

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République algérienne démocratique et populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique
جامعة عين تموشنت بلحاج بوشعيب
Université –Ain Temouchent- Belhadj Bouchaib
Faculté des Sciences et de Technologie
Département des Mathématiques et l'Informatique



Projet de Fin d'Etudes
Pour l'obtention du diplôme de Master en Mathématiques
Domaine : Mathématiques et l'Informatique
Filière : mathématiques
Spécialité : équation différentielles et modélisation

Thème

**Stabilité et bifurcation de quelques modèles de la
dynamique des populations**

Présenté Par :

Melle Kebdani Chaimaa

Devant le jury composé de :

Dr Mecene Rahmouna.	M A B	Université d'Ain Témouchent	Présidente
Dr Mammar Imane.	M C B	Université d'Ain Témouchent	Examinatrice
Dr Hellal Meryem.	M C A	Université d'Ain Témouchent	Encadrante

Année Universitaire 2022/2023

Remerciements

Je tiens à remercier Allah de m'avoir donné la santé et la force d'accomplir ce travail.

J'adresse mes sincères remerciements et ma gratitude à **Dr Hellal Meryem**, pour son encadrement et tous les conseils, orientations et informations qu'elle m'a fournis dans cette mémoire, et je demande à Dieu de lui accorder santé et bien-être.

Je tiens à exprimer un grand merci à tous les membres du jury

Dr Mecene d'avoir accepté de présider mon jury de mémoire.

Dr Mammam pour avoir accepté d'être examinatrice de ma mémoire.

Dédicace

Avec tous mes sentiments de respect

Je dédie ma remise de diplôme et ma joie

À mon âme qui m'a donné sans limites et m'a élevé à aimer la science

Mon cher père, j'espère que Dieu le bénira de sa grande miséricorde et
fera de sa demeure le paradis

À la prunelle de mes yeux, mon paradis, à la source de ma joie et mon
bonheur, ma moitié

maman

À mes chères sœurs **Fatima, Wafaa, Marwa** qui m'ont encouragée tout

Au long de mes études

À mon ami proche **Nerdjess**

Merci à toute personne m'ayant aidé et motivé pour ce travail

Résumé:

Ce travail a pour but de présenter les concepts de système dynamique et d'analyser des modèles mathématiques adaptés en biologie telles que le modèle de Goodwin et le modèle de Beddington-DeAngelis, qui conduisent à une bifurcation de Hopf.

Abstract:

This work aims to present the concepts of dynamic system and analysis of mathematical models adapted to biology such as the Goodwin, and Beddington-DeAngelis model, which lead to a Hopf bifurcation.

ملخص:

يهدف هذا العمل الى تقديم مفاهيم النظام الديناميكي و تحليل النماذج الرياضية المتوافقة مع علم الاحياء مثل نموذج جودوين ، نموذج بيدنجتون-دي انجليس ، مما ادى الى تشعب هوبف.

Table des matières

Introduction Générale	4
1 Notions générales	5
1.1 Système dynamique- équation différentielle	5
1.1.1 Systèmes autonomes ou non autonomes	6
1.1.2 Système linéaire	6
1.1.3 Système non linéaire	6
1.1.4 Notions de stabilité dans \mathbb{R}^2	7
1.2 La stabilité des points d'équilibre aux sens de Lyapunov	8
1.3 Cycle limite	9
1.3.1 Trajectoire	11
1.4 Intégrale première	12
1.5 Critères de Routh-Hurwitz	12
2 Bifurcation générique de Poincaré-Andronov-Hopf	14
2.1 Préliminaires	14
2.2 Bifurcation super critique de Poincaré-Andronov-Hopf	16
2.3 Bifurcation sous-critique de Poincaré-Andronov-Hopf	19
3 Application en Biologie	23
3.1 Modèle de Goodwin	24
3.1.1 Historique	24
3.1.2 Étude mathématique du modèle	25
3.1.3 Étude de la stabilité des points d'équilibre	26
3.2 Modèle proie-prédateur de Beddington-DeAngelis	32
3.2.1 Historique	32
3.2.2 Étude mathématique du modèle	33
3.2.3 Étude de la stabilité des points d'équilibre	34
Bibliographie	39

Abréviation

EDO : Equation différentielle ordinaire.

EDP : Equation aux dérivées partielles.

P-A-H : Poincaré-Andronov-Hopf.

Notations

\mathbb{R} :	Ensemble des nombres réels.
\mathbb{R}^n :	$\mathbb{R} \times \mathbb{R} \times \dots \times \mathbb{R}$ n fois.
$\dot{x} = \frac{dx}{dt}$:	La dérivée de la variable x par rapport au temps t .
Ω :	Ensemble ouvert de \mathbb{R}^n
U :	Ensemble ouverte.
$M_2(\mathbb{R})$:	Matrice carrée de \mathbb{R} .
J :	La matrice jacobienne.
Δ :	Le discriminant.
$\det(J)$:	Le déterminant de la matrice jacobienne.
$tr(J)$:	La trace de la matrice jacobienne.
$Re(\lambda)$:	La partie réelle de λ .
$Im(\lambda)$:	La partie imaginaire de λ .
\cos :	Fonction cosinus.
\sin :	Fonction sinus.
\tan :	Fonction tangente.
\forall :	Pour tout.
\exists :	Il existe.
\exp :	Fonction exponentielle.
$ \cdot $:	La valeur absolue.

Introduction Générale

Les systèmes dynamiques ont été inventés par Jay Forster [7] au milieu du XXe siècle, leurs but est de comprendre le comportement des systèmes complexes. Il s'agit d'une méthode de modélisation mathématique qui permet d'analyser des problèmes difficiles à partir d'une observation traduite en un ensemble d'équations.

Les mathématiques et d'autres discipline, telles que la physique, la chimie, l'économie et la biologie, ont été reliées par les systèmes dynamiques. La biologie mathématique est plus complexe que les autres disciplines et elle regroupe la plupart de ses spécialités : l'écologie, la population, la génétique et la médecine, et elle a attiré l'attention de nombreux scientifiques. En effet, les mathématiques fournissent des techniques et des théories permettant de modéliser des phénomènes biologiques complexes.

Il y a deux types de systèmes dynamiques : les systèmes à temps continu et les systèmes à temps discret. Le premier type se décrit par une équation aux dérivées partielle, tandis que le second type se décrit par une application de l'espace d'évolution dans lui-même [2].

Dans l'étude des systèmes dynamiques on peut avoir de différents comportements asymptotiques et cela en fonction des valeurs de leurs paramètres.

Il peut donc exister certaines valeurs pour lesquelles le comportement du système passe d'un état qualitatif à un autre. Ce changement d'état qualitatif (ou quantitatif) représente une bifurcation ([1], [6], [18]).

Dans ce mémoire, nous allons aborder trois chapitres :

- **chapitre 1** : Nous introduisons quelques notions sur les systèmes dynamiques (espace linéaire ou non linéaire, la stabilité des points d'équilibre, cycle limite....), et le critère de Routh-Hurwitz pour analyser la stabilité des systèmes non linéaire.
- **chapitre 2** : Le but de ce chapitre est d'exposer les différents types de la bifurcation de Hopf.
- **chapitre 3** : Nous étudions la stabilité et l'existence d'une bifurcation de Hopf de quelques modèles mathématiques.



Notions générales

Sommaire

1.1	Système dynamique- équation différentielle	5
1.1.1	Systèmes autonomes ou non autonomes	6
1.1.2	Système linéaire	6
1.1.3	Système non linéaire	6
1.1.4	Notions de stabilité dans \mathbb{R}^2	7
1.2	La stabilité des points d'équilibre aux sens de Lyapunov	8
1.3	Cycle limite	9
1.3.1	Trajectoire	11
1.4	Intégrale première	12
1.5	Critères de Routh-Hurwitz	12

Dans ce chapitre, nous nous concentrons sur la présentation des concepts généraux relatifs aux systèmes dynamiques : points d'équilibre, portrait de phase, stabilité...

1.1 Système dynamique- équation différentielle

Définition 1.1.1 [17] *Un système dynamique est un système d'équations permettent de décrire l'évolution au cours du temps d'un ensemble des objets en interaction, celui-ci est défini par un triplet $(X; T; f)$ constitué de l'espace d'état X , du domaine temporel T , et d'une application de transition d'état $f : X \times T \rightarrow X$, qui permet de définir à partir d'un vecteur de conditions initiales, l'état du système à tout instant.*

Donc, on peut définir un système dynamique comme une description d'un phénomène physique qui évolue au cours du temps (système continu ou système discret).

Définition 1.1.2 *Un système dynamique discret est défini par une itération successive d'une fonction f .*

Définition 1.1.3 [5] *Un système dynamique continu est quand à lui défini par une équation différentielle du premier ordre (EDP ou bien EDO) où le temps est la variable décrivant le système :*

$$\dot{x}(t) = f(x(t), t),$$

avec une condition initiale $x(t_0) = x_0$.

1.1.1 Systèmes autonomes ou non autonomes

On dit que le système :

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t)) \\ x(t_0) = x_0, \end{cases}$$

est autonome si la fonction f ne dépend pas du temps t . Par contre, le système :

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t), t) \\ x(t_0) = x_0, \end{cases}$$

est non autonome si la fonction f dépend de temps t .

1.1.2 Système linéaire

Un système d'équation différentielle linéaire peut s'écrire sous la forme :

$$\dot{x}(t) = M(t)x(t).$$

Où plus généralement

$$\dot{x}(t) = M(t)x(t) + h(t).$$

M : est une matrice carrée de dimension n et h un vecteur dont les éléments sont des fonctions de t .

Remarque 1.1.1 *Le terme linéaire désigne seulement la dépendance en relation avec x .*

1.1.3 Système non linéaire

Un système d'équation différentielle non linéaire peut s'écrire sous la forme :

$$\dot{x} = f(t, x(t)) = \begin{pmatrix} f_1(t, x(t)) \\ f_2(t, x(t)) \\ f_3(t, x(t)) \\ \vdots \\ f_n(t, x(t)) \end{pmatrix}.$$

Avec \mathbf{f} : est une fonction non linéaire continument différentiable de $\mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$

1.1.4 Notions de stabilité dans \mathbb{R}^2

La notion de stabilité permet de savoir le comportement des solutions lorsque le temps devient grand, il existe plusieurs définitions de la stabilité voir [11].

On considère le système d'équations différentielles ordinaires

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = f_1(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2(t) = f_2(x_1, x_2), \end{cases} \quad (1.1)$$

où f_1 et f_2 sont des fonctions de variables x_1 et x_2 .

Définition 1.1.4 [12] *Un point d'équilibre de (1.1) est une solution constante $c = (x_1^*, x_2^*)$ qui vérifie :*

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = f_1(x_1^*, x_2^*) = 0 \\ \dot{x}_2(t) = f_2(x_1^*, x_2^*) = 0. \end{cases}$$

Remarque 1.1.2 *Le système (1.1) peut admettre un point d'équilibre, plusieurs point d'équilibre ou aucun point d'équilibre.*

Définition 1.1.5 *Un portrait de phase est une représentation géométrique des trajectoires d'un système dynamique dans l'espace des phases.*

En dehors des points d'équilibres de $\dot{x} = f$ la variable x est soit croissante ou décroissantes $\dot{x} < 0$ ou $\dot{x} > 0$, le sens de la variation est représenté par des flèches orientées vers la droite si $\dot{x} > 0$ et vers la gauche si $\dot{x} < 0$, cette représentation est appelée portrait de phase.

Remarque 1.1.3 *Le plan (x_1, x_2) est appelé **plan de phase**, de plus la représentation des trajectoires dans ce plan de phase est appelée le **portrait de phase**.*

Définition 1.1.6 (Linéarisation) *Le linéarisé autour de l'équilibre (x_1^*, x_2^*) du système non linéaire (1.1) est défini par*

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x_1^*, x_2^*) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x_1^*, x_2^*) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x_1^*, x_2^*) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x_1^*, x_2^*) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix},$$

notée

$$\dot{X} = JX.$$

Où $J(x_1^*, x_2^*)$ est appelée la matrice jacobienne calculée au point (x_1^*, x_2^*) , elle est notée par J^* .

$\det(J^*)$ et $\text{tr}(J^*)$ dénotent respectivement le déterminant et la trace de la matrice jacobienne.

Théorème 1.1.1 Soit le système non-linéaire (1.1) admettant un point d'équilibre (x_1^*, x_2^*) hyperbolique et tel que $\det(J^*) \neq 0$. Alors, dans un voisinage du point d'équilibre, les portraits de phase du système (1.1) et sa forme linéarisée sont qualitativement équivalents.

Remarque 1.1.4 (x_1^*, x_2^*) est appelé un point fixe hyperbolique si toutes les valeurs propres de $J(x_1^*, x_2^*)$ ont une partie réelle non nulle.

Théorème 1.1.2 [15] On suppose pour le système (1.1) que

$$\begin{cases} \det(J^*) \neq 0 \\ \text{tr}^2 - 4 \det(J^*) \geq 0. \end{cases}$$

On a les résultats suivantes :

- 1- Si $\det(J^*) < 0$ alors le point d'équilibre est instable.
- 2- Si $\det(J^*) > 0$ et $\text{tr} < 0$, alors le point d'équilibre est localement asymptotiquement stable.
- 3- Si $\det(J^*) > 0$ et $\text{tr} \geq 0$, alors le point d'équilibre est instable.

1.2 La stabilité des points d'équilibre aux sens de Lyapunov

Définition 1.2.1 *Fonction définie positive* On appelle fonction définie positive (resp. négative) une fonction $V(x, y)$ définie, différentiable et de différentielle continue sur un ouvert D contenant l'origine et vérifiant les propriétés suivantes :

1. $V(0, 0) = 0$.
2. $\forall (x, y) \in D - (0, 0) \quad V(x, y) > 0$, (respectivement $V(x, y) < 0$).

Théorème 1.2.1 [8] Soit le système dynamique

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

où g et h sont des fonctions des variables x et y qui admet l'origine comme un point d'équilibre, s'il existe une fonction réelle $V(x, y)$ définie sur un ouvert D tel que :

1. $V(x, y)$ une fonction définie positive sur D .
2. $\forall (x, y) \in D - (0, 0)$ $\dot{V}(x, y)$ est définie négative, alors l'origine est un point d'équilibre asymptotiquement stable.
3. $\forall (x, y) \in D - (0, 0)$ $\dot{V}(x, y)$ est définie positive, alors l'origine est un point d'équilibre instable.

V est dite fonction de Lyapunov.

1.3 Cycle limite

Définition 1.3.1 [3] Un cycle limite C du système (1.1) est une trajectoire fermée isolée au moins d'un côté.

Remarque 1.3.1 Les cycles limites sont des phénomènes non linéaires. Ils n'apparaissent pas dans les systèmes linéaires, ce qui implique que les centres ne sont pas des cycles limites.

Théorème 1.3.1 La trajectoire C d'un cycle limite, toutes les trajectoires intérieures et extérieures voisines de C sont telle que :

Soit elles s'enroulent toutes en spirales autour de C pour $t \rightarrow +\infty$ ou bien $t \rightarrow -\infty$.

- Si toutes les trajectoires intérieures et extérieures s'enroulent autour de C , pour $t \rightarrow +\infty$, le cycle limite est stable.
- Si toutes les trajectoires intérieures et extérieures s'enroulent, toutes en spirale autour de C , pour $t \rightarrow -\infty$, le cycle limite est instable.

Exemple 1.3.1 Soit le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{y} = s + y(1 - (y^2 + s^2)) \\ \dot{s} = -y + s(1 - (y^2 + s^2)). \end{cases} \quad (1.2)$$

Le point d'équilibre de système (1.2) est l'origine $(y^*, s^*) = (0, 0)$. Ainsi la partie linéaire au voisinage du point d'équilibre est donnée par la formule suivante :

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ -1 & 1 \end{pmatrix}.$$

L'équation caractéristique $P(\lambda)$ est

$$\det(J - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 1 \\ -1 & 1 - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

par suite

$$\begin{aligned}P(\lambda) &= \det(J - \lambda I) = (1 - \lambda)(1 - \lambda) + 1 = 0, \\P(\lambda) &= \lambda^2 - 2\lambda + 2 = 0,\end{aligned}$$

alors, le discriminant $\Delta = (-2)^2 - 4(1)(2)$,

ce qui donne $\Delta = -4$ qu'est négatif.

Donc, on trouve deux valeurs propres sont complexes et conjuguées :

$$\lambda_{1,2} = \frac{2 \pm 2i}{2} = 1 \pm i,$$

on remarque que la partie réelle des valeurs propres est positive, par conséquent l'origine est un foyer instable.

Existence du cycle limite

Par un changement de variables en écrivant le système en coordonnées polaires (r, θ)

Nous posons

$$\begin{cases} y = r \cos \theta \\ s = r \sin \theta, \end{cases}$$

alors on obtient

$$\begin{cases} r^2 = y^2 + s^2 \\ \tan \theta = \frac{s}{y}, \end{cases}$$

ce qui donne

$$\begin{cases} r\dot{r} = y\dot{y} + s\dot{s} \\ \frac{d \tan \theta}{dt} = \frac{\dot{\theta}}{\cos^2 \theta} = \frac{\dot{s}y - \dot{y}s}{y^2}, \end{cases}$$

alors

$$\begin{cases} \dot{r} = r(1 - r^2) \\ \dot{\theta} = -1. \end{cases} \quad (1.3)$$

Donc, la solution de la deuxième équation du système (1.3) est la suivante :

$$\theta(t) = -t + \theta_0,$$

où θ_0 est une constante.

Le signe de la première équation de (1.3) i.e \dot{r} est celui de $(1 - r^2)$ car $r > 0$.

Si $r < 1$ cela implique que $\dot{r} > 0$, les trajectoires s'éloignent du point d'équilibre $(0, 0)$ et on a un cercle de centre $(0, 0)$ et de rayon 1, concernant le cas $r = 1$ on a $\dot{r} = 0$. Si $r > 1$ cela implique que $\dot{r} < 0$, les trajectoires s'approche vers un cycle limite. Donc, le cycle limite est **stable**.

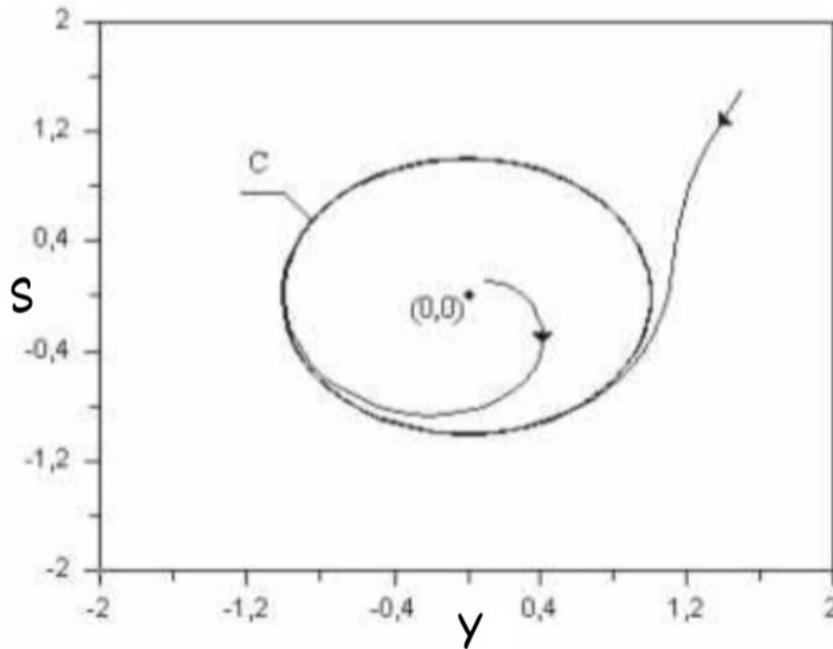


FIGURE 1.1 – Portrait de phase du système (1.2)

1.3.1 Trajectoire

Définition 1.3.2 Soit $B \in M_2(\mathbb{R})$, les solution du système $\dot{Y} = BY$ sont des application $t \rightarrow Y(t)$ de \mathbb{R} dans \mathbb{R}^2 qui peuvent être considérées comme des courbes paramétrées.

Une trajectoire T du système différentiel $\dot{Y} = BY$ est la courbe paramétrées définie par une solution :

$$Y(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

$$T = \{(x(t), y(t)) \quad / \quad t \in \mathbb{R}\}$$

1.4 Intégrale première

Définition 1.4.1 [3] *Soit le système suivant :*

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t), y(t)) \\ \dot{y}(t) = g(x(t), y(t)). \end{cases} \quad (1.4)$$

On dit que la fonction $I(x(t), y(t))$ est une intégrale première du système (1.4) si et seulement si elle est constante pour toute solution $(x(t), y(t))$ sur un domaine $D \subset \mathbb{R}^2$.

$I(x(t), y(t))$ est une intégrale première pour le système (1.4) si la condition suivante est vérifiée

$$\frac{dI}{dt}(x(t), y(t)) = \frac{\partial I}{\partial x} \dot{x}(t) + \frac{\partial I}{\partial y} \dot{y}(t) = 0,$$

d'où

$$\frac{dI}{dt}(x(t), y(t)) = \frac{\partial I}{\partial x} f(x(t), y(t)) + \frac{\partial I}{\partial y} g(x(t), y(t)) = 0.$$

1.5 Critères de Routh-Hurwitz

Nous avons vu précédemment que la condition de stabilité d'un point d'équilibre nécessite de vérifier que toutes les valeurs propres de la matrice Jacobienne sont négative. Alors qu'il n'est pas toujours facile de calculer les valeurs propres. Cependant, il existe des critères qui nous aident à conclure la stabilité locale d'un point d'équilibre sans calculer explicitement les valeurs propres.

Théorème 1.5.1 [3] *Soit le système linéaire de dimension n suivant :*

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n \beta_{ij} x_j \quad i \in [1, n] \quad \beta_i \in \mathbb{R}$$

où $B = [\beta_{ij}]$ une matrice carrée de dimension n à coefficients constants.

Sous l'hypothèse que $\det(B) \neq 0$ c'est-à-dire l'origine est l'unique point d'équilibre, B admet n valeurs propres solution de $\det(B - \lambda I) = 0$, un polynôme de degré n sous la forme :

$$P_B(\lambda) = \det(B - \lambda I) = \beta_0 \lambda^n + \beta_1 \lambda^{n-1} + \beta_2 \lambda^{n-2} + \dots + \beta_{n-1} \lambda + \beta_n.$$

Considérons les n déterminants suivants :

$$H_1 = \beta_1$$

$$H_2 = \begin{vmatrix} \beta_1 & \beta_3 \\ 1 & \beta_2 \end{vmatrix}$$

$$H_3 = \begin{vmatrix} \beta_1 & \beta_3 & \beta_5 \\ 1 & \beta_2 & \beta_4 \\ 0 & \beta_1 & \beta_3 \end{vmatrix}$$

$$H_p = \begin{vmatrix} \beta_1 & \beta_3 & \beta_5 & \dots \\ 1 & \beta_2 & \beta_4 & \dots \\ 0 & \beta_1 & \beta_3 & \dots \\ 0 & 1 & \beta_2 & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \beta_p \end{vmatrix}$$

avec $p \in [1, n]$, Dans le cas de dimension n , tous les β_j avec $j > i$ sont égaux à zéro. Nous avons le résultat suivant :

L'équilibre est **asymptotiquement stable** $\Leftrightarrow \forall p \in [1, n], H_p > 0$.

C'est-à-dire si les n déterminants H_p sont strictement positifs alors les valeurs propres ont toutes des parties réelles négatives.

Dans le cas de dimension deux, l'équation caractéristique est la suivante :

$$\lambda^2 - \text{tr}(B)\lambda + \det(B) = 0.$$

On a donc

$$\beta_1 = -\text{tr}(B), \quad \beta_2 = \det(B) \quad \text{et} \quad \beta_3 = 0.$$

Les conditions de Routh-Hurwitz sont données par

$$H_1 = \beta_1 = -\text{tr}(B) > 0 \text{ cela veut dire que } \text{tr}(B) < 0$$

$$H_2 = \beta_1\beta_2 - \beta_3 = -\text{tr}(B)\det(B) > 0 \text{ cela veut dire } \det(B) > 0$$

Dans le cas de la dimension trois, l'équation caractéristique s'écrit sous la forme :

$$\lambda^3 + \beta_1\lambda^2 + \beta_2\lambda + \beta_3 = 0$$

et les conditions de stabilité obtenues appliquant les critères de Routh-Hurwitz sont :

$$\beta_1 > 0$$

$$\beta_1\beta_2 - \beta_3 > 0$$

$$\beta_3 > 0$$

Bifurcation générique de Poincaré-Andronov-Hopf

Sommaire

2.1	Préliminaires	14
2.2	Bifurcation super critique de Poincaré-Andronov-Hopf .	16
2.3	Bifurcation sous-critique de Poincaré-Andronov-Hopf .	19

La bifurcation de Hopf et ses types sont l'objet de ce chapitre.

2.1 Préliminaires

Définition 2.1.1 *Une bifurcation d'un système dynamique, c'est une modification de la nature de ses points stationnaires ou de ses cycles limites (stabilité ou instabilité d'une ou plusieurs solutions suivant les conditions initiales) due au changement de la valeur d'un paramètre du système, le paramètre de bifurcation.*

$$\dot{x} = F(x, b)$$

en fonction du paramètre de bifurcation b , consiste à étudier le comportement asymptotique des solutions $x(t)$ en fonction de la variation du paramètre b .

On distingue plusieurs types de bifurcations par exemple : Bifurcation **selle-noeud**, bifurcation **transcritique**.., et bifurcation de **Hopf**.

Définition 2.1.2 *Bifurcation de Hopf c'est quand une modification continue des paramètres d'un système dynamique transforme une solution stationnaire stable en cycle limite.*

Théorème 2.1.1 (Hopf, 1942) Soit le système :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \lambda) \\ \dot{y} = g(x, y, \lambda), \end{cases} \quad (2.1)$$

où λ est un paramètre réel. Supposons que (x^*, y^*) est un point d'équilibre du système (2.1) pour toute valeur du paramètre λ . Soit la partie linéaire du système correspondant à la matrice Jacobienne $J^* = J(x^*, y^*)$ calculée au point (x^*, y^*) . Soient $\lambda_1(\lambda)$ et $\lambda_2(\lambda)$ les deux valeurs propres de cette Jacobienne :

$$\lambda_{1,2}(\lambda) = a(\lambda) \pm ib(\lambda),$$

avec $a(\lambda)$ la partie réelle et $b(\lambda)$ la partie imaginaire. Le théorème de Hopf s'énonce ainsi :

- la partie réelle des valeurs propres s'annulent pour une valeur λ^* du paramètre, soit $a(\lambda^*) = 0$.
- pour $\lambda = \lambda^*$, la partie imaginaire des valeurs propres est différente de zéro, $b(\lambda^*) \neq 0$. Cela revient à dire que les valeurs propres sont imaginaires pures.
- Supposons de plus que $\frac{da}{d\lambda}(\lambda^*) > 0$.

Alors on peut conclure :

- a) $\lambda = \lambda^*$ est une valeur de bifurcation du système.
- b) Il n'y a pas une autre valeur propre avec une partie réelle nulle, alors il existe en $\lambda = \lambda^*$ de cycle limite de période $\mathbf{T} = \frac{2\pi}{\mathbf{Im}(\lambda^*)}$
par suite on a trois cas possible de bifurcation :

- Lorsque $\lambda = \lambda^*$ (à la bifurcation), il existe des trajectoires concentrique autour de point d'équilibre, le point d'équilibre correspond alors des centres. On dit qu'on a une bifurcation de **Hopf générée**.
- Lorsque $\lambda = \lambda^*$, le point d'équilibre est asymptotiquement stable et $\exists \lambda' > \lambda^*$ pour toute λ vérifiant

$$\lambda^* < \lambda < \lambda',$$

tel qu'il existe, autour de point d'équilibre qui instable, un cycle limite asymptotiquement stable dont l'amplitude est proportionnelle à $\sqrt{\lambda - \lambda^*}$.

On dit qu'on a une bifurcation de **Hopf-super-critique**.

- Lorsque $\lambda = \lambda^*$, le point d'équilibre est instable et $\exists \lambda' > \lambda^*$ pour toute λ vérifiant

$$\lambda^* < \lambda < \lambda',$$

tel qu'il existe, autour de point d'équilibre asymptotiquement stable un cycle limite instable dont l'amplitude est proportionnelle à $\sqrt{|\lambda - \lambda^*|}$.

On dit qu'on a une bifurcation de **Hopf-sous-critique**.

Nous renvoyons le lecteur à d'autre versions sur la bifurcation de Hopf dans les références [9], [3].

2.2 Bifurcation super critique de Poincaré-Andronov-Hopf

Soit le système non-linéaire suivant :

$$\begin{cases} \dot{u} = bu + v - u(u^2 + v^2) \\ \dot{v} = -u + bv - v(u^2 + v^2). \end{cases}$$

On peut réécrire le système sous la forme

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b & 1 \\ -1 & b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -u(u^2 + v^2) \\ -v(u^2 + v^2) \end{pmatrix}.$$

Ce système admet un point d'équilibre à l'origine. Il est écrit sous la forme d'une somme de deux termes

Une partie linéaire

$$\begin{pmatrix} b & 1 \\ -1 & b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Une partie non-linéaire

$$\begin{pmatrix} -u(u^2 + v^2) \\ -v(u^2 + v^2) \end{pmatrix}.$$

On va étudier la partie linéaire qui est caractérisée par la matrice

$$J = \begin{pmatrix} b & 1 \\ -1 & b \end{pmatrix},$$

on a le déterminant de la matrice est donné par $\det(J) = b^2 + 1$ et la trace $\text{tr}(J) = 2b$, le discriminant de l'équation caractéristique $\Delta = -4$, les valeurs propres de la matrice J sont complexe conjuguées : $\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}J}{2} \pm i\frac{\sqrt{\Delta}}{2}$ alors $\lambda_{1,2} = b \pm i$, on a la partie réelle est $\text{Re}(\lambda_{1,2}) = b$ et la partie imaginaire est $\text{Im}(\lambda_{1,2}) = i$, si le paramètre b est négatif donc l'origine est un foyer stable, et si b est positif alors l'origine est un foyer instable et lorsque b est égal à zéro le système linéarisé prévoit des centres.

Mais on peut rien dire pour le système non-linéaire, pour déterminer la stabilité de l'origine dans le cas non-linéaire, nous utilisons la fonction définie positive :

$$V(u, v) = \frac{1}{2}(u^2 + v^2)$$

\dot{V} s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{V}(u, v) &= u\dot{u} + v\dot{v} \\ &= u(v - u(u^2 + v^2)) + v(-u - v(u^2 + v^2)) \\ &= -u^2(u^2 + v^2) - v^2(u^2 + v^2) \\ &= -(u^2 + v^2)^2.\end{aligned}$$

\dot{V} est strictement négative, alors l'origine est asymptotiquement stable lorsque $b = 0$. Par conséquent, la fonction $V(u, v)$ est une fonction de Lyapunov, donc le domaine d'attraction de l'origine est \mathbb{R}^2 .

Pour préciser le portrait de phase nous passons en coordonnées polaires :
Soit

$$\begin{cases} u = r \cos \theta \\ v = r \sin \theta, \end{cases}$$

d'où

$$\begin{cases} r^2 = u^2 + v^2 & (2.2) \\ \tan \theta = \frac{v}{u}. & (2.3) \end{cases}$$

Dérivons l'équation (2.2)

$$\begin{aligned}r\dot{r} &= u\dot{u} + v\dot{v} \\ &= r^2(b - r^2),\end{aligned}$$

et la dérivée de l'équation (2.3) est donnée par

$$\frac{d \tan \theta}{dt} = \frac{\dot{\theta}}{\cos^2 \theta} = \frac{\dot{v}u - \dot{u}v}{u^2}.$$

Ce qui donne

$$\frac{\dot{\theta}}{\cos^2 \theta} = -\frac{r^2}{r^2 \cos^2 \theta}.$$

Donc, le système s'écrit sous la forme

$$\begin{cases} \dot{r} = r(b - r^2) \\ \dot{\theta} = -1. \end{cases}$$

- Si $b \leq 0$:

On a un seul point d'équilibre $r = 0$ qui est asymptotiquement stable.

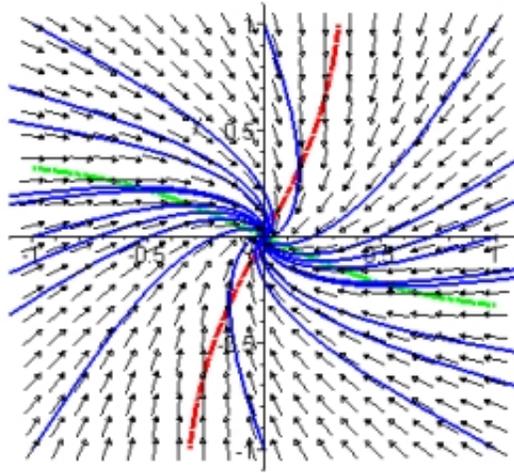


FIGURE 2.1 – Portrait de phase de la bifurcation de P-A-H super-critique pour $b \leq 0$

- Si $b > 0$:

On a deux points d'équilibre positifs $r = 0$ et $r = \sqrt{b}$, tel que le premier point d'équilibre est instable et le deuxième est asymptotiquement stable.

Nous remarquons que si $r = \sqrt{b}$ on a $\dot{r} = 0$, alors on a un cercle de centre $(0, 0)$ et de rayon r .

Par conséquent il s'agit d'un cycle limite asymptotiquement stable.

Nous concluons que si,

- $b < 0$ l'origine est un foyer stable.
- $b = 0$ l'origine est asymptotiquement stable.
- $b > 0$ l'origine est un foyer instable entouré d'un cycle limite asymptotiquement stable.

Diagramme de bifurcation :

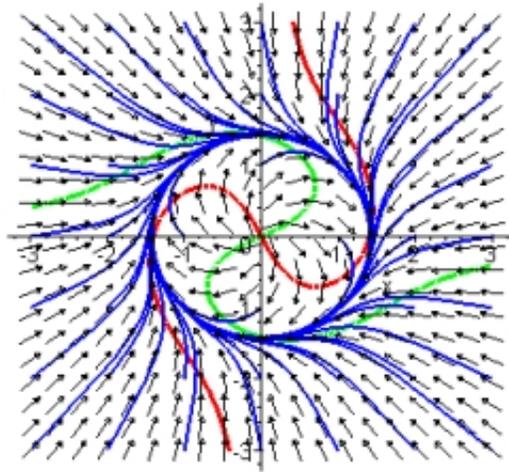


FIGURE 2.2 – Portrait de phase de la bifurcation de P-A-H super-critique pour $b > 0$

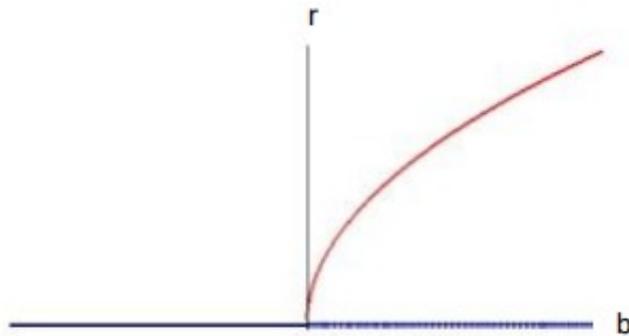


FIGURE 2.3 – Diagramme de la bifurcation de P-A-H super-critique pour

Nous parlons d'une bifurcation de **Poincaré-Andronov-Hopf super-critique** si nous avons un cycle limite asymptotiquement stable.

2.3 Bifurcation sous-critique de Poincaré-Andronov-Hopf

Soit le système non-linéaire suivant :

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} b & 1 \\ -1 & b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}}_{\text{partie linéaire}} + \underbrace{\begin{pmatrix} u(u^2 + v^2) \\ v(u^2 + v^2) \end{pmatrix}}_{\text{partie non-linéaire}}.$$

La partie linéaire de ce système est identique avec le système précédent. Maintenant nous étudions la partie non-linéaire tel que la fonction définie positive :

$$V(u, v) = \frac{1}{2}(u^2 + v^2)$$

\dot{V} s'écrit :

$$\begin{aligned} \dot{V} &= u\dot{u} + v\dot{v} \\ &= u(v + u(u^2 + v^2)) + v(-u + v(u^2 + v^2)) \\ &= u^2(u^2 + v^2) + v^2(u^2 + v^2) \\ &= (u^2 + v^2)^2. \end{aligned}$$

Il est clair que \dot{V} est strictement positive, alors lorsque $b = 0$ l'origine est un point d'équilibre instable.

Après passage au coordonnées polaires nous obtenons

$$\begin{cases} \dot{r} = r(b + r^2) \\ \dot{\theta} = -1. \end{cases}$$

- Si $b < 0$:

On a deux points d'équilibre positifs $r = 0$ et $r = \sqrt{|b|}$, tel que le premier point d'équilibre est asymptotiquement stable et le deuxième est instable.

Nous remarquons que si $r = \sqrt{|b|}$ on a $\dot{r} = 0$, alors on a un cercle de centre $(0, 0)$ et de rayon r .

Par conséquent il s'agit d'un cycle limite instable.

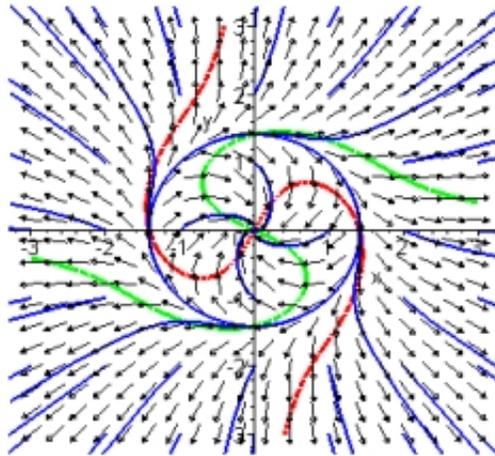


FIGURE 2.4 – Portrait de phase de la bifurcation de P-A-H sous-critique pour $b < 0$

- Si $b \geq 0$:

On a un seul point d'équilibre $r = 0$ qui est instable.

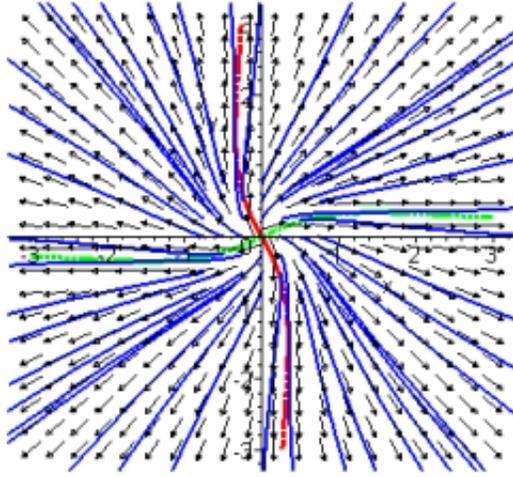


FIGURE 2.5 – Portrait de phase de la bifurcation de P-A-H sous-critique pour $b \geq 0$

Nous concluons que si,

- $b < 0$ l'origine est un foyer stable entouré d'un cycle limite instable.
- $b = 0$ l'origine est un point d'équilibre instable.
- $b > 0$ l'origine est un foyer instable.

Diagramme de bifurcation :

Nous parlons d'une bifurcation **Poincaré-Adronov-Hopf sous-critique** si nous avons un cycle limite instable.

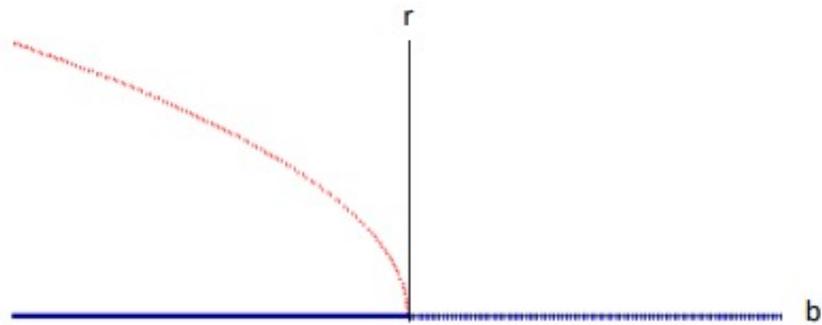


FIGURE 2.6 – Diagramme de la bifurcation de P-A-H sous-critique

Application en Biologie

Sommaire

3.1	Modèle de Goodwin	24
3.1.1	Historique	24
3.1.2	Étude mathématique du modèle	25
3.1.3	Étude de la stabilité des points d'équilibre	26
3.2	Modèle proie-prédateur de Beddington-DeAngelis . . .	32
3.2.1	Historique	32
3.2.2	Étude mathématique du modèle	33
3.2.3	Étude de la stabilité des points d'équilibre	34

Nous étudions dans cette partie la stabilité du modèle de Goodwin et du modèle proie-prédateur de Beddington-DeAngelis, ainsi que les conditions sur les paramètres qui permettent d'avoir une bifurcation de Hopf.

3.1 Modèle de Goodwin

3.1.1 Historique

Au début des années 1960, Goodwin a proposé un modèle mathématique pour décrire comment le protéine de transcription inhibe son propre gène, ce qui constitue un mécanisme de rétroaction négative.

Ce modèle a été analysé par Murray (1993)[16, 19] dans un système de trois équations

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \frac{a_1}{1 + Z^k} - a_4 X \\ \frac{dY}{dt} = a_2 X - a_5 Y \\ \frac{dZ}{dt} = a_3 Y - a_6 Z, \end{cases} \quad (3.1)$$

avec :

X concentration de l'*ARNm*

Y concentration de la protéine enzymatique

Z concentration d'inhibiteur de la transcription

a₁, a₂, a₃ représentent les taux de transcription, de translation et de l'inhibition de la transcription, respectivement.

a₄, a₅, a₆ représentent les taux de dégradation de l'*ARNm*, du protéine et d'inhibiteur de la transcription, respectivement.

k coefficient d'inhibiteur.

Ce modèle cherche à expliquer la transcription et la traduction de l'*ARNm* et de la protéine, où l'intermédiaire *X* (*ARNm*) est produit à un taux constant sans inhibition, mais sa production est réduite par l'augmentation des concentrations de *Z* due au facteur inhibiteur $f_{inhib} = \frac{1}{1 + Z^k}$.

Chaque modérateur $I(X, Y, Z)$ se décompose selon le schéma (*N*)



Selon les constantes de vitesse de synthèse (a_1, a_2, a_3) et des constantes de vitesse de dégradation (a_4, a_5, a_6) pendant les oscillations, la dynamique des modérateurs dépend du fait que les valeurs d'état d'équilibre sont hautes ou basses car les réactions de synthèse sont actives ou inhibées. Le graphique (*N*) indique que les constantes de vitesse de dégradation jouent un rôle important dans la définition de la durée de la période de l'oscillateur dans ce modèle.

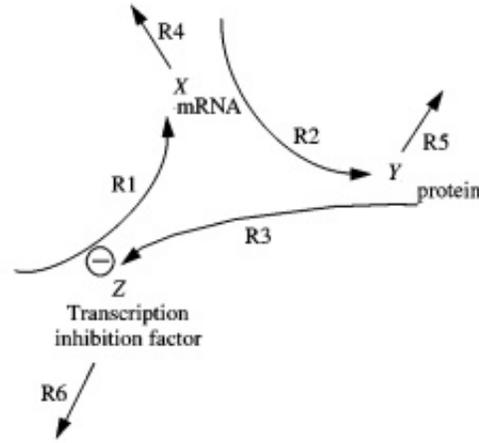


FIGURE 3.1 – modèle de Goodwin : $R1$ représente la formation de l'ARNm, $R2$ représente la synthèse du protéine et $R3$ la production du facteur d'inhibition de la transcription. $R4$, $R5$ et $R6$ représentent les réactions de dégradation.

3.1.2 Étude mathématique du modèle

Dans cette partie nous étudierons la stabilité des points d'équilibre. A fin de rendre le système (3.1) plus simple nous introduisons les variables suivantes,

$$\begin{cases} x = \frac{a_2 a_3}{a_5 a_6} X \\ y = \frac{a_3}{a_6} Y \\ z = Z, \end{cases}$$

et nous posons aussi, $\tau = \gamma t$ avec $\gamma = \frac{a_1 a_2 a_3}{a_5 a_6}$, nous remplaçons les variables x, y, z dans le système (3.1)

$$\begin{cases} \gamma \frac{a_5 a_6}{a_2 a_3} \frac{dx}{d\tau} = \frac{a_1}{1 + z^k} - \frac{a_4 a_5 a_6}{a_2 a_3} x \\ \gamma \frac{a_6}{a_3} \frac{dy}{d\tau} = \frac{a_5 a_6}{a_3} (x - y) \\ \gamma \frac{dz}{d\tau} = a_6 (y - z), \end{cases}$$

ce qui donne

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = \frac{1}{1 + z^k} - \frac{a_4 a_5 a_6}{a_1 a_2 a_3} x \\ \frac{dy}{d\tau} = \frac{a_5 a_5 a_6}{a_1 a_2 a_3} (x - y) \\ \frac{dz}{d\tau} = \frac{a_6 a_5 a_6}{a_1 a_2 a_3} (y - z). \end{cases}$$

Le nouveau système est donné par la formule suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = \frac{1}{1+z^k} - c_4x \\ \frac{dy}{d\tau} = c_5(x-y) \\ \frac{dz}{d\tau} = c_6(y-z). \end{cases} \quad (3.2)$$

Avec $c_i = \frac{a_i}{\gamma} \forall i \in \{4, 5, 6\}$

nous supposons que $c_4 = c_5 = c_6 = c$ juste pour simplifier l'étude mathématiques.

3.1.3 Étude de la stabilité des points d'équilibre

Cherchons (x^*, y^*, z^*) qui vérifient le système (3.2)

$$\begin{cases} \frac{1}{1+z^k} - cx = 0 \\ c(x-y) = 0 \\ c(y-z) = 0, \end{cases}$$

alors on trouve

$$\begin{cases} cx = \frac{1}{1+z^k} \\ x = y \\ y = z. \end{cases}$$

Donc le système admet un point d'équilibre quant $x^* = y^* = z^* = \alpha$, avec $\alpha \in \mathbb{R}^+$ vérifiant la condition : $c\alpha = \frac{1}{1+\alpha^k}$.

Stabilité des points d'équilibre

La matrice jacobienne J associée au système (3.2) donné par

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} -c & 0 & \frac{-kz^{k-1}}{(1+z^k)^2} \\ c & -c & 0 \\ 0 & c & -c \end{pmatrix}.$$

Stabilité du point d'équilibre $(x^*, y^*, z^*) = (\alpha, \alpha, \alpha)$

$$J(\alpha, \alpha, \alpha) = \begin{pmatrix} -c & 0 & \frac{-k\alpha^{k-1}}{(1+\alpha^k)^2} \\ c & -c & 0 \\ 0 & c & -c \end{pmatrix}.$$

Nous posons

$$\psi = \frac{k\alpha^{k-1}}{(1+\alpha^k)^2} = (c\alpha)^2(k\alpha^{k-1}),$$

ce qui donne

$$\begin{aligned} \psi &= c^2 k \alpha^{k+1} \\ \psi &= c^2 k \alpha \left(\frac{1 - c\alpha}{c\alpha} \right), \end{aligned}$$

alors

$$\psi = ck(1 - c\alpha) > 0 \quad \text{car} \quad c\alpha = \frac{1}{1 + \alpha^k}.$$

L'équation caractéristique de la matrice jacobienne est donné par

$$P_J(\lambda) = \det(J - \lambda I) = \begin{vmatrix} -c - \lambda & 0 & -ck(1 - c\alpha) \\ c & -c - \lambda & 0 \\ 0 & c & -c - \lambda \end{vmatrix},$$

alors

$$\begin{aligned} P_J(\lambda) &= (-c - \lambda)(c + \lambda)^2 - c^3 k(1 - c\alpha) \\ &= -(c + \lambda)^3 - c^3 k(1 - c\alpha), \end{aligned}$$

maintenant, nous résolvons l'équation $P_J(\lambda) = 0$

$$(c + \lambda)^3 + c^3 k(1 - c\alpha) = 0, \tag{3.3}$$

ce qui donne

$$c + \lambda = \sqrt[3]{-c^3 k(1 - c\alpha)},$$

nous pouvons écrire le polynôme caractéristique (3.3) sous la forme suivante

$$P_J(\lambda) = \lambda^3 + 3c\lambda^2 + 3c^2\lambda + (c^3 + c^3 k(1 - c\alpha)), \tag{3.4}$$

donc on trouve

$$\lambda_1 = -c - \sqrt[3]{c^3 k(1 - c\alpha)} \quad \text{ou} \quad \lambda_{2,3} = \frac{(-2c + \sqrt[3]{c^3 k(1 - c\alpha)}) \pm \sqrt{3}i \left(\sqrt[3]{c^3 k(1 - c\alpha)} \right)}{2},$$

après d'autre simplification on obtient

$$\lambda_1 = -c - \sqrt[3]{c^3 k(1 - c\alpha)} \quad \text{ou} \quad \lambda_{2,3} = -c + \frac{c}{2} \sqrt[3]{k(1 - c\alpha)} \pm \frac{\sqrt{3}}{2} ic \sqrt[3]{k(1 - c\alpha)}.$$

Pour trouver $\lambda_{2,3}$ nous effectuons les calculs suivants

$$P_J(\lambda) = (\lambda - \lambda_1) (b\lambda^2 + d\lambda + e),$$

alors

$$P_J(\lambda) = b\lambda^3 + \left(d + cb + b\sqrt[3]{c^2\psi}\right) \lambda^2 + \left(e + dc + d\sqrt[3]{c^2\psi}\right) \lambda + ce + e\sqrt[3]{c^2\psi},$$

par identification avec (3.4) nous avons

$$\begin{cases} b = 1 \\ d + cb + b\sqrt[3]{c^2\psi} = 3c \\ e + dc + d\sqrt[3]{c^2\psi} = 3c^2, \end{cases}$$

ce qu'implique

$$\begin{cases} b = 1 \\ d + c + \sqrt[3]{c^2\psi} = 3c \\ e + dc + d\sqrt[3]{c^2\psi} = 3c^2, \end{cases}$$

par conséquent

$$\begin{cases} b = 1 \\ d = 2c - \sqrt[3]{c^2\psi} \\ e = c^2 - c\sqrt[3]{c^2\psi} + \left(\sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2, \end{cases}$$

ce qui donne

$$P_J(\lambda) = \left(\lambda + c + \sqrt[3]{c^2\psi}\right) \left(\lambda^2 + \left(2c - \sqrt[3]{c^2\psi}\right) \lambda + c^2 - c\sqrt[3]{c^2\psi} + \left(\sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2\right) = 0.$$

Calculons Δ

$$\begin{aligned} \Delta &= \left(2c - \sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2 - 4 \left(c^2 - c\sqrt[3]{c^2\psi} + \left(\sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2\right) \\ &= 4c^2 + \left(\sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2 - 4c\sqrt[3]{c^2\psi} - 4c^2 + 4c\sqrt[3]{c^2\psi} - 4 \left(\sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2 \\ &= -3 \left(\sqrt[3]{c^2\psi}\right)^2. \end{aligned}$$

Donc

$$\lambda_{2,3} = \frac{-2c + \sqrt[3]{c^2\psi} \pm \sqrt{3}i \left(\sqrt[3]{c^2\psi} \right)}{2}$$

$$\lambda_{2,3} = -c + \frac{c}{2} \sqrt[3]{k(1-c\alpha)} \pm \frac{\sqrt{3}}{2} ic \sqrt[3]{k(1-c\alpha)}.$$

Nous utilisons le Théorème de Routh Hurwitz 1.5.1 pour déterminer la nature des points d'équilibre, nous posons les variables

$$\begin{aligned}\beta_1 &= 3c, \\ \beta_2 &= 3c^2, \\ \beta_3 &= c^3 + c^3k(1-c\alpha).\end{aligned}$$

Les conditions de Routh Hurwitz sont les suivantes

$$\begin{aligned}H_1 &= \beta_1 > 0, \\ H_2 &= \beta_1\beta_2 - \beta_3 > 0, \\ H_3 &= \beta_3 > 0,\end{aligned}$$

les conditions H_1 et H_3 sont bien vérifiées, il ne reste à vérifier que la condition H_2

$$H_2 = \beta_1\beta_2 - \beta_3 > 0,$$

c'est-à-dire

$$\begin{aligned}8c^3 - c^3k(1-c\alpha) &> 0 \Rightarrow c^3(8 - k(1-c\alpha)) > 0 \\ &\Rightarrow k(1-c\alpha) < 8 \\ &\Rightarrow c\alpha > \frac{k-8}{k} \\ &\Rightarrow c > \frac{k-8}{\alpha k},\end{aligned}$$

d'où tous les valeurs propres admettent des parties réelles négatives par conséquent le point d'équilibre (x^*, y^*, z^*) est **stable**.

Existence d'un cycle limite

Nous pouvons voir que si $c\alpha > 0$ alors $1-c\alpha < 1$ d'où $k(1-c\alpha) < k$ donc si $k \leq 8$ nous avons $k(1-c\alpha) < 8$ d'où on aura toujours la stabilité des points d'équilibre.

Par conséquent il n'y a aura pas d'existence de cycle limite alors il n'y a pas de bifurcation de Hopf.

si $k > 8$, nous avons trois valeurs propres : $\lambda_1 < 0$ et un pair de valeurs propres complexes conjuguées vérifient

• (\mathbf{H}_1) :

$$Re(\lambda_{2,3}(c)) = -c + \frac{c}{2}\sqrt[3]{k(1-c\alpha)},$$

$$Re(\lambda_{2,3}(c)) = 0 \Rightarrow -c + \frac{c}{2}\sqrt[3]{k(1-c\alpha)} = 0,$$

ce qui donne

$$c = \frac{k-8}{\alpha k}.$$

Donc, la valeur de bifurcation est

$$c_f = \frac{k-8}{\alpha k}.$$

D'où

$$\begin{aligned} Re(\lambda_{2,3}(c_f)) &= -c_f + \frac{c_f}{2}\sqrt[3]{k(1-c_f\alpha)} \\ &= -\frac{k-8}{\alpha k} + 2 \times \frac{k-8}{2\alpha k}, \end{aligned}$$

alors $Re(\lambda_{2,3}(c_f)) = 0$.

$$\begin{aligned} Im(\lambda_{2,3}(c_f)) &= \frac{\sqrt{3}}{2}c_f\sqrt[3]{k(1-c_f\alpha)} \\ &= \frac{\sqrt{3}}{2} \frac{k-8}{\alpha k} \sqrt[3]{k \left(1 - \frac{k-8}{\alpha k}\alpha\right)}, \end{aligned}$$

ce qui donne

$$\begin{aligned} Im(\lambda_{2,3}(c_f)) &= \frac{\sqrt{3}}{2} \frac{k-8}{\alpha k} \times 2 \\ &= \sqrt{3} \frac{k-8}{\alpha k}, \end{aligned}$$

nous concluons si $k > 8$ on a $Im(\lambda_{2,3}) > 0$.

$$\frac{dRe}{dc}(\lambda_{2,3}) = -1 + \frac{1}{2}\sqrt[3]{k(1-c\alpha)} + \frac{c}{2} \left(\frac{-\alpha k}{3\sqrt[3]{(k(1-c\alpha))^2}} \right),$$

donc

$$\begin{aligned} \frac{dRe}{dc}(\lambda_{2,3}(c_f)) &= -1 + \frac{1}{2}\sqrt[3]{k(1-c_f\alpha)} + \frac{c_f}{2} \left(\frac{-\alpha k}{3\sqrt[3]{(k(1-c_f\alpha))^2}} \right) \\ &= -1 + 1 - \frac{1}{6} \times \frac{k-8}{(\sqrt[3]{(8)^2})}, \end{aligned}$$

alors $\frac{dRe}{dc}(\lambda_{2,3}(c_f)) = \frac{8-k}{24}$,

d'où si $k > 8$ on a $\frac{dRe}{dc}(\lambda_{2,3}(c_f)) \neq 0$.

- **(H₂)** :

Nous avons λ_1 est une valeur propre réelle non nulle avec

$$\begin{aligned}\lambda_1(c_f) &= -c_f - c_f \sqrt[3]{k(1 - c_f \alpha)} \\ &= -\frac{k-8}{\alpha k} - 2\frac{k-8}{\alpha k},\end{aligned}$$

alors

$$\begin{aligned}\lambda_1(c_f) &= -3\frac{k-8}{\alpha k} \\ &= -3c_f,\end{aligned}$$

d'où si $k > 8$ on a

$$c_f = \frac{k-8}{\alpha k} \neq 0.$$

Donc $\lambda_1(c_f) \neq 0$

nous remarquons que les hypothèses du Théorème de Hopf 2.1.1 sont vérifiées, alors il existe un cycle limite au point de bifurcation c_f .

Avec

$$T = \frac{2\pi}{\text{Im}(\lambda_{2,3})} = \frac{2\pi}{\sqrt{3}c},$$

car on a

$$\text{Im}(\lambda_{2,3}) = \frac{\sqrt{3}}{2} c \sqrt[3]{k(1 - c\alpha)} = \frac{\sqrt{3}}{2} c \sqrt[3]{8} = \sqrt{3}c.$$

Nous concluons que

- Si $c < \frac{k-8}{\alpha k}$ les points d'équilibres **instable**.
- Si $c > \frac{k-8}{\alpha k}$ les points d'équilibres **stable**.
- Si $c = \frac{k-8}{\alpha k}$ on a une bifurcation de Hopf alors il existe un cycle limite.

Diagramme de bifurcation

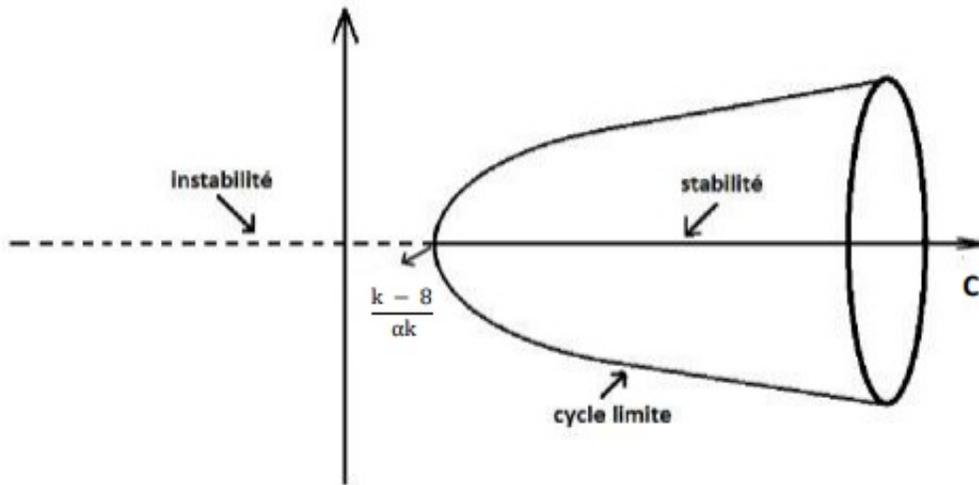


FIGURE 3.2 – Diagramme de bifurcation

Interprétation

Nous concluons que les oscillations de cycle limite ne peuvent être obtenues que si le coefficient d'inhibiteur k est supérieur à 8.

3.2 Modèle proie-prédateur de Beddington-DeAngelis

3.2.1 Historique

Le développement des modèles d'écosystèmes est devenu un domaine de recherche active en écologie, car la plupart des modèles produits prennent en compte des processus de consommation impliquant des interactions trophiques entre les composants du système, et de nombreuses expressions mathématiques ont été introduites pour simuler les relations trophiques.

Lotka 1925, Volterra 1928 voir [13] considèrent que le taux de nourriture est directement proportionnel au produit de la consommation s et du volume de nourriture x

$$G = \alpha x s \quad (3.5)$$

Où α est une constante proportionnelle.

Comme Smith 1952 et Minorsky 1962 [14] l'ont affirmé, l'équation (3.5) n'est pas pertinente pour décrire les conditions d'approvisionnement alimentaire abondant, où le taux d'alimentation ne doit être lié qu'au nombre de population consommatrice s . Leur interprétation était que lorsque la nourriture est disponible en abondance, les consommateurs s'alimenteront au maximum, donc Ivlev 1961 et Gallopin 1971 a suggéré une modification dans l'équation (3.5)

$$G = \alpha s(1 - e^{-cx}) \quad (3.6)$$

avec α, c sont des constants.

En d'autres termes :

$$G = \frac{\alpha x s}{c + x} \quad (3.7)$$

Introduites par Watt 1954 et Holling 1959 [10], les deux équations (3.6) et (3.7) permettent au taux d'alimentation de devenir proportionnel à la consommation de la population et à l'approvisionnement alimentaire de devenir abondant. Les équations (3.6) et (3.7) fonctionnent pour augmenter les valeurs de x et s là où le terme de puissance est réaliste. Il peut y avoir un accroissement de la densité de population selon le consommateur, mais G n'augmentera pas proportionnellement en raison de l'interaction entre les consommateurs, et il y a donc une réduction de l'efficacité de la prédation. Ainsi, la discordance entre les scientifiques subsiste sur les équations nutritionnelles pour chaque unité de consommation G/s , car elle interagit avec les changements de densité de consommateurs.

Le modèle proie-prédateur original introduit par DeAngelis 1975 voir [4] de la forme suivante

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = kx - \frac{\alpha x s}{a + ex + ds} - h_1 x^2 \\ \dot{s}(t) = -\gamma s + \frac{\beta \alpha x s}{a + ex + ds} - h_2 s^2, \end{cases} \quad (3.8)$$

où les paramètres sont des constantes positives.

$\mathbf{x}(t), \mathbf{s}(t)$ densités de la proie et du prédateur respectivement.

\mathbf{k} taux de croissance du proie.

γ taux de mortalité du prédateur.

α taux de prédation du prédateur sur la proie.

β taux de conversion de biomasse de proie en biomasse de prédateur.

\mathbf{a} coefficient de normalisation qui relie les densités du prédateur et de la proie à l'environnement.

\mathbf{e} facteur de pondération des aliments qui relie inversement à la densité de proie dont la saturation alimentaire se produit.

\mathbf{d} paramètre de prédation.

\mathbf{h}_i paramètres d'interférence.

$G(x, s) = \frac{\alpha x s}{a + ex + ds}$ représente des cas d'interaction alimentaire avec le consommateur.

Dans ce chapitre nous étudions le système (3.8) avec une croissance logistique de la proie linéaire de Beddington $h_1 = h_2 = 0$

3.2.2 Étude mathématique du modèle

Dans cette partie nous étudierons la stabilité des points d'équilibre.

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = kx - \frac{\alpha x s}{1 + ex + ds} \\ \dot{s}(t) = -\gamma s + \frac{\beta \alpha x s}{1 + ex + ds} \end{cases} \quad \text{avec } x(0) > 0 \text{ et } s(0) > 0 \quad (3.9)$$

3.2.3 Étude de la stabilité des points d'équilibre

Cherchons (x^*, s^*) qui vérifient le système (3.9)

Nous posons

$$\begin{cases} f_1(x, s) = kx - \frac{\alpha x s}{1 + ex + ds} \\ f_2(x, s) = -\gamma s + \frac{\beta \alpha x s}{1 + ex + ds}, \end{cases}$$

alors

$$\begin{cases} f_1(x, s) = 0 \\ f_2(x, s) = 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} kx - \frac{\alpha x s}{1 + ex + ds} = 0 \\ -\gamma s + \frac{\beta \alpha x s}{1 + ex + ds} = 0, \end{cases}$$

ce qui donne

$$\begin{cases} x(k - \frac{\alpha s}{1 + ex + ds}) = 0 \\ s(-\gamma + \frac{\beta \alpha x}{1 + ex + ds}) = 0. \end{cases}$$

Donc, le système admet deux points d'équilibre, le premier point d'équilibre est l'origine $(0, 0)$ et le deuxième point d'équilibre est $(x^*, s^*) = \left(\frac{\gamma}{\alpha\beta - (d\beta k + \gamma e)}, \frac{\beta k}{\alpha\beta - (d\beta k + \gamma e)} \right)$.

Le point d'équilibre est strictement positif si la condition suivante est bien vérifiée

$$\alpha\beta > (d\beta k + \gamma e).$$

Stabilité des points d'équilibre

La matrice Jacobienne J associée au système (3.9) donné par

$$J(x, s) = \begin{pmatrix} k - \frac{\alpha s(1 + ds)}{(1 + ex + ds)^2} & -\frac{\alpha x(1 + ex)}{(1 + ex + ds)^2} \\ \frac{\beta \alpha s(1 + ds)}{(1 + ex + ds)^2} & -\gamma + \frac{\beta \alpha x(1 + ex)}{(1 + ex + ds)^2} \end{pmatrix}.$$

Stabilité du point d'équilibre $(0, 0)$

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} k & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix},$$

alors $\lambda_1 = k$ et $\lambda_2 = -\gamma$, on a deux valeurs propres opposées par conséquent le point d'équilibre $(0, 0)$ est un point selle (**instable**).

Stabilité du point d'équilibre $(\mathbf{x}^*, \mathbf{s}^*)$

$$J(x^*, s^*) = \begin{pmatrix} k - \frac{\alpha s^*(1 + ds^*)}{(1 + ex^* + ds^*)^2} & -\frac{\alpha x^*(1 + ex^*)}{(1 + ex^* + ds^*)^2} \\ \frac{\beta \alpha s^*(1 + ds^*)}{(1 + ex^* + ds^*)^2} & -\gamma + \frac{\beta \alpha x^*(1 + ex^*)}{(1 + ex^* + ds^*)^2} \end{pmatrix},$$

nous utilisons les relations d'équilibre suivantes

$$\begin{cases} \frac{\alpha s^*}{1 + ex^* + ds^*} = k \\ \frac{\beta \alpha x^*}{1 + ex^* + ds^*} = \gamma, \end{cases}$$

alors

$$J(x^*, s^*) = \begin{pmatrix} k - \frac{k(1 + ds^*)}{1 + ex^* + ds^*} & -\frac{\gamma}{\beta} \frac{(1 + ex^*)}{1 + ex^* + ds^*} \\ \frac{\beta k(1 + ds^*)}{1 + ex^* + ds^*} & -\gamma + \frac{\gamma(1 + ex^*)}{1 + ex^* + ds^*} \end{pmatrix},$$

pour calculer la trace et le déterminant nous simplifions les termes de la matrice J

$$\begin{aligned} k - \frac{k(1 + ds^*)}{1 + ex^* + ds^*} &= k \left(1 - \frac{1 + ds^*}{1 + ex^* + ds^*} \right) \\ &= k \frac{ex^*}{1 + ex^* + ds^*}, \end{aligned}$$

ce qui donne

$$kex^* \frac{\gamma}{\beta \alpha x^*}$$

alors

$$\frac{k\gamma e}{\beta \alpha}.$$

$$\begin{aligned} -\frac{\gamma}{\beta} \frac{(1 + ex^*)}{1 + ex^* + ds^*} &= -\frac{\gamma}{\beta} \frac{s^* \left(\frac{\alpha - dk}{k} \right)}{\frac{\alpha s^*}{k}} \\ &= \frac{\gamma}{\beta \alpha} (dk - \alpha). \end{aligned}$$

$$\frac{\beta k (1 + ds^*)}{1 + ex^* + ds^*} = \beta k \frac{x^* \left(\frac{\beta\alpha - e\gamma}{\gamma} \right)}{\frac{\beta\alpha x^*}{\gamma}}$$

d'où

$$\frac{k}{\alpha} (\beta\alpha - e\gamma).$$

$$\begin{aligned} -\gamma + \frac{\gamma(1 + ex^*)}{1 + ex^* + ds^*} &= \gamma \left(-1 + \frac{1 + ex^*}{1 + ex^* + ds^*} \right) \\ &= -\gamma \frac{ds^*}{1 + ex^* + ds^*}, \end{aligned}$$

ce qui donne

$$-\gamma ds^* \frac{k}{\alpha s^*} = -\frac{\gamma dk}{\alpha}.$$

Par suite $J(x^*, s^*)$ devient

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \frac{k\gamma e}{\beta\alpha} & \frac{\gamma}{\beta\alpha} (dk - \alpha) \\ \frac{k}{\alpha} (\beta\alpha - e\gamma) & -\frac{\gamma dk}{\alpha} \end{pmatrix}.$$

Calculons le déterminant et la trace de la matrice $J(x^*, s^*)$

$$\begin{aligned} \det J(x^*, s^*) &= -\frac{k\gamma e}{\beta\alpha} \frac{\gamma dk}{\alpha} - \frac{\gamma}{\beta\alpha} \frac{k}{\alpha} (dk - \alpha) (\beta\alpha - e\gamma) \\ &= \frac{\gamma k}{\beta\alpha^2} (\beta\alpha^2 - dk\beta\alpha - e\alpha\gamma), \end{aligned}$$

donc

$$\det J(x^*, s^*) = \frac{\gamma k}{\beta\alpha} (\beta\alpha - (dk\beta + e\gamma)) > 0.$$

$$\begin{aligned} \text{tr} J(x^*, s^*) &= \frac{k\gamma e}{\beta\alpha} - \frac{\gamma dk}{\alpha} \\ &= \frac{k\gamma}{\beta\alpha} (e - \beta d), \end{aligned}$$

nous avons la trace change de signe et le déterminant positif, elle est positif si $e > \beta d$ et négatif si $e < \beta d$, la trace s'annule si $e = \beta d$, ce qui conduit à une bifurcation de Hopf.

Vérifions les conditions du Théorème de P-A-H 2.1.1

$$\begin{aligned}\Delta(x^*, s^*) &= \text{tr}^2(x^*, s^*) - 4\det J(x^*, s^*) \\ &= \left(\frac{k\gamma}{\beta\alpha}\right)^2 (e - \beta d)^2 - 4\frac{\gamma k}{\beta\alpha} (\beta\alpha - dk\beta - e\gamma) \\ &= \frac{k\gamma}{\beta^2\alpha^2} \left[k\gamma (e^2 + \beta^2 - 2e\beta d) - 4\beta\alpha (\beta\alpha - dk\beta - e\gamma) \right].\end{aligned}$$

Pour trouver le signe de Δ , il est un peu difficile donc supposons que $\Delta < 0$. Alors les valeurs propres de $J(x^*, s^*)$ s'écrivent :

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr} J(x^*, s^*)}{2} \pm i \frac{\sqrt{|\Delta|}}{2},$$

posons :

$$a(e) = \frac{\text{tr} J(x^*, s^*)}{2} \quad \text{et} \quad b(e) = \frac{\sqrt{|\Delta|}}{2},$$

en prenant $e^* = \beta d$ comme valeur de bifurcation.

Nous avons une bifurcation de Poincaré-Andronov-Hopf car on a $a(e^*) = 0$ et $b(e^*) > 0$, en effet

$$\begin{aligned}a(e^*) &= \frac{k\gamma}{\beta\alpha} (e^* - \beta d) = 0. \\ b(e^*) &= \sqrt{\frac{2k\gamma}{\beta\alpha} (\beta\alpha - dk\beta - \beta d\gamma)} > 0.\end{aligned}$$

$\frac{da}{de}(e^*) \neq 0$, en effet

$$\frac{da}{de}(e^*) = \frac{k\gamma}{2\beta\alpha} > 0.$$

La nature de bifurcation de P-A-H

Nous posons I une fonction définie par :

$$I(x(t), s(t)) = \frac{\alpha}{d} \ln(1 + ex + ds) - \gamma \ln(x) - k \ln(s),$$

on a

$$\begin{aligned}\frac{dI}{dt}(x, s) &= \frac{\partial I}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial I}{\partial s} \dot{s} \\ &= \left(\frac{\alpha e}{d(1+ex+ds)} - \frac{\gamma}{x} \right) \left(kx - \frac{\alpha x s}{1+ex+ds} \right) \\ &\quad + \left(\frac{\alpha}{1+ex+ds} - \frac{k}{s} \right) \left(-\gamma s + \frac{\beta \alpha x s}{1+ex+ds} \right),\end{aligned}$$

alors

$$\frac{dI}{dt}(x, s) = \frac{\alpha k x e}{d(1+ex+ds)} - \frac{\alpha^2 e x s}{d(1+ex+ds)^2} + \frac{\beta \alpha^2 x s}{(1+ex+ds)^2} - \frac{k \beta \alpha x}{1+ex+ds},$$

puisque $e = \beta d$, donc

$$\frac{dI}{dt}(x, s) = 0,$$

alors $I(x, s)$ est une intégrale première.

Nous avons une valeur d'une bifurcation $e = \beta d$ et une intégrale première $I(x, s)$ donc nous parlons d'une bifurcation **Poincaré Andronov-Hopf-dégénéré**.

Portrait de phase

Les isoclines verticales

Soit

$$kx - \frac{\alpha x s}{1+ex+ds} = 0,$$

alors on obtient

$$x = 0 \quad \text{ou} \quad s = \frac{k(1+ex)}{a-dk},$$

donc $s = \frac{k(1+ex)}{a-dk}$ est une droite.

Les isoclines horizontales

Soit

$$-\gamma s + \frac{\beta \alpha x s}{1+es+ds} = 0,$$

alors on obtient

$$s = 0 \quad \text{ou} \quad s = \frac{x(\beta a - e\gamma) - \gamma}{\gamma d},$$

donc $s = \frac{x(\beta a - e\gamma) - \gamma}{\gamma d}$ est une droite.

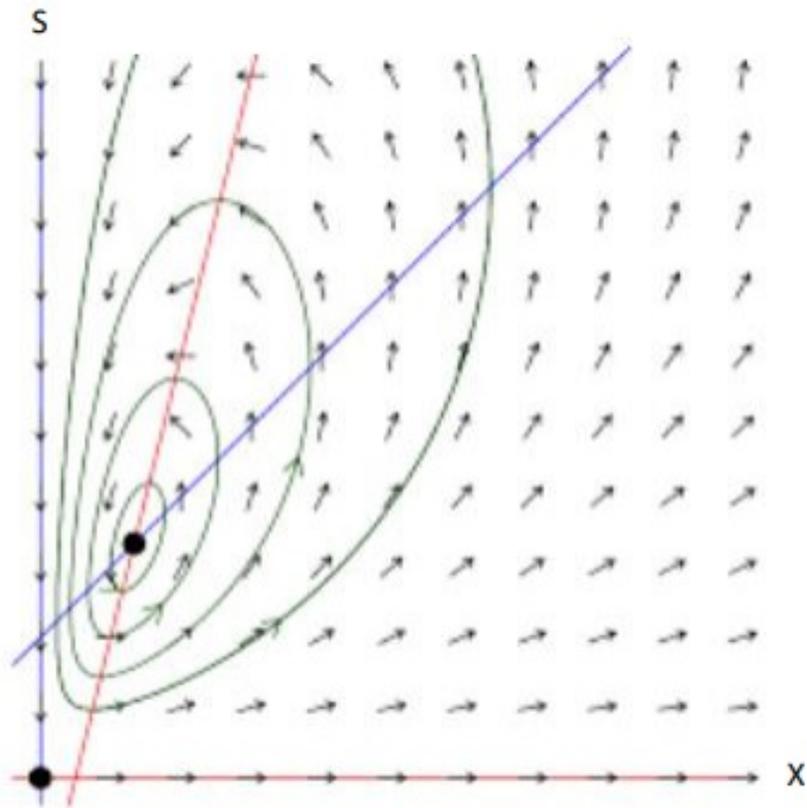


FIGURE 3.3 – Portrait de phase du modèle de Beddington

Interprétation

Il en résulte que si la nutrition e par unité de population des consommateurs est faible, une augmentation de la densité de la population des consommateurs β engendre un cycle limite.

Bibliographie

- [1] Anagnost. J.J, Desoer. C.A. An Elementary proof of the Routh-Hurwitz stability Criterion 10, pages 101–114 1991.
- [2] Aström, K. J, Introduction to stochastic control theory, Academic press 1970.
- [3] Auger, Pierre. Lett, Christophe. Poggiale, Jean-Christophe. Modélisation mathématique en écologie : cours et exercices corrigés, Dunod, 2010.
- [4] Deangelis. D.L, Goldseein R.A 2 and R. V. Oneill a Model for trophic interaction ecology 56 : pp. 88 1-892 1975.
- [5] Driver. R.D, Ordinary and Delay Differential Equations, Applied Mathematical Sciences 20, Springer-Verlag, New York, 1977.
- [6] El Jai.A, Afifi.L et Zerrick. E, Systèmes dynamiques II. Analyse régionale des systèmes linéaires distribués, PUP, 2008
- [7] Forrester J.W, Principes des Systèmes, Presses Universitaires de Lyon 3ème édition 1984.
- [8] Hale. J et Kocak. H. Dynamics and Bifurcations Springer-Verlag New York, 1991.
- [9] Hal Smith, An Introduction to Delay Diferential Equations with Applications to the Life Sciences, Springer 2011.
- [10] Holling, C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Entomol. 91 : 385-398 1959a.
- [11] Khalil H.K, Non linear systems, Macmillan, New York, *3e me – edition*, (2002) .
- [12] Lamnabhi-Lagarrigue, FranÁoise. Analyse des systèmes non linéaires. Hermès, Paris 1994.
- [13] Lotka, A. J. Elements of physical biology Williams and Wilkins, Baltimore 1925.
- [14] Minorsky, N. Non linear oscillations. Van Nostrand, Princeton, N.J 1962.
- [15] Perko. L, Differential equations and dynamical systems, Springer 3rd Edition Verlag, New York (2001).
- [16] Ruoff. P, Vinsjevik. M, Mohsenzadeh. S, Rensing. L, The Goodwin model : simulating the effect of cycloheximide and heat shock on the sporulation rhythm of Neurospora crassa J. theor. Biol. 196, 483 494 1999a.
- [17] Da Silva. E.G. "Introduction aux systèmes dynamiques et chaos", Engineering school, Institut Polytechnique de Grenoble, pp. 23, 2004.

- [18] Strogatz. S.H Non linear Dynamics and Chaos, Westview Press (2000)
- [19] Thieffry. D, Hidde De Jong. Modélisation, analyse et simulation des réseaux génétiques 18 :492-592, 2002.