

## UN MODÈLE PROIES / PRÉDATEURS

Notions réinvesties : suite de matrices

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

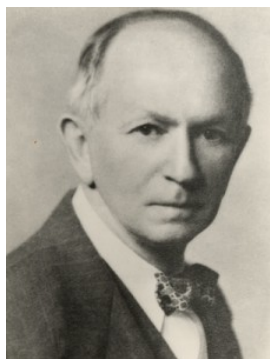
*L'humanité disparaîtra, bon débarras ! (2006)  
Jacques-Yves Cousteau*

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.

On parle alors de modèle proies/prédateurs.

Le premier de ces modèles, et le plus célèbre, est un système de deux équations différentielles, né dans les années 1920 avec les travaux du mathématicien-statisticien américain **Alfred Lotka** (1880-1949), et du mathématicien-physicien **Vito Volterra** (1860-1940).



Lotka (1880-1949)



Volterra (1860-1940)

Ils ont proposé indépendamment (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<sup>1</sup> ;

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

---

<sup>1</sup> 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.

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.

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 ;
- 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.

Nous allons ici « discrétiser » ce modèle, en ne considérant plus que le temps est continu, mais qu'il est discret : plutôt que de modéliser une croissance par une dérivée, nous allons utiliser les suites.

Nous prendrons l'exemple du lynx du Canada (prédateur) et du lièvre américain (proie).

On notera respectivement  $u_n$  et  $v_n$  les effectifs de lynx et de lièvres pour l'année  $n$ .

On a alors :  $v_{n+1} - v_n = a v_n - b u_n v_n$  et  $u_{n+1} - u_n = -c u_n + d u_n v_n$ .

Et donc le système (discret) tiré du modèle continu de Lotka-Volterra :  $\begin{cases} v_{n+1} = v_n(1 + a - b u_n) \\ u_{n+1} = u_n(1 + p v_n - q) \end{cases}$ .

Remarque : une autre façon de définir ce système discret est la suivante.

On note  $a$  le taux de croissance des lièvres en l'absence de lynx :  $\frac{v_{n+1} - v_n}{v_n} = a - b u_n$  où  $b u_n$  est un terme correctif correspondant aux lièvres mangés par les lynx, donc proportionnel au nombre de prédateurs.

En notant  $q$  le taux de disparition des lynx en l'absence de lièvres :  $\frac{u_{n+1} - u_n}{u_n} = -q + p v_n$  où  $p v_n$  est un terme correctif correspondant au taux de croissance des lynx en présence de lièvres, donc proportionnel au nombre de proies.

Ainsi :  $\begin{cases} v_{n+1} = v_n(1 + a - b u_n) \\ u_{n+1} = u_n(1 + p v_n - q) \end{cases}$ .

## PARTIE A

Le manuel Transmath (éd. Nathan, 2012) suggère de prendre pour le lynx et le lièvre :

$$a=0,08 \quad b=0,00002 \quad c=0,5 \quad d=0,000008,$$

en supposant qu'il y a 3 800 lynx et 62 000 lièvres.

1. a) Sur un tableur, représenter graphiquement l'évolution des deux populations.

Vous ferez deux graphiques :

- l'un où le numéro de l'année est en abscisse et les effectifs de chaque espèce en ordonnée ;
- l'autre où les effectifs de lynx sont en abscisse, les effectifs de lièvre en ordonnée.

b) Modifier sur le tableur les populations initiales et commenter.

2. a) Démontrer qu'il existe un état d'équilibre, c'est-à-dire un couple  $(u; v)$  tel que si  $u_n = u$  et  $v_n = v$  pour un certain rang  $n$ , alors  $u_{n+1} = u_n = u$  et  $v_{n+1} = v_n = v$ .

b) Modifier sur le tableur les populations initiales en les prenant proches de l'état d'équilibre. Commenter.

### 3. Étude du cas général au voisinage de l'état d'équilibre

a) Déterminer, si ce n'est déjà fait, l'état d'équilibre du système en fonction de  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et  $d$ .

b) On pose  $s_n = v_n - \frac{c}{d}$  et  $r_n = u_n - \frac{a}{b}$ .

Montrer que le système est équivalent à :

$$\begin{cases} s_{n+1} = s_n - \frac{bc}{d} r_n - b r_n s_n \\ r_{n+1} = r_n + \frac{ad}{b} s_n + d r_n s_n \end{cases}.$$

c) Expliquer pourquoi, si on est proche de l'état d'équilibre, le produit  $s_n r_n$  peut être considéré comme négligeable.

d) Lorsqu'on est proche de l'état d'équilibre, on remplace alors le système par celui-ci :

$$\begin{cases} s_{n+1} = s_n - \frac{bc}{d} r_n \\ r_{n+1} = r_n + \frac{ad}{b} s_n \end{cases}.$$

Exprimer ce système sous une forme matricielle :  $\begin{pmatrix} r_{n+1} \\ s_{n+1} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} r_n \\ s_n \end{pmatrix}$  où  $A$  est une matrice carrée.

En déduire  $s_n$  et  $r_n$ , puis  $v_n$  et  $u_n$ , en fonction de  $A$ ,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ ,  $v_0$ ,  $u_0$ .

## PARTIE B

A partir du modèle linéarisé, inventer des situations similaires et observer les effets.

## Le lynx et le lièvre des neiges

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-côtiers 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.**

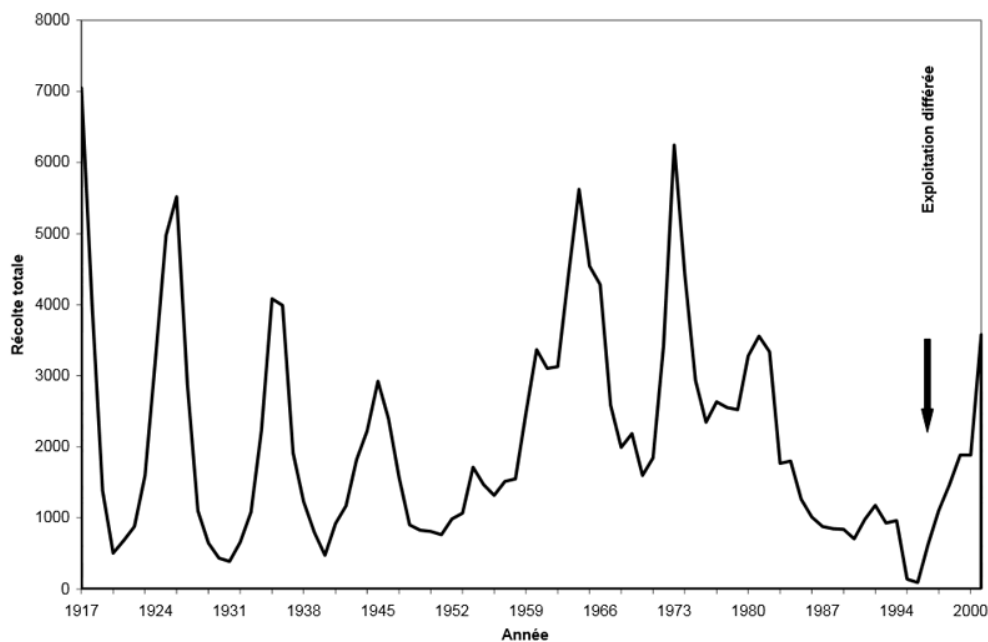
**Le mâle est polygame** et il ne demeure avec la femelle que pour la courte période de l'accouplement.

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 considérable<sup>2</sup> 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.

2 *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](http://www.science.unitn.it/AnalisiInfoTLC/SSP/SSP14_15/projects/Elton-1942-J-Anim-Ecol.pdf)

Plusieurs études<sup>3</sup> 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 trophiques<sup>4</sup> qui génère le cycle.

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.**

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<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> 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 :

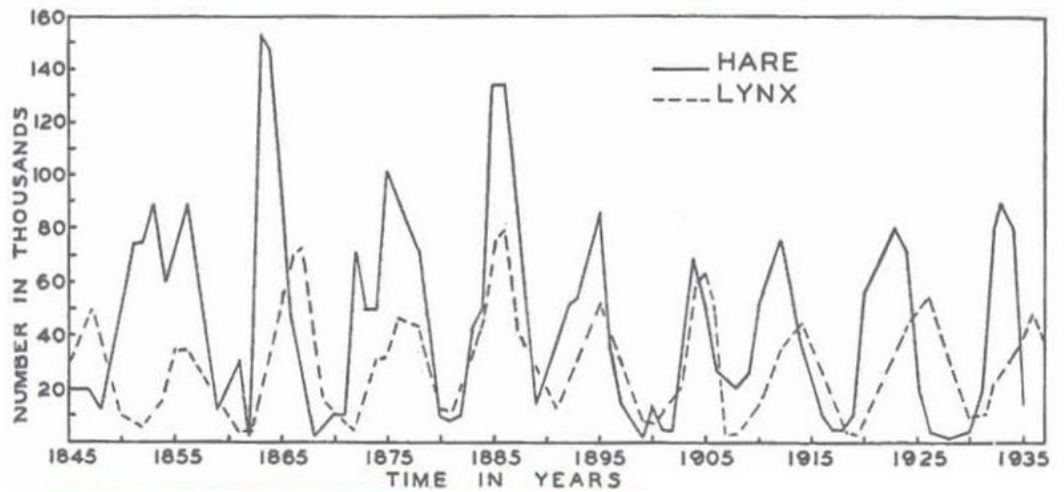


Ses pattes arrières sont adaptées pour pouvoir marcher facilement dans la neige. Voilà pourquoi on le nomme aussi *snowshoe hare* ("le lièvre aux raquettes").

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

4 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.

Graphique original  
du livre d'Odum  
(1953) →



### 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*.