

## Système proies-prédateurs de Volterra-Lotka

### Introduction

On s'intéresse à l'évolution au cours du temps d'un système biologique composé de deux espèces : des proies (lapins ou sardines) et des prédateurs (renards ou requins, respectivement !). On note  $x(t)$  et  $y(t)$  les proportions de proies et prédateurs au temps  $t$ . Afin de disposer d'outils mathématiques pour la modélisation de cette évolution, on ajoute des hypothèses de régularité sur les fonctions  $x$  et  $y$ . En l'absence de prédateurs, de compétition et d'abondance de nourriture, les proies ont un taux  $a > 0$  de croissance :

$$\frac{x'(t)}{x(t)} = a.$$

En l'absence de proies, les prédateurs ont tendance à disparaître et leur taux de croissance  $-c < 0$  est

$$\frac{y'(t)}{y(t)} = -c.$$

En présence des deux espèces en même temps, le taux de croissance des proies du nombre de prédateurs de la manière suivante :

$$\frac{x'(t)}{x(t)} = a - by \quad \text{avec } b > 0$$

et celui des prédateurs dépend aussi du nombre de proies :

$$\frac{y'(t)}{y(t)} = -c + dx \quad \text{avec } d > 0.$$

En résumé, on dispose du système différentiel autonome suivant :

$$\begin{cases} x'(t) &= ax(t) - bx(t)y(t), \\ y'(t) &= -cy(t) + dx(t)y(t), \\ x(0) &= x_0 > 0, \\ y(0) &= y_0 > 0. \end{cases} \quad (1)$$

Ce système, appelé système de Volterra-Lotka, s'écrit aussi

$$\begin{cases} X'(t) &= f(X(t)), \\ X(0) &= X_0, \end{cases} \quad (2)$$

avec  $X(t) = (x(t), y(t))$ ,  $f(x, y) = (ax - bxy, -cy + dxy)$  et  $X_0 = (x_0, y_0)$ . En l'absence de solutions à l'aide d'une formule analytique du système (1), on étudie ce système de façon qualitative pour obtenir des informations sur l'évolution des quantités  $x$  et  $y$  au cours du temps. Le théorème de Cauchy-Lipschitz assure l'existence d'une unique solution maximale de (2). Cette unique solution est définie sur un intervalle de type  $[0, T[$  avec  $T > 0$ . Dans ce cas, on définit la trajectoire partant de  $X_0$  suivante :

$$\tau(X_0) = \{X(t) \mid 0 \leq t < T\}$$

où  $X$  est la solution maximale de (2). Une conséquence du théorème de Cauchy-Lipschitz est que deux trajectoires distinctes sont disjointes. L'évolution au cours du temps suppose qu'on n'a pas de contrainte sur ce temps ; on doit avoir  $T = +\infty$ . On ne peut pas ajouter cette hypothèse aux hypothèses de la modélisation de l'évolution vu que la solution  $X$  est imposée par le théorème de Cauchy-Lipschitz. Heureusement, on dispose de conditions suffisantes via le théorème suivant :

### Théorème 1

Si la solution maximale de (2) est bornée sur  $[0, T[$ , alors  $T = +\infty$ .

Ceci est dû au fait que si la solution maximale de (2) est bornée, alors l'adhérence  $K = \overline{\tau(X_0)}$  de  $\tau(X_0)$  est un compact. Il suffit d'exhiber une suite  $(t_n)_{n \geq 0}$  qui converge vers  $T$  et que  $(X(t_n))_{n \geq 0}$  soit convergente vers un certain  $X_1 \in K$ . Lorsque  $T$  est finie, on peut étudier le système :

$$\begin{cases} X'(t) &= f(X(t)), \\ X(0) &= X_1. \end{cases}$$

Notons que la trajectoire  $\tau(X_0)$ , partant de  $X_0 = (\alpha, \beta)$ , reste dans ce point lorsque  $f(\alpha, \beta) = (0, 0)$ . Ce point est appelé un équilibre du système (2).

## Propriétés du système de Volterra-Lotka

On conserve les notations du paragraphe précédent. Les quantités  $x$  et  $y$  doivent être positives et ne s'annulent jamais au cours du temps faute de quoi, on voit la disparition d'une des deux espèces contrairement aux règles de la nature qui imposent une sorte d'équilibre de l'écosystème. Les résultats théoriques assurent ces faits :

### Théorème 2

1. Si  $x_0 = 0$  (respectivement  $y_0 = 0$ ), alors pour tout  $t < T$ ,  $x(t) = 0$  (respectivement  $y(t) = 0$ ).
2. Si  $x(t_0) = 0$  (respectivement  $y(t_0) = 0$ ) pour un certain  $t_0 < T$ , alors pour tout  $t \in [0, T[$ ,  $x(t) = 0$  (respectivement  $y(t) = 0$ ).
3. Si  $x_0 > 0$  (respectivement  $y_0 > 0$ ), alors pour tout  $t > 0$ ,  $x(t) > 0$  (respectivement  $y(t) > 0$ ).

En d'autres termes, le Théorème 2 assure qu'une trajectoire partant  $X_0$  dans la région  $\mathcal{R} : x > 0, y > 0$  du plan reste dans cette région. Le résultat suivant donne une idée sur la trajectoire  $\tau(X_0)$  partant de  $X_0 \in \mathcal{R}$ .

### Théorème 3

La fonction  $H$  définie sur la région  $\mathcal{R}$  par :

$$\forall (x, y) \in \mathcal{R}, H(x, y) = dx - c \ln(x) + by - a \ln(y)$$

est une intégrale première pour le système (2), c'est-à-dire que si  $X$  est solution de (2) avec  $X_0 \in \mathcal{R}$ , alors la fonction  $t \mapsto H(X(t))$  est constante sur  $[0, T[$ .

### Remarque 1

1. Une simple vérification permet conclure que  $H(x, y) \geq H(\alpha, \beta)$  pour tout  $(x, y) \in \mathcal{R}$  avec égalité si et seulement si  $(x, y) = (\alpha, \beta)$  l'équilibre du système (2) dans la région  $\mathcal{R}$ .
2. On peut affirmer l'existence de  $A > 0$  tel que  $dx - c \ln(x) \geq \frac{d}{2}x$  et  $by - a \ln(y) \geq \frac{b}{2}y$  pour tous  $x, y \geq A$ .

Maintenant, on peut assurer les conditions suffisantes du Théorème 1 pour éliminer la contrainte de finitude du temps.

### Théorème 4

Si  $X_0 \in \mathcal{R}$ , alors la solution maximale du système (2) est bornée.

Une dernière propriété qualitative est la périodicité des solutions du système (2).

### Théorème 5

Si  $X_0 \in \mathcal{R}$ , alors la solution maximale du système (2) est périodique.

### Remarque 2 (sur de la preuve du Théorème 5)

Dans le schéma ci-contre on a dessiné sur le champ des vitesses pour le système de Volterra-Lotka. Celui-ci divise la région  $\mathcal{R}$  en les quatre régions  $\mathbf{R}_1$ ,  $\mathbf{R}_2$ ,  $\mathbf{R}_3$  et  $\mathbf{R}_4$  dans lesquelles  $x$  et  $y$  sont monotones. Ces régions peuvent être décrites par :

$$\begin{aligned} \mathbf{R}_1 & : x' \geq 0 \text{ et } y' \leq 0, \\ \mathbf{R}_2 & : x' \geq 0 \text{ et } y' \leq 0, \\ \mathbf{R}_3 & : x' \geq 0 \text{ et } y' \leq 0, \\ \mathbf{R}_4 & : x' \geq 0 \text{ et } y' \leq 0. \end{aligned}$$

comme précise le champ de vitesses ci-contre avec  $x > 0$  et  $y > 0$ . L'idée de la preuve de périodicité des solutions consiste à suivre une trajectoire commençant à partir d'un point initial  $X_0 = (x_0, y_0)$  au travers de ces régions et au cours du temps.

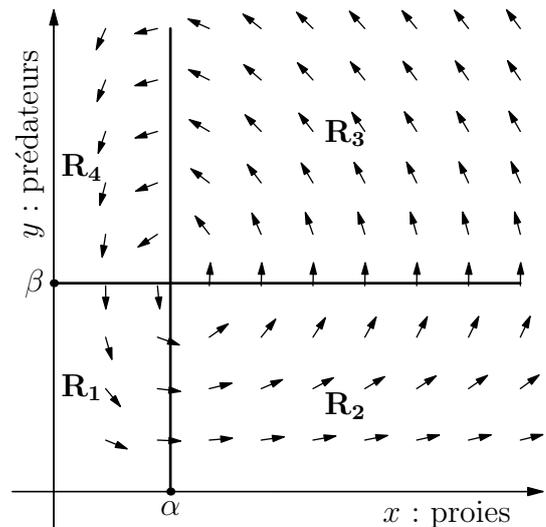


FIGURE 1 – Un champ de vitesses.

Sans perte de généralité, on suppose que le point initial  $X_0 \in \mathbf{R}_1$ . La monotonie et la bornitude des fonctions  $x$  et  $y$  assure l'existence d'un temps  $t_1 > 0$  tel que  $X(t) \in \mathbf{R}_2$  pour  $t \geq t_1$  et voisin de  $t_1$ . De façon similaire, il existe des temps  $t_2, t_3, t_4$  et  $t_5$  tels que :

- on a les inégalités  $t_0 = 0 < t_1 < t_2 < t_3 < t_4 < t_5$ ,
- pour tout  $1 \leq k \leq 4$  et tout  $t \in ]t_{k-1}, t_k[$ , le point  $X(t)$  se trouve dans la région  $\mathbf{R}_k$ ,
- pour tout  $t \in ]t_4, t_5[$ , le point  $X(t)$  se trouve dans la région  $\mathbf{R}_1$ ,
- à partir de  $t_5$  et voisin ce temps,  $X(t)$  rentre de nouveau dans la région  $\mathbf{R}_2$ .

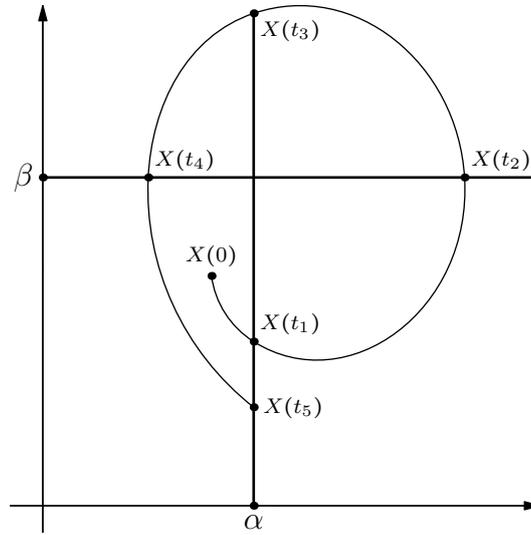


FIGURE 2 – La solution parcourt les quatre régions successivement.

Dans ce cas, on remarque que  $x(t_1) = x(t_5)$  et  $H(x(t_1), y(t_1)) = H(x(t_5), y(t_5))$  et ceci montre que  $y(t_1) = y(t_5)$ . Le théorème de Cauchy-Lipschitz assure la périodicité de la solution.

### Approximation des solutions

On fixe un réel strictement positif  $T$  et on s'intéresse à l'approximation de la solution  $X$  du système (2) sur le segment  $[0, T]$ . Pour cela, on introduit une subdivision  $0 = t_0 < \dots < t_n = T$  de ce segment. Vu que

$$X(t_{k+1}) = X(t_k) + \int_{t_k}^{t_{k+1}} f(X(t)) dt,$$

on cherche une suite  $(X_k)_{0 \leq k \leq n}$  telle que  $X_k = (x_k, y_k)$  soit une approximation de  $X(t_k)$ . Il suffit alors d'utiliser une formule d'intégration numérique pour approcher l'intégrale précédente. On peut utiliser l'une des méthodes suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{ll} X_{k+1} = X_k + (t_{k+1} - t_k) f(X_k) & \text{(Méthode d'Euler explicite)} \\ X_{k+1} = X_k + (t_{k+1} - t_k) f(X_{k+1}) & \text{(Méthode d'Euler implicite)} \\ X_{k+1} = X_k + \frac{1}{2} (t_{k+1} - t_k) (f(X_k) + f(X_{k+1})) & \text{(Méthode de Crank-Nicolson)} \end{array} \right.$$

Pour la méthode d'Euler explicite, on peut choisir  $t_{k+1} - t_k = \frac{T}{n}$ . On aura

$$\begin{cases} x_{k+1} = x_k + \frac{T}{n} (ax_k - bx_k y_k), \\ y_{k+1} = y_k + \frac{T}{n} (-cy_k + dx_k y_k). \end{cases}$$

Ci-dessous deux figures dans lesquelles on a pris  $a = 1, b = 2, c = 1, d = 3, x_0 = 1, y_0 = 0.5$  et  $T = 8$ . Dans la première, on considère  $n = 25$  et dans la deuxième  $n = 250$ . Ces deux figures sont programmées de sorte que partant de  $X_0$ , le programme construit des lignes brisées entre les points  $X_k$  et  $X_{k+1}$  lorsque  $0 \leq k \leq n - 1$ .

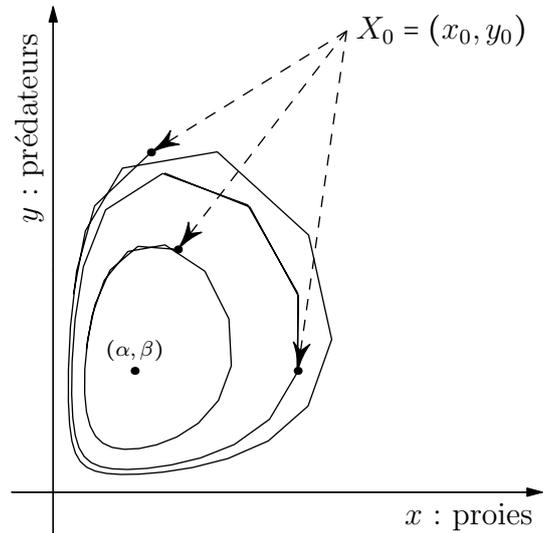


FIGURE 3 – Trajectoires à partir de différents points initiaux  $X_0$  avec  $n = 25$ .

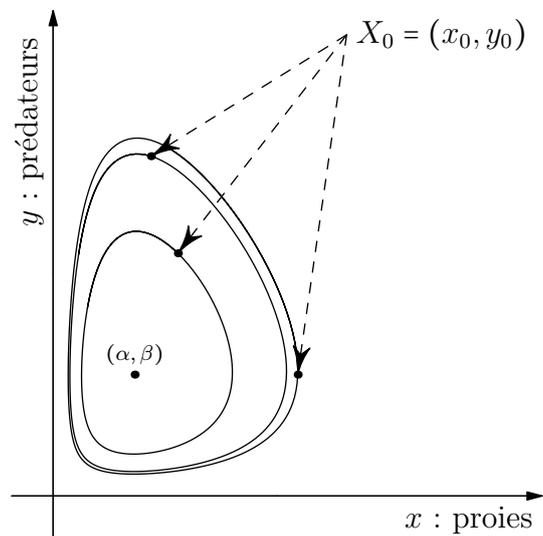


FIGURE 4 – Trajectoires à partir de différents points initiaux  $X_0$  avec  $n = 250$ .

### Suggestions pour le développement

- ▶ *Soulignons qu'il s'agit d'un menu à la carte et que vous pouvez choisir d'étudier certains points, pas tous, pas nécessairement dans l'ordre, et de façon plus ou moins fouillée. Vous pouvez aussi vous poser d'autres questions que celles indiquées plus bas. Il est très vivement souhaité que vos investigations comportent une partie traitée sur ordinateur.*
- On pourra illustrer l'une des méthodes, proposées dans ce document ou autres, d'approximation des solutions du système de Volterra-Lotka.
- On pourra donner l'allure approchée d'une trajectoire partant d'un point de la région  $\mathcal{R}$  non loin de l'équilibre du système de Volterra-Lotka en utilisant `Maple` ou `Python`.
- On pourra démontrer l'un des théorèmes 1, ..., 5.
- On pourra expliquer et analyser la Remarque 2.