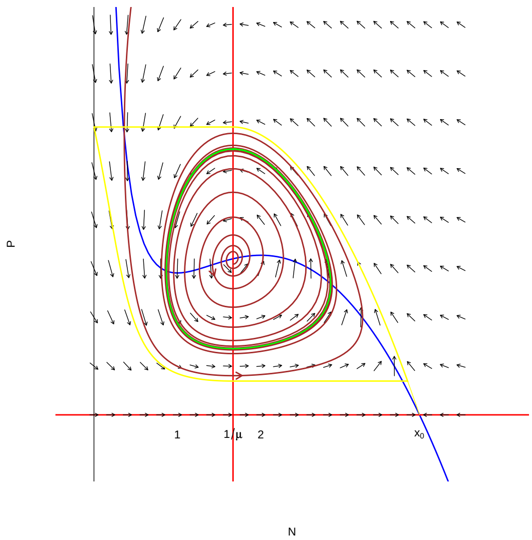
Biomathématiques et Modélisation BISM

Exercices et Problèmes

Printemps 2021



Enseignants

Christelle Lopes christelle.lopes@univ-lyon1.fr
Sandrine Charles sandrine.charles@univ-lyon1.fr

Biométrie et Biologie Évolutive
UMR CNRS 5558
http://lbbe.univ-lyon1.fr

Université Claude Bernard - Lyon 1

http://www.univ-lyon1.fr

Modèles dans $\mathbb{R}$

1 Étude qualitative des équations dans $\mathbb{R}$

1.1 (edor-01 BMM-1.1)

1. Donner l'allure des courbes solutions de l'équation différentielle suivante :

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

2. Mêmes questions avec $\dot{x} = x \ln x$.

1.2 (edor-02 BMM-1.2)

Pour les quatre équations suivantes :

1. $\frac{dx}{dt} = x^4 - x^3 - 2x^2$
2. $\frac{dx}{dt} = x(1-x)(2-x)$
3. $\frac{dx}{dt} = \cos x$
4. $\frac{dx}{dt} = x(x-5)(x+2)^2(x+8)$

Donner les points d'équilibre, leur nature et l'allure des chroniques.

Pour (2.5), on montrera que les courbes solutions présentent des points d'inflexion en $x = 1\frac{\sqrt{3}}{3}$ (on considérera pour cela la fonction $\dot{x} = f(x)$).

1.3 (edor-03 BMM-1.3)

On considère l'équation différentielle suivante dépendant du paramètre λ :

$$\dot{x} = (x - \lambda)\left(x^2 - \lambda\right)$$

Trouver tous les portraits de phase possibles ainsi que le domaine de variation de λ pour lesquels ils apparaissent.

1.4 Dynamique des populations (edor-06 BMM-1.6)

On considère les modèles de dynamique des populations du type $\dfrac{dN}{dt} = Ng(N)$ pour des populations ne comportant qu'une seule espèce.
Laquelle des fonctions $g(N)$ suivantes conduirait à un taux de croissance intrinsèque décroissant ? Laquelle conduirait à un équilibre non nul et stable de la population ?

1. $g(N) = \frac{\beta}{1+N},\ \beta > 0$
2. $g(N) = \beta - N,\ \beta > 0$
3. $g(N) = N - e^{\alpha N},\ \alpha > 0$
4. $g(N) = \ln(N)$

1.5 Dynamique des populations : Effet Allee (edor-07 BMM-1.7)

Soit le modèle suivant décrivant la croissance d'une population d'effectif $n(t)$:

$$\frac{dn}{dt} = rn(K-n)(n-M)$$

où r est le taux de croissance et M et K deux constantes positives, $M < K$.

1. Rechercher les points d'équilibre de cette équation.
2. Linéariser au voisinage de chaque point d'équilibre. Pour chacun d'entre eux, en déduire si le point est stable ou non.
3. Étudier le signe de dn/dt. Donner l'allure qualitative des solutions $n(t)$ pour les diverses conditions initiales possibles, $n(0) = 0$, $0 < n(0) < M$, $n(0) = M$, $M < n(0) < K$, $n(0) = K$ et $n(0) > K$.
4. Donner une interprétation biologique des résultats du 3. Quelle est la signification de M et de K ?

1.6 Dynamique des populations : Pêche avec effort constant (edor-09 BMM-1.9)

Soit l'équation suivante décrivant la variation des effectifs $n(t)$ d'une population exploitée :

$$\frac{dn}{dt} = r\left(1-\frac{n}{K}\right)n - En$$

r et K sont respectivement le taux de croissance et la capacité limite de la population. E s'appelle l'effort de pêche. Tous les paramètres sont positifs.

1. Rechercher les points d'équilibre de cette équation. Étudier leur stabilité locale. Quelle est la condition pour atteindre un équilibre positif noté n^*. Interprétation. Tracer alors l'allure générale des chroniques.
2. Montrer que cette équation peut se mettre sous la forme d'une équation logistique dont on précisera le taux de croissance et la capacité limite. Ces résultats sont-ils cohérents avec ceux du 1).
3. Soit $Y(E) = En^*$ la capture lorsque cet équilibre est atteint. Montrer qu'il existe un effort de pêche optimal qui maximise la capture. Quel est alors la capture correspondante.
4. Soit l'équation suivante de Gompertz :

   $$\frac{dn}{dt} = rn\ln\left(\frac{K}{n}\right)$$

   où *Ln(x)* représente le Log Népérien de x. Rechercher les points d'équilibre de cette équation. Étudier leur stabilité locale (en cas de problème, on pourra étudier le signe de la fonction $f(n) = \frac{dn}{dt}$). Tracer l'allure générale des chroniques.
5. Rechercher la solution explicite de cette équation $n(t)$ pour une condition initiale $n(0)$. On suggère de faire le changement de variable $u = \ln(n)$.
6. On exploite une population suivant la loi de Gompertz selon l'équation :

   $$\frac{dn}{dt} = rn\ln\left(\frac{K}{n}\right) - En$$

   Rechercher les points d'équilibre de cette équation. Étudier leur stabilité locale. Tracer l'allure générale des chroniques. Quel est l'effet de la pêche ?

1.7 Dynamique des populations : Pêche avec quota (edor-10 BMM-1.10)

Soit l'équation suivante décrivant la variation des effectifs $n(t)$ d'une population exploitée selon un quota Q :

$$\frac{dn}{dt} = r\left(1 - \frac{n}{K}\right)n - Q$$

r et K sont respectivement le taux de croissance et la capacité limite de la population.

Faire l'étude complète de ce modèle. Discuter des différents cas de figure selon les valeurs de Q.

1.8 Biomasse végétale consommée par des herbivores (edor-12 CC BMM Mars 2006)

On modélise l'évolution d'une biomasse végétale consommée par des herbivores. Le modèle est le suivant :

$$\frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \frac{aPH}{b+P},$$

où P désigne la biomasse végétale et H la densité en herbivores (dans ce modèle H est un paramètre positif supposé constant). Les paramètres r, K, a, et b sont des réels positifs tels que $aH > br$ et $K > b$.

1. Interprétation biologique du modèle.
   (a) En l'absence d'herbivorie, quel est le type de croissance de la biomasse végétale ?
   (b) Comment évolue la consommation des végétaux lorsque la biomasse végétale augmente ? Interprétez les paramètres a et b.
2. Analyse qualitative.
   (a) Recherchez les points d'équilibre et leurs conditions d'existence.
   (b) À l'aide d'une méthode de votre choix, étudiez la stabilité des points d'équilibre.
   (c) Dressez les portraits de phase possibles selon les valeurs des paramètres.
   (d) Dressez l'ensemble des chroniques possibles selon les valeurs des paramètres.
3. Interprétation des résultats. On se place dans le cas où il existe trois points d'équilibre.
   (a) Que se passe-t-il lorsque $P_0 = \frac{K-b}{2}$?
   (b) Quelle est la plus petite valeur d'herbivorie $H_{\max}$ conduisant à l'extinction certaine de la biomasse végétale ?
   (c) Partant des conditions initiales $P_0 = \frac{K-b}{2}$ on augmente l'herbivorie jusqu'à $H > H_{\max}$. La biomasse végétale disparaît. L'herbe repoussera-t-elle si l'herbivorie est réduite graduellement pour atteindre une valeure $H < H_{\max}$?

Modèles dans $\mathbb{R}^2$

2 Étude qualitative des systèmes dynamiques dans $\mathbb{R}^2$ (Linéarisation)

2.1 (edor2nonlin-01 BMM-3.1)

Pour le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = y^2 - x^2 \\ \dot{y} = x - 1 \end{cases}$$

1. Rechercher les points d'équilibre, expliciter la matrice Jacobienne en ces points et discuter de leur stabilité.
2. Tracer les isoclines nulles avec le sens des flèches. Compléter le portrait de phase par quelques trajectoires bien choisies

2.2 (edor2nonlin-02 BMM-3.2)

1. Faire l'étude qualitative du système différentiel suivant, recherche des points d'équilibre, isoclines nulles, allure du champ de vecteurs :

$$\begin{cases} \dot{x} = -xy \\ \dot{y} = (1+x)(1-y) \end{cases}$$

2. Linéariser (*i.e.* donner le système linéaire) au voisinage de chaque point d'équilibre. Quelle est la nature des points d'équilibre ?

2.3 Dynamique des populations : Compétition et exploitation (edor2nonlin-03 BMM-3.3)

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

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

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 initial sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \dot{x} = \rho x\left(1 - \frac{x}{\Phi}\right) - axy \\ \dot{y} = \sigma y\left(1 - \frac{y}{\Sigma}\right) - bxy \end{cases}$$

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

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

Montrer que le modèle peut finalement se mettre sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \dot{u} = \rho u(1-u) - \alpha uv \\ \dot{v} = \sigma v(1-v) - \beta uv \end{cases}$$

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

2.4 Dynamique des populations : Chémostat (edor2nonlin-04 BMM-3.4)

Ce modèle décrit l'évolution de l'effectif $n(t)$ d'une population de bactéries se trouvant dans un chémostat. Un flux de substances nutritives $C(t)$ est maintenu à un taux d'entrée constant α_2. La dynamique de cette population et de la concentration des substances nutritives est décrite par le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} \dot{n} = \alpha_1 \left(\frac{C}{1+C}\right) n - n \\ \dot{C} = -\left(\frac{C}{1+C}\right) n - C + \alpha_2 \end{cases}$$

où les α_i sont des constantes strictement positives.

1. Rechercher tous les points d'équilibre en donnant la condition d'existence dans le quadrant positif, n^* et C^* non négatifs. Préciser les conditions portant sur les paramètres du modèle.
   Les deux points d'équilibre sont notés (n_1^*, C_1^*) et (n_2^*, C_2^*). Le deuxième correspond à celui se trouvant sur l'axe $n = 0$.

   Cas où tous les points d'équilibre existent dans le quadrant positif
   On se placera dans le plan de pahse (C, n).
2. Tracer les isoclines et préciser avec un schéma l'allure du champ des vecteurs vitesse.
3. Calculer les matrices Jacobiennes J aux points d'équilibre et faire l'étude de stabilité locale en précisant s'il s'agit d'un noeud, d'un foyer stable-instable, d'un point selle ou d'un centre.
   — Pour le point d'équilibre (n_1^*, C_1^*), il pourra être utile pour simplifier les calculs de considérer une constante $A = n_1^* \Big/ (1 + C_1^*)^2$.
   — Pour le point d'équilibre (n_2^*, C_2^*), il pourra être utile pour simplifier les calculs de considérer une constante $B = \alpha_2/(1 + \alpha_2)$.

   Complétez votre schéma du champ de vecteurs en dessinant le portrait de phase avec l'allure des trajectoires.
4. Que se passe-t-il dans les situations initiales suivantes ? Donner une interprétation biologique :
   — $n(0) = 0; C(0) = \varepsilon$, ε est un petit paramètre >0.
   — $n(0) = \varepsilon; C(0) = 0$

   On pourra s'aider d'un petit schéma présentant l'allure de la trajectoire particulière dans chaque cas précédent.

2.5 Dynamique des populations : Agrégation (edor2nonlin-05 BMM-3.5)

Le modèle suivant décrit la variation en fonction du temps des densités d'une même population sur deux sites différents 1 et 2 :

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = \left(kn_2 - \bar{k}n_1\right) + r_1 n_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1}\right) \\ \dot{n}_2 = \left(\bar{k}n_1 - kn_2\right) + r_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2}\right) \end{cases}$$

Les variables sont les densités de population $n_1(t)$ et $n_2(t)$ respectivement sur les sites 1 et 2. k et $\bar{k}$ sont les taux de migration entre les deux sites. Sur chaque site, la population obéit à une équation de type logistique avec un taux de croissance r_1, r_2 et une capacité limite K_1, K_2. Tous les paramètres sont des constantes strictement positives.

Pour prendre en compte le caractère agrégatif des individus qui ont tendance à se grouper sur les sites avec une forte densité on suppose que les taux de migration dépendent des densités locales selon les expressions suivantes :

$$\begin{cases} k = \alpha n_1 \\ \bar{k} = \beta n_2 \end{cases}$$

En remplaçant les taux de migration par ces expressions dans le système initial, on obtient le modèle suivant que l'on va étudier :

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = \left(\alpha n_1 n_2 - \beta n_1 n_2\right) + r_1 n_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1}\right) \\ \dot{n}_2 = \left(\beta n_1 n_2 - \alpha n_1 n_2\right) + r_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2}\right) \end{cases}$$

On supposera dans les 6 prochaines questions que $\beta > \alpha > 0$.

1. Déterminer les isoclines nulles (des deux types) du système précédent. S'il s'agit de droites (mis à part les axes), précisez les points d'intersection avec les deux axes. Dessiner les isoclines dans le plan (n_1, n_2).
2. Déterminez les deux cas possibles correspondant aux positions relatives des isoclines sur l'axe vertical.
3. Déterminez dans chacun des deux cas précédents les points d'équilibre du système. On se limitera aux équilibre appartenant au quadrant positif.
4. Faire l'étude de stabilité locale de chacun des points d'équilibre.
5. Dessinez le portrait de phase dans les deux cas. Sur le portrait de phase, on dessinera les isoclines horizontales et verticales, on donnera le sens des vecteurs vitesse sur ces isoclines. Enfin, on dessinera l'allure générale des trajectoires.
6. Donner une interprétation biologique de chacun des deux cas.

2.6 Dynamique des populations de Lemmings (edor2nonlin-06 BMM-3.6)

Le modèle de H. Dekker (1975) a été réalisé pour rendre compte des évolutions de populations de rongeurs tels que les lemmings en Scandinavie. Soit le modèle suivant pour une population de rongeurs subdivisée en deux groupes d'effectifs n_1 et n_2 correspondant à deux génotypes :

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = n_1 \left(a_1 - b_1 n_2 - c_1 n_1\right) \\ \dot{n}_2 = n_2 \left(-a_2 + b_2 n_1\right) \end{cases}$$

où les a_i, b_i, c_i sont des constantes positives.

Les individus de type 1 se reproduisent rapidement, mais migrent lorsqu'ils sont trop nombreux, ce qui dans le modèle correspond à une disparition. Les individus de type 2 sont moins sensibles aux densités élevées, mais ont une capacité de reproduction plus faible.

1. Rechercher tous les points d'équilibre en donnant la condition d'existence dans le quadrant positif, $n_1, n_2 > 0$.
2. Tracer les isoclines et indiquer l'allure du champ de vecteurs vitesse dans le cas où tous les points d'équilibre existent dans le quadrant positif.
3. Calculer les matrices Jacobiennes en chacun des points d'équilibre. Exprimer les systèmes linéaires valables au voisinage des points d'équilibre.
4. En calculant les valeurs propres ou en utilisant les conditions usuelles (signes de la trace et du déterminant), déterminer s'il y a stabilité locale. Indiquer dans chaque cas, éventuellement en fonction des paramètres, s'il s'agit d'un noeud, d'un foyer stable - instable, d'un point selle ou d'un centre.
5. Étude du cas où l'un des points d'équilibre est un foyer stable. On suppose des conditions initiales au voisinage de ce foyer ; Que se passe-t-il ? Donner une interprétation écologique.

3 Intégrales premières

3.1 Autorégulation de l'expression génique (edo2rnonlin-intpre-01 BMM-5.1)

Soient les deux équations différentielles ordinaires suivantes décrivant les variations de concentrations chimiques M(t) (m-RNA) et E(t) (enzyme) :

$$\begin{cases} \dot{M} = \frac{1}{1+E} - \alpha \\ \dot{E} = M - \beta \end{cases}$$

1. Rechercher les points d'équilibre. Étudier la stabilité locale.
2. Dessiner les isoclines (sens des flèches).
3. Rechercher s'il existe une intégrale première. La calculer si elle existe. Conclure quant à l'existence de centres.
4. Dessiner le portrait de phase.

3.2 (edo2rnonlin-intpre-02 BMM-5.2)

Considérons le système dynamique suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = 2y \\ \dot{y} = 2x - 3x^2 \end{cases}$$

Faire l'analyse complète du système (points d'équilibre, stabilité, portrait de phase). Il pourra être utile d'introduire une fonction $H(x, y)$ à déterminer pour confirmer l'existence de centres autour d'un des points d'équilibre.

3.3 (edo2rnonlin-intpre-03 BMM-5.3)

$$\begin{cases} \dot{x} = x - xy \\ \dot{y} = -y + xy \end{cases}$$

Étudier complètement ce système et faire l'analyse de la conservation des centres par une étude de fonction.

4 Fonctions de Lyapunov

4.1 (edo2rnonlin-liapunov-01 BMM-6.1)

Soit le système d'équations différentielles suivant :

$$\dot{x} = ax - y - x\left(x^2 + y^2\right) \dot{y} = x + ay - y\left(x^2 + y^2\right)$$

$a \in \mathbb{R}$.

1. Montrer que la fonction $V(x, y) = x^2 + y^2$ est une fonction définie positive.
2. Étudier le signe de $\dot{V}$ et montrer que la fonction $V(x, y)$ est une fonction de Lyapunov pour le système considéré ; préciser sa nature. En déduire la stabilité du point d'équilibre $(0, 0)$.
3. Montrer l'existence d'un cycle limite.

4.2 (edo2rnonlin-liapunov-02 BMM-6.2)

Rechercher la stabilité de l'équation du second ordre suivant à l'origine :

$$\ddot{x} + b\dot{x}^3 + x = 0$$

On transformera cette équation du second ordre en x en un système de deux équations du premier ordre en x et y (on posera $y = \dot{x}$).

5 Cycles limites- Théorème de Poincaré-Bendixon

5.1 Un modèle dans $\mathbb{R}^2$ (edo2rnonlin-poinbend-01 BMM-7.1)

On considère le système de deux équations différentielles ordinaires suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = y \\ \dot{y} = -x + y\left(1 - x^2 - 2y^2\right) \end{cases}$$

1. Recherchez les points d'équilibre.
2. Faites l'étude de la stabilité au voisinage des points d'équilibre.
3. Soit la fonction $V(x,y) = \frac{x^2}{2} + \frac{y^2}{2}$. Montrez que V est une fonction définie positive. Calculez $\dot{V}$.
4. Étudiez le signe de $\dot{V}$ pour $x^2 + y^2 < \frac{1}{2}$. Qu'en déduisez-vous (développez) ?
   Ce résultat est-il cohérent avec celui de la question 2 ?
5. Étudiez le signe de $\dot{V}$ pour $x^2 + y^2 > 1$, déduisez-en un ensemble attractant.
   Énoncez le théorème de Poincaré-Bendixson et appliquez-le. Concluez.

5.2 (edo2rnonlin-poinbend-02 BMM-7.2)

On considère le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = y \\ \dot{y} = -4x - 5y + \frac{6y}{1+x^2} \end{cases}$$

1. Recherchez le (ou les) point(s) d'équilibre(s). Faites l'étude de stabilité locale au voisinage du (ou des) point(s) d'équilibre(s) et déterminez sa (leur) nature.
2. Montrez que la fonction $V(x,y) = 2x^2 + \frac{y^2}{2}$ est une fonction définie positive. Calculer $\dot{V}$.
3. Étudiez le signe de $\dot{V}$. Retrouvez le résultat de la question 1.
4. Énoncez le théorème de Poincaré-Bendixson. Montrez qu'un domaine délimité par les cercles C_1 : $x^2 + y^2 = a^2$ et C_2 : $x^2 + y^2 = b^2$ constitue un ensemble attractant (précisez a et b) permettant d'appliquer le théorème. Concluez.

On donne : $\frac{1}{\sqrt{5}} \simeq 0.447$.

5.3 (edo2rnonlin-poinbend-04)

On considère l'équation différentielle ordinaire suivante :

$$\ddot{x} - \dot{x}\left(1 - 3x^2 - 2\dot{x}^2\right) + x = 0$$

1. Écrivez cette équation sous la forme d'un système (S) d'équations différentielles d'ordre 1 du type :

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

   Pour cela, on posera $y = \dot{x}$.
2. Recherchez les points d'équilibre de (S).
3. Faites l'étude de la stabilité au voisinage des points d'équilibre. Concluez.

4. Soit la fonction $V(x,y) = \frac{x^2+y^2}{2}$. Calculez $\dot{V}$ puis montrez que V est une fonction de Lyapunov pour le système (S).
5. Exprimez $\dot{V}$ à l'aide des coordonnées polaires. On montrera que $\dot{V} = r^2 \sin^2\theta(1 - 2r^2 - r^2\cos^2\theta)$.
6. Étudiez le signe de $\dot{V}$ à partir de l'expression obtenue à la question 4 :
   - Sur $D_1 = \left\{(x,y)\,|x^2+y^2 > \frac{1}{2}\right\}$;
   - Sur $D_2 = \left\{(x,y)\,|x^2+y^2 < \frac{1}{3}\right\}$.
7. Énoncez le théorème de Poincaré-Bendixson (ou ses corollaires). Peut-on l'appliquer ici ? Concluez.

5.4 Système proie-prédateur (edo2rnonlin-poinbend-05 BMM-7.5)

On considère le modèle suivant (Odell, 1980) qui décrit un système proie-prédateur :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x[x(1-x) - y] \\ \frac{dy}{dt} = k(x - \frac{1}{\mu})y \end{cases} \tag{1}$$

1. Rechercher les points d'équilibre. On supposera $k > 0$ et $\mu > 1$.
2. Calculer la matrice Jacobienne aux points d'équilibre. Conclure quant à leur nature et leur stabilité, en fonction des valeurs de μ.
3. Dessiner le portrait de phase dans le cas où $\mu > 2$, en précisant les différentes isoclines et le sens des vacteurs vitesse.
4. Le théorème de Poincaré-Bendixson s'applique-t-il ? Si oui, que pouvez-vous en conclure ?
5. Que pouvez-vous conclure du critère de Dulac ?

5.5 Glycolyse : dynamique des concentrations cellulaires d'ATP et d'ADP (edo2rnonlin-poinbend-bmm-20090528 CC1 BMM mai 2009)

Les enzymes du métabolisme sont souvent régulées par les substrats ou les produits de leurs réactions. Tel est le cas de la phosphofructokinase-1 impliquée dans la glycolyse. La glycolyse est la voie métabolique permettant de rapidement subvenir aux besoins d'ATP dans les cellules. La phosphofructokinase-1 est une enzyme clé de cette voie, qui utilise elle-même l'ATP [1].

Dans un article de 1968, Sel'kov a proposé un modèle cinétique simple pour cette étape de la glycolyse que Richter *et col.* ont généralisé en 1981 par les trois étapes suivantes :

$$\begin{aligned} &A \rightleftarrows X \\ &X + 2Y \rightleftarrows 3Y \\ &Y \rightleftarrows B \end{aligned}$$

Sous certaines conditions, ces réactions peuvent être modélisées par le système dynamique suivant :

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

Dans le cas de la réaction citée plus haut, x et y sont proportionnels aux concentrations cellulaires respectives en ATP et ADP. a et b sont des paramètres strictement positifs.

1. La phosphofructokinase-1 catalyse la phosphorylation du fructose 6-phosphate en transférant un groupement phosphate d'une molécule d'ATP. Elle est inactive à l'état libre mais est activée en se combinant à l'ADP. À titre d'information, cette voie métabolique vous est présentée dans l'exercice.

— Isoclines nulles et points d'équilibre.

1. Recherchez l'équation de l'isocline verticale ($\dot{x} = 0$).
2. Recherchez l'équation de l'isocline horizontale ($\dot{y} = 0$).
3. Recherchez les coordonnées du point d'équilibre $(x^*; y^*)$.

— Analyse qualitative.

4. Calculez la Jacobienne du système.
5. Calculez la valeur de la Jacobienne au point d'équilibre.

Pour la suite de l'exercice, on posera

$$p = b^2 - a$$
$$q = b^2 + a$$

6. Montrez qu'au point d'équilibre, la Jacobienne peut s'écrire :

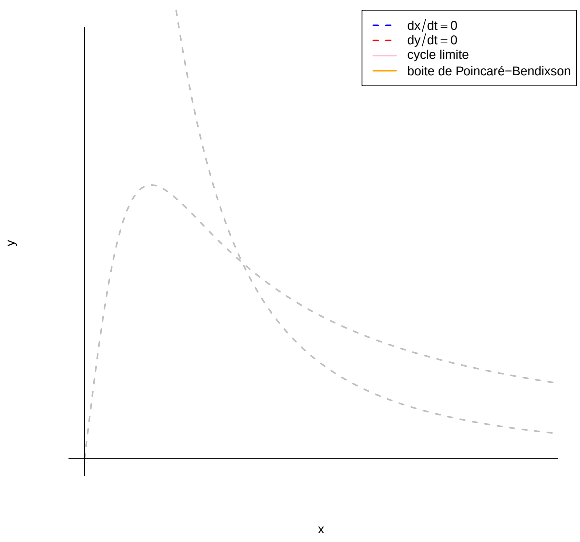
$$\mathbf{J}^* = \begin{pmatrix} \frac{p}{q} & q \\ -\frac{p+q}{q} & -q \end{pmatrix}$$

7. Déterminez les conditions de stabilité du point d'équilibre en fonction des paramètres p et q.

— Application dans le cas $a = 0.1$ et $b = 0.75$
Le portrait de phase présenté est obtenu dans le cas $a = 0.1$ et $b = 0.75$.

9. Dans le cas proposé, le point d'équilibre est-il stable ?
10. Sur le portrait de phase, reportez en rouge l'isocline horizontale et en bleu l'isocline verticale. N'oubliez pas la légende.
11. Placez les vecteurs vitesses supportés par les isoclines nulles (justifiez brièvement leur sens).
12. Tracez des trajectoires caractéristiques pour lesquelles les valeurs initiales $(x_0; y_0)$ seront :
    — $(x_0 = \varepsilon; y_0 = \varepsilon)$ avec ε petit.
    — $(x_0 = x^* + \varepsilon; y_0 = y^* + \varepsilon)$ avec ε petit.
13. Pouvez-vous mettre en évidence l'existence d'un cycle limite ? (justifiez en indiquant alors sur le portrait de phase la "boîte" de Poincaré-Bendixson utilisée).

Portrait de phase obtenu lorsque $a = 0.1$ et $b = 0.75$.



5.6 Un modèle proie-prédateur (edo2rnonlin-poinbend-bmm-201006 CT BMM juin 2010)

On étudie le modèle proie-prédateur suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = x\,(x\,(1-x) - y) \\[2ex] \dfrac{dy}{dt} = k\left(x - \dfrac{1}{\mu}\right) y \end{cases} \tag{2}$$

où les paramètres k et μ sont tels que $k > 0$ et $\mu > 1$.

Isoclines nulles et points d'équilibre :

1. Donnez les équations des deux isoclines horizontales ($\dot{y} = 0$).
2. Donnez les équations des deux isoclines verticales ($\dot{x} = 0$).
3. Remarquez que le point A : $(x_0^\star = 0; y_0^\star = 0)$ est un point d'équilibre du système. Donnez les coordonnées d'un deuxième point d'équilibre B : $(x_1^\star; y_1^\star = 0)$.
4. Donnez les coordonnées du troisième point d'équilibre C : $(x_2^\star \neq 0; y_2^\star \neq 0)$. Vous vérifierez que les conditions d'existence de ce point d'équilibre dans le quadrant positif sont vérifiées.

Étude de la stabilité locale aux points d'équilibre :

5. Calculez la matrice Jacobienne du système.
6. Calculez Jacobienne du système en A : $(0; 0)$. Pourquoi peut-on écrire que le point A est non-hyperbolique ?

Pour la suite de ce travail, on admettra que A se comporte comme un point selle “classique”.

7. Calculez la Jacobienne du système en B : $(x_1^\star; 0)$. Conclure quant à la nature du point B.
8. Calculez la Jacobienne du système en C : $(x_2^\star; y_2^\star)$.
9. Montrez que la stabilité (et uniquement la stabilité) de C dépend du signe de $(\mu - 2)$.

Pour la suite de ce travail, on se place à présent dans le cas où $\mu > 2$.

10. Tracez le portrait de phase, vous y ferez appataître :
    — Les isoclines horizontales et verticales (de couleurs différentes).
    — Les points d'équilibre.
    — Les vecteurs supportés par les isoclines.
11. En vous aidant d'un domaine positivement invariant que vous définirez, montrez l'existence d'un cycle limite autour du point C.
12. Sur le portrait de phase, représentez les limites du domaine défini ci-dessus.
13. Sur le portrait de phase, représentez quelques trajectoires typiques.

5.7 Modèle proie-prédateur : croissance exponentielle des proies et prédation de type II (edor2nonlin-mabct-200601 Contrôle terminal MAB, janvier 2006)

On modélise la dynamique des populations de deux espèces dans un modèle proie-prédateur. L'effectif de la population de proies est noté $N(t)$ et l'effectif de la population de prédateurs $P(t)$. L'évolution des effectifs des populations de proies et de prédateurs vérifie le système d'équations différentielles

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = f(N,P) = rN - \dfrac{kN^2}{D^2+N^2}P \\ \\ \dfrac{dP}{dt} = g(N,P) = \dfrac{\mu k N^2}{D^2+N^2}P - \lambda P \end{cases}$$

où les paramètres r, k, D, λ et μ sont des réels positifs.

On se place dans le cas où $\mu k > \lambda$. Pour la représentation graphique du portrait de phase, l'effectif des proies N sera portée en abscisse (“axe des x”) et l'effectif des prédateurs sera porté en ordonnée (“axe des y”). Les effectifs des populations étant toujours positifs ou nuls, on limitera l'étude au quadrant positif.

1. Donnez les équations des isoclines horizontales ($\frac{dP}{dt} = 0$).
2. Donnez les équations des isoclines verticales ($\frac{dN}{dt} = 0$). Montrez que l'une des isoclines verticales admet un minimum en $N = D$.
3. Montrez que l'origine ($N = 0$, $P = 0$) est un point d'équilibre du système, et qu'il existe un second point d'équilibre non trivial ($N^\star$, $P^\star$) dans le quadrant positif. Vous déterminerez $N^\star$, on donne $P^\star = \dfrac{r\mu}{\lambda}N^\star$.
4. Calculez la matrice Jacobienne du système (Rappel : on donne $\dfrac{d\frac{N^2}{D^2+N^2}}{dN} = \dfrac{2D^2N}{(D^2+N^2)^2}$)
5. Étudiez la nature et la stabilité du point d'équilibre ($N = 0$, $P = 0$).

6. Au point d'équilibre $(N^\star,\ P^\star)$, on admet que la matrice Jacobienne du système s'écrit :

$$\mathbf{M}_{N^\star,P^\star} = \begin{pmatrix} r\left(\dfrac{2\lambda}{\mu k} - 1\right) & -\frac{\lambda}{\mu} \\ & \\ \dfrac{2r}{k}(\mu k - \lambda) & 0 \end{pmatrix}$$

   Qu'en concluez-vous concernant la stabilité locale du point d'équilibre $(N^\star,\ P^\star)$? (Remarque : on ne s'intéressera qu'à la stabilité et non à la nature – nœud ou foyer – du point d'équilibre.)
7. Montrez que la stabilité du point d'équilibre $(N^\star,\ P^\star)$ dépend de la position de $N^\star$ par rapport au minimum de l'isocline verticale obtenu en 2.
8. Tracez les portraits de phases (isoclines nulles, points d'équilibre, allure du champ de vecteurs, allures des trajectoires au voisinage des points d'équilibre) pour les deux cas suivants : $N^\star = \frac{D}{2}$ et $N^\star = 2D$.

5.8 Dépollution par des bactéries (edor2nonlin-mabct-201101 Examen terminal MAB Janvier 2011)

Certaines bactéries, comme le genre *Thiobacillus*, peuvent vivre dans des environnements pollués et et les décontaminer en métabolisant certains composés chimiques tels que des métaux lourds, des composés soufrés, des nitrates... Ces composés sont transformés par les bactéries d'une forme polluante en une forme non polluante, ou plus facile à nettoyer. Pour certaines espèces, la présence de polluants est même nécessaire à la survie !

Ces bactéries peuvent consommer le polluant, mais celui-ci reste néanmoins toxique. On modélise la croissance de la taille N d'une population de bactéries à l'aide de l'équation différentielle 3

$$\frac{dN}{dt} = Ng(R) \tag{3}$$

où le taux de croissance intrinsèque de la population de bactéries, $g(R)$, dépend de la concentration de polluant R. On propose l'équation 4 pour le taux de croissance intrinsèque des bactéries :

$$g(R) = -(\alpha - R)(\beta - R) \tag{4}$$

où α et β sont deux paramètres réels tels que $0 < \alpha < \beta$.

Dans un système de lagunage, des effluents pollués parviennent dans un bassin de lagunage où une population de bactéries métabolise les polluants. On souhaite modéliser le fonctionnement d'une lagune de dépollution. On suppose que l'apport de polluants se fait à flux constant dans la lagune. Le modèle utilisé est le suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = -(\alpha - R)(\beta - R)N \\ \\ \dfrac{dR}{dt} = -RN + \varphi \end{cases} \tag{5}$$

où φ est un paramètre réel strictement positif.

Interprétation biologique

1. D'après les équations 3 et 4, donnez une interprétation biologique des paramètres α et β
2. Interprétez en termes biologique l'équation $\frac{dR}{dt} = -RN + \varphi$

Étude qualitative du système

Pour la présentation du plan de phase, vous placerez la taille N de la population de bactéries en abscisse ("axe des x") et la concentration de polluant dans le sol en ordonnée ("axe des y").

3. Donnez l'équation des isoclines verticales.
4. Donnez l'équation de l'isocline horizontale.
5. Donnez les coordonnées des points d'équilibre de ce système.
6. Calculez la forme générale de la jacobienne de ce système.
7. Déterminez nature et la stabilité des points d'équilibre (on ne fera pas la distinction foyer-nœud).
8. Tracez le portrait de phase sur lequel vous ferez apparaître :
   (a) les isoclines verticales,
   (b) l'isocline horizontale,
   (c) les points d'équilibre,
   (d) les vecteurs vitesse supportés par les isoclines nulles.
9. Montrez qu'il existe une valeur Φ telle que le point d'équilibre stable est un foyer pour $\varphi < \Phi$ et un nœud pour $\varphi > \Phi$. Vous donnerez l'expression de Φ en fonction de α et β.

Interprétation

À l'aide de vos réponses aux questions précédentes, dites si les affirmations suivantes sont vraies ou fausses. Vous justifierez vos réponses en traçant sur le plan de phase les trajectoires correspondantes.

10. Lorsque la concentration initiale en polluant est $R_0 < \alpha$, le système évolue toujours vers le point d'équilibre stable.
11. Lorsque la concentration initiale en polluant est $R_0 > \beta$, le système ne peut pas évoluer vers le point d'équilibre stable.

Modèles dans $\mathbb{R}^n$

6 Critères qualitatifs de stabilité

6.1 Modèle de communauté à trois espèces (cqs-01)

Soit le modèle de communauté suivant avec trois populations d'effectifs $x(t)$, $y(t)$ et $z(t)$:

$$\begin{cases} \dot{x} = -rx + axy \\ \dot{y} = -bxy + cyz \\ \dot{z} = z(1-z) - dyz \end{cases}$$

1. Tous les paramètres r, a, b, c, d sont positifs. Déterminez l'équilibre non trivial que l'on notera (x^*, y^*, z^*) ainsi que les conditions d'existence de cet équilibre dans le quadrant positif.
2. Déterminez la matrice Jacobienne $\mathbf{J}$ au point d'équilibre positif (x^*, y^*, z^*).
3. On note $P(\lambda) = \det(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{I})$. Mettez l'équation $P(\lambda) = 0$ sous la forme $\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0$ et déterminez les paramètres a_i, $i = 1 \ldots 3$.
4. Utilisez le critère de Routh-Hurwitz pour montrer la stabilité de (x^*, y^*, z^*).
5. Écrivez la matrice de communauté (matrice de signe).
6. Dessinez le graphe correspondant (graphe de communauté).
7. Appliquez les conditions de Quirk-Ruppert et si nécessaire le test des couleurs. Que concluez-vous ? Est-ce cohérent avec les conditions de Routh-Hurwitz ?

6.2 Modèle de communauté à quatre espèces (cqs-02)

Soit le modèle de communauté suivant avec quatre populations d'effectifs $x(t)$, $y(t)$, $z(t)$ et $w(t)$:

$$\begin{cases} \dot{x} = -rx + axy \\ \dot{y} = -bxy + cyz \\ \dot{z} = ezw - dyz \\ \dot{w} = w(1-w) - fzw \end{cases}$$

1. Tous les paramètres r, a, b, c, d, e, f sont positifs. Déterminez l'équilibre non trivial que l'on notera (x^*, y^*, z^*, w^*) ainsi que les conditions d'existence de cet équilibre dans le quadrant positif.
2. Déterminez la matrice Jacobienne $\mathbf{J}$ au point d'équilibre positif (x^*, y^*, z^*, w^*).
3. On note $P(\lambda) = \det(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{I})$. Mettez l'équation $P(\lambda) = 0$ sous la forme $\lambda^4 + a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_3\lambda + a_4 =$ et déterminez les paramètres a_i, $i = 1 \ldots 4$.
4. Utilisez le critère de Routh-Hurwitz pour montrer la stabilité de (x^*, y^*, z^*, w^*).
5. Ecrivez la matrice de communauté (matrice de signe).
6. Dessinez le graphe correspondant (graphe de communauté). Donnez une interprétation écologique de cette communauté.
7. Appliquez les conditions de Quirk-Ruppert et si nécessaire le test des couleurs. Que concluez-vous ? Est-ce cohérent avec les conditions de Routh-Hurwitz ?

6.3 Matrices de communauté diverses (cqs-03)

Donnez les graphes de communautés et étudiez la stabilité à partir des matrices de communauté suivantes :

1. $\begin{pmatrix} 0 & + & 0 & 0 \\ - & + & 0 & - \\ 0 & 0 & 0 & + \\ 0 & + & - & 0 \end{pmatrix}$

2. $\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & + \\ - & 0 & + & + \\ + & - & - & 0 \\ - & - & 0 & - \end{pmatrix}$

3. $\begin{pmatrix} - & - & 0 & 0 & + \\ + & - & - & 0 & 0 \\ 0 & + & - & - & 0 \\ 0 & 0 & + & - & - \\ - & 0 & 0 & + & 0 \end{pmatrix}$

4. $\begin{pmatrix} 0 & - & 0 & 0 \\ + & - & 0 & 0 \\ + & 0 & - & + \\ 0 & + & - & 0 \end{pmatrix}$

5. $\begin{pmatrix} - & 0 & 0 & 0 & 0 \\ + & - & 0 & 0 & 0 \\ + & 0 & - & 0 & 0 \\ 0 & + & 0 & 0 & - \\ 0 & 0 & + & - & 0 \end{pmatrix}$

6.4 Matrices de communauté diverses (cqs-05)

Pour un système dynamique mettant en jeux 5 espèces, on a déterminé qu'il existe un point d'équilibre où toutes les espèces coexistent. À ce point d'équilibre, la matrice de communauté est la suivante.

$$\begin{pmatrix} - & - & 0 & 0 & 0 \\ + & 0 & + & - & 0 \\ 0 & - & - & 0 & 0 \\ 0 & + & 0 & 0 & - \\ 0 & 0 & 0 & + & 0 \end{pmatrix}$$

1. Dessinez le graphe de communauté correspondant.
2. Identifiez le rôle (proies, prédateurs, super-prédateurs) des espèces de la communauté.
3. Les critères qualitatifs de Quirk-Ruppert sont-ils respectés ?
4. Si nécessaire, appliquez le test des couleurs. Que concluez-vous ?

6.5 Un écosystème à quatre populations (cqs-ccbmm201006 CC BMM juin 2010)

Une communauté écologique composée de 4 populations en interactions est décrite par le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = ax - bx^2 - cxy + pwx \\[2ex] \dfrac{dy}{dt} = -dy + exy - fyz + iwy \\[2ex] \dfrac{dz}{dt} = -qz + hyz + gxz \\[2ex] \dfrac{dw}{dt} = -kwx - jwy + rw(1-w) \end{cases} \tag{6}$$

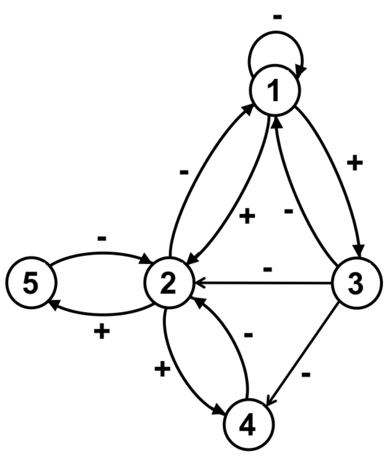
Tous les paramètres sont positifs et $bh{>}cg$, $jg{>}kh$, $cq{>}dph{+}ah$ et $rh{>}jq{+}drh$.

1. Recherchez le point d'équilibre non trivial (x^*,y^*,z^*,w^*) et exprimez-le en fonction de x^*. Sachant que $x^*>0$, vérifiez que y^*, z^* et w^* sont dans le quadrant positif.
2. Déterminez la matrice Jacobienne J au point d'équilibre (x^*,y^*,z^*,w^*).
3. Ecrivez la matrice de communauté (matrice des signes).
4. Dessinez le graphe de communauté correspondant.
5. Donnez une interprétation écologique de cette communauté en identifiant le rôle de chaque espèce.
6. Appliquez les conditions de Quirk-Ruppert et si nécessaire le test des couleurs. Que concluez-vous ?

6.6 Dynamique d'une communauté (cqs-BMMCC-2015 CC2 BMM juin 2015)

Exercice 2

On considère le graphe de communauté suivant :



1. Donnez la matrice de communauté correspondante.
2. Appliquez les critères de Quirck-Ruppert, puis éventuellement le test des couleurs. Concluez quand à la dynamique à long terme de cette communauté.
3. Que se passe-t-il si l'espèce 1 venait à disparaître ?

   La disparition des espèces 3 et 5 modifie les interactions entres les espèces restantes, conduisant à la matrice des communautés suivante :

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

4. Représentez le graphe des communautés correspondant.