

Biologie Mathématique et Modélisation (L3 - MIV)

Chapitre 4 : Equations différentielles ordinaires à n variables

Sandrine CHARLES (16/05/2008)

Introduction	2
1 Formes de Jordan réelles dans \mathbb{R}^3	2
2. Points d'équilibre - Linéarisation	4
3. Les critères de Routh-Hurwitz.....	5
3.1. Critères de Routh-Hurwitz dans \mathbb{R}^2	6
3.2. Critères de Routh-Hurwitz dans \mathbb{R}^3	7
3.3. Critères de Routh-Hurwitz dans \mathbb{R}^4	8
3.4. Application en dynamique des populations.....	8
4. Critères qualitatifs de stabilité	11
4.1. La matrice de communauté.....	11
4.2. Le graphe de communauté.....	14
4.3. Les conditions de Quirck-Ruppert.....	15
4.4. Le test des couleurs.....	16

Introduction

Nous allons considérer dans ce paragraphe des systèmes dynamiques de dimension supérieure ou égale à trois, qui s'écriront sous la forme :

$$\dot{\mathbf{X}} = \Phi(\mathbf{X}) \text{ avec } \mathbf{X} = (x_1, x_2, \dots, x_n) \text{ et } \Phi(\mathbf{X}) = (f_1, f_2, \dots, f_n)$$

où les f_i sont des fonctions des variables x_1, x_2, \dots, x_n .

Nous commencerons par étudier le cas des systèmes linéaires, c'est-à-dire le cas où les fonctions f_i sont linéaires. Le système s'écrit alors $\dot{\mathbf{X}} = \mathbf{A}\mathbf{X}$.

1 Formes de Jordan réelles dans \mathbb{R}^3

De la même manière que dans \mathbb{R}^2 , il est possible de mettre la matrice \mathbf{A} du système $\dot{\mathbf{X}} = \mathbf{A}\mathbf{X}$ sous forme de Jordan. Le système devient alors $\dot{\mathbf{Y}} = \mathbf{J}\mathbf{Y}$ avec \mathbf{J} la matrice de Jordan associée à \mathbf{A} et $\mathbf{X} = \mathbf{P}\mathbf{Y}$ où \mathbf{P} est la matrice de passage et $\mathbf{Y} = (y_1, y_2, \dots, y_n)$. Les matrices \mathbf{A} et \mathbf{J} sont semblables : $\mathbf{J} = \mathbf{P}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{P}$.

Là encore, les formes de Jordan réelles dépendent des valeurs propres de la matrice \mathbf{A} .

- Si \mathbf{A} admet trois valeurs propres réelles distinctes, alors :

$$\mathbf{J} = \mathbf{P}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_1 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \text{ avec } \mathbf{P} = \begin{pmatrix} | & | & | \\ \mathbf{u}_0 & \mathbf{u}_1 & \mathbf{u}_2 \\ | & | & | \end{pmatrix}$$

où \mathbf{u}_i est le vecteur propre associé à la valeur propre λ_i .

- Si \mathbf{A} admet une valeur propre réelle et une paire de valeurs propres complexes conjuguées, alors :

$$\mathbf{J} = \mathbf{P}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta & 0 \\ \beta & \alpha & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_1 \end{pmatrix} \text{ avec } \mathbf{P} = \begin{pmatrix} | & | & | \\ \mathbf{b} & \mathbf{a} & \mathbf{u}_1 \\ | & | & | \end{pmatrix}$$

où les vecteurs propres associés à $\lambda = \alpha \pm i\beta$ s'écrivent $\mathbf{a} \pm i\mathbf{b}$. \mathbf{u}_1 est le vecteur propre associé à la valeur propre λ_1 .

- Si \mathbf{A} admet une valeur propre double et une autre valeur propre distincte, alors :

$$\mathbf{J} = \mathbf{P}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 & 0 \\ 0 & \lambda_0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_1 \end{pmatrix} \text{ avec } \mathbf{P} = \begin{pmatrix} | & | & | \\ \mathbf{u}_0 & \mathbf{m}_1 & \mathbf{u}_1 \\ | & | & | \end{pmatrix}$$

où \mathbf{m}_1 est un vecteur linéairement indépendant de \mathbf{u}_0 , vecteur propre associé à la valeur propre λ_0 . \mathbf{u}_1 est le vecteur propre associé à la valeur propre λ_1 .

- Si \mathbf{A} admet une valeur propre triple, alors :

$$\mathbf{J} = \mathbf{P}^{-1}\mathbf{A}\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 & 0 \\ 0 & \lambda_0 & 1 \\ 0 & 0 & \lambda_0 \end{pmatrix} \text{ avec } \mathbf{P} = \begin{pmatrix} | & | & | \\ \mathbf{u}_0 & \mathbf{m}_1 & \mathbf{m}_2 \\ | & | & | \end{pmatrix}$$

où \mathbf{m}_1 et \mathbf{m}_2 sont linéairement indépendants de \mathbf{u}_0 , vecteur propre associé à la valeur propre λ_0 .

On pourra consulter Hirsch et Smale (1974) pour plus de détails.

Toutes ces formes de Jordan, exceptée la dernière, peuvent être partitionnées en blocs diagonaux. Soit par exemple :

$$\dot{\mathbf{Y}} = \mathbf{J}\mathbf{Y} \text{ avec } \mathbf{J} = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta & | & 0 \\ \beta & \alpha & | & 0 \\ \hline 0 & 0 & | & \lambda_1 \end{pmatrix}$$

Supposons que $\lambda_1 < \alpha < 0$ et $\beta > 0$.

La structuration en blocs indique que l'équation en y_3 est découplée des deux autres, c'est-à-dire que ce système est équivalent aux deux systèmes suivants :

$$\begin{cases} \begin{pmatrix} \dot{y}_1 \\ \dot{y}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} \\ \dot{y}_3 = \lambda_1 y_3 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} \dot{r} = \alpha r \\ \dot{\theta} = \beta \end{cases} \text{ avec } \begin{cases} r^2 = y_1^2 + y_2^2 \\ \tan \theta = y_2 / y_1 \end{cases} \quad (4.1)$$

$$(4.2)$$

Le système (4.1-4.2) montre que la projection des trajectoires dans un plan $y_3 = \text{constante}$ est un foyer stable ($\alpha < 0$) décrit dans le sens trigonométrique ($\beta > 0$). La solution de

l'équation (2) est $y_3(t) = y_3(0)e^{\lambda_1 t}$; et puisque $\lambda_1 < 0$, $|y_3(t)|$ tend vers 0 lorsque t tend vers $+\infty$.

On peut donc construire le portrait de phase associé aux équations (4.1) et (4.2) :

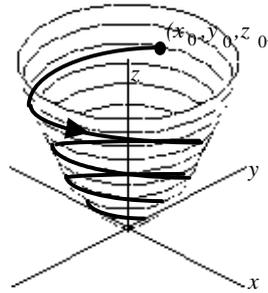


Figure 1 : Trajectoire correspondant aux équations (4.1) et (4.2)

Ainsi, les portraits de phase des systèmes linéaires dans \mathbb{R}^3 s'obtiennent par combinaison des portraits de phase des systèmes découplés par blocs (sauf dans le cas d'une valeur propre triple).

Les formes de Jordan se généralisent pour des dimensions supérieures à trois.

2. Points d'équilibre - Linéarisation

Soit le système différentiel (S) $\dot{\mathbf{X}} = \Phi(\mathbf{X})$ admettant comme point d'équilibre $\mathbf{X}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ tel que $\Phi(\mathbf{X}^*) = \mathbf{0}$.

On se place dans un voisinage de \mathbf{X}^* et on introduit les variables locales :

$$u_i = x_i - x_i^*$$

Par un développement en série de Taylor au premier ordre des fonctions f_i au voisinage du point $\mathbf{X}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$, on arrive à :

$$\dot{\mathbf{U}} = \mathbf{A}^* \mathbf{U} \text{ avec } \mathbf{U} = (u_1, u_2, \dots, u_n)$$

\mathbf{A}^* est la matrice Jacobienne au point $\mathbf{X}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$; elle s'écrit :

$$\mathbf{A} = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right] \text{ avec } \mathbf{A}^* = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \Big|_{\mathbf{X}^*} \right]$$

Définition :

Le point d'équilibre \mathbf{X}^* d'un système $\dot{\mathbf{X}} = \Phi(\mathbf{X})$ est dit **asymptotiquement stable**, c'est-à-dire que $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{X}(t) = \mathbf{X}^*$ si $\mathbf{X}(0) \in V(\mathbf{X}^*)$, si et seulement la partie réelle des valeurs propres de la matrice Jacobienne est strictement négative.

Si on appelle λ_i les valeurs propres de la matrice Jacobienne \mathbf{A}^* , alors :

$$\mathbf{X}^* \text{ asymptotiquement stable} \Leftrightarrow \forall i \quad \text{Re}(\lambda_i) < 0$$

3. Les critères de Routh-Hurwitz

Pour démontrer qu'un point d'équilibre est asymptotiquement stable, il faut donc *a priori* calculer les n valeurs propres λ_i de \mathbf{A} et vérifier que $\forall i \quad \text{Re}(\lambda_i) < 0$.

Une méthode algébrique a été développée par Routh et Hurwitz, basée sur le calcul de déterminants particuliers dits déterminants de Routh.

Supposons que le système $\dot{\mathbf{X}} = \Phi(\mathbf{X})$ soit linéarisé et s'écrive $\dot{\mathbf{U}} = \mathbf{A}^* \mathbf{U}$. Les valeurs propres de \mathbf{A}^* sont solutions de l'équation caractéristique :

$$\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0 \Leftrightarrow \lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + a_2 \lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0$$

Les déterminants de Routh-Hurwitz sont définis de la manière suivante :

$$H_1 = |a_1|$$

$$H_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix}$$

$$H_3 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{vmatrix}$$

...

$$\mathbf{H}_j = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & \cdots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ a_{2j-1} & a_{2j-2} & a_{2j-3} & \cdots & a_j \end{vmatrix}$$

...

$$\mathbf{H}_n = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & a_n \end{vmatrix}$$

Proposition 1 :

Dans le cas d'une matrice de dimension n , les termes h_{jk} des déterminants de Routh-Hurwitz ($j, k = 1, \dots, n$) sont définis de la manière suivante :

- $h_{jk} = a_{2j-k}$ pour $0 < 2j - k \leq n$
- $h_{jk} = 1$ pour $2j = k \Leftrightarrow 2j - k = 0$
- $h_{jk} = 0$ pour $2j < k \Leftrightarrow 2j - k < 0$ ou $2j > n + k \Leftrightarrow 2j - k > n$

Proposition 2 :

\mathbf{X}^* asymptotiquement stable $\Leftrightarrow \forall i \operatorname{Re}(\lambda_i) < 0 \Leftrightarrow \forall i H_i > 0$

3.1. Critères de Routh-Hurwitz dans \mathbb{R}^2

Considérons le système $\dot{\mathbf{U}} = \mathbf{A}\mathbf{U}$ avec $\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$.

L'équation caractéristique est : $\lambda^2 + a_1\lambda + a_2 = 0$ avec $\begin{cases} a_1 = -\operatorname{tr}(\mathbf{A}) \\ a_2 = \det(\mathbf{A}) \end{cases}$.

Les déterminants de Routh-Hurwitz sont :

$$H_1 = |a_1| = a_1 = -\text{tr}(\mathbf{A}) \text{ et } H_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ 0 & a_2 \end{vmatrix} = a_1 a_2 = -\text{tr}(\mathbf{A}) \times \det(\mathbf{A})$$

Ainsi les conditions de stabilité du point d'équilibre sont :

$$\begin{aligned} H_1 > 0 &\Leftrightarrow a_1 > 0 \\ &\Leftrightarrow \text{tr}(\mathbf{A}) < 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} H_2 > 0 &\Leftrightarrow a_1 a_2 > 0 \\ &\Leftrightarrow a_2 > 0 \text{ si } a_1 > 0 \\ &\Leftrightarrow \det(\mathbf{A}) > 0 \end{aligned}$$

Comme nous l'avons vu au chapitre 2, ces conditions dans le plan (tr, \det) correspondent au domaine de stabilité suivant (zones hachurées) :

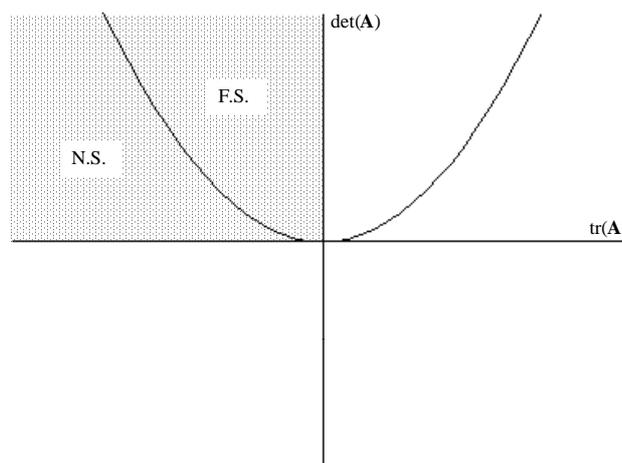


Figure 2 : Domaine de stabilité (zone hachurée) dans le plan (tr, \det) du point d'équilibre d'un système différentiel dans \mathbb{R}^2 .

3.2. Critères de Routh-Hurwitz dans \mathbb{R}^3

L'équation caractéristique est $\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0$, et les déterminants de Routh-Hurwitz s'écrivent :

$$H_1 = |a_1| = a_1$$

$$H_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix} = a_1 a_2 - a_3$$

$$H_3 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & 0 & a_3 \end{vmatrix} = a_3 H_2$$

Les conditions de stabilité d'un point d'équilibre dans \mathbb{R}^3 sont donc $\begin{cases} a_1 > 0 \\ a_1 a_2 > a_3 \\ a_3 > 0 \end{cases}$.

3.3. Critères de Routh-Hurwitz dans \mathbb{R}^4

L'équation caractéristique est $\lambda^4 + a_1 \lambda^3 + a_2 \lambda^2 + a_3 \lambda + a_4 = 0$, et les déterminants de Routh-Hurwitz s'écrivent :

$$H_1 = |a_1| = a_1$$

$$H_2 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{vmatrix} = a_1 a_2 - a_3$$

$$H_3 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & a_4 & a_3 \end{vmatrix} = a_1 \begin{vmatrix} a_2 & a_1 \\ a_4 & a_3 \end{vmatrix} - a_3 \begin{vmatrix} 1 & 0 \\ a_4 & a_3 \end{vmatrix} = a_1 a_2 a_3 - a_1^2 a_4 - a_3^2$$

$$H_4 = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 \\ 0 & a_4 & a_3 & a_2 \\ 0 & 0 & 0 & a_4 \end{vmatrix} = a_4 H_3$$

Les conditions de stabilité d'un point d'équilibre dans \mathbb{R}^4 sont donc :

$$\begin{cases} a_1 > 0 \\ a_1 a_2 > a_3 \\ a_1 a_2 a_3 - a_1^2 a_4 - a_3^2 > 0 \\ a_4 > 0 \end{cases}$$

3.4. Application en dynamique des populations

Considérons une communauté réduite de trois populations en interactions. Soit $x(t)$ la densité de la population de prédateurs au temps t , et $y(t)$ et $z(t)$ les densités de proies. La

.....

population de proies représentée par la variable $z(t)$ croît selon une croissance de type logistique. Les prédateurs disparaissent en l'absence de proies, tandis que la population de proies représentée par la variable $y(t)$ croît de manière exponentielle en l'absence de prédateurs. Nous allons utiliser les critères de Routh-Hurwitz pour vérifier si ces trois espèces peuvent coexister, i.e. s'il existe un point d'équilibre asymptotiquement stable pour le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = \underbrace{a(xz)}_{\substack{\text{croissance liée} \\ \text{à la prédation des "z"}}} + \underbrace{b(xy)}_{\substack{\text{croissance liée} \\ \text{à la prédation des "y"}}} - \underbrace{cx}_{\substack{\text{mortalité naturelle} \\ \text{des prédateurs}}} \\ \dot{y} = \underbrace{dy}_{\substack{\text{croissance en} \\ \text{l'absence de prédateurs}}} - \underbrace{e(xy)}_{\substack{\text{mortalité} \\ \text{par prédation}}} \\ \dot{z} = \underbrace{mz(n-z)}_{\substack{\text{croissance logistique} \\ \text{en l'absence de prédateurs}}} - \underbrace{k(xz)}_{\substack{\text{mortalité} \\ \text{par prédation}}} \end{cases} \quad (4.3)$$

Avec a, b, c, d, e, k, m, n des paramètres réels et strictement positifs.

La première équation correspond aux prédateurs, les deux suivantes aux deux types de proies. Le domaine $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$ est positivement invariant.

Le point d'équilibre non trivial correspondant à une possible coexistence des trois espèces vérifie les équations suivantes :

$$\begin{cases} az + by - c = 0 \\ d - ex = 0 \\ m(n - z) - kz = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} y^* = (c - az^*)/b \\ x^* = d/e \\ z^* = n - kz^*/m \end{cases}$$

Ce point d'équilibre a un sens biologique si $c > az^*$ et $n > kz^*/m$.

La matrice Jacobienne associée au système s'écrit :

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} az + by - c & bx & ax \\ -ey & d - ex & 0 \\ -kz & 0 & mn - 2mz - kx \end{pmatrix}$$

Ainsi, au point d'équilibre non trivial, en utilisant les conditions d'équilibre, i.e., les équations que vérifie le point (x^*, y^*, z^*) , on obtient :

$$\mathbf{J}^* = \begin{pmatrix} 0 & bx^* & ax^* \\ -ey^* & 0 & 0 \\ -kz^* & 0 & -mz^* \end{pmatrix}$$

Pour utiliser les déterminants de Routh-Hurwitz, il faut chercher l'équation caractéristique :

$$\begin{aligned} \det(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = 0 &\Leftrightarrow \begin{vmatrix} -\lambda & bx^* & ax^* \\ -ey^* & -\lambda & 0 \\ -kz^* & 0 & -mz^* - \lambda \end{vmatrix} = 0 \\ -\lambda \begin{vmatrix} -\lambda & 0 \\ 0 & -mz^* - \lambda \end{vmatrix} + ey^* \begin{vmatrix} bx^* & ax^* \\ 0 & -mz^* - \lambda \end{vmatrix} - kz^* \begin{vmatrix} bx^* & ax^* \\ -\lambda & 0 \end{vmatrix} &= 0 \\ -\lambda^2(mz^* + \lambda) - ebx^*y^*(mz^* + \lambda) - akx^*z^*\lambda &= 0 \\ -\lambda^3 - mz^*\lambda^2 - (ebx^*y^* + akx^*z^*)\lambda - ebm x^*y^*z^* &= 0 \end{aligned}$$

En multipliant tout par (-1), on obtient finalement :

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0 \text{ avec } \begin{cases} a_1 = mz^* \\ a_2 = ebx^*y^* + akx^*z^* \\ a_3 = ebm x^*y^*z^* \end{cases}$$

Les conditions de stabilité asymptotique sont $\begin{cases} a_1 > 0 \\ a_1 a_2 > a_3 \\ a_3 > 0 \end{cases}$. Les conditions (1) et (3) sont

effectivement vérifiées. Pour la condition (2), on a :

$$mz^*(ebx^*y^* + akx^*z^*) > ebm x^*y^*z^* \Leftrightarrow makx^*z^{*2} > 0$$

Ce qui est aussi vérifié.

Par conséquent on peut conclure à la stabilité asymptotique de point d'équilibre non trivial : il y a donc coexistence des trois espèces, sous réserve bien sûr que $c > az^*$ et $n > kx^*/m$ (Figure 3).

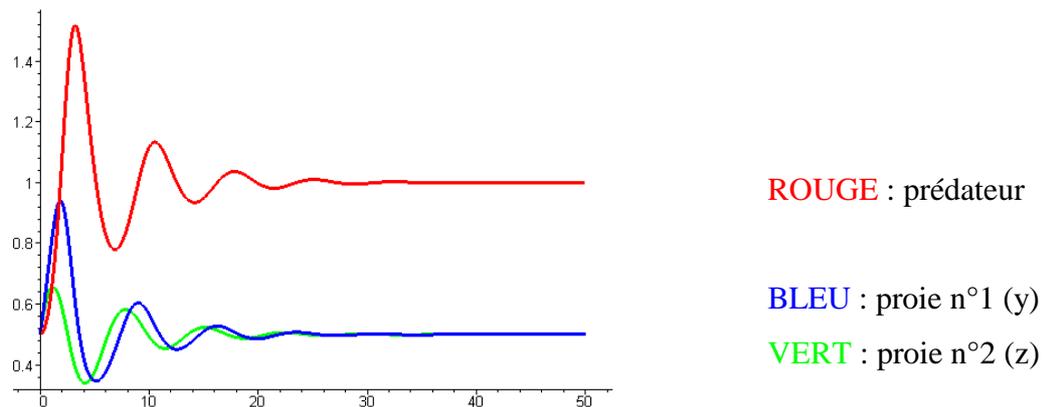


Figure 3 : Chronique du système d'équations (4.3) avec $a = b = c = d = e = n = k = 1$ et $m = 2$.

4. Critères qualitatifs de stabilité

Lorsqu'un système dynamique $\dot{\mathbf{X}} = \Phi(\mathbf{X})$ admet \mathbf{X}^* comme point d'équilibre, nous avons vu que celui-ci est asymptotiquement stable si et seulement si :

$$\forall i \quad \text{Re}(\lambda_i) < 0$$

où les λ_i sont les valeurs propres de la matrice Jacobienne du système au point d'équilibre.

Nous avons dit précédemment (§ 3.3) que cette condition nécessaire et suffisante est équivalente aux critères de Routh-Hurwitz ; nous allons maintenant voir des critères **qualitatifs**, pour juger de la stabilité, et éventuellement de la stabilité asymptotique, d'un point d'équilibre.

4.1. La matrice de communauté

Soit le système dynamique $\dot{\mathbf{X}} = \Phi(\mathbf{X})$ et \mathbf{X}^* un point d'équilibre de ce système. La linéarisation du système au voisinage de \mathbf{X}^* conduit à :

$$\dot{\mathbf{U}} = \mathbf{A}^* \mathbf{U} \quad \text{avec} \quad \mathbf{A}^* = [a_{ij}] \quad \text{et} \quad a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right|_{\mathbf{X}^*}$$

Les coefficients a_{ij} sont strictement positifs, strictement négatifs ou nuls.

Par définition, la matrice dont le terme à l'intersection de la $i^{\text{ème}}$ ligne et de la $j^{\text{ème}}$ colonne est le *signe* de a_{ij} est appelée **matrice de communauté** ou encore **matrice de signe**. Nous la noterons $\mathbf{M} = [m_{ij}]$.

Exemple 1 :

Reprenons le système (4.3) de l'exemple du paragraphe 3.4.

Nous avons établi que la matrice jacobienne du système au point d'équilibre non trivial était :

$$\mathbf{J}^* = \begin{pmatrix} 0 & bx^* & ax^* \\ -ey^* & 0 & 0 \\ -kz^* & 0 & -mz^* \end{pmatrix}$$

Ainsi, la matrice de communauté est :

$$\mathbf{M}^* = \begin{pmatrix} 0 & + & + \\ - & 0 & 0 \\ - & 0 & - \end{pmatrix}$$

Exemple 2 (généralisation) :

Considérons le système dynamique suivant $\forall i = 1, \dots, n$:

$$\dot{x}_i = r_i x_i + \beta_{ii} x_i^2 + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} x_i x_j = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n) \quad (4.4)$$

Il décrit la dynamique de n populations en interaction.

Le point d'équilibre \mathbf{X}^* est solution du système de n équations :

$$r_i + \beta_{ii} x_i^* + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} x_j^* = 0 \quad (4.5)$$

Les termes de la matrice Jacobienne se calculent comme suit :

- Termes diagonaux : $\frac{\partial f_i}{\partial x_i} = r_i + 2\beta_{ii} x_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} x_j \stackrel{\text{d'après (4.5)}}{\Rightarrow} \frac{\partial f_i}{\partial x_i} \Big|_{\mathbf{X}^*} = \beta_{ii} x_i$
- Termes non diagonaux : $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} = \beta_{ij} x_i$

Ainsi $a_{ii} = \beta_{ii}x_i^*$ et $a_{ij} = \beta_{ij}x_i^*$. Sous l'hypothèse que le point d'équilibre appartient au quadrant positif ($\forall i, x_i^* > 0$), les termes non diagonaux a_{ij} de la matrice de communauté sont donc du signe de β_{ij} ; les termes diagonaux a_{ii} du signe de β_{ii} .

4.2. Le graphe de communauté

Le **graphe de communauté** est la traduction exacte de la matrice de communauté c'est-à-dire que si $m_{ij} > 0$ avec $m_{ji} < 0$ ($i \neq j$), il y a aura un lien de prédation +/- entre les espèces i et j (Figure 4) :

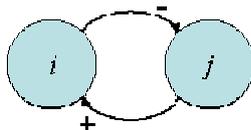


Figure 4 : Lien de prédation entre les espèces i et j ; $m_{ij} > 0$ ce qui signifie que j agit « positivement » sur i .

Exemple 1 : Retour sur l'exemple du paragraphe 3.4

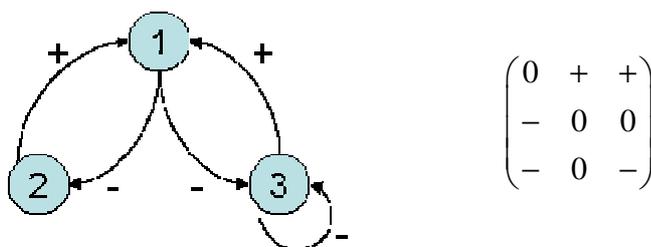


Figure 5 : Correspondance entre graphe et matrice de communauté.

Exemple 2

Trois parasitoïdes, noté P_1, P_2, P_3 , attaquent trois stades de développement différents d'un même hôte, H_1, H_2, H_3 . La présence des hôtes est favorable au développement des parasitoïdes, tandis que les parasitoïdes nuisent à la croissance de l'hôte¹.

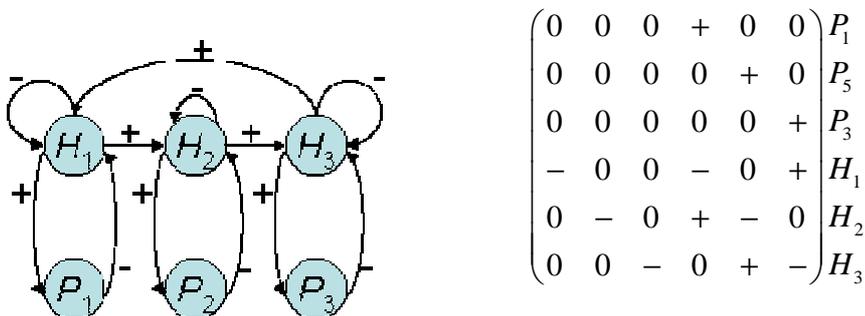


Figure 6 : Correspondance entre graphe et matrice de communauté, pour un système hôte-parasitoïde.

¹ Levins, R. (1977). Qualitative analysis of complex systems, in D. E. Matthews, ed., Mathematic and Life Sciences. Lecture Notes in Biomathematics, vol. 18, 153-199. Springer-Verlag, New York.

Exemple 3

Considérons une communauté constituée de cinq espèces : l'espèce 2 exploite l'espèce 1, l'espèce 3 exploite l'espèce 2, et ainsi de suite le long d'une chaîne trophique. L'espèce 3 auto-régule sa croissance.²

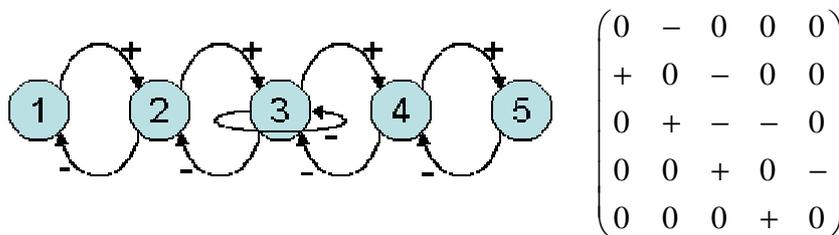


Figure 7 : Correspondance entre graphe et matrice de communauté, pour une communauté de 5 espèces.

4.3. Les conditions de Quirck-Ruppert

Les conditions de Quirck-Ruppert³, au nombre de cinq, permettent de conclure à partir de la matrice ou du graphe de communauté à la stabilité d'un point d'équilibre, mais pas de différencier la stabilité neutre de la stabilité asymptotique.

Ces conditions sont les suivantes, avec entre parenthèses la traduction, sur le graphe de communauté, des conditions de Quirck-Ruppert énoncées pour la matrice de communauté :

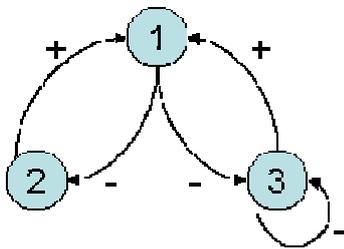
1. $\forall i \quad m_{ii} \leq 0$ (**pas de boucle de rétroaction positive**) ;
2. $m_{ii} < 0$ pour au moins une valeur de i (**au moins une boucle de rétroaction négative**) ;
3. $\forall i \neq j \quad m_{ij} \cdot m_{ji} \leq 0$ (**pas de lien +/+ ou -/- entre deux espèces**)
4. $m_{ij} + m_{jk} + \dots + m_{qr} + m_{ri} = 0$ pour toute séquence i, j, k, \dots, q, r, i de trois ou plus d'indices distincts (**pas de boucles de 3 ou plus qui se referment**)
5. $\det(\mathbf{A}^*) \neq 0$ avec \mathbf{A}^* matrice Jacobienne calculée au point d'équilibre dont on cherche à montrer qu'il est stable (**aucun nœud n'est dépourvu de flèche « entrante »**).

Remarque : Si une des cinq conditions n'est pas vérifiée, on ne peut rien conclure.

² Jeffries, C. (1974). Qualitative stability and digraphs in model ecosystems. *Ecology*, 55, 1415-1419.

³ Quirk, J. and Ruppert, R. (1965). Qualitative economics and the stability of equilibrium, *Review of Economic Studies*, 32, 311-326.

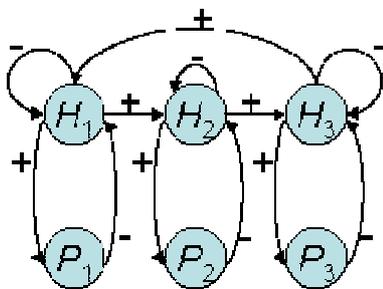
Exemple 1 (suite) :



1. oui
2. oui (espèce 3)
3. oui
4. oui
5. oui

Conclusion : Le point d'équilibre non trivial est stable.

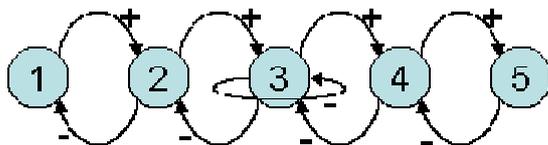
Exemple 2 (suite) :



1. oui
2. oui (espèces 1, 2 et 3)
3. oui
4. NON : $H_1-H_2-H_3-H_1$
5. oui

Conclusion : on ne peut pas conclure.

Exemple 3 (suite) :



1. oui
2. oui (espèce 3)
3. oui
4. oui
5. oui

Conclusion : Le point d'équilibre non trivial est stable.

4.4. Le test des couleurs

Le test des couleurs⁴ a été mis au point pour signer la stabilité asymptotique d'un point d'équilibre, dont on a montré préalablement qu'il était stable avec les conditions de Quirk-Ruppert. La marche à suivre est la suivante :

⁴ Jeffries, C. (1974). Qualitative stability and digraphs in model ecosystems. *Ecology*, 55, 1415-1419.

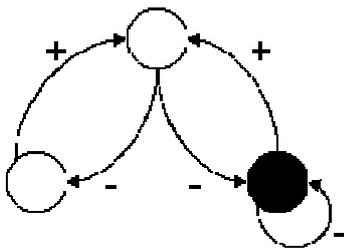
-
- Vérifier les conditions de stabilité de Quirk-Ruppert ;
 - Faire le test des couleurs ;
 - S'il y a **échec** au test des couleurs, alors on pourra conclure à la *stabilité asymptotique*.
- Par convention, un noeud qui s'autorégule est coloré en **noir**, les autres en **blanc**.

Le test des couleurs comporte trois conditions :

1. Il y a au moins un noeud blanc ;
2. Chaque noeud blanc est connecté à un autre noeud blanc par un lien de prédation +/- ;
3. Chaque noeud noir est connecté à deux blancs par des liens de prédation +/-.

Remarque : Si toutes les conditions du test des couleurs sont réunies, alors on ne peut pas conclure.

Exemple 1 (suite et fin) :

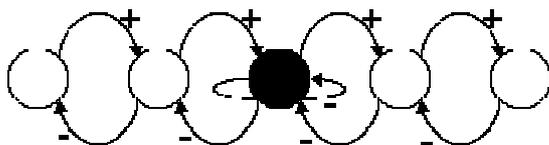


1. oui
2. oui
3. NON

Echec au test des couleurs

Conclusion : Le point d'équilibre non trivial est donc *asymptotiquement stable*.

Exemple 3 (suite et fin) :



1. oui
2. oui (espèce 3)
3. oui

Conclusion : Le point d'équilibre non trivial est stable (Quirk-Ruppert), mais on ne peut pas conclure quand à sa stabilité asymptotique.