

# Feuille 3

## Interactions entre deux populations

### Exercice 1:

**Modèle de Lotka Volterra.** On considère le système

$$\begin{cases} x' = x(a - by) \\ y' = y(-c + dx), \end{cases}$$

où  $a, b, c, d > 0$ .

0) Interprétez ce système.

1) Vérifier que pour toute condition initiale du quadrant positif, il y a existence (locale) et unicité de la solution.

2) Préciser les points d'équilibres.

3) Montrer que la fonction

$$H(x, y) = dx - c \ln(x) + by - a \ln(y) \quad (x, y > 0)$$

est constante le long des trajectoires.

En déduire que les solutions existent pour tout temps  $t \geq 0$  et sont bornées.

4) Montrer que la fonction  $H$  admet un minimum sur  $]0, \infty[^2$  qui est atteint uniquement au point d'équilibre.

En définissant les domaines

$$D_1 = \{(c/d, y) : 0 < y < a/b\}, \quad D_2 = \{(c/d, y) : y > a/b\},$$

$$D_3 = \{(x, a/b) : 0 < x < c/d\}, \quad D_4 = \{(x, a/b) : x > c/d\},$$

montrer que l'équation

$$H(x, y) = cst$$

a au plus une solution dans chaque domaine.

5) Montrer que toute solution qui est issue du quadrant positif, privé de son bord et du point d'équilibre central, est périodique (de période strictement positive).

*Indication : On pourra commencer par prouver que la solution passe de domaine en domaine en un temps positif et fini.*

### Exercice 2:

**Modèle de Lotka-Volterra avec prélèvement.**

On suppose l'existence de pêcheurs qui pêchent à la fois les proies et les prédateurs. Notons  $\lambda$  le nombre de pêcheurs et  $\mu$  (resp.  $\eta$ ) leur action sur les proies (resp. prédateurs). Nous obtenons le système suivant :

$$\begin{cases} x' = (a - \mu\lambda - by)x \\ y' = (-c - \eta\lambda + dx)y. \end{cases}$$

Décrire l'effet de la pêche sur l'évolution de la population prédateurs-proies. On distinguera les cas  $a > \mu\lambda$  et  $a < \mu\lambda$ .

Un paradoxe ?

### Exercice 3:

**Propagation d'une infection.**

En 1979, une épizootie de rage, en provenance d'Europe orientale, est arrivée en France. Les renards étaient les principaux vecteurs de la rage. On notera  $S(t)$  les individus sains et  $I(t)$  les individus infectés au temps  $t$ .

1) Un modèle de transmission de la rage, tenant compte de la contamination des renards sains par des renards malades est :

$$\begin{cases} S' = r(S + I) \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \beta SI \\ I' = \beta SI - uI, \end{cases}$$

où tous les paramètres sont strictement positifs.

- Justifier ce modèle.
- En étudiant la stabilité de l'état d'équilibre  $(S, I) = (K, 0)$ , donner les conditions sur les paramètres qui permettent une propagation de l'épizootie.
- Montrer que la population saine est bornée. Que se passe-t'il pour la population infectée ?

2) Une première méthode pour éradiquer l'épizootie de rage consiste à tuer les renards, en offrant par exemple une prime aux chasseurs. On modélise cette méthode comme suit :

$$\begin{cases} S' = r(S + I) \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \beta SI - cS \\ I' = \beta SI - uI - cI, \end{cases}$$

où le paramètre  $c$  représente l'effet de la chasse qui s'exerce tant sur les renards sains que malades. Donner les conditions sur les paramètres qui empêchent la propagation de l'épizootie.

3) Une seconde méthode pour éradiquer l'épizootie de rage consiste à vacciner les renards. On modélise cette méthode par :

$$\begin{cases} S' = r(S + I) \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \beta(1 - v)SI \\ I' = \beta(1 - v)SI - uI, \end{cases}$$

où le paramètre  $v$  représente l'effet de la vaccination. En étudiant la stabilité de l'état d'équilibre  $(S, I) = (K, 0)$ , donner les conditions sur les paramètres qui empêchent la propagation de l'épizootie.

4) Quelle méthode préconiseriez-vous ?

#### Exercice 4:

##### Modèle de compétition.

$$\begin{cases} x' = x(a - bx - cy) \\ y' = y(d - ex - fy), \end{cases}$$

où  $a, b, c, d, e, f > 0$  et  $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$ .

0) En quoi s'agit-il d'un modèle de compétition ?

1) Vérifier que l'espace des phases (solutions) est bien défini. Que se passe-t'il si  $x(0) = 0$  et  $y(0) > 0$ ? (Et *vice-versa*.)

2) Déterminer les équilibres.

3) Supposons  $x(0), y(0) \neq 0$ . Étudier graphiquement les solutions en distinguant les trois cas suivants :

a) Les droites  $a - bx - cy = 0$  et  $d - ex - fy = 0$  coïncident. Vérifier que  $xy^{-k}$ , avec  $k = a/d$ , est une "constante du mouvement" (*i.e.*  $d/dt(xy^{-k}) = 0$ ).

b) Les droites  $a - bx - cy = 0$  et  $d - ex - fy = 0$  ne s'intersectent pas dans l'intérieur de  $\mathbb{R}_+^2$ .

c) Les droites  $a - bx - cy = 0$  et  $d - ex - fy = 0$  intersectent dans l'intérieur de  $\mathbb{R}_+^2$ .

4) Dans le cas 3-c, vérifier que la forme quadratique

$$V(x, y) = be(x - \bar{x})^2 + 2ce(x - \bar{x})(y - \bar{y}) + cf(y - \bar{y})^2$$

est une fonction de Lyapounov, où on a noté  $(\bar{x}, \bar{y})$  l'équilibre strictement à l'intérieur du quadrant positif.

**Exercice 5:**

**Modèle de Rosenzweig-McArthur** On considère le modèle de prédateur-proie de Holling suivant :

$$\begin{cases} x' = x\left(1 - \frac{x}{K}\right) - y\frac{ax}{x+b} \\ y' = y\left(-c + \frac{dx}{x+b}\right), \end{cases}$$

où  $a, b, c, d, K > 0$ .

- 1) Interpréter les différents termes (et comparer avec le modèle de Lotka-Volterra).
- 2) Vérifier que le quadrant positif est invariant.
- 3) Prouver que l'abscisse de toute solution reste bornée. Justifier (qualitativement) pourquoi les solutions restent bornées.
- 4) Trouver les points d'équilibre.
- 5) Si  $d \leq c$  ou  $K \leq \frac{bc}{d-c}$ , justifier que les solutions convergent toutes vers le point  $(K, 0)$ .
- 6) On se place dans le cas où  $d > c$  et  $K > \frac{bc}{d-c}$ , et on note  $F$  le point d'équilibre à l'intérieur du quadrant positif.
  - a) Discuter la stabilité de  $F$ .
  - b) Montrer que les trajectoires restent bornées.
  - c) Expliquer pourquoi, contrairement au modèle de Lotka-Volterra, un cycle limite peut exister. Quelle différence qualitative pour les solutions? En utilisant le théorème de Poincaré-Bendixon, précisez le comportement des solutions en fonction des paramètres.

**Exercice 6:**

**De l'aléatoire au déterministe : où l'on retrouve le modèle de Lotka-Volterra (et de Holling).**

On considère des v.a. i.i.d. à valeurs entières  $(N_{i,n} : i, n \geq 0)$ ,  $(\tilde{N}_{i,n} : i, n \geq 0)$ ,  $(W_{i,j,n} : i, j, n \geq 0)$ . On note  $m, \tilde{m}$  et  $m'$  les moyennes respectives.

Conditionnellement à  $(X_n, Y_n)$ , les variables aléatoires  $(\epsilon_{i,j,n} : i, j)$  sont i.i.d. de loi de Bernoulli de paramètre  $f_N(Y_n)$  (où  $f_N$  est une fonction croissante à valeur dans  $[0, 1]$  et  $N$  un paramètre du modèle.)

Nous considérons alors la dynamique proies prédateurs :

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= \sum_{i=1}^{X_n} \sum_{j=1}^{N_{i,n}} 1 - \epsilon_{i,j,n} \\ Y_{n+1} &= \sum_{i=1}^{Y_n} \tilde{N}_{i,n} + \sum_{i=1}^{X_n} \sum_{j=1}^{N_{i,n}} \epsilon_{i,j,n} W_{i,j,n} \end{aligned}$$

- 1) Expliquer (ou commenter) cette modélisation.
- 2) Considérer le processus  $(X^N, Y^N)$  issu de  $X_0^N = [Nx]$  proies et  $Y_0^N = [Ny]$  prédateurs pour  $x > 0$  et  $y > 0$  et montrer que

$$X_1^N / N \xrightarrow{N \rightarrow \infty} mx[1 - f(y)]; \quad Y_1^N / N \xrightarrow{N \rightarrow \infty} \tilde{m}y + m' m x f(y) \quad p.s.$$

si  $f_N(Nz) \rightarrow f(z)$ , quand  $N \rightarrow \infty$  pour tout  $z$ .

- 3) Retrouver alors un modèle de Lotka Volterra discret puis continu.
- 4) Proposer un modèle aléatoire individu centré qui permet de retrouver le modèle de Rosenzweig-McArthur en grande population.

Pour vous entraîner ...

**Exercice 7:**

**Modèle de Lotka-Volterra stochastique en temps continu.**

Considérons le modèle prédateur-proie stochastique suivant. On rappelle qu'un événement se produit avec le taux  $r > 0$  lorsque la probabilité qu'il se produise pendant l'intervalle de temps  $dt$  est  $r dt$ .

Chaque proie se reproduit indépendamment des autres au taux  $r_1 > 0$ . Chaque prédateur meurt indépendamment des autres au taux  $r_2 > 0$ . Enfin, la population initiale de proies est égale à  $N$  et le taux de mort d'une proie par prédateur vaut  $d/N$ .

On note  $X_t^N$  le nombre de proies et  $Y_t^N$  le nombre de prédateurs au temps  $t$ .

1) Expliquer pourquoi le modèle est décrit par

$$\begin{cases} X_{t+h}^N = \sum_{i=1}^{X_t^N} \left( 1 + \mathbb{1}_{\{\mathcal{E}_i(r_1) \leq h\}} - \sum_{j=1}^{Y_t^N} \mathbb{1}_{\{\mathcal{E}_{ij}(d/N) \leq h\}} \right) + \mathcal{R}^N(t, h) \\ Y_{t+h}^N = \sum_{i=1}^{Y_t^N} \left( 1 - \mathbb{1}_{\{\mathcal{E}_i(r_2) \leq h\}} + \sum_{j=1}^{X_t^N} \mathbb{1}_{\{\mathcal{E}_{ij}(d/N) \leq h\}} \right) + \mathcal{R}'^N(t, h). \end{cases}$$

où

\* les variables aléatoires  $\mathcal{E}_i(r)$  suivent des lois exponentielle de paramètre  $r > 0$  et sont indépendantes

\* Il existe une constante  $C > 0$  (resp.  $C' > 0$ ) tel que pour tous  $t, h$ ,  $\mathbb{P}(\mathcal{R}^N(t, h) \neq 0 | X_t^N, Y_t^N) \leq Ch^2 X_t^N [1 + Y_t^N/N + X_t^N Y_t^N/N^2]$   
(resp.  $\mathbb{P}(\mathcal{R}'^N(t, h) \neq 0 | X_t^N, Y_t^N) \leq C'h^2 X_t^N [1 + Y_t^N/N + X_t^N Y_t^N/N^2]$ ).

2) On suppose que les limites

$$X_t = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{X_t^N}{N} \quad \text{et} \quad Y_t = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{Y_t^N}{N}$$

existent pour tout  $t \geq 0$  et sont finies.

a) Montrer que si

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\mathcal{R}^N(t, h)}{N} = o(h), \quad \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\mathcal{R}'^N(t, h)}{N} = o(h).$$

alors quand  $N \rightarrow \infty$  on retrouve le modèle de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} X_t' = X_t(r_1 - dY_t). \\ Y_t' = Y_t(-r_2 + dX_t). \end{cases}$$

Quelle différence qualitative y a-t-il entre le comportement en temps long du modèle aléatoire introduit au début et celui des modèles déterministes obtenus à la limite ?

b) On suppose que  $h_N \rightarrow 0$  de telle sorte que

$$\frac{\mathbb{E}(\mathcal{R}^N(t, h_N))}{Nh_N} \rightarrow 0 \quad \text{et} \quad \frac{\mathbb{E}(\mathcal{R}'^N(t, h_N))}{Nh_N} \rightarrow 0.$$

quand  $N \rightarrow \infty$ . Justifier qu'on retrouve en "grande population" un modèle de type Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} (\mathbb{E}X_t)' = \mathbb{E}(X_t(r_1 - dY_t)) \\ (\mathbb{E}Y_t)' = \mathbb{E}(Y_t(-r_2 + dX_t)). \end{cases}$$

3) Refaire le raisonnement précédent en incluant un terme de compétition entre les proies :  $\kappa/N$  est le taux de mort d'une proie lié à la présence d'une autre proie.