Interactions entre Espèces,
Modèle de Lotka-Volterra

1 Présentation des modèles d'interaction entre espèces

D'une manière générale, les modèles mathématiques constituent des outils de compréhension du fonctionnement de systèmes naturels, et de prédiction de leurs évolutions. Nous nous intéresserons ici au traitement de systèmes dynamiques continus et déterministes, c'est-à-dire régi par des systèmes d'équations différentielles ordinaires. Ces modèles sont essentiellement utilisés dans le cadre d'études de dynamiques des populations et des écosystèmes, mais les techniques sont également applicables à des systèmes moléculaires, ou, en élargissant le champ, à des modèles spatiaux, d'épidémiologie notamment.

On ne devra jamais perdre de vue le caractère explicatif et le pouvoir prédictif du modèle étudié. En effet, les objectifs visés sont de trois ordres :

- palier à la simplicité des modèles à une espèce[1] et se rapprocher d'une réalité ancrée dans un écosystème complexe ; ces modèles offrent une meilleure balance entre le critère de minimalité de la construction du modèle et le caractère explicatif que l'on en attend.
- réaliser une étude qualitative de l'évolution du système modélisé. Il s'agit la plupart du temps de déterminer la stabilité de la communauté étudiée, les conditions hypothétiques d'existence d'une stabilité, la sensibilité de telles conditions vis-à-vis des paramètres[2], des conditions initiales, de la complexité du système. Ce positionnement soulève d'ailleurs la question de la validité de la notion de stabilité ; doit-on se focaliser sur les points particuliers, insensibles aux perturbations, ou inclure également une certaine persistance des espèces aux travers de dynamiques cycliques[3] voire porter une certaine attention aux transcients (périodes transitives des dynamiques).
- permettre une étude quantitative viable des communautés étudiées. Il s'agit de mettre au point des outils d'aide à la gestion ; le caractère prédictif du modèle est alors mis à contribution.

D'un point de vue biologique, ces modèles sont bien sûr discutables, du fait des difficultés liées à l'observation et à la mesure des paramètres du système. D'autre part, il ne tiennent pas compte du caractère éminemment stochastique des processus biologiques[4].

[1]quand bien même l'intérêt du modélisateur porte sur une espèce particulière.

[2]pouvant varier au gré des actions anthropiques, de modifications de l'environnement, de sélections intraspécifiques.

[3]la seconde approche, bien plus féconde, est aujourd'hui privilégiée.

[4]stochasticité d'ordre individuelle, au sein de l'espèce, mais aussi environnementale

Forme générale des modèles

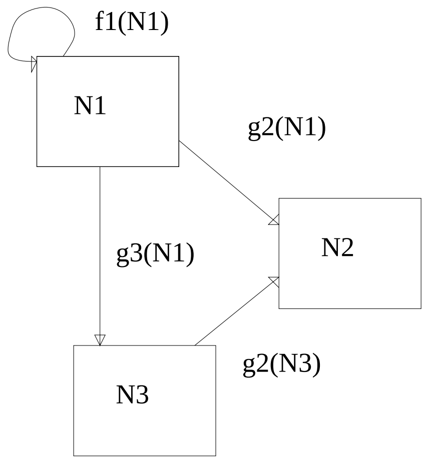
Le cadre général est donc celui des modèles continus, en temps continu, déterministes, construits à partir de systèmes d'équations différentielles ordinaires. De plus, les modèles étudiés ici sont tous des systèmes autonomes ; c'est-à-dire que la fonction d'évolution du système ne dépend pas du temps. Concrètement cela signifie que les différents paramètres restent constants au cours du temps. On considère une communauté de plusieurs populations (deux par la suite), décrite à tout instant par le vecteur $\overrightarrow{n}(t)$ dont les composantes représentent les différentes populations étudiées ; la dynamique de son évolution est une fonction de sa propre composition à l'instant considéré, soit :

$$\frac{d\overrightarrow{n}(t)}{dt} = f(\overrightarrow{n}(t)) \tag{1}$$

La fonction d'évolution de la dynamique de la communauté sera définie au niveau de chaque espèce par la juxtaposition d'un terme de dynamique intrinsèque et d'un terme d'interaction avec les autres espèces, ce que l'on écrit comme suit[5] :

$$\forall i, \quad \frac{dn_i}{dt} = f_i(n_i) + (g_i(n_k))_{k \neq i} \tag{2}$$

Dans le cas d'un modèle prenant en compte une communauté de p espèces, on considérera donc $\overrightarrow{n} = (n_1, \ldots, n_p)$. Les relations entre espèces peuvent d'abord être représentées sous la forme d'un diagramme, si la dynamique de l'espèce i est influencée par l'espèce k, on considérera une fonction $g_i(n_k)$ non nulle et une flèche de k vers i sur le graphe de la communauté.



Concernant la contribution propre à l'espèce, on peut considérer tous les types de dynamiques continues utilisées pour l'étude d'une seule espèce. Nous considérerons le plus souvent le cas d'une croissance malthusienne (*i.e.* exponentielle) : le terme $f_i(n_i)$ est de la forme an_i, où a est une constante. Dans le cas d'un modèle à une seule espèce N, l'évolution de cette espèce est décrite par l'équation $\frac{d\mathrm{N}}{dt} = a\mathrm{N}$, et on obtient comme solution $\mathrm{N}(t) = \mathrm{N}(0)\exp(at)$.

[5] Il n'est pas évident que ces différentes interactions soient découplées, mois nous ferons ici cette hypothèse, qui correspond aux modèles auxquels nous nous intéresserons...

La fonction d'interaction

Le choix de la fonction d'interaction reflète le type d'interaction étudié, Prédation, Compétition, et/ou Mutualisme. La prédation entre deux espèces i et k (i étant la proie, k le prédateur) sera prise en compte sous la forme :

$$\begin{cases} g_i(n_k) < 0 \\ g_k(n_i) > 0 \end{cases}$$

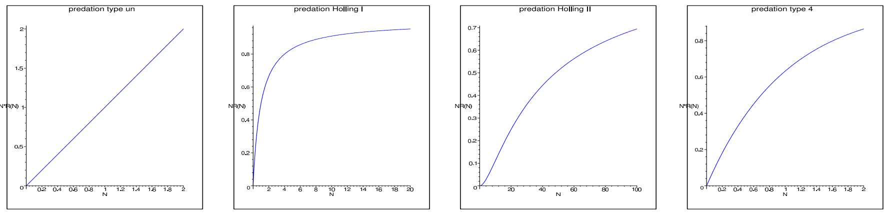
L'interaction est en effet néfaste pour la proie (espèce i) et profitable pour le prédateur (espèce k).

La compétition au sein d'un ensemble C d'espèces différentes sera prise en compte sous la forme : $\forall i \in \mathrm{C}, \quad g_i(n_k)_{k \neq i} < 0$ (toutes les interactions sont néfastes, quelle que soit l'espèce considérée.)

Le mutualisme correspond quant à lui à des interaction positives entre espèces, soit pour un ensemble similaire d'espèces C : $\forall i \in \mathrm{C}, \quad g_i(n_k)_{k \neq i} > 0$ (toutes les interactions sont profitables, quelle que soit l'espèce considérée.)

Le type de la fonction d'interaction choisie doit s'accorder avec les observations biologiques préliminaires. Ainsi, dans les modèles de prédation les plus courants, on considère les fonctions de prédation de type (N désigne les proies, P les prédateurs) $g_{\mathrm{N}}(\mathrm{P}) = -\mathrm{P} \cdot \mathrm{N} \cdot \mathrm{R}(\mathrm{N})$ où $\mathrm{R}(\mathrm{N})$ est l'une des fonction suivantes :

$$\begin{cases} \mathrm{R}(\mathrm{N}) = \alpha & \text{loi d'action de masse} \\ \mathrm{R}(\mathrm{N}) = \frac{\alpha}{\mathrm{N}+\beta} & \text{Holling I} \\ \mathrm{R}(\mathrm{N}) = \frac{\alpha \mathrm{N}}{\mathrm{N}^2+\beta^2} & \text{Holling II} \\ \mathrm{R}(\mathrm{N}) = \frac{\beta(1-e^{-\alpha \mathrm{N}})}{\mathrm{N}} & \text{type 4} \end{cases}$$



La première correspond à des interactions aléatoires, suivant la « loi d'action de masse » (chaque prédateur rencontre une proportion donnée de la population de proies, qu'il mange). La seconde illustre une situation dans laquelle, lorsque la population de proies est suffisante, a lieu un phénomène de « saturation » : la quantité $\mathrm{N} \cdot \mathrm{R}(\mathrm{N})$, qui modélise la quantité de proies mangées par un prédateur, ne peut dépasser une limite qui est la capacité d'absorption d'un individu…

Ces fonctions ne sont données qu'à titre indicatif. Le choix revient toujours en dernier ressort au biologiste qui considère ses observations en premier lieu.

2 Modèle de Lotka-Volterra

2.1 Historique, Modèle et Caractéristiques

Présentation

Ce modèle d'interaction proies-prédateurs, a été proposé par Volterra après la première guerre mondiale. Il s'agissait alors d'expliciter la dynamique des populations de sardines et de requins en mer Adriatique ; expliquer notamment pourquoi les quantités de sardines pêchées après l'interruption due à la guerre n'étaient plus aussi importantes que précédemment et pourquoi à la reprise de la pêche la proportion observée de requins avait augmenté.

Ce modèle prend en compte deux types d'espèces, les poissons pêchés à valeur commerciale, les sardines (N) et leurs prédateurs, les requins (P) :

$$\begin{cases} \mathrm{N}(0) = \mathrm{N}_0 \quad \mathrm{P}(0) = \mathrm{P}_0 \\ \frac{d\mathrm{N}}{dt} = a\mathrm{N} - b\mathrm{NP} \\ \frac{d\mathrm{P}}{dt} = -c\mathrm{P} + d\mathrm{NP} \end{cases} \tag{3}$$

Le système défini répond aux conditions initiales $\mathrm{N}_0,\ \mathrm{P}_0$ et exprime la prise en compte de dynamiques intrinsèques de croissance pour N et décroissance pour P exponentielles (du fait de la compétition entre les individus au sein de l'espèce) ; les termes d'interactions sont proportionnels aux quantités de chacune des espèces.

Points particuliers dans $\mathbb{R}_+^{*2}$

C'est un système non linéaire, autonome, à traiter comme suit :

- déterminer les solutions triviales.
- délimiter des frontières invariantes.
- définir les isoclines et équilibres non triviaux ainsi que leurs conditions d'existence si nécessaire.
- étudier la stabilité des équilibres.
- déterminer, si nécessaire, la présence de cycles limites.

Les fonctions considérées sont de classe C^1, les conditions initiales définissent une solution unique non triviale. On peut considérer les couples de solutions triviales :

$$(0,0) \quad (0, \mathrm{P}_0 e^{-c\mathrm{P}}) \quad (\mathrm{N}_0 e^{a\mathrm{N}}, 0)$$

Ces solutions délimitent la région $\mathbb{R}_+^{*2}$ et en sont des frontières invariantes[6] En particulier, le cadran $\mathbb{R}_+^{*2}$ est invariant : toute solution aux conditions initiales strictement positives reste dans $\mathbb{R}_+^{*2}$. Le point $\mathrm{O} = (0,0)$ est le seul point d'équilibre de cette frontière, son jacobien est :

$$\begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

admettant une valeur propre négative et une positive, il s'agit d'un point selle.

[6] Par le théorème de Cauchy, deux trajectoires ne peuvent se croiser.

Dans le cadran $\mathbb{R}_+^{*2}$, le système admet un équilibre $\mathrm{F} = (\overline{\mathrm{N}}, \overline{\mathrm{P}})$, défini par :

$$\begin{cases} \frac{d\overline{\mathrm{N}}}{dt} = 0 \Rightarrow \overline{\mathrm{N}}(a - b\overline{\mathrm{P}}) = 0 \\ \frac{d\overline{\mathrm{P}}}{dt} = 0 \Rightarrow \overline{\mathrm{P}}(-c + d\overline{\mathrm{N}}) = 0 \end{cases}$$

C'est donc le point $\mathrm{F} = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$, dont le jacobien est :

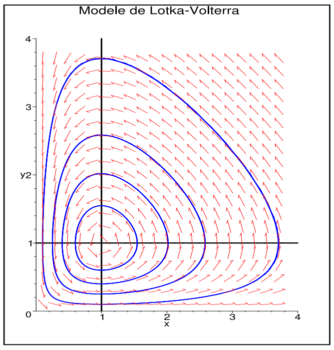
$$\mathrm{J_F} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{-bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

Celui-ci admet pour valeurs propres $\lambda = \pm i\sqrt{ac}$, conjuguées, de parties réelles nulles. La linéarisation ne nous permet pas de conclure sur la stabilité de ce point d'équilibre. Nous verrons par la suite qu'il s'agit là d'un point d'instabilité structurelle (aussi appelée stabilité neutre) ; à la suite de faibles perturbations, la dynamique ne s'écartera ni ne retournera vers l'équilibre.

2.2 Dynamiques

Diagramme de Phase

Avec des conditions initiales strictement positives, on sait que la dynamique reste dans le cadran positif et que celui-ci admet un équilibre au point F, sans pour autant connaître les trajectoires. Pour les déterminer, on peut considérer le champ de vecteurs[7] et les isoclines nulles[8] (définies par $\frac{d\mathrm{N}}{dt} = 0$ et $\frac{d\mathrm{P}}{dt} = 0$) :



En suivant le champ de vecteurs, tangent en tout point à la trajectoire passant par le point considéré, on peut déjà se faire une idée des dynamiques.

Constante de mouvement

Dans le cas très particulier du modèle de Lotka-Volterra, afin de déterminer rigoureusement le type de dynamique (cycle, équilibre, ...), on va exhiber une fonction (de classe C^1) qui reste constante le long des trajectoires. Pour cela, on multiplie les termes du système dynamique par $\frac{c-d\mathrm{N}}{\mathrm{N}}$ et $\frac{a-b\mathrm{P}}{\mathrm{P}}$ respectivement

[7]les flèches du graphe.

[8]Ici, les deux droites parallèles aux axes.

puis on les additionne ; on obtient alors, pour des fonctions N(t) et P(t) solutions du système :

$$(\frac{c}{\mathrm{N}} - d)\frac{d\mathrm{N}}{dt} + (\frac{a}{\mathrm{P}} - b)\frac{d\mathrm{P}}{dt} = 0$$

soit $$\tfrac{d}{dt}[c \ln \mathrm{N} - d\mathrm{N} + a \ln \mathrm{P} - b\mathrm{P}] = 0$$

En notant $\mathrm{H(N)} = \overline{\mathrm{N}} \ln \mathrm{N} - \mathrm{N}$ et $\mathrm{G(P)} = \overline{\mathrm{P}} \ln \mathrm{P} - \mathrm{P}$, on a exhibé une fonction de N et P définie par :

$$\mathrm{V(N,P)} = d\mathrm{H(N)} + b\mathrm{G(P)}$$

et vérifiant, pour N(t) et P(t) solutions du système (*i.e.* trajectoires)

$$\frac{d}{dt}\mathrm{V}(\mathrm{N}(t), \mathrm{P}(t)) = 0$$

soit $\mathrm{V}(\mathrm{N}(t), \mathrm{P}(t)) = \mathrm{K}$, avec K constante. Elle est donc constante sur toute trajectoire considérée ; sa valeur dépend des conditions initiales :

$$\mathrm{V(N,P)} = \mathrm{V}(\mathrm{N}_0, \mathrm{P}_0)$$

Cette fonction est une courbe intégrale qui sert de support aux trajectoires ; il reste alors à déterminer si la trajectoire issue de $(\mathrm{N}_0, \mathrm{P}_0)$ parcourt toute la courbe intégrale, et dans quel sens. Concernant le sens, il suffit de considérer la tangente à la trajectoire en un point donné[9].

Concernant le parcours réellement effectué sur la courbe intégrale, on peut montrer par compacité que dans le cas de Lotka-Volterra, la trajectoire est cyclique, parcourant toute la courbe intégrale[10].

Stabilité

Par les résultat obtenus précédemment, on a montré que pour des conditions initiales données, la trajectoire de la dynamique du système suit la courbe intégrale de sa constante de mouvement $\mathrm{V}(\mathrm{N}_0, \mathrm{P}_0)$.

Quelques soient les conditions initiales, si l'on perturbe le système à un temps donné, cela équivaut à un basculement vers la trajectoire correspondant aux conditions observées après perturbations et qui peuvent être considérées comme de nouvelles conditions initiales ; la dynamique suivra la trajectoire découlant de ces nouvelles conditions sans possibilités de retour à l'état antérieur. Par une somme de petites perturbations toutes dirigées dans le même sens, on peut donc aboutir à une dynamique très éloignée de celle du départ. Cet inconvénient majeur du modèle de Lotka-Volterra se comprend parfaitement dans la lecture d'un diagramme de phase présentant plusieurs courbes trajectoires découlant de conditions initiales différentes. Ce problème résulte de la présence d'une courbe intégrale (constante de mouvement).

[9] en un point où la dérivée pour une espèce est nulle par exemple.

[10] il suffit de considérer qu'en tout point de la trajectoire, la dérivée d'au moins une des deux espèces est minorée par un terme constant ; "la dynamique avance toujours".

Retour Historique

Avant de clore l'étude de ce modèle, un dernier retour à Volterra et au problème de la pêche.

Considérons d'abord la densité moyenne, au cours du temps, en chacune des espèces. Quelque soit la trajectoire considérée, la valeur moyenne (sur un cycle de longueur T) de la densité de chaque espèce est constante, égale à la densité à l'équilibre F.

$$\begin{cases} \frac{1}{\mathrm{T}} \int_0^{\mathrm{T}} \mathrm{N}(t)\, dt = \overline{\mathrm{N}} \\ \frac{1}{\mathrm{T}} \int_0^{\mathrm{T}} \mathrm{P}(t)\, dt = \overline{\mathrm{P}} \end{cases}$$

En effet : $\frac{d}{dt} \ln \mathrm{N} = \frac{\dot{\mathrm{N}}}{\mathrm{N}} = a - b\mathrm{P}$

D'où, par intégration $\int_0^{\mathrm{T}} \frac{d}{dt} \ln \mathrm{N}\, dt = \int_0^{\mathrm{T}} (a - b\mathrm{P}(t))\, dt$

$$\ln \mathrm{N}(\mathrm{T}) - \ln \mathrm{N}(0) = 0 = a\mathrm{T} - \int_0^{\mathrm{T}} b\mathrm{P}(t)\, dt$$

et finalement $\frac{1}{\mathrm{T}} \int_0^{\mathrm{T}} \mathrm{P}(t)\, dt = \frac{a}{b} = \overline{\mathrm{P}}$

Ce résultat permet de considérer en première approximation que les quantités pêchées sont proportionnelles aux densités à l'équilibre. Les relevés de pêches fournissent une estimation des paramètres du modèle.

Concernant la situation en mer Adriatique :
Avant la guerre, les relevés rendent compte d'une situation de pêche avec des prises moyennes permettant de définir un équilibre du système $\mathrm{F}_p = (\frac{c_p}{d_p}, \frac{a_p}{b_p})$.
Après la guerre, suite à une situation sans pêche (ou presque) pendant 4 ans, les premières pêches reflètent les densités moyennes d'un système sans pêche, soit un équilibre $\mathrm{F} = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$.

La pêche déplace l'équilibre. Or la pêche intervient dans la détermination des paramètres a et c de croissance intrinsèque en augmentant la mortalité : $a \to a_p = a - k$, et $c \to c_p = c + m$. les paramètres d'interaction entre espèces n'étant pas modifiés : $b \to b_p = b$, et $d \to d_p = d$.

En conséquence
$$\begin{cases} \frac{c}{d} < \frac{c_p}{d_p} \\ \frac{ad}{bc} > \frac{a_p d_p}{b_p c_p} \end{cases}$$

La pêche déplace donc l'équilibre vers une densité plus forte en sardines et une proportion moindre de requins.

3 Traitement du modèle

Après l'exemple du modèle simple de Lotka-Volterra, on présente dans cette partie des outils mathématiques utiles pour la dynamique de population à deux espèces. L'idée est d'exhiber un formalisme mathématique aux problèmes qui se posent en biologie dans ce domaine. Se restreindre à deux espèces est assez contraignant, mais cela permet une résolution rigoureuse simplifiée. De plus, les phénomènes de bifurcation sont connus sous des hypothèses assez générales.

Dans une deuxième section, on illustrera ces outils sur un exemple de système de Lotka-Volterra plus complexe que le modèle classique. On mettra en évidence un phénomène de bifurcation pour certaines valeurs de paramètres à l'aide notamment du théorème de Poincaré-Bendixon (ici admis).

3.1 Équations différentielles autonomes en dimension deux

Soient $\mathrm{F} : \mathbb{R}^2 \longrightarrow \mathbb{R}^2$ une fonction de classe $\mathcal{C}^1$, $t_0 \in \mathbb{R}$ [11], et $n_0 \in \mathbb{R}^2$.

Notons $\mathrm{F} : \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \longmapsto \begin{pmatrix} f(x,y) \\ g(x,y) \end{pmatrix}$. On s'intéresse au problème suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{d\overrightarrow{n}}{dt}(t) = \mathrm{F}(\overrightarrow{n}(t)) \\ \overrightarrow{n}(t_0) = \overrightarrow{n_0} \quad (conditions\, initiales) \end{cases} \tag{4}$$

Le système est dit autonome si les paramètres intrinsèques du système ne dépendent pas du temps (i.e. F ne dépend pas du temps).

3.1.1 Existence et Unicité de la solution avec condition initiale

Théorème 1 (Cauchy-Lipschitz)
Dans ces conditions, il existe une solution maximale [12] au problème (4). De plus, cette solution est unique.

En particulier, si $\overrightarrow{\mathrm{N}}(t)$ est solution de l'équation différentielle, et $\overrightarrow{\mathrm{N}}(t_1) = n_0$ pour un certain temps t_1, alors on vérifie que la fonction $\varphi(t) := \overrightarrow{\mathrm{N}}(t + t_1 - t_0)$ vérifie le problème (4). En effet :

$$\frac{d\varphi}{dt}(t) = \frac{d\overrightarrow{\mathrm{N}}}{dt}(t + t_1 - t_0) = \mathrm{F}(\mathrm{N}(t + t_1 - t_0)) = \mathrm{F}(\varphi(t)) \quad {}^{13} \text{ et } \varphi(t_0) = n_0$$

Donc, puisque la solution est unique, on en déduit que $\varphi = \overrightarrow{\mathrm{N}}$, c'est-à-dire que la solution φ est un translaté de $\overrightarrow{\mathrm{N}}$, qui est donc périodique. (c'est une propriété générale importante des systèmes autonomes).

Dans la suite, on notera indifféremment $\overrightarrow{n}(t)$ ou $(u(t), v(t))$ une solution du problème. On notera également I l'intervalle de définition de $\overrightarrow{n}$. On a ainsi $\dfrac{du}{dt} = f(u,v)$ et $\dfrac{dv}{dt} = g(u,v)$.

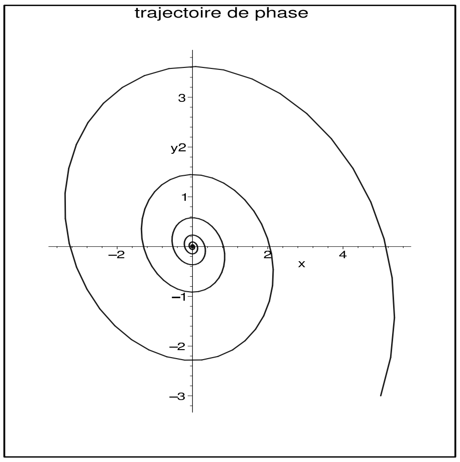
[11]on prendra $t_0 = 0$ en général
[12]définie sur un intervalle de longueur maximale
[13]on utilise ici le fait que F ne dépend pas du temps

3.1.2 Diagramme de Phase

Trajectoire de phase :

Dans le plan de phase (O, x, y) on définit la trajectoire de $\overrightarrow{n}$ solution de (4) comme l'ensemble des points $(u(t), v(t))$ pour t parcourant l'ensemble de définition $\overrightarrow{n}$. Autrement dit, c'est la trace de $\overrightarrow{n}$ dans le plan de phase. On peut aussi déterminer une équation vérifiée par cette trajectoire de la manière suivante :

$$\frac{dv/dt}{du/dt} = \boxed{\frac{dv}{du} = \frac{g(u,v)}{f(u,v)}}$$



L'équation différentielle obtenue s'intègre parfois plus facilement que (4).[14] Supposons que l'on obtienne ainsi une fonction C telle que l'on ait :

$$\forall t \in \mathrm{I}, \quad \mathrm{C}(u(t), v(t)) = 0$$

Il n'y a pas forcément de réciproque : on peut avoir un point (x, y) tel que $\mathrm{C}(x, y) = 0$, mais qui n'est pas atteint par la trajectoire. Autrement dit, il ne faut pas confondre la *courbe integrale*, définie par $\mathrm{C}(x, y) = 0$, et *trajectoire* de $\overrightarrow{n}$ (la deuxième est « seulement » incluse dans la première).

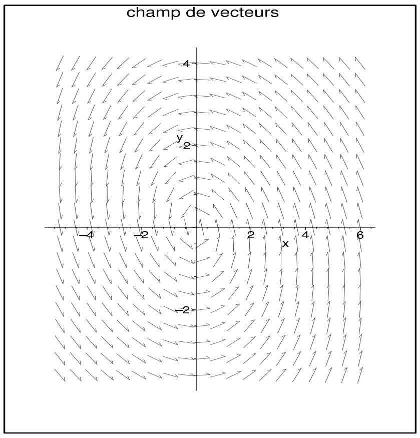
Exhibons quelques propriétés remarquables de ces trajectoires :

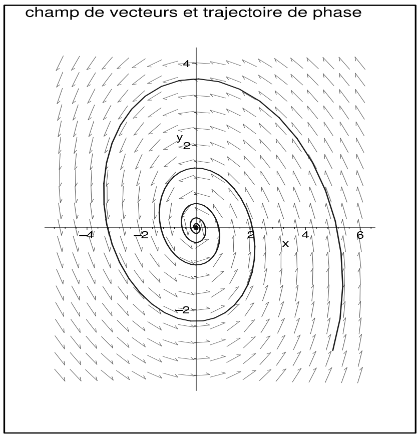
- deux trajectoires distinctes ne se coupent pas. En effet, si $\overrightarrow{n}(t_0) = \overrightarrow{\mathrm{N}}(t_1)$, alors les solutions $\overrightarrow{n}$ et $\overrightarrow{\mathrm{N}}$ sont translatées, elles ont même trajectoire.
- une trajectoire fermée correspond à un cycle (*i.e.* $\overrightarrow{n}$ périodique). En effet, si l'on a $t_0 < t_1$ tels que $\overrightarrow{n}(t_0) = \overrightarrow{n}(t_1)$, $\overrightarrow{n}$ est périodique de période $t_1 - t_0$.

Isoclines et Champs de Vecteurs :

Le vecteur tangent à la trajectoire de phase à l'instant t n'est autre que $\dfrac{d\overrightarrow{n}}{dt}(t) = \mathrm{F}(\overrightarrow{n}(t))$. Il est très simple à tracer dans le plan de phase (pas d'équation différentielle à résoudre), et permet d'avoir un bon aperçu du déroulement des trajectoires (sans pour autant les tracer).

[14] l'opération qui consiste à simplifier les "dt" peut se justifier rigoureusement à l'aide d'un changement de variable $s = u(t)$, en découpant l'intervalle de définition en intervalles pour lesquels $u'(t) = f(u(t), v(t))$ ne s'annule pas.
Lors de la résolution, il faut prendre des précautions dans le cas où $f(u, v)$ s'annule : on peut par exemple fractionner la résolution sur des intervalles où $f(u, v(u)) \neq 0$, puis recoller les morceaux, d'une isocline à l'autre dans le plan de phase.





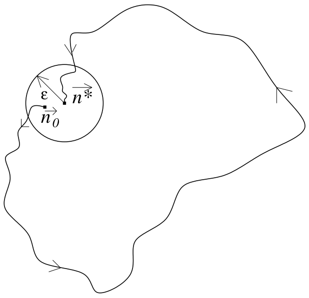
Dans ce cas, les isoclines sont les deux courbes dans le plan de phase définie par les équations $f(x,y) = 0$ et $g(x,y) = 0$. Elles sont très utiles pour une étude qualitative des solutions. Aux points d'intersections avec ces courbes, la trajectoire a une tangente respectivement verticale ou horizontale, selon que c'est la première ou la deuxième coordonnée du vecteur tangent qui s'annule.

3.1.3 Équilibres et cycles

- Un point d'équilibre correspond à une solution constante. C'est un point $\overrightarrow{n_0}$ qui vérifie $\mathrm{F}(\overrightarrow{n_0}) = 0$, c'est-à-dire un point d'intersection des deux isoclines ($\overrightarrow{n}(t) = \overrightarrow{n_0}$ est solution évidente du problème (4).)
- Un cycle est une solution périodique au cours du temps (cf plus haut).

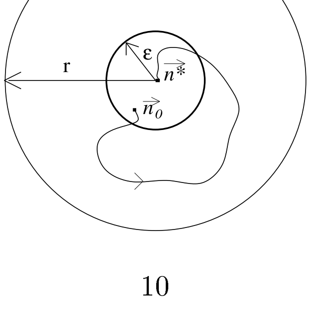
Un point d'équilibre $\overrightarrow{n}^\star$ est stable si toute solution qui s'en écarte légèrement tend à revenir vers ce point d'équilibre à l'infini. C'est-à-dire :

$\exists\ \varepsilon > 0\ \forall \overrightarrow{n_0}\ \|\overrightarrow{n_0} - \overrightarrow{n}^\star\| < \varepsilon \implies \lim_{t\to+\infty} \overrightarrow{n}(t) = \overrightarrow{n}^\star$
où $\overrightarrow{n}(t)$ définit la solution de condition initiale $\overrightarrow{n_0}$.



Le plus souvent, on demande une propriété plus forte, à savoir que la solution ne s'éloigne pas trop du point d'équilibre ; et même qu'elle en reste aussi proche que l'on veut, à condition de restreindre l'écart initial. C'est-à-dire :

$$\forall\ r > 0\ \ \exists\ \varepsilon > 0\ \ \forall\ \overrightarrow{n_0}\ \ \|\overrightarrow{n_0} - \overrightarrow{n}^\star\| < \varepsilon \implies \forall\ t > 0\ \ \|\overrightarrow{n}(t) - \overrightarrow{n}^\star\| < r$$



3.2 Comportement à l'infini : le modèle Lotka-Volterra réaliste

On s'intéresse ici au comportement des solutions au bout d'un temps « long », après stabilisation du système. On peut par exemple observer, dans un cadre de dynamique des populations, l'exclusion de l'une ou l'autre espèce, la coexistence en un point d'équilibre, un cycle, ou encore un comportement plus chaotique.

Dans le cas d'un équilibre, on peut se demander s'il est stable ou non, quel est l'effet d'une petite perturbation[15]... L'intérêt étant qu'en pratique, un équilibre stable est atteint asymptotiquement (pour des temps infinis), pourvu que que la trajectoire passe suffisamment près du point d'équilibre : elle est alors « attirée ». Au contraire, un équilibre instable va « repousser » la trajectoire (sauf exception, par exemple lors d'une trajectoire constante au point d'équilibre[16]).
On va baser l'étude sur le système suivant, le modèle Lotka-Volterra « réaliste » :

$$\begin{cases} \dfrac{du}{d\tau} = u(1-u) - \dfrac{auv}{u+d} = f(u,v) \\ \dfrac{dv}{d\tau} = bv\left(1 - \dfrac{v}{u}\right) = g(u,v) \end{cases}$$

On considère en effet que les proies se reproduise selon un modèle de croissance logistique (terme de la forme $ru(1-u/\mathrm{K})$, où K représente la « capacité du milieu »), de façon à ce que la population reste inférieure à la capacité du milieu. Le terme $\dfrac{auv}{u+d}$ correspond lui à un terme de prédation. On désire que celui-ci soit proportionnel à la quantité de prédateurs (d'où le facteur v), et que sa dépendance par rapport à la quantité de proies disponibles soit « en gros » proportionnelle lorsque le nombre de proies est faible, mais qu'elle « sature » lorsqu'il y a beaucoup de proies (en effet chaque prédateur ne peut manger qu'une quantité limitée de proies). Une des modèle les plus simples est de prendre un terme en $\dfrac{au}{u+d}$, où a et u sont des constantes à adapter...

Quant aux prédateurs, on suppose également qu'ils ont une croissance de type logistique, et l'on considère que la capacité du milieu est proportionnelle à la quantité de proies disponibles, d'où un terme en $bv(1-v/u)$. Bien sûr, il s'agit de paramètres redimensionnés, pour simplifier les notations et mettre en évidence les rapports entre les différents paramètres issus de la modélisation.

3.2.1 Comportement global des solutions

Pour que notre modèle soit pertinent, il faut notamment qu'il corresponde au fait suivant : les populations doivent rester positives et inférieures à leurs capacités maximales respectives. Ceci nécessite que toute solution reste dans le carré $0 \leq u \leq 1,\ 0 \leq v \leq 1$. Voyons ce qu'il en est :

- si v s'annule au temps τ_1, alors $\dfrac{dv}{d\tau}(\tau_1) = 0$. Avec ces conditions initiales en τ_1, la solution au problème est évidente : u est solution de $\dfrac{du}{d\tau} = u(1-u)$[17] et $v = 0$. Autrement dit, si v s'annule en un temps, alors v est tout le

[15] due, par exemple, au milieu extérieur

[16] cas difficilement envisageables en pratique, à cause des erreurs de mesure, des approximations et/ou des perturbations inévitables

[17] évolution des proies sans les prédateurs

temps nulle. Entre autre, la trajectoire ne peut traverser la droite des abscisses dans le plan des phases : $v(\tau)$ reste toujours positif.
- pour u, on peut raisonner de la même manière, mais on peut aussi remarquer que dans ce modèle, u ne peut pas s'annuler (il est au dénominateur dans la deuxième équation).
- les conditions « $u \geq 0$ et $v \geq 0$ » donnent dans la première équation $\dfrac{du}{d\tau} \leq u(1-u)$. Si u vaut 1, alors $\dfrac{du}{d\tau} \leq 0$, et u diminue. La trajectoire ne peut donc pas traverser la droite d'équation $x = 1$ dans le plan de phase.
- On en déduit alors $\dfrac{dv}{d\tau} \leq v(1-v)$, et le même raisonnement s'applique.

3.2.2 Étude d'un premier équilibre : un exemple d'instabilité

Le point $(u^\star = 1\,; v^\star = 0)$ est un point d'équilibre pour le système. Montrons que c'est un équilibre instable. Testons pour cela la réaction du système à une petite perturbation. Formellement : On s'écarte un petit peu de l'état d'équilibre à l'instant initial : $u(0) = u^\star + \delta_0\,;\ v(0) = v^\star + \varepsilon_0$, et on étudie l'évolution de la perturbation $(\delta(\tau)\,;\ \varepsilon(\tau))$=$(u(\tau) - u^\star\,;\ v(\tau) - v^\star)$. Remettons l'hypothèse que $\delta(\tau)$ et $\varepsilon(\tau)$ restent suffisamment petits au cours du temps pour pouvoir linéariser :

$$\begin{pmatrix} d\delta/d\tau \\ d\varepsilon/d\tau \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} du/d\tau \\ dv/d\tau \end{pmatrix} \simeq \underbrace{\mathrm{F}\begin{pmatrix} u^\star \\ v^\star \end{pmatrix}}_{0\ par\ définition} + \mathrm{A}\begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix}$$

où $\mathrm{A} = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f}{\partial u} & \dfrac{\partial f}{\partial v} \\ \dfrac{\partial g}{\partial u} & \dfrac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix}_{u^\star;v^\star} = \begin{pmatrix} -1 & -\dfrac{a}{1+d} \\ 0 & b \end{pmatrix}$ est la matrice jacobienne de F au point d'équilibre. On obtient $d\varepsilon/d\tau = b\varepsilon$ en première approximation ; et donc $\varepsilon(\tau) = \varepsilon_0\,\mathbf{e}^{b\tau}$ explose[18], ce qui n'est pas compatible avec l'hypothèse faite sur $\varepsilon(\tau)$. L'équilibre est donc instable.

On remarque d'ailleurs qu'il y a ici stabilité "dans la direction des u" : si l'on se déplace seulement dans la direction des u dans le plan de phase (i.e. $\varepsilon_0 = 0$), alors la trajectoire retourne au point d'équilibre, puisque la résolution donne alors $(\delta(\tau) = \delta_0\,\mathbf{e}^{-\tau}\ ;\ \varepsilon(\tau) = 0)$: il y a stabilité dans une direction privilégiée (à cause de la valeur propre < 0).

Jusque là, les raisonnements mathématiques ne sont que la transcription de raisonnements "biologiques" assez simples. Ainsi, si l'on rajoute quelques prédateurs dans un environnement plein de proies, ils vont se développer très rapidement au début (tant que la linéarisation sera pertinente).

3.2.3 Un équilibre non trivial : la stabilité dépend de la valeur des paramètres réduits

Un autre équilibre du système est le suivant, obtenu en simplifiant par u et par v, et par résolution d'une équation du second degré :

$$v^\star = u^\star\ ;\ u^\star = \frac{(1-a-d) + \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2}$$

[18] à condition d'avoir $\varepsilon_0 \neq 0$

On va procéder par linéarisation, comme précédemment. Dans le cas où les solutions « explosent » au voisinage de l'origine, on pourra affirmer que l'équilibre est instable (idem : on ne peut supposer que δ et ε restent négligeables au cours du temps). Par contre, dans le cas de figure où l'équilibre est stable, on est confronté au problème suivant : si l'on veut procéder de la même façon, on utilise l'hypothèse « δ et ε restent négligeables » dans le raisonnement. Hypothèse qui se justifie par ladite stabilité : une telle démarche ne peut donc pas nous permettre de conclure. La solution consiste alors à introduire des « fonctionnelles de Lyapounov ». (cf plus loin pour une justification plus complète).

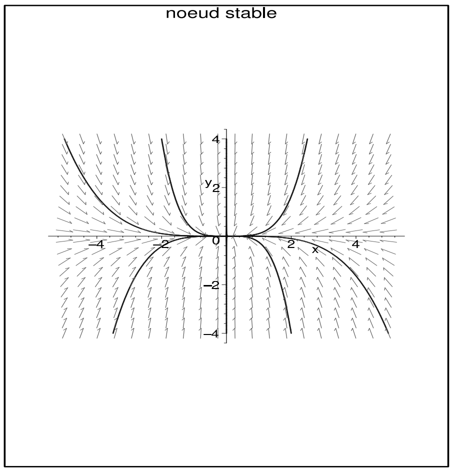
Stabilité en fonction des valeurs propres de la matrice jacobienne : cas général

Soit l'équation $\begin{pmatrix} d\delta/d\tau \\ d\varepsilon/d\tau \end{pmatrix} = \mathrm{A} \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix}$, avec A une matrice réelle 2×2 diagonalisable sur $\mathbb{C}$ [19]. Si l'on a $\mathrm{PAP}^{-1} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$, le changement de base $\begin{pmatrix} \tilde{\delta}(\tau) \\ \tilde{\varepsilon}(\tau) \end{pmatrix} = \mathrm{P} \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix}$ permet de se ramener à : $\begin{pmatrix} d\tilde{\delta}/d\tau \\ d\tilde{\varepsilon}/d\tau \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{\delta}(\tau) \\ \tilde{\varepsilon}(\tau) \end{pmatrix}$.

Donc
$$\begin{cases} \tilde{\delta}(\tau) = \tilde{\delta_0}\, e^{\lambda_1 \tau} \\ \tilde{\varepsilon}(\tau) = \tilde{\varepsilon_0}\, e^{\lambda_2 \tau} \end{cases}$$

Deux cas sont possibles : soit λ_1 et λ_2 sont réels, soit ils sont complexes conjugués. Le fait de passer par les complexes pour résoudre le système ne pose aucun problème. L'apparition de valeurs propres complexes, qui donnent des termes en $cos(\omega t)$ et $sin(\omega' t)$ après le retour aux réels, traduit un phénomène de va et vient de la trajectoire en abscisse et en ordonnée (comme pour la spirale du paragraphe « Trajectoire de phase »). Distinguons quelques cas :

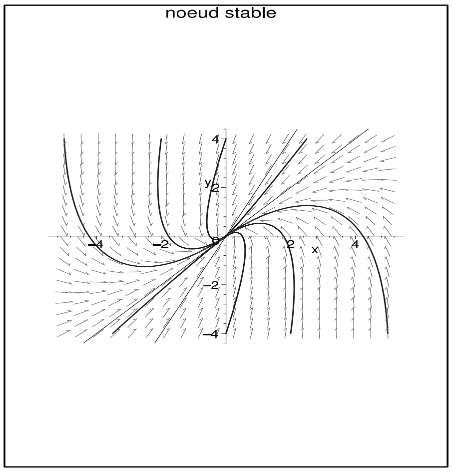
• Si $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}_-^*$, avec $|\lambda_1| < |\lambda_2|$, on obtient ce type de trajectoires :



- On a représenté plusieurs trajectoires qui viennent toutes s'écraser en 0.
- On peut remarquer une décroissance plus forte dans la direction de $\tilde{\varepsilon}$, qui s'explique par $|\lambda_1| < |\lambda_2|$.
- Les trajectoires sont portées par les courbes d'équations $y = (const.) x^{\lambda_2/\lambda_1}$.
- Attention quand même : le plan a été déformé par le changement de base.

[19] On écarte le cas « rare » où la matrice est non diagonalisable.

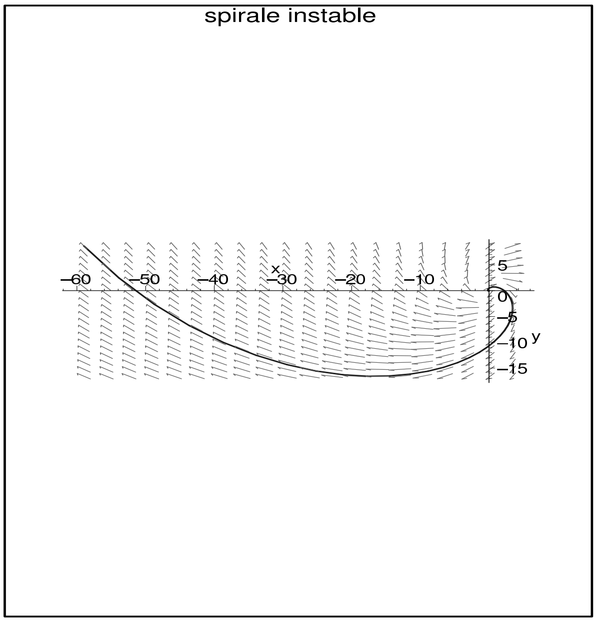
Soit, dans la base de départ :



• Considérons à présent le cas où λ_1 et λ_2 sont complexes (non réels), de parties réelles strictement positives. Notons $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ et $\lambda_2 = \alpha - i\beta$. [20]. Lorsqu'on réinitialise la base :

$$\begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix} = \mathrm{P}^{-1} \begin{pmatrix} \tilde{\delta}(\tau) \\ \tilde{\varepsilon}(\tau) \end{pmatrix} = \mathrm{P}^{-1} \begin{pmatrix} \tilde{\delta_0}\, e^{\alpha\tau}[\cos(\beta\tau) + i\sin(\beta\tau)] \\ \tilde{\varepsilon_0}\, e^{\alpha\tau}[\cos(-\beta\tau) + i\sin(-\beta\tau)] \end{pmatrix}$$

on observe que les termes en $e^{\alpha\tau}$ contribuent à l'explosion de la solution, et que les termes sinusoïdaux $\cos(\beta\tau)$ et $\sin(\beta\tau)$ contribuent à une oscillation en abscisse et en ordonnée. Ainsi, les trajectoires tournent autour de l'origine tout en s'éloignant : on obtient une spirale (instable).



On voit que c'est le signe des parties réelles qui intervient : c'est cela qui détermine si l'exponentielle qui apparaît est croissante ou décroissante.

[20] Comme la matrice est réelle, ses deux valeurs propres sont conjuguées

Le cas du modèle Lotka-Volterra réaliste :

La matrice jacobienne A est $\begin{pmatrix} \dfrac{\partial f}{\partial u} & \dfrac{\partial f}{\partial v} \\ \dfrac{\partial g}{\partial u} & \dfrac{\partial g}{\partial v} \end{pmatrix}_{u^\star;v^\star} = \begin{pmatrix} u^\star \left(\dfrac{au^\star}{(u^\star+d)^2} - 1 \right) & -\dfrac{au^\star}{u^\star+d} \\ b & -b \end{pmatrix}$

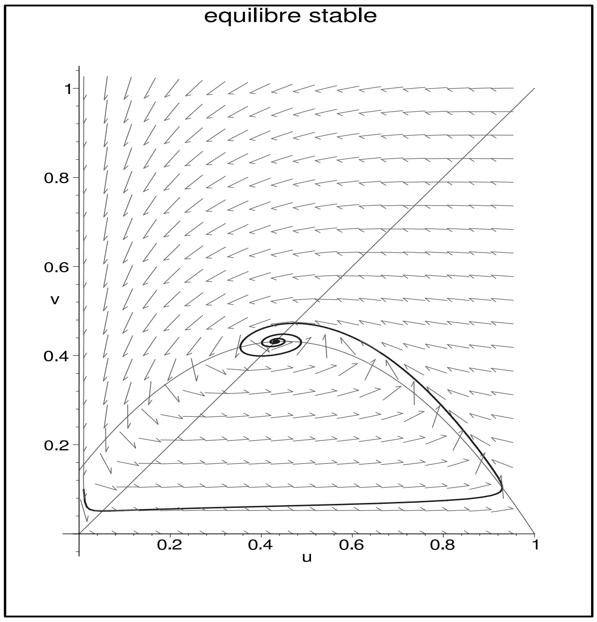
Donc det A $= b\,u^\star \left(1 - \dfrac{au^\star}{(u^\star+d)^2} + \dfrac{a}{u^\star+d}\right) = b\,u^\star \left(1 + \dfrac{ad}{(u^\star+d)^2}\right) \quad > \quad 0$

Donc, puisque det A est le produit des valeurs propres, on ne peut avoir λ_1 et λ_2 réels de signes différents.

- si A est de trace positive [21] alors les valeurs propres sont de parties réelles strictement positives, donc l'équilibre est instable
- sinon les parties réelles des valeurs propres sont strictement négatives, l'équilibre est stable.

La trace de A se calcule très facilement. On obtient :

- si $b < \left(a - \sqrt{(1-a-d)^2+4d}\right) \dfrac{1+a+d-\sqrt{(1-a-d)^2+4d}}{2a}$, alors l'équilibre est instable ;
- si $b > \left(a - \sqrt{(1-a-d)^2+4d}\right) \dfrac{1+a+d-\sqrt{(1-a-d)^2+4d}}{2a}$, alors l'équilibre est stable.



Le cas critique d'égalité correspond à une *bifurcation*, où l'équilibre stable laisse place à un cycle limite dans le comportement des solutions. C'est la préoccupation de la seconde moitié de l'étude. Mais d'abord...

[21] la trace d'une matrice est la somme de ses termes diagonaux : elle est invariante par changement de base. La trace est donc la somme des valeurs propres

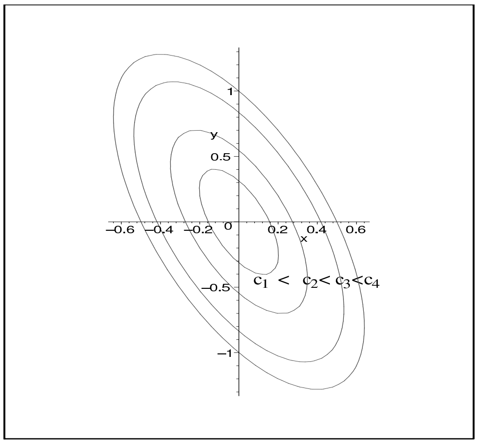
Comment justifier la linéarisation pour le système initial :
Sous des hypothèses de comportement exponentiel, on peut justifier la linéarisation.

Théorème 2 *Avec les notations précédentes :*
- *si* $\Re\lambda_1 < 0$ <u>*et*</u> $\Re\lambda_2 < 0$ *alors l'équilibre est stable.*
- *si* $\Re\lambda_1 > 0$ <u>*ou*</u> $\Re\lambda_2 > 0$ *alors l'équilibre est instable.*

La seconde partie est déjà établie. Justifions la première.
L'idée est de trouver une famille de courbes qui encerclent l'origine et vont « coincer » la trajectoire. Il s'agira en fait de courbes de niveau de la forme $\mathrm{V}(x, y) = c$ avec $c \in \mathbb{R}_+$, où la fonction V vérifie, au voisinage de l'équilibre :

- $\mathrm{V} > 0$ sauf en $(u^\star\,;\, v^\star)$
- au voisinage de l'équilibre, on une configuration de type ci-contre (on a une « cuvette » autour de l'équilibre).
- si $u(\tau)$ et $v(\tau)$ sont suffisamment proches de $u^\star$ et $v^\star$, alors $\dfrac{d}{d\tau}\left(\mathrm{V}(u(\tau), v(\tau))\right) < 0$. (V décroît le long des trajectoires)

Une telle fonction V est appelée fonctionnelle de Lyapounov.



Puisque l'on sait que V décroît le long de la trajectoire, une fois que la trajectoire a pénétré à l'intérieur de l'une de ces courbes, elle ne peut plus en sortir au cours du temps. On peut alors coincer la trajectoire à l'intérieur d'une courbe suffisamment proche de l'origine pour pouvoir linéariser, puisqu'on a un contrôle sur le futur de la trajectoire.

Détaillons le cas A diagonalisable, avec $\Re\lambda_1 < 0$ et $\Re\lambda_2 < 0$. On se ramène là aussi par changement de base à une matrice diagonale :

$$\begin{pmatrix} d\delta/d\tau \\ d\varepsilon/d\tau \end{pmatrix} = 0 + \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix} + \left\| \begin{matrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{matrix} \right\| g \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix}$$

avec la condition $\lim_{\overrightarrow{\mathrm{X}} \to \overrightarrow{0}} g(\overrightarrow{\mathrm{X}}) = 0$. ($\|.\|$ désigne la norme euclidienne dans $\mathbb{R}^2$.)
Soit $-\sigma$ la plus grande partie réelle des valeurs propres ($\Re\lambda_1 \leq -\sigma$ et $\Re\lambda_2 \leq -\sigma$, avec $\sigma > 0$). En effectuant le produit scalaire par $\begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix}$, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{1}{2}\frac{d}{d\tau}\left\langle \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix} \right\rangle &= \left\langle \begin{pmatrix} d\delta/d\tau \\ d\varepsilon/d\tau \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix} \right\rangle \\ &= \left\langle \begin{pmatrix} \lambda_1\delta(\tau) \\ \lambda_2\varepsilon(\tau) \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix} \right\rangle + \underbrace{\boxed{|...| \leq \left| g\begin{pmatrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{pmatrix} \right| \cdot \left\| \begin{matrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{matrix} \right\|^2}}_{\text{négligeable devant } \left\| \begin{matrix} \delta(\tau) \\ \varepsilon(\tau) \end{matrix} \right\|^2} \end{aligned}$$

$\dfrac{1}{2}\dfrac{d}{d\tau}\left\langle \begin{pmatrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{pmatrix}, \begin{pmatrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{pmatrix}\right\rangle$ s'écrit donc comme la somme de $\lambda_1\delta(\tau)^2 + \lambda_2\varepsilon(\tau)^2$ et d'un terme majoré en module par $\dfrac{\sigma}{2}\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2$ lorsque $\begin{pmatrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{pmatrix}$ est proche de $\overrightarrow{0}$
On a alors, en passant aux parties réelles :

$$\frac{1}{2}\frac{d}{d\tau}\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 \leq -\sigma\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 + \frac{\sigma}{2}\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 = -\frac{\sigma}{2}\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 \leq 0$$

tant que $\begin{pmatrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{pmatrix}$ est suffisamment proche de $\overrightarrow{0}$.

La fonctionnelle $\mathrm{V}(x,y) = x^2 + y^2 = \left\|\begin{matrix}x\\ y\end{matrix}\right\|^2$ vérifie ici les bonnes hypothèses : si $\begin{pmatrix}\delta(0)\\ \varepsilon(0)\end{pmatrix}$ est dans une boule de rayon r suffisamment petit, (i.e. $\begin{pmatrix}\delta(0)\\ \varepsilon(0)\end{pmatrix}$ suffisamment proche de $\overrightarrow{0}$), alors, puisque la norme est décroissante le long des trajectoires, la trajectoire va rester coincée dans cette boule. On peut même conclure directement, en remarquant que la fonction $\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 \mathbf{e}^{\sigma\tau}$ est décroissante. En effet, sa dérivée est exactement :

$$\left(\frac{d}{d\tau}\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 + \sigma\left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2\right)\mathbf{e}^{\sigma\tau} \leq 0$$

On en déduit $\qquad \forall\tau > 0 \quad \left\|\begin{matrix}\delta(\tau)\\ \varepsilon(\tau)\end{matrix}\right\|^2 \leq \left\|\begin{matrix}\delta(0)\\ \varepsilon(0)\end{matrix}\right\|^2 \mathbf{e}^{-\sigma\tau}$

Il y a décroissance exponentielle de la perturbation vers $\overrightarrow{0}$.

N.B. Dans le cas d'un équilibre instable, on ne peut prédire le comportement des trajectoires par linéarisation qu'au voisinage du point d'équilibre, *i.e* tant que la linéarisation est encore pertinente.

3.2.4 Équilibre instable : recherche de cycles limites

On s'intéresse dans ce paragraphe au cas où l'équilibre précédent est instable : on cherche à déterminer le comportement des solutions au voisinage du point d'équilibre. En dimension deux, le théorème suivant permet de résoudre ce problème avec élégance :

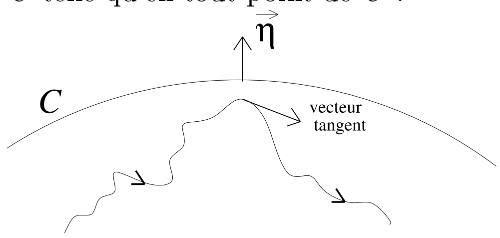
Théorème 3 (Poincaré-Bendixon)
Si $\mathcal{T}^+$ est une demi-trajectoire [22] *contenue dans une région fermée bornée du plan qui ne contient pas de point d'équilibre, alors $\mathcal{T}^+$ tend vers un cycle limite.*

Ici, la difficulté est de coincer les demi-trajectoires dans une région qui ne contient pas de point d'équilibre. On a déjà vu que les trajectoires n'explosent pas quand le temps augmente [23]. Cependant le carré $\{0 \leq u \leq 1\ ;\ 0 \leq v \leq 1\}$

[22] $\{\overrightarrow{n}(t), t \geq 0\}$ par exemple
[23] ce qui est d'ailleurs biologiquement impossible, mais peut ne pas être pris en compte par le modèle étudié

a le défaut de contenir à la fois l'équilibre $(1\ ;\ 0)$ et l'équilibre $(u^\star\ ;\ v^\star)$ vu ci-dessus, ainsi que le point $(0\ ;\ 0)$, qui joue ici un rôle un peu particulier (c'est “presque” un équilibre, même si le modèle n'y est pas clairement défini). Il faut donc rogner un peu cette région.
L'idée est de trouver une courbe fermée C telle qu'en tout point de C :

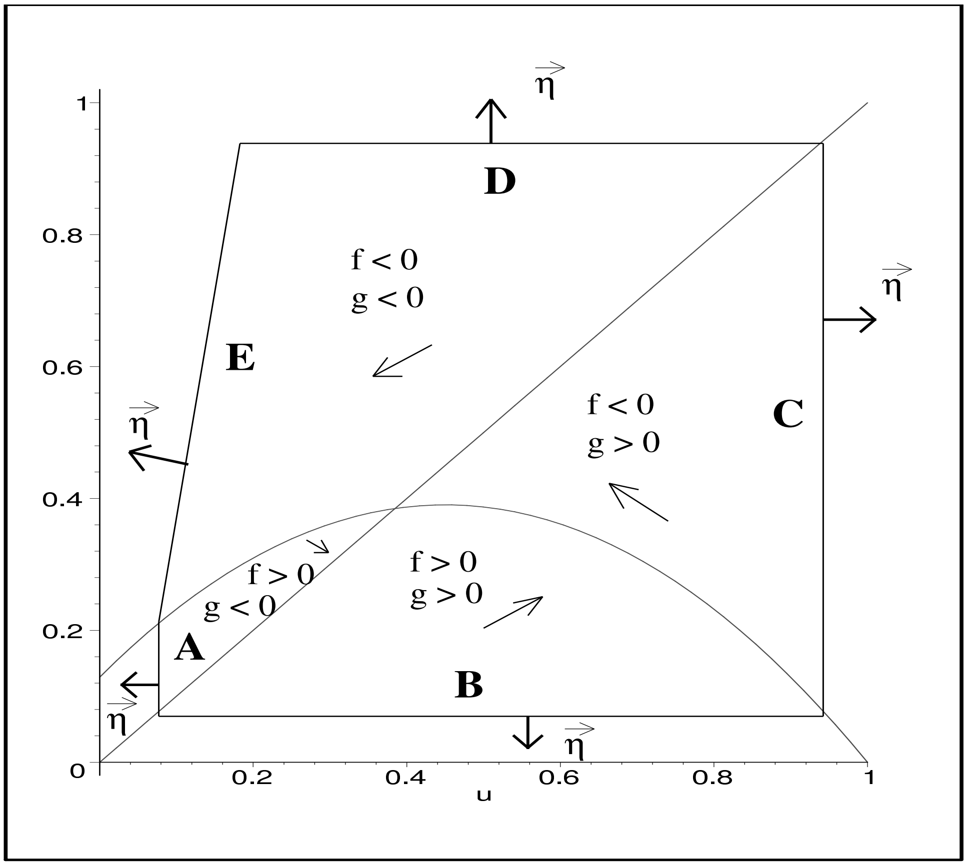
$$\underbrace{(\frac{du}{d\tau},\frac{dv}{d\tau})}_{\substack{\text{vecteur tangent}\\ \text{à la trajectoire}}} \quad \cdot \quad \underbrace{\vec{\eta}}_{\substack{\text{vecteur normal}\\ \text{à la courbe } C\\ \text{orienté vers}\\ \text{l'extérieur}}} \quad < \quad 0$$



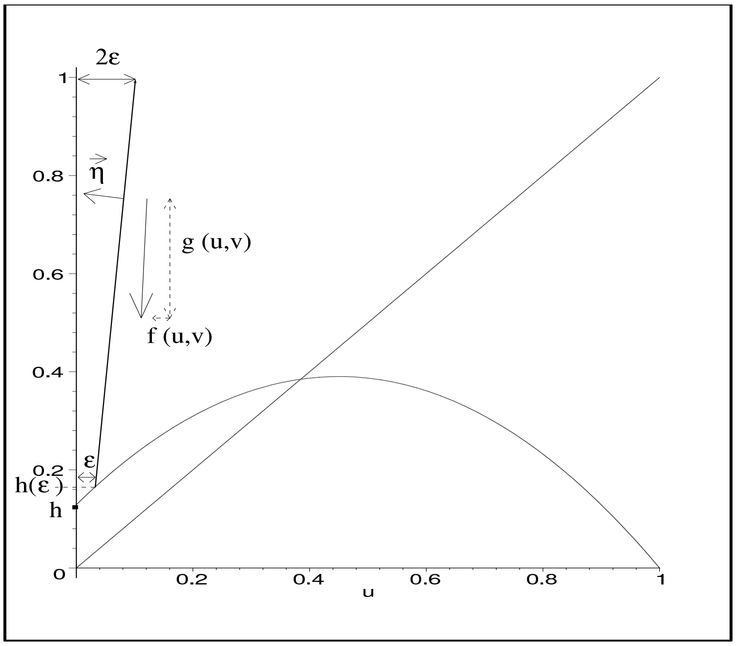
En effet, le produit scalaire négatif signifie que la courbe C “repousse” la trajectoire : elle ne peut traverser la courbe fermée.

On va procéder en deux étapes :

• **Élimination des deux points** $(0\ ;\ 0)$ **et** $(1\ ;\ 0)$ **:**
On va construire une telle courbe C à l'intérieur du carré $[0,1]\times[0,1]$ en cinq étapes. Pour cela, on va s'aider des isoclines, qui séparent le carré en quatre parties, selon les signes de f et de g, et donc selon les orientations des vecteurs tangents aux trajectoires. Les branches **A**, **B**, **C** et **D** conviennent évidemment au vu des orientations des différents vecteurs.



La dernière branche (**E**) de la courbe est plus délicate à justifier. On veut, pour $(u\ ;\ v)$ sur ce segment, $(\frac{du}{d\tau}, \frac{dv}{d\tau}) \cdot \overrightarrow{\eta} < 0$.
Ce que l'on traduit par un rapport de pentes : $\underbrace{\dfrac{g(u,v)}{f(u,v)}}_{\text{pente du vecteur tangent}} > \underbrace{\dfrac{1-h(\varepsilon)}{\varepsilon}}_{\text{pente de la droite}}$



E est paramétrée par $v = \dfrac{1-h(\varepsilon)}{\varepsilon}(u-\varepsilon) + h(\varepsilon)$, soit

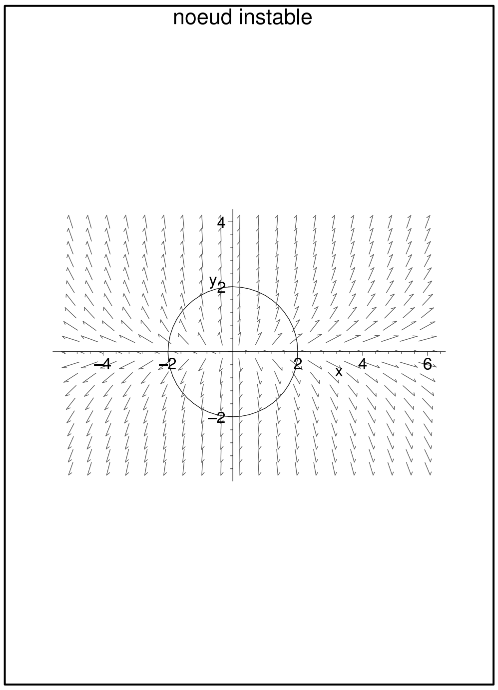
$$u = \frac{\varepsilon}{1-h(\varepsilon)}(v - h(\varepsilon)) + \varepsilon, \text{ avec } v \in [h(\varepsilon)\ ;\ 1]$$

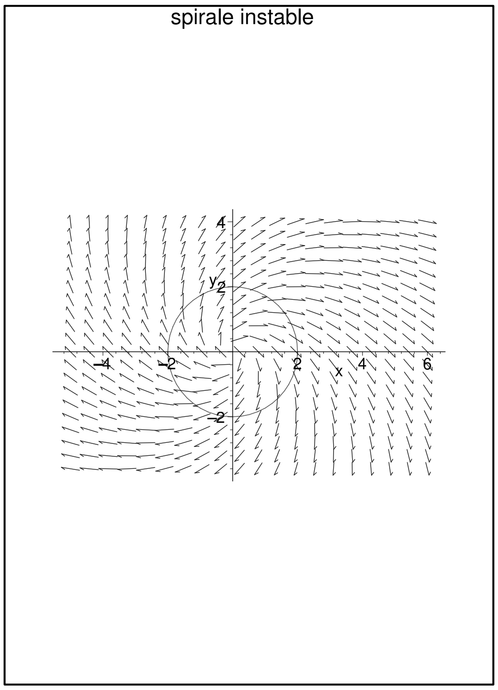
On a par ailleurs $\dfrac{g(u,v)}{f(u,v)} = \dfrac{bv(u-v)}{u^2(1-u-\dfrac{av}{u+d})}$. Sachant que u est de l'ordre de $\dfrac{\varepsilon}{1-h}(v-h) + \varepsilon = \mathrm{K}(v)\varepsilon$ lorsque $\varepsilon \to 0$ ($\mathrm{K}(v)$ bornée), on a $\dfrac{g(u,v)}{f(u,v)}$ qui est de l'ordre de $\dfrac{1}{\varepsilon^2}\dfrac{bv(-v)}{\mathrm{K}(v)^2(1-\dfrac{av}{d})}$, d'où la minoration voulue pour ε assez petit.

• **Élimination de l'équilibre non trivial** $(u^\star\ ;\ v^\star)$ **:**
Comme le déterminant de la matrice jacobienne est positif, on ne peut pas avoir les deux valeurs propres réelles et de signes opposés. Deux cas se présentent :
- les valeurs propres sont réelles strictement positives : noeud instable
- elles sont complexes de parties réelles positives : spirale instable.

Dans les deux cas, au voisinage de l'équilibre les vecteurs tangents sont tournés vers l'extérieur. On peut donc trouver une petite courbe qui entoure le point d'équilibre, et qui "empêche" les trajectoires de s'en approcher de trop près, grâce aussi à un produit scalaire négatif [24].

[24] ici, le vecteur normal à la courbe C est orienté vers le point d'équilibre





On a ainsi le comportement suivant pour les solutions :