

## Le modèle proie-prédateur de Vito Volterra

## UN PEU D'HISTOIRE...

**Vito Volterra** (né le 3 mai 1860 à Ancône, dans les Marches et mort le 11 octobre 1940 à Rome) est un mathématicien et physicien italien.

Il est surtout connu pour ses travaux sur les équations intégro-différentielles, la dislocation des cristaux et la dynamique des populations. Il fut un opposant résolu au fascisme, n'hésitant pas à renoncer aux honneurs académiques par conviction politique.



Dès 11 ans il commence l'étude des mathématiques. Il étudie la « Géométrie » de Legendre et l'Arithmétique de Bertrand. À 13 ans, après avoir lu le livre de Jules Verne « De la Terre à la Lune », il cherche à calculer la trajectoire d'un projectile balistique de la Terre vers la Lune en considérant les champs gravitationnels de la Terre et de la Lune<sup>1</sup>. Il développa ainsi une approche visant à considérer une multitude de très courts intervalles de temps à l'intérieur desquels il pouvait faire de plusieurs paramètres des constantes. Il s'agit là des premiers balbutiements du développement des équations intégro-différentielles.



WIKIPÉDIA  
L'encyclopédie libre

## UN PEU D'HISTOIRE...



V. Volterra ca 1910

Vito Volterra se passionne pour les mathématiques, mais sa famille, très pauvre, désire le voir démarrer un commerce. Afin de l'en convaincre, ils le mettent en contact avec un cousin, ingénieur civil possédant un doctorat en mathématiques, Edoardo Almagia. Ce dernier, voyant le talent impressionnant du jeune Vito, décide plutôt de l'encourager sur la voie des mathématiques et convainc sa famille de l'y laisser aller.

En 1922, il s'oppose au régime fasciste de Benito Mussolini. Il est l'un des signataires de la « Déclaration intellectuelle ». En 1931, il refuse de signer le serment d'allégeance et doit alors démissionner de son poste universitaire, et part à l'étranger. Il se voit retirer tous ses privilèges et reconnaissances dans les universités italiennes (1931) et à l'*Accademia dei Lincei*. Il revient à Rome juste avant sa mort en 1940.

Après la guerre, vers les années 1925, il se tourne vers l'application des mathématiques à la biologie, et notamment à la dynamique des populations. Il est à l'origine du modèle prédateurs et proies grâce à son futur gendre Umberto d'Ancona, écologue qui étudiait les statistiques de pêche et demanda à son beau-père de modéliser mathématiquement cette dynamique des populations piscicoles<sup>2</sup> en Adriatique<sup>3</sup>.



QUELQUES PASSAGES  
DE LA TROISIEME PARTIE

C. Le modèle proie-prédateur de Volterra

Ressources pour la classe terminale  
générale et technologique

---

Mathématiques

Série S

Enseignement de spécialité

### C. Suites liées par une relation non linéaire

#### Le modèle proie-prédateur de Volterra

Le mathématicien Volterra a proposé en 1926 un modèle décrivant l'évolution conjointe des sardines et des requins constatée par des pêcheurs de l'Adriatique : les effectifs des deux espèces variaient de façon périodique en fonction du temps, avec la même période mais en étant décalées dans le temps.

On considère deux populations dont les effectifs à l'instant  $t$  sont notés  $A(t)$  et  $B(t)$ , qui désignent respectivement le nombre de proies et le nombre de prédateurs.

On suppose qu'en l'absence de prédateurs, la population des proies aurait un taux d'accroissement constant positif noté  $a$  et qu'en l'absence de proies, la population des prédateurs aurait un taux d'accroissement constant négatif noté  $-d$ .

On suppose de plus que lorsque les deux populations coexistent, l'effectif  $A(t)$  augmentera d'autant moins vite que  $B(t)$  sera grand et que l'effectif  $B(t)$  augmentera d'autant plus vite que  $A(t)$  sera grand.

Le modèle le plus simple est obtenu en supposant qu'il existe deux constantes positives  $b$  (quantité supposée constante de proies disparaissant par prédateur et par unité de temps, appelée « pression de prédation ») et  $c$  (quantité supposée constante de prédateurs « apparaissant » par proies et par unité de temps, appelée « accessibilité des proies ») telles que les coefficients d'accroissement par rapport au temps sont  $a - b B(t)$  et  $-d + c A(t)$ .

On aboutit ainsi au système (S) d'équations :

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = A(t)(a - bB(t)) \\ \frac{dB}{dt} = B(t)(-d + cA(t)) \end{cases}$$

Un tel système est appelé systeme dynamique. On peut aussi s'écrire  $\begin{cases} \frac{dA}{dt} = f(A(t), B(t)) \\ \frac{dB}{dt} = g(A(t), B(t)) \end{cases}$

On appelle trajectoire stationnaire du système tout couple de fonctions constantes  $(A^*, B^*)$  solution du système.

## 1. Discrétisation

Afin de « discrétiser » le problème, on décrit les populations à des instants successifs  $t$  et  $t + \delta$  à l'aide de deux suites  $(A_n)$  et  $(B_n)$  de premiers termes  $A_0$  et  $B_0$  (effectifs à l'instant 0) et telles que pour tout entier  $n$  :

$$\begin{cases} A_{n+1} - A_n = \delta A_n (a - bB_n) \\ B_{n+1} - B_n = \delta B_n (-d + cA_n) \end{cases} \quad \text{c'est-à-dire} \quad \begin{cases} A_{n+1} = A_n (1 + a' - b'B_n) \\ B_{n+1} = B_n (1 - d' + c'A_n) \end{cases}$$

où  $a' = \delta a$ ,  $b' = \delta b$ ,  $c' = \delta c$  et  $d' = \delta d$ .

La valeur des rapports  $\frac{a}{b}$  et  $\frac{d}{c}$  reste inchangée ; seules les valeurs des coefficients  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$  sont modifiées. Dans la suite, on note à nouveau  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$  les coefficients du système, et on s'intéresse donc à la résolution du système  $(S_1)$  :

$$\begin{cases} A_{n+1} = A_n (1 + a - bB_n) \\ B_{n+1} = B_n (1 - d + cA_n) \end{cases}$$

qui fournit des résultats « satisfaisants » à condition de prendre des petites valeurs pour les coefficients  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$ .

## 1. Discrétisation

Afin de « discrétiser » le problème, on l'aide de deux suites  $(A_n)$  et  $(B_n)$  de pour tout entier  $n$  :

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = A(t)(a - bB(t)) \\ \frac{dB}{dt} = B(t)(-d + cA(t)) \end{cases}$$

à des instants successifs  $t$  et  $t + \delta$  à  $B_0$  (effectifs à l'instant 0) et telles que

$$\begin{cases} A_{n+1} - A_n = \delta A_n (a - bB_n) \\ B_{n+1} - B_n = \delta B_n (-d + cA_n) \end{cases}$$

c'est-à-dire

$$\begin{cases} A_{n+1} = A_n (1 + a' - b'B_n) \\ B_{n+1} = B_n (1 - d' + c'A_n) \end{cases}$$

où  $a' = \delta a$ ,  $b' = \delta b$ ,  $c' = \delta c$  et  $d' = \delta d$ .

La valeur des rapports  $\frac{a}{b}$  et  $\frac{d}{c}$  reste inchangée ; seules les valeurs des coefficients  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$  sont modifiées. Dans la suite, on note à nouveau  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$  les coefficients du système, et on s'intéresse donc à la résolution du système  $(S_1)$  :

$$\begin{cases} A_{n+1} = A_n (1 + a - bB_n) \\ B_{n+1} = B_n (1 - d + cA_n) \end{cases}$$

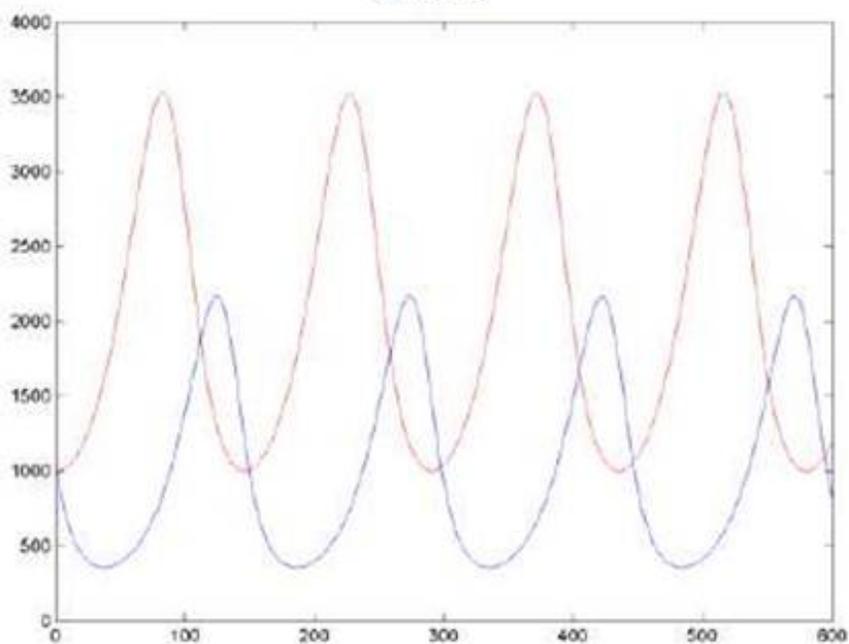
qui fournit des résultats « satisfaisants » à condition de prendre des petites valeurs pour les coefficients  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$ .

On observe qu'en faisant varier les coefficients  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$ , on peut obtenir des évolutions conjointes des deux populations très différentes.

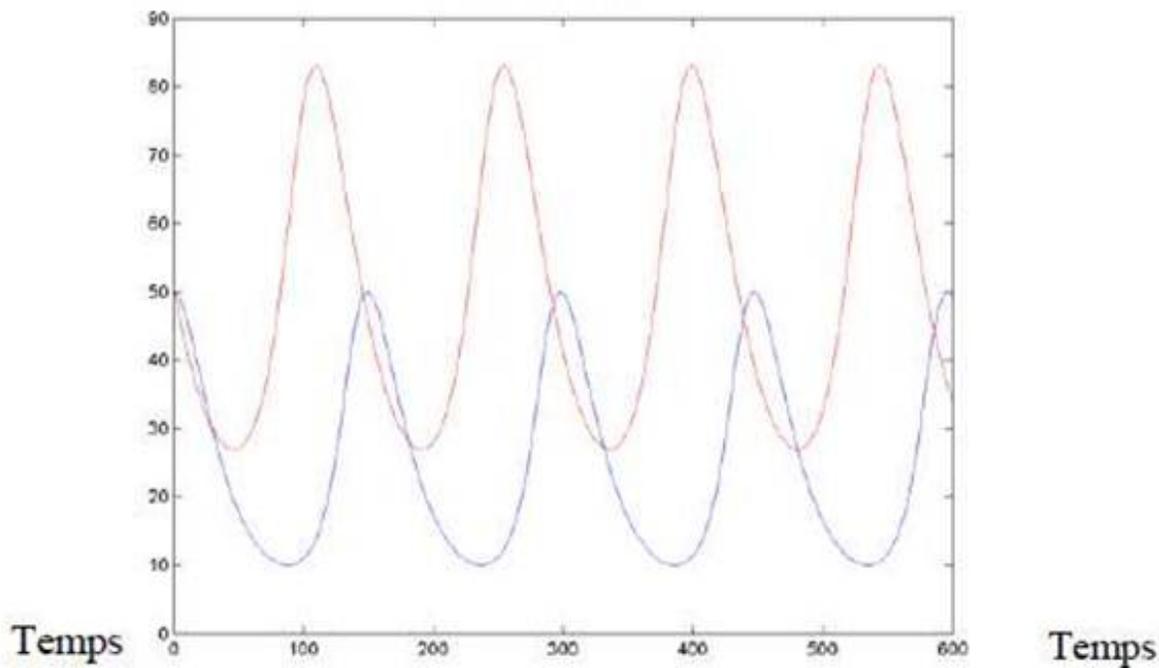
Les graphiques qui suivent représentent les évolutions simultanées des populations de proies et prédateurs. Ils sont obtenus à l'aide de la méthode d'Euler et réalisés avec le logiciel Matlab. Le nombre d'itération est 600, le pas égal à 1 et les données initiales sont 1000 proies et 50 prédateurs.

Les graphiques bleus sont obtenus avec les coefficients  $a = 0,05$ ,  $b = 0,002$ ,  $d = 0,04$  et  $c = 0,00004$  et les graphiques rouges avec les coefficients  $a = 0,05$ ,  $b = 0,001$ ,  $d = 0,04$  et  $c = 0,00002$ .

Proies

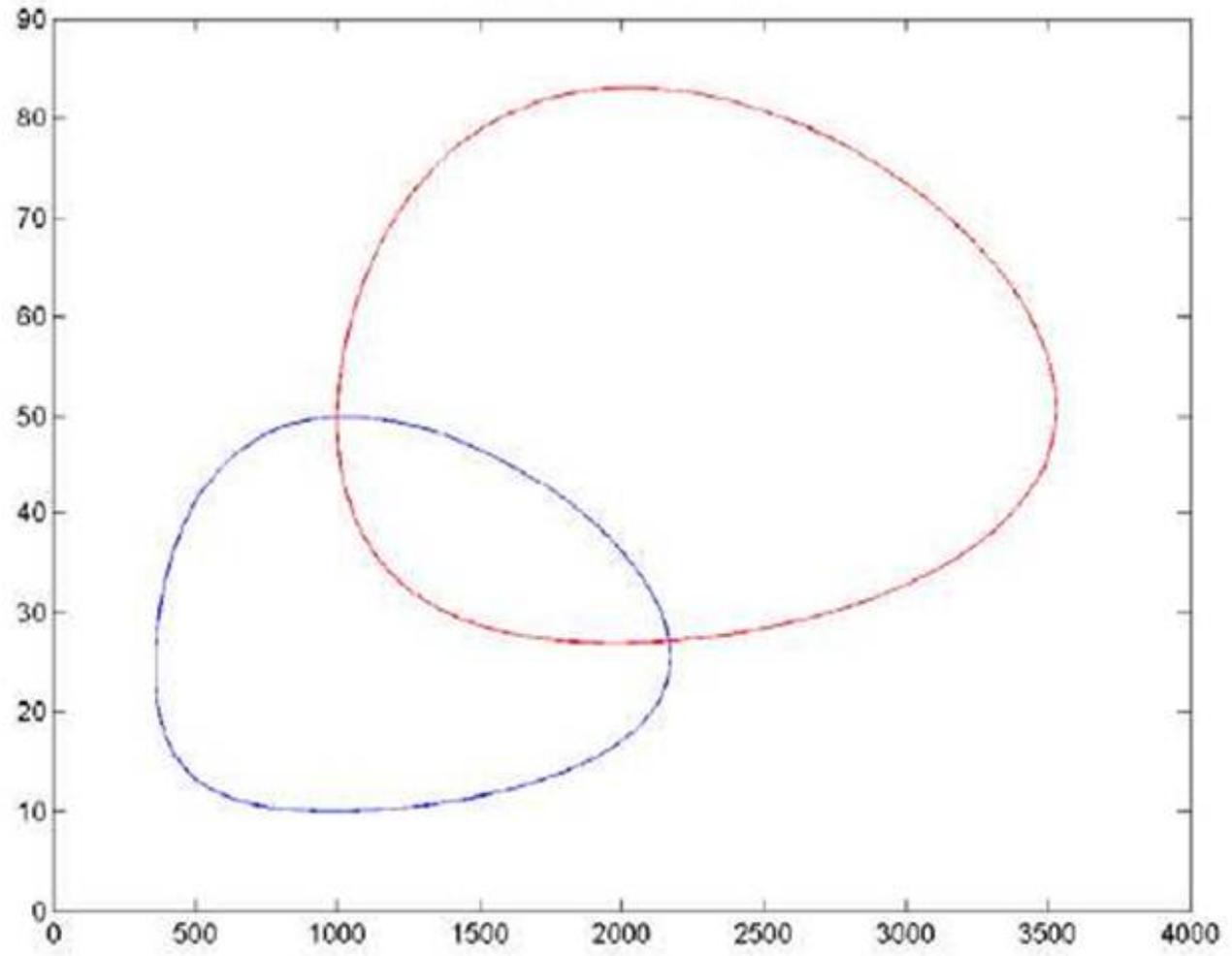


Prédateurs



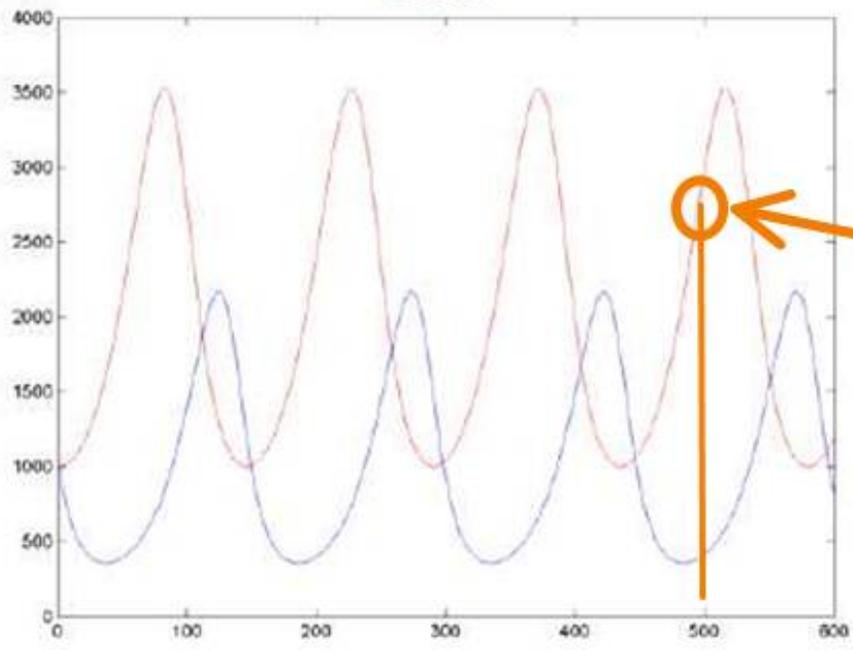
### Proies – Prédateurs

Prédateurs

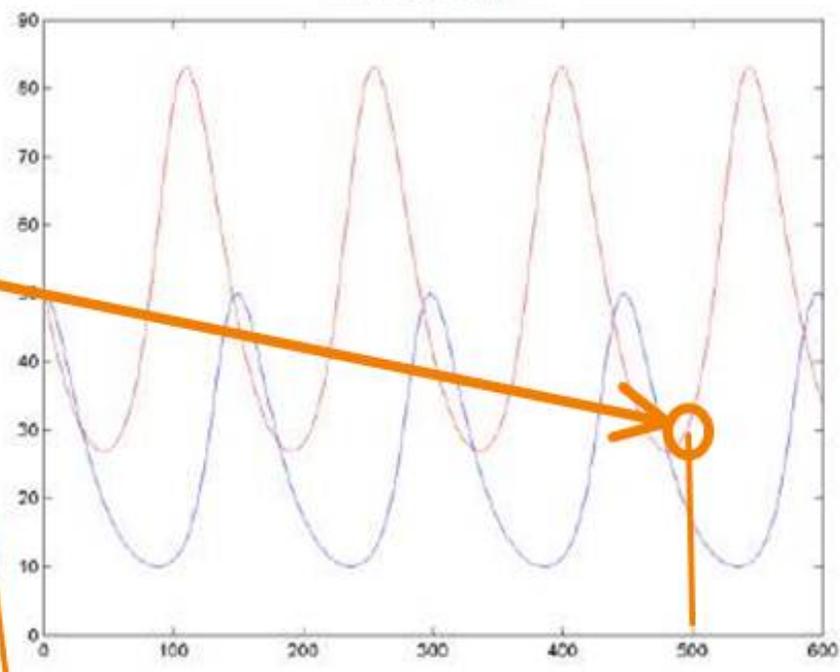


Proies

Proies



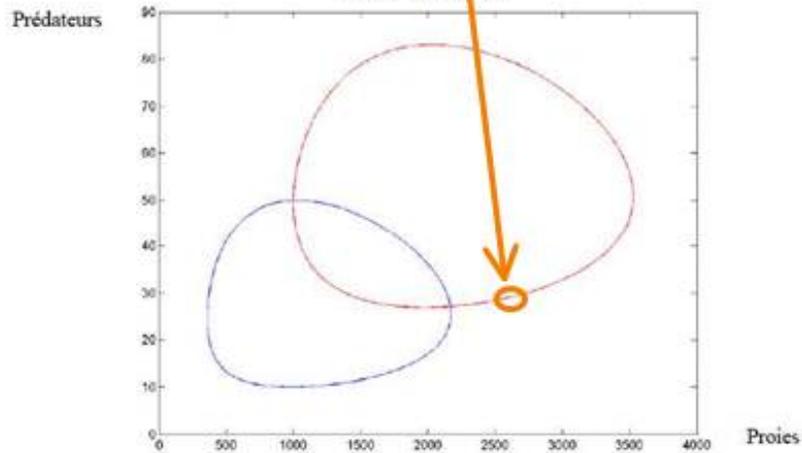
Prédateurs



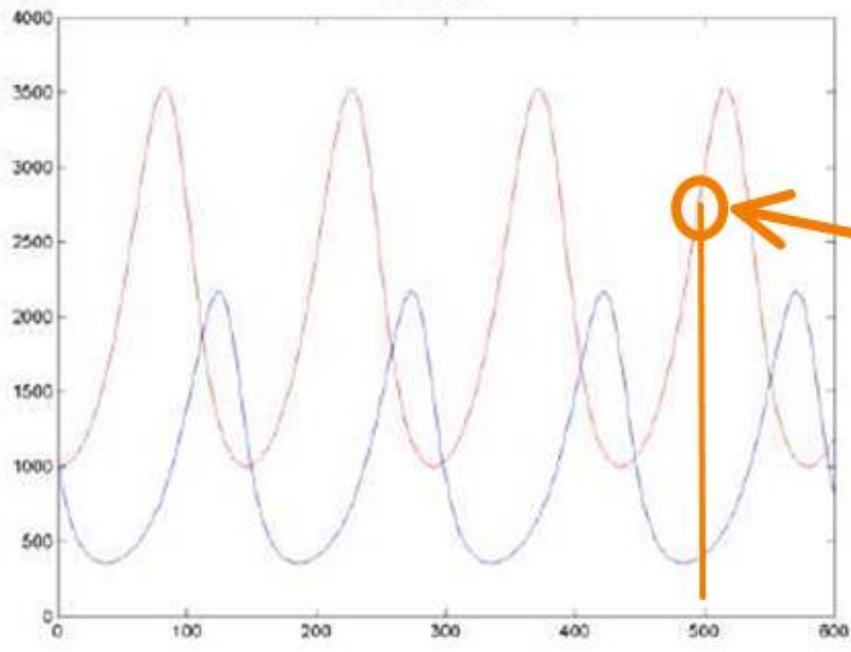
Temps

Temps

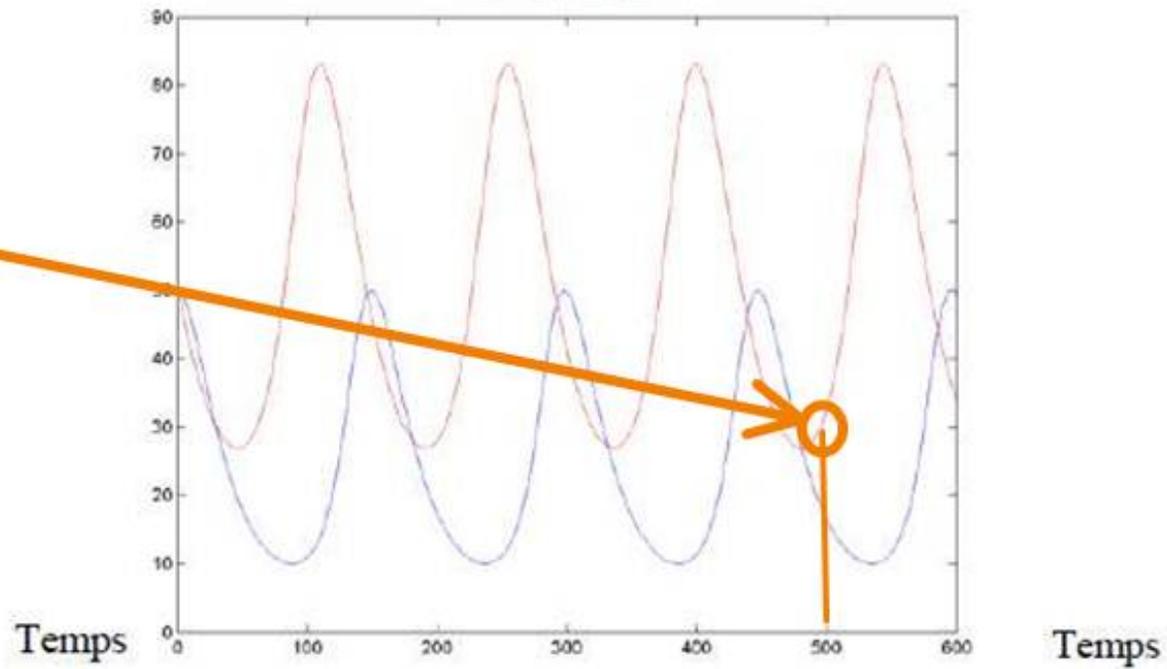
Proies - Prédateurs



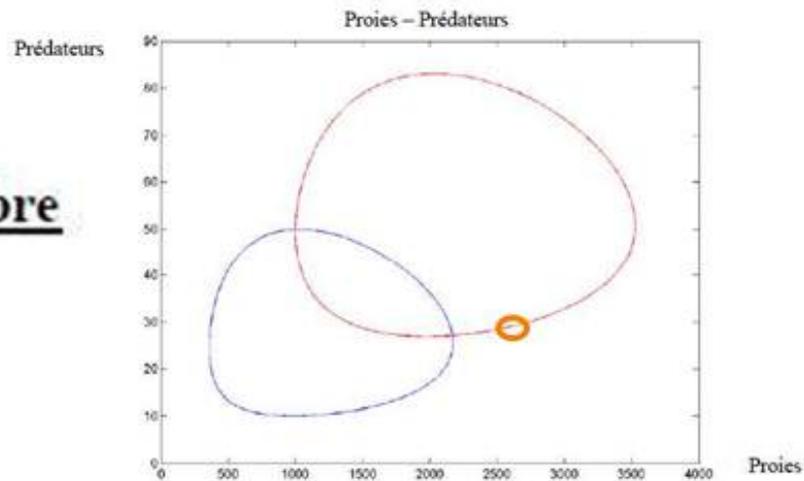
Proies



Prédateurs



## Recherche d'un équilibre



## 2. Recherche d'un équilibre

Les effectifs des deux populations sont constantes si et seulement si  $\begin{cases} A(t)(a - bB(t)) = 0 \\ B(t)(-c + dA(t)) = 0 \end{cases}$ .

Ceci donne deux couples de fonctions constantes correspondant à des trajectoires stationnaires :

$$(A^*, B^*) = (0, 0) \text{ et } (A^*, B^*) = \left( \frac{d}{c}, \frac{a}{b} \right).$$

Par exemple, pour  $a = 0,05$ ,  $b = 0,001$ ,  $d = 0,02$  et  $c = 0,00002$  on obtient les valeurs suivantes :

Nombre de Proies = 1000, Nombre de Prédateurs = 50.

Il est de plus possible de caractériser une trajectoire stationnaire, qui peut être stable si une petite perturbation de  $A$  ou de  $B$  est suivie d'un retour à  $(A^*, B^*)$  ou instable dans le cas contraire. Il est enfin possible de tracer le « portrait » du système dynamique en délimitant, dans le plan  $(A, B)$ , les régions où les signes de  $A'$  et  $B'$  sont constants et en traçant les lieux des points où l'une des dérivées  $A'$  et  $B'$  est nulle.

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = A(t)(a - bB(t)) \\ \frac{dB}{dt} = B(t)(-d + cA(t)) \end{cases}$$

## 2. Recherche d'un équilibre

Les effectifs des deux populations sont constantes si et seulement si  $\begin{cases} A(t)(a - bB(t)) = 0 \\ B(t)(-c + dA(t)) = 0 \end{cases}$ .

Ceci donne deux couples de fonctions constantes correspondant à des trajectoires stationnaires :

$$(A^*, B^*) = (0, 0) \text{ et } (A^*, B^*) = \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right).$$

Par exemple, pour  $a = 0,05$ ,  $b = 0,001$ ,  $d = 0,02$  et  $c = 0,00002$  on obtient les valeurs suivantes :

Nombre de Proies = 1000, Nombre de Prédateurs = 50.

Il est de plus possible de caractériser une trajectoire stationnaire, qui peut être stable si une petite perturbation de  $A$  ou de  $B$  est suivie d'un retour à  $(A^*, B^*)$  ou instable dans le cas contraire. Il est enfin possible de tracer le « portrait » du système dynamique en délimitant, dans le plan  $(A, B)$ , les régions où les signes de  $A'$  et  $B'$  sont constants et en traçant les lieux des points où l'une des dérivées  $A'$  et  $B'$  est nulle.

### 3. Linéarisation autour du point d'équilibre (d/c, a/b)

On reprend le système (S<sub>1</sub>)  $\begin{cases} A_{n+1} = A_n(1+a-bB_n) \\ B_{n+1} = B_n(1-d+cA_n) \end{cases}$  et on se place au voisinage du point d'équilibre en posant  $U_n = A_n - \frac{d}{c}$  et  $V_n = B_n - \frac{a}{b}$ .

On peut alors vérifier que le système (S<sub>1</sub>) équivaut au système  $\begin{cases} U_{n+1} = U_n - \frac{bd}{c}V_n - bU_nV_n \\ V_{n+1} = \frac{ac}{b}U_n + V_n + cU_nV_n \end{cases}$ .

Si on se place au voisinage du point d'équilibre, le terme  $U_nV_n$  peut être considéré comme

négligeable et on peut approximer le système (S<sub>2</sub>) par le système linéaire

$$\begin{cases} U_{n+1} = U_n - \frac{bd}{c}V_n \\ V_{n+1} = \frac{ac}{b}U_n + V_n \end{cases} \text{ qui se}$$

traduit matriciellement par

$$\begin{pmatrix} U_{n+1} \\ V_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{bd}{c} \\ \frac{ac}{b} & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} U_n \\ V_n \end{pmatrix}$$

Soit  $M = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{bd}{c} \\ \frac{ac}{b} & 1 \end{pmatrix}$ . On aura alors  $\begin{pmatrix} U_n \\ V_n \end{pmatrix} = M^n \begin{pmatrix} U_0 \\ V_0 \end{pmatrix}$

On peut étudier, à l'aide d'un logiciel et pour différentes valeurs de  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$ , les puissances successives de la matrice  $M$  et les termes successifs des suites  $(U_n)$  et  $(V_n)$ .

On peut aussi revenir au système continu et se placer à nouveau au voisinage de la trajectoire stationnaire en posant  $A(t) = U(t) + \frac{d}{c}$  et  $B(t) = V(t) + \frac{a}{b}$ .

On peut alors vérifier que le système (S) s'écrit

$$\begin{cases} \frac{dU}{dt} = -\frac{bd}{c}V(t) - bU(t)V(t) \\ \frac{dV}{dt} = \frac{ac}{b}U(t) - cU(t)V(t) \end{cases}$$

En négligeant cette fois-ci les termes en  $U(t)V(t)$ , le système devient

$$\begin{cases} \frac{dU}{dt} = -\frac{bd}{c}V(t) \\ \frac{dV}{dt} = \frac{ac}{b}U(t) \end{cases}$$

En dérivant à nouveau les deux équations du système on aboutit à  $U''(t) = -adU(t)$  et  $V''(t) = -adV(t)$ .

On admet qu'il existe donc des constantes  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  et  $\delta$  telles que, en notant  $\omega = \sqrt{ad}$  ( $a$  et  $d$  constantes positives par hypothèse), on ait:

$$U(t) = \alpha \cos(\omega t) + \beta \sin(\omega t) \text{ et } V(t) = \gamma \cos(\omega t) + \delta \sin(\omega t).$$

Cela justifie la périodicité observée expérimentalement dans le système proie-prédateurs, la période valant ici  $\frac{2\pi}{\sqrt{ad}}$ .

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = A(t)(a - bB(t)) \\ \frac{dB}{dt} = B(t)(-d + cA(t)) \end{cases}$$

#### 4. Modèle perturbé

Pour rendre le modèle plus réaliste, on peut limiter les ressources alimentaires des proies, ce qui limite leur croissance. Il existe alors une constante  $k$  telle que le système dynamique s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = A(t)(a - bB(t) - kA(t)) \\ \frac{dB}{dt} = B(t)(-d + cA(t)) \end{cases}$$

Les trajectoires stationnaires correspondent alors aux points d'équilibre  $(A^*, B^*) = (0, 0)$  et

$$(A^*, B^*) = \left( \frac{d}{c}, \frac{a}{b} - k \frac{d}{bc} \right).$$

En posant cette fois-ci  $A(t) = U(t) + \frac{d}{c}$  et  $B(t) = V(t) + \frac{a}{b} - k \frac{d}{bc}$  et en négligeant encore les

termes en  $U(t)V(t)$ , on aboutit au système linéaire 
$$\begin{cases} \frac{dU}{dt} = -k \frac{d}{c} U(t) - \frac{bd}{c} V(t) \\ \frac{dV}{dt} = \left( \frac{ac}{b} - k \frac{d}{b} \right) U(t) \end{cases}$$
 dont la matrice

associée est 
$$N = \begin{pmatrix} -k \frac{d}{c} & -\frac{bd}{c} \\ \frac{ac - kd}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

On peut comme précédemment (à une ré-écriture des coefficients près) lui associer le système discrétisé linéarisé :

$$\begin{cases} U_{n+1} = \left( 1 - k \frac{d}{c} \right) U_n - \frac{bd}{c} V_n \\ V_{n+1} = \left( \frac{ac - kd}{b} \right) U_n + V_n \end{cases}$$

Dans le cas où  $a = 0,05$ ,  $b = 0,001$ ,  $d = 0,04$  et  $c = 0,00004$ , le point d'équilibre non trivial est

$$(A^*, B^*) = (1000, 50 - k10^6) \text{ et } N = \begin{pmatrix} -1000k & -1 \\ 0,002 - 40k & 0 \end{pmatrix}$$

On peut alors faire varier  $k$  et constater, sur le système discrétisé, que pour des valeurs très petites de  $k$ , le système converge vers le point d'équilibre, lorsque les valeurs initiales sont proches de ce point d'équilibre.