

Systemes proie-prédateur

Dynamique des populations

Sommaire :

Introduction	2
I. Le système proie-prédateur de Lotka-Volterra.....	3
<i>1.A. Présentation des hypothèses et du système.....</i>	<i>3</i>
<i>1.B. Recherche et étude des solutions.....</i>	<i>3</i>
<i>1.C. Étude des équilibres et de leur stabilité.....</i>	<i>8</i>
<i>1.D. Retour historique : valeur moyenne, influence de la pêche</i>	<i>9</i>
II. Des généralisations, pour s'approcher de la réalité	12
<i>2.A. Modèles à n espèces</i>	<i>12</i>
<i>2.B. Les « fonctions de prédation ».....</i>	<i>13</i>
<i>2.C. Les modèles « régulés » : plus de réalisme dans les comportements autonomes</i>	<i>20</i>
Bibliographie	23
Logiciels utilisés	23
Fiche synoptique	24

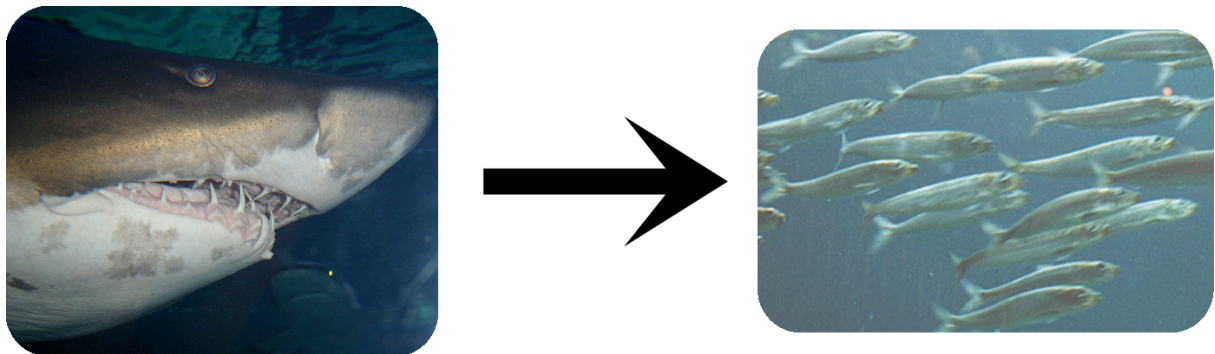
TIPE 2006-2007
© Agnès H. et Virgile F.

Pour toute remarque ou suggestion, merci d'envoyer un mail à
tut.tuuut@gmail.com

Introduction

Le thème des TIPE pour l'année 2006-2007 est **le temps**. Il nous a par conséquent paru logique, à deux camarades et moi-même, de nous intéresser à un système évoluant au cours du temps, c'est-à-dire un système *dynamique*.

Nous avons ainsi mené des recherches au sujet des systèmes « proie-prédateur », décrivant un biotope dans lequel deux espèces coexistent, dont l'une dévore l'autre. Une forêt dans laquelle vivent des lynx et des lapins ou un océan où vivent des requins et des sardines peuvent constituer des modèles de tels systèmes.



Ce TIPE a pour but de mener l'étude détaillée d'un système proie-prédateur particulier, mis en place par Vito Volterra au début du XX^{ème} siècle. On cherche ensuite à établir quelques modèles un peu plus réalistes, sans mener toutefois une étude théorique complète de ces derniers.

Il ne s'agit pas ici de dépasser sur le plan théorique les études qui ont déjà été faites. Mon idée était plutôt de rendre *accessibles* les raisonnements effectués, notamment en incorporant à ce dossier moult graphiques, figures et schémas.

Quelques outils mathématiques perfectionnés sont mentionnés (notamment la méthode de Lyapunov pour l'étude des équilibres de systèmes différentiels non linéaires) mais ne sont pas détaillés, tant le temps¹ de consacrer pleinement mes ressources à cette théorie pour la comprendre entièrement et en faire un rendu satisfaisant m'a manqué. On mettra ainsi plutôt l'accent sur l'étude de la stabilité par linéarisation.

¹ Exactement celui qui fait l'objet du thème des TIPE cette année.

I. Le système proie-prédateur de Lotka-Volterra

1.A. Présentation des hypothèses et du système

L'étude se fera moyennant les hypothèses suivantes :

- Le biotope est parfait : il y a toujours suffisamment de nourriture pour les proies. Leur nombre est donc illimité.
- L'état d'une espèce à un instant donné peut être représenté par une variable unique. On ne tient donc pas compte des différences entre individus qui pourraient être dues à l'âge ou au sexe.
- Les espèces ayant une reproduction sexuée peuvent se reproduire quelle que soit leur densité dans le milieu. Même si le nombre d'individus dans le milieu est très faible, les femelles trouvent donc toujours des mâles pour se reproduire.

On considère ici un biotope où deux espèces, proie et prédateur, sont présentes. On suppose que le prédateur se nourrit de la proie, et uniquement de la proie.

Notons N_1 la **densité** de proies et N_2 la densité de prédateurs dans le milieu. Considérons que ce sont des fonctions continues et dérivables de \mathbf{R}_+ dans \mathbf{R}_+ .

Le phénomène qui se produit peut être traduit par le système différentiel suivant :

$$(S) \begin{cases} N_1' = a_{11}N_1 - a_{12}N_1N_2 \\ N_2' = a_{22}N_2 - a_{21}N_1N_2 \end{cases}$$

Où a_{11} , a_{22} , a_{12} et a_{21} sont des réels strictement positifs.

Les termes en $a_{11}N_1$ et en $a_{22}N_2$ traduisent le comportement de l'espèce seule dans son milieu. En l'absence de prédateur, les proies voient ainsi leur population augmenter exponentiellement, tandis que sans proies pour se nourrir, les prédateurs s'éteignent au même rythme.

Les termes en $a_{ij}N_1N_2$ sont les « termes d'interaction », proportionnels au taux de rencontre N_1N_2 . Lorsqu'une rencontre entre une proie et un prédateur a lieu, le nombre de proies tend à diminuer alors que le nombre de prédateurs tend à augmenter.

1.B. Recherche et étude des solutions

Solutions constantes :

Les solutions constantes du système (S) vérifient :

$$\begin{cases} 0 = a_{11}N_1 - a_{12}N_1N_2 \\ 0 = a_{22}N_2 - a_{21}N_1N_2 \end{cases} \\ \Leftrightarrow \begin{cases} 0 = N_1(a_{11} - a_{12}N_2) \\ 0 = N_2(a_{22} - a_{21}N_1) \end{cases}$$

Il y a donc deux solutions constantes : $(N_1, N_2) = (0, 0)$ et $(N_1, N_2) = \left(\frac{a_{22}}{a_{21}}, \frac{a_{11}}{a_{12}} \right)$

Solutions triviales

En annulant successivement N_1 puis N_2 , on obtient deux solutions triviales, correspondant aux espèces seules dans le milieu :

$$(0, N_2(t_0)e^{-a_{22}t}) \text{ et } (N_1(t_0)e^{a_{11}t}, 0)$$

Solutions quelconques

Soit une solution de (S) telle que $N_1(t_0) > 0$ et $N_2(t_0) > 0$.

S'il existait s réel positif tel que $N_1(s) = 0$, d'après le théorème de Cauchy-Lipschitz on aurait $N_1(s) = 0$ pour tout t réel, donc en particulier ceci est en contradiction avec $N_1(t_0) > 0$, ce qui montre que pour tout t , $N_1(t) > 0$.

De même, on montre que quel que soit t réel positif, $N_2(t) > 0$.

Ainsi, $\forall t \in \mathbb{R}$, $N_1'(t) \leq a_{11}N_1(t)$ donc pour tout t réel, $N_1(t) \leq N_1(t_0)\exp(a_{11}(t - t_0))$, donc N_1 n'explose pas en temps fini.

De même, $\forall t \in \mathbb{R}$, $N_2'(t) \leq a_{21}N_1(t)N_2(t)$, donc $N_2(t) \leq N_2(t_0)\exp\left(a_{21}\int_{t_0}^t N_1(t)dt\right)$, si bien que N_2 n'explose pas non plus en temps fini.

Multiplions la première ligne de (S) par $\frac{a_{22} - a_{21}N_1}{N_1}$ et sa seconde ligne par $\frac{a_{11} - a_{12}N_2}{N_2}$, puis additionnons-les. On obtient :

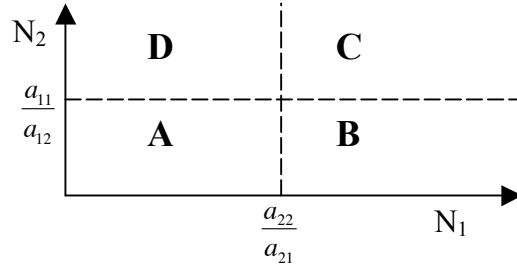
$$\left(\frac{a_{22}}{N_1} - a_{21}\right)N_1' + \left(\frac{a_{11}}{N_2} - a_{12}\right)N_2' = 0$$

Donc $\frac{d}{dt}(a_{22}\ln(N_1) - a_{21}N_1 + a_{11}\ln(N_2) - a_{12}N_2) = 0$.

Ainsi, $H(N_1, N_2) = a_{21}N_1 + a_{12}N_2 - a_{22}\ln(N_1) - a_{11}\ln(N_2)$ est une intégrale première du mouvement.

Montrons maintenant que la solution de (S) considérée est périodique (même si elle n'est pas constante).

Divisons $\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+^*$ en quatre domaines suivant les signes de $a_{11} - a_{12}N_2$ et $a_{22} - a_{21}N_1$:



Supposons que $a_{11} - a_{21}N_1(t_0) > 0$ et $a_{11} - a_{12}N_2(t_0) > 0$. Nous sommes ainsi initialement situés dans la zone A du schéma.

Dans cette zone :

$$N_1'(t) = N_1(a_{11} - a_{12}N_2) > 0, \text{ et } N_2'(t) = -N_2(a_{22} - a_{21}N_1) < 0, \text{ donc } N_1 \text{ croît et } N_2 \text{ décroît.}$$

Supposons que l'on reste dans cette zone lorsque t croît indéfiniment. Nécessairement,

$$N_1 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \xi \in \left[0, \frac{a_{22}}{a_{21}}\right] \text{ et } N_2 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \chi \in \left[0, \frac{a_{11}}{a_{12}}\right]$$

$$\text{Donc, } N_1'(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0 \text{ et } N_2'(t) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0.$$

$$\text{Ainsi, } \xi = \frac{a_{22}}{a_{21}} \text{ et } \chi = \frac{a_{11}}{a_{12}}.$$

Or ceci est absurde, car on a supposé que $N_2(t_0) < \frac{a_{11}}{a_{12}}$, et car on a vu que $N_2 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \chi$ en décroissant.

On sort donc nécessairement de la zone A en un temps fini : il existe un réel maximal $t_1 > t_0$, tel que (N_1, N_2) appartient à cette zone pour t dans l'intervalle $[t_0, t_1]$. Le réel t_1 vérifie donc :

$$\begin{aligned} N_1(t_1) &= \frac{a_{22}}{a_{11}} & N_2(t_1) &< \frac{a_{11}}{a_{12}} \\ N_1'(t_1) &> 0 & N_2'(t_1) &= 0 \end{aligned}$$

Nous sommes ainsi entrés dans la zone B, dans laquelle on montre que N_1 et N_2 sont croissants tous les deux (en considérant le signe des dérivées).

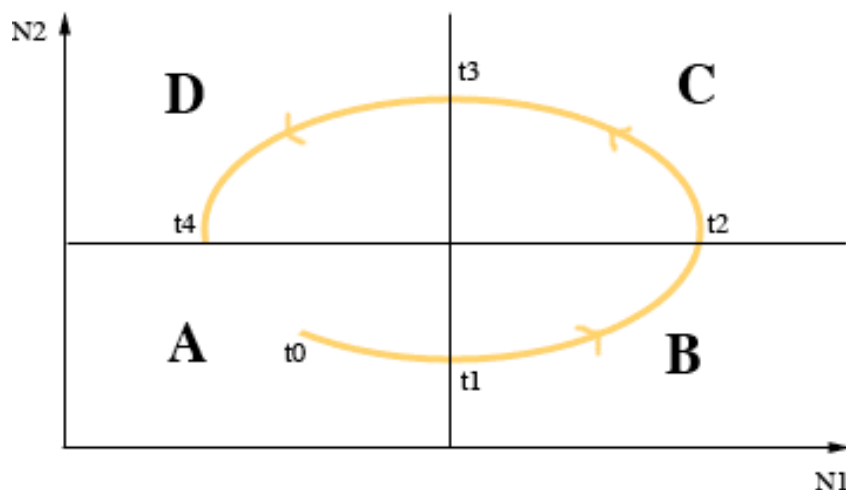
Par un raisonnement semblable à celui mené plus haut, on montre que, si on restait dans la zone B, alors nécessairement :

$$N_2 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \frac{a_{11}}{a_{12}} \text{ et } N_1 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} \frac{a_{22}}{a_{21}}$$

Or N_1 est croissante strictement, donc N_1 ne peut pas tendre vers $\frac{a_{22}}{a_{21}}$. On sort donc de la zone B pour entrer dans la zone C, en un réel $t = t_2$.

On montre de même que (N_1, N_2) quitte la zone C pour entrer dans la zone D en $t = t_3$, puis la zone D pour la zone A en $t = t_4$.

On réalise ainsi un trajet ayant l'allure suivante :



Montrons à présent que la trajectoire est périodique, c'est-à-dire qu'on repasse à chaque « tour » toujours par les mêmes points.

On a montré plus haut que H est une intégrale première du mouvement (c'est-à-dire une fonction restant constante au cours du temps), donc quel que soit t , $H(N_1(t), N_2(t)) = H(N_1(t_0), N_2(t_0))$.

En particulier, $H(N_1(t_3), N_2(t_3)) = H(N_1(t_0), N_2(t_0))$.

Or $N_1(t_3) = \frac{a_{22}}{a_{21}}$. Remarquons que la fonction $N_2 \mapsto H\left(\frac{a_{22}}{a_{21}}, N_2\right)$ a pour dérivée la fonction $N_2 \mapsto a_{12} - \frac{a_{11}}{N_2}$. Elle est donc strictement croissante sur l'intervalle $\left[\frac{a_{11}}{a_{12}}, +\infty\right[$.

Il existe donc un unique réel $\eta \in \left[\frac{a_{11}}{a_{12}}, +\infty\right[$ tel que $H\left(\frac{a_{22}}{a_{21}}, \eta\right) = H(N_1(t_0), N_2(t_0))$. À chaque tour, on repasse donc par le point $\left(\frac{a_{22}}{a_{21}}, \eta\right)$.

Donc d'après le théorème de Cauchy-Lipschitz,

la trajectoire est périodique.

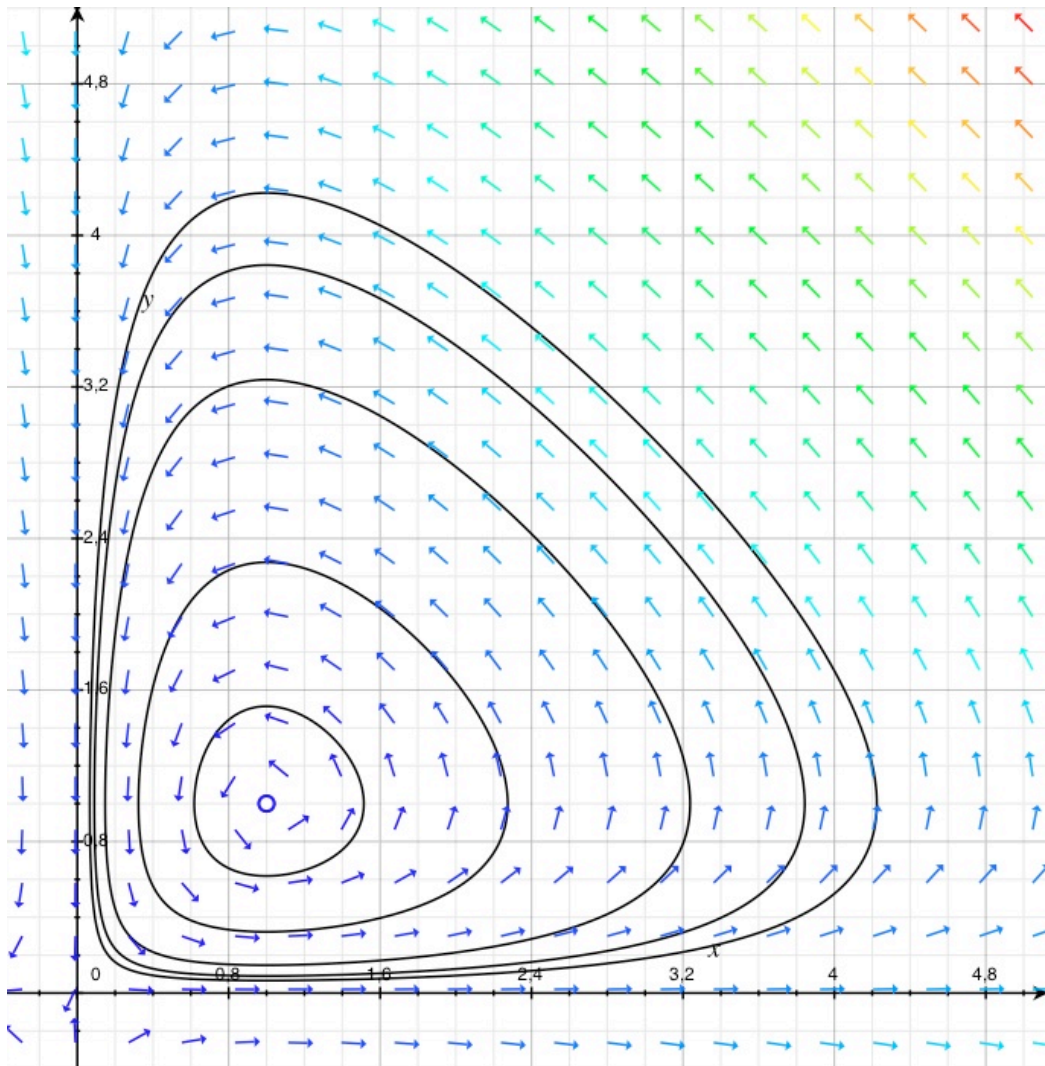
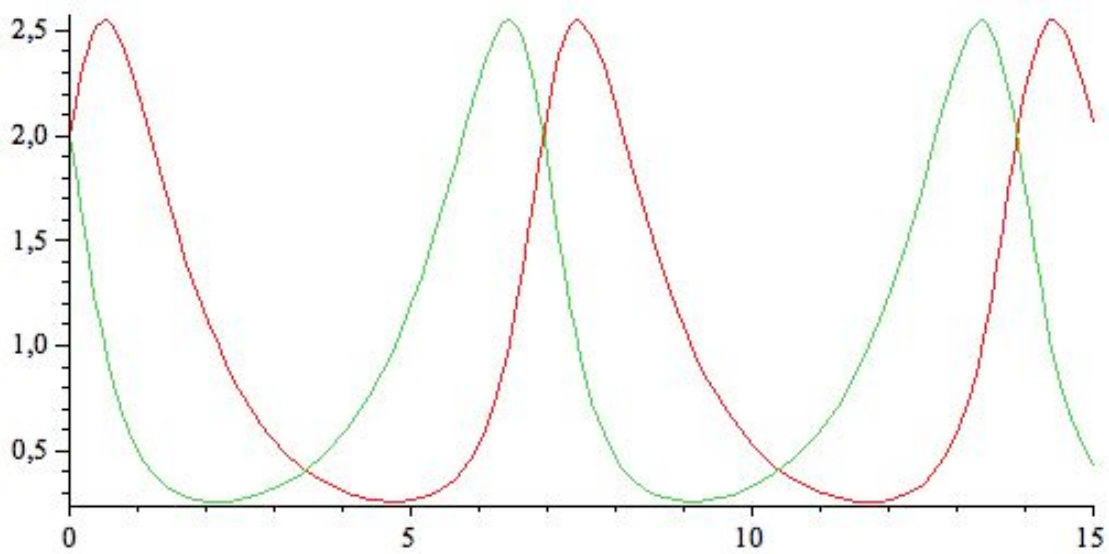


Diagramme des phases et tracé des solutions pour diverses conditions initiales
 $a_{11} = a_{22} = a_{12} = a_{21} = 1$



Tracé des solutions en fonction du temps pour une situation initiale correspondant à $x=2$ et $y=2$.

1.C. Étude des équilibres et de leur stabilité

Définissons d'abord les termes du titre :

Un *équilibre* correspond à une solution constante. On a donc déterminé plus haut deux équilibres :

$$(0,0) \quad \text{et} \quad \begin{pmatrix} \frac{a_{22}}{a_{21}}, \frac{a_{11}}{a_{12}} \end{pmatrix}$$

Un équilibre (N_1^*, N_2^*) est dit *stable* si, écarté légèrement de l'équilibre, le système tend à y revenir lorsque t tend vers l'infini.

$$\exists \varepsilon > 0 \quad \left\| (N_1^*, N_2^*) - (N_1(t_0), N_2(t_0)) \right\| \leq \varepsilon \Rightarrow (N_1(t), N_2(t)) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} (N_1^*, N_2^*)$$

Notons F la fonction de \mathbf{R}_+^2 dans \mathbf{R}_+^2 définie par :

$$F: \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} \mapsto F \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}N_1 - a_{12}N_1N_2 \\ -a_{22}N_2 + a_{21}N_1N_2 \end{pmatrix}$$

Le système (S) s'écrit donc : $\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}$

On peut linéariser le système (S) en effectuant un développement limité de la fonction F au voisinage d'un équilibre (N_1^*, N_2^*) :

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = J_F(N_1^*, N_2^*) \times \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} + o \left\| \begin{pmatrix} N_1^* \\ N_2^* \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} \right\|$$

$$\text{où } J_F(N_1^*, N_2^*) = \begin{pmatrix} a_{11} - a_{12}N_2^* & -a_{12}N_1^* \\ a_{21}N_2^* & -a_{22} + a_{21}N_1^* \end{pmatrix} \text{ est la matrice jacobienne de } F \text{ en } \begin{pmatrix} N_1^* \\ N_2^* \end{pmatrix}.$$

Donc au voisinage d'un équilibre, on a localement :

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} \approx J_F(N_1^*, N_2^*) \times \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}$$

Étude de l'équilibre trivial

On a : $J_F(0,0) = \begin{pmatrix} a_{11} & 0 \\ 0 & -a_{22} \end{pmatrix}$, donc les solutions « locales » du système linéarisé au voisinage de $(0,0)$ sont donc de la forme :

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_1(t_0) \exp(a_{11}t) \\ N_2(t_0) \exp(-a_{22}t) \end{pmatrix}$$

On constate que $N_1(t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} +\infty$, donc l'équilibre $(0,0)$ est instable : il « repousse » les solutions légèrement perturbées.

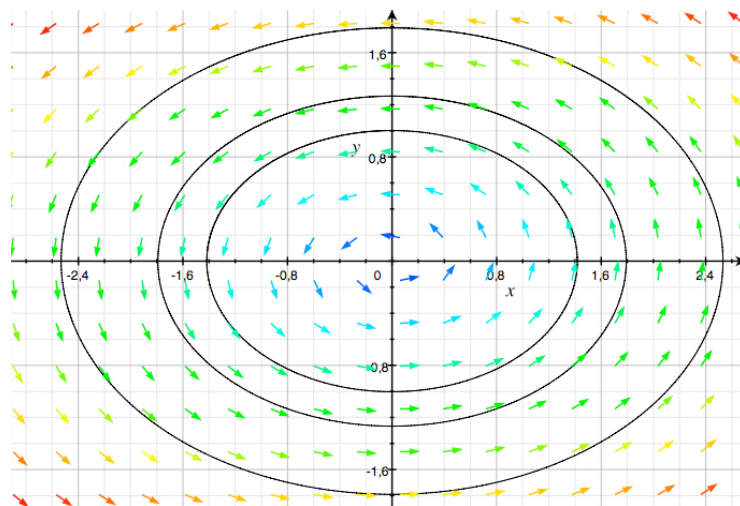
Étude de l'équilibre non trivial $\left(\frac{a_{22}}{a_{21}}, \frac{a_{11}}{a_{12}}\right)$

On calcule la matrice jacobienne de F en ce point d'équilibre, qui est

$$J_F\left(\frac{a_{22}}{a_{21}}, \frac{a_{11}}{a_{12}}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{a_{12}a_{22}}{a_{11}} \\ \frac{a_{21}a_{11}}{a_{12}} & 0 \end{pmatrix}$$

Le polynôme caractéristique de cette matrice est $\chi(X) = X^2 + a_{11}a_{22}$, ses valeurs propres sont donc $\lambda = \pm i\sqrt{a_{11}a_{22}}$. Ces dernières étant de partie réelle nulle, les solutions « locales » oscillent autour du point d'équilibre.

Après diagonalisation, les solutions « locales » sont ainsi de la forme :



Les solutions *oscillent* autour du point d'équilibre : le système ne s'éloigne ni ne tend à retourner à l'équilibre. On parle d'« instabilité structurelle » ou de « stabilité neutre ».

1.D. Retour historique : valeur moyenne, influence de la pêche

Notons \bar{N}_1 et \bar{N}_2 les valeurs moyennes respectives de N_1 et N_2 sur une période. On remarque que :

$$\int_0^T \frac{N_2'(t)}{N_2(t)} dt = \ln\left(\frac{N_2(T)}{N_2(0)}\right) = 0,$$

car $N_2(T) = N_2(0)$.

Donc $\frac{1}{T} \int_0^T (-a_{22} + a_{21}N_1(t)) dt = -a_{22} + a_{21}\bar{N}_1 = 0$

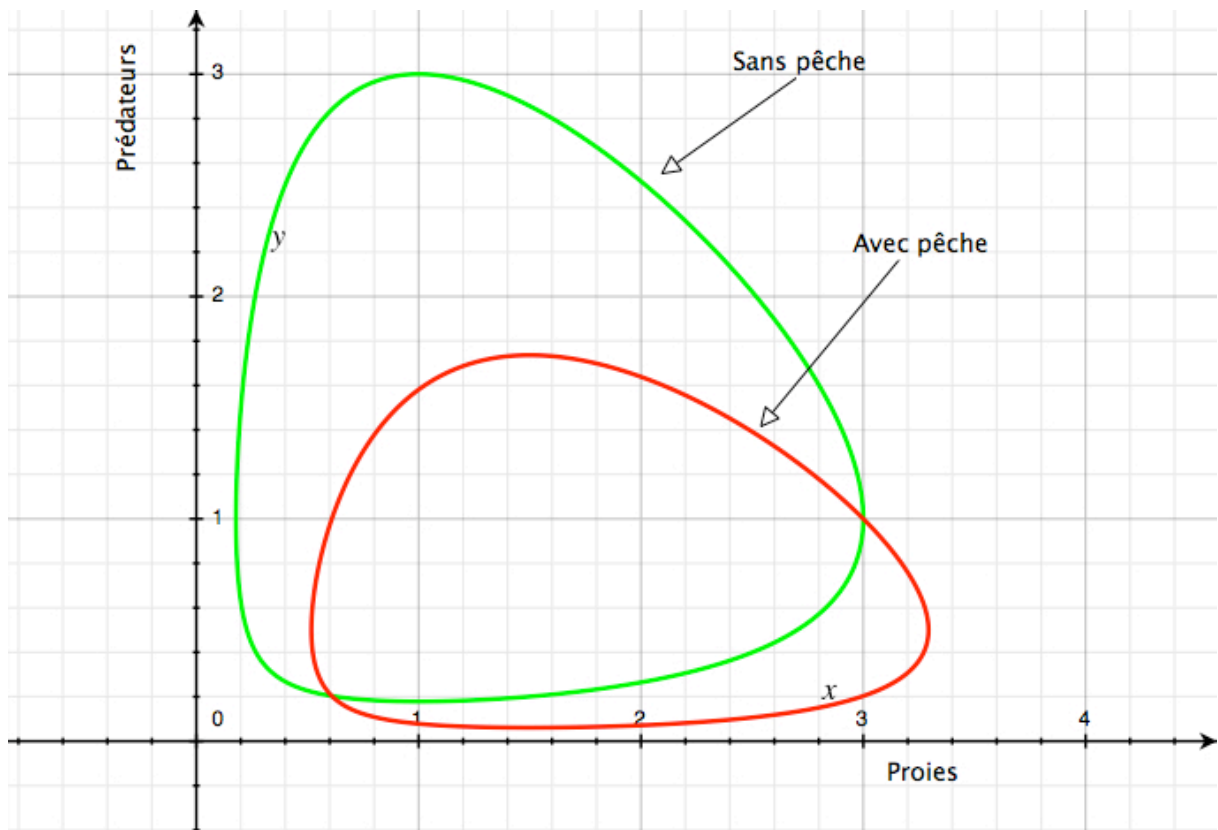
$$\text{Ainsi, } \bar{N}_1 = \frac{a_{22}}{a_{21}}$$

De même, on montre que $\bar{N}_2 = \frac{a_{11}}{a_{12}}$.

Supposons maintenant qu'on pêche régulièrement une proportion donnée des proies et des prédateurs (dans le cas d'un système sardine-requin par exemple). Ceci revient à ajouter un terme $-\varepsilon N_1$ à la première ligne de (S) et un terme $-\varepsilon N_2$ à la seconde ligne.

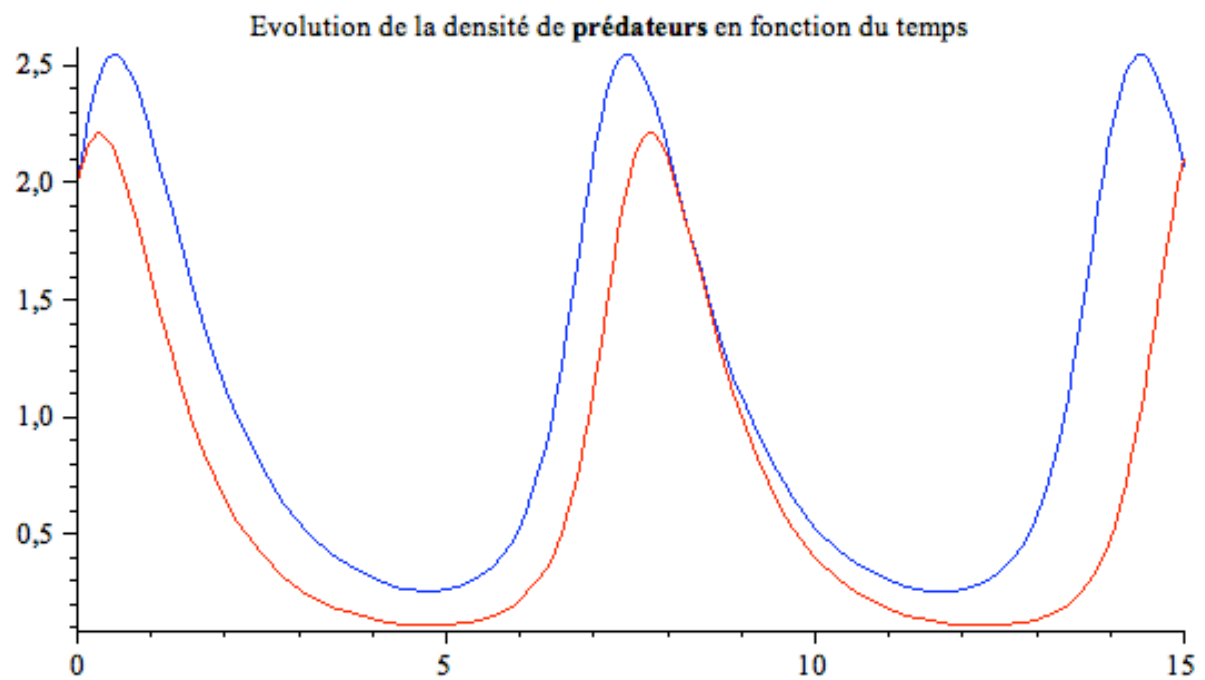
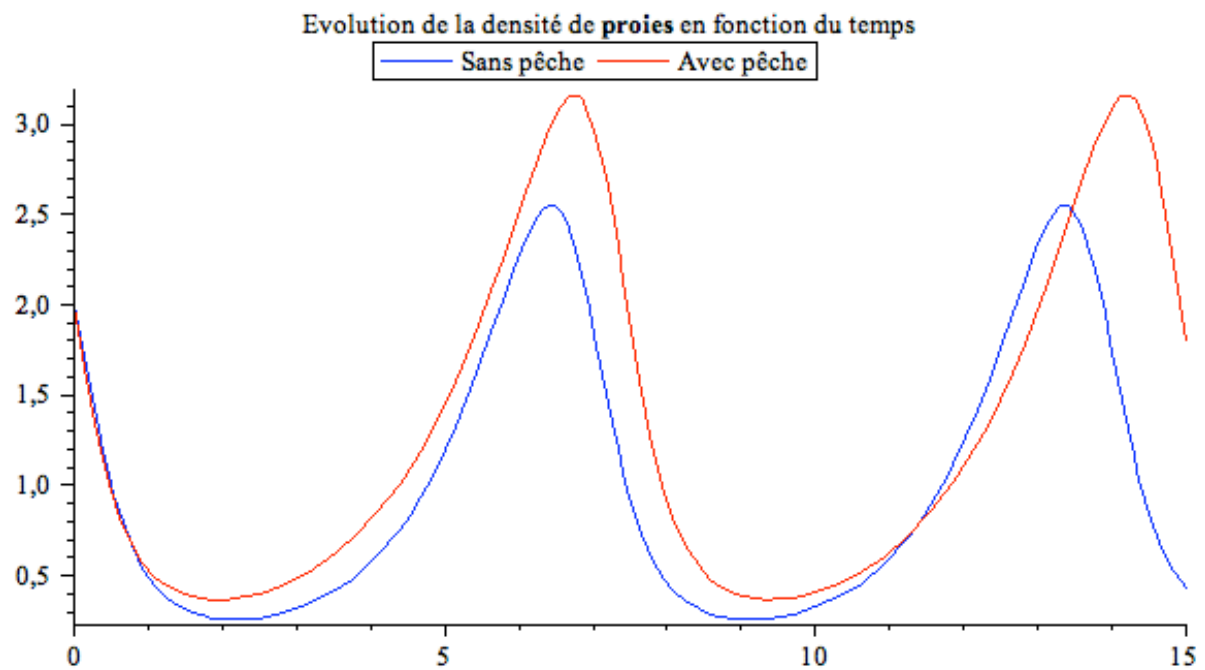
Ainsi, a_{11} devient $(a_{11} - \varepsilon)$ et a_{22} devient $(a_{22} + \varepsilon)$. Les nouvelles valeurs moyennes sont donc $\bar{N}_1' = \frac{a_{22} + \varepsilon}{a_{21}}$ et $\bar{N}_2' = \frac{a_{11} - \varepsilon}{a_{12}}$.

On constate que $\bar{N}_1' > \bar{N}_1$ et $\bar{N}_2' > \bar{N}_2$: Pêche et chasse favorisent les proies !



Tracé des solutions avec et sans pêche dans le diagramme des phases, pour une situation initiale $x=3$ et $y=1$

$$a_{11} = a_{22} = a_{12} = a_{21} = 1, \varepsilon = 0,5$$



Historiquement, le modèle de Lotka-Volterra a permis au mathématicien du même nom d'expliquer pourquoi la pêche de sardines dans la mer adriatique était moins fructueuse au revenir de la première guerre mondiale. Après quatre ans de guerre, donc quatre ans sans pêche, les populations de sardines et de requins étaient revenues à leur équilibre « naturel », comportant plus de requins et moins de sardines...

II. Des généralisations, pour s'approcher de la réalité

2.A. Modèles à n espèces

On peut généraliser le système (S) étudié plus haut en un système où interviennent n espèces (n étant un entier naturel supérieur ou égal à 2), pouvant se mettre sous la forme suivante :

$$\left\{ \frac{dN_i}{dt} = N_i \left(a_{ii} + \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n a_{ij} N_j \right) \right.$$

Où les N_i sont des fonctions de \mathbf{R}_+ dans \mathbf{R}_+ , continues, représentant la densité de l'espèce i dans le milieu.

Contrairement à ce qui a été supposé plus haut, les a_{ij} sont ici des réels quelconques, dont le signe dépend des relations entretenues par les espèces i et j . On peut ainsi modéliser des situations variées :

$a_{ij} \downarrow$ $a_{ji} \rightarrow$	-	+	0
-	Les espèces i et j sont en compétition . On peut par exemple supposer qu'elles partagent une même source de nourriture, limitée.	L'espèce j dévore l'espèce i .	
+	L'espèce i dévore l'espèce j .	Les espèces i et j sont en symbiose . La présence de l'une favorise la présence de l'autre et réciproquement.	
0			Les espèces i et j n'interagissent pas directement.

Ce modèle permet de considérer plus de deux espèces, mais ne tient pas compte des capacités forcément limitées d'un milieu réel. Le milieu étant limité, les ressources le sont également et on considère que *l'espèce i est en compétition avec elle-même*. On construit ainsi un nouveau modèle, qui ressemble au précédent :

$$(S_n) \left\{ \frac{dN_i}{dt} = N_i \left(a_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} N_j \right) \right.$$

On remarque la présence d'un terme en $b_{ii}N_i^2$ qui n'existait pas plus haut. Compte tenu de la compétition entre les individus d'une même espèce, les b_{ii} seront négatifs quel que soit $i \in \{1, \dots, n\}$: les espèces sont autorégulées.

Notons

$$N = \begin{pmatrix} N_1 \\ \vdots \\ N_n \end{pmatrix} \in \mathbf{R}_+^n \quad a = \begin{pmatrix} a_1 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix} \in \mathbf{R}^{*n}$$

$$\mathcal{N} = \begin{pmatrix} N_1 & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & N_n \end{pmatrix} = \text{diag}(N_1, \dots, N_n)$$

$$B = \begin{pmatrix} b_{11} & \cdots & b_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{n1} & \cdots & b_{nn} \end{pmatrix}$$

Le système (S_n) peut ainsi se mettre sous la forme matricielle suivante :

$$\frac{dN}{dt} = \mathcal{N}(a + BN)$$

Si on cherche des équilibres non nuls, on est amené à résoudre le système linéaire d'inconnue N suivant :

$$a + BN = 0$$

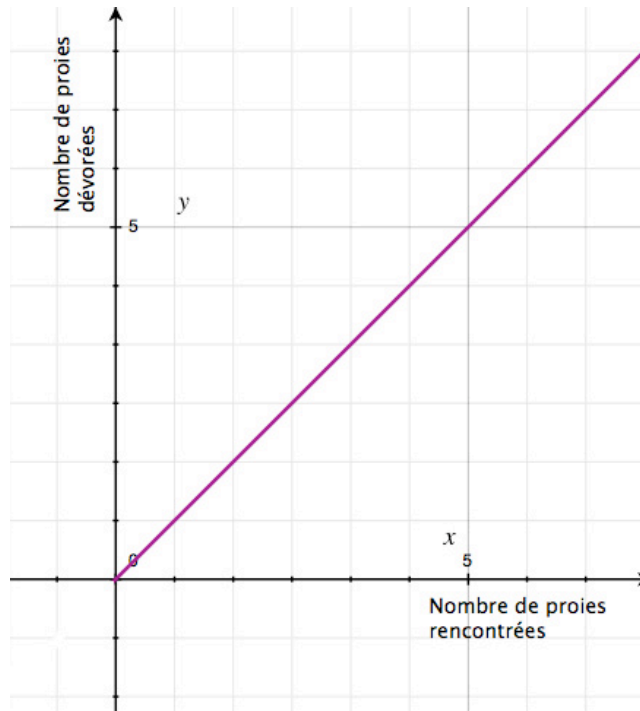
Qui a pour solution $N = -B^{-1}a$, si elle existe.

Pour déterminer si un tel équilibre est stable ou instable, on peut linéariser (comme en première partie) ou faire appel à une fonction vectorielle de Lyapunov.

2.B. Les « fonctions de prédation »

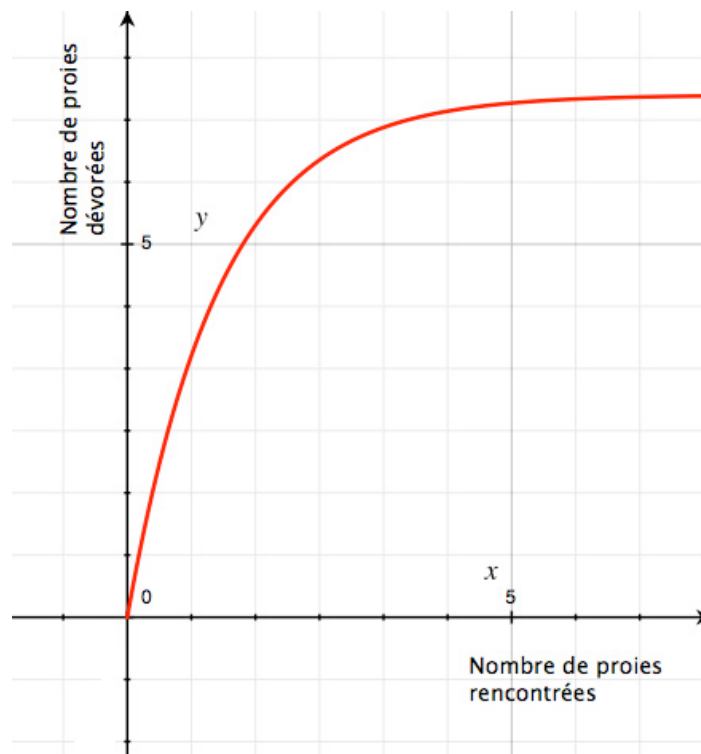
Reprenons le système proie-prédateur initial vu en première partie.

Dans ce modèle, le nombre de proies dévorées est directement proportionnel au taux de rencontre entre proies et prédateurs. Graphiquement, le comportement du prédateur peut donc être représenté de la façon suivante :



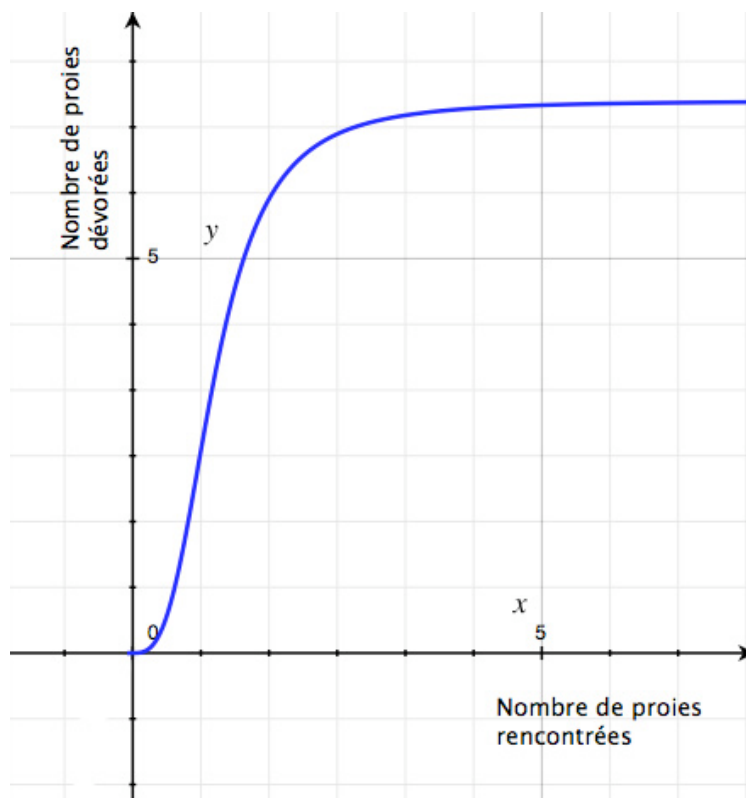
Ceci semble traduire le fait qu'un prédateur peut consommer autant de proies qu'il le veut, du moment qu'il peut les rencontrer dans le milieu, ce qui n'est pas vraiment réaliste : la capacité d'absorption de nourriture du prédateur est limitée, ne serait-ce que par le volume fini de son estomac.

Il serait donc plus réaliste de supposer que son appétit décroît au fur et à mesure de sa consommation, ce qui se traduirait graphiquement de la façon suivante :



Il existe donc un taux limite, correspondant à la capacité finie d'absorption d'un prédateur.

On peut également supposer que la chasse est plus difficile lorsque le nombre de proies est faible, en raison de l'instinct de conservation que ces dernières peuvent alors acquérir, et aussi car elles sont plus rares donc plus délicates à débusquer. On peut donc considérer une fonction de prédation de l'allure suivante :



On peut ainsi élaborer un nouveau modèle semblable à (S), où l'on remplacerait les constantes a_{ij} par des fonctions à valeurs réelles positives qui traduiraient les comportements respectifs des espèces :

$$(\mathcal{S}) \begin{cases} N_1' = f_{11}(N_1) - f_{12}(N_1, N_2)N_1N_2 \\ N_2' = f_{22}(N_2) - f_{21}(N_1, N_2)N_1N_2 \end{cases}$$

Les solutions de tels systèmes peuvent être approchées, notamment à l'aide de la méthode de Runge-Kutta, mais pas forcément explicitées.

Étude du système « Holling I »

Nous allons étudier le système où la fonction de prédation est la fonction « Holling I », dont l'expression est donnée ci-dessous :

$$f(N) = \frac{\alpha}{N + \beta}$$

Le système que l'on étudiera sera le suivant, en notant x le nombre de proies et y le nombre de prédateurs pour alléger les notations :

$$(\mathcal{J}) \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - \frac{bxy}{x + \beta} \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{dxy}{x + \beta} \end{cases}$$

a, b, c, d et β étant des constantes strictement positives.

Nous allons déterminer des conditions portant sur a, b, c, d et β pour qu'il existe des points d'équilibre stables.

Un point d'équilibre est solution de :

$$(\mathcal{J}_o) \begin{cases} 0 = ax - \frac{bxy}{x + \beta} \\ 0 = -cy + \frac{dxy}{x + \beta} \end{cases}$$

Donc $x = \frac{c\beta}{d-c}$ et $y = \frac{a\beta d}{b(d-c)}$ sont une solution non nulle de (\mathcal{J}_o) .

Pour que cette solution corresponde à une situation d'équilibre du système, il faut que x soit positif, ce qui nous donne la première **condition d'existence d'un équilibre** : la quantité $d - c$ doit être strictement positive.

La matrice jacobienne en ce point d'équilibre est la suivante :

$$J_{eq} = \begin{pmatrix} \frac{ca}{d} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{(d-c)a}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

Dans le cas où le nombre $c^2a^2 + 4dc^2a - 4cad^2$ est positif ou nul, les valeurs propres de J_{eq} sont :

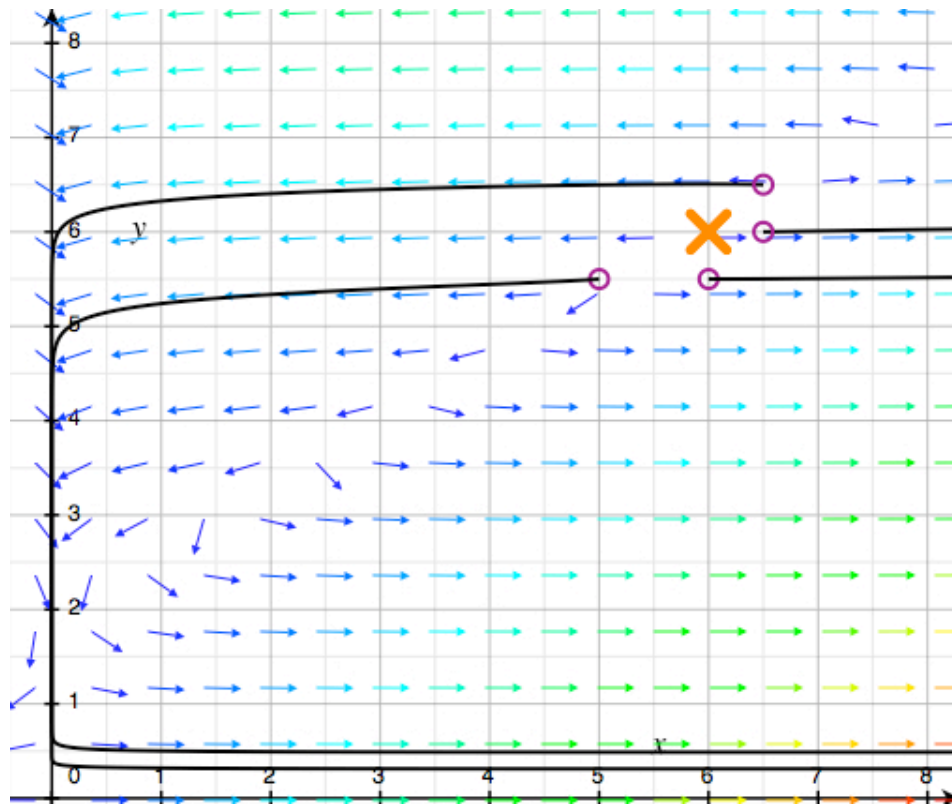
$$\frac{1}{2} \frac{ca + \sqrt{c^2a^2 + 4dc^2a - 4cad^2}}{d} \text{ et } \frac{1}{2} \frac{ca - \sqrt{c^2a^2 + 4dc^2a - 4cad^2}}{d}$$

Dans le cas contraire, ces valeurs propres sont :

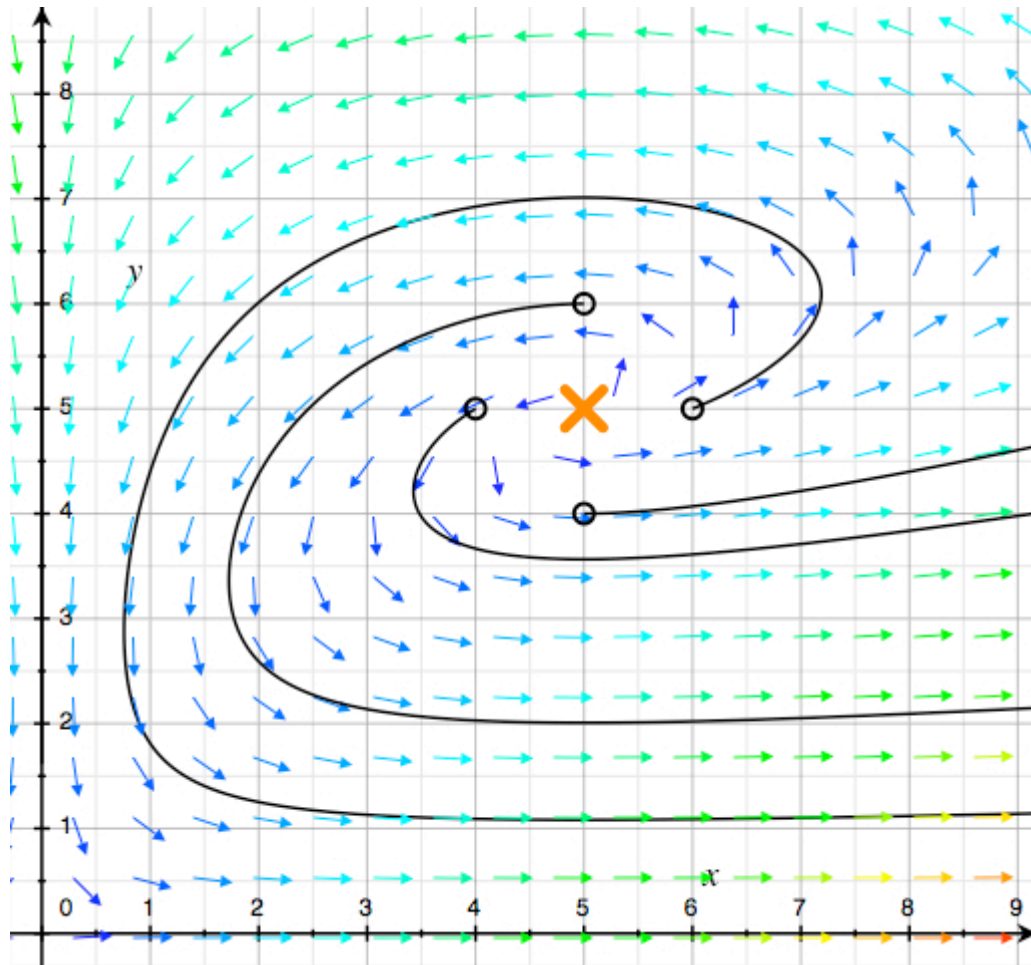
$$\frac{1}{2} \frac{ca + i\sqrt{4cad^2 - c^2a^2 - 4dc^2a}}{d} \text{ et } \frac{1}{2} \frac{ca - i\sqrt{4cad^2 - c^2a^2 - 4dc^2a}}{d}$$

Dans les deux cas, la partie réelle des valeurs propres est strictement positive : on ne dispose donc pas de point d'équilibre stable quels que soient les paramètres choisis pour (\mathcal{J}_o) .

L'allure des comportements locaux des solutions au voisinage de l'équilibre variera cependant en fonction des cas.



Cas où les deux valeurs propres sont réelles
 $(a,b,c,d,\beta)=(5, 7.5, 0.2, 0.3, 3)$.



Tracé de solutions dans le diagramme des phases pour diverses conditions initiales dans le cas où les valeurs propres de la matrice jacobienne sont complexes conjuguées : l'équilibre est toujours instable, mais les solutions s'en éloignent en formant une spirale.
 $(a,b,c,d,\beta)=(2,4,1,2,5)$

Ce modèle donne systématiquement des points d'équilibre instables, ce qui ne correspond pas à ce qu'on observerait dans la nature. En effet, dans la réalité, les espèces habitant un milieu donné voient leur nombre rester proche d'une valeur moyenne : malgré de fréquentes perturbations, il n'explose pas même quand un temps infini s'écoule. Le modèle « Holling I » n'est donc pas satisfaisant.

Étude du système « Holling II »

La fonction de prédation devient la fonction « Holling II », d'expression :

$$f(x) = \frac{\alpha}{x^2 + \beta^2}$$

On est ramené à l'étude du système suivant, x désignant la densité de proies et y celle de prédateurs :

$$(\mathcal{J}) \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - \frac{bxy}{x^2 + \beta^2} \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{dxy}{x^2 + \beta^2} \end{cases}$$

a, b, c, d et β sont toujours des constantes strictement positives.

On détermine un point d'équilibre non trivial qui est :

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} \frac{d + \sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}}{c} \\ \frac{1}{2} \frac{ad(d + \sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2})}{c^2b} \end{pmatrix}$$

Cette solution doit être **réelle**, donc pour qu'il existe un équilibre, la quantité $d^2 - 4c^2\beta^2$ doit être positive (ou nulle) afin que $\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}$ soit définie.

La matrice jacobienne, en ce point d'équilibre, est moche (mais pas trop) :

$$J_{\text{équi}} = \begin{pmatrix} \frac{4a(-d^3 - d^2\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2} + 3dc^2\beta^2 + c^2\beta^2\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2})}{d(d + \sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2})^2} & -\frac{cb}{d} \\ \frac{a(-d^2 - d\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2} + 4c^2\beta^2)}{b(d + \sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2})} & 0 \end{pmatrix}$$

Si l'équilibre en question est stable, alors la trace de $J_{\text{équi}}$ est strictement négative, donc son coefficient de position (1,1) l'est aussi, donc

$$X = -d^3 - d^2\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2} + 3dc^2\beta^2 + c^2\beta^2\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2} > 0$$

$$\text{Or } c^2\beta^2 = \frac{1}{4}(\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}^2 - d^2), \text{ donc}$$

$$X = -d^3 - d^2\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2} + 3d\frac{1}{4}(\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}^2 - d^2) + \frac{1}{4}(\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}^2 - d^2)\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2},$$

Ce qui donne, en développant :

$$X = -\frac{1}{4}d^3 - \frac{3}{4}d^2\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2} - \frac{3}{4}d\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}^2 - \frac{1}{4}\sqrt{d^2 - 4c^2\beta^2}^3$$

On voit vite que si $d, c,$ et β sont strictement positifs, alors X est strictement négatif, donc que l'équilibre est instable. Le graphique ci-dessous confirme cette conclusion... **Le modèle « Holling II » ne nous satisfait donc pas : une instabilité si marquée n'est pas réaliste.**

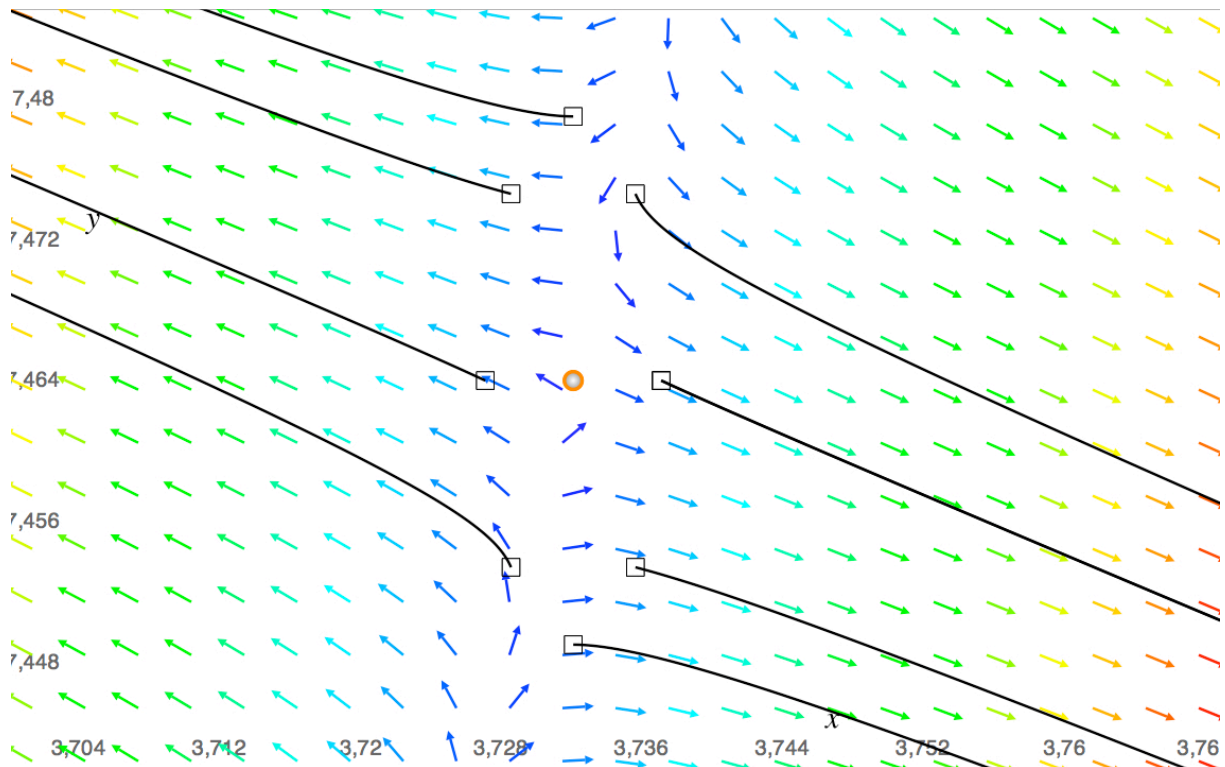


Diagramme des phases au voisinage de l'équilibre pour un système « Holling II »
 $(a,b,c,d,\beta)=(1,2,0.5,2,1)$

2.C. Les modèles « régulés » : plus de réalisme dans les comportements autonomes

On s'est attachés dans les deux précédents modèles à apporter plus de réalisme aux *interactions* ayant lieu entre les espèces, mais l'instabilité des modèles précédents provient du fait que l'on n'a pas modélisé correctement les comportements des espèces lorsqu'elles seraient seules dans le milieu. Reprenons chacun des modèles étudiés ci-dessus et regardons ce qu'il advient lorsque $y = 0$ (ce qui correspond aux proies seules dans le milieu) :

$$(\mathcal{S}) \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax \\ \frac{dy}{dt} = 0 \end{cases}$$

Une solution à ce système est, en supposant qu'à $t = 0$ la densité de proies est non nulle et égale à x_0 :

$$\begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_0 e^{at} \\ 0 \end{bmatrix}$$

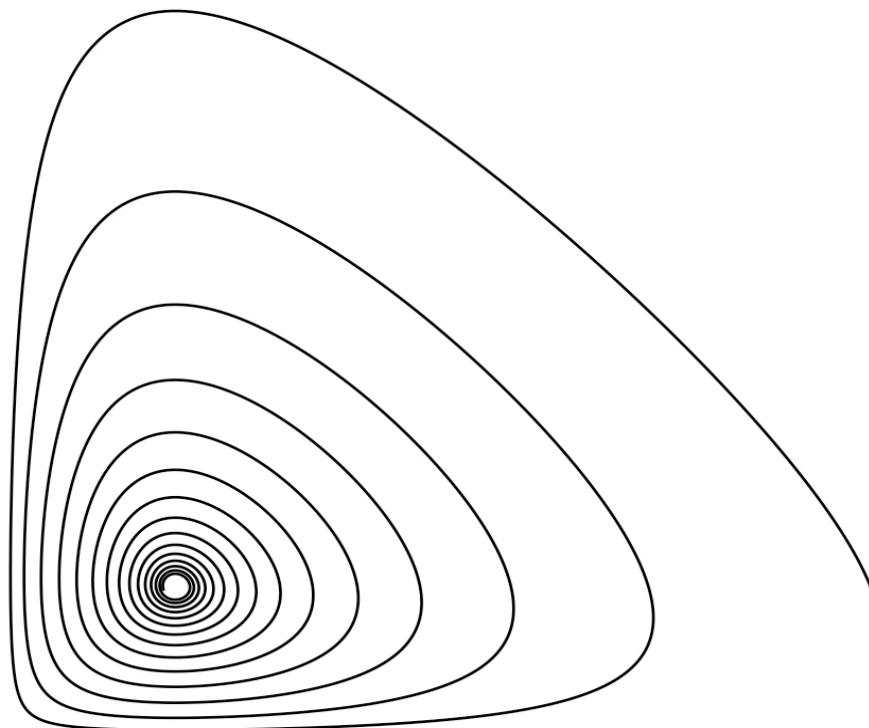
Seules dans le milieu, les proies voient donc leur population augmenter de façon exponentielle et, de fait, illimitée. Ceci n'est pas réaliste : en effet, la population dans un

milieu ne peut dépasser une certaine valeur. Du fait des limitations de nourriture et d'espace, la population de proies est régulée.

Pour tenir compte de ces limites, on ajoute un terme de compétition propre à l'espèce dans la première équation du système. On aboutit ainsi au modèle « Lotka-Volterra régulé » :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a - px) - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -cy + dxy \end{cases}$$

Un simple graphique suffit à conforter l'hypothèse qu'on aboutit ainsi à une stabilité plus satisfaisante :



*Diagramme des phases pour le modèle « Lotka-Volterra régulé », au voisinage de l'équilibre à deux espèces
 $(a,b,c,d,p)=(1,1,1,1,0.1)$*

De même, on peut définir le modèle « Holling I régulé » :

$$(\mathcal{J}) \begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - \frac{bxy}{x + \beta} \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{dxy}{x + \beta} \end{cases}$$

Conclusion

où l'on parle finalement d'un peu de tout

Les systèmes proie-prédateur, que ce soit dans leur forme de base (système de Lotka-Volterra) ou plus perfectionnée (dont on a vu des exemples en seconde partie), ont le mérite d'être des modèles prédictifs et de permettre l'explication de phénomènes observables dans la nature. Il faut ajouter certaines hypothèses pour obtenir des résultats de stabilités concluants.

Ils sont utilisés en biologie pour l'étude des populations animales. On n'étudie pas ces populations pour le simple plaisir de manipuler des chiffres, mais on tente de prévoir l'influence de l'homme sur son environnement. La pêche, notamment, ne joue pas le rôle que je lui ai démontré en première partie, favorisant légèrement les proies. Trop intensive, la pêche ne permet pas aux poissons de se reproduire d'un cycle reproductif à l'autre, et tout l'écosystème marin est menacé. Les espèces prédatrices du sommet de la chaîne alimentaire disparaissent, suivies par les espèces situées plus bas, toutes menacées au final par l'Homme moderne, civilisé, qui ne connaît pas la mesure et refuse de considérer autre chose que ses intérêts propres, prompt à changer ses habitudes seulement sous la menace du bâton. Mais je m'égare.

Ce TIPE m'a donc quelque peu éveillée à certaines considérations écologiques dont j'avais moins conscience auparavant.

Signalons que des systèmes différentiels semblables aux systèmes proie-prédateur peuvent être également utilisés en biochimie : certains systèmes chimiques sont constitués de protéines dont on peut modéliser les interactions de la même façon qu'on a modélisé les interactions entre espèces dans la seconde partie. Il existe des systèmes chimiques « oscillants » qui rappellent les solutions du système de Lotka-Volterra. Cependant les lois de la cinétique chimique font apparaître dans la plupart des systèmes différentiels en question des termes quadratiques qui n'apparaissaient pas auparavant. Cette caractéristique ne nous permettait pas de faire entrer ces systèmes dans notre TIPE.

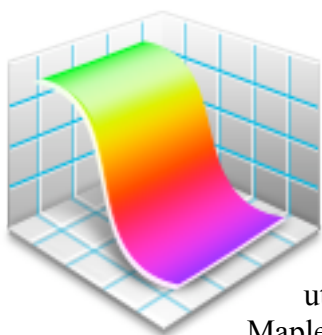
Ici s'arrête ce TIPE et ma prépa. La dernière partie concernant la stabilité des systèmes régulés manque certes de rigueur mais il s'agissait de trouver un système stable, non de l'étudier en détail. L'étude de la stabilité de tels systèmes pourra fournir matière à réflexion à la prochaine génération de taupins, puisque en 2007-2008, le thème des TIPE sera « Stabilité et Variabilité »...

Bibliographie

- Vito Volterra, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*
- Adaptation d'un article de Vincent Calvez et Xavier Lafon, ENS www.dma.ens.fr/culturemath/maths/pdf/analyse/interactions.pdf
- Antoine Chambert-Loir, *Exercices de mathématiques pour l'agrégation*, T. Algèbre 3
- V. Lakshmikantham, V.M. Matrosov et S. Sivasundaram, *Vector Lyapunov Functions and Stability Analysis of Nonlinear Systems*

Logiciels utilisés

Maple : Logiciel de calcul formel très utilisé en prépa (ailleurs, je ne sais pas). Usine à gaz qui sait faire plein de choses calculatoires, mais pas vraiment de jolis graphiques à exporter dans des documents extérieurs.



Grapher : Logiciel de graphisme mathématique intégré à MacOS X, pratique et rapide pour tracer de *jolis* graphes à insérer dans des documents. À l'aide de ce programme, on peut entre autres tracer des solutions de systèmes différentiels à deux inconnues, qu'il calcule à l'aide de la méthode de Runge-Kutta. Je l'ai beaucoup utilisé pour étudier qualitativement des équilibres avant de mener, avec Maple, une étude plus détaillée de leur stabilité.

Fiche synoptique

Sujet : Système proie-prédateur, dynamique des populations

Ce TIPE a pour objet l'étude d'un système dit "proie-prédateur", modélisant l'évolution au cours du temps du nombre de proies et de prédateurs dans un biotope donné. Historiquement, sardines et requins ont constitué le premier système proie-prédateur étudié par Vito Volterra au début du XXème siècle.

On commencera donc par étudier le modèle particulier de Lotka-Volterra avant d'étudier quelques modèles plus élaborés.

Plan du TIPE

I. Le modèle de Lotka-Volterra

On étudie dans un premier temps quelles hypothèses permettent d'aboutir au modèle de Lotka-Volterra. Le phénomène est décrit par un système non linéaire.

On développe divers aspects de ce modèle : on montre que les solutions sont périodiques, on étudie les équilibres et on étudie l'influence de la chasse (ou de la pêche).

Ceci permet de mettre en pratique des connaissances acquises au cours de l'année en mathématiques et d'utiliser l'outil informatique.

II. Plus proche de la réalité

On discute ensuite de la validité des hypothèses faites plus haut, qui compromettent en fait plus ou moins le réalisme du modèle.

On tente donc de concevoir quelques modèles plus élaborés, qu'on étudie qualitativement.

Démarche personnelle

L'objet de ce TIPE n'est pas de dépasser sur le plan théorique les nombreuses études qui ont déjà été faites. Il s'agit plutôt de comprendre leur principe de façon assurée de manière à pouvoir en rendre compte de façon accessible, notamment en traduisant graphiquement certains raisonnements.

Conclusion

Les systèmes proie-prédateur sont appréciés pour leur caractère prédictif et permettent l'explication de phénomènes observables dans la nature.

Ils sont bien sûr utilisés pour l'étude de la dynamique des populations animales, mais peuvent avoir une application en biochimie, où les interactions entre protéines peuvent être interprétées de la même façon que celles entre espèces animales.

Bibliographie

- Vito Volterra, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*
- Adaptation d'un article de Vincent Calvez et Xavier Lafon, ENS www.dma.ens.fr/culturemath/maths/pdf/analyse/interactions.pdf
- Antoine Chambert-Loir, *Exercices de mathématiques pour l'agrégation*, T. Algèbre 3
- V. Lakshmikantham, V.M. Matrosov et S. Sivasundaram, *Vector Lyapunov Functions and Stability Analysis of Nonlinear Systems*