



ÉCOLE POLYTECHNIQUE
FÉDÉRALE DE LAUSANNE

Les équations de Lotka-Volterra pour les systèmes des populations

MATHÉMATIQUES - MINI PROJET

P.Meier, A.Bononomi, D.Messina

11 mai 2006

Introduction

Le présent article a été écrit au sein du cours de travaux pratiques de mathématiques adressé aux étudiants du quatrième semestre de mathématiques à l'EPFL. Le but principal était de se familiariser avec \LaTeX , un système qui permet la rédaction de documents scientifiques.

Nous avons choisi un travail dans la domaine des équations différentielles. Plus précisément, nous avons étudié les *équations de Lotka-Volterra* qui décrivent l'évolution des systèmes de populations biologiques.

Dans la première partie de cet article nous présentons le problème de Volterra de base et quelques extensions (sections 1-3). Dans la section 4 nous expliquons, sans aller trop en détails, comment résoudre des équations différentielles ordinaires et ensuite nous décrivons une méthode numérique pour la résolution de ces dernières (la *méthode d'Euler*). Enfin, dans la section 5, nous montrons les résultats de certaines simulations numériques que nous avons effectuées, concernant le problème de Lotka-Volterra et qui confirment les résultats théoriques décrits dans les sections précédentes.



FIG. 1 – Vito Volterra (1860-1940)

Table des matières

Introduction	4
1 L'équation logistique	4
1.1 Croissance exponentielle	4
2 Les systèmes prédateurs proies	5
2.1 Les équations prédateurs proies	5
2.2 Analyse des équations prédateur-proie de Lotka-Volterra . . .	5
2.3 Principe de Volterra	8
2.4 L'équation avec des compétitions internes	9
2.5 Coexistence de prédateurs et proies	10
3 Les équations de Lotka-Volterra pour deux espèces	12
3.1 Linéarisation	12
3.2 Une équation de compétition	13
4 Résolution numérique des équations différentielles ordinaires et la méthode d'Euler	14
4.1 Problème de Cauchy	14
4.2 Méthode d'Euler	15
4.3 Systèmes d'équations différentielles ordinaires	17
4.3.1 Application au problème de Lotka-Volterra	17
5 La simulation numérique avec la méthode d'Euler	17
Références	20

1 L'équation logistique

1.1 Croissance exponentielle

Soit r le rapport de la croissance d'une population avec générations discrètes. On a donc

$$\dot{x} = rx$$

où x est la densité d'une génération et \dot{x} celle de la prochaine. Si r reste constante, alors la densité après n générations devient $r^n x$, où pour $r > 1$ la croissance explose vers l'infini.

Il est clair qu'une telle explosion de population ne se vérifie pas dans la réalité, car différents facteurs interviennent pour limiter la croissance. Avant de considérer les limites de la croissance, on va traiter une multiplication sans restriction des populations ayant des générations continues. Si $x(t)$ est la taille de la population au temps t , alors

$$\frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}$$

est la vitesse moyenne de la croissance dans l'intervalle $[t, t + \Delta t]$. La fonction $x(t)$ possède des valeurs entières et elle n'est donc pas différentiable. Par contre, si la densité est très grande, on peut considérer les sauts donnés par les naissances et les morts des individus comme négligeables. On peut donc considérer l'existence de la dérivée par rapport au temps

$$\frac{dx(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}$$

qu'on notera $\dot{x}(t)$. Le terme $\frac{\dot{x}}{x}$ peut être considérée comme le taux de croissance de la population ou comme la contribution moyenne d'un individu à sa croissance. On voit que

$$\frac{\dot{x}}{x} = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{d}{dt}(\log x) = (\log x)'$$

Si le taux de croissance est constant, i.e. si

$$\dot{x} = rx$$

alors

$$(\log x)' = r$$

qui donne après intégration

$$\log x(t) - \log x(0) = rt$$

ou

$$x(t) = x(0)e^{rt}.$$

Pour un modèle continu, on a donc une croissance exponentielle.

2 Les systèmes prédateurs proies

2.1 Les équations prédateurs proies

Dans les années après la Première Guerre mondiale, la quantité de poissons prédateurs dans l'Adriatique était beaucoup plus élevée que pendant les années précédentes. En effet, les hostilités entre l'Italie et l'Autriche avaient provoqué une grande diminution de la pêche. Pour essayer de comprendre et expliquer pourquoi ce fait avait favorisé les prédateurs plutôt que les proies, le mathématicien Volterra avait proposé les équations qui sont le sujet de notre mini-projet. Il avait supposé que le taux de croissance des populations des proies, en absence de prédateurs, était donné par une constante a et qu'il décroissait linéairement en fonction de la densité y des prédateurs. Ceci donne :

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by \quad (a, b > 0).$$

De plus il avait supposé qu'en absence de proies, le taux de croissance des populations des prédateurs était négative (ce qui conduit à la disparition de la population) et qu'il croissait linéairement en fonction de la densité x des proies, ceci implique :

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx \quad (c, d > 0).$$

On peut donc écrire les équation différentielles suivantes :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx). \end{aligned} \tag{1}$$

2.2 Analyse des équations prédateur-proie de Lotka-Volterra

On commence cette section en définissant les termes qu'on va utiliser par la suite.

Définition 2.1 Soit $x = x(t)$ une fonction de t , on appelle orbite de x l'ensemble $\{x(t) : t \in \mathbb{R}\}$.

Définition 2.2 Soit $x = x(t)$ une fonction de t et soit $\dot{x} = f(x)$ une équation différentielle qui ne dépend pas de t . On peut avoir trois types de solutions $x(t)$:

- (a) si $x(t) \equiv x$ pour tout $t \in \mathbb{R}$, c'est-à-dire si $x(t)$ est constant, alors x est appelé un point d'équilibre (c'est un point dans l'ensemble des solutions mais on est bien en train de parler d'une fonction, donc d'une solution stationnaire). Ces points sont caractérisés par $f(x) = 0$.

- (b) si $x(T) = x$ pour un certain $T > 0$ et $x(t) \neq x$ pour tout $t \in (0, T)$, alors x est appelé point périodique et T est la période. On remarque que tous les autres points sur l'orbite sont périodiques de période T . Le mouvement décrit ainsi une oscillation périodique infinie.
- (c) si $t \rightarrow x(t)$ est injective, alors l'orbite ne s'intersecte jamais avec elle-même.

On considère l'équation 1. On peut déjà en déduire trois solutions :

- (i) $x(t) = y(t) = 0$
(ii) $x(t) = 0$ $y(t) = y_0 e^{-ct}$ (avec $y_0 > 0$)
(iii) $y(t) = 0$ $x(t) = x_0 e^{at}$ (avec $x_0 > 0$)

Cela signifie que si la densité des prédateurs ou des proies est nulle à un certain temps, alors elle est toujours nulle. En absence de proies, les prédateurs s'éteignent ($y(t) \rightarrow 0$, si $t \rightarrow \infty$). En absence de prédateurs, la population des proies explosera ($x(t) \rightarrow +\infty$, si $t \rightarrow \infty$).

Aux trois solutions (i), (ii) et (iii) correspondent trois orbites :

- (i) l'origine $(0, 0)$, qui est un point d'équilibre
(ii) l'axe des y positifs
(iii) l'axe des x positifs

La réunion des trois orbites forme la frontière du quadrant positif

$$\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0\}.$$

Étant donné que les densités des populations doivent être non négatives, on considère seulement la restriction de 1 sur \mathbb{R}_+^2 . Cet ensemble est *invariant*, dans le sens que si une solution commence dans \mathbb{R}_+^2 , elle va y rester pour tout le temps où elle est définie. La frontière $\partial\mathbb{R}_+^2$ est invariante et puisque aucune orbite ne peut croiser les autres, l'intérieur

$$\text{int}\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x > 0, y > 0\}$$

est aussi invariant.

Il y a un unique point d'équilibre dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$. En effet un tel point d'équilibre $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ doit satisfaire $\bar{x}(a - b\bar{y}) = 0$ et $\bar{y}(-c + d\bar{x}) = 0$. Or $\bar{x} > 0$ et $\bar{y} > 0$ impliquent

$$\bar{x} = \frac{c}{d} \quad \bar{y} = \frac{a}{b}.$$

Les signes de \dot{x} et \dot{y} dépendent du fait que y soit plus grand ou plus petit que \bar{y} et que x soit plus grand ou plus petit que \bar{x} . Ainsi $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ est divisé en quatre régions I, II, III, IV (voir Fig. 2). \mathbf{F} est entouré par des orbites périodiques qui voyagent de I à II, de II à III, etc. ... dans le sens contraire des aiguilles d'une montre.

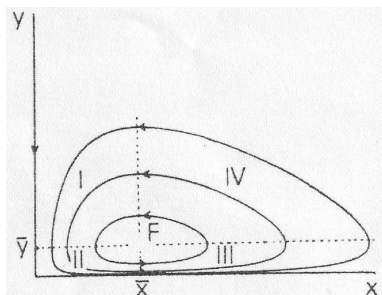


FIG. 2 –

En effet, si on multiplie l'équation $\frac{\dot{x}}{x} = a - by$ par $c - dx$, et l'équation $\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx$ par $a - by$ on obtient

$$\left(\frac{c}{x} - d\right)\dot{x} + \left(\frac{a}{y} - b\right)\dot{y} = 0$$

ou

$$\frac{d}{dt}[c \log x - dx + a \log y - by] = 0 \quad (2)$$

On peut réécrire ça différemment. Avec

$$H(x) = \bar{x} \log x - x \quad G(y) = \bar{y} \log y - y$$

et

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y). \quad (3)$$

L'équation 2 devient

$$\frac{d}{dt}V(x(t), y(t)) = 0$$

ou encore

$$V(x(t), y(t)) = k$$

où k est une constante réelle. La fonction V , définie dans \mathbb{R}_+^2 , reste constante le long de l'orbite de 1 : elle est appelée *constante de mouvement*.

Etant donné que $H(x)$ satisfait

$$\frac{dH}{dt} = \frac{\bar{x}}{x} - 1 \quad \frac{d^2H}{dx^2} = -\frac{\bar{x}}{x^2} < 0$$

alors $H(x)$ atteint son maximum en $x = \bar{x}$; de la même façon $G(y)$ atteint son maximum en $y = \bar{y}$.

Ainsi $V(x, y)$ a un unique maximum à l'équilibre $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$. Les ensembles de la forme $\{(x, y) \in \text{int}\mathbb{R}^2 : V(x, y) = k\}$ sont des courbes fermées autour de \mathbf{F} . Les solutions doivent rester dans ces ensembles, ainsi elles retournent à leurs points de départ. Les orbites sont donc périodiques.

2.3 Principe de Volterra

On remarque que les densités des prédateurs et des proies oscillent avec une certaine période. Or l'amplitude et la fréquence de l'oscillation ne dépendent que des conditions initiales. Par contre, la moyenne des densités par rapport au temps reste constante et à l'équilibre correspond à la valeur suivante :

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \bar{x}$$

et

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \bar{y}$$

où T est la période de l'oscillation.

Ce résultat est justifié par le calcul suivant :

En partant de l'équation initiale $\dot{x} = x(a - by)$ on écrit :

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by = \frac{d}{dt}(\log x).$$

En intégrant on obtient :

$$\int_0^T \frac{d}{dt} \log x(t) dt = \int_0^T (a - by(t)) dt$$

i.e

$$\log x(T) - \log x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt.$$

Comme $x(T) = x(0)$, on conclut que

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

Avec un raisonnement analogue on montre le résultat pour x .

Considérons maintenant l'explication de Volterra pour le problème initial, concernant l'augmentation des poissons prédateurs. Pêcher réduit l'augmentation du nombre des proies, ceci signifie que la constante a dans l'équation initiale diminue et devient $a - k$ pour un certain $k > 0$. Au même temps, le taux de diminution de la population des prédateurs devient plus grand (au lieu de c on a $c + m$ avec $m > 0$). Par contre, les constantes d'interaction a et b ne changent pas.

Pour conclure, la densité des prédateurs devient $\frac{a-k}{b}$ donc plus petit et celle des proies $\frac{c+m}{d}$ plus grand. Si on arrête de pêcher, on constate ainsi une augmentation des prédateurs et une diminution des proies. Ceci explique bien le fait analysé par Volterra.

On remarque que le principe de Volterra décrit ci-dessus reste aussi valable

dans des cas beaucoup plus réalistes. Entre autres, on trouve que l'utilisation d'un insecticide n'a souvent pas des conséquences spécifiques avec le résultat qu'il y a une augmentation des insectes (proies) et une diminution des prédateurs (par exemple oiseaux).

2.4 L'équation avec des compétitions internes

Dans les équations différentielles pour le problème de Volterra ci-dessus (voir 1), on a supposé une croissance exponentielle $\dot{x} = ax$ de la population. Ceci est peu réaliste. En utilisant une croissance de type logarithmique $\dot{x} = x(a - ex)$, ça devient beaucoup plus probable.

Au lieu de 1 on obtient :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - ex - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx - fy)\end{aligned}\tag{4}$$

avec $e > 0$ et $f \geq 0$. De nouveau \mathbb{R}_+^2 est invariant. Sa frontière est formée par quatre orbites : les deux points d'équilibre $O = (0, 0)$ et $P = (\frac{a}{e}, 0)$ et les deux intervalles $(0, \frac{a}{c})$ et $(\frac{a}{c}, +\infty)$ des axes des x et y positifs. Pour comprendre ce qui se passe dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$, on va s'intéresser aux *isoclines*. L'*x-isocline* est l'ensemble où $\dot{x} = 0$, c'est-à-dire l'ensemble où le champ vectoriel est vertical : dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$, il s'agit de l'ensemble dans lequel :

$$ex + by = a.\tag{5}$$

De même l'*y-isocline* est l'ensemble où $\dot{y} = 0$, c'est à dire l'ensemble où le champ vectoriel est horizontal : il s'agit de l'ensemble dans lequel :

$$dx - fy = c.\tag{6}$$

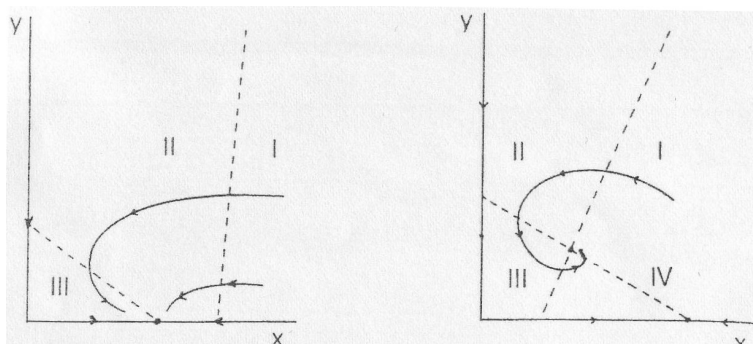


FIG. 3 – 3.1, 3.2

En fonction des paramètres, ces lignes peuvent s'intersecter ou pas dans \mathbb{R}_+^2 . Si elles ne se rencontrent pas, elles divisent $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ en trois parties I, II, III (voir Fig. 3.1).

Dans I, comme $\dot{x} < 0$, le champ vectoriel est va de droite à gauche et donc chaque orbite qui arrive de I entre en II.

Dans la région II, on a encore $\dot{x} < 0$ et aussi $\dot{y} < 0$ et donc le champ vectoriel est va de droite à gauche et de haut en bas. Une orbite va donc soit toujours rester dans II et converger vers P , soit entrer dans la region III.

Dans cette dernière, la direction est vers la droite et vers le bas. Elle est donc invariante et aucune solution ne peut en sortir. Dans ce cas, chaque orbite converge vers P aussi. Les prédateurs vont donc disparaître et la densité des proies va converger vers la limite $\frac{a}{e}$, qui correspond à la capacité de l'équation logistique $\dot{x} = x(a - ex)$ qui, en absence de prédateurs, gouverne leur croissance.

Si les isoclines s'intersectent en un certain point $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$, ce point est alors un point d'équilibre. Ses coordonnées sont solutions de 5 et 6. Dans ce cas, $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ est divisé en quatre régions I, II, III, IV (voir Fig. 3.2). Les signes de \dot{x} et \dot{y} suggèrent que les orbites ont un mouvement dans le sens contraire aux aiguilles d'une montre autour de \mathbf{F} . On peut maintenant avoir un mouvement rotationnel, périodique ou convergente vers le point \mathbf{F} ou alors un mouvement en spirale qui s'éloigne.

2.5 Coexistence de prédateurs et proies

Revenons à l'équation 4 et considérons le cas où les isoclines s'intersectent. Alors il existe un point d'équilibre $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y}) \in \text{int}\mathbb{R}_+^2$. Aux densités correspondantes, on a que les prédateurs et les proies peuvent coexister. La question qui nous intéresse est la suivante : est-ce que cet équilibre est stable ?

Reprenons la fonction V définie en 3

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y)$$

avec

$$H(x) = \bar{x} \log x - x \quad \text{et} \quad G(y) = \bar{y} \log y - y.$$

La dérivée de la fonction $t \rightarrow V(x(t), y(t))$ est

$$\dot{V}(x, y) = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial V}{\partial y} \dot{y} = d\left(\frac{\bar{x}}{x} - 1\right)x(a - by - ex) + b\left(\frac{\bar{y}}{y} - 1\right)y(-c + dx - fy)$$

Comme \bar{x} et \bar{y} sont des solutions de 5 et de 6, on peut remplacer a par $e\bar{x} + b\bar{y}$ et c par $d\bar{x} + f\bar{y}$. Ceci donne :

$$\begin{aligned} \dot{V}(x, y) &= d(\bar{x} - x)(b\bar{y} + e\bar{x} - by - ex) + b(\bar{y} - y)(-d\bar{x} + f\bar{y} + dx - fy) \\ &= de(\bar{x} - x)^2 + bf(\bar{y} - y)^2 \geq 0 \end{aligned}$$

Donc par le théorème de Ljapunov (voir la suite), chaque solution dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ converge vers cet équilibre.

Définition 2.3 Soit $\dot{x} = f(x)$ une équation différentielle ordinaire, indépendante de t , définie sur un sous-ensemble de \mathbb{R}^n et soit $x(t)$ une solution définie pour tout $t \geq 0$ et qui satisfait la condition initiale $x(0) = x_0$. On définit l' ω -limite de x comme étant l'ensemble des points d'accumulation de $x(t)$, pour $t \rightarrow +\infty$:

$$\omega(x) = \{y \in \mathbb{R}^n : x(t_k) \rightarrow y \text{ pour une suite } t_k \rightarrow +\infty\}$$

Théorème 2.4 (Théorème de Ljapunov) Soit $\dot{x} = f(x)$ une équation différentielle ordinaire, indépendante de t , définie sur un certain domaine $G \subset \mathbb{R}^n$. Soit $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ continuellement différentiable. Si pour une certaine solution $t \rightarrow x(t)$, la dérivée \dot{V} de $t \rightarrow V(x(t))$ satisfait $\dot{V} \geq 0$ (ou $\dot{V} \leq 0$), alors $\omega(x) \cap G$ est contenu dans l'ensemble $\{x \in G : \dot{V}(x) = 0\}$.

Un point d'équilibre z d'une équation différentielle ordinaire $\dot{x} = f(x)$ est dit *stable* si, pour tout voisinage U de z , il existe un voisinage W de z tel que chaque orbite dans W reste toujours dans U (c'est à dire que $x(t) \in W \Rightarrow x(t) \in U$ pour tout $t \geq 0$).

Il est dit *asymptotiquement stable* si en plus, les orbites convergent vers z (c'est-à-dire $x(t) \rightarrow z$ pour tout $x \in W$).

L'ensemble des points x tel que $x(t) \rightarrow z$, quand $t \rightarrow \infty$ est appelé le *bassin d'attraction* de z . Il s'agit d'un ouvert invariant. S'il est l'espace entier (ou bien seulement l'intérieur de celui-ci), alors z est dit *globalement stable*.

On en déduit que la solution stationnaire \mathbf{F} est stable et asymptotiquement stable pour 1, et il est globalement stable pour 4.

On remarque que la stabilité asymptotique n'implique qu'une petite perturbation autour de l'état d'équilibre \mathbf{F} et sera rapidement amorti par la dynamique de 4.

De plus, un petit changement dans le champ vectoriel 4 déplacera légèrement la position du point d'équilibre \mathbf{F} mais ne changera pas trop le comportement des orbites, qui continueront être des spirales vers \mathbf{F} .

3 Les équations de Lotka-Volterra pour deux espèces

3.1 Linéarisation

Considérons maintenant le comportement local de la solution de

$$\dot{x} = f(x) \tag{7}$$

dans un voisinage d'un point $z \in \mathbb{R}^n$. Si z n'est pas un point d'équilibre, il existe un voisinage U de z dans lequel les orbites peuvent être "transformées" en droites parallèles (topologiquement) par une transformation continue. Ceci découle du fait que le premier terme du développement de Taylor de f autour de z est la constante $f(z) \neq 0$.

Cependant, si z est un point d'équilibre, le comportement local est plus difficile à trouver car le terme constant de $f(z)$ disparaît. Le prochain terme, celui linéaire, est donné par la matrice *Jacobienne* $D_z f = A$ des dérivées partielles de premier ordre :

$$A = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(z) & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(z) \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(z) & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(z) \end{bmatrix}$$

L'équation linéaire

$$\dot{y} = Ay \tag{8}$$

peut être résolue explicitement. Lorsque z est hyperbolique, c'est-à-dire quand toutes les valeurs propres de A ont des parties réelles non nulles, les orbites de 7 dans les voisinages de z ressemblent à celles de 8 dans les voisinages de 0 localement.

Linéarisons maintenant 4. Si z est un point fixe hyperbolique de $x \rightarrow f(x)$, i.e si toutes les valeurs absolues des valeurs propres de $D_z f$ sont différentes de 0 ou de 1, alors le comportement local de f est le même que celui de sa linéarisation $x \rightarrow D_z f(x)$. Il existe de plus un homéomorphisme g tel que $g(f(x)) = D_z f(g(x))$ pour tout $x \in \mathbb{R}^n$. En particulier, si toutes les valeurs propres de $D_z f$ sont dans l'intérieur du cercle unité, alors z est un point fixe asymptotiquement stable.

À l'équation différentielle 7 dans \mathbb{R}^n correspond la différence d'équations :

$$x' = x + hf(x) \tag{9}$$

dont l'incrément $x' - x$ est dans la même direction que le champ vectoriel 7 avec un "pas" h . En analyse numérique, ce procédé est appelé méthode d'Euler. Si h est petit, les orbites de 9 restent proches de celles de 7, au moins pour un certain intervalle de temps (voir la suite).

3.2 Une équation de compétition

On aimerait modéliser l'interaction entre *deux espèces en compétition*. Appelons x et y leurs densités, les taux de croissance $\frac{\dot{x}}{x}$ et $\frac{\dot{y}}{y}$ sont des fonctions décroissantes en x et en y respectivement, la compétition sera entre et au sein des espèces. Plus simplement, leur décroissance est linéaire. Cela mène à

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - bx - cy) \\ \dot{y} &= y(d - ex - fy)\end{aligned}\tag{10}$$

avec a et f des constantes positives. Comme la frontière de \mathbb{R}_+^2 est invariante, \mathbb{R}_+^2 est invariant. En fait, si une population est absente, l'autre obéit à la loi logistique déjà traitée.

Les x - et y -isoclines sont données par

$$\begin{aligned}a - bx - cy &= 0 \\ d - ex - fy &= 0\end{aligned}$$

dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$. Ce sont des droites avec une pente négative.

On peut distinguer différents cas :

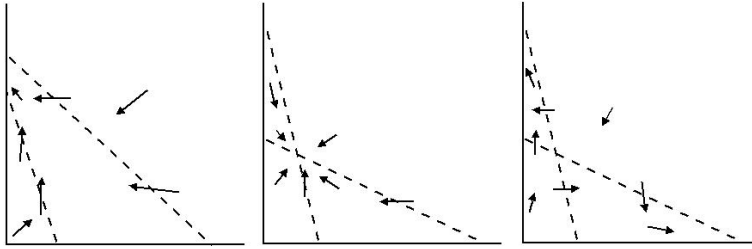


FIG. 4 – 4.1, 4.2, 4.3

- (a) Si les isoclines coïncident, alors $xy^{-\frac{a}{d}}$ est une constante de mouvement ; c'est un cas dégénéré.
- (b) Si les isoclines ne s'intersectent pas dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$, une des espèces tend à l'extinction (voir Fig. 4.1). L'autre espèce est appelée *dominante* dans ce cas .

Il reste à considérer le cas d'une unique intersection $\mathbf{F} = (\bar{x}, \bar{y})$ des isoclines dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$, avec

$$\bar{x} = \frac{af - cd}{bf - ce} \quad \bar{y} = \frac{bd - ae}{bf - ce}.$$

Le Jacobien de 10 en \mathbf{F} est

$$A = \begin{bmatrix} -b\bar{x} & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & -f\bar{y} \end{bmatrix}.\tag{11}$$

On peut encore distinguer les deux situations suivantes :

(a) Si $bf > ce$, alors $af - cd > 0$, $bd - ae > 0$, d'où

$$\frac{b}{e} > \frac{a}{d} > \frac{c}{f}.$$

Avec les signes de \dot{x} et \dot{y} dans les régions I, II, III, IV (voir Fig. 4.2), on en déduit que toutes les orbites dans $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ convergent vers \mathbf{F} . Cela correspond au fait que les valeurs propres de 11 sont négatives. Dans ce cas on parle de *coexistence stable*.

(b) Sinon

$$\frac{c}{f} > \frac{a}{d} > \frac{b}{e}.$$

Comme on peut voir dans la figure 4.3, toutes les orbites dans la région I convergent vers l'axe des y et celles de la région III vers l'axe des x . Comme $\det A = \bar{x}\bar{y}(bf - ce) < 0$, \mathbf{F} est un point selle.

4 Résolution numérique des équations différentielles ordinaires et la méthode d'Euler

Dans cette partie on va aborder la résolution numérique du problème de Cauchy pour les équations différentielles ordinaires (EDO) en utilisant une technique approximative s'appelant la méthode d'Euler.

Dans tout ce paragraphe, on considère l'équation différentielle

$$\dot{y} = f(t, y) \tag{12}$$

où $f : U \rightarrow \mathbb{R}^m$ est continue et U est un ouvert de $\mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^m$.

4.1 Problème de Cauchy

Le problème de Cauchy (aussi appelé problème aux valeurs initiales) consiste à trouver la solution d'une EDO, scalaire ou vectorielle, satisfaisant des conditions initiales. Par exemple, dans le cas scalaire, si I désigne un intervalle de \mathbb{R} contenant le point t_0 , le problème de Cauchy associé à une EDO du premier ordre s'écrit :

Trouver une fonction réelle $y \in C^1(I)$ telle que

$$\begin{cases} \dot{y} = f(t, y(t)) & t \in I \\ y(t_0) = y_0 \end{cases}$$

où $f(t, y)$ est une fonction donnée à valeur réelle définie sur le produit $S = I \times]-\infty, +\infty[$ et continue par rapport aux deux variables.

Le lemme suivant nous montre que la résolution d'une équation différentielle ordinaire est équivalente à la résolution d'une équation intégrale :

Lemme 4.1 Une fonction $y : I \rightarrow \mathbb{R}$ est une solution du problème de Cauchy avec données initiales (t_0, y_0) si et seulement si :

- (i) y est continue et $(\forall t \in I) \quad (t, y(t)) \in U$,
- (ii) $(\forall \in I) \quad y(t) = y_0 + \int_{t_0}^t f(u, y(u)) du$.

En effet, si y vérifie (i) et (ii) alors y est différentiable et on a $y(t_0) = y_0$, $\dot{y}(t) = f(t, y(t))$. Inversement, si ces deux relations sont satisfaites, (ii) se déduit par intégration.

4.2 Méthode d'Euler

Définition 4.2 Une méthode numérique pour l'approximation du problème de Cauchy décrit ci-dessus est dite à un pas si $\forall n \geq 0$, u_{n+1} ne dépend que de u_n . Autrement, on dit que le schéma est une méthode multi-pas (ou à pas multiples).

On cherche à construire une solution approchée de [12](#) sur un intervalle $[t_0, t_0 + T]$. On se donne pour cela une subdivision

$$t_0 < t_1 < t_2 < \dots < t_{N-1} < t_N = t_0 + T.$$

Les pas successifs sont notés

$$h_n = t_{n+1} - t_n, \quad 0 \leq n \leq N - 1,$$

et on pose

$$h_{max} = \max(h_0, \dots, h_{N-1}).$$

La méthode d'Euler (où méthode de la tangente) consiste en une solution approchée y affine par morceaux comme suit. Soit $y_n = y(t_n)$. On confond la courbe intégrale sur $[t_n, t_{n+1}]$ avec sa tangente au point (t_n, y_n) :

$$y(t) = y_n + (t - t_n) f(t_n, y_n), \quad t \in [t_n, t_{n+1}].$$

Partant de la donnée initiale y_n par récurrence en posant

$$\begin{cases} y_{n+1} = y_n + h_n f(t_n, y_n) \\ t_{n+1} = t_n + h_n, \quad 0 \leq n \leq N - 1. \end{cases}$$

La solution approchée y s'obtient graphiquement en traçant pour chaque n les segments joignant les points $(t_n, y_n), (t_{n+1}, y_{n+1})$.

On construit de même une solution approchée sur $[t_0 - T, t_0]$.

Exemple 4.3 Le but est d'illustrer cette méthode avec un petit exemple. Pour simplifier les notations, on se restreint toujours au cas des équations unidimensionnelles.

Soit le problème suivant avec condition initiale donnée

$$\dot{y} = f(t, y) = ty, \quad y(0) = 1.$$

Ce problème a comme solution analytique $e^{t^2/2}$, ceci nous aide à voir la qualité de l'approximation de la solution numérique.

Supposons qu'on veut approximer la valeur de $y(0.4)$. La méthode d'Euler appliquée à notre équation ci-dessus donne

$$y_{n+1} = y_n + ht_n y_n,$$

avec valeur initiale $y_0 = 1$. Si on pose $h = 0.2$, on a $t_1 = 0.2$ et $t_2 = 0.4$ et y_2 donne l'estimation de $y(0.4)$. Le tableau suivant nous montre les résultats obtenus :

n	t_n	y_n	$y(t_n)$	Erreur
0	0	1	1	0
1	0.2	1	1.020	0.020
2	0.4	1.040	1.083	0.043

On fait les mêmes calculs avec $h = 0.1$ et on trouve y_4 comme valeur approximée de $y(0.4)$. Les valeurs numériques sont indiquées dans le tableau ci-dessous.

n	t_n	y_n	$y(t_n)$	Erreur
0	0	1	1	0
1	0.1	1.000	1.005	0.005
2	0.2	1.010	1.020	0.010
3	0.3	1.030	1.046	0.016
4	0.4	1.061	1.083	0.022

On constate donc que l'erreur produite par l'approximation devient plus petite si on choisit h petit.

La méthode d'Euler n'est qu'un exemple parmi beaucoup. On va encore en introduire deux autres, sans aller en détails. Pour plus d'information, on suggère de voir [2].

En prenant les notations de 12.

La méthode du trapèze (ou de Crank-Nicolson)

$$y_{n+1} = y_n + \frac{h}{2} [f_n + f_{n+1}]$$

Cette méthode provient de l'approximation de l'intégrale par la formule de quadrature du trapèze.

La méthode de Heun

$$y_{n+1} = y_n + \frac{h}{2} [f_n + f(t_{n+1}, y_n + hf_n)]$$

Cette méthode peut être obtenue à partir de la méthode du trapèze en remplaçant f_{n+1} par $f(t_{n+1}, y_n + hf_n)$ dans la méthode du trapèze ci-dessus.

4.3 Systèmes d'équations différentielles ordinaires

Considérons maintenant le système d'équations différentielles ordinaires du premier ordre

$$\dot{z} = F(t, z) \quad (13)$$

où $F : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ est une fonction vectorielle donnée et $z \in \mathbb{R}^n$ est le vecteur solution qui ne dépend de n constantes arbitraires fixées par les n conditions initiales

$$z(t_0) = z_0$$

Du point de vue numérique, les méthodes pour le cas scalaire peuvent être étendues aux systèmes.

4.3.1 Application au problème de Lotka-Volterra

Rappelons le système 10 pour le problème de Lotka-Volterra. Soit $v \in \mathbb{R}^2$ et posons

$$v = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad F(v) = \begin{pmatrix} x(a - bx - cy) \\ y(d - ex - fy) \end{pmatrix}$$

Si on applique la méthode d'Euler, qui a été introduite ci-dessus, on obtient la formule suivante :

$$v_{n+1} = v_n + hF(v_n)$$

5 La simulation numérique avec la méthode d'Euler

On va maintenant présenter les résultats qu'on a obtenus avec les simulations numériques réalisées en Excel (Visual Basic) se basant sur les éléments théoriques expliqués dans les sections précédentes.

La première simulation effectuée concernant la solution du système 1 confirme bien le résultat attendu (des courbes fermées autour du point d'équilibre). Avec des constantes positives $a = 5$, $b = 3$, $c = 3$, $d = 2$ et le point de départ $x_0 = y_0 = 2.5$ on a obtenu la graphique suivante :

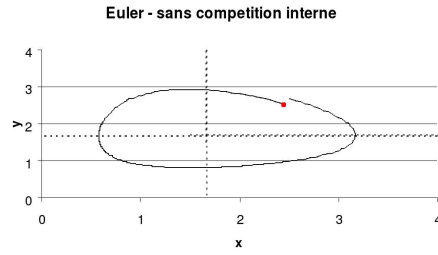


FIG. 5 –

Le point rouge indique le point de départ. La solution est donc périodique autour du point d'équilibre $(\frac{3}{2}, \frac{5}{3})$. L'erreur vient de l'approximation obtenue par la méthode d'Euler.

Dans une deuxième simulation on a vérifié la théorie associée au système des *deux espèces* (cf. 10). En fonction du choix des constantes on obtient un comportement différent (voir dans 3.2). Pour le cas où les isoclines s'intersectent dans $\text{int}\mathbb{R}^+$ il y a deux résultats possibles, illustrés par les deux graphiques ci-dessous.

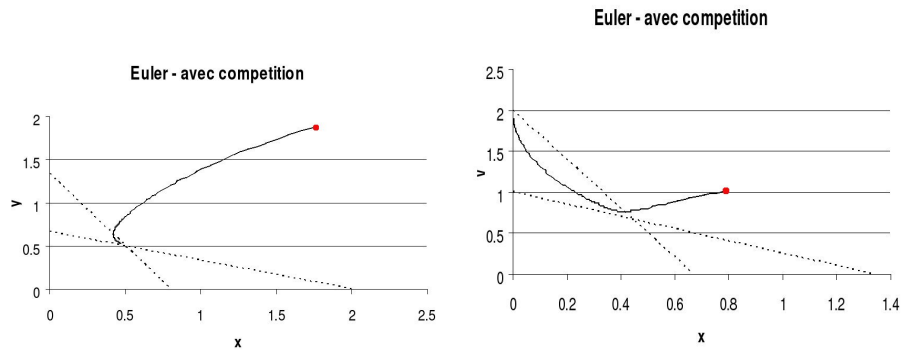


FIG. 6 – 6.1, 6.2

La figure 6.1 nous montre le cas où la solution tombe vers le solution d'équilibre. Avec des constantes $a = 4, b = 5, c = 3, d = 2, e = 1, f = 3$ et le point de départ $x_0 = y_0 = 2$ on obtient pour le point d'équilibre, noté $F = (\bar{x}, \bar{y})$:

$$\bar{x} = \frac{af - cd}{bf - ce} = \frac{12 - 6}{15 - 3} = \frac{1}{2}$$

$$\bar{y} = \frac{bd - ae}{bf - ce} = \frac{10 - 4}{15 - 3} = \frac{1}{2}.$$

De plus on vérifie :

$$\frac{b}{e} > \frac{a}{d} > \frac{c}{f} \quad \text{car} \quad \frac{5}{1} > \frac{4}{2} > \frac{3}{3}.$$

La deuxième possibilité est illustrée par la figure 6.2. Les données dans ce cas sont $a = 4, b = 3, c = 4, d = 2, e = 3, f = 1$ et $x_0 = 0.9, y_0 = 1.1$. On trouve pour le point d'équilibre $F = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{4}{9}, \frac{2}{3})$ et

$$\frac{c}{f} > \frac{a}{d} > \frac{b}{e} \quad \text{car} \quad \frac{4}{1} > \frac{4}{2} > \frac{3}{3}.$$

Ceci confirme bien le résultat attendu d'une convergence vers l'axe des y positifs (cf. 3.2).

Ces derniers exemples ne servent que pour une illustration. Au lecteur curieux qui veut en savoir plus des simulations on suggère de voir le petit programme qu'on a réalisé.

Références

- [1] Josef Hofbauer et Karl Sigmund. *Evolutionary Games and population Dynamics, Part 1*. Cambridge university Press, 1992.
- [2] Alfio Quateroni, Riccardo Sacco, Fausto Saleri. *Méthodes numériques pour le calcul scientifique*. Springer-Verlag France, 2000.
- [3] Jean-Pierre Demailly. *Analyse numérique et équations*. Presses Universitaires de Grenoble, 1996.
- [4] Lars Eldén et Linde Wittmeyer-Koch. *Numerical Analysis - An Introduction*. Academic Press, Inc., 1990.