



UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

MASTER STATISTIQUES ET SCIENCES DES DONNÉES

Construction stochastique de la réponse fonctionnelle

Etude des dynamiques proies-prédateurs



AUTEUR :
ZAKROUM Anas
SANE Seydou

ENCADRANT :
Pr. CLOEZ Bertrand

2020-2021

Table des matières

1	Aperçu de littérature sur la réponse fonctionnelle	3
2	Réponse fonctionnelle stochastique	5
2.1	Processus de renouvellement	5
2.2	Version stochastique de la réponse fonctionnelle	7
2.2.1	Approximation de la moyenne et de la variance d'une réponse fonctionnelle	7
2.2.2	Décomposition du temps entre deux interactions	8
2.3	Exemple de réponses fonctionnelles	9
2.3.1	Par décomposition du temps entre deux interactions	9
2.3.2	Par ajustement paramétrique	11
3	Expérimentations	13
3.1	Algorithmes de simulation de la réponse fonctionnelle et du nombre d'interactions	13
3.2	Présentation du jeu de données	17
4	Démonstrations des résultats	18
4.1	Processus de Renouvellement	18
4.2	Réponse fonctionnelle	19
4.2.1	Approximation de la moyenne et de la variance d'une réponse fonctionnelle	19
4.2.2	Généralisation de la décomposition du temps entre deux interactions	20
4.2.3	Cas simple : recherche de nourriture dans un espace 2D avec manipulation.	20
4.2.4	Espérance et variance de la réponse fonctionnelle dans l'espace 2D	23
5	Conclusion	25

Introduction

Les interactions entre les individus affectent tous les processus écologiques et la vitesse à laquelle elles se produisent détermine les taux d'échange des ressources dans un écosystème. Elles sont généralement considérées au niveau de la population (ou macroscopique) et sont censées varier avec les densités d'espèces selon une fonction d'interaction généralement appelée réponse fonctionnelle.

La réponse fonctionnelle est le taux de croissance d'une population par rapport à une autre. Dans le cas des interactions prédateurs-proies, elle représente le nombre de proies capturées par un prédateur par unité de temps.

Classiquement la réponse fonctionnelle est étudiée dans un cadre déterministe grâce à des équations différentielles. Cependant de récents travaux suggèrent qu'une approche stochastique de la réponse fonctionnelle permettrait de mieux décrire les interactions entre les proies et les prédateurs.

Le but principal de ce projet est l'étude d'une réponse fonctionnelle basée sur les processus de renouvellement, elle est organisée comme suit :

la première partie débute par un aperçu de littérature sur la réponse fonctionnelle.

La deuxième partie se concentre sur la réponse fonctionnelle stochastique, où on introduit les notions mathématiques nécessaires à la construction de la réponse fonctionnelle stochastique. Nous construisons une réponse fonctionnelle stochastique et nous appliquons les résultats des processus de renouvellement pour l'approximer. Nous présentons également une approche pour construire une réponse fonctionnelle selon des hypothèses précises

Dans la troisième partie, nous faisons une simulation de la réponse fonctionnelle construite grâce à des simulations et discutons les résultats trouvés.

Finalement, la quatrième partie est dédiée aux démonstrations des résultats.

1 Aperçu de littérature sur la réponse fonctionnelle

Un des aspects étudiés en écologie est l'étude des interactions entre deux populations au cours du temps. Nous pouvons imaginer dans ce cadre, des interactions de type proie-prédateur entre deux espèces x, y , où x est le prédateur et y est la proie.

Les dynamiques décrivant ces interactions peuvent être modélisées par un système couplant l'évolution de la taille des prédateurs avec la taille des proies au cours du temps.[2]

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = f_y(y) - g_y(y, x)x \\ \frac{dx}{dt} = f_x(y)x \end{cases} \quad (1)$$

L'évolution de la population des proies y au cours du temps est généralement constituée d'un terme $f_y(y)$ qui représente sa croissance et d'un terme $g_y(y, x)$ appelé réponse fonctionnelle qui représente le nombre de proies mangées par unité de temps par prédateur.

L'évolution de la population des prédateurs x est caractérisée par un terme $f_x(y)$ qui représente la variation de la densité des prédateurs comme fonction de la variation de la densité des proies appelé réponse numérique. Quantité à laquelle est soustraite la mortalité naturelle du prédateur.

Il existe plusieurs formes de la réponse fonctionnelle ou chacune dépend d'un certain nombre d'hypothèses.

L'écologiste C. S. Holling connu pour ses travaux en écologie comportementale s'est consacré pendant sa carrière à l'étude des interactions de type proie-prédateur. Ses premiers travaux sur la prédation ont donné lieu à une série d'articles, où il a développé en 1959 la notion de réponse fonctionnelle. Nous présentons dans ce qui suit quelques formes de réponses fonctionnelles proposées par C. S. Holling en 1959[3] et qui sont devenues classiquement utilisées dans l'étude des interactions proies prédateurs.

Holling de type I Holling(1959)[3] reprend l'idée d'une réponse fonctionnelle comme une relation linéaire avec la densité de la proie (proposée par Lotka en 1925). Holling suggère que le taux de recherche de proie ne dépend pas de la densité des proies et qu'un taux de saturation chez le prédateur peut être atteint si ce dernier n'arrive plus à ingérer de proies.

$$g_y(y) = \begin{cases} \lambda_y y & \forall y < \bar{y} \\ \lambda_y \bar{y} & \forall y \geq \bar{y}. \end{cases} \quad (2)$$

où λ_y est le taux d'attaque de la proie par le prédateur et \bar{y} , le seuil de saturation.

Holling de type II En 1959, C. S. Holling(1959)[3] répertorie un certain nombre d'expériences qui mettent en évidence les limites d'une réponse fonctionnelle linéaire. Il observe qu'une augmentation de la densité des proies s'accompagne souvent par l'augmentation du nombre de proies attaquées et finit par se stabiliser à partir d'un certain seuil. Il propose alors une nouvelle réponse fonctionnelle décrivant ce phénomène en prenant en compte le temps moyen h_y que prend le prédateur à manger une proie.

$$g_y(y) = \frac{\lambda_y y}{1 + h_y y}. \quad (3)$$

Cette réponse fonctionnelle suggère un ralentissement du taux de prédation à cause des limitations biologiques du prédateur à rechercher et à consommer sa proie. Par conséquent, le nombre de proies

tuées finit par se stabiliser et la prédation atteint une "saturation" lorsque les proies sont abondantes. Ce type de réponse fonctionnelle a été observé dans des travaux plus récent chez une large variété d'espèces comme des insectes, des poissons ou encore des acariens.

Holling de type III Une expérience menée par Holling sur des musaraignes suggère qu'il est possible pour le prédateur de passer par une phase d'apprentissage afin d'améliorer sa stratégie de chasse, ou encore de changer de régime alimentaire ; quand la densité des proies est trop faible, le prédateur doit apprendre à repérer sa proie et développer une stratégie d'attaque efficace. Lorsque la densité des proies augmente, alors le taux d'attaque augmente rapidement et la prédation finit par atteindre un état de saturation lorsque les proies sont abondantes.

La réponse fonctionnelle de Holling de type III prend la forme

$$g_y(y) = \frac{\lambda_y y^2}{1 + h_y y^2}. \quad (4)$$

2 Réponse fonctionnelle stochastique

Dans cette partie, nous présentons une version stochastique de la réponse fonctionnelle. Contrairement au modèle déterministe qui se repose sur une construction phénoménologique de la réponse fonctionnelle en décrivant des dynamiques de prédation à l'échelle de la communauté/population, le modèle stochastique qu'on développe dans ce rapport[1] se base sur des dynamiques à l'échelle individuelle comme le temps de recherche de proies, le succès ou pas de ces recherches, ou tout autre activité (qui peut être propre à une espèce en particulier) satisfaisant des conditions de dépendance du temps. Le temps est alors considéré comme aléatoire et donc le nombre de proies consommées dans une fenêtre de temps sera aussi une variable aléatoire.

La réponse fonctionnelle stochastique est dérivée ensuite à partir de ces éléments en considérant le nombre de proies consommées comme un processus stochastique dit de renouvellement[5]

Nous commençons dans cette partie par introduire les processus de renouvellement et quelques-unes de leurs caractéristiques en temps long. Nous utilisons ensuite ces caractéristiques pour approximer la réponse fonctionnelle (cette fois de nature aléatoire) afin d'en extraire une moyenne et un intervalle de confiance.

2.1 Processus de renouvellement

Les processus de renouvellement sont des processus stochastiques à temps continu, à valeurs positives dénombrant les occurrences d'un événement d'intérêt. Les temps $(T_n)_{n \in \mathbb{N}}$ entre deux occurrences consécutives sont considérés comme étant des variables aléatoires indépendantes et identiquement distribuées.

Un processus de renouvellement se construit au fur et à mesure du temps comme suit :

- La première occurrence de l'événement se produit au temps T_1 .
- La deuxième occurrence de l'événement se produit au temps $T_1 + T_2$.
- \vdots
- La n^{me} occurrence de l'événement se produit au temps $S_n = T_1 + T_2 + \dots + T_n$.

A l'occurrence du premier événement, le processus vaut 1. Ensuite, à chaque occurrence, le processus effectue un saut de 1. La valeur du processus à un temps donné $t \geq 0$ est donc le nombre d'occurrences de l'événement d'intérêt jusqu'au temps t .

Définition 1. Soit $(T_n)_{n \in \mathbb{N}}$ une suite de variables aléatoires intégrables, strictement positives, indépendantes et identiquement distribuées telles que pour tout $n \in \mathbb{N}^*$, $\mathbb{P}(T_n > 0) > 0$, en adoptant la convention $T_0 = 0$. Soit $t \in \mathbb{R}_+$.

On pose :

$$N_t = \sum_{n \geq 1} \mathbb{1}_{\{S_n \leq t\}} = \sup \{n \in \mathbb{N} : S_n \leq t\} \quad (5)$$

où $S_n = \sum_{i=1}^n T_i$.

On appelle $\{N_t, t \geq 0\}$ un processus de renouvellement.

En notant μ_{S_n} la distribution de S_n , alors μ_{S_n} est la convolution des distributions des T_i , pour i allant de 1 jusqu'à n .

Il est donc généralement compliqué de déterminer la loi du processus avec cette propriété. Néanmoins, il est possible de décrire le comportement asymptotique de ces processus comme nous allons

développer dans ce qui suit.

Le processus $\{N_t; t > 0\}$ tend vers l'infini quand t tend vers l'infini. Cependant $\frac{N_t}{t}$, présente des comportements de stabilité asymptotique. Afin d'avoir une idée intuitive du comportement de $\frac{N_t}{t}$, nous pouvons voir le processus comme une fonction de t en considérant par exemple une réalisation du processus $\{N_t; t > 0\}$ pour un $\omega \in \Omega$ fixé.

La Figure 1[6] illustre cet exemple.

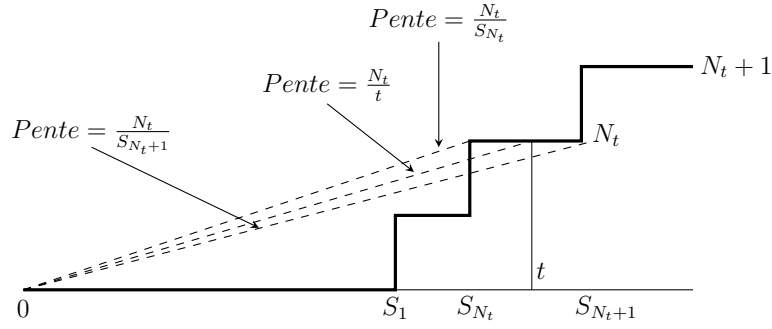


FIGURE 1 – Comparaison des pentes $\frac{N_t}{S_{N_t+1}}$, $\frac{N_t}{t}$, $\frac{N_t}{S_{N_t}}$, avec N_t le nombre d'occurrences comptées par le processus à l'instant t et S_{N_t} est la durée écoulée jusqu'à la dernière occurrence au temps t . De manière similaire, S_{N_t+1} est la durée écoulée jusqu'à l'occurrence de l'arrivée suivante juste après t . [6]

Notons que pour un t donné, $\frac{N_t}{t}$ représente la pente d'une droite passant par l'origine et par le point (t, N_t) . Notons aussi que t se trouve entre le temps S_{N_t} où se produit la N_t^{eme} occurrence et le temps S_{N_t+1} où se produit la $N_t + 1^{eme}$ occurrence.

Entre deux occurrences, le processus est constant. Lorsque t augmente (entre deux occurrences), cette pente décroît, et ce, jusqu'à l'occurrence de l'événement d'intérêt suivant où elle effectue un saut (car N_t s'itère de 1).

Nous pouvons exprimer le comportement de la pente et l'encadrer pour chaque paire (t, N_t) .

Ainsi pour toute paire (t, N_t) , on a :

$$\frac{N_t}{S_{N_t}} \geq \frac{N_t}{t} \geq \frac{N_t}{S_{N_t+1}}. \quad (6)$$

Comme le processus N_t effectue des sauts de 1, la quantité $\frac{N_t}{S_{N_t}}$ s'itère au fur et à mesure que les occurrences se produisent : $1/S_1, 2/S_2, \dots, n/S_n, \dots$. Enfin loi des grands nombre nous assure la convergence de $\frac{N_t}{t}$ grâce l'encadrement dans l'inégalité ci-dessus.

Nous pouvons maintenant énoncer les résultats suivants.

Théorème 1. Soit $\{N_t, t \geq 0\}$ un processus de renouvellement, alors

$$\mathbb{E}(T_1) > 0 \text{ et } \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_t}{t} = \frac{1}{\mathbb{E}(T_1)}. \quad (7)$$

Pour les détails mathématiques, voir démonstration 1.

Théorème 2. Soit $\{N_t, t \geq 0\}$ un processus de renouvellement. Soit T_1 telle que $\mathbb{E}[T_1] = \mu < \infty$ et $\mathbb{V}(T_1) = \sigma^2 < \infty$ avec $\sigma^2 \neq 0$. Alors,

$$\sqrt{\frac{t\mu^3}{\sigma^2}} \left(\frac{N_t}{t} - \frac{1}{\mu} \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}(0, 1). \quad (8)$$

Pour les détails mathématiques, voir **démonstration 2**.

Dans la suite, les résultats ci-dessus nous permettrons, sous certaines hypothèses, de donner une approximation de la réponse fonctionnelle. L'événement d'intérêt du processus de renouvellement désignera la capture de la proie et nous permettra de construire la réponse fonctionnelle.

2.2 Version stochastique de la réponse fonctionnelle

Soient e_x, e_y et e_z (on peut considérer plus d'éléments) trois ensembles représentant une communauté de trois espèces différentes, avec x, y et $z \in \mathbb{R}_+$, la taille (ou la densité) de chaque espèce dans l'environnement. Soit $N_\Delta(x, y, z)$ le nombre de fois où un individu d'une espèce e_x interagit avec succès avec d'autres individus d'une espèce donnée (éventuellement d'une même espèce) pendant une période donnée Δ . La réponse fonctionnelle $R(x, y, z)$ peut être définie par :

$$R(x, y, z) = \frac{N_\Delta(x, y, z)}{\Delta}.$$

Supposons que les interactions entre individus ont un effet négligeable sur la taille des populations et que la période de temps Δ est suffisamment grande pour que de nombreuses interactions se reproduisent.

Sous cette hypothèse, le temps entre $(k-1)^{eme}$ et k^{eme} interaction noté $T_k(x, y, z)$ est une variable aléatoire dont la distribution est indépendante de k , mais dépend généralement de x, y et z .

Le nombre d'interactions N_Δ pendant une période Δ est donc une variable aléatoire déduite comme suit :

$$N_\Delta = k \quad \text{si} \quad T_1 + \dots + T_k \leq \Delta < T_1 + \dots + T_k + T_{k+1}.$$

2.2.1 Approximation de la moyenne et de la variance d'une réponse fonctionnelle

En supposant N_Δ important c'est-à-dire Δ grand mais que l'environnement ne change pas pendant ce temps (i.e que la variation des densités x, y et z est négligeable), la moyenne et la variance de la réponse fonctionnelle $R(x, y, z)$ peuvent être approximées grâce au **théorème 2** par :

$$R(x, y, z) \overset{\text{loi}}{\approx} \frac{1}{\mathbb{E}(T(x, y, z))} + \mathcal{N} \left(0, \frac{1}{\Delta} \frac{\mathbb{V}(T(x, y, z))}{\mathbb{E}(T(x, y, z))^3} \right). \quad (9)$$

Pour les détails mathématiques, voir **démonstration 3**.

Ainsi, le temps moyen entre deux interactions réussies $\mathbb{E}(T)$ et sa variance $\mathbb{V}(T)$ nous renseignent sur la moyenne de la réponse fonctionnelle et son intervalle de confiance grâce à l'approximation normale.

Afin de donner une forme explicite à la réponse fonctionnelle, la prochaine étape est de décomposer le temps $T(x, y, z)$ selon les différents événements susceptibles de se produire entre deux interactions.

2.2.2 Décomposition du temps entre deux interactions

On suppose que le temps entre deux interactions peut être décomposé en plusieurs étapes indépendantes et ordonnées.

Soient e_x un prédateur et e_y une proie (la troisième espèce e_z est ignorée dans cet exemple pour des raisons de simplicité). On suppose que le prédateur e_x a deux activités : recherche et manipulation de la proie si sa capture est réussie. Soient T_m le temps de manipulation et T_r le temps de recherche de la proie. Lors de la recherche de proie, on a deux possibilités :

- Soit la proie est capturée et dans ce cas, on parle de succès,
- soit elle n'est pas capturée et c'est donc l'échec.

Une telle expérience aléatoire à deux issues, le succès ou l'échec est dite épreuve de Bernoulli.

Si la capture est réussie dès la première tentative, le temps d'une interaction est :

$$T(x, y) = T_r^{(1)}(x, y) + T_m(x, y).$$

Si la capture échoue, le prédateur doit faire une nouvelle tentative qui prend un nouveau temps aléatoire $T_r^{(2)}$ et donc :

$$T(x, y) = T_r^{(1)}(x, y) + T_r^{(2)}(x, y) + T_m(x, y).$$

Ainsi de suite.

Le nombre d'essais nécessaires pour obtenir le premier succès est une variable aléatoire qui suit une loi géométrique dont le paramètre est la probabilité de succès.

Dans ce qui suit, la notation (x, y, z) est abandonnée pour ne pas surcharger les notations, mais le lecteur doit garder à l'esprit que toutes les variables aléatoires dépendent généralement de x, y, z .

Généralisation de la décomposition du temps entre deux interactions :

La décomposition du temps entre deux interactions peut être généralisée pour plusieurs activités. Soit \mathcal{A} l'ensemble (fini) des activités nécessaires pour réaliser une nouvelle interaction réussie et $|\mathcal{A}|$ son cardinal.

Soit $T_a \geq 0$ le temps aléatoire nécessaire pour effectuer une activité donnée $a \in \mathcal{A}$ et $p_a \in [0, 1]$ la probabilité que cette activité se termine avec succès.

Soit G_a le nombre aléatoire de tentatives que l'individu doit effectuer avant de réussir l'activité a . Le nombre aléatoire G_a est une variable aléatoire suivant une distribution géométrique de paramètre p_a .

Nous pouvons alors écrire :

$$T = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} T_a^{\Sigma}$$

avec T_a^{Σ} le temps total passé pour que l'activité a se termine avec succès et donné par :

$$T_a^{\Sigma} = \sum_{i=1}^{G_a} T_a^{(i)}$$

où les variables aléatoires $T_a^{(i)}$, $i \in \{1, 2, \dots, G_a\}$ sont indépendantes et ont la même distribution.

Nous pouvons maintenant calculer la moyenne et la variance de l'intervalle de temps T entre deux interactions.

Proposition 1. *Avec les mêmes hypothèses que précédemment on a :*

$$\mathbb{E}(T) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \frac{\mathbb{E}(T_a)}{p_a} \quad (10)$$

et

$$\mathbb{V}(T) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \left(\frac{\mathbb{V}(T_a)}{p_a} + \frac{1 - p_a}{p_a^2} \mathbb{E}(T_a)^2 \right). \quad (11)$$

Pour les détails mathématiques voir : **démonstration 4**.

Nous obtenons finalement une approximation de la réponse fonctionnelle en remplaçant les expressions de la moyenne et de la variance données respectivement par l'**eq. (10)** et de l'**eq. (11)** sur l'approximation de la réponse fonctionnelle donnée par l'**eq. (9)**. Pour y parvenir, il faut connaître le temps T_a que prend l'activité a et la probabilité p_a qui y est assignée, pour tout $a \in \mathcal{A}$. Tous les deux dépendant généralement de la densité des espèces dans la communauté. Ces quantités peuvent être déterminées de manière empirique, ou spécifiées explicitement dans divers contextes écologiques.

2.3 Exemple de réponses fonctionnelles

2.3.1 Par décomposition du temps entre deux interactions

Dans cette section, nous montrons comment des versions stochastiques des réponses fonctionnelles classiques peuvent être dérivées en supposant des processus simples au niveau des individus pour les activités de recherche et de manipulation.

Notre objectif est de déterminer la moyenne et la variance du nombre d'interactions entre un individu e_x et des individus e_y pendant un temps Δ . Nous supposons que le temps T entre deux interactions dans un environnement donné (x, y, z) peut être décomposé en un temps de recherche T_r et un temps de manipulation T_m . Alors l'ensemble des activités \mathcal{A} est :

$$\mathcal{A} = \{r, m\}.$$

Nous supposons que la manipulation réussit toujours ($p_m = 1$) et que la capture d'un individu e_y a une probabilité p_r de réussir. Si la recherche échoue, l'individu commence une nouvelle phase de recherche ou arrête la recherche si le temps total Δ est atteint. A partir des équations citées dans la **proposition 1** ci-dessus, nous pouvons calculer l'espérance et la variance du temps séparant deux interactions entre l'individu e_x et les individus e_y :

$$\mathbb{E}(T) = \frac{1}{p_r} \mathbb{E}(T_r) + \mathbb{E}(T_m) \quad (12)$$

et

$$\mathbb{V}(T) = \frac{\mathbb{V}(T_r)}{p_r} + \frac{1 - p_r}{p_r^2} \mathbb{E}(T_r)^2 + \mathbb{V}(T_m) \quad (13)$$

qui donnent une approximation de la réponse fonctionnelle grâce à [eq. \(9\)](#).

Afin de donner une expression explicite de la moyenne et de la variance du temps entre deux interactions $\mathbb{E}(T)$ et $\mathbb{V}(T)$, les équations [eq. \(12\)](#) et [eq. \(13\)](#) montrent que nous devons maintenant spécifier la moyenne et la variance du temps pour chaque activité. Ici, le temps moyen $\mathbb{E}(T_r)$ et la variance $\mathbb{V}(T_r)$ du temps de recherche de l'individu e_y , la probabilité d'interagir efficacement avec un individu une fois trouvé (p_r), et le temps nécessaire pour la manipulation de la proie ($\mathbb{E}(T_m)$ et $\mathbb{V}(T_m)$). En d'autres termes, nous devons spécifier explicitement comment les individus se déplacent dans l'espace et comment les interactions ont lieu.

Cas simple : recherche de nourriture dans un espace 2D avec manipulation. Nous supposons qu'un individu e_x chasse dans un espace 2D de taille L^2 , où y individus sont uniformément répartis sur un treillis carré, tel que la distance entre deux individus e_y est $\frac{L}{\sqrt{y}-1}$. L'emplacement de l'individu e_x est choisi de manière aléatoire dans l'espace 2D et nous voulons calculer l'espérance et la variance de la distance $D(y)$ qui le sépare de l'individu e_y le plus proche. La [Figure 2](#) illustre cet exemple.

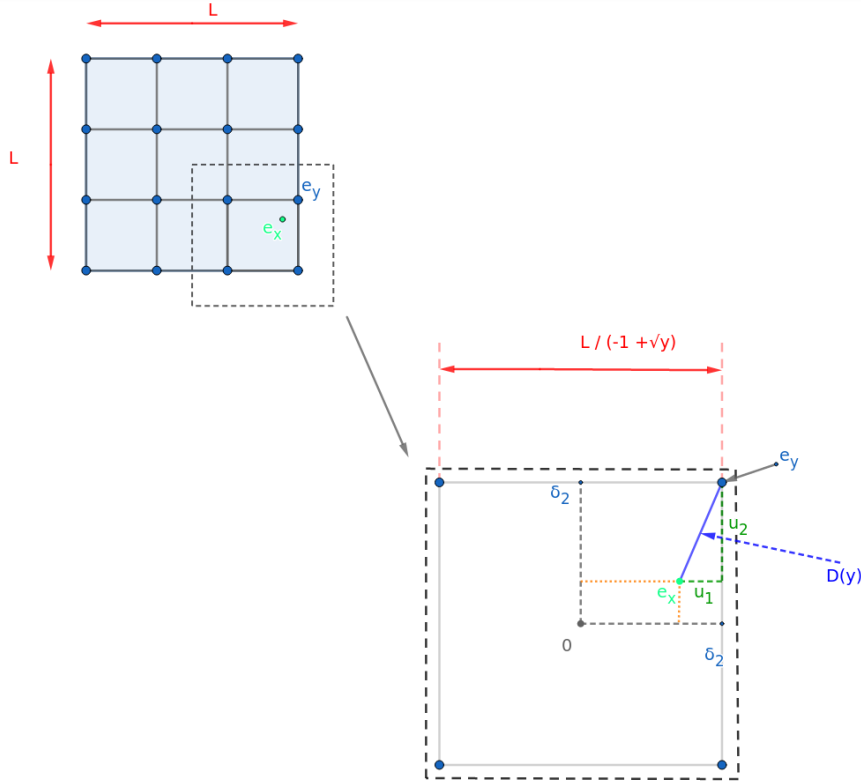


FIGURE 2 – Représentation graphique de la position de l'individu e_x placé aléatoirement à la recherche de la proie e_y la plus proche dans un espace à deux dimensions

Les distances horizontales u_1 et verticales u_2 entre e_x et e_y sont supposés suivre des distributions uniformes dans l'intervalle $[0, \delta_2]$ avec $\delta_2 = \frac{L}{2(\sqrt{y}-1)}$, ce qui donne :

$$\mathbf{E}(D(y)) = \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1 du_2 = C_2^E \frac{L}{2(\sqrt{y}-1)} \quad (14)$$

et

$$\mathbf{E}(D(y)^2) = \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \int_0^{\delta_2} (u_1^2 + u_2^2) du_1 du_2 = C_2^V \left(\frac{L}{2(\sqrt{y} - 1)} \right)^2. \quad (15)$$

Avec $C_2^E = \frac{\sqrt{2} + \log(1 + \sqrt{2})}{3}$ et $C_2^V = 2/3$.

Pour les détails mathématiques, voir [démonstration 5](#).

Nous supposons aussi que l'individu e_x a une connaissance parfaite du milieu où il se trouve et se déplace en ligne droite vers la proie e_y la plus proche à une vitesse v . Ensuite, on utilise la relation $T_r = \frac{D(y)}{v}$ pour retrouver le temps moyen de recherche T_r et sa variance.

Ceci, nous permet de récupérer la moyenne de la réponse fonctionnelle et son intervalle de confiance suivant l'approximation de l'[eq. \(9\)](#) :

$$\mathbb{E}(R) = \frac{\sqrt{y} - 1}{\frac{L}{2v} C_2^E + (\sqrt{y} - 1) c_y} \quad (16)$$

$$\mathbb{V}(R) = \frac{1}{\Delta} \frac{\left(\frac{L}{2v}\right)^2 (\sqrt{y} - 1) (C_2^V - C_2^E)}{\left(c_y (\sqrt{y} - 1) + C_2^E \frac{L}{2v}\right)^3}. \quad (17)$$

Pour les détails mathématiques, voir [démonstration 6](#).

2.3.2 Par ajustement paramétrique

Nous avons établi dans la section précédente une approximation de la réponse fonctionnelle grâce à la théorie du renouvellement, que nous rappelons ci dessous.

$$R(x, y, z) = \frac{N_\Delta}{\Delta} \stackrel{loi}{\approx} \frac{1}{\mathbf{E}(T(x, y, z))} + \mathcal{N}\left(0, \frac{1}{\Delta} \frac{\mathbf{V}(T(x, y, z))}{\mathbf{E}(T(x, y, z))^3}\right) \quad (9)$$

Soit un prédateur qui se trouve dans un environnement avec x proies e_x . Supposons que le temps nécessaire pour rencontrer une proie est une variable aléatoire $\tau \sim \text{Exp}(c)$, $c > 0$. Alors le temps pour rencontrer la première proie est le plus petit temps pour rencontrer les autres proies: $T_r = \min\{\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_x\}$. Comme les temps des de rencontre de proies sont supposés indépendants, alors on a

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(T_r > t) &= \mathbb{P}(\min\{\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_x\} > t) \\ &= \mathbb{P}(T_r > t) = \mathbb{P}(\tau_1 > t, \tau_2 > t, \dots, \tau_x > t) \\ &= \prod_{i=1}^x \mathbb{P}(\tau_i > t) \\ &= \mathbb{P}(\tau_i > t)^x \\ &= S_\tau(t)^x \\ &= S_\tau(xt) \end{aligned}$$

Où $\Omega \rightarrow \mathbb{R}_+$ est la fonction de survie. Donc on a $T_r \sim \text{Exp}(cx)$

Notre objectif est d'estimer grâce le paramètre c de la loi exponentielle du temps de recherche avec l'estimateur du maximum de vraisemblance.

On a

$$\mathbb{E}(T_r) = \frac{1}{cx} \text{ et } \mathbb{V}(T) = \frac{1}{(cx)^2}$$

Supposons que :

- l'on dispose d'un échantillon N_i , $i \in \{1, \dots, n\}$ de taille n du nombre de proies mangées sur une durée Δ ,
- le prédateur se situe dans un environnement où le nombre de proies x est constant,
- le temps entre deux interactions réussies $T(x)$ suit une loi $\text{Exp}(cx)$ i.e, le temps de manipulation T_m est nul.

On souhaite trouver un estimateur du maximum de vraisemblance de c .

On a n_i issu de $N_i \sim \mathcal{N}(cx_i, cx_i)$ (quitte à poser $\Delta x = x$ on retrouve le cas général). Alors La vraisemblance est :

$$L(c, n_1, \dots, n_n) = \prod_{i=1}^n \frac{1}{\sqrt{2\pi cx_i}} e^{-\frac{1}{2cx_i}(n_i - cx_i)^2}.$$

On a que la log vraisemblance est à une constante additive près égal à :

$$c \mapsto \sum_{i=1}^n \left(\frac{-1}{2} \ln(c) - \frac{1}{2} \frac{(n_i - cx_i)^2}{cx_i} \right).$$

On optimise donc la fonction (en multipliant par $-\frac{2}{n}$ et supprimant la constante),

$$g : c \mapsto \ln(c) + \frac{1}{c} A_n + c B_n,$$

avec

$$A_n = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{n_i^2}{x_i}, \quad B_n = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i.$$

on a

$$g'(c) = \frac{1}{c} - \frac{1}{c^2} A_n + B_n = 0 \Leftrightarrow B_n c^2 + c - A_n = 0.$$

Le discriminant est

$$\Delta = 1 + 4B_n A_n,$$

et on estime donc c avec

$$\hat{c}_n = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B_n A_n}}{2B_n}.$$

Par le **théorème 3** on a :

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{N_i^2}{x_i} - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{\mathbf{E}[N_i^2]}{x_i} \right) = 0,$$

et, en posant $\bar{x} = \lim_{n \rightarrow +\infty} B_n$ (et en supposant que cette quantité converge), on trouve

$$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{\mathbf{E}[N_i^2]}{x_i} = -\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{\mathbf{E}[N_i]^2 + \mathbf{Var}(N_i)}{x_i} \rightarrow c^2 \bar{x} + c.$$

Finalement, on a le résultat de convergence suivant :

$$\hat{c}_n = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B_n A_n}}{2B_n} \rightarrow \frac{-1 + \sqrt{1 + 4c\bar{x} + 4c^2\bar{x}^2}}{2\bar{x}} = c.$$

3 Expérimentations

Dans cette partie, nous allons voir des applications des exemples cités dans la [section 2.3](#). Nous allons nous consacrer dans un premier temps à la simulation d'un environnement de chasse à deux dimensions où les proies sont réparties de manière équidistante sur un treillis carré de comme présenté dans la [fig. 2](#) et un autre environnement où les proies sont réparties de manière uniforme. Ensuite, nous allons utiliser le jeu de données des lynx et des lièvres pour faire un ajustement paramétrique sur le temps de chasse où on estime les paramètres de la loi du temps de chasse par maximum de vraisemblance.

3.1 Algorithmes de simulation de la réponse fonctionnelle et du nombre d'interactions

Nous supposons que le prédateur a une connaissance parfaite de son environnement et se déplace à une vitesse constante vers la proie la plus proche. L'algorithme (1) propose une décomposition du déroulement d'une interaction entre les proies et le prédateur.

Algorithm 1: Interaction

Input: Position des proies,
Position du prédateur,
 v : vitesse du prédateur,
 p_r : Probabilité de succès de l'attaque,
 T_h : Temps de manipulation,

Output: T_k Temps de l'interaction, Proie capturée

```
1  $T_k \leftarrow 0$  Temps de l'interaction
2  $succes\_attaque \leftarrow 0$ 
3 while  $succes\_attaque = 0$  do
4   Générer une nouvelle position du prédateur
5   Lancer une attaque :
6   Calculer la distance à la proie la plus proche
7   Calculer le temps de l'attaque  $\tau_s$  par la relation  $\tau_s = \frac{D}{v}$ 
8    $T_k \leftarrow T_k + \tau_s$ 
9    $succes\_attaque \leftarrow \mathcal{Bern}(p_r)$ 
10 Proie capturée  $\leftarrow$  Dernière proie attaquée
11  $T_k \leftarrow T_k + T_h$ 
12 return  $T_k$ , Proie capturée
```

L'algorithme (1) est nécessaire à la construction de l'estimation de la réponse fonctionnelle. Cette fois, la fenêtre de temps Δ est prise en compte. L'algorithme (2) calcule le temps moyen d'une interaction par la méthode de Monte-Carlo et sa variance et donne en sortie une estimation de la réponse fonctionnelle grâce à l'[eq. \(9\)](#).

Algorithm 2: Réponse fonctionnelle

Input: Δ : Fenêtre de temps,
 N : Nombre de proies,
Informations sur le prédateur : v vitesse du prédateur, T_h temps de manipulation,
 p_r : Probabilité de succès de l'attaque

Output: Estimation de la réponse fonctionnelle, Variance de la réponse fonctionnelle

```
1 Générer les positions des proies
2  $T^\Sigma = 0$     (Contrôle l'arrêt de la boucle)
3 while  $N > 0$  et  $T^\Sigma < \Delta$  do
4   Générer une nouvelle position pour le prédateur
5   Lancer Interaction (1).
6   Récupérer le temps d'interaction  $T_k$  et la proie capturée
7    $N \leftarrow N - 1$     (Enlever la proie capturée de l'environnement)
8    $T^\Sigma \leftarrow T^\Sigma + T_k$ 
9 Calculer le temps moyen d'une interaction par la méthode de Monte-Carlo
10 return La réponse fonctionnelle et sa variance
```

Enfin, nous présentons ci-dessous un algorithme qui calcule le nombre moyen d'interactions dans une fenêtre de temps Δ

Algorithm 3: Nombre d'interactions

Input: Δ : Fenêtre de temps,
 M : Nombre de simulations,
 N : Nombre de proies,
Output: $\mathbb{E}(N_\Delta)$: Nombre moyen d'interactions

```
1 for  $i$  allant de 1 à  $M$  do
2   Générer les positions des proies
3    $N_\Delta \leftarrow 0$ 
4    $T^\Sigma \leftarrow 0$ 
5   while  $N_\Delta < N$  et  $T^\Sigma < \Delta$  do
6     Générer une nouvelle position pour le prédateur
7     Lancer Interaction (1)
8     Récupérer  $T_k$ 
9      $T^\Sigma \leftarrow T^\Sigma + T_k$ 
10     $N_\Delta \leftarrow N_\Delta + 1$ 
11 Calculer le nombre moyen d'interactions par la méthode de Monte-Carlo
12 return Le nombre moyen d'interactions
```

Nous allons maintenant appliquer ces algorithmes à l'environnement où les proies sont réparties de manière équidistante comme étudié dans la [section 2.3](#) et un deuxième environnement où les proies sont réparties de manière uniformes. Nous présentons les hypothèses posées à chaque cas de figure et calculons la réponse fonctionnelle et le nombre moyen d'interactions.

Surface de l'environnement	Fenêtre de temps	Vitesse de déplacement du prédateur	Probabilité de succès de l'attaque	Temps de manipulation de la proie
1000 km ²	1 an	70km/h	0.5	10 minutes

TABLE 1 – Paramètres considérés dans la génération des deux environnements. Dans la simulation, les distances sont exprimées en mètres et le temps est exprimé en secondes pour assurer l'approximation de la réponse fonctionnelle. La fenêtre de temps considérée est 1 an et demi, ce qui représente le dixième de la durée de vie du lynx.

Résultats pour l'environnement 2D, proies équidistantes En utilisant les hypothèses ci-dessus avec la considération d'un temps de manipulation constant entre deux interactions, nous retrouvons les résultats suivant. Nous obtenons les résultats suivants

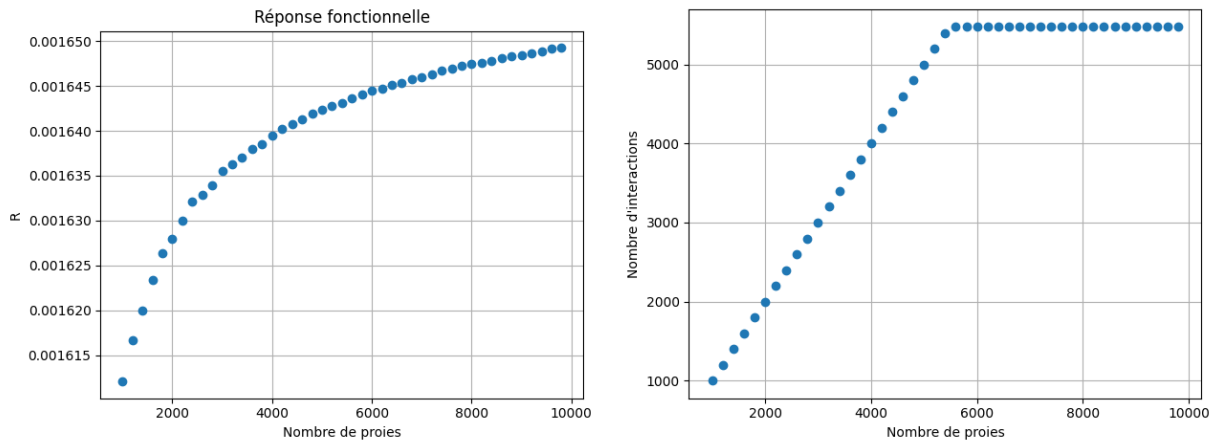


FIGURE 3 – Réponse fonctionnelle et nombre d'interaction moyen par densité de proies. La figure à gauche représente la réponse fonctionnelle, la figure à droite représente le nombre d'interactions moyen par densité de proies. L'environnement considéré est un espace 2D où les proies sont réparties de manière équidistantes

Résultats pour l'environnement 2D, proies uniformément réparties Dans cet environnement, les proies sont réparties de manière uniforme. Leurs positions sur le plan sont générées selon une loi uniforme dans l'intervalle $[0, L]$, ou L^2 représente la taille de l'espace. Nous utilisons les mêmes paramètres que précédemment pour générer l'environnement.

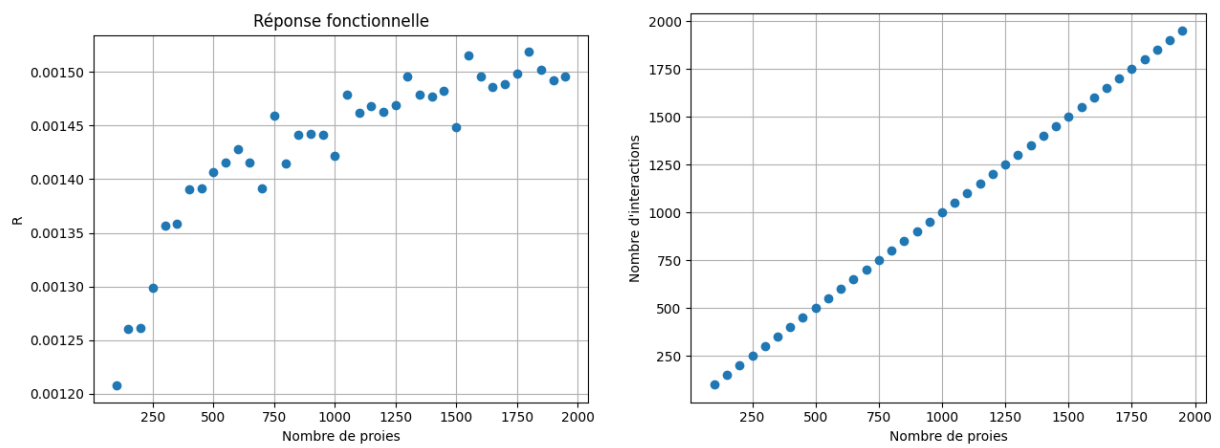


FIGURE 4 – Réponse fonctionnelle et nombre d’interaction moyen par densité de proies. La figure à gauche représente la réponse fonctionnelle, la figure à droite représente le nombre d’interactions moyen par densité de proies. L’environnement considéré est un espace 2D où les proies sont réparties de manière uniforme.

Discussion Les hypothèses considérées nous permettent de retrouver une réponse fonctionnelle s’apparentant à une réponse fonctionnelle de Holling II. La figure à droite représente le nombre d’interactions réussies dans la fenêtre de temps considérée. La fenêtre de temps considérée est très grande relativement aux nombres de proies considérés et à la taille de l’espace, par conséquent nous retrouvons des variances très petites (négligeables).

La méthodologie considérée dans la décomposition du temps entre deux interactions, au final revient à poser des hypothèses sur des mécanismes à échelle individuelle. Il est donc tout à fait possible en utilisant d’autres paramètres d’observer d’autres types de réponses fonctionnelles avec des variances non négligeable. Il serait donc opportun dans de tels cas là d’utiliser l’approximation de la réponse fonctionnelle par la loi afin d’en tirer un intervalle de confiance.

3.2 Présentation du jeu de données

Nous disposons d'un jeu de données contenant l'évolution des tailles de populations de lièvres et de lynx au Canada. La Figure 4, nous montre l'évolution de ces populations de lynx et de lièvres entre 1845 et 1935.

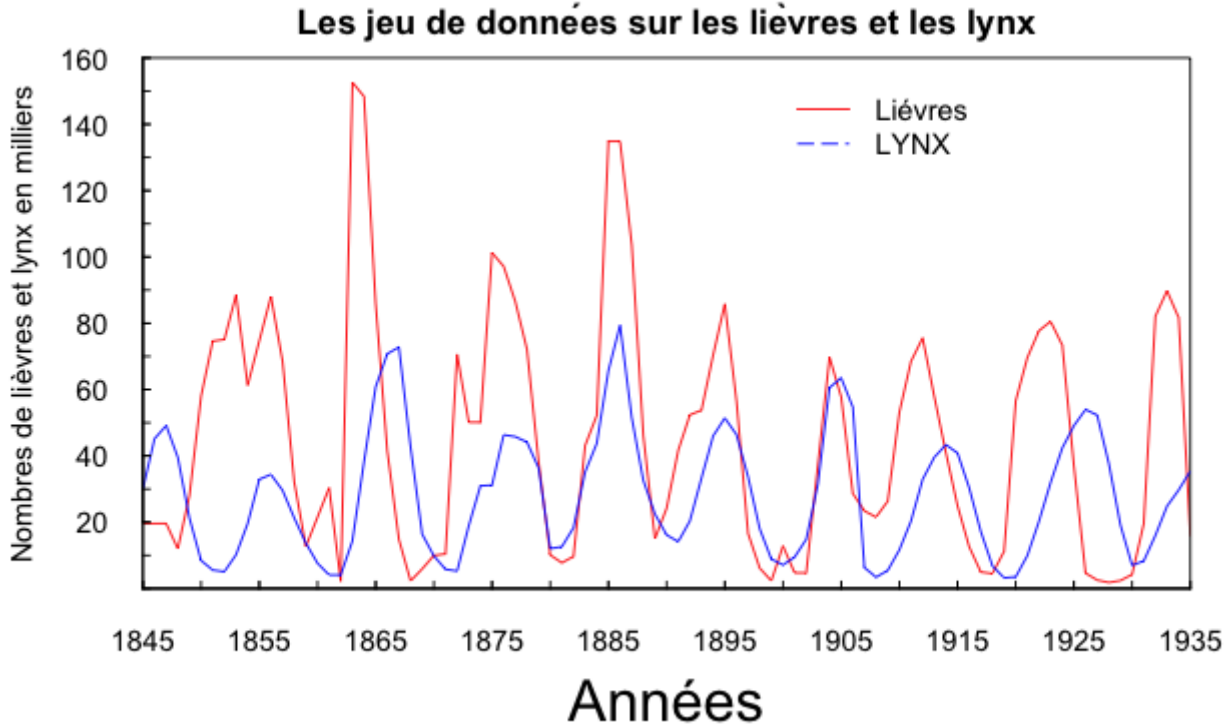


FIGURE 5 – Representation de la population des lynx et des lièvres entre 1845 et 1935.

Afin d'estimer le paramètre c , nous avons besoin, pour chaque année, de la population totale des lièvres ainsi que le nombre d'interactions (i.e. le nombre de lièvres capturés par les lynx), tels que montré par l'expression

$$\hat{c}_n = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B_n A_n}}{2B_n},$$

inferred par l'estimateur de vraisemblance. Cependant, cette dernière information (le nombre d'interactions) n'est pas disponible dans le jeu de données.

Par ailleurs, la croissance de la population des lièvres à chaque année peut être décrite par trois composantes principales selon la relation suivante :

croissance = naissance - décès naturel - décès par interaction

Connaissant la croissance de la population des lièvres, nous ne pouvons pas déduire les décès par interaction, car les informations sur les naissances et les décès naturels ne sont pas fournies.

Donc, nous ne pouvons pas estimer le paramètre c à partir du jeu de données fourni.

4 Démonstrations des résultats

4.1 Processus de Renouvellement

Démonstration 1. du *théorème 1*

Pour le premier point :

On a par hypothèse que $T_1 > 0$. Alors $\mathbb{E}(T_1) > 0$.

Pour le second point :

On a par l'*eq. (6)*

$$\frac{S_{N_t}}{N_t} \leq \frac{t}{N_t} \leq \frac{S_{N_t+1}}{N_t}$$

Par la loi forte des grands nombres, on a $S_{N_t}/N_t \rightarrow \mathbb{E}(T_1)$ p.s.

Donc, d'une part, comme

$$\frac{S_{N_t}}{N_t} \leq \frac{t}{N_t}$$

Alors

$$\mathbb{E}(T_1) \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} \frac{t}{N_t}$$

D'autre part,

$$\begin{aligned} \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{t}{N_t} &\leq \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{S_{N_t+1}}{N_t} \\ \iff \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{t}{N_t} &\leq \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{S_{N_t+1}}{N_t + 1} \frac{N_t + 1}{N_t} \\ \iff \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{t}{N_t} &\leq \mathbb{E}(T_1) \end{aligned}$$

Ainsi, $\frac{N_t}{t} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \frac{1}{\mathbb{E}(T_1)}$.

■

Démonstration 2. du *théorème 2*.

On a par la construction de N_t

$$\begin{aligned} \frac{S_{N_t}}{N_t} &\leq \frac{t}{N_t} \leq \frac{S_{N_t+1}}{N_t} \\ \iff \sqrt{N_t} \left(\frac{S_{N_t}}{N_t} - \mu \right) &\leq \sqrt{N_t} \left(\frac{t}{N_t} - \mu \right) \leq \sqrt{N_t} \left(\frac{S_{N_t+1}}{N_t} - \mu \right) \end{aligned}$$

Comme $N_t \rightarrow +\infty$ p.s quand $t \rightarrow +\infty$.

Alors, d'après le T.C.L

$$\sqrt{N_t} \left(\frac{S_{N_t}}{N_t} - \mu \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}(0, \sigma^2)$$

et

$$\sqrt{N_t} \left(\frac{S_{N_t+1}}{N_t} - \mu \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}(0, \sigma^2)$$

Donc

$$\sqrt{N_t} \left(\frac{t}{N_t} - \mu \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}(0, \sigma^2).$$

D'autre part, comme $\frac{N_t}{t} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{p.s.} \frac{1}{\mu}$, alors $\sqrt{\frac{t}{N_t}} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{p.s.} \sqrt{\mu}$ puisque la racine carrée est continue. Et donc, par le Lemme de Slutsky on obtient :

$$\sqrt{\frac{t}{N_t}} \times \sqrt{N_t} \left(\frac{t}{N_t} - \mu \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \sqrt{\mu} \mathcal{N}(0, \sigma^2).$$

En simplifiant, on obtient

$$\sqrt{t} \left(\frac{t}{N_t} - \mu \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}(0, \mu \sigma^2).$$

Ensuite en appliquant la δ - méthode avec la fonction $g : x \mapsto \frac{1}{x}$, de dérivée $g'(x) = -\frac{1}{x^2}$, on obtient :

$$\begin{aligned} \sqrt{t} \left(g\left(\frac{t}{N_t}\right) - g(\mu) \right) &\xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}\left(0, g'(\mu)^2 \mu \sigma^2\right) \\ \iff \sqrt{t} \left(\frac{N_t}{t} - \frac{1}{\mu} \right) &\xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}\left(0, \frac{\sigma^2}{\mu^3}\right). \end{aligned}$$

Finalement, on obtient :

$$\sqrt{\frac{t\mu^3}{\sigma^2}} \left(\frac{N_t}{t} - \frac{1}{\mu} \right) \xrightarrow{\mathcal{L}} \mathcal{N}(0, 1).$$

■

4.2 Réponse fonctionnelle

4.2.1 Approximation de la moyenne et de la variance d'une réponse fonctionnelle

Démonstration 3. Par définition on a :

$$R(x, y, z) = \frac{N_{\Delta}(x, y, z)}{\Delta} \tag{18}$$

Par le **théorème 2**, on a :

$$\begin{aligned} \sqrt{\frac{\Delta\mu^3}{\sigma^2}} \left(\frac{N_{\Delta}(x, y, z)}{\Delta(x, y, z)} - \frac{1}{\mu} \right) &\overset{loi}{\approx} \mathcal{N}(0, 1). \\ \text{Donc } \frac{N_{\Delta}}{\Delta(x, y, z)} - \frac{1}{\mu} &\overset{loi}{\approx} \sqrt{\frac{\sigma^2}{\Delta(x, y, z)\mu^3}} \mathcal{N}(0, 1) \\ \frac{N_{\Delta}(x, y, z)}{\Delta(x, y, z)} &\overset{loi}{\approx} \frac{1}{\mu} + \sqrt{\frac{\sigma^2}{\Delta(x, y, z)\mu^3}} \mathcal{N}(0, 1) \\ \frac{N_{\Delta}(x, y, z)}{\Delta(x, y, z)} &\overset{loi}{\approx} \frac{1}{\mu} + \mathcal{N}\left(0, \frac{\sigma^2}{\Delta(x, y, z)\mu^3}\right) \end{aligned}$$

Or comme $\mathbf{V}(T(x, y, z)) = \sigma^2$ et $\mathbf{E}(T(x, y, z)) = \mu$

alors on obtient finalement :

$$\frac{N_{\Delta(x,y,z)}}{\Delta(x,y,z)} \stackrel{loi}{\approx} \frac{1}{\mathbf{E}(T(x,y,z))} + \mathcal{N}\left(0, \frac{\mathbf{V}(T(x,y,z))}{\Delta(x,y,z)\mathbf{E}(T(x,y,z))}\right)$$

D'où

$$R(x,y,z) \stackrel{loi}{\approx} \frac{1}{\mathbf{E}(T(x,y,z))} + \mathcal{N}\left(0, \frac{\mathbf{V}(T(x,y,z))}{\Delta(x,y,z)\mathbf{E}(T(x,y,z))}\right).$$

4.2.2 Généralisation de la décomposition du temps entre deux interactions

Démonstration 4. de la *proposition 1*.

$T = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} T_a^\Sigma$ avec, $T_a^\Sigma = \sum_{i=1}^{G_a} T_a^{(i)}$ où les variables aléatoires $T_a^{(i)}$, $i \in \{1, 2, \dots, G_a\}$ sont indépendantes et ont la même distribution.

Espérance :

$$\mathbf{E}(T) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \mathbf{E}(T_a^\Sigma) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \mathbf{E}\left(\sum_{i=1}^{G_a} T_a^{(i)}\right).$$

Comme d'une part les T_a^i sont i.i.d et indépendantes à G_a et d'autre part $\mathbf{E}(G_a) = \frac{1}{p_a}$, et $\mathbf{E}(T_a^i) = \mathbf{E}(T_a)$ sont finies, alors par le *théorème 4* (eq. (19)) on a :

$$\mathbf{E}\left(\sum_{i=1}^{G_a} T_a^{(i)}\right) = \mathbf{E}(G_a)\mathbf{E}(T_a).$$

$$D'où \mathbf{E}(T) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \frac{\mathbf{E}(T_a)}{p_a}.$$

Variance :

$$\mathbf{V}(T) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \mathbf{V}(T_a^\Sigma) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \mathbf{V}\left(\sum_{i=1}^{G_a} T_a^{(i)}\right)$$

Comme $\mathbf{V}(G_a) = \frac{1-p_a}{p_a^2}$ et $\mathbf{V}(T_a^i) = \mathbf{V}(T_a)$ sont finies, alors par le *théorème 4* (eq. (20)) on a :

$$\begin{aligned} \mathbf{V}\left(\sum_{i=1}^{G_a} T_a^i\right) &= \mathbf{E}(G_a)\mathbf{V}(T_a) + (\mathbf{E}(T_a))^2\mathbf{V}(G_a) \\ &= \frac{\mathbf{V}(T_a)}{p_a} + \frac{1-p_a}{p_a^2}\mathbf{E}(T_a)^2 \end{aligned}$$

$$D'où \mathbf{V}(T) = \sum_{a=1}^{|\mathcal{A}|} \left(\frac{\mathbf{V}(T_a)}{p_a} + \frac{1-p_a}{p_a^2}\mathbf{E}(T_a)^2 \right).$$

4.2.3 Cas simple : recherche de nourriture dans un espace 2D avec manipulation.

Démonstration 5. de l'eq. (14) et de l'eq. (15)

$$\begin{aligned} \mathbf{E}(D(y)) &= \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1 du_2 \\ &= \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \left(\int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1 \right) du_2 \end{aligned}$$

Calculons d'abord l'intégrale $\int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1$:

On a d'une part par intégration par partie,

$$\begin{aligned} \int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1 &= \left[u_1 \sqrt{u_1^2 + u_2^2} \right]_0^{\delta_2} - \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 \\ &= \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} - \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 \end{aligned}$$

et d'autre part,

$$\begin{aligned} \int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1 &= \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2 + u_2^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 \\ &= \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 + \int_0^{\delta_2} \frac{u_2^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 \\ &= \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 + \int_0^{\delta_2} \frac{u_2}{\sqrt{(\frac{u_1}{u_2})^2 + 1}} du_1 \\ &= \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 + u_2 \left[\operatorname{argsinh}\left(\frac{u_1}{u_2}\right) \right]_0^{\delta_2} \\ &= \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 + u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) \end{aligned}$$

Ainsi on peut déduire $\int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1$:

$$\int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 + u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) = \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} - \int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1$$

ce qui implique que :

$$\int_0^{\delta_2} \frac{u_1^2}{\sqrt{u_1^2 + u_2^2}} du_1 = \frac{1}{2} \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} - \frac{1}{2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right)$$

D'où :

$$\begin{aligned} \int_0^{\delta_2} \sqrt{u_1^2 + u_2^2} du_1 &= \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} - \frac{1}{2} \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} + \frac{1}{2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) \\ &= \frac{1}{2} \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} + \frac{1}{2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) \end{aligned}$$

Alors :

$$\begin{aligned} \mathbf{E}(D(y)) &= \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \left(\frac{1}{2} \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} + \frac{1}{2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) \right) du_2 \\ &= \frac{1}{2\delta_2} \int_0^{\delta_2} \sqrt{\delta_2^2 + u_2^2} du_2 + \frac{1}{2\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) du_2 \\ &= \frac{1}{2\delta_2} \left(\frac{1}{2} \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + \delta_2^2} + \frac{1}{2} \delta_2^2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{\delta_2}\right) \right) + \frac{1}{2\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) du_2 \\ &= \frac{\delta_2}{4} \sqrt{2} + \frac{\delta_2}{4} \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{1}{2\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} u_2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) du_2 \quad \text{avec } \operatorname{argsinh}(1) = \ln(1 + \sqrt{2}). \end{aligned}$$

Par intégration par partie :

$$\begin{aligned}
\int_0^{\delta_2} u_2^2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) du_2 &= \left[\frac{1}{3} u_2^3 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) \right]_0^{\delta_2} + \frac{\delta_2}{3} \int_0^{\delta_2} \frac{u_2}{\sqrt{1 + \left(\frac{\delta_2}{u_2}\right)^2}} du_2 \\
&= \frac{1}{3} \delta_2^3 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{\delta_2}\right) + \frac{\delta_2}{3} \int_0^{\delta_2} \frac{u_2}{\sqrt{1 + \left(\frac{\delta_2}{u_2}\right)^2}} du_2 \\
&= \frac{1}{3} \delta_2^3 \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{\delta_2}{3} \int_0^{\delta_2} \frac{u_2}{\sqrt{1 + \left(\frac{\delta_2}{u_2}\right)^2}} du_2
\end{aligned}$$

Et,

$$\begin{aligned}
\int_0^{\delta_2} \frac{u_2}{\sqrt{1 + \left(\frac{\delta_2}{u_2}\right)^2}} du_2 &= \left[u_2 \sqrt{u_2^2 + \delta_2^2} \right]_0^{\delta_2} - \int_0^{\delta_2} \sqrt{u_2^2 + \delta_2^2} du_2 \\
&= \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + \delta_2^2} - \left(\frac{1}{2} \delta_2 \sqrt{\delta_2^2 + \delta_2^2} + \frac{1}{2} \delta_2^2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{\delta_2}\right) \right) \\
&= \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{\delta_2}\right) \\
&= \frac{1}{2} \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \ln(1 + \sqrt{2})
\end{aligned}$$

Donc :

$$\begin{aligned}
\int_0^{\delta_2} u_2^2 \operatorname{argsinh}\left(\frac{\delta_2}{u_2}\right) du_2 &= \frac{1}{3} \delta_2^3 \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{\delta_2}{3} \left(\frac{1}{2} \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \\
&= \frac{\delta_2}{3} \left(\delta_2^2 \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{1}{2} \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \\
&= \frac{\delta_2}{3} \left(\frac{1}{2} \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \ln(1 + \sqrt{2}) \right)
\end{aligned}$$

D'où finalement on a :

$$\begin{aligned}
\mathbf{E}(D(y)) &= \frac{\delta_2}{4} \sqrt{2} + \frac{\delta_2}{4} \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{1}{2\delta_2^2} \frac{\delta_2}{3} \left(\frac{1}{2} \delta_2^2 \sqrt{2} - \frac{1}{2} \delta_2^2 \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \\
&= \delta_2 \left(\frac{1}{4} \sqrt{2} + \frac{1}{4} \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{1}{6} \left(\frac{1}{2} \sqrt{2} - \frac{1}{2} \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \right) \\
&= \delta_2 \left(\frac{1}{4} \sqrt{2} + \frac{1}{4} \ln(1 + \sqrt{2}) + \frac{1}{12} \sqrt{2} - \frac{1}{12} \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \\
&= \delta_2 \left(\frac{4}{12} \sqrt{2} + \frac{4}{12} \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \\
&= \delta_2 \left(\frac{1}{3} \sqrt{2} + \frac{1}{3} \ln(1 + \sqrt{2}) \right) \\
\mathbf{E}(D(y)) &= \frac{\sqrt{2} + \ln(1 + \sqrt{2})}{3} \frac{L}{2(\sqrt{y} - 1)}
\end{aligned}$$

Ainsi $C_2^E = \frac{\sqrt{2} + \ln(1 + \sqrt{2})}{3}$

$$\begin{aligned}
\mathbf{E}(D(y)^2) &= \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \int_0^{\delta_2} (u_1^2 + u_2^2) du_1 du_2 \\
&= \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \left(\int_0^{\delta_2} (u_1^2 + u_2^2) du_1 \right) du_2 \\
&= \frac{1}{\delta_2^2} \int_0^{\delta_2} \left(\frac{1}{3} \delta_2^3 + \delta_2 u_2^2 \right) du_2 \\
&= \frac{1}{\delta_2^2} \left(\frac{1}{3} \delta_2^3 \delta_2 + \frac{1}{3} \delta_2 \delta_2^3 \right) \\
&= \frac{2}{3} \delta_2^2
\end{aligned}$$

D'où $C_2^V = 2/3$.

4.2.4 Espérance et variance de la réponse fonctionnelle dans l'espace 2D

Démonstration 6. de l'*eq. (16)* et *eq. (17)*

Esperance Le prédateur se déplace en ligne droite. Alors le temps pour capturer la proie est $T_r = \frac{D(y)}{v}$. Et donc :

$$\begin{aligned}
\mathbb{E}[R] &= \frac{1}{\mathbb{E}[T]} \\
&= \frac{1}{\frac{1}{p_r} \mathbb{E}[T_r] + \mathbb{E}[T_m]} \\
&= \frac{1}{\frac{1}{p_r} \frac{1}{v} \mathbb{E}[D(y)] + \mathbb{E}[T_m]} \quad \text{avec } p_r = 1, \mathbb{E}[T_m] = c_y \\
&= \frac{1}{\frac{1}{v} C_2^E \frac{L}{2\sqrt{y}-1} + \mathbb{E}[T_m]} \\
&= \frac{\sqrt{y} - 1}{\frac{L}{2v} C_2^E + (\sqrt{y} - 1) c_y}.
\end{aligned}$$

Variance On a : $\text{Var}(R) = \frac{1}{\Delta} \frac{\text{Var}(T)}{\mathbb{E}[T]^3}$ avec $\text{Var}(T) = \frac{T_r}{p_r} + \frac{1-p_r}{p_r^2} \mathbb{E}[T_r]^2 + \text{Var}(T_m)$ où $p_r = 1$, et $T_m = cte$.

$$\begin{aligned}
\text{Var}(T) &= \text{Var}(T_r) \\
&= \frac{1}{v^2} \text{Var}(D(y)) \\
&= \frac{1}{v^2} \left(\mathbb{E}[D(y)^2] - \mathbb{E}[D(y)]^2 \right) \\
&= \frac{1}{v^2} \left(C_2^V \left(\frac{L}{2(\sqrt{y}-1)} \right)^2 - \left(C_2^E \frac{L}{2(\sqrt{y}-1)} \right)^2 \right) \\
&= \frac{1}{v^2} \left(\left(\frac{L}{2(\sqrt{y}-1)} \right)^2 \left(C_2^V - C_2^{E^2} \right) \right)
\end{aligned}$$

et,

$$\mathbb{E}[T]^3 = \left(\frac{\frac{L}{2v} C_2^E - (\sqrt{y}-1)c_y}{\sqrt{y}-1} \right)^3$$

$$\begin{aligned}
\text{Donc } \frac{\text{Var}(T)}{\mathbb{E}[T]^3} &= \frac{\frac{1}{v^2} \left(\left(\frac{L}{2(\sqrt{y}-1)} \right)^2 \left(C_2^V - C_2^{E^2} \right) \right)}{\left(\frac{\frac{L}{2v} C_2^E + (\sqrt{y}-1)c_y}{\sqrt{y}-1} \right)^3} (\sqrt{y}-1)^3 \\
&= \frac{(\frac{L}{2v})^2 (\sqrt{y}-1) (C_2^V - C_2^E)}{\left(c_y (\sqrt{y}-1) + C_2^E \frac{L}{2v} \right)^3} \\
\text{D'où } \text{Var}(R) &= \frac{1}{\Delta} \frac{(\frac{L}{2v})^2 (\sqrt{y}-1) (C_2^V - C_2^E)}{\left(c_y (\sqrt{y}-1) + C_2^E \frac{L}{2v} \right)^3}.
\end{aligned}$$

5 Conclusion

Pour conclure, l'objectif de ce rapport était de présenter un modèle stochastique décrivant l'interaction proie-prédateur. Cette démarche reposait sur certaines propriétés du modèle déterministe (Holling), mais aussi sur des résultats théoriques du processus de renouvellement.

Par ailleurs, pour avoir un exemple d'approximation de la réponse fonctionnelle on a d'une part déterminé la moyenne et la variance du nombre d'interaction entre un individu e_x et les individus e_y pendant un temps Δ , et d'autre part calculé le maximum de vraisemblance d'un échantillon $N_i(x_i)$ de taille n du nombre de proies mangées sur une durée Δ .

Enfin, on a des algorithmes de simulation de la réponse fonctionnelle et du nombre (moyen) d'interactions entre les proies et les prédateurs dans une fenêtre de temps Δ qui peut être prise en compte ou pas. Une simulation d'un processus de renouvellement, d'un jeu de données lynx-lièvre et pour finir, nous avons fait des codes en python sur un prédateur, un environnement uniforme et un environnement treillis carré. Dans la suite de ce rapport, il serait bien de montrer comment la réponse fonctionnelle intervient dans le système déterministe proie-prédateur de Lotka-Volterra.

Annexe

Théorèmes utilisés

Théorème 3. (Kolmogorov)

Soit $(X_k)_{k \in \mathbb{N}^*}$ une suite de variables aléatoires indépendantes non identiquement distribuées telle que :

i) pour tout $n \geq 1$, $\mathbb{E}(X_k^2) < +\infty$;

ii) il existe une suite (a_k) de réels strictement positifs qui tend en croissant vers $+\infty$ telle que

$$\sum_{k=1}^{+\infty} \frac{\text{Var}(X_k)}{a_k^2} < +\infty.$$

Alors $(S_n - \mathbb{E}S_n)/a_n$ converge presque sûrement vers 0. Si de plus $a_n^{-1}\mathbb{E}S_n \rightarrow m$, S_n/a_n converge p.s. vers m .

Théorème 4. Soit Y une variable aléatoire entière et positive telle que $\mathbf{E}(Y) < +\infty$. Soit X_1, X_2, \dots, X_Y une suite variables aléatoires iid qui sont indépendantes de Y et telle que $\mathbf{E}(X_1) < +\infty$. Alors

$$\mathbf{E} \left(\sum_{k=1}^Y X_k \right) = \mathbf{E}(Y) \mathbf{E}(X_1). \quad (19)$$

De plus, si on suppose que $\mathbf{V}(Y) < +\infty$ et $\mathbf{V}(X_1) < +\infty$. Alors

$$\mathbf{V} \left(\sum_{k=1}^Y X_k \right) = \mathbf{E}(Y) \mathbf{V}(X_1) + (\mathbf{E}(X_1))^2 \mathbf{V}(Y). \quad (20)$$

Code

Predateur

```
import numpy as np
class Predator(object):

    def __init__(self, speed, handling_time, success_prob):
        self.speed = speed
        self.success_prob = success_prob
        self.handling_time = handling_time
        self.x = 0
        self.y = 0
        self.z = 0

    def set_position(self, x=0, y=0, z=0):
        self.x = x
        self.y = y
        self.z = z

    def get_position(self):
        return np.array((self.x, self.y, self.z))

    def attack(self, preys):
        prey_pos = np.array([prey.get_position() for prey in preys])
        pred_pos = self.get_position()
        distances = np.linalg.norm(prey_pos - pred_pos, axis=1)
        D = np.min(distances)
        attack_time = D / self.speed # tau_s
        attacked_prey = np.argmin(distances)
        return attack_time, attacked_prey
```

Environnement uniforme

```
import numpy as np
from .environment import Environment

class UniformEnvironment(Environment):

    def __init__(self, length, preys=None, predator=None):
        super().__init__(preys=preys, predator=predator)
        self._length = length

    def set_preys_positions(self):
        x = np.random.uniform(0., self._length, len(self._preys))
        y = np.random.uniform(0., self._length, len(self._preys))
        for i in range(len(self._preys)):
            self._preys[i].set_position(x[i], y[i])
```

```

def set_predator_position(self):
    x = np.random.uniform(0., self._length)
    y = np.random.uniform(0., self._length)
    self._predator.set_position(x, y)

def interaction_response(self, delta, n_simulations=1000):
    """
        Returns
        - the expected value of the number of interactions
        - the variance of the number of interactions
    """
    interactions = list()
    for i in range(n_simulations):
        self.set_preys_positions()
        preys = self._preys.copy()
        n_interactions = 0
        T_sum = 0
        while len(preys) > 0 and T_sum < delta:
            # interact
            Tk = 0
            attack_succeeded = 0
            while attack_succeeded == 0:
                self.set_predator_position()
                attack_time, attacked_prey = self._predator.attack(preys)
                Tk += attack_time
                attack_succeeded = \
                    np.random.binomial(n=1, p=self._predator.success_prob)
            preys.pop(attacked_prey)
            Tk += self._predator.handling_time
            # update
            T_sum += Tk
            n_interactions += 1
        interactions.append(n_interactions)
    E = np.mean(interactions)
    V = np.std(interactions) ** 2
    return E, V

def functional_response(self, delta):
    """
        Returns
        - the expected value of R
        - the variance of R
    """
    self.set_preys_positions()
    preys = self._preys.copy()
    T_sum = 0
    T = list()
    while len(preys) > 0 and T_sum < delta:
        # interact

```

```

Tk = 0
attack_succeeded = 0
while attack_succeeded == 0:
    self.set_predator_position()
    attack_time, attacked_prey = self._predator.attack(preys)
    Tk += attack_time
    attack_succeeded = \
        np.random.binomial(n=1, p=self._predator.success_prob)
preys.pop(attacked_prey)
Tk += self._predator.handling_time
# update
T_sum += Tk
T.append(Tk)
E_T = np.mean(T)
V_T = np.std(T) ** 2
mu = 1. / E_T
var = V_T / (delta * E_T ** 3)
R = np.random.normal(mu, np.sqrt(var))
return R, var

```

Environnement treillis carré

```

import numpy as np
from .environment import Environment

```

```

class LatticeEnvironment(Environment):

```

```

    def __init__(self, length, preys=None, predator=None):
        super().__init__(preys=preys, predator=predator)
        self._length = length
        self._delta_2 = length / (np.sqrt(len(preys)) - 1)
        self._n_preys = len(preys)
        self._preys = self._preys[:4]

    def set_preys_positions(self):
        self._preys[0].set_position(0., 0.)
        self._preys[1].set_position(0., self._delta_2)
        self._preys[2].set_position(self._delta_2, 0.)
        self._preys[3].set_position(self._delta_2, self._delta_2)

    def set_predator_position(self):
        x = np.random.uniform(0., self._delta_2)
        y = np.random.uniform(0., self._delta_2)
        self._predator.set_position(x, y)

    def interaction_response(self, delta, n_simulations=1000):
        """
        Returns

```

```

        - the expected value of the number of interactions
        - the variance of the number of interactions
    """
    interactions = list()
    for i in range(n_simulations):
        self.set_preys_positions()
        T_sum = 0
        n_interactions = 0
        while n_interactions < self._n_preys and T_sum < delta:
            # interact
            Tk = 0
            attack_succeeded = 0
            while attack_succeeded == 0:
                self.set_predator_position()
                attack_time, attacked_prey = self._predator.attack(self._preys[attacked_prey])
                Tk += attack_time
                attack_succeeded = \
                    np.random.binomial(n=1, p=self._predator.success_prob)
            Tk += self._predator.handling_time
            # update
            T_sum += Tk
            n_interactions += 1
        interactions.append(n_interactions)
    E = np.mean(interactions)
    V = np.std(interactions) ** 2
    return E, V

def functional_response(self, delta, max_interactions=1000):
    """
    Returns
        - the expected value of R
        - the variance of R
    """
    self.set_preys_positions()
    T_sum = 0
    n_interactions = 0
    T = list()
    while n_interactions < self._n_preys and T_sum < delta:
        # interact
        Tk = 0
        attack_succeeded = 0
        while attack_succeeded == 0:
            self.set_predator_position()
            attack_time, attacked_prey = self._predator.attack(self._preys[attacked_prey])
            Tk += attack_time
            attack_succeeded = \
                np.random.binomial(n=1, p=self._predator.success_prob)
        Tk += self._predator.handling_time
        # update
        T_sum += Tk

```

```

        n_interactions += 1
        T.append(Tk)
    E_T = np.mean(T)
    V_T = np.std(T) ** 2
    mu = 1. / E_T
    var = V_T / (delta * E_T ** 3)
    R = np.random.normal(mu, np.sqrt(var))
    return R, var

```

simulation d'un processus de renouvellement

```

window <- 15 # fenetre de temps
x <- 50 # nombre de proies
c <- 0.025 # paramètre exponentielle
n <- 0 # nombres de proies mangées init à 0
k <- 1 # indice utilisé dans while
t <- c(0) # S_n = \sum T_i
while(n < x){ # tant que nb de proies mangées inf au nombre de proies
    T_s <- rexp(1, rate = c * (x - n)) # x-n : nb de proies restantes
    if(t[k] + T_s <= window) { # construction du processus
        t[k + 1] <- t[k] + T_s
        n <- n + 1
        k <- k + 1
    }
    else{
        break
    }
}
t[k+1] <- window # on rajoute un point
n <- c(0 : n, n) #

```

temps des arrivées et valeurs du processus

```

> t
[1] 0.000000 1.047532 1.848265 4.628269 4.991550 5.530399
[7] 6.852416 7.063721 8.648414 8.825006 10.000000
> n
[1] 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 9

```


Références

- [1] Sylvain Billiard, Vincent Bansaye, and J.-R. Chazottes, **Rejuvenating Functional Responses with Renewal Theory**
- [2] Mickael Teixeira Alves. Des interactions indirectes entre les proies : modélisation et influence du comportement du prédateur commun.
- [3] Holling, C. S. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammalpredation of the European pine sawf. The Canadian Entomologist 91 :293–320
- [4] Lotka, A. 1925. Elements of physical biology. Williams and Wilkins
- [5] D. R. Cox. Renewal Theory
- [6] 6.262 Discrete Stochastic Processes Spring 2011. Stochastic Processes, Chapter 4.
- [7] Benoite De Saporta **Cours probabilités**
- [8] Gilles DUCHARME **Cours statistique inférentielle**
- [9] **The components of predation as revealed by a study of small-mammalpredation of the European pine sawf**
- [10] Pr Jean R. Lobry **Ajustement au modèle de Lotka-Volterra**
- [11] Charles SUQUET **Cours Lois des grands nombres** Université des Sciences et Technologies de Lille U.F.R. de Mathématiques Pures et Appliquées Bât. M2, F-59655 Villeneuve d’Ascq Cedex