



La modélisation de la persistance en écologie

Claude Lobry, Tewfik Sari

► To cite this version:

Claude Lobry, Tewfik Sari. La modélisation de la persistance en écologie. Colloque à la mémoire d'Emmanuel Isambert, Université de Paris 7, Dec 2007, Paris, France. pp.163 - 184. <hal-00824769>

HAL Id: hal-00824769

<https://hal.science/hal-00824769v1>

Submitted on 22 May 2013

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

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



HAL Authorization

La Modélisation de la Persistance en Écologie

Claude Lobry, Tewfik Sari

1 Introduction

Depuis bientôt un siècle (les premiers articles de Lotka et de Volterra remontent aux années vingt du siècle dernier) on utilise des systèmes différentiels pour représenter la dynamique des populations de différentes espèces dans des écosystèmes. La physique nous a tellement habitués à la représentation de certains phénomènes par des équations différentielles que nous oublions, la plupart du temps, certains présupposés de ces modélisations.

Par exemple, considérons deux “points matériels” assujettis à se déplacer sur une droite et obéissant aux lois de la mécanique classique. Si x_1, m_1 et x_2, m_2 sont la position et la masse de chaque point le mouvement *est décrit* par le système d’équations différentielles :

$$\frac{dx_1}{dt} = v_1, \quad \frac{dv_1}{dt} = km_1m_2 \frac{x_2 - x_1}{|x_2 - x_1|^3}, \quad \frac{dx_2}{dt} = v_2, \quad \frac{dv_2}{dt} = km_1m_2 \frac{x_1 - x_2}{|x_1 - x_2|^3}.$$

Ce qui est entendu par *est décrit* est que, au moins pour des vitesses faibles par rapport à celle de la lumière, dans la situation idéale où les masses sont effectivement ponctuelles et où il n’y a pas de frottement, la solution mathématique *exacte* de ce système prédit la valeur de la position et de la vitesse à un instant donné. De petits écarts avec la réalité seront attribués à “l’imperfection” de l’expérimentation. Dans cette théorie la position d’un point dans l’espace est définie par trois nombres réels ce qui veut dire que *l’espace physique est identifié à l’espace vectoriel réel \mathbb{R}^3* . Dans un modèle de ce type, si l’unité de distance est l’année lumière et si nous prévoyons que deux particules vont se croiser à une distance de 10^{-22} , c’est-à-dire une distance de l’ordre du micromètre, nous n’avons pas de problème parce qu’à cette distance la représentation de l’espace par des nombres réels garde tout son sens physique. *Mais il n’en serait pas de même avec 10^{-50} .*

Considérons maintenant l’équation de la diffusion dans un milieu à une dimension :

$$\frac{\partial U}{\partial t}(t, x) = k \frac{\partial^2 U}{\partial x^2}(t, x) \tag{1}$$

Dans une telle équation la quantité $U(t, x)$ représente la concentration en un point x , à l’instant t d’une certaine substance. Que se passe-t-il si nous adoptons le même point de vue que précédemment ? Dans ce type de modèle une “concentration” est une *quantité de molécules* par unité de volume, donc, à *priori* un nombre entier mais l’unité choisie est grande (de l’ordre de 10^{22}) ce qui conduit à traiter cette concentration comme un nombre réel¹. Si notre équations prévoit une valeur de $U(t, x)$ égale à 10^{-22} nous aurons une concentration de quelques dizaines de molécules par unité de volume, nombre si faible que la notion de concentration n’a plus de

¹Ce point de vue est relativement récent. Avant que l’hypothèse atomique soit admise des équations telles que (1) étaient déjà utilisées pour décrire des milieux jugés “continus”.

sens. Donc dans cet exemple $U(t, x)$ perd son sens physique vers la valeur 10^{-20} , bien plus tôt que dans l'exemple précédent.

Ces deux exemples nous rappellent que les nombres réels prédits par le modèle mathématique (ici une équation différentielle) peuvent être si petits qu'ils n'ont pas de sens dans la théorie physique représentée. Dit autrement, le domaine de validité d'une équation différentielle décrivant une loi de la nature est toujours limité. Mais nous n'y pensons généralement pas et nous avons tendance à prendre ces équations différentielles de la physique pour des lois exactes - en tout cas extraordinairement exactes à l'échelle des problèmes d'ingénierie courants. En d'autres termes le système différentiel est considéré comme "parfait" et l'on demande aux méthodes d'intégration numérique de fournir une solution "approchée" de la solution dont l'existence et l'unicité sont affirmées par un théorème bien connu.

Nous allons voir que dans le cas de la représentation de populations en interaction par des systèmes différentiels il est très souhaitable de se souvenir que les nombres réels que nous manipulons sont en fait des *nombres d'individus* comptés avec une unité assez grande - par exemple le milliard - et que donc une taille de population de 10^{-12} veut alors dire 10^{-3} individu, ce qui, évidemment, n'a pas de sens. La forme la plus générale d'un système décrivant l'évolution de populations en interaction est celle dite de Kolmogorov :

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n), \quad x_i \geq 0, \quad i = 1 \dots N, \quad (2)$$

où les x_i sont les tailles des populations, les f_i des taux de croissance. Cette forme a été retenue parce qu'elle laisse l'orthant positif invariant (les tailles des populations doivent rester positives) et les faces $x_i = 0$ également (pas de génération spontanée). En dynamique des populations on s'intéresse, entre autres, à la question de la "persistance". On veut savoir si telle ou telle population sera éternellement présente dans l'écosystème. Il va de soi que dire que la population n'a pas disparu tant que $x_i(t)$ est strictement positif n'est pas satisfaisant dans le cas de notre modèle (2) puisque, pour toute condition initiale telle que $x_i(0) > 0$ on a pour, tout $t \geq 0$, $x_i(t) > 0$. La quantité $x_i(t)$ est, certes, positive, mais elle peut tendre vers 0. C'est pourquoi on a introduit la définition mathématique suivante [10, 23] de la persistance dans laquelle on interdit à $x_i(t)$ de tendre vers 0. :

Définition 1.1 (Persistance.) *Le système (2) est persistant si pour toute condition initiale telle $x_i(0) > 0$ la trajectoire est bornée et si on a :*

$$\liminf x_i(t) > 0,$$

si de plus il existe une constante $a > 0$, indépendante de la condition initiale, telle que :

$$\liminf x_i(t) \geq a$$

on dit que le système est "fortement persistant".

C'est la pertinence de cette notion purement qualitative que nous étudions et critiquons à travers un exemple. Comme notre approche se veut à la fois qualitative et quantitative nous ferons un très large appel à des simulations sur ordinateur que nous utiliserons également pour illustrer notre propos. Notre objectif est de présenter un article d'exposition où toutes les définitions sont explicitées mais les aspects techniques et les démonstrations sont évités. Pour ces derniers nous renvoyons aux articles pertinents.

2 Persistance dans le modèle “ressource-consommateur”

2.1 Mise en place du modèle classique

Le système d'équations ci-dessous représente une relation “ressource-consommateur”².

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = f(s) - \mu(s)x \\ \frac{dx}{dt} = \varepsilon(\mu(s) - m)x \end{cases} \quad (3)$$

Les quantités s et x représentent la concentration de la ressource et des consommateurs. Dans le domaine de l'écologie marine s pourrait être une concentration de sardines, mesurée, par exemple, en milliard par km^3 et x une quantité de thons mesurée dans la même unité. En écologie microbienne s pourrait être une concentration de bactéries, mesurée, par exemple, en milliard par litre et x une concentration d'un consommateur de ces bactéries. Les unités peuvent varier beaucoup suivant les situations et nous retiendrons simplement que des chiffres de 10^7 à 10^{11} individus par unité de volume sont possibles. La fonction f , que nous supposons ici nulle en 0, positive sur $[0, K]$ négative ensuite³, est souvent de type logistique et la fonction μ , nulle en 0, est souvent une fonction de Monod. Le paramètre ε est important ; le terme ε évoque une quantité petite et exprime le fait que, lorsque l'unité choisie pour s et pour x reflète la masse, la transformation de la “masse de ressource” en “masse de consommateur” se traduit par une perte ; par exemple il faut 50kg d'herbe sèche pour faire 1kg de vache.

Comme nous allons beaucoup travailler sur des illustrations obtenues par simulation nous allons préciser ce modèle général de Kolmogorov en le modèle particulier suivant :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = rs \left(1 - \frac{s}{K}\right) - \frac{\mu_{max}s}{e + bs}x \\ \frac{dx}{dt} = \varepsilon \left(\frac{\mu_{max}s}{e + bs} - m\right)x \end{cases}$$

où r , K , μ_{max} , e , b et m sont des paramètres positifs. Nous pouvons faire trois changements d'unité (sur s , sur x et le temps) qui permettront de diminuer de trois le nombre de paramètres indépendants. Ainsi, après avoir renommé les paramètres, nous pouvons travailler sur le modèle :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = s \left(1 - \frac{s}{K}\right) - \frac{sx}{e + s} \\ \frac{dx}{dt} = \varepsilon \left(\frac{s}{e + s} - m\right)x \end{cases}$$

Par changement d'unité de temps nous pouvons diviser les deux équations par ε . Remarquons aussi que s peut être mis en facteur dans la première équation et donc le système devient

²On dit aussi relation “proie-prédateur” mais on préfère maintenant relation “ressource-consommateur” ou encore relation “mangeur-mangé”. En effet l'expression “proie-prédateur” évoque mal la relation qui existe entre la vache et l'herbe qu'elle broute !

³Une ressource est dite “biotique” lorsqu'elle est constituée d'organismes vivant capables de se reproduire et “abiotique” lorsque c'est une substance chimique inerte. Dans le second cas, pour que le système soit persistant il faut en permanence apporter de la ressource au milieu, alors que dans le premier la ressource se renouvelle en permanence (en consommant des ressources qui ne sont pas prises en compte dans le modèle). Cela conduit à des fonctions “ f ” différentes, croissantes puis décroissantes dans le cas biotique, monotones décroissantes dans le cas “abiotique” ; dans le cadre de cet article nous considérons des ressources biotiques mais nous n'insistons pas sur ce point car ce n'est pas notre objet.

finalement :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{s}{K} - \frac{x}{e+s} \right) \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{s}{e+s} - m \right) x \end{cases} \quad (4)$$

qui est la forme sur laquelle nous allons travailler.

2.2 Persistance théorique

Tout ce qui est dit dans ce paragraphe est classique et se trouve par exemple dans [26, 37]. Nous commençons par établir une proposition de persistance.

Proposition 2.1 (Persistance) *Si $f'(0) > 0$ le système (3) est persistant.*

Preuve : Nous commençons par remarquer que les solutions sont bornées. En effet nous avons :

$$\frac{ds}{dt} \leq f(s)$$

et donc, compte tenu des propriétés de f , $\limsup s(t) \leq K$ et donc $s(t)$ est bornée. Considérons la somme $\varepsilon s + x$. Nous avons :

$$\frac{d(\varepsilon s + x)}{dt} = f(s) - mx = f(s) + \varepsilon ms - m(\varepsilon s + x).$$

Puisque s est bornée :

$$\frac{d(\varepsilon s + x)}{dt} \leq A - m(\varepsilon s + x)$$

ce qui montre que $\varepsilon s + x$ est bornée et donc, puisque s et x sont positifs, que x est bornée. Soit maintenant $\gamma(t) = (s(t), x(t))$ une trajectoire telle que $s(0) > 0$ et $x(0) > 0$. Supposons que :

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} s(t) = 0$$

Ceci veut dire qu'il existe une suite t_n tendant vers l'infini telle que $s(t_n)$ tende vers 0 et, comme x est bornée, on peut extraire une sous suite $t_{n'}$ de t_n telle que :

$$x(t_{n'}) \rightarrow x^*$$

et donc le point $(0, x^*)$ est un point ω -limite⁴ de la trajectoire γ . Si x^* est strictement positif on en déduit que tout le demi axe vertical est dans l'ensemble ω -limite de γ ce qui est impossible puisque γ est bornée. Reste le cas où $x^* = 0$. Comme le point $(0, 0)$ est un col (c'est ici que l'hypothèse $f'(0) > 0$ est essentielle) dont le demi axe vertical est une partie de la variété stable, on en déduit encore que ce dernier est dans l'ensemble ω -limite de γ , ce qui est impossible. Le cas où l'on aurait :

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$$

se traite de manière semblable (en plus du fait que $(0, 0)$ est un col on utilisera aussi le fait que $(K, 0)$ est également un col).

Avec quelques hypothèses supplémentaires nous pouvons montrer la persistance forte.

⁴Soit $t \rightarrow \gamma(t)$ une trajectoire d'une équation différentielle; on dit que x^* est un point ω -limite s'il existe une suite t_n tendant vers l'infini telle que $\gamma(t_n)$ tende vers x^* .

Proposition 2.2 (Persistance forte) *Lorsque l'isocline $\mu(s) = m$ est à gauche du maximum de l'isocline $s' = 0$, le système possède un cycle limite unique qui est de plus globalement asymptotiquement stable dans le quadrant strictement positif.*

Preuve : Les équilibres $(0,0)$ et $(K,0)$ situés sur les axes sont instables. Comme l'isocline $\mu(s) = m$ est à gauche du maximum de l'isocline $s' = 0$, l'équilibre persistant est instable aussi. Par conséquent il ne peut pas faire partie de l'ensemble ω -limite d'une solution. On a vu que les solutions sont positivement bornées. Par conséquent l'ensemble ω -limite d'une solution est non vide. D'après le théorème de Poincaré-Bendixon cet ensemble limite est un cycle, car il ne peut contenir aucun des équilibres du système. L'unicité du cycle se démontre en montrant sa stabilité. En effet les éventuels cycles doivent entourer l'équilibre persistant. Or deux cycles adjacents ne peuvent pas être stables tous les deux sur leur faces opposées. La stabilité se démontre en montrant que l'indice de stabilité du cycle, c'est à dire l'intégrale de la divergence du champ le long du cycle, est strictement négatif. Voir [28] pour les détails.

2.3 Persistance réelle : simulations

Nous considérons le modèle (4) pour les valeurs suivantes des paramètres :

$$\varepsilon = 0.05, \quad K = 2, \quad e = 0.4, \quad m = 0.6,$$

c'est à dire le système :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{s}{0.05} \left[\left(1 - \frac{s}{2}\right) - \frac{x}{0.4 + s} \right] \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{s}{0.4 + s} - 0.6 \right) x \end{cases} \quad (5)$$

et nous effectuons une simulation sur ordinateur ce qui donne la Figure 1.

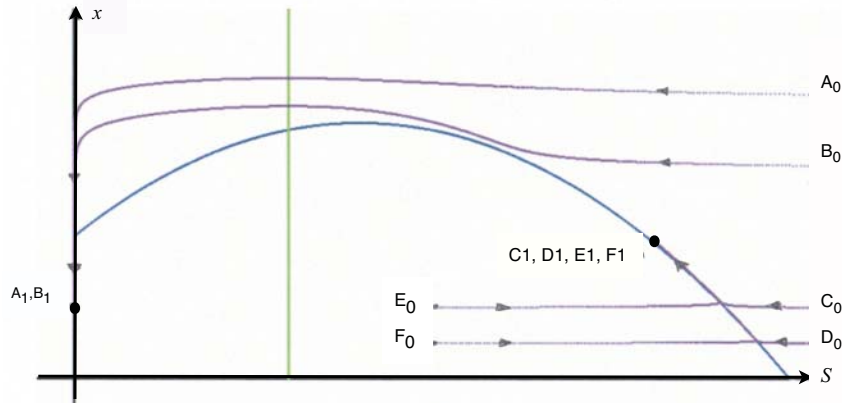


FIG. 1 – Six trajectoires du système (5)

En bleu on a tracé la partie de l'isocline “de la ressource” ($s' = 0$) constituée par le graphe de :

$$s \rightarrow (1 - s/K)(e + s), \quad s > 0$$

(l'autre partie de l'isocline est constituée du demi axe vertical positif) et, en vert, la partie de l'isocline "du consommateur" ($x' = 0$) constituée de la verticale :

$$s = \frac{em}{1-m}$$

(l'autre partie de l'isocline est le demi-axe horizontal positif). Nous avons simulé six trajectoires, issues des points $A_0, B_0, C_0, D_0, E_0, F_0$. Les quatre trajectoires issues de C_0, D_0, E_0, F_0 se rendent rapidement dans le voisinage de l'isocline "de la ressource", elles la "longent" (sur notre figure, à la précision du pixel, elles sont confondues avec) jusqu'aux points (confondus sur la figure) C_1, D_1, E_1, F_1 où la simulation est arrêtée. On voit que les deux trajectoires qui sont issues des points A_0 et B_0 se dirigent vers le demi axe vertical puis sont confondues avec lui (à l'épaisseur du pixel près), ce qui veut dire que la ressource s est petite ; ces deux trajectoires "longent" l'axe vertical jusqu'aux points A_1, B_1 où la simulation est arrêtée.

Théoriquement il y a persistance, donc la ressource devrait finir par reprendre des valeurs plus grandes. Intégrons pendant une durée plus longue ce qui donne la Figure 2.

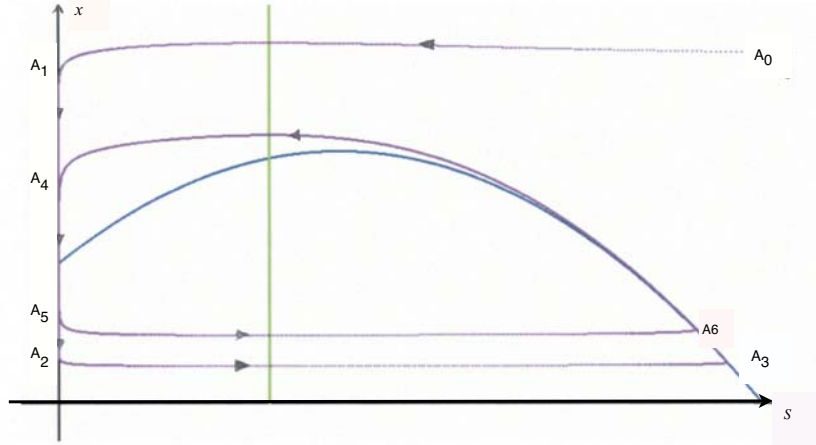


FIG. 2 – Le cycle limite du système (5)

Nous avons pris pour condition initiale le point A_0 de coordonnées $(2.1, 1)$ et nous observons une trajectoire qui se dirige rapidement vers l'axe vertical, le "longe" à partir du point A_1 en descendant, quitte l'axe vers la droite au point A_2 selon la trajectoire quasi horizontale la plus basse, rejoint l'isocline "de la ressource" au point A_3 , la longe, puis la quitte vers son sommet pour rejoindre à nouveau l'axe vertical au point A_4 , le longe et le quitte au point A_5 selon la trajectoire quasi horizontale au dessus de la précédente et rejoint à nouveau "l'isocline de la ressource" au point A_6 . Compte tenu de l'imprécision graphique, à partir de maintenant, on ne distingue plus la trajectoire du cycle limite que nous venons de mettre en évidence. Donc, dorénavant, la ressource $s(t)$ va osciller entre deux valeurs : un maximum proche de la valeur 2 et un minimum qui est une quantité petite. Il y a bien "persistance de s " et on fait le même constat sur x .

Si maintenant nous demandons à l'ordinateur d'afficher la valeur de $s(t)$, nous constatons que pendant la première descente de la trajectoire le long de l'axe vertical la valeur de $s(t)$ **diminue jusqu'à $2.7 \cdot 10^{-10}$** , donc, si l'unité correspond à un milliard d'individus, **il y a longtemps que la population a disparu !** Toutefois, à ce stade, nous ne pouvons avoir qu'une confiance limitée dans la valeur affichée par l'ordinateur qui n'est qu'une valeur "proche" de la valeur de la solution exacte de (5). Une petite étude asymptotique permet de conforter ce constat.

2.4 Confortation théorique des simulations

Lorsque nous longeons l'axe vertical la variable $s(t)$ est pratiquement constante, sa dérivée est presque nulle, soit :

$$\frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{s}{K} - \frac{x}{e+s} \right) \approx 0$$

ce qui n'est possible que si $s(t)$ est de l'ordre de ε de manière à contrer le terme en $\frac{1}{\varepsilon}$. Donc, le long de l'axe vertical, nous négligeons s devant l'unité ce qui donne :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{x}{e} + O(\varepsilon) \right) \\ \frac{dx}{dt} = -mx + O(\varepsilon) \end{cases}$$

(Par $O(\varepsilon)$ nous entendons un terme qui est de l'ordre de grandeur de ε). Nous avons :

$$x(t) = x_0 \exp(-mt) + O(\varepsilon)$$

Comme $s(t)$ décroît tant que $x(t)$ est au dessus de "l'isocline de la ressource" le minimum de s est atteint au moment T où $x(t)$ croise cette isocline, donc T est approximativement le moment où $x(T) = e + O(\varepsilon)$. Ainsi

$$T = -\frac{1}{m} \ln \left(\frac{e}{x_0} \right) + O(\varepsilon).$$

Donc, tant que t est plus petit que T , nous avons :

$$\frac{ds}{dt} = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{s}{K} - \frac{x}{e+s} \right) = \frac{s}{\varepsilon} \left(1 - \frac{x_0 \exp(-mt)}{e} + O(\varepsilon) \right)$$

ce qui donne, après intégration :

$$s(T) = s_0 \exp \left[\frac{1}{\varepsilon m} \left(1 - \frac{x_0}{e} + \ln \left(\frac{x_0}{e} \right) \right) + O(1) \right]$$

soit encore :

$$s(T) = O(1)s_0 \exp \left[\frac{1}{\varepsilon m} \left(1 - \frac{x_0}{e} + \ln \left(\frac{x_0}{e} \right) \right) \right]. \quad (6)$$

Comme la quantité $1 - \frac{x_0}{e} + \ln \left(\frac{x_0}{e} \right)$ est toujours négative nous pouvons prévoir pour $s(T)$ des valeurs très petites. Nous avons comparé les valeurs prédites par la formule (6), aux simulations sur ordinateur. Les résultats sont consignés dans les tableaux suivants où nous faisons varier successivement m, e et x_0 et où on a pris $\varepsilon = 0.1$ et $s_0 = \varepsilon$ ^{5 6}.

⁵Notons qu'un ordinateur qui procède en "virgule flottante" peut, au voisinage de 0, manipuler des nombres aussi petits que 10^{-250} sans les assimiler à zéro.

⁶Ce bon accord entre l'approximation asymptotique et les simulations montre que ce que nous observons sur l'ordinateur n'est pas un artefact numérique. Des modifications du pas d'intégration entraînent de petites modifications mais l'ordre de grandeur reste toujours le même.

m	<i>Simulation</i>	<i>Estimation</i>	e	<i>Simulation</i>	<i>Estimation</i>
0.8	$7.38 \cdot 10^{-5}$	$O(1) \cdot 10^{-5}$	0.6	$4.73 \cdot 10^{-3}$	$O(1) \cdot 10^{-3}$
0.7	$2.47 \cdot 10^{-5}$	$O(1) \cdot 10^{-5}$	0.5	$2.08 \cdot 10^{-4}$	$O(1) \cdot 10^{-4}$
0.6	$5.76 \cdot 10^{-6}$	$O(1) \cdot 10^{-6}$	0.4	$7.50 \cdot 10^{-7}$	$O(1) \cdot 10^{-7}$
0.5	$7.50 \cdot 10^{-7}$	$O(1) \cdot 10^{-7}$	0.35	$8.14 \cdot 10^{-9}$	$O(1) \cdot 10^{-9}$
0.4	$3.53 \cdot 10^{-8}$	$O(1) \cdot 10^{-8}$	0.3	$1.22 \cdot 10^{-11}$	$O(1) \cdot 10^{-11}$
0.3	$2.21 \cdot 10^{-10}$	$O(1) \cdot 10^{-10}$	0.25	$6.91 \cdot 10^{-16}$	$O(1) \cdot 10^{-16}$
0.2	$1.89 \cdot 10^{-13}$	$O(1) \cdot 10^{-14}$	0.2	$1.26 \cdot 10^{-22}$	$O(1) \cdot 10^{-22}$

Tableau 1 : $e = 0.4$, $x_0 = 1$ **Tableau 2 :** $m = 0.5$, $x_0 = 1$

x_0	<i>Simulation</i>	<i>Estimation</i>
2	$1.52 \cdot 10^{-22}$	$O(1) \cdot 10^{-22}$
1	$7.50 \cdot 10^{-7}$	$O(1) \cdot 10^{-7}$
0.9	$1.40 \cdot 10^{-5}$	$O(1) \cdot 10^{-5}$
0.8	$2.09 \cdot 10^{-4}$	$O(1) \cdot 10^{-4}$
0.7	$2.43 \cdot 10^{-3}$	$O(1) \cdot 10^{-3}$
0.6	$2.25 \cdot 10^{-2}$	$O(1) \cdot 10^{-2}$
0.5	$5.84 \cdot 10^{-2}$	$O(1) \cdot 10^{-2}$

Tableau 3 : $e = 0.4$, $m = 0.5$

3 Le modèle classique revisité

3.1 Persistance forcée et extinction automatique

Les considérations qui ont conduit à l'écriture du modèle (3) que nous reproduisons ci-dessous :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = f(s) - \mu(s)x \\ \frac{dx}{dt} = \varepsilon(\mu(s) - m)x \end{cases}$$

sont les suivantes : On se donne un petit intervalle de temps dt et on écrit des équations de “bilan” :

$$\begin{cases} s(t+dt) = s(t) + dt[f(s(t)) - \mu(s(t))x(t)] \\ x(t+dt) = x(t) + dt[\varepsilon(\mu(s(t)) - m)x(t)] \end{cases}$$

Dans ces équations le terme le plus simple, le terme de “disparition” :

$$dt[-\varepsilon m x(t)]$$

exprime que la quantité de biomasse $x(t)$ qui disparaît pendant un intervalle de temps dt est proportionnelle à dt et à la quantité de biomasse $x(t)$. Cette expression n'a de sens que tant que $x(t)$ est assez grand pour qu'il soit possible de parler de “concentration”. Le modèle reste totalement muet sur ce qui se passe lorsque $x(t)$ devient plus petit qu'un certain seuil. Si, par exemple, l'unité correspond à 10^9 individus et que nous acceptons de parler de concentration jusqu'à 10^3 individus, que se passe-t-il lorsque $x(t) = 10^{-6}$?

Il faut alors recourir à d'autres types de modèles comme, par exemple, des modèles probabilistes où la variable exprimant la quantité de biomasse est la variable aléatoire :

$$N(t) = \text{“Nombre d’individus à l’instant” } t$$

et où des hypothèses sont faites sur les probabilités de “naissance” ou de “mort” d’un individu pendant un petit intervalle de temps dt ⁷. Toutefois de tels modèles ne peuvent pas être couplés facilement avec le modèle à variables continues et, à notre connaissance, ne le sont pas.

Il existe cependant deux situations particulières (mais extrêmes) où une modélisation mathématique simple est possible : La “*persistance forcée*” et “*l’extinction automatique*”. Par *persistance forcée* d’une variable, notée $u(t)$, nous entendons que si $u(t)$ est inférieur à un certain seuil α alors $u(t)$ est croissant⁸ et, à *contrario*, par *extinction automatique* nous entendons le cas où la variable $u(t)$ est décroissante dès qu’elle est inférieure à un seuil α ⁹. Bien entendu dans le premier cas la question de la persistance de l’espèce représentée par $u(t)$ ne se pose plus, elle est “forcée” et contenue dans les hypothèses et dans le second cas la question de la persistance se pose d’une autre manière : il n’y a pas persistance et il faut déterminer quel est le *bassin de persistance*, c’est-à-dire l’ensemble des conditions initiales pour lesquelles les trajectoires restent toujours supérieures au seuil d’extinction. C’est ce que nous allons examiner de plus près après avoir précisé un modèle mathématique reflétant ces considérations.

3.2 Modèles avec seuils

Nous considérons à nouveau le modèle très général de type Kolmogorov (2) évoqué dans l’introduction :

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n), \quad x_i \geq 0, \quad i = 1 \dots N.$$

Pour chaque espèce i nous nous donnons un seuil α_i qui est un nombre positif : C’est la limite inférieure en dessous de laquelle nous estimons que la quantité x_i n’a plus de sens pour représenter la population. Pour chaque i nous introduisons la fonction **discontinue** :

$$f_i(x_1, \dots, x_i, \dots, x_n, \alpha_i, \rho_i) = f_i(x, \alpha_i, \rho_i)$$

définie par :

$$f_i(x, \alpha_i, \rho_i) = \begin{cases} f_i(x_1, \dots, x_n) & \text{si } x_i > \alpha_i \\ \rho_i & \text{si } x_i \leq \alpha_i \end{cases}$$

où ρ_i est un nombre réel non nul, positif ou négatif. Nous considérons maintenant le système différentiel :

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x, \alpha_i, \rho_i), & x_i \geq 0, \quad i = 1 \dots N. \end{cases}$$

Ce type de système différentiel n’est pas classique car ses seconds membres ne sont pas des *fonctions continues* des variables x_i qui décrivent l’état du système. On peut utiliser pour ces équations différentielles une notion de solution appelée solution de Filippov ([21, 22]) qu’il n’est pas possible de définir en toute généralité dans le cadre de cet article mais qui dans le cas particulier qui nous intéresse peut être décrite simplement¹⁰. Plaçons nous en un point où aucun des x_i n’est égal à α_i ; il n’y a pas de problème, on intègre le système différentiel **jusqu’à ce**

⁷On parle de “processus de naissance et de mort” dont on peut trouver une introduction dans [20]

⁸Cela peut être le cas en écologie microbienne lorsque le milieu dans lequel vit l’écosystème est en permanence “contaminé” par une source extérieure en individus constituant la population représentée par $u(t)$.

⁹Ce peut être le cas pour certaines espèces comme les baleines pour lesquelles la reproduction devient insuffisante parce que la probabilité de rencontre de deux individus est trop faible.

¹⁰Notons que les solutions de Filippov sont également utilisées dans d’autres domaines de modélisation dans les sciences du vivant [2, 14, 25].

qu'à un instant t un des x_i prenne la valeur α_i . Nous supposons, pour simplifier l'exposé, qu'en cet instant un seul des x_i est égal à α_i . L'espace est donc partagé en deux régions par l'hyperplan $\{x ; x_i = \alpha_i\}$ et de chaque côté de cet hyperplan nous avons un système différentiel différent. Trois cas peuvent se produire comme indiqué sur les schémas de la Figure 3. Sur le

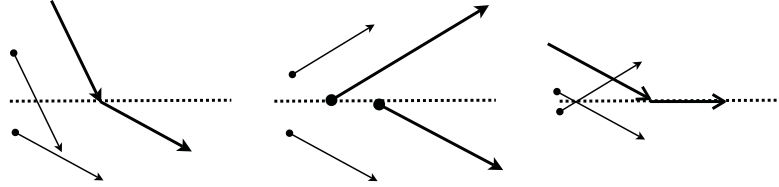


FIG. 3 – Champ discontinu “traversant”, “divergeant”, “convergeant”

schéma de gauche les deux champs de vecteurs pointent du même côté (du haut vers le bas) au dessus et au dessous de l'hyperplan représenté par la droite horizontale ; dans ce cas la solution de Filippov traverse simplement l'hyperplan, on dira que *le champ est traversant*. Sur le schéma de droite (correspondant à $f_i(x, \alpha_i, \rho_i) < 0$) au dessus de l'hyperplan le champ pointe vers le bas et *vice versa* (ce qui correspond à $\rho_i > 0$) ; la solution de Filippov est contrainte à rester dans l'hyperplan où elle suit la dynamique définie par :

$$\begin{cases} \frac{dx_j}{dt} = x_j f_j(x_1, \dots, x_n), & j \neq i, \end{cases}$$

tant que $f_i(x, \alpha_i, \rho_i)$ reste négatif ; dans ce cas on dira que la *discontinuité est stable*. Enfin, sur le schéma du milieu (qui correspond à $f_i(x, \alpha_i, \rho_i) > 0$ et $\rho_i < 0$), aucune solution ne peut approcher l'hyperplan sauf si la condition initiale est dans l'hyperplan auquel cas on part indifféremment vers le haut ou vers le bas ; on dira que la *discontinuité est instable*. Lorsque nous nous trouvons le long de l'intersection de plusieurs hyperplans la situation est un peu plus complexe à décrire mais nous ne le ferons pas car dans la discussion qui suit nous n'en aurons pas besoin (dans tout l'article nous ne considérons que des modèles en dimension deux).

Remarque. Notons que dans l'ensemble $\{x : x_i \leq \alpha_i\}$ la dynamique ne dépend que du choix du signe des ρ_i , pas de leur module. Comme seul l'ensemble $\{x : x_i \leq \alpha_i\}$ est pertinent en terme de modélisation nous pourrions aussi bien décider que $\rho_i = \pm 1$.

Sous des hypothèses assez générales, qui sont satisfaites ici, il peut être démontré que les solutions de Filippov sont correctement approchées par les solutions numériques définies par le simple schéma d'Euler, ce que l'on peut comprendre facilement en observant le schéma de la Figure (4). Pour plus de détails sur les solutions de Filippov et les schémas d'Euler associés on pourra consulter [32]. Intéressons nous maintenant au sens de ce nouveau modèle.

3.3 L'hypothèse “persistance forcée”

Nous supposons que pour l'espèce i le paramètre ρ_i est **strictement positif**. Nous pouvons alors énoncer le :

Théorème 3.1 *Supposons $\rho_i > 0$. Dès que t est assez grand on a $x_i(t) \geq \alpha_i$*

Preuve : Supposons que $x_i(t_0) \geq \alpha_i$. Si pour tout t on a $x_i(t) \geq \alpha_i$ le résultat est démontré. Sinon il existe t_1 tel que $x_i(t_1) < \alpha_i$. Soit t_1^- le dernier instant avant t_1 pour lequel x_i est supérieur ou égal à α_i .



FIG. 4 – Le schéma d’Euler et les solutions de Filippov dans le cas d’une discontinuité attractive

Sur l’intervalle $[t_1^-, t_1]$, par définition de t_1^- , on a $x_i(t) < \alpha_i$ et donc :

$$\frac{dx_i}{dt} = \rho_i x_i > 0$$

ce qui contredit le fait que $x_i(t_1)$ est plus petit que $x_i(t_1^-) = \alpha_i$. Si $x_i(t_0) < \alpha_i$ on a $x_i(t) = x_i(t_0)e^{t-t_0}\rho_i$ et donc $x_i(t) = \alpha_i$ pour $t = \frac{1}{\rho_i} \ln\left(\frac{\alpha_i}{x_i(t_0)}\right)$ ce qui nous ramène au cas précédent et achève la preuve.

3.4 L’hypothèse “extinction automatique”

Nous supposons que pour l’espèce i le paramètre ρ_i est **strictement négatif**. Nous pouvons énoncer le :

Théorème 3.2 *Supposons $\rho_i < 0$. Si $x_i(t_0) < \alpha_i$ alors $x_i(t)$ tend exponentiellement vers 0 avec un taux de décroissance égal à ρ_i .*

Preuve : C’est évident.

Dans ce cas nous interprétons le modèle en disant que en dessous du seuil α_i il y a *extinction automatique* de la population.

Pour conclure cette section nous dirons que les α_i définissent pour chaque population un “seuil” en dessous duquel le comportement de la population n’est plus régi par le modèle général mais obéit à une sorte de loi du **tout ou rien** : hypothèse *persistance forcée* et la population se maintient au seuil α_i tant que des conditions favorable ne la font pas croître à nouveau, hypothèse *extinction automatique* et ce seuil une fois atteint la population disparaît inéluctablement. Notons enfin qu’un modèle peut très bien comporter, pour des raisons de simplicité, des seuils α_i égaux à 0 et le cas où tous les α_i sont nuls est le modèle général (2) de Kolmogorov.

4 Persistance forcée

4.1 Le portrait de phase du modèle classique

Nous reprenons le modèle (4) avec les valeurs numériques pour lesquelles nous avons fait les simulations du paragraphe 2.3, soit les équations (5) que nous reproduisons ici :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \frac{s}{0.05} \left(1 - \frac{s}{2} - \frac{x}{0.4 + s} \right) \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{s}{0.4 + s} - 0.6 \right) x \end{cases} \quad (7)$$

Nous rappelons que ce système différentiel classique possède un cycle limite globalement asymptotiquement stable dans l'orthant positif, ce qui nous a fait conclure à la persistance forte au sens classique. Sur la Figure 5 nous avons simulé un certain nombre de trajectoires qui convergent toutes vers le cycle limite. Les trajectoires issues de A_0, B_0, C_0, D_0 “pénètrent dans l'axe vertical” aux points A_1, B_1, C_1, D_1 et “ressortent” en ordre inverse aux points D_2, C_2, B_2, A_2 . Nous avons vu que pour certaines trajectoires (les plus hautes) les valeurs de $s(t)$ peuvent être très petites.

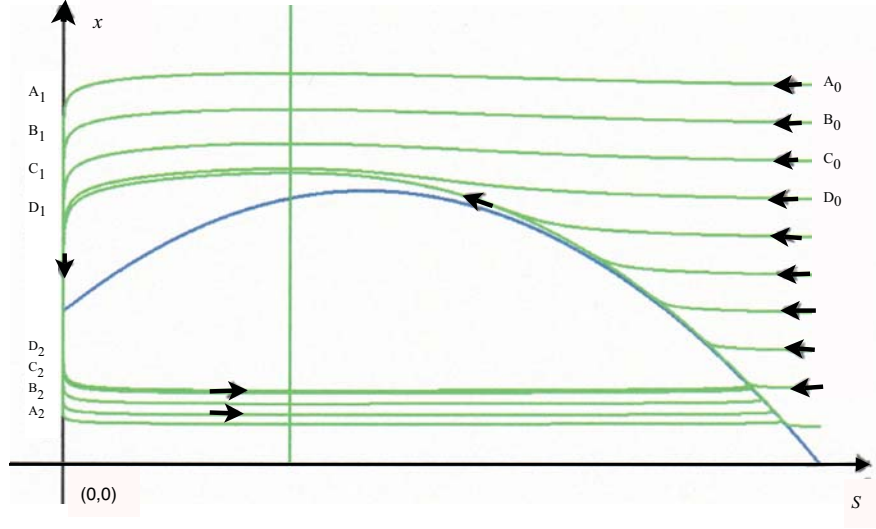


FIG. 5 – Les solutions du système (7) classique

4.2 Le portrait de phase du modèle à persistance forcée

Nous ajoutons au modèle classique (7) un seuil pour la variable s (pour la simplicité nous ne mettons pas de seuil pour la variable x , ce qui sur cet exemple ne change rien). Le modèle avec seuil en s est :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \begin{cases} \frac{s}{0.05} \left(1 - \frac{s}{2} - \frac{x}{0.4+s}\right) & \text{si } s > \alpha \\ \rho s & \text{si } s \leq \alpha \end{cases} \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{s}{0.4+s} - 0.6 \right) x \end{cases} \quad (8)$$

Comme nous nous plaçons dans le cas de la **persistance forcée** nous supposons que ρ est **positif** et égal à 1 et nous prenons pour valeur du seuil $\alpha = 10^{-6}$. Sur les simulations (Figure 6) nous voyons sans surprise que ce système est persistant et nous avons la garantie que dans ce modèle la taille de la ressource reste supérieure à 10^{-6} (pourvu que la condition initiale soit supérieure à 10^{-6}). Donc, par exemple, nous sommes certains d'avoir toujours au moins 10^3 individus si l'unité choisie est 10^9 individus. Les solutions de ce système avec seuil ressemblent fortement à celles du système classique sans seuil (Figure 5) avec toutefois une petite différence. Les trajectoires issues des points A_0, B_0, C_0, D_0 “ressortent” apparemment toutes au même point de l'axe vertical. Nous rendons plus visible cette différence en représentant sur une même figure (Figure 7) les trajectoires des deux systèmes. On y voit, en rouge, quatre trajectoires du système à seuil issues des quatre conditions initiales A_0, B_0, C_0, D_0 et en vert les quatre

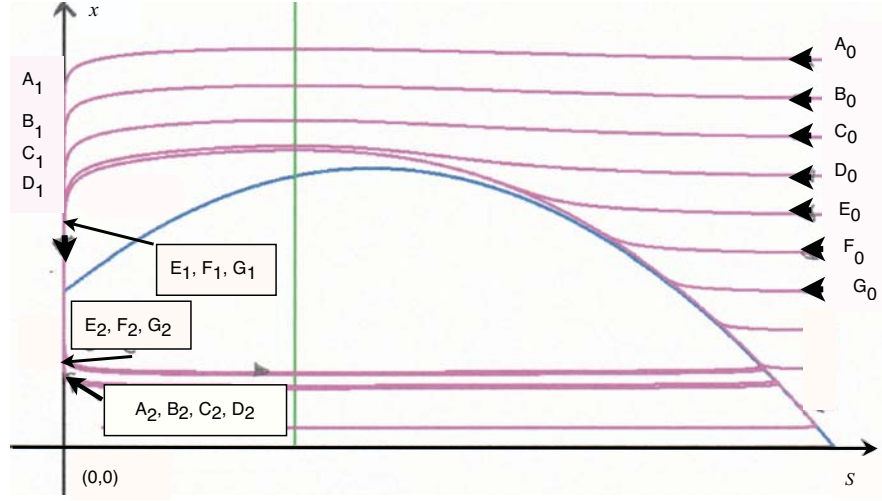


FIG. 6 – Les solutions du système à seuil de persistance (8) avec $\alpha = 10^{-6}$

trajectoires issues des mêmes conditions initiales, pour le système classique. On voit que dans les deux cas les trajectoires des deux systèmes commencent par être identiques, sont confondues pendant un certain temps avec l'axe vertical mais, alors que toutes les trajectoires du système à seuil ressortent à peu près au même point, les trajectoires du système classique ressortent d'autant plus bas qu'elles sont parties de plus haut. On peut dire que quand il y a persistance forcée la croissance de s redémarre beaucoup plus rapidement, ce qui n'est pas surprenant.

Une étude mathématique expliquant ce qui est observé à la Figure 5 a été proposée (dans un cadre différent) pour la première fois dans [5] pour étudier les *canards* de l'équation de van der Pol (voir les commentaires bibliographiques à la fin de cet article). L'idée de [5] est de faire, dans un système de la forme :

$$\frac{ds}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} \phi(s, x)$$

(dans notre cas $\varepsilon = 0.05$) le changement de variable :

$$z = \varepsilon \ln(s)$$

ce qui a pour effet d'étaler l'intervalle $]0 ; \varepsilon]$ sur l'intervalle $] -\infty ; \varepsilon \ln(\varepsilon)]$ et permet de séparer toutes les trajectoires confondues le long de l'axe vertical. Nous ne reprenons pas cette théorie ici mais reprenons l'idée du changement de variable que nous appliquons aux systèmes classique (7) et avec persistance forcée (8) ce qui nous donne les systèmes :

$$\begin{cases} \frac{dz}{dt} = 1 - \frac{e^{z/\varepsilon}}{2} - \frac{x}{0.4 + e^{z/\varepsilon}} \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{e^{z/\varepsilon}}{0.4 + e^{z/\varepsilon}} - 0.6 \right) x \end{cases} \quad (9)$$

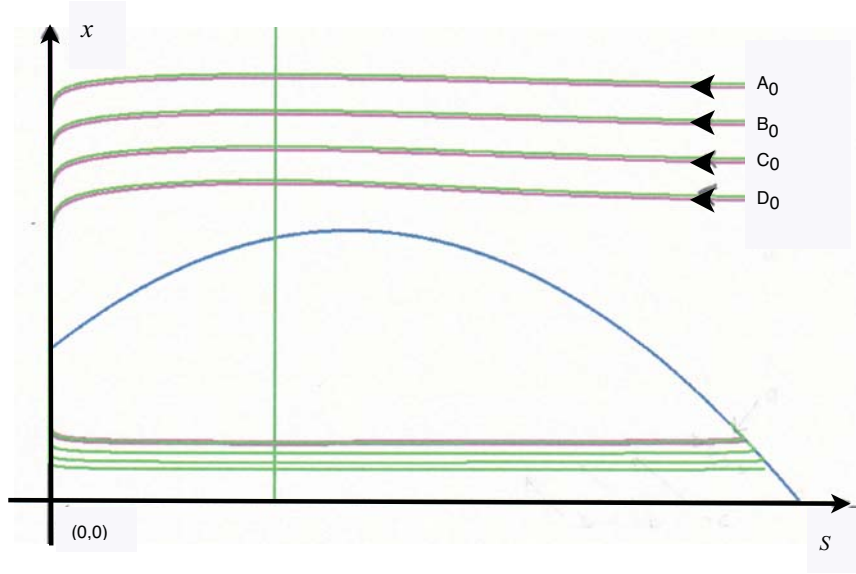


FIG. 7 – En rouge, les solutions du système (8) avec seuil de persistance, en vert, les solutions du système classique (7).

et :

$$\begin{cases} \frac{dz}{dt} = \begin{cases} 1 - \frac{e^{z/\varepsilon}}{2} - \frac{x}{0.4 + e^{z/\varepsilon}} & \text{si } s > \alpha \\ \varepsilon \rho & \text{si } s \leq \alpha \end{cases} \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{e^{z/\varepsilon}}{0.4 + e^{z/\varepsilon}} - 0.6 \right) x \end{cases} \quad (10)$$

dont l'étude du portrait de phase n'est pas difficile. Nous ne la détaillons pas et nous contentons de présenter les résultats d'une simulation (Figure 8) où nous faisons figurer dans les mêmes axes des trajectoires de (9) et (10). Dans les nouvelles variables le seuil est matérialisé par la droite verticale (en rose sur la figure) d'abscisse :

$$\varepsilon \ln(\alpha) = 0.05 \ln(10^{-6})$$

On voit également en bleu l'isocline $z'(t) = 0$. On voit, en vert, les trajectoires du système classique issues des points a, b, c, d, e qui vont vers la gauche, traversent le seuil, traversent l'isocline et reviennent vers la droite. Plus une trajectoire part de haut plus elle coupe l'isocline à gauche et, par suite, plus elle recoupe l'axe vertical vers le bas. Le long de la discontinuité le champ (10) est "convergeant" au dessus de l'isocline, "divergent" ensuite. Ce qui explique que les trajectoires issues des point a, b du système (10), en marron, sont identiques à celles du système (9) jusqu'à ce qu'elles rencontrent la droite $z = \varepsilon \ln(\alpha)$; ensuite elles longent la droite $z = \varepsilon \ln(\alpha)$ jusqu'à l'isocline où elles la quittent. En revanche les trajectoires issues des points c, d, e sont identiques pour les deux systèmes. On voit que si la droite $z = \varepsilon \ln(\alpha)$ ne coupe pas le cycle limite du système classique, alors les deux systèmes auront le même cycle limite, seuls les transitoires sont éventuellement modifiés. En revanche, dans le cas contraire, le cycle limite du système avec persistance forcée est modifié.

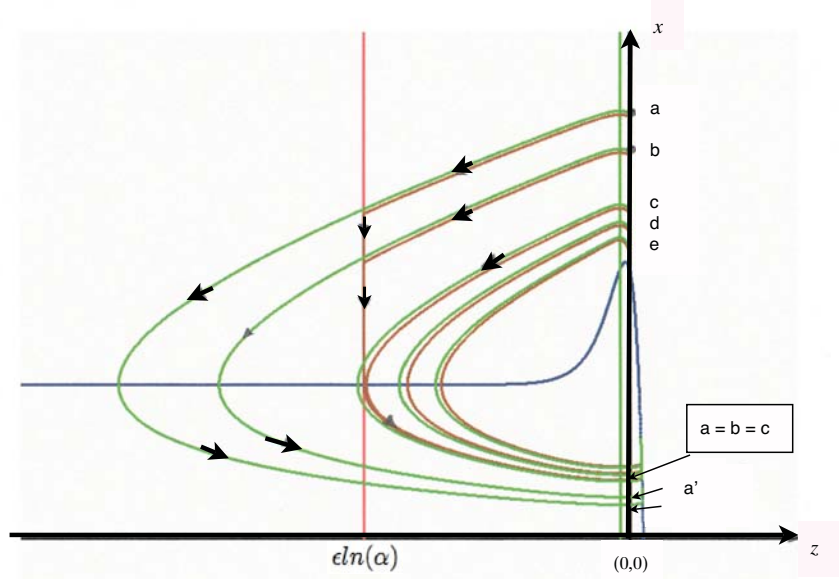


FIG. 8 – Dans les variables $\varepsilon(\log(s), x)$: en vert les trajectoire de (9), en marron celles de (10).

5 Extinction automatique

Nous reprenons l'équation classique (4) que nous avons simulée jusqu'à maintenant mais nous ajoutons l'hypothèse d'une "extinction automatique" en dessous du seuil α ce que nous traduisons par le modèle :

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = \begin{cases} \frac{s}{0.05} \left(1 - \frac{s}{2} - \frac{x}{0.4+s} \right) & \text{si } s > \alpha \\ \rho s & \text{si } s \leq \alpha \end{cases} \\ \frac{dx}{dt} = \left(\frac{s}{0.4+s} - 0.6 \right) x \end{cases}$$

où ρ est strictement négatif (et égal à -1 dans nos simulations).

5.1 Description du domaine de persistance

Nous appelons domaine de persistance l'ensemble des conditions initiales telles que $s(t)$ reste toujours supérieur à la valeur α . Nous choisissons les valeurs des paramètres ε , e et m telles que le modèle sans seuil possède un cycle limite. La Figure 9 montre une simulation effectuée avec une valeur relativement élevée ($\alpha = 0.1$) du seuil α pour que l'effet soit bien visible. Le long de la verticale $s = \alpha$ on observe deux parties : au dessus de l'isocline de la ressource le champ est "traversant" et, au dessous, il est "divergeant". Si nous considérons le cas où le système classique possède un cycle limite, nous voyons que ce qui va être décisif c'est le fait que la verticale $\Delta_\alpha = \{(s, x) : s = \alpha\}$ coupe ou non ce cycle. Soit δ la distance du cycle limite à l'axe vertical. Nous avons vu dans les précédentes simulations que pour $\varepsilon = 0.05$ la valeur de δ est si petite que le bord gauche du cycle est confondu avec l'axe vertical ce qui rend problématique la visualisation de ce qui va se passer car il n'est pas possible d'agrandir ce qui se passe autour de l'axe vertical tout en continuant à visualiser le cycle sauf à utiliser la variable $\varepsilon \ln(s)$ comme dans le paragraphe précédent, ce qui oblige à réinterpréter le dessin. Nous avons préféré prendre

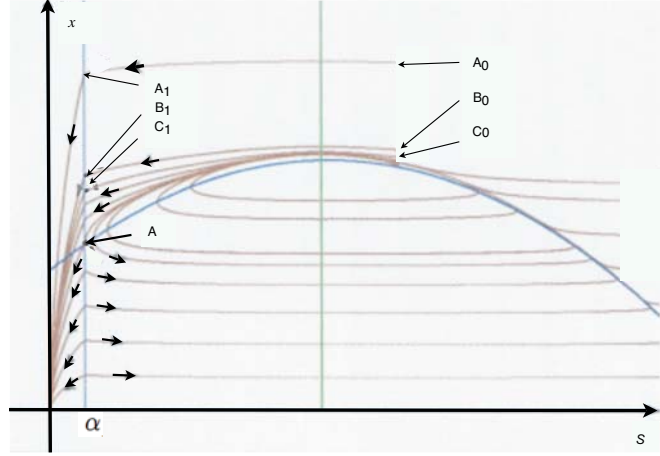


FIG. 9 – Portrait de phase du modèle avec extinction automatique.

pour le modèle classique des valeurs des paramètres pour lesquelles on observe un cycle limite tel que $\delta = 0.37$ ce qui nous éloigne de la problématique de départ mais permet de visualiser le phénomène de bifurcation qui intervient quand on fait varier α au moment où la droite Δ_α correspondante est tangente au cycle limite.

Nous commençons par définir un domaine, noté \mathcal{A} du plan. Pour cela nous considérons l'unique trajectoire γ :

$$t \rightarrow \gamma(t) = (s(t), x(t))$$

qui est tangente à Δ_α (c'est la trajectoire qui passe par l'intersection, noté A de l'isocline de la ressource avec la droite Δ_α). Soit γ^- la partie négative de la trajectoire (pour t variant de $-\infty$ à 0) ; Lorsque α est très petit la courbe γ^- ne recoupe pas Δ_α . Dans ce cas le domaine \mathcal{A} est la partie du plan située à droite de Δ_α et en dessous de γ^- (voir la Figure 11, en haut et au milieu, à gauche).

Pour des valeurs plus grandes de α la courbe γ^- recoupe Δ_α . Soit B le premier point où elle recoupe Δ_α . Dans ce cas le domaine \mathcal{A} est la portion bornée de plan délimitée par Δ_α et la portion de γ comprise entre A et B , (voir la Figure 11, au milieu, à droite, et en bas).

5.2 Bifurcations du domaine de persistance

Nous commençons tout d'abord le schéma de la Figure 10. Le point C , intersection de l'isocline $x'(t) = 0$ et de l'axe horizontal (en bleu), est un col. Soit α_0 la valeur de α pour laquelle la trajectoire γ passant par A est une séparatrice du col C . Cette trajectoire instable de ce col pour (laquelle x est positif) vient s'enrouler autour du cycle limite ; deux trajectoires voisines sont représentées en rouge. On voit sur le schéma en quoi α_0 constitue une valeur de bifurcation entre un domaine \mathcal{A} non borné (pour $\alpha < \alpha_0$) et un domaine borné (pour $\alpha > \alpha_0$).

Dans la Figure 11 nous avons représenté plusieurs simulations pour illustrer les bifurcations du domaine de persistance lorsque la valeur du paramètre α augmente et traverse les valeurs α_0 puis δ .

En haut, à gauche, nous voyons le cas $\alpha = 0.001$; dans ce cas la droite Δ_α est confondue avec l'axe vertical. La demi-trajectoire γ^- est également confondue avec le demi-axe vertical pendant une durée importante avant de se diriger vers la droite (en temps rétrograde). On voit, en marron, le cycle limite matérialisé par une trajectoire partant de l'intérieur. Nous avons

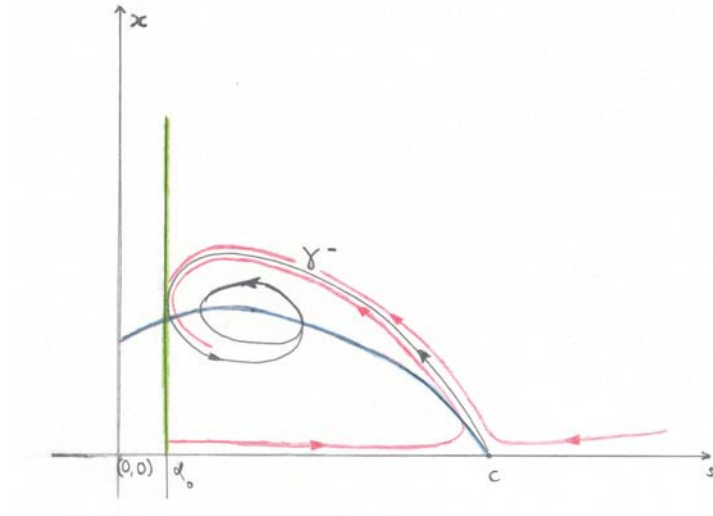


FIG. 10 – Schéma de la bifurcation

hachuré le domaine \mathcal{A} . En haut, à droite, nous voyons le cas $\alpha = 0.3$; dans ce cas la droite Δ_α est visible à droite de l'axe vertical. La demi-trajectoire γ^- est plus basse que dans le cas précédent.

Au milieu, à gauche, nous voyons le cas $\alpha = 0.35901091 < \alpha_0$ qui est une valeur pour laquelle Δ_α est proche et à gauche de la droite tangente à la trajectoire instable du col. La demi-trajectoire γ^- se rapproche de l'isocline mais continue à se diriger (en temps rétrograde) vers les s infiniment grands. Au milieu, à droite, nous voyons le cas $\alpha = 0.35901093 > \alpha_0$ qui est une valeur pour laquelle Δ_α est encore à gauche du cycle limite. Le domaine \mathcal{A} devient borné et est délimité par les portions de \mathcal{A} et Δ_α comprises entre A et B .

En bas, à gauche, nous voyons le cas $\alpha = 0.3595 < \delta$ qui est une valeur pour laquelle Δ_α est plus proche du cycle limite. Le domaine \mathcal{A} est toujours délimité par les portions de \mathcal{A} et Δ_α comprises entre A et B . On voit comment le domaine \mathcal{A} diminue quand α augmente pour disparaître quand la droite Δ_α est tangente au cycle limite. En bas, à droite, nous voyons le cas $\alpha = 0.37 = \delta$; dans ce cas la droite Δ_α est tangente au cycle limite. Le domaine \mathcal{A} est l'intérieur du cycle limite. Pour α un peu plus grand le domaine \mathcal{A} est vide.

Nous avons donc démontré le :

Théorème 5.1 Soit δ la distance du cycle limite à l'axe vertical. Soit $\underline{\delta}$ la distance du cycle limite à l'axe horizontal. Lorsque $\alpha < \delta$, pour toute condition initiale située dans \mathcal{A} la trajectoire correspondante satisfait :

$$\liminf s(t) = \delta, \quad \liminf x(t) = \underline{\delta}.$$

Pour les conditions initiales non situées dans \mathcal{A} au bout d'un temps fini on a $s(t) = \alpha$ et, à partir de là $s(t)$ et $x(t)$ disparaissent.

Lorsque $\alpha > \delta$ pour toutes les trajectoires, au bout d'un temps fini on a $s(t) = \alpha$ et par suite disparition des deux espèces.

Le domaine \mathcal{A} est donc le domaine de persistance des deux espèces. Si nous faisons croître le seuil α à partir de la valeur 0 nous avons pour commencer un domaine \mathcal{A} de persistance non borné qui diminue, devient borné pour une première valeur de bifurcation α_0 puis qui diminue

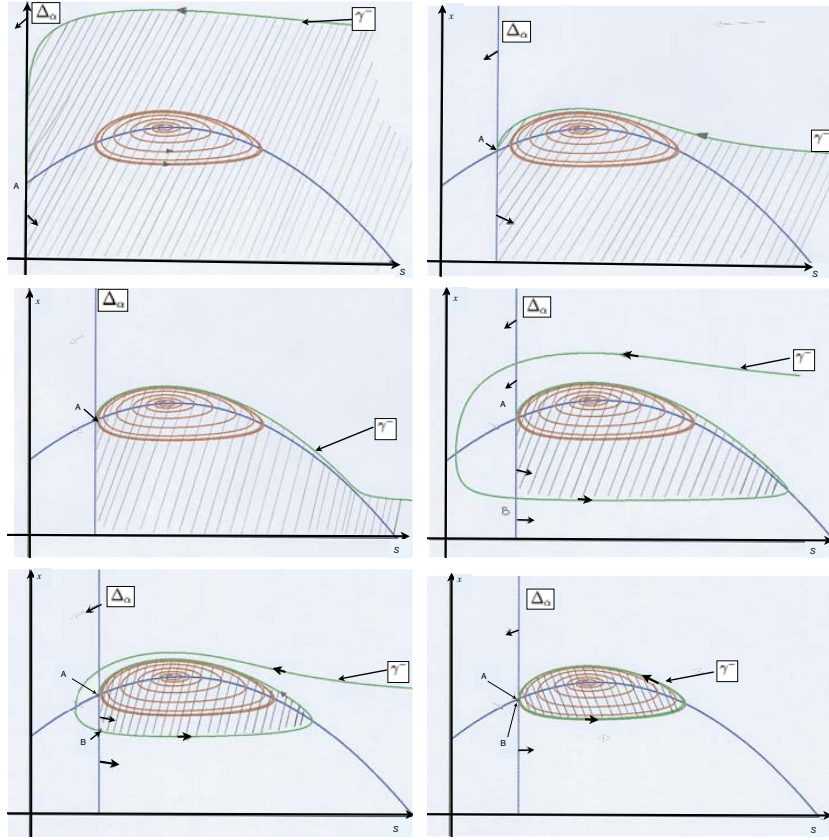


FIG. 11 – Le domaine de persistance \mathcal{A} pour $\alpha = 0.001$ (en haut à gauche), $\alpha = 0.3$ (en haut à droite), $\alpha = 0.35901091$ (au milieu à gauche), $\alpha = 0.35901093$ (au milieu à droite), $\alpha = 0.3595$ (en bas à gauche), et $\alpha = 0.37$ (en bas à droite)

à nouveau jusqu'à la valeur $\alpha = \delta$ où \mathcal{A} est exactement le cycle limite et son l'intérieur, puis \mathcal{A} disparaît dès que α est plus grand que δ .

6 Conclusion

Nous avons considéré un modèle classique de relation *consommateur-ressource* pour lequel il y a *persistance* au sens usuel : Il possède un cycle limite globalement asymptotiquement stable et donc pour toute condition initiale la limite inférieure, lorsque le temps tend vers l'infini, des concentrations de ressource et de consommateur est uniformément bornée inférieurement par un réel strictement positif. Mais nous avons montré sur des exemples que, lors des transitoires, et même le long du cycle limite, les valeurs des concentrations peuvent devenir si petites que le modèle perd toute signification. Nous avons donc proposé d'introduire des "seuils", au delà desquels le modèle n'ayant plus de signification une hypothèse "ad hoc" est nécessaire pour continuer l'analyse ; nous en avons proposé deux, la *persistance forcée* et l'*extinction automatique*. Dans le premier cas la persistance prévue par le modèle classique est bien entendu conservée mais des consitions initiales identiques peuvent conduire à des trajectoires différentes. Dans le second cas il apparaît un domaine de persistance, qui peut être vide et dont la taille dépend de

la valeur du seuil en dessous duquel il y a extinction automatique ; une valeur de bifurcation entre domaine borné et domaine non borné est mise en évidence.

Nous concluons de cette étude sur un cas très particulier que toute simulation d'un système différentiel représentant une situation réelle devrait s'accompagner, entre autres, de la précaution suivante :

- Pour chaque variable d'état x_i décider de façon réaliste de la valeur d'un seuil α_i en dessous duquel la variable perd toute signification physique.
- Introduire dans le programme de simulation la clause :

$$\text{Si } x_i(t) \leq \alpha_i \text{ tout arrêter et envoyer un message d'alerte.}$$
- En cas d'alerte reprendre le modèle et aviser.

Il est bien évident que nos deux hypothèses “ad hoc” ne sauraient résoudre tous les problèmes et, à vrai dire, nous pensons qu'elles ne devraient que rarement satisfaire le biologiste. Il pourra préférer utiliser des modèles stochastiques où les variables d'état ne sont plus des concentrations d'individus d'une population mais le “nombre d'individus” et les règles de transition de type probabilité de naissance ou de mort. C'est dans cet esprit que l'article [12] revisite le très classique modèle du chémostat. Il faudra alors envisager le couplage de ce modèle à l'ancien.

A Commentaires bibliographiques

Dans le système (4) les valeurs des paramètres e , m , K étaient relativement grandes par rapport à ε qui a été pris égal à 0,05. L'étude mathématique de ces systèmes peut se faire soit en faisant tendre ε vers zéro, soit en faisant l'hypothèse que ε est *infinitement petit* au sens de l'Analyse Non Standard (ANS). Pour la méthode classique nous recommandons [27, 38, 44] et pour la méthode non classique [15, 16, 17, 47]. Nos simulations ont mis en évidence des trajectoires qui se confondent pendant un certain temps avec les isoclines. Le théorème de Tychonov rend compte de ce phénomène. On peut en trouver la version classique dans [27, 42, 44] et une version ANS dans [34]. Pour des modèles plus complexes en dimension trois et plus on peut être conduit à utiliser le théorème de Pontryagin Rodygin [40, 41] qui étudie le cas où la dynamique rapide admet un cycle limite asymptotiquement stable et pas un équilibre asymptotiquement stable, comme cela est le cas pour le théorème de Tikhonov. Pour des applications à des modèles biologiques des théorèmes de Tikhonov et/ou de Pontriagyn-Rodigyn on peut consulter [7, 8, 9, 30, 36, 41].

La première étude, avec des méthodes d'ANS, d'un système du type (3) est due à quatre élèves de Georges Reeb : Eric Benoit, Jean-Louis Callot, Francine Diener et Marc Diener [5]. Ils ont mis en évidence un phénomène nouveau de solutions appelées *solutions canard*. Les solutions canards sont des trajectoires spéciales de champs lents rapides qui sont d'abord proches de la partie stable de la variété lente, ensuite de la partie instable de cette variété. En plus de l'article originel [5], voir [4, 11, 15, 43, 47]. Le phénomène des solutions canard est lié au problème du retard à la bifurcation dans les bifurcations dynamiques (voir [1] p. 179-192 et [3, 29]). L'étude des solutions canards a été faite aussi dans le contexte de l'analyse asymptotique classique [19], de la théorie de la variété centrale et des éclatements [18, 39, 45], et de l'asymptotique complexe Gevrey [6, 13, 24]. Pour plus d'informations on peut consulter l'article *Canards* de Martin Wechselberger paru dans l'encyclopédie en ligne *Scholarpedia* [46]. L'article [33] est un essai de vulgarisation des méthodes de l'ANS dans le domaine de l'automatique. Voir aussi à ce sujet [31, 35].

Remerciements

Les auteurs remercient Fabien Campillo, Jérôme Harmand et Alain Rapaport, de l'équipe *Modemic*¹¹ ainsi que Jean-Luc Gouzé de l'équipe *Biocore*¹² pour de nombreuses et fructueuses discussions sur les questions de méthodologie de la modélisation en dynamique des populations.

Références

- [1] V. I. ARNOLD, *Dynamical Systems V, Bifurcation Theory and Catastrophe Theory*, Encyclopedia Math. Sci., Vol 5, Springer-Verlag, Berlin/New York, 1993.
- [2] G. BATT, R. CASEY, H. DE JONG, J. GEISELMANN, J.L. GOUZÉ, M. PAGE, D. ROPERS, T. SARI, D. SCHNEIDER, Analyse qualitative de la dynamique de réseaux de régulation génique par des modèles linéaires par morceaux, in *Modélisation et simulation pour la post-génomique, Revue des sciences et Technologies de l'information, Série Technique et science informatiques*, 26 (2007), 11-45.
- [3] E. BENOÎT (Ed.), *Dynamic Bifurcations*, Proceedings Luminy 1990, Lect. Notes Math. 1493 Springer-Verlag, 1991.
- [4] E. BENOÎT, Perturbation singulière en dimension trois : Canards en un point pseudo-singulier noeud, *Bulletin de la Société Mathématique de France*, 129 (2001), 91-113.
- [5] E. BENOÎT, J.L. CALLOT, F. DIENER, M. DIENER, Chasse au canard, *Collect. Math.*, 32 (1981), 37-119.
- [6] E. BENOÎT, A. FRUCHARD, R. SCHAEFKE, G. WALLET, Solutions surstables des équations différentielles lentes-rapides à point tournant, *Annales de la Faculté des Sciences de Toulouse*, VII (1998), 627-658.
- [7] H. BOUDJELLABA, T. SARI, Oscillations of a prey-predator-superpredator system, *J. Biol. Systems*, 6 (1998), 17-33.
- [8] H. BOUDJELLABA, T. SARI, Stability loss delay in harvesting competing populations. *J. Differential Equations*, 152 (1999), 394-408.
- [9] H. BOUDJELLABA, T. SARI, Dynamic transcritical bifurcations in a class of slow-fast predator-prey models *J. Differential Equations*, 246 (2009), p. 2205-2225.
- [10] G. BUTLER, P. WALTMAN, Persistence in dynamical systems, *J. Differential Equations*, 63 (1986), 255-263.
- [11] J.L. CALLOT, Champs lents-rapides complexes à une dimension lente, *Annales scientifiques de l'Ecole Normale Supérieure*, 4, 26 (1993), 149-173.
- [12] F. CAMPILLO, M. JOANNIDES, I. LARRAMENDY-VALVERDE, Stochastic modeling of the chemostat. *Ecological Modeling*, 22 (2011), 2676-2689.
- [13] M. CANALIS-DURAND, J.P. RAMIS, R. SCHAEFKE, Y. SIBUYA, Gevrey solutions of singularly perturbed differential equations, *J. Reine Angew. Math.*, 518 (2000), 95-129.
- [14] H. DE JONG, J.L. GOUZÉ, C. HERNANDEZ, M. PAGE, T. SARI, J. GEISELMANN, Qualitative simulation of Genetic Regulatory Network using Piecewise Linear Models, *Bulletin Math. Biology*, 66 (2004), 301-340.

¹¹<http://www.inria.fr/equipes/modemic>

¹²<http://www.inria.fr/equipes/biocore>

- [15] F. DIENER, M. DIENER (Eds.), *Nonstandard Analysis in Practice*. Universitext, Springer-Verlag, 1995.
- [16] M. DIENER, C. LOBRY, (Eds.), *Analyse non standard et représentation du réel*, OPU, Alger, CNRS, Paris, 1985.
- [17] M. DIENER, G. WALLET (Eds.), *Mathématiques finitaires et analyse non standard*, Publication mathématique de l'Université de Paris 7, Vol. 31-1 et 31-2, 1989.
- [18] F. DUMORTIER, R. ROUSSARIE, Canard Cycles and center manifolds, *Mem. Amer. Math. Soc.* 577, 1996.
- [19] W. ECKHAUS, Relaxation oscillations including a standard chase on French ducks, in *Asymptotic Analysis II, surveys and new trends*, Lecture Note Math. 985 Springer-Verlag, Berlin/New York (1984), 449–494.
- [20] W. FELLER, *An Introduction to Probability Theory and its Applications*, Vol 1 and 2. John Wiley & Sons, 2nd edition, 1971.
- [21] A.F. FILIPPOV, *Differential equations with discontinuous right-hand sides*, *Mat. Sb.*, 51 (1960), 99–128.
- [22] A.F. FILIPPOV, *Differential Equations with Discontinuous Righthand Sides*, Kluwer Academic Publishers, 1988.
- [23] H.I. FREEDMANN, P. MOSON, Persistence definitions and their connections, *Proc. Amer. Math. Soc.* 109 (1990), 1025–1033.
- [24] A. FRUCHARD, R. SCHAEFKE, Exceptional complex solutions of the forced van der Pol equation, *Funkcialaj Ekvacioj*, 42 : 2 (1999), 201–223.
- [25] J.L. GOUZÉ, T. SARI, A class of piecewise linear differential equations arising in biological models. Special issue : Non-smooth dynamical systems, theory and applications. *Dynamical Systems : An International Journal*, 17 (2002), 299–316.
- [26] J. HOFBAUER, K. SIGMUND, *The Theory of Eclosion and Dynamical Systems*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 1988.
- [27] P.V. KOKOTOVIC, H.K. KHALIL, AND J. O'REILLY, *Singular Perturbations Methods in Control : Analysis and Design*. Academic Press, New York, 1986.
- [28] L.P. LIOU, K.S. CHENG, On the uniqueness of a limit cycle of a predator-prey system, *SIAM J. Math. Anal.*, 19 (1988), 867–878.
- [29] C. LOBRY, A propos du sens des textes mathématiques, un exemple : la théorie des “bifurcations dynamiques”, *Annales Institut Fourier*, 42 (1992), 327–351.
- [30] C. LOBRY, A. RAPAPORT, T. SARI, Stability loss delay in the chemostat with a slowly varying washout rate, *Proceedings MATHMOD 09 Vienna 11-13/02/2009*, Inge Troch, Felix Breitenacker (Editors), ARGESIM Report no. 35 (2009), 1582–1586.
- [31] C. LOBRY, T. SARI, Singular perturbation methods in control theory, in *Contrôle non linéaire et Applications*, Travaux en Cours no. 64, Hermann, Paris (2005), 155–182.
- [32] C. LOBRY, T. SARI, Equations différentielles à second membre discontinu, in *Contrôle non linéaire et Applications*, Travaux en Cours no. 64, Hermann, Paris (2005), 255–289.
- [33] C. LOBRY, T. SARI, Nonstandard Analysis and representation of reality, *International J. Control*, 81, 3 (2008), 519–536.
Traduction française : <http://hal.inria.fr/inria-00163365/fr/>.
- [34] C. LOBRY, T. SARI, S. TOUHAMI, On Tykhonov's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems, *Electron. J. Diff. Eqns.*, Vol. 1998 (1998), No. 19, 1–22.

- [35] C. LOBRY, T. SARI, S. TOUHAMI, Fast and slow feedbacks in systems theory, *J. Biol. Systems*, 7 (1999), 1–25.
- [36] C. LOBRY, T. SARI, K. YADI, Coexistence of three predators competing for a single biotic resource, in *Advances in the Theory of Control, Signals and Systems with Physical Modeling*, J. Lévine and P. Mullhaupt (Editors) Lecture Notes in Control and Information Sciences, 2010, vol. 407, p. 309–322.
- [37] J.D. MURRAY *Mathematical Biology I. An Introduction*, Series : Interdisciplinary Applied Mathematics , Vol. 17 Springer, Heidelberg, 2004.
- [38] R.E. O'MALLEY, JR. *Singular Perturbation Methods for Ordinary Differential Equations*, Springer-Verlag, New York, 1991.
- [39] D. PANAZZOLO, On the Existence of Canard Solutions. *Publ. Mat.*, 44, 2 (2000), 503–592.
- [40] L.S. PONTRYAGIN, L.V. RODYGIN, Approximate solution of a system of ordinary differential equations involving a small parameter in the derivatives, *Soviet. Math. Dokl.*, 1 (1960), 237–240.
- [41] T. SARI, K. YADI, On Pontryagin-Rodygin's theorem for convergence of solutions of slow and fast systems, *Electron. J. Diff. Eqns.*, Vol. 2004 (2004), No. 139, 1–17.
- [42] A.N. TYKHONOV, Systems of differential equations containing small parameters multiplying the derivatives, *Mat. Sborn.*, 31 (1952), 575–586.
- [43] W. WALLET, Entrée-sortie dans un tourbillon, *Annales de l'Institut Fourier*, 36 (1986), 157–184.
- [44] W. WASOW, *Asymptotic Expansions for Ordinary Differential Equations*, Robert E. Kriger Publishing Company, New York, 1976.
- [45] M. WECHSELBERGER, Existence and Bifurcation of Canards in \mathbb{R}^3 in the case of a Folded Node, *SIAM J. Applied Dynamical Systems*, 4 (2005), 101–139.
- [46] M. WECHSELBERGER, Canards (2007), *Scholarpedia*, 2 (4) : 1356.
[http ://www.scholarpedia.org/article/Canards](http://www.scholarpedia.org/article/Canards)
- [47] A.K. ZVONKIN, M.A. SHUBIN, Nonstandard Analysis and Singular Perturbations of Ordinary Differential Equations, *Uspekhi Mat. Nauk.*, 39 (1984), 77–127. English transl. : *Russian Math. Surv.*, 39 (1984), 69–131.

Adresses des auteurs :

Claude Lobry
EPI Modemic Inra/Inria,
UMR Mistea, 2 pl. Viala, 34060 Montpellier, France.

Courriel : Claude.Lobry@inria.fr

Tewfik Sari
Laboratoire de Mathématiques, Informatique et Applications, EA 3993
Faculté des Sciences et Techniques, Université de Haute Alsace
4, rue des Frères Lumière, 68093 Mulhouse cedex, France
Adresse actuelle
UMR Itap, Cemagref, Domaine de Lavalette
361, rue J.-F. Breton, BP 5095, 34196 Montpellier Cedex 5, France

Courriel : Tewfik.Sari@uha.fr