

Pré-requis : partie 1 (donc dérivée fonction exp + produit)

I. Résoudre numériquement des équations différentielles (logiciel)	3
II. Modèle logistique avec prédation	4
III. Modèle de Lotka-Volterra (1925)	4
III.1 Présentation de ce modèle célèbre	4
III.2 Le lynx et le lièvre des neiges	5
III.2.1 Historique	5
III.2.1.1 Lynx canadensis : Elton et Nicholson remarquent des variations cycliques	5
III.2.1.2 Lepus americanus : Mac Lulich	7
III.2.2 Étude mathématique	7
III.2.2.1 Plan de phase	7
III.2.2.2 Point fixe du système différentiel	9
III.2.3 Une collecte des résultats très difficile... et sujette à critiques !	9
III.2.4 Une morale de cet exemple : critique de l'analyse historique	12
III.3 Historique du modèle Lotka-Volterra	12
III.3.1 Lotka et la biologie physique	13
III.3.2 Volterra et la « théorie mathématique de la lutte pour la vie »	13
III.3.2.1 Quelques éléments biographiques	13
III.3.2.2 Une histoire de poissons : les origines du modèle proie-prédateurs	14
III.3.2.3 Que s'est-il (certainement) passé dans la mer Adriatique ? La troisième loi de Volterra	15
III.3.2.4 Les données d'Umberto d'Ancona : "c'est tout ?!" + "encore une histoire d'argent !"	16
III.3.3 Et après Volterra ? Gause, Holling...	18
III.3.4 Pourquoi le modèle Lotka-Volterra manque de réalisme ?	18
IV. Travaux de Lotka et Volterra : des modèles un peu plus compliqués	19
IV.1 Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique	19
IV.2 Modèle de compétition de Lotka-Volterra	19
V. Modèle de Rosenzweig-MacArthur : satiété des prédateurs (1963)	20
VI. Vers un déclin inévitable ? Choisissons la descente prospère !	20
VII. On reprend tout discrètement ?	22
Sources des parties 1 et 2	23

Une terre et une humanité en équilibre, ce serait une population de cent à cinq cent millions de personnes.

L'humanité disparaîtra, bon débarras ! (2006), Jacques-Yves Cousteau

Nous pensons souvent - et ça fait peur - que la population du globe va finir par éclater.

Nous n'y pensons jamais au moment de faire l'amour.

Arthur Hope



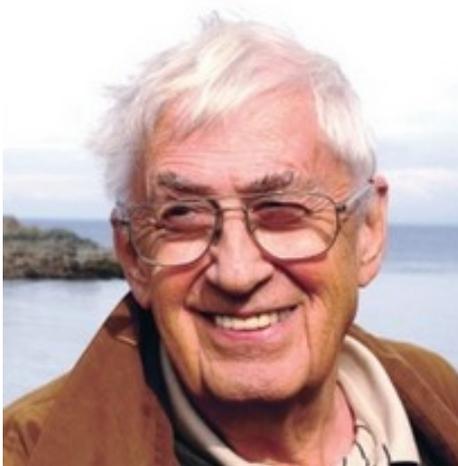
Lotka (1880-1949)



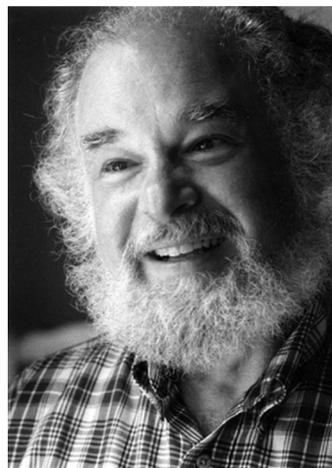
Volterra (1860-1940)



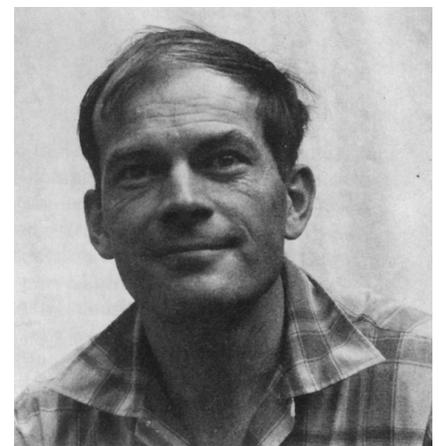
d'Ancona (1896-1964)



Holling (1930-)



Rosenzweig (1941-)



MacArthur (1930-1972)

Modèles de Lotka-Volterra	Modèle de compétition de Volterra	Modèles de Holling	Modèle de Rosenzweig-MacArthur
$\begin{cases} X' = aX - bXY \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$ <p>et</p> $\begin{cases} X' = aX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - bXY \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$	$\begin{cases} X' = aX \left(1 - \frac{X + \alpha Y}{K_1}\right) \\ Y' = cY \left(1 - \frac{Y + \beta X}{K_2}\right) \end{cases}$	$\begin{cases} X' = aX - \frac{B\alpha XY}{1 + B\beta X} \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$ <p>et</p> $\begin{cases} X' = aX - \frac{B\alpha X^2 Y}{1 + B\beta X^2} \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$	$\begin{cases} X' = aX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{bXY}{\lambda + X} \\ Y' = -cY + \frac{dXY}{\lambda + X} \end{cases}$

Dans la partie 1, nous avons étudié l'évolution (croissance ou décroissance) d'une population : modèle exponentiel de Malthus, logistique de Verhulst, etc.

Mais étudier une population est souvent plus ardu: modéliser des phénomènes naturels est un exercice compliqué. **Il arrive souvent, par exemple, que l'évolution d'une population soit directement liée à celle d'une autre** : un chat mange des souris ; le lynx du Canada mange des lièvres ; en arrivant sur le continent américain, les colonialistes ont tué les Indiens d'Amérique ; etc.

C'est ce type d'interaction que nous allons étudier ici : les modèles proies/prédateurs.

Par la suite, sauf indication contraire, on notera X la fonction qui représente la population des proies à un instant t , et Y la fonction qui représente la population des prédateurs à ce même instant t .

I. Résoudre numériquement des équations différentielles (logiciel)

Parfois, on se sait pas calculer de solution exacte à l'aide d'une formule (ou ne le souhaite pas). On est alors contraint d'étudier numériquement ce système, en approchant ses solutions : il existe de nombreuses méthodes pour cela¹, la plus célèbre étant la *méthode d'Euler* (qui consiste à approcher localement une courbe solution par ses tangentes, donc par le nombre dérivé ; trouvée par Leonard Euler en 1768).

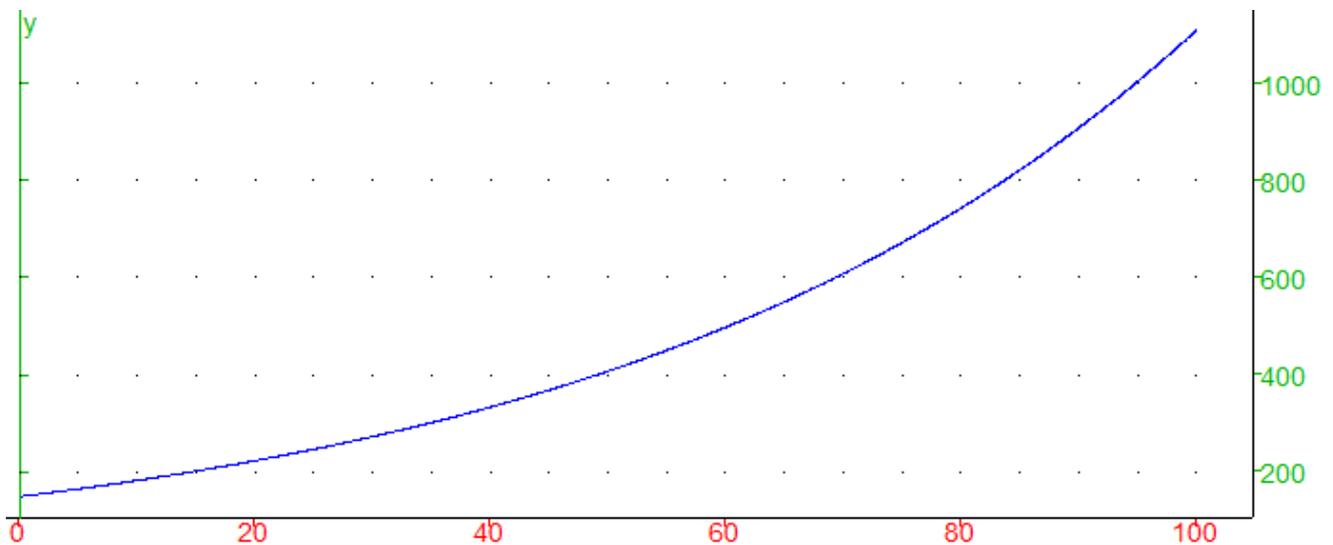
La méthode la plus utilisée est sans doute la *méthode de Runge-Kutta d'ordre 4* (trouvée par deux mathématiciens allemands, Runge et Kutta en 1901), bien plus stable² : en effet, *les méthodes de résolution numérique d'équations différentielles donnent parfois des résultats approximatifs, qu'il faut savoir déceler et critiquer et maîtriser...* Malgré la qualité de cet algorithme, l'utilisateur ne doit jamais perdre de vue qu'il ne s'agit que d'une approximation de la solution et qu'il existe bien de cas où elle pourrait se révéler très éloignée de la solution exacte. L'idéal est de compléter chaque fois qu'on le peut, le calcul numérique approché par une étude qualitative qui permet de contrôler la validité de l'approximation fournie par la méthode numérique. Eh oui, *l'ordinateur n'est pas près de nous remplacer* =)

Sur le logiciel Xcas, il est possible de représenter graphiquement la solution d'une équation différentielle. Pour faire cela, Xcas utilise donc des approximations numériques de cette solution.

Exemple de code pour résoudre l'équation différentielle $X' = 0,02X$ lorsque $X(0) = 150$.
L'affichage se fait pour t variant de 0 à 100.

```
ClrGraph;  
plotode(0,02*x,[t=0..100,x],[0,150], tstep=0.05, plan, affichage=bleu);
```

On obtient :



1 Demandez à votre professeur de vous présenter rapidement ces méthodes.

Sinon, ce document est très bien fait : <http://wwwens.aero.jussieu.fr/lefrere/master/mni/mnncs/cours/equa-diff-x4.pdf>

2 La méthode RK4 est très populaire car elle correspond à un bon compromis entre complications de programmation et augmentation du temps de calcul d'une part, et taille de l'erreur commise d'autre part.

II. Modèle logistique avec prédation

Afin de prendre en compte une interaction proie/prédateur, une première idée « toute simple » est de reprendre le modèle logistique de Verhulst, mais en lui appliquant un terme qui symbolise l'effet des prédateurs sur les proies. Autrement dit, l'équation devient :

$$X' = r X \left(1 - \frac{X}{K} \right) - f(X)$$

où $f(X)$ désigne le terme de prédation (une expression qui dépend de X).

Un exemple célèbre d'utilisation d'un tel modèle est une étude menée au Canada en 1978 : Ludwig-Jones et Holling étudient l'évolution des vers du bourgeon de l'épinette (une espèce d'épicéa), qui sont un fléau national au Canada. Le modèle qu'ils proposent est le suivant :

$$X' = r X \left(1 - \frac{X}{K} \right) - \frac{b X^2}{a^2 + X^2}, \text{ où } a > 0 \text{ et } b > 0.$$

Autrement dit, il s'agit du modèle logistique de Verhulst appliqué aux proies, auquel on rajoute un terme qui représente l'effet des prédateurs (les oiseaux) sur la population des proies (les vers).

Les 4 paramètres du modèle sont r (le taux de fertilité sans prédateur), K (la population maximale supportée par l'environnement sans prédateur ; ici la densité du feuillage des arbres), a (le seuil de déclenchement de la prédation) et b (qui contrôle l'intensité maximale de prédation).

Si $X(t)$ est faible, le prédateur a peu d'influence sur la croissance.

La prédation augmente avec la population, devient significative quand $X(t)$ est proche de a , pour atteindre rapidement ensuite sa valeur maximale.

Utilisez un logiciel pour représenter graphiquement (sur le même graphique) les solutions :

- du modèle de Verhulst ;
- du modèle de Verhulst avec prédation.

On prendra comme paramètres :

$$r:=0.2; a:=10; K:=300; b:=0.4 ;$$

Prenez ensuite d'autres paramètres qui vous semblent modéliser une situation fictive, et visualisez l'effet de la prédation avec ce modèle. Cela vous semble-t-il efficace ?

III. Modèle de Lotka-Volterra (1925)

III.1 Présentation de ce modèle célèbre

Ce modèle, défini par un système de deux équations différentielles, est né dans les années 1920 avec les travaux du mathématicien et statisticien américain Alfred Lotka (1880-1949), et du mathématicien et physicien Vito Volterra (1860-1940). Ils ont proposé indépendamment³ (et à peu près simultanément !) **le premier modèle mathématique** pour tenter de décrire l'interaction entre une population de proies et une population de prédateurs ou, plus généralement, une interaction de type « ressource-consommateur » :

- Volterra proposa en 1926 une modélisation élémentaire de la dynamique d'une population composée de proies et de leurs prédateurs pour expliquer les proportions fluctuantes de poissons pêchés dans l'Adriatique ;

- Lotka avait lui aussi étudié ces mêmes équations en 1925 pour modéliser des concentrations d'espèces chimiques présentant elles-aussi des comportements périodiques.

Les hypothèses du modèle sont :

- en l'absence de prédateurs, **le nombre de proies croît indéfiniment** « de façon malthusienne », c'est-à-dire en suivant le modèle exponentiel ;

- en l'absence de proies, **le nombre de prédateurs décroît indéfiniment** en suivant le modèle exponentiel ;

3 Voir III.3.1 et III.3.2

- le taux d'accroissement des proies diminue en proportion du nombre de prédateurs ; ***l'interaction entre les proies et les prédateurs conduit à une diminution du nombre de proies***. Cette diminution est proportionnelle au nombre de rencontres entre les proies et les prédateurs, donc proportionnelle au produit du nombre de prédateurs par le nombre de proies ;

- ***la même interaction conduit à une augmentation du nombre de prédateurs***. Cette augmentation est proportionnelle au nombre de rencontres entre les proies et les prédateurs, donc proportionnelle au produit du nombre de prédateurs par le nombre de proies.

$X(t)$ représente le nombre de proies à l'instant t , et $Y(t)$ le nombre de prédateurs.

On a alors : $\begin{cases} X' = aX - bXY \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$. C'est ce qu'on appelle un ***système différentiel***.

Quatre termes (supposés positifs) apparaissent, dont l'interprétation est la suivante :

- a est le taux d'accroissement de la population, en l'absence de prédateur

- b est le taux de prélèvement des proies par les prédateurs :

XY représente le nombre de rencontres possibles entre proies et prédateurs ;

b mesure l'efficacité avec laquelle les prédateurs chassent les proies

- c est le taux de diminution de la population des prédateurs quand aucune proie n'est disponible

- d est le taux d'accroissement des prédateurs, quand $X(t)$ proies sont disponibles :

XY est le nombre de rencontres... ;

d mesure l'efficacité avec laquelle la consommation de proie permet d'augmenter la population des prédateurs.

Remarque : le modèle de Lotka-Volterra a aussi été employé par le neuropsychiatre américain Allan Hobson pour décrire les relations entre les neurones *cholinergiques* responsables du sommeil paradoxal et les neurones *aminergiques* liées à l'état de veille.

III.2 Le lynx et le lièvre des neiges

III.2.1 Historique

III.2.1.1 *Lynx canadensis* : Elton et Nicholson remarquent des variations cycliques



Le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) est un félin commun en Amérique du Nord.

Sa magnifique fourrure est recherchée depuis les débuts de la colonie.

Sa chair est également appréciée des trappeurs nord-côtières et des peuples autochtones.

Le lynx du Canada est exclusivement carnivore, il dépend étroitement de sa proie principale : le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). ***Lorsque le lièvre abonde, il constitue la principale source de nourriture du lynx*** : l'analyse des contenus stomacaux du lynx du Canada révèle que le lièvre d'Amérique contribue à au moins 60 % de sa diète hivernale et à 40 % de son régime alimentaire en été.

En période de fortes densités, le lièvre peut constituer jusqu'à 90 % de l'alimentation du lynx.

Un lynx consomme en moyenne de 170 à 200 lièvres par année.

Il se nourrit aussi parfois d'écureuils, de tamias, de souris, de campagnols, de castors, de rats musqués, etc. Des canards, des passereaux et parfois des renards peuvent également être capturés.

La femelle n'aurait qu'une seule ovulation par année.

Avant l'accouplement, le mâle goûte l'urine de la femelle afin de déterminer son état de réceptivité.

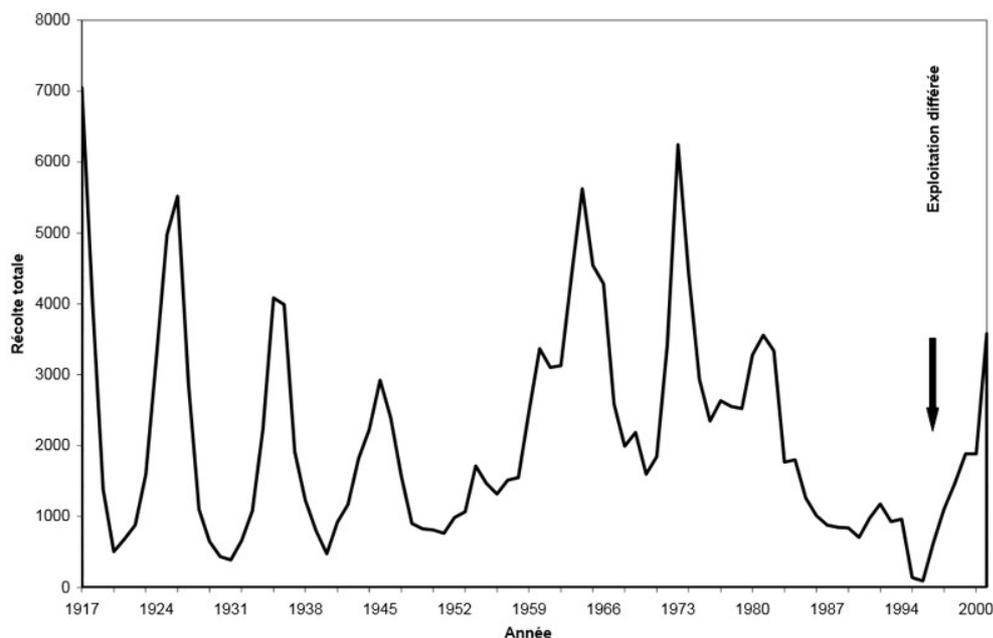
Le mâle est polygame et il ne demeure avec la femelle que pour la courte période de l'accouplement.

La portée compte généralement de 3 à 4 chatons.

La femelle assume seule l'élevage des jeunes qui demeurent avec leur mère jusqu'au printemps suivant.

Charles Elton et Mary Nicholson ont été les premiers à décrire avec précision les variations cycliques des populations de lynx en Amérique du Nord. **En 1942, ils font un travail de compilation considérable⁴ à partir des registres de la compagnie de la baie d'Hudson.** Ils établissent, à partir des documents relatifs à la vente des fourrures de la Compagnie de la Baie-d'Hudson, l'existence de 19 cycles complets d'abondance du lynx entre 1852 et 1935, dont la durée moyenne était de 9,6 ans entre les pics d'abondance. La fréquence des oscillations notées est assez constante; toutefois, l'amplitude des pics peut être variable.

Au Québec, l'analyse des données de récolte depuis 1917 a permis d'évaluer la fréquence des oscillations du cycle à 9,1 ans :



ÉVOLUTION DE LA RÉCOLTE DE LYNX DU CANADA AU QUÉBEC DE 1917 À 2001.

Plusieurs études⁵ ont tenté d'expliquer ce phénomène cyclique en le reliant à différents facteurs comme l'activité solaire, le cycle lunaire, les conditions météorologiques, les feux de forêts, etc. Dans les faits, la variation cyclique des populations de lynx a été reliée assez rapidement aux cycles de 10 ans qui caractérisent les populations de lièvres d'Amérique.

Le cycle du lynx est généralement déphasé de un à deux ans par rapport au cycle du lièvre.

Depuis longtemps, ce phénomène est considéré comme un exemple typique des liens entre un prédateur et sa proie.

L'interaction entre le lièvre d'Amérique et ses ressources alimentaires semblait la raison fondamentale qui amorçait ce cycle. Toutefois, Krebs et ses collaborateurs concluent en 1995, après une étude d'une durée de huit ans réalisée au Yukon (Canada), que la nourriture et la prédation ont un effet plus qu'additif sur les populations de lièvres et que c'est l'interaction de trois niveaux trophiques⁶ qui génère le cycle.

4 *The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada*

Ouvrage disponible ici : http://www.science.unitn.it/AnalisiInfoTLC/SSP/SSP14_15/projects/Elton-1942-J-Anim-Ecol.pdf

5 Elton et Nicholson en 1942; Bulmer en 1974; Archibald en 1977.

6 Un réseau trophique est un ensemble de chaînes alimentaires reliées entre elles au sein d'un écosystème et par lesquelles l'énergie et la biomasse circulent. Le terme trophique se rapporte à tout ce qui est relatif à la nutrition d'un tissu vivant ou d'un organe. Par exemple, une relation trophique est le lien qui unit le prédateur et sa proie dans un écosystème.

Les lynx qui survivent à cette baisse importante des populations constituent ce que l'on appelle le « noyau résiduel ». C'est à partir de celui-ci que les populations de lynx peuvent se reconstituer lors du prochain cycle. *L'effet du piégeage (pour la fourrure) en bas de cycle peut être désastreux parce qu'il se fait à partir du noyau résiduel et qu'il peut affecter la relance du cycle.*

III.2.1.2 *Lepus americanus* : Mac Lulich

Duncan Mac Lulich (1937), dans son *Fluctuations in the numbers of varying hare (*Lepus americanus*)* s'intéresse aux évolutions des lièvres principalement, mais en vient à étudier également celles du lynx.

En 1953, sur la base des données de MacLulich, Howard Odum ré-édite ces travaux.

C'est souvent lui et son graphique qui est cité.

Difficile de savoir qui de Mac Lulich ou de Odum a été le premier à représenter les évolutions de populations du lièvre et du lynx dans un même graphique : Odum semble dire que c'est Mac Lulich.

Dans des études moins récentes, il était déjà établi que les populations de lynx, de lièvre, mais aussi d'autres espèces, fluctuaient dans le temps avec une période d'environ 10 années : des baisses périodiques du nombre de lièvres étaient déjà mentionnées dans des documents canadiens des XVIII^e et XIX^e siècles.

Les oscillations de la population du lynx étaient expliquées par le fait que le lièvre est la principale nourriture du lynx... Mais *la relation n'était pas vue comme une interaction « proie-prédateur ».*

Mac Lulich est donc le premier à faire cela.

La fourrure du *Lepus americanus* change de couleur de façon spectaculaire.

En été :



En hiver :

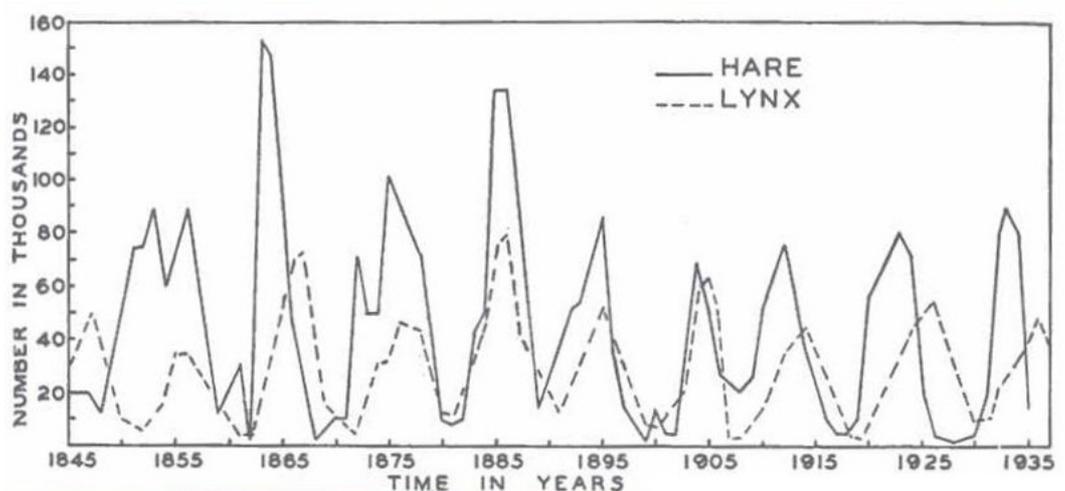


Ses pattes arrières sont adaptées pour pouvoir marcher facilement dans la neige. Voilà pourquoi on le nomme aussi *snowshoe hare* ("le lièvre aux raquettes").

III.2.2 Étude mathématique

III.2.2.1 Plan de phase

Graphique original du livre d'Odum (1953) →



Et la table des valeurs, déduite du scan de ce graphique :

Année	Lièvre	Lynx	Année	Lièvre	Lynx	Année	Lièvre	Lynx
1845	19.58	30.09	1876	97.12	46.34	1907	23.37	6.30
1846	19.60	45.15	1877	86.51	45.77	1908	21.54	3.41
1847	19.61	49.15	1878	72.17	44.15	1909	26.34	5.44
1848	11.99	39.52	1879	38.32	36.33	1910	53.10	11.65
1849	28.04	21.23	1880	10.11	12.03	1911	68.48	20.35
1850	58.00	8.42	1881	7.74	12.60	1912	75.58	32.88
1851	74.60	5.56	1882	9.67	18.34	1913	57.92	39.55
1852	75.09	5.08	1883	43.12	35.14	1914	40.97	43.36
1853	88.48	10.17	1884	52.21	43.77	1915	24.95	40.83
1854	61.28	19.60	1885	134.85	65.69	1916	12.59	30.36
1855	74.67	32.91	1886	134.86	79.35	1917	4.97	17.18
1856	88.06	34.38	1887	103.79	51.65	1918	4.50	6.82
1857	68.51	29.59	1888	46.10	32.59	1919	11.21	3.19
1858	32.19	21.30	1889	15.03	22.45	1920	56.60	3.52
1859	12.64	13.69	1890	24.20	16.16	1921	69.63	9.94
1860	21.49	7.65	1891	41.65	14.12	1922	77.74	20.30
1861	30.35	4.08	1892	52.34	20.38	1923	80.53	31.99
1862	2.18	4.09	1893	53.78	33.33	1924	73.38	42.36
1863	152.65	14.33	1894	70.40	46.00	1925	36.93	49.08
1864	148.36	38.22	1895	85.81	51.41	1926	4.64	53.99
1865	85.81	60.78	1896	56.69	46.43	1927	2.54	52.25
1866	41.41	70.77	1897	16.59	33.68	1928	1.80	37.70
1867	14.75	72.77	1898	6.16	18.01	1929	2.39	19.14
1868	2.28	2.68	1899	2.30	8.86	1930	4.23	6.98
1869	5.91	16.39	1900	12.82	7.13	1931	19.52	8.31
1870	9.95	9.83	1901	4.72	9.47	1932	82.11	16.01
1871	10.44	5.80	1902	4.73	14.86	1933	89.76	24.82
1872	70.64	5.26	1903	37.22	31.47	1934	81.66	29.70
1873	50.12	18.91	1904	69.72	60.57	1935	15.76	35.40
1874	50.13	30.95	1905	57.78	63.51			
1875	101.25	31.18	1906	28.68	54.70			

Nous allons étudier le modèle de Lotka-Volterra (système différentiel) :

$$\begin{cases} X' = aX - bXY \\ Y' = -cX + dXY \end{cases}, X \text{ désignant les proies et } Y \text{ désignant les prédateurs.}$$

Le plus important ici est que le modèle soit fidèle aux observations faites dans la nature afin d'être utile dans un but prédictif.

D'après certains sites internet, des études ont déjà été faites en amont sur le système proie-prédateur, voici quelques exemples de coefficients pour des couples connus :

Lynx/Lièvres

Proies : $a=0,03$ et $b=0,001$

Prédateurs : $c=0,05$ et $d=0,0000002$

Sur leur terrain d'étude les chercheurs ont dénombré 50 lynx pour 200 lièvres.

Requins/Sardines

Proies : $a=0,04$ et $b=0,00005$

Prédateurs : $c=0,1$ et $d=0,0000000025$

Sur leur terrain d'étude les chercheurs ont dénombré 1000 requins pour 2000 sardines.

Faites avec un logiciel une représentation graphique du nombre de proies en fonction du nombre de prédateurs (ou l'inverse) : c'est ce qu'on appelle un *plan de phase*. Que constatez-vous ?

Utilisez également le logiciel pour tracer le « champs des vecteurs » associé au système différentiel.

Que constatez-vous ? Semble-t-il y avoir un point d'équilibre ?

III.2.2.2 Point fixe du système différentiel

Cherchons le(s) point(s) fixe(s) du système différentiel. Autrement dit, nous cherchons à ce que les populations de lièvres et de lynx n'évoluent plus : leur vitesse instantanée doit être nulle.

Autrement dit, on souhaite $X' = 0$ et $Y' = 0$.

Démontrer que ces conditions conduisent à $\begin{cases} X = \frac{c}{d} \\ Y = \frac{a}{b} \end{cases}$ ou $\begin{cases} X = 0 \\ Y = 0 \end{cases}$.

Autrement dit, quel point fixe a le modèle de Lotka-Volterra ?

Au voisinage des axes, que constatez-vous ? Quel serait l'effet d'une petite perturbation ?

Partant d'une situation où les proies sont nombreuses et les prédateurs rares, que va-t-il se passer ?

III.2.3 Une collecte des résultats très difficile... et sujette à critiques !

L'exemple lièvre/lynx (baie d'Hudson) est devenu "mythique" lorsqu'Odum a publié son ouvrage en 1953, et son fameux graphique, qui est repris depuis dans de nombreux manuels.

Mais comment a été obtenu ce graphique ?!

Nous allons voir qu'il émerge quelques problèmes dans la collecte des résultats expérimentaux qui servent au graphique que l'on connaît.

PROBLEME N°1 : quelles sont les données utilisées ?

On sait donc que les données ont été obtenues à partir des travaux de Mac Lulich (1937).

Les données ont été compilées à partir de dossiers de la Compagnie de la Baie d'Hudson.

MAIS les données concernant le lièvre, présentés par Mac Lulich (1937) comme une série chronologique, sont en réalité une compilation de deux ensembles différents de données : les données antérieures à 1903 représentent les enregistrements de fourrure, alors que **les données à partir de 1903 sont tirées de questionnaires** ! Les données de la fourrure de lynx sont aussi incomplètes après 1903.

Le problème est qu'on ne sait pas non plus si Mac Lulich a utilisé les données correspondant à tout le Canada/Amérique, où seulement de certaines régions. Elton et Nicholson avaient, dans leur ouvrage remarquable (1942), présenté des tableaux de ce type :

	Northern Department							Total
	West	Mac-Kenzie River	Atha-basca Basin	West Central	Upper Saskat-chewan	Winni-peg Basin	North Central	
1821	—	269	62	135	276	4,059	48	4,849
1822	—	321	65	101	192	2,385	67	3,131
1823	—	585	25	128	116	2,208	68	3,130
1824	—	871	62	61	83	1,563	61	2,701
1825	171	1,475	106	66	33	872	58	2,610
1826	212	2,821	337	157	171	1,510	80	5,076
1827	737	3,928	1,295	457	256	1,572	19	7,527
1828	899	5,943	2,942	1,461	1,666	4,417	211	16,640
1829	1,238	4,950	2,338	2,650	2,863	10,271	1,030	24,103
1830	1,148	2,577	849	1,777	2,184	14,135	1,260	22,782

Mac Lulich a-t-il utilisé les données compilées par Elton et Nicholson ? C'est fort peu probable.

D'une part, les données d'Elton commencent en 1821 ; celles de Mac Lulich en 1845. Pourquoi ?

D'autre part, regardons par exemple la valeur utilisée sur le graphique de Mac Lulich pour 1855 : environ 33000. Or, Elton annonce 13062, ou 19328 en ajoutant *West, James Bay et Lakes*. Bien loin du 33000.

	Northern Department								James Bay	Lakes	Gulf
	West	Mac-Kenzie River	Atha-basca Basin	West Central	Upper Saskat-chewan	Winni-peg Basin	North Central	Total			
1855	1,512	1,638	633	1,347	518	8,668	258	13,062	2,889	1,865	—

J'ai comparé pour une dizaine de valeurs : les données d'Elton, celles des auteurs qu'il cite, et celle de Mac Lulish. Bilan : *aucune logique n'émerge* ! Sinon que les valeurs de Mac Lulish sont souvent (mais pas toujours) très supérieures à celle d'Elton, ce qui pourrait laisser penser qu'il aurait utilisé des données d'autres régions d'Amérique... Mais par exemple en 1902, Elton annonce 18000 (comme les autres auteurs) alors que Mac Lulish annonce un résultat cette fois inférieur, environ 15000... Bref, *aucun moyen de comprendre d'où viennent les données qui ont donné ce graphique si connu* et si utilisé dans les livres/manuels scolaires. Même en cherchant un décalage de quelques années, cela reste un mystère.

Cependant, même si c'est frustrant (!), Elton propose des graphiques (à partir de ses données) qui montrent bien l'évolution cyclique que l'on connaît (ici chez les lynx seulement).

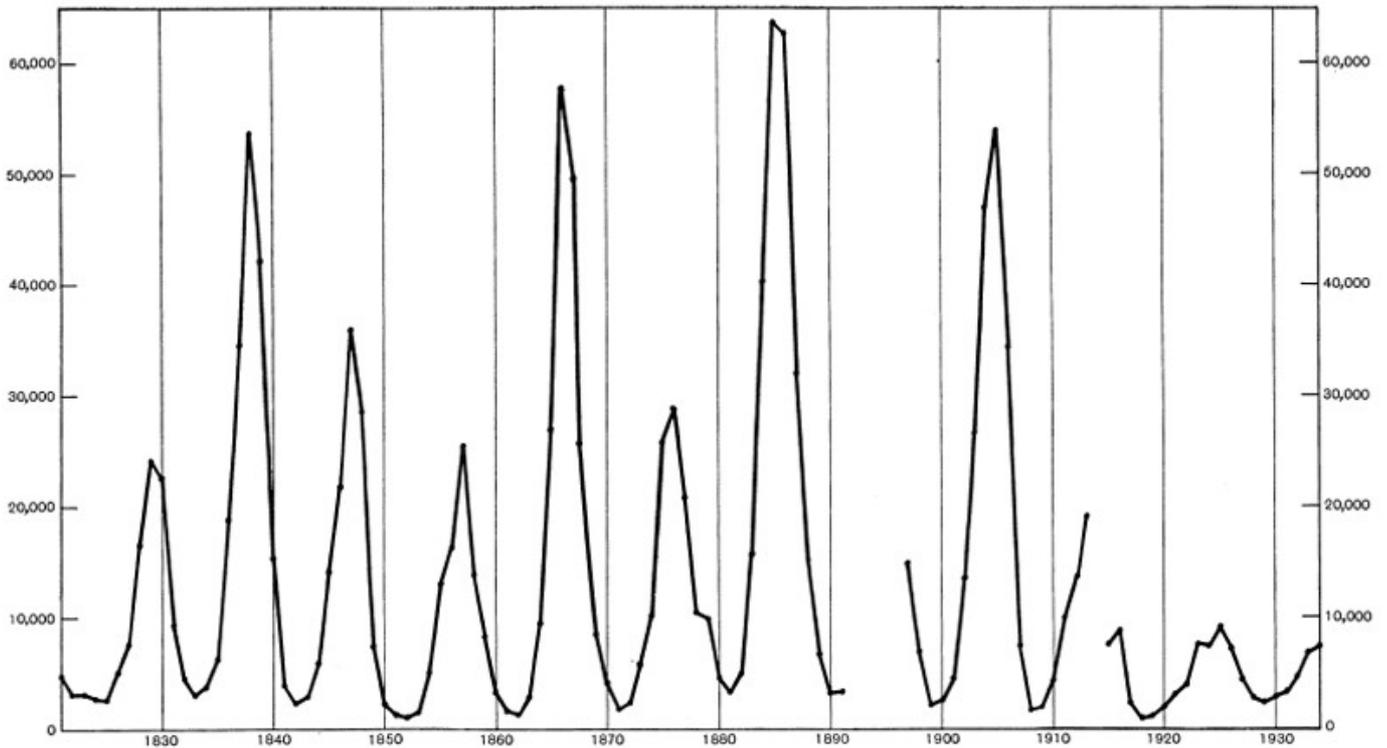
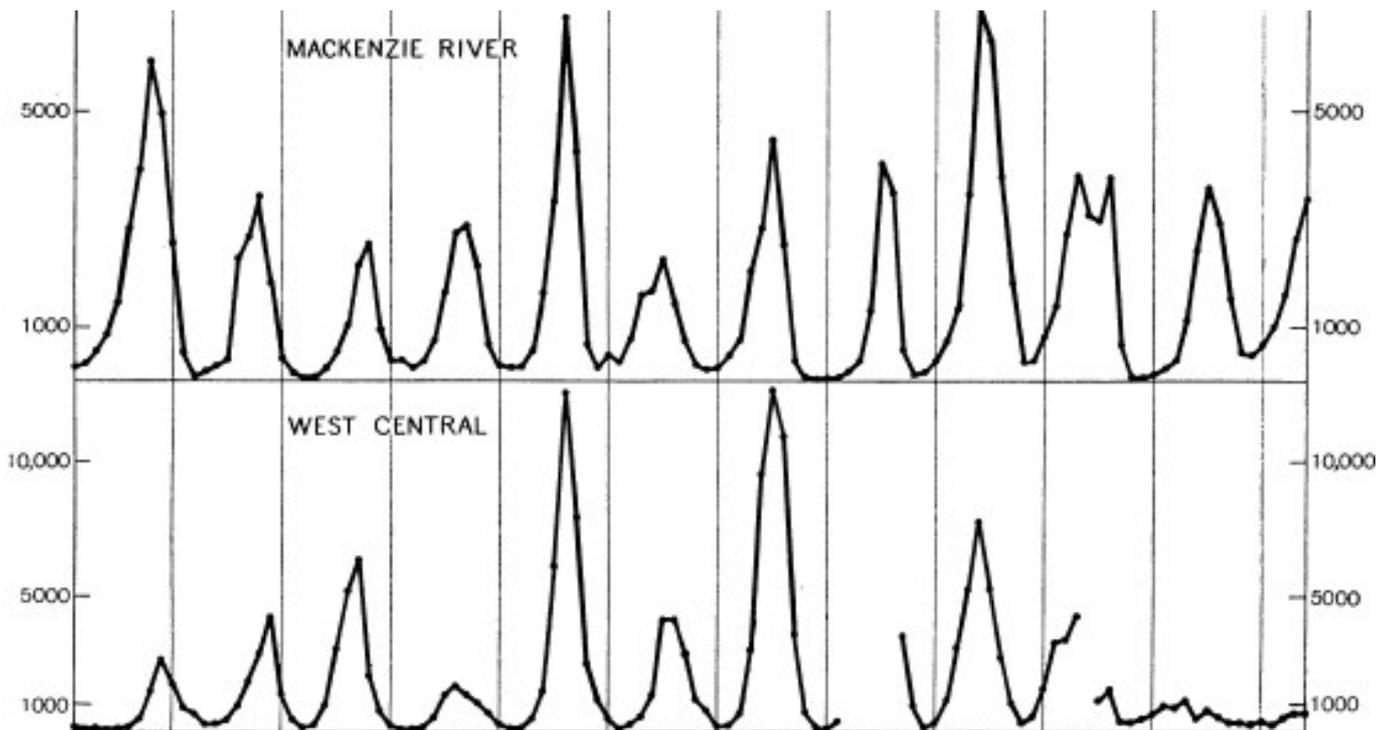


Fig. 7. Lynx fur returns of the Northern Department, Hudson's Bay Company, 1821-1913, and of equivalent area 1915-34.



PROBLEME N°2 : *Odum a utilisé les données de Mac Lulich... mais ça ne correspond pas !*

Quelqu'un ayant certainement eu accès aux données de Mac Lulich :

« Un autre problème entre les données d'Odum et celles de Mac Lulich : alors qu'Odum dit n'avoir fait que reprendre les données de Mac Lulich : les données concernant le lynx avant 1903 présentent un écart d'environ 1 an entre la version d'Odum (1953) et celle de Mac Lulich (1937).

Et les données d'Odum concernant le lynx à partir de 1903 sont très différentes des données de Mac Lulich. Celles concernant le lièvre sont également légèrement différentes. »

Problème : les vraies données, celles de la baie d'Hudson, n'ont pas été publiées.

Elton et Nicholson ont eu accès aux archives (je ne sais pas pour Mac Lulich, mais c'est quasi-certain).

Il serait donc plus prudent de n'utiliser que les données jusqu'à 1903.

PROBLEME N°3 : *Elton nous dit qu'il est très dur pour Hudson de collecter ces immenses données !*

Voici ce qu'écrit Elton dans l'ouvrage de 1942 :

« It is necessary to clear up some confusion that has arisen about the total collections, which have been frequently used in research publications and text-books. It can be assumed that practically all the lynx furs were brought into the posts by trappers in the same season that they were caught. But after this they might be recorded under any of three different calendar years: the year of the Outfit in which they were caught (the actual 'year of production'), the year in which the furs were rendered to headquarters, or the year in which they were sold at auction in London. Thus a collection of lynx brought into Fort Simpson in the MacKenzie River District in March 1891 would be counted in the collection of Outfit 1890 (which ran from 1 June 1890 to 31 May 1891). »

« The Company therefore used only two of the three possible methods of dating. But those who have used the figures for scientific purposes have often made mistakes in converting the dates into 'years of production'. »

Si je résume : la baie d'Hudson a collecté des données, mais ce sont des données difficiles à exploiter et à traiter car un chasseur qui tue un lynx doit-il être compté dans son année de capture, dans son année de rendu de la fourrure, ou dans son année de vente de la fourrure ? Or, la manière de collecter les données devaient être changeantes dans les nombreuses villes d'Amérique du Nord.

Juste après ce passage, Elton donne un immense tableau de comparaison des différents résultats qui ont été publiés avant lui pour le total annuel des fourrures de lynx de la baie d'Hudson, certains chiffres étant lus sur des courbes, aussi bien que possible.

	H.B. Co. (1878) moved back 2 years	Poland (1892) moved back 1 year	Seton (1912) moved back 1 year	Jones (1914) moved back 2 years	Hewitt (1921)	
					Moved back 1 year	Moved back 2 years
1847	—	47,065	45,000	—	44,000	—
1848	—	43,253	40,000	43,738	41,000	—
1849	—	20,604	20,000	20,353	19,000	—
1850	—	9,303	10,000	8,519	10,000	—
1851	5,361	6,722	9,000	5,361	8,000	—
1852	4,552	4,850	6,000	4,552	7,000	—
1853	5,682	4,907	5,000	5,682	5,000	—
1854	11,358	10,764	10,000	11,358	10,000	—
1855	23,362	21,511	20,000	23,362	20,000	—
1856	31,642	32,264	30,000	31,642	30,000	31,000

Finalemment, le travail d'Elton et Nicholson est remarquable ! Ils ont repris toutes les données, ont bien travaillé... mais ils n'ont pas fait le même travail pour les lièvres. ***Ainsi, le seul graphique qui est repris partout aujourd'hui pour comparer l'évolution des lynx et des lièvres est fait à partir des données de Mac Lulich, dont on se sait pas vraiment quelles elles sont !*** Il faudrait accéder à ses travaux, qui ne sont pas diffusés et restent seulement accessible dans les archives d'une université à Toronto...

PROBLEME N°4 : *ça ne reflète pas la population des lynx*

Certains auteurs soulignent que *ces données est en fait une composition de plusieurs séries chronologiques, et ne devrait probablement pas être analysé comme un tout.*

Il est dit aussi que les données ont été collectées à partir de la baie des documents historiques d'Hudson, et ne reflètent pas l'évolution de la population des lynx, mais plutôt le nombre de peaux retournées dans des fins de transaction. (voir III.2.4)

Ah, les données statistiques... *Il faut toujours rester prudent !* Et bien se documenter avant d'analyser.

On fait dire ce que l'on veut aux chiffres (surtout quand on ne sait pas d'où ils viennent), ne l'oubliez jamais.

III.2.4 Une morale de cet exemple : critique de l'analyse historique

Article du mensuel n°310 (juin 1998) de *La Recherche*, page 113

L'un des plus célèbres modèles de l'écologie mathématique, celui de Volterra et Lotka, met en présence une population de proies et une autre de prédateurs qui les mangent. L'évolution des deux populations est bien décrite par un système d'équations différentielles qui aboutit à une fluctuation régulière et constante de chacune des deux. Lorsque les prédateurs sont peu nombreux, la population des proies s'accroît rapidement. Les prédateurs se développent à leur tour car leur subsistance est largement assurée, mais ils finissent par être si nombreux que la population des proies décline, décimée. Manquant de nourriture, les prédateurs se mettent à diminuer à leur tour jusqu'à ce que leur faible nombre permette le redémarrage de la population des proies et de l'ensemble du cycle. La population des proies passe donc par un maximum avant celle des prédateurs.

Ce schéma séduisant a reçu une confirmation remarquable avec les statistiques de la Compagnie de la baie d'Hudson sur le nombre de peaux de lièvres des neiges et de lynx livrées chaque année par les trappeurs entre 1845 et 1935. On constate effectivement une fluctuation presque régulière de la population des lièvres et de celle des lynx qui en vivent.

En regardant de plus près les deux séries, Michael Gilpin s'est aperçu cependant qu'entre 1875 et 1900 la croissance du nombre de peaux de lynx livrés précédait celle des peaux de lièvres et non l'inverse. Les lynx seraient-ils mangés par les lièvres ? Pour sauver les faits, ou plutôt la chaîne écologique, Gilpin a supposé que les lièvres étaient porteurs d'une bactérie fatale pour le lynx. En mangeant leur proie, les prédateurs couraient donc à leur perte au lieu d'assurer leur reproduction. Un nouveau modèle incorporant cette idée a effectivement produit des fluctuations où le maximum de la population des lynx précédait celui des lièvres.

C'était donc une bonne idée, mais irréaliste car personne n'a jamais trouvé une telle bactérie. Gilpin a alors suggéré une dernière explication : lorsque les lièvres étaient peu nombreux, les trappeurs perdaient leur temps à relever des pièges sans résultat et ils préféraient se tourner vers la chasse au lynx dont le produit était mieux proportionné à leurs efforts. Quand les lièvres redevenaient nombreux, les trappeurs retournaient à leurs pièges dont le rendement s'était accru et laissaient les lynx se développer tranquillement. Ainsi, la population des prédateurs apparaît-elle à son maximum avant celle de ses proies.

Le mathématicien biologiste, J. Murray a tiré une morale de cette histoire : il ne suffit pas de trouver un modèle qui produit des fluctuations entretenues, il est plus important de mettre au point une explication du phénomène étudié. ***Nous proposons une seconde morale plus proche des fables de La Fontaine : c'est l'homme désormais qui fait tourner le manège de la nature.*** Plutôt que de rechercher des équilibres naturels entre les animaux, il vaut mieux se demander quel est « l'intérêt bien compris » des trappeurs, pour reprendre l'expression d'Adam Smith dans *La Richesse des nations*.

III.3 Historique du modèle Lotka-Volterra

Dans les deux parties suivantes sont proposés quelques explications sur la découverte de ce modèle par Lotka et Volterra, afin de bien se convaincre de l'indépendance des deux travaux.

La paternité du premier modèle conçu pour transcrire ce genre d'interactions (comportements de type compétition et des relations prédateur-proie) a fait l'objet d'une querelle de priorité entre Alfred Lotka et Vito Volterra au début du XX^e siècle.

Il semble cependant que le mérite de l'élaboration du premier modèle de type prédateur-proie appliqué à une situation biologique revienne à Volterra.

III.3.1 Lotka et la biologie physique

Alfred Lotka fut un penseur solitaire et éclectique et sa carrière scientifique fut assez malheureuse.

En 1910, Alfred Lotka « découvre » un modèle dans la théorie des réaction chimiques autocatalytiques : c'est en fait l'équation de la loi logistique de Verhulst, qui était passée inaperçue...

En 1920, via Robert Pearl, il publie un article dans lequel il étend ce modèle aux « systèmes organiques » en prenant pour exemple une population d'animaux herbivores qui se nourrissent de plantes.

En 1925, paraît son livre intitulé *Elements of Physical Biology*.

Il propose de représenter l'évolution de populations vivant en communauté par des systèmes d'équations différentielles.

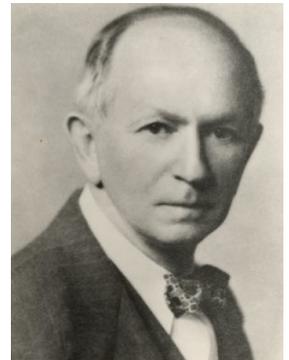
Dans un des chapitres de son livre, il reprend l'exemple cité ci-dessus et étudie le problème mathématique. Par analogie avec les équations utilisées pour la cinétique chimique, en représentant par X la masse totale des plantes (à l'instant t) et par Y la masse totale des herbivores (à l'instant t), Lotka propose le modèle

suivant :
$$\begin{cases} X' = X(a - bY) \\ Y' = Y(-c + dX) \end{cases}$$
 où a, b, c et d sont des paramètres positifs.

Quelques éléments biographiques :

Né de parents américains en 1880 à Lemberg (Autriche), Alfred James Lotka était d'origine française par sa mère, alsacienne de naissance. Le français fut sa langue maternelle et il fut élevé en France, où il commença ses études; il les poursuivit dans les universités de Birmingham (Angleterre), de Leipzig (Allemagne) et Cornell (USA), avant de recevoir, en 1912, le titre de docteur ès-sciences de l'université de Birmingham.

C'est sans doute à cette formation si diversifiée que l'on doit de trouver, dans les travaux de Lotka, une alliance si heureuse du tour déductif de l'esprit français, de la tendance pragmatique du caractère anglo-saxon et du souci germanique de précision et d'érudition.



Son œuvre scientifique est étendue et variée : il écrivit sur l'épidémiologie de la malaria, sur les projections de population, sur la stérilité dans les mariages américains, sur l'extinction des familles, sur la longévité, sur la loi de concentration urbaine, etc.

La profonde modestie qui était un des traits dominants du caractère de Lotka, n'avait pas complètement réussi à empêcher ses collègues des nombreuses associations scientifiques nationales et internationales dont il faisait partie, de l'élever à des fonctions dignes de ses qualités d'esprit et de cœur.

III.3.2 Volterra et la « théorie mathématique de la lutte pour la vie »

III.3.2.1 Quelques éléments biographiques



Volterra est né dans une famille pauvre, issue de la communauté juive d'Ancône. Son père, vendeur de chiffons, est mort alors qu'il n'avait que 2 ans. Sa mère et lui, alors plongés dans la pauvreté, sont allés vivre chez son oncle. Par la suite ils vécurent quelque temps à Turin, puis ils s'installèrent à Florence alors que Vito était encore très jeune.

Dès 11 ans il commence l'étude des mathématiques.

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.

Il développe 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.

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. Afin de pallier les problèmes d'aspect monétaire, il offre à Vito, avec l'aide d'Antonio Roiti, un travail d'assistant au laboratoire de physique de l'université de Florence. Il exerce ce travail tout en poursuivant ses études normales. Il n'est pas encore admis à l'université.

Après ses études à Florence, il entre à l'université de Pise en 1878. Il obtient son doctorat en physique en 1882 (sa thèse portait sur l'hydrodynamique). Il est nommé professeur en mécanique rationnelle en 1883. Il deviendra professeur de physique mathématique mais aussi de mécanique.

Lors de l'unification de l'Italie, il est un ardent patriote et est nommé sénateur du royaume d'Italie en 1905. À la même époque, il s'intéresse aux phénomènes de dislocation du cristal.

En 1914, alors que l'Italie se déclare neutre au commencement de la première guerre mondiale, il milite activement pour un engagement aux côtés des forces de la Triple-Entente. Lorsque l'Italie s'engage finalement dans le conflit, il rejoint les forces aériennes italiennes dans le corps des ingénieurs, et travaille à l'amélioration technologique de la guerre aérienne. Il travaille au développement des dirigeables, étudie les possibilités d'armer les engins aériens et de remplacer l'hydrogène inflammable par de l'hélium. Il travaille également à l'amélioration des modèles d'avions.

Après la guerre, vers 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 proies/prédateurs 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 en Adriatique.

En 1922, il s'oppose au régime fasciste de Benito Mussolini. Il est l'un des signataires du *Manifeste des intellectuels antifascistes* de 1925. 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). Il revient à Rome juste avant sa mort en 1940.

III.3.2.2 Une histoire de poissons : les origines du modèle proie-prédateurs

Vito Volterra est déjà un mathématicien de grand renom lorsqu'il s'intéresse à l'écologie.

L'intérêt de Volterra pour les problèmes de l'équilibre entre espèces animales dans les écosystèmes fut suscitée par son beau-fils, le zoologiste Umberto d'Ancona (1896-1964). D'Ancona s'occupait depuis quelques années de statistiques portant sur la pêche dans le nord de la mer Adriatique. Ces données concernaient le pourcentage des poissons prédateurs (sélaciens : ordre de poissons marins au squelette cartilagineux comprenant les requins, les raies, les roussettes) pêchés dans trois ports italiens pendant la période 1905-1923.

D'Ancona avait constaté que, pendant la période 1915-1920, où la pêche était moins intense à cause de la guerre, il y avait eu un accroissement relatif de la classe des sélaciens (voir III.3.2.4).

Selon l'hypothèse de D'Ancona, la pêche perturbait l'équilibre naturel entre les espèces. Elle favorisait une augmentation relative des espèces proies, c'est-à-dire des poissons qui se nourrissent seulement de plancton, et une diminution des espèces prédatrices, c'est-à-dire des poissons qui se nourrissent d'autres poissons. La diminution de la pêche due à la première guerre mondiale avait donc rétabli, au moins en partie, l'équilibre naturel. Les poissons sélaciens (tels les requins ou les raies) se nourrissant d'autres poissons qui à leur tour se nourrissent de plancton, il semble donc qu'une diminution de l'effort de pêche favorise les espèces prédatrices.

D'Ancona s'adressa donc à Volterra, lui demandant de trouver une démonstration mathématique de son hypothèse. Sa réponse fut publiée en 1926 et prit la forme du célèbre modèle prédateur-proie :

$$\begin{cases} X' = aX - bXY \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$$

Volterra, qui ignorait le travail de Lotka, proposa donc d'expliquer ce fait avec le même modèle que Lotka⁷.

Volterra schématise les deux populations par deux systèmes de particules se déplaçant au hasard dans un récipient fermé qui représente l'écosystème, ici la mer. C'est le modèle physique bien connu du gaz parfait où des particules se déplacent et se heurtent au hasard dans un récipient fermé.

Dans le modèle de Volterra, chaque collision correspond à une « rencontre » entre une « particule-proie » et une « particule-prédateur », donnant ainsi au prédateur l'occasion de dévorer une proie.

Volterra applique donc un modèle de type thermodynamique à ces statistiques : les populations sont loin d'être des gaz parfaits, mais on fait comme si !

Volterra publie ses travaux dans un article en italien en 1926, puis il publie en 1931 un livre intitulé *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, dans lequel il étudie d'autres modèles.

A partir de 1936, Volterra s'interroge sur la validité de son modèle et sur la possibilité d'une vérification expérimentale. Les expériences de Gause semblaient confirmer son modèle... Mais la suite fut décevante car on ne parvenait pas à trouver de cas irréfutables d'un comportement cyclique dans les écosystèmes prédateurs-proies. De plus, à travers les voix des biologistes Karl Pearson (1857-1936) et Friedrich Bodenheimer (1897-1959), les objections se multiplièrent jusqu'à remettre en question l'interprétation des statistiques de D'Ancona.

III.3.2.3 Que s'est-il (certainement) passé dans la mer Adriatique ? La troisième loi de Volterra

Que s'est-il donc passé durant la première guerre mondiale qui a vu diminuer la population de sardines et augmenter celle des requins, alors que justement la pêche avait été presque arrêtée ?

Pour rendre compte de l'effet de la pêche sur les populations et expliquer les observations de D'Ancona, voici ce que Volterra écrit en 1931 dans son traité :

LOI DE LA PERTURBATION DES MOYENNES. — Si l'on détruit les deux espèces uniformément et proportionnellement aux nombres de leurs individus (assez peu pour que les fluctuations subsistent), la moyenne du nombre des individus de l'espèce dévorée croît et celle de l'espèce dévorante diminue.

C'est ce qu'on appelle aujourd'hui la troisième loi de Volterra. Elle prédit donc que *l'effet de la pêche est de favoriser les proies au détriment des prédateurs !*

Volterra suppose donc que l'effet de la pêche est de prélever indifféremment des proies et des prédateurs

avec un taux ϵ (proche de 0). On a donc :
$$\begin{cases} X' = aX - bXY - \epsilon X \\ Y' = -cY + dXY - \epsilon Y \end{cases}$$
, ce que l'on peut écrire :
$$\begin{cases} X' = (a - \epsilon)X - bXY \\ Y' = -(c + \epsilon)Y + dXY \end{cases}$$

Tracez (sur Xcas) des solutions de ce système en faisant varier ϵ et mettez en valeur la troisième loi de Volterra.

Faire de même en montrant (mathématiquement !) qu'avec des petites perturbations, le « point d'équilibre » des proies augmente alors que celui des prédateurs diminue. *Aide : dérivées nulles.*

Voici un extrait de la page 206 de son traité :

Dans le domaine de l'entomologie agraire, l'importance des équilibres biologiques est largement reconnue ; et l'on emploie fréquemment le procédé de la lutte biologique, d'abord utilisé aux Etats-Unis, pour combattre certains insectes nuisibles aux plantes. Un exemple classique de telle lutte biologique est celui de *Icerya purchasi*, cochenille parasite de fruits acides tels que citrons, oranges, etc., que l'on a arrêtée dans sa diffusion en répandant dans les régions infestées le petit coléoptère *Novius cardinalis* qui en détruit les larves.

7 En réalité, comme nous le verrons plus loin, il propose aussi d'autres systèmes différentiels intéressants, dont un avec des « petites perturbations », censées symboliser l'effet de la pêche sur les populations.

III.3.2.4 Les données d'Umberto d'Ancona : "est tout ?!" » + « encore une histoire d'argent !" »

Les statistiques d'Umberto d'Ancona (1896-1964) concernaient les marchés de poissons de Venise, Trieste et Fiume, représentant à l'époque presque toute la production de la pêche en haute Adriatique.

Les questions que se posait d'Ancona étaient en réalité d'ordre économique : les poissons ne sont pas tous également prisés du public, les espèces voraces (en particulier les sélaciens, comme les requins) sont économiquement moins avantageux.

Il a le premier remarqué, en 1926, que la pêche pouvait modifier l'équilibre naturel du milieu marin : pendant la période de guerre de 1914 à 1918, l'intensité de la pêche a diminué, et on a observé une augmentation de la proportion des espèces de poissons voraces. D'où la question de l'optimalité de l'intensité de la pêche posée par d'Ancona : en pêchant moins on favorise les espèces voraces économiquement peu avantageuses ; en pêchant trop on finit par dépeupler la mer...

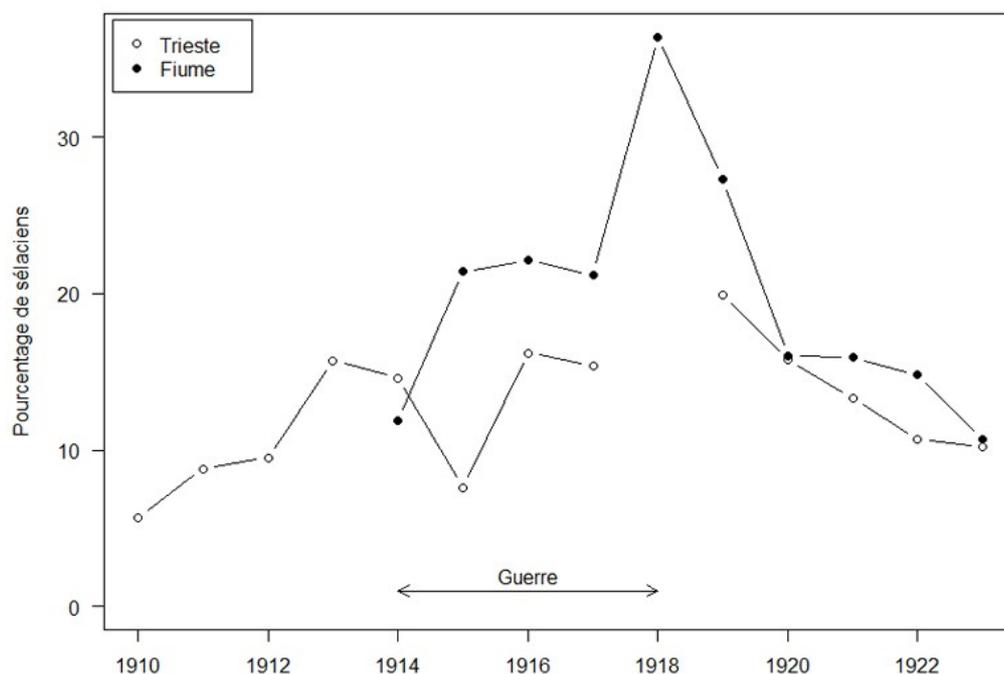
Voici les données dont disposait d'Ancona :

<i>t</i>	<i>Trieste</i>	<i>Fiume</i>	<i>Venise</i>
1905	-	-	21.8
1910	5.7	-	-
1911	8.8	-	-
1912	9.5	-	-
1913	15.7	-	-
1914	14.6	11.9	-
1915	7.6	21.4	-
1916	16.2	22.1	-
1917	15.4	21.2	-
1918	-	36.4	-
1919	19.9	27.3	30.9
1920	15.8	16	25.3
1921	13.3	15.9	25.9
1922	10.7	14.8	26.8
1923	10.2	10.7	26.6

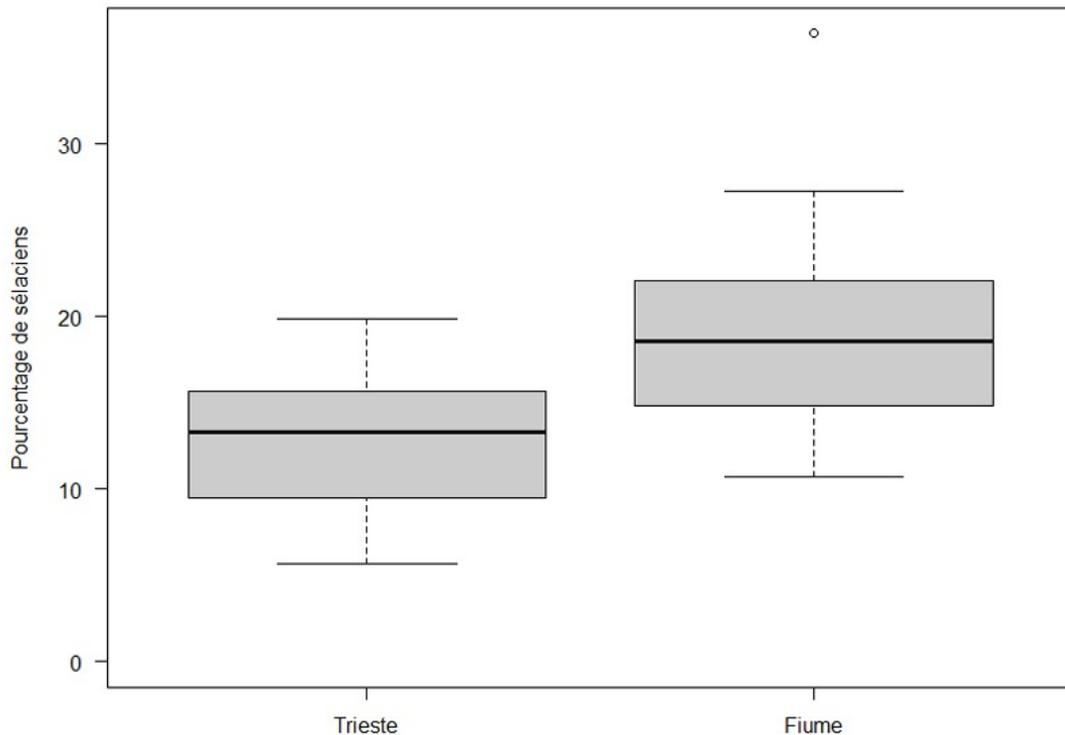
Venise est mal documentée, avec un point très isolé en 1905 puisque l'observation suivante n'a lieu qu'en 1919... on peut craindre que le protocole n'ait changé entre temps. Oublions Venise.

En représentant les données restantes avec le logiciel de statistiques *R*, on obtient :

Les données de d'Ancona (1926)



Effet du port de pêche (boîtes à moustache)



Il y a en moyenne plus de sélaciens dans les pêches à la traînée à Fiume qu'à Trieste.

La médiane de la fréquence des sélaciens vaut 13,3 % à Trieste, et 18,6 % à Fiume (différence de 5,3).

À Trieste l'accroissement de la proportion de Sélaciens commence bien avant le début de la guerre, dès 1910. À Fiume on ne dispose pas de données avant le début de la guerre...

L'accroissement est de l'ordre de 5 %, soit du même ordre de grandeur que la différence entre les deux ports... *C'est pourtant à partir de cette base expérimentale assez faible que Volterra va proposer le modèle proie-prédateur* encore fameux aujourd'hui.

Voilà pourquoi, malgré ce modèle fort intéressant, des critiques seront émises.

Voici un extrait d'une lettre de D'Ancona à Volterra écrite le 6 février 1935 :

[...] je serai bien heureux si l'on pouvait donner des démonstrations expérimentales précises de vos théories mathématiques. [...] Sans doute mes observations sur la pêche dans l'Adriatique du nord devraient donner un soutien plus sûr à vos théories. [...] Malheureusement, mes observations statistiques peuvent être aussi interprétées dans un autre sens et Pearson, Bodenheimer et Gause sont de cet avis. Voilà pourquoi moi aussi je dois admettre que ces critiques ont un fondement sérieux. Mes observations peuvent être interprétées dans le sens de votre théorie, mais cela n'est pas un fait absolument indiscutable, il s'agit seulement d'une interprétation. [...]

Votre théorie n'est pas le moins du monde touchée par toute cette question. Il s'agit d'une théorie fondée d'une façon cohérente et vraisemblable et s'accordant avec beaucoup de faits connus et vraisemblables. Elle reste donc une hypothèse de travail qui peut être la source de nouvelles recherches et qui subsiste même si elle n'est pas appuyée sur des preuves empiriques. Il est hors de doute qu'elle peut recevoir une autorité accrue de ces preuves, mais il faut s'assurer quand on les accepte qu'elles soient certaines et démonstratives, sinon il vaut mieux pour vous ne pas lier votre théorie à une base expérimentale qui est sans doute moins solide que la théorie elle-même.

En ce qui concerne les données de capture de lynx et de lièvres, il a été constaté plus tard par Lobry (en 2007) que *cette série de données reflétait plutôt les cycles du marché américain des fourrures* : la demande fluctuante pour les fourrures de lynx influait fortement les captures.

Par conséquent, les résultats d'un modèle peuvent apparaître cohérents avec des données empiriques alors même que celles-ci sont inhérentes à un facteur externe non pris en compte par le modèle.

III.3.3 Et après Volterra ? Gause, Holling...

En 1935, le zoologiste russe Gause fut l'un des premiers à faire des vérifications expérimentales de « la théorie mathématique de la lutte pour la vie ». Il proposa, pour décrire la prédation, de remplacer le terme $-bXY$ par $X^g Y$ (avec $0 < g \leq 1$), visant à transcrire une certaine satiété du prédateur vis-à-vis de ses proies...

En 1959, l'entomologiste Crawford Stanley Holling proposa aussi deux nouveaux visant également à transcrire une certaine satiété du prédateur vis-à-vis de ses proies. Il suppose que **le prédateur divise son temps en deux sortes d'activités : la recherche de sa proie et sa capture** (qui comprend le temps mis pour la chasser, la tuer, la dévorer et la digérer).

Son premier modèle consiste à remplacer le terme $-bXY$ par $\frac{B\alpha XY}{1+B\beta X}$, où α représente le temps de recherche, β le temps de capture de la proie, et B le taux de prédation par unité de temps.

Dans ce modèle, le taux d'attaque du prédateur augmente lorsque le nombre de proies est faible, puis devient constant lorsque le prédateur atteint la satiété.

En d'autres termes, le prédateur cause une mortalité maximum à de faibles densités de proies.

Son second modèle consiste à remplacer le terme $-bXY$ par $\frac{B\alpha X^2 Y}{1+B\beta X^2}$.

Dans ce modèle, le taux d'attaque du prédateur augmente tout d'abord lorsque le nombre de proies est faible, puis ralentit lorsque le prédateur atteint la satiété. En d'autres termes, le prédateur augmente son activité de recherche lorsque la densité des proies augmente.

Ce modèle est typique des prédateurs généralistes qui passent d'une espèce de proie à une autre et qui concentrent leur activité dans des régions où les ressources sont en abondance. Dans ce cas la mortalité des proies augmente dans un premier temps avec leur densité puis décroît.

III.3.4 Pourquoi le modèle Lotka-Volterra manque de réalisme ?

- Ce modèle semble cohérent (et donne des résultats) en chimie où deux molécules qui se rencontrent réagissent de façon quasi-systématique. Mais lorsque l'entité que l'on étudie est un être vivant, la réaction attendue au cours de la rencontre n'est pas toujours la même : lors de l'étude d'une réaction chimique, les molécules sont généralement placées dans un milieu homogène. **Mais un milieu écologique est clairement hétérogène** : cela nuit à la validité du modèle.

- En l'absence de prédateurs ($P(t)=0$), le système d'équations différentielles $\begin{cases} X' = aX - bXY \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}$ devient $\begin{cases} X' = aX \\ Y' = 0 \end{cases}$ et alors **le nombre de proies croît de façon exponentielle, ce qui ne peut pas être vrai...**

De même, la décroissance des prédateurs est exponentielle.

Il est parfaitement exact que dans le cadre du modèle de Volterra les prédateurs ont intérêt à ne rien faire : il leur suffit d'attendre passivement que les proies, qui croissent de façon exponentielle, remplissent tout l'espace pour attendre littéralement qu'elles leur tombent dans la bouche.

On voit ici la limite du modèle qui est de faire l'hypothèse très forte qu'aucun facteur externe ne vient limiter la croissance des proies.

- Le nombre instantané de proies tuées est directement proportionnel au nombre de proies présentes. (donc tout prédateur est capable de tuer instantanément un nombre infini de proies ?)

- Le modèle ne prend pas en compte les durées de gestation, ni les temps d'accès à l'âge reproducteur. Ici, il n'y a pas de structure d'âge (difficulté à chasser pour les anciens, etc).

- **Les rencontres proie/prédateur se font au hasard.** La proie n'a pas de structure spatiale, ni sociale. Le prédateur n'a aucune stratégie de recherche. Il se déplace au hasard.

- **Le modèle étant continu, en temps et en effectif, aucune des deux populations ne peut a priori s'éteindre. Les effectifs de chacune peuvent devenir infiniment petits.**

Nous voyons ici qu'il est extrêmement difficile de décrire mathématiquement une situation « naturelle ». Aujourd'hui, les recherches se poursuivent pour améliorer certains modèles de dynamique de populations.

IV. Travaux de Lotka et Volterra : des modèles un peu plus compliqués

IV.1 Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique

Nous l'avons vu, le modèle de Lotka-Volterra apporte des fluctuations cycliques dans les populations des proies et des prédateurs : cela n'est pas réaliste et ne correspond pas vraiment à la réalité, plus subtile.

L'hypothèse de croissance malthusienne des proies en l'absence de prédateurs n'est pas réaliste non plus, et ainsi *les prédateurs ont intérêt à ne rien faire* : il leur suffit d'attendre passivement que les proies, qui croissent de façon exponentielle, remplissent tout l'espace pour les dévorer...

L'hypothèse très forte qu'aucun facteur externe ne vient limiter la croissance des proies peut-être nuancée, par exemple en utilisant un modèle de croissance de type logistique pour la croissance des proies :

$$\begin{cases} X' = aX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - bXY \\ Y' = -cY + dXY \end{cases}, \text{ où } K \text{ est la capacité limite du milieu pour les proies.}$$

Tracez sur un logiciel des solutions de ce système et mettez en valeur les effets obtenus par rapport au modèle classique.

Remarque : Lotka, Volterra et Gause ont utilisé ce modèle. Ce qu'on appelle « modèle de Lotka-Volterra » dans les manuels scolaires est en réalité un première ébauche de modèles plus compliqués, comme celui-ci.

IV.2 Modèle de compétition de Lotka-Volterra

En réalité, le modèle de Lotka-Volterra a vite été amélioré, et ce qu'on appelle le modèle Lotka-Volterra est un peu plus compliqué : dans leurs ouvrages, Lotka et Volterra proposent plusieurs modèles et utilisent aussi une croissance logistique. Puis Volterra traite le cas où « *deux espèces se disputant la même nourriture* ». La compétition qui a lieu pour les ressources entre deux populations est appelée **compétition interspécifique**.

Un modèle dérivé de celui étudié ici, et proposé par Volterra, est alors :

$$\begin{cases} X' = aX \left(1 - \frac{X + \alpha Y}{K_1}\right) \\ Y' = cY \left(1 - \frac{Y + \beta X}{K_2}\right) \end{cases}.$$

Autrement dit, on suppose que chaque population X et Y suit une croissance de type logistique en l'absence de l'autre espèce, mais on ajoute un terme modélisant l'interaction entre les deux populations.

Les coefficients α et β caractérisent la force de compétition exercée par une population sur l'autre.

Il est facile de montrer que ce système s'écrit aussi sous la forme :

$$\begin{cases} X' = aX - bXY - eX^2 \\ Y' = cY - dXY - fY^2 \end{cases}.$$

Vous pouvez tenter de le visualiser sur un logiciel, ou observer les courbes avec ce modèle ici⁸ : <http://experiences.math.cnrs.fr/Un-modele-de-competition-entre.html>

⁸ Sur ce site, le modèle a été « modifié » avec un changement de variable, mais c'est le même système différentiel.

V. Modèle de Rosenzweig-MacArthur : satiété des prédateurs (1963)

Dans le modèle de Lotka-Volterra, l'interaction entre les deux espèces est modélisée par un terme proportionnel au produit XY des rencontres possibles : $-bXY$ et dXY .

Mais si la population des proies est beaucoup plus grande que celle des prédateurs (ce qui arrive souvent), alors l'interaction est faussée. Par exemple, **un prédateur mangera quand il a faim et ignorera les proies le reste du temps (satiété)** ! Le modèle de Lotka-Volterra, qui suppose que les prédateurs sont insatiables, n'est donc pas très réaliste sur ce point.

En 1963, les écologues américains Robert MacArthur (1930-1972) et Michael L. Rosenzweig (né en 1941) ont alors proposé de reprendre le modèle de Lotka-Volterra avec une croissance logistique des proies, et de remplacer le terme XY par $\frac{XY}{\lambda+X}$, ce qui donne :

$$\begin{cases} X' = aX \left(1 - \frac{X}{K}\right) - \frac{bXY}{\lambda+X} \\ Y' = -cY + \frac{dXY}{\lambda+X} \end{cases}, \text{ où } K \text{ est la capacité limite du milieu pour les proies.}$$

b représente toujours la proportion des rencontres proie-prédateur qui conduisent à la mort d'une proie. Avec Lotka-Volterra, bXY représentait le nombre de proies tuées à l'instant t . Si X était très grand à cet instant, alors le nombre de proies tuées bXY était aussi très grand (tend vers l'infini)...

Avec ce modèle plus réaliste, le nombre de proies tuées est $\frac{bXY}{\lambda+X}$, ce qui tend vers bY si X est très grand.

Pour Y fixé, la fonction $X \rightarrow \frac{bXY}{\lambda+X}$ est croissante, donc plus X est grand, plus le nombre de proies tuées est grand. Mais selon la valeur de λ , la vitesse à laquelle la valeur limite bY est atteinte (satiété des prédateurs) est plus ou moins grande : plus la valeur de λ est petite, plus la satiété arrive vite.

Essayez de visualiser ces explications sur un logiciel.

Vous pourrez aussi visualiser des courbes de ce modèle ici⁹ :

<http://experiences.math.cnrs.fr/Le-modele-de-Rosenzweig-MacArthur.html>

Remarque : c'est en fait un modèle de Holling (voir III.3.3).

VI. Vers un déclin inévitable ? Choisissons la descente prospère !

La dynamique des populations est un sujet mathématiques passionnant, mais comme beaucoup de notions mathématiques, elle est liée à la biologie, à la philosophie, à la politique, etc.

Pourquoi ce sujet est-il si important pour les décennies à venir ?

Pourquoi les débats qu'il crée sont-ils plus que jamais d'actualité ?

A Prosperous Way Down: Principles and Policies est un livre écrit par Howard Odum et sa femme Elisabeth. Il est paru en 2001 (ré-édité en 2008). Voici un résumé¹⁰ de ce livre.

Howard T. Odum (1924-2002) fait partie de ces auteurs qui, dès les années 1970 et avec une remarquable constance, se sont inquiétés de la périlleuse trajectoire prise par le développement de l'humanité, et de ses angoissantes conséquences environnementales. Il reste pourtant méconnu en France, où il est souvent l'un des oubliés dans les listes des « précurseurs » de l'écologie politique. L'essai *A Prosperous Way Down*, co-écrit avec sa femme Elisabeth C. Odum et initialement publié en 2001, nous apprend comment sa pensée avait évolué à la veille de sa disparition et à mesure que l'urgence écologique se faisait plus pressante.

La théorie développée par les deux auteurs peut se résumer ainsi : après une période de croissance

⁹ Sur ce site, le modèle a été « modifié » avec un changement de variable, mais c'est le même système différentiel.

¹⁰ Source : <https://developpementdurable.revues.org/7953>

exponentielle, l'humanité se trouve maintenant à son apogée, mais cette apogée ne sera qu'une courte transition, à laquelle succédera inmanquablement une grande phase de « descente ». Mais, et c'est là la deuxième idée-phare de ce livre, l'humanité peut prendre les mesures nécessaires pour que cette descente soit une descente prospère – *prosperous way down* –, une notion qui, par certains aspects (mais par certains seulement), rappelle celle de « décroissance conviviale »². Pour développer ces deux idées, les auteurs ont organisé ce livre en trois grandes parties.

La première présente le grand retournement à venir dans l'histoire de l'humanité : « *le sommet de la civilisation est tout proche, et nous devons donc tous nous demander comment cela affectera nos vies, et quelles mesures nous devrions prendre en fonction de cela* » (p. 1). Selon les auteurs, c'est l'épuisement des ressources naturelles qui rend ce déclin inéluctable : « *la cause de la descente à venir, c'est que les ressources de la Terre diminuent* » (p. 3). Et c'est surtout l'épuisement définitif des sources d'énergie fossiles, qui seules ont permis la croissance exponentielle de la civilisation humaine, qui rendra ce déclin brutal et inéluctable.

La deuxième partie mobilise la science des systèmes, ou systémique, spécialité des Odum, pour expliquer en quoi ce déclin est inéluctable. Selon les auteurs, tous les systèmes tendent à évoluer par pulsations composées de quatre phases : (1) une phase de croissance exponentielle très consommatrice de ressources, y compris fossiles ; (2) une courte phase d'apogée et de transition ; (3) une phase de déclin ou de descente plus ou moins rapide ; et (4) une longue période de « stabilité basse » pendant laquelle les ressources se reconstituent. Ce cycle est observable dans les écosystèmes : par exemple, les incendies de forêts sont des phases d'effondrement qui permettent au sol de se reconstituer par endroits (p. 85-86). La thèse des auteurs est que ce « *déterminisme scientifique* » (p. 6) peut aussi s'appliquer aux sociétés humaines, puisqu'elles aussi sont des systèmes : ainsi l'effondrement de la civilisation Maya (p. 80) ou la grande famine irlandaise (p. 87) seraient logiques dans une analyse des cycles systémiques des sociétés humaines sur le long terme. Mais cette fois, l'épuisement définitif des ressources fossiles devrait provoquer un déclin global et durable de l'humanité entière.

La troisième partie de l'essai propose donc quelques pistes pour encadrer politiquement la transition actuelle et la décroissance à venir de l'humanité – car ce sont les politiques que nous mènerons qui pourraient « *faire la différence entre un atterrissage en douceur et un crash* » (p. 131). C'est ici que le déterminisme systémique des Odum accorde une légère marge de manœuvre à la politique, car selon eux, il est encore temps de nous préparer pour que cette décroissance soit pacifique, et même prospère. Mais pour cela, nous devons impérativement comprendre que les politiques qui ont fonctionné dans une période de croissance ne fonctionneront plus dans les périodes de transition et de descente, et qu'il faut donc en inventer d'autres, radicalement nouvelles : un nouveau programme politique pour encadrer dès aujourd'hui la transition actuelle, et encore un autre très bientôt pour encadrer la descente qui se profile à court terme. Il est donc proposé, entre autres, de revenir à une « *nouvelle économie agraire* » (p. 170), de réduire drastiquement le nombre de voitures (p. 175), de rétablir des barrières douanières (p. 178), de limiter les naissances pour progressivement réduire la population mondiale (p. 182), de favoriser les entreprises à but non-lucratif (p. 187), d'instaurer un revenu maximum (p. 187), de réduire les salaires (p. 200), etc.

À la lecture de ces propositions, la mise en garde du premier chapitre prend tout son sens : « *Ne vous trompez pas, il ne s'agit pas ici de proposer moins de croissance. Il s'agit de reconnaître que les principes généraux de la systémique, appliqués à l'énergie, aux matériaux et à l'information, sont à l'œuvre et font basculer l'humanité dans une nouvelle étape d'un cycle à long-terme* » (p. 4). Ces mesures seront-elles acceptables ? Les Odum envisagent brièvement que nos sociétés puissent s'entêter à chercher la croissance en période de descente, et que cela aboutisse à un effondrement apocalyptique (p. 205). Mais ils semblent plutôt croire qu'à force d'éducation et de confrontation à la réalité, nos sociétés finiront bien par accepter, et même par apprécier, la contraction de l'économie : « *Pour la transition et la descente, de nouvelles valeurs individuelles et de nouvelles conceptions du progrès devraient émerger. L'idée du monde de l'expansion industrielle, selon laquelle la croissance, c'est le progrès est déjà en*

train d'être remplacée par l'idée que la soutenabilité, c'est bien "dans un monde qui déjà ne connaît plus beaucoup de croissance. Bientôt, quand les gens apprendront à vivre avec la descente, leur idéal sera thoins, c'est mieux"» (p. 269). C'est sans doute ici que le déterminisme scientifique des Odum atteint ses limites, quand les idéaux des générations futures sont supposés évoluer quasi-mécaniquement en fonction des ressources disponibles, alors que l'évolution des imaginaires collectifs mériterait sans doute une analyse plus complexe.

La thèse des Odum, selon laquelle l'épuisement des ressources fossiles serait quasiment le seul élément déterminant dans le déclin à venir de l'humanité, est sans doute audacieuse – ne serait-ce que parce que d'autres événements catastrophiques pourraient advenir avant cet épuisement : effondrement de biodiversité, réchauffement climatique, etc. Elle pose néanmoins une question fondamentale : quelles sont les catastrophes avec lesquelles nous ne pourrions absolument pas négocier dans un avenir plus ou moins proche ? Des auteurs comme Nicholas Georgescu-Roegen, Richard Heinberg ou Yves Cochet voient en la décroissance un destin plutôt qu'un projet politique. Ces mêmes auteurs proposent tous, en revanche, des formes de décroissance « conviviale », qui seraient des projets politiques à mettre en œuvre dans le contexte de ce destin.

Le développement durable, s'il vise à faire émerger des compromis entre les impératifs économiques, sociaux et environnementaux, peut-il vraiment considérer des hypothèses aussi radicales, sinon comme des certitudes, au moins comme des hypothèses à étudier sérieusement ?

Apparemment, les Odum répondraient à cette question par la négative : sauf erreur de lecture de notre part, l'expression « développement durable » n'est pas utilisée une seule fois dans cet ouvrage. Cette absence rapproche les Odum des objecteurs de croissance français, qui reprochent au développement durable son caractère trop consensuel : vu la difficulté des dispositifs politiques traditionnels à intégrer des hypothèses radicales comme l'urgence immédiate ou les éléments non-négociables, il n'est pas étonnant que des théories fortement comparables, comme la décroissance et la « *prosperous way down* », finissent par émerger en marge de ces dispositifs.

VII. On reprend tout discrètement ?

Depuis le début de ce devoir, nous avons choisi de travailler avec un *modèle continu* ! on a supposé que le temps était « continu » et qu'il pouvait être étudié comme une variable réelle t .

Or :

- d'une part, lors de mesures et d'expériences, on constate que *certaines populations ne respectent pas les résultats obtenus* : leur évolution a l'air chaotique.
- d'autre part, nous aurions très bien pu étudier ce problème d'un *point de vue discret* ! au lieu d'écrire par exemple $y' = ay$, on aurait pu écrire $u_{n+1} - u_n = a u_n$.

C'est ce que nous étudierons dans un prochain devoir, et qui nous mènera... au chaos ! Si Si.

Sources des parties 1 et 2

Un TPE de série scientifique, par Eloïse DUPIRE et Olivier GLOAGUEN

<http://www.lyc-mansart-st-cyr.ac-versailles.fr/spip.php?article274>

Sur les modèles proie-prédateurs en écologie, brève histoire et expérimentation numérique interactive

<http://www.espace-turing.fr/Sur-les-modeles-proie-predateur-en.html>

Quelques modèles de croissance de populations (utilisation de Maple)... épreuve de modélisation de l'agrégation (page 69)

https://books.google.fr/books?id=NtI2j_pjrBOC&printsec=frontcover&hl=fr#v=onepage&q&f=false

Différents modèles en dynamique des populations (Malthus, Verhulst, bourgeon de l'épinette, Lotka-Volterra)

<http://ljk.imag.fr/membres/Bernard.Ycart/mel/ed/node19.html>

Quelques modèles continus d'évolution de populations, par Christian Bourdarias (Master 1, Université de Savoie)

http://lama.univ-savoie.fr/~labart/generated/fichiers/MATH705/Pop_video.pdf

La dynamique des populations et ses modèles, par Jean-Sébastien Pierre, octobre 2010

<https://perso.univ-rennes1.fr/jean-sebastien.pierre/cours/DDP%20M1%202010.pdf>

Une fiche TD logiciel sur le modèle Lotka-Volterra (données d'Ancona et lynx/lièvres). Document remarquable.

<http://pbil.univ-lyon1.fr/R/pdf/ldr4a.pdf>

Méthodes Numériques et Calcul Scientifique : Résolution numérique des équations différentielles ordinaires (EDO)

<http://wwwens.aero.jussieu.fr/lefrere/master/mni/mnsc/cours/equa-diff-x4.pdf>

Résolution d'équations différentielles : méthodes d'Euler, de Runge-Kutta d'ordres 2 et 4. Approche graphique.

<http://www4.ac-nancy-metz.fr/physique/divers/MethodNum/method-num.htm>

Logistic Map, Euler & Runge-Kutta Method and Lotka-Volterra Equations (Seoul National University)

<http://www.math.snu.ac.kr/~syha/appliedpde.pdf>

Le système proie-prédateur de Volterra-Lotka, par Grégory VIAL. Utilisation de Scilab pour résolution numérique.

http://lama.univ-savoie.fr/~labart/generated/fichiers/MATH705/gvial_volterra.pdf

Biologie des exponentielles et des sigmoïdes. Introduction aux modèles du point de vue du biologiste

http://upa.it-sudparis.eu/ziteplus0_9/documents/docs_math/2013/bruno-anselme.pdf

Fichiers Geogebra (et explications) pour le modèle de Lotka-Volterra

<http://bretin.jacques.free.fr/theme/croissance/lotkavolterra/index.htm>

Les maths sauveront-elles les oiseaux de mer? Modèle de Lotka-Volterra et ouvertures.

<http://webinet.cafe-sciences.org/articles/les-maths-sauveront-elles-les-oiseaux-de-mer/>

Systèmes Dynamiques, par Francine et Marc Diener (2014). Logistique, méthodes numériques, Lotka-Volterra, Leslie, etc.

<http://math.unice.fr/~diener/sysdyn/AllSysDyn.pdf>

Modèle de Verhulst sur Wikipedia

https://fr.wikipedia.org/wiki/Mod%C3%A8le_de_Verhulst

Sur la dynamique des populations (comparaison de modèles classiques discrets et continus)

http://jerome-mathieu.com/docs/lv396/dynamique.des.populations.Lv396_CH.pdf

Y a-t-il des lois en économie ? (page 155 : la « loi de population » de l'exp. à la logi. et de Malthus à Quetelet et Verhulst)

https://books.google.fr/books?id=q_SAZnzEh4oC&pg=PA155&lpg=PA155#v=onepage&q&f=false

Pierre-François Verhulst et la loi logistique de la population, par Bernadr Delmas

<http://www.ehess.fr/revue-msh/pdf/N167R893.pdf>

Modéliser : temps discret ou temps continu ?, par G. Fleury

http://www.apmep.fr/IMG/pdf/Aja10_G_Fleury.pdf

Biographies scientifiques de Lotka : <http://www.jehps.net/juin2008/Veron.pdf>

http://www.persee.fr/articleAsPDF/pop_0032-4663_1950_num_5_1_2385/article_pop_0032-4663_1950_num_5_1_2385.pdf

Utilisation de Scilab pour le modèle de Lotka-Volterra

<http://www.tangentex.com/LotkaVolterra.htm>

Situation du lynx (du Canada) au Québec, par la Société de la faune et des parcs du Québec (2003)

<http://bibvir1.uqac.ca/archivage/17605654.pdf>

Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology, par Brauer et Castillo-Chavez (extraits)

<https://books.google.fr/books?id=5GfTBwAAQBAJ>