Le modèle de Lotka-Volterra, entre discret et continu

Pierre-Antoine Guihéneuf

Le but de ce court texte est d'étudier le modèle de Lotka-Volterra discret et de comparer son comportement dynamique à celui du modèle continu. En particulier, on va montrer que le passage d'un temps continu à un temps discret rend le modèle incompatible avec la réalité physique du système proie-prédateur.

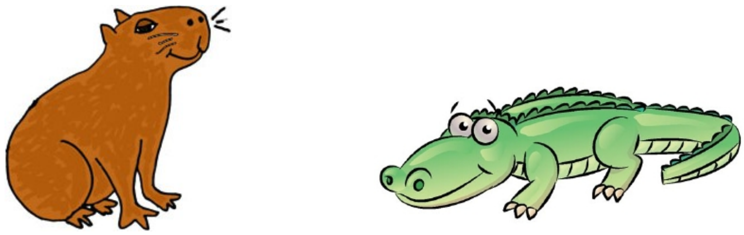


Figure 1 – Une bataille sans merci !

1 Rappels sur le modèle continu

Le système de Lotka-Volterra continu est le système d'équations différentielles suivant :

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

avec des conditions initiales $x(0) = x_0 > 0$ et $y(0) = y_0 > 0$. Ce modèle est sensé représenter l'évolution de deux populations, l'une de proies (par exemple des capybaras, dont la population est notée x) et l'une de prédateurs (par exemple des caïmans, dont la population est notée y). L'idée de la modélisation du système proie-prédateur (ou capybara-caïman) et de dire que la population de proies se reproduit à une vitesse a en l'abscence de prédateurs, et se fait manger à une vitesse proportionnelle au nombre de prédateurs, à savoir by ; de même la population de prédateurs meurt à une vitesse c en l'absence de proies et se reproduit d'autant plus qu'il y a de proies (à la vitesse dx). Il va sans dire que cela reste un modèle imparfait : non seulement il est évident qu'une population ne saurait être continue (jusqu'à preuve du contraire, personne n'a jamais vu un continuum de capybaras), mais on ne tient pas compte de beaucoup d'autres paramètres naturels : d'autres prédateurs, des maladies, les variations de la météo, des phénomènes de surpopulation etc.

On ne va pas refaire toute l'étude qualitative du modèle continu, pourtant très intéressante, qui a fait l'objet d'une littérature riche (voir [**?**]) ; rappelons tout de même les principaux résultats :

- Pour toutes les condidtions initiales $x_0 > 0$ et $y_0 > 0$, les solutions de (E) sont définies pour tous les temps positifs et de plus, pout tout $t \geq 0$, $x(t)$ et $y(t)$ sont strictement positifs (ce qui est une condition nécessaire pour que les quantités x et y représentent bien une population réelle).
- La quantité
$$H(x, y) = dx + by - c \ln x - a \ln y \tag{1}$$
est constante au cours du temps (c'est une intégrale première).
- Toutes les orbites $(x(t), y(t))$ sont périodiques ; chacune parcourt la sous-variété de $\mathbf{R}^2$ définie par l'équation $H(x, y) = H(x_0, y_0)$. Autrement dit, il existe un temps T auquel les populations de capybaras et de caïmans sont les mêmes qu'au temps 0 ; puisque les équations gouvernant le système sont indépendantes du temps (le système est dit autonome), on aura aussi les mêmes populations de capybaras et de caïmans au temps $2T$, $3T$ etc. De plus, le système possède un unique point fixe (elliptique) différent de $(0, 0)$, à savoir $(c/d, a/b)$: si $x(0) = c/d$ et $y(0) = a/b$, alors les populations de capybaras et de caïmans sont constantes au cours du temps

2 Modèle discret

A priori, il n'y a aucune raison particulière de modéliser le système capybara-caïman par un modèle continu plutôt qu'un modèle discret (en temps). On peut donc chercher à étudier le modèle discret correspondant au modèle continu (E) : dans le cas continu, on a, en développant $x(t)$ à l'ordre 1,

$$x(t+h) = x(t) + h.x'(t) + o(h) = x(t) + h\big(ax(t) - bx(t)y(t)\big) + o(h).$$

Le modèle discret à l'ordre 1 correspondant s'obtient en négligeant le reste du développement pour un pas de temps h fixé, i.e. en considérant l'équation :

$$x(t+h) = x(t) + h\big(ax(t) - bx(t)y(t)\big).$$

Et de même pour $y(t)$:

$$y(t+h) = y(t) + h\big(-cy(t) + dx(t)y(t)\big).$$

Ces équations nous permettent, à partir de $x(0)$ et de $y(0)$, de calculer $x(h)$ et $y(h)$, puis $x(2h)$ et $y(2h)$, $x(3h)$ et $y(3h)$ etc. En remplaçant les notations $x(nh)$ et $y(nh)$ par celles (plus naturelles lorsqu'on a des suites) x_n et y_n, on aboutit au système d'équations suivant :

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a'+1)x_n - b'x_n y_n \\ y_{n+1} = (-c'+1)y_n + d'x_n y_n \end{cases}, \tag{E'}$$

où on a posé $a' = ha$, $b' = hb$, $c' = hc$ et $d' = hd$. Comme avant, on impose les conditions initiales $x_0 > 0$ et $y_0 > 0$. Rappelons que le réel $h > 0$ correspond au pas de temps du système continu ; *a priori* plus on prend h petit, plus le système discret (E') se rapprochera du système continu (E).

Lorsqu'on étudie le système discert, la première constatation est que la perte de la continuité empêche d'utiliser des arguments de connexité comme dans le modèle discret ; il n'y a donc plus aucune raison pour que les populations x_n et y_n restent tout le temps positives (on peut donc avoir un continuum négatif de capybaras). Pire encore, on montre que la quantité H (définie par (1) en mettant des primes partout) est strictement croissante au cours du temps, ce qui fait que le système discret est extrêmement instable. En effet :

$$\begin{aligned}\delta_n &= H(x_{n+1}, y_{n+1}) - H(x_n, y_n)\\ &= d'\big((a'+1)x_n - b'x_ny_n\big) + b'\big((-c'+1)y_n + d'x_ny_n\big)\\ &\quad -c'\ln\big((a'+1)x_n - b'x_ny_n\big) - a'\ln\big((-c'+1)y_n + d'x_ny_n\big)\\ &\quad -d'x_n - b'y_n + c'\ln x_n + a'\ln y_n\end{aligned}$$

En réunissant la première et la dernière ligne et en développant les logarithmes dans la seconde, on obtient :

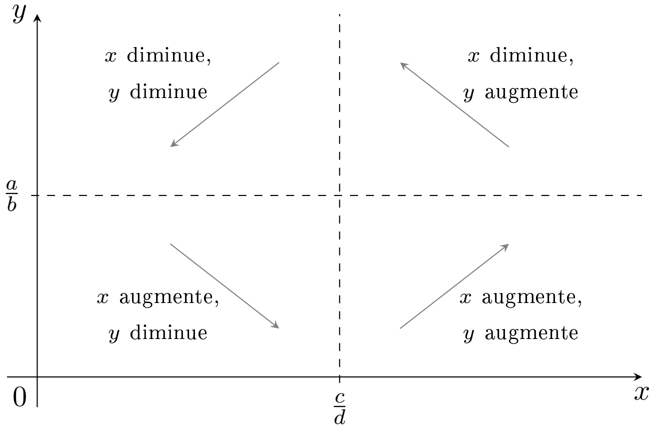
$$\begin{aligned}\delta_n &= a'd'x_n - b'c'y_n + c'\ln x_n + a'\ln y_n\\ &\quad -c'\big(\ln x_n + \ln(a'+1-b'y_n)\big) - a'\big(\ln y_n + \ln(-c'+1+d'x_n)\big)\\ &= a'd'x_n - b'c'y_n - c'\ln(a'+1-b'y_n) - a'\ln(-c'+1+d'y_n)\end{aligned}$$

La concavité du logarithme permet d'écrire que $\ln(1+x) \leq x$, on en déduit que :

$$\delta_n \geq a'd'x_n - b'c'y_n - c'(a' - b'y_n) - a'(-c' + d'x_n) = 0, \tag{2}$$

avec inégalité stricte si $x_n \neq c'/d'$ ou si $y_n \neq a'/b'$, autrement dit si (x_n, y_n) n'est pas égal au point d'équilibre du modèle continu. Ainsi, si la condition initiale est différente du point d'équilibre $(c'/d', a'/b') = (c/d, a/b)$, la quantité $H(x, y)$ est strictement croissante au cours du temps. On peut même affiner l'inéquation 2 : pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\eta > 0$ tel que si $|x_n - c/d| \geq \varepsilon$ ou si $|y_n - a/b| \geq \varepsilon$, alors $\delta_n \geq \eta$. Ainsi, pour toute donnée initiale différente du point d'équilibre, la quantité $H(x_n, y_n)$ tend vers $+\infty$ lorsque n tend vers $+\infty$.

Nous venons de démontrer le point fixe $(c/d, a/b)$ du système continu reste un point fixe pour le système discret, mais alors qu'il était elliptique dans le cas continu, il devient répulsif. Plus généralement, pour toute condition initiale $(x_0, y_0) \neq (c/d, a/b)$, l'orbite partant de (x_0, y_0) part vers l'infini, autrement dit soit il arrive un moment où l'une des populations de capybaras ou de caïmans devient négative (ce qui est très peu probable en pratique...), soit l'une de ces populations explose et tend vers l'infini, ce qui n'est encore une fois pas très réaliste.



3 Qu'est-ce que cela nous apprend sur la dynamique ?

Résumons ce que l'on vient d'établir : toutes les orbites du système continu (E) (ayant pour point de départ un point à coodonnées strictement positives) sont périodiques et bornées ; elles sont entièrement contenues dans le quart de plan constitué des points à coordonnées strictement positives. Par contre, les orbites du système discret (E'), lorsqu'elles partent d'un point différent du point fixe $(c/d, a/b)$, ne sont jamais périodiques et partent à l'infini ; et cela pour tous les paramètres $h > 0$. Ainsi, les propriétés dynamiques du système continu et du système discret sont bien différentes, voire totalement opposées.

Malgré cela, du point de vue numérique, les systèmes discrets tendent vers le système continu lorsque h tend vers 0 dans le sens suivant : pour tout $T > 0$ et tout $\varepsilon > 0$, il existe $h_0 > 0$ tel que pour tout $h < h_0$, si $hn < T$, alors $|x(hn) - x_n| \leq \varepsilon$ et $|y(hn) - y_n| \leq \varepsilon$. Autrement dit, si on se donne un intervalle de temps $[0, T]$ et une précision $\varepsilon > 0$, il existe un pas de temps $h > 0$ tel que pour tout temps dans l'intervalle $[0, T]$, les populations calculées par les modèles discret et continu sont ε-proches. Cette propriété est classique : le système discret (E') est simplement celui qu'on obtient lorsqu'on applique la méthode d'Euler [?] au système continu (E)

FIGURE 2 – Le modèle ne tient pas compte d'une éventuelle cohabitation...