

Chapitre 5 Loi Proies/Prédateurs

1 L'anecdote :

1

En étudiant les résultats des pêches du port italien de Fiume, le biologiste d'Ancona avait fait des estimations de la proportion de poissons-prédateurs par rapport à la population totale des poissons de la mer Adriatique. Ses estimations, année par année donnaient le tableau suivant :

année :	1914	1915	1916	1917	1918
pourcentage de prédateurs :	11,9 %	21,4 %	22,1 %	21,2 %	36,4 %

1919	1920	1921	1922	1923
27,3 %	16,0 %	15,9 %	14,8 %	10,7 %

D'Ancona s'étonna du fait que l'arrêt quasi total de la pêche dans l'Adriatique pendant la guerre de 1914-1918 ait eu pour conséquence, non pas une augmentation équivalente des deux populations de poissons dans l'Adriatique (les poissons-proies et les poissons-prédateurs), mais une augmentation du pourcentage de poissons-prédateurs dans la population totale, la tendance s'inversant (après la fin de la guerre) avec la reprise de la pêche. Il s'adressa au mathématicien V. Volterra, qui mit au point le modèle suivant: Volterra explique le phénomène observé par d'Ancona par le fait que la population \mathcal{X} de poissons-proies (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $x(t)$) et la population \mathcal{Y} de poissons-prédateurs (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $y(t)$) interagissent en obéissant au système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases}$$

où a , b , c et d sont des constantes strictement positives.

Ces équations (publiées par Volterra en 1931) eurent un grand succès dans la communauté mathématique²... On s'aperçut alors que des équations analogues avaient déjà été publiées

¹Ceci ne fait pas partie du cours et n'est donc pas à savoir.

²Succès dû évidemment à la pertinence de ces équations, au fait qu'elles étaient validées par les expérimentations de d'Ancona, mais aussi peut-être partiellement à la notoriété de Volterra... et à un certain sens de la formule, puisque sa publication de 1931 était titrée "Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie".

en 1925 par un mathématicien nommé Lotka³. Ces deux découvertes ayant été menées de manière indépendante, ces équations s'appellent depuis "équations de Lotka-Volterra" ou "loi proies/prédateurs".

2 Le cours⁴ :

2.1 Comment s'interprète le modèle Proies/Prédateurs :

Ce modèle suppose que la population \mathcal{X} de proies (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $x(t)$) et la population \mathcal{Y} de prédateurs (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $y(t)$) interagissent en obéissant au système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases} \quad (1)$$

où a , b , c et d sont des constantes strictement positives.

Ce modèle suppose que les deux populations obéissent aux hypothèses suivantes :

- (i) En l'absence des prédateurs de la population \mathcal{Y} , la population \mathcal{X} des proies obéirait à l'équation $x' = ax$, donc suivrait une loi de Malthus, ce qui veut dire qu'on suppose que cette population satisfait les hypothèses qui valident le modèle de Malthus (voir le chapitre 1), en particulier, ceci suppose que :
 - la population \mathcal{X} n'a pas d'autres prédateurs que ceux recensés dans la population \mathcal{Y} ,
 - la population \mathcal{X} n'est pas limitée par ses ressources, plus généralement, on néglige les effets de la surpopulation sur la population \mathcal{X} ,
 - les deux populations ont une densité qui ne dépend pas de l'endroit où on se trouve.
 - la constante a , qui représente la quantité : (taux de natalité de la population \mathcal{X}) – (taux de mortalité naturelle [hors prédation] de la population \mathcal{X}), ne varie pas dans le temps (en particulier, les effets dus à une modification dans la pyramide des âges de cette population sont considérés comme négligeables).
- (ii) En l'absence des proies de la population \mathcal{X} , les prédateurs disparaissent à une vitesse proportionnelle à leur nombre selon la loi $y' = -cy$, ceci suppose que la population \mathcal{Y} n'a pas d'autre source de nourriture que les proies de la population \mathcal{X} .
- (iii) Notons $M(t)$ le nombre d'individus de la population \mathcal{X} qui meurent par Unité de Temps du fait de la prédation. Le système d'équations différentielles (??) suppose que, pour tout t , on a $M(t) = bx(t)y(t)$, où b est une constante (donc indépendante de t).

³Dans un livre intitulé "Elements of Physical Biology".

⁴Cette section, y compris les réponses aux exercices de cours, sera à savoir.

Notons $Re(t)$ (resp. $Rp(t)$) le nombre de rencontres entre un individu de la population \mathcal{X} et un individu de la population \mathcal{Y} qui ont effectivement eu lieu (resp. qui sont potentiellement possibles). Si on suppose que ces rencontres se font au hasard, la loi des grands nombres nous dit qu'il existe une probabilité a priori (notée p_1) pour qu'une rencontre possible ait effectivement lieu, et que cette probabilité est très proche du rapport $\frac{Re(t)}{Rp(t)}$. Ceci nous autorise donc à supposer que $\frac{Re(t)}{Rp(t)} = p_1$. Nous supposons que cette probabilité est propre à la configuration du site et ne varie pas avec le temps.

De même, nous supposons qu'il existe une probabilité a priori (notée p_2) pour qu'une rencontre qui a lieu se termine par la mort de la proie, la loi des grands nombres nous disant que cette probabilité est très proche du rapport⁵

$$\frac{(\text{Nombre de rencontres se soldant par la mort de la proie})}{(\text{Nombre de rencontres ayant eu lieu})}$$

Ceci nous autorise donc à supposer que $\frac{M(t)}{Re(t)} = p_2$. Nous supposons dans la suite que cette probabilité p_2 ne dépend que des caractéristiques biologiques des populations \mathcal{X} et \mathcal{Y} et qu'elle ne varie pas au cours du temps.

⁵(Ceci n'est pas à savoir, c'est une réponse à une question que peuvent se poser les plus exigeants) Une affirmation comme celle que nous venons de faire peut choquer : le fait qu'une rencontre effective entre un individu de la population \mathcal{Y} et un individu de la population \mathcal{X} se termine ou non par la mort de ce dernier dépend beaucoup de l'efficacité du prédateur et des capacités de la proie à se défendre (individuellement ou collectivement) ou à fuir : comment des capacités aussi différentes peuvent-elles aboutir à une même probabilité p_2 ? Voici la réponse probabiliste : le résultat d'une rencontre i donnée est une variable aléatoire X_i qui ne peut prendre que 2 valeurs : la valeur 0 (quand aucune proie n'est tuée dans cette rencontre) ou la valeur 1 (lorsque la rencontre se solde par la mort de la proie). Pour chaque rencontre, on a une certaine espérance mathématique (notée $E(X_i)$) de la valeur de la variable aléatoire, mais il s'agit là d'une estimation en moyenne, et une rencontre donnée ne sera jamais conforme à cette moyenne (puisque $E(X_i)$ n'est pas une valeur possible de la variable aléatoire, car $0 < E(X_i) < 1$) : la diversité des rencontres et des capacités de la proie et du prédateur dans cette rencontre, se traduit par la manière dont la variable aléatoire X_i peut s'écarter dans chaque cas individuel de son estimation moyenne $E(X_i)$, la valeur moyenne de ces écarts entre la variable aléatoire et sa moyenne est mesurée par "l'écart-type", noté $\sigma(X_i)$. Dans le cas qui nous intéresse ici, le "1" sort avec une probabilité p_2 et le "0" sort avec une probabilité $1 - p_2$, donc $E(X_i) = p_2 \times 1 + (1 - p_2) \times 0 = p_2$ et $\sigma(X_i)^2 = p_2 \times (1 - E(X_i))^2 + (1 - p_2) \times (0 - E(X_i))^2 = p_2(1 - p_2)$.

Lorsqu'on fait des statistiques à partir d'un grand nombre N de rencontres, dont les résultats sont les variables aléatoires X_1, \dots, X_N (prenant des valeurs différentes), le résultat moyen est la nouvelle variable aléatoire $X = \frac{1}{N} \cdot X_1 + \dots + \frac{1}{N} \cdot X_N = \frac{(\text{Nombre de rencontres se soldant par la mort de la proie})}{(\text{Nombre N de rencontres ayant eu lieu})}$. Si on suppose que les résultats de deux rencontres différentes sont indépendants, les théorèmes de probabilités nous donnent :

$$E(X) = \frac{1}{N} E(X_1) + \dots + \frac{1}{N} E(X_N) = p_2 \quad \text{et}$$

$$\sigma(X)^2 = \left(\frac{1}{N}\right)^2 \sigma(X_1)^2 + \dots + \left(\frac{1}{N}\right)^2 \sigma(X_N)^2 = \left(\frac{1}{N}\right)^2 \times N \times p_2(1 - p_2) = \left(\frac{1}{N}\right) p_2(1 - p_2).$$

On voit donc que l'écart-type de la variable aléatoire X tend vers zéro quand N tend vers $+\infty$ donc que la variable aléatoire X prend presque sûrement des valeurs très proches de $E(X) = p_2$, donc que la quantité $\frac{(\text{Nombre de rencontres se soldant par la mort de la proie})}{(\text{Nombre N de rencontres ayant eu lieu})}$ tend vers p_2 (presque sûrement) lorsque le nombre de rencontres tend vers $+\infty$.

Par ailleurs, le nombre de rencontres potentielles est : $Rp(t) = x(t) \times y(t)$, car une rencontre consiste à choisir (au hasard) un individu de la population \mathcal{X} et un individu de la population \mathcal{Y} ; à l'instant t , ceci donne $x(t) \times y(t)$ choix possibles. En mettant ensemble tous ces résultats, nous obtenons :

$$M(t) = \frac{M(t)}{Re(t)} \cdot \frac{Re(t)}{Rp(t)} \cdot Rp(t) = p_2 p_1 x(t) y(t) = b \cdot x(t) y(t) ,$$

où $b = p_2 p_1$ est une constante, car les probabilités p_1 et p_2 sont supposées ne pas varier au cours du temps.

- (iv) Quand ils disposent de proies, les prédateurs sont supposés se reproduire proportionnellement à la quantité de nourriture effectivement mobilisée, donc au nombre de proies tuées, dont nous avons vu au point (iii) qu'il peut être estimé par $b \cdot x(t) y(t)$, c'est ce qui explique que, dans la seconde équation du système d'équations différentielles (??), le terme de reproduction de la population s'écrive $d \cdot x(t) y(t)$.
- (v) De plus, l'absence de tout autre terme dans la seconde équation signifie que l'on néglige les effets de la surpopulation sur la population \mathcal{Y} , ainsi que les effets dus à une modification dans la pyramide des âges de cette population.

Il est évident qu'un certain nombre des hypothèses ci-dessus sont discutables dans certaines conditions ou dans certains environnements... et nous serons pour cette raison amenés à modifier le modèle Proies/Prédateurs. Cependant ce modèle est assez bien adapté à la prévision qualitative, et prévoit un certain nombre d'effets pervers des interventions humaines ou des politiques de l'environnement qui ont été effectivement observés.

2.2 Des théorèmes généraux qui vont nous servir :

Avant d'essayer de calculer ou de simuler à partir du modèle Proies/Prédateurs, il nous faut aborder certains résultats généraux sur les équations différentielles couplées qui (bien qu'apparemment abstraits) se révéleront avoir une utilité pratique dans la suite.

Définition 2.1 .– *On appelle solution stationnaire du système d'équations différentielles⁶:*

$$\begin{cases} x' = f_1(x, y) \\ y' = f_2(x, y) \end{cases} \quad (2)$$

toute solution $t \mapsto (x(t), y(t))$ de (??) telle que les fonctions $x(t)$ et $y(t)$ soient toutes deux constantes. On appelle position d'équilibre tout point (x_1, y_1) tel que $t \mapsto (x_1, y_1)$ soit une solution stationnaire de (??). Les positions d'équilibre s'obtiennent comme solutions du système d'équations

$$\begin{cases} f_1(x, y) = 0 \\ f_2(x, y) = 0 \end{cases}$$

⁶Rappelons que ce système d'équations différentielles signifie que, pour toute valeur de t appartenant au domaine de définition de la solution $t \mapsto (x(t), y(t))$, on a : $\begin{cases} x'(t) = f_1(x(t), y(t)) \\ y'(t) = f_2(x(t), y(t)) \end{cases}$

Théorème 2.2 .- Soient f_1 et f_2 deux fonctions de \mathbb{R}^2 dans \mathbb{R} telles que leurs dérivées partielles $\frac{\partial f_1}{\partial x}$, $\frac{\partial f_1}{\partial y}$, $\frac{\partial f_2}{\partial x}$, $\frac{\partial f_2}{\partial y}$ existent en tout point (x, y) et dépendent continûment de (x, y) , alors pour tout point (x_0, y_0) , le système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} x' = f_1(x, y) \\ y' = f_2(x, y) \end{cases} \quad (3)$$

admet une unique solution de donnée initiale $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$; cette solution est définie sur un intervalle maximal de définition $I_{x_0, y_0} =]\alpha, \beta[$ (où α et β dépendent de (x_0, y_0)). De plus, on a les propriétés suivantes :

- (i) Si la solution est bornée sur l'intervalle $]\alpha, \beta[$ (c'est à dire si la fonction $t \mapsto x(t)^2 + y(t)^2$ est bornée sur $]\alpha, \beta[$), alors l'intervalle maximal de définition de la solution est $I_{x_0, y_0} =]-\infty, +\infty[$.
- (ii) Si une solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (??) tend vers un point-limite **fini** (x_1, y_1) quand t tend vers β , alors $\beta = +\infty$ et (x_1, y_1) est une position d'équilibre de l'équation différentielle (??).
- (iii) Si deux trajectoires se croisent, elles coïncident. Plus précisément : s'il existe deux solutions $t \mapsto (\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ et $t \mapsto (\tilde{x}(t), \tilde{y}(t))$ et deux instants t_1 et t_2 tels que $(\tilde{x}(t_1), \tilde{y}(t_1)) = (\bar{x}(t_2), \bar{y}(t_2))$, alors, pour tout t appartenant à l'intervalle maximal de définition de la solution (\tilde{x}, \tilde{y}) , on a : $(\tilde{x}(t), \tilde{y}(t)) = (\bar{x}(t+t_2-t_1), \bar{y}(t+t_2-t_1))$. En particulier, si l'intervalle maximal de définition de la solution (\tilde{x}, \tilde{y}) est noté $]\tilde{\alpha}, \tilde{\beta}[$, l'intervalle maximal de définition de la solution (\bar{x}, \bar{y}) est alors l'intervalle $]\tilde{\alpha} + t_2 - t_1, \tilde{\beta} + t_2 - t_1[$.
- (iv) En corollaire, si $t \mapsto (x(t), y(t))$ est une solution de l'équation différentielle (??) telle qu'il existe deux instants t_1 et t_2 tels que $(x(t_1), y(t_1)) = (x(t_2), y(t_2))$, alors la solution $t \mapsto (x(t), y(t))$ est périodique⁷ de période $T = t_2 - t_1$.

Enfin le théorème suivant nous sera très utile pour démontrer (lorsque les conditions de croissance seront réunies pour qu'il s'applique) que la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (??) tend vers un point-limite (x_1, y_1) quand t tend vers $+\infty$ ou β :

Théorème 2.3 .-

- (i) Soit g une fonction définie sur l'intervalle $[t_0, \beta[$.
 - Si $t \mapsto g(t)$ est croissante et majorée par une constante A , alors $g(t)$ admet une limite quand t tend vers β .
 - Si $t \mapsto g(t)$ est décroissante et minorée par une constante $-B$, alors $g(t)$ admet une limite quand t tend vers β .
- (ii) Soit g une fonction définie sur l'intervalle $[t_0, +\infty[$.

⁷Rappelons que $t \mapsto (x(t), y(t))$ est périodique de période T si et seulement si, pour tout t , on a $(x(t+T), y(t+T)) = (x(t), y(t))$.

- Si $t \mapsto g(t)$ est croissante et majorée par une constante A , alors $g(t)$ admet une limite quand t tend vers $+\infty$.
- Si $t \mapsto g(t)$ est décroissante et minorée par une constante $-B$, alors $g(t)$ admet une limite quand t tend vers $+\infty$.

2.3 Etude du modèle proies/prédateurs :

2.3.1 Simulation numérique⁸:

Considérons une population \mathcal{X} de proies (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $x(t)$) et une population \mathcal{Y} de prédateurs (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $y(t)$) et supposons que $t \mapsto (x(t), y(t))$ est solution du système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases}$$

où a , b , c et d sont des constantes strictement positives. Les populations étant exprimées en millions d'individus et le temps en années, nous traiterons un exemple en supposant que $a = 0,2$, $b = 0,005$, $c = 0,5$ et $d = 0,001$.

- 1) Lorsque $(x(0), y(0)) = (100, 30)$, utiliser le programme⁹ développé dans le Chapitre 4 pour
 - tracer les trajectoires de la solution $t \mapsto (x(t), y(t))$ correspondant à cette donnée initiale,
 - tracer sur une même figure les deux graphes des fonctions x et y par rapport à t .
 - Cette solution est-elle périodique ? Quelle serait dans ce cas sa période ? La simulation numérique donne-t-elle une certitude absolue à ce sujet ?
- 2) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (400, 30)$.
- 3) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (2000, 200)$.

2.3.2 Exercice de cours¹⁰:

On considère le champ de vecteurs \vec{F} défini sur le plan \mathbb{R}^2 par :

$$\vec{F}(x, y) = (ax - bxy, -cy + dxy),$$

⁸Cette simulation ne fait pas partie des choses à savoir par coeur pour l'examen, en revanche savoir la reproduire et l'adapter sera utile pour le DM comptant comme CC2.

⁹Le choix du pas est crucial pour limiter l'accumulation des erreurs. Le choix du nombre d'itérations l'est aussi : il faut un certain nombre d'itérations pour voir si une courbe se referme ou non, il faut une certaine précision pour faire la différence entre une trajectoire périodique et une trajectoire qui spirale.

¹⁰Les questions de cet exercice et leurs réponses font partie du cours, elles sont donc à savoir pour l'examen. Dans la preuve de la périodicité, les calculs de $\frac{\partial}{\partial r} (\tilde{H}(r \cos \theta) + \tilde{K}(r \sin \theta))$ et de $\theta'(t)$ ne font pas partie des choses à savoir par coeur.

où les constantes a , b , c et d sont strictement positives.
 Considérons les solutions $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle

$$(x'(t), y'(t)) = \vec{F}(x(t), y(t)) \quad (4)$$

1. Donnez tous les points (x, y) où le champ de vecteurs $\vec{F}(x, y)$ s'annule.
2. Donnez toutes les positions d'équilibre de l'équation différentielle (??).
3. Donnez les solutions de l'équation différentielle (??) de données initiales :
 - (a) $(x(0), y(0)) = (0, 0)$,
 - (b) $(x(0), y(0)) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$,
 - (c) $(x(0), y(0)) = (x_0, 0)$ (où $x_0 > 0$),
 - (d) $(x(0), y(0)) = (0, y_0)$ (où $y_0 > 0$).

Dans chacun de ces cas, dessinez la trajectoire de la solution.

4. Considérons la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (??), de donnée initiale $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$:
 - a) Si la trajectoire du point mobile $(x(t), y(t))$ passe par le point $\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$, que peut-on en déduire pour $(x(t), y(t))$? Quel théorème de la section ?? utilisez-vous pour conclure ?
 - b) Montrez que, si $x_0 > 0$ et si $y_0 > 0$ on a alors $x(t) > 0$ et $y(t) > 0$ pour toute valeur de t . Quel théorème de la section ?? utilisez-vous pour conclure ?
 - c) Si la trajectoire du point mobile $(x(t), y(t))$ passe deux fois par le même point, que peut-on en déduire pour $(x(t), y(t))$? Quel théorème de la section ?? utilisez-vous pour conclure ?
5. Considérons la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (??), de donnée initiale $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$, où on suppose que x_0 et y_0 sont strictement positifs.
 - a) Trouver des fonctions h et k telles que

$$h(x(t)) \cdot x'(t) + k(y(t)) \cdot y'(t) = 0 \quad \text{pour tout } t \text{ .}$$

- b) Montrez que le point mobile $(x(t), y(t))$ se déplace en restant sur une courbe du type $H(x) + K(y) = \text{Constante} = C$; quelle relation y a-t-il entre H et h , entre K et k ? Calculez les fonctions H et K . Calculez la constante C en fonction de x_0 et de y_0 .
6. Faisons le changement de coordonnées :

$$\begin{cases} X = x - \frac{c}{d} \\ Y = y - \frac{a}{b} \end{cases}$$

Considérons toujours la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (??), de

donnée initiale $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$, où on suppose que x_0 et y_0 sont strictement positifs et que $(x(0), y(0)) \neq \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$.

Le point mobile $(x(t), y(t))$ s'exprime sous la forme $(X(t), Y(t))$ dans les nouvelles coordonnées.

(a) Montrer que $(X(t), Y(t))$ se déplace en restant sur une courbe d'équation $\tilde{H}(X) + \tilde{K}(Y) = \text{Constante} = C_0$; calculez les fonctions \tilde{H} et \tilde{K} de telle sorte que $\tilde{H}(X)$ et $\tilde{K}(Y)$ soient positifs ou nuls dès que $X > -\frac{c}{d}$ et $Y > -\frac{a}{b}$.

(b) Faire le tableau de variations des fonctions $\tilde{H}(X)$ et $\tilde{K}(Y)$ lorsque $X > -\frac{c}{d}$ et $Y > -\frac{a}{b}$.

Montrer qu'il existe des valeurs positives $\alpha_0, \beta_0, \alpha_1, \beta_1$ (où $\alpha_0 < \frac{c}{d}$ et $\alpha_1 < \frac{a}{b}$) telles que $\tilde{H}(X) \leq C_0$ si et seulement si $-\alpha_0 \leq X \leq \beta_0$ et que $\tilde{K}(Y) \leq C_0$ si et seulement si $-\alpha_1 \leq Y \leq \beta_1$.

En déduire que, pour tout t , on a :
$$\begin{cases} -\alpha_0 \leq X(t) \leq \beta_0, \\ -\alpha_1 \leq Y(t) \leq \beta_1. \end{cases}$$

(c) En déduire que la solution $t \mapsto (x(t), y(t))$ est définie sur tout l'intervalle $] -\infty, +\infty[$. Quel théorème de la section ?? utilise-t-on pour conclure ?

(d) Passons en coordonnées polaires, c'est à dire écrivons tout point (X, Y) sous la forme $(X, Y) = (r \cdot \cos \theta, r \cdot \sin \theta)$.

Montrer que $\frac{\partial}{\partial r} \left(\tilde{H}(r \cdot \cos \theta) + \tilde{K}(r \cdot \sin \theta) \right) > 0$ lorsque $r > 0$. En déduire que chaque demi-droite issue de l'origine des coordonnées (X, Y) coupe la courbe d'équation $\tilde{H}(X) + \tilde{K}(Y) = C_0$ en un point et un seul. En déduire que la courbe tourne autour de la position d'équilibre en coupant chacune de ces demi-droites une fois et une seule.

(e) Donnez l'équation différentielle vérifiée par $(X(t), Y(t))$. En passant en coordonnées polaires, écrivons la solution $(X(t), Y(t))$ sous la forme $(X(t), Y(t)) = (r(t) \cdot \cos \theta(t), r(t) \cdot \sin \theta(t))$. Montrer que $r^2(t) \cdot \theta'(t) = Y'(t) \cdot X(t) - X'(t) \cdot Y(t)$. En déduire l'existence d'une constante strictement positive a_0 telle que $\theta'(t) \geq a_0$ pour tout t .

En déduire que $(X(t), Y(t))$ revient à sa position initiale au bout d'un temps T inférieur ou égal à $\frac{2\pi}{a_0}$. En déduire que la solution est périodique de période T . Quel théorème de la section ?? utilise-t-on pour conclure ?

7. Revenons aux coordonnées initiales $x(t)$ et $y(t)$. Considérons toujours la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (??), de donnée initiale $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$, où on suppose que x_0 et y_0 sont strictement positifs et que $(x(0), y(0)) \neq \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$.

On notera \bar{x} et \bar{y} les valeurs moyennes de $x(t)$ et $y(t)$ sur une période, i. e.

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} x(t) dt \quad , \quad \bar{y} = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} y(t) dt \quad .$$

Montrer que

$$\int_{t_0}^{t_0+T} \frac{x'(t)}{x(t)} dt = 0 \quad \text{et que} \quad \int_{t_0}^{t_0+T} \frac{y'(t)}{y(t)} dt = 0 \quad ;$$

en déduire que $\bar{x} = \frac{c}{d}$ et que $\bar{y} = \frac{a}{b}$.

3 Modifications de la loi Proies/Prédateurs¹¹ :

3.1 Quelques exemples de modifications :

Considérons deux populations \mathcal{X} et \mathcal{Y} en interaction, la première étant composée de proies et la seconde de prédateurs. On notera $x(t)$ le nombre de proies et $y(t)$ le nombre de prédateurs présents à l'instant t (en millions d'individus).

On admet les hypothèses simplificatrices suivantes : à part ces deux populations, aucune autre population n'influe sur $x(t)$ et $y(t)$, en particulier les prédateurs formant la population \mathcal{Y} sont les seuls prédateurs de la population \mathcal{X} et les individus de la population \mathcal{X} sont leur nourriture quasi-exclusive.

On admettra dans la suite que, sans intervention de l'homme, $(x(t), y(t))$ est solution d'une équation différentielle du type

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases} \quad (5)$$

où les constantes a , b , c et d sont strictement positives.

Exercice 1 Supposons (par exemple) que les proies soient des insectes et que les prédateurs soient des oiseaux. On utilise des pesticides qui tuent chaque année (par empoisonnement) une fraction e de la population des insectes et une fraction f de la population des oiseaux. On suppose que $e < a$.

1. Comment modifier le système d'équations différentielles (??) de manière à tenir compte de cette intervention de l'homme ? Ecrire les nouvelles équations différentielles que vérifient les populations $x(t)$ et $y(t)$.
2. Calculer les nouvelles valeurs de \bar{x} et \bar{y} .
Comparer avec les valeurs que nous avons obtenues en l'absence de traitement. Si on s'en tient aux populations moyennes, quel effet a eu le traitement sur chacune des populations ? Le but de l'utilisation des pesticides étant de diminuer la population des insectes, ce but a-t-il été atteint ?

¹¹Si les résultats de cette section ne sont pas à savoir par coeur, il faut être capable de les reproduire dans des contextes légèrement différents de ceux présentés ici.

3. Supposons que $(x(0), y(0)) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$,
- Quel aurait été, en l'absence de traitement, l'évolution des populations $x(t)$ et $y(t)$ au cours du temps.
 - Lorsqu'on applique le traitement ci-dessus avec toujours les mêmes conditions initiales, l'évolution des populations $x(t)$ et $y(t)$ au cours du temps est-elle plus ou moins régulière qu'en l'absence de traitement ?
4. Dans les années 1950, les Américains ont utilisé un insecticide (le DDT) pour protéger leurs champs des insectes. Quelles conséquences cela aurait-il dû avoir si on suit le modèle Proies/prédateurs (connu de tous les mathématiciens depuis 1930). Ces conséquences prévues se sont-elles vérifiées dans la réalité¹² ?

Exercice 2 Supposons toujours que les proies soient des insectes et que les prédateurs soient des oiseaux. On a trouvé une nouvelle formule de pesticide qui tue chaque année (par empoisonnement) la même fraction e de la population des insectes ($e < a$), mais qui n'empoisonne plus les oiseaux (i. e. $f = 0$).

1. Comment modifier le système d'équations différentielles (??) de manière à tenir compte de cette intervention de l'homme ? Ecrire les nouvelles équations différentielles que vérifient les populations $x(t)$ et $y(t)$.
2. Calculer les nouvelles valeurs de \bar{x} et \bar{y} .
Comparer avec les valeurs que nous avons obtenues en l'absence de traitement. Si on s'en tient aux populations moyennes, quel effet a eu le traitement sur chacune des populations ? Est-ce que le résultat est qualitativement différent de celui obtenu avec le traitement précédent ?

Exercice 3 Supposons maintenant que les proies soient des algues microscopiques et que les prédateurs soient des organismes qui se nourrissent de ces algues (dans le cadre marin, on peut penser au phytoplancton et au zooplancton). On recherche un traitement qui diminue la quantité d'algues, responsables de l'eutrophisation de l'eau.

1. Si on traite de manière à empoisonner les algues, quel effet pervers peut-on prévoir ? Comparer avec les résultats des exercices 1 et 2.
2. On décide de changer de stratégie et d'épurer l'eau en amont, de manière à réduire drastiquement la quantité de nourriture disponible pour les algues (en particulier les rejets de nitrates).
Si on admet que les populations $x(t)$ d'algues et $y(t)$ de micro-organismes étaient auparavant bien modélisées par le système d'équations Proies/Prédateurs de Lotka-Volterra, montrer que l'évolution de ces deux populations est maintenant modélisée par une équation différentielle du type

$$\begin{cases} x'(t) = ax(t) - bx(t)y(t) - ex(t)^2 \\ y'(t) = -cy(t) + dx(t)y(t) \end{cases}$$

¹²Les "experts" se sont excusés de leur imprévoyance à l'époque en se retranchant derrière les "effets pervers imprévisibles" du traitement. Montrer que ces effets étaient en fait prévisibles et prévus depuis plus de 20 ans.

où les constantes a, b, c, d et e sont strictement positives.
 Que représente le nouveau terme $-ex(t)^2$?
 Comment justifie-t-on le fait qu'ils soient proportionnel à $x(t)^2$?

3.2 Le modèle Proies/Prédateurs avec limitation dans les ressources:

Nous allons maintenant étudier plus en détail le type d'équations vu dans le dernier exercice : considérons les solutions $t \mapsto (x(t), y(t))$ du système d'équations différentielles:

$$\begin{cases} x' = ax - bxy - ex^2 \\ y' = -cy + dxy \end{cases} \quad (6)$$

où les constantes a, b, c, d et e sont strictement positives.

Il s'agit d'une loi Proies/Prédateurs à laquelle on a ajouté le terme $-ex^2$ pour tenir compte du fait que les proies sont limitées dans leurs ressources¹³.

3.2.1 Simulation numérique des solutions de l'équation (??) :

Considérons une population \mathcal{X} de proies (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $x(t)$) et une population \mathcal{Y} de prédateurs (dont une approximation différentiable du nombre d'individus à l'instant t est notée $y(t)$) et supposons que $t \mapsto (x(t), y(t))$ est solution du système d'équations différentielles (??). Les populations sont exprimées en millions d'individus et le temps en années.

1. Nous traiterons un premier exemple en supposant que $a = 0,2$, $b = 0,005$, $c = 0,5$ et $d = 0,001$ et $e = 0,003$.

a) Lorsque $(x(0), y(0)) = (100, 20)$, utiliser le programme développé dans le Chapitre 4 pour

- tracer les trajectoires de la solution $t \mapsto (x(t), y(t))$ correspondant à cette donnée initiale; comment devine-t-on le sens de parcours de cette trajectoire ?
- tracer sur une même figure les deux graphes des fonctions x et y par rapport à t .
- Le point mobile $(x(t), y(t))$ tend-il vers un point-limite¹⁴ lorsque t tend vers $+\infty$? Si oui, quel est ce point-limite ? La simulation numérique donne-t-elle une certitude absolue à ce sujet ?

b) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (200, 20)$.

¹³Pour une explication sur la pertinence de ce terme pour traduire les effets de la limitation des ressources sur la population, voir la discussion détaillée faite à ce sujet dans le chapitre 3 et dans son corrigé.

¹⁴Le choix du pas est crucial pour limiter l'accumulation des erreurs. Le choix du nombre d'itérations l'est aussi : il faut un certain nombre d'itérations pour voir si le point mobile $(x(t), y(t))$ tend vers un point-limite et pour être suffisamment proche de ce point-limite (la valeur de t , lors des dernières itérations, est censée être proche de $+\infty$!), il faut une certaine précision pour ne pas faire d'erreur sur le point-limite éventuel. Il faut donc faire plusieurs essais avec des pas et des nombres d'itérations différents.

- c) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (500, 100)$.
- d) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (500, 200)$.
- e) Comparer les points-limite obtenus lors de ces différentes simulations. La simulation numérique donne-t-elle une certitude absolue à ce sujet ?
- f) Calculer les positions d'équilibre du système d'équations différentielles (on se limitera aux positions d'équilibre réalistes lorsqu'il s'agit de populations, i. e. dont les coordonnées sont positives ou nulles). Montrer que si, en nous appuyant sur les simulations faites ci-dessus, nous admettons que le point mobile $(x(t), y(t))$ tend vers un point-limite lorsque t tend vers $+\infty$, alors ce point est forcément une de ces positions d'équilibre. Calculer ce point-limite dans ce cas. Sur quel théorème de la section ?? s'appuie-t-on pour démontrer ceci ?

2. Nous traiterons un second exemple en supposant que $a = 0,2$, $b = 0,005$, $c = 0,5$ et $d = 0,001$ et $e = 0,0002$.

- a) Lorsque $(x(0), y(0)) = (500, 200)$, adapter le programme développé dans la question précédente pour
 - tracer les trajectoires de la solution $t \mapsto (x(t), y(t))$ correspondant à cette donnée initiale; comment devine-t-on le sens de parcours de cette trajectoire ?
 - tracer sur une même figure les deux graphes des fonctions x et y par rapport à t .
 - Le point mobile $(x(t), y(t))$ tend-il vers un point-limite lorsque t tend vers $+\infty$? Si oui, quel est ce point-limite ? La simulation numérique donne-t-elle une certitude absolue à ce sujet ?
- b) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (100, 50)$.
- c) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (1000, 20)$.
- d) Mêmes questions lorsque $(x(0), y(0)) = (200, 30)$.
- e) Comparer les points-limite obtenus lors de ces différentes simulations. La simulation numérique donne-t-elle une certitude absolue à ce sujet ?
- f) Calculer les positions d'équilibre du système d'équations différentielles (on se limitera aux positions d'équilibre réalistes lorsqu'il s'agit de populations, i. e. dont les coordonnées sont positives ou nulles). Montrer que si, en nous appuyant sur les simulations faites ci-dessus, nous admettons que le point mobile $(x(t), y(t))$ tend vers un point-limite lorsque t tend vers $+\infty$, alors ce point est forcément une de ces positions d'équilibre. Calculer ce point-limite dans ce cas. Sur quel théorème de la section ?? s'appuie-t-on pour démontrer ceci ?

3.2.2 Exercice : comportement des solutions de l'équation (??) :

On suppose ici que $\frac{a}{e} < \frac{c}{d}$, ce qui signifie que le terme e est assez grand (i. e. la limitation dans les ressources est assez importante)

1. Répertoire toutes les positions d'équilibre (x, y) de l'équation différentielle telles que $x \geq 0$ et $y \geq 0$.

2. Pour chacune des conditions initiales suivantes, donnez la trajectoire parcourue par la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle (il n'est pas nécessaire de calculer la solution):

(a) $(x(0), y(0)) = (0, 0),$

(b) $(x(0), y(0)) = \left(\frac{a}{e}, 0\right),$

(c) $(x(0), y(0)) = (0, 1),$

(d) $(x(0), y(0)) = \left(\frac{a}{2e}, 0\right),$

(e) $(x(0), y(0)) = \left(\frac{2a}{e}, 0\right).$

3. En déduire que, si $x_0 > 0$ et si $y_0 > 0$ la solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle, de donnée initiale $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$, vérifie $x(t) > 0$ et $y(t) > 0$ pour toute valeur de t .

Nous nous limiterons donc dans la suite aux solutions qui se situent dans le premier quadrant, i. e. dans l'ensemble des (x, y) tels que $x > 0$ et $y > 0$.

4. Montrer que ce premier quadrant est découpé en 3 régions :

- Région I = ensemble des (x, y) tels que $y \leq -\frac{e}{b}x + \frac{a}{b},$

- Région II = ensemble des (x, y) tels que $y > -\frac{e}{b}x + \frac{a}{b}$ et $x < \frac{c}{d},$

- Région III = ensemble des (x, y) tels que $x \geq \frac{c}{d},$

Dessinez ces 3 régions et décrivez les frontières qui les séparent.

5. Dessiner grossièrement l'allure du champ de vecteurs

$$\vec{F}(x, y) = (ax - bxy - ex^2, -cy + dxy)$$

associé à l'équation différentielle (??) :

- sur la frontière entre les régions I et II,

- sur la frontière entre les régions II et III.

6. Considérons une solution $(x(t), y(t))$ de l'équation différentielle qui se situe dans le premier quadrant. Montrer que :

(a) si $(x(t), y(t))$ se situe dans la réunion des régions I et II, alors $y'(t) < 0,$

(b) si $(x(t), y(t))$ se situe dans la réunion des régions II et III, alors $x'(t) < 0,$

(c) si $(x(t), y(t))$ franchit la frontière qui sépare les régions II et III, ce ne peut être qu'en allant de la région III vers la région II (et, dans ce cas, sans espoir de retour),

(d) si $(x(t), y(t))$ se situe dans la région III, alors $x'(t) \leq -e \frac{c}{d} \left(\frac{c}{d} - \frac{a}{e}\right).$ En déduire que, si $(x(t), y(t))$ se trouve dans la région III à un instant $t_0,$ elle finira par quitter la région III, et ceci sans espoir de retour.

- (e) si $(x(t), y(t))$ franchit la frontière qui sépare les régions I et II, ce ne peut être qu'en allant de la région II vers la région I (et, dans ce cas, sans espoir de retour). En déduire qu'il n'y a que 2 possibilités :
- soit $(x(t), y(t))$ se situe dans la région II pour tous les temps suffisamment grands, et alors $x(t)$ et $y(t)$ sont décroissantes pour les temps suffisamment grands.
 - soit $(x(t), y(t))$ se situe dans la région I pour tous les temps suffisamment grands, et alors $y(t)$ est décroissante et $x(t)$ croissante pour les temps suffisamment grands.
- (f) En utilisant 2 théorèmes de la section ??, déduire des questions précédentes que toute solution $(x(t), y(t))$ telle que $x(0) > 0$ et $y(0) > 0$ tend vers $\left(\frac{a}{e}, 0\right)$ quand t tend vers $+\infty$.
- Dessiner grossièrement la forme de plusieurs trajectoires suivant que $(x(0), y(0))$ se situe dans les régions I, II ou III.

7. Revenons à notre exemple de l'exercice 3 (phytoplancton/zooplancton) : quelles seraient, d'après ce qui précède, les conséquences à long terme d'un traitement important par épuration en amont.