

## Cours 1 : Le modèle 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) 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 pêchait semblait avoir diminué. Ceci apparaissait comme un paradoxe que Volterra parvint à expliquer avec le modèle qu'il proposa et qui porte aujourd'hui son nom.

### 1 Un système d'équations différentielles :

Ce modèle concerne deux populations dont les effectifs au temps  $t$  que nous notons respectivement  $S(t)$  et  $R(t)$ , la seconde (ici des requins, appelés *les prédateurs*) se nourrissant de la première (ici des sardines, appelés *les proies*). On fait sur la dynamique de ces deux populations les hypothèses suivantes (inévitavelmente simplificatrices!) :

- Les proies  $S(t)$  disposent de nourriture en quantité illimitée, seuls les prédateurs  $R(t)$  s'opposent à leur croissance et en l'absence de prédateurs la population des proies ont 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 aurait une décroissance exponentielle (modèle malthusien).
- Le nombre de rencontres entre proies et prédateurs est à la fois proportionnel à  $S(t)$  et  $R(t)$ , donc proportionnel au produit  $S(t)R(t)$ .
- 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 aux deux équations différentielles suivantes :

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

où les quatre constantes  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$  et  $\beta_2$  s'interprètent de la façon suivante :  $\alpha_1 > 0$  est le taux de croissance (différence entre le taux de natalité et le taux de mortalité) des proies,  $\alpha_2 > 0$  le taux de (dé)croissance (naturelle) des prédateurs et  $\beta_1 > 0$  et  $\beta_2 > 0$  sont des coefficients d'interaction entre les deux populations. Pour des raisons évidentes, on ne s'intéresse à ce système que pour des valeurs de  $S(t)$  et de  $R(t)$  positives.

### 2 Des solutions périodiques :

Nous allons étudier ce système différentiel, et d'autres du même type, durant plusieurs semaines. Nous verrons plus loin quelles méthodes peuvent être utilisées pour *résoudre* ce système différentiel, c'est-à-dire comment calculer ses solutions. Dans un premier temps, nous supposons ces solutions déjà calculées et nous nous intéressons à découvrir leurs propriétés.

Et, pour fixer les idées, donnons aux quatre paramètres  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$  et  $\beta_2$  des valeurs particulières (qui ne cherchent pas à être réalistes),  $\alpha_1 = 0.8$ ,  $\alpha_2 = 0.6$ ,  $\beta_1 = 0.4$  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 le système suivant :

$$\begin{cases} S' &= 0.8S - 0.4SR \\ R' &= -0.6R + 0.2SR \end{cases} \quad (2)$$

On voit facilement qu'en l'absence de prédateurs (donc lorsque  $R(t) = 0$ , c'est-à-dire qu'il n'y a pas de requins) la dynamique des proies est une dynamique malthusienne  $S'(t) = 0.8S(t)$ , qui correspond à une *croissance exponentielle* des proies  $S(t) = S(0)e^{0.8t}$ . De manière analogue, en l'absence de proies

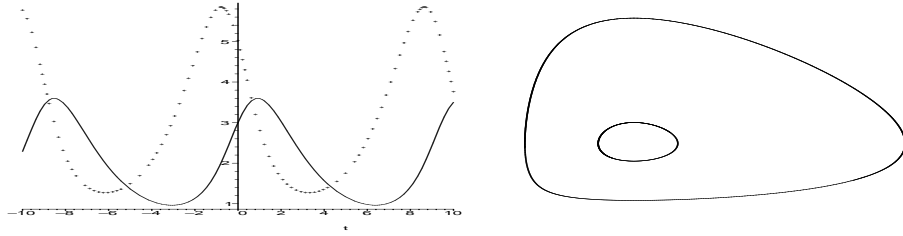


FIG. 1 – A gauche le graphe des effectifs des proies  $S(t)$  (en pointillés) et celui des prédateurs  $R(t)$  (en trait plein), dans le cas où  $S(0) = 5$  et  $R(0) = 3$ . A droite plusieurs trajectoires du système (2) représentées dans le plan de phase (la trajectoire du milieu est issue du point de coordonnées  $(S(0) = 5 ; R(0) = 3)$  et correspond aux deux graphes de gauche).

( $S(t) = 0$ , s'il n'y a aucune sardines), la dynamique des prédateurs est la dynamique malthusienne  $R'(t) = -0,6R(t)$ , qui correspond à une *décroissance exponentielle* des prédateurs  $R(t) = R(0)e^{-0,6t}$ .

Mais l'intérêt de ce système est de modéliser l'interaction entre les deux populations, c'est-à-dire de décrire leur dynamique  $\begin{pmatrix} S(t) \\ R(t) \end{pmatrix}$  lorsqu'elles sont toutes deux présentes. Dans ce cas, on observe 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 a donc pour tout  $t$ ,  $S(t + T) = S(t)$  et  $R(t + T) = R(t)$ .

Il est intéressant de noter que les variations périodiques de la taille des deux populations ne sont pas dues à des variations périodiques 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 entraîne, 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 les solutions du système (2) comme des *courbes paramétrées*,  $t \rightarrow \begin{pmatrix} S(t) \\ R(t) \end{pmatrix}$  qui sont ici des *courbes fermées* de forme ovoïde parcourues dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Il y a une infinité de trajectoires, qui sont caractérisées par leur *condition initiale*  $\begin{pmatrix} S(0) \\ R(0) \end{pmatrix}$  qui est l'un des points du plan de phase.

### 3 L'équilibre du système

Parmi toutes les trajectoires, l'une d'elle joue un rôle particulier : c'est la trajectoire de condition initiale  $\begin{pmatrix} 3 \\ 2 \end{pmatrix}$  : on constate qu'elle reste constante au cours du temps (ou qu'elle a des oscillations d'amplitudes nulles). Le fait que chacune des populations reste constante se traduit par le fait que chacune des dérivées  $\begin{pmatrix} S'(t) \\ R'(t) \end{pmatrix}$  doit être nulles. En revenant au système différentiel (2), on comprend qu'un équilibre est un point particulier  $(R, S)$  qui doit annuler les deux fonctions  $0,8S - 0,4RS$  et aussi  $-0,6R + 0,2RS$ . On peut vérifier facilement qu'il y a deux points de ce type : un premier équilibre en  $\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$  qui n'est pas très intéressant (effectifs nuls pour les deux populations) et un second en  $\begin{pmatrix} 3 \\ 2 \end{pmatrix}$ . 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  $\alpha_1$ , puisque la mortalité des sardines a diminué, et de diminuer  $\alpha_2$  pour les mêmes raisons, puisqu'on ne les pêchait plus non plus. Par ailleurs, les coefficients d'interactions  $\beta_1$  et  $\beta_2$  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  $\alpha_2$ ) et celle des prédateurs ayant au contraire augmenté.