

Leçons 8 et 9 : Le modèle proies-prédateurs de Lotka-Volterra

Le modèle que nous étudions a été proposé par Volterra (et indépendamment par Lotka) en 1926 dans un ouvrage intitulé "Théorie mathématique de la lutte pour la vie" qui est probablement le premier traité d'écologie mathématique. Volterra avait été consulté par le responsable de la pêche italienne à Trieste qui avait remarqué que, juste après la première guerre mondiale (période durant laquelle la pêche avait été nettement réduite) la proportion de requins et autres prédateurs impropres à la consommation que l'on pêchait parmi les poissons consommables était nettement supérieure à ce qu'elle était avant guerre et à ce qu'elle redevint ensuite.

Le modèle : Le modèle concerne deux populations dont les effectifs au temps t sont respectivement notés $x(t)$ et $y(t)$, la seconde (les prédateurs) se nourrissant de la première (les proies). On fait les hypothèses suivantes (inévitavelmente simplificatrices !) :

- Les proies $x(t)$ disposent de nourriture en quantité illimitée, seuls les prédateurs $y(t)$ s'opposent à leur croissance et en l'absence de prédateurs la population des proies a une croissance exponentielle (modèle malthusien).
 - Le nombre de prédateurs est limité par la quantité de proies dont ils disposent pour se nourrir et en l'absence de proies, la population des prédateurs a une décroissance exponentielle (modèle malthusien).
 - Le nombre de rencontres entre proies et prédateurs et à la fois proportionnel à $x(t)$ et $y(t)$ donc proportionnel au produit $x(t)y(t)$.
 - Le taux de disparition des proies ainsi que le taux de croissance des prédateurs dues à ces rencontres sont l'un et l'autre proportionnels au nombre de rencontres entre les deux populations.
- Ceci conduit au modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \alpha_1 x(t) - \beta_1 x(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -\alpha_2 y(t) + \beta_2 x(t)y(t) \end{cases} \quad (1)$$

où $\alpha_1 > 0$, $\beta_1 > 0$, $\alpha_2 > 0$ et $\beta_2 > 0$ sont des constantes. Pour des raisons évidentes, on ne s'intéresse à ce système que pour des valeurs de x et y positives.

Etude qualitative : Si une courbe $t \mapsto (x(t), y(t))$ est solution d'un système différentiel quelconque de la forme

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = f(x(t), y(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} = g(x(t), y(t)) \end{cases} \quad (2)$$

alors elle est tangente en chacun de ses points au vecteur $(f(x, y), g(x, y))$. La courbe d'équation $g(x, y) = 0$, appelée *isocline horizontale*, est une courbe sur laquelle les solutions $t \mapsto (x(t), y(t))$ du système (2) ont une tangente horizontale. De même la courbe d'équation $f(x, y) = 0$, appelée *isocline verticale*, est une courbe sur laquelle les solutions $t \mapsto (x(t), y(t))$ du système (2) ont une tangente verticale. Les points d'intersections de ces deux isoclines sont les *équilibres* (x^*, y^*) du système c'est-à-dire les points tels que la trajectoire issue d'un tel point reste en ce point pour tout t . Dans chacune des régions du plan délimitées par les deux isoclines horizontales et verticales, les quantités $f(x, y)$ et $g(x, y)$ sont de signe constant et on peut schématiser la direction du champs de vecteurs par une flèche de l'un des quatre types suivants : vers la droite et vers le haut (si $f > 0$ et $g > 0$), vers la droite et vers le bas (si $f > 0$ et $g < 0$), vers la gauche et vers le haut (si $f < 0$ et $g > 0$), vers la gauche et vers le bas (si $f < 0$ et $g < 0$). La position des équilibres, celle des deux isoclines verticale et horizontale et ces flèches permettent une *étude qualitative* du système (2) : le plus souvent, on peut en déduire l'allure des solutions en fonction de leur condition initiale $(x(0), y(0))$. Pour le modèle de Lotka-Volterra, une telle étude révèle la présence d'un équilibre $(x^*, y^*) = (\frac{\alpha_1}{\beta_1}, \frac{\alpha_2}{\beta_2})$ à l'intersection de l'isocline horizontale $-\alpha_2 + \beta_2 x = 0$ et vertical $\alpha_1 - \beta_1 y = 0$ et montre également que les trajectoires tournent autour de cette équilibre, comme le montre la figure (1). Il n'est cependant pas possible de répondre, sans une étude complémentaire, à la question de savoir si elles se referment ou si elles spiralent vers l'intérieur ou vers l'extérieur.

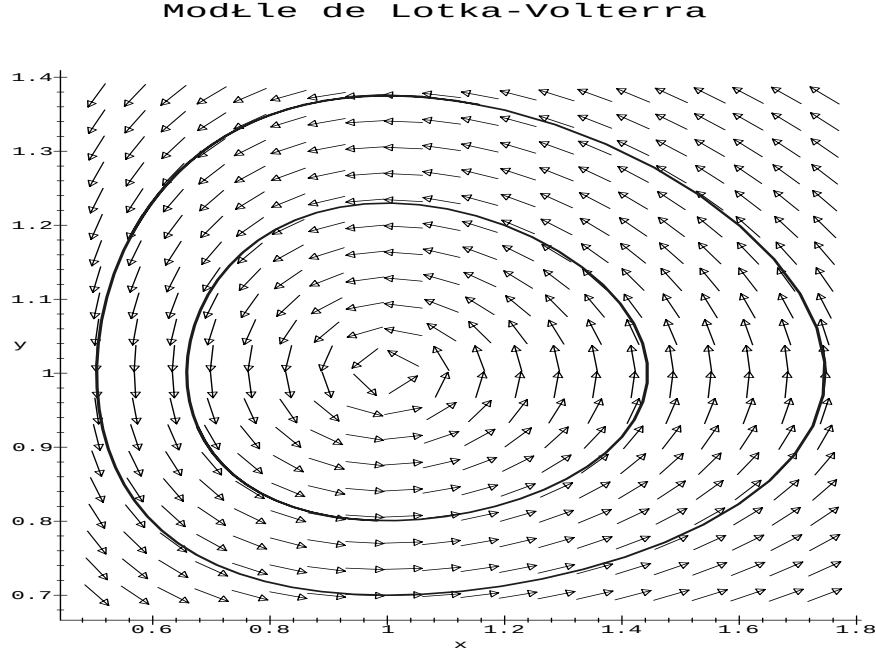


FIG. 1 – Le champs de vecteurs du modèle de Lotka-Volterra et deux trajectoires particulières.

Loi de conservation : Pour répondre à cette question, nous allons utiliser le fait que ce système possède une loi de conservation. Considérons le système différentiel suivant, appelé *oscillateur harmonique*,

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = -y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = x(t) \end{cases} \quad (3)$$

Son étude qualitative montre, un peu comme dans le cas du modèle de Lotka-Volterra, des trajectoires tournant autour de l'équilibre qui est ici $(x^*, y^*) = (0, 0)$. Mais ici, il est facile de voir que, pour toutes les valeurs de A , les courbes $t \mapsto (A \cos(t), A \sin(t))$ sont des solutions du système et que donc la fonction $H(x, y) = x^2 + y^2$ reste constante sur les solutions puisque $H(A \cos(t), A \sin(t)) = A^2(\cos^2(t) + \sin^2(t)) = A^2$. On dit que la quantité $H(x, y)$ *reste conservée* sur les solutions du système (3) ou encore que la fonction $H(x, y)$ est une *loi de conservation* du système (3).

Plus généralement, pour un système (2) quelconque, on a la règle suivante :

Proposition 1 *Pour que $H(x, y)$ soit une loi de conservation pour le système (2), il suffit que*

$$\frac{\partial H}{\partial x}(x, y) \cdot f(x, y) + \frac{\partial H}{\partial y}(x, y) \cdot g(x, y) = 0$$

où $\frac{\partial H}{\partial x}(x, y)$ est la dérivée partielle de $H(x, y)$ par rapport à x (que l'on obtient en dérivant H par rapport à x tout en laissant y fixe) et de même pour $\frac{\partial H}{\partial y}(x, y)$.

Ainsi, pour $H(x, y) = x^2 + y^2$, $\frac{\partial H}{\partial x}(x, y) = 2x + 0$, $\frac{\partial H}{\partial y}(x, y) = 0 + 2y$ et l'on a bien $2x(-y) + 2y(x) = 0$. Dans le cas du modèle de Lotka-Volterra, on peut s'assurer grâce à cette règle que la fonction

$$H(x, y) = \alpha_1 \ln y - \beta_1 y + \alpha_2 \ln x - \beta_2 x$$

est une loi de conservation. On en déduit que les courbes de niveau de H , c'est-à-dire les courbes d'équation $H(x, y) = C^{ste}$, qui, autour de l'équilibre, sont des courbes fermées concentriques, sont des trajectoires du système.

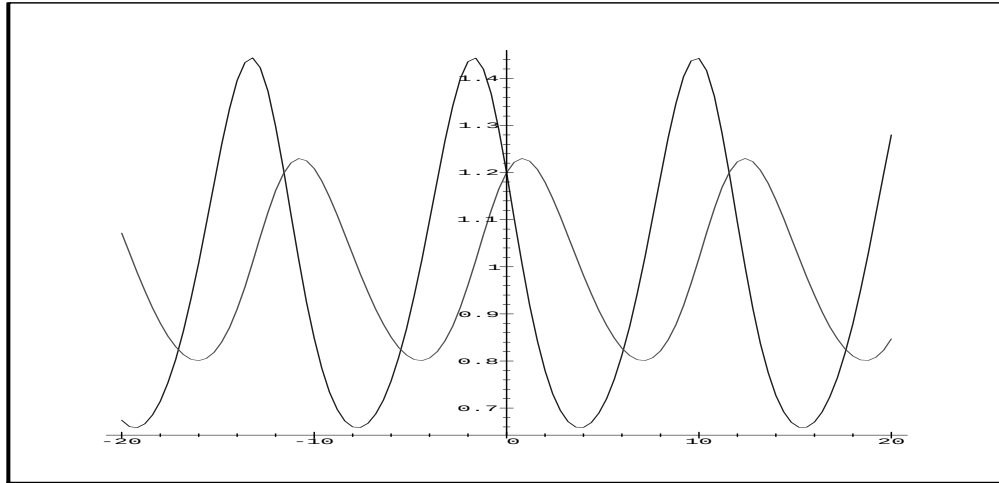


FIG. 2 – Evolution des deux populations au cours du temps

Oscillations auto entretenues : Le système de Lotka Volterra révèle un comportement oscillant à la fois de la population des proies et de celle des prédateurs. Ces variations périodiques de la taille de ces deux populations ne sont pas dues à des variations de leur environnement mais elles s'auto entretiennent : une diminution du nombre de proie entraîne une diminution du nombre de prédateurs qui en viennent à manquer de nourriture, diminution qui, à son tour, rendra possible une nouvelle augmentation du nombre de proies profitant de l'absence de prédateurs, augmentation qui va permettre un redémarrage de la croissance des prédateurs et ainsi de suite.

On notera que ces oscillations de $x(t)$ et $y(t)$ n'ont pas lieu ensemble mais plutôt de façon décalée dans le temps comme le montre la figure (2).

Exercice 1 : On considère la fonction $H(x, y) = \frac{1}{2}x^2y$.

1. Représenter sur le même graphique ses courbes de niveau 0, 1, -1, 2, -2. Indiquer l'allure de l'ensemble des courbes de niveau de H .
2. On considère le système différentiel

$$\begin{cases} x' &= -x \\ y' &= 2y \end{cases} \quad (4)$$

Montrer que la fonction $H(x, y)$ est une loi de conservation de ce système. En déduire l'allure des solutions du système (indiquer le sens de parcours des trajectoires).

3. Retrouver ce même dessin en faisant une étude qualitative du système (4) (isoclines, équilibres, flèches dans les différents secteurs).
4. Choisir un point (x_0, y_0) du premier quadrant ($x_0 > 0, y_0 > 0$) et calculer la solution $(x(t), y(t))$ du système (4) issue de ce point en résolvant explicitement le système. Préciser l'évolution au cours du temps que ce système prévoit s'il représente la dynamique de deux populations.
5. Trouver une loi de conservation pour chacun des systèmes suivants :

$$\begin{cases} x' = x \\ y' = -y \end{cases} \quad \begin{cases} x' = 2x \\ y' = -y \end{cases} \quad \begin{cases} x' = -x \\ y' = 3y \end{cases}$$

Exercice 2 : On considère le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} x' &= x \\ y' &= x - y \end{cases} \quad (5)$$

1. Indiquer sur un dessin la position des isoclines verticales et horizontales, les équilibres, la direction du champs de vecteurs dans les différentes régions délimitées par les isoclines.
2. Préciser la direction du champs de vecteurs sur la droite $y = \frac{1}{2}x$. En déduire que $(x(t), y(t)) = (e^t, \frac{1}{2}e^t)$ est une solution particulière du système (5). Quelle est la solution de condition initiale $(x(0), y(0)) = (-1, -\frac{1}{2})$?

3. Tracer sur votre dessin la famille des trajectoires.

Exercice 3 : Sur le premier graphique ci-dessus on a représenté deux solutions du modèle de Lotka-Volterra, comme courbes paramétrées $(x(t), y(t))$ et, sur le second, pour l'une de ces deux solutions, on a représenté ses deux coordonnées $(t, x(t))$ et $(t, y(t))$ comme fonctions du temps.

1. A laquelle des deux trajectoires du premier graphique correspond les deux courbes du second graphique ?
2. Entre les instants $t = 0$ et $t = t_1$, l'une des deux coordonnées est décroissante alors que l'autre croît puis décroît. Indiquer sur le premier graphique les points correspondant à l'instant $t = 0$ et $t = t_1$ que vous noterez A_0 et A_1 . Expliquer, en terme de comportement comme proies ou comme prédateurs des populations étudiées, comment on peut expliquer ce type d'évolution.

Exercice 4 : On suppose que deux populations d'araignées et de papillons sont modélisées par un modèle de Lotka-Volterra avec $\alpha_1 = 0,1$, $\alpha_2 = 0,5$ et $\beta_1 = \beta_2 = 0,001$. Si l'on suppose que les tailles initiales des deux populations sont respectivement de 200 araignées et 600 papillons, quelle sera, selon ce modèle, la dynamique de ces deux populations à court terme ?