Cours II : Exemples d'équations différentielles

Dans le premier cours nous avons rencontré deux exemples d'équations différentielles : le modèle malthusien et le modèle logistique. On va voir ici plus généralement ce qu'est une équation différentielle et ses solutions.

On considère une quantité $y(t)$ (taille d'une population, concentration d'une substance...) qui évolue au cours du temps t, ainsi que sa dérivée $y'(t)$. On suppose qu'il y a une relation entre cette quantité et sa dérivée qui est de la forme [1]

$$y'(t) = f(t, y(t)) \tag{1}$$

On dit que cette relation est une *équation différentielle*. Plus précisement on dit que c'est une équation différentielle du premier ordre car elle fait intervenir uniquement la première dérivée $y'(t)$ de la fonction $y(t)$. Les équations différentielles d'ordre supérieur, qui font intervenir les derivées $y''(t), y'''(t), \ldots$, sont également importantes, mais elles ne seront pas discutées dans ce cours. La résolution d'une équation différentielle consiste à trouver toutes les fonctions $y(t)$ qui satisfont cette relation. Les équations différentielles ont typiquement une infinité de solutions ; ces solutions dépendent d'une constante y_0 qu'on appelle la *condition initiale*.

1 Solutions explicites

Une solution explicite d'une équation différentielle (1) est une formule qui donne toutes les solutions $y(t)$. Nous avons déjà vu deux exemples de solutions explicites :

1.1 Exemple. L'*équation de Malthus* $y' = ry$ est définie par la fonction $f(y) = ry$ qui est une fonction linéaire. On appelle $r \neq 0$ le taux de (dé)croissance. L'ensemble de ses solutions est donné par les fonctions

$$y(t) = y_0 e^{rt}$$

où y_0 est une constante. Il y en a une infinité, exactement une solution pour chaque valeur de la condition initiale y_0.

1.2 Exemple. L'*équation logistique* $y' = ry(1 - \frac{y}{K})$ est définie par la fonction

$$f(y) = ry(1 - \frac{y}{K}) = ry - \frac{ry^2}{K}$$

qui est un polynôme de degré deux. On appelle $K > 0$ la capacité biotique et $r > 0$ le taux de croissance intrinsèque. L'ensemble de ses solutions est donné par la solution triviale $y(t) \equiv 0$ et les fonctions

$$y(t) = \frac{K}{1 + (\frac{K}{y_0} - 1)e^{-rt}},$$

où $y_0 > 0$ est une constante non-nulle.

1.3 Exemple. On considère une population de micro-organismes cultivés dans un milieu liquide. Avant que les cellules puissent se multiplier par scissiparité, elles doivent synthétiser de

1. Dans la suite de ce texte nous utilisons souvent la notation courte $y' = f(t, y)$ au lieu de $y'(t) = f(t, y(t))$.

nouvelles composantes cellulaires. Afin d'intégrer cette phase de latence dans le modèle malthusien, on suppose que la dynamique de la population est décrite par l'équation différentielle

$$y' = r(1 - e^{-at})y, \tag{2}$$

où $y(t)$ est le nombre de cellules dans une culture donnée et $r > 0$ et $a > 0$ sont des constantes. L'équation est donc définie par la fonction à deux variables $f(t, y) = r(1 - e^{-at})y$.

On observe deux choses :

— Si t est proche de 0, le facteur $1 - e^{-at}$ est proche de 0, par conséquent

$$y'(t) \approx 0.$$

Donc la population n'augmentera presque pas pour t proche de 0.

— Si le temps t est grand, le facteur $1 - e^{-at}$ sera très proche de 1. On aura donc essentiellement un modèle de Malthus

$$y'(t) \approx ry(t).$$

1.4 Proposition. *Les solutions de l'équation différentielle* (2) *sont les fonctions*

$$y(t) = y_0 e^{rt} e^{\frac{r}{a}(e^{-at}-1)}$$

avec $y_0 \geq 0$ la condition initale.

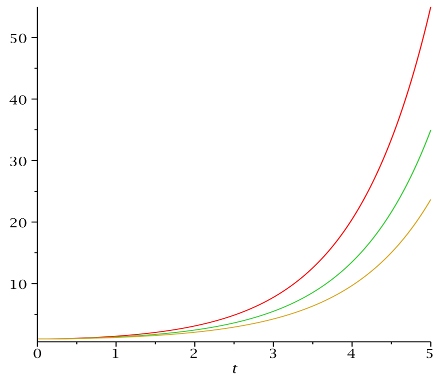


Figure A – Quelques exemples de solutions de l'équation $y' = (1-e^{-at})y$, avec condition initiale $y_0 = 1$ et $a = 1$ (rouge), $a = 0,66$ (vert), $a = 0,5$ (jaune). La croissance est fortement ralentie pour de petites valeurs de t (comparer avec la figure A du cours I).

1.5 Complément.[2] On dit qu'une équation différentielle est *linéaire* si elle est de la forme

$$y' = a(t)y + b(t)$$

où $a(t)$ et $b(t)$ sont des fonctions données. L'équation de Malthus est linéaire (prendre $a(t) = r$ et $b(t) = 0$), ainsi que l'équation différentielle (2) (exercice : déterminer $a(t)$ et $b(t)$). L'équation logistique n'est pas linéaire puisqu'il y a un terme quadratique $\frac{ry^2}{K}$. Les solutions d'une équation linéaire sont données par la formule

$$y(t) = \left[y_0 + \int_0^t b(u) e^{-\int_0^t a(u)du} du \right] e^{\int_0^t a(u)du}$$

où y_0 est la condition initiale. Cette formule est assez compliquée, mais au moins elle fournit des solutions explicites.

Au-delà des équations linéaires, il y a peu d'équations différentielles qui peuvent être résolues explicitement. Dans la suite nous allons découvrir comment on peut néanmoins étudier leurs solutions.

2. Les compléments ne font pas partie du programme aux examens.

2 Étude qualitative du modèle logistique

Dans le cours I nous avons étudié les solutions explicites de l'équation logistique

$$N' = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \tag{3}$$

mais ce n'est pas la méthode la plus intéressante. En effet pour la plupart des équations différentielles il n'existe pas de formule explicite pour les solutions. Néanmoins il est possible de les décrire de façon *qualitative* : on considère la partie droite de l'équation logistique comme une fonction

$$f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

dont la variable est N. Cette fonction est un polynôme de degré deux, il est facile de vérifier les propriétés suivantes (voir aussi la figure B) :

1. La fonction f s'annule exactement pour $N = 0$ et $N = K$.
2. La fonction f est non-négative pour N entre 0 et K, elle est strictement négative si $N > K$.
3. La fonction f atteint son maximum pour $N = \frac{K}{2}$.

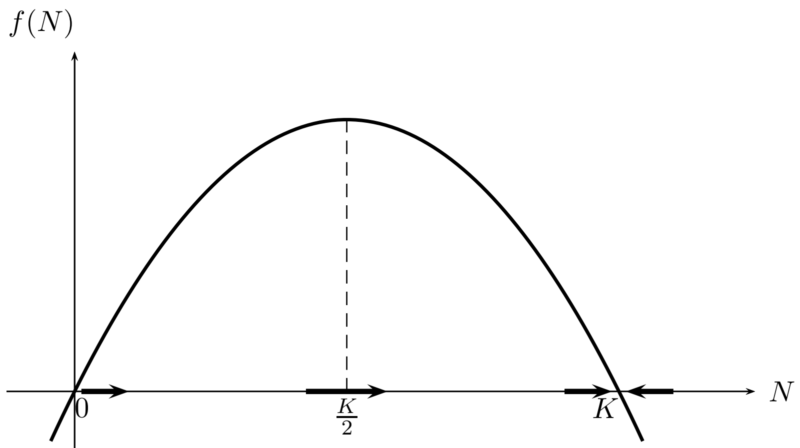


Figure B – Graphe de la fonction $f(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$. La parabole s'annule en $N = 0$ et $N = K$.

Soit maintenant $N(t)$ une solution de l'équation logistique (3). Puisque c'est une solution de l'équation différentielle, on sait que sa derivée $N'(t)$ est égale à $f(N(t))$. On peut donc utiliser nos informations sur la fonction $f(N)$ pour déduire des information sur $N(t)$:

1. Si $N(t)$ est la solution pour la condition initiale $N_0 = 0$ ou $N_0 = K$, alors elle sera constante. En effet on aura $N'(t) = f(N_0) = 0$, donc la population reste constante. On dit que 0 et la capacité biotique K sont des *équilibres* de l'équation différentielle.
2. Si $N(t)$ est la solution pour une condition initiale N_0 entre 0 et K, elle va croître (puisque $f(N_0) > 0$) et elle tend vers K quand t tend vers l'infini. Si la condition initiale N_0 est plus grande que K, la fonction $N(t)$ va décroître (puisque $f(N_0) < 0$), elle tend également vers K quand t tend vers l'infini.
3. La *vitesse maximale de croissance* de $N(t)$ est atteint si $N(t)$ est proche de la moitié de la capacité biotique $\frac{K}{2}$, car $f(N)$ sera maximal.

Une autre méthode qualitative est de chercher les solutions de façon graphique : dans un plan avec coordonnées (t, N), on attache à chaque point un vecteur avec composantes $(1, f(N))$. C'est un calcul un peu fastidieux qui sera typiquement effectué par un ordinateur :

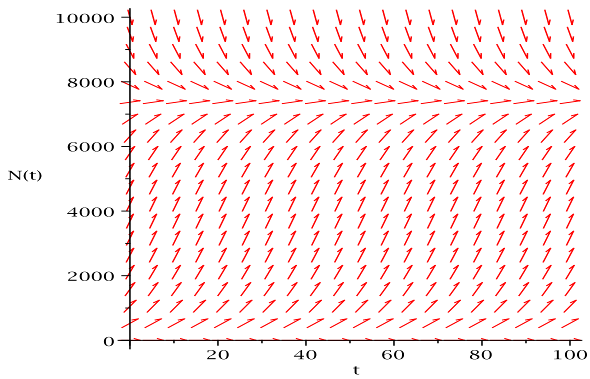


FIGURE C – Vecteurs tangents pour un modèle logistique avec $r = 0{,}15$ et $K = 7500$. Un vecteur tangent au point de coordonnées (t, N) a pour composantes $(1, f(N))$. Sur le dessin on n'a pas représenté sa taille, mais uniquement sa direction.

Puisque $N' = f(N)$, les graphes des solutions de l'équation différentielle sont tangents à ces vecteurs. Plus concrètement : on peut esquisser les solutions en suivant les flèches.

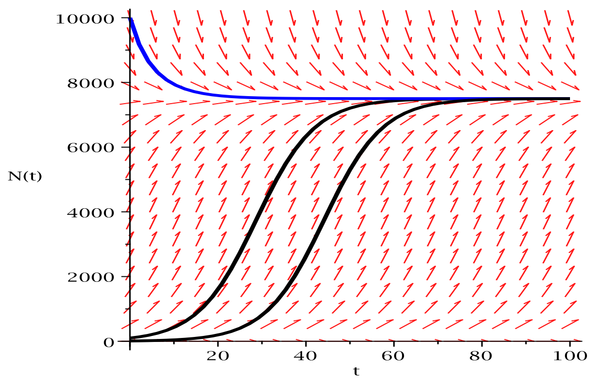


FIGURE D – Exemples de solutions pour un modèle logistique avec $r = 0{,}15$ et $K = 7500$. Si $N_0 > K$ la solution est décrossainte (courbe bleue), si $N_0 < K$ la solution est croissante (courbes noires).

3 L'effet Allee dans le modèle logistique

L'hypothèse principale du modèle logistique est que la compétition intraspécifique pour des ressources limite la croissance d'une population. En 1931 le zoologiste Warder Clyde Allee a décrit un phénonème qui est en quelque sorte opposé à cette hypothèse : une densité de population trop faible peut réduire la croissance alors que l'agrégation peut avoir un effet positif. Il y a de nombreux mécanismes qui peuvent donner lieu à un effet Allee dans une population à faible densité, par exemple la consanguinité ou la stochasticité démographique[3]. On fait l'hypothèse suivante :

— Si la population N est plus petite que la population critique A, alors l'effet Allee diminue la croissance de population.

La population critique A est un paramètre qui dépend des conditions biologiques, nous savons seulement que A est plus petite que la capacité biotique K.

Soit maintenant r le taux de croissance intrinsèque et K la capacité biotique de la population qui nous intéresse. Une possibilité pour intégrer la nouvelle hypothèse dans le modèle logistique

3. Exemple : S'il n'y a qu'un male et une femelle d'une espèce sur un vaste terrain, ils ont peu de chance de se rencontrer.

est de remplacer l'équation (3) par l'équation différentielle :

$$N' = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\frac{N-A}{K} \tag{4}$$

Comme dans la section précédente on commence l'étude de cette équation différentielle en regardant la fonction associée

$$f(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\frac{N-A}{K}$$

dont la variable est N. Cette fonction est un polynôme de degré trois assez particulier, il est facile de vérifier les propriétés suivantes (voir aussi la figure E) :

1. La fonction f s'annule exactement pour $N = 0, N = A$ et $N = K$.
2. La fonction f est non-négative pour N entre A et K, elle est strictement négative si $0 < N < A$ ou $N > K$.

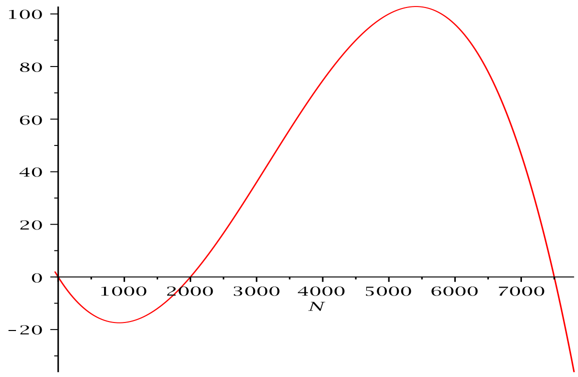


FIGURE E – Graphe de la fonction $f(N) = 0,15N(1 - \frac{N}{7500})\frac{N-2000}{7500}$. Cette fonction correspond à un modèle logistique avec effet Allee pour les paramètres $r = 0,15$, $K = 7500$ et $A = 2000$.

Notre nouveau modèle a donc trois équilibres au lieu de deux pour le modèle logistique. Dans le cours suivant nous allons étudier ces équilibres plus en détail. Sans aucune théorie on peut comprendre ce qui se passe pour de petites populations.

3.1 Exemple. Soit $N(t)$ la solution de (4) pour la condition initiale $N_0 = \frac{A}{2}$. On calcule la dérivée au temps $t = 0$:

$$N'(0) = r\frac{A}{2}\left(1 - \frac{A}{2K}\right)\frac{\frac{A}{2} - A}{K} = r\frac{A}{2}\left(1 - \frac{A}{2K}\right)\frac{-A}{2K}.$$

Tous les facteurs sont positif, sauf $\frac{-A}{2K}$ qui est strictement négatif. Donc $N'(0)$ est négatif et la population va diminuer (comparer avec la courbe bleue ci-dessous).

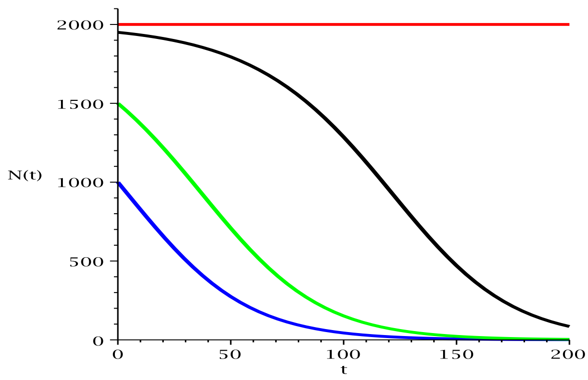


FIGURE F – Solutions d'un modèle logistique avec effet Allee pour les paramètres $r = 0,15$, $K = 7500$ et $A = 2000$. Si la condition initiale N_0 est proche de A (courbe noire) le déclin est d'abord lent, puis accelère et ralentit de nouveau quand $N(t)$ s'approche de 0.

4 Complément : Modèle logistique avec delai

Un desavantage du modéle logistique est que la croissance de la population $N'(t)$ change instantement avec la taille de la population. En réalité il y a souvent un delai important entre la naissance et la maturité d'une espèce, donc les contraintes dûes aux limitations d'espace et de nourriture vont agir avec un certain retard. On peut tenir compte de ce délai en remplaçant l'équation (3) par le modèle suivant :

$$N'(t) = rN(t)\left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K}\right) \tag{5}$$

où le delai τ est un paramètre.

Comment cette modification change-t-elle les solutions ? Soit $N(t)$ la solution de (5) pour la condition initiale $N_0 = \frac{K}{2}$. Puisque $N_0 = \frac{K}{2}$ est plus petite que la capacité biotique, la solution va commencer par croître et s'approcher de la capacité biotique K. Calculons la vitesse de croissance, par exemple au temps $t = \tau$:

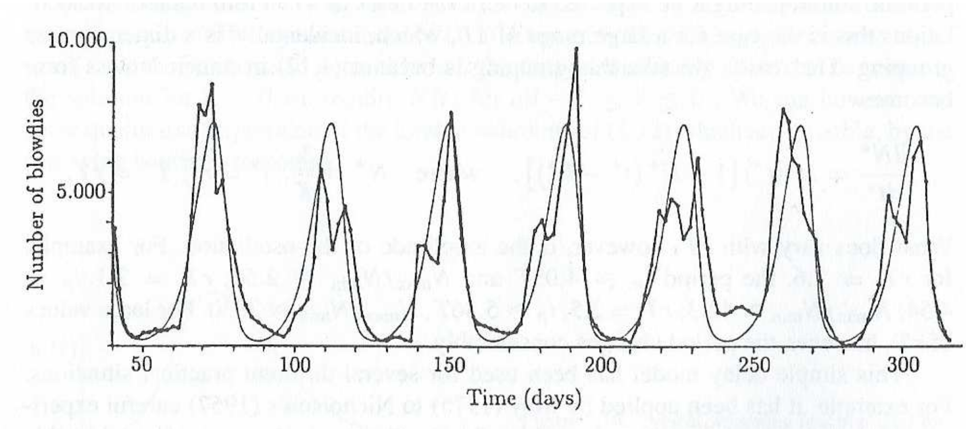
$$N'(\tau) = rN(\tau)\left(1 - \frac{N(\tau-\tau)}{K}\right) = rN(\tau)\left(1 - \frac{N(0)}{K}\right) = \frac{r}{2}N(\tau).$$

Ce nombre est plus grand que ce qu'on aurait pour un modèle logistique[4]. Par conséquent la solution croit plus fortement et peut même dépasser la capacité biotique. Mais ceci ne peut pas durer très longtemps : si on dépasse la capacité biotique par exemple au temps $t = 10$, alors $N'(10+\tau)$ sera négative. La population va donc décroitre jusqu'à une valeur en dessous de K. Après un delai τ, la dérivée $N'(t)$ sera de nouveau positive et la solution va croître. On peut donc s'attendre à un comportement périodique de la solution qui oscille autour de la capacité périodique.

Le modèle logistique avec delai a été utilisé pour expliquer la croissance de populations de mouches à viande (Lucila cuprina) en Australie où ils posent un problème sérieux pour les éleveurs de moutons. La figure suivante montre une bonne correspondance entre une solution de l'équation (5) et la croissance d'une population observée dans une expérience :

4. Remarque pour les amateurs des mathématiques : pour le modèle logistique $N' = rN(1-\frac{N}{K})$ et la condition initiale $N_0 = \frac{K}{2}$ on a $N'(\tau) = rN(\tau)\left(1 - \frac{N(\tau)}{K}\right)$. Puisque $N(\tau) > N(0) = \frac{K}{2}$, on a $\frac{1}{2} > \left(1 - \frac{N(\tau)}{K}\right)$ et donc

$$\frac{r}{2}N(\tau) > rN(\tau)\left(1 - \frac{N(\tau)}{K}\right).$$



Population de mouches à viande (en anglais : blowflies). Source : [1, page 16]

Références

[1] J.D.Murray. Mathematical biology. *Springer*, 2002.