

Introduction aux systèmes différentiels

Le modèle « proies-prédateurs » de Lokta-Volterra

I. Introduction

Après avoir abordé deux modélisations d'une population, la modélisation malthusienne et la modélisation logistique, il est naturel de les appliquer à deux populations qui cohabitent, soient dans le contexte de type « proies-prédateurs » soit dans un contexte de concurrence pour les ressources naturelles. Le premier modèle se basera sur les hypothèses de Malthus, c'est le modèle de Lokta-Volterra. Un autre modèle, construit sur le même principe, mais intégrant la modélisation logistique au moins pour une des deux populations sera présenté à titre plus culturel.

La première étude sur l'étude dynamique de deux populations est due à Volterra (et indépendamment à Lokta) pour l'étude de la population de sardines dans le nord de la mer Adriatique après une absence de pêche pendant la première guerre mondiale. Il avait apparu surprenant aux biologistes que leurs prédateurs (requins, raies) soient alors plus abondants qu'avant alors que l'on ne pêchait quasiment plus les sardines depuis quelques années. Le modèle de Volterra a rendu compte de cette apparente contradiction. Depuis ce modèle, même s'il est basé sur des hypothèses simples, est largement utilisé et qualitativement pertinent, pour peu que les populations soient nombreuses (insectes-oiseaux, etc).

2. Généralités sur les systèmes d'équations différentielles.

Bien entendu, la situation est naturellement discrète (il y a un nombre entier d'individus dans chaque population). Mais le fait qu'il y a un nombre important d'individus rend la variation temporelle de population assimilable à une dérivée. Le fait de choisir un modèle continu permet de savoir, grâce aux résultats théoriques sur les équations différentielles, qu'il y a toujours des solutions, quelles que soient les conditions initiales (cohérentes s'entend). On peut même obtenir des résultats sur le comportement de ces solutions. On appelle cette démarche une étude qualitative des solutions. C'est ce que nous allons faire, dans un cadre un peu plus général que le modèle de Volterra.

2.a. Champ de vecteurs d'un système dynamique de deux populations

Un système différentiel du premier ordre, c'est-à-dire avec seulement les dérivées et les

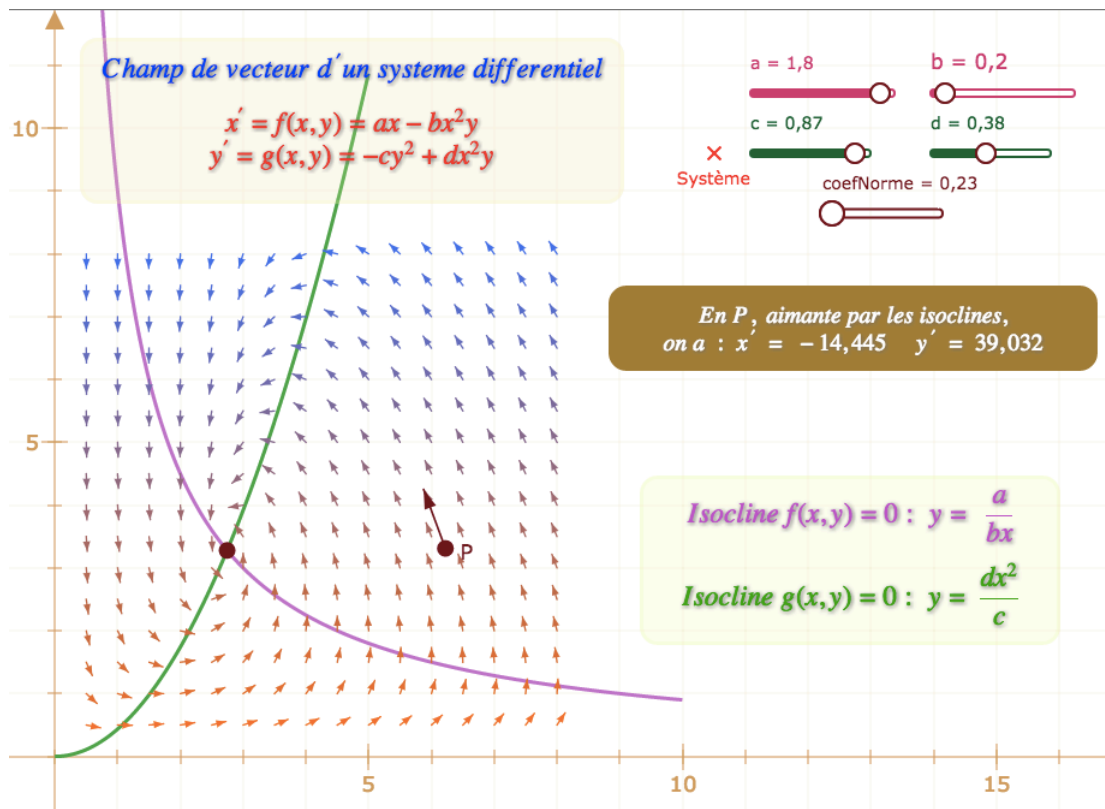
fonctions, est de la forme
$$\begin{cases} x' = f(x, y) \\ y' = g(x, y) \end{cases}$$
 où les populations x et y dépendent du temps t ,

et les accroissements de ces populations par rapport au temps, les dérivées x' et y' , sont fonctions des populations x et y . Ces fonctions f et g , par hypothèse, sont suffisamment régulières pour utiliser des théorèmes généraux d'existence et d'unicité des solutions.

Qu'est-ce que chercher des solutions ? Sauf cas très particulier, il n'y a pas de méthode pour trouver les solutions exactes d'un tel système. Deux approches sont possibles : une approche quantitative qui consiste à approcher, par des méthodes numériques les fonctions $x(t)$ et $y(t)$. Mais cette approche est peu privilégiée en biologie, ne serait-ce parce qu'on ne connaît en général pas précisément les conditions initiales, mais surtout parce que l'autre approche, dite **qualitative**, donne plus de renseignements sur la dynamique du système.

On s'intéresse plutôt aux **courbes paramétrées** du plan $t \rightarrow (x(t), y(t))$ où $x(t)$ et $y(t)$ sont solutions du système différentiel. On parle de **trajectoires du système** en fonction du temps, et des conditions initiales (x_0, y_0) .

Une courbe solution est tangente en chacun de ses points au vecteur dérivé $(x'(t), y'(t))$, soit $(f(x(t)), g(x(t)))$, connu. On peut tracer ce vecteur en chaque point. On obtient ainsi le **champ de vecteur** associé au système différentiel. Exemple :

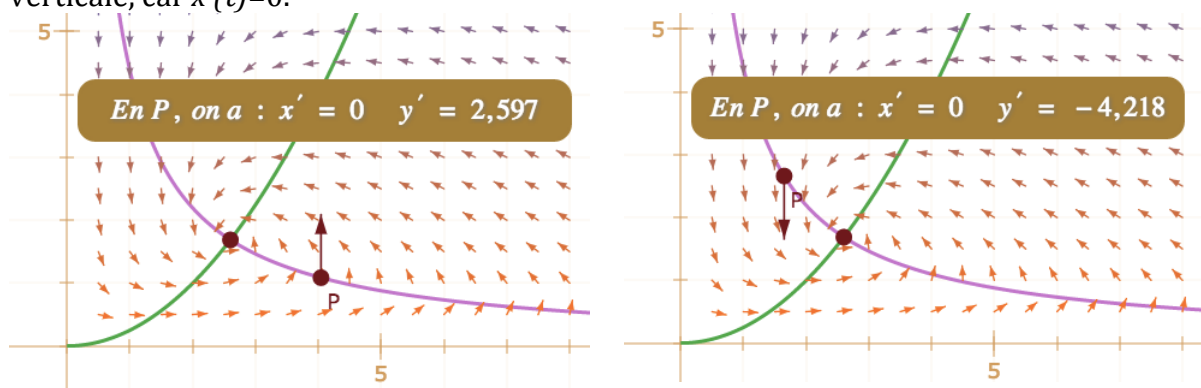


Manipuler la figure en ligne (curseurs, point P) : <https://huit.re/SystDyn01>

2.b. Isocline horizontale et isocline verticale

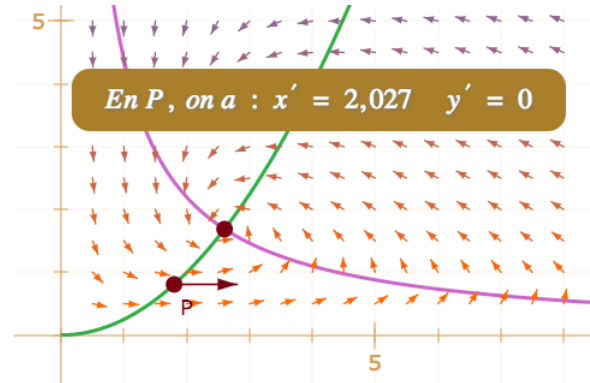
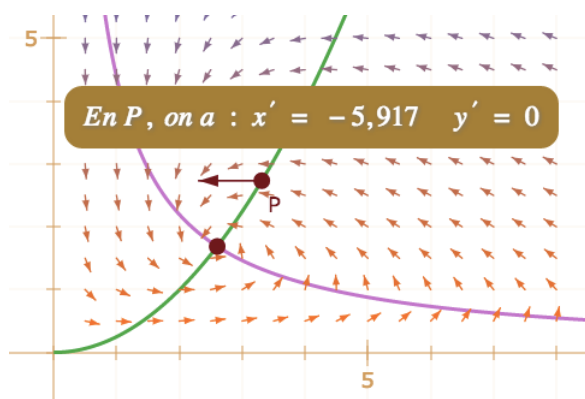
Deux courbes sont particulièrement importantes dans un tel système, les deux isoclines $f(x,y)=0$ et $g(x,y)=0$, c'est-à-dire,

- pour la première, dite **isocline verticale**, est le lieu des points en lesquels la tangente est verticale, car $x'(t)=0$.



Sur notre l'exemple, $f(x,y)=0$ s'écrit $x(a-bxy)=0$, soit $x=0$ ou $y=a/bx$ (hyperbole rose). Le sens du vecteur est donné par la valeur de y' . D'une manière générale, le vecteur des dérivées, (x',y') , est le vecteur vitesse du point M sur sa trajectoire.

- pour la seconde, l'**isocline horizontale**, est le lieu des points pour lesquels la tangente est horizontale ($y'(t)=0$). Or $g(x,y)=0$ s'écrit $y(-cy+dx^2)=0$, soit $y=0$ ou $y=dx^2/c$ (parabole).



La portion de parabole verte est l'isocline horizontale, la branche d'hyperbole rose est l'isocline verticale.

2.c. Les points d'équilibre d'un système dynamique

Les intersections de ces deux isoclines sont de points en lesquels $x'=0$ et $y'=0$. On les nomme **les points d'équilibre du système**, en général notés (x^*, y^*) : ce sont des points stationnaires, c'est-à-dire tels qu'ils sont des trajectoires réduites à un point.

Calcul du point d'équilibre : sur cet exemple les deux points d'équilibre sont l'origine du système $(0,0)$ – aucun intérêt biologique, les deux populations sont éteintes - et

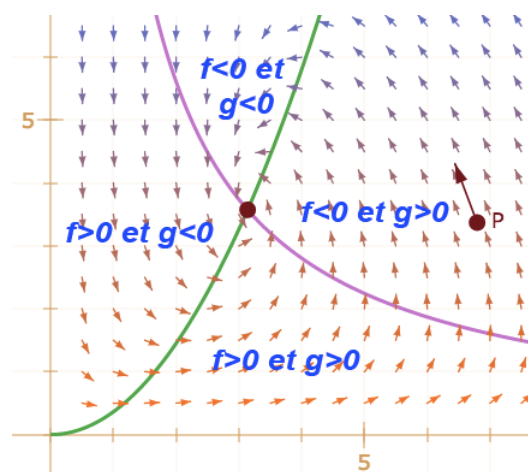
l'intersection des deux isoclines, soit le point I tel que $x_I = \left(\frac{ac}{bd}\right)^{\frac{1}{3}}$ et $y_I = \frac{a}{bx_I}$

Remarque : faire la manipulation sur la figure précédente, les isoclines – ainsi que leur intersection – aimantent légèrement le point M . Vérifier avec les calculs numériques de x' et y' .

2.d. Les quadrants des sens du champ de vecteur

Comme les fonctions f et g sont supposées suffisamment régulières (au moins à dérivées continues, donc continues elles-mêmes), les deux isoclines horizontales et verticales délimitent des régions dans lesquelles les fonctions $f(x,y)$ et $g(x,y)$ sont de signe constant.

Dans les modèles usuels on a, comme ici, quatre régions. Pour l'exemple précédent, on a :

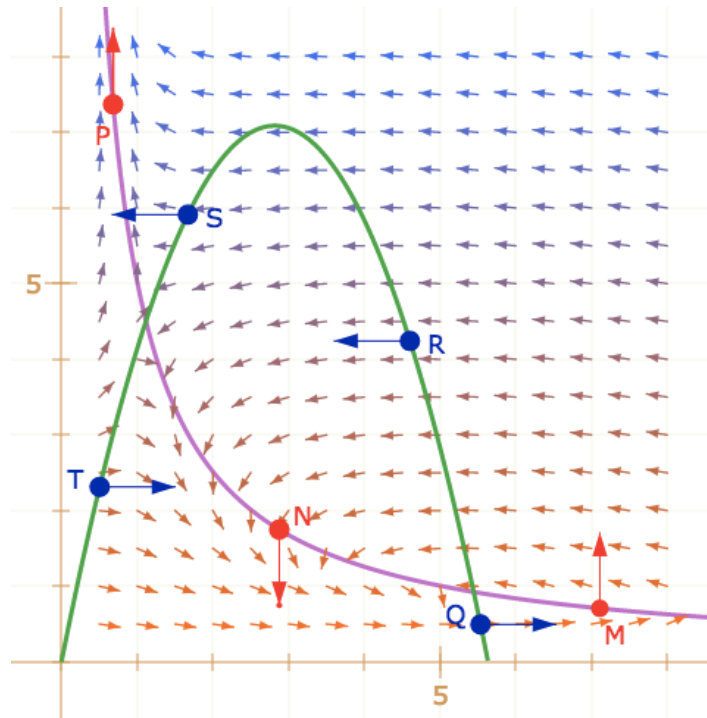


Bien entendu mathématiquement, on peut facilement construire des systèmes dont les isoclines horizontales et verticales ont plus d'intersections et donc créés plus de 4 régions, mais il n'y a toujours que 4 possibilités sur les couples de signes pour f et g .

Ci-contre, une variante légèrement complexifiée du système précédent. On y a placé 7 points (M à T) sur les isoclines horizontale (la parabole) et verticale (l'hyperbole) pour voir le changement de sens du vecteur sur les isoclines (3 points sur l'hyperbole et 4 sur la parabole).

Ce système différentiel est mathématique, il n'a pas nécessairement un sens en biologie pour la dynamique des populations.

Manipuler cette figure en ligne : <https://huit.re/SystDyn02>



3. Le modèle de Lokta-Volterra.

3.a Les hypothèses du modèle, sa mise en équation

Le modèle de Lokta-Volterra concerne la dynamique de deux populations au cours du temps : les proies et les prédateurs, ces derniers se nourrissant des premiers. Il est basé sur les hypothèses suivantes :

- **les proies** (d'effectif $x(t)$) ont une croissance malthusienne en l'absence de prédateurs (pas de problème de nourriture) de taux de croissance $a > 0$.
- **les prédateurs** (d'effectif $y(t)$), se nourrissant des proies, ont un taux de croissance (toujours malthusienne) négatif en l'absence de proies – la population est décroissante. Il est noté $-c$ (en pratique, $c > 0$ est le taux de mortalité naturel des prédateurs).
- **Le nombre de rencontres** entre les proies et les prédateurs est proportionnel aux populations $x(t)$ et $y(t)$ et donc à leur produit $x(t)y(t)$.
- **Le taux de croissance des prédateurs** est proportionnel au nombre de rencontres avec les proies ($d > 0$ dans la suite) ainsi que **le taux de disparition des proies**, tuées par les prédateurs, noté $-b$ avec $b > 0$.

Avec ces hypothèses, clairement simplificatrices, mais pourtant, en tendance, quand même efficaces, le système différentiel associé au modèle de Lokta-Volterra s'exprime

$$\text{sous la forme : } \begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases} .$$

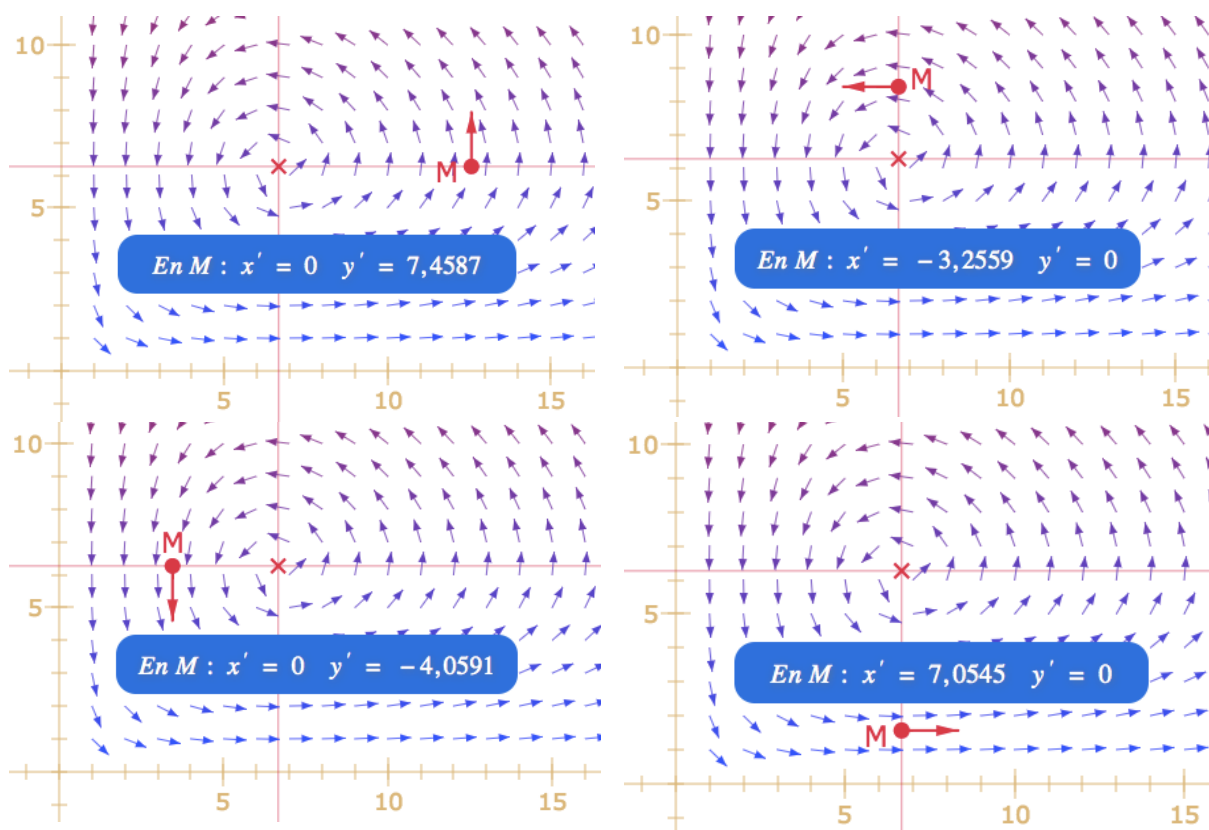
Pour les études, qualitatives ou quantitatives, on part d'une condition initiale, pour $t=0$, (x_0, y_0) , la population des proies et des prédateurs, entiers naturels non nuls. Dans les illustrations les populations peuvent être en milliers ou millions d'individus.

3.b. Les isoclines horizontale et verticale

Il est immédiat, en factorisant, que $x'=0$ pour $x=0$ ou $a-by=0$. Ainsi l'**isocline verticale est la droite horizontale $y=b/a$** .

De même, pour $y'=0$ on obtient $y=0$ ou $x=c/d$ et donc l'**isocline horizontale est la droite verticale $x=c/d$** , leur intersection étant un point d'équilibre.

Exemple de champ de vecteurs d'un système différentiel de Lokta-Volterra avec ses deux isoclines et son point d'équilibre non trivial. On repèrera les 4 quadrants associés au sens de parcours des trajectoires.



Manipuler la figure en ligne : <https://huit.re/Volterra1>

Les isoclines et le point d'équilibre attirent légèrement le point M pour tester les valeurs numériques.

3.c. Exploration numérique des solutions du modèle de Lokta-Volterra

Le système différentiel de Volterra n'est pas intégrable, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de solutions exprimables à partir de fonctions connues. On peut néanmoins chercher des solutions approchées. Nous allons appliquer à nouveau (après l'exponentielle), la méthode d'Euler pour explorer des trajectoires et tendre vers les solutions.

3.c.1 Adaptation de la méthode d'Euler à un système différentiel

Le principe est de remplacer la valeur inconnue de x' et y' à une étape $x_{n+1}=x_n+h$ par les valeurs calculées à l'étape précédente soit $f(x_n, y_n)$ et $g(x_n, y_n)$. L'approximation affine

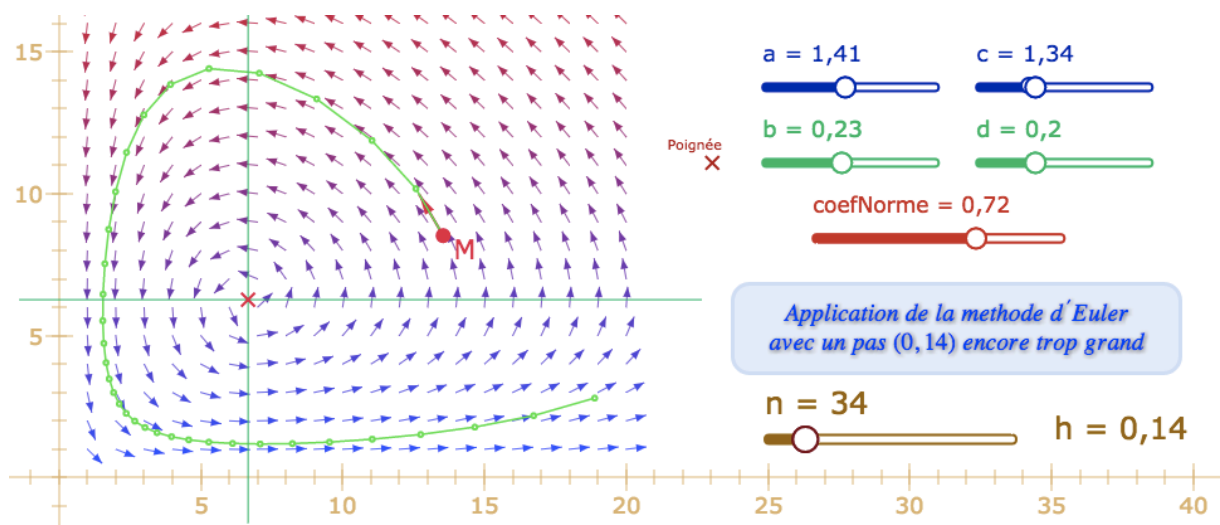
$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} + h \begin{pmatrix} x'_n \\ y'_n \end{pmatrix} \text{ d'ordre 1, avec le vecteur } \begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} \text{ est remplacé par le calcul}$$

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} + h \begin{pmatrix} f(x_n, y_n) \\ g(x_n, y_n) \end{pmatrix}.$$

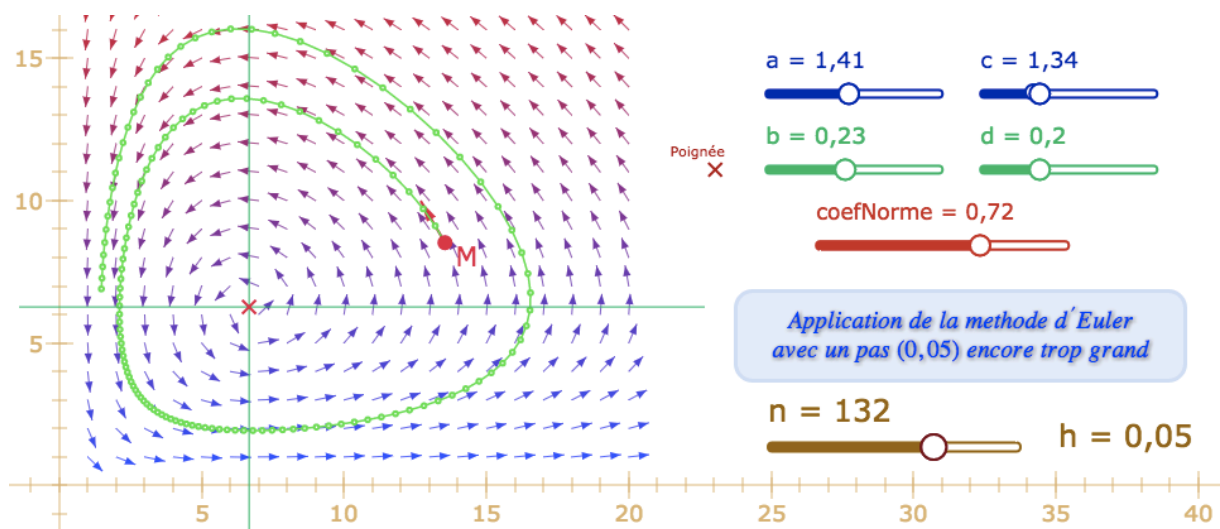
C'est la méthode la plus simple possible, appelée **méthode d'Euler explicite**, car on avance *explicitement* avec des valeurs déjà calculées. Bien entendu les erreurs s'accumulent et il faut un pas h très petit pour que la méthode ait un peu de consistance. Ainsi le système

$$\begin{cases} x' = f(x, y) \\ y' = g(x, y) \end{cases} \text{ s'approxime par celui-ci } \begin{cases} x_{n+1} = x_n + hf(x_n, y_n) = x_n + h(ax_n - bx_n y_n) \\ y_{n+1} = y_n + hg(x_n, y_n) = y_n + h(-cy_n + dx_n y_n) \end{cases}$$

En partant d'une condition initiale $M(x_0, y_0)$, on obtient, avec un pas important pour voir le principe de l'approximation, ce type d'illustration (courbe verte) :



Le principe de la méthode d'Euler appliquée au système de Volterra avec un pas élevé ci-dessus 34 étapes ($h=0,14$), ci-dessous 132 étapes ($h=0,05$)



3.c.2. Programmation effective de la méthode d'Euler (pour une culture

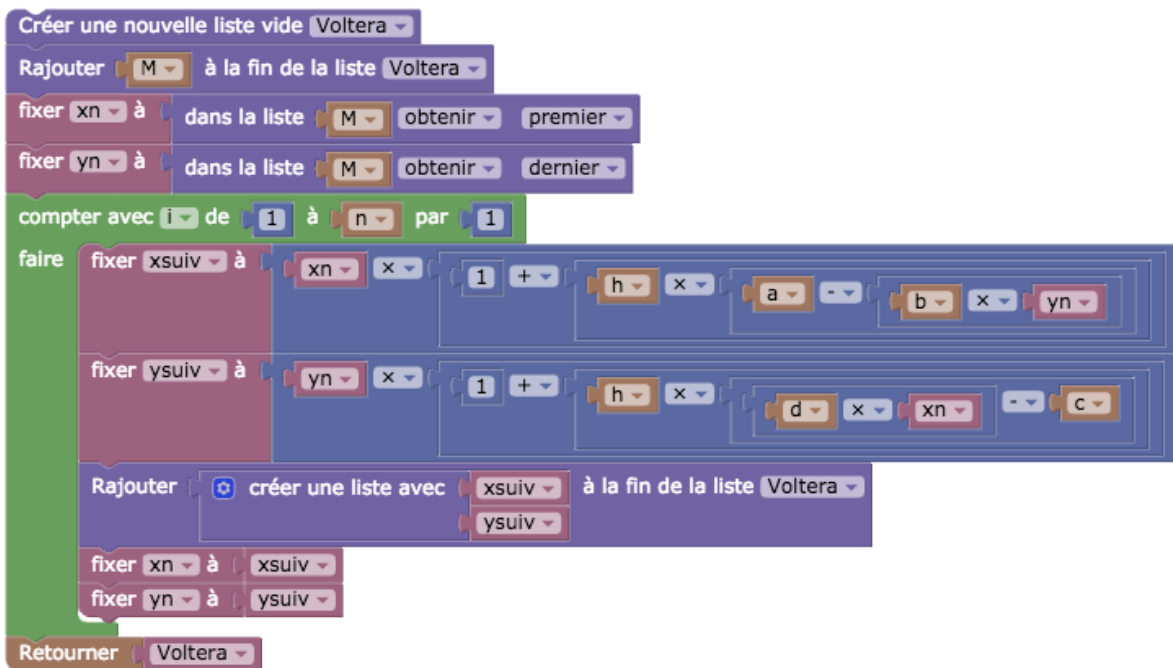
« contemporaine » de l'approche de la programmation) – Réservé aux personnes concernées par un peu de programmation et aux curieux pour l'intérêt du « changement de cadre » que permet la programmation visuelle (dite aussi programmation par blocs).

Depuis quelques années la programmation visuelle est à l'honneur, en particulier avec l'environnement libre Blockly (mais pas seulement) utilisé dans de nombreux domaines. Elle va être enseignée systématiquement en collège à la rentrée 2016. Bien entendu on n'a pas l'efficacité des langages compilés, mais c'est une bonne entrée en matière.

Le logiciel DGPad utilisé ici intègre une extension Blockly, et, pour ce cours, l'approximation d'Euler a été faite en Blockly, pour sensibiliser quelques uns des étudiants intéressés à cette approche.

Le système
$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n + hf(x_n, y_n) = x_n + h(ax_n - bx_n y_n) \\ y_{n+1} = y_n + hg(x_n, y_n) = y_n + h(-cy_n + dx_n y_n) \end{cases}$$
 s'écrit en Blockly, après

factorisation de x_n dans la première ligne et y_n dans la seconde, tout simplement :



Commentaires sur ce bloc

- On crée une liste (implicitement de points ou segments, c'est la même chose)
- On y place la condition initiale, le point M
- On récupère ses coordonnées (x_n, y_n) , un point étant alors une liste de deux termes
Il faut bien comprendre ici que x_n et y_n sont des noms génériques de variables, ce ne sont pas des fonctions de type $x(n)$ et $y(n)$. Par exemple, on a appelé x_{suiv} et y_{suiv} , ce qui dans l'algorithme est appelé x_{n+1} et y_{n+1} .
- Dans une boucle on calcule les coordonnées du nouveau point (x_{suiv}, y_{suiv}) selon les formules du système de Volterra (version méthode d'Euler)
- On rajouter ce nouveau point dans la liste, en le créant comme liste à deux termes.
- Puis à la fin de la boucle – phase essentielle de l'algorithme – on remplace l'ancien point (x_n, y_n) par le nouveau (x_{suiv}, y_{suiv}) pour avancer d'un pas dans l'approximation.
- La boucle terminée on renvoie la liste. Cette liste fait un nombre de termes dynamique en fonction de n – on le voit dans les illustrations précédentes.

Manipuler la figure en ligne (avec un n petit et un h grand) : <https://huit.re/Volterra2>

Pour accéder au programme Blockly, clic droit sur la liste e et choisir la dernière icône à droite (icône de bloc)

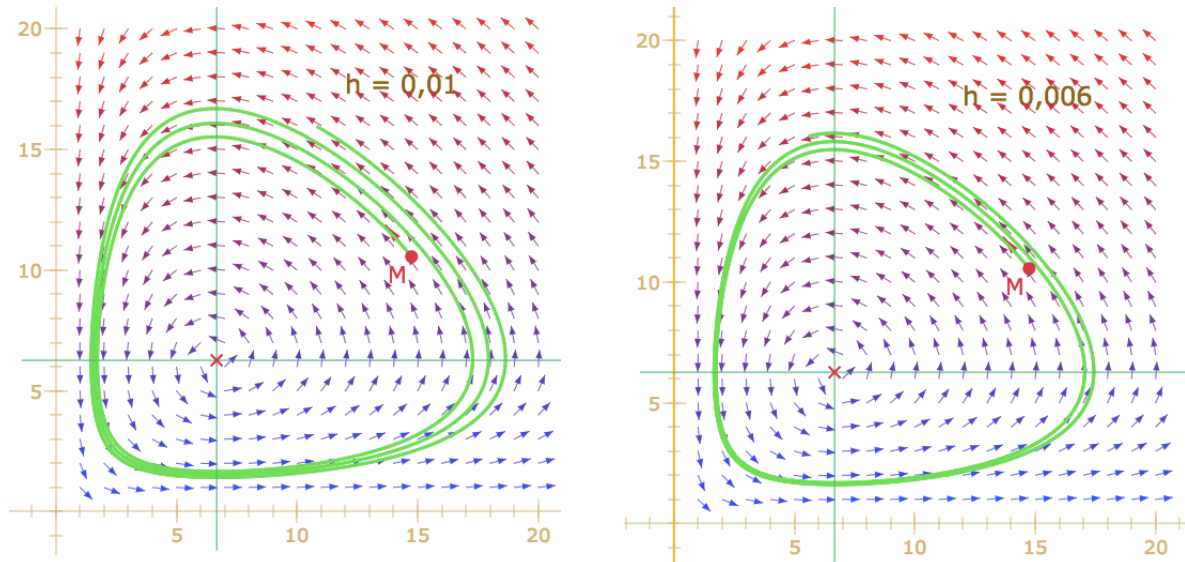
e = [[6,41;3,15] ; [5,82;3,81] ; [5,06;4,46] ; ... (11 éléments)]



Ce programme est le même utilisé plus haut et dans les illustrations suivantes, seuls les paramètres n , dMh et h seront modifiés. Dans les prochaines illustrations la manipulation sera plus lourde car il y aura 5000 segments. D'où une seconde figure proposée plus loin.

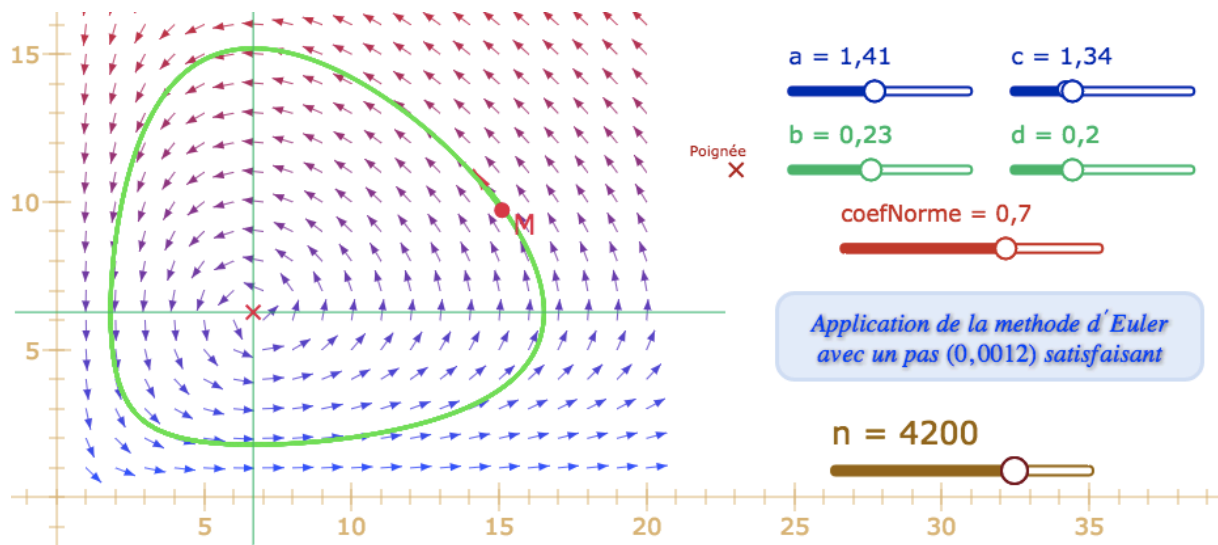
3.c.3. Conséquences de la forme des trajectoires produites par la méthode d'Euler

L'exploration plus fine des solutions posent la question de la fermeture ou non des trajectoires qui semblent être en spirale. On voit ci-dessous que pour h petit (0,01), en augmentant n , on réalise une trajectoire spiralée allant vers l'extérieur.

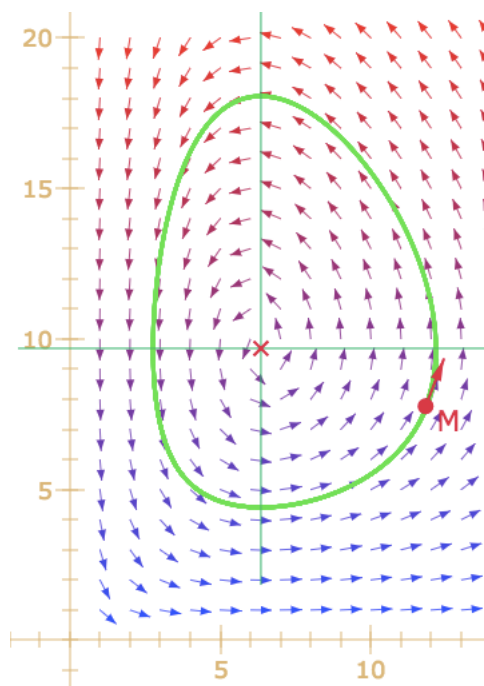


Cette première exploration induit plusieurs remarques (rappel on a placé en abscisse, x , les proies, et en ordonnée, y les prédateurs). Ici l'unité peut représenter des milliers ou des dizaines de milliers d'individus (poissons, insectes, etc ...)

- Pour toutes valeurs initiales (autres que les équilibres) on trouve une phase où le nombre de prédateurs peut devenir très faible et pourtant, grâce à la ressource des proies, alors en nombre, le nombre de prédateurs remonte. En particulier parce qu'il est continu, dans ce modèle il n'y a pas d'extinction.
- On observe aussi le phénomène observé dans le port de Trieste : il y a une phase où les prédateurs sont bien plus nombreux que les proies, ce qui va, ensuite, provoquer leur décroissance brutale.
- Pour ce qui est des trajectoires, la diminution de h (illustration de droite) tend à rapprocher la spirale précédente vers une boucle stable. Qu'en est-il ?



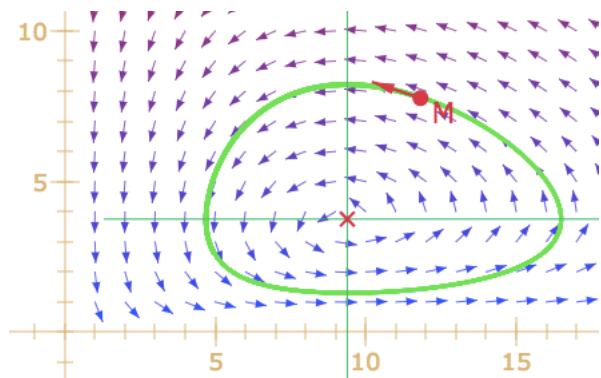
Ci-dessus, le pas h est e 12 dix millièmes. La trajectoire semble fermée pour h très petit.



Manipuler la figure:

<https://huit.re/Volterra3>

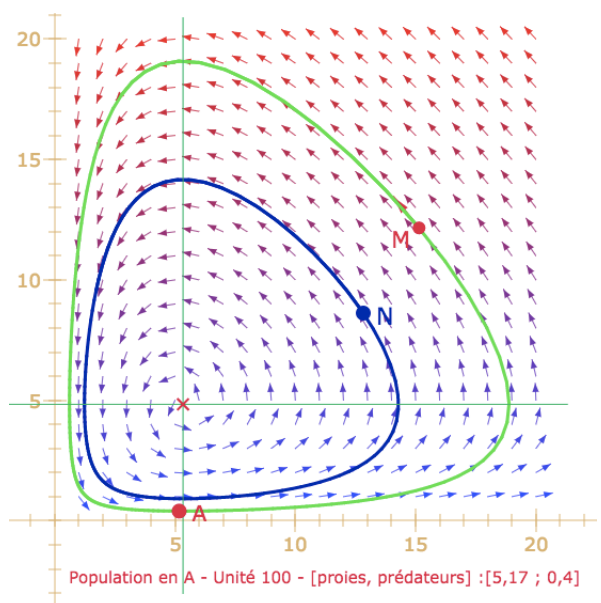
L'exploration numérique du système, pour différents paramètres incite à *conjecturer* que les trajectoires sont fermées.



Un premier résultat théorique, valable pour un large éventail de systèmes différentiels comme celui-ci, est que les trajectoires ne se rencontrent jamais. Dans le cas du modèle de Volterra, elles sont « centrées » autour du point d'équilibre. Par ailleurs par tout point, il passe une et une seule trajectoire.

Si les trajectoires sont fermées, la question se pose de savoir si *les fonctions solutions $x(t)$ et $y(t)$ sont périodiques ou non* : elles peuvent l'être ou non, par exemple s'il y a accélération de la vitesse sur les trajectoires au cours du temps.

<https://huit.re/Volterra4>



Remarque : la méthode d'Euler, la plus simple pour l'approximation, n'est pas assez efficace pour de tels systèmes (il faut un pas très petit et donc beaucoup d'itérations pour avoir un résultat correct). En pratique on utilise d'autres méthodes d'approximation plus efficaces comme celle de Runge-Kutta. Ce sera le cas dans les illustrations suivantes, et les figures, pour une meilleure « expérience utilisateur ».

3.d. Les résultats théoriques sur le modèle de Lokta-Volterra

Si le système différentiel associé au modèle de Volterra n'est pas intégrable, sa notoriété vient de ce que l'on connaît quand même, depuis Volterra, de nombreux résultats théoriques sur les solutions de ce système :

RT1. Positivité des solutions. A partir d'une condition initiale où, par hypothèse, $x_0 > 0$ et $y_0 > 0$, alors pour tout t $x(t) > 0$ et $y(t) > 0$: dans le modèle de Lokta-Volterra, il n'y a pas d'extinction d'espèce. De plus les populations restent bornées.

RT2. Cycle dans les 4 quadrants : une trajectoire solution traverse les 4 quadrants délimités par les isoclines horizontale et verticale.

RT3. Loi 1 de Volterra : les trajectoires sont fermées, et les fonctions solutions $x(t)$ et $y(t)$ sont périodiques. Les oscillations des deux populations sont décalées d'un quart de période.

RT4. Loi 2 de Volterra : la moyenne, au cours du temps, sur une période, du nombre d'individus de chaque espèce ne dépend que des paramètres a, b, c et d , mais ne dépend pas de la condition initiale $M(x_0, y_0)$: elle est indépendante de la trajectoire.

Les preuves de RT1 et RT2 seraient accessibles en L1. L'existence de la période aussi. Les autres demandent des compétences qui seront développées dans les autres années de licence.

3.e. Les solutions du modèle de Lokta-Volterra

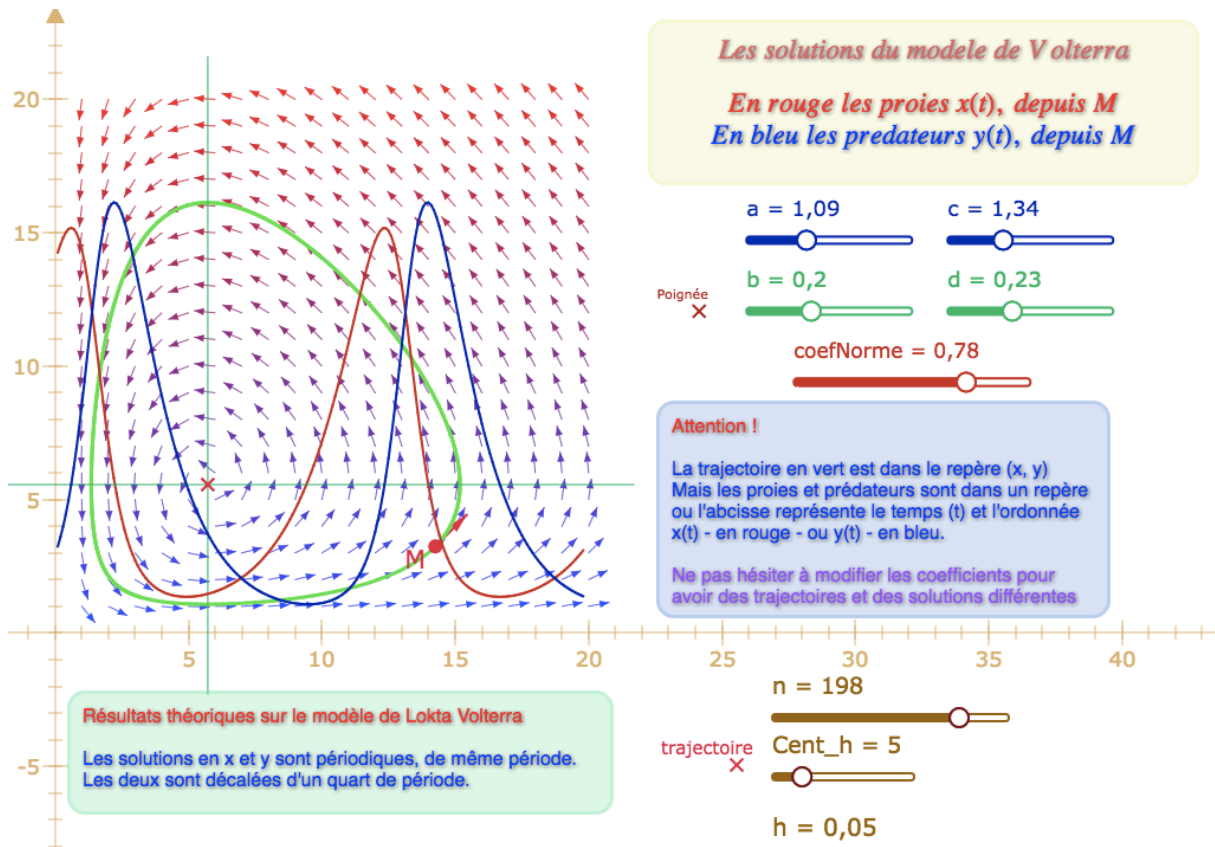
3.e.1 Représentation plane en superposition avec la trajectoire.

Ayant les trajectoires $(x(t), y(t))$ à partir d'une condition initiale M , il est facile, en construisant une unité de temps à partir du pas h de la trajectoire de tracer les solutions x et y en fonction du temps t .

On pourrait, comme dans tous les ouvrages, représenter classiquement dans un repère les deux courbes $x(t)$ et $y(t)$ en ordonnée en fonction du temps t en abscisse. On a choisi ici, pour permettre une analyse plus directe – avec un impact visuel - des variations des proies ($x(t)$) et des prédateurs ($y(t)$), de superposer ces deux courbes au tracé préalable de la trajectoire.

Cette superposition pose bien entendu une difficulté conceptuelle car les axes n'ont pas la même signification pour les deux tracés : pour la trajectoire (verte ci-dessous) l'axe des abscisses représente les proies (x) et l'axe des ordonnées les prédateurs (y) comme depuis le début de ce chapitre. Mais à cette signification des axes, on en superpose une seconde dans laquelle l'axe des abscisses est le temps et l'axe des ordonnées la fonction représentée : les proies (ci dessous la courbe rouge) et les prédateurs (courbe bleue)

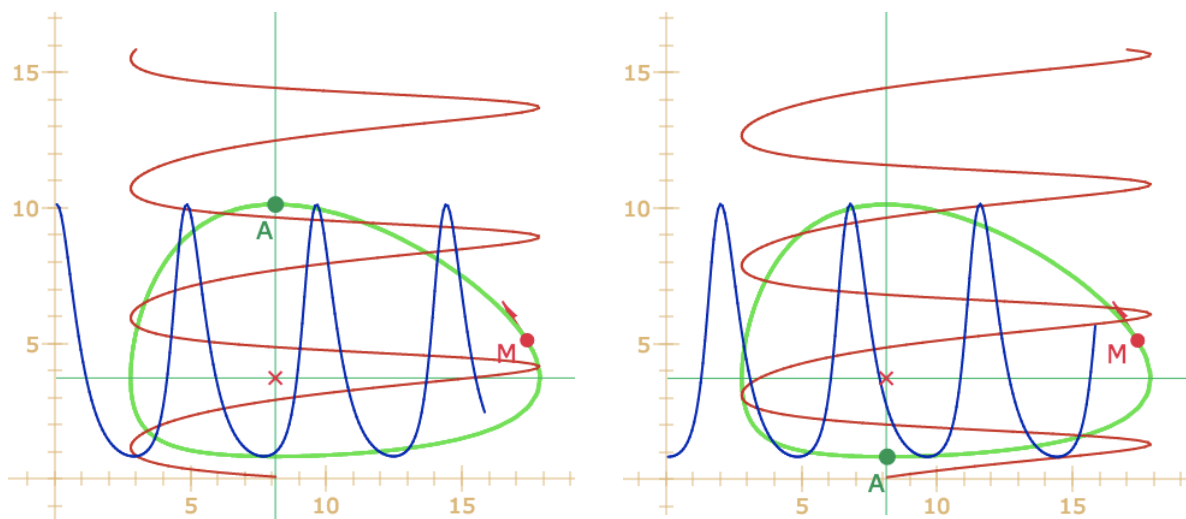
Figure suivante en ligne : <https://huit.re/Volterra5>



Cette présentation, avec les proies et les prédateurs tous les deux en ordonnée, permet de faire quelques vérifications numériques sur les périodes et le décalage d'un quart de période entre les deux courbes (se fera oralement en cours).

Néanmoins, on peut aussi préférer conserver les orientations du plan de la trajectoire : les proies $x(t)$ en abscisse et les prédateurs $y(t)$ en ordonnée. Dans ce cas, on choisit la représentation suivante :

- En bleu (prédateurs), la courbe est une courbe classique, l'abscisse représente le temps et la fonction est en ordonnée.
- En rouge (les proies), le temps est sur l'axe des ordonnées, la fonction sur l'axe des abscisses.

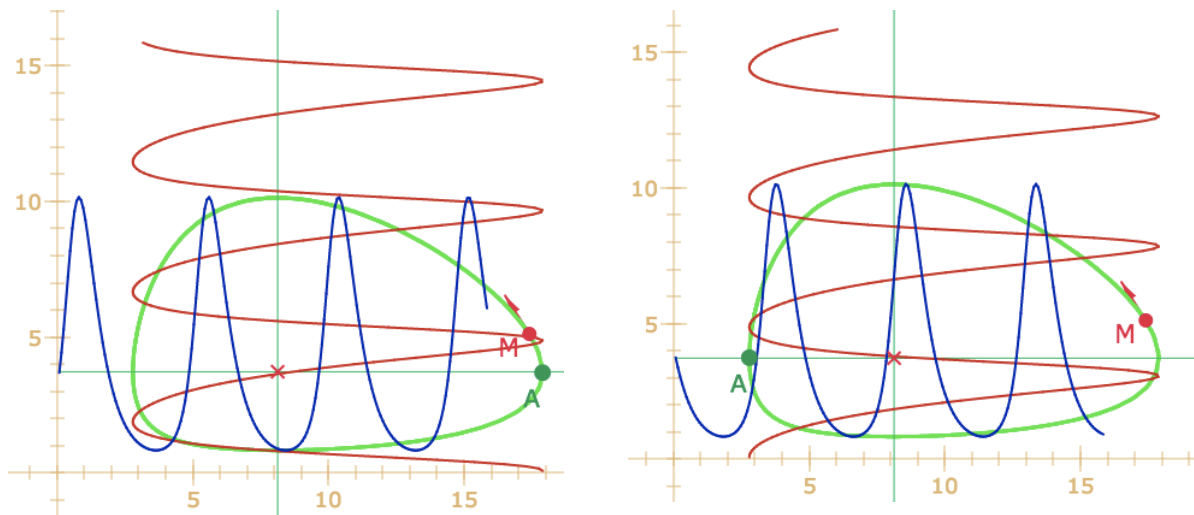


A est sur la trajectoire, aux extrema pour les prédateurs, la courbe bleue a son ordonnée à l'origine qui est cet extremum (maximum à gauche minimum à droite).

Sur la figure de l'illustration précédente, on a choisi de prendre un point A sur la trajectoire et de construire les solutions à partir de ce point A : ainsi A permet de choisir une condition initiale sur une trajectoire et M permet de choisir cette trajectoire.

Même si on pouvait faire l'analyse avant, il est alors facile de rendre compte du sens de variation des proies et des prédateurs en fonction de l'intersection de la trajectoire avec les isoclines :

- $x'=0$, la droite horizontale (appelée aussi isocline verticale) donne le maximum et le minimum des proies
- $y'=0$, la droite verticale (appelée aussi isocline horizontale) donne le maximum et le minimum des prédateurs.



Ici, le point A est sur la trajectoire, aux extrema pour les proies, la courbe rouge a son « abscisse à l'origine » qui est cet extremum (maximum à gauche minimum à droite).

Figure à manipuler en ligne : <https://huit.re/Volterra6>

Remarque sur la cohérence de cette présentation (remarque non vérifiée sur une présentation comme la figure Volterra 5)

- Sur les deux illustrations ci-dessus on voit aussi que l'autre courbe, la bleue, a son ordonnée à l'origine sur l'isocline contenant le point A.
- C'est aussi la même chose pour les deux précédentes illustrations : la courbe rouge commence sur l'isocline contenant A.

3.e.2 Représentation des solutions dans l'espace.

Si on veut une représentation globale du phénomène étudié, en utilisant pleinement le temps comme troisième variable, dans ce cas, la trajectoire n'est que la projection sur un plan de la courbe $(t, x(t), y(t))$ dans l'espace. Compte tenu de ce qui vient d'être fait, il est intéressant de déployer effectivement les solutions dans l'espace et de projeter, sur leurs plans respectifs, les deux solutions et la trajectoire. C'est ce qui est fait dans l'illustration (et la figure) suivante, en partant d'un point A sur la trajectoire :

Pour manipuler la figure en ligne :

<https://huit.re/Volterra3D>

Autre adresse, dans la « suite » des précédentes :

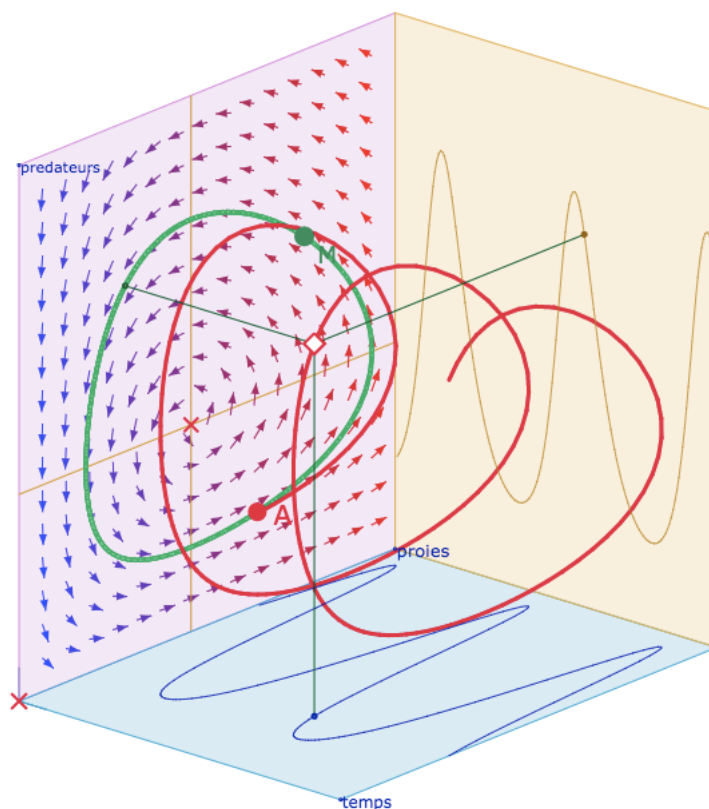
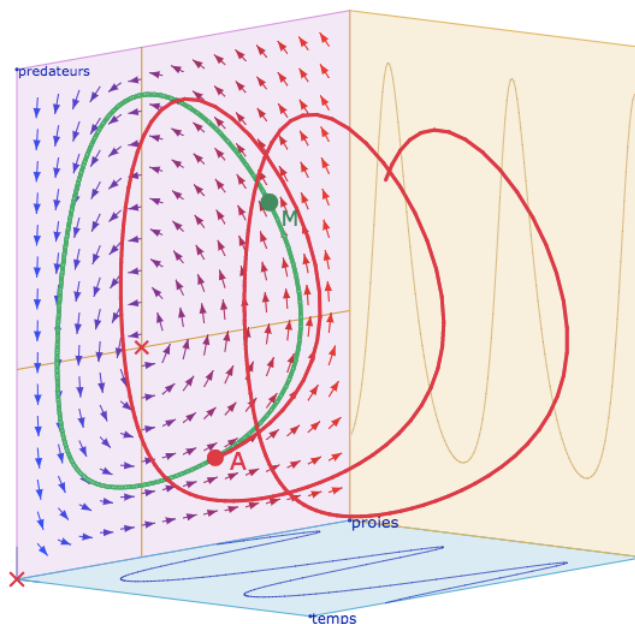
<https://huit.re/Volterra7>

Ci-dessous : version avec curseur temporel pour voir un point sur les 4 courbes :

<https://huit.re/Volterra8>

ou encore

<https://huit.re/Volterra3Dt>

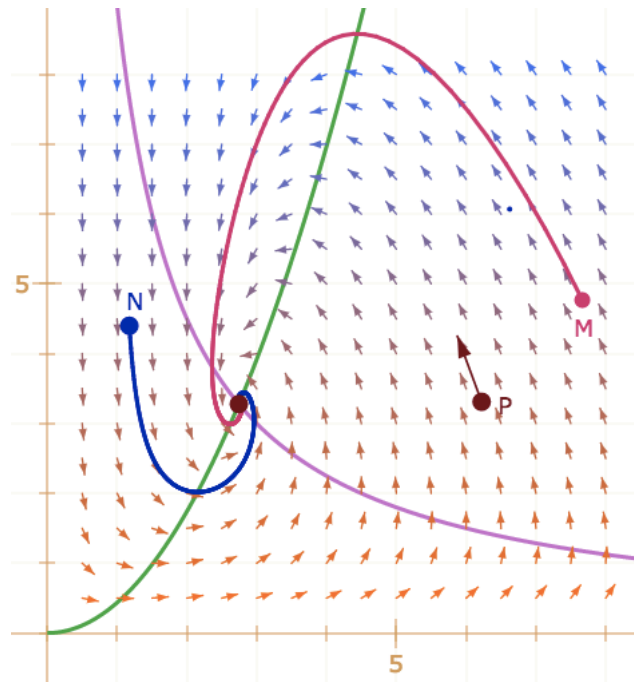


4. Complément : les solutions des deux modèles d'introduction.

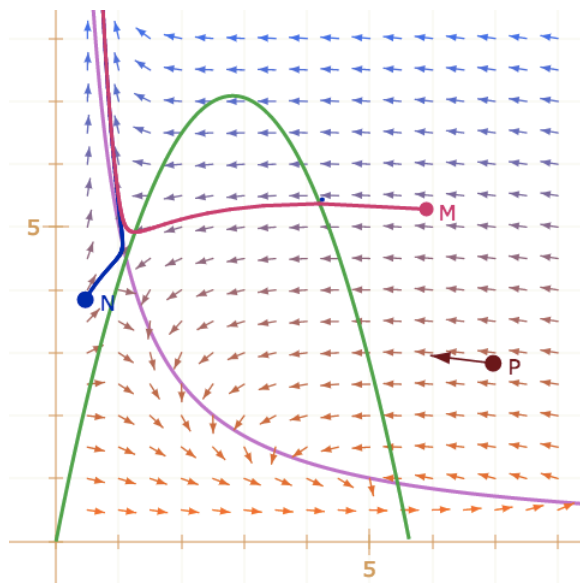
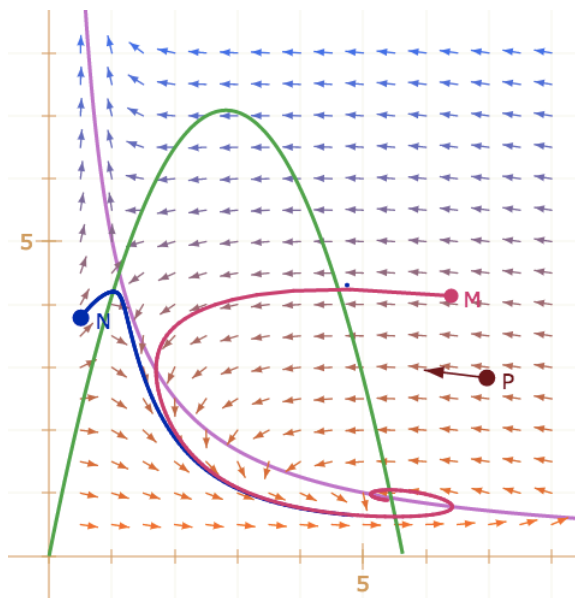
Cette partie est proposée uniquement pour illustrer, à titre culturel, d'autres possibilités sur le comportement des trajectoires vis à vis du point d'équilibre.

Les deux modèles de la partie 2.d diffèrent du modèle de Volterra : le premier, à 4 régions, a son point d'équilibre **attractif** : de toutes positions, la trajectoire converge vers ce point d'équilibre.

Par contre le second exemple, avec 5 régions et deux points d'équilibre a un comportement plus complexe : un des points est **attractif**, et l'autre **répulsif**.



Il est très intéressant de manipuler les solutions pour ressentir la puissance d'un point répulsif en manipulation directe



La figure avec deux trajectoires du premier système : https://huit.re/SystDyn1_2T

La figure avec deux trajectoires du second système : https://huit.re/Syst5reg_2T