HAL open science

Modélisation mathématique structurée en taille du zooplancton

Jonathan Rault

▶ To cite this version:

Jonathan Rault. Modélisation mathématique structurée en taille du zooplancton. Mathématiques générales [math.GM]. Université Nice Sophia Antipolis, 2012. Français. NNT : . tel-00850906

HAL Id: tel-00850906

https://theses.hal.science/tel-00850906v1

Submitted on 12 Aug 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

École doctorale sciences et technologies de l'information
et de la communication
Université Nice-Sophia Antipolis

Thèse de doctorat

présentée pour obtenir le grade de

docteur de l'Université de Nice-Sophia Antipolis
Spécialité : Automatique et traitement du signal

par

Jonathan Rault

Modélisation mathématique structurée en taille du zooplancton

Soutenue publiquement le 11 Décembre 2012
devant le jury composé de :

Directeurs de thèse :	Jean-Luc Gouzé	Directeur de recherche, INRIA Sophia Antipolis
	Éric Benoît	Professeur, Université de la Rochelle
Rapporteurs :	Julien Arino	Professeur, University of Manitoba
	Jean-Christophe Poggiale	Professeur, Université d'Aix-Marseille
Examinateurs :	Claude Lobry	Professeur émérite, Université de Nice
	Lars Stemmann	Maitre de Conférence, Université Paris VI

Equipe Projet BIOCORE – INRIA Sophia Antipolis. Mail : jonathan.rault@gmail.com

Remerciements

Résumé

L'objet de cette thèse est la formulation et l'étude de modèles proie-prédateur avec une structure en taille du prédateur, afin de décrire les populations de phytoplancton et zooplancton. Cette étude a été motivée par les données collectées par le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-Sur-Mer dont l'évolution depuis 1966 du spectre de taille du zooplancton dans la baie de Villefranche. Dans une première partie nous présentons les diverses données collectées et proposons différents modèles dans un cadre assez général, ayant soit une structure continue donnant lieu à une équation aux dérivées partielles couplée avec une équation différentielle ordinaire, ou soit une structure discrète, pouvant correspondre à des stades de développement et donnant lieu à un système d'équations différentielles ordinaires. Ensuite une étude mathématique de ces modèles est faite pour certains cas particuliers (stabilité des équilibres, stabilisation d'un équilibre par un contrôle positif). Le cannibalisme étant présent au sein du zooplancton, nous mettons l'accent sur son étude, notamment sur un modèle comprenant deux classes de taille de prédateurs. Nous montrons que le cannibalisme peut stabiliser la dynamique ou encore être une stratégie évolutionnairement stable. Finalement nous tentons de confronter numériquement ces modèles aux données : les simulations donnent des résultats qualitativement proches des observations.

mots-clés : dynamique des populations, modèles proie-prédateur, modèles structurés, écosystème planctonique, cannibalisme, systèmes dynamiques.

Abstract

The aim of this thesis is the formulation and the study of some prey-predator models to describe phytoplankton and zooplankton population dynamics, with size-structure of the zooplankton. This study was mainly motivaded by the data collected by the Laboratoire d'Oceanographie de Villefranche-Sur-Mer, and especially the evolution since 1966 of the zooplankton size-spectra. In a first part we show data and build different models with either a continuous size-structure, leading to a partial differential equation coupled to an ordinary differential equation, or a discrete structure corresponding to different development stages and leading to a system of ordinary differential equations. A mathematical study is done for some particular cases of these models (equilibria and their stability, stabilization of an equilibrium using a positive control). Cannibalism being common in zooplankton community, we also study it, particularly in a two stages model. We show that cannibalism can stabilize the dynamics or even can be an evolutionary stable strategy. Finally we try to compare numerically models to data and observe some qualitative similarities.

key-words : population dynamics, prey-predator models, size-structured models, planktonic ecosystem, cannibalism, dynamical systems.

Table des matières

Remerciements **iii**

Résumé **v**

Abstract **vii**

1 Introduction **1**

2 Modélisation **9**
2.1 Quelques mots sur le plancton 10
2.2 Les données 12
2.2.1 Fonctionnement du ZooScan 13
2.2.2 Les données issues du filet WP2 14
2.2.3 Analyse des données issues du WP2 18
2.2.4 Les données environnementales 21
2.3 Modélisation avec structuration continue 27
2.3.1 Construction du modèle 27
2.3.2 Ajout d'une dynamique pour le phytoplancton 36
2.3.3 Quelques variantes du modèle 37
2.4 Modélisation avec structuration discrète 40

3 Modèles avec structuration continue **43**
3.1 Quelques premiers résultats 44
3.1.1 Équilibres du modèles - généralités 44
3.1.2 Le Nombre basique de reproduction 46
3.1.3 Retour sur le modèle précis 47
3.2 Le problème sans bords et spectre allométriques 50
3.2.1 Modèle avec prédation type I 51
3.2.2 De retour sur le problème avec bords type I 53
3.3 Etude de la stabilité des équilibre positifs dans un cas particulier 58
3.3.1 Equilibres du modèle 58
3.3.2 Linéarisé autour de l'équilibre 60
3.3.3 Spectre du linéarisé 62
3.3.4 Exemple d'application 64

4 Modèle avec structuration discrète **71**
4.1 Modèle étudié : généralités 72
4.1.1 Hypothèses 72

4.1.2 Quelques premières propriétés 73
4.2 Une version sans cannibalisme 76
4.2.1 Réduction du modèle 77
4.2.2 Résultats classiques du modèle réduit 81
4.2.3 Ajout d'un contrôle positif 82
4.2.4 Stabilisation locale de l'équilibre avec un contrôle positif non différentiable 84
4.3 Une version avec prédation en chaine trophique 88
4.3.1 Équations du modèle 88
4.3.2 Équilibres du modèle 88
4.3.3 Simulations numériques et diagramme de bifurcation 90
4.4 Étude du cannibalisme dans un modèle à deux classes de taille 94
4.4.1 Généralités 94
4.4.2 Approche lent-rapide 97
4.4.3 Étude des nappes lentes 98
4.4.4 Sans cannibalisme 100
4.4.5 Ajout de cannibalisme et stabilisation de l'équilibre 102
4.4.6 Simulations numériques 106
4.5 Autres aspects bénéfiques du cannibalisme 109
4.5.1 Cannibalisme et invasibilité 109
4.5.2 Illustration numérique de quelques autres aspects 116
4.6 Conclusions et perspectives 118

5 Conclusion et perspectives 121

6 Annexes 125
6.1 Preuve de la proposition 4.21 125
6.2 Stabilisation globale de modèles proie-prédateur avec un contrôle positif . . 129

Bibliographie 137

Chapitre 1

Introduction

Les modèles structurés sont depuis quelques décennies de plus en plus utilisés en biologie et ce dans divers domaines comme par exemple en dynamique des populations, en épidémiologie, en écologie évolutive, mais aussi pour décrire des populations d'arbres etc... La structure peut être de nature diverse : la taille, la masse, un trait génétique ou une structuration spatiale. Certains modèles peuvent aussi cumuler différentes structures. Le choix de la structure n'est pas anodin et dépend essentiellement du problème posé : elle permet entre autre d'ajouter du réalisme au modèle afin de répondre à certaines questions auxquelles les modèles plus "simples" ne permettraient pas de répondre. Ceci dit la complexification du modèle entraine inévitablement une complexification de son étude mathématique et parfois on ne peut pas faire grand chose si ce n'est le simuler, et encore faut-il s'assurer que les résultats numériques sont corrects.

La modélisation en biologie ne date pas d'aujourd'hui, Fibonacci proposa en 1202 un modèle pour décrire la croissance d'une population de lapins, mais la vrai naissance de cette discipline se situe plus aux alentours du XVIIIe siècle avec, pour ne citer qu'eux, Euler, Daniel Bernoulli etc... Pour un petit aperçu historique de l'évolution de cette discipline, se référer par exemple à l'ouvrage (très abordable) de N. Bacaër [6].

Revenons-en aux modèles structurés. Le premier exemple de structuration qui vient en tête et connu de tous est la pyramide des âges : afin de décrire la population d'un pays, le nombre total de personnes étant insuffisant pour comprendre et prévoir l'évolution de cette population, on y a ajouté une structure qui est en fait double ici, la répartition de la population suivant leur classe d'âge et suivant leur sexe. Les deux structures sont dans ce cas discrètes. Sur la figure Fig.1.1, les individus sont regroupés par tranches d'âges de 5 ans. On pourrait imaginer les regrouper par tranches d'une année, voire encore plus finement en utilisant le mois (et année) de naissance, etc... En fait si la population est suffisamment nombreuse et si le fonctionnement des individus est adapté (dans ce cas précis c'est surtout le fait que les naissances soient plus où moins homogènement reparties au cours du temps), la pyramide associée sera relativement régulière : si maintenant on souhaite décrire une telle population par un modèle, plutot que de multiplier les classes d'âges, on peut alors la décrire par une structure (distribution) continue en âge.

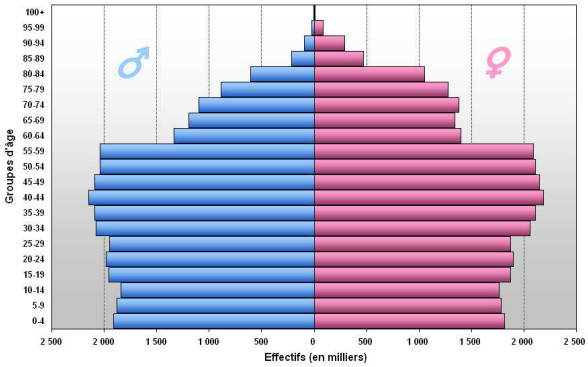


FIG. 1.1: Pyramide des âges française en 2005.

Lorsqu'on souhaite décrire la dynamique de cette population au cours du temps, encore une fois plusieurs possibilités sont envisageables, un modèle en temps discret ou continu. Ceci dit, les modèles structure continue/temps discret ne sont pas (ou peu) employés car moins bons de tout points de vue par rapport aux autres (réalisme, simplicité d'étude etc...).

Le modèle structuré le plus simple est probablement le modèle de Leslie [38] qui est un modèle structure discrète/temps discret.

Il considère une population $n(k) = (n_0(k), n_1(k), \ldots, n_q(k))$ comportant $q+1$ classes d'âges. $n_i(k)$ est le nombre d'individus ayant l'âge i l'année k. L'objectif est de décrire ce que sera cette population l'année suivante en tenant compte du vieillissement des individus, de leur taux de mortalité et de la reproduction de ceux-ci : les nouveaux nés correspondant aux individus de la première classe. Le modèle proposé par Leslie est le suivant :

$$n(k+1) = A\, n(k)$$

où A est une matrice de dimension q avec la forme suivante :

$$A = \begin{pmatrix} r_0 & r_1 & r_2 & \cdots & & r_q \\ 1-\mu_0 & 0 & & & & \\ & 1-\mu_1 & \ddots & & 0 & \\ & & 1-\mu_3 & \ddots & & \\ & 0 & & \ddots & & \\ & & & & 1-\mu_{q-1} & 0 \end{pmatrix}$$

r_i est le nombre moyen de naissance que donne dans l'année un individu de la classe i et $0 \leq \mu_i \leq 1$ est le taux de mortalité au cours de l'année des individus de la classe i. Ainsi à l'année $k+1$, le nombre d'individus d'âge 0 est le nombre total de nouveaux nés : $n_0(k+1) = \sum_i r_i\, n_i(k)$ et le nombre d'individus d'une d'âge $i > 0$ l'année $k+1$ est celui qui avait un âge $i-1$ l'année k auquel on retranche la fraction qui est morte et donc $n_i(k+1) = (1-\mu_{i-1})\, n_{i-1}(k)$.

Il s'agit ensuite de discuter suivant les paramètres le devenir à long terme de la population : va-t-elle s'éteindre, exploser, converger vers un équilibre ou un cycle ? Ceci passe par l'étude de la matrice A et notamment de ses valeurs propres, étant donné que :

$$n(k) = A^k\, n(0)$$

Cette étude est très classique et traitée dans de nombreux ouvrages (par exemple [35]) et entre autres dans l'article de Leslie [38]. Qui plus est ce modèle a donné lieu à de nombreuses variantes et généralisations (confer par exemple [51] et les références présentes).

Si on doit retenir un autre modèle de population structurée (encore une fois en âge), c'est sans aucun doute l'équation de McKendrick-Von Foerster introduite dans l'article de McKendrick en 1926 [42]. C'est une équation avec une structure continue et en temps continu.

$$\begin{cases} \dfrac{\partial}{\partial t} n(a,t) = -\dfrac{\partial}{\partial a} n(a,t) - m(a)\, n(a,t) \\ n(0,t) = \displaystyle\int_0^{a_{\max}} \beta(a)\, n(a,t)\, da \end{cases}$$

où a désigne l'âge compris entre 0 et $a_{\max}$, t le temps et $n(.,t)$ la distribution en âge de la population à l'instant t. $m(a)$ et $\beta(a)$ sont respectivement le taux instantané de mortalité des individus d'âge a et le taux instantané de naissance que donne un individu d'âge a.

L'obtention de cette équation (dans un cadre plus général) sera présentée au chapitre 2.

Encore une fois, de nombreuses études ont été réalisées sur ce modèle (voir par exemple [35]) et les variantes se sont multipliées : le taux de mortalité et de natalité pourraient par exemple dépendre aussi du temps (pour en revenir à la pyramide des ages humaine, il peut y avoir une guerre entrainant une augmentation de la mortalité). Ils pourraient aussi dépendre de l'état actuel de la population $n(.,t)$ (un taux de naissance plus important lorsque la population est en faible nombre que lorsqu'elle est en grand nombre) etc...

Dans ce modèle la structuration est en âge, ce qui est adapté dans le cas de la démographie humaine, les taux de mortalité et natalité dépendant essentiellement de l'âge. En revanche, si on souhaite modéliser des populations marines (plancton, poissons) et si on ne devait retenir qu'un seul paramètre structurel, ce ne serait certainement pas l'âge, mais plutôt la taille (ou la masse) des individus [34]. L'équation de McKendrick-Von Foerster s'écrit alors (l désignant la taille variant de l_0 à l_1) :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial}{\partial t} n(l,t) = -\dfrac{\partial}{\partial l}\Big(g(l,t)\, n(l,t)\Big) - m(l,t)\, n(l,t) \\ n(l_0,t) g(l_0,t) = \displaystyle\int_{l_0}^{l_1} \beta(l,t)\, n(l,t)\, dl \end{cases}$$

où $g(l,t)$, $m(l,t)$ et $\beta(l,t)$ sont respectivement le taux de croissance en taille, le taux instantané de mortalité et la quantité instantanée de nouveaux nés d'un individu de taille l à l'instant t. Pour être général nous avons laisser la dépendance avec le temps de ces quantités. Cette dépendance est notamment due au fait que les individus marins grandissent et se reproduisent en fonction de ce qu'ils mangent, et ce qu'ils mangent varie dans le temps. A vrai dire, dans les modèles qui seront mis en place dans le chapitre

2, la nourriture sera une ressource (le phytoplancton) ainsi que, via du cannibalisme, cette propre population (le zooplancton). Il sera alors plus judicieux de la noter ainsi $g(x, R(t), n(., t))$.

Voila qui nous amène aux modèles proie-prédateur, la proie pouvant être perçu comme de la ressource, tout dépend de ce que l'on modélise. La encore, on ne peut passer outre un grand classique : le modèle de Lotka-Volterra [55] dont voici les équations :

$$\begin{cases} \dot{x} = a\,x - b\,x\,y \\ \dot{y} = c\,x\,y - d\,y \end{cases}$$

où $x(t)$ et $y(t)$ désignent respectivement le nombre de proies et le nombre de prédateurs à l'instant t. La proie est supposée avoir un taux de croissance exponentiel a en l'absence de prédateurs et meurt mangée par ceux-ci. Le produit $x\,y$ peut être perçu comme un taux de rencontre. Le prédateur grandit proportionnellement à ce qu'il consomme et meurt avec une vitesse exponentielle.

Inutile de préciser que ce modèle a largement été étudié [30, 35] et décliné sous moultes variantes dont voici l'une des plus connues à savoir le modèle de Rosenzweig-MacArthur [47] :

$$\begin{cases} \dot{x} = \phi(x) - f(x)\,y \\ \dot{y} = c\,f(x)\,y - d\,y \end{cases}$$

Avec par exemple pour choix de Φ et f les fonctions suivantes :

$$\Phi(x) = e\,x\left(1 - \frac{x}{K_c}\right) \qquad \text{et} \qquad f(x) = b\frac{x}{x_h + x}$$

Ces fonctions sont très classiques en biologie.

La première Φ est appelée logistique. Le paramètre e est la croissance intrinsèque correspondant au taux de croissance à faible densité (c'est-à-dire pour x petit devant K_c). K_c est la capacité de charge (carrying capacity en anglais) et correspond à la quantité maximale de proie que peut accueillir le milieu : En l'absence de prédateurs la densité de proie converge vers cette valeur. On voit bien d'ailleurs les limites de la croissance géométrique du modèle de Lotka-Volterra où, en absence de prédateurs, la quantité de proies croit vers l'infini, ce qui n'a d'un point de vue biologique clairement aucun sens.

La fonction f est une fonction avec saturation communément appelée réponse de type Michaelis Menten ou réponse Holling type II (à vrai dire Holling type II est plus général et englobe d'autres familles de fonctions toutes avec saturation). À faible densité de proie, la réponse est linéaire, proportionnelle à b/r_h et à grande densité la consommation est quasi constante égale à b.

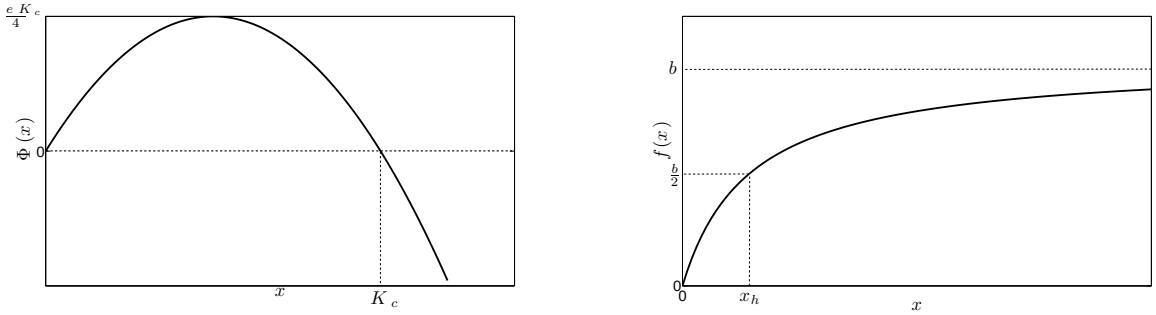
On peut donner un sens biologique à la réponse fonctionnelle f de la manière suivante : Supposons qu'un individu chasse ses proies avec un taux d'attaque a et peut les manger (digérer) avec une vitesse b, admettons de plus qu'il fasse ces deux actions séparément, c'est-à-dire qu'il passe une fraction du temps τ à chasser et donc une fraction $(1-\tau)$ à les manger. Si il veut optimiser cette fraction, il doit manger exactement ce qu'il a chasser,

et ainsi :

$$(1-\tau)b = \tau\, a\, x \qquad \Longrightarrow \qquad \tau = \frac{b}{a\,x+b}$$

Et la quantité ingérée par unité de temps est alors :

$$\tau\, a\, x = \frac{b\, a\, x}{a\, x + b} = b\, \frac{x}{x + (b/a)}$$



(a) fonction logistique Φ (b) fonction Holling II f

FIG. 1.2: Exemple de fonctions Φ et f.

Revenons maintenant aux modèles et plus précisément aux questions que l'on peut se poser sur un modèle une fois celui-ci écrit. Une première question peut-être est-ce que le problème est bien posé, dans le sens y a-t-il existence et unicité des solutions ? (ceci intéresse probablement plus les mathématiciens que les biologistes). Pour certains modèles et notamment pour les modèles E.D.O (équation aux dérivées ordinaires), cette question peut parfois être vite résolue en utilisant certains théorèmes comme par exemple le théorème de Cauchy-Lipschitz.

D'autres questions peuvent aussi se poser du type : le modèle est-il borné ou réciproquement peut-il y avoir des quantités qui divergent vers l'infini ? Quel est ou quels sont les comportements asymptotiques du modèle ? Il y a-t-il des équilibres ? Sont-ils stables ? etc...

D'un point de vue plus biologiste, c'est probablement la pertinence du modèle qui est plus intéressante : les résultats mathématiques et/ou le fruit des simulations sont-ils conformes aux observations ? Est-ce possible grâce à des méthodes d'optimisation de déduire les valeurs de certains paramètres intervenant dans le modèle et biologiquement peu ou pas connues ?

Finalement le numéricien se posera plus des questions du type : le schéma numérique utilisé pour les simulations est-il correct (c'est-à-dire convergent) ? peut-on en trouver un meilleur ? Cette dernière question a toute sa légitimité notamment pour les très gros modèles où les simulations peuvent être très couteuses en temps.

Dans le chapitre 2 de cette thèse, nous allons dans un premier temps présenter les données collectées par le laboratoire océanographique de Villefranche-Sur-Mer. Depuis 1966, le laboratoire collecte hebdomadairement des échantillons marins, qui sont ensuite scannés

avec le *ZooScan* puis les images ainsi obtenues sont analysées de manière quasi automatique avec le logiciel *ZooProcess* [27, 54]. Cet analyse a pour but de lister tout le zooplancton présent dans les échantillons et attribuer à chacun des individus des caractéristiques comme leur taxonomie, leur longeur et leur largeur. Nous avons ainsi accès à l'évolution au cours du temps de la distribution en taille du zooplancton dans la baie de Villefranche. Sachant de plus que la physiologie du zooplancton est fortement dépendante de la taille des individus, une modélisation mathématique du zooplancton structurée en taille est donc envisagée dans le but d'avoir une description plus fine de l'écosystème planctonique.

Les modèles structurés proposés au chapitre 2 seront de deux natures : soit la structure sera continue, soit elle sera discrète. Afin de mieux suivre les flux de biomasse, nous avons choisi d'utiliser comme paramètre de structure la biomasse individuelle (et même le logarithme de cette biomasse). Ces modèles de population structurée sont de plus en plus utilisés pour décrire (entre autre) des populations marines (plancton ou poissons).

Les modèles avec une structure continue sont par exemple utilisée en [8, 14, 15] pour modéliser les populations de poissons et en [41] pour des populations de plancton. Si l'équation général de ces modèles en taille est connue depuis maintenant quelques dizaines d'années [42], elle fait intervenir de nombreuses fonctions qu'il s'agit d'expliciter : que vaut la croissance, la mortalité, la reproduction en fonction de l'état actuel du système ? Afin de répondre à ces questions, il convient de s'intéresser au comportement des individus se trouvant dans la population qu'on souhaite modéliser afin de savoir comment il se nourrissent, ce qu'ils font de l'énergie acquise etc... Comme chaque individu est paramétré par sa taille, ces derniers mécanismes peuvent (et le sont la plupart du temps, confer [34]) être dépendant de la taille. Il est néanmoins légitime de considérer qu'à un certain instant, tous les individus d'une taille donnée ne consomment pas exactement la même quantité de nourriture (des proies de tailles différentes par exemple) et qu'il devrait donc y avoir une part de stochastique dans ces modèles et qu'en outre la croissance des individus n'est pas vraiment continue mais plutôt à sauts. Il est montré en [16, 17] que sous certaines hypothèses, les modèles que nous envisageons constituent une approximation au premier ordre de modèles avec croissance à "sauts".

Les modèles avec structure discrète sont aussi beaucoup utilisés [3, 1], ils conviennent par exemple mieux lorsque la population décrite est constituée d'une seule espèce avec des stades de développements distincts. Ce n'est pas le cas des poissons, c'est en revanche le cas de certaines espèces de copépodes (zooplancton). Mais si on souhaite décrire une agglomération d'espèces, ces stades ne correspondent à priori pas à une même taille, ce qui peut mettre en défaut leur utilisation. Les simuler est cependant moins coûteux en temps, et pose souvent moins de problèmes numériques.

Dans les chapitres 3 et 4, nous ferons l'étude de quelques cas particuliers de ces modèles. L'étude mathématique des modèles continus, notamment dans leur version générale est souvent très délicate, aussi bien concernant l'étude de l'existence et l'unicité des solutions [12] qu'au niveau de l'obtention des équilibres des modèles et l'étude de leur stabilité [19, 23, 22]. Bien souvent on ne peut obtenir que des conditions nécessaires d'existence d'équilibres et l'étude de leur stabilité passe par l'étude du linéarisé et fait intervenir la théorie de semi-groupes d'opérateurs linéaires fortement continus [21].

Dans le chapitre 4, après avoir donné quelques généralités sur le modèle avec une struc-

turation discrète, nous en ferons une analyse plus détaillée dans certains cas particuliers. Nous nous intéresserons en outre à une version sans cannibalisme où la seule source de nourriture des prédateurs est la proie. Nous montrerons que sous certaines conditions, l'étude du comportement asymptotique de ce modèle peut être ramenée à l'étude d'un système en dimension deux [3]. Ce modèle peut donner lieu à des régimes oscillants, ce qui n'est souvent pas souhaitable car les quantités de proies et de prédateurs varient énormément au cours du temps. Nous montrerons qu'il est possible de stabiliser l'équilibre avec un contrôle de signe constant [11, 48] : bien souvent nous ne pouvons agir simplement sur un système que dans un sens. En pêcherie par exemple, ce type de contrôle de signe constant peut correspondre à la pêche des poissons. A l'inverse, en lutte biologique, le contrôle correspond à l'introduction de prédateurs dans le système dans le but de diminuer l'abondance des proies, car celles-ci ravagent les cultures [29, 56].

Nous nous intéresserons aussi dans ce chapitre à l'étude du cannibalisme entre adultes dans un modèle comprenant deux classes de taille, larves et adultes. Le cannibalisme est présent chez certaines espèces de zooplancton [25] mais on le retrouve aussi chez certaines populations d'insectes [10, 20]. Son étude dans le cas de modèles discrèts est faite par exemple en [32, 33, 40] et les conclusions obtenues peuvent parfois être opposées (aspect stabilisateur en [33] et déstabilisateur en [40]) et semblent donc dépendre fortement du modèle. Une review sur l'étude du cannibalisme dans les modèles mathématiques est faite en [13].

Dans le modèle considéré, nous montrerons que sous certaines hypothèses, un équilibre peut être instable sans cannibalisme et stable avec. Pour cela, afin de simplifier l'étude du modèle, nous ferons l'hypothèse que la proie a une dynamique rapide comparée à celle des prédateurs (ce type d'hypothèse est relativement classique dans l'étude de systèmes biologiques [39, 45]). L'utilisation de la théorie des perturbations singulières permettra alors l'étude de ce modèle à deux échelles de temps (confer par exemple [7, 44] pour les aspects mathématiques de cette théorie).

Chapitre 2

Modélisation

Sommaire

2.1 Quelques mots sur le plancton **10**
2.2 Les données **12**
2.2.1 Fonctionnement du ZooScan 13
2.2.2 Les données issues du filet WP2 14
2.2.3 Analyse des données issues du WP2 18
2.2.4 Les données environnementales 21
2.3 Modélisation avec structuration continue **27**
2.3.1 Construction du modèle 27
2.3.2 Ajout d'une dynamique pour le phytoplancton 36
2.3.3 Quelques variantes du modèle 37
2.4 Modélisation avec structuration discrète **40**

2.1 Quelques mots sur le plancton

Le mot plancton est utilisé pour désigner l'ensemble des organismes, vivant en milieu aquatique (eaux douces, saumâtres et salées) et incapables ou peu capables de se mouvoir par eux-mêmes : leurs déplacements dans l'eau sont quasi uniquement liés aux courants. La composition du plancton est de nature très diverse, il comprend en outre les virus, les bactéries, le phytoplancton (plancton végétal) et le zooplancton (plancton animal).

Le phytoplancton est composé de microalgues (algues microscopiques et cyanobactéries) qui constituent les producteurs primaires de l'océan : elles sont capables, à l'image des plantes terrestres, de photosynthèse et donc de fixer, grâce à l'énergie lumineuse, le carbone minéral (CO_2) en carbone organique avec rejet de dioxygène (O_2). Le phytoplancton génère globalement autant d'oxygène et fixe autant de carbone que les plantes terrestres, alors que proportionnellement, la biomasse totale du phytoplancton ne représente qu'un deux-centième de celle des plantes terrestres, cela implique une productivité 200 fois supérieure de la part du phytoplancton : il joue donc un rôle crucial dans la régulation climatique. Le phytoplancton a des tailles comprises entre quelques micromètres et quelques centaines de micromètres.

Le zooplancton est la composante animale du plancton. Il est usuellement subdivisé en différents groupes de tailles, le micro-zooplancton (de $20\mu m$ à $200\mu m$), le meso-zooplancton (de $200\mu m$ à $2mm$), le macro-zooplancton ($2mm$ et plus) qui comprend entre autre les méduses.

Le zooplancton et particulièrement le méso-zooplancton joue un rôle essentiel dans les cycles bio-géochimiques marins et permet le transfert de la biomasse vers les niveaux trophiques supérieurs : il se nourrit entre autres du phytoplancton et est une des principales sources de nourriture des petits poissons. Le méso-zooplancton est constitué de différents groupes taxonomiques comme les crustacés, les cnidaires, les chaetognathes, les larves de poisson etc... Les crustacés et en particulier les copépodes sont les individus les plus représentés en terme d'abondance et représentent rarement moins de 60% de la biomasse totale du meso-zooplankton. Les copépodes sont probablement la biomasse animale la plus importante de la planète, il est donc essentiel de bien comprendre leur place au sein de l'écosystème, ce qui passe par une connaissance de leur physiologie.

Un descriptif détaillé de la taxonomie, morphologie et physiologie des copépodes est disponible sur la page internet *http ://www.obs-vlfr.fr/∼gaspari/copepodes/*. Nous nous contenterons ici de donner quelques points essentiels pour la construction des modèles de ce chapitre. Les copépodes ont globalement une forme ovoide et mesurent approximativement $0.2mm$ pour les plus petits et jusqu'à environ $10mm$ pour les plus grands. Certains copépodes ne se nourrissent que de phytoplancton, d'autres uniquement de zooplancton mais une grande majorité d'entre eux sont omnivores, et peuvent même se nourrir de détritus organiques lorsque ceux-ci abondent dans le milieu. Ils sont néanmoins relativement sélectif dans leur alimentation et sélectionnent les particules capturées pour ne conserver que celles qui leur sont intéressantes, les critères peuvent être la composition chimique des proies, leur qualité nutritive mais un des principaux critères mis en évidence est la taille de celles-ci.

Le développement des copépodes comporte douze stades distincts répartis en six stades naupliens et six stades copépodites. Le passage d'un stade au suivant se fait par mue

et la vitesse de croissance est dans une certaine mesure dépendante de la quantité de nourriture consommée, de la température et de l'espèce. Le passage de l'oeuf au dernier stade (correspondant au stade adulte) prend en général de quelques semaines à quelques mois, quelques jours même pour certains. Une fois adultes, les copépodes cessent alors de grandir contrairement à d'autres crustacés et c'est seulement arrivé à ce stade adulte que les copépodes peuvent se reproduire. La reproduction peut être saisonnière ou avoir lieu toute l'année suivant les espèces et encore une fois elle est influencée par la quantité de nourriture et la température.

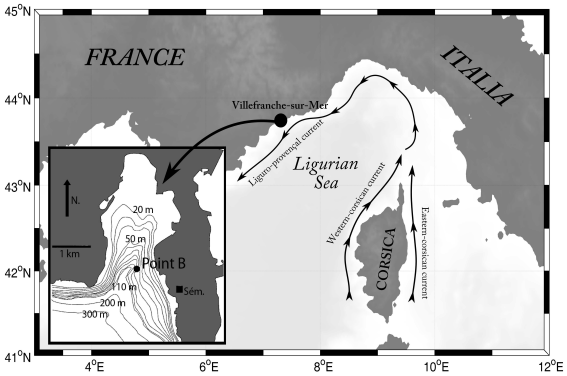
Les facteurs principaux de croissance et reproduction des copépodes sont donc la quantité de nourriture et la température. Dans les modèles mis en place dans ce chapitre, nous n'avons pas pris en compte la température pour décrire les comportements du zooplancton. Cela pourrait très bien se faire en faisant par exemple dépendre de la température certains paramètres des modèles proposés.

Fig. 2.1: Un copépode.

2.2 Les données

Depuis 1966, le Laboratoire Océanographique de Villefranche-Sur-Mer réalise des prélèvements d'échantillons marins dans la baie de Villefranche. Ces prélevements sont faits grâce à des filets et ont lieu toujours au même endroit de la baie, au point B (cf Fig. 2.2). Des mesures météorologiques et environnementales sont effectuées en parallèle. La dynamique de l'écosystème planctonique est (a-priori) plus ou moins liée à des paramètres environnementaux tels la température de l'eau, la température extérieure, la salinité de l'eau, l'irradiance ou encore les quantités de sels minéraux (nitrates, phosphates, silicates) présents dans le milieu. De telles mesures permettent d'établir des corrélations et de mieux comprendre les fluctuations au cours du temps, que ce soit à l'échelle de l'année ou celle de plusieurs décennies [26, 52].

Plusieurs campagnes de prélèvements ont eu lieu depuis 1966 avec différentes fréquences de prélèvements (journalière ou hebdomadaire) et aussi différents filets (cf Tab. 2.1). Le contenu de ces prélèvements est ensuite stocké sous forme d'échantillons. L'analyse semi-automatique de ces échantillons a commencé depuis peu grâce au scanner *ZooScan* et le logiciel d'analyse d'image *ZooProcess* [27, 54].



(a) Le point B

(b) En mission !

FIG. 2.2: Localisation du point B où a lieu les prélèvements.

Période	Filet utilisé	Maille	Fréquence des prélèvements	Stockage en échantillons
1966-2003	Juday Bogorov	$330\mu m$	bi-quotidien	hebdomadaire
depuis 1966	Régent	$690\mu m$	bi-quotidien	quotidien
1995-2003	WP2	$200\mu m$	hebdomadaire	hebdomadaire
depuis 2003	WP2	$200\mu m$	bi-quotidien	hebdomadaire

TAB. 2.1: Les différentes campagnes de prélèvements. Lorsque la fréquence des prélèvements est supérieure au stockage en échantillons, les prélèvements sont regroupés pour ne former qu'un seul échantillon.

2.2.1 Fonctionnement du ZooScan

Le *ZooScan* est le scanner présenté en photo Fig. 2.3. Ce scanner contient un petit bac de très faible profondeur où on peut verser de l'eau ainsi que le contenu de l'échantillon. L'utilité de ce scanner est de prendre une photo de l'échantillon qui va être ensuite analysée avec *ZooProcess*. Il est important de mettre de l'eau afin de répartir au mieux tous les individus dans le bac et ainsi éviter d'avoir trop de superpositions qui rendraient l'analyse impossible. Afin de peaufiner encore cette répartition, un opérateur intervient manuellement pour finir cette séparation.

Une fois l'image obtenue, il s'agit maintenant de l'analyser. Le logiciel *ZooProcess* va extraire tous les objets et leur associer différentes caractéristiques comme l'aire, la taille, le niveau de gris moyen, la dimension fractale... Le logiciel *Plankton Identifier* va ensuite répartir ces objets suivant différentes catégories ou groupes taxonomiques (par exemple copépodes, appendiculaires, détritus etc...). Ce dernier logiciel étant basé sur l'apprentissage, l'utilisateur a le choix des catégories de tri et doit au préalable fournir au logiciel une base d'apprentissage. Les catégories utilisées par le laboratoire de Villefranche sont répertoriées dans la Table 2.2. L'analyse automatique est plutôt satisfaisante : le taux de reconnaissance du zooplancton avoisine les 94% et le taux de contamination (individus qualifiés de zooplancton alors qu'ils ne le sont pas) est environ 3%. Une analyse détaillée de la pertinence de l'analyse automatique est réalisée en [53].

Afin d'attribuer une longueur et la largeur aux individus, *Zooprocess* détermine dans un premier temps l'aire de l'individu. Si déterminer l'aire est plutôt une chose simple, il est en revanche plus délicat d'obtenir sa longueur : il se peut très bien qu'un individu ait de plus grandes antennes que son corps. Ceci dit, comme celles-ci sont très fines, les pixels de l'image sont moins allumés que pour le corps de l'individu par exemple (cf Fig. 2.5). Pour associer une longueur et une largeur, les objets sont supposés avoir la forme d'une ellipsoïde de révolution allongée, ce qui permet de leur associer un volume V et une aire à plat A en faisant l'hypothèse sensée que l'individu n'est pas "debout" :

$$V = \frac{4\pi}{3}\left(\frac{l}{2}\right)\left(\frac{L}{2}\right)^2 \qquad \text{et} \qquad A = \pi\left(\frac{l}{2}\right)\left(\frac{L}{2}\right)$$

où l désigne la longueur et L la largeur.

Ainsi, à partir de ce modèle morphométrique acceptable (même si critiquable), on peut en minimisant un certain critère obtenir l'ellipse qui "colle" le mieux à l'objet (une contrainte adoptée étant que l'aire de l'ellipse soit la même que celle mesurée) et donc lui attribuer une longueur, une largeur et un volume.

Crustacés	**Autre zooplancton**	**Divers**
Copépodes	Appendiculaires	Oeufs
Décapodes	Gélatineux	Fibres
Nauplii	Ptéropodes	Non biologique
Penilia (cladocère)	Chaetognathes	Multiples (objets superposés)
Autres cladocères		
Autres crustacés		

Tab. 2.2: Les différentes campagnes de prélèvements. Lorsque la fréquence des prélèvements est supérieure au stockage en échantillons, les prélèvements sont regroupés pour ne former qu'un seul échantillon.

(a) Le scanner ZooScan

(b) Utilisation du scanner

Fig. 2.3: Le ZooScan

2.2.2 Les données issues du filet WP2

Dans ce qui va suivre, nous nous intéresserons principalement aux données obtenues avec le filet WP2 entre 1995 et 2003. Ce filet à un vide de maille de 200μm et une ouverture

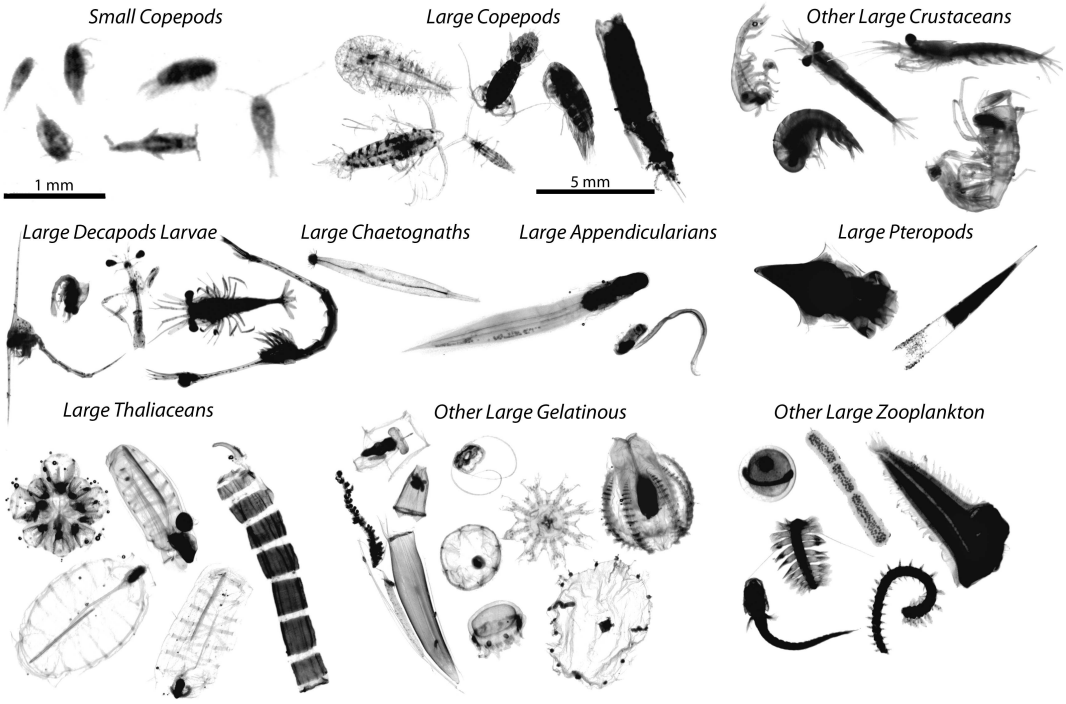


FIG. 2.4: Illustration des différents groupes taxonomiques de zooplancton reconnus par le ZooProcess. Les images sont directement issues du ZooScan. L'échelle est identique pour tous ces groupes excepté pour les petits copépodes en haut à gauche.

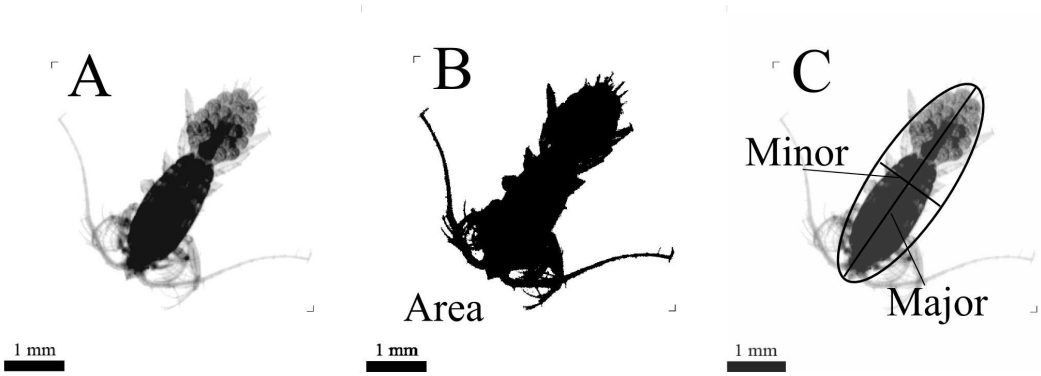


FIG. 2.5: De l'image à la taille des individus

de $0.25m^2$. L'utilisation de ce filet se fait en le plaçant à une profondeur de $60m$ puis en le remontant jusqu'à la surface. Le volume d'eau ainsi brassé est de $15m^3$. Ce type de prélèvement ne donne pas accès à la distribution des individus dans la colonne d'eau. Nous ferons donc l'hypothèse simplificatrice que ces individus sont homogènement répartis dans la colonne d'eau entre $0m$ et $60m$ de profondeur et nous travaillerons dans la suite en considérant des quantités par mètre cube d'eau.

Remarque 2.1 *Le phytoplancton ayant, si il n'est pas aggloméré, des tailles inférieures à* $100\mu m$*, il est très peu retenu par ce type de filet.*

Le jeu de données issue de cette campagne contient 509 échantillons qui ont tous été analysés. Nous allons dans ce qui suit nous intéresser à la distribution en taille (et même plus précisément en volume) des individus présents dans ces échantillons.

Commençons par introduire quelques notations qui vont être utiles dans toute la suite. Soit $v \mapsto n(v)$ la fonction densité d'individus par mètre cube d'eau relativement au volume en mm^3 individuel. n est donc en $m^{-3}.mm^{-3}$. Le nombre total par mètre cube d'eau des individus dont le volume est compris entre v_a et v_b est :

$$N(v_a, v_b) = \int_{v_a}^{v_b} n(v)dv$$

Nous noterons de plus $v \mapsto b(v) := n(v)v$ la fonction densité de biovolume par mètre cube d'eau relativement au volume individuel. b est en m^{-3} ($mm^3.m^{-3}.mm^{-3}$) et le biovolume total par mètre cube d'eau des individus dont le volume est compris entre v_a et v_b (c'est-à-dire la somme cumulée des volumes de tous les individus dont le volume est compris entre v_a et v_b) vaut :

$$B(v_a, v_b) = \int_{v_a}^{v_b} b(v)dv = \int_{v_a}^{v_b} n(v)vdv$$

De plus, de par les différences importantes dans les ordres de grandeurs des volumes individuels, nous représenterons ces densités en échelle logarithmique en notant $x = \ln(v/v_{\text{ref}})$ où v_{ref} est un volume de référence que nous prendrons égal à $1mm^3$. La fonction que nous allons tracer est donc une approximation discrète provenant de l'analyse des données de la distribution $b(v_{\text{ref}}\, e^x)$. Nous ne nous intéresserons uniquement aux individus dont le logarithme du volume appartient à un certain domaine $[x_{\min}; x_{\max}]$ (sur la figure Fig. 2.6, ce domaine est pris suffisamment large pour englober quasiment tous les individus capturés). Ensuite nous réalisons une subdivision régulière de ce domaine en N classes. Notons $\Delta = x_{i+1} - x_i$ le pas de cette subdivision, $(x_i)_{i\in[\![1,N]\!]}$ les points milieux de ces classes et $(\hat{n}_i)_{i\in[\![1,N]\!]}$ le nombre d'individus mesurés par unité de volume dans chacune de ces classes.

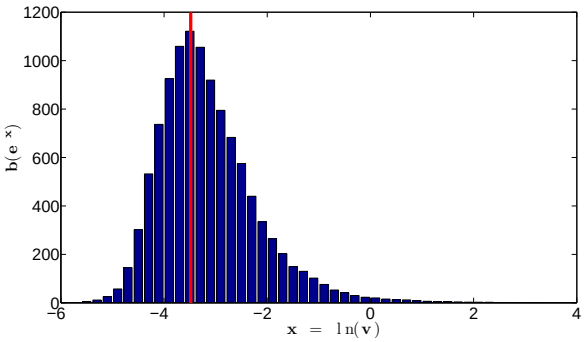
Remarque 2.2 *En échelle logarithmique, l'intégrale entre x_a et x_b de la fonction $b(v_{ref}\, e^x)$ est égale au nombre d'individus dont le logarithme du volume est compris entre x_a et x_b. En effet, nous obtenons via le changement de variable $v = v_{ref}\, e^x$ la relation suivante :*

$$\int_{x_a}^{x_b} b(v_{ref}\, e^x)dx = \int_{v_a}^{v_b} b(v)\frac{dv}{v} = \int_{v_a}^{v_b} n(v)dv$$

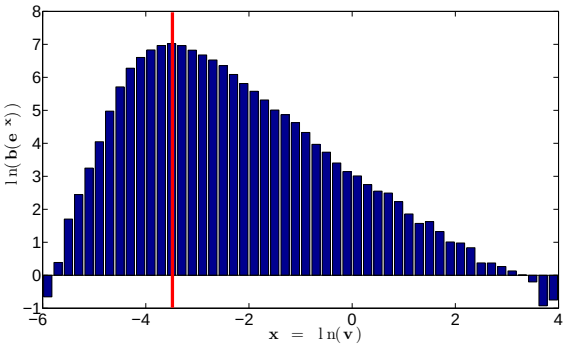
Sur la figure Fig. 2.6a, la distribution tracée est la distribution moyenne des 509 échantillons. L'aire en bleu de chacune des barres de l'histogramme correspond au nombre d'individus mesurés dans les différentes classes. Au dessous d'un certain volume individuel ($x \approx -3.5$), il semble qu'il y ait un fort sous-échantillonnage, les individus passant beaucoup plus facilement au travers des mailles du filet. Afin de se donner une idée, pour un individu parfaitement sphérique, on peut associer à cette valeur $x = -3.5$ la taille (c'est-à-dire le diamètre) de $386\mu m$. C'est clairement plus grand que le vide de maille du filet, mais en règle générale, les individus sont plutôt de forme allongée que sphérique et donc un peu plus longs, mais aussi à même volume, un peu moins larges. Nichols J.H. et Thompson A.B. ont montré en 1991 qu'un vide de maille du filet égal à 75% de la largeur d'un copépode permettait d'attraper environ 95% des copépodes de cette taille présents dans l'eau, ce qui dans le cas du WP2 représente une largeur des individus de $266\mu m$ [43].

Sur la Fig. 2.6b, nous avons tracé le logarithme de la distribution. On peut s'apercevoir

que pour $x > 3.5$, nous obtenons en échelle log-log une fonction quasiment linéaire. Une telle distribution est dite allométrique, c'est-à-dire de la forme $b(v) = \alpha v^{\beta}$ en échelle non logarithmique.



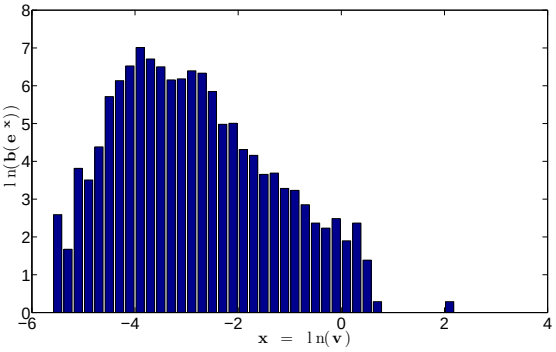
(a) Densité d'individus.



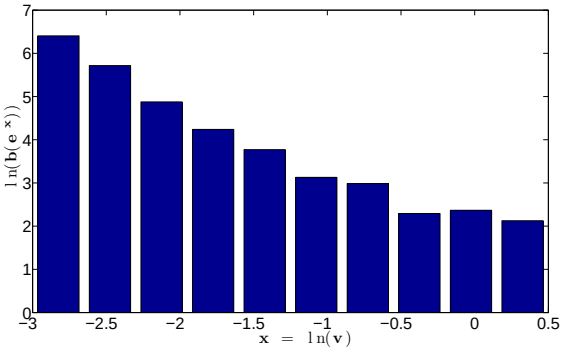
(b) logarithme de la densité d'individus.

FIG. 2.6: Distribution moyenne obtenue avec les 509 échantillons du WP2 entre 1995 et 2003. Au dessous d'un certain volume individuel ($x \approx -3.5$), il y a un fort sous échantillonnage. Sur la figure de droite est tracé le logarithme de cette distribution.

Sur la Fig. 2.7 est tracée la distribution obtenue avec un seul échantillon. On s'aperçoit Fig. 2.7a que cette distribution est beaucoup moins régulière que celle obtenue Fig. 2.6. Ceci pour plusieurs raisons : déjà la quantité d'individus mise en jeu avec un seul échantillon est beaucoup plus faible, l'échantillon a donc plus de chance de ne pas être vraiment représentatif. De plus, il se peut très bien que même si en moyenne la distribution est allométrique, elle ne le soit pas vraiment à un instant précis. Sur la Fig.2.7b, nous avons tracé la distribution dans une fenêtre de taille plus petite et avec des classes plus grandes. Dans ce cas précis, il semble encore que la distribution allométrique constitue une plutôt bonne approximation.



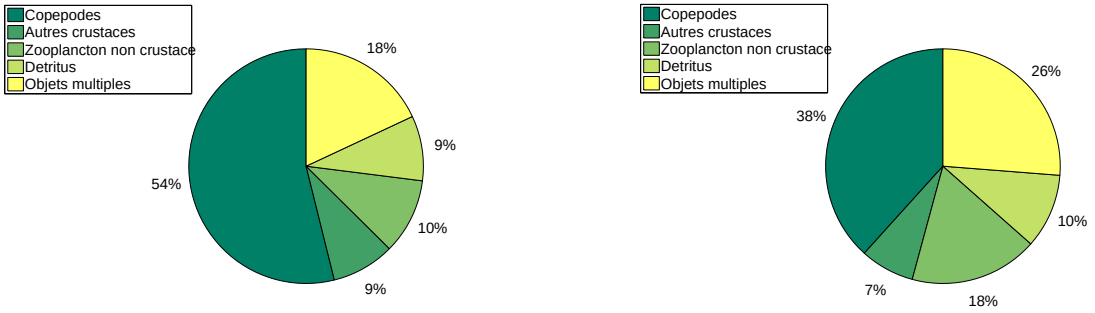
(a) $\Delta = 0.2$ et $[x_{\min}, x_{\max}] = [-6; 4]$



(b) $\Delta = 0.35$ et $[x_{\min}, x_{\max}] = [-3; 0.5]$

FIG. 2.7: Distribution en échelle log-log provenant des données du 23 février 1995. La distribution est beaucoup plus chaotique sur la figure de gauche lorsque le pas Δ est faible.

La répartition moyenne du contenu en biovolume de ces échantillons est représenté sur la figure Fig. 2.8. Encore une fois, nous nous sommes restreint aux individus ayant un volume dont le logarithme est compris entre -3 et 0.5. Les copépodes constituent 38% du biovolume total et quasiment 60% du zooplancton, ils sont donc très largement majoritaires. Dans la catégorie "Divers" sont comptés les oeufs, les fibres, le contenu non biologique ainsi que les "multiples" correspondant aux individus superposés qui ne sont donc pas reconnu par le logiciel *ZooProcess*.



(a) répartition en nombre (b) répartition en biovolume

FIG. 2.8: Composition moyenne des échantillons

2.2.3 Analyse des données issues du WP2

L'objectif est ici d'approximer les données par des distributions allométriques. Supposons que la distribution en biovolume b soit allométrique, c'est-à-dire de la forme :

$$b(v) = \alpha v^{\beta} \qquad , \quad \alpha \text{ en } m^{-3} mm^{-3\beta}$$

La distribution en volume du nombre d'individus est alors :

$$n(v) = \alpha \frac{v^{\beta}}{v}$$

On en déduit que le nombre d'individus dont le volume est compris entre v_a et v_b est :

$$N(v_a, v_b) = \alpha \int_{v_a}^{v_b} v^{\beta-1} dv$$

Réalisons le changement de variable $x = \ln(v/v_{\text{ref}})$ afin de passer en échelle logarithmique :

$$N(v_a, v_b) = \alpha v_{\text{ref}}^{\beta} \int_{x_a := \ln(v_a)}^{x_b := \ln(v_b)} e^{\beta x} dx$$

Supposons $\beta \neq 0$. Nous avons :

$$N(v_a, v_b) = \frac{\alpha v_{\text{ref}}^{\beta}}{\beta} \left(e^{\beta x_b} - e^{\beta x_a} \right) = \frac{2\alpha}{\beta} \sinh\left(\beta \frac{x_b - x_a}{2} \right) e^{\beta \left(\frac{x_b + x_a}{2} \right)}$$

Et par passage au logarithme :

$$\ln\Big(N(v_a, v_b)\Big) = \ln\left(\frac{2\alpha v_{\text{ref}}^{\beta}}{\beta}\sinh\left(\beta\frac{x_b - x_a}{2}\right)\right) + \beta\left(\frac{x_b + x_a}{2}\right) \tag{2.1}$$

Nous allons maintenant minimiser le critère suivant :

$$J(\alpha, \beta) = \sum_{i=1}^{N}\Big(\ln(n_i(\alpha, \beta)) - \ln(\hat{n}_i)\Big)^2$$

Avec :

$$\ln(n_i(\alpha, \beta)) = \underbrace{\ln\left(\frac{2\alpha v_{\text{ref}}^{\beta}}{\beta}\sinh\left(\beta\frac{\Delta}{2}\right)\right)}_{a} + \beta x_i$$

Cette minimisation est une régression linéaire, nous pouvons donc faire le calcul explicite des coefficients a et β :

$$\beta = \frac{\sum_{i=1}^{N} x_i \sum_{i=1}^{N}\ln(\hat{n}_i) - N\sum_{i=1}^{N} x_i \ln(\hat{n}_i)}{\left(\sum_{i=1}^{N} x_i\right)^2 - N\sum_{i=1}^{N} x_i^2}$$

$$a = \frac{1}{N}\left(\sum_{i=1}^{N}\ln(\hat{n}_i) - \beta\sum_{i=1}^{N} x_i\right) \qquad \text{et} \qquad \alpha = \frac{\beta e^a}{2v_{\text{ref}}^{\beta}\sinh\left(\frac{\beta\Delta}{2}\right)}$$

Remarque 2.3 *Cette méthode fait intervenir un décompte des individus pour chacune des classes. Les données nous permettent d'avoir accès au biovolume total des individus dans chacune des classes. On peut donc appliquer cette même technique directement aux mesures* $(\ln(\hat{b}_i))_{i\in[\![1,N]\!]}$*, correspondant au logarithme du biovolume mesurés dans chacune des classes. Les coefficients obtenus avec cette seconde méthode sont alors :* α *et* $\beta + 1$*.*

Nous avons tracé sur la Fig. 2.9 le résultat de cette approximation pour la distribution moyenne et celle du 23 février 1995. Le résultat obtenu pour la distribution moyenne est $\beta = -1.37$ et $\alpha = 115$, ce qui correspond à un biovolume d'individus (de volume compris entre 0.05 et 1.65 mm^3) par mètre cube d'eau égal à $116mm^3.m^{-3}$ soit environ $10^{-5}\%$.

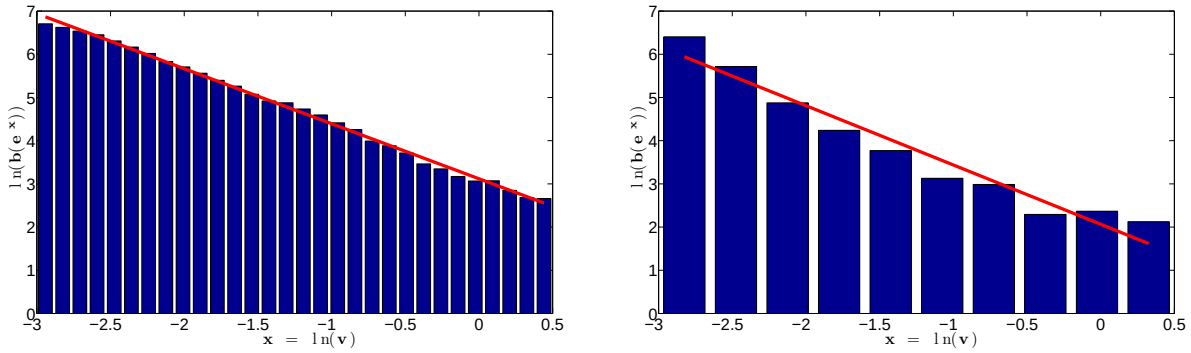
Remarque 2.4 *Tout comme par exemple le biovolume total, le coefficient* β *est un indice. Cet indice a sa légitimité car les spectres sont en règle générale assez proches d'une distribution allométrique. Ainsi, plus* β *est négatif, plus il y a de petits individus relativement aux grands. Il faut néanmoins rester prudent car ce que nous observons n'est qu'une fenêtre (assez étroite :* $[-3; 0.5]$*) de l'ensemble des volumes couvert par le zooplancton.*

Une pente $\beta = -1$ *correspond au cas de figure où le biovolume total des individus dont le volume est compris entre* v_a *et* v_b *ne dépend que du ratio entre* v_b *et* v_a*. En effet, on a :*

$$\int_{v_a}^{v_b} \alpha\frac{dv}{v} = \alpha\ln\left(\frac{v_b}{v_a}\right)$$

Dans ce cas le biovolume total des individus ayant un volume entre 1 *et* 2 *est le même que celui des individus ayant un volume entre* 2 *et* 4 *etc...*

Ce coefficient β *est souvent appelé pente de la distribution ou pente du spectre.*

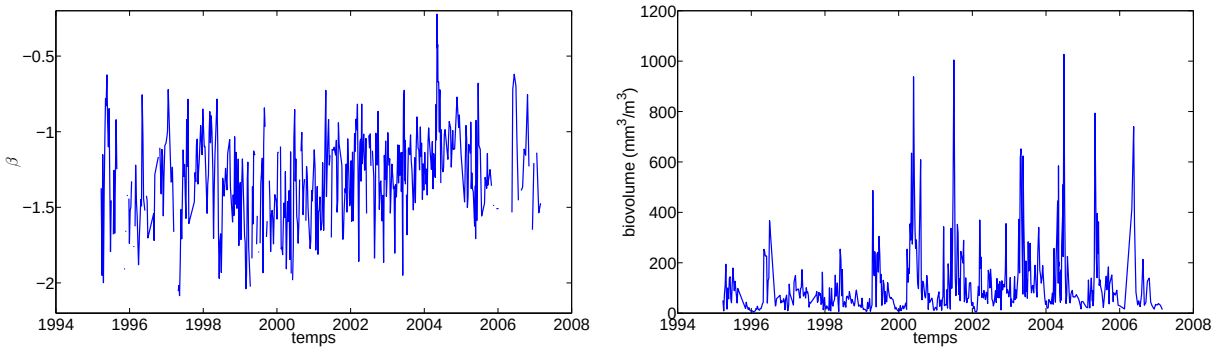


(a) Moyenne des 509 échantillons (b) 23 février 1995

FIG. 2.9: Approximation de la distribution en biovolume par un spectre allométrique.

L'évolution des deux indices β et biovolume total a été tracée Fig. 2.10. Commençons déjà par remarquer qu'il y a quelques "trous" sur les courbes tracées. Ceci est normal dans la mesure où il se peut, de manière somme toute occasionnelle, qu'il n'y ait aucun individu dans une classe de volume, ce qui par passage au logarithme donne lieu à un infini qui vient fausser la régression linéaire. On aurait très bien pu ne pas tenir compte de cette classe, mais le fait qu'il n'y ait pas d'individus de capturés dans cette classe est une information qui si elle n'est pas prise en compte vient biaiser le résultat. Quoi qu'il en soit, on s'aperçoit que les coefficients varient beaucoup au cours du temps. La valeur de β varie plus ou moins dans l'intervalle $[-1; -1.7]$. Des pics de biovolume, où les quantités sont quasiment multipliée par 10, semblent aussi apparaitre régulièrement, au rythme de 1 par an.

À la vue de ces graphiques, deux choses peuvent être intéressantes à étudier : le comportement à long terme, sur plusieurs années et la dynamique annuelle du spectre. Dans toute la suite, nous nous intéresserons principalement à ce deuxième point.



(a) Évolution de β (b) Évolution du biovolume total pour $x \in [-3; 0.5]$

FIG. 2.10: Évolution des indices entre les années 1995 et 2007.

2.2.4 Les données environnementales

L'environnement ayant un impact évident sur la dynamique de l'écosystème planctonique, il est bon de s'intéresser aussi aux données environnementales. Une partie d'entre elles comme la température extérieure moyenne, l'intensité du vent, l'irradiance à la surface terrestre sont fournies quotidiennement par Météo France. Une seconde partie, liée à l'environnement marin, est obtenue par le Laboratoire Océanographique de Villefranche, ainsi nous avons accès par exemple à la salinité de l'eau, sa température, les quantités de N03, de chlorophylle-a etc. Comme ces différentes quantités varient pour certaines considérablement avec la profondeur dans la colonne d'eau, les mesures ont été effectuées à différentes profondeurs, en l'occurrence 0, 10, 20, 30, 50 et 75 mètres. Cependant, les modèles présentés par la suite ne prenant pas en compte la distribution spatiale, nous nous intéresserons seulement à leurs valeurs moyennes.

Les données environnementales que nous avons décidé de retenir sont l'irradiance, le N03, la température de l'eau et la chlorophylle-a. Les trois premières jouent un rôle important dans la croissance du phytoplancton et constitueront l'entrée du modèle (le forçage environnemental). La chlorophylle permettra quant-à-elle d'estimer la quantité de phytoplancton présent dans le milieu. Nous supposerons pour cela qu'il y a la relation allométrique suivante (obtenue en [31]) entre quantité de chlorophylle en $\mu g.L^{-1}$ et densité de phytoplancton en $mm^3.L^{-3}$:

$$D_{phyto}(z) = \left(\frac{\mathrm{Chl}_a(z)}{2.75}\right)^{1.5}$$

L'irradiance (en $W.m^{-2}$) dépend aussi de la profondeur dans la colonne d'eau. Cependant nous avons accès uniquement à sa valeur à la surface de l'eau. Afin d'en déduire sa valeur moyenne dans la colonne d'eau, nous supposerons qu'elle suit la loi suivante à l'intérieur de l'eau (confer [37]), z étant la profondeur positive en mètres :

$$\frac{dI(z)}{dz} = -\Big(K_{eau}(z) + K_{Chl}\,\mathrm{Chl}_a(z)\Big)\,I(z)$$

Ainsi nous avons par intégration :

$$I(z) = I(z=0^+)\,e^{-\int_0^z K_{eau}(\xi)\,d\xi}\,e^{-K_{Chl}\int_0^z \mathrm{Chl}_a(\xi)\,d\xi}$$

Avec $I(z=0^+)$ correspondant à la fraction non reflétée par la surface de l'eau et valant environ $0.99\,I(z=0^-)$, $K_{Chl} \approx 0.02$ (en $m^2.mg^{-1}$) et $K_{eau}(z)$ une certaine fonction dont on peut trouver une approximation dans l'article [37].

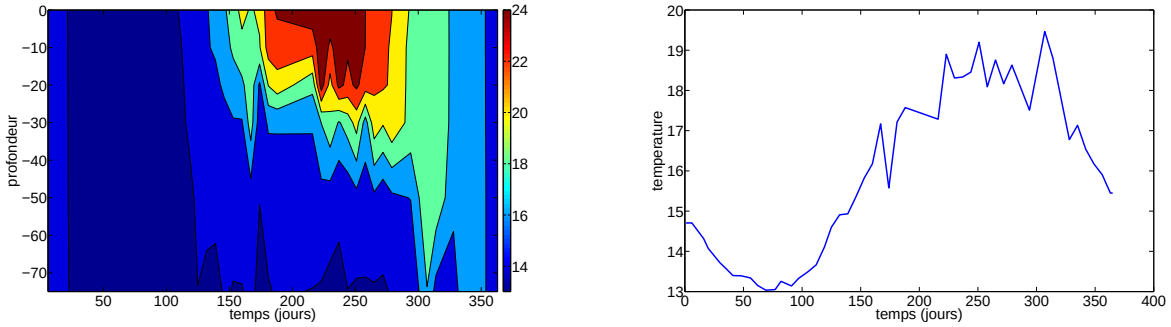
Pour obtenir des valeurs moyennes, on peut imaginer différentes façon de voir les choses : soit on considère la valeur moyenne de ces quantités le long de la colonne d'eau, soit on considère l'accès moyen à ces ressources par le phytoplancton, ce qui revient à faire une moyenne pondérée avec la quantité de phytoplancton. Cela se traduit par considérer respectivement les quantités suivantes (ici on a pris l'irradiance comme exemple, mais il en est de même pour la température et le $N03$) :

$$I_{moy} = \frac{1}{75}\int_0^{75} I(z)\,dz \qquad \text{ou} \qquad I_{moy} = \frac{\int_0^{75} D_{phyto}(z)\,I(z)\,dz}{\int_0^{75} D_{phyto}(z)\,dz}$$

C'est deux quantités sont bien sûr égales si le phytoplancton est homogènement distribué dans la colonne d'eau, on peut s'apercevoir sur la figure Fig. 2.14 que ce n'est pas vraiment le cas.

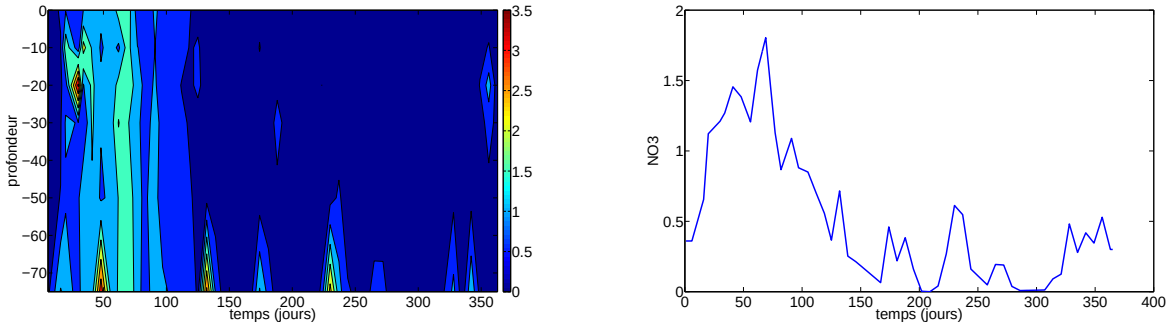
En pratique afin d'obtenir numériquement ces valeurs moyennes, nous avons supposé que les densités étaient continues par morceaux (ce qui revient à intégrer avec la méthode des trapèzes). Cependant, les données sont parfois incomplètes : aucune données certaines semaines, ou données partielles disponibles parfois qu'à certaines profondeurs. Etant données les grandes variabilités de ces quantités à la fois dans la colonne d'eau et dans le temps, les résultats obtenus doivent être pris interprétés avec prudence.

Afin d'illustrer ces différentes choses, nous avons tracé sur les figures qui suivent les données de l'année 2004. Maintenant nous allons construire le taux croissance du phytoplancton en fonction de ces quantités observés. On peut trouver dans la littérature de nombreux modèles pour ce faire. Nous avons fait le choix d'en utiliser un relativement simple prenant en compte les trois limitations de manière multiplicative (cf. [24, 5, 2]). Le taux de croissance en j^{-1} vaut :



(a) Profil le long de la colonne d'eau (b) Valeur moyenne obtenue sans pondération

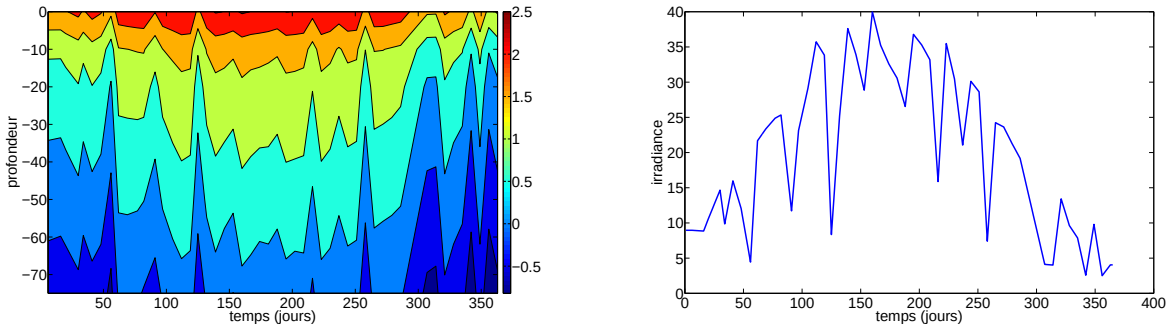
FIG. 2.11: Évolution de la température de l'eau ($°C$) durant l'année 2004.



(a) Profil le long de la colonne d'eau (b) Valeur moyenne obtenue sans pondération

FIG. 2.12: Évolution de la quantité de NO3 ($\mu g.L^{-1}$) durant l'année 2004.

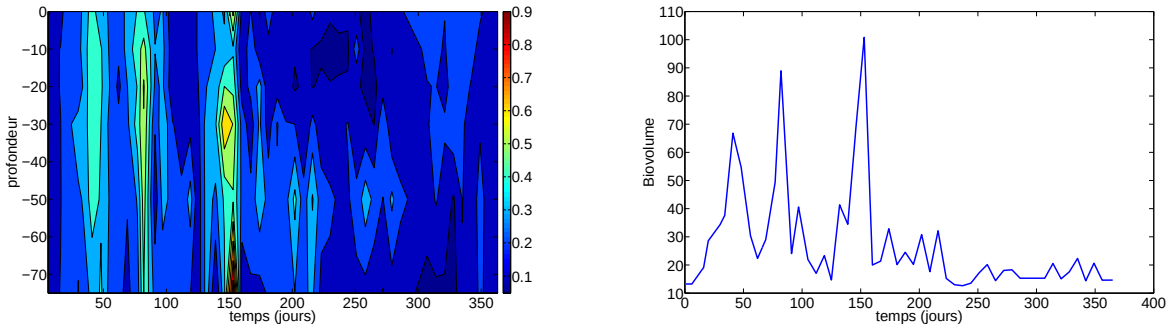
$$e = e_{\max}\, h_I(I)\, h_T(T)\, h_N(\mathrm{N}) \tag{2.2}$$



(a) Profil le long de la colonne d'eau (log. base 10)

(b) Valeur moyenne obtenue sans pondération

FIG. 2.13: Évolution de l'irradiance ($W.m^{-2}$) durant l'année 2004.



(a) Profil le long de la colonne d'eau de la chlorophyle

(b) Quantité de phytoplancton déduite

FIG. 2.14: Évolution de la quantité de chl-a ($\mu g.L^{-1}$) et du biovolume total de phytoplancton associé ($mm^3.m^{-3}$) durant l'année 2004.

Avec les choix suivants de fonctions :

$$h_I(I) = 1 - e^{-\frac{I}{I_s}} \quad , \quad h_T(T) = e^{\frac{T-T_{\text{ref}}}{\Delta_T}} \quad , \quad h_N(N) = \frac{N}{K_N + N}$$

Les fonctions h_I et h_N sont des fonctions croissantes avec saturation et valant 0 en 0 : lorsque l'irradiance est nulle ou lorsqu'il n'y a pas d'azote, la croissance du phytoplancton est nulle. En revanche lorsqu'il y a suffisamment de lumière, respectivement d'azote, il n'y a alors plus de limitation par ces quantités respectives et les termes multiplicatifs correspondants valent environ 1. Le troisième terme multiplicatif, concernant la température, est quelque peu différent. Il vérifie $h_T(T_{\text{ref}}) = 1$: pour la température de référence, il n'y a pas d'impact de la température. En revanche si la température est plus basse, respectivement plus haute, le taux de croissance sera plus faible, respectivement plus important.

Encore une fois, nous pouvons imaginer plusieurs façon de construire à partir des données le taux moyen de croissance. Soit on utilise les valeurs moyennes (pondérés ou non) obtenues précédemment dans la formule (2.2), soit on écrit le taux de croissance à une profondeur z et on en déduit le taux de croissance moyen par intégration (encore une fois en pondérant ou non).

Sur la figure Fig. 2.15, nous avons tracé ces différentes reconstructions en utilisant les paramètres figurant en Tab. 2.3. On remarque que dans le cas où on calcule ce taux de croissance en fonction de la profondeur pour ensuite en obtenir une valeur moyenne (courbes en rouge), les valeurs prises par ce taux sont assez nettement inférieures à celles obtenues lorsqu'on utilise directement les valeurs moyennes des ressources (courbes en noir). Ceci peut assez facilement s'expliquer : les facteurs limitants ne sont pas les mêmes en haut et en bas de la colonne d'eau, le NO3 se trouve plutôt en bas et inversement les températures élevées et la lumière sont plus présentes en haut. Il en découle que le taux de croissance obtenu est faible partout, il en va donc de même pour sa moyenne.

Ce dernier choix n'est cependant pas le plus réaliste. Il l'aurait été si il n'y avait pas (ou peu) de mouvement dans la colonne d'eau et si la présence simultanée de toutes les ressources était nécessaire, or ce n'est pas le cas, il y a à la fois des mouvements du phytoplancton dans la colonne et celui-ci sait "stocker" les ressources. De ce fait, les taux de croissance issus des valeurs moyennes semblent plus pertinents. Si maintenant on suppose que les échantillons reflètent la distribution moyenne du phytoplancton dans la colonne d'eau au cours de la journée et que son mouvement dans la colonne d'eau est suffisamment important à l'échelle d'une journée, la distribution reflète aussi le temps passé à chaque profondeur et donc la moyenne pondérée des ressources est ce qui sera effectivement acquis tout le phytoplancton. De ce fait, nous retiendrons la courbe noire en pointillée comme taux de croissance.

Paramètre	**unité**	**Valeur**
$e_{\max}$	j^{-1}	1
I_s	$W.m^{-2}$	33
K_N	$\mu g.L^{-1}$	1
T_{ref}	$°C$	20
Δ_T	$°C$	14.4

Tab. 2.3: Paramètres utilisés pour la construction à partir des données du taux de croissance du phytoplancton.

Remarque 2.5 *La remise en cause du taux de croissance reconstruit est légitime pour plusieurs raisons. Déjà les mesures ne sont pas suffisamment fréquentes, ne décrivent pas assez finement la colonne d'eau et sont probablement très bruitées. De plus le modèle de croissance, les hypothèses réalisées (notamment le mouvement dans la colonne d'eau) et les valeurs des paramètres sont discutables.*

Nous allons maintenant confronter taux de croissance du phytoplancton, biovolume de phytoplancton, biovolume de zooplancton et pente du spectre de zooplancton pour cette même année 2004. Ces graphiques sont tracés sur la figure Fig. 2.16. L'interprétation de ces données est loin d'être évidente. On observe néanmoins courant février/mars des augmentations importantes du taux de croissance du phytoplancton qui sont suivies quasi instantanément d'augmentations du biovolume total de phytoplancton eux mêmes suivis d'augmentations du biovolume de zooplancton (les échelles de biovolume ne sont pas les mêmes sur la figure Fig. 2.16(b)). L'augmentation du biovolume de zooplancton lors

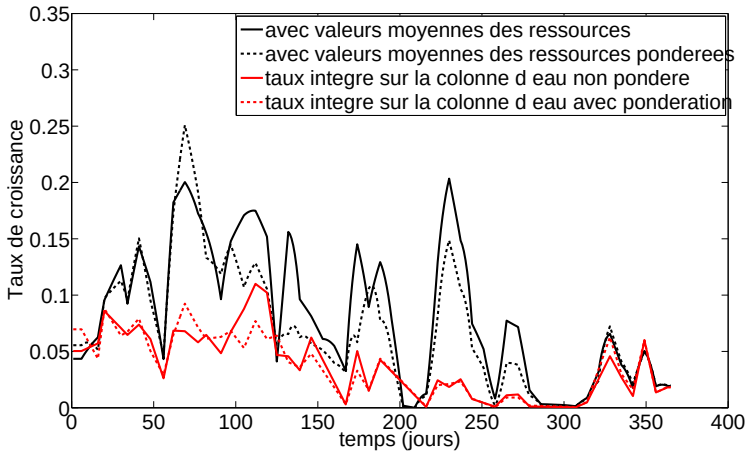


FIG. 2.15: Exemples de reconstruction du taux de croissance du phytoplancton en 2004

du début de l'année donne lieu à une diminution de la pente du spectre. On pourrait interpréter ces différentes choses de la manière suivante : le phytoplancton est mangé par le zooplancton, ce qui lui permet de grandir et se reproduire. Lorsque la quantité de phytoplancton augmente, cela entraine alors une forte augmentation des naissances de zooplancton, ce qui peut expliquer la diminution de la pente du spectre. Il faut cependant rester prudent : les observations du zooplancton ne couvrent pas l'intégralité du spectre de taille du zooplancton, en particulier nous n'avons aucune observation précise des plus petits (de l'ordre de $200\mu m$ pour les copépodes). Courant juin, on peut observer un bloom de phytoplancton qui n'est lui pas précédé d'une augmentation du taux de croissance et est donc dur à interpréter, il est néanmoins suivi lui aussi d'un bloom de zooplancton. A vrai dire sur la fin de l'année, il n'y a pas vraiment de cohérence entre taux de croissance et biovolume du phytoplancton.

Sur la figure Fig. 2.17, nous avons tracé les moyennes entre les années 1995 et 2005 de ces différentes quantités. Remarquons dans un premier temps que ces moyennes ne sont pas forcément très pertinentes dans le sens où il peut y avoir des différences significatives entre ce qu'il se passe d'une année à l'autre : certaines années les quantités de zooplancton et phytoplancton sont bien plus importantes que d'autres, les "blooms" de phytoplancton et zooplancton peuvent être aussi décalés dans le temps etc... Cependant cette moyenne permet de nous faire une idée de la dynamique globale au cours de l'année : au début de l'année il y a peu de phytoplancton et zooplancton, courant février/mars il y a une augmentation du taux de croissance du phytoplancton (due à une abondance du NO3) qui se suit d'un "bloom" de phytoplancton. Celui-ci étant mangé par le zooplancton, il entraine une augmentation des naissances (et donc une diminution de la pente) ainsi qu'une augmentation du biovolume de zooplancton. Ensuite tout se stabilise petit à petit au cours de l'année.

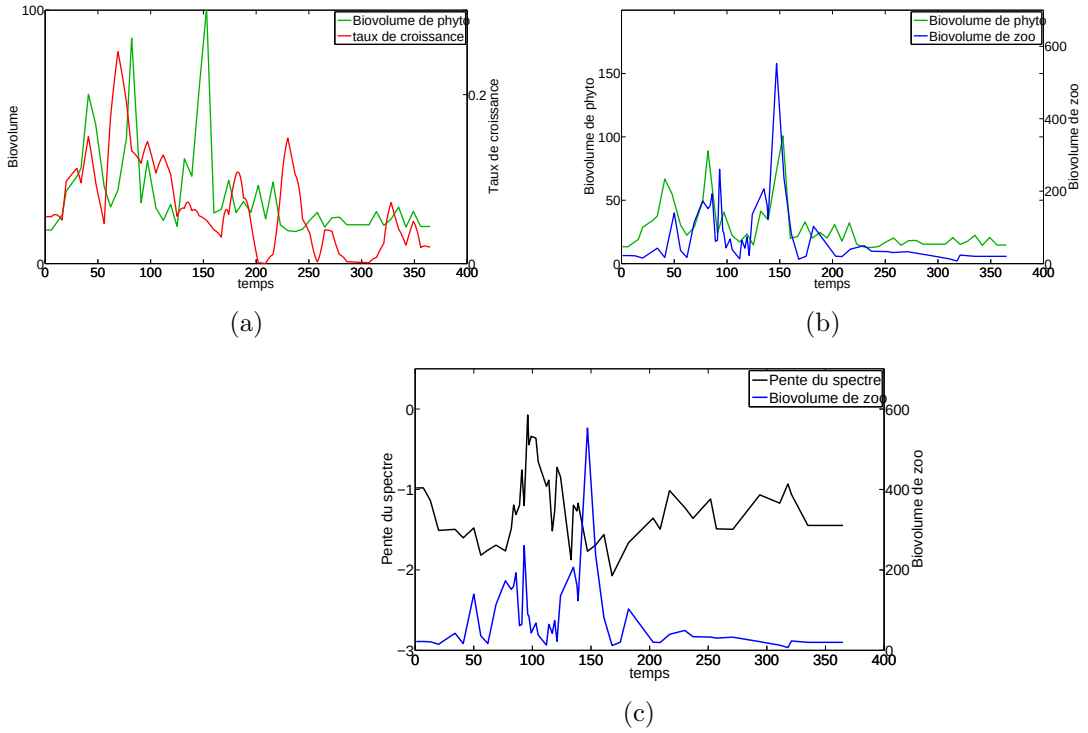


FIG. 2.16: Comparaison des données et indices de l'année 2004. Les biovolumes sont en $mm^3.m^{-3}$ et les taux de croissance en j^{-1}.

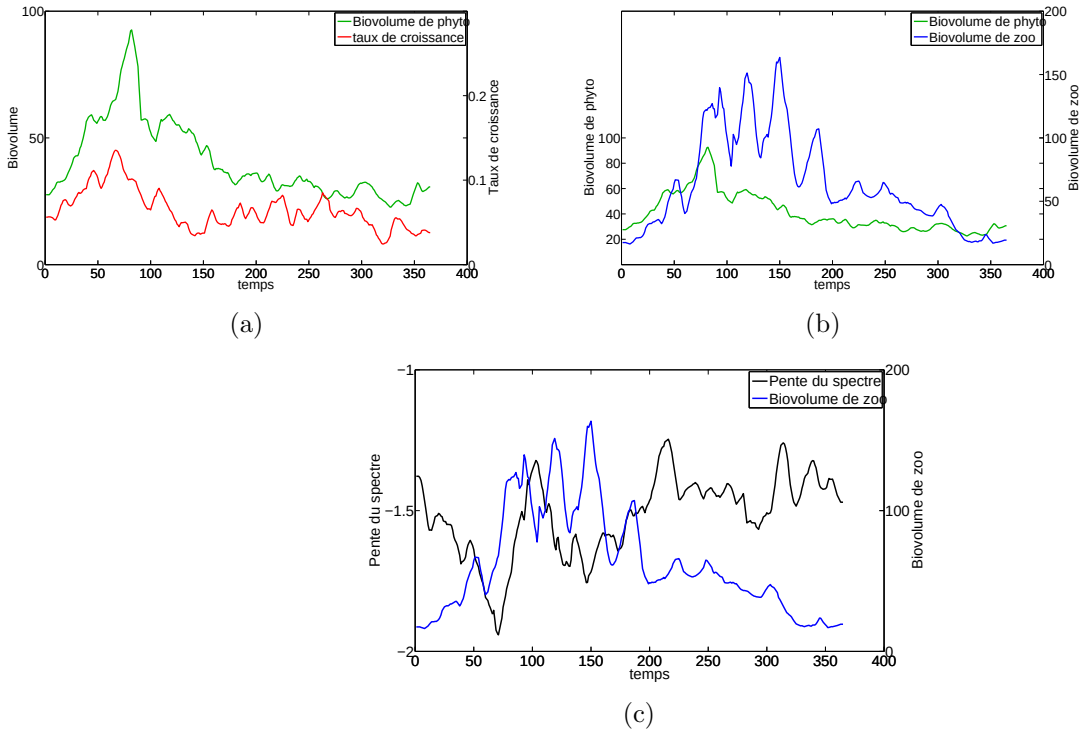


FIG. 2.17: Moyennes des observations entre 1995 et 2005.

2.3 Modélisation avec structuration continue

L'objectif est ici de mettre en place un modèle avec une structuration continue pour le zooplancton et non structuré pour le phytoplancton. Nous allons écrire ce modèle en utilisant comme variable de structure le logarithme du volume individuel. L'idée est donc d'écrire la dynamique au cours du temps d'une certaine fonction $u(x,t)$ en m^{-3}, avec $x = ln(v/v_{\text{ref}})$ désignant le logarithme du rapport entre le volume individuel et un certain volume de référence et étant compris entre x_0 pour les plus petits et x_1 pour les plus grands. à un instant t fixé, la fonction $u(.,t)$ n'est autre que la fonction $b(v_{\text{ref}}\, e^{\cdot})$ introduite section 2.2.

Le biovolume de phytoplancton par volume d'eau (en $mm^3.m^{-3}$) sera, à un instant t, désigné par la variable $R(t)$.

Dans tout ce qui suit, afin d'alléger les phrases, nous désignerons abusivement par taille la variable x.

Les unités que nous utiliserons seront :
- Volume d'eau : m^3
- Volume du zooplancton ou phytoplancton : mm^3
- Temps : le jour j

2.3.1 Construction du modèle

Pour construire un tel modèle, il faut dans un premier temps modéliser le comportement individuel. Nous supposerons que tous les individus d'une même taille fonctionnent exactement de la même manière et nous en déduirons ensuite la dynamique totale du spectre.

Comportement individuel

Considérons un individu de taille x, nous allons regarder comment celui-ci se nourrit, grandit, meurt et se reproduit. Nous proposons le raisonnement suivant (illustré Fig. 2.18) : L'individu se nourrit par prédation, ce qui lui procure de l'énergie qu'il utilise ensuite pour grandir, se reproduire et pour assurer quelques processus vitaux comme par exemple la respiration. Nous supposerons de plus qu'il n'y a pas de stockage d'énergie et donc que toute l'énergie assimilée est immédiatement utilisée.

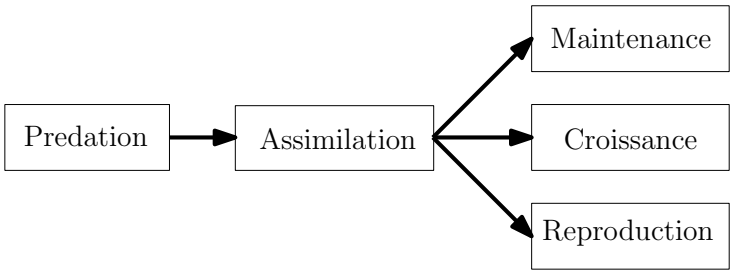


Fig. 2.18: Mécanismes modélisés.

Remarque 2.6 *Lorsque nous parlons d'énergie, nous pourrions dire de manière équivalente du biovolume ou de la biomasse. L'hypothèse que nous faisons est que toutes ces quantités sont proportionnelles.*

Mécanisme de prédation :

La question posée içi est : que mange un individu de taille x en fonction de sa taille et des quantités de phytoplancton et de zooplancton disponibles.

Nous allons utiliser deux modèles de prédation plus ou moins réalistes et relativement classiques, utilisés notamment dans les modèles non structurés de type Rosenzweig-MacArthur (cf. [47]) : une fonction réponse linéaire et une fonction réponse Holling type II.

Supposons que l'individu de taille x visite (ou filtre) par unité de temps un certain volume d'eau $V(x)$ en $m^3.j^{-1}$. Dans ce volume d'eau, il y croise du phytoplancton et du zooplancton de toutes tailles. Selon sa taille x, il arrivera plus ou moins à attraper ces différentes proies. Notons $q(x) \in [0;1]$ l'efficacité à attraper le phytoplancton et $p(x,y) \in [0.1]$ l'efficacité à attraper un individu zooplancton de taille y. Le biovolume ainsi consommé par unité de temps (en $mm^3.j^{-1}$) est donc :

$$\mathcal{P}(x, u(.,t), R(t)) = V(x)\left(q(x)R(t) + v_{\text{ref}} \int_{x_0}^{x_1} e^y p(x,y)u(y,t)dy\right) \tag{2.3}$$

Le terme e^y dans l'intégrale vient du fait que nous sommes en échelle logarithmique et que la quantité $v_{\text{ref}}\, e^y u(y,t)dy$ correspond au biovolume total des individus dont le logarithme du volume est compris entre y et $y + dy$.

Dans ce modèle, il n'y a pas de saturation au niveau de la consommation, ce qui n'est pas forcément des plus réaliste. Si nous souhaitons ajouter une saturation, on peut par exemple utiliser le modèle Holling type II suivant :

$$\mathcal{P}(x, u(.,t), R(t)) = D(x)\frac{q(x)R(t) + v_{\text{ref}} \int_{x_0}^{x_1} e^y p(x,y)u(y,t)dy}{\dfrac{D(x)}{A(x)} + \left(q(x)R(t) + v_{\text{ref}} \int_{x_0}^{x_1} e^y p(x,y)u(y,t)dy\right)}$$

où $D(x)$ est le taux de digestion maximal en $mm^3.j^{-1}$ et $A(x)$ est un taux d'attaque en $m^3.j^{-1}$ analogue au volume filtré $V(x)$ du précédent modèle.

Remarque 2.7 *On pourrait supposer que la prédation dépende aussi de facteurs environnementaux comme la température de l'eau, la salinité etc..*

Mécanisme d'assimilation :

Nous supposerons que la nourriture consommée est ensuite assimilée avec une efficacité $k_a \in [0;1]$ indépendante du type de nourriture. Tout ce qui n'est pas assimilé est rejeté sous forme de détritus dans l'océan. La quantité d'énergie en $mm^3.j^{-1}$ effectivement utilisable est donc :

$$\mathcal{E}(x, u(.,t), R(t)) = k_a \mathcal{P}(x, u(.,t), R(t)) \tag{2.4}$$

Utilisation de l'énergie : croissance et reproduction :

Comme présenté Fig. 2.18, l'énergie assimilée est utilisée pour divers usages comme la croissance, la reproduction et les coûts de maintenance. Concernant ces derniers, il est légitime de les considérer comme étant une quantité fixe par unité de temps (les individus ne vont pas arrêter de respirer par exemple). Ceci pose rapidement problème sachant qu'on ne modélise pas d'éventuelles réserves d'énergie dans lesquels ces individus pourraient "piocher" lorsque celle acquise par prédation est insuffisante pour assurer les processus vitaux. Qui plus est, dans le modèle, on s'interdit de faire perdre du poids aux individus : ceux-ci ne peuvent donc pas utiliser leur propre biomasse comme source d'énergie. Afin de simplifier les choses, nous supposerons que les coûts de maintenance sont nuls. Une discussion sur cette question d'énergie de maintenance sera faite dans la section 2.3.3.

Nous supposerons qu'une fraction $k_c(x)$ de l'énergie assimilée est utilisée pour la croissance, l'autre fraction étant utilisée pour la reproduction. Contrairement à la constante d'assimilation, il est raisonnable de faire dépendre cette fraction allouée à la croissance de x. En effet les larves (qui seront dans ce modèle les petits individus) ont plus tendance à grandir tandis-que les adultes utilisent plutôt cette énergie pour se reproduire. La croissance de l'individu en $mm^3.j^{-1}$ est alors :

$$\mathcal{G}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big) = k_c(x)\mathcal{E}(x, u(.,t), R(t)) \tag{2.5}$$

L'énergie totale allouée à la reproduction est la somme de toutes les quantités allouées individuellement. Cette énergie arrive à nouveau dans le système sous forme d'oeufs qui lorsqu'ils éclosent deviennent des larves de taille x_0. Nous supposerons que seule une fraction $k_r \in]0;1]$ de ces oeufs éclosent, ainsi le biovolume de larves naissant par unité de temps (en $mm^3.j^{-1}$) est :

$$\mathcal{R}\Big(u(.,t), R(t)\Big) = k_r \int_{x_0}^{x_1} (1 - k_c(x))\mathcal{E}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)u(x,t)dx \tag{2.6}$$

Remarque 2.8 *Encore une fois, on pourrait ajouter du réalisme en décrivant plus finement les choses : cette fraction $k_c(x)$ pourrait dépendre aussi de la quantité de nourriture, du type de nourriture, de la saison, de l'état actuel de la communauté etc. Nous ne ferons pas ce choix car cela n'a pas ou peu été vérifié biologiquement et c'est une dépendance, si elle existe, que nous jugeons secondaire (même si en toute honnêteté il est impossible de dire à priori si cette dépendance, aussi faible qu'elle soit, aurait un impact non négligeable sur la dynamique du modèle).*

Mortalité :

La mortalité apparait ici sous deux formes (pas de maintenance donc pas de troisième forme) :

Une mortalité extérieure et/ou naturelle : un individu peut par exemple se faire manger par un prédateur extérieur comme un petit poisson. Nous supposerons que ce taux de mortalité (en j^{-1}) ne dépend que de la taille de l'individu et est donc de la forme $m_{ext}(x)$.

De plus nous avons modélisé le fait que les individus peuvent se manger entre eux, ce qui induit une mortalité par cannibalisme. Dans le cas d'une prédation linéaire, le taux de mortalité prend la forme suivante :

$$\mathcal{M}_c\Big(x, u(.,t), R(t)\Big) = \int_{x_0}^{x_1} V(y)p(y,x)u(y,t)dy$$

Et la forme qui suit dans le cas d'une prédation Holling type II :

$$\mathcal{M}_c\Big(x, u(.,t), R(t)\Big) = \int_{x_0}^{x_1} \frac{D(y)p(y,x)u(y,t)dy}{D(y)/A(y) + v_{\text{ref}} \displaystyle\int_{x_0}^{x_1} e^z p(y,z)u(z,t)dz + q(y)R(t)}$$

Le taux de mortalité d'un individu de taille x vaut donc :

$$\mathcal{M}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big) = m_{ext}(x) + \mathcal{M}_c\Big(x, u(.,t), R(t)\Big) \tag{2.7}$$

Du comportement individuel à la dynamique globale

Pour légitimer la description de la population par un spectre continu, nous avons supposé que le nombre d'individus était suffisamment important et qu'on pouvait en trouver de toutes les tailles dans un certain intervalle $[x_0; x_1]$. Nous allons ici rappeler comment obtenir l'équation de la dynamique du spectre à partir du comportement individuel.

La croissance en $mm^3.j^{-1}$ d'un individu a été modélisée en (2.5). Le logarithme du volume $X(t)$ d'un individu suit alors au cours du temps la dynamique :

$$\dot{X}(t) = \frac{1}{v_{\text{ref}}} e^{-X(t)} \mathcal{G}\Big(X(t), u(.,t), R(t)\Big) =: g(X(t),t) \qquad \text{en } j^{-1} \tag{2.8}$$

Un individu ayant une taille $X(t)$ à un certain instant t a alors à l'instant $t+\Delta_t$ (à l'ordre 1 en Δ_t) une taille valant :

$$X(t+\Delta_t) = X(t) + g(X(t),t)\Delta_t$$

Afin d'alléger les formules qui vont suivre, nous adopterons les notations suivantes :

$$m(x,t) := \mathcal{M}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big) \qquad \text{et} \qquad r(t) := \mathcal{R}\Big(u(.,t), R(t)\Big)$$

Considérons maintenant le nombre d'individus ayant à l'instant t une taille comprise entre x_a et x_b avec $x_0 < x_a < x_b < x_1$. Ce nombre vaut :

$$\int_{x_a}^{x_b} u(x,t)dx$$

Regardons ce qu'il advient de ces individus au temps $t+\Delta_t$. Une certaine quantité de ces individus sont morts de par le taux de mortalité (2.7). La quantité d'individus survivant vaut à l'ordre 1 en Δ_t :

$$\int_{x_a}^{x_b} \Big(1 - m(x,t)\Delta_t\Big) u(x,t)dx$$

Déjà ces individus ont grandi et sont, toujours à l'ordre 1 en Δ_t, exactement ceux ayant une taille comprise entre $x_a + g(x_a,t)\Delta_t$ et $x_b + g(x_b,t)\Delta_t$. En égalant ces deux quantités, nous obtenons :

$$\int_{x_a}^{x_b} \Big(1 - m(x,t)\Delta_t\Big) u(x,t)dx = \int_{x_a+g(x_a,t)\Delta_t}^{x_b+g(x_b,t)\Delta_t} u(x,t+\Delta_t)dx \tag{2.9}$$

En dérivant (2.9) par rapport à x_b, nous obtenons :

$$u(x_b,t)\Big(1 - m(x_b,t)\Delta_t\Big) = u\Big(x_b + g(x_b,t)\Delta_t, t+\Delta_t\Big)\left(1 + \frac{\partial g(x_b, t+\Delta_t)}{\partial x}\right) \tag{2.10}$$

De plus on a :

$$u\Big(x_b + g(x_b,t)\Delta_t, t+\Delta_t\Big) = u\Big(x_b, t+\Delta_t\Big) + \frac{\partial u(x_b, t+\Delta_t)}{\partial x} g(x_b,t)\Delta_t + o(\Delta_t)$$

En ne conservant que les termes jusqu'à l'ordre 1 en Δ_t et en renommant x_b par x, (2.10) devient alors :

$$u(x,t)\Big(1 - m(x,t)\Delta_t\Big) =$$

$$u(x,t+\Delta_t) + \frac{\partial u(x,t+\Delta_t)}{\partial x} g(x,t)\Delta_t + \frac{\partial g(x,t+\Delta_t)}{\partial x} u\Big(x,t+\Delta_t\Big)\Delta_t$$

Il reste ensuite à organiser ces termes, diviser le tout par Δ_t et faire tendre Δ_t vers 0 pour obtenir :

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x,t) = -\frac{\partial}{\partial x}\Bigg(g(x,t)u(x,t)\Bigg) - m(x,t)u(x,t)$$

Qu'il convient de réécrire ainsi afin de garder en tête la non linéarité de l'équation :

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x,t) = -\frac{\partial}{\partial x}\Bigg(\frac{e^{-x}}{v_{\text{ref}}}\mathcal{G}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)u(x,t)\Bigg) - \mathcal{M}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)u(x,t) \tag{2.11}$$

Cette dernière équation est vérifiée pour tout $x \in]x_0, x_1[$.

Intéressons-nous maintenant à la reproduction. $r(t)$ est le biovolume total par unité de temps des individus naissant à l'instant t en $mm^3 j^{-1} m^{-3}$. Ces individus sont supposés naître avec une taille x_0 et donc le nombre d'individus naissant par unité de temps est $e^{-x_0} r(t)/v_{\text{ref}}$ en $j^{-1}m^{-3}$.

Les individus ayant à l'instant t une taille x_0 ont à l'instant $t+\Delta_t$ et à l'ordre 1 en Δ_t une taille $x_0 + g(x_0,t)\Delta_t$. Les individus naissant entre les instants t et $t+\Delta_t$ sont donc les individus qui à l'instant $t+\Delta_t$ ont une taille comprise entre x_0 et $x_0 + g(x_0,t)\Delta_t$. Ainsi nous avons, toujours à l'ordre 1 en Δ_t la relation :

$$\int_{x_0}^{x_0+g(x_0,t)\Delta_t} u(x,t+\Delta_t)dx = \frac{1}{v_{\text{ref}}} e^{-x_0} r(t)\Delta_t$$

Ce qui donne en divisant par Δ_t et en le faisant tendre vers 0 :

$$g(x_0,t)u(x_0,t) = \frac{1}{v_{\text{ref}}} e^{-x_0} r(t)$$

C'est-à-dire :

$$\mathcal{G}\Big(x_0, u(.,t), R(t)\Big)u(x_0,t) = \mathcal{R}\Big(u(.,t), R(t)\Big) \tag{2.12}$$

<u>Bilan de matière</u>

Le biovolume du zooplancton par mètre cube d'eau est donné à chaque instant par la quantité :

$$B(t) = \int_{x_0}^{x_1} v_{\text{ref}}\, e^x u(x,t)dx$$

Il peut être intéressant, particulièrement si ce modèle est incorporé dans un modèle plus global de l'écosystème planctonique comme les modèles NPZD (nutriments-phytoplancton-zooplancton-détritus), de connaitre à chaque instant les flux entrant et sortant de ce compartiment zooplancton. La dynamique de B est donnée par :

$$\frac{dB(t)}{dt} = \text{Flux de biovolume entrant} - \text{ Flux de biovolume sortant}$$

Regardons ce que valent ces flux dans le cadre du modèle avec prédation linéaire (2.3). Ceci sont tous exprimés en $mm^3.m^{-3}.j{-}1$.

Le flux entrant est dans ce modèle que d'une seule nature, il provient du fait que le zooplancton se nourrit de phytoplancton et vaut :

$$k_a R(t) \int_{x_0}^{x_1} V(x)q(x)u(x,t)dx$$

Le flux sortant est quant-à lui de plusieurs natures. Il y a une perte de biovolume du à la mortalité extérieure/naturelle valant :

$$\int_{x_0}^{x_1} m_{ext}(x) v_{\text{ref}}\, e^x u(x,t)dx$$

De plus lorsque le zooplancton mange du zooplancton, ce qui n'est pas assimilé (la fraction $1-k_a$) constitue aussi une perte qui vaut :

$$(1-k_a)v_{\text{ref}} \int_{x_0}^{x_1} V(x)u(x,t) \int_{x_0}^{x_1} e^y p(x,y)u(y,t)dy\ dx$$

La troisième perte concerne les oeufs qui n'éclosent pas et vaut :

$$(1-k_r) \int_{x_0}^{x_1} (1-k_c(x))\mathcal{E}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)u(x,t)dx$$

Il se peut de plus qu'une autre perte ait lieu. En effet l'équation est en quelque sorte une équation de transport, il y a donc a priori des individus sortant du système en x_1. Cette perte vaut :

$$k_c(x_1)\mathcal{E}\Big(x_1, u(.,t), R(t)\Big)u(x_1,t)$$

Si $k_c(x_1) \neq 0$, cette quantité ne sera clairement pas nulle et cela pose quelques soucis concernant la modélisation : pourquoi les individus disparaitraient du système ou d'un autre point de vue mourraient dès lors qu'ils aient atteint une certaine taille ? De plus y a-t-il une raison pour que cela se fasse proportionnellement à ce que mangent ces individus de taille x_1 ?

Si maintenant $k_c(x_1) = 0$, alors nécessairement il faudrait que la mortalité tende vers l'infini quand la taille tend vers x_1, ceci pour éviter une accumulation des individus de taille avoisinant x_1. Il faudrait même que cette mortalité tende plus vite vers l'infini que les individus arrivent en x_1.

Choix des fonctions intervenant dans le modèle

Le modèle fait intervenir plusieurs fonctions paramètres. Si nous souhaitons réaliser des simulations, il s'agit de les expliciter. Ces fonctions sont rappelées dans la table 2.4.

Fonction	Unité	Modèle de prédation	Description
$p(x, y)$	-	I-II	Efficacité pour un prédateur zooplancton de taille x d'attraper une proie zooplancton de taille y
$q(x)$	-	I-II	Efficacité pour un prédateur zooplancton de taille x d'attraper une proie phytoplancton
$m_{ext}(x)$	j^{-1}	I-II	Taux de mortalité naturelle/extérieure du zooplancton de taille x
$V(x)$	$m^3.j^{-1}$	I	Volume filtré par unité de temps d'un individu de taille x
$D(x)$	$mm^3.j^{-1}$	II	Taux de digestion maximum d'un individu de taille x
$A(x)$	$m^3.j^{-1}$	II	Taux d'attaque d'un individu de taille x
$k_c(x)$	–	I-II	proportion d'énergie allouée à la croissance d'un individu de taille x

Tab. 2.4: Résumé des fonctions intervenant dans le modèle. I : modèle de prédation linéaire, II : modèle de prédation Holling type II.

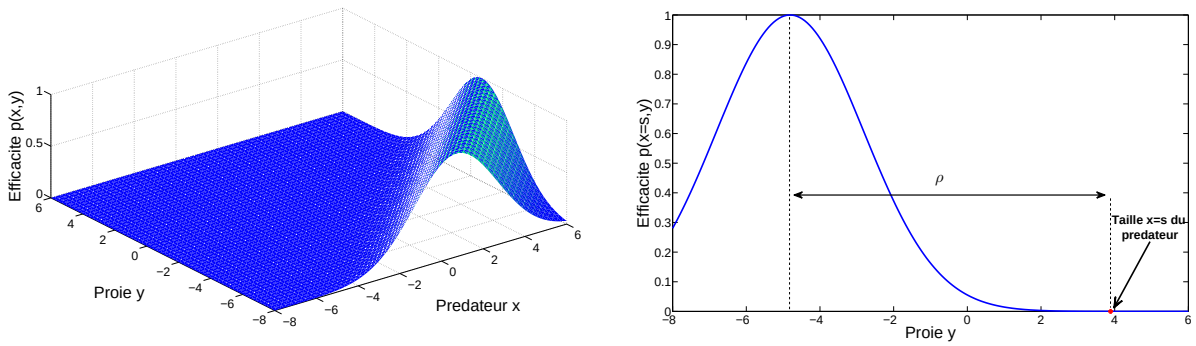
Les études concernant l'efficacité de prédation du zooplancton sur le zooplancton (fonction $p(x, y)$ du modèle) montrent que cette efficacité dépend notamment de l'espèce prédatrice et du rapport entre le volume du prédateur et celui de la proie [28]. Il sort de ces études qu'il existe plus ou moins un rapport de volumes qui maximise cette efficacité. Pour les copépodes et les nauplii, celui-ci vaudrait environ 18 en ESD (*equivalent spherical diameter*), ce qui en volume correspond à un ratio optimal de $18^3 = 5832$. Pour les Cladocères, il serait plutôt aux alentours de 50 en ESD.

Remarque 2.9 *Le modèle ne distinguant pas les espèces, si on souhaite l'utiliser pour décrire le spectre d'un agglomérat d'espèces, il convient qu'elles soient relativement proches physiologiquement. Il est donc peu adapté sous cette forme si nous décidons de décrire à la fois les copépodes et les cladocères.*

Si nous souhaitons utiliser une fonction dépendant uniquement du rapport entre le volume du prédateur et celui de la proie, nous devons prendre en échelle logarithmique une fonction dépendant de la différence des logarithmes, c'est-à-dire avec nos notations, une fonction dépendant de $x - y$. Il est dur biologiquement de décrire précisément la forme de cette fonction d'efficacité, on peut tout de même faire l'hypothèse que les prédateurs ne mangent pas (ou vraiment très peu) de proies plus grandes que eux et que la prédation se fait essentiellement dans une certaine gamme de taille. Nous allons dans ce qui suit opter pour le choix d'une gaussienne de la forme :

$$p(x, y) = p_{\max}\, e^{\dfrac{-(x-y-\rho)^2}{2\sigma^2}} \tag{2.13}$$

où $\rho > 0$ est le logarithme du rapport optimal entre le volume du prédateur et celui de la proie. $p_{\max} \in [0, 1]$ est l'efficacité d'attraper la proie lorsque le rapport de taille est optimal et $\sigma > 0$ est un paramètre décrivant comment varie l'efficacité autour de ce maximum.



(a) Fonction d'efficacité p(x,y)

(b) Fonction d'efficacité à taille fixée du prédateur

FIG. 2.19: Graphe de la fonction efficacité de prédation (2.13) avec $p_{\max} = 1$, $\rho = 8.7$ et $\sigma = 2$.

D'autre choix de fonctions ont été fait en [8] et [41]. Leurs graphes sont néanmoins très proche de celui obtenu la fonction (2.13). Dans le cas d'une gaussienne (en échelle logarithmique), si l'efficacité maximale de prédation est pour un rapport de volume égal à 100, l'efficacité d'attraper par exemple un individu 10 fois moins volumineux sera la même que celle d'attraper un individu 1000 fois moins volumineux. De plus, comme cette fonction est strictement positive, un individu peut très bien manger plus grand que lui : il convient donc de choisir des valeurs de paramètres ρ et σ afin que cela ne soit pas souvent le cas (comme dans l'exemple de la Fig.2.19).

Les fonctions V, D et A vont être choisies comme étant des fonctions allométriques du volume v des individus, c'est-à-dire proportionnelles à v^β ou β est une constante. Ainsi en échelle logarithmique, nous avons :

$$V(x) = \alpha_v \, e^{\beta_v x} \qquad D(x) = \alpha_d \, e^{\beta_d x} \qquad A(x) = \alpha_a \, e^{\beta_a x} \tag{2.14}$$

L'utilisation de fonctions allométriques pour décrire des comportements/propriétés physiologiques de base est souvent une bonne approximation de la réalité [34].

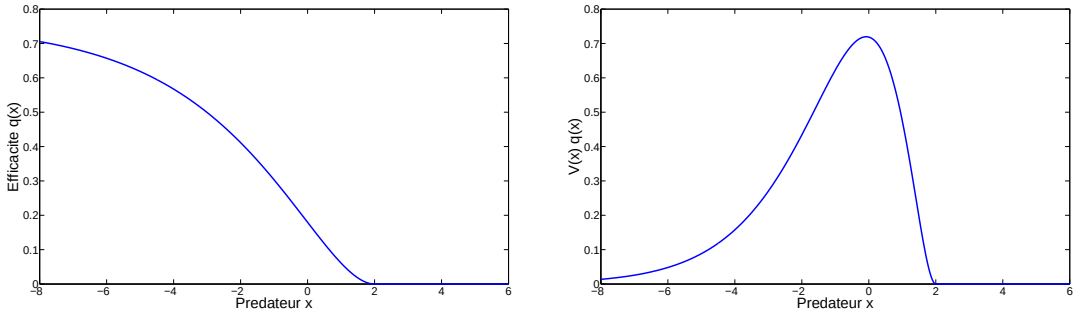
Remarque 2.10 *Si on fait l'hypothèse que le volume d'un individu est une fonction allométrique de sa longueur, une fonction allométrique du volume est aussi une fonction allométrique de sa longueur. En effet l'inverse et la composée de fonctions allométriques sont aussi des fonctions allométriques.*

Pour l'efficacité de prédation sur le phytoplancton et la mortalité extérieure, on peut imaginer plusieurs façon de voir les choses. La première consisterait tout comme nous l'avons fait précédemment de faire un choix, découlant d'observations biologiques ou de connaissances physiologiques, pour la forme de ces fonctions. Ce qui est fait par exemple en [14] où la fonction $q(x)$ est choisie de la forme :

$$q(x) = \begin{cases} C\,(e^{x/3} - e^{x_{\lim}/3})^2 & \text{si } x < x_{\lim} \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

où C est une constante assurant que cette quantité soit toujours inférieure à 1 et $x_{\text{lim}} \in [x_0, x_1]$ correspond à la taille maximale des individus se nourrissant de phytoplancton. L'allure de cette fonction est tracée Fig.2.20.

De même pour la mortalité extérieure qui est par exemple prise constante en [14] ou allométrique en [41].



(a) Fonction d'efficacité q(x)

(b) quantité de phytoplancton mangé dans le cas d'une prédation linéaire

FIG. 2.20: Exemple de fonction d'efficacité de prédation sur le phytoplancton.

Une autre façon de faire les choses est d'utiliser la fonction $p(x, y)$ afin de "construire" les fonctions $q(x)$ et $m_{ext}(x)$. Cette méthode est utilisée en [41]. On suppose alors que le phytoplancton est structuré en taille avec une forme de spectre déterminée ne variant pas dans le temps. L'efficacité pour un zooplancton de taille x à capturer du phytoplancton de taille y est donnée par la fonction $p(x, y)$. En intégrant sur tout le spectre du phytoplancton, on peut construire une fonction $q(x)$. De même pour la mortalité extérieure où on suppose que cette mortalité est due à des prédateurs du zooplancton structurés en taille (par exemple un spectre de poissons). Cette méthode est détaillée Chapitre II.

Reste la fonction $k_c(x)$ concernant la fraction de l'énergie acquise allouée à la croissance. On peut imaginer prendre cette fonction constante, dans ce cas le zooplancton de petite taille se reproduira et les adultes continueront de grandir. Ceci n'est pas forcément des plus réalistes : les petits l'utilisent plutôt pour grandir, à l'inverse les adultes ont plus tendance à se reproduire. Une possibilité serait de prendre une fonction linéaire valant 1 en x_0 et 0 en x_1, ou encore une fonction du type :

$$k_c(x) = \frac{1}{2} + \frac{1}{\pi} \arctan\Big(\gamma(x_{\text{lim}} - x0)\Big)$$

Remarque 2.11 *Pour toutes ces fonctions il faut bien faire des choix : si on peut avoir une idée provenant de constations biologiques de l'allure de ces fonctions, on ne peut pas donner de fonctions "absolues" dans le sens où c'est ça et pas autre chose. Dans ce sens, il serait bon que le modèle ne soit pas trop sensible au choix de ces fonctions sinon l'utilisation du modèle pour décrire les populations perd un peu d'intérêt.*

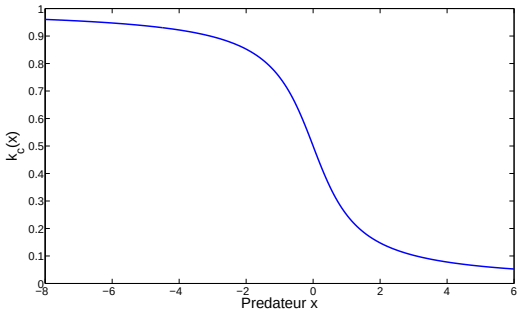


FIG. 2.21: Exemple de fonction $k_c(x)$.

2.3.2 Ajout d'une dynamique pour le phytoplancton

Le fait que le zooplancton mange le phytoplancton comme nous l'avons modélisé en (2.3) induit une mortalité (en $mm^3m^{-3}.j^{-1}$) du phytoplancton. Encore une fois, l'expression de cette mortalité dépend du type de prédation utilisé. Cette mortalité vaut respectivement dans le cas d'une prédation linéaire puis dans le cas d'une prédation de type Holling II :

$$\mathcal{M}_p(u(.,t),R(t)) = R(t)\int_{x_0}^{x_1} V(x)q(x)u(x,t)dx$$

et :

$$\mathcal{M}_p(u(.,t),R(t)) = R(t)\int_{x_0}^{x_1} \frac{D(x)q(x)u(x,t)dx}{\frac{D(x)}{A(x)} + \Big(q(x)R(t) + v_{\text{ref}}\int_{x_0}^{x_1} e^y p(x,y)u(y,t)dy\Big)}$$

Si nous choisissons de modéliser le phytoplancton nous pouvons par exemple utiliser lui associer une dynamique du type :

$$\dot{R}(t) = \Phi\Big(R(t),t\Big) - \mathcal{M}_p(u(.,t),R(t))$$

Où Φ serait la croissance par unité de temps de la biomasse de phytoplancton par volume d'eau. Cette croissance dépend de la quantité de phytoplancton, mais on se réserve le droit d'éventuellement la faire dépendre du temps et ainsi pouvoir inclure les conditions environnementales dans la dynamique de R. Une fonction de croissance classiquement utilisée est une croissance logistique où Φ est de la forme (confer par exemple [35]) :

$$\Phi\Big(R(t),t) = eR(t)\left(1 - \frac{R(t)}{K_c}\right) \tag{2.15}$$

Dans ce cas e est appelé croissance intrinsèque et peut être perçu comme le taux de croissance à faible quantité de phytoplancton. K_c est appelé capacité de charge (*Carrying capacity* en anglais) correspondant en quelque sorte à la quantité maximale de phytoplancton qu'il peut y avoir par volume d'eau.

Remarque 2.12 *Comme il ne peut y avoir plus de* $1m^3$ *de phytoplancton dans* $1m^3$ *d'eau, nécessairement cette capacité de charge doit être inférieure à* $10^9 mm^3.m^{-3}$.

2.3.3 Quelques variantes du modèle

Nous allons ici proposer quelques variantes possibles du modèle. Il est clair qu'on pourra toujours augmenter le réalisme du modèle (et donc aussi le complexifier) grâce à une description plus fine du fonctionnement des individus. Rappelons aussi que ce modèle est utilisé pour décrire le spectre de taille du zooplancton qui est composé de différentes espèces physiologiquement différentes (taille à la naissance et taille maximale, mode de prédation et préférences nutritives etc...) et dont les abondances relatives au sein du zooplancton peuvent varier dans le temps : il est bon de garder en tête les limites de ce modèle qui suppose que tous les individus d'une taille donnée sont exactement identiques, qu'ils naissent tous à une taille x_0 et s'ils ne meurent pas d'ici là, il atteindront la taille maximale x_1.

Les variantes que nous allons considérer ici concernent l'ajout d'une énergie de maintenance (nous l'avons évoquée précédemment mais pas incorporée au modèle) et la taille des nouveaux nés, qui dans le modèle proposé est fixée à x_0.

Ajout de l'énergie de maintenance

Le problème évoqué précédemment avec l'énergie de maintenance est le suivant : si on souhaite ajouter une énergie de maintenance (énergie nécessaire pour faire fonctionner les organes vitaux, respirer etc...), il est préférable de considérer cette dépense d'énergie comme indépendante de l'énergie acquise et ne dépendant que de la taille des individus. De plus cette dépense d'énergie est prioritaire sur toutes autres dépenses (croissance, reproduction) dans la mesure où la survie de l'individu est en jeu. Ainsi si nous notons $\mathcal{E}(x,t)$ l'énergie assimilée, et $E_{\text{maint}}(x)$, $\mathcal{G}(x,t)$, $\mathcal{R}(x,t)$ respectivement l'énergie de maintenance, celle allouée à la croissance et celle allouée à la reproduction, lorsqu'il n'y a pas de famine, c'est-à-dire lorsque que $\mathcal{E}(x,t) \geq E_{\text{maint}}(x)$, nous avons :

$$\begin{aligned} \mathcal{G}(x,t) &= k_c(x)\Big(\mathcal{E}(x,t) - E_{\text{maint}}(x)\Big) \\ \mathcal{R}(x,t) &= \Big(1 - k_c(x)\Big)\Big(\mathcal{E}(x,t) - E_{\text{maint}}(x)\Big) \end{aligned} \tag{2.16}$$

La question qui se pose est comment modéliser les choses lorsqu'il y a famine, donc lorsque $\mathcal{E}(x,t) < E_{\text{maint}}(x)$. Il est clair que les formules précédentes ne peuvent pas être utilisées : il ne peut pas y avoir une quantité négative d'oeufs pondus et nous avons exclu toute perte de poids et donc la croissance "négative". De plus, étant donné qu'ils n'ont pas suffisamment d'énergie pour subvenir aux besoins vitaux, cette famine doit donner lieu à un taux de mortalité supplémentaire. Une façon brutale de faire les choses serait de dire : aucun individu de cette classe de taille n'a suffisamment d'énergie pour payer les coûts de maintenance, donc ils meurent tous. Cela n'a pas de sens biologiquement parlant : déjà les individus peuvent puiser dans des réserves (donc perte de poids), de plus les individus ne mangent pas en continu et les individus d'une même taille ne mangent pas exactement tous la même quantité de nourriture à un certain instant. nouv Un modèle proposé en [41] est le suivant : lorsque l'énergie acquise n'est pas suffisante pour payer les couts de maintenance, la croissance et la reproduction sont nulles (ce qui au passage peut poser des problèmes mathématiques et numériques) et le taux de mortalité par famine en j^{-1}

vaut :

$$\mathcal{M}_{\text{fam}}\,(x,t) = \frac{1}{v_{\text{ref}}\;e^{x}}\Big(E_{\text{maint}}\,(x) - \mathcal{E}(x,t)\Big) \tag{2.17}$$

Un tel taux de mortalité est assez dur à interpréter biologiquement. Une façon de le percevoir est la suivante : l'énergie manquante pour payer tous les coûts de maintenance est obtenu par "sacrifice" d'un certain nombre d'individus de la taille concernée.

Une autre façon de construire ce taux de mortalité dans un cadre assez général pourrait consister à supposer que lorsqu'ils ne peuvent pas payer leur coût de maintenance, la mortalité par famine dépend par exemple du ratio entre énergie acquise et l'énergie de maintenance nécessaire.

$$\mathcal{M}_{\text{fam}}\,(x,t) = h\left(\frac{\mathcal{E}(x,t)}{E_{\text{maint}}\,(x)}\right) \tag{2.18}$$

Avec h valant 0 quand $\mathcal{E}(x,t) \geq E_{\text{maint}}\,(x)$ et par exemple h tendant vers l'infini lorsque $\mathcal{E}(x,t)$ tend vers 0.

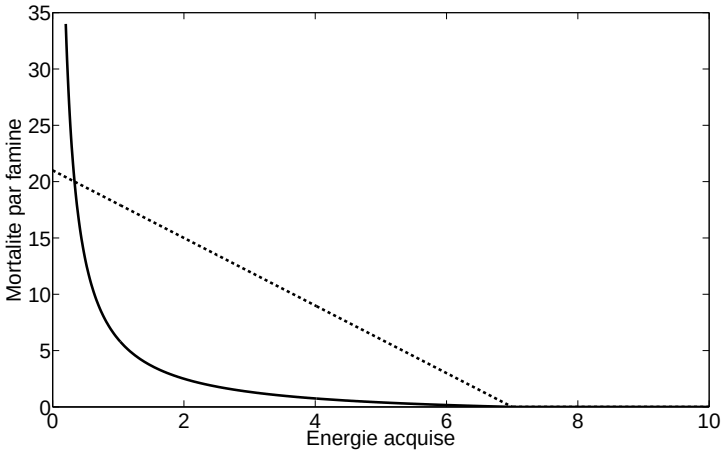


FIG. 2.22: Exemples de taux de mortalité par famine : en pointillé le cas linéaire correspondant à (2.17), en trait plein une mortalité tendant vers l'infini quand l'énergie acquise tend vers 0 (ici $h(x) = \max(0, 1 - 1/x)$)

Nouveaux nés avec une taille variable

Dans le modèle proposé, nous avons supposé que tous les nouveaux nés ont une même taille x_0. Nous pourrions très bien imaginer que ce ne soit pas toujours le cas : le modèle est supposé décrire une agglomération d'espèces et considère tous les individus comme identiques physiologiquement, naissant tous avec une taille x_0 pour éventuellement atteindre une taille maximale x_1. Cependant il est clair que toutes les espèces ne naissent pas forcément avec la même taille et n'atteignent pas la même taille maximale une fois adulte.

Pour intégrer cet aspect au modèle, nous allons supposer qu'un adulte de taille x pond des oeufs donnant naissance à des individus de taille $y \in [x_0, x_1]$ avec une probabilité $r(x,y)$

satisfaisant donc pour tout $x \in [x_0, x_1]$:

$$\int_{x_0}^{x_1} r(x,y)\,dy = 1$$

Ainsi, si à un certain instant t, l'énergie totale allouée à la reproduction vaut $\mathcal{R}(x,t)$ pour un individu de taille x, le nombre de nouveaux nés ayant une taille comprise entre y et $y + dy$ issus de cet individu vaut :

$$\frac{\mathcal{R}(x,t)\,r(x,y)\,dy}{\displaystyle\int_{x_0}^{x_1} v_{\text{ref}}\ e^z\,r(x,z)\,dz}$$

La reproduction est dans ce cas distribuée sur les différentes classes de tailles, il convient donc de modifier l'équation de la dynamique (2.11) précédemment obtenue en y intégrant le terme correspondant aux naissances :

$$\frac{\partial}{\partial t}u(x,t) = -\frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{e^{-x}}{v_{\text{ref}}}\mathcal{G}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)u(x,t)\right) - \mathcal{M}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)u(x,t)$$

$$+\int_{x_0}^{x_1} \frac{\mathcal{R}(x,t)\,r(x,y)\,u(x,t)\,dx}{\displaystyle\int_{x_0}^{x_1} v_{\text{ref}}\ e^z\,r(x,z)\,dz}$$

$\mathcal{R}(x,t)$ ayant pour expression :

$$\mathcal{R}(x,t) = k_r(1 - k_c(x))\mathcal{E}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)$$

où $\mathcal{E}\Big(x, u(.,t), R(t)\Big)$ correspond à l'énergie totale acquise à l'instant t par un individu de taille x (introduit en (2.4)).

Il faut aussi dans ce cas modifier la condition de bord en x_0. Dorénavant le flux entrant doit être nul car les naissances sont distribuées sur toutes les classes de taille et ne constituent donc plus le flux entrant en x_0. Ainsi (2.12) devient :

$$\mathcal{G}\Big(x_0, u(.,t), R(t)\Big)u(x_0,t) = 0$$

Nous avons ici essayer d'intégrer au modèle l'idée qu'au sein de la population il y a plusieurs espèces (voire un continuum d'espèces), chacune ayant des larves naissant avec une taille spécifique. Il faut tout de même rester prudent : cette construction implique que pour toute taille donnée x, la "proportion" d'individus de chaque espèce ne varie pas dans le temps, cette proportion pouvant cependant dépendre de x . A vrai dire, c'est le mieux que nous puissions faire si nous ne souhaitons pas inclure une autre structure au modèle, qui caractériserait l'espèce et permettrait en outre de faire varier ces proportions au cours du temps.

Le cas particulier où $r(x,y)$ ne dépend pas de x correspond au cas où les proportions de chaque espèce ne dépendent pas de la taille x considérée.

Si maintenant la taille des larves ne dépend que de la taille de l'individu se reproduisant et est donc une certaine fonction h de sa taille, il convient de prendre pour tout x :

$$y \longmapsto r(x,y) = \delta(y = g(x))$$

où $\delta(y = g(x))$ est un Dirac en $y = g(x)$. Lorsque $g(x) = x_0$, nous retombons sur le modèle établi section 2.3.1.

2.4 Modélisation avec structuration discrète

Dans cette section, nous allons opter pour une structuration discrète des prédateurs : ceux-ci vont être subdivisés en plusieurs classes de poids. Ces classes de poids peuvent être perçues comme des stades de développement, ce qui peut être intéressant si on souhaite modéliser une espèce précise ayant des stades de développement distincts (comme par exemple les copépodes qui en ont 12). Les mécanismes modélisés ici seront les mêmes que pour le modèle avec structure continue, en particulier le modèle conservera d'une certaine manière le nombre d'individu et la biomasse.

La biomasse de phytoplancton par volume d'eau sera désigné par la variable $R(t)$ (en $mm^3.m^{-3}$). Le zooplancton sera subdivisé en q classes, $N_i(t)$ désignera le nombre d'individus zooplancton par volume d'eau de la classe i (en m^{-3}), chacun de ces individus ayant une masse m_i. Le biovolume des individus de la classe i par volume d'eau est alors $m_i\, N_i(t)$. De plus ces classes sont ordonnées dans le sens où $m_i < m_j$ si $i < j$.

Notons $N = (N_1, N_2, \ldots, N_q)^T$ le vecteur correspondant à l'ensemble des classes du zooplancton.

Prédation, croissance et reproduction

Nous ferons ici l'hypothèse que l'énergie acquise par prédation est utilisée pour grandir pour toutes les classes excepté la dernière (correspondant aux adultes) qui utilisera cette énergie pour se reproduire et donc pondre des oeufs qui lorsqu'ils écloront, donneront naissance à des individus de la classe 1.

Nous supposerons que le zooplancton se nourrit de la ressource et aussi de zooplancton des différentes classes. Notons $f_{i,R}(R, N)$ (en $mm^3.j^{-1}$) l'énergie acquise par unité de temps par prédation d'un individu de la classe i sur la ressource R et $f_{i,j}(R, N)$ celle acquise par prédation sur la classe j. La biomasse totale acquise par unité de temps par cet individu est notée $f_i(R, N)$ et vaut :

$$f_i(R, N) = f_{i,R}(R, N) + \sum_{j=1}^{q} f_{i,j}(R, N)$$

Remarque 2.13 *L'énergie acquise par prédation sur la ressource dépend a priori de la quantité de ressource mais aussi des quantités d'individus de chacune des classes, exactement comme c'est le cas dans le modèle continu proposé dans la section précédente pour une prédation type II.*

Une fraction k_a de cette énergie acquise est assimilée et donc utilisable pour grandir et se reproduire.

Regardons maintenant la quantité d'individus passant d'une classe i à la classe $i + 1$. Comme nous l'avons souligné avant, nous souhaitons qu'il y ait une certaine "conservation" au niveau du nombre d'individus et de la biomasse. La question qui se pose donc est : quel flux associer à la flèche en noir allant de N_i à N_{i+1} sur la figure Fig.2.23 ? Pour se faire, considérons uniquement ce flux et celui provenant de la prédation de la classe i (on

oublie les individus arrivant dans la classe i, la mortalité extérieure etc... La conservation du nombre d'individus et de la biomasse conduisent donc à :

$$\begin{cases} \dot{N}_i + \dot{N}_{i+1} = 0 \\ m_i\,\dot{N}_i + m_{i+1}\,\dot{N}_{i+1} = k_a\,f_i\big(R,N\big)\,N_i \end{cases}$$

Il en découle que le flux allant de N_i à N_{i+1} vaut :

$$\dot{N}_{i+1} = -\dot{N}_i = \beta_i\,f_i\big(R,N\big)\,N_i \qquad \text{avec} \qquad \beta_i = \frac{k_a}{m_{i+1}-m_i}$$

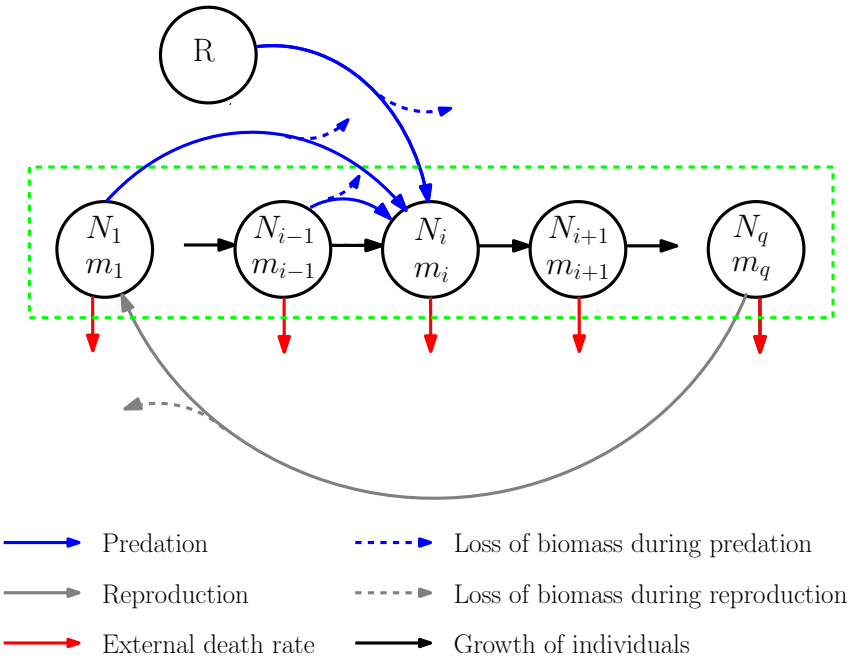


FIG. 2.23: Graphe des flux modélisés. En vert les différentes classes de zooplancton et R est la ressource (le phytoplancton). Pour ne pas surcharger la figure, seule la prédation de la classe i sur la ressource et sur certaines classes de taille a été représentée. L'énergie ainsi acquise permet aux individus de passer de la classe i à la classe $i+1$.

En procédant exactement de même pour la reproduction de la dernière classe q. Seule une fraction ϵ des oeufs éclosent et nous avons encore une fois en ne regardant que les flux concernés :

$$\begin{cases} \dot{N}_q = 0 \\ m_1\,\dot{N}_1 = \epsilon\,k_a\,f_q\big(R,N\big)\,N_q \end{cases}$$

Soit une quantité d'individus naissant par unité de temps égale à :

$$\dot{N}_1 = \alpha\,f_q\big(R,N\big)\,N_q \qquad \text{avec} \qquad \alpha = \frac{\epsilon\,k_a}{m_1}$$

Mortalité

Tout comme pour le modèle continu, nous supposerons que pour chaque classe, il y a un taux constant de mortalité (intégrant mortalité naturelle et extérieure) que nous noterons μ_i^{ext} (en j^{-1}). Il faut de plus ajouter le taux de mortalité de cette classe i du au cannibalisme, noté $\mu_i(R,N)$ et valant :

$$\mu_i(R,N) = \frac{1}{m_i}\sum_{j=1}^{q} f_{j,i}(R,N)N_j$$

Équations du modèle

En intégrant tous les processus précédemment décrits, nous pouvons écrire la dynamique du zooplancton :

$$\begin{aligned}
\dot{N}_1 &= \alpha f_q(R,N)N_q - \beta_1 f_1(R,N)N_1 - \mu_1^{ext}N_1 - \mu_1(R,N) \\
\dot{N}_i &= \beta_{i-1} f_{i-1}(R,N)N_{i-1} - \beta_i f_i(R,N)N_i - \mu_i^{ext}N_i - \mu_i(R,N) \qquad \forall i \in [\![2, q-1]\!] \\
\dot{N}_q &= \beta_{q-1} f_{q-1}(R,N)N_{q-1} - \mu_q^{ext}N_q - \mu_q(R,N)
\end{aligned}$$

à laquelle nous ajoutons celle de la ressource :

$$\dot{R} = \Phi(R) - \sum_{i=1}^{q} f_{i,R}(R,N)N_i$$

Le modèle ainsi présenté est relativement général et il convient de faire des choix, notamment pour les fonctions réponses f_i. Dans le chapitre 4, nous étudierons quelques cas particuliers où nous attribuerons une expression précise à ces fonctions. Par exemple dans le cas où chaque classe de taille a une unique source de nourriture, on peut aisément supposer que ces fonctions deviennent des fonctions à une variable et nous pouvons faire les choix classiques de fonctions réponses linéaires ou type II. Dans le cas où il y a plusieurs sources de nourriture, une possibilité est de supposer que les fonctions $f_{i,R}(R,N)$ et $f_{i,j}(R,N)$ ne dépendent que de R, respectivement N_j : la consommation sur chacune des sources de nourriture est indépendante de l'abondance de nourriture dans les autres sources. Ainsi nous nous retrouvons encore une fois à considérer des fonctions d'une variable et pouvons refaire les choix classiques précédemment évoqués. Nous ferons notamment ce choix simplificateur lorsque nous étudierons l'impact du cannibalisme sur une version simple du modèle au chapitre 4, sections 4.4 et 4.5.

Chapitre 3

Modèles avec structuration continue

Sommaire

3.1 Quelques premiers résultats 44
3.1.1 Équilibres du modèles - généralités 44
3.1.2 Le Nombre basique de reproduction 46
3.1.3 Retour sur le modèle précis 47
3.2 Le problème sans bords et spectre allométriques 50
3.2.1 Modèle avec prédation type I 51
3.2.2 De retour sur le problème avec bords type I 53
3.3 Etude de la stabilité des équilibre positifs dans un cas particulier 58
3.3.1 Equilibres du modèle 58
3.3.2 Linéarisé autour de l'équilibre 60
3.3.3 Spectre du linéarisé 62
3.3.4 Exemple d'application 64

Nous allons ici nous intéresser à l'étude du modèle continu introduit au chapitre 2. Dans un premier temps, nous allons donner quelques résultats généraux sur les équilibres du modèle. Nous montrerons ensuite que dans le cadre d'une prédation linéaire, le modèle peut avoir des équilibres allométriques lorsqu'on considère que la taille minimale des individus est 0 et la taille maximale $+\infty$. Nous étendrons alors ces résultats dans le cas où la taille varie de x_0 à x_1. Finalement nous étudierons dans un cas particulier la stabilité des équilibres du modèle.

3.1 Quelques premiers résultats

Rappelons dans un premier temps les équations du modèle (dans le cas particulier où $v_{\text{ref}} = 1$ afin de simplifier les choses) :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial}{\partial t}u(x,t) = -\dfrac{\partial}{\partial x}\Big(e^{-x}\mathcal{G}\big(x,u(.,t),R(t)\big)u(x,t)\Big) - \mathcal{M}\big(x,u(.,t),R(t)\big)u(x,t) \\ \mathcal{G}\big(x_0,u(.,t),R(t)\big)u(x_0,t) = \mathcal{R}\big(u(.,t),R(t)\big) \\ \dot{R}(t) = e\,R(t)\Big(1-\dfrac{R(t)}{K_c}\Big) - \mathcal{M}_p(u(.,t),R(t)) \end{cases} \tag{3.1}$$

Avec :

$$\mathcal{R}\big(u(.,t),R(t)\big) = \int_{x_0}^{x_1} \mathcal{E}_r\big(x,u(.,t),R(t)\big)u(x,t)dx \tag{3.2}$$

Dans le chapitre I, nous sommes entrés dans le détail concernant les fonctions $\mathcal{G}$, $\mathcal{M}$, $\mathcal{E}_r$, $\mathcal{M}_p$. Nous rappellerons leur expression au fur et à mesure des besoins. L'idée étant dans un premier temps de rester assez général dans les résultats énoncés.

3.1.1 Équilibres du modèles - généralités

Nous allons dans un premier temps nous intéresser aux équilibres de ce modèle, c'est-à-dire aux couples (u^*, R^*) annulant sa dynamique. Clairement ici et pour des raisons biologiques, uniquement les équilibres positifs ou nuls nous intéressent.

Plus particulièrement ces équations nous invitent à considérer les couples $(u^*, R^*) \in \mathcal{E}$ avec :

$$\mathcal{E} := C^1([x_0,x_1],\mathbb{R}_+) \times [0,K_c]$$

Hypothèse 3.1 Nous supposerons que $\forall\,(u,R) \in \mathcal{E} \setminus (0,0)$:

$$\mathcal{G}(\cdot,u,R) \in C^1([x_0,x_1],\mathbb{R}_+^*)$$

$$\mathcal{M}(\cdot,u,R) \in C^1([x_0,x_1],\mathbb{R}_+)$$

Il découle de cette précédente hypothèse que $\forall\,(u,R) \in \mathcal{E} \setminus (0,0)\ \exists\, G_0 > 0$ tel que :

$$\mathcal{G}(\cdot,u,R) > G_0$$

Remarque 3.1 *Cette hypothèse est vérifiée avec les choix faits au chapitre I dès lors que* $\forall(x,y) \in [x_0,x_1]^2$ $q(x) > 0$, $p(x,y) > 0$ *et* $k_c(x) \in]0.1[$ *et si ces fonctions sont suffisamment régulières.*

Commençons par annuler la dynamique de u. Un équilibre (u^*, R^*) vérifie pour tout $x \in [x_0, x_1]$:

$$\frac{d}{dx}\Big(e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*,R^*\Big)u^*(x)\Big) + \mathcal{M}\Big(x,u^*,R^*\Big)u^*(x) = 0 \tag{3.3}$$

Posons $v^*(x) = e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*,R^*\Big)u^*(x)$, cette précédente équation s'écrit alors :

$$\frac{d}{dx}v^*(x) = -\frac{\mathcal{M}\Big(x,u^*,R^*\Big)}{e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*,R^*\Big)}v^*(x)$$

Intégrons cette expression :

$$v^*(x) = C\ \mathcal{Q}(x,u^*,R^*)$$

C est une constante et $\mathcal{Q}$ vaut :

$$\mathcal{Q}(x,u^*,R^*) = \exp\left\{-\int_{x_0}^{x}\frac{\mathcal{M}\Big(y,u^*,R^*\Big)}{e^{-y}\mathcal{G}\Big(y,u^*,R^*\Big)}dy\right\} \tag{3.4}$$

Nécessairement un équilibre (u^*, R^*) vérifie :

$$u^*(x) = \frac{C}{e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*,R^*\Big)}\ \mathcal{Q}(x,u^*,R^*)$$

La constante C peut être déterminée grâce à la condition de bord en x_0. Ainsi nous avons :

$$u^*(x) = \frac{e^{-x_0}\mathcal{R}(u^*,R^*)}{e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*,R^*\Big)}\ \mathcal{Q}(x,u^*,R^*) \tag{3.5}$$

Remarque 3.2 *Dans un environnement constant* (u,R) *(ce qui est le cas si on est à l'équilibre),* $\mathcal{Q}(x,u,R)$ *est la probabilité pour un individu né à une taille* x_0 *d'atteindre la taille* x.

En annulant la dynamique de la ressource il en découle la proposition suivante :

Proposition 3.1 *Supposons vérifiée l'hypothèse 3.1,* $(u^*,R^*) \in \mathcal{E} \setminus (0,0)$ *est un équilibre de (3.1) si et seulement si il vérifie :*

$$u^*(x) = \frac{e^{-x_0}\mathcal{R}(u^*,R^*)}{e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*,R^*\Big)}\ \mathcal{Q}(x,u^*,R^*) \qquad et \qquad e\,R^*\left(1-\frac{R^*}{K_c}\right) - \mathcal{M}_p(u^*,R^*) = 0$$

Remarque 3.3 *Il en découle que* $u^* = 0 \Leftrightarrow \mathcal{R}(u^*,R^*) = 0$. *De plus si* $\mathcal{R}(u^*,R^*) > 0$ *alors pour tout* x, $u^*(x) > 0$

Il est dur d'en dire plus sur l'existence des équilibres positifs dans le cadre général et sans détailler outre mesure les différentes fonctions intervenant dans le modèle. Nous pouvons néanmoins donner des conditions nécessaire d'existence d'équilibre :

Proposition 3.2 *Supposons vérifiée l' hypothèse 3.1. Soit* $(u^*, R^*) \in \mathcal{E}$ *un équilibre, alors nécessairement :*

i) $e^{-x_0}\mathcal{R}(u^*, R^*) = e^{-x_1}\mathcal{G}\Big(x_1, u^*, R^*\Big)u^*(x_1) + \int_{x_0}^{x_1} \mathcal{M}\Big(x, u^*, R^*\Big)\, u^*(x)\, dx$

ii) $\int_{x_0}^{x_1} e^x\, \mathcal{M}\Big(x, u^*, R^*\Big)\, u^*(x)\, dx + \mathcal{G}\Big(x_1, u^*, R^*\Big)u^*(x_1) = \mathcal{R}(u^*, R^*) + \int_{x_0}^{x_1} \mathcal{G}\Big(x, u^*, R^*\Big)\, u^*(x)\, dx$

Pour obtenir la première relation, il suffit d'intégrer de x_0 à x_1 l'expression (3.3). La seconde s'obtient en multipliant l'expression 3.3 par e^x et en l'intégrant à nouveau de x_0 à x_1.

En fait, on pourrait obtenir tout une batterie de conditions nécessaires (de type "moments") en multipliant l'expression (3.3) par $e^{\eta x}$ puis en intégrant mais celles présentées dans la proposition 3.2 ont le mérite d'avoir une interprétation biologique.

La première est la conservation du nombre d'individus : Le nombre de naissance doit être égal au nombre de morts auquel il faut ajouter le flux d'individus sortant en x_1.

La seconde est la conservation de la biomasse : La biomasse des individus naissant + celle utilisée par les individus pour grandir doit être égale à celle due à la mortalité + celle du flux sortant en x_1. Intéressons-nous maintenant aux équilibres triviaux de ce modèle.

Hypothèse 3.2 soit $(u, R) \in \mathcal{E}$

- $\mathcal{M}_p(u, R) = 0$ si et seulement si $u = 0$ ou $R = 0$

Remarque 3.4 *D'un point de vue biologique cela dit qu'il y aura consommation de ressource (et donc mortalité de celle-ci) dès lors qu'elle est présente et qu'il y a du zooplancton. Si il n'y en a pas ou si il n'y a pas de zooplancton, alors il n'y aura pas de mortalité de la ressource.*

Proposition 3.3 *Supposons vérifiées les hypothèses 3.1 et 3.2, le modèle (3.1-3.2) admet deux équilibres triviaux* $E_0^0 = (0, 0)$ *et* $E_0^1 = (0, K_c)$.

Il est facile de constater que ce sont bien des équilibres du modèle. De plus de part l'équation de la dynamique de la ressource, il n'y en a pas d'autres vérifiant $u^* = 0$.

Il pourrait aussi être intéressant de montrer qu'il n'y a pas d'autres équilibres triviaux sur le "bord" du domaine, c'est-à-dire que $(u^* \neq 0, 0)$ et $(u^* \neq 0, K_c)$ ne peuvent pas être des équilibres. La dynamique de la ressource et les hypothèses nous permettent d'exclure le second cas. Il peut être possible d'exclure aussi le premier cas en utilisant la proposition 3.2 comme nous allons le voir pour notre cas précis d'étude dans la section 3.1.3.

3.1.2 Le Nombre basique de reproduction

Le nombre basique de reproduction (souvent noté R_0) est très utilisé en épidémiologie et permet entre autres de savoir si une maladie peut ou non s'installer dans une population.

En quelques mots : supposons qu'on ait une population saine, on met dans cette population une personne infectée. Le nombre basique de reproduction est le nombre moyen de personnes qui auront été contaminées par la personne infectée au cours de sa vie (moyen dans le sens où il faut reproduire l'expérience une infinité de fois). Si ce nombre est inférieure à un, la maladie ne se propagera pas dans la population. Au contraire si ce nombre est supérieur à un, elle pourra se propager.

Dans le cas de la dynamique des populations, ce nombre basique de reproduction va nous permettre d'obtenir une condition nécessaire d'existence d'un équilibre positif.

Plaçons nous dans un environnement constant $(u \neq 0, R) \in \mathcal{E}$. Dans cet environnement constant nous allons "suivre" la vie d'un individu, et nous intéresser au nombre de nouveaux nés que cet individu va faire au cours de sa vie. La biomasse élémentaire attribuée à la reproduction lorsque l'individu à une taille comprise entre x et $x + dx$ est le produit de la probabilité d'arriver dans cet intervalle de taille par le temps passé dans cet intervalle par la quantité de biomasse allouée à la reproduction dans cet intervalle (qui vaut $\mathcal{E}_r(x, u, R)$). La biomasse totale allouée à la reproduction est alors l'intégrale de x_0 à x_1 de ces quantités élémentaires. Cette biomasse devant correspondre à un individu de masse x_0, nous en déduisons finalement le R_0 d'un individu dans un environnement constant $(u \neq 0, R) \in \mathcal{E}$:

$$R_0(u, R) = \frac{1}{e^{x_0}} \int_{x_0}^{x_1} \mathcal{Q}(x, u, R) \frac{1}{e^{-x}\mathcal{G}(x, u, R)} \mathcal{E}_r(x, u, R) dx \tag{3.6}$$

Il est clair que si nous sommes à l'équilibre, un individu en engendre exactement un et donc nécessairement à l'équilibre nous devons avoir $R_0(u^*, R^*) = 1$. Il en découle la proposition suivante :

Proposition 3.4 *Supposons vérifiée l'hypothèse 3.1. Une condition nécessaire pour que $(u^* > 0, R^*) \in \mathcal{E}$ soit un équilibre est donnée par :*

$$R_0(u^*, R^*) = 1$$

Ce résultat s'obtient facilement en multipliant l'expression (3.5) de u^* par $\mathcal{E}_r(x, u^*, R^*)$ et en intégrant de x_0 à x_1. u^* étant positif, il en est de même pour $\mathcal{R}(u^*, R^*)$. On obtient alors ce résultat par simplification.

3.1.3 Retour sur le modèle précis

Il est temps maintenant de rentrer un peu plus dans le détail. Reprenons les expressions obtenues au chapitre 1 dans le cas d'une prédation type I :

Hypothèse 3.3

- $\mathcal{G}(x, u(., t), R(t)) = k_c(x)\, k_a\, \mathcal{P}(x, u(., t), R(t))$
- $\mathcal{E}_r(x, u(., t), R(t)) = k_r(1 - k_c(x))\, k_a\, \mathcal{P}(x, u(., t), R(t))$

- $\mathcal{P}(x, u(.,t), R(t)) = V(x)\Big(q(x)R(t) + \int_{x_0}^{x_1} e^y p(x,y)u(y,t)dy\Big)$
- $\mathcal{M}(x, u(.,t), R(t)) = m_{ext}(x) + \int_{x_0}^{x_1} V(y)p(y,x)u(y,t)dy$
- $\mathcal{M}_p(u(.,t), R(t)) = R(t)\int_{x_0}^{x_1} V(x)q(x)u(x,t)dx$

Hypothèse 3.4

- $V, m_{ext} \in C^1([x_0, x_1], \mathbb{R}_+^*)$
- $q \in C^1([x_0, x_1],]0,1])$
- $p \in C^1([x_0, x_1]^2,]0,1])$
- $k_c \in C^1([x_0, x_1],]0,1[)$
- $k_a, k_r \in]0,1]$

L'hypothèse 3.4 pourrait être affaiblie, mais ce n'est pas très important. Ces hypothèses nous permettent de rentrer dans le cas général étudié dans la section 3.1.1 dans le sens où elles impliquent les Hypothèses 3.1 et 3.2. Ainsi nous avons le résultat suivant :

Proposition 3.5 *Avec les choix réalisés dans les hypothèses 3.3 et 3.4, le modèle (3.1-3.2) admet exactement deux équilibre triviaux $E_0^0 = (0,0)$ et $E_0^1 = (0, K_c)$. Les équilibres positifs $(u^* > 0, R^* \in]0, K_c[) \in \mathcal{E}$ sont exactement ceux vérifiant :*

$$u^*(x) = \frac{e^{-x_0}\mathcal{R}(u^*, R^*)}{e^{-x}\mathcal{G}\Big(x, u^*, R^*\Big)}\,\mathcal{Q}(x, u^*, R^*) \qquad et \qquad R^* = K_c\Big(1 - \frac{1}{e}\int_{x_0}^{x_1} V(x)q(x)u^*(x)dx\Big)$$

Ceci découle des propositions 3.1 et 3.3. Pour montrer qu'il n'y a pas d'autres équilibres triviaux du type $(u^* > 0, 0)$ utilisons la proposition 3.2 *ii)*. Nous avons :

$$\int_{x_0}^{x_1} e^x\,\mathcal{M}\Big(x, u^*, 0\Big)\,u^*(x)\,dx > \int_{x_0}^{x_1}\int_{x_0}^{x_1} e^x\,V(y)\,p(y,x)\,u^*(y)\,u^*(x)\,dx\,dy$$

D'un autre coté :

$$\begin{aligned}
&\mathcal{R}(u^*, 0) + \int_{x_0}^{x_1} \mathcal{G}\Big(x, u^*, 0\Big)\,u^*(x)\,dx \\
&\qquad = \int_{x_0}^{x_1}\int_{x_0}^{x_1} k_a\Big(k_r(1 - k_c(x)) + k_c(x)\Big)e^y\,V(x)\,p(x,y)\,u^*(x)\,u^*(y)\,dx\,dy \\
&\qquad \leq \int_{x_0}^{x_1}\int_{x_0}^{x_1} e^y\,V(x)\,p(x,y)\,u^*(x)\,u^*(y)\,dx\,dy
\end{aligned}$$

La relation *ii)* ne peut donc pas être vérifiée étant donné la positivité du terme restant et donc $(u^* > 0, 0)$ ne peut pas être un équilibre.

Proposition 3.6 *Avec les choix réalisés dans les hypothèses 3.3 et 3.4, Une condition nécessaire pour que* $(u^* > 0, R^*) \in \mathcal{E}$ *soit un équilibre est :*

$$R_0(u^*, R^*) = \frac{k_r}{e^{x_0}} \int_{x_0}^{x_1} e^x \, \mathcal{Q}(x, u^*, R^*) \frac{1 - k_c(x)}{k_c(x)} dx = 1$$

Ceci est obtenu grâce à la proposition 3.4. De plus $\mathcal{Q}$ étant inférieur à 1, on a immédiatement le résultat suivant :

Corollaire 3.1 *Avec les choix réalisés dans les hypothèses 3.3 et 3.4, le modèle (3.1-3.2) n'admet pas d'équilibre positif* $(u^* > 0, R^*) \in \mathcal{E}$ *si :*

$$\frac{k_r}{e^{x_0}} \int_{x_0}^{x_1} e^x \, \frac{1 - k_c(x)}{k_c(x)} dx < 1$$

3.2 Le problème sans bords et spectre allométriques

Nous allons maintenant regarder le cas particulier où $x_0 = -\infty$ et $x_1 = +\infty$, ce qui correspond à une masse des plus petits égale à 0 et celle des plus grands valant $+\infty$. Clairement cette hypothèse n'a aucun sens d'un point de vue biologique, mais cela nous permettra par la suite de construire des fonctions de prédation sur le phytoplancton et de mortalité extérieure nous assurant la présence d'équilibres allométriques au modèle d'origine.

Dans cette section, nous considérerons que $q = 0$ et $m_{ext} = 0$ et qu'il n'y a pas de reproduction. Nous allons montrer que pour les deux variantes du modèle (prédation type I et type II) et sous certaines hypothèses, il existe des équilibres allométriques au problème sans bord, c'est-à-dire des solutions de la forme :

$$u^*(x) = \alpha\, e^{\beta\, x}$$

Comme la ressource n'est pas présente, afin de ne pas surcharger les notations, nous retirerons toutes les dépendances en R des fonctions utilisées. Le modèle prend la forme simplifiée suivante : $\forall x \in \mathbb{R}$

$$\frac{\partial}{\partial t}u(x,t) = -\frac{\partial}{\partial x}\left(e^{-x}\mathcal{G}\Big(x, u(.,t)\Big)u(x,t)\right) - \mathcal{M}\Big(x, u(.,t)\Big)u(x,t)$$

Et donc nous intéresser aux solutions u^* allométriques de l'équation :

$$\frac{d}{dx}\left(e^{-x}\mathcal{G}\Big(x, u^*\Big)u^*(x)\right) + \mathcal{M}\Big(x, u^*\Big)u^*(x) = 0 \tag{3.7}$$

Encore une fois cela n'a pas de sens biologique, car cela impliquerait un nombre infini d'individus et un biovolume total infini étant donné la non-convergence des intégrales :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \alpha\, e^{\beta\, x} dx \qquad \text{et} \qquad \int_{-\infty}^{+\infty} \alpha\, e^{(\beta+1)\, x} dx$$

Nous ferons cette étude dans le cas particulier où $k_c(x) = k_c \in]0,1[$ constant et :

$$p(x,y) = p_{\max}\; e^{\frac{-(x-y-\rho)^2}{2\sigma^2}} \tag{3.8}$$

De plus les fonctions V, D et A seront choisies allométriques comme suggéré dans le chapitre I :

$$V(x) = \alpha_v\, e^{\beta_v x} \qquad D(x) = \alpha_d\, e^{\beta_d x} \qquad A(x) = \alpha_a\, e^{\beta_a x} \tag{3.9}$$

Avant de regarder ca de plus près, rappelons le résultat suivant qui sera utile dans les calculs qui suivront :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{\eta\, y} e^{\frac{-(x-y-\rho)^2}{2\sigma^2}} dy = \sigma\sqrt{2\pi} e^{\frac{\eta^2\sigma^2}{2}} e^{-\eta\,\rho} e^{\eta\, x} \tag{3.10}$$

3.2.1 Modèle avec prédation type I

Dans ce cas, la croissance et la mortalité à un équilibre u^* valent respectivement :

$$\mathcal{G}(x,u^*) = k_c\, k_a\, V(x) \int_{-\infty}^{+\infty} e^y\, p(x,y)\, u^*(y)\, dy$$

$$\mathcal{M}(x,u^*) = \int_{-\infty}^{+\infty} V(y)\, p(y,x)\, u^*(y)\, dy$$

Commençons déjà par constater que dans ce cas, si u^* est solution de (3.7), alors toutes les fonctions $v^* = \alpha u^*,\ \ \alpha \in \mathbb{R}$ sont aussi solutions de (3.7). De ce fait nous allons restreindre notre recherche de solutions allométriques aux fonctions :

$$u^*(x) = e^{\beta\, x}$$

Nous avons :

$$\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big) = k_c\, k_a\, \alpha_v\, e^{\beta_v\, x} \int_{-\infty}^{+\infty} e^y\, p_{\max}\, e^{\frac{-(x-y-\rho)^2}{2\sigma^2}}\, e^{\beta\, x}\, dy$$

$$= k_c\, k_a\, \alpha_v\, p_{\max}\, \sigma\sqrt{2\pi} e^{\frac{(\beta+1)^2\sigma^2}{2}} e^{-(\beta+1)\,\rho} e^{(\beta+1+\beta_v)\, x}$$

Et donc :

$$\frac{d}{dx}\left(e^{-x}\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)u^*\right) = k_c\, k_a\, \alpha_v\, p_{\max}\, \sigma\sqrt{2\pi} e^{\frac{(\beta+1)^2\sigma^2}{2}}\, e^{-(\beta+1)\,\rho}\, (2\beta+\beta_v)\, e^{(2\beta+\beta_v)\, x}$$

De même nous avons :

$$\mathcal{M}\Big(x,u^*\Big)u^* = \alpha_v\, p_{\max}\, \sigma\sqrt{2\pi} e^{\frac{(\beta+\beta_v)^2\sigma^2}{2}} e^{(\beta+\beta_v)\,\rho} e^{(2\beta+\beta_v)\, x}$$

Ces expressions sont toutes deux proportionnelles à $e^{(2\beta+\beta_v)\, x}$. On en déduit finalement $u^*(x) = e^{\beta\, x}$ est solution de (3.7) si et seulement si :

$$H(\beta) := k_c\, k_a (2\beta+\beta_v)\, e^{(\beta+1)^2\frac{\sigma^2}{2}}\, e^{-(\beta+1)\,\rho} + e^{(\beta+\beta_v)^2\frac{\sigma^2}{2}} e^{(\beta+\beta_v)\rho} = 0 \tag{3.11}$$

Nous n'allons pas pouvoir ici résoudre explicitement cette dernière équation. Néanmoins nous pouvons discuter suivant les valeurs des paramètres le nombre de solutions de celle-ci. Pour cela introduisons :

$$\delta := \frac{\sigma^2}{2}(1-\beta_v) - \rho$$

Proposition 3.7 *Nombre de solutions allométriques $x \mapsto e^{\beta\, x}$ de (3.7) dans le cas d'une prédation type I.*

- *Si $\delta < 0$: une solution.*
- *Si $\delta \in \mathbb{R}_+^* \backslash]\delta_m, \delta_M[$: deux solutions.*
- *Si $\delta \in]\delta_m, \delta_M[$: aucune solution.*

Avec $0 < \delta_m < \delta_M$ les deux solutions de : $e\,\delta\, e^{-\delta} - k_a\, k_c = 0$.

Cette dernière proposition se démontre assez simplement, en commençant déjà par constater que :

$$H(\beta) = 0 \iff (2\beta + \beta_v)\, e^{\delta(2\beta+\beta_v)} + \frac{e^{-\delta}}{k_c\, k_a} = 0$$

Il suffit donc de faire l'étude sur $\mathbb{R}$ de la fonction :

$$h(y) := y\, e^{\delta\, y} + \frac{e^{-\delta}}{k_c\, k_a} \qquad \text{avec} \qquad y = 2\beta + \beta_v \iff \beta = \frac{1}{2}y - \beta_v \tag{3.12}$$

δ dépend de β_v mais ici cela n'a pas vraiment d'importance car on peut jouer sur les autres paramètres (par exemple ρ) pour pouvoir lui attribuer n'importe quelle valeur. De plus à β_v fixé, y peut prendre toutes les valeurs d'où l'étude sur $\mathbb{R}$.

Pour $\delta \neq 0$, notons :

$$v(\delta) := -\frac{1}{e\,\delta} + \frac{e^{-\delta}}{k_c\, k_a}$$

Dans le cas où $\delta < 0$, h croît de $-\infty$ jusqu'à $v(\delta)$ puis décroit jusqu'à $e^{-\delta}/(k_c\, k_a) > 0$: il y a donc une unique solution.

Dans le cas où $\delta > 0$, h décroît de $e^{-\delta}/(k_c\, k_a) > 0$ jusqu'à $v(\delta)$ puis croit jusqu'à $+\infty$. Il faut donc étudier en fonction de δ le signe de $v(\delta)$.

Sans entrer dans les détails on déduit du fait que $0 < k_c\, k_a < 1$, l'existence de δ_m et δ_M tel que $v(\delta) > 0$ si $\delta \in]\delta_m, \delta_M[$ (donc aucune solution) et $v(\delta) < 0$ si $\delta \in \mathbb{R}_+^* \backslash]\delta_m, \delta_M[$ (donc deux solutions).

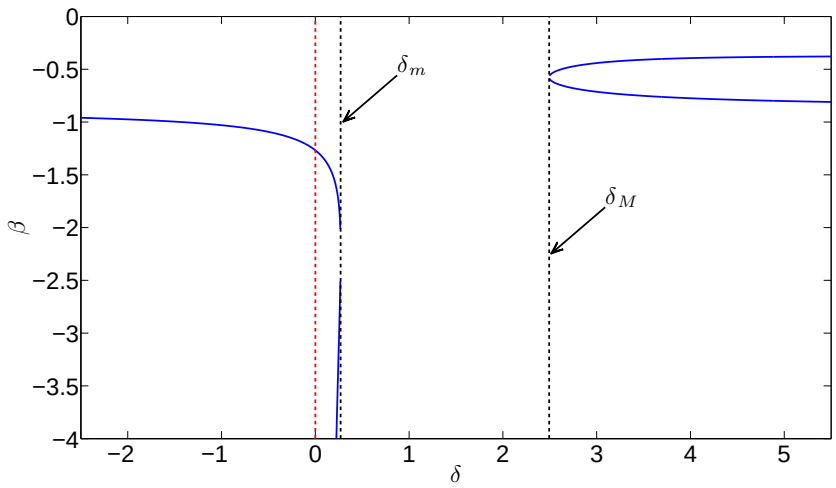


FIG. 3.1: Solution(s) de $H(\beta) = 0$ pour différentes valeurs de δ. Les paramètres choisis sont $\sigma = 2$, $\beta_v = 0.75$, $k_a = 0.8$ et $k_c = 0.7$. ρ varie de -5 à 3 et donc dans ce cas δ varie de 5.5 à -2.5

Pour β_v fixé, lorsque δ tend vers $-\infty$ (ce qui est possible, par exemple en faisant tendre ρ vers $+\infty$), y tend nécessairement vers -1 et donc β tend vers $(-1 - \beta_v)/2$. En effet on peut constater :

$$h(y) = 0 \iff y\, e^{\delta\,(y+1)} = \frac{-1}{k_c\, k_a}$$

D'un point de vue biologique si la prédation se fait essentiellement sur beaucoup plus petit que soi, on aura une pente approximant la valeur $(-1-\beta_v)/2$, dépendant de manière linéaire de β_v et très peu des autres paramètres. En particulier pour $\beta_v = 1$ (volume filtré proportionnel à son propre volume), la valeur de la pente sera environ égale à -1.

3.2.2 De retour sur le problème avec bords type I

Toujours dans le cadre d'une prédation type I, nous allons construire les fonctions q et m_{ext} (correspondant respectivement à l'efficacité de prédation sur la ressource et à la mortalité) ainsi que choisir la constante k_r (fraction des oeufs pondus éclosant) de façon à conserver l'équilibre allométrique du modèle "sans bords" dans le cas du modèle avec bords, et donc avec reproduction, prédation sur le ressource et mortalité extérieure.

Commençons déjà par supposer que $u^*(x) = \alpha\, e^{\beta\, x}$ est équilibre du modèle sans bords.

La mortalité à l'équilibre vaut :

$$\begin{aligned}\mathcal{M}(x, u^*) &= \int_{-\infty}^{+\infty} V(y)\, p(y, x)\, u^*(y)\, dy \\ &= \int_{x_0}^{x_1} V(y)\, p(y, x)\, u^*(y)\, dy + \int_{\mathbb{R}\setminus[x_0,x_1]} V(y)\, p(y, x)\, u^*(y)\, dy\end{aligned}$$

Le premier terme correspond à la mortalité due aux individus ayant une taille comprise entre x_0 et x_1 la seconde à celle due aux individus ayant une taille n'appartenant pas à $[x_0, x_1]$. Le modèle avec bords étant restreint à $[x_0, x_1]$, la mortalité extérieure peut alors être prise égale à

$$\begin{aligned}m_{ext}(x) &= \int_{\mathbb{R}\setminus[x_0,x_1]} V(y)\, p(y, x)\, u^*(y)\, dy \\ &= \alpha\, \alpha_v\, p_{\max} \int_{\mathbb{R}\setminus[x_0,x_1]} e^{\frac{-(y-x-\rho)^2}{2\sigma^2}}\, e^{(\beta+\beta_v)\, y} dy\end{aligned} \tag{3.13}$$

Nous allons exprimer cette expression à l'aide de la fonction erreur complémentaire définie en (3.14). Ce n'est pas à proprement parler essentiel, mais ca peut simplifier les choses lors de l'implémentation : la fonction erreur complémentaire est présente dans de nombreux logiciels comme par exemple Matlab.

$$\operatorname{erfc}(X) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_X^{+\infty} e^{-t^2} dt \tag{3.14}$$

Rappelons aussi le résultat suivant pour $\epsilon \in \{+, -\}$:

$$\begin{aligned}\int_I e^{\eta\, y} e^{\frac{-(y-x+\epsilon\rho)^2}{2\sigma^2}} dy &= e^{\frac{\eta^2\sigma^2}{2}} e^{-\eta\,\epsilon\rho} e^{\eta\, x} \int_I e^{\frac{-(y-x+\epsilon\rho-\eta\sigma^2)^2}{2\sigma^2}} dy \\ &= e^{\frac{\eta^2\sigma^2}{2}} e^{-\eta\,\epsilon\rho} e^{\eta\, x} \sqrt{2}\sigma \int_{\phi_\epsilon(x,I,\eta)} e^{-t^2} dt\end{aligned}$$

avec :

$$\phi_\pm(x, y, \eta) = \frac{y - x - \eta\sigma^2 \pm \rho}{\sqrt{2}\sigma} \tag{3.15}$$

Ainsi nous avons :

$$m_{ext}(x) = \alpha\, \alpha_v\, p_{\max} e^{\frac{(\beta+\beta_v)^2\sigma^2}{2}} e^{(\beta+\beta_v)\,\rho} \sigma \sqrt{\frac{\pi}{2}} \;\times \dots$$
$$\dots \times\; e^{(\beta+\beta_v)\,x}\Big(\operatorname{erfc}(-\phi_-(x, x_0, \beta+\beta_v)) + \operatorname{erfc}(\phi_-(x, x_1, \beta+\beta_v))\Big)$$

Regardons maintenant ce qu'il advient de la prédation sur le phytoplancton. Nous avons ici :

$$\begin{aligned}\mathcal{G}(x, u^*) &= k_c\, k_a\, V(x) \int_{-\infty}^{+\infty} e^y\, p(x,y)\, u^*(y)\, dy \\ &= k_c\, k_a\, V(x)\Big(\int_{x_0}^{x_1} e^y\, p(x,y)\, u^*(y)\, dy + \int_{\mathbb{R}\setminus[x_0,x_1]} e^y\, p(x,y)\, u^*(y)\, dy\Big)\end{aligned}$$

Encore une fois, si nous souhaitons conserver la même croissance à l'équilibre, il faut que :

$$q(x)\, R^* = \alpha \underbrace{\int_{\mathbb{R}\setminus[x_0,x_1]} e^{(\beta+1)\,y}\, p(x,y)\, dy}_{:=\,\hat{q}(x)}$$

Tout comme pour la mortalité extérieure, nous pouvons écrire l'expression de $\hat{q}$ à l'aide de la fonction erreur complémentaire :

$$\begin{aligned}\hat{q}(x) = p_{\max} e^{\frac{(\beta+1)^2\sigma^2}{2}} e^{-(\beta+1)\,\rho} \sigma \sqrt{\frac{\pi}{2}} \;\times \dots \\ \dots \times\; e^{(\beta+1)\,x}\Big(\operatorname{erfc}(-\phi_+(x, x_0, \beta+1)) + \operatorname{erfc}(\phi_+(x, x_1, \beta+1))\Big)\end{aligned} \tag{3.16}$$

$R^* \in]0, K_c[$ doit être un équilibre de sa dynamique, et doit donc vérifier d'après la proposition 3.5 la relation :

$$R^* = K_c\Big(1 - \frac{\alpha^2}{e\, R^*} I^*\Big) \qquad \text{avec} \qquad I^* := \alpha_v \int_{x_0}^{x_1} \hat{q}(x)\, e^{(\beta+\beta_v)\,x} dx$$

Cette dernière équation admet deux solutions dans $]0, K_c[$ si $\alpha < \alpha_{\max}$ et aucune solution si $\alpha > \alpha_{\max}$ avec $\alpha_{\max}$ valant :

$$\alpha_{\max} := \sqrt{\frac{K_c\, e}{4\, I^*}}$$

Ces solutions valent :

$$R^*_\pm = \frac{K_c \pm \sqrt{K_c^2 - 4\, K_c\, \alpha^2\, I^*/e}}{2} \tag{3.17}$$

Il reste maintenant à choisir k_r de telle manière que la condition de bord soit bien vérifiée. Nous devons donc avoir :

$$\mathcal{G}\Big(x_0, u^*, R^*\Big) u^*(x_0) = \mathcal{R}\Big(u^*, R^*\Big)$$

Ce qui devient après simplification :

$$e^{(2\beta+\beta_v+1)\,x_0} = k_r \frac{1-k_c}{k_c} k_a \int_{x_0}^{x_1} e^{(2\beta+\beta_v+1)\,x} dx$$

k_r est la fraction d'oeufs pondus qui éclosent et doit donc être inférieur à un. Il faut donc nécessairement que :

$$\Theta := \frac{1-k_c}{k_c}\,\frac{e^{(2\beta+\beta_v+1)(x_1-x_0)}-1}{2\beta+\beta_v+1} \geq 1$$

Ainsi en prenant $k_r = \Theta^{-1}$, on est assuré que la condition de bord soit vérifiée.

Résumons ce qui vient d'être obtenu par la proposition suivante :

Proposition 3.8 *Supposons que le modèle sans bord admette un équilibre allométrique $u^*(x) = e^{\beta\, x}$. Supposons de plus que $\Theta \geq 1$.*

Alors pour tout $0 < \alpha < \alpha_{\max}$ et en prenant $k_r = \Theta^{-1}$, m_{ext} définie en (3.13), le modèle avec bord admet :

- *Un équilibre positif $E^*_- = (\alpha\, e^{\beta\cdot}, R^*_-)$ pour $q(x) = q_-(x) := \alpha\, \hat{q}(x)/R^*_-$.*

- *Un équilibre positif $E^*_+ = (\alpha\, e^{\beta\cdot}, R^*_+)$ pour $q(x) = q_+(x) := \alpha\, \hat{q}(x)/R^*_+$.*

où $\hat{q}$ et $R^*_\pm$ sont définis respectivement en (3.16) et (3.17).

Remarque 3.5 *q est une efficacité de prédation et donc doit être inférieure à un, ce qui n'est a priori pas le cas. Remarquons néanmoins que q est proportionnel à $p_{\max}$. Ce dernier paramètre n'a aucun impact sur l'existence ni la valeur de l'équilibre du modèle sans bords. De plus Θ est lui aussi indépendant de $p_{\max}$, donc en prenant $p_{\max}$ suffisamment petit, on sera assurer que q sera inférieur à un.*

Remarque 3.6 *La condition nécessaire $\Theta \geq 1$ n'est rien d'autre que la condition nécessaire portant sur le nombre basique de reproduction R_0 obtenue en proposition 3.6 à savoir qu'on va pouvoir choisir k_r nous assurant que $R_0 = 1$. Ici nous avons :*

$$\mathcal{Q}(x, u^*, R^*) = e^{(2\beta+\beta_v)\,(x-x_0)}$$

et donc :

$$R_0(u^*, R^*) = k_r \frac{1-k_c}{k_c} \int_{x_0}^{x_1} e^{(2\beta+\beta_v+1)\,(x-x_0)} dx = k_r\, \Theta$$

Remarque 3.7 *Les résultats obtenus dans cette section peuvent paraitre un peu "artificiels" dans la mesure où on construit les fonctions q et m_{ext} afin d'avoir un équilibre spécifique allométrique. Ceci-dit, ces fonctions ne sont pas vraiment connues et il faut bien faire des choix et les observations (spectres de plancton et poissons) montrent de spectres linéaires.*

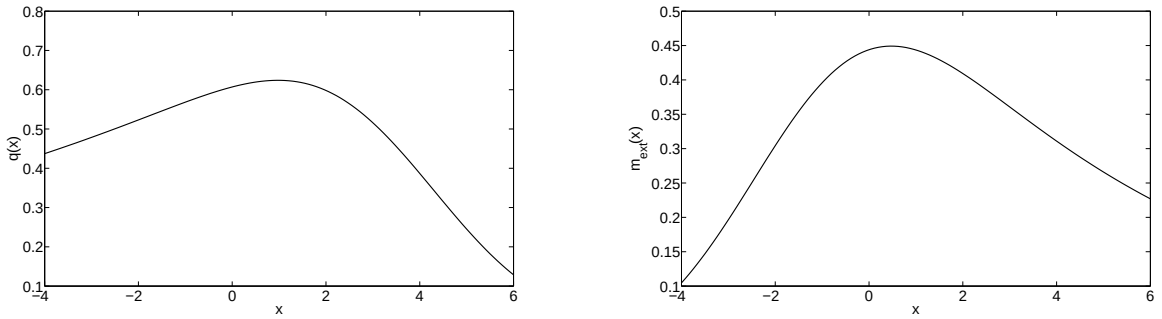
Afin d'illustrer ce résultat, nous avons réalisé des simulations. Le jeu de paramètre utilisé ici est $\rho = 8$, $\sigma = 2$, $p_{\max} = 1$, $\alpha_v = 4$, $\beta_v = 0.75$, $k_a = 0.8$, $k_c = 0.7$, $e = 2$, $K_c = 10$ et $[x_0, x_1] = [-4, 6]$. Ce ne sont pas forcément des paramètres biologiquement acceptables, mais l'idée est de comprendre un peu le modèle.

Pour ce jeu de paramètres δ vaut -7.5 (il n'y a donc qu'une seule pente d'équilibre allométrique $\beta \approx -0.91$) et $\Theta \approx 3.1$. Nous sommes en mesure d'appliquer le résultat de la proposition 3.8 et de choisir k_r, q et m_{ext} afin d'obtenir un équilibre allométrique au

modèle avec bords. Nous avons fixé, encore une fois arbitrairement, la valeur de α à 0.1 ($\alpha_{\max} \approx 0.26$). Ainsi nous avons :

$$R_-^* \approx 0.39 \qquad \text{et} \qquad R_+^* \approx 9.61$$

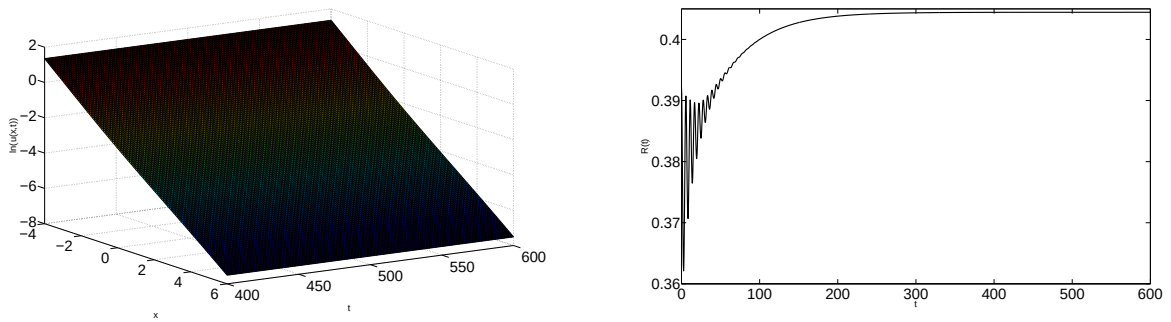
Nous avons tracé Fig.3.2 les fonctions q_- et m_{ext} correspondant à l'équilibre $(\alpha\, e^{\beta\cdot}, R_-^*)$ (la fonction q_+ est proportionnelle à q_-).



(a) fonction q_- (b) fonction m_{ext}

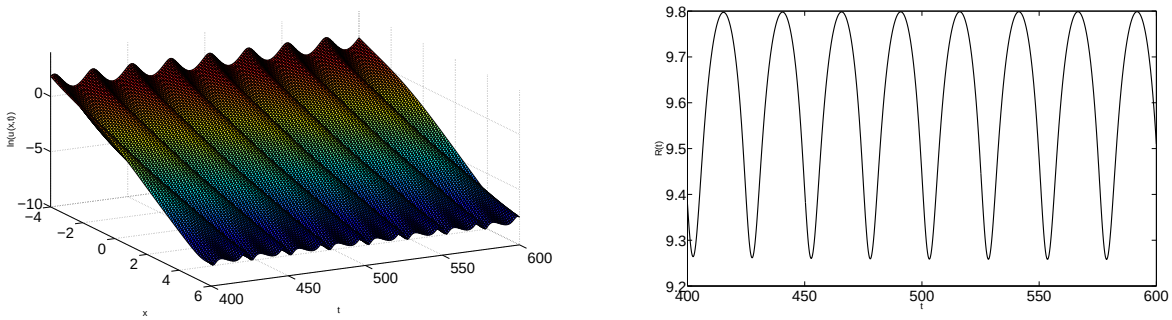
FIG. 3.2: Exemple d'efficacité de prédation sur le phytoplancton et de mortalité extérieure obtenues pour un jeu de paramètre arbitraire.

Nous pouvons de plus simuler le modèle. Nous avons réalisé cette simulation pour les deux fonctions q_- et q_+ en partant d'une condition initiale proche des équilibres associés (à vrai dire, non n'avons pas prouver l'unicité de ces équilibres). Pour ce jeu précis de paramètres l'équilibre E_-^* semble stable. Au contraire l'équilibre E_+^* semble instable avec un comportement oscillatoire. Restons néanmoins prudent, le schéma numérique utilisé peut présenter des défauts. Nous avons tracé le logarithme de u afin de mettre en avant le fait que l'équilibre est allométrique.



(a) dynamique de $\ln(u)$ (b) dynamique de R

FIG. 3.3: Résultats numériques pour $q = q_-$: l'équilibre est stable.



(a) dynamique de $\ln(u)$

(b) dynamique de R

FIG. 3.4: Résultats numériques pour $q = q_+$: l'équilibre est instable.

L'étude de la stabilité de ces équilibres est dans le cas général un problème difficile. Nous allons dans la section qui suit étudier cette stabilité dans un cas plus simple, où nous ferons l'hypothèse (assez drastique) que la ressource R reste constante au cours du temps.

3.3 Etude de la stabilité des équilibre positifs dans un cas particulier

Dans cette section, nous allons étudier la stabilité des équilibres positifs dans un cas simple. Nous supposerons que les prédateurs se trouvent dans un environnement constant dans le sens où la quantité de ressource n'évolue pas avec le temps et reste donc à une valeur constante. Ceci permet entre autre supprimer la dépendance en R de la prédation, reproduction et mortalité des prédateurs. Ainsi, nous pouvons réécrire la dynamique (3.1) de la manière suivante :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial}{\partial t}u(x,t) = -\dfrac{\partial}{\partial x}\Big(e^{-x}\mathcal{G}\big(x,u(.,t)\big)u(x,t)\Big) - \mathcal{M}\big(x,u(.,t)\big)u(x,t) \\ \\ \mathcal{G}\big(x_0,u(.,t)\big)u(x_0,t) = \mathcal{R}\big(u(.,t)\big) \end{cases} \tag{3.18}$$

Ici encore, nous ferons le choix d'une prédation linéaire, l'énergie acquise par prédation est donc de la forme :

$$\mathcal{E}\big(x,u(.,t)\big) = k_a\,V(x)\left(g_{ext}\,(x) + \int_{x_0}^{x_1} e^y\,p(x,y)\,u(y,t)\,dy\right)$$

La croissance, mortalité et reproduction ont pour expressions respectives :

$$\begin{aligned} \mathcal{G}\big(x,u(.,t)\big) &= k_c\,\mathcal{E}\big(x,u(.,t)\big) \\ \mathcal{M}\big(x,u(.,t)\big) &= m_{ext}\,(x) + \int_{x_0}^{x_1} V(y)\,p(y,x)\,u(y,t)\,dy \\ \mathcal{R}\big(u(.,t)\big) &= k_r\,(1-k_c)\int_{x_0}^{x_1} \mathcal{E}\big(x,u(.,t)\big)\,u(x,t)\,dx \end{aligned}$$

Nous allons faire qui plus est l'hypothèse suivante sur l'efficacité de prédation $p(x,y)$:

Hypothèse 3.5 p est strictement positive sur $[x_0,x_1]^2$ et il existe $(\alpha_k)_{k=1..N}$ et $(\beta_k)_{k=1..N}$ avec $N \in \mathbb{N}^*$ tels que :

$$p(x,y) = \sum_{k=1}^{N} \alpha_k(x)\,\beta_k(y) \tag{3.19}$$

p peut s'écrire comme somme finie de produits de fonctions de x et de y. Cette dernière hypothèse est fondamentale pour la suite de l'étude. Elle permet en outre de rendre les opérateurs $\mathcal{G}$, $\mathcal{M}$ et $\mathcal{R}$ de rang fini.

Remarque 3.8 *Pour le choix réalisé en (2.13), la fonction p est une gaussienne (pour tout x ou y fixé) et ne peut donc pas être décomposée de la sorte. Cependant, il est possible d'approximer toute fonction p suffisamment régulière par une telle somme finie.*

3.3.1 Equilibres du modèle

Afin d'obtenir les équilibres de ce modèle, nous pouvons reprendre les résultats obtenus au début de ce chapitre dans le cas où R est constant. Ici encore $u = 0$ est un équilibre du

modèle. Lorsqu'ils existent, les équilibres positifs le sont strictement et sont exactement, d'après la proposition 3.1, les fonctions u^* vérifiant pour tout $x \in [x_0, x_1]$:

$$u^*(x) = \frac{e^{-x_0}\mathcal{R}(u^*)}{e^{-x}\mathcal{G}\Big(x, u^*\Big)}\,\mathcal{Q}(x, u^*) \qquad \text{avec} \qquad \mathcal{Q}(x, u^*) = \exp\left\{ -\int_{x_0}^{x} \frac{\mathcal{M}\Big(y, u^*\Big)}{e^{-y}\mathcal{G}\Big(y, u^*\Big)} dy \right\}$$

L'hypothèse 3.5 va permettre la recherche des solutions de cette dernière équation dans un espace de dimension fini.

Introduisons les notations :

$$\begin{aligned}
\mathbf{I}_k^\alpha &:= \int_{x_0}^{x_1} V(x)\,\alpha_k(x)\,u^*(x)\,dx && k \in [\![1, N]\!] \\
\mathbf{I}_k^\beta &:= \int_{x_0}^{x_1} e^x\,\beta_k(x)\,u^*(x)\,dx && k \in [\![1, N]\!] \\
\mathbf{I}^{ext} &:= \int_{x_0}^{x_1} V(x)\,g_{ext}(x)\;u^*(x)\,dx
\end{aligned} \tag{3.20}$$

et définissons le vecteur $\mathbf{I} := \Big(\mathbf{I}^{ext}, (\mathbf{I}_k^\alpha)_{1..N}, (\mathbf{I}_k^\beta)_{1..N}\Big)$ appartenant à $\mathbb{R}^{2N+1}$.

Pour toute fonction u^*, nous pouvons exprimer la croissance, la mortalité et la reproduction en fonction du vecteur I correspondant :

$$\begin{aligned}
G\Big(x, \mathbf{I}\Big) &:= \mathcal{G}\Big(x, u^*\Big) = k_c\,k_a\,V(x)\left(g_{ext}(x) + \sum_{k=1}^{N} \alpha_k(x)\,\mathbf{I}_k^\beta\right) \\
M\Big(x, \mathbf{I}\Big) &:= \mathcal{M}\Big(x, u^*\Big) = m_{ext}(x) + \sum_{k=1}^{N} \beta_k(x)\,\mathbf{I}_k^\alpha \\
R\Big(\mathbf{I}\Big) &:= \mathcal{R}\Big(u^*\Big) = k_r\,k_a\,(1 - k_c)\left(\mathbf{I}^{ext} + \sum_{k=1}^{N} \mathbf{I}_k^\alpha\,\mathbf{I}_k^\beta\right)
\end{aligned}$$

Ainsi u^* sera un équilibre si et seulement s'il vérifie pour tout $x \in [x_0, x_1]$:

$$u^*(x) = F\Big(x, \mathbf{I}\Big) := \frac{e^{-x_0}\,R\Big(\mathbf{I}\Big)}{e^{-x}\,G\Big(x, \mathbf{I}\Big)} \exp\left\{ -\int_{x_0}^{x} \frac{M\Big(y, \mathbf{I}\Big)}{e^{-y}\,G\Big(y, \mathbf{I}\Big)} dy \right\} \tag{3.21}$$

Nous avons donc l'expression des équilibres candidats u^* en fonction des intégrales définies en (3.20), qui elles-mêmes dépendent de u^*. En injectant l'expression (3.21) de u^* dans l'expression de ces intégrales, nous obtenons finalement que la recherche des équilibres u^* du modèle est équivalente à la recherche des points fixes d'une application sur $\mathbb{R}^{2N+1}$ définie comme suit :

$$\begin{aligned}
\mathbf{I}_k^\alpha &\mapsto \int_{x_0}^{x_1} V(x)\,\alpha_k(x)\,F\Big(x, \mathbf{I}\Big)\,dx && k \in [\![1, N]\!] \\
\mathbf{I}_k^\beta &\mapsto \int_{x_0}^{x_1} e^x\,\beta_k(x)\,F\Big(x, \mathbf{I}\Big)\,dx && k \in [\![1, N]\!] \\
\mathbf{I}^{ext} &\mapsto \int_{x_0}^{x_1} V(x)\,g_{ext}(x)\,F\Big(x, \mathbf{I}\Big)\,dx
\end{aligned} \tag{3.22}$$

Comme nous cherchons les équilibres positifs, nous ne pouvons pas retenir tous les points fixes de (3.22). D'après (3.21) et sachant que $G(., \mathbf{I}) > 0 \Rightarrow R(\mathbf{I}) > 0$, nous savons que

u^* est positive si et seulement si $G(., \mathbf{I})$ est positive. Il faut donc ajouter cette contrainte pour la recherche des points fixes.

Dans le cas où les α_k et β_k sont eux aussi positifs, la contrainte se simplifie en la recherche des points fixes dans le cône positif $\mathbb{R}_+^{2N+1}$. En effet d'après (3.20) on a $u^* > 0 \Rightarrow \mathbf{I} > 0$. La réciproque découlant immédiatement de (3.21).

3.3.2 Linéarisé autour de l'équilibre

Nous supposerons dorénavant l'existence d'un équilibre positif ou nul u^*. Afin d'étudier la stabilité locale, nous sommes amenés à regarder le comportement du linéarisé autour de cet équilibre. Pour obtenir sa dynamique, nous allons poser $u(x,t) = u^*(x) + \epsilon\, v(x,t)$, injecter cela dans (3.18) et ne conserver que les termes du premier ordre du développement en ϵ. La dynamique obtenue du linéarisé autour de u^* est :

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial t}v(x,t) = &- e^{-x}\,\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\,\frac{\partial}{\partial x}v(x,t)\\ &- \left(\mathcal{M}\Big(x,u^*\Big) + \frac{d}{dx}\Big(e^{-x}\,\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\Big)\right)v(x,t)\\ &- \int_{x_0}^{x_1}\phi(x,y)\,v(y,t)\,dy\end{aligned} \tag{3.23}$$

Avec :

$$\phi(x,y) = u^*(x)\,V(y)\,p(y,x) + k_a\,k_c\,e^y\,\frac{d}{dx}\left(e^{-x}\,u^*(x)\,V(x)\,p(x,y)\right)$$

La condition de bord est elle aussi linéarisée et on obtient :

$$\begin{aligned}v(x_0,t) = &\frac{1}{\mathcal{G}\Big(x_0,u^*\Big)}\Bigg[-u^*(x_0)\,k_c\,k_a\,V(x_0)\int_{x_0}^{x_1}e^y\,p(x_0,y)\,v(y,t).dy\\ &+\frac{k_r\,(1-k_c)}{k_c}\int_{x_0}^{x_1}\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\,v(x,t)\,dx\\ &+k_r\,k_a\,(1-k_c)\int_{x_0}^{x_1}u^*(x)\,V(x)\left(\int_{x_0}^{x_1}e^y\,p(x,y)\,v(y,t)\,dy\right)dx\Bigg]\end{aligned} \tag{3.24}$$

Il s'agit maintenant d'étudier la dynamique du linéarisé. Comme nous sommes en dimension infinie, afin de poser proprement le problème, il convient avant tout de se placer dans un espace fonctionnel convenable. Comme suggéré en [21, 23] pour des problèmes similaires, nous choisirons l'espace de Lebesgue $X = L^1([x_0,x_1])$, muni de sa norme usuelle $\|\cdot\|$.

Définissons maintenant l'opérateur linéaire borné L définit sur X et à valeurs dans $\mathbb{R}$ correspondant au linéarisé de la condition de bord. Pour tout $v \in X$

$$\begin{aligned}L\,v = &\frac{1}{\mathcal{G}\Big(x_0,u^*\Big)}\Bigg[-u^*(x_0)\,k_c\,k_a\,V(x_0)\int_{x_0}^{x_1}e^y\,p(x_0,y)\,v(y).dy\\ &+\frac{k_r\,(1-k_c)}{k_c}\int_{x_0}^{x_1}\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\,v(x)\,dx\\ &+k_r\,k_a\,(1-k_c)\int_{x_0}^{x_1}u^*(x)\,V(x)\left(\int_{x_0}^{x_1}e^y\,p(x,y)\,v(y)\,dy\right)dx\Bigg]\end{aligned}$$

Et définissons aussi les trois opérateurs à valeur dans X intervenant dans la dynamique (3.23) du linéarisé. Pour tout $x \in [x_0, x_1]$:

$$\begin{aligned}
\big(\mathcal{A}v\big)(x) &= -e^{-x}\,\mathcal{G}\big(x,u^*\big)\,\frac{\partial v}{\partial x}(x) && \mathrm{Dom}(\mathcal{A}) = \Big\{v \in W^{1,1} | v(x_0) = L(v)\Big\} \\
\big(\mathcal{B}v\big)(x) &= -\Big(\mathcal{M}\big(x,u^*\big) + \frac{d}{dx}\big(e^{-x}\,\mathcal{G}\big(x,u^*\big)\big)\Big)\,v(x) && \mathrm{Dom}(\mathcal{B}) = X \\
\big(\mathcal{C}v\big)(x) &= -\int_{x_0}^{x_1} \phi(x,y)\,v(y,t)\,dy && \mathrm{Dom}(\mathcal{C}) = X
\end{aligned} \tag{3.25}$$

Nous pouvons reformuler le problème (3.23-3.24) sous forme d'un problème de Cauchy :

$$\begin{cases} \dot{v} = \big(\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C}\big)v \qquad \mathrm{Dom}(\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C}) = \Big\{v \in W^{1,1}([x_0,x_1])\,|v(x_0) = L(v)\Big\} \\ v(0) = v_0 \end{cases} \tag{3.26}$$

L'opérateur multiplicatif $\mathcal{B}$ et l'opérateur intégral $\mathcal{C}$ sont définis sur X et sont bornés. L'opérateur de dérivation $\mathcal{A}$ est un opérateur de transport. Il nécessite que v soit dérivable et de dérivée appartenant à X, il faut de plus ajouter la condition de bord à son domaine. Les résultats qui vont suivre vont permettre de justifier l'étude du spectre de l'opérateur $(\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C})$ et notamment l'étude des valeurs propres de cet opérateur afin d'établir si l'équilibre correspondant est stable ou non. Nous ne détaillerons pas ici ces différents résultats, les preuves étant faites en [23], la théorie sur les semi-groupes fortements continus d'opérateurs linéaires bornés est quant-à elle disponible en [21].

Proposition 3.9 *L'opérateur $(\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C})$ génère un semi-groupe fortement continu $\{\mathcal{T}(t)\}_{t\geq 0}$ d'opérateurs linéaires bornés sur X.*

Cette proposition assure que le problème de Cauchy (3.26) est bien posé et qu'il y a donc existence et unicité des solutions. La solution de ce problème est alors donnée par :

$$v(x,t) = \big(\mathcal{T}(t)v_0\big)(x)$$

Nous pouvons alors définir la borne de croissance ω_0 de ce semi-groupe par :

$$\omega_0 := \inf\Big\{\omega \in \mathbb{R} : \exists\, M_\omega \geq 1 \text{ tel que } \forall t \geq 0,\ \|T(t)\| \leq M_\omega e^{\omega\, t}\Big\}$$

L'équilibre u^* sera alors localement asymptotiquement stable si $\omega_0 < 0$ et instable si $\omega_0 > 0$.

Proposition 3.10 *Le semi-groupe $\{\mathcal{T}(t)\}_{t\geq 0}$ est compact pour t suffisamment grand.*

Avec l'hypothèse 3.19 de séparabilité, on a immédiatement que $\mathcal{C}$ est un opérateur borné de rang fini donc compact. La preuve que le semi-groupe généré par $(\mathcal{A}+\mathcal{B})$ est compact pour t suffisamment grand est faite en [23].

Il en découle que ω_0 est exactement la partie réelle de la valeur propre dominante de $(\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C})$ (confer [21]). Nous allons donc être amené à étudier le spectre ponctuel du générateur du semi-groupe, ce qui va être fait dans la section 3.3.3.

Nous allons finalement donner un résultat qui va simplifier l'étude de la stabilité de l'équilibre trivial :

Proposition 3.11 *Le semi-groupe $\{\mathcal{T}(t)\}_{t\geq 0}$ associé à l'équilibre nul $u^* = 0$ est positif.*

La positivité du semi-groupe signifie que pour tout $v \in X$ avec $v \geq 0$ (c'est-à-dire $v(x) \geq 0$ presque partout) on a pour tout $t \geq 0$, $\mathcal{T}(t)v \geq 0$. Lorsque le semi-groupe est positif, la valeur propre dominante du générateur de ce semi-groupe est réelle, ce qui va simplifier l'étude de l'équation caractéristique, comme nous le verrons dans la section qui suit.

3.3.3 Spectre du linéarisé

Nous avons vu précédemment que le spectre de l'opérateur $\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C}$ était donné par les solutions de l'équation caractéristique :

$$(\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C})v = \lambda\, v \tag{3.27}$$

Afin d'obtenir celle-ci, introduisons les notations :

$$\begin{aligned}
\mathbf{W}_k^{\alpha}(t) &:= \int_{x_0}^{x_1} V(x)\,\alpha_k(x)\,v(x,t)\,dx && k \in [\![1,N]\!] \\
\mathbf{W}_k^{\beta}(t) &:= \int_{x_0}^{x_1} e^x\,\beta_k(x)\,v(x,t)\,dx && k \in [\![1,N]\!] \\
\mathbf{W}^{G}(t) &:= \int_{x_0}^{x_1} G^*(x)\,v(x,t)\,dx \\
\gamma_k &:= \int_{x_0}^{x_1} u^*(x)\,V(x)\,\alpha_k(x)\,dx && k \in [\![1,N]\!]
\end{aligned} \tag{3.28}$$

Ainsi que le vecteur de dimension $P = 2N+1$:

$$\mathbf{W}(t) := \Big(\mathbf{W}^G(t), \big(\mathbf{W}_k^{\alpha}(t)\big)_{k=1..N}, \big(\mathbf{W}_k^{\beta}(t)\big)_{k=1..N}\Big)$$

Les notations précédemment introduites nous permettre de réécrire la dynamique du linéarisé ainsi :

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t}v(x,t) = &- e^{-x}\,\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\,\frac{\partial}{\partial x}v(x,t) \\
&- \left(\mathcal{M}\Big(x,u^*\Big) + \frac{d}{dx}\Big(e^{-x}\,\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\Big)\right) v(x,t) \\
&- H(x,\mathbf{W}(t))
\end{aligned}$$

Avec :

$$\begin{aligned}
H(x,\mathbf{W}(t)) := &\sum_{k=1}^{N} k_a\,k_c\,\frac{d}{dx}\left(e^{-x}\,u^*(x)\,V(x)\,\alpha_k(x)\right)\mathbf{W}_k^{\beta}(t) + \sum_{k=1}^{N}\beta_k(x)\,u^*(x)\,\mathbf{W}_k^{\alpha}(t) \\
:= &\sum_{i=1}^{P} h_i(x)\,\mathbf{W}_i(t)
\end{aligned}$$

Faisons de même pour la condition de bord :

$$\begin{aligned}
v(x_0,t) = &\frac{k_r\,(1-k_c)}{k_c\,\mathcal{G}\Big(x_0,u^*\Big)}\mathbf{W}^G(t) + \sum_{k=1}^{N}\frac{k_r\,(1-k_c)\,k_a\,\gamma_k - u^*(x_0)\,k_c\,k_a\,V(x_0)\,\alpha_k(x_0)}{\mathcal{G}\Big(x_0,u^*\Big)}\,\mathbf{W}_k^{\beta}(t) \\
:= &\sum_{i=1}^{P} a_i\,\mathbf{W}_i(t)
\end{aligned}$$

Il ne nous reste maintenant à trouver les $\lambda \in \mathbb{C}$ tels qu'il existe $v \neq 0$ vérifiant (3.28) ainsi que l'équation différentielle suivante :

$$\begin{aligned} & e^{-x}\,\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\,\frac{d}{dx}v(x) + \left(\mathcal{M}\Big(x,u^*\Big) + \frac{d}{dx}\Big(e^{-x}\,\mathcal{G}\Big(x,u^*\Big)\Big) + \lambda\right) v(x) = -H\Big(x,\mathbf{W}\Big) \\ & v(x_0) = \sum_{i=1}^{P} a_i\,\mathbf{W}_i \end{aligned} \tag{3.29}$$

Les solutions de (3.29) à $\mathbf{W}$ fixé sont de la forme :

$$v(x) = \left[\sum_{i=1}^{P} l_i(x,\lambda)\,\mathbf{W}_i\right] f(x,\lambda)$$

Avec :

$$f(x,\lambda) := \frac{e^{-x_0}\,G^*(x_0)}{e^{-x}\,G^*(x)}\exp\left\{-\int_{x_0}^{x}\frac{M^*(y)+\lambda}{e^{-y}\,G^*(y)}dy\right\}$$

$$l_i(x,\lambda) := a_i - \int_{x_0}^{x}\frac{h_i\Big(y\Big)}{e^{-y}\,G^*(y)\,f(y,\lambda)}dy$$

Les solutions v s'expriment donc en fonction de $\mathbf{W}$ qui lui aussi dépend de v. Il ne nous reste plus qu'à rechercher les solutions vérifiant (3.28), ce qui nous amène à résoudre un système linéaire de dimension P. λ sera valeur propre si et seulement si ce système linéaire (dépendant de λ) admet une solution $\mathbf{W}$ non nulle. Il en découle la proposition suivante :

Proposition 3.12 *λ est valeur propre de l'opérateur $\mathcal{A}+\mathcal{B}+\mathcal{C}$ si et seulement si le déterminant de la matrice $\Big(M(\lambda)-Id\Big)$ est nul où $M(\lambda)$ est une matrice de dimension P dont les coefficients valent pour tout $i \in [\![1,P]\!]$:*

$$\begin{aligned} m_{1,i}(\lambda) &= \int_{x_0}^{x_1} G^*(x)\,l_i(x,\lambda)\,f(x,\lambda)\,dx \\ m_{1+k,i}(\lambda) &= \int_{x_0}^{x_1} V(x)\,\alpha_k(x)\,l_i(x,\lambda)\,f(x,\lambda)\,dx \qquad \textit{pour } k \in [\![1,N]\!] \\ m_{1+N+k,i}(\lambda) &= \int_{x_0}^{x_1} e^x\,\beta_k(x)\,l_i(x,\lambda)\,f(x,\lambda)\,dx \qquad \textit{pour } k \in [\![1,N]\!] \end{aligned}$$

Corollaire 3.2 *Un équilibre positif u^* est localement asymptotiquement stable si pour tout λ complexe à partie réelle positive ou nulle, le déterminant de la matrice $\Big(M(\lambda)-Id\Big)$ est non nul.*

Il est difficile d'en dire plus concernant la stabilité d'un tel équilibre positif, cependant nous pouvons avoir le résultat suivant concernant la stabilité locale de l'équilibre trivial $u^*=0$:

Proposition 3.13 *L'équilibre nul est localement asymptotiquement stable si et seulement si :*

$$R_0(0) < 1$$

où $R_0(u)$ est le nombre basique de reproduction associé à la fonction u défini en (3.6) et valant ici en 0 :

$$R_0(0) = \frac{k_r\,(1-k_c)\,e^{-x_0}}{k_c}\int_{x_0}^{x_1} e^x\,\mathcal{Q}\Big(x,0\Big)\,dx$$

L'équation caractéristique de l'équilibre nul prend la forme simplifiée suivante :

$$\begin{aligned} \lambda\, v(x) &= -e^{-x}\, \mathcal{G}\Big(x_0, 0\Big)\, \frac{d}{dx} v(x) - \left[\mathcal{M}\Big(x, 0\Big) + \frac{d}{dx}\left(e^{-x}\, \mathcal{G}\Big(x, 0\Big)\right)\right] v(x) \\ v(x_0) &= \frac{k_r\,(1-k_c)}{k_c\, \mathcal{G}\Big(x, 0\Big)}\, \mathbf{W}^G \end{aligned} \tag{3.30}$$

Nous pouvons calculer aisément la solution de la première équation :

$$v(x) = v(x_0), \frac{e^{-x_0}\, \mathcal{G}\Big(x_0, 0\Big)}{e^{-x}\, \mathcal{G}\Big(x, 0\Big)}\, \exp\left\{ -\int_{x_0}^{x} \frac{\mathcal{M}\Big(y, 0\Big) + \lambda}{e^{-y}\, \mathcal{G}\Big(y, 0\Big)} dy \right\}$$

Solution à laquelle est associé :

$$\mathbf{W}^G = v(x_0)\, e^{-x_0}\, \mathcal{G}\Big(x_0, 0\Big) \int_{x_0}^{x_1} e^{x}\, \exp\left\{ -\int_{x_0}^{x} \frac{\mathcal{M}\Big(y, 0\Big) + \lambda}{e^{-y}\, \mathcal{G}\Big(y, 0\Big)} dy \right\} dx$$

Finalement, en injectant cette dernière expression dans celle de la condition de bord de (3.30), nous obtenons qu'il y a existence d'une solution (non nulle) si et seulement si λ vérifie l'équation caractéristique suivante :

$$\frac{k_r\,(1-k_c)\, e^{-x_0}}{k_c} \int_{x_0}^{x_1} e^{x}\, \mathcal{Q}\Big(x, 0\Big)\, \exp\left\{ -\lambda \int_{x_0}^{x} \frac{dy}{e^{-y}\, \mathcal{G}\Big(y, 0\Big)} \right\} dx = 1$$

Nous avons vu dans la section précédente que la valeur propre dominante du spectre de l'équilibre nul est réelle. La fonction intervenant dans l'équation caractéristique étant décroissante en $\lambda \in \mathbb{R}$ et tendant vers 0 quand λ tend vers l'infini, nous aurons stabilité de l'équilibre nul si et seulement si :

$$\frac{k_r\,(1-k_c)\, e^{-x_0}}{k_c} \int_{x_0}^{x_1} e^{x}\, \mathcal{Q}\Big(x, 0\Big)\, dx < 1$$

C'est-à-dire :

$$R_0(0) < 1$$

3.3.4 Exemple d'application

Dans cette section, nous allons illustrer les précédents résultats sur un exemple. Le choix des fonctions utilisées n'est pas forcément des plus réalistes biologiquement, mais cela nous permettra de pousser l'étude mathématique un peu plus loin.

$$\begin{aligned} &V(x) = e^{\nu x} \\ &p(x, y) = e^{\rho(x-y)} = e^{\rho x}\, e^{-\rho y} \\ &m_{ext}\,(x) = M_0\, e^{-\rho x} \\ &g_{ext}\,(x) = G_0\, e^{\rho x} \end{aligned}$$

Le volume filtré V est une fonction allométrique. L'efficacité de prédation dépend quant à elle du rapport entre les masses du prédateur et de la proie, ce qui se traduit par le

fait qu'elle dépend de la différence entre les logarithmes de leur masse, c'est-à-dire de $x - y$. Dans ce cas on a $p(x, y) = \alpha(x)\,\beta(y)$ avec $\alpha(x) = e^{\rho x}$ et $\beta(y) = e^{-\rho y}$, ce qui correspond à $N = 1$ et $P = 3$. M_0 et G_0 représentent respectivement l'intensité de la mortalité extérieure et l'abondance de la ressource extérieure. Afin d'alléger les notations, introduisons les constantes :

$$\gamma := e^{-x_0}\,\frac{k_r\,(1-k_c)}{k_c} \qquad \text{et} \qquad \tau := 1 - \nu - 2\rho$$

Proposition 3.14 *Supposons $\tau \neq 0$. Une condition nécessaire et suffisante d'existence d'un (unique) équilibre positif est donnée par (3.31).*

$$R_0(0) > 1$$

C'est-à dire :

$$\gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x\, q\left(x, \frac{M_0}{G_0}\right) dx > 1 \tag{3.31}$$

Avec :

$$q(x, Z) := \exp\left\{\frac{Z}{k_a\,k_c\,\tau}\left(e^{\tau\,x_0} - e^{\tau\,x}\right)\right\}$$

Remarque 3.9 *Grâce à la proposition 3.13, on en déduit immédiatement que soit l'équilibre nul est stable et il n'y a pas d'équilibre positif, soit l'équilibre nul est instable et il y a existence d'un unique équilibre positif.*

Pour obtenir les éventuels équilibres positifs du modèle, conformément aux résultats obtenus en section 3.3.1, nous allons être amenés à chercher les points fixes dans le cône positif ${\mathbb{R}_+^*}^3$ de l'application définie en (3.22) avec ici :

$$\begin{aligned}
\mathbf{I}^\alpha &= \int_{x_0}^{x_1} e^{(\nu+\rho)y} u^*(y)\,dy \\
\mathbf{I}^\beta &= \int_{x_0}^{x_1} e^{(1-\rho)y} u^*(y)\,dy \\
\mathbf{I}^{ext} &= \int_{x_0}^{x_1} G_0\,e^{(\nu+\rho)y} u^*(y)\,dy
\end{aligned}$$

Dans ce cas précis $\mathbf{I}^{ext} = G_0\,\mathbf{I}^\alpha$ pour tout u^*. Ceci nous permet donc de restreindre la recherche de points fixes à ${\mathbb{R}_+^*}^2$. Introduisons la notation suivante :

$$\mathbf{U} = \frac{M_0 + \mathbf{I}^\alpha}{G_0 + \mathbf{I}^\beta}$$

Sous l'hypothèse $\tau \neq 0$, le calcul explicite de l'intégrale intervenant dans (3.21) nous donne :

$$u^*(x) = \mathbf{I}^\alpha\,\gamma\,e^{(\tau+\rho)\,x}\,q(x, \mathbf{U}) \tag{3.32}$$

Il faut donc obtenir les solutions dans ${\mathbb{R}_+^*}^2$ de :

$$\begin{aligned}
\mathbf{I}^\alpha &= \mathbf{I}^\alpha\,\gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x\,q(x, \mathbf{U})\,dx \\
\mathbf{I}^\beta &= \mathbf{I}^\alpha\,\gamma \int_{x_0}^{x_1} e^{(1+\tau)x}\,q(x, \mathbf{U})\,dx
\end{aligned} \tag{3.33}$$

Ou de manière équivalente la résolution dans $\mathbb{R}_+^{*\,2}$ de (3.34-3.35) :

$$1 = \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, \mathbf{U}) \, dx \tag{3.34}$$

$$\mathbf{U} = \frac{M_0 + \mathbf{I}^\alpha}{G_0 + \mathbf{I}^\alpha \, \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^{(1+\tau)x} \, q(x, \mathbf{U}) \, dx} \tag{3.35}$$

Remarquons que (3.34) n'est autre que la condition nécessaire (3.4) portant sur le nombre basique de reproduction. Nous avons $Z \mapsto \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, Z) \, dx$ continue et strictement décroissante sur $\mathbb{R}^+$, de plus il est clair que :

$$\lim_{Z \to +\infty} \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, Z) \, dx = 0$$

Le théorème des valeurs intermédiaires nous permet donc d'obtenir une condition nécessaire et suffisante d'existence d'une solution positive (unique qui plus est) de (3.34) qui est :

$$\gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, 0) \, dx = \gamma \left(e^{x_1} - e^{x_0} \right) > 1 \tag{3.36}$$

Supposons cette condition vérifiée, $\mathbf{U} > 0$ étant la solution de (3.34). Nous devons donc chercher pour cette valeur de $\mathbf{U}$ les $\mathbf{I}^\alpha$ positifs vérifiant (3.35). Pour cela, remarquons dans un premier temps que (3.35) peut s'écrire sous la forme :

$$\mathbf{I}^\alpha \underbrace{\left(1 - \mathbf{U} \, \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^{(1+\tau)x} \, q(x, \mathbf{U}) \, dx \right)}_{g(\mathbf{U})} = \mathbf{U} \, G_0 - M_0 \tag{3.37}$$

Nous allons montrer que $g(\mathbf{U}) > 0$, pour cela réalisons une intégration par partie. Nous obtenons sachant que (3.34) est vérifiée :

$$\begin{aligned} g(\mathbf{U}) &= 1 + \gamma \, k_a \, k_c \left(e^{x_1} \, q(x_1, \mathbf{U}) - e^{x_0} \, q(x_0, \mathbf{U}) - \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, \mathbf{U}) \, dx \right) \\ &= 1 + \gamma \, k_a \, k_c \left(e^{x_1} \, q(x_1, \mathbf{U}) - e^{x_0} - \frac{1}{\gamma} \right) \end{aligned}$$

En remarquant que $q(x_1, \mathbf{U}) > 0$, en remplaçant γ par son expression et finalement en majorant k_r par 1 nous obtenons :

$$g(\mathbf{U}) > 1 - k_a \, k_c \left(k_r \, \frac{1 - k_c}{k_c} + 1 \right) > 1 - k_a > 0$$

Afin qu'il y ait une solution positive $\mathbf{I}^\alpha$ de (3.37), il faut et il suffit donc que :

$$\mathbf{U} > \frac{M_0}{G_0} \tag{3.38}$$

Nous avons vu que $Z \mapsto \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, Z) \, dx$ est décroissante sur $]0; +\infty[$ et vaut 1 en $\mathbf{U}$. La condition (3.38) est donc vérifiée si et seulement si :

$$\gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q\left(x, \frac{M_0}{G_0} \right) dx > 1$$

Ce qui achève la démonstration de la proposition 3.14.

Supposons maintenant l'existence d'un équilibre positif u^* auquel est associé les constantes $\mathbf{I}^\alpha$, $\mathbf{I}^\beta$ et $\mathbf{U}$. Pour étudier la stabilité locale de cet équilibre, nous allons utiliser la proposition 3.12 et nous devons donc obtenir les zéros du déterminant de $(M(\lambda) - Id)$ qui est dans ce cas une matrice de dimension trois. Ici encore nous allons réduire le problème à l'obtention des zéros du déterminant d'une matrice de dimension deux.

Nous obtenons après quelques longs et fastidueux calculs les valeurs des coefficients $(m_{i,j})_{1\leq i,j\leq 3}$ de $M(\lambda)$:

$$\begin{aligned}
m_{11}(\lambda) &= \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x\, q(x,\mathbf{U})\, \phi(x,\lambda)\, dx \\
m_{12}(\lambda) &= -\gamma\, \mathbf{I}^\alpha \int_{x_0}^{x_1} e^x\, q(x,\mathbf{U})\, \phi(x,\lambda)\, \psi(x,\lambda)\, dx \\
m_{13}(\lambda) &= -\mathbf{U}\, m_{12}(\lambda)
\end{aligned}$$

Les coefficients de la seconde ligne sont proportionnels à ceux de la première. Pour $k = 1..3$, on a :

$$m_{2k}(\lambda) = \frac{1}{k_a\, k_c\, (G_0 + \mathbf{I}^\beta)}\, m_{1k}(\lambda)$$

Et ceux de la troisième ligne valent quant-à eux :

$$\begin{aligned}
m_{31}(\lambda) &= \frac{\gamma}{k_a\, k_c\, (G_0 + \mathbf{I}^\beta)} \int_{x_0}^{x_1} e^{(1+\tau)\, x}\, q(x,\mathbf{U})\, \phi(x,\lambda)\, dx \\
m_{32}(\lambda) &= -\frac{\gamma\, \mathbf{I}^\alpha}{k_a\, k_c\, (G_0 + \mathbf{I}^\beta)} \int_{x_0}^{x_1} e^{(1+\tau)\, x}\, q(x,\mathbf{U})\, \phi(x,\lambda)\, \psi(x,\lambda)\, dx \\
m_{33}(\lambda) &= -\mathbf{U}\, m_{32}(\lambda)
\end{aligned}$$

où les fonctions ϕ et ψ sont définies par :

$$\begin{aligned}
\phi(x,\lambda) &= \exp\left\{ \frac{\lambda}{\left(G_0 + \mathbf{I}^\beta\right) k_a\, k_c\, \rho} \left(e^{\rho\, x_0} - e^{\rho\, x} \right) \right\} \\
\psi(x,\lambda) &= \int_{x_0}^{x} \phi(y,-\lambda)\, dy
\end{aligned}$$

Sachant que la seconde ligne de $M(\lambda)$ est proportionnelle à la première, la résolution de $M(\lambda) = Id$ est équivalente à la résolution de $\hat{M}(\lambda) = Id$ où $\hat{M}(\lambda)$ est une matrice de dimension deux dont les coefficients valent :

$$\begin{aligned}
\hat{m}_{11}(\lambda) &= m_{11}(\lambda) + \frac{1}{\left(G_0 + \mathbf{I}^\beta\right) k_a\, k_c}\, m_{12}(\lambda) \\
\hat{m}_{21}(\lambda) &= m_{31}(\lambda) + \frac{1}{\left(G_0 + \mathbf{I}^\beta\right) k_a\, k_c}\, m_{32}(\lambda) \\
\hat{m}_{12}(\lambda) &= -\mathbf{U}\, m_{12}(\lambda) \\
\hat{m}_{22}(\lambda) &= -\mathbf{U}\, m_{32}(\lambda)
\end{aligned}$$

L'équation caractéristique est donc ici :

$$\left(\hat{m}_{11}(\lambda) - 1\right)\left(\hat{m}_{22}(\lambda) - 1\right) - \hat{m}_{21}(\lambda)\, \hat{m}_{12}(\lambda) = 0 \tag{3.39}$$

Il est néanmoins difficile d'en dire plus. Pour que l'équilibre considéré soit asymptotiquement stable, il suffit que toutes les solutions de (3.39) aient une partie réelle strictement négative. Poursuivons numériquement. Le jeu de paramètre que nous utiliserons est le suivant : $x_0 = 0$, $x_1 = 5$, $k_a = 0.7$, $k_c = 0.8$, $k_r = 0.8$, $\beta_v = 0.4$, $\rho = 1.5$, $M_0 = 0.3$ et nous ferons varier G_0 afin de présenter les différents comportements du modèle et mettre en évidence une bifurcation de Hopf. Le paramètre G_0 est pour rappel la quantité de ressource dans le milieu.

Sur la figure Fig. 3.5 nous avons tracé la fonction $Z \mapsto \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, Z) \, dx$ intervenant dans la résolution de (3.34). Ici cette fonction est égale à 1 pour $Z \approx 4.6$. Deux cas de figure peuvent se produire : soit $M_0/G_0 < 4.6$ auquel cas il y aura un unique équilibre positif et l'équilibre trivial sera instable, soit $M_0/G_0 > 4.6$ et dans ce cas l'équilibre trivial est linéairement asymptotiquement stable et il n'y a pas d'équilibre positif. Avec le choix de paramètres réalisé, pour qu'il y ait un équilibre positif, il faut et il suffit que $G_0 > 0.0652$.

La figure Fig. 3.6 illustre le fait que l'équilibre positif quand il existe n'est pas toujours stable. On peut constater que pour $G_0 = 0.6$, le système oscille. Sur le graphe (b), nous avons tracé en rouge l'équilibre du modèle, en vert l'état du spectre à un certain instant fixé. Les lignes en pointillés correspondent à l'enveloppe de la dynamique du spectre une fois le régime périodique atteint. Sur la figure 3.7, nous avons fait varier G_0 et observé le comportement asymptotique du modèle afin de réaliser un graphe de bifurcation. Nous avons tracé en ordonnée le rapport entre le biovolume maximum et le biovolume minimum atteint au cours d'une éventuelle période. On s'aperçoit que pour G_0 faible, ce rapport vaut un, il n'y a pas d'oscillations. A vrai dire ce rapport pourrait rester égal à un même dans le cas où il y aurait des oscillations, il suffirait que celles-ci aient lieu à biovolume constant, néanmoins il semble numériquement que ce ne soit pas le cas ici. Pour $G_0 > 0.27$, on observe numériquement des oscillations.

Finalement sur la figure Fig. 3.8, nous avons étudié numériquement le spectre du linéarisé. Le graphique (a) représente l'allure du spectre pour $G_0 = 0.11$. Afin de rendre plus lisible la figure, nous avons tracé l'inverse de la norme du déterminant de $\hat{M}(\lambda) - Id$. Ainsi les zéros de ce déterminant (et donc les valeurs propres du linéarisé) apparaissent comme des pôles sur le graphique. Pour cette valeur de G_0 on s'aperçoit qu'une des valeurs propres est imaginaire pure, on se trouve sur le lieu bifurcation. Sur la figure (b), nous avons suivi cette valeur propre lorsque G_0 varie. Lorsque G_0 est faible, elle se trouve à gauche de l'axe des imaginaires (toutes les autres semblent l'être aussi), le système est stable. Pour $G_0 \approx 0.11$, il y a une bifurcation de Hopf, cette valeur propre traverse l'axe imaginaire et le système se met à osciller.

Remarque 3.10 *Le fait qu'on obtienne une valeur de bifurcation de* 0.11 *avec l'étude du spectre et une valeur de* 0.27 *avec les simulations du modèle est tout de même un peu dérangeant. Cela provient du schéma numérique utilisé pour simuler le modèle. Sans entrer dans les détails, afin d'obtenir un résultat plus juste avec les simulations, il faudrait une discrétisation très fine de l'ensemble* $[x_0, x_1]$*, ce qui impliquerait une discrétisation très fine du temps, les simulations seraient alors très couteuses en temps.*

Nous avons montré dans cette section que sous certaines conditions, l'étude de la stabilité des équilibres passait par l'étude des valeurs propres du linéarisé. Néanmoins les résultats obtenus sont très difficilement exploitables : l'obtention des zéros de l'équation caractéristique est quasi jamais réalisable analytiquement et ce, même dans des cas d'école très

simple comme celui que nous venons de voir. Qui plus est, nous avons travaillé ici sur un modèle ne comprenant pas la dynamique de la ressource. Il pourrait être intéressant d'étudier la stabilité des équilibres dans le cas où la ressource est elle aussi modélisée.

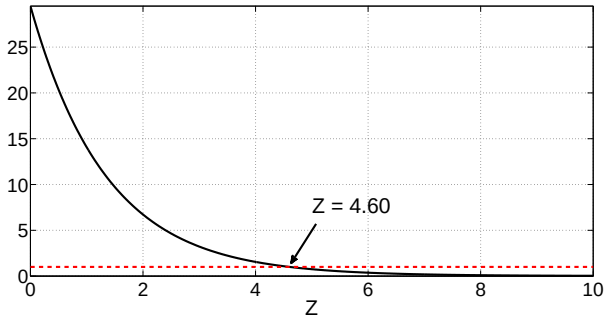
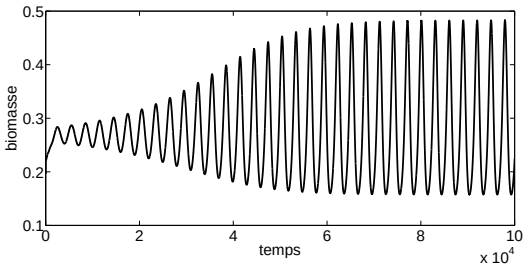
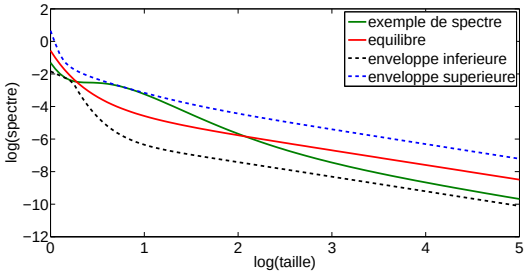


FIG. 3.5: Graphe de la fonction $Z \mapsto \gamma \int_{x_0}^{x_1} e^x \, q(x, Z) \, dx$. La valeur $Z \approx 4.6$ correspond à la solution $\mathbf{U}$ de (3.34).



(a) évolution de la biomasse totale en fonction du temps



(b) équilibre obtenu et enveloppe du spectre

FIG. 3.6: Oscillations observées dans le cas où $G_0 = 0.6$.

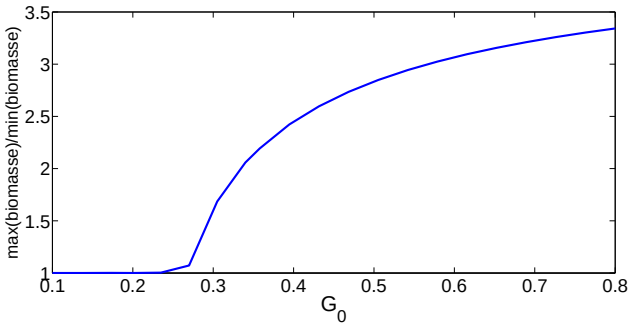
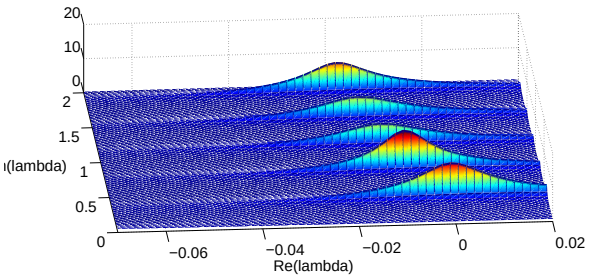
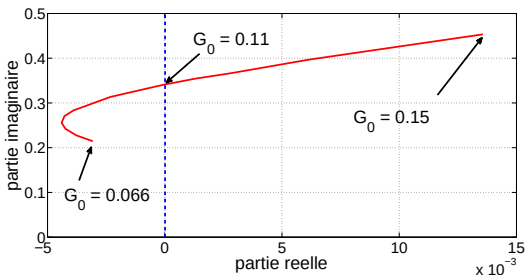


FIG. 3.7: Graphe de bifurcation en fonction du paramètre G_0.



(a) spectre obtenu pour $G_0 = 0.11$



(b) évolution en fonction de G_0 de la valeur propre traversant l'axe imaginaire

FIG. 3.8: Spectre du linéarisé autour de l'équilibre positif

Chapitre 4

Modèle avec structuration discrète

Sommaire

4.1 Modèle étudié : généralités 72
4.1.1 Hypothèses 72
4.1.2 Quelques premières propriétés 73
4.2 Une version sans cannibalisme 76
4.2.1 Réduction du modèle 77
4.2.2 Résultats classiques du modèle réduit 81
4.2.3 Ajout d'un contrôle positif 82
4.2.4 Stabilisation locale de l'équilibre avec un contrôle positif non différentiable 84
4.3 Une version avec prédation en chaine trophique 88
4.3.1 Équations du modèle 88
4.3.2 Équilibres du modèle 88
4.3.3 Simulations numériques et diagramme de bifurcation 90
4.4 Étude du cannibalisme dans un modèle à deux classes de taille 94
4.4.1 Généralités 94
4.4.2 Approche lent-rapide 97
4.4.3 Étude des nappes lentes 98
4.4.4 Sans cannibalisme 100
4.4.5 Ajout de cannibalisme et stabilisation de l'équilibre 102
4.4.6 Simulations numériques 106
4.5 Autres aspects bénéfiques du cannibalisme 109
4.5.1 Cannibalisme et invasibilité 109
4.5.2 Illustration numérique de quelques autres aspects 116
4.6 Conclusions et perspectives 118

Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser au modèle avec une structuration discrète mis en place au chapitre 2, section 2.4. Après avoir donné quelques résultats dans le cadre général, nous nous attacherons à l'étude de quelques cas particuliers. Nous étudierons un modèle sans cannibalisme, un modèle avec prédation en chaine trophique et nous mettrons en avant certains aspects bénéfiques du cannibalisme dans un modèle comprenant deux classes de taille.

4.1 Modèle étudié : généralités

Le modèle mis en place au chapitre 2 est le suivant :

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= \Phi(R) - \sum_{i=1}^{q} f_{i,R}(R,N)N_i \\
\dot{N}_1 &= \alpha f_q(R,N)N_q - \beta_1 f_1(R,N)N_1 - \mu_1^{ext}N_1 - \mu_1(R,N) \\
\dot{N}_i &= \beta_{i-1} f_{i-1}(R,N)N_{i-1} - \beta_i f_i(R,N)N_i - \mu_i^{ext}N_i - \mu_i(R,N) \qquad \forall i \in [\![2, q-1]\!] \\
\dot{N}_q &= \beta_{q-1} f_{q-1}(R,N)N_{q-1} - \mu_q^{ext}N_q - \mu_q(R,N)
\end{aligned} \tag{4.1}$$

R désigne la biomasse de ressource et N_i le nombre d'individus de la classe de taille i, chacun de ces individus ayant une masse m_i. L'ensemble des prédateurs est désigné par le vecteur $N = (N_1, N_2, \ldots, N_q)^T$.

Φ est le taux de croissance de la ressource. Les fonctions réponses f_i en biomasse par unité de temps et les mortalités par cannibalisme μ_i en nombre d'individu par unité de temps sont de la forme :

$$f_i(R,N) = f_{i,R}(R,N) + \sum_{j=1}^{q} f_{i,j}(R,N) \tag{4.2}$$

$$\mu_i(R,N) = \frac{1}{m_i} \sum_{j=1}^{q} f_{j,i}(R,N)N_j \tag{4.3}$$

Les fonctions $f_{i,j}$ correspondant à la biomasse acquise par unité de temps par un individu de la classe de taille i par prédation sur la classe de taille j. Les constantes α et β_i, obtenues afin d'avoir une certaine conservation du nombre d'individus et de la biomasse du système, valent :

$$\alpha = \frac{\varepsilon k_a}{m_1} \qquad \text{et} \qquad \beta_i = \frac{k_a}{m_{i+1} - m_i} \tag{4.4}$$

4.1.1 Hypothèses

Dans toute la suite du chapitre, sauf mention contraire, nous nous placerons dans le cadre des hypothèses générales suivantes :

Hypothèse 4.1

1. $\forall i \in [\![1, q-1]\!]$, $m_{i+1} > m_i$

2. $\forall i \in [\![1,q]\!]$, $\mu_i^{ext} > 0$

3. $k_a, \varepsilon \in]0,1]$

4. Φ est continuement dérivable et vérifie les hypothèses suivantes :

   (a) $\Phi(0) = \Phi(K_{cap}) = 0$

   (b) $\forall R \in]0, K_{cap}[$, $\Phi(R) > 0$

   (c) $\Phi'(0) > 0 \qquad \text{et} \qquad \Phi'(K_{cap}) < 0$

5. Les fonctions $f_{i,j}$ et $f_{i,R}$ sont positives, continuement différentiables. De plus :

   (a) $N_j = 0 \;\Rightarrow\; f_{i,j}(R,N) = 0 \qquad \text{et} \qquad R = 0 \;\Rightarrow\; f_{i,R}(R,N) = 0$

   (b) Pour tout i appartenant à $[\![1,q]\!]$ au moins une des fonctions suivantes est, en fixant les autres variables, strictement positive :

$$N_j \mapsto \frac{\partial f_{i,j}}{\partial N_j}(R,N) \quad j \in [\![1,q]\!] \qquad , \quad R \mapsto \frac{\partial f_{i,R}}{\partial R}(R,N)$$

   (c) Il existe i appartenant à $[\![1,q]\!]$ tel que pour tout N fixé la fonction suivante soit strictement positive :

$$R \mapsto \frac{\partial f_{i,R}}{\partial R}(R,N)$$

D'un point de vue biologique, l'hypothèse (5-a) signifie que si il n'y a pas d'individus dans une classe de taille (ou si il n'y a pas de ressource), l'énergie acquise par prédation sur cette classe (resp. sur la ressource) sera nulle. L'hypothèse (5-b) impose que chaque individu se nourrit par prédation sur au moins une classe de taille ou sur la ressource. Plus il y a d'individus dans la classe de taille prédatée (resp. plus la ressource est abondante), plus l'énergie acquise est grande dans un environnement extérieur fixé, c'est-à-dire pour des quantités d'individus fixées dans les autres classes de tailles. Finalement, l'hypothèse (5-c) signifie qu'au moins une classe de taille se nourrit de la ressource, ce qui assure la connexion entre la dynamique de la ressource et celle des prédateurs.

4.1.2 Quelques premières propriétés

Dans toute ce chapitre, nous noterons $\Omega :=]0, K_c[\times \mathbb{R}_+^{*\,q}$, $\bar{\Omega}$ sa fermeture et $Fr(\Omega)$ sa frontière. Ω étant un ouvert, on a $Fr(\Omega) = \bar{\Omega} \setminus \Omega$.

La condition initiale sera toujours prise dans Ω.

Proposition 4.1 *Le domaine Ω est positivement invariant par le semi-flot positif généré par (4.1).*

Afin d'obtenir ce résultat, il suffit de montrer que le champ n'est pas sortant sur $Fr(\Omega)$. Ici on a d'après les hypothèses :

$$\begin{array}{lcl} R = 0, N \geq \mathbf{0} & \Longrightarrow & \dot{R} = 0 \\ R = K_c, N \geq \mathbf{0} & \Longrightarrow & \dot{R} = -\sum_{i=1}^{q} f_{i,R}(K_c, N) N_i \leq 0 \\ N_1 = 0, R \geq 0, N \geq \mathbf{0} & \Longrightarrow & \dot{N}_1 = \alpha . f_q(R, N) \geq 0 \end{array}$$

et $\forall i \in [\![2, q]\!]$:

$$N_i = 0, R \geq 0, N \geq \mathbf{0} \quad \Longrightarrow \quad \dot{N}_i = \beta_{i-1} f_{i-1}(R, N) N_{i-1} \geq 0$$

Proposition 4.2 *Pour toute condition initiale dans Ω, la trajectoire issue de cette condition initiale reste dans un domaine borné inclus dans Ω.*

Pour montrer cela, considérons la biomasse totale du système à l'instant t, c'est-à-dire la fonction B définie ainsi :

$$B(t) = R(t) + \sum_{i=1}^{q} m_i N_i(t) \tag{4.5}$$

On obtient en utilisant les relations (4.2),(4.3),(4.4) l'expression de la dérivée de B :

$$\dot{B} = \Phi(R) - (1 - k_a) \sum_{i=1}^{q-1} f_i(R, N) N_i - (1 - \varepsilon k_a) f_q(R, N) N_q - \sum_{i=1}^{q} m_i \mu_i^{ext} N_i$$

Les constantes ε et k_a appartenant à $]0, 1]$, il en découle dans Ω la majoration suivante :

$$\dot{B} \leq \Phi(R) - \sum_{i=1}^{q} m_i \mu_i^{ext} N_i \leq \Phi_{\max} - \mu_{\min} B + \mu_{\min} R$$

Avec :

$$\mu_{\min} = \min_{i \in [\![1,q]\!]} \left(\mu_i^{ext} \right) \qquad \text{et} \qquad \Phi_{\max} = \sup_{[0, K_c]} \Phi$$

Finalement, on en déduit sachant que Ω est invariant et donc $\mu_{\min} R \leq \mu_{\min} K_c$:

$$B(t) \leq B(0) e^{-\mu_{\min} t} + \left(\frac{\Phi_{\max}}{\mu_{\min}} + K_c \right) \left(1 - e^{-\mu_{\min} t} \right)$$

D'où :

$$\limsup_{t \to \infty} B(t) \leq \frac{\Phi_{\max}}{\mu_{\min}} + K_c$$

Et donc :

$$\limsup_{t \to \infty} N_i(t) \leq \frac{1}{m_i} \left(\frac{\Phi_{\max}}{\mu_{\min}} + K_c \right)$$

Corollaire 4.1 *Le domaine compact Ω_c défini ci-dessous est positivement invariant et attire toutes les trajectoires issues de Ω avec :*

$$\Omega_c := \left\{ (R, N) \in \Omega \, : \, 0 \leq R + \sum_{i=1}^{q} m_i \, N_i \leq \frac{\Phi_{\max}}{\mu_{\min}} + K_c \right\}$$

Proposition 4.3 *Le modèle (4.1) admet deux uniques équilibres triviaux appartenant à $Fr(\Omega)$ notés $E_{0i} := (R = 0, N = \mathbf{0})$ et $E_0 := (R = K_c, N = \mathbf{0})$.*

Le fait que E_{0i} et E_0 soient des équilibres est immédiat : les hypothèses 4.1 assurent que la dynamique (4.1) est annulée en ces deux points. Il s'agit donc de montrer qu'il ne peut pas y en avoir d'autres sur les bords de Ω.

Déjà il est évident que si $N^* = \mathbf{0}$, les deux seules valeurs de R annulant l'équation en $\dot{R}$ sont $R = 0$ et $R = K_c$.

Soit $E^* := (R^*, N^*)$ un équilibre.

Supposons qu'il existe $i \in [\![1, q]\!]$ tel que N_i^* soit différent de zéro. Immédiatement, sachant que $\mu_i^{ext} > 0$, il découle de l'équation en $\dot{N}_i$ que N_{i-1}^* est différent de zéro si $i \geq 2$ ou que N_q^* est différent de zéro si $i = 1$. Par induction, nécessairement $N^* > \mathbf{0}$.

La prédation sur la ressource est donc non nulle, il en découle que R^* ne peut pas être égal à 0 ou K_c et donc un tel équilibre n'appartient pas à $Fr(\Omega)$.

Proposition 4.4 *L'équilibre E_{0i} est localement instable.*

Ce résultat s'obtient aisément en écrivant la matrice Jacobienne au point d'équilibre E_{0i} :

$$J(0, \mathbf{0}) = \begin{pmatrix} \Phi'(0) & & & & \\ & -\mu_1^{ext} & & 0 & \\ & & \ddots & & \\ & 0 & & \ddots & \\ & & & & -\mu_q^{ext} \end{pmatrix}$$

Cette matrice est diagonale. Tous ses termes diagonaux sont négatifs mise à part $\Phi'(0)$ qui est strictement positif d'après les hypothèses. Il en découle que cet équilibre est localement instable. De plus la direction d'instabilité dans le cadran positif est donnée par le vecteur $(1, \mathbf{0})$. Finalement la variété instable est incluse dans $\mathbb{R} \times \mathbf{0}$ et celle stable est incluse dans $0 \times \mathbb{R}^q$ de part l'invariance de ces domaines par le flot.

Proposition 4.5 *Il y a existence et unicité des solutions du système sur un horizon de temps infini.(4.1).*

L'existence et l'unicité des solutions sont obtenues grâce au théorème de Cauchy-Lipschitz étant donné la régularité des fonctions intervenant dans le modèle. De plus ces solutions sont définies pour tout t positif car les trajectoires restent dans un compact borné d'après la proposition 4.1.

4.2 Une version sans cannibalisme

Dans cette section, nous allons nous intéresser au cas particulier où il n'y a pas de cannibalisme. Ce qui se traduit par :

$$\forall i, j \in [\![1, q]\!] \ , f_{i,j} = 0$$

De plus, nous supposerons que la prédation sur la ressource est indépendante de la quantité de prédateurs. Ainsi pour plus de commodité dans les notations, nous remplacerons la notation $f_i(R, N)$ (et donc $f_{i,R}(R, N)$ car il n'y a pas de cannibalisme) par $f_i(R)$.

L'objectif est de montrer que le modèle peut donner lieu à des oscillations quelque soit le nombre de classes de prédateurs.

Remarque 4.1 *Bien sûr, on pourra remarquer que sans cannibalisme, la possibilité d'existence d'oscillation est évidente lorsque par exemple il n'y a qu'une seule classe de taille pour les prédateurs, c'est-à-dire si $q = 1$. Dans ce cas, le modèle se réduit à :*

$$\dot{R} = \Phi(R) - f_1(R)N_1$$

$$\dot{N}_1 = \alpha f_1(R)N_1 - \mu_1^{ext} N_1$$

Ainsi le modèle se ramène au modèle classique de Rosenzweig-MacArthur (dans sa version généralisée) qui sous certaines conditions donne lieu à des oscillations (se référer à [35, 30] pour une étude détaillée de ces modèles).

Afin d'obtenir ce résultat, nous nous placerons néanmoins dans un cadre un peu moins général qui va permettre de nous ramener à l'étude d'un modèle en dimension 2 qui ne sera autre que le modèle Rosenzweig-MacArthur. Les hypothèses réalisées dans cette section sont les suivantes :

Hypothèse 4.2

1. Le taux de mortalité extérieure est indépendant de la classe de taille, c'est-à-dire :

$$\forall i \in [\![1, q]\!], \ \ \mu_i^{ext} = \mu$$

2. Les fonctions de prédations sur la ressources sont proportionnelles deux à deux :

$$f_i(R) = d_i f(R)$$

Par la suite, nous noterons $d = (d_1, \ldots, d_q)^T$ et $< ., . >$ désignera le produit scalaire usuel sur $\mathbb{R}^q$.

Sous les précédentes hypothèses, le modèle prend la forme :

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= \Phi(R) - f(R) < d, N > \\
\dot{N}_1 &= \alpha f(R) d_q N_q - \beta_1 f(R) d_1 N_1 - \mu N_1 \\
\dot{N}_i &= \beta_{i-1} f(R) d_{i-1} N_{i-1} - \beta_i f(R) d_i N_i - \mu N_i \qquad \forall i \in [\![2, q-1]\!] \\
\dot{N}_q &= \beta_{q-1} f(R) d_{q-1} N_{q-1} - \mu N_q
\end{aligned} \tag{4.6}$$

Nous pouvons synthétiser la dynamique des prédateurs sous une forme matricielle :

$$\dot{N} = f(R)AN - \mu N \tag{4.7}$$

La matrice $A \in \mathcal{M}_q(\mathbb{R})$ valant :

$$A = \begin{pmatrix} -\beta_1 d_1 & & & & \alpha d_q \\ \beta_1 d_1 & -\beta_2 d_2 & & & \\ & \ddots & \ddots & & \\ & & \beta_{q-2} d_{q-2} & -\beta_{q-1} d_{q-1} & \\ & & & \beta_{q-1} d_{q-1} & 0 \end{pmatrix} \tag{4.8}$$

4.2.1 Réduction du modèle

Dans cette partie, nous allons montrer que l'étude du comportement asymptotique du modèle à $(q+1)$ dimensions peut être ramenée à l'étude d'un modèle en dimension 2. Ce type de réduction de modèle a déjà été utilisé dans le cadre d'une population structurée de phytoplancton vivant en chémostat [3, 4].

Afin de réduire le modèle, nous allons réaliser un changement de variables et étudier le système en (R, P, X) avec :

$$P := < \gamma, N > \qquad \text{et} \qquad X := \frac{N}{< \gamma, N >} = \frac{N}{P} \tag{4.9}$$

où $\gamma \in \mathbb{R}_+^{*\,q}$ est un vecteur de pondération.

Clairement nous n'avons ici aucun problème de définition sachant que Ω est positivement invariant et donc $N \neq \mathbf{0}$.

Ce nouveau système est en dimension $(q+2)$. Ceci dit, nous n'avons pas réellement ajouté une dimension sachant que $< \gamma, X >= 1$: on peut donc exprimer une composante de X en fonctions de ses autres composantes.

Commençons par regarder la dynamique de X. En dérivant (4.9) par rapport au temps, nous obtenons :

$$\dot{X} = \frac{\dot{N}}{< \gamma, N >} - \frac{< \gamma, \dot{N} >}{< \gamma, N >} X$$

En utilisant (4.7), il s'en suit :

$$\dot{X} = f(R)A\frac{N}{< \gamma, N >} - \mu\frac{N}{< \gamma, N >} - f(R)\frac{< \gamma, AN >}{< \gamma, N >}X + \frac{< \gamma, \mu N >}{< \gamma, N >}X$$

L'intérêt de prendre un taux de mortalité μ identique pour chaque classe de taille est de pouvoir le sortir du produit scalaire dans le quatrième terme de la précédente équation. Ce quatrième terme vient alors se simplifier avec le second, il en découle une dynamique de X indépendante de μ à savoir :

$$\dot{X} = f(R)\left(AX - \frac{< A^T\gamma, N >}{< \gamma, N >}X\right) \tag{4.10}$$

Les matrices A et A^T ont classiquement les mêmes valeurs propres. De plus ces matrices sont coopératives et irréductibles. Il découle donc du théorème de Perron-Frobenius que leur valeur propre commune ayant la plus grande partie réelle est unique, réelle et simple et le vecteur propre associé est strictement positif [9]. Notons λ cette valeur propre réelle et v (resp. w) un des vecteurs propres positifs de A (resp. A^T) associés à λ.

Remarque 4.2 *On peut aisément vérifier qu'ici λ est strictement positive. La dernière ligne de l'équation $Av = \lambda v$ est :*

$$\beta_{q-1} d_{q-1} v_{q-1} = \lambda v_q$$

Or v est strictement positif, donc λ l'est aussi. Cependant la positivité de λ ne joue aucun rôle dans la réduction de ce modèle.

En prenant $\gamma = w$, (4.10) devient :

$$\dot{X} = f(R)\Big(A - \lambda I\Big)X \tag{4.11}$$

Et le système en (R, P, X) s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{R} = \Phi(R) - f(R) < d, X > P \\ \\ \dot{P} = \lambda f(R)\, P - \mu\, P \\ \\ \dot{X} = f(R)\Big(A - \lambda I\Big)X \end{cases} \tag{4.12}$$

Lemme 4.1 *Pour toute condition initiale $(R_0, N_0) \in \Omega$, nous avons :*

$$\liminf_{t \to +\infty} R(t) > 0$$

Supposons que ce ne soit pas le cas et donc que :

$$\liminf_{t \to +\infty} R(t) = 0$$

Alors nécessairement d'après le corollaire 4.1, l'ensemble $\omega - limite$ de cette trajectoire comprendrait un point du compact :

$$0 \times \left\{ N \geq \mathbf{0} : \, 0 \leq \sum_{i=1}^{q} m_i\, N_i \leq \frac{\Phi_{\max}}{\mu_{\min}} + K_c \right\}$$

Notons ce point $(0, \hat{N})$ et supposons qu'il soit différent de $(0, \mathbf{0})$. L'ensemble $\omega - limite$ étant négativement invariant, il contiendrait aussi tous les points du système :

$$\begin{cases} \dot{R} = 0 \\ \\ \dot{N} = \mu\, N \end{cases}$$

soumis à la condition initiale $(0, \hat{N})$. Cette trajectoire diverge vers l'infini et sortirait donc du compact Ω_c définit au corollaire 4.1, ce qui est impossible.

Supposons maintenant que ce point d'accumulation soit $(0, \mathbf{0})$. C'est un point d'équilibre instable d'après la proposition 4.4 et il ne peut pas y avoir convergence vers cet équilibre pour une condition initiale dans Ω. On en déduit d'après le théorème de Butler-McGehee [49] que l'ensemble $\omega - limite$ contiendrait aussi un point de la variété stable de l'équilibre $(0, \mathbf{0})$, c'est-à-dire un point $(0, \hat{N} \neq \mathbf{0})$, ce qui est impossible d'après ce qui précède.

Proposition 4.6 *La variable X converge vers $X^* := v/ < w, v >$ pour toute condition initiale $X(0)$ vérifiant $< w, X(0) >= 1$.*

Les solutions de (4.11) sont données par :

$$X(t) = e^{(A-\lambda I)\int_0^t f(R(\tau))\,d\tau}\, X(0)$$

Toutes les valeurs propres de $A - \lambda I$ sont à partie réelle strictement négatives excepté 0 qui est valeur propre simple à laquelle est associé le vecteur propre v positif. Ainsi il existe une matrice de changement de base P et une matrice J telle que :

$$X(t) = P^{-1}\, e^{J\int_0^t f(R(\tau))\,d\tau}\, P\, X(0)$$

Avec :

$$J = \left(\begin{array}{c|c} 0 & 0 \\ \hline 0 & J_1 \end{array}\right)$$

Toutes les valeurs propres de J_1 étant à partie réelle strictement négative.

De plus f est positive et strictement croissante, il découle donc du lemme 4.1 que :

$$\lim_{t\to+\infty} \int_0^t f(R(\tau))\,d\tau = +\infty$$

Ainsi :

$$\lim_{t\to+\infty} e^{J\int_0^t f(R(\tau))\,d\tau} = \left(\begin{array}{c|c} 1 & 0 \\ \hline 0 & 0 \end{array}\right)$$

Et donc $\lim_{t\to+\infty} X(t) \in \ker(A - \lambda I) = vect(v)$.

Nous savons de plus que pour tout t, $< w, X(t) >= 1$. Il s'en suit :

$$\lim_{t\to+\infty} X(t) = \frac{v}{< w, v >} = X^*$$

Corollaire 4.2 *N vérifie :*

$$\lim_{t\to+\infty} \|N(t) - P(t)X^*\| = 0$$

Ceci découle immédiatement de la proposition 4.6 sachant que $N = P\,X$ et P borné.

Théorème 4.1 *Les comportements asymptotiques possibles du modèle (4.12) sont les mêmes que ceux du modèle suivant :*

$$\begin{cases} \dot{R} = \Phi(R) - c\,f(R)\,P \\ \dot{P} = \lambda\,f(R)\,P - \mu\,P \\ X = X^* \end{cases} \tag{4.13}$$

avec $c =< d, X^* >$ et $\lambda > 0$.

Ceci découle du théorème sur les systèmes asymptotiquement autonomes (se référer par exemple à [50] pour un énoncé précis), sachant que le système est borné.

Remarque 4.3 *Nous ne pouvons pas a-priori prédire, lorsqu'il y a plusieurs comportements asymptotiques possibles dans le système limite, vers lequel le système global va converger. En outre si on prend comme condition initiale $(R(0), N(0))$ pour le modèle global, il n'y a aucune raison que le comportement asymptotique de ce modèle soit celui du modèle réduit ayant pour condition initiale $(R(0), < w, N(0) >, X^*)$.*

Ci suit une figure illustrant la convergence du modèle global vers le modèle limite. La simulation a été réalisée avec trois classes de taille pour le prédateur. La courbe représente l'évolution au cours du temps de la quantité de proies et celle des prédateurs via la variable condensée $P(t) =< w, N(t) >$. L'axe des z représente la distance $d(N, v^*)$ entre $N(t)$ et la droite vectorielle engendrée par v^*. On observe ici un comportement limite oscillatoire.

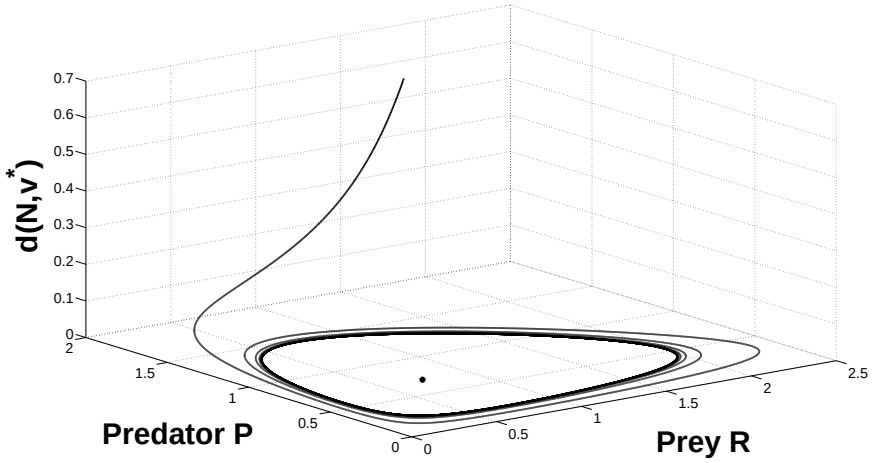


FIG. 4.1: Convergence du modèle global vers le modèle réduit en dimension 2.

L'idée va être d'étudier le système limite en dimension 2 suivant :

$$\begin{aligned} \dot{R} &= \Phi(R) - cf(R)P \\ \dot{P} &= \lambda f(R)P - \mu P \end{aligned} \tag{4.14}$$

Ce modèle n'est autre que modèle de Rosenzweig-MacArthur généralisé, dont nous allons rappeler quelques résultats dans la section suivante [35].

4.2.2 Résultats classiques du modèle réduit

Sans grande surprise, à la vue de la proposition 4.3, ce modèle admet deux équilibres triviaux $E^*_{0i} = (0,0)$ et $E^*_0 = (K_c, 0)$ avec E^*_{0i} toujours localement instable. De plus il admet un (unique) équilibre strictement positif $E^* = (R^*, P^*)$ si et seulement si :

$$\lambda f(K_c) > \mu \tag{4.15}$$

Cet équilibre vérifie :

$$R^* = f^{-1}\left(\frac{\mu}{\lambda}\right) \qquad \text{et} \qquad P^* = \frac{\Phi(R^*)}{cf(R^*)} = \frac{\lambda\Phi(R^*)}{c\,\mu} \tag{4.16}$$

La condition d'existence d'un équilibre positif est directement liée à la stabilité de l'équilibre trivial E^*_0. Ce dernier est localement instable si et seulement si il y a existence d'un équilibre positif, c'est-à-dire sous la condition (4.15). Ce résultat découle immédiatement de l'étude de la matrice Jacobienne au point E^*_0 :

$$J(E^*_0) = \begin{pmatrix} \Phi'(K_c) & -cf(K_c) \\ 0 & \lambda f(K_c) - \mu \end{pmatrix}$$

Sachant que $\Phi'(K_c) < 0$ d'après les hypothèses réalisées en (4.1.1), la stabilité de E_0^* est donnée par le signe de $\lambda f(K_c) - \mu$.

L'équilibre positif est localement asymptotiquement stable si et seulement si :

$$\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*) < 0 \tag{4.17}$$

En effet la matrice jacobienne au point d'équilibre positif vaut :

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} \Phi'(R^*) - cf'(R^*)P^* & -cf(R^*) \\ \lambda f'(R^*)P^* & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(R^*)\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*) & -cf(R^*) \\ \frac{\lambda}{c}\frac{f'(R^*)}{f(R^*)}\Phi(R^*) & 0 \end{pmatrix}$$

Son déterminant est toujours strictement positif et sa trace est strictement négative si et seulement si la condition (4.17) est vérifiée (obtenue en remplaçant P^* par son expression (4.16)).

De plus, lorsque l'équilibre positif est instable il est négativement stable et sachant qu'on est en dimension deux, il découle du théorème de Poincaré-Bendixson qu'il y a convergence vers un cycle limite (qui n'est pas ici un polycycle). L'équilibre positif se trouve donc à l'intérieur du (ou des) cycle(s) limite(s) possible(s). De plus l'étude du portrait de phase permet d'affirmer que le mouvement de rotation induit est anti-horaire.

Lorsque l'équilibre positif est instable, il y a unicité du cycle limite (cf [36]) dans le cas particulier où :

$$\Phi(R) = e\,R\left(1 - \frac{R}{K_c}\right) \qquad \text{et} \qquad f(R) = \frac{R}{R_h + R}$$

Lorsqu'il y a existence d'un équilibre positif le modèle est uniformément persistant. En particulier il existe $\eta_1, \eta_2 > 0$ tel que pour toute condition initiale dans $]0, K_c[\times\mathbb{R}_+^*$:

$$\liminf_{t\to+\infty} R(t) \geq \eta_1 \qquad \text{et} \qquad \liminf_{t\to+\infty} P(t) \geq \eta_2$$

4.2.3 Ajout d'un contrôle positif

Comme nous l'avons vu précédemment, l'équilibre positif du modèle limite (et donc celui du modèle en dimension $(q+1)$) peut être instable. D'un point de vue biologique ces instabilités sont souvent peu souhaitables car elles ont pour conséquence des variations (éventuellement très importantes) des quantités de proies et de prédateurs au cours du temps. Nous allons montrer ici qu'on peut stabiliser l'équilibre (au moins localement) en appliquant un contrôle de signe constant. Le fait que le contrôle ait un signe constant est ici important dans la mesure où agir positivement sur une population est en pratique complètement différent que d'agir négativement sur elle : en pêcherie, ce contrôle correspond à retirer des poissons du milieu, alors qu'en lutte biologique, le contrôle consiste à introduire des prédateurs dans le milieu.

Dans cette partie nous allons faire l'hypothèse suivante :

Hypothèse 4.3 Il y a existence d'un équilibre positif E^* qui est instable, c'est-à-dire :

- $\lambda f(K_c) > \mu$
- $\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*) > 0$

Comme nous l'avons rappelé précédemment, il y a donc convergence vers un cycle limite. L'idée est ici de contrôler le système afin de stabiliser (localement) cet équilibre positif. Ce contrôle sera appliqué sur la population des prédateurs et sera positif : nous supposerons ici que nous ne pouvons agir sur le système qu'en tuant (ou pêchant) la population de prédateurs. De plus nous allons supposer que ce contrôle dépendra de la quantité de proies et de prédateurs. Le modèle étudié est le suivant :

$$\begin{aligned} \dot{R} &= \Phi(R) - cf(R)P \\ \dot{P} &= \lambda f(R)P - \mu P - u(R,P)P \end{aligned} \tag{4.18}$$

Remarque 4.4 *La réduction du modèle se passe exactement de la même manière lorsqu'on ajoute ce contrôle (qui peut être perçu comme un taux de mortalité supplémentaire) à toutes les classes de taille du modêle à $(q+1)$ dimensions. Les résultats obtenus sur le modèle réduit pourront donc être étendus au modèle global. Nous n'aurions en revanche pas pu réduire ce modèle si on souhaitait agir différemment sur chacune des classes de taille.*

Remarque 4.5 *Les résultats que nous allons obtenir avec le contrôle positif pourront aisément être étendus dans le cas d'un contrôle négatif. Un contrôle négatif correspondrait à ajouter des prédateurs dans le système, ce qui se fait, par exemple en lutte biologique.*

Proposition 4.7 *L'équilibre positif E^* n'est pas stabilisable avec un contrôle positif différentiable de la forme $u = u(R,P)$.*

Si nous souhaitons conserver l'équilibre E^*, il est nécessaire que $u(R^*, P^*) = 0$.

Supposons u différentiable, nous pouvons alors écrire la matrice Jacobienne au point d'équilibre :

$$\begin{aligned} J(E^*) &= \begin{pmatrix} \Phi'(R^*) - cf'(R^*)P^* & -cf(R^*) \\ \lambda f'(R^*)P^* - \frac{\partial u}{\partial R}(R^*,P^*)P^* & -\frac{\partial u}{\partial P}(R^*,P^*)P^* \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} f(R^*)\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*) & -cf(R^*) \\ \frac{\lambda}{c}\frac{f'(R^*)}{f(R^*)}\Phi(R^*) & -\frac{\nu}{c}\frac{\Phi(R^*)}{f(R^*)} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Comme nous avons supposé l'équilibre sans contrôle instable, nous avons $\Phi'(R^*) - cf'(R^*)P^*$ positif. Une condition nécessaire pour stabiliser l'équilibre est que la trace de la matrice Jacobienne au point d'équilibre du modèle contrôlé soit strictement négative, ce qui impose donc :

$$0 < c\left(\frac{\Phi'(R^*)f(R^*)}{\Phi(R^*)} - f'(R^*)\right) < \frac{\partial u}{\partial P}(R^*,P^*) \tag{4.19}$$

On en déduit que sur tout voisinage de E^* un tel contrôle différentiable devrait prendre des valeurs positives et négatives afin de stabiliser l'équilibre. Il est donc impossible de contrôler le système avec un contrôle de signe constant.

4.2.4 Stabilisation locale de l'équilibre avec un contrôle positif non différentiable

Dans cette section, nous allons montrer que l'on peut stabiliser localement l'équilibre positif instable du modèle avec un contrôle positif continu de la forme :

$$u\Big(P(t)\Big) = \nu \max\Big(0, P(t) - P^*\Big) \tag{4.20}$$

ν est un paramètre positif que nous pouvons régler. Nous allons donc contrôler le système dans le domaine $\mathcal{D}^+ := \{(R,P) : P \geq P^*\}$ et ne rien faire dans le domaine $\mathcal{D}^- := \{(R,P) : P \leq P^*\}$.

Remarque 4.6 *Il n'est pas exclu que l'ajout du contrôle fasse apparaitre d'autres équilibres positifs dans le domaine $\mathcal{D}^+$.*

Théorème 4.2 *L'équilibre E^* est localement stabilisable avec un contrôle positif de la forme (4.20) si et seulement si :*

$$\left(\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*)\right)^2 < \lambda \frac{f'(R^*)\Phi(R^*)}{\Big(f(R^*)\Big)^2} \tag{4.21}$$

Commençons d'abord par constater que cette condition n'est pas tout le temps vérifiée. En effet supposons par exemple $\Phi(R) = e\,\hat{\Phi}(R)$. R^* et λ étant indépendant de Φ, il est clair que le terme de gauche sera proportionnel à e^2 et celui de droite proportionnel à e. Donc pour e suffisamment grand, cette dernière inégalité n'est pas vérifiée et elle le sera si e est suffisamment petit.

La matrice Jacobienne du système n'est clairement pas définie lorsque $P = P^*$ et donc en particulier au point d'équilibre. Afin d'étudier le comportement local du système au voisinage de ce point d'équilibre, nous allons nous intéresser aux restrictions du système aux domaines $\mathcal{D}^+$ et $\mathcal{D}^-$.

La Jacobienne du système restreint à $\mathcal{D}^+$ est :

$$J_\nu(E^*) = \begin{pmatrix} \Phi'(R^*) - cf'(R^*)P^* & -cf(R^*) \\ \lambda f'(R^*)P^* & -\nu P^* \end{pmatrix}$$

Regardons ce que valent les valeurs propres de J_ν en fonction de ν. Pour qu'elles soient à partie réelle strictement négative, il faut et il suffit que le déterminant soit strictement positif et la trace strictement négative (condition déjà obtenue en (4.19)). Ceci se traduit par la condition suivante sur ν :

$$\frac{cf^2(R^*)}{\Phi(R^*)}\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*) < \nu < c\lambda f'(R^*)\left[\left(\frac{\Phi}{f}\right)'(R^*)\right]^{-1} \tag{4.22}$$

Afin de pouvoir choisir ν assurant que cette condition soit vérifiée, une condition nécessaire et suffisante est que le terme de droite soit plus grand que celui de gauche, c'est-à-dire que la condition (4.21) soit vérifiée.

Clairement dans le cas contraire, nous ne pourrons pas stabiliser localement le système. Reste maintenant à prouver que la condition (4.21) est une condition suffisante.

La condition (4.21) implique que les valeurs propres du système non contrôlé (c'est-à-dire celles de J_0) soient complexes conjuguées. Le polynôme caractéristique s'écrit :

$$\begin{aligned} P_\nu(r) = r^2 + \Big(- \Phi'(R^*) + cf'(R^*)P^* + \nu P^* \Big) r \\ + \Big(cf(R^*)\lambda f'(R^*)P^* - \nu P^* \Big(\Phi'(R^*) - cf'(R^*)P^* \Big) \Big) \end{aligned}$$

Son discriminant est un polynôme du second degré en tant que fonction de ν et vaut :

$$\begin{aligned} \Delta(\nu) = \Big(- \Phi'(R^*) + cf'(R^*)P^* + \nu P^* \Big)^2 \\ - 4 \Big(cf(R^*)\lambda f'(R^*)P^* - \nu P^* \Big(\Phi'(R^*) - cf'(R^*)P^* \Big) \Big) \end{aligned}$$

En particulier nous avons :

$$\Delta(0) < 0 \iff \left(\left(\frac{\Phi}{f} \right)' (R^*) \right)^2 < 4\lambda \frac{f'(R^*)\Phi(R^*)}{\Big(f(R^*) \Big)^2}$$

Notons ces deux valeurs propres complexes conjuguées $a \pm ib$ avec $a, b > 0$. Le mouvement de rotation local dans $\mathcal{D}^-$ est anti-horaire (obtenu avec le signe des coefficients de J_0). Soit ν vérifiant (4.21). Deux cas de figure peuvent se présenter :

Soit les valeurs propres de J_ν sont réelles négatives. Pour une condition initiale dans $\mathcal{D}^-$ suffisamment proche de E^*, de part le mouvement de rotation local, la trajectoire finit par entrer dans le domaine $\mathcal{D}^+$ en restant voisin de E^*, cette trajectoire ne pouvant franchir les variétés stables du système contrôlé dans $\mathcal{D}^+$ et E^* étant localement stable dans ce domaine, il y a alors convergence vers E^* et locale stabilité de l'équilibre. Supposons maintenant que la condition initiale soit dans $\mathcal{D}^+$ et suffisamment proche de E^*. Deux choses l'une, soit la trajectoire reste dans $\mathcal{D}^+$ et converge vers E^*, soit elle entre dans $\mathcal{D}^-$ proche de E^* : on est alors ramené à la précédente situation.

Soit les valeurs propres de J_ν sont complexes conjuguées. Notons les $a' \pm ib'$ avec $a' < 0$ et $b' > 0$. Dans ce cas il y a aussi un mouvement local de rotation anti-horaire autour de E^* dans le domaine $\mathcal{D}^+$ et la trajectoire commençant dans $\mathcal{D}^+$ suffisamment proche de E^* finit par entrer dans le domaine $\mathcal{D}^-$ pour revenir dans le domaine $\mathcal{D}^+$ etc... Le passage dans le domaine $\mathcal{D}^+$ a tendance à rapprocher la trajectoire de l'équilibre et celui dans le domaine $\mathcal{D}^-$ à l'en éloigner. En quelques mots, l'équilibre E^* sera alors localement asymptotiquement stable si et seulement si l'éloignement du au passage dans $\mathcal{D}^-$ est compensé par le rapprochement dans le domaine $\mathcal{D}^+$. Les temps passés dans les domaines $\mathcal{D}^-$ et $\mathcal{D}^+$ sont équivalents au voisinage de l'équilibre à :

$$\tau^- = \frac{\pi}{b} \qquad \text{et} \qquad \tau^+ = \frac{\pi}{b'}$$

L'éloignement et le rapprochement sont quant-à eux de facteurs équivalents au voisinage de l'équilibre à :

$$e^{\frac{a\pi}{b}} \qquad \text{et} \qquad e^{\frac{a'\pi}{b'}}$$

Pour qu'il y ait stabilité locale, il faut et il suffit donc que :

$$e^{\frac{a\pi}{b}} e^{\frac{a'\pi}{b'}} < 1 \iff \frac{a}{b} < -\frac{a'}{b'} \tag{4.23}$$

Reste à prouver que ceci est possible sous la condition (4.21). Pour cela remarquons :

$$\Delta'(\nu) = 2\nu P^{*2} + 2P^*\Big(\Phi(R^*) - cf'(R^*)P^*\Big) > 0$$

Pour ν positif Δ est donc une fonction strictement croissante divergente vers $+\infty$. De plus $\Delta(0) < 0$ donc il existe un unique $\nu_\Delta > 0$ tel que J_{ν_Δ} ait une valeur propre réelle double. De plus la trace de J_ν est une fonction de ν strictement négative qui est strictement positive en 0 donc il existe un unique $\nu_s > 0$ tel que $Tr(\nu_s) = 0$. La valeur propre double sera alors négative si $\nu_s < \nu_\Delta$ ou de manière équivalente si $\Delta(\nu_s) < 0$ (les valeurs propres deviennent à partie réelle négative en franchissant l'axe imaginaire pur). On montre facilement que cette dernière condition est elle aussi équivalente à la condition (4.21).

Corollaire 4.3 *Supposons que l'hypothèse (4.21) soit vérifiée. Alors il existe un unique intervalle* $I_\nu =]\nu_{\min}, \nu_{\max}[\subset]\nu_s; +\infty[$ *tel que l'équilibre soit localement stabilisable si et seulement si* $\nu \in I_\nu$.

Ici $\nu_{\max}$ est le majorant de la relation (4.22). L'unicité de $\nu_{\min}$ vient du fait que lorsque les valeurs propres de J_ν sont complexes conjuguées, leur partie réelle et leur partie imaginaire sont des fonctions décroissantes de ν. Ainsi il y a unicité de leur intersection avec les bords du cône de contrôlabilité qui est l'ensemble des complexes $a' \pm ib'$ ($a' < 0$ et $b' > 0$) vérifiant la relation (4.23).

Ce dernier corollaire est illustré figure Fig.4.2. Lorsque ν augmente, les valeurs propres de J_ν traversent l'axe imaginaire, finissent par entrer dans le cône de contrôlabilité lorsque $\nu = \nu_{\min}$. Ensuite l'équilibre est stabilisable (Fig. 4.3(a) lorsque les valeurs propres sont complexes et Fig. 4.3(b) lorsqu'elles sont réelles). Lorsque $\mu > \mu_{\max}$ une des valeurs propres devient réelle positive, l'équilibre n'est alors plus stabilisable. A vrai dire, dans ce cas un autre équilibre se crée dans le domaine contrôlé qui lui semble numériquement stable et attractif.

Nous avons montré dans cette section qu'il était possible, sous certaines conditions, de stabiliser localement l'équilibre instable du modèle grâce à un contrôle de signe constant, non différentiable et dépendant uniquement de la quantité de prédateurs. Un article est actuellement en cours de rédaction sur la stabilisation globale de cet équilibre. Dans cet article, deux types de contrôles sont envisagés, tout deux dépendants des quantités de proies et de prédateurs. La version actuelle de l'article est disponible en annexe.

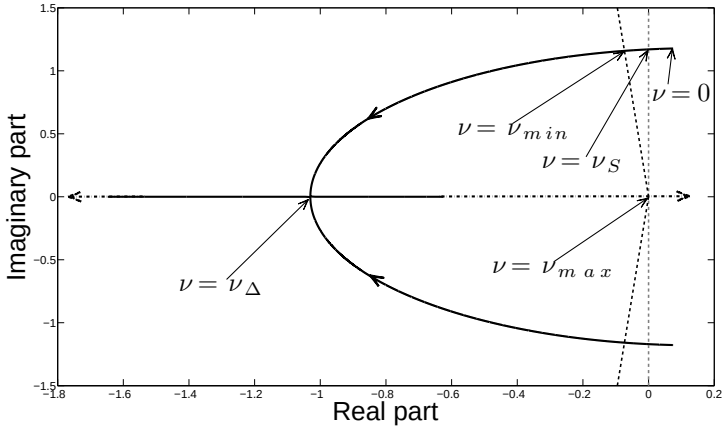
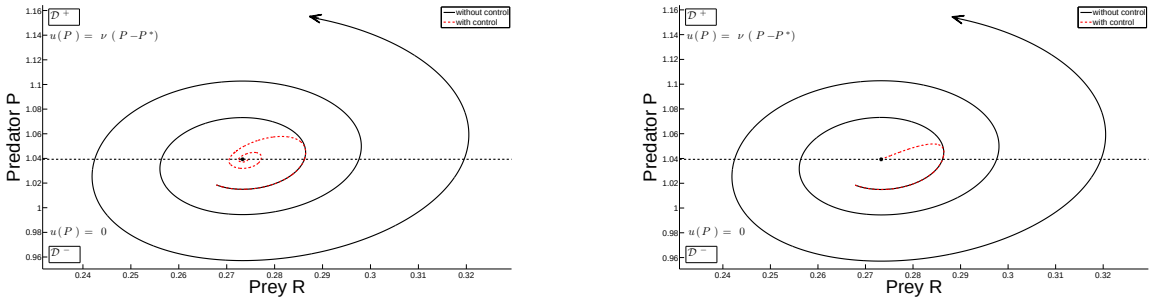


FIG. 4.2: Évolution des valeurs propres de J_ν en fonction de ν lorsque la relation (4.21) est satisfaite. L'équilibre est stabilisé pour toutes valeurs de ν appartenant à $]\nu_{\min}, \nu_{\max}[$.



(a) $\nu_{\min} < \nu < \nu_\Delta$ (b) $\nu_\Delta < \nu < \nu_{\max}$

FIG. 4.3: Illustration des deux types de stabilisation locale de E^*.

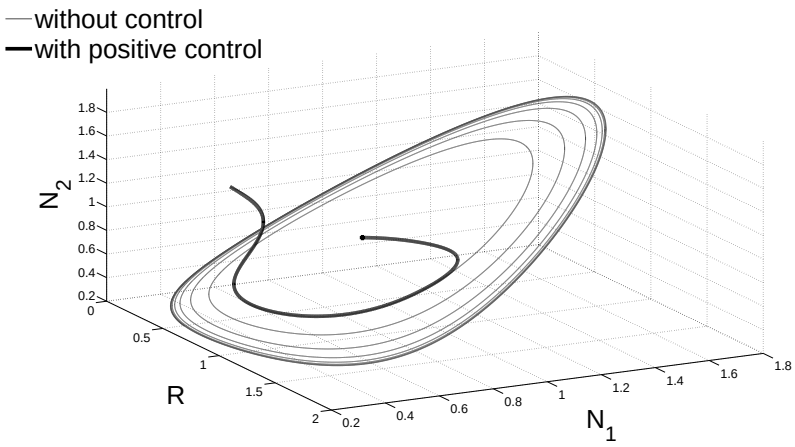


FIG. 4.4: Illustration de la stabilisation sur le modèle en dimension $q+1$ avec $q = 2$. Dans ce cas, la stabilisation semble être globale.

4.3 Une version avec prédation en chaine trophique

Dans cette section, nous allons mettre en évidence numériquement la complexité des comportements que peut avoir ce modèle. Pour cela nous utiliserons un cas particulier de (4.1) comprenant 3 classes de taille de prédateurs (que nous désignerons respectivement par larves, juvéniles et adultes). La prédation sera supposée linéaire et se fera en cascade trophique : les larves se nourriront de la ressource, les juvéniles se nourriront des larves et les adultes des juvéniles.

Dans un premier temps nous allons écrire le modèle et étudier brièvement ses équilibres. Ensuite nous montrerons numériquement qu'il peut y avoir bi-stabilité et nous finirons par réaliser un graphe de bifurcation mettant en évidence la présence de bifurcations homoclines.

4.3.1 Équations du modèle

Le choix des fonctions de prédation est ici le suivant :

$$f_1(R,N) = v_1\, R \qquad \text{et} \qquad f_i(R,N) = v_i\, m_{i-1}\, N_{i-1} \qquad , \qquad i = 2..3$$

Ainsi le modèle peut s'écrire :

$$\begin{cases} \dot{R} = e\, R\left(1 - \dfrac{R}{K_c}\right) - v_1\, R\, N_1 \\ \dot{N}_1 = \hat{\alpha}\, N_2\, N_3 - \hat{\beta}_1\, R\, N_1 - \mu_1\, N_1 - v_2\, N_1\, N_2 \\ \dot{N}_2 = \hat{\beta}_1\, R\, N_1 - \hat{\beta}_2\, N_1\, N_2 - \mu_2\, N_2 - v_3\, N_2\, N_3 \\ \dot{N}_3 = \hat{\beta}_2\, N_1\, N_2 - \mu_3\, N_3 \end{cases} \tag{4.24}$$

Les notations utilisées sont les suivantes :

$$\hat{\alpha} = \alpha\, v_3\, m_2 \qquad \hat{\beta}_1 = \beta_1\, v_1 \qquad \hat{\beta}_2 = \beta_2\, v_2\, m_1$$

Les μ_i correspondent au μ_i^{ext} du modèle (4.1).

4.3.2 Équilibres du modèle

Proposition 4.8 *Le modèle (4.24) admet deux uniques équilibres triviaux $E_{0i} = (0, \mathbf{0})$ et $E_0 = (K_c, \mathbf{0})$. Le premier est toujours localement asymptotiquement instable et le second localement asymptotiquement stable.*

Comme nous nous trouvons dans un cas particulier du modèle (4.1), les propositions 4.3 et 4.4 nous assurent l'existence de deux uniques équilibres triviaux $E_{0i} = (0, \mathbf{0})$ localement instable et $E_0 = (K_c, \mathbf{0})$. Afin de montrer que ce second est toujours instable, il suffit

d'écrire la matrice Jacobienne du système en E_0 :

$$J(K_c, \mathbf{0}) = \begin{pmatrix} -e & -v_1\, K_c & 0 & 0 \\ 0 & -\mu_1 - \hat{\beta}_1 K_c & 0 & 0 \\ 0 & \hat{\beta}_1\, K_c & -\mu_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\mu_3 \end{pmatrix}$$

Toutes ses valeurs propres (qui sont ici les termes diagonaux) sont clairement à partie réelles strictement négatives, ce qui assure la locale stabilité de l'équilibre E_0.

Proposition 4.9 *L'équilibre E_0 est globalement stable sous la condition suffisante suivante :*

$$\alpha\, m_2 \leq 1$$

Montrons dans un premier temps que N tend vers $\mathbf{0}$. Pour cela considérons la fonction de Lyapunov (4.25) égale au nombre total de prédateurs du système :

$$V(t) = N_1(t) + N_2(t) + N_3(t) \tag{4.25}$$

La dérivée de V par rapport au temps vaut :

$$\dot{V}(t) = \Big(\hat{\alpha} - v_3\Big) N_2\, N_3 - \sum_{i=1}^{3} \mu_i\, N_i - v_2\, N_1\, N_2$$

V est positive sur $\bar{\Omega}$ qui est invariant et, lorsque $\hat{\alpha} - v_3 \leq 0$, c'est-à-dire lorsque $\alpha\, m_2 \leq 1$, $\dot{V}$ est strictement négative sur $\bar{\Omega} \setminus \{(R, \mathbf{0}) : R \geq 0\}$. Ainsi N tend vers 0.

De plus, le système étant borné et $(0, \mathbf{0})$ étant instable, on déduit de l'équation sur la ressource que pour toute condition initiale dans Ω, celle-ci converge vers K_c.

Proposition 4.10 *Le modèle (4.24) admet soit aucun soit deux équilibres positifs (éventuellement un seul dans des cas "critiques").*

Afin d'obtenir les équilibres positifs de ce modèle, il s'agit d'annuler la dynamique de (4.24). À vrai dire, de manière équivalente, nous allons annuler la dynamique de $(R, N_1, N_1 + N_2, N_3)$.

Commençons par le plus simple, on a dans Ω :

$$\dot{R} = 0 \iff R = K_c\left(1 - \frac{v_1}{e} N_1\right) \tag{4.26}$$

$$\dot{N}_3 = 0 \iff N_3 = \gamma\, N_1\, N_2 \qquad \text{avec} \qquad \gamma = \frac{\hat{\beta}_2}{\mu_3} \tag{4.27}$$

Annulons maintenant la dynamique de N_1 en utilisant ces deux dernières relations :

$$\dot{N}_1 = 0 \iff N_1 = g_1(N_2) := \frac{e}{\hat{\beta}_1\, K_c\, v_1}\left(- \hat{\alpha}\, \gamma\, N_2^2 + v_2\, N_2 + (\hat{\beta}_1\, K_c + \mu_1)\right) \tag{4.28}$$

Finalement, annulons celle de $N_1 + N_2$ en utilisant (4.27) :

$$\dot{N}_1 + \dot{N}_2 = 0 \iff N_1 = g_2(N_2) := \frac{\mu_2 N_2}{\gamma(\hat{\alpha} - v_3) N_2^2 - (\hat{\beta}_2 + v_2) N_2 - \mu_1} \tag{4.29}$$

Nous sommes amenés à étudier les points d'intersection de g_1 et g_2 dans le cadran positif.

Supposons $\alpha m_2 > 1$ (sans quoi d'après la proposition 4.9 il ne peut pas y avoir d'équilibre positif).

Les signes des coefficients intervenant dans ces fonctions permettent de déduire l'existence de $N_2^{\max} > 0$ et $N_2^{\min} > 0$ tel que :

$$g_1(N_2) > 0 \qquad \forall N_2 \in]0, N_2^{\max}[\qquad \text{et} \qquad g_1(N_2) < 0 \qquad \forall N_2 > N_2^{\max}$$

et

$$g_2(N_2) < 0 \qquad \forall N_2 \in]0, N_2^{\min}[\qquad \text{et} \qquad g_2(N_2) > 0 \qquad \forall N_2 > N_2^{\min}$$

Une condition nécessaire pour qu'il y ait intersection dans le cadran positif est donc $N_2^{\min} < N_2^{\max}$ et les éventuelles solutions vérifient alors $N_2^{\min} < N_2 < N_2^{\max}$. De plus la fonction g_1 est concave et g_2 est convexe pour $N_2 > N_2^{\min}$. Le nombre d'intersections est donc au plus égal à deux.

Pour chaque point d'intersection, nous sommes en mesure d'annuler la dynamique. Reste à prouver que les points d'équilibres obtenus sont bien dans Ω.

Soit $N_2^* > 0$ tel que $g_1(N_2^*) = g_2(N_2^*) > 0$. $N_1^* = g_1(N_2^*)$ est alors positif. Il en est de même pour $N_3^* = \nu N_1^* N_2^*$. D'après (4.26), R^* est strictement inférieur à K_c. Finalement R^* est strictement positif car il est impossible d'annuler la dynamique de N_2 pour $N^* > \mathbf{0}$ et $R^* \leq 0$.

Montrons maintenant qu'il est possible d'avoir deux équilibres positifs. Pour cela remarquons que la fonction g_2 ne dépend pas des paramètres e et K_c. Clairement lorsque K_c tend vers l'infini, $N_2^{\max}$ tend aussi vers l'infini. Donc pour K_c suffisamment grand, on a $N_2^{\min} < N_2^{\max}$. Ces deux dernières quantités ne dépendent pas de e et sachant que g_1 est proportionnelle à e, on aura alors deux points d'intersection pour e suffisamment grand.

Il est difficile d'en dire plus analytiquement : pour obtenir explicitement les équilibres, il faut résoudre une équation polynomiale de degré 4. Quand bien même nous écririons ce que valent ces équilibres, il serait dur de dire quoi que ce soit quant à leur stabilité locale (l'étude des valeurs propres de la jacobienne semble ici délicat).

4.3.3 Simulations numériques et diagramme de bifurcation

Nous allons donc poursuivre numériquement, ce qui nous permettra d'obtenir, lorsqu'ils existent, les valeurs des équilibres positifs, d'étudier leur stabilité locale et de simuler le modèle. Sur les différents jeux de paramètres testés, il semblerait que lorsque ces équilibres existent, celui possédant le plus grand R^* soit toujours instable. L'autre peut être localement asymptotiquement stable ou instable. Dans le cas où il est stable, il y a alors au moins bi-stabilité étant donné que l'équilibre trivial $(K_c, \mathbf{0})$ est lui aussi localement

stable.

Afin d'illustrer différents comportements du modèle, nous allons fixer (plus ou moins arbitrairement) tous les paramètres sauf μ_3 qu'on fera varier. Ce dernier est le taux de mortalité des adultes reproducteurs. En pêcherie par exemple, une augmentation de μ_3 peut correspondre à une augmentation de la pêche.

Les valeurs attribuées aux autres paramètres sont : $e = 1$, $K_c = 50$, $m_1 = 1$, $m_2 = 5$, $m_3 = 25$, $v_i = (m_i)^{0.75}$, $\mu_1 = \mu_2 = 0.5$, $k_a = 0.7$, $\epsilon = 0.8$ et μ_3 varie de 0.01 à 0.9. Lorsque les équilibres existent, la condition initiale est toujours prise très proche de l'équilibre ayant le plus faible R^*, c'est-à-dire celui qui est éventuellement stable, sinon elle est prise arbitrairement. Les résultats obtenus sont présentés sur la figure Fig. 4.5.

Sur la figure Fig. 4.5(a) est tracée la période des éventuelles oscillations en fonction du paramètre μ_3. Par convention, une période égale à 0 correspond à la convergence vers un équilibre : soit l'équilibre positif lorsque celui-ci est localement stable, soit lorsqu'il est instable vers le seul équilibre restant localement stable $(K_c, \mathbf{0})$. Lorsqu'il y a une période non nulle, alors il y a convergence vers un cycle limite. Les cas plus complexes (convergence vers un cycle homocline / hétérocline ou comportement chaotique) ne sont pas périodiques mais n'ont pas été observés pour les valeurs de μ_3 testées. Néanmoins ce graphique met en évidence l'existence d'une valeur de μ_3 tel qu'il y ait convergence vers un cycle homocline.

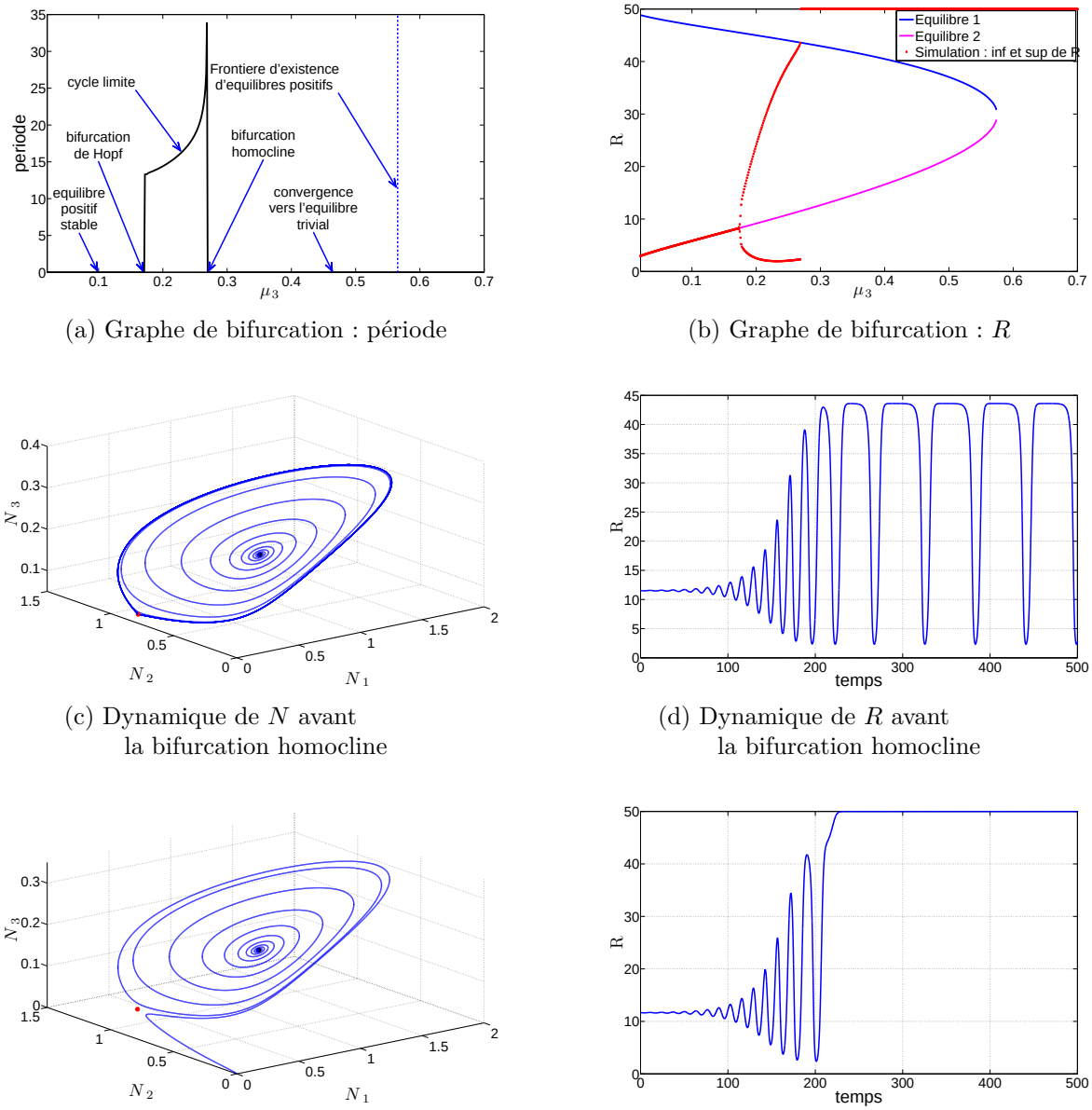
Pour μ petit, il y a existence de deux équilibres positifs et celui ayant le plus petit R^* est localement stable. Ensuite cet équilibre se déstabilise via une bifurcation de Hopf : la période effectue alors un saut de 0 jusqu'à une certaine valeur positive (qui vaut $2\pi/b$ si on note $\pm ib$ les deux valeurs propres complexes conjuguées traversant l'axe des imaginaires). Ensuite il y a convergence vers un cycle dont la période croit pour finir par tendre vers l'infini pour une certaine valeur de μ_3. Il y a alors une bifurcation homocline : le cycle limite grandit et finit par "traverser" l'autre équilibre positif. Après cette bifurcation il y a convergence vers l'équilibre trivial.

Ce qu'il se passe juste avant et juste après la bifurcation homocline est tracé sur les figures Fig.4.5(c-f). Comme nous sommes en dimension 4, nous avons représenté d'une part la dynamique de N_1, N_2, N_3 et d'une autre part celle de R. L'équilibre positif systématiquement instable est représenté par un point rouge et la trajectoire commence au voisinage de l'autre équilibre.

Juste avant la bifurcation homocline, il y a convergence vers un cycle qui passe tout proche de l'équilibre instable. Lorsque R "stagne" à une certaine valeur durant le cycle, c'est que la trajectoire passe non loin de ce point d'équilibre. Dans le cas critique où l'ensemble ω-limite est le cycle homocline, cette durée de passage proche de l'équilibre ne fait qu'augmenter avec le temps et tend vers l'infini (il n'y a alors plus de période apparente).

Juste après cette bifurcation, la trajectoire s'éloigne du point d'équilibre en oscillant et finit par changer assez brusquement de direction pour finalement converger vers l'équilibre trivial (R converge alors vers $K_c = 50$).

La figure Fig. 4.5(b) est aussi un graphe de bifurcation : y sont tracées les valeurs R^* des équilibres en fonction de μ_3 ainsi que les résultats des simulations, à savoir le minimum et le maximum des valeurs que prennent R au cours du temps une fois la partie transitoire passée, c'est-à-dire une fois qu'il y a eu convergence vers un équilibre ou un cycle limite.



(a) Graphe de bifurcation : période

(b) Graphe de bifurcation : R

(c) Dynamique de N avant la bifurcation homocline

(d) Dynamique de R avant la bifurcation homocline

(e) Dynamique de N après la bifurcation homocline

(f) Dynamique de R après la bifurcation homocline

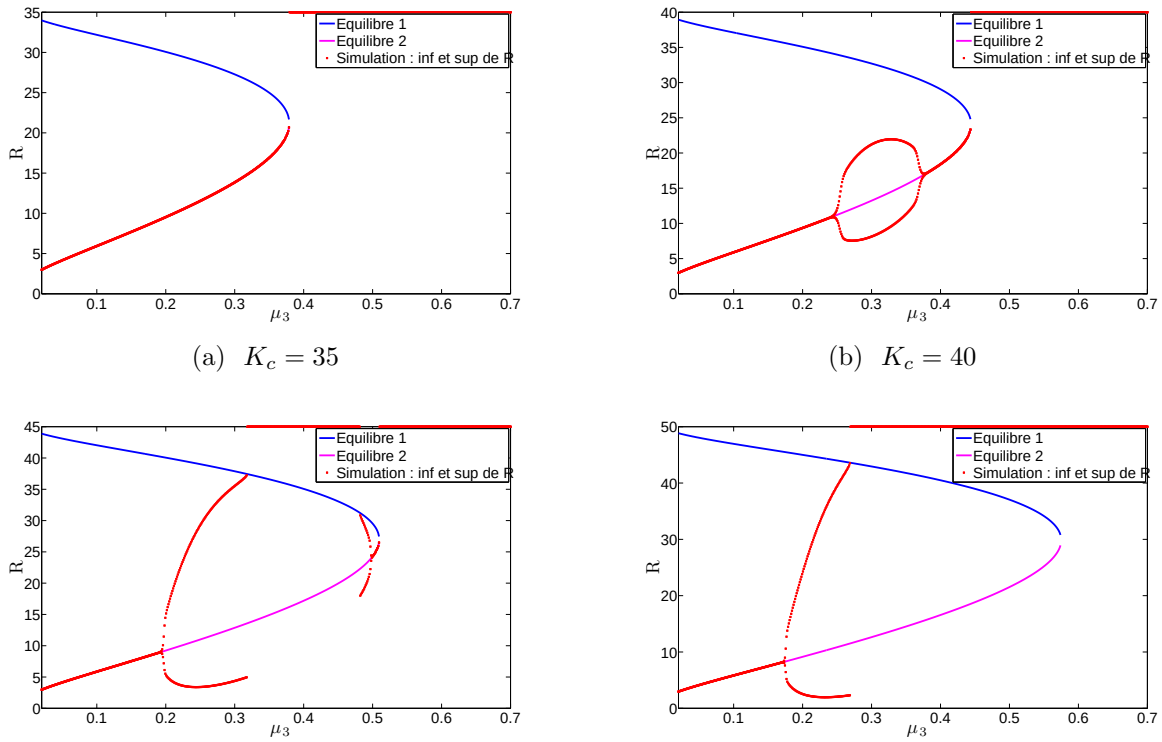
FIG. 4.5: Illustration des comportements complexes du modèle

Remarque 4.7 *D'un point de vue biologique, ce type de bifurcation est assez problématique. Un petit changement dans la valeur de μ_3 (par exemple une pêche un peu trop intense) fait qu'on passe d'un cycle limite stable à une extinction des prédateurs. Qui plus est, une mauvaise interprétation des observations est possible : pour peu qu'on se trouve dans la partie "transitoire", on peut imaginer qu'il va y avoir convergence vers un cycle limite alors qu'il va y avoir un changement brutal dans la dynamique qui va conduire à l'extinction des prédateurs. Si de plus on s'en rend compte trop tard, il est possible qu'on*

ne puisse plus rien y faire (en diminuant μ_3) car l'équilibre sans prédateurs est toujours localement stable.

Nous avons tracé figure Fig. 4.6 le même diagramme de bifurcation que Fig. 4.5(b) mais pour différentes valeurs de K_c. On s'aperçoit que pour $K_c = 35$, l'équilibre positif ayant le plus faible R^* est toujours stable. Dans le cas où $K_c = 40$, l'équilibre est stable puis instable (avec présence d'un cycle limite) puis stable à nouveau avant de ne plus exister : une augmentation de μ_3 peut éventuellement dans ce cas stabiliser le système. Pour $K_c = 45$ le système se comporte de manière encore moins intuitive : lorsque μ_3 augmente, il se passe successivement les comportements suivants : l'équilibre positif est stable puis se déstabilise pour donner naissance à un cycle limite stable et s'en suit une bifurcation homocline et extinction des prédateurs. Mais lorsque μ_3 augmente encore, les mêmes bifurcations se produisent en sens inverse : une bifurcation homocline, puis à nouveau apparition d'un cycle limite stable, puis d'un équilibre positif stable qui finit par ne plus exister pour de très grandes valeurs de μ_3.

Ces différents graphiques illustrent bien le paradoxe de l'enrichissement : une augmentation de K_c (c'est-à-dire de la quantité maximale potentielle de ressource dans le milieu) conduit à une déstabilisation du système, voire même à l'extinction du prédateurs. Ce paradoxe de l'enrichissement est observé sur de nombreux modèles proies-prédateurs dont notamment le modèle de Rosenzweig-MacArthur [35].



(a) $K_c = 35$ (b) $K_c = 40$

(c) $K_c = 45$ (d) $K_c = 50$

FIG. 4.6: Diagrammes de bifurcation pour différentes valeurs de K_c

4.4 Étude du cannibalisme dans un modèle à deux classes de taille

Dans cette section, nous allons étudier l'impact du cannibalisme au sein de la population de prédateurs. Encore une fois, étant donné la complexité du modèle dans sa version générale, nous allons en étudier une version simplifiée, en dimension 3, c'est-à-dire comprenant deux classes de taille pour les prédateurs (qu'on associera aux larves et aux adultes). Les hypothèses biologiques réalisées sont les suivantes :

Hypothèse 4.4

1. Les larves N_1 se nourrissent uniquement de la ressource et ce, indépendamment des quantités de larves et adultes.
2. Les adultes N_2 passent une fraction du temps κ à se nourrir de la ressource et une fraction $(1-\kappa)$ à se manger entre eux. La prédation sur la ressource (resp. le cannibalisme) se fait indépendamment des quantités de larves et d'adultes (resp. des quantités de larves et de ressource).

Ainsi, le modèle étudié est le suivant :

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= \Phi(R) - f_1(R).N_1 - \kappa.f_2(R).N_2 \\
\dot{N}_1 &= \alpha.\Big(\kappa.f_2(R) + (1-\kappa).f_c(N_2)\Big).N_2 - \beta.f_1(R).N_1 - \mu_1.N_1 \\
\dot{N}_2 &= \beta.f_1(R).N_1 - \mu_2.N_2 - \frac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2).N_2
\end{aligned} \tag{4.30}$$

4.4.1 Généralités

Avant toute chose, introduisons les notations :

$$g(R,\kappa) := \mu_2\Big(\beta f_1(R) + \mu_1\Big) - \kappa\alpha\beta f_1(R) f_2(R) \tag{4.31}$$

$$l(R) := \frac{\mu_1 + \beta f_1(R)}{\beta f_1(R)} \tag{4.32}$$

Proposition 4.11 *Le système (4.30) admet deux équilibres triviaux $E^*_{0i} = (0,0,0)$ toujours instable et $E^*_0 = (K_c, 0, 0)$ localement stable si et seulement si :*

$$g(K_c,\kappa) > 0 \tag{4.33}$$

De plus si E^*_0 est localement stable, il est globalement stable si au moins une des conditions suffisantes suivantes est vérifiée :

$$\kappa f_2(K_c) \geq \mu_2 m_2 \tag{4.34}$$

ou

$$m_2.\alpha < l(K_c) \tag{4.35}$$

Le modèle (4.30) étant un cas particulier du modèle (4.1), les propositions 4.3 et 4.4 nous assurent l'existence des équilibres triviaux ainsi que l'instabilité de E_{0i}^*. La locale stabilité de l'équilibre E_0^* est donnée par les valeurs propres de la Jacobienne en ce point :

$$J(E_0^*) = \begin{pmatrix} \Phi'(K_c) & -f_1(K_c) & -\kappa f_2(K_c) \\ 0 & -\beta f_1(K_c) - \mu_1 & \kappa\alpha f_2(K_c) \\ 0 & \beta f_1(K_c) & -\mu_2 \end{pmatrix}$$

Clairement $\Phi'(K_c) < 0$ est valeur propre de la Jacobienne. Les autres valeurs propres sont celles de la sous-matrice formée par les deux dernières lignes et colonnes de $J(E_0^*)$. La trace de cette sous-matrice étant négative, ces deux autres valeurs propres seront à partie réelles strictement négatives (et donc l'équilibre trivial sera localement asymptotiquement stable) si et seulement si son déterminant est positif, c'est-à-dire si et seulement si la relation (4.33) est vérifiée.

Pour obtenir les conditions de stabilité globale, nous allons utiliser deux fonctions de Lyapunov (4.36) et (4.38) définies et positives pour les couples $(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2$, domaine qui rappelons le est invariant.

$$V_1(t) = \mu_2 N_1(t) + \kappa\alpha f_2(K_c).N_2(t) \tag{4.36}$$

La dérivée de V_1 par rapport au temps vaut :

$$\begin{aligned} \dot{V}_1 \;=\; & (1-\kappa).\alpha.\Big(\mu_2 - \frac{\kappa}{m_2} f_2(K_c)\Big) f_c(N_2).N_2 \\ & +\Big(\beta f_1(R)\Big(\kappa\alpha f_2(K_c) - \mu_2\Big) - \mu_1\mu_2\Big) N_1 \\ & +\kappa\alpha\mu_2\Big(f_2(R) - f_2(K_c)\Big) N_2 \end{aligned} \tag{4.37}$$

Le premier terme de (4.37) est négatif si $\kappa f_2(K_c) \geq \mu_2 m_2$. Le second terme est strictement négatif si N_1 différent de 0 et E_0^* localement stable. Le troisième terme est strictement négatif pour N_2 différent de 0 car f_2 est une fonction strictement croissante et R est à valeurs dans $]0, K_c[$.

Il en découle que si E_0^* est localement stable et si la condition (4.34) est vérifiée, alors la dérivée de V_1 est strictement négative pour $(N_1, N_2) \neq (0, 0)$. Nous en déduisons que (N_1, N_2) converge vers $(0, 0)$ et donc R converge vers K_c d'après l'équation en $\dot{R}$.

La seconde fonction de Lyapunov que nous allons utiliser est :

$$V_2(t) = N_1(t) + m_2\alpha N_2(t) \tag{4.38}$$

La dérivée de V_2 par rapport au temps vaut :

$$\dot{V}_2(t) = \alpha.\Big(\kappa f_2(R) - \mu_2 m_2\Big) N_2 + \Big((m_2\alpha - 1)\beta f_1(R) - \mu_1\Big) N_1 \tag{4.39}$$

Étant donné que f_2 est strictement croissante, le premier terme de (4.39) est strictement négatif si $N_2 \neq 0$ et $\kappa f_2(K_c) < \mu_2 m_2$. Le second terme est strictement négatif si $N_1 \neq 0$ et $m_2\alpha < l(K_c)$.

Ici encore, la dérivée de V_2 est donc strictement négative pour $(N_1, N_2) \neq (0,0)$ si $f_2(K_c) < \mu_2 m_2$ (qui n'est autre que la négation de (4.34)) et si la relation (4.35) est vérifiée. D'où la convergence de (N_1, N_2) vers $(0,0)$.

Pour résumer : Supposons l'équilibre trivial localement stable. Soit la condition (4.34) est vérifiée et donc cet équilibre est globalement stable. Soit cette dernière condition n'est pas vérifiée, et donc l'équilibre sera globalement stable si (4.35) est vérifiée.

Remarque 4.8 *La condition* (4.33) *montre que si les individus sont trop cannibales (c'est-à-dire si κ est suffisamment proche de* 0*) alors l'équilibre E_0^* est localement stable. Néanmoins, les simulations numériques montrent que cet équilibre peut être localement stable sans l'être globalement. On peut observer de la bi-stabilité même avec des fonctions réponses relativement simples comme par exemple avec des fonctions linéaires.*

Proposition 4.12 *Pour chaque solution dans $]0, K_c[$ de (4.40), il existe un équilibre strictement positif au modèle (4.30).*

$$g(R,\kappa) + h(R, \Psi(R,\kappa), \kappa) = 0 \tag{4.40}$$

avec :

$$h(R, N_2, \kappa) := -\frac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2)\Big(\beta f_1(R)(m_2\alpha - 1) - \mu_1\Big) \tag{4.41}$$

et Ψ définie sur $]0, K_c[$ comme l'unique $N_2 > 0$ vérifiant :

$$s(R, N_2, \kappa) := \beta\Phi(R) - \left(\mu_2 + \frac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2) + \kappa\beta f_2(R)\right) N_2 = 0$$

Pour obtenir ce résultat, il suffit d'annuler la dynamique du système. On a :

$$\dot{N}_1 = 0 \iff N_1 = N_2\alpha \frac{\kappa f_2(R) + (1-\kappa) f_c(N_2)}{\beta f_1(R) + \mu_1}$$

$$\dot{N}_2 = 0 \iff N_1 = N_2 \frac{\mu_2 + \dfrac{(1-\kappa)}{m_2} f_c(N_2)}{\beta f_1(R)}$$

Il faut que ces deux valeurs obtenues pour N_1 coincident. On en déduit qu'il y a donc existence d'un équilibre positif si il existe $(R, N_2) \in]0, K_c[\times \mathbb{R}_+^*$ vérifiant :

$$g(R,\kappa) + h(R, N_2, \kappa) = 0$$

De plus en annulant la dynamique de R on obtient :

$$\dot{R} = 0 \iff s(R, N_2, \kappa) = 0$$

Pour R fixé, s décroit de $\beta\Phi(R) > 0$ vers $-\infty$ lorsque N_2 croit de 0 vers $+\infty$, on en déduit grâce au théorème des valeurs intermédiaires l'unicité de $\Psi(R,\kappa) > 0$.

4.4.2 Approche lent-rapide

Dans cette section nous allons montrer que le cannibalisme peut dans certaines conditions stabiliser un équilibre positif qui serait instable sans cannibalisme. Pour cela nous allons supposer que la dynamique de la ressource est rapide comparée à celle des prédateurs. Ce genre d'hypothèses est relativement classique dans l'étude de tels modèles biologiques (se référer par exemple à [46]). Ici encore nous opterons pour le choix de fonctions réponses Holling type II et une croissance logistique de la ressource. Nous avons donc :

$$f_i(R) = d_i \frac{R}{R_h + R} \qquad \text{et} \qquad f_c(N_2) = d_2 \frac{N_2}{N_h + N_2}$$

Et :

$$\Phi(R) = eR\left(1 - \frac{R}{K_c}\right)$$

Remarque 4.9 *Les résultats que nous allons obtenir avec des fonctions réponses Holling type II ne pourraient pas être obtenus avec des fonctions réponses linéaires et une croissance logistique de la ressource. En effet, on peut montrer que dans ce cas et dans le cadre des systèmes lent-rapide, l'existence d'un équilibre positif équivaut à sa globale stabilité.*

Nous avons volontairement choisi la même constante de demi-saturation pour la prédation par les larves et les adultes sur la ressource. D'un point de vue mathématique, ca va grandement simplifier l'étude qui va suivre. De plus ce n'est pas irréaliste d'un point de vue biologique : Ceci revient à dire que le rapport entre le taux de digestion et le taux d'attaque est le même pour les larves et les adultes.

En revanche la constante de demi saturation pour la prédation des adultes sur eux même n'a a-priori aucune raison d'être la même que celle pour la prédation sur la ressource. En supposant comme nous l'avons fait que le taux de digestion maximum est le même (correspondant à la constante d_2) le taux d'attaque peut différer suivant la proie. Ainsi, si on suppose qu'il est plus dur pour un adulte d'acquérir par prédation une unité de biomasse d'adulte qu'une unité de biomasse de ressource, on prendra le soin de choisir une constante N_h telle que $m_2 N_h > R_h$.

Afin de nous placer dans le cadre des systèmes lents-rapides, nous allons attribuer différents ordres de grandeur aux paramètres. Supposons $e \gg \mu_1$ afin de fixer les deux échelles de temps. Nous devons maintenant prendre d_1/e et d_2/e appréciables (dans le sens ni très petits, ni très grands). De même μ_2/μ_1 sera pris appréciable afin d'éviter d'ajouter une troisième échelle de temps. Finalement $\alpha d_2/\mu_1$, $\beta d_1/\mu_2$ et $d_2/(m_2\,\mu_2)$ seront eux aussi pris appréciables. Ainsi la dynamique de la ressource sera rapide comparée à celle des larves et des adultes. Les paramètres restants N_h, K_c et R_h sont aussi supposés appréciable.

Pour obtenir les ordres de grandeurs convenables pour α et β, nous pouvons jouer sur les paramètres k_a, ε, m_1.

Dans toute la suite, nous supposerons de plus :

Hypothèse 4.5

1. $\kappa \neq 0$
2. $0 < R_h < K_c$

Ces hypothèses sont faites pour des raisons techniques. La première condition permet d'éviter de traiter deux cas de figure dans certains des calculs qui suivront. La seconde est nécessaire pour obtenir des cycles de relaxation.

4.4.3 Étude des nappes lentes

L'ensemble des triplets (R, N_1, N_2) vérifiant $\dot{R} = 0$ est la variété lente du système lent-rapide. L'annulation de la dynamique de la ressource conduit à l'équation algébrique suivante :

$$R.\Big(R^2 + \big(R_h - K_c\big)R + \frac{K_c}{e}\big(d_1N_1 + \kappa.d_2N_2 - eR_h\big)\Big) = 0 \tag{4.42}$$

Nous pouvons ici aisément résoudre en R l'équation (4.42). Sachant que $K_c > R_h$, la variété lente est constituée dans l'octant positif de trois nappes S_0, S_κ^+ et S_κ^- paramétrées par N_1, N_2 (Une illustration graphique de ces nappes est réalisée fig.4.7) :

$$\begin{aligned}
S^0 &= \Big\{(N_1, N_2, 0) : (N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2\Big\} \\
S_\kappa^+ &= \Big\{(N_1, N_2, s_+(N_1, N_2, \kappa)) : (N_1, N_2) \in \Omega_\kappa^+\Big\} \\
S_\kappa^- &= \Big\{(N_1, N_2, s_-(N_1, N_2, \kappa)) : (N_1, N_2) \in \Omega_\kappa^-\Big\}
\end{aligned}$$

Avec les domaines de définitions :

$$\begin{aligned}
\Omega_\kappa^+ &= \Big\{(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \frac{d_1}{e}N_1 + \kappa\frac{d_2}{e}N_2 \leq \frac{1}{4K_c}(K_c + R_h)^2\Big\} \\
\Sigma_\kappa &= \Big\{(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \frac{d_1}{e}N_1 + \kappa\frac{d_2}{e}N_2 \leq R_h\Big\} \subsetneq \Omega_\kappa^+ \\
\Omega_\kappa^- &= \overline{\Omega_\kappa^+ \backslash \Sigma_\kappa}
\end{aligned}$$

et avec :

$$\begin{aligned}
s_\pm(N_1, N_2, \kappa) &= \frac{1}{2}\Big(K_c - R_h \pm \sqrt{\Delta(N_1, N_2, \kappa)}\Big) \\
\Delta(N_1, N_2, \kappa) &= (K_c + R_h)^2 - 4\frac{K_c}{e}(d_1N_1 + \kappa d_2N_2)
\end{aligned}$$

Le pli de cette variété lente est défini comme l'intersection des nappes lentes S_κ^+ et S_κ^-. La valeur de R sur ce pli est indépendante de N_1, N_2 et vaut $(K_c - R_h)/2$. La projection de ce pli sur le plan $R = 0$ est l'ensemble des points :

$$\delta_\kappa^S = \left\{(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \frac{d_1}{e}N_1 + \kappa\frac{d_2}{e}N_2 = \frac{1}{4K_c}(K_c + R_h)^2\right\}$$

L'intersection entre la nappe S_κ^- et la nappe S_0 est l'ensemble des triplets $(N_1, N_2, 0)$ vérifiant $(N_1, N_2) \in \delta_\kappa^0$ avec :

$$\delta_\kappa^0 = \left\{(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2 : \frac{d_1}{e}N_1 + \kappa\frac{d_2}{e}N_2 = R_h\right\}$$

Proposition 4.13 (Attractivité / répulsivité des nappes)

- S_κ^- *est répulsive* $\forall (N_1, N_2) \in int(\Omega_\kappa^-)$.
- S_κ^+ *est attractive* $\forall (N_1, N_2) \in int(\Omega_\kappa^+)$.
- S^0 *est répulsive* $\forall (N_1, N_2) \in int(\Sigma_\kappa)$ *et attractive* $\forall (N_1, N_2) \in int(\mathbb{R}_+^2 \backslash \Sigma_\kappa)$.
- *La frontière entre les bassins d'attraction des nappes* S^0 *et* S_κ^+ *pour* $(N_1, N_2) \in int(\Omega_\kappa^-)$ *est la nappe* S_κ^-.

Cette dernière proposition découle immédiatement de l'étude de la direction du champ rapide (et donc du signe de $\dot{R}$) dans les différents domaines de l'octant positif.

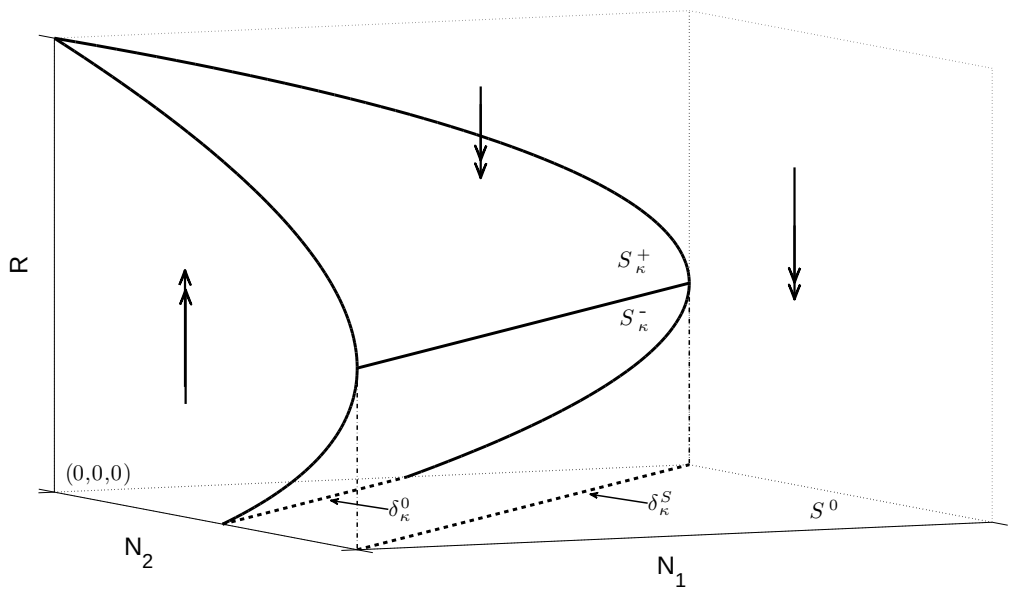


FIG. 4.7: Allure des nappes lentes lorsque $0 < R_h < K_c$. Les flèches doublent correspondent aux directions des champs rapides entre ces nappes.

Nous allons maintenant étudier le champ lent du système limite sur les nappes lentes.

Certains des résultats obtenus dans la suite seront vérifiés pour R_h appréciable mais suffisamment petit. Nous seront par exemple amené par la suite à obtenir des résultats pour $R_h = 0$ afin d'étendre ces résultats par perturbations régulières au cas où R_h est suffisamment petit. Nous utiliserons notamment cette méthode lorsque nous étudierons le champ lent sur S_κ^+.

Proposition 4.14 $(0, 0)$ *est attracteur global de la dynamique lente sur* S_0.

Les équations du champ sur S_0 sont exactement :

$$\begin{aligned} \dot{N}_1 &= -\mu_1 N_1 + \alpha(1-\kappa) f_c(N_2) N_2 \\ \dot{N}_2 &= -\mu_2 N_2 - \tfrac{1}{m_2}(1-\kappa) f_c(N_2) N_2 \end{aligned} \tag{4.43}$$

L'équation en $\dot{N}_2$ implique que N_2 décroit vers 0, et donc N_1 converge aussi vers 0.

Interprétation biologique

D'un point de vue biologique, il est clair que si il n'y a pas d'apport extérieur de biomasse ($R = 0$ donc impossible pour les prédateurs de se nourrir de ressource) il va y avoir extinction des prédateurs. Le cannibalisme au sein de la population adulte ne peut avoir qu'un impact positif sur cette extinction étant donné que l'efficacité k_a de conversion est inférieure à 1.

Proposition 4.15 *Pour chaque condition initiale sur S_0, les trajectoires finissent par entrer dans le domaine int(Σ_κ) où cette nappe lente est répulsive et finissent donc par la quitter après un certain délai.*

De ce fait, nous pouvons définir une application entrée-sortie Ψ_0 (continue si R_h est suffisamment petit) qui à un point d'entrée $(N_1^0, N_2^0) \in \mathbb{R}_+^2 \backslash \Sigma_\kappa$ associe un point de sortie $(N_1(t_0), N_2(t_0)) \in \Sigma_\kappa$ avec t_0 unique réel strictement positif vérifiant :

$$\int_0^{t_0} \left(e - \frac{d_1}{R_h} N_1(t) - \kappa \frac{d_2}{R_h} N_2(t) \right) dt = 0$$

où $(N_1(0), N_2(0)) = (N_1^0, N_2^0)$ et (N_1, N_2) soumis à la dynamique (4.43) du champ sur S_0.

La continuité de cette application pour R_h suffisamment petit est une conséquence de la transversalité du champs sur δ_κ^0. En effet nous avons :

$$\frac{d_1}{e}\dot{N}_1 + \kappa \frac{d_2}{e}\dot{N}_2 = -\frac{d_1\mu_1}{e} N_1 + \left(-\frac{\kappa d_2 \mu_2}{e} + (1-\kappa)\Big(\frac{\alpha d_1 d_2}{e} - \frac{\kappa d_2 d_2}{m_2 e}\Big) \frac{N_2}{N_h + N_2} \right) N_2$$

Si R_h est suffisamment petit, les valeurs prises par N_2 sur δ_κ^0 sont suffisamment petites et donc $N_2/(N_h + N_2)$ est suffisamment proche de 0, ce qui assure que cette dernière expression est strictement négative.

4.4.4 Sans cannibalisme

Nous allons maintenant étudier le modèle sans cannibalisme, c'est-à-dire pour $\kappa = 1$ et montrer que sous certaines conditions, le système limite peut ne pas avoir d'équilibre positif stable et que les trajectoires convergent vers un cycle de relaxation.

Proposition 4.16 (Champ lent sur S_1^+)

- *Si $\mu_2(\mu_1 + \beta d_1) - \alpha d_2 \beta d_1 > 0$, alors pour R_h suffisamment petit, $(0,0)$ est attracteur global du champs lent sur S_1^+.*

- *Si $\mu_2(\mu_1 + \beta d_1) - \alpha d_2 \beta d_1 < 0$, alors pour R_h suffisamment petit, toute trajectoire sur la nappe S_1^+ quitte cette nappe par le pli.*

- *Si de plus $\beta d_2 > \mu_1 + \beta d_1$ et $\alpha d_1 > \mu_2$, alors pour R_h suffisamment petit, toute trajectoire sur la nappe S_1^+ quitte cette nappe par le pli transversalement.*

Le champs lent sur S_1^+ a pour équation :

$$\begin{pmatrix} \dot{N_1} \\ N_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\mu_1 - \beta f_1(s_+(N_1, N_2)) & \alpha f_2(s_+(N_1, N_2)) \\ \beta f_1(s_+(N_1, N_2)) & -\mu_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}$$

Nous avons pour tout N_1, N_2 :

$$s_+(N_1, N_2) \geq \frac{1}{2}(K_c - R_h) > 0$$

Et par conséquent :

$$f_i(s_+(N_1, N_2)) = d_i \frac{s_+(N_1, N_2)}{R_h + s_+(N_1, N_2)} \in \left[d_i \frac{K_c - R_h}{K_c + Rh}, d_i \right] \qquad i \in [\![1, 2]\!]$$

Nous allons maintenant étudier le champ lent sur S_1^+ en considérant R_h comme un paramètre.

Dans le cas où $R_h = 0$, ce champs lent est linéaire et vérifie :

$$\begin{pmatrix} \dot{N_1} \\ N_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\mu_1 - \beta d_1 & \alpha d_2 \\ \beta d_1 & -\mu_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} \tag{4.44}$$

La trace de ce système linéaire est positive et son déterminant est donné par :

$$\mu_2(\mu_1 + \beta d_1) - \alpha d_2 \beta d_1$$

Si ce déterminant est strictement positif, alors $(0, 0)$ est globalement stable. En particulier tout compact de $\mathbb{R}_+^2$ est inclus dans le bassin d'attraction de cet équilibre nul.

Si ce déterminant est strictement négatif, alors $(0, 0)$ est un point selle dont la variété stable est dans le quadrant positif et la variété instable ne s'y trouve pas (ceci est immédiat sachant que le quadrant positif est invariant). Par conséquent, toutes les trajectoires vont à l'infini et finissent donc par quitter tout compact de $\mathbb{R}_+^2$ et a fortiori la nappe S_1^+.

De plus les trajectoires vont quitter la nappe S_1^+ transversalement au pli si la quantité suivante est positive pour tout $(N_1, N_2) \in \delta_1^S$:

$$\frac{d_1}{e}\dot{N_1} + \frac{d_2}{e}\dot{N_2} = \frac{d_1}{e}\big(- \mu_1 - \beta d_1 + \beta d_2\big)N_1 + \frac{d_2}{e}\big(\alpha d_1 - \mu_2\big)N_2 \tag{4.45}$$

Les hypothèses faites dans la troisième partie de la proposition 4.16 assurent que cette quantité est toujours strictement positive.

Si maintenant R_h est suffisamment petit, nous sommes dans le cadre d'une perturbation régulière du système (4.44). Les résultats obtenus dans le cas où $R_h = 0$ étant stables structurellement, ils sont donc encore vrais pour R_h suffisamment petit. Ce qui achève la preuve de la proposition 4.16.

Dans toute la suite de cette étude, nous nous placerons dans le cas de figure correspondant à la troisième partie de la proposition 4.16 et ferons donc les hypothèses suivantes :

Hypothèse 4.6

1. $\beta d_2 > \mu_1 + \beta d_1$
2. $\alpha d_1 > \mu_2$

Théorème 4.3 *Supposons l'hypothèse 4.6 vérifiées, alors pour R_h suffisamment petit, il existe au moins un cycle de relaxation à l'intérieur de l'octant positif pour le système réduit.*

Afin d'obtenir l'existence d'un tel cycle de relaxation, nous allons considérer l'application de premier retour du pli sur lui même. Plus précisément nous allons nous intéresser à la projection sur S^0 de cette application, c'est-à-dire l'application définie sur δ_1^S.

Prenons pour condition initiale un point du pli. Les trajectoires, sous les hypothèses du théorème 4.3, peuvent se décomposer en 4 phases :

I) La chute rapide du pli sur S^0. Dans le système limite N_1 et N_2 restent inchangés.

II) Les trajectoires longent ensuite cette nappe S^0 et finissent par en sortir. L'application entrée-sortie Ψ_0 a été définie au corollaire 4.15.

III) La montée rapide de S^0 sur S_1^+. Encore une fois dans le système limite N_1 et N_2 restent inchangés.

IV) Les trajectoires quittent S_1^+ par le pli. Notons Ψ_S l'application qui à un point de $\Omega_1^+ \backslash (0,0)$ correspondant au point d'entrée sur la nappe S_1^+ associe un point de δ_1^S correspondant au point de sortie par le pli.

Sous l' hypothèse 4.6 et d'après la proposition 4.16, pour R_h suffisamment petit le champ lent de la nappe S_1^+ est transverse au pli. Ψ_S est donc une application continue. De même d'après le corollaire 4.15, pour R_h suffisamment petit, Ψ_0 est continue. Il en découle que l'application de premier retour $\Psi_S \circ \Psi_0$ de δ_1^S dans δ_1^S est continue et donc admet au moins un point fixe.

De plus, de part la répulsivité du champ lent sur les bords $N_1 = 0$ et $N_2 = 0$ de S_1^+, nous avons $\Psi_S(\delta_1^0) \subset int(\delta_1^S)$. Par conséquent l'image de δ_1^S par $\Psi_S \circ \Psi_0$ est dans l'intérieur de δ_1^S et donc tout point fixe de cette application est dans l'intérieur de δ_1^S.

Remarque 4.10 *Le théorème 4.3 dit qu'il existe au moins un cycle de relaxation pour le système réduit. Nous ne pouvons a priori pas conclure quant à l'existence d'un tel cycle limite pour le système complet en dimension trois. Néanmoins les trajectoires restent dans un voisinage du cycle de relaxation obtenu avec le système réduit lorsque ce cycle de relaxation est stable.*

Les simulations numériques semblent montrer qu'il y a existence d'un cycle de relaxation dans le système complet qui serait unique et globalement stable. Ceci est illustré sur la figure Fig. 4.9(a,c).

4.4.5 Ajout de cannibalisme et stabilisation de l'équilibre

Nous allons maintenant ajouter du cannibalisme, c'est-à-dire prendre des valeurs de κ différentes de 1. Nous supposerons l'hypothèse 4.6 vérifiée et R_h suffisamment petit afin qu'il y ait existence de cycle(s) de relaxation dans le modèle réduit sans cannibalisme.

Introduisons la constante $\underline{\kappa}$:

$$\underline{\kappa} = \frac{\mu_2}{\alpha d_1}\frac{\mu_1 + \beta d_1}{\beta d_2}$$

L'hypothèse 4.6 assure que $\underline{\kappa} < 1$.

Remarque 4.11 *On déduit de la condition (4.33) que pour tout κ vérifiant $\underline{\kappa} < \kappa \leq 1$, l'équilibre trivial E_0^* est instable*

Hypothèse 4.7

$\underline{\kappa} > m_2\mu_2/d_2$

Proposition 4.17 *Supposons les hypothèses 4.6 et 4.7 vérifiées et $R_h = 0$. Alors il existe $\overline{\kappa} > \underline{\kappa}$ tel que pour tout $\kappa \in]\underline{\kappa}, \overline{\kappa}[$, le système admette sur S_κ^+ (bords exclus) un unique équilibre positif.*

Pour obtenir ce résultat, il suffit de regarder quand les isoclines du système lent sur S_κ^+ ont une intersection dans le domaine $int(\Omega_\kappa^+)$.

Pour $R_h = 0$, le système lent sur S_κ^+ s'écrit :

$$\begin{aligned}
\dot{N}_1 &= \alpha\Big(\kappa d_2 + (1-\kappa)f_c(N_2)\Big)N_2 - \beta d_1 N_1 - \mu_1 N_1 \\
\dot{N}_2 &= \beta d_1 N_1 - \mu_2 N_2 - \frac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2)N_2
\end{aligned}$$

Nous pouvons alors écrire l'équation des deux isoclines $\dot{N}_1 = 0$ et $\dot{N}_2 = 0$:

$$\begin{aligned}
N_1 &= \left(\frac{\alpha\kappa d_2}{\mu_1 + \beta d_1}\right)N_2 + \left(\frac{\alpha(1-\kappa)}{\mu_1 + \beta d_1}\right)f_c(N_2)N_2 := g_1(N_2) \\
N_1 &= \left(\frac{\mu_2}{\beta d_1}\right)N_2 + \left(\frac{(1-\kappa)}{m_2\beta d_1}\right)f_c(N_2)N_2 := g_2(N_2)
\end{aligned}$$

Ces deux isoclines s'intersectent (pas nécessairement dans le domaine $int(\Omega_\kappa^+)$) lorsque $g_1(N_2) - g_2(N_2) = 0$, c'est-à-dire lorsque :

$$\underbrace{\left(\frac{\kappa}{\underline{\kappa}} - 1\right)}_{a(\kappa)} + \underbrace{\big(1-\kappa\big)\left(\frac{1}{\underline{\kappa}} - \frac{d_2}{m_2\mu_2}\right)}_{b(\kappa)}\frac{f_c(N_2)}{d_2} = 0 \tag{4.46}$$

Sachant que $\kappa > \underline{\kappa}$ et $\underline{\kappa} > m_2\mu_2/d_2$, nous avons $a(\kappa) > 0$ et $b(\kappa) < 0$. f_c étant une fonction strictement croissante, il existe au plus une valeur $N_2^*(\kappa)$ solution de l'équation (4.46). De plus :

$$\lim_{\kappa\downarrow\underline{\kappa}} a(\kappa) = 0 \qquad \text{et} \qquad \lim_{\kappa\downarrow\underline{\kappa}} b(\kappa) \neq 0$$

Sachant que $f_c(0) = 0$, cette solution $N_2^*(\kappa)$ tend vers 0 lorsque κ décroit vers $\underline{\kappa}$. Par conséquent $N_1^*(\kappa) = g_1(N_2^*(\kappa))$ tend lui aussi vers 0. Finalement, par continuité de la valeur de l'équilibre par rapport à κ, il existe $\overline{\kappa} > \underline{\kappa}$ tel que :

$$\forall\kappa \in]\underline{\kappa}, \overline{\kappa}[\ ,\ 0 < \frac{d_1}{e}N_1^*(\kappa) + \kappa\frac{d_2}{e}N_2^*(\kappa) < \frac{K_c}{4}$$

Corollaire 4.4 *Supposons les hypothèses 4.6 et 4.7 vérifiées. Alors pour R_h suffisamment petit, il existe un intervalle $I_\kappa \subset]\underline{\kappa}, 1[$ tel que pour tout $\kappa \in I_\kappa$ le système admette un unique équilibre positif sur S_κ^+ (bords exclus).*

D'après la proposition 4.17, pour tout $\kappa \in]\underline{\kappa}, \overline{\kappa}[$, il y a un unique équilibre positif S_κ^+ (bords exclus). La stabilité structurelle du système nous assure que pour R_h suffisamment petit, c'est encore le cas. L'unicité de cet équilibre vient du fait que pour $R_h = 0$, la dérivée de $g_1 - g_2$ est strictement positive. En effet :

$$g_1'(N_2) - g_2'(N_2) = b(\kappa)\frac{f_c'(N_2)}{d_2} > 0$$

Encore une fois, de par la stabilité structurelle, ce résultat reste encore vrai lorsqu'on considère les isoclines du système pour R_h suffisamment petit.

Remarque 4.12 *Nous ne pouvons malheureusement pas obtenir l'invariance de S_κ^+ par le champ lent, du moins sans ajouter d'hypothèses supplémentaires sur les paramètres.*

Proposition 4.18 *Supposons les hypothèses 4.6 et 4.7 vérifiées et $R_h = 0$. Alors pour tout $\kappa \in]\underline{\kappa}, \overline{\kappa}[$ il existe $(\overline{N}_1, \overline{N}_2) \in \delta_\kappa^S$ tel que le domaine $D \subset S_\kappa^+$ défini en* (4.47) *et représenté Fig. 4.18 satisfait les hypothèses :*

i) L'équilibre positif se trouve dans D.

ii) D est positivement invariant par le champ lent du système réduit sur S_κ^+.

iii) $\Sigma_\kappa \subset \tilde{D}$

avec :

$$\tilde{D} := [0, \overline{N}_1] \times [0, \overline{N}_2]$$

$$D = \Big\{(N_1, N_2, s_+(N_1, N_2, \kappa)) : (N_1, N_2) \in \tilde{D}\Big\} \tag{4.47}$$

L'étude de la direction du champ lent sur S_κ^+ (nous ne la ferons pas ici mais nous contenterons de l'illustrer graphiquement cf Fig.4.8) montre l'existence de $(\overline{N}_1, \overline{N}_2) \in \delta_\kappa^S$ tel qu'en $(\overline{N}_1, \overline{N}_2)$ le champ lent de S_κ^+ soit transverse au pli, orienté vers l'intérieur et même plus précisément en ce point, $\dot{N}_1 < 0$ et $\dot{N}_2 < 0$. De plus sur les bords de D, le champs lent est strictement rentrant, excepté en $(0, 0)$ où il est nul. Pour $R_h = 0$, Σ_κ est réduit au point $(0, 0)$ et se trouve donc dans le domaine D.

Corollaire 4.5 *Supposons les hypothèses 4.6 et 4.7 vérifiées. Alors pour R_h suffisamment petit, il existe un intervalle inclus dans $]\underline{\kappa}, \overline{\kappa}[$ tel que pour tout κ appartenant à cet intervalle, le domaine D défini en* (4.47) *satisfait les mêmes hypothèses que dans la proposition 4.18.*

Pour R_h suffisamment petit, nous pouvons utiliser exactement le même domaine que celui de la proposition 4.18, c'est-à-dire faire le même choix de $(\overline{N}_1, \overline{N}_2)$. En effet l'équilibre était à l'intérieur de ce domaine et le champ lent était strictement rentrant sur les bords de D, c'est donc encore le cas pour R_h suffisamment petit. Finalement le domaine Σ_κ croit continuement avec R_h, donc encore une fois il se trouve dans le domaine D pour R_h suffisamment petit.

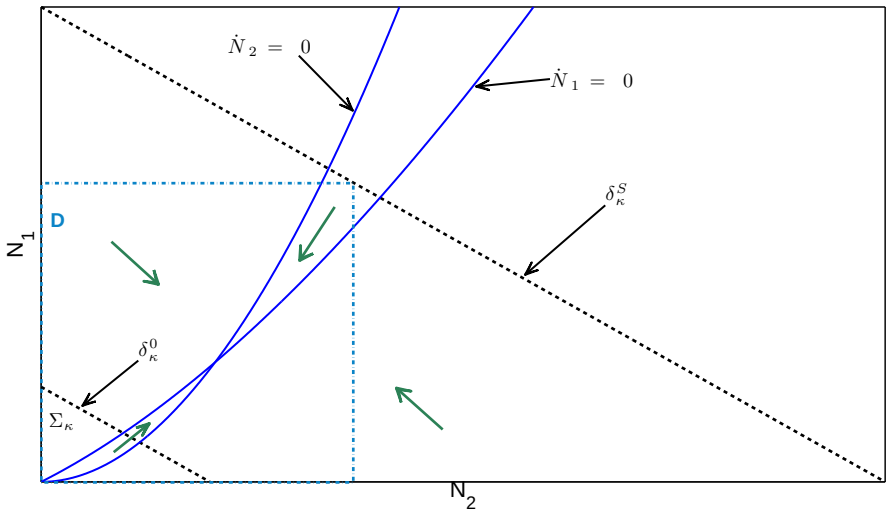


FIG. 4.8: Isoclines du champ lent sur S^+. Les flèches vertes correspondent aux direction du champ lent dans les différents domaines.

Théorème 4.4 *Supposons les hypothèses 4.6 et 4.7 vérifiées. Alors pour R_h suffisamment petit, il y a existence de J_κ, intervalle inclus dans $]0,1[$, tel que pour tout $\kappa \in J_\kappa$:*

i) Il existe un unique équilibre positif sur S_κ^+.

ii) Il existe $(\overline{N}_1, \overline{N}_2) \in \delta_\kappa^S$ tel que le domaine V défini ci-dessous soit inclus dans le bassin d'attraction de cet équilibre positif.

$$V = [0, \overline{N}_1] \times [0, \overline{N}_2] \times]0, K_c] \backslash \Big(\Big\{ (0,0,R) : R \in]0, K_c] \Big\} \cup S_\kappa^- \Big)$$

Montrons dans un premier temps que le domaine $D \backslash (0,0)$ défini en (4.47) est inclus dans le bassin d'attraction de l'équilibre positif sur S_κ^+. Pour $R_h = 0$, la matrice Jacobienne du champ lent du système limite est la suivante :

$$J_\kappa(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} -\mu_1 - \beta d_1 & \alpha d_2 \kappa + \alpha d_2 (1-\kappa) \left(1 - \dfrac{N_h^2}{(N_h + N_2)^2} \right) \\ \beta d_1 & -\mu_2 - d_2 \dfrac{(1-\kappa)}{m_2} \left(1 - \dfrac{N_h^2}{(N_h + N_2)^2} \right) \end{pmatrix}$$

La divergence du champ est toujours négative de plus, d'après la proposition 4.18 le domaine D est invariant. Nous en déduisons par le théorème de Green [35] qu'il ne peut pas y avoir de cycle limite ou de polycycles dans D et donc toute trajectoire commençant dans D converge vers un équilibre appartenant à D. L'équilibre trivial étant instable et sa variété stable ayant une intersection vide avec D, nécessairement il y a convergence vers l'équilibre positif (hormis si la trajectoire commence exactement au point d'équilibre trivial). Pour R_h suffisamment petit, ces propriétés sont encore vérifiées et il y a donc encore convergence vers l'équilibre positif.

L'étude du champ rapide dans le volume V permet de conclure. En effet, deux cas de figure peuvent se produire. Soit la trajectoire commence dans la partie de V où S_κ^+ est attractive, la trajectoire arrive donc dans D pour ensuite converger vers l'équilibre. Soit la trajectoire commence dans la partie de V où S_0 est attractive, elle longe alors cette nappe S_0 pour finir par la quitter lorsque $(N_1, N_2) \in \Sigma_\kappa \subset \tilde{D}$ et remonter rapidement dans D et finalement converger vers l'équilibre positif.

Remarque 4.13 *Il est clair que ce domaine V est le bassin d'attraction de bon nombre de trajectoires. Par exemple toute trajectoire qui entre dans un petit voisinage de S^0 va finir par entrer dans le domaine V comme par exemple celles qui tombent sur S_0 par le pli.*

Le théorème 4.4 concerne le système réduit. Dans le modèle complet en dimension 3 si les échelles de temps sont suffisamment différentes, il y a encore existence de cet équilibre positif stable. Le domaine V privé d'un certain voisinage de ses bords est inclus dans le bassin d'attraction de cet équilibre.

4.4.6 Simulations numériques

Ci-suit quelques simulations afin d'illustrer les précédents résultats. Les valeurs prises par les paramètres sont résumées dans la table 4.1 et conduisent à un ordre de grandeur d'environ 10 entre les deux échelles de temps. Les valeurs de α et β associées sont :

$$\alpha = \frac{\varepsilon k_a}{m_1} = 0.16 \qquad \text{et} \qquad \beta = \frac{k_a}{m_2 - m_1} = 0.08$$

Les hypothèses 4.6 et 4.7 sont bien vérifiées :

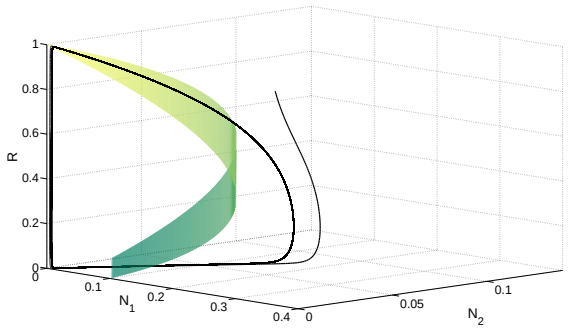
- $\beta d_2 = 2.4 > \mu_1 + \beta d_1 = 1.8$
- $\alpha d_1 = 1.6 > \mu_2 = 1$
- $\underline{\kappa} \approx 0.47 > m_2\mu_2/d_2 \approx 0.37$

Sur la figure Fig. 4.9 ont été tracés deux trajectoires correspondant à deux valeurs de cannibalisme différentes et illustrant respectivement les théorèmes 4.3 et 4.4. Dans le premier cas, il n'y a pas de cannibalisme ($\kappa = 1$) et convergence vers un cycle de relaxation. Dans le second, il y a un peu de cannibalisme ($\kappa = 0.6$) et cette fois, convergence vers un équilibre positif.

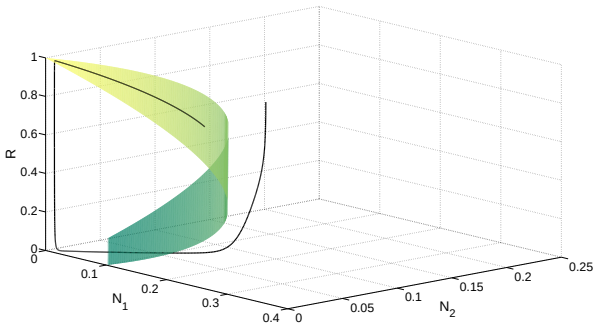
Nous avons traçé sur la figure Fig. 4.10 un graphe de bifurcation représentant l'éventuelle période d'une oscillation en fonction du paramètre κ, qui varie de 0.3 à 1 (la période est donc égale à 0 si il y a convergence). Pour de trop faibles valeurs de κ correspondant à beaucoup de cannibalisme, il y a convergence vers l'équilibre trivial, puis pour des valeurs intermédiaire de κ convergence vers un équilibre positif. Celui-ci finit par se déstabiliser via une bifurcation de Hopf pour donner lieu à des régimes oscillants.

Variable	**Paramètres**	**valeur**
Croissance intrinsèque de la ressource	e	10
Capacité de charge de la ressource	K_c	1
Masse des larves	m_1	1
Masse des adultes	m_2	11
Taux de mortalité des larves	μ_1	1
Taux de mortalité des adultes	μ_2	1
Taux de digestion maximal des larves	d_1	10
Taux de digestion maximal des adultes	d_2	30
Cste de demi-saturation prédation sur la ressource	R_h	0.1
Cste de demi-saturation cannibalisme	N_h	1
Efficacité d'assimilation	k_a	0.8
Proportion des oeufs éclosant	ε	0.2

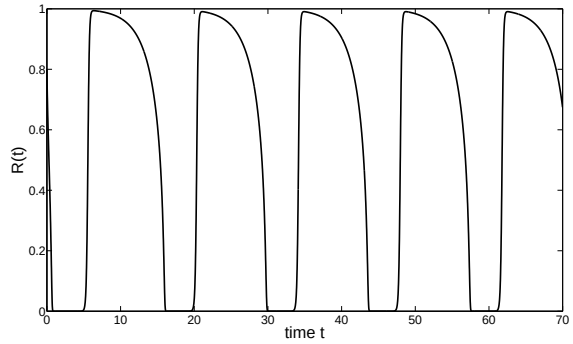
TAB. 4.1: Valeurs prises par les paramètres pour les simulations numériques



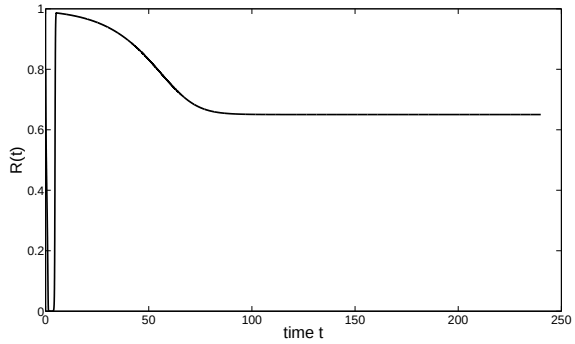
(a) $\kappa = 1$: sans cannibalisme



(b) $\kappa = 0.6$: avec cannibalisme



(c) $\kappa = 1$: évolution de la ressource



(d) $\kappa = 0.6$ - évolution de de la ressource

FIG. 4.9: Les figures (a) et (c) correspondent au cas sans cannibalisme. La trajectoire converge vers un cycle de relaxation avec alternance de phases rapides et de phases lentes. Sur les figures (b) et (d), il y a un peu de cannibalisme, la trajectoire converge vers l'équilibre positif après avoir atteint la nappe supérieure S_κ^+.

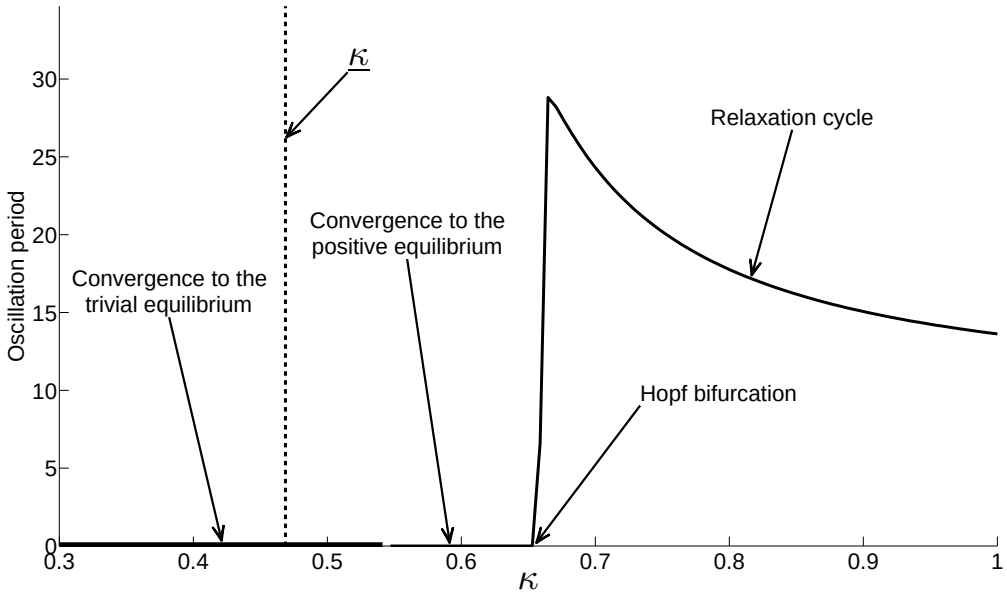


FIG. 4.10: Graphe de bifurcation : Période des oscillations en fonction du paramètre κ.

4.5 Autres aspects bénéfiques du cannibalisme

Dans cette section, nous allons présenter d'autres aspects bénéfiques du cannibalisme. L'étude portera ici sur le modèle en dimension 3 introduit à la section précédente (4.30) comprenant la dynamique de la ressource et celle de deux classes de taille de prédateurs, larves et adultes. Les adultes passent une fraction du temps κ à se nourrir de la ressource et une fraction $(1-\kappa)$ à se manger entre eux.

4.5.1 Cannibalisme et invasibilité

Nous supposerons ici que κ correspond à un trait génétique : les individus sont programmés génétiquement pour appliquer une prédation correspondant à une valeur fixée de κ. La question qui se pose alors est la suivante : supposons une population (que nous appellerons résidente) établie dans le système et appliquant une stratégie de prédation de paramètre κ. Introduisons un individu mutant dans cet écosystème appliquant une stratégie de prédation $\kappa^m \neq \kappa$. Que va t-il se passer : une population mutante va elle s'installer ? va-t-il y avoir coexistence des deux populations ou remplacement de la population résidente par la population mutante (qui dans un certain sens deviendra alors la nouvelle population résidente) ?

Pour une introduction mathématique illustrée de nombreux exemples aux notion d'invasibilité en dynamique des populations, je recommande la lecture de [18].

Dans notre étude et afin de mettre en place le modèle, nous allons commençer par faire les hypothèses biologiques suivantes :

Hypothèse 4.8

1. La population résidente se trouve à un équilibre positif localement stable en l'absence de mutants.
2. Les individus résidents et les individus mutants sont incapables de se distinguer entre eux. En outre, larves résidentes et mutantes ont la même masse et il en est de même pour les adultes. De plus si ils sont cannibales, ils mangent indifféremment l'une ou l'autre des populations.

Afin de distinguer résidents et mutants, nous indicerons par un m tous les paramètres et fonctions relatifs aux mutants et laisserons inchangés ceux correspondant aux résidents.

Sachant qu'ils sont incapables de se distinguer entre eux, la biomasse totale consommée par unité de temps de par la prédation des adultes résidents sur les adultes résidents et mutants (respectivement des adultes mutants sur les adultes résidents et mutants) vaut :

$$(1-\kappa)\, f_c(N_2+N_2^m)\, N_2 \qquad \text{et} \qquad (1-\kappa^m)\, f_c^m(N_2+N_2^m)\, N_2^m$$

Cette biomasse consommée par unité de temps se divise en deux quantités : celle consommée par prédation sur les résidents et celle consommée par prédation sur les mutants. Encore une fois étant donné qu'ils sont incapables de se distinguer, ces quantités dépendront des proportions respectives de résidents et de mutants au sein de la population.

Ainsi nous avons par exemple pour les résidents :

$$\underbrace{(1-\kappa)\, f_c(N_2+N_2^m)\, N_2}_{\substack{\text{biomasse totale consommée}\\ \text{par cannibalisme par les résidents}}} \quad =$$

$$\underbrace{\frac{N_2}{N_2+N_2^m}\,(1-\kappa)\, f_c(N_2+N_2^m)\, N_2}_{\substack{\text{biomasse consommée par prédation}\\ \text{sur les résidents}}} \quad + \quad \underbrace{\frac{N_2^m}{N_2+N_2^m}\,(1-\kappa)\, f_c(N_2+N_2^m)\, N_2}_{\substack{\text{biomasse consommée par prédation}\\ \text{sur les mutants}}}$$

Nous pouvons alors écrire la mortalité totale par unité de temps des résidents adultes due au cannibalisme :

$$\frac{N_2}{N_2+N_2^m}\,(1-\kappa)\,\frac{f_c(N_2+N_2^m)}{m_2}\,N_2 + \frac{N_2}{N_2+N_2^m}\,(1-\kappa^m)\,\frac{f_c^m(N_2+N_2^m)}{m_2}\,N_2^m$$

Nous sommes maintenant en mesure d'écrire le modèle en dimension 5 :

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= \Phi(R) - f_1(R)\,N_1 - \kappa\, f_2(R)\,N_2 - f_1^m(R)\,N_1^m - \kappa^m\, f_2^m(R)\,N_2^m \\
\dot{N}_1 &= \alpha\Big(\kappa\, f_2(R) + (1-\kappa)\, f_c(N_2+N_2^m)\Big)\,N_2 - \beta\, f_1(R)\,N_1 - \mu_1\,N_1 \\
\dot{N}_2 &= \beta\, f_1(R)\,N_1 - \mu_2\,N_2 - \frac{N_2}{N_2+N_2^m}\,\frac{1-\kappa}{m_2}\, f_c(N_2+N_2^m)\,N_2 \\
&\quad - \frac{N_2}{N_2+N_2^m}\,\frac{1-\kappa^m}{m_2}\, f_c^m(N_2+N_2^m)\,N_2^m \\
\dot{N}_1^m &= \alpha^m\Big(\kappa^m\, f_2^m(R) + (1-\kappa^m)\, f_c^m(N_2+N_2^m)\Big)\,N_2^m - \beta^m\, f_1^m(R)\,N_1^m - \mu_1^m\,N_1^m \\
\dot{N}_2^m &= \beta^m\, f_1^m(R)\,N_1^m - \mu_2^m\,N_2^m - \frac{N_2^m}{N_2+N_2^m}\,\frac{1-\kappa}{m_2}\, f_c(N_2+N_2^m)\,N_2 \\
&\quad - \frac{N_2^m}{N_2+N_2^m}\,\frac{1-\kappa^m}{m_2}\, f_c^m(N_2+N_2^m)\,N_2^m
\end{aligned} \tag{4.48}$$

Remarque 4.14 *Ce modèle n'est pas défini sur la face $(R, N_1, 0, N_1^m, 0)$. On peut néanmoins le prolonger par continuité : ceci revient ici à supprimer tous les termes où apparaissent N_2 ou N_2^m.*

Notons (R^*, N_1^*, N_2^*) l'équilibre (supposé stable) dans lequel se trouvait la population résidente en l'absence de mutants.

Proposition 4.19 *Les mutants ne pourront pas envahir le système si la condition suivante est vérifiée :*

$$g^m(R^*, \kappa^m) + h_{inv}(R^*, N_2^*, \kappa, \kappa^m) > 0 \tag{4.49}$$

avec :

$$g^m(R,\kappa^m) := \mu_2^m \left(\beta^m\, f_1^m(R) + \mu_1^m\right) - \kappa^m\, \alpha^m\, \beta^m\, f_1^m(R)\, f_2^m(R)$$

$$h_{inv}(R,N_2,\kappa,\kappa^m) := \frac{1-\kappa}{m_2}\, f_c(N_2)\left(\beta^m\, f_1^m(R) + \mu_1^m\right) - (1-\kappa^m)\, f_c^m(N_2)\, \beta^m\, f_1^m(R)\, \alpha^m$$

Pour obtenir cette condition, il suffit d'étudier la stabilité locale au point d'équilibre $(R, N_1, N_2, N_1^m, N_2^m) = (R^*, N_1^*.N_2^*, 0, 0)$. La Jacobienne du système en ce point à la forme suivante :

$$J = \begin{pmatrix} J_1 & A \\ 0 & J_2 \end{pmatrix}$$

où J_1 est la jacobienne à l'équilibre du modèle en dimension 3 sans mutants et J_2 vaut :

$$J_2 = \begin{pmatrix} -\beta^m\, f_1^m(R^*) - \mu_1^m & \alpha^m.(1-\kappa^m)\, f_c^m(N_2^*) + \alpha^m\, \kappa^m\, f_2^m(R^*) \\ \beta^m.f_1^m(R^*) & -\mu_2^m - \frac{1-\kappa}{m_2}\, f_c(N_2^*) \end{pmatrix}$$

Les 5 valeurs propres de J sont les 3 de J_1 et les 2 de J_2. Celles de J_1 sont à partie réelle strictement négative car l'équilibre sans mutant est supposé stable. Si les deux valeurs propres de J_2 sont à partie réelle négative, alors l'équilibre sera stable et il ne pourra pas y avoir invasion.

La trace de J_2 étant clairement négative, il ne pourra pas y avoir invasion si son déterminant est positif, c'est-à-dire si la condition (4.49) est satisfaite.

Hypothèse 4.9 Les résidents et mutants ne diffèrent que par le paramètre de cannibalisme κ et κ^m.

Proposition 4.20 *Supposons l'hypothèse 4.9 vérifiée. Alors les mutants ne pourront pas envahir le système si :*

$$I_\kappa(\kappa^m) := (\kappa - \kappa^m)\left(f_2(R^*) - f_c(N_2^*)\right) > 0$$

Nous allons obtenir cette condition à partir de (4.49). En commençant par constater que :

$$\begin{aligned} g^m(R^*,\kappa^m) + h_{\text{inv}}(R^*,N_2^*,\kappa,\kappa^m) =& g^m(R^*,\kappa^m) + h_{\text{inv}}(R^*,N_2^*,\kappa,\kappa^m) \\ & - \left(g(R^*,\kappa) + h(R^*,N_2^*,\kappa)\right) \end{aligned}$$

Les fonctions g et h ont été introduites respectivement en (4.31) et (4.41). La proposition 4.12 nous assure que $g(R^*,\kappa) + h(R^*,N_2^*,\kappa) = 0$. En explicitant ces fonctions on obtient :

$$\begin{aligned} g^m(R^*,\kappa^m) + h_{\text{inv}}(R^*,N_2^*,\kappa,\kappa^m) =& -\kappa^m\, \alpha\, \beta\, f_1(R^*)\, f_2(R^*) \\ & + \kappa\, \alpha\, \beta\, f_1(R^*)\, f_2(R^*) \\ & - \alpha\, \beta\, (1-\kappa^m)\, f_c(N_2^*)\, f_1(R^*) \\ & + \alpha\, \beta\, (1-\kappa)\, f_c(N_2^*)\, f_1(R^*) \end{aligned}$$

Cette quantité est exactement à un facteur positif près $I_\kappa(\kappa^m)$.

Interprétation biologique Supposons qu'à l'équilibre des résidents, il est plus rentable d'être cannibale que de ne pas l'être (dans le sens où $f_c(N_2^*) > f_2(R^*)$) si le mutant veut s'installer, nécessairement il devra être plus cannibale que le résident (c'est-à-dire $\kappa^m < \kappa$) et vice-versa.

Sachant que R^* et N_2^* dépendent de κ, il est plus judicieux de le faire apparaitre explicitement. Notons donc :

$$I(\kappa, \kappa^m) = (\kappa - \kappa^m)\Big(f_2(R^*(\kappa)) - f_c(N_2^*(\kappa))\Big)$$

Remarque 4.15 *Il faut rester relativement prudent sur les résultats obtenus dans le sens où si la condition (4.49) n'est pas vérifiée, rien ne dit que la population mutante va pouvoir s'installer et persister dans le système, notamment si l'équilibre sans mutant n'est pas globalement stable : dans ce cas il est possible qu'il y ait par exemple un cycle limite stable sans mutant et qu'on y converge.*

Nous allons maintenant mettre en évidence numériquement ces différents résultats en considérant le cas particulier où la croissance de la ressource est logistique et les fonctions réponses sont linéaires :

$$\Phi(R) = e\,R\left(1 - \frac{R}{K_c}\right) \qquad f_1(R) = v_1\,R \qquad f_2(R) = v_2\,R \qquad f_c(N_2) = v_2'\,m_2\,N_2 \quad (4.50)$$

Proposition 4.21 *Supposons $\kappa \in]0,1[$. Pour le choix de fonctions (4.50), le modèle sans mutant (4.30) a les propriétés suivantes :*

- *cas i) Si $g(K_c,\kappa) > 0$ et $m_2\alpha < l(K_c)$, alors l'équilibre trivial $(K_c, 0, 0)$ est globalement stable.*
- *cas ii) Si $g(K_c,\kappa) > 0$ et $m_2\alpha > l(K_c)$, alors l'équilibre trivial $(K_c, 0, 0)$ est localement stable et il existe aucun ou deux équilibres positifs (éventuellement un dans des cas "critiques").*
- *cas iii) Si $g(K_c,\kappa) < 0$ et $m_2\alpha < l(K_c)$, alors l'équilibre trivial $(K_c, 0, 0)$ est localement instable et il existe un unique équilibre positif.*
- *cas vi) Si $g(K_c,\kappa) < 0$ et $m_2\alpha > l(K_c)$, alors l'équilibre trivial $(K_c, 0, 0)$ est localement instable et il existe un unique équilibre positif.*

Les fonctions g et l étant définies respectivement en (4.31) et (4.32).

Les résultats concernant l'équilibre trivial ont déjà été obtenus proposition 4.11. La preuve concernant les équilibres positifs est assez "lourde" sans être particulièrement intéressante et est traitée en annexe.

Il est difficile de donner une condition plus explicite concernant l'invasibilité car nous n'avons pas accès aux valeurs de R^* et N_2^*. Nous allons donc poursuivre numériquement, ce qui permettra d'obtenir la valeur des équilibres, étudier leur stabilité et réaliser des simulations.

Le jeu de paramètre utilisé dans ce qui va suivre est le suivant : $m_1 = 1$, $m_2 = 10$, $v_1 = 0.2$, $v_2 = 1.3$, $v_2' = 1$, $\mu_1 = 0.4$, $\mu_2 = 1$, $k_a = 0.8$, $\epsilon = 0.7$, $e = 8$ et $K_c = 10$. Il s'en suit $\alpha = 0.56$, $\beta \approx 0.0889$, $g(K_c,\kappa) \approx 0.578 - 1.29\kappa$ et $m_2\alpha > l(K_c)$. Ce jeu de

paramètre, même si il n'est pas forcément biologiquement réaliste, a le mérite d'illustrer un cas intéressant où la stratégie optimale au sens de l'invasibilité est une stratégie avec du cannibalisme.

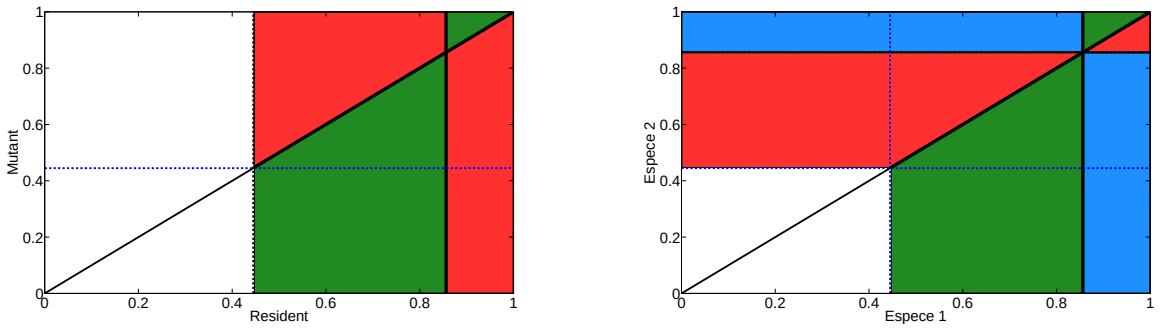
Sur la figure Fig.4.11(a) nous avons représenté la fonction $I(\kappa, \kappa^m)$. Le domaine en blanc correspond à l'absence d'équilibre positif pour le résident (*cas ii)* de la précédente proposition). Dans le cas contraire (*cas vi)* il existe un unique équilibre positif qui est numériquement localement stable. Le domaine en vert correspond aux valeurs de κ et κ^m tel que $I(\kappa, \kappa^m) > 0$ et il ne peut donc pas y avoir invasion. Dans le domaine en rouge $I(\kappa, \kappa^m) < 0$, une invasion du mutant est alors envisageable.

Le mutant est plus cannibale que le résident pour les valeurs de (κ, κ^m) se trouvant au dessous de la diagonale. Ainsi, pour qu'un mutant s'installe, il devra nécessairement être moins cannibale que le résident dans le cas où $4.5 \lessapprox \kappa \lessapprox 8.5$ et plus cannibale dans le cas où $\kappa \gtrapprox 8.5$.

On remarque ici qu'un mutant très cannibale (avec un κ^m très faible) peut déstabiliser un résident si $\kappa \gtrapprox 0.85$ alors qu'il n'aurait pas pu survivre dans le milieu avec une telle valeur de κ^m s'il avait été seul.

Sur la figure Fig.4.11(b) nous avons représenté a la fois $I(\kappa, \kappa^m)$ et $I(\kappa^m, \kappa)$. Le signe de $I(\kappa^m, \kappa)$ nous dit si l'équilibre avec mutants et sans résidents est stable. Dans ce cas il est préférable d'oublier l'appellation mutants et résidents et considérons plutôt que ce sont deux espèces. En confrontant les deux informations, plusieurs cas de figure peuvent apparaitre :

- cas a) *(couleur verte)* L'équilibre avec présence de l'espèce 1 et absence de l'espèce 2 est localement stable et celui avec présence de l'espèce 2 et absence de l'espèce 1 est instable ou n'existe pas.
- cas b) *(couleur rouge)* Inversement, l'équilibre avec présence de l'espèce 2 et absence de l'espèce 1 est localement stable et celui avec présence de l'espèce 1 et absence de l'espèce 2 est instable ou n'existe pas.
- cas c) *(Couleur bleue)* Au moins l'un de ces deux équilibre existe et est instable. L'autre, si il existe, est aussi instable.



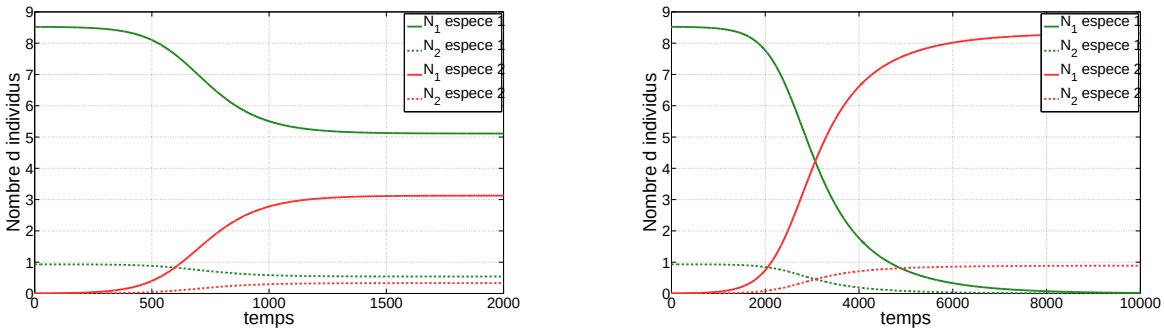
(a) $I(\kappa, \kappa^m)$ (b) Extinction et coexistence

FIG. 4.11: Représentation graphique de l'invasibilité

Supposons que l'équilibre sans aucune des deux espèces soit localement instable. Supposons de plus que pour le modèle avec une seule population et pour chacune des espèces, l'équilibre positif si il existe soit globalement stable, et si il n'existe pas, ce soit l'équilibre trivial qui est globalement stable. On a alors dans le cas c) coexistence des deux espèces. En effet, si l'une des deux populations s'éteint, nécessairement l'autre population, ne pouvant pas s'éteindre rejoindrait son équilibre positif qui dans le cas cas c) est instable. Il y a donc contradiction.

Il semblerait numériquement pour ce jeu de paramètres que nous soyons dans ce cas de figure. Pour une condition initiale avec l'espèce 1 à l'équilibre et une très faible quantité de l'espèce 2, nous observons les comportements suivant du modèle :

- cas a) Extinction de l'espèce 2 et l'espèce 1 reste à son équilibre stable.
- cas b) Extinction de l'espèce 1 et l'espèce 2 rejoint son équilibre stable.
- cas c) Coexistence des deux populations qui rejoignent un équilibre stable.



(a) $\kappa = 0.95$ et $\kappa^m = 0.7$: coexistence (b) $\kappa = 0.95$ et $\kappa^m = 0.9$: Extinction de l'espèce 1

FIG. 4.12: Illustration numérique des différents cas de figures

On peut obtenir ici un κ optimal au sens de l'invasibilité, c'est-à-dire une valeur de κ assurant que quelque soit la valeur de κ^m d'un éventuel mutant, il n'y aura pas extinction du résident. Cette valeur vaut ici environ 8.5. Supposons que le résident ait une autre valeur de κ, par exemple 0.6. Alors un mutant ayant une valeur de $\kappa^m = 0.7$ remplacerait le résident dans le milieu et deviendrait le nouveau résident. Un nouveau mutant ayant une valeur de $\kappa^m = 0.8$ remplacerait ce nouveau résident etc... Ce κ optimal est en fait la valeur de κ (lorsqu'elle existe) assurant que pour tout κ^m, $I(\kappa, \kappa^m) = 0$ et correspond donc à $f_2(R^*(\kappa)) = f_c(N_2^*(\kappa))$.

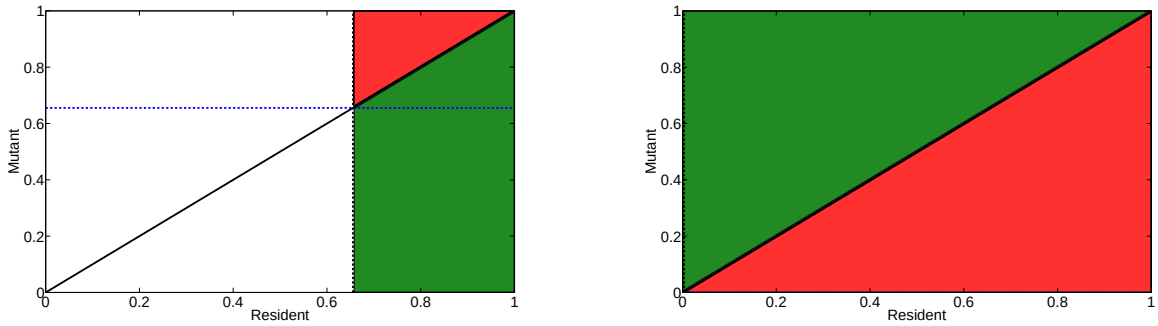
Remarque 4.16 *A vrai dire notre raisonnement est incomplet : nous ne sommes pas en mesure à l'aide de cette étude au premier ordre de dire si oui ou non pour ce κ optimal il y aura ou non invasion, extinction, coexistence etc... Quoi qu'il en soit, pour tout autre stratégie κ, il peut y avoir pour certaines valeurs de κ^m extinction de la population résidente.*

Il se peut aussi que la stratégie optimale soit d'être uniquement cannibale ou à l'inverse se nourrir uniquement de la ressource, comme illustrer par les graphes d'invasibilité Fig. 4.13. Sur ces graphes, seul le paramètre K_c a changé. Dans le premier cas la stratégie

optimale est de se nourrir uniquement de la ressource, dans le second d'être uniquement cannibale.

Finalement nous avons tracé Fig. 4.14, la valeur optimale de κ (couleur rouge) ainsi que la valeur minimum de κ assurant existence d'un équilibre pour un résident seul (en bleu). Pour toutes valeurs de K_c testées et pour tout κ, l'équilibre positif quand il existe est localement stable.

Ce graphique illustre encore une fois le paradoxe de l'enrichissement (cf. section 4.3). Plus le milieu est à même à contenir de la ressource, plus le prédateur à intérêt à être cannibale.



(a) $K_c = 8$ (b) $K_c = 20$

FIG. 4.13: Graphes d'invasibilité : autres cas de figure

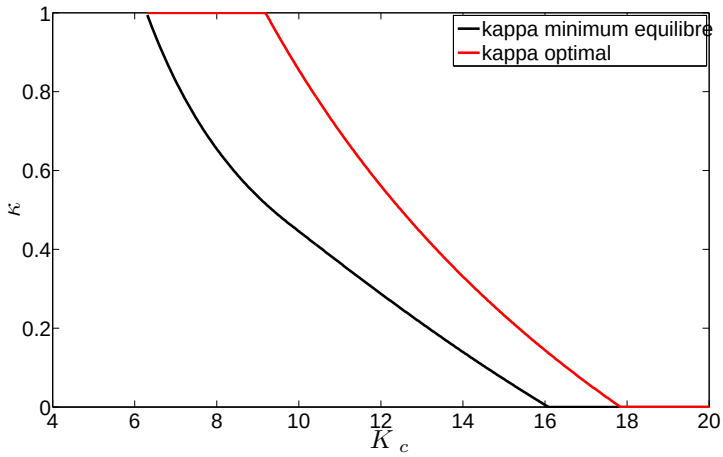


FIG. 4.14: κ optimale au sens de l'invasibilité

Pour conclure, nous avons montrer ici que le cannibalisme peut être une finalité évolutive dans le sens où si les paramètres environnementaux en sont propices, une espèce cannibale à pu s'installer dans le milieu, et toute espèce moins ou non cannibale serait amenée à disparaitre si jamais elle devait arriver dans ce milieu.

4.5.2 Illustration numérique de quelques autres aspects

Nous allons ici montrer numériquement que le cannibalisme peut avoir encore d'autres aspects bénéfiques (et d'une certaine manière contre-intuitifs) comme par exemple maximiser le nombre d'individus à l'équilibre ou encore maximiser la biomasse à l'équilibre. Le modèle utilisé pour le mettre en avant est celui de la section précédente, avec croissance logistique de la ressource et fonctions réponse linéaires. Nous utiliserons de plus exactement le même jeu de paramètres, donc encore une fois, tous les équilibres positifs lorsqu'ils existent sont uniques et localement stables.

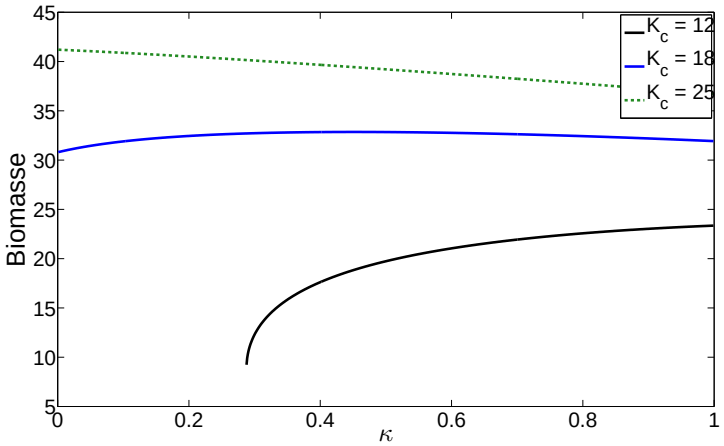
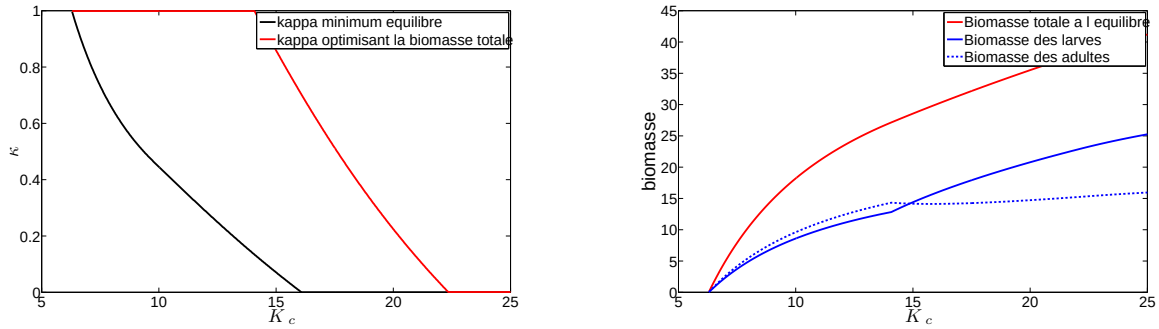


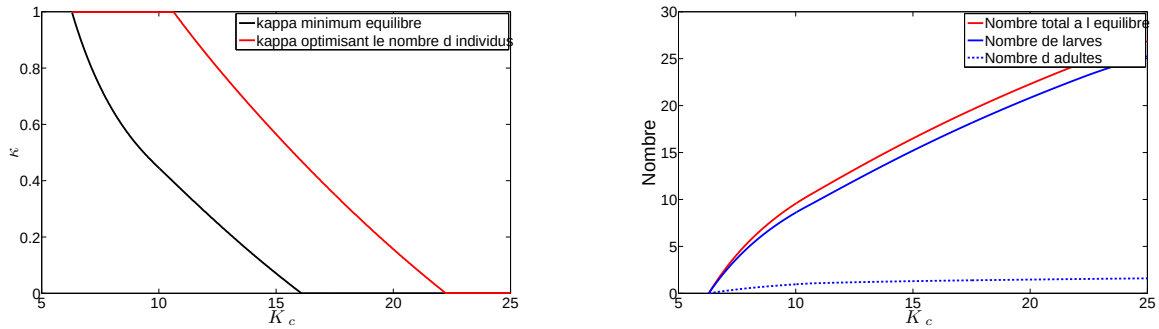
FIG. 4.15: Valeur de la biomasse totale à l'équilibre en fonction de κ



(a) Valeur de κ maximisant la biomasse de prédateurs à l'équilibre

(b) Biomasse à l'équilibre pour la meilleur valeur de κ

FIG. 4.16: Maximisation de la biomasse totale des prédateurs



(a) Valeur de κ maximisant le nombre d'individus à l'équilibre

(b) Nombre d'individus à l'équilibre pour la meilleur valeur de κ

FIG. 4.17: Maximisation du nombre total de prédateurs

Sur la figure Fig. 4.15, nous avons tracé la biomasse de prédateurs à l'équilibre en fonction de κ pour différentes valeurs de K_c. Lorsque K_c est petit, la biomasse totale est une fonction croissante, la stratégie optimale est donc de se nourrir uniquement de la ressource. Pour K_c grand, elle est à l'inverse décroissante, les prédateurs si ils souhaitent maximiser leur biomasse doivent alors être uniquement cannibale.

Sur les figures Fig. 4.16 et Fig. 4.17, nous avons fait varier K_c et tracé la valeur de κ maximisant respectivement la biomasse et le nombre d'individus. Ici encore, tout comme dans l'étude précédente sur l'invasibilité, pour K_c suffisamment grand, les individus ont tout intérêt à être uniquement cannibales.

4.6 Conclusions et perspectives

Dans ce chapitre nous avons étudié quelques cas particuliers du modèle construit au chapitre 2. Une étude complète du modèle dans sa version générale est bien sûr ici à exclure, elle est même parfois difficile dans des cas particuliers simples en dimension 3 qui, dans l'esprit du modèle mis en oeuvre est le minimum qu'on puisse faire si on souhaite garder une structure pour le prédateur (donc au minimum deux classes de taille) et une dynamique pour la proie.

L'utilisation de tels modèles n'est pas réservée uniquement à des modèles phytoplancton/zooplancton : ils peuvent tout à fait convenir pour modéliser par exemple des communautés de poissons ou certains insectes ayant des stades de développement assez distincts (sources de nourriture différentes, reproducteur ou non etc...). D'ailleurs, nous avons donné au cours de ce chapitre quelques applications et conclusions en pêcherie, lutte biologique etc...

Une bonne partie de ce chapitre est consacrée à l'étude du cannibalisme. Encore une fois, à cause de la complexité des modèles (non linéarité, dimension 3 ou 4), les résultats analytiques ne sont pas si nombreux : obtenir le nombre d'équilibres positifs est souvent laborieux, l'étude de leur stabilité, même locale, est quasiment inenvisageable. Néanmoins nous avons pu mettre en avant numériquement certains comportements possibles (et parfois complexes) de ces modèles.

Nous avons mis en évidence numériquement la possibilité de bifurcation homocline dans un modèle avec prédation en chaine trophique (Les adultes mangent les juvéniles qui mangent les larves qui mangent la ressource). De telles bifurcations peuvent être biologiquement très ennuyeuses : une petite variation d'un paramètre peut changer drastiquement la dynamique et conduire à un extinction des prédateurs. Dans ce modèle, l'équilibre sans prédateurs était toujours localement stable, l'extinction des prédateurs peut donc être irréversible.

Une étude du cannibalisme entre adultes a aussi été menée dans ce chapitre. Le modèle considéré comporte deux classes de taille du prédateur. Le cannibalisme est modélisé par un paramètre κ valant 1 si les adultes se nourrissent uniquement de la ressource et 0 si à l'inverse ils sont complètement cannibales. Nous avons montré différents aspects "positifs" que pouvait avoir le cannibalisme dans ce modèle. Il peut par exemple permettre de stabiliser un équilibre : pour cela, afin de pouvoir réaliser une étude mathématique, nous nous sommes placé dans le cadre du lent-rapide avec une dynamique rapide pour la ressource et lente pour le prédateur. Nous avons de plus mis en évidence numériquement que le cannibalisme peut permettre d'augmenter la biomasse de prédateurs à l'équilibre ou encore être évolutionnairement stable : une espèce non cannibale n'aurait aucune chance de survivre dans certains milieux si une espèce cannibale s'y trouve.

Les perspectives de cette étude du cannibalisme sont nombreuses, ne serait-ce que sur un modèle comprenant deux classes de taille de prédateurs. Nous avons fait le choix d'étudier le cannibalisme entre adultes, ce choix est discutable : dans le cas particulier du zooplancton, le cannibalisme est essentiellement des adultes sur les larves. Qui plus est nous avons fait le choix de découpler la prédation sur la ressource et le cannibalisme. Si R désigne la ressource et N la population de prédateurs se faisant manger par cannibalisme, l'énergie

acquise par un individu cannibale est de la forme :

$$f(R,N) = \kappa\, f_1(R) + (1-\kappa)\, f_2(N)$$

Nous pourrions très bien imaginer ne pas faire ce découplage et proposer par exemple une fonction réponse du type :

$$f(R,N) = d\,\frac{\kappa\, a\, R + (1-\kappa)\, a'\, N}{d + \kappa\, a\, R + (1-\kappa)\, a'\, N}$$

Où d serait un taux de digestion et a, a' des taux d'attaque respectivement sur la ressource et sur les prédateurs.

Autre chose, dans toute cette étude κ est fixé. Nous pourrions très bien imaginer qu'à chaque instant le prédateur a le choix de la stratégie à adopter pour maximiser un critère. Il pourrait par exemple maximiser la quantité d'énergie acquise par prédation sur une certaine période de temps ou même celle acquise instantanément. Dans ce dernier cas, cela reviendrait à utiliser une fonction réponse de la forme :

$$f(R,N) = \max\Big(f_1(R), f_2(N)\Big)$$

Chapitre 5

Conclusion et perspectives

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'étude de modèles structurés afin de décrire l'écosystème planctonique, et notamment la dynamique phytoplancton-zooplancton. Ces modèles pourraient cependant être utilisés afin de décrire d'autres populations comme les poissons, ou dans une certaine mesure pour des populations terrestres comme les insectes. D'ailleurs plus généralement, ils pourraient éventuellement convenir pour modéliser toute population pour laquelle la taille ou le stade de développement joue un rôle important physiologiquement (prédation, mortalité, reproduction etc...) et dont la croissance est liée à la consommation de nourriture.

Les modèles considérés sont des modèles proie-prédateur où le prédateur est structuré en masse et la proie (ou ressource) n'est pas structurée. La structure peut être discrète auquel cas elle correspond à des stades de développement du prédateur et convient donc particulièrement pour décrire des populations ayant de tels stades de développement (insectes, copépodes etc...). La structure envisagée peut aussi être continue et correspondra alors mieux pour décrire par exemple des espèces de poissons.

Si nous souhaitons modéliser le zooplancton, qui est constitué d'une agglomération d'espèces, et si nous souhaitons n'utiliser qu'un seul paramètre de structure (pour éviter de trop complexifier le modèle), il convient alors de se restreindre aux espèces ayant une physiologie relativement "proche", car avec un seul paramètre de structure, deux individus ne se distinguent que par la taille et sont donc à taille fixée indiscernables : ils mangent, grandissent et se reproduisent de la même façon. De plus, dans le cas d'une agglomération d'espèces, il est difficile d'apprécier ce qui est le plus adapté, une structure continue ou discrète. Si pour une espèce isolée une structure discrète peut convenir, il est moins clair qu'elle corresponde dans le cas d'une communauté d'espèces, toutes n'ayant a priori pas les mêmes stades de développement. Nous avons donc décidé de nous intéresser à ces deux classes de modèles, sachant qui plus est que la compréhension du fonctionnement d'un des modèles peut éventuellement permettre la compréhension du second, car ils sont tout deux sont construits de la même manière : la croissance et la reproduction dépendent de quantité d'énergie acquise par prédation, il y a conservation de la biomasse totale et du nombre d'individus, tout deux intègrent le cannibalisme et la selectivité dans la prédation etc.

Une étude mathématique et numérique de ces modèles est réalisée au chapitre 3 pour les modèles continus et au chapitre 4 pour les modèles discrets. Dans ces chapitres, nous nous intéressons principalement à des cas particuliers relativement simples de ces modèles

car il est clair que d'un point de vue mathématique, il est loin d'être évident d'avoir des résultats dans un cadre général : mis à part considérer ce qu'il s'y passe au bord (équilibres triviaux et leur stabilité locale), l'étude de ces modèles devient vite laborieuse voire impossible. Cependant les cas particuliers envisagés intègrent les méchanismes importants et notamment ceux pour lesquels ils font l'objet d'une étude. De plus, leur compréhension peut encore une fois permettre celle des modèles plus complexes où il n'est alors plus surprenant d'observer tel ou tel comportement si celui-ci a déjà été mis en évidence dans des cas plus simples.

Dans le chapitre consacré aux modèles discrets, nous avons étudié plusieurs cas particuliers se distinguant par le nombre de classes, les préférences nutritives, les réponses fonctionnelles etc... Nous avons tout d'abord étudié un modèle contenant N classes de poids pour le prédateur et nous avons supposé que tous les individus se nourrissent uniquement de la ressource. Nous avons montré que sous l'hypothèse d'un même taux de mortalité pour chacun des stades et pour des réponses fonctionnelles proportionnelles, l'étude asymptotique de ce modèle peut être réduit à l'étude asymptotique d'un modèle en dimension 2 (le modèle de Rosenzweig-MacArthur) et qu'en outre il peut y avoir des comportements oscillatoires. La seconde partie de cette étude est consacrée à la stabilisation de ces oscillations par un contrôle de signe constant, ce qui peut être intéressant par exemple en pêcherie où on ne peut agir sur le systèmes que dans un sens.

Dans la seconde partie de ce chapitre, nous nous sommes intéressés à l'impact du cannibalisme sur la dynamique des modèles. Nous avons mis en évidence (mathématiquement et/ou numériquement) différents aspects bénéfiques (et parfois contre-intuitif) que le cannibalisme pouvait avoir : stabiliser un équilibre, être une stratégie évolutionnairement stable ou encore permettre de maximiser la biomasse totale des prédateurs. Tout cela à été mis en évidence dans un modèle relativement simple comportant 2 stades pour le prédateur, larves et adultes, le cannibalisme ayant lieu uniquement entre les adultes. Les perspectives de cette étude sont assez nombreuses (cf section 4.6) : on pourrait imaginer un modèle de prédation plus réaliste, s'intéresser au cannibalisme des adultes sur les larves ou encore essayer d'extraire (si possible) un cas de figure où tous les aspects bénéfiques précédamment cités sont simultanéments réalisés.

Les modèles étudiés contiennent beaucoup de paramètres et leur comportement asymptotique (convergence vers un équilibre positif, comportement oscillatoire, extinction du prédateur...) dépend bien souvent de la valeur de ces paramètres, ce qui explique entre autres les différents graphiques de bifurcations qu'on trouve dans ce manuscrit. Attribuer une valeur biologiquement acceptable à ces paramètres est néanmoins difficile et ce pour plusieurs raisons : il faut tout d'abord cibler précisément l'espèce pour lequel le modèle est utilisé (encore faut-il que le modèle soit utilisé pour décrire une espèce précise). Il faut ensuite mesurer à l'aide d'expérience la valeur de ces paramètres ou du moins un ordre de grandeur et là les choses commencent à se corser : cela nécessite du temps, du matériel et quand bien même tout ces ingédients sont réunis, évaluer certains paramètres peut être délicat. Déjà il faut que le paramètre considéré "existe" vraiment, ce qui n'est bien souvent pas le cas car les modèles en biologie sont une simplification de la réalité. Ceci pose d'ailleurs un problème important car le modèle, même si il parait convenable dans sa construction, peut, avec une légère modification, avoir un comportement totalement différent. Cela peut aussi être le cas dans la réalité, les changements climatiques influent sur la dynamique, les conditions expérimentales aussi etc... Ceci est d'autant plus vrai si on

se trouve non loin d'un lieu de bifurcation, où un équilibre stable peut se déstabiliser, une population peut s'éteindre et cette extinction peut éventuellement ne pas être facilement prévisible (dans le cadre de notre étude des modèles discrets avec prédation en chaine trophique, nous avons mis en évidence une bifurcation homocline où la dynamique, qui à première vue semble quasi-cyclique, se déstabilise brutallement et il s'en suit l'extinction des prédateurs).

Une façon de faire pour estimer ces paramètres peut être de travailler directement avec le modèle, par exemple en comparant la dynamique observée aux simulations et en optimisant les paramètres inconnus afin que simulations et observations conduisent à des résultats "proches". Nous pouvons aussi avoir recours à des moyens plus ou moins détournés (voire artificiels) comme nous l'avons fait au chapitre 3 où on a construit une fonction d'efficacité de prédation sur le phytoplancton et une mortalité extérieure conduisant à l'obtention d'un équilibre allométrique au modèle, ce qui a une certaine légitimité dans la mesure où on observe de tels spectres allométriques. On peut de la même manière déduire certaines valeurs de paramètres avec des considérations comme : la pente du spectre doit valoir telle valeur à l'équilibre ou il faut qu'à l'équilibre le passage du stade de l'oeuf au stade adulte se fasse en une certaine quantité de temps etc... Ce type de considérations est acceptable notamment lorsque ces équilibres sont stables.

Néanmoins la réalité biologique est bien plus complexe : les modèles que nous avons étudiés sont des modèles n'incluant pas de dimension spatiale, ni la dynamique complète de l'écosystème (pour ne citer que les plus directement liés, nutriments, détritus et poissons ne sont pas pris en compte). Qui plus est ces modèles sont autonomes, c'est-à-dire qu'ils ne prennent pas en compte le forçage environnemental comme par exemple la saisonnalité (variations au cours de l'année de la température, de l'irradiance etc). C'est d'ailleurs pour cela que nous avons proposé au premier chapitre un modèle utilisant les données environnementales pour construire un taux de croissance du phytoplancton dépendant du temps. Cependant ce forcage environnemental peut aussi jouer sur la valeur des paramètres du modèle : une température basse aura par exemple tendance à ralentir certains mécanismes de prédation etc...

Une question intéressante se pose : supposons que le modèle donne lieu dans un environnement fixe à des oscillations. Qu'en est-il dans un environnement variable ? Comment s'entremêlent ces périodicités (ou pseudo-périodicités), quel rôle joue chacune d'entre elles dans la dynamique observée ?

Dans un travail commun avec Pieter Vandromme (une partie de ce travail est disponible dans sa thèse [53]), nous avons commencé à utiliser ces modèles afin de confronter données observées et simulations. Ce travail est actuellement en cours, mérite d'être repenser et n'a pas donné lieu pour l'instant à des résultats concluants, c'est pourquoi j'ai décidé de ne pas l'inclure dans cette thèse. Comme illustré dans le premier chapitre de cette thèse, les données sont des données de terrain et ne sont donc pas forcément "jolies" (elles sont très bruitées, parfois partielles et on observe qu'une petite partie du spectre de taille du zooplancton etc). L'utilisation de ces données brutes pour optimiser des paramètres n'est probablement pas la meilleure chose à faire. Une possibilité peut consister par exemple à analyser ces données afin de créer des scénarios annuels typiques et ensuite travailler sur ces scénarios. Sans entrer dans les détails, les quelques difficultés rencontrées sont les suivantes : nous avons fait le choix d'utiliser le modèle continu et le simuler prend

beaucoup de temps, il faudrait probablement opter pour un meilleur schéma numérique. L'optimisation des paramètres (qui sont nombreux) requiert une quantité très importante de simulations et donc de temps, là encore on peut imaginer paralléliser les calculs et les faire tourner sur des serveurs dédiés. De plus l'optimisation des paramètres requiert la donnée d'un critère à minimiser : si on souhaite que l'évolution temporelle de la quantité de phytoplancton et des spectre de zooplancton soient relativement bien approchées, on doit intégrer ces deux composantes au critère, quel poids donner alors à chacune d'entre elles ? Pour le zooplancton on peut envisager de ne pas travailler directement sur les spectres mais sur des indices relatifs à ces spectres (par exemple la biomasse totale, la pente du spectre etc). Une simple minimisation des moindres carrés ici ne suffit aussi probablement pas, le résultat d'une simulation peut tout à fait être satisfaisant tout en ayant un léger décalage temporel avec les observations. Tous ces problèmes réunis font que cette tâche est loin d'être aisée et une étude mathématique ou même numérique de la réaction du modèle à des entrées périodiques pourrait permettre une meilleur compréhension de son fonctionnement et nous guider dans cette tâche.

Une alternative peut être aussi de travailler directement avec les modèles discrets pour lesquels les simulations numériques posent moins de problèmes et se font beaucoup plus rapidement. D'autres questions viennent alors se poser : combien de classes de poids choisir ? quel poids attribuer à chacune d'entre elles ? Pour le modèle continu, nous avions considéré que l'efficacité de prédation du zooplancton sur lui même dépendait du rapport entre la masse du prédateur et celle de la proie et donc de la différence des logarithmes. Si nous souhaitons conserver cette hypothèse et ainsi réduire le nombre de paramètres à identifier nous pouvons adopter un découpage des classes assurant que le rapport de masse entre deux classes consécutives soit constant. Le modèle discret contient néanmoins beaucoup plus de paramètres que son homologue continu car dans le modèle continu nous avons paramétrisé certaines fonctions (efficacité de prédation, volume filtré etc...) : on pourrait aussi imaginer faire le pont entre les deux modèles afin de conserver la même paramétrisation. Inversement on pourrait conserver une paramétrisation importante pour le modèle discret, réaliser des optimisations en augmentant peu à peu le nombre de classes et regarder si la paramètrisation retenue pour le modèle continu est acceptable.

Chapitre 6

Annexes

6.1 Preuve de la proposition 4.21

Nous allons ici établir la preuve de la proposition 4.21 concernant les équilibres positifs du modèle introduit en (4.30) dont voici pour rappel les équations dans sa forme générale :

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= \Phi(R) - f_1(R).N_1 - \kappa.f_2(R).N_2 \\
\dot{N}_1 &= \alpha.\Big(\kappa.f_2(R) + (1-\kappa).f_c(N_2)\Big).N_2 - \beta.f_1(R).N_1 - \mu_1.N_1 \\
\dot{N}_2 &= \beta.f_1(R).N_1 - \mu_2.N_2 - \frac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2).N_2
\end{aligned} \tag{6.1}$$

Rappelons aussi les résultats obtenus sur les équilibres de ce modèle (propositions 4.11 et 4.12) :

Proposition *Le modèle admet deux équilibres triviaux $E^*_{0i} = (0,0,0)$ toujours instable et $E^*_0 = (K_c, 0, 0)$ localement stable si et seulement si $g(K_c, \kappa) > 0$.*

De plus si E^*_0 est localement stable, il est globalement stable si au moins une des conditions suffisantes suivantes est vérifiée :

i) $\kappa f_2(K_c) \geq \mu_2 m_2$

ii) $m_2.\alpha < l(K_c)$

Proposition *Il existe un équilibre strictement positif à ce modèle par solution dans $]0, R_{\max}[$ de l'équation :*

$$g(R,\kappa) + h(R, \Psi(R,\kappa), \kappa) = 0 \tag{6.2}$$

Les fonctions intervenant dans ces différentes propositions sont définies ainsi :

Notations

- $g(R,\kappa) := \mu_2\Big(\beta f_1(R) + \mu_1\Big) - \kappa\alpha\beta f_1(R) f_2(R)$
- $l(R) := \dfrac{\mu_1 + \beta f_1(R)}{\beta f_1(R)}$

- $h(R, N_2, \kappa) := -\dfrac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2)\Big(\beta f_1(R)(m_2\alpha - 1) - \mu_1\Big)$
- $\Psi(R, \kappa)$ *est l'unique* $N_2 > 0$ *vérifiant* $s(R, N_2, \kappa) = 0$
- $s(R, N_2, \kappa) := \beta\Phi(R) - \left(\mu_2 + \dfrac{1-\kappa}{m_2} f_c(N_2) + \kappa\beta f_2(R)\right) N_2$

La proposition 4.21 concerne les équilibres positifs du modèle dans le cas particulier où les fonctions réponses sont linéaires et la croissance de la ressource logistiques, c'est-à-dire :

$$\Phi(R) = e\,R\left(1 - \frac{R}{K_c}\right) \qquad f_1(R) = v_1\,R \qquad f_2(R) = v_2\,R \qquad f_c(N_2) = v_2'\,m_2\,N_2 \tag{6.3}$$

La proposition que nous allons démontrer est :

Proposition *Supposons* $\kappa \in]0, 1[$. *Pour le choix de fonctions (6.3), le modèle (6.1) a les propriétés suivantes :*

- *cas i) Si* $g(K_c, \kappa) > 0$ *et* $m_2\alpha < l(K_c)$, *alors l'équilibre trivial* $(K_c, 0, 0)$ *est globalement stable.*
- *cas ii) Si* $g(K_c, \kappa) > 0$ *et* $m_2\alpha > l(K_c)$, *alors l'équilibre trivial* $(K_c, 0, 0)$ *est localement stable et il existe aucun ou deux équilibres positifs (éventuellement un dans des cas "critiques").*
- *cas iii) Si* $g(K_c, \kappa) < 0$ *et* $m_2\alpha < l(K_c)$, *alors l'équilibre trivial* $(K_c, 0, 0)$ *est localement instable et il existe un unique équilibre positif.*
- *cas vi) Si* $g(K_c, \kappa) < 0$ *et* $m_2\alpha > l(K_c)$, *alors l'équilibre trivial* $(K_c, 0, 0)$ *est localement instable et il existe un unique équilibre positif.*

Ce qui concerne la stabilité de l'équilibre trivial découle immédiatement de la proposition précédemment rappelée. Afin d'obtenir le nombre d'équilibres positifs, nous devons obtenir le nombre de solutions dans $]0, K_c[$ de (6.2). Pour cela, nous allons commencer par localiser ses solutions dans le cas général. On a :

$$g(R, \kappa) = \beta\, f_1(R)\Big(\mu_2\, l(R) - \kappa\,\alpha\, f_2(R)\Big)$$

$$h(R, N_2, \kappa) = \frac{1-\kappa}{m_2}\,\beta\, f_1(R)\, f_c(N_2)\,\Big(l(R) - m_2\,\alpha\Big)$$

D'après les hypothèse f_1, f_2 et f_c sont des fonctions strictement croissantes sur $]0, K_c[$. On en déduit immédiatement que l est décroissante sur cet intervalle. De plus, sa limite en 0 vaut $+\infty$. Il s'en suit :

Si $l(K_c) < m_2\,\alpha$, alors il existe un unique $\hat{R} \in]0, K_c[$ indépendant de N_2 et κ tel que h soit en tant que fonction de R strictement positive $]0, \hat{R}[$ et strictement négative sur $]\hat{R}, K_c[$. Dans le cas contraire si $l(K_c) > m_2\,\alpha$, alors h est strictement positive sur $]0, K_c[$.

Si $g(K_c, \kappa) < 0$, sachant que g est une fonction positive sur un voisinage de 0 et qu'elle s'annule au plus une fois sur $]0, +\infty[$, alors il existe $\bar{R}_\kappa \in]0, K_c[$ tel que g soit en tant que

fonction de R strictement positive sur $]0, \bar{R}_\kappa[$ et strictement négative sur $]\bar{R}_\kappa, K_c[$. Dans le cas contraire si $g(K_c, \kappa) > 0$, alors g est strictement positive sur $]0, K_c[$.

Dès lors il est clair qu'il y ait un équilibre positif au modèle, nécessairement pour que (6.2) soit vérifié, un éventuel équilibre (R^*, N_1^*, N_2^*) doit vérifier :

- cas ii) Si $g(K_c, \kappa) > 0$ et $m_2\alpha > l(K_c)$: $R^* > \hat{R}$
- cas iii) Si $g(K_c, \kappa) < 0$ et $m_2\alpha < l(K_c)$: $R^* > \bar{R}_\kappa$
- cas vi) Si $g(K_c, \kappa) < 0$ et $m_2\alpha > l(K_c)$: $R^* \in]\min(\bar{R}_\kappa, \hat{R}), \max(\bar{R}_\kappa, \hat{R})[$ si $\hat{R} \neq \bar{R}_\kappa$

Dans le cas précis des fonctions (6.3) nous pouvons écrire analytiquement l'expression de $\Psi(R, \kappa)$ en résolvant en N_2 l'équation $s(R, N_2, \kappa) = 0$. En effet, dans ce cas s est un polynôme de degré deux en N_2 admettant pour tout $R \in]0.K_c[$ et pour tout $\kappa \in]0, 1[$ une unique racine positive qui vaut :

$$\Psi(R, \kappa) = \Psi_1(R, \kappa) := \frac{-(\mu_2 + \kappa\,\beta\,v_2\,R) + \sqrt{(\mu_2 + \kappa\,\beta\,v_2\,R)^2 + 4\,\beta\,(1-\kappa)\,v_2'\,e\,R\,(1 - R/K_c)}}{2\,(1-\kappa)\,v_2'}$$

La concavité de Ψ_1 en tant que fonction de R ne dépend pas de R (elle est donnée par le signe du discriminant du polynôme de degré deux en R sous la racine). Nous savons de plus que $\Psi_1(0, \kappa) = \Psi_1(K_c, \kappa) = 0$ et que Ψ_1 est strictement positive sur $]0, K_c[$: La fonction Ψ_1 est donc concave sur $]0, K_c[$.

En considérant l'équation (6.2), on obtient que nécessairement pour qu'il y ait équilibre $\Psi(R, \kappa)$ doit valoir (lorsque cette quantité est bien définie) :

$$\Psi(R, \kappa) = \Psi_2(R, \kappa) := \frac{\kappa\,\alpha\,\beta\,v_1\,v_2\,R^2 - \mu_2\,(\beta\,v_1\,R + \mu_1)}{(1-\kappa)\,v_2'\,(\beta\,v_1\,(1 - m_2\,\alpha)\,R + \mu_1)}$$

Ψ_2 est une fraction rationnelle admettant une décompositions de la forme :

$$\Psi_2(R, \kappa) = c_1(\kappa)\,R + c_2(\kappa) + \frac{c_3(\kappa)}{(1-\kappa)\,v_2'\,(\beta\,v_1\,(1 - m_2\,\alpha)\,R + \mu_1)}$$

Ψ_2 est donc convexe si numérateur et dénominateur de la fraction de cette précédente expression ont même signes, concave dans le cas contraire. Notons que le signe du numérateur est indépendant de R.

Il ne nous reste plus qu'à étudier suivant les cas de figure les points d'intersection de Ψ_1 et Ψ_2.

<u>cas ii)</u> : Ψ_2 est strictement positive sur $]\hat{R}, K_c[$, ne change pas de concavité sur ce domaine et vérifie $\lim_{R \downarrow \hat{R}} \Psi_2(R, \kappa) = +\infty$: Ψ_2 est donc convexe sur $]\hat{R}, K_c[$. Sachant de plus que $\Psi_2(K_c, \kappa) > \Psi_1(K_c, \kappa) = 0$, on déduit de la concavité de Ψ_1 que ces deux fonctions ont soit aucun soit deux points d'intersection.

<u>cas iii)</u> : Ψ_2 est strictement positive sur $]\bar{R}_\kappa, K_c[$ et ne change pas de concavité sur ce domaine. De plus $\Psi_1(\bar{R}_\kappa, \kappa) > \Psi_2(\bar{R}_\kappa, \kappa) = 0$ et $\Psi_2(K_c, \kappa) > \Psi_1(K_c, \kappa) = 0$ donc nécessairement il y a un unique point d'intersection.

<u>cas vi)</u> : Supposons $\hat{R} \neq \bar{R}_\kappa$ et notons $I =]\min(\bar{R}_\kappa, \hat{R}), \max(\bar{R}_\kappa, \hat{R})[$. Encore une fois sur

I, Ψ_2 est strictement positive et ne change pas de concavité. Sachant que $\Psi_2(\bar{R}_\kappa, \kappa) = 0$ et que Ψ_2 tend vers $+\infty$ en $\hat{R}$, on en déduit encore une fois que Ψ_2 est convexe sur I et qu'il y a un unique point d'intersection avec Ψ_1 sur I.

Lorsqu'elles sont correctement définies, les expressions de $\hat{R}$ et $\bar{R}_\kappa$ sont dans ce cas données par :

$$\hat{R} = \frac{\mu_1}{\beta\, v_1\, (m_2\, \alpha - 1)} \qquad \text{et} \qquad \bar{R}_\kappa = \frac{\mu_2\, \beta\, v_1 + \sqrt{(\mu_2\, \beta\, v_1)^2 + 4\, \kappa\, \alpha\, \beta\, v_1\, v_2\, \mu_1\, \mu_2}}{2\, \kappa\, \alpha\, \beta\, v_1\, v_2}$$

6.2 Stabilisation globale de modèles proie-prédateur avec un contrôle positif

Dans la section 4.2.4 du chapitre 4, nous avons montré qu'il était possible de stabiliser localement l'équilibre de modèles proie-prédateur du type Rosenzweig-MacArthur lorsque cet équilibre est instable. L'article qui suit (en cours de rédaction) propose deux contrôles positifs permettant la stabilisation globale de l'équilibre. Le premier contrôle est discontinu, la convergence vers l'équilibre se fait alors via un sliding mode, le second contrôle est continu, mais nécessite des hypothèses supplémentaires sur les fonctions intervenant dans le modèle.

Positive control for global stabilization of predator-prey systems

Frédéric Grognard, Jonathan Rault, Jean-Luc Gouzé

***Abstract*— In this paper we propose two forms of nonlinear and positive control laws for the stabilization of positive equilibria in predator-prey systems; this problem is motivated by the introduction of predators in biological control applications. The first form of control is a piecewise constant control that generates a sliding mode between the regions where the control is 0 and positive; the second is a linear controller that we saturate at 0. In both cases, we show global asymptotic stability of the equilibrium. Finally, we introduce a unique impulse that helps reduce the total control effort and the size of the peak in the prey population**

I. INTRODUCTION

In this paper, we present control laws for a large family of predator-prey models. These models with two variables (the predator and the prey) describe the dynamical behavior of a biological system, and may exhibit several stable equilibria, or oscillations. Typical behaviors from this class of models are a unique stable equilibrium or a stable limit cycle around an unstable equilibrium [6].

But, often, man may have an action on these systems through the introduction of predators in the system. This kind of control offers interesting problems from two point of views.

From a biological point of view, in the context of biological control [5], the aim is to maintain the prey (the pests) below some level; we want to avoid large transients where this prey would become too large. For that, introducing predators seems a good idea, but it is well known in ecology that this action (implemented as a constant control) may destabilize a stable system and result in sustained oscillations with large values of the prey: this is known as one aspect of the paradox of enrichment for the Rosenzweig-MacArthur model [9]. Our aim would be to introduce predators in a more subtle way, to reduce the number of prey without destabilizing the system.

From a mathematical point of view, our control is only positive, which makes the mathematical problem more difficult, even in the linear case [2], because we cannot control everywhere around the equilibrium.

In this work we obtain different forms of (static) feedback controls that stabilize, in a global way, a nonlinear predator prey system around an equilibrium, with a positive control. The value of the equilibrium can be chosen such that the value of the prey is arbitrarily low, and the control limits the size and number of the peaks of the transient above this low threshold. The tools are classical tools from dynamical system theory (and sliding modes in some cases).

Similar results are rather rare in the literature. For positive linear control, see [2], [10]. For similar problems, see [4] for Lotka-Volterra systems and [8] for discrete-time Leslie matrices. The paper [7] considers very similar problems, but the sliding control they design cannot stabilize the system toward a low level of prey. In fact, it creates a new stable equilibrium at a high level (but the aims are not the same).

The authors are with BIOCORE Project-team, INRIA Sophia Antipolis, 2004 route des Lucioles, BP 93, 06902 Sophia Antipolis Cedex, France {frederic.grognard, jonathan.rault, jean-luc.gouze}@inria.fr

II. MODELS

We will concentrate on predator-prey models whose positive equilibrium of interest is unstable, the most classical example of what has been termed the Rosenzweig-Mac Arthur model [9]:

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{x} & = & rx\left(1-\frac{x}{K}\right)-\frac{bx}{x+h}y \\ \dot{y} & = & \frac{cx}{x+h}y-my \end{array} \right. \tag{1}$$

with all parameters being positive, where the classical exponential growth of the prey of the Lotka-Volterra model has been replaced with logistic growth and the linear predation rate becomes of Holling type II, eg. to represent satiation. The non-trivial $\dot{x}$ nullcline is defined by $y=\frac{r}{b}\left(1-\frac{x}{K}\right)(x+h)$ which is a parabola having a maximum in $x=\frac{K-h}{2}$. The non-trivial $\dot{y}$ nullcline is $x=\frac{mh}{c-m}=x^\dagger$. When it exists, the positive equilibrium $(x^\dagger, y^\dagger)$ lies at the intersection of these two non-trivial nullclines. In fact, it can easily be computed that, if the slope of the $\dot{x}$ nullcline is negative at the equilibrium, it is globally stable, while if it is positive the equilibrium is unstable and the system presents a globally attractive limit cycle [9].In short, if $0<x^\dagger<\frac{K-h}{2}$ (which imposes $K>h$), the slope at equilibrium of the $\dot{x}$ nullcline is positive and the equilibrium is unstable while, if $\frac{K-h}{2}<x^*<K$, the positive equilibrium exists and is stable.

Since we placed ourselves in the context of biological control, with x the pest and y the control agent, we will most likely desire small values of $x^\dagger$, so that the corresponding positive equilibrium will likely be unstable and we will need to stabilize it. In order to do so in a more general manner, we propose, in the spirit of [9], a generalization of the classical Rosenzweig-MacArthur model in which we kept the elements that ensure it has the same properties as the classical model:

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{x} & = & f(x)-g(x)y \\ \dot{y} & = & h(x)y-my \end{array} \right. \tag{2}$$

with the following hypotheses

Assumption *1:* f, g and h are $\mathcal{C}^1(I\!R^+)$ functions satisfying

(i) $f(0) = 0$, $f'(0) > 0$, and $\exists!\ x(= \bar{x}) > 0$ such that $f(\bar{x}) = 0$; it is such that $f(x) < 0$ for $x > \bar{x}$;
(ii) $g(0) = 0$, $g'(0) > 0$, and $g(x) > 0$ for $x > 0$;
(iii) $h(0) = 0$, $h(x) > 0$ for $x > 0$, $\exists!\ x^\dagger < \bar{x}$ such that $h(x^\dagger) = m$ and $h'(x) > 0$ for $x \leq x^\dagger$.

These assumptions are quite natural: the hypothesis on the prey growth rate states that there is no Allee effect [1], so that the prey can grow even at small densities and that there is a threshold above which some sort of prey over-crowding prevents growth; the ones on the predator functional and numerical responses $g(.)$ and $h(.)$ mainly state that predation is unilateral: the prey never preys on the predator. Oftentimes, $g(.)$ and $h(.)$ are taken to be proportional to each other, but we do not suppose it here.

In that framework, the $\dot{x}$ nullclines satisfy $x = 0$ or $y = \frac{f(x)}{g(x)}$ and the $\dot{y}$ nullclines satisfy $y = 0$ or $h(x) = m$ from which, and hypothesis (iii), we deduce that (2) has three equilibria in $I\!R^3_+$: $(0, 0)$, $(\bar{x}, 0)$ and $(x^\dagger, y^\dagger)$ with $x^\dagger > 0$ such that $h(x^\dagger) = m$ and $y^\dagger = \frac{f(x^\dagger)}{g(x^\dagger)} > 0$. Moreover, the first two are unstable and the stability of the last one can be deduced from the Jacobian matrix and this equilibrium is stable if $\left(\frac{f}{g}\right)'(x^\dagger) < 0$. This means that the stability of this equilibrium is determined by the slope of the $\dot{x}$ nullcline at equilibrium, as in the classical Rosenzweig-MacArthur model.

III. Defining a control of the predator population

Two situations might make us want to control system (2): either the equilibrium is unstable, so that the prey population can become large through oscillations, which is undesirable in a biological control context, or the equilibrium is stable, but $x^\dagger$ is too large so that, at equilibrium, the pest induces large damage to the (unmodelled) crop. In the first case, we will want to stabilize the equilibrium, while in the second case, we will want to move the equilibrium to the left, reducing the size of the prey population at equilibrium. To do so, we introduce a control of the predator growth rate which corresponds to a continuous introduction of predators in the system. This takes the form:

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{x} & = & f(x) - g(x)y \\ \dot{y} & = & h(x)y - my + u(x, y)y \end{array} \right. \tag{3}$$

where we impose that $u(x, y)$ be non-negative because we can introduce predators into the system but have no mean of decreasing their population. In case we want to reduce the prey population at equilibrium to a value $x^* < x^\dagger$, we notice that this equilibrium can be achieved through a constant control $u(x, y) = \bar{u}$ such that

$$h(x^*) - m + \bar{u} = 0$$

and, since $h(x^*) < h(x^\dagger) = m$, this equation ensures that $\bar{u} > 0$. The corresponding y equilibrium is then $y^* = \frac{f(x^*)}{g(x^*)}$. With that constant control, the form of the model is unchanged with respect to (2) except that the predator mortality rate is replaced with $m - \bar{u} > 0$ and, if we consider the classical Rosenzweig-MacArthur model, the equilibrium change to the left increases the chance that it is unstable. Since the constant control would most probably destabilize the system, we cannot use it and now deal with the stabilization problem of the positive equilibrium (x^*, y^*) (with $x^* \leq x^\dagger$) for system (3) with $u(x, y) \geq 0$.

IV. Sliding mode control

In order to stabilize the equilibrium (x^*, y^*), a conceptually simple control is sliding mode control: we will define a manifold that goes through the desired equilibrium and impose that the solutions of the controlled system slide along that manifold towards the equilibrium. The simple manifold that we will define is linear:

$$y = y^* + \beta(x - x^*)$$

and we will define the control as

$$u(x, y) = \left\{ \begin{array}{ll} 0 & \text{if } y > y^* + \beta(x - x^*) \\ u_m & \text{else} \end{array} \right. \tag{4}$$

where the value of $u_m > \bar{u}$ will be determined later. The linear manifold is therefore a switching line. We will first concentrate on this manifold for $x < x^*$. A necessary condition for convergence is then that, if $0 < x < x^*$, $\dot{x} > 0$. Along the line we need to have

$$\dot{x} = f(x) - g(x)y = f(x) - g(x)(y^* + \beta(x - x^*)) > 0$$

so that we need to have

$$y^* + \beta(x - x^*) < \frac{f(x)}{g(x)} \text{ (resp. } >) \text{ for } x < x^* \text{ (resp. } >), \tag{5}$$

where the use of the $>$ will be evidenced later. In order to ensure that, we will impose an assumption that will guarantee that we will be able to make such a manifold invariant through sliding mode:

Assumption *2:* We suppose that $\frac{f(x)}{g(x)} > \frac{f(x^*)}{g(x^*)}\frac{x}{x^*}$ (resp. $<$) for all $0 < x < x^*$ (resp. for all $x > x^*$)

This assumption states that, for $x < x^*$, the line that goes through the origin and the equilibrium is always below $y = \frac{f(x)}{g(x)}$. This is illustrated on Figure 1 where the blue curve $y = \frac{f(x)}{g(x)}$ is above the red dash-dotted line that goes through the origin on the left of x^* and vice-versa on its right. Since $\left(\frac{f(x)}{g(x)}\right)(0) = \frac{f'(0)}{g'(0)} > 0$, this leaves some room for taking β such that $\left(\frac{f(x)}{g(x)}\right)'(x^*) \leq \beta \leq \frac{f(x^*)}{g(x^*)}\frac{1}{x^*}$, while satisfying (5). An important characteristic of this choice is that it ensures that $y^* + \beta(x - x^*) \geq \frac{f(x^*)}{g(x^*)}\frac{x}{x^*}$ for all $x \in [0, x^*)$, so that, in $x = 0$, this yields $y^* - \beta x^* \geq 0$ (see Figure 1, the intersection of the green line with the y axis).

In order to obtain a sliding mode along $y = y^* + \beta(x - x^*)$ for $x \in (0, x^*)$, we have to impose that, along $y = y^* + \beta(x - x^*)$, $\dot{y} < \beta\dot{x}$ (resp. $>$) when using the vector field defined in the region where $y > y^* + \beta(x - x^*)$ (resp. $<$), that is

- The field defined in the region where $y > y^* + \beta(x - x^*)$ has $u = 0$, so that $\dot{x} > 0$ because $y^* + \beta(x - x^*) < \frac{f(x)}{g(x)}$

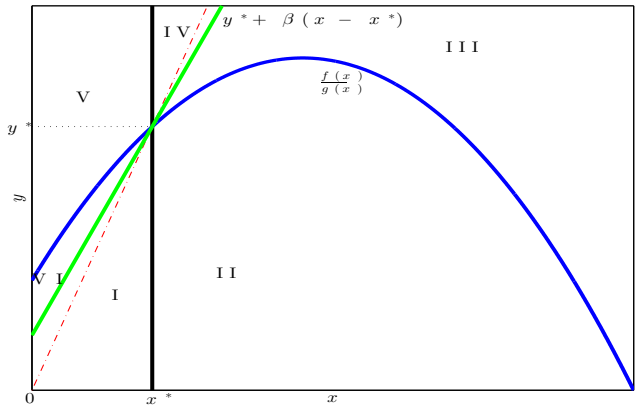


Fig. 1. Illustration of curves and regions that are used in the proof of stability of the system controlled through sliding mode. The limit of the open regions I-VI are the thick lines and the boundaries of the positive orthant

and $\dot{y} < 0$ because $h(x) - m < 0$ since $x < x^* < x^\dagger$. Therefore, we have $\dot{y} - \beta\dot{x} < 0$.

- The field defined in the region where $y < y^* + \beta(x - x^*)$ has $u = u_m$, so that

$$\dot{y} - \beta\dot{x} = h(x)y - my + u_m y - \beta\left(f(x) - g(x)y\right)$$

which is positive on $y = y^* + \beta(x - x^*)$ if

$$u_m > m - h(x) - \beta g(x) + \beta\frac{f(x)}{y^* + \beta(x - x^*)}$$

for all $x \in (0, x^*)$, which is satisfied for

$$u_m > m - \inf_{x \in (0, x^*)}\left[h(x) + \beta g(x) - \beta\frac{f(x)}{y^* + \beta(x - x^*)}\right] \tag{6}$$

where, when $y^* - \beta x^* > 0$, this infimum is well defined because f, g, and h are bounded in the interval and $y^* + \beta(x - x^*) \geq y^* - \beta x^* > 0$. A rough upper-approximation of this lower-bound is then

$$u_m > m + \beta\frac{\max_{x \in [0, x^*]} f(x)}{y^* - \beta x^*}$$

where the extrema of the terms and factors in the infimum have been taken separately. When $y^* - \beta x^* = 0$, the infimum is still well defined since $\lim_{x \geq 0} \frac{f(x)}{y^* + \beta(x - x^*)} = \frac{f'(0)}{\beta}$. Note that $u_m > m$ because the infimum is necessarily non-positive since, when evaluated in $x = 0$, its argument yields 0 (or $-f'(0)$ in the second situation).

Hence the solution slides along $y = y^* + \beta(x - x^*)$ for $x \in (0, x^*]$. A Fillipov definition of the solutions along this sliding mode should be used to know how the solutions behave [3]; however, since the dynamics are quite simple because $\dot{x} > 0$ in both fields as shown earlier, the resulting Fillipov solution has $\dot{x} > 0$ and the solutions converge to the equilibrium (x^*, y^*). However, it is noteworthy that we have created a new Fillipov equilibrium in $(x, y) = (0, y^* - \beta x^*)$ since $\dot{x} = 0$ and $\dot{y} - \beta\dot{x} = 0$ due to the invariance of the sliding-mode manifold. However, it is unstable along the manifold.

We are now left to show what happens in the remainder of the phase-space to see if global attractivity of (x^*, y^*) is ensured for all solutions initiated in the positive orthant. For that, we will consider the fate of solutions lying in the 6 regions defined on Figure 1. Note that, in the remainder of this proof, when we initiate a solution on a line separating the different regions, we always exclude the equilibrium.

If, at some moment, $(x(t), y(t))$ belongs to (open) region I, that is the region where $y < y^* + \beta(x - x^*)$ and $x < x^*$, the control $u = u_m$ is applied and the solution satisfies $\dot{x} > 0$ because $y(t) < \frac{f(x(t))}{g(x(t))}$ and $\dot{y} > 0$ because $u_m > m$. Therefore, the solution either directly goes to (x^*, y^*), reaches the sliding mode or the boundary of region II (and eventually the interior of region II) in finite time. When sliding, convergence takes place towards the equilibrium. In the last case we need to continue the analysis.

If $(x(t), y(t))$ belongs to (open) region II, that is the region where $y < \frac{f(x)}{g(x)}$ and $x > x^*$, or the black line between regions I and II, the control $u = u_m$ is applied and the solution satisfies $\dot{x} > 0$ and $\dot{y} > 0$ as previously so that the solution necessarily reaches the blue curve, boundary of region III in finite time.

If $(x(t), y(t))$ belongs to the blue curve between regions II and III, it must leave it because $\dot{y} > 0$ and $\dot{x} = 0$ on this curve and cannot come back (except potentially at the equilibrium, which would not be a problem). In region III, that is the region where $y^* + \beta(x - x^*) > y > \frac{f(x)}{g(x)}$, we have $\dot{x} < 0$ because $y(t) > \frac{f(x(t)}{g(x(t))}$ and $\dot{y} > 0$ as previously so that the green curve, boundary of region IV, is reached in finite time and solutions cannot re-enter region III. A crucial point here is that we have shown that the solution cannot go back to the blue curve so that, even if this curve is very generic, the solutions leave region III through the green line.

If $(x(t), y(t))$ belongs to (open) region IV, where $y > y^* + \beta(x - x^*)$ and $x > x^*$, $\dot{x} < 0$ and the sign of $\dot{y}$ is not clearly defined with the control $u = 0$. As a consequence, the solution either exits region IV through the black line or it goes to the green line. In the latter case, a sliding mode between the fields of regions III and IV is created on the green line with $\dot{x} < 0$. Therefore the solution goes in the direction of the equilibrium. This will eventually lead to convergence to the equilibrium on this line or the ending of the sliding mode at some moment so that the solution re-enters region IV and exits it through the black line.

If $(x(t), y(t))$ belongs to (open) region V, where $y > \frac{f(x)}{g(x)}$ and $x < x^*$, or the black line between regions IV and V, $\dot{x} < 0$ and, with the control $u = 0$, $\dot{y} < 0$ since $h(x) < m$ therefore, either the solution converges to an equilibrium, which there is not in region V or its boundary (except potentially (x^*, y^*)), or it leaves the region in finite time, which it can only do through the blue line.

If $(x(t), y(t))$ belongs to (open) region VI, where $y^* + \beta(x - x^*) < y < \frac{f(x)}{g(x)}$, or the blue curve between regions V and VI, $\dot{y} < 0$ and $\dot{x} > 0$ so that the green line is reached in

finite time and sliding mode takes place to have convergence to the equilibrium.

Through this sequential approach, we have shown that, eventually all solutions converge to the equilibrium so that global attractivity of the equilibrium is achieved. We are now left to show its local stability.

When $\bar{u} > 0$, this is simple: $y = y^* + \beta(x - x^*)$ is indeed a sliding surface on both sides of the equilibrium so that we can consider $V(x, y) = |y - y^* - \beta(x - x^*)| + (x - x^*)^2$ as Lyapunov function in a small neighborhood of (x^*, y^*): the time derivative of the first term is negative and dominates the other one outside the sliding mode and is zero on the sliding mode where the time derivative of the second term is negative.

When $\bar{u} = 0$, $y = y^* + \beta(x - x^*)$ is a sliding mode on the left of the equilibrium, but not on its right. Locally, the solutions initiated in the region where $y < y^* + \beta(x - x^*)$ go straight to the manifold while those where $y > y^* + \beta(x - x^*)$ present at most half an oscillation with locally linear dynamics before reaching the sliding surface, so that the solutions do not have large transients, which ensures stability.

Theorem 1: Let system (3) satisfying Assumptions 1 and 2. The control law (4), with β satisfying (5) and u_m (6), ensures global asymptotic stability of the equilibrium (x^*, y^*) in the positive orthant.

Remarks and generalization

Though Assumption 2 seems to be central and not easily satisfied (though it is always satisfied when $\frac{f(x)}{g(x)}$ is concave and Assumption 1 is verified, as in Rosenzweig-MacArthur), it can be eliminated if we consider sliding surfaces that are not linear so that it can get below $\frac{f(x)}{g(x)}$ and reach the y axis at a positive y even when a straight line cannot achieve that.

The proposed method is in fact quite robust and can easily lead to an implementation of adaptation: instead of starting from the knowledge of the desired equilibrium, for the classical Rosenzweig-MacArthur model, we could simply design a bang-bang control along a line $y = \beta x$, for some $\beta > 0$, which would stabilize the system at some equilibrium and then, if the corresponding x^* value is too large, slowly increase β until x^* is small enough. Such an approach does not require any knowledge of the parameters, hence its robustness.

V. Saturated linear control

The previous control law has the advantage of being conceptually simple but it has discontinuities and the following design will eliminate that drawback.

A. Linear control

A very classical control law, linear control, could be used as a basis to yield a continuous and positive control law. Let

$$u(x, y) = \bar{u} - \gamma\left[y - y^* - \beta(x - x^*)\right]$$

which is not positive in itself.

This control ensures the existence of an equilibrium in (x^*, y^*) for system (3) whose stability can be identified in the Jacobian matrix of the controlled form:

$$\mathcal{J}_u(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} f'(x^*) - g'(x^*)\frac{f(x^*)}{g(x^*)} & -g(x^*) \\ (h'(x^*) + \gamma\beta)\frac{f(x^*)}{g(x^*)} & -\gamma\frac{f(x^*)}{g(x^*)} \end{pmatrix}$$

The stability of the equilibrium is then determined by $det(\mathcal{J}_u) > 0$ and $trace(\mathcal{J}_u) < 0$:

$$\begin{aligned} det(\mathcal{J}_u) &= -\gamma f(x^*)\frac{f'(x^*)g(x^*) - f(x^*)g'(x^*)}{g(x^*)^2} \\ &\quad + h'(x^*)f(x^*) + \gamma\beta f(x^*) \\ &= \gamma f(x^*)\left[\beta - \left(\frac{f}{g}\right)'(x^*)\right] + h'(x^*)f(x^*) \end{aligned}$$

We can choose

$$\beta > \left(\frac{f}{g}\right)'(x^*), \tag{7}$$

which strongly reminds us of the choice of β made in the previous section and ensures $det(\mathcal{J}_u) > 0$ for all $\gamma \geq 0$.

$$trace(\mathcal{J}_u) = f'(x^*) - g'(x^*)\frac{f(x^*)}{g(x^*)} - \gamma\frac{f(x^*)}{g(x^*)}$$

which can be made negative by taking

$$\begin{aligned} \gamma &> \frac{g(x^*)f'(x^*)}{f(x^*)} - g'(x^*) \\ &= \frac{g^2(x^*)}{f(x^*)}\left(\frac{f}{g}\right)'(x^*) \end{aligned} \tag{8}$$

Again, this is linked to the slope of $\frac{f}{g}$ at equilibrium. If this slope is negative, a gain $\gamma = 0$ would be sufficient for the stability of the equilibrium, which is not surprising since the equilibrium was already stable.

B. Positive control

In order to have a control $u(x, y)$ positive, we will simply saturate the previous control at 0:

$$u(x, y) = \begin{cases} 0 & \text{if } \gamma\left[y - y^* - \beta(x - x^*)\right] > \bar{u} \\ \bar{u} - \gamma\left[y - y^* - \beta(x - x^*)\right] & \text{else} \end{cases} \tag{9}$$

Suppose that Assumption 2 is still valid. We will then choose β and some $\mu > \beta$ such that, for all $x \in [0, x^*)$, $0 \leq y^* + \mu(x - x^*) < y^* + \beta(x - x^*) < \frac{f(x)}{g(x)}$ (the green line is below the magenta line which is below the blue curve in Figure 2). This can only be achieved with an additional assumption with respect to what we already had for the previous control:

Assumption *3:* We suppose that $\left(\frac{f(x)}{g(x)}\right)'(x^*) < \frac{f(x^*)}{g(x^*)}\frac{1}{x^*}$

Indeed, with Assumption 2 only, we could not make sure that there were two different lines joining the equilibrium and the y axis with $y \geq 0$ with both satisfying (5).

We will now show that, for γ large enough, the saturated control generates an invariant compact region Ω bounded by the two lines $y = y^* + \beta(x - x^*)$, $y = y^* + \mu(x - x^*)$ (with $x \leq x^*$) and the y axis. The invariance of the y axis ensures that no solution can escape there. We then need to show that, when $y - y^* - \beta(x - x^*) = 0$, $\dot{y} - \beta\dot{x} \leq 0$ and, when $y - y^* - \mu(x - x^*) = 0$, $\dot{y} - \mu\dot{x} \geq 0$, that is

- When $y - y^* - \beta(x - x^*) = 0$,

$$\dot{y} - \beta\dot{x} = h(x)y - my + \bar{u}y - \beta(f(x) - g(x)y)$$

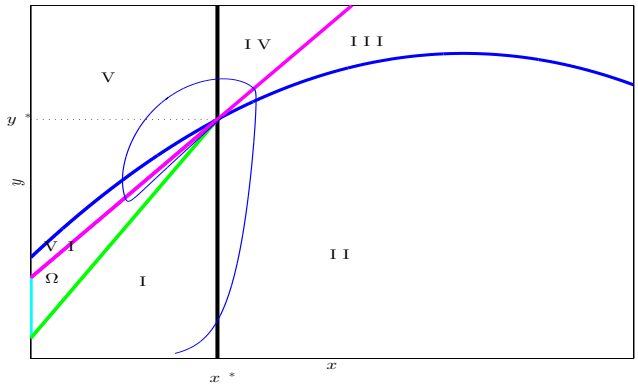


Fig. 2. Illustration of curves and regions that are used in the proof of stability of the system controlled through saturated linear control. The limit of the open regions I-VI are the thick lines and the boundaries of the positive orthant and the thin blue line is a solution of the controlled system.

which is non positive since $h(x) \leq m - \bar{u}$ (because $h(x^*) = m - \bar{u}$ by definition) and $y = y^* + \beta(x - x^*) \leq \frac{f(x)}{g(x)}$.

- When $y - y^* - \mu(x - x^*) = 0$,

$$\begin{aligned}\dot{y} - \mu\dot{x} \quad &= h(x)y - my + \bar{u}y - \gamma\left[y - y^* - \beta(x - x^*)\right]y \\ &\quad -\mu(f(x) - g(x)y)\end{aligned}$$

which is non-negative for all $x \in [0, x^*]$ when

$$\begin{aligned}\gamma &\geq \sup_{x\in(0,x^*)}\left[\frac{h(x)-m+\bar{u}}{(\mu-\beta)(x-x^*)} - \frac{\mu(f(x)-g(x)(y^*+\mu(x-x^*)))}{(\mu-\beta)(x-x^*)(y^*+\mu(x-x^*))}\right] \\ &\triangleq \sup_{x\in(0,x^*)}\phi(x)\end{aligned} \tag{10}$$

The argument of the supremum being continuous over $(0, x^*)$, the only problem could arise at the limit for x going to x^* or 0 (if $y^* - \mu x^* = 0$ in the latter case). If either limit value is $+\infty$, the supremum is not finite. Otherwise, there is a maximum of $\phi(x)$ over $[0, x^*]$. Taking the limit of this argument as x goes to x^*, we see that both the denominators and numerators of both terms go to 0. We then have, using L'Hospital rule

$$\begin{aligned}&\lim_{x\leq x^*}\phi(x) \\ &= \lim_{x\leq x^*}\frac{h'(x)}{\mu-\beta} - \frac{\mu(f'(x)-g'(x)(y^*+\mu(x-x^*))-\mu g(x))}{(\mu-\beta)(y^*+2\mu(x-x^*))}\end{aligned}$$

which clearly is finite because $\mu \neq \beta$. A similar argument shows that the limit is finite as $x \to 0$ with $y^* - \mu x^* = 0$.

Since Ω does not contain any equilibrium in its interior, no limit cycle can exist and all solutions initiated in Ω converge to an equilibrium. The only equilibrium in Ω with $x > 0$ is (x^*, y^*) so that, since $\dot{x} > 0$ in Ω , any solution initiated in Ω with $x(0) > 0$ necessarily converges to (x^*, y^*).

The remainder of the attractivity proof is very similar to that of the sliding mode case:

In region I, $\dot{x} > 0$ and $\dot{y} > 0$ because $\dot{y} > 0$ on the green line by choice of γ and it can easily be seen that $\frac{\dot{y}}{y}$ is a decreasing function of y for x fixed. The solutions initiated in region I then either enter the invariant region Ω or region II. The transition region II→III and III→IV is identical to the previous case, except that no sliding mode can appear on the magenta line because $u = \bar{u}$ there. In region IV, the sign of $\dot{y}$ is again not clear because $u(x, y) < \bar{u}$, but $\dot{x} < 0$. Therefore the solution either directly converges to the equilibrium or enters region V. The solution then necessarily enters region VI and then Ω where it converges to the equilibrium.

In the case where $\bar{u} > 0$, the local stability of the equilibrium is trivial since the control is strictly linear at the equilibrium, the analysis of the Jacobian matrix $\mathcal{J}_u$ then yields the stability. For γ large enough, the equilibrium is asymptotically stable as seen in the previous section.

When $\bar{u} = 0$, the control is not smooth at the equilibrium so that the classical local linearization cannot be applied. However, through an approach similar to that use at the end of the proof of Theorem 1, stability can be shown.

Theorem 2: Let system (3) satisfying Assumptions 1, 2 and 3. The control law (9) with β and γ satisfying conditions (5)-(8)-(10) ensures global asymptotic stability of the equilibrium (x^*, y^*) in the positive orthant.

VI. Improvements

We choose to give two distinct meanings to the word "improvement": achieving stabilization with a smaller cumulated effort or with a smaller peak of the x population. We will concentrate on the latter but it will also have consequences on the former.

In order to reduce the size of the peak of the prey population, we propose to introduce a predator impulse whenever x reaches the value of x^* with $y < y^*$. Three family of impulses sizes can be thought of:

- An impulse that brings y exactly to y^*. This is tempting but not very generic. This would bring (x, y) instantaneously to their equilibrium once x^* is reached.
- A smaller impulse; after this impulse the solution enters the region where $x > x^*$, but the peak of the x population should be notably smaller than in the absence of impulse since the blue curve of Figure 2, which is crossed at the moment of the x-peak should be reached a lot faster.
- A larger impulse; after this impulse, $x(t)$ becomes smaller than x^*, so that the peak disappears. However, there is a price to pay that will be illustrated in the simulations.

The second and third strategies have the advantage of also being applicable if $x(0) > x^*$: a pulse can be applied anyway that brings the solution below or above the blue curve.

VII. Simulations

Though our approach is very generic, we will demonstrate how it works as well as the improvements in the classical Rosenzweig-MacArthur (1) with the parameters r=1, K=1; b=1, c=1, m=2/3 and h=0.1 (which were also used for the construction of Figures 1 and 2). We wish to stabilize the (unstable) equilibrium $(x^*, y^*) = (0.2, 0.24)$ which corresponds to $\bar{u} = 0$. For that, in both our control laws, we choose $\beta = 0.8$, which ensures the satisfaction of (5).

We can then deduce the lower-bounds given by (6) on u_m (that yields $u_m > 2/3$) and the one on γ from (10) (that yields $\gamma > 15.2$). We will make a detailed simulation analysis and comparisons in the sliding-mode case since both the proposed methods of Sections IV and V yield similar solutions.

In Figure 3, we compare five solutions of the model with the same initial condition ($(x, y)(0) = (0.15, 0.005)$), one without control (which yields a large limit cycle) and four with sliding mode control laws all built around the same switching curve ($y = 0.24 + 0.8(x - 0.2)$) and with different control intensities ($u_m = 2/3, 2, 4, 100$). We see that the largest the intensity, the more direct the convergence to the equilibrium: from the threshold intensity $u_m = 2/3$ which yields a large peak of x density to the strong intensity ($u_m = 100$) where the prey does not go above $x = x^*$. It is also interesting to note that the cumulative effort

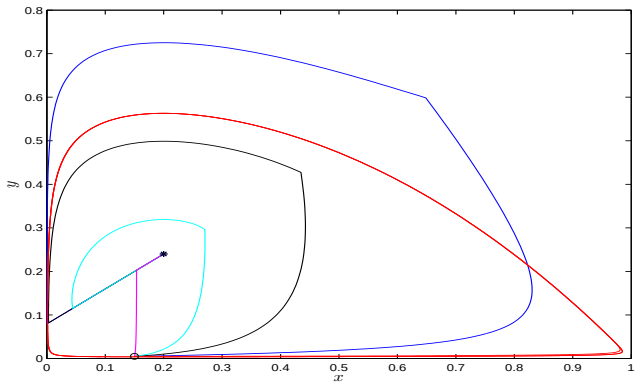


Fig. 3. Illustration of five solutions of the Rosenzweig Mac Arthur model: one without control (red curve) and four with sliding mode control with $\beta = 0.8$ and $u_m = 2/3$ (blue), $u_m = 2$ (black), $u_m = 4$ (cyan) and $u_m = 100$ (magenta).

($\int_0^{t_f} u(\tau)y(\tau)d\tau$) is decreasing with u_m from 2.522 for $u_m = 2/3$ to 0.3061 for $u_m = 100$. Having a small u_m imposes a long stay along the sliding mode, which is very costly in terms of control effort.

We then check how a well timed impulse could eliminate the peak of prey population and reduce the effort. In our simulations, we supposed that sliding mode with $u_m = 4$ was applied for $x < x^*$ and that we could time the jump exactly to make sure it occurred when $x = x^*$. If this jump could be made to bring the solution directly to the equilibrium, no other method could be better: the sliding mode cost is 0.0149 and the jump intensity is 0.2186, for a total cost of 0.2335. If the jump is too low and hits $y = 0.15$ instead of $y = 0.24$ (blue solution on Figure 4), the resulting solution does not reach high values of x^* and the convergence to the equilibrium is quite fast, at a total cost of 0.2754. If the jump is slightly too high and hits $y = 0.27$ (black solution), the total cost is 0.4894 while if it hits $y = 0.4$ (magenta solution) the cost jumps to 1.2958 because of the long stay on the sliding mode; in this latter case, the jump ends up being costly compared to the pure sliding-mode solution with $u_m = 4$ where the total cost was 0.8135. We conclude from all this that, though there is a small price to pay in terms of x becoming larger than x^*, if the target cannot be precisely reached, the best option is to jump slightly too low in the present situation.

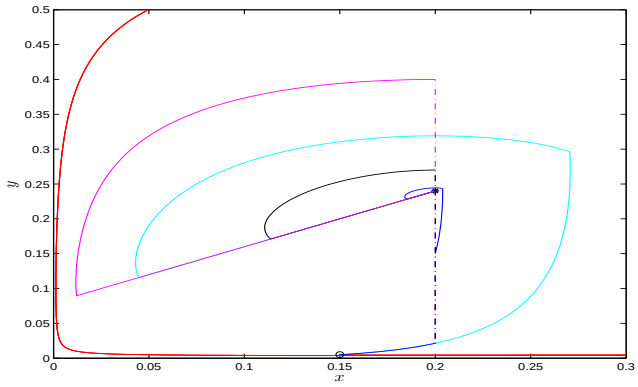


Fig. 4. Illustration of five solutions of the Rosenzweig Mac Arthur model: one without control (red curve) and four with sliding mode control (with $u_m = 4$), one without jump (cyan) and three with a jump to $y = 0.15$ (blue), to $y = 0.27$ (black), and to $y = 0.4$ (magenta).

VIII. Conclusion

We have proposed two families of control laws for the global asymptotic stabilization of a positive equilibrium for quite general predator-prey models. These methods have the advantage of being able to deal with small values of the desired prey equilibrium levels which, in models such as the Rosenzweig-MacArthur model, is often unstable. In biological control methods, being able to achieve that is fundamental since the purpose is to use the predators to bring the prey to a very low level. The strengths of our methods are that they generate simple control laws which are continuous (for the saturated linear one) or can tolerate nonlinear switching lines and are amenable to adaptive versions which make them very robust (for the sliding-mode version). Our method thus achieves a level of genericity that ensures it can be applied in a wide variety of predator-prey settings.

References

[1] W. Allee. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1931.

[2] R. Brammer. Controllability in linear autonomous systems with positive controllers. *SIAM Journal on Control*, 10:339, 1972.

[3] A. Fillipov. *Differential equations with discontinuous righthand sides*. Springer, 1988.

[4] F. Grognard and J.-L. Gouzé. Positive control of Lotka-Volterra systems. In *Proceedings of 16th IFAC World Congress, Prague, Czech Republic*, 2005.

[5] B. A. Hawkins and H. V. Cornell. *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge University Press, 1999.

[6] M. Kot. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge Univ Pr, 2001.

[7] M. Meza, A. Bhaya, E. Kaszkurewicz, and M. da Silveira Costa. Threshold policies control for predator-prey systems using a control liapunov function approach. *Theoretical population biology*, 67(4):273–284, 2005.

[8] S. Muratori and S. Rinaldi. Structural properties of controlled population models. *Systems & control letters*, 10(3):147–153, 1988.

[9] M. Rosenzweig. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969):385, 1971.

[10] S. Saperstone and J. Yorke. Controllability of linear oscillatory systems using positive controls. *SIAM Journal on Control*, 9:253–262, 1971.

Bibliographie

[1] Walter G. Aiello, H. I. Freedman, and J. Wu. Analysis of a model representing stage-structured population growth with state-dependent time delay. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 52(3) :pp. 855–869, 1992.

[2] V. Andersen and P. Nival. A pelagic ecosystem model simulating production and sedimentation of biogenic particles - role of salps and copepods. *Marine Ecology-progress Series*, 44(1) :37 – 50, 1988.

[3] J. Arino. *Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat.* PhD thesis, Université Grenoble 1, 2001.

[4] J. Arino and J.-L. Gouzé. A size-structured, non conservative ode model of the chemostat. *Mathematical Biosciences*, 177&178 :127–145, 2002.

[5] S.-D. Ayata, M. Lévy, O. Aumont, A. Sciandra, J. Sainte-Marie, A. Tagliabu, and O. Bernard. Phytoplankton growth formulation in marine ecosystem models : should we take into account photo-acclimation and variable stoichiometry in oligotrophic areas ? *(submitted).*

[6] N. Bacaër. *A short history of mathematical population dynamics.* Springer, 2011.

[7] E. Benoît. Systèmes lents-rapides dans $\mathbb{R}^3$ et leurs canards. In *Troisième rencontre du Schnepfenried*, pages 159–191. Société mathématique de France, 1983.

[8] E. Benoît and M.J. Rochet. A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *Journal of Theoretical Biology*, 226(1) :9–21, 1 2004.

[9] A. Berman, M. Neumann, and R.J. Stern. *Nonnegative matrices in dynamic systems.* Wiley New York, 1989.

[10] T.R. Birkhead, K.E. Lee, and P. Young. Sexual cannibalism in the praying mantis hierodula membranacea. *Behaviour*, 106(1-2) :112–118, 1988.

[11] R.F. Brammer. Controllability in linear autonomous systems with positive controllers. *SIAM Journal on Control*, 10 :339, 1972.

[12] Àngel Calsina and Joan Saldaña. A model of physiologically structured population dynamics with a nonlinear individual growth rate. *Journal of Mathematical Biology*, 33 :335–364, 1995.

[13] D Claessen, AM de Roos, and L Persson. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 271(1537) :333–340, FEB 22 2004.

[14] David Claessen and André M. de Roos. Bistability in a size-structured population model of cannibalistic fish—a continuation study. *Theoretical Population Biology*, 64(1) :49 – 65, 2003.

[15] David Claessen, Catelijn Van Oss, Andre M. de Ross, and Lennart Persson. The impact of size-dependent predation on population dynamcis and individual life history. *Ecology*, 83(6) :1660–1675, 2002.

[16] Samik Datta. *A mathematical analysis of marine size spectra*. PhD thesis, University of York, 2011.

[17] Samik Datta, Gustav W. Delius, and Richard Law. A jump-growth model for predator-prey dynamics : derivation and application to marine ecosystems, 2008.

[18] Odo Diekmann. A beginners guide to adaptive dynamics. *Banach Center publications*, 63 :47–86, 2004.

[19] Odo Diekmann, Mats Gyllenberg, J. Metz, Shinji Nakaoka, and Andre de Roos. Daphnia revisited : local stability and bifurcation theory for physiologically structured population models explained by way of an example. *Journal of Mathematical Biology*, 61 :277–318, 2010.

[20] Mark A. Elgar and David R. Nash. Sexual cannibalism in the garden spider araneus diadematus. *Animal Behaviour*, 36(5) :1511 – 1517, 1988.

[21] K.J. Engel, R. Nagel, S. Brendle, T. Hahn, G. Metafune, G. Nickel, D. Pallara, C. Perazzoli, A. Rhandi, et al. *One-Parameter Semigroups for Linear Evolution Equations*. Graduate Texts in Mathematics. Springer, 1999.

[22] Jozsef Z. Farkas and Thomas Hagen. Linear stability and positivity results for a generalized size-structured daphnia model with inflow. *Applicable Analysis*, 86(9) :1087–1103, 2007.

[23] Jozsef Z. Farkas and Thomas Hagen. Stability and regularity results for a size-structured population model. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 328(1) :119 – 136, 2007.

[24] Kevin J. Flynn. A mechanistic model for describing dynamic multi-nutrient, light, temperature interactions in phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 23(9) :977–997, 2001.

[25] Fabiane Gallucci and Emil Ólafsson. Cannibalistic behaviour of rock-pool copepods : An experimental approach for space, food and kinship. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342(2) :325 – 331, 2007.

[26] Carmen García-Comas, Lars Stemmann, Frédéric Ibanez, Léo Berline, Maria Grazia Mazzocchi, Stéphane Gasparini, Marc Picheral, and Gabriel Gorsky. Zooplankton long-term changes in the nw mediterranean sea : Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes ? *Journal of Marine Systems*, 87(3–4) :216 – 226, 2011.

[27] Gaby Gorsky, Mark D. Ohman, Marc Picheral, Stéphane Gasparini, Lars Stemmann, Jean-Baptiste Romagnan, Alison Cawood, Stéphane Pesant, Carmen García-Comas, and Franck Prejger. Digital zooplankton image analysis using the zooscan integrated system. *Journal of Plankton Research*, 32(3) :285–303, 2010.

[28] B Hansen, P K Bjornsen, and P J Hansen. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limonology And Oceanography*, 39(2) :395–403, 1994.

[29] Bradford A. Hawkins and Howard V. Cornell. *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge University Press, 1999.

[30] J. Hofbauer and K. Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, 1998.

[31] Francisco Jiménez, Jaime Rodríguez, Begoña Bautista, and Valeriano Rodríguez. Relations between chlorophyll, phytoplankton cell abundance and biovolume during a winter bloom in mediterranean coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 105(2–3) :161 – 173, 1987.

[32] C. Kaewmanee and I.M. Tang. Cannibalism in an age-structured predator-prey system. *Ecological Modelling*, 167(3) :213 – 220, 2003.

[33] C. Kohlmeier and W. Ebenhöh. The stabilizing role of cannibalism in a predator-prey system. *Bulletin of Mathematical Biology*, 57 :401–411, 1995.

[34] S.A.L.M. Kooijman. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, 2000.

[35] M. Kot. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge Univ. Press, 2001.

[36] Yang Kuang and H.I. Freedman. Uniqueness of limit cycles in Gause-type models of predator-prey systems. *Mathematical Biosciences*, 88(1) :67 – 84, 1988.

[37] G. Lacroix and M. Grégoire. Revisited ecosystem model (modecogel) of the ligurian sea : seasonal and interannual variability due to atmospheric forcing. *Journal of Marine Systems*, 37(4) :229 – 258, 2002.

[38] P. H. Leslie. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33(3) :pp. 183–212, 1945.

[39] Weishi Liu, Dongmei Xiao, and Yingfei Yi. Relaxation oscillations in a class of predator-prey systems. *Journal of Differential Equations*, 188(1) :306 – 331, 2003.

[40] Kjartan G. Magnússon. Destabilizing effect of cannibalism on a structured predator-prey system. *Mathematical Biosciences*, 155(1) :61 – 75, 1999.

[41] Olivier Maury, Blaise Faugeras, Yunne-Jai Shin, Jean-Christophe Poggiale, Tamara Ben Ari, and Francis Marsac. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. part 1 : The model. *Progress In Oceanography*, 74(4) :479 – 499, 2007.

[42] A. G. McKendrick. Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society*, 40 :98–130, 1926.

[43] J.H. Nichols and A.B. Thompson. Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. *Journal of Plankton Research*, 13(3) :661–671, 1991.

[44] R.E. O'Malley. *Singular perturbation methods for ordinary differential equations.* Applied mathematical sciences. Springer, 1991.

[45] S. Rinaldi and S. Muratori. Slow-fast limit cycles in predator-prey models. *Ecological Modelling*, 61(3-4) :287–308, 1992.

[46] S. Rinaldi and S. Muratori. Slow-fast limit cycles in predator-prey models. *Ecological Modelling*, 61(3-4) :287–308, 1992.

[47] M. Rosenzweig and R. MacArthur. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *American Naturalist*, 97 :209–223, 1963.

[48] S.H. Saperstone. Global controllability of linear systems with positive controls. *SIAM J. Control*, 11(3) :417–423, 1973.

[49] Hal L. Smith and Paul Waltman. *The Theory of the Chemostat : Dynamics of Microbial Competition (Cambridge Studies in Mathematical Biology).* Cambridge University Press, 1 reissue edition, June 2008.

[50] H R. Thieme. Convergence results and a Poincaré-Bendixson trichotomy for asymptotically autonomous differential equations. *Journal of Mathematical Biology*, 30(7) :755–763, 1992.

[51] S. Tuljapurkar and H. Caswell. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*, volume 18. Kluwer Academic Pub, 1997.

[52] P. Vandromme, L. Stemmann, L. Berline, S. Gasparini, L. Mousseau, F. Prejger, O. Passafiume, J.-M. Guarini, and G. Gorsky. Inter-annual fluctuations of zooplankton communities in the bay of villefranche-sur-mer from 1995 to 2005 (northern ligurian sea, france). *Biogeosciences*, 8(11) :3143–3158, 2011.

[53] Pieter Vandromme. *Evolution décennale du zooplancton de la mer ligure en relation avec les fluctuations environnementales. De l'imagerie à la modélisation basée en taille.* PhD thesis, Université Pierre & Marie Curie - Paris VI / Laboratoire océanographique de Villefranche-Sur-Mer, 2010.

[54] Pieter Vandromme, Lars Stemmann, Carmen Garcia-Comas, Léo Berline, Xiaoxia Sund, and Gaby Gorsky. Assessing biases in computing size spectra of automatically classified zooplankton from imaging systems. (à paraître).

[55] V. Volterra. Variation and fluctuations of the number of individuals of animal species living together. In *Animal Ecology*. McGraw-Hill, 1926.

[56] Jean Chesson William W. Murdoch and Peter L. Chesson. Biological control in theory and practice. *The American Naturalist*, 125(3) :344 – 366, 1985.