Modèle de compétition avec exploitation

Énoncé

On considère deux populations d'effectifs x et y en compétition et toutes deux exploitées :

$$\left\{\begin{array}{l} \dot{x} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy - Ex \\ \dot{y} = sy\left(1 - \frac{y}{M}\right) - bxy - Fy \end{array}\right. \tag{1}$$

Tous les paramètres sont positifs. On supposera que $E < r$ et $F < s$.

- Interpréter ces équations.
- On demande de regrouper dans chaque équation le terme de croissance logistique et le terme de pêche pour réécrire le modèle (1) sous la forme (2) :

  $$\left\{\begin{array}{l} \dot{u} = \rho x\left(1 - \frac{x}{\Phi}\right) - axy \\ \dot{v} = \sigma y\left(1 - \frac{y}{\Sigma}\right) - bxy \end{array}\right. \tag{2}$$

  Donner l'expression des nouveaux paramètres en fonction des anciens.
- Avant de procéder à l'étude de ce modèle, renormaliser en faisant le changement de variables suivant :

  $$u = \frac{x}{\Phi} \qquad v = \frac{y}{\Sigma} \tag{3}$$

  Montrer que le modèle (2) se met sous la forme (4) :

  $$\left\{\begin{array}{l} \dot{x} = \rho u\left(1 - u\right) - \alpha uv \\ \dot{y} = \sigma v\left(1 - v\right) - \beta uv \end{array}\right. \tag{4}$$

- Faire l'étude de ce modèle. Pour cela :
  - Rechercher les coordonnées des points d'équilibre.
  - Tracer les isoclines-zéro (avec le sens des vecteurs vitesse).
  - Linéariser au voisinage des points d'équilibre et étudier leurs propriétés de stabilité locale selon les valeurs des paramètres α et β.
  - Dessiner le portrait de phase dans les deux cas suivants (donner une interprétation écologique) :

    $\sigma > \beta$ et $\rho > \alpha$

    $\sigma < \beta$ et $\rho < \alpha$

Correction

Analyse du système (1).

Pour la population x :

- $rx\left(1 - \dfrac{x}{K}\right)$ correspond à une équation logistique ;
- Ex correspond à un terme d'exploitation ;
- axy correspond à une interraction inter-spécifique ; xy représente une probabilité de rencontre, et a correspond à un taux de compétition. On a $-axy$, ce qui signifie que y nuit à x, au même titre que x nuit à y en raison du terme : $-bxy$.

Normalisation du système

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} &= (r-E)x\left(1-\dfrac{x}{K(1-E/r)}\right)-axy \\ \dfrac{dy}{dt} &= (s-F)y\left(1-\dfrac{y}{M(1-F/s)}\right)-bxy \end{cases}$$

On a donc : $\rho = (r-E)$, $\Phi = K\left(1-\dfrac{E}{r}\right)$, $\sigma = (s-F)$, et $\Sigma = M\left(1-\dfrac{F}{s}\right)$.
On obtient ainsi le système :

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} &= \rho x\left(1-\dfrac{x}{\Phi}\right)-axy \\ \dfrac{dy}{dt} &= \sigma y\left(1-\dfrac{y}{\Sigma}\right)-bxy \end{cases}$$

Renormalisation du système

On pose $u = \dfrac{x}{\Phi}$ et $v = \dfrac{y}{\Sigma}$. On a alors :

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{\Phi}\frac{dx}{dt} = \rho\frac{x}{\Phi}\left(1-\frac{x}{\Phi}\right) - a\frac{x}{\Phi}y = \rho u(1-u) - a\Sigma uv$$

On pose alors $\alpha = a\Sigma$.
On fait de même pour la seconde équation, en posant $\beta = b\Phi$. On obtient ainsi le système (4) :

$$\begin{cases} \dfrac{du}{dt} &= \rho u(1-u) - \alpha uv \\ \dfrac{dv}{dt} &= \sigma v(1-v) - \beta uv \end{cases}$$

Etude du modèle (4)

Coordonnées des points d'équilibre

Un point d'équilibre est un point pour lequel : $\begin{cases} \dot{u} &= 0 \\ \dot{v} &= 0 \end{cases}$.
$\dot{u} = 0 \Longrightarrow u[\rho(1-u)-\alpha v] = 0 \Longrightarrow u = 0$ ou $[\rho(1-u)-\alpha v] = 0$.

- Si $u = 0$, alors la condition $\dot{v} = 0$ implique que soit $v = 0$, soit $v = 1$.
- Si $[\rho(1-u)-\alpha v] = 0$, alors $v = \dfrac{\rho}{\alpha}(1-u)$.
  La condition $\dot{v} = 0$ implique que : $u = \dfrac{\sigma}{\beta}\left[1-\dfrac{\rho}{\alpha}(1-u)\right]$.
  On aura alors $u = \dfrac{\sigma(\alpha-\rho)}{\beta\alpha-\sigma\rho}$, et donc $v = \dfrac{\rho(\beta-\sigma)}{\alpha\beta-\rho\sigma}$.
  On nommera u^* et v^* ces deux valeurs.

On peut vérifier qu'en partant de la condition $\dot{v} = 0$, on obtient ces 3 valeurs.
On a donc trois points d'équilibre : $(0\ ;\ 0)$, $(1\ ;\ 0)$, et $(u^*\ ;\ v^*)$.

Pour que le point $(u^*\ ;\ v^*)$ ait un sens biologique, il faut qu'il appartienne au quadrant positif (c'est à dire que $u^* > 0$ et $v^* > 0$). On a alors 2 cas :

$$\text{Soit} \begin{cases} \alpha - \rho & < 0 \\ \alpha\beta - \rho\sigma & < 0 \\ \beta - \sigma & < 0 \end{cases} \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} \alpha - \rho & < 0 \\ \beta - \sigma & < 0 \end{cases} \quad \text{(Cas 1)}$$

$$\text{Soit} \begin{cases} \alpha - \rho & > 0 \\ \alpha\beta - \rho\sigma & > 0 \\ \beta - \sigma & > 0 \end{cases} \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} \alpha - \rho & > 0 \\ \beta - \sigma & > 0 \end{cases} \quad \text{(Cas 2)}$$

Traçé des isoclines zéro (avec le sens des vecteurs vitesse)

Les isoclines zéro correspondent aux vecteurs vitesse horizontaux ou verticaux associés aux courbes solutions. Le vecteur vitesse $\overrightarrow{v}$ associé aux courbes solutions a pour coordonnées : $\left(\dfrac{du}{dt}\ ;\ \dfrac{dv}{dt}\right)$

Isoclines nulles verticales
Les isoclines nulles verticales ont un vecteur vitesse de la forme : $\left(0\ ;\ \dfrac{dv}{dt}\right)$. Ainsi, $\dfrac{du}{dt} = 0$ donne l'ensemble des courbes pour lesquelles les vecteurs vitesse sont verticaux. Le sens de ces vecteurs est donné par le signe de $\left(\dfrac{dv}{dt}\right)_{\frac{du}{dt}=0}$

$$\frac{du}{dt} = 0 \Leftrightarrow u[\rho(1-u) - \alpha v] = 0 \Leftrightarrow u = 0 \text{ ou } v = \frac{\rho}{\alpha}(1-u)$$

Isoclines nulles horizontales
Les isoclines nulles horizontales ont un vecteur vitesse de la forme : $\left(\dfrac{du}{dt}\ ;\ 0\right)$. Ainsi, $\dfrac{dv}{dt} = 0$ donne l'ensemble des courbes pour lesquelles les vecteurs vitesse sont horizontaux. Le sens de ces vecteurs est donné par le signe de $\left(\dfrac{du}{dt}\right)_{\frac{dv}{dt}=0}$

$$\frac{dv}{dt} = 0 \Leftrightarrow v[\sigma(1-v) - \beta u] = 0 \Leftrightarrow v = 0 \text{ ou } u = \frac{\sigma}{\beta}(1-v)$$

Sens du vecteur vitesse pour les isoclines verticales

- Etude mathématique

  - Isocline $u = 0$: $\left(\dfrac{dv}{dt}\right)_{u=0} = \sigma v(1-v)$.
    $\left(\dfrac{dv}{dt}\right)_{u=0} > 0$ pour $v < 1$, donc les vecteurs vitesse sont dirigés vers le haut pour $v < 1$,

et vers le bas pour $v > 1$.

– Isocline $v = \dfrac{\rho}{\alpha}(1-u)$: $\left(\dfrac{dv}{dt}\right)_{v=\frac{\rho}{\alpha}(1-u)} = \dfrac{\rho}{\alpha}(1-u)\left[\sigma\left(1-\dfrac{\rho}{\alpha}(1-u)\right)-\beta u\right] = \Gamma(u)$.
  $\Gamma(u) > 0$ pour $u < \dfrac{\sigma(\alpha-\rho)}{\beta\alpha-\sigma\rho}$, donc les vecteurs vitesse sont dirigés vers le haut pour $u < \dfrac{\sigma(\alpha-\rho)}{\beta\alpha-\sigma\rho}$, et vers le bas pour $u > \dfrac{\sigma(\alpha-\rho)}{\beta\alpha-\sigma\rho}$.

- Etude par analyse du système
  Quand $u = 0$, on a : $\dfrac{dv}{dt} = \sigma v(1-v)$, ce qui correspond à une équation logistique en dimension 1. Ainsi, le point $v = 1$ sur l'axe $u = 0$ correspond à la capacité limite du système. C'est un point stable, ce qui explique le sens des vecteurs vitesse le long de l'axe $u = 0$. Pour l'autre isocline verticale, le sens des vecteurs vitesse se déduit du sens des vecteurs vitesse le long de l'axe $u = 0$. En effet, il y continuité du système biologique. Ainsi, tant que $u < u^*$, les vecteurs vitesse sont dirigés vers le haut. Le point $(u^* \; ; \; v^*)$ est un point d'équilibre, et également le point d'intersection d'une isocline horizontale et d'une isocline verticale. On admettra que dans la plupart des systèmes biologique, lors de l'intersection de deux isoclines, on inverse le sens des vecteurs vitesse. Donc pour les points tels que $u > u^*$, les vecteurs vitesse de l'isocline verticale sont dirigés vers le bas.

Sens du vecteur vitesse pour les isoclines horizontales
On peut la aussi utiliser la méthode matématique ou analyser le système.
Pour l'isocline d'équation $v = 0$, les vecteurs vitesses sont orientés vers la droite pour $u < 1$, et vers la gauche pour $u > 1$.
Pour l'isocline d'équation $u = \dfrac{\sigma}{\beta}(1-v)$, les vecteurs vitesse sont dirigés vers la droite pour $v < v^*$, et vers la gauche pour $v > v^*$.

Linéarisation au voisinage des points d'équilibre

Calcul de la matrice Jacobienne

Si on écrit le système (4) sous la forme : $\begin{cases} \dfrac{du}{dt} &= f(u \; ; \; v) \\ \dfrac{dv}{dt} &= g(u \; ; \; v) \end{cases}$, on peut alors calculer la jacobienne :

$$J(u \; ; \; v) = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f(u \; ; \; v)}{\partial u} & \dfrac{\partial f(u \; ; \; v)}{\partial v} \\ \dfrac{\partial g(u \; ; \; v)}{\partial u} & \dfrac{\partial g(u \; ; \; v)}{\partial v} \end{pmatrix}$$

Etude du point d'équilibre $(0 \; ; \; 0)$

$$J(0 \; ; \; 0) = \begin{pmatrix} \rho & 0 \\ 0 & \sigma \end{pmatrix}$$

La matrice jacobienne a donc deux valeurs propres (ρ et σ) réelles et positives. Le point $(0 \; ; \; 0)$ est donc un *nœud instable*.

Etude du point d'équilibre $(1\ ;\ 0)$

$$J(1\ ;\ 0) = \begin{pmatrix} -\rho & -\alpha \\ 0 & \sigma - \beta \end{pmatrix}$$

La matrice jacobienne a donc deux valeurs propres ($-\rho$ et $\sigma - \beta$) réelles.

- Cas 1 : les deux valeurs propres sont négatives $\Rightarrow$ le point $(1\ ;\ 0)$ est donc un *nœud stable* ;
- Cas 2 : une valeur propre est positive, l'autre négative $\Rightarrow$ le point $(1\ ;\ 0)$ est donc un *point selle*.

Etude du point d'équilibre $(0\ ;\ 1)$

$$J(0\ ;\ 1) = \begin{pmatrix} \rho - \alpha & 0 \\ -\beta & -\sigma \end{pmatrix}$$

La matrice jacobienne a donc deux valeurs propres ($\rho - \alpha$ et $-\sigma$) réelles.

- Cas 1 : les deux valeurs propres sont négatives $\Rightarrow$ le point $(0\ ;\ 1)$ est donc un *nœud stable* ;
- Cas 2 : une valeur propre est positive, l'autre négative $\Rightarrow$ le point $(0\ ;\ 1)$ est donc un *point selle*.

Etude du point d'équilibre $(u^*\ ;\ v^*)$

$$J(u^*\ ;\ v*) = \begin{pmatrix} \rho u^* & -\alpha u^* \\ -\beta v^* & -\sigma v^* \end{pmatrix}$$

On n'est pas obligé de déterminer explicitement les valeurs propres de la jacobienne, il suffit d'étudier leur signe grâce au déterminant et à la trace.
det $J(u^*\ ;\ v^*) = (\rho\sigma - \alpha\beta)u^*v^*$ tr $J(u^*\ ;\ v^*) = -\rho u^* - \sigma v^*$
La trace est toujours négative.

- Cas 1 : $\rho\sigma - \alpha\beta < 0$ une valeur propre est positive, l'autre négative $\Rightarrow$ le point $(u^*\ ;\ v^*)$ est donc un *point selle* ;
- Cas 2 : $\rho\sigma - \alpha\beta > 0$, or la trace est négative. On peut donc dire que l'on a un point stable. Mais on ne sait pas si les deux valeurs propres sont réelles. Pour cela, on calcul le discriminant.

  $$\delta = (\text{tr } J(u^*\ ;\ v^*))^2 - 4\text{det } J(u^*\ ;\ v^*) = (\rho u^* + \sigma v^*)^2 - 4(\rho\sigma - \alpha\beta)u^*v^* > 0$$

  Les deux valeurs propres sont donc réelles et négatives $\Rightarrow$ le point $(u^*\ ;\ v^*)$ est donc un *nœud stable*.

Portraits de phase

Figure 1: Cas 1 : $\sigma > \beta$ et $\rho > \alpha$

Figure 2: Cas 1 : $\sigma < \beta$ et $\rho < \alpha$