

Cours IV : Le modèle de Lotka-Volterra

Le but des cours précédents était de décrire le développement d'une population en utilisant une équation différentielle. A partir de ce cours nous allons considérer deux populations qui interagissent. Cette interaction sera décrite par un système d'équations différentielles. Dans un premier temps nous allons discuter en détail un exemple historique, dans les cours suivants nous allons développer de façon plus systématique les outils permettant de comprendre les systèmes d'équations différentielles.

Le modèle que nous allons étudier a été proposé par Volterra (et indépendamment par Lotka) en 1926 dans un ouvrage intitulé "Théorie mathématique de la lutte pour la vie". Le tableau suivant indique les proportions de prédateurs (requins) et de proies (sardines) débarquées par les pêcheurs au port de Fiume (Italie, mer adriatique).

Année	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Prédateurs	11,9	21,4	22,1	21,2	36,4	27,3	16	15,9	14,8	10,7
Proies	88,1	78,6	77,9	78,8	63,6	72,7	84	84,1	85,2	89,3

On voit que pendant la Première Guerre mondiale (1914-1918) la part des prédateurs dans les captures augmente fortement, pour retourner à son niveau de départ dans les années suivantes. Ceci paraît paradoxale : pendant la guerre la pêche à la sardine avait fortement baissée, on a donc envie de penser que leur quantité (et donc la proportion dans les captures) augmente. Volterra parvint à expliquer ce paradoxe avec le modèle qu'il proposa et qui porte aujourd'hui son nom.

1 Le modèle proie-prédateur

Le modèle de Lotka-Volterra (ou proie-prédateur) concerne deux populations : la première, *les proies*, servant de nourriture à la seconde, *les prédateurs*. Dans notre exemple il s'agit de sardines et de requins dont les effectifs $S(t)$ et $R(t)$ sont des fonctions du temps t . Afin de décrire la dynamique des populations nous faisons des hypothèses fortement simplificatrices :

- Les proies disposent de nourriture en quantité illimitée. Sans interaction avec les prédateurs elles se développent donc selon un modèle de Malthus

$$S'(t) = \alpha_1 S(t)$$

avec $\alpha_1 > 0$ le taux de croissance naturelle. On aurait donc une *croissance exponentielle* des proies : $S(t) = S_0 e^{\alpha_1 t}$.

- Les prédateurs se nourrissent uniquement des proies. Sans interaction avec les proies ils se développent donc selon un modèle de Malthus

$$R'(t) = -\alpha_2 R(t)$$

avec $\alpha_2 > 0$ le taux de décroissance naturelle. Puisque $-\alpha_2 < 0$, on aurait donc une *décroissance exponentielle* des prédateurs : $R(t) = R_0 e^{-\alpha_2 t}$.

- Le nombre des rencontres entre les deux populations est décrite par un terme de la forme $S(t)R(t)$, il est donc proportionnel à ces populations. Afin de décrire l'effet des rencontres, nous rajoutons des termes aux équations précédentes :

$$\begin{cases} S'(t) &= + \alpha_1 S(t) - \beta_1 S(t)R(t) \\ R'(t) &= - \alpha_2 R(t) + \beta_2 S(t)R(t) \end{cases} \quad (1)$$

où $\beta_1 > 0$ et $\beta_2 > 0$ sont des constantes. On appelle (1) le système de Lotka-Volterra (ou proie-prédateur). Notons l'influence de ces nouveaux termes sur la croissance des deux populations :

- Puisque $-\beta_1$ est négatif, les rencontres entre proies et prédateurs vont ralentir ou même inverser la croissance naturelle des sardines.
- Puisque β_2 est positif, les rencontres vont ralentir ou même inverser la décroissance naturelle des requins.

Le système de Lotka-Volterra (1) est un exemple d'un système d'équations différentielles : il y a deux inconnues $S(t)$ et $R(t)$ et deux équations. Résoudre ce système consiste à calculer de façon explicite les *fonctions* $S(t)$ et $R(t)$ pour une condition initiale (S_0, R_0) donnée. Malheureusement on ne connaît pas de solutions explicites pour le système de Lotka-Volterra, comme dans le cours précédent on aura donc recours à une étude qualitative. Commençons par introduire les objets de l'étude qualitative avec un exemple.

2 Un exemple

Dans cet exemple on donne aux quatre paramètres $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1$ et β_2 des valeurs particulières (qui ne cherchent pas à être réalistes)

$$\alpha_1 = 0,8, \alpha_2 = 0,6, \beta_1 = 0,4 \text{ et } \beta_2 = 0,2.$$

Dans la pratique, les valeurs de ces paramètres sont déterminées à partir des observations recueillies sur l'évolution des deux populations. On obtient alors le système suivant¹ :

$$\begin{cases} S' & = & + & 0,8S & - & 0,4SR \\ R' & = & - & 0,6R & + & 0,2SR \end{cases} \quad (2)$$

2.1 Graphe d'une solution

Supposons aussi qu'on connaît le nombre² de requins et de sardines au temps $t = 0$:

$$S_0 = 5, R_0 = 3.$$

Etant donné ces populations initiales, on cherche à décrire les fonctions $S(t)$ et $R(t)$. On obtient une première idée de ces fonctions en calculant leur dérivée au temps $t = 0$. Puisque ce sont des solutions du système (2) on a

$$\begin{aligned} S'(0) &= + 0,8S(0) - 0,4S(0)R(0) \\ R'(0) &= - 0,6R(0) + 0,2S(0)R(0) \end{aligned}$$

On remplaçant par $S(0) = 5, R(0) = 3$ on obtient

$$S'(0) = -2, R'(0) = 1,2.$$

On voit donc qu'au début de notre observation la population des sardines va baisser (car la dérivée $S'(0)$ est négative) et la population des requins va augmenter (car la dérivée $R'(0)$ est positive). Cette tendance ne peut pas être valable à long terme : si la population des requins ne cesse d'augmenter et celle des sardines à diminuer, le moment arrivera où les prédateurs ne trouvent plus suffisamment de nourriture. Par conséquent leur croissance sera arrêtée et même

1. Comme dans les cours précédents, nous utilisons souvent la notation courte S et R au lieu de $S(t)$ et $R(t)$

2. On choisit une échelle adaptée pour simplifier les calculs. Si on veut des chiffres plus réalistes, pensez à 5 millions sardines et 3000 requins.

inversée. On peut préciser cet argument en demandant à un ordinateur d'esquisser³ le graphe des fonctions $S(t)$ et $R(t)$:

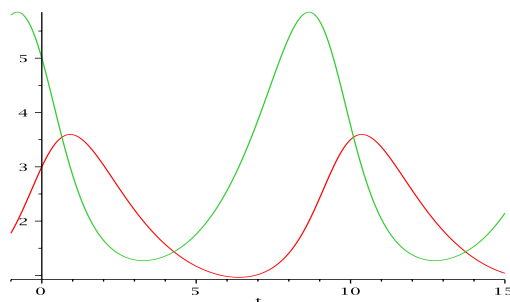


FIGURE A – En vert le graphe des effectifs des proies $S(t)$ et celui des prédateurs $R(t)$ en rouge (populations initiales $S_0 = 5$ et $R_0 = 3$).

On voit que la population des requins commence par croître, mais atteint son maximum environ au temps $t = 1$. A ce moment la population des sardines continue à décroître et elle ne se stabilise que nettement plus tard (environ au temps $t = 3,2$) quand suffisamment des prédateurs seront mort de faim. L'augmentation du nombre de sardines permet à terme d'arrêter le déclin des requins, dont le nombre recommencera à augmenter à partir de $t = 6,5$.

Sur la figure A on voit (de façon approximative) que

$$S(9,5) = 5, \quad R(9,5) = 3,$$

ce sont les mêmes populations que pour $t = 0$! On obtient que les deux fonctions $S(t)$ et $R(t)$ sont *périodiques*, c'est-à-dire qu'elles présentent un comportement oscillant et reprennent les mêmes valeurs après un intervalle de temps T que l'on appelle leur *période*. On aura donc

$$S(t + T) = S(t) \text{ et } R(t + T) = R(t).$$

On connaît ce type de comportement périodique des fonctions trigonométriques qui ont la période $T = 2\pi$, p.ex. on a

$$\sin(t + 2\pi) = \sin(t).$$

Dans notre exemple la période est environ $T = 9,5$.

2.2 Champ de vecteurs et trajectoires

Une façon plus géométrique de décrire les solutions $S(t), R(t)$ est d'esquisser les trajectoires correspondantes dans le plan de phase : au lieu de dessiner le graphe de deux fonctions $S(t)$ et $R(t)$ on souhaite dessiner une courbe dans le plan de phase qui met en évidence la relation entre les populations S et R . Si on connaissait les fonctions $S(t)$ et $R(t)$, cette courbe, qu'on appellera *trajectoire*, serait donnée par la formule

$$t \rightarrow \begin{pmatrix} S(t) \\ R(t) \end{pmatrix}$$

Comme $R(t)$ et $S(t)$ ne sont pas connues, on a recours à une observation géométrique : on se place dans le point $(S, R) = (5, 3)$. Quelle direction prendra la trajectoire passant par ce point ?

3. On ne peut pas calculer les solutions du système de Lotka-Volterra, même avec un ordinateur. Mais un ordinateur peut néanmoins esquisser les solutions de façon approximative, cf. Section 2 de <https://math.unice.fr/~hoering/bio-s1-17/6-edo-17.pdf> pour une introduction à ce sujet.

Comme la trajectoire est déterminée par le système (2), ça sera forcément la direction calculée ci-dessus :

$$(S', R') = (-2, 1, 2).$$

On dessine donc un vecteur de cette direction à partir du point (5, 3). On peut répéter cette opération pour n'importe quel point dans le plan, par exemple pour $(S, R) = (2, 1)$ on obtient

$$(S', R') = (0,8 \cdot 2 - 0,4 \cdot 2 \cdot 1, -0,6 \cdot 1 + 0,2 \cdot 2 \cdot 1) = (0,8, -0,2).$$

On dessine donc un vecteur de cette direction à partir du point (2, 1).

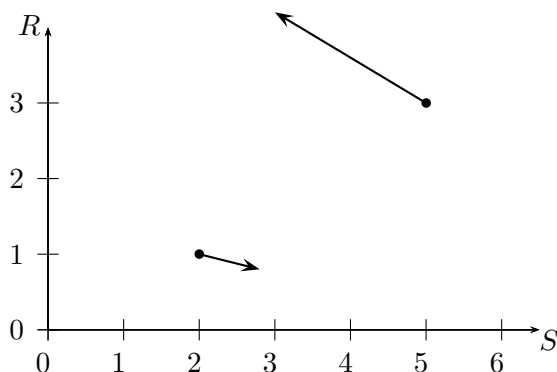


FIGURE B – Exemples de vecteurs tangents dans le plan de phase

Si on demande à un ordinateur d'effectuer ce calcul pour un grand nombre de points, on obtient le *champ de vecteurs* défini par le système d'équations différentielles (2) :

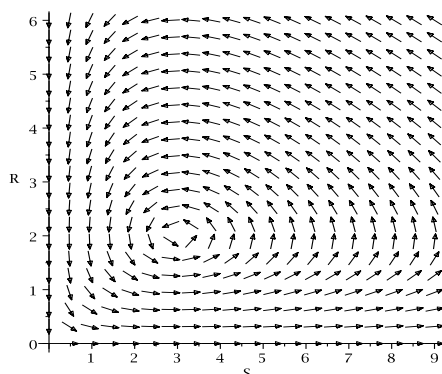


FIGURE C – Le champ de vecteurs associé au système de Lotka-Volterra (2).

Grace au champ de vecteurs, esquisser la trajectoire est facile : il suffit de suivre les flèches !

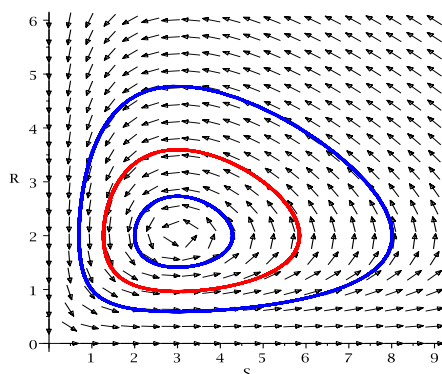


FIGURE D – Exemples de trajectoires pour le système de Lotka-Volterra (2). En rouge la trajectoire pour les populations initiales $S_0 = 5, R_0 = 3$.

La figure **D** montre que les trajectoires de notre système sont des ovoïdes parcourues dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Il y a une infinité de ces trajectoires, chacune étant déterminée par ses *conditions initiales* (S_0, R_0) qui est un point du plan de phase. L'intérêt de cette représentation est qu'on peut dessiner simultanément plusieurs trajectoires.

Il est crucial de distinguer entre les graphes des fonctions $S(t), R(t)$ et les trajectoires définies par le champ de vecteurs : les premières sont dépendant du temps t , tandis que dans le champ de vecteurs la variable t n'apparaît plus. Le champ de vecteurs contient donc un peu moins d'informations, mais il est plus simple à interpréter : dans la figure **C** on voit immédiatement que les vecteurs tournent autour du point $(S, R) = (3, 2)$. En effet ce point joue un rôle très particulier : on a

$$(S', R') = (0,8 \cdot 3 - 0,4 \cdot 3 \cdot 2, -0,6 \cdot 2 + 0,2 \cdot 3 \cdot 2) = (0, 0).$$

Puisque chacune des dérivées $S'(t)$ et $R'(t)$ est nulle, la solution de (2) pour la condition initiale $S_0 = 3, R_0 = 2$ est donnée par les fonctions constantes $S(t) \equiv 3, R(t) \equiv 2$. En particulier la trajectoire passant par le point $(3, 2)$ n'est pas une courbe, mais seulement le point $(3, 2)$. Ceci correspond à la situation où les deux populations restent parfaitement constantes.

3 L'équilibre du système de Lotka-Volterra

Dans le paragraphe précédant nous avons observé que le point $(S, R) = (3, 2)$ joue un rôle particulier pour le système (2) : si les populations initiales sont $S_0 = 3$ et $R_0 = 2$, elles restent constantes au cours du temps. On appelle un point avec cette propriété un point d'équilibre. Cherchons les points du système général de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} S' &= +\alpha_1 S - \beta_1 SR \\ R' &= -\alpha_2 R + \beta_2 SR \end{cases} \quad (3)$$

Le point $(S, R) = (0, 0)$ est un équilibre : si on remplace S et R par 0 dans le système on obtient

$$S' = \alpha_1 \cdot 0 - \beta_1 \cdot 0 \cdot 0 = 0, R' = -\alpha_2 \cdot 0 + \beta_2 \cdot 0 \cdot 0 = 0.$$

Ceci n'est pas surprenant : s'il y a ni proies ni prédateurs au début de l'observation, leurs populations ne peuvent pas changer. On dit que $(0, 0)$ est l'équilibre trivial du système de Lotka-Volterra, il n'est pas très intéressant.

3.1 Proposition. *Le point*

$$(S, R) = \left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1} \right) \quad (4)$$

est un équilibre non-trivial du système de Lotka-Volterra (1).

La preuve de cette proposition est très simple, on remplace S par $\frac{\alpha_2}{\beta_2}$ et R par $\frac{\alpha_1}{\beta_1}$:

$$S' = \alpha_1 \cdot \frac{\alpha_2}{\beta_2} - \beta_1 \cdot \frac{\alpha_2}{\beta_2} \cdot \frac{\alpha_1}{\beta_1} = 0, R' = -\alpha_2 \cdot \frac{\alpha_1}{\beta_1} + \beta_2 \cdot \frac{\alpha_2}{\beta_2} \cdot \frac{\alpha_1}{\beta_1} = 0.$$

Dans le cours suivant nous allons voir que $\left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1} \right)$ est l'unique équilibre non-trivial du système de Lotka-Volterra. Notons aussi que pour l'exemple (2) la formule (4) donne

$$(S, R) = \left(\frac{0,6}{0,2}, \frac{0,8}{0,4} \right) = (3, 2),$$

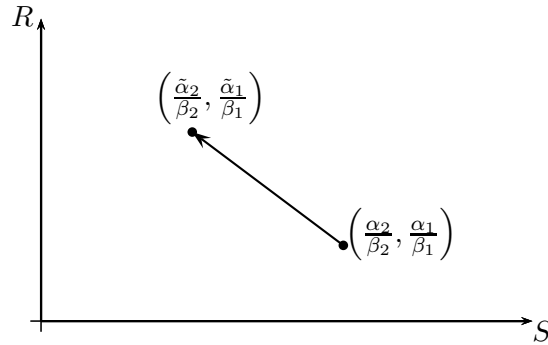
on retrouve donc le point remarquable du champ de vecteurs **C**.

Le calcul du point d'équilibre permet de résoudre notre problème initial : 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 changé certains coefficients apparaissant dans le système (1) :

- Le taux de croissance des sardines α_1 augmente vers $\tilde{\alpha}_1$, car elles sont moins nombreuses à être pêchées.
- Le taux de décroissance des requins α_2 diminue vers $\tilde{\alpha}_2$ puisqu'on ne pêchait non plus les requins.
- Les coefficients d'interactions β_1 et β_2 n'ont pas été modifiés par l'arrêt de la pêche.

Par conséquent le point d'équilibre $\left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1}\right)$ est déplacé vers le nouvel équilibre $\left(\frac{\tilde{\alpha}_2}{\beta_2}, \frac{\tilde{\alpha}_1}{\beta_1}\right)$ comme suit :



A l'équilibre, on a donc moins de sardines et plus de requins !

4 Modèle proie-prédateur à croissance logistique

Le système de Lotka-Volterra (1) est seulement une possibilité pour modéliser l'interaction entre proies et prédateurs avec des systèmes d'équations différentielles. Par exemple on peut essayer d'améliorer le modèle en faisant une hypothèse plus réaliste sur la croissance naturelle des proies :

- La nourriture des proies est *limitée*. Sans interaction avec les prédateurs elles se développent selon un modèle logistique

$$S' = \alpha_1 S \left(1 - \frac{S}{K}\right)$$

avec $\alpha_1 > 0$ le taux de croissance naturelle et K la capacité biotique.

Si on modifie le terme correspondant dans le système (1) on obtient le système suivant :

$$\begin{cases} S' = + \alpha_1 S \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \beta_1 SR \\ R' = - \alpha_2 R + \beta_2 SR \end{cases} \quad (5)$$

On appelle (5) le modèle proie-prédateur à croissance logistique.

Commençons l'étude du système en regardant ses équilibres. On a deux équilibres évidents : le point $(S, R) = (0, 0)$ (absence de proies et prédateurs, équilibre trivial) et $(S, R) = (K, 0)$ (en absence des prédateurs, la capacité biotique est un équilibre du modèle logistique). Ce n'est pas tout :

4.1 Proposition. *Le point*

$$(S, R) = \left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1} \left(1 - \frac{\alpha_2}{K\beta_2}\right)\right) \quad (6)$$

est un équilibre non-trivial du système d'équations différentielles (5).

Comme pour la proposition 3.1 la preuve consiste à remplacer S et R , c'est un exercice peu intéressant. Par contre il est très intéressant de comparer le point (6) avec l'équilibre $(S, R) = \left(\frac{\alpha_2}{\beta_2}, \frac{\alpha_1}{\beta_1}\right)$ du système de Lotka-Volterra.

- On voit que le premier terme n'a pas changé, il est toujours $S = \frac{\alpha_2}{\beta_2}$. Ceci peut paraître surprenant puisque notre modification consiste à limiter la croissance des proies par la capacité biotique. Nous allons revenir sur ce point en TD.
- Le second terme a changé, il est devenu plus petit. Ceci s'explique facilement : comme les proies se multiplient moins vite, les prédateurs trouvent moins de nourriture. Par conséquent ils sont moins nombreux.

Continuons la discussion avec un exemple. Comme dans la section 2 on suppose que

$$\alpha_1 = 0,8, \alpha_2 = 0,6, \beta_1 = 0,4 \text{ et } \beta_2 = 0,2.$$

Supposons aussi que la capacité biotique des sardines est $K = 10$. On considère donc le système suivant :

$$\begin{cases} S' &= + 0,8S(1 - \frac{S}{10}) - 0,4SR \\ R' &= - 0,6R + 0,2SR \end{cases} \quad (7)$$

D'après notre discussion les équilibres de ce système sont

$$(S, R) = (0, 0), \quad (S, R) = (10, 0), \quad (S, R) = (3, 1, 4).$$

Comme dans la section 2 on peut demander à un ordinateur d'esquisser les solutions du système (7) pour les populations initiales

$$S_0 = 5, \quad R_0 = 3.$$

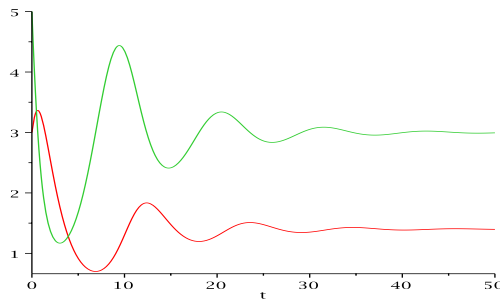


FIGURE E – Solutions du système (7) : en vert le graphe des effectifs des proies $S(t)$ et celui des prédateurs $R(t)$ en rouge (populations initiales $S_0 = 5$ et $R_0 = 3$).

Comparons les figures A et E : les solutions du système (7) montrent toujours les oscillations qu'on peut expliquer avec le même raisonnement que pour le système de Lotka-Volterra. Par contre les oscillations deviennent de moins en moins importantes, pour t suffisamment grand les solutions sont essentiellement constantes. On a

$$\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = 3, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} R(t) = 1,4.$$

Ce sont exactement les coordonnées du point d'équilibre donnée par (6)!

Continuons la comparaison au niveau du plan de phase. Le champ de vecteurs F ressemble fortement au champ de vecteurs C : les vecteurs tournent autour d'un point d'équilibre, seulement les coordonnées de l'équilibre ont changé.

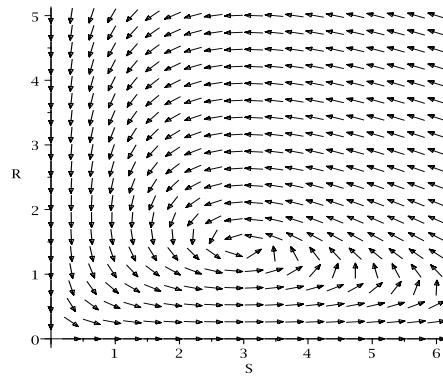


FIGURE F – Le champ de vecteurs associé au système (7)

La différence devient plus marquée si on rajoute les trajectoires :

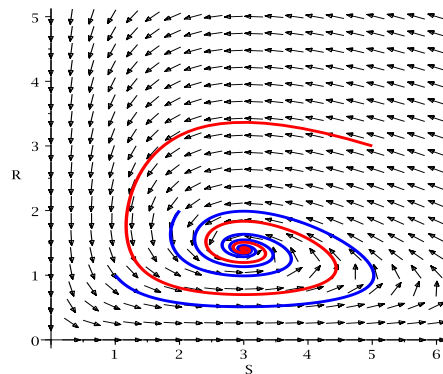


FIGURE G – Exemples de trajectoires pour le système (7). En rouge la trajectoire pour les populations initiales $S_0 = 5, R_0 = 3$.

Les ovoïdes ont disparus, les trajectoires spiralent vers le point d'équilibre. Comment expliquer ce changement assez radical des trajectoires ? Quand on remplace le système (2) par le système (7) on ne déplace pas seulement la position de l'équilibre, on change aussi son type. Dans le cours VI nous allons apprendre à distinguer les différents types : l'équilibre non-trivial du système de Lotka-Volterra est un «centre», tandis que l'équilibre non-trivial du système (7) est un «foyer attractif».

Avertissement : Le champ de vecteurs du système (5) dépend fortement des coefficients α_i, β_i, K . En TD nous verrons un exemple avec des propriétés différentes.