



Fiche pédagogique Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Domaines d'applications : écologie (dynamique des populations)

Spécificité pédagogique : Influence des interactions locales sur le comportement global

Niveau du public visé : intermédiaire à avancé

Nom du modèle correspondant : Proie-Prédateur

Version NetLogo nécessaire : 5.0.4

Auteurs : Marion Amalric (UMR Citeres, Tours), Sébastien Caillault (UMR ESO, Angers), Nathalie Corson (LMAH, Le Havre), Patrice Langlois (UMR IDEES, Rouen), Claude Monteil (UMR DYNAFOR, Toulouse), Nicolas Marilleau (UMMISCO/IRD, Paris), David Sheeren (UMR DYNAFOR, Toulouse)

Modèle Proie-Prédateur







Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

TABLE DES MATIERES



A.	DESCRIPTION DU MODÈLE DE RÉFÉRENCE (OU MODÈLE <i>MACRO</i>). 3
	Contexte et historique3
	Éléments du modèle4
	Propriétés qualitatives du modèle <i>macro</i>6
B.	IMPLÉMENTATION DU MODÈLE DE RÉFÉRENCE12
C.	EXPLORATION DU MODÈLE DE RÉFÉRENCE14
	Prise en main du modèle et comparaison des méthodes d'intégration 14
	Mesure de l'influence des paramètres du modèle 15
D.	DESCRIPTION DU MODÈLE <i>MICRO</i>.....16
	Choix méthodologiques.....17
E.	IMPLÉMENTATION DU MODÈLE <i>MICRO</i>.....20
	Choix d'implémentation.....22
F.	EXPLORATION DU MODÈLE <i>MICRO</i>24
	Prise en main du modèle25
	Mesure de l'influence des paramètres du modèle25
	Mesure de l'influence de l'hétérogénéité spatiale26
	Quelques résultats de simulation.....26
G.	CONCLUSION.....31
H.	BIBLIOGRAPHIE32

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Le modèle proie-prédateur est un modèle de référence très utilisé en écologie des populations. Il possède de nombreuses vertus pédagogiques, en particulier celle de représenter une situation facile à comprendre, mais néanmoins complexe (Wilensky et Reisman, 2006). Le modèle décrit l'évolution de deux populations en interaction, des proies et des prédateurs ; par exemple des moutons et des loups, des lièvres et des lynx... Le nombre d'individus de la population de proies, $x(t)$, dépend du nombre d'individus de la population de prédateurs ($y(t)$) et le nombre de prédateurs dépend du nombre de proies. De plus, ce modèle présente les caractéristiques d'un système complexe : de nombreux éléments en interaction et l'absence de fonction explicite permettant de calculer à chaque instant le nombre d'individus de chaque proie ou prédateur. En effet, le système différentiel qui décrit cette évolution n'a pas de solution analytique connue. Il faut donc simuler le système par une méthode d'intégration numérique qui approxime la solution exacte du système donnant ainsi les valeurs de x et y à chaque pas de calcul.

Nous appelons *modèle macro* (ou agrégé) la description basée sur des équations différentielles ordinaires du problème proie-prédateur décrivant l'évolution à l'échelle des groupes de proies et de prédateurs (i.e. des populations). Afin d'intégrer ces équations différentielles, il existe différentes méthodes numériques, et en particulier les méthodes d'Euler et de Runge-Kutta. Il s'avère que le choix de l'utilisation de l'une ou l'autre de ces méthodes est d'importance. Nous ne développerons pas cet aspect ici (se reporter par exemple à Vial 2011 pour davantage de détails).

Ce système peut également être modélisé à l'échelle des individus, en reproduisant les comportements individuels des proies et prédateurs, localisés dans leur environnement. C'est le *modèle micro* (ou distribué). Nous utilisons dans ce cas le paradigme multi-agents en exploitant la plateforme Netlogo pour construire le modèle informatique (Tisue et Wilensky, 2004). L'objectif de cette double modélisation (*macro* et *micro*) d'un même problème consiste à tester si les modèles définis à deux niveaux d'abstraction différents sont cohérents, c'est-à-dire s'ils se comportent de la même manière lorsqu'on reproduit les mêmes conditions, et de montrer en quoi ils sont complémentaires.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org



Nous proposons dans la suite une initiation à la dynamique de populations et à sa modélisation sur la base de l'exemple du modèle proie-prédateur avec trois objectifs pédagogiques principaux :

- Montrer que la dynamique de populations proie-prédateur peut être modélisée à la fois à l'échelle des populations (niveau *macro*) et à celle des individus (niveau *micro*) et que ces niveaux peuvent être couplés.
- Montrer que le niveau *macro* est aspatial tandis que le niveau *micro* est spatialement explicite et que cette prise en compte de l'espace a des répercussions sur le comportement du modèle.
- Comparer la structure et le fonctionnement (entrées et sorties) des deux types de modèle, et comprendre leurs différences essentielles.

A.Description du modèle de référence (ou modèle « *macro* »)

Contexte et historique

Le modèle proie-prédateur a été initialement développé dans les années 1920 parallèlement par A. Lotka et V. Volterra pour représenter mathématiquement l'évolution croisée de 2 populations dont l'une est prédatrice de l'autre. En particulier, Volterra s'est intéressé aux problèmes d'équilibres entre espèces animales dans les écosystèmes sur la demande de son gendre, le zoologiste Umberto d'Ancona, qui s'occupait de statistiques de pêche dans le nord de la mer Adriatique et s'intéressait notamment au pourcentage de poissons prédateurs (Sélaciens) sur la période 1905-1923 (Ginoux 2006). Par la suite, une propriété caractéristique du modèle proie-prédateur proposé par Volterra (évolution cyclique ou périodique et déphasée des 2 populations) a été relativement bien observée sur les populations de lièvres polaires (herbivores) et de lynx (prédateurs des lièvres) au Canada à partir des statistiques de ventes de peaux de l'Hudson's Bay Company (Figure 1).

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

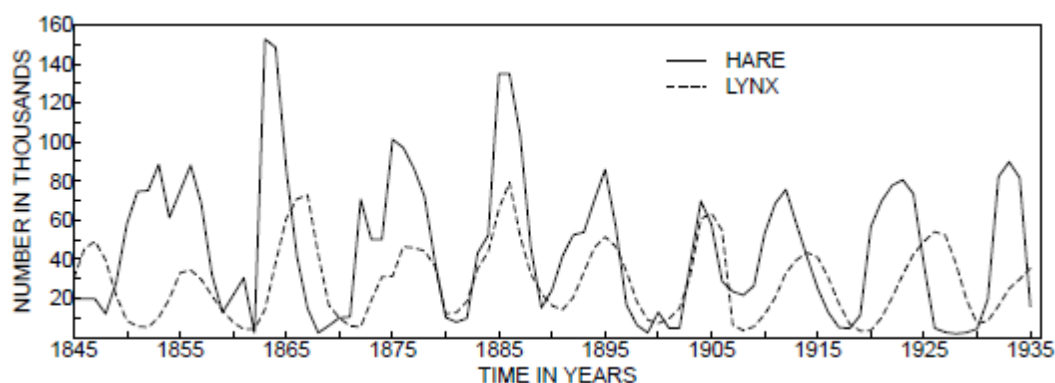


Figure 1. Evolution des nombres de peaux de lièvres et de lynx au Canada selon les statistiques de l'Hudson's Bay Company (D'après Odum 1971)



Dans une situation où il y a beaucoup de lièvres et peu de lynx, la population de lynx croît en présence d'une abondante nourriture, et corrélativement celle des lièvres diminue sous l'effet d'une prédation croissante. On arrive ensuite à une situation où les lynx, trop nombreux pour une nourriture raréfiée, voient leurs effectifs diminuer jusqu'à un point où les lièvres croissent à nouveau, ce qui conduit à la situation précédente. On est ainsi en présence d'un oscillateur naturel, avec une période de l'ordre de 10 ans.

Le modèle proie-prédateur a par la suite fait l'objet de diverses variantes destinées à mieux représenter la perception que l'on avait du processus.

Éléments du modèle

Dans sa version la plus fondamentale, le modèle Proie-Prédateur calcule l'évolution de l'effectif de deux populations en fonction du temps, prenant en compte quatre processus :

- une augmentation de la population des proies par reproduction en l'absence des prédateurs
- une diminution de la population des proies du fait de la prédation par les prédateurs
- une diminution de la population des prédateurs par manque de nourriture en l'absence de proies
- une augmentation de la population des prédateurs par reproduction du fait de leur alimentation en proies

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Le modèle *macro* est formalisé par un système de deux équations différentielles, décrivant la variation du nombre de proies et de prédateurs par pas de temps dt :

$$x'(t) = a.x(t) - b.x(t).y(t)$$

$$y'(t) = -c.y(t) + d.x(t).y(t)$$

$x(t)$: nombre de proies à l'instant t

$x'(t)$: variation du nombre de proies à l'instant t (dérivée de x)

$y(t)$: nombre de prédateurs à l'instant t

$y'(t)$: variation du nombre de prédateurs à l'instant t (dérivée de y)

a : taux de croissance des proies en l'absence de prédation (par unité de proie)



b : taux de mortalité des proies par prédation (par unité de proie et unité de prédateur)

c : taux de décroissance des prédateurs en l'absence de nourriture par prédation (par unité de prédateur)

d : taux de natalité des prédateurs grâce à la nourriture par prédation (par unité de prédateur et unité de proie)

La première équation exprime la variation de l'effectif des proies au cours du temps qui dépend d'une part de la croissance naturelle nette des proies (coefficient a , *taux de natalité des proies en l'absence de prédateurs*) et, d'autre part, de la mortalité par prédation (coefficient b , *taux de mortalité des proies dû à la prédation*). En l'absence de prédation, la population des proies augmente de manière exponentielle. Elle n'est pas dépendante de la présence d'une ressource. Cette hypothèse peut être acceptée dans la mesure où, du fait de la prédation, l'effectif des proies n'atteint pas une valeur telle que la disponibilité des ressources du milieu soit limitative.

La seconde équation exprime la variation de l'effectif des prédateurs au cours du temps qui dépend d'une part, de la décroissance naturelle des prédateurs en l'absence de proies (coefficient c , *taux de mortalité des prédateurs en l'absence de proies*) et d'autre part, de la natalité suite à la prédation (coefficient d , *taux d'efficacité de la prédation sur la croissance des prédateurs*). En l'absence de capture, la population des prédateurs diminuera jusqu'à extinction. Ceci repose sur l'hypothèse que le prédateur en question n'a pas d'autre nourriture que les proies.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Une représentation possible de ce modèle est la suivante. Cette représentation est notamment utilisée dans le module « system dynamics » de NetLogo :

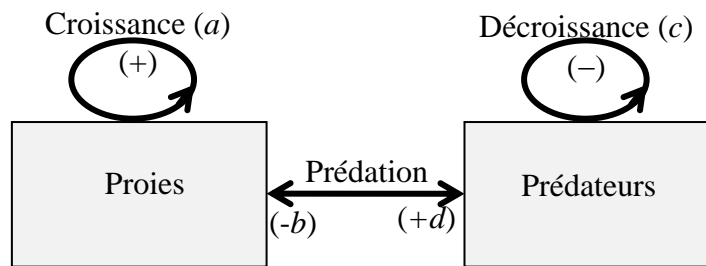




Figure 2. Compartiments Proies et Prédateurs en interaction à travers la prédation

Propriétés qualitatives du modèle *macro*

Trajectoires et oscillations cycliques des effectifs

La dynamique caractéristique du modèle se traduit par l'apparition d'oscillations décalées dans le temps de l'effectif des deux populations (cf. Figure 3) : lorsque l'effectif des proies augmente (1 sur la Figure 3), la prédation augmente ce qui a pour conséquence d'augmenter l'effectif des prédateurs après un certain temps (2 sur la Figure 3). Cette augmentation a alors pour effet de diminuer l'effectif des proies (3 sur la Figure 3), s'ensuit une augmentation de la mortalité des prédateurs (4 sur la Figure 3). Ces représentations des quantités x et y au cours du temps s'appellent « séries temporelles ».

<p>Collectif MAPS</p> 	<p>Modèle Proie-Prédateur</p> 	<p>Mai 2014</p> <p>MAPS 3</p> <p>http://maps.hypotheses.org</p>
--	--	--

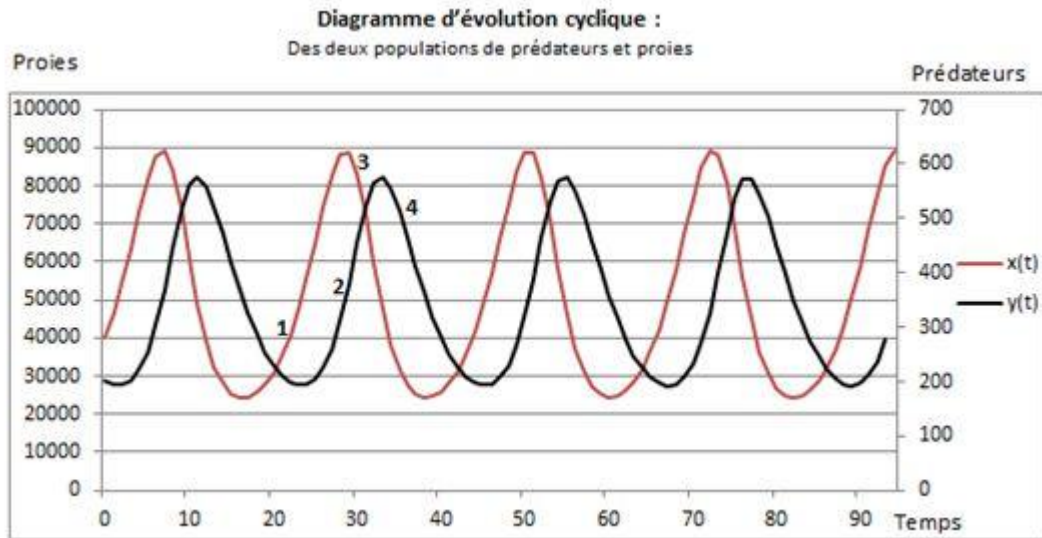


Figure 3. Séries temporelles : évolution des effectifs des populations de proies (x) et de prédateurs (y) en fonction du temps

Une autre représentation très utile est celle du « portrait de phase » qui permet de visualiser comment les effectifs des deux populations évoluent simultanément l'un par rapport à l'autre au cours du temps. La Figure 4 fait apparaître différentes *trajectoires*. Chacune d'elle est associée à une simulation à partir d'un couple de conditions initiales (x_0, y_0) .

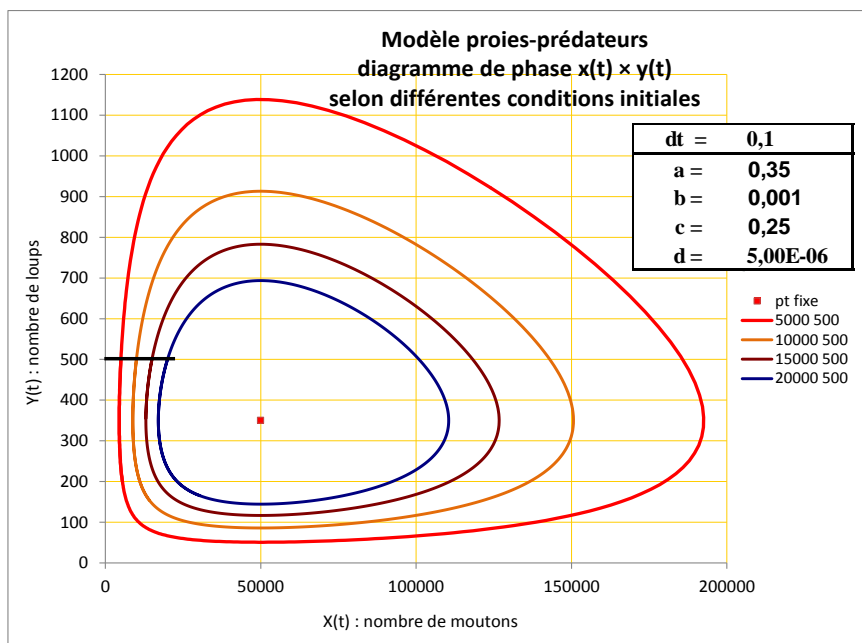




Figure 4. Portrait de phase : trajectoires dans le temps des effectifs de prédateurs (y) (ici, des loups) et de proies (x) (ici, des moutons) (Calculées selon la méthode RK4)

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

La continuité de ces trajectoires sur la figure symbolise la continuité du modèle théorique où les effectifs $(x(t), y(t))$ évoluent constamment au cours du temps, décrivant une courbe régulière et fermée sur elle-même. Ces courbes sont en fait composées d'une suite de points obtenus par des méthodes de discrétisations du problème continu dt donné ($dt = 0,1$ sur la figure 4). Plus le pas de temps est petit, plus l'approximation numérique se rapproche de la solution théorique du système d'équation (mais demande plus de calcul). Selon la méthode utilisée, la convergence est plus ou moins rapide. Nous utilisons (voir paragraphe suivant) la méthode dite de Runge et Kutta d'ordre 4 (ou RK4), dont la convergence est rapide [Vial 06].



Périodicité et État d'équilibre (ou point fixe)

Lorsque l'on fait varier les conditions initiales (x_0, y_0) d'effectifs de proies et de prédateurs, les différentes trajectoires obtenues s'enroulent de manière concentrique autour d'un point particulier (x_e, y_e) , correspondant à un point d'équilibre des effectifs (ou point fixe). Quelles que soient les conditions initiales, les trajectoires tournent toujours autour de ce point dont la position ne dépend que de la valeur des paramètres du modèle. Par contre, l'amplitude des fluctuations autour de ce point varie en fonction de la distance qui le sépare des conditions initiales (x_0, y_0) .

La recherche et l'étude des points d'équilibres représente une partie importante de l'étude des systèmes dynamiques car c'est autour de ces points que s'organise le système. Ils permettent donc d'avoir une idée du comportement du modèle.

Un point d'équilibre est un point tel que si on choisit comme conditions initiales les coordonnées de ce point $(x_0, y_0) = (x_e, y_e)$, on restera dessus. C'est donc un point pour lequel il n'y a pas de variation de l'état du système et donc pour lequel $dx/dt = 0$ et $dy/dt = 0$.

Un point d'équilibre ainsi identifié est caractérisé par sa « nature ». Ils peuvent par exemple être attractif ou répulsif (on dit aussi stable ou instable). Un point est attracteur si, pour les conditions initiales proches de ce point, la solution tend vers ce point. Il est en revanche répulseur si au contraire, pour des conditions initiales proches de ce point, les solutions s'en éloignent.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Petit point technique

L'étude de cette stabilité de l'équilibre passe par l'étude des valeurs propres de la matrice jacobienne au point d'équilibre. Suivant le signe des valeurs propres, on sait si un point d'équilibre est attracteur ou non. Il existe donc une classification de la nature des points d'équilibres en fonction du signe des valeurs propres. Un point d'équilibre peut donc être un nœud stable ou instable, un foyer stable ou instable, un centre, un point selle..., et cette nature indique la façon dont le point d'équilibre attire ou repousse les trajectoires qui arrivent dans leur voisinage.

Étudions rapidement le cas du modèle de Lotka-Volterra.

Les points d'équilibres sont les valeurs de x et y vérifiant $dx/dt = 0$ et $dy/dt = 0$. Le calcul des points d'équilibre revient donc à résoudre le système :



$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x'(t) = \dot{x} = ax(t) - bx(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y'(t) = \dot{y} = -cy(t) + dx(t)y(t) \end{cases}$$

La résolution de ce système nous donne ainsi deux point d'équilibres :

- Point d'équilibre trivial : $(x_e = 0, y_e = 0)$.
- Point d'équilibre de coexistence des espèces : $(x_e = c/d, y_e = a/b)$.

Le point d'équilibre (0,0)

On dit qu'il est « trivial » parce qu'évident : si au départ on a 0 proies et 0 prédateurs, il est évident que l'on restera à 0 proies et 0 prédateurs. La question de sa stabilité reste néanmoins une question intéressante. Que se passe-t-il si on arrive à proximité de ce point ? Que se passe-t-il si on a très peu de proies et de prédateurs ? Risque-t-on l'extinction des espèces ? Pour étudier ces questions, il est possible de suivre les étapes suivantes.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

La matrice jacobienne du modèle de Lotka-Volterra (linéarisation du système non linéaire) est donnée par :

$$J = \begin{pmatrix} a - by(t) & -bx(t) \\ dy(t) & dx(t) - c \end{pmatrix}$$

Au point d'équilibre (0,0), on a $J(0,0)$:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}$$

On obtient les valeurs propres en résolvant le polynôme caractéristique :

$$\text{Det}(J(0,0), \lambda - 1) = \begin{vmatrix} a - \lambda & 0 \\ 0 & -c - \lambda \end{vmatrix} = (a - \lambda)(-c - \lambda) = 0$$

et les valeurs propres sont donc : $\lambda_1 = a > 0$ et $\lambda_2 = -c < 0$.

On a donc une valeur propre positive et une négative. D'après la classification, (0,0) est un point selle. C'est donc un point d'équilibre instable, et si on se trouve à proximité de ce point, celui-ci n'attirera pas la solution. Il n'y aura donc pas extinction des espèces. En revanche, il est également possible de montrer que, si l'on prend une condition initiale avec le nombre de proies nul, la trajectoire tend vers (0,0) (donc suivant l'axe des ordonnées, le point (0,0) est stable/attractif), et si l'on prend une condition initiale avec un nombre de prédateurs nul, le nombre de proies croît à l'infini (donc suivant l'axe des abscisses, le point (0,0) est instable).



Pour le second point d'équilibre ($x_e = c/d$, $y_e = a/b$), les valeurs propres sont :

$$\lambda_1 = i\sqrt{ac}$$

$$\lambda_2 = -i\sqrt{ac}$$

Ce sont donc deux valeurs propres imaginaires complexes conjuguées, ce qui nous indique que le point d'équilibre est un « centre », et nous assure que les trajectoires oscilleront autour de ce point.

Ces 2 résultats « théoriques » sont effectivement observés numériquement.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Notons que la stabilité des points d'équilibre ainsi que leur position ne dépend que des valeurs des paramètres. Ainsi, il est bon de noter que le choix de la valeur de ces paramètres est de grande importance, et des variations (même très petites) de certaines d'entre elles peuvent ainsi avoir de grandes conséquences sur le comportement qualitatif des solutions. C'est ce que l'on appelle des bifurcations.

Ce type de trajectoire dans le plan de phase (avec leur amplitude) est important à avoir en tête pour la suite car le fait qu'elles soient fermées sur elles-mêmes traduit le **comportement oscillatoire** du système, se reproduisant à l'identique à l'issue d'une durée correspondant à la période des oscillations. Cette période T est calculable par la relation suivante :

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{a \cdot c}}$$

Avec les paramètres de la Figure 4, la période T est de 21,2 ans.



On peut noter que cette période ne dépend que du taux de croissance des proies hors mortalité par prédation et du taux de décroissance des prédateurs hors alimentation par prédation. Elle est donc **indépendante de l'interaction des populations** à travers le processus de prédation.

De plus, comme indiqué précédemment, le caractère concentrique des trajectoires montre que plus les conditions initiales s'écartent du point fixe, plus l'amplitude de variation des effectifs sera importante au cours d'une période.

Un état d'équilibre correspond à une invariance des effectifs : les membres de gauche de chaque équation $x'(t)$ et $y'(t)$ sont donc nuls. Cette hypothèse conduit à résoudre un système de 2 équations à 2 inconnues :

$$\begin{cases} 0 = a \cdot x - b \cdot x \cdot y \\ 0 = -c \cdot y + d \cdot x \cdot y \end{cases}$$

Si l'on exclut la solution inintéressante $x = y = 0$ (extinction des 2 populations), l'unique solution viable est : $x_e = c/d$ et $y_e = a/b$. Ce point fixe est visualisé dans le diagramme de

<p>Collectif MAPS</p> 	<p>Modèle Proie-Prédateur</p> 	<p>Mai 2014</p> <hr/> <p>MAPS 3</p> <hr/> <p>http://maps.hypotheses.org</p>
--	--	--

phase ci-avant (Figure 4). Avec les paramètres de la figure, l'état d'équilibre est obtenu pour $x_e = 50\,000$ moutons et $y_e = 350$ loups¹.

L'attracteur (x_e, y_e) , est un point qui structure un espace appelé **bassin d'attraction**, ensemble de toutes les trajectoires qui s'organisent autour de lui. On voit qu'une trajectoire peut être en dehors de ce bassin si son origine (x_0, y_0) , se situe sur un des axes : par exemple $x_0 = 0$ (pas de moutons), le nombre de loups va décroître rapidement vers 0, la trajectoire converge vers $(0,0)$. Si $y_0 = 0$ (pas de loups), le nombre de moutons va croître vers l'infini, la trajectoire est divergente. Par contre pour tout couple initial (x_0, y_0) tel que $x_0 > 0$ et $y_0 > 0$ la trajectoire associée tourne autour du point fixe.

B. Implémentation du modèle de référence

Une implémentation du modèle proie-prédateur est disponible dans la librairie NetLogo, dossier « Systems Dynamics », modèle « Wolf Sheep Predation (System Dynamics) ».

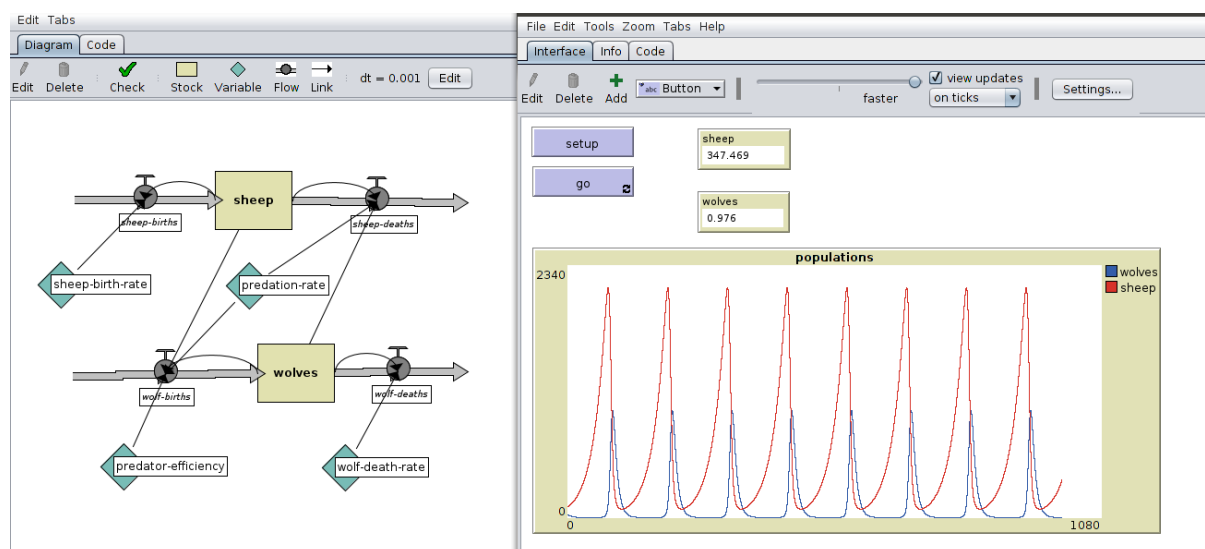




Figure 5. Interface du modèle proie-prédateurs version *macro* implémenté sous Netlogo



¹ Dans la suite de ce document, on utilisera des moutons pour les proies et des loups pour les prédateurs afin de concrétiser le propos.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

La méthode numérique utilisée par défaut par ce module de Netlogo pour intégrer les équations différentielles est la méthode d'Euler (ou Runge Kutta d'ordre 1).

Les méthodes numériques d'intégration de systèmes dynamique sont basées sur une méthode de discrétisation des équations continues. Elles utilisent l'état précédent des variables pour calculer leur état courant (c'est d'ailleurs pour cela que seule la condition initiale suffit pour calculer toute l'évolution temporelle). L'erreur numérique est la différence entre la solution obtenue numériquement et la solution théorique (lorsque l'on peut la calculer analytiquement). Cette erreur s'accumule à chaque pas de temps au cours des simulations. Selon la méthode et la valeur du pas de discrétisation choisis, ces erreurs cumulées peuvent être négligeables ou au contraire fausser complètement les résultats obtenus. Plus la méthode est réputée précise, moins on a besoin d'avoir un petit pas de temps. Quelle que soit la méthode, le pas de temps est choisi en fonction de la dynamique du système (importance des variations des sorties relativement aux variations du temps).

Dans le modèle proie-prédateur de la librairie standard de NetLogo, la méthode numérique utilisée pour effectuer la résolution des équations différentielles est la méthode d'Euler. Elle provoque une divergence des calculs y compris pour des pas très petits. Ceci conduit parfois à une interprétation erronée de la dynamique. En effet, le risque est d'attribuer au modèle une divergence résultant d'erreurs d'intégration inhérentes à la méthode. Nous avons donc réalisé notre propre implémentation du modèle dans NetLogo (hors System Dynamics) en utilisant une méthode de résolution plus précise : la méthode « Runge-Kutta 4 » (RK4) utilisant à chaque pas 4 approximations de la valeur future (la 1ère approximation correspondant à la méthode « standard » d'Euler). Notre exemple permet de montrer que, même pour un système assez simple de seulement 2 équations avec 2 termes non linéaires, on peut observer des différences importantes dans les résultats du simple fait d'un mauvais choix de méthode.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

C.Exploration du modèle de référence

Dans cette partie, nous proposons aux utilisateurs de manipuler eux-même le modèle de référence (fichier « MAPS3-ProiePredateur_macro_fichePedagogique ») et d'explorer le comportement de celui-ci en fonction de différentes valeurs des paramètres. Le modèle *macro* proposé intègre tous les paramètres évoqués précédemment, à savoir (Figure 6) :

- le taux de croissance des proies en l'absence de prédation (curseur nommé *a*)
- le taux de mortalité des proies par prédation (curseur nommé *b*).
- l'effectif initial des proies (curseur nommé « NbProiesInitial »)
- le taux de décroissance des prédateurs en l'absence de prédation (curseur nommé *c*)
- le taux de natalité des prédateurs suite à la prédation (curseur nommé *d*)
- l'effectif initial des prédateurs (curseur nommé « NbPredateursInitial »)



Prise en main du modèle et comparaison des méthodes d'intégration

Après avoir appliqué les paramètres prédéfinis 1 et initialisé le modèle (cf. bouton setup) en sélectionnant la méthode de résolution d'Euler, lancez la simulation. Qu'observez-vous ?

On peut constater :

- le comportement cyclique des effectifs des proies et prédateurs avec un déphasage dans le temps (cf. graphique des populations).
- les trajectoires autour du point d'équilibre dans le diagramme de phase qui montrent une divergence progressive avec le temps suite à la méthode de discrétisation d'Euler (accumulation d'erreurs d'intégration à chaque pas de temps).
- les valeurs du point d'équilibre (cf. propriétés du modèle).

Dans les paramètres de contrôle de simulation, augmentez le pas de temps et relancez la simulation. Répétez l'opération. Que constatez-vous ?

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Appliquez les mêmes simulations mais en choisissant la méthode d'intégration RK4. Observez les différences de résultats.

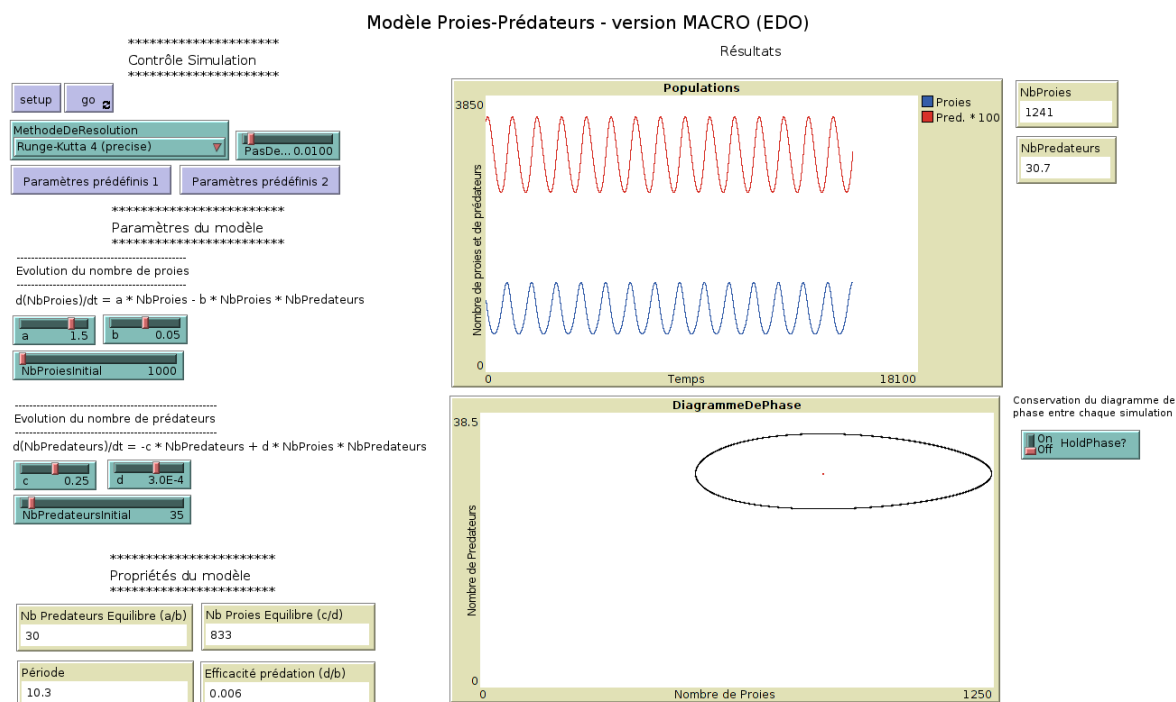




Figure 6. Interface du modèle proie-prédateur version *macro* réimplémenté sous Netlogo

Retenons que la méthode classique d'Euler reste utilisable dans le cas où les variations d'effectifs au cours d'un pas de temps restent faibles, ce que l'on peut toujours atteindre en diminuant le pas de temps, mais que cela multiplie évidemment la quantité de calculs.

Mesure de l'influence des paramètres du modèle

Lancez une simulation en réduisant l'effectif initial des proies à zéro. Que montre le modèle ?

Changez ensuite de méthode d'intégration. Observez-vous toujours le même résultat ? Lancez une simulation en réduisant cette fois l'effectif des prédateurs à zéro. Que montre le modèle ?

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Faites varier les effectifs des proies et prédateurs selon plusieurs jeux de paramètres afin d'explorer davantage le modèle. Observez-vous l'extinction d'une des deux populations pour des effectifs différents de zéro ?

Choisissez les paramètres prédéfinis 1 en adoptant ensuite les valeurs du point d'équilibre pour le nombre initial de proies (30) et le nombre initial de prédateurs (833). Ces valeurs peuvent être spécifiées facilement en choisissant d'éditer les curseurs avec le bouton droit de la souris (plutôt qu'en modifiant leur position). Que constatez-vous ?



D. Description du modèle « *micro* »

A l'opposé de la formulation *macro* dans lequel on ne modélise que les effectifs de deux compartiments (x proies et y prédateurs) qui globalisent les individus, le modèle distribué est individus-centré, c'est-à-dire qu'il intègre des règles de comportement à l'échelle de chaque individu (des *agents*) et des interactions entre ceux-ci. C'est la version *micro* du modèle.

Les différences entre les versions *macro* et *micro* du modèle sont illustrées dans le tableau ci-dessous (cf. tableau 1).

Système d'équations différentielles ODE = Ordinary Differential Equations	Système Multi-Agent (SMA) ABM = Agent Based Model IBM = Individual Based Model IOM = Individual Oriented Model
Densités de population	Individus
Équations	Règles définissant les comportements (Si-alors, boucles, actions séquencées)
Généralement déterministe	Généralement stochastique (nombres pseudo-aléatoires)
Aspatial	Spatialement explicite
Homogénéité des variables d'état	Hétérogénéité des individus (âge, couleur, taille, position spatiale, ...) Interactions locales entre individus et avec l'espace

Tableau 1. Comparaison des modèles *macro* et *micro*

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Le modèle *micro* est spatialement explicite. Le passage à ce niveau d'analyse implique de spécifier les caractéristiques de l'espace qui est ici représenté en mode maillé. Il faut donc d'une part déterminer la résolution spatiale (taille de la cellule de la grille, étendue) et d'autre part, par voie de conséquence, la résolution temporelle (pas de temps). L'adéquation des résolutions spatiale et temporelle est primordiale puisqu'elle conditionne les règles de comportement (vitesse de déplacement, perception du voisinage, densité des populations, etc.). Le choix de ces échelles spatio-temporelles et l'implémentation de logiques locales permet alors de modéliser de manière plus intuitive un système connu et observé dans la « réalité ».

Choix méthodologiques



Principe de parcimonie

La **parcimonie** est un des principes de base de la modélisation des systèmes complexes. Elle tente de construire le modèle théorique ou technologique le plus simple possible qui réponde aux objectifs ou aux exigences du système réel à modéliser. Ainsi, un modèle parcimonieux est un modèle qui n'intègre que les processus clés rendant compte du phénomène à observer.

Dans la version *micro* de notre modèle proie-prédateur, afin que celui-ci soit le plus proche de la version *macro*, nous appliquerons ce principe de parcimonie en limitant autant que possible l'introduction de nouvelles hypothèses. Par exemple, nous écarterons volontairement toute idée de modélisation individualisée de la nutrition des moutons au dépend d'un environnement forcément limité, ou de sa reproduction, car ces processus ne sont pas représentés au niveau *macro* et ils provoqueraient une évolution de type logistique de la population des moutons. Le seul processus sur lequel nous préciserons de nouvelles hypothèses portera sur l'interaction de prédation (et donc la capacité des prédateurs à percevoir leurs proies avant capture). Chaque individu sera localisé et en mouvement, la prédation étant une interaction locale spatialisée.

Choix de plusieurs temporalités

Le modèle *micro* est discret dans l'espace et dans le temps et introduit donc au moins une granularité de temps et d'espace. Les temporalités sont différentes selon les processus en



Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

jeu. Pour notre exemple, nous avons considéré que la reproduction des espèces s'effectue dans une période limitée dans le temps, avec une répétition annuelle. Pour le processus de prédation, les rencontres entre prédateurs et proies peuvent s'effectuer quotidiennement. Les dynamiques de ces 2 processus s'opèrent donc selon des temporalités très différentes, ce qui nous a conduits à prendre en compte deux niveaux de temporalité. Dans l'optique de comparer les niveaux *micro* et *macro* et de voir l'effet de la prise en compte des interactions locales rapides (la prédation), il est nécessaire de tenir compte de deux échelles à la fois pour la simulation et pour son observation.

Lien entre granularité spatiale et temporelle

La prédation peut mettre en jeu le déplacement des individus (surtout des loups), donc leur vitesse. La discrétisation de ce processus est de l'ordre de la seconde et ce pas de temps doit être mis en correspondance avec la granularité spatiale, puisque la vitesse est le rapport d'un nombre de pas de distance sur un pas de temps. Cette réflexion ancre ainsi le système artificiel autour d'hypothèses proches de phénomènes observables sur le terrain. Si le loup se déplace à 10 m/s, on peut lui associer par exemple un pas de 1m au pas de temps de 1s, mais si on prend une granularité de 1 km pour le même pas de temps, son déplacement devient chaotique, par à-coup de 1 km en moyenne une fois toute les 100s. Si l'on envisage de modéliser non pas la prédation par la course vers la proie, mais seulement par le fait de percevoir la proie dans un certain rayon d'action, la prédation devenant automatique dès qu'une proie et un prédateur sont distants de moins de 100m (par exemple), on peut alors augmenter le pas de temps (par exemple 1min).

La figure 7 ci-dessous illustre ces échelles d'observation avec les processus associés. Les processus n'impliquant pas d'interactions se déroulent aux échelles fixées par le pas de temps du niveau *macro*. Autrement dit, la croissance naturelle des proies et la mortalité naturelle des prédateurs sont déterminés par les valeurs des coefficients des équations différentielles à l'initialisation (*a* et *c*) et restent constants pendant toute la durée de la simulation. Les processus impliquant une interaction entre les proies et prédateurs se déroulent à une résolution spatiale et temporelle plus fine. Le taux de prédation (*b*) ainsi que le taux de natalité des prédateurs (*d*) sont calculés au cours de la simulation et sont reliés par un coefficient de proportionnalité ($\alpha = d/b$) qui, lui, est fixé par le niveau *macro*.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

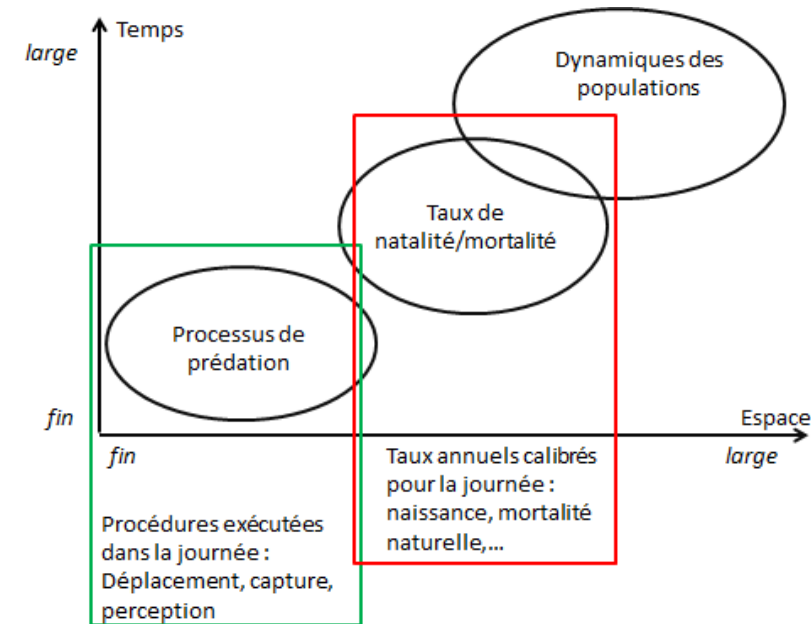




Figure 7. Liens entre granularités spatiales et temporelles

D'une manière générale, la différence entre les niveaux *macro* et *micro* s'exprime par la présence des interactions locales. Par conséquent, pour rendre comparable les deux niveaux (i.e. comparer le taux de prédation dans les deux modèles, comparer les effectifs, etc.), seul l'effet des interactions locales est étudié. C'est ce qui explique que les paramètres a et c du modèle *macro* sont réutilisés au niveau *micro* (en adaptant les valeurs au pas de temps de la simulation) alors que le taux de prédation b et le taux de natalité des prédateurs d sont observés (et non fixés) et dépendent essentiellement des règles de mobilité des individus (déplacement, perception) tout en respectant le rapport de proportionnalité fixé par le niveau *macro*.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

E. Implémentation du modèle *micro*

Nous présentons dans ce qui suit deux schémas de type SADT (cf. Figures 8 et 9) qui montrent comment se décompose le système en différentes fonctionnalités (symbolisées par des boîtes) et quels sont les informations nécessaires en entrée et en sortie de ces différentes fonctionnalités, c'est-à-dire ce qu'elles consomment et ce qu'elles produisent (les liens linéaires orientés). Nous détaillons dans un premier schéma, la fonction de prédation.

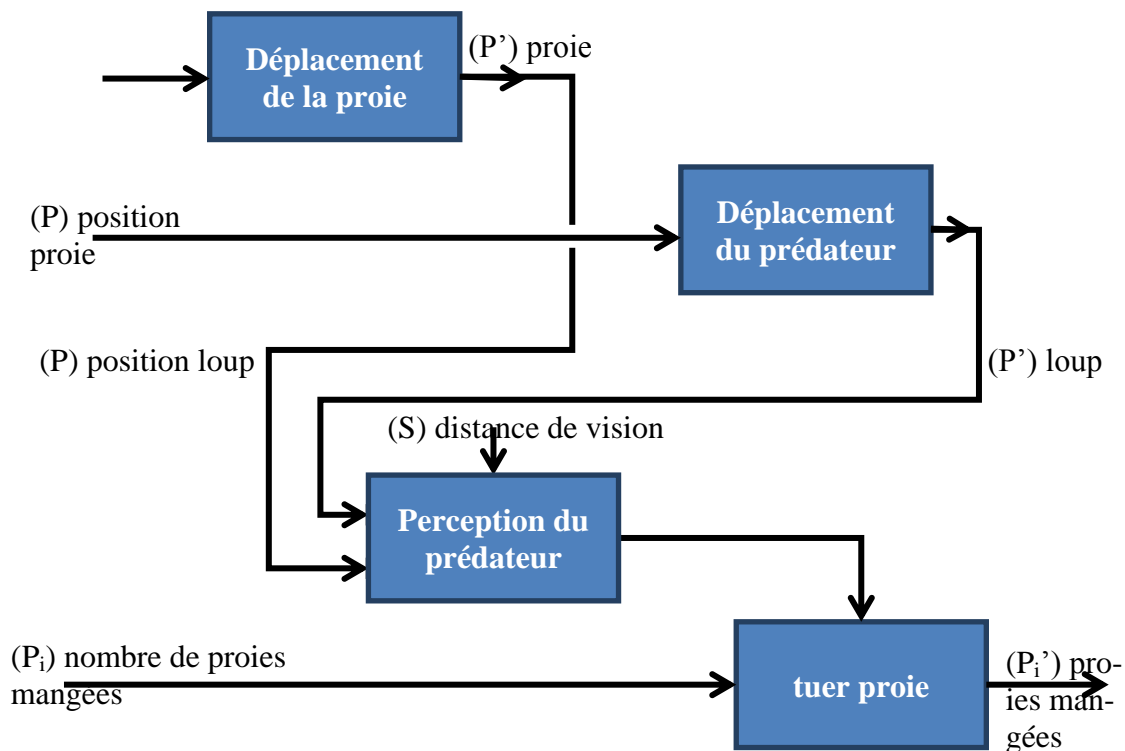




Figure 8. Diagramme d'activité (SADT) de la prédation (pour tous les loups et toutes les proies)

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

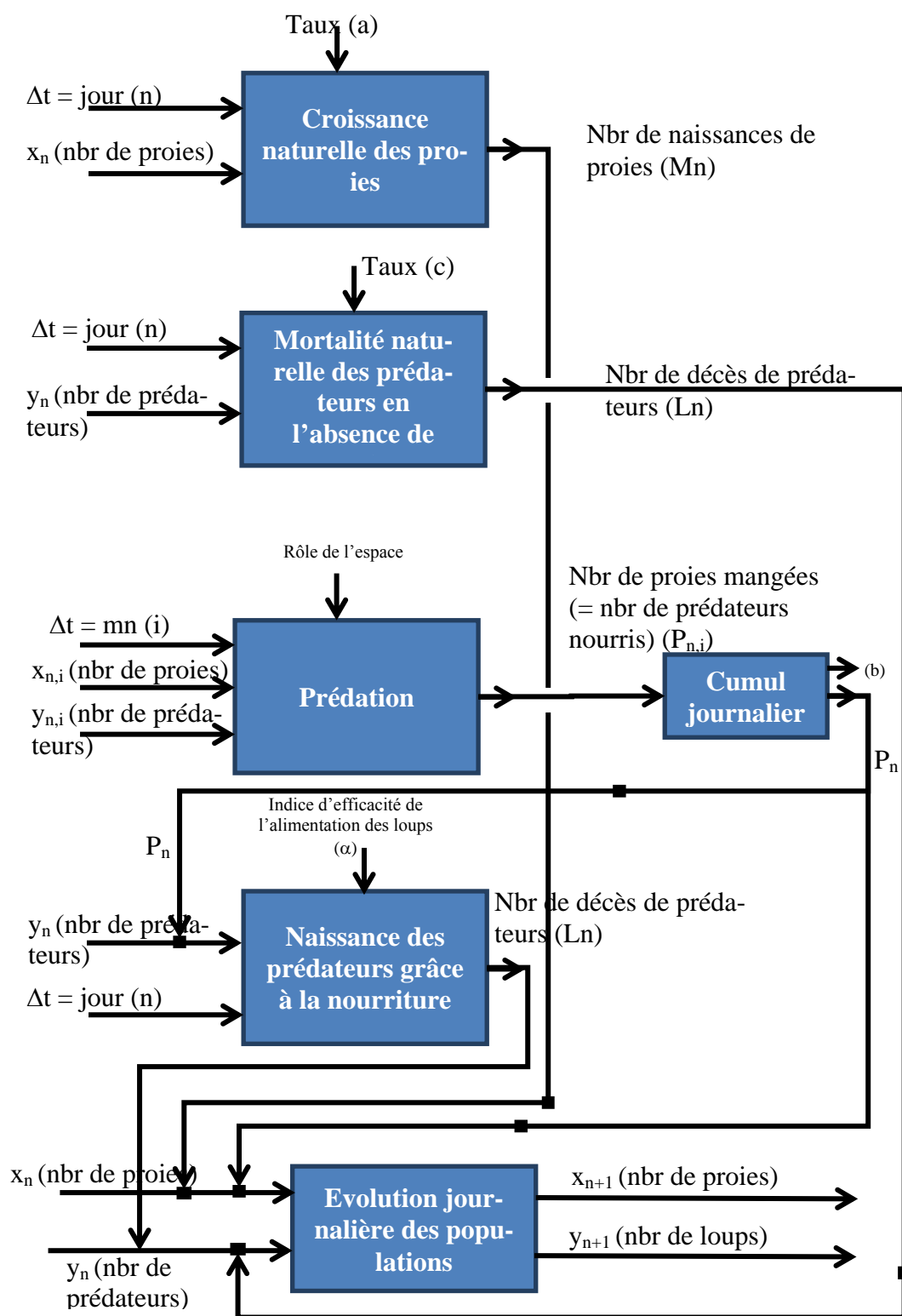




Figure 9. Diagramme d'activité (SADT) global du modèle proies-prédateurs

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Choix d'implémentation

La structure du modèle *micro* implémenté sous NetLogo fait apparaître deux catégories d'agents : les proies et les prédateurs. Chaque catégorie d'agent a une vitesse de déplacement et un rayon de perception. Les agents sont capables de percevoir d'autres agents (proies et prédateurs) dans leur voisinage. Ces agents sont situés dans l'espace, sur des entités spatiales caractérisées par un type de couvert (boisé / non boisé). Le type de couvert est un élément qui influence la dynamique du modèle jouant sur la perception des proies par les prédateurs.

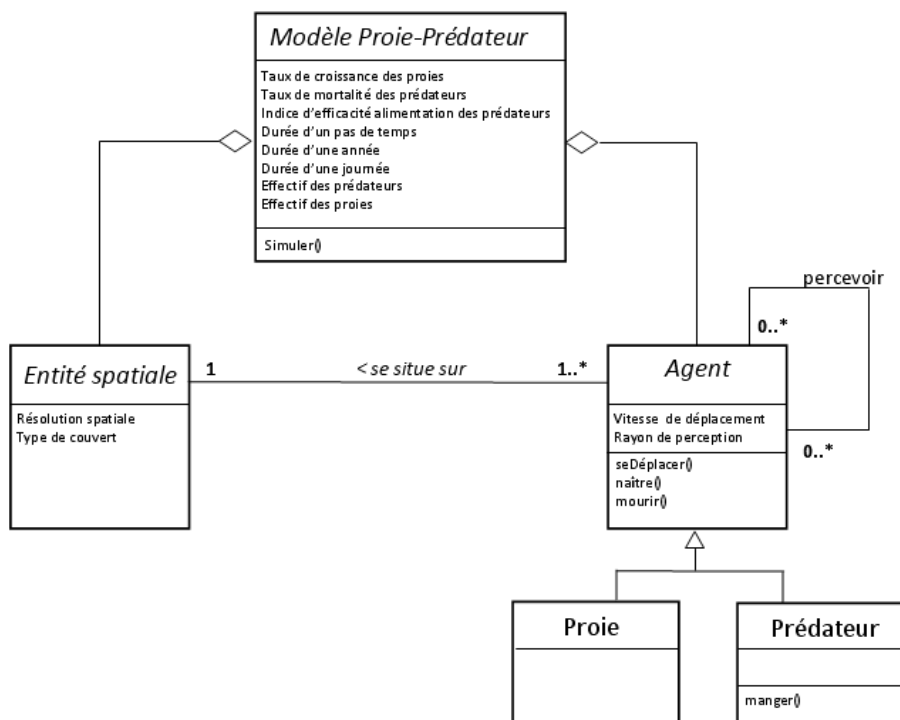




Figure 10. Diagramme de classes du modèle *micro* implémenté

Le fonctionnement global du modèle *micro* avec les principaux processus est représenté en Figure 10 (diagramme d'activités UML). Chaque processus est ensuite détaillé dans les figures 11 et 12.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

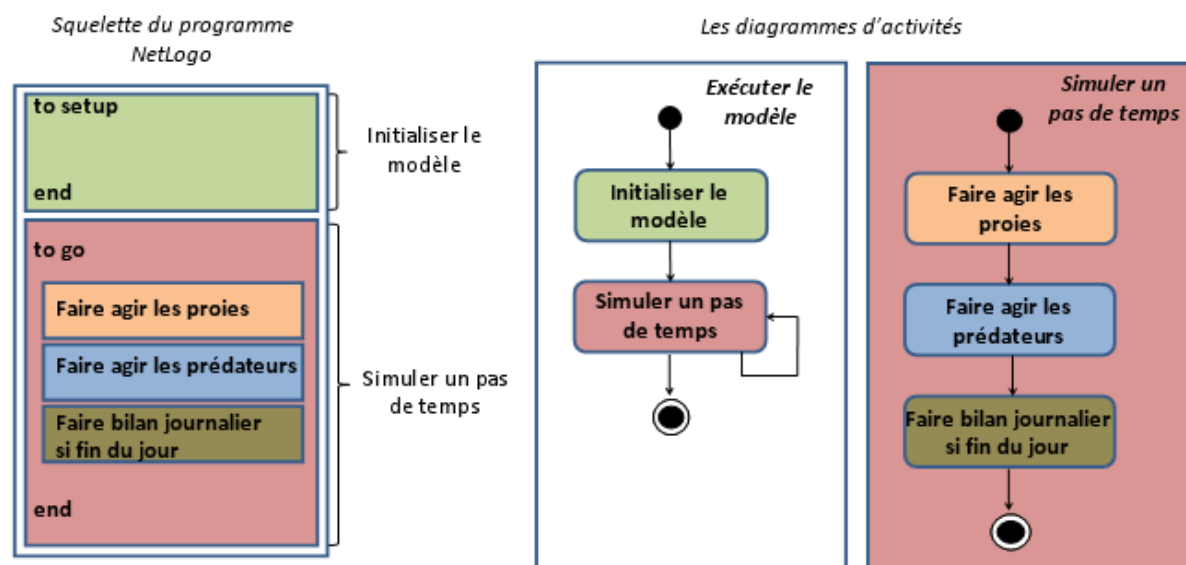


Figure 11. Principaux processus du modèle *micro* proie-prédateur avec leur ordre d'exécution.

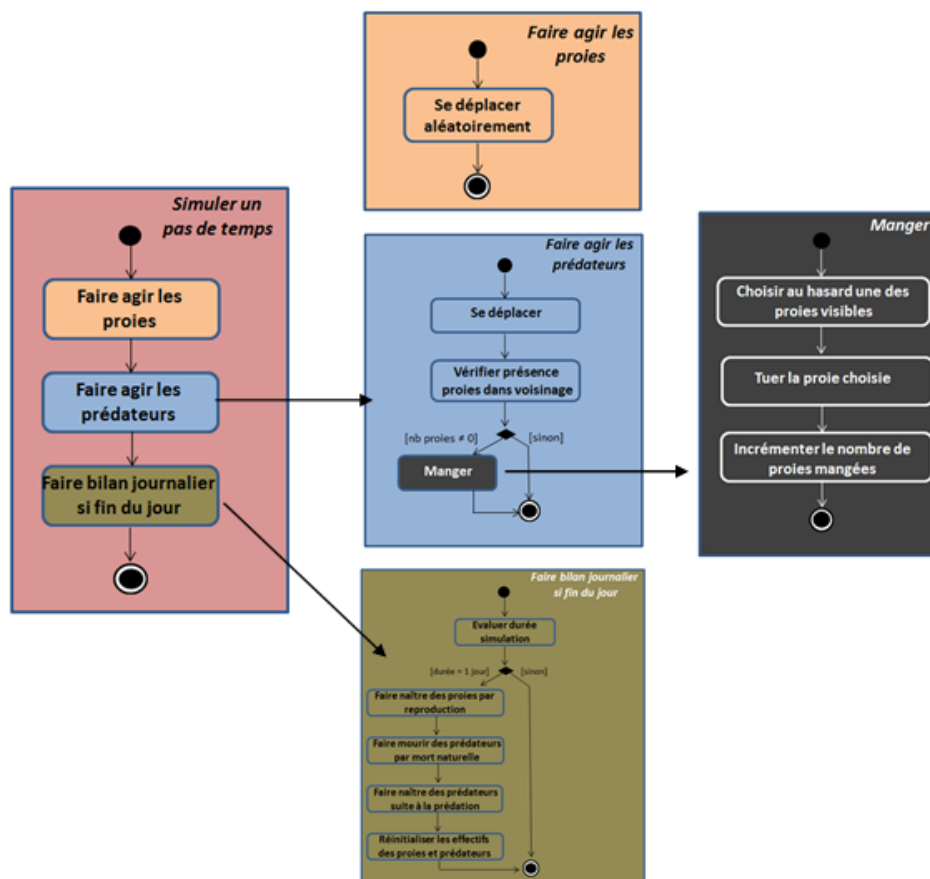




Figure 12. Détails des processus généraux du modèle *micro*.



Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

F. Exploration du modèle *micro*

L'interface du modèle *micro* proposé est illustrée en Figure 13 (Nota : dans un souci de diffusion facilités, le modèle *micro* est implémenté en anglais). Ce modèle partage des paramètres avec le modèle *macro* de référence et en particulier les valeurs des coefficients a (*sheep-born rate*, autrement dit le taux de natalité des moutons), c (*wolf-die*, autrement dit le taux de mortalité des loups) et le rapport d/b (*wolf-born rate*, c'est-à-dire le taux de natalité des loups) (cf. *Mathematical model parameters*). Il possède également ses propres paramètres relatifs aux agents (*Agent-based model parameters*) : la distance de prédation (*predating-distance*, la distance au-delà de laquelle la proie n'est plus visible) et les vitesses de déplacement respectives des proies et prédateurs (respectivement *sheep-speed* et *wolf-speed*). L'effectif des deux catégories d'agents correspond aux paramètres globaux du modèle (*init. Sheep-pop* pour initialiser le nombre de moutons et *init. Wolves-pop* pour les loups).

Les sorties du modèle permettent de suivre l'évolution des effectifs des deux populations au cours de la simulation (graphique *population* et graphique *sheep-wolf* correspondant au portrait de phase). Le taux de prédation peut également être suivi (*predation rate*) en plus d'un coefficient dit de vulnérabilité (*vulnerability coef*) : ce coefficient est le rapport quotidien du nombre de proies mangées sur le produit des effectifs de proies et de prédateurs ; on affiche également sa valeur moyenne depuis le début de la simulation, valeur qui correspond à l'équivalent du coefficient b du modèle *macro* (taux de mortalité des proies par prédation par unité de proie et unité de prédateur).

L'hétérogénéité spatiale peut par la suite être modifiée dans les paramètres d'hétérogénéité : en actionnant le bouton *heterogeneity* (placé sur « On » pour l'activer) puis en choisissant la densité du boisement (*wood-density*).

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014 MAPS 3 http://maps.hypotheses.org
--	--	---

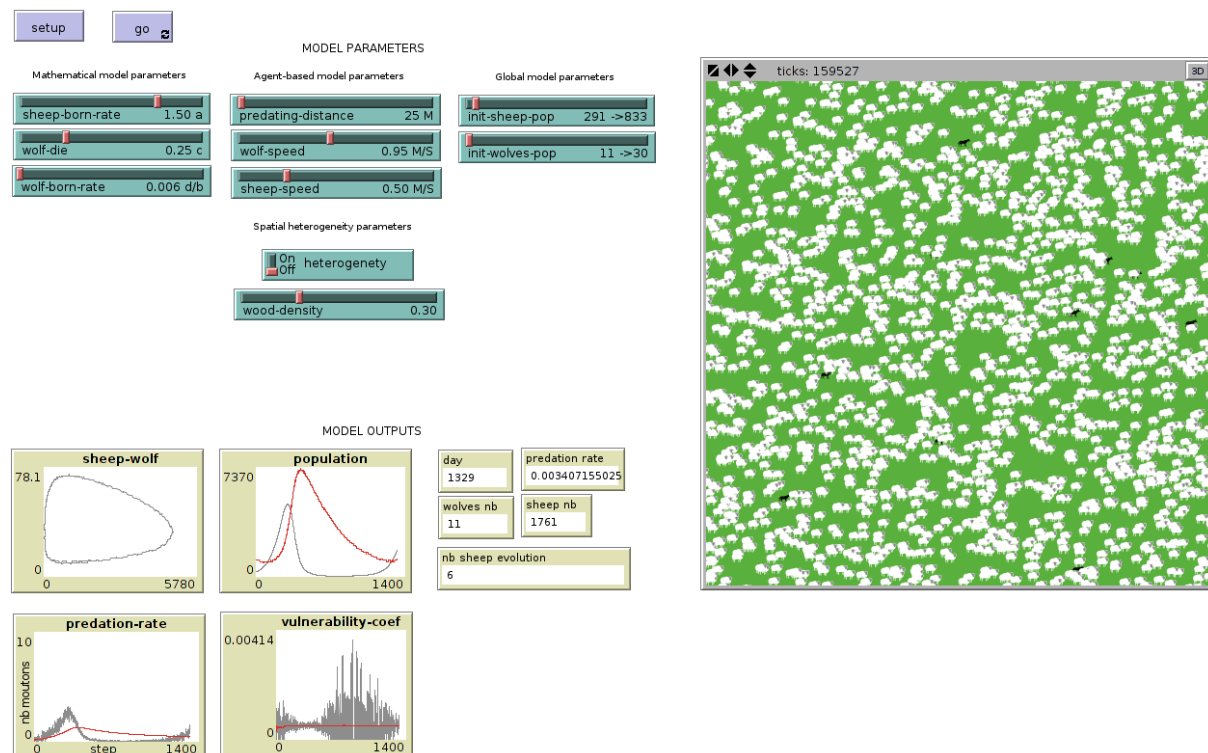




Figure 13. Interface du modèle *micro* sous Netlogo

Prise en main du modèle

Initialisez le modèle en gardant les valeurs des paramètres par défaut et lancez la simulation. Observez la dynamique des deux populations ainsi que les graphiques de sortie.

Mesure de l'influence des paramètres du modèle

Comme pour le modèle *macro*, lancez une simulation en réduisant l'effectif initial des proies à zéro. Que montre le modèle ? Et si à l'inverse c'est l'effectif des prédateurs qui est mis à zéro, qu'observez-vous ? Obtenez-vous les mêmes résultats que ceux du modèle *macro* ?

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

Choisissez à présent comme effectifs les valeurs du point d'équilibre du modèle *macro* (30 loups et 833 moutons). Observez le diagramme de phase et les courbes d'évolution des deux populations. Voit-on apparaître les oscillations cycliques des effectifs ?

Faites varier les effectifs des proies et prédateurs selon plusieurs jeux de paramètres afin d'explorer davantage le modèle. Dans quelles conditions observez-vous l'extinction des deux populations pour des effectifs différents de zéro ? Le résultat est-il le même au niveau *macro* ?

Modifiez à présent les autres paramètres des agents (distance de prédation, vitesses de déplacement) et tester leur impact sur le modèle.

Mesure de l'influence de l'hétérogénéité spatiale



Dans le modèle exploré précédemment, l'espace est considéré comme homogène. Une proie est visible si elle est située dans le rayon de perception d'un prédateur. Quel sera l'impact sur la dynamique du modèle si on introduit à présent des espaces où les proies seront invisibles pour les prédateurs (zones de refuge) ?

Cette question peut être explorée en activant l'option *heterogeneity* (switch « On ») et en précisant la densité d'espace boisé (*wood-density*) que l'on souhaite. Les patches de type boisé seront répartis aléatoirement dans l'espace et les proies situées à l'intérieur de ces patches ne seront pas perçues par les prédateurs même si elles sont dans leur voisinage.

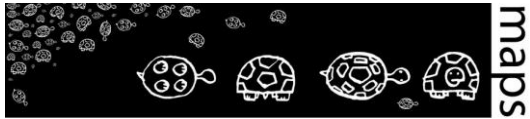

Testez différentes valeurs de paramètres afin de mesurer leur impact sur la réponse du modèle.

Quelques résultats de simulation

Pour explorer le modèle et le poids des facteurs locaux « spatialement explicites », nous avons gardé pour chaque simulation les mêmes paramètres du modèle ainsi que les mêmes conditions initiales (effectifs) et avons fait uniquement varier deux facteurs : (1) la distance de prédation à laquelle un loup est capable de repérer un mouton et (2)

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

l'organisation de la mosaïque paysagère à travers la densité des bois qui la composent et qui limitent la visibilité des proies (plus c'est dense et moins les prédateurs sont capables de repérer les proies, mêmes proches). Afin de représenter et de comprendre l'influence de ces variables, deux graphiques de différentes simulations (300 000 pas) sont proposés. Une première figure (Figure 14) montre les plans de phases et une seconde (Figure 15) présente l'évolution des effectifs (oscillations). Pour ces deux figures, les graphiques sont construits comme suit : en ordonnée figure la distance de prédation et en abscisse, la densité de « bois », qui influence les capacités de prédation des loups (Karsai & Kampis, 2011).

<p>Collectif MAPS</p> 	<p>Modèle Proie-Prédateur</p> 	<p>Mai 2014</p> <p>MAPS 3</p> <p>http://maps.hypotheses.org</p>
--	--	--

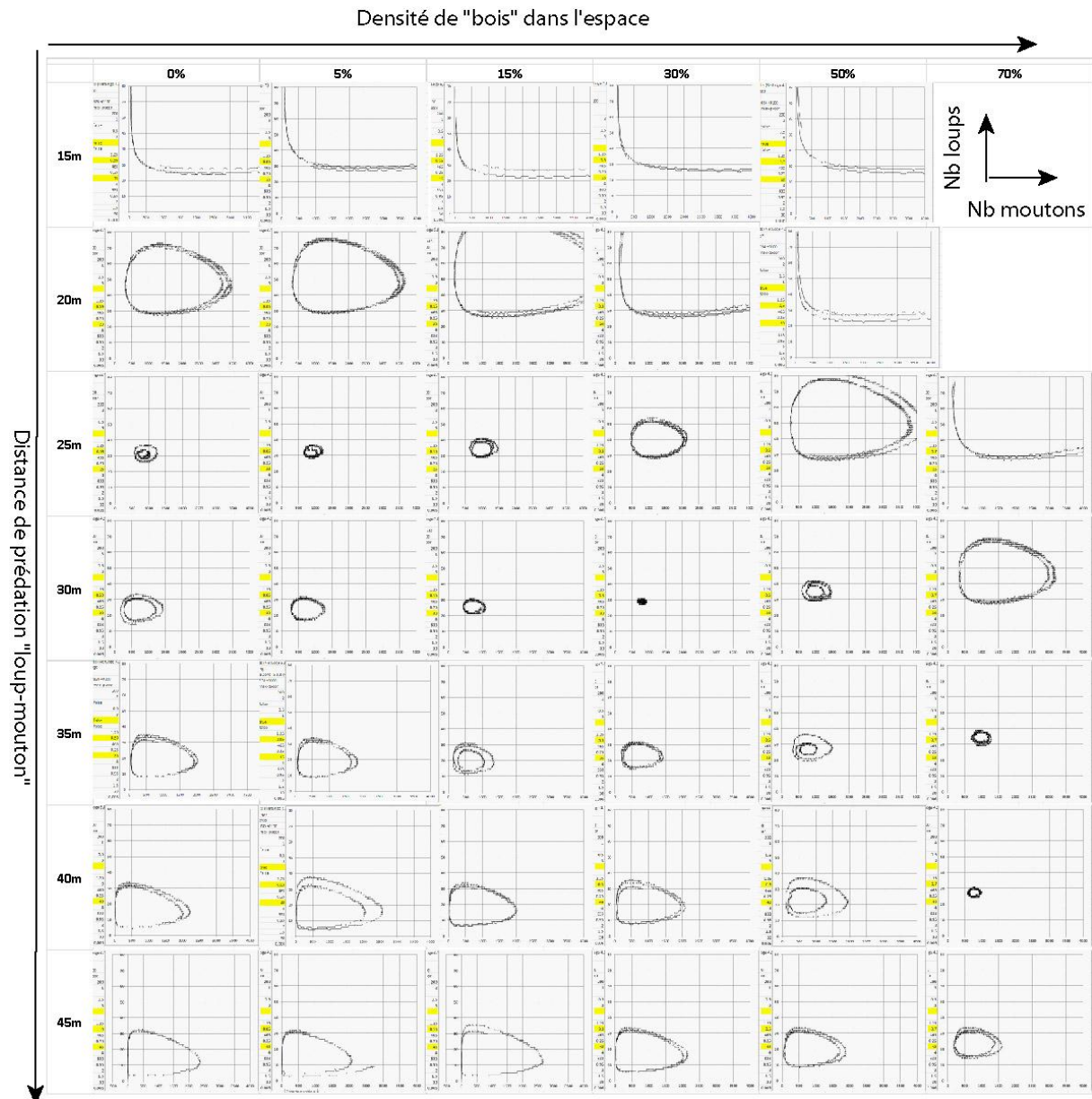
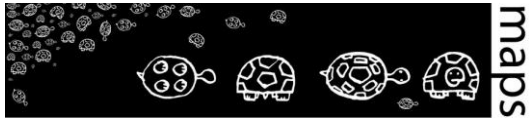



Figure 14. Plan de phases des différentes simulations en fonction de la densité de « bois »

Les plans de phases montrent que, lors du passage du *macro* au *micro*, on retrouve de manière générale les comportements oscillatoires du système et donc la « boucle » caractéristique. Pour une densité de bois donnée (lecture verticale), l'amplitude de la trajectoire de phase est minimale pour une valeur donnée de la distance de prédation, de l'ordre de 25m en l'absence de bois, et qui croît avec la densité des bois (mini à 30 m pour une densité de 30%, à 40 m pour 70%). Autour de ce minimum, l'amplitude croît lorsqu'augmente ou diminue la distance de prédation.

<p>Collectif MAPS</p> 	<p>Modèle Proie-Prédateur</p> 	<p>Mai 2014</p> <p>MAPS 3</p> <p>http://maps.hypotheses.org</p>
--	--	--

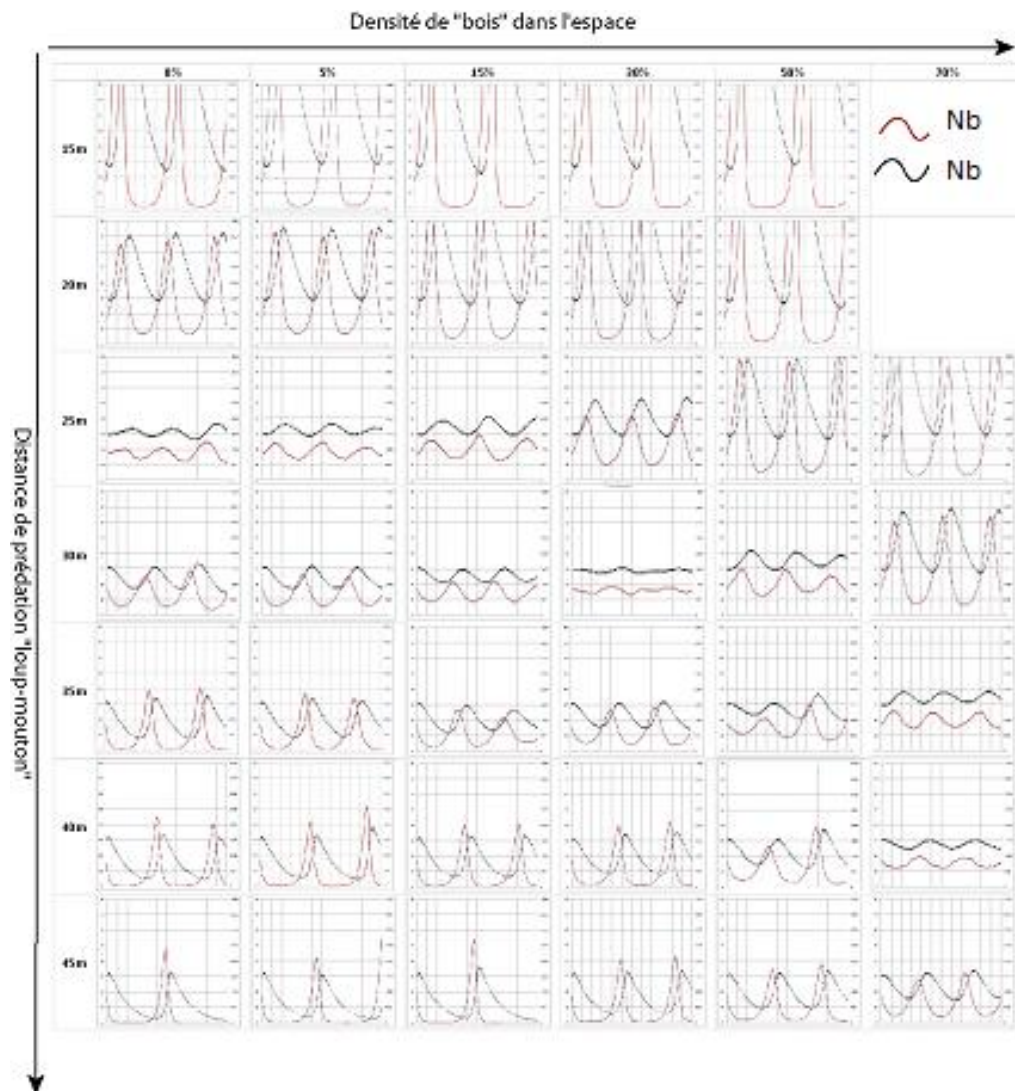




Figure 15. Evolution des effectifs des deux populations

Certaines « orbites » montrent également une tendance de leur amplitude à augmenter de cycle en cycle, traduisant une divergence mise plus clairement en évidence sur les diagrammes d'évolution des effectifs où il est possible d'observer l'augmentation d'amplitude des oscillations.



Les graphes des évolutions illustrent de manière différente le phénomène observé précédemment sur les plans de phase : à densité fixe, l'amplitude des oscillations diminue avec l'augmentation de la distance de prédation pour atteindre un minimum, puis elles augmentent ensuite avec la distance de prédation.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

En réalité, la modification de la distance de prédation, tout comme celle de la densité des bois, déplace le « point central » des orbites du plan de phase (i.e. le couple des effectifs des proies et prédateurs correspondant à un équilibre des populations). Ces points d'équilibre correspondent aux simulations pour lesquelles l'amplitude des orbites dans le plan de phase est minimale. L'amplitude des oscillations est d'autant plus importante que le point initial de la simulation est éloigné du point d'équilibre : ainsi, les variations d'amplitude sont directement liées à la distance entre le point initial (qui est toujours le même, déterminé par les effectifs des proies et prédateurs à l'initialisation) et le point d'équilibre (dont la position dépend des paramètres étudiés qui déterminent les interactions locales).



Au niveau *macro*, les variations d'amplitude autour du point d'équilibre (de position constante) illustraient l'effet de conditions initiales différentes (figure 4). Au niveau *micro*, les conditions initiales restent les mêmes (dans les simulations effectuées) et c'est la position du point d'équilibre qui varie, en fonction des paramètres relatifs aux règles d'interactions (distance de prédation et densité de bois).

Le cas d'une distance de prédation de 45 m en l'absence de bois montre une possible extinction des populations : dans ce cas, l'augmentation des amplitudes (et donc la divergence) est telle qu'à un cycle donné, l'effectif des moutons atteint le 0, ce qui entraîne à son tour l'extinction inexorable des loups par absence de proies à manger. Une observation particulière a également pu être faite, dans le cas d'une distance de prédation de 40 m et d'une densité de bois de 5%, sur une simulation de 600 000 pas permettant d'observer davantage de cycle : la variation d'amplitude des cycles est non monotone, c'est-à-dire que l'amplitude du 3^{ème} cycle est plus faible que le 2^{ème}, mais augmente à nouveau sur le 4^{ème}. Il est possible d'enchaîner des cycles d'amplitude légèrement différentes en raison de l'aspect stochastique des prédateurs de moutons par des loups.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

G. Conclusion

Cette fiche pédagogique a pour objectif d'illustrer une démarche de modélisation autour d'un classique du domaine de la dynamique des populations : le modèle Proie-Prédateur. Si des modèles peuvent être rapidement construits sur la base de ce phénomène oscillatoire reconnu entre deux populations, les manières de le penser et de le modéliser sont nombreuses. Nous nous sommes attachés ici à fournir deux versions, l'une à l'échelle des populations (niveau *macro*) et l'autre à l'échelle des individus (niveau *micro*). Ces deux implémentations ne sont pas indépendantes : certains paramètres du modèle *micro* sont fixés par le modèle *macro*. De cette manière, nous avons pu mesurer l'influence des seules interactions locales sur le comportement global du modèle. La modélisation des processus au niveau *micro* impose une réflexion préalable sur le choix des granularités temporelles et spatiales, contrairement au niveau *macro* qui est aspatial et atemporel. Pour le niveau *macro*, c'est la méthode de résolution numérique des équations différentielles qu'il convient de bien choisir au risque de faire apparaître un comportement divergent uniquement lié à l'imprécision de la méthode. Ce sont ces choix d'implémentation et l'articulation entre les deux niveaux d'analyse qui distinguent les modèles proposés de ceux fournis dans la librairie de NetLogo.

Collectif MAPS 	Modèle Proie-Prédateur 	Mai 2014
		MAPS 3
		http://maps.hypotheses.org

H. Bibliographie

Ginoux, J. M. 2005. "Stabilité de Systèmes Dynamiques Chaotiques et Variétés Singulières." Thèse Université de Toulon.

Karsai, I., and G. Kampis; 2011. Connected Fragmented Habitats Facilitate Stable Coexistence Dynamics. *Ecological Modelling* 222(3): 447–455.

Odum E.P. 1971. Fundamentals of Ecology. 3rd edition. Saunders, West Washington Square, Philadelphia, Pa, USA.

Tisue, S., et U. Wilensky. 2004. « NetLogo: A simple environment for modeling complexity ». P. 16-21 dans International Conference on Complex Systems.

Vial G., 2011. « Le système proie-prédateur de Volterra-Lotka ». Site de l'Ecole Centrale de Lyon, <http://gvial.org/PagePro/Docs/Files/CpltAgreg/volterra.pdf>.

Wilensky, U., et K. Reisman. 2006. « Thinking like a wolf, a sheep, or a firefly: Learning biology through constructing and testing computational theories—an embodied modeling approach ». *Cognition and Instruction* 24(2):171-209.