Modélisation de phénomènes biologiques à plusieurs espèces par système différentiel

2ème année

E.N.S.T.B.B.
I.P.B.

Année Universitaire 2013-14

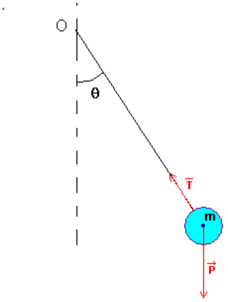
Plan

1. Introduction
2. Solutions des SD linéaires
   - Calcul des solutions
   - Représentation des solutions
   - Point stationnaire d'un SD linéaire
3. Etude des systèmes différentiels non linéaires
   - Définitions : système diff. non linéaire
   - Définition : Problème de Cauchy
   - Existence et unicité
   - Point stationnaire
   - Etude géométrique
4. Exemples

Quelques exemples :

- Modélisation du mouvement d'un pendule
- Modélisation en écologie : Proie-Prédateur
- Modélisation en microbiologie : croissance dans un chemostat
- Equation différentielle d'ordre n
- Modélisation en enzymoloie d'une réaction

On s'intéresse aux mouvements d'un pendule (sans frottements)



On peut établir l'équation différentielle du mouvement d'oscillation simplement à partir de la conservation de l'énergie mécanique. En négligeant les frottements, l'énergie mécanique du pendule est constante : elle est la somme de l'énergie cinétique et de l'énergie potentielle.

En dérivant l'énergie mécanique par rapport au temps on obtient après simplification :

$$\ddot{\theta} + \frac{g}{l} \sin \theta = 0$$

Cette équation est celle d'un oscillateur non harmonique. Pour de petites oscillations, on fait l'approximation $\sin \theta \approx \theta$. L' équation devient

$$\ddot{\theta} + \frac{g}{l} \theta = 0$$

De

$$\ddot{\theta} + \frac{g}{l}\theta = 0$$

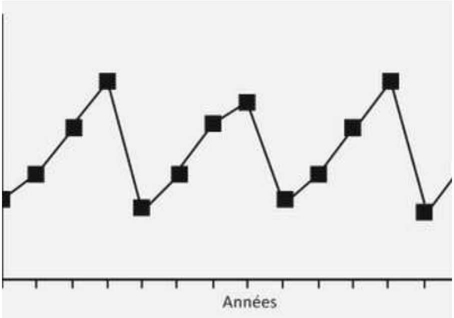
en posant $y_1 = \theta$ et $y_2 = \dot{\theta}$, on obtient le SD d'ordre 1 à deux inconnues

$$\begin{cases} y_1'(t) = y_2(t) \\ y_2'(t) = -\frac{g}{l} y_1(t) \end{cases}$$

appelé oscillateur harmonique.

le modèle proie-prédateur

Constatation: la fluctuation de certaines populations semblent cycliques.

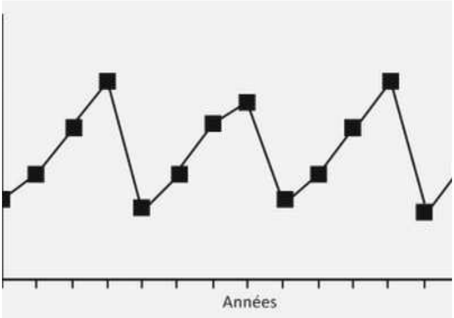


- Quels mécanismes dans les fluctuations cycliques de populations ?
- Sont-ils communs à toutes les populations cycliques ?
- Cela permet-il d'expliquer pourquoi certaines populations sont cycliques et d'autres pas ?

Application: requin-sardine (Modèle de Lotka-Volterra)

le modèle proie-prédateur

Constatation: la fluctuation de certaines populations semblent cycliques.

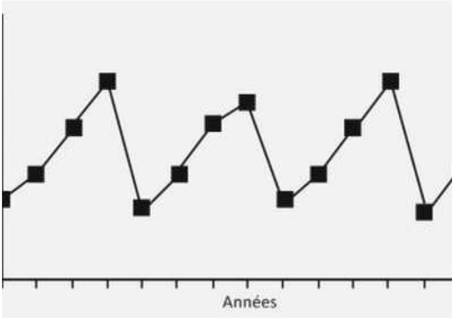


- Quels mécanismes dans les fluctuations cycliques de populations ?
- Sont-ils communs à toutes les populations cycliques ?
- Cela permet-il d'expliquer pourquoi certaines populations sont cycliques et d'autres pas ?

Application: requin-sardine (Modèle de Lotka-Volterra)

le modèle proie-prédateur

Constatation: la fluctuation de certaines populations semblent cycliques.



- Quels mécanismes dans les fluctuations cycliques de populations ?
- Sont-ils communs à toutes les populations cycliques ?
- Cela permet-il d'expliquer pourquoi certaines populations sont cycliques et d'autres pas ?

Application: requin-sardine (Modèle de Lotka-Volterra)

le modèle proie-prédateur

Application : Le suicide des Lemmings ? animation web

le modèle proie-prédateur

Le suicide des Lemmings...une toute autre explication

un des prédateurs du lemming: l'hermine (the stoat)

le modèle proie-prédateur

Le suicide des Lemmings...une toute autre explication

un des prédateurs du lemming: l'hermine (the stoat)

le modèle proie-prédateur

Modèle proie-prédateur appliqué aux Lemmings... article

mate Change in Continental Isotopic Records, P. K. Swart, Ed. (American Geophysical Union, Washington, DC, 1993), vol. 78, pp. 1–36.
15. F. D. Pate, *J. Archaeol. Method Theory* **1**, 161 (1994).
16. A. Longinelli, *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 385 (1984).
17. G. Humer, D. Rank, P. Trimborn, W. Stichler, *Niederschlagsisotopenmessnetz Österreich* (Umweltbundesamt, Vienna, Austria, 1995), vol. 52.
18. A. Longinelli, E. Selmo, *J. Hydrol.* **270**, 75 (2003).
19. F. McDermott *et al.*, *Quat. Sci. Rev.* **18**, 1021 (1999).
20. H. J. M. van Waes, P. W. Stöckli, *Kinderzahnmedizin, Farbatlanten der Zahnmedizin* (Thieme, Stuttgart, 2001), vol. 17.
21. T. L. Bereuter, W. Mikenda, C. Reiter, *Chem. Eur. J.* **3**, 1032 (1997).
22. C. Kralik, W. Kiesl, H. Seidler, W. Platzer, W. Rabl, in *Human Mummies*, K. Spindler, H. Wilfling, E. Rastbichler-Zissernig, D. zur Nedden, H. Nothdurfter, Eds. (Springer, Vienna, 1996), vol. 3, pp. 283–287.
23. K. Oeggl, J. H. Dickson, S. Bortenschlager, in *The Iceman and His Natural Environment*, S. Bortenschlager, K. Oeggl, Eds. (Springer, Vienna, 2000), vol. 4, pp. 163–166.
24. J. Hoogewerff *et al.*, *J. Archaeol. Sci.* **28**, 983 (2001).
25. P. Horn, personal communication.
26. M. Thöni, *Schweiz. Mineral. Petrogr. Mitt.* **79**, 209 (1999).
27. C. Spötl, M. Unterwurzacher, A. Mangini, F. J. Longstaffe, *J. Sediment. Res.* **72**, 793 (2002).
28. We thank the South Tyrol Museum of Archaeology, Bozen/Bolzano (Autonome Provinz Bozen, Italy), especially E. Egarter Vigl and A. Fleckinger, for access to samples, which made this study possible. We are grateful to G. Bonani, S. Bortenschlager, L. Dal Ri, C. Marzoli, K. Oeggl, A. Pedrotti, K. Spindler, and P. Tropper for supplying samples or help during sampling. K. Alt, S. Eggins, S. Frisia, E. Hammerle, P. Horn, W. Kutschera, M. Meier, G. Mortimer, K. Oeggl, A. Pedrotti, W. Rigott, M. Shelley, H. Spiss, C. Spötl, S. Stowe, U. Tecchiati, and two anonymous reviewers are thanked for discussions and help. This research was supported by the Australian Research Council, Colorado College, ETH Zürich, and the Swiss National Science Foundation.

Supporting Online Material
www.sciencemag.org/cgi/content/full/302/5646/862/DC1
Materials and Methods
SOM Text
Figs. S1 and S2
Tables S1 to S3
References

30 July 2003; accepted 29 September 2003

Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community

Olivier Gilg,[1,2]* Ilkka Hanski,[1] Benoît Sittler[3]

The collared lemming in the high-Arctic tundra in Greenland is preyed upon by four species of predators that show marked differences in the numbers of lemmings each consumes and in the dependence of their dynamics on lemming density. A predator-prey model based on the field-estimated predator responses robustly predicts 4-year periodicity in lemming dynamics, in agreement with long-term empirical data. There is no indication in the field that food or space limits lemming population growth, nor is there need in the model to consider those factors. The cyclic dynamics are driven by a 1-year delay in the numerical response of the stoat and stabilized by strongly density-dependent predation by the arctic fox, the snowy owl, and the long-tailed skua.

The cyclic dynamics of boreal and arctic populations of small rodents is one of the most intensively studied phenomena in population ecology. Many (*1–4*), although not all (*5*, *6*), researchers now agree that the most likely mechanism that maintains cyclic dynamics in boreal vole populations is predation by specialist mustelid predators. In contrast, interaction with food resources is thought to drive the dynamics of at least some lemming populations (*7*). Even in the case of vole dynamics, competition among prey for space or food is thought to play a key role in halting prey population growth at high density, thereby allowing the predator population to catch up with their faster-reproducing prey (*1*, *3*, *8–10*).

One of the simplest vertebrate predator-prey communities is that of lemmings and their dependent predators in the high-Arctic tundra in Greenland. It constitutes only one mammalian prey, the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), and four predators, the stoat (*Mustela erminea*), the arctic fox (*Alopex lagopus*), the snowy owl (*Nyctea scandiaca*), and the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus*) (*11*, *12*). The open tundra landscape and the continuous daylight in summer in the high Arctic provide particularly favorable conditions for fieldwork on vertebrate predators. We studied the densities, breeding success, and diet of the four predators in a 75-km² area in the Karup Valley in northeast Greenland (72°30′ N, 24°00′ W), from 1988 to 2002.

Lemming densities were estimated with live trapping for 1998 to 2002 (*11*, *13*) and with regression between live-trapping results and lemming winter nest counts (*12*, *14*) for the other years (*15*). The winter nests of lemmings are made of grass within snow beds and are easily located on the ground after snowmelt. We made a complete count of the nest numbers in an area of 15 km² every spring for 1988 to 2002. Although a varying number of lemmings may use the same nest (*16*, *17*), the winter nest count in our large study area should closely reflect the actual

The stoat density was estimated from the number of lemming winter nests predated and occupied by stoats in the 15-km² area (*12*, *13*). Stoats always use lemming nests in winter, and stoat-occupied nests are easily distinguished by the abundance of lemming fur within the nest (*12*, *18*).

Daily predation rates were plotted against the current (daily) lemming density (N) to estimate functional responses of predators. Daily predation rates were estimated from scat samples for arctic foxes (n = 927) and stoats (n = 663), from direct observations for skuas (n=475 hours), and from pellet samples and direct observations for snowy owls (n = 3419 pellets and 245 hours of observation). In the open landscape and in the continuous daylight of summer, the behavior of individual predators can be closely monitored over areas as large as 5 km².

Predator densities were plotted against lemming density at snowmelt to estimate numerical responses. With the exception of the stoat, separate responses were estimated for adults and weaned or fledged young (*15*).

The daily consumption rate of the avian predators is somewhat higher than that of the mammalian predators, but the latter are more efficient at catching prey at low lemming densities (predation half-saturation constant < 0.2 lemmings/ha) than are the former (≥ 1) (Fig. 1, upper row). The numerical responses of the predators are species specific. The nomadic snowy owl only settles and breeds in areas where lemming density at snowmelt (N') exceeds a threshold of ≈2 lemmings/ha. The constant adult density in summer of the migratory long-tailed skua is five times as high as that of the snowy owl when the latter is present, but the skua breeds successfully only when $N' > 1$. The arctic fox shows elevated breeding success when $N' > 1$ but maintains a relatively constant adult density, except in peak lemming years (N' ≈ 10) (Fig. 1, middle row), when fox density

[1]Department of Ecology and Systematics, Division of Population Biology, Post Office Box 65, 00014 University of Helsinki, Finland. [2]CBGP, Campus de Baillarguet,

le modèle proie-prédateur

Modèle proie-prédateur appliqué aux Lemmings... article

REPORTS

mate Change in Continental Isotopic Records, P. K. Swart, Ed. (American Geophysical Union, Washington, DC, 1993), vol. 78, pp. 1–36.
15. F. D. Pate, J. Archaeol. Method Theory **1**, 161 (1994).
16. A. Longinelli, Geochim. Cosmochim. Acta **48**, 385 (1984).
17. G. Humer, D. Rank, P. Trimborn, W. Stichler, Niederschlagsisotopenmessnetz Österreich (Umweltbundesamt, Vienna, Austria, 1995), vol. 52.
18. A. Longinelli, E. Selmo, J. Hydrol. **270**, 75 (2003).
19. F. McDermott et al., Quat. Sci. Rev. **18**, 1021 (1999).
20. H. J. M. van Waes, P. W. Stöckli, Kinderzahnmedizin, Farbatlanten der Zahnmedizin (Thieme, Stuttgart, 2001), vol. 17.
21. T. L. Bereuter, W. Mikenda, C. Reiter, Chem. Eur. J. **3**, 1032 (1997).
22. C. Kralik, W. Kiesl, H. Seidler, W. Platzer, W. Rabl, in Human Mummies, K. Spindler, H. Wilfling, E. Rastbichler-Zissernig, D. zur Nedden, H. Nothdurfter, Eds. (Springer, Vienna, 1996), vol. 3, pp. 283–287.
23. K. Oeggl, J. H. Dickson, S. Bortenschlager, in The Iceman and His Natural Environment, S. Bortenschlager, K. Oeggl, Eds. (Springer, Vienna, 2000), vol. 4, pp. 163–166.
24. J. Hoogewerff et al., J. Archaeol. Sci. **28**, 983 (2001).
25. P. Horn, personal communication.
26. M. Thöni, Schweiz. Mineral. Petrogr. Mitt. **79**, 209 (1999).
27. C. Spötl, M. Unterwurzacher, A. Mangini, F. J. Longstaffe, J. Sediment. Res. **72**, 793 (2002).
28. We thank the South Tyrol Museum of Archaeology, Bozen/Bolzano (Autonome Provinz Bozen, Italy), especially E. Egarter Vigl and A. Fleckinger, for access to samples, which made this study possible. We are grateful to G. Bonani, S. Bortenschlager, L. Dal Ri, C. Marzoli, K. Oeggl, A. Pedrotti, K. Spindler, and P. Tropper for supplying samples or help during sampling. K. Alt, S. Eggins, S. Frisia, E. Hammerle, P. Horn, W. Kutschera, M. Meier, G. Mortimer, K. Oeggl, A. Pedrotti, W. Rigott, M. Shelley, H. Spiss, C. Spötl, S. Stowe, U. Tecchiati, and two anonymous reviewers are thanked for discussions and help. This research was supported by the Australian Research Council, Colorado College, ETH Zürich, and the Swiss National Science Foundation.

Supporting Online Material
www.sciencemag.org/cgi/content/full/302/5646/862/DC1
Materials and Methods
SOM Text
Figs. S1 and S2
Tables S1 to S3
References

30 July 2003; accepted 29 September 2003

Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community

Olivier Gilg,[1,2]* Ilkka Hanski,[1] Benoît Sittler[3]

The collared lemming in the high-Arctic tundra in Greenland is preyed upon by four species of predators that show marked differences in the numbers of lemmings each consumes and in the dependence of their dynamics on lemming density. A predator-prey model based on the field-estimated predator responses robustly predicts 4-year periodicity in lemming dynamics, in agreement with long-term empirical data. There is no indication in the field that food or space limits lemming population growth, nor is there need in the model to consider those factors. The cyclic dynamics are driven by a 1-year delay in the numerical response of the stoat and stabilized by strongly density-dependent predation by the arctic fox, the snowy owl, and the long-tailed skua.

The cyclic dynamics of boreal and arctic populations of small rodents is one of the most intensively studied phenomena in population ecology. Many (*1–4*), although not all (*5*, *6*), researchers now agree that the most likely mechanism that maintains cyclic dynamics in boreal vole populations is predation by specialist mustelid predators. In contrast, interaction with food resources is thought to drive the dynamics of at least some lemming populations (*7*). Even in the case of vole dynamics, competition among prey for space or food is thought to play a key role in halting prey population growth at high density, thereby allowing the predator population to catch up with their faster-reproducing prey (*1*, *3*, *8–10*).

One of the simplest vertebrate predator-prey communities is that of lemmings and their dependent predators in the high-Arctic tundra in Greenland. It constitutes only one mammalian prey, the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), and four predators, the stoat (*Mustela erminea*), the arctic fox (*Alopex lagopus*), the snowy owl (*Nyctea scandiaca*), and the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus*) (*11*, *12*). The open tundra landscape and the continuous daylight in summer in the high Arctic provide particularly favorable conditions for fieldwork on vertebrate predators. We studied the densities, breeding success, and diet of the four predators in a 75-km² area in the Karup Valley in northeast Greenland (72°30′ N, 24°00′ W), from 1988 to 2002.

Lemming densities were estimated with live trapping for 1998 to 2002 (*11*, *13*) and with regression between live-trapping results and lemming winter nest counts (*12*, *14*) for the other years (*15*). The winter nests of lemmings are made of grass within snow beds and are easily located on the ground after snowmelt. We made a complete count of the nest numbers in an area of 15 km² every spring for 1988 to 2002. Although a varying number of lemmings may use the same nest (*16*, *17*), the winter nest count in our large study area should closely reflect the actual

The stoat density was estimated from the number of lemming winter nests predated and occupied by stoats in the 15-km² area (*12*, *13*). Stoats always use lemming nests in winter, and stoat-occupied nests are easily distinguished by the abundance of lemming fur within the nest (*12*, *18*).

Daily predation rates were plotted against the current (daily) lemming density (N) to estimate functional responses of predators. Daily predation rates were estimated from scat samples for arctic foxes ($n = 927$) and stoats ($n = 663$), from direct observations for skuas ($n = 475$ hours), and from pellet samples and direct observations for snowy owls ($n = 3419$ pellets and 245 hours of observation). In the open landscape and in the continuous daylight of summer, the behavior of individual predators can be closely monitored over areas as large as 5 km².

Predator densities were plotted against lemming density at snowmelt to estimate numerical responses. With the exception of the stoat, separate responses were estimated for adults and weaned or fledged young (*15*).

The daily consumption rate of the avian predators is somewhat higher than that of the mammalian predators, but the latter are more efficient at catching prey at low lemming densities (predation half-saturation constant < 0.2 lemmings/ha) than are the former (≥ 1) (Fig. 1, upper row). The numerical responses of the predators are species specific. The nomadic snowy owl only settles and breeds in areas where lemming density at snowmelt (N') exceeds a threshold of ≈ 2 lemmings/ha. The constant adult density in summer of the migratory long-tailed skua is five times as high as that of the snowy owl when the latter is present, but the skua breeds successfully only when $N' > 1$. The arctic fox shows elevated breeding success when $N' > 1$ but maintains a relatively constant adult density, except in peak lemming years ($N' \approx 10$) (Fig. 1, middle row), when fox density

[1]Department of Ecology and Systematics, Division of Population Biology, Post Office Box 65, 00014 University of Helsinki, Finland. [2]CBGP, Campus de Baillarguet,

le modèle proie-prédateur

Modèle proie-prédateur appliqué aux Lemmings...

DÉCODAGE > EN PROGRÈS

4 prédateurs !

Si l'hermine est le facteur déclenchant dans l'holocauste des lemmings, le renard, la chouette et le labbe y participent aussi. Tous les quatre ans, pendant une période donnée, ils déciment chaque jour 3 % de cette population !

> RETOUR SUR IMAGE

RÉALISÉ PAR LES STUDIOS DISNEY EN 1958, "WHITE WILDERNESS" montre des lemmings en train de se jeter du haut d'une falaise... Des images choc qui ont fait du suicide collectif de ces rongeurs, un mythe. Mais en réalité, il s'agit d'images factices tournées dans la province

→ fang et le labbe à longue queue (voir photos). Qui plus est, les parasites sont inexistants, la nourriture de ces herbivores jamais manquante et le climat, pour être marqué, très stable.

du Groupe de recherche en écologie arctique de Dijon a accumulé quinze années de statistiques sur l'écosystème d'une petite vallée du Groenland.

fectifs de ces derniers). Des données suffisantes pour intégrer le modèle mathématique de "Lotka-Volterra" (du nom des deux biologistes l'ayant mis au point dans les années 20) qui calcule le nombre de proies en fonction de l'activité de ses prédateurs. Et de ces calculs, menés avec Ilkka Hanski, de l'université finlandaise d'Helsinki, a jailli la courbe théorique des effectifs de lemmings ; or, elle affiche le même

d'environ deux par jour, allant même en hiver jusqu'à les débusquer au fond des trous où ils se protègent du froid. Quand les lemmings sont nombreux, les hermines prolifèrent et déciment les effectifs. Mais qu'ils viennent à manquer, le nombre d'hermines baisse, ce qui permet aux petits rongeurs survivants de reconstituer leur troupe, grâce à un taux de reproduction élevé (jusqu'à quatre jeunes par femelles et par mois). Le temps de retard entre la croissance de la population des prédateurs et celle des proies suffit ainsi à faire tourner le cycle.

Mais à elle seule, l'hermine ne peut garantir la régularité du cycle. Ce sont le renard, la chouette et le labbe qui stabilisent cette dynamique : ils ne chassent le rongeur que lors des étés à fort effectif, se concentrant sinon sur d'autres régions et d'autres proies. Le sort des lemmings est ainsi façonné par un terrible carnage estival quadri-annuel : dès qu'ils atteignent une certaine densité, les quatre carnivores s'en donnent à cœur joie pour décimer chaque jour jusqu'à 3 % de la population !

UN VÉRITABLE CAS D'ÉCOLE !

Comme le souligne Régis Ferrière, de l'Ecole normale supérieure de Paris, il existe peut-être d'autres facteurs inconnus (voir "Il en pense"). De plus, ce modèle déterministe n'est pas aisément applicable à d'autres écosystèmes plus complexes, où il faut se contenter, selon Patrick Giraudoux, "*de prévi*

les prédateurs du lemming

Exemple

La modélisation du système proie-prédateur peut s'écrire

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} = u(a - bv) \\ \dfrac{dv}{dt} = v(cu - d) \end{cases}$$

où $u(t)$ représente l'effectif de la population de proies et $v(t)$ celui de la population de prédateurs au temps t. En l'absence de prédateurs (proies), la population de proies (prédateurs) (dé)croît de façon exponentielle (terme au $(-dv)$). La contribution des prédateurs (proies) sur le taux de croissance des proies (prédateurs) est proportionnelle à leur taille (terme $-bv$ (cu)).

Exemple

La modélisation du système proie-prédateur peut s'écrire

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} = u(a - bv) \\ \dfrac{dv}{dt} = v(cu - d) \end{cases}$$

où $u(t)$ représente l'effectif de la population de proies et $v(t)$ celui de la population de prédateurs au temps t.En l'absence de prédateurs (proies), la population de proies (prédateurs) (dé)croît de façon exponentielle (terme au $(-dv)$).La contribution des prédateurs (proies) sur le taux de croissance des proies (prédateurs) est proportionnelle à leur taille (terme $-bv$ (cu)) .

Exemple

La modélisation du système proie-prédateur peut s'écrire

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dfrac{du}{dt} & = & u(a-bv) \\ \dfrac{dv}{dt} & = & v(cu-d) \end{array}\right.$$

où $u(t)$ représente l'effectif de la population de proies et $v(t)$ celui de la population de prédateurs au temps t.En l'absence de prédateurs (proies), la population de proies (prédateurs) (dé)croît de façon exponentielle (terme au $(-dv)$).La contribution des prédateurs (proies) sur le taux de croissance des proies (prédateurs) est proportionnelle à leur taille (terme $-bv$ (cu)) .

Dans ce qui suit, nous allons voir comment on peut étudier ce type de systèmes d'équations différentielles (SD). Ces SD seront répartis en deux groupes selon que (avec les notations comme dans le modèle proie-prédateur), la fonction f de $\frac{du}{dt} = f(u, v)$ est linéaire ou non linéaire par rapport aux variables (ici u et v). Par exemple $f(u, v) = u(a - bv)$ est non linéaire. Cela conduit aux parties qui suivent: SD linéaire puis SD non linéaire. Dans le cas linéaire (2D), nous apprendrons à calculer explicitement les solutions. Dans le cas non linéaire, nous apprendrons à prouver l'existence des solutions et à les étudier.

Dans ce qui suit, nous allons voir comment on peut étudier ce type de systèmes d'équations différentielles (SD). Ces SD seront répartis en deux groupes selon que (avec les notations comme dans le modèle proie-prédateur), la fonction f de $\dfrac{du}{dt} = f(u, v)$ est linéaire ou non linéaire par rapport aux variables (ici u et v). Par exemple $f(u, v) = u(a - bv)$ est non linéaire. Cela conduit aux parties qui suivent: SD linéaire puis SD non linéaire. Dans le cas linéaire (2D), nous apprendrons à calculer explicitement les solutions. Dans le cas non linéaire, nous apprendrons à prouver l'existence des solutions et à les étudier.

Dans ce qui suit, nous allons voir comment on peut étudier ce type de systèmes d'équations différentielles (SD). Ces SD seront répartis en deux groupes selon que (avec les notations comme dans le modèle proie-prédateur), la fonction f de $\dfrac{du}{dt} = f(u,v)$ est linéaire ou non linéaire par rapport aux variables (ici u et v). Par exemple $f(u,v) = u(a - bv)$ est non linéaire. Cela conduit aux parties qui suivent: SD linéaire puis SD non linéaire. Dans le cas linéaire (2D), nous apprendrons à calculer explicitement les solutions. Dans le cas non linéaire, nous apprendrons à prouver l'existence des solutions et à les étudier.

Dans ce qui suit, nous allons voir comment on peut étudier ce type de systèmes d'équations différentielles (SD). Ces SD seront répartis en deux groupes selon que (avec les notations comme dans le modèle proie-prédateur), la fonction f de $\dfrac{du}{dt} = f(u, v)$ est linéaire ou non linéaire par rapport aux variables (ici u et v). Par exemple $f(u, v) = u(a - bv)$ est non linéaire. Cela conduit aux parties qui suivent: SD linéaire puis SD non linéaire. Dans le cas linéaire (2D), nous apprendrons à calculer explicitement les solutions. Dans le cas non linéaire, nous apprendrons à prouver l'existence des solutions et à les étudier.

Dans ce qui suit, nous allons voir comment on peut étudier ce type de systèmes d'équations différentielles (SD). Ces SD seront répartis en deux groupes selon que (avec les notations comme dans le modèle proie-prédateur), la fonction f de $\dfrac{du}{dt} = f(u, v)$ est linéaire ou non linéaire par rapport aux variables (ici u et v). Par exemple $f(u, v) = u(a - bv)$ est non linéaire. Cela conduit aux parties qui suivent: SD linéaire puis SD non linéaire. Dans le cas linéaire (2D), nous apprendrons à calculer explicitement les solutions. Dans le cas non linéaire, nous apprendrons à prouver l'existence des solutions et à les étudier.

Dans ce qui suit, nous allons voir comment on peut étudier ce type de systèmes d'équations différentielles (SD). Ces SD seront répartis en deux groupes selon que (avec les notations comme dans le modèle proie-prédateur), la fonction f de $\frac{du}{dt} = f(u, v)$ est linéaire ou non linéaire par rapport aux variables (ici u et v). Par exemple $f(u, v) = u(a - bv)$ est non linéaire. Cela conduit aux parties qui suivent: SD linéaire puis SD non linéaire. Dans le cas linéaire (2D), nous apprendrons à calculer explicitement les solutions. Dans le cas non linéaire, nous apprendrons à prouver l'existence des solutions et à les étudier.

On considère maintenant un système différentiel (SD) c'est-à-dire n équations différentielles d'ordre 1. Cela peut être un modèle comportant n variables (par exemple plusieurs populations en interaction) que l'on regroupe en un vecteur Y de $\mathbb{R}^n$ ou bien un modèle d'une seule variable $y(t)$ où interviennent les dérivées d'ordre $1, 2, 3, \cdots, n$.

IPB
ENSTBB
BORDEAUX

Plan

IPB
ENSTBB
BORDEAUX

Plan

$$Y'(t) = A(t)Y(t)$$

où Y est un vecteur et A est une matrice d'ordre n.
Si $A = (a_{ij})$ est à coefficients constants, dans ce cas, on sait calculer explicitement les solutions.
Pour simplifier, nous prendrons $n = 2$ dans ce qui suit.

$$Y'(t) = A(t)Y(t)$$

où Y est un vecteur et A est une matrice d'ordre n.
Si $A = (a_{ij})$ est à coefficients constants, dans ce cas, on sait calculer explicitement les solutions.
Pour simplifier, nous prendrons $n = 2$ dans ce qui suit.

$$Y'(t) = A(t)Y(t)$$

où Y est un vecteur et A est une matrice d'ordre n.
Si $A = (a_{ij})$ est à coefficients constants, dans ce cas, on sait calculer explicitement les solutions.
Pour simplifier, nous prendrons $n = 2$ dans ce qui suit.

Théorème

Si A admet deux valeurs propres réelles distinctes λ_1 et λ_2, les solutions de $Y' = AY$ sont de la forme :

$$Y(t) = c_1 v_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 v_2 e^{\lambda_2 t}$$

où (v_1, v_2) sont les vecteurs propres associés à (λ_1, λ_2) et c_1, c_2 deux constantes.

Théorème

Si A admet une valeur propre réelle double λ, et si A est diagonalisable, les solutions de $Y' = AY$ sont de la forme :

$$Y(t) = (c_1 v_1 + c_2 v_2)e^{\lambda t}$$

où (v_1, v_2) sont les vecteurs propres (linéairement indépendants) associés à λ et (c_1, c_2) deux constantes.

et si A n'est pas diagonalisable, les solutions de $Y' = AY$ sont de la forme :

$$Y(t) = c_1 v_1 e^{\lambda t} + c_2(tv_1 + v_2)e^{\lambda t}$$

où v_1 est un vecteur propre associé à λ, et v_2 un vecteur propre généralisé c'est-à-dire vérifiant $(A - \lambda I)v_2 = v_1$

Théorème

Si A admet une valeur propre réelle double λ, et si A est diagonalisable, les solutions de $Y' = AY$ sont de la forme :

$$Y(t) = (c_1 v_1 + c_2 v_2)e^{\lambda t}$$

où (v_1, v_2) sont les vecteurs propres (linéairement indépendants) associés à λ et (c_1, c_2) deux constantes.
et si A n'est pas diagonalisable, les solutions de $Y' = AY$ sont de la forme :

$$Y(t) = c_1 v_1 e^{\lambda t} + c_2(tv_1 + v_2)e^{\lambda t}$$

où v_1 est un vecteur propre associé à λ, et v_2 un vecteur propre généralisé c'est-à-dire vérifiant $(A - \lambda I)v_2 = v_1$

Théorème

Si A admet deux valeurs propres complexes conjuguées $\lambda_1 = \alpha + i\beta$ et $\lambda_2 = \overline{\lambda_1}$, les solutions de $Y' = AY$ sont de la forme :

$$Y(t) = e^{\alpha t}(h_1 \cos(\beta t) + h_2 \sin(\beta t))$$

où $h_1 = c_1 v_1 + c_2 v_2$ et $h_2 = i(c_1 v_1 - c_2 v_2)$
avec (v_1, v_2) les vecteurs propres associés à (λ_1, λ_2) et (c_1, c_2) deux constantes complexes.

Théorème

Si A est inversible, les solutions de $Y' = AY + b$ sont de la forme

$$Y(t) = X(t) - A^{-1}b$$

où X est la solution de $X' = AX$.

Plan

Reprenons le cas particulier de l'oscillateur harmonique

$$\begin{cases} y_1'(t) = y_2(t) \\ y_2'(t) = -y_1(t) \end{cases}$$

On sait maintenant résoudre ce système linéaire

$$Y(t) = \begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \end{pmatrix} = h_1 \cos(t) + h_2 \sin(t)$$

Les vecteurs h_1 et h_2 sont fixés par des conditions initiales.

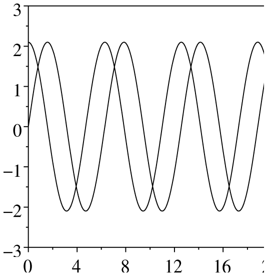


Figure : Graphes de $t \mapsto y_1(t)$ et $t \mapsto y_2(t)$

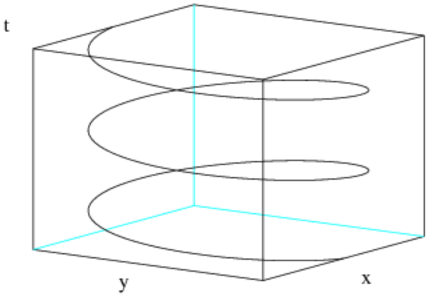


Figure : Représentation paramétrique $(t, y_1(t), y_2(t))$

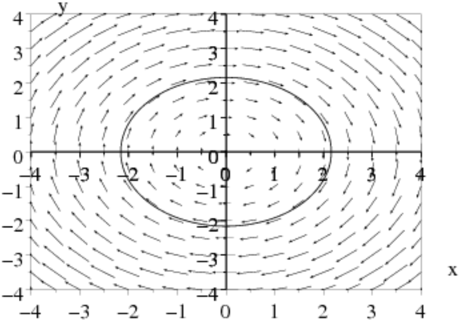


Figure : Une orbite $(y_1(t), y_2(t))$

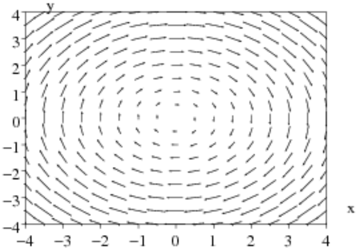


Figure : Champ de vecteurs

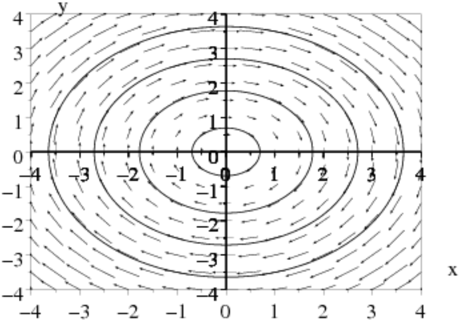


Figure : Portrait de phase : plusieurs orbites

Plan

Définition

Un point stationnaire du système différentiel $Y' = AY + b$ est un élément $\overline{Y}$ de $\mathbb{R}^n$ tel que $A\overline{Y} + b = 0_{\mathbb{R}^n}$.

Proposition

Si A est inversible, alors le seul état stationnaire du système différentiel

1. $Y' = AY$ est $\overline{Y} = 0_{\mathbb{R}^n}$.
2. $Y' = AY + b$ est $\overline{Y} = -A^{-1}b$.

Définition

Un point stationnaire du système différentiel $Y' = AY + b$ est un élément $\overline{Y}$ de $\mathbb{R}^n$ tel que $A\overline{Y} + b = 0_{\mathbb{R}^n}$.

Proposition

Si A est inversible, alors le seul état stationnaire du système différentiel

1. $Y' = AY$ *est* $\overline{Y} = 0_{\mathbb{R}^n}$.
2. $Y' = AY + b$ *est* $\overline{Y} = -A^{-1}b$.

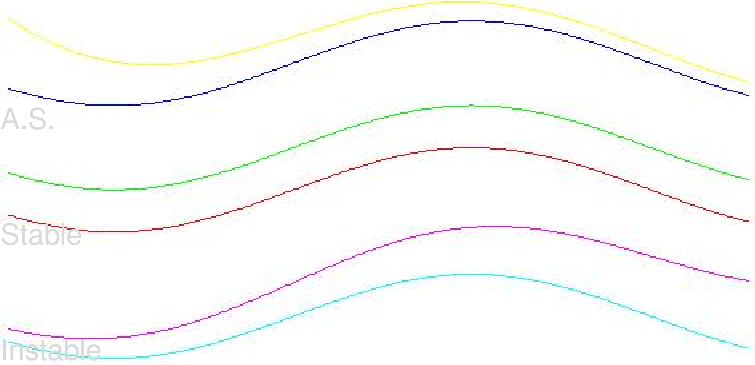
Remarques

1. $\overline{Y} = 0_{\mathbb{R}^n}$ est toujours un point stationnaire de $Y' = AY$.
2. Pour $Y' = AY + b$, si A n'est pas inversible, soit il y a une infinité d'états stationnaires, soit il n'y en a aucun. Dans ces cas, l'étude de la stabilité qui suit devient sans objet.

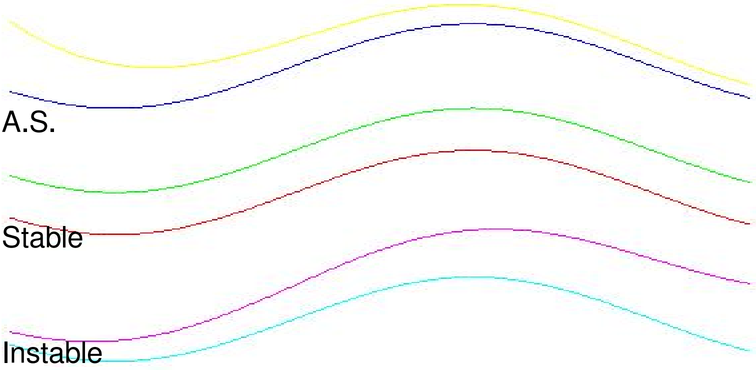
On note Y_Z la solution de $Y'(t) = AY(t) + b$ telle que $Y_Z(t_0) = Z$

1. Une solution Y_{Z_0} est dite stable si les solutions dont la condition initiale est proche de Z_0 restent proches de Y_{Z_0} au cours du temps.
2. Y_{Z_0} est dite asymptotiquement stable si en plus les solutions convergent vers Y_{Z_0} (Une solution non stable est dite instable).

La signification géométrique de ces notions de stabilité peut s'illustrer par le schéma suivant (en dimension 1)



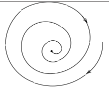
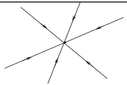
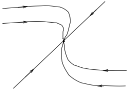
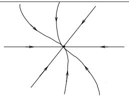
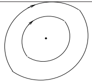
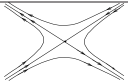
La signification géométrique de ces notions de stabilité peut s'illustrer par le schéma suivant (en dimension 1)



Théorème

Soit le système différentiel $Y' = AY$.

- *Si toutes les valeurs propres de A sont de partie réelle strictement négative,* $0_{\mathbb{R}^n}$ *est un point stationnaire globalement asymptotiquement stable.*
- *Si l'une des valeurs propres de A est de partie réelle strictement positive,* $0_{\mathbb{R}^n}$ *est un point stationnaire instable.*

Valeurs propres	Portrait	Qualification du point d'équilibre et du système
$\lambda_1 = \alpha + i\beta = \overline{\lambda_2}$ $\alpha < 0,\ \beta \neq 0$ (si $\alpha > 0$ on renverse les flèches et le système est instable)		***point spirale*** asymptotiquement stable
$\lambda_1 = \lambda_2 < 0$ (si $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$ on renverse les flèches et le système est instable)	 ou 	***noeud*** asymptotiquement stable
$\lambda_1 < \lambda_2 < 0$ (si λ_1 et $\lambda_2 > 0$ on renverse les flèches et le système est instable)		***noeud*** asymptotiquement stable
$\lambda_1 = i\beta = \overline{\lambda_2}$ $\beta \neq 0$		***centre*** système neutre
$\lambda_1 < 0 < \lambda_2$		***point selle*** instable

La flèche indique le sens de progression lorsque la variable t croît.

Plan

Plan

On appelle système différentiel d'ordre 1 dans $\mathbb{R}^k$ une équation

$$\frac{dY(t)}{dt} = F(t, Y(t))$$

où $Y(t) = \begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \\ \cdots \\ y_k(t) \end{pmatrix}$ est la fonction inconnue et où

$F = (f_1, f_2, \cdots, f_k)$ est une fonction continue sur $I \times \mathbb{R}^k$ donnée ce qui peut encore s'écrire

$$\left\{\begin{array}{lcl} y_1'(t) & = & f_1(t, y_1, \cdots, y_k) \\ y_2'(t) & = & f_2(t, y_1, \cdots, y_k) \\ \cdots & & \\ y_k'(t) & = & f_k(t, y_1, \cdots, y_k) \end{array}\right.$$

Pour simplifier, nous nous limiterons aux systèmes autonomes ie

$$F(t, Y(t)) = F(Y(t))$$

Plan

On se donne une condition initiale à l'instant $t = t_0$ notée

$$Y_0 = \begin{pmatrix} y_0^1 \\ y_0^2 \\ \dots \\ y_0^k \end{pmatrix}.$$

On cherche une fonction $Y : I =]a, b[\mapsto \mathbb{R}^k$ dérivable telle que

- $a < t_0 < b$
- $Y(t_0) = Y_0$
- $Y' = F(Y)$

  soit encore

$$\left\{ \begin{array}{lcl} y_1' & = & f_1(y_1, y_2, \cdots, y_k) \\ y_2' & = & f_2(y_1, y_2, \cdots, y_k) \\ \cdots & & \\ y_k' & = & f_k(y_1, y_2, \cdots, y_k) \end{array} \right.$$

Plan

Dans ce qui suit, on fera l'hypothèse (H) suivante
$F = (f_1, f_2, \cdots, f_k)$ où f_i $(i = 1, 2, \cdots, k)$ est une fonction $C^1(\mathbb{R}^k, \mathbb{R})$.

Théorème

Théorème de Cauchy-Lipschitz
Sous la condition (H), pour tout Y_0 donné dans $\mathbb{R}^k$, il existe $T_{min}(Y_0) < t_0 < T_{max}(Y_0)$, tels que le problème de Cauchy

$$\begin{cases} Y' = F(Y) \\ Y(t_0) = Y_0 \end{cases}$$

admet une unique solution dans $]T_{min}(Y_0), T_{max}(Y_0)[$.
De plus, soit $T_{max} = +\infty$
soit $T_{max} < +\infty$ et $\exists i \in \{1, \cdots, k\}$ tel que
$\lim_{t \to T_{max}} |y_i(t)| = +\infty$.

Plan

Définition

On appelle solution stationnaire (ou solution constante ou équilibre) pour le système différentiel

$$Y' = F(Y)$$

tout $\overline{Y} \in \mathbb{R}^k$ *tel que* $F(\overline{Y}) = 0_{\mathbb{R}^k}$.

Exemple

Le problème suivant modélise un système proie-prédateur

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} & = & u(1-v) \\ \dfrac{dv}{dt} & = & v(u-1) \end{cases}$$

où $u(t)$ représente l'effectif de la population de proies et $v(t)$ celui de la population de prédateurs au temps t. Ce système admet deux points stationnaires $(0,0)$ et $(1,1)$. Le premier état correspond à l'extinction des deux populations, le second à la coexistence des deux espèces.

Exemple

Le problème suivant modélise un système proie-prédateur

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dfrac{du}{dt} & = & u(1-v) \\ \dfrac{dv}{dt} & = & v(u-1) \end{array} \right.$$

où $u(t)$ *représente l'effectif de la population de proies et* $v(t)$ *celui de la population de prédateurs au temps* t. *Ce système admet deux points stationnaires* $(0,0)$ *et* $(1,1)$. *Le premier état correspond à l'extinction des deux populations, le second à la coexistence des deux espèces.*

On note Y_Z la solution de $Y'(t) = F(Y(t))$ telle que $Y_Z(t_0) = Z$

1. Une solution Y_{Z_0} est dite stable si les solutions dont la condition initiale est proche de Z_0 restent proches de Y_{Z_0} au cours du temps.
2. Y_{Z_0} est dite asymptotiquement stable si en plus les solutions convergent vers Y_{Z_0} (Une solution non stable est dite instable).

Si $\overline{Y}$ est un point d'équilibre, on peut trouver un système **linéaire** qui approche le système non linéaire autour du point d'équilibre $\overline{Y}$ en utilisant la formule de Taylor. On dit que l'on linéarise le système $Y' = F(Y)$ au voisinage de $\overline{Y}$.

On utilise la formule de Taylor au voisinage de $\overline{Y}$

$$F(Y) \approx F(\overline{Y}) + J_F(\overline{Y})(Y - \overline{Y}).$$

où J_F est la jacobienne de F en $\overline{Y}$ ie

$$J_F = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f_1}{\partial y_1} & \dfrac{\partial f_1}{\partial y_2} & \dots & \dfrac{\partial f_1}{\partial y_k} \\ \dfrac{\partial f_2}{\partial y_1} & \dfrac{\partial f_2}{\partial y_2} & \dots & \dfrac{\partial f_2}{\partial y_k} \\ \dots & & & \\ \dfrac{\partial f_k}{\partial y_1} & \dfrac{\partial f_k}{\partial y_2} & \dots & \dfrac{\partial f_k}{\partial y_k} \end{pmatrix}$$

En posant $Z(t) = Y(t) - \overline{Y}$, on a

$$Z'(t) = Y'(t) = F(Y(t))$$

Or $F(Y) \approx F(\overline{Y}) + J_F(\overline{Y})(Y - \overline{Y})$ et $F(\overline{Y}) = 0$,

on obtient donc un SD linéaire qui approche $Y = F(Y)$

$$Z'(t) = J_F(\overline{Y})Z(t)$$

au voisinage de $\overline{Y}$.

Théorème

Si toutes les valeurs propres de $J_F(\overline{Y})$ sont de partie réelle strictement négative, $\overline{Y}$ est un point stationnaire localement asymptotiquement stable du système différentiel $Y' = F(Y)$.
Si l'une des valeurs propres de $J_F(\overline{Y})$est de partie réelle strictement positive, $\overline{Y}$ est un point stationnaire instable du système.
Si l'une des valeurs est à partie réelle nulle, on n'obtient pas de renseignements sur la stabilité du système original.

Exemple

Etude de la stabilité des points stationnaires du modèle proie-prédateur

La matrice jacobienne du système est

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} 1-v & -u \\ v & u-1 \end{pmatrix}$$

Etude locale en $(0,0)$

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

Les valeurs propres étant réelles de signes différents, $(0,0)$ *est instable.*

Exemple

Etude de la stabilité des points stationnaires du modèle proie-prédateur

La matrice jacobienne du système est

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} 1-v & -u \\ v & u-1 \end{pmatrix}$$

Etude locale en $(0,0)$

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

Les valeurs propres étant réelles de signes différents, $(0,0)$ *est instable.*

Exemple

Etude de la stabilité des points stationnaires du modèle proie-prédateur
La matrice jacobienne du système est

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} 1-v & -u \\ v & u-1 \end{pmatrix}$$

Etude locale en $(0,0)$

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

Les valeurs propres étant réelles de signes différents, $(0,0)$ *est instable.*

Exemple

Etude de la stabilité des points stationnaires du modèle proie-prédateur
La matrice jacobienne du système est

$$J(u,v) = \begin{pmatrix} 1-v & -u \\ v & u-1 \end{pmatrix}$$

Etude locale en $(0,0)$

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

Les valeurs propres étant réelles de signes différents, $(0,0)$ *est instable.*

Exemple

Etude locale en $(1,1)$

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

Les valeurs propres sont purement imaginaires, Dans ce cas, on ne peut pas conclure, la partie réelle des valeurs propres est nulle.

Exemple

Etude locale en $(1,1)$

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

Les valeurs propres sont purement imaginaires, Dans ce cas, on ne peut pas conclure, la partie réelle des valeurs propres est nulle.

Exemple

Etude locale en $(1,1)$

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

Les valeurs propres sont purement imaginaires, Dans ce cas, on ne peut pas conclure, la partie réelle des valeurs propres est nulle.

Plan

IPB ENSTBB BORDEAUX

Définition

On appelle isocline d'un SD $Y' = F(Y)$ un domaine de l'espace (courbe en 2D) telle $y_i' = cte$ pour un $i \in \{1, \cdots, k\}$.

On s'intéressera souvent aux isoclines nulles en 2D.

Proposition

Un point stationnaire d'un SD est l'intersection des isoclines nulles du systéme.

Définition

On appelle isocline d'un SD $Y' = F(Y)$ un domaine de l'espace (courbe en 2D) telle $y_i' = cte$ pour un $i \in \{1, \cdots, k\}$.

On s'intéressera souvent aux isoclines nulles en 2D.

Proposition

Un point stationnaire d'un SD est l'intersection des isoclines nulles du systéme.

Définition

On appelle isocline d'un SD $Y' = F(Y)$ un domaine de l'espace (courbe en 2D) telle $y_i' =$ cte pour un $i \in \{1, \cdots, k\}$.

On s'intéressera souvent aux isoclines nulles en 2D.

Proposition

Un point stationnaire d'un SD est l'intersection des isoclines nulles du systéme.

Exemple

Les isoclines du système proie-prédateur précédent sont

$$u' = 0 \Leftrightarrow u = 0 \text{ } ou \text{ } v = 1$$

et

$$v' = 0 \Leftrightarrow v = 0 \text{ } ou \text{ } u = 1$$

Exemple

Une orbite qui coupe une isocline nulle possède en ce point une tangente parallèle aux axes. Ensuite, dans le quadrant $u > 0$ et $v > 0$, on peut déterminer l'ensemble des points (u, v) tels que $u' > 0$, $u' < 0$, $v' > 0$ et $v' < 0$.

Exemple

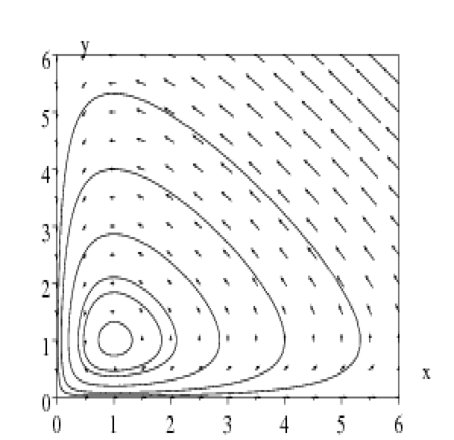
Une orbite qui coupe une isocline nulle possède en ce point une tangente parallèle aux axes. Ensuite, dans le quadrant $u > 0$ et $v > 0$, on peut déterminer l'ensemble des points (u, v) tels que $u' > 0$, $u' < 0$, $v' > 0$ et $v' < 0$.

Exemple

Une orbite qui coupe une isocline nulle possède en ce point une tangente parallèle aux axes. Ensuite, dans le quadrant $u > 0$ *et* $v > 0$*, on peut déterminer l'ensemble des points* (u, v) *tels que* $u' > 0$, $u' < 0$, $v' > 0$ *et* $v' < 0$.

Exemple

Le point $(1,1)$ *est un centre, les orbites sont fermées au voisinage de* $(1,1)$.



Définition

Un domaine Ω est dit positivement invariant par un SD si une solution partant de Ω reste dans Ω pour tout temps t positif.

On s'intéressera souvent à $\Omega = \mathbb{R}^{2+}$ (populations positives).

Définition

Un domaine Ω est dit positivement invariant par un SD si une solution partant de Ω reste dans Ω pour tout temps t positif.

On s'intéressera souvent à $\Omega = \mathbb{R}^{2+}$ (populations positives).

Exemple

Le système proie-prédateur

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} & = & u(1-v) \\ \dfrac{dv}{dt} & = & v(u-1) \end{cases}$$

pour avoir du sens doit vérifier que $u(t) \geq 0$ *et* $v(t) \geq 0$ *pour tout* $t > 0$. *Soient* $f(x,y) = x(1-y)$ *et* $g(x,y) = y(1-x)$. *Si* $x = 0$ *alors* $f(x,y) = 0$, *donc l'axe des ordonnées est invariant : "si on est sur la droite* $x = 0$, *on va y rester". De même si* $y = 0$, *l'axe des abscisses est invariant. Cela entraine que tout le quadrant positif est invariant (car deux solutions ne peuvent pas se couper).*

Exemple

Le système proie-prédateur

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} & = & u(1-v) \\ \dfrac{dv}{dt} & = & v(u-1) \end{cases}$$

pour avoir du sens doit vérifier que $u(t) \geq 0$ *et* $v(t) \geq 0$ *pour tout* $t > 0$. *Soient* $f(x,y) = x(1-y)$ *et* $g(x,y) = y(1-x)$. *Si* $x = 0$ *alors* $f(x,y) = 0$, *donc l'axe des ordonnées est invariant : "si on est sur la droite* $x = 0$, *on va y rester". De même si* $y = 0$, *l'axe des abscisses est invariant. Cela entraine que tout le quadrant positif est invariant (car deux solutions ne peuvent pas se couper).*

Plan