

# De l'importance des équations différentielles : du système proie-prédateurs au médical et à l'autocatalyse chimique



**Nathalie Capron<sup>1</sup> et Dalil Brouri<sup>2</sup>**

*<sup>1</sup> Laboratoire de Chimie Physique Matière et Rayonnement*

*<sup>2</sup> Laboratoire de Réactivité de Surface  
Université Pierre et Marie Curie*

L'utilisation de systèmes d'équations différentielles n'est pas limité au seul domaine théorique des mathématiques, leur champ d'application est vaste ; nous nous restreindrons ici à leur rôle dans la compréhension de la dynamique de populations d'animaux, puis, par analogie, à leur utilité dans l'explication des phénomènes oscillants se produisant dans certaines réactions chimiques.

Afin de comprendre, et de prédire, l'évolution, et le comportement face à la pollution, au réchauffement climatique, aux migrations de populations animales et végétales, des modèles mathématiques simples ont été mis en œuvre, essentiellement depuis la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle, même si la première tentative date de l'an 1202 (la célèbre suite de Fibonacci élaborée pour décrire la croissance d'une population de lapins) ! Les modèles que nous allons évoquer sont tous liés au domaine des équations différentielles ordinaires (EDO).

Une population se distingue d'une espèce par la particularité qu'ont les individus la constituant de partager un même espace et de pouvoir se reproduire entre eux. Quelles peuvent être les interactions entre deux espèces différentes ? Les relations peuvent être de type prédation, compétition et/ou mutualisme. Dans le cas de la prédation et donc d'une relation *proie-prédateur*, l'interaction est bénéfique pour le prédateur, néfaste pour la proie.

Vito Volterra (1860-1940), mathématicien et physicien italien, a été alerté par son beau-fils Umberto D'Ancona (1896-1964), zoologiste, d'une situation inhabituelle après la première Guerre mondiale. S'occupant d'un point de vue économique des résultats de la pêche en mer Adriatique, il s'est aperçu que cette action humaine modifiait l'équilibre marin naturel. En effet, après une période d'inactivité des pêcheurs, les poissons voraces

(des sélaciens, nommés à présent élasmobranchii) se sont multipliés. Ces poissons sont les prédateurs de plus petits poissons ne mangeant que du plancton. Ces plus petits poissons – les proies – prolifèrent davantage lorsque l’homme pêche.

### Modélisation - Système Proie-Prédateur

Volterra a alors développé le modèle suivant (la paternité du modèle est controversée, Alfred J. Lotka (1880-1949) ayant aussi travaillé sur les mêmes équations mais dans un autre domaine), en considérant ces trois hypothèses :

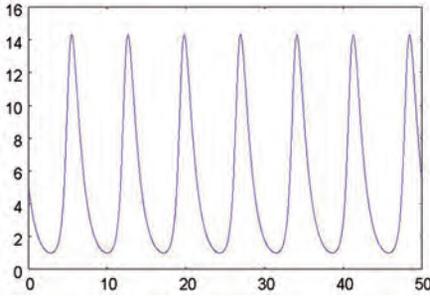
- il n’y a pas d’immigration ni d’émigration ;
- les *prédateurs* (dont la quantité au temps  $t$  sera notée  $x(t)$  ) se reproduisent quand il y a abondance de proies ;
- les petits poissons (dont la quantité au temps  $t$  sera notée  $y(t)$  ) sont les seules *proies* des prédateurs.

Il a établi le système suivant pour l’évolution avec le temps de la quantité de chacune de ces deux espèces :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -ux + vxy \\ \frac{dy}{dt} = wy - zxy \end{cases}$$

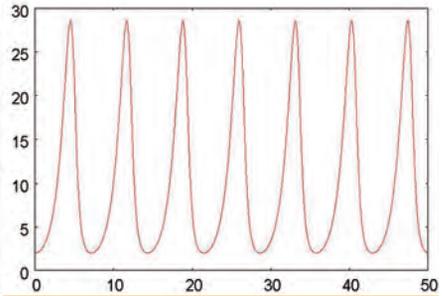
$u$  représente le taux de mortalité des prédateurs, causée uniquement par l’âge ;  $v$  leur taux de natalité, lié à l’abondance des petits poissons.  $w$  est le taux de croissance de la population des proies, s’il n’y avait aucun prédateur ;  $z$  le taux de mortalité des proies dû à l’attaque par les sélaciens.

Le terme non linéaire  $vxy$  exprime le fait que la survie des prédateurs est liée à l’abondance de nourriture autant qu’à la quantité de prédateurs. Le terme non linéaire  $zxy$  reflète la proportionnalité de la disparition des petits poissons par rapport à leur nombre et à celui des poissons voraces (si leurs nombres étaient doubles, il y aurait deux fois plus de décès car deux fois plus de probabilités de rencontres).



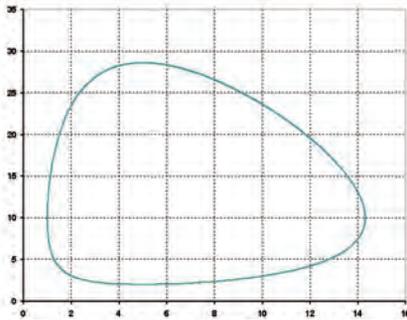
**Fig. 1 :**

Evolution de la population de prédateurs avec le temps (Calculs effectués avec  $u = 1, v = 0,1, w = 1, z = 0,2$ ).



**Fig. 2 :**

Evolution de la population de proies avec le temps (Calculs effectués avec  $u = 1, v = 0,1, w = 1, z = 0,2$ ).



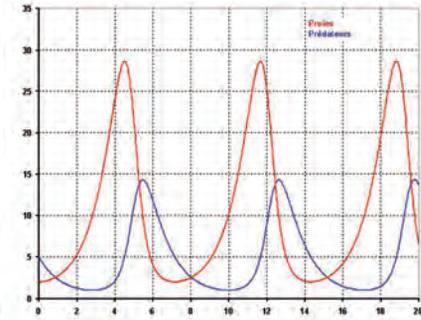
**Fig. 3 :**

*Courbe représentant les variations de la population des proies en fonction de la population des prédateurs. Cette courbe (orbite) fermée traduit une évolution cyclique des deux espèces. Comme il a été montré par A. J. Lotka et V. Volterra,*

*l'orbite a pour équation :*

$$u \ln y - v y + w \ln x - z x = \text{constante} .$$

*Elle devient elliptique au voisinage de l'équilibre.*



**Fig. 4 :**

Prédateurs et proies reportées sur le même graphe. Les cycles des deux espèces sont décalés.

$$u = 1, v = 0,1, w = 1, z = 0,2.$$

On constate alors que les populations oscillent avec le temps (Fig.1 et Fig.2) et que les deux populations évoluent de manière cyclique l'une par rapport à l'autre (Fig.3). On s'aperçoit (Fig.4) que le nombre de petits poissons augmente quand le nombre de sélaciens diminue. Cependant cette augmentation entraîne une croissance de la population de sélaciens, puisque davantage de jeunes survivent aux premières heures de vie, la nourriture étant présente.

On peut chercher un état d'équilibre où les populations des deux espèces n'évoluent pas. Pour cela, on annule les taux de variation des popula-

tions (dérivées) et on trouve aisément les populations d'équilibre :

$$x_{eq} = \frac{w}{z}, \quad y_{eq} = \frac{u}{v}. (*)$$

Cependant, comme le montre la résolution numérique du système d'équations pour un état initial général, les populations évoluent de manière cyclique autour de l'équilibre sans que ce dernier ne soit atteint. Les cycles peuvent également être mis en évidence à partir des trajectoires ou orbites  $(x, y)$ . Une trajectoire représente la projection dans le plan  $(x, y)$  de la courbe intégrale d'une EDO dans l'espace  $(t, x, y)$ . On peut les obtenir par l'élimination du temps entre les deux équations pour trouver une équation vérifiée par  $x$  et  $y$ . Les orbites sont fermées comme illustré sur la figure 3. Elles deviennent elliptiques pour des conditions initiales au voisinage de l'équilibre (fig. 5). L'effet de la pêche sur le système est représenté sur la figure 5 ; l'équilibre s'est déplacé en favorisant les proies ce qui explique la prolifération des petits poissons en période de pêche.

Par ailleurs, l'effet bénéfique de la pêche sur les proies peut être directement mis en évidence par les formules (\*). En effet la pêche se traduit par l'augmentation du paramètre  $u$  (mortalité accrue des prédateurs) et une diminution de  $w$  (diminution de la natalité des proies) entraînant une augmentation des proies et une diminution des prédateurs à l'équilibre.

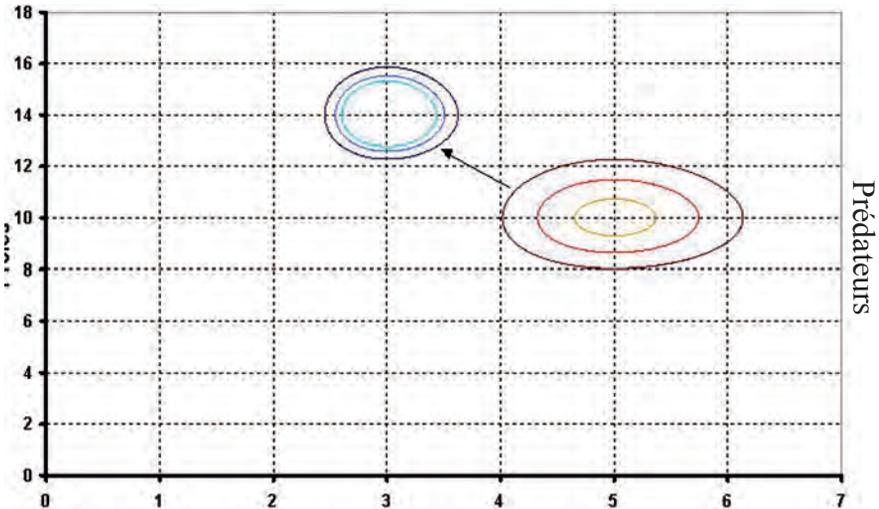


Fig. 5 : Orbites obtenues pour  $u = 1, v = 0,1, w = 1, z = 0,2$  et trois conditions initiales différentes (orange, rouge et marron).

La pêche va augmenter la mortalité des prédateurs et diminuer la natalité des proies. Exemples d'orbite avec  $u = 1,5, w = 0,5, v$  et  $z$  inchangés, pour les mêmes conditions initiales (courbes bleu clair à bleu foncé).

La pêche favorise le développement des proies.

Ce modèle s'est également appliqué avec succès à l'étude des populations lynx-lièvre des neiges au Canada (données recueillies pendant cent quatorze ans par la compagnie de la Baie d'Hudson).

Georgii F. Gause ainsi que Crawford S. Holling ultérieurement ont développé d'autres types de réponses fonctionnelles, introduisant la notion de satiété dans la quête de nourriture du prédateur. Ce modèle s'avère similaire en termes mathématiques à celui de Michaelis et Menten qui ont décrit ainsi la cinétique de réactions enzymatiques.

## Réactions chimiques oscillantes

De nos jours, les chimistes savent que certaines réactions peuvent être oscillantes dans l'espace et dans le temps. Or, jusqu'aux années 1920, la majorité des chimistes croyaient que les systèmes fermés homogènes ne pouvaient qu'évoluer de manière continue jusqu'à un équilibre ou jusqu'à un régime stationnaire. Cette croyance a été renforcée par les succès des modèles quasi stationnaires pour décrire les intermédiaires réactionnels. La première fois que des oscillations ont été rencontrées dans des réactions chimiques, les expérimentateurs ont cru que leurs appareils étaient défectueux. La plus connue est la réaction de Belousov-Zhabotinsky. Le chimiste russe Boris P. Belousov, mélangeant cinq composés courants dans l'eau, à température ambiante, s'est aperçu, en 1950, que l'état d'équilibre n'était pas atteint directement : la solution oscillait entre deux états, avec une grande régularité. La réaction bilan est une oxydo-réduction où l'acide citrique est oxydé en dioxyde de carbone et les ions bromate sont réduits en ions bromure. S'attendant à un virage de l'indicateur à l'équivalence, Belousov a observé un changement de couleur périodique. Ceci se produit pendant près d'une centaine de cycles, jusqu'à l'épuisement d'un des réactifs. En effectuant cette réaction dans une boîte de Pétri, on peut visualiser très facilement en surface les ondes de concentration dont l'évolution est périodique. Ce résultat était tellement inattendu pour l'époque que son article a été rejeté en 1951 par le comité de lecture. Anatol Zhabotinsky a approfondi les résultats de Belousov en 1961 dans sa thèse de biophysique à l'Université de Moscou. En remplaçant l'acide citrique par l'acide malonique, il a constaté que l'amplitude des oscillations était encore plus importante.

Des oscillations dans des réactions chimiques ont pourtant été prédites bien avant 1950 par A. J. Lotka. En 1910, voulant décrire l'évolution d'espèces réactionnelles, il met au point le premier modèle de système d'équations avec réactions successives :  $a \rightarrow A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$ .

$A$ ,  $B$ ,  $C$  sont des composés chimiques dilués dans un solvant dont les concentrations  $n_A$ ,  $n_B$ ,  $n_C$  varient au cours du temps et  $a$  est de même nature que  $A$ , mais tellement concentré que la variation relative de sa quantité  $h$  est négligeable. Une des étapes est autocatalytique, dans notre exemple

la deuxième réaction, c'est-à-dire que le catalyseur s'avère être un des produits de la réaction ( $B$  dans notre cas). Un catalyseur est une substance qui augmente ou diminue la vitesse d'une réaction chimique mais dont la concentration finale est égale à la concentration initiale. Le système d'équations donnant l'évolution des espèces est alors le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dn_A}{dt} = h - k_1 n_A n_B \\ \frac{dn_B}{dt} = +k_1 n_A n_B - k_2 n_B \end{cases}$$

Comme l'a discuté A. J. Lotka et comme l'on peut aisément le vérifier, la résolution du système, au voisinage de l'équilibre, se réduit à la résolution d'une équation différentielle du second ordre à coefficients constants

du type  $\frac{d^2u}{dt^2} + b\frac{du}{dt} + c = 0$  au voisinage de l'équilibre. Quand le discriminant de l'équation caractéristique est négatif, il y a un régime d'oscillations amorties. Les oscillations permanentes ne se produisent que pour un discriminant négatif et un paramètre  $b$  nul. Cela signifie une relation précise et rigoureuse entre des grandeurs réelles qui ne sont connues qu'aux incertitudes expérimentales près. Non satisfait de cette situation improbable, A. J. Lotka a amélioré son modèle en 1920 pour prédire des oscillations soutenues. Pour cela, deux étapes autocatalytiques au lieu d'une sont introduites dans le modèle. Une notation moderne des processus successifs permet de bien comprendre ce qui se passe :

$A + B \rightarrow 2B$  premier processus autocatalytique  
 $B + C \rightarrow 2C$  second processus autocatalytique  
 $C \rightarrow D$

L'addition de ces trois réactions donne l'équation bilan :  $A = D$ . Les équations différentielles pour les concentrations des intermédiaires  $B$  et  $C$  sont :

$$\begin{cases} \frac{dn_B}{dt} = +k_1 n_A n_B - k_2 n_B n_C \\ \frac{dn_C}{dt} = +k_2 n_B n_C - k_3 n_C \end{cases}$$

Si le composé  $A$  est sans cesse renouvelé ( $n_A = a_0 = \text{Constante}$ ), on reconnaît alors les équations de Volterra. En l'absence d'approximations, la résolution du système d'équations aboutit alors à des concentrations oscillantes pour les intermédiaires réactionnels  $B$  et  $C$ .

Il n'existe pas de réaction chimique réelle décrite par ce mécanisme. A. J. Lotka lui-même a reconnu qu'il ne s'était inspiré d'aucune réaction. Il est tout à fait remarquable cependant qu'il ait pu prédire des oscillations sur le seul examen des équations cinétiques.

## Conclusions

Des modèles matriciels ont également vu le jour (P.H. Leslie, 1945) qui permettent de prendre en compte la structuration en âges d'une population (et donc de ne pas considérer constant le taux de croissance).

D'autres champs d'application existent impliquant des systèmes d'équations différentielles : le modèle SIR (pour sujets "Sains", "Infectés", "Récupérés") par exemple a été développé en 1927 par W.O. Kermack et A.G. McKendrick pour l'étude de la propagation des épidémies. Récemment, des simulations basées sur des systèmes d'équations différentielles apportent un éclairage complémentaire aux processus se déroulant lors d'accidents vasculaires cérébraux ischémiques.

Dans la théorie moderne des oscillations, les étapes autocatalytiques sont indispensables. Les mécanismes sont complexes par rapport au modèle initial. Dans certains cas, la linéarisation des équations près d'un point d'équilibre permet de comprendre l'origine des régimes oscillatoires.

Il ne faut pas perdre de vue qu'il s'agit de modélisations pour rendre compte du réel.

Ces simulations (dynamique des populations, médecine, réactions autocatalytiques) nécessitent de plus, au même titre que les prévisions météorologiques, d'importants moyens informatiques, mais, citant Vito Volterra lui-même, "*...on verra se compliquer peu à peu les hypothèses de façon à se rapprocher davantage de la réalité...*".

**N.C. et D.B.**

### *Pour en savoir (un peu) plus*

[http://therese.eveilleau.pagesperso-orange.fr/pages/truc\\_mat/textes/lapins.htm](http://therese.eveilleau.pagesperso-orange.fr/pages/truc_mat/textes/lapins.htm)

Sur la suite de Fibonacci et les petits lapins

<http://physinfo.univ-tours.fr/FraChaoLogie/LotkaVolterraHLP/LotkaVolterra.htm>

De nombreuses simulations liées au système Lotka-Volterra

<http://scienceamusante.net/wiki/index.php?title=Belousov-Zhabotinsky>

Une analogie y est faite entre les trois constituants chimiques de cette réaction étonnante et le système renards-lapins-herbe

<http://www.faidherbe.org/site/cours/dupuis/joupord.htm>

Ce site présente un historique détaillé sur les réactions oscillantes avec notamment la toute première découverte, celle de Bray-Liebafsky, en 1921

<http://hmwh.leferrand.pagesperso-orange.fr/william/TPE2003/tpe.pdf>

Un complément à Belousov-Zhabotinsky avec les mécanismes complet et simplifié de cette réaction, le dernier étant dénommé *Oregonator* par leurs auteurs R.M. Noyes, R.J. Field et E. Körös.

<http://maxima.sourceforge.net/>

Maxima : logiciel gratuit de calcul formel, avec lequel le système modèle de Volterra a été résolu et les courbes tracées.