



WIKIPÉDIA
L'encyclopédie libre

Équations de prédation de Lotka-Volterra

En mathématiques, les **équations de prédation de Lotka-Volterra**, que l'on désigne aussi sous le terme de « modèle proie-prédateur », sont un couple d'équations différentielles non linéaires du premier ordre, et sont couramment utilisées pour décrire la dynamique de systèmes biologiques dans lesquels un **prédateur** et sa **proie** interagissent. Elles ont été proposées indépendamment par Alfred James Lotka en 1925¹ et Vito Volterra en 1926².

Ce système d'équations est classiquement utilisé comme modèle pour la dynamique du lynx et du lièvre des neiges, pour laquelle de nombreuses données de terrain ont été collectées sur les populations des deux espèces par la Compagnie de la baie d'Hudson au xix^e siècle. Il a aussi été employé par Allan Hobson pour décrire les relations entre les neurones cholinergiques responsables du sommeil paradoxal et les neurones aminérgiques liées à l'état de veille³.

Sommaire

Les équations
Signification physique des équations
Proies
Prédateurs
Solutions de l'équation
Comportement global
Moyennes des solutions
Dynamique du système
Équilibres de la population
Stabilité des points fixes
Premier point fixe
Second point fixe
Notes et références
Annexes
Bibliographie
Articles connexes
Liens externes

Les équations

Elles s'écrivent fréquemment :

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} &= x(t) (\alpha - \beta y(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} &= y(t) (\delta x(t) - \gamma) \end{cases}$$

où

- t** est le **temps** ;
- x(t)** est l'effectif des **proies** en fonction du temps ;
- y(t)** est l'effectif des **prédateurs** en fonction du temps ;
- les **dérivées dx(t)/dt** et **dy(t)/dt** représentent la variation des populations au cours du temps.

Les paramètres suivants caractérisent les interactions entre les deux **espèces** :

- α**, **taux de reproduction intrinsèque** des proies (constant, indépendant du nombre de prédateurs) ;
- β**, **taux de mortalité** des proies dû aux prédateurs rencontrés ;
- δ**, **taux de reproduction** des prédateurs en fonction des proies rencontrées et mangées ;
- γ**, **taux de mortalité intrinsèque** des prédateurs (constant, indépendant du nombre de proies) ;

Signification physique des équations

Une fois développées, les équations prennent une forme utile pour une interprétation physique.

Proies

L'équation de la proie est :

$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t)$$

Les proies sont supposées avoir une source illimitée de nourriture et se reproduire exponentiellement si elles ne sont soumises à aucune prédation ; cette croissance exponentielle est représentée dans l'équation ci-dessus par le terme **αx(t)**. Le taux de prédation sur les proies est supposé proportionnel à la fréquence de rencontre entre les prédateurs et les proies ; il est représenté ci-dessus par **βx(t)y(t)**. Si l'un des termes **x(t)** ou **y(t)** est nul, alors il ne peut y avoir aucune prédation.

Avec ces deux termes, l'équation peut alors être interprétée comme : la variation du nombre de proies est donnée par sa propre croissance moins le taux de prédation qui leur est appliqué.

Prédateurs

L'équation du prédateur est :

$$\frac{dy(t)}{dt} = \delta x(t)y(t) - \gamma y(t)$$

Dans cette équation, **δx(t)y(t)** représente la croissance de la population prédatrice. Notons la similarité avec le taux de prédation ; cependant, une constante différente est utilisée car la vitesse à laquelle la population des prédateurs augmente n'est pas nécessairement égale à celle à laquelle il consomme la proie. De plus, **γγ(t)** représente la mort naturelle des prédateurs ; c'est une décroissance exponentielle. L'équation représente donc la variation de la population de prédateurs en tant que croissance de cette population, diminuée du nombre de morts naturelles.

Solutions de l'équation

Comportement global

On prouve que pour une condition initiale au temps *t*₀ qui vérifie **x(t**₀**)** **>** **0** et **y(t**₀**)** **>** **0**, l'unique solution maximale est définie pour tout réel *t*, et vérifie

$$\forall t \in \mathbb{R}, x(t) > 0, y(t) > 0.$$

La fonction *F* : (*x*, *y*) ↦ β*y* + δ*x* − α ln *x* − γ ln *y* est alors une intégrale première du mouvement : *t* ↦ *F*(*x*(*t*), *y*(*t*)) est constante⁴.

Les solutions maximales sont périodiques, et leur trajectoire est fermée bornée⁴.

Les solutions n'ont pas d'expression simple à l'aide des fonctions trigonométriques habituelles. Néanmoins, une solution approximative linéarisée offre un mouvement harmonique simple, avec la population des prédateurs en retard de 90° (un quart de période) sur celle des proies.

Moyennes des solutions

Il est cependant possible de calculer les moyennes **⟨x⟩** et **⟨y⟩** des solutions sur une période [*t*, *t* + *T*] où *T* > 0 est la période. On a

$$\langle x \rangle = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} x(s) \, ds = \frac{\gamma}{\delta}$$

et

$$\langle y \rangle = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} y(s) \, ds = \frac{\alpha}{\beta}.$$

On voit donc, de façon prévisible, que si l'on augmente la mortalité **γ** des prédateurs, la population moyenne des proies augmente, et que si l'on diminue le taux de reproduction **α** des proies, la population moyenne des prédateurs diminue. Ainsi, si l'on ajoute des termes de disparition des deux espèces (par exemple dus à la pêche, la chasse, etc.) aux équations, c'est-à-dire

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} &= x(t) (\alpha - \beta y(t)) - \varepsilon x(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} &= y(t) (\delta x(t) - \gamma) - \phi y(t) \end{cases}$$

avec *ε*, *φ* > 0, alors les moyennes sont données par **⟨x⟩** =

γ
+
ϕ

δ

{\displaystyle \gamma +\phi \over \delta }

 et **⟨y⟩** =

α
−
ε

β

{\displaystyle \alpha -\varepsilon \over \beta }

.

Dynamique du système

Dans le modèle utilisé, les prédateurs prospèrent lorsque les proies sont nombreuses, mais finissent par épuiser leurs ressources et déclinent. Lorsque la population de prédateurs a suffisamment diminué, les proies profitant du répit se reproduisent et leur population augmente de nouveau. Cette dynamique se poursuit en un cycle de croissance et déclin.

Équilibres de la population

Un état d'équilibre de la population est observé quand aucune des deux populations en présence n'évolue, c'est-à-dire quand les dérivées correspondantes sont nulles, ce qui se traduit par le système d'équations :

$$\begin{cases} x(t)(\alpha - \beta y(t)) &= 0 \\ -y(t)(\gamma - \delta x(t)) &= 0 \end{cases}$$

qui a pour solutions :

$$\{y(t) = 0, x(t) = 0\} \quad \text{ou} \quad \left\{y(t) = \frac{\alpha}{\beta}, x(t) = \frac{\gamma}{\delta}\right\}$$

La première solution correspond à une extinction définitive des deux espèces, la seconde à des valeurs dépendant des quatre paramètres **α**, **β**, **γ** et **δ** pour lesquelles les deux populations restent stables indéfiniment.

Stabilité des points fixes

La stabilité des points fixes peut être déterminée par une linéarisation du système aux dérivées partielles. La **matrice jacobienne** du système est

$$J(x(t), y(t)) = \begin{bmatrix} \alpha - \beta y(t) & -\beta x(t) \\ \delta y(t) & \delta x(t) - \gamma \end{bmatrix}$$

Premier point fixe

Au premier point fixe (0, 0), cette matrice prend la valeur :

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{bmatrix},$$

qui a pour **valeurs propres** :

$$\lambda_1 = \alpha, \quad \lambda_2 = -\gamma.$$

Ces valeurs propres sont toujours de signes opposés, ce qui montre que ce point fixe est un **point col**. Ce n'est donc pas un point fixe stable, ce qui montre en particulier que, suivant ce modèle, l'extinction des deux espèces en jeu est difficile à obtenir.

Second point fixe

En évaluant la matrice jacobienne au second point fixe, la valeur suivante est obtenue :

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{bmatrix} 0 & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta} & 0 \end{bmatrix}$$

et elle a pour valeurs propres :

$$\lambda_1 = i\sqrt{\alpha\gamma}, \quad \lambda_2 = -i\sqrt{\alpha\gamma}$$

Ce point fixe est donc un **foyer** et plus particulièrement un centre, ce qui signifie que les populations de proies et prédateurs **oscillent** autour de leurs valeurs en ce point fixe.

Notes et références

- (en) Alfred James Lotka, *Elements of Physical Biology*, Williams & Wilkins Company, 1925, 460 p.
- (en) Vito Volterra, « Le récepteur neuronal », *Nature*, n^o 118, 1926, p. 558-60
- J. Allan Hobson, « Le Rêveur neuronal », *Science et Avenir Hors-Série "Le Rêve"*, décembre 1996 (lire en ligne (https://sommeil.univ-lyon1.fr/articles/savenir/rneuronal/rneuronal.php))
- Pour une démonstration, voir le lien en bas de page vers Wikiversité.

Annexes

Bibliographie

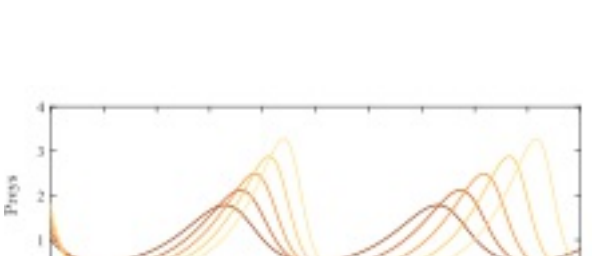
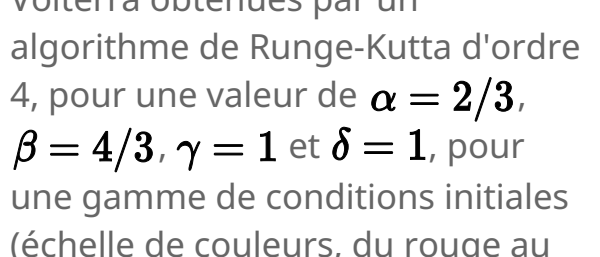
- (en) Vito Volterra et Marcel Brelot, *Théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Paris, Éditions Gauthier-Villars, 1931 (réimpr. *facsimile* 1990 aux éd. J. Gabay), 216 p. (ISBN 2-87647-066-7)
- Nicolas Bacaër, *Histoires de mathématiques et de populations*, Paris, Éditions Cassini, coll. « Le sel et le fer », 2008, 212 p. (ISBN 978-2-84225-101-7), « Lotka et la « biologie physique » / Volterra et la « théorie mathématique de la lutte pour la vie »
- E. R. Leigh (1968) The ecological role of Volterra's equations, in *Some Mathematical Problems in Biology* - a modern discussion using *Hudson's Bay Company* data on lynx and hares in *Canada from 1847 to 1903*.
- Understanding Nonlinear Dynamics*. Daniel Kaplan et Leon Glass.
- Vito Volterra, Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In *Animal Ecology*. McGraw-Hill, 1931. Traduit de l'édition de 1928 par R. N. Chapman.

Articles connexes

- Dynamique des populations
- Dynamique des systèmes
- Équations de compétition de Lotka-Volterra

Liens externes

- Simulation proie-prédateur de Lotka-Volterra (http://www.ahahah.eu/trucs/pp/) en tant que système multi-agents.
- Sur les modèles proie-prédateur en écologie. Brève histoire et expériences numériques interactives sur www.espace-turing.fr (http://www.espace-turing.fr/Sur-les-


 Solutions des équations de Lotka-Volterra obtenues par un algorithme de Runge-Kutta d'ordre 4, pour une valeur de **α = 2/3**, **β = 4/3**, **γ = 1** et **δ = 1**, pour une gamme de conditions initiales (échelle de couleurs, du rouge au jaune clair) de **0.9** à **1.8**.


Orbits solutions des équations de Lotka-Volterra obtenues dans les mêmes conditions. Les conditions initiales sont signalées par des cercles.

