Université de Nice
Département de Mathématiques

Année 2012-2013
Systèmes Dynamiques

Cours 4 : Systèmes de Lotka-Volterra

Un modèle proie-prédateur

Le modèle que nous étudions ici a été proposé par Volterra (et indépendemment 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) le nombre de requins et autres prédateurs impropres à la consommation que l'on relevait involontairement dans les filets parmi les poissons consommables était nettement supérieur à ce qu'il avait été avant guerre alors que la population des sardines que l'on avait beaucoup moins pêché, semblait avoir diminué. Ceci apparaissait comme un paradoxe que Volterra parvint à expliquer (voir ci-dessous) avec le modèle qu'il proposa et qui porte aujourd'hui son nom.

Notons respectivement $x(t)$ et $y(t)$ la taille des deux populations à l'instant t, la seconde (ici des requins, appelés *les prédateurs*) se nourissant de la première (ici des sardines, appelés *les proies*). On fait, sur la dynamique de ces deux populations plusieurs hypothèses, inévitablement simplificatrices, qui vont nous permettre d'écrire le modèle : on suppose d'une part que les proies disposent de nouriture en quantité illimitée et que seuls les prédateurs s'opposent à leur croissance. On suppose aussi que le nombre de prédateurs est limité par la quantité de proies dont ils disposent pour se nourir et qu'en l'absence de proies, la population des prédateurs ne peut survivre. Enfin en ce qui concerne les interactions entre ces deux populations, on suppose que le nombre de rencontres entre proies et prédateurs est à la fois proportionnel à $x(t)$ et $y(t)$, donc proportionnel au produit $x(t)y(t)$ et que 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 aux deux équations différentielles suivantes :

$$\left\{\begin{array}{rcl} x' & = & \alpha_1 x - \beta_1 xy \\ y' & = & -\alpha_2 y + \beta_2 xy \end{array}\right. \tag{1}$$

où les quatres constantes α_1, α_2, β_1 et β_2 sont respectivement le taux de croissance des proies, le taux de (dé)croissance (naturelle) des prédateurs et les coefficients d'interaction entre les deux populations.

Des solutions périodiques :

Pour étudier les système, donnons aux quatres paramètres α_1, α_2, β_1 et β_2 des valeurs particulières (qui ne cherchent pas à être réalistes),

$$\alpha_1 = 0.8, \quad \alpha_2 = 0.6, \quad \beta_1 = 0.4, \quad \beta_2 = 0.2. \tag{2}$$

Il est facile de faire une étude qualitative (isoclines, équilibres, allure du champs, ...) qui permet de comprendre que les solutions sont oscillantes et on peut aussi en calculer les solutions avec Scilab. Si l'on trace les trajectoires dans le plan et aussi les graphes des solutions en fonction du temps, on observe comme sur la figure ci-dessous que les trajectoires sont fermées et que leurs deux composantes $x(t)$ et $y(t)$ sont *périodiques.*

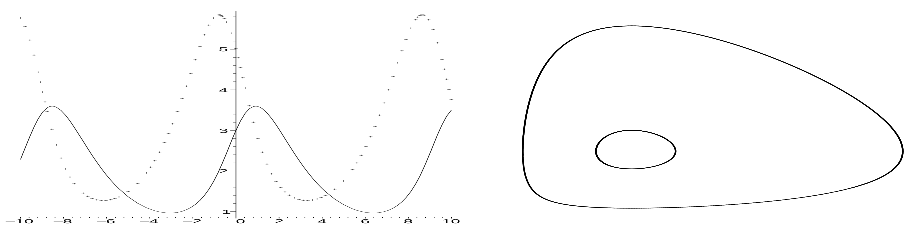

Figure 1 – A gauche le graphe des effectifs des proies $x(t)$ (en pointillés) et celui des prédateurs $y(t)$ (en trait plein), dans le cas où $x(0) = 5$ et $y(0) = 3$. A droite plusieurs trajectoires du système (**??**) représentées dans le plan de phase (la trajectoire du milieu est issue du point de coordonnées ($x(0) =$ 5 ; $y(0) = 3$) et correspond aux deux graphes de gauche).

Il est intéressant de noter que les oscillations de la taille des deux populations ne sont pas dues à des variations de leur environnement mais à leur interaction. En effet, en suivant ces évolutions sur la partie gauche de la figure à partir de l'instant $t = 0$, on observe que *la diminution du nombre de proies entraine, avec un petit décalage dans le temps, 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. Mais cette augmentation va permettre à son tour un redémarrage de la croissance des prédateurs et ainsi de suite.*

On peut voir aussi que, parmi les trajectoires, l'une d'elle joue un rôle particulier : c'est l'équilibre (3 ; 2). Dans le cas général du système (1), l'équilibre (non nul) a pour coordonnées $\begin{pmatrix} \alpha_2/\beta_2 \\ \alpha_1/\beta_1 \end{pmatrix}$.

Que s'est-il passé dans l'adriatique durant la première guerre mondiale qui a pu diminuer la population de sardines et augmenter celle des requins, alors que, justement la pêche avait été presque arrêtée ? L'arrêt de la pêche a eu pour effet d'augmenter α_1, puisque la mortalité des sardines (par pêche) a diminué, et de diminuer α_2 pour les mêmes raisons. Par ailleurs, les coefficients d'interactions β_1 et β_2 n'ont pas été modifiés par l'arrêt de la pêche. L'équilibre (qui est aussi le point autour duquel les oscillations se font) a donc été déplacé durant la période de guerre, la valeur d'équilibre des proies ayant diminué (avec α_2) et celle des prédateurs ayant au contraire augmenté.

Linéarisation

L'exemple du système de Lotka Volterra est l'occasion de revenir sur les systèmes linéaires et ce qu'ils nous apprennent sur les systèmes non linéaires. Dans le cas du système (**??**), il est fracile de voir qu'il existe deux équilibres, l'origine (qui n'a pas de sens dans le modèle) et l'équilibre $(\alpha_1/\beta_1, \alpha_2/\beta_2)$ autour duquel tournent les autres trajectoires. Un examen du linéarisé du système montre que le premier est un col (deux valeurs propres réelles de signe opposé) et le second un centre (deux valeurs propres imaginaires pures).

Que peut-on dire des solutions d'un système linéaire lorsqu'on connait les valeurs propres et vecteurs propres du système ?

Dans le cas d'un système linéaire $V' = AV$, où $V = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$ *et* $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$, on a les résultat suivants :

- L'ensemble des solutions du système est un espace vectoriel de dimension 2 (car toute combinaison linéaire de solutions est encore une solution) et il suffit donc de connaitre deux solutions linéairement indépendantes pour connaitre toutes les solutions (qui seront des combinaison linéaires de ces deux solutions linéairement indépendantes).
- Si λ est une valeur propre de la matrice A, de vecteur propre $V_\lambda = \begin{pmatrix} x_\lambda \\ y_\lambda \end{pmatrix}$, alors le vecteur $V(t) = e^{\lambda t} V_\lambda$ est une solution puisqu'on a $V'(t) = \lambda e^{\lambda t} V_\lambda$ et aussi $AV = Ae^{\lambda t} V_\lambda = e^{\lambda t} A V_\lambda = e^{\lambda t} \lambda V_\lambda$ (car V_λ est un vecteur propre de A). On a donc bien $V'_\lambda = AV_\lambda$.
- Les deux observations précédentes permettent de résoudre explicitement le système linéaire lorsque la matrice A possède deux valeurs propres réelles λ_1 et λ_2 et deux vecteurs propres associés V_1 et V_2 linéairement indépendants. Toutes les solutions du système sont alors des combinaisons linéaires des deux solutions particulières $e^{\lambda_1 t} V_1$ et $e^{\lambda_2 t} V_2$.
- Dans le cas où les deux valeurs propres sont complexes conjuguées, si $\lambda = \alpha + i\omega$ est l'une de ces deux valeurs propres, et V_λ un vecteur propre associé, on peut vérifier facilement que la partie réelle et la partie imaginaire de la solution complexe $e^{\lambda t} V_\lambda$ sont des solutions (réelles) du système et elles sont linéairement indépendantes. Donc ces deux solutions $Re(e^{\lambda t} V_\lambda)$ et $Im(e^{\lambda t} V_\lambda)$ forment donc une base de l'ensemble des solutions.

Perturbation d'un centre :

Il est important de comprendre que si la classification de Poincarré des champs linéaires du plan permet en général d'en déduire la nature des équilibres des champs non linéaires par simple étude de leur linéarisé, cela n'est pas le cas lorsqu'il s'agit d'un centre. En effet si le linéarisé d'un champ au voisinage d'un de ses équilibre est un noeud stable ou un noeud instable, un col, ou bien encore un foyer stable ou un foyer instable, alors il en sera de même de l'équilibre du champs non linéaire. Par contre si le linéarisé est un centre, alors il y a trois possibilités pour l'équilibre du champs non linéaire : soit il est un centre, soit il est un foiyer stable, soit il est un foyer instable. En effet, lorsqu'on perturbe légèrement un champs au voisinage d'un centre en lui ajoutant des termes non linéaires, cela suffit le plus souvent à *casser* la périodicité des solutions qui continuent à tourner autour de l'équilibre mais en suivant une spirale qui, soit tend vers l'équilibre (foyer stable), soit s'en éloigne (foyer instable).

Loi de conservation ou intégrale première :

Le système (1) ayant un équilibre dont le linéarisé est un centre, rien ne permet, à priori, d'affirmer que ses solutions sont périodiques, c'est-à-dire que l'équilibre $(\alpha_1/\beta_1, \alpha_2/\beta_2)$ est effectivement un centre et non un foyer. Pour s'en assurer, on a recours à l'existence d'une intégrale première pour ce système.

Définition : Soient $((x(t), y(t))$ la dynamique de deux espèces comme par exemple les proies et les prédateurs du système de Lotka Volterra, on dit que la fonction $H(x, y)$ est une *intégrale première ou loi de conservation* de cette dynamique lorsque la quantité $H(x(t), y(t))$ reste constante au cours du temps.

Par exemple si l'on considère la dynamique de l'oscillateur harmonique, dont les solutions sont de la forme $(x(t), y(t)) = (r\cos t, r\sin t)$, la fonction $H(x, y) = x^2 + y^2$ est une loi de conservation puisque $H(x(t), y(t)) = r^2$.

Dans le cas du système de Lotka-Volterra (1), il n'est pas difficile de vérifier que la fonction suivante est une loi de conservation :

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

Il suffit en effet de calculer le produit scalaire du gradient de H par le champs de vecteur $(x'(t), y'(t))$ qui est donné par le système différentiel.

L'importance des lois de conservation pour l'étude des systèmes différentiels comme ceux de Lotka-Volterra est facile à comprendre. Dès que la fonction H est connue, on peut, en utilisant ses dérivées partielles, tracer ses courbes de niveau et en déduire les trajectoires de la dynamique. Alors qu'une étude qualitative permet de prévoir l'oscillation des deux populations (car les trajectoires tournent dans le plan (x, y)), elle ne permet pas de s'assurer que la dynamique est réellement périodique, c'est-à-dire que les trajectoire se referment effectivement après un tour. Au contraire cette information découle immédiatement de l'étude de H.

Exercices :

1. En prenant les valeurs particulières des paramètres (2), faire l'étude qualitataive du système, calculer le linéarisé au voisinage de ses deux équilibres, en déduire la nature de l'un d'eux puis vérifier que H est bien une intégrale première et en déduire la nature du deuxième.
2. Le modèle de Goodwin [1] a été l'un des premier modèle de cycle économique. Avant Goodwin on considérait volontiers que les oscillations parfois présentes dans les évolutions de quantités économiques que l'on étudie s'expliquaient avant tout par des chocs externes intervenus comme perturbations des dynamiques de ces quantités. On pensait en effet que ces dynamiques, elles, n'avaient aucune raison de présenter des oscillations par elles-mêmes. C'est la notion de cycles *exogènes*, par opposition à celle de cylces *endogènes* qui, eux, sont des trajectoires oscillantes, naturellement présentes dans la dynamique. Le modèle de Goodwin fut l'un des premiers exemples de cycles endogènes ; il s'agit de cycle de répartition salaire/profit. Il montre une dynamique qui ne tend pas vers un équilibre mais au contraire est constituée de cycles dont la période et l'amplitude dépendent des conditions initiales.

   Dans ce modèle, les variables Y, K et L représentent, comme c'est le cas habituellement, la production nationale, le capital ou richesse du pays et la force de travail ou nombre d'employés dans les entreprises. Il s'agit d'un modèle dans lequel on ne suppose pas le plein emploi, c'est-à-dire que l'on aura à distinguer la quantité L d'une autre quantité, notée N qui représente l'offre d'emploi et qui n'a pas de raison d'être identique. Les deux variables économiques dont on se propose d'étudier la dynamique sont respectivement le *taux d'emploi de la main d'oeuvre*, noté x,

   $$x := \frac{L}{N}$$

   et la *part des salaires dans le revenu national*, noté z,

   $$z = \frac{wL}{Y}$$

   où w représente le salaire moyen et donc wL le salaire total.

   Cinq équations gouvernent l'évolution dans le temps de ces diverses quantités. Elles correspondent chacunes à des hypothèses, bien entendu extrêmement simplificatrices, faites sur le modèle :

1. Goodwin R.M. *A growth cycle*, in C.F. Feinstein ed. Socialism, capitalism and economic growth, Cambridge University Press, 1967

– Le revenu national est proportionnel au capital investi, ce qui permet d'écrire K comme une fonction linéaire de Y, le coefficient v, représentant la *productivité* du capital, étant supposé constant :

$$K = vY \tag{3}$$

– Ce revenu nécessite une main d'oeuvre dont la productivité évolue au cours du temps selon la relation :

$$L = \frac{e^{-\mu t}}{u} Y, \ \mu > 0 \text{ et } u > 0 \text{ constantes.} \tag{4}$$

– La demande de travail augmente au taux constant n (=natalité − mortalité) :

$$N' = nN \tag{5}$$

– L'accroissement du capital (épargne) est égal au solde "revenus moins salaires" qui est ainsi supposé entièrement réinvesti :

$$K' = Y - wL. \tag{6}$$

– Le taux d'accroissement du salaire moyen est une fonction croissante du taux d'emploi : c'est la loi de Phillips [2]. Pour simplifier, on suppose ici que cette fonction croissante est simplement affine :

$$\frac{w'}{w} = ax + b, \ a > 0 \text{ et } b > 0 \text{ constantes.} \tag{7}$$

On déduit facilement de ces cinq relations les deux équations différentielles qui gouvernent la dynamique de z et de x. Tout d'abord on calcule, à partir de la définition de z, le rapport $\frac{z'}{z}$:

$$\frac{z'}{z} = \frac{w'}{w} + \frac{L'}{L} - \frac{Y'}{Y}.$$

Donc, de (7) et (4) on déduit une première équation

$$\frac{z'}{z} = ax - b - \mu.$$

Puis on calcule, à partir de la définition de x, le rapport $\frac{x'}{x}$:

$$\frac{x'}{x} = \frac{L'}{L} - \frac{N'}{N}.$$

Donc, de (5), (3) et (4) on déduit :

$$\frac{x'}{x} = -\mu + \frac{K'}{K} - n.$$

Mais comme, en appliquant (6) et (3), $\frac{K'}{K} = \frac{Y(1-z)}{vY}$, on obtient une deuxième équation :

$$\frac{x'}{x} = \frac{1-z}{v} - (\mu + n).$$

Finalement la dynamique du vecteur (x, z) est donc régie par le système différentiel suivant :

$$\left\{ \begin{array}{lcl} x' & = & (\frac{1}{v} - (\mu + n))x - \frac{1}{v}xz \\ z' & = & -(b + \mu)z + axz \end{array} \right. \tag{8}$$

Montrer que ce système possède effectivement des solutions périodiques et expliquez les oscillations du *taux d'emploi de la main d'oeuvre* et de la *part des salaires dans le revenu national* durant un cycle économique.

3. Pour le système de Lotka Volterra perturbé (par un paramètre α) étudié en TP, calculer le signe de la dérivée par rapport à t de la quantité $H(x(t), y(t))$ en fonction du paramètre α et en déduire une nouvelle façon de prouver la stabilité de l'équilibre (la fonction H s'appelle une *fonction de Liapounov* du système perturbé).

2. Phillips A.W. *The relationship between unemployment and the rate of change of money wage rates in the United Kingdom 1861-1957*, Economica, vol 25, 1958