générale des trajectoires est très semblable à celle d'un nœud instable ou stable et n'est pas présentée ici.

*c) Cas de deux valeurs propres complexes conjuguées*

Dans ce cas, la matrice peut se mettre sous la forme :

$$J = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}.$$

Rappelons que les valeurs propres de la matrice  $A$  sont alors  $\lambda_1 = \alpha + i\beta$  et  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$  et que dans la base de Jordan et dans le système de coordonnées polaires le système s'écrit :

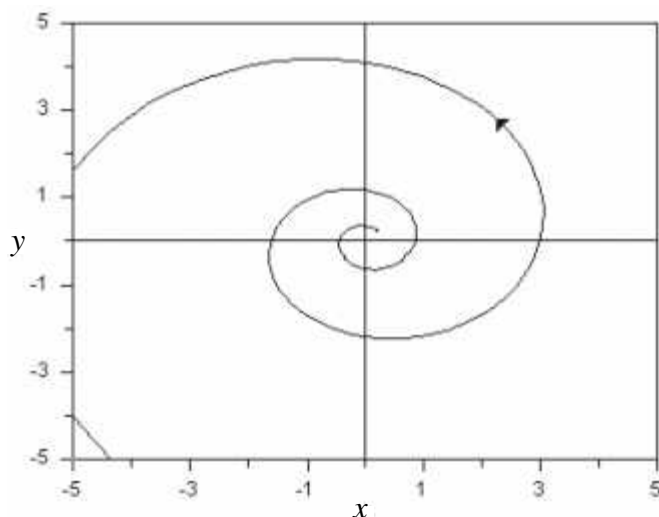
$$\begin{aligned}\dot{r} &= \alpha r, \\ \dot{\theta} &= \beta,\end{aligned}$$

dont les solutions sont :

$$\begin{aligned}r(t) &= \gamma \exp(\alpha t), \\ \theta(t) &= \beta t + \delta.\end{aligned}$$

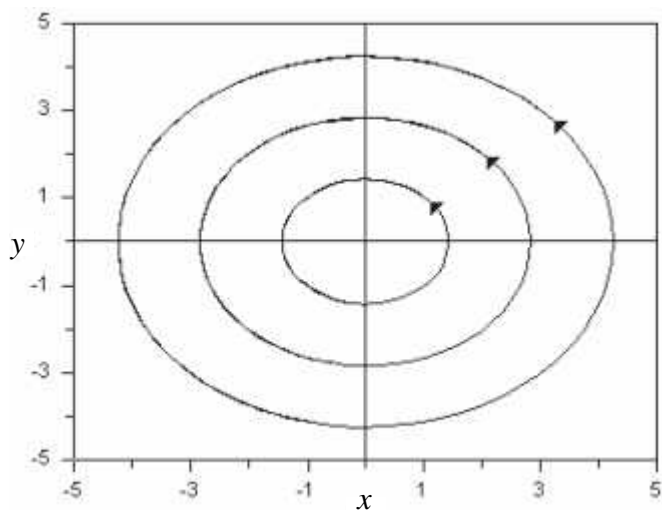
La trajectoire résulte donc de la combinaison de deux mouvements, un mouvement de rotation autour du point d'équilibre à vitesse angulaire constante  $\beta$  et un mouvement d'approche ou d'éloignement du point d'équilibre selon une fonction exponentielle du temps avec un facteur  $\alpha$ . Trois cas peuvent être distingués :

-  $\alpha > 0$ . Il s'agit d'un foyer instable (« unstable focus » en anglais). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 1.10. Lorsque  $t \rightarrow +\infty$ , les solutions  $u(t)$  et  $v(t)$  spiralent en s'éloignant du point d'équilibre  $(0, 0)$  qui est donc instable. Dans le plan  $(trA, \det A)$ , les foyers instables se trouvent au dessus de la parabole dans la partie  $trA = 2\alpha > 0$  (figure 1.13).



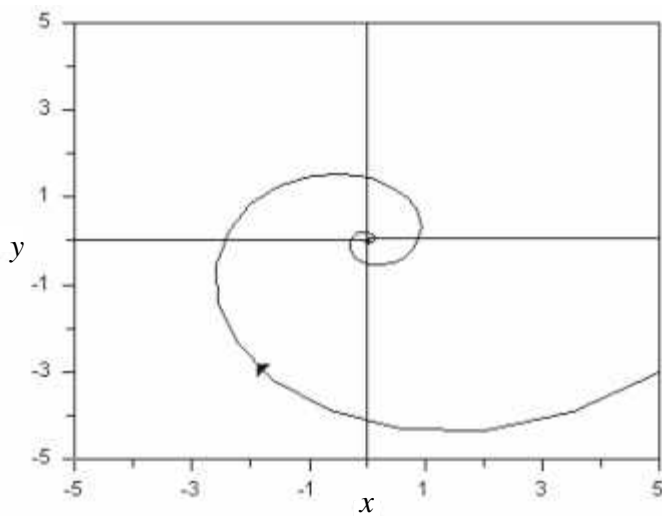
**Figure 1.10** Portrait de phase d'un foyer instable. À partir d'une condition initiale proche de l'équilibre les trajectoires spiralent en s'éloignant de celui-ci.

-  $\alpha = 0$ . Les deux valeurs propres sont imaginaires pures, il s'agit d'un centre (« center » en anglais). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 1.11. Toutes les trajectoires sont des cercles entourant le point d'équilibre  $(0, 0)$ . Dans le plan  $(trA, \det A)$ , les centres se trouvent au dessus de la parabole sur le demi axe positif  $trA = 0$  avec  $\det A > 0$  (figure 1.13).



**Figure 1.11** Portrait de phase d'un centre. Les trajectoires sont des cercles qui se referment autour de l'équilibre.

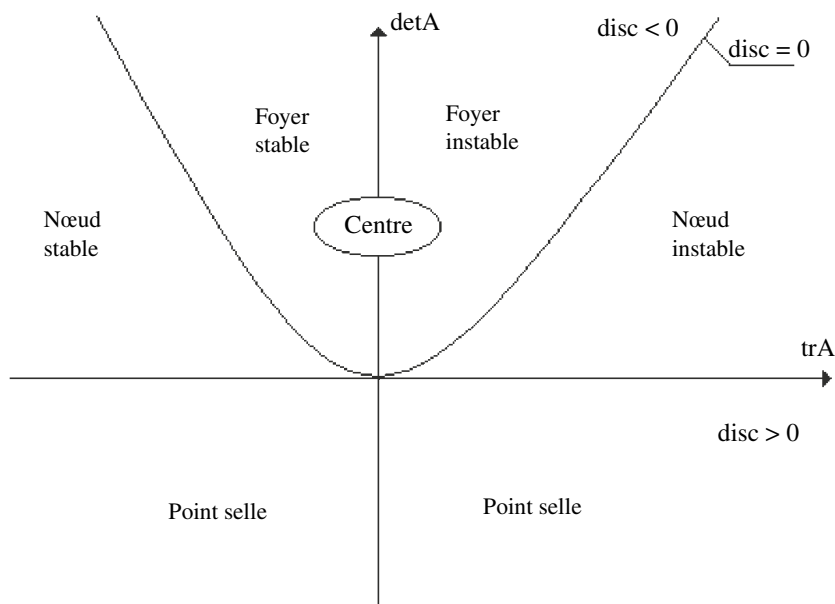
-  $\alpha < 0$ . Il s'agit d'un foyer stable (« stable focus » en anglais). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 1.12. Les trajectoires spiralent en s'approchant du point d'équilibre  $(0, 0)$  qui est stable. Dans le plan  $(tr A, \det A)$ , les foyers stables se trouvent au dessus de la parabole dans la partie  $tr A = 2\alpha < 0$  (figure 1.13).



**Figure 1.12** Portrait de phase d'un foyer stable. Les trajectoires spiralent en s'approchant de l'équilibre.



Le retour dans la base d'origine correspondant aux solutions en  $(x, y)$  ne modifie pas l'allure générale des trajectoires car il s'agit d'une transformation linéaire. Les portraits de phase possibles d'un système linéaire en dimension 2 sont localisés dans le plan  $(\text{tr } A, \det A)$  avec  $\det A \neq 0$  de la figure 1.13. Nous ne présentons pas les cas correspondant à  $\det A = 0$  qui conduisent à d'autres cas possibles pour lesquels l'une des valeurs propres ou les deux sont nulles.



**Figure 1.13** Typologie des systèmes planaires en dimension 2 en fonction de la trace et du déterminant de la matrice  $A$  dans le cas  $\det A \neq 0$ . Nous utilisons la notation  $\text{disc} = (\text{tr } A)^2 - 4 \det A$ .

**Exercice** Déterminer pour chacun des systèmes suivants si l'origine, unique équilibre, est un nœud stable ou instable, un foyer stable ou instable, un point selle ou un centre :

$$1) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 1 & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

$$2) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -3 \\ 3 & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

$$3) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 4 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

$$4) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

$$5) \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -3 \\ 3 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

⇒ **Solution** 1) Posons :

$$A = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 1 & -2 \end{pmatrix}.$$

On a  $tr(A) = 0$  et  $det(A) = -5$ . Le point d'équilibre est donc un point selle.

2) Le point d'équilibre est un centre.

3) Le point d'équilibre est un nœud instable.

4) Le point d'équilibre est un nœud stable.

5) Le point d'équilibre est un foyer instable.

### 1.2.5 Stabilité asymptotique, stabilité neutre, stabilité structurelle

Soit le système de deux équations différentielles ordinaires couplées suivant :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y). \end{aligned} \tag{1.16}$$

Soit un point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  de ce système. La linéarisation du système au voisinage de cet équilibre conduit au système linéaire suivant :

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) u + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) v, \\ \dot{v} &= \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) u + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) v, \end{aligned}$$

où  $(u(t), v(t))$  sont les coordonnées locales au voisinage du point d'équilibre,  $u(t) = x(t) - x^*$  et  $v(t) = y(t) - y^*$ .

Le système s'écrit encore :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

avec

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

qui est la matrice Jacobienne calculée au point d'équilibre.

En résumé de l'étude précédente (figure 1.13) nous pouvons constater que les cas de stabilité locale sont déterminés par deux conditions :

$$\det A > 0,$$

$$\operatorname{tr} A < 0.$$

Dans ces conditions toute trajectoire issue d'une condition initiale prise dans le voisinage du point d'équilibre va retourner au point d'équilibre (nœud ou foyer stable). La définition rigoureuse de la stabilité est la suivante.

**Définition 1.7** *Stabilité d'un point d'équilibre :*

*Un point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  d'un système du type (1.16) est dit stable si pour tout voisinage  $V$  de  $(x^*, y^*)$ , il existe un voisinage  $U \subseteq V$  tel que toute trajectoire pénétrant dans  $U$  reste dans  $V$  pour tout  $t$  suivant.*

Dans le cas où l'équilibre est un centre, il est stable mais pas asymptotiquement stable. Pour distinguer entre les différents types de stabilité, on définit la **stabilité asymptotique** lorsque la limite de la trajectoire est le point d'équilibre lorsque  $t \rightarrow +\infty$ . Lorsqu'un équilibre est stable mais pas asymptotiquement stable, on parle de **stabilité neutre**, c'est-à-dire lorsque la trajectoire reste dans le voisinage du point d'équilibre sans tendre vers cet équilibre lorsque  $t \rightarrow \infty$ . Un point est dit **instable** lorsqu'il n'est pas stable. Par conséquent, les foyers et les nœuds instables ou encore les points selle sont instables.

Une notion importante concerne la **stabilité structurelle** d'un système. Il faut noter que les notions de stabilité précédentes concernent des équilibres alors que la notion de stabilité structurelle concerne un système. Pour préciser les choses, considérons une petite perturbation d'un système exhibant un centre à l'origine. Rappelons que la matrice correspondant à un centre s'écrit sous la forme suivante :

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -\beta \\ \beta & 0 \end{pmatrix},$$

puisque'il s'agit du cas de deux valeurs propres complexes imaginaires pures  $\lambda_{1,2} = \pm i\beta$ . Considérons une petite perturbation du centre par une matrice diagonale  $B_\varepsilon$  :

$$B_\varepsilon = \begin{pmatrix} \varepsilon & 0 \\ 0 & \varepsilon \end{pmatrix},$$

où  $\varepsilon \ll 1$  est un paramètre aussi petit que l'on veut. La perturbation du centre peut se faire en additionnant la matrice  $B_\varepsilon$  à la matrice  $A$  :

$$A + B_\varepsilon = \begin{pmatrix} \varepsilon & -\beta \\ \beta & \varepsilon \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de cette matrice sont complexes conjuguées  $\lambda_{1,2} = \varepsilon \pm i\beta$  ce qui ne correspond plus à un centre mais à un foyer stable ou instable selon le signe du petit paramètre  $\varepsilon$ . On voit donc que la perturbation que l'on a effectuée sur le centre par un terme  $B_\varepsilon$  aussi petit que l'on veut, c'est-à-dire pour un choix arbitraire de  $\varepsilon$  aussi petit qu'il soit, détruit le centre et induit un foyer. On dit que le système différentiel qui admet le centre n'est pas **structurellement stable**. Au contraire, une perturbation suffisamment petite d'un foyer conserve le foyer. Les systèmes linéaires planaires qui vérifient  $\det A \neq 0$  et  $\text{trace}(A) \neq 0$  sont structurellement stables. Ceux qui correspondent à  $\det A = 0$  ne sont pas structurellement stables. En effet, il faut d'abord noter que la trace et le déterminant d'une matrice dépendent continuellement de ses coefficients. Donc si une matrice a un déterminant nul, on peut trouver une petite perturbation aussi faible qu'on veut qui rende le déterminant strictement positif ou strictement négatif. Cela implique qu'on obtiendra un point selle ou un nœud ou un foyer pour l'équilibre en  $(0, 0)$  pour des systèmes aussi proche qu'on veut du système initial.

**Définition 1.8** *On dit qu'un équilibre est hyperbolique si la matrice Jacobienne à cet équilibre possède des valeurs propres de partie réelle non nulle.*

Cette définition étend celle d'équilibre hyperbolique vue dans la section précédente et est généralisable à plus de deux équations. On a le résultat suivant.

**Théorème 1.9** *Soit un système différentiel défini sur un ouvert  $U$  par le système (1.16) avec  $f$  et  $g$  différentiables et de dérivées partielles continues sur  $U$ . On suppose que ce système n'admet qu'un équilibre dans  $U$  et que cet équilibre est hyperbolique. Alors le système est structurellement stable.*

Lorsque le modèle linéarisé est structurellement instable, c'est-à-dire, en vertu du théorème précédent, que l'origine n'est pas un équilibre hyperbolique, il est évidemment nécessaire de prendre en compte les termes non linéaires pour connaître la vraie dynamique au voisinage du point d'équilibre. La stabilité structurelle est une notion très importante et se généralise à tout système dynamique. La stabilité structurelle signifie grossièrement que la dynamique est robuste et est conservée pour des perturbations suffisamment petites.

### 1.2.6 Étude des portraits de phase planaires

Soit un système de deux équations différentielles ordinaires du type (1.16) admettant des points d'équilibre  $(x_i^*, y_i^*)$  avec  $i \in [1, N]$  où  $N$  est le nombre d'équilibres. Les méthodes présentées dans les sections précédentes permettent de déterminer la stabilité locale de chaque point d'équilibre. Afin de déterminer l'allure des trajectoires dans le plan  $(x, y)$ , qui est encore appelée le portrait de phase, il est utile de rechercher les isoclines zéros. Les isoclines zéros sont les lieux des points du plan  $(x, y)$  où l'une

des composantes du vecteur vitesse est nulle. Par conséquent, en dimension deux, il existe deux types d'isoclines zéro :

- Les isoclines vérifiant  $\dot{x} = f(x, y) = 0$ , qui sont appelées isoclines verticales. La composante « horizontale » (c'est-à-dire le long de l'axe des abscisses) de la vitesse  $y$  est nulle. Lorsqu'une trajectoire coupe une isocline  $\dot{x} = 0$ , la direction du vecteur vitesse, qui est tangente à la trajectoire, est verticale.

- Les isoclines vérifiant  $\dot{y} = g(x, y) = 0$ , qui sont appelées isoclines horizontales. La composante « verticale » (c'est-à-dire le long de l'axe des ordonnées) de la vitesse  $y$  est nulle. Lorsqu'une trajectoire coupe une isocline  $\dot{y} = 0$  la direction du vecteur vitesse est horizontale.

Bien sûr, les points d'équilibre doivent annuler les deux composantes du vecteur vitesse et se trouvent par conséquent à l'intersection des isoclines horizontales et verticales. En pratique, lorsque cela est possible, il est donc très utile de tracer le graphe des isoclines afin d'identifier les points d'équilibre à leurs intersections. Nous allons utiliser un exemple pour montrer comment il faut procéder.

**Exemple :** Analyse d'un système dynamique planaire.

Soit le système de deux équations différentielles ordinaires non linéaires couplées :

$$\dot{x} = x - xy^2 = f(x, y), \quad (1.17)$$

$$\dot{y} = y - yx^2 = g(x, y).$$

Pour commencer, recherchons les points d'équilibre de ce système, qui vérifient le système suivant :

$$f(x, y) = x(1 - y^2) = 0,$$

$$g(x, y) = y(1 - x^2) = 0.$$

Il est évident que ce système admet cinq points d'équilibre, l'origine  $(0, 0)$ , et les points  $(-1, -1)$ ,  $(-1, 1)$ ,  $(1, -1)$  et  $(1, 1)$ .

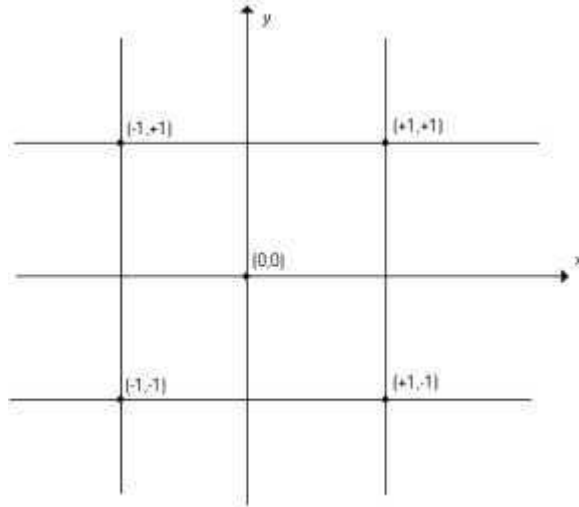
Les isoclines  $\dot{x} = 0$  vérifient l'équation  $x(1 - y^2) = 0$  et définissent donc trois droites :  $x = 0$  et  $y = \pm 1$ .

Les isoclines  $\dot{y} = 0$  vérifient l'équation  $y(1 - x^2) = 0$  et définissent aussi trois droites :  $y = 0$  et  $x = \pm 1$ .

La figure 1.14 montre le tracé des isoclines ainsi que les points d'équilibre de ce système qui se trouvent bien à l'intersection des isoclines de nature différente.

L'étape suivante consiste à linéariser le système au voisinage de chaque point d'équilibre en calculant la matrice Jacobienne  $A$  :

$$A = \begin{pmatrix} 1 - y^2 & -2xy \\ -2xy & 1 - x^2 \end{pmatrix}.$$



**Figure 1.14** Isoclines zéros du système  $\dot{x} = x - xy^2$ ,  $\dot{y} = y - yx^2$ . Les points d'équilibre se trouvent à l'intersection des isoclines horizontales et verticales.

Afin de déterminer les propriétés de stabilité locale des équilibres, calculons la matrice Jacobienne en remplaçant les coordonnées  $(x, y)$  par celles de chaque équilibre. Pour l'origine, nous avons :

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

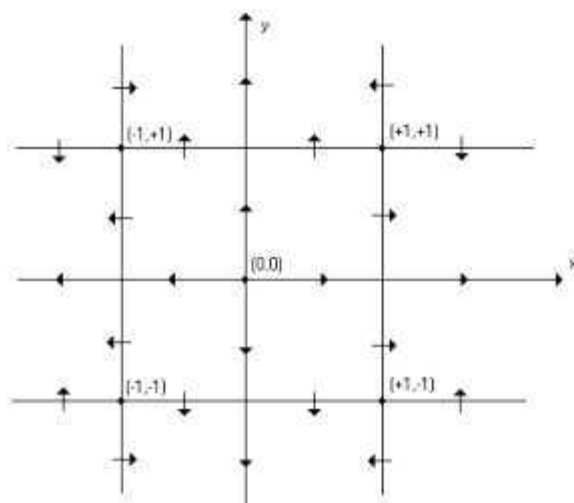
La matrice est diagonale et admet une valeur propre double positive  $\lambda_0 = 1$ . Il s'agit d'un nœud dégénéré instable appelé étoile. Pour les points d'équilibre  $(-1, -1)$  et  $(1, 1)$ , il vient :

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

Nous avons  $\text{tr} A = 0$  et  $\det A = -4$ , ce qui implique des points selle ( $\det A < 0$ ). De la même manière, nous obtenons pour les deux derniers équilibres :

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

Nous avons encore  $\text{tr} A = 0$  et  $\det A = -4$ , ce qui implique à nouveau des points selle. La linéarisation nous a donc permis de montrer que l'origine est un nœud instable entouré de quatre points selle. Afin de dessiner l'allure des trajectoires, il est usuel



**Figure 1.15** La figure présente les soclines zéro avec la direction et le sens du vecteur vitesse à la traversée de chacune d'elles pour le système  $\dot{x} = x - xy^2$ ,  $\dot{y} = y - yx^2$ .

de rechercher le sens du vecteur vitesse le long d'une isocline. Par exemple, la droite  $x = 0$  est isocline  $\dot{x} = 0$  et le vecteur vitesse est donc de direction verticale le long de cette droite. Pour connaître son sens, il suffit de faire la restriction du système dynamique à cette droite en remplaçant  $x$  par 0 dans l'équation de la composante verticale du vecteur vitesse. Il vient :

$$\dot{y} = y.$$

Le signe de  $\dot{y}$  est celui de  $y$ . Par conséquent, sur l'axe  $x = 0$  le vecteur vitesse est vertical dirigé vers les  $y$  positifs pour  $y > 0$  et dirigé vers les  $y$  négatifs pour  $y < 0$ .

De la même façon, il est facile de déterminer le sens du vecteur vitesse sur la droite  $y = 0$  qui est isocline horizontale. En effet, la composante horizontale de la vitesse vérifie sur cette droite :

$$\dot{x} = x.$$

Le signe de  $\dot{x}$  est celui de  $x$ . Par conséquent, sur l'axe  $y = 0$ , le vecteur vitesse est horizontal dirigé vers les  $x$  positifs pour  $x > 0$  et dirigé vers les  $x$  négatifs pour  $x < 0$ . Connaissant le sens du vecteur vitesse sur une isocline, deux règles permettent ensuite de déduire son sens sur n'importe quelle autre isocline de même nature :

- Lorsque deux isoclines de même nature se coupent en un point, le vecteur vitesse est commun au point d'intersection, et par continuité, le vecteur vitesse possède le même sens sur les deux isoclines.

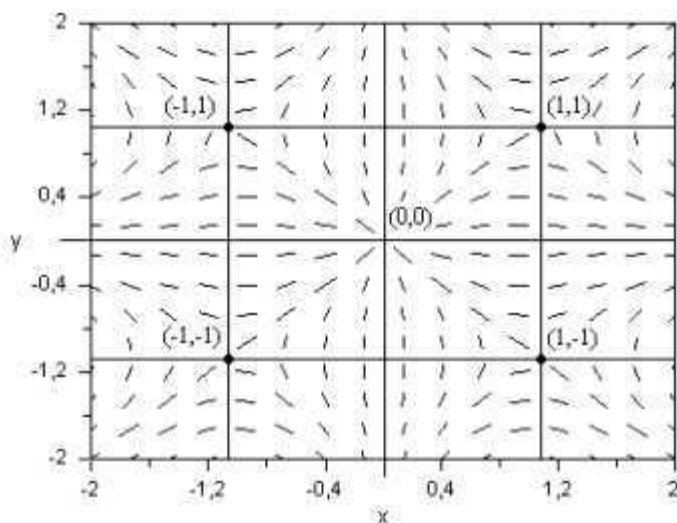


Figure 1.16 Champ du vecteur vitesse du système (1.17).

- Le sens du vecteur vitesse s'inverse à la traversée d'un point d'équilibre.

Ce dernier résultat est valable sauf dans le cas où le déterminant de la Jacobienne au point d'équilibre est nul, soit quand  $\det A = 0$ . Dans ce dernier cas, il faut faire une étude approfondie au voisinage du point d'équilibre. La règle d'inversion du sens de la vitesse ne s'y applique pas forcément.

Dans notre exemple, l'application de ces deux règles permet de déterminer sur toutes les isoclines le sens du vecteur vitesse (figure 1.15). Les isoclines zéro divisent le plan  $(x, y)$  en différents compartiments. Il est aussi utile de rechercher la tendance générale à l'intérieur de chacun d'eux. La composante horizontale (resp. verticale) du vecteur vitesse s'annule à la traversée d'une isocline zéro verticale (resp. horizontale). La figure 1.16 montre la direction des vecteurs vitesse en différents points. Les trajectoires sont tangentes en chacun des points à ces directions.

Enfin, il est possible de dessiner l'allure des trajectoires dans le plan  $(x, y)$  en respectant les directions et sens du vecteur vitesse sur les isoclines et dans chaque compartiment et en tenant compte de la nature des points d'équilibre. La figure 1.17 montre le portrait de phase pour le système dynamique utilisé en exemple. On constate sur cette figure que lorsque l'on s'approche d'un point d'équilibre, le portrait de phase local correspond à celui prévu par la linéarisation, c'est-à-dire un point selle pour les quatre points  $(-1, -1)$ ,  $(-1, 1)$ ,  $(1, -1)$  et  $(1, 1)$ , et un nœud instable pour l'origine.



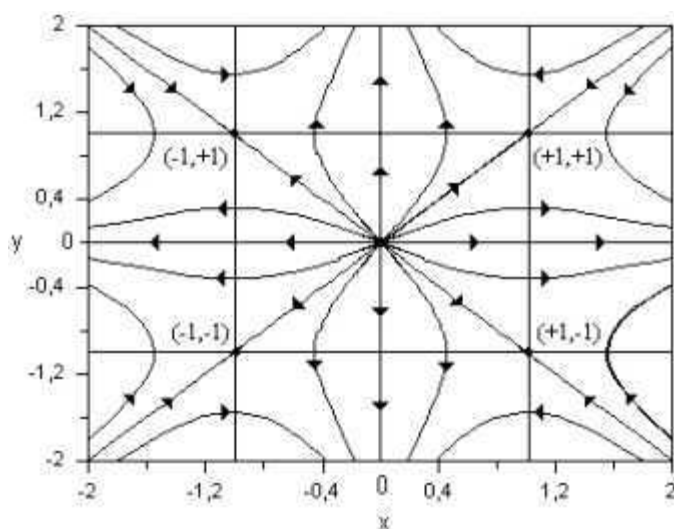


Figure 1.17 Portrait de phase du système (1.17).

Pour terminer cette section, donnons quelques définitions permettant de caractériser les portraits de phase et certaines trajectoires particulières.

**Définition 1.10** On considère une solution  $x(t)$  du système (1.16) telle que  $x(t)$  tend vers un équilibre  $x_1^*$  quand  $t \rightarrow -\infty$  et  $x(t)$  tend vers un équilibre  $x_2^*$  quand  $t \rightarrow +\infty$ . La trajectoire associée à  $x(t)$  est appelée trajectoire **hétérocline**.

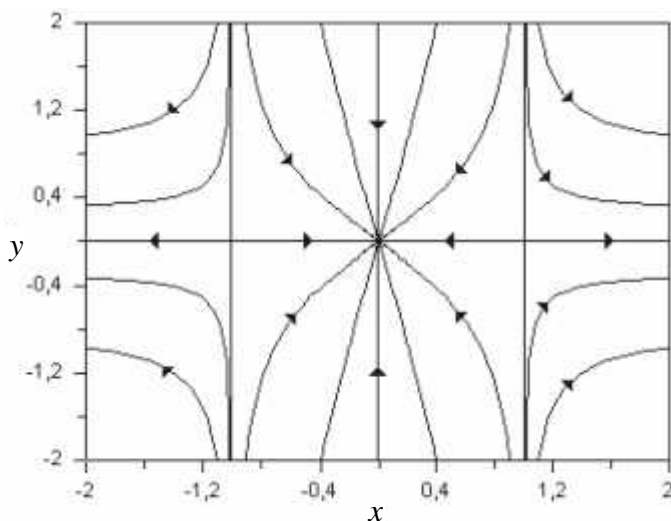
**Définition 1.11** Si  $x_1^* = x_2^*$  dans la définition précédente, on dit que la trajectoire est **homocline**.

**Exercice** Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -x + x^3, \\ \dot{y} &= -y.\end{aligned}$$

Recherchez les équilibres de ce système et déterminez leurs propriétés de stabilité locale en linéarisant au voisinage des équilibres. Tracez les isoclines zéros et le portrait de phase.

⇒ **Solution** Le portrait de phase est représenté sur la figure 1.18.



**Figure 1.18** Portrait de phase du système  $\dot{x} = -x + x^3$ ,  $\dot{y} = -y$ .

**Exercice** Faire l'étude de la nature des équilibres des systèmes différentiels suivants :

1)

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \sin x, \\ \dot{y} &= x - y.\end{aligned}$$

2)

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x - y, \\ \dot{y} &= y - xy.\end{aligned}$$

⇒ **Solution** 1) Les équilibres se trouvent sur la première bissectrice  $x^* = k\pi$ ,  $y^* = k\pi$ , où  $k$  est un entier naturel. L'origine est point selle, puis on a une alternance de nœuds stables et de points selles.

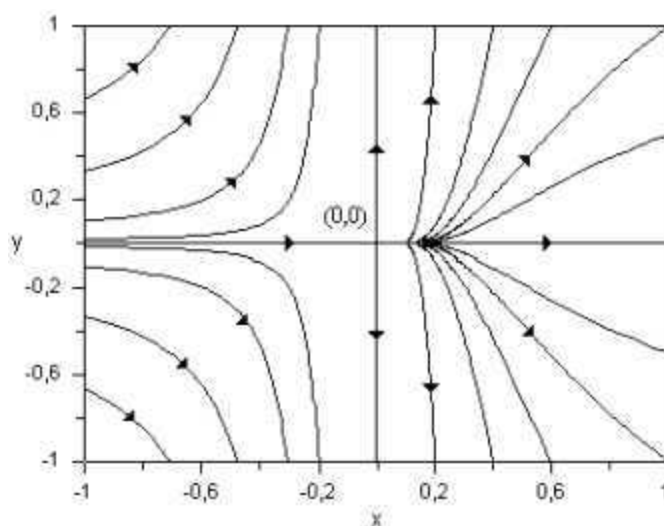
2) Ce système admet deux équilibres,  $(0, 0)$  qui est nœud instable et  $(1, 1)$  qui est point selle.

## 1.3 ÉTUDE DES SYSTÈMES DYNAMIQUES EN TEMPS CONTINU

La linéarisation d'un système permet de connaître l'allure des trajectoires au voisinage de ses équilibres. Cependant, dans certains cas, la dynamique du système et celle du système linéarisé ne correspondent pas. Soit par exemple, le système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x^2, \\ \dot{y} &= y.\end{aligned}\tag{1.18}$$

Ce système admet un seul équilibre, l'origine  $(0, 0)$ . Le système est composé de deux équations découplées, un shunt positif sur l'axe des  $x$  et un point instable sur l'axe des  $y$ , d'où le portrait de phase présenté sur la figure 1.19.

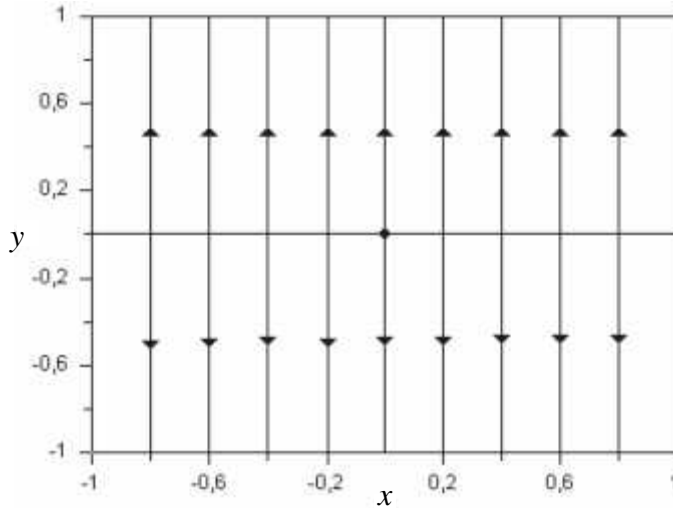


**Figure 1.19** Portrait de phase du système  $\dot{x} = x^2$ ,  $\dot{y} = y$ . La partie gauche ( $x < 0$ ) correspond à un point selle et la partie droite ( $x > 0$ ) à un nœud instable.

La linéarisation au voisinage de l'origine conduit au système suivant :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Il s'agit d'un cas où la matrice de la partie linéaire possède une valeur propre égale à zéro,  $\det A = 0$ . La solution de ce système linéaire est la suivante :



**Figure 1.20** Portrait de phase du système linéarisé au voisinage de l'origine du système  $\dot{x} = x^2$ ,  $\dot{y} = y$ .

$$\begin{aligned} u(t) &= \gamma, \\ v(t) &= \delta \exp t. \end{aligned}$$

La figure 1.20 présente le portrait de phase de ce système linéaire. La comparaison des deux figures 1.19 et 1.20 montre que les deux portraits de phase sont différents. En conséquence, le système linéarisé ne peut pas être utilisé pour prévoir la dynamique du système non linéaire même au voisinage de l'équilibre. Dans cet exemple, la linéarisation échoue. Il est donc important de savoir dans quelles conditions la linéarisation est valable, ce qui constitue le théorème de linéarisation.

**Définition 1.12** Soient deux systèmes différentiels  $\Sigma_1$  et  $\Sigma_2$  définis sur les ouverts  $U \subset \mathbb{R}^2$  et  $V \subset \mathbb{R}^2$  respectivement. On dit qu'ils (ou leurs portraits de phase) sont topologiquement équivalents s'il existe un homéomorphisme  $H$  de  $U$  sur  $V$  tel que l'image du portrait de phase de  $\Sigma_1$  par  $H$  soit le portrait de phase de  $\Sigma_2$ .

Cette définition signifie que les trajectoires des deux champs de vecteurs se ressemblent au point qu'on peut passer des unes aux autres par une transformation continue puis revenir en arrière.

**Théorème 1.13 Théorème de linéarisation** Soit un système dynamique non linéaire défini sur un ouvert  $U \subset \mathbb{R}^2$  et admettant un unique équilibre en  $0 \in U$ . Les portraits

*de phase du système non linéaire et de son système linéarisé au voisinage de l'équilibre sont topologiquement équivalents si l'équilibre est hyperbolique.*

La linéarisation au voisinage d'un point d'équilibre est donc valable lorsque la linéarisation prévoit un foyer, un nœud ou encore un point selle mais elle est insuffisante pour connaître la dynamique d'un système non linéaire lorsque le système linéaire admet une valeur propre de partie réelle nulle. Dans ce cas, la linéarisation ne permet pas de conclure et il faut avoir recours à d'autres méthodes.

De plus, la connaissance de la nature des points fixes obtenus par linéarisation même si elle marche, ne donne de renseignements que sur la dynamique locale, c'est-à-dire dans un voisinage immédiat de chaque équilibre. Pour connaître le portrait de phase global, il faut utiliser d'autres méthodes, plus globales, tenant compte des termes non linéaires dans les équations.

Nous allons maintenant présenter quelques outils nouveaux permettant de connaître la dynamique lorsque la linéarisation échoue et de donner des informations globales sur la dynamique du système non linéaire.

### 1.3.1 Fonctions de Liapunov

Une fonction de Liapunov est un outil permettant de déterminer par exemple la stabilité d'un point d'équilibre d'un point de vue global et non seulement local. Par ailleurs, une fonction de Liapunov peut également être utilisée pour déterminer la stabilité d'un équilibre non hyperbolique, c'est-à-dire lorsque la linéarisation ne permet pas de conclure. Pour commencer, définissons ce qu'est une fonction définie positive.

**Définition 1.14 Fonction définie positive** *On appelle fonction définie positive (resp. négative) une fonction  $V(x, y)$  définie, différentiable et de différentielle continue sur un ouvert  $D$  contenant l'origine et vérifiant les propriétés suivantes :*

- $V(0, 0) = 0$  ;
- $\forall (x, y) \in D - (0, 0), V(x, y) > 0$  (resp.  $V(x, y) < 0$ ).

Par exemple, la fonction suivante est définie positive sur  $\mathbb{R}^2$  :

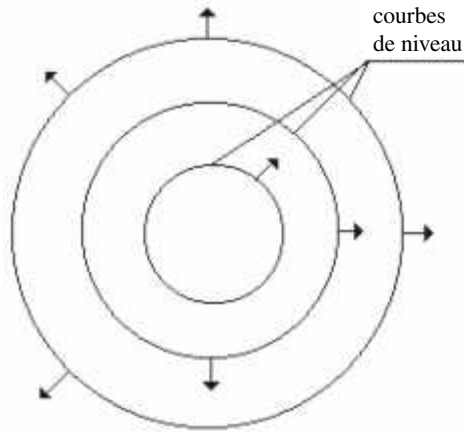
$$V(x, y) = x^2 + y^2,$$

puisque'elle est nulle à l'origine et strictement positive ailleurs.

Soit un système dynamique du type (1.16). Nous supposons que l'origine est point d'équilibre du système, ce qui implique que :

$$f(0, 0) = g(0, 0) = 0.$$

Cette condition d'avoir un équilibre à l'origine n'est pas restrictive. En effet, il est toujours possible de ramener un point d'équilibre quelconque  $(x^*, y^*)$  à l'origine par le changement de variable suivant :



**Figure 1.21** Direction et sens du vecteur gradient orthogonal aux courbes de niveau de la fonction  $V(x, y) = x^2 + y^2$ .

$$\begin{aligned} u &= x - x^*, \\ v &= y - y^*. \end{aligned}$$

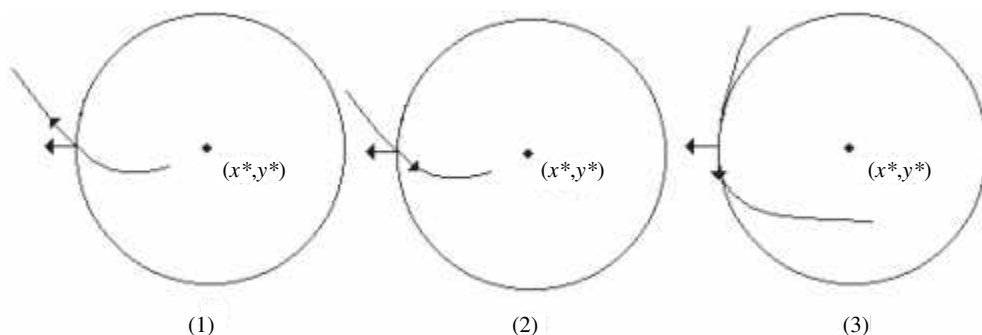
En conséquence, nous supposons désormais pour simplifier que le système dynamique admet un point d'équilibre à l'origine. Calculons la dérivée par rapport au temps de la fonction  $V(x, y)$  :

$$\dot{V} = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial V}{\partial y} \dot{y} = \frac{\partial V}{\partial x} f(x, y) + \frac{\partial V}{\partial y} g(x, y).$$

Cette dérivée peut être réécrite sous la forme d'un produit scalaire de deux vecteurs, le vecteur gradient  $\vec{\nabla} V = \left( \frac{\partial V}{\partial x}, \frac{\partial V}{\partial y} \right)^T$  par le vecteur vitesse  $\vec{v} = (\dot{x}, \dot{y})^T$ .

Le vecteur gradient est toujours orthogonal aux courbes de niveau  $V(x, y) = k$  et est orienté dans la direction de plus grande pente de la fonction  $V(x, y)$ . Par exemple, dans le cas de la fonction  $V(x, y) = x^2 + y^2$ , les courbes de niveau  $k$  sont des cercles de rayon  $\sqrt{k}$  centrés sur l'origine. Le vecteur gradient est en tout point du plan perpendiculaire au cercle correspondant en pointant vers l'extérieur, voir la figure 1.21.

Il faut noter également que si  $V$  est une fonction définie positive alors  $(0, 0)$  est un minimum de  $V$  et les courbes de niveau de  $V$  sont des courbes fermées au voisinage de l'origine. Le vecteur vitesse est lui tangent en tout point à la trajectoire passant



**Figure 1.22** (1) La trajectoire est sortante. (2) La trajectoire est entrante. (3) La trajectoire est tangente à la courbe de niveau de la fonction de Liapunov et orthogonale à son gradient.

en ce point en pointant dans le sens de parcours de celle-ci avec le temps positif. Le produit scalaire précédent peut aussi être écrit sous la forme suivante :

$$\dot{V} = \|\vec{\nabla} V\| \cdot \|\vec{v}\| \cos \phi,$$

où  $\phi$  est l'angle fait par le vecteur gradient et le vecteur vitesse. Le signe de  $\dot{V}$  est donc celui de  $\cos \phi$ . Trois cas sont à distinguer :

- 1)  $-\frac{\pi}{2} < \phi < \frac{\pi}{2}$ , dans ce cas  $\cos \phi > 0$  et  $\dot{V} > 0$ ,
- 2)  $-\pi < \phi < -\frac{\pi}{2}$ , ou  $\frac{\pi}{2} < \phi < \pi$  dans ce cas  $\cos \phi < 0$  et  $\dot{V} < 0$ ,
- 3)  $\phi = \pm\pi$ ,  $\cos \phi = 0$  et  $\dot{V} = 0$ .

Ces trois cas correspondent à trois situations différentes présentées sur la figure 1.22. Dans le cas (1), la trajectoire coupe la courbe de niveau de l'intérieur vers l'extérieur, elle est sortante par rapport à la courbe de niveau correspondante. Dans le cas (2), la trajectoire coupe la courbe de niveau de l'extérieur vers l'intérieur, elle est entrante. Enfin, dans le dernier cas (3), la trajectoire est tangente à la courbe de niveau en ce point.

Par conséquent, il est clair que si sur un domaine  $D$  compact contenant l'origine, le signe de  $\dot{V}$  est strictement négatif partout sur ce domaine, alors les trajectoires sont toujours entrantes par rapport aux courbes de niveau qui entourent l'équilibre et s'approchent finalement de celui-ci. On peut donc conclure à la stabilité asymptotique de l'équilibre.

Par contre, si le signe de  $\dot{V}$  est strictement positif sur un domaine compact contenant le point d'équilibre, les trajectoires sont partout sortantes et on doit s'attendre à ce que l'origine soit instable.

Le théorème de stabilité de Liapunov permet de déterminer les conditions de stabilité et d'instabilité de l'équilibre.

**Théorème 1.15** *Théorème de stabilité de Liapunov :*

Soit le système dynamique  $\dot{x} = f(x, y)$ ,  $\dot{y} = g(x, y)$  admettant l'origine comme point fixe. S'il existe une fonction réelle d'une variable réelle  $V(x, y)$  définie dans un voisinage de l'origine telle que :

- les dérivées partielles  $\frac{\partial V}{\partial x}$  et  $\frac{\partial V}{\partial y}$  existent et sont continues ;
- $V(x, y)$  est définie positive ;
- $\dot{V}$  est définie négative, alors l'origine est un équilibre asymptotiquement stable.

On dit que la fonction  $V$  est une fonction de Liapunov forte.

- $\dot{V}$  est définie positive, alors l'origine est un équilibre instable.

Il y a des cas où il est impossible de trouver une fonction de Liapunov forte, c'est-à-dire que l'on a seulement  $\dot{V} \leq 0$  sur un domaine contenant l'équilibre. Il y a des points du domaine où  $\dot{V} = 0$ . Dans ce cas, on dit que la fonction de Liapunov est faible et on a alors le résultat suivant : l'équilibre est stable, mais pas nécessairement asymptotiquement stable.

Dans le cas d'une fonction faible, il est cependant possible de conclure à la stabilité asymptotique dans certains cas à l'aide d'un théorème pour fonction faible, voir par exemple le livre : *Dynamical Systems*, D.K. Arrowsmith and C.M. Place, Chapman & Hall Mathematics, 1992, pour plus de détails.

**Exercice** Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -x^3, \\ \dot{y} &= -y^3.\end{aligned}$$

Déterminer la stabilité de l'origine.

⇒ **Solution** L'origine est l'unique point d'équilibre. La matrice Jacobienne est la suivante :

$$A = \begin{pmatrix} -3x^2 & 0 \\ 0 & -3y^2 \end{pmatrix},$$

ce qui donne à l'origine,

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

La linéarisation n'apporte donc aucune information sur la stabilité de l'origine. Soit la fonction de Liapunov suivante :

$$V(x, y) = \frac{1}{2} (x^2 + y^2), \quad (1.19)$$



qui est définie positive. Calculons la dérivée de la fonction  $V$ .

$$\dot{V} = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial V}{\partial y} \dot{y} = -(x^4 + y^4),$$

qui est une fonction définie négative. De plus, le signe de cette dérivée est négatif pour tout point du plan. On peut donc conclure que l'origine est globalement asymptotiquement stable. Cela veut dire que quelle que soit la condition initiale prise dans le plan, la trajectoire tend vers l'origine lorsque  $t \rightarrow +\infty$ .

**Exercice** Étudier le système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x - 3; \\ \dot{y} &= 2y^3.\end{aligned}$$

⇒ **Solution** Le point  $(3, 0)$  est l'unique point d'équilibre. La matrice Jacobienne est la suivante :

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 6y^2 \end{pmatrix},$$

ce qui donne à l'équilibre,

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

Cette matrice admet une valeur propre nulle et par conséquent l'équilibre  $(3, 0)$  n'est pas hyperbolique. Soit la fonction de Liapunov suivante :

$$V(x, y) = \frac{1}{2} ((x - 3)^2 + y^2). \quad (1.20)$$

La dérivée de la fonction  $V$  est :

$$\dot{V} = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial V}{\partial y} \dot{y} = (x - 3)\dot{x} + y\dot{y} = (x - 3)^2 + 2y^4.$$

Le signe de cette dérivée est positif pour tout point du plan. On peut donc conclure que l'équilibre  $(3, 0)$  est instable.

**Exercice** Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -y + \alpha x (x^2 + y^2), \\ \dot{y} &= x + \alpha y (x^2 + y^2).\end{aligned}$$

Étudier la stabilité du point d'équilibre en fonction du signe du paramètre réel  $\alpha$ .

⇒ **Solution** Tout d'abord, il est évident que le seul équilibre de ce système est l'origine. La matrice Jacobienne est la suivante :

$$A = \begin{pmatrix} 3\alpha x^2 + \alpha y^2 & -1 + 2\alpha xy \\ 1 + 2\alpha xy & 3\alpha y^2 + \alpha x^2 \end{pmatrix},$$

qui s'écrit de la manière suivante à l'origine :

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

dont la trace est nulle et le déterminant positif, ce qui correspond à un centre. Cependant, le théorème de linéarisation ne peut pas être appliqué dans le cas du centre. Pour résoudre le problème, utilisons la fonction de Liapunov donnée par l'équation (1.19), qui est définie positive. Calculons la dérivée de la fonction  $V$ .

$$\dot{V} = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial V}{\partial y} \dot{y} = \alpha (x^2 + y^2)^2.$$

Trois cas sont à distinguer :

- $\alpha < 0$ ,  $\dot{V} < 0$ , l'origine est asymptotiquement stable.
- $\alpha = 0$ ,  $\dot{V} = 0$ , l'origine est un centre (on discutera de ce cas plus loin, dans le cadre des intégrales premières).
- $\alpha > 0$ ,  $\dot{V} > 0$ , l'origine est instable.

Dans le cas de l'exercice précédent, afin de connaître la dynamique, il est également possible de passer en coordonnées polaires  $(r, \theta)$ . On trouve :

$$\dot{r} = \alpha r^3,$$

$$\dot{\theta} = 1.$$

En conséquence, il est clair que lorsque  $\alpha < 0$ , les trajectoires spiralent vers l'origine qui est asymptotiquement stable, lorsque  $\alpha = 0$ , les trajectoires sont des cercles centrés sur l'origine qui est un centre stable et neutre. Enfin lorsque  $\alpha > 0$ , les trajectoires spiralent en s'éloignant de l'origine qui est instable. Cet exemple montre bien que dans les trois cas, le système linéaire prévoit des centres qui ne sont conservés en réalité que dans le cas  $\alpha = 0$ .

### 1.3.2 Cycle limite

**Définition 1.16 Cycle limite** *Un cycle limite est une trajectoire fermée isolée, au moins d'un côté.*

Un cycle limite est donc différent des trajectoires fermées dans un centre pour lequel il y a une infinité de trajectoires fermées. Dans le cas du centre, il est **impossible d'isoler une trajectoire fermée**. Par exemple, dans l'exercice précédent du cas  $\alpha = 0$ , l'origine est un centre. Tout cercle centré à l'origine est solution et constitue donc une trajectoire fermée. Il est impossible dans ce cas d'en isoler une.

**Exemple :** Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x(1 - (x^2 + y^2)), \\ \dot{y} &= -x + y(1 - (x^2 + y^2)).\end{aligned}\tag{1.21}$$

Le seul équilibre de ce système est l'origine. La partie linéaire de ce système au voisinage de l'origine est la suivante :

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

L'équation caractéristique est :

$$\lambda^2 - 2\lambda + 2 = 0,$$

dont le discriminant est égal à :

$$\Delta = -4.$$

Les deux valeurs propres sont complexes et conjuguées :

$$\lambda_{1,2} = 1 \pm i.$$

Par conséquent, l'origine est un foyer instable car la partie réelle des valeurs propres est positive. Pour connaître la dynamique globale, effectuons un changement de variables en écrivant le système en coordonnées polaires  $(r, \theta)$  :

$$r\dot{r} = x\dot{x} + y\dot{y},$$

$$\frac{\dot{\theta}}{\cos^2 \theta} = \frac{x\dot{y} - y\dot{x}}{x^2}.$$

En substituant les dérivées  $\dot{x}$  et  $\dot{y}$  par leurs expressions et après quelques calculs, il vient :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(1 - r^2), \\ \dot{\theta} &= -1.\end{aligned}$$

La solution de la seconde équation est la suivante :

$$\theta(t) = -t + \theta_0,$$

où  $\theta_0$  est une constante d'intégration égale à la valeur de l'angle  $\theta$  à l'instant  $t = 0$ . L'angle varie donc à vitesse angulaire constante. La première équation concerne la dynamique du rayon vecteur  $r$ . Le signe de  $\dot{r}$  est celui de  $1 - r^2$  car  $r > 0$ , soit :

$$r < 1 \Rightarrow \dot{r} > 0,$$

$$r = 1 \Rightarrow \dot{r} = 0,$$

$$r > 1 \Rightarrow \dot{r} < 0.$$

Par conséquent, il est clair que le cercle de rayon unité est une trajectoire fermée car pour  $r = 1$  on a  $\dot{r} = 0$ . De plus, on voit que pour  $r < 1$ , la trajectoire spirale en s'éloignant de l'origine alors que pour  $r > 1$ , la trajectoire spirale mais avec un rayon vecteur qui diminue avec le temps. Ainsi, en prenant une condition initiale à l'intérieur ou à l'extérieur du cercle de rayon unité, la trajectoire va s'approcher progressivement de ce cercle qui constitue une trajectoire fermée isolée appelée cycle limite. La figure 1.23 montre le portrait de phase de ce système et le cycle limite  $C$ . De plus, quelle que soit la condition initiale  $(r_0, \theta_0)$ , toute trajectoire tend vers le cycle limite lorsque  $t \rightarrow +\infty$ . On dit que le cycle limite est stable, dans ce cas il est même globalement stable.

Un cycle limite n'est pas toujours stable. Considérons par exemple le système dynamique suivant :

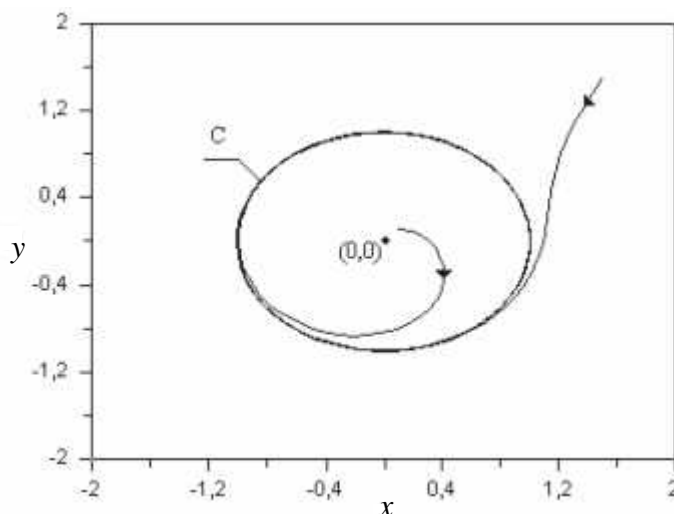
$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(1 - r)(r - 2), \\ \dot{\theta} &= 1.\end{aligned}$$

La première équation admet trois points d'équilibres,  $r = 0$ ,  $r = 1$  et  $r = 2$ . L'étude du signe de  $\dot{r}$  montre que :

$$r < 1 \Rightarrow \dot{r} < 0,$$

$$r = 1 \Rightarrow \dot{r} = 0,$$

$$1 < r < 2 \Rightarrow \dot{r} > 0,$$



**Figure 1.23** Portrait de phase du système  $\dot{x} = y + x(1 - (x^2 + y^2))$ ,  $\dot{y} = -x + y(1 - (x^2 + y^2))$ , admettant un cycle limite stable  $C$ .

$$r = 2 \Rightarrow \dot{r} = 0,$$

$$r > 2 \Rightarrow \dot{r} < 0.$$

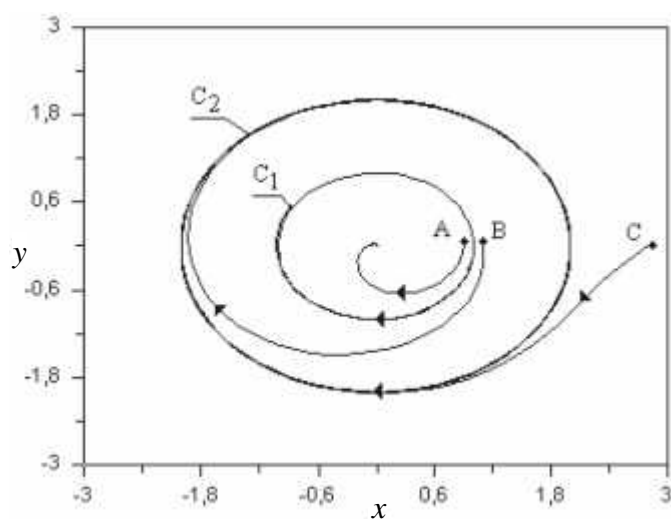
En conséquence, il y a deux cycles limites, le premier  $C_1$  qui est le cercle de rayon unité, et le second  $C_2$  qui est le cercle de rayon 2. Le cycle limite  $C_1$  est instable et le cycle limite  $C_2$  est stable.

La figure 1.24 présente le portrait de phase de ce système avec deux cycles limites, le plus petit  $C_1$  est instable et le plus grand  $C_2$  est stable. En effet, deux trajectoires issues respectivement des points  $A$  et de  $B$  situés de part et d'autre du cycle  $C_1$  s'en éloignent alors que deux trajectoires issues des points  $B$  et  $C$  situés de part et d'autre du cycle  $C_2$  s'en approchent.

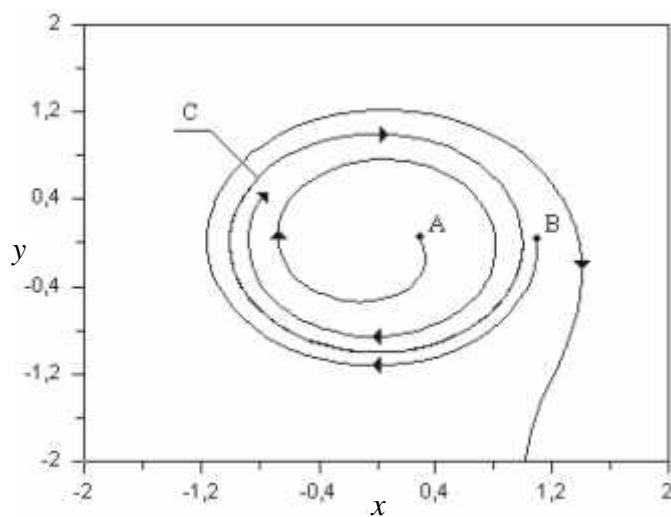
Soit le système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(1 - r)^2, \\ \dot{\theta} &= 1.\end{aligned}$$

Le signe de  $\dot{r}$  est toujours positif. Par conséquent, dans ce cas, il existe un cycle limite instable (« semi stable ») en étant attractif de l'intérieur et répulsif de l'extérieur, voir la figure 1.25. La trajectoire issue du point  $A$  est intérieure au cycle  $C$  et s'en



**Figure 1.24** Portrait de phase du système avec un cycle limite  $C_1$  instable et un cycle limite  $C_2$  stable.



**Figure 1.25** Portrait de phase d'un cycle instable, « semi stable ».

approche, alors que la trajectoire issue du point  $B$  est extérieure au cycle et s'en éloigne.

Pour démontrer l'existence d'un cycle limite, il est possible d'appliquer un théorème d'existence de cycle limite, dit *théorème de Poincaré-Bendixson*. Attention, ce théorème **n'est valable qu'en dimension 2**. Pour cela, nous allons commencer par définir un domaine positivement invariant.

**Définition 1.17 Domaine positivement invariant** Soit un système dynamique donné par :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y).\end{aligned}\tag{1.22}$$

où  $f$  et  $g$  sont différentiables et de différentielles continues sur  $\mathbb{R}^2$ . Un domaine  $D$  du plan est dit positivement invariant si quelle que soit la condition initiale  $(x_0, y_0) \in D$ , la trajectoire correspondante reste dans  $D$  lorsque  $t \rightarrow +\infty$ .

Soit par exemple le système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(1 - y), \\ \dot{y} &= y(1 - x).\end{aligned}$$

Les axes  $x = 0$  et  $y = 0$  sont respectivement isoclines verticale et horizontale. De ce fait, aucune trajectoire ne peut couper les axes. Le cadran positif défini par le domaine du plan  $D = \{(x, y) | x > 0, y > 0\}$  est donc positivement invariant car toute trajectoire issue d'une condition initiale prise dans  $D$  reste dans  $D$ .

Pour appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson, nous allons définir ce que l'on nommera un domaine attractant.

**Définition 1.18 Domaine attractant du plan** On appelle domaine attractant une région  $D$  du plan bornée et compacte telle que toute trajectoire partant du bord  $\partial D$  de  $D$  entre dans l'intérieur de  $D$ .

Un ensemble positivement invariant peut ne pas être attractant. Par exemple, soit le système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y, \\ \dot{y} &= -x.\end{aligned}$$

L'origine est le seul équilibre et est un centre. Les trajectoires sont tous les cercles centrés à l'origine. Soit  $D = \{(x, y) | r = \sqrt{x^2 + y^2} \leq 1\}$  le domaine défini par le

disque de rayon 1. Il s'agit d'un domaine borné et compact qui est positivement invariant car toute trajectoire prise dans  $D$  reste dans  $D$ , y compris pour une condition initiale prise sur la frontière du domaine, soit sur le cercle de rayon unité qui est une trajectoire. Par contre, le domaine n'est pas attractant car la trajectoire définie par le cercle de rayon 1 ne pénètre pas dans le domaine  $D$ .

La dernière notion que nous allons introduire pour pouvoir énoncer le théorème est celle d' $\omega$ -limite d'une trajectoire, qui permet de parler rigoureusement du devenir d'une trajectoire.

**Définition 1.19  $\omega$ -limite** Soit  $p_0$  un point du domaine de définition du système (1.22). On appelle  $\omega$ -limite de  $p_0$ , l'ensemble suivant :

$$\omega(p_0) = \overline{\cup_{t \geq 0} \{(x(s, p_0), y(s, p_0)), s \geq t\}}$$

On peut montrer qu'un point  $(x, y)$  appartient à  $\omega(p_0)$  s'il existe une suite  $t_i, i \in \mathbb{N}$  qui tend vers  $+\infty$ , telle que  $(x(t_i, p_0), y(t_i, p_0))$  tend vers  $(x, y)$  quand  $i$  tend vers  $+\infty$ . Ce sont donc tout les points qui seront approchés indéfiniment par la trajectoire de  $p_0$  quand le temps augmente. On appelle  $\omega$ -limite d'une trajectoire  $\gamma$  la réunion de toutes les  $\omega$ -limites des points de  $\gamma$ . On peut alors énoncer le théorème suivant.

**Théorème 1.20 Théorème de Poincaré-Bendixson** Si  $D$  est un domaine borné attractant du plan, toute trajectoire de  $D$  admet comme  $\omega$ -limite :

- soit un point d'équilibre ;
- soit une orbite périodique ;
- soit un ensemble constitué de la réunion de points d'équilibres et d'orbites régulières qui les joignent (hétéroclines ou homoclines).

Le théorème affirme donc que toute trajectoire du plan « attrappée » par un ensemble attractant ne peut faire que deux choses, ou bien tendre vers un ensemble contenant au moins un équilibre, ou bien vers une orbite périodique. Pour démontrer l'existence d'une orbite périodique, il suffit de trouver un ensemble attractant et d'exclure la première possibilité.

Pour cela, il faut par exemple rechercher un domaine attractant ne contenant pas de point d'équilibre. On peut par exemple considérer un domaine avec un trou correspondant à l'équilibre. Il faut dans ce cas démontrer que sur les frontières du domaine, les trajectoires sont partout pénétrantes dans  $D$ , voir par exemple la figure 1.26. Pour cela, on utilise en général une fonction de Liapunov.

Une seconde manière de procéder consiste à utiliser un domaine attractant contenant un point d'équilibre mais qui est instable. Dans ce cas, la trajectoire pénétrant dans  $D$  ne pouvant pas tendre vers l'équilibre doit nécessairement tendre vers un cycle limite se trouvant totalement à l'intérieur de  $D$ , figure 1.27.



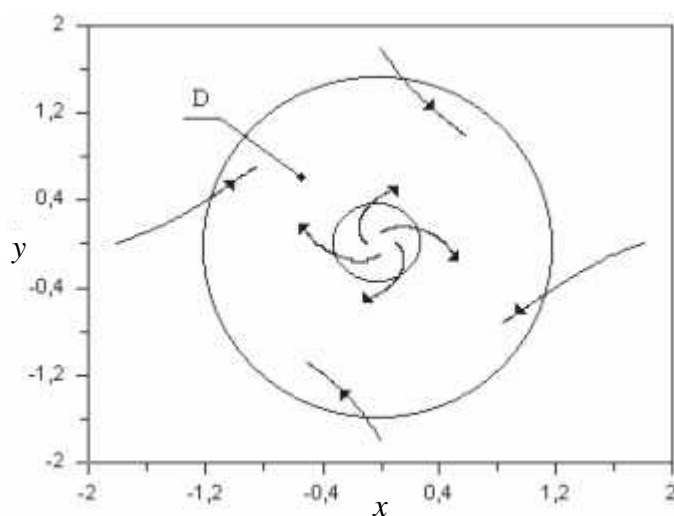


Figure 1.26 Domaine  $D$  attractant du plan. Toutes les trajectoires sont entrantes.

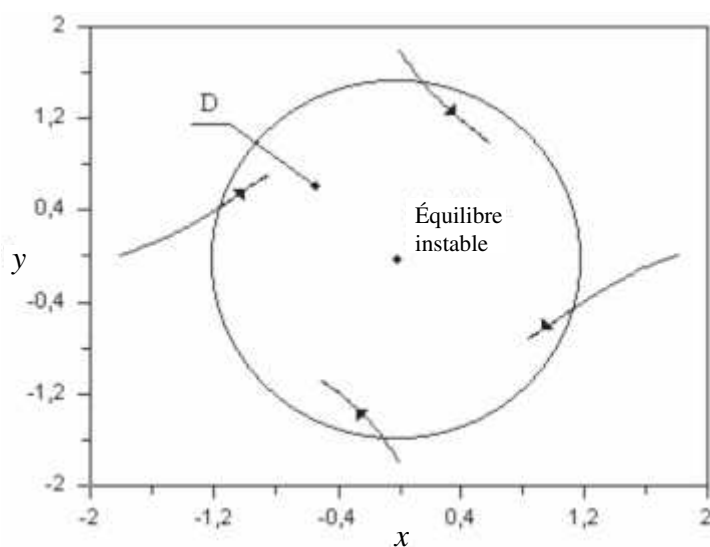


Figure 1.27 Domaine  $D$  attractant à sa frontière et contenant un point d'équilibre instable.

Revenons au système dynamique 1.21 :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x(1 - (x^2 + y^2)), \\ \dot{y} &= -x + y(1 - (x^2 + y^2)).\end{aligned}$$

Le seul équilibre de ce système est l'origine qui est un foyer instable. Soit la fonction de Liapunov :

$$V(x, y) = \frac{1}{2}(x^2 + y^2).$$

Calculons la dérivée de cette fonction :

$$\dot{V} = (x^2 + y^2)(1 - (x^2 + y^2)) = r^2(1 - r^2).$$

Soit  $D$  un domaine borné compact défini par le disque de rayon  $r = 2$ . Il est clair que pour tout rayon  $r > 1$ , nous avons  $\dot{V} < 0$ . Par conséquent, le domaine  $D$  est un ensemble attractant. De plus, ce domaine ne contient qu'un seul point d'équilibre qui est instable puisque l'origine est un foyer instable. En conséquence, par le théorème de Poincaré-Bendixson, nous pouvons affirmer qu'il existe un cycle limite entièrement contenu à l'intérieur de  $D$ .

#### Exercice Oscillateur de Van der Pol

Faire l'étude du système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x - \frac{x^3}{3}, \\ \dot{y} &= -\lambda x,\end{aligned}$$

avec  $\lambda > 0$ .

⇒ **Solution** L'unique équilibre est l'origine. La partie linéaire du système est la suivante :

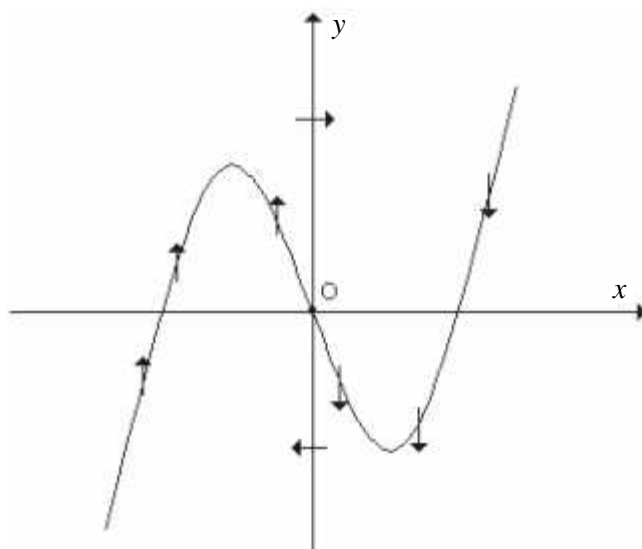
$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ -\lambda & 0 \end{pmatrix},$$

dont la trace est positive et le déterminant aussi, ce qui montre que l'origine est instable.

Les isoclines zéros sont les suivantes, voir figure 1.28 :

$$\dot{y} = 0 \Rightarrow x = 0,$$

$$\dot{x} = 0 \Rightarrow y = \frac{x^3}{3} - x.$$



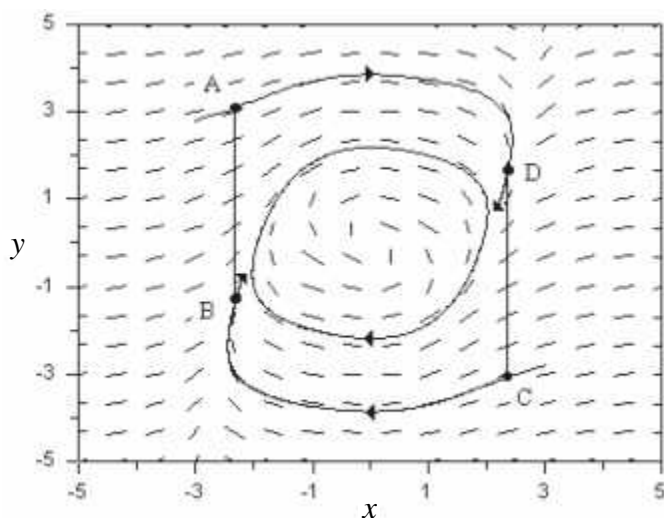
**Figure 1.28** Isoclines zéros du modèle de Van der Pol.

La figure 1.29 présente le champ des vecteurs vitesse, c'est-à-dire la direction des vecteurs vitesse en différents points du portrait de phase. Il est possible de dessiner une « boîte » de Poincaré-Bendixson  $ABCD A$ . On peut considérer deux trajectoires issues respectivement de  $A$  et de  $C$ . Les points  $D$  et  $B$  sont choisis sur ces trajectoires, voir figure 1.29. On ferme la boîte en joignant  $D$  à  $C$  et  $B$  à  $A$ . On voit que les trajectoires sont bien entrantes dans la boîte. De plus, le long des segments  $AB$  et  $DC$ , les trajectoires sont également partout entrantes. Nous avons donc construit un ensemble borné compact attractant ne contenant qu'un seul équilibre, l'origine, qui est instable. Par conséquent, par le théorème de Poincaré-Bendixson, nous pouvons affirmer qu'il existe un cycle limite à l'intérieur de ce domaine attractant. Sur la figure 1.29, le cycle limite est montré.

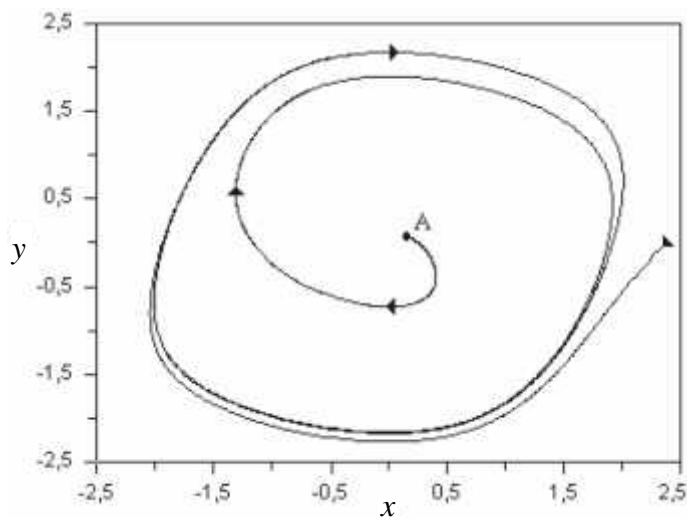
La figure 1.30 présente le portrait de phase du modèle de Van der Pol. La trajectoire issue de  $A$  qui est proche de l'équilibre instable (l'origine) spirale vers un cycle limite stable.

Au contraire, considérons le système suivant :

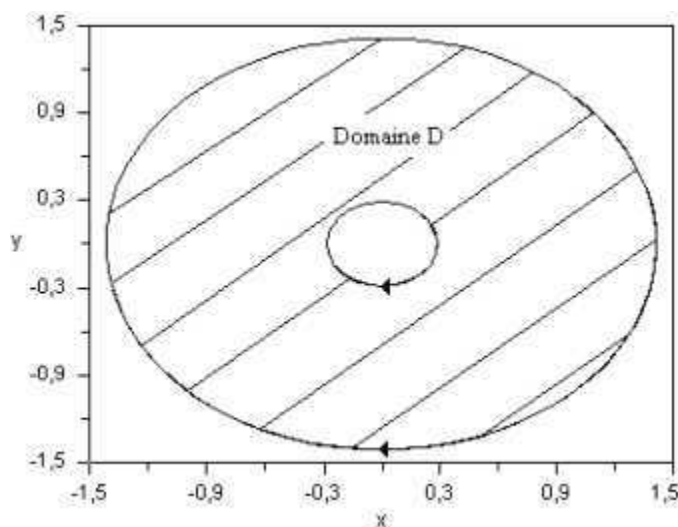
$$\begin{aligned}\dot{x} &= y, \\ \dot{y} &= -x,\end{aligned}$$



**Figure 1.29** Direction des vecteurs vitesse dans le modèle de Van der Pol. Une « boîte » de Poincaré-Bendixon est présentée, cas où  $\lambda = 1$ .



**Figure 1.30** Portrait de phase de l'oscillateur de Van der Pol avec  $\lambda = 1$ .



**Figure 1.31** Mauvais choix d'une « boîte » de Poincaré-Bendixson. Les trajectoires qui servent de frontière ne pénètrent pas dans le domaine  $D$ .

dont les trajectoires sont des centres. On ne peut pas utiliser comme « boîte » de Poincaré-Bendixson le domaine  $D$ , figure 1.31. Il est autorisé de prendre des trajectoires comme frontière du domaine attractant mais il est nécessaire que ces trajectoires rentrent dans le domaine, ce qui n'est pas le cas de la figure 1.31. Il serait erroné de conclure ici à l'existence d'un cycle limite à l'intérieur du domaine. D'ailleurs, il s'agit d'un système linéaire dont les trajectoires sont des cercles centrés sur l'origine qui sont des centres et non pas des cycles limites. Dans le cas précédent du modèle de Van der Pol, les trajectoires choisies comme frontières du domaine attractant finissent par rentrer dans le domaine et dans ce cas, il est correct d'appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson.

**Exercice** Démontrer que le système suivant admet un cycle limite. Proposer un domaine attractant permettant d'appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= 2y, \\ \dot{y} &= -2x + 3y(1 - 3x^2 - 2y^2).\end{aligned}$$

⇒ **Solution** Ce système admet l'origine  $(0, 0)$  comme unique équilibre. Soit la fonction de Liapunov suivante

$$V(x, y) = \frac{1}{2} (x^2 + y^2), \quad (1.23)$$

dont la dérivée est :

$$\dot{V} = 3y^2(1 - 3x^2 - 2y^2). \quad (1.24)$$

Par conséquent  $\dot{V}$  est du signe de  $1 - 3x^2 - 2y^2$ , donc  $\dot{V} < 0$  lorsque  $3x^2 + 2y^2 > 1$ . Choisissons comme domaine attractant un disque contenant entièrement l'ellipse définie par l'équation  $3x^2 + 2y^2 = 1$ . En tout point de la frontière de ce domaine les trajectoires sont entrantes à l'exception des deux points où  $y = 0$ . En ces points les trajectoires sont tangentes au domaine puis elles y pénètrent. Par ailleurs, la matrice Jacobienne en  $(0, 0)$  s'écrit :

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

L'équilibre  $(0, 0)$  est donc un foyer instable. En appliquant le théorème de Poincaré-Bendixson on peut donc conclure qu'il existe un cycle limite contenu dans le domaine choisi.

Le théorème de Poincaré-Bendixson permet d'affirmer qu'il existe au moins un cycle limite, mais il ne renseigne pas sur le **nombre de cycles** contenus dans le domaine ni sur leurs propriétés de stabilité. Par exemple, soit le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned} \dot{r} &= r(r-1)(2-r)(r-3), \\ \dot{\theta} &= 1. \end{aligned}$$

L'origine est unique équilibre et est un foyer instable. Il est clair que pour tout rayon strictement supérieur à 3, nous avons  $\dot{r} < 0$ . Choisissons comme domaine  $D$  un disque centré sur l'origine et de rayon 4. Il s'agit bien d'un domaine attractant qui contient un seul point d'équilibre instable, nous pouvons donc appliquer le théorème de Poincaré-Bendixson qui nous permet d'affirmer qu'il existe au moins un cycle limite dans le domaine  $D$ . En fait, dans cet exemple, il existe trois cycles limites de rayon, 1, 2 et 3, respectivement stable, instable et stable.

Dans le même ordre d'idée, il existe également des critères de non existence de cycle limite. Ceux-ci sont fondés sur la notion de divergence d'un champ de vecteurs.

**Définition 1.21 Divergence d'un champ de vecteurs** On considère un champ de vecteurs  $X$  défini par le système différentiel (1.22) sur un domaine  $D$ . On appelle divergence de  $X$  au point  $(x, y)$  l'expression suivante :

$$\operatorname{div}(X)(x, y) = \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial g}{\partial y}(x, y)$$

La divergence d'un système en un point mesure la manière dont les trajectoires convergent ou divergent au voisinage de ce point. Plus précisément, si on considère un petit disque autour d'un point, la divergence au point nous indique si la surface du disque augmente ou diminue sous l'effet du déplacement induit par le système différentiel. Si la divergence au point est négative, le disque se contracte alors que si la divergence est positive, le disque se dilate, localement au voisinage du point, sous l'effet du mouvement induit par les trajectoires.

**Proposition 1.22 Critère négatif de Bendixson** Soit un système dynamique donné de type (1.22). Soit  $D$  une région simplement connexe, c'est-à-dire d'un seul tenant ou encore « sans trou ». Si la quantité  $\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$  est de signe constant sur  $D$ , alors il n'existe pas de cycle limite entièrement contenu dans  $D$ .

**Proposition 1.23 Critère négatif de Dulac** Soit un système dynamique donné de type (1.22). Soit  $D$  une région simplement connexe. Soit  $B(x, y)$  une fonction strictement positive, continue et différentiable quelconque sur  $D$ , si la quantité  $\frac{\partial Bf}{\partial x} + \frac{\partial Bg}{\partial y}$  est de signe constant sur  $D$ , alors il n'existe pas de cycle limite entièrement contenu dans  $D$ .

Pour mieux comprendre ce critère, il faut se rendre compte que le fait de multiplier les coordonnées d'un champ de vecteurs par une fonction strictement positive ne modifie par les trajectoires, mais simplement la vitesse à laquelle elles sont parcourues.

**Exercice** Démontrer qu'un système linéaire de la forme suivante ne peut admettre de cycle limite :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax + by, \\ \dot{y} &= cx + dy.\end{aligned}\tag{1.25}$$

où  $a + d \neq 0$ .

⇒ **Solution** On a  $\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y} = a + d$  qui est de signe constant pour tout point du plan. Par application du critère négatif de Bendixson il ne peut donc pas exister de cycle limite pour un système linéaire.

**Exercice** Démontrer que le système dynamique suivant (dit de compétition) n'admet pas de cycle limite entièrement contenu dans le cadran positif :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(1 - x - ay), \\ \dot{y} &= y(1 - y - bx),\end{aligned}$$

où  $a$  et  $b$  sont deux paramètres strictement positifs.

⇒ **Solution** Prenons la fonction  $B(x, y) = \frac{1}{xy}$ . Nous avons :

$$\begin{aligned}Bf &= \frac{1 - x - ay}{y}, \\ Bg &= \frac{1 - y - bx}{x},\end{aligned}$$

et par conséquent :

$$\frac{\partial Bf}{\partial x} + \frac{\partial Bg}{\partial y} = -\frac{1}{x} - \frac{1}{y}.$$

Cette quantité est strictement négative pour tout point strictement intérieur au cadran positif. Par le critère de Dulac, nous pouvons donc affirmer qu'il n'existe pas de cycle limite entièrement contenu dans le cadran positif. De plus, comme le cadran positif est également positivement invariant, il ne peut y avoir de trajectoire coupant les axes, ce qui exclut la possibilité d'un cycle limite partiellement inscrit dans le cadran positif.

### 1.3.3 Systèmes conservatifs, intégrale première

**Définition 1.24 Intégrale première** Une fonction  $H(x, y)$  est dite *intégrale première* d'un système dynamique de type (1.22) sur un domaine  $D$  du plan si  $H(x(t), y(t))$  est constante pour toute solution  $(x(t), y(t))$  du système dynamique.

Lorsqu'une intégrale première existe, elle n'est pas unique. Si  $H(x(t), y(t))$  est intégrale première, alors  $H(x(t), y(t)) + \gamma$  ou bien  $\gamma H(x(t), y(t))$  sont également intégrales premières, avec  $\gamma$  réel. Le fait que la fonction  $H(x(t), y(t))$  soit intégrale première implique qu'elle vérifie la relation suivante :

$$\frac{dH(x(t), y(t))}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial y} \dot{y} = \frac{\partial H}{\partial x} f(x, y) + \frac{\partial H}{\partial y} g(x, y) = 0.$$

**Définition 1.25 Système conservatif** Un système dynamique qui admet une intégrale première est dit *conservatif*.



Les systèmes **Hamiltoniens** sont conservatifs. Ils sont définis par les équations suivantes :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{\partial H(x, p)}{\partial p}, \\ \dot{p} &= -\frac{\partial H(x, p)}{\partial x},\end{aligned}$$

où  $x$  est la position d'une particule ponctuelle,  $p$  sa quantité de mouvement et  $H(x, p)$  son énergie totale. Dans ce cas, le calcul précédent qui assure la constance de la fonction  $H$  le long des trajectoires est toujours vérifié. On a en effet :

$$\frac{dH(x(t), p(t))}{dt} = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial p} \dot{p} = \frac{\partial H}{\partial x} \frac{\partial H}{\partial p} - \frac{\partial H}{\partial p} \frac{\partial H}{\partial x} = 0.$$

L'existence d'une intégrale première est très utile car elle permet de trouver les trajectoires qui sont les courbes de niveaux de la fonction  $H$ . En effet, afin d'obtenir les équations des trajectoires, il faut éliminer le temps entre les deux équations du système dynamique, ce qui conduit à l'intégration de l'équation suivante :

$$\frac{dx}{dy} = \frac{f(x, y)}{g(x, y)}.$$

Si la solution de cette équation peut se mettre sous la forme :

$$H(x, y) = \gamma,$$

où  $\gamma$  est une constante, alors  $H(x, y)$  est intégrale première du système dynamique. La constante  $\gamma$  est déterminée par une condition initiale  $H(x_0, y_0)$ . La trajectoire issue de cette condition initiale s'effectue à  $H$  constante.

**Exercice** Rechercher si le système suivant admet une intégrale première :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -y, \\ \dot{y} &= x,\end{aligned}$$

⇒ **Solution** L'élimination du temps entre les deux équations conduit à :

$$\frac{dx}{dy} = -\frac{y}{x},$$

dont la solution est :

$$x^2 + y^2 = \gamma.$$

Par conséquent, la fonction :

$$H(x, y) = x^2 + y^2,$$

est intégrale première sur tout le plan. Le système est conservatif et les trajectoires sont des cercles centrés sur l'origine.

Les intégrales premières sont très utiles en particulier pour démontrer l'existence des centres. En effet, nous avons vu précédemment que les centres ne sont pas structuellement stables. En conséquence, lorsque la linéarisation prévoit un centre, il n'est en général pas du tout certain que des trajectoires fermées entourent le point d'équilibre, c'est-à-dire que les trajectoires centrales sont bien conservées. Pour démontrer l'existence de trajectoires fermées autour de l'équilibre, on peut essayer de montrer que le système dynamique est conservatif et que son intégrale première possède un minimum local au point d'équilibre. Dans ce cas, les trajectoires du système dynamique qui sont les courbes de niveau de l'intégrale première s'obtiennent en fixant la valeur de l'intégrale première. Si l'on représente le graphe de la fonction  $H(x, y)$ , les trajectoires sont obtenues en considérant les points se trouvant à une « altitude » donnée. Au voisinage d'un extremum, les courbes de niveau se referment dans le voisinage du point d'équilibre. Cela démontre l'existence de trajectoires centrales autour de l'équilibre.

**Exercice** Rechercher l'intégrale première du système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x - xy, \\ \dot{y} &= -y + xy.\end{aligned}$$

⇒ **Solution** En suivant la même démarche que dans l'exercice précédent on obtient :

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(1-y)}{y(x-1)}.$$

Après séparation des variables et intégration on peut choisir l'intégrale première suivante :

$$H(x, y) = x + y - \ln x - \ln y.$$

Nous laissons au lecteur le soin de vérifier que cette fonction  $H(x, y)$  est bien constante le long des trajectoires c'est-à-dire qu'elle vérifie :

$$\dot{H} = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial y} \dot{y} = 0.$$

### 1.3.4 Systèmes non planaires

#### a) Linéarisation au voisinage d'un équilibre

Nous allons maintenant considérer des systèmes dynamiques en dimension supérieure à deux. La forme générale d'un système en dimension  $n$  est la suivante :

$$\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n),$$

avec  $i \in [1, n]$ , où les coordonnées d'un point sont  $(x_1, x_2, \dots, x_n)$  et les  $f_i$  sont des fonctions des variables d'état. Un point d'équilibre  $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$  est défini par le système algébrique suivant :

$$f_i(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) = 0, \text{ pour } i \in [1, n]$$

qui annule toutes les composantes du vecteur vitesse en ce point. Il est possible de procéder à la linéarisation de ce système au voisinage d'un point d'équilibre en considérant des variables locales :

$$u_i(t) = x_i(t) - x_i^*,$$

avec  $i \in [1, n]$ . Un calcul identique à celui du cas planaire conduit au modèle linéarisé suivant :

$$\dot{u}_i = \sum_{j=1}^n \frac{\partial f_i}{\partial x_j} u_j,$$

avec  $i \in [1, n]$ , où les dérivées partielles sont calculées au point d'équilibre. Comme dans le cas planaire, la matrice Jacobienne de dimension  $n$ ,  $A = \left[ \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right]$ ,  $i \in [1, n]$ ,  $j \in [1, n]$ , définit ce système linéaire. En écologie, cette matrice est souvent appelée matrice de communauté lorsque les variables  $x_i$  désignent des abondances de populations. La condition de stabilité du point d'équilibre porte sur les  $n$  valeurs propres  $\lambda_k$  de cette matrice Jacobienne :

$$(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) \text{ est asymptotiquement stable } \Leftrightarrow \forall k, \Re(\lambda_k) < 0,$$

où  $\Re(\lambda_k)$  est la partie réelle de la valeur propre  $\lambda_k$ . Pour avoir la stabilité asymptotique, il faut et il suffit que toutes les valeurs propres de la matrice du système linéarisé soient de partie réelle négative.

Comme dans les sections précédentes, on peut introduire la notion d'équilibre hyperbolique.

**Définition 1.26** *Un équilibre est dit hyperbolique si toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne à l'équilibre ont une partie réelle non nulle.*

Cette définition nous permet d'étendre le résultat énoncé en dimension deux : la matrice Jacobienne nous renseigne sur la nature d'un équilibre de système non linéaire seulement si l'équilibre est hyperbolique.

*b) Système linéaire en dimension  $n$*

Soit un système linéaire en dimension  $n$  :

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j,$$

avec  $i \in [1, n]$ , où  $A = [a_{ij}]$  est une matrice carrée de dimension  $n$  à coefficients constants. Les solutions de ce système linéaire dépendent des valeurs propres de cette matrice  $A$ , solutions de l'équation caractéristique :

$$\det(A - \lambda I) = 0,$$

qui est un polynôme de degré  $n$ . Rappelons qu'un polynôme de degré  $n$  à coefficients réels admet au plus  $n$  racines réelles et que si  $\lambda$  est une racine complexe alors son complexe conjugué  $\bar{\lambda}$  est également une racine. Donc les valeurs propres complexes sont par paires. Les formes de Jordan que nous avons utilisées pour l'étude des systèmes planaires se généralisent en dimension quelconque. En dimension 3, avec un changement de base approprié, la matrice peut se mettre sous l'une des formes de Jordan suivantes, selon les valeurs propres.

1) Si la matrice  $A$  est diagonalisable dans  $\mathbb{R}^3$ , c'est-à-dire qu'elle n'admet que des valeurs propres réelles et que les vecteurs propres forment une base de  $\mathbb{R}^3$ , on note  $\lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \lambda_3$  les valeurs propres et  $P$  la matrice de passage :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix}.$$

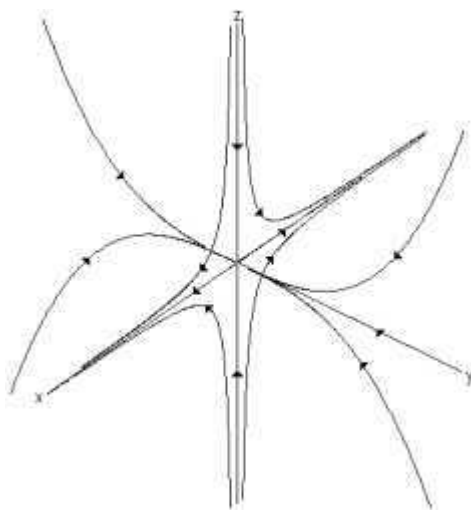
La matrice de changement de base  $P$  est la matrice carrée de dimension 3 comportant sur chacune de ses colonnes le vecteur propre  $m_i$  associé à la valeur propre  $\lambda_i$  de cette colonne.

La résolution du système linéaire se fait, comme dans le cas planaire, en cherchant la solution dans la nouvelle base où le système s'écrit sous forme de trois équations découplées :

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= \lambda_1 u_1, \\ \dot{u}_2 &= \lambda_2 u_2, \\ \dot{u}_3 &= \lambda_3 u_3, \end{aligned}$$

dont les solutions sont évidentes :

$$u_i(t) = \gamma_i \exp \lambda_i t,$$



**Figure 1.32** Portrait de phase du système linéaire de dimension trois (1.26), combinant un point selle dans le plan  $(x, z)$  et une attraction le long de l'axe  $y$ .

avec  $\gamma_i$  des constantes d'intégration. Comme dans le cas planaire, la solution en  $(x_1, x_2, x_3)$  s'obtient en effectuant un retour dans la base d'origine en utilisant à nouveau la matrice de passage  $P$  :

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{pmatrix}.$$

Soit le système suivant :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= 0.2x, \\ \dot{y} &= -0.1y, \\ \dot{z} &= -0.3z. \end{aligned} \tag{1.26}$$

La figure 1.32 présente le portrait de phase correspondant, combinant un point selle dans le plan  $(x, z)$ , ( $\lambda_1 > 0$ ,  $\lambda_3 < 0$ ), et une attraction le long de l'axe  $y$  ( $\lambda_2 < 0$ ).

Dans le plan  $(y, z)$  on observe un nœud stable et dans les plans  $(x, y)$  et  $(x, z)$  des points selle. Le point d'équilibre  $(0, 0, 0)$  est donc instable.

2) Si la matrice Jacobienne a une valeur propre complexe, alors elle en a deux et une valeur propre réelle. Elle ne peut avoir trois valeurs propres complexes car elles vont par paires. Sa forme de Jordan est alors :  $J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta & 0 \\ \beta & \alpha & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix}$ .

Dans ce cas, la matrice admet une valeur propre réelle  $\lambda_3$  et un couple de valeurs propres complexes et conjuguées  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$ . La matrice de changement de base  $P$  comporte sur sa troisième colonne le vecteur propre  $m_3$  associé à la valeur propre  $\lambda_3$  et sur ses première et seconde colonnes respectivement les vecteurs réels correspondant à la partie imaginaire  $b$  et à la partie réelle  $a$  des vecteurs propres conjugués  $m_{1,2} = a \pm ib$  associés aux valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$ .

Le système s'écrit en coordonnées cylindriques dans la base de Jordan :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \alpha r, \\ \dot{\theta} &= \beta, \\ \dot{z} &= \lambda_3 z,\end{aligned}$$

dont les solutions sont évidentes. La solution du système s'obtient par retour dans l'ancienne base.

La figure 1.33 montre un exemple avec  $\alpha < 0$  et  $\lambda_3 < 0$ .

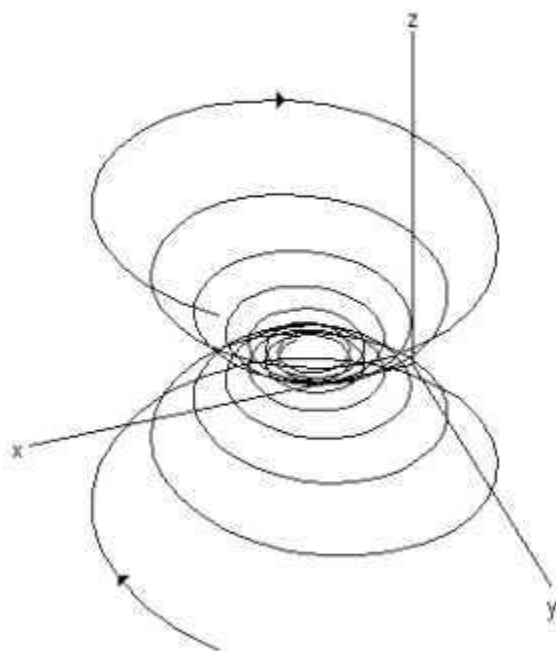
$$\begin{aligned}\dot{r} &= -0.1r, \\ \dot{\theta} &= 2, \\ \dot{z} &= -0.2z.\end{aligned}\tag{1.27}$$

Le portrait de phase est la composition d'un foyer stable dans le plan  $(x, y)$  et d'une attraction le long de l'axe  $z$ .

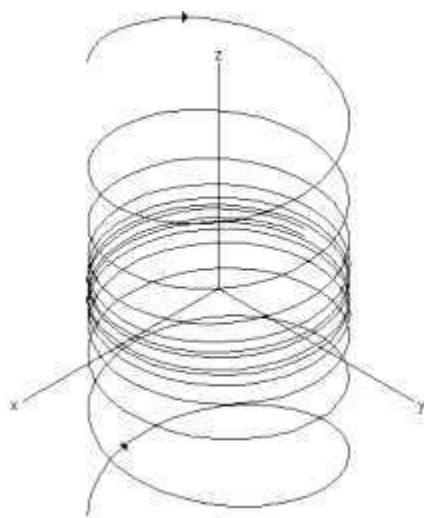
Soit maintenant le système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= 0, \\ \dot{\theta} &= 2, \\ \dot{z} &= -0.2z.\end{aligned}\tag{1.28}$$

La figure 1.34 présente le portrait de phase correspondant au système précédent, combinant des trajectoires centrales dans le plan  $(x, y)$  qui sont des cercles centrés sur l'origine, et une attraction le long de l'axe vertical.



**Figure 1.33** Portrait de phase du système linéaire de dimension trois (1.27), combinant un foyer dans le plan  $(x, y)$  et une attraction le long de l'axe  $z$ .



**Figure 1.34** Portrait de phase du système linéaire de dimension trois (1.28), combinant un centre dans le plan  $(x, y)$  et une attraction le long de l'axe  $z$ .

3) Si la matrice Jacobienne n'admet que des valeurs propres réelles mais qu'elle n'est pas diagonalisable, cela signifie qu'elle admet au moins une valeur propre double  $\lambda_0$  et que le nombre de vecteurs propres libres associés à cette valeur propre est insuffisant pour construire une base de vecteurs propres. Dans ce cas, sa forme de Jordan s'écrit ainsi :  $J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 & 0 \\ 0 & \lambda_0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix}$ ,

Dans ce cas, la matrice admet une valeur propre double  $\lambda_0$  et une valeur propre réelle  $\lambda_3$  distincte de  $\lambda_0$ . La matrice de passage  $P$  comporte sur sa première colonne le vecteur propre associé à  $\lambda_0$ , sur sa troisième celui associé à  $\lambda_3$  et sur sa seconde colonne un vecteur indépendant des deux autres devant être bien choisi comme dans le cas planaire.

Si la valeur propre multiple est triple et que l'espace propre associé est de dimension 1, la forme de Jordan est :  $J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 & 0 \\ 0 & \lambda_0 & 1 \\ 0 & 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}$ ,

Ici, la matrice admet une valeur propre triple réelle.

L'avantage de la mise sous forme de Jordan de la partie linéaire est qu'elle se généralise pour les systèmes linéaires de dimension quelconque.

Nous laissons au lecteur le soin de trouver toutes les formes de Jordan réelles en dimension 4. Mentionnons seulement le cas où la matrice admet deux paires de valeurs propres complexes et conjuguées  $\alpha_k \pm i\beta_k, k \in [1, 2]$  :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \alpha_1 & -\beta_1 & 0 & 0 \\ \beta_1 & \alpha_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \alpha_2 & -\beta_2 \\ 0 & 0 & \beta_2 & \alpha_2 \end{pmatrix},$$

pour lequel la matrice de passage est constituée par analogie avec les cas précédents.

### 1.3.5 Critères de Routh-Hurwitz

Nous avons vu précédemment que la condition de stabilité d'un point d'équilibre nécessite de vérifier que toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne sont de partie réelle négative. Dans la pratique, il n'est pas toujours facile de calculer les valeurs propres de la matrice du système linéarisé. Cependant, il existe des critères permettant de conclure à la stabilité locale d'un point d'équilibre sans calculer explicitement les valeurs propres.

Soit le système linéaire de dimension  $n$  suivant :

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j,$$



avec  $i \in [1, n]$ , où  $A = [a_{ij}]$  est une matrice carrée de dimension  $n$  à coefficients constants. Nous faisons l'hypothèse que  $\det A \neq 0$ , ce qui implique notamment que l'origine est l'unique équilibre. La matrice  $A$  admet  $n$  valeurs propres qui sont solutions de l'équation caractéristique  $\det(A - \lambda I) = 0$ , qui est un polynôme de degré  $n$  que nous écrivons sous la forme suivante :

$$\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0.$$

Considérons les  $n$  déterminants suivants :

$$\begin{aligned} H_1 &= a_1, \\ H_2 &= \begin{vmatrix} a_1 & a_3 \\ 1 & a_2 \end{vmatrix}, \\ H_3 &= \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 \\ 1 & a_2 & a_4 \\ 0 & a_1 & a_3 \end{vmatrix}, \\ H_k &= \begin{vmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \dots & \dots & \dots \\ 1 & a_2 & a_4 & \dots & \dots & \dots \\ 0 & a_1 & a_3 & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 1 & a_2 & \dots & \dots & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & a_k \end{vmatrix}, \end{aligned}$$

avec  $k \in [1, n]$ . Dans le cas de dimension  $n$ , tous les  $a_j$  avec  $j > n$  sont pris égaux à zéro. Nous avons le résultat suivant :

L'équilibre est asymptotiquement stable  $\Leftrightarrow \forall k \in [1, n], H_k > 0$ .

Il faut donc vérifier que les  $n$  déterminants  $H_k$  sont strictement positifs. Il s'agit de conditions nécessaires et suffisantes de stabilité asymptotique locale, c'est-à-dire que les valeurs propres de la matrice Jacobienne calculée au point d'équilibre ont toutes une partie réelle négative. Dans le cas de la dimension deux, l'équation caractéristique est la suivante :

$$\lambda^2 - \operatorname{tr} A \lambda + \det A = 0,$$

On a donc  $a_1 = -\operatorname{tr} A$ ,  $a_2 = \det A$  et  $a_3 = 0$ . Les critères de Routh-Hurwitz sont alors :

$$H_1 = a_1 = -\operatorname{tr} A > 0 \Leftrightarrow \operatorname{tr} A < 0,$$

$$H_2 = a_1 a_2 - a_3 = -\operatorname{tr} A \det A > 0 \Leftrightarrow \det A > 0.$$

Ces conditions sont précisément celles que nous avons données dans le cas planaire (figure 1.13).

En dimension 3, l'équation caractéristique s'écrit sous la forme suivante :

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0,$$

et les conditions de stabilité obtenues en appliquant les critères de Routh-Hurwitz sont :

$$\begin{aligned} a_1 &> 0, \\ a_1a_2 - a_3 &> 0, \\ a_3 &> 0. \end{aligned}$$

En dimension 4, l'équation caractéristique s'écrit sous la forme suivante :

$$\lambda^4 + a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_3\lambda + a_4 = 0,$$

et les conditions de stabilité sont :

$$\begin{aligned} a_1 &> 0, \\ a_1a_2 - a_3 &> 0, \\ a_1a_2a_3 - (a_1)^2a_4 - (a_3)^2 &> 0, \\ a_4 &> 0. \end{aligned}$$

Il est parfois plus facile de vérifier ces critères que de calculer explicitement les valeurs propres, comme nous le verrons sur des exemples d'applications.

## 1.4 INTRODUCTION À LA NOTION DE BIFURCATIONS

### 1.4.1 Quelques bifurcations en dimension 1

Soit une équation différentielle du premier ordre, autonome, et dépendant d'un paramètre réel  $\gamma$  :

$$\dot{x} = f(x, \gamma). \quad (1.29)$$

où  $f$  est une fonction différentiable et de différentielle continue. Les points d'équilibre de cette équation sont solutions de l'équation suivante :

$$f(x, \gamma) = 0.$$

Par conséquent, s'il existe des solutions, elles dépendent en général de la valeur du paramètre  $\gamma$ , et nous les notons donc  $x^*(\gamma)$ , c'est une conséquence du théorème des fonctions implicites. Pour certaines valeurs du paramètre  $\gamma$ , il se peut qu'il n'existe

aucun équilibre, un seul ou plusieurs. De plus, la stabilité de ces équilibres peut également dépendre de la valeur du paramètre  $\gamma$ . D'une manière générale, le portrait de phase et la nature qualitative des solutions de l'équation dépendent des valeurs que peut prendre le paramètre  $\gamma$ . Pour certaines valeurs particulières du paramètre, appelées valeurs critiques  $\gamma_c$ , il peut se produire un changement qualitatif du portrait de phase. Par exemple, le nombre de points d'équilibre peut brutalement changer lorsque  $\gamma$  traverse une valeur critique  $\gamma_c$ . Lorsqu'un changement de nature qualitative des solutions se produit, on parle de bifurcation. Faire une étude de bifurcation consiste donc à faire varier dans un certain domaine un (ou plusieurs) paramètre(s) et à rechercher comment le portrait de phase se transforme. Les valeurs pour lesquelles on observe un changement qualitatif de la dynamique correspondent à des bifurcations qui s'obtiennent pour des valeurs critiques du paramètre. Il existe deux types de bifurcations, les bifurcations locales et les bifurcations globales. Les bifurcations locales correspondent à celles pour lesquelles la matrice Jacobienne admet une valeur propre dont la partie réelle s'annule pour une valeur critique de  $\gamma$ . Par contre, si pour une valeur critique de  $\gamma$  on a par exemple une orbite hétérocline qui disparaît dès que  $\gamma$  change de valeur, on parle de bifurcation globale. L'étude des bifurcations d'un système dynamique s'appuie sur ce qu'on nomme la théorie des bifurcations, qui permet de les classer et comprendre comment elles s'organisent. Cette théorie sort cependant du cadre de ce cours et nous nous focaliserons sur quelques exemples de bifurcations qui se rencontrent souvent dans les modèles en biologie, en physique ou en écologie par exemple.

Nous allons maintenant présenter quelques bifurcations locales élémentaires en dimension 1.

#### a) Bifurcation selle-nœud (saddle-node)

Soit l'équation différentielle suivante, cas particulier de l'équation (1.29) :

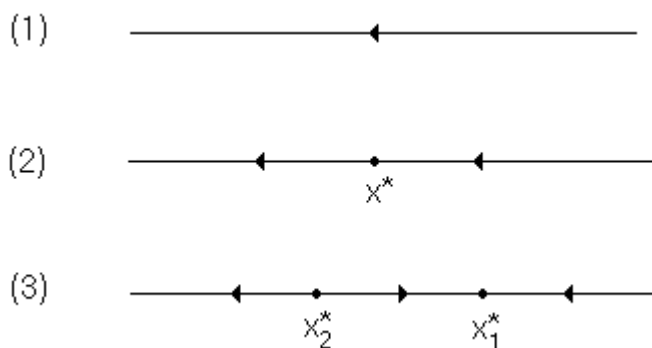
$$\dot{x} = \gamma - x^2 = f(x, \gamma),$$

où  $\gamma$  est un paramètre réel. Trois cas peuvent être distingués selon les valeurs du paramètre  $\gamma$  :

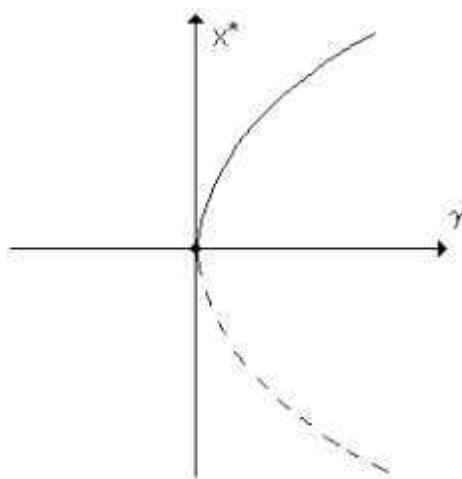
- 1)  $\gamma < 0$ , il n'y a pas d'équilibre et la vitesse est toujours négative ( $\dot{x} < 0$ ) pour tout  $x$ .
- 2)  $\gamma = 0$ , l'origine est l'unique équilibre et est un shunt négatif,  $\dot{x} = -x^2 < 0, \forall x$ .
- 3)  $\gamma > 0$ , il existe deux équilibres  $x_1^* = \sqrt{\gamma}$  et  $x_2^* = -\sqrt{\gamma}$  dont le premier est stable et le second instable.

La figure 1.35 présente les portraits de phase possibles selon les valeurs du paramètre  $\gamma$ . On voit que lorsque le paramètre  $\gamma$  traverse la valeur 0, le nombre de points d'équilibre change et passe de 0 à 2. Il est usuel de représenter les résultats à l'aide

d'un diagramme de bifurcation portant en abscisse le paramètre de bifurcation et en ordonnée les coordonnées des points d'équilibre. Pour différencier les points stables et instables, on utilise dans le premier cas un trait plein (branche stable) et dans le second cas un trait tireté (branche instable). Dans le cas présent, on obtient le diagramme de bifurcation représenté sur la figure 1.36.



**Figure 1.35** Les trois portraits de phase possibles pour la bifurcation selle-nœud.



**Figure 1.36** Diagramme de bifurcation selle-nœud.

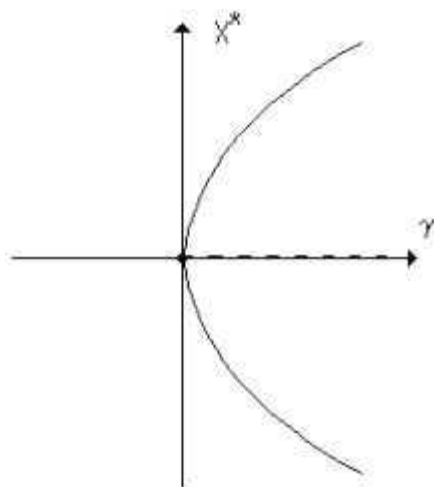
## b) Bifurcation fourche (pitchfork)

Soit l'équation différentielle suivante :

$$\dot{x} = \gamma x - x^3 = x(\gamma - x^2) = f(x, \gamma),$$

où  $\gamma$  est un paramètre réel. Trois cas peuvent être distingués selon les valeurs du paramètre  $\gamma$  :

- 1)  $\gamma > 0$ , l'origine est équilibre instable et il existe deux autres équilibres stables  $\pm\sqrt{\gamma}$ .
- 2)  $\gamma = 0$ , l'origine est l'unique équilibre et est stable, l'équation devient  $\dot{x} = -x^3$ .
- 3)  $\gamma < 0$ , l'origine est l'unique équilibre et est stable.



**Figure 1.37** Diagramme de bifurcation fourche supercritique.

La figure 1.37 présente le diagramme de bifurcation correspondant. Lorsque le paramètre  $\gamma$  traverse la valeur 0, le nombre de points d'équilibre passe de un à trois. De plus, l'origine qui est stable pour des valeurs négatives du paramètre devient instable pour les valeurs positives. Cette bifurcation est appelée fourche supercritique.

Nous laissons au lecteur le soin de faire l'étude de l'équation suivante :

$$\dot{x} = \gamma x + x^3,$$

puis de tracer le diagramme de bifurcation et de vérifier qu'il est conforme à la figure 1.38. En opposition à la précédente, cette bifurcation est appelée fourche sous critique.

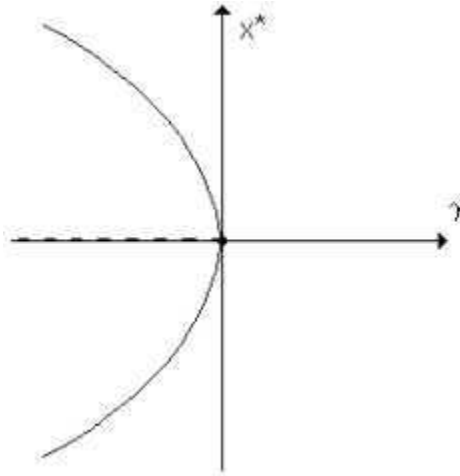


Figure 1.38 Diagramme de bifurcation fourche sous critique.

### c) Bifurcation transcritique

Soit l'équation différentielle suivante :

$$\dot{x} = \gamma x + x^2,$$

où  $\gamma$  est un paramètre réel.

Cette équation admet deux équilibres : 0 et  $x^* = -\gamma$ . Trois cas peuvent être distingués selon les valeurs du paramètre  $\gamma$  :

- 1)  $\gamma < 0$ , alors 0 est stable et  $x^*$  instable.
- 2)  $\gamma = 0$ , les deux équilibres sont confondus à l'origine qui est un shunt positif.
- 3)  $\gamma > 0$ , et dans ce cas 0 est instable et  $x^*$  stable.

La bifurcation se produit lorsque  $\gamma = 0$  et pour cette valeur les deux équilibres qui deviennent confondus échangent leurs propriétés de stabilité, comme le montre le diagramme de bifurcation de la figure 1.39.

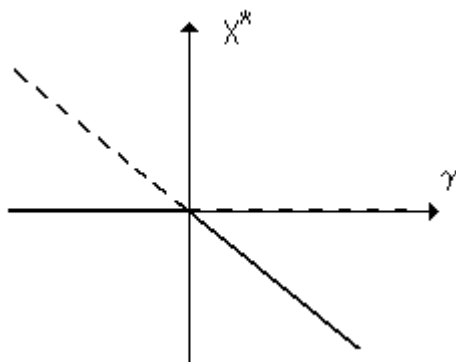


Figure 1.39 Diagramme de bifurcation transcritique.

### 1.4.2 Quelques bifurcations en dimension 2

Soit un système de deux équations différentielles du premier ordre autonomes couplées, dépendant d'un paramètre réel  $\gamma$  :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y, \gamma), \\ \dot{y} &= g(x, y, \gamma).\end{aligned}\tag{1.30}$$

Les points d'équilibre sont solutions du système des deux équations suivantes :

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

Par conséquent, s'il existe des équilibres, ils dépendent en général de la valeur du paramètre  $\gamma$ , et nous les notons donc  $(x^*(\gamma), y^*(\gamma))$ . Le nombre de points d'équilibre peut brutalement changer lorsque  $\gamma$  traverse certaines valeurs critiques  $\gamma_c$ . Des solutions périodiques de type cycle limite stable ou instable peuvent exister pour certaines valeurs de  $\gamma$ . Une étude de bifurcation consiste donc à rechercher comment le portrait de phase de ce système se modifie lorsque l'on fait varier le paramètre  $\gamma$ .

Nous allons maintenant présenter quelques bifurcations élémentaires en dimension 2.

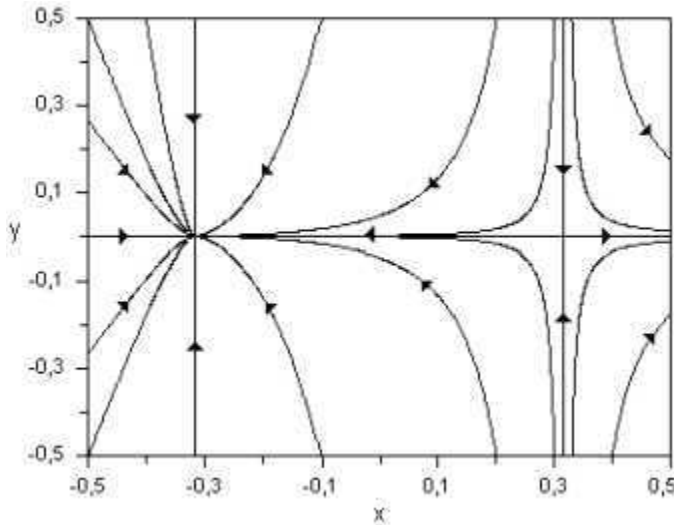
#### a) Bifurcation selle-nœud (saddle-node)

Soit le système d'équations différentielles suivant, cas particulier de l'équation (1.30) :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \gamma + x^2 = f(x, y, \gamma), \\ \dot{y} &= -y = g(x, y, \gamma).\end{aligned}$$

Trois cas doivent être distingués :

1)  $\gamma < 0$  :



**Figure 1.40** Bifurcation selle-nœud,  $\gamma = -0.1$ . Il y a deux équilibres, un nœud stable et un point selle.

Dans ce cas, le système admet deux équilibres  $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$  et  $(\sqrt{-\gamma}, 0)$ . Pour déterminer leur stabilité, calculons la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} 2x & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix},$$

ce qui nous donne pour le premier point d'équilibre :

$$A(-\sqrt{-\gamma}, 0) = \begin{pmatrix} -2\sqrt{-\gamma} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix},$$

et nous pouvons conclure à un nœud stable car les deux valeurs propres sont réelles et négatives. Pour le second équilibre, nous avons :

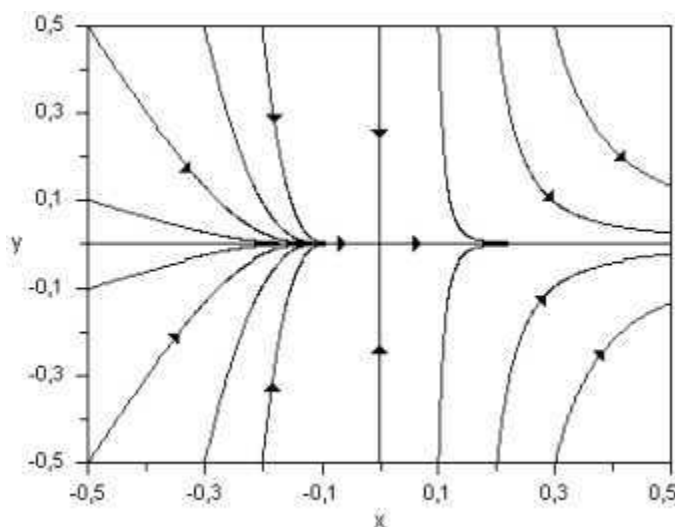
$$A(\sqrt{-\gamma}, 0) = \begin{pmatrix} 2\sqrt{-\gamma} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix},$$

qui est point selle car la matrice admet deux valeurs propres réelles de signe contraire.

La figure 1.40 présente le portrait de phase obtenu pour une valeur négative du paramètre  $\gamma$ .



2)  $\gamma = 0$  :



**Figure 1.41** Bifurcation selle-nœud,  $\gamma = 0$ . À la bifurcation, le point n'est pas hyperbolique ( $\det A = 0$ ).

L'unique équilibre est l'origine  $(0, 0)$ . Dans ce cas, la linéarisation conduit à la matrice suivante :

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

qui admet une valeur propre nulle. Pour déterminer la dynamique, revenons au système d'équations qui, dans le cas  $\gamma = 0$ , devient :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x^2, \\ \dot{y} &= -y. \end{aligned}$$

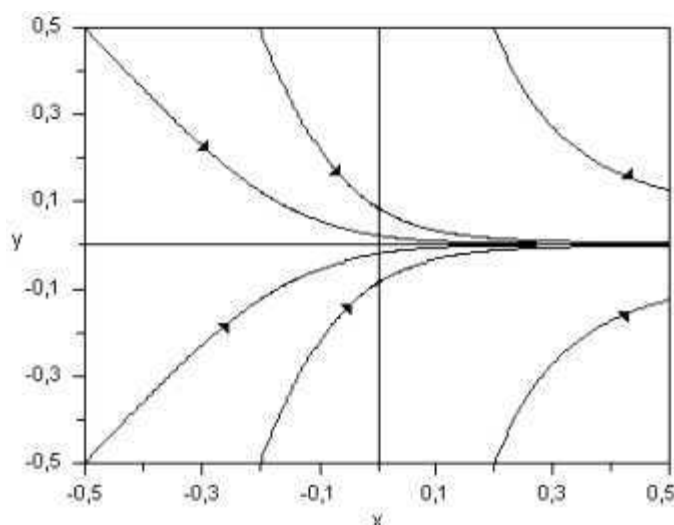
Les deux équations sont découplées. La première admet  $x^* = 0$  comme équilibre qui est un shunt positif. La seconde admet  $y^* = 0$  pour équilibre qui est stable. L'origine est un équilibre non hyperbolique, c'est-à-dire que le déterminant  $\det A = 0$ .

En conséquence, le portrait de phase est obtenu en combinant ces deux dynamiques et est représenté sur la figure 1.41.

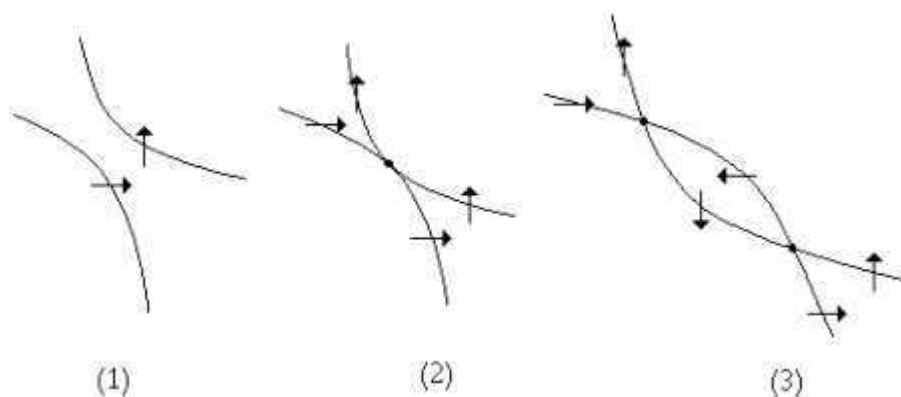
3)  $\gamma > 0$

La vitesse horizontale est toujours strictement positive,  $\dot{x} = \gamma + x^2 > 0, \forall x$ . Le système n'admet aucun équilibre. Le portrait de phase est représenté sur la figure 1.42.

En résumé, lorsque le paramètre traverse la valeur critique 0, le nombre de points d'équilibre passe de 2 (un point selle et un nœud stable) à 0. On voit ici la justification



**Figure 1.42** Bifurcation selle-nœud,  $\gamma = 0.1$ . Il n'y a aucun équilibre.



**Figure 1.43** (1) Les deux isoclines ne se coupent pas. (2) Les deux isoclines sont tangentes à la bifurcation. (3) Les deux isoclines se coupent en deux équilibres.

de l'appellation bifurcation selle-nœud. L'exemple précédent montre le cas générique. Mais, d'une manière générale, une bifurcation selle-nœud se produira lorsque deux isoclines zéros, une verticale  $\dot{x} = 0$  et une horizontale  $\dot{y} = 0$ , ne se coupant pas pour certaines valeurs du paramètre, vont devenir tangentes pour une valeur particulière de celui-ci. En continuant à faire varier le paramètre, elles vont en général, se couper en deux nouveaux points d'équilibre, l'un stable et l'autre instable.

La figure 1.43 illustre schématiquement cette situation d'apparition de deux points d'équilibre. Plus généralement, pour un système dynamique :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y),\end{aligned}$$

les isoclines zéros sont définies par les relations suivantes :

$$\begin{aligned}\dot{x} = 0 &\Rightarrow f(x, y) = 0, \\ \dot{y} = 0 &\Rightarrow g(x, y) = 0.\end{aligned}$$

Un vecteur orthogonal à la première isocline est proportionnel au vecteur de composantes  $\left(\frac{\partial f}{\partial x}, \frac{\partial f}{\partial y}\right)$ . De même, un vecteur tangent à la seconde isocline est proportionnel au vecteur de composantes  $\left(-\frac{\partial g}{\partial y}, \frac{\partial g}{\partial x}\right)$ . La condition mathématique pour qu'il y ait tangence des deux isoclines est que le produit scalaire de ces deux vecteurs soit nul, ou encore que le déterminant formé par les deux vecteurs orthogonaux aux deux isoclines zéro soit nul :

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial x} \\ \frac{\partial f}{\partial y} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{vmatrix} = 0,$$

ce qui revient à dire que les deux vecteurs ont des directions parallèles. Cette condition doit être vérifiée au point d'équilibre que nous notons  $(x^*, y^*)$ , ce qui s'écrit encore :

$$\left(\frac{\partial f}{\partial x} \frac{\partial g}{\partial y} - \frac{\partial f}{\partial y} \frac{\partial g}{\partial x}\right)_{(x^*, y^*)} = 0.$$

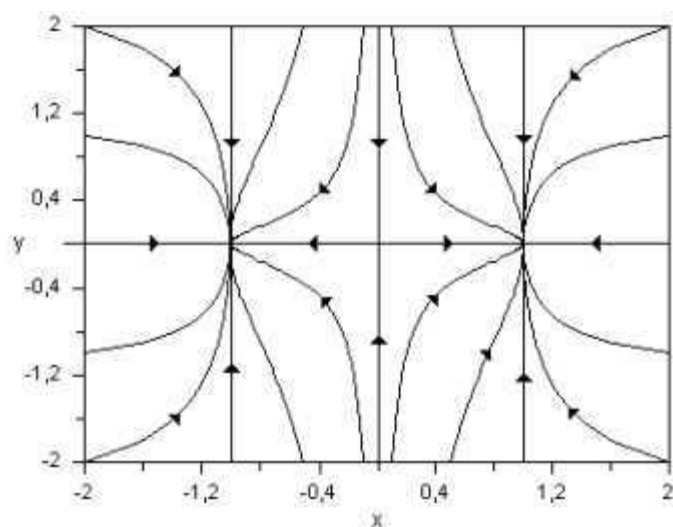
Lorsque cette condition est vérifiée, les deux isoclines sont tangentes. Leur intersection définit un unique équilibre. Une bifurcation selle-nœud est caractérisée par le déterminant de la matrice Jacobienne égal à zéro à la bifurcation.

### b) Bifurcation fourche

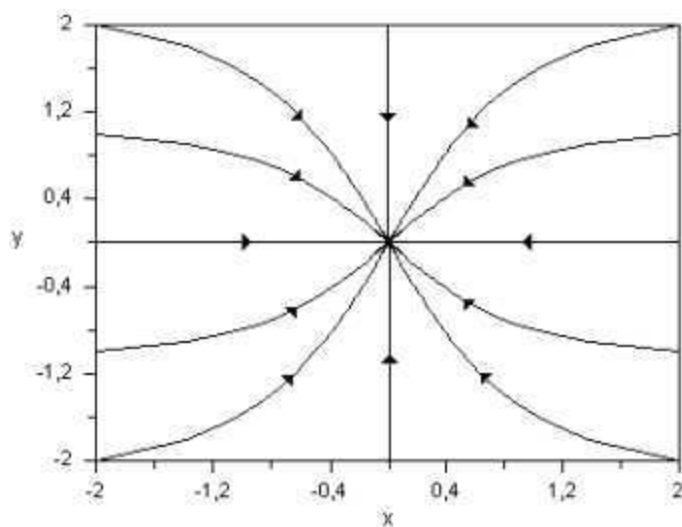
Soit le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\gamma x - x^3 = f(x, y, \gamma), \\ \dot{y} &= -y = g(x, y, \gamma).\end{aligned}$$

Nous laissons le soin au lecteur de vérifier qu'il existe encore trois cas possibles selon le signe du paramètre  $\gamma$ . Le premier cas correspond à une valeur du paramètre  $\gamma < 0$ , figure 1.44. Dans ce cas il existe trois équilibres, l'origine, qui est un point selle, entouré de deux nœuds stables. Lorsque  $\gamma = 0$  ou  $\gamma > 0$  il n'y a qu'un seul point d'équilibre, l'origine, qui est stable. La figure 1.45 présente le portrait de phase pour  $\gamma = 1$ . La figure 1.46 présente le diagramme de bifurcation. Lorsque le paramètre  $\gamma$  change de signe on passe de trois équilibres (un point selle entouré de deux nœuds stables) à un seul équilibre stable.



**Figure 1.44** Bifurcation fourche,  $\gamma = -1$ . Il y a trois équilibres, un point selle entouré de deux nœuds stables.



**Figure 1.45** Bifurcation fourche,  $\gamma = 1$ . L'origine est stable.

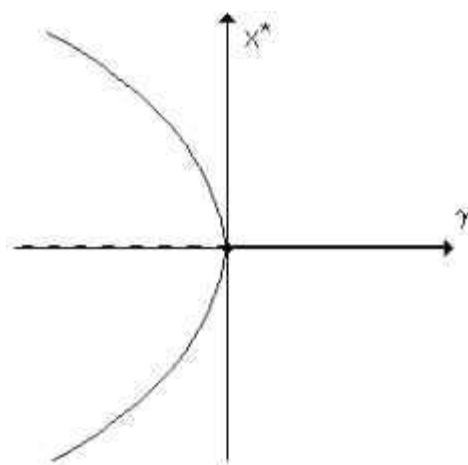


Figure 1.46 Diagramme de bifurcation fourche.

### c) Bifurcation verticale

Soit le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \gamma x + y = f(x, y, \gamma), \\ \dot{y} &= -x + \gamma y = g(x, y, \gamma).\end{aligned}$$

Ce système admet un unique point d'équilibre, l'origine  $(0, 0)$ , pour toute valeur de  $\gamma$ . Il est très utile de réécrire ce système en coordonnées polaires. Il vient :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \gamma r, \\ \dot{\theta} &= -1.\end{aligned}$$

Il existe toujours trois cas possibles selon le signe du paramètre  $\gamma$ .

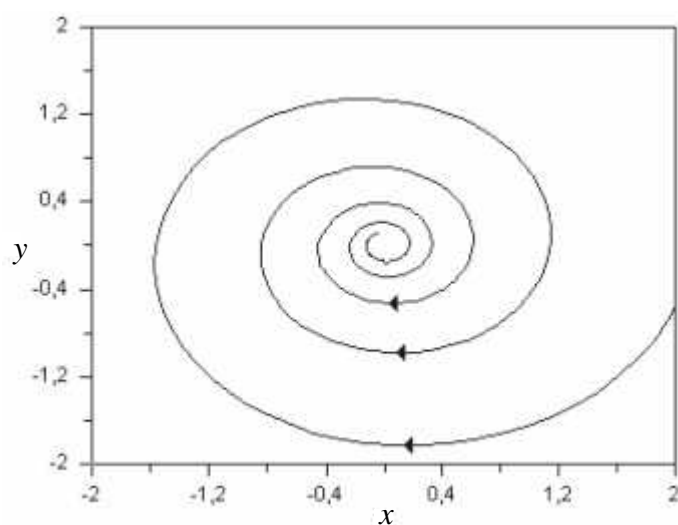
#### 1) $\gamma < 0$

La dérivée du rayon vecteur est strictement négative sauf à l'origine. Par conséquent, les trajectoires spiralent vers l'origine qui est un foyer stable (figure 1.47).

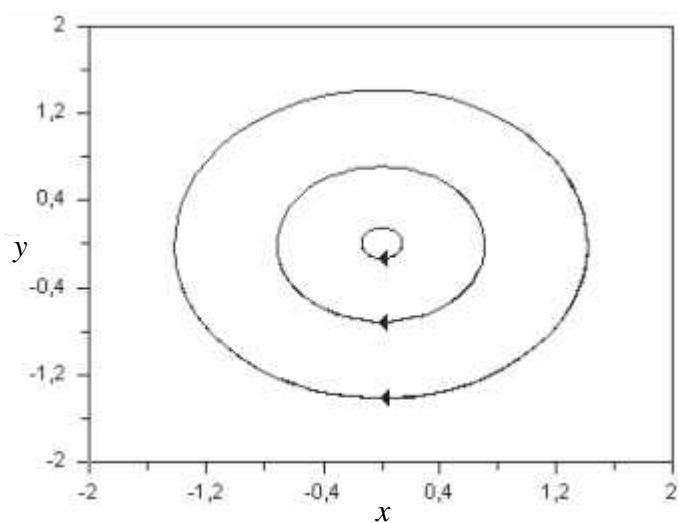
#### 2) $\gamma = 0$

La solution est  $r(t) = r(0)$ .

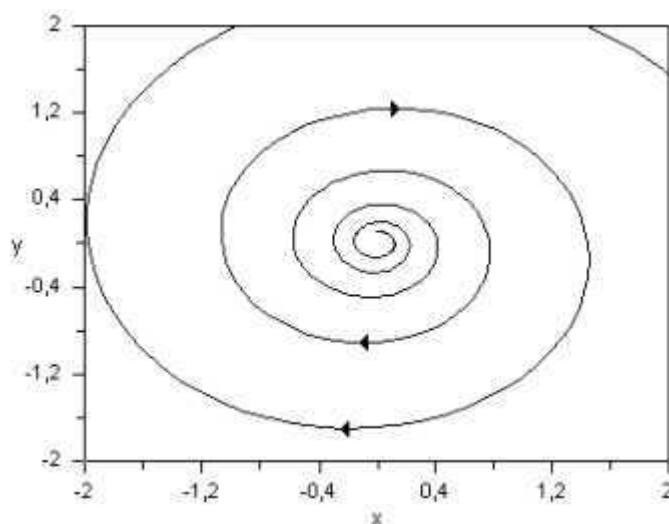
Les trajectoires sont des cercles centrés sur l'origine. Il s'agit de centres (figure 1.48).



**Figure 1.47** Bifurcation verticale,  $\gamma = -0.1$ . L'origine est un foyer stable.



**Figure 1.48** Bifurcation verticale,  $\gamma = 0$ . Les trajectoires sont des centres.

3)  $\gamma > 0$  :

**Figure 1.49** Bifurcation verticale,  $\gamma = 0.1$ . L'origine est un foyer instable.

La dérivée du rayon vecteur est positive. Les trajectoires spiralent en s'éloignant de l'origine qui est instable (figure 1.49).

Lorsque le paramètre  $\gamma$  change de signe le nombre d'équilibre reste inchangé mais c'est la nature de celui-ci qui change. Il est ici aussi possible de dessiner un diagramme de bifurcation (figure 1.50) sur lequel on représente les coordonnées des équilibres et les amplitudes des trajectoires périodiques (rayons des cercles) en fonction du paramètre  $\gamma$ . On adopte la même convention que précédemment pour les trajectoires périodiques, en trait plein si la trajectoire est stable ou en trait tireté si elle est instable. Ici il s'agit de foyers qui sont stables pour  $\gamma < 0$  et de foyers instables pour  $\gamma > 0$ . Pour  $\gamma = 0$ , il y a un centre en 0, c'est donc un équilibre stable (neutre).

**Exercice** Bifurcation homocline. Faire l'étude de bifurcation du système suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y, \\ \dot{y} &= -x + \gamma y - x^2.\end{aligned}$$

Utiliser si nécessaire le livre de Hale et Koçak (1991) référencé en fin d'ouvrage pour résoudre l'exercice.

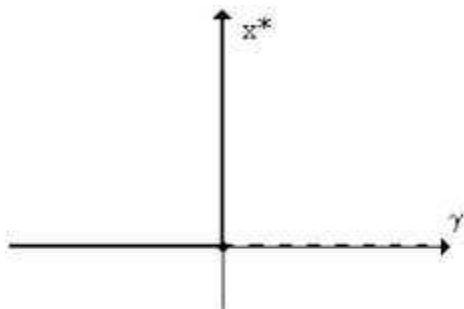


Figure 1.50 Diagramme de bifurcation verticale.

*d) Bifurcation générique de Poincaré-Andronov-Hopf*

Soit le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x(\gamma - x^2 - y^2), \\ \dot{y} &= -x + y(\gamma - x^2 - y^2).\end{aligned}$$

Ce système admet un unique point d'équilibre, l'origine  $(0, 0)$ , pour toute valeur de  $\gamma$ . Il est très utile de réécrire ce système en coordonnées polaires. Il vient :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(\gamma - r^2), \\ \dot{\theta} &= -1.\end{aligned}$$

Il existe toujours trois cas possibles selon le signe du paramètre  $\gamma$ .

**1)  $\gamma < 0$**

La dérivée du rayon vecteur est strictement négative sauf à l'origine. Par conséquent, les trajectoires spiralent vers l'origine qui est stable (figure 1.51).

**2)  $\gamma = 0$**

La première équation devient  $\dot{r} = -r^3 < 0$ . Les trajectoires spiralent vers l'origine qui est globalement asymptotiquement stable (figure 1.52).

**3)  $\gamma > 0$**

La première équation admet deux équilibres positifs, 0 et  $\sqrt{\gamma}$ . Le premier est instable et le second stable. Ce dernier correspond à une trajectoire fermée qui est un cycle limite stable (figure 1.53).

Lorsque le paramètre  $\gamma$  change de signe il apparaît un cycle limite stable qui est un cercle centré sur l'origine et dont l'amplitude augmente en  $\sqrt{\gamma}$ .



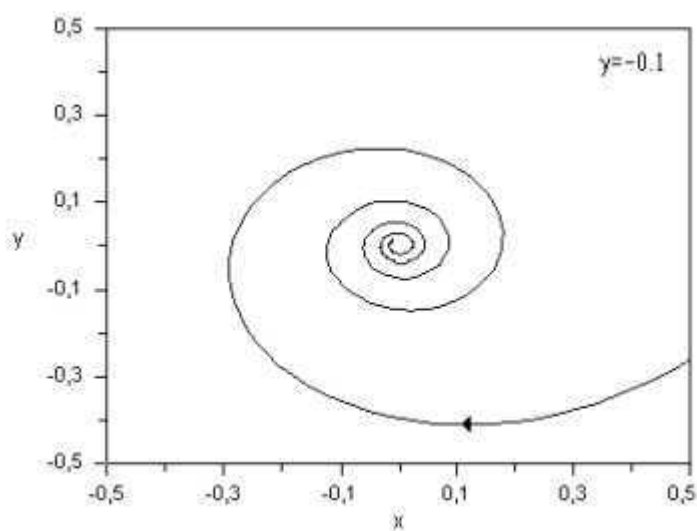


Figure 1.51 Bifurcation de Hopf,  $\gamma = -0.1$ . L'origine est asymptotiquement stable.

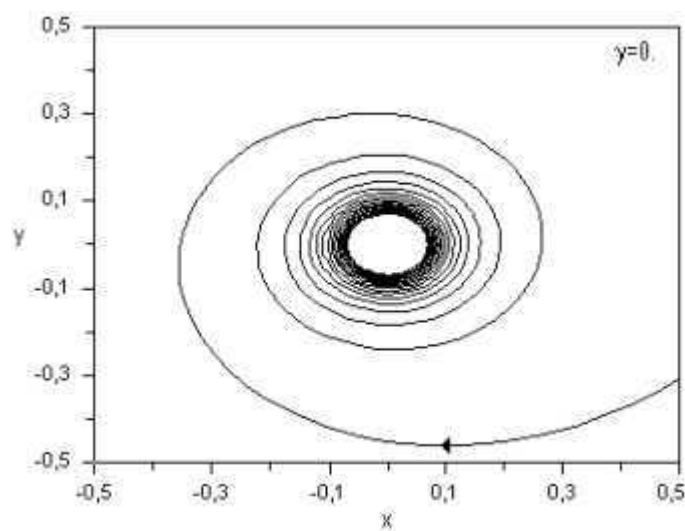
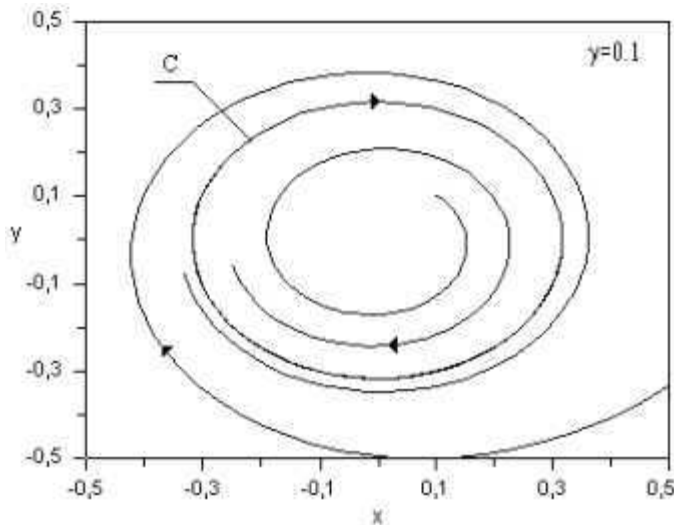


Figure 1.52 Bifurcation de Hopf,  $\gamma = 0$ . L'origine est asymptotiquement stable.



**Figure 1.53** Bifurcation de Hopf,  $\gamma = 0.1$ . L'origine est instable entourée par un cycle limite stable  $C$ .

#### e) Théorème de bifurcation de Hopf

Comme nous l'avons vu précédemment, pour rechercher l'existence de cycle limite il est possible d'utiliser le théorème de Poincaré-Bendixson. Le théorème de Poincaré-Bendixson explique que toute trajectoire bornée dont l' $\omega$ -limite ne contient pas d'équilibre tend vers une orbite périodique. Cependant, ce théorème n'est valable qu'en dimension deux. De plus, le théorème de Poincaré-Bendixson ne renseigne pas sur la nature du cycle limite (stable ou instable) ni sur le nombre de cycles pouvant être contenus dans une « boîte » de Poincaré-Bendixson. Nous allons maintenant présenter un théorème de bifurcation valable en dimension  $n \geq 2$  qui permet de démontrer l'existence d'un cycle limite. Nous allons aussi proposer un indice dont le signe informe sur la stabilité du cycle. Nous allons pour commencer présenter la version du théorème valable en dimension deux.

#### ► Bifurcation de Hopf supercritique

Soit le système d'équations différentielles sous la forme générale suivante :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y, \gamma), \\ \dot{y} &= g(x, y, \gamma),\end{aligned}$$

où  $\gamma$  est un paramètre réel. Supposons que l'origine est un point d'équilibre du système pour toute valeur du paramètre  $\gamma$ . Soit la partie linéaire du système correspondant à la matrice Jacobienne  $A(0, 0)$  calculée à l'origine :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(0,0)}.$$

D'une manière générale, on a une bifurcation de Hopf lorsque le déterminant de la partie linéaire est positif et que la trace peut changer de signe en faisant varier le paramètre  $\gamma$ . Soient  $\lambda_1(\gamma)$  et  $\lambda_2(\gamma)$  les deux valeurs propres de cette Jacobienne :

$$\lambda_{1,2}(\gamma) = \alpha(\gamma) \pm i\beta(\gamma).$$

Le théorème de Hopf s'énonce ainsi :

**Théorème 1.27 Bifurcation de Hopf** *On utilise les notations précédentes. Supposons que les trois hypothèses suivantes soient vérifiées :*

1) *la partie réelle des valeurs propres s'annulent pour une valeur  $\gamma_c$  du paramètre, soit  $\alpha(\gamma_c) = 0$ ,*

2) *pour  $\gamma = \gamma_c$ , la partie imaginaire des valeurs propres est différente de zéro,  $\beta(\gamma_c) \neq 0$ . Cela revient à dire que les valeurs propres sont imaginaires pures.*

3) *Supposons de plus que  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) > 0$ .*

*Alors on peut conclure :*

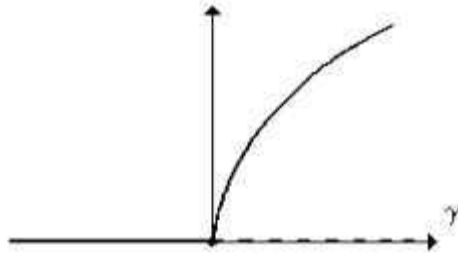
a)  *$\gamma = \gamma_c$  est une valeur de bifurcation du système.*

b) *il existe  $\gamma_1 < \gamma_c$  tel que pour tout  $\gamma \in [\gamma_1, \gamma_c[$  l'origine est un foyer stable.*

c) *pour tout voisinage  $U$  de l'origine, il existe  $\gamma_2 > \gamma_c$  tel que pour tout  $\gamma \in [\gamma_c, \gamma_2[$  l'origine est un foyer instable entouré d'un cycle limite stable contenu dans  $U$ , dont l'amplitude augmente et est de l'ordre de  $\sqrt{\gamma - \gamma_c}$ .*

Le théorème informe sur l'existence d'un cycle limite stable dans un certain voisinage  $\gamma > \gamma_c$ , jusqu'à une certaine valeur  $\gamma_2$ , qui n'est pas connue. Le cycle peut exister pour toute valeur de  $\gamma > \gamma_c$ , ou bien peut disparaître au-delà d'une certaine valeur  $\gamma_2$ .

Dans le cas du théorème précédent, on dit qu'il y a une bifurcation de Hopf supercritique avec apparition d'un cycle limite stable. La figure 1.54 présente le diagramme de bifurcation de Hopf dite supercritique. Dans ce cas, le cycle limite apparaît pour les valeurs de  $\gamma > \gamma_c$ . Ce n'est pas toujours le cas et le théorème énoncé ci-dessous complète le précédent dans le cas où la dérivée de la partie réelle est négative.



**Figure 1.54** Diagramme de bifurcation supercritique de Hopf dans le cas où  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) > 0$ .

**Théorème 1.28** Si l'on remplace dans le théorème de la bifurcation de Hopf la troisième hypothèse par la condition :

3-bis) Supposons de plus que  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) < 0$ .

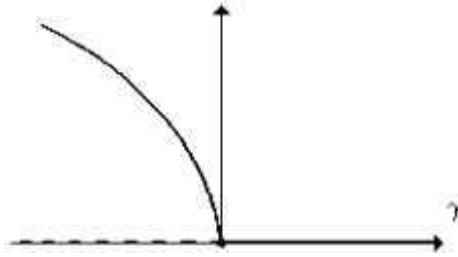
Alors les conclusions deviennent :

a)  $\gamma = \gamma_c$  est une valeur de bifurcation du système.

b-bis) il existe  $\gamma_2 > \gamma_c$  tel que pour tout  $\gamma \in [\gamma_c, \gamma_2[$  l'origine est un foyer stable.

c-bis) pour tout voisinage  $U$  de l'origine, il existe  $\gamma_1 < \gamma_c$  tel que pour tout  $\gamma \in [\gamma_1, \gamma_c[$ , l'origine est un foyer instable entouré d'un cycle limite stable contenu dans  $U$  dont l'amplitude augmente et est de l'ordre de  $\sqrt{\gamma_c - \gamma}$ .

Dans le cas où l'origine est stable pour  $\gamma = \gamma_c$ , alors le cycle limite est stable.



**Figure 1.55** Diagramme de bifurcation de Hopf supercritique dans le cas où  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) < 0$ .

La figure 1.55 montre le diagramme de bifurcation correspondant. Le cycle limite stable se trouve pour des valeurs du paramètre de bifurcation  $\gamma < \gamma_c$  et entoure toujours le foyer instable.

Considérons à titre d'exemple le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x(-\gamma - x^2 - y^2), \\ \dot{y} &= -x + y(-\gamma - x^2 - y^2).\end{aligned}$$

L'unique équilibre est l'origine. La partie linéaire du système est donnée par la matrice Jacobienne calculée à l'origine qui s'écrit :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} -\gamma & 1 \\ -1 & -\gamma \end{pmatrix},$$

dont les valeurs propres sont  $\lambda_{1,2} = -\gamma \pm i$ . Le déterminant de la matrice est strictement positif pour toute valeur du paramètre  $\gamma$ ,  $\det J(0,0) = \gamma^2 + 1$ . La trace de la matrice est  $\text{Tr} J(0,0) = -2\gamma$ . La partie réelle des valeurs propres est la suivante :

$$\alpha(\gamma) = -\gamma.$$

Elle s'annule donc pour  $\gamma = \gamma_c = 0$ . Le déterminant est positif et la trace change de signe lorsque le paramètre  $\gamma$  traverse la valeur 0. Nous sommes donc en présence d'une bifurcation de Hopf. De plus nous sommes dans le cas où :

$$\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) = -1 < 0.$$

Il est évident que pour les valeurs négatives du paramètre  $\gamma$  l'origine est un foyer instable, et que pour les valeurs positives il s'agit d'un foyer stable.

En coordonnées polaires le système se réécrit sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} \dot{r} &= r(-\gamma - r^2), \\ \dot{\theta} &= -1. \end{aligned}$$

Par conséquent, pour  $\gamma < 0$  le foyer instable est entouré d'un cycle limite stable qui est un cercle de rayon  $\sqrt{-\gamma}$ . Pour  $\gamma = 0$  le système s'écrit :

$$\begin{aligned} \dot{r} &= -r^3, \\ \dot{\theta} &= -1, \end{aligned}$$

ce qui montre que l'origine est stable (bifurcation supercritique). Enfin, pour  $\gamma > 0$  l'origine est un foyer stable (partie réelle négative). Nous sommes donc dans le second cas de cette section, existence d'un cycle limite stable pour les valeurs de  $\gamma$  inférieures à  $\gamma_c$ .

Dans le cas de la bifurcation supercritique le cycle limite est stable, c'est-à-dire que pour  $\gamma = \gamma_c$  l'origine est asymptotiquement stable. Une première façon de démontrer que le cycle est stable consiste à rechercher une fonction de Liapunov qui permet de démontrer que l'origine (le point d'équilibre) est asymptotiquement stable pour  $\gamma = \gamma_c$ . Ce n'est pas toujours le cas, le cycle limite qui apparaît peut être instable et dans ce cas la bifurcation est dite souscritique.

► Bifurcation de Hopf souscritique

Lorsque le cycle limite est instable, l'origine est instable pour  $\gamma = \gamma_c$ . On peut donc encore utiliser une fonction de Liapunov qui permet de montrer l'instabilité du point d'équilibre à la bifurcation. Cependant, il existe une méthode qui permet de conclure à la nature du cycle, stable ou instable, en calculant un indice dit de Marsden et MacCracken. Pour cela, on doit procéder avec des étapes successives en partant du système dynamique à la bifurcation :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y, \gamma_c), \\ \dot{y} &= g(x, y, \gamma_c).\end{aligned}$$

On recherche la partie linéaire du système correspondant à la matrice Jacobienne  $A(0, 0)$  calculée à l'origine et pour la valeur du paramètre  $\gamma = \gamma_c$  :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(0,0)}.$$

On doit ensuite rechercher une matrice de changement de base  $P$  qui met la partie linéaire sous la forme de Jordan lorsque  $\gamma = \gamma_c$ , c'est-à-dire sous la forme suivante :

$$P^{-1}A(0, 0)P = \begin{pmatrix} 0 & \mu^* \\ -\mu^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Rapellons que cette forme corespond à des centres (trace nulle et déterminant positif) avec des valeurs propres complexes et conjuguées,  $\lambda_{1,2} = \pm i\mu^*$ . Il est nécessaire d'effectuer le changement de base avant de procéder au calcul de l'indice. Le système dynamique s'écrit donc dans la nouvelle base de coordonnées  $(u, v)$  sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}\dot{u} &= h(u, v), \\ \dot{v} &= k(u, v),\end{aligned}$$

où  $h$  et  $k$  sont des fonctions des variables  $u$  et  $v$  de la nouvelle base. Rappelons que les relations entre les anciennes et nouvelles variables sont :

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

et pour le retour :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

On peut alors calculer un indice  $I$  dit de Marsden et MacCracken.

**Définition 1.29 Indice de Marsden MacCracken** *L'indice de Marsden MacCracken est défini par l'expression suivante :*

$$I = \mu^* (h_{uuu} + h_{uvv} + k_{uuv} + k_{vvv}) \\ + (h_{uu}k_{uu} - h_{uu}h_{uv} + k_{uu}k_{uv} + k_{vv}k_{uv} - h_{vv}h_{uv} - h_{vv}k_{vv}),$$

où les termes correspondent aux dérivées partielles des fonctions  $h$  et  $k$  par rapport aux variables  $u$  et  $v$ , selon les notations suivantes :

$$h_{uuv} = \frac{\partial^3 h}{\partial^2 u \partial v}(0, 0), \quad k_{uv} = \frac{\partial^2 k}{\partial u \partial v}(0, 0),$$

et ainsi de suite.

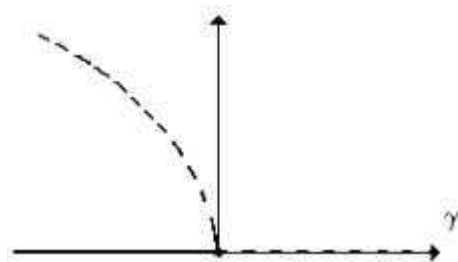
Si l'indice est négatif ( $I < 0$ ) alors le cycle est stable et la bifurcation est super-critique (cas de la section précédente). Si l'indice est positif ( $I > 0$ ) alors le cycle est instable et la bifurcation est sous-critique (cas de cette section). Si l'indice est égal à zéro il est impossible de conclure et d'autres méthodes doivent être utilisées. En particulier si  $I = 0$  il est possible que la bifurcation soit dégénérée. Dans ce cas il n'y a pas de cycle limite et il peut exister des centres à la bifurcation. Il faut alors rechercher une fonction de Liapunov qui prouve l'existence de ces centres.

Dans le cas où la bifurcation est sous-critique,  $I > 0$ , les conclusions du théorème sont modifiées et deux cas peuvent se produire :

Premier cas : Supposons que  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) > 0$ , alors on peut conclure :

- a)  $\gamma = \gamma_c$  est une valeur de bifurcation du système.
- b)  $\exists \gamma_1 < \gamma_c$  tel que dans le domaine  $[\gamma_1, \gamma_c[$  l'origine est un foyer stable entouré d'un cycle limite instable dont l'amplitude augmente avec  $\sqrt{\gamma_c - \gamma}$ .
- c)  $\exists \gamma_2 > \gamma_c$  tel que dans le domaine  $[\gamma_c, \gamma_2[$  l'origine est un foyer instable.

La figure 1.56 montre le diagramme de bifurcation correspondant.



**Figure 1.56** Diagramme de bifurcation sous-critique dans le cas où  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) > 0$ .

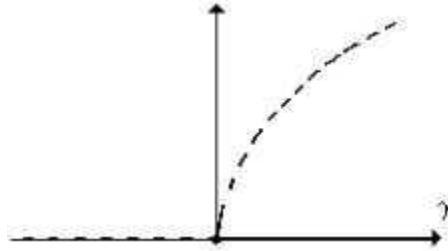
Second cas : Supposons que  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) < 0$ , alors on peut conclure :

a)  $\gamma = \gamma_c$  est une valeur de bifurcation du système.

b-bis)  $\exists \gamma_1 < \gamma_c$  tel que dans le domaine  $[\gamma_1, \gamma_c[$  l'origine est un foyer instable.

c-bis)  $\exists \gamma_2 > \gamma_c$  tel que dans le domaine  $[\gamma_c, \gamma_2[$  l'origine est un foyer stable entouré d'un cycle limite instable dont l'amplitude augmente avec  $\sqrt{\gamma - \gamma_c}$ .

La figure 1.57 montre le diagramme de bifurcation correspondant.



**Figure 1.57** Diagramme de bifurcation souscritique dans le cas où  $\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) < 0$ .

**Exercice** Rechercher si le système d'équations différentielles suivant admet un cycle limite et déterminer sa nature.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x(\gamma + x^2 + y^2), \\ \dot{y} &= -x + y(\gamma + x^2 + y^2).\end{aligned}$$

⇒ **Solution** L'unique équilibre est toujours l'origine. La partie linéaire du système est donnée par la matrice Jacobienne calculée à l'origine, qui s'écrit :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} \gamma & 1 \\ -1 & \gamma \end{pmatrix},$$

dont les valeurs propres sont  $\lambda_{1,2} = \gamma \pm i$ . Le déterminant de la matrice est strictement positif pour toute valeur du paramètre  $\gamma$ . La trace de la matrice est égale à  $2\gamma$ . La partie réelle des valeurs propres est la suivante :

$$\alpha(\gamma) = \gamma.$$

Elle s'annule donc pour  $\gamma = \gamma_c = 0$ . Nous sommes dans le cas où :

$$\frac{d\alpha}{d\gamma}(\gamma_c) = 1 > 0.$$



Il est évident que pour les valeurs négatives du paramètre  $\gamma$  l'origine est un foyer stable, et que pour les valeurs positives il s'agit d'un foyer instable.

En coordonnées polaires le système se réécrit sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(\gamma + r^2), \\ \dot{\theta} &= -1.\end{aligned}$$

Par conséquent, il est clair que pour  $\gamma < 0$  le foyer stable est entouré d'un cycle limite instable qui est un cercle de rayon  $\sqrt{-\gamma}$ . Pour  $\gamma = 0$  le système s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r^3, \\ \dot{\theta} &= -1,\end{aligned}$$

ce qui montre que l'origine est instable à la bifurcation (bifurcation souscritique). Enfin, pour  $\gamma > 0$  l'origine est un foyer instable (partie réelle positive). Nous sommes donc dans le premier cas de cette section, existence d'un cycle limite instable pour les valeurs de  $\gamma$  inférieures à  $\gamma_c$ .

**Exercice** Rechercher si le système d'équations différentielles suivant admet un cycle limite et déterminer sa nature.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + x(-\gamma + x^2 + y^2), \\ \dot{y} &= -x + y(-\gamma + x^2 + y^2),\end{aligned}$$

⇒ **Solution** Nous laissons le soin au lecteur de vérifier que ce système correspond au dernier cas de la section : existence d'un cycle limite instable pour les valeurs positives du paramètre  $\gamma$ .

**Exercice** Soit le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= 2y, \\ \dot{y} &= -x + \gamma y - x^2 y - x^3.\end{aligned}$$

Démontrer que ce système admet un cycle limite stable.

⇒ **Solution** L'unique équilibre est l'origine. La partie linéaire du modèle est la suivante :

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -1 & \gamma \end{pmatrix}.$$

La trace de la matrice est  $\text{tr} A = \gamma$  et le déterminant  $\det A = 2$ . Par conséquent, le déterminant est positif et la trace change de signe lorsque le paramètre  $\gamma$  traverse la valeur 0. Il s'agit donc d'une bifurcation de Hopf pour  $\gamma = 0$ . Cependant, la matrice  $A$  n'est pas sous la forme voulue pour calculer l'indice de Marsden MacCracken. Soit  $P$  la matrice de changement de base suivante :

$$P = \begin{pmatrix} \frac{1}{\sqrt{2}} & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Avec ce changement de base, la matrice se met sous la forme voulue à la bifurcation :

$$P^{-1}AP = \begin{pmatrix} 0 & \sqrt{2} \\ -\sqrt{2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Dans cet exemple, on a donc  $\mu^* = \sqrt{2}$ . À la bifurcation, le système dans la nouvelle base s'écrit sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \sqrt{2}v, \\ \dot{v} &= -\sqrt{2}u - 2u^2v - 2\sqrt{2}u^3, \end{aligned}$$

où  $(u, v)$  sont les coordonnées dans la nouvelle base telles que l'on ait :

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{\sqrt{2}} & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

Il est alors possible de calculer l'indice de Marsden MacCracken avec ce nouveau système. Après un calcul simple, il vient :

$$I = -4\sqrt{2}.$$

En effet, le seul terme qui ne s'annule pas est  $k_{uvv} = -4$ . L'indice étant négatif, on peut conclure qu'il s'agit d'une bifurcation de Hopf supercritique avec apparition d'un cycle limite stable.

## Chapitre 2

---

# Applications en dynamique des populations

## 2.1 MODÈLE DE DYNAMIQUE D'UNE SEULE POPULATION

### 2.1.1 Modèle de croissance linéaire

De nombreux modèles de dynamique d'une seule population ont été développés. Cette section présente une revue des modèles les plus classiques. Dans le cas d'une population isolée, la variable d'état est l'effectif de la population, c'est-à-dire le nombre d'individus  $x(t)$  de cette population à un instant  $t$ . Parfois, la variable utilisée est la densité d'individus qui représente le nombre d'individus par unité de surface. La forme générale de la loi de croissance de la population est la suivante :

$$\frac{dx}{dt} = f(x),$$

avec la condition initiale  $x(t_0) = x_0$ .

Le cas le plus simple est le cas du modèle linéaire. Soit  $n$  le taux de natalité par unité de temps et par individu. Soit de même  $m$  le taux de mortalité. Les taux de natalité et de mortalité sont supposés être constants, ce qui conduit au modèle linéaire suivant :

$$\frac{dx}{dt} = nx - mx = rx, \quad (2.1)$$

où  $r = n - m$  est le taux de croissance de la population.

La solution de cette équation différentielle a été obtenue au premier exercice de ce livre :

$$x(t) = x_0 \exp(rt).$$

Le signe de  $r$  détermine si la population est en croissance ( $r > 0$ ) ou en extinction ( $r < 0$ ). Le cas  $r = 0$  correspond à une population dont la taille reste constante et égale à sa valeur initiale.

**Exercice** Calculer la durée de vie moyenne  $\bar{T}$  d'un individu au sein d'une population obéissant à une loi de croissance linéaire avec un taux  $-\lambda$ .

⇒ **Solution** Soit  $x_0$  le nombre d'individus à l'instant initial  $t = 0$ . Le nombre d'individus encore vivants à l'instant  $t$  est :

$$x(t) = x_0 \exp(-\lambda t).$$

Le nombre d'individus disparaissant entre les temps  $t$  et  $t + dt$ , c'est-à-dire ayant eu une durée de vie égale à  $t$ , est :

$$dx = x(t) - x(t + dt) = -\frac{dx}{dt} dt,$$

ce qui nous donne :

$$dx = \lambda x_0 \exp(-\lambda t) dt.$$

Pour calculer le temps de vie moyen nous considérons un seul individu ( $x_0 = 1$ ) et nous intégrons sur tous les temps possibles en pondérant par  $t$  les proportions d'individus ayant eu une durée de vie égale à  $t$ . Le temps moyen de vie  $\bar{T}$  est donc donné par l'expression suivante :

$$\bar{T} = \lambda \int_0^{\infty} t \exp(-\lambda t) dt,$$

qui, après un calcul simple en utilisant une intégration par parties, nous donne :

$$\bar{T} = \frac{1}{\lambda}.$$

### 2.1.2 Modèle de croissance logistique

Une hypothèse plus réaliste consiste à supposer que le taux de natalité n'est pas constant mais diminue avec l'effectif. En effet, lorsque le nombre d'individus d'une population augmente, les ressources étant limitées, on peut penser que la natalité va diminuer. Dans le cas le plus simple on choisit pour le taux de natalité une fonction linéaire décroissante de l'effectif :

$$n(x) = \alpha - \beta x,$$

où  $\alpha$  et  $\beta$  sont des constantes positives.

De la même manière, il est raisonnable de supposer que le taux de mortalité va, au contraire du taux de natalité, augmenter avec l'effectif. Par exemple :

$$m(x) = \gamma + \delta x,$$

où  $\gamma$  et  $\delta$  sont aussi des constantes positives.

La substitution des taux de natalité et de mortalité dépendants de l'effectif dans l'équation précédente (2.1) conduit à l'équation de croissance suivante :

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = f(x),$$

avec  $r = \alpha - \gamma$ , qui est le taux de croissance intrinsèque de la population. Nous supposons que  $\alpha > \gamma$ , c'est-à-dire que le taux de croissance intrinsèque  $r$  est positif.  $K$  s'appelle la capacité limite du milieu et est égal à :

$$K = \frac{\alpha - \gamma}{\beta + \delta},$$

qui est aussi positif dès que  $r > 0$ .

Cette équation différentielle s'appelle l'équation logistique. Elle admet deux points d'équilibre, l'origine et  $K$ . Pour déterminer la stabilité des équilibres, calculons la dérivée de la fonction  $f(x)$  :

$$\frac{df}{dx} = r - 2r \frac{x}{K}.$$

La valeur de cette dérivée à l'origine est  $r$ , et  $-r$  en  $K$ . Par conséquent, l'origine est instable et  $K$  est un équilibre stable. Pour toute condition initiale positive, nous avons :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (x(t)) = K.$$

La figure 2.1 montre le portrait de phase et la figure 2.2 la simulation numérique des chroniques obtenue en intégrant numériquement l'équation différentielle par la méthode de Runge-Kutta. La capacité limite correspond à l'équilibre stable de l'équation et est donc la limite des trajectoires. Elle correspond à l'effectif d'équilibre qui peut survivre dans ce milieu limité en ressources.

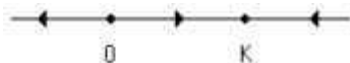


Figure 2.1 Portrait de phase de l'équation logistique.

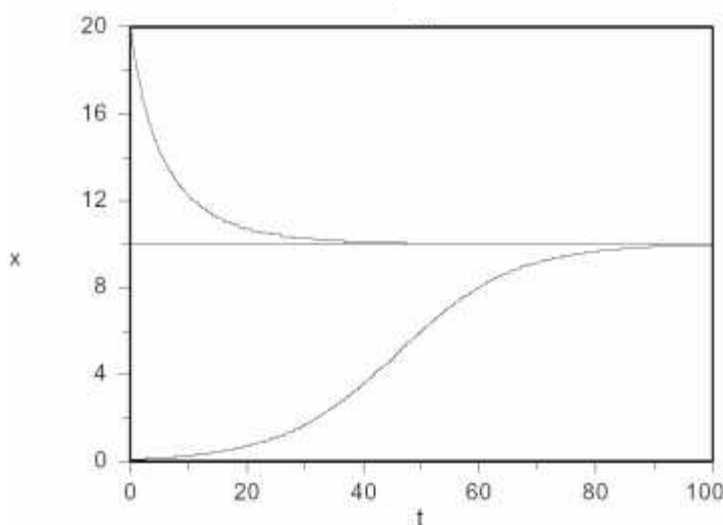


Figure 2.2 Chroniques de l'équation logistique avec  $r = 0.1$  et  $K = 10$ .

### 2.1.3 L'équation de Gompertz

L'équation de croissance de Gompertz s'écrit de la manière suivante :

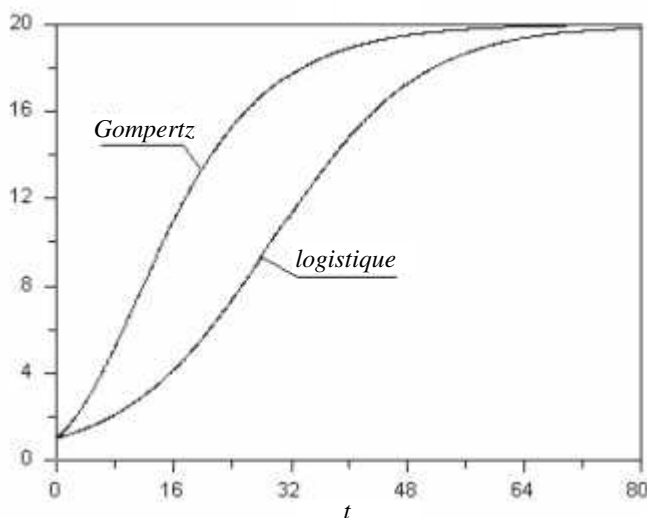
$$\frac{dx}{dt} = rx \ln \left( \frac{K}{x} \right) = f(x),$$

où  $r$  et  $K$  sont des constantes strictement positives, toujours appelées taux de croissance intrinsèque et capacité limite.

Cette équation possède également deux équilibres, l'origine et la capacité limite  $K$ . La dérivée de la fonction  $f(x)$  s'écrit dans ce cas :

$$\frac{df}{dx} = r \left( \ln \left( \frac{K}{x} \right) - 1 \right),$$

La dérivée vaut  $-r$  en  $K$ , ce qui montre que  $K$  est stable. Par contre, la dérivée n'est pas définie à l'origine. Dans ce cas, il est utile d'étudier la fonction  $f(x)$ . Cette fonction est strictement positive pour  $0 < x < K$  et tend vers  $+\infty$  lorsque  $x \rightarrow 0^+$ . En conséquence, la population est croissante pour toute valeur,  $0 < x < K$ . La vitesse de croissance devient infinie à l'origine. Il est clair que l'origine est instable car toute condition initiale proche de l'origine et positive donne lieu à une augmentation de



**Figure 2.3** Comparaison des chroniques des solutions de l'équation logistique et de l'équation de Gompertz avec les mêmes valeurs de  $r = 0.1$  et de  $K = 20$ .

l'effectif et donc à une solution qui s'éloigne de 0. L'équation de Gompertz possède un comportement dynamique qualitativement équivalent à celui de l'équation logistique.

La figure 2.3 présente une simulation numérique des solutions de l'équation logistique et de l'équation de Gompertz pour les mêmes valeurs des paramètres  $r$  et  $K$ . L'équation de Gompertz a une croissance plus rapide que la logistique.

Il est important de rechercher la valeur de  $x$  pour laquelle la croissance de la population est maximale. Ce point correspond à la valeur de la variable pour laquelle la solution  $x(t)$  présente un point d'inflexion et se calcule en recherchant le maximum de la fonction  $f(x)$  puisque  $f(x) = \frac{dx}{dt}$  est aussi égale à la vitesse de croissance de la population, soit lorsque nous avons :

$$\frac{df}{dx} = 0.$$

Dans le cas de l'équation logistique, le point d'inflexion  $x_i$  se trouve en  $x_i = K/2$ , alors que dans le cas de l'équation de Gompertz il se trouve en  $x_i = K/e$ . Nous voyons ainsi que le choix d'une fonction de croissance logistique ou de Gompertz impose une croissance maximale pour des valeurs précises de l'effectif. Dans un cas concret, une courbe de croissance peut présenter une croissance maximale à une valeur différente de  $K/2$  ou de  $K/e$ , ce qui signifie qu'il faut alors utiliser une autre loi de croissance.

Afin d'obtenir une loi de croissance avec un point d'inflexion à une position quelconque, l'équation logistique généralisée (2.2) a été définie :

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( 1 - \left( \frac{x}{K} \right)^q \right), \quad (2.2)$$

où  $q$  est un réel strictement positif. Nous laissons à titre d'exercice le lecteur faire la démonstration que dans le cas de l'équation logistique généralisée, le point d'inflexion se trouve en :

$$x_i = \frac{K}{(1+q)^{\frac{1}{q}}}.$$

Pour  $q = 1$ , on retrouve bien la formule de la logistique  $x_i = K/2$ .

### 2.1.4 Modèle de croissance avec effet « Allee »

Soit l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = rx(x - M)(K - x) = f(x), \quad (2.3)$$

avec  $0 < M < K$ .

Cette équation admet trois points d'équilibre, l'origine,  $M$  et  $K$ . La dérivée de la fonction  $f(x)$  est la suivante :

$$\frac{df}{dx} = r(-3x^2 + 2(M + K)x - MK).$$

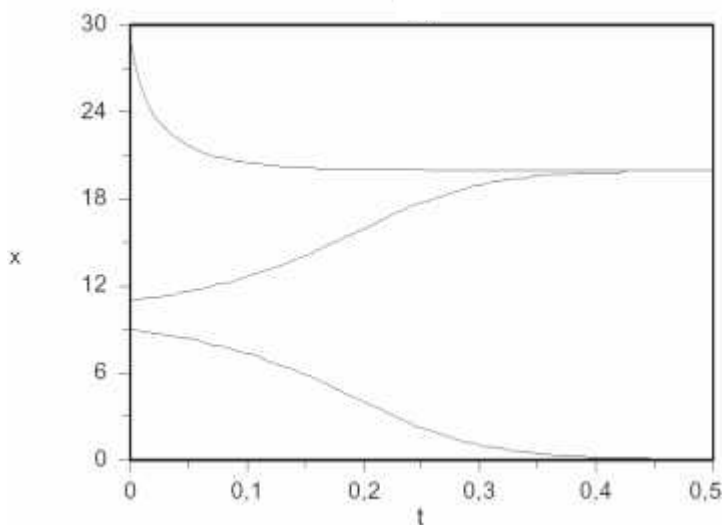
À l'origine, cette dérivée vaut  $-rMK < 0$ . Elle prend les valeurs  $rM(K - M) > 0$  en  $M$  et  $rK(M - K) < 0$  en  $K$ . En conséquence, l'origine et  $K$  sont stables alors que l'équilibre intermédiaire  $M$  est instable. La figure 2.4 montre le portrait de phase correspondant à cette équation.



**Figure 2.4** Portrait de phase correspondant à l'effet Allee. L'origine et  $K$  sont stables. L'équilibre intermédiaire  $M$  est instable.

La figure 2.5 présente les chroniques de l'équation (2.3). On observe un effet seuil. Pour une condition initiale  $0 < x_0 < M$  la population décroît et va à l'extinction, alors que pour une condition initiale au-dessus de ce seuil,  $x_0 > M$ , la population tend vers la capacité limite  $K$ . Cet effet est connu en dynamique de population sous le nom d'effet « Allee ». Il correspond à des populations qui ne sont viables qu'à partir d'un certain seuil limite en effectif.





**Figure 2.5** Chroniques de l'équation de croissance d'une population avec effet « Allee » obtenues pour  $r = 0.1$ ,  $M = 10$  et  $K = 20$ .

**Exercice** Étudier la loi de croissance d'une population dont le taux de croissance est supposé être proportionnel à la densité de la population :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x^2.$$

Dans ce cas, on fait l'hypothèse que la loi de croissance est proportionnelle au taux de rencontre entre les individus, ce qui correspond par exemple à une reproduction sexuée. Démontrer que la densité de la population tend vers l'infini au bout d'un temps fini.

⇒ **Solution** Soit  $x(0)$  la condition initiale. Réécrivons l'équation en séparant les variables. Il vient :

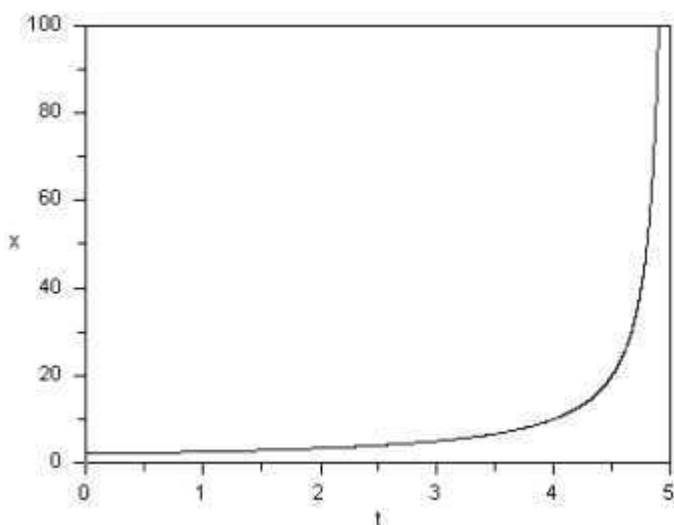
$$\frac{dx}{x^2} = \alpha dt.$$

Après intégration nous avons :

$$\frac{1}{x(0)} - \frac{1}{x(t)} = \alpha t,$$

et finalement :

$$x(t) = \frac{x(0)}{1 - \alpha x(0)t}.$$



**Figure 2.6** Croissance d'une population avec reproduction sexuée,  $\alpha = 0.1$ ,  $x(0) = 2$ . La population tend vers l'infini pour  $T_\infty = 1/\alpha x(0) = 5$ .

On voit donc que la population tend vers l'infini au bout d'un temps fini  $T_\infty$  :

$$T_\infty = \frac{1}{\alpha x(0)}.$$

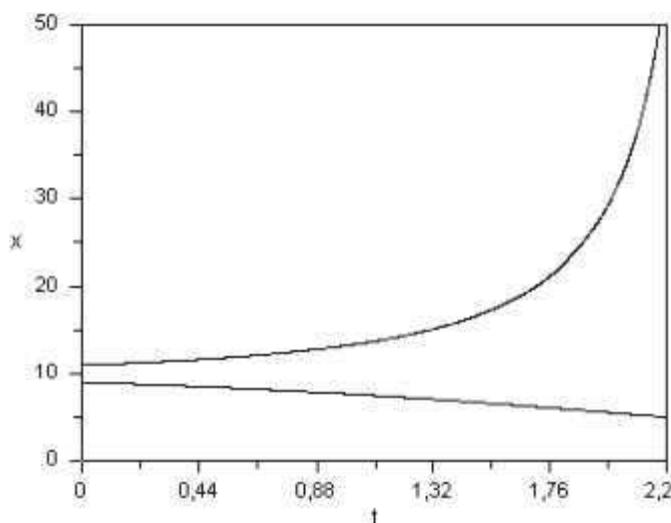
La figure 2.6 présente la solution pour une condition initiale  $x(0) = 2$  et avec  $\alpha = 0.1$ . On constate que la population tend vers l'infini pour  $t \rightarrow T_\infty = 5$ .

**Exercice** Étudier la loi de croissance d'une population dont le taux de croissance est supposé être proportionnel à la densité de la population avec un taux de mortalité constant  $m$  selon l'équation suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x^2 - mx.$$

Rechercher les équilibres et déterminez leur propriété de stabilité locale. Dessiner l'allure des solutions.

⇒ **Solution** Nous laissons le soin au lecteur de vérifier que l'allure des solutions est conforme à la figure 2.7.



**Figure 2.7** Croissance d'une population avec reproduction sexuée et mortalité naturelle.

**Exercice** Étudier la loi suivante de croissance d'une population :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\alpha x}{N + x} - mx.$$

Rechercher les équilibres et déterminez leur propriété de stabilité locale.

⇒ **Solution** Les équilibres sont 0 et  $x^* = \frac{\alpha}{m} - N$ . Lorsque  $\alpha > mN$  l'origine est instable et l'équilibre  $x^*$  positif et stable. L'effectif de la population tend dans ce cas vers une valeur constante. Au contraire, lorsque  $\alpha < mN$  l'origine est stable et l'équilibre  $x^*$  est négatif : la population s'éteint.

### 2.1.5 Dynamique d'une population exploitée

Pour simplifier, nous allons supposer qu'en absence d'exploitation, la population obéit à l'équation logistique avec un taux de croissance  $r$  et une capacité limite  $K$ . L'exploitation de la population, par pêche ou par chasse par exemple, conduit à ajouter un terme négatif dans l'équation. Ce terme correspond à l'effectif prélevé par unité de temps par l'exploitation. Nous allons traiter deux cas possibles.

### a) Exploitation à effort constant

La solution la plus simple consiste à ajouter un terme négatif proportionnel à l'effectif :

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex,$$

où  $E > 0$  est l'effort d'exploitation, par exemple l'effort de pêche. Un calcul simple permet de réécrire l'équation sous la forme suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \rho x \left(1 - \frac{x}{\Psi}\right),$$

avec  $\rho = r - E$ , et  $\Psi = K \left(1 - \frac{E}{r}\right)$ .

On retrouve donc un modèle de type logistique et deux cas sont possibles :

- $\rho < 0$ , c'est-à-dire  $E > r$ . Le seul équilibre non négatif est l'origine, qui est stable. L'effort est supérieur au taux de croissance intrinsèque de la population. Tous les termes de l'équation sont négatifs. La population est surexploitée et disparaît.
- $\rho > 0$ , c'est-à-dire  $E < r$ . Il y a deux équilibres, l'origine et  $\Psi > 0$ . L'origine est instable mais  $\Psi < K$  est stable. Dans ce cas, l'équation est équivalente à une équation logistique dont l'équilibre  $\Psi$  est bien sûr inférieur à l'équilibre  $K$  obtenu en l'absence d'exploitation.

La figure 2.8 montre les solutions sans exploitation et avec un effort d'exploitation inférieur ou supérieur au taux de croissance de la population.

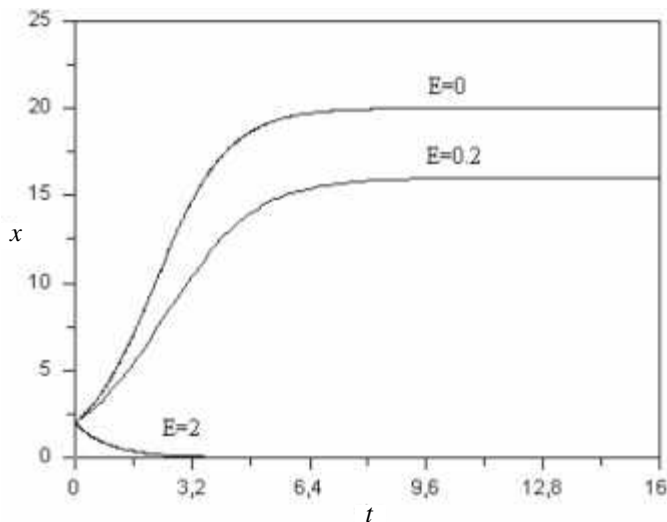


Figure 2.8 Chronique d'une population exploitée avec effort constant  $E$ .  $r = 1$ ,  $K = 20$ .

Il est usuel de rechercher la condition optimale d'exploitation, c'est-à-dire la valeur de  $E$  qui maximise la capture à l'équilibre  $Y(E) = E\Psi = EK \left(1 - \frac{E}{r}\right)$ . Cet effort d'exploitation optimal doit annuler la dérivée de  $Y(E)$ . Il est donc donné par l'expression suivante :

$$E_{opt} = \frac{r}{2}.$$

La capture optimale est alors donnée par la valeur suivante :

$$Y(E_{opt}) = \frac{rK}{4}.$$

### b) Exploitation à prélèvement constant

Une autre hypothèse consiste à effectuer un prélèvement constant par unité de temps, ce qui correspond à la notion de quota :

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - Q = f(x, Q),$$

où  $Q > 0$ , est le quota par unité de temps.

Les points d'équilibre sont solutions de l'équation du second degré suivante :

$$rx^2 - rKx + KQ = 0.$$

L'existence et le nombre d'équilibres dépend du signe du discriminant de cette équation,  $\Delta = r^2K^2 - 4rKQ$ . Deux cas peuvent se produire :

- $Q > \frac{rK}{4}$ , le discriminant est négatif. Il n'y a aucun équilibre,  $\frac{dx}{dt} < 0$  et donc la population est surexploitée et va à l'extinction.
- $Q < \frac{rK}{4}$ , le discriminant est positif. Il est facile de voir que dans ce cas il apparaît deux points d'équilibre strictement positifs. Pour s'en assurer, on peut se souvenir que la fonction  $f(x, 0)$  correspond à l'équation logistique, c'est-à-dire à une parabole tournée vers les  $x$  négatifs. L'exploitation de la population revient à retrancher un terme constant  $Q$  à cette fonction :

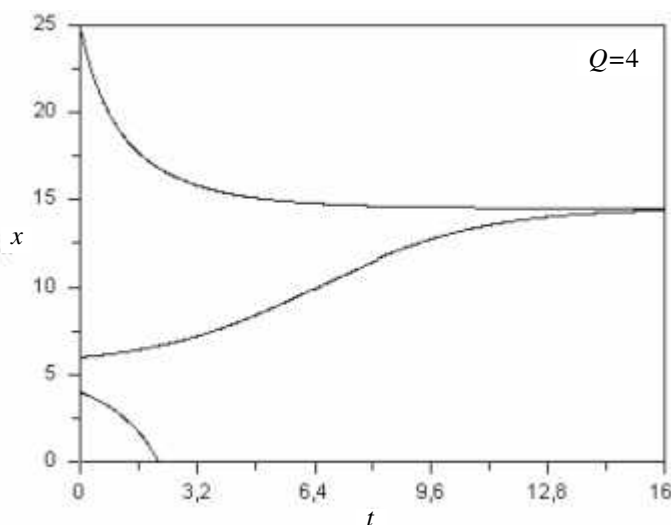
$$f(x, Q) = f(x, 0) - Q,$$

Il est clair qu'en augmentant progressivement la valeur de  $Q$  à partir de 0, l'origine se déplace vers les  $x$  positifs et  $K$  vers les  $x$  négatifs.

En conséquence, dans ce cas nous obtenons deux équilibres positifs  $x_1^* < x_2^*$ , dont le premier est instable et le second stable (figure 2.9). De cette manière, on voit que l'exploitation par quota induit un effet de type « Allee ». En effet, pour toute condition initiale  $0 < x(0) < x_1^*$  la population va tendre vers 0, c'est-à-dire aller à l'extinction.



**Figure 2.9** Portrait de phase correspondant à une population obéissant à une logistique et exploitée par quota. L'origine et  $K$  ne sont pas des équilibres. Les équilibres sont notés avec des cercles pleins.



**Figure 2.10** Chroniques d'une population exploitée avec un quota constant.  $r = 1$ ,  $K = 20$ .

Pour  $x(0) > x_1^*$  la population va tendre vers sa capacité limite  $K$ . La figure 2.10 présente les chroniques obtenues avec une valeur du quota donnée mais différentes valeurs de l'effectif initial de la population  $x(0)$ . On voit qu'au-dessous d'un certain seuil la population tend vers 0 en un temps fini.

En conclusion, ces deux modèles très simples d'exploitation d'une population suggèrent qu'il serait préférable de procéder à un prélèvement par effort constant plutôt que par quota pour éviter l'induction d'un effet de type « Allee » qui pourrait provoquer l'extinction de la population si celle-ci passe au-dessous d'un certain seuil. De nombreux modèles plus réalistes prenant par exemple en compte la structure en âge de la population ont été également développés mais que nous ne présenterons pas dans cette section.

## 2.2 DEUX POPULATIONS EN INTERACTION

Considérons maintenant le cas de deux populations d'effectifs respectifs  $x(t)$  et  $y(t)$  en interaction. Le modèle dynamique de deux populations en interaction est un système de deux équations différentielles ordinaires couplées. D'une manière assez générale, il est usuel de décomposer chaque équation en une somme de deux termes, le premier terme correspondant à la croissance de la population isolée et le second terme représentant les interactions entre les deux populations :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x) + h(x, y), \\ \dot{y} &= g(y) + k(x, y).\end{aligned}$$

Ainsi, les fonctions  $f(x)$  et  $g(y)$  représentent les croissances des populations isolées et ne dépendent que de l'effectif de cette population alors que les termes  $h(x, y)$  et  $k(x, y)$  correspondent aux interactions entre les populations et dépendent des effectifs des deux populations. Si la population d'effectif  $x$  vit dans un milieu avec une ressource limitée, on choisira par exemple une fonction de croissance de type logistique :

$$f(x) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right),$$

où  $r$  et  $K$  sont respectivement le taux de croissance et la capacité limite du milieu. Si la population d'effectif  $y$  est caractérisée par une mortalité naturelle avec un taux constant  $m$ , on choisira :

$$g(y) = -my.$$

Le choix des fonctions  $h(x, y)$  et  $k(x, y)$  dépend de la nature de l'interaction entre les deux populations. On distingue des interactions positives (resp. négatives) qui favorisent (resp. défavorisent) la croissance d'une population. Les signes des fonctions  $h(x, y)$  et  $k(x, y)$  rendent compte de ce caractère favorable ou non à la croissance. Plusieurs cas sont possibles :

**(-, -)** : chaque population exerce un effet négatif sur la croissance de l'autre. C'est le cas de la compétition interspécifique.

**(+, -) ou (-, +)** : une population a un effet positif sur la croissance de l'autre mais on a l'effet inverse dans l'autre sens. Il s'agit par exemple des relations proie-prédateur ou encore hôte-parasite.

**(+, +)** : chaque population favorise la croissance de l'autre population. C'est le cas du mutualisme ou encore de la symbiose.

Il existe aussi des cas du type  $(0, +)$ ,  $(+, 0)$  ou  $(0, -)$ ,  $(-, 0)$  habituellement appelés commensalisme et amensalisme.

Dans le cas de la prédation, il est usuel de considérer que les proies et les prédateurs se déplacent en explorant leur milieu au hasard. Cela conduit à un modèle de type

« action de masse » où le nombre moyen de rencontres entre les deux populations est proportionnel au produit des effectifs. De ce fait, on doit avoir un terme négatif dans l'équation de la proie, puisqu'il y a disparition des proies mangées par les prédateurs, du type :

$$h(x, y) = -axy,$$

où  $a$  est un paramètre constant et positif qui rend compte de l'efficacité des prédateurs dans leurs attaques.

Une telle fonction de prédation est appelée une fonction de Lotka-Volterra ou encore de type I. Dans l'équation du prédateur, on doit s'attendre à un terme positif de même forme car les proies tuées sont assimilés par les prédateurs et leur permettent de maintenir la croissance de leur population. Cela conduit par exemple à :

$$g(x, y) = -eh(x, y) = eaxy,$$

qui signifie que la biomasse (ici l'effectif) des proies tuées se trouve transformée en biomasse (effectif) du prédateur avec une certaine efficacité dont rend compte le paramètre constant  $e$ , appelé couramment le rendement de conversion de la biomasse proie en biomasse prédateur.

Avec les hypothèses précédentes, on obtiendrait finalement le modèle suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy, \\ \dot{y} &= -my + eaxy.\end{aligned}$$

Ce modèle est un modèle classique proie-prédateur que nous allons étudier par la suite. Pour commencer, nous allons étudier le modèle proie-prédateur le plus simple : le modèle de Lotka-Volterra.

### 2.2.1 Modèle de Lotka-Volterra

Ce modèle fait l'hypothèse qu'en absence de prédateurs, la croissance des proies est illimitée, soit :

$$f(x) = rx,$$

dont la solution est  $x(t) = x(0) \exp rt$ , avec  $r > 0$  le taux de croissance des proies. Le modèle suppose une mortalité naturelle du prédateur qui ne peut donc pas survivre en absence de proie :

$$g(y) = -my,$$

dont la solution est  $y(t) = y(0) \exp(-mt)$ , où  $m > 0$  est le taux de mortalité naturelle du prédateur. Ainsi, en l'absence du prédateur, les proies pulluleraient et leur effectif



va donc pouvoir être régulé par les prédateurs. En absence de proies, les prédateurs disparaîtraient. Le couplage des deux populations par les termes de prédation peut avoir des effets stabilisateurs sur la dynamique globale du système des deux populations en interaction.

Dans ce modèle, il est aussi supposé que le terme d'interaction est un terme classique de Lotka-Volterra ou de type I que nous avons décrit précédemment. Avec ces hypothèses, le modèle de Lotka-Volterra s'écrit donc sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx - axy, \\ \dot{y} &= -my + eaxy,\end{aligned}$$

que nous pouvons réécrire, en factorisant, sous la forme :

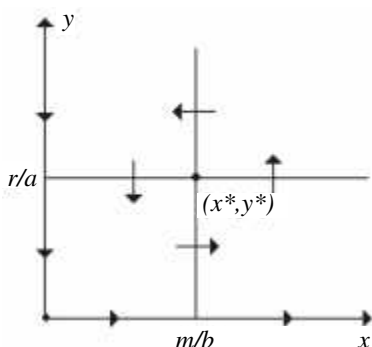
$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(r - ay), \\ \dot{y} &= y(-m + bx),\end{aligned}$$

où nous posons  $b = ea$ . Le fait de pouvoir mettre  $x$  en facteur dans la première équation et  $y$  dans la seconde est important parce cela signifie que les axes sont isoclines zéros du système. En conséquence, aucune trajectoire ne peut couper ni l'axe des abscisses ni l'axe des ordonnées. Ainsi, toute trajectoire issue d'une condition initiale prise dans le cadran positif reste, pour tout  $t > 0$ , à l'intérieur de ce cadran. On dit que le cadran positif est positivement invariant. Ce résultat est important car les variables  $x(t)$  et  $y(t)$  sont des effectifs et doivent donc rester non négatives pour tout  $t > 0$ . Le modèle garantit donc qu'en choisissant une condition initiale acceptable, c'est-à-dire avec des effectifs initiaux positifs ( $x(0) > 0$ ,  $y(0) > 0$ ), les effectifs restent toujours par la suite positifs et ne puissent jamais devenir négatifs, ce qui n'aurait aucune signification du point de vue de la biologie.

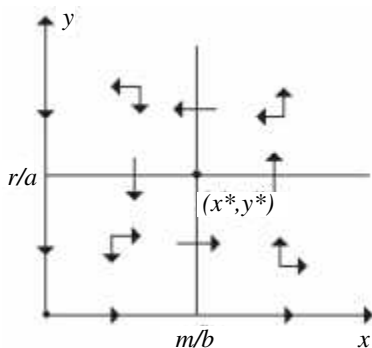
Les isoclines zéro sont les suivantes :

$$\begin{aligned}\dot{x} = 0 &\Rightarrow x = 0 \text{ ou } y = \frac{r}{a}, \\ \dot{y} = 0 &\Rightarrow y = 0 \text{ ou } x = \frac{m}{b}.\end{aligned}$$

La figure 2.11 présente le graphe des isoclines du modèle de Lotka-Volterra avec le sens de la composante horizontale ou verticale du vecteur vitesse sur celles-ci. Il est très facile de voir que sur l'axe  $x = 0$ , on a pour  $y > 0$ ,  $\dot{y} = -my < 0$ , ce qui veut dire que la composante verticale de la vitesse est négative. De la même manière, sur l'axe  $y = 0$  on a, pour  $x > 0$ ,  $\dot{x} = rx > 0$ , ce qui veut dire que la composante



**Figure 2.11** Isoclines zéros du modèle classique de Lotka-Volterra.



**Figure 2.12** Composantes du vecteur vitesse dans le cadran positif.

horizontale de la vitesse est positive. Ensuite, en appliquant les règles de continuité de la direction du vecteur vitesse aux intersections des isoclines de même nature et de changement de direction aux intersections des isoclines de nature différente, il est facile de déterminer le sens du vecteur vitesse partout sur les isoclines.

La figure 2.12 présente les deux composantes du vecteur vitesse (horizontale et verticale) dans chaque partie du plan définie par les isoclines. Cela permet de connaître la tendance globale dans chaque compartiment du plan, déplacement vers le haut ou le bas et à droite ou à gauche. La figure 2.13 présente le champ des vecteurs vitesse, plus précisément la direction des vecteurs vitesse dans le plan  $(x, y)$ . Les trajectoires sont tangentes à ces vecteurs en chaque point et on voit que les directions de la vitesse sont conformes à la figure 2.12.

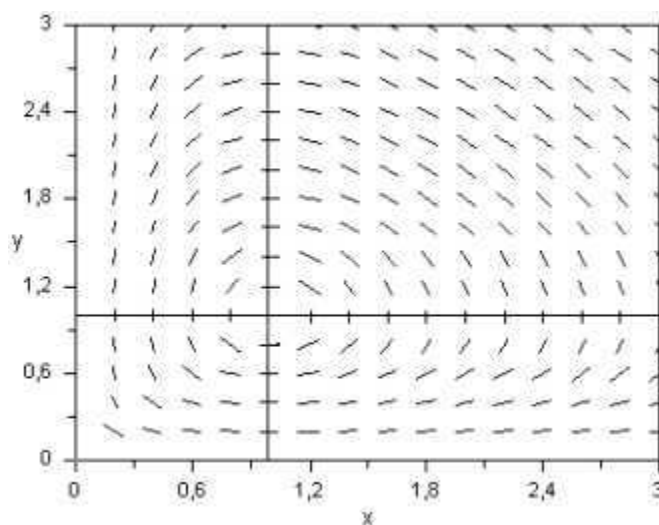


Figure 2.13 Direction des vecteurs vitesse pour le modèle de Lotka-Volterra.

Le modèle de Lotka-Volterra admet deux points d'équilibre, l'origine  $(0, 0)$  correspondant à l'absence de proie et de prédateur, et un point  $(x^*, y^*)$  non trivial et appartenant au cadran positif tel que :

$$\begin{aligned} x^* &= \frac{m}{b}, \\ y^* &= \frac{r}{a}. \end{aligned}$$

Pour connaître les propriétés de stabilité locale des équilibres, il faut calculer la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} r - ay & -ax \\ by & -m + bx \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne l'origine, il vient :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix},$$

qui est une matrice diagonale et admet donc deux valeurs propres réelles distinctes  $\lambda_1 = r > 0$  et  $\lambda_2 = -m < 0$ , de signes contraires. Il s'agit donc d'un point selle instable.

Pour le second équilibre,  $(x^*, y^*)$ , nous avons :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - ay^* & -ax^* \\ by^* & -m + bx^* \end{pmatrix}.$$

En substituant à  $x^*$  et  $y^*$  leurs valeurs en fonction des paramètres, nous obtenons :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{ma}{b} \\ \frac{rb}{a} & 0 \end{pmatrix},$$

dont la trace est nulle et le déterminant  $\det A = mr > 0$ . Il s'agit donc d'un centre. Cependant, d'après le théorème de linéarisation, nous ne pouvons pas être certain qu'il existe réellement des trajectoires fermées entourant le point d'équilibre  $(x^*, y^*)$ . Pour démontrer que les trajectoires centrales existent bien, il est nécessaire de rechercher une intégrale première possédant un extremum au point  $(x^*, y^*)$ . Pour cela, éliminons le temps entre les deux équations du modèle, ce qui conduit à l'équation suivante :

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(r - ay)}{y(-m + bx)}.$$

Il s'agit d'une équation à variables séparées :

$$-m \frac{dx}{x} + bdx = r \frac{dy}{y} - ady,$$

qui s'intègre facilement :

$$-m \ln x + bx = r \ln y - ay + \gamma,$$

où  $\gamma$  est une constante d'intégration. On peut prendre comme intégrale première la fonction suivante :

$$H(x, y) = -m \ln x - r \ln y + bx + ay.$$

Il est clair que cette fonction admet un extremum en  $(x^*, y^*)$ . En effet, les dérivées partielles du premier ordre de la fonction  $H$  :

$$\begin{aligned} \frac{\partial H}{\partial x} &= -\frac{m}{x} + b, \\ \frac{\partial H}{\partial y} &= -\frac{r}{y} + a. \end{aligned}$$

s'annulent bien au point  $(x^*, y^*)$ . Les dérivées secondes sont les suivantes :

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} &= -\frac{m}{x^2}, \\ \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} &= -\frac{r}{y^2}, \\ \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} &= 0, \end{aligned}$$

et sont donc de même signe positif calculées au point d'équilibre. En conséquence, le développement limité au second ordre de la fonction  $H(x, y)$  au voisinage de l'équilibre s'écrit sous la forme suivante :

$$H(x, y) = H(x^*, y^*) + \frac{1}{2} \left( \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} \right) (x - x^*)^2 + \frac{1}{2} \left( \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} \right) (y - y^*)^2.$$

Ainsi, le signe de  $H(x, y) - H(x^*, y^*)$  est constant et positif au voisinage de l'équilibre  $(x^*, y^*)$ , ce qui veut dire que la fonction  $H(x, y)$  présente un minimum local en ce point. Les trajectoires autour de cet équilibre sont les courbes de niveau de l'intégrale première et par conséquent se referment au voisinage de ce point. Nous pouvons donc maintenant affirmer que les trajectoires centrales sont bien conservées dans le modèle de Lotka-Volterra.

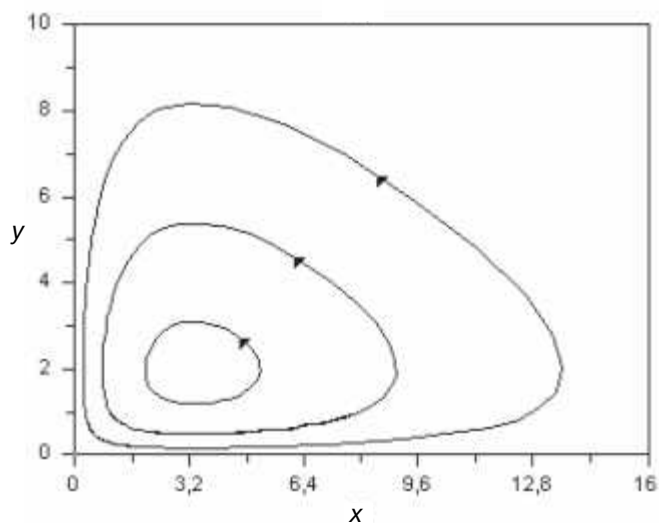
La figure 2.14 présente le portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec des trajectoires fermées autour de l'équilibre non trivial. La figure 2.15 présente les solutions  $x(t)$  et  $y(t)$  montrant un pic de pullulation des proies suivi d'un pic des prédateurs et ainsi de suite. Les solutions sont donc périodiques avec une période  $T$  qui est déterminée par la partie imaginaire des valeurs propres de la Jacobienne calculée à l'équilibre non trivial. La période vérifie donc la relation suivante :

$$\frac{2\pi}{T} = \sqrt{mb}.$$

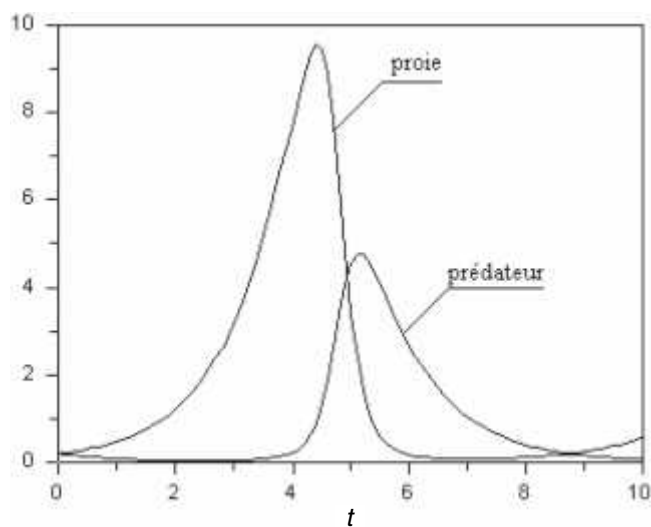
Les données concernant les effectifs des lynx et des lièvres recensés par la Compagnie de la baie d'Hudson sur une période assez longue confirment ce type de comportement dynamique. Le lynx est le prédateur des lièvres et se nourrit presque exclusivement de celui-ci. Des variations cycliques des effectifs de lièvres suivis d'un pic de l'effectif des lynx sont observées. Le modèle est donc capable de reproduire une dynamique analogue aux variations observées des effectifs des lièvres et des lynx.

### 2.2.2 Modèle de Lotka-Volterra et croissance logistique

Nous avons vu que le modèle de Lotka-Volterra prévoit des centres, qui sont structurellement instables. Cela veut dire que les solutions périodiques que nous avons obtenues pour les effectifs des proies et des prédateurs ne sont pas conservées en général pour de petites perturbations de ce modèle. Pour cette raison, ce modèle n'est pas très satisfaisant. De plus, en absence de prédateur, la croissance des proies est illimitée ce qui est irréaliste. On doit plutôt imaginer qu'en absence de prédateur, la population des proies doit atteindre un équilibre qui dépend des ressources disponibles dans le milieu. Par conséquent, une modification du modèle consiste à choisir une loi de croissance de type logistique pour la population des proies, ce qui conduit au modèle suivant :



**Figure 2.14** Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra présentant des trajectoires fermées (centres) autour de l'équilibre  $(x^*, y^*)$ .



**Figure 2.15** Chroniques du modèle de Lotka-Volterra montrant un pic dans l'effectif des proies suivi d'un pic dans l'effectif des prédateurs.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy, \\ \dot{y} &= -my + bxy,\end{aligned}$$

avec  $K > 0$  la capacité limite du milieu. Nous constatons que le modèle peut à nouveau s'écrire en factorisant les variables  $x$  et  $y$  dans chacune des équations :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - ay \right), \\ \dot{y} &= y (-m + bx),\end{aligned}$$

ce qui veut dire que comme dans le cas précédent, le cadran positif est positivement invariant. Les isoclines zéros sont les suivantes :

$$\dot{x} = 0 \Rightarrow y = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x}{K}\right) \text{ ou } x = 0,$$

$$\dot{y} = 0 \Rightarrow x = \frac{m}{b} \text{ ou } y = 0.$$

Le sens des vecteurs vitesses sur les isoclines est très facile à obtenir puisqu'en absence de prédateur (soit sur l'isocline  $y = 0$ ), l'effectif des proies augmente jusqu'à la capacité limite  $K$  et en absence de proie (soit sur l'isocline  $x = 0$ ), l'effectif des prédateurs diminue. En conséquence, deux cas sont possibles et sont montrés sur la figure 2.16, les équilibres possibles se trouvant à l'intersection des isoclines horizontales et verticales :

1)  $\frac{m}{b} < K$ , il y a trois points d'équilibre  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$  et  $(x^* = \frac{m}{b}, y^* = \frac{r}{a} (1 - \frac{m}{bK}))$  ce dernier point se trouvant dans le cadran positif.

2)  $\frac{m}{b} > K$ , il n'y a que deux points d'équilibre  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$ . Il existe dans ce cas un troisième équilibre mais avec une composante négative n'ayant pas de sens biologique que nous oublions.

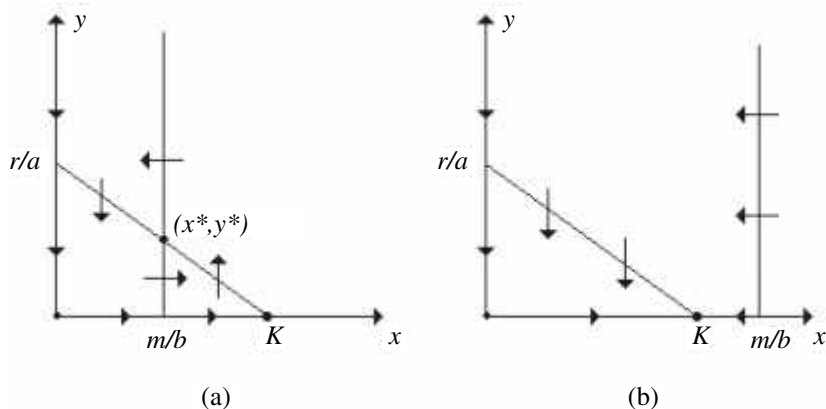
Pour connaître la stabilité des équilibres calculons la matrice Jacobienne associée au système :

$$A = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx}{K} - ay & -ax \\ by & -m + bx \end{pmatrix}.$$

Évaluons la partie linéaire du modèle à l'origine. Il vient :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix},$$

qui est un point selle instable.



**Figure 2.16** Isoclines zéros du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. (a)  $Kb > m$ . (b)  $Kb < m$ .

En ce qui concerne, le point  $(K, 0)$ , la Jacobienne s'écrit :

$$A(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -aK \\ 0 & -m + bK \end{pmatrix},$$

qui admet deux valeurs propres :

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -r < 0, \\ \text{et } \lambda_2 &= -m + bK, \end{aligned}$$

dont le signe dépend des valeurs des paramètres :

1)  $\frac{m}{b} < K \Rightarrow \lambda_2 > 0$ , les deux valeurs propres sont de signes contraires et l'équilibre  $(K, 0)$  est point selle instable.

2)  $\frac{m}{b} > K \Rightarrow \lambda_2 < 0$ , les deux valeurs propres sont négatives et l'équilibre  $(K, 0)$  est un nœud stable.

En ce qui concerne le point  $(x^*, y^*)$ , nous avons :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx^*}{K} - ay^* & -ax^* \\ by^* & -m + bx^* \end{pmatrix}.$$

Une première solution consisterait à remplacer les coordonnées de l'équilibre dans les équations. Cependant il est plus simple de revenir aux équations qui définissent cet équilibre :



$$\begin{aligned} r - \frac{rx^*}{K} - ay^* &= 0, \\ -m + bx^* &= 0, \end{aligned}$$

que nous pouvons injecter dans la matrice Jacobienne, ce qui conduit à une simplification :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -\frac{rx^*}{K} & -ay^* \\ by^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Il vient alors de manière évidente :

$$\text{tr} A = -\frac{rx^*}{K},$$

$$\det A = abx^*y^*.$$

Par conséquent, lorsque le point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  se trouve dans le cadran positif,  $x^* > 0$  et  $y^* > 0$ , et nous avons le résultat suivant :

$$\text{tr} A = -\frac{rx^*}{K} < 0,$$

$$\det A = abx^*y^* > 0.$$

ce qui assure la stabilité de cet équilibre.

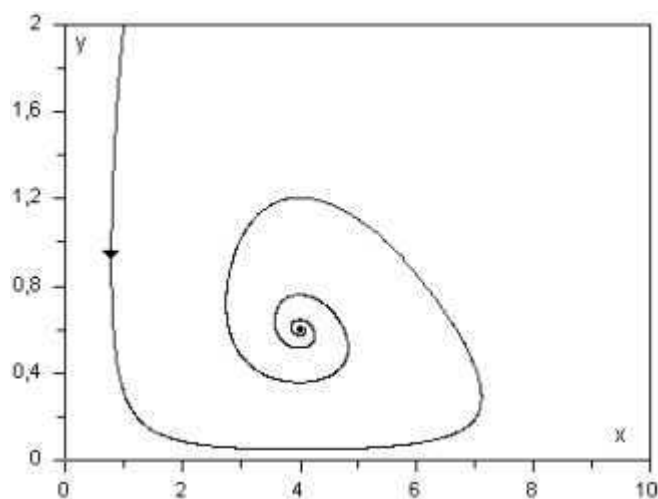
La figure 2.17 montre le portrait de phase avec les trajectoires obtenues par simulation numérique dans le cas  $\frac{m}{b} < K$ , où les proies et les prédateurs coexistent à terme avec des effectifs constants  $(x^*, y^*)$ . La figure 2.18 fait de même dans le cas  $\frac{m}{b} > K$ , où les prédateurs sont éliminés et l'effectif des proies tend vers sa capacité limite  $K$ . L'introduction d'une loi de croissance logistique pour les proies à la place d'une croissance exponentielle a donc une conséquence importante sur la dynamique du système proie-prédateur en prévoyant la possibilité de l'extinction des prédateurs.

### 2.2.3 Modèle proie-prédateur de Holling

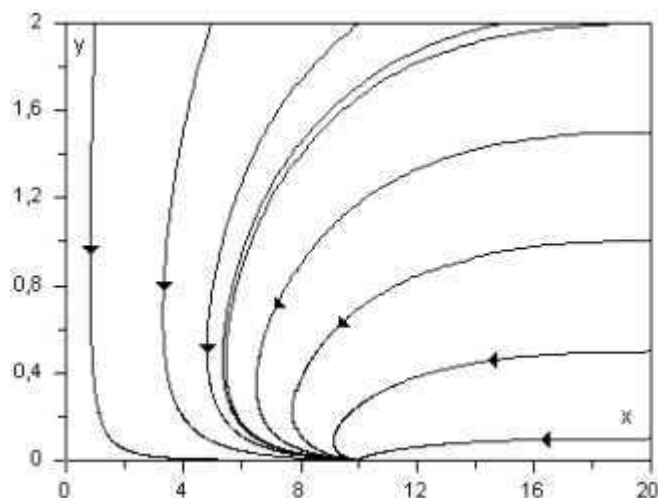
La forme assez générale, disons standard ou générique, d'un modèle proie-prédateur est la suivante :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x) - h(x, y), \\ \dot{y} &= g(y) + eh(x, y), \end{aligned}$$

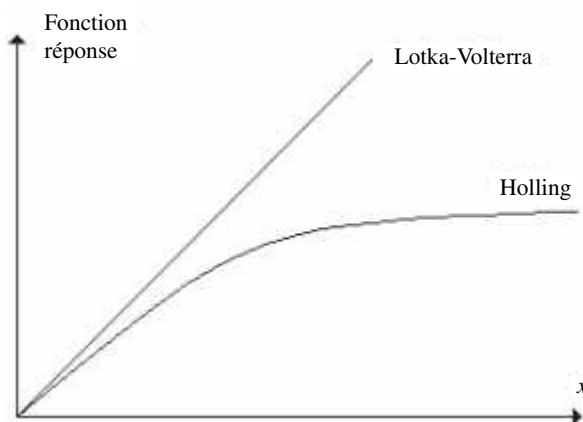
où le signe négatif devant la fonction  $h(x, y)$  indique que l'interaction avec les prédateurs a un effet négatif sur la croissance des proies. Le paramètre  $e > 0$  est le taux



**Figure 2.17** Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. Cas où il y a coexistence des proies et des prédateurs,  $r = 0.1$ ,  $K = 10$ ,  $a = 0.1$ ,  $m = 0.2$ ,  $b = 0.05$ .



**Figure 2.18** Portrait de phase du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies. Cas où il y a exclusion des prédateurs,  $r = 0.1$ ,  $K = 10$ ,  $a = 0.1$ ,  $m = 0.2$ ,  $b = 0.01$ .



**Figure 2.19** Fonctions réponse de Lotka-Volterra et de Holling, cette dernière présentant un effet de saturation.

de conversion de la biomasse des proies en biomasse des prédateurs. Il est usuel de considérer le nombre de proies tuées par un seul prédateur par unité de temps qui est aussi appelé la fonction réponse du modèle proie-prédateur. Dans le modèle ci-dessus, la fonction réponse  $\Phi(x, y)$  est la suivante :

$$\Phi(x, y) = \frac{h(x, y)}{y}.$$

Dans le cas particulier du modèle de Lotka-Volterra, la fonction  $h(x, y) = axy$  et il vient donc :

$$\Phi(x, y) = ax.$$

Cependant, il est évident que cette fonction réponse est irréaliste. En effet,  $\Phi$  est proportionnelle à  $x$ , cela veut dire que le nombre de proies ingurgitées par un seul prédateur peut être très grand si  $x$  est grand. On doit plutôt s'attendre à une limitation du nombre de proies tuées et ingurgitées par un prédateur même si la densité des proies est grande. Les capacités physiologiques d'absorption de proies par un prédateur sont limitées, et même si un grand nombre de proies est disponible, un prédateur ne pourra pas absorber un nombre de proies supérieur à cette limite. Il est donc plus réaliste de concevoir une fonction réponse présentant un effet de saturation avec la densité des proies, comme le montre la figure 2.19.

Une telle fonction réponse présentant un plateau pour les grandes densités de proies est dite fonction réponse de type II, en opposition à la fonction réponse de Lotka-Volterra appelée de type I. La fonction de type II dite de Holling est la suivante :

$$\Phi(x, y) = \frac{ax}{x + D},$$

où  $D$  est une constante positive. Avec une telle fonction réponse, et en conservant les hypothèses du modèle étudié dans la section précédente, nous obtenons le modèle prédateur-proie de Holling suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{axy}{x+D}, \\ \dot{y} &= -my + e \frac{axy}{x+D}.\end{aligned}$$

Posons à nouveau  $b = ea$ . Il vient :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{axy}{x+D}, \\ \dot{y} &= -my + \frac{bxy}{x+D}.\end{aligned}$$

Dans ce modèle, le cadran positif est de nouveau positivement invariant. Afin de trouver les équilibres du modèle de Holling, recherchons les isoclines zéros :

$$\dot{x} = 0 \Rightarrow y = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x+D) \text{ ou } x = 0,$$

$$\dot{y} = 0 \Rightarrow x = \frac{mD}{(b-m)} \text{ ou } y = 0.$$

On supposera que  $b > m$ . Les deux axes sont à nouveau isoclines. L'isocline verticale suivante :

$$y = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x+D),$$

est une parabole dont les branches sont dirigées vers le bas et coupant l'axe des  $x$  en deux points  $(K, 0)$  et  $(-D, 0)$ , le second n'ayant pas de signification biologique. Il est bon de noter que le sommet de cette parabole qui annule la dérivée de l'équation de la parabole se trouve à la position  $\hat{x}$  :

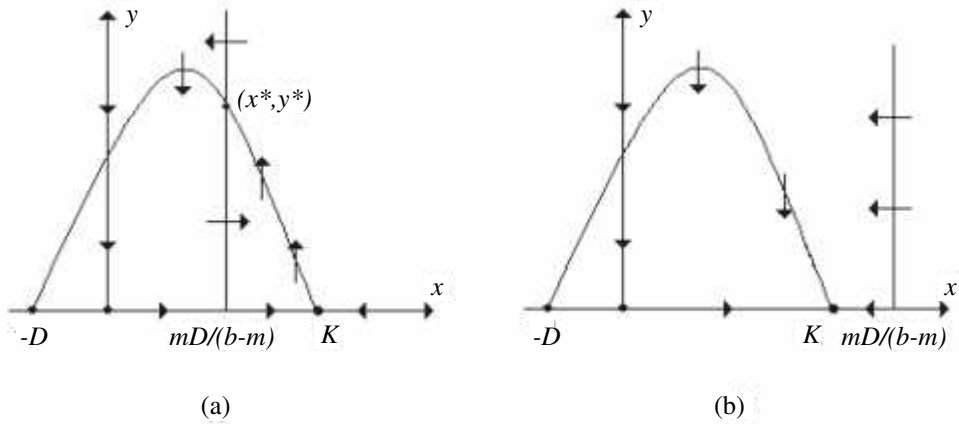
$$\hat{x} = \frac{K-D}{2}.$$

Nous ferons l'hypothèse réaliste que  $K > D$ .

Deux cas de figures sont possibles (figure 2.20) :

1)  $\frac{mD}{(b-m)} < K$ , dans ce cas il y a trois points d'équilibres biologiques  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$  et  $(x^*, y^*)$ , ce dernier se trouvant dans le cadran positif.

2)  $\frac{mD}{(b-m)} > K$ , il y a deux points d'équilibres,  $(0, 0)$  et  $(K, 0)$ , d'intérêt pour le modèle.



**Figure 2.20** Isoclines zéros du modèle de Holling. (a)  $\frac{mD}{(b-m)} < K$ , il existe un équilibre non trivial positif. (b)  $\frac{mD}{(b-m)} > K$ .

Pour connaître la stabilité des équilibres, il faut calculer la partie linéaire du système :

$$A = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx}{K} - \frac{aDy}{(x+D)^2} & -\frac{ax}{x+D} \\ \frac{bDy}{(x+D)^2} & -m + \frac{bx}{x+D} \end{pmatrix}.$$

À l'origine, nous avons :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix},$$

qui est point selle.

Pour le point d'exclusion du prédateur, il vient :

$$A(K,0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{aK}{K+D} \\ 0 & -m + \frac{bK}{K+D} \end{pmatrix},$$

dont les valeurs propres sont  $\lambda_1 = -r < 0$ , qui est toujours négative, et  $\lambda_2 = -m + \frac{bK}{K+D}$ , dont le signe dépend des valeurs des paramètres. Selon les cas précédents :

- 1)  $\frac{mD}{(b-m)} < K$ , alors  $\lambda_2 > 0$  et l'équilibre  $(K, 0)$  est point selle.
- 2)  $\frac{mD}{(b-m)} > K$ , alors  $\lambda_2 < 0$  et l'équilibre  $(K, 0)$  est un nœud stable.

Enfin, pour le dernier équilibre, nous avons :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx^*}{K} - \frac{aDy^*}{(x^*+D)^2} & -\frac{ax^*}{x^*+D} \\ \frac{bDy^*}{(x^*+D)^2} & -m + \frac{bx^*}{x^*+D} \end{pmatrix}.$$

Pour simplifier cette matrice, il est utile de se rappeler des conditions qui définissent cet équilibre :

$$\begin{aligned} r - \frac{rx^*}{K} - \frac{ay^*}{x^* + D} &= 0, \\ -m + \frac{bx^*}{x^* + D} &= 0. \end{aligned}$$

ce qui permet de simplifier la matrice comme suit :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx^*}{K} - \frac{aDy^*}{(x^* + D)^2} & -\frac{ax^*}{x^* + D} \\ \frac{bDy^*}{(x^* + D)^2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Sous cette forme, il est clair que le déterminant est toujours positif si le point appartient au cadran positif, car nous avons :

$$\det A = \frac{abDx^*y^*}{(x^* + D)^3} > 0,$$

si  $x^* > 0$  et  $y^* > 0$ .

La trace de la matrice s'écrit :

$$\text{tr} A = r - \frac{2rx^*}{K} - \frac{aDy^*}{(x^* + D)^2}.$$

En injectant la valeur de  $y^*$ , il vient :

$$\text{tr} A = r - \frac{2rx^*}{K} - \frac{rD}{x^* + D} + \frac{rDx^*}{K(x^* + D)},$$

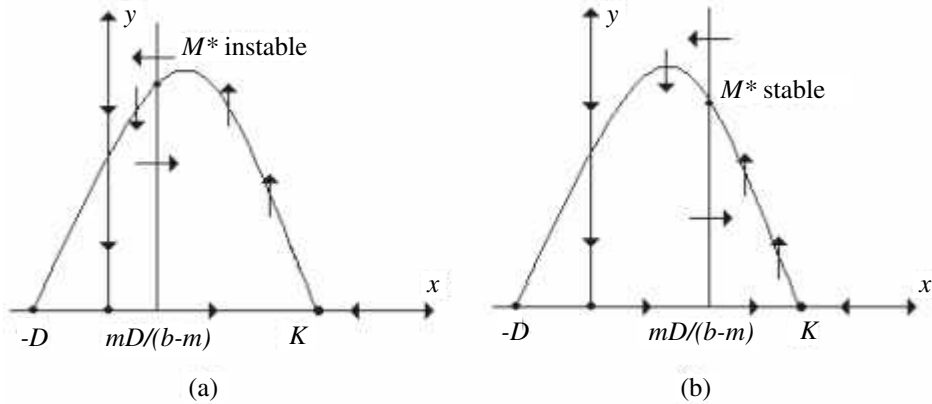
qui s'écrit après quelques calculs :

$$\text{tr} A = \frac{rx^*}{K} \frac{K - D - 2x^*}{x^* + D}.$$

Pour avoir stabilité de l'équilibre  $(x^*, y^*)$  il faut que cette trace soit négative, ce qui s'écrit :

$$\text{tr} A < 0 \Leftrightarrow x^* > \frac{K - D}{2}.$$

Rappelons que  $\hat{x} = \frac{K-D}{2}$  est le sommet de la parabole qui est isocline verticale. En conséquence, si  $x^* > \hat{x}$ , c'est-à-dire le point d'équilibre se trouve après le sommet de la parabole, alors le point  $(x^*, y^*)$  est stable. Dans le cas contraire, il est instable (figure 2.21).



**Figure 2.21** Isoclines zéros du modèle de Holling. (a) Le point  $M^* = (x^*, y^*)$  est instable. (b) Le point  $M^*$  est stable.

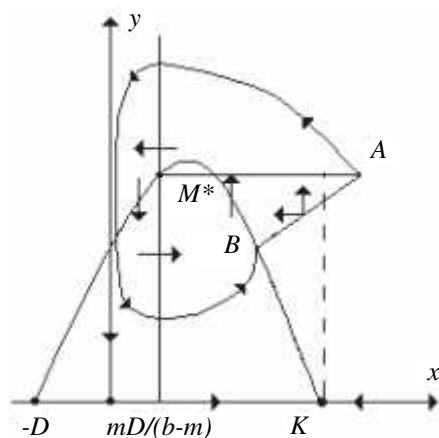
Lorsque le point  $(x^*, y^*)$  est instable, il est possible de choisir une boîte de Poincaré-Bendixson (figure 2.22) permettant de conclure à l'existence d'un cycle limite stable. À partir d'une condition initiale  $A$ , avec une abscisse supérieure à  $K$ , on suit une trajectoire qui va nécessairement venir intercepter la parabole en un point  $B$  en la coupant à la verticale vers le haut. On ferme la boîte en joignant  $B$  à  $A$ . Il est clair que la trajectoire pénètre dans la boîte au point  $B$ . De plus, sur le segment  $BA$ , il est évident que les deux composantes de la vitesse sont entrantes. En conséquence, nous avons fabriqué une boîte telle que toutes les trajectoires sont entrantes à sa frontière. Le point  $M^*$  étant le seul équilibre intérieur à la boîte et étant de plus instable, nous pouvons conclure par le théorème de Poincaré-Bendixson qu'il existe au moins un cycle limite totalement à l'intérieur de la boîte.

Il est également clair que ce système présente une bifurcation de Hopf puisque pour le point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  nous avons le déterminant qui est positif,  $\det A = \frac{abDx^*y^*}{(x^*+D)^3} > 0$ , alors que la trace change de signe lorsque la droite verticale  $x = \frac{mD}{(b-m)}$  qui est isocline horizontale traverse le sommet de la parabole  $y = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x + D)$  qui est isocline verticale.

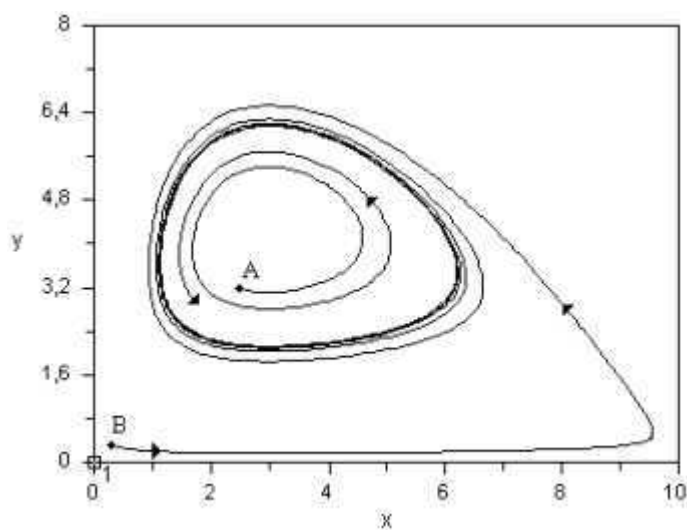
Lorsque le point  $(x^*, y^*)$  devient instable, il s'entoure donc d'un cycle limite stable.

Finalement, trois portraits de phase sont possibles :

1) La figure 2.23 présente le cas où  $x^* < \hat{x}$ , il existe alors un cycle limite  $C$  stable. Après un temps permettant à la trajectoire de tendre vers le cycle limite, les effectifs des proies et des prédateurs varient périodiquement. Contrairement aux centres de Lotka-Volterra, l'amplitude du cycle limite est indépendante de la condition initiale. De plus, le cycle limite est structurellement stable.



**Figure 2.22** « Boîte » de Poincaré-Bendixson entourant l'équilibre  $M^*$  instable.



**Figure 2.23** Cas du cycle limite.  $r = 0.1$ ,  $K = 10$ ,  $D = 3$ ,  $a = b = 1$ ,  $m = 1/2$ . La trajectoire intérieure issue de  $A$  ainsi que la trajectoire extérieure issue de  $B$  spiralent vers le cycle limite.

2) Dans le cas où  $K > x^* > \hat{x}$ , les effectifs des prédateurs et des proies tendent vers des effectifs constants car le point  $(x^*, y^*)$  est asymptotiquement stable.

3) Enfin, dans le dernier cas où  $x^* > K$ , il y a extinction des prédateurs et l'effectif des proies tend vers sa capacité limite  $K$ .



Une variante du modèle de Holling est le modèle de Holling-Tanner :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{axy}{x + D}, \\ \dot{y} &= sy \left(1 - \frac{by}{x}\right).\end{aligned}$$

où  $s$  est une constante positive.

Ce modèle fait l'hypothèse que l'effectif des prédateurs obéit à une équation de type logistique dont la capacité limite serait en quelque sorte proportionnelle à l'effectif de la proie. L'étude de ce modèle met en évidence un résultat très similaire au modèle de Holling étudié dans cette section.

### 2.2.4 Modèle proie-prédateur de Beddington

Dans le cas du modèle de Beddington, la fonction réponse s'écrit :

$$\Phi(x, y) = \frac{ax}{1 + bx + cy}.$$

où  $a$ ,  $b$  et  $c$  sont des constantes positives. Cette fonction réponse suppose une influence de la densité du prédateur sur le nombre de proies capturées par prédateur et par unité de temps. Il s'agit d'un effet négatif car la fonction réponse est une fonction décroissante de la densité de prédateurs. En utilisant cette fonction réponse et en supposant une croissance linéaire des proies en absence de prédateur et une mortalité naturelle des prédateurs en absence de proie, le modèle proie-prédateur de Beddington s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx - \frac{axy}{1 + bx + cy}, \\ \dot{y} &= -my + e \frac{axy}{1 + bx + cy}.\end{aligned}$$

où  $r$  est le taux de croissance des proies et  $m$  le taux de mortalité des prédateurs.

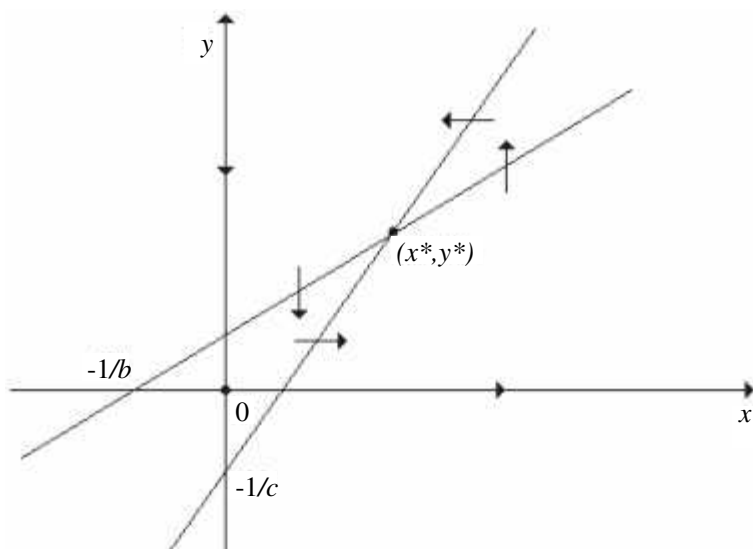
Les isoclines zéros verticales sont les suivantes :

$$\dot{x} = 0 \Rightarrow y = \frac{r}{a - rc} (1 + bx) \text{ ou } x = 0. \quad (2.4)$$

La première équation correspond à une droite coupant les axes en  $(-\frac{1}{b}, 0)$  et en  $(0, \frac{r}{a - rc})$ .

Les isoclines zéros horizontales sont données par les équations :

$$\dot{y} = 0 \Rightarrow y = \frac{1}{mc} ((ea - mb)x - m) \text{ ou } y = 0, \quad (2.5)$$



**Figure 2.24** Isoclines zéro du modèle de Beddington dans le cas où il existe un équilibre non trivial positif.

dont la première équation est encore une droite coupant les axes en  $\left(\frac{m}{ea-mb}, 0\right)$  et en  $\left(0, -\frac{1}{c}\right)$ .

Le cas que nous allons étudier correspond à l'existence d'un équilibre non trivial  $(x^*, y^*)$  dans le cadran positif. Les conditions sur les paramètres sont les suivantes :

$$a > rc \text{ et } \frac{ea}{mc} > \frac{rb}{a-rc} + \frac{b}{c}.$$

La seconde des deux inégalités précédentes revient à imposer une pente plus grande à l'isocline horizontale (2.5) que celle de l'isocline verticale (2.4). La figure 2.24 présente le schéma des isoclines du modèle de Beddington dans ces conditions.

Il est trivial de vérifier que l'origine est point selle car la matrice Jacobienne à l'origine s'écrit :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne le point  $(x^*, y^*)$ , il vient après quelques calculs :

$$A(x^*, y^*) = \frac{1}{(1 + bx^* + cy^*)^2} \begin{pmatrix} aby^*x^* & -ax^*(1 + bx^*) \\ eay^*(1 + cy^*) & -eacy^*x^* \end{pmatrix},$$

dont le déterminant est strictement positif et la trace peut changer de signe :

$$\text{tr} A(x^*, y^*) = \frac{ay^*x^*(b - ec)}{(1 + bx^* + cy^*)^2}.$$

En effet, nous avons :

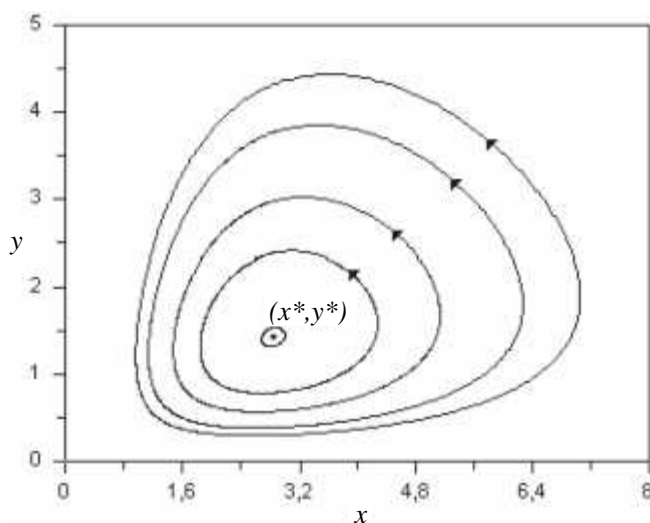
- 1) Si  $b > ec$ , la trace est positive et l'équilibre est instable.
- 2) Si  $b < ec$ , la trace est négative et le point est stable.
- 3) Si  $b = ec$ , la trace s'annule et la partie linéaire correspond à un centre.

En conséquence, dans le modèle de Beddington, le déterminant est positif et la trace peut changer de signe lorsque  $b$  traverse la valeur  $ec$ . Il s'agit encore d'une bifurcation de Hopf. Cependant, dans ce cas, il s'agit en fait d'une bifurcation de Hopf dégénérée, c'est-à-dire sans apparition de cycle limite et avec conservation des centres à la bifurcation.

Pour démontrer l'existence des centres à la bifurcation, soit lorsque  $b = ec$ , il est possible de fabriquer une intégrale première  $H(x, y)$  qui présente un extremum au point d'équilibre  $(x^*, y^*)$ . Cette intégrale première est donnée par l'expression suivante :

$$H(x, y) = eax - m \ln(x) + ay - r \ln(y) - bx - cy + \ln(bx + cy),$$

définie à une constante près.



**Figure 2.25** Portrait de phase du modèle de Beddington lorsqu'il existe un équilibre non trivial positif, à la bifurcation. Les trajectoires sont des centres.  $e = 1$ ,  $r = a = b = c = 0.1$  et  $m = 0.2$ .

La figure 2.25 montre le portrait de phase à la bifurcation avec conservation des centres prévus par la linéarisation. Dans cette simulation, les valeurs des paramètres sont telles qu'on vérifie  $b = ec$ , et on est donc bien à la bifurcation de Hopf. Les centres n'existent que pour  $b = ec$  et disparaissent dès que cette relation n'est plus vérifiée.

### 2.2.5 Modèle de compétition interspécifique

Soient deux populations, par exemple appartenant à deux espèces animales différentes, exploitant la même ressource. Les individus des deux populations sont en compétition, et ainsi chaque population a un effet négatif sur la croissance de l'autre. Le modèle classique de compétition s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_1 x \left( 1 - \frac{x}{K_1} - \alpha \frac{y}{K_1} \right), \\ \dot{y} &= r_2 y \left( 1 - \frac{y}{K_2} - \beta \frac{x}{K_2} \right),\end{aligned}$$

où  $r_1$  et  $r_2$  sont les taux de croissance des deux populations. Il est supposé que chaque population obéit à une croissance de type logistique en absence de l'autre population.  $K_1$  et  $K_2$  sont les capacités limites des deux populations. Les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  sont positifs et caractérisent la force de compétition exercée par une population sur l'autre. Il est utile de procéder au changement de variables suivant :

$$\begin{aligned}u &= \frac{x}{K_1}, \\ v &= \frac{y}{K_2}.\end{aligned}$$

Avec ces nouvelles variables, la capacité limite de chaque population est normalisée à l'unité. Après quelques manipulations, le système d'équations devient alors :

$$\begin{aligned}\dot{u} &= r_1 u (1 - u - av), \\ \dot{v} &= r_2 v (1 - v - bu),\end{aligned}$$

où  $a$  et  $b$  sont des nouveaux paramètres qui s'expriment en fonction des anciens comme suit :

$$a = \alpha \frac{K_2}{K_1} \text{ et } b = \beta \frac{K_1}{K_2}.$$

Il est aussi utile de changer d'échelle de temps en posant :

$$\tau = r_1 t.$$

Nous avons les relations suivantes entre les dérivées par rapport aux deux échelles de temps :

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= \frac{du}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{r_1} \frac{du}{dt}, \\ \frac{dv}{d\tau} &= \frac{dv}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \frac{1}{r_1} \frac{dv}{dt}.\end{aligned}$$

Le système en exprimant les dérivées par rapport au temps  $\tau$  de la nouvelle échelle de temps s'écrit :

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - u - av), \\ \frac{dv}{d\tau} &= rv(1 - v - bu),\end{aligned}$$

où nous posons  $r = \frac{r_2}{r_1}$ . Cette opération de changement de variables et d'échelle de temps est classique et s'appelle une opération de redimensionalisation ou de renormalisation. Elle permet de simplifier le modèle initial écrit sous forme « biologique » pour le mettre sous une forme plus simple avant d'en faire l'étude mathématique. En particulier, le nouveau modèle ne contient que trois paramètres  $r$ ,  $a$  et  $b$  alors que le modèle initial en comportait six  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $\alpha$  et  $\beta$ .

Rappelons que dans la section concernant les cycles limites, en utilisant le critère négatif de Dulac, nous avons montré que ce modèle ne pouvait pas produire de cycle limite. De plus, le cadran positif est positivement invariant car les axes sont isoclines zéros.

Les isoclines zéros verticales sont les suivantes :

$$\frac{du}{d\tau} = 0 \Rightarrow u = 0 \text{ ou } v = \frac{1}{a}(1 - u),$$

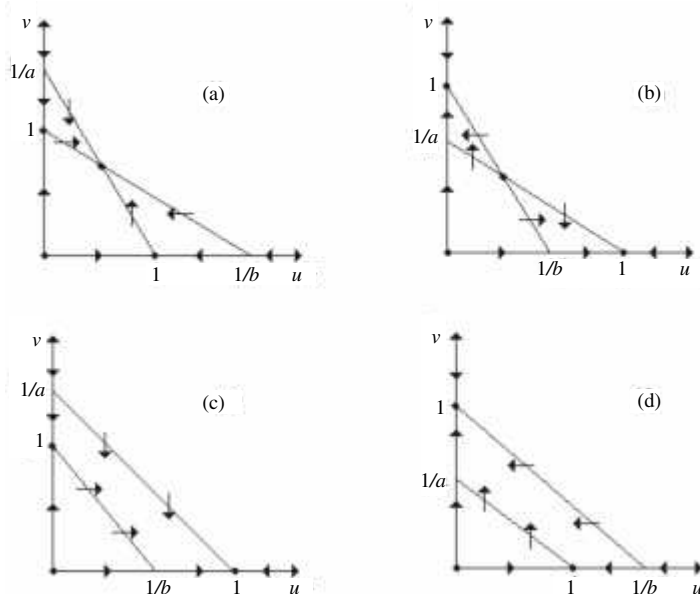
cette dernière équation étant celle d'une droite coupant les axes en  $(1, 0)$  et  $(0, \frac{1}{a})$ .

Les isoclines zéros horizontales sont également deux droites :

$$\frac{dv}{d\tau} = 0 \Rightarrow v = 0 \text{ ou } v = (1 - bu),$$

cette dernière droite coupant les axes en  $(\frac{1}{b}, 0)$  et  $(0, 1)$ .

En conséquence, en fonction des valeurs des paramètres, quatre cas de figures sont possibles. Le sens du vecteur vitesse est simple à déterminer car sur chacun des axes la croissance de la population est logistique, ce qui veut dire que la vitesse est positive



**Figure 2.26** Les quatre cas possibles du modèle de compétition. (a)  $a < 1$  et  $b < 1$ . (b)  $a > 1$  et  $b > 1$ . (c)  $a < 1$  et  $b > 1$ . (d)  $a > 1$  et  $b < 1$ .

pour  $0 < u < 1$  et  $0 < v < 1$ . La figure 2.26 présente les différents cas avec les sens des vecteurs vitesse sur les isoclines.

Les équilibres possibles se trouvent à l'intersection des isoclines de nature différente et sont au nombre de quatre,  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  et  $(u^*, v^*)$ . Ce dernier point vérifiant le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned} 1 - u^* - av^* &= 0, \\ 1 - v^* - bu^* &= 0, \end{aligned}$$

dont les solutions sont les suivantes :

$$u^* = \frac{1-a}{1-ab} \text{ et } v^* = \frac{1-b}{1-ab}.$$

Il est bon de noter que si l'équilibre  $(u^*, v^*)$  appartient au cadran positif, puisque  $a > 0$  et  $b > 0$ , nous avons :

$$u^* < 1 \text{ et } v^* < 1,$$

ce qui s'écrit en revenant aux anciennes variables :

$$n_1^* < K_1 \text{ et } n_2^* < K_2,$$

c'est-à-dire qu'en cas de compétition, l'équilibre est moins bon pour chaque population que si elle était isolée, ce qui est normal et attendu d'un modèle de compétition.

L'équilibre  $(u^*, v^*)$  appartient au cadran positif dans deux cas :

Si les deux coefficients de compétition sont plus petits que l'unité ( $a < 1$  et  $b < 1$ ).

S'ils sont tous deux plus grands que l'unité ( $a > 1$  et  $b > 1$ ).

Déterminons maintenant les propriétés de stabilité des équilibres. La partie linéaire du modèle s'écrit :

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2u - av & -au \\ -rbv & r(1 - 2v - bu) \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne, l'origine, il vient :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & r \end{pmatrix},$$

qui est donc toujours un nœud instable.

Pour le point  $(1, 0)$  nous obtenons :

$$A(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -a \\ 0 & r(1 - b) \end{pmatrix},$$

admettant une valeur propre négative  $\lambda_1 = -1$  et une valeur propre  $\lambda_2 = r(1 - b)$ , ce qui conduit à deux cas :

- Soit  $b < 1$ , alors  $\lambda_2 > 0$  et  $(1, 0)$  est point selle.
- Soit  $b > 1$ , alors  $\lambda_2 < 0$  et  $(1, 0)$  est un nœud stable.

Pour le point  $(0, 1)$ , nous obtenons un résultat assez similaire :

$$A(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 - a & 0 \\ -rb & -r \end{pmatrix},$$

admettant une valeur propre négative  $\lambda_2 = -r$  et une valeur propre  $\lambda_1 = 1 - a$ , ce qui conduit à deux cas :

- Soit  $a < 1$ , alors  $\lambda_1 > 0$  et  $(0, 1)$  est point selle.
- Soit  $a > 1$ , alors  $\lambda_1 < 0$  et  $(0, 1)$  est un nœud stable.

Enfin pour le point  $(u^*, v^*)$  il vient :

$$A(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* - av^* & -au^* \\ -rbv^* & r(1 - 2v^* - bu^*) \end{pmatrix},$$

Rappelons que les équations définissant cet équilibre sont les suivantes :

$$\begin{aligned} 1 - u^* - av^* &= 0, \\ 1 - v^* - bu^* &= 0. \end{aligned}$$

La substitution de ces conditions dans la matrice  $A(u^*, v^*)$  permet de la simplifier sous la forme suivante :

$$A(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} -u^* & -au^* \\ -rbv^* & -rv^* \end{pmatrix},$$

dont la trace est évidemment négative lorsque le point appartient au cadran positif, et dont le signe du déterminant,

$$\det A(u^*, v^*) = r(1 - ab)u^*v^*,$$

dépend des valeurs des paramètres. Deux cas sont possibles :

Si  $ab < 1$ , alors  $\det A(u^*, v^*) > 0$  et le point  $(u^*, v^*)$  est stable.

Si  $ab > 1$ , alors  $\det A(u^*, v^*) < 0$  et le point  $(u^*, v^*)$  est un point selle.

En conséquence, en tout, quatre cas sont possibles, qui sont représentés sur la figure 2.26 et détaillés ci-dessous :

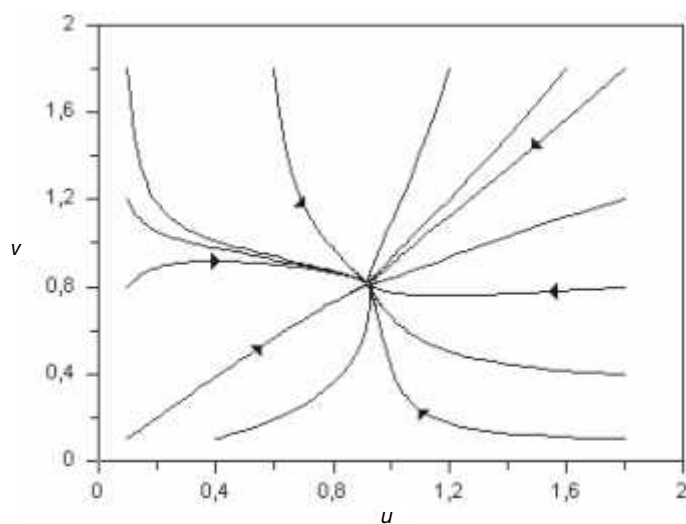
1)  $a < 1$  et  $b < 1$ , la compétition est faible dans le sens où les deux paramètres de compétition sont plus petits que l'unité qui correspond dans ce modèle à une valeur seuil. Le seul équilibre stable est  $(u^*, v^*)$ . Il est globalement asymptotiquement stable. Les deux populations coexistent avec des effectifs constants. Le portrait de phase correspondant est présenté sur la figure 2.27.

2)  $a > 1$  et  $b > 1$ , la compétition est forte dans le sens où les deux paramètres de compétition sont plus grands que l'unité. L'équilibre  $(u^*, v^*)$  est instable mais les deux équilibres  $(1, 0)$  et  $(0, 1)$  sont stables. Il existe une séparatrice et selon la condition initiale, la trajectoire tend vers l'un des deux points  $(1, 0)$  ou  $(0, 1)$ . Il y a exclusion de l'une des deux populations. Celle qui se trouve avantagée numériquement à l'instant initial va pouvoir supplanter l'autre et finalement son effectif va tendre vers sa capacité limite en absence de l'autre population. Le portrait de phase est présenté sur la figure 2.28.

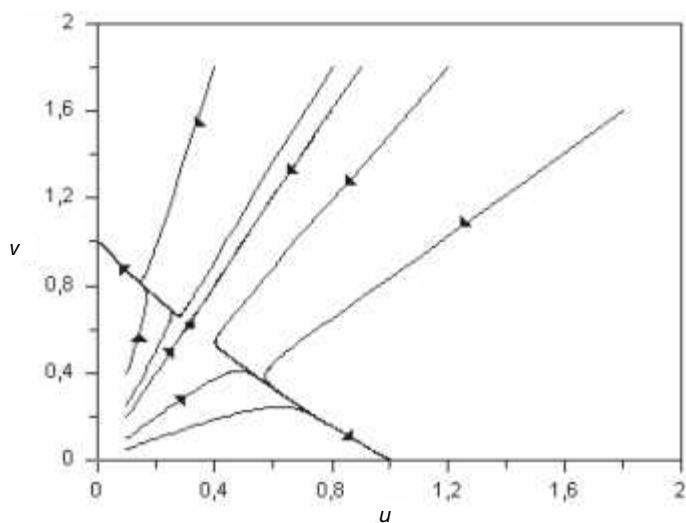
3)  $a > 1$  et  $b < 1$ , la population 2 (resp. 1) exerce une compétition forte (resp. faible) sur la population 1 (resp. 2). Dans ce cas, L'équilibre  $(u^*, v^*)$  n'appartient pas au cadran positif, le point  $(0, 1)$  est un nœud stable et le point  $(1, 0)$  est un point selle.  $(0, 1)$  est globalement asymptotiquement stable. La population 1 est exclue et la population 2 tend vers sa capacité limite (figure 2.29).

4)  $a < 1$  et  $b > 1$ , la population 1 (resp. 2) exerce une compétition forte (resp. faible) sur la population 2 (resp. 1). Dans ce cas, L'équilibre  $(u^*, v^*)$  n'appartient pas non plus au cadran positif et le point  $(1, 0)$  est globalement asymptotiquement stable. L'équilibre  $(0, 1)$  est un point selle. La population 2 est exclue et la population 1 tend vers sa capacité limite (figure 2.30).

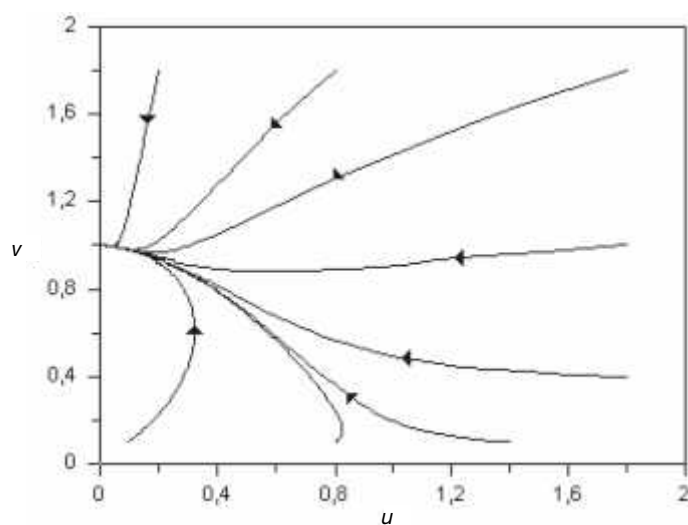




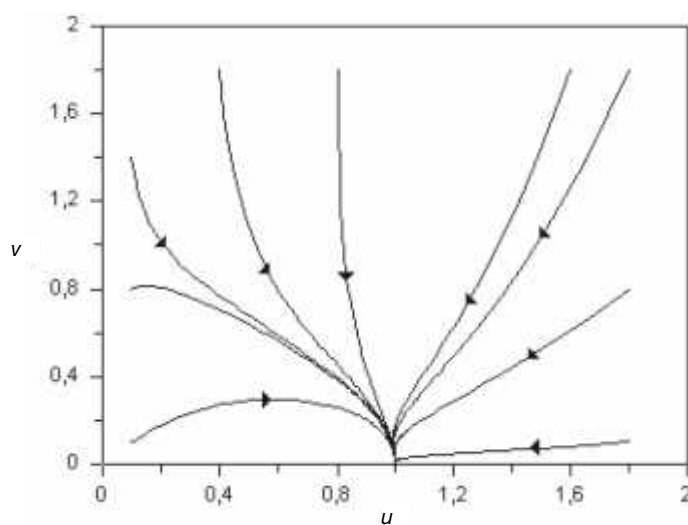
**Figure 2.27** Coexistence des compétiteurs. L'équilibre  $(u^*, v^*)$  est un nœud stable.  $a = 0.1$ ,  $b = 0.2$  et  $r = 1$ .



**Figure 2.28** Exclusion des compétiteurs. Il existe une séparatrice. De part et d'autre, les trajectoires tendent soit vers le point  $(1, 0)$ , soit vers le point  $(0, 1)$ .  $a = 1.1$ ,  $b = 1.2$  et  $r = 1$ .



**Figure 2.29** Exclusion du compétiteur 1.  $a = 1.1$ ,  $b = 0.2$  et  $r = 1$ .



**Figure 2.30** Exclusion du compétiteur 2.  $a = 0.1$ ,  $b = 1.2$  et  $r = 1$ .

**Exercice** Étudier le modèle de compétition suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx(x - M)(K_1 - x) - axy, \\ \dot{y} &= \rho y(K_2 - y) - bxy,\end{aligned}$$

où la première espèce obéit à un effet « Allee » avec  $0 < M < K_1$  et la seconde à une logistique, en absence de compétition. Rechercher les équilibres et étudier leur stabilité. Dessiner les portraits de phase possibles en fonction des valeurs des paramètres.

### 2.2.6 Modèle de mutualisme

Le modèle classique de mutualisme s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= r_1 x \left( 1 - \frac{x}{K_1} + \alpha \frac{y}{K_1} \right), \\ \dot{y} &= r_2 y \left( 1 - \frac{y}{K_2} + \beta \frac{x}{K_2} \right),\end{aligned}$$

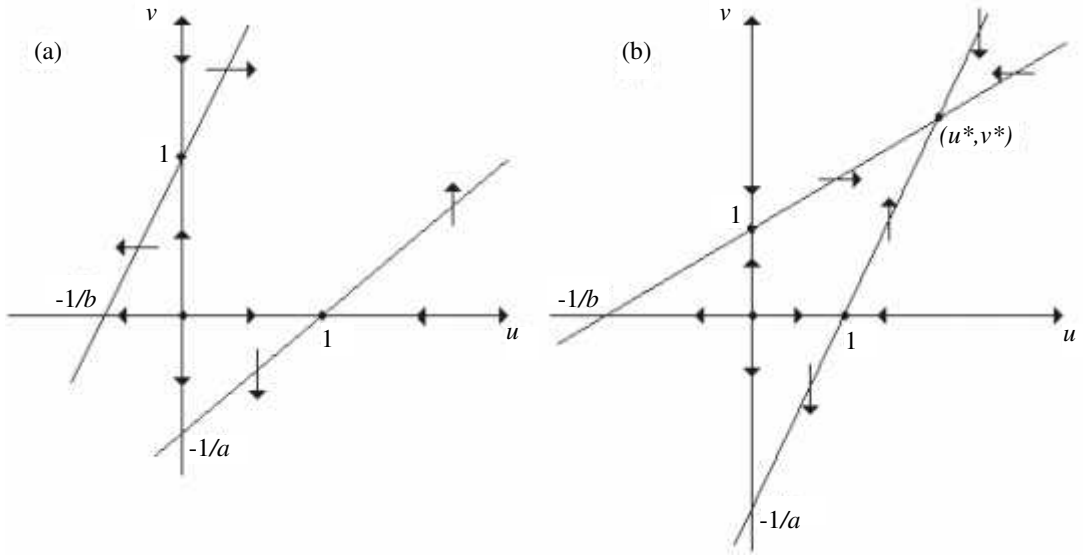
avec un simple changement des signes devant les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  qui deviennent positifs par rapport au modèle de compétition précédent où ils étaient négatifs. Chaque population a un effet positif sur la croissance de l'autre, ce qui caractérise le mutualisme ou la symbiose. La symbiose est en général plus forte que le mutualisme, dans le sens où les deux populations symbiotiques ne peuvent pas exister isolément, c'est-à-dire l'une sans l'autre. Par contre dans le cas du mutualisme, chaque population isolée est viable. Le modèle que nous présentons est donc un modèle de mutualisme car en l'absence de l'une des deux populations, l'autre obéit à une équation de type logistique et tend vers sa capacité limite.

Comme pour le modèle de compétition, il est usuel de procéder au changement de variables suivant :

$$u = \frac{x}{K_1}, v = \frac{y}{K_2} \text{ et } \tau = r_1 t.$$

Le système devient alors :

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - u + av), \\ \frac{dv}{d\tau} &= rv(1 - v + bu),\end{aligned}$$



**Figure 2.31** Isoclines zéros du modèle de mutualisme. (a)  $ab > 1$ . (b)  $ab < 1$ .

où les nouveaux paramètres s'expriment en fonction des anciens de la même manière que dans le modèle de compétition. Les isoclines zéros verticales sont les suivantes :

$$\frac{du}{d\tau} = 0 \Rightarrow u = 0 \text{ ou } v = \frac{1}{a}(u - 1),$$

cette dernière équation étant celle d'une droite coupant les axes en  $(1, 0)$  et  $(0, -\frac{1}{a})$ .

Les isoclines zéros horizontales sont également deux droites :

$$\frac{dv}{d\tau} = 0 \Rightarrow v = 0 \text{ ou } v = (1 + bu),$$

cette dernière droite coupant les axes en  $(-\frac{1}{b}, 0)$  et  $(0, 1)$ .

En conséquence, en fonction des valeurs des paramètres, deux cas de figures sont possibles (figure 2.31).

Comme dans le cas de la compétition, les équilibres sont au nombre de quatre,  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  et  $(u^*, v^*)$ , avec :

$$u^* = \frac{1+a}{1-ab} \text{ et } v^* = \frac{1+b}{1-ab}.$$

Si ce point appartient au cadran positif, c'est-à-dire lorsque  $ab < 1$ , il est utile de noter que puisque  $a > 0$  et  $b > 0$  nous avons :

$$u^* > 1 \text{ et } v^* > 1,$$

ce qui s'écrit en revenant aux anciennes variables :

$$n_1^* > K_1 \text{ et } n_2^* > K_2,$$

c'est-à-dire qu'en cas de mutualisme l'équilibre est meilleur pour chaque population que si elle était isolée, ce qui est normal et attendu d'un modèle de mutualisme.

Déterminons maintenant les propriétés de stabilité des équilibres. La partie linéaire du modèle s'écrit :

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2u + av & au \\ rbv & r(1 - 2v + bu) \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne l'origine, il vient :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & r \end{pmatrix},$$

qui est donc encore un nœud instable.

Pour le point  $(1, 0)$  nous obtenons :

$$A(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & a \\ 0 & r(1 + b) \end{pmatrix},$$

admettant une valeur propre négative  $\lambda_1 = -1$  et une valeur propre  $\lambda_2 = r(1 + b) > 0$ . Cet équilibre est donc toujours un point selle.

Pour le point  $(0, 1)$  nous obtenons un résultat similaire :

$$A(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 + a & 0 \\ rb & -r \end{pmatrix},$$

admettant une valeur propre négative  $\lambda_2 = -r$  et une valeur propre  $\lambda_1 = 1 + a > 0$ , et donc l'équilibre  $(0, 1)$  est toujours un point selle aussi.

Enfin, pour le point  $(u^*, v^*)$  il vient :

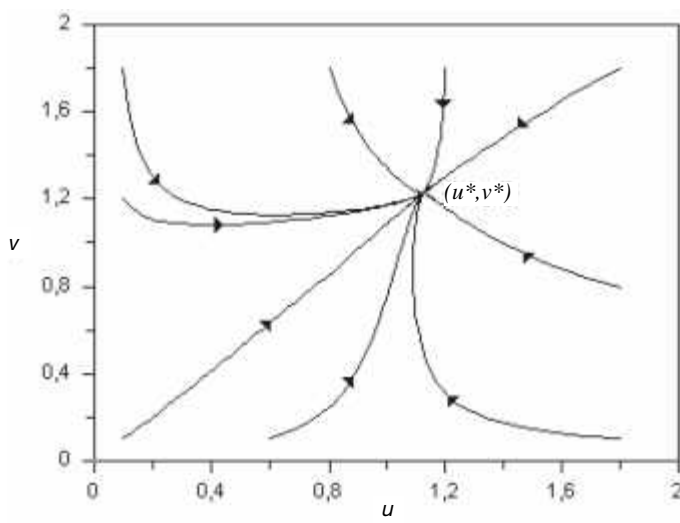
$$A(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} 1 - 2u^* + av^* & au^* \\ rbv^* & r(1 - 2v^* + bu^*) \end{pmatrix},$$

qui après substitution des équations définissant cet équilibre, se simplifie pour donner :

$$A(u^*, v^*) = \begin{pmatrix} -u^* & au^* \\ rbv^* & -rv^* \end{pmatrix},$$

dont la trace est évidemment négative lorsque le point appartient au cadran positif et dont le signe du déterminant,

$$\det A(u^*, v^*) = r(1 - ab)u^*v^*,$$



**Figure 2.32** Cas du faible mutualisme,  $ab < 1$ . Les deux populations coexistent.  $a = 0.1$ ,  $b = 0.2$  et  $r = 1$ .

dépend des valeurs des paramètres :

- Si  $ab < 1$ , alors  $\det A(u^*, v^*) > 0$  et le point  $(u^*, v^*)$  est stable.
- Si  $ab > 1$ , alors  $\det A(u^*, v^*) < 0$  et le point  $(u^*, v^*)$ , qui n'appartient pas dans ce cas au cadran positif, est un point selle.

En conséquence deux cas peuvent se produire :

1)  $ab < 1$ , le mutualisme est faible dans le sens où les deux paramètres de mutualisme sont plus petits que l'unité. L'équilibre  $(u^*, v^*)$  est globalement asymptotiquement stable. Les deux populations coexistent avec des effectifs constants à l'équilibre (figure 2.32).

2)  $ab > 1$ , le mutualisme est fort. L'équilibre  $(u^*, v^*)$  est instable ainsi que les deux équilibres  $(1, 0)$  et  $(0, 1)$ . Aucun équilibre n'étant stable, les trajectoires partent à l'infini (figure 2.33). Ce résultat provient du fait que chaque population exerçant un effet positif sur la croissance de l'autre, dans le cas d'un trop fort mutualisme, les deux populations croissent sans limite. Bien sûr si l'on admet que le milieu est limité ce dernier résultat est irréaliste et on devrait imaginer de compléter le modèle en ajoutant des termes de limitation de la croissance à haute densité.

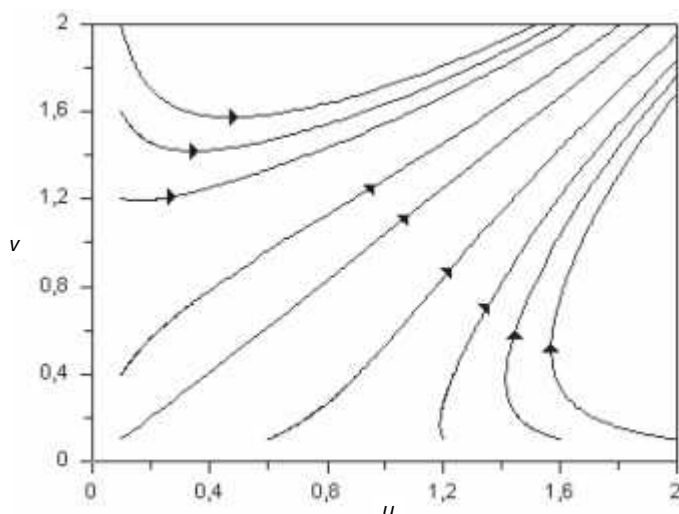


Figure 2.33 Cas du fort mutualisme,  $ab > 1$ . Les effectifs des populations tendent vers l'infini.

### 2.2.7 Modèle plante-pollinisateur

Soit le modèle suivant d'un système plante-pollinisateur :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x \left( K - x + \frac{y}{1+y} \right), \\ \dot{y} &= -\frac{y}{2} + \frac{xy}{1+y},\end{aligned}$$

où  $y(t)$  et  $x(t)$  sont respectivement les densités de plantes et de la population animale pollinisatrice. Cette dernière est supposée obéir à une loi de croissance logistique et se nourrit de la plante. La fonction réponse est du type II, donc avec un effet de saturation. L'équation de la plante comporte un terme négatif correspondant à une mortalité naturelle constante et un terme positif qui prend en compte l'effet positif de la pollinisation par les animaux sur la croissance des plantes.

Les isoclines zéros de ce système sont les suivantes :

$$\begin{aligned}\dot{x} = 0 &\Rightarrow x = 0 \text{ ou } y = \frac{x - K}{K + 1 - x}, \\ \dot{y} = 0 &\Rightarrow y = 0 \text{ ou } y = 2x - 1.\end{aligned}$$

En conséquence, les axes sont isoclines et ainsi le cadran positif est positivement invariant. L'origine est un point d'équilibre ainsi que le point  $(K, 0)$ . De plus, il peut exister d'autres équilibres qui doivent vérifier l'équation suivante :

$$2x - 1 = \frac{x - K}{K + 1 - x},$$

ce qui donne une équation du second degré :

$$2x^2 - 2(K+1)x + 1 = 0,$$

dont l'existence de solutions dépend du signe du discriminant :

$$\Delta = (K+1)^2 - 2.$$

En conséquence, trois cas sont possibles :

$\Delta < 0$ , il n'y a pas de solution.

$\Delta = 0$ , alors  $K = \bar{K} = \sqrt{2} - 1$ , il existe une solution unique  $(x^*, y^*)$ ,  
avec  $x^* = \frac{\bar{K}+1}{2} = \frac{1}{\sqrt{2}}$  et  $y^* = \bar{K} = \sqrt{2} - 1$ .

$\Delta > 0$ , alors il existe deux solutions  $(x_1^*, y_1^*)$  et  $(x_2^*, y_2^*)$ ,

avec  $x_{1,2}^* = \frac{(K+1) \pm \sqrt{(K+1)^2 - 2}}{2} > 0$  et  $y_{1,2}^* = (2x_{1,2}^* - 1) > 0$ .

Nous sommes donc en présence d'une bifurcation selle-nœud puisque le nombre de points d'équilibre passe de zéro, à un (lorsque les isoclines sont tangentes) et enfin à deux (lorsqu'elles se coupent en deux points). Il est bon de noter que les deux points appartiennent au cadran positif.

Soit la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} K - 2x + \frac{y}{1+y} & \frac{x}{(1+y)^2} \\ \frac{y}{1+y} & -\frac{1}{2} + \frac{x}{(1+y)^2} \end{pmatrix}.$$

À l'origine, la matrice devient :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} K & 0 \\ 0 & -\frac{1}{2} \end{pmatrix},$$

ce qui montre que l'origine est toujours instable (point selle).

En ce qui concerne le point d'équilibre  $(K, 0)$ , il vient :

$$A(K,0) = \begin{pmatrix} -K & K \\ 0 & -\frac{1}{2} + K \end{pmatrix},$$

dont une des valeurs propres  $\lambda_1 = -K$  est négative. La seconde valeur propre est  $\lambda_2 = -\frac{1}{2} + K$  :

si  $K < \frac{1}{2}$ , alors  $\lambda_2 < 0$  et l'équilibre est un nœud stable,

si  $K > \frac{1}{2}$ , alors  $\lambda_2 > 0$  et l'équilibre est un point selle.

Calculée en l'un des deux points d'équilibre non triviaux précédents, que nous notons pour simplifier  $(x^*, y^*)$  en omettant l'indice, la matrice Jacobienne devient



après quelques calculs consistant à introduire la condition définissant l'équilibre dans la matrice :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -x^* & \frac{x^*}{(1+y^*)^2} \\ \frac{y^*}{1+y^*} & -\frac{x^* y^*}{(1+y^*)^2} \end{pmatrix},$$

dont la trace est clairement toujours négative. Le déterminant peut se réécrire sous la forme :

$$\det A(x^*, y^*) = \frac{x^* y^*}{(1+y^*)^3} (2(x^*)^2 - 1).$$

Il est clair que quand  $\Delta = 0$  alors  $x^* = \frac{1}{\sqrt{2}}$  et il vient :

$$\det A(x^*, y^*) = 0,$$

ce qui est précisément la condition d'une bifurcation selle-nœud qui assure la tangence de deux isoclines horizontale et verticale (voir la section théorique sur ce sujet). Dans le cas où  $\Delta > 0$ , alors il existe deux équilibres non triviaux  $(x_1^*, y_1^*)$  et  $(x_2^*, y_2^*)$  qui sont situés de part et d'autre de  $x^*$  et qui vérifient donc :

$$x_1^* > x^* = \frac{1}{\sqrt{2}} \text{ et } x_2^* < \frac{1}{\sqrt{2}}.$$

Rappelons-nous que pour ces équilibres, la trace est toujours négative. De plus, nous avons le résultat suivant :

$$\det A(x_1^*, y_1^*) > 0,$$

et nous voyons donc que le point  $(x_1^*, y_1^*)$  est stable. En ce qui concerne le point  $(x_2^*, y_2^*)$ , le déterminant est négatif :

$$\det A(x_2^*, y_2^*) < 0,$$

et ainsi ce point est instable (point selle).

## 2.3 MODÈLES DE COMMUNAUTÉ

Nous allons maintenant étudier le cas d'un système de plus de deux populations ou espèces en interaction. Le cas le plus simple est celui d'une proie, d'un prédateur et d'un super prédateur qui mange le prédateur. On parle d'une chaîne trophique à trois niveaux. Un modèle simple est celui de Lotka-Volterra avec des fonctions réponse de type  $I$  :



**Figure 2.34** Schéma d'un système de trois espèces en interaction, une proie, un prédateur et un super prédateur.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(r - ay), \\ \dot{y} &= y(-m + bx - cz), \\ \dot{z} &= sz\left(1 - \frac{z}{K}\right) + dyz,\end{aligned}$$

où  $x(t)$ ,  $y(t)$  et  $z(t)$  sont les densités respectives de la proie, du prédateur et du super prédateur au temps  $t$ . La figure 2.34 présente un schéma du système proie-prédateur-super prédateur. Le modèle est basé sur le modèle de Lotka-Volterra avec une proie et un seul prédateur traité plus haut avec les mêmes notations. On fait l'hypothèse que le super prédateur obéit à une loi de croissance logistique avec sa capacité limite  $K$  et son taux de croissance intrinsèque  $s$ .  $c$  et  $d$  sont des paramètres positifs.

On pose :

$$u = x, v = y \text{ et } w = \frac{z}{K},$$

et on procède au changement d'échelle de temps suivant :

$$\tau = st.$$

Ces changements de variables permettent de mettre le modèle sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(\rho - \alpha v), \\ \frac{dv}{d\tau} &= v(-\mu + \beta u - \gamma w), \\ \frac{dw}{d\tau} &= w(1 - w) + \delta v w,\end{aligned}$$

avec les relations suivantes entre anciens et nouveaux paramètres :

$$\rho = \frac{r}{s}, \alpha = \frac{a}{s}, \mu = \frac{m}{s}, \beta = \frac{b}{s}, \gamma = \frac{cK}{s} \text{ et } \delta = \frac{d}{s}.$$

Il est bon de noter que les trois plans  $u = 0$ ,  $v = 0$  et  $w = 0$  sont isoclines zéros. Par conséquent, aucune trajectoire ne peut traverser un de ces plans, ce qui implique que le cadran strictement positif est positivement invariant.

Recherchons maintenant les équilibres de ce système. Ils vérifient :

$$\begin{aligned}u(\rho - \alpha v) &= 0, \\ v(-\mu + \beta u - \gamma w) &= 0, \\ w(1 - w + \delta v) &= 0.\end{aligned}$$

L'origine est équilibre. De plus, il existe un unique équilibre non trivial dans le cadran positif  $(u^*, v^*, w^*)$  dont les coordonnées sont les suivantes :

$$u^* = \frac{\mu}{\beta} + \frac{\gamma}{\beta} \left(1 + \frac{\delta\rho}{\alpha}\right), v^* = \frac{\rho}{\alpha} \text{ et } w^* = 1 + \frac{\delta\rho}{\alpha}.$$

Tous les paramètres étant positifs, ce point se trouve toujours dans le cadran positif. Pour déterminer la stabilité de ce point, calculons la matrice Jacobienne au point d'équilibre :

$$A^* = \begin{pmatrix} \rho - \alpha v^* & -\alpha u^* & 0 \\ \beta v^* & -\mu + \beta u^* - \gamma w^* & -\gamma v^* \\ 0 & \delta w^* & 1 - 2w^* + \delta v^* \end{pmatrix}.$$

En tenant compte des équations qui définissent cet équilibre, la matrice se simplifie :

$$A^* = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha u^* & 0 \\ \beta v^* & 0 & -\gamma v^* \\ 0 & \delta w^* & -w^* \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres sont solutions de l'équation caractéristique suivante :

$$\det (A^* - \lambda I) = 0,$$

qui est un polynôme du troisième degré :

$$\lambda^3 + w^* \lambda^2 + (\alpha \beta u^* v^* + \alpha \delta v^* w^*) \lambda + \alpha \beta u^* v^* w^* = 0.$$

En conséquence, les paramètres des déterminants de Routh-Hurwitz sont les suivants (voir la section sur les critères de Routh-Hurwitz) :

$$\begin{aligned} a_1 &= w^*, \\ a_2 &= \alpha \beta u^* v^* + \alpha \delta v^* w^*, \\ a_3 &= \alpha \beta u^* v^* w^*, \end{aligned}$$

tous les autres paramètres étant égaux à zéro. En dimension 3, les conditions de Routh-Hurwitz sont les suivantes :

$$H_1 = a_1 > 0,$$

$$H_2 = a_1 a_2 - a_3 > 0,$$

$$H_3 = a_3 > 0.$$

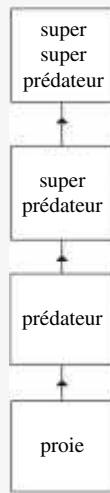
Les conditions  $H_1$  et  $H_2$  sont évidemment vérifiées car nous avons vu que les coordonnées du point d'équilibre sont positives. Il reste à vérifier la seconde condition qui s'écrit :

$$H_2 = a_1 a_2 - a_3 = \alpha \delta v^* (w^*)^2 > 0,$$

et qui est manifestement encore vérifiée. Nous pouvons donc affirmer que le point d'équilibre non trivial  $(u^*, v^*, w^*)$  qui appartient toujours au cadran positif est de plus localement asymptotiquement stable. Il est en général difficile de calculer directement les valeurs propres de la matrice Jacobienne et nous voyons, avec cet exemple, qu'il peut être plus facile de vérifier les critères de Routh-Hurwitz.

### **Exercice** Chaîne trophique à quatre niveaux

Soit le modèle suivant de Lotka-Volterra d'une chaîne trophique composé de quatre niveaux avec une proie, un prédateur, un super prédateur et un super-super prédateur (variable  $k(t)$ ) conformément au schéma de la figure 2.35. Démontrer qu'il existe un point d'équilibre non trivial appartenant au cadran positif. En utilisant les critères de Routh-Hurwitz, démontrer qu'il est localement asymptotiquement stable.



**Figure 2.35** Schéma d'une communauté composée d'une proie, d'un prédateur, d'un super prédateur et d'un super super prédateur.

$$\begin{aligned}
 \dot{x} &= x(r - ay), \\
 \dot{y} &= y(-m + bx - cz), \\
 \dot{z} &= z(-n + dy - fk), \\
 \dot{k} &= sk \left(1 - \frac{k}{K}\right) + gzk.
 \end{aligned}$$

⇒ **Solution** Ce système admet un unique équilibre non trivial  $(x^*, y^*, z^*, k^*)$ . De la première équation on tire  $y^* = \frac{r}{a}$ . De la troisième on obtient  $k^* = \frac{n}{f} - \frac{d}{f}y^*$ . De la quatrième il vient  $z^* = \frac{s}{g} \left(\frac{k^*}{K} - 1\right)$ . Finalement, de la deuxième équation on obtient  $x^* = \frac{m}{b} + \frac{c}{b}z^*$ . Les paramètres du modèle doivent vérifier trois conditions pour assurer la positivité de cet équilibre que nous laissons au lecteur le soin de déterminer. Étant donné le nombre élevé de paramètres du modèle, il est facile de trouver un jeu de valeurs qui satisfera ces conditions. Nous nous plaçons à partir de maintenant dans cette situation. Après quelques simplifications la matrice Jacobienne à l'équilibre  $(x^*, y^*, z^*, k^*)$  s'écrit :

$$A^* = \begin{pmatrix} 0 & -ax^* & 0 & 0 \\ by^* & 0 & -cy^* & 0 \\ 0 & dz^* & 0 & -fz^* \\ 0 & 0 & gk^* & -\frac{s}{K}k^* \end{pmatrix}.$$

L'équation caractéristique s'écrit :

$$\lambda^4 + a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_3\lambda + a_4 = 0,$$

avec :

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{s}{K}k^*, \\ a_2 &= gfk^*z^* + cdy^*z^* + abx^*y^*, \\ a_3 &= \frac{cds}{K}y^*z^*k^* + \frac{abs}{K}x^*y^*k^*, \\ a_4 &= abgfx^*y^*z^*k^*. \end{aligned}$$

Puisqu'on suppose que  $(x^*, y^*, z^*, k^*)$  est positif, il est clair que  $a_1 > 0$  et  $a_4 > 0$ . Le lecteur vérifiera que  $a_1a_2 - a_3 = \frac{gfs}{K}z^*(k^*)^2 > 0$ . La dernière condition de Routh-Hurwitz s'écrit sous la forme  $a_3(a_1a_2 - a_3) > (a_1)^2a_4$ . Le lecteur vérifiera sans difficulté qu'elle est valide. En conséquence, ce modèle prédit la coexistence à l'équilibre de la proie, du prédateur, du super-prédateur et du prédateur supérieur.

### Exercice Un prédateur et deux proies

Mêmes questions que pour l'exercice précédent avec le modèle mathématique suivant correspondant à un prédateur se nourrissant de deux proies selon le schéma de la figure 2.36.

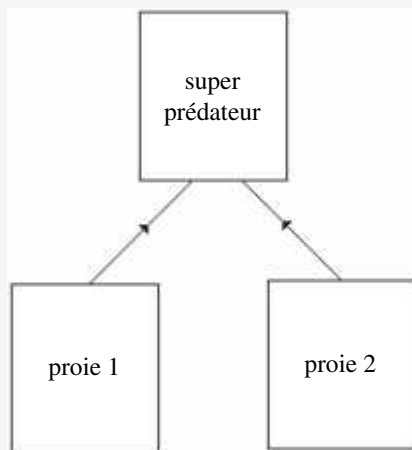


Figure 2.36 Schéma d'un système avec deux proies et un prédateur.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axz, \\ \dot{y} &= fy - byz, \\ \dot{z} &= mz + cxz + dyz.\end{aligned}$$

⇒ **Solution** Ce système admet un unique équilibre non trivial  $(x^*, y^*, z^*)$  avec :

$$\begin{aligned}x^* &= K \left(1 - \frac{af}{rb}\right), \\ y^* &= \frac{m}{d} - \frac{cK}{d} + \frac{cKaf}{drb}, \\ z^* &= \frac{f}{b}.\end{aligned}$$

Il est clair qu'on peut trouver des valeurs des paramètres pour lesquelles  $x^*, y^*$  et  $z^*$  sont tous positifs.

On se place désormais dans ces conditions.

La matrice Jacobienne à l'équilibre  $(x^*, y^*, z^*)$  s'écrit :

$$A^* = \begin{pmatrix} -\frac{r}{K}x^* & 0 & -ax^* \\ 0 & 0 & -by^* \\ cz^* & dz^* & 0 \end{pmatrix}.$$

L'équation caractéristique s'écrit :

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0,$$

avec :

$$\begin{aligned}a_1 &= \frac{r}{K}x^*, \\ a_2 &= acx^*z^* + bd y^*z^*, \\ a_3 &= \frac{rbd}{K}x^*y^*z^*.\end{aligned}$$

Les conditions de Routh-Hurwitz sont clairement vérifiées.

## 2.4 THÉORIE DES JEUX

Dans cette section, nous présentons quelques modèles de théorie des jeux classiques en écologie. La théorie des jeux a été introduite dans le contexte de l'écologie comportementale afin de prendre en compte les comportements des individus et leurs

effets sur la dynamique de la population à laquelle ils appartiennent. Par exemple, les individus d'une même population peuvent entrer en compétition pour une ressource commune. Ils sont alors conduits à se partager une ressource en quantité limitée. Certains individus peuvent adopter une attitude agressive en cherchant à monopoliser la ressource ou, au contraire, une attitude pacifique en partageant la ressource avec leurs congénères. Dans ce cas, la population est sub-divisée en deux sous-populations qui adoptent des comportements différents. Dans certains cas, les individus peuvent changer de comportement au cours de leur existence, en fonction du contexte dans lequel ils se trouvent. On parle alors de plasticité comportementale. Un même individu peut, au cours de son existence, être amené à utiliser une tactique ou une autre, selon les conditions d'une rencontre.

Les modèles de théorie des jeux sont en général des modèles matriciels qui prennent en compte les diverses tactiques pouvant être utilisées par les individus. Ces modèles ne sont pas basés sur une équation d'évolution de la population. Ils ne décrivent pas l'évolution de la densité totale de la population mais l'évolution de sa structure interne en sous-populations dont les individus utilisent différentes stratégies comportementales. Nous allons montrer que ces modèles de théorie des jeux peuvent également s'écrire sous forme de systèmes d'équations différentielles ordinaires pour lesquels les méthodes générales que nous avons présentées précédemment sont utilisables. Pour ce faire, nous allons utiliser de nouvelles variables d'état, non plus les effectifs ou les densités des populations, mais les proportions d'individus dans la population utilisant telle ou telle stratégie comportementale. Ces équations d'évolution des proportions d'individus dans les différentes catégories sont connues sous le terme générique d'équations du réplicateur (Hofbauer and Sigmund, 1998).

### 2.4.1 Modèle faucon-colombe

La théorie des jeux permet de prendre en compte différentes stratégies comportementales pouvant être adoptées par les individus. Les individus utilisant diverses tactiques peuvent appartenir à différents phénotypes ou génotypes. On distingue les stratégies pures et mixtes. Dans le cas d'une stratégie pure, l'individu utilise toujours la même tactique. Au contraire, dans le cas de stratégie mixte, le même individu peut utiliser plusieurs tactiques dans des proportions données. Les individus sont supposés obtenir un gain  $G$  et une perte  $C$ , encore appelée coût. Dans cette section, nous allons présenter le modèle à deux stratégies faucon-colombe.

Dans ce cas, la population est supposée être divisée en deux sous-groupes, les faucons et les colombes, en proportions respectives  $x(t)$  et  $y(t)$ . On a bien sûr pour tout  $t$  :

$$x(t) + y(t) = 1.$$

Les faucons sont toujours agressifs et les colombes refusent le combat. Ainsi, lorsqu'un faucon rencontre une colombe, la colombe refuse le combat et le faucon



emporte toujours le gain. On a donc :

$$\gamma(F, D) = G,$$

$$\gamma(D, F) = 0.$$

Nous utilisons la notation  $F$  pour faucon et  $D$  pour colombe (*dove* en anglais), la notation  $C$  étant réservée au coût. Nous notons  $\gamma(I, J)$  le gain moyen d'un individu jouant avec la stratégie  $I$  contre un individu jouant avec la stratégie  $J$ . Lorsque deux faucons se rencontrent, ils se battent, reçoivent des blessures et vont donc partager le coût  $C$  du combat. De plus, chacun d'eux va l'emporter une fois sur deux en moyenne et ils vont donc aussi partager le gain  $G$  :

$$\gamma(F, F) = \frac{G - C}{2}.$$

Lorsque deux colombes se rencontrent, elles refusent le combat, et l'une d'entre elles va abandonner le gain à l'autre en moyenne une fois sur deux mais sans combat. On a donc :

$$\gamma(D, D) = \frac{G}{2}.$$

La matrice des jeux  $\Gamma = [\gamma_{ij}]$  regroupe les gains et pertes des individus. Le coefficient  $\gamma_{ij}$  de la matrice correspond au gain d'un individu jouant  $i$  contre un individu jouant  $j$ . Dans le cas du jeu faucon-colombe, il vient :

$$\Gamma = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix} \begin{matrix} F \\ D \end{matrix}.$$

Supposons qu'à un instant  $t$  la population est composée de faucons et de colombes en proportions respectives  $x(t)$  et  $y(t)$ . Le gain d'un individu jouant toujours la stratégie faucon contre cette population est le suivant :

$$\Delta_F = \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

De la même manière, le gain d'un individu jouant toujours la stratégie colombe contre cette même population est alors :

$$\Delta_D = \begin{pmatrix} 0 & 1 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

D'autre part, le gain d'un individu moyen de la population est le suivant :

$$\Delta = \begin{pmatrix} x & y \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

Ce gain représente le gain d'un individu jouant les stratégies faucon et colombe précisément dans les proportions de faucons et colombes de la population. Dans les équations dites du « réplicateur » on fait l'hypothèse que la proportion d'individus jouant une stratégie donnée augmente (resp. diminue) lorsque le gain obtenu par les individus jouant cette stratégie est supérieur (resp. inférieur) au gain moyen des individus de la population. Dans le cas du jeu faucon-colombe, on a donc :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x (\Delta_F - \Delta), \\ \dot{y} &= y (\Delta_D - \Delta).\end{aligned}$$

Ce système de deux équations se réduit à une seule équation car les deux variables sont liées par la relation :

$$x(t) + y(t) = 1.$$

Les équilibres du système s'obtiennent lorsque :

$$\Delta_F = \Delta_D = \Delta,$$

c'est-à-dire lorsque les gains de chaque stratégie sont égaux au gain moyen de la population. Dans le cas du jeu faucon-colombe, choisissons la variable  $x(t)$  qui obéit à l'équation suivante :

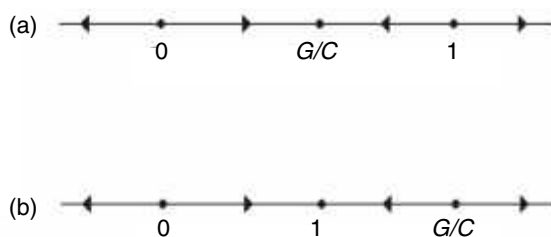
$$\dot{x} = x \left( \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix} \right).$$

Après un calcul simple que nous laissons faire au lecteur à titre d'exercice, l'équation se réécrit sous la forme suivante :

$$\dot{x} = \frac{1}{2} x (1-x) (G - Cx) = f(x).$$

Cette équation admet trois équilibres : 0 (la population est entièrement colombe), 1 (la population est entièrement faucon) et un troisième équilibre polymorphe  $x^* = \frac{G}{C}$  avec une proportion  $x^*$  de faucons et  $(1 - x^*)$  de colombes dans la population. Bien sûr, la variable est une proportion et par conséquent les valeurs des équilibres doivent être comprises dans l'intervalle  $[0, 1]$ , ce qui impose pour l'équilibre polymorphe que  $G < C$ . Afin de déterminer la stabilité locale de chaque équilibre, calculons la dérivée de la fonction  $f(x)$  :

$$\frac{df}{dx} = \frac{1}{2} (G - 2(C + G)x + 3Cx^2).$$



**Figure 2.37** (a) La population est polymorphe à l'équilibre avec une proportion  $G/C$  de faucons. (b) La population est totalement faucon à l'équilibre.

Cette dérivée est égale à  $\frac{G}{2}$  pour  $x = 0$ , ce qui montre que l'origine est toujours instable. Pour  $x = 1$ , la dérivée est égale à :

$$\frac{df}{dx}(1) = \frac{1}{2}(C - G).$$

Pour  $x = x^* = \frac{G}{C}$ , la dérivée est égale à :

$$\frac{df}{dx}(x^*) = \frac{G}{2C}(G - C).$$

De ce fait, deux cas doivent être distingués :

$G > C$ , le seul équilibre stable est 1. Toute la population est monomorphe et entièrement faucon.

$G < C$ , les équilibres 0 et 1 sont instables, le seul équilibre stable est  $x^* = \frac{G}{C}$ . La population est polymorphe et est composée à l'équilibre d'une proportion  $x^*$  de faucons et d'une proportion  $(1 - x^*)$  de faucons.

La figure 2.37 présente les deux portraits de phase possible, 2.37 (a) la population est polymorphe, 2.37 (b) la population est totalement faucon à l'équilibre.

Les équilibres localement stables de l'équation du réplicateur sont aussi appelés des « Stratégies Evolutionairement Stables » (SES) (en anglais "Evolutionary Stable Strategies", ESS). En dimension 1, il y a équivalence entre SES et équilibre localement stable. Ainsi dans le jeu faucon-colombe, selon les valeurs du gain et du coût, les équilibres 1 ou  $x^*$  sont des SES.

## 2.4.2 Le jeu Roc-Ciseau-Papier

La théorie des jeux peut se généraliser au cas de plus de deux stratégies possibles. Le modèle du réplicateur que nous avons présenté précédemment dans le cas du jeu faucon-colombe peut encore être utilisé. Nous allons pour commencer traiter le cas du jeu Roc-Ciseau-Papier.

a) *Jeu R-C-P classique*

Il s'agit d'un jeu bien connu à trois stratégies possibles appelées Roc ( $R$ ), Ciseau ( $C$ ) et Papier ( $P$ ). On suppose que les individus peuvent adopter une des trois stratégies au cours de chaque rencontre. Dans le jeu  $R - C - P$  les gains ou pertes sont les suivants : 0 en cas d'égalité, -1 en cas de perte, 1 en cas de gain.

Le Roc gagne contre le Ciseau car les ciseaux se cassent contre la pierre, ce qui donne :

$$\gamma(R, C) = 1 \text{ et } \gamma(C, R) = -1,$$

où  $\gamma(i, j)$  est le gain obtenu par un individu jouant la stratégie  $i$  contre un individu jouant la stratégie  $j$ .

Le Ciseau l'emporte sur le Papier car celui-ci coupe le papier :

$$\gamma(C, P) = 1 \text{ et } \gamma(P, C) = -1.$$

Le Papier est vainqueur contre le Roc car il peut envelopper la pierre :

$$\gamma(P, R) = 1 \text{ et } \gamma(R, P) = -1.$$

De plus, toute stratégie fait match nul contre elle-même :

$$\gamma(R, R) = \gamma(P, P) = \gamma(C, C) = 0.$$

En conséquence, la matrice de gain s'écrit de la manière suivante :

$$\begin{array}{c} \begin{array}{ccc} R & C & P \end{array} \\ \Gamma = \begin{pmatrix} 0 & 1 & -1 \\ -1 & 0 & 1 \\ 1 & -1 & 0 \end{pmatrix} \begin{array}{c} R \\ C \\ P \end{array} . \end{array} \quad (2.6)$$

On constate que la matrice (2.6) est antisymétrique. Soient  $x(t)$ ,  $y(t)$  et  $z(t)$  les proportions respectives dans la population d'individus jouant les stratégies  $R$ ,  $C$  et  $P$ . À tout instant, la somme des proportions doit rester égale à l'unité :

$$\forall t, x(t) + y(t) + z(t) = 1. \quad (2.7)$$

Les équations du réplicateur se généralisent au cas de trois stratégies et s'écrivent :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(\Delta_1 - \Delta), \\ \dot{y} &= y(\Delta_2 - \Delta), \\ \dot{z} &= z(\Delta_3 - \Delta), \end{aligned} \quad (2.8)$$

où  $\Delta_i$  représente le gain d'un individu jouant toujours la stratégie  $i$  contre la population structurée avec des proportions  $x(t)$ ,  $y(t)$  et  $z(t)$  à l'instant  $t$ . Nous utilisons les mêmes notations que dans la section sur le jeu faucon-colombe, c'est-à-dire :

$$\Delta_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}, \quad \Delta_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix},$$

$$\Delta_3 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}.$$

$\Delta$  est le gain moyen de la population, c'est-à-dire le gain d'un individu jouant les différentes stratégies précisément dans les proportions de la population à cet instant :

$$\Delta = \begin{pmatrix} x & y & z \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}.$$

Tout point d'équilibre est obtenu en annulant les trois équations, ce qui conduit à :

$$\Delta_1 = \Delta_2 = \Delta_3 = \Delta,$$

ce qui signifie que toutes les stratégies rapportent des gains identiques face à la population. Après substitution des coefficients de la matrice de jeu (2.6) dans les équations (2.8), il vient :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(y - z), \\ \dot{y} &= y(z - x), \\ \dot{z} &= z(x - y). \end{aligned} \tag{2.9}$$

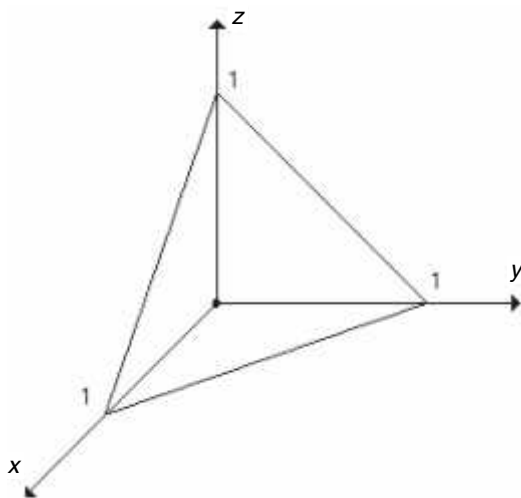
Il est évident que la somme des trois équations est bien égale à zéro, ce qui est une conséquence de l'équation de conservation (2.7) en la dérivant par rapport au temps :

$$\forall t, \dot{x}(t) + \dot{y}(t) + \dot{z}(t) = 0.$$

Dans notre cas, la dynamique se trouve donc réduite à l'intérieur du triangle de sommets  $(1, 0, 0)$ ,  $(0, 1, 0)$  et  $(0, 0, 1)$ . La figure 2.38 montre le triangle unité dans lequel les trajectoires du système dynamique (2.9) sont restreintes.

Le système peut donc se réécrire avec deux équations seulement à partir du système (2.9) et en remplaçant la variable  $z$  par  $1 - x - y$ , ce qui donne le système (2.10) :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -x + x^2 + 2xy, \\ \dot{y} &= y - y^2 - 2xy. \end{aligned} \tag{2.10}$$



**Figure 2.38** Triangle unité dans lequel les trajectoires sont confinées.

Le système d'équations (2.9) possède quatre équilibres, les trois sommets du triangle et un point non trivial se trouvant à l'intérieur et situé au centre du triangle unité  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ . Pour plus de simplicité dans les calculs, nous allons travailler avec le système (2.10). Calculons la partie linéaire du modèle représentée par la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} -1 + 2x + 2y & 2x \\ -2y & 1 - 2x - 2y \end{pmatrix}.$$

Commençons par étudier la stabilité des trois sommets du triangle, qui pour le système (2.10) correspondent aux points  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  et  $(0, 0)$ . Pour le premier sommet, il vient :

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

qui admet pour valeurs propres 1 et  $-1$ , ce qui nous donne un point selle. Pour le second sommet, nous avons :

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

admettant les mêmes valeurs propres et qui est encore un point selle. Enfin, pour le troisième sommet, il vient :

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

et pour les mêmes raisons, il s'agit toujours d'un point selle. Les trois sommets sont donc des points selle. Il reste le point intérieur, pour lequel on a :

$$A \left( \frac{1}{3}, \frac{1}{3} \right) = \frac{1}{3} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -2 & -1 \end{pmatrix},$$

dont la trace est nulle et le déterminant positif, ce qui correspond à un centre. Comme nous l'avons vu avec le théorème de linéarisation, les centres ne sont pas structurellement stables. Il est donc nécessaire de rechercher une intégrale première présentant un extremum au point d'équilibre. Soit  $F(x, y, z)$  la fonction suivante :

$$F(x, y, z) = xyz,$$

dont la restriction au triangle unité s'obtient en remplaçant  $z$  par  $1 - x - y$ , et s'écrit :

$$H(x, y) = xy - x^2y - xy^2.$$

Il est facile de vérifier que la fonction  $H(x, y)$  est intégrale première du système (2.10). En effet, nous devons calculer :

$$\dot{H} = \frac{\partial H}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial H}{\partial y} \dot{y}.$$

ce qui s'écrit :

$$\dot{H} = (y - 2xy - y^2) \dot{x} + (x - 2xy - x^2) \dot{y}.$$

ou encore :

$$\dot{H} = (y - 2xy - y^2) (-x + 2xy + x^2) + (x - 2xy - x^2) (y - 2xy - y^2) = 0.$$

La fonction  $H(x, y)$  est donc constante le long des trajectoires du système (2.10). Nous allons maintenant vérifier que la fonction  $H(x, y)$  présente un extremum au point d'équilibre  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ . Pour cela, calculons les dérivées premières de l'intégrale première :

$$\begin{aligned} \frac{\partial H}{\partial x} &= y(1 - 2x - y), \\ \frac{\partial H}{\partial y} &= x(1 - 2y - x). \end{aligned} \quad (2.11)$$

Ces dérivées premières s'annulent en  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ . Réalisons le développement limité de la fonction  $H(x, y)$  au second ordre au voisinage de l'équilibre :

$$\begin{aligned} H(x, y) = H\left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right) &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} \left(x - \frac{1}{3}\right)^2 + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} \left(y - \frac{1}{3}\right)^2 \\ &+ \frac{1}{2} \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} \left(x - \frac{1}{3}\right) \left(y - \frac{1}{3}\right) + \dots \end{aligned}$$

Il vient :

$$\Delta H = H(x, y) - H\left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right) = -\frac{1}{3}\left(x - \frac{1}{3}\right)^2 - \frac{1}{3}\left(y - \frac{1}{3}\right)^2 - \frac{1}{3}\left(x - \frac{1}{3}\right)\left(y - \frac{1}{3}\right) + \dots$$

Pour étudier le signe de  $\Delta H$ , posons :

$$u = \frac{\left(y - \frac{1}{3}\right)}{\left(x - \frac{1}{3}\right)}.$$

Il vient alors :

$$\Delta H = -\frac{1}{3}\left(x - \frac{1}{3}\right)^2 (1 + u + u^2).$$

dont le signe est contraire à celui du polynôme de second degré  $(1 + u + u^2)$ . Or, ce polynôme ne s'annule jamais car son discriminant est négatif et il est strictement positif pour toute valeur réelle de la variable  $u$ . En conséquence,  $\Delta H$  est toujours de signe négatif, ce qui signifie que dans un voisinage de l'équilibre, on vérifie :

$$H(x, y) < H\left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right),$$

pour tout  $(x, y) \neq \left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right)$ . Cela signifie donc que la fonction  $H(x, y)$  présente un maximum au point d'équilibre. Les courbes de niveau de la fonction  $H(x, y)$  sont les trajectoires du système (2.10) et sont donc bien des trajectoires qui se referment autour de l'équilibre. Nous sommes donc en mesure de confirmer l'existence de centres autour du point non trivial au centre du triangle unité qui était suggérée prévues en linéarisant le système autour de ce point.

Le portrait de phase du jeu classique  $R - C - P$  est présenté sur la figure 2.39. On voit que les trajectoires dont la condition initiale se trouve dans le triangle unité, restent dans le triangle unité pour tout  $t > 0$ . Les trajectoires sont des trajectoires fermées autour de l'équilibre interne. Les proportions d'individus jouant les trois stratégies varient donc de manière périodique avec des pics de joueurs utilisant les stratégies  $R$ ,  $C$  et  $P$  se succédant de manière cyclique.

### b) Jeu $R-C-P$ modifié

Modifions la matrice de jeu de la manière suivante :

$$\Gamma = \begin{matrix} & \begin{matrix} R & C & P \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} 0 & 1 + \varepsilon & -1 \\ -1 & 0 & 1 + \varepsilon \\ 1 + \varepsilon & -1 & 0 \end{pmatrix} & \begin{matrix} R \\ C \\ P \end{matrix} \end{matrix},$$



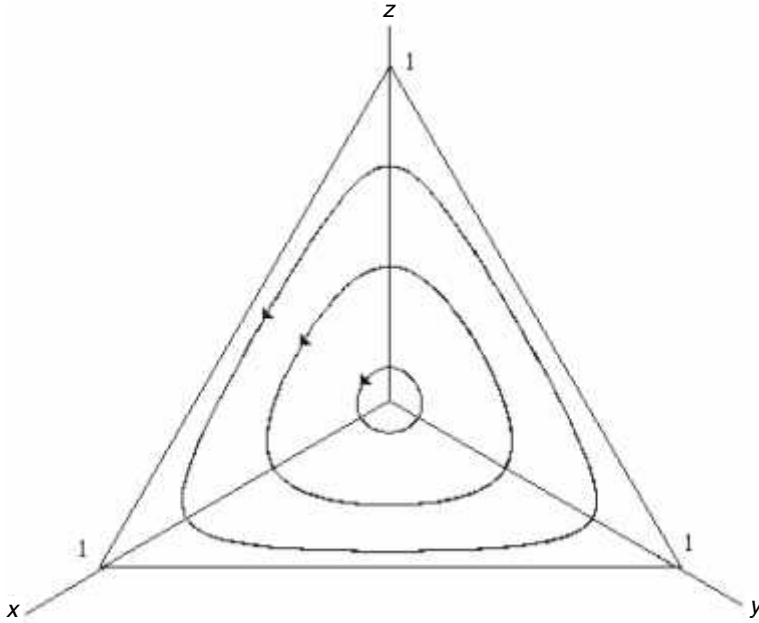


Figure 2.39 Portrait de phase du jeu classique R-C-P. Les trajectoires sont des centres.

où  $\varepsilon$  est un petit paramètre réel. Dans le cas  $\varepsilon = 0$ , la matrice précédente se réduit à celle du jeu classique  $R - C - P$ , équation (2.9). Le système dynamique issu de ce jeu s'obtient à partir des équations du réplicateur (2.8), ce qui nous donne après substitution des termes de la nouvelle matrice  $\Gamma$  :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x((1 + \varepsilon)y - z - \varepsilon\sigma), \\ \dot{y} &= y((1 + \varepsilon)z - x - \varepsilon\sigma), \\ \dot{z} &= z((1 + \varepsilon)x - y - \varepsilon\sigma),\end{aligned}\tag{2.12}$$

où nous posons  $\sigma = xy + yz + xz$ . Il est simple de montrer que ce système (2.12) admet les mêmes points d'équilibre que le système précédent (2.9), c'est-à-dire les trois sommets du triangle unité et son centre de coordonnées  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ . On peut montrer sans difficulté que, comme dans le cas du modèle (2.9), les trois sommets du triangle sont des points selle. Pour déterminer la dynamique autour du point d'équilibre central, considérons à nouveau la fonction  $F(x, y, z)$  :

$$F(x, y, z) = xyz.$$

Un calcul que nous omettons montre que la dérivée de cette fonction par rapport au temps donne le résultat suivant :

$$\dot{F} = \frac{\partial F}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial F}{\partial y} \dot{y} + \frac{\partial F}{\partial z} \dot{z} = \varepsilon (1 - 3\sigma) F.$$

On vérifie que si  $\varepsilon = 0$ , cette dérivée est nulle comme dans le cas du paragraphe précédent.

Nous laissons le lecteur démontrer que la fonction  $\sigma$  présente un maximum égal à  $\frac{1}{3}$  au centre du triangle unité. En conséquence, le terme  $(1 - 3\sigma)$  est nul lorsque  $\sigma = \frac{1}{3}$  et est positif partout ailleurs dans le triangle unité. De ce fait, il vient que le signe de la dérivée  $\dot{F}$  est celui de  $\varepsilon$ . Nous avons vu dans la section précédente que la fonction  $F(x, y, z)$  présente un maximum au centre du triangle unité et par conséquent nous pouvons utiliser la fonction suivante  $V(x, y, z)$  comme fonction de Liapunov :

$$V(x, y, z) = \frac{1}{27} - F(x, y, z),$$

qui est une fonction définie négative, s'annulant à l'équilibre et négative ailleurs et de plus vérifiant :

$$\dot{V} = -\dot{F},$$

ce qui revient à dire que le signe de la dérivée de  $\dot{V}$  est celui de  $-\varepsilon$ .

En conséquence, nous pouvons utiliser le théorème de Liapunov :

Si  $\varepsilon < 0$ , alors  $\dot{V} > 0$  et le point d'équilibre au centre du triangle est instable. La figure 2.40 montre le portrait de phase correspondant. Les trajectoires spiralent vers les bords du triangle unité.

Si  $\varepsilon = 0$ , alors  $\dot{V} = 0$  et il s'agit du cas de la section précédente pour lequel nous avons montré que le point d'équilibre au centre du triangle est un centre. Les trajectoires sont des trajectoires fermées autour de cet équilibre (figure 2.39).

Si  $\varepsilon > 0$ , alors  $\dot{V} < 0$  le point d'équilibre au centre du triangle est stable (figure 2.41).

Il s'agit donc d'une bifurcation de Hopf dégénérée avec apparition de centres à la bifurcation, qui se produit pour  $\varepsilon = 0$ .

### 2.4.3 Le jeu faucon-colombe-retaliator

Nous allons maintenant revenir au modèle faucon-colombe mais en considérant une stratégie supplémentaire appelée retaliator ( $R$ ). Nous parlerons donc du jeu faucon-colombe-retaliator ( $F - C - R$ ). L'individu qui adopte la stratégie  $R$  est colombe sauf s'il est agressé, auquel cas il se comporte en faucon. Ainsi, le retaliator se comporte en colombe face à une colombe et en faucon face à un faucon. Nous utilisons dans

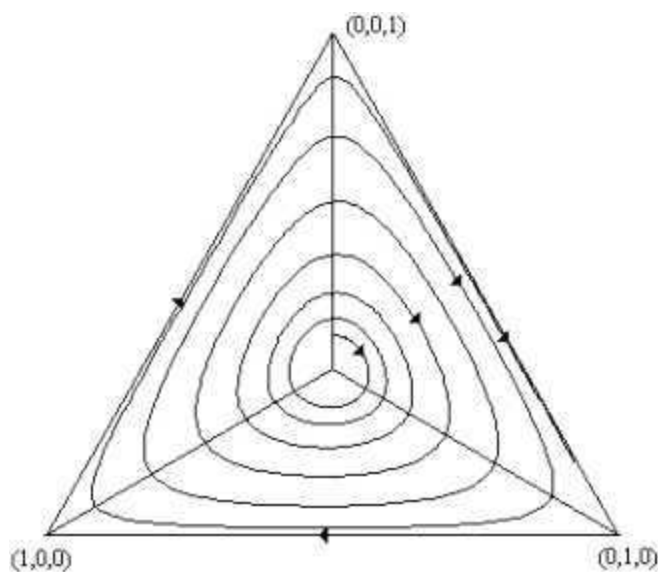


Figure 2.40 Portrait de phase du modèle R-C-P modifié,  $\epsilon = -0.2$ .

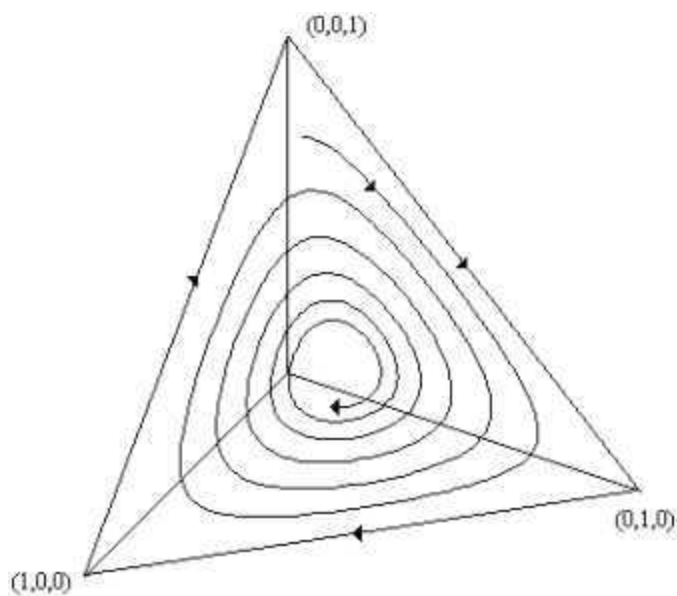


Figure 2.41 Portrait de phase du modèle R-C-P modifié avec  $\epsilon = 0.2$ .

cette section les mêmes notations que dans la section du jeu faucon-colombe avec le gain  $G$  et le coût  $C$ . En tenant compte de ces hypothèses, nous obtenons la matrice de jeu suivante :

$$\Gamma = \begin{matrix} & \begin{matrix} F & C & R \end{matrix} \\ \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G & \frac{G-C}{2} \\ 0 & \frac{G}{2} & \frac{G}{2} \\ \frac{G-C}{2} & \frac{G}{2} & \frac{G}{2} \end{pmatrix} & \begin{matrix} F \\ C \\ R \end{matrix} \end{matrix} . \quad (2.13)$$

Dans la matrice précédente, on a fait l'hypothèse qu'un retaliator adopte la stratégie colombe face à un autre retaliator.

Pour simplifier les notations, on pose  $v = \frac{G}{2}$  et  $u = \frac{C}{2}$ . La matrice devient alors :

$$\Gamma = \begin{pmatrix} v - u & 2v & v - u \\ 0 & v & v \\ v - u & v & v \end{pmatrix} . \quad (2.14)$$

Les équations du réplicateur conduisent au système suivant :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( -v + (v - u)x + 2vy + (v - u)z + 2uxz + ux^2 \right), \\ \dot{y} &= y \left( -v + vy + vz + 2uxz + ux^2 \right), \\ \dot{z} &= z \left( -v + (v - u)x + vy + vz + 2uxz + ux^2 \right), \end{aligned} \quad (2.15)$$

dont les variables  $(x(t), y(t), z(t))$  sont les proportions respectives d'individus jouant les stratégies  $F$ ,  $C$  et  $R$ . Il est utile d'utiliser la condition de normalisation (2.7) et de passer en dimension deux :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( -u + 2ux + (v + u)y - 2uxy - ux^2 \right), \\ \dot{y} &= xy \left( 2u - v - ux - 2uy \right). \end{aligned} \quad (2.16)$$

Sous cette forme, il est clair que la droite  $x = 0$  annule les deux équations et constitue ainsi un ensemble d'une infinité de points d'équilibre. Comme d'habitude les trois sommets sont aussi des équilibres dont deux d'entre eux sont inclus dans la droite  $x = 0$ . Il existe un point d'équilibre supplémentaire  $(x^*, y^*) = (\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u})$  qui correspond dans le modèle (2.15) au point suivant  $(\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u}, 0)$  qui est une stratégie polymorphe faucon-colombe. Ce point appartient au triangle unité lorsque la condition  $v < u$  est vérifiée. Il n'y a pas d'autres points d'équilibre à l'intérieur du triangle.

Pour déterminer les propriétés de stabilité locale des points d'équilibre, calculons la matrice Jacobienne  $A$  :

$$A = \begin{pmatrix} -u + 4ux + (v + u)y - 4uxy - 3ux^2 & (v + u)x - 2ux^2 \\ (2u - v)y - 2uxy - 2uy^2 & (2u - v)x - 4uxy - ux^2 \end{pmatrix} .$$

Pour le sommet  $(\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u})$ , il vient après simplification :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 2ux^* - 2ux^*y^* - 2u(x^*)^2 & (u-v)x^* \\ -ux^*y^* & -2ux^*y^* \end{pmatrix},$$

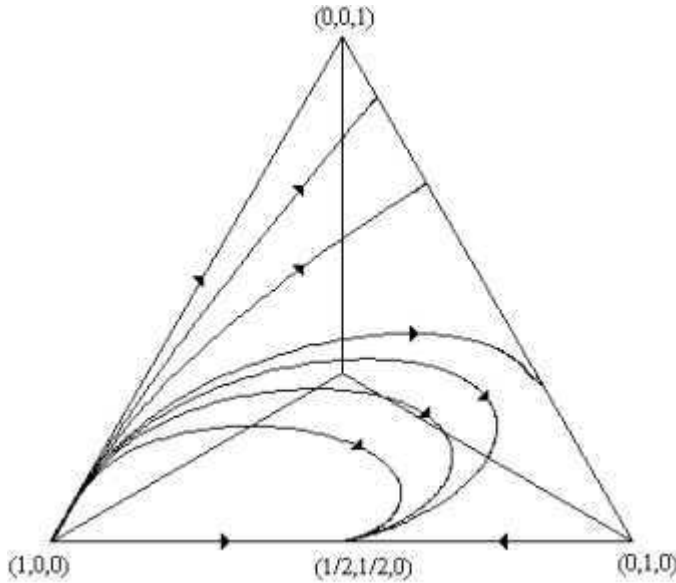
dont le coefficient  $a_{11}$  se réduit à zéro car nous avons :

$$a_{11} = 2ux^* - 2ux^*y^* - 2u(x^*)^2 = 2ux^*(1 - y^* - x^*) = 2ux^*z^* = 0,$$

ce qui conduit à la matrice réduite suivante :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 0 & (u-v)x^* \\ -vy^* & -2ux^*y^* \end{pmatrix},$$

et en conséquence, la trace étant négative et le déterminant positif dans le cas  $v < u$ , le point  $(x^*, y^*)$  est stable.



**Figure 2.42** Portrait de phase du modèle F-C-R avec  $v = 1$  et  $u = 2$ .

Le portrait de phase est présenté sur la figure 2.42. Les trajectoires tendent soit vers le point  $(x^*, y^*)$  ou bien vers l'un des points de la droite  $x = 0$ . Ce portrait de phase montre que selon la condition initiale la population va tendre asymptotiquement vers un équilibre  $(0, \bar{y}, \bar{z})$  ou vers l'équilibre  $(x^*, y^*, 0)$ . Dans le premier cas, la stratégie retaliator est efficace et la population à terme est partagée entre retaliators et colombes. Dans le second cas, la population se partage finalement entre faucons et colombes. Ce modèle montre donc que la stratégie retaliator peut dans certains cas éliminer la stratégie faucon.

### 2.4.4 Le jeu faucon-colombe-bourgeois

Nous allons cette fois prendre en compte une stratégie supplémentaire appelée bourgeois ( $B$ ). Nous allons étudier le jeu faucon-colombe-bourgeois ( $F - C - B$ ). L'individu qui adopte la stratégie  $B$  est faucon sauf s'il est agressé, auquel cas il se comporte en colombe. Ainsi, le bourgeois se comporte en faucon face à une colombe et en colombe face à un faucon. Nous utilisons dans cette section les mêmes notations que dans les précédentes avec le gain  $G$  et le coût  $C$ . En tenant compte de ces hypothèses, nous obtenons la matrice de jeu suivante :

$$\begin{array}{c} F \quad C \quad B \\ \Gamma = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G & G \\ 0 & \frac{G}{2} & 0 \\ 0 & G & \frac{G}{2} \end{pmatrix} \begin{array}{l} F \\ C \\ B \end{array} \end{array} \quad (2.17)$$

Dans la matrice précédente, on a fait l'hypothèse qu'un bourgeois adopte la stratégie colombe face à un autre bourgeois.

Pour simplifier les notations, on pose  $v = \frac{G}{2}$  et  $u = \frac{C}{2}$ . La matrice devient alors :

$$\Gamma = \begin{pmatrix} v - u & 2v & 2v \\ 0 & v & 0 \\ 0 & 2v & v \end{pmatrix}. \quad (2.18)$$

Les équations du réplicateur conduisent au système suivant :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \left( -v + (v - u)x + 2vy + 2vz + ux^2 \right), \\ \dot{y} &= y \left( -v + vy + ux^2 \right), \\ \dot{z} &= z \left( -v + 2vy + vz + ux^2 \right), \end{aligned} \quad (2.19)$$

dont les variables  $(x(t), y(t), z(t))$  sont les proportions respectives d'individus jouant les stratégies  $F$ ,  $C$  et  $B$ . Il est trivial de constater que les trois sommets sont des équilibres. Il existe deux points d'équilibre supplémentaires  $(x_1^*, y_1^*, z_1^*) = (\frac{v}{u}, 1 - \frac{v}{u}, 0)$  et  $(x_2^*, y_2^*, z_2^*) = (\frac{v}{u}, 0, 1 - \frac{v}{u})$ . Il s'agit respectivement de deux points d'équilibre polymorphes,  $F-C$  et  $F-B$ . Pour que ces équilibres appartiennent au triangle unité, il est nécessaire que la condition  $v < u$  soit vérifiée, ce que nous allons maintenant supposer. Il n'y a pas d'autres points d'équilibre à l'intérieur du triangle.

Pour déterminer la stabilité globale du point d'équilibre  $(x_2^*, y_2^*, z_2^*)$ , utilisons la fonction de Liapunov :

$$V(x, y, z) = x^{x_2^*} y^{y_2^*} z^{z_2^*} = x^{\frac{v}{u}} z^{1-\frac{v}{u}}.$$

Il est facile de démontrer que cette fonction présente un maximum (et non un minimum) au point d'équilibre  $(x_2^*, y_2^*, z_2^*)$  dans le triangle unité. Un calcul permet d'obtenir la dérivée de la fonction de Liapunov par rapport au temps :

$$\frac{dV}{dt} = V \left( \frac{v^2}{u} - 2vx + ux^2 + v \left( 1 - \frac{v}{u} \right) y \right),$$

que nous pouvons réécrire de la façon suivante :

$$\frac{dV}{dt} = V \left( \frac{1}{u} (ux - v)^2 + v \left( 1 - \frac{v}{u} \right) y \right),$$

qui est une quantité strictement positive dans le triangle unité en tenant compte du fait que  $v < u$ . En conséquence, puisque nous avons  $\frac{dV}{dt} > 0$  et que la fonction de Liapunov présente un maximum à l'équilibre, nous pouvons conclure que l'équilibre  $(x_2^*, y_2^*, z_2^*)$  est globalement stable dans le triangle unité.

La figure 2.43 présente le portrait de phase correspondant. Ce portrait de phase montre que la stratégie bourgeois est efficace et réussit toujours à éliminer la stratégie colombe. En effet, quelle que soit la condition initiale, asymptotiquement la population est partagée entre faucons et bourgeois.

La combinaison des quatre stratégies F, C, B, R montre que deux équilibres sont stables avec deux bassins d'attraction complémentaires, la stratégie R pure et une stratégie polymorphe F-B.

### 2.4.5 Les jeux à deux matrices

#### a) Étude générale du jeu à deux matrices

Les jeux à deux matrices s'appliquent dans des cas où les individus de deux populations rentrent en conflit et non pas les individus d'une même population. On suppose que les individus des deux populations peuvent adopter deux stratégies, disons  $E_1$  et  $E_2$  pour la première population et  $F_1$  et  $F_2$  pour la seconde. Soit  $x(t)$  (resp.  $y(t)$ ) la proportion des individus de la première population (resp. seconde population) jouant la stratégie  $E_1$  (resp.  $F_1$ ) à l'instant  $t$ .

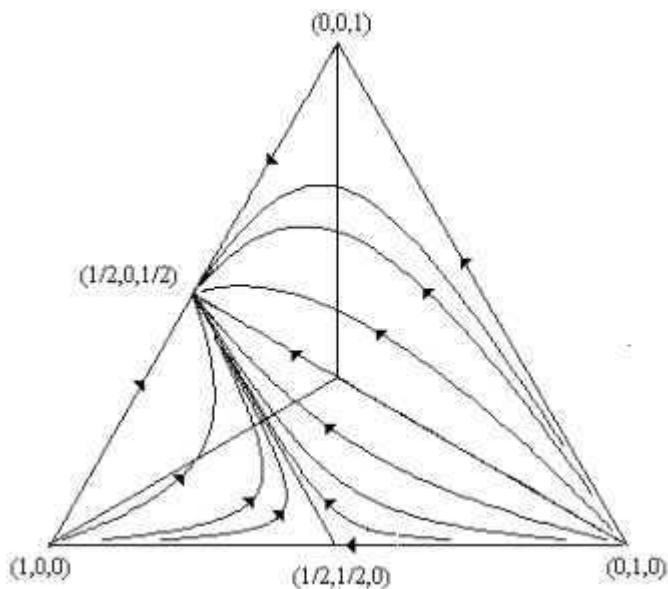


Figure 2.43 Portrait de phase du jeu F-C-B avec  $v = 1$  et  $u = 2$ .

Dans le cas d'un jeu à deux matrices, deux matrices de gain doivent être considérées, la matrice des gains  $\Gamma$  des individus de la première population jouant contre ceux de la seconde population et la matrice de gain  $\Pi$  des individus de la seconde population jouant contre ceux de la première population.

Le gain d'un individu de la première population jouant toujours la stratégie  $E_1$  (resp.  $E_2$ ) contre la seconde population est  $\Delta_1$  (resp.  $\Delta_2$ ) :

$$\Delta_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} y \\ 1-y \end{pmatrix}, \quad \Delta_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} y \\ 1-y \end{pmatrix}.$$

Le gain moyen d'un individu de la première population contre la seconde population est  $\Delta$  :

$$\Delta = \begin{pmatrix} x & 1-x \end{pmatrix} \Gamma \begin{pmatrix} y \\ 1-y \end{pmatrix}.$$

De la même manière, le gain d'un individu de la seconde population jouant toujours la stratégie  $F_1$  (resp.  $F_2$ ) contre la première population est  $\Sigma_1$  (resp.  $\Sigma_2$ ) :

$$\Sigma_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \end{pmatrix} \Pi \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}, \quad \Sigma_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \end{pmatrix} \Pi \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}.$$



Le gain moyen d'un individu de la seconde population contre la première population est  $\Sigma$  :

$$\Sigma = (y \quad 1-y) \Pi \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}.$$

Les équations du réplicateur se généralisent au cas du jeu à deux matrices à deux stratégies et sont données par les expressions suivantes :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(\Delta_1 - \Delta), \\ \dot{y} &= y(\Sigma_2 - \Sigma). \end{aligned} \quad (2.20)$$

Il s'agit d'un système de deux équations différentielles ordinaires. Une remarque importante va nous permettre de simplifier ce système. Nous laissons au lecteur le soin de démontrer que les équations du système (2.20) sont invariantes lorsque l'on additionne une constante à une colonne quelconque de l'une des deux matrices de gain  $\Gamma$  ou  $\Pi$ . De ce fait, il est toujours possible de considérer les matrices  $\Gamma$  ou  $\Pi$  sous une forme simplifiée, sans restriction de généralité à notre étude :

$$\begin{aligned} \Gamma &= \begin{pmatrix} 0 & g_{12} \\ g_{21} & 0 \end{pmatrix}, \\ \Pi &= \begin{pmatrix} 0 & p_{12} \\ p_{21} & 0 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Après un calcul simple que nous omettons, le système (2.20) se met alors sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1-x)(g_{12} - (g_{12}+g_{21})y), \\ \dot{y} &= y(1-y)(p_{12} - (p_{12}+p_{21})x). \end{aligned} \quad (2.21)$$

Le jeu se déroule dans le carré unité  $[0, 1] * [0, 1]$ . Il est évident que les quatre sommets sont équilibres,  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$ ,  $(1, 1)$ . Ces équilibres correspondent à des stratégies pures dans chacune des deux populations. Selon les valeurs des paramètres, il peut aussi y avoir un unique équilibre  $(x^*, y^*)$  à l'intérieur du carré unité :

$$(x^*, y^*) = \left( \frac{p_{12}}{p_{12}+p_{21}}, \frac{g_{12}}{g_{12}+g_{21}} \right).$$

La matrice Jacobienne s'écrit de la manière suivante :

$$A = \begin{pmatrix} (1-2x)(g_{12} - (g_{12}+g_{21})y) & -x(1-x)(g_{12}+g_{21}) \\ -y(1-y)(p_{12}+p_{21}) & (1-2y)(p_{12} - (p_{12}+p_{21})x) \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne l'origine, il vient :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} g_{12} & 0 \\ 0 & p_{12} \end{pmatrix},$$

qui est soit un nœud stable, un nœud instable ou un point selle. Un résultat identique est valable pour les autres sommets.

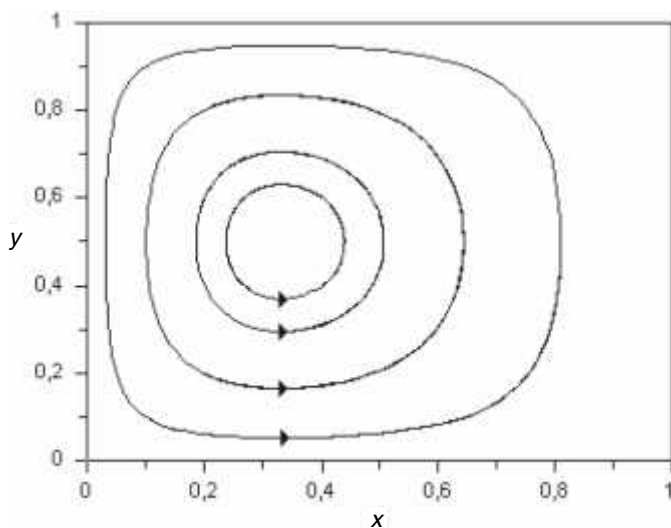
Pour l'équilibre  $(x^*, y^*)$ , il vient :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 0 & -(g_{12} + g_{21}) \frac{p_{12} p_{21}}{(p_{12} + p_{21})^2} \\ -(p_{12} + p_{21}) \frac{g_{12} g_{21}}{(g_{12} + g_{21})^2} & 0 \end{pmatrix},$$

dont la trace est nulle. De ce fait, cet équilibre peut soit être un centre si le déterminant est positif, soit un point selle si le déterminant est négatif. Dans le cas du centre, il existe une intégrale première  $H(x, y)$  qui possède un extremum à l'équilibre  $(x^*, y^*)$  :

$$H(x, y) = g_{12} \log y + g_{21} \log(1 - y) - p_{12} \log x - p_{21} \log(1 - x), \quad (2.22)$$

ce qui démontre que dans ce cas, les centres prévus par la linéarisation sont effectivement observés.



**Figure 2.44** Portrait de phase du jeu à deux matrices avec  $g_{12} = 1$ ,  $g_{21} = 1$ ,  $p_{12} = -1$  et  $p_{21} = -2$ .

C'est le cas pour le système dynamique suivant :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1-x)(1-2y), \\ \dot{y} &= y(1-y)(-1+3x). \end{aligned} \quad (2.23)$$

dont le portrait de phase est représenté sur la figure 2.44.

Dans le cas de deux stratégies, lorsqu'il existe un équilibre intérieur, la dynamique du jeu est donc réduite soit à des centres, soit à un point selle intérieur. Dans ce dernier cas les trajectoires tendent alors vers certains des sommets du carré unité.

**Exercice** Étude du système dynamique suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(1-x)(1-2y), \\ \dot{y} &= y(1-y)(1-3x).\end{aligned}\tag{2.24}$$

Vérifier que ce système correspond à un jeu à deux matrices avec  $g_{12} = 1$ ,  $g_{21} = 1$ ,  $p_{12} = 1$ ,  $p_{21} = 2$ . Rechercher les équilibres et déterminer leurs états de stabilité. Tracez les isoclines zéros. Dessinez le portrait de phase correspondant.

### b) Jeu de la bataille des sexes

Un exemple intéressant de jeu à deux matrices est le jeu de la bataille des sexes, qui oppose des stratégies de mâles et de femelles. Pour beaucoup d'espèces, élever les jeunes nécessite un investissement important en temps et en énergie. Pour la femelle, il importe de fidéliser un mâle qui va supporter les coûts de l'éducation des jeunes avec elle. Le mâle, quant à lui, peut rechercher l'accouplement sans supporter trop de coûts résultant d'un engagement prolongé et de l'éducation des jeunes.

Dans ce jeu, deux stratégies sont possibles pour les femelles. Nous appellerons la première « farouche ». Dans ce cas, la femelle accepte l'accouplement avec un mâle après un temps d'attente. Dans le cas de la stratégie alternative, que nous appellerons « rapide », la femelle accepte l'accouplement dès la rencontre du mâle, sans attente.

En ce qui concerne les mâles, deux stratégies sont également possibles. La stratégie « infidèle », dans ce cas le mâle recherchant une partenaire refuse la période d'attente. De plus, ce mâle est infidèle et ne restera pas avec la femelle après l'accouplement pour l'aider à l'éducation des jeunes. Pour la stratégie alternative, « fidèle », le mâle accepte d'une part un engagement prolongé et d'autre part de rester fidèle à la femelle et de partager les coûts de l'éducation des jeunes avec elle.

Nous allons maintenant définir des gains et des coûts.  $G$  est le gain résultant de l'accouplement,  $C$  est le coût correspondant à l'éducation des jeunes et  $T$  le coût résultant d'une perte de temps correspondant à un engagement prolongé avant l'accouplement.

Établissons maintenant les coefficients de la matrice de jeu  $\Gamma$  dans laquelle les gains des femelles sont pris en compte. Lorsqu'une femelle farouche rencontre un mâle infidèle, son gain global est :

$$g_{11} = 0.$$

En effet, le mâle refuse l'engagement prolongé.

Dans le cas d'une femelle farouche et d'un mâle fidèle :

$$g_{12} = G - \frac{C}{2} - T.$$

L'accouplement se produit après un engagement prolongé (coût  $T$ ) et les deux parents supportent le coût de l'éducation des jeunes (partage du coût  $C$ ).

Si une femelle rapide rencontre un mâle infidèle, il vient :

$$g_{21} = G - C.$$

L'accouplement est immédiat mais seule la femelle supporte les coûts de l'éducation des jeunes.

Lorsqu'une femelle rapide rencontre un mâle fidèle, on a :

$$g_{22} = G - \frac{C}{2}.$$

L'accouplement est rapide et les deux parents supportent le coût  $C$ .

En ce qui concerne la matrice des gains des mâles jouant contre les femelles,  $\Pi$ , nous obtenons les coefficients suivants :

$$p_{11} = 0.$$

Un mâle infidèle refuse l'engagement prolongé avec une femelle farouche.

$$p_{12} = G.$$

Un mâle infidèle s'accouple avec une femelle rapide et ne supporte aucun coût.

$$p_{21} = G - \frac{C}{2} - T.$$

Un mâle fidèle s'accouple avec une femelle farouche et supporte le coût de l'engagement prolongé et la moitié du coût de l'éducation des jeunes.

$$p_{22} = G - \frac{C}{2}.$$

Un mâle fidèle s'accouple avec une femelle rapide et ne supporte que sa part du coût  $C$ .

Il vient donc pour la matrice  $\Gamma$  :

$$\Gamma = \begin{pmatrix} 0 & G - \frac{C}{2} - T \\ G - C & G - \frac{C}{2} \end{pmatrix},$$

et pour la matrice  $\Pi$  :

$$\Pi = \begin{pmatrix} 0 & G \\ G - \frac{C}{2} - T & G - \frac{C}{2} \end{pmatrix}.$$

Comme nous l'avons dit précédemment, il est possible d'ajouter une colonne quelconque à ces matrices sans modifier les équations du système dynamique correspondant. Par conséquent, on peut retrancher  $G - \frac{C}{2}$  à la seconde colonne des deux matrices  $\Gamma$  et  $\Pi$ . Il vient alors :

$$\Gamma = \begin{pmatrix} 0 & -T \\ G - C & 0 \end{pmatrix} \text{ et } \Pi = \begin{pmatrix} 0 & \frac{C}{2} \\ G - \frac{C}{2} - T & 0 \end{pmatrix}.$$

En utilisant ces matrices, après un calcul simple, nous obtenons les équations sous la forme (2.21), qui s'écrivent dans ce cas :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1-x)(-T + (C+T-G)y), \\ \dot{y} &= y(1-y)\left(\frac{C}{2} - (G-T)x\right), \end{aligned} \quad (2.25)$$

où  $x(t)$  est la proportion de femelles farouches et  $y(t)$  la proportion de mâles infidèles.

En plus des quatre sommets du carré unité, il existe un équilibre  $(x^*, y^*)$  tel que :

$$y^* = \frac{C}{2(G-T)} \text{ et } x^* = \frac{T}{C-G+T}.$$

Afin que cet équilibre soit intérieur au carré unité, il faut que :

$$0 < x^* < 1 \text{ et } 0 < y^* < 1.$$

Ces conditions impliquent que :

$$0 < T < G < C < 2(G-T). \quad (2.26)$$

En ce qui concerne l'équilibre  $(x^*, y^*)$ , la matrice Jacobienne s'écrit :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{C}{2} \frac{(G-C-T)(G-\frac{C}{2}-T)}{(G-T)^2} \\ -T \frac{(G-T)(C-G)}{(G-C-T)^2} & 0 \end{pmatrix},$$

dont la trace est nulle et le déterminant égal à :

$$\det A(x^*, y^*) = \frac{CT}{2} \frac{(G-C)(G-\frac{C}{2}-T)}{(G-T)(G-C-T)},$$

La condition (2.26) implique que :

$$\det A(x^*, y^*) > 0,$$

et par conséquent la linéarisation prévoit des centres autour de l'équilibre  $(x^*, y^*)$ . Comme nous l'avons vu dans la section précédente, les centres sont conservés puisqu'il existe une intégrale première (2.22) présentant un extremum à l'équilibre. En conséquence, la dynamique prévoit des trajectoires cycliques autour de l'équilibre avec des variations périodiques des effectifs de femelles et de mâles utilisant les deux stratégies, un peu comme dans le modèle de Lotka-Volterra.

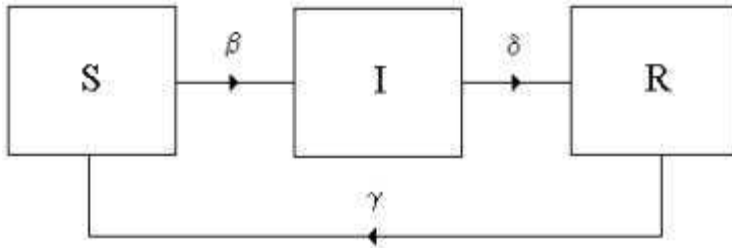
Pour plus d'informations sur la théorie des jeux, nous renvoyons aux ouvrages listés à la fin de ce livre.

## 2.5 AUTRES EXEMPLES DE MODÈLES BIOLOGIQUES

### 2.5.1 Modèle épidémiologique SIRS

Dans cette section, nous allons présenter un modèle qui a été développé pour décrire la dynamique d'une épidémie. La population est divisée en trois groupes, les individus sains ( $S$ ), les individus infectés ( $I$ ) et les individus immunisés ou remis ( $R$ ), respectivement de densité  $x(t)$ ,  $y(t)$  et  $z(t)$ . On fait l'hypothèse que l'épidémie est transmise par contact entre les individus sains et infectés. On admettra que la loi d'action de masse est valable, c'est-à-dire que le nombre moyen de nouveaux cas d'infectés par unité de temps est proportionnel au produit des densités d'individus infectés et sains. Ce produit est une mesure du nombre moyen de rencontres entre individus sains et infectés. On peut admettre pour une population assez grande et homogène que cette hypothèse reste valable. Le modèle *SIRS* s'écrit de la manière suivante :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\beta xy + \gamma z, \\ \dot{y} &= \beta xy - \delta y, \\ \dot{z} &= \delta y - \gamma z, \end{aligned} \tag{2.27}$$



**Figure 2.45** Schéma des transitions possibles entre les compartiments du modèle épidémiologique SIRS.

où  $\beta$  est le taux d'infection,  $\delta$  le taux de guérison (passage du compartiment des individus infectés au compartiment des individus immunisés) et  $\gamma$  le taux de perte d'immunité (retour dans le compartiment des individus sains et susceptibles de contracter à nouveau la maladie). La figure 2.45 présente un schéma du modèle (2.27) avec des flèches indiquant les passages possibles entre les différents compartiments épidémiologiques.

Le modèle *SIRS* classique ne prend pas en compte la mortalité ni la natalité et par conséquent, la densité totale de la population est constante. On peut vérifier que la somme des trois équations précédentes est nulle. Soit  $N$  la densité totale de la population :

$$\forall t, N = x(t) + y(t) + z(t) = \text{constante.}$$

En conséquence, il est possible d'éliminer une des variables, par exemple la variable  $z(t)$ , en la remplaçant par  $N - x(t) - y(t)$ . Ainsi, le modèle précédent peut se réduire à un système de deux équations :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\beta xy + \gamma(N - x - y), \\ \dot{y} &= \beta xy - \delta y. \end{aligned} \quad (2.28)$$

Il est évident que ce modèle admet deux points d'équilibre, le point  $(N, 0)$  qui correspond à une population totalement saine, et un point  $(x^*, y^*)$  avec une population en partie infectée, dont les coordonnées sont les suivantes :

$$x^* = \frac{\delta}{\beta} \text{ et } y^* = \frac{\gamma}{\beta} \frac{\beta N - \delta}{\delta + \gamma}.$$

Ce dernier point appartient au cadran positif si  $N > \frac{\delta}{\beta}$ .

Calculons maintenant la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} -\beta y - \gamma & -\beta x - \gamma \\ \beta y & \beta x - \delta \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne le point d'équilibre  $(N, 0)$ , il vient :

$$A(N, 0) = \begin{pmatrix} -\gamma & -\beta N - \gamma \\ 0 & \beta N - \delta \end{pmatrix}.$$

La première valeur propre  $\lambda_1 = -\gamma < 0$  et la seconde valeur propre est  $\lambda_2 = \beta N - \delta$ . Deux cas doivent donc être distingués :

- 1)  $N > \frac{\delta}{\beta}$ , alors  $\lambda_2 > 0$  et le point  $(N, 0)$  est point selle.
- 2)  $N < \frac{\delta}{\beta}$ , alors  $\lambda_2 < 0$  et le point  $(N, 0)$  est un nœud stable.

Pour l'équilibre  $(x^*, y^*)$ , il vient :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -\beta y^* - \gamma & -\beta x^* - \gamma \\ \beta y^* & \beta x^* - \delta \end{pmatrix}.$$

En tenant compte des équations définissant cet équilibre, nous obtenons :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -\beta y^* - \gamma & -\beta x^* - \gamma \\ \beta y^* & 0 \end{pmatrix}.$$

Par conséquent, nous avons le résultat suivant :

$$\begin{aligned} \text{tr} A(x^*, y^*) &= -\beta y^* - \gamma < 0, \\ \det A(x^*, y^*) &= \beta y^* (\beta x^* + \gamma) > 0, \end{aligned}$$

ce qui assure la stabilité de cet équilibre lorsqu'il appartient au cadran positif.

La figure 2.46 présente les isoclines zéros dans les deux cas possibles. Les deux portraits de phase correspondants sont présentés sur les figures 2.47 et 2.48. Dans le premier cas l'épidémie s'installe dans la population avec à terme des densités constantes d'individus sains et d'individus infectés correspondant à l'équilibre  $(x^*, y^*)$ . Dans le second cas l'épidémie ne peut se maintenir dans la population.

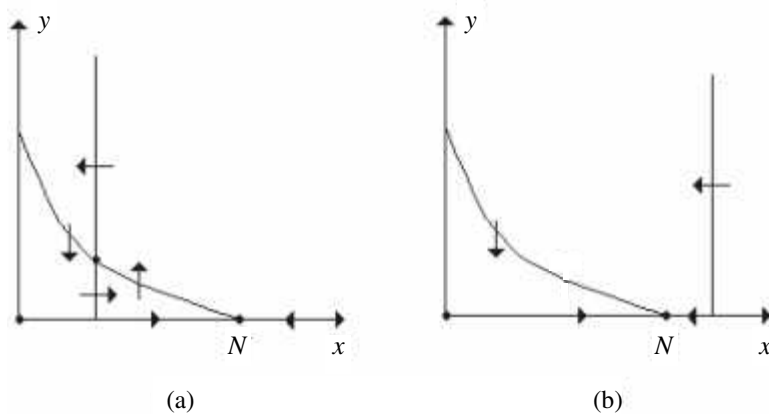
La condition pour que l'épidémie puisse s'implanter dans la population correspond à la condition d'instabilité du point d'équilibre  $(N, 0)$ , qui peut s'écrire sous la forme suivante :

$$R_0 = \frac{\beta N}{\delta} > 1.$$

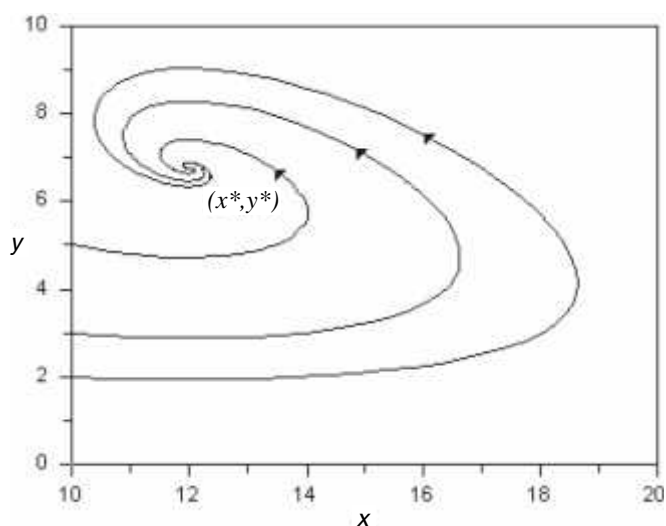
Ce paramètre est noté  $R_0$  et correspond en fait au nombre moyen d'individus infectés produits par un seul individu infecté dans une population initialement saine. Dans ce cas précis, on peut aussi obtenir ce nombre seuil  $R_0$  en imposant à la dérivée  $\dot{y}$  d'être positive et en remplaçant dans celle-ci  $x$  par  $N$  et  $y$  par 1.

Ce nombre  $R_0$  s'appelle le taux de reproduction de base. Il représente le nombre de cas secondaires engendrés par un unique individu infecté dans la population. De ce



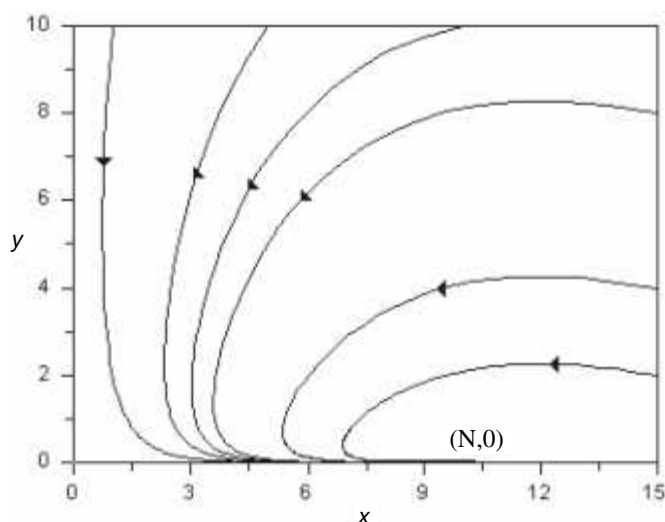


**Figure 2.46** Isoclines zéros du modèle épidémiologique *SIRS* (a)  $\beta N > \delta$ . (b)  $\beta N < \delta$ .



**Figure 2.47** Portrait de phase du modèle *SIRS* dans le cas où l'épidémie s'installe.  $\beta = 0.1$ ,  $N = 100$ ,  $\delta = 1.2$  et  $\gamma = 0.1$ .

fait, s'il est plus grand que 1, cela signifie qu'un individu infecté va générer plus d'un cas d'infection au cours de son existence et en conséquence l'épidémie va s'étendre dans la population. Au contraire, si  $R_0 < 1$ , le nombre de cas secondaires engendrés par un seul individu infecté est insuffisant pour le développement de l'épidémie.



**Figure 2.48** Portrait de phase du modèle *SIRS* dans le cas où l'épidémie disparaît. Mêmes valeurs des paramètres que dans la figure précédente sauf  $N = 10$ .

### 2.5.2 Modèle de FitzHugh-Nagumo

La dynamique des milieux excitable est un domaine de grand intérêt. Les premiers modèles ont concerné la communication entre cellules nerveuses. Le modèle de Hodgkin-Huxley permet de décrire les processus d'échanges ioniques au travers de la membrane cellulaire et sa propagation le long de l'axone. Plus récemment, des modèles assez semblables ont été développés pour rendre compte des processus de dépolarisation-repolarisation des cellules cardiaques, voir par exemple les modèles de Van Capelle et Durrer et de Beeler et Reuter. Nous allons présenter dans cette section un modèle simplifié de cellule excitable, le modèle de FitzHugh-Nagumo, qui présente les caractéristiques essentielles de ce type de modèle : pour une stimulation de faible amplitude, la cellule retourne à son équilibre de repos directement et sans variation importante de son potentiel transmembranaire, alors que pour une stimulation au-dessus d'un certain seuil, la cellule est excitée et retourne à son état de repos en délivrant un potentiel d'action d'amplitude élevée.

Dans le modèle de FitzHugh-Nagumo, deux variables d'état sont prises en compte, le potentiel transmembranaire  $v$  et une variable  $w$  appelée excitabilité de la cellule.

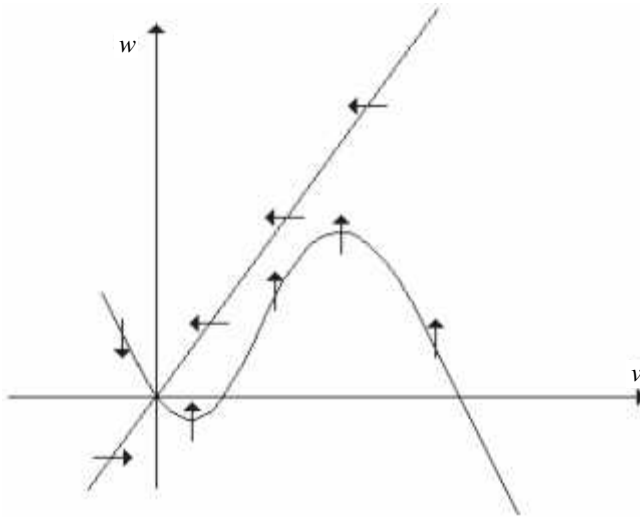


Figure 2.49 Isoclines zéros du modèle de FitzHugh-Nagumo.

Le modèle de FitzHugh-Nagumo est constitué par le système de deux équations différentielles ordinaires suivant :

$$\begin{aligned}\dot{v} &= f(v) - w, \\ \dot{w} &= bv - \gamma w,\end{aligned}$$

où  $f(v)$  est une fonction cubique de la forme suivante :

$$f(v) = v(a - v)(v - 1),$$

avec  $0 < a < 1$ ,  $b$  et  $\gamma$  étant des constantes positives. La fonction  $f(v)$  s'annule en zéro,  $a$  et 1.

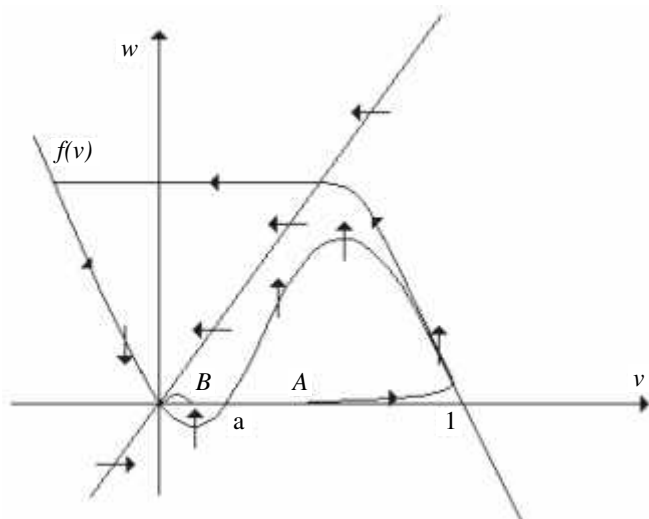
Les isoclines zéro sont les suivantes :

$$\begin{aligned}\dot{v} = 0 &\Rightarrow w = f(v), \\ \dot{w} = 0 &\Rightarrow w = \frac{b}{\gamma}v.\end{aligned}$$

La figure 2.49 présente le graphe des isoclines zéros du modèle de FitzHugh-Nagumo.

L'unique point d'équilibre est l'origine qui correspond à l'état de repos de la cellule excitable. La Jacobienne calculée à l'origine s'écrit de la manière suivante :

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} -a & -1 \\ b & -\gamma \end{pmatrix},$$

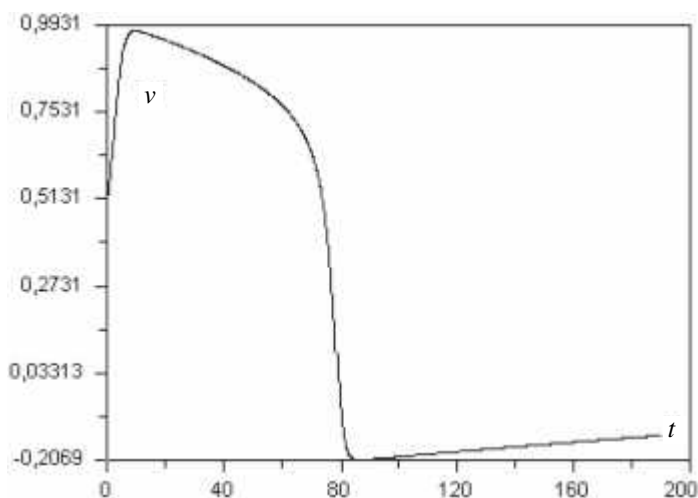


**Figure 2.50** Portrait de phase du modèle de FitzHugh-Nagumo. À partir d'une condition initiale  $B$ , la trajectoire retourne directement à l'équilibre. À partir d'une condition initiale  $A$ , la trajectoire fait une large excursion dans le portrait de phase.

dont la trace est négative et le déterminant positif, ce qui montre que cet équilibre est stable.

Si l'on procède à une petite perturbation par rapport à cet équilibre de repos, en choisissant une condition initiale comme le point  $B$  proche de l'origine (figure 2.50), alors la trajectoire retourne directement à l'équilibre de repos. Par contre, une perturbation à partir de l'origine en un point  $(x, 0)$  tel que  $x > a$ , c'est-à-dire en un point  $A$  se trouvant au delà de l'isocline  $f(v)$ , conduit à un retour à l'équilibre après une large excursion dans le portrait de phase (figure 2.50). Ce retour à l'équilibre s'accompagne d'une variation importante du potentiel transmembranaire de la cellule (figure 2.51). Le passage au-delà de l'isocline  $f(v)$  sur sa droite résultant d'une stimulation suffisante induit donc un processus d'excitation de la cellule qui délivre un potentiel d'action.

Ainsi, une stimulation insuffisante à partir de l'équilibre laisse la cellule au repos. Une stimulation au-delà d'un certain seuil conduit à une variation importante du potentiel transmembranaire avec retour à l'équilibre. De telles cellules peuvent être excitées par des cellules voisines. Il s'agit de cellules non pace-maker (*NPM*).



**Figure 2.51** Allure de la variation du potentiel transmembranaire après stimulation à partir de l'équilibre. Chronique  $v(t)$  obtenue par simulation numérique du modèle de FitzHugh-Nagumo,  $a = 0.25$ ,  $b = \gamma = 0.02$ .

Le modèle de FitzHugh-Nagumo peut être modifié en ajoutant un courant externe  $I$  :

$$\begin{aligned}\dot{v} &= f(v) - w + I, \\ \dot{w} &= bv - \gamma w.\end{aligned}$$

Selon les valeurs de  $I$  on peut obtenir un cycle limite stable pouvant correspondre, par exemple, à des cellules pace-maker ( $PM$ ) délivrant périodiquement un potentiel d'action, comme les cellules du nœud sinusal du cœur. Pour d'autres valeurs de  $I$  il est aussi possible d'obtenir la multi-stationnarité avec plusieurs équilibres stables.

Afin de décrire un modèle de tissu cardiaque, il est possible de connecter des cellules dans un réseau discret spatial de cellules connectées électriquement par des résistances de couplage.



## Chapitre 3

---

# Systèmes dynamiques discrets

### 3.1 ÉTUDE D'UNE ÉQUATION EN TEMPS DISCRET

#### 3.1.1 Présentation générale

Dans ce chapitre, nous considérons des grandeurs qui dépendent du temps et qui sont suivies à intervalles de temps réguliers  $\Delta t$ . On supposera pour le moment que  $\Delta t = 1$ , ce qui n'implique pas de perte de généralité tant que  $\Delta t$  reste constant, quitte à modifier l'unité de temps choisie. Si  $x_t$  désigne une grandeur à un instant  $t$ , on peut écrire une équation d'évolution en se fondant sur le bilan suivant :

$$x_{t+1} = x_t + \textit{Apports} - \textit{Pertes},$$

où *Apports* correspond à l'augmentation brute de la grandeur  $x$  par unité de temps et *Pertes* correspond à la diminution brute de la grandeur  $x$  par unité de temps, la différence entre *Apports* et *Pertes* donnant la variation nette de  $x$  par unité de temps.

Supposons que nous disposions de connaissances nous permettant de relier les apports et les pertes à la quantité  $x$ , l'équation précédente devient :

$$x_{t+1} = f(x_t).$$

Dans ce chapitre, nous étudierons des systèmes dynamiques de ce type lorsque la fonction  $f$  est dérivable et de dérivée continue. Les systèmes à temps discret ne font donc pas intervenir d'équations différentielles. Malgré l'apparente simplicité qui en découle, ils peuvent avoir des comportements très compliqués comme nous le verrons dans la suite.

Il existe des relations étroites entre les systèmes discrets et les systèmes continus que nous avons vus dans les chapitres précédents. Par exemple, on peut discrétiser les systèmes continus. C'est ce qui est fait notamment lorsqu'on veut les simuler sur les ordinateurs, puisque ceux-ci ne peuvent pas manipuler de quantités continues. Il y a de très nombreuses manières de discrétiser une équation différentielle et nous donnons ici un exemple.

### 3.1.2 Relations entre systèmes discrets et systèmes continus

#### a) Approximation d'Euler

Une manière simple d'obtenir une équation en temps discret consiste à réaliser une approximation d'Euler d'une équation en temps continu.

Soit  $x(t)$  une variable réelle dépendant du temps  $t$ . Une équation différentielle du premier ordre autonome s'écrit sous la forme générale suivante :

$$\frac{dx}{dt} = f(x),$$

où la fonction  $f$  dépend de la variable  $x$ .

Soit  $x(t)$  la solution à l'instant  $t$  et  $x(t + \Delta t)$  la solution à l'instant  $t + \Delta t$ . La dérivée  $\frac{dx}{dt}$  peut être approximée par la relation suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}.$$

Cette approximation d'Euler est d'autant plus valable que l'intervalle de temps  $\Delta t$  est petit. Des deux équations précédentes on obtient une équation en temps discret :

$$x(t + \Delta t) = x(t) + f(x)\Delta t.$$

L'équation précédente permet à partir d'une condition initiale  $x_0$  de calculer la solution à des intervalles de temps consécutifs,  $\Delta t$ ,  $2\Delta t$ ,  $3\Delta t$ , ...,  $n\Delta t$ , et ainsi de suite. En choisissant comme unité de temps  $\Delta t = 1$ , il est possible de réécrire cette équation en temps discret de la manière suivante :

$$x(t + 1) = g(x(t)),$$

où la fonction  $g(x(t)) = x(t) + f(x(t))$ .

#### b) Application de Poincaré

Une autre relation entre les systèmes continus et les systèmes discrets est donnée par ce qu'on nomme l'application retour de Poincaré, dont nous donnons ici un bref



aperçu. Supposons qu'un système différentiel exhibe un cycle limite et pour simplifier la description, supposons que ce cycle limite soit le cercle unité (centré en l'origine et de rayon 1). Nous pouvons définir ce qu'on nomme une section transverse, c'est-à-dire une courbe (segment par exemple) transverse aux vecteurs définis par le système différentiel et coupant le cycle limite. Dans notre exemple, prenons comme section transverse la demi-droite horizontale partant de 0. Sur cette section transverse, prenons le point  $m$  d'abscisse 1. Sa trajectoire est le cercle de rayon 1, autrement dit après un moment, le point  $m$  va revenir en  $m$ . Si l'on prend un point  $m'$  proche  $m$ , sa trajectoire est proche du cercle unité, donc il y aura un moment où sa trajectoire va revenir couper transversalement la section transverse. Notons  $P(m')$  ce point. Le théorème des fonctions implicites nous assure de son existence si  $m'$  est assez proche de  $m$ . L'application qui à tout point  $m'$  de la section transverse assez proche de  $m$  associe  $P(m')$  est appelée application de premier retour de Poincaré (ou tout simplement application de Poincaré). Elle définit un système discret sur la section transverse, que l'on nomme généralement section de Poincaré. Notons que  $P(m) = m$ . L'étude du comportement de  $P$  nous renseigne sur le comportement du système différentiel au voisinage du cycle limite, notamment lorsqu'on s'intéresse à la stabilité.

### 3.1.3 Exemple d'un modèle en temps discret

Soit une population d'insectes dont le nombre d'adultes femelles à la génération  $n$  est notée  $a_n$ . Les adultes femelles se reproduisent uniquement la première année et meurent ensuite. Nous voulons calculer le nombre d'adultes femelles à la génération suivante, sachant que  $f$  est le nombre moyen d'oeufs pondus par une adulte femelle à chaque génération,  $m$  est la proportion des oeufs qui ne survivent pas jusqu'à l'âge adulte, et  $r$  est le sexe ratio. On a :

$$a_{n+1} = rf(1 - m)a_n.$$

Trois cas peuvent donc être distingués :

- 1) Si  $rf(1 - m) < 1$ , la population va s'éteindre car une femelle engendre moins d'un descendant au cours de son existence.
- 2) Si  $rf(1 - m) = 1$ , la population est stable car une femelle engendre un descendant exactement.
- 3) Si  $rf(1 - m) > 1$ , la population va croître car une femelle engendre plus d'un descendant au cours de son existence.

### 3.1.4 Point fixe

Soit une équation en temps discret de la forme générale suivante :

$$x_{n+1} = f(x_n).$$

**Définition 3.1** *Point fixe :*

Un point fixe de l'équation en temps discret, noté  $x^*$ , vérifie l'équation suivante :

$$x_{n+1} = x_n.$$

De cette définition on voit que dès que la variable prend pour valeur un point fixe elle prend cette même valeur à chaque itération suivante. La notion de point fixe est donc en ce sens équivalente à la notion de point d'équilibre en temps continu.

En combinant les deux équations précédentes, on voit qu'on trouve les points fixes en résolvant l'équation suivante :

$$x^* = f(x^*).$$

Il est usuel de considérer la dynamique d'une équation en temps discret dans le plan  $(x_n, x_{n+1})$ . Dans ce plan, un point fixe se trouve à l'intersection de la courbe  $f(x_n)$  et de la bissectrice principale  $x_{n+1} = x_n$ .

**Exemple :**

Soit l'équation logistique en temps discret :

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n).$$

Les points fixes sont solutions de l'équation :

$$x^* = rx^*(1 - x^*).$$

Cette équation admet donc deux points fixes, l'origine  $x^* = 0$  ainsi que le point  $x^* = 1 - \frac{1}{r}$ , qui est positif si  $r > 1$ .

### 3.1.5 Stabilité locale d'un point fixe

Soit l'équation en temps discret :

$$x_{n+1} = f(x_n),$$

admettant un point fixe  $x^*$  vérifiant :

$$x^* = f(x^*).$$

Nous définissons une variable locale  $u_n = x_n - x^*$ . Nous procédons à la linéarisation de l'équation au voisinage du point fixe de manière similaire au cas d'une équation

différentielle ordinaire, c'est-à-dire en réalisant le développement limité de la fonction  $f$  au voisinage du point fixe  $x^*$ . Le modèle linéaire local s'écrit :

$$u_{n+1} = \lambda u_n,$$

avec  $\lambda = \frac{df}{dx_n}(x^*)$ . Ce modèle linéaire n'est valable qu'au voisinage du point fixe, qui est l'origine pour le système linéarisé.

La stabilité locale du point fixe dépend de la valeur de la constante  $\lambda$ . En effet, la solution du système linéarisé s'écrit :

$$u_n = \lambda^n u_0,$$

où  $u_0$  est la condition initiale.

Plusieurs cas peuvent se présenter :

1)  $\lambda < -1$

Dans ce cas la solution s'écrit :  $u_n = (-1)^n |\lambda|^n u_0$ . La solution du système linéarisé prend alternativement des valeurs positives et négatives et son module augmente avec  $n$  (figure 3.1). Dans ce cas, la solution s'éloigne du point fixe qui est donc instable.

2)  $\lambda = -1$

Il s'agit d'un cas particulier et la solution s'écrit :  $u_n = (-1)^n u_0$ . La solution du système linéarisé prend alternativement des valeurs positives  $u_0$  et négatives  $-u_0$ .

3)  $-1 < \lambda < 0$

Dans ce cas la solution s'écrit :  $u_n = (-1)^n |\lambda|^n u_0$ . La solution du système linéarisé prend alternativement des valeurs positives et négatives et son module diminue avec  $n$  (figure 3.2). Dans ce cas, la solution s'approche et tend vers le point fixe lorsque  $n \rightarrow \infty$ , et ce point fixe est donc localement asymptotiquement stable.

4)  $\lambda = 0$

Il s'agit d'un cas particulier. Dès la première itération on va au point fixe 0.

5)  $0 < \lambda < 1$

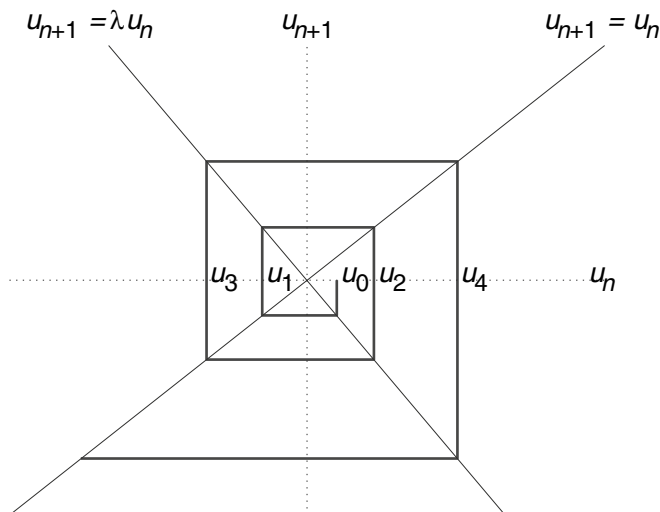
Dans ce cas la solution s'écrit :  $u_n = \lambda^n u_0$ . La solution du système linéarisé est du signe de la condition initiale et son module diminue avec  $n$  (figure 3.3). Dans ce cas, la solution s'approche du point fixe qui est localement asymptotiquement stable.

6)  $\lambda = 1$

Ici, la solution est  $u_n = u_0$ . L'équation linéarisée est confondue avec la première bissectrice. Toute condition initiale est point fixe de l'équation.

7)  $\lambda > 1$

Dans ce cas la solution s'écrit  $u_n = \lambda^n u_0$  et s'éloigne du point fixe qui est instable (figure 3.4).



**Figure 3.1** Construction graphique des solutions de l'équation  $u_{n+1} = \lambda u_n$  en utilisant le plan  $(u_n, u_{n+1})$ . À partir de la condition initiale  $u_0$ , la valeur de  $u_1$  est obtenue sur l'axe des ordonnées grâce à la droite  $u_{n+1} = \lambda u_n$ , puis reportée sur l'axe des abscisses grâce à la droite  $u_{n+1} = u_n$ . À partir de  $u_1$  on peut alors de la même manière déterminer  $u_2$  et ainsi de suite. Cas  $\lambda < -1$  : les solutions  $u_n$  s'éloignent du point fixe 0 qui est donc instable.

En résumé, il y a stabilité asymptotique de l'origine lorsque  $-1 < \lambda < 1$ , c'est-à-dire lorsque :

$$-1 < \frac{df}{dx_n}(x^*) < 1, \text{ ou encore } \left| \frac{df}{dx_n}(x^*) \right| < 1.$$

### Exemple :

Soit l'équation en temps discret suivante :

$$x_{n+1} = \frac{x_n}{2} + \frac{1}{x_n} = f(x_n). \quad (3.1)$$

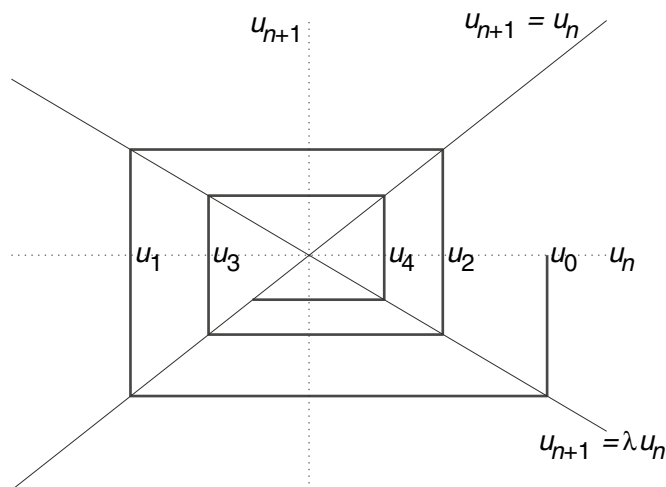
Les points fixes sont solutions de l'équation :

$$x^* = \frac{x^*}{2} + \frac{1}{x^*},$$

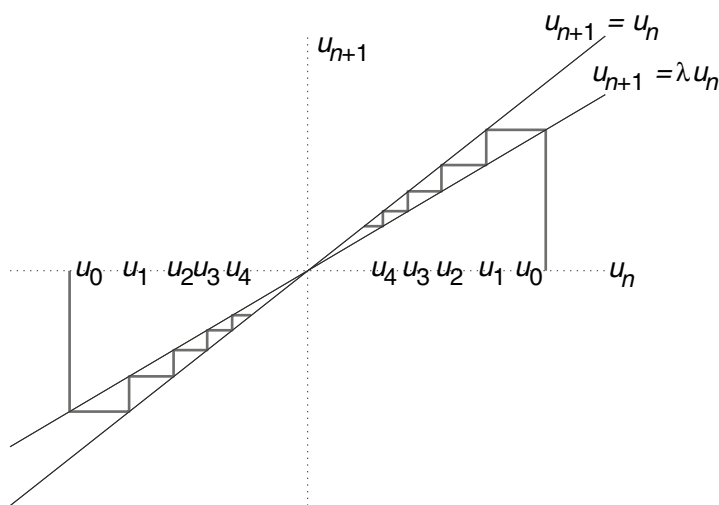
qui peut s'écrire sous la forme :

$$(x^*)^2 = 2.$$

Cette équation admet deux points fixes,  $x_1^* = -\sqrt{2}$  ainsi que  $x_2^* = \sqrt{2}$ .



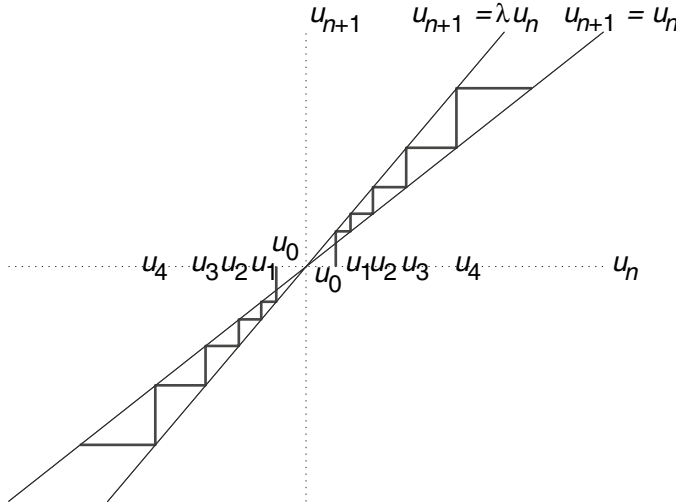
**Figure 3.2** Construction graphique des solutions de l'équation  $u_{n+1} = \lambda u_n$  en utilisant le plan  $(u_n, u_{n+1})$ . Cas  $-1 < \lambda < 0$  : les solutions  $u_n$  s'approchent du point fixe 0 qui est donc stable.



**Figure 3.3** Construction graphique des solutions de l'équation  $u_{n+1} = \lambda u_n$  en utilisant le plan  $(u_n, u_{n+1})$ . Cas  $0 < \lambda < 1$  : les solutions  $u_n$  s'approchent du point fixe 0 qui est donc stable.

La stabilité locale de ces points fixes dépend de :

$$\frac{df}{dx_n} = \frac{1}{2} - \frac{1}{x^2},$$



**Figure 3.4** Construction graphique des solutions de l'équation  $u_{n+1} = \lambda u_n$  en utilisant le plan  $(u_n, u_{n+1})$ . Cas  $\lambda > 1$  : les solutions  $u_n$  s'éloignent du point fixe 0 qui est donc instable.

qui s'annule pour les deux points fixes :

$$\frac{df}{dx_n}(x_1^*) = \frac{df}{dx_n}(x_2^*) = 0.$$

Par conséquent, nous pouvons conclure à la stabilité locale des deux points fixes. La figure 3.5 montre la solution de cette équation avec deux conditions initiales différentes et convergentes vers chacun des points fixes.

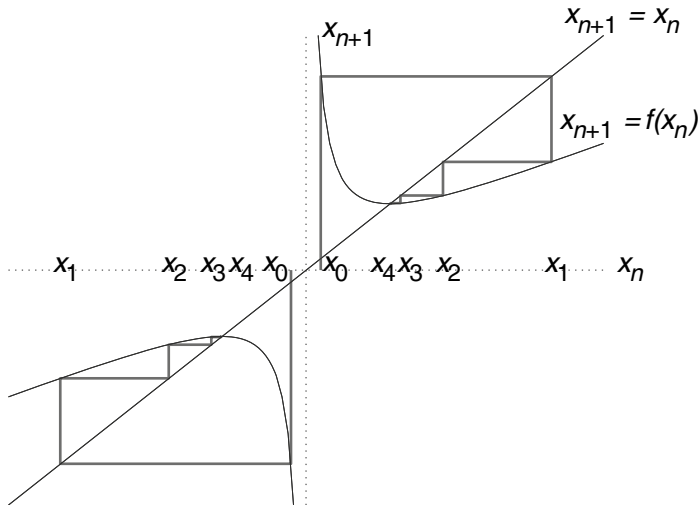
## 3.2 ÉTUDE D'UN SYSTÈME DE DEUX ÉQUATIONS EN TEMPS DISCRET

### 3.2.1 Point fixe et linéarisation

Un système de deux équations en temps discret se définit par les équations générales suivantes :

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= f(x_n, y_n), \\ y_{n+1} &= g(x_n, y_n), \end{aligned}$$

où les variables  $x_n$  et  $y_n$  peuvent être calculées à des intervalles de temps discrets : 0, 1, 2, ...,  $n$ , etc., et  $f$  et  $g$  sont des fonctions des variables  $x_n$  et  $y_n$ .



**Figure 3.5** Construction graphique des solutions de l'équation (3.1) en utilisant le plan  $(x_n, x_{n+1})$ , pour deux conditions initiales différentes.

**Définition 3.2 Point fixe** *Un point fixe du système de deux équations en temps discret, noté  $(x^*, y^*)$ , vérifie les équations suivantes :*

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= x_n, \\y_{n+1} &= y_n.\end{aligned}$$

On trouve donc les points fixes du système en résolvant les équations suivantes :

$$\begin{aligned}x^* &= f(x^*, y^*), \\y^* &= g(x^*, y^*).\end{aligned}$$

Soit un point fixe  $(x^*, y^*)$  du système précédent. La linéarisation du système au voisinage de ce point fixe conduit au système linéaire suivant :

$$\begin{aligned}u_{n+1} &= \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) u_n + \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) v_n, \\v_{n+1} &= \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) u_n + \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) v_n,\end{aligned}$$

où  $(u_n, v_n)$  sont les coordonnées locales au voisinage du point d'équilibre,  $u_n = x_n - x^*$  et  $v_n = y_n - y^*$ .

Le système s'écrit encore :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix},$$

avec :

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

qui est la matrice Jacobienne calculée au point fixe. Le système précédent est un système linéaire en dimension 2 en temps discret.

### 3.2.2 Solutions d'un système linéaire en dimension 2

Soit un système linéaire de deux équations en temps discret :

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}. \quad (3.2)$$

Soit  $A = [a_{ij}]$  la matrice des coefficients constants du système linéaire, par exemple une matrice Jacobienne au voisinage d'un point fixe. Nous allons rechercher la solution de ce système pour une condition initiale donnée  $(x_0, y_0)$ .

Les solutions dépendent des valeurs propres de la matrice  $A$ , qui sont solutions de l'équation caractéristique :

$$\lambda^2 - \text{tr} A \lambda + \det A = 0.$$

La méthode que nous allons utiliser est similaire à celle utilisée pour les équations en temps continu et comporte plusieurs étapes :

1) Effectuer un changement de base afin de mettre la matrice sous sa forme de Jordan.

2) Résoudre le système dans la nouvelle base.

3) Revenir dans la base de départ.

Dans l'annexe d'algèbre linéaire nous voyons qu'il existe plusieurs formes de Jordan selon le signe du discriminant de l'équation caractéristique. Nous allons donc distinguer ces différents cas.

#### a) Cas de deux valeurs propres réelles distinctes

Dans la base de départ, le système s'écrit sous la forme précédente. Dans le cas de cette section, la matrice  $A$  admet deux valeurs propres réelles  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$ . Rappelons les



formules qui permettent d'effectuer le changement de la base de départ  $(x, y)$  vers la base de Jordan  $(u, v)$  :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix},$$

où  $P$  est la matrice utilisée pour mettre la matrice  $A$  sous sa forme de Jordan.

Rappelons que dans ce cas la matrice de passage  $P$  comporte sur sa première colonne le vecteur propre  $m_1$  associé à la première valeur propre  $\lambda_1$  et sur sa seconde colonne le vecteur propre  $m_2$  associé à la seconde valeur propre  $\lambda_2$  :

$$P = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix},$$

et qu'on a :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

Dans la nouvelle base, le système s'écrit sous la forme simple suivante :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix},$$

où les deux équations sont découplées :

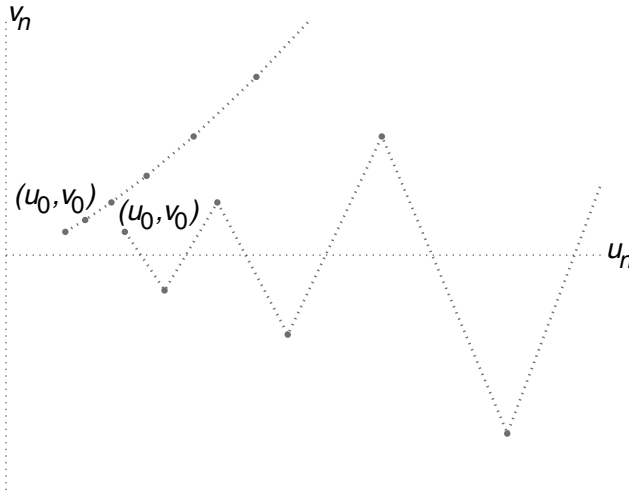
$$\begin{aligned} u_{n+1} &= \lambda_1 u_n, \\ v_{n+1} &= \lambda_2 v_n. \end{aligned}$$

La solution évidente de ce système est :

$$\begin{aligned} u_n &= (\lambda_1)^n u_0, \\ v_n &= (\lambda_2)^n v_0. \end{aligned}$$

Trois cas peuvent donc être distingués :

-  $|\lambda_1| > 1$  et  $|\lambda_2| > 1$ . Les deux valeurs propres sont de module supérieur à 1, il s'agit d'un nœud instable (« *unstable node* » en anglais) ou encore source (« *source* »). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 3.6. Lorsque  $n \rightarrow \infty$ , les



**Figure 3.6** Solutions du système linéaire (3.2) dans le cas où les deux valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  de la matrice  $A$  sont réelles et de module supérieur à 1. Les deux exemples représentés correspondent à  $\lambda_1 > 1, \lambda_2 > 1$  et à  $\lambda_1 > 1, \lambda_2 < -1$ .

solutions  $u_n$  et  $v_n$  tendent vers  $\pm\infty$ . Toutes les trajectoires s'éloignent du point fixe  $(0, 0)$  qui est par conséquent instable.

-  $|\lambda_1| < 1$  et  $|\lambda_2| < 1$ . Les deux valeurs propres sont de module inférieur à 1, il s'agit d'un nœud stable (« *stable node* » en anglais) ou encore un puits (« *sink* »). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 3.7. Lorsque  $n \rightarrow \infty$ , les solutions  $u_n$  et  $v_n$  tendent vers 0. Toutes les trajectoires tendent vers le point fixe  $(0, 0)$  qui est donc stable.

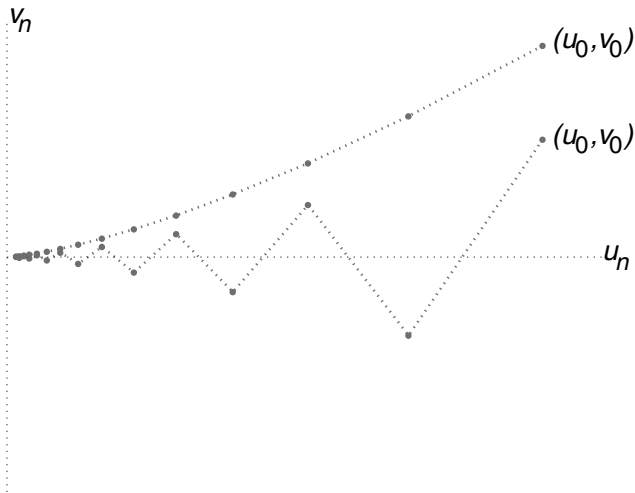
-  $|\lambda_1| < 1$  et  $|\lambda_2| > 1$  ou inversement, il s'agit d'un point selle ou point col (« *saddle point* » en anglais). L'allure générale des trajectoires est représentée sur la figure 3.8. Lorsque  $n \rightarrow \infty$ , une des solutions tend vers  $\pm\infty$  et l'autre tend vers 0. Le point fixe  $(0, 0)$  est instable.

La solution du système dans la base de départ s'obtient par retour dans la base d'origine :

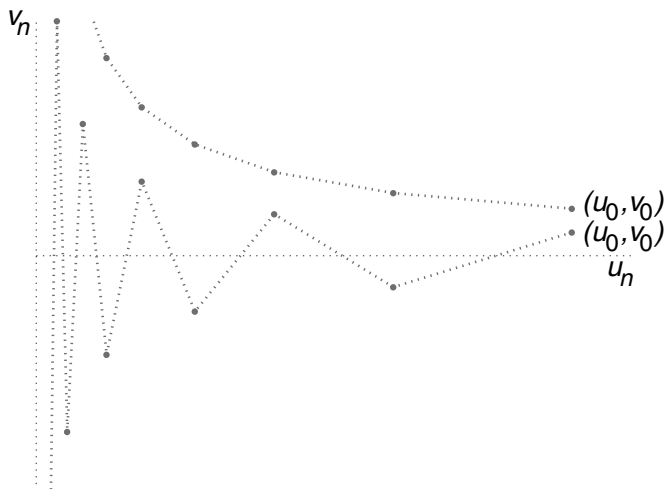
$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (\lambda_1)^n u_0 \\ (\lambda_2)^n v_0 \end{pmatrix},$$

avec :

$$\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}.$$



**Figure 3.7** Solutions du système linéaire (3.2) dans le cas où les deux valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  de la matrice  $A$  sont réelles et de module inférieur à 1. Les deux exemples représentés correspondent à  $0 < \lambda_1 < 1$ ,  $0 < \lambda_2 < 1$  et à  $0 < \lambda_1 < 1$ ,  $-1 < \lambda_2 < 0$ .



**Figure 3.8** Solutions du système linéaire (3.2) dans le cas où les deux valeurs propres  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  de la matrice  $A$  sont réelles et de module supérieur à 1 pour l'une et inférieur à 1 pour l'autre. Les deux exemples représentés correspondent à  $0 < \lambda_1 < 1$ ,  $\lambda_2 > 1$  et à  $0 < \lambda_1 < 1$ ,  $\lambda_2 < -1$ .

*b) Cas d'une valeur propre réelle double*

Avec le changement de base approprié, la matrice peut être mise sous forme de Jordan. Dans cette nouvelle base, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix}.$$

Dans ce cas, rappelons que la matrice de passage  $P$  comporte sur sa première colonne le vecteur propre  $m_0$  associé à la valeur propre double  $\lambda_0$  et sur sa seconde colonne un vecteur  $m$  linéairement indépendant :

$$P = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix}.$$

La solution de ce système s'écrit dans cette base :

$$\begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = J^n \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}^n \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}.$$

En utilisant le résultat établi dans l'annexe d'algèbre linéaire, nous avons :

$$J^n = \begin{pmatrix} (\lambda_0)^n & n(\lambda_0)^{n-1} \\ 0 & (\lambda_0)^n \end{pmatrix}.$$

Deux cas peuvent donc être distingués :

- $|\lambda_0| < 1$ . La valeur propre est de module inférieur à 1, le point fixe est un nœud stable.
- $|\lambda_0| > 1$ . La valeur propre est de module supérieur à 1, le point fixe un nœud instable.

La solution du système initial s'obtient en revenant dans la base de départ :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_0(\lambda_0)^n + nv_0(\lambda_0)^{n-1} \\ v_0(\lambda_0)^n \end{pmatrix},$$

et toujours avec :

$$\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}.$$

*c) Cas de deux valeurs propres complexes conjuguées*

Avec le changement de base approprié, la matrice  $A$  peut être mise sous forme de Jordan. Dans cette nouvelle base, le système s'écrit :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix}.$$

Rappelons que dans ce cas la matrice  $A$  admet deux valeurs propres complexes et conjuguées  $\lambda_1 = \alpha + i\beta$  et  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ , et que la matrice de passage comporte sur sa première colonne le vecteur  $b$  associé à la partie imaginaire et sur sa seconde colonne le vecteur  $a$  correspondant à la partie réelle des vecteurs propres conjugués  $m_{1,2} = a \pm ib$  :

$$P = \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix}.$$

En posant  $\alpha = \rho \cos \omega$  et  $\beta = \rho \sin \omega$ , le système d'équations peut être réécrit sous la forme suivante :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \rho \begin{pmatrix} \cos \omega & -\sin \omega \\ \sin \omega & \cos \omega \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix},$$

où  $\rho$  est le module des valeurs propres et  $\omega$  leur argument.

En utilisant le résultat établi dans l'annexe d'algèbre linéaire, nous avons :

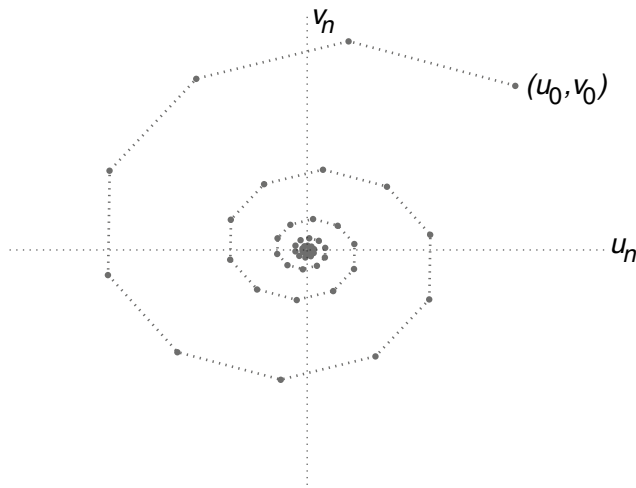
$$\begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = J^n \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \rho^n \begin{pmatrix} \cos n\omega & -\sin n\omega \\ \sin n\omega & \cos n\omega \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}.$$

La solution dans la base de Jordan se décompose donc en deux parties. A chaque itération, les solutions précédentes sont multipliées par le module  $\rho$  et on effectue une rotation d'un angle  $\omega$ . Après  $n$  itérations à partir de la condition initiale, trois cas peuvent se présenter :

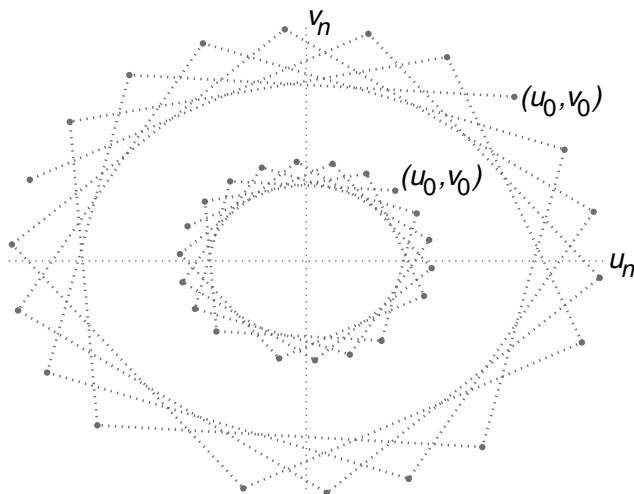
- $\rho < 1$ . Les valeurs propres sont de module inférieur à 1, il s'agit d'un foyer stable. La solution tourne autour du point fixe en s'en approchant (figure 3.9).
- $\rho = 1$ . Les valeurs propres sont de module égal à 1, il s'agit d'un centre. La solution tourne autour du point fixe à distance constante de celui-ci (figure 3.10).
- $\rho > 1$ . Les valeurs propres sont de module supérieur à 1, il s'agit d'un foyer instable. La solution tourne autour du point fixe mais en s'en éloignant (figure 3.11).

Pour trouver la solution du système linéaire dans la base de départ, on écrit :

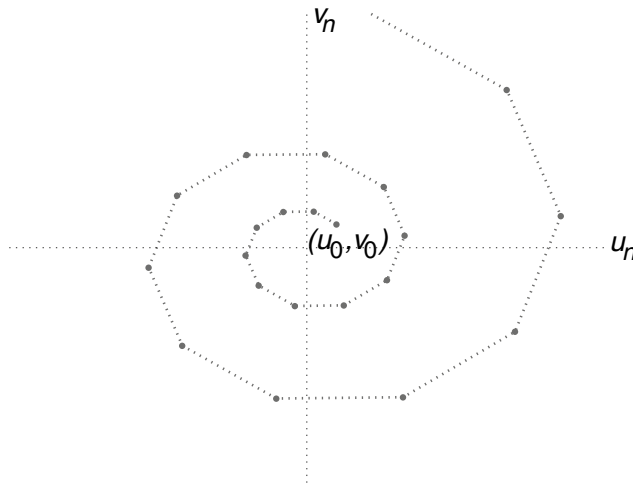
$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \rho^n \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos n\omega & -\sin n\omega \\ \sin n\omega & \cos n\omega \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}.$$



**Figure 3.9** Solutions du système linéaire (3.2) dans le cas où les deux valeurs propres de la matrice  $A$  sont complexes et de module inférieur à 1.



**Figure 3.10** Solutions du système linéaire (3.2) dans le cas où les deux valeurs propres de la matrice  $A$  sont complexes et de module égal à 1, pour deux conditions initiales différentes.



**Figure 3.11** Solutions du système linéaire (3.2) dans le cas où les deux valeurs propres de la matrice  $A$  sont complexes et de module supérieur à 1.

**Exercice** Résolution des systèmes linéaires suivants :

- 1)  $\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 2 \\ 3 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix},$
- 2)  $\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 4 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix},$
- 3)  $\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 9 & 4 \\ -9 & -3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix},$

avec la condition initiale  $u_0$  et  $v_0$ .

⇒ **Solution** 1) L'équation caractéristique s'écrit :

$$\lambda^2 - 3\lambda - 4 = 0,$$

et admet deux valeurs propres réelles,  $\lambda_1 = -1$  et  $\lambda_2 = 4$ .

Il vient donc :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix}.$$

La solution évidente de ce système est :

$$\begin{aligned} u_n &= (-1)^n u_0, \\ v_n &= 4^n v_0. \end{aligned}$$

La solution du système dans la base de départ s'obtient par retour dans la base d'origine :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ -3 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (-1)^n u_0 \\ 4^n v_0 \end{pmatrix}.$$

2) L'équation caractéristique s'écrit :

$$\lambda^2 - 4\lambda + 8 = 0,$$

et admet deux valeurs propres complexes conjuguées,  $\lambda_1 = 2+2i$  et  $\lambda_2 = 2-2i$ .  
Le module de ces valeurs propres est  $\rho = 2\sqrt{2}$  et leur argument  $\omega = \frac{\pi}{4}$ .

Il vient donc :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -2 \\ 2 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix}.$$

La solution du système dans la base de départ s'obtient par retour dans la base d'origine :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = 2^{\frac{3n}{2}} \begin{pmatrix} 2 & -2 \\ 2 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos n\frac{\pi}{4} & -\sin n\frac{\pi}{4} \\ \sin n\frac{\pi}{4} & \cos n\frac{\pi}{4} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}.$$

3) L'équation caractéristique s'écrit :

$$\lambda^2 - 6\lambda + 9 = 0,$$

et admet une valeur propre double réelle,  $\lambda_0 = 3$ .

Il vient donc :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & 1 \\ 0 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix}.$$

La solution du système dans la base de départ s'obtient par retour dans la base d'origine :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ -3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3^n & n3^{n-1} \\ 0 & 3^n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}.$$



### 3.2.3 Stabilité locale d'un point fixe

Soit le système de deux équations en temps discret :

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= f(x_n, y_n), \\y_{n+1} &= g(x_n, y_n),\end{aligned}$$

admettant un point fixe  $(x^*, y^*)$ . Le système linéarisé au voisinage du point fixe s'écrit :

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u_n \\ v_n \end{pmatrix},$$

où  $(u_n, v_n)$  sont les coordonnées locales au voisinage du point fixe,  $u_n = x_n - x^*$  et  $v_n = y_n - y^*$ , et :

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

est la matrice Jacobienne calculée au point fixe.

Le système précédent est un système linéaire en dimension 2 en temps discret. Les valeurs propres de la Jacobienne sont solutions de l'équation caractéristique :

$$\lambda^2 - \text{tr} A \lambda + \det A = 0.$$

D'après les résultats établis dans la section précédente, la stabilité asymptotique du point fixe dépend du module de ces valeurs propres  $\lambda_i$  :

$$(x^*, y^*) \text{ est localement asymptotiquement stable } \iff |\lambda_i| < 1 \text{ pour } i = 1, 2.$$

On montre que cette condition peut s'exprimer en fonction de la trace et du déterminant de l'équation caractéristique, et donc :

$$(x^*, y^*) \text{ est localement asymptotiquement stable } \iff 2 > 1 + \det A > |\text{tr} A|.$$

C'est cette dernière condition qui est utilisée en pratique dans le cas des systèmes dynamiques discrets en dimension 2, comme nous le verrons avec les applications.

Comme dans le cas des systèmes à temps continu, nous pouvons définir la notion de point fixe hyperbolique.

**Définition 3.3** *On appelle point fixe hyperbolique tout point fixe pour lequel la matrice Jacobienne en ce point n'admet que des valeurs propres de module différent de 1.*

Nous pouvons alors énoncer un résultat similaire à celui établi dans le cas continu : la linéarisation au voisinage d'un point fixe nous permet de connaître la dynamique d'un système non linéaire au voisinage de ce point fixe si et seulement si ce point fixe est hyperbolique. Dans le cas contraire, il faut d'autres méthodes d'investigation.

### 3.2.4 Existence de cycle limite

Soit le système de deux équations en temps discret :

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= (\mu - x_n^2 - y_n^2) (x_n \cos \omega - y_n \sin \omega), \\ y_{n+1} &= (\mu - x_n^2 - y_n^2) (x_n \sin \omega + y_n \cos \omega), \end{aligned} \quad (3.3)$$

où  $\mu$  est un paramètre supposé strictement positif.

Ce système admet l'origine  $(0, 0)$  pour unique point fixe. Pour étudier la stabilité de ce point, nous calculons la Jacobienne à l'origine :

$$A(0, 0) = \mu \begin{pmatrix} \cos \omega & -\sin \omega \\ \sin \omega & \cos \omega \end{pmatrix}.$$

L'équation caractéristique s'écrit :

$$\lambda^2 - 2\mu \cos \omega \lambda + \mu^2 = 0.$$

Il existe donc deux valeurs propres complexes et conjuguées :

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \mu \exp(i\omega), \\ \lambda_2 &= \mu \exp(-i\omega), \end{aligned}$$

en posant  $\exp(i\omega) = \cos(\omega) + i \sin(\omega)$  (voir l'annexe sur les nombres complexes).

Le module des valeurs propres est donc égal à  $|\lambda_{1,2}| = \mu$ . En conséquence, l'origine est localement asymptotiquement stable lorsque :

$$0 < \mu < 1,$$

et instable en dehors de cet intervalle.

Nous allons maintenant montrer que lorsque  $\mu > 1$  l'origine devient instable et s'entoure d'un cycle limite stable. Pour cela, effectuons un changement en coordonnées

polaires  $(r_n, \theta_n)$  tel que :

$$\begin{aligned} r_n^2 &= x_n^2 + y_n^2, \\ \tan \theta_n &= \frac{y_n}{x_n}. \end{aligned}$$

Rappelons que nous avons aussi :

$$\begin{aligned} x_n &= r_n \cos \theta_n, \\ y_n &= r_n \sin \theta_n. \end{aligned}$$

En utilisant les coordonnées polaires, après un calcul simple, le système précédent se réécrit comme suit :

$$\begin{aligned} r_{n+1} &= r_n (\mu - r_n^2) = f(r_n), \\ \tan \theta_{n+1} &= \tan (\omega + \theta_n). \end{aligned}$$

La seconde équation a pour solution :

$$\theta_n = \theta_0 + n\omega, \text{ modulo } \Pi,$$

où  $\theta_0$  est l'angle à la condition initiale. En coordonnées polaires, il est donc clair que le point solution tourne à chaque itération d'un angle  $\omega$  modulo  $\Pi$ .

La première équation est découplée de la seconde. Recherchons les points fixes de cette équation. Ils vérifient :

$$r^* = r^* (\mu - (r^*)^2).$$

Les solutions sont donc l'origine et le cercle de rayon :

$$r^* = \sqrt{\mu - 1},$$

qui est défini pour  $\mu \geq 1$ .

Étudions la stabilité de ce dernier point fixe en calculant la dérivée de la fonction  $f(r_n)$  :

$$\frac{df}{dr_n} = \mu - 3r_n^2,$$

qui vaut au point fixe :

$$\frac{df}{dr_n} (r^*) = 3 - 2\mu.$$

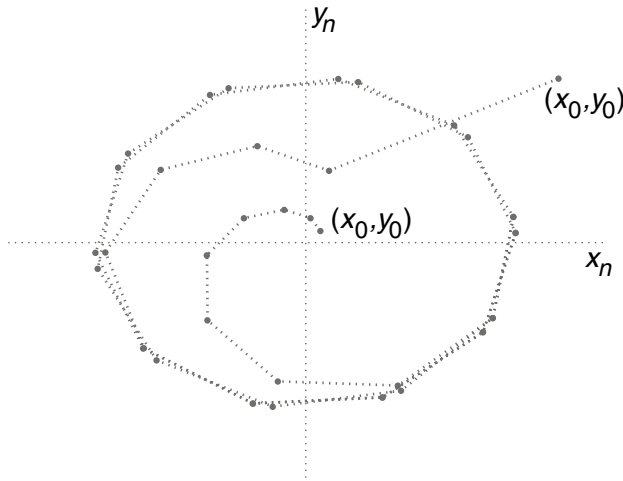
Pour être stable, il faut et il suffit que :

$$-1 < \frac{df}{dr_n} (r^*) < 1,$$

ce qui conduit à :

$$1 < \mu < 2.$$

Lorsque cette dernière condition est vérifiée, le point solution tourne autour de l'origine d'un angle  $\omega$  à chaque itération avec un rayon qui tend asymptotiquement vers  $r^* = \sqrt{\mu - 1}$ . Il s'agit en fait d'un cycle limite stable qui est un cercle de rayon  $r^*$  (figure 3.12).



**Figure 3.12** Solutions du système (3.3) avec  $\mu = 1.5$  et  $\omega = \pi/5$ , pour deux conditions initiales différentes.

En résumé, nous avons trois cas :

- 1)  $0 < \mu < 1$  : le point fixe  $(0, 0)$  est localement asymptotiquement stable.
- 2)  $1 < \mu < 2$  : le point fixe  $(0, 0)$  est instable et il apparaît un cycle limite stable qui est un cercle de rayon  $r^* = \sqrt{\mu - 1}$  centré autour de l'origine.
- 3)  $2 < \mu$  : le cycle limite est instable.

Cette exemple montre qu'il est possible de généraliser le théorème de bifurcation de Hopf dans le cas discret.

## Chapitre 4

---

# Applications en dynamique des populations

### 4.1 DYNAMIQUE D'UNE SEULE POPULATION

#### 4.1.1 Modèle de Verhulst

L'équation de Verhulst en temps discret s'écrit de la manière suivante :

$$x_{n+1} = \rho \frac{x_n}{x_n + K} = f(x_n),$$

où  $\rho$  est le taux de croissance de la population et  $K$  un paramètre positif.  $x_n$  est l'effectif de la population à  $n$  (par exemple à la génération  $n$ ).

Les points fixes de cette équation sont solutions de l'équation suivante :

$$x^* = \rho \frac{x^*}{x^* + K}.$$

L'origine est donc point fixe et il existe un point fixe non trivial :

$$x^* = \rho - K.$$

Ce point fixe est positif lorsque  $\rho > K$ .

Pour déterminer la stabilité locale des points fixes, calculons la dérivée de la fonction  $f(x_n)$  :

$$\frac{df}{dx_n} = \frac{\rho K}{(x_n + K)^2}.$$

En ce qui concerne l'origine, on a :

$$\frac{df}{dx_n}(0) = \frac{\rho}{K}.$$

L'origine est donc localement asymptotiquement stable lorsque  $\rho < K$ .

Pour le point fixe non trivial on a :

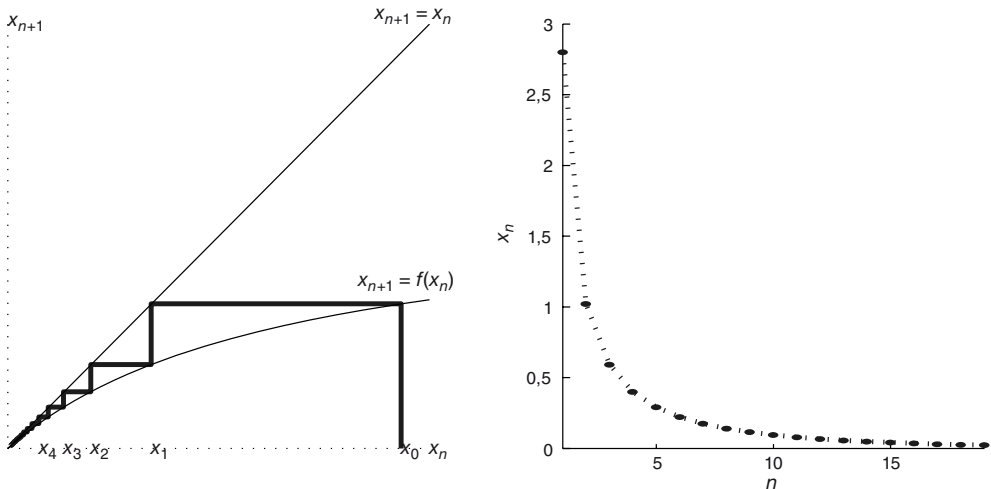
$$\frac{df}{dx_n}(x^*) = \frac{K}{\rho},$$

ce qui montre que ce point est localement asymptotiquement stable lorsque la condition inverse,  $\rho > K$ , est vérifiée.

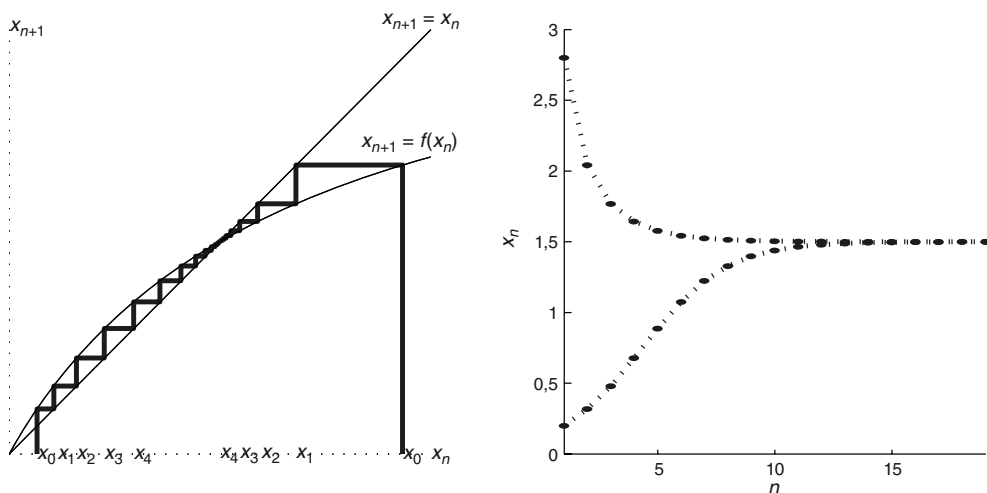
En conséquence, deux cas peuvent se produire :

- $\rho < K$  : il n'existe pas de point fixe non trivial strictement positif, l'origine est localement asymptotiquement stable et donc la population n'est pas viable et s'éteint (figure 4.1).
- $\rho > K$  : l'origine est instable, le point fixe non trivial est strictement positif, il est localement asymptotiquement stable et donc la population est viable et tend vers ce point fixe (figure 4.2).

Le modèle de Verhulst en temps discret est analogue au modèle que Beverton et Holt (1957) ont introduit dans leur ouvrage traitant de la dynamique de populations de poissons.



**Figure 4.1** Solutions du modèle de Verhulst dans le cas  $\rho < K$  ( $\rho = 1.75$  et  $K = 2$ ).



**Figure 4.2** Solutions du modèle de Verhulst dans le cas  $\rho > K$  ( $\rho = 3.5$  et  $K = 2$ ), pour deux conditions initiales différentes.

### 4.1.2 Équation logistique

L'équation logistique en temps discret s'écrit de la manière suivante :

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n) = f(x_n),$$

où  $r > 0$  est le taux de croissance de la population.

Cette équation admet deux points fixes, l'origine 0 ainsi que le point fixe  $x^* = 1 - \frac{1}{r}$  qui est positif si  $r > 1$ .

Étudions la stabilité locale de chaque point fixe. On a :

$$\frac{df}{dx_n} = r(1 - 2x_n).$$

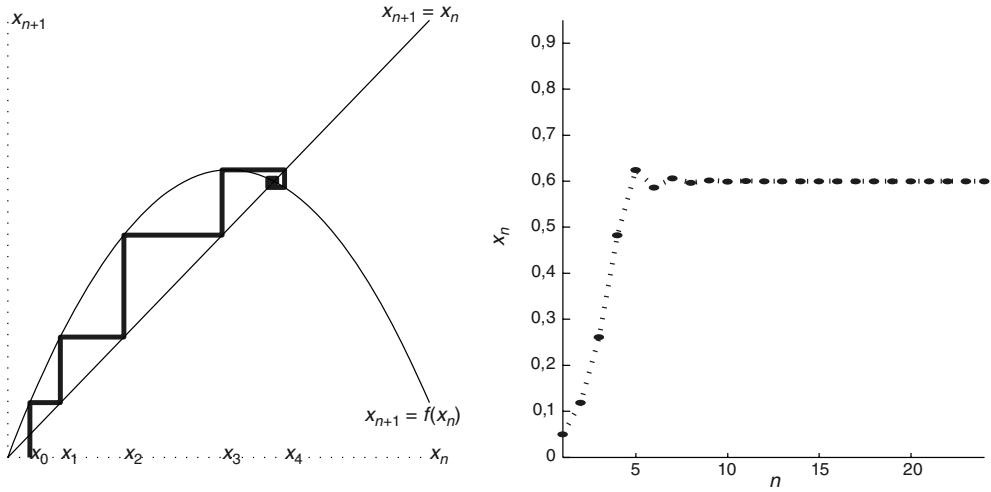
En ce qui concerne l'origine, il vient :

$$\frac{df}{dx_n}(0) = r.$$

Par conséquent, lorsque  $r < 1$  l'origine est stable et si  $r > 1$  l'origine est instable.

Pour le point fixe  $x^*$ , on a :

$$\frac{df}{dx_n}(x^*) = 2 - r.$$



**Figure 4.3** Solutions du modèle logistique dans le cas  $1 < r < 3$  ( $r = 2.5$ ).

Sa stabilité est assurée dès que :

$$-1 < \frac{df}{dx_n}(x^*) = 2 - r < 1,$$

c'est-à-dire :

$$1 < r < 3.$$

En résumé :

- Si  $r < 1$ ,  $x^* < 0$ , l'origine est stable et la population s'éteint.
- Si  $1 < r < 3$ , l'origine est instable,  $x^* > 0$  est stable et la population tend vers  $x^*$ .
- Si  $r > 3$ , les deux points fixes sont instables.

La figure 4.3 montre la convergence de la solution vers le point fixe  $x^*$  dans le cas où  $1 < r < 3$ .

Les points fixes 0 et  $x^*$  de l'équation logistique en temps discret sont appelés points fixes de première itération, car ils vérifient :

$$x_{n+1} = f(x_n) = x_n.$$



Dans le cas  $r > 3$  nous avons vu qu'aucun point fixe de première itération n'est stable. Nous allons donc nous intéresser aux points fixes de seconde itération, qui vérifient :

$$x_{n+2} = f(f(x_n)) = g(x_n) = x_n.$$

Dans le cas de l'équation logistique, nous obtenons :

$$x_{n+2} = r^2 x_n (1 - x_n) (1 - r x_n (1 - x_n)).$$

Recherchons les points fixes de ce système de double itération. Ils sont solutions de l'équation suivante :

$$x^* = r^2 x^* (1 - x^*) (1 - r x^* (1 - x^*)),$$

dont une solution évidente est l'origine et les autres points fixes sont solutions de l'équation du troisième degré suivante :

$$(x^*)^3 - 2(x^*)^2 + \left(1 + \frac{1}{r}\right)x^* + \frac{1}{r^3} - \frac{1}{r} = 0.$$

Il est par ailleurs évident que tout point fixe de première itération est aussi point fixe de seconde itération, et par conséquent nous savons que  $x^* = 1 - \frac{1}{r}$  est solution de l'équation du troisième degré précédente. Nous pouvons donc diviser le polynôme précédent par  $(x^* - (1 - \frac{1}{r}))$ . Nous obtenons ainsi le polynôme de second degré suivant, dont les solutions sont les points fixes de seconde itération :

$$(x^*)^2 - \left(1 + \frac{1}{r}\right)x^* + \frac{1}{r} \left(1 + \frac{1}{r}\right) = 0.$$

Le discriminant de cette équation s'écrit :

$$\Delta = \frac{r^2 - 2r - 3}{r^2},$$

qui est du signe de  $r^2 - 2r - 3 = (r + 1)(r - 3)$ , et par conséquent  $\Delta > 0$  lorsque  $r > 3$ .

Ainsi, lorsque  $r$  traverse la valeur 3, le point fixe de première itération  $x^* = 1 - \frac{1}{r}$  n'est plus stable mais il apparaît un couple de points fixes de seconde itération, que nous notons  $x_3^*$  et  $x_4^*$ , avec :

$$\begin{aligned} x_3^* &= \frac{1 + \frac{1}{r} + \frac{1}{r}\sqrt{(r+1)(r-3)}}{2}, \\ x_4^* &= \frac{1 + \frac{1}{r} - \frac{1}{r}\sqrt{(r+1)(r-3)}}{2}. \end{aligned}$$

Ces deux points fixes de seconde itération vérifient :

$$\begin{aligned}x_4^* &= f(x_3^*), \\x_3^* &= f(x_4^*),\end{aligned}$$

et donc :

$$\begin{aligned}x_3^* &= f(f(x_3^*)) = g(x_3^*), \\x_4^* &= f(f(x_4^*)) = g(x_4^*).\end{aligned}$$

La stabilité locale de ce couple de points fixes de seconde itération est obtenue lorsque l'on a :

$$\left| \frac{df}{dx_n}(x_4^*) \frac{df}{dx_n}(x_3^*) \right| < 1.$$

Un calcul simple montre que cette condition est équivalente à :

$$|1 - (r + 1)(r - 3)| < 1.$$

L'étude de cette inégalité montre que l'existence et la stabilité du couple de points fixes de seconde itération est obtenue dans le domaine suivant :

$$3 < r < 1 + \sqrt{6} \simeq 3,46.$$

La figure 4.4 montre la solution dans le domaine où le couple de points fixes de seconde itération est stable. On observe une dynamique périodique de période 2.

Il est ensuite possible de montrer que lorsque  $r > 1 + \sqrt{6}$  il apparaît des points fixes de quatrième itération, qui vérifient :

$$x_{n+4} = g(g(x_n)) = x_n.$$

Il apparaît quatre nouveaux points fixes correspondant à un cycle de période 4 (figure 4.5), qui est stable pour  $r > 1 + \sqrt{6}$  mais devient instable lorsque  $r$  dépasse une certaine valeur. Ainsi de suite, en augmentant les valeurs de  $r$ , on accumule rapidement les bifurcations avec doublement de période. Cela conduit pour une valeur critique du paramètre  $r_c$  à un régime chaotique, avec une série en temps imprédictible.

Sur la figure 4.6 sont représentées, pour différentes valeurs de  $r$ , les valeurs de  $x_n$  obtenues pour  $1500 < n < 2000$ , c'est-à-dire à un moment où on suppose avoir atteint le régime asymptotique. On voit ainsi apparaître les valeurs de  $r$  pour lesquelles on a extinction ( $0 < r < 1$ ) puis convergence vers un point fixe unique ( $1 < r < 3$ ). Pour  $r > 3$  on voit l'apparition de 2 points fixes, puis 4, puis 8, conduisant rapidement à une dynamique chaotique. Pour certaines grandes valeurs de  $r$  on a néanmoins de nouveau des dynamiques périodiques, par exemple de période 6, 5 ou 3 (figure 4.7).

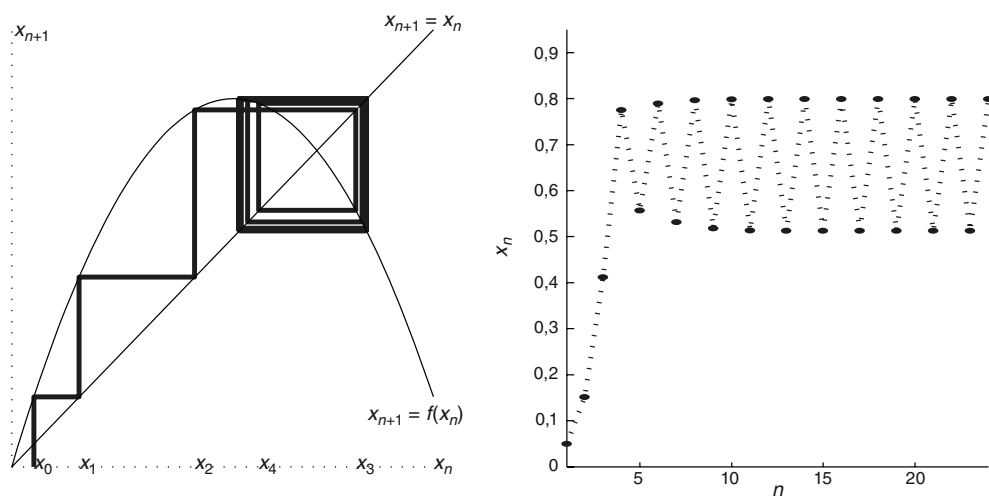


Figure 4.4 Solutions du modèle logistique dans le cas  $3 < r < 1 + \sqrt{6}$  ( $r = 3.2$ ).

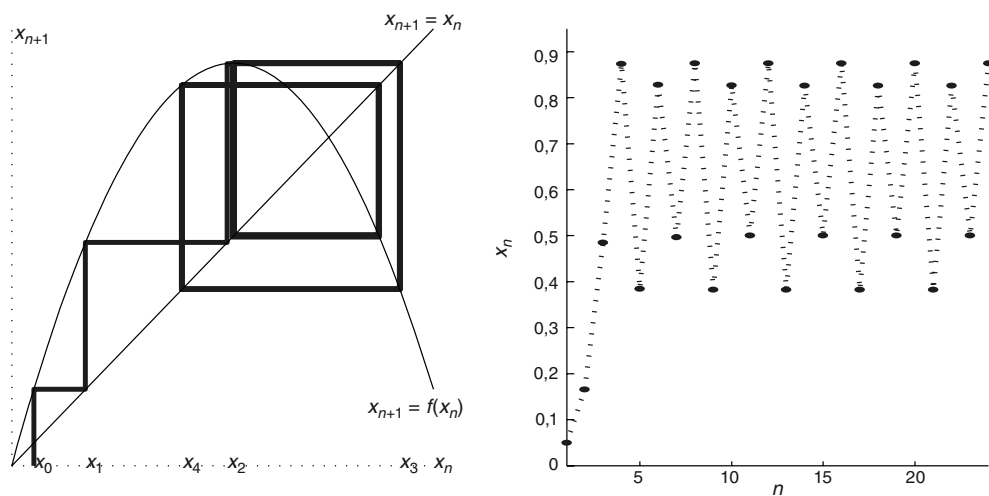


Figure 4.5 Solutions du modèle logistique dans le cas  $1 + \sqrt{6} < r < r_c$  ( $r = 3.5$ ).

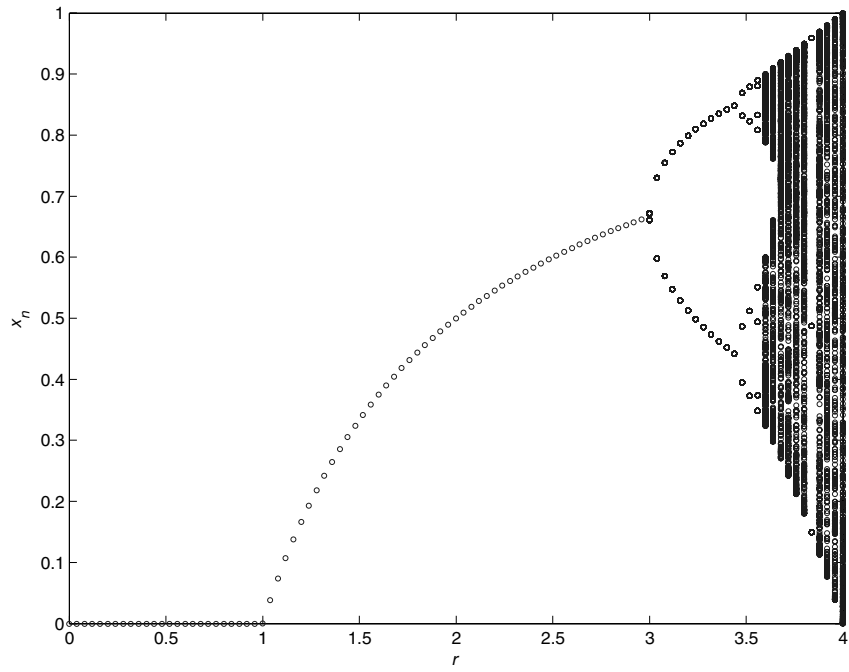


Figure 4.6 Diagramme de bifurcation du modèle logistique pour  $0 < r < 4$ .

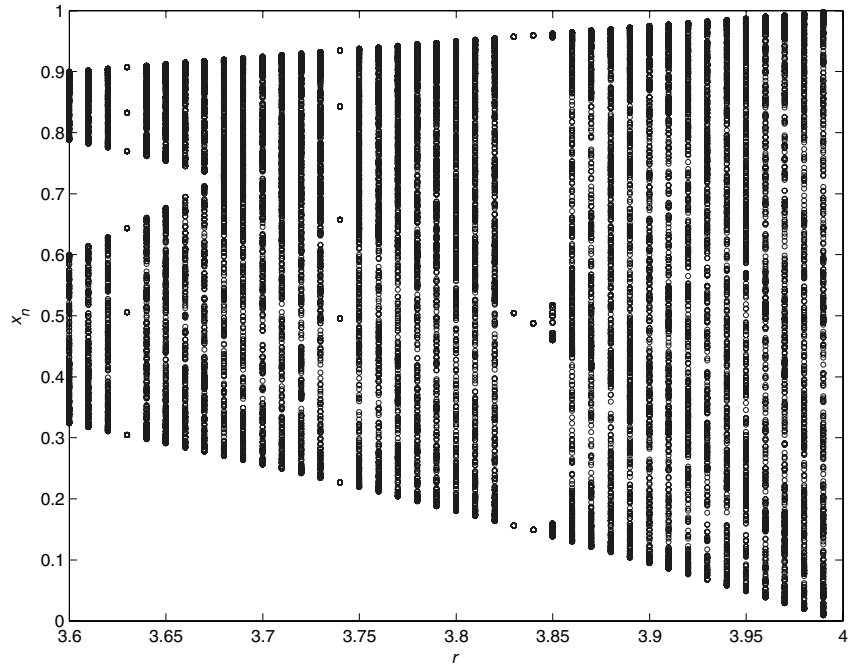


Figure 4.7 Diagramme de bifurcation du modèle logistique pour  $3.6 < r < 4$ .

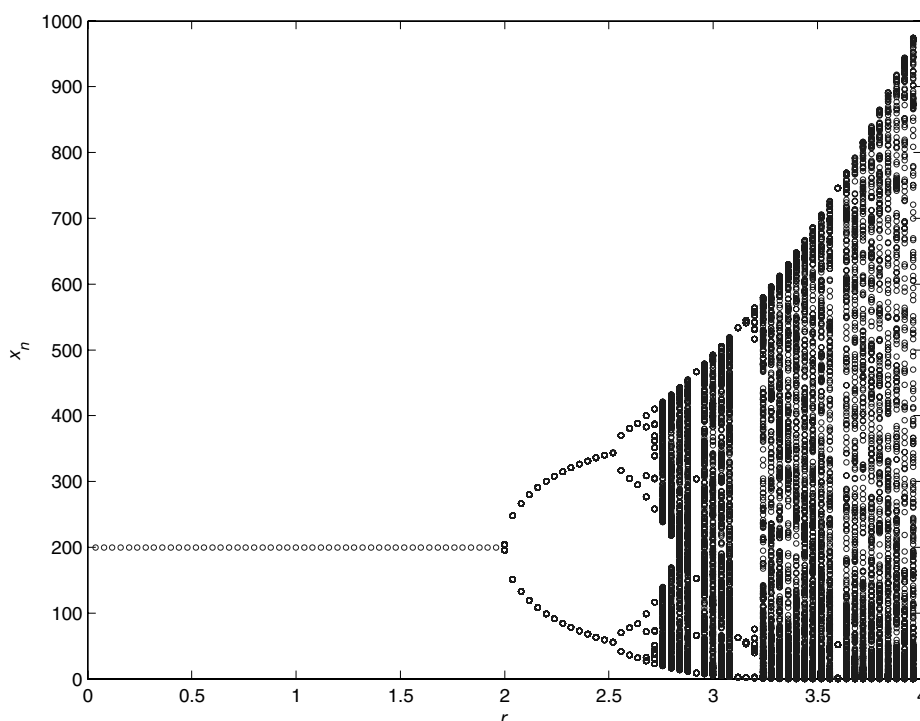
**Exercice** Le modèle suivant est basé sur la relation de stock-recrutement proposée par Ricker (1954) dans le cadre de l'étude de la dynamique de populations de poissons :

$$x_{n+1} = x_n \exp[r(1 - x_n/K)],$$

où  $r > 0$  est le taux de croissance de la population et  $K > 0$  sa capacité limite.

- 1) Montrer que ce modèle admet deux points fixes : 0 et  $K$ .
- 2) Montrer que 0 est toujours instable et que  $K$  est stable lorsque  $0 < r < 2$ .
- 3) Construire avec Matlab le diagramme de bifurcation du modèle de Ricker.

⇒ **Solution** Le diagramme de bifurcation du modèle de Ricker est représenté sur la figure 4.8.



**Figure 4.8** Diagramme de bifurcation du modèle de Ricker pour  $0 < r < 4$  et  $K = 200$ .

## 4.2 MODÈLE D'UNE POPULATION STRUCTURÉE : MODÈLE DE LESLIE

### 4.2.1 Cycle de vie

Nous considérons une population structurée en âge. Soit  $x_i(t)$  le nombre de femelles d'âge  $i$  d'une population au temps  $t$ , où  $i \in [1, N]$  avec  $N$  le nombre de classes d'âge. La figure 4.9 montre un cycle de vie où les classes d'âge sont représentées par des cercles et les flèches représentent le vieillissement, avec passage d'une classe d'âge à la suivante, ainsi que la reproduction en reliant une classe d'âge à la première.

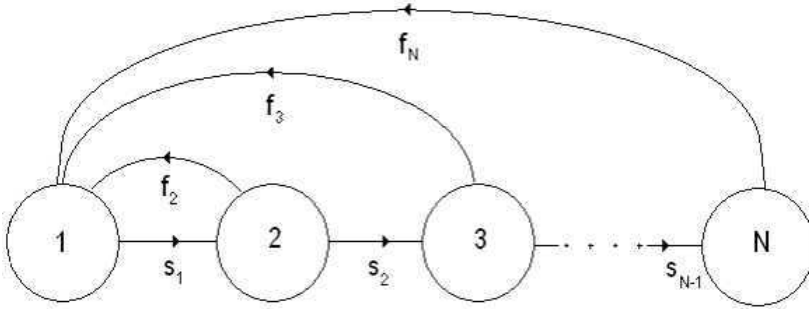


Figure 4.9 Cycle de vie d'une population structurée en classes d'âge.

Nous supposons que la durée du pas de temps ( $t \rightarrow t + 1$ ) est égale à la durée d'une classe d'âge ( $i \rightarrow i + 1$ ), par exemple une année.

Le modèle s'écrit de la manière suivante en prenant en compte le vieillissement des individus et la reproduction :

$$\begin{aligned} x_1(t+1) &= \sum_{i=1}^N f_i x_i(t), \\ x_i(t+1) &= s_i x_i(t), \end{aligned}$$

où  $f_i$  est la fécondité de la classe d'âge  $i$ , c'est-à-dire le nombre de jeunes femelles de classe 1 au temps  $t + 1$  engendrées par une femelle d'âge  $i$  au temps  $t$ , et  $s_i$  est la survie de la classe d'âge  $i$ , c'est-à-dire la proportion des femelles de classe d'âge  $i$  au temps  $t$  survivant dans la classe d'âge  $i + 1$  au temps  $t + 1$ .

Il s'agit d'un modèle linéaire en temps discret, qui peut être écrit sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ \vdots \\ x_N(t+1) \end{pmatrix} = L \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_N(t) \end{pmatrix},$$

avec :

$$L = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & \cdot & \cdot & f_N \\ s_1 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & \cdot & \cdot & s_{N-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Cette matrice s'appelle une matrice de Leslie. Il s'agit d'une matrice non négative car tous ses éléments sont positifs ou nuls.

Dans le cas où les individus sont classés non pas par âge mais par taille, par exemple, ils sont susceptibles de survivre dans la même classe de taille l'année suivante, il s'agit d'une matrice d'Usher qui s'écrit :

$$L = \begin{pmatrix} f_1 + p_1 & f_2 & \cdot & \cdot & f_N \\ s_1 & p_2 & 0 & \cdot & 0 \\ 0 & s_2 & p_3 & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & \cdot & 0 & s_{N-1} & p_N \end{pmatrix},$$

où  $p_i$  représente la proportion d'individus qui survivent dans la classe de taille  $i$  entre  $t$  et  $t + 1$ .

#### 4.2.2 Matrices réductibles, irréductibles, primitives

La solution d'un modèle de Leslie dépend de la nature du cycle de vie.

**Définition 4.1 Irréductibilité** *Un cycle de vie est dit irréductible s'il existe un chemin orienté permettant de passer de n'importe quelle classe d'âge à n'importe quelle autre classe d'âge.*

La figure 4.10 montre un cycle de vie réductible, car il est impossible d'aller de la classe d'âge 4 aux classes d'âge 1, 2 et 3. La figure 4.11 montre au contraire un cycle de vie irréductible, où il existe un chemin permettant de relier toutes les classes d'âge.

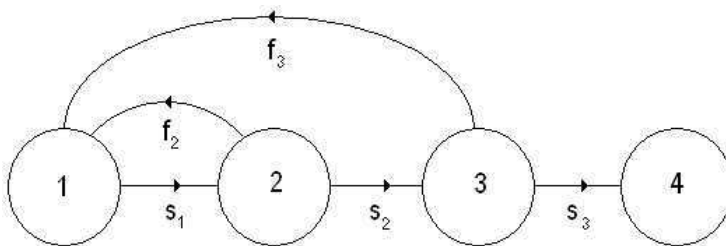


Figure 4.10 Exemple d'un cycle de vie réductible.

Nous ne considérerons que les cycles de vie irréductibles, car si un cycle de vie est réductible il est possible de le décomposer en plusieurs composantes irréductibles. Par exemple dans le cas de la figure 4.10, on peut enlever la classe d'âge 4 et le cycle ainsi constitué devient irréductible (figure 4.11). La solution de la classe d'âge 4 se déduirait des solutions du modèle avec les trois premières classes d'âge avec une simple relation de proportionalité entre la classe 3 et la classe 4.

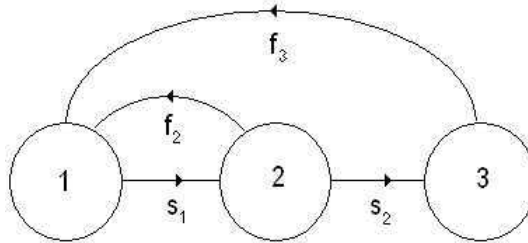


Figure 4.11 Exemple d'un cycle de vie irréductible et primitif.

**Définition 4.2 Primitivité** *Un cycle de vie est dit primitif s'il est irréductible et si le pgcd des longueurs de ses boucles est égal à 1.*

Une boucle est définie par un chemin partant d'une classe d'âge et y revenant. La figure 4.11 montre un cycle de vie primitif avec une boucle de longueur 2 et une boucle de longueur 3. Par contre, la figure 4.12 montre un cycle de vie imprimitif avec une seule boucle de longueur 3.

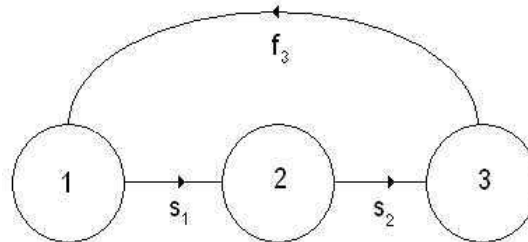


Figure 4.12 Exemple d'un cycle de vie irréductible et imprimitif.

Dans le cas d'une matrice primitive, il existe le théorème de Perron-Frobenius qui prédit le comportement asymptotique du modèle.

**Théorème 4.3 Théorème de Perron-Frobenius** *1) Si  $L$  est une matrice de Leslie non négative et primitive, alors il existe une valeur propre réelle  $\lambda_1 > 0$ , qui est racine simple de l'équation caractéristique. Cette valeur propre est strictement plus grande que toutes les autres valeurs propres de la matrice et le vecteur propre  $w_1$  qui lui est associé est tel que toutes ses composantes sont réelles et positives.*



2) Si  $L$  est irréductible mais non primitive (cyclique) avec un indice d'imprimitivité  $d$ , il existe une valeur propre réelle  $\lambda_1 > 0$ , qui est racine simple de l'équation caractéristique, telle que  $\forall i \neq 1, \lambda_1 > |\lambda_i|$ ; en outre, il existe  $(d - 1)$  valeurs propres complexes dont le module est égal à  $\lambda_1$  :  $\lambda_j = |\lambda_1| \exp\left(\frac{2ik\pi}{d}\right)$  avec  $k \in [1, d - 1]$ . Dans ce cas la solution est asymptotiquement périodique avec une période égale à  $d$ .

La valeur propre  $\lambda_1$  a une signification biologique importante : elle représente le taux de croissance asymptotique de la population (voir la section suivante). Les composantes du vecteur propre  $w_1$  ont aussi une signification biologique importante : elles représentent les proportions d'individus dans les différentes classes d'âge dans le régime asymptotique.

### 4.2.3 Théorème ergodique

Dans cette section, nous considérons le cas d'une matrice  $L$  irréductible et primitive. L'évolution de la population s'écrit :

$$n(t + 1) = Ln(t).$$

Partant de la condition initiale  $n(0)$ , il vient :

$$\begin{aligned} n(1) &= Ln(0), \\ n(2) &= Ln(1) = L^2n(0), \end{aligned}$$

et ainsi de suite jusqu'à  $t$  :

$$n(t) = L^t n(0).$$

Soient  $\lambda_i$  les valeurs propres de la matrice  $L$  et  $w_i$  les vecteurs propres associés. Le théorème de Perron-Frobenius nous permet d'affirmer qu'il existe une valeur propre réelle  $\lambda_1 > 0$  de module strictement plus grand que celui de toutes les autres valeurs propres, et dont le vecteur propre  $w_1$  possède des composantes réelles et positives. Décomposons la condition initiale sur la base des vecteurs propres de  $L$  :

$$n(0) = \sum_{i=1}^N c_i w_i.$$

En substituant dans les relations précédentes, il vient :

$$\begin{aligned} n(1) &= Ln(0) = L \sum_i c_i w_i = \sum_i c_i \lambda_i w_i, \\ n(2) &= Ln(1) = L \sum_i c_i \lambda_i w_i = \sum_i c_i \lambda_i^2 w_i, \end{aligned}$$

et à l'année  $t$  :

$$n(t) = \sum_{i=1}^N c_i \lambda_i^t w_i,$$

ou encore :

$$n(t) = c_1 \lambda_1^t w_1 + \sum_{i=2}^N c_i \lambda_i^t w_i.$$

Divisons par  $\lambda_1^t$  cette expression :

$$\frac{n(t)}{\lambda_1^t} = c_1 w_1 + \sum_{i=2}^N c_i \left( \frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^t w_i,$$

et faisons tendre  $t \rightarrow \infty$  :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n(t)}{\lambda_1^t} = c_1 w_1,$$

car tous les autres termes s'annulent puisque les rapports  $(\frac{\lambda_i}{\lambda_1})^t \rightarrow 0$ ,  $\lambda_1$  étant la valeur propre dominante strictement plus grande que toutes les autres. Ce résultat est connu sous le nom de **théorème ergodique** et il montre que lorsque  $t \rightarrow \infty$  :

1) La population s'accroît d'un facteur  $\lambda_1$  à chaque pas de temps.  $\lambda_1$  représente donc le taux de croissance asymptotique de la population.

2) La distribution d'âge stable est donnée par le vecteur propre  $w_1$  dont les composantes, une fois ce vecteur normalisé, représentent les proportions dans les différentes classes d'âge à l'asymptotique.

Dans le cas d'une matrice de Leslie, le calcul de la distribution d'âge stable est immédiat car on a :

$$L w_1 = \lambda_1 w_1,$$

et en fixant la première composante du vecteur  $w_{11}$ , il vient pour la seconde :

$$\begin{aligned} w_{12} &= \frac{s_1}{\lambda_1} w_{11}, \\ w_{13} &= \frac{s_2}{\lambda_1} w_{12} = \frac{s_1 s_2}{\lambda_1^2} w_{11}, \end{aligned}$$

et ainsi de suite :

$$w_{1i} = \frac{\prod_{j=1}^{i-1} s_j}{\lambda_1^{i-1}} w_{11},$$

$w_{11}$  étant déterminé par la condition de normalisation du vecteur propre  $w_1$ .

**Exercice** Rechercher le comportement asymptotique du modèle de Leslie défini par la matrice  $L$  suivante :

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}.$$

⇒ **Solution** La matrice est primitive. Les valeurs propres sont solutions de l'équation caractéristique suivante :

$$2\lambda^3 - \lambda - 1 = (\lambda - 1)(2\lambda^2 + 2\lambda + 1) = 0,$$

dont les solutions sont :  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = \frac{1}{\sqrt{2}} \exp \frac{3i\pi}{4}$  et  $\lambda_3 = \frac{1}{\sqrt{2}} \exp -\frac{3i\pi}{4}$ .

Il existe donc une valeur propre dominante  $\lambda_1 = 1$  qui représente le taux de croissance asymptotique de la population. Il s'agit ici d'un cas particulier avec une population à l'équilibre puisque le taux de croissance asymptotique est égal à 1. La distribution d'âge stable correspondante est donnée par le vecteur propre  $w_1$  associé à  $\lambda_1$ . Celui-ci vérifie :

$$Lw_1 = \lambda_1 w_1 = w_1.$$

En choisissant  $w_{11} = 1$ , il vient :

$$\begin{aligned} w_{12} &= \frac{1}{2} w_{11} = \frac{1}{2}, \\ w_{13} &= \frac{1}{2} w_{12} = \frac{1}{4}. \end{aligned}$$

Pour obtenir la proportion des individus de la population dans les classes d'âge en régime asymptotique, il faut normaliser le vecteur propre à 1. Il vient :  $p_1 = \frac{4}{7}$ ,  $p_2 = \frac{2}{7}$  et  $p_3 = \frac{1}{7}$ .

**Exercice** Rechercher le comportement asymptotique des modèles de Leslie ou d'Usher définis par les matrices  $L$  suivantes :

$$1) L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & f_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix},$$

avec  $s_1 = s_2 = s_3 = 0.2$  et  $f_4 = 10$ .

$$2) L = \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & p_4 \end{pmatrix},$$

avec  $s_1 = s_2 = s_3 = 0.5$ ,  $f_2 = 4$ ,  $f_3 = 16$  et  $p_4 = 0.2$ .

a) Indiquer si la matrice est réductible, irréductible, cyclique (en précisant l'indice d'imprimitivité) ou primitive. Si la matrice est réductible, indiquer comment la décomposer.

b) Rechercher le taux de croissance asymptotique. Écrire pour cela l'équation caractéristique et, si nécessaire, en rechercher une solution évidente.

c) Préciser si la population est en croissance, en extinction ou en équilibre.

⇒ **Solution** 1) La matrice  $L$  est primitive et cyclique avec un indice d'imprimitivité de 4. Le comportement asymptotique dépend de la valeur propre dominante solution de l'équation caractéristique suivante :

$$\lambda^4 = s_1 s_2 s_3 f_4.$$

Avec les valeurs numériques le taux de croissance asymptotique  $\lambda < 1$  et donc la population est en extinction : la solution tend vers 0 de manière non monotone.

2) La matrice  $L$  est réductible. En isolant la dernière classe d'âge la matrice de Leslie correspondant aux trois premières classes d'âge est primitive. L'équation caractéristique est la suivante :

$$\lambda^3 - s_1 f_2 \lambda - s_1 s_2 f_3 = 0.$$

Avec les valeurs numériques fournies on vérifie facilement que  $\lambda = 2$  est valeur propre, et en conséquence l'équation caractéristique peut s'écrire :

$$(\lambda - 2)(\lambda^2 + 2\lambda + 2) = 0,$$

qui admet comme autres valeurs propres la paire complexe conjuguée  $-1 + i$  et  $-1 - i$  de module  $\rho = \sqrt{2}$ . La valeur propre dominante est donc  $\lambda = 2$ . Son module étant supérieur à 1 l'effectif de la population croît, de manière monotone.

## 4.3 DYNAMIQUE DE DEUX POPULATIONS

### 4.3.1 Modèle de Nicholson-Bailey

Le modèle de Nicholson-Bailey décrit la dynamique d'un système hôte-parasitoïde d'une génération à la suivante. Ce modèle s'écrit :

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \lambda x_n \exp(-ay_n), \\y_{n+1} &= cx_n (1 - \exp(-ay_n)),\end{aligned}\tag{4.1}$$

où  $x_n$  et  $y_n$  sont respectivement le nombre d'hôtes et le nombre de parasitoïdes à la génération  $n$ .  $\lambda$  est le taux de croissance intrinsèque des hôtes. En effet, en l'absence de parasitoïde la première équation s'écrit  $x_{n+1} = \lambda x_n$ , ce qui montre que la population d'hôtes serait dans ces conditions multipliée d'un facteur  $\lambda$  à chaque génération. La fonction  $\exp(-ay_n) < 1$  représente la fraction des hôtes qui sont non parasités et vont donc contribuer à la génération suivante des hôtes. Cette fonction réduit la croissance des hôtes en présence du parasitoïde.  $a$  est un paramètre strictement positif qui quantifie l'impact du parasitoïde sur son hôte.  $(1 - \exp(-ay_n))$  représente la fraction des hôtes qui sont parasités et vont donc contribuer à la prochaine génération des parasitoïdes.  $c$  est le nombre moyen de parasitoïdes viables issus d'un seul hôte parasité.

Les points fixes de ce système sont solutions du système suivant :

$$\begin{aligned}x^* &= \lambda x^* \exp(-ay^*), \\y^* &= cx^* (1 - \exp(-ay^*)).\end{aligned}$$

L'origine est point fixe ainsi que le point non trivial  $(x^*, y^*)$  tel que :

$$\begin{aligned}x^* &= \frac{1}{ac} \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}, \\y^* &= \frac{\ln \lambda}{a}.\end{aligned}$$

Ce dernier point est positif si  $\lambda > 1$ , c'est-à-dire si le taux de croissance des hôtes est supérieur à 1. Il s'agit d'une hypothèse réaliste du point de vue biologique puisqu'elle signifie qu'en l'absence de parasitoïde la population hôte se développerait.

Pour étudier la stabilité locale des points fixes, calculons la matrice Jacobienne :

$$A = \begin{pmatrix} \lambda \exp(-ay_n) & -a\lambda x_n \exp(-ay_n) \\ c(1 - \exp(-ay_n)) & acx_n \exp(-ay_n) \end{pmatrix}.$$

En ce qui concerne le point non trivial, après quelques simplifications il vient :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} 1 & -ax^* \\ c(1 - \frac{1}{\lambda}) & \frac{acx^*}{\lambda} \end{pmatrix},$$

dont le déterminant s'écrit après un calcul simple :

$$\det A(x^*, y^*) = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1}.$$

Il est facile de montrer que ce déterminant est supérieur à 1 pour toutes les valeurs des paramètres du modèle. En effet :

$$\det A(x^*, y^*) > 1 \Leftrightarrow Q(\lambda) = \lambda - 1 - \lambda \ln \lambda < 0.$$

Or  $Q(1) = 0$  et  $\frac{dQ}{d\lambda} = -\ln \lambda < 0$  pour  $\lambda > 1$ . En conséquence, la fonction  $Q(\lambda) < 0$  pour tout  $\lambda > 1$ . On a donc  $\det A(x^*, y^*) > 1$  et le point fixe  $(x^*, y^*)$  est instable.

La figure 4.13 montre la solution du modèle de Nicholson-Bailey, avec non persistance du système. Ce modèle prévoit donc l'impossibilité de coexister pour un hôte et son parasitoïde. De ce fait, plusieurs modifications du modèle de Nicholson-Bailey ont été proposées, notamment par May (1978) et par Beddington *et al.* (1975).

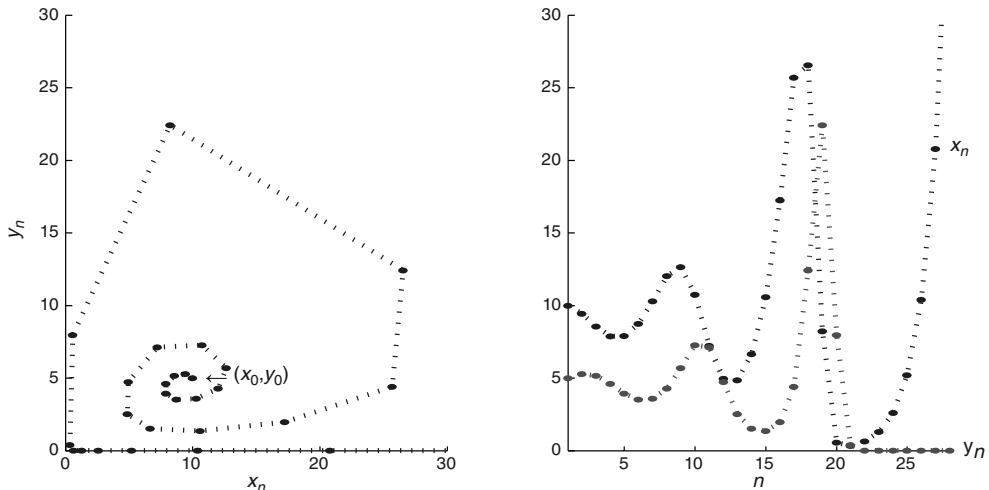


Figure 4.13 Solutions du modèle de Nicholson-Bailey (4.1).  $a = 0.15$ ,  $\lambda = 2$ ,  $c = 1$ .

May a proposé un autre terme pour représenter la fraction des hôtes non parasités, conduisant au modèle suivant :

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \lambda x_n \left(1 + \frac{ay_n}{b}\right)^{-b}, \\y_{n+1} &= cx_n \left(1 - \left(1 + \frac{ay_n}{b}\right)^{-b}\right).\end{aligned}\quad (4.2)$$

Le nouveau terme,  $\left(1 + \frac{ay_n}{b}\right)^{-b}$ , est le terme d'ordre 0 (représentant donc les individus non parasités) d'une distribution binomiale négative. Lorsque le paramètre positif  $b \rightarrow \infty$ , on retrouve une distribution de Poisson avec le terme  $\exp(-ay_n)$  utilisé dans le modèle de Nicholson-Bailey (4.1). Le modèle modifié par May est donc une généralisation du modèle de Nicholson-Bailey.

L'origine est point fixe de ce nouveau modèle ainsi que le point non trivial  $(x^*, y^*)$  tel que :

$$\begin{aligned}x^* &= \frac{1}{c} \frac{\lambda}{\lambda - 1} y^*, \\y^* &= \frac{b}{a} \left(\lambda^{1/b} - 1\right).\end{aligned}$$

Ce dernier point est positif si  $\lambda > 1$  et May a montré qu'il est stable si et seulement si  $b < 1$ . On obtient donc dans ce cas coexistence des populations hôte et parasitoïde (figure 4.14).

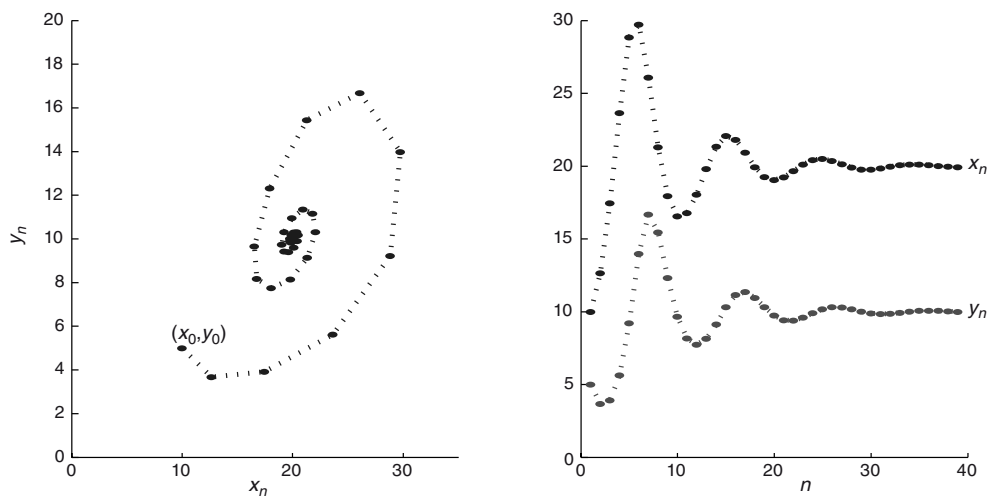
Beddington *et al.* ont proposé une autre modification du modèle de Nicholson-Bailey en utilisant une croissance de type logistique pour la population d'hôtes en absence de parasitoïde, selon les équations suivantes :

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= x_n \exp \left[ (\ln \lambda) \left(1 - \frac{x_n}{K}\right) \right] \exp(-ay_n), \\y_{n+1} &= cx_n (1 - \exp(-ay_n)),\end{aligned}\quad (4.3)$$

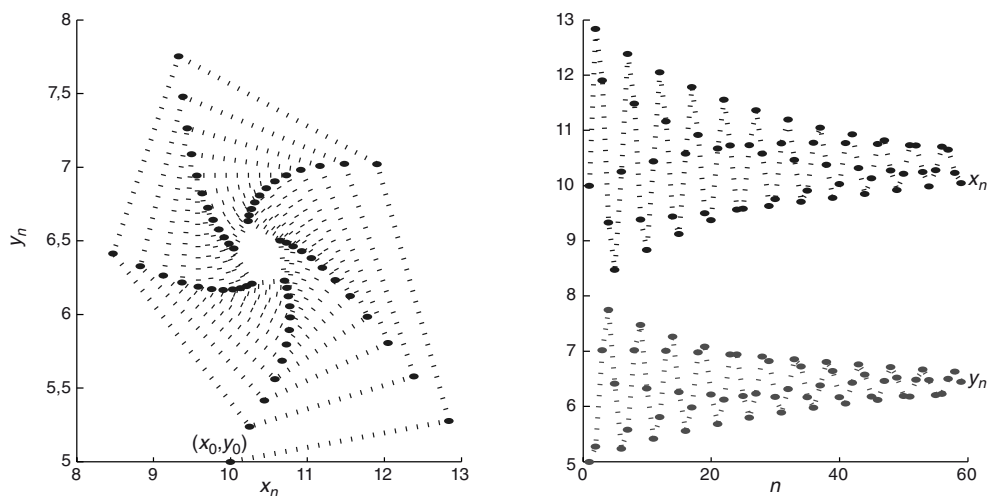
où  $K$  est la capacité limite de la population hôte.

Selon les valeurs des paramètres, ce modèle prévoit :

- 1) la coexistence des populations hôte et parasitoïde avec un point fixe non trivial positif stable (figure 4.15) ;
- 2) une trajectoire invariante (figure 4.16) ;
- 3) des solutions périodiques (figure 4.17) ;
- 4) ou encore un attracteur chaotique (figure 4.18).

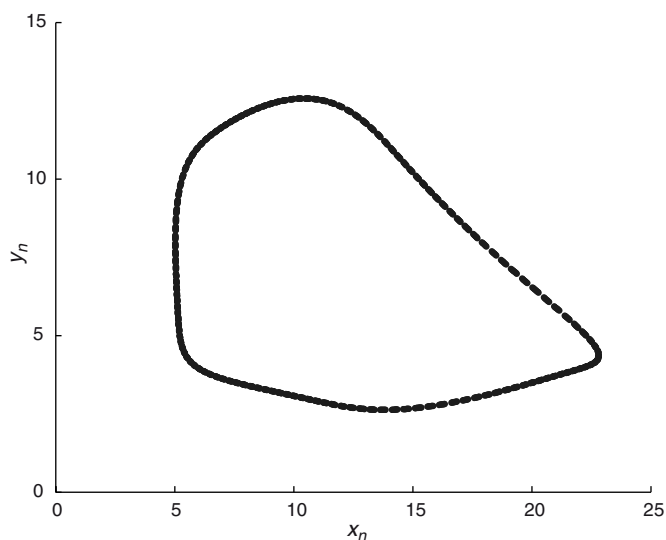


**Figure 4.14** Solutions du modèle de Nicholson-Bailey modifié par May (4.2).  $a = 0.15$ ,  $\lambda = 2$ ,  $c = 1$ ,  $b = 0.5$ .

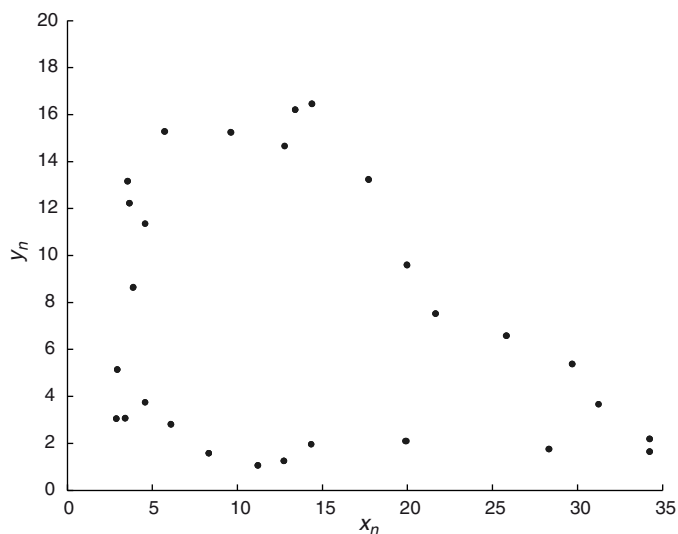


**Figure 4.15** Solutions du modèle de Nicholson-Bailey modifié par Beddington et al. (4.3).  $a = 0.15$ ,  $\lambda = \exp(2)$ ,  $c = 1$ ,  $K = 20$ .

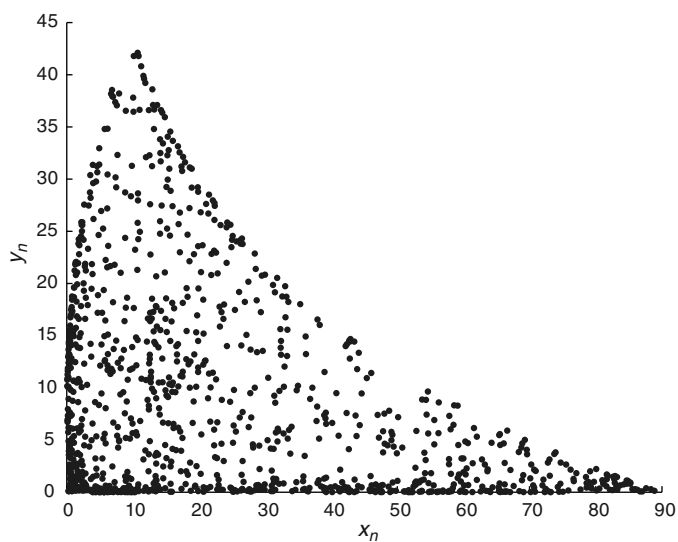




**Figure 4.16** Solutions du modèle de Nicholson-Bailey modifié par Beddington *et al.* (4.3), montrant une trajectoire invariante à l'asymptotique. La dynamique transitoire et les pointillés reliant les points successifs ne sont pas représentés par souci de lisibilité.  $a = 0.15$ ,  $\lambda = \exp(2)$ ,  $c = 1$ ,  $K = 25$ .



**Figure 4.17** Solutions du modèle de Nicholson-Bailey modifié par Beddington *et al.* (4.3), montrant une dynamique périodique à l'asymptotique.  $a = 0.15$ ,  $\lambda = \exp(2)$ ,  $c = 1$ ,  $K = 31$ .



**Figure 4.18** Solutions du modèle de Nicholson-Bailey modifié par Beddington *et al.* (4.3), montrant une dynamique chaotique.  $a = 0.15$ ,  $\lambda = \exp(2.5)$ ,  $c = 1$ ,  $K = 50$ .

## Chapitre 5

---

# Modèles spatialisés de dynamique des populations

Dans cette partie nous proposons une introduction aux modèles spatialisés de dynamique des populations. Nous séparons ce chapitre en deux sections selon que la structuration spatiale est continue ou discrète.

### 5.1 STRUCTURATION SPATIALE CONTINUE

Nous abordons dans cette section les modèles de dynamique des populations où l'espace est continu, en distinguant les cas où le temps est traité comme une variable continue ou bien comme une variable discrète.

#### 5.1.1 Équations aux dérivées partielles

Nous montrons dans ce chapitre comment représenter une structuration spatiale continue puis nous montrons comment analyser un exemple particulier. Le domaine mathématique abordé dans cette section est très vaste et concerne les équations aux dérivées partielles. En effet, les variables d'état dépendent maintenant du temps et de l'espace et les dérivées qui interviennent dans la modélisation sont des dérivées partielles, par rapport à la variable de temps ou à celle d'espace. Pour simplifier notre présentation, nous nous focaliserons sur le cas où l'espace est représenté par une droite ou un segment. La formulation obtenue se généralise à un espace à plusieurs dimensions.

On considère un domaine  $\Omega = ]a; b[$ . On note  $u(x, t)$  la densité d'une population en  $x$  à l'instant  $t$ , qui sera supposée de classe  $\mathcal{C}^1$  par rapport à  $t$  et de classe  $\mathcal{C}^2$  par

rapport à  $x$ . Nous allons maintenant exprimer les termes de transport. Deux types de transport seront détaillés : la diffusion et l'advection.

### a) La diffusion

La diffusion résulte du déplacement aléatoire des individus. On suppose qu'en chaque point  $x$ , les individus ont une probabilité identique de se déplacer d'un côté ou de l'autre. On note  $\phi(x, t)$  le flux d'individus en  $x$  à l'instant  $t$ . La loi de Fick exprime le fait qu'en chaque point  $x$  et à chaque instant  $t$ , le flux est proportionnel à la variation de la densité  $u$  par rapport à la variable spatiale. Le coefficient de proportionnalité,  $D$ , est appelé coefficient de diffusion. Il peut dépendre de la position spatiale  $x$  :  $D = D(x)$ . En outre, le signe de cette dérivée de  $u$  par rapport à  $x$  est opposé à celui du flux. En effet, si la densité est décroissante en  $x$ , comme les individus se déplacent aléatoirement, le flux est orienté positivement. Il en découle la relation :

$$\phi(x, t) = -D(x) \frac{\partial u}{\partial x}.$$

Par ailleurs, la variation de la densité  $u$  par rapport au temps  $t$ , à chaque instant et en chaque  $x$ , est égale à la variation spatiale du flux au même endroit et au même instant. En effet, si le flux décroît en  $x$ , cela implique qu'il est plus important en  $x^-$  qu'en  $x^+$  donc les individus s'accumulent en  $x$ , par conséquent la densité en  $u(x, t)$  augmente au cours du temps :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial \phi}{\partial x}.$$

Il en résulte l'expression suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D(x) \frac{\partial u}{\partial x} \right).$$

Dans le cas particulier où le coefficient de diffusion est constant (indépendant de  $x$ ), l'expression précédente devient :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$

### b) L'advection

Le transport advectif correspond à un déplacement de la population, à une vitesse  $\frac{dx}{dt} = v(x)$ , c'est-à-dire de l'ensemble des individus, dans une direction donnée. Par exemple, dans le cas où  $v(x)$  est constante (égale à  $v$ ), la densité totale des individus est constante au cours du temps : les individus sont seulement déplacés, leur quantité est invariante, donc :

$$\frac{du}{dt} = 0.$$

Or on a :

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= \frac{\partial u}{\partial t} \frac{dt}{dt} + \frac{\partial u}{\partial x} \frac{dx}{dt} \\ &= \frac{\partial u}{\partial t} + v \frac{\partial u}{\partial x} = 0.\end{aligned}$$

On obtient donc la formulation de l'advection :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -v \frac{\partial u}{\partial x}.$$

Dans le cas où  $v$  dépend de  $x$ , cette formulation s'étend en :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial (v(x)u)}{\partial x}.$$

### c) Équation Réaction - Advection - Diffusion

Aux termes de transport des individus peuvent évidemment s'ajouter tous les termes décrivant les processus démographiques et autres, vus dans les chapitres précédents et regroupés ici sous le nom de processus de réaction. En chaque  $x$  et pour tout  $t$ , le terme de réaction est noté  $F(u(x, t))$ . Une équation permettant de décrire la dynamique de la densité  $u$  est l'équation Réaction - Advection - Diffusion suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D(x) \frac{\partial u}{\partial x} \right) - \frac{\partial (v(x)u)}{\partial x} + F(u).$$

C'est une équation aux dérivées partielles. Pour pouvoir déterminer une solution de cette équation, il est nécessaire de préciser une condition initiale  $u(0, x)$  et des conditions aux bords  $a$  et  $b$  du domaine  $\Omega$ . On comprend effectivement que la densité  $u$  en  $x$  à l'instant  $t$  dépendra de la distribution initiale des individus et de la manière dont les individus se comportent aux bords du domaine : sont-ils contraints à rester dans le domaine, peuvent-ils sortir et alors de quelle manière ? Les méthodes permettant de déterminer les solutions analytiques (quand c'est possible) de ce type d'équations sortent du contexte de ce cours. Le lecteur intéressé pourra alors se référer aux méthodes de transformation de Laplace ou Fourier par exemple. Une autre voie développée pour l'utilisation de ce type d'équations en modélisation en écologie porte sur leur analyse numérique, c'est-à-dire sur les méthodes mathématiques permettant de définir des conditions et des algorithmes rigoureux pour la simulation sur ordinateur. C'est également un domaine qui sort du cadre de cet ouvrage.

#### ► Conditions aux bords de Dirichlet

Les conditions aux bords de Dirichlet sont des conditions qui fixent la valeur de  $u$  en  $a$  et en  $b$  pour tout  $t$  :

$$\begin{aligned}u(t, a) &= A_1, \\ u(t, b) &= A_2.\end{aligned}$$

► Conditions aux bords de Neumann

Les conditions aux bords de Neumann sont des conditions qui fixent le flux en  $a$  et en  $b$  pour tout  $t$  :

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial x}|_{x=a} &= A_1, \\ \frac{\partial u}{\partial x}|_{x=b} &= A_2.\end{aligned}$$

d) Exemple : le modèle de Fisher

On considère maintenant un exemple particulier décrivant la dynamique d'une population qui diffuse et croît en chaque point selon une loi logistique. Elle peut être représentée par le modèle unidimensionnel suivant (équation de Fisher) :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) + D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}$$

où  $t$  est le temps et  $t \in \mathbb{R}$ ,  $x$  désigne la coordonnée spatiale et  $x \in \mathbb{R}$ ,  $N$  est la densité de population,  $r > 0$  est le taux de croissance intrinsèque de la population,  $K > 0$  est la capacité limite du milieu,  $D$  est le coefficient de diffusion. Dans cet exemple, pour lequel on propose une analyse, on fixera les conditions aux bords. Essayons tout d'abord de se faire une idée de la dynamique avant de procéder à l'analyse. Si initialement, il n'y a aucun individu nulle part, c'est-à-dire si  $N(0, x) = 0$  pour tout  $x$ , alors clairement  $N(t, x) = 0$  pour tout  $x$  et pour tout  $t \geq 0$ . De la même manière, si initialement la population est à sa capacité limite en tout  $x$ , alors  $N(t, x) = K$  pour tout  $x$  et tout  $t \geq 0$ . Ce sont les solutions stationnaires et homogènes du modèle. La stationnarité est définie par :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = 0,$$

et l'homogénéité est définie par :

$$\frac{\partial N}{\partial x} = 0.$$

On peut voir facilement qu'il n'y a que les deux solutions précédentes qui sont homogènes et stationnaires. Les questions que l'on va aborder dans l'analyse suivante sont : les solutions précédentes sont-elles stables ? Si l'on perturbe la solution qui est instable ( $N(t, x) = 0$ ), la dynamique nous conduit-elle vers la solution homogène stationnaire stable ( $N(t, x) = K$ ) ? Pour cela, on va supposer que la solution  $N(t, x) = 0$  a été perturbée dans un passé lointain, ce qui se traduit :

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} N(t, x) = 0,$$

et on va montrer que lorsque le temps devient grand, en tout  $x$ , la population atteint sa capacité limite :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t, x) = K.$$

L'analyse va consister à rechercher une solution particulière qui va de la solution  $N = 0$  à la solution  $N = K$  quand  $t$  parcourt  $\mathbb{R}$ . La solution particulière recherchée est appelée « onde progressive » car, comme on le voit sur la figure 5.2, elle décrit une onde qui se déplace au cours du temps le long de l'axe des  $x$ . Nous commençons l'analyse en construisant une équation adimensionnalisée, c'est-à-dire en faisant les changements de variables et de paramètres suivants :  $u = N/K$ ,  $\tau = rt$  et  $y = x\sqrt{\frac{r}{D}}$ . L'écriture du modèle avec ces nouvelles variables donne :

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}.$$

Une solution d'onde progressive  $u$  vérifie la propriété suivante :

$$u(\tau, y) = u(0, y - c\tau),$$

où  $c$  est la célérité de l'onde progressive. Il en découle que la fonction  $u$  peut se ramener à une fonction à une seule variable  $U : u(\tau, y) = U(y - c\tau)$  (solution d'onde). Posons  $z = y - c\tau$  et écrivons l'équation différentielle que satisfait la nouvelle variable  $U$ . En effet, connaître  $U$  nous permet de connaître  $u$  et comme  $U$  est une fonction à une seule variable, elle vérifie une équation différentielle ordinaire. Son étude se fera au moyen des méthodes décrites dans les chapitres antérieurs. On a :

$$\frac{\partial u}{\partial \tau} = \frac{d(U(z(\tau)))}{d\tau} = \frac{dU}{dz} \frac{dz}{d\tau} = -c \frac{dU}{dz},$$

et

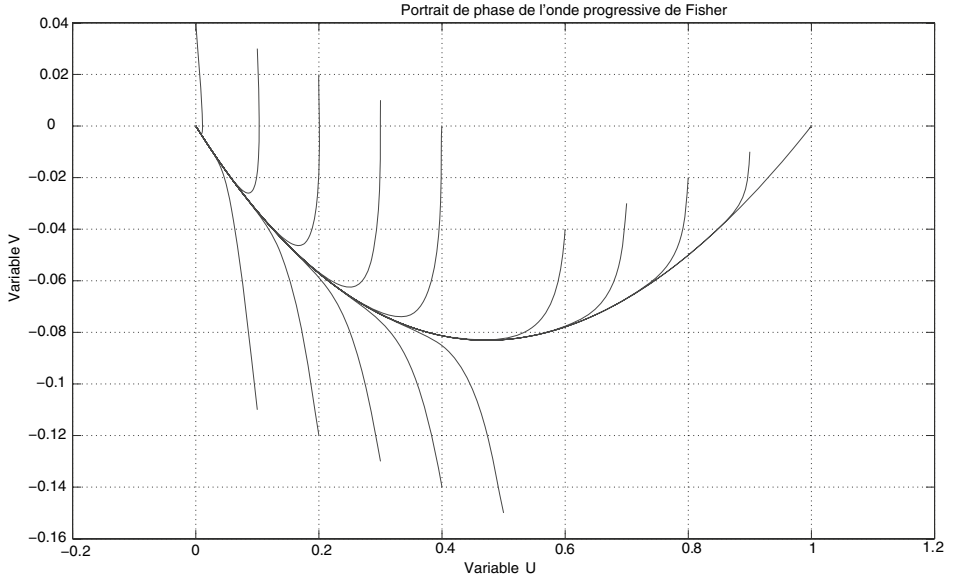
$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial y} &= \frac{d(U(z(y)))}{dy} = \frac{dU}{dz} \frac{dz}{dy} = \frac{dU}{dz}, \\ \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} &= \frac{d^2 U}{dz^2}. \end{aligned}$$

En utilisant l'équation qui gouverne  $u$  et les deux relations précédentes, on en déduit :

$$-c \frac{dU}{dz} = U(1 - U) + \frac{d^2 U}{dz^2}.$$

C'est une équation différentielle d'ordre deux, non linéaire. En posant  $V = \frac{dU}{dz}$ , on peut remplacer cette équation par le système différentiel à deux variables équivalent :

$$\begin{aligned} \frac{dU}{dz} &= V, \\ \frac{dV}{dz} &= -U(1 - U) - cV. \end{aligned}$$



**Figure 5.1** Portrait de phase illustrant la présence d'une orbite hétérocline : cette orbite montre que l'onde progressive recherchée existe.

Les conditions posées sur  $N$  quand  $t$  tend vers  $\pm\infty$  nous permettent d'écrire :

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1,$$

et

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = 0.$$

Le système différentiel gouvernant  $(U, V)$  admet deux équilibres :  $(U_1^*, V_1^*) = (0, 0)$  et  $(U_2^*, V_2^*) = (1, 0)$ , qui correspondent aux solutions stationnaires homogènes du modèle de Fisher. La stabilité de ces équilibres est donnée par la matrice Jacobienne à l'équilibre :

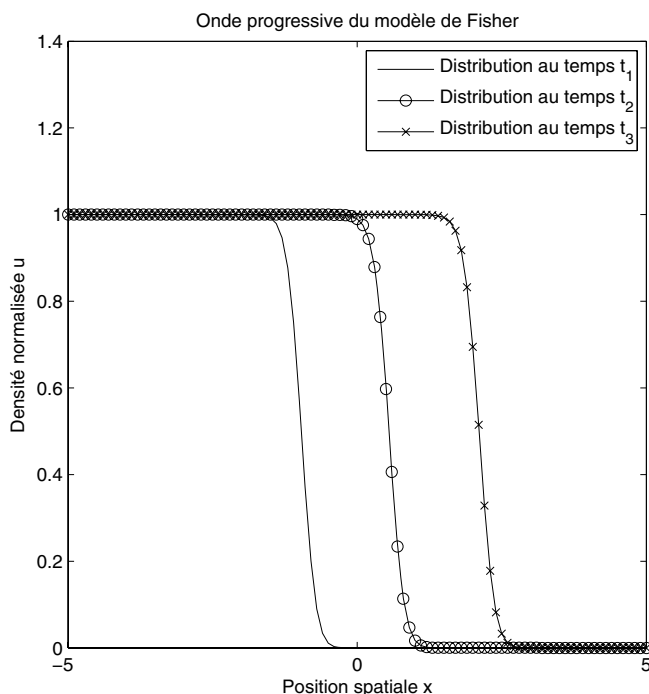
$$A_1 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & -c \end{pmatrix},$$

en  $(U_1^*, V_1^*)$  et :

$$A_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -c \end{pmatrix},$$

en  $(U_2^*, V_2^*)$ . Les valeurs propres de  $A_1$  sont de parties réelles négatives, l'équilibre  $(U_1^*, V_1^*)$  est donc stable. Les valeurs propres de  $A_2$  sont réelles et de signes opposés, donc  $(U_2^*, V_2^*)$  est un point selle. Le portrait de phase, donné sur la figure 5.1,





**Figure 5.2** Simulation numérique illustrant la solution d'onde progressive recherchée du modèle de Fisher. Les courbes représentent  $u(t, x)$  pour trois valeurs différentes de  $t$ , avec  $t_1 < t_2 < t_3$ .

illustre l'existence d'une orbite hétérocline qui joint les deux équilibres. Cette orbite correspond donc à une solution qui vérifie les conditions sur  $U$  quand  $z$  tend vers  $\pm\infty$ . On a donc l'existence d'une solution d'onde progressive qui satisfait les conditions de notre problème. En outre, l'équilibre  $(U_1^*, V_1^*)$  est sur le bord du domaine de validité biologique  $U \geq 0$ . Il ne peut donc pas s'agir d'un foyer, ce qui implique que l'équation caractéristique de la matrice Jacobienne  $A_1$  n'a pas de solution complexe. Son discriminant est positif, ce qui entraîne que  $c \geq 2$ . Dans le système de variables initiales  $(N, x, t)$ , cette condition implique que si une onde progressive se produit, elle admet une célérité minimale  $c_{\min} = \sqrt{rD}$ .

### 5.1.2 Modèles individu-centrés

Une autre approche de modélisation très populaire en écologie concerne les modèles individu-centrés. Contrairement aux modèles présentés jusqu'à présent qui sont définis par des équations mathématiques, les modèles individu-centrés font partie de la

catégorie des modèles informatiques car ils sont définis par un algorithme implémenté en utilisant un langage de programmation. Nous verrons d'autres exemples de modèles informatiques dans les sections suivantes : les réseaux d'itérations couplées et les réseaux d'automates cellulaires. Parmi les modèles informatiques, ce qui caractérise les modèles individu-centrés c'est l'utilisation d'un algorithme qui définit les processus de démographie, déplacement, interactions, mortalité, etc., au niveau de l'individu.

Il s'agit d'un domaine très vaste et le lecteur intéressé pourra se reporter aux références bibliographiques fournies à la fin de l'ouvrage. Nous allons ici nous limiter à la présentation d'un exemple simple proie-prédateur similaire au modèle de Lotka-Volterra étudié analytiquement dans les sections dédiées aux systèmes d'équations différentielles ordinaires et leurs applications en dynamique des populations. Comme dans la section précédente, il s'agit d'un exemple avec un espace continu, mais il est cette fois bidimensionnel.

Considérons donc un espace à deux dimensions continu dans lequel deux catégories d'individus, des proies et des prédateurs, se déplacent et interagissent. Définissons des conditions toriques de voisinage aux bords de cet espace, c'est-à-dire que le bord gauche de l'espace est connecté au bord droit et de même pour les bords haut et bas. Définissons un voisinage sous la forme d'un disque de rayon  $rad$  autour de chaque individu. Au départ on distribue un certain nombre de proies et de prédateurs aléatoirement dans l'espace. Ensuite à chaque pas de temps chacune des proies se déplace aléatoirement dans son voisinage, se reproduit avec la probabilité  $\alpha$  (on donne alors à l'enfant une position aléatoire au sein du voisinage de son parent) et meurt avec la probabilité  $\beta$ . Puis chacun des prédateurs se déplace aléatoirement dans son voisinage, capture chaque proie de ce voisinage avec la probabilité  $\gamma$ , se reproduit (pour chaque proie capturée le prédateur engendre un enfant avec la probabilité  $e$ , auquel on donne alors une position aléatoire au sein du voisinage de son parent), et meurt avec la probabilité  $m$ .

Nous venons de définir un modèle individu-centré (*individual-based model* en anglais). Contrairement aux modèles informatiques définis dans les prochaines sections où l'espace sera discret et où on s'intéressa à l'évolution au cours du temps de variables discrètes (réseau d'automates cellulaires) ou continues (réseau d'itérations couplées) caractérisant chaque portion d'espace (cellule), dans un modèle individu-centré on a une collection d'individus caractérisés par des attributs et on s'intéresse à l'évolution au cours du temps du nombre d'individus et de leurs attributs. Parmi ces attributs on a la localisation dans l'espace si c'est un modèle spatialisé, et généralement d'autres tels que l'âge, la taille, etc.

Nous avons construit le modèle proie-prédateur individu-centré ci-dessus par analogie avec le modèle de Lotka-Volterra, rappelé ci-après :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx - axy, \\ \frac{dy}{dt} &= -my + eaxy,\end{aligned}\tag{5.1}$$

où  $x$  est le nombre de proies et  $y$  le nombre de prédateurs.

On peut assimiler le paramètre  $r$  (taux de croissance des proies) du modèle (5.1) à notre variable aléatoire  $\alpha - \beta$ . Le nombre de proies capturées par prédateur par unité de temps dans le modèle (5.1),  $ax$ , est, dans notre cas,  $\gamma x_l$ , où  $x_l$  est le nombre local de proies, c'est à dire le nombre de proies dans le voisinage du prédateur. En supposant une distribution homogène des proies on a  $x_l = x * \text{surface\_voisinage} / \text{surface\_totale}$  et donc on peut assimiler le paramètre  $a$  à  $\gamma * \text{surface\_voisinage} / \text{surface\_totale}$ . Les paramètres  $m$  et  $e$  du modèle (5.1) sont les mêmes que dans le modèle individu-centré sauf que ce sont dans ce dernier cas des variables aléatoires.

En général on ne pourra pas étudier le comportement des modèles informatiques autrement que par simulation numérique. Un exemple d'implémentation numérique du modèle proie-prédateur individu-centré utilisant la plate-forme NetLogo est fourni en annexe. Le code permet de tracer l'évolution en fonction du temps du nombre de proies (courbe grise a sur les graphiques en bas à gauche dans les figures 5.3 et 5.4) et de prédateurs (courbe noire b) obtenus en exécutant le modèle individu-centré ainsi que ces nombres (courbe grise c pour les proies et courbe noire d pour les prédateurs) calculés à partir de l'approximation d'Euler du modèle de Lotka-Volterra (5.1) :

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= x_t + rx_t - ax_t y_t, \\ y_{t+1} &= y_t - my_t + eax_t y_t.\end{aligned}\tag{5.2}$$

Quand le voisinage est petit ( $rad = 1$ , figure 5.3, la taille totale de l'espace de simulation étant de  $51 * 51$ ) les résultats sont très différents alors que quand le voisinage est grand ( $rad = 10$ , figure 5.4) ils sont très proches. On obtient dans le cas d'interactions locales (figure 5.3) des distributions de proies et de prédateurs très hétérogènes, avec des « vagues » successives de « groupes » de proies progressivement tuées par des « groupes » de prédateurs. Rien de tel dans le cas d'interactions plus globales (figure 5.4). Nous avons donc une illustration de l'impact de la nature des interactions, locales (figure 5.3) ou plus globales (figure 5.4), sur la dynamique d'un modèle spatialisé.

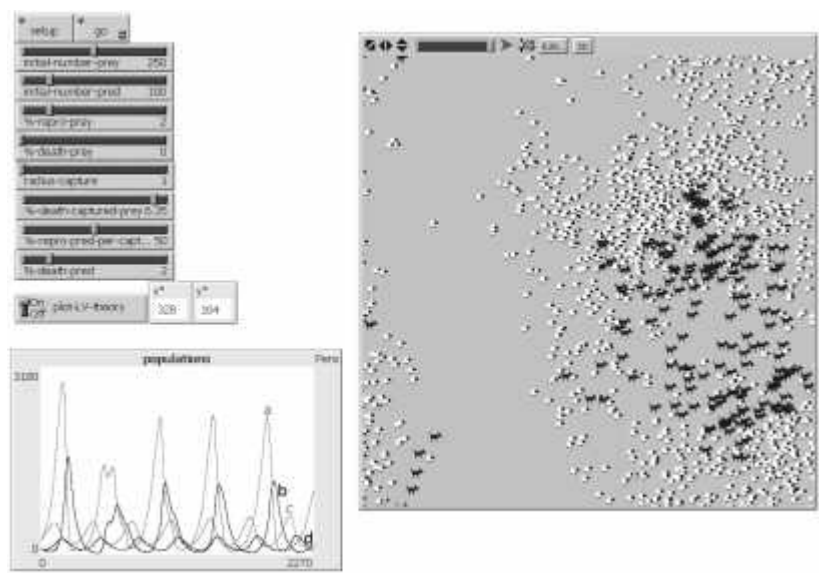


Figure 5.3 L'interface graphique associée à l'implémentation individu-centrée du modèle de Lotka-Volterra dans NetLogo. Cas où le rayon du voisinage est petit  $rad = 1$ .

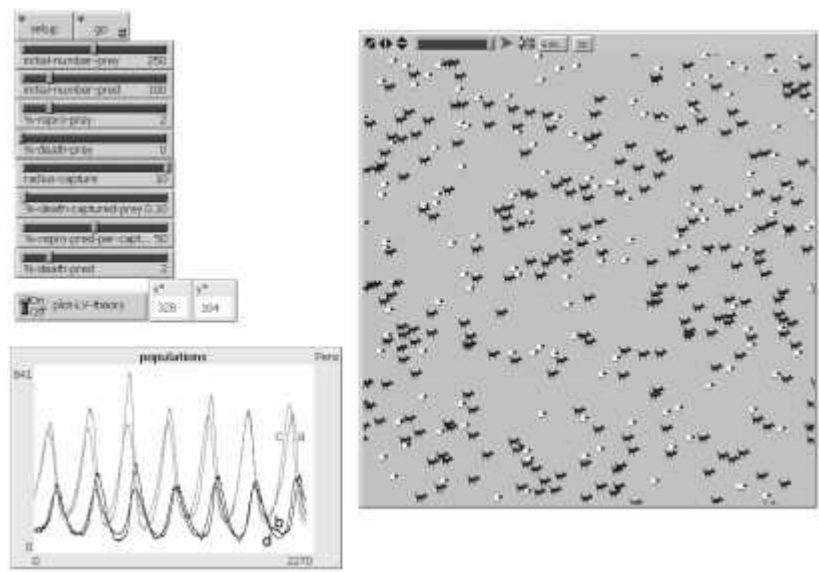


Figure 5.4 Modèle de Lotka-Volterra individu-centré. Cas où le rayon du voisinage est grand  $rad = 10$ .

## 5.2 MODÈLES MULTISITES

Après avoir présenté les modèles où l'espace était continu, une deuxième façon d'aborder la spatialisation des modèles de dynamique des populations consiste à considérer un espace discrétisé. Dans ce cas, l'espace est représenté par un ensemble fini de sites connectés par des événements de dispersion. Nous allons présenter successivement les cas où le temps est traité comme une variable continue puis comme une variable discrète. Enfin, nous aborderons un dernier cas, les réseaux d'automates cellulaires, où espace, temps et variables d'état sont discrets.

### 5.2.1 Équations différentielles ordinaires couplées

Dans le cas où l'espace est discret et le temps continu, le modèle spatialisé appartient à la classe des équations différentielles ordinaires couplées. Dans le cas d'une seule population répartie sur  $N$  sites, on peut écrire le modèle sous la forme générale suivante :

$$\dot{x}_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N m_{ij}(x) x_j - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N m_{ji}(x) x_i + f_i(x_i), \quad (5.3)$$

où  $x = (x_1, \dots, x_i, \dots, x_N)$  est le vecteur population,  $x_i, i \in [1, \dots, N]$ , étant la densité d'individus sur chaque site  $i$ ,  $m_{ij}$  est le taux de migration du site  $j$  vers le site  $i$ , qui dépend généralement du vecteur population, et la fonction  $f_i(x_i)$  représente la dynamique locale de la population sur le site  $i$ . Nous supposons ici que cette fonction  $f_i$  ne dépend que de la population  $x_i$  sur le site  $i$ .

On peut généraliser le modèle (5.3) dans le cas d'un nombre quelconque  $K$  de populations réparties sur  $N$  sites :

$$\dot{x}_{ik} = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N m_{ij}(x) x_{jk} - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N m_{ji}(x) x_{ik} + f_i(x_i), \quad (5.4)$$

où  $x = (x_1, \dots, x_i, \dots, x_N)$  avec  $x_i = (x_{i1}, \dots, x_{iK})$  le vecteur regroupant l'effectif de chaque population sur le site  $i$ .

Nous allons étudier à titre d'exemple un modèle d'une population distribuée sur deux sites avec croissance logistique de cette population sur chaque site et taux de migration constants entre sites. Nous utilisons  $x$  et  $y$  à la place  $x_1$  et  $x_2$  pour simplifier l'écriture du modèle :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= m_{12}y - m_{21}x + r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right), \\ \dot{y} &= m_{21}x - m_{12}y + r_2y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right).\end{aligned}\tag{5.5}$$

Les variables  $x$  et  $y$  sont les effectifs de la population sur les sites 1 et 2, respectivement, les paramètres  $r_i$  et  $K_i$ ,  $i \in [1, 2]$ , sont les taux de croissance et les capacités limites de la population sur le site  $i$  et  $m_{ij}$ ,  $i, j \in [1, 2]$  les taux de migration constants.

Recherchons pour commencer les isoclines zéros du modèle (5.5) :

$$\begin{aligned}\dot{x} = 0 &\Rightarrow y = \frac{1}{m_{12}} \left( m_{21}x - r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) \right), \\ \dot{y} = 0 &\Rightarrow x = \frac{1}{m_{21}} \left( m_{12}y - r_2y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) \right).\end{aligned}$$

Ces isoclines sont deux paraboles passant par l'origine et qui ont une seule intersection dans le cadran positif. Il existe donc deux équilibres ayant une signification biologique,  $(0, 0)$  et un unique point positif que nous notons  $(x^*, y^*)$ .

La matrice Jacobienne du système (5.5) s'écrit :

$$A = \begin{pmatrix} -m_{21} + r_1 - 2r_1 \frac{x}{K_1} & m_{12} \\ m_{21} & -m_{12} + r_2 - 2r_2 \frac{y}{K_2} \end{pmatrix}.$$

Pour l'origine, nous avons :

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} -m_{21} + r_1 & m_{12} \\ m_{21} & -m_{12} + r_2 \end{pmatrix}.$$

On suppose à partir de maintenant que  $r_1 > m_{21}$  et  $r_2 > m_{12}$ , c'est à dire que le taux de croissance de la population sur chaque site est supérieur au taux de migration de ce site vers l'autre (nous laissons le soin au lecteur d'étudier les autres cas). Dans ces conditions la trace de la matrice  $A(0, 0)$  est positive et l'origine  $(0, 0)$  est donc instable.

En ce qui concerne le point d'équilibre  $(x^*, y^*)$ , la matrice Jacobienne s'écrit après simplification sous la forme suivante :

$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -r_1 \frac{x^*}{K_1} - m_{12} \frac{y^*}{x^*} & m_{12} \\ m_{21} & -r_2 \frac{y^*}{K_2} - m_{21} \frac{x^*}{y^*} \end{pmatrix}.$$

Il est clair que  $tr(A(x^*, y^*)) < 0$ . D'autre part, un calcul simple montre que  $det(A(x^*, y^*)) > 0$ . Le point d'équilibre  $(x^*, y^*)$  est donc localement asymptotiquement stable et la population tend vers un effectif constant  $(x^*, y^*)$  sur chacun des deux sites.

**Exercice** Nous allons étudier de nouveau le modèle (5.5) mais en faisant une hypothèse différente concernant les taux de migration :

$$m_{12} = \alpha x \text{ et } m_{21} = \beta y,$$

où  $\alpha$  et  $\beta$  sont des constantes positives. Cette hypothèse supplémentaire revient à imaginer que la migration dépend de la densité. Nous supposons ainsi que le taux de migration est proportionnel à la densité sur le site d'arrivée. Il s'agit par conséquent d'une hypothèse d'agrégativité des individus qui ont tendance à se regrouper sur le site où ils sont plus nombreux. Avec cette hypothèse supplémentaire, le modèle devient :

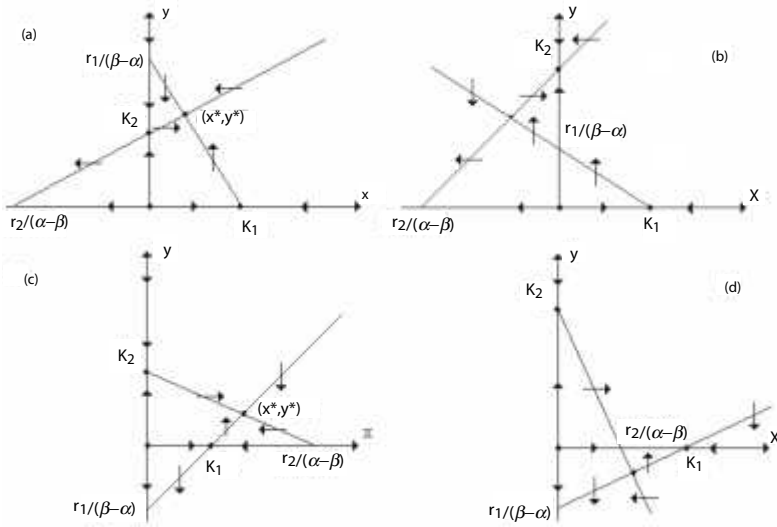
$$\begin{aligned}\dot{x} &= (\alpha - \beta)xy + r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1}\right), \\ \dot{y} &= (\beta - \alpha)xy + r_2y \left(1 - \frac{y}{K_2}\right).\end{aligned}\tag{5.6}$$

⇒ **Solution** Recherchons pour commencer les isoclines zéros :

$$\begin{aligned}\dot{x} = 0 &\Rightarrow x = 0 \text{ ou } y = \frac{r_1}{\beta - \alpha} \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) \quad (\Delta_1), \\ \dot{y} = 0 &\Rightarrow y = 0 \text{ ou } x = \frac{r_2}{\alpha - \beta} \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) \quad (\Delta_2).\end{aligned}$$

La figure 5.5 présente les quatre cas possibles avec les sens des vecteurs vitesse sur chaque isocline. Les isoclines zéros sont quatre droites, les deux axes  $x = 0$  et  $y = 0$  et deux autres droites  $(\Delta_1)$  et  $(\Delta_2)$  coupant les axes en  $(K_1, 0)$  et  $(0, \frac{r_1}{\beta - \alpha})$  pour la droite  $(\Delta_1)$ , et en  $(0, K_2)$  et  $(\frac{r_2}{\alpha - \beta}, 0)$  pour la droite  $(\Delta_2)$ . Les points d'équilibre se trouvent à l'intersection des isoclines horizontales et verticales et sont au nombre de quatre, l'origine  $(0, 0)$ ,  $(K_1, 0)$ ,  $(0, K_2)$  et enfin un point  $(x^*, y^*)$ . Calculons maintenant la matrice Jacobienne du système (5.6), il vient :

$$A = \begin{pmatrix} (\alpha - \beta)y + r_1 - 2r_1 \frac{x}{K_1} & (\alpha - \beta)x \\ (\beta - \alpha)y & (\beta - \alpha)x + r_2 - 2r_2 \frac{y}{K_2} \end{pmatrix}.$$



**Figure 5.5** Isoclines zéros du modèle d'une population distribuée sur deux sites. (a) et (b)  $\beta > \alpha$ . (c) et (d)  $\beta < \alpha$ .

En ce qui concerne l'origine, nous avons :

$$A(0,0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix},$$

qui est donc un nœud instable.

Pour le point d'exclusion  $(K_1, 0)$ , il vient :

$$A(K_1, 0) = \begin{pmatrix} -r_1 & (\alpha - \beta) K_1 \\ 0 & (\beta - \alpha) K_1 + r_2 \end{pmatrix},$$

dont une des valeurs propres,  $\lambda_1 = -r_1$ , est négative, et la seconde égale à  $\lambda_2 = (\beta - \alpha) K_1 + r_2$ . D'où deux cas possibles :

$(\alpha - \beta) K_1 < r_2 \Rightarrow \lambda_2 > 0$ , l'équilibre est point selle.

$(\alpha - \beta) K_1 > r_2 \Rightarrow \lambda_2 < 0$ , l'équilibre est un nœud stable.

Pour le second point d'exclusion,  $(0, K_2)$ , il vient :

$$A(0, K_2) = \begin{pmatrix} (\alpha - \beta) K_2 + r_1 & 0 \\ (\beta - \alpha) K_2 & -r_2 \end{pmatrix},$$

dont une des valeurs propres,  $\lambda_2 = -r_2$ , est négative, et la seconde égale à  $\lambda_1 = (\alpha - \beta) K_2 + r_1$ . D'où deux cas possibles :



$(\beta - \alpha) K_2 < r_1 \Rightarrow \lambda_1 > 0$ , l'équilibre est point selle.

$(\beta - \alpha) K_2 > r_1 \Rightarrow \lambda_1 < 0$ , l'équilibre est un nœud stable.

Enfin, pour le point d'équilibre,  $(x^*, y^*)$ , il vient :

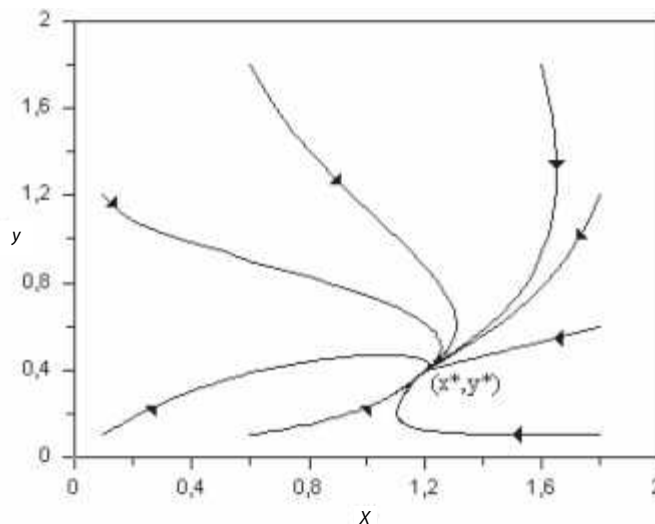
$$A(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -r_1 \frac{x^*}{K_1} & (\alpha - \beta) x^* \\ (\beta - \alpha) y^* & -r_2 \frac{y^*}{K_2} \end{pmatrix}.$$

La trace de cette matrice est négative lorsque cet équilibre appartient au cadran positif. Dans ce cas, le déterminant est de plus positif :

$$\det A(x^*, y^*) = x^* y^* \left( \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} + (\alpha - \beta)^2 \right) > 0.$$

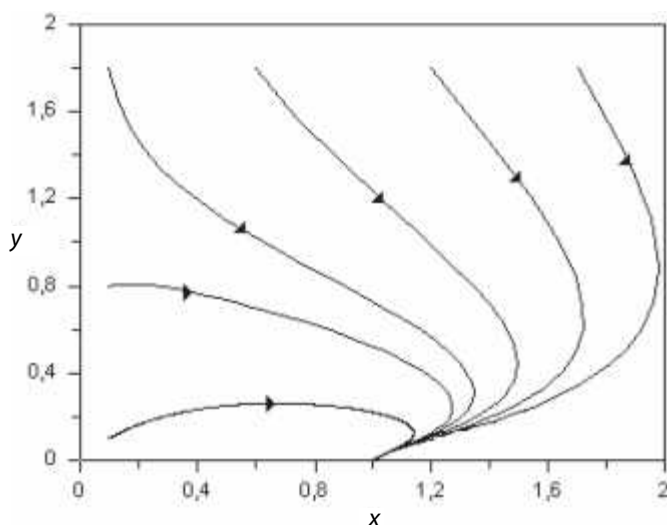
En conséquence, lorsque cet équilibre se trouve placé dans le cadran positif, il est stable. Trois portraits de phase correspondant à trois situations écologiques différentes :

1) La population tend vers une densité totale constante en se répartissant sur les deux sites. C'est le cas où  $(x^*, y^*)$  appartient au cadran positif et est un équilibre globalement stable. Le portrait de phase est présenté sur la figure 5.6.



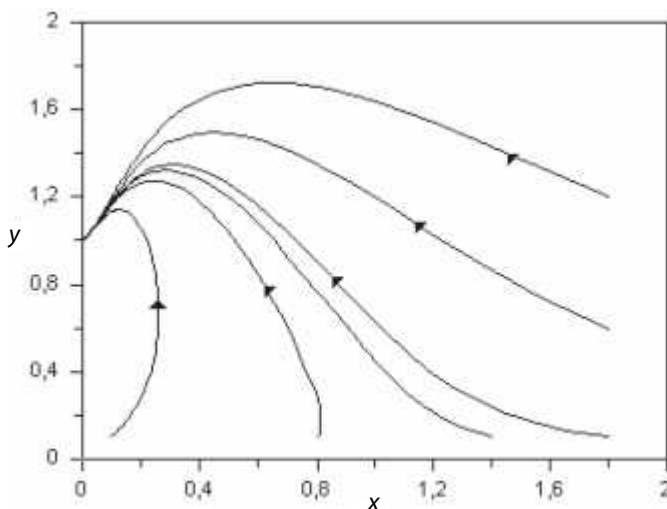
**Figure 5.6** Cas où la population se répartit sur les deux sites.  $\alpha - \beta = 0.5$ ,  $K_1 = K_2 = r_1 = r_2 = 1$ .

2) La population n'est présente que sur le site 1 (figure 5.7). C'est le cas où  $(K_1, 0)$  est le seul équilibre stable.



**Figure 5.7** Cas où la population se répartit sur le seul site 1. Mêmes valeurs des paramètres que dans la figure 5.6 sauf  $\alpha - \beta = 1.1$ .

3) La population n'est présente que sur le site 2. C'est le cas où  $(0, K_2)$  est le seul équilibre stable (figure 5.8).



**Figure 5.8** Cas où la population se répartit sur le seul site 2. Mêmes valeurs des paramètres que dans la figure 5.6 sauf  $\alpha - \beta = -1.1$ .

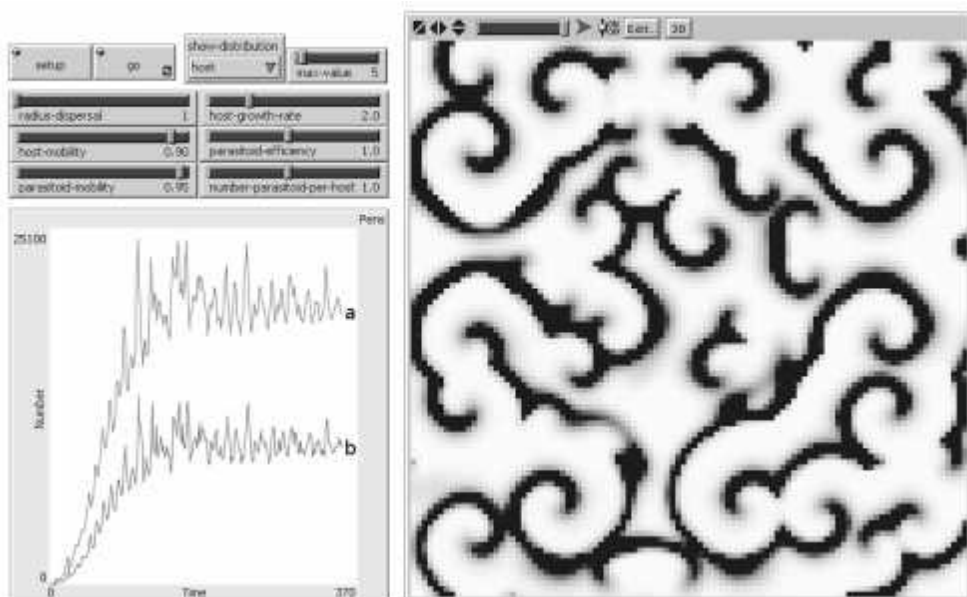
### 5.2.2 Réseaux d'itérations couplées

Lorsque l'espace et le temps sont discrets mais les variables d'état sont continues, parmi les types de modèles spatialisés largement utilisés en écologie, on compte les réseaux d'itérations couplées (*coupled map lattice* en anglais). Dans le cas de réseaux d'itérations couplées modélisant la dynamique des populations, on distingue une phase de démographie et interactions entre populations sur chaque site et une phase de dispersion de chaque population entre les sites. Considérons à titre d'exemple le modèle hôte-parasitoïde de Nicholson-Bailey spatialisé sur un espace à deux dimensions représenté par une grille de cellules carrées. Définissons pour chaque cellule son voisinage comme étant l'ensemble des cellules à l'intérieur d'un disque de rayon  $r$  (en approchant des bords de la grille ce voisinage est tronqué). Chaque cellule de la grille est caractérisée par deux variables,  $x_n$  et  $y_n$ , le nombre d'hôtes et le nombre de parasitoïdes à la génération  $n$ , respectivement. Choisissons une valeur initiale pour ces variables, par exemple  $x_0 = y_0 = 0$  pour toutes les cellules sauf pour une cellule choisie aléatoirement et pour laquelle  $x_0 = 5$  et  $y_0 = 2$ . À chaque pas de temps  $n$  on simule une phase de dispersion et une phase de démographie et parasitisme. Pour la phase de dispersion, une proportion  $\mu_x$  des hôtes et  $\mu_y$  des parasitoïdes quitte chaque cellule et se distribue uniformément sur les cellules du voisinage. Pour la phase de démographie et parasitisme on utilise le modèle de Nicholson-Bailey (4.1) appelé ci-dessous :

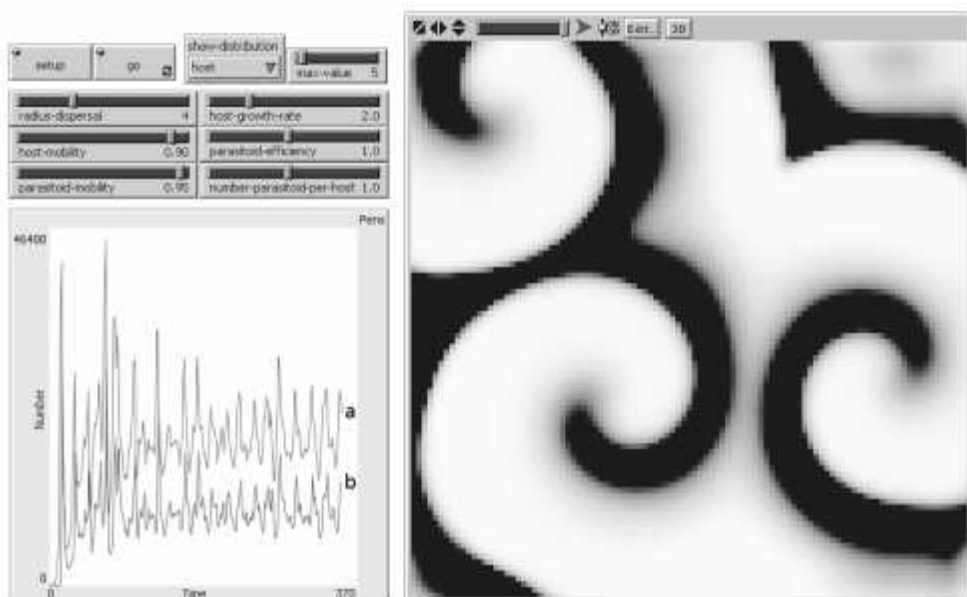
$$\begin{aligned}x_{n+1} &= \lambda x_n \exp(-ay_n), \\y_{n+1} &= cx_n (1 - \exp(-ay_n)).\end{aligned}\quad (5.7)$$

Le code NetLogo reproduit en annexe montre un exemple d'implémentation du réseau d'itérations couplées de Nicholson-Bailey. L'interface graphique associée à ce code est représentée sur la figure 5.9. À droite est représenté pour chaque cellule du réseau le nombre d'hôtes au dernier pas de temps, avec des valeurs allant de 0 (blanc) à 5 (noir). À gauche le graphique montre l'évolution en fonction du temps du nombre total d'hôtes (courbe a) et de parasitoïdes (courbe b). Les valeurs des paramètres  $r$ ,  $\mu_x$ ,  $\mu_y$ ,  $\lambda$ ,  $a$  et  $c$  apparaissent en haut.

La figure 5.9 montre le cas où le voisinage utilisé pour la dispersion est petit ( $r = 1$ , la taille du réseau étant de  $101 * 101$  cellules). On voit que les populations d'hôtes et de parasitoïdes persistent, ce qui n'était pas le cas avec le modèle non spatialisé (4.1). Cette persistance est associée à l'émergence de motifs spatiotemporels, ici des spirales. D'autres motifs (chaos spatial et cristaux) peuvent apparaître pour d'autres valeurs des paramètres de dispersion  $\mu_x$  et  $\mu_y$ . Lorsque la taille du voisinage de dispersion augmente ( $r = 4$ , figure 5.10) la taille des spirales augmente aussi. Pour un voisinage encore plus grand, l'espace deviendrait trop petit pour contenir une spirale et on retrouverait une dynamique approchant celle du modèle non spatial, avec non persistance des interactions. Nous avons donc ici une nouvelle illustration de l'importance de processus locaux, comme la dispersion, pour la dynamique d'un système.



**Figure 5.9** L'interface graphique associée à l'implémentation du réseau d'itérations couplées de Nicholson-Bailey dans NetLogo. Le rayon de la zone de dispersion est  $r = 1$ .



**Figure 5.10** Réseau d'itérations couplées de Nicholson-Bailey. Le rayon de la zone de dispersion est  $r = 4$ .

### 5.2.3 Réseaux d'automates cellulaires

Lorsque espace, temps et variables d'état sont discrets, le modèle spatialisé appartient à la classe des réseaux d'automates cellulaires (*cellular automata network* en anglais). Les réseaux d'automates cellulaires se distinguent des réseaux d'itérations couplées présentés dans la section précédente par le fait que les cellules prennent une liste finie d'états.

À titre d'exemple d'utilisation d'un réseau d'automates cellulaires en dynamique des populations, nous allons présenter le modèle épidémiologique SIRS spatialisé. Considérons un espace à deux dimensions représenté par une grille de cellules carrées. Définissons pour chaque cellule son voisinage comme étant l'ensemble des cellules à l'intérieur d'un disque de rayon  $r$ . Choisissons des conditions toriques aux bord du réseau en connectant les cellules des bords gauche et droit et les cellules des bords haut et bas.

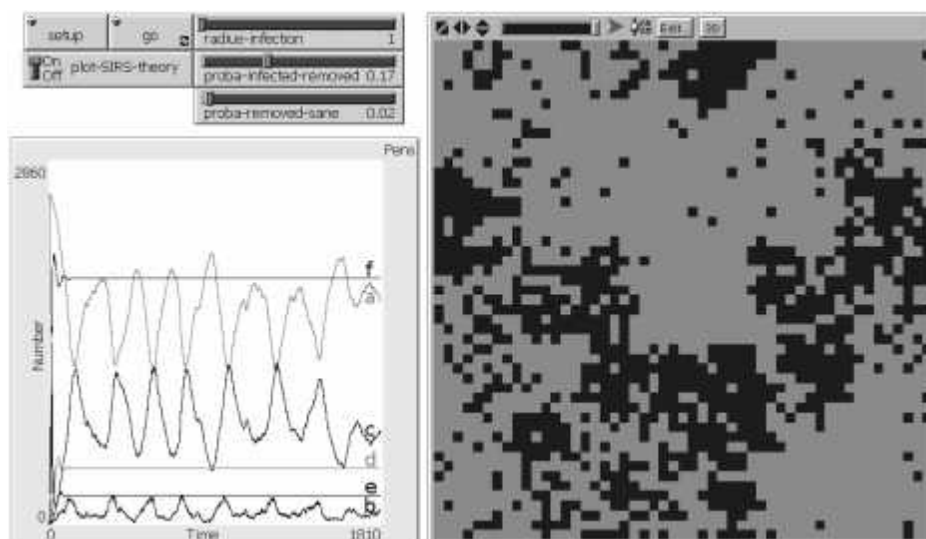
Par analogie avec le modèle épidémiologique SIRS, chaque cellule de la grille ne peut prendre que trois états : sain (S), infecté (I) et remis (R). On se donne une configuration initiale des états des cellules de la grille, par exemple toutes les cellules sont S sauf les quatre cellules adjacentes à la cellule centrale qui sont I. On définit la règle de transition qui va faire évoluer les états de chaque cellule de la grille d'un pas de temps au suivant en fonction de son propre état et des états des cellules voisines. Ainsi, d'un pas de temps au suivant une cellule R passera à S avec une certaine probabilité constante  $\gamma$  ; une cellule I deviendra R avec une certaine probabilité constante  $\delta$  ; une cellule S passera à I avec une certaine probabilité  $p$  égale à la proportion de cellules I dans son voisinage.

Nous venons de construire un réseau d'automates cellulaires stochastique, à partir de la définition de ses caractéristiques structurelles (topologie du réseau, voisinage et conditions aux bords) et de ses caractéristiques fonctionnelles (liste des états, condition initiale et règle de transition). Il s'agit d'un réseau stochastique parce que la règle de transition repose sur des probabilités et donc son implémentation numérique fera appel à des tirages aléatoires.

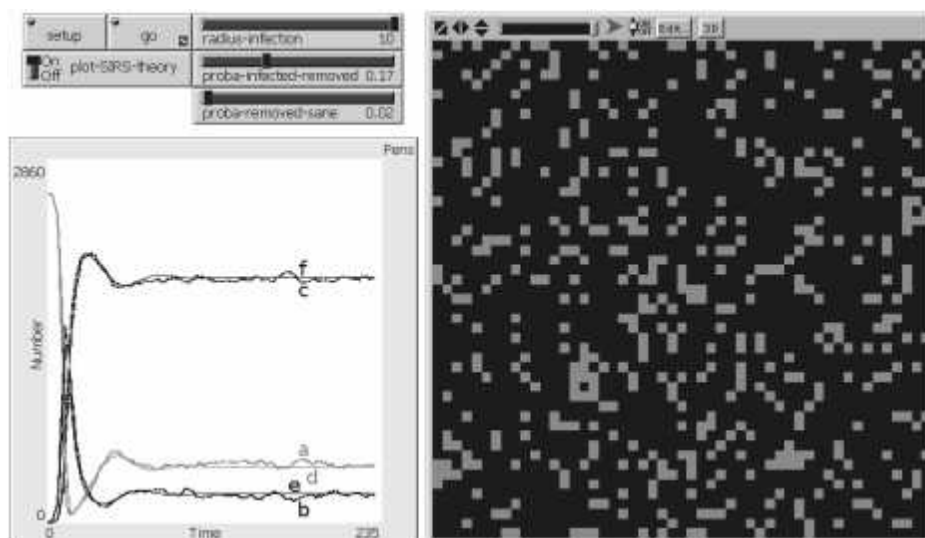
Le code NetLogo reproduit en annexe montre un exemple d'implémentation du réseau d'automates cellulaires SIRS. Ce code permet aussi de simuler en même temps le modèle SIRS de départ non spatialisé (2.27), ou plus exactement, l'approximation d'Euler de ce modèle :

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= S_t - \beta S_t I_t + \gamma R_t \\ I_{t+1} &= I_t + \beta S_t I_t - \delta I_t \\ R_{t+1} &= R_t + \delta I_t - \gamma R_t. \end{aligned} \tag{5.8}$$

L'interface graphique associée à ce code est représentée sur la figure 5.11. On y voit à droite le réseau avec l'état des cellules (S en gris clair, I en noir, R en gris foncé) au dernier pas de temps et à gauche les courbes d'évolution en fonction du temps du nombre de cellules S, I et R dans le réseau (courbes a, b et c, respectivement) ainsi que l'évolution de ce nombre selon le modèle SIRS non spatial (5.8) (courbes d, e et f). Les valeurs des paramètres  $r$ ,  $\delta$  et  $\gamma$  apparaissent en haut. La figure 5.11 montre le cas où le voisinage utilisé pour calculer la probabilité  $p$  de transition de S à I des cellules est petit ( $r = 1$ , la taille du réseau étant de  $51 * 51$  cellules). Les dynamiques obtenues avec les deux modèles sont alors très différentes. Dans le réseau on a une évolution plus ou moins cyclique du nombre de cellules dans chaque état alors qu'avec le modèle (5.8) on converge rapidement vers une situation d'équilibre, conformément aux résultats théoriques. Dans le réseau on voit que l'espace est très hétérogène avec quelques foyers de cellules I présents dans un environnement constitué principalement de cellules S. Dans le cas de la figure 5.12 le voisinage est plus grand ( $r = 10$ ) et la situation est très différente. On a cette fois dans le réseau une distribution relativement homogène des états des cellules et les dynamiques obtenues avec les deux systèmes sont identiques (mises à part les légères oscillations obtenues dans le cas du réseau à cause de la règle de transition stochastique). On a donc ici une nouvelle illustration de l'impact de la nature des interactions, locales (figure 5.11) ou plus globales (figure 5.12), sur la dynamique d'un système.



**Figure 5.11** L'interface graphique associée à l'implémentation du réseau d'automates cellulaires SIRS dans NetLogo. Cas où le rayon du voisinage est petit  $r = 1$ .



**Figure 5.12** Réseau d'automates cellulaires SIRS. Cas où le rayon du voisinage est grand  $r = 10$ .





## Annexe A

---

# Rappels d'algèbre linéaire

### A.1 APPLICATION LINÉAIRE

Nous supposons connue la notion d'espace vectoriel. Soit un espace vectoriel de dimension deux.  $(e_1, e_2)$  constitue une base  $E$  de cet espace vectoriel. Nous considérons une application linéaire  $f$  à laquelle est associée la matrice  $A$ . Rappelons qu'une application linéaire vérifie :

$$\begin{aligned}f(\lambda e_1) &= \lambda f(e_1), \\f(e_1 + e_2) &= f(e_1) + f(e_2),\end{aligned}$$

où  $\lambda$  est un scalaire. La transformée d'une combinaison linéaire de vecteurs est la combinaison linéaire des transformés de chacun des vecteurs. Les transformés des vecteurs de la base  $E$  sont des vecteurs se décomposant sur la base de  $E$  et sont donnés par les expressions suivantes :

$$\begin{aligned}f(e_1) &= a_{11}e_1 + a_{21}e_2, \\f(e_2) &= a_{12}e_1 + a_{22}e_2.\end{aligned}$$

Soit un vecteur quelconque  $m$  de coordonnées  $(x, y)$  dans la base  $E$  :

$$m = xe_1 + ye_2.$$

Cherchons son image par l'application linéaire  $f$  :

$$f(m) = f(xe_1 + ye_2) = xf(e_1) + yf(e_2) = (xa_{11} + ya_{12})e_1 + (xa_{21} + ya_{22})e_2.$$

Par conséquent, si nous notons  $(h, k)$  les composantes du vecteur  $f(m) = he_1 + ke_2$ , il vient :

$$\begin{aligned} h &= xa_{11} + ya_{21}, \\ k &= xa_{12} + ya_{22}, \end{aligned}$$

que nous pouvons écrire sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} h \\ k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix},$$

avec  $A$  la matrice de l'application linéaire :

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix},$$

dont les colonnes sont constituées par les coordonnées des transformés des vecteurs de la base  $E$  par l'application linéaire. Ce résultat se généralise aisément en dimension  $n > 2$ .

## A.2 CHANGEMENT DE BASE

Soit  $(e_1, e_2)$  la base d'origine d'un espace vectoriel  $E$  et  $(f_1, f_2)$  une autre base de l'espace vectoriel  $E$ . Les relations définissant le changement de base permettent d'exprimer les coordonnées des vecteurs de la nouvelle base de  $E$  en fonction de celles des vecteurs de l'ancienne base de  $E$  :

$$\begin{aligned} f_1 &= p_{11}e_1 + p_{21}e_2, \\ f_2 &= p_{12}e_1 + p_{22}e_2. \end{aligned}$$

La matrice  $P$  suivante s'appelle la matrice de passage :

$$P = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} \\ p_{21} & p_{22} \end{pmatrix},$$

elle porte sur ces colonnes les composantes des vecteurs de la nouvelle base exprimée dans l'ancienne base. La matrice  $P$  est inversible, c'est-à-dire que  $\det P \neq 0$ . On peut alors exprimer les vecteurs de l'ancienne base dans la nouvelle base, avec les relations suivantes :

$$\begin{aligned} e_1 &= q_{11}f_1 + q_{21}f_2, \\ e_2 &= q_{12}f_1 + q_{22}f_2. \end{aligned}$$

La matrice  $Q$  est la matrice de passage inverse et s'écrit de la manière suivante :

$$Q = \begin{pmatrix} q_{11} & q_{12} \\ q_{21} & q_{22} \end{pmatrix} = P^{-1}.$$

Rappelons qu'en dimension deux, la matrice inverse est la suivante :

$$P^{-1} = \frac{1}{\det P} \begin{pmatrix} p_{22} & -p_{12} \\ -p_{21} & p_{11} \end{pmatrix},$$

matrice obtenue à partir de la matrice  $P$  en inversant les termes de sa première diagonale, en changeant le signe des termes de la seconde diagonale et en divisant par le déterminant de la matrice  $P$ .

Soit un vecteur quelconque  $m$  de coordonnées  $(x, y)$  dans la base  $E$  :

$$m = xe_1 + ye_2.$$

Recherchons ses composantes  $(u, v)$  dans la nouvelle base :

$$m = xe_1 + ye_2 = x(q_{11}f_1 + q_{21}f_2) + y(q_{12}f_1 + q_{22}f_2),$$

après regroupement, il vient :

$$m = uf_1 + vf_2 = (xq_{11} + yq_{12})f_1 + (xq_{21} + yq_{22})f_2,$$

et donc finalement sous notation matricielle :

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} q_{11} & q_{12} \\ q_{21} & q_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

Le changement inverse est donné par :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} \\ p_{21} & p_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Ce résultat se généralise facilement en dimension quelconque.

### A.3 APPLICATION LINÉAIRE ET CHANGEMENT DE BASE

Nous avons vu qu'à l'application linéaire  $f$  est associée une matrice  $A$  portant sur ses colonnes les transformés des vecteurs de la base de  $E$ . Nous allons maintenant rechercher l'expression de la matrice de l'application linéaire  $f$  dans la nouvelle base de l'espace  $E$ . Dans l'ancienne base, on a :

$$\begin{pmatrix} z \\ t \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

Les relations de changement de base nous donnent :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \text{ et } \begin{pmatrix} z \\ t \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} r \\ s \end{pmatrix}.$$

Après substitution, il vient :

$$P \begin{pmatrix} r \\ s \end{pmatrix} = AP \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

et finalement :

$$\begin{pmatrix} r \\ s \end{pmatrix} = P^{-1}AP \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = B \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

En conséquence, la matrice associée à l'application linéaire dans la nouvelle base, que nous notons  $B$ , est liée à la matrice  $A$  par la relation suivante :

$$B = P^{-1}AP.$$

### A.4 SYSTÈME DYNAMIQUE LINÉAIRE ET CHANGEMENT DE BASE

Soit le système linéaire suivant :

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}.$$

On peut effectuer un changement de base et en conséquence des résultats de la section précédente, le système s'écrit dans la nouvelle base :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = B \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix},$$

avec la relation démontrée précédemment :

$$B = P^{-1}AP.$$

Il peut être utile de changer de base car le système dans la nouvelle base peut être beaucoup plus simple à étudier. On résout le système dans la nouvelle base dont les solutions sont  $(u(t), v(t))$  et on obtient les solutions  $(x(t), y(t))$  en retournant dans l'ancienne base par les formules de changement de base habituelles :

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} u(t) \\ v(t) \end{pmatrix}.$$

## A.5 FORME DE JORDAN RÉELLE DES MATRICES DE DIMENSION 2

Rappelons que les valeurs propres d'une matrice  $A$  vérifient l'équation suivante :

$$Au = \lambda u,$$

où  $\lambda$  est valeur propre de la matrice  $A$  et  $u$  est un vecteur propre à droite associé à cette valeur propre. Cette équation signifie que l'image du vecteur  $u$  par l'application linéaire est un vecteur de même direction que  $u$ . Les valeurs propres sont solutions de l'équation caractéristique suivante :

$$\det(A - \lambda I) = 0, \quad (\text{A.1})$$

où  $I$  est la matrice identité de dimension 2. L'équation précédente se réécrit sous la forme suivante :

$$\lambda^2 - \text{tr} A \lambda + \det A = 0, \quad (\text{A.2})$$

qui est une équation du second degré. Les valeurs propres dépendent du signe du déterminant  $\Delta$  de cette équation :

$$\Delta = (\text{tr} A)^2 - 4 \det A. \quad (\text{A.3})$$

Selon le signe de ce discriminant et moyennant un changement de base approprié, la matrice  $A$  peut se mettre sous l'une des quatre formes réelles suivantes dites de Jordan que nous noterons  $J$ . Nous omettons la démonstration et nous renvoyons au livre, *Dynamical Systems*, D.K. Arrowsmith and C.M. Place, Chapman & Hall Mathematics, 1992.

### Proposition A.1 Formes réelles de Jordan des matrices de dimension 2

Toute matrice  $A$  de dimension deux (avec  $\det A \neq 0$ ) peut se mettre sous l'une des quatre formes suivantes :

$$1) \text{ Si } \Delta > 0, J = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

Dans ce cas, la matrice est diagonalisable. Elle admet deux valeurs propres réelles  $(\lambda_1, \lambda_2)$ . La matrice de changement de base à utiliser est la matrice possédant sur la première colonne le vecteur propre à droite  $m_1 = (m_{11}, m_{21})^T$  associé à la première valeur propre  $\lambda_1$  et sur la seconde colonne le second vecteur propre à droite  $m_2 = (m_{12}, m_{22})^T$  associé à la seconde valeur propre  $\lambda_2$ . Nous utilisons un indice supérieur  $T$  pour désigner le vecteur transposé  $u^T$  du vecteur  $u$ . La relation entre la matrice  $J$  sous la forme de Jordan et la matrice  $A$  est donc la relation habituelle pour un changement de base d'une application linéaire :

$J = P^{-1}AP$ , avec la matrice de changement de base suivante :

$$P = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{pmatrix}.$$

2) Si  $\Delta = 0$ ,  $J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}$ .

Dans ce cas, la matrice ne peut pas être diagonalisée mais peut être mise sous forme triangulaire. Elle admet une valeur propre réelle et double ( $\lambda_1 = \frac{\text{tr}A}{2}$ ). Soit  $m_0$  le vecteur propre associé à la valeur propre double  $\lambda_0$ . La matrice de passage est la matrice comportant sur sa première colonne le vecteur  $m_0 = (m_{10}, m_{20})^T$  et sur sa deuxième colonne un vecteur quelconque  $m = (m_1, m_2)^T$  qui doit être linéairement indépendant de  $m_0$ . Avec cette matrice de changement de base, la matrice obtenue dans la nouvelle base s'écrit :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_0 & c \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}, \text{ où la matrice de changement de base est la suivante :}$$

$$P = \begin{pmatrix} m_{10} & m_1 \\ m_{20} & m_2 \end{pmatrix}.$$

$c$  est un réel. Si  $c$  est différent de 1, il faut recommencer l'opération de changement de base avec une nouvelle matrice de passage  $P_1$  qui est donnée par l'expression suivante :

$$P_1 = P \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{1}{c} \end{pmatrix}.$$

Avec cette matrice, on obtient la forme désirée :

$$J = P_1^{-1}AP_1 = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

3) Si  $\Delta = 0$ ,  $J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 0 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}$ .

Il s'agit d'un cas particulier car la matrice est proportionnelle à la matrice identité,  $A = \lambda_0 I$ . Par conséquent, tout changement de base la laisse invariante car on a,  $J = P^{-1}AP = P^{-1}\lambda_0 I P = \lambda_0 P^{-1}P = \lambda_0 I = A$ . Cette matrice est donc d'entrée sous la forme diagonale qui est sa forme de Jordan.

4) Si  $\Delta < 0$ ,  $J = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}$ .

Dans ce cas, la matrice n'est pas diagonalisable dans  $\mathbb{R}$ . Elle admet deux valeurs propres complexes et conjuguées ( $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ ,  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ ) avec  $\alpha = \frac{\text{tr} A}{2}$  et  $\beta = \frac{\sqrt{-\Delta}}{2}$ . On montre que les vecteurs propres sont également complexes et conjugués  $m_1 = a + ib$  et  $m_2 = a - ib$  où  $a = (a_1, a_2)^T$  et  $b = (b_1, b_2)^T$  sont deux vecteurs à composantes réelles qui sont respectivement les parties réelles et conjuguées des vecteurs propres. On doit prendre la matrice de passage comportant sur sa première colonne le vecteur  $b$  et sur sa deuxième colonne le vecteur  $a$ . Avec cette matrice de passage, il vient :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}, \text{ où la matrice de changement de base est la suivante :}$$

$$P = \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix}.$$

**Exercice** Mettre sous forme de Jordan les matrices suivantes :

- 1)  $A = \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 6 & 0 \end{pmatrix},$
- 2)  $A = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 1 & 3 \end{pmatrix},$
- 3)  $A = \begin{pmatrix} 3 & 4 \\ -2 & -1 \end{pmatrix}.$

⇒ **Solution** 1) L'équation caractéristique (A.2) s'écrit :

$$\lambda^2 - \text{tr} A \lambda + \det A = 0,$$

ou encore :

$$\lambda^2 - 5\lambda + 6 = 0.$$

Le discriminant de cette équation est  $\Delta = 1$ . Donc, les racines de cette équation sont réelles distinctes :

$$\lambda_1 = 3, \text{ et } \lambda_2 = 2,$$

qui sont les valeurs propres de la matrice  $A$  qui est diagonalisable. Calculons les vecteurs propres associés aux valeurs propres. Commençons par  $m_1$  qui vérifie l'équation suivante :

$$Am_1 = \lambda_1 m_1,$$

ce qui dans ce cas conduit au système suivant :

$$\begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 6 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix} = 3 \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix}.$$

Ce système se réduit à une équation :

$$2m_{11} = m_{21}.$$

Un choix possible est le vecteur  $m_1 = (1, 2)^T$ .

Un calcul similaire pour le vecteur propre associé à la seconde valeur propre conduit au choix possible du second vecteur propre  $m_2 = (1, 3)^T$ . Par conséquent, nous pouvons utiliser la matrice de passage suivante :

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & 3 \end{pmatrix}.$$

La matrice inverse se calcule facilement :

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 3 & -1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix}.$$

Enfin, le changement de base conduit à la matrice diagonale sous la forme de Jordan souhaitée :

$$J = P^{-1}AP = \begin{pmatrix} 3 & -1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 6 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

2) L'équation caractéristique (A.2) s'écrit :

$$\lambda^2 - 4\lambda + 4 = 0.$$

Le discriminant de cette équation est  $\Delta = 0$ . Donc, la racine double de cette équation est réelle  $\lambda_0$  :

$$\lambda_0 = 2,$$

qui est la valeur propre double de la matrice  $A$  qui n'est pas diagonalisable mais que nous allons mettre sous forme triangulaire. Calculons le vecteur propre associé à cette valeur propre  $m_0$  qui vérifie l'équation suivante :

$$Am_0 = \lambda_0 m_0,$$

ce qui dans ce cas conduit au système suivant :

$$\frac{1}{2} \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 1 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} m_{10} \\ m_{20} \end{pmatrix} = 3 \begin{pmatrix} m_{10} \\ m_{20} \end{pmatrix}.$$

Il vient :

$$m_{10} = m_{20}.$$

Un choix possible est le vecteur  $m_0 = (1, 1)^T$ .

Pour le second vecteur qui doit être linéairement indépendant de  $m_0$ , nous pouvons prendre par exemple  $m = (1, 0)^T$ . Un choix possible de la matrice de passage est le suivant :

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$



La matrice inverse est alors :

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Le changement de base conduit à la matrice diagonale sous la forme suivante :

$$J = P^{-1}AP = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 1 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & \frac{1}{2} \\ 0 & 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & c \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

Cette matrice n'est pas dans la forme voulue. Afin d'obtenir la forme de Jordan, il faut utiliser une nouvelle matrice qui s'obtient de la manière suivante :

$$P_1 = P \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{1}{c} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix},$$

dont l'inverse est :

$$P_1^{-1} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Enfin, le changement de base donne cette fois la forme de Jordan voulue :

$$J_1 = P_1^{-1}AP_1 = \frac{1}{4} \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 5 & -1 \\ 1 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 0 & 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

3) L'équation caractéristique (A.2) s'écrit :

$$\lambda^2 - 2\lambda + 5 = 0.$$

Le discriminant de cette équation est  $\Delta = -16$ . Donc, les racines de cette équation sont complexes et distinctes :

$$\lambda_1 = 1 + 2i, \text{ et } \lambda_2 = 1 - 2i,$$

on a donc  $\alpha = 1$  et  $\beta = 2$ . Calculons le vecteur propre associé à cette valeur propre  $m_1$  qui vérifie l'équation suivante :

$$Am_1 = \lambda_1 m_1,$$

ce qui dans ce cas conduit au système suivant :

$$\begin{pmatrix} 3 & 4 \\ -2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix} = (1 + 2i) \begin{pmatrix} m_{11} \\ m_{21} \end{pmatrix},$$

qui se réduit à une équation :

$$(i - 1)m_{11} = 2m_{21}.$$

Un choix possible est le vecteur  $m_1 = (2, i - 1)^T$  qui peut s'écrire sous la forme d'une partie réelle et d'une partie imaginaire :

$$m_1 = \begin{pmatrix} 2 \\ -1 + i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ -1 \end{pmatrix} + i \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \end{pmatrix} + i \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix}.$$

Un calcul simple montre que le vecteur propre  $m_2$  associé à  $\lambda_2$  est le conjugué de  $m_1$  :

$$m_2 = \begin{pmatrix} 2 \\ -1 \end{pmatrix} - i \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \end{pmatrix} - i \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix}.$$

Par conséquent, nous pouvons utiliser la matrice de passage suivante :

$$P = \begin{pmatrix} b_1 & a_1 \\ b_2 & a_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}.$$

La matrice inverse se calcule facilement :

$$P^{-1} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix},$$

Enfin, le changement de base conduit à la matrice diagonale sous la forme de Jordan souhaitée :

$$\begin{aligned} J &= P^{-1}AP = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 & 4 \\ -2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 1 & -2 \\ 2 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

**Exercice** Mettre sous forme de Jordan les matrices suivantes :

1)  $A = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ -12 & 5 \end{pmatrix},$

2)  $A = \frac{1}{3} \begin{pmatrix} 11 & -7 \\ 4 & -5 \end{pmatrix},$

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

## A.6 PUISSANCE $n$ IÈME D'UNE MATRICE $A$ EN DIMENSION 2

Soit une matrice  $A$  de dimension 2. Par un changement de base approprié, cette matrice peut être mise sous forme de Jordan réelle  $J$  avec :

$$J = P^{-1}AP,$$

où  $P$  est la matrice de passage adéquate, voir la section précédente. On a bien sûr :

$$A = PJP^{-1}.$$

Il vient donc :

$$A^n = PJP^{-1}PJP^{-1}PJP^{-1}\dots PJP^{-1}, \text{ n fois,}$$

et après simplification :

$$A^n = PJ^nP^{-1}.$$

Le calcul de  $A^n$  revient donc au calcul de  $J^n$ . Examinons les trois cas possibles :

1) La matrice admet deux valeurs propres réelles :

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}.$$

Il est évident que :

$$J^n = \begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 \\ 0 & \lambda_2^n \end{pmatrix}.$$

2) La matrice admet une valeur propre double :

$$J = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix}.$$

Il est évident que :

$$J^2 = \begin{pmatrix} \lambda_0^2 & 2\lambda_0 \\ 0 & \lambda_0^2 \end{pmatrix}.$$

À l'ordre  $n$ , par un raisonnement par récurrence, nous obtenons :

$$J^n = \begin{pmatrix} \lambda_0^n & n\lambda_0^{n-1} \\ 0 & \lambda_0^n \end{pmatrix}.$$

3) La matrice admet deux valeurs propres conjuguées ( $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ ,  $\lambda_2 = \alpha - i\beta$ ) :

$$J = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}.$$

En utilisant le module  $\rho$  et l'argument  $\omega$  des nombres complexes :

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= \rho e^{i\omega} = \rho (\cos \omega + i \sin \omega), \\ \lambda_2 &= \rho e^{-i\omega} = \rho (\cos \omega - i \sin \omega),\end{aligned}$$

avec

$$\rho = \sqrt{\alpha^2 + \beta^2}, \text{ et } \tan \omega = \frac{\beta}{\alpha},$$

la matrice  $J$  peut se réécrire sous la forme suivante :

$$J = \rho \begin{pmatrix} \cos \omega & -\sin \omega \\ \sin \omega & \cos \omega \end{pmatrix}.$$

Après un calcul simple, nous obtenons :

$$J^2 = \rho^2 \begin{pmatrix} \cos 2\omega & -\sin 2\omega \\ \sin 2\omega & \cos 2\omega \end{pmatrix}.$$

La multiplication par la matrice  $J$  revient donc à multiplier la matrice par un scalaire égal au module  $\rho$  des valeurs propres et à effectuer une rotation d'un angle  $\omega$  égal à l'argument des valeurs propres. Avec un raisonnement par récurrence, il vient à l'ordre  $n$  :

$$J^n = \rho^n \begin{pmatrix} \cos n\omega & -\sin n\omega \\ \sin n\omega & \cos n\omega \end{pmatrix}.$$

L'utilisation des puissances  $n$  ième d'une matrice de dimension deux est utile pour un système récurrent de dimension deux qui s'écrit :

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix},$$

dont la solution à partir d'une condition initiale  $(x_0, y_0)$  est :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = A^n \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix},$$

ou encore en passant par les formes de Jordan :

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = P J^n P^{-1} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}.$$

La connaissance de la forme de  $J^n$  permet donc de résoudre le système linéaire dans tous les cas.

## Annexe B

---

# Quelques éléments sur les nombres complexes

Il y a plusieurs siècles que les mathématiciens essayent de résoudre des équations qui ont des applications dans de nombreux domaines (physique, économie, etc.). Au XVIII<sup>ème</sup> siècle, en essayant de résoudre une équation qui devait avoir une solution « réelle », ils furent amenés à devoir résoudre l'équation  $x^2 = -1$ , ce qui n'a pas de sens puisque le carré d'un nombre « réel » est positif. Au lieu d'abandonner, l'un d'eux (Jérôme Cardan) décida de définir un nombre qu'il nomma  $\sqrt{-1}$  et dont le carré était  $-1$  par définition. Cette démarche *a priori* irréaliste, lui permit de trouver la solution réelle au problème qu'il s'était posé. C'est ainsi que les nombres « imaginaires » (dénomination inventée par René Descartes) furent inventés et utilisés : ils interviennent dans la mise en place des méthodes de résolution des problèmes et simplifient notablement les calculs. Évidemment, ce ne sont pas des nombres réels et les mathématiciens ont inventé un ensemble des nombres « complexes » : ce sont des nombres qui s'écrivent comme la somme d'un nombre réel et d'un nombre imaginaire. On peut alors effectuer toutes les opérations habituelles (addition, soustraction, multiplication et division) sur les nombres complexes. Ce chapitre part de ce postulat et présente quelques résultats élémentaires sur la représentation et l'utilisation des nombres complexes, illustrés par des exemples.

### B.1 DÉFINITION ET REPRÉSENTATION GÉOMÉTRIQUE

Comme il est mentionné plus haut, les nombres complexes ont été définis à partir de la solution de l'équation  $x^2 = -1$ . À partir de maintenant, la solution de cette équation sera notée  $i$ . C'est un nombre dont le carré vaut  $-1$ , par définition.

**Définition B.1** Un nombre complexe  $z$  est une somme quelconque de la forme  $z = x + iy$  où  $x$  et  $y$  sont des nombres réels.

Le nombre  $x$  est appelé *partie réelle* de  $z$  et le nombre  $y$  est appelé *partie imaginaire* de  $z$ . Cette définition illustre le fait que pour parler d'un nombre complexe, on doit utiliser deux nombres réels et le nombre imaginaire  $i$ . On peut donc considérer que la donnée d'un nombre complexe correspond à la donnée d'un couple de réels  $(x, y)$ . Ce point de vue permet de représenter chaque nombre complexe  $z$  par un point dans le plan muni d'un repère  $(O, \vec{i}, \vec{j})$ . Or un point  $M$  dans le plan peut être repéré par ses coordonnées cartésiennes  $x$  et  $y$ , mais il peut également être représenté par la distance  $\rho$  qui le sépare de  $O$  et l'angle  $\theta$  entre l'axe des  $x$  et la droite qu'il définit avec le point  $O$ , le couple  $(\rho, \theta)$  désigne les coordonnées polaires de  $M$ . Le nombre  $\rho$  s'appelle *module* de  $z$  (notation :  $|z|$ ) l'angle  $\theta$  s'appelle *argument* de  $z$  (notation :  $\arg(z)$ ). On peut établir des relations entre  $(x, y)$  d'une part et  $(\rho, \theta)$  d'autre part, ce qui s'avérera utile lorsqu'on désirera changer de mode de représentation. Notons  $M'$  la projection orthogonale de  $M$  sur l'axe des  $x$ . En considérant le triangle  $OM'M$ , rectangle en  $M'$ , on a les relations :

$$\begin{aligned}x &= OM' = \rho \cos(\theta), \\y &= M'M = \rho \sin(\theta).\end{aligned}$$

En utilisant la notation cartésienne d'un nombre complexe  $z = x + iy$ , on obtient :  $z = \rho \cos(\theta) + i\rho \sin(\theta) = \rho(\cos(\theta) + i \sin(\theta))$ . On posera dorénavant :  $e^{i\theta} = \cos(\theta) + i \sin(\theta)$  (formule due à Leonhard Euler). Le nombre  $z$  s'écrit alors :

$$z = x + iy = \rho e^{i\theta}.$$

Cette notation *astucieuse* permettra dans la suite de faire des calculs avec des fonctions trigonométriques en utilisant les propriétés de la fonction exponentielle, notamment :  $e^{a+b} = e^a e^b$ . Nous venons de voir comment déterminer les coordonnées polaires à partir des coordonnées cartésiennes. Il peut s'avérer utile de faire l'opération inverse, nous remarquons donc que :

$$x^2 + y^2 = \rho^2 \cos^2(\theta) + \rho^2 \sin^2(\theta) = \rho^2 (\cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)) = \rho^2.$$

Le module s'exprime donc en fonction des coordonnées cartésiennes par :

$$\rho = \sqrt{x^2 + y^2}.$$

Pour obtenir l'argument, il suffit de diviser  $y$  par  $x$  lorsque  $x$  est non nul, en effet :

$$\frac{y}{x} = \frac{\rho \sin(\theta)}{\rho \cos(\theta)} = \tan(\theta),$$

donc  $\theta = \arctan(y/x)$  si  $x$  est non nul. Dans le cas où  $x$  est nul, le nombre  $z$  est un nombre imaginaire pur. A partir de la relation entre  $x$  et  $(\rho, \theta)$ , on déduit  $\cos(\theta) = 0$ , donc  $\theta = \pm \frac{\pi}{2}$ , le signe étant celui de  $y$ .

**Définition B.2** Étant donné un nombre complexe  $z = x + iy$ , on définit le nombre complexe conjugué  $\bar{z} = x - iy$ .

En terme de représentation géométrique, le nombre complexe conjugué de  $z$  est représenté par le symétrique de la représentation de  $z$  par rapport à l'axe des  $x$ .  $z$  et  $\bar{z}$  ont le même module mais ont des arguments opposés.

## B.2 OPÉRATIONS SUR LES NOMBRES COMPLEXES

Nous rappelons dans cette section les opérations élémentaires sur les nombres complexes. On considère deux nombres complexes  $z_1 = x_1 + iy_1$  et  $z_2 = x_2 + iy_2$ . On peut définir très simplement leur somme  $z_1 + z_2$  et leur différence  $z_1 - z_2$  :

$$\begin{aligned} z_1 + z_2 &= (x_1 + x_2) + i(y_1 + y_2), \\ z_1 - z_2 &= (x_1 - x_2) + i(y_1 - y_2). \end{aligned}$$

Leur produit  $z_1 z_2$  se définit également simplement et fait intervenir le nombre  $i^2$ , qui par définition est égale à  $-1$  :

$$\begin{aligned} z_1 z_2 &= (x_1 + iy_1)(x_2 + iy_2) \\ &= x_1 x_2 + i(x_1 y_2 + x_2 y_1) + i^2 y_1 y_2 \\ &= (x_1 x_2 - y_1 y_2) + i(x_1 y_2 + x_2 y_1). \end{aligned}$$

Le produit d'un nombre complexe  $z = x + iy$  par son nombre complexe conjugué  $\bar{z} = x - iy$  est toujours un nombre réel, c'est le carré du module de  $z$ . En effet :

$$\begin{aligned} z\bar{z} &= (x + iy)(x - iy) \\ &= (x^2 + y^2) + i(xy - xy) \\ &= x^2 + y^2 \\ &= |z|^2. \end{aligned}$$

Avant de définir le quotient, regardons tout d'abord comment écrire l'inverse d'un nombre réel  $z_2 = x_2 + iy_2$ .

$$\begin{aligned} \frac{1}{z_2} &= \frac{\bar{z}_2}{z_2 \bar{z}_2} \\ &= \frac{(x_2 - iy_2)}{x_2^2 + y_2^2} \\ &= \frac{x_2}{x_2^2 + y_2^2} - i \frac{y_2}{x_2^2 + y_2^2}. \end{aligned}$$

En multipliant le dénominateur par le complexe conjugué de  $z_2$ , on ramène ce dénominateur à un nombre réel. L'inverse de  $z_2$  s'écrit donc comme un nombre complexe : partie réelle plus  $i$  fois la partie imaginaire. Le quotient  $z_1/z_2$  n'est autre que le produit de  $z_1$  avec  $\frac{1}{z_2}$ . On obtient donc :

$$\begin{aligned}\frac{z_1}{z_2} &= \frac{z_1 \bar{z}_2}{z_2 \bar{z}_2} \\ &= \frac{(x_1 + iy_1)(x_2 - iy_2)}{x_2^2 + y_2^2} \\ &= \frac{x_1 x_2 + y_1 y_2}{x_2^2 + y_2^2} - i \frac{x_1 y_2 - x_2 y_1}{x_2^2 + y_2^2}.\end{aligned}$$

### B.3 FORMULES TRIGONOMÉTRIQUES ET NOMBRES COMPLEXES

À partir de la formule d'Euler :  $e^{i\theta} = \cos(\theta) + i \sin(\theta)$ , on peut démontrer les formules trigonométriques. Tout d'abord, l'écriture précédente implique les formules de Moivre que nous rappelons ici :

$$\begin{aligned}\cos(\theta) &= \frac{e^{i\theta} + e^{-i\theta}}{2}, \\ \sin(\theta) &= \frac{e^{i\theta} - e^{-i\theta}}{2i}.\end{aligned}$$

Ces expressions des fonctions trigonométriques nous permettent de retrouver les formules trigonométriques classiques. Nous donnons ici un exemple :

$$\begin{aligned}\cos(a - b) &= \frac{e^{i(a-b)} + e^{-i(a-b)}}{2} \\ &= \frac{e^{ia}e^{-ib} + e^{-ia}e^{ib}}{2} \\ &= \frac{2e^{ia}e^{-ib} + 2e^{-ia}e^{ib}}{4} \\ &= \frac{e^{ia}e^{ib} + e^{ia}e^{-ib} + e^{-ia}e^{ib} + e^{-ia}e^{-ib} - e^{ia}e^{ib} + e^{ia}e^{-ib} + e^{-ia}e^{ib} - e^{-ia}e^{-ib}}{4} \\ &= \frac{(e^{ia} + e^{-ia})(e^{ib} + e^{-ib}) - (e^{ia} - e^{-ia})(e^{ib} - e^{-ib})}{4} \\ &= \cos(a)\cos(b) + \sin(a)\sin(b).\end{aligned}$$



## Annexe C

---

# Initiation à l'utilisation du logiciel Matlab

L'objectif de cette annexe est de permettre à l'utilisateur d'acquérir quelques notions élémentaires de Matlab (Matrix Laboratory) en lui facilitant l'entrée dans l'univers de ce logiciel. Il ne s'agit donc pas d'être exhaustif, ni même complet, mais simplement de présenter des fonctions de bases qui interviennent dans la simulation de petits modèles et dans les représentations graphiques. Pour remplir cet objectif, le cours doit être relativement succinct. L'utilisateur qui souhaite acquérir une bonne maîtrise des outils présentés ici devra approfondir ses connaissances, notamment avec l'aide en ligne du logiciel.

**Remarque :** Même si cela peut sembler inutile, il est fortement recommandé au lecteur débutant de faire des essais sur machine au fur et à mesure de la lecture de ce chapitre, notamment en essayant toutes les fonctions sur des exemples particuliers.

Ce cours débute par une brève description de l'environnement Matlab. Il comprend ensuite une présentation de l'objet de base manipulé par Matlab, à savoir les matrices. Nous donnons alors quelques éléments permettant de tracer les graphiques souhaités par l'utilisateur. La section suivante présente les fonctions puis suit une section sur les solveurs d'équations différentielles. Afin de faciliter l'approfondissement des connaissances, nous présentons rapidement quelques fonctions supplémentaires.

## C.1 LES FENÊTRES USUELLES DE MATLAB

Avant de présenter les instructions et les objets Matlab, nous donnons ici quelques éléments sur l'environnement de travail sous Matlab. Après le démarrage du logiciel, quelques fenêtres apparaissent, ou peuvent être ouvertes à partir du menu déroulant (view). Nous introduisons les fenêtres « Répertoire courant » (`current directory`), « Commandes » (`command`) et la fenêtre « Historique » (`command history`).

### C.1.1 Fenêtre « Répertoire courant »

Elle permet de sélectionner le répertoire de travail et de visualiser ce qu'il contient. Avant toute utilisation, le répertoire dans lequel on souhaite travailler doit être sélectionné. Seuls les programmes listés dans ce répertoire (mis à part les programmes installés avec le logiciel) seront reconnus.

### C.1.2 Fenêtre de commandes

Elle permet de saisir des valeurs, de taper des instructions ligne par ligne et d'exécuter des programmes. L'exécution d'un programme se fait directement dans cette fenêtre en tapant le nom du programme puis `ENTREE`.

### C.1.3 Fenêtre « Historique »

Toutes les instructions saisies dans la fenêtre de commandes sont stockées dans une mémoire constituant ce qu'on appelle l'historique. C'est une liste des commandes déjà tapées, y compris lors des utilisations antérieures de Matlab. Il est possible de voir cette liste en ouvrant la fenêtre `command history`. Il est également possible, à partir de la fenêtre de commande, d'accéder à une commande déjà tapées et donc stockées dans cette liste d'historiques, en utilisant les flèches du curseur. La flèche vers le haut permet de remonter dans la liste. La flèche vers le bas permet de descendre. Il est possible d'effacer le contenu de cette fenêtre en sélectionnant l'option « `clear command history` » dans le menu déroulant « Edit ».

## C.2 PROGRAMMES EN MATLAB : LES FICHIERS M

Un programme est une suite d'instructions enregistrées dans un fichier. En Matlab, ces fichiers sont appelés fichiers M et ont tous l'extension `*.m`. Un exemple de nom de fichier M est donc : `'toto.m'`. Ces fichiers peuvent être créés avec le logiciel Matlab en sélectionnant "Nouveau fichier" dans le menu déroulant "Fichier". Ne pas oublier d'enregistrer le fichier après toute modification ! L'exécution du programme se fait en tapant le nom du fichier sans l'extension `*.m` dans la fenêtre de commande.

## C.3 QUELQUES COMMANDES DE BASE

Dans cette section, nous allons présenter quelques commandes de base pour travailler sur Matlab.

### C.3.1 La fin de ligne de commande ' ; ' (point-virgule)

Le point virgule est un séparateur. Il permet tout d'abord de séparer plusieurs commandes placées sur une même ligne. Il permet également de supprimer l'affichage du résultat d'une commande. Ceci peut s'avérer utile au cours de l'exécution d'un programme : sans le point-virgule à la fin des lignes de code, chaque ligne aboutissant à un résultat conduirait à l'affichage de ce résultat à l'écran, ce qui peut générer beaucoup d'affichages et un ralentissement du programme. Or tous les résultats intermédiaires ne sont généralement pas utiles. L'utilisation du point-virgule évite ce "*sur-affichage*" inutile.

### C.3.2 Commentaire dans un programme : '%' (pourcent)

Dans un programme (= une suite de lignes de commandes), il peut s'avérer utile de commenter certaines lignes. Ces commentaires peuvent permettre à un tiers utilisateur de comprendre le code. Ils peuvent également permettre à l'utilisateur de se remémorer le sens d'une commande. Les commentaires peuvent être introduits dans n'importe quelle ligne de code, après l'insertion du caractère % (pourcent). Tout le texte placé après ce caractère dans la ligne de code ne sera plus interprété.

### C.3.3 Effacer le contenu de la mémoire (clear)

Il est possible de vider le contenu de la mémoire, et donc de supprimer les valeurs contenues dans les variables, au moyen de la fonction `clear`. Cette fonction, si elle est utilisée seule, efface l'ensemble de toutes les variables. Si elle est suivie du nom d'une variable, seul le contenu de la variable nommée est effacé : `clear x` efface le contenu de la variable `x`.

### C.3.4 Stocker des résultats ou des données dans un fichier (save)

Lorsqu'à la fin d'un programme, on veut mettre le contenu d'une variable dans un fichier, pour une éventuelle utilisation ultérieure par exemple, il est possible de le faire avec la fonction `save`. Par exemple, supposons que la variable `X` soit un tableau de 10 lignes et 20 colonnes contenant les résultats d'un calcul que l'on veut conserver. L'instruction : `save 'nom_de_fichier' X -ASCII` permet de mettre le contenu de `X` dans un fichier dont le nom sera `nom_de_fichier`. Ce fichier se présentera sous la forme d'un tableau de 10 lignes et 20 colonnes de caractères ASCII, réutilisables par d'autres logiciels.

### C.3.5 Lire des données dans un fichier (`load`)

De la même manière que précédemment, il peut être utile de lire des données dans un fichier pour faire un traitement dessus, ou simplement pour les représenter graphiquement. L'instruction `load` le permet. La ligne `load nom_de_fichier.ext` met le contenu du fichier `nom_de_fichier.ext` (où `ext` est une extension quelconque) dans la variable `nom_de_fichier`, à condition que le contenu du fichier `nom_de_fichier.ext` soit en caractères ASCII.

### C.3.6 Lire des données dans un fichier (`textread`)

L'instruction `textread` permet également de lire des données dans un fichier. La ligne `X=textread('nom_de_fichier.ext')` met le contenu du fichier `nom_de_fichier.ext` dans la variable `X`.

## C.4 INTRODUCTION AU CALCUL NUMÉRIQUE

Les opérations arithmétiques élémentaires sont notées par les signes classiques, `+` pour l'addition, `-` pour la soustraction, `*` pour la multiplication, `/` pour la division, `^` pour l'exponentiation. Le logiciel Matlab distingue les minuscules et les majuscules, de telle sorte que la variable `a` n'est pas la même que la variable `A`. La hiérarchie des opérations est respectée (l'exposant est prioritaire par rapport au produit, le produit est prioritaire par rapport à la somme). Par exemple, la commande `2^3` donne 8 et la commande `(5-3)^2` donne 4. Les calculs sont exécutés avec une grande précision, mais les résultats ne sont affichés, de façon standard, qu'avec 4 chiffres après le point décimal. Pour afficher le résultat de façon plus précise, taper `format long`, et pour revenir au format standard, taper `format short`. Dans l'exemple qui suit, `pi` est la notation Matlab pour le nombre  $\pi$ . La saisie de l'instruction `format long` suivie de `pi` donne 3.141592653589793 et la saisie de l'instruction `format short` suivie de `pi` donne 3.1416. La lettre `i` est utilisée pour noter le nombre complexe  $i$  ( $i^2 = -1$ ). Les opérations mentionnées précédemment s'appliquent aux nombres complexes. En outre, on peut également extraire la partie réelle d'un nombre complexe `z` avec l'instruction `real(z)`, sa partie imaginaire est donnée par l'instruction `imag(z)`, l'instruction `conj(z)` donne le complexe conjugué et `norm(z)` donne son module.

### C.4.1 Prendre la partie entière : `fix`

L'instruction `fix` permet d'extraire la partie entière d'un nombre à virgule (décimal). L'instruction `fix(pi)` par exemple, donnera 3. Avec le logiciel Matlab, toutes les opérations réalisables sur les nombres le sont directement sur les vecteurs et matrices. Nous passons donc tout de suite à l'introduction de la manipulation de ces concepts.

## C.5 VECTEURS ET MATRICES

Nous présentons ici l'objet de base du logiciel Matlab : les *matrices*. Le langage Matlab est appelé "*langage matriciel*". Nous verrons que si ce type de langage nécessite un petit investissement au début de la part de l'utilisateur, il présente de nombreux avantages en termes d'efficacité et d'ergonomie. A partir de cette section, le cours peut aisément être suivi en se mettant sur un ordinateur muni de Matlab et en essayant les instructions présentées.

### C.5.1 Définition : les vecteurs et les matrices

Une matrice est un tableau de nombres. Sur le plan mathématique, on peut voir dans le rappel d'algèbre linéaire qu'une matrice peut représenter une application linéaire. Ceci est important pour comprendre le produit matriciel. Un vecteur est une matrice particulière. Du point de vue des mathématiques, les vecteurs se présentent sous formes de colonnes, mais en informatique, un vecteur est simplement une suite finie de nombres, mis sous forme de colonnes ou de lignes. Il y a deux façons simples de définir un vecteur en Matlab : 1)  $u = [1 \ 2 \ 1 \ 4]$  est un vecteur avec 4 coordonnées avec une ligne et quatre colonnes.  $v = [1 ; 2 ; 1 ; 4]$  est un vecteur avec 4 coordonnées avec 4 lignes et une colonne. On peut transposer un vecteur (c'est-à-dire transformer un vecteur en ligne en vecteur en colonne, et réciproquement, au moyen de l'apostrophe : dans l'exemple précédent, on a  $u' = v$  et  $v' = u$ ). 2)  $u = 0 : 0.2 : 3$  est un vecteur dont les coordonnées vont de 0 à 3 avec un incrément de 0.2 :  $u = (0, 0.2, 0.4, 0.6, \dots, 2.8, 3)$ . Que contient la variable  $v = u'$  ? C'est le même principe pour les matrices :  $A = [1 \ 2 \ 1 ; 2 \ 1 \ 4]$  est la matrice :

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

Noter dans l'exemple précédent que les colonnes sont séparées par des espaces.

**Exercice :** Mettre le contenu de la matrice suivante dans la variable M :

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & 1 & 3 \\ 4 & 5 & 1 & 4 \\ 1 & 2 & 1 & 1 \end{pmatrix}.$$

**Exercice :** Mettre le contenu de la transposée de la matrice précédente dans la variable T.

### C.5.2 Construction de vecteurs "réguliers" : `linspace` et `xmin :dx :xmax`

Pour générer une suite de nombres avec un incrément fixé entre deux de ces nombres, par exemple la suite qui va de 3 à 8 de 0.2 en 0.2, on peut procéder de deux manières différentes. La commande `linspace(2,5,8)` donne une suite de 8 éléments commençant par 2 et terminant par 5, et l'instruction `3 : 0.2 : 8` donne un vecteur ligne de

nombre partant de 3, avec une incrémentation de 0.2 et s'arrêtant si le terme suivant dépasse 8. La première méthode est utilisée quand on veut une suite de longueur donnée d'avance. La deuxième est utilisée quand on veut un écart défini d'avance entre 2 éléments successifs.

### C.5.3 Matrices de coefficients identiques : zeros et ones

Il est possible de construire une matrice de taille quelconque contenant des coefficients identiques. Par exemple, `zeros(n,m)` produit une matrice de  $n$  lignes et  $m$  colonnes ne contenant que des 0 et `ones(n,m)` donne une matrice de  $n$  lignes et  $m$  colonnes ne contenant que des 1.

**Exercice :** Que donnera l'instruction `2.3*ones(5,4)` ?

### C.5.4 Extraire une partie d'une matrice

Il est possible d'extraire une partie d'une matrice. Par exemple, si  $A$  est une matrice de 12 lignes et 15 colonnes et qu'on souhaite extraire la sous-matrice partant de la ligne 3 jusqu'à la ligne 7 et la colonne 4 jusqu'à la colonne 12, on utilisera l'instruction `A(3 :7,4 :12)`. De manière générale, l'instruction `A(n1 :n2,m1 :m2)` extrait la sous-matrice allant de la ligne  $n_1$  jusqu'à la ligne  $n_2$  et de la colonne  $m_1$  jusqu'à la colonne  $m_2$ . La commande `A(:,2)` permet d'extraire toutes les lignes de la colonne 2 et l'instruction `A(3 :5, :)` donne la sous-matrice formée de toutes les colonnes de  $A$  mais en ne gardant que les éléments des lignes 3 à 5.

**Exercice :** Que donnera la suite d'instruction : `A=ones(6,6); B=2*ones(8,8); B(2 :7,2 :7)=A; 2*B`

### C.5.5 Matrice identité : eye

L'instruction `eye(n)` permet de construire la matrice identité à  $n$  lignes et  $n$  colonnes, c'est-à-dire une matrice ne contenant que des 0, sauf sur la diagonale où se trouvent des 1.

### C.5.6 Taille d'un vecteur ou d'une matrice : length et size

L'instruction `length` permet de connaître la taille d'un vecteur (ligne ou colonne). Par exemple, si  $u$  est un vecteur de 5 coordonnées, l'instruction `length(u)` donne 5. La taille d'une matrice n'est pas toujours connue à l'avance, par exemple si elle est obtenue après lecture dans un fichier de données, ou bien si sa dimension dépend du résultat d'un calcul. L'instruction `size` permet de déterminer la taille d'une matrice. Par exemple `size(A)` est un vecteur d'une ligne et deux colonnes. Sa première coordonnée correspond au nombre de lignes de  $A$ , sa seconde coordonnée contient le nombre de colonnes de  $A$ . Si  $A$  est une matrice de 5 lignes et 10 colonnes, l'instruction

`size(A)` donnera le vecteur `[5 10]`. De la même manière, la ligne de commande `[a b]=size(A)` permet de mettre dans la variable `a` le nombre de lignes de la matrice `A` et dans la variable `b` le nombre de colonnes de `A`.

### C.5.7 Maximum et minimum d'une collection de nombres : `max` et `min`

Supposons que 10 nombres soient contenus dans le vecteur (ligne ou colonne) `u`. L'instruction `min(u)` permet de connaître le plus petit des 10 nombres. L'instruction `max(u)` donnera le plus grand des 10 nombres. Si `A` est une matrice avec 5 lignes et 6 colonnes par exemple, l'instruction `min(A)` sera un vecteur ligne de 6 colonnes, chacune des 6 coordonnées contiendra le minimum des 5 nombres contenus dans la colonne de `A` correspondante. L'instruction `max` fonctionne de la même façon. Par exemple, si on considère :

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 2 & 1 & 3 \\ 4 & 5 & 1 & 4 \\ 1 & 2 & 1 & 1 \end{pmatrix},$$

alors `min(A)=[1 2 1 1]` et `max(A)=[4 5 1 4]`.

**Exercice** : que donnera l'instruction `max(min(A))` ? et `min(max(A))` ?

### C.5.8 Somme de deux matrices : `A+B`

Si les deux matrices `A` et `B` sont de même dimension, leur somme a un sens et donne une matrice de même dimension dont le coefficient de la ligne  $i$  et de la colonne  $j$  est  $a_{ij} + b_{ij}$ . La somme des deux matrices est obtenue avec l'instruction `A+B`.

**Remarque** : l'opération `3+x` ajoute 3 à chaque composante de  $x$ , de même l'opération `3*x` multiplie par 3 chaque composante de  $x$ .

### C.5.9 Somme et produit d'une collection de nombres : `sum` et `prod`

La syntaxe de ces instructions est semblable à celle des instructions `min` et `max` décrites ci-dessus. Par exemple `sum(u)`, si `u` est un vecteur, donne la somme des coordonnées de `u`, `sum(A)`, si `A` est une matrice, donne un vecteur ligne dont le nombre de coordonnées est égal au nombre de colonnes de `A`, et dont chaque coordonnée est la somme des coordonnées de la colonne de `A` correspondante. L'instruction `prod` fonctionne de la même manière mais retourne des produits d'éléments à la place de leurs somme.

**Exercice** : que donnera `sum(A)` où `A` est la matrice donnée ci-dessus (dans le paragraphe décrivant `min` et `max`) ?

### C.5.10 Produit de matrices

Il existe plusieurs manières de réaliser un produit de deux matrices dont les deux principales sont résumées ci-dessous.

#### a) Le produit matriciel usuel : $A*B$

Ce produit correspond à la composition des applications linéaires associées aux matrices A et B. Il aboutit à une matrice dont les coefficients  $c_{ij}$  sont donnés par la formule :

$$c_{ij} = \sum_{k=1}^n a_{ik}b_{kj}.$$

C'est le produit de matrices au sens mathématique du terme.

#### b) Produit scalaire des vecteurs $u$ et $v$ : $u'*v$

Le produit scalaire du vecteur colonne  $u$  par le vecteur colonne  $v$  s'obtient par la commande :  $u'*v$ . Au cas où une métrique particulière est définie et représentée par la matrice  $M$ , le produit scalaire au sens de la métrique  $M$  est obtenu avec la commande :  $u'*M*v$ .

#### c) Le produit terme à terme : $A.*B$

Il peut s'avérer utile de pouvoir multiplier les termes de la matrice A par ceux de la matrice B (nécessairement de même dimension). Par exemple, supposons que la matrice A contient les taux de croissance d'une population donnée et à différents endroits et B contient les abondances de cette population aux mêmes endroits. Le produit terme à terme sera donc une matrice contenant les taux de production de la population aux endroits considérés. Le produit terme à terme des matrices A et B s'obtient de la manière suivante :  $A.*B$  (noter le point placé avant la multiplication).

### C.5.11 Matrice d'éléments aléatoires : `rand` et `randn`

L'instruction `rand` permet d'obtenir un nombre aléatoire entre 0 et 1, selon une loi uniforme. Pour construire une matrice de  $n$  lignes et  $m$  colonnes contenant des nombres aléatoires entre 0 et 1, on peut utiliser l'instruction `rand(n,m)`. Pour avoir un nombre aléatoire entre 0 et 5, il suffit de taper `5*rand` et pour avoir un nombre aléatoire entre 3 et 8, on tapera `3+5*rand`. La fonction `randn` fonctionne de la même manière mais les nombres sont alors tirés selon une loi normale de moyenne 0 et d'écart-type 1. Pour tirer au hasard des nombres selon une loi normale de moyenne 3 et d'écart-type 2 par exemple, on peut utiliser l'instruction `2*randn+3`.

**Exercice :** Que donnera l'instruction `A=fix(7*rand(4,4)+3)` ?



### C.5.12 Déterminant, trace et éléments propres d'une matrice

Si  $A$  est une matrice carrée, l'instruction `det(A)` donne son déterminant et `trace(A)` donne sa trace. On peut extraire ses valeurs propres avec l'instruction `eig(A)`. Enfin, pour avoir les valeurs propres et les vecteurs propres (c'est-à-dire la matrice de passage permettant de diagonaliser la matrice), il faut poser `[P,D]=eig(A)`. Dans ce cas, la matrice  $P$  est la matrice de passage et  $D$  est la matrice diagonalisée.

### C.5.13 Moyenne et écart-type : `mean` et `std`

Si  $A$  est une matrice, l'instruction `mean(A)` donne un vecteur ligne dont les coordonnées sont les moyennes des colonnes de la matrice  $A$ . De la même manière, l'instruction `std(A)` donnera un vecteur ligne dont les coordonnées sont les écarts-types de chacune des colonnes de  $A$ .

## C.6 CHAÎNES DE CARACTÈRES

Pour définir une chaîne de caractères, on utilise les quotes '. Par exemple, `mot='abcd'` définit une chaîne de caractères stockée dans une mémoire appelée `mot` et contenant 4 caractères. Les informations concernant la manipulation des chaînes de caractères peuvent être obtenues dans l'aide par l'index `string` (= chaîne de caractères).

## C.7 PROGRAMMES

Un programme est un fichier édité avec un éditeur de texte (évidemment, il y en a un qui est disponible sous Matlab) et dont le nom se termine par l'extension `.m`. Ce fichier contient une liste d'instructions qui seront effectuées dans leur ordre d'apparition dans la liste dès l'exécution du programme. L'exécution d'un programme peut se faire de plusieurs manières, par exemple en tapant le nom du fichier dans la fenêtre de commande ou en sélectionnant la fenêtre contenant le programme et en tapant `F5`. Si le programme suivant est enregistré dans le fichier `monprogramme.m`, il suffit de taper `monprogramme` dans la fenêtre de commande pour l'exécuter.

### Exemple :

```
clear ;  
x=3 ;  
y=5 ;  
x+y
```

## C.8 GRAPHIQUES

Cette section présente quelques instructions graphiques usuelles.

### C.8.1 Les figures : figure

Les graphiques se mettent dans des fenêtres appelées "figures". Lorsque plusieurs graphiques sont tracés, ils peuvent être mis dans des fenêtres différentes, les figures sont alors numérotées. Par défaut, lorsqu'une commande lance un graphique, il se place dans la dernière figure active (sélectionnée) et écrase le graphique qui s'y trouvait. Si aucune figure n'est ouverte, le fait de lancer un graphique ouvre une figure automatiquement. Si l'utilisateur souhaite que le graphique se mette dans la figure numéro 3 (même si aucune autre figure n'existe), il suffit qu'il utilise la commande : `figure(3)`.

### C.8.2 Le tracé de courbes dans le plan : plot

La fonction `plot` permet de placer des points de coordonnées  $(x; y)$  sur un graphique. Nous illustrons diverses possibilités à travers quelques exemples.

#### Exemple 1 :

```
x=[1 2 3 4]; % définit le vecteur ligne de coordonnées (1,2,3,4)
et le nomme x
y=[5 1 2 1]; % définit le vecteur ligne de coordonnées (5,1,2,1)
et le nomme y
plot(x,y) % trace y en fonction de x et joint les points (x,y)
par des segments de droites.
```

#### Exemple 2 :

```
x=[1 2 3 4]; % définit le vecteur ligne de coordonnées (1,2,3,4)
et le nomme x
y=[5 1 2 1]; % définit le vecteur ligne de coordonnées (5,1,2,1)
et le nomme y
plot(x,y,'+') % Positionne les points de coordonnées (x,y) définis
ci-dessus au moyen du symbole '+'. D'autres symboles peuvent être
utilisés (+,.,o).
```

#### Exemple 3 :

```
x=-5 :0.1 :5; % définit le vecteur ligne dont la première coordonnée
est -5, la dernière est 5 et la différence entre deux coordonnées
successives est 0.1
y=sin(x); % définit le vecteur y dont les coordonnées sont les sinus
des coordonnées de x.
```

```
plot(x,y,'--') % trace le graphe de la fonction sinus entre -5  
et 5, en pointillé.
```

**Exemple 4 :**

```
x=-5 :0.1 :5; % définit le vecteur ligne dont la première coor-  
donnée est -5, la dernière est 5 et la différence entre deux  
coordonnées successives est 0.1  
y=sin(x); % définit le vecteur y dont les coordonnées sont les  
sinus des coordonnées de x.  
z=cos(x); % définit le vecteur z dont les coordonnées sont les  
cosinus des coordonnées de x.  
plot(x,y,'r',x,z,'b') % trace le graphe de la fonction sinus  
entre -5 et 5, en rouge et sur le même graphique, trace le  
graphe de la fonction cosinus entre -5 et 5 en bleu.
```

**C.8.3 Plusieurs graphiques sur la même figure : subplot**

Il est possible de tracer plusieurs graphiques sur la même figure au moyen de l'instruction subplot (sous-graphique). Un exemple est donné ci-dessous pour illustrer le fonctionnement de cette instruction.

**Exemple :**

```
x=-5 :0.1 :5; % définit le vecteur ligne dont la première coor-  
donnée est -5, la dernière est 5 et la différence entre deux  
coordonnées successives est 0.1  
y=sin(x); % définit le vecteur y dont les coordonnées sont les  
sinus des coordonnées de x.  
z=cos(x); % définit le vecteur z dont les coordonnées sont les  
cosinus des coordonnées de x.  
subplot(2,1,1) % définit deux sous-graphiques (2 lignes de  
graphiques et 1 colonne) et sélectionne le 1er des deux sous-  
graphiques.  
plot(x,y,'r') % trace le graphe de la fonction sinus entre -5 et  
5, en rouge.  
subplot(2,1,2) % définit deux sous-graphiques (2 lignes de  
graphiques et 1 colonne) et sélectionne le 2ème des deux sous-  
graphiques.  
plot(x,z,'g') % trace le graphe de la fonction cosinus entre -5  
et 5 en vert.
```

### C.8.4 Le tracé de courbes en dimension 3 : `plot3`

Pour tracer une courbe paramétrée avec 3 coordonnées, on utilisera l'instruction `plot3`. L'instruction `grid` on permettra de placer un quadrillage utile pour se repérer en dimension 3. L'instruction `grid off` permet de supprimer le quadrillage.

#### Exemple :

```
u=-10 :0.1 :10 ; % définit le vecteur ligne dont la première
coordonnée est -10, la dernière est 10 et la différence entre
deux coordonnées successives est 0.1
x=sin(u) ; % définit le vecteur x dont les coordonnées sont les
sinus des coordonnées de u.
y=cos(u) ; % définit le vecteur y dont les coordonnées sont les
cosinus des coordonnées de u.
z=u ; % définit le vecteur z dont les coordonnées sont celles de
u.
plot3(x,y,z) ; % trace la courbe en trois dimensions.
```

### C.8.5 Les images : `image` et `imagesc`

Une image pixelisée peut être vue de manière schématique comme une matrice dans laquelle chaque élément a une valeur correspondant à une couleur donnée. Pour représenter l'image contenue dans une matrice  $A$ , on peut utiliser l'instruction `image(A)`. L'instruction `image(x,y,A)` permet de spécifier les échelles des axes en prenant les valeurs contenues dans les vecteurs  $x$  et  $y$ . Avec l'instruction `image`, les valeurs numériques des éléments correspondent à des couleurs bien spécifiques (voir l'aide en ligne). Si l'on souhaite utiliser toute la palette de couleur disponible sans modifier le contenu de la matrice, on utilise l'instruction `imagesc`. Les lettres 'sc' ajoutées correspondent à l'abréviation de '*scaling*', qui signifie 'renormaliser'. Cela implique que la plus petite valeur du tableau  $A$  sera de la couleur correspondant au début de la palette de couleurs et la plus grande valeur du tableau  $A$  sera de la couleur correspondant à la fin de la gamme de couleurs. La palette de couleur correspond sans renormalisation à des nombres compris entre 0 et 255.

### C.8.6 Les surfaces : `surf`, `surfc` et `meshgrid`

Une fonction de deux variables peut être représentée par un graphe : ce graphe est une surface, à chaque couple  $(x, y)$  est associé un nombre  $z$ . L'instruction `surf` a une syntaxe similaire à celle décrite pour l'instruction `image` ci-dessus. Attention, la dimension de  $z$  est liée à celles de  $x$  et de  $y$ . Le nombre de lignes de  $x$  et de  $z$  doivent être identiques, le nombre de lignes de  $y$  doit être égal au nombre de colonnes de  $z$ .

**Exemple :**

```
x=linspace(-5,5,100);
y=linspace(-5,5,100);
z=cos(x)'*sin(y);
```

`surf(x,y,z)` ; L'instruction `surf` a les mêmes fonctionnalités que la fonction `surf` décrite précédemment mais elle trace également les courbes de niveau, le lecteur pourra regarder ce que fait la liste d'instructions précédente dans laquelle on remplacera l'instruction `surf` par `surf`. L'instruction `[X,Y]=meshgrid(x,y)`, où  $x$  et  $y$  sont des vecteurs, permet de construire deux matrices  $X$  et  $Y$  telles que  $X$  contient les coordonnées de  $x$  autant de fois que le nombre de coordonnées de  $y$  et  $Y$  contient les coordonnées de  $y$  autant de fois que le nombre de coordonnées de  $x$ . Les matrices  $X$  et  $Y$  peuvent alors être utilisées pour évaluer les images du couple  $(x, y)$  et donnant une matrice qui possède la dimension adéquate pour utiliser ensuite la fonction `surf`. Par exemple, la liste d'instructions suivante illustre l'utilisation de `meshgrid` :

**Exemple :**

```
x=linspace(-5,5,100);
y=linspace(-5,5,100);
[X,Y]=meshgrid(x,y);
Z=cos(X).*sin(Y);
surf(X,Y,Z);
```

**C.8.7 Titres de figures et étiquettes sur les axes :**

L'instruction `title('écrire le titre de la figure ici')` permet de mettre un titre sur une figure. L'instruction `xlabel('écrire l'étiquette de l'axe des abscisses ici')` permet de mettre une étiquette sur l'axe des abscisses. L'instruction `ylabel('écrire l'étiquette de l'axe des ordonnées ici')` permet de mettre une étiquette sur l'axe des ordonnées. L'instruction `zlabel('écrire l'étiquette de l'axe des cotes ici')` permet de mettre une étiquette sur l'axe des cotes.

**C.8.8 Compléter un graphique : `hold on`**

Lorsqu'on trace un graphique dans une figure, celui-ci prend la place des éventuels graphiques déjà présents dans la figure. Si on souhaite ajouter une courbe à un graphique déjà existant par exemple, il faut utiliser l'instruction `hold on`. Celle-ci permet de laisser un graphique 'actif', c'est-à-dire que les instructions graphiques qui suivent seront réalisées sur le même graphique. Pour désactiver le graphique, on utilise l'instruction `hold off`. Dans l'exemple suivant, on trace d'abord le graphe de la fonction  $\sin$  entre  $-5$  et  $5$ , puis on trace sur le même graphique le graphe de la fonction  $\cos$ .

**Exemple :**

```
x=-5 :0.1 :5 ;
plot(x,sin(x)) ;
hold on
plot(x,cos(x))
hold off
```

**C.9 LES FONCTIONS EN MATLAB****C.9.1 Les fonctions usuelles**

Toutes les fonctions numériques usuelles (logarithme, exponentielle, fonctions trigonométriques, ...) sont disponibles et s'appliquent directement sur les matrices. L'image d'une matrice par une application usuelle est une matrice de même taille dont les coefficients sont les images respectives des éléments de la matrice initiale par la fonction. Ainsi  $\sin(x)$ ,  $\cos(x)$ ,  $\tan(x)$  donnent le sinus, le cosinus, la tangente de  $x$ , respectivement et  $\text{asin}(x)$ ,  $\text{acos}(x)$ ,  $\text{atan}(x)$  donnent les fonctions trigonométriques inverses.  $\log(x)$  et  $\exp(x)$  donnent le logarithme et l'exponentielle de  $x$  respectivement. **Exercice :** Tracer le graphique de la fonction  $\cos$  entre  $-2\pi$  et  $2\pi$ .

**C.9.2 Définir de nouvelles fonctions : function**

Il est possible de construire de nouvelle fonction à l'aide de l'instruction `function`. Une fonction se développe dans un fichier différent. A partir d'arguments (entrée), elle détermine des variables de sortie. Programmons par exemple la fonction  $y = \frac{x^2}{2+\sin(x)}$  définie sur  $\mathbb{R}$ . Dans cet exemple,  $x$  est la variable d'entrée (argument) et  $y$  est la variable de sortie. Pour cela, dans un fichier vide, on tape la liste d'instructions suivantes :

```
function y=mafonction(x) ;
y=x.^2./(2+sin(x)) ;
```

Il faut sauvegarder le fichier et il est recommandé de nommer le fichier de la même manière que la fonction, dans notre exemple le fichier se nommerait `mafonction.m`. Cette fonction peut être ensuite appelée par un programme ou directement dans la ligne de commande. Par exemple, `mafonction(2)` donnera 1.3749. Il faut noter le point `'.'` placé avant les opérateurs dans la fonction précédente. Cela permet d'appliquer directement la fonction à un vecteur ou à une matrice. L'exemple suivant montre comment utiliser cette possibilité pour tracer le graphe de notre fonction `mafonction.m`.

**Exemple :**

```
x=-10 :0.1 :10 ;
y=mafonction(x) ;
figure(1)
```

`plot(x,y)` Il faut savoir que toutes les variables informatiques qu'on utilise dans une fonction sont locales, sauf les variables en argument et les variables de sortie. Dans l'exemple suivant, la variable `a` est locale :

**Exemple :**

```
function y=mafonction(x) ;
```

```
a=1 ;
```

`y=x.^2./(2+sin(x))+a` ; Cela signifie que sa valeur n'est donnée que dans le cadre de la fonction et qu'en dehors de cette fonction, la variable `a` est différente. Cela permet de définir des fonctions sans se préoccuper de ne pas utiliser des variables déjà utilisées par ailleurs. Par contre, dans certains cas, il peut être utile d'avoir des variables globales, c'est-à-dire qui prennent la même valeur quel que soit l'endroit où elles sont utilisées (dans la fonction et dans le programme principal, ou dans différentes fonctions par exemple). L'instruction `global` permet de définir des variables globales. Supposons que la variable `a` ait été affectée de la valeur 3 et soit définie dans un programme principal par exemple comme une variable globale. Dans l'exemple suivant, la variable `a` vaut encore 3 :

```
function y=mafonction(x) ;
```

```
global a
```

```
y=x.^2./(2+sin(x))+a ;
```

## C.10 RÉSOLUTION NUMÉRIQUE DE SYSTÈMES D'ÉQUATIONS DIFFÉRENTIELLES ORDINAIRES

Comme cela est expliqué dans les premiers chapitres de cet ouvrage, il est généralement impossible de résoudre les systèmes différentiels issus de la modélisation en écologie. Les simulations numériques s'offrent alors comme une alternative intéressante pour le modélisateur. Cependant, cela nécessite un certain nombre de précautions qu'étudie la branche des mathématiques appelée « analyse numérique des équations différentielles ». Certaines méthodes numériques courantes ont été programmées et sont fournies sous forme de solveurs de systèmes d'équations différentielles sous Matlab. Les solveurs sont appelés `odeXX` où `ode` est l'abréviation de *Ordinary Differential Equations* et `XX` est un nombre qui va impliquer une méthode numérique particulière. Par exemple `ode45` est le solveur qui utilise une méthode appelée Runge-Kutta d'ordre 4 et qui est très fréquente. Même si cette méthode est fréquente, elle a ses limites et certains systèmes ne peuvent pas être simulés avec ce solveur. Nous décrivons l'utilisation de `ode45`, les autres solveurs s'utilisent de la même manière et le lecteur pourra étudier les différentes possibilités sur l'aide en ligne. Il est évidemment possible de fabriquer d'autres solveurs. Les solveurs sont des fonctions Matlab qui ont (au moins) trois arguments : le nom de la fonction contenant les équations à simuler, les bornes

du temps de simulation et les conditions initiales. En sortie, ils donnent un vecteur de temps où les calculs ont été effectués par discrétisation et autant de vecteurs que de variables d'état, chacun d'eux ayant pour coordonnées les valeurs de la variable d'état correspondantes aux différents temps de calcul. Nous allons montrer comment simuler le système différentiel :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy, \\ \frac{dy}{dt} &= eaxy - my.\end{aligned}$$

Pour faire la simulation de ce système, il faut deux fichiers : l'un contient le programme principal dans lequel on fixe les conditions de simulation (durée, conditions initiales, valeurs des paramètres, etc.) et le second contient une fonction qui représente le système différentiel. Les valeurs des paramètres peuvent être entrées soit dans le programme principal, soit dans la fonction. La première option permet de mettre toutes les informations numériques dans le programme principal. Par contre, elle nécessite l'utilisation de l'instruction global pour que la fonction contenant le modèle connaisse les valeurs numériques des paramètres. Le programme principal peut être :

```
clear all ;      %Efface le contenu des variables
tmax=50 ;      %Définit la durée de la simulation
x0=1 ;          %Fixe la condition initiale de la variable x
y0=1 ;          %Fixe la condition initiale de la variable y
global r K a e m % Définit les variables contenant les
valeurs des paramètres du système comme des variables globales
r=1;K=2;a=1;e=0.5;m=0.1 ;      %Fixe les valeurs des paramètres
[t u]=ode45(@ModelPredProie,[0 tmax],[x0 y0]) ; %Exécute la
fonction de simulation du système
x=u( :,1);y=u( :,2);      %Renomme les variables de sorties
correspondant aux variables d'état
plot(x,y) % Trace la trajectoire issue de (x0,y0) dans l'espace
des phases.
```

On remarque que la fonction ode45 fait appel à la fonction ModelPredProie qui est contenue dans le fichier ModelPredProie.m décrit ci-dessous :

```
function du=ModelPredProie(t,u) ;
du=zeros(2,1) ;
global r K a e m
x=u(1);y=u(2) ;
dx=r*x*(1-x/K)-a*x*y ;
dy=e*a*x*y-m*y ;
```



```
du=[dx ; dy] ;
```

Une fois les deux fichiers ci-dessus enregistrés, l'exécution du programme principal permet d'obtenir la trajectoire du système issue de la condition initiale  $(x_0, y_0) = (1, 1)$  dans l'espace des phases.

## C.11 CONCLUSION

De nombreuses possibilités n'ont pas été abordées dans cette annexe, qui vise juste à donner quelques éléments de base pour entrer dans l'environnement du logiciel Matlab et simuler quelques modèles. On citera ici rapidement les possibilités de réaliser des boucles dans les programmes pour réaliser un grand nombre de fois une liste d'instruction (voir les boucles for - end par exemple) ou la possibilité de tester des conditions logiques (if - end), ce qui permet de n'exécuter des parties d'un programme que sous certaines conditions. Le lecteur intéressé devra consulter l'aide en ligne. De manière générale, les instructions que nous avons présentées ici l'ont été très brièvement et de nombreuses potentialités sont offertes à l'utilisateur pour affiner leur utilisation.



## Annexe D

---

# **Code NetLogo des modèles informatiques présentés dans l'ouvrage**

La programmation des modèles informatiques présentés dans le chapitre consacré aux modèles spatialisés peut se faire en utilisant n'importe quel langage de programmation, mais elle est particulièrement facile en utilisant une plate-forme dédiée à ce genre de système, comme NetLogo (<http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>). Ci-dessous nous fournissons le code NetLogo associé à l'implémentation des trois modèles présentés dans l'ouvrage, le modèle épidémiologique SIRS spatialisé, le modèle hôte-parasitoïde de Nicholson-Bailey spatialisé et le modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra spatialisé, qui appartiennent à trois catégories différentes, réseau d'automates cellulaires, réseau d'itérations couplées et modèle individu-centré, respectivement. Ils sont présentés dans cette annexe par ordre de difficulté croissante, qui est différent de celui d'apparition dans l'ouvrage. Avant d'implémenter lui-même le code fourni ci-dessous, le lecteur est invité à s'initier à l'utilisation de NetLogo grâce au guide d'utilisateur très didactique qui peut être téléchargé en même temps que le logiciel.

### **D.1 RÉSEAU D'AUTOMATES CELLULAIRES : LE MODÈLE ÉPIDÉMIOLOGIQUE SIRS SPATIALISÉ**

---

```
globals [ number-neighbours S I R ]  
patches-own [ infected-neighbours ]  
to setup
```

```

clear-all
ask patches [ set pcolor blue ]
ask patch 0 0 [ ask neighbors4 [ set pcolor red ] ]
set S count patches with [ pcolor = blue ]
set I count patches with [ pcolor = red ]
set R count patches with [ pcolor = green ]
do-plots
end
to go
  ask patch 0 0 [ set number-neighbours count patches in-radius radius-infection
]
  ask patches
    [ if pcolor = blue
      [ set infected-neighbours count patches in-radius radius-infection
with [ pcolor = red ] ] ]
  ask patches
    [ let proba random-float 1.0
      ifelse pcolor = blue
        [ if proba < infected-neighbours / number-neighbours
          [ set pcolor red ] ]
        [ ifelse pcolor = red
          [ if proba < proba-infected-removed
            [ set pcolor green ] ]
          [ if proba < proba-removed-sane
            [ set pcolor blue ] ] ] ]
  do-plots
end
to do-plots
  set-current-plot ""
  set-current-plot-pen "sane-cells"
  plot count patches with [ pcolor = blue ]
  set-current-plot-pen "infected-cells"
  plot count patches with [ pcolor = red ]
  set-current-plot-pen "removed-cells"
  plot count patches with [ pcolor = green ]

```

```

    if plot-SIRS-theory
      [ do-plot-theory ]
    end
  to do-plot-theory
    set-current-plot-pen "sane-theo"
    plot S
    set-current-plot-pen "infected-theo"
    plot I
    set-current-plot-pen "removed-theo"
    plot R
    let N S + I + R
    let Snext S + proba-removed-sane * R - S * I / N
    let Inext I + S * I / N - proba-infected-removed * I
    let Rnext R + proba-infected-removed * I - proba-removed-sane * R
    set S Snext
    set I Inext
    set R Rnext
  end

```

---

## D.2 RÉSEAU D'ITÉRATIONS COUPLÉES : LE MODÈLE HÔTE-PARASITOÏDE DE NICHOLSON-BAILEY SPATIALISÉ

```

patches-own [ host parasitoid host-after-dispersal parasitoid-after-dispersal ]
to setup
  clear-all
  ask patch random-pxcor random-pycor
    [ set host 5
      set parasitoid 2 ]
  do-colorpatch
  do-plots
end
to go
  ask patches
    [ set host-after-dispersal host

```

```

    set parasitoid-after-dispersal parasitoid ]
  ask patches
    [ set host-after-dispersal host-after-dispersal - host-mobility * host
      set parasitoid-after-dispersal parasitoid-after-dispersal - parasitoid-
mobility * parasitoid
      let number-neighbour-patches (count patches in-radius radius-dispersal)
- 1
      let host-dispersing-to-neighbour-patch host-mobility * host / number-
neighbour-patches
      let parasitoid-dispersing-to-neighbour-patch parasitoid-mobility * para-
sitoid / number-neighbour-patches
      ask patches in-radius radius-dispersal with [self != myself]
      [ set host-after-dispersal host-after-dispersal + host-dispersing-to-
neighbour-patch
        set parasitoid-after-dispersal parasitoid-after-dispersal + parasitoid-
dispersing-to-neighbour-patch ]]
    ask patches
      [ set host host-growth-rate * host-after-dispersal * exp(- parasitoid-
efficiency * parasitoid-after-dispersal)
        set parasitoid number-parasitoid-per-host * host-after-dispersal * (1 - exp(-
parasitoid-efficiency * parasitoid-after-dispersal)) ]
    do-colorpatch
    do-plots
  end
to do-colorpatch
  ifelse show-distribution = "host"
    [ ask patches
      [ ifelse host > max-value
        [ set pcolor black ]
        [ set pcolor (white - host * (white - black) / max-value) ]]]
    [ ask patches
      [ ifelse parasitoid > max-value
        [ set pcolor black ]
        [ set pcolor (white - parasitoid * (white - black) / max-value)
]]]
  end
to do-plots

```

```

set-current-plot ""
set-current-plot-pen "host"
plot sum [ host ] of patches
set-current-plot-pen "parasitoid"
plot sum [ parasitoid ] of patches
end

```

---

### D.3 MODÈLE INDIVIDU-CENTRÉ : LE MODÈLE PROIE-PRÉDATEUR DE LOTKA-VOLTERRA SPATIALISÉ

---

```

globals [ number-neighbours x y ]
breed [ prey a-prey ]
breed [ pred a-pred ]
pred-own [ nb-captured-prey ]
to setup
  clear-all
  ask patches [ set pcolor green ]
  set-default-shape prey "sheep"
  create-prey initial-number-prey
    [ set color white
      setxy random-xcor random-ycor ]
  set x initial-number-prey
  set-default-shape pred "wolf"
  create-pred initial-number-pred
    [ set color black
      set size 1.5
      setxy random-xcor random-ycor
      set nb-captured-prey 0 ]
  set y initial-number-pred
  do-plot
end
to go
  ask patch 0 0 [ set number-neighbours count patches in-radius radius-capture ]
  ask prey

```

```

    [ move
      reproduce-prey
      die-prey ]
  ask pred
    [ move
      capture
      if nb-captured-prey != 0
        [ reproduce-pred
          set nb-captured-prey 0 ]
      die-pred ]
  do-plot
end
to move
  right random-float 360
  forward random-float radius-capture
end
to reproduce-prey
  if random-float 100 < %-repro-prey
    [ hatch 1
      [ move ]]
end
to die-prey
  if random-float 100 < %-death-prey [ die ]
end
to capture
  ask prey in-radius radius-capture
    [ if random-float 100 < %-death-captured-prey
      [ set [nb-captured-prey] of myself [nb-captured-prey] of myself + 1
        die ]]
end
to reproduce-pred
  repeat nb-captured-prey
    [ if random-float 100 < %-repro-pred-per-captured-prey
      [ hatch 1
        [ move
          set nb-captured-prey 0 ]]]

```



```

end
to die-pred
  if random-float 100 < %-death-pred [ die ]
end
to do-plot
  set-current-plot "populations"
  set-current-plot-pen "prey"
  plot count prey
  set-current-plot-pen "pred"
  plot count pred
  if plot-LV-theory [ do-plot-theory ]
end
to do-plot-theory
  set-current-plot-pen "prey-theo"
  plot x
  set-current-plot-pen "pred-theo"
  plot y
  let a %-death-captured-prey * number-neighbours / ( world-width * world-
height )
  let xnext x + 0.01 * ( %-repro-prey - %-death-prey ) * x - 0.01 * a * x * y
  let ynext y + 0.01 * 0.01 * %-repro-pred-per-captured-prey * a * x * y - 0.01 *
%-death-pred * y
  set x xnext
  set y ynext
end

```

---



# Bibliographie

La bibliographie suivante ne présente que quelques ouvrages généraux dans chacun des domaines qui ont été abordés dans ce livre.

## *Systèmes dynamiques*

D.K. Arrowsmith & C.M. Place. *Dynamical systems. Differential equations, maps and chaotic behaviour*. Chapman & Hall, London, 1992.

J. Hale & H. Koçak, *Dynamics and bifurcations*. Texts in Applied Mathematics 3. Springer Verlag, Heidelberg, 1991.

L. Perko. *Differential Equations and Dynamical Systems*. Texts in Applied Mathematics 7. 2nd Ed. Springer Verlag, New-York, 1996.

## *Biologie mathématique*

L. Edelstein-Keshet. *Mathematical models in biology*. Classics in Applied Mathematics 46. SIAM, 2005.

M. Fleischmann, D.J. Tildesley & R.C. Ball. *Fractals in the Natural Sciences*. Princeton University Press, Princeton, 1990.

J. Istas. *Introduction aux modélisations mathématiques pour les sciences du vivant*. SMAI. Springer Verlag, Heidelberg, 2000.

D.S. Jones & B.D. Sleeman. *Differential equations and mathematical biology*. Chapman & Hall, CRC Mathematical Biology and Medicine Series, 2003.

M. Kot. *Elements of mathematical biology*. Cambridge University Press, 2001.

S.A. Levin. *Frontiers in mathematical biology*. Lecture notes in Biomathematics 100. S.A. Levin Editor. Springer Verlag, Heidelberg, 1994.

J.D. Murray. *Mathematical biology I. An introduction*. Interdisciplinary Applied Mathematics, 3rd Ed. Springer Verlag, Heidelberg, 2001.

J.D. Murray. *Mathematical biology II. Spatial models and biomedical applications*. Interdisciplinary Applied Mathematics, 3rd Ed. Springer Verlag, Heidelberg, 2001.

### *Théorie des jeux*

J. Hofbauer & K. Sigmund. *The theory of evolution and dynamical systems*. London Mathematical Society Student Texts 7, Cambridge University Press, Cambridge, 1988.

J. Hofbauer & K. Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.

J. Maynard Smith. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge, 1982.

M. Mesterton-Gibbons. *An introduction to game-theoretic modelling*. Addison-Wesley Publishing Company, Redwood City, 1992.

### *Démographie, matrices de Leslie*

H. Caswell. *Matrix population models : construction, analysis and interpretation*. 2nd Ed. Sinauer, 2000.

N. Keyfitz. *Applied mathematical demography*. John Wiley & sons, New York, 1977.

### *Écologie mathématique et dynamique de population*

A.D. Bazykin. *Nonlinear dynamics of interacting populations*. World Scientific Series on Nonlinear Science 11. World Scientific, Singapore, 1998.

F. Brauer & C. Castillo-Chavez. *Mathematical models in population biology and epidemiology*. Texts in Applied Mathematics 40. Springer Verlag, New-York, 2001.

B. Charlesworth. *Evolution in age-structured populations*. Second Edition. Cambridge Studies in Mathematical Biology 1. Cambridge University Press, Cambridge, 1980.

D.J. Daley & J. Gani. *Epidemic modelling, an introduction*. Cambridge Studies in Mathematical Biology 15. Cambridge University Press, Cambridge, 1999.

W.S.C. Gurney & R.M. Nisbet. *Ecological dynamics*. Oxford University Press, Oxford, 1998.

F.C. Hoppensteadt. *Mathematical methods of population biology*. Cambridge Studies in Mathematical Biology 4. Cambridge University Press, Cambridge, 1982.

C. Jeffries. *Mathematical modeling in ecology. A workbook for students*. Mathematical Modeling 3. Birkhäuser, Boston, 1989.

D. O. Logofet. *Matrices and graphs. Stability problems in mathematical ecology*. CRC Press, Boca Raton, 1992.

A.J. Lotka. *Elements of mathematical biology*. Dover Publications Inc., New York, 1956.

H. Malchow, S. Petrovskii & E. Venturino. *Spatiotemporal patterns in ecology and epidemiology. Theory, Models, and Simulation*. Chapman & Hall, CRC Mathematical and Computational Biology Series, 2008

A. Okubo & S.A. Levin. *Diffusion and ecological problems : modern perspectives*. Interdisciplinary Applied Mathematics, 2nd Ed. Springer Verlag, New-York, 2001.

E.C. Pielou. *Interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination*. John Wiley & sons, New York, 1984.

D. Tilman & P. Kareiva. *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions. Monographs in population biology 30*. D. Tilman & P. Kareiva Editors. Princeton University Press, Princeton, 1997.

V. Volterra, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Éditions Jacques Gabay avec la permission de Gauthier-Villars, Sceaux, 1990.

### ***Biologie moléculaire et cellulaire, physiologie***

L. Glass & M.C. Mackey. *The rhythms of life*. Princeton University Press, Princeton, 1988.

F.C. Hoppensteadt & C.S. Peskin. *Mathematics in medicine and the life sciences*. Texts in Applied mathematics 10. Springer Verlag, Heidelberg, 1992.

L. Segel. *Mathematical models in molecular and cellular biology*. L. Segel Editor. Cambridge University Press, Cambridge, 1980.

H.L. Smith & P. Waltman. *The theory of the chemostat. Dynamics of microbial competition*. Cambridge Studies in Mathematical Biology 13. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.

### ***Modélisation individu-centrée en écologie***

D.L. DeAngelis & L.J. Gross. *Individual-based models and approaches in ecology : populations, communities and ecosystems*. CRC Press, 1992.

V. Grimm & S.F. Railsback. *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press, 2005.

J.-P. Treuil, A. Drogoul & J.-D. Zucker. *Modélisation et simulation à base d'agents*. Dunod, 2008.