Séance 2 : Étudier les interactions écologiques à l'aide d'équations différentielles

Cours de L3 : Mathématiques I - ce qu'un biologiste ne peut ignorer

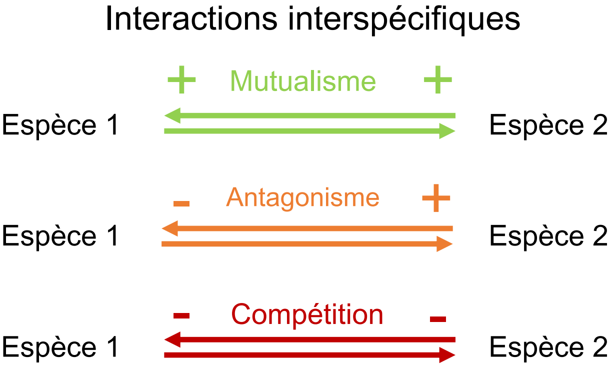
Benoît Perez-Lamarque & Pierre Vincens

ENS Paris - Département de Biologie

20 décembre 2019

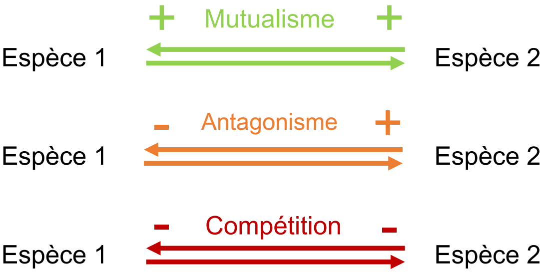
Les interactions biologiques entre espèces

Dans les écosystèmes naturels, les interactions entre espèces sont omniprésentes et les bénéfices et coûts pour chacune des espèces impliquées dans ces interactions sont variables.



Les interactions biologiques entre espèces

Interactions interspécifiques



On s'attend à ce que la nature de ces interactions conduisent à des variations d'abondances des deux espèces, qui établissent une certaine dynamique. On s'intéresse ici à l'étude des dynamiques d'abondances d'espèces en fonction des paramètres d'interactions.

Les interactions biologiques entre espèces

Imaginons deux espèces de bactéries en compétition dans un intestin humain, quelles sont les conditions pour qu'une espèce conduise l'autre à l'extinction ? Pour que les deux espèces coexistent ?

Systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)

Il existe toute une classe de modèles permettant de rendre compte de l'évolution d'un certain nombre de grandeurs dans le temps et qui sont assez simples à écrire et à simuler : les **systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)**.

Systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)

Il existe toute une classe de modèles permettant de rendre compte de l'évolution d'un certain nombre de grandeurs dans le temps et qui sont assez simples à écrire et à simuler : les **systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)**.

Par exemple, on peut modéliser les variations des densités N_1 et N_2 des espèces 1 et 2 au cours du temps de la sorte :

En 1 dimension : $$\frac{dN_1}{dt} = f(N_1)$$

En 2 dimensions : $$\frac{dN_1}{dt} = g(N_1, N_2)$$

Systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)

Les **systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)** sont des modèles :

- **déterministes** : famille des systèmes dynamiques.
- en **temps continu** : les trajectoires sont définies sur un-sous ensemble de $\mathbb{R}$.
- **autonomes ou non**. Nous allons ici travailler avec des systèmes autonomes.
- **non spatialisés**, on parle de modèle de champ moyen. L'espace d'état est de la forme $\mathbb{R}^N$, les grandeurs ne sont pas entières parce que l'on regarde la densité moyenne.

Dans le cas d'un modèle ODE du premier ordre autonome, on dispose de plusieurs outils pour représenter le comportement du modèle.

Espace d'État

Temps

Paramètres

Systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)

Le tracé d'une **trajectoire** donne l'état du système au cours du temps pour certaines valeurs de paramètres et certaines conditions initiales. Pour le tracer il suffit d'intégrer l'ODE.

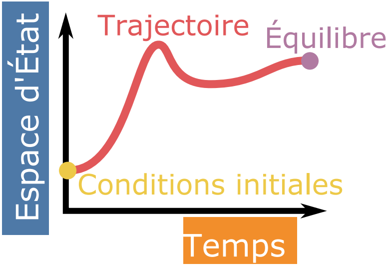


Figure – Série temporelle

Le tracé du **diagramme de phase** donne le comportement qualitatif du système pour certaines valeurs de paramètres, mais toutes conditions initiales. Pour le tracer, il faut chercher les isoclines zéro et les points d'équilibre.

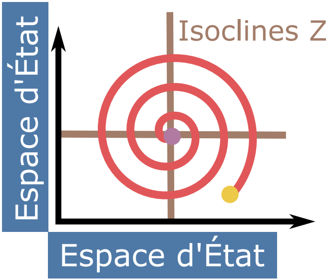
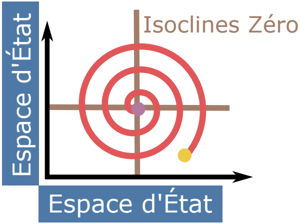


Figure – Diagramme de phase

Systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)



Le **diagramme de phase** peut être enrichi en ajoutant :

- **trajectoires**, ou orbites : courbes paramétrées par le temps.
- **flot** : champ de vecteur associé à la dérivée temporelle (ce qui donne un aperçu du comportement local en tout point).
- **isoclines-zéros** : variétés où la dérivée d'une variable d'état s'annule.
- **points d'équilibre** : points où toutes les isoclines zéros se croisent.
- **bassin d'attraction** : région conditionnée par le point d'équilibre correspondant.

Le tracé du **diagramme de bifurcation** donne la position et la nature des équilibre du système pour (potentiellement) toutes valeurs de paramètres, et toutes conditions initiales.

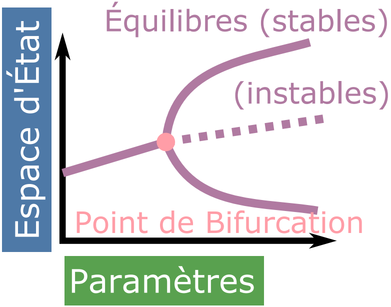
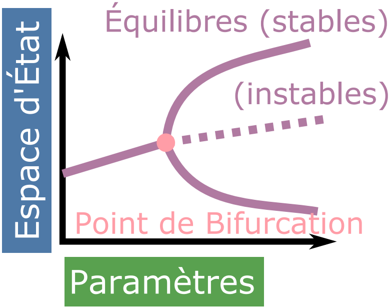


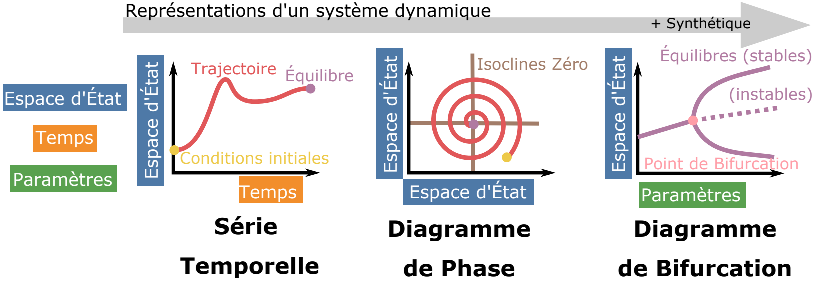
Figure – Diagramme de bifurcation



Les **points de bifurcation** sont les points où la nature des points d'équilibre change (en général aux endroits où deux points d'équilibre entrent en collision).

Systèmes d'équations différentielles du premier ordre (ODE)

Dans le cas d'un modèle ODE du premier ordre autonome, on dispose de plusieurs outils pour représenter le comportement du modèle.



Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

On commence par une seule espèce d'abondance N. On fait un bilan démographique sur une durée de contrôle Δ_t :

$$N(t+\Delta_t) - N(t) = \text{naissances} - \text{décès} + \text{immigration} - \text{émigration} \tag{1}$$

Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

- *Hypothèse H0 :* À $t = 0$, l'espèce présente une densité N_0.
- *Hypothèse H1 :* On considère un modèle de champ moyen. L'espace d'état est $\mathbb{R}$.
- *Hypothèse H2 :* Il n'y a pas de mouvements migratoires.
- *Hypothèse H3 :* Les taux de naissance per capita b et de taux de mort per capita m sont constants (**système linéaire**).

Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

On écrit le système dynamique suivant :

$$(S1) : \frac{dN}{dt} = bN - mN$$

Que l'on peut réécrire avec $r := b - m$ (taux d'accroissement) :

$$(S1) : \frac{dN}{dt} = rN$$

- La **variables d'état** de ce modèle est la densité d'individus $N \in \mathbb{R}$.
- La **trajectoire** du système est la courbe $(N(t))_{t\in\mathbb{R}}$ qui désigne la densité d'individus aux temps t.
- Le **paramètre** de ce modèle est le taux d'accroissement r.

On écrit le système dynamique suivant :

$$(S1) : \frac{dN}{dt} = rN$$

Exercice 1

On écrit le système dynamique suivant :

$$(S1) : \frac{dN}{dt} = rN$$

Exercice 1

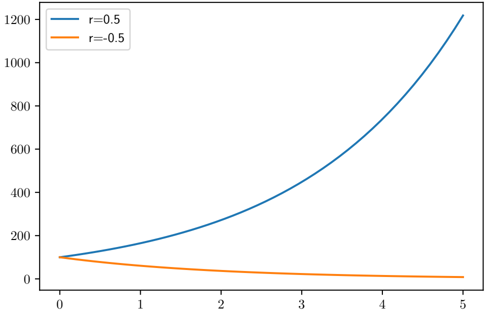
Le système *(S1)* est linéaire, et on peut calculer sa solution analytique :

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

Le système *(S1)* est linéaire, et on peut calculer sa solution analytique :

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$



Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

$$(S1) : \frac{dN}{dt} = rN$$

L'ensemble des équilibres est l'ensemble des points N^* où le flot est nul : $\{N^* \text{ tq. } \dfrac{dN}{dt} = 0\} = \{0\}$.

Pour déterminer la stabilité de l'équilibre $\{0\}$, on regarde la dérivée du flot qui est :

$$\begin{cases} \textbf{stable} & \text{si } r < 0 \text{ (trajectoire} \to 0) \\ \textbf{instable} & \text{si } r > 0 \text{ (trajectoire} \to +\infty) \end{cases} \tag{2}$$

Partie I : Croissance exponentielle - systèmes dynamiques linéaires en une dimension

$$(S1) : \frac{dN}{dt} = rN$$

Une solution analytique n'étant pas toujours disponible (dans les cas non-linéaires), l'étude du système dynamique peut se faire par **simulations numériques**. Pour cela, l'**intégration numérique de l'ODE** est nécessaire pour estimer les trajectoires du système.

L'intégration numérique

Soit le problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} \mathbf{N}'(t) = f(\mathbf{N}(t)) \\ \mathbf{N}(0) = \mathbf{N_0} \end{cases} \tag{3}$$

On cherche à tracer la trajectoire, c'est à dire la courbe $(t, \mathbf{N}(t))$ avec $t \in [0, T]$. On connaît la valeur de $\mathbf{N}$ au temps t et que l'on veut connaitre sa valeur au temps $t + \Delta_t$:

L'intégration numérique

Soit le problème de Cauchy suivant :

$$\begin{cases} \mathbf{N}'(t) = f(\mathbf{N}(t)) \\ \mathbf{N}(0) = \mathbf{N_0} \end{cases} \tag{3}$$

On cherche à tracer la trajectoire, c'est à dire la courbe $(t, \mathbf{N}(t))$ avec $t \in [0, T]$. On connaît la valeur de $\mathbf{N}$ au temps t et que l'on veut connaitre sa valeur au temps $t + \Delta_t$:

$$\int_t^{t+\Delta_t} \mathbf{N}'(s)ds = \int_t^{t+\Delta_t} f(\mathbf{N}(s))ds \tag{4}$$

$$\mathbf{N}(t+\Delta_t) - \mathbf{N}(t) = \int_t^{t+\Delta_t} f(\mathbf{N}(s))ds \tag{5}$$

$$\mathbf{N}(t+\Delta_t) = \mathbf{N}(t) + \int_t^{t+\Delta_t} f(\mathbf{N}(s))ds \tag{6}$$

L'intégration numérique

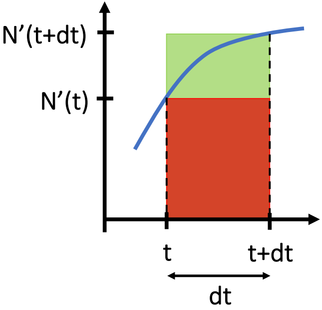
$$\mathbf{N}(t+\Delta_t) = \mathbf{N}(t) + \int_t^{t+\Delta_t} f(\mathbf{N}(s))ds$$

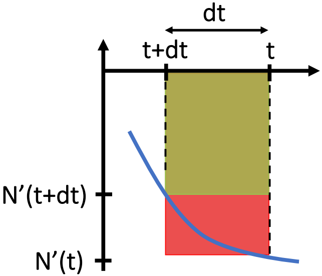
$$\mathbf{N}(t+\Delta_t) = \mathbf{N}(t) + \int_t^{t+\Delta_t} \mathbf{N}'(s)ds$$

Il nous faut intégrer f entre $N(t)$ et $N(t+\Delta_t)$.
La méthode des rectangles est un classique pour intégrer numériquement une fonction.

L'intégration numérique

$$\mathbf{N}(t+\Delta_t) = \mathbf{N}(t) + \int_t^{t+\Delta_t} \mathbf{N}'(s)ds$$





Euler explicite : N(t+dt)= N(t) + N'(t) dt

Euler implicite : N(t+dt)= N(t) + N'(t+dt) dt

L'intégration numérique

L'aire du rectangle rouge est une approximation de $\int_t^{t+dt} f(N(t))$. Cette méthode de résolution de l'ODE est appelée **méthode d'Euler explicite** :

$$N(t+dt) = N(t) + N'(t)\ dt = N(t)\ (1 + r\ dt)$$

En prenant le rectangle vert, il est nécessaire de résoudre une équation pour calculer $N(t+dt)$. On parle de **méthode d'Euler implicite** :

$$N(t+dt) = N(t) + N'(t+dt)\ dt$$

$$N(t+dt) = N(t) + r\ N(t+dt)\ dt$$

$$N(t+dt) = \frac{N(t)}{(1 - r\ dt)}$$

L'intégration numérique

L'aire du rectangle rouge est une approximation de $\int_t^{t+dt} f(N(t))$. Cette méthode de résolution de l'ODE est appelée **méthode d'Euler explicite** :

$$N(t+dt) = N(t) + N'(t)\ dt = N(t)\ (1 + r\ dt)$$

En prenant le rectangle vert, il est nécessaire de résoudre une équation pour calculer $N(t+dt)$. On parle de **méthode d'Euler implicite** :

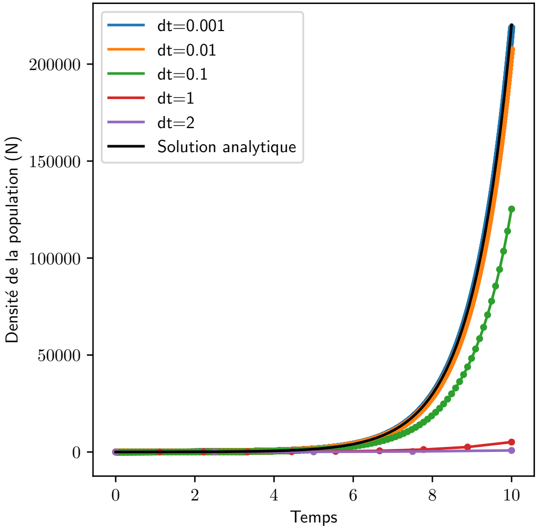
$$N(t+dt) = N(t) + N'(t+dt)\ dt$$

$$N(t+dt) = N(t) + r\ N(t+dt)\ dt$$

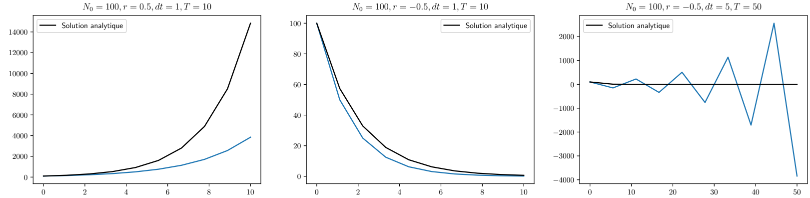
$$N(t+dt) = \frac{N(t)}{(1 - r\ dt)}$$

Exercice 2 & 3

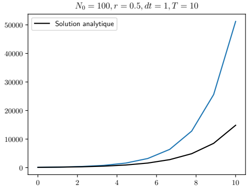
Méthode d'Euler explicite : influence du pas de temps *dt*

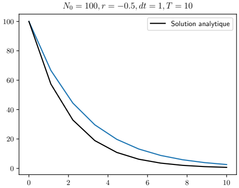


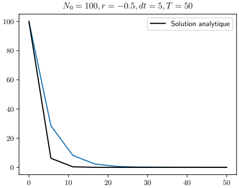
Méthode d'Euler explicite :



Méthode d'Euler implicite :







Stabilité des solutions numériques :

On prend $r < 0$ et $N_0 > 0$. Alors $y(t)$ est positive et tend vers 0. Cependant, certaines méthodes numériques peuvent présenter des **instabilités** et tendre tout de même vers des valeurs infinies. C'est le cas de la méthode d'Euler explicite pour certains choix de pas de temps :

$$N(t+dt) = N(t) + N'(t)\ dt \tag{7}$$
$$N(t+dt) = N(t) + r\ N(t)\ dt \tag{8}$$
$$N(t+dt) = (1 + r\ dt)N(t) \tag{9}$$

Or si $|1 + r\ dt| > 1$, alors $\lim_{n\to\infty}(1 + r\ dt)^n$ diverge.
Comme $dt > 0$ et $r < 0$, si on prend $dt > -\frac{2}{r}$, la solution sera instable.

Stabilité des solutions numériques :

Les méthodes implicites sont moins sensibles à ces problèmes (mais plus coûteuses en calculs) :

$$N(t+dt) = \left(\frac{1}{1 - r\ dt}\right) N(t) \tag{10}$$

$$\tag{11}$$

Si $r < 0$, la méthode est stable $\forall dt > 0$.

L'intégration numérique

Il existe de nombreuses méthodes d'intégration. Une méthode classique est celle de Runge-Kutta.

Dans la suite nous utiliserons le solveur de 'scipy' qui implémente des méthodes plus complexes mais fondées sur les mêmes principes.

Partie II : Croissance logistique - systèmes dynamiques non-linéaires en une dimension

Partie II : Croissance logistique - systèmes dynamiques non-linéaires en une dimension

On modifie l'hypothèse *H3* pour introduire la densité dépendance :

- *Hypothèse H3* : Le terme de mort n'est pas constant mais augmente avec la densité des individus à cause de la surpopulation. Cette augmentation est linéaire (loi d'action de masse, réponse fonctionnelle de Holling de type 1).

Exercice 4

Partie II : Croissance logistique - systèmes dynamiques non-linéaires en une dimension

On a toujours :

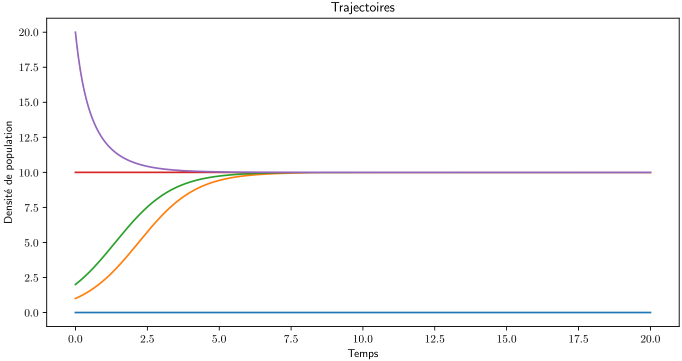
$$\frac{dN}{dt} = b(N) - m(N)$$

Ici le taux de naissance est linéaire $b(N) = rN$ (c'est à dire constant per capita) et le taux de mort est $m(N) = r\frac{N^2}{K}$ (c'est à dire linéaire per capita). Ce qui donne :

$$(S2) : \frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} = rN(1 - \frac{N}{K})$$

Partie II : Croissance logistique - systèmes dynamiques non-linéaires en une dimension

$$(S2) : \frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} = rN(1 - \frac{N}{K})$$



Partie II : Croissance logistique - systèmes dynamiques non-linéaires en une dimension

Étude des équilibres :

Pour les **systèmes non-linéaires**, on étudie la stabilité des équilibres en **linéarisant le flot au voisinage du l'équilibre** : cela revient à s'intéresser au signe de la pente de la tangente à la courbe $N' = f(N)$, qui correspond à la dérivée de N' par rapport à N calculée au point d'équilibre.

Si la dérivée est négative (resp. positive), l'équilibre est stable (resp. instable).

Étude des équilibres :

Les équilibres de *(S2)* correspondent à $\dfrac{dN}{dt} = 0$, *i.e.* $N = 0$ ou $N = K$.

Étude des équilibres :

Les équilibres de *(S2)* correspondent à $\frac{dN}{dt} = 0$, *i.e.* $N = 0$ ou $N = K$.

$$\frac{dN'}{dN} = r(1 - 2\frac{N}{K})$$

Pour $N^* = 0$, $\frac{dN'}{dN}(0) = r > 0$, l'équilibre $N^* = 0$ est instable.

Pour $N^* = K$, $\frac{dN'}{dN}(K) = -r < 0$, l'équilibre $N^* = K$ est stable.

Diagramme de phase :

Pour construire le diagramme de phase, on place chacune des **variables d'état** sur un axe. En une dimension : c'est juste un axe et son intérêt est limité, on va tout de même le tracer en profitant du second axe pour représenter la valeur du flot ($N'(t)$).

Exercice 5

Partie II : Croissance logistique - systèmes dynamiques non-linéaires en une dimension

Diagramme de phase :

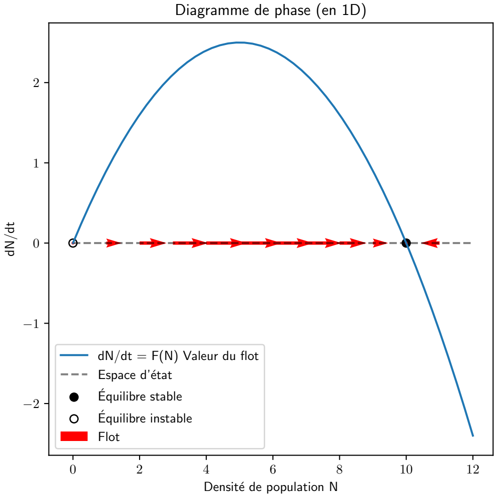
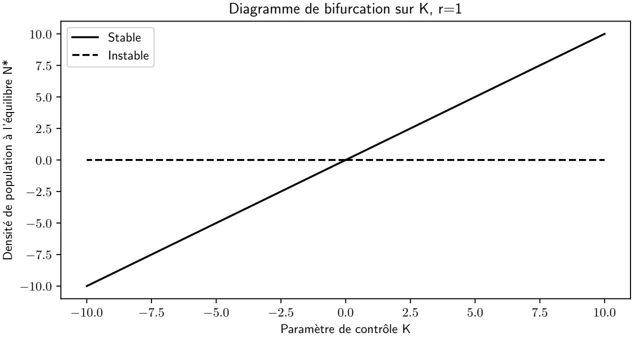


Diagramme de bifurcation :

Exercice 6

Diagramme de bifurcation :

Exercice 6



Partie III : Modèles de Lotka-Volterra - systèmes dynamiques non-linéaires en deux dimensions

Étude des modèles linéaires :

$$(S3) = \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = aN_1 + bN_2 \\ \\ \dfrac{dN_2}{dt} = cN_1 + dN_2 \end{cases}$$

Étude des modèles linéaires :

$$(S3) = \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = aN_1 + bN_2 \\ \\ \dfrac{dN_2}{dt} = cN_1 + dN_2 \end{cases}$$

Un tel système peut-être représenté sous forme matricielle $N' = AN$ avec $A = \begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix}$.

Équilibre des systèmes linéaires en deux dimensions :

$$Y' = f(Y) = AY$$

Les équilibres sont les points Y^* où le flot est nul
$\{Y^* \text{ tq. } f(Y) = 0\} = \{0\}$.

Les trajectoires sont de la forme $Y(t) = Y_0 e^{At}$. C'est à dire que si la matrice est diagonalisable tel que $A = PDP^{-1}$:

$$e^{At} = P \circ \begin{bmatrix} e^{\lambda_0 t} & 0 \\ 0 & e^{\lambda_1 t} \end{bmatrix} \circ P^{-1} \tag{12}$$

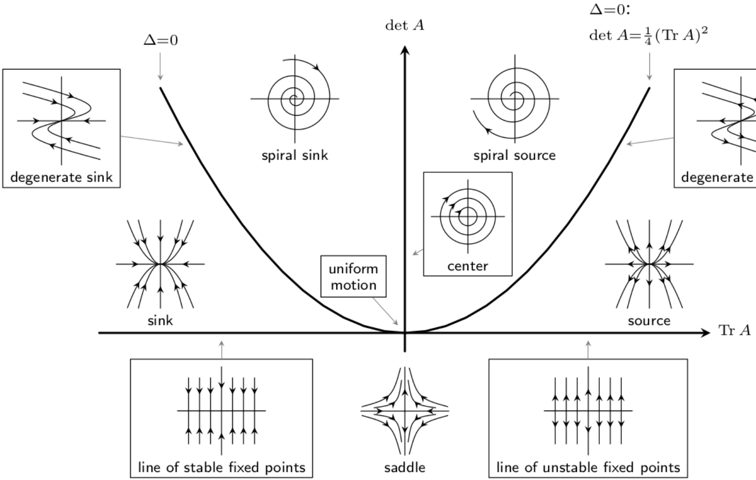
Équilibre des systèmes linéaires en deux dimensions :

$$Y' = f(Y) = AY$$

La nature de l'équilibre $\{0\}$ est donné par les valeurs propres du flot : λ_1, λ_2.

$$\begin{cases} \textbf{Noeud stable} & \text{si } Im(\lambda_1) = Im(\lambda_2) = 0 \text{ et } Re(\lambda_1) < 0, Re(\lambda_2) < 0 \\ \textbf{Noeud instable} & \text{si } Im(\lambda_1) = Im(\lambda_2) = 0 \text{ et } Re(\lambda_1) > 0, Re(\lambda_2) > 0 \\ \textbf{Point selle} & \text{si } Im(\lambda_1) = Im(\lambda_2) = 0 \text{ et } Re(\lambda_1) Re(\lambda_2) < 0 \\ \textbf{Siprale stable} & \text{si } Im(\lambda_1) \neq 0, Im(\lambda_2) \neq 0 \text{ et } Re(\lambda_1) < 0, Re(\lambda_2) < 0 \\ \textbf{Spirale instable} & \text{si } Im(\lambda_1) \neq 0, Im(\lambda_2) \neq 0 \text{ et } Re(\lambda_1) > 0, Re(\lambda_2) > 0 \\ \textbf{Centre} & \text{si } Im(\lambda_1) \neq 0, Im(\lambda_2) \neq 0 \text{ et } Re(\lambda_1) = Re(\lambda_2) = 0 \end{cases} \tag{13}$$

Équilibre des systèmes linéaires en deux dimensions :



Équilibre des systèmes linéaires en deux dimensions :

$$Y' = f(Y) = AY$$

Exercice 7

Équilibre des systèmes non-linéaires en deux dimensions :

$$Y' = f(Y) \neq AY$$

Les équilibres sont les points Y^* où le flot est nul $\{Y^* \text{ tq. } f(Y) = 0\}$.

Équilibre des systèmes non-linéaires en deux dimensions :

$$Y' = f(Y) \neq AY$$

Les équilibres sont les points Y^* où le flot est nul $\{Y^* \text{ tq. } f(Y) = 0\}$.

Pour **chaque équilibre d'un système non-linéaire**, sa nature est déterminée localement en remplaçant le flot par une **approximation linéaire** : on calcule J_f **la matrice Jacobienne de f**. On dit qu'on linéarise le flot f autour de l'équilibre Y^* :

$$f(Y^* + h) = f(Y^*) + hJ_f Y^* + o(h)$$

Partie III : Modèles de Lotka-Volterra - systèmes dynamiques non-linéaires en deux dimensions

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

On ajoute l'hypothèse *H4* suivante :

- *Hypothèse H4* : La compétition est linéaire, et l'espèce 2 (resp. espèce 1) affecte le taux de mort de l'espèce 1 (resp. espèce 2) par un taux de compétition per capita constant $a_{2\to 1}$ (resp. $a_{1\to 2}$).

Ces modèles de ce type sont appelés "modèle de Lotka-Volterra" (LV).

Exercice 8

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

Première étape, on change l'espace d'état à $\mathbb{N}^2$ en gardant les équations avec densité dépendance :

$$(S3) = \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 (1 - \dfrac{N_1}{K_1}) \\ \\ \dfrac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 (1 - \dfrac{N_2}{K_2}) \end{cases}$$

Deuxième étape, on ajoute le terme de compétition :

$$(S3) = \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 (1 - \dfrac{N_1}{K_1} - a_{2\rightarrow 1} N_2) \\ \\ \dfrac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 (1 - \dfrac{N_2}{K_2} - a_{1\rightarrow 2} N_1) \end{cases}$$

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

En général on note $a_{1\to 1} = K_1^{-1}$ et $a_{2\to 2} = K_2^{-1}$, ainsi le modèle de Lotka-Volterra de compétition s'écrit :

$$(S3) = \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = r_1 N_1(1 - a_{1\to 1} N_1 - a_{2\to 1} N_2) \\ \\ \dfrac{dN_2}{dt} = r_2 N_2(1 - a_{2\to 2} N_2 - a_{1\to 2} N_1) \end{cases}$$

Partie III : Modèles de Lotka-Volterra - systèmes dynamiques non-linéaires en deux dimensions

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

Étude des équilibres

Exercice 9

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

Étude des équilibres

Exercice 9

Les isoclines zéro de N_1 sont les droites : $N_1 = 0$ et $N_2 = \dfrac{1 - a_{11} N_1}{a_{21}}$.

Les isoclines zéro de N_2 sont les droites : $N_2 = 0$ et $N_2 = \dfrac{1 - a_{12} N_1}{a_{22}}$.

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

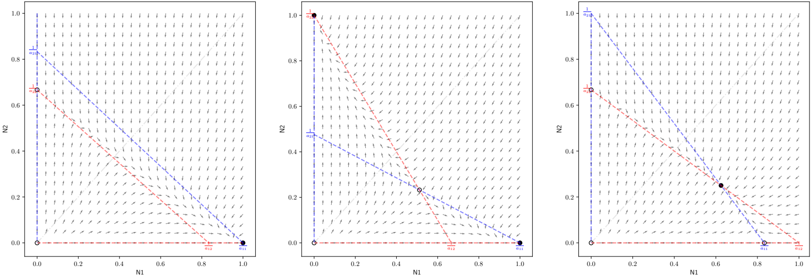
Étude des équilibres

Les équilibres sont donc :

- $N_1^* = 0$ et $N_2^* = 0$;
- $N_1^* = 0$ et $N_2^* = \dfrac{1}{a_{22}}$;
- $N_2^* = 0$ et $N_1^* = \dfrac{1}{a_{11}}$;
- $N_1^* = \dfrac{a_{22} - a_{21}}{a_{22}a_{11} - a_{21}a_{12}}$ et $N_2^* = \dfrac{a_{11} - a_{12}}{a_{22}a_{11} - a_{21}a_{12}}$.

A) Modèle de Lotka-Volterra de compétition

Étude des équilibres



Partie III : Modèles de Lotka-Volterra - systèmes dynamiques non-linéaires en deux dimensions

B) Modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur

On propose les hypothèses suivantes :

- *Hypothèse H3* : Les proies se reproduisent a un taux constant per capita : b.
- *Hypothèse H4* : Les prédateurs meurent a un taux constant per capita : d.
- *Hypothèse H5* : Les prédateurs ont besoin de se nourrir pour pouvoir se reproduire et attrapent une proie au taux a et se reproduisent à un taux c.

B) Modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur

$$(S4) = \begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = bN - aNP \\[2em] \dfrac{dP}{dt} = cNP - dP \end{cases}$$

- La **trajectoire** du système est la suite $(N_t, P_t)_{t\in\mathbb{R}}$ qui désigne le nombre d'individus proies N et prédateurs P aux temps t.
- Les **variables** d'état de ce modèle sont le temps, la population de proie et la population de prédateurs.
- Les **paramètres** de ce modèle sont les taux (a, b, c, d).

B) Modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur

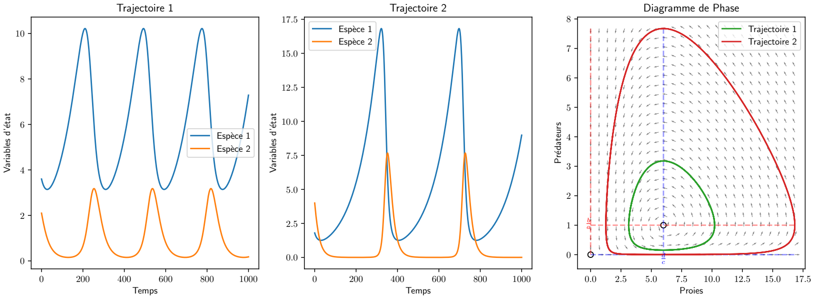
$$(S4) = \begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = bN - aNP \\ \\ \dfrac{dP}{dt} = cNP - dP \end{cases}$$

- La **trajectoire** du système est la suite $(N_t, P_t)_{t\in\mathbb{R}}$ qui désigne le nombre d'individus proies N et prédateurs P aux temps t.
- Les **variables** d'état de ce modèle sont le temps, la population de proie et la population de prédateurs.
- Les **paramètres** de ce modèle sont les taux (a, b, c, d).

Exercice 10

Partie III : Modèles de Lotka-Volterra - systèmes dynamiques non-linéaires en deux dimensions

B) Modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur



C) Variante du modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur

Le modèle que nous avons utilisé suppose que la croissance des proies est malthusienne. Supposons une croissance logistique :

$$(S5) = \begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = bN(1 - \dfrac{N}{K}) - aNP \\ \\ \dfrac{dP}{dt} = cNP - dP \end{cases}$$

C) Variante du modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur

Le modèle que nous avons utilisé suppose que la croissance des proies est malthusienne. Supposons une croissance logistique :

$$(S5) = \begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = bN(1 - \dfrac{N}{K}) - aNP \\ \\ \dfrac{dP}{dt} = cNP - dP \end{cases}$$

Exercice 11

Partie III : Modèles de Lotka-Volterra - systèmes dynamiques non-linéaires en deux dimensions

C) Variante du modèle de Lotka-Volterra proie-prédateur