

Proies, prédateurs & mathématique

Le texte qu'on lira ci-dessous est tiré du livre "les associations biologiques" de Volterra et d'Ancona paru chez Hermann en 1935.

I - Introduction

Dans la plupart des problèmes démographiques, on est conduit à considérer que la variable N qui représente l'effectif de la population étudiée décrit non pas N mais R^+ . Cela permet de faire apparaître N comme une fonction continue du temps t et d'envisager dérivation ou intégration. Par contre, les résultats obtenus cessent d'être valables pour les petites valeurs de N où les phénomènes aléatoires prennent le dessus (répartition des sexes, rencontre des couples, accidents ...).

II - Cas d'une espèce

Ce qui va nous intéresser dans le cas d'une seule espèce, ce sera le taux d'accroissement ϵ de l'espèce considérée. Ce taux est le rapport de l'augmentation de la population ΔN pendant l'unité de temps à l'effectif initial N :

$$\epsilon = \frac{\Delta N}{N \Delta t}$$

en passant au cas où N est une fonction continue du temps, on pourra écrire :

$$\frac{dN}{dt} = \epsilon \cdot N$$

Pour résoudre cette équation, il faut évidemment connaître l'évolution de ϵ en fonction de t ou de N .

1^o) ϵ est constant : C'est une première approximation qui est souvent valable si l'intervalle de temps sur lequel on étudie la population est assez court. Alors l'équation se résout en :

$$N = N_0 e^{\epsilon t}$$

et on a une croissance (ou décroissance si $\epsilon < 0$) exponentielle de la population.

2^o) ϵ est une fonction affine de N : Ce cas est déjà plus proche de la réalité dans la mesure où il semble normal de supposer que la quantité de nourriture disponible est constante. On écrira alors :

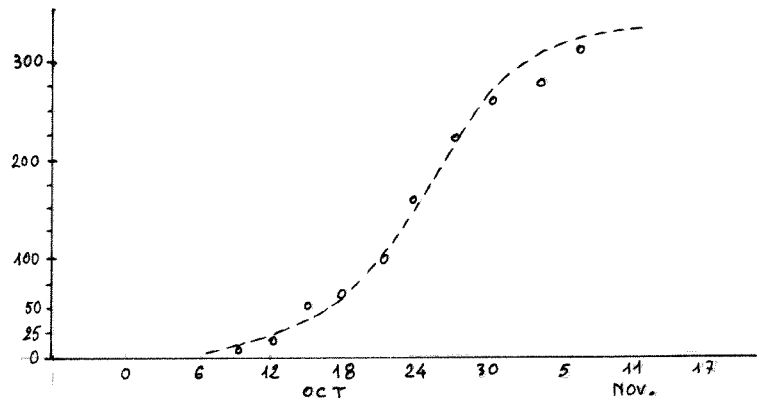
$$\frac{dN}{dt} = (\epsilon - \lambda N) \cdot N$$

où ε et λ sont des réels positifs donnés. L'intégration de cette équation ne pose pas de difficultés et donne :

$$N = \frac{N_0 \cdot \varepsilon \cdot e^{\varepsilon t}}{\varepsilon - N_0 \lambda + N_0 \lambda \cdot e^{\varepsilon t}}$$

Il est remarquable que N tende vers ε/λ quand t tend vers l'infini. C'est-à-dire que la population se stabilise rapidement. On a une évolution suivant une courbe en S, allure de courbe qui se retrouve dans de nombreux cas [‡]. Si N_0 est plus grand que ε/λ alors N décroît, si

N_0 est égal à ε/λ alors N est constant et enfin si N_0 est plus petit que ε/λ alors N croît. Ci-contre on a un exemple d'accroissement d'une population de drosophiles pendant le mois d'octobre et novembre.



III - Cas de deux espèces

Cette étude théorique a été réalisée par Volterra pour expliquer l'évolution des populations de lapins et de lynx dans la forêt canadienne. D'une manière plus générale, imaginons deux espèces, la première disposant d'une source de nourriture supposée inépuisable, la seconde se nourrissant de la première. Donc une espèce végétarienne et une espèce carnivore.

Le taux d'accroissement de la première espèce est évidemment une fonction décroissante de l'effectif de la seconde. Le plus simple est de l'écrire :

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 \cdot N_2$$

où ε_1 serait le taux d'accroissement (fixe) si l'espèce prédatrice n'existait pas et γ_1 un coefficient de proportionalité positif ou nul.

De même, le taux d'accroissement de la deuxième espèce est une fonction croissante de l'effectif de la première. On peut l'écrire en première approximation :

$$-\varepsilon_2 + \gamma_2 \cdot N_1$$

où ε_2 est un nombre positif donné. En effet, en l'absence de nourriture ($N_1 = 0$)

[‡] On peut consulter par exemple "Halte à la croissance" du club de Rome paru chez Fayard en 1972.

l'espèce numéro deux dépérit. γ_2 est un coefficient de proportionalité positif ou nul.

Après ces quelques considérations simplificatrices, on est conduit à résoudre le système différentiel suivant :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2 \end{cases}$$

où $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ sont des réels strictement positifs (si γ_1 ou γ_2 est nul, on se ramène très simplement à une seule équation).

1^o) Solutions particulières

Cherchons des solutions particulières constantes. Une solution évidente est $N_1 = N_2 = 0$. Elle ne présente aucun intérêt. La seule autre est :

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \quad \text{et} \quad N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$$

2^o) Cas général

Effectuons le changement de variable :

$$\begin{cases} N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} n_1 \\ N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} n_2 \end{cases}$$

En reportant, il vient :

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = \varepsilon_1 (1 - n_2) n_1 \\ \frac{dn_2}{dt} = \varepsilon_2 (1 - n_1) n_2 \end{cases}$$

Puis en éliminant dt entre les deux équations :

$$\frac{1 - n_1}{\varepsilon_1 n_1} dn_1 + \frac{1 - n_2}{\varepsilon_2 n_2} dn_2 = 0$$

Qui s'intègre immédiatement en :

$$\left(\frac{n_1}{\exp(n_1)} \right)^{\varepsilon_1} \cdot \left(\frac{n_2}{\exp(n_2)} \right)^{\varepsilon_2} = C$$

On peut donc étudier l'allure des trajectoires dans le plan (n_1, n_2) . Pour cela, on ré-écrit l'équation sous la forme :

$$(n_1 \exp(-n_1))^{\varepsilon_1} = C (n_2 \exp(-n_2))^{-\varepsilon_2}$$

Soit λ la valeur commune de chacun des deux membres de l'équation. On peut donc étudier chacune des courbes définie par les équations :

$$\lambda = (n_1 \exp(-n_1))^{\varepsilon_1} \quad (1)$$

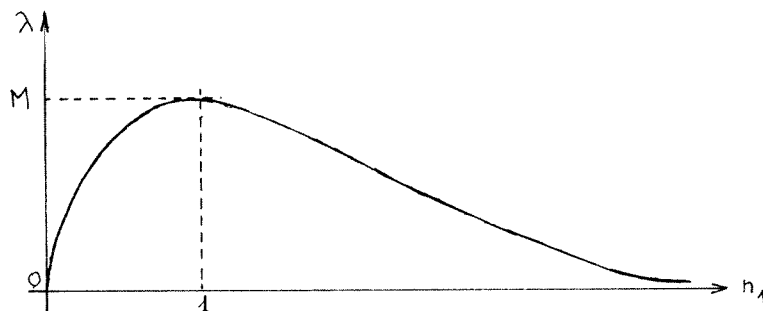
$$\lambda = c (n_2 \exp(-n_2))^{-\varepsilon_2} \quad (2)$$

3°) Etude de la courbe n° 1

La fonction $n_1 \mapsto \lambda$ est définie pour $n_1 > 0$. Elle est dérivable et sa dérivée peut s'écrire :

$$\lambda' = \varepsilon_1 (n_1 \exp(-n_1))^{\varepsilon_1 - 1} (1 - n_1) \exp(-n_1)$$

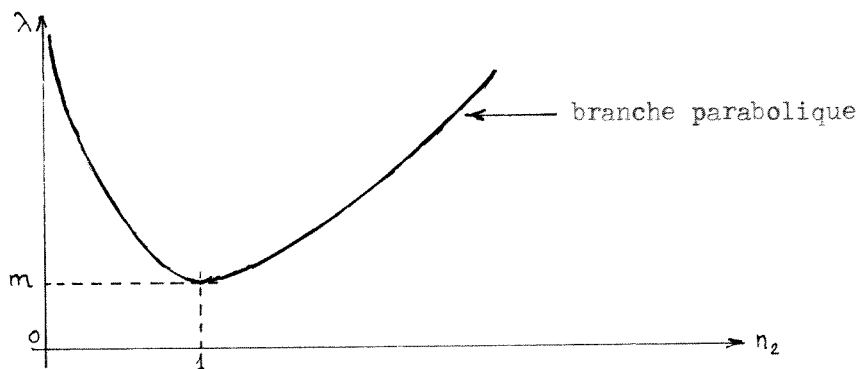
ce qui prouve que la fonction présente un maximum M pour $n_1 = 1$. Quand n_1 tend vers 0 alors λ tend aussi vers 0 et quand il tend vers l'infini, λ tend vers 0. L'allure de la courbe est donc la suivante :



La tangente à l'origine dépend de la valeur de ε_1 et de sa position par rapport à 1.

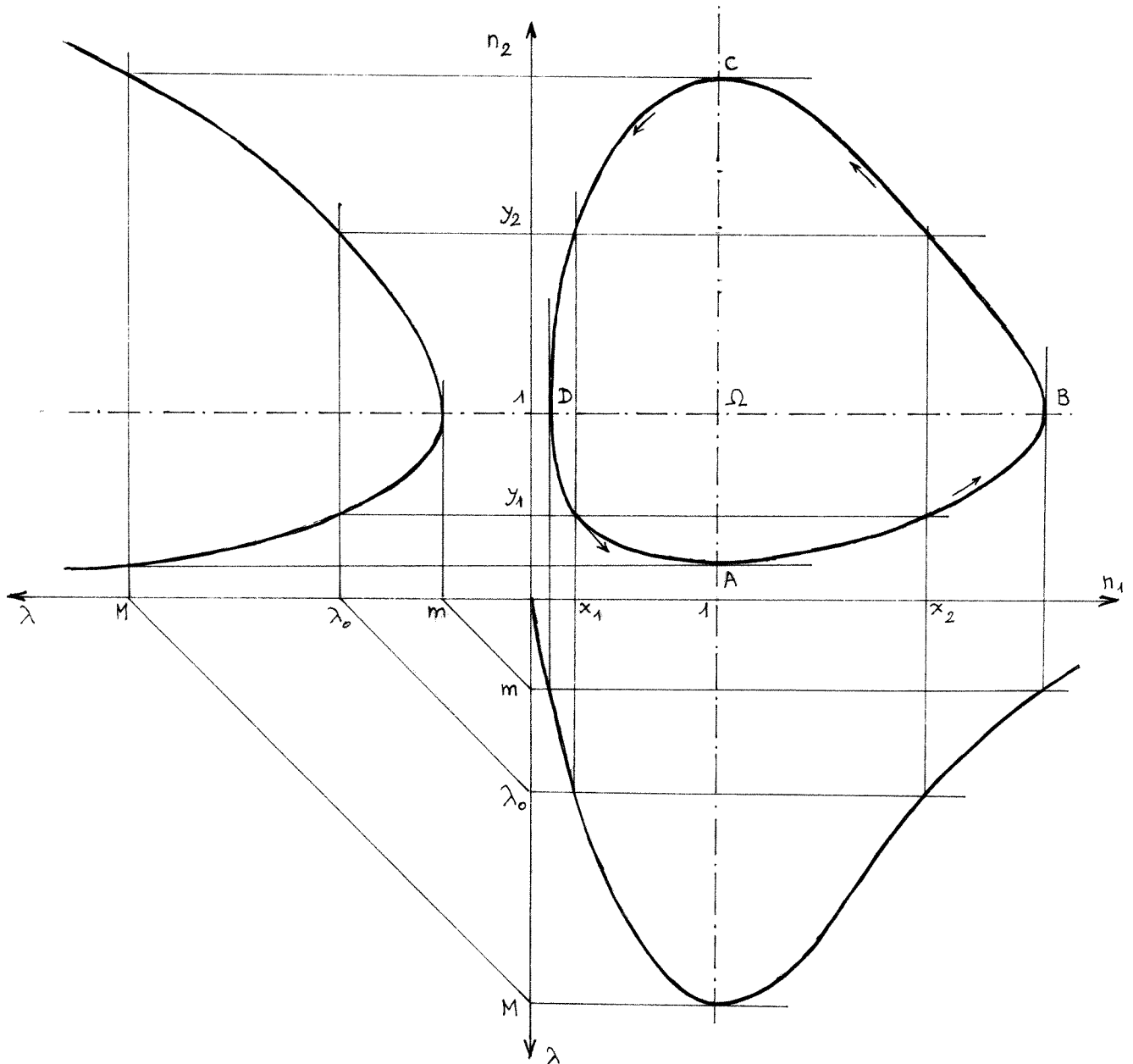
4°) Etude de la courbe n° 2

La fonction $n_2 \mapsto \lambda$ est à un facteur près, l'inverse de la fonction précédente. L'allure de la courbe est donc la suivante, avec un minimum m en $n_2 = 1$.



5°) Trajectoire dans le plan (n_1, n_2)

Pour construire la courbe trajectoire dans le plan (n_1, n_2) , traçons d'abord le repère orthonormé $(0, n_1, n_2)$ puis deux axes $(0, \lambda)$ prolongeant les axes $(0, n_1)$ et $(0, n_2)$. On peut ainsi tracer les courbes (1) et (2) précédentes respectivement dans les quadrants IV et II.



Considérons alors une valeur λ_0 que l'on reporte sur les deux axes. A cette valeur de λ_0 il correspond deux valeurs x_1 et x_2 pour n_1 et deux valeurs y_1 et y_2 pour n_2 . Alors les points (x_1, y_1) , (x_2, y_1) , (x_1, y_2) et (x_2, y_2) appartiennent à la courbe trajectoire. En faisant varier λ_0 entre les valeurs m et M on obtient toute la courbe trajectoire. Pour savoir dans quel sens elle est parcourue, le plus simple est de revenir aux équations différentielles initiales. Par exemple pour le point de coordonnées (x_1, y_1) , comme $x_1 < 1$ et $y_1 < 1$ on a :

$$\frac{dn_1}{dt} > 0 \quad \text{et} \quad \frac{dn_2}{dt} < 0$$

et par conséquent, la courbe est décrite dans le sens contraire de celui des aiguilles d'une montre.

Pour revenir aux variables N_1 et N_2 , il suffit de faire une dilatation des axes de façon que le point Ω de coordonnées (1,1) admette les coordonnées $(\varepsilon_2/\gamma_2, \varepsilon_1/\gamma_1)$. Ω représente la solution particulière constante.

L'allure même des courbes montre que tant qu'on ne s'écarte pas trop de Ω la solution obtenue est stable. Il y a donc un équilibre entre les deux espèces. Seulement il ne faut pas trop s'éloigner de Ω comme il a été dit au début de peur que N_1 ou N_2 ne devienne trop petit, les équations ne représentant plus alors la réalité du phénomène.

Si nous partons du point A, les prédateurs ont un effectif minimum et les proies peuvent se développer librement entraînant par voie de conséquence une augmentation de la population des prédateurs jusqu'au moment où le nombre de ceux-ci est tel que leur nourriture (les proies) commence à baisser (point B). A force de vivre sur leur capital, la disette s'installe (point C) entraînant une baisse de leur population ; mais la diminution de l'effectif des proies continue et ne s'arrête que quand l'espèce deux est suffisamment peu nombreuse (point D) ; alors seulement les proies peuvent à nouveau se reproduire presque librement et leur nombre s'accroît tandis que les prédateurs verront leur effectif continuer à baisser ... et le cycle recommence (point A). On remarque ainsi que chaque espèce réagit aux variations de population de l'autre avec un temps de retard

6°) Période d'un cycle

Qui dit phénomène cyclique, dit période. Nous ne chercherons pas la période dans le cas général ce qui est difficile, mais dans l'approximation des petites oscillations, c'est-à-dire dans le cas où la trajectoire s'écarte peu de .

En posant
$$\begin{cases} n_1 = 1 + h_1 \\ n_2 = 1 + h_2 \end{cases} \quad \text{l'équation différentielle s'écrit :}$$

$$\begin{cases} \frac{dh_1}{dt} = \varepsilon_1 h_2 (1 + h_1) \\ \frac{dh_2}{dt} = -\varepsilon_2 h_1 (1 + h_2) \end{cases}$$

et en négligeant le produit $h_1 h_2$ devant h_1 ou h_2 , ce qui revient à linériser les équations, il vient successivement :

$$\begin{cases} \frac{dh_1}{dt} = \varepsilon_1 h_2 \\ \frac{dh_2}{dt} = -\varepsilon_2 h_1 \end{cases} \quad \Longrightarrow \quad \begin{cases} \frac{d^2 h_1}{dt^2} + \varepsilon_1 \cdot \varepsilon_2 \cdot h_1 = 0 \\ \frac{d^2 h_2}{dt^2} + \varepsilon_1 \cdot \varepsilon_2 \cdot h_2 = 0 \end{cases}$$

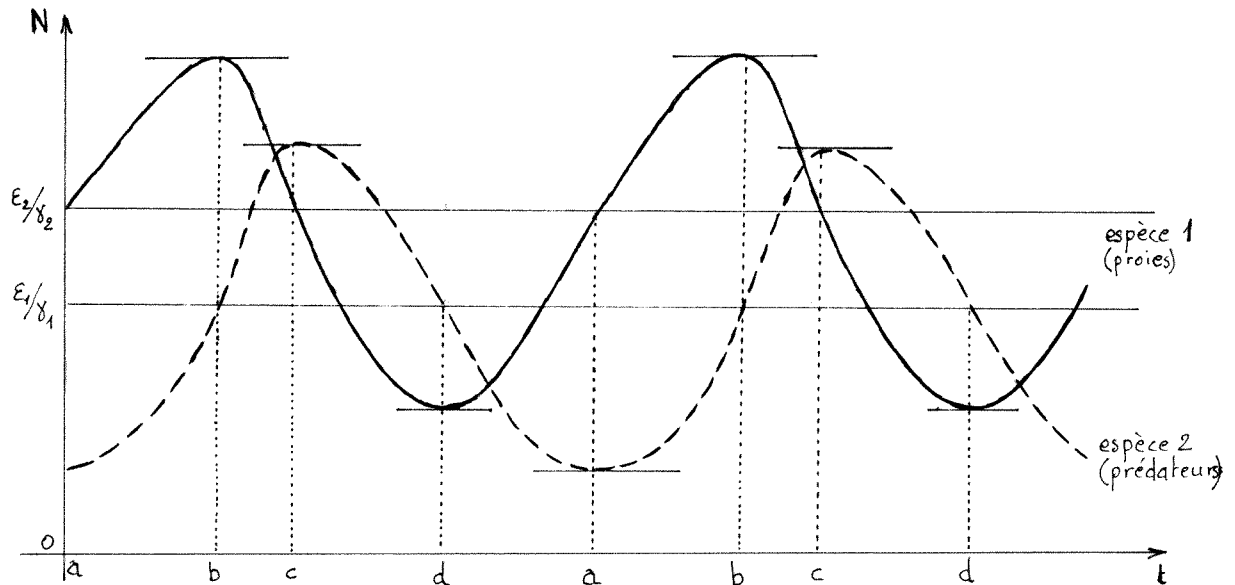
h_1 et h_2 vérifie une même équation différentielle linéaire du 2ème ordre. Cette équation est classique et admet pour solutions des fonctions trigonométriques de période :

$$T = \frac{2}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$$

$$h = A \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t) + B \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t)$$

7°) Evolution des populations en fonction du temps

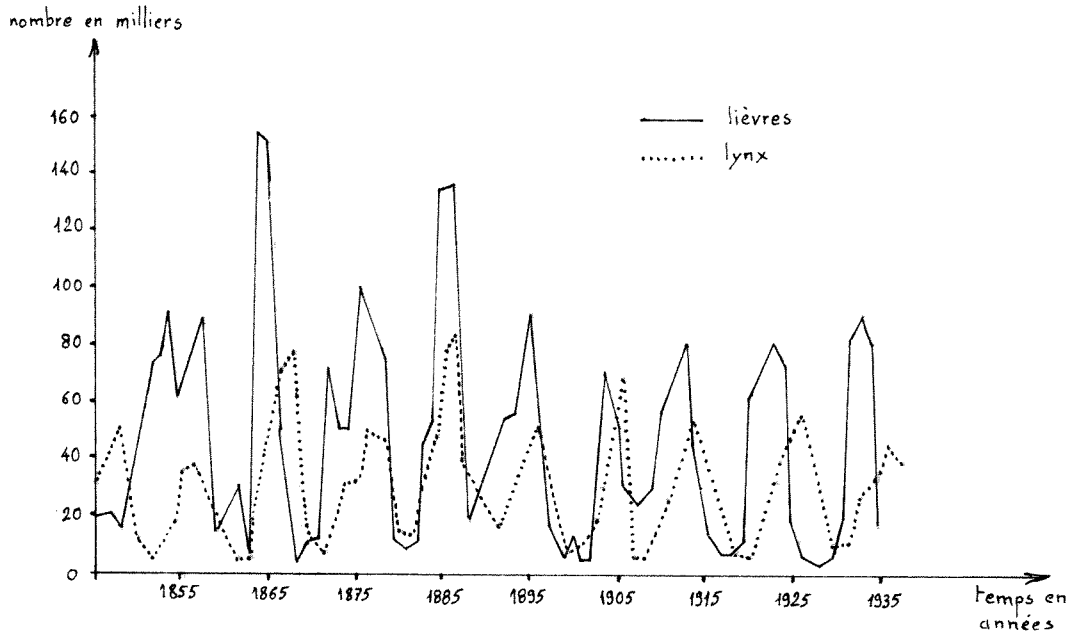
L'étude qualitative faite au (5°) montre qu'il y a un déphasage entre les mouvements des deux populations ; schématiquement le mouvement est le suivant :



les valeurs de t égalent à a, b, c et d correspondent aux passages en A, B, C et D sur la courbe trajectoire dans le plan (n_1, n_2) .

On peut comparer ce résultat avec le phénomène réellement observé par Volterra sur les lynx et les lièvres. On constate que le modèle mathématique décrit bien la réalité, en particulier pour les trois derniers cycles d'une durée d'une dizaine d'années.

Les prévisions du modèle de Volterra ont été bien vérifiées pour des populations de Protozoaires, où les milieux peuvent être contrôlés et rester stables et homogènes. Elles ont permis également une bonne interprétation de statistiques de pêcheries. Mais il faut reconnaître qu'il est nécessairement trop simple pour représenter la complexité des conditions naturelles en particulier la multiplicité des proies et des prédateurs, même dans les écosystèmes les plus simples.



IV - Perturbations dans le cas de deux espèces

Nous avons trouvé dans le cas général l'équation :

$$\left[\frac{\gamma_2}{\varepsilon_2} N_1 \exp\left(\frac{\gamma_2 N_1}{\varepsilon_2}\right) \right]^{\varepsilon_1} \left[\frac{\gamma_1}{\varepsilon_1} N_2 \exp\left(\frac{\gamma_1 N_2}{\varepsilon_1}\right) \right]^{\varepsilon_2} = C$$

Supposons qu'on détruit (par la chasse) l'une ou l'autre espèce proportionnellement au nombre d'individus de cet espèce.

- Si on chasse l'espèce numéro deux (espèce prédatrice) alors on peut considérer que cela revient à augmenter ε_2 (diminuer $-\varepsilon_2$) et la moyenne de l'espèce numéro un augmente.
- Si on chasse l'espèce numéro un (proies) cela revient à diminuer ε_1 et l'espèce numéro deux diminue.
- On peut aussi combiner les deux phénomènes. Mais les résultats obtenus plus haut ne sont valables que tant que ε_1 ne s'annule pas. A la limite, on trouverait :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\gamma_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2' + \gamma_2 N_1) N_2 \end{cases}$$

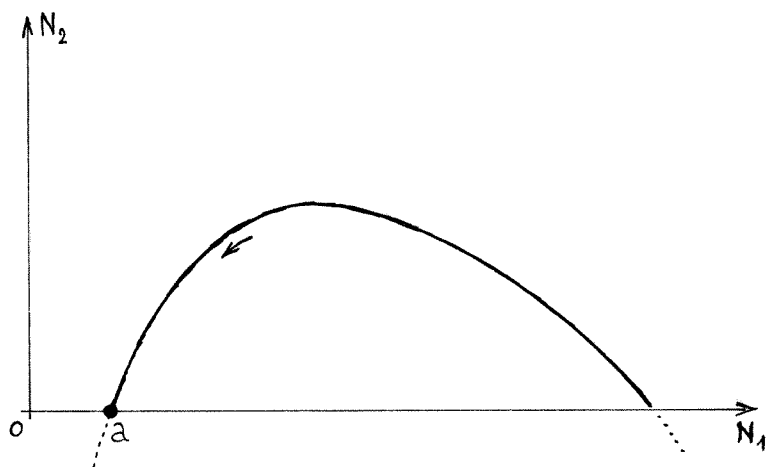
qui donne une intégrale sous la forme :

$$N_1^{-\varepsilon_2'} \exp(\gamma_2 N_1) \exp(\gamma_1 N_2) = C$$

ou encore :

$$N_2 = \varepsilon_2' \text{Log} N_1 - \frac{\gamma_2}{\gamma_1} N_1 + C'$$

et on voit qu'au bout d'un certain temps N_2 s'annule tandis que N_1 admet une valeur finie a . On trouve ci-dessous l'allure de la courbe dans le plan (N_1, N_2) .



Si la chasse est trop intensive, alors on passe à un système d'équations du type :

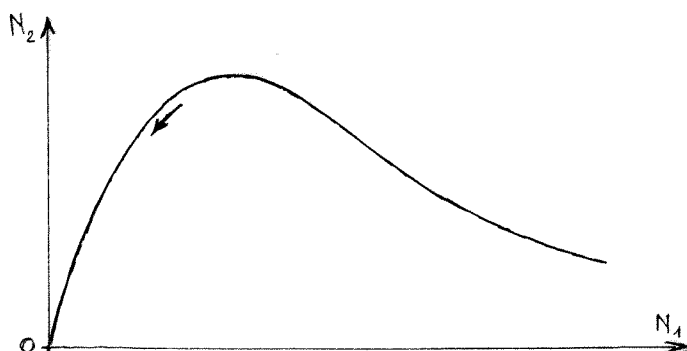
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (-\epsilon'_1 - \gamma_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\epsilon'_2 + \gamma_2 N_1) N_2 \end{cases}$$

qui admet une intégrale de la forme :

$$N_1^{\epsilon'_2} \exp(-\gamma_2 N_1) = C N_2^{\epsilon'_1} \exp(\gamma_1 N_2)$$

qui conduit à une allure de courbe qui est la suivante:

Et comme les deux dérivées par rapport au temps sont négatives à partir d'un certain moment, les deux populations décroissent et s'annulent au bout d'un temps fini.



V - Conclusion

L'intérêt de cette étude, en dehors des applications écologiques directes qui ont été données dans le cours du texte, est de mettre en évidence les temps de réponse qui apparaissent lors de la modification d'un système écologique. Par exemple si la consommation du DDT diminue pour s'annuler en 30 ans, la concentration moyenne dans l'organisme des poissons continuera à croître pendant 11 ans avant de décroître.

On peut généraliser l'étude précédente en introduisant d'autres phénomènes : Par exemple des courants migratoires ; on assiste alors à des oscillations amorties autour de l'équilibre. Une autre généralisation possible consiste à augmenter le nombre des espèces. Mais on est vite limité par la complexité des calculs et les difficultés qu'il y a à modéliser la réalité. Néanmoins cela ouvre un vaste champ de recherche. A l'heure actuelle, cependant, on s'oriente aussi vers des modèles probabilistes qui permettent de mieux cerner les évolutions de populations.

Jean Lefort