

Equations différentielles et écologie

INTRODUCTION

Pendant longtemps la théorie des équations différentielles a été une théorie analytique ; on recherchait avant tout des solutions explicites sous diverses formes possibles : séries entières, séries de Fourier, ... ou développements asymptotiques. C'était donc une étude essentiellement quantitative.

Ce n'est qu'en 1880 que Poincaré pose les bases d'une étude géométrique qualitative des équations différentielles. Mais cette idée de Poincaré ne sera que peu développée en France. On notera à ce propos la parution récente de deux livres :

- 1) Equations différentielles ordinaires de V. ARNOLD aux éditions de Moscou
- 2) Differential equations ; dynamical systems and linear algebra de M. HIRSCH et S. SMALE , Academic Press - 1970 -.

livres qui abordent justement le problème des équations différentielles dans l'esprit de Poincaré.

C'est sous cet aspect que nous étudierons dans la suite de l'exposé deux problèmes de population :

- 1) Une population de proies vivant sur le milieu et une population de prédateurs se nourrissant des proies.
- 2) Deux populations en compétition sur un même milieu.

Dans ce dernier cas l'aspect écologique apparaîtra dans l'étude de très faibles perturbations qui entraîneront des écarts de comportement très importants à longue échéance.

Pour commencer nous allons voir un modèle à une population qui permettra de mieux comprendre les autres cas.

I - MODELE A UNE POPULATION

Considérons une population dont le nombre d'individus y est une fonction du temps t . Ce qui est intéressant pour une telle population, c'est son taux d'accroissement exprimé par la quantité $\frac{\Delta y}{y \Delta t}$ où Δy est l'accroissement de la taille de la population pendant l'intervalle de temps Δt . En général on prend Δt égal à un an et le taux d'accroissement s'exprime en ‰.

Pour une population de taille importante, il est plus simple ici de passer à une notion "continue" et de parler du taux d'accroissement $\alpha = y'/y$, y' étant la dérivée par rapport au temps de y .

1) α constant : C'est le cas très classique de l'équation $y' = \alpha y$ qui s'intègre en : $y(t) = y_0 \exp(\alpha t)$ où y_0 est la taille de la population à l'instant initial. On trouve facilement des exemples concrets :

- $\alpha > 0$ c'est le cas de la croissance de la taille d'une population de bactéries dans un bouillon de culture.

- $\alpha < 0$ c'est le cas de la désintégration radioactive.

2) α proportionnel à y : On pose $\alpha = ky$ et on obtient l'équation $y' = ky^2$ qui s'intègre en : $y(t) = \frac{y_0}{1 - y_0 kt}$ avec la même convention pour y_0 .

On remarque le caractère explosif d'un tel modèle, puisqu'au bout du temps fini $t = 1/ky_0$, la population a une taille infinie. C'est vraisemblablement le cas de certaines réactions chimiques.

3) De quoi dépend α ? On peut se poser plus généralement le problème de savoir de quoi peut dépendre le taux d'accroissement α ?

— Il est plausible que α dépende de la quantité de nourriture σ et que pour une espèce donnée il existe un seuil σ_0 au dessus duquel α est positif et au dessous duquel α est négatif. La fonction α la plus simple répondant à une telle condition est :

$$\alpha = a(\sigma - \sigma_0) \quad \text{où } a \text{ est une constante.}$$

Il faut toutefois noter que s'il y a plusieurs populations en présence, σ peut ne pas être constant.

— Il est peu réaliste de voir croître indéfiniment la taille d'une population ; il est donc convenable d'envisager l'existence d'une population limite η au dessus de laquelle α est négatif et au dessous de laquelle α est positif. Comme ci-dessus, une fonction α simple répondant à la question est :

$$\alpha = c(\eta - y) \quad \text{où } c \text{ est une constante.}$$

— D'une façon plus générale, on peut supposer que α est une fonction M de y , vérifiant un certain nombre de propriétés. L'équation différentielle à résoudre s'écrit alors :

$$y' = M(y).y$$

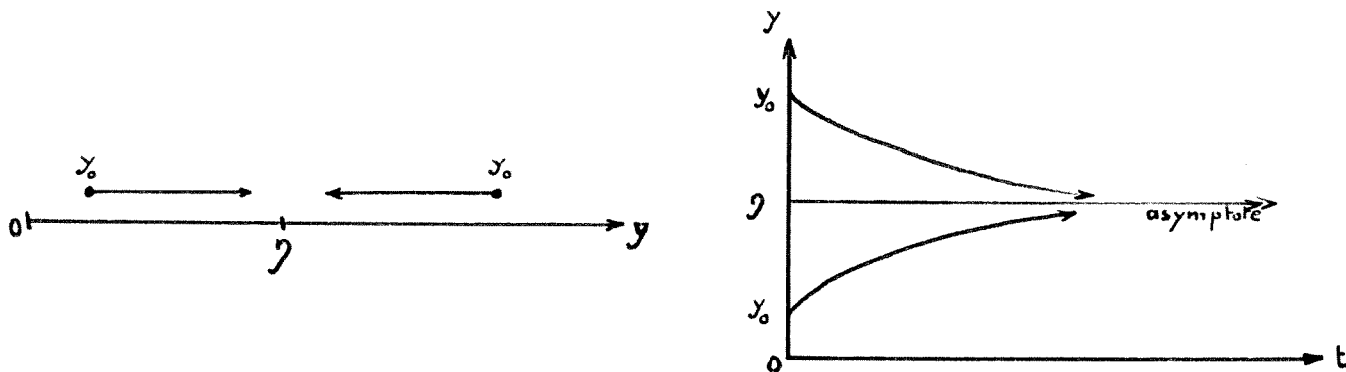
4) Etude du cas $\alpha = c(\eta - y)$: Dans ce cas, l'équation différentielle s'écrit :

$$y' = c(\eta - y)y = c\eta y - cy^2$$

On reconnaît une équation de Bernoulli. Le terme cy^2 est proportionnel au nombre de couple dans la population ; il apparaît donc comme un phénomène de friction sociale. Cette équation admet deux solutions constantes :

$$y = 0 \quad \text{et} \quad y = \eta$$

Une étude plus poussée montre que η apparaît comme une population, limite de toutes les situations possibles (sauf état initial à population nulle). Ce qui se traduit par l'un des deux graphiques suivants :



On dira que η est une population limite stable en ce sens que la taille de toute population tend à se rapprocher de η après toute perturbation.

II - PREMIER MODELE A DEUX POPULATIONS

C'est le modèle qui a été étudié par Volterra dès 1925 sur les lynx et les lapins dans la forêt canadienne (se reporter à : "Les associations biologiques" par Volterra et D'Ancona, publié chez Hermann en 1935 aux Actualités scientifiques et Industrielles).

On suppose que x représente la taille de la population de proies qui vivent sur le milieu (les lapins) et que y représente la taille de la population de prédateurs qui vivent sur les "x" (les lynx).

A) On néglige les phénomènes sociaux :

Il semble normal de supposer que le taux d'accroissement de y dépend de la quantité de nourriture, elle même proportionnelle à x . On peut donc écrire :

$$y' = (Cx - D)y$$

De façon symétrique le taux d'accroissement de x dépend de y , plus y est grand plus faible est ce taux puisqu'il y aura d'avantage de rencontres entre les x et les y et par conséquent d'avantage de x tués pour être mangés par les y . On peut donc écrire :

$$x' = (A - By)x$$

En résumé, on obtient le système différentiel

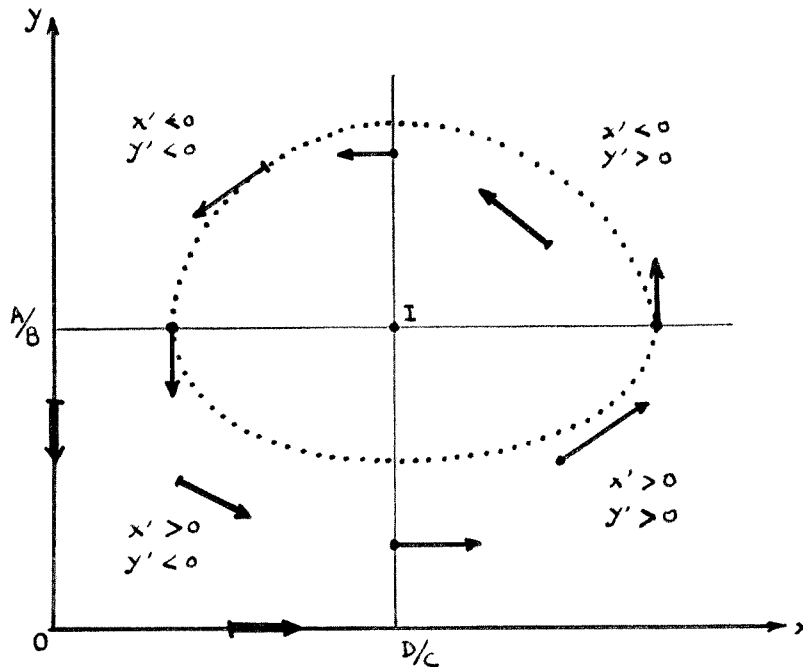
$$\begin{cases} x' = (A - By)x \\ y' = (Cx - D)y \end{cases}$$

On représente les solutions dans le plan (x,y) en orientant les courbes vers les temps t positifs.

Le système différentiel met en évidence l'existence d'une solution stationnaire pour :

$$\begin{cases} A - By = 0 \\ Cx - D = 0 \end{cases}$$

C'est le point I de la figure ci-dessous.



En étudiant les signes de x' et de y' dans chacun des quadrants limités par les droites $x = D/C$ et $y = A/B$ et dans la seule partie $x \geq 0, y \geq 0$, on voit apparaître les tangentes matérialisées par des flèches sur la figure ci-contre. Les tangentes sont "verticales" pour $x = D/C$ et "horizontales" pour $y = A/B$. L'allure des demi-tangentes semble indiquée que les courbes tournent autour de I.

On démontre en effet ce résultat, à savoir que les courbes sont fermées et entourent I. Pour cela on cherche une intégrale première de la forme :

$$H(x,y) = Cste$$

On doit donc avoir :

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

En cherchant H sous la forme : $H(x,y) = F(x) + G(y)$ On trouve :

$$H(x,y) = Cx - D \log x + By - A \log y$$

et on vérifie que I est un minimum pour H et que par conséquent l'allure des ~~ex~~ courbes est bien celle qui était apparue.

B) Perturbations par des phénomènes sociaux

Nous avons vu en (I,4) que l'influence des phénomènes sociaux se traduisait par l'introduction d'un terme proportionnel au carré de la population. Dans ce cas, le système différentiel précédent se réécrit :

$$\begin{cases} x' = (A - By - \lambda x)x \\ y' = (Cx - D - \mu y)y \end{cases}$$

On voit apparaître de la même façon deux droites :

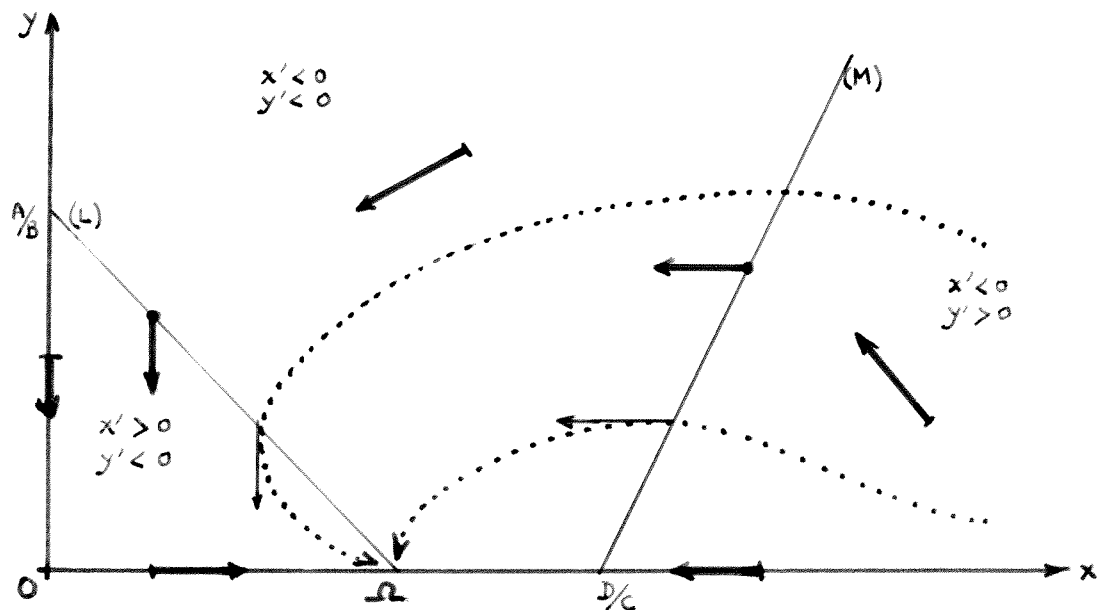
$$\begin{cases} (L): & A - By - x = 0 \\ (M): & Cx - D - y = 0 \end{cases}$$

qui jouent le même rôle que les droites d'équation $y = A/B$ et $x = D/C$ du problème précédent. Nous sommes toutefois conduit à deux cas de figure suivant que L et M se coupent dans le quadrant $x \geq 0, y \geq 0$ ou ne s'y coupent pas.

On remarque que de toute façon (L) a une pente négative et (M) une pente positive. On étudie de la même façon qu'en (II,A) la direction des demi-tangentes, indiquée par des flèches sur les graphiques ci-dessous. Sur (L) les tangentes sont "verticales et "horizontales" sur (M). On appellera O l'origine du repère et Ω le point d'intersection de (L) avec l'axe des x : $\Omega = (A/\lambda, 0)$

1) L et M ne se coupent pas :

O et Ω sont les seuls points singuliers. Pour $x = 0$ les solutions tendent vers O et pour $x \neq 0$ les solutions tendent vers Ω . On démontre que les courbes ont l'allure de celles représentées sur le graphique ci-dessous qui résume la situation.

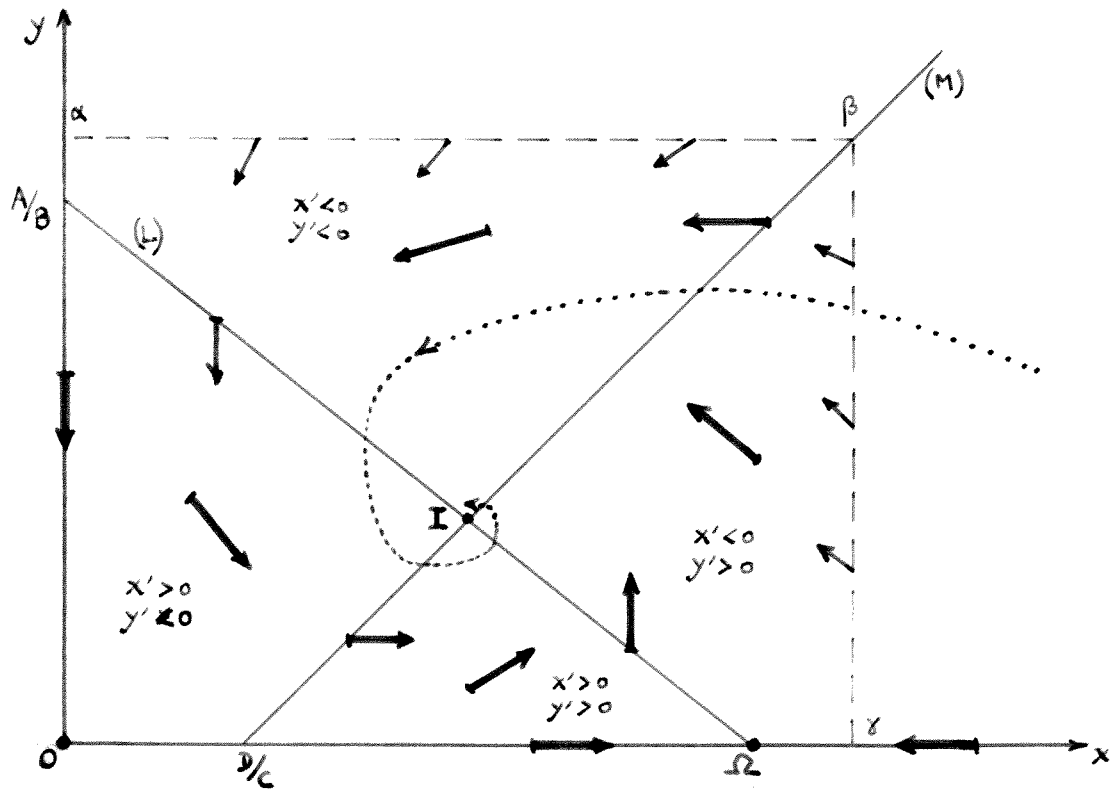


2) L et M se coupent en I :

O, Ω et I sont les seuls points singuliers. Pour $x = 0$ les solutions tendent vers O ; pour $y = 0$ (et $x \neq 0$) les solutions tendent vers Ω ; et enfin si x et y sont non nuls tous les deux à l'instant initial ; les solutions tendent vers I , en tournant en spirale autour de ce point.

Les démonstrations résultent d'un théorème général du à Poincaré et affirmant que dans un tel cas, toute solution tend soit vers un point singulier, soit vers une solution périodique entourant le point singulier.

Les résultats sont résumés sur le graphique ci-après :



On peut cependant se poser la question de savoir ce qui se passe si les conditions initiales sont fort éloignées de I ? En imaginant une "boîte" telle que 0 on remarque que la direction des demi-tangentes sur les côtés de la "boîte" impliquent que toutes les solutions finissent par y entrer. Au bout d'un temps fini on est donc ramener à un voisinage de I .

III - DEUXIEME MODELE A DEUX POPULATIONS

Nous envisageons ici un modèle de deux populations en compétition pour une même nourriture. Nous partons du système le plus général :

$$\begin{cases} x'/x = M(x,y) \\ y'/y = N(x,y) \end{cases}$$

et nous faisons un certain nombre d'hypothèse sur M et N .

— Quand l'une des espèces augmente, l'autre voit son taux d'accroissement diminué, puisque la quantité de nourriture disponible est constante. Par suite :

$$\frac{\partial M}{\partial y} < 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial N}{\partial x} < 0$$

— Si la taille de l'une au moins des espèces est trop importante, alors les deux taux d'accroissement deviennent négatifs car il n'y a plus assez de nourriture pour l'ensemble. Par conséquent :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{ou } x \geq K \\ y \geq K' \end{array} \right. \implies \left\{ \begin{array}{l} M < 0 \\ N < 0 \end{array} \right.$$

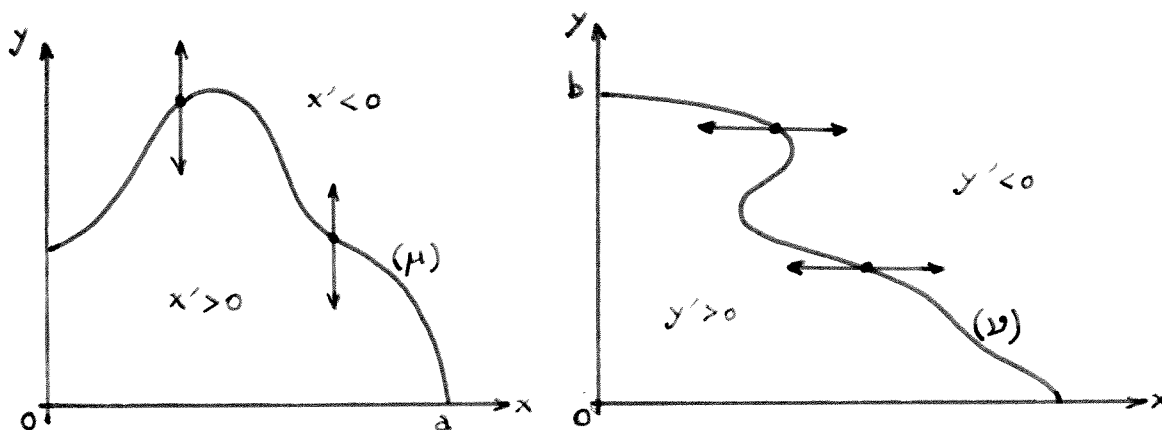
— Si l'une des populations est seule, on admet que l'on est dans le cas d'une population avec phénomènes sociaux. C'est-à-dire que :

$$M(x,0) \text{ est } \begin{cases} \text{positif si } x < a \\ \text{négatif si } x > a \end{cases}$$

$$N(0,y) \text{ est } \begin{cases} \text{positif si } y < b \\ \text{négatif si } y > b \end{cases}$$

Nous allons faire une étude analogue à celle faite pour les autres modèles. Il est clair que les courbes (μ) d'équation $M = 0$ et (ν) d'équation $N = 0$ jouent le même rôle que les droites (L) et (M) de (II,B).

Des conditions $\frac{\partial M}{\partial y} < 0$ et $\frac{\partial N}{\partial x} < 0$ on en déduit que les courbes (μ) et (ν) admettent respectivement pour équation : $y = f(x)$ et $x = g(y)$. On a par exemple les dessins suivants :



Sur ces dessins, il a été indiqué les directions des tangentes aux trajectoires solutions en (x,y) en un point de (μ) ou de (ν) . ("verticales" dans le premier cas, "horizontales" dans le second). De même il a été indiqué le signe de x' et de y' .

On est donc amené à étudier les intersections des deux courbes (μ) et (ν) dans le quadrant $x > 0, y > 0$

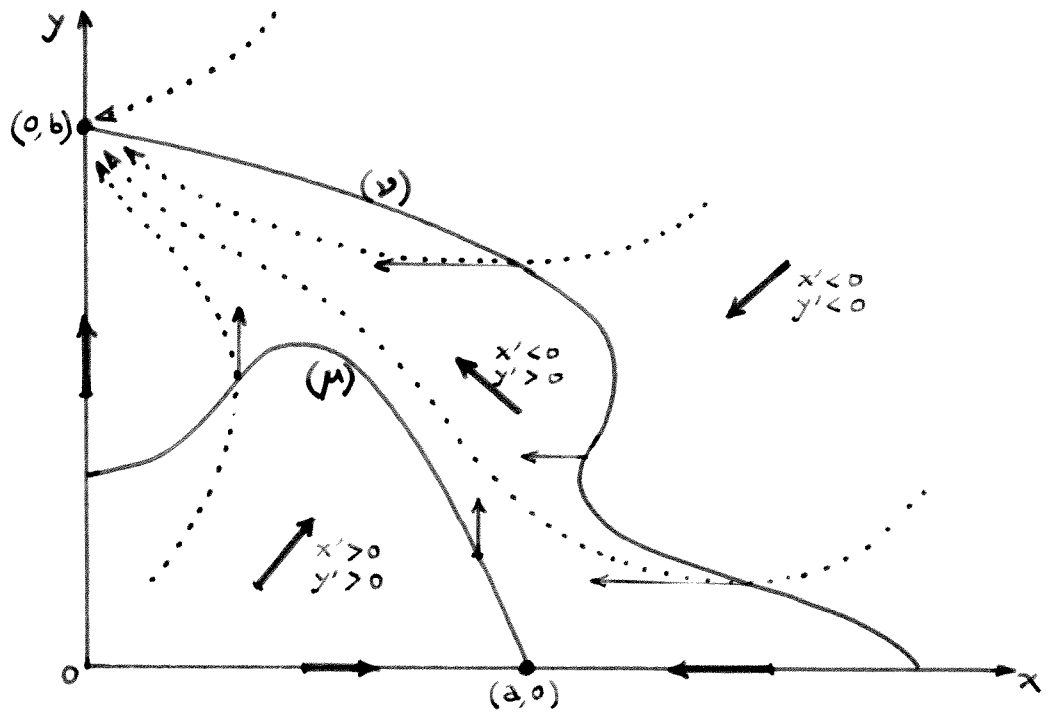
a) $(\mu) \cap (\nu) = \emptyset$

Une étude analogue à celles déjà faites montre que les directions des tangentes et l'allure des trajectoires sont telles que les donne la figure ci-après.

On démontre, compte tenu de la disposition des flèches matérialisant les demi-tangentes, qu'il n'y a pas de solution périodique et que :

- Si $y = 0$ les solutions tendent toutes vers le point $(a,0)$
- Si $y \neq 0$ les solutions tendent toutes vers le point $(0,b)$

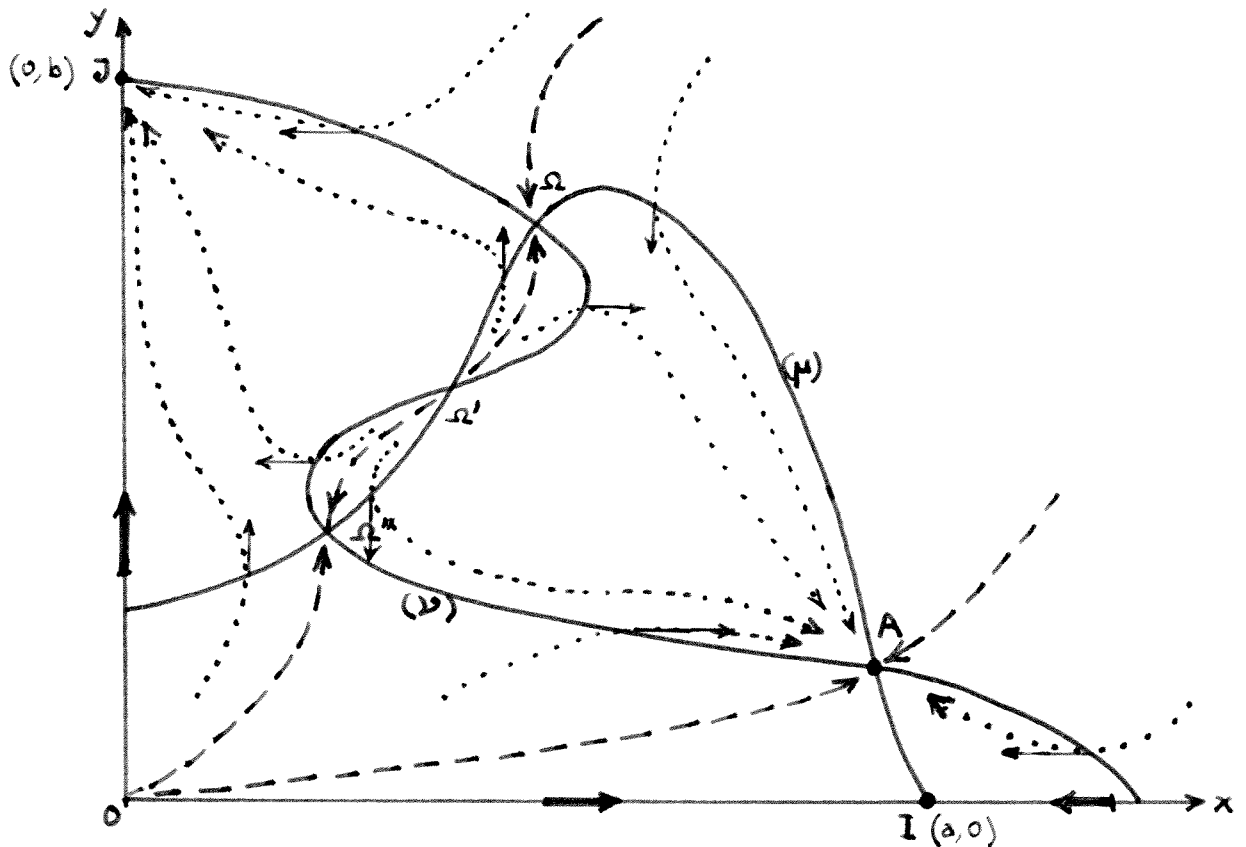
Par ailleurs, en utilisant la méthode de la boîte comme en (II,B,2) on vérifie qu'on se ramène toujours au voisinage du point $(0,b)$.



Un autre cas de figure pourrait intervertir les rôles de x et de y .

b) $(\mu) \cap (\nu) \neq \emptyset$

Nous ferons les hypothèses raisonnables suivantes, à savoir que (μ) et (ν) n'ont qu'un nombre fini de point commun et qu'en chacun de ces points les deux courbes ne sont pas tangentes. Alors une étude semblable à la précédente conduit à la figure ci-dessous :



Pour ne pas surcharger le dessin, les signes de x' et de y' n'ont pas été indiqués. On se reportera aux allures de courbes pour les connaître. Les courbes sont indiquées par des pointillés. Les courbes en tireté sont des courbes limites.

On voit apparaître les solutions stationnaires suivantes :

- 0 correspondant à deux populations nulles.
- I et J correspondant au cas où il n'y a qu'une seule population.
- Les points d'intersection des courbes (μ) et (ν) : A, Ω , Ω' , et Ω'' . Mais seul A est un point d'équilibre stable, les autres étant instables. (point de col par exemple en Ω).

Par ailleurs, chacune des régions délimitées par les courbes (μ) et (ν) a sur ses bords soit un champ de vecteur rentrant, soit un champ de vecteur sortant, donc chacune des régions est soit stable dans le passé (champ sortant) soit stable dans l'avenir (champ rentrant).

Considérons un point tel que Ω et une des trajectoire limite qui arrive sur Ω . Si les conditions initiales s'écartent un tant soit peu de cette trajectoire limite, alors la trajectoire résultante tend soit vers I, soit vers A. Seul l'écologie nous permet d'expliquer les raisons de cet écart.

Pour ce qui se passe à l'infini (ou très loin), on peut faire appel à la méthode de la boîte pour montrer qu'on se ramène toujours en un des points stationnaire.

Conférence prononcée par M. Godbillon

Strasbourg, le 4 novembre 1975.

D'après les notes de Jean Lefort.

L'OUVERT : responsable de la publication : Jean Lefort

27, route de Neuf-Brisach

68000 COLMAR

impression : IREM de Strasbourg

rue du général Zimmer

67000 STRASBOURG