

---

Robin Michard

# Systemes dynamiques et évolution de populations

---

Mémoire d'initiation à la recherche

Sous la direction de Monsieur le Professeur **Stéphane Mischler**



Cycle **P**luridisciplinaire d'**E**tudes Supérieures  
Troisième année (L3)

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Modèles connus d'évolution dynamique de population</b>	<b>3</b>
2.1	L'équation logistique . . . . .	3
2.1.1	Présentation . . . . .	3
2.1.2	Résultats . . . . .	3
2.1.3	Exemple en écologie . . . . .	3
2.2	Lotka-Volterra version proies prédateurs . . . . .	3
2.2.1	Présentation . . . . .	3
2.2.2	Résultats . . . . .	4
2.2.3	Exemple en écologie . . . . .	5
2.3	Lotka-Volterra version compétition . . . . .	5
2.3.1	Présentation . . . . .	5
2.3.2	Résultats . . . . .	5
2.3.3	Exemple en écologie . . . . .	5
2.4	Un modèle un peu plus général . . . . .	5
2.4.1	Présentation . . . . .	5
2.4.2	Résultats . . . . .	6
2.4.3	Exemple en écologie . . . . .	7
<b>3</b>	<b>Démonstration et résultats détaillés</b>	<b>8</b>
3.1	Rappels de cours . . . . .	8
3.2	L'équation logistique . . . . .	8
3.3	Lotka-Volterra version proies prédateurs . . . . .	8
3.4	Lotka-Volterra version compétition . . . . .	9
<b>4</b>	<b>Conclusion</b>	<b>20</b>
<b>A</b>	<b>Code Python pour 2.2</b>	<b>21</b>
<b>B</b>	<b>Code Python pour 3.4</b>	<b>21</b>

# 1 Introduction

Les biologistes, et plus particulièrement les écologues, cherchent à étudier l'évolution des espèces dans des biotopes bien particuliers. Par exemple, que ce passerait-il si l'on introduisait une certaine espèce en une certaine quantité dans notre biotope ? Prenons l'exemple du parc de Yellow Stone aux Etats-Unis. Le loup ayant disparu a progressivement été remplacé par le coyote. Le wapiti, un herbivore trop gros pour être mangé par le coyote, a alors proliféré et empiété sur les autres herbivores. On a donc réintroduit le loup pour réguler les wapitis et cela a parfaitement fonctionné.

Des scientifiques se sont plongés sur ces questions d'évolution. L'un des premier est l'économiste britannique Thomas Malthus (Figure 1). Son modèle prônait un taux d'accroissement constant, ce qui serait, dans le cas d'une modélisation continue, une équation de la forme

$$x' = ax \quad a \in \mathbb{R}_+^*$$

. La solution pour contourner ce problème (croissance infinie) a été amenée quelques décennies plus tard par Pierre François Verhulst qui introduit l'équation dite logistique (Figure 2) que nous verrons plus en détails dans la partie 2.1.

Aujourd'hui des modèles extrêmement plus complexes existent. Nous allons donc étudier plusieurs modèles, certains assez anciens (2.1, 2.2, 2.3) et un autre assez récent et plus mathématisé (2.4). Nous allons essayer de voir quels résultats peuvent être obtenus dans le cadre de chacun de ces modèles, ainsi que des exemples de situations où ces modèles auraient du sens.



FIGURE 1 – Thomas Malthus (1766-1834)

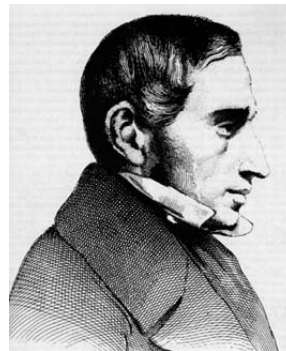


FIGURE 2 – Pierre François Verhulst (1804-1849)

## 2 Modèles connus d'évolution dynamique de population

### 2.1 L'équation logistique

#### 2.1.1 Présentation

Une des équations en temps continue les plus simples.

$$\begin{cases} x' = x(a - bx) = ax(1 - \frac{b}{a}x) = ax(1 - \frac{x}{N}) \\ x(0) = x_0 > 0 \end{cases} \quad (1)$$

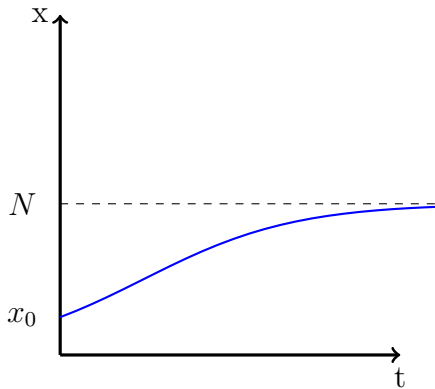
Avec  $a > 0$  et  $b > 0$ . On peut voir  $a$  comme la vitesse de reproduction de la population et  $N$  comme sa capacité biologique maximale, i.e. le nombre maximal d'individus que la nourriture peut nourrir.

Avec seulement deux équilibres, 0 et  $N$ , elle est extrêmement simple à résoudre.  $N$  est un équilibre attractif et 0 est répulsif.

#### 2.1.2 Résultats

**Proposition 2.1.** *L'unique solution à l'équation (1) est*

$$N \frac{1}{1 + (\frac{N}{x_0} - 1)e^{-at}}$$



#### 2.1.3 Exemple en écologie

Ce modèle convient bien dans une situation où  $x$  représente le nombre d'herbivores avec une vitesse de reproduction de  $a$  et où la quantité de ressources disponibles permet de nourrir  $N$  herbivores, en supposant que les ressources se renouvellent de façon continue.

## 2.2 Lotka-Volterra version proies prédateurs

### 2.2.1 Présentation

Une équation bien connue, avec des propriétés intéressantes.

$$\begin{cases} x' = x(a_x - b_x y) = a_x x(1 - \frac{b_x}{a_x} y) \\ y' = y(a_y - b_y x) = |a_y| y(\frac{b_y}{a_y} x - 1) \\ x(0) = x_0 > 0 \\ y(0) = y_0 > 0 \end{cases} \quad (2)$$

Ici on suppose  $a_x > 0$   $a_y < 0$  et  $b_x > 0$   $b_y < 0$  donc  $x$  représente le nombre de proies et  $y$  le nombre de prédateurs,  $a_x$  et  $|a_y|$  sont les vitesses de reproduction de  $x$  et de  $y$ . La nourriture pour la proie (i.e.  $x$ ) est considérée comme infinie, la seule limitation à la croissance de  $x$  est le nombre de prédateurs. En revanche, le prédateur ne va avoir de la nourriture que si il y a des proies.

### 2.2.2 Résultats

**Proposition 2.2.** *Le système (2) admet une unique solution.*

**Proposition 2.3.** *Si  $(x, y)$  solution (2) alors  $(x, y)$  est borné.*

**Proposition 2.4.** *Le point d'équilibre  $(\frac{a_y}{b_y}, \frac{a_x}{b_x})$  est stable.*

**Théorème 2.1.** *Toutes les solutions du système (2) sont périodiques.*

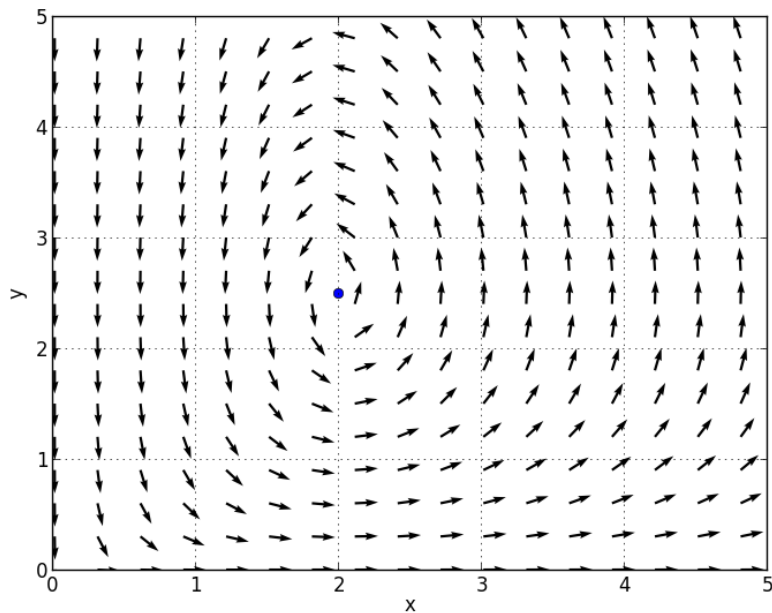


FIGURE 3 – Exemple de champs de vecteur pour l'équation (2)

### 2.2.3 Exemple en écologie

Dans un monde où l'on suppose l'existence de seulement deux espèces, l'une capable de ne manger que de l'herbe, comme le lapin par exemple, et l'autre capable de manger uniquement des lapins, comme le renard. Si dans ce monde on suppose l'herbe assez abondante pour qu'on la modélise par l'infini, alors notre modèle est parfaitement adapté.

## 2.3 Lotka-Volterra version compétition

### 2.3.1 Présentation

Une équation un peu moins connue, mais qui est intéressante par le nombre de cas différents qu'elle fournit.

$$\begin{cases} x' = x(a_x - b_{xx}x - b_{xy}y) = a_x x \left(1 - \frac{b_{xx}}{a_x}x - \frac{b_{xy}}{a_x}y\right) = a_x x \left(1 - \frac{x - \frac{b_{xy}}{b_{xx}}y}{N_x}\right) = a_x x \left(1 - \frac{x + \alpha_{xy}y}{N_x}\right) \\ y' = y(a_y - b_{yx}x - b_{yy}y) = a_y y \left(1 - \frac{b_{yx}}{a_y}x - \frac{b_{yy}}{a_y}y\right) = a_y y \left(1 - \frac{y - \frac{b_{yx}}{b_{yy}}x}{N_y}\right) = a_y y \left(1 - \frac{y + \alpha_{yx}x}{N_y}\right) \\ x(0) = x_0 > 0 \\ y(0) = y_0 > 0 \end{cases} \quad (3)$$

Où  $N_x = \frac{a_x}{b_{xx}}$  et  $N_y = \frac{a_y}{b_{yy}}$ . De plus on suppose  $b > 0$  et ( $a_x > 0$  et  $a_y > 0$ ).

*Remarque 2.1.* Si ( $a_x > 0$  et  $a_y > 0$ ) n'est pas vérifiée alors les deux espèces vont avoir tendance à disparaître ou bien celle avec le  $a > 0$  va survivre seule et va avoir tendance à se comporter comme l'équation (1).

Donc  $a_x$  et  $a_y$  sont les vitesses de reproduction de  $x$  et  $y$ .  $N_x$  et  $N_y$  sont les capacités biologiques maximales pour  $x$  et  $y$ .  $\alpha_x \times y$  est qualitativement la quantité de ressources indisponibles pour  $x$  à cause de la présence de  $y$ .

### 2.3.2 Résultats

Tout une partie sera dédiée au résultat que nous avons obtenu sur ce modèle ainsi que des conjectures que nous avons pu faire.

### 2.3.3 Exemple en écologie

Prenons une pré fermé avec uniquement des gazelles et des lapins. Les lapins ( $x$ ) se nourrissent uniquement d'herbe au sol alors que les gazelles ( $y$ ) se nourrissent d'herbe au sol et de feuilles d'arbustes de façon équiprobable. De plus, les lapins mangent 5 fois moins que les gazelles. On peut imaginer  $b_{xx} = 1$ ,  $b_{yy} = 5$ ,  $b_{xy} = 5$  et  $b_{yx} = \frac{1}{2}$ . Le lapin se reproduisant 10 fois plus vite que la gazelle, on peut imaginer  $a_x = 10$  et  $a_y = 1$ .

## 2.4 Un modèle un peu plus général

### 2.4.1 Présentation

Ce modèle, tiré du point de départ de ce mémoire (l'article [1]), est un modèle compétitif, comme le modèle de Lotka-Volterra version compétition, sauf que l'on modélise différemment

l'ensemble des traits des différentes espèces (plus général). Dans l'article [1], les auteurs reprennent un modèle avec lequel ils ont déjà travaillé comme dans [3] ou bien avec  $X$  fini dans [2].

On pose  $X$  un espace métrique et on prend le cas où  $X$  est sous espace de  $\mathbb{R}^d$ . Et on définit  $f(x, t)$  la population de l'espèce  $x \in X$  à l'instant  $t$ .

On définit l'équation

$$\begin{cases} \partial_t f(x, t) = (a(x) - \int_X b(x, y) f(y) dy) f(x, t) \\ f(x, 0) = f_0(x) > 0 \quad \forall x \in X \end{cases} \quad (4)$$

$a(x) - \int_X b(x, y) f(y) dy = s[f](x)$  est le taux de croissance de la population, s'il est négatif c'est que la population décroît.

Ici mathématiquement  $f$  peut être vue comme une distribution.  $f_0$  serait la distribution des espèces selon leurs caractéristiques (ensemble  $X$ ). On peut aussi le voir comme une distribution de probabilité, en sachant uniquement comment peuvent être réparties les espèces.

## 2.4.2 Résultats

On suppose maintenant l'hypothèse suivante

$$b \in W^{1,\infty}(X \times X) \quad a \in W^{1,\infty}(X) \quad (5)$$

On rajoute donc les hypothèses suivantes

$$\{x \in X | a(x) > 0\} \neq \emptyset \quad \inf_{x \in X} \inf_{y \in X} b(x, y) > 0 \quad (6)$$

La première partie de l'hypothèse de (6) revient à dire qu'il y a au moins une espèce qui est capable de se nourrir et de croître de façon indépendante des autres espèces. La deuxième revient à dire que l'on est dans un système purement compétitif, i.e. où chaque espèce a intérêt à ce qu'il y ait le moins d'autres espèces.

**Théorème 2.2.** *Sous les hypothèses précédentes et si  $X$  est un compact de  $\mathbb{R}$  on a le résultat suivant :*

*Il existe  $f \in C([0, +\infty[, L^1(X))$  qui résout (4).*

La preuve et l'élargissement de ce résultat sont donnés dans [3].

**Définition 2.1.** *On définit une DSE (Distribution Stable d'Evolution) pour (4) comme une distribution vérifiant*

$$\begin{cases} a(x) - \int_X b(x, y) \bar{f}(y) dy = 0 \quad \forall x \in \text{supp} \bar{f} \\ a(x) - \int_X b(x, y) \bar{f}(y) dy \leq 0 \quad \forall x \in X \end{cases} \quad (7)$$

On peut voir cette définition comme le fait qu'à l'équilibre si l'espèce  $x$  est présente alors son taux de croissance est nul et si l'espèce a disparu son taux de croissance n'est pas strictement positif.

L'auteur a remarqué que les DSE sont souvent des sommes de Dirac, ce qu'il interprète comme une forme de spéciation.

De plus, l'auteur travaillant dans un sous ensemble de  $\mathbb{R}^d$  fait l'hypothèse suivante

$$\inf_{x \in X} \inf_{0 < r < 1} r^{-d} \int_X \mathbb{1}_{|x-y| < r} dy \quad (8)$$

Ce qui dans  $\mathbb{R}$  reviendrait à dire que l'on n'a pas de point isolé.

Pour obtenir un résultat d'unicité sur les DSE, l'auteur introduit une nouvelle hypothèse.

$$\forall g \in M^1(X) \setminus \{0\} \int_X \int_X b(x, y) g(x) g(y) dx dy > 0 \quad (9)$$

Cette nouvelle hypothèse va permettre la définition d'un produit scalaire sur l'espace  $M^1(X)$  des mesures sur  $X$  (ou des distributions).

*Remarque 2.2.* L'hypothèse (9) implique la deuxième partie de l'hypothèse (6), et est donc plus forte.

**Proposition 2.5.** *Si  $b \in L^\infty(X \times X)$  et  $b$  vérifient (9) alors on peut définir un produit scalaire sur  $M^1(X)$  avec sa norme associée*

$$\langle g, h \rangle_b = \int_X \int_X b(x, y) g(x) h(y) dx dy$$

$$\|g\|_b = \sqrt{\int_X \int_X b(x, y) g(x) g(y) dx dy}$$

**Théorème 2.3.** *Si on suppose (5), (6) et (9) alors il existe au plus une DSE pour le problème (4).*

### 2.4.3 Exemple en écologie

On peut imaginer une population de singes dont les traits (modélisés par  $X = [0, 1]$ ) ne sont recensés que sur une petite partie de la population. On doit donc modéliser le reste de la population car on n'a des informations que sur un échantillon. On a remarqué que la répartition de la population semble être en forme de double cloche autour de  $\frac{1}{4}$  et  $\frac{3}{4}$ , prenons par exemple  $f_0(x) = (f_{\mathcal{N}(\frac{1}{4}, 1)}(x) + f_{\mathcal{N}(\frac{3}{4}, 1)}(x)) \mathbb{1}_{[0, 1]}(x)$ . Par la suite, on peut modéliser leurs interactions de compétition avec une fonction comme  $b(x, y) = e^{-10|x-y|^2}$  qui montre que plus les traits sont différents ( $|x-y|$  grand) plus l'interaction (la gène occasionnée) est faible. On pourrait imaginer que  $a \equiv 1$ .



### 3 Démonstration et résultats détaillés

#### 3.1 Rappels de cours

**Théorème 3.1** (Cauchy-Lipschitz). *Soit le problème de Cauchy suivant :*

$$\begin{aligned} X'(t) &= F(X(t), t) \\ X(t_0) &= X_{t_0} \end{aligned} \tag{10}$$

*Si  $F$  est continue et lipschitzienne sur sa première variable alors le problème admet une unique solution.*

**Définition 3.1.** *Une fonction  $L : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  est une fonction candidate de Liapounov si*

- $L(0) = 0$
- $\forall x \in U \setminus \{0\} \quad L(x) > 0$  avec  $U$  un certain voisinage de 0.

**Définition 3.2.** *La dérivée  $\dot{L}$  d'une fonction  $L$  le long d'un champ de vecteurs de  $f$  est*

$$\dot{L} = \langle \nabla L(x) | f(x) \rangle$$

*où  $f$  est la fonction telle que  $v' = f(v)$ .*

**Définition 3.3.** *Une fonction candidate de Liapounov  $V$  est une fonction de Liapounov si*

$$\forall x \in W \setminus \{0\} \quad \dot{L}(x) \leq 0 \text{ avec } W \text{ un certain voisinage de } 0.$$

**Théorème 3.2.** *0 est un équilibre stable si et seulement si il existe une fonction de Liapounov  $L$  pour le système  $v' = f(v)$ .*

#### 3.2 L'équation logistique

Démontrons la propriété 2.1.

*Démonstration.* En utilisant le théorème 3.1 on a l'existence et l'unicité de la solution. Il suffit donc de vérifier que  $N \frac{1}{1 + (\frac{N}{x_0} - 1)e^{-at}}$  convient, ce qui est le cas.  $\square$

#### 3.3 Lotka-Volterra version proies prédateurs

*Démonstration de la proposition 2.2.* Si on pose  $f(x, y) = (x(a_x - b_x y), y(a_y - b_y x))$  on a  $f$  qui est  $C^1$  et donc le système admet une unique solution par le théorème 3.1.  $\square$

*Démonstration de la proposition 2.3.* On peut remarquer que si  $(x, y)$  est solution de notre système (2)

$$\begin{aligned} x' \left( \frac{a_y}{x} - b_y \right) - y' \left( \frac{a_x}{y} - b_x \right) &= x(a_x - b_x y) \left( \frac{a_y}{x} - b_y \right) - y(a_y - b_y x) \left( \frac{a_x}{y} - b_x \right) \\ &= x a_x a_y - b_y a_x x - b_x a_y y + b_y b_x x y - a_y a_x + b_x a_y y + b_y a_x x - b_x b_y x y \\ &= 0 \end{aligned}$$

Or

$$x' \left( \frac{a_y}{x} - b_y \right) - y' \left( \frac{a_x}{y} - b_x \right) = (a_y \ln(x) - b_y x - a_x \ln(y) + b_x y)'$$

On pose  $V(x, y) = a_y \ln(x) - b_y x - a_x \ln(y) + b_x y$  on a donc si  $(x, y)$  est solution de notre problème  $\partial_t V(x, y) = 0$  donc  $V$  constante.

Si  $x \rightarrow \infty$  alors  $y$  est décroissante pour  $x > \frac{a_y}{b_y}$ . De plus  $y \geq 0$ , car si  $y(t_0) = 0$  alors  $y(t) = 0 \quad \forall t$ . Donc si  $x \rightarrow \infty$  alors  $y$  est bornée donc  $|V(x, y)| \rightarrow \infty$ . De même si  $y \rightarrow \infty$ . Or c'est absurde car  $V(x, y)$  est constante si  $(x, y)$  solution de (2).  $\square$

*Démonstration de la proposition 2.4.* En posant  $L(x, y) = V(x, y) - V\left(\frac{a_y}{b_y}, \frac{a_x}{b_x}\right)$  nous avons que  $L$  est une fonction de Liapounov. En effet  $\nabla L(x, y) = x'(a_y/x - b_y) - y'(a_x/y - b_x)$  donc

$$\begin{aligned} \dot{L}(x) &= \langle (x, y) | (x(a_x - b_x y), y(a_y - b_y x)) \rangle \\ &= \left\langle \left( \frac{a_y}{x} - b_y, b_x - \frac{a_x}{y} \right) | (x(a_x - b_x y), y(a_y - b_y x)) \right\rangle \\ &= 0 \end{aligned}$$

Donc le point d'équilibre  $\left(\frac{a_y}{b_y}, \frac{a_x}{b_x}\right)$  est stable.  $\square$

Pour ne pas allonger ce document et n'ayant pas réussi à trouver la démonstration du théorème 2.1 par moi-même, je renvoie les lecteurs à la démonstration de [4].

### 3.4 Lotka-Volterra version compétition

**Proposition 3.1.** *Le système (3) admet une unique solution.*

*Démonstration.* On pose  $f(x, y) = (x(a_x - b_{xx}x - b_{xy}y), y(a_y - b_{yy}y - b_{yx}x))$ , on a alors  $(x', y') = f(x, y)$ ,  $f$  étant  $C^1$  on a le résultat d'après le théorème de Cauchy-Lipschitz.  $\square$

*Remarque 3.1.* Le système (3) est autonome.

**Proposition 3.2.** *Toutes les solutions de l'équation (3) sont contenues dans  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$*

*Démonstration.* Soit  $(x, y)$  solution de (3), supposons qu'il existe  $t \in \mathbb{R}_+$  tel que  $x(t) < 0$ .  $x$  étant continue il existe  $t_0 \leq t$  tel que  $x(t_0) = 0$ .

Montrons que  $x(t) = 0 \quad \forall t \geq t_0$ .

Soit  $y_1$  l'unique solution au problème (elle existe et est unique par Cauchy-Lipschitz)

$$\begin{cases} y_1' = y_1(a_y - b_{yy}y_1) \\ y_1(t_0) = y(t_0) \end{cases} \quad (11)$$

On a  $(0, y_1)$  solution de (3) (sans prendre en compte  $x_0$  et  $y_0$ ) de plus  $(x(t_0), y(t_0)) = (0, y_1(t_0))$  l'équation étant homogène on a  $(0, y_1) = (x, y)$  donc  $x_0 = 0$ , ce qui est absurde.  $\square$

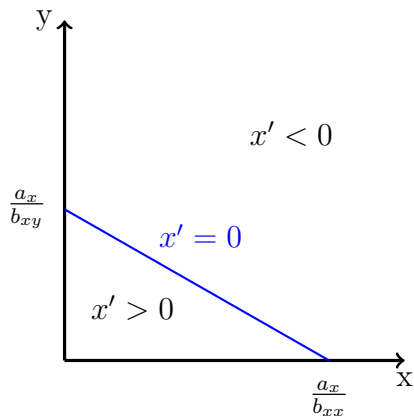
L'équation (3) étant autonome, il est équivalent de travailler sur son champs de vecteurs, ce qui est plus intuitif et plus pratique.

**Signe de  $x'$**  Regardons  $x' = 0$ .

$$x' = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} x = 0 \\ \text{ou} \\ x = \frac{a_x}{b_{xx}} - \frac{b_{xy}}{b_{xx}}y \end{cases}$$

En se restreignant à  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  on a

$$x' > 0 \Leftrightarrow \begin{cases} x = 0 \\ \text{ou} \\ x < \frac{a_x}{b_{xx}} - \frac{b_{xy}}{b_{xx}}y \end{cases}$$

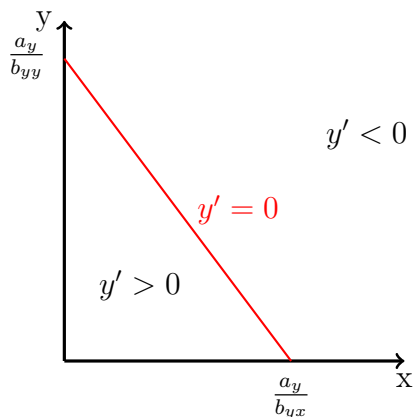


**Signe de  $y'$**  Regardons  $y' = 0$ .

$$y' = 0 \Leftrightarrow \begin{cases} y = 0 \\ \text{ou} \\ y = \frac{a_y}{b_{yy}} - \frac{b_{yx}}{b_{yy}}x \end{cases}$$

En se restreignant à  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  on a

$$y' > 0 \Leftrightarrow \begin{cases} y = 0 \\ \text{ou} \\ y < \frac{a_y}{b_{yy}} - \frac{b_{yx}}{b_{yy}}x \end{cases}$$



*Remarque 3.2.* On représente seulement la droite d'équation  $y = \frac{a_y}{b_{yy}} - \frac{b_{yx}}{b_{yy}}x$  car on prend  $y = 0$  solution de  $y' = 0$  comme évidente.

Pour trouver le comportement asymptotique nous allons étudier différents cas. Nous allons pour chaque cas dessiner le champ de vecteurs de l'équation (3), dans le cadre d'un exemple.

Cas  $\frac{a_y}{b_{yy}} > \frac{a_x}{b_{xy}}$

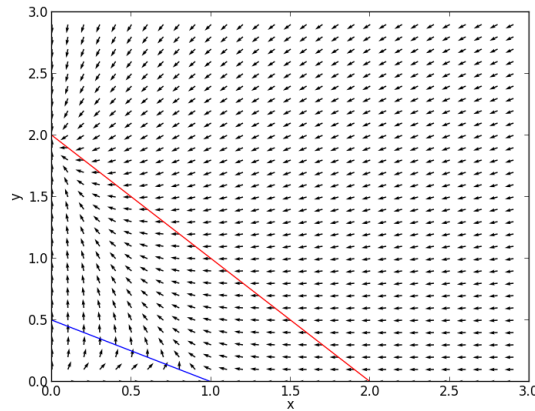
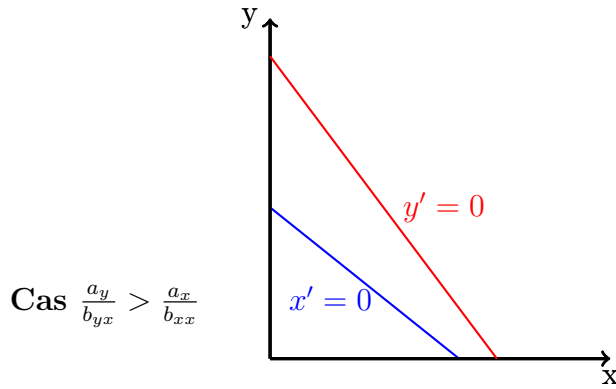


FIGURE 4 –  $a_x = 1$   $b_{xx} = 1$   $b_{xy} = 2$   $a_y = 2$   $b_{yx} = 1$   $b_{yy} = 1$

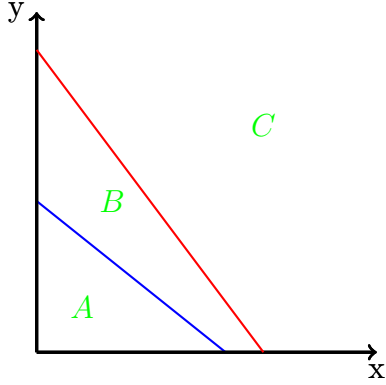
**Proposition 3.3.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} > \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} > \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 3 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$

Seul  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$  est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$ .

*Démonstration.* Pour l'existence on cherche simplement les intersections dans  $\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+^*$  entre les droites d'équations  $y' = 0$  et  $x' = 0$  ses points d'intersections sont  $(0, 0)$ ,  $(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0)$  et  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ .

Montrons maintenant que le seul point attractif est  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ .



Supposons que  $(x_0, y_0)$  est inclus dans le connexe où  $x' < 0$  et  $y' > 0$ . Montrons que la solution reste dans l'adhérence de ce connexe (B sur le schéma). On suppose qu'il existe  $t > 0$  tel que  $x'(t) > 0$  cela implique qu'il existe  $0 < t_0 < t$  tel que  $x'(t_0) = 0$  et tel que  $\forall t_0 < t_1 < t \quad x'(t_1) < 0$ . Or en  $t_0$  on a  $y'(t_0) > 0$  on peut donc voir graphiquement que si  $y$  augmente plus vite que  $x$ , ce qui est le cas ici pour de toutes petites variations, on reste dans l'adhérence de notre connexe.

On fait de même avec  $y' = 0$  et on a donc que la solution reste dans l'adhérence de notre connexe.

Dans notre connexe  $x' < 0$  et  $y' > 0$ , et  $x$  et  $y$  sont bornés (car dans le connexe) on a donc que  $(x, y)$  admet une limite, cette limite est un équilibre. Or  $y$  étant croissante on a que cette limite ne peut être que  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ .

Supposons  $(x_0, y_0)$  tels que  $x'(0) > 0$  et  $y'(0) > 0$  et supposons de plus que  $(x, y)$  reste dans ce connexe (A sur le schéma) alors  $(x, y)$  converge. Or les seuls équilibres dans l'adhérence de A sont  $(0, 0)$  et  $(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0)$  mais  $x$  est strictement croissante, donc c'est absurde. Par conséquent la solution pénètre dans B et converge donc vers  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ .

Supposons maintenant que  $(x_0, y_0)$  est tel que  $x'(0) < 0$  et  $y'(0) < 0$ , et donc dans le connexe C. Supposons que la solution reste dans le connexe, on a que  $(x, y)$  converge, or un seul équilibre est possible,  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ . Si la solution passe par B alors elle converge aussi vers  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ .

On a donc montré que quelque soit le point de départ la solution converge vers  $(0, \frac{a_y}{b_{yy}})$ .  $\square$

*Remarque 3.3.* Dans la suite de notre exemple nous ne ferons pas les démonstrations car elles sont de simples adaptations de la précédente.

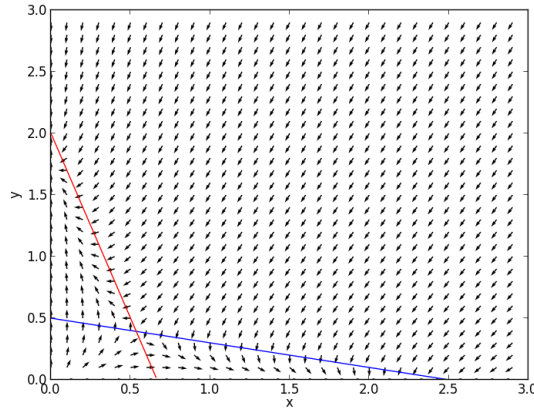
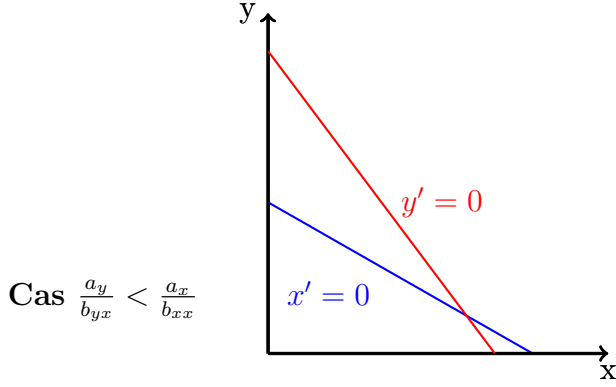


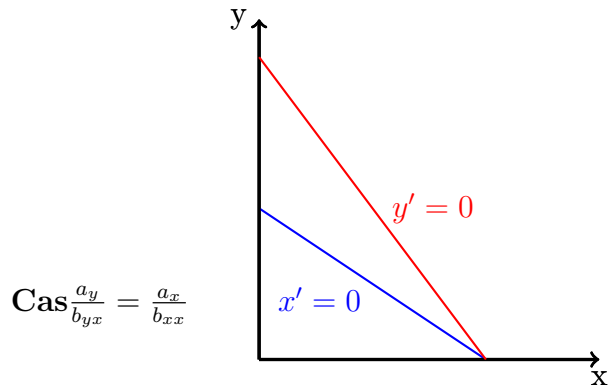
FIGURE 5 –  $a_x = 1$   $b_{xx} = 0,4$   $b_{xy} = 2$   $a_y = 2$   $b_{yx} = 3$   $b_{yy} = 1$

**Proposition 3.4.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} > \frac{a_x}{b_{xx}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yy}} < \frac{a_x}{b_{yx}}$  l'équation (3) a 4 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$
- $\left(\frac{1}{b_{yx}} \left(a_y - \frac{1}{\frac{b_{xy}}{b_{yy}} - \frac{b_{xx}}{b_{yx}}} \left(a_x - a_y \left(\frac{b_{xx}}{b_{yx}}\right)\right)\right), \frac{1}{b_{xy} - \frac{b_{yy}b_{xx}}{b_{yx}}} \left(a_x - a_y \left(\frac{b_{xx}}{b_{yx}}\right)\right)\right)$

Seuls  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$  et  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$  sont attractifs. En revanche le point d'intersection des deux droites n'est pas répulsif.

Toute la difficulté est dans ce cas là. En effet j'ai cherché à prouver l'existence et l'équation d'une courbe qui partirait de  $(0,0)$  en passant par le point d'intersection des deux droites qui diviseraient  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  en deux connexes, un qui serait le domaine d'attraction de  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$  et l'autre celui de  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$ . Quant à la courbe elle représenterait la zone d'attractivité du point d'intersection des deux droites. Ceci est une conjecture.

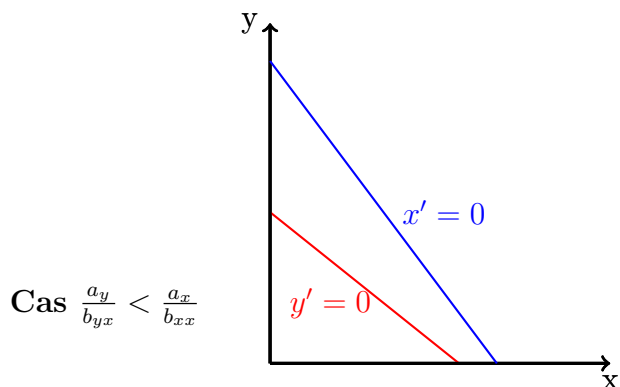


**Proposition 3.5.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} > \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} = \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 3 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$

Seul  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$  est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$ .

Cas  $\frac{a_y}{b_{yy}} < \frac{a_x}{b_{xy}}$



Cas  $\frac{a_y}{b_{yx}} < \frac{a_x}{b_{xx}}$

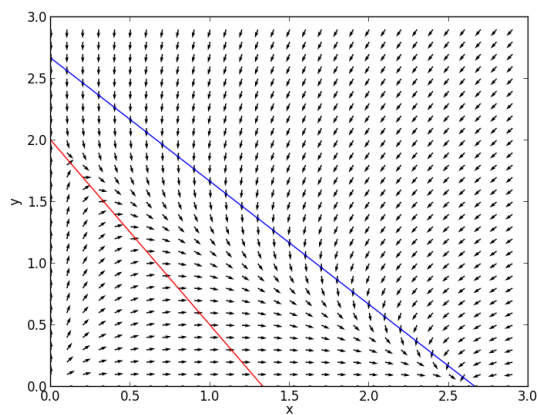


FIGURE 6 –  $a_x = 4$   $b_{xx} = 1,5$   $b_{xy} = 1,5$   $a_y = 2$   $b_{yx} = 1,5$   $b_{yy} = 1$

**Proposition 3.6.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} < \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} < \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 3 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$

Seul  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$  est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$ .



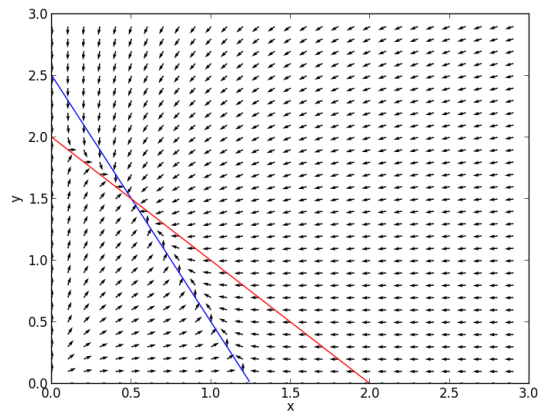
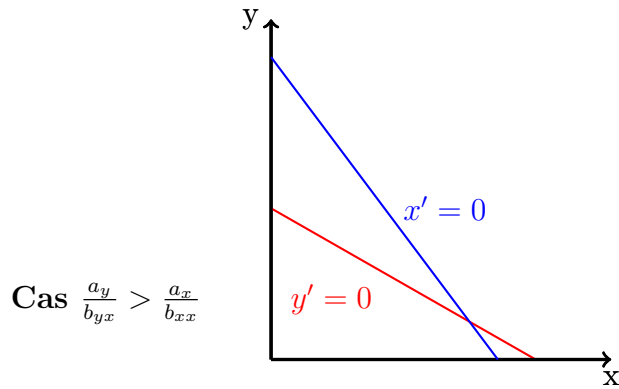
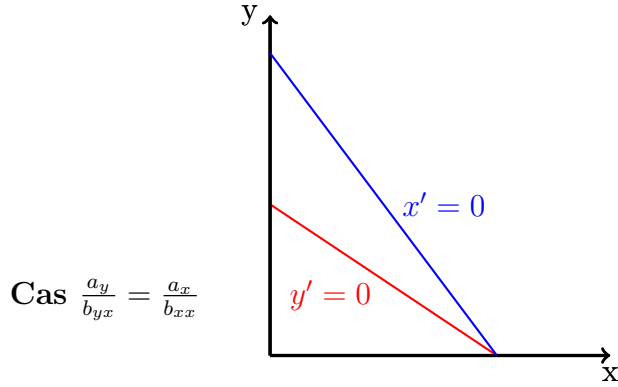


FIGURE 7 –  $a_x = 4$   $b_{xx} = 4$   $b_{xy} = 2$   $a_y = 1,5$   $b_{yx} = 1$   $b_{yy} = 1$

**Proposition 3.7.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} < \frac{a_x}{b_{xx}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} > \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 4 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$
- $\left(\frac{1}{b_{yx}} \left(a_y - \frac{1}{\frac{b_{xy}}{b_{yy}} - \frac{b_{xx}}{b_{yx}}} \left(a_x - a_y \left(\frac{b_{xx}}{b_{yx}}\right)\right)\right), \frac{1}{b_{xy} - \frac{b_{yy}b_{xx}}{b_{yx}}} \left(a_x - a_y \left(\frac{b_{xx}}{b_{yx}}\right)\right)\right)$

Seul le point d'intersection des deux droites est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers ce point.

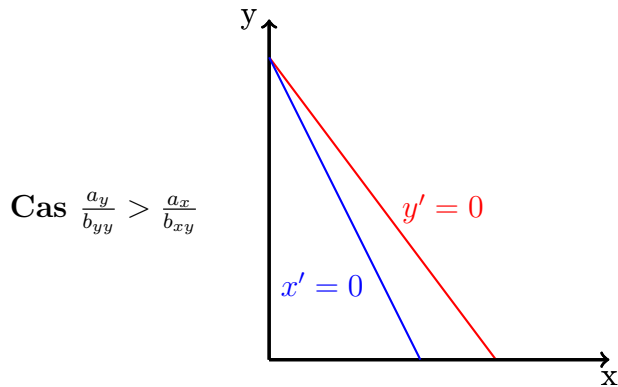


**Proposition 3.8.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} < \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} = \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 3 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$

Seul  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$  est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$ .

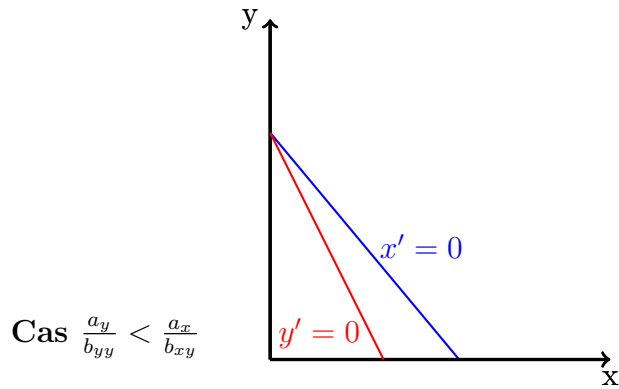
Cas  $\frac{a_y}{b_{yy}} = \frac{a_x}{b_{xy}}$



**Proposition 3.9.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} = \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} > \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 3 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$

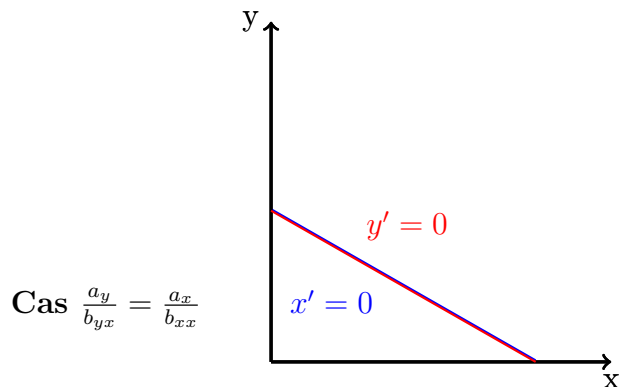
Seul  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$  est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers  $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$ .



**Proposition 3.10.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} = \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} < \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a 3 équilibres qui sont

- $(0, 0)$
- $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$
- $\left(0, \frac{a_y}{b_{yy}}\right)$

Seul  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$  est attractif et quelques soient  $x_0 > 0$  et  $y_0 > 0$  la solution converge vers  $\left(\frac{a_x}{b_{xx}}, 0\right)$ .



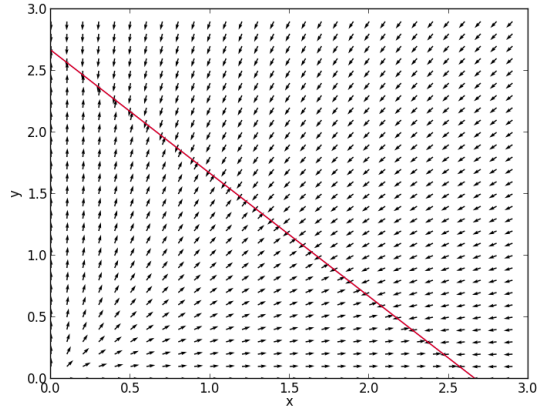


FIGURE 8 –  $a_x = 4$   $b_{xx} = 1,5$   $b_{xy} = 1,5$   $a_y = 4$   $b_{yx} = 1,5$   $b_{yy} = 1,5$

**Proposition 3.11.** Avec  $\frac{a_y}{b_{yy}} = \frac{a_x}{b_{xy}}$  et  $\frac{a_y}{b_{yx}} = \frac{a_x}{b_{xx}}$  l'équation (3) a pour équilibres les points

- $(0, 0)$
- $\left(t, \frac{a_x}{b_{xy}} - \frac{b_{xx}}{b_{xy}}t\right) \quad \forall t \in \left[0, \frac{a_x}{b_{xx}}\right]$

Tous les points  $\left(t, \frac{a_x}{b_{xy}} - \frac{b_{xx}}{b_{xy}}t\right) \quad \forall t \in \left[0, \frac{a_x}{b_{xx}}\right]$  sont stables.

## 4 Conclusion

Chacun des modèles présentés permet de modéliser certaines situations de façon extrêmement simple mathématiquement, cela se faisant au prix de grandes concessions sur la fidélité du modèle par rapport la réalité du terrain pour les exemples que nous avons donné. Mais ils ont l'avantage d'être assez fidèles dans le cas d'évolution de bactéries par exemple. Dans ce cas, la vitesse de reproduction extrêmement courte, la quantité d'individu très élevé, et les conditions extérieures (comme la nourriture la température, la lumière, etc..) étant facilement contrôlables, le modélisation en continue est bien adaptée. Cela peut être fait avec des expériences avec des chemostats (voir [5]) par exemple.

Pour des cas comme celui vu en introduction de quelques loups dans un milieu donné, un modèle discret avec un processus aléatoire serait plus fidèle, on pourrait évaluer l'évolution de la population à l'aide de plusieurs tirages en utilisant la méthode de Monte Carlo par exemple.

## Références

- [1] P.E. Jabin, G. Raoul, *On selection dynamics for competitive interactions*, Journal of Mathematical Biology 63(3), 493-517 (2011),
- [2] N. Champagnat, P.E. Jabin, G. Raoul, *Convergence to equilibrium in competitive Lotka-Volterra and chemostat systems*, Comptes Rendus Mathématiques de l'Académie des Sciences de Paris 348(23-24), 1267-1272 (2010),
- [3] L. Desvillettes, P.E. Jabin, S. Mischler, G. Raoul, *On selection dynamics for continuous structured populations*, Communications in Mathematical Sciences 6(3), 729-747 (2008)
- [4] Sandrine CARUSO, *Système proie-prédateur de Lotka-Volterra*.
- [5] Erik Strandberg, Supervisor : Stefan Rauch, Examiner : Magnus Herberthson, *THE CHEMOSTAT*, 2003

## A Code Python pour 2.2

```
from scipy import *
from pylab import *
#On initialise nos variables
ax=1.
bx=0.4
ay=-2.
by=-1.

h=0.3
x=np.arange(0.01,5,h)
y=np.arange(0.01,5,h)

[X,Y]= meshgrid(x,y)
U=X*(ax-bx*Y)
V=Y*(ay-by*X)
U1=U/sqrt(U**2+V**2)
V1=V/sqrt(U**2+V**2)
plt.quiver(X,Y,U1,V1)

plt.plot(ay/by,ax/bx,'bo-') #Point d'équilibre

plt.ylabel("y")
plt.grid()
plt.xlabel("x")
plt.show()
```

## B Code Python pour 3.4

```
from scipy import *
from pylab import *
#On initialise nos variables
ax=1.
bxx=0.4
bxy=2.
ay=2.
byx=3.
byy=1.

def f(x):
    return (ax/bxy-x*bxx/bxy)
```

```

def g(x):
    return (ay/byy-x*byx/byy)

x1=np.arange(0,ax/bxx,0.01)
y1=f(x1)

x2=np.arange(0,ay/byx,0.01)
y2=g(x2)

h=0.1

x=np.arange(0.01,3,h)
y=np.arange(0.01,3,h)

[X,Y]= meshgrid(x,y)

U=X*(ax-bxx*X-bxy*Y)
V=Y*(ay-byy*Y-byx*X)
U1=U/sqrt(U**2+V**2)
V1=V/sqrt(U**2+V**2)
plt.quiver(X,Y,U1,V1)

plt.plot(x1,y1,color='blue')
plt.plot(x2,y2,color='red')
X,Y=np.meshgrid(np.arange(0.01,3,0.001),np.arange(0,3,0.001))

U=X*(ax-bxx*X-bxy*Y)
V=Y*(ay-byy*Y-byx*X)
U1=U/sqrt(U**2+V**2)
V1=V/sqrt(U**2+V**2)
plt.ylabel("y")
plt.grid()
plt.xlabel("x")
plt.show()

```