

**Cours no 9**  
Le 13 avril 2012

# Mathématiques appliquées et numériques

Licence 3, Dpt Géosciences  
Année 2011-2012, 2e semestre

Présentation synthétique du cours

Janvier – Juin 2012

Cours donné en 3<sup>e</sup> année de  
Licence de Sciences de la planète Terre  
par Michael Ghil et Jean Roux  
TD par Mohamadou Diallo  
École normale supérieure, Paris

## Neuvième cours

### Modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra.

#### 9.1 Un problème d'écologie.

Nous allons étudier un exemple célèbre d'équations différentielles dans  $\mathbb{R}^2$  analysé pour la première fois au début des années 20 du XX<sup>e</sup> siècle par Vito Volterra. C'est l'un des premiers problèmes d'écologie à être modélisé et résolu, c.-à-d. qu'une explication a été fournie à un phénomène apparemment paradoxal. À ce titre cet exemple est le modèle de référence de la dynamique des populations. Le livre de V. Volterra : “*Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Gauthier-Villars, 1931 (réimpr. Jacques Gabay, 1990)”, fut probablement le premier ouvrage d'écologie mathématique.

À Trieste, pendant la première guerre mondiale la pêche avait diminué du fait des événements. La pêche consistait à lancer des filets et à récupérer tous les poissons. Le bureau des pêches avait constaté que, durant la guerre, la proportion de gros prédateurs (type requins), impropres à la consommation, avait considérablement augmenté par rapport aux poissons comestibles du type sardines. Après la guerre, l'activité de pêche reprenant, la proportion requins-sardines redevint ce qu'elle était avant.

Un responsable du bureau des pêches, Umberto d'Ancona, perplexe devant les statistiques dont il disposait, contacta le mathématicien Volterra pour lui soumettre le problème. Les données étaient les suivantes :

Année	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
%	11,9	21,4	22,1	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7

la deuxième ligne indiquant le pourcentage en % de prédateurs dans les poissons pêchés.

On constate qu'avant 1914 et après 1923 la proportion de prédateurs (les requins) était approximativement la même et voisine de 11%. Durant la guerre la pêche diminue, mais on peut penser que la proportion requins/sardines devait rester la même, et bien non car la proportion de prédateurs avait triplée. Bizarre ....

#### 9.2 Modélisation du problème : système de Lotka-Volterra

Soit  $x(t)$  le nombre de proies comestibles – qui mangent généralement du plancton et qu'on nomme génériquement des sardines –, et  $y(t)$  le nombre de prédateurs, qu'on nomme génériquement des requins. Volterra fit les deux hypothèses-clef suivantes :

- Les sardines disposent de nourriture en quantité illimitée et seuls les requins s'opposent à l'extension de leur population.
- Le nombre des requins est limité par la quantité de sardines dont ils disposent pour se nourrir.

En l'absence de requins,  $x$  obéit à une loi de croissance exponentielle, à savoir

$$\dot{x} = ax, \quad a > 0. \quad (9.2.1)$$

On suppose aussi qu'en l'absence de sardines,  $y$  obéit à une loi de décroissance exponentielle

$$\dot{y} = -by, \quad b > 0. \quad (9.2.2)$$

Cette deuxième supposition n'est d'ailleurs qu'une approximation linéaire assez grossière, car en l'absence de sardines les requins disparaîtraient totalement, probablement en une seule génération.

Par ailleurs des rencontres entre les espèces sont nécessaires pour modéliser la *fonction de prédation*  $R(x, y)$  interespèces ; il est naturel de prendre  $R(x, y)$  proportionnelle au produit  $x(t)y(t)$ , c'est-à-dire au nombre de rencontres entre sardines et requins. Une telle rencontre est bonne pour le requin (signe positif) et mauvaise pour la sardine (signe négatif) ; nous avons alors des espèces en compétition, c'est un système *proie-prédateur*. Ceci nous conduit au système couplé non linéaire, assez naïf en apparence :

$$\begin{cases} \dot{x} &= ax - cxy, \\ \dot{y} &= -by + fxy, \end{cases} \quad (9.2.3)$$

où  $a, b, c, f$  sont positifs et  $c \approx f$  - on fait l'hypothèse que la possibilité qu'un requin rencontre une sardine est équivalente à celle qu'une sardine rencontre un requin, ce qui est assez grossièrement faux dans la nature -. Ce système proie-prédateur a été construit, indépendamment par Lotka et Volterra, au milieu des années 20.

Ce système semble bien innocent mais on ne sait pas le résoudre "à la main", en trouvant des solutions explicites  $x = x(t), y = y(t)$ , par quadrature avec des fonctions analytiques classiques. Nous pouvons cependant en faire une analyse assez concluante - qu'on appelle *qualitative* puisqu'on ne calcule jamais les solutions explicitement - , en étudiant ses trajectoires dans le plan de phase  $(x, y)$ . Cette analyse qualitative utilisera le fait que ce système est autonome et les méthodes des paragraphes 9.4 et 9.3.

En considérant  $y$  comme une fonction de  $x$ , on peut écrire

$$\frac{dy}{dx} = \frac{-by + fxy}{ax - cxy} = \frac{y}{a - cy} \frac{fx - b}{x}. \quad (9.2.4)$$

L'équation (9.2.4) est de la forme  $y'(x) = dy/dx = g(x)h(y)$  avec  $g(x) = (fx - b)/x$  et  $h(y) = y/(a - cy)$  ; elle est donc non linéaire en les variables  $(x, y)$  à variables séparées.

### 9.3 Équations différentielles exactes

Soit  $F(x, y)$  une fonction de classe  $\mathcal{C}^2$  de deux variables. On peut représenter son graphe comme un relief. Une courbe de niveau de ce relief est définie *implicitement* par l'équation  $F(x, y) = C$  où la constante  $C$  est donnée.

En différentiant cette égalité, on voit que si le graphe d'une fonction  $y(x)$  est inclus dans une courbe de niveau, cette fonction satisfait à l'équation différentielle

$$\frac{\partial F}{\partial y}(x, y)y'(x) + \frac{\partial F}{\partial x} = 0,$$

que nous récrivons sous la forme

$$M(x, y)y'(x) + L(x, y) = 0. \quad (9.3.1)$$

Inversement si une équation est donnée sous la forme (9.3.1), existe-t-il une fonction  $F(x, y)$  dont cette équation provienne ? Si c'est le cas on dit que l'équation (9.3.1) est une équation différentielle exacte. Le théorème suivant permet de reconnaître une équation différentielle exacte.

**Théorème 9.3.1.** (*Condition "d'exactitude"*) Soit une équation différentielle donnée sous la forme

$$M(x, y)y'(x) + L(x, y) = 0, \quad (9.3.2)$$

où les deux fonctions  $M(x, y)$  et  $L(x, y)$  sont de classe  $\mathcal{C}^1$  sur un rectangle  $R = [a, b] \times [c, d]$  du plan  $\mathbb{R}^2$ . Alors il existe une fonction  $F$  de classe  $\mathcal{C}^2$  telle que  $\partial F(x, y)/\partial y = M(x, y)$  et  $\partial F(x, y)/\partial x = L(x, y)$  si et seulement si

$$\frac{\partial M}{\partial x}(x, y) = \frac{\partial L}{\partial y}(x, y).$$

**Démonstration** La preuve est presque évidente. La nécessité vient de l'égalité des dérivées secondes croisées de  $F$ , à savoir  $\partial^2 F(x, y)/\partial y \partial x = \partial^2 F(x, y)/\partial x \partial y$ , car  $F$  est de classe  $\mathcal{C}^2$ .

Pour montrer la condition suffisante, choisissons un point  $(x_0, y_0) \in R$  et posons

$$F(x, y) = \int_{x_0}^x L(u, y_0) du + \int_{y_0}^y M(x, v) dv.$$

On a évidemment  $\partial F(x, y)/\partial y = M(x, y)$ .

De plus on a :

$$\frac{\partial F}{\partial x}(x, y) = L(x, y_0) + \int_{y_0}^y \frac{\partial M}{\partial x}(x, v) dv.$$

Compte tenu de l'hypothèse, il vient donc

$$\frac{\partial F}{\partial x}(x, y) = L(x, y_0) + \int_{y_0}^y \frac{\partial L}{\partial v}(x, v) dv,$$

soit encore

$$\frac{\partial F}{\partial x}(x, y) = L(x, y_0) + L(x, y) - L(x, y_0) = L(x, y).$$

Ce qui conclut.  $\square$

La seule difficulté est de connaître  $F$ . On cherche une fonction  $F = F(x, y)$  dont les courbes de niveaux  $F(x, y) = C$  décriraient les trajectoires de ce système.

## 9.4 Solution des équations différentielles scalaires non linéaires à variables séparées

Ce sont des équations du type

$$y'(x) = g(x)h(y), \quad (9.4.1)$$

ce sont bien des équations non linéaires en  $x, y$  à variables séparées.

La solution sera généralement définie *implicitement* comme on va le voir. C'est une équation très particulière du type (9.3.1) où les variables  $x$  et  $y$  sont séparées. Si  $y_0$  est un réel vérifiant  $h(y_0) = 0$  ( $y_0$  est racine de  $h$ ), on voit immédiatement que la fonction constante  $y(x) = y_0$  est une solution évidente. Sous certaines hypothèses il y a existence et unicité locales des solutions passant par un point donné - théorème d'existence et d'unicité de Cauchy-Lipschitz (cours no 5). On suppose ces hypothèses vérifiées. Alors il ne peut y avoir une autre solution de l'équation passant par  $y_0$ , c'est-à-dire annulant  $h$ . Nous nous placerons dans ce cas, i.e. que nous supposons que  $h(y) \neq 0$  en excluant les solutions constantes données par les zéros de  $h$ . On peut donc récrire l'équation (9.4.1) sous la forme

$$\frac{y'(x)}{h(y)} = g(x),$$

soit

$$\frac{dy}{h(y)} = g(x)dx,$$

ou encore

$$\int \frac{dy}{h(y)} = \int g(x)dx.$$

Si  $H(y)$  et  $G(x)$  sont des primitives de  $1/h(y)$  et  $g(x)$ , alors on a l'égalité  $H(y) = G(x) + C$ , où  $C$  est une constante arbitraire. On obtient une expression très simple de la fonction  $F : F(x, y) = H(y) - G(x)$ , qui définit implicitement (et localement) les solutions non constantes. On peut parfois exhiber explicitement la solution  $y(x)$  mais pas toujours. Cette simple expression de  $F$  permet d'espérer d'obtenir des informations sur la solution  $y(x)$  ou sur le comportement du couple  $(x, y)$  dans le plan de phase.

## 9.5 Calcul et étude de $F$ .

Posons  $M(x, y) = 1/h(y) = (a - cy)/y$  et  $L(x, y) = -g(x) = (b - fx)/x$ , si bien que l'équation  $y'(x) = g(x)h(y)$  s'écrit

$$M(x, y)y'(x) + L(x, y) = 0$$

Le théorème 9.3.1 nous garantit que la condition nécessaire et suffisante d'existence d'une telle fonction  $F$  est que

$$\frac{\partial M}{\partial x} = \frac{\partial L}{\partial y}.$$

Il est immédiat, par les définitions de  $M$  et  $L$ , que la condition d'intégrabilité ci-dessus est satisfaite, en effet  $\frac{\partial M}{\partial x} = 0$  et  $\frac{\partial L}{\partial y} = 0$ . Nous avons affaire à une équation différentielle exacte ;  $F$  existe telle que  $\partial F(x, y)/\partial y = M(x, y)$  et  $\partial F(x, y)/\partial x = L(x, y)$ . Puisque nous sommes dans le cas d'une équation à variables séparées, on peut exhiber la fonction  $F$  sous la forme  $F(x, y) = H(y) - G(x)$  (voir le Paragraphe 9.4), où  $H$  et  $G$  sont respectivement les primitives de  $h$  et  $g$ .

Calculons les deux primitives. Il vient

$$H(y) = \int \left( \frac{a - cy}{y} \right) dy = a \log y - cy,$$

$$G(x) = \int \left( \frac{-b + fx}{x} \right) dx = -b \log x + fx,$$

et donc - traduction de  $F(x, y) = H(y) - G(x) = C$  -

$$a \log y - cy = -b \log x + fx + C,$$

où  $C$  est une constante. On en déduit que  $|y|^a e^{-cy} |x|^b e^{-fx} = \tilde{C}$  ou  $\tilde{C}$  est une autre constante. Ce qui s'écrit encore :

$$|x|^b |y|^a e^{-(cy+fx)} = \tilde{C}. \quad (9.5.1)$$

Comme notre système d'équations différentielles est défini par des fonctions  $\mathcal{C}^1$  sur un domaine borné -évidemment les espèces  $x$  et  $y$  sont en nombre fini -, donc lipschitziennes, le théorème d'existence et d'unicité affirme que les trajectoires définies implicitement par (9.5.1) ne se croisent pas. En d'autres termes on va chercher à tracer les lignes de niveaux de la fonction

$$F(x, y) = |x|^b |y|^a e^{-(cy+fx)}.$$

Toute trajectoire du système est incluse dans une ligne de niveau de la fonction  $F(x, y)$ . Pour se représenter ces trajectoires - mais pas la façon dont

elles sont parcourues –, il suffit d'étudier la fonction  $F$ . Puisque les populations de requins et de sardines sont non négatives, il suffit de restreindre l'étude au premier quadrant  $\{x \geq 0, y \geq 0\}$  du plan  $\{x, y\}$ .

Montrons maintenant que la fonction  $F(x, y)$  possède un maximum unique au point  $M_c = (x_c = b/f, y_c = a/c)$ . Il est d'abord évident que c'est un point critique (unique) de notre système (9.2.3) car  $ax_c - cx_cy_c = 0$  et  $-by_c + fx_cy_c = 0$ . Ce point critique est une solution constante, c'est un *équilibre*. Calculons le gradient de  $F$  au point  $M_c$  pour voir s'il est un point d'extremum :

$$\begin{aligned}\frac{\partial F}{\partial x} &= x^{b-1}y^a e^{-(fx+cy)}[b - fx], \\ \frac{\partial F}{\partial y} &= y^{a-1}x^b e^{-(fx+cy)}[a - cy].\end{aligned}$$

Clairement  $F'_x = F'_y = 0$  si et seulement si  $x = x_c = b/f$  et  $y = y_c = a/c$ .

Le point  $M_c$  est donc un point singulier. Montrons qu'il est non dégénéré en calculant le hessien de  $F$  au point  $M_c$  :

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} &= x^{b-2}y^a e^{-(fx+cy)}[b(b-1) - 2bfx + x^2f^2], \\ \frac{\partial^2 F}{\partial y^2} &= y^{a-2}x^b e^{-(fx+cy)}[a(a-1) - 2acy + y^2c^2], \\ \frac{\partial^2 F}{\partial x \partial y} &= x^{b-1}x^{b-1}e^{-(fx+cy)}[ab - bcy - afx + fcy].\end{aligned}\tag{9.5.2}$$

Au point  $M_c$  ces dérivées secondes valent  $\partial^2 F / \partial x^2 = -\alpha_1 b$ ,  $\partial^2 F / \partial y^2 = -\alpha_2 a$  et  $\partial^2 F / \partial x \partial y = 0$ , avec  $\alpha_1 = x^{b-2}y^a e^{-(fx+cy)}$  et  $\alpha_2 = y^{a-2}x^b e^{-(fx+cy)}$  étant définis au point  $M_c$ . Le hessien au point  $M_c$  s'écrit donc

$$H = \begin{pmatrix} -\alpha_1 b & 0 \\ 0 & -\alpha_2 a \end{pmatrix}\tag{9.5.3}$$

les  $\alpha_i$ ,  $i = 1, 2$  étant strictement positifs car  $x_c > 0$  et  $y_c > 0$ .

Le hessien est clairement défini négatif, car son déterminant est non nul au point  $M_c$  et ses valeurs propres sont strictement négatives ; on dit alors que le point  $M_c$  est un point singulier (ce que l'on sait déjà) *non dégénéré*. Ce point  $M_c$  est donc un maximum et, comme il est unique, c'est un maximum absolu strict. Les lignes de niveau d'une fonction autour d'un maximum, au voisinage de ce point, sont des courbes fermées entourant ce point, par conséquent les trajectoires du système se referment au moins au voisinage de ce point. Rien ne dit encore si ces solutions sont périodiques ou non.

## 9.6 Étude des trajectoires dans le premier quadrant.

Nous allons utiliser une méthode graphique permettant d'analyser qualitativement le système. Cette méthode est surtout utile lorsqu'on ne peut résoudre explicitement le système d'équations différentielles. Il s'agit d'associer

à chaque point de l'espace de phase (espace des variables  $x$  et  $y$ ) une indication du sens de déplacement de ces variables dans le temps. Pour ce faire on cherche les *isoclines*, c'est-à-dire les courbes sur lesquelles le champ de vecteurs a une direction donnée. Autrement dit une isocline - de pente  $p$  - est une courbe  $k(x, y) = p$  telle qu'en chaque point de l'isocline il passe une solution dont la tangente en ce point a pour pente  $p$ .

Etudions le portrait de phase en traçant les deux *isoclines* perpendiculaires entre elles et s'intersectant au point  $M_c$  (en tirets sur la Figure 9.1), l'isocline verticale  $\{\dot{x} = 0, \dot{y} = a/c\}$  - par tous les points de cette isocline (une droite en l'occurrence) il passe une solution dont la tangente, au point d'intersection avec l'isocline, est de pente infinie -, et l'isocline horizontale  $\{\dot{x} = b/f, \dot{y} = 0\}$  - par tous les points de cette isocline (une droite en l'occurrence) il passe une solution dont la tangente, au point d'intersection avec l'isocline, est de pente nulle -. Ainsi le plan de phase est divisé en quatre quadrants.

Remarquons d'abord que si  $y = 0$  (absence de requins), on a  $\dot{x} = ax$  et la population de la variable  $x$  (c'est-à-dire les sardines) est croissante sur l'axe des  $x$  (ce qu'indique la flèche). De même si  $x = 0$  (absence de sardines) on a  $\dot{y} = -by$  et la population de la variable  $y$  (c'est-à-dire les requins) est décroissante (ce qu'indique la flèche). C'est bien en accord avec les hypothèses.

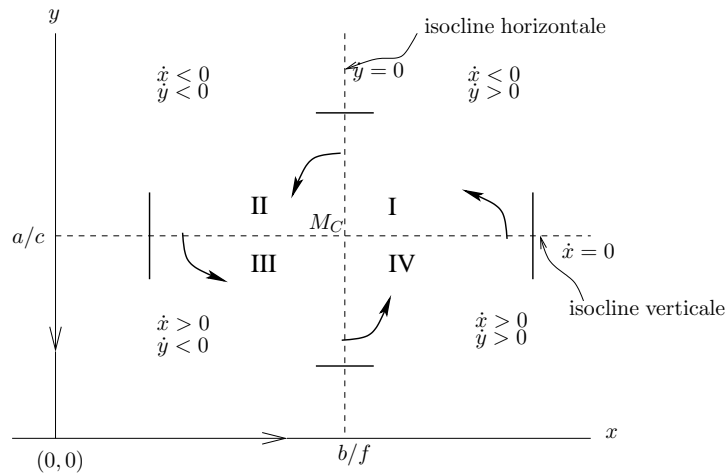


Figure 9.1: Comportement des solutions dans le plan de phase. Les petits segments perpendiculaires aux lignes en tirets indiquent la direction des isoclines.

De plus les équations de départ permettent d'étudier le comportement des solutions, c'est-à-dire de savoir comment les populations de  $x$  et  $y$  varient dans le temps. Plaçons-nous, par exemple, dans le quadrant IV de la Figure 9.1. Alors  $x \geq b/f$  et  $y \leq a/c$  et si nous considérons le système (9.2.3) il vient  $\dot{x} = x(a - cy) \geq 0$ , la population  $x$  est croissante, et  $\dot{y} = y(-b + fx) \geq 0$  la



population  $y$  est aussi croissante ; ce que nous indiquons par une flèche. On fait le même raisonnement pour les autres quadrants. Dans le plan de phase les lignes de niveau sont parcourues dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. Cependant on ne peut pas encore dire si les trajectoires spiralent vers  $M_c$  (équilibre de type puits) ou spiralent vers l'infini ou encore spiralent vers un cycle limite.

Une analyse plus détaillée, dépassant l'objectif de ce cours, montre que si l'on considère, d'une part, une trajectoire  $u(t) = (x(t), y(t))^T$  partant d'un point initial  $(x(0) = x_0 > b/f, y(0) = y_0 < a/c)$  avec  $y_0 > 0$  dans le quadrant IV de la Figure 9.1, d'autre part, l'intervalle maximum  $J = [0, \tau[$  d'existence de la solution tel que  $u(t)$  appartienne au quadrant IV pour tout temps  $t \in J$ , alors nous avons les conclusions suivantes :

- $\tau$  est fini.
- $u(\tau) = (x(\tau), y(\tau))^T$  est définie et appartient à la frontière du quadrant IV. Comme  $y$  est une fonction croissante dans ce quadrant, cela signifie que  $y(\tau) = a/c$  et donc que la trajectoire entre dans le quadrant I en un temps fini.
- Ces deux premiers résultats valent pour tous les quadrants de la figure. Ainsi la solution  $u(t)$  parcourt tout le quart de plan  $\{x > 0, y > 0\}$  en un temps fini.
- Chaque trajectoire  $u(t)$  est une courbe fermée dans le plan de phase, à l'exception du point  $M_c$  d'équilibre et des axes de coordonnées  $x$  et  $y$ .

Les trajectoires du système (9.2.3) situées dans ce quart de plan sont donc des courbes fermées et, lorsque  $t$  varie, elles sont parcourues une infinité de fois ; la solution  $u(t)$  n'est donc pas injective. Le lemme ci-après nous précise qu'elles sont périodiques.

**Lemme 9.6.1.** *Les solutions d'un système différentiel autonome qui ne sont pas injectives sont des fonctions périodiques.*

**Preuve :** Soit  $u(t)$  une telle solution, il existe des réels  $t_0$  et  $t_1$  tels que  $u(t_1) = u(t_0)$  puisque la fonction  $u$  n'est pas injective. Puisque le système est autonome, la fonction  $v(t) = u(t - t_1 - t_0)$  est aussi une solution et vérifie  $v(t_0) = u(t_1) = u(t_0)$ . En effet, soit le système autonome  $\dot{x} = h(x)$  et  $u(t)$  une solution définie sur l'intervalle  $I = ]a, b[$ , alors la fonction  $v(t) = u(t - t_0)$  est aussi solution, car  $\dot{v}(t) = \dot{u}(t - t_0) = h(u(t - t_0)) = h(v(t))$  définie sur l'intervalle  $]a + t_0, b + t_0[$ . D'après l'unicité des solutions passant par un point on a donc  $v(t) = u(t)$  pour tout  $t$ . Dès lors la relation  $u(t) = u(t - t_1 - t_0)$  pour tout  $t$ , implique que  $u(t)$  est périodique de période  $t_1 - t_0$ .  $\square$

Nous avons donc la réponse à la question posée à propos du comportement de la solution  $u(t)$ . Quelle que soit la solution, elle ne spirale pas (même

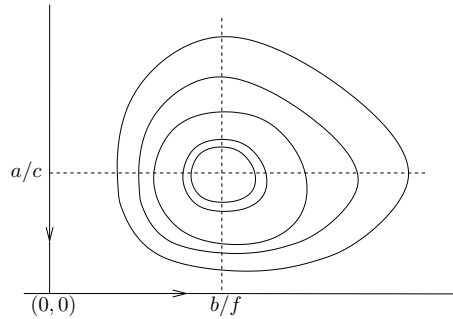


Figure 9.2: Lignes de niveaux de  $F$  dans le plan de phase. Chaque ligne de niveau est parcourue par une solution dans le sens inverse des aiguilles d'une montre.

pas vers un cycle limite) et elle est périodique ; si on part d'une condition initiale sur une ligne de niveau donnée on y reste périodiquement (nous n'avons pas de cycle limite). L'analyse que l'on vient de faire montre que les lignes de niveaux de  $F$ , parcourues par les trajectoires, à raison d'une par niveau donné, sont des courbes fermées entourant le maximum  $M_c$  de cette fonction. Un calcul par ordinateur pour un jeu de données des constantes  $a, b, c$  et  $f$  le confirme, elles ont l'allure de la Figure 9.2.

On peut aussi tracer une courbe intégrale qui est une courbe de  $\mathbb{R}^3$  dans l'espace  $(x, y, t)$  ; elle a l'allure indiquée à la Figure 9.3. Cette trajectoire se projette en une courbe fermée dans le plan de phase, les composantes  $x(t)$  et  $y(t)$  de la solution sont périodiques.

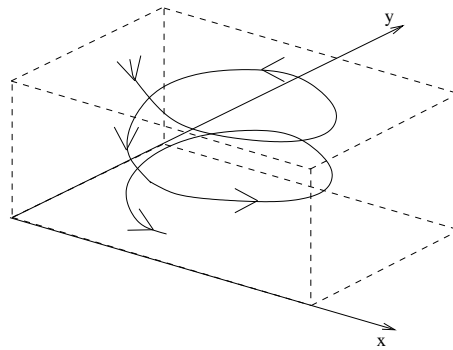


Figure 9.3: Une courbe solution pour le système de Lotka-Volterra. Il faut imaginer la solution, empilée comme un ressort, se projetant sur une ligne fermée de niveau de la fonction  $F$ , montrée à la Figure 9.2.

L'analyse précédente montre qu'une ligne de niveau est parcourue avec la même période à chaque tour. Comme  $x(t)$  et  $y(t)$  sont périodiques, de période  $T$ , sur une ligne de niveau  $F(x, y) = C$  donnée - c'est-à-dire pour une condition initiale  $u(0)$  donnée - , on peut prendre naturellement les moyennes temporelles de  $x(t)$  et  $y(t)$  sur cette période  $T$  a priori inconnue. Évidem-

ment, Volterra considère des moyennes de population, dans les statistiques du bureau des pêches, la notion de population “instantanée” n’a aucun sens.

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt, \quad \bar{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt.$$

Dans le problème qui nous intéresse, les valeurs moyennes  $\bar{x}$  et  $\bar{y}$  ne dépendent pas de la période associée à une ligne de niveau donnée. En effet on peut écrire, d’après la deuxième équation du système (9.2.3),  $x = (\dot{y} + by)/fy$  et donc

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T \left( \frac{\dot{y}}{fy} + \frac{b}{f} \right) dt = \frac{1}{Tf} (\log y(T) - \log y(0)) + \frac{b}{f}.$$

Comme  $y(T) = y(0)$  en tenant compte de la périodicité, on a  $\bar{x} = b/f$  ; on montre de même que  $\bar{y} = a/c$ .

Inversement on voit que, si l’on remplace les variables  $x$  et  $y$  du système (9.2.3) par leurs moyennes  $\bar{x}$  et  $\bar{y}$ , le système (9.2.3) est vérifié, avec  $\dot{\bar{x}} = \dot{\bar{y}} = 0$ , car  $\bar{x} = b/f$ ,  $\bar{y} = a/c$  et donc les membres droits de chaque équation sont nuls. Ce qui nous fait penser que Volterra travaillait sur des moyennes, que cela soit par simple intuition du caractère périodique des solutions du système (9.2.3) ou en ayant fourni une preuve de cette périodicité. Ces moyennes sont (heureusement pour cette étude !) indépendantes de la période - c’est-à-dire de la condition initiale donnée ou de la courbe parcourue dans le plan de phase -, et elles sont égales aux coordonnées de l’équilibre  $M_c$ .

**Remarque 9.6.1.** *Tout cela peut paraître un peu compliqué. N’oublions pas que Volterra vivait avant l’ère des ordinateurs, ce qui l’obligeait à se fier exclusivement à des arguments qualitatifs, du type utilisé ci-dessus.*

**Remarque 9.6.2.** *Notons que si l’on change “légèrement” de membres droits dans le système (9.2.3) - par exemple en modifiant la fonction  $R(x, y)$  de rencontre des espèces -, ce système n’aura plus nécessairement les mêmes propriétés : ou bien il perdra entièrement la périodicité des solutions ou au moins l’indépendance des moyennes par rapport à la période. Généralement les moyennes  $\bar{x}$  et  $\bar{y}$  cessent d’être des constantes et elles ne peuvent être calculées que par des méthodes numériques, à l’aide de l’ordinateur. Par contre un changement sur les valeurs des constantes, à condition qu’elles restent positives, ne change rien au comportement qualitatif du système.*

## 9.7 Retour au paradoxe apparent de la pêche.

En pêchant, on soustrait des populations de requins et de sardines une certaine proportion d’entre elles, ce qui influence d’abord les capacités de croissance de  $x$  (les proies augmentent moins vite) et de décroissance de  $y$  (avec

moins de proies la population des requins décroît plus vite). Ces observations reviennent à changer  $a$  en  $a - \epsilon$  et  $b$  en  $b + \sigma$ . Au voisinage du point singulier non dégénéré  $M_c = (\bar{x}, \bar{y})$  du système (9.2.3), le dit système se comporte comme son linéarisé  $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$  où  $A$  est son jacobien au point singulier. Soit  $u$  et  $v$  les seconds membres du système (9.2.3), on vérifie immédiatement que

$$A(x_c, y_c) = \begin{pmatrix} \frac{\partial u}{\partial x}(x_c, y_c) & \frac{\partial u}{\partial y}(x_c, y_c) \\ \frac{\partial v}{\partial x}(x_c, y_c) & \frac{\partial v}{\partial y}(x_c, y_c) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -bf/c \\ af/c & 0 \end{pmatrix}. \quad (9.7.1)$$

Comme  $c \approx f$  (voir paragraphe 9.2), on a

$$A \approx \begin{pmatrix} 0 & -b \\ a & 0 \end{pmatrix}. \quad (9.7.2)$$

Modifier le système au voisinage du point singulier revient donc à modifier les seules constantes  $a$  et  $b$ . Par ailleurs les prélèvements de poissons par la pêche sont – ou étaient à l’époque de Volterra –, nécessairement petits par rapport à  $\bar{x}$  et  $\bar{y}$  et ne vont affecter que faiblement les lois de croissance de  $x$  ou de décroissance de  $y$ . En résumé le système est modifié seulement par les constantes  $a$  et  $b$  et l’on reste au voisinage du point singulier  $M_c$  : l’hypothèse de linéarisation est licite. Dans le système (9.2.3), on remplace donc  $a$  par  $(a - \epsilon) > 0$  et  $b$  par  $(b + \sigma)$ , où  $\epsilon$  et  $\sigma$  sont positifs et petits. Le système devient

$$\begin{cases} \dot{x} = (a - \epsilon)x - cxy \\ \dot{y} = -(b + \sigma)y + fxy \end{cases}. \quad (9.7.3)$$

Alors le nouveau point d’équilibre est

$$\bar{x} = \frac{b + \sigma}{f}, \quad \bar{y} = \frac{a - \epsilon}{c},$$

le nouvel équilibre  $NE$  (Figure 9.4) est plus bas et à droite que l’ancien  $AE$ . D’où ce résultat étonnant : lorsque la pêche est active, la population  $\bar{x}$  des sardines augmente et la population  $\bar{y}$  des requins diminue ... La pêche augmente donc, en proportion, le nombre de poissons comestibles ! On peut dire, de façon équivalente, qu’avec la pêche le nombre de requins diminue en proportion, ce qui explique le tableau des statistiques montré dans l’introduction de ce cours.

## 9.8 Commentaires critiques du modèle de Lotka-Volterra.

En dépit du succès frappant du modèle (9.2.3) à expliquer l’apparent paradoxe des données du bureau des pêches de Trieste, il est facile d’en voir

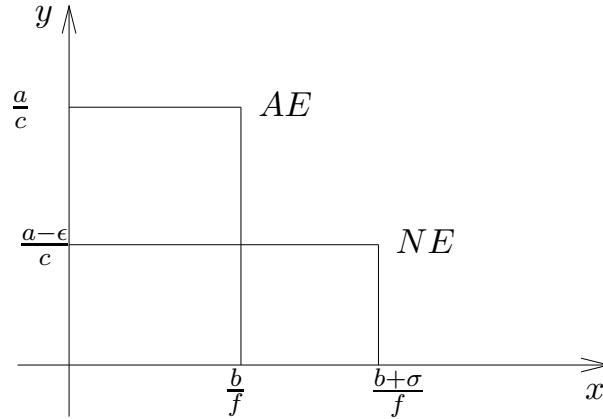


Figure 9.4: Explication du paradoxe des sardines et des requins. Les points AE et NE désignent l'ancien et le nouveau point d'équilibre, respectivement.

les limites. Tout d'abord il est clair que, même en l'absence de prédateur, une population ne peut croître sans limite. D'autre part, en l'absence de proies, les requins ne pourraient pas décroître exponentiellement, mais ils s'éteindraient en un temps court : en réalité il est probable qu'ils trouveraient plutôt une source de nourriture alternative.

Plus sérieusement, la question est de savoir si une perturbation – que cela soit la pêche ou la disponibilité de nourriture pour la proie –, ne changerait pas qualitativement l'évolution du système. Le rôle d'un forçage qui varie dans le temps peut modifier, et rendre bien plus complexe, le comportement du système, considéré jusqu'ici comme autonome. Le sujet des interactions entre espèces – qu'elles soient de prédation, de symbiose ou de compétition –, est un sujet fort actif, et l'étude d'un système autonome de deux espèces seulement ne représente qu'un premier pas dans cette exploration. Nous renvoyons aux ouvrages de R.M. Nisbet & W.C.S. Gurney et de E. Renshaw (voir livre) pour poursuivre cette aventure.

Donnons seulement deux exemples, encore relativement simples, de la richesse de la modélisation mathématique en écologie. Par exemple, même en l'absence de prédateur, face à la nourriture, les proies ne se nourrissent pas de façon identique si elles sont en petit ou grand nombre, il y a donc un effet négatif de *saturation* des proies sur elles-mêmes. Le même raisonnement peut être tenu à l'égard des prédateurs. Prenant en compte ce comportement, le système s'écrit

$$\begin{cases} \dot{x} &= ax - \beta x^2 - cxy, \\ \dot{y} &= -by - \gamma y^2 + fxy, \end{cases} \quad (9.8.1)$$

où les termes  $-\beta x^2$  et  $-\gamma y^2$  modélisent l'effet négatif des proies et des prédateurs, respectivement, sur eux-mêmes, avec  $\beta, \gamma > 0$ .

Les termes  $\beta x^2$  et  $\gamma y^2$  entravent la transformation du système (9.8.1) en équation différentielle à variables séparées et la recherche d'une équation

différentielle exacte devient impossible : on ne peut plus exhiber une fonction  $F(x, y)$ , dont la différentielle totale fournisse la solution du problème comme précédemment. L'étude complète de (9.8.1) est, de ce fait, plus difficile et demande la combinaison d'outils qualitatifs et numériques.

On peut aussi généraliser le modèle (9.2.3) à  $k$  proies et  $k$  prédateurs. Les proies ne sont pas toutes identiquement comestibles. Un modèle de ce type s'écrit

$$\begin{cases} \dot{x}_i &= x_i \left( a_i - \sum_{j=1}^k b_{ij} y_j \right) \\ \dot{y}_i &= y_i \left( \sum_{j=1}^k c_{ij} x_j - d_i \right) \end{cases}, \quad 1 \leq i \leq k, \quad (9.8.2)$$

où toutes les constantes  $a_i, b_{ij}, c_{ij}, d_i$  sont positives (voir J.D. Murray (référence dans le livre)).