

SORBONNE UNIVERSITÉ



Autour des équations de Lotka-Volterra et
quelques apparentées en biologie : EDO,
EDP, simulations

Manon DE LA TOUSCHE

Encadrant : M. Jean
CLAIRAMBAULT

Mai 2022

Remerciements

Un grand merci à M. Jean Clairambault de m'avoir accompagnée dans la réalisation de ce travail et d'avoir pris le temps de répondre à mes questions.

Je souhaite aussi remercier M. Sidi-Mahmoud Kaber pour le temps qu'il a consacré à m'aider dans mes simulations numériques.

Table des matières

Introduction	3
1 Quelques rappels mathématiques sur les EDO	5
2 Les équations de Lotka-Volterra : cas EDO	7
2.1 Le modèle de prédation initial	7
2.1.1 Etude des points d'équilibre	8
2.1.2 Moyenne d'une période	8
2.1.3 Prise en compte de la pêche	10
2.2 Modèle de prédation avec croissance logistique des proies	11
2.3 Les équations de compétition de Lotka-Volterra	13
2.3.1 Le modèle	13
2.3.2 Mise en place d'un traitement dans le cas de compétition entre deux populations cellulaires	16
2.3.3 Introduction d'une troisième espèce	20
2.4 Le cas mutualiste	23
2.5 Un autre modèle de proie-prédateur : le modèle de Holling	26
2.5.1 Existence d'un cycle limite	27
2.5.2 Bifurcations du modèle de Holling	31
3 Cas EDP : introduction d'un terme de diffusion	38
3.1 L'équation de réaction-diffusion de KPP-Fisher	38
3.1.1 Introduction au modèle	38
3.1.2 Solutions à front de propagation	39
3.2 Le modèle de FitzHugh-Nagumo	45
3.2.1 Introduction au modèle et étude des équilibres	45
3.2.2 Bifurcations de Hopf	48
3.2.3 Introduction d'un terme de diffusion : simulations	52
3.3 Equations de Lotka-Volterra avec introduction d'un terme de diffusion	53
3.3.1 Modèle proie-prédateur avec croissance logistique des proies et diffusion	53
3.3.2 Equations de compétition avec diffusion	58
Conclusion	67
Annexes	68

Introduction

Les équations de Lotka-Volterra sont couramment utilisées pour décrire la dynamique de systèmes biologiques dans lesquels un individu et sa proie interagissent. Ces derniers sont modélisés par un couple d'équations différentielles ordinaires de premier ordre non linéaires.

Ce modèle se rattache au domaine de l'on nomme dynamique des populations. Il s'agit d'un domaine de l'écologie qui s'intéresse à la fluctuation dans le temps du nombre d'individus au sein d'une population d'êtres vivants. Ces équations ont été proposées indépendamment par Alfred James Lotka en 1925 [11] et Vito Volterra en 1926 [17]. Ce dernier souhaitait interpréter la périodicité du nombre d'individus de certaines espèces de poissons pêchés dans la mer Adriatique. Le mathématicien sépara alors ces différentes espèces en deux grandes catégories : les proies et les prédateurs. En introduisant des hypothèses simplificatrices, Volterra trouva une formule qui lie la variation des proies à celle des prédateurs, en prenant en compte plusieurs facteurs, comme les taux de natalité et de mortalité, ou encore le nombre initial d'individus :

$$(1) \quad \begin{cases} x' &= x(a - by) \\ y' &= y(dx - c) \end{cases}$$

Les solutions qu'il trouva étaient de type périodique :

Evolution des proies et des prédateurs en fonction du temps

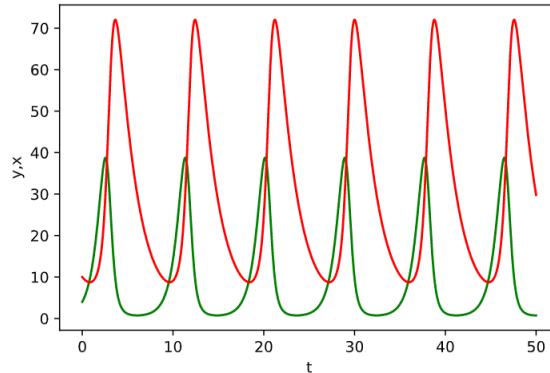


FIGURE 1 – Solution du système pour des conditions initiales $(x_0, y_0) = (4, 10)$. La population des proies est représentée en vert, et la population des prédateurs en rouge.

Cette relation mathématique admet l'interprétation biologique suivante : si, à l'instant initial, on suppose que les prédateurs sont en nombre très faible, alors les proies tendent à se reproduire assez vite, car elles rencontrent peu de prédateurs. Quand le nombre de proies augmente, les prédateurs trouvent plus de nourriture. Leur nombre croît donc plus rapidement qu'avant, ce qui entraîne une diminution du nombre de proies, qui sont chassées. Le nombre de prédateurs commence alors à diminuer à cause du manque de nourriture, et le nombre de proies augmente. Cette dynamique se poursuit ainsi à l'infini.

Ce modèle proie-prédateur de base peut facilement être modifié pour refléter des relations de plus en plus complexes. On peut par exemple, en modifiant très légèrement le modèle de base, modéliser l'évolution de populations qui ne sont cette fois-ci plus dans une relation de chasseur-proie, mais dans un état de compétition pour des ressources (nourriture, espace...). Ainsi, des modifications successives du modèle peuvent être introduites afin de le rendre le plus proche possible de ce que l'on observe dans la nature. De plus, ce modèle s'exporte facilement pour un nombre $n \geq 3$ de populations.

Nous étudierons dans une première partie différents modèles de Lotka-Volterra dans le cadre des équations différentielles ordinaires : modèle de base, modèle logistique, modèle de compétition, mutualisme écologique, et une dérivée du modèle, le modèle de Holling, qui nous permettra d'introduire le concept de cycle limite. Ces modèles seront étudiés de manière théorique, et différents exemples seront illustrés à l'aide de simulations numériques. Dans la deuxième partie, on passera au cas EDP par l'introduction d'un terme de diffusion. Cela nous permettra d'introduire les équations de réaction-diffusion, ainsi que des modèles bien connus comme l'équation de KPP-Fisher et les équations de Fitzhugh-Nagumo, dont on démontrera et énoncera quelques propriétés et dont on fera des simulations numériques. Enfin, des termes de diffusion seront introduits dans le modèle de proie prédateur avec croissance logistique des proies, et dans le modèle de compétition.

Tout le long de ce travail, les modèles étudiés serviront de fil conducteur à l'étude de concepts mathématiques concernant les équations différentielles. De grands principes et théorèmes, comme la notion de cycle limite, de bifurcations ou de front de propagation, seront introduits au fur et à mesure des modèles.

1 Quelques rappels mathématiques sur les EDO

Il est nécessaire, avant de nous attaquer aux équations de Lotka-Volterra, d'effectuer quelques rappels sur les équations différentielles ordinaires.

Définition 1.1 (Problème de Cauchy) Soit I un intervalle ouvert de \mathbf{R} , Ω un ouvert connexe d'un espace de Banach E , et f une application de $I \times \Omega \rightarrow \mathbf{R}$ continue. Etant donné $t_0 \in I$, $x_0 \in \Omega$, le problème de Cauchy consiste à trouver $J \subset I$ intervalle contenant t_0 et une application $x : J \rightarrow \Omega$ dérivable sur J , et vérifiant :

$$\begin{cases} \frac{\partial x(t)}{\partial t} = f(t, x(t)), t \in J \\ x(t_0) = x_0 \end{cases}$$

Définition 1.2 (Solution locale) (J, x) est solution locale si (J, x) solution et J voisinage de t_0 dans I

Définition 1.3 (Prolongement de la solution locale) Si (J, x) et (\tilde{J}, \tilde{x}) sont des solutions locales, on dit que (\tilde{J}, \tilde{x}) prolonge (J, x) si \tilde{J} contient J et x coïncide avec \tilde{x} sur J .

Définition 1.4 (Solution maximale) Une solution locale (J, x) est dite maximale si elle n'a pas d'autre prolongement qu'elle-même.

Définition 1.5 (Solution globale) Une solution globale (J, x) est dite globale si elle est définie partout, i.e. si $I = J$

Théorème 1.1 (Théorème de Cauchy-Lipschitz) On considère l'équation différentielle $x' = f(t, x)$, où f est de classe C^1 et définie sur un ouvert U de \mathbf{R}^2 . Si (t_0, x_0) est un point de U , alors il existe une unique solution maximale au problème de Cauchy $x' = f(t, x)$, avec la condition initiale $x(t_0) = x_0$.

Théorème 1.2 Classification des équilibres en dimension 2

Soit A la matrice jacobienne d'un système à deux équations différentielles ordinaires, dont on note λ_1 et λ_2 les valeurs propres. Lorsqu'on évalue A aux points d'équilibres, ces derniers se classifient de la manière suivante :

(i) Si λ_1 et $\lambda_2 > 0$ et $\lambda_1 \neq \lambda_2$, le point d'équilibre est un noeud instable (les trajectoires s'en éloignent de l'origine pour $t > 0$ et s'en rapprochent pour $t < 0$, sans osciller).

(ii) Si $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$, et si A évaluée au point d'équilibre est diagonalisable, le point d'équilibre est encore une fois un noeud instable avec les mêmes propriétés sur les trajectoires que précédemment.

(iii) Si $\lambda_1 = \lambda_2 > 0$, et si A n'est pas diagonalisable, l'équilibre est un noeud instable. Les trajectoires s'éloignent de l'équilibre sans osciller.

(iv) Si λ_1 et $\lambda_2 < 0$ et $\lambda_1 \neq \lambda_2$, l'équilibre est un noeud stable : les trajectoires se rapprochent de l'équilibre sans osciller.

(v) Si $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$, l'équilibre est encore un noeud stable.

(vi) Si λ_1 et λ_2 sont de signe opposé, l'équilibre est un col : les solutions semblent se rapprocher de l'équilibre, mais elles l'évitent et finalement s'en éloignent. Il s'agit d'un équilibre instable.

(vii) Si λ_1 et λ_2 sont complexes conjuguées de la forme $\alpha \pm i\beta$:

- Si $Re(\lambda_1) = \alpha = 0$, l'équilibre est un centre. Les solutions oscillent de façon périodique autour de l'équilibre.
- Si $Re(\lambda_1) = \alpha < 0$, il s'agit d'un foyer stable : les solutions se rapprochent de l'équilibre en oscillant.
- Si $Re(\lambda_1) = \alpha > 0$, il s'agit d'un foyer instable : les solutions s'éloignent de l'équilibre en oscillant.

Dans certains cas, il peut être plus simple d'étudier directement la trace et le déterminant de A :

(i) Si $\det(A) < 0$, l'équilibre est un col.

(ii) Si $\text{tr}(A) = 0$ et $\det(A) > 0$, l'équilibre est un centre.

(iii) Si $\text{tr}(A) \neq 0$ et $\det(A) > \frac{\text{tr}(A)^2}{4}$, l'équilibre est un foyer stable si $\text{tr}(A) < 0$, instable si $\text{tr}(A) > 0$.

(iv) Si $0 < \det(A) < \frac{\text{tr}(A)^2}{4}$, l'équilibre est un noeud stable si $\text{tr}(A) < 0$, instable si $\text{tr}(A) > 0$.

(v) Si $\det(A) = \frac{\text{tr}(A)^2}{4}$, alors il y a ce qu'on appelle des noeuds dégénérés.

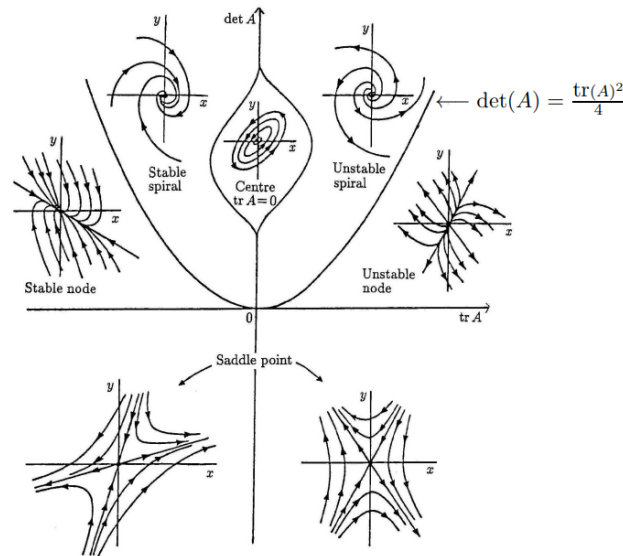


FIGURE 2 – Représentation en fonction des deux quantités $\text{tr}(A)$ et $\det(A)$ des différents types d'équilibre : centre, foyer (spiral en anglais), noeuds (node) et col (saddle point). Cette figure est tirée du livre J.D. Murray, *Mathematical biology*, Springer, 2002 [13].

2 Les équations de Lotka-Volterra : cas EDO

2.1 Le modèle de prédation initial

Le premier modèle d'équations de Lotka-Volterra est un modèle permettant de décrire l'évolution de deux populations, l'une étant considérée comme un prédateur, et l'autre comme une proie. Ce modèle de base s'écrit :

$$\begin{cases} x'(t) &= x(t)(a - by(t)) \\ y'(t) &= y(t)(dx(t) - c) \end{cases} \quad (2)$$

t représente le temps, $x(t)$ est le nombre de proies en fonction du temps, et $y(t)$ le nombre de prédateurs.

On suppose que les proies ont une source illimitée de nourriture, qu'il n'y a pas de compétition entre elles et qu'elles ont une croissance exponentiellement rapide en l'absence de prédateur. En effet, si $y(t) = 0$, alors, la première équation devient $x'(t) = ax(t)$, qui a pour solution $x(t) = x_0 e^{at}$.

a représente donc le taux de reproduction intrinsèque des proies. b caractérise le taux de mortalité des proies due aux prédateurs rencontrés. En effet, puisque le terme $bx(t)y(t)$ prend en compte la fréquence de rencontre entre les prédateurs et les proies, il caractérise la décroissance de la population des proies due à la prédation.

Du côté des prédateurs, la deuxième équation devient $y'(t) = -cy(t)$ s'il n'y a pas de proie, ce qui caractérise une décroissance exponentielle.

c caractérise le taux de mortalité intrinsèque des prédateurs, indépendamment du nombre de proies. Enfin, le terme $dy(t)x(t)$ représente la croissance de la population des prédateurs, croissance qui prend en compte la fréquence de rencontre entre ces derniers et les proies. d est donc le taux de reproduction des prédateurs en fonction des proies rencontrées et mangées.

Pour que ces équations aient un sens biologiquement, a, b, c et d sont supposés strictement supérieurs à 0.

Pour alléger l'écriture, nous allons écrire le système (2) comme :

$$\begin{cases} x' &= x(a - by) \\ y' &= y(dx - c) \end{cases} \quad (3)$$

On peut donc l'écrire comme :

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x(a - by) \\ y(dx - c) \end{pmatrix}$$

Comme f est C^1 , le théorème de Cauchy-Lipschitz nous assure l'unicité de la solution pour une condition initiale donnée. De plus, on remarque que $(0, 0)$ et $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ sont les uniques points d'équilibre du système. Un état d'équilibre est observé lorsqu'aucune des populations n'évolue, c'est-à-dire lorsque $x'(t)$ et $y'(t)$ sont égales à 0 pour tout t . $(0, 0)$ correspond à l'extinction des deux espèces, tandis que $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ correspond à leur coexistence.

2.1.1 Etude des points d'équilibre

Le système linéarisé en $(0, 0)$ s'écrit :

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \underbrace{f \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}}_0 + Df(0, 0) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + o\left\| \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right\|$$

Donc :

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} \approx Df(0, 0) \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Comme :

$$Df(x, y) = \begin{pmatrix} a - by & -xb \\ yd & dx - c \end{pmatrix}$$
$$Df(0, 0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

Le système linéarisé en $(0, 0)$ s'écrit :

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Dans notre cas, le déterminant de la Jacobienne en $(0, 0)$ est $-ca$, qui est strictement négatif. $(0, 0)$ est donc un équilibre instable, et plus particulièrement un col.

En procédant de la même manière, le système linéarisé en $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ s'écrit :

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Le déterminant est égal à $ac > 0$, et la trace est nulle. L'équilibre $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ est donc un centre : les deux populations oscillent de façon périodique autour de l'équilibre.

2.1.2 Moyenne d'une période

On définit les moyennes de x et y sur une période $[0, T]$ comme :

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

et

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

Nous avons donc $\langle x \rangle = \frac{c}{d}$ et $\langle y \rangle = \frac{a}{b}$. En effet :

$$\int_0^T \frac{y'(t)}{y(t)} dt = [\ln(y(t))]_{t=0}^{t=T} = 0 \text{ car } y(0) = y(T), \text{ puisque } T \text{ est la période}$$

Ainsi,

$$\frac{1}{T} \int_0^T \frac{y'(t)}{y(t)} dt = 0$$

De plus,

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{y'(t)}{y(t)} dt &= \frac{1}{T} \int_0^T dx(t) - c dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^T dx(t) dt - c \\ &= d\langle x \rangle - c \end{aligned}$$

On a donc $\langle x \rangle = \frac{c}{d}$. En procédant exactement de la même manière, on trouve $\langle y \rangle = \frac{a}{b}$.

Evolution des proies et des prédateurs en fonction du temps

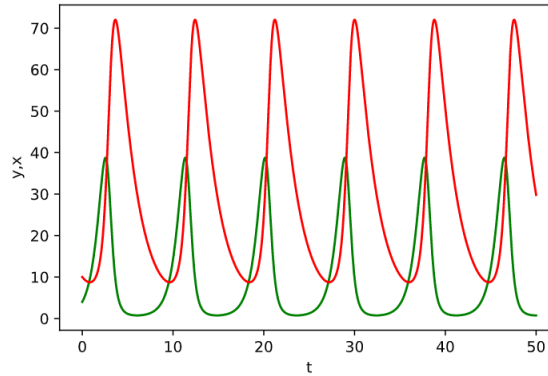


FIGURE 3 – Solution du système (4) pour des conditions initiales $(x_0, y_0) = (4, 10)$. La population des proies est représentée en vert, et la population des prédateurs en rouge.

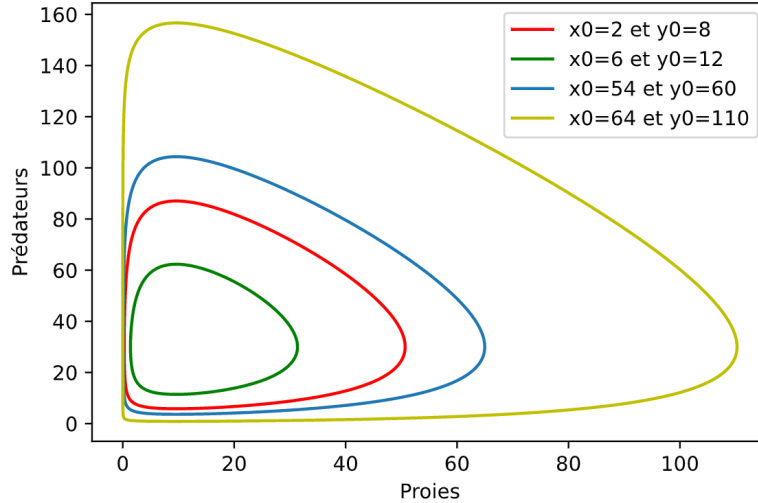


FIGURE 4 – Population des prédateurs en fonctions des proies, pour différentes conditions initiales

D'un point de vue biologique, le fait que les solutions soient périodiques veut dire que les prédateurs prospèrent lorsque les proies sont nombreuses mais finissent par épuiser leurs ressources et déclinent. Lorsque la population prédatrice a suffisamment diminué, les proies en profitent pour se reproduire et leur population augmente à nouveau. Cette dynamique se poursuit à l'infini.

2.1.3 Prise en compte de la pêche

Supposons maintenant que l'on pêche une proportion ϵ donnée de proies et de prédateurs. Prendre en compte la pêche revient à retrancher un terme, compté positivement, qui est proportionnel à la population. En effet, plus il y a de proies (et de prédateurs), plus il y a de chances qu'elles soient pêchées. La constante ϵ est le paramètre de pêche. On l'intègre dans les deux équations car on suppose que les pêcheurs capturent en moyenne une même proportion de proies et des prédateurs. Le système s'écrit donc :

$$\begin{cases} x' &= x(a - by) - \epsilon x \\ y' &= y(dx - c) - \epsilon y \end{cases} \quad (4)$$

Ainsi :

$$\begin{cases} x' &= x((a - \epsilon) - by) \\ y' &= y(dx - (c + \epsilon)) \end{cases}$$

La structure du modèle est donc strictement la même que celle du modèle sans pêche. On a remplacé les paramètres a et c du modèle (2) par les constantes $a - \epsilon$ et $c + \epsilon$. On suppose d'ailleurs que le taux de pêche est inférieur au taux de croissance des proies, et donc que $\epsilon < a$. La nature des points d'équilibre est donc inchangée : $(0, 0)$ est toujours un col, et $(\frac{c+\epsilon}{d}, \frac{a-\epsilon}{b})$ est un centre.

De plus, $\langle x \rangle = \frac{c+\epsilon}{d}$ et $\langle y \rangle = \frac{a-\epsilon}{b}$.

Sur une période, le nombre de proies "moyen" est supérieur à celui qu'il y aurait sans pêche, tandis que le nombre de prédateurs est inférieur à celui qu'il y aurait sans pêche. La pêche favorise les proies.

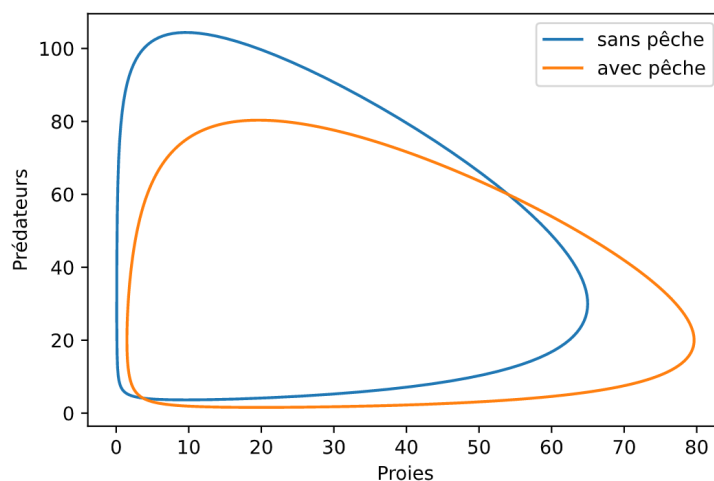


FIGURE 5 – Population des prédateurs en fonction des proies, avec de la pêche et sans pêche.

2.2 Modèle de prédation avec croissance logistique des proies

Le modèle Lotka-Volterra de base suppose, comme nous l'avons vu, que la population des proies peut croître à l'infini. Il est donc très éloigné de la réalité quand il s'agit de modéliser une croissance à long terme de la population des proies : une petite population peut croître rapidement durant un certain temps si elle se situe dans un milieu favorable, mais les ressources de l'environnement des individus concernés finiront forcément par s'épuiser, et il y aura un accroissement de la mortalité. Le modèle suivant, en introduisant le facteur $-\frac{ax^2(t)}{K}$ au modèle de prédation initial, permet de prendre en compte d'éventuels facteurs limitant la croissance. Le terme K désigne la capacité limite de la population des proies, c'est-à-dire la taille maximale de la population que l'écosystème peut supporter. Ce modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial x(t)}{\partial t} = x(t)\left(a - \frac{ax(t)}{K} - by(t)\right) \\ \frac{\partial y(t)}{\partial t} = y(t)(dx(t) - c(t)) \end{cases} \quad (5)$$

Si $c < Kd$, il y a trois points d'équilibre : $(0, 0)$, $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd})$ et $(K, 0)$.

Si $c > Kd$, $\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd} < 0$. Le point $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd})$ n'aurait donc aucun sens biologiquement. On retient donc uniquement les points d'équilibre $(0, 0)$ et $(K, 0)$.

La jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} a - \frac{2ax}{K} - by & -bx \\ dx - c & \end{pmatrix}$$

En $(0, 0)$, on retrouve la même matrice jacobienne que dans le modèle (2) :

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

Comme dans le cas précédent, $(0, 0)$ est un col.

En $(K, 0)$, la jacobienne s'écrit :

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -a & -bK \\ 0 & -c + dK \end{pmatrix}$$

Les deux valeurs propres sont $-a$ et $-c + dK$.

Si $c < dK$, elles sont de signe opposé et le point est un col.

Si $c > dK$, les valeurs propres sont strictement négatives. Le point d'équilibre est donc un noeud stable. Ainsi, on va observer une extinction des prédateurs, tandis que les proies seront à leur capacité limite.

Enfin, dans le cas où $c < dK$, on évalue la jacobienne au point $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd})$,

$$J\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd}\right) = \begin{pmatrix} -\frac{ac}{Kd} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{a}{b}\left(d - \frac{c}{K}\right) & 0 \end{pmatrix}$$

Le déterminant est égal à $\frac{ac}{d}\left(1 - \frac{c}{dK}\right)$. Il est positif. Comme la trace est négative, l'équilibre est stable. Pour savoir si c'est un noeud ou un foyer, il nous faut étudier le signe de :

$$trJ\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd}\right)^2 - 4det\left(J\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd}\right)\right)$$

Ainsi, si $ac > 4(dK - c)dK$, le point est un noeud stable. Si $ac < 4(dK - c)dK$, l'équilibre est un foyer stable.

Nous pouvons donc nous retrouver dans deux cas de figure :

- 1) Si $c < Kd$, alors toutes les trajectoires vont s'orienter vers l'équilibre $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - \frac{ac}{bKd})$.
- 2) Si $c > Kd$, alors il y a convergence des trajectoires vers le point $(K, 0)$. Les prédateurs s'éteignent au bout d'un certain temps et la population des proies atteint sa capacité limite K .

Cas $c < Kd$: $a = 3, b = 0.6, c = 4, d = 2, K = 2$

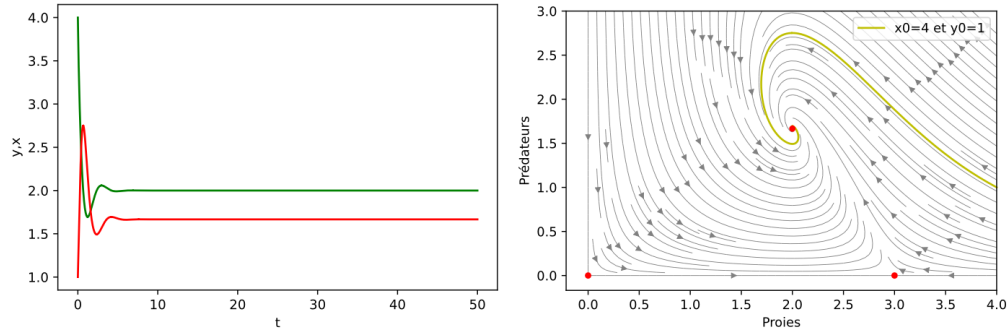


FIGURE 6 – Les deux populations (les proies en vert et les prédateurs en rouge) vont se stabiliser et coexister.

Cas $c > Kd$: $a = 3, b = 0.6, c = 4, d = 2, K = 1$

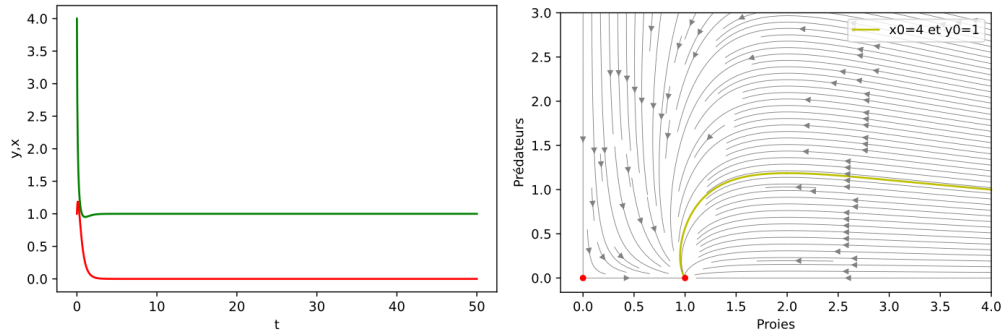


FIGURE 7 – La population des prédateurs va s'éteindre et la population des proies va atteindre sa capacité limite.

2.3 Les équations de compétition de Lotka-Volterra

2.3.1 Le modèle

Au-delà de la dualité proie-prédateur, deux populations peuvent être considérées comme étant en compétition pour des ressources. Le modèle de compétition de Lotka-Volterra s'écrit [13] :

$$\begin{cases} \frac{\partial N_1}{\partial t} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \\ \frac{\partial N_2}{\partial t} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2}\right) \end{cases} \quad (6)$$

$r_1, K_1, r_2, K_2, b_{12}$ et b_{21} sont des constantes positives. r_1 et r_2 représentent les taux de croissances intrinsèques des populations 1 et 2. K_1 (respectivement K_2) désigne la capacité limite de la première population

(respectivement de la seconde population). b_{12} représente l'effet compétitif de N_2 sur N_1 , et b_{21} celui de N_1 sur N_2 .

On adimensionne le système :

$$\begin{aligned} x &= \frac{N_1}{K_1}, & y &= \frac{N_2}{K_2}, & \tau &= r_1 t, & c &= \frac{r_2}{r_1} \\ b &= b_{12} \frac{K_2}{K_1}, & d &= b_{21} \frac{K_1}{K_2} \end{aligned}$$

Le système (6) se réécrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial \tau} &= x(1 - x - by) \\ \frac{\partial y}{\partial \tau} &= cy(1 - y - dx) \end{cases} \quad (7)$$

On suppose que $bd \neq 1$. Ainsi, si $b = d$, on ne peut avoir $b = d = 1$. Si c'était le cas, la ligne $u + v = 1$ aurait constitué en elle-même un équilibre. Il y aurait donc eu une infinité de points d'équilibre. .

Les points d'équilibre de ce système sont $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, 1)$ et $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$. le point $(0, 0)$ correspond à l'extinction des deux populations. Le point $(1, 0)$ correspond au cas où les prédateurs ont totalement disparu et où la population des proies est à sa capacité maximale. Le troisième point d'équilibre $(0, 1)$ correspond, à l'inverse, au cas où les proies se seraient éteintes et où la population des prédateurs serait à son effectif maximal . Enfin, le dernier point fixe $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$ représente le cas où les deux populations coexistent.

Les valeurs de b et d vont avoir un fort impact sur la nature des points d'équilibre. Dans le cas où b et d sont strictement supérieurs à 1, on parle de compétition forte. Lorsque b et d sont strictement inférieurs à 1, la compétition est qualifiée de faible. Enfin, si $b < 1 < d$ ou $d < 1 < b$, on parle de compétition faible-forte.

La matrice jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - by & -bx \\ -cdy & c(1 - 2y - dx) \end{pmatrix}$$

On évalue maintenant cette jacobienne en chacun des points d'équilibre.

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & c \end{pmatrix}$$

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -b \\ 0 & c(1 - d) \end{pmatrix}$$

$$J(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 - b & 0 \\ -cd & -c \end{pmatrix}$$

$$J\left(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1}\right) = \begin{pmatrix} \frac{1-b}{bd-1} & \frac{b(1-b)}{bd-1} \\ \frac{cd(1-d)}{bd-1} & \frac{c(1-d)}{bd-1} \end{pmatrix}$$

En $(0, 0)$, les valeurs propres sont strictement positives. $(0, 0)$ est donc un équilibre instable.

En $(1, 0)$, les valeurs propres sont -1 et $c(1 - d)$.
 Si $d < 1$, elles sont de signe opposé, et $(1, 0)$ est un col.
 Si $d > 1$, elles sont toutes les deux strictement négatives, et donc $(1, 0)$ est un noeud attractif.

En $(0, 1)$, les valeurs propres sont $(1 - b)$ et $-c$.
 Si $b < 1$, elles sont de signe opposé et donc $(0, 1)$ est un col.
 Si $b > 1$, elles sont toutes les deux de signe strictement négatif. $(0, 1)$ est un noeud attractif.

En $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$, $det(J) = \frac{c(1-b)(1-d)}{1-bd}$ et $tr(J) = \frac{1-b+c(1-d)}{bd-1}$.
 Si $b < 1 < d$ ou si $d < 1 < b$, l'abscisse et l'ordonnée de l'équilibre sont de signes différents : il n'y a pas de point d'équilibre de coexistence, puisqu'il n'aurait aucun sens biologique.
 Si b et $d > 1$, alors $bd > 1$ et $det(J) < 0$. L'équilibre est donc un col.
 Si $b < 1$ et $d < 1$, alors $bd < 1$ et $det(J) > 0$. De plus $tr(J) < 0$. L'équilibre est un attracteur.

Récapitulons :

- 1) Dans le cas où b et d sont tous les deux strictement inférieurs à 1, le seul point d'équilibre stable est celui de coexistence. Pour toute condition initiale, les trajectoires vont donc tendre vers ce point.
- 2) Si b et d sont tous les deux strictement supérieurs à 1, $(0, 1)$ et $(1, 0)$ sont des points d'équilibre attractifs. $(0, 0)$ et le point de coexistence sont des équilibres instables.
- 3) Si $b < 1 < d$, il y a trois points d'équilibre : $(0, 0)$, $(0, 1)$ et $(1, 0)$. Seul $(1, 0)$ est stable.
- 4) Si $d < 1 < b$, il y a trois points d'équilibre : $(0, 0)$, $(0, 1)$ et $(1, 0)$. Seul $(0, 1)$ est stable.

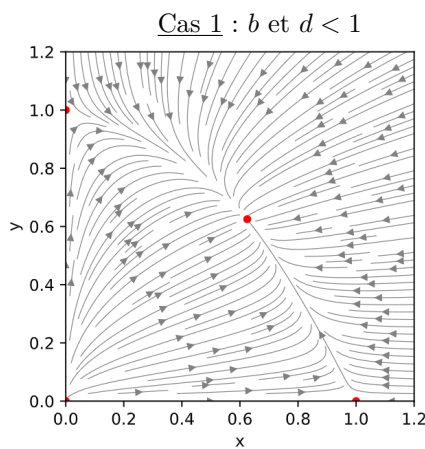


FIGURE 8 – La compétition entre les deux populations est faible et le point d'équilibre de coexistence est un attracteur.

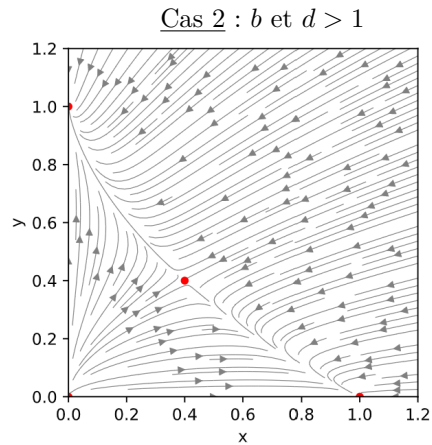


FIGURE 9 – La compétition entre les deux populations est très élevée ce qui mène à l'exclusion de l'une d'elles. La population gagnante dépend des conditions initiales.

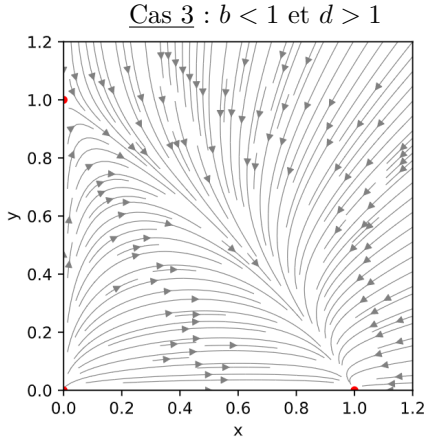


FIGURE 10 – L’effet compétitif de x sur y est plus fort que l’effet compétitif de y sur x , ce qui mène à l’exclusion de y .

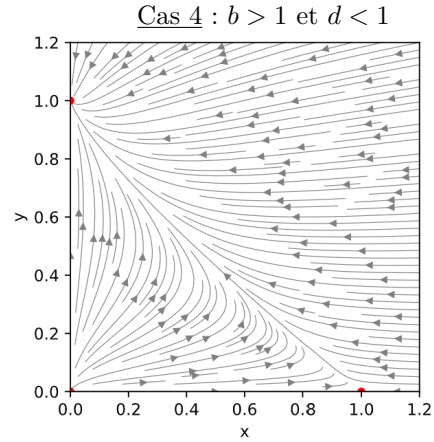


FIGURE 11 – L’effet compétitif de y sur x est plus fort que l’effet compétitif de x sur y , ce qui mène à l’exclusion de x .

2.3.2 Mise en place d’un traitement dans le cas de compétition entre deux populations cellulaires

Les populations x et y de la section précédente auraient très bien pu, dans le cas d’un cancer, représenter respectivement le volume des cellules saines et le volume des cellules cancéreuses en fonction du temps. Ces deux populations peuvent en effet être vues comme deux espèces en compétition pour un territoire, de l’oxygène, et des nutriments. Dans ce cas, la section précédente présentait l’évolution naturelle des deux populations, sans intervention extérieure. L’idée d’un traitement, comme la chimiothérapie, est de favoriser l’extinction de la population de cellules cancéreuses.

Les équations du modèle se réécrivent :

$$\begin{cases} x' &= x - x^2 - bxy - \delta_1 x \\ y' &= cy - cy^2 - cdx y - \delta_2 y \end{cases} \quad (8)$$

δ_1 et δ_2 sont les termes de traitement, strictement positifs. On suppose en effet que le taux de croissance des cellules cancéreuses (et des cellules saines) diminue proportionnellement à la concentration de médicament, qui est supposé constant dans le temps. Le retranchement d’un terme positif proportionnel à la population sur laquelle on souhaite avoir le contrôle nous rappelle le cas de pêche/chasse que nous avons vu dans la partie 2.1.3, sauf que nous sommes ici dans un cas de compétition entre les deux espèces. De plus, δ_1 et δ_2 ne sont ici pas forcément égaux, ce qui illustre le fait que les deux populations n’ont pas forcément la même sensibilité à l’injection du traitement/ sont plus ou moins dures à chasser.

Nous allons encore une fois étudier la nature des points d’équilibre afin de voir l’efficacité du traitement. Les points fixes sont $(0, 0)$, $(1 - \delta_1, 0)$, $(0, 1 - \frac{\delta_2}{c})$ et $(\frac{b(1 - \frac{\delta_2}{c}) + \delta_1 - 1}{db - 1}, \frac{d(1 - \delta_1) + \frac{\delta_2}{c} - 1}{db - 1})$.

La matrice jacobienne du système s’écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - by - \delta_1 & -bx \\ -cdy & c - 2cy - cd x - \delta_2 \end{pmatrix}$$

On évalue la jacobienne aux points d'équilibre.

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 - \delta_1 & 0 \\ 0 & c - \delta_2 \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont $1 - \delta_1$ et $c - \delta_2$. $(0, 0)$ est stable si, et seulement si les valeurs propres sont strictement négatives, et donc si, et seulement si $\delta_1 > 1$ et $\delta_2 > c$. Dans ce cas, on peut directement éliminer les points $(1 - \delta_1, 0)$ et $(0, 1 - \frac{\delta_2}{c})$, dont l'abscisse et l'ordonnée seraient respectivement strictement négatives, ce qui n'aurait aucun sens biologiquement.

$$J(1 - \delta_1, 0) = \begin{pmatrix} \delta_1 - 1 & b(\delta_1 - 1) \\ 0 & c + cd(\delta_1 - 1) - \delta_2 \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont $\delta_1 - 1$ et $c + cd(\delta_1 - 1) - \delta_2$. Ainsi, si $\delta_1 < 1$ et $\delta_2 > c + cd(\delta_1 - 1)$, $(1 - \delta_1, 0)$ est un noeud stable. Si $\delta_1 < 1$ et $\delta_2 < c + cd(\delta_1 - 1)$, c'est un col. Si $\delta_1 > 1$, ce point d'équilibre n'est dans tous les cas pris en compte, car l'abscisse serait strictement négative.

$$J(0, 1 - \frac{\delta_2}{c}) = \begin{pmatrix} b(\frac{\delta_2}{c} - 1) - \delta_1 + 1 & 0 \\ -cd(1 - \frac{\delta_2}{c}) & \delta_2 - c \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont $b(\frac{\delta_2}{c} - 1) - \delta_1 + 1$ et $\delta_2 - c$. Ainsi, si $\delta_1 > b(\frac{\delta_2}{c} - 1) + 1$ et $c > \delta_2$, $(0, 1 - \frac{\delta_2}{c})$ est stable. Si $\delta_1 < b(\frac{\delta_2}{c} - 1) + 1$ et $c > \delta_2$, $(0, 1 - \frac{\delta_2}{c})$, c'est col. Si $c < \delta_2$, on ne le prend pas en compte.

Enfin, la matrice jacobienne évaluée au point de coexistence s'écrit :

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} -x^* & -bx^* \\ -cdy^* & -cy^* \end{pmatrix}$$

Où $(x^*, y^*) = (\frac{b(1 - \frac{\delta_2}{c}) + \delta_1 - 1}{db - 1}, \frac{d(1 - \delta_1) + \frac{\delta_2}{c} - 1}{db - 1})$. Nous avons :

$$tr(J(x^*, y^*)) = -x^* - cy^*$$

et :

$$det(J(x^*, y^*)) = cx^*y^*(1 - db)$$

On suppose que les paramètres sont pris de telle sorte à ce que x^* et y^* soient strictement supérieurs à 0. La trace est donc strictement négative. Si $db < 1$, $det(J(x^*, y^*)) > 0$. Le point de coexistence est donc stable. Si $db > 1$, le point de coexistence est un col. On est dans un cas assez similaire au cas de compétition sans l'ajout d'un traitement, où si $db < 1$, le point de coexistence est stable et où si $db > 1$, le point de coexistence est un col.

Cas 1 : $c = 0.5, b = 0.4, d = 0.3, \delta_1 = 0.5, \delta_2 = 0.3$

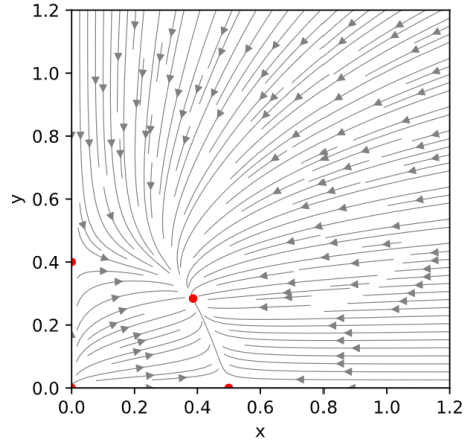


FIGURE 12 – La compétition entre les deux populations est faible.

Cas 2 : $c = 1.2, b = 1.5, d = 0.99, \delta_1 = 0.01, \delta_2 = 0.2$

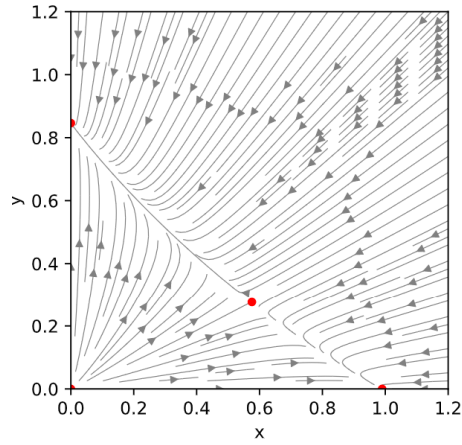


FIGURE 13 – La compétition entre les deux populations favorise y . De plus, la compétition mène à l'exclusion de l'une des deux populations, qui dépend des conditions initiales.

Cas 3 : $c = 1.5, b = 0.9, d = 1.5, \delta_1 = 0.2, \delta_2 = 1.6$

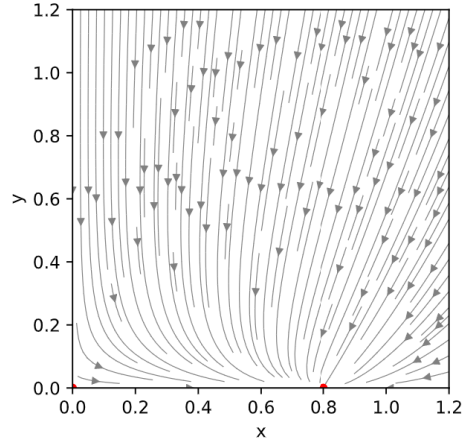


FIGURE 14 – Le traitement favorise x . La compétition mène à l'exclusion de y pour presque toutes les valeurs initiales.

Cas 4 : $c = 1.5$, $b = 0.9$, $d = 1.5$, $\delta_1 = 1.1$, $\delta_2 = 0.7$

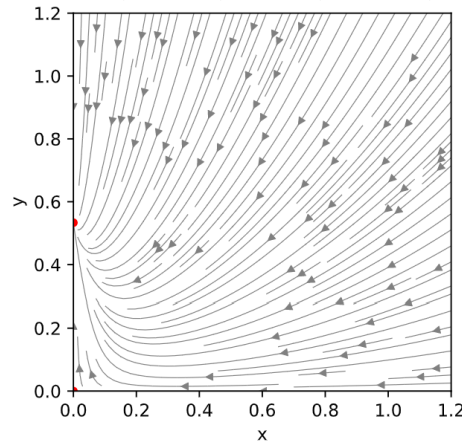


FIGURE 15 – Le traitement favorise y . La compétition mène à l'exclusion de x pour presque toutes les valeurs initiales.

Nous avons vu que lorsque $bd < 1$, le point de coexistence des populations était un équilibre stable pour la cas de compétition avec traitement, et sans traitement. Dans le cas d'une compétition sans traitement, il est le seul point stable. Il y a aura donc coexistence des deux populations pour toute valeur initiale. Cependant, dans le cas de compétition avec traitement, le point $(1 - \delta_1, 0)$, qui correspond à une extinction de la population de cellules cancéreuses, est aussi un point d'équilibre attractif si $\delta_1 < 1$ et $\delta_2 > c + cd(\delta_1 - 1)$. Rappelons que le point de coexistence est $(x^*, y^*) = (\frac{b(1 - \frac{\delta_2}{c}) + \delta_1 - 1}{db - 1}, \frac{d(1 - \delta_1) + \frac{\delta_2}{c} - 1}{db - 1})$. Or, dans le cas où $bd < 1$, $\delta_1 < 1$ et $\delta_2 > c + cd(\delta_1 - 1)$, l'ordonnée du point d'équilibre est strictement négative, ce qui n'a aucun sens biologiquement. On ne prend plus en compte ce point d'équilibre, et on a donc un unique point d'équilibre attractif : $(1 - \delta_1, 0)$. Ainsi, dans ce cas, l'administration d'un traitement est efficace, puisqu'il permet d'éliminer totalement les cellules cancéreuses pour toutes les situations initiales.

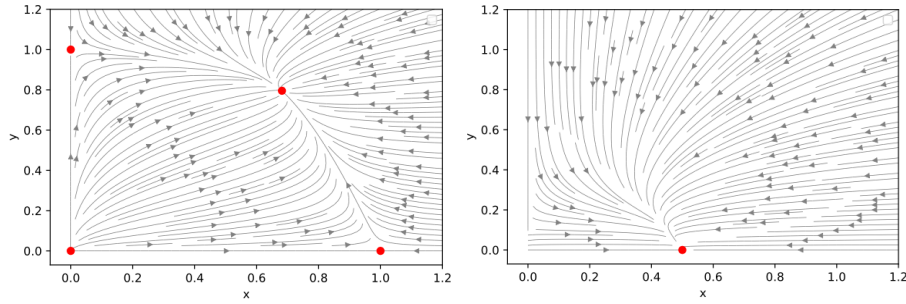


FIGURE 16 – En l'absence de traitement (figure gauche), il y a coexistence des deux populations cellulaires. L'ajout d'un traitement (à droite) mène à l'extinction de la population des cellules cancéreuses. Pour les deux diagrammes, on a pris $b = 0.4$, $d = 0.3$, $c = 0.5$. Pour la mise en place du traitement, on a pris $\delta_1 = 0.5$ et $\delta_2 = 0.45$.

2.3.3 Introduction d'une troisième espèce

Nous allons à présent chercher à complexifier le modèle de base de compétition en introduisant une troisième population, ce qui nous permet de nous rapprocher davantage de la réalité, où bien plus de deux espèces interagissent entre elles. Nous allons essayer de modéliser une chaîne alimentaire à trois individus, en mettant en compétition deux espèces pour la nourriture (les lapins et les moutons), et en introduisant une espèce prédatrice (les loups). L'introduction d'une nouvelle espèce permet un contrôle d'une population. C'est le principe de la chaîne alimentaire, qui permet à plusieurs populations de coexister dans un même espace, et donc de maintenir l'écosystème. Le modèle que nous allons présenter est donc un mélange entre le modèle de compétition et de prédation de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t} = x(a - bx - cy) \\ \frac{\partial y}{\partial t} = y(d - ey - fx - gz) \\ \frac{\partial z}{\partial t} = z(ky - jz - h) \end{cases} \quad (9)$$

x désigne la population de lapins, y la population de moutons, et z la population de loups. Les deux premières équations sont des équations de compétition. On retranche à la deuxième un terme en z , puisque les moutons sont chassés par les loups. La troisième représente le fait que les loups chassent les moutons.

La jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} a - 2bx - cy & -cx & 0 \\ -fy & d - 2ey - fx - gz & -gy \\ 0 & kz & -2jz + ky - h \end{pmatrix}$$

Cette matrice est beaucoup plus compliquée à étudier que dans le cas d'un système à deux équations. La nature des points d'équilibre va grandement dépendre de la valeur de chaque paramètre. Le but étant de voir si les espèces peuvent coexister, nous allons nous contenter de réaliser quelques simulations numériques, en prenant par exemple $a = 3$, $b = \frac{1}{40}$, $c = \frac{1}{10}$, $d = 2$, $e = \frac{1}{20}$, $f = \frac{1}{40}$, $g = \frac{1}{20}$, $h = 1$, $j = \frac{1}{20}$ et $k = \frac{1}{20}$.

Il est important de mentionner que pour assurer la coexistence des trois espèces, il faut que notre situation initiale soit en défaveur des lapins, sinon on va assister à l'extinction de la population des moutons. Le fait d'introduire une espèce prédatrice, qui chasse les loups, ne va changer ce processus, mais uniquement accélérer la disparition des moutons. Pour nous convaincre de la nécessité d'introduire un plus faible nombre de lapins que de moutons, regardons les simulations numériques suivantes :

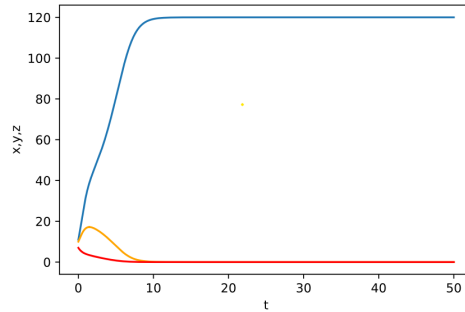


FIGURE 17 – Lorsque les conditions initiales sont égales à $(12, 10, 8)$, les populations de moutons (en jaune) et de loups (en rouge) s'éteignent. La population des lapins (en bleu) augmente, avant d'atteindre un seuil : ceux-ci ont toutes les ressources disponibles puisqu'il n'y a plus de compétition.

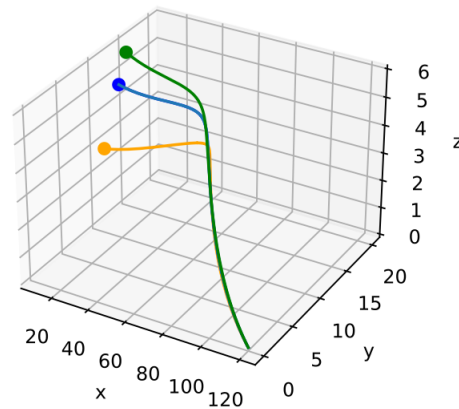


FIGURE 18 – Diagramme des phases, où les conditions initiales sont représentées par les points. Les lapins sont initialement plus nombreux que les moutons. Cela conduit à l'extinction des moutons puis des loups, tandis que la population de lapins semble augmenter jusqu'à sa capacité limite.

A contrario, introduisons à présent un nombre de lapins inférieur à celui des moutons, tout en gardant un nombre relativement faible de loups par rapport aux moutons (il est important que le nombre de loups ne soit pas trop important, sinon les moutons vont disparaître sous l'effet de la chasse) :

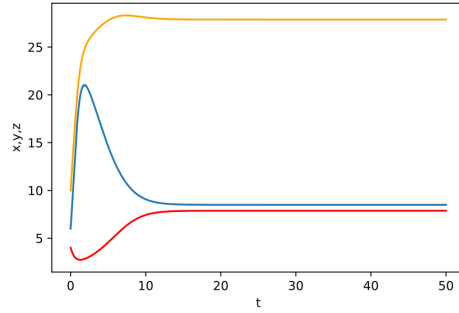


FIGURE 19 – Lorsque les conditions initiales sont égales à $(6, 10, 4)$, il y a coexistence des trois populations.

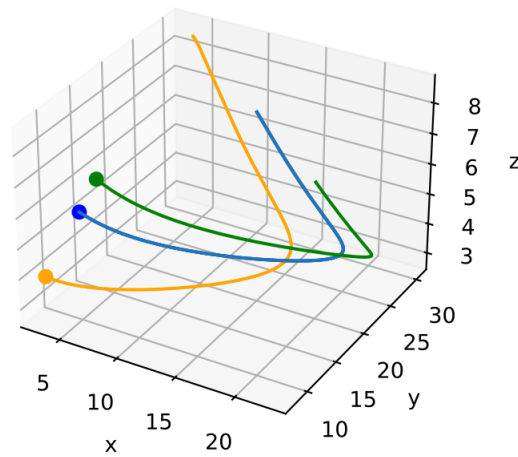


FIGURE 20 – Diagramme des phases, où les conditions initiales, représentées par les points, sont prises de telle sorte à ce que la population des lapins soit inférieure à celle des moutons, et que la population des loups soit relativement faible par rapport à celle des moutons.

Ces graphiques semblent conforter notre intuition : lorsque la population des lapins est initialement plus faible que la population des moutons, et que la population des loups est relativement faible par rapport à celle des moutons, les trois espèces coexistent. Augmentons maintenant le nombre initial de loups, sans changer le nombre initial de lapins et de moutons :

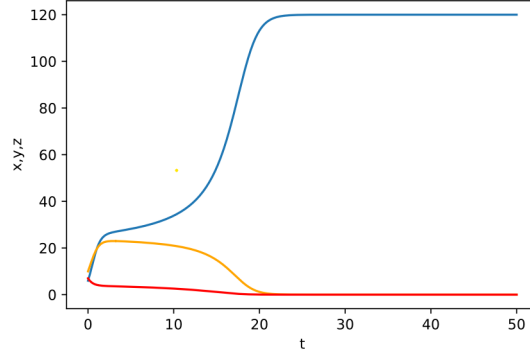


FIGURE 21 – Lorsque les conditions initiales sont égales à $(6, 10, 7)$, seuls les lapins survivent

Lorsque l'on introduit un nombre trop important de loups, la population des moutons s'éteint, puis celle des loups. La population des lapins augmente rapidement avant d'atteindre sa capacité limite lorsque la population des moutons est complètement éteinte. Cela semble assez logique, puisqu'elle n'est plus en compétition avec les moutons.

2.4 Le cas mutualiste

Le mutualisme intervient lorsque l'interaction entre deux espèces est avantageuse pour chacune d'elles. Par exemple, il existe un mutualisme dit obligatoire entre les herbivores ruminants et certains micro-organismes logés dans la panse. Ceux-ci dégradent les parois de cellulose des plantes ingérées, qui sont impossibles à dégrader par les ruminants sans la collaboration de certains êtres. Ainsi, ces micro-organismes ingèrent certains nutriments et libèrent des nutriments indispensables à la vache. Ce mutualisme est qualifié d'obligatoire, car il est indispensable à la survie de chacune des deux espèces.

Le cas du mutualisme peut être pertinent, même dans le cas du cancer. En effet, dans certains cas de cancer, comme le cancer du sein ou de la prostate, il existe des cellules de soutien, comme les "cancer associated adipocytes" (CAAs) et les "cancer associated fibroblasts" (CAFs) qui sont des cellules initialement saines mais qui sont détournées, transformées à leur profit par les cellules cancéreuses pour favoriser leur prolifération.

Le modèle général s'écrit [13] :

$$\begin{cases} \frac{\partial N_1}{\partial t} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \\ \frac{\partial N_2}{\partial t} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2}\right) \end{cases} \quad (10)$$

$r_1, r_2, K_1, K_2, b_{12}$ et b_{21} sont des constantes positives. On peut voir que le modèle est quasiment le même que celui de compétition, excepté qu'on a le signe + devant les constantes b_{12} et b_{21} . Ceci est assez intuitif, puisque cette fois-ci, les deux populations vont profiter mutuellement de leurs présences respectives. b_{12} représente alors l'impact de la coopération sur la taille de la première population, et b_{21} l'impact de la coopération sur la taille de la deuxième population.

On adimensionne le système comme nous l'avons fait pour le modèle de compétition :

$$x = \frac{N_1}{K_1}, \quad y = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad b = \frac{r_2}{r_1}$$

$$a = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad c = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$$

On obtient alors :

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial \tau} = x - x^2 + ayx \\ \frac{\partial y}{\partial \tau} = by - by^2 + bcyx \end{cases} \quad (11)$$

Les points d'équilibre du système sont $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, 1)$ et $(\frac{a+1}{1-ca}, \frac{1+c}{1-ca})$. On peut directement en conclure que si $ca > 1$, il n'y a que trois points d'équilibre. En effet, le cas de figure où la taille de la deuxième population est négative n'a aucun sens biologique.

La jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} 1 - 2x + ay & ax \\ bcy & b - 2by + bcx \end{pmatrix}$$

Ainsi, en $(0, 0)$, on a :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & b \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont 1 et b , et sont donc strictement positives. $(0, 0)$ est un noeud instable.

En $(1, 0)$, on a :

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & a \\ 0 & b + bc \end{pmatrix}$$

Les deux valeurs propres -1 et $b(1+c)$ sont de signe opposé. $(1, 0)$ est un col.

De même,

$$J(0, 1) = \begin{pmatrix} 1+a & 0 \\ bc & -b \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont $1+a$ et $-b$. L'équilibre est un col.

Si $ca < 1$, le quatrième point d'équilibre vérifie :

$$J\left(\frac{a+1}{1-ca}, \frac{1+c}{1-ca}\right) = \begin{pmatrix} \frac{1+a}{ca-1} & a\frac{a+1}{1-ca} \\ bc\frac{1+c}{1-ca} & \frac{cb+b}{ca-1} \end{pmatrix}$$

Le déterminant est égal à $\frac{(1+a)b(1+c)}{1-ca}$. Il est strictement positif. Comme la trace est strictement négative, le point de coexistence est un point d'équilibre stable.

Nous pouvons donc conclure de l'étude des équilibres que lorsque $ca > 1$, c'est-à-dire dans le cas où l'interaction est forte, il y a trois équilibres : $(0, 0)$, $(1, 0)$ et $(0, 1)$ qui sont tous instables. Le mutualisme donne naissance à une croissance illimitée des deux populations, ce qui est très éloigné de la réalité.

Lorsque $ca < 1$, il y a un quatrième point d'équilibre qui est stable : le point de coexistence des deux espèces. Les autres points d'équilibres étant tous instables, les populations se stabilisent et coexistent pour toute situation initiale.

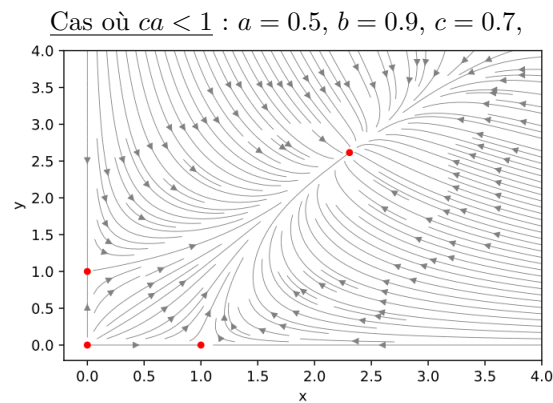


FIGURE 22 – Le mutualisme mène à la coexistence des deux populations.

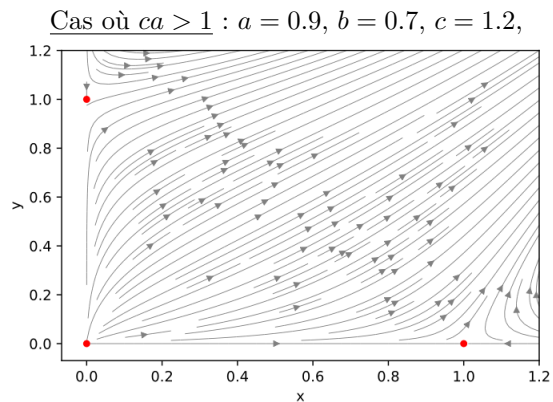


FIGURE 23 – Le mutualisme mène à la croissance illimitée des deux populations.

2.5 Un autre modèle de proie-prédateur : le modèle de Holling

Introduisons à présent dans notre modèle une réponse fonctionnelle de Holling de type II. Cette dernière suggère une augmentation croissante de la prédation suivant la quantité de proies, jusqu'à un certain seuil. Le prédateur passe son temps à chercher des proies si celles-ci sont en faible quantité. Si les proies sont nombreuses, les prédateurs en trouvent facilement. Ils mangent alors jusqu'à saturation. Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} x' &= rx(1 - bx) - \frac{axy}{x+D} \\ y' &= -cy + \frac{dxy}{x+D} \end{cases} \quad (12)$$

Les constantes sont strictement positives, et on suppose $D < \frac{1}{b}$ et $d > c$.

Le nombre de points d'équilibre dépend des paramètres du modèle.

1) Si $\frac{d-c}{cD} > b$, il y a trois points d'équilibre : $(0, 0)$, $(\frac{1}{b}, 0)$ et (x^*, y^*) , où $x^* = \frac{cD}{d-c}$, et $y^* = \frac{r}{a}(x^* + D)(1 - bx^*)$.

2) Si $\frac{d-c}{cD} < b$, alors il n'y a que deux points d'équilibre d'intérêt pour le modèle : $(0, 0)$ et $(\frac{1}{b}, 0)$.

La matrice jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} r - 2rbx - \frac{aDy}{(x+D)^2} & -\frac{ax}{x+D} \\ \frac{dDy}{(x+D)^2} & -c + \frac{dx}{x+D} \end{pmatrix}$$

En $(0, 0)$, on a :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

Le déterminant est égal à $-rc < 0$. $(0, 0)$ est un col.

En $(\frac{1}{b}, 0)$, point qui correspond à l'extinction du prédateur, on a :

$$J(\frac{1}{b}, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{a}{1+Db} \\ 0 & -c + \frac{d}{1+Db} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont respectivement égales à $\lambda_1 = -r < 0$ et $\lambda_2 = -c + \frac{d}{1+Db}$.

La nature du point d'équilibre dépend donc des paramètres :

- Si $b < \frac{d-c}{cD}$, $\lambda_2 > 0$. Les valeurs propres sont alors de signe opposé, et $(\frac{1}{b}, 0)$ est un col.
- Si $b > \frac{d-c}{cD}$, $\lambda_2 < 0$. L'équilibre $(\frac{1}{b}, 0)$ est un noeud stable.

2.5.1 Existence d'un cycle limite

Supposons maintenant que l'on a toujours $\frac{d-c}{cD} > b$. Ce cas va nous permettre d'introduire la notion de cycle limite et le théorème de Poincaré-Bendixon.

Définition 2.1 On appelle point ω -limite d'une trajectoire un point Y tel qu'il existe une suite $(t_n)_{n \in \mathbf{N}}$ de \mathbf{R}_+ tendant vers $+\infty$ telle que $Y = \lim_{n \rightarrow +\infty} \phi_{t_n}(X)$, où ϕ désigne le flot du système dynamique différentiable.

Définition 2.2 Soit Γ_X l'orbite du point X . L'ensemble des points ω -limites de Γ_X est l'ensemble ω -limite de Γ_X , noté $\omega(\Gamma_X)$. Un ensemble $\omega(\Gamma_X)$ est fermé, non vide, compact si Γ_X est contenu dans un compact, et invariant par le flot, i.e. $\forall t \in \mathbf{R}, \phi_t(\omega(\Gamma_X)) \subset \omega(\Gamma_X)$.

Définition 2.3 (Cycle limite) On appelle cycle limite une trajectoire Γ fermée dans l'espace des phases, telle qu'au moins une autre trajectoire spirale à l'intérieur lorsque $t \rightarrow \pm\infty$.

Définition 2.4 (Cycle limite stable) Si toutes les trajectoires intérieures et extérieures s'enroulent autour de Γ pour $t \rightarrow +\infty$, le cycle limite est stable.

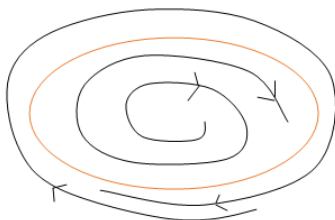


FIGURE 24 – Cycle limite stable

Définition 2.5 (Cycle limite instable) Si toutes les trajectoires intérieures et extérieures s'enroulent autour de Γ pour $t \rightarrow -\infty$, le cycle limite est instable.

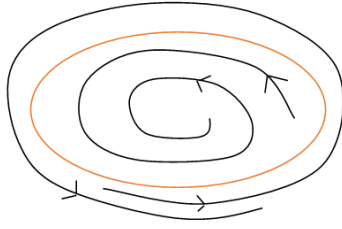


FIGURE 25 – Cycle limite instable

Définition 2.6 (Domaine attractant du plan) On appelle domaine attractant une région D du plan bornée et compacte telle que toute trajectoire partant du bord ∂D de D entre dans l'intérieur de D .

Théorème 2.1 (Poincaré-Bendixon) Si D est un domaine borné attractant du plan, tout trajectoire de D admet pour ω -limite :

- soit un point d'équilibre ;
- soit un orbite périodique ;
- soit un ensemble constitué de la réunion de points d'équilibres et d'orbites régulières qui les joignent (hétéroclines ou homoclines).

Ce théorème affirme donc que toute trajectoire du plan "attrapée" par un ensemble attractant ne peut faire que deux choses : soit tendre vers un ensemble contenant au moins un point d'équilibre, soit vers une orbite périodique. Pour démontrer qu'une orbite tend vers un cycle périodique, il faut rechercher par exemple un domaine attractant contenant un point d'équilibre instable. La trajectoire pénétrant dans D , ne pouvant tendre vers l'équilibre, doit tendre vers un cycle limite se trouvant à l'intérieur de D .

Nous allons pouvoir utiliser ce dernier théorème, dans le cas où $b < \frac{d-c}{cD}$, pour montrer qu'il y a un cycle limite. On a en effet un troisième point d'équilibre (x^*, y^*) , comme on l'a défini précédemment. La jacobienne en ce point vaut :

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - 2rbx^* - \frac{aDy^*}{(x^*+D)^2} & -\frac{ax^*}{x^*+D} \\ \frac{dDy^*}{(x^*+D)^2} & -c + \frac{dx^*}{x^*+D} \end{pmatrix}$$

Comme y^* est un point d'équilibre, il vérifie :

$$\begin{aligned} y^{*'} = 0 &\Rightarrow -cy^* + \frac{dx^*y^*}{x^*+D} = 0 \\ &\Rightarrow -c + \frac{dx^*}{x^*+D} = 0 \end{aligned}$$

Donc :

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} r - 2rbx^* - \frac{aDy^*}{(x^*+D)^2} & -\frac{ax^*}{x^*+D} \\ \frac{dDy^*}{(x^*+D)^2} & 0 \end{pmatrix}$$

Ainsi,

$$\det(J(x^*, y^*)) = \frac{adDy^*x^*}{(x^* + D)^3} > 0 \quad (13)$$

De plus,

$$\begin{aligned} \operatorname{tr}J(x^*, y^*) &= r - 2rbx^* - \frac{aDy^*}{(x^* + D)^2} \\ &= rx^* \frac{1 - Db - 2x^*b}{x^* + D} \text{ en remplaçant } y^* \text{ par sa formule.} \end{aligned}$$

Si $x^* > \frac{1-Db}{2b}$, la trace est strictement négative. L'équilibre est donc stable. Si $x^* < \frac{1-Db}{2b}$, la trace est strictement positive. L'équilibre est alors instable. Dans ce cas, le théorème de Poincaré-Bendixon nous permet d'affirmer qu'il existe au moins un cycle limite.

En effet, on peut construire une boîte de Poincaré-Bendixon qui va nous permettre de conclure à l'existence d'un cycle limite stable. Cette construction s'inspire de celle utilisée en [8] dans le cadre de l'analyse du diagramme des phases des équations de réaction de diffusion de Fisher-KPP, afin de montrer une condition suffisante d'existence d'une solution à front de propagation. On s'inspirera également de cette démonstration plus loin, dans le chapitre sur les équations de réaction diffusion de Fisher KPP.

On étudie le diagramme des phases (voir figure (26)), où le nullcline $y = \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$ est représenté en vert, et le nullcline $x = \frac{cD}{d-c}$ en bleu. On prend une condition initiale (x_0, y_0) telle que $x_0 > \frac{1}{b}$. Appelons ce point A . On suit sa trajectoire (en orange, sauf le segment $[AB]$) jusqu'à ce qu'elle coupe la nullcline $y = \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$ verticalement vers le haut. On note B ce point d'intersection. On ferme ensuite la boîte en reliant les points A et B . Appelons cette boîte R .

Pour montrer que R est un domaine attractant du plan, c'est-à-dire que toute trajectoire partant du bord entre dans l'intérieur de R , nous allons diviser notre plan des phases en quatre régions R_1, R_2, R_3 et R_4 et montrer qu'aucune trajectoire ne peut en sortir. R_1 est la région bornée par $x = \frac{cD}{d-c}$, $y = \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$, par $[AB]$, et par le "premier tour" de la solution. On note ∂R_1 sa frontière. R_2 est la région bornée à droite par $x = \frac{cD}{d-c}$, en bas par $y = \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$, et par le premier tour de notre solution. On désigne son bord par ∂R_2 . R_3 est la région bornée par $x = \frac{cD}{d-c}$, $y = \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$, et ∂R_3 . Enfin, R_4 est délimitée par $x = \frac{cD}{d-c}$, $y = \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$ et ∂R_4 .

Si $(x, y) \in R_1$, $x > \frac{cD}{d-c}$ et $y > \frac{r}{a}(1 - xb)(x + D)$. Dans le cas général, nous avons

$$\begin{aligned} x' &= rx(1 - bx) - \frac{axy}{x + D} \\ &= \frac{rx(1 - bx)(x + D) - axy}{x + D} \end{aligned}$$

Comme $x + D > 0$ sur R_1 , le signe de x' dépend du numérateur.

$$\begin{aligned}
rx(1-bx)(x+D) - axy &< rx(1-bx)(x+D) - r(1-xb)(x+D)x \\
&= rx^2 + rxD - rbx^3 - rbx^2D - (r-rxb)(x^2 + xD) \\
&= rx^2 + rxD - rbx^3 - rbx^2D - rx^2 - rxD + rbx^3 + rx^2bD \\
&= 0
\end{aligned}$$

On a donc $x' < 0$.

De même, on a :

$$\begin{aligned}
y' &= -cy + \frac{dxy}{x+D} \\
&= \frac{-cy(x+D) + dxy}{x+D}
\end{aligned}$$

Le signe de y' dépend encore une fois du numérateur.

$$-cy(x+D) + dxy = -cyx - cyD + dxy$$

Comme on suppose que $y > 0$, on peut diviser par y et étudier le signe de $-cx - cD + dx$.

$$\begin{aligned}
-cx - cD + dx &= x(d-c) - cD \\
&> \frac{cD}{d-c}(d-c) - cD \\
&= 0
\end{aligned}$$

On a donc $y' > 0$. Les solutions se dirigent vers le haut et vers la gauche. Elles ne peuvent donc pas sortir par $[AB]$. Elles ne peuvent pas non plus sortir de la boîte par ∂R_1 , puisque les solutions ne peuvent s'intersecter. La solution entre donc dans R_2 .

Dans R_2 , $x < \frac{cD}{d-c}$ et $y > \frac{r}{a}(1-xb)(x+D)$. On montre de la même façon que $x' < 0$ et $y' < 0$. Les solutions se dirigent vers le bas gauche. Elles ne peuvent pas intersecter ∂R_2 . Elles entrent donc dans R_3 . On a alors $0 < x < \frac{cD}{d-c}$ et $0 < y < \frac{r}{a}(1-xb)(x+D)$. $x' > 0$ et $y' < 0$. Les solutions ne pouvant intersecter ∂R_3 , elles rentrent dans R_4 . Dans cette région, $x' > 0$ et $y' > 0$. Les solutions entrent dans R_1 , et ainsi de suite.

Nous avons donc vu qu'aucune solution ne peut sortir de R . Ainsi, toute trajectoire partant de ∂R entre dans l'intérieur de R . La partie la plus importante de cette démonstration est le fait qu'aucune trajectoire ne peut rentrer dans R par $[AB]$. A partir de là, on est sûr qu'aucune trajectoire ne peut rentrer dans la boîte : une trajectoire ne pouvant pas passer par $[AB]$ ne pourrait passer que par ∂R_1 , ∂R_2 , ∂R_3 ou ∂R_4 . Cette situation, comme les solutions ne peuvent pas s'intersecter, est possible uniquement pour la solution "ne faisant qu'un" avec ∂R_1 , ∂R_2 , ∂R_3 , ∂R_4 . Cette solution faisant déjà partie de la boîte par construction, aucune autre solution ne peut rentrer en passant par le bord.

R est trivialement bornée et compacte. C'est donc un domaine attractant. Le point (x^*, y^*) étant instable, on en déduit, par le théorème de Poincaré-Bendixon, qu'il existe au moins un cycle limite.

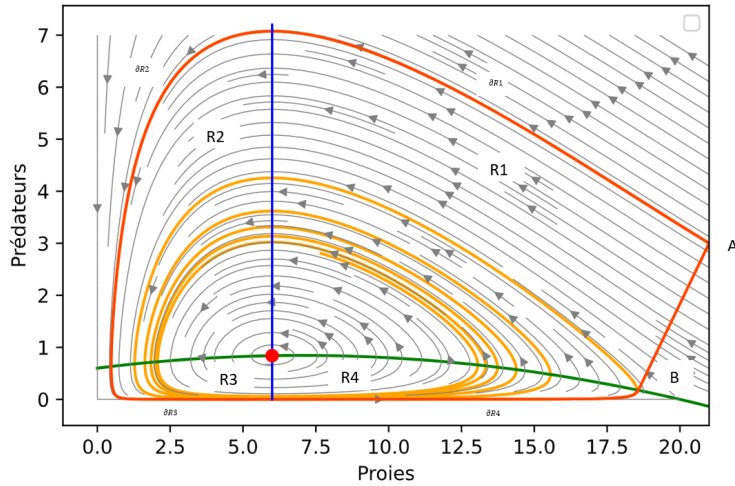


FIGURE 26 – Diagramme des phases du système de Holling (12), avec la trajectoire de la solution de condition initiale $(x_0, y_0) = (21, 3)$, pour $r = 0.2$, $b = 0.05$, $D = 6$, $a = 2$, $d = 2$, $c = 1$.

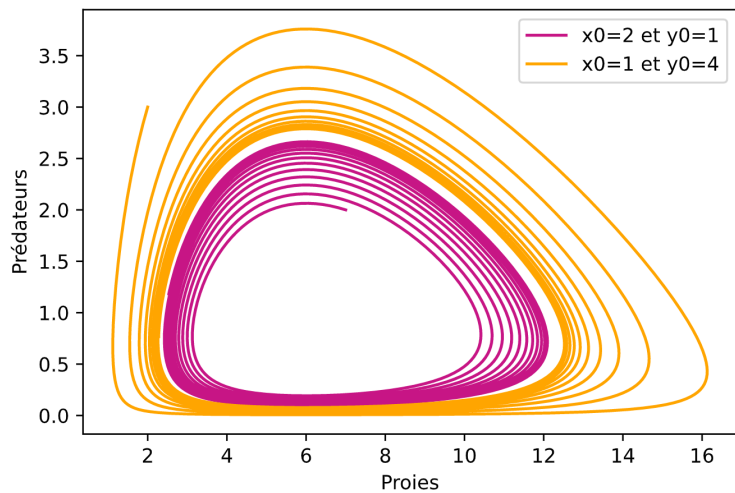


FIGURE 27 – Population des prédateurs en fonction des proies selon le système (12), avec $r = 0.2$, $b = 0.05$, $D = 6$, $a = 2$, $d = 2$, $c = 1$.

2.5.2 Bifurcations du modèle de Holling

Nous allons montrer qu'il existe une valeur des paramètres pour laquelle il y a une bifurcation. Pour cela, faisons un détour pour comprendre la notion de bifurcation à travers quelques exemples.

2.5.2.1 Introduction à la notion de bifurcation

Soit :

$$\dot{x} = f(x, \gamma)$$

où γ désigne un paramètre appartenant à \mathbf{R} , et où $f : \mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}$. On peut également étudier un système :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \gamma) \\ \dot{y} = g(x, y, \gamma) \end{cases}$$

La stabilité des équilibres peut dépendre de la valeur de ce paramètre γ . Pour des valeurs particulières du paramètre, appelées valeurs critiques γ_c , il peut se produire un changement qualitatif du portrait de phase. Par exemple, le nombre de points d'équilibre peut changer lorsque γ traverse une valeur critique γ_c . Lorsqu'un changement de nature qualitative se produit, on parle de bifurcation. En voici quelques exemples.

Bifurcation col-noeud (ou selle-noeud)

Lors d'une bifurcation col-noeud, deux points d'équilibre existent (un stable et un instable) avant la bifurcation. Après la bifurcation, plus aucun équilibre n'existe.

- En dimension 1

Soit :

$$\dot{x} = \gamma - x^2$$

Le nombre et la nature des équilibres dépendent du paramètre γ .

- Si $\gamma < 0$, $\gamma - x^2 < 0$. Il n'y a pas d'équilibre.
- Si $\gamma = 0$, l'origine 0 est le seul équilibre, et est un shunt négatif : il est attractif pour une perturbation supérieure à 0 et répulsif pour une perturbation inférieure à 0.
- Si $\gamma > 0$, il existe deux équilibres : $x_1^* = \sqrt{\gamma} > 0$, et $x_2^* = -\sqrt{\gamma} < 0$. Le système linéarisé en $\sqrt{\gamma}$ s'écrit : $-2\sqrt{\gamma} < 0$. $\sqrt{\gamma}$ est donc stable. Symétriquement, $-\sqrt{\gamma}$ est instable.

On voit que lorsque le paramètre γ traverse la valeur 0, le nombre de points d'équilibre passe de 0 à 2.

On présente généralement les résultats à l'aide d'un diagramme de bifurcation, avec en abscisse le paramètre de bifurcation, et en ordonnée les coordonnées des points d'équilibre. On représente les points stables avec un trait plein, et les points instables avec un trait tireté.

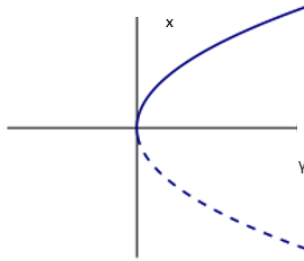


FIGURE 28 – Bifurcation selle-noeud

- **En dimension 2**

Soit le système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} \dot{x} = \gamma + x^2 \\ \dot{y} = -y \end{cases}$$

Encore une fois, trois cas peuvent être distingués :

- Si $\gamma < 0$, le système admet deux équilibres $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$ et $(\sqrt{-\gamma}, 0)$. La matrice jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} 2x & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Donc, en $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$, on a :

$$J(-\sqrt{-\gamma}, 0) = \begin{pmatrix} -2\sqrt{-\gamma} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Les deux valeurs propres -1 et $-2\sqrt{-\gamma}$ sont strictement négatives. $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$ est un noeud stable.

Pour l'équilibre $(\sqrt{-\gamma}, 0)$, on a :

$$J(\sqrt{-\gamma}, 0) = \begin{pmatrix} 2\sqrt{-\gamma} & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

$(\sqrt{-\gamma}, 0)$ est donc un col.

- Si $\gamma = 0$, $(0, 0)$ est l'unique point d'équilibre. La jacobienne en ce point s'écrit :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Comme $\det(J) = 0$, $(0, 0)$ est un équilibre non hyperbolique.

- Si $\gamma > 0$, $\dot{x} = \gamma + x^2 > 0$. Il n'y a aucun point d'équilibre.

Ainsi, lorsque γ traverse la valeur critique 0, le nombre de points d'équilibre passent de 2 (col et noeud stable), à 0.

Ainsi, d'une manière générale, une bifurcation col-noeud se produit lorsque deux isoclines zeros, une verticale $\dot{x} = 0$, et une horizontale $\dot{y} = 0$, ne se coupant pas pour certaines valeurs du paramètres, vont devenir tangentes pour une certaine valeur de celui-ci. En continuant de faire varier le paramètre, elles vont en général se couper en deux nouveaux points d'équilibre, l'un stable et l'autre instable.

Bifurcation fourche

On parle de bifurcation fourche lorsque le nombre d'équilibres passe de 1 à 3 lors que γ franchit la valeur critique.

- En dimension 1

Soit l'équation différentielle :

$$\dot{x} = \gamma x - x^3$$

Le nombre et la nature des points d'équilibre dépendent encore une fois du paramètre γ .

- Si $\gamma > 0$, il y a trois points d'équilibre : 0, $\sqrt{\gamma}$ et $-\sqrt{\gamma}$. L'équation linéarisée s'écrit $\gamma - 3x^2$. Ainsi, en 0, elle est égale à $\gamma > 0$. L'origine est donc un équilibre instable. En $\sqrt{\gamma}$ et $-\sqrt{\gamma}$, elle est égale à $-2\gamma < 0$. Ces deux équilibres sont donc stables.

- Si $\gamma = 0$, l'origine est l'unique équilibre, et est stable. En effet, si $x < 0$, $\dot{x} > 0$, et si $x > 0$, $\dot{x} < 0$.

- Si $\gamma < 0$, l'origine est l'unique équilibre, et est stable.

Ainsi, lorsque le paramètre γ traverse la valeur 0, le nombre de points d'équilibre passe de 1 à 3. De plus, l'origine, qui est stable pour des valeurs négatives du paramètre, devient instable pour les valeurs positives. Cette bifurcation est appelée fourche supercritique.

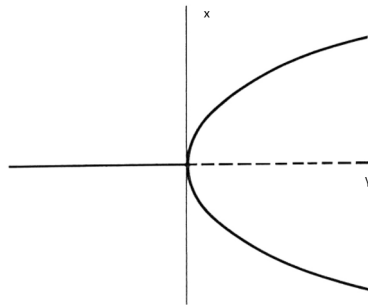


FIGURE 29 – Bifurcation fourche supercritique

Soit à présent l'équation différentielle :

$$\dot{x} = \gamma x + x^3$$

- Si $\gamma > 0$, 0 est l'unique point d'équilibre. De plus, si $x < 0$, $\dot{x} < 0$, et si $x > 0$, alors $\dot{x} > 0$. 0 est un équilibre instable.

- Si $\gamma = 0$, 0 est l'unique point d'équilibre. Si $x > 0$, alors $\dot{x} > 0$, et si $x < 0$, $\dot{x} < 0$. 0 est donc un point d'équilibre instable.

- Si $\gamma < 0$, on a trois points d'équilibres : 0, $\sqrt{-\gamma}$ et $-\sqrt{-\gamma}$. L'équation linéarisée s'écrit $\gamma + 3x^2$. En 0, elle est égale à $\gamma < 0$. 0 est donc un équilibre stable. En $\sqrt{-\gamma}$ et $-\sqrt{-\gamma}$, elle est égale à $-2\gamma > 0$. Ce sont donc des équilibres instables.

Ainsi, lorsque le paramètre γ traverse la valeur 0, le nombre de points d'équilibre passe de 3 à 1. De plus, l'origine, qui est instable pour des valeurs positives du paramètres, devient stable pour les valeurs négatives. Cette bifurcation est appelée fourche souscritique.

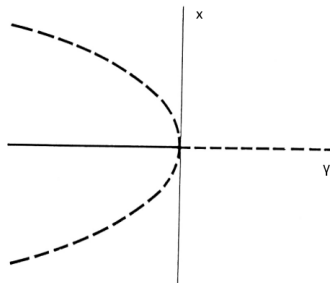


FIGURE 30 – Bifurcation fourche souscritique

- **En dimension 2**

$$\begin{cases} \dot{x} = -\gamma x - x^3 \\ \dot{y} = -y \end{cases}$$

- Si $\gamma < 0$, il existe trois points d'équilibre $(0, 0)$, $(\sqrt{-\gamma}, 0)$ et $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$. La jacobienne du système s'écrit :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} -\gamma - 3x^2 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

En $(0, 0)$, on a :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} -\gamma & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

$(0, 0)$ est clairement un point selle.

En $(\sqrt{-\gamma}, 0)$ et $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$,

$$J(\sqrt{-\gamma}, 0) = J(-\sqrt{-\gamma}, 0) = \begin{pmatrix} 2\gamma & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

$(\sqrt{-\gamma}, 0)$ et $(-\sqrt{-\gamma}, 0)$ sont donc des noeuds stables.

- Si $\gamma = 0$, ou $\gamma > 0$, il y a un unique équilibre, $(0, 0)$, qui est stable.

Ainsi, lorsque le paramètre γ change de signe, on passe de trois équilibres (un col entouré de deux noeuds stables) à un équilibre stable.

Bifurcation transcritique

Soit l'équation différentielle :

$$\dot{x} = \gamma x + x^2$$

Cette équation admet toujours deux équilibres, 0 et $-\gamma$. L'équation linéarisée est égale à $\gamma + 2x$. La nature de ces points d'équilibre dépend du paramètre γ .

- Si $\gamma < 0$, l'équation linéarisée en 0 est égale à $\gamma < 0$. 0 est un équilibre stable. On trouve également que $-\gamma$ est un équilibre instable.

- Si $\gamma = 0$, les deux équilibres sont confondus à l'origine, qui est un shunt positif : il est attractif pour une perturbation inférieure à 0 et répulsif pour une perturbation supérieure à 0.

- Si $\gamma > 0$, 0 est instable et $-\gamma$ est stable.

Ainsi, lorsque le paramètre γ traverse la valeur 0, les deux équilibres deviennent confondus, puis échangent leurs propriétés de stabilité. On parle alors de bifurcation transcritique.

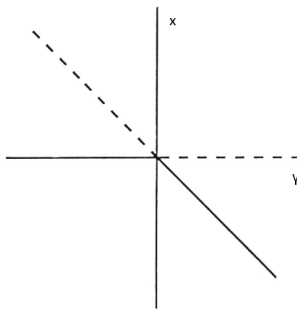


FIGURE 31 – Bifurcation transcritique

Bifurcation de Hopf

La bifurcation de Hopf correspond à la transformation d'un point fixe en un cycle limite lorsque γ traverse sa valeur critique.

Définition 2.7 (Bifurcation de Hopf surcritique) *La bifurcation de Hopf surcritique destabilise un point fixe en un cycle limite. Le point fixe perd ou gagne en stabilité, et le cycle qui apparaît lors de la bifurcation est stable.*

Définition 2.8 (Bifurcation de Hopf souscritique) *La bifurcation de Hopf souscritique destabilise un point fixe en un cycle limite. Le point fixe perd ou gagne en stabilité, et le cycle qui apparaît lors de la bifurcation est instable.*

D'une manière générale, on a une bifurcation de Hopf lorsque le déterminant de la matrice jacobienne du système est positif, et que la trace peut changer de signe en faisant varier le paramètre γ .

Nous avons donc étudié quelques exemples qui nous ont permis de visualiser comment les équilibres peuvent évoluer lorsque l'on est en présence d'une bifurcation. La théorie des bifurcations peut être très intéressante pour étudier l'efficacité de certains traitements en fonction d'un dosage précis, et sélectionner le seuil de dosage qui peut radicalement changer la nature et/ou le nombre des équilibres.

2.5.2.2 Retour à notre modèle de Holling

Nous avons donc montré que lorsque l'abscisse x^* du point d'équilibre (x^*, y^*) est strictement inférieur à $\frac{1-Db}{2b}$, il y a existence d'un cycle limite. A la lumière de ce que nous avons étudié sur les bifurcations, nous pouvons voir que le système de Holling présente une bifurcation de Hopf, puisque pour le point d'équilibre (x^*, y^*) , nous avons le déterminant de la jacobienne du système qui est positif (13), alors que la trace change de signe lorsque le nullcline vertical $x = \frac{cD}{d-c}$ traverse le sommet $\frac{1-Db}{2b}$ du nullcline (de la parabole) $y = \frac{r}{a}(1-xb)(x+D)$. Cela indique en particulier que le point d'équilibre (x^*, y^*) change de nature, comme nous l'avons vu. Lorsque le point d'équilibre devient instable, il s'entoure donc d'un cycle limite stable. La bifurcation est surcritique.

Nous avons donc trois portraits de phase possibles :

- Si $x^* < \frac{1-Db}{2b}$, il existe un cycle limite stable. Après un temps permettant à la trajectoire de tendre vers le cycle limite, les effectifs des proies et des prédateurs varient de façon périodique. Contrairement aux centres de Lotka-Volterra, l'amplitude du cycle limite est indépendante de la condition initiale. De plus, le cycle limite est structurellement stable.

- Si $\frac{1}{b} > x^* > \frac{1-Db}{2b}$, le point (x^*, y^*) est asymptotiquement stable. De plus, comme $\frac{1}{b} > x^*$, on a $b < \frac{d-c}{cD}$ en remplaçant x^* par son expression exacte. $(\frac{1}{b}, 0)$ est donc un col, comme nous l'avons vu précédemment. De plus $(0, 0)$ est aussi un col. Le seul point d'équilibre stable est donc le point de coexistence. Les effectifs des prédateurs et des proies tendent vers des effectifs constants, et coexistent.

- Si $x^* > \frac{1}{b}$, alors $b > \frac{d-c}{cD}$. $(\frac{1}{b}, 0)$ est donc un noeud stable comme nous l'avons vu précédemment. Comme $(0, 0)$ est un col, il y a extinction des prédateurs et l'effectif des proies tend vers sa capacité limite $\frac{1}{b}$.

3 Cas EDP : introduction d'un terme de diffusion

Maintenant que nous avons étudié les principaux modèles de type Lotka-Volterra, nous allons passer au cas EDP. Ce passage consiste en l'introduction d'une nouvelle variable : l'espace. En effet, une étape importante dans le processus de modélisation est de comprendre l'évolution d'une quantité dans l'espace. Nous allons nous intéresser plus spécifiquement aux équations de réaction-diffusion, qui sont des équations aux dérivées partielles très utilisées en biologie, puisqu'elles permettent de modéliser des phénomènes où la matière se propage de proche en proche. La forme générale de ces équations s'écrit :

$$\partial_t u = f(u) + \Delta u \tag{14}$$

Δu désigne le laplacien de la fonction u par rapport aux variables d'espace. Comme dans ce Travail d'Etude et de Recherche, nous allons uniquement étudier des équations de réaction-diffusion 1D, nous pouvons réécrire (14) sous la forme :

$$\partial_t u = f(u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

$x \in \mathbb{R}$, et f représente la fonction de croissance. C'est le terme de réaction. Le laplacien (dans notre cas 1D, la dérivée partielle seconde en x) représente le terme de diffusion. C'est en combinant ces deux processus de diffusion et de réaction, que l'on obtient une équation de réaction-diffusion.

Cette partie du mémoire constitue une introduction aux équations de réaction-diffusion : certains résultats seront démontrés, tandis que pour d'autres, des pistes de démonstration seront suggérées. Des analyses numériques viendront illustrer ces résultats. Ainsi, on étudiera l'équation de réaction-diffusion de KPP-Fisher, puis le système de FitzHugh-Nagumo. Ensuite, on étudiera et simulera des solutions à front de propagation du modèle de proie prédateur avec croissance logistique des proies et introduction d'un terme de diffusion. Enfin, on mentionnera et simulera de grands résultats du modèle de compétition de Lotka-Volterra avec diffusion, ce qui nous permettra de lier l'équation de Kpp-Fisher et le modèle de compétition étudié dans la première partie.

3.1 L'équation de réaction-diffusion de KPP-Fisher

3.1.1 Introduction au modèle

L'équation de réaction-diffusion de KPP-Fisher est une équation bien connue en biologie puisqu'elle permet de représenter la progression d'un front tumoral. Ce modèle a été introduit en 1937 par Fisher pour modéliser l'invasion d'un gène dominant dans une population [5]. Les mathématiciens Kolmogorov, Petrovski et Piscounov [10] s'y intéressèrent aussi la même année pour étudier la vitesse des flammes dans des problèmes de combustion. Le modèle s'écrit :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + f(v) \\ v(0, x) = v_0(x) \\ v : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, (t, x) \rightarrow v(t, x) \\ f \text{ est de Fisher-KPP} \end{array} \right. \quad (15)$$

La fonction f , dite de Fisher-KPP, est une fonction dérivable telle que :

$$\left\{ \begin{array}{l} f(0) = f(1) = 0 \\ f'(1) \leq 0 \leq f'(0) \\ 0 \leq f(v) \leq f'(0)v, 0 < v < 1 \end{array} \right.$$

Par souci de simplification, on suppose que $f'(1) = -1$ et $f'(0) = 1$.

v représente la densité de la population étudiée dans le temps et dans l'espace. Les solutions v qui nous intéressent ici sont donc celles comprises entre 0 et 1.

D'un premier abord, en regardant le modèle, on peut voir que, proche des endroits où $v(t, x)$ est nulle, la fonction $f(v(t, x))$ croît, induisant immédiatement une contribution à la croissance de v dans le temps. Cette matière se répand ensuite de proche en proche par le phénomène de diffusion.

De même, proche des endroits où $v(t, x)$ se rapproche de 1 dans le temps et dans l'espace, $f(v(t, x))$ décroît. La croissance de $v(t, x)$ va ralentir, ce qui va provoquer un phénomène de saturation : plus la quantité de matière s'agglutine en un point x fixé, se rapprochant de 1, moins la source transmettra de matière.

Ainsi, aux endroits où la matière est absente ($v = 0$), la source contribuera à en apporter. Aux endroits où la matière est très concentrée ($v = 1$), elle ne s'y ajoutera pas davantage. Ainsi, si la solution initiale $u_0(x) \in [0, 1]$, alors $u(t, x) \in [0, 1]$ pour tout t dans \mathbb{R}_+ et pour tout x dans \mathbb{R} . Ceci est une conséquence directe du principe du maximum [2].

3.1.2 Solutions à front de propagation

Nous cherchons des solutions progressives à front de propagation. Il s'agit de solutions vérifiant :

$$\left\{ \begin{array}{l} v(t, x) = w(x - ct), c > 0, t > 0, x \in \mathbb{R} \\ v(0, x) = v_0(x) \\ \lim_{y \rightarrow -\infty} w(y) = 1 \\ \lim_{y \rightarrow +\infty} w(y) = 0 \\ w(y) \in [0, 1] \quad \forall y \in \mathbb{R} \\ w'(y) < 0 \quad \forall y \in \mathbb{R} \end{array} \right. \quad (16)$$

où c est la vitesse de propagation. On cherche donc une solution qui relie l'état 1 (stable) et l'état 0 (instable) de l'EDO associée au système (15). La solution à front de propagation représente donc l'invasion de l'état 1 sur l'état 0.

Nous procédons à un changement de variable en supposant que la solution $v(t, x) = w(x - ct)$. Alors, notre équation aux dérivées partielles prend la forme d'une équation différentielle ordinaire d'ordre 2 :

$$w''(x - ct) + cw'(x - ct) + f(w(x - ct)) = 0 \quad (17)$$

Le terme non linéaire s'annule en $w = 0$ et $w = 1$. Notre équation possède donc deux points d'équilibre en 0 et 1.

3.1.2.1 Etude d'une condition nécessaire pour c

Rappelons que nous cherchons une solution prenant ses valeurs entre 0 et 1.

Autour de 0, comme $f(0) = 0$ et $f'(0) = 1$:

$$f(u) = f(0) + f'(0)u + o(u) = u + o(u)$$

De même, autour de 1 :

$$f(u) = 1 - u + o(u - 1)$$

Le système d'EDO linéarisé autour des points $w = 0$ et $w = 1$ s'écrit :

$$\begin{cases} w'' + cw' + w = 0 & (*) \\ w'' + cw' - w + 1 = 0 & (**) \end{cases}$$

Comme les solutions à front de propagation cherchées sont par définition réelles, décroissantes et positives, le déterminant de l'équation caractéristique de (*) et de l'équation caractéristique de l'équation homogène de (**) devront être positifs. Cela va nous permettre de trouver la condition sur c qui permet d'affirmer l'existence d'une solution à front de propagation.

Etude de la solution approchée de (17) autour de 0

L'équation caractéristique de l'équation (*) s'écrit :

$$x^2 + cx + 1 = 0$$

Comme $\Delta = c^2 - 4$, il faut que $c \geq 2$ (il ne peut être inférieur à -2 puisque $c > 0$ par définition). En effet, si c appartenait à $]0, 2[$, la solution approchée de (17) autour de 0 serait de la forme :

$$\tilde{w}(y) = Ae^{\frac{-cy}{2}} \cos\left(\frac{\sqrt{4-c^2}}{2}y + c\right)$$

Cette solution ne serait plus décroissante et ne correspondrait donc plus à une fonction à front de propagation.

Dans le cas où $c \geq 2$, l'équation caractéristique posséderait deux racines réelles

$$x_1 = -\frac{c}{2} - \frac{\sqrt{c^2-4}}{2} \leq 0 \quad \text{et} \quad x_2 = -\frac{c}{2} + \frac{\sqrt{c^2-4}}{2} \leq 0$$

La solution approchée de (17) autour de 0 serait de la forme :

$$\tilde{w}(y) = A_0 e^{-\frac{c-\sqrt{c^2-4}}{2}y} + B_0 e^{-\frac{c+\sqrt{c^2-4}}{2}y}$$

Comme A_0 et B_0 sont déterminées par les solutions initiales, en choisissant soigneusement ces dernières, nous obtiendrions bien des solutions décroissantes comprises entre 0 et 1. Le procédé est à peu près similaire pour la solution approchée de (17) autour de 1.

Nous pouvons donc en déduire qu'une condition nécessaire pour obtenir une solution à front de propagation est que sa vitesse soit supérieure ou égale à deux. Cette condition est également suffisante.

3.1.2.2 Preuve que $c \geq 2$ est une condition suffisante pour obtenir une solution à front de propagation

Par souci de simplification, nous allons le prouver pour f étant une fonction logistique de la forme $f(v) = v(1-v)$. On vérifie aisément que f est une fonction de Fisher-KPP.

Le système se réécrit donc :

$$\begin{cases} \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + f(v) \\ v(0, x) = v_0(x) \\ f(v) = v(1-v) \end{cases}$$

On pose $v(t, x) = w(x-ct)$. Comme précédemment, nous avons

$$w'' + cw' + f(w) = 0,$$

soit :

$$w'' + cw' + w(1-w) = 0$$

Nous réécrivons cette équation sous forme d'un système à deux équations différentielles du premier ordre :

$$\begin{cases} w' = u \\ u' = -cu - w(1-w) \end{cases} \quad (18)$$

Nous cherchons les équilibres de ce système :

$$\begin{cases} w' = 0 \\ u' = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} u = 0 \\ u = \frac{1}{c}(w^2 - w) \end{cases}$$

Le système a donc deux équilibres $(w, u) = (0, 0)$ et $(w, u) = (1, 0)$.

Soit J la matrice jacobienne du système :

$$J(w, u) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2w - 1 & -c \end{pmatrix}$$

Aux points d'équilibre, nous avons :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 & -c \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad J(1, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & -c \end{pmatrix}$$

En $(0, 0)$, le déterminant de la jacobienne est égal à $1 > 0$, et sa trace est égale à $-c < 0$. $(0, 0)$ est un équilibre stable.

En $(1, 0)$, le déterminant est égal à $-1 < 0$. $(1, 0)$ est un col.

Cas 1 : $0 < c < 2$

En $(0, 0)$,

$$\det(J(0, 0)) - \frac{\text{tr}(J(0, 0))^2}{4} = 1 - \frac{c^2}{4} = \frac{4 - c^2}{4} > 0$$

Donc, $\det(J(0, 0)) > \frac{\text{tr}(J(0, 0))^2}{4}$. Cela nous garantit que $(0, 0)$ est un foyer, qui est stable puisque la trace est strictement inférieure à 0. Les deux populations oscillent autour de $(0, 0)$ en s'en approchant. c ne peut donc pas appartenir à $]0, 2[$. En effet, $(1, 0)$ est un col. En particulier, il existe une séparatrice (ie : une frontière entre deux régions du plan des phases telle qu'aucune orbite ne puisse passer à travers les deux régions) passant par ce point qui va nous permettre de diviser les courbes du diagramme en plusieurs parties, en nous inspirant de la démarche utilisée dans [8].

Au niveau du diagramme des phases (voir figure 32), la séparatrice est représentée par la ligne bleue. Les courbes du diagramme des phases à gauche de la séparatrice tendent vers l'origine en se déplaçant en spirale, puisque $(0, 0)$ est un foyer. w va alors avoir une valeur négative à un certain moment, ce qui veut dire que

ces orbites ne sont pas intéressantes dans le cas de notre étude de dynamique des populations. Les orbites à droite de la séparatrice passant par le point $(1, 0)$ sont telles que $w' > 0$. w croît donc de manière non bornée, ce qui contredit l'hypothèse que $w \leq 1$.

Sur la gauche de la séparatrice, il y a des orbites dont la coordonnée w devient négative au bout d'un moment. Sur la droite, il y a des orbites dont la coordonnée w est plus grande que 1. Puisque que w est parfois plus petite que zéro et plus grande que un, ces orbites ne sont pas pertinentes dans le cadre de notre étude, où nous voulons que w soit comprise entre 0 et 1.

Nous allons le démontrer mathématiquement.

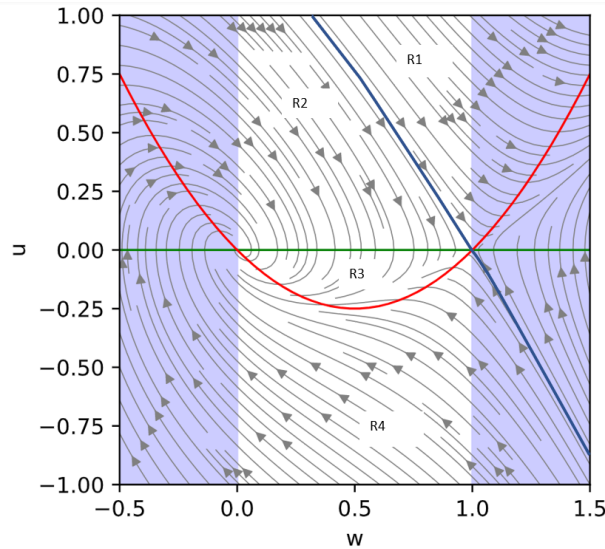


FIGURE 32 – Diagramme des phases du système (18) pour $c = 1$

Soit M la séparatrice passant par le point d'équilibre $(1, 0)$. Nous allons diviser la région $R = \{(w, u) : w \in [0, 1]\}$ en quatre parties R_1, R_2, R_3 et R_4 . R_1 est la partie de R qui est strictement au-dessus de la séparatrice, R_2 celle qui est en-dessous de la séparatrice et au-dessus de l'axe $u = 0$. R_3 est la région qui est délimitée par le nullcline $u = 0$ et $u = \frac{1}{c}(w^2 - w)$. Enfin, R_4 est la partie de R qui est en-dessous du nullcline $u = \frac{1}{c}(w^2 - w)$.

Les solutions qui entrent dans la région R_1 sont telles que $u > 0$ et $u > \frac{w^2 - w}{c}$. Les solutions se déplacent donc à droite vers le bas, puisque $w' = u > 0$ et $u' = -cu + w(w - 1) < 0$. Ces solutions ne peuvent pas intersecter la séparatrice par définition. Comme $w' > 0$ et $u' < 0$, il n'y a aucun point d'équilibre ou de solution périodique. Ainsi, les solutions qui intersectent R_1 doivent quitter cette région en passant par la ligne $w = 1$. La coordonnée w de ces solutions sort donc de l'intervalle $[0, 1]$, ce qui aboutit à une contradiction, puisqu'on cherche une solution w à front de propagation, et donc comprise entre 0 et 1. Une solution à front de propagation ne peut pas appartenir à R_1 , ni "passer" par cette région.

Les solutions qui intersectent R_2 se déplacent aussi vers le bas et vers la droite, puisque que l'on a $w' > 0$ et $u' < 0$. Les solutions ne peuvent pas non plus traverser la séparatrice M . Comme elles se déplacent vers le bas droit, elles ne peuvent pas quitter R_2 en passant par la ligne $w = 0$, et doivent donc passer par la ligne $u = 0$. Elles rentrent donc dans la région R_3 .

Les solutions dans R_3 (donc telles que $\frac{1}{c}(w^2 - w) < u < 0$) vont vers le bas gauche, car $w' = u < 0$ et $u' < 0$. En effet, $u' = -cu + w(w - 1) < -(w^2 - w) + w^2 - w = 0$, puisque $\frac{1}{c}(w^2 - w) < u \Leftrightarrow -u < -\frac{1}{c}(w^2 - w)$. Ces solutions ne peuvent sortir qu'en passant par le nullcline $u = \frac{1}{c}(w^2 - w)$. Ces solutions entrent donc

dans R_4 .

Par un raisonnement similaire, on montre que les solutions dans R_4 se déplacent vers le haut et vers la gauche, car $w' = u < 0$ et $u' > 0$. Ces solutions peuvent soit aller vers R_3 puis retourner vers R_4 , soit quitter directement R_4 en passant par la ligne $w = 0$, cette dernière aboutissant à une contradiction. Les solutions ne peuvent donc pas converger vers le point d'équilibre $(0, 0)$ sans quitter R_4 , puisque c'est un attracteur.

Ainsi, aucune solution dans R ne reste dans R pour tout t . Il n'y a donc aucune solution telle que $w \in [0, 1]$ pour tout t .

Cas 2 : $c \geq 2$

Cette fois-ci, $(0, 0)$ est un noeud stable, puisque $\det(J(0, 0)) < \frac{\text{tr}(J(0, 0))^2}{4}$.

Nous avons montré qu'il n'existe pas de solutions à front de propagation lorsque $0 < c < 2$. Nous allons ici donner des éléments de preuves pour avoir l'intuition qu'une telle solution existe pour tout $c \geq 2$. La preuve se fait en s'inspirant de celle établie dans [3] qui définit lui une solution à front de propagation une solution comprise entre 0 et 1 qui s'écrit de la forme $v(t, x) = w(x + ct)$, où $c > 0$ et où $\lim_{y \rightarrow -\infty} w(y) = 0$ et

$\lim_{y \rightarrow +\infty} w(y) = 1$. On applique une méthodologie similaire pour trouver une solution à front de propagation comme nous l'avons définie en (16) :

- On montre que l'on a bien une solution à front de propagation quand $c = 2$.
- On montre que l'on a encore une solution à front de propagation pour tout $c > c^* = 2$.

Soit $c > c^*$. Soit O le point de coordonnées $(0, 0)$ et P le point de coordonnées $(1, 0)$. Soit $T(c)$ une trajectoire qui passe par le point $(1, 0)$. Comme O est un noeud stable, $T(c)$ tend sans osciller vers ce point quand $t \rightarrow +\infty$. On commence pas montrer que, à mesure que t diminue, $T(c)$ ne peut pas quitter la région A , qui est bornée par l'axe des w et la trajectoire $T(c^*)$.

Dans un premier temps, aucune trajectoire ne peut quitter A en passant par OP . Sur le segment $[OP]$, $w \in [0, 1]$ et $u = 0$. Donc $u' = -c \times 0 - w(1 - w) = w(w - 1) \leq 0$. Donc, $u' \leq 0$ sur $[OP]$. La solution se dirige vers le bas. Une solution ne peut donc pas sortir de A par $[OP]$.

Il faut ensuite montrer que $T(c)$ et $T(c^*)$ ne peuvent pas s'intersecter.

Ainsi, on a bien une solution à front de propagation : $w \in [0, 1]$ par définition de $[O, P]$ et $T(c)$ tend vers O quand $t \rightarrow +\infty$, et donc $w(y) \rightarrow 0$ quand $y \rightarrow +\infty$.

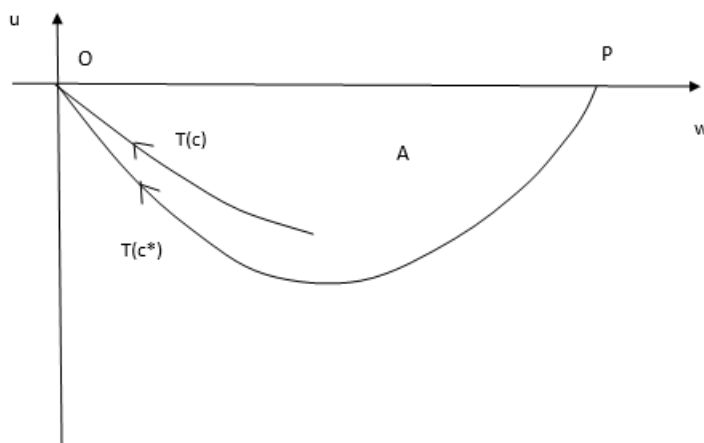


FIGURE 33 – Diagramme des phases du système (18) pour $c > 2$ et $c^* = 2$

Ainsi, il existe une solution à front de propagation pour tout $c \geq 2$, dont nous pouvons regarder l'allure grâce à la figure suivante :

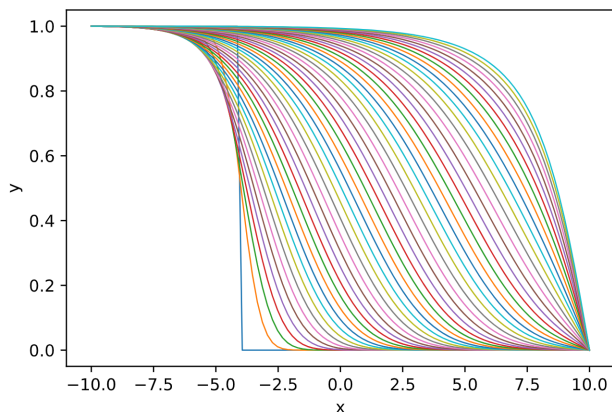


FIGURE 34 – Solution à front de propagation pour $t = 0$ à 10, avec pour solution initiale :

$$v_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x < -4 \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

et comme conditions aux bords : $v(-10, t) = 1$ et $v(10, t) = 0 \forall t \geq 0$. La vague se déplace vers la droite au cours du temps.

Remarque 3.1 Dans le cas plus général où :

$$\frac{\partial v}{\partial t} = d \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + ru(1 - v),$$

il existe une solution à front de propagation si, et seulement si, $c \geq c^* = 2\sqrt{dr}$ [3].

3.2 Le modèle de FitzHugh-Nagumo

3.2.1 Introduction au modèle et étude des équilibres

En 1952, Alan Hodgkin et Andrew Huxley construisent un modèle mathématique pour décrire la propagation du potentiel d'action dans l'axone géant du calamar. Ce modèle se compose de quatre équations différentielles ordinaires à résoudre, et fournit un modèle aussi bien de l'excitabilité cellulaire que de la propagation de l'influx nerveux, à condition de leur rajouter un terme de diffusion. Le modèle de FitzHugh-Nagumo, dénommé ainsi d'après Richard FitzHugh qui construit ce système en 1961 et J.Nagumo qui crée un équivalent l'année d'après, est une simplification du modèle de Hodgkin-Huxley. Il s'écrit [4] :

$$\begin{cases} \frac{\partial v}{\partial t} = f(v) - w + I \\ \frac{\partial w}{\partial t} = bv - \gamma w \end{cases} \quad (19)$$

Avec $f(v) = v - \frac{1}{3}v^3$, $0 < \gamma < 1$, $\gamma^2 < b$ et $b > \gamma$. v est la variable représentant l'excitabilité du système, et w est la variable de récupération. I représente le courant appliqué au système (le stimulus).

Soit $(v^*, \frac{b}{\gamma}v^*)$ un point d'équilibre, où v^* vérifie :

$$v^3 + 3\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)v - 3I = 0$$

C'est-à-dire :

$$v^3 + pv + q = 0 \quad (20)$$

où $p = 3\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)$, et $q = -3I$

Cette dernière équation a entre une et trois solutions, suivant la valeur de $\Delta = 4p^3 + 27q^2$. Si $\Delta > 0$ alors l'équation (20) n'admet qu'une seule racine, et le système admet un unique point d'équilibre. Si maintenant, $\Delta = 0$, l'équation l'équation (20) admet deux solutions réelles distinctes, et le système admet deux points d'équilibre. Enfin, si $\Delta < 0$, l'équation (20) admet trois solutions réelles distinctes, et le système admet trois points d'équilibre.

Simulations numériques obtenues pour les deux nullclines du système

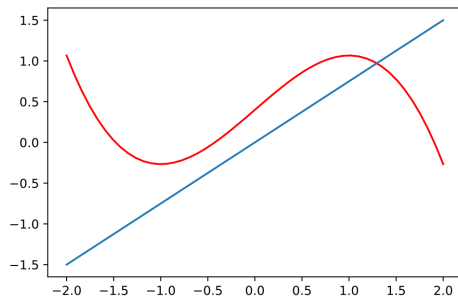


FIGURE 35 – Pour $I = 0.4$, $b = 0.3$ et $\gamma = 0.4$, le système admet un point d'équilibre.

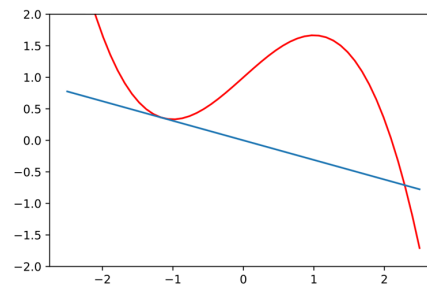


FIGURE 36 – Pour $I = 1$, $b \approx -0.31$ et $\gamma = 1$, le système admet deux points d'équilibre.

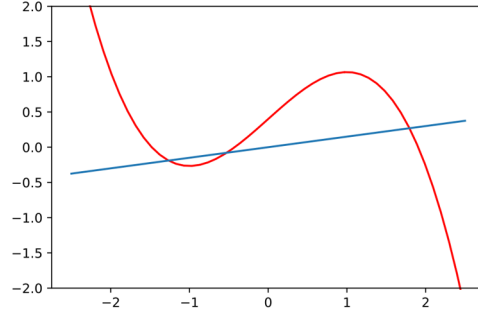


FIGURE 37 – Pour $I = 0.4$, $b = 0.3$ et $\gamma = 2$, le système admet trois points d'équilibre.

Nous avons bien que $\Delta > 0$, comme nous allons le montrer plus loin. Notre système d'EDO admet donc un unique point d'équilibre.

Nous pouvons maintenant étudier la nature de ce point d'équilibre en fonction des différents paramètres.

Soit $A(v)$ la matrice du système.

$$A(v^*) = \begin{pmatrix} f'(v^*) & -1 \\ b & -\gamma \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - v^{*2} & -1 \\ b & -\gamma \end{pmatrix}$$

Nous allons déterminer la nature du point d'équilibre en fonction des différents paramètres et des signes de $Tr(A(v^*))$ et $Det(A(v^*))$.

(i) Etude de $Det(A(v^*))$

$$Det(A(v^*)) = \underbrace{\gamma v^{*2}}_{>0} - \gamma + b > 0, \text{ car } b > \gamma$$

(ii) Etude de $Tr(A(v^*))$

$$Tr(A(v^*)) = 1 - v^{*2} - \gamma$$

Posons $c = \sqrt{1 - \gamma}$. Si $-c < v^* < c$, $Tr(A(v^*)) > 0$. $(v^*, \frac{b}{\gamma}v^*)$ est donc instable. Si $v^* \in]-\infty, -c[\cup]c, +\infty[$, $Tr(A(v^*)) < 0$. L'équilibre est donc stable.

v^*	$-\infty$	$-\sqrt{1-\gamma}$	$\sqrt{1-\gamma}$	$+\infty$
$Tr(A(v^*))$	-	0	+	-
$Det(A(v^*))$	+		+	+
Nature	<i>Stable</i>		<i>Instable</i>	<i>Stable</i>

Voyons maintenant si $(v^*, \frac{b}{\gamma}v^*)$ est un noeud ou un foyer.

$$\begin{aligned}
detA(v^*) > \frac{trA(v^*)2}{4} &\Leftrightarrow \gamma v^{*2} - \gamma + b > \frac{(1 - v^{*2} - \gamma)^2}{4} \\
&\Leftrightarrow \gamma v^{*2} - \gamma + b > \frac{(1 - v^{*2})^2 + \gamma^2 - 2\gamma(1 - v^{*2})}{4} \\
&\Leftrightarrow \gamma v^{*2} - \gamma + b > \frac{1 + v^{*4} - 2v^{*2} + \gamma^2 - 2\gamma + 2\gamma v^{*2}}{4} \\
&\Leftrightarrow v^{*2} \left(\frac{\gamma + 1}{2} - \frac{v^{*4}}{4} \right) - \frac{\gamma}{2} \left(\frac{2 + \gamma}{2} \right) + \frac{4b - 1}{4} > 0 \\
&\Leftrightarrow v^{*2} \left(\gamma + 1 - \frac{v^{*4}}{2} \right) - \frac{\gamma}{2} (2 + \gamma) + \frac{4b - 1}{2} > 0
\end{aligned}$$

Ainsi, $(v^*, \frac{b}{\gamma}v^*)$ est un foyer si $v^{*2}(\gamma + 1 - \frac{v^{*4}}{2}) - \frac{\gamma}{2}(2 + \gamma) + \frac{4b-1}{2} > 0$, et est un noeud dans le cas contraire.

3.2.2 Bifurcations de Hopf

Comme nous l'avons vu précédemment, pour rechercher l'existence de cycles limites, il est possible d'utiliser le théorème de Poincaré-Bendixon, qui explique que toute trajectoire bornée dont l' ω -limite ne contient pas d'équilibre stable tend vers une orbite périodique. Ce théorème n'est cependant valable qu'en dimension 2. Le théorème suivant, valable en dimension $n \geq 2$, permet de montrer l'existence d'un cycle limite.

Théorème de bifurcation de Hopf 1 Soit le système à deux EDO :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v, a) \\ \frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v, a) \end{cases}$$

Soit (u^*, v^*) un équilibre du système pour tout a . Si la matrice jacobienne du système en (u^*, v^*) admet deux valeurs propres dans $\mathbf{C} \setminus \mathbf{R}$ conjuguées $\lambda(a) = \alpha(a) \pm i\omega(a)$ et s'il existe $a = a_c$ tel que $\alpha(a_c) = 0$, $\omega(a_c) \neq 0$, et $\frac{\partial \alpha}{\partial a}(a_c) \neq 0$, alors une bifurcation de Hopf survient lorsque la valeur du paramètre de bifurcation a passe à a_c , et (u^*, v^*, a_c) est un point de bifurcation de Hopf.

Soit $\theta = c - \frac{1}{3}c^3 - \frac{b}{\gamma}c$, où $c = \sqrt{1-\gamma}$. Si on pose $I = I_a = -\theta$, alors $(c, \frac{b}{\gamma}c)$ est un point d'équilibre. Nous allons montrer, grâce à ce théorème, et en nous inspirant de la démarche utilisée dans [14] que nous adaptons à notre système d'équations, que I_a est une valeur de bifurcation de Hopf.

Les valeurs propres de la matrice du système aux points d'équilibre satisfont :

$$\begin{aligned} \lambda^2 + \underbrace{(\gamma + v^{*2} - 1)}_{=0} \lambda + \gamma(v^{*2} - 1) + b = 0 &\Leftrightarrow \lambda^2 + \gamma(v^{*2} - 1) + b = 0 \\ &\Leftrightarrow \lambda^2 + \gamma(1 - \gamma - 1) + b = 0 \\ &\Leftrightarrow \lambda^2 - \gamma^2 + b = 0 \end{aligned}$$

$$\Delta = 4(\gamma^2 - b) < 0 \text{ car } \gamma^2 < b$$

$$\begin{aligned} \lambda &= \pm \frac{i}{2} \sqrt{4(b - \gamma^2)} \\ &= \pm i \sqrt{b - \gamma^2} \\ &= \alpha(I_a) \pm i\omega(I_a) \end{aligned}$$

où $\alpha(I_a) = 0$ et $\omega(I_a) = \sqrt{b - \gamma^2} \neq 0$.

Pour appliquer le théorème de bifurcation de Hopf, il nous reste à montrer que $\frac{\partial \alpha}{\partial I}(I_a) \neq 0$. Or, $\alpha(I) = \frac{\text{Tr}(A)}{2} = \frac{1-\gamma-v^{*2}(I)}{2}$. Donc :

$$\frac{\partial \alpha}{\partial I}(I_a) = -v^*(I_a) \frac{\partial v^*}{\partial I}(I_a)$$

Il nous faut d'abord trouver l'expression générale de $v^*(I)$.

Rappelons que v^* est la solution qui vérifie :

$$v^{*3} + pv^* + q = 0 \quad (1)$$

Avec :

$$\begin{aligned} \Delta &= 4p^3 + 27q^2 \\ &\geq 4p^3 \\ &= 4 \times \left(3\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)\right)^3 \\ &= 108 \times \left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)^3 \\ &> 0 \text{ car } 1 < \frac{b}{\gamma} \end{aligned}$$

On a, par la méthode de Cardan, que :

$$v^*(I) = m(I) + n(I)$$

où :

$$\begin{aligned}
m(I) &= \sqrt[3]{\frac{-q + \sqrt{\frac{\Delta}{27}}}{2}} \\
&= \sqrt[3]{\frac{3I + \sqrt{\frac{4 \times 27(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 27 \times 9I^2}{27}}}{2}} \\
&= \left(\frac{3I + (4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I^2)^{\frac{1}{2}}}{2} \right)^{\frac{1}{3}}
\end{aligned}
\qquad
\begin{aligned}
n(I) &= \sqrt[3]{\frac{-q - \sqrt{\frac{\Delta}{27}}}{2}} \\
&= \sqrt[3]{\frac{3I - \sqrt{\frac{4 \times 27(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 27 \times 9I^2}{27}}}{2}} \\
&= \left[\frac{3I - (4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I^2)^{\frac{1}{2}}}{2} \right]^{\frac{1}{3}}
\end{aligned}$$

Ainsi :

$$\frac{\partial m}{\partial I}(I) = \frac{\frac{9I}{\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I^2}} + 3}{3\sqrt[3]{2}(\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I^2} + 3I)^{\frac{2}{3}}}
\qquad
\frac{\partial n}{\partial I}(I) = \frac{3 - \frac{9I}{\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I^2}}}{3\sqrt[3]{2}(3I - \sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I^2})^{\frac{2}{3}}}$$

D'où :

$$\frac{\partial \alpha}{\partial I}(I_a) = -v^*(I_a) \left[\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) + \frac{\partial n}{\partial I}(I_a) \right]$$

$v^*(I_a) = c = \sqrt{1 - \gamma} \neq 0$. Il nous reste à montrer que $\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) + \frac{\partial n}{\partial I}(I_a) \neq 0$.
 $\frac{\partial \alpha}{\partial I}(I_a) = -v^*(I_a) \left[\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) + \frac{\partial n}{\partial I}(I_a) \right]$.

Comme $-v^*(I_a) = -c < 0$, il nous reste à déterminer le signe de $\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) + \frac{\partial n}{\partial I}(I_a)$.

$$\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) = \frac{\frac{9I_a}{\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I_a^2}} + 3}{3\sqrt[3]{2}(\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I_a^2} + 3I_a)^{\frac{2}{3}}}$$

$I_a = \frac{1}{3}c^3 + (\frac{b}{\gamma} - 1)c$. On a $c > 0$ et $b > \gamma$. Donc $I_a > 0$.

Ainsi, $\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) > 0$.

$$\frac{\partial n}{\partial I}(I_a) = \frac{3 - \frac{9I_a}{\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I_a^2}}}{3\sqrt[3]{2}(3I_a - \sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I_a^2})^{\frac{2}{3}}}$$

Nous allons montrer que $\frac{\partial n}{\partial I}(I_a)$ est strictement positif. Il nous reste à montrer que $\frac{9I_a}{\sqrt{4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3 + 9I_a^2}^{\frac{2}{3}}}$ est

strictement inférieure à 3.

Or, $b > \gamma$, $0 < 4(\frac{b}{\gamma} - 1)^3$:

$$\begin{aligned}
b > \gamma &\Rightarrow 0 < 4\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)^3 \\
&\Rightarrow 9I_a^2 < 4\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)^3 + 9I_a^2 \\
&\Rightarrow 81I_a^2 < 9\left(4\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)^3 + 9I_a^2\right) \\
&\Rightarrow 9I_a < 3\sqrt{4\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)^3 + 9I_a^2} \\
&\Rightarrow \frac{9I_a}{\sqrt{4\left(\frac{b}{\gamma} - 1\right)^3 + 9I_a^2}} < 3
\end{aligned}$$

Ainsi, $\frac{\partial n}{\partial I}(I_a) > 0$. Donc :

$$\frac{\partial m}{\partial I}(I_a) + \frac{\partial n}{\partial I}(I_a) > 0$$

Nous avons donc que $\frac{\partial \alpha}{\partial I}(I_a) \neq 0$. Le théorème de bifurcation de Hopf s'applique : $I_a = -\theta = -c + \frac{1}{3}c^3 + \frac{b}{\gamma}c$ est une valeur de bifurcation de Hopf.

Graphiques lorsque I est inférieur à sa valeur critique : $b = 1/13$, $\gamma = \frac{0.8}{13}$, $c = \sqrt{1 - \gamma}$, $I = \frac{1}{3}c^3 - c + \frac{b}{\gamma}c - \frac{1}{4}$

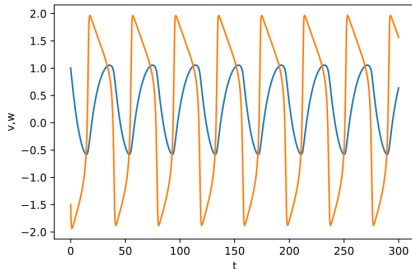


FIGURE 38 – Solutions v (en orange) et w (en bleu) en fonction du temps. Les conditions initiales sont égales à $(-1.5, 1)$.

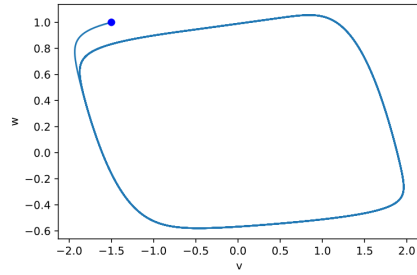


FIGURE 39 – w en fonction de v , avec la solution initiale représentée par un point. Il y a un cycle limite stable.

Graphiques lorsque I est à sa valeur critique : $b = 1/13$, $\gamma = \frac{0.8}{13}$, $c = \sqrt{1-\gamma}$, $I = \frac{1}{3}c^3 - c + \frac{b}{\gamma}c$

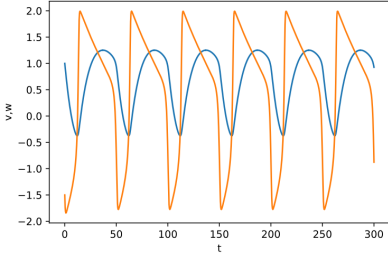


FIGURE 40 – Solutions v (en orange) et w (en bleu) en fonction du temps. Les conditions initiales sont égales à $(-1.5, 1)$.

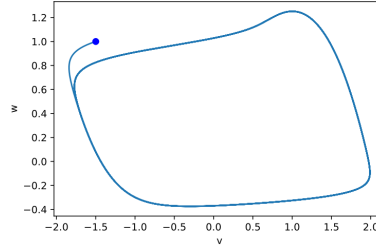


FIGURE 41 – w en fonction de v avec la solution initiale représentée par un point. Il y a un cycle limite stable.

Graphiques lorsque I est supérieur à sa valeur critique : $b = 1/13$, $\gamma = \frac{0.8}{13}$, $c = \sqrt{1-\gamma}$, $I = \frac{1}{3}c^3 - c + \frac{b}{\gamma}c + \frac{1}{4}$

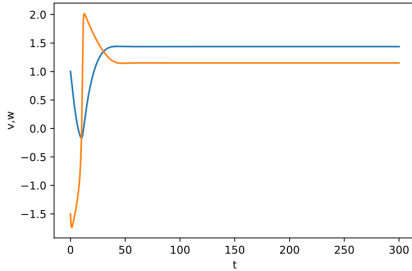


FIGURE 42 – Solutions v (en orange) et w (en bleu) en fonction du temps. Il y a un pic, puis les solutions se stabilisent.

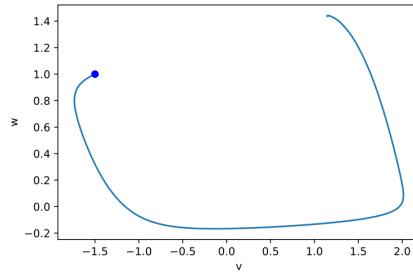


FIGURE 43 – w en fonction de v . Le point d'équilibre $(v^*, \frac{b}{\gamma}v^*)$ est un noeud stable.

3.2.3 Introduction d'un terme de diffusion : simulations

Le modèle de FitzHugh que l'on vient d'étudier était un système d'équations différentielles puisqu'il n'y avait pas de variable d'espace. Introduisons maintenant un terme de diffusion. Ce terme représente la dissipation de l'énergie, tandis que $f(v)$ est le terme source représentant l'apport de potentiel. Le système (19) se réécrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial v}{\partial t} = f(v) - w + I + c \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \\ \frac{\partial w}{\partial t} = bv - \gamma w \end{cases}$$

c est une constante strictement positive, et comme pour le système (19), $f(v) = v - \frac{1}{3}v^3$.

Ainsi, soit la diffusion, et donc la dissipation de l'énergie, est trop forte, et il n'y a pas propagation, soit la réaction l'emporte sur la diffusion, et il y a la création d'un potentiel d'action, qui est représenté par une

solution à front de propagation. C'est en effet ce qu'on obtient en prenant les paramètres $c = 0.01$, $b = 0.002$, $\gamma = 0.01$:

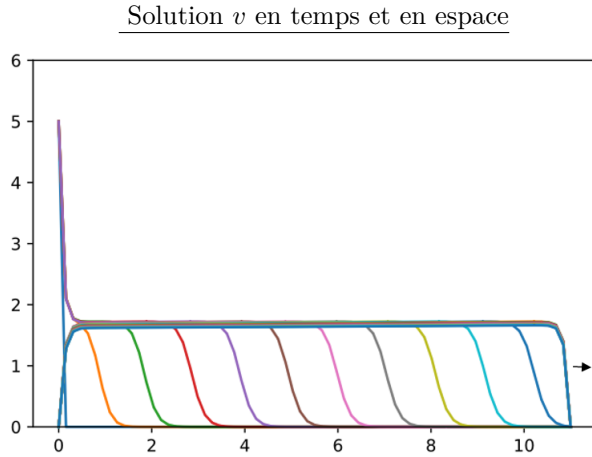


FIGURE 44 – Solution à front de propagation allant vers la droite

3.3 Equations de Lotka-Volterra avec introduction d'un terme de diffusion

3.3.1 Modèle proie-prédateur avec croissance logistique des proies et diffusion

3.3.1.1 Modèle avec diffusion des prédateurs

Introduisons dans un premier un modèle de proie-prédateur avec diffusion des prédateurs. Ce cas correspond à une situation où les prédateurs sont très mobiles, contrairement aux proies. Ce modèle peut par exemple représenter la chasse des moutons par des loups. Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u - v) \\ \frac{\partial v}{\partial t} = av(u - b) + \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \end{cases} \quad (21)$$

où $0 < b < 1$.

Si on supprime le terme de diffusion, le système devient :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u - v) \\ \frac{\partial v}{\partial t} = av(u - b) \end{cases} \quad (22)$$

et on reconnaît un modèle de prédateur-proie avec croissance logistique des proies. Il y a trois points d'équilibre $(0, 0)$, $(1, 0)$ et $(b, 1 - b)$. Etudions la jacobienne du système :

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - 2u - v & -u \\ av & a(u - b) \end{pmatrix}$$

Etudions la jacobienne aux points d'équilibre :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -ab \end{pmatrix}$$

$(0, 0)$ est donc un col.

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & a(1 - b) \end{pmatrix}$$

Comme $b < 1$, $(1, 0)$ est un col.

$$J(b, 1 - b) = \begin{pmatrix} -b & -b \\ a(1 - b) & 0 \end{pmatrix}$$

Le déterminant est égal à $ab(1 - b) > 0$ et la trace est égale à $-b < 0$. $(b, 1 - b)$ est un équilibre stable. De plus, c'est un noeud si $4a \leq \frac{b}{1-b}$ et un foyer si $4a > \frac{b}{1-b}$.

Pour toutes les conditions initiales, les deux populations vont se stabiliser et coexister.

Portrait de phase du système (22)

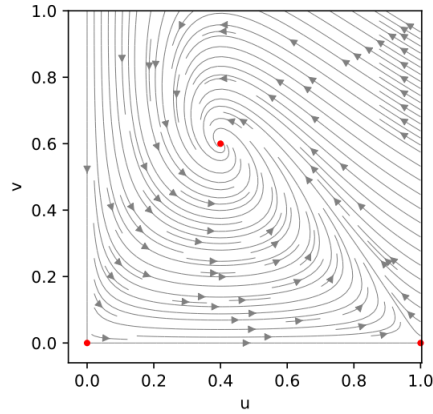


FIGURE 45 – Les solutions tendent vers le point d'équilibre $(b, 1 - b)$. On a pris $b = 0.4$ et $a = 1$. Comme $4a > \frac{b}{1-b}$, $(b, 1 - b)$ est un foyer.

Nous cherchons maintenant des solutions à front de propagation allant vers la gauche en posant :

$$u(x, t) = U(z), \quad v(x, t) = V(z), \quad z = x + ct$$

où c est une constante strictement positive qui doit être déterminée.

En injectant ces formes dans (21), on a le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} cU' = U(1 - U - V) \\ cV' = aV(U - b) + V'' \end{cases} \quad (23)$$

En faisant le changement de variable $W = V'$, cela nous donne le système :

$$\begin{cases} U' = \frac{U(1-U-V)}{c} \\ V' = W \\ W' = cW - aV(U - b) \end{cases} \quad (24)$$

Ce système a trois points d'équilibre $(0, 0, 0)$, $(1, 0, 0)$ et $(b, 1 - b, 0)$.

De plus, la jacobienne de ce système s'écrit :

$$J(U, V, W) = \begin{pmatrix} \frac{1}{c}(1 - 2U - V) & -\frac{U}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ -aV & -a(U - b) & c \end{pmatrix}$$

$(0, 0, 0)$ et $(1, 0, 0)$ sont donc des équilibres instables, et $(b, 1 - b, 0)$ est stable. Il est donc possible qu'il existe une solution à front de propagation allant de $(1, 0, 0)$ à $(b, 1 - b, 0)$, et de $(0, 0, 0)$ à $(b, 1 - b, 0)$. Nous allons donc chercher des solutions $U(z)$, $V(z)$ avec les conditions au bord :

$$U(-\infty) = 1, \quad V(-\infty) = 0, \quad U(+\infty) = b, \quad V(+\infty) = 1 - b$$

et :

$$U(-\infty) = 0, \quad V(-\infty) = 0, \quad U(+\infty) = b, \quad V(+\infty) = 1 - b$$

Nous allons nous intéresser uniquement à l'existence de solutions à front de propagation reliant $(b, 1 - b, 0)$ et $(1, 0, 0)$. La matrice jacobienne du système évalué en $(1, 0, 0)$ s'écrit :

$$J(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} -\frac{1}{c} & -\frac{1}{c} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & -a(1 - b) & c \end{pmatrix}$$

En retranchant $-\lambda I_3$ à $J(1, 0, 0)$, et calculant les racines de son déterminant, on trouve les valeurs propres. Si $c^2 < 4a(1 - b)$, les valeurs propres sont égales à

$$\lambda_1 = -\frac{1}{c}, \quad \lambda_2, \lambda_3 = \frac{1}{2}(c \pm i\sqrt{4a(1 - b) - c^2})$$

Ainsi, $(1, 0, 0)$ est instable, et les trajectoires s'éloignent de ce point en oscillant. La seule possibilité pour qu'une solution à front de propagation existe (avec $U, V \geq 0$) est que sa vitesse c soit telle que $c \geq \sqrt{4a(1 - b)}$ [12].

Nous supposons maintenant que c satisfait sa condition suffisante d'existence et pouvons effectuer des simulations numériques. On prend des conditions au bord égales à $(1, 0)$ à gauche et à $(b, 1 - b)$ à droite, et on effectue les simulations numériques des solutions :

Cas $b = 0.4$ et $a = 0.5$

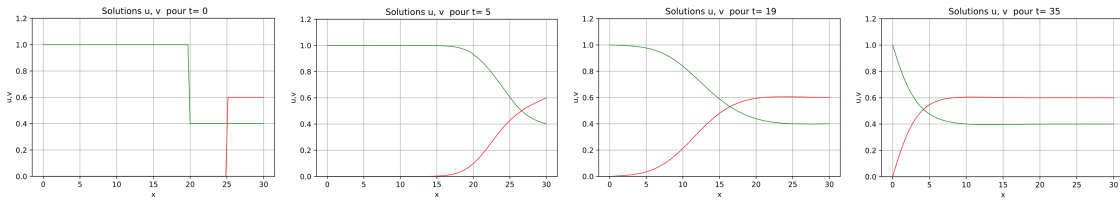


FIGURE 46 – La population u (en vert) et la population v (en rouge) vont progressivement arriver à l'état d'équilibre $(b, 1 - b)$ dans tout l'espace, sauf au bord gauche. Le front de propagation se déplace vers la gauche. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir la version animée : ibb.co/Y8DmkQs

De plus pour tout a assez grand (supérieur à une valeur critique a^* , voir [12] p.8), les trajectoires s'approchent de l'équilibre stable $(b, 1 - b)$ en oscillant :

Cas $b = 0.4$ et $a = 4$

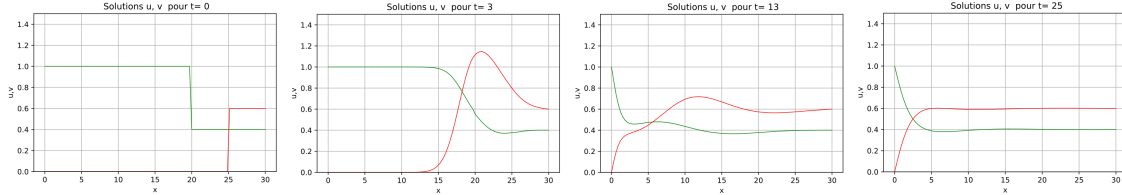


FIGURE 47 – La population u (en vert) et la population v (en rouge) vont progressivement arriver à l'état d'équilibre $(b, 1 - b)$ en oscillant, sauf au niveau du bord gauche. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir la version animée : ibb.co/J5Tb4GV

Les animations, dans les deux cas, illustrent le fait que l'équilibre stable envahit tout l'espace, sauf quand on est près du bord gauche. Si on était sur une droite réelle, la densité des proies et celle des prédateurs tendraient vers b et $1 - b$ quand x tendrait vers moins l'infini. La quantité trouvée sur le bord gauche, et donc lorsqu'il y a arrêt de la diffusion puisque la variable x est alors fixée, est égale à $(1, 0)$ qui est un équilibre instable. Cela semble correspondre à un renversement de la stabilité dû à l'arrêt de la diffusion.

3.3.1.2 Modèle avec diffusion des proies et des prédateurs

Intégrons maintenant à notre modèle la diffusion des proies :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u - v) + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \\ \frac{\partial v}{\partial t} = av(u - b) + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \end{cases} \quad (25)$$

où $0 < b < 1$.

Etudions le cas où les prédateurs et les proies ont des coefficients de diffusion égaux, ce qui veut dire que les deux espèces sont aussi mobiles l'une que l'autre :

Cas $b = 0.4, a = 0.5, D_1 = D_2 = 1$

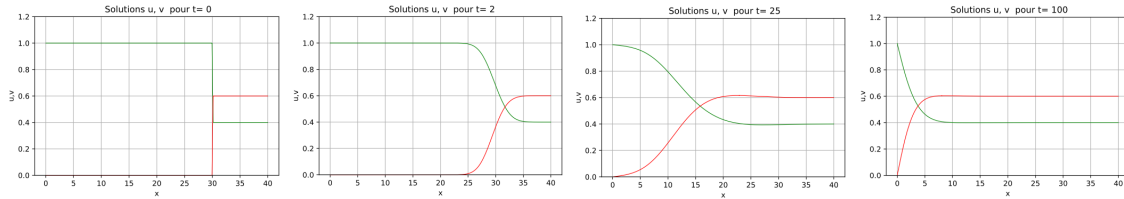


FIGURE 48 – La population u (en vert) et la population v (en rouge) vont progressivement arriver à l'état d'équilibre $(b, 1 - b)$ dans tout l'espace, sauf au bord gauche. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir la version animée : ibb.co/P9yjjpH

On observe que le point d'équilibre $(b, 1 - b)$ envahit tout l'espace, sauf au bord gauche où la densité de proie et de prédateur est égale à $(1, 0)$: on observe un front de propagation se déplaçant vers la gauche reliant le point d'équilibre $(b, 1 - b)$ au point d'équilibre instable $(1, 0)$. L'arrêt de la diffusion semble rendre le point $(1, 0)$ stable. L'ajout de la diffusion dans l'équation des proies ne semble pas changer la situation, par rapport au cas précédent où il y avait uniquement diffusion des prédateurs, pour de telles valeurs D_1 et D_2 .

Voyons ce qu'il se passe lorsque l'on fixe un terme de diffusion D_1 bien plus important que D_2 :

Cas $b = 0.4, a = 0.5, D_1 = 2$ et $D_2 = 0.2$

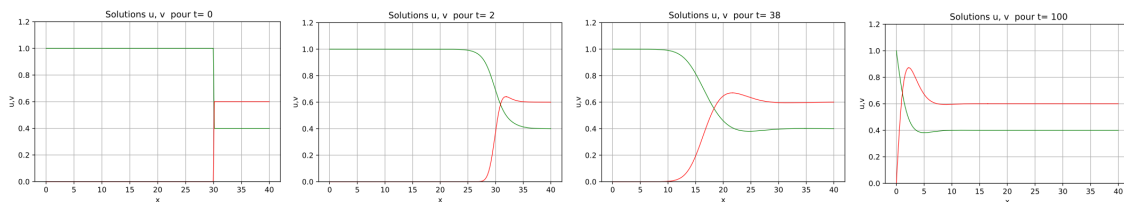


FIGURE 49 – La population u (en vert) et la population v (en rouge) vont progressivement arriver à l'état d'équilibre $(b, 1 - b)$ dans tout l'espace, sauf au bord gauche où on observe un pic des prédateurs. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir la version animée : ibb.co/yFvZdXt

Le résultat est alors bien plus difficile à interpréter : l'équilibre envahit tout l'espace, sauf au niveau du bord gauche où on observe un "pic" des prédateurs avant que ceux-ci aient une densité égale à 0.

3.3.2 Equations de compétition avec diffusion

Dans cette partie, nous allons étudier les équations de compétition de Lotka-Volterra avec diffusion. Nous nous contenterons d'énoncer des résultats déjà parus dans des articles que nous mentionnerons au fur et à mesure, et de réaliser des simulations numériques pour les illustrer.

Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1 - u - bv) \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + cv(1 - v - du) \end{cases} \quad (26)$$

Si l'on supprime le terme de diffusion, le modèle se réécrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} &= u(1 - u - bv) \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= cv(1 - v - du) \end{cases} \quad (27)$$

Ce modèle sans diffusion est un système d'équations de compétition de Lotka-Volterra.

En l'absence de la deuxième espèce, le système (26) s'écrit :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1 - u)$$

On reconnaît une équation de Fisher KPP. Ainsi, en l'absence de la deuxième espèce, il existe, pour la première espèce, une solution à front de propagation, de la forme $u(t, x) = U(x - ct)$, si, et seulement si la vitesse $c \geq c^* = 2\sqrt{D_1}$.

De même, en l'absence de la première espèce, on a :

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + cv(1 - v)$$

Il existe, pour cette équation, une solution à front de propagation, de la forme $v(t, x) = V(x - ct)$ si et seulement si $c \geq c^* = 2\sqrt{D_2 c}$.

Dans le cas d'une compétition faible, on a $b, d < 1$. Si on enlève dans les deux équations le terme de diffusion, nous avons vu précédemment qu'il y a quatre points d'équilibre $(0, 0)$, $(0, 1)$, $(1, 0)$ et $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$, dont seul le dernier est stable. Il a été prouvé dans [7] que dans ce cas, il existe une solution à front de propagation reliant l'équilibre de coexistence au point d'équilibre instable $(0, 1)$ (voir figure 50).

Il a également été prouvé dans [16] qu'il existe une solution à front de propagation reliant l'équilibre de coexistence $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$ à l'équilibre instable $(0, 0)$ (voir figure 51).

Cas $b, d < 1$: front de propagation reliant $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$ à $(0, 1)$

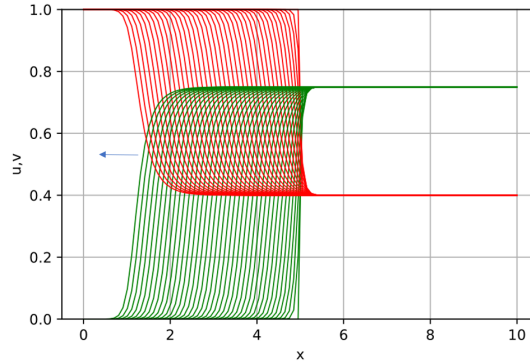


FIGURE 50 – Une solution à front de propagation se déplaçant vers la gauche, reliant le point d'équilibre de coexistence $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$ au point $(0, 1)$. La population u est représentée en vert, et la population v en rouge. On a pris $D_1 = 10^{-4}$, $b = 0.625$, $D_2 = 0.0008$, $c = 1$ et $d = 0.8$. L'arrêt de la diffusion semble mener à un renversement des équilibres, $(0, 1)$ devenant stable. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir l'évolution au cours du temps : ibb.co/JpCxLZM

Cas $b, d < 1$: front de propagation reliant $(\frac{b-1}{bd-1}, \frac{d-1}{bd-1})$ à $(0, 0)$

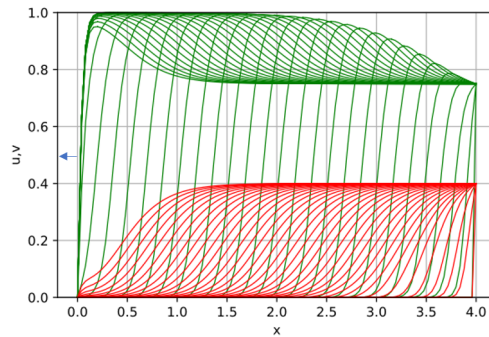


FIGURE 51 – Une solution à front de propagation se déplaçant vers la gauche, reliant le point d'équilibre de coexistence au point instable $(0, 0)$. La population u est représentée en vert, et la population v en rouge. On a pris $D_1 = 10^{-4}$, $b = 0.625$, $D_2 = 0.0008$, $c = 1$ et $d = 0.8$.

Dans le cas d'une compétition forte, on a b et $d > 1$. Dans ce cas, $(0, 0)$ et le point de coexistence sont des équilibres instables, tandis que $(0, 1)$ et $(1, 0)$ sont des équilibres stables. Kan-On [9] a prouvé l'existence de solutions à front de propagation connectant les points $(0, 1)$ et $(1, 0)$.

Cas $b, d > 1$

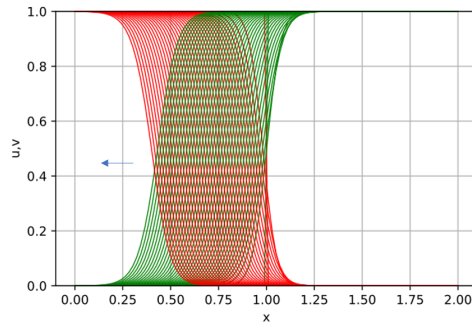


FIGURE 52 – Une solution à front de propagation se déplaçant vers la gauche, reliant le point d'équilibre $(1, 0)$ au point d'équilibre $(0, 1)$. La population u est représentée en vert, et la population v en rouge. On a pris $D_1 = 10^{-4}$, $b = 1.3$, $D_2 = 0.0008$, $c = 1$ et $d = 1.6$. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir son évolution au cours du temps : ibb.co/2KCZT3m

Enfin, dans le cas de compétition faible-forte, il y a trois équilibres, les points $(0, 0)$, $(1, 0)$ et $(0, 1)$. $(0, 0)$ est instable dans tous les cas. Si $b < 1 < d$, $(0, 1)$ est instable et $(1, 0)$ est stable, et inversement si $d < 1 < b$. Dans les deux cas, il existe des solutions à front de propagation liant les points $(1, 0)$ et $(0, 1)$ [6].

Cas $b < 1 < d$

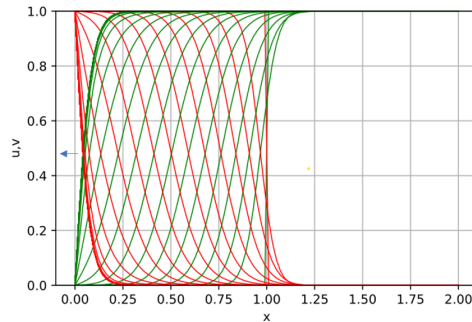


FIGURE 53 – Une solution à front de propagation se déplaçant vers la gauche, reliant le point d'équilibre $(1, 0)$ au point d'équilibre $(0, 1)$. La population u est représentée en vert, et la population v en rouge. On a pris $D_1 = 10^{-4}$, $b = 0.6$, $D_2 = 0.0008$, $c = 1$ et $d = 1.6$. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir son évolution au cours du temps : ibb.co/vcy6Zkb

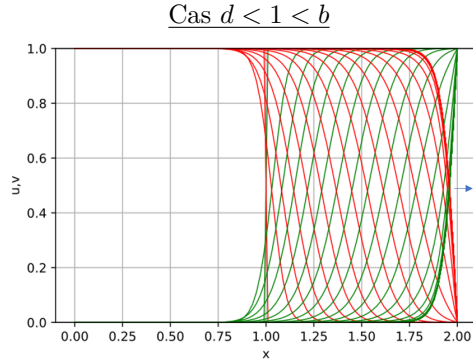


FIGURE 54 – Une solution à front de propagation se déplaçant vers la droite, reliant le point d'équilibre $(0, 1)$ au point d'équilibre $(1, 0)$. La population u est représentée en vert, et la population v en rouge. On a pris $D_1 = 10^{-4}$, $b = 1.6$, $D_2 = 0.0008$, $c = 1$ et $d = 0.6$. Mettre ce lien dans un navigateur pour voir son évolution au cours du temps : ibb.co/1RpDjyb

On suppose maintenant que $d = b = 1$, ce qui correspond au cas de compétition critique, où il y a une infinité de points d'équilibre. On suppose également que $D_1 = 1$. Le système (26) se réécrit :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u - v) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \\ \frac{\partial v}{\partial t} = cv(1 - v - u) + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \end{cases} \quad (28)$$

Si $c, D_2 > 1$ (ou $c, D_2 < 1$), et que $u_0(x)$ et $v_0(x)$ sont compris entre 0 et 1 pour tout x , il a été prouvé dans [1] que :

- si $c > D_2$, alors la population v exclut la population u ;
- si $c < D_2$, alors la population u exclut la population v .

La population ayant la population la plus "rapide" impose sa vitesse de propagation.

Cas $c > D_2$ ($c = 2$ et $D_2 = 1.5$) : L'espèce v est "gagnante"

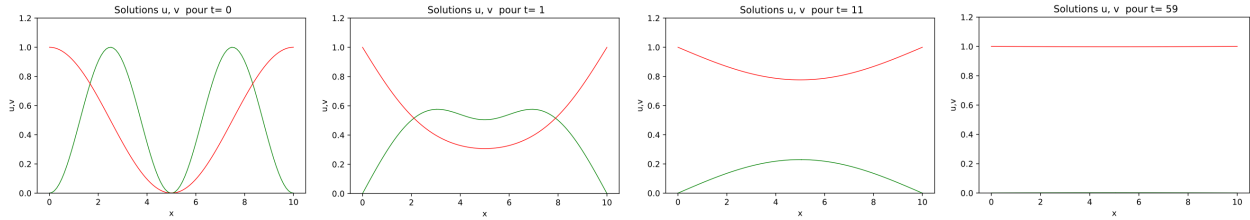


FIGURE 55 – La population u (en vert) va progressivement s'éteindre, tandis que la population v (en rouge) va augmenter jusqu'à atteindre sa capacité limite qui est égale à 1, en envahissant l'espace.

Cas $D_2 > c$ ($c = 1.5$ et $D_2 = 2$) : L'espèce u est "gagnante"

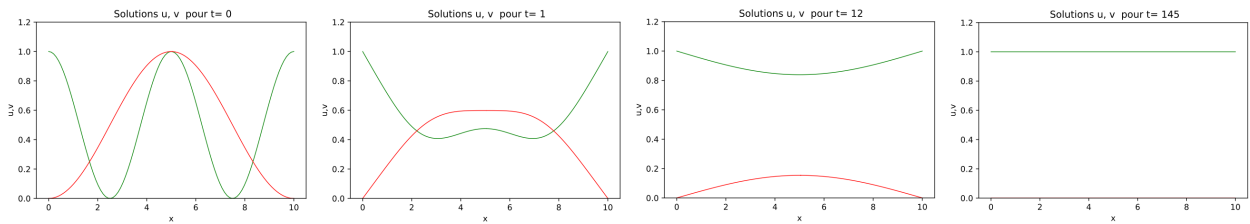


FIGURE 56 – La population v (en rouge) va progressivement s'éteindre, tandis que la population u (en vert) va augmenter jusqu'à atteindre sa capacité limite qui est égale à 1, en envahissant l'espace.

Si $D_2 = c$, et si les conditions initiales sont encore comprises entre 0 et 1, les deux populations coexistent.

Cas $D_2 = c$

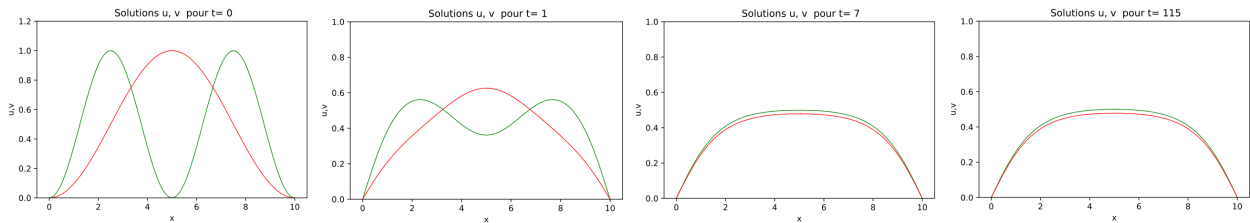


FIGURE 57 – Les deux populations coexistent, sauf aux bords, ce qui est dû à nos conditions au bord que l'on a prises à droite et à gauche égales à 0.

Modifions maintenant notre modèle de compétition et écrivons-le sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = u(3 - u - 2v) + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \\ \frac{\partial v}{\partial t} = v(2 - u - v) + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \end{cases} \quad (29)$$

Ce modèle correspond au cas où deux espèces s'entretiennent sans se manger entre elles. Ces équations

sans terme de diffusion admettent quatre points d'équilibre : $(0, 0)$, $(0, 2)$, $(3, 0)$ et $(1, 1)$. Pour étudier leur stabilité, regardons la jacobienne du système d'EDO linéarisé :

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} 3 - 2u - 2v & -2u \\ -v & 2 - 2v - u \end{pmatrix}$$

En $(0, 0)$:

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$$

Le déterminant et la trace sont strictement positifs. $(0, 0)$ est instable.

$$J(0, 2) = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ -2 & -2 \end{pmatrix}$$

Le déterminant est strictement positif, et la trace strictement négative. $(0, 2)$ est stable.

$$J(3, 0) = \begin{pmatrix} -3 & -6 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

De même, $(3, 0)$ est stable.

$$J(1, 1) = \begin{pmatrix} -1 & -2 \\ -1 & -1 \end{pmatrix}$$

Le déterminant est strictement négatif. $(1, 1)$ est un col.

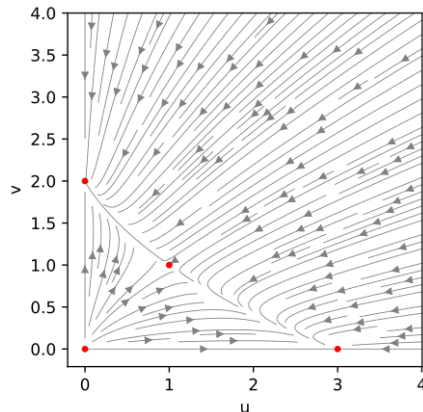


FIGURE 58 – Diagramme des phases du système (29) sans diffusion.

Prenons des coefficients de diffusion assez faibles par rapport aux termes de réaction et tels que D_1 soit largement inférieur à D_2 . On prend également des solutions initiales comprises pour u entre 2 et 3 dans tout l'espace, et pour v entre 0 et 1, pour que l'on se retrouve, dans le diagramme des phases du système d'EDO associé, dans la région qui converge vers $(3, 0)$. La solution numérique tend, au fur et à mesure que le temps avance, vers l'équilibre stable $(3, 0)$, et ce malgré le coefficient de diffusion de v :

Cas $D_1 = 0.1$ et $D_2 = 1$

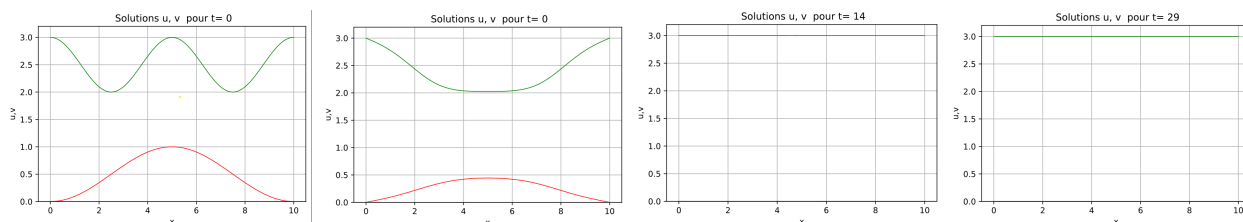


FIGURE 59 – La solution atteint l'équilibre $(3, 0)$ dans tout l'espace, ce qui correspond à une extinction de v .

Prenons D_2 encore plus largement supérieur à D_1 , disons égal à 6. Encore une fois, la population v s'éteint tandis que la population u est égale à 3. Le coefficient de diffusion de v n'est pas assez important face au terme de réaction pour changer la tendance :

Cas $D_1 = 0.1$ et $D_2 = 6$

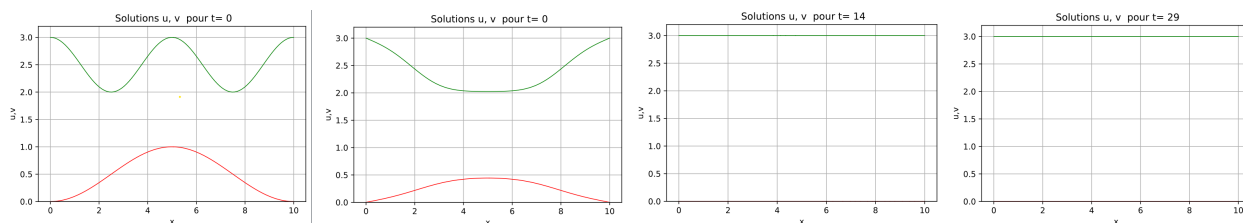


FIGURE 60 – La solution atteint l'équilibre $(3, 0)$ dans tout l'espace, ce qui correspond à une extinction de v .

Prenons maintenant le cas inverse, où $u_0(x)$ est comprise entre 0 et 1, et $v_0(x)$ est comprise entre 2 et 3 pour que l'on se retrouve, dans le diagramme des phases du système d'EDO associé, dans la région qui converge vers $(0, 2)$. On prend cette fois-ci D_1 largement supérieur à D_2 :

Cas $D_1 = 6$ et $D_2 = 0.1$

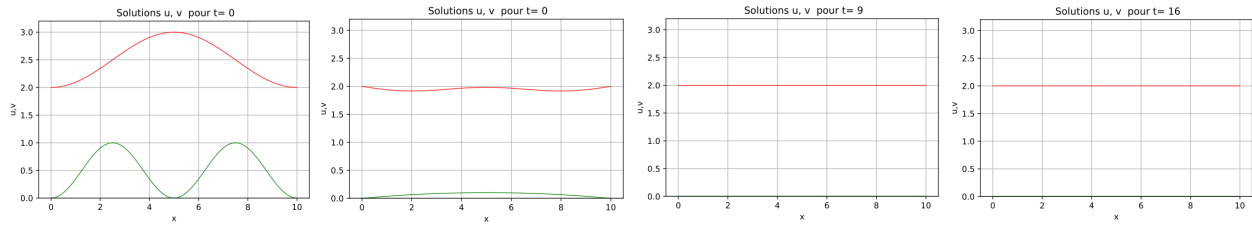


FIGURE 61 – La solution atteint l'équilibre $(0, 2)$ dans tout l'espace, ce qui correspond à une extinction de u .

Encore une fois, le terme de diffusion n'est pas assez fort face au terme de réaction pour changer la nature des équilibres.

Conclusion

Tout au long de ce travail, nous avons tenté de modéliser par des systèmes d'équations le comportement de deux (ou trois) populations qui interagissent entre elles. Les mécanismes qui régissent ces relations sont bien sûr bien plus complexes dans la réalité. Un point évident est qu'un nombre d'espèces bien plus grand que deux évoluent dans un même écosystème. On pourrait à ce titre élargir les modèles que l'on a étudiés à un nombre n très grand de populations, mettant en évidence des relations mixtes de compétition, prédation, mutualisme, etc. . . . Les calculs seraient alors bien plus fastidieux.

Nous avons quand même pu complexifier les modèles en introduisant une variable d'espace, et un terme de diffusion, afin de voir comment ces interactions se traduisent dans l'espace. Les équations de réaction-diffusion sont particulièrement adaptées à cette étude et interviennent naturellement en dynamique des populations, puisque u et v peuvent désigner une densité de population. Dans le cadre d'un modèle de compétition, plus la densité de population est importante, plus la compétition entre les individus s'intensifie pour l'accès aux ressources, supposées être limitées, jusqu'à atteindre la capacité de charge maximale du milieu. De plus, le modèle de réaction-diffusion permet de prendre en compte le fait que les populations se déplacent en fonction de différents facteurs, comme le changement de saisons ou l'appauvrissement en ressources d'un territoire. Dans cette partie du travail, nous sommes restés à la simulation de solutions sur la droite réelle. Une prochaine étape serait d'étudier et de simuler ces équations en 2D.

Enfin, il aurait été intéressant de simuler numériquement des solutions du modèle de Gatenby-Gawinski [15], qui propose une synthèse entre les équations de Lotka-Volterra et les équations de réaction-diffusion, tout en introduisant une troisième population, qui est une variable d'environnement. Il décrit l'évolution de la densité des cellules cancéreuses, des cellules saines, et de l'excès d'ions H^+ grâce à un modèle de compétition dans l'espace. Les raisons biologiques qui ont poussé à la construction de ce modèle sont le fait que la prolifération des cellules cancéreuses est accompagnée de la création d'un environnement tumoral très acide, dans lequel les cellules saines meurent. En effet, il y a dans un premier temps une augmentation de la concentration en ions H^+ qui se diffusent dans les tissus adjacents. L'environnement devient alors trop acide pour les cellules saines qui y meurent. Cela favorise le développement des cellules tumorales qui ont plus d'espace pour proliférer et qui se développent davantage dans un environnement acide.

Annexes

Script pour la simulation numérique du modèle initial de prédation Lotka-Volterra, que l'on a ensuite adapté à nos différents modèles :

```
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt

a = 1
b = 0.05
c = 0.2
d = 0.04

def F(u):
    x = u[0]
    y = u[1]
    z = u[2]
    return np.array([x*(a-b*y), y*(d*x-c)])

def proie(x,y):
    return x*(a-b*y)

def chasseur(x,y):
    return y*(d*x-c)

def Lotka_Volterra(x_0,y_0,tmin,tmax,h): # Euler
    liste_t=[0]
    liste_x=[x_0]
    liste_y=[y_0]
    t=tmin
    dy=y_0
    dl=x_0
    while t<=tmax:
        t+=h
        liste_t.append(t)
        dl+=proie(dl,dy)*h
        dy+=chasseur(dl,dy)*h
        liste_x.append(dl)
        liste_y.append(dy)
    return liste_t,liste_x,liste_y

def affichage_Lotka_Volterra_TX(x_0,y_0,tmin,tmax,h):
    T,X,Y=Lotka_Volterra(x_0,y_0,tmin,tmax,h)
```

```

plt.plot(T,X)
plt.xlabel('t')
plt.ylabel('x')
plt.show()

def affichage_Lotka_Volterra_TY(x_0,y_0,tmin,tmax,h):
T,X,Y=Lotka_Volterra(x_0,y_0,tmin,tmax,h)
plt.plot(T,Y)
plt.xlabel('t')
plt.ylabel('y')
plt.show()

def affichage_Lotka_Volterra_XY(x_0,y_0,tmin,tmax,h):

T,L,Y=Lotka_Volterra(x_0,y_0,tmin,tmax,h)
plt.plot(L,Y,color="y")

T,L,Y=Lotka_Volterra(x_0+2,y_0+2,tmin,tmax,h)
plt.plot(L,Y,color="g")

T,L,Y=Lotka_Volterra(x_0+4,y_0+4,tmin,tmax,h)
plt.plot(L,Y)

T,L,Y=Lotka_Volterra(x_0+6,y_0+6,tmin,tmax,h)
plt.plot(L,Y)

affichage_Lotka_Volterra_TY(3,4,0,50,0.0005)
affichage_Lotka_Volterra_TX(3,4,0,50,0.0005)
affichage_Lotka_Volterra_XY(3,4,0,50,0.0005)

```

Script pour la simulation numérique des équations de FitzHugh-Nagumo avec diffusion, et création de gifs animés :

```

# -*- coding: utf-8 -*-
"""
Created on Mon May 9 19:57:36 2022

@author: Manon
"""

import numpy as np

```

```

from scipy.integrate import odeint
import matplotlib.pyplot as plt
import os
import imageio

param = [0.01, 0.002, 0.01] # c, b, gamma
discret = [11, 50] # longueur de l'intervalle en espace et nombre de pts
creneau = [20, 5] # largeur et hauteur
tabt = np.arange(0, 55, 1)

c = param[0]
b = param[1]
gamma = param[2]

l = creneau[0]
h = creneau[1]

n = discret[1]
x = discret[0]
dx = x / n

def e(t):
    # condition au bord
    return (t <= 1) * (t >= 0) * h

def mat(n):
    m = np.zeros((n, n + 1))
    for i in range(0, n - 1):
        m[i, i] = 1
        m[i, i + 1] = -2
        m[i, i + 2] = 1
    return m

def f(x):
    return x - (x ** 3 / 3)

def g1(t, u, z):
    M = mat(n)
    y = np.zeros(n)
    for i in range(0, n):
        y[i] = (c / (dx ** 2)) * np.dot(M, u)[i] + f(u[i + 1]) - z[i + 1]
    return y

def g2(t, u, z):
    y = np.ones(n + 1)

```

```

    for i in range(0, n + 1):
        y[i] = b * u[i] - gamma * z[i]
    return y

def g(U, t): # dU/dt
    e0 = e(t)

    u = np.zeros(n + 1)
    u[0] = e0
    for i in range(1, n + 1):
        u[i] = U[i - 1]

    z = np.zeros(n + 1)
    for i in range(0, n + 1):
        z[i] = U[n + i]

    y = np.zeros(2 * n + 1)
    for i in range(0, n):
        y[i] = g1(t, u, z)[i]
    for i in range(0, n + 1):
        y[n + i] = g2(t, u, z)[i]

    return y

def fhn(v_edo, creneau, discretisation, tab_t):
    c = param[0]
    b = param[1]
    gamma = param[2]

    l = creneau[0]
    h = creneau[1]

    n = discret[1]
    x = discret[0]
    dx = x / n

    u0 = 0
    z0 = 0
    t_0 = 0 # instant initial

    dx = x / n # pas en espace

    U0 = np.ones(2 * n + 1)
    for i in range(0, n):
        U0[i] = u0
    for i in range(0, n + 1):
        U0[n + i] = z0
    U = odeint(g, U0, tab_t)
    p = len(tab_t)

```



```

u = np.zeros((p, n + 1))
for i in range(1, n + 1):
    for j in range(0, p):
        u[j, i] = U[j, i - 1]

for j in range(0, p):
    u[j, 0] = e(tab_t)[j]

z = np.zeros((p, n + 1))
for i in range(0, n + 1):
    for j in range(0, p):
        z[j, i] = U[j, n + i]
return u, z

result1 = fhn(param, creneau, discret, tabt)[0]

def discretisation(n):
    X = np.ones(n + 1)
    for i in range(0, n + 1):
        X[i] = i * dx
    return X

filenames = []
for i in range(0, len(tabt)):

    solution1 = result1[i, :]
    plt.ylim(0, 6)
    plt.title(' solution u pour t= {}'.format(i))
    plt.plot(discretisation(n), solution1, color = "b")

    filename = f'{i}.png'
    filenames.append(filename)

    plt.savefig(filename)
    plt.close()

# gif
with imageio.get_writer('solution_u.gif', mode='I') as writer:
    for filename in filenames:
        image = imageio.imread(filename)
        writer.append_data(image)

# on supprimer les fichiers
for filename in set(filenames):
    os.remove(filename)

```

```
# faire la m me chose pour z
```

Script pour la simulation numérique des solutions de (26) :

```
import matplotlib.pyplot as plt
import numpy as np
```

```
a = 4 #longueur de la barre
nx = 100
nt = 12700
temp_max = 100
Deltax = a/(nx-1)
Deltat = temp_max/(nt-1)
h = (Deltat)/(Deltax**2)
```

```
D_1 = 0.001
b = 0.625
D_2 = 0.0008
c = 1
d = 0.8
```

```
#discretisation
X = np.ones(nx)
for i in range(0, nx):
    X[i] = i*Deltax
```

```
def f1(t):
#condition initiale
    if t < 5:
        y = 0
    else:
        y = (1-b)/(1-d*b)
    return y
```

```
def f2(t):
#condition initiale
    if t < 5:
        y = 1
    else:
        y = (1-d)/(1-d*b)
    return y
```

```

def g(x,y):
    return x*(1-x-y)

U = np.ones((nt,nx))
V = np.ones((nt,nx))

#conditions initiales
for j in range(0,nx):
    U[0,j] = f1(X[j])
    V[0,j] = f2(X[j])

#conditions aux bords
for i in range(0,nt):
    U[i,0] = 0
    U[i,nx-1] = (1-b)/(1-d*b)
    V[i,0] = 1
    V[i,nx-1] = (1-d)/(1-b*d)

# differences finies explicites
for i in range(0,nt-1):
    for j in range(1,nx-1):
        U[i+1,j] = h*D_1*(U[i,j+1]-2*U[i,j]+U[i,j-1])\
            +Deltat*U[i,j]*(1-U[i,j]-b*V[i,j]) + U[i,j]
        V[i+1,j] = h*D_2*(V[i,j+1]-2*V[i,j]+V[i,j-1])\
            + Deltat *c*V[i,j]*(1-V[i,j]-d*U[i,j]) + V[i,j]

x = np.linspace(0,a,nx)

v = np.linspace(0,nt-1,40)

for elem in v:
    plt.plot(x,U[int(elem),:], linewidth = 0.8)
    plt.xlabel("x")
    plt.ylabel("temperature")
    plt.ylim(0,1)
plt.grid()
plt.show()

for elem in v:
    plt.plot(x,U[int(elem),:], linewidth = 0.8,color = "green")
    plt.plot(x,V[int(elem),:], linewidth = 0.8, color = "red")
    plt.xlabel("x")
    plt.ylabel("u,v")
    plt.ylim(0,1)

```

```
plt.grid()
plt.show()
```

```
for elem in v:
    plt.plot(x,U[int(elem),:], linewidth = 0.8,color="green")
    plt.plot(x,V[int(elem),:], linewidth = 0.8, color = "red")
    plt.ylim(0,1)
    plt.xlabel("x")
    plt.ylabel("u,v")
    plt.grid()
    plt.show()
```

Références

- [1] Matthieu Alfaro and Dongyuan Xiao. Lotka-volterra competition-diffusion system : the critical competition case. *arXiv preprint arXiv :2109.15074*, 2021.
- [2] Emeric Bouin. *Propagation de fronts structurés en biologie-Modélisation et analyse mathématique*. PhD thesis, Lyon, École normale supérieure, 2014.
- [3] N.F. Britton. *Reaction-Diffusion Equations and Their Applications to Biology*. 1986.
- [4] J. Clairambault. Modélisation dans le domaine biomédical (physiologie et biotechnologies) introduction à la biologie mathématique, 2009.
- [5] Ronald Aylmer Fisher. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7(4) :355–369, 1937.
- [6] Robert A Gardner. Existence and stability of travelling wave solutions of competition models : a degree theoretic approach. *Journal of Differential equations*, 44(3) :343–364, 1982.
- [7] Xiaojie Hou and Anthony W Leung. Traveling wave solutions for a competitive reaction–diffusion system and their asymptotics. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 9(5) :2196–2213, 2008.
- [8] C.J.H. Jonkhout. Traveling wave solutions of reaction-diffusion equations in population dynamics. Master’s thesis, University of Leiden, 2016.
- [9] Yukio Kan-On. Parameter dependence of propagation speed of travelling waves for competition-diffusion equations. *SIAM journal on mathematical analysis*, 26(2) :340–363, 1995.
- [10] Andrei N Kolmogorov. Etude de l’équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. Moskow, Ser. Internat., Sec. A*, 1 :1–25, 1937.
- [11] Alfred James Lotka. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, 1925.
- [12] J Murray. *II. Spatial models and biomedical applications*. Springer, 2003.
- [13] James Dickson Murray. *Mathematical Biology I : An introduction*. Springer, 2002.
- [14] L. E. Phan. *Analyse asymptotique de réseaux complexes de systèmes de réaction-diffusion*. PhD thesis, Université du Havre, 2016.
- [15] Edward T. Gawlinski Robert A. Gatenby. A reaction-diffusion model of cancer invasion. *Cancer Research*, 1996.
- [16] Min Ming Tang and Paul C Fife. Propagating fronts for competing species equations with diffusion. *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 73(1) :69–77, 1980.
- [17] Vito Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118(2972), 1926.