

-Projet de simulation numérique pour l'ingénieur-

Dynamique d'un système « proie-prédateur » spatialisé avec un mouvement dirigé des prédateurs vers les proies.

De nombreux biologistes se sont attachés à prédire les interactions qu'il peut exister entre deux espèces et en déduire les densités des différentes populations. Il existe notamment les systèmes « simples » de proie/prédateur : les proies en l'absence de prédateurs se développent mais les prédateurs doivent éliminer des proies pour survivre. On comprend dès lors la fragilité d'un tel système : en cas d'extinction des proies par les prédateurs meurent ensuite.

I- Présentation des objectifs de la simulation

A- Justifications biologiques

Notre travail se base sur la thèse : N. Sapoukhina, "Modélisation de la dynamique *spatiale* de communautés trophiques distribuées et application à la lutte *biologique*".

1) Présentation de la thèse

L'objet de cette thèse est de développer un modèle de dynamique des populations proies/prédateurs basé sur un modèle advection-diffusion-réaction, prenant en compte plusieurs éléments biologiquement significatifs. Tout d'abord l'espace est mis en jeu dans les équations avec des mouvements de populations, ce mouvement permet de modéliser (grâce à la diffusion) la répartition hétérogène des populations de proies dans l'espace. Ensuite un point majeur de cet effort de modélisation est l'introduction d'un trophotactisme des prédateurs, c'est-à-dire un mouvement dirigé des prédateurs vers les proies, ce que l'on modélise par un terme d'advection. Les interactions locales proies-prédateurs sont basées sur des fonctions trophiques connues, notamment les fonctions de Lotka-Volterra et de Holling. Cette modélisation est effectuée avec pour but d'étudier les effets de l'introduction d'une espèce prédatrice sur une population de ravageurs de cultures pour effectuer un contrôle biologique de la population nuisible, et notamment d'essayer de trouver un état d'équilibre stable entre les deux populations tout en gardant la densité de population des proies relativement faible, autrement dit l'auteur essaye de résoudre le « paradoxe du contrôle biologique ». Dans cette thèse, l'auteur se place dans un espace unidimensionnel uniquement et étudie longuement les questions de stabilité. Nous essayerons de passer à une modélisation bidimensionnelle.

2) Intérêt biologique

Nous nous sommes intéressés à cette thèse car elle présente un aspect différent de ce que l'on peut trouver d'autre sur le sujet de la dynamique des populations. En effet la spatialisation des équations différentielles est une approche assez originale et qui permet de se rapprocher encore plus de la réalité biologique des phénomènes étudiés en prenant en compte des interactions complexes entre proies et prédateurs telles que la chasse, mouvement dirigé des prédateurs vers les proies.

B- Présentation des modèles d'interaction proie/prédateurs

Nous nous intéressons à un système constitué de 2 populations : Les proies notées N et les prédateurs notés P. La particularité de notre modélisation repose sur deux éléments :

- Nous cherchons à spatialiser ces équations et à visualiser un territoire fictif où proies et prédateurs interagissent.
- Au lieu de mouvements aléatoires ou d'une simple diffusion nous induisons un mouvement préférentiel des prédateurs vers les proies. Ce mouvement correspond à une convection des prédateurs à une vitesse V.

Nous avons donc sur notre territoire une possible hétérogénéité de proies qui induira donc un mouvement de prédateurs qui suivront ce gradient de proies. Néanmoins si l'on considère une population de proies homogène, c'est la diffusion de prédateurs qui prévaudra dans le déplacement des prédateurs.

1) Modèle logistique

On commence par modéliser les dynamiques de populations hors prédation grâce au modèle logistique :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial N}{\partial t} = r * N \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \alpha * P \\ \frac{\partial P}{\partial t} = e * \alpha * P - m * P \end{array} \right.$$

Il y a trois paramètres importants dans ce premier modèle. Dans un premier temps r qui est la reproductivité de la population de proies, ensuite K la capacité de charge du milieu, c'est-à-dire la capacité qu'a le milieu à soutenir la population étudiée. Quand le nombre d'individus dépasse celle-ci, la dérivée en temps devient négative donc la population diminue pour revenir à un niveau inférieur à K .

Les prédateurs ont un taux de mortalité m . Enfin, le paramètre e correspond à l'efficacité métabolique des prédateurs et détermine la reproduction des prédateurs en fonction de l'interaction prédateur-proie. Le paramètre α représente la quantité de proies chassée et tuée pour chaque prédateur, il sera défini par la suite.

2) Modèle Holling de type II

On veut ensuite modéliser la prédation, donc on utilise le modèle de Holling (réponse fonctionnelle) de type II pour définir le paramètre α . On a :

$$\alpha = \frac{a * N}{1 + a * h * N}$$

Avec a l'efficacité de recherche des prédateurs, qui est donc équivalent à un taux de proies attrapées par les prédateurs, et h le temps de manipulation des proies attrapées par les prédateurs, donc le temps que mettent les prédateurs à consommer leurs proies.

3) Combinaison des modèles

En combinant les deux modèles on obtient les équations suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial N}{\partial t} = r * N \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{a * N * P}{1 + a * h * N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} = e * \frac{a * N * P}{1 + a * h * N} - m * P \end{array} \right.$$

Nous verrons par la suite que pour ajuster notre modélisation et notamment le mouvement des différentes populations sur un espace défini, il faut ajouter à ces équations différentielles des termes de diffusion aux deux populations, pour à la fois stabiliser le modèle et simuler le mouvement des prédateurs et des proies, et il faut également rajouter un terme de convection chez les prédateurs, fonction du gradient de proies pour modéliser le mouvement dirigé des prédateurs en chasse.

II- Equations adoptées

La these sur laquelle notre travail se base propose notamment des valeurs numériques pour les différents paramètres que nous verrons plus bas. Cette thèse, au-delà de modéliser une dynamique de population, étudie en detail les conditions de stabilité de l'écosystème proie/prédateurs.

Nous nous intéressons donc à un système constitué de 2 populations : Les **proies** notées **N** et les **prédateurs** notés **P**.

Nous avons donc sur notre territoire une possible hétérogénéité de proies qui induira donc un mouvement de prédateurs qui suivront ce gradient de proies. Néanmoins si l'on considère une population de proies homogène, c'est la diffusion de prédateurs qui prévaudra dans le déplacement des prédateurs.

A-Système d'équations différentielles et paramètres

1) Système d'équations

Voici le système d'équations utilisé dans le cadre de notre simulation :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial \mathbf{N}}{\partial t} = r * \mathbf{N} \left(1 - \frac{\mathbf{N}}{K} \right) - \frac{a * \mathbf{N} * \mathbf{P}}{1 + a * h * \mathbf{N}} + \delta_N \frac{\partial^2 \mathbf{N}}{\partial x^2} \\ \frac{\partial \mathbf{P}}{\partial t} = e * \frac{a * \mathbf{N} * \mathbf{P}}{1 + a * h * \mathbf{N}} - m * \mathbf{P} - \frac{\partial(\mathbf{P}\mathbf{V})}{\partial x} + \delta_p \frac{\partial^2 \mathbf{P}}{\partial x^2} \\ \frac{\partial \mathbf{V}}{\partial t} = kappa * \frac{\partial \mathbf{N}}{\partial x} + \delta_v * \frac{\partial^2 \mathbf{V}}{\partial x^2} \end{array} \right.$$

Avec:

N : densité de population de proies

P : densité de population de prédateurs

V : vitesse des prédateurs (comptée positivement de gauche/bas à droite/haut)

On remarque que les équations donnant les dérivées de N, P et V sont interdépendantes ce qui va donner lieu à une résolution simultanée des trois équations différentielles lors de nos simulations numériques.

La particularité de notre modèle se base donc sur des phénomènes simples de diffusion/convection (encadrés en rouge) ajoutés de termes sources provenant de l'interaction proie/prédateur correspondant aux modèles de dynamique des populations classiques présentés plus haut.

Comme on l'a vu précédemment nous adoptons un modèle mixte concernant ces termes sources. En effet nous associons les modèles logistique et Holling de type II dont les paramètres ont été présentés précédemment et vont être analysés ultérieurement.

Dans le système d'équation il est à noter que seuls les prédateurs convectent : nous considérons que le déplacement des proies sur l'espace ne se fait que par diffusion. Les proies vont donc se déplacer d'une zone très peuplée à une zone moins peuplée tandis que les prédateurs, au-delà de diffuser donc de faire de même que les proies, présentent une vitesse dirigée vers les zones de fort gradient de proie.

2) Paramètres spécifique de la spatialisation

On introduit dans cette élaboration du modèle, quatre nouveaux paramètres. On a tout d'abord trois diffusivités :

$$\delta_N, \delta_P \text{ et } \delta_V$$

Qui sont respectivement, les diffusivités de proies, de prédateurs et de vitesse des prédateurs.

Le dernier paramètre introduit est κ (*kappa*), le coefficient de tactisme. Il traduit donc la sensibilité des prédateurs au gradient de proies, plus cette sensibilité est grande, plus les prédateurs se déplaceront vite le long du gradient.

Les autres paramètres ont été définis lors de la présentation individuelle des modèles logistique et fonctionnel de type II (Holling).

B- Limites soulevées de ce système d'équations

Un terme de ce système d'équations porte néanmoins à discussion : la diffusion de vitesse. Même si ce phénomène est réduit (diffusivité 10 fois moindre que celle de proies), il est difficile à justifier biologiquement. En effet on pourrait imaginer que ce terme puisse rendre compte d'un phénomène de groupe : un individu seul lorsqu'il détecte une proie (ou le gradient associé) se dirige directement vers celle-ci mais dans un groupe des informations contradictoires peuvent exister et ainsi on perd en « précision » lors du déplacement.

A l'inverse ce terme est tout à fait justifié physiquement. En effet les phénomènes de diffusion permettent de stabiliser un système. De plus on imagine bien que lorsque la population de proie a diffusé, donc lorsqu'il n'y a plus de gradient de proie, les prédateurs ne se déplacent plus et donc la vitesse doit tendre vers une valeur nulle sur l'ensemble du domaine. Or il n'existe pas de termes diminuant la vitesse dans la formule $\frac{\partial V}{\partial t} = \kappa * \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_V * \frac{\partial^2 V}{\partial x^2}$ lorsqu'il n'existe plus de gradient de proies.

Ainsi seule la diffusion et notre condition aux limites de vitesse uniquement proportionnelle au gradient de proie permet d'atteindre cet état de prédateurs immobiles.

Lors de nos simulations nous avons ainsi eu des problèmes de stabilité lorsque les diffusivités étaient trop faibles. On a ainsi pu vérifier que la diffusion est bien un phénomène stabilisant le système y compris la diffusion de vitesse ce qui justifie encore l'utilisation de ce terme diffusif de vitesse même si sa définitions biologique reste discutable.

De plus les modèles logistique et Holling de type II sont des modèles considérant une population homogène et ne sont peut-être pas adaptés à des populations en mouvement. Par exemple on peut imaginer une mortalité plus grande pour des individus dont la vitesse est importante ou encore un temps de recherche de proie « a » moindre s'il y a beaucoup de proies dans la zone considérée.

III- Implémentation informatique et influence des paramètres

La modélisation mathématique en dynamique des populations repose sur des équations différentielles. Leur résolution parfois impossible analytiquement nous force à considérer :

- Que l'état présent d'un système contient toute l'information nécessaire pour connaître son évolution future, donc pas de mise en mémoire de tous les états antérieurs pour calculer les états présent et futurs.
- Une discrétisation spatiale qui se fait différemment sur Matlab (maille précisable par l'utilisateur) et COMSOL (un maillage de base uniquement raffiné par puissance de 2 en 1D et de 3 en 2D).
- Une discrétisation temporelle.

Celle-ci peut être faite selon trois méthodes : différences finies, volumes finis et en éléments finis. Par exemple le logiciel COMSOL que nous utiliserons repose sur la méthode des éléments finis ainsi que la résolution que nous ferons sous Matlab.

A- Résolutions et discrétisations informatiques

1) Une résolution matricielle

Nos modélisations se baseront toutes deux sur des résolutions matricielles. Cette résolution est possible en émettant l'hypothèse que l'état en un point i ne dépend que des états, supposés connus, aux points $i-1$ et $i+1$ dans le cas d'une modélisation linéaire. Cette hypothèse nous permet d'obtenir une matrice tridiagonale.

Les résolutions des quantités **N**, **P** et **V** reposent toutes sur un modèle diffusion/convection avec termes source. Les termes sources sont en effet tous les phénomènes d'interaction proie/prédateurs apportés par la combinaison des modèles logistique, Holling de type II et du modèle de vitesse dépendant du gradient de proie.

La résolution matricielle de Matlab est plus détaillée car directement codée. Nous utilisons notamment la fonction « tridiag » vue en cours : elle permet la résolution d'un système tridiagonal par la méthode du pivot de Gauss. Ce système tridiagonal provient de l'hypothèse faite que l'état d'un point ne dépend que des états voisins. De plus la résolution sera dite explicite pour les termes de convection et implicite pour la diffusion.

Voici les différentes étapes menant à la résolution matricielle du système d'équations différentielles sous Matlab:

- 1) Calcul du gradient de proie ($gradN$) en tout point.
- 2) Résolution de V avec $kappa*gradN$ considéré comme le terme source. On considère notamment un terme de diffusion de vitesse qui fera l'objet d'une discussion.
- 3) Dédution du terme convectif NcP : nombres de courant des prédateurs (valant $V*\frac{deltat}{deltax}$).
- 4) Résolution simultanée des champs de densité en proie (N) et prédateur(P).

Nous devons également définir les conditions aux limites de notre domaine :

Proies : condition de Neumann de flux nul.

Prédateurs: condition de Neumann de flux nul.

Vitesse : condition de Dirichlet , la vitesse ne dépend que du gradient et vaut $kappa*gradN$.

COMSOL effectue des calculs matriciels équivalents.

2) Discrétisations temporelles et spatiales

Malgré une résolution à chaque pas de temps équivalente, COMSOL a la particularité d'avoir un pas de temps qui évolue et qui est recalculé à chaque étape. En effet l'évaluation du pas de temps se base sur le calcul des erreurs relatives : si cette erreur augmente on diminue le pas de temps et on augmente la précision des calculs, mais on augmente d'autant le temps de calcul.

La discrétisation spatiale se fait de manière équivalente entre Matlab (1000 éléments) et COMSOL (960 élément) pour une longueur de 100.

B- Modèle en une dimension

1) Choix et mise en œuvre de la condition initiale.

Une première partie de notre étude a consisté à considérer un espace en une dimension. Cette étape préliminaire permet notamment de rendre compte rapidement des effets des différents phénomènes physiques modélisés comme la diffusion ou la convection des prédateurs.

Lors de nos simulations nous avons choisis différentes conditions initiales. Une répartition aléatoire ne permet pas en première approche de comprendre les effets des différents paramètres puisque de telles simulations ne sont pas reproductibles à l'identiques par définition. Une répartition homogène ne permettait pas de mettre en évidence les phénomènes de diffusion ou même de convection.

Nous avons donc opté pour des fonctions en escalier de part et d'autre du domaine. Nous assistons donc tout d'abord à de la diffusion avant de pouvoir mettre en évidence la convection des prédateurs pour enfin comprendre les interactions proie/prédateur qui peuvent exister.

Cette fonction en escalier a cet intérêt qu'on peut facilement visualiser les effets de diffusion en observant la partie verticale de la fonction dont la pente diminue progressivement.

Une difficulté de cette répartition a été le fait qu'une fonction en escalier n'est pas dérivable au niveau du point de changement de valeur (pente infinie). Une étape clé a été de remplacer la portion de droite verticale par un polynôme de degré 3 dont les coefficients ont été déterminés par un calcul matriciel détaillé dans la fonction « *marche* » codée sous Matlab en *annexe*.

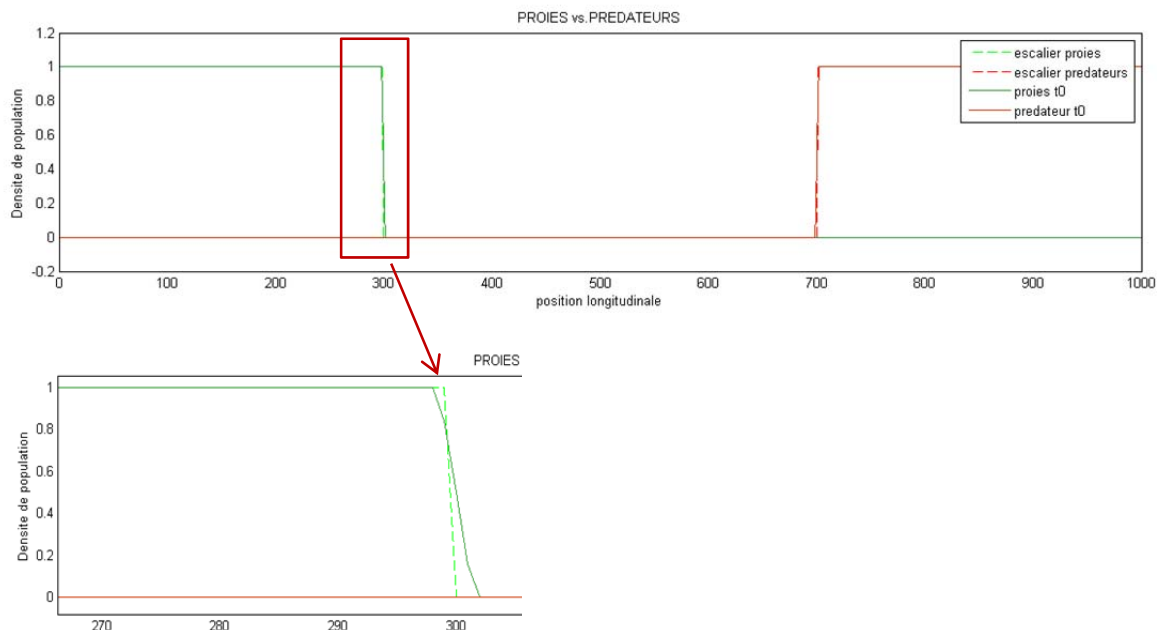


Figure n°1 : Approximation d'une fonction en escalier par un polynôme de degré 3.

2) Résultats du modèle

En utilisant les paramètres proposés dans la thèse on remarque que les modélisations tant Matlab que COMSOL aboutissent à des systèmes oscillants autour du même point d'équilibre $N=0.5$ et $P=10$.

Paramètres initiaux :

$(h, a, e, m, K, \kappa, r, dN, dP, dV) = (10, 0.2, 0.648, 0.01, 1, 0.005, 1.9, 0.01, 0.6, 0.1)$

Biologiquement on arrive bien à expliquer ces oscillations, en effet, on a initialement deux populations disjointes. La première phase de notre simulation consiste en une diffusion des proies seules. Le phénomène de diffusion des prédateurs est moins perceptible par simulation du fait de la mortalité de ceux-ci. Pour les prédateurs la mort des individus prévaut sur leur diffusion ainsi on assiste à une diminution progressive des prédateurs tant que les proies n'ont pas diffusé jusqu'à eux.

On peut remarquer qu'initialement on a un gradient de proies qui se déplace en suivant la diffusion des proies. Ainsi avant le « contact » proie/prédateur on a une forte vitesse des prédateurs vers les proies. Pour mettre en évidence ce mouvement de prédateurs lors de l'approche des proies on prend une efficacité de recherche du prédateur κ cent fois supérieure et une efficacité métabolique e nulle pour les prédateurs : ainsi toute augmentation soudaine de prédateur sera uniquement due à la convection et non à la naissance de nouveaux prédateurs.

On obtient le résultat ci-dessous :

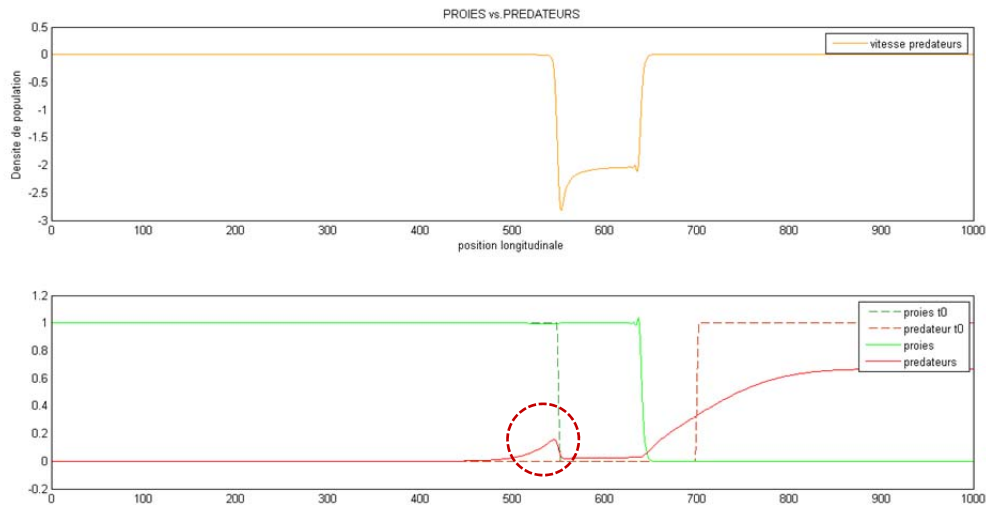


Figure n°2 : mise en évidence de la convection des prédateurs (rouge).

On remarque qu’au niveau de la zone entourée les prédateurs sont bien plus nombreux que si la diffusion seule avait lieu. L’efficacité métabolique des prédateurs étant nulle, cette augmentation n’est pas non plus une naissance importante de prédateurs due à la présence des proies. A l’aide de la figure au-dessus on comprend que cette accumulation de prédateurs est due au gradient de proie.

Une fois que les prédateurs sont mis en contact des proies on observe une rapide augmentation des prédateurs localement associée à une diminution très forte des proies. Ce phénomène est donc à l’origine des oscillations observées par la suite. Par exemple une simulation avec initialement des populations homogènes en proies et prédateurs n’induit aucune « onde d’oscillation » qui se propage mais uniquement une fluctuation homogène des proies et prédateurs.

Les oscillations se décomposent de la manière suivante :

- 1) les prédateurs consomment les proies jusqu’à une quasi extinction (N proche de 0).

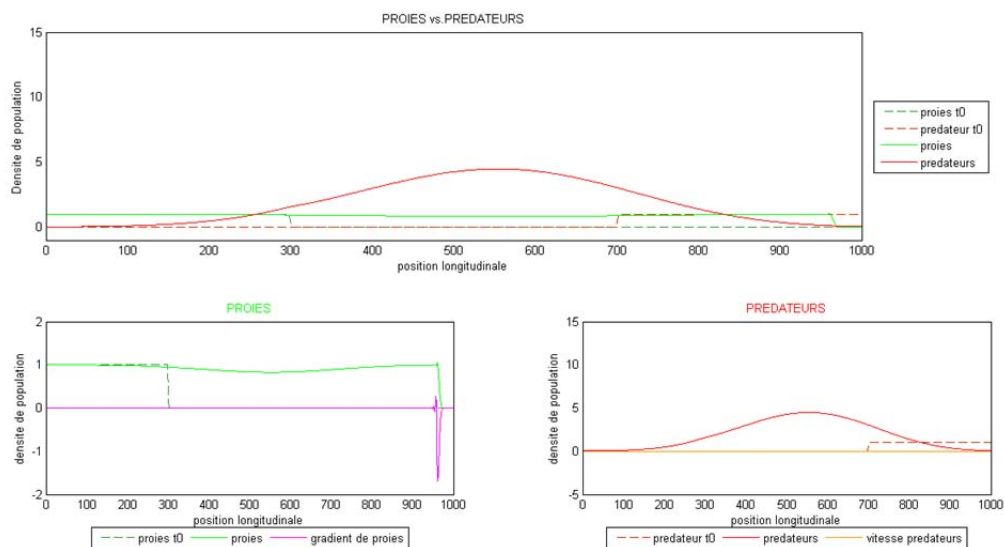


Figure n°3 : Développement des prédateurs suite à la mise en contact avec les proies.

On remarque la quasi extinction des prédateurs là où les proies ne sont pas encore arrivées.

2) Dans ce cas les prédateurs n'ont plus de nourriture et soit se déplacent soit meurent.

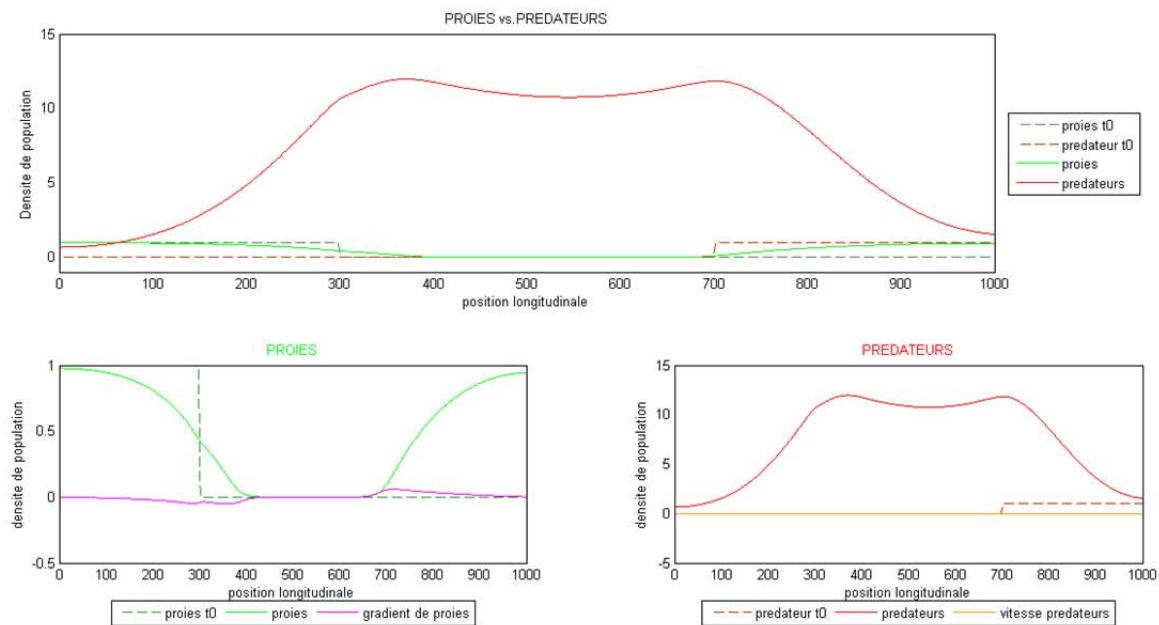


Figure n°4 : quasi-extinction des proies menant à la mort des prédateurs.

3) Localement il y a donc moins de prédateurs et très peu de proies, cela suffit à un regain de proies localement ...

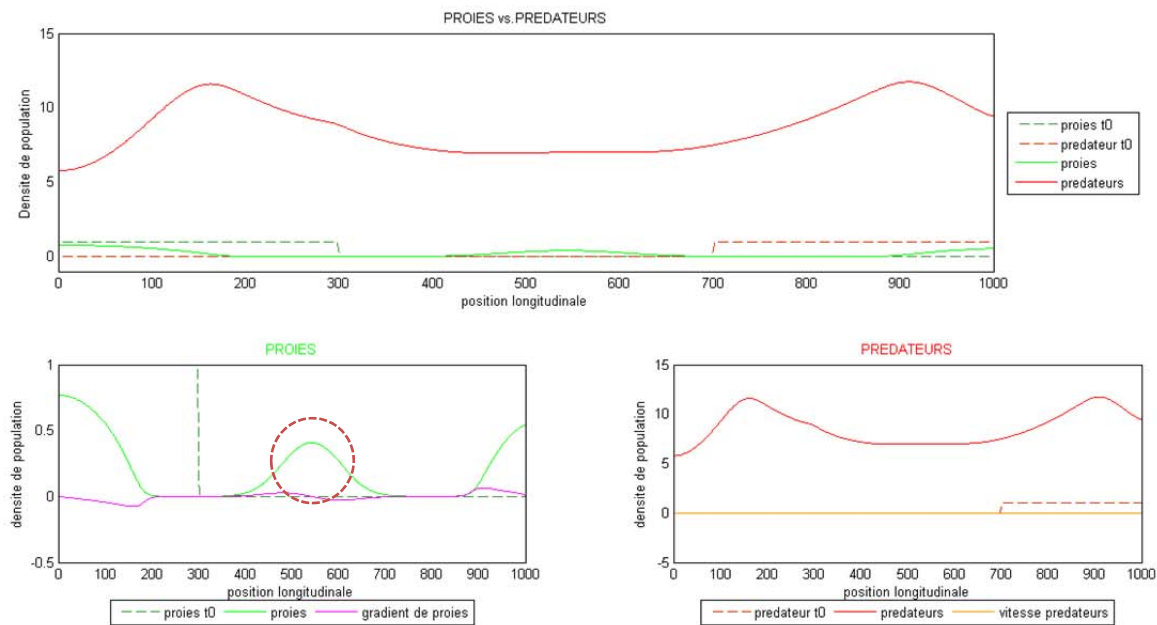


Figure n°5 : regain de proies du fait de la mort de prédateurs.

et donc un retour de prédateurs qui consomment à nouveau les proies etc...

C- Modèle 2D (COMSOL)

Le modèle en deux dimensions n'a été fait que par simulation COMSOL, en effet le passage d'une modélisation une dimension à deux dimensions en Matlab est complexe. Nous effectuons exactement la même modélisation que précédemment.

Cependant il y a quelques nuances à apporter lors ce passage en deux dimensions. Tout d'abord nous définissons un domaine carré et non une droite.

Ensuite ce passage en deux dimensions a présenté de nombreux problèmes de stabilité. En effet lors de nos simulations nous avons parfois des densités négatives et comme on peut le voir dans nos équations cela signifie que ces densité ne vont cesser de décroître jusqu'à moins l'infini.

Ces problèmes de stabilité empêchent donc toute résolution. Ce même problème a été observé lorsque les diffusivité étaient trop faibles par exemple.

Nous commençons initialement avec une population de proie au centre et une population de prédateurs en bas à gauche de notre domaine. On assiste ainsi au déplacement des prédateurs en suivant la direction vers le centre du domaine :

Par la suite on observe également des oscillations des différentes densités mais cette fois en deux dimensions et dans la direction des proies/prédateurs initiaux.

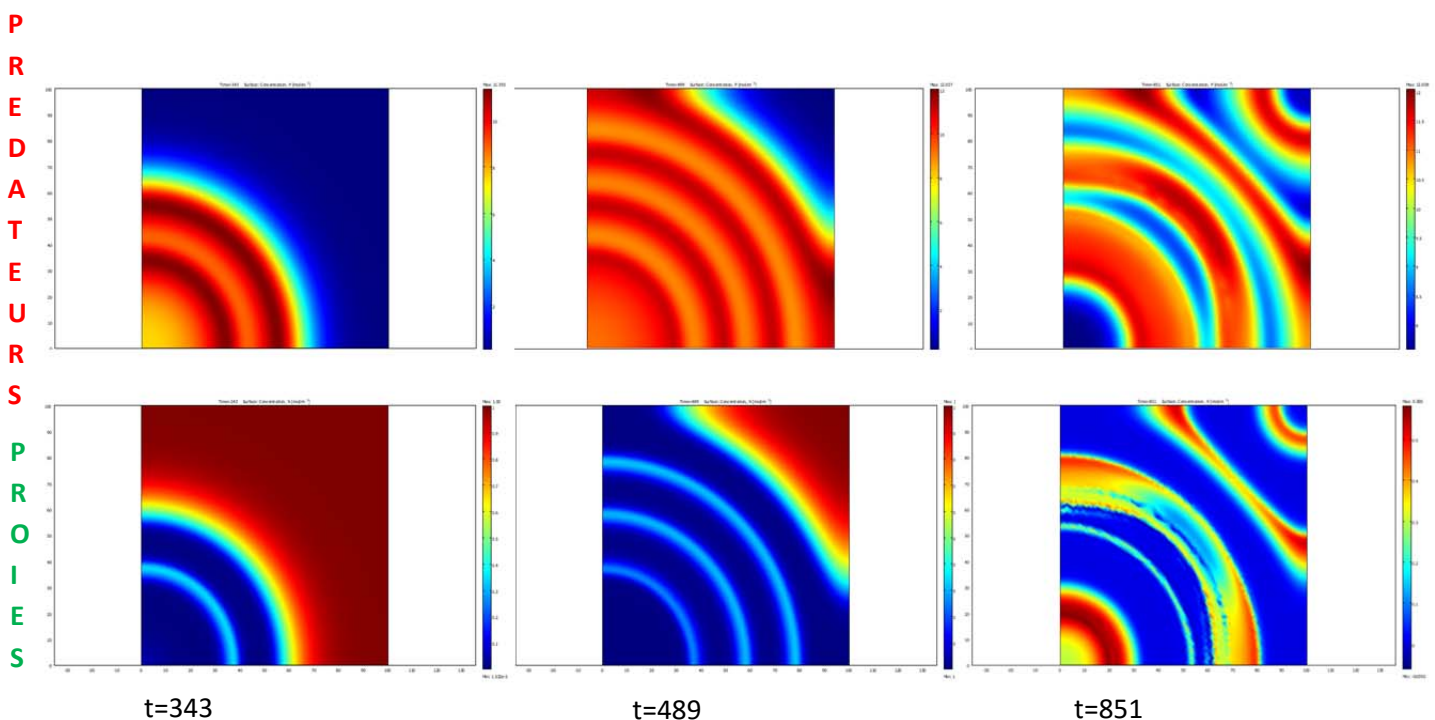


Figure n°6 : Simulation en 2 dimensions sous COMSOL

Nous allons maintenant étudier l'influence des différents paramètres de notre système. Nous verrons qu'en modifiant les paramètres on peut avoir une modification de l'amplitude ou de la fréquence des oscillations mais on peut également obtenir un système non stable.

IV – Influence des paramètres

Nous étudions dans cette partie l'influence de chaque paramètre sur le modèle, en augmentant ou en diminuant un à un chaque paramètre de 50%. Le changement de certains de ces paramètres n'a pas d'influence discernable sur notre simulation comme le coefficient de tactisme κ , qui lors de son augmentation ou de sa diminution ne change pas le comportement de notre modèle, ou encore la diffusivité de vitesse δ_v .

D'autres paramètres ne changent pas drastiquement le fonctionnement du modèle. Par exemple une augmentation du temps de manipulation ou de l'efficacité métabolique ou encore de la capacité de charge amène à des oscillations similaires à celles du modèle normal mais avec une période et une amplitude supérieures, et une augmentation de 25% de la capacité de charge ne change pas l'amplitude ni la fréquence des oscillations, mais induit un décalage de phase avec le modèle normal.

Certains paramètres ont par contre une influence plus notoire sur le fonctionnement du système avec apparition d'instabilités ou de nouveaux comportements du système.

A-Apparition d'instabilités

1) L'efficacité de recherche a

Lorsque l'on augmente la valeur de a on observe l'apparition d'oscillations similaires au comportement normal du modèle mais une apparition rapide d'instabilités dès $t=440$ fait mal fonctionner le modèle amenant à des densités aberrantes :

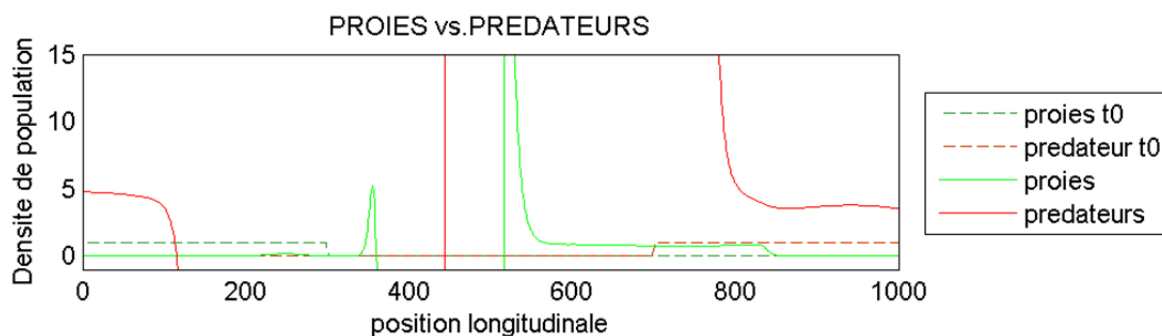


Figure n°7 : instabilité à $t=440$, due à un a trop grand.

2) Les diffusivités

Lorsque l'on diminue trop les diffusivités, on obtient des instabilités numériques puisque la diffusion a tendance à stabiliser le modèle. De ce fait lorsque l'on diminue les diffusivités des proies et des prédateurs on obtient des densités négatives à un certain temps et cela déstabilise le modèle, menant à des densités aberrantes.

3) La capacité de charge K

Si on effectue une diminution trop grande de K alors la valeur initiale de densité de population est tellement relativement grande et lors des itérations suivantes il y a diminution très forte de la population de proie jusqu'à sa disparition totale en 3 pas de temps.

B- Apparition de comportements émergents

1) La mortalité des prédateurs m

En diminuant la mortalité des prédateurs on observe une répartition moins homogène des prédateurs dans l'espace après la phase de diffusion. Les oscillations sont encore présentes mais moins symétriques. Cela peut s'expliquer par le fait que comme les prédateurs meurent moins on a tendance à avoir une accumulation du côté droit où démarrent les prédateurs. Cela induit donc une dissymétrie dans les oscillations.

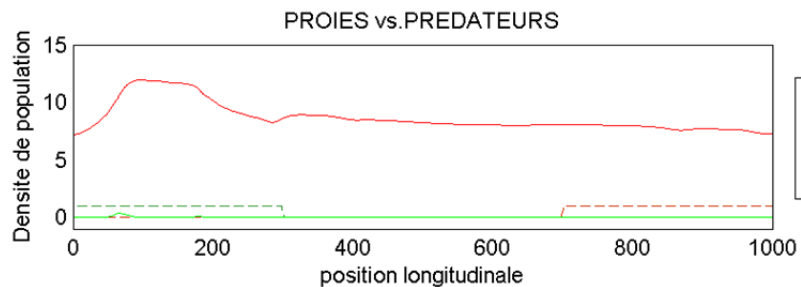


Figure n°8 : Dissymétrie des oscillations de prédateurs, $t=1000$

Lorsque l'on augmente la mortalité des prédateurs on observe alors un amortissement des oscillations et on atteint un équilibre avec des densités au profil horizontal à la fois pour les prédateurs et les proies. En effet en augmentant la mortalité on diminue la densité de prédateurs, donc on diminue la consommation de proies à son tour diminuant la reproduction donc la densité des prédateurs, et cela continue jusqu'à atteindre un équilibre avec seulement de petites oscillations de faibles amplitudes.

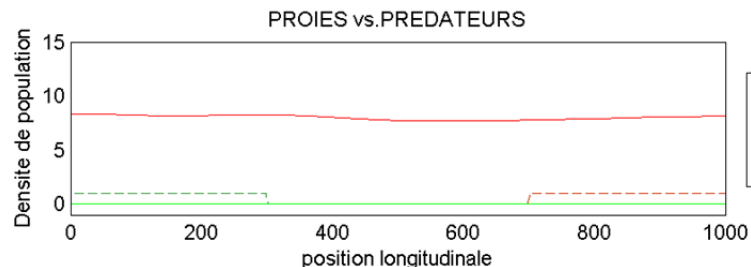


Figure n°9 : Equilibre des prédateurs et des proies, $t= 970$

2) L'efficacité de recherche a

Lorsque l'on diminue a , on observe une stabilisation du système autour d'une valeur moyenne (environ 18) beaucoup plus élevée que celle du modèle normal (10). On observe une phase de croissance similaire pour a augmenté mais elle continue plus haut et commence à osciller autour de 18. Ces oscillations sont amorties et il y a création d'un équilibre.

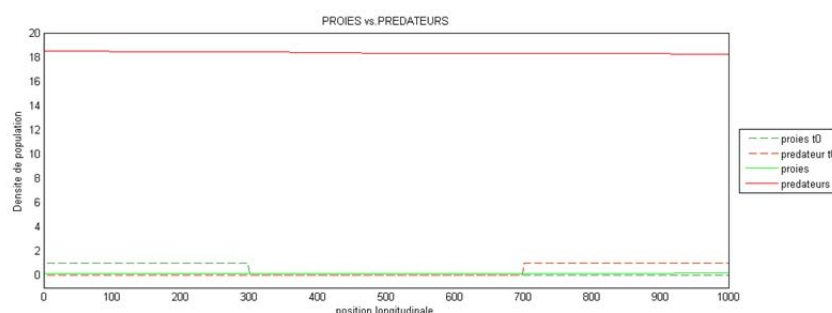


Figure n°10 : équilibre atteint à partir de $t=700$ environ

Il est important de noter que la densité de proies n'est pas nulle, elle se situe aux alentours de 0.2. Cet équilibre est dû au fait que lorsque l'efficacité de recherche est diminuée, les prédateurs consomment moins de proies, donc se reproduisent moins et ils consomment aussi moins que le modèle normal à l'itération suivante. Ainsi les oscillations sont amorties au fil du temps et on obtient cet état d'équilibre.

De plus les prédateurs « économisent la ressource en proie d'où l'état stable à 18 et non 12.

3) L'efficacité métabolique e

Pour un e diminué, on observe des oscillations de mêmes forme que les oscillations du modèle normal mais avec une amplitude beaucoup plus faible, mais en oscillant autour de la même valeur moyenne (environ 10). Ceci peut s'expliquer que comme l'efficacité alimentaire est diminuée ce qui entraîne un effet similaire que pour la diminution de a , cependant ici les oscillations ne sont pas supprimées, on atteint un état d'équilibre mais avec des petites oscillations néanmoins.

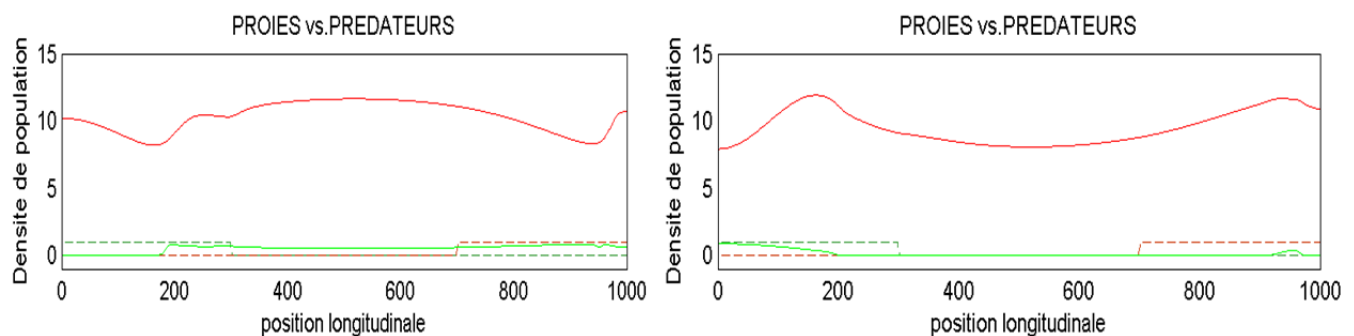


Figure n°11 : petites oscillations entre $t=740$ (gauche) et $t=800$ (droite)

4) Le temps de manipulation h

Pour h diminué, on observe un amortissement des oscillations du système au bout de $t=400$ environ. On observe des populations réparties de manière uniforme et à densités constantes. On pourra aussi noter que la population de proies est très faible dans cet équilibre ce qui serait la situation idéale pour un contrôle biologique efficace.

Cet effet de stabilisation est dû à la diminution du terme de reproduction des prédateurs et de consommation des proies par ces derniers, ceci mène à une amplitude des oscillations de plus en plus petite, on observe le même phénomène que lorsque l'on fait baisser ce terme en diminuant l'efficacité métabolique.

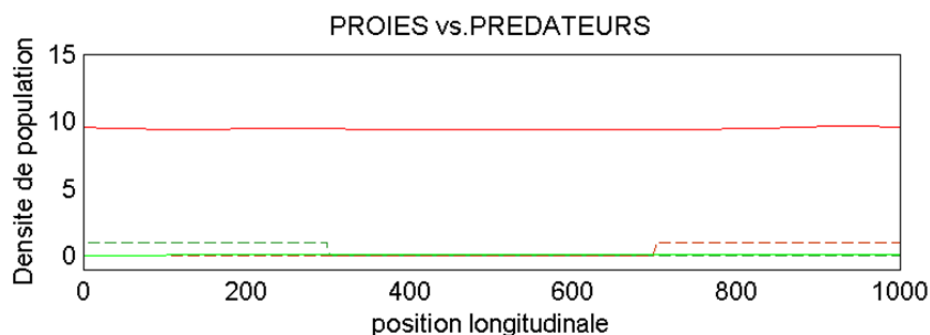


Figure n°12 : Equilibre atteint à $t=410$.

5) La reproductivité des proies r

Lorsque l'on diminue la reproductivité des proies de 50% on peut observer une fois de plus une stabilisation du système, sans une disparition totale des oscillations mais la période est plus grande et l'amplitude très faible ce qui résulte en des oscillations très plates et proches de la valeur moyenne (qui est ici plus faible que la valeur normale).

On peut aussi remarquer une distribution dans l'espace plus lente des prédateurs pendant la phase initiale. Ceci est dû à la diminution locale de la densité de proies, donc les prédateurs convectent moins vite puisque le gradient de densité de proies est plus faible que dans le modèle normal. De plus la faible reproductivité des proies entraîne une diminution de l'amplitude des oscillations par amortissement.

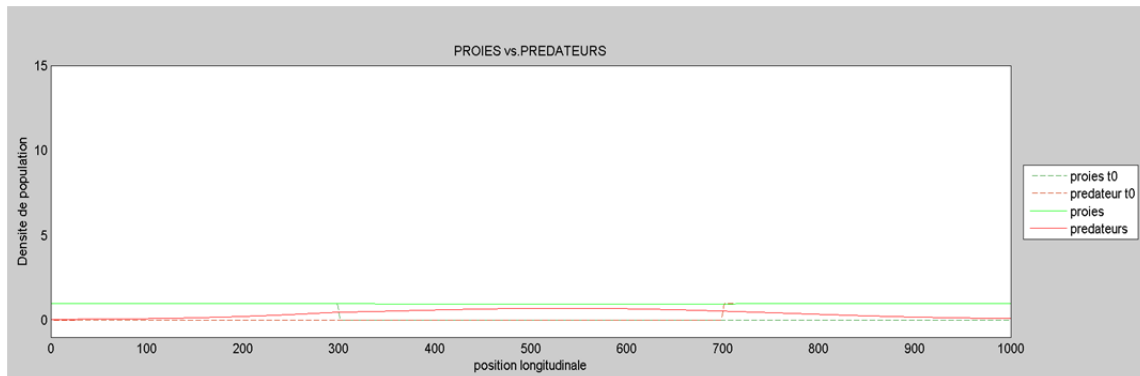


Figure n°13 : diffusion lente des prédateurs, t=450

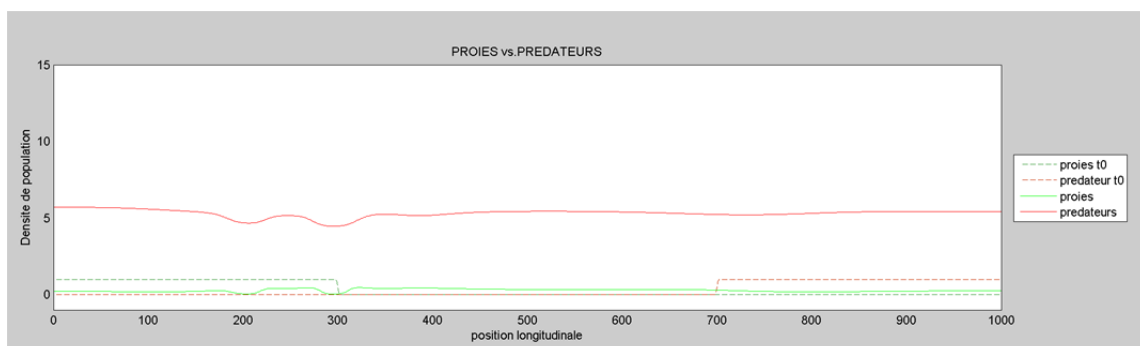


Figure n°14 : Etat d'équilibre avec petites oscillations en t=1000

Lorsque l'on augmente la reproductivité, on peut observer des sous oscillations locales de la densité de population de proies, qui se répercutent sur la densité de population des prédateurs. On peut aussi remarquer la disparition des oscillations caractéristiques du modèle, et une croissance non limitée de la population de prédateurs. Le comportement de la densité de prédateurs est dû au fait que comme la population de proies n'est plus un facteur limitant à la reproduction des prédateurs celle-ci est plus grande que la mortalité des prédateurs à n'importe quel moment, cela veut dire qu'il n'y a plus de diminution globale de la population de prédateurs.

Les petites oscillations de la densité de population de proies sont le témoignage de l'action de la capacité de charge K. En effet en se reproduisant trop vite la population de proies passe brusquement au-dessus de K ce qui entraîne ensuite une diminution brutale et locale de la population, cela donne des petites oscillations locales.

Ces diminutions locales de population de proies se répercutent aussi en de petites diminutions locales de la population de prédateurs.

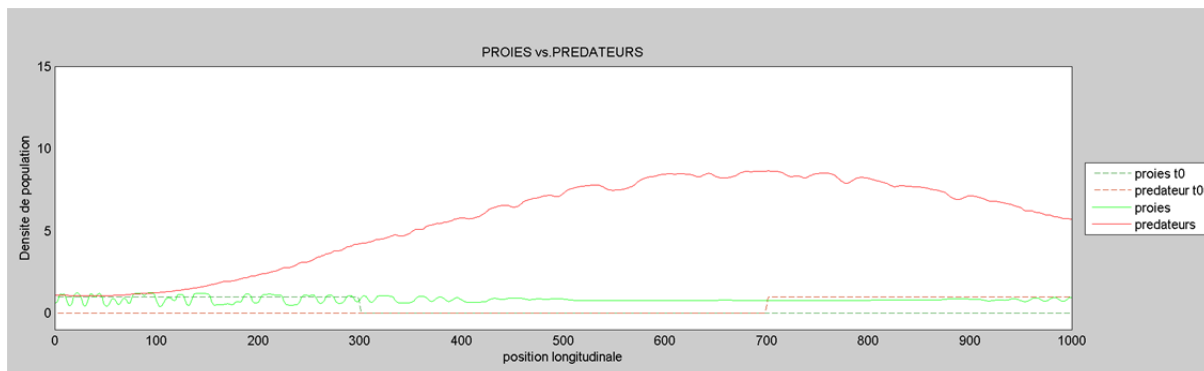


Figure n°15 : oscillations locales des proies et des prédateurs $t=610$

On remarque aussi que l'augmentation de la densité de prédateurs a pour effet de lisser la densité de proies à des temps plus élevés.

V – Conclusions générales

La dynamique des populations est une discipline assez ancienne mais il est assez vite apparu le problème de la longueur de calcul et de la résolution que seuls les ordinateurs pouvaient résoudre. De nombreux modèles de dynamique de population sont actuellement utilisés comme par exemple pour prédire la propagation d'épidémies ou modéliser des interactions inter espèces.

De plus de nombreuses recherches essaient aujourd'hui de modéliser les populations d'animaux sauvages mais également les interactions qu'il peut exister entre elles. C'est dans ce cadre que notre projet s'intègre.

En effet comprendre et chercher à modéliser un système proie/prédateur a été développé dans le cadre de la lutte biologique qui cherche à limiter la prolifération d'organismes ravageurs à l'aide d'autres organismes tout en permettant leur survie afin de conserver la richesse biologique initiale.

Notre projet a mis en évidence la sensibilité de notre modèle face aux différents paramètres et l'existence d'équilibres stables. La modification de ces paramètres nous a notamment permis d'atteindre des régimes stables aux densités de proies faibles et non nulles, ce qui est le but de la lutte biologique.

Nous avons également remarqué des oscillations dans nos densité de population ce qui est observé le plus souvent in vivo. Malgré ces oscillations, parfois de grande amplitude, il n'y a aucune des deux espèces qui ne disparaît.

Le phénomène physique le plus important quant à la stabilité de notre système reste la diffusivité. En effet sans diffusivité on a immédiatement des calculs numériques biologiquement absurdes et menant à des densités infinies.

Nous avons mis en évidence les paramètres induisant moins d'oscillations :

Une mortalité des prédateurs augmentée, la reproductivité des proies amoindrie en sont des exemples. Néanmoins le paramètre qui a induit un équilibre très stable et aux densités de proies faibles est un temps de manipulation augmenté.

Le terme de diffusivité de vitesse, au-delà d'apporter en stabilité au système, reste difficile à justifier biologiquement. En effet on peut lui attribuer une fonction « sociale » pour certaines espèces mais dans la majeure partie des cas cela reste non vérifié. Un possible approfondissement de ce travail consisterai donc à trouver soit une manière alternative de stabiliser la vitesse soit trouver une justification plus précise de ce terme.

BIBLIOGRAPHIE

N. Sapoukhina, (2002) "Modélisation de la dynamique *spatiale* de *communautés trophiques* distribuées et application à la lutte *biologique*", thèse doctorale.

N.Sapoukhina, Y.V.Tyutyunov, R.Arditi (2003), The role of prey taxis in biological control : a spatial theoretical model, The American naturalist 162 (1) : 61-76.

O.N. Bjørnstad, R.A. Ims and X.Lambin (1999), Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony, Trends and ecology & evolution, 14(1) : 427-432

P.Aguirre, J.D. Flores , E.González-Olivares (2014), Bifurcations and global dynamics in a predator-prey model with a strong Allee effect on the prey, and a ratio-dependent functional response, Nonlinear Analysis real world applications, 16 (1) : 235-249

ANNEXE

Fichier init :

```
global h a e m K kappa r deltaN deltaP deltaV L

h=10;           %temps de manipulation de l'aliment
a=0.2;          % efficacité de recherche des prédateurs
e=3.72/5.74;    %efficacité de conversion
m=0.01;         %mortalité des prédateurs
K=1;            %capacité de charge en proies
kappa= 0.005;   %sensibilité des prédateurs aux proies
r=1.9;          %taux de reproduction des ravageurs
deltaN=0.01;    %diffusivité proies (N)
deltaP=0.6;     %" " " " prédateurs(P)
deltaV=0.1;     %" " " " vitesse (V)

L=100;%Longeur du domaine
```

Fichier marche :

```
%fonction escalier continue sur une bande de largeur a et centrée en x
function Y=marche(a,x)

%y=A*x^3+B*x^2+C*x+D

%Résolution d'un système d'équation de 4 équations à 4 inconnues

%f(x-a)=1
%f(x+a)=0
%f'(x-a)=0
%f'(x+a)=0
a=a/2;
A=[ (x-a)^3 (x-a)^2 (x-a) 1;...
    (x+a)^3 (x+a)^2 (x+a) 1;...
    3*(x-a)^2 2*(x-a) 1 0;...
    3*(x+a)^2 2*(x+a) 1 0];
B=[1;0;0;0];
Y=A\B;% coefficient A,B,C et D
```

Fichier gradient :

```
function gradN=gradient(N)
global deltax
n=length(N);
gradN=zeros(1,n);
gradN(1)=(N(2)-N(1))/deltax; %condition de Neumann sur N
gradN(n)=(N(n)-N(n-1))/deltax;
i=2:n-1;
gradN(i)=(N(i+1)-N(i-1))/(2*deltax);
gradN;
```

Fichier affichage :

```
global superp_C

green = [0 1-color 0];
red=[1-color 0 0];

greeninit=[0.2 0.6 0.2];
redinit=[0.8 0.2 0];
orange=[1 0.6 0];

##### PREDATEURS #####
s(1)=subplot(2,2,4); %position de la fenetre
plot(P0,'--','Color',redinit); %affichage courbe initiale
hold on
plot(P,'Color',red);
hold on
plot(V,'Color', orange);
legend('predateur t0','predateurs','vitesse predateurs','Location',...
'southoutside','Orientation','horizontal')
title(s(1),'PREDATEURS','Color',red)
xlabel(s(1),'position longitudinale')
ylabel(s(1),'densite de population')
axis(s(1),[0 ndx -5 15]);
set(gca, 'Ticklength', [0 0])

if superp_C~=1 % voir fichier resolution
    hold off
end

##### PROIES #####
s(2)=subplot(2,2,3);
plot(N0,'--','Color', greeninit);
hold on
plot(N,'Color',green);
hold on
plot(gradN,'m');
legend('proies t0','proies','gradient de proies','Location',...
'southoutside','Orientation','horizontal')

title(s(2),'PROIES','Color',green)
xlabel(s(2),'position longitudinale')
ylabel(s(2),'densite de population')
set(gca, 'Ticklength', [0 0])

if superp_C~=1
    hold off
end

##### PREDATEURS vs. PROIES #####
s(3)=subplot(2,2,1:2);
%suptitle(['ITERATION NUMERO : ' num2str(t) ]);%affichage n° d'itération
plot(N0,'--','Color',greeninit);
hold on
plot(P0,'--','Color',redinit);
hold on
plot(N,'Color',green);
hold on
plot(P,'Color',red);
axis(s(3),[0 ndx -1 15]);
legend('proies t0','predateur
t0','proies','predateurs','Location','eastoutside','Orientation','vertical')
title(s(3),'PROIES vs.PREDATEURS','Color','k')
xlabel(s(3),'position longitudinale')
ylabel(s(3),'Densite de population')
set(gca, 'Ticklength', [0 0])
```

```

% #####      enregistrement des figures      #####
if enregistrer_image==1
    T=num2str(t);
    base='figure';
    name=strcat(base,T, '.png');
    namex=strcat(base,T, '.emf');

    print -dmeta -r0 name
    saveas(gcf,name);
    saveas(gcf,namex);
end

if superp_C~=1
    hold off
end

pause(0.01)

```

Fichier resolution :

```
close
clear all

global h a e m K kappa r deltaN deltaP deltaV L ndt ndx deltax superp_C

enregistrer_image=0; % vaut 1 si on souhaite neregistrer.
change_color=0; %vaut 1 pour des courbes dont la couleur change
superp_C=0; %vaut 1 si on souhaite superposer les courbes

larg_marche=4; % si condition initiale en escalier
init;

ndt = 1000; % Nombre de pas de temps
ncourbe=100;%nombre de courbe à afficher

deltat=1;%le pas de temps vaut 1
ndx=1000; % Nombre d'éléments

deltax=L/ndx;%maille régulière

ntemps=floor(ndt/deltat);%nombre de calculs dans la boucle en temps
compteC=floor(ntemps/ncourbe);%tout les compteC courbe on affiche
k=1;%compteur de courbe

color=0; %pour changement de couleur des courbes
grey=[0.8 0.8 0.8];

fig=figure('units','normalized','outerposition',[0 0 1 1]);
set(fig, 'PaperPositionMode','auto');
set(gcf, 'Color',grey)
set(gcf, 'inverthardcopy','off')

##### Conditions Initiales #####

%      N(i)= 15*exp(-10*(i.*i)); %densité initiale de ravageurs biblio
%      P(i)=6*exp(-100*(i.*i)); %densité initiale de prédateurs biblio
N=zeros(1, ndx);
Y=marche(larg_marche,round(0.3*ndx));
%haut de marche
i=1:(round(0.3*ndx)-3);
N(i)=1;
%descente de marche
i=(round(0.3*ndx)-2):(round(0.3*ndx)+2);
N(i)=Y(1)*i.*i.*i+Y(2)*i.*i+Y(3)*i+Y(4);
%après la marche
i=(round(0.3*ndx)+3):ndx;
N(i)=0;

P=zeros(1, ndx);
Y=marche(-larg_marche,round(0.7*ndx));
%bas de marche
i=1:(round(0.7*ndx)-3);
P(i)=0;
%montée de marche
i=(round(0.7*ndx)-2):(round(0.7*ndx)+2);
P(i)=Y(1)*i.*i.*i+Y(2)*i.*i+Y(3)*i+Y(4);
%haut de marche
i=(round(0.7*ndx)+3):ndx;
P(i)=1;
```

```

V=zeros(1, ndx);%vitesse nulle initialement
N0=N;
P0=P;

FoN=(deltaN*deltat)/(deltax^2);%analogue du nbr de Fourier proies.
FoP=(deltaP*deltat)/(deltax^2);%analogue du nbr de Fourier prédateurs.
FoV=(deltaV*deltat)/(deltax^2);%analogue du nbr de Fourier vitesse.

% Boucle en temps
%=====
for t=1:deltat:ndt

#####          Calcul champ de VITESSE          #####

%=====

gradN= gradient(N);%gradient de proies

% Condition aux limites à l'entrée
V(1)=kappa*gradN(1);%pas d'acceleration

% Condition en sortie
V(ndx)=kappa*gradN(ndx);

% Intégration de l'EDP

#####          V          #####

% Condition aux limites à l'entrée
aCV(1) = 1 ;
aEV(1) = 0;
bV(1)  = V(1);

% Intégration de l'EDP
for i=2:ndx-1 ;
    aWV(i) = -FoV ;
    aCV(i) = 1+2*FoV ;
    aEV(i) = -FoV ;
    bV(i)  = V(i)+deltat*(kappa*gradN(i)) ;
end

% Condition en sortie
aWV(ndx) = 0 ;
aCV(ndx) = 1 ;
bV(ndx)  = V(ndx);

% Résolution V et déduction NcP

V=tridiag(aWV,aCV,aEV,bV);

i=1:ndx;
NcP(i)=V(i)*deltat/deltax;

```

```
##### Calcul champ des différentes populations P etN #####
```

```
% Condition aux limites à l'entrée
```

```
aCN(1) = 1+FoN;
aEN(1) = -FoN ;
bN(1) = N(1)+...
        (deltat)*(r*N(1)*(1-N(1)/K)-(a*N(1)*P(1))/(1+a*h*N(1)));
```

```
aCP(1) =1+FoP;
aEP(1) =-FoP;
bP(1) = NcP(2)*P(2)+(1-NcP(1))*P(1)... convection
        +(deltat)*(e*(a*N(1)*P(1))/(1+a*h*N(1))-m*P(1)) ;
```

```
% Intégration de l'EDP
```

```
i=2:ndx-1 ;
aWN(i) = -FoN*ones(1,ndx-2) ;
aCN(i) = (1+2*FoN)*ones(1,ndx-2) ;
aEN(i) = -FoN*ones(1,ndx-2) ;
bN(i) =N(i) ...
        +(deltat)*(r*N(i).*(1-N(i)/K)-(a*N(i).*P(i))./(1+a*h*N(i)));
```

```
aWP(i) = -FoP*ones(1,ndx-2) ;
aCP(i) = (1+2*FoP)*ones(1,ndx-2) ;
aEP(i) = -FoP*ones(1,ndx-2) ;
bP(i) = NcP(i-1).*P(i-1)+(1-NcP(i)).*P(i)...
        +(deltat)*(e*(a*N(i).*P(i))./(1+a*h*N(i))-m*P(i));
```

```
% Condition en sortie
```

```
aWN(ndx) = -FoN ;
aCN(ndx) = 1+FoN ;
bN(ndx) = N(ndx)+...
        (deltat)*(r*N(ndx)*(1-N(ndx)/K)-(a*N(ndx)*P(ndx))/(1+a*h*N(ndx))) ;
```

```
aWP(ndx) = -FoP ;
aCP(ndx) = 1+FoP ;
bP(ndx) = NcP(ndx-1)*P(ndx-1)+(1-NcP(ndx))*P(ndx)...
        +(deltat)*(e*(a*N(ndx)*P(ndx))/(1+a*h*N(ndx))-m*P(ndx));
```

```
% Résolution
```

```
N=tridiag(aWN,aCN,aEN,bN);
P=tridiag(aWP,aCP,aEP,bP);
```

```
##### Affichage des courbes #####
```

```
if k==compteC || t==ndt
    affichage;
    disp('ITERATION NUMERO : ')
    t
    k=1;
    if color<=0.95 && change_color==1%changement couleur des courbes
        color=color+0.050;
    end
else
    k=k+1;
end
```

```
end
```