

Etude qualitative de la dynamique des populations: modèle de Lotka-Volterra

S. A. Adédjouma⁸, V. Adanhounmè⁸, T. K. Dagba⁹ et S. Mustapha⁹

RÉSUMÉ

Par la méthode de la variation de l'énergie, le système de Lotka-Volterra comportant un paramètre, possède un cycle limite globalement stable pour des valeurs données du paramètre. Il y a une persistance des deux populations en interaction et les nombres de proies et de prédateurs varient périodiquement au cours du temps. Enfin, le système est résolu numériquement pour quelques valeurs du paramètre.

Mots clés : Système de Lotka-Volterra, proie-prédateur, populations en interaction.

Qualitative study of population dynamics: Lotka-Volterra model

ABSTRACT

By the energy variation approach, the Lotka-Volterra system including a parameter possesses a limit cycle globally steady for values given of the parameter. There is a persistence of the two populations in interaction and the numbers of preys and predators vary periodically during the time. Finally the system is solved numerically for some values of the parameter.

Key words: Lotka-Volterra system, predator-prey, populations in interaction.

INTRODUCTION

Les espèces animale et végétale coexistent et partagent de nombreuses relations intra et interspécifiques. Ces systèmes évoluent en parfait équilibre sans danger irréversible pour l'un quelconque de ses constituants. Certes, tout devient différent lorsque l'on intègre les besoins et les imprévus, de l'Homme dans le système. Comme l'a souligné Borcard (2007), les communautés vivantes sont structurées à plusieurs points de vue et les espèces qui les composent interagissent les unes avec les autres. Ces interactions peuvent avoir des effets positifs, négatifs ou neutres sur chaque espèce. Les interactions entre espèces organisent la communauté en réseaux trophiques. Ces réseaux définissent "qui mange qui". En effet, les relations trophiques donnent naissance à une chaîne alimentaire au sein de laquelle on mange quelqu'un et on est mangé par quelqu'un d'autre. Ainsi, chaque espèce est à la fois prédateur, pour les espèces en aval de la chaîne, et proie pour celles en amont. Les communautés vivantes changent au cours du temps. Les populations qui composent une communauté n'ont pas les mêmes effectifs. Certaines espèces sont dominantes sur le plan du nombre ou de la biomasse (masse de matière vivante). Cette dominance numérique n'implique pas nécessairement une dominance fonctionnelle (Borcard, 2007).

Les relations proie-prédateur s'observent généralement dans des biocénoses. Une biocénose regroupe des ensembles d'individus, de populations, de peuplements qui habitent au même moment un territoire commun. La colonisation durable d'un milieu donné ne peut s'exercer qu'à la condition que les différents acteurs de cette colonisation soient parfaitement adaptés aux conditions qui règnent dans ce milieu. Cette adaptation sera d'autant plus facile que les espèces toléreront plus largement des variations d'intensité de facteurs abiotiques (variations de température, d'humidité, de pH, etc.) et biotiques (pression de prédation, vitalité des parasites, relations symbiotiques, etc.) du milieu.

Le phénomène de prédation est des plus importants, du point de vue énergétique d'abord, mais aussi en ce qui concerne la régulation des populations. Il s'agit d'un phénomène naturel qui entre dans le cadre des chaînes trophiques. Les facteurs affectant le taux de prédation sont très variés et complexes. On peut citer entre autres : la densité de la population des proies ; la densité de la population des prédateurs ; les préférences alimentaires des prédateurs ; la condition physique du gibier et de l'abri ; la préférence de proies 'tampons' et de ressources alimentaires alternatives pour les carnivores. Pourtant, aucun de ces facteurs n'est stable au cours du temps mais l'un des plus importants est constitué par les préférences

⁸ Dr Sèmiyou A. Adédjouma et Dr Villévo Adanhounmè, Laboratoire d'Electrotechnique, de Télécommunications et d'Informatique Appliquée, Ecole Polytechnique d'Abomey-Calavi, Université d'Abomey-Calavi, 01 BP 2009 Cotonou, Bénin, E-mail : semiyou.adedjouma@epac.uac.bj, adedjouma_semiyou@yahoo.fr

⁹ Dr Théophile K. Dagba et Dr Sanni Mustapha, Ecole Nationale d'Economie Appliquée et de Management, Université d'Abomey-Calavi, 03 BP 1070 Cotonou, Bénin, E-mail : theophile.dagba@eneam.uac.bj, musanni@yahoo.fr

alimentaires. En effet, chaque espèce de carnivores a des préférences alimentaires marquées qui peuvent varier avec le temps et le lieu mais qui permettent une diversification des animaux prélevés. Autrement dit, pour chaque espèce de carnivore existe un indice d'attractivité vis à vis de chaque espèce proie ; généralement cet indice est lié à la facilité de capture (c'est-à-dire la réaction de la proie). On remarque aussi que certaines proies abattues par un prédateur donné, sont exploitées par d'autres prédateurs qui dérobent une partie de la carcasse. Il existe des prédateurs qui effectuent leur prédation sur tous les autres animaux, quelle que soit leur place dans la pyramide écologique ; on les appelle les superprédateurs (Rosenheim, 1998) et ce sont les très grands prédateurs (lions, guépard, panthère), les carnivores charognards (hyènes, chacals) et les oiseaux charognards (vautours, marabouts).

Le modèle prédateur-proie de Vito Volterra bi-dimensionnel souvent réduit à un modèle simple et naïf, explore paradoxalement tous les aspects ou presque du problème de la modélisation en dynamique des populations (Ginoux, 2006). La dynamique des populations est la discipline qui tente de rendre compte de l'évolution au cours du temps de l'abondance des populations en interaction. Il y a très longtemps, depuis le XIX^{ième} siècle au moins, que les mathématiques y sont utilisées (Scudo et Ziegler, 1978). En mathématiques, les équations de Lotka-Volterra désignées aussi sous le terme de "modèle proie-prédateur", sont un couple d'équations différentielles non-linéaires du premier ordre et sont couramment utilisées pour décrire la dynamique de systèmes biologiques dans lesquels un prédateur et sa proie interagissent. Elles ont été proposées indépendamment par Alfred J. Lotka en 1925 et Vito Volterra en 1926. Le modèle non perturbé décrivant la lutte de deux espèces est celui de Lotka-Volterra de la relation proie-prédateur (Arnold, 1988; Jost, 1998) :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = lx - pxy \\ \frac{dy}{dt} = qxy - my \end{cases} \quad [1], \text{ où :}$$

- **x(t), y(t)** sont les effectifs (ou la densité ou la biomasse) au temps t de proies et de prédateurs respectivement ;
- **l** > 0, **p** > 0, **q** > 0 et **m** > 0 sont des constantes.

Les proies disposent de nourriture en quantité illimitée et les prédateurs se nourrissent des proies.

Les paramètres peuvent s'interpréter de la manière suivante :

- **l** est le taux de croissance (naturel) des proies en l'absence de prédateurs ;
- **p** correspond à la quantité de proies qui disparaît par prédateur ;
- **q** correspond à la quantité de prédateurs qui apparaît par proies ; en général, $q = e \times p$, où e est le taux de conversion de la biomasse de proies de prédateurs ;
- **m** est le taux de décroissance (naturel) ou de mortalité des prédateurs en l'absence de proies.

Toutefois, il est peu probable que le modèle [1] puisse prétendre décrire assez fidèlement la réalité, même si l'on se confine dans le cadre d'un espace des phases à deux dimensions. Ceci nous incite à penser qu'un modèle (Arnold, 1988 ; Pétrovsky, 1988) plus exact est de la forme :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = lx - pxy + x\mathcal{E}f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = qxy - my + y\mathcal{E}g(x, y) \end{cases} \quad [2], \text{ où :}$$

- **x \mathcal{E} f(x,y)** et **y \mathcal{E} g(x,y)** sont les petites corrections négligées lors de l'idéalisation du modèle [1] avec **\mathcal{E}** un paramètre positif très petit.

On admet que les fonctions **f** et **g** sont différentiables dans une région bornée du plan de phase. Une fois qu'une étude qualitative est réalisée pour le système [1], on peut utiliser ces résultats pour le système [2] proche du système [1], en vertu du théorème de différentiabilité de la solution par rapport au paramètre **\mathcal{E}** . En nous appuyant sur cette méthode, nous allons faire l'étude qualitative du système perturbé de Lotka-Volterra en nous basant sur l'approche de la variation de l'énergie.

FORMULATION DU PROBLEME

Nous proposons d'utiliser la méthode de la variation de l'énergie pour étudier un système concret et réaliste du modèle de Lotka-Volterra (Lobry, 2006).

Soit Ω l'ensemble des couples (x,y) tels que : $b \leq x \leq c$ et $b_1 \leq y \leq c_1$ avec $b > 0$ et $b_1 > 0$. Nous nous proposons d'étudier le comportement asymptotique des trajectoires du système dynamique de Lotka-Volterra (Holling, 1959b) :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-x) - \frac{xy}{a+x} \\ \frac{dy}{dt} = 0.1(-0.3 + \frac{xy}{a+x})y \end{cases} \quad [3], \text{ où :}$$

- $(x, y) \in \Omega$,
- a est un paramètre positif et $1/a$ correspond au taux d'attaque des prédateurs.
- $(1-x)$: une fonction exprimant la croissance logistique standard des proies ;
- $\frac{x}{a+x}$: une fonction exprimant l'abondance des proies (proies mangées par un prédateur par unité de temps) ;
- $0.1(\frac{xy}{a+x})$: une fonction exprimant la quantité de prédateurs qui apparaît par proies ;
- $e = 0.1y$ est le taux de conversion de la biomasse de proies de prédateurs ;
- 0.03 : (m dans le système [3]) est le taux de décroissance (naturel) ou de mortalité des prédateurs.

Il s'agit du modèle proie-prédateur avec une croissance logistique de la proie, une mortalité naturelle du prédateur et avec une fonction réponse de type II ou de Holling présentant un effet de saturation haute densité de proies. C'est un résultat bien connu que le modèle de Holling (1959a, 1959b) possède un cycle limite stable (Cheng, 1981 ; Huang et Merrill, 1989 ; May, 1972). Le système [3] peut s'écrire sous la forme :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{a} + \varepsilon x [10x(-a + \frac{y}{a+x})] \\ \frac{dy}{dt} = -0.03y + 0.1xy + \varepsilon y [ax(-\gamma + \frac{y}{a+x})] \end{cases} \quad [3'], \text{ avec :}$$

- $\gamma > 0$ et $\varepsilon = 0.1/a$ des paramètres.

En posant $f(x, y) = 10x(-a + \frac{y}{a+x})$ et $g(x, y) = ax(-\gamma + \frac{y}{a+x})$, on peut s'assurer que les quantités $\varepsilon x f(x, y)$ et $\varepsilon y g(x, y)$ sont les petites corrections pour $(x, y) \in \Omega$. Le modèle non perturbé proie-prédateur associé à [3'] s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x - \frac{xy}{a} \\ \frac{dy}{dt} = -0.03y + 0.1xy \end{cases} \quad [4].$$

Notre objectif est de démontrer que le système [3] possède un cycle limite globalement stable et de réaliser la simulation pour quelques valeurs du paramètre a .

RESULTATS

Formulons les résultats suivants :

Théorème 1

Les orbites du système [4] sont fermées.

Preuve

Les orbites du système [4] sont confondues avec les courbes intégrales de l'équation à variables séparables :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(-0.03 + 0.1\gamma x)}{x(1 - \frac{y}{a})} \tag{5}$$

Donc $\int (\frac{1 - \frac{y}{a}}{y}) dy = \int \frac{-0.03 + 0.1\gamma x}{x} dx$ Soit $p(x) + q(y) = A$ [6], où :

- **A** est une constante et $p(x) = 0.1\gamma x - 0.03 \ln x$, $q(y) = \frac{1}{a} y - \ln y$

Les graphiques des fonctions **p** et **q** ont la forme de fosses. Par conséquent, celui de la fonction **p + q** aura aussi la forme d'une fosse ; par suite, les lignes de niveau de la fonction **p + q** sont des courbes fermées concentriques. Les orbites du système [4] non seulement appartiennent à l'ensemble des lignes de niveau de la fonction **p + q** mais sont confondues avec ces lignes.

Il est bon de remarquer que les courbes fermées concentriques tournent autour de l'équilibre $(x_0, y_0) = (\frac{0.3}{\gamma}, a)$ du système [4].

Pour une valeur positive de A, l'orbite fermée d'équation [6], est difféomorphe au cercle S d'équation :

$$\begin{cases} x - x_0 = A \cos t \\ y - y_0 = -A \sin t \end{cases} \tag{7}, \text{ avec :}$$

- $t \in [0, 2\pi]$, selon Arnold (1988) et Pétrovsky (1988).

Théorème 2

Soit **a₁** la racine réelle de l'équation : $-231000a^3 + 773300a^2 - 290030a + 1910027 / 27 = 0$.

Rappelons qu'une valeur approchée de **a₁** est : 2,958185079.

Si $\frac{0.9}{0.97 + 0.3a} < \gamma < \frac{0.9}{0.97 + 0.3a_1}$ avec $a > a_1$, alors le modèle de la relation proie-prédateur [3] possède un cycle limite globalement stable, et donc il y a persistance des deux populations.

Preuve

Lorsque nous négligeons les petites corrections $\epsilon x f(x, y)$ et $\epsilon y g(x, y)$ avec $\epsilon = 0.1/a$, nous obtenons le système [4].

D'après le théorème de différentiabilité par rapport au paramètre pour de petites valeurs de ϵ , la solution du système [3] (dans un intervalle de temps fini) diffère de la solution du système [4] d'un terme additif de l'ordre de petitesse de ϵ . Par conséquent, pour ϵ une quantité suffisamment petite, le point représentatif de la trajectoire du système [3] reste au voisinage d'une orbite fermée d'équation [6] durant un intervalle de temps donné.

Pour déterminer si la courbe de phase du système [3] se rapproche ou s'éloigne de l'équilibre (x_0, y_0) avec

$x_0 = \frac{0.3}{\gamma}$; $y_0 = a$ pour γ et a fixés, voyons de combien s'accroît l'énergie

$$E(x, y) = \frac{1}{2} x^2 + \frac{1}{2} y^2 \tag{8} \text{ en une rotation autour du point } (x_0, y_0).$$

Selon Arnold (1988), la spire de courbe de phase inconnue du système [3] étant proche d'une courbe d'équation [6], (difféomorphe au cercle S de rayon A d'équation [7]), nous pouvons intégrer la fonction

$\frac{dE}{dt}$ le long du cercle S ; dans ce cas, la quantité

$$F(A) = - \int_0^{2\pi} \frac{dE}{dt} (x_0 + A \cos t; a - A \sin t) dt \quad [9] \text{ a le même signe que l'accroissement de l'énergie } \Delta E(x,y) :$$

- si $F(A) > 0$, la courbe de phase se déroule ;
- si $F(A) < 0$, la courbe de phase s'enroule ;
- si $F(A) = 0$, alors le système [3] possède un cycle qui est stable lorsque

$$\left. \frac{dF(A)}{dA} \right|_{A=A_0} < 0 \text{ avec } A_0 \text{ une racine simple de la fonction } F.$$

$$\text{Ainsi, } F(A) = \pi(3x_0 - 0.97 - 0.3a)A^2 + \pi[2x_0^3 - 2x_0^2 + (2a + 0.6a^2)x_0 - 1.94a^2 + 0.4a^3] \quad [10]$$

La fonction F possède une racine simple A_0 définie par :

$$A_0 = \sqrt{\frac{2x_0^3 - 2x_0^2 + (2a + 0.6a^2)x_0 - 1.94a^2 + 0.4a^3}{0.97 + 0.3a - 3x_0}} \quad [11] \text{ et } \left. \frac{dF(A)}{dA} \right|_{A=A_0} = 2\pi(3x_0 - 0.97 - 0.3a)A_0 < 0$$

$$\text{à condition que } \begin{cases} 3x_0 - 0.97 - 0.3a < 0 \\ 2x_0^3 - 2x_0^2 + (2a + 0.6a^2)x_0 - 1.94a^2 + 0.4a^3 > 0 \end{cases} \quad [12]$$

Pour déterminer les conditions sur x_0 et a vérifiant les inégalités [12], procédons de la manière suivante :

posons $u = x_0$ et considérons la fonction h définie sur $]0; +\infty[$ par :

$$h(u) = 2u^3 - 2u^2 + (2a + 0.6a^2)u - 1.94a^2 + 0.4a^3$$

La racine réelle de l'équation $h(u) = 0$ est :

$$\lambda = \frac{1}{3} + \left(-\frac{\sigma}{2} + \sqrt{B} \right)^{\frac{1}{3}} + \left(-\frac{\sigma}{2} - \sqrt{B} \right)^{\frac{1}{3}} \text{ avec :}$$

$$B = \left(\frac{\theta}{3} \right)^3 + \left(\frac{\sigma}{2} \right)^2 \text{ et } \theta = -\frac{1}{3} + a + 0.3a^2 ; \sigma = 0.2a^3 - 0.87a^2 + \frac{1}{3}a - \frac{2}{27}.$$

Or la fonction h est strictement croissante sur $[\lambda; +\infty[$; ce qui entraîne : $h(u) > h(\lambda) \iff u > \lambda$. Par ailleurs, de la relation [12] on a :

$$3u - 0.97 - 0.3a < 0 \iff u < \frac{0.97 + 0.3a}{3}$$

Déterminons les valeurs de a telles que

$$\lambda = \frac{0.97 + 0.3a}{3} \iff -231000a^3 + 773300a^2 - 290030a + 1910027 / 27 = 0 \quad [13]$$

Soit a_1 la racine réelle de l'équation [13] ;

si $a_1 < a$ on obtient $\frac{0.97 + 0.3a_1}{3} < \frac{0.97 + 0.3a}{3}$ et on peut conclure que

$$\frac{0.97 + 0.3a_1}{3} < u < \frac{0.97 + 0.3a}{3} \text{ et } h(u) > 0 ; \text{ d'où } \frac{0.9}{0.97 + 0.3a} < \gamma < \frac{0.9}{0.97 + 0.3a_1}$$

- lorsque $A < A_0$, alors $F(A) > 0$ et la courbe de phase se déroule et se rapproche du cycle de l'intérieur ;
- lorsque $A > A_0$ alors $F(A) < 0$ et la courbe de phase s'enroule et se rapproche du cycle de l'extérieur.

Ainsi, le cycle est limite. Par conséquent, nous obtenons que le système [3] possède un cycle limite stable proche de la courbe d'équation $p(x) + q(y) = A_0$ sur le plan de phase, pour γ et a fixés.

Pour tout $a > a_1$ et pour $\gamma \in \left] \frac{0.9}{0.97+0.3a}; \frac{0.9}{0.97+0.3a_1} \right[$ le système [3] de Lotka-Volterra possède un cycle limite globalement stable.

SIMULATION ET DISCUSSION

La simulation repose sur une valeur donnée de $a < a_1$ et sur une valeur donnée de $a > a_1$. Pour résoudre le système dynamique, la méthode de Runge-Kutta d'ordre 4 avec un pas $h = 0.01$ est utilisée (Figures 1 et 2).

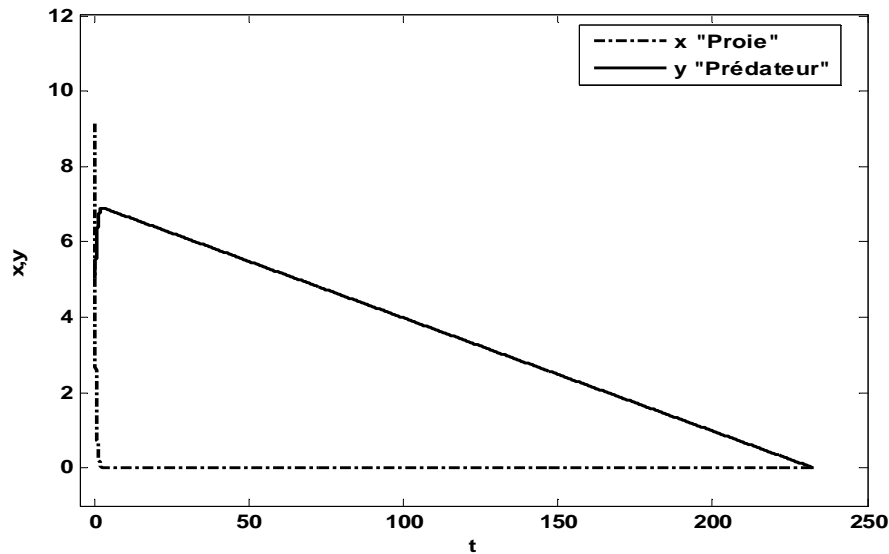


Figure 1. Comportement des courbes de x et y pour a = 2, x initial = 10 et y initial = 5

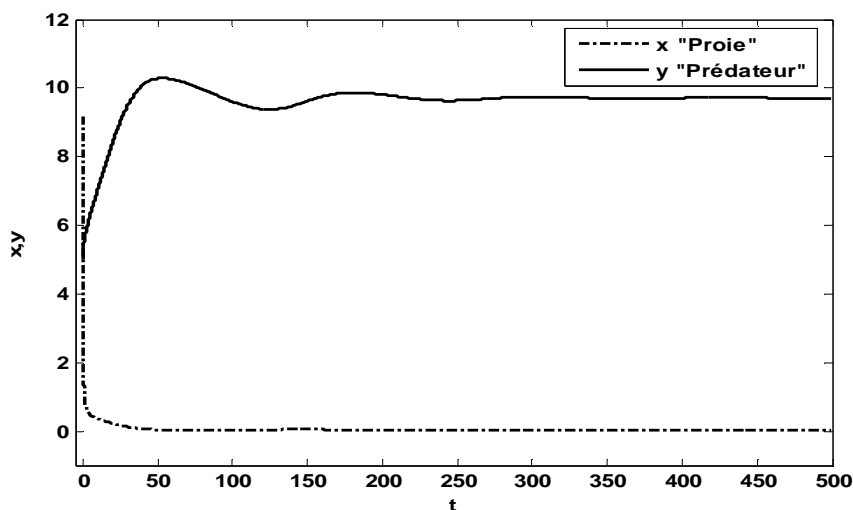


Figure 2. Comportement des courbes de x et y pour a=10, x initial = 10, y initial = 5

Lorsque $a = 2$ et pour la valeur initiale de $x(t) = 10$ et pour celle de $y(t) = 5$ (figure 1), le nombre de prédateurs augmente dans un premier temps et par la suite commence à diminuer jusqu'à disparaître pendant que le nombre de proies diminue sensiblement et devient stationnaire. Ce qui ne garantit pas la persistance des 2 populations aux travers des dynamiques cycliques. La figure 1 montre également que zéro n'est pas une solution et que zéro est un équilibre jamais atteint par le système.

Lorsque $a = 10$ et pour la valeur initiale de $x(t) = 10$ et pour celle de $y(t) = 5$ (figure 2), le nombre de prédateurs augmente jusqu'à devenir stationnaire pendant que le nombre de proies diminue jusqu'à devenir stationnaire. Ce qui garantit la persistance des 2 populations aux travers des dynamiques cycliques.

Comme l'analyse Ginoux (2006) ce modèle idéal et simplifié qui est devenu dans l'étude des systèmes dynamiques non linéaires une sorte de référence. Volterra était parfaitement conscient des limites de ce modèle et des hypothèses qui lui sont attachées, dont celle qui consiste à supposer le milieu invariable et sans influence sur le taux de croissance et celle qui considère l'homogénéité des individus de chaque espèce. Plus tard, on observera qu'il est plus approché de la réalité de supposer que les coefficients d'accroissement dépendent non seulement, pour chaque instant, des valeurs actuelles des grandeurs N_i (caractérisant l'espèce i) mais aussi des valeurs passées jusqu'à une époque plus ou moins reculée. Il ne faudra plus seulement les considérer comme des fonctions des N_i , mais comme des fonctionnelles, et cela nous conduira à des équations intégral-différentielle que nous rapprocherons de celles auxquelles on est conduit, dans la mécanique dite héréditaire. Pour le modèle de Volterra, le problème de la vérification expérimentale consiste à trouver des preuves empiriques vérifiant directement les lois déduites du modèle et non pas en justifier la validité d'une façon indirecte, c'est-à-dire à partir de l'efficacité de certaines de ses conséquences. Ainsi, si Volterra a cherché à mettre à la disposition des Sciences Biologiques ses travaux de recherches mathématiques il semble que ce soit toujours dans le but de décrire le plus fidèlement possible la réalité. On verra se compliquer peu à peu les hypothèses de façon à se rapprocher davantage de la réalité.

Le nombre et la densité de prédateurs par rapport au nombre et à la densité de proies influent directement sur la dynamique des populations de proies et de prédateurs. Ces relations d'intersubsistance ont deux conséquences essentielles sur la structure des biocénoses : la première que l'on qualifiera d'organisation spatiale et la seconde est une organisation temporelle. Dans les relations proies-prédateurs, il convient de distinguer :

- les réponses du prédateur vis à vis d'une proie,
- les effets de la prédation sur les populations de proies et
- les rôles de la prédation. Parmi les différents types de réponses d'un prédateur aux variations d'abondance d'une proie.

On peut distinguer avec Holling (1959a et 1959b) 2 types de réponses :

- réponse fonctionnelle : augmentation du nombre de proies consommées lorsque la densité de la proie augmente ;
- réponse(s) numérique(s) : changement de densité du prédateur lorsque le nombre de proie augmente.

Cela revient à dire que lorsque le nombre de proies disponibles augmente, un prédateur peut d'abord réagir en modifiant son taux de prédation (réponse fonctionnelle) et ensuite augmenter ses effectifs (réponse numérique).

A l'heure actuelle, le seul exemple d'écosystème prédateurs-proies présentant une évolution cyclique et ayant utilisé le modèle de Volterra (1931) est la célèbre statistique de l'Hudson's Bay Company portant sur l'évolution cyclique des populations de lynx (prédateur) et de lièvres (proie) dans un parc canadien (www.crdp.ac-grenoble.fr). En effet, des simulations relatives à des variations simultanées ou non de chacun des paramètres a , b , c et d permettent de prévoir les niveaux de peuplement des deux espèces et de raisonner des politiques de protection de certaines espèces animales menacées, d'autorisation de chasse d'une espèce, de réchauffement de l'atmosphère ou de protection des lieux de reproduction de certaines espèces dans un parc.

Le modèle de Volterra (1931) est fréquemment utilisé dans un but de gestion d'un parc naturel et Gnanhoui David (2007) a aussi eu recours à ce modèle afin d'établir une relation proie-prédateur entre les populations de serpents (prédateurs) et de rongeurs (proies) dans la Réserve de Biosphère de la Pendjari au Nord-Ouest du Bénin. Cet auteur, a souligné que ces espèces ophidiennes, chacune en ce qui la concerne, jouent un rôle dans le maintien de l'équilibre écologique en contribuant à maintenir en dessous du seuil de nuisibilité les populations de mammifères rongeurs, de chauves-souris, d'oiseaux, d'autres reptiles, de mollusques, d'arthropodes et autres invertébrés. Leur comportement dans le temps et dans l'espace peut servir de bio-indication dans le suivi de l'évolution de la pollution de l'environnement dans cette Réserve.

CONCLUSION

A travers ce travail, nous avons montré par l'approche de la variation de l'énergie que le modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra possède un cycle limite globalement stable. Dans ce cas, il y a une persistance des deux populations aux travers de dynamiques cycliques et les variations périodiques de la taille de ces deux populations ne sont pas dues à des variations de leur environnement mais elles s'auto entretiennent : une diminution du nombre de proies entraîne une diminution du nombre de prédateurs qui en viennent à manquer de nourriture, diminution qui, à son tour, rendra possible une nouvelle augmentation du nombre de proies profitant de l'absence de prédateurs, augmentation qui va permettre un redémarrage de la croissance des prédateurs et ainsi de suite.

Le modèle de Lotka-Volterra (proie-prédateur) développé ici a un intérêt pour les gestionnaires des parcs nationaux telles que la Réserve de Biosphère de la Pendjari et la Réserve de Biosphère Transfrontalière du W. En effet, il permettra aux gestionnaires de ces parcs ou des aires protégées de mieux contrôler la dynamique des populations animales impliquées dans des relations interspécifiques tels que le commensalisme, la compétition et la prédation. Ainsi, il servira à prédire la taille des populations des prédateurs (lions, ophidiens et autres carnivores, etc.) en fonction de celle des proies (antilopes, rongeurs et autres herbivores, oiseaux, etc.) si elle venait à être limitée par divers facteurs environnementaux autres que la prédation.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arnold, V., 1988 : Equations différentielles ordinaires. Editions Mir, Moscou.
- Borcard, D., 2007 : Les communautés. Cours 3. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal. 11 p.
- Cheng, K.S., 1981: Uniqueness of a limit cycle for a predator-prey system. *SIAM J. Math. Anal.* 12: 541-548.
- Ginoux, J-M., 2006 : Le paradoxe du modèle prédateur-proie de Vito Volterra. Laboratoire P.R.O.T.E.E., Université du Sud, I.U.T. de Toulon, B.P. 20132, 83957, LA GARDE Cedex, France. 13 p.
- Gnanhoui David, S.S.S., 2007 : Contribution à une meilleure connaissance de la diversité faunique dans la Réserve de Biosphère de la Pendjari : Inventaire des Ophidiens et leur rôle dans les écosystèmes. Mémoire d'Ingénieur des Travaux, EPAC/UAC, Bénin. 129 p.
- Holling, C. S., 1959a: The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- Holling, C.S., 1959b: Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 9: 385-398.
- Huang, X.C., Merrill, S.I., 1989: Conditions for uniqueness of limit cycles of general predator-prey systems. *Math. Biosci.* 96: 47-60.
- Jost, C., 1998 : Comparaison qualitative et quantitative de modèles proie-prédateur à des données chronologiques en écologie. Thèse de doctorat. Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- Lobry, C., 2006. Mathématiques, Informatique et Dynamique des populations. Actes du 8^{ème} Colloque Africain sur la Recherche en Informatique, Cotonou, Bénin, CARI' 06 : 25-26.
- May, R.M., 1972: Limit cycles in predator-prey communities. *Science* 177: 900-902.
- Petrovsky, I., 1988. Théorie des équations différentielles ordinaires et des équations intégrales. Editions Mir, Moscou.
- <http://www.crdp.ac-grenoble.fr/imal/delahaye/prédateur/prédateur.html> consulté le 29/12/2008 à 20 heures.
- Scudo, F.M., Ziegler, J.R., 1978: The golden age of theoretical ecology: 1923-1940. Springer-Verlag, Berlin.
- Rosenheim, J.A., 1998: Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 421-447.
- Volterra, V., 1931: Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: Animal ecology. McGraw-Hill. Traduit de l'édition de 1928 par R. N. Chapman.