

MODÉLISATION MATHÉMATIQUE EN ÉCOLOGIE

Cours et exercices corrigés

Pierre Auger

Directeur de recherche à l'Institut de Recherche
pour le Développement (IRD)

Christophe Lett

Chargé de recherche à l'Institut de Recherche
pour le Développement (IRD)

Jean-Christophe Poggiale

Professeur à Aix-Marseille Université

SMAT'

DUNOD

La série « Mathématiques pour le Master/SMAI » propose une nouvelle génération de livres adaptés aux étudiants de Master niveau M1 et aux élèves ingénieurs. Leur adéquation au cursus LMD et aux outils de calcul modernes sont au service de la qualité scientifique.

La SMAI (Société de Mathématiques Appliquées et Industrielles) assure la direction éditoriale grâce à un comité renouvelé périodiquement, et largement représentatif des différents thèmes des mathématiques appliquées et de leur évolution : analyse numérique, probabilités appliquées, statistique, optimisation, systèmes dynamiques et commande, traitement d'images et du signal, finance, recherche opérationnelle, etc. Son ambition est de constituer un ensemble d'ouvrages de référence.

DANS LA MÊME COLLECTION

Sylvie Benzoni-Gavage, *Calcul différentiel et équations différentielles*, 2014

Luca Amodei, Jean-Pierre Dedieu, *Analyse numérique matricielle*, 2008

Carl Graham, *Chaînes de Markov*, 2008

Bernard Bercu, Djalil Chafaï, *Modélisation stochastique et simulation*, 2007

Étienne Pardoux, *Processus de Markov et applications*, 2007

Frédéric Bonnans, *Optimisation continue*, 2006

Francis Comets, Thierry Meyre, *Calcul stochastique et modèles de diffusions*, 2006

Illustration de couverture : © Digitalvision

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du

droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 2010, 2015

ISBN 978-2-10-073939-4

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Table des matières

INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 • SYSTÈMES DYNAMIQUES CONTINUS	3
1.1 Étude d'une équation différentielle ordinaire	3
1.2 Deux équations différentielles ordinaires	12
1.3 Étude des systèmes dynamiques en temps continu	43
1.4 Introduction à la notion de bifurcations	74
CHAPITRE 2 • APPLICATIONS EN DYNAMIQUE DES POPULATIONS	99
2.1 Modèle de dynamique d'une seule population	99
2.2 Deux populations en interaction	111
2.3 Modèles de communauté	145
2.4 Théorie des jeux	151
2.5 Autres exemples de modèles biologiques	174
CHAPITRE 3 • SYSTÈMES DYNAMIQUES DISCRETS	183
3.1 Étude d'une équation en temps discret	183
3.2 Étude d'un système de deux équations en temps discret	190
CHAPITRE 4 • APPLICATIONS EN DYNAMIQUE DES POPULATIONS	205
4.1 Dynamique d'une seule population	205
4.2 Modèle d'une population structurée : modèle de Leslie	214
4.3 Dynamique de deux populations	221

CHAPITRE 5 • MODÈLES SPATIALISÉS DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS	227
5.1 Structuration spatiale continue	227
5.2 Modèles multisites	237
ANNEXE A • RAPPELS D'ALGÈBRE LINÉAIRE	249
ANNEXE B • QUELQUES ÉLÉMENTS SUR LES NOMBRES COMPLEXES	261
ANNEXE C • INITIATION À L'UTILISATION DU LOGICIEL MATLAB	265
ANNEXE D • CODE NETLOGO DES MODÈLES INFORMATIQUES PRÉSENTÉS DANS L'OUVRAGE	283
BIBLIOGRAPHIE	291

Introduction

La modélisation mathématique est devenue un élément incontournable de toute étude et recherche dans le domaine de l'écologie. Cet ouvrage est destiné à des étudiants de niveau licence 3 et master souhaitant acquérir les techniques de modélisation mathématique en écologie. Il présente les rudiments en matière de modélisation mathématique en ce qui concerne les systèmes dynamiques déterministes, notamment les équations différentielles ordinaires et les modèles en temps discret. L'ouvrage présente également toute une série de modèles classiques dans le domaine de la dynamique des populations et de l'écologie. Il a l'ambition de présenter ces méthodes de manière rigoureuse sans pour autant être un ouvrage destiné aux seuls mathématiciens. Bien au contraire, ce livre a été conçu pour être accessible à un large public allant des étudiants en sciences « dures » (mathématiques, physique...) aux étudiants des sciences de la vie n'ayant pas une formation initiale dans le domaine des systèmes dynamiques. L'ouvrage est illustré par de nombreux exemples d'applications et d'exercices permettant de pratiquer les techniques qui sont présentées et de les mettre en œuvre sur toute une série d'exemples dans le domaine des sciences écologiques.

Nous espérons ainsi que les étudiants plutôt mathématiciens trouveront ici un rappel clair des méthodes d'étude qualitative des systèmes dynamiques, qu'ils connaissent probablement déjà, et surtout de nombreuses applications de ces méthodes à des exemples concrets en écologie. Nous espérons aussi que les étudiants plutôt biologistes trouveront dans cet ouvrage une présentation rigoureuse, complète et abordable des principales techniques d'étude des systèmes dynamiques ainsi que de leur mise en œuvre dans les modèles classiques de la dynamique des populations et de l'écologie dont ils ont déjà entendu parler dans les cours de Biologie et d'Écologie, comme par exemple le modèle de Lotka-Volterra, le modèle de Holling, et bien d'autres encore.

Cet ouvrage est la synthèse de l'activité d'enseignement des auteurs dans le domaine de la modélisation mathématique appliquée à l'écologie. L'ouvrage est donc principalement destiné à la formation des étudiants mais les doctorants, post-doctorants, enseignants-chercheurs et chercheurs souhaitant acquérir ou approfondir leurs connaissances dans le domaine seront aussi intéressés par son contenu. En effet, de nombreux membres d'instituts de recherche publics et privés étudient des systèmes naturels et sociaux complexes. La modélisation constitue aujourd'hui un outil incontournable

de la recherche moderne pour mieux appréhender les mécanismes qui gouvernent la dynamique de ces systèmes.

Il existe déjà plusieurs ouvrages couvrant le même champ mais ils sont pour la plupart rédigés en anglais. L'une des originalités de cet ouvrage réside dans sa rédaction en français. Il est donc destiné à populariser les méthodes de modélisation mathématique en écologie pour un large public francophone. D'autre part, la plupart des modèles appliqués présentés ici sont classiques, mais habituellement décrits dans différents ouvrages et certains modèles sont originaux. Les étudiants trouveront donc ici au sein d'un seul ouvrage un large éventail de modèles mathématiques couramment utilisés dans le domaine de l'écologie. Les chercheurs auront à leur disposition un ouvrage fondamental leur permettant de construire et d'analyser des modèles mathématiques appliqués à leurs propres thématiques.

Le manuscrit est organisé sous la forme de chapitres dont le contenu est soit méthodologique soit appliqué. Dans les chapitres méthodologiques sont exposées les techniques d'analyse des modèles mathématiques pour deux grandes familles de modèles : les modèles en temps continu et les modèles en temps discret. Dans les autres chapitres ces techniques sont utilisées pour étudier des modèles de dynamique des populations et des communautés. Nous présentons ainsi une revue des modèles de croissance d'une population et des modèles d'interaction entre deux populations (proie-prédateur, hôte-parasitoïde, compétition, mutualisme...). Nous abordons aussi les modèles d'interaction entre plusieurs populations dans le cadre d'un réseau trophique ainsi que les modèles de populations structurées en classes d'âge. L'ouvrage comporte également une annexe d'introduction à Matlab permettant au lecteur de réaliser une implémentation numérique des modèles mathématiques.

Chapitre 1

Systèmes dynamiques continus

1.1 ÉTUDE D'UNE ÉQUATION DIFFÉRENTIELLE ORDINAIRE

1.1.1 Définition, existence de solutions

Définition 1.1 *Equation différentielle du premier ordre :*

Soit t une variable réelle et $x(t)$ une fonction dérivable de t à valeur réelle, où t dans notre cas est le temps. Une équation différentielle du premier ordre s'écrit sous la forme générale suivante :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t). \quad (1.1)$$

Si la fonction f dépend du temps l'équation (1.1) est dite non autonome.

Au contraire, on dit que l'équation est autonome si la fonction f ne dépend pas explicitement du temps :

$$\frac{dx}{dt} = f(x). \quad (1.2)$$

Nous allons limiter notre étude aux équations autonomes. L'équation (1.2) est du premier ordre car elle ne fait intervenir que la dérivée d'ordre 1 de la variable x . On dit que l'équation est linéaire si la fonction f est du premier degré par rapport à la variable x . Sinon, on dit qu'elle est non linéaire.

Une solution $x(t, x_0)$ de l'équation différentielle est une fonction du temps qui vérifie l'équation différentielle. On peut penser à un point mobile dont l'abscisse x change avec le temps. Une solution particulière dépend de la condition initiale x_0 ,

c'est-à-dire de la valeur de la variable à un instant initial t_0 :

$$x_0 = x(t_0).$$

Lorsque la fonction $\frac{df}{dx}$ est continue sur un certain intervalle de $I \subset \mathbb{R}$ de la variable x , il y a existence et unicité de la solution pour toute condition initiale $x_0 \in I$. Plus précisément, on a le théorème suivant.

Théorème 1.2 *On considère une équation différentielle donnée par l'équation (1.2) où la fonction f est définie sur un intervalle ouvert $I \subset \mathbb{R}$. Si la fonction f est dérivable et de dérivée continue sur I , alors pour tout $x_0 \in I$, il existe T un réel positif et une fonction x définie sur $[-T, T] \times \{x_0\}$ telle que $x(t, x_0)$ est une solution de l'équation différentielle pour tout $t \in [-T, T]$. De plus, la solution est unique, c'est-à-dire que si y est également une solution de l'équation différentielle, alors $x(t, x_0) = y(t, y_0)$ pour tout $t \in [-T, T]$.*

Exercice Résoudre l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x. \quad (1.3)$$

⇒ **Solution** Il s'agit d'une équation différentielle à variables séparables, c'est-à-dire que l'on peut la réécrire sous la forme suivante :

$$\frac{dx}{x} = \alpha dt,$$

dans laquelle le premier membre ne fait intervenir que la variable x et le second membre uniquement le temps t . La solution s'obtient en intégrant les deux membres, ce qui donne :

$$\ln(x) - \ln(x_0) = \alpha(t - t_0),$$

ou encore :

$$x(t, x_0) = x_0 \exp(\alpha(t - t_0)), \quad (1.4)$$

qui en supposant $x_0 > 0$, selon le signe de α est une fonction croissante du temps ($\alpha > 0$), décroissante ($\alpha < 0$), ou constante ($\alpha = 0$).

La figure 1.1 présente le graphe des solutions $x(t, x_0)$ de l'équation linéaire (1.3) qui sont aussi appelées chroniques. La solution particulière issue d'une condition initiale x_0 est appelée trajectoire. $\frac{dx}{dt}$ est la vitesse en un point donné de la trajectoire.

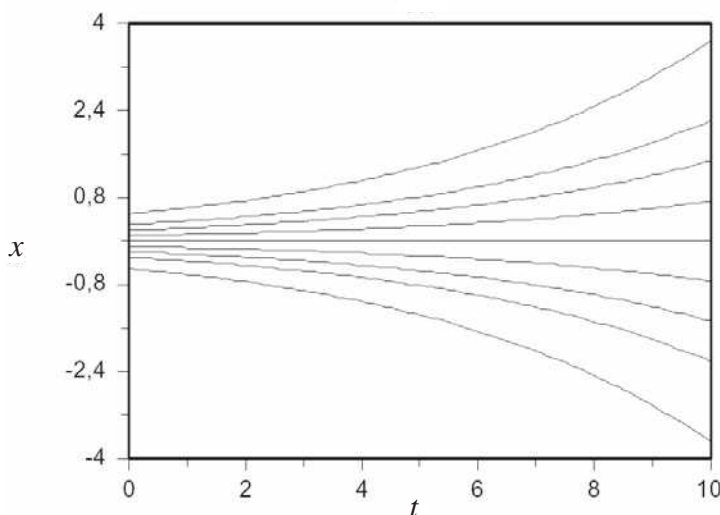


Figure 1.1 Solutions de l'équation linéaire $\frac{dx}{dt} = \alpha x$ pour différentes conditions initiales, avec $\alpha = 0.2$ et $t_0 = 0$.

On appelle différentielle de la fonction $f(x)$ la variation de cette fonction pour une variation infinitésimale dx de la variable x . La différentielle en x est notée $df(x)$ et est définie par l'expression suivante :

$$df(x) = \frac{df}{dx} dx.$$

Plus précisément, on a la définition suivante.

Définition 1.3 On considère une fonction f de $\mathbb{R}$ dans $\mathbb{R}$. La différentielle de la fonction f est une fonction de $\mathbb{R}$ dans $\mathbb{R}$ qui à tout x associe $\frac{df}{dx}(x)$. La notation dx représente l'application qui à tout x associe 1, $dx(x) = 1$.

Par exemple, la différentielle de la fonction $f(x) = \sin^2(x)$ est

$$df(x) = 2 \sin(x) \cos(x) dx.$$

1.1.2 Points d'équilibre, stabilité locale et portrait de phase

En général on ne sait pas résoudre l'équation différentielle (1.2). On fait alors une étude qualitative de ses solutions. Cette étude commence par la recherche des points d'équilibre (encore appelés singularités, points stationnaires, points fixes, ou simplement équilibres) de l'équation différentielle. En un point d'équilibre, la vitesse s'annule :

$$\frac{dx}{dt} = 0.$$

Les équilibres, que nous notons x^* , vérifient donc l'équation suivante :

$$f(x^*) = 0.$$

Une équation différentielle peut admettre un point d'équilibre, plusieurs points d'équilibre, ou aucun. Dans le cas où l'équation admet plusieurs points d'équilibre il est utile de les noter avec un indice, x_i^* , $i \in [1, N]$, avec N le nombre d'équilibres. L'équation différentielle (1.3) n'admet qu'un seul point d'équilibre : $x^* = 0$.

Exercice Rechercher les points d'équilibre de l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \sin(x).$$

⇒ **Solution** Les équilibres vérifient $\sin(x) = 0$, il existe donc une infinité d'équilibres :

$$x_k^* = \pm k\pi,$$

où k est un entier naturel.

L'étape suivante consiste à déterminer si un point d'équilibre est localement stable. Pour cela, on considère un point $x(t)$ voisin d'un équilibre x^* . Définissons une nouvelle variable locale, $u(t) = x(t) - x^*$. La variable $u(t)$ est égale à zéro lorsque $x(t) = x^*$. Nous allons maintenant rechercher l'équation différentielle qui gouverne la variable $u(t)$ quand la variable $u(t)$ reste petite, c'est-à-dire que $x(t)$ reste au voisinage de x^* . Nous avons :

$$\frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(x),$$

car x^* est une constante. Comme la variable $x(t)$ reste dans le voisinage de l'équilibre x^* , nous développons la fonction $f(x)$ en série de Taylor au premier ordre (voir le rappel plus loin à ce sujet) au voisinage de x^* :

$$\frac{du}{dt} = f(x^*) + \frac{df}{dx}(x^*)(x - x^*) + o(x - x^*).$$

En utilisant la définition de l'équilibre, nous avons $f(x^*) = 0$, ce qui finalement nous donne :

$$\frac{du}{dt} = \lambda^* u + o(u),$$

avec $\lambda^* = \frac{df}{dx}(x^*)$. Si on néglige le terme $o(u)$, l'équation différentielle ci-dessus admet la solution suivante :

$$u(t) = u(0) \exp(\lambda^* t).$$

La stabilité du point fixe est donc donnée par le signe de λ^* .

- si $\lambda^* < 0$, $u(t)$ tend vers 0 lorsque le temps tend vers $+\infty$ et par conséquent $x(t)$ tend vers x^* . On dit que l'équilibre est stable. Toute solution correspondant à une condition initiale prise dans le voisinage de l'équilibre donne lieu à un retour vers cet équilibre.

- si $\lambda^* > 0$, $u(t)$ tend vers $\pm\infty$, selon le signe de $u(0)$, et par conséquent $x(t)$ s'éloigne de part et d'autre de x^* . On dit que l'équilibre est instable. Toute condition initiale prise dans le voisinage de l'équilibre conduit à une solution qui ne retourne pas à l'équilibre mais qui au contraire s'en éloigne.

- si $\lambda^* = 0$, la linéarisation n'apporte pas d'information sur la dynamique locale et il est nécessaire de considérer les termes d'ordre supérieur à 1 dans le développement en série de Taylor de la fonction $f(x)$ au voisinage de x^* .

Remarque : Il faut bien noter que la stabilité dont nous venons de parler est locale, c'est-à-dire que notre critère ne s'applique qu'au voisinage de l'équilibre x^* , puisque nous avons négligé des termes qui ne sont petits qu'au voisinage de l'équilibre.



Figure 1.2 (a) Portrait de phase d'un équilibre stable. (b) Portrait de phase d'un équilibre instable.

La figure 1.2 présente les portraits de phase, c'est-à-dire la représentation sur l'axe x du point d'équilibre et de l'évolution des trajectoires dans son voisinage. Les flèches indiquent le signe de la dérivée $\frac{dx}{dt} = f(x)$, tournées vers les x positifs si $x(t)$ augmente avec le temps et vers les x négatifs si $x(t)$ diminue avec le temps. Par conséquent, les flèches sont dirigées vers l'équilibre de part et d'autre lorsque celui-ci est stable, figure 1.2 (a), ce qui signifie que toute trajectoire avec une condition initiale prise dans le voisinage de l'équilibre y retourne. Au contraire, elles sont dirigées vers l'extérieur de l'équilibre s'il est instable, figure 1.2 (b).



Figure 1.3 (a) Portait de phase d'un shunt positif. (b) Portait de phase d'un shunt négatif.

Rappel sur le développement d'une fonction $f(x)$ de Taylor au voisinage d'un point $\bar{x}$:

Le développement de Taylor d'une fonction $f(x)$ au voisinage d'un point $\bar{x}$ est donné par l'expression suivante :

$$f(x) = f(\bar{x}) + \frac{df}{dx}(\bar{x})(x - \bar{x}) + \frac{1}{2!} \frac{d^2f}{dx^2}(\bar{x})(x - \bar{x})^2 + \dots + \frac{1}{n!} \frac{d^n f}{dx^n}(\bar{x})(x - \bar{x})^n + o((x - \bar{x})^n),$$

où $o((x - \bar{x})^n)$ est appelé "petit o" de $(x - \bar{x})^n$, et est une fonction qui tend vers 0 plus vite que $(x - \bar{x})^n$ lorsque $x \rightarrow \bar{x}$. On peut aussi écrire :

$$o((x - \bar{x})^n) = (x - \bar{x})^n \varepsilon(x),$$

où $\varepsilon(x)$ est une fonction qui tend vers 0 lorsque $x \rightarrow \bar{x}$. L'approximation du premier ordre consiste à tronquer la série à partir du terme de second degré.

Le cas $\lambda^* = 0$ mérite d'être traité à part. En effet, dans ce cas, le point d'équilibre peut être stable, instable ou encore conduire à deux nouveaux portraits de phase représentés sur la figure 1.3 et appelés respectivement shunt positif (resp. négatif), si la vitesse est positive (resp. négative) de part et d'autre du point d'équilibre. Ces deux types d'équilibres sont également appelés équilibres semi-stables (terminologie qui s'étendra dans le cas de plusieurs variables).

Exemples :

1) $\frac{dx}{dt} = f(x) = x^2$,

qui admet un seul équilibre 0. La dérivée $\frac{df}{dx} = 2x$ est nulle à l'équilibre. On a donc bien $\lambda^* = 0$. Cependant, pour tout x , $\frac{dx}{dt} > 0$ et par conséquent il s'agit d'un shunt positif.

2) $\frac{dx}{dt} = f(x) = -x^2$.

On a encore $\lambda^* = 0$. Cependant, pour tout x , $\frac{dx}{dt} < 0$ et par conséquent il s'agit d'un shunt négatif.

3) $\frac{dx}{dt} = f(x) = x^3$.

On a encore $\lambda^* = 0$. Le signe de $\frac{dx}{dt}$ s'inverse lorsque l'on traverse le point fixe. Cette fois, il s'agit d'un équilibre instable.

$$4) \frac{dx}{dt} = f(x) = -x^3.$$

On a toujours $\lambda^* = 0$. Mais il s'agit cette fois d'un équilibre stable.

Les quatre exemples précédents montrent bien que lorsque $\lambda^* = 0$, il est nécessaire de prendre en compte les termes d'ordre supérieur du développement limité au voisinage du point d'équilibre. Lorsque le premier terme s'annule, le développement à l'ordre deux est le suivant :

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{2} \frac{d^2 f}{dx^2}(x^*) (x - x^*)^2 + o(x - x^*)^2 = \frac{1}{2} \frac{d^2 f}{dx^2}(x^*) u^2 + o(u^2).$$

La nature du point d'équilibre est donnée par le signe de la dérivée seconde $\frac{d^2 f}{dx^2}(x^*)$, un shunt positif si elle est positive et un shunt négatif si elle est négative. Si le terme d'ordre deux est également nul, il faut considérer le terme d'ordre trois, ce qui conduit à l'expression suivante :

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{3!} \frac{d^3 f}{dx^3}(x^*) u^3 + o(u^3).$$

Dans ce cas, il est évident que si la dérivée d'ordre trois est positive, le point est localement instable et stable si elle est négative. Et ainsi de suite, en recherchant la première dérivée d'ordre n non nulle, il est possible de connaître la nature de la stabilité locale du point d'équilibre.

Définition 1.4 Un équilibre x^* de l'équation différentielle (1.2) est dit hyperbolique si $\frac{df}{dx}(x^*)$ est non nul.

Les équilibres hyperboliques ont cette particularité qu'on peut comprendre le comportement local de l'équation différentielle seulement au moyen de la dérivée de f en x^* .

D'un point de vue pratique, il peut aussi être intéressant de tracer le graphe de la fonction $f(x)$. En effet, l'équation (1.2) montre que les points d'équilibre de l'équation différentielle correspondent aux zéros de la fonction f , et que le signe de la fonction $f(x) > 0$ (resp. $f(x) < 0$) permet de savoir si la fonction $x(t)$ solution de l'équation différentielle décroît (resp. croît) avec le temps. De cette manière, on obtient des informations globales et pas seulement locales sur la dynamique de cette fonction.

Exercice Déterminer les équilibres de l'équation différentielle suivante ainsi que leurs propriétés de stabilité locale :

$$\frac{dx}{dt} = x^3 - 4x^2 - 11x + 30 = f(x).$$

⇒ **Solution** Cette équation peut être réécrite sous la forme suivante :

$$\frac{dx}{dt} = (x - 2)(x + 3)(x - 5).$$

Cette équation possède trois points d'équilibre :

$$x_1^* = -3, x_2^* = 2, x_3^* = 5.$$

Calculons la dérivée de la fonction $f(x)$:

$$\frac{df}{dx} = 3x^2 - 8x - 11.$$

Pour déterminer la stabilité des points d'équilibre, nous calculons cette dérivée pour chacun des équilibres précédents. Il vient :

$$\lambda_1^* = 40, \lambda_2^* = -15, \lambda_3^* = 24.$$

En conséquence, x_1^* et x_3^* sont instables alors que x_2^* est stable. Le portrait de phase est montré sur la figure 1.4.



Figure 1.4 Portrait de phase de l'équation $\frac{dx}{dt} = x^3 - 4x^2 - 11x + 30$.

Exercice Mêmes questions pour l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dx}{dt} = \sin(x) = f(x).$$

⇒ **Solution** Cette équation différentielle admet une infinité de points d'équilibre que nous notons x_k^* avec :

$$x_k^* = \pm k\pi,$$

où k est un entier naturel. Pour déterminer la stabilité des équilibres, calculons les termes de premier ordre :

$$\lambda_k^* = \frac{df}{dx}(x_k^*) = \cos(x_k^*) = 1, \text{ si } k = 2p$$

$$\lambda_k^* = -1, \text{ si } k = 2p + 1$$

où p est un entier naturel. L'origine est donc instable et entourée de deux points stables en $\pm\pi$. Une alternance de points stables et instables se succédant à intervalles égaux à π constitue le portrait de phase qui est représenté sur la figure 1.5.