

# Equations différentielles en dynamique des populations

Thomas GILETTI

M2 - Introduction à la recherche - 2024

- ▶ Equations scalaires:

$$u' = ru \text{ (Malthus)}, \quad u' = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \text{ (logistique)},$$

- ▶ Système proie-prédateur de Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} u' = u(a - bv), \\ v' = v(cu - d). \end{cases}$$

- ▶ Système compétitif à  $N$  espèces:

$$u'_i = r_i u_i \left(1 - \sum a_{ij} u_j\right), \quad i = 1, \dots, N.$$

- ▶ Et beaucoup d'autres...

- ▶ Pour un système non linéaire de la forme générale

$$\begin{cases} \mathbf{u}' = F(\mathbf{u}), \\ \mathbf{u}(t = 0) = \mathbf{u}_0, \end{cases}$$

peut-on:

- ▶ s'assurer du caractère bien posé (existence et unicité) du problème?
  - ▶ décrire le comportement qualitatif des solutions?
  - ▶ en particulier, établir la convergence ou non vers un état d'équilibre?
- ▶ On peut bien sûr simuler numériquement (même par un simple schéma explicite pour gérer les nonlinéarités) mais on va se pencher ici sur l'aspect théorique.

- ▶ **Théorème de Cauchy-Lipschitz:** *Si la fonction  $F$  est localement lipschitzienne, alors il existe une unique solution maximale de*

$$\begin{cases} \mathbf{u}' = F(\mathbf{u}), \\ \mathbf{u}(t = 0) = \mathbf{u}_0, \end{cases}$$

*Si la fonction  $F$  est globalement lipschitzienne, alors cette solution est globale.*

- ▶ **Théorème de Cauchy-Lipschitz:** *Si la fonction  $F$  est localement lipschitzienne, alors il existe une unique solution maximale de*

$$\begin{cases} \mathbf{u}' = F(\mathbf{u}), \\ \mathbf{u}(t = 0) = \mathbf{u}_0, \end{cases}$$

*Si la fonction  $F$  est globalement lipschitzienne, alors cette solution est globale.*

- ▶ Preuve par un théorème de point fixe appliqué à

$$\varphi(\cdot) \mapsto \psi(\cdot) = \mathbf{u}_0 + \int_0^t F(\varphi(s)) ds,$$

càd l'opérateur qui à  $\varphi$  associe la solution de  $\mathbf{u}' = F(\varphi)$ .

- ▶ Dans la plupart des exemples, la fonction  $F$  est:
  - ▶  $C^1$  donc localement lipschitzienne;
  - ▶ mais pas globalement lipschitzienne.
- ▶ En pratique, les solutions (maximales) seront uniformément bornées, garantissant l'existence globale.

- ▶ Soit l'équation logistique

$$u'(t) = ru(t) \left( 1 - \frac{u(t)}{K} \right), \quad u(t=0) = u_0 \in ]0, K[,$$

où  $r, K > 0$ .

- ▶ Preuve de l'existence globale (en ignorant qu'on peut intégrer):
  - ▶ D'après le théorème de Cauchy-Lipschitz, il existe une solution maximale définie sur un intervalle (ouvert)  $I$ .
  - ▶ Cette solution est continue, et d'après ce même théorème (unicité), elle est à valeurs dans l'intervalle  $]0, K[$ .
  - ▶ En particulier, si l'intervalle  $I$  était borné, on pourrait prolonger la solution et contredire la maximalité.

- ▶ Preuve du comportement asymptotique:
  - ▶ Par le même argument, on a que  $u'(t) > 0$  pour tout  $t \in I = \mathbb{R}$ .
  - ▶ Donc la limite de  $u(t)$  quand  $t \rightarrow +\infty$  existe, et en passant à la limite dans l'équation, on a  $u(+\infty) = K$ .
- ▶ On n'a utilisé rien d'autre que:

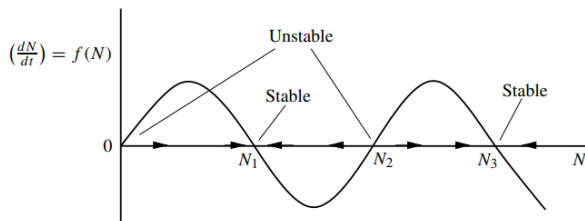
$$f(0) = f(K) = 0, \quad f(\cdot) > 0 \text{ sur } ]0, K[.$$

- ▶ De même pour l'existence pour tout temps positif si  $u_0 > K$ .  
Si  $u_0 < 0$ , on a explosion en un temps fini  $t^* > 0$  puisque

$$u(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{u_0} - 1\right)e^{-rt}}.$$



► Plus généralement:



**Figure 1.3.** Population dynamics model  $dN/dt = f(n)$  with several steady states. The gradient  $f'(N)$  at the steady state, that is, where  $f(N) = 0$ , determines the linear stability.

- ▶ On considère le système mutualiste:

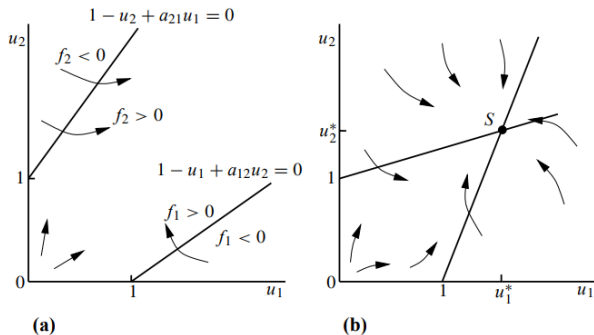
$$\begin{cases} u_1' = r_1 u_1 (1 - u_1 + a_{12} u_2), \\ u_2' = r_2 u_2 (1 - u_2 + a_{21} u_1), \end{cases}$$

où les paramètres sont des constantes strictement positives.

- ▶ Cette fois-ci, la solution évolue dans le plan de phase  $\mathbb{R}^2$ , où on peut reproduire le même type d'argument par continuité.
- ▶ Plus précisément, chaque solution donne lieu à une courbe (paramétrée) dans  $\mathbb{R}^2$ . Deux solutions produisent la même courbe ssi l'une est translatée en temps de l'autre.

# Système mutualiste à deux espèces

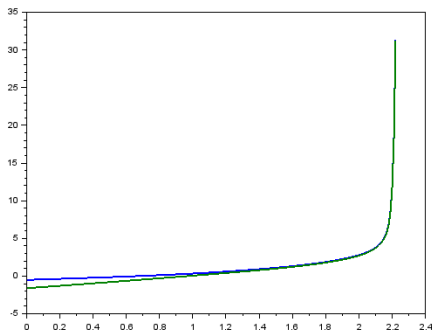
► Alors:



**Figure 3.12.** Phase trajectories for the **mutualism** model for two species with limited carrying capacities given by the dimensionless system (3.39). **(a)**  $a_{12}a_{21} > 1$ : unbounded growth occurs with  $u_1 \rightarrow \infty$  and  $u_2 \rightarrow \infty$  in the domain bounded by the null clines—the solid lines. **(b)**  $a_{12}a_{21} < 1$ : all trajectories tend to a positive steady state  $S$  with  $u_1^* > 1$ ,  $u_2^* > 1$  which shows the initial benefit that accrues since the carrying capacity for each species is greater than if no interaction were present.

# Système mutualiste à deux espèces

- ▶ Numériquement, on observe explosion en temps fini e.g. pour  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $a_{12} = 1.5$ ,  $a_{21} = 1.3$ :



(l'axe vertical étant ici en échelle logarithmique).

- ▶ Ce système est “monotone”, dans le sens où
  - ▶ **Proposition:** Si  $(u_1, u_2)$  et  $(v_1, v_2)$  sont deux solutions avec  $u_1(t=0) < v_1(t=0)$  et  $u_2(t=0) < v_2(t=0)$ , alors  $u_1(t) < v_1(t)$  et  $u_2(t) < v_2(t)$  pour tout  $t \in \mathbb{R}$ .
  - ▶ Preuve par contradiction au premier point de contact. Se généralise aussi au cas où

$$\begin{cases} u_1' \leq r_1 u_1 (1 - u_1 + a_{12} u_2), \\ u_2' \leq r_2 u_2 (1 - u_2 + a_{21} u_1), \end{cases} \quad \begin{cases} v_1' \geq r_1 v_1 (1 - v_1 + a_{12} v_2), \\ v_2' \geq r_2 v_2 (1 - v_2 + a_{21} v_1). \end{cases}$$

- ▶ Peut être utile: par exemple, si  $u_1'(t=0), u_2'(t=0) > 0$ , alors  $u_1$  et  $u_2$  sont des fonctions croissantes du temps.

- ▶ On considère le système de compétition entre deux espèces:

$$\begin{cases} u_1' = r_1 u_1 (1 - u_1 - a_{12} u_2), \\ u_2' = r_2 u_2 (1 - u_2 - a_{21} u_1), \end{cases}$$

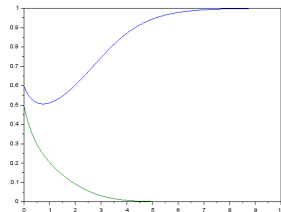
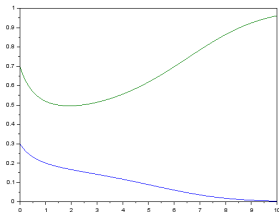
où les paramètres sont des constantes strictement positives.

- ▶ Remarque: ce système est aussi monotone quitte à remplacer  $u_2$  par  $1 - u_2$ . En particulier, l'ordre naturel est

$$(u_1, u_2) \preceq (v_1, v_2) \Leftrightarrow u_1 \leq v_1 \text{ and } u_2 \geq v_2.$$

# Système compétitif à deux espèces

- Pour  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $a_{12} = 2$  et  $a_{21} = 3$ : numériquement on observe toujours la convergence vers  $(1, 0)$  ou  $(0, 1)$ :

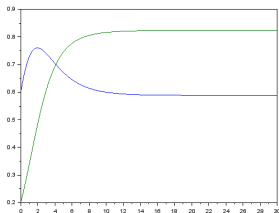


- Ici on a utilisé un simple schéma Euler explicite:

$$\begin{cases} u_1^{n+1} = u_1^n + dt \times [r_1 u_1^n (1 - u_1^n - a_{12} u_2^n)], \\ u_2^{n+1} = u_2^n + dt \times [r_2 u_2^n (1 - u_2^n - a_{21} u_1^n)]. \end{cases}$$

# Système compétitif à deux espèces

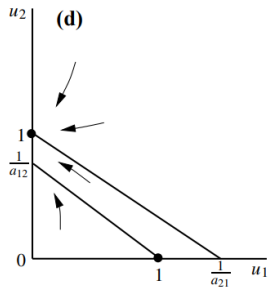
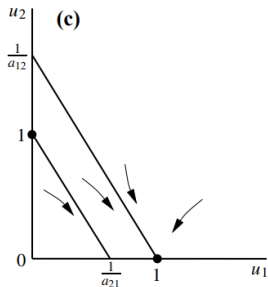
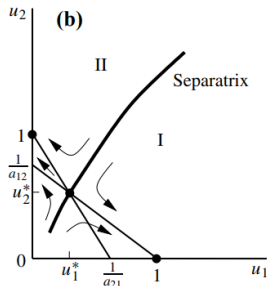
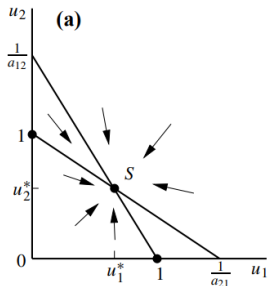
- ▶ Pour  $r_1 = r_2 = 1$ ,  $a_{12} = 0.5$  et  $a_{21} = 0.3$ : numériquement on observe toujours la convergence vers le même état de co-existence:



- ▶ Peut-on retrouver ces résultats théoriquement? Comment dépendent-ils des paramètres?



# Système compétitif à deux espèces



- ▶ Lorsque

$$a_{12}, a_{21} > 1,$$

et  $u_1(0), u_2(0) > 0$ , alors on converge vers l'un des états d'équilibre suivant:

$$(1, 0), \quad (0, 1), \quad (u_1^*, u_2^*) \in ]0, +\infty[ \times ]0, +\infty[.$$

- ▶ Au voisinage de  $(u_1^*, u_2^*)$ , on a

$$\begin{pmatrix} u_1 - u_1^* \\ u_2 - u_2^* \end{pmatrix}' = \begin{pmatrix} f_1(u_1, u_2) - f_1(u_1^*, u_2^*) \\ f_2(u_1, u_2) - f_2(u_1^*, u_2^*) \end{pmatrix} \approx \text{Jac}_{(u_1^*, u_2^*)} \begin{pmatrix} f_1 \\ f_2 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} u_1 - u_1^* \\ u_2 - u_2^* \end{pmatrix}.$$

Moralement, si  $(u_1, u_2)$  est proche de  $(u_1^*, u_2^*)$ , on peut ne garder que la partie linéaire.

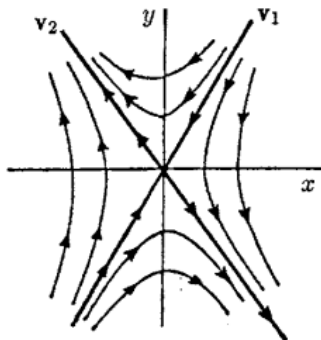
# Système compétitif à deux espèces: linéarisation

- ▶ Après calcul, on peut trouver que la matrice jacobienne a deux valeurs propres réelles

$$\lambda_1 < 0 < \lambda_2.$$

- ▶ Alors les solutions du système linéarisé sont de la forme:

$$(x, y)(t) = a_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda_1 t} + a_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda_2 t}, \quad a_1, a_2 \in \mathbb{R}.$$



- ▶ Ce n'est pas si facile à montrer, mais tant que la fonction  $f$  est assez régulière:
  - ▶ *Au voisinage d'un état d'équilibre, tant que la matrice jacobienne n'admet aucune valeur propre double ou de partie réelle nulle, l'espace de phase est similaire à celui du problème linéarisé.*
- ▶ La preuve de ce principe général n'est pas si évidente, voire même pénible.
- ▶ Dans le cas du système compétitif, cela signifie qu'il existe exactement deux solutions (à translation en temps près) qui convergent vers  $(u^*, v^*)$  quand  $t \rightarrow +\infty$ .

- ▶ Supposons qu'un système

$$\begin{cases} u_1' = \lambda_1 u_1 + g_1(u_1, u_2), \\ u_2' = \lambda_2 u_2 + g_2(u_1, u_2), \end{cases}$$

avec  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ , et  $(g_1, g_2) \in C^1$  nulle et de jacobienne nulle en  $(0, 0)$ .

- ▶ Supposons par contradiction qu'il existe deux trajectoires distinctes convergeant vers  $(0, 0)$  par la droite, de sorte que

$$\sup_{t \geq 0} \{|u_1 - \tilde{u}_1|, |u_2 - \tilde{u}_2|\} \leq \delta, \quad u_1(0) = \tilde{u}_1(0) = u_{10} \neq 0.$$

- ▶ Alors:

$$u_1(t) = e^{\lambda_1 t} u_{10} + \int_0^t e^{\lambda_1(t-s)} g_1(u_1, u_2) ds,$$

$$u_2(t) = - \int_t^\infty e^{\lambda_2(t-s)} g_2(u_1, u_2) ds,$$

et  $\sup\{|u_1 - \tilde{u}_1|, |u_2 - \tilde{u}_2|\} \leq C\varepsilon(\delta) \sup\{|u_1 - \tilde{u}_1|, |u_2 - \tilde{u}_2|\}$ .

- ▶ Le système proie-prédateur de Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} u' = u(a - bv), \\ v' = v(cu - d). \end{cases}$$

- ▶ Le système proie-prédateur avec compétition intra-espèces:

$$\begin{cases} u' = u(a - bv - u), \\ v' = v(cu - d - v). \end{cases}$$

- ▶ Si on trace le plan de phase, tout ce qu'on voit c'est que "ça tourne" autour d'un état d'équilibre (stable ou non?)

$$(u^*, v^*),$$

avec  $u^*, v^* > 0$ .

- ▶ Une quantité utile:

$$H(u, v) = \frac{1}{a} \frac{u}{u^*} + \frac{1}{d} \frac{v}{v^*} - \frac{1}{a} \ln u - \frac{1}{d} \ln v.$$

- ▶ Dans le premier cas:

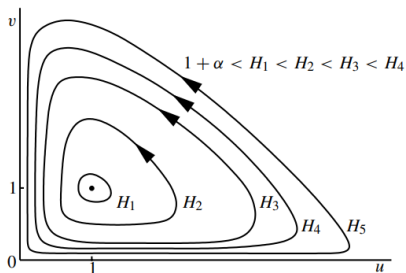
$t \mapsto H(u(t), v(t))$  est constante (quantité conservée).

Dans le second cas:

$t \mapsto H(u(t), v(t))$  est décroissante (fonction de Lyapunov).

# Deux systèmes proie-prédateur

- ▶ Cette fonction est convexe et atteint son minimum à l'état d'équilibre.



**Figure 3.1.** Closed  $(u, v)$  phase plane trajectories, from (3.6) with various  $H$ , for the Lotka–Volterra system (3.4):  $H_1 = 2.1$ ,  $H_2 = 2.4$ ,  $H_3 = 3.0$ ,  $H_4 = 4$ . The arrows denote the direction of change with increasing time  $\tau$ .

- ▶ Dans le second cas, toute solution positive converge vers l'état d'équilibre asymptotiquement stable  $(u^*, v^*)$ .

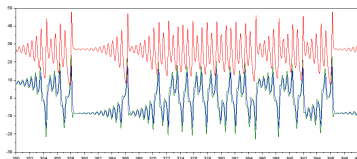
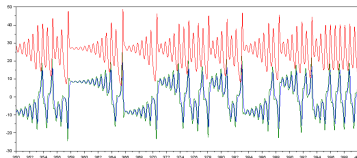


- ▶ Si on linéarisait, on obtiendrait bien sûr des résultats cohérents:
  - ▶ dans le premier cas, deux valeurs propres complexes de partie réelle nulle (ce qui a priori ne dirait rien sur la stabilité dans le cas non linéaire);
  - ▶ dans le second cas, deux valeurs propres complexes de partie réelle strictement négative (ce qui garantirait bien la stabilité mais seulement sur un voisinage).

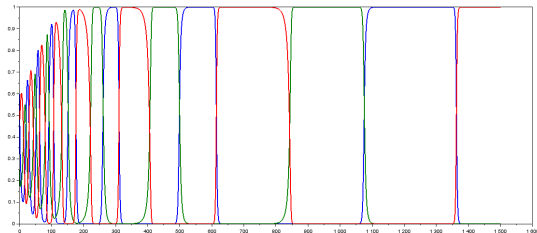
- ▶ On a vu plusieurs méthodes: plan de phase, monotonie, linéarisation, quantités conservées ou dissipées...
- ▶ Même dans le pire des cas:
  - ▶ **Théorème de Poincaré-Bendixson:** *Si  $F \in C^1(\mathbb{R}^2, \mathbb{R}^2)$ , alors toute solution globale et bornée du système différentiel à deux équations  $\mathbf{u}' = F(\mathbf{u})$ , converge vers un état d'équilibre ou un cycle limite.*
  - ▶ C'est une conséquence de l'impossibilité pour deux trajectoires de se croiser dans le plan de phase.
- ▶ C'est en particulier le cas pour les systèmes proie-prédateur dont l'état d'équilibre  $(u^*, v^*)$  peut être instable.

# Systèmes de trois équations différentielles

- ▶ En général, aucun espoir de décrire précisément le comportement asymptotique:
  - ▶ possibilité de chaos (ex: système de Lorenz).



- Cas d'un système de 3 espèces en compétition:



- ▶ On préférera généralement construire des modèles qui ont une “structure” (monotone, variationnelle) permettant d’appliquer l’une des méthodes déjà évoquées.
  - ▶ Par exemple, le système mutualiste à  $N$  espèces est toujours monotone et admet un état d’équilibre strictement positif globalement stable.

- ▶ Discrets en temps, e.g.

$$u_{n+1} = u_n + \tau r u_n \left(1 - \frac{u_n}{K}\right);$$

attention: chaos si  $\tau$  est trop grand.

- ▶ Nonautonomes (dépendant du temps, e.g. saisonniers), e.g.

$$u'(t) = r(t)u(t) \left(1 - \frac{u(t)}{K(t)}\right).$$

- ▶ Délais en temps, e.g.

$$u'(t) = ru(t - \tau) \left(1 - \frac{u(t - \tau)}{K}\right),$$

pour prendre en compte phase de maturation des individus.