Quelques commentaires sur le modèle Proies-Prédateurs

Charles Torossian [*]

Dans ce texte, nous développons quelques points concernant le système proies-prédateurs. Ce modèle classique en biologie mathématique est largement abordé dans les classes de spécialité mathématiques de Terminale. Il présente toutefois des difficultés liées à la compréhension de la discrétisation et du choix des paramètres.

Imaginons que le professeur, s'appuyant sur le contexte de la physique ou la biologie, introduise le système proies-prédateurs.

C'est en soi intéressant d'arriver au système :

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} & = & x(a-by) \\ \\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} & = & y(dx-c) \end{array} \right. \tag{1}$$

Commentaire : Ce qui est instructeur, c'est évidemment la construction du modèle.À mon avis on pourrait commencer par la dimension 1, c'est à dire étudier uniquement le cas des lapins (sans Lynx).

1 Modèle en dimension 1

1.1 Modèle simple

On arrive facilement à

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = ax.$$

[*]Institut Mathématiques de Jussieu, Université Paris 7, Site Chevaleret, Case 7012, 2 place Jussieu, 75205 Paris Cedex 13, FRANCE, Email : torossian@math.jussieu.fr Inspection générale de l'Education nationale, 110 rue de Grenelle 75257 Paris cedex 07 Email : charles.torossian@education.gouv.fr

Les lapins croissent sans limitation ! !

Critique du modèle : La croissance est exponentielle.

Avantage : utilisation de la fonction exp vue en analyse.

1.2 Modèle avec limitation de nourriture

On limite la croissance en fonction de la population. On arrive donc à

$$\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = x(a - bx).$$

Les lapins croissent, mais la nourriture s'épuise aussi et quand $a - bx = 0$, il n'y a plus de croissance ! C'est un peu le cas du modèle des hommes sur la Terre (faire lien avec la géographie de 1ère ! !).

1.2.1 Comportement

Ce qui n'est pas clair, c'est de savoir qui va emporter le morceau ; le terme x lié à l'exponentielle (croissance infinie de la population) ou la limitation de nourriture (le terme $(a - bx)$).

Avantage : cela fait travailler le sens des termes dans le modèle.

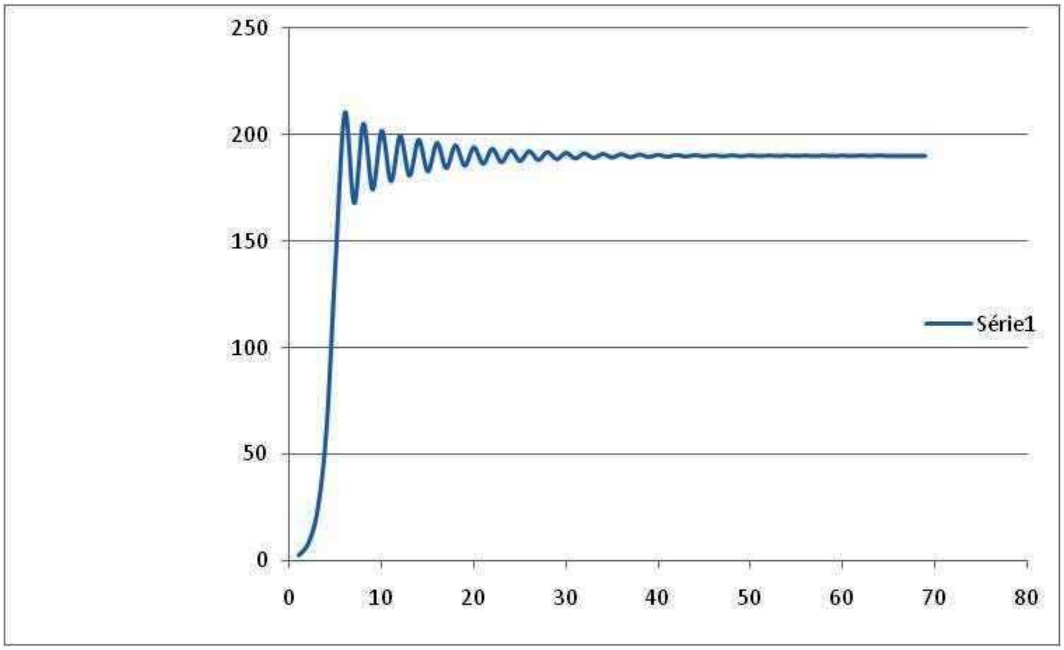
– On discrétise et on fait étudier les suites

$$u_{n+1} - u_n = u_n(a - bu_n),$$

qui se ramène à $u_{n+1} = u_n(1 + a - bu_n)$.

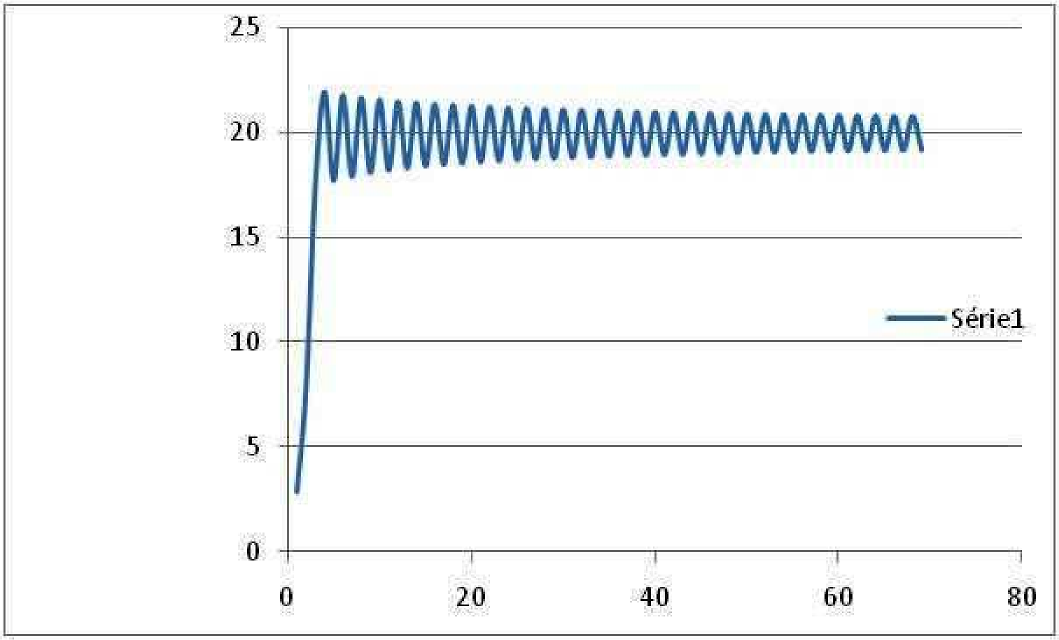
– *Avantage* : Travail sur calculatrice pour "voir" la tendance. Si à la limite on a "$u_{n+1} = u_n$", alors $u_n = a/b$. Faire des essais avec différentes valeurs de a, b. Dégager une "conjecture" notamment en rapport avec la position initiale u_0 et la position a/b qui doit rester raisonnable.

– Faire tester le modèle avec $a = 1,9$ et $b = 0,01$. Conclure sur la convergence, dans ce cas, vers $a/b = 190$.



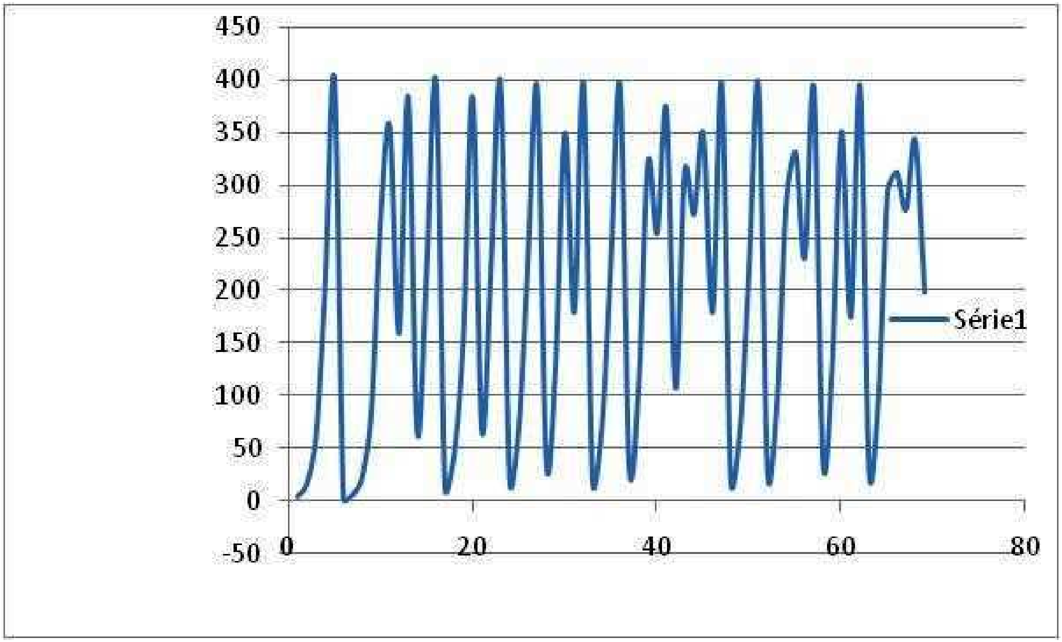
Commentaire : Au point d'équilibre la tangente à la courbe $x \mapsto x(1+a-bx)$ vaut $1-a$, donc si $0 < a < 1$ tout va bien.

- Faire tester avec $a = 2$ et $b = 0,01$. Conclure sur la convergence vers $a/b = 200$, mais en oscillant plus fortement !



– Faire tester avec $a = 4$ et $b = 0,01$. Il y a manifestement un problème... Faire remarquer qu'il faudrait quand même que $x(1 + a - bx)$ reste positif, sinon le modèle n'a pas de sens, lorsqu'on itère. On fait étudier le maximum de la fonction et on demande que ce maximum soit inférieur à $(1+a)/b$ ce qui donne la condition $a \in [0, 3]$. Faire remarquer que si b est petit, et que a/b est raisonnable alors $(1+a)/b$ est grand !

– Faire tester avec $a = 3$ et $b = 0,01$. Etrange !



- Retour sur le modèle discrétisé : le comportement semble dépendre très fortement des coefficients... et de la position initiale. Bref on n'y comprend rien, c'est normal car on approche du cahos...

- On dégage une "zone" de conditions qui semblent acceptables à ce niveau : a n'est pas trop grand $0 < a < 1$ et $0 < u_0 < (1 + a)/2b$ alors tout semble bien aller. Faire dessiner la parabole.

MORALE : Bref en mathématiques, les choses ne se passent pas toujours comme on veut !

1.2.2 Retour sur le système différentiel

On s'interroge d'abord sur la discrétisation. On a pris dans la section précédente un pas égal à 1. En fait si on remplace la dérivée par $\Delta(x)/\Delta(t)$ on comprend que la bonne discrétisation c'est

$$\Delta u_n = \Delta(t) u_n (a - b u_n),$$

c'est à dire $u_{n+1} - u_n = u_n(a' - b' u_n)$, avec $a' = \Delta(t)a$ et $b' = \Delta(t)b$, ce qui ne change pas le rapport a/b mais la taille des coefficients.

Donc nous avions fait une "***erreur***" en discrétisant brutalement, ce qui a engendré l'instabilité et le cahos. En définitive, la discrétisation doit se placer à la bonne échelle pour "coller" au modèle continu.

Avec nos nouveaux coefficients on a bien $0 < a' < 1$ et $(1+a')/2b' \sim 1/2b'$ qui est très grand, donc u_0 est bien dans la zone de départ. Bref tout va bien !!

L'équation différentielle est à variables séparées :
On écrit que

$$\frac{1}{x(a-bx)} = \frac{1}{a}(\frac{1}{x} + \frac{b}{a-bx}),$$

ce qui donne

$$1 = \frac{x'}{x(a-bx)} = \frac{1}{a}(\frac{x'}{x} + \frac{bx'}{a-bx})$$

qui s'intègre en $t + C = \frac{1}{a}\ln(x/(a-bx))$, et qui donne en définitive

$$x = \frac{Kae^{at}}{1+bKe^{at}},$$

avec $K > 0$. La condition initiale $x(0) = \frac{Ka}{1+Kb}$.

Avantage : on peut faire étudier le domaine de cette valeur $x(0)$ qui dépend de K, on trouve l'intervalle $]0, a/b[$. Lorsque $t \mapsto \infty$ on trouve $x(\infty) = a/b$.

1.2.3 Conclusions

Le modèle continu est plus simple que le modèle discret, on a même une formule.

La discrétisation si elle est mal faite nous crée des problèmes. Si on choisit bien l'échelle de discrétisation alors le comportement ressemble bien à celui du continu.

2 Modèle en dimension 2

Nous voilà mieux armés pour aborder le cas proie-prédateur, sans limitation de nourriture pour les lapins (la variable x). On devine d'ailleurs qui sont les lapins et qui sont les Lynx ; il suffit de prendre $x = 0$ et on voit que y va dépérir ... donc y mange x !! On reprend notre système

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= x(a-by) \\ \\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= y(dx-c) \end{cases} \tag{2}$$

et on fait remarquer qu'il serait bien mieux de limiter la croissance des lapins. On ajoute donc un terme dans le contrôle de x.

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= x(a-by-kx) \\ \\ \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= y(dx-c) \end{cases} \tag{3}$$

2.1 Point critique

Le point critique est en $(c/d, a/b)$ pour $k=0$ et $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - k\frac{c}{db})$ dans le cas $k \neq 0$.

On se souvient qu'il faut prendre tous les coefficients petits avec des rapports $a/b, c/d$ raisonnables.

2.2 Intégrale première pour le système $k=0$

Ce système admet une intégrale première :

$$V(x,y) = dx - c\ln(x) + by - a\ln(y).$$

En effet dérivons $V(x(t), y(t))$ pour $(x(t), y(t))$ solution de (1). Il vient

$$\frac{\mathrm{d}V(x(t),y(t))}{\mathrm{d}t} = d\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} - c\frac{\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t}}{x(t)} + b\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} - a\frac{\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t}}{y(t)} =$$
$$dx(a-by) - c(a-by) + by(dx-c) - a(dx-c) =$$
$$(dx-c)(a-by) + (by-a)(dx-c) = 0.$$

Conclusion : si $t \mapsto (x(t), y(t)$ est une trajectoire, elle reste sur la ligne de niveau de V.

2.3 Etude des lignes de niveau de V

- On fait étudier la fonction $x \mapsto dx - c\ln(x)$; elle admet un minimum en $x = c/d$. On en déduit que la fonction V admet un minimum absolu en $(c/d, a/b)$.

- On fait tracer par un logiciel les lignes de niveau : ce sont des courbes hautement non triviales dont on ne peut pas écrire d'équations cartésiennes (ça nous change ! !).

- On peut renormaliser par $V - V(c/d, a/b)$ si on veut.

- Les lignes de niveau ne franchissent pas les axes $x > 0, y > 0$: c'est un point positif pour la modélisation, cela veut dire que nos quantités restent positives ! Cela se voit sur le modèle, car si $x(0) = 0$, alors la trajectoire reste sur l'axe $x = 0$ (idem pour y). Ce point fait apparaître donc une "zone de confinement". C'est habituellement un point essentiel quand on étudie les systèmes autonomes pour les décrire qualitativement.

- On sait que les trajectoires vont évoluer sur les lignes de niveau. Il n'y a donc pas de points d'équilibre. C'est ce qui est observé en pratique. En plus on illustre le théorème de Poincaré- Bendixson : s'il y a une courbe intégrale fermée, alors il y a au moins un point d'équilibre à l'intérieur.

- On n'est pas arrivé encore au fait que les trajectoires "tournent" indéfiniment, mais on peut le "sentir" sur la discrétisation ... (Il faudrait étudier le champ de vecteurs et faire quelques petits théorèmes sur les limites possibles. C'est essentiellement une application qu'une fonction croissante majorée admet une limite).

2.4 Etude vers le point d'équilibre $k = 0$

On pose $x = c/d + u$ et $y = a/b + v$, il vient alors facilement que

$$\left\{ \begin{array}{rclcl} \dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} & = & -(c/d+u)bv & = & -\frac{bc}{d}v + buv \\ \\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} & = & (a/b+v)du & = & +\frac{ad}{b}u + duv \end{array} \right. \tag{4}$$

Piste : En gros on peut dire que si u, v sont petits alors uv est "négligeable" devant v ou u, ce qui justifie l'introduction du système linéaire avec $\alpha = -\frac{bc}{d}$ et $\beta = +\frac{ad}{b}$

$$\left\{\begin{array}{rcl}\dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} & = & -\alpha v \\ \\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} & = & \beta u\end{array}\right. \tag{5}$$

C'est un système périodique que l'on peut résoudre directement. En effet on dérive la seconde équation et on trouve

$$v'' = -\alpha\beta v,$$

ce qui donne $v = C\cos(\omega t) + C'\sin(\omega t)$ avec $\omega = \sqrt{\alpha\beta}$.

On retrouve des cercles... bien évidemment ! C'est un peu décevant, mais acceptable car on peut donc tirer le renseignement qualitatif suivant non trivial : dans le système proie-prédateur les périodes valent en gros (si on n'est pas trop loin du point d'équilibre)

$$2\pi/\omega = \frac{2\pi}{\sqrt{ac}}.$$

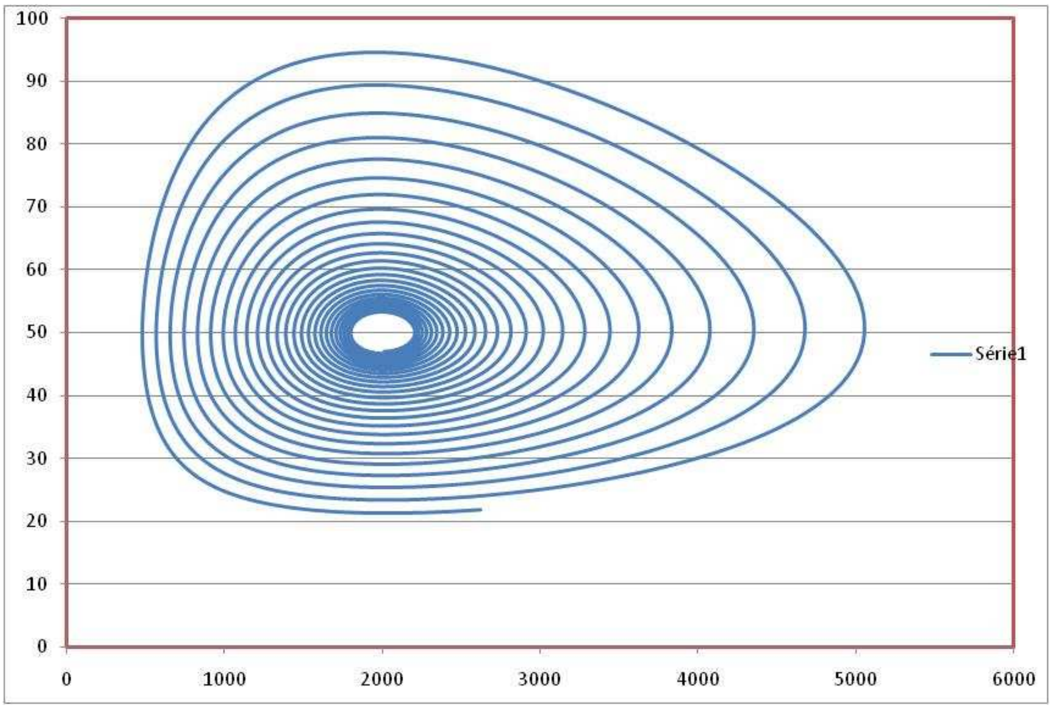
Commentaire : C'est une sensibilisation aux termes dominants et aux développements limités. C'est le principe de la linéarisation qui dans ce cas particulier ne fonctionne pas (ce n'est pas très grave !), car le théorème dit qu'il faut que les valeurs propres soient de parties réelles non nulles.

Commentaire : Il y a deux théorèmes de linéarisation, le théorème de conjugaison topologique (facile) qui dit que les courbes solutions se correspondent (en gros les deux dessins se ressemblent et on conserve le sens du temps) et le théorème de conjugaison fort (Hartman 1963) qui dit que les flots se correspondent (c'est à dire que l'on peut conserver le temps).

2.4.1 Discrétisation pour $k = 0$

Il faut que les coefficients soient petits (ce qui revient au même que de supposer que $\Delta(t)$ est petit). On prend les valeurs $a = 0,05$, $b = 0,001$ $c = 0,02$ et $d = 0,00001$. Ce qui donne comme point d'équilibre (avec $k = 0$)

$$(2000, 50).$$


100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
0
1000
2000
3000
4000
5000
6000
Série1

L'expérience ci-dessus nous surprend, car on a l'impression que le système à tendance à diverger.

La période théorique est de l'ordre de $2\pi/\sqrt{ac} = 2\pi/\sqrt{0,001} \sim 200$.

Le système discrétisé se lira sous la forme suivante

$$\left\{ \begin{array}{lll} \Delta(x) = x_{n+1} - x_n & = & x_n(a - by_n) \\ \\ \Delta(y) = y_{n+1} - y_n & = & y_n(dx_n - c) \end{array} \right. \tag{6}$$

Si on reprend la fonction de Liapounov V, on constate toujours que pour $k = 0$ on a (j'utilise l'inégalité $\ln(1 + x) \leq x$) :

$$\Delta V = V(x_{n+1}, y_{n+1}) - V(x_n, y_n) = \tag{7}$$
$$d\Delta(x) - c\ln(1 + \Delta(x)/x) + b\Delta(y) - a\ln(1 + \Delta(y)/y) \tag{8}$$
$$\geq d\Delta(x) - c\Delta(x)/x + b\Delta(y) - a\Delta(y)/y = 0. \tag{9}$$

Donc le système discrétisé ne reste pas sur les lignes de niveau mais a tendance à "augmenter son potentiel" ce qui explique que nous avons des spirales croissantes dans l'expérience numérique. Si on fait 5000 itérations on devrait voir en gros 25-30 spirales, si on part de $(2011, 47)$ par exemple.

Ce qui est bien le cas comme on le voit sur le graphique ci-dessus.

Commentaires : Le passage du continu au discret n'est pas équivalent, mais reste acceptable tant que le temps (le nombre d'itérations) reste raisonnable. On remarque aussi que l'écart entre deux spirales a tendance à diminuer si la discrétisation est petite ($\Delta(t)$ proche de 0) : cela veut dire que le modèle discret "tend" vers le modèle continu lorsque le pas de la discrétisation tend vers 0. C'est un principe fondamental.

Commentaires : On ne peut pas pousser le modèle discret trop loin (sur le nombre d'itérations) , car on risque de tomber en dehors de la zone de confinement. C'est pourquoi le discret est plus difficile que le continu !

2.5 Etude vers le point d'équilibre $k \neq 0$

On pose $x = c/d + u$ et $y = a/b - kc/bd + v$, il vient alors en négligeant les termes uv, u^2

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} & = & -k\frac{c}{d}u - \frac{bc}{d}v \\ \dfrac{\mathrm{d}v}{\mathrm{d}t} & = & (\frac{ad}{b} - k\frac{c}{b})u \end{cases} \tag{10}$$

Avantage : Du coup la linéarisation prend du sens, les valeurs propres dépendent continuement du paramètre. Si k est très petit le déterminant reste positif on aura des valeurs propres stables (soit imaginaires avec partie réelle < 0, soit réelles < 0).

La matrice M qui va intervenir est

$$\begin{pmatrix} -k\frac{c}{d} & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} - k\frac{c}{b} & 0 \end{pmatrix}.$$

En mathématique, on aime bien généraliser et on pourrait donc étudier les systèmes de le forme

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} & = & AX + BY \\ \\ \dfrac{\mathrm{d}Y}{\mathrm{d}t} & = & CX + DY \end{cases} \tag{11}$$

que l'on imagine être en relation avec la matrice $M = \begin{pmatrix} A & B \\ C & D \end{pmatrix}$

– Piste : Faire calculer $M \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix}$

– Piste : Faire résoudre le problème lorsque $M = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$

– Piste : Il pourrait y avoir des "exponentielles de matrices"....

2.5.1 Estimation de k

On reprend l'exemple numérique et on cherche à mesurer k pour avoir des valeurs propres imaginaires avec partie réelle négative ou deux valeurs propres réelles négatives.

On a $a = 0,05$, $b = 0,001$ $c = 0,02$ et $d = 0,00001$. Ce qui donne comme point d'équilibre

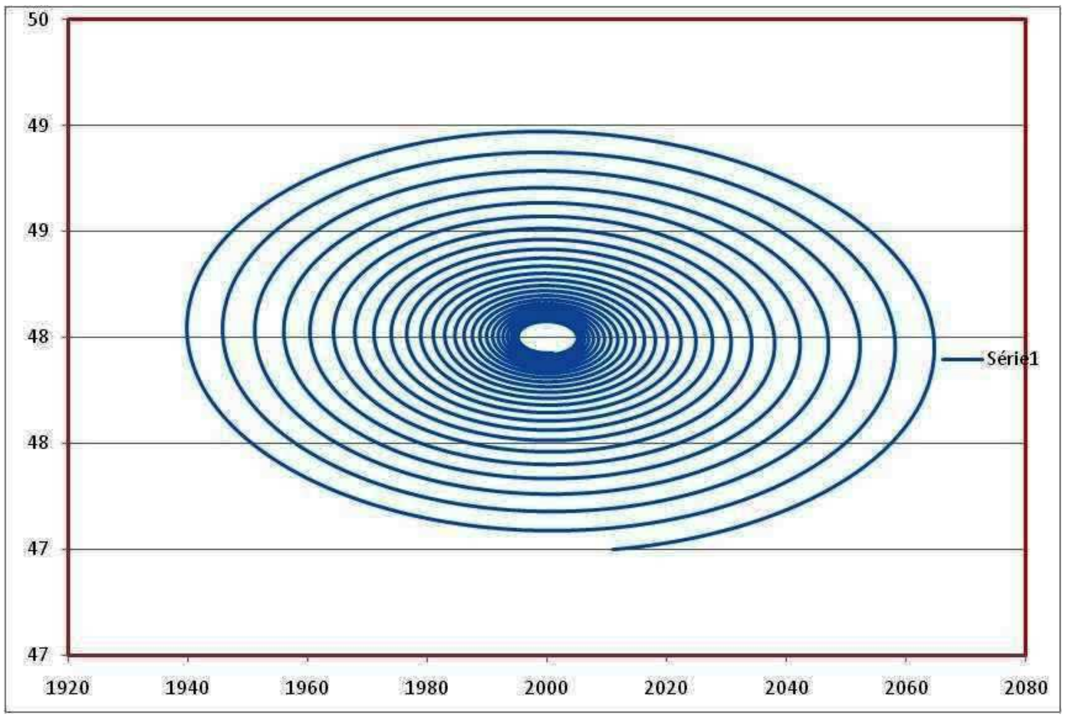
$$(2000, 50 - 2.10^6 k).$$

La matrice du linéarisé est

$$\begin{pmatrix} -2000k & -2 \\ 0,0005 - 20k & 0 \end{pmatrix}$$

Cette matrice a pour trace $-2000k$ et pour déterminant $0,001 - 40k$. Les valeurs propres seront attractives si $k < \frac{1}{4}10^{-4}$. Donc si on veut voir des choses intéressantes ... il faut prendre k très petit.

Par exemple si on prend $k = 10^{-6}$ on a de jolis dessins sur le discrétisé qui montrent que le système spirale vers la solution.



Dans ce cas le système va converger (pour des valeurs initiales proches de l'équilibre) vers la solution d'équilibre critique, c'est le théorème de linéarisation.

La question du comportement global est bien plus délicate. Elle se base encore une fois sur l'utilisation de la fonction de Liapounov

$$V(x,y) = d(x - \overline{x}\ln(x)) + b(y - \overline{y}\ln(y)),$$

avec $(\overline{x}, \overline{y})$ le point stable que l'on a calculé à savoir $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} - k\frac{c}{db})$. Remarquons que l'on a $a = b\overline{y} + k\overline{x}$ et $c = d\overline{x}$. Considérons une solution du système différentiel et regardons son évolution :

$$
\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t} = d(x' - \overline{x}\frac{x'}{x}) + b(y' - \overline{y}\frac{y'}{y}) = \\
d(x-\overline{x})(a - by - kx) + b(y - \overline{y})(dx - c) = \\
d(x-\overline{x})(b\overline{y} + k\overline{x} - by - kx) + b(y-\overline{y})(dx - d\overline{x}) = \\
d(x-\overline{x})(b(\overline{y} - y) + k(\overline{x} - x)) + bd(y-\overline{y})(x-\overline{x}) = -dk(x-\overline{x})^2
\end{aligned}
$$

Le potentiel décroit strictement le long des trajectoires (en effet la dérivée n'est nulle qu'en des points isolés). Ceci permet d'assurer que les trajectoires convergent vers le point stable (sinon sur l'ensemble limite, qui pourrait être un cycle, le potentiel serait constant, ce qui supposerait que l'ensemble limite est inclus dans la droite $x = \overline{x}$ ce qui est impossible, car le champ est transverse).