

## Chapitre 7

# 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.

### 7.1 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 (inévitablement 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 est 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 dus à ces rencontres sont l'un et l'autre proportionnels au nombre de rencontres entre les deux populations.

Ceci conduit au modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \alpha_1 x(t) - \beta_1 x(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -\alpha_2 y(t) + \beta_2 x(t)y(t) \end{cases} \quad (7.1)$$

où  $\alpha_1 > 0$  est le taux de natalité (naturelle) des proies,  $\alpha_2 > 0$  le taux de mortalité (naturelle) des prédateurs et  $\beta_1 > 0$  et  $\beta_2 > 0$  des coefficients d'interaction entre les deux populations. Pour des raisons évidentes, on ne s'intéresse à ce système que pour des valeurs de  $x$  et  $y$  positives.

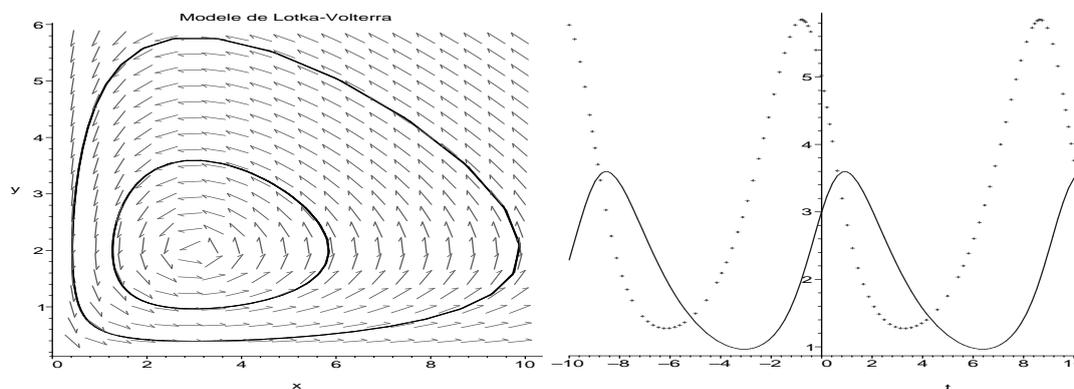


FIG. 7.1 – A gauche, le champs de vecteurs (directions) du modèle de Lotka-Volterra et deux trajectoires particulières. A droite les graphes des deux composantes de la trajectoire la plus petite,  $x(t)$  en pointillés et  $y(t)$  en trait plein.

## 7.2 Un exemple :

Supposons par exemple qu'en l'absence de prédateurs la dynamique des proies soit la dynamique malthusienne  $x'(t) = 0,6x(t)$ , qu'en l'absence de proies celle des prédateurs soit la dynamique malthusienne  $y'(t) = -0,25y(t)$ , et qu'enfin les coefficients d'interaction soient  $\beta_1 = 1,8$  et  $\beta_2 = 0,5$  (ce qui exprime, par exemple, qu'il faut  $1,8/0,5$  kg de proies capturées pour faire un kg de prédateur). On obtient le système suivant :

$$\begin{cases} x' &= 0,8x(1 - 0,5y) \\ y' &= 0,2y(x - 3) \end{cases} \quad (7.2)$$

La figure (7.1) représente d'une part les trajectoires de deux solutions particulières de ce système (7.2) qui se révèlent être des *courbes fermées* de forme ovoïde parcourues dans le sens inverse des aiguilles d'une montre et d'autre part les graphes ( $t \mapsto x(t)$ ) et ( $t \mapsto y(t)$ ) qui représentent les dynamiques de chacune des deux populations, proies et prédateurs, au cours du temps. On observe que ces dynamiques sont *périodiques* et présentent un comportement typique des modèles de Lotka Volterra connu sous le nom d'*oscillations auto-entretenues*. En effet 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 proies 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 en particulier que ces oscillations de  $x(t)$  et  $y(t)$  n'ont pas lieu simultanément mais de façon décalée dans le temps.

## 7.3 Etude qualitative :

Dans l'exemple précédent, nous n'avons pas expliqué comment a été mise en évidence la dynamique du système. Plus généralement si l'on considère un système différentiel de la forme

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} &= f(x(t), y(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} &= g(x(t), y(t)) \end{cases} \quad (7.3)$$

comment obtient-on sa dynamique ? Parfois, mais c'est rare tout comme dans le cas des équations différentielles uniques, on peut trouver, si l'on se donne une condition initiale  $(x(0), y(0))$ , la

solution  $(x(t), y(t))$  du système (7.3) issue de cette condition initiale. C'est le cas par exemple du système différentiel suivant, appelé *oscillateur harmonique*,

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = -y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = x(t) \end{cases} \quad (7.4)$$

En effet, il est facile de voir que, pour toutes les valeurs de  $r \geq 0$  et  $T$ , les courbes  $t \mapsto (r \cos(t-T), r \sin(t-T))$  sont des solutions du système et qu'il suffit de choisir  $r^2 = x(T)^2 + y(T)^2$ , où  $T$  est l'instant où  $x$  est maximal. Mais le plus souvent on ne trouvera pas d'expression explicite pour  $x(t)$  et  $y(t)$  et on aura recours à une étude qualitative (comme nous allons le voir à présent) pour se faire une idée du comportement des solutions.

Pour l'étude qualitative, on se sert du champs de vecteur associé tel que celui dont les directions sont représentées sur la figure (7.1). En effet, si une courbe  $t \mapsto (x(t), y(t))$  est une solution du système différentiel (7.3) alors elle est tangente en chacun de ses points  $(x, y)$  au vecteur  $(f(x, y), g(x, y))$ . Si l'on trace ce vecteur en chaque point  $(x, y)$  du plan, les trajectoires solutions du système sont simplement des courbes tangentes en chacun de leurs points aux vecteurs de ce *champs de vecteurs*. Notons que si en un point  $f(x, y) = 0$ , le vecteur en ce point sera vertical, et de même si  $g(x, y) = 0$ , il sera horizontal. On en déduit que 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 (7.3) 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 (7.3) 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 type 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, la représentation des deux isoclines verticale et horizontale, le schéma des flèches du champs de vecteurs, et la propriété qu'ont les trajectoires de ne jamais se croiser, permettent une *étude qualitative* du système (7.3) : 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  $(x^*, y^*) = (\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1})$  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 cet équilibre, comme sur la figure (7.1). Dans l'exemple, l'isocline verticale est la droite d'équation  $x = 3$ , l'isocline horizontale la droite d'équation  $y = 2$  et l'équilibre est le point  $(3 ; 2)$ . Toutes fois l'étude qualitative ne permet pas de s'assurer que les trajectoires ne spirulent pas mais se referment bien après avoir fait le tour du point d'équilibre.

## 7.4 Loi de conservation :

L'étude qualitative précédente permet de prédire des oscillations à la fois pour  $x(t)$  et pour  $y(t)$  mais il n'est pas possible de répondre, sans une étude complémentaire, à la question de savoir si les trajectoires se referment ou si elles spirulent vers l'intérieur ou vers l'extérieur. Pour répondre à cette question, nous allons utiliser le fait que ce système possède une loi de conservation. Prenons tout d'abord le cas plus simple de l'oscillateur harmonique. Son étude qualitative (voir figure (7.2)) montre, un peu comme dans le cas du modèle de Lotka-Volterra, des trajectoires tournant autour de l'équilibre qui est ici  $(x^*, y^*) = (0, 0)$ . En outre, il est facile de voir ici que la fonction  $H(x, y) = x^2 + y^2$  reste constante sur les solutions puisque  $H(r \cos(t-T), r \sin y(t-T)) = r^2(\cos^2(t-T) + \sin^2(t-T)) = r^2$ . On dit que la quantité  $H(x, y)$  *reste conservée* sur les solutions du système (7.4) ou encore que la fonction  $H(x, y)$  est une *loi de conservation* du système (7.4).

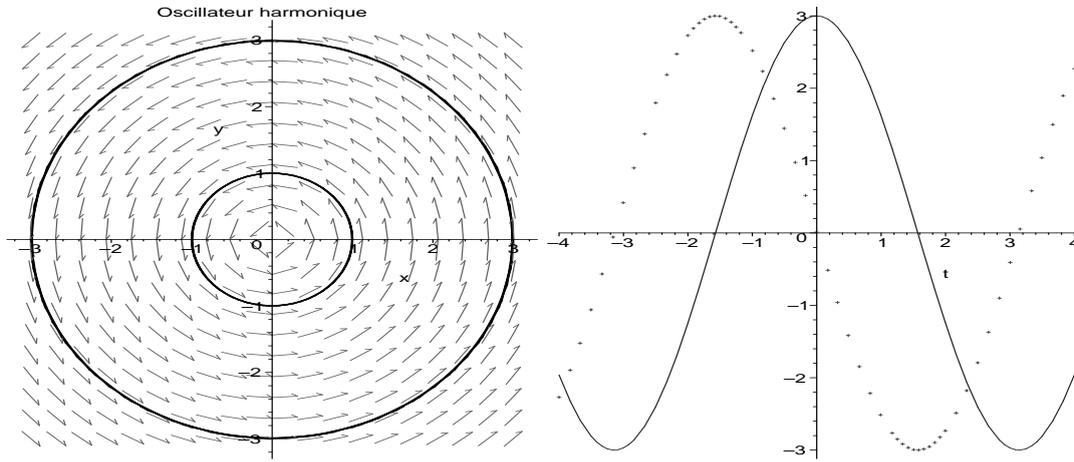


FIG. 7.2 – Les directions du champ de vecteurs de l'oscillateur harmonique et deux trajectoires particulières à gauche ; les graphes des deux composantes de la trajectoire la plus petite :  $x(t)$  en pointillés et  $y(t)$  en trait plein.

Plus généralement, pour un système (7.3) quelconque, on a la règle suivante :

**Proposition 7.1** *Pour que  $H(x, y)$  soit une loi de conservation pour le système (7.3), 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  $H(x, y) = C^{\text{ste}}$ , qui, autour de l'équilibre, sont des courbes fermées concentriques, sont des trajectoires du système.

## 7.5 Exercices :

**Exercice 1 :** 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 ? Pour répondre à cette question, on pourra commencer par tracer les deux isoclines horizontale et verticale, le point d'équilibre et l'allure de la trajectoire ayant la condition initiale indiquée.

**Exercice 2 :** 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  $H$ .

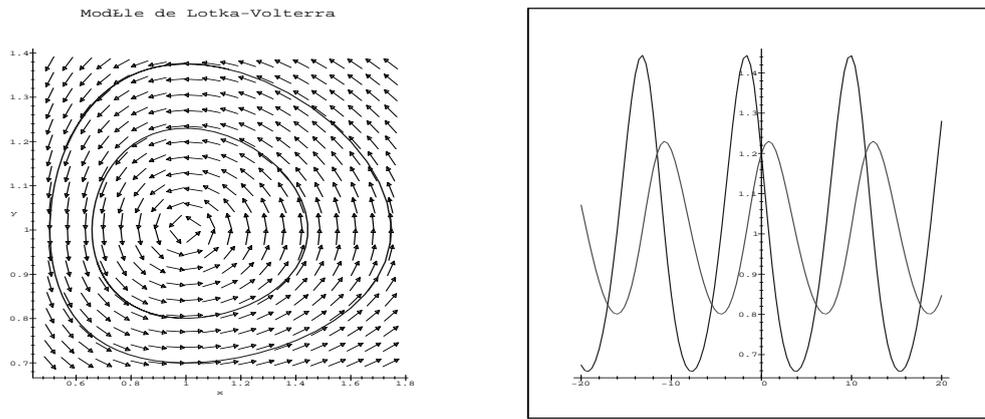


FIG. 7.3 – Figure de l'exercice 4

2. On considère le système différentiel

$$\begin{cases} x' &= -x \\ y' &= 2y \end{cases} \quad (7.5)$$

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).

- Retrouver ce même dessin en faisant une étude qualitative du système (7.5) (isoclines, équilibres, flèches dans les différents secteurs).
- 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 (7.5) 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.

**Exercice 3 :** On considère le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} x' &= x \\ y' &= x - y \end{cases} \quad (7.6)$$

- 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.
- 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 (7.6). Quelle est la solution de condition initiale  $(x(0), y(0)) = (-1, -\frac{1}{2})$ ?
- Esquisser sur le dessin la famille des trajectoires.

**Exercice 4 :** Sur le premier graphique de la figure (7.3) ci-dessus, on a représenté deux solutions du modèle de Lotka-Volterra, comme courbes paramétrées ( $t \mapsto (x(t), y(t))$ ) et, sur le second, pour l'une de ces deux solutions, on a représenté ses deux composantes ( $t \mapsto x(t)$ ) et ( $t \mapsto y(t)$ ) comme fonctions du temps.

- A laquelle des deux trajectoires représentées sur le premier graphique correspond les deux courbes du second graphique? Justifier.
- 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 aux instants  $t = 0$  et  $t = t_1$  que vous noterez  $A_0$  et  $A_1$  respectivement. Expliquer, en terme de comportement comme proies ou comme prédateurs des populations étudiées, comment on peut expliquer ce type d'évolution.

## 7.6 Exercice de révision sur la régression linéaire

On étudie la croissance d'une plante à partir d'un instant considéré comme instant initial. On effectue des mesures du diamètre de la tige principale et on obtient les résultats ci-dessous.

1. Pour tout  $t \geq 0$ , on pose  $u(t) = \ln\left(\frac{8}{d(t)} - 1\right)$ . Compléter les valeurs manquantes de  $u_i$ .

Temps $t_i$ , en semaines	0	2	6	10	14
Diamètre $d_i$ , en centimètres	0,4	1,2	5,4	6,4	7,8
$u_i = \ln\left(\frac{8}{d_i} - 1\right)$					

2. On considère les données  $(t_i, u_i)$  comme une série de 5 points. Représenter le nuage de points correspondant, calculer son centre de gravité et l'ajouter au dessin.

3. Compléter le tableau suivant et en déduire les valeurs des variances et covariance demandées<sup>1</sup> :

i	$t_i$	$u_i$	$(t_i)^2$	$(u_i)^2$	$(t_i) \cdot (u_i)$
1	0	2,94	0	8,67	0,00
2	2	1,73	4	3,01	3,47
3	6	-0,73		0,53	-4,39
4	10	-1,39	100		-13,86
5	14	-3,66	196	13,42	
<b>total:</b>	32	-1,10	336	27,56	-66,07

$s_t^2 =$	$s_u^2 =$	$cov_{tu} =$
-----------	-----------	--------------

4. Déterminer, par la méthode des moindres carrés ordinaires une équation de la droite de régression de  $u$  en  $t$ .  $u =$
5. Tracer cette droite sur le graphique de la deuxième question.
6. Calculer le coefficient de corrélation linéaire ; commenter.  $r_{tu} =$
7. En déduire que, pour cette plante, le diamètre de sa tige principale est donné par une relation de la forme  $d(t) = \frac{8}{1 + C e^{-at}}$  dans laquelle on précisera  $C$  et  $a$ .

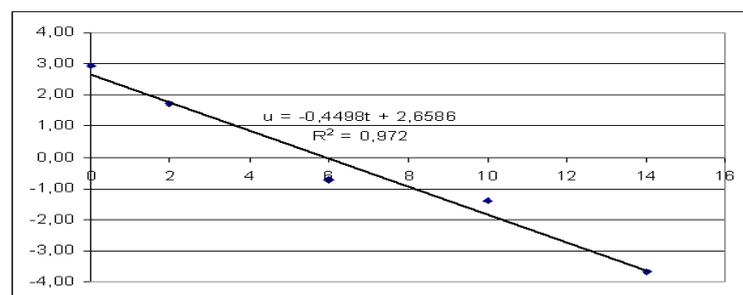
<sup>1</sup>**Remord** : certaines calculatrices ne permettent pas de calculer directement  $cov_{xy} = \text{Cov}(x, y) := \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$  où  $\bar{x} := \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$  et  $\bar{y} := \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_i$ , mais le nombre  $\overline{xy} := \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i y_i$ . Toutefois  $cov_{xy}$  s'en déduit facilement par le *formule de Huygens*  $cov_{xy} = \overline{xy} - \bar{x} \bar{y}$  qui donne, en choisissant  $y = x$ ,

$$s_x^2 = \text{Var}(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 = \text{Cov}(x, x) = \overline{xx} - \bar{x}^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i^2 - \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i\right)^2$$

Voici les résultats trouvés avec MS-excel :

	<b>t<sub>i</sub></b>	<b>d<sub>i</sub></b>			
	0	0,4	2,94443898		
	2	1,2	1,73460106		
	6	5,4	-0,73088751		
	10	6,4	-1,38629436		
	14	7,8	-3,66356165		
<b>total:</b>	32	21,2			
<b>i</b>	<b>t<sub>i</sub></b>	<b>u<sub>i</sub></b>	<b>(t<sub>i</sub>)<sup>2</sup></b>	<b>(u<sub>i</sub>)<sup>2</sup></b>	<b>(t<sub>i</sub>)*(u<sub>i</sub>)</b>
1	0	2,94	0	8,67	0,00
2	2	1,73	4	3,01	3,47
3	6	-0,73	36	0,53	-4,39
4	10	-1,39	100	1,92	-13,86
5	14	-3,66	196	13,42	-51,29
<b>total:</b>	32	-1,10	336	27,56	-66,07
<b>moy:</b>	<b>t-bar</b>	<b>u-bar</b>			
	6,40	-0,22	67,20	5,51	-13,21
			<b>Var(t)</b>	<b>Var(u)</b>	<b>Cov(t,u)</b>
			26,24	5,46	-11,8036055
	<b>a=</b>	<b>-0,44983253</b>			
	<b>b=</b>	<b>2,65858747</b>	<b>exp(b)=</b>	<b>14,2761094</b>	
	<b>R2=</b>	<b>0,97198178</b>			
	<b>r<sub>tx</sub>=</b>	<b>-0,98589136</b>			

et voici le dessin avec la droite de regression



Nous obtenons donc la régression linéaire

$$u = -0,45t + 2,66$$

Comme  $u = \ln\left(\frac{8}{d} - 1\right)$ , on a donc  $-0,45t + 2,66 (= u) = \ln\left(\frac{8}{d} - 1\right)$ , ou, en résolvant en la variable  $d$ ,

$$d = \frac{8}{1 + 14,3e^{-0,45t}}$$

