Étude qualitative d'un modèle dynamique à deux espèces

Alain Stucki, Lycée cantonal de Porrentruy

Introduction

Cet article fait suite à celui intitulé *Étude qualitative des équilibres d'un modèle dynamique de population*, paru dans le bulletin de la SSPMP numéro 126, de septembre 2014. Je sais, j'avais implicitement promis de me manifester plus tôt, mais le temps est difficilement maîtrisable.

Le but de l'étude citée en titre est de prédire l'évolution des populations de deux espèces qui interagissent entre elles et qui sont, ou non, soumises à des contraintes. Par exemple, comment les populations de renards et de lièvres évoluent-elles dans une région ? Qu'en est-il si l'homme chasse les lièvres ? Ou encore comment deux espèces qui se nourrissent des mêmes ressources peuvent-elles cohabiter sur le même territoire ?

Le modèle de Lotka-Volterra en guise d'introduction

Le modèle de Lotka [1]-Volterra [2] , aussi appelé modèle proie-prédateur, est un système de deux équations différentielles qui modélise les variations dans le temps de deux populations, l'une étant des proies, notée $x(t)$, et l'autre des prédateurs, notée $y(t)$. Avec $k, a, r, b > 0$, le modèle est

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \dot{x}(t) = k\,x(t) - a\,x(t)y(t) \\ \frac{dy}{dt} &= \dot{y}(t) = -r\,y(t) + b\,x(t)y(t). \end{aligned}$$

On constate aisément qu'en absence de prédateurs ($y(t) = 0$), les proies vont se développer à l'infini, car leur variation de population est alors $\dot{x}(t) = k\,x(t)$, qui est toujours positive, et qu'en absence de proies ($x(t) = 0$), le système prédit l'extinction des prédateurs, car la variation de population de ces derniers $\dot{y}(t) = -r\,y(t)$ est toujours négative.

Les termes en $x(t)y(t)$ reflètent une "probabilité" de rencontre des deux populations. Par conséquent, le modèle permet aux prédateurs de se développer en donnant la possibilité à leur variation $\dot{y}(t) = -r\,y(t) + b\,x(t)y(t)$ de devenir positive s'ils rencontrent des proies, et empêche le développement sans fin des proies, car leur variation $\dot{x}(t) = k\,x(t) - a\,x(t)y(t)$ diminue en rencontrant des prédateurs.

Par la suite, nous allons généralement omettre la variable t (par exemple $y(t) = y$) pour alléger les notations.

1. Alfred James Lotka est un mathématicien et statisticien américain. Il publie en 1925 le modèle proie-prédateur.
2. Vito Volterra est un mathématicien et physicien italien. Indépendamment de Lotka, il publie le modèle en 1926 dans un ouvrage intitulé *Théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Volterra avait été consulté par le responsable de la pêche italienne, qui avait remarqué qu'après la première guerre mondiale, période durant laquelle la pêche avait été fortement réduite, le nombre de requins que l'on relevait dans les filets parmi les sardines était nettement supérieur à ce qu'il avait été avant la guerre, alors que la population de sardines semblait avoir diminué. Le modèle présenté a permis d'expliquer ces observations.

Les coefficients $k, a, r, b > 0$ peuvent être interprétés ainsi.

- k est le *taux de croissance naturelle des proies.*
- a est le *taux de mortalité des proies due à la rencontre de prédateurs.*
- r est le *taux de mortalité naturelle des prédateurs.*
- b est le *taux de croissance des prédateurs en fonction des proies disponibles.*

Variation des populations

Pour continuer la présentation, nous prenons l'exemple d'une population d'agoutis, rongeurs d'Amérique du Sud et proies principales d'une population d'ocelots (petits félins, une sorte de gros chats) dans un territoire limité. Le système de Lotka-Volterra peut alors être calibré et s'écrire

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= 3,6\,x - 0,3\,x\,y \\ \dot{y}(t) &= -4,2\,y + 0,1\,x\,y. \end{aligned}$$

En présence l'une de l'autre, les populations de proies et de prédateurs vont évoluer. À l'aide du vecteur

$$\vec{v} = \begin{pmatrix} \dot{x}(t) \\ \dot{y}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3,6\,x - 0,3\,x\,y \\ -4,2\,y + 0,1\,x\,y \end{pmatrix}$$

qui nous donne un champ de directions en fonction du temps, nous pouvons visualiser l'évolution de la population des ocelots en fonction du nombre d'agoutis. Dans notre cas, nous obtenons des orbites dont deux sont esquissées ci-dessous.

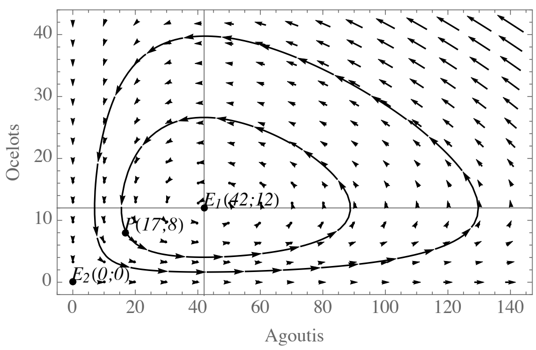


FIGURE 1

Les trajectoires d'évolution des deux populations sont ici périodiques. Pour l'orbite qui passe par le point $P(17;8)$ (qui va dans le sens contraire des aiguilles d'une montre, comme le champ de directions l'indique), les trajectoires $x(t)$ et $y(t)$ se présentent comme suit.

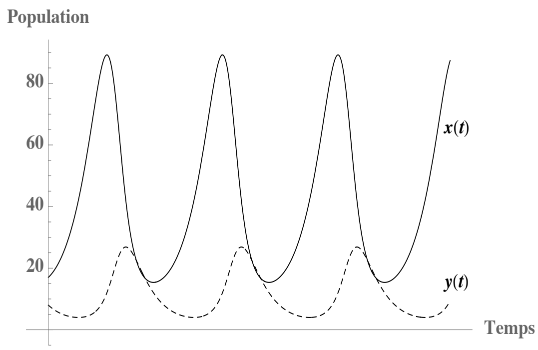


FIGURE 2

En suivant ces trajectoires, on observe que la diminution du nombre de proies entraîne, avec un décalage dans le temps, une diminution du nombre d'ocelots qui viennent à manquer de nourriture. Cette diminution des prédateurs rend alors possible aux agoutis de se multiplier à nouveau, laquelle multiplication va permettre un redémarrage de la croissance de la population des ocelots. Nous avons affaire à une évolution périodique qui ne dépend pas d'un facteur environnemental, mais bien de l'interaction entre les ocelots et les agoutis.

Vers un équilibre

Pour obtenir une solution stable, il faut que la variation des deux populations soit nulle. Par conséquent les conditions sont

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= 3,6\,x - 0,3\,x\,y = x\,(3,6 - 0,3\,y) = 0 \qquad (1) \\ \dot{y}(t) &= -4,2\,y + 0,1\,x\,y = y\,(-4,2 + 0,1\,x) = 0. \qquad (2) \end{aligned}$$

Les solutions de (1) sont $x = 0$ et $y = 12$, et celles de (2) sont $y = 0$ et $x = 42$. Deux combinaisons sont possibles.

1. Si $x = 0$, alors $y = 0$: pas de proie, ni de prédateur, le système est assurément stable.
2. Si $x = 42$, alors $y = 12$: le système est stable.

Les droites d'équation $x = 0$ et $y = 12$ sont appelées *isoclines verticales* et les droites d'équation $y = 0$ et $x = 42$ sont appelées *isoclines horizontales. Les orbites coupent les isoclines selon une tangente verticale ou horizontale.* Les intersections des isoclines verticales et horizontales sont des valeurs $(x; y)$ pour lesquelles

$$\vec{v} = \begin{pmatrix} \dot{x}(t) \\ \dot{y}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

donc des points $(x; y)$ de variation nulle, autrement dit des solutions d'équilibre. Les points d'intersection possibles dans notre exemple sont les points $E_1(42; 12)$ qui est l'intersection des isoclines d'équations respectives $x = 42$ et $y = 12$, et $E_2(0; 0)$ qui est l'intersection des isoclines d'équations respectives $x = 0$ et $y = 0$ (c.f. FIGURE 1).

Étude qualitative

La recherche des isoclines verticales et horizontales permet d'obtenir une étude qualitative des solutions, et en particulier les solutions d'équilibre. Dans les cas du système de Lotka-Volterra, on résout le système

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= k\,x - a\,x\,y = x\,(k - a\,y) = 0 \qquad (3) \\ \dot{y}(t) &= -r\,y + b\,x\,y = y\,(-r + b\,x) = 0. \qquad (4) \end{aligned}$$

Les solutions de (3) sont $x = 0$ et $y = \frac{k}{a}$, et celles de (4) sont $y = 0$ et $x = \frac{r}{b}$. Deux combinaisons sont possibles.

1. Si $x = 0$, alors $y = 0$: pas de proie, ni de prédateur, le système est assurément stable.
2. Si $x = \frac{r}{b}$, alors $y = \frac{k}{a}$: le système est stable.

Modèle dynamique pour deux espèces en compétition

Le système de Lotka-Volterra permet de modéliser la dynamique de deux espèces ayant une relation du type proie-prédateur. Nous allons maintenant nous intéresser à la dynamique de deux espèces en compétition (par exemple parce qu'elles partagent la même nourriture ou le même territoire). La question qui nous préoccupe est de savoir si les deux espèces peuvent cohabiter ou si la compétition va être fatale à l'une des deux espèces.

On note $x(t)$ et $y(t)$ les populations respectives des deux espèces en fonction du temps, et on fait les hypothèses suivantes.

1. Chacune des deux espèces suit un modèle logistique (c.f. mon article de septembre 2014) en l'absence de l'autre espèce, i.e.

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= x(t)(a_1 - b_1\, x(t)) = a_1\, x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K_1}\right)\\ \dot{y}(t) &= y(t)(a_2 - b_2\, y(t)) = a_2\, y(t)\left(1 - \frac{y(t)}{K_2}\right)\end{aligned}$$

   où $K_1 = \dfrac{a_1}{b_1}$ et $K_2 = \dfrac{a_2}{b_2}$.
2. Le taux de mortalité supplémentaire de chaque espèce est proportionnel à la probabilité de rencontre des deux espèces, que l'on peut raisonnablement considérer être proportionnelle au produit du nombre d'individus $x(t)y(t)$ présents à l'instant t.

Compte tenu de ces hypothèses, le système peut s'écrire

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= a_1\, x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K_1}\right) - c_1\, x(t)y(t)\\ \dot{y}(t) &= a_2\, y(t)\left(1 - \frac{y(t)}{K_2}\right) - c_2\, x(t)y(t),\end{aligned}$$

et les coefficients positifs $a_1, a_2, K_1, K_2, c_1, c_2 > 0$ peuvent être interprétés comme suit.

— a_1, a_2 sont les *taux naturels de croissance des deux populations.*
— K_1, K_2 sont les *capacités biotiques des deux populations (l'une en l'absence de l'autre).*
— c_1, c_2 sont les *taux respectifs de mortalité par interférence des populations (concurrence).*

Pour simplifier nos futurs calculs et pour alléger les notations, nous allons écrire le système sous la forme

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= a_1\, x - b_1\, x^2 - c_1\, x\, y\\ \dot{y}(t) &= a_2\, y - b_2\, y^2 - c_2\, x\, y\end{aligned}$$

Un exemple complet

Soit le système différentiel

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= 1,2\, x - 0,01\, x^2 - 0,005\, x\, y\\ \dot{y}(t) &= 0,7\, y - 0,004\, y^2 - 0,003\, x\, y.\end{aligned}$$

Déterminons les équations des isoclines verticales de ce système en résolvant l'équation $\dot{x}(t) = 0$.

$$\dot{x}(t) = 0 \leftrightarrow 1,2\, x - 0,01\, x^2 - 0,005\, x\, y = 0 \leftrightarrow x(1,2 - 0,01\, x - 0,005\, y) = 0 \leftrightarrow \left\{\begin{array}{l} x = 0 \\ y = -2\, x + 240 \end{array}\right.$$

Faisons de même en résolvant l'équation $\dot{y}(t) = 0$ pour déterminer les équations des isoclines horizontales.

$$\dot{y}(t) = 0 \leftrightarrow 0,7\,y - 0,004\,y^2 - 0,003\,x\,y = 0 \leftrightarrow y(0,7 - 0,004\,y - 0,003\,x) = 0 \leftrightarrow \begin{cases} y = 0 \\ y = -\frac{3}{4}\,x + 175 \end{cases}$$

Nous pouvons à présent déterminer les points d'équilibre qui sont à l'intersection entre une isocline verticale et une isocline horizontale. Les quatre possibilités de notre exemple sont

$$E_1 \begin{cases} x = 0 \\ y = 0 \end{cases} \quad E_2 \begin{cases} y = -2\,x + 240 \\ y = 0 \end{cases} \quad E_3 \begin{cases} x = 0 \\ y = -\frac{3}{4}\,x + 175 \end{cases} \quad E_4 \begin{cases} y = -2\,x + 240 \\ y = -\frac{3}{4}\,x + 175 \end{cases}$$

dont on déduit les quatre points d'équilibre $E_1(0;0)$, $E_2(120;0)$, $E_3(0;175)$ et $E_4(52;136)$.

Pour déterminer l'allure approximative des trajectoires, nous pouvons calculer quelques vecteurs tangents

$$\vec{v} = \begin{pmatrix} \dot{x}(t) \\ \dot{y}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1,2\,x - 0,01\,x^2 - 0,005\,x\,y \\ 0,7\,y - 0,004\,y^2 - 0,003\,x\,y \end{pmatrix}$$

dans les différents domaines délimités par les isoclines. Voici quelques calculs.

$$\vec{v}_{(50;50)} = \begin{pmatrix} 22,5 \\ 17,5 \end{pmatrix}, \vec{v}_{(20;190)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -22,8 \end{pmatrix}, \vec{v}_{(120;60)} = \begin{pmatrix} -36 \\ 6 \end{pmatrix}, \vec{v}_{(150;150)} = \begin{pmatrix} -157,5 \\ -52,5 \end{pmatrix}.$$

Cela permet d'obtenir le schéma de la FIGURE 3, où nous avons dessiné les isoclines verticales $y = 0$ et $v : y = -2\,x + 240$, et les isoclines horizontales $x = 0$ et $h : y = -\frac{3}{4}\,x + 175$. Des vecteurs colinéaires à ceux que nous avons calculés complètent le schéma. Cette esquisse est suffisante pour analyser le comportement des trajectoires. La situation calculée avec le logiciel Mathematica est présentée à la FIGURE 4. Nous pouvons en déduire que le point $E_4(52;136)$ est un équilibre attractif. Une cohabitation en compétition est donc possible. Il pourrait s'agir de deux espèces de coccinelles qui se nourrissent des mêmes pucerons.

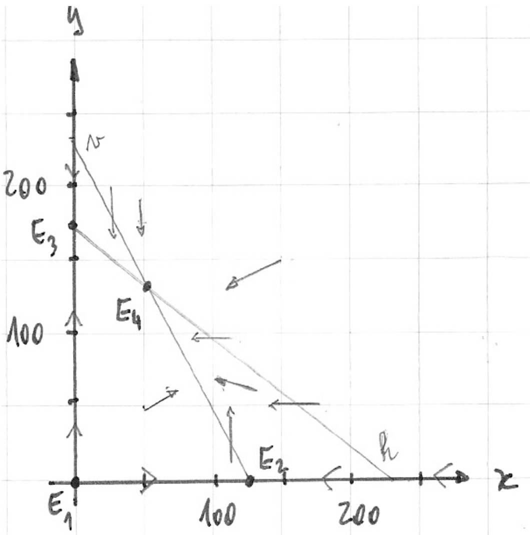


FIGURE 3

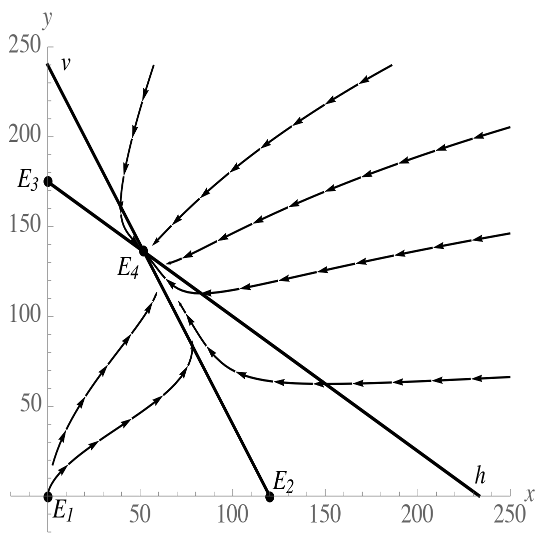


FIGURE 4

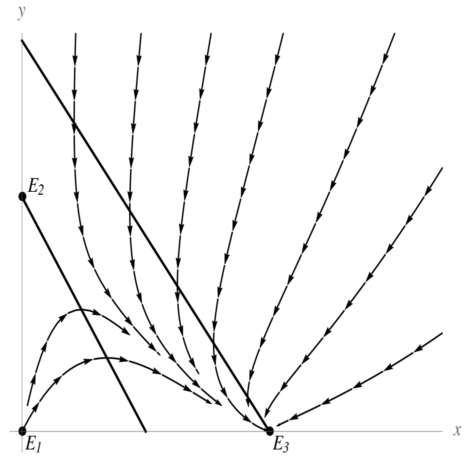
Autres exemples

1. Soit le système différentiel

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= x - 0,5\,x^2 - 0,3\,x\,y \\ \dot{y}(t) &= y - 0,5\,y^2 - x\,y.\end{aligned}$$

Isoclines verticales : $\begin{cases} x = 0 \\ y = -\frac{5}{3}\,x + \frac{10}{3} \end{cases}$. Isoclines horizontales : $\begin{cases} y = 0 \\ y = -2\,x + 2 \end{cases}$.

Toutes les trajectoires convergent vers l'équilibre E_3 qui est un point pour lequel $y(t) = 0$. La population $y(t)$ va disparaître définitivement lorsque t augmente. Dans ce cas, il y a une exclusion due à la compétition.



2. Considérons deux espèces qui coopèrent en vue d'un bénéfice réciproque (par exemple des plantes et des insectes pollinisateurs). Le modèle décrivant l'évolution des deux populations pourrait être le suivant.

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= 0,9\,x - 0,006\,x^2 + 0,002\,x\,y \\ \dot{y}(t) &= 0.8\,y - 0,002\,y^2 + 0,004\,x\,y.\end{aligned}$$

Cette fois-ci, les rencontres $x\,y$ augmentent le taux de variation des deux populations. Les capacités biotiques des deux espèces (l'une en l'absence de l'autre) sont respectivement $K_1 = \frac{a_1}{b_1} = \frac{0{,}9}{0{,}006} = 150$ et $K_2 = \frac{a_2}{b_2} = \frac{0{,}8}{0{,}002} = 400$.

Isoclines verticales : $\begin{cases} x = 0 \\ y = 3\,x - 450 \end{cases}$. Isoclines horizontales : $\begin{cases} y = 0 \\ y = 2\,x + 400 \end{cases}$.

Les trajectoires convergent vers l'équilibre $E_4(850; 2100)$. Les populations cohabitent et leur collaboration permet d'atteindre une population bien plus élevée que leur capacité biotique en l'absence de l'autre espèce.