(*Public2014-B1*)

Résumé : On présente un exemple de système de deux espèces en compétition dans un environnement périodique. On montre que le comportement qualitatif des solutions est très différent de celui obtenu dans un environnement modélisé par des coefficients constants, moyennés. En particulier on détermine des solutions périodiques : les oscillations du système peuvent permettre la coexistence des deux espèces dans un régime oscillatoire même si le système moyenné correspondant aurait forcé une des deux espèces à l'extinction.

Mots clefs : Comportement qualitatif des équations différentielles. Méthodes numériques d'approximation des équations différentielles.

► *Il est rappelé que le jury n'exige pas une compréhension exhaustive du texte. Vous êtes laissé(e) libre d'organiser votre discussion comme vous l'entendez. Des suggestions de développement, largement indépendantes les unes des autres, vous sont proposées en fin de texte. Vous n'êtes pas tenu(e) de les suivre. Il vous est conseillé de mettre en lumière vos connaissances à partir du fil conducteur constitué par le texte. Le jury appréciera que la discussion soit accompagnée d'exemples traités sur ordinateur.*

1. Le modèle.

Nous allons considérer le système d'équations différentielles :

$$\left\{\begin{array}{l} x'(t) = x(t)(A_1(t) - a_{1,1}(t)x(t) - a_{1,2}(t)y(t)) \\ y'(t) = y(t)(A_2(t) - a_{2,1}(t)x(t) - a_{2,2}(t)y(t)); \end{array}\right. \tag{1}$$

où les coefficients A_i pour $i = 1,2$ et $a_{i,j}$ pour $i, j = 1,2$ sont des fonctions régulières du temps t et périodiques de période 1. Nous faisons des hypothèses de positivité sur ces coefficients : plus précisément pour tout temps t, $a_{i,j}(t) > 0$ pour $i, j = 1,2$, et les fonctions A_i, $i = 1,2$ ont une moyenne positive $\int_0^1 A_i(t)dt > 0$.
Les fonctions $x(t)$ et $y(t)$ représentent les densités de deux populations au temps t dans un écosystème fermé. Chaque population, en absence d'interaction avec l'autre espèce, tend à croître exponentiellement (avec un taux instantané A_i) si le nombre de ses individus est petit. Cette croissance est limitée par la compétition interne (ou pollution) (modélisée par le coefficient $a_{i,i}$), si le nombre des individus est grand. L'interaction des deux populations est de type compétitif : le taux de croissance de la population i diminue proportionnellement à la densité de la population $j \neq i$ (avec un coefficient $a_{i,j}$).
Dans les modèles les plus classiques de type prédateurs-proies ou espèces en compétition de Lotka-Volterra, les coefficients de vitalité et l'environnement (nourriture, température etc...) sont constants. Un modèle plus réaliste consiste à supposer une variation périodique en temps

de ces coefficients (journalière ou saisonnière).
Les exemples présentés montrent que le *principe d'exclusion compétitive* est violé, puisque la coexistence des deux espèces n'est pas interdite par l'existence d'un équilibre stable qui correspond à l'exclusion d'une des deux espèces. Les deux espèces peuvent coexister, leur nombre d'individus oscillant en temps, bien que dans le système moyenné, une des deux espèces soit éliminée.

2. Le modèle simplifié.

Dans la suite nous considérons un système d'équations différentielles d'écriture plus simple :

$$(2)\qquad \begin{cases} u_1'(t) = a_1(t)u_1(t)(1-u_1(t)-b_1(t)u_2(t)) \\ u_2'(t) = a_2(t)u_2(t)(1-u_2(t)-b_2(t)u_1(t)); \end{cases}$$

Nous voulons d'abord démontrer que les deux systèmes (1) et (2) sont équivalents, en utilisant un changement de variables qui préserve la positivité et la périodicité.
En effet, posons $u_1(t) = q_1(t)x(t)$ et $u_2(t) = q_2(t)y(t)$, où les fonctions q_i, $(i = 1,2)$, sont des fonctions positives, périodiques de période 1 et régulières à déterminer.
Les équations satisfaites par les u_i sont alors : $(i = 1,2)$

$$(3)\qquad u_i'(t) = u_i(t)\Big(\frac{q_i'(t)}{q_i(t)} + A_i(t) - a_{i,i}(t)\frac{u_i(t)}{q_i(t)} - a_{i,3-i}(t)\frac{u_{3-i}(t)}{q_{3-i}(t)}\Big).$$

Si les fonctions q_i vérifient les équations :

$$(4)\qquad \frac{q_i'(t)}{q_i(t)} + A_i(t) = \frac{a_{i,i}(t)}{q_i(t)}, \quad i = 1,2,$$

alors, en choisissant

$$(5)\qquad a_i(t) = \frac{a_{i,i}(t)}{q_i(t)}, \quad \text{et} \quad b_i(t) = \frac{a_{i,3-i}(t)}{q_{3-i}(t)}\frac{q_i(t)}{a_{i,i}(t)}, \quad i = 1,2,$$

on obtient (2).
Pour montrer que le système (1) peut se mettre sous la forme (2), il reste à démontrer que (4) admet une solution positive et périodique de période 1 et une seule. On admettra que si $a_{i,i}(t) > 0$, (4) admet une solution positive et périodique de période 1 si et seulement si $\overline{A_i} = \int_0^1 A_i(s)ds > 0$.

3. Propriétés du cas moyenné.

Si $c(t)$ est une fonction périodique de période 1, on utilisera dans la suite la notation $\overline{c}$ pour sa moyenne sur $[0,1]$.
Nous considérons le système autonome obtenu à partir (2) en prenant la moyenne de ses coefficients par rapport au temps :

$$(6)\qquad w_i'(t) = w_i(t)(\overline{a_i}(1-w_i(t)) - \overline{a_i b_i} w_{3-i}(t)) \quad i = 1,2.$$

Puisque $\overline{a_i} > 0$ et $\overline{a_i b_i} > 0$, on retrouve le système classique de deux espèces en compétition de type Lotka-Volterra. On admet quelques propriétés de ces systèmes :

(1) Le problème de Cauchy pour (6) a une unique solution globale positive pour des données initiales $w_i(0) = w_{i,0} \in \mathbb{R}_+$, $i = 1,2$.

(2) Le carré $Y = [0,1] \times [0,1]$ est (positivement) invariant et attire globalement toutes les solutions qui ont une donnée initiale dans $\mathbb{R}_+^2$.

(3) Dans tous les cas, il y a toujours trois solutions stationnaires : $(0,0), (1,0), (0,1)$.
$(0,0)$ est toujours un foyer instable.
$(0,1)$ est un foyer stable si $\overline{a_1} - \overline{a_1 b_1} = \overline{a_1(1-b_1)} < 0$, et un col si $\overline{a_1(1-b_1)} > 0$.
$(1,0)$ est un foyer stable si $\overline{a_2(1-b_2)} < 0$, et un col si $\overline{a_2(1-b_2)} > 0$.

(4) La région de répulsion de $(0,0)$ est bornée par une courbe qui connecte $(0,1)$ et $(1,0)$.

(5) Si $\overline{a_1(1-b_1)} \cdot \overline{a_2(1-b_2)} < 0$, il n'y a pas d'autre solution stationnaire et l'un des deux équilibres $(0,1)$ ou $(1,0)$ est globalement, asymptotiquement stable dans $\mathbb{R}_+^2$.

(6) Si $\overline{a_1(1-b_1)} \cdot \overline{a_2(1-b_2)} > 0$, il y a exactement une solution stationnaire en plus. Cette solution est globalement, asymptotiquement stable dans $\mathbb{R}_+^2$ si $\overline{a_i(1-b_i)} > 0$ $i = 1,2$, et un col si $\overline{a_i(1-b_i)} < 0$ $i = 1,2$.

4. Existence de solutions périodiques non triviales du système (2) dans le cas $\overline{a_1(1-b_1)} \cdot \overline{a_2(1-b_2)} < 0$.

En général, l'hypothèse que les fonctions a_i et b_i sont continues et positives suffit pour l'existence d'une unique solution globale positive pour des données initiales $u_i(0) = u_{i,0} \in \mathbb{R}_+$, $i = 1,2$, comme dans le cas autonome et aussi pour montrer que toute solution vérifie :

$$0 \le u_i(t) \le \max\{1, u_{i,0}\}. \tag{7}$$

On peut aussi démontrer quelques propriétés analogues à celles rappelées dans la section précédente, mais on préfère ici étudier l'existence de solutions périodiques non triviales du système (2) dans le cas $\overline{a_1(1-b_1)} \cdot \overline{a_2(1-b_2)} < 0$.
On cherche les solutions de (2) sous la forme $u_2(t) = f(t)u_1(t)$, où $f(t)$ est une fonction positive, périodique de période 1. Un calcul direct montre que ceci conduit au système :

$$\begin{cases} u_1'(t) = a_1(t)u_1(t)(1-(1+b_1(t)f(t))u_1(t)) \\ \frac{f'(t)}{f(t)} + a_1(t) - a_2(t) = u_1(t)(a_1(t)(1+b_1(t)f(t)) - a_2(t)(f(t)+b_2(t))). \end{cases} \tag{8}$$

Le lemme suivant permettra de construire un exemple explicite de solutions périodiques.

Lemme 1. *Supposons que $a_i(t)$ et $b_i(t)$ sont des fonctions continues positive périodiques de période 1, $i = 1,2$. S'il existe de plus une fonction continue positive et périodique de période 1 qui vérifie :*

$$\begin{cases} \frac{f'(t)}{f(t)} = a_2(t) - a_1(t) \\ a_1(t)(1+b_1(t)f(t)) = a_2(t)(f(t)+b_2(t)), \end{cases} \tag{9}$$

alors il existe une solution positive périodique $(u_1(t), u_2(t))$ *de (2), qui vérifie* $u_2(t) = f(t)u_1(t)$.

Les relations (9) impliquent évidemment la deuxième équation dans (8). De plus, puisque $a_1(t) > 0$ on peut montrer directement par intégration qu'il existe une unique solution positive $u_1(t)$ de la première équation de (8).
On remarque que les relations (9) impliquent

$$\overline{fa_1(1-b_1)} = \overline{a_2(1-b_2)}. \tag{10}$$

5. Un exemple

Soient

(1) $\varepsilon \in]0,1[$,

(2) $f = 1 + \varepsilon \sin t$,

(3) $a_1(t) = 1 + \varepsilon + \varepsilon \sin t$,

(4) $b_1(t) = (1 + \varepsilon \sin t)^{-1}$,

(5) $a_2(t) = a_1(t) + \varepsilon \cos(t)(1 + \varepsilon \sin t)^{-1}$,

(6) $b_2(t) = \frac{2a_1(t)}{a_2(t)} - (1 + \varepsilon \sin t)$.

On remarque que les relations (9) sont vérifiées. La seule solution périodique de la première équation de (9) est $u_1 = 1/2$. Puisque $a_1(1-b_1) = \varepsilon \sin t + \varepsilon^2 \sin t(1+\varepsilon \sin t)^{-1}$, et $fa_1(1-b_1) = \varepsilon^2 \sin t + \varepsilon \sin t(1+\varepsilon \sin t)$, on a $\int_0^{2\pi} a_1(1-b_1) < 0$ et, utilisant (10), $\int_0^{2\pi} a_2(1-b_2) > 0$. On peut donc conclure que, avec ce choix des coefficients, le système (2) a la solution périodique $u_1(t) = 1/2$ et $u_2(t) = 1/2(1+\varepsilon \sin t)$.

Soulignons encore une fois que dans le système moyenné il n'y a pas de solution correspondante puisque (0,1) est un point fixe attractif et (1,0) répulsif.

6. Calculs numériques

On veut calculer les solutions du système (2), avec les coefficients donnés dans l'exemple précédent. On choisit $\varepsilon = 0.66$, et on obtient que $\overline{a_1(1-b_1)} = -0.2185$ et $\overline{a_2(1-b_2)} = 0.2178$. La méthode utilisé pour la discrétisation est la méthode de Runge-Kutta explicite d'ordre 4.
Soit $\Pi(t) = (1/2, 1/2(1+\varepsilon \sin t)$ la solution périodique. On visualise sur la Figure 1

(1) la solution de donnée initiale $(0.001, 0.0015)$; elle tend en oscillant vers Π,

(2) la solution de donnée initiale $(0.04, 0.75)$; elle tend en oscillant vers la solution triviale $(0,1)$,

(3) la solution de donnée initiale $(0.015, 0.002)$, dont la première composante est d'abord croissante ; elle approche $(1,0)$ puis revient en arrière et tend en oscillant vers Π.

(4) la solution de donnée initiale $(1,1)$, qui converge très rapidement vers Π.

Remarquons qu'il pourrait exister d'autres solutions périodiques que Π dans le quadrant positif.

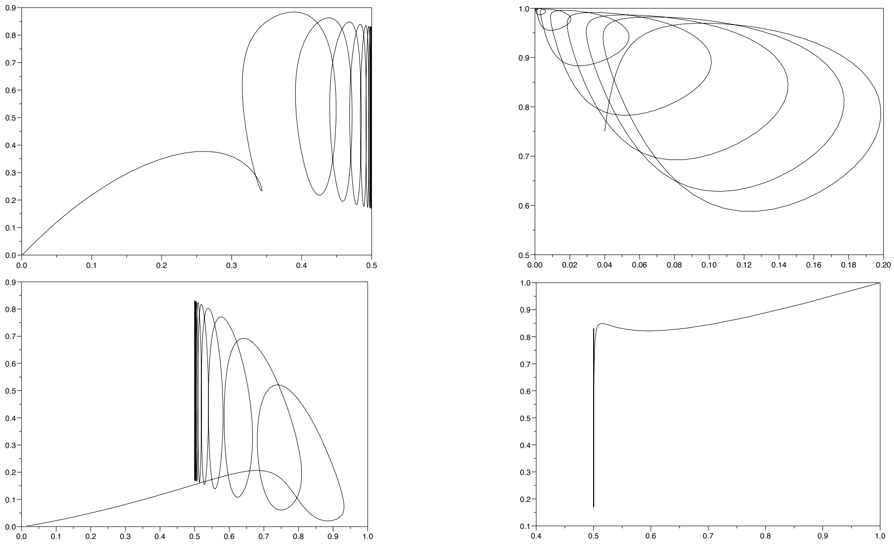

FIGURE 1. Quatre solutions du système (2) ayant des comportements qualitatifs différents

Suggestions pour le développement

► *Soulignons qu'il s'agit d'un menu à la carte et que vous pouvez choisir d'étudier certains points, pas tous, pas nécessairement dans l'ordre, et de façon plus ou moins fouillée. Vous pouvez aussi vous poser d'autres questions que celles indiquées plus bas. Il est très vivement souhaité que vos investigations comportent une partie traitée sur ordinateur et, si possible, des représentations graphiques de vos résultats.*

– On pourra démontrer quelques unes des propriétés du système moyenné énoncées ci-dessus, éventuellement en comparant avec le cas périodique en temps.
– On pourra discrétiser les solutions du système moyenné avec les méthodes classiques : Euler explicite et implicite et Runge-Kutta explicite d'ordre 4, en visualisant graphiquement les différents résultats.
– On pourra proposer les schémas d'Euler explicite et implicite pour la discrétisation des solutions du système non autonome (1) ou (2), éventuellement en les comparant.
– On pourra comparer le comportement qualitatif du système autonome et le comportement qualitatif du système moyenné.
– On pourra retrouver les résultats numériques exposés dans le texte, en expliquant les propriétés qualitatives des solutions.