

Chapitre 2 : modèles de population

1 Modèles à une population	1
1.1 Malthus (1798)	1
1.2 Verhulst (1845)	2
1.3 L’effet Allee	3
1.4 Application : le ver de l’épicéa	3
2 Modèles à deux populations	4
2.1 Introduction	4
2.2 Chemostat	6
2.3 Modèle de type prédateur-proie	11
3 Exercice : dynamique de compétition	19

Le cadre général dans lequel on se place pour étudier des dynamiques de population 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 d’une ou de plusieurs populations, décrite à tout instant par le vecteur $\mathbf{Z}(t)$ dont les composantes représentent les effectifs ou les densités des différentes populations étudiées ; la dynamique de son évolution est une fonction de sa propre composition à l’instant considéré, soit :

$$\mathbf{Z}'(t) = \mathbf{f}(\mathbf{Z}(t)). \tag{EDO}$$

\mathbf{f} est une fonction de $\Omega \subset \mathbb{R}^d$ à valeurs dans \mathbb{R}^d , où d est le nombre d’espèces considérées.

La fonction d’évolution \mathbf{f} se compose d’un terme de dynamique intrinsèque et d’un terme d’interaction avec les autres espèces, comme on le verra par la suite.

1 Modèles à une population

1.1 Malthus (1798)

Soit $N(t)$ la taille d’une population à l’instant t . On note α le taux de naissance et β le taux de mort, supposés constants. L’évolution de la population est alors régie par l’équation

$$\frac{d}{dt}N(t) = \alpha N(t) - \beta N(t) = \gamma N(t)$$

où $\gamma = \alpha - \beta$ est appelé le coefficient de croissance. On en déduit

$$N(t) = N(0)e^{\gamma t}.$$

Selon le signe de γ , on observe un accroissement ou une extinction exponentielle de la population. On peut aussi voir γ comme un paramètre qui représente une ressource qui détermine la croissance de la population. Toutefois, on constate que $\gamma > 0$ donne lieu à une croissance infinie de population, ce qui n’est pas nécessairement réaliste.

1.2 Verhulst (1845)

Afin de modéliser le fait qu’une population importante n’a pas besoin de se reproduire fortement, on peut introduire un phénomène de limitation, proportionnel à la taille de la population : on définit donc $\alpha : N \mapsto \alpha(N)$ comme une fonction décroissante, par exemple de la forme $\alpha(N) = \alpha^{(0)} - \alpha^{(1)}N$ avec $\alpha^{(i)} > 0$. En supposant que le taux de mortalité reste inchangé, $\beta \equiv \beta^{(0)}$, on obtient un coefficient de croissance de la forme

$$\gamma(N) = a - bN,$$

avec, $a = \alpha^{(0)} - \beta^{(0)}$ et $b = \alpha^{(1)} > 0$. On suppose ici $a > 0$. La population est alors gouvernée par la loi

$$\frac{d}{dt}N(t) = \gamma(N(t))N(t) = (a - bN(t))N(t),$$

soit

$$\frac{d}{dt}N(t) = a \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) N(t) \tag{1.1}$$

où $K := a/b$ désigne la capacité d’accueil de l’écosystème.

Remarques 1.1. Pour $N = 0$, $\gamma(0) = a > 0$ traduit le fait qu’une population de taille nulle a un facteur de reproduction positif ; c’est pour une population de taille nulle que le taux de reproduction est le plus élevé. L’hypothèse sous-jacente consiste à modéliser le fait que ce taux d’accroissement diminue lorsque la population augmente : cela peut modéliser la capacité limitée en ressources et le fait que, lorsque la population s’approche de la taille critique $K = a/b$, le taux d’accroissement tend vers 0 en raison de l’insuffisance des ressources qui limite l’essor de la population.

Exercice 1.1. Déterminer les solutions du modèle de Verhulst (1.1). Déterminer les points d’équilibre du modèle et discuter leur stabilité.

Correction de l’Exercice 1.1. La fonction $f : N \mapsto aN(1 - N/K)$ est de classe \mathcal{C}^1 donc localement lipschitzienne. On en déduit, par le théorème de Cauchy-Lipschitz, l’existence et l’unicité d’une solution définie sur un intervalle de temps maximal I . Les zéros de la fonction f sont 0 et K . Ce sont donc les points d’équilibre du modèle. Comme $f'(0) > 0$ et $f'(K) < 0$, on en déduit que 0 est instable tandis que K est asymptotiquement stable ; ces éléments sont corroborés par les observations numériques de la FIG. 1 et par la solution exacte donnée ci-dessous.

Quelques remarques préliminaires :

- Si $N(0) = 0$, on vérifie que $N(t) \equiv 0$ est bien solution de (1.1). Elle est donc l’unique solution.
- De la même manière, si $N(0) = K$, $N(t) \equiv K$ est la solution unique de (1.1).
- Si $0 \leq N(t) \leq K$, alors $N'(t) \geq 0$: la population est croissante.
- Si $N(t) > K$, alors $N'(t) \leq 0$: la population est décroissante.
- Si $N(t) < 0$, alors $N'(t) \leq 0$ mais ce cas est non réaliste compte-tenu de ce que représente N dans ce contexte.

Supposons que $N(0) \in]0, K[\cup]K, +\infty[$. Alors nécessairement, la solution maximale $I, N)$ est telle que $N(t) \neq 0$ et $N(t) \neq K$, pour tout $t \in I$. En effet, les trajectoires ne peuvent se croiser.

On peut donc poser $M = 1/N$. Cette transformation permet de se ramener à une équation différentielle linéaire. En effet, $N' = -M'/M^2$, d’où

$$-\frac{M'}{M^2} = \frac{a}{M} \left(1 - \frac{1}{KM}\right) \iff M' = -aM + \frac{a}{K}.$$

Les méthodes de résolution usuelles nous permettent d’en déduire

$$\forall t \in \mathbb{R}, M(t) = \left(M(0) - \frac{1}{K}\right) e^{-at} + \frac{1}{K} = \frac{1}{N(0)} e^{-at} + \frac{1}{K} (1 - e^{-at}) > 0.$$

On en déduit que

$$N(t) = \frac{KN(0)e^{at}}{K + N(0)(e^{at} - 1)}$$

La solution vérifie bien la condition initiale et, lorsque $t \rightarrow +\infty$, $N(t) \rightarrow K$ indépendamment de $N(0)$, voir FIG. 1.

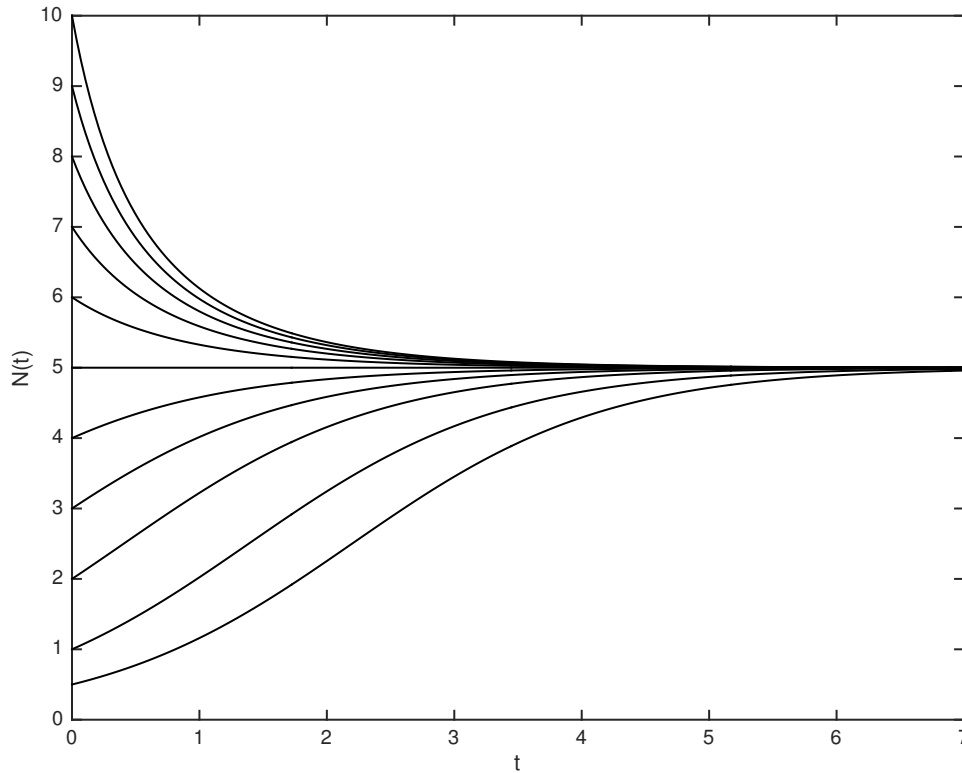


FIGURE 1: Solution de l'EDO (1.1) pour différentes conditions initiales (paramètres : $K = 5$, $a = 1$).

1.3 L'effet Allee

Le modèle de Verhulst (1.1) assure que quelle que soit la population initiale $N(0) \in]0, K[$, la population tend vers la capacité maximale d'accueil K . Aucune extinction n'est possible.

L'effet Allee est un phénomène de dépendance positive en la densité en écologie des populations, caractérisé par une corrélation positive entre la densité d'une population et son taux de croissance. Il se manifeste chez certaines espèces et seulement pour de faibles effectifs. On définit

$$f(N) = aN \left(1 - \frac{N}{K_-}\right) \left(\frac{N}{K_+} - 1\right), \quad 0 < K_- < K_+.$$

Les points d'équilibre 0 et K_+ sont stables tandis que le point d'équilibre K_- est instable. Le modèle permet de reproduire le phénomène suivant : des densités de population trop faibles conduisent à une extinction, par manque de rencontre entre les individus (voir FIG. 2).

1.4 Application : le ver de l'épicéa

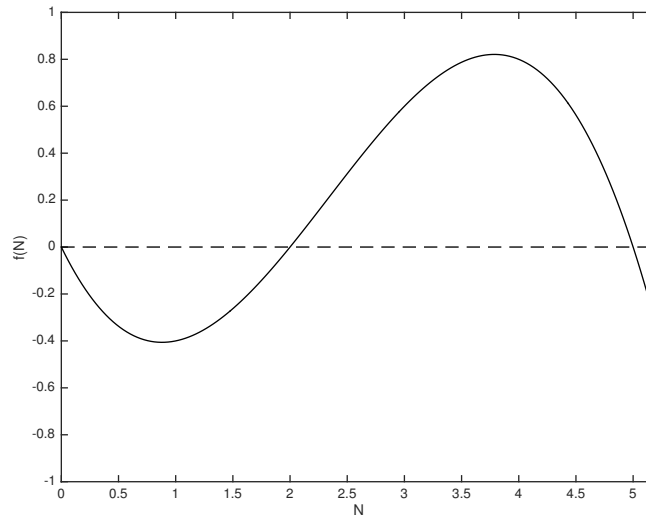
Un modèle proche de ceux que nous avons décrits précédemment permet de décrire la dynamique d'une population de vers des épicéas. Le modèle s'écrit

$$\frac{d}{dt}N(t) = aN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - p(N(t)) \quad (1.2)$$

où K désigne la capacité d'accueil liée au feuillage et $p(N)$ modélise la prédation du ver par les oiseaux. Les choix liés à la modélisation de la prédation sont multiples. On peut choisir, par exemple :

$$p(N) = \frac{BN^2}{A^2 + N^2}.$$

Ce choix permet de modéliser plusieurs phénomènes :


 FIGURE 2: Effet Allee (paramètres : $K_- = 2$, $K_+ = 5$, $a = 1$).

- $p(N) \rightarrow B$ lorsque $N \rightarrow +\infty$; cela signifie que la prédation est limitée, un oiseau ne pouvant ingérer une infinité de vers.
- $p(N) \rightarrow 0$ lorsque $N \rightarrow 0$; cela signifie que les oiseaux mangent ailleurs lorsque la population de vers est faible.
- Enfin la prédation varie brusquement entre des petites valeurs et la valeur B (courbe sigmoïde).

Afin de déterminer les points d'équilibre, nous allons étudier la forme adimensionnée de l'équation :

$$\frac{d}{d\tau}u = ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2},$$

en posant

$$u = \frac{N}{A}, \quad r = \frac{Aa}{B}, \quad q = \frac{K}{A}, \quad \tau = \frac{Bt}{A}.$$

Les états stationnaires sont donc déterminés par $u = 0$ ou par l'équation

$$ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) = \frac{u^2}{1 + u^2}.$$

Les valeurs des paramètres r et q engendrent une discussion sur le nombre de points d'équilibre et leur stabilité, voir FIGS. 3a et 3b.

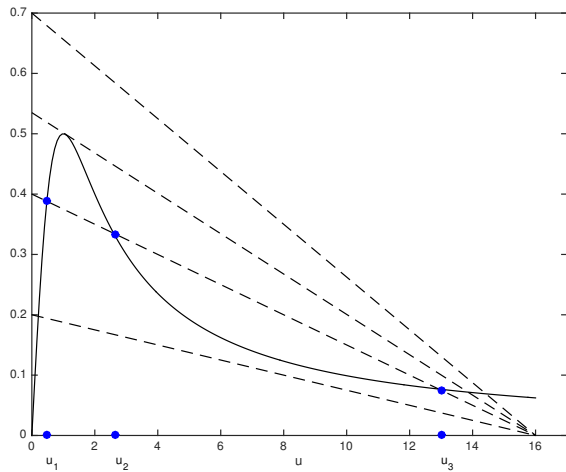
2 Modèles à deux populations

2.1 Introduction

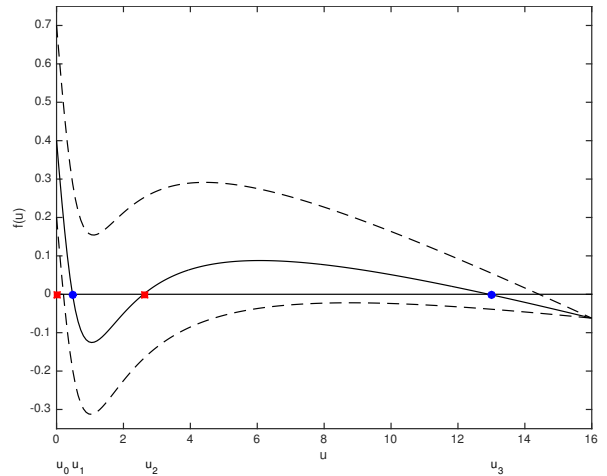
On considère dans ce paragraphe un modèle d'interaction entre deux populations x et y . De manière générale, ce type de modèle s'écrit

$$\begin{cases} x' = f(x) + \Phi(x, y), \\ y' = g(y) + \Psi(x, y), \end{cases} \quad (2.1)$$

où f et g sont deux fonctions définies sur un domaine $\Omega \subset \mathbb{R}$, Φ et Ψ deux fonctions définies sur $\Omega \times \Omega$. Plus précisément, f décrit la dynamique interne de la population x et g la dynamique interne de la population y . Ainsi, lorsque $\Phi = \Psi = 0$, x et y évoluent indépendamment l'une de l'autre selon les lois respectives $x' = f(x)$ et $y' = g(y)$. Le paragraphe 1 fournit des exemples de fonction f et g correspondant à la prise en compte des phénomènes de naissance et de mort des individus.



(a) Intersection des courbes $u \mapsto \frac{u^2}{1+u^2}$ et $u \mapsto ru \left(1 - \frac{u}{q}\right)$ pour $q = 16$ et différentes valeurs de r .



(b) Dans le cas $r = 0.4$, le modèle possède 4 équilibres, instables ■ ou stables ●.

FIGURE 3: Étude de l'EDO (1.2)

On s'intéresse ensuite aux interactions possibles entre les deux populations en fonction du signe des fonctions Φ et Ψ :

- si $\Phi(x, y) \geq 0$ et $\Psi(x, y) \leq 0$ pour tout $(x, y) \in \Omega^2$, on est en présence d'une relation de type **prédateur-proie** (voir § 2.3). En effet, l'existence de la population x tend à faire décroître la population y . A contrario, la présence de la population y tend à faire croître la population x . La population x représente donc les prédateurs pour la population de proies y .

Ainsi, dans les modèles de prédation les plus courants, on considère les fonctions de prédation suivantes

$$\Psi(x, y) = -xy\mathcal{R}(y)$$

où \mathcal{R} est l'une des fonctions suivantes :

- loi d'action de masse : $\mathcal{R}(y) = \alpha$;
- loi de Holling I : $\mathcal{R}(y) = \frac{\alpha}{y + \beta}$;
- loi de Holling II : $\mathcal{R}(y) = \frac{\alpha y}{y^2 + \beta^2}$;
- loi de type 4 : $\mathcal{R}(y) = \frac{\beta(1 - e^{-\alpha y})}{y}$.

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 $y\mathcal{R}(y)$, qui modélise la quantité de proies mangées par un prédateur, ne peut dépasser une limite qui est la capacité d'absorption d'un individu.

- si $\Phi(x, y) \leq 0$ et $\Psi(x, y) \leq 0$ pour tout $(x, y) \in \Omega^2$, on est en présence d'une relation de type **compétition**. En effet, les deux populations portent préjudice à l'autre en faisant décroître les effectifs adverses.
- si $\Phi(x, y) \geq 0$ et $\Psi(x, y) \geq 0$ pour tout $(x, y) \in \Omega^2$, on est en présence d'une relation de type **mutualisme**. Les deux populations profitent l'une de l'autre. En général, les deux populations sont viables indépendamment l'une de l'autre et se développent de manière plus importante lorsqu'elles sont en présence l'une de l'autre. Mais il existe également des phénomènes de **symbiose** où la dynamique interne de chaque population tend vers l'extinction et où c'est l'interaction mutualiste entre les deux populations qui leur permet d'être viables.

Le type de la fonction d'interaction choisie doit s'accorder avec les observations biologiques préliminaires.

On veillera à toujours mettre le système (2.1) sous la forme (EDO) avec

$$\mathbf{f}(z_1, z_2) = \begin{pmatrix} f(z_1) + \Phi(z_1, z_2) \\ g(z_2) + \Psi(z_1, z_2) \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{Z}(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}.$$

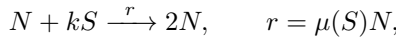
On présente dans les paragraphes suivants quelques exemples de systèmes d'interaction.

2.2 Chemostat

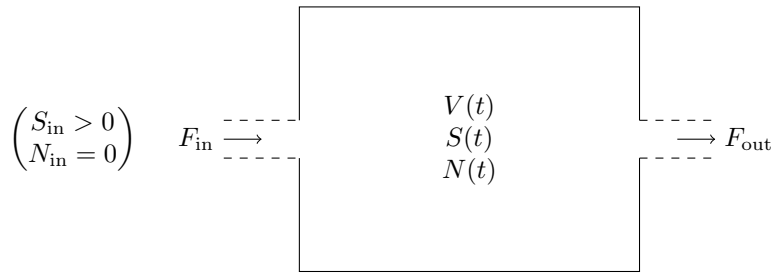
Un chemostat est un appareil de culture de micro-organismes ou de cellules. Les nutriments S (pour *substrat*) arrivent d'un réservoir grâce à une pompe. Les *nutriments résiduels* et les *micro-organismes*, notés N , sont évacués grâce à une autre pompe. On note :

$V(t)$	volume du mélange à l'instant t	m^3
F_{in}	débit d'entrée (supposé constant)	$\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$
F_{out}	débit de sortie (supposé constant)	$\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$
S_{in}	concentration de nutriments en entrée (supposée constante)	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$
$S(t)$	concentration de nutriments à l'instant t	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$
$N(t)$	concentration de micro-organismes à l'instant t	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$

Le chemostat, ou bioréacteur, est un milieu favorable à la production de micro-organismes grâce à l'apport des nutriments. Schématiquement, la réaction consiste à produire des micro-organismes à partir des nutriments :



où $\mu(S)$ désigne la constante de réaction chimique entre les concentrations (unité : s^{-1}) et k désigne la constante stœchiométrique (sans unité).



2.2.1 Bilan de masse

Déterminons le bilan de masse : la masse de nutriments à l'instant t est $(VS)(t)$ et la masse de micro-organismes à l'instant t est $(VN)(t)$. On relève ce qui entre (nutriments, eau) et ce qui sort (nutriments, micro-organismes, eau) ainsi que ce qu'il se passe dans le chemostat (réaction). Il vient alors :

$$\begin{cases} (VS)'(t) = F_{\text{in}}S_{\text{in}} - F_{\text{out}}S(t) - k\mu(S(t))(VN)(t), \\ (VN)'(t) = -F_{\text{out}}N(t) + \mu(S(t))(VN)(t), \\ V'(t) = F_{\text{in}} - F_{\text{out}}. \end{cases}$$

Notons que le terme $k\mu(S(t))(VN)(t)$ modélise un terme de prédation des nutriments par les micro-organismes : c'est en effet l'apport de nutriments qui favorise la reproduction des micro-organismes.

En écrivant $(VS)' = V'S + VS'$ et $(VN)' = V'N + VN'$, le système devient :

$$\begin{cases} V'S = F_{\text{in}}(S_{\text{in}} - S) - k\mu(S)VN, \\ VN' = -F_{\text{in}}N + \mu(S)VN, \\ V' = F_{\text{in}} - F_{\text{out}}. \end{cases}$$

En définissant le *taux de dilution* (en s^{-1})

$$D(t) := \frac{F_{\text{in}}}{V(t)},$$

on obtient le système différentiel du chemostat :

$$\begin{cases} S' = D(S_{\text{in}} - S) - k\mu(S)N, \\ N' = -DN + \mu(S)N, \\ V' = F_{\text{in}} - F_{\text{out}}. \end{cases} \quad (\text{C})$$

Un exemple simple et classique de loi de réaction est

$$\mu(S) = \alpha S. \quad (2.2)$$

Dans ce cas, la vitesse de réaction chimique augmente avec la masse de substrat ; d'autres lois sont possibles afin de modéliser des phénomènes plus fins.

Exercice 2.1. *Comment modéliser un phénomène de limitation cinétique liée à une saturation de la capacité des micro-organismes à absorber des nutriments ?*

Correction de l'Exercice 2.1. *À partir d'une certaine concentration en nutriments, la vitesse de réaction chimique n'est plus modifiée : en effet, les micro-organismes évoluent alors dans un milieu saturé par rapport à leur capacité d'absorption des nutriments et la vitesse de réaction ne dépend plus de la concentration en nutriments. Pour modéliser ce phénomène, on peut prendre la loi :*

$$\mu(S) = \frac{k_1 S}{1 + k_2 S}. \quad (2.3)$$

En effet, lorsque S est faible, $\mu(S) \sim k_1 S$, tandis que lorsque S devient grand, $\mu(S) \sim k_1/k_2$.

Il est facile de montrer que pour les lois de réaction (2.2) et (2.3), le système différentiel (C) admet une unique solution (S, V, N) sur un intervalle maximal I . On s'intéresse dans la suite à des cas particuliers pour lesquels il est possible de dire plus.

2.2.2 Fonctionnement en batch

Le mode batch est construit sur l'hypothèse $F_{\text{in}} = F_{\text{out}} = 0$ (soit $D = 0$ et $V(t) = V(0)$) ; le milieu est un simple bain de culture *fermé*. Le système se réduit à

$$\begin{cases} S' = -k\mu(S)N, \\ N' = \mu(S)N. \end{cases} \quad (\text{C}_I)$$

Par simple combinaison linéaire, on constate que $S' + kN' = 0$. On en déduit qu'il existe $\mathcal{K} \in \mathbb{R}$ telle que

$$S(t) + kN(t) = \mathcal{K} := S(0) + kN(0), \quad \forall t \in I.$$

Ainsi, $S(t) = \mathcal{K} - kN(t)$ et $N'(t) = \mu(\mathcal{K} - kN(t))N(t)$. Dans le cas de la loi de réaction (2.2), cette dernière équation s'écrit :

$$N'(t) = \alpha(\mathcal{K} - kN(t))N(t) = \alpha\mathcal{K}N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{\mathcal{K}/k}\right).$$

La dynamique de population des micro-organismes est alors décrite par une équation logistique de type Verhulst. On en déduit en particulier que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = \frac{\mathcal{K}}{k}, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} S(t) = 0,$$

i.e. les nutriments tendent à être consommés intégralement tandis que la population de micro-organismes tend vers la capacité d'accueil du milieu. Cela vient du fait qu'il n'y a pas d'apport de nutriments (milieu fermé).

2.2.3 Fonctionnement en flux constant

Le mode en flux constant est construit sur l'hypothèse $F_{\text{in}} = F_{\text{out}}$, ce qui implique toujours que $V(t) = V(0) = V_0$ et $D(t) = D_0 := F_{\text{in}}/V_0$. Sous la loi de réaction (2.2), le système (C) se réduit à :

$$\begin{cases} S'(t) = D_0(S_{\text{in}} - S(t)) - \alpha k S(t)N(t), \\ N'(t) = (-D_0 + \alpha S(t))N(t). \end{cases} \quad (\text{C}_{II})$$

Posons $f(s, n) := \begin{pmatrix} D_0(S_{\text{in}} - s) - \alpha ksn \\ (-D_0 + \alpha s)n \end{pmatrix}$. Le système se réécrit alors sous la forme (EDO) avec $\mathbf{Z}(t) = \begin{pmatrix} S(t) \\ N(t) \end{pmatrix}$.

La fonction \mathbf{f} étant définie et de classe \mathcal{C}^1 sur \mathbb{R}^2 , par le théorème de Cauchy-Lipschitz, pour toute donnée initiale (S_0, N_0) , le système différentiel (CII) admet une unique solution maximale définie sur un intervalle J , de classe \mathcal{C}^1 . Montrons quelques propriétés supplémentaires de la solution.

Proposition 2.1 (Positivité de la concentration en micro-organismes). *Soit (S, N) la solution du problème de Cauchy défini par (CII) associé à une donnée initiale (S_0, N_0) . Les propriétés suivantes sont vérifiées :*

- si $N_0 = 0$, alors $N(t) = 0$ pour tout $t \in J$;
- si $N_0 > 0$, alors $N(t) > 0$ pour tout $t \in J$.

Proposition 2.2 (Positivité de la concentration en substrat). *Soit (S, N) la solution du problème de Cauchy défini par (CII) associé à une donnée initiale (S_0, N_0) . Si $N_0 > 0$ et $S_0 > 0$, alors $S(t) \geq 0$ pour tout $t \in J$.*

Proposition 2.3 (Solutions bornées). *Soit (S, N) la solution du problème de Cauchy défini par (CII) associé à une donnée initiale (S_0, N_0) . Si $N_0 > 0$ et $S_0 > 0$, alors (S, N) est bornée. Par conséquent, les solutions sont globales en temps.*

Exercice 2.2. *Démontrer la Proposition 2.1 (positivité de la concentration en micro-organismes).*

Exercice 2.3. *Démontrer la Proposition 2.2 (positivité de la concentration en substrat).*

Exercice 2.4. *Démontrer la Proposition 2.3 (solutions globales).*

Correction de l'Exercice 2.2. *On procède de la façon suivante.*

- Si $N_0 = 0$, alors on vérifie $((S_0 - S_{\text{in}})e^{-D_0 t} + S_{\text{in}}, 0)$ est bien solution de (CII). Par unicité de la solution maximale, c'est la seule ce qui prouve en particulier que $N(t) = 0$ pour tout $t \in J$.
- Supposons désormais que $N_0 \neq 0$. Notons $t \mapsto (S_1(t), N_1(t))$ l'unique solution associée à la donnée initiale (S_0, N_0) , définie et continue sur un intervalle maximal I . S'il existe $t_* \in I$ tel que $N_1(t_*) = 0$, on pose $S_* = S_1(t_*)$, puis on introduit les fonctions $S_2(t) = S_{\text{in}} + (S_* - S_{\text{in}})e^{-D_0(t-t_*)}$ et $N(t_2) = 0$ définies et continues sur \mathbb{R} . Ainsi, les vecteurs $\mathbf{Z}_1 = (S_1, N_1)$ et $\mathbf{Z}_2 = (S_2, N_2)$ sont tous deux solutions du système (CII) avec pour donnée de Cauchy

$$\mathbf{Z}(t_*) = \begin{pmatrix} S_* \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Par le théorème de Cauchy-Lipschitz, la solution maximale est unique ce qui impose $\mathbf{Z}_1 = \mathbf{Z}_2$. En particulier, $N_0 = N_1(0) = N_2(0) = 0$, ce qui est absurde. D'où $N_1(t) \neq 0$. De même, il ne peut exister de temps $\bar{t} \in I$ tel que $N_1(\bar{t}) < 0$ car sinon, par continuité de la fonction N_1 et par application du théorème des valeurs intermédiaires, il existerait $t_* \in [0, \bar{t}]$ tel que $N_1(t_*) = 0$, ce qui est impossible.

En conclusion, si $N_0 > 0$, alors pour tout $t \in I$, $N(t) > 0$.

Ce résultat signifie que s'il y a initialement

Correction de l'Exercice 2.3. *On suppose donc que $S_0 > 0$ et $N_0 > 0$. On note (S, N) l'unique solution maximale associée à (S_0, N_0) . On sait d'après la proposition précédente que $N(t) > 0$ pour tout $t \in I$.*

Pour montrer la positivité de S , on procède avec un raisonnement par l'absurde : supposons qu'il existe $t_1 > 0$ tel que $S(t_1) < 0$. Par continuité de la solution maximale, il existe $t_0 \in]0, t_1[$ tel que

- $S(t_0) = 0$;
- $\forall t \in]t_0, t_1]$, $S(t) < 0$.

Par ailleurs, comme on a

$$S'(t) = D_0 S_{\text{in}} - S(t)(D_0 + \alpha k N(t)),$$

par positivité des coefficients α , k , D_0 , et de N , on a :

$$\forall t \in [t_0, t_1], S'(t) \geq D_0 S_{\text{in}} > 0.$$

Par suite,

$$S(t_1) = \int_{t_0}^{t_1} S'(\tau) d\tau > 0$$

ce qui établit une contradiction avec l'hypothèse initiale.

Correction de l'Exercice 2.4. Par combinaison linéaire, on observe

$$(S + kN)'(t) = D_0 S_{\text{in}} - D_0(S + kN)(t)$$

de sorte que, en posant $\mathcal{K}(t) := (S + kN)(t)$, on obtient l'équation différentielle

$$\mathcal{K}'(t) = D_0(S_{\text{in}} - \mathcal{K}(t)).$$

On obtient alors immédiatement

$$\mathcal{K}(t) = (\mathcal{K}(0) - S_{\text{in}})e^{-D_0 t} + S_{\text{in}}.$$

Par suite, on en déduit que la fonction $t \mapsto S(t) + kN(t)$ est bornée entre $\mathcal{K}(0) = S(0) + kN(0)$ et S_{in} . Par positivité de S et N , on en déduit également que $t \mapsto S(t)$ et $t \mapsto N(t)$ sont bornées. En conséquence, d'après le théorème d'explosion en temps fini, la solution du problème de Cauchy est globale en temps.

Exercice 2.5. Étudier les états d'équilibre du système et discuter leur stabilité.

Correction de l'Exercice 2.5. Déterminons les états d'équilibre du système (C_{II}) qui sont les zéros de la fonction \mathbf{f} :

$$\begin{cases} D_0(S_{\text{in}} - S) - \alpha kSN = 0, \\ (-D_0 + \alpha S)N = 0. \end{cases}$$

La deuxième équation fournit alors $N = 0 \implies S = S_{\text{in}}$ ou $S = D_0/\alpha \implies N = k^{-1}(S_{\text{in}} - \alpha^{-1}D_0)$. On note que dans ce dernier cas, $N > 0$ si et seulement si $\boxed{D_0 < \alpha S_{\text{in}}}$.

La matrice jacobienne s'écrit :

$$\mathcal{J}_{\mathbf{f}}(S, N) = \begin{pmatrix} -D_0 - \alpha kN & -\alpha kS \\ \alpha N & -D_0 + \alpha S \end{pmatrix}$$

- On considère $(S_{\text{in}}, 0)$. Autrement dit, cet état décrit l'absence de micro-organismes et une concentration en substrat qui correspond à la concentration d'entrée. On a alors

$$\mathcal{J}_{\mathbf{f}}(S_{\text{in}}, 0) = \begin{pmatrix} -D_0 & -\alpha kS_{\text{in}} \\ 0 & -D_0 + \alpha S_{\text{in}} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres de cette matrice triangulaire sont donc $-D_0$ et $-D_0 + \alpha S_{\text{in}}$. Le point d'équilibre $(S_{\text{in}}, 0)$ est ainsi

- asymptotiquement stable si $\alpha S_{\text{in}} < D_0$,
- instable si $\alpha S_{\text{in}} > D_0$.

Il reste à étudier la stabilité de ce point d'équilibre si $\alpha S_{\text{in}} = D_0$. Pour cela, posons

$$\mathcal{L} : \begin{cases} \mathbb{R}^2 & \longrightarrow \mathbb{R} \\ (S, N) & \longmapsto \frac{1}{2}(S - S_{\text{in}} + kN)^2 \end{cases}$$

et montrons que \mathcal{L} est une fonctionnelle de Lyapunov. La fonctionnelle est polynomiale donc de classe C^1 . De plus,

- $\mathcal{L}(S_{\text{in}}, 0) = 0$,
- $\forall (S, N) \neq (S_{\text{in}}, 0)$, $\mathcal{L}(S, N) > 0$,
- $\forall (S, N) \neq (S_{\text{in}}, 0)$,

$$\langle \mathbf{f}(S, N), \nabla \mathcal{L}(S, N) \rangle = \left\langle \begin{pmatrix} D_0(S_{\text{in}} - S) - \alpha kSN \\ \alpha(S - S_{\text{in}})N \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} S - S_{\text{in}} + kN \\ k(S - S_{\text{in}} + kN) \end{pmatrix} \right\rangle = -D_0(S - S_{\text{in}} + kN)^2 < 0.$$

Par conséquent, si $\alpha S_{\text{in}} = D_0$, le point d'équilibre est stable.

- On considère $(\bar{S}, \bar{N}) := (\alpha^{-1}D_0, k^{-1}(S_{\text{in}} - \alpha^{-1}D_0))$ dans le cas où $\alpha S_{\text{in}} > D_0$. On a alors

$$\mathcal{J}_f(\bar{S}, \bar{N}) = \begin{pmatrix} -D_0 - \alpha k \bar{N} & -k D_0 \\ \alpha \bar{N} & 0 \end{pmatrix}$$

avec $\text{Tr } \mathcal{J}_f(\bar{S}, \bar{N}) = -D_0 - \alpha k \bar{N} < 0$ et $\det \mathcal{J}_f(\bar{S}, \bar{N}) = \alpha k D_0 \bar{N} > 0$. Autrement dit, les valeurs propres sont réelles négatives strictement ou conjuguées de partie réelle strictement négative. (\bar{S}, \bar{N}) est donc asymptotiquement stable si $\alpha S_{\text{in}} > D_0$.

En conclusion, on a :

- si $\alpha S_{\text{in}} < D_0$, $(S_{\text{in}}, 0)$ est un point d'équilibre asymptotiquement stable ;
- si $\alpha S_{\text{in}} = D_0$, $(S_{\text{in}}, 0)$ est un point d'équilibre stable ;
- si $\alpha S_{\text{in}} > D_0$, $(S_{\text{in}}, 0)$ est un point d'équilibre instable et (\bar{S}, \bar{N}) est un point d'équilibre asymptotiquement stable.

Rappelons que $D_0 = F_{\text{in}}/V(0)$. Interprétons ce résultat :

- si $\alpha S_{\text{in}} V(0) < F_{\text{in}}$, cela signifie que le débit d'entrée (et de sortie) est trop grand par rapport à l'échelle de temps à laquelle la réaction chimique se produit : les micro-organismes sont ainsi évacués du chemostat plus vite qu'ils ne se reproduisent. En temps long, on obtient donc que la concentration de nutriments est égale à celle d'entrée et les micro-organismes disparaissent. On peut aussi interpréter cela comme le fait que si le volume du bioréacteur est trop petit, il n'y a pas assez de place pour que les micro-organismes puissent se reproduire suffisamment vite avant d'être évacués.
- si $\alpha S_{\text{in}} V(0) > F_{\text{in}}$, en revanche, l'écoulement est suffisamment lent pour que les micro-organismes aient le temps de se reproduire. Une partie de la population est évacuée dans l'écoulement de sortie mais il en reste suffisamment pour assurer la pérennité des micro-organismes. Un équilibre est ainsi atteint entre les deux espèces grâce à l'apport constant de nutriments en entrée, ces nutriments tendant vers un effectif de $\alpha^{-1}D_0 < S_{\text{in}}$.

2.2.4 Absorption de nutriments multiples

Généralisation du modèle. Le modèle de chemostat décrit précédemment peut être étendu à la prise en compte de I populations de nutriments absorbés par les micro-organismes :

$$\begin{cases} S'_i(t) = D_0(S_{\text{in},i} - S_i(t)) - \alpha_i k_i S_i(t) N(t), & i \in \{1, \dots, I\} \\ N'(t) = \left(\sum_{i=1}^I \alpha_i S_i(t) - D_0 \right) N(t). \end{cases}$$

Le modèle ci-dessus est basé sur un certain nombre d'hypothèses :

- le flux entrant (égal au flux sortant) de nutriments engendre, seul, une croissance continue (de type linéaire) de la population de nutriments :

$$S'_i = D_0 S_{\text{in},i}.$$

- le flux sortant s'applique au mélange nutriments – micro-organismes et engendre, seul, une décroissance exponentielle des populations :

$$S'_i = -D_0 S_i, \quad N' = -D_0 N.$$

- chaque nutriment est absorbé au taux α_i par les micro-organismes ; les coefficients k_i sont les coefficients stœchiométriques de la réaction des micro-organismes avec chaque population de nutriments.

Par addition, on retrouve la loi d'évolution de la masse totale

$$\mathcal{K}(t) = \sum_{i=1}^I [S_i(t) + k_i N(t)] \implies \mathcal{K}'(t) = -D_0 \left(M(t) - \sum_{i=1}^I S_{\text{in},i} \right).$$

La résolution de l'EDO nous permet d'établir

$$\mathcal{K}(t) = \sum_{i=1}^I S_{\text{in},i} + \left(\mathcal{K}(0) - \sum_{i=1}^I S_{\text{in},i} \right) e^{-D_0 t} \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} \sum_{i=1}^I S_{\text{in},i}.$$

États d'équilibre. Les états sont $(S_{\text{in},i}, 0)$ et (\bar{S}_i, \bar{N}) tel que

$$\begin{cases} D_0(S_{\text{in},i} - \bar{S}_i) = \alpha_i k_i \bar{S}_i \bar{N}, & i \in \{1, \dots, I\} \\ \sum_{i=1}^I \alpha_i \bar{S}_i = D_0. \end{cases}$$

On a alors $\bar{S}_i = \frac{D_0 S_{\text{in},i}}{D_0 + \alpha_i k_i \bar{N}}$ pour tout $i \in \{1, \dots, I\}$ et \bar{N} tel que $f(\bar{N}) = 1$ où

$$f : x \mapsto \sum_{i=1}^I \frac{\alpha_i S_{\text{in},i}}{D_0 + \alpha_i k_i x}.$$

On remarque que, compte-tenu de la positivité de tous les coefficients, la fonction f est décroissante sur $]0, +\infty[$ avec

$$\lim_{x \rightarrow 0} f(x) = D_0^{-1} \sum_{i=1}^I \alpha_i S_{\text{in},i}, \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} f(x) = 0.$$

Ainsi, l'équation $f(\bar{N}) = 1$ admet une unique solution si, et seulement si, $f(0) \geq 1$, *i.e.*

$$\sum_{i=1}^I \alpha_i S_{\text{in},i} \geq D_0.$$

Les deux possibilités sont décrites par le comportement asymptotique de la solution :

Proposition 2.4. *Supposons que $N(0) > 0$, $S_i(0) \geq 0$.*

- si $\sum_{i=1}^I \alpha_i S_{\text{in},i} < D_0$, alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} S_i(t) = S_{\text{in},i};$$

- si $\sum_{i=1}^I \alpha_i S_{\text{in},i} > D_0$, alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = \bar{N}, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} S_i(t) = \bar{S}_i.$$

Le cas $I = 1$ correspond à ce qui a été montré dans l'Exercice 2.5.

2.3 Modèle de type prédateur-proie

2.3.1 Modèles

Modèle historique. Ce modèle d'interaction proies-prédateurs, a été proposé par Volterra après la première guerre mondiale. Il s'agissait alors d'explicitier la dynamique des populations de sardines et de requins en mer Adriatique et notamment d'expliquer 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 sardines (N) et leurs prédateurs, les requins, (P) :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = aN - bNP, \\ \frac{dP}{dt} = -cP + dNP. \end{cases} \quad (LV^{(0)})$$

Le système défini 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) : en l'absence de prédateurs, la population des proies augmente exponentiellement, en supposant par exemple que les ressources naturelles des proies sont illimitées ; en l'absence de proies, la population des prédateurs diminue exponentiellement, modélisant ainsi un déclin rapide de la population des prédateurs en l'absence de ressources. Les termes d'interactions sont proportionnels aux quantités de chacune des espèces.

Modèle perturbé (1). Le modèle de Volterra-Lotka historique ($LV^{(0)}$) est très simple et permet de reproduire des phénomènes biologiques intéressants. Toutefois, de nombreuses améliorations peuvent y être apportées, rendant compte de caractéristiques biologiques que la modélisation initiale n'a pas considérées. Une idée simple pour rendre le modèle plus réaliste consiste à limiter les ressources (alimentaires, environnementales, ...) dont les proies disposent.

En introduisant un terme de croissance logistique (et non malthusien) avec une capacité maximale d'accueil $K > 0$ modélisant la capacité du milieu en ressources, le modèle associé introduit une population maximale de proies. Le système perturbé s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = aN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - bNP, \\ \frac{dP}{dt} = -cP + dNP. \end{cases} \quad (LV^{(1)})$$

Modèle perturbé (2). Certains systèmes d'interaction inter-espèces sont mis en défaut par le modèle précédent. On pourra considérer, par exemple, un modèle Lotka-Volterra « réaliste » :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = aN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - b \frac{NP}{N+e}, \\ \frac{dP}{dt} = cP \left(1 - d \frac{P}{N}\right). \end{cases} \quad (LV^{(2)})$$

On considère en effet que les proies se reproduisent selon un modèle de croissance logistique (terme de la forme $aN(1 - N/K)$, où K représente la « capacité du milieu »), de façon à ce que la population reste inférieure à la capacité du milieu. Le terme

$$\frac{bNP}{N+e}$$

correspond lui à un terme de prédation. On désire que celui-ci soit proportionnel à la quantité de prédateurs (d'où le facteur P), 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).

Quant aux prédateurs, on suppose 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 : en particulier, lorsque la population des proies est importante, le terme de naissance est positif, simplement limité par la capacité N/d associée au nombre de proies disponibles ; lorsque la population des proies est faible, le terme de naissance est négatif, ce qui traduit une situation de famine. 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.

2.3.2 Analyse mathématique du modèle historique ($LV^{(0)}$)

Existence et unicité. Le modèle de Lotka-Volterra ($LV^{(0)}$) se met sous la forme d'un système différentiel autonome (EDO) avec

$$\mathbf{u} := \begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix}, \quad \mathbf{f}(\mathbf{u}) := \begin{pmatrix} aN - bNP \\ -cP + dNP \end{pmatrix}. \quad (2.4)$$

La fonction \mathbf{f} est de classe \mathcal{C}^1 donc localement lipschitzienne. Par application du théorème de Cauchy-Lipschitz, l'existence locale est assurée : il existe une solution maximale (N, P) définie sur un intervalle de temps J contenant 0. De plus, on peut déduire la positivité des solutions :

Proposition 2.5 (Positivité de la solution). *Les propriétés suivantes sont vérifiées :*

- si $N_0 = 0$, alors $N(t) = 0$ pour tout $t \in J$;
- si $N_0 > 0$, alors $N(t) > 0$ pour tout $t \in J$;
- si $P_0 = 0$, alors $P(t) = 0$ pour tout $t \in J$;
- si $P_0 > 0$, alors $P(t) > 0$ pour tout $t \in J$.

Démonstration. La démonstration est identique pour les deux espèces.

- Si $N_0 = 0$, alors on vérifie que $(0, P_0 e^{-ct})$ est bien solution de $(LV^{(0)})$. Par unicité de la solution maximale, $N(t) = 0$ pour tout $t \in J$ et $J = \mathbb{R}$.
- On voit ainsi que les ensembles de la forme $\{0\} \times (0, P_0]$ sont des trajectoires. S'il existe $t_0 \in J$ tel que $N(t_0) = 0$, alors la trajectoire associée coupe l'axe des ordonnées, ce qui est impossible puisque, d'après le théorème de Cauchy-Lipschitz, deux trajectoires ne peuvent se couper.
- Si $N_0 > 0$ et $N(t_0) < 0$, alors N s'annule d'après le théorème des valeurs intermédiaires ; d'après ce qui précède, $N(t) = 0$ pour tout $t \in J$, mais cela contredit l'hypothèse du raisonnement.

□

Démontrons l'existence globale de la solution ; pour cela on établit d'abord la

Proposition 2.6. Soit $\mathcal{H} : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ définie, pour $N > 0, P > 0$ par

$$\mathcal{H}(N, P) = dN - c \ln N + bP - a \ln P.$$

Alors \mathcal{H} est une intégrale première pour le système de Lotka-Volterra, i.e. si (N, P) est solution du système sur $[0, T)$, alors

$$\forall t \in [0, T), \quad \mathcal{H}(N(t), P(t)) = \mathcal{H}(N(0), P(0)).$$

Démonstration. La démonstration consiste à dériver $t \mapsto \mathcal{H}(N(t), P(t))$ et à utiliser la définition du système de Lotka-Volterra pour établir que cette dérivée est identiquement nulle. □

Lemme 2.1. La solution maximale (N, P) est bornée.

Démonstration. Cette propriété provient de la coercivité de l'intégrale première. D'une part, il existe $A > 0$ tel que

$$\forall z > A, \quad c \ln z < \frac{dz}{2}, \quad a \ln z < \frac{bz}{2}.$$

D'autre part, il existe une constante α telle que pour tous réels strictement positifs x et y ,

$$dx - c \ln x \geq \alpha, \quad by - a \ln y \geq \alpha.$$

Ainsi, si x est en dehors du compact $[0, A]$,

$$\mathcal{H}(x, y) > \frac{dx}{2} + \alpha.$$

De même, si y est en dehors du compact $[0, B]$,

$$\mathcal{H}(x, y) > \frac{by}{2} + \alpha.$$

On en déduit, en tenant compte que $\mathcal{H}(N(t), P(t)) = \mathcal{H}(N(0), P(0))$:

$$\forall t \in J, \quad 0 < N(t) < \max \left(A, \frac{2}{d} (\mathcal{H}(N_0, P_0) - \alpha) \right), \quad 0 < P(t) < \max \left(B, \frac{2}{b} (\mathcal{H}(N_0, P_0) - \alpha) \right)$$

d'où le résultat. □

On déduit du lemme précédent que les solutions maximales du système de Lotka-Volterra sont définies pour tout $t > 0$.

Remarques 2.1. Une autre manière de montrer que la solution maximale n'explose pas consiste à utiliser le lemme de Grönwall : en multipliant par d la première équation de $(LV^{(0)})$, par b la deuxième équation de $(LV^{(0)})$, et en sommant ces deux égalités, on annule les termes d'interaction pour obtenir

$$d \frac{dN}{dt}(t) + b \frac{dP}{dt}(t) = adN(t) - cbP(t).$$

En utilisant la positivité de P , on obtient alors

$$d \frac{dN}{dt}(t) + b \frac{dP}{dt}(t) \leq adN(t) \leq a(dN(t) + bP(t)) \implies \forall t \geq 0, \quad dN(t) + bP(t) \leq (dN_0 + bP_0) \exp(at),$$

par le lemme de Grönwall. On montre ainsi qu'il n'y a jamais explosion en temps fini, même si ce résultat est moins fin que le précédent (en particulier, il ne permet pas d'établir le caractère borné de N et P).

Points d'équilibre et étude de leur stabilité. Les points d'équilibre du système sont $(0, 0)$ et $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$.

Étude de l'équilibre $(0, 0)$. La fonction \mathbf{f} définie en (2.4) est différentiable en $\mathbf{0}$ et

$$\mathcal{J}_{\mathbf{f}}(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

Une valeur propre a est de partie réelle strictement positive et, par conséquent, le point $(0, 0)$ est instable.

Étude de l'équilibre $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$. La fonction \mathbf{f} est différentiable en $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ et

$$\mathcal{J}_{\mathbf{f}}\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont $\pm i\sqrt{ac}$, de partie réelle nulle. Le principe de linéarisation ne s'applique pas. Cependant, on pose

$$\mathcal{L}(N, P) = \mathcal{H}(N, P) - \mathcal{H}\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = d\Phi_{c/d}(x) + b\Phi_{a/b}(y)$$

où

$$\Phi_A(z) = z - A - A \ln(z/A). \quad (2.5)$$

Alors \mathcal{L} est une fonction de Lyapunov. En effet :

- par construction, $\mathcal{L}\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = 0$;
- on peut montrer que la fonction Φ_A décroît strictement sur $]0, A[$, s'annule en A , puis croît strictement sur $]A, +\infty[$: elle est donc positive sur $]0, +\infty[$. Ainsi, $\mathcal{L}(N, P) \geq 0$ et ne s'annule que pour $N = \frac{c}{d}$ et $P = \frac{a}{b}$.
- en utilisant la propriété d'intégrale première de \mathcal{H} , on obtient, pour tout $(N, P) : \langle \mathbf{f}(N, P), \nabla \mathcal{L}(N, P) \rangle = 0$.

On déduit du théorème de Lyapunov que le point d'équilibre est stable.

Périodicité. Le système linéarisé autour du point d'équilibre $(\bar{N}, \bar{P}) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ admet pour trajectoires des ellipses centrées en ce point. On ne peut pas en déduire que le système admet des trajectoires proches d'ellipses au voisinage du point d'équilibre, ni même qu'elles sont périodiques. Cependant le résultat est vrai, et pas seulement autour de (\bar{N}, \bar{P}) , comme le montre le théorème suivant :

Théorème 2.1 (Périodicité des solutions). *Les solutions du système de Volterra-Lotka sont périodiques.*

Démonstration. La dynamique du système dans l'espace des phases (N, P) est délimitée en quatre zones (voir FIG. 4), notées I, II, III et IV, dans lesquelles N et P sont monotones :

- I. pour $N < \frac{c}{d}$ et $P < \frac{a}{b}$, on a $N' > 0$, $P' < 0$;
- II. pour $N > \frac{c}{d}$ et $P < \frac{a}{b}$, on a $N' > 0$, $P' > 0$;
- III. pour $N > \frac{c}{d}$ et $P > \frac{a}{b}$, on a $N' < 0$, $P' > 0$;
- IV. pour $N < \frac{c}{d}$ et $P > \frac{a}{b}$, on a $N' < 0$, $P' < 0$.

La preuve consiste à suivre une trajectoire au travers de ces zones pour montrer qu'elle est périodique. Soit donc (N_0, P_0) le point initial, que l'on suppose – sans perte de généralité – dans la zone I. On note $t \mapsto \mathbf{M}(t) := (N(t), P(t))$ la solution du système associée à la donnée de Cauchy (N_0, P_0) .

Étape 1. La solution parcourt les quatre zones successivement.

- *il existe $t_1 > 0$ à partir duquel $t \mapsto \mathbf{M}(t)$ rentre dans II.* En effet, si \mathbf{M} reste dans I pour tout temps, alors N et P sont bornés. Comme ils sont monotones, ils convergent tous-deux vers des limites respectives \hat{N} et \hat{P} . Comme (N, P) est solution du système différentiel $(LV^{(0)})$, on en déduit que N' et P' convergent aussi ; leur limite ne peut être que 0 : en effet si N' tend vers $\ell \neq 0$, alors N est équivalent à ℓt quand $t \rightarrow +\infty$ et, donc, ne peut converger.

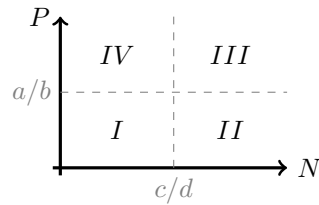


FIGURE 4: Découpage de l'espace des phases

En conséquence, toujours grâce au système différentiel, (\hat{N}, \hat{P}) est un point stationnaire. Or, comme N croît, $\hat{N} > 0$ et, puisque P décroît, $\hat{P} < a/b$. On aboutit à une contradiction, puisque les deux seuls points stationnaires sont $(0, 0)$ et $(c/d, a/b)$.

Ainsi, $t \mapsto \mathbf{M}(t)$ sort de la zone I. C'est, bien-sûr, dans la zone II qu'elle entre, puisque P décroît.

- *il existe $t_2 > t_1$ à partir duquel $t \mapsto \mathbf{M}(t)$ rentre dans III.* Ici encore N et P sont monotones et bornées (attention, dans cette zone, il faut invoquer le Lemme 2.1). Par le même raisonnement qu'à l'étape précédente, on prouve l'existence d'un instant $t_2 > t_1$ à partir duquel $\mathcal{M}(t)$ quitte la zone II pour la zone III. Les points suivants se démontrent de même :
- *il existe $t_3 > t_2$ à partir duquel $t \mapsto \mathbf{M}(t)$ rentre dans IV.*
- *il existe $t_4 > t_3$ à partir duquel $t \mapsto \mathbf{M}(t)$ rentre dans I.*
- *il existe $t_5 > t_4$ à partir duquel $t \mapsto \mathbf{M}(t)$ rentre dans II.*

Étape 2. Les points $\mathbf{M}(t_1)$ et $\mathbf{M}(t_5)$ sont confondus. Par définition, on a déjà $N(t_1) = N(t_5) = c/d$. De plus, comme ce sont des points d'une même trajectoire, $\mathcal{H}(N(t_1), P(t_1)) = \mathcal{H}(N(t_5), P(t_5))$. On en déduit que

$$\Phi_{a/b}(P(t_1)) = \Phi_{a/b}(P(t_5)),$$

avec $\Phi_{a/b}$ définie par (2.5). Or, $P(t_1) < a/b$, $P(t_5) < a/b$ et $\Phi_{a/b}$ est injective sur $]0, a/b[$. Donc $P(t_1) = P(t_5)$.

Étape 3. Les solutions sont périodiques. Pour $t \in \mathbb{R}$, on pose

$$\mathbf{M}^{(5)}(t) = \mathbf{M}(t_5 + t) \quad \text{et} \quad \mathbf{M}^{(1)}(t) = \mathbf{M}(t_1 + t).$$

Alors $\mathbf{M}^{(5)}$ et $\mathbf{M}^{(1)}$ vérifient le même problème de Cauchy :

$$\begin{cases} N' = aN - bNP, \\ P' = -cP + dNP, \\ N(0) = N_1, \\ P(0) = P_1, \end{cases}$$

où $N_1 = N^{(5)}(0) = N^{(1)}(0) = N(t_1) = c/d$ et $P_1 = P^{(5)}(0) = P(t_5) = P(t_1) = P^{(1)}(0)$ d'après l'étape précédente. Le théorème de Cauchy-Lipschitz conclut à l'égalité de $(N^{(5)}, P^{(5)})$ et $(N^{(1)}, P^{(1)})$. Donc

$$\forall s \in \mathbb{R}, \quad \mathbf{M}(t_5 - t_1 + s) = \mathbf{M}(s).$$

Ainsi, la solution est périodique, de période $t_5 - t_1$. □

Retour à la pêche en mer Adriatique. 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. Quelle que soit la trajectoire considérée, la valeur moyenne (sur un cycle périodique de longueur T) de la densité de chaque espèce est constante, égale à la densité à l'équilibre.

$$\frac{1}{T} \int_0^T N(t) dt = \bar{N} \quad \text{et} \quad \frac{1}{T} \int_0^T P(t) dt = \bar{P}.$$

En effet,

$$\frac{d}{dt} \ln N = \frac{N'}{N} = a - bP,$$

d'où, par intégration,

$$\frac{1}{T} \int_0^T (\ln N(t))' dt = \frac{1}{T} \int_0^T (a - bP(t)) dt \implies \ln N(T) - \ln N(0) = 0 = aT - \frac{1}{T} \int_0^T bP(t) dt$$

car $N(t) = N(0)$ par périodicité. Finalement

$$\frac{1}{T} \int_0^T P(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{P}.$$

De même, on peut établir

$$\frac{1}{T} \int_0^T N(t) dt = \frac{c}{d} = \bar{N}.$$

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

$$\left(\frac{c^{(p)}}{d^{(p)}}, \frac{a^{(p)}}{b^{(p)}} \right).$$

- 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

$$\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} \right).$$

La pêche déplace l'équilibre. Or la pêche intervient dans la détermination des paramètres a et c de croissance intrinsèque : la pêche augmente la mortalité des espèces (requins et sardines). La pêche revient à diminuer le terme de naissance des proies et à augmenter le terme de mortalité des prédateurs, si l'on compare à une situation caractérisée par l'absence de pêche.

$$a^{(p)} = a - k, \quad c^{(p)} = c + m,$$

les paramètres d'interaction entre les espèces n'étant pas modifiés :

$$b^{(p)} = b, \quad d^{(p)} = d.$$

En conséquence,

$$\frac{c}{d} < \frac{c^{(p)}}{d^{(p)}}, \quad \frac{a}{b} > \frac{a^{(p)}}{b^{(p)}}.$$

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

2.3.3 Compléments : analyse des modèles perturbés

Modèle perturbé ($LV^{(1)}$). Le modèle perturbé s'écrit sous la forme d'un système différentiel autonome (EDO) avec

$$\mathbf{u} := \begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix}, \quad \mathbf{f}(\mathbf{u}) := \begin{pmatrix} N(a - bP - eN) \\ -cP + dNP \end{pmatrix}. \quad (2.6)$$

où on a posé $e := a/K$. Comme précédemment, le théorème de Cauchy-Lipschitz permet de montrer que le problème de Cauchy admet une unique solution maximale et que les solutions sont positives (si les données initiales sont positives). Par suite, on montre également l'absence d'explosion en temps fini (voir les remarques suivantes) et on en déduit que les solutions maximales sont globales.

Remarques 2.2. En multipliant par d la première équation de $(LV^{(1)})$, par b la deuxième équation de $(LV^{(1)})$, et en sommant ces deux égalités, on annule les termes d'interaction pour obtenir

$$d \frac{dN}{dt}(t) + b \frac{dP}{dt}(t) = adN(t) - edN^2(t) - cbP(t).$$

En utilisant la positivité de P , on obtient alors

$$d \frac{dN}{dt}(t) + b \frac{dP}{dt}(t) \leq adN(t) \leq a(dN(t) + bP(t)) \implies dN(t) + bP(t) \leq (dN_0 + bP_0) \exp(at),$$

d'après le lemme de Grönwall. On montre ainsi l'absence d'explosion en temps fini.

Remarques 2.3. On peut établir un résultat plus fin que le précédent en montrant que N est bornée. Comme $N, P > 0$, on a alors

$$\frac{dN}{dt} \leq N(a - eN).$$

Si $N \geq a/e$, alors $dN/dt \leq 0$ et N diminue. La trajectoire ne peut donc traverser la droite d'équation $N \equiv a/e$ dans le plan de phase. Par suite, N est bornée. Par conséquent, on obtient également

$$\frac{dP}{dt} = -cP(t) + dN(t)P(t) \leq \left(-c + \frac{ad}{e}\right) P(t).$$

Si $c \geq ad/e$, alors la population des prédateurs décroît inconditionnellement : P est bornée. Si $c < ad/e$, le lemme de Grönwall permet de conclure que

$$P(t) \leq P_0 \exp\left(\left(-c + \frac{ad}{e}\right)t\right).$$

On montre ainsi l'absence d'explosion en temps fini.

Points d'équilibre et étude de leur stabilité. Les points d'équilibre sont désormais

$$(0, 0), \quad (\bar{N}, \bar{P}) := \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ec}{bd}\right).$$

Les systèmes linéarisés autour de ces points d'équilibre sont respectivement associés aux matrices jacobiennes

$$\begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} -\frac{ec}{d} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad-ec}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

On déduit du théorème de linéarisation que $(0, 0)$ est instable pour tout jeu de paramètres $a, b, c, d, e > 0$.

Quant au point d'équilibre (\bar{N}, \bar{P}) , on distingue deux cas :

- si $ec < ad$, il est asymptotiquement stable. Cette condition garantit par ailleurs la positivité de \bar{P} . Notons que cette hypothèse est vraisemblable en pratique car e est petit si on considère que la population maximale de proies K est élevée.
- si $ec > ad$, il est instable mais, dans ce cas, $\bar{P} < 0$, ce qui n'a pas de sens du point de vue du modèle.

En particulier, ce résultat établit l'existence de trajectoires non périodiques pour ce système (contrairement au modèle de Lotka-Volterra historique).

Modèle perturbé $(LV^{(2)})$ Le modèle perturbé s'écrit sous la forme d'un système différentiel autonome (EDO) avec

$$\mathbf{u} := \begin{pmatrix} N \\ P \end{pmatrix}, \quad \mathbf{f}(\mathbf{u}) := \begin{pmatrix} aN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - b \frac{NP}{N+e} \\ cP \left(1 - d \frac{P}{N}\right) \end{pmatrix}. \quad (2.7)$$

On travaille donc dans l'ouvert $\Omega := \mathbb{R} \times (\mathbb{R} \setminus \{0\})$. Pour que le 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, pour toute condition initiale $0 < N_0 \leq K$, $0 \leq P_0 \leq K/d$, la solution du problème de Cauchy vérifie $0 \leq N \leq K$, $0 \leq P \leq K/d$.

Étudions le caractère borné de la solution :

- Supposons $P(t_1) = 0$. Alors

$$\frac{dP}{dt}(t_1) = 0.$$

Avec ces conditions initiales en t_1 , la solution du problème est évidente : N est solution de $N' = aN(1 - N/K)$ et $P \equiv 0$. Autrement dit, si P s'annule en un temps, alors P est identiquement nulle. En particulier, la trajectoire ne peut traverser la droites des abscisses dans le plan des phases : P reste toujours positif.

- Supposons $N(t_1) = 0$. Dans ce cas, $(N(t_1), P(t_1)) \notin \Omega$, i.e. (N, P) n'est pas solution du problème de Cauchy, ce qui établit une contradiction.

Pour des données strictement positives, la solution reste strictement positive. Montrons que la solution est bornée supérieurement.

- Comme $N, P > 0$, on a alors

$$\frac{dN}{dt} \leq aN \left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Si N vaut K , alors $N' \leq 0$ et N diminue. La trajectoire ne peut donc traverser la droite d'équation $N \equiv K$ dans le plan de phase.

- Le même raisonnement appliqué à P permet d'établir que $P \leq K/d$.

Par conséquent, toute solution maximale est bornée ; d'après le critère d'explosion en temps fini, toute solution maximale est globale.

Points d'équilibre et étude de leur stabilité. Étudions le point d'équilibre $(K, 0)$. La matrice jacobienne associée est

$$\mathcal{J}_{\mathbf{f}}(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & -\frac{bK}{K+e} \\ 0 & c \end{pmatrix}.$$

L'une des valeurs propres de cette matrice est strictement positive : le point d'équilibre est instable.

Un autre équilibre du système est obtenu en simplifiant par N et par P , et par la résolution d'une équation du second degré :

$$N^* = dP^* = \frac{(K - e - \frac{bK}{ad}) \pm \sqrt{(K - e - \frac{bK}{ad})^2 + 4eK}}{2}.$$

La matrice jacobienne associée est

$$\mathcal{J}_{\mathbf{f}}(N^*, P^*) = \begin{pmatrix} N^* \left(\frac{b}{d} \frac{N^*}{(N^*+e)^2} - \frac{a}{K} \right) & -\frac{bN^*}{N^*+e} \\ \frac{c}{d} & -c \end{pmatrix}$$

Par un calcul rapide, on obtient,

$$\det \mathcal{J}_{\mathbf{f}}(N^*, P^*) = N^* \left(\frac{ac}{K} + \frac{bce}{d(N^*+e)^2} \right) > 0.$$

Les valeurs propres sont donc de même signe. Par conséquent, pour connaître leur signe, il suffit d'identifier le signe de $\text{Tr} \mathcal{J}_{\mathbf{f}}(N^*, P^*)$: si $\mathcal{J}_{\mathbf{f}}(N^*, P^*)$ est de trace positive, alors les valeurs propres ont une partie réelle strictement positive et l'équilibre est instable ; sinon, les parties réelles des valeurs propres sont strictement négatives et l'équilibre est asymptotiquement stable.

La trace de la matrice jacobienne se calcule très facilement : en posant $\partial_N f_1(N^*, P^*) := \mathcal{G}(a, b, d, e, K)$ – remarquons en particulier que ce terme ne dépend pas de c – on a

- si $c < \mathcal{G}(a, b, d, e, K)$ (i. e. si c est assez petit), l'équilibre est instable ;
- si $c > \mathcal{G}(a, b, d, e, K)$ (i. e. si c est assez grand), l'équilibre est asymptotiquement stable.

En particulier, ce résultat établit l'existence de trajectoires non périodiques pour ce système (contrairement au modèle de Lotka-Volterra historique).

3 Exercice : dynamique de compétition

Les *virus* sont des proies pour les *leukocytes*; mais les *leukocytes* peuvent être infectés également. On modélise donc le système par

- $v(t)$: population des virus;
- $f(t)$: population des cellules non infectées;
- $c(t)$: population des cellules infectées.

Les interactions entre ces populations peuvent être décrites par le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} f'(t) = \alpha - \beta f(t)v(t) - \mu_f f(t), \\ c'(t) = \beta f(t)v(t) - \mu_c c(t), \\ v'(t) = \gamma c(t) - \mu_v v(t). \end{cases} .$$

Exercice 3.1. *Commenter les hypothèses implicites du modèle. Comment modéliser la réponse des leukocytes à l'égard des virus ?*

Correction de l'Exercice 3.1. *Les différents termes du modèle peuvent être analysés de la façon suivante :*

- *Isolément, la population de cellules non infectées augmente linéairement (production continue) :*

$$f'(t) = \alpha.$$

Mais on prend également prendre en compte un taux de mortalité intrinsèque (âge) avec décroissance exponentielle :

$$f' = -\mu_f f.$$

Isolément, la population de cellules infectées ne connaît pas d'augmentation spontanée mais peut décroître exponentiellement en raison d'une mortalité intrinsèque (âge). De même pour la population de virus :

$$c' = -\mu_c c, \quad v' = -\mu_v v.$$

- *Les interactions entre cellules infectées et virus sont modélisées par*

$$v' = \gamma c$$

qui établit que l'augmentation de la population de virus est proportionnelle au nombre de cellules infectées.

- *Les cellules sont infectées lorsque des virus interagissent avec des cellules saines. Autrement dit, la population de cellules infectées augmentent proportionnellement aux rencontres virus / cellules saines :*

$$c' = \beta f v.$$

Dans le même temps, lorsqu'une cellule saine est infectée, par conservation du nombre total de cellules (saines + infectées) hors dynamique intrinsèque, on obtient nécessairement

$$f' = -\beta f v$$

de sorte que $(f + c)' = 0$ en l'absence d'autres mécanismes.

Le modèle ci-dessus ne prend pas en compte la réponse immunitaire sur la population de virus. Par exemple,

$$v' = -\zeta f v,$$

auquel cas le modèle serait :

$$\begin{cases} f'(t) = \alpha - \beta f(t)v(t) - \mu_f f(t), \\ c'(t) = \beta f(t)v(t) - \mu_c c(t), \\ v'(t) = \gamma c(t) - \zeta f(t)v(t) - \mu_v v(t). \end{cases}$$

Ce modèle n'intègre pas de possibilité de rémission pour les cellules infectées ...