



HAL
open science

L'effet de la migration dans la relation ressource-consommateur du point de vue de "l'atto-fox problem"

Fabien Campillo, Claude Lobry

► **To cite this version:**

Fabien Campillo, Claude Lobry. L'effet de la migration dans la relation ressource-consommateur du point de vue de "l'atto-fox problem". [Rapport de recherche] 2013. hal-00800370

HAL Id: hal-00800370

<https://inria.hal.science/hal-00800370>

Submitted on 14 Mar 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.

L'effet de la migration dans la relation ressource-consommateur du point de vue de *l'atto-fox problem*

Fabien Campillo*, Claude Lobry†

Mars 2013

Table des matières

1	introduction	2
2	Le modèle de Rosenzweig-MacArthur (RMA)	5
2.1	Le modèle RMA sans migration	5
2.2	Portrait de phase	8
2.3	La relation “Entrée-Sortie”	11
2.4	Le modèle RMA avec immigration de la ressource	14
2.5	Le modèle RMA avec émigration de la ressource	17
2.6	Le modèle RMA avec immigration du consommateur	18
2.7	Le modèle RMA avec émigration du consommateur	19
2.8	Que faire du modèle RMA lorsque x devient trop petit ?	21
2.9	Pourquoi travailler sur le modèle RMA ?	21
2.10	Observation des effets d’une migration entre deux sites identiques	24
3	Migration de la ressource seule	29
3.1	Généralités	30
3.2	Cas où v_x est une fonction à seuil	32
3.3	Cas où v_x n’est pas une fonction à seuil.	34

*EPI Modemic Inria

†EPI Modemic Inria et Université de Nice Sophia-Antipolis

4	Migration de la ressource et du consommateur	35
4.1	Cas où v_y est une fonction seuil	36
4.2	La fonction "Variation de la différence de phase"	39
4.3	Simulations de $V(\Phi)$	40
5	Conclusion	42

1 introduction

Nous nous intéressons au système de deux équations différentielles :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = xg(x) - h(x,y)y \\ \frac{dy}{dt} = \varepsilon h(x,y)y - \delta y \end{cases} \quad (1)$$

où x représente une *quantité de ressource* et y une *quantité de consommateurs* (on dit aussi *proies* et *prédateurs*). Selon ces équations le taux de croissance de x , en l'absence de prélèvement ($y = 0$) est $g(x)$ où $x \mapsto g(x)$ est une fonction décroissante qui finit par s'annuler ; le cas le plus simple est celui d'une fonction linéaire décroissante : on parle alors de croissance *logistique* de la ressource. Le taux de croissance de y est :

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \varepsilon h(x,y) - \delta$$

La quantité $h(x,y)$ représente la quantité de ressource prélevée par unité de temps et par unité de consommateur. On l'appelle *réponse fonctionnelle* ; ainsi, pour des quantités données x de ressource et y de consommateurs le prélèvement instantané de ressource est $h(x,y)ydt$. Ce prélèvement est transformé en un accroissement instantané de consommateur $\varepsilon h(x,y)ydt$. Le paramètre ε , plus petit que 1 indique que toute la ressource (supposée mesurée par sa masse) ne se transforme pas en masse de consommateur mais seulement une fraction (l'autre fraction fournissant l'énergie nécessaire au métabolisme du consommateur). Il est mathématiquement avantageux de poser $\delta = \varepsilon m$ et de changer l'unité de temps de façon à ce que le système (1) devienne le système, dit *lent-rapide* lorsque ε est petit :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(xg(x) - h(x,y)y) \\ \frac{dy}{dt} = (h(x,y) - m)y \end{cases} \quad (2)$$

En l'absence de phénomène d'inhibition on suppose que, quel que soit $y > 0$, la fonction $x \mapsto h(x, y)$ est nulle en 0 et croissante majorée (de type Monod) (plus il y a de ressource, plus le taux de croissance est important) et on suppose que, quel que soit $x : y \mapsto h(x, y)$ est décroissante. Cette dernière hypothèse traduit l'idée d'une interférence (compétition) entre les consommateurs qui rend leur "cueillette" moins efficace (ils se gênent).

C'est à peu près tout ce qu'on peut dire de façon immédiate sur la fonction $h(x, y)$. Le livre de R. Arditi et L. Ginzburg [2] analyse avec le plus grand soin ce qu'il faut en penser du **point de vue de l'écologie théorique**. En deux mots disons qu'une longue tradition a considéré le cas particulier où $h(x, y)$ ne dépend pas de y , c'est ce qu'on appelle les modèles "ressource-dépendants" (ou "proie-dépendants") jusqu'à ce que l'article [1] remette cette tradition en cause en plaidant pour la meilleure pertinence (écologique) des modèles de la forme :

$$h(x, y) = \mu(x/y)$$

dits "ratio-dépendants". Au prix d'un paramètre supplémentaire on fabrique des modèles (voir [2]) qui sont plutôt "ressource-dépendants" aux faibles densités de proies et "ratio-dépendants" aux fortes densités.

Dans ce travail nous nous intéressons essentiellement au phénomène *atto-fox* (qu'on va expliquer dans un instant) et qui ne dépend pas directement du caractère plus ou moins "ratio-dépendant" de h mais qui se produit dès que les isoclines de (2) ont l'allure de la Fig. 1 ce qui peut se produire aussi bien dans des cas plutôt "ratio-dépendants" ou plutôt "ressource dépendants". Comme nous allons travailler sur un exemple nous avons choisi le cas purement "ressource-dépendant" car il est mathématiquement un tout petit peu plus facile à traiter ; le cas purement "ratio-dépendant" fait apparaître des difficultés ($\mu(0/0)$ n'est pas défini) supplémentaires que nous ne souhaitons pas aborder ici.

Comme nous ferons beaucoup de simulations il faut bien particulariser les fonctions. On considèrera donc le cas où $g(x) = 2(1 - x)$ et $h(x, y) = \mu(x) = \frac{x}{0.1 + x}$, c'est à dire le système d'équations :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} \left(2x(1-x) - \frac{xy}{0.1+x} \right) \\ \frac{dy}{dt} = \left(\frac{x}{0.1+x} - m \right) y \end{cases} \quad (3)$$

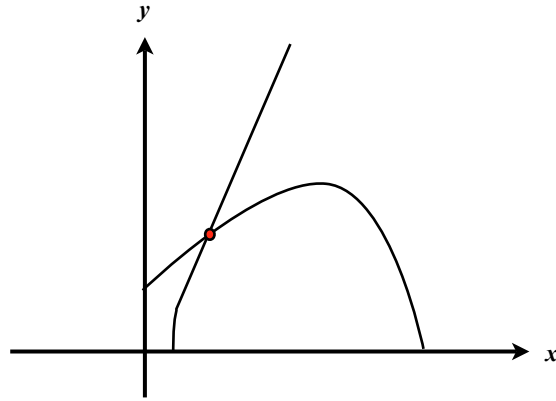


FIG. 1 – Isoclines pour le système (2).

qui est le modèle dit de Rozenzweig-MacArthur.

En dynamique des populations classique on dit qu'un système est *persistant* si toutes ses variables x_i ont la propriété que :

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > 0$$

Le modèle (3) ci-dessus possède pour des valeurs convenables des paramètres, comme par exemple :

$$m = 0.7 ; \varepsilon = 0.05$$

un cycle limite globalement asymptotiquement stable (G.A.S.). Donc, d'un point de vue mathématique, il est persistant. Toutefois, si nous faisons une simulation de ces équations à partir des conditions initiales :

$$x(0) = 0.1 ; y(0) = 0.5$$

nous observerons que la valeur de $x(t)$ va diminuer jusqu'à des quantités de l'ordre de 10^{-26} !! (Nous reviendrons longuement au § suivant sur les raisons de ce phénomène). Pour une telle valeur $x(t)$ ne représente plus rien. En effet supposons que une unité de x représente 10^8 individus (par exemple des renards) la valeur 10^{-26} représenterait un 10^{-18} ème de renard, un "atto-renard"¹.

¹Un "atto" est un milliardième de milliardième. Depuis un article de Mollison ([13]) qui critiquait la pertinence, en terme, de dynamique des populations, d'une certaine E.D.P. modélisant une dynamique de la rage dans une population de renards([14]), cette problématique des variables continues qui prennent des valeurs trop petites pour continuer à approcher valablement des "quantités d'individus" est connue sous le nom de "atto-fox" problem.

On ne peut donc pas affirmer qu'un système *réel*, qui serait correctement modélisé par le système (3) pour des valeurs de x de l'ordre de l'unité, qu'il est *effectivement* persistant. Seul un modèle plus pertinent pour les petites valeurs de x permettrait d'éclairer la question.

Si maintenant la ressource, en plus de sa croissance naturelle, bénéficie d'un apport par *immigration* elle ne disparaîtra pas et on imagine qu'il y a dans ce cas possibilité de persistance *effective* du système. Mais, pour qu'il y ait immigration dans un site il faut qu'il y ait *émigration* depuis un autre site. Pourrons nous avoir persistance ? C'est pourquoi on examinera plus généralement l'influence de la *migration* sur le modèle (3).

Ce travail mathématiquement très simple (et probablement pas original) est un préliminaire pour aborder la question suivante : Soient deux sites S_1 et S_2 sur lesquels sont installées deux populations en interaction selon un même modèle (3) avec des valeurs des paramètres pour lesquels il y a un problème "atto-fox" ; que se passe-t-il si il existe une migration entre les deux sites ? On peut imaginer que les deux sites évoluent en opposition de phase (i.e. quand x est petit sur S_1 il est grand sur S_2 et vice versa) et que la migration entre les deux sites prévient l'extinction de l'espèce représentée par x . Mais est-ce que le couplage ne va pas, précisément, synchroniser les deux sites ? C'est à cette question que nous allons apporter quelques clarifications.

2 Le modèle de Rosenzweig-MacArthur (RMA)

Nous considérons d'abord le modèle RMA en l'absence de terme de *migration* puis, dans les paragraphes suivants les cas avec migration.

2.1 Le modèle RMA sans migration

Dans ce paragraphe on rappelle quelques propriétés bien connues de (3) lorsque ε est "petit".

Note : 2.1 *Que veut dire "petit" ?*

Pour le théoricien de l'écologie (par opposition au mathématicien) les paramètres

des fonctions et le domaine utile de variation des variables étant de l'ordre de l'unité à partir de 0.1 le paramètre ε commence à être "petit" et devient franchement petit au delà de 0.01. Pour une étude mathématique ce flou n'est pas acceptable. Il y a deux façons de s'en sortir.

La première est l'analyse par perturbation qui consiste à considérer la famille de systèmes (3) indexée par le paramètre ε , à "faire tendre ε vers 0" et à décrire des propriétés du système qui sont de "plus en plus vraies" : par exemple, on dira que si ε est suffisamment petit le système possède un cycle limite stable qui, plus ε sera petit, plus sera proche d'un certain cycle. Cette approche, la plus utilisée chez les mathématiciens, a l'inconvénient de conduire à des énoncés assez lourds parfois difficilement compréhensibles par le non professionnel.

Une autre approche est celle qu'autorise l'Analyse Non Standard (A.N.S.), une technique mathématique formellement équivalente à la précédente (tout ce qui peut être démontré d'une façon peut l'être de l'autre) mais moins répandue chez les mathématiciens. Elle a l'avantage de produire des énoncés qui peuvent être compris des deux façons :

- De façon naturelle et intuitive par le non mathématicien.
- De façon formelle par le mathématicien (averti de cette technique) qui lit des énoncés et, éventuellement, des démonstrations dépourvus de toute ambiguïté.

C'est cette méthode qu'on va utiliser. Le lecteur qui souhaite en savoir un peu plus peut consulter [11] où sont traités quelques exemples et où est proposée une bibliographie du sujet.

Hypothèses, terminologie, notations

Quelques expressions nonstandard.

- Il y a des nombres réels standard (notés ${}^st x$) et d'autres qui ne le sont pas.
- Un réel non infiniment grand est infiniment proche d'un nombre standard.
- Un nombre "appréciable" est ni infiniment petit ni infiniment grand.
- Le "halo" d'un ensemble A , noté "Hal(A)" est constitué des points qui sont infiniment proches d'un point de A .
- On utilise le symbole \approx pour dire que deux nombres ou deux points sont infiniment proches l'un de l'autre.
- L'expression $a \gtrsim b$ dit que a est plus grand que b et que de plus a n'est pas infiniment proche de b .

Le paramètre ε est infiniment petit, strictement positif, fixé une fois pour toutes. Dans nos simulations il sera la plupart du temps fixé à 0.05. On note :

$$t \mapsto (x(t, x_0, y_0), y(t, x_0, y_0))$$

la solution de (3) condition initiale (x_0, y_0) . Il peut arriver que l'on oublie d'écrire la condition initiale.

Le quart de plan fermé $(\mathbb{R}^+)^2 = \{(x, y) : x \geq 0; y \geq 0\}$ est invariant pour (3). Dans ce qui suit nous plaçons toujours dans ce quart de plan. Le quart de plan ouvert $(\mathbb{R}^{*+})^2 = \{(x, y) : x > 0; y > 0\}$ est également invariant.

Les isoclines de (3) sont respectivement :

$$\mathcal{H}_x = \{(x, y) : y = 2(1-x)(0.1+x)\} \cup \{(x, y) : x = 0\}$$

pour les vecteurs de pente verticale et :

$$\mathcal{H}_y = \left\{ (x, y) : x = \frac{0.1m}{1-m} \right\} \cup \{(x, y) : y = 0\}$$

pour les vecteurs de pente nulle. On note :

$$x_m = \frac{0.1m}{1-m}$$

La courbe :

$$\mathcal{P} = \{(x, y) : x \geq 0; y \geq 0; y = 2(1-x)(0.1+x)\}$$

est une portion de parabole tournée vers le bas dont le sommet est le point S de coordonnées $(0.45, 0.605)$ et qui prend la valeur 0.2 à l'origine. On note A le point $(x = 0; y = 0.2)$. Dans la suite on distinguera la partie à gauche du sommet :

$$\mathcal{P}^- = \{(x, y) : 0 \geq x \geq 0.45; y \geq 0; y = 2(1-x)(0.1+x)\}$$

de la partie à droite :

$$\mathcal{P}^+ = \{(x, y) : 0.45 \leq x \leq 1; y \geq 0; y = 2(1-x)(0.1+x)\}$$

On désignera par Π : le demi axe vertical :

$$\Pi = \{(x, y) : x = 0; y > 0\}$$

dont on distinguera deux parties :

$$\Pi^+ = \{(x, y) : x = 0; y > 0.2\}$$

et

$$\Pi^- = \{(x, y) : x = 0; 0 < y < 0.2\}$$

2.2 Portrait de phase

Portrait de phase pour \mathcal{H}_y à droite de S

On suppose que la droite \mathcal{H}_y coupe \mathcal{P} à droite de son sommet et qu'elle n'en est pas infiniment proche. Il est facile de vérifier que l'équilibre

$$E = ((x = x_m); y = (2(1 - x_m)(0.1 + x_m)))$$

est exponentiellement stable.

La portion de parabole \mathcal{P} détermine deux ouverts dans le quart de quart de plan ouvert $(\mathbb{R}^{*+})^2$:

$$\theta^- = \{(x, y) : y < 2(1 - x)(0.1 + x)\}$$

$$\theta^+ = \{(x, y) : y > 2(1 - x)(0.1 + x)\}$$

Dans θ^- , en tout point qui n'est pas dans le halo de \mathcal{P} , le champ de vecteur a une vitesse horizontale infiniment grande dirigée vers la droite.

Lemme 2.2 *Une trajectoire issue d'un point de θ^- qui n'est pas dans $\text{Hal}(\mathcal{H}_x)$ pénètre dans $\text{Hal}(\mathcal{P}^+)$ en un temps infiniment petit.*

Démonstration : Soit (x_0, y_0) une condition initiale dans θ^- mais n'appartenant pas au halo de \mathcal{H}_x . Tant que $(x(t, x_0, y_0), y(t, x_0, y_0))$ n'est pas dans le halo de \mathcal{P} la quantité :

$$\left(2x(1 - x) - \frac{xy}{0.1 + x} \right)$$

n'est pas infiniment petite et donc, en dehors du halo de \mathcal{P} le champ de vecteur :

$$\left(\begin{array}{c} \frac{1}{\varepsilon} \left(2x(1 - x) - \frac{xy}{0.1 + x} \right) \\ \left(\frac{x}{0.1 + x} - m \right) y \end{array} \right)$$

a sa première composante infiniment grande et dirigée vers la droite. Une trajectoire issue d'un tel point "pénètre" donc en un temps infiniment petit dans le "halo" de \mathcal{P}^+ en des points d'ordonnée infiniment proche y_0^2 . Si elle pénètre en

²Cette argumentation peut sembler, à juste titre, insatisfaisante en raison du flou autour de l'expression "pénétrer dans le halo de". En A.N.S. un "halo" n'est pas un "ensemble" au sens formel du terme et il n'est pas possible de parler de sa frontière d'où la difficulté à donner un sens à "pénétrer dans". Ces difficultés sont résolues par ce que l'on appelle un argument de permanence. Les arguments de permanence tels que le lemme de Robinson sont des outils formels spécifiques très efficace de l'ANS. Voir par exemple [4].

dessous de E la trajectoire “remonte” dans $\text{Hal}(\mathcal{P}^+)$ et tend vers E . Si elle pénètre au dessus de E elle “descend” dans $\text{Hal}(\mathcal{P}^+)$ et tend vers E .

Lemme 2.3 *Une trajectoire issue d'un point (x_0, y_0) de θ^+ qui n'est pas dans $\text{Hal}(\mathcal{P}^-)$ pénètre, en un temps infiniment petit, dans $\text{Hal}(\mathcal{P}^+)$ si $x_0 \gtrsim 0.45$, dans $\text{Hal}(\Pi^+)$ sinon.*

Démonstration : Dans θ^+ , en tout point qui n'est pas dans le halo de \mathcal{P} , le champ de vecteur a une vitesse horizontale infiniment grande dirigée vers la gauche. Soit une condition initiale appréciable dans θ^+ . Supposons pour commencer que $y_0 \lesssim 0.603$; la trajectoire issue de ce point “pénètre” en un temps infiniment dans $\text{Hal}(\mathcal{P}^+)$ et, selon le cas, “remonte” ou “descend” vers l'équilibre. Supposons maintenant que $y_0 \gtrsim 0.603$; la trajectoire issue de ce point “pénètre” en un temps infiniment petit en des points de $\text{Hal}(\Pi^+)$ et “descend ” le long de $\text{Hal}(\Pi^+)$; il n'est pas possible de quitter $\text{Hal}(\Pi^+)$ tant que $y(t, x_0, y_0) > 0.2$ puisque dans ce cas le point $(x(t, x_0, y_0), y(t, x_0, y_0))$ est dans θ^+ et a donc une vitesse horizontale dirigée vers la gauche. Pendant toute cette phase de descente dans $\text{Hal}(\Pi^+)$ la quantité $y(t, x_0, y_0)$ décroît vers 0. En revanche, une fois passé le point A , le point $(x(t, x_0, y_0), y(t, x_0, y_0))$ se trouve dans θ^- , a donc une vitesse horizontale dirigée vers la droite et $y(t, x_0, y_0)$ peut croître à nouveau pour ressortir de $\text{Hal}(\Pi^-)$ en un certain point. Il existe une relation, que nous décrirons plus bas, entre le point d'entrée d'une trajectoire dans $\text{Hal}(\Pi^+)$ et son point de sortie de $\text{Hal}(\Pi^-)$.

Simulation pour $m = 0.85$; $\varepsilon = 0.05$

Sur la Fig. 2 on observe le tracé de la parabole \mathcal{P} subdivisée en \mathcal{P}^+ et \mathcal{P}^- ; les bandes vert clair et turquoise symbolisent les halos de Π et \mathcal{P} , en vert pour la parties attractives \mathcal{P}^+ et Π^+ , en turquoise pour les parties répulsives \mathcal{P}^- et Π^- . La méthode d'intégration numérique de (3) est un simple schéma d'Euler (pas de temps 0.0001) préféré à des solveurs plus sophistiquées qui souvent ne sont pas capables d'effectuer la transition entre les zones rapides et lentes. Les trajectoires sont représentées par un point toutes les 0.004 unités de temps. A partir de toutes les conditions initiales la durée d'intégration est de 10 unités de temps.

Partant de la condition initiale a ou b on compte un quarantaine de points pour pénétrer dans la zone verte, soit une durée inférieure à 0.2 unités de temps, puis la trajectoire s'infléchit brusquement vers le haut et remonte lentement le long de \mathcal{P}^+ vers l'équilibre E . La phase “rapide” est pratiquement horizontale. Même constat partant des points p et q . Partant du point s on passe au dessus du sommet

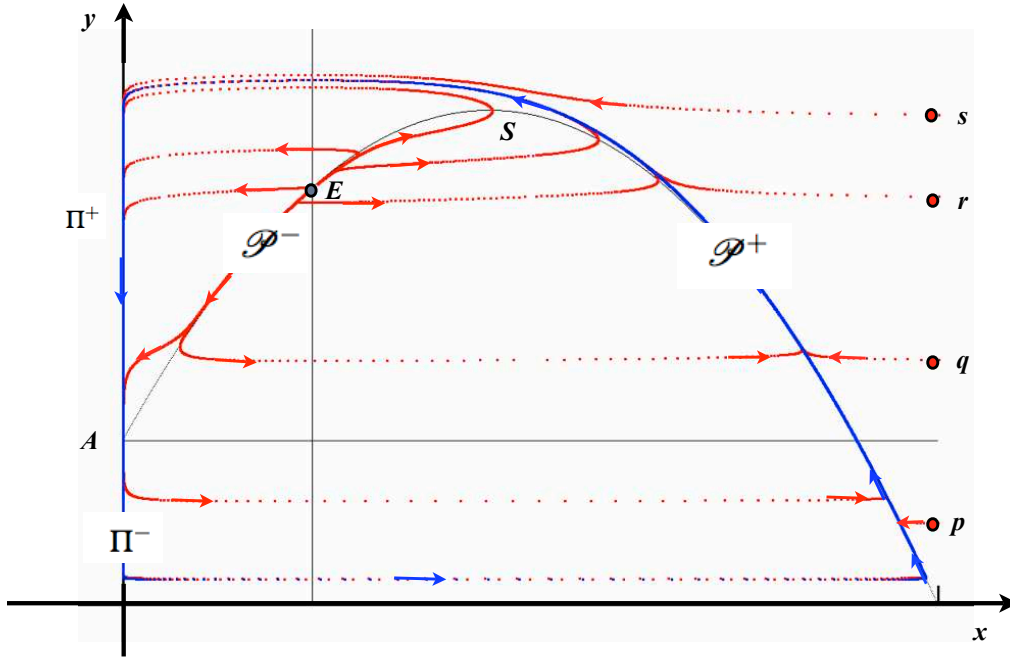


FIG. 3 – Quelques trajectoires avec $\varepsilon = 0.05$ et $m = 0.7$.

abordé ici.

Simulation pour $m = 0.7$; $\varepsilon = 0.05$

Cette simulation est effectuée dans les mêmes conditions que la précédente sauf en ce qui concerne m qui maintenant vaut 0.7. Sur la Fig. 3 on observe en bleu le tracé de la solution périodique. C'est un grand cycle qui remonte le long de \mathcal{P}^+ , arrivé en S saute vers Π^+ , descend le long de Π^+ puis de Π^- pour sauter à nouveau vers \mathcal{P}^+ . On observe l'équilibre instable E et diverses trajectoires (en rouge) qui tendent très rapidement vers le cycle limite.

2.3 La relation “Entrée-Sortie”

Pour analyser ce qui se passe le long de l'axe vertical nous allons faire le changement de variable :

$$\xi = \varepsilon \ln(x)$$

dans le système (3). Le nouveau système, dans les variables (ξ, y) , s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = 2(1 - \exp(\frac{\xi}{\varepsilon})) - \frac{y}{0.1 + \exp(\frac{\xi}{\varepsilon})} \\ \frac{dy}{dt} = (\frac{\exp(\frac{\xi}{\varepsilon})}{0.1 + \exp(\frac{\xi}{\varepsilon})} - m)y \end{cases} \quad (4)$$

Dès que ξ est négatif et non infiniment petit la quantité $x = \exp(\frac{\xi}{\varepsilon})$ est infiniment petite (on dit dans ce cas "exponentiellement petite") et le système (4) peut être approché par le système :

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = 2 - 10y \\ \frac{dy}{dt} = -my \end{cases} \quad (5)$$

que l'on peut intégrer explicitement à partir de la condition initiale (ξ_0, y_0) . Il vient :

$$y(t, \xi_0, y_0) = y_0 \exp(-mt)$$

$$\xi(t, \xi_0, y_0) = \xi_0 + \int_0^t (2 - 10y_0 \exp(-ms)) ds$$

Cette quantité est décroissante tant que $10y_0 \exp(-ms) < 2$ est négatif, atteint un minimum pour

$$t^* = \frac{1}{m} \ln(5y_0)$$

puis croît pour atteindre la valeur 0 lorsque :

$$\int_0^t (2 - 10y_0 \exp(-ms)) ds = 0$$

La valeur du minimum est :

$$\xi_{min} \approx \frac{2}{m} [\ln(5y_0) - 5(y_0 - 0.2)]$$

Sur les tables Tab. 1 et Tab. 2 nous comparons la valeur de cette approximation avec la valeur du minimum atteint lors de l'intégration numérique. L'approximation est meilleure si ε est plus petit comme le montrent les tableaux. Soit ξ_0 donné ; la fonction :

$$y_0 \mapsto y(t^{**}(y_0))$$

y_0	0.4	0.5	0.6	0.7
ξ_{min} approx	-0.87	-1.66	-2.57	-3.56
ξ_{min} simul	-1.22	-2.02	-2.92	-3.80

TAB. 1 – Valeurs des paramètres $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $\xi_0 = \varepsilon \ln(0.001)$

y_0	0.4	0.5	0.6	0.7
ξ_{min} approx	-0.87	-1.66	-2.57	-3.56
ξ_{min} simul	-0.92	-1.75	-2.67	-3.66

TAB. 2 – Valeurs des paramètres $\varepsilon = 0.01$; $m = 0.7$; $\xi_0 = \varepsilon \ln(0.001)$

où t^{**} est tel que $\int_0^{t^{**}} (2 - 10y_0 \exp(-ms)) ds = 0$ s'appelle la fonction "entrée-sortie".

On notera que dès que ξ est plus petit que -2.302 la valeur de x correspondante est plus petite que :

$$\exp\left(-\frac{2.302}{\varepsilon}\right) = 10^{-\frac{2.302}{2.302\varepsilon}} = 10^{-\frac{1}{\varepsilon}}$$

ce qui pour $\varepsilon = 0.05$ donne la très petite valeur 10^{-20} !

On pourrait s'inquiéter de la valeur de nos simulations pour des précisions aussi faibles. L'existence théorique de la fonction entrée sortie et la cohérence des valeurs théoriques approchées avec les valeurs simulées montre qu'il n'en est rien. En fait, comme nous travaillons près de 0 la représentation en virgule flottante est très précise (un "zéro machine" intervient vers 10^{-250}). Sur cette question on peut consulter [10].

Sur la Fig. 4 on peut observer des simulations représentées simultanément dans les variable (x, y) (en rouge) et (ξ, y) (en bleu). Le minimum de x est atteint lorsqu'on traverse la droite $y = 0.2$. Il est visible sur les courbes bleues que plus on rentre haut dans le halo de l'axe vertical plus on en ressort bas.

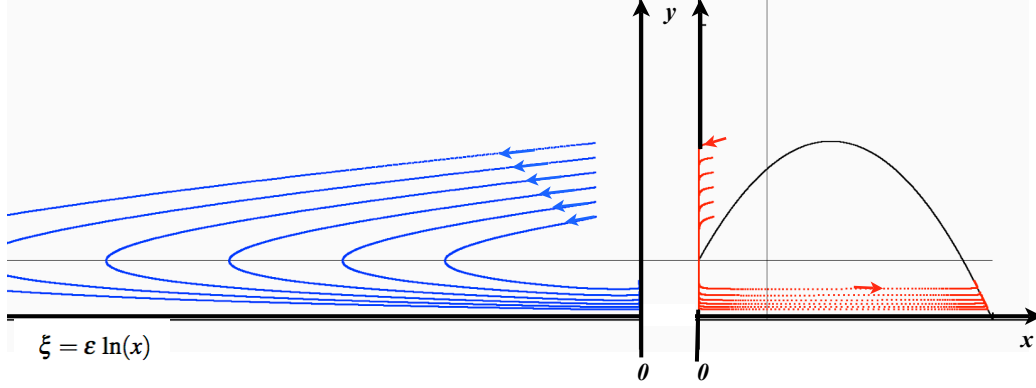


FIG. 4 – Quelques trajectoires en variable ξ avec $\varepsilon = 0.05$ et $m = 0.7$.

2.4 Le modèle RMA avec immigration de la ressource

Une façon de prévenir la diminution de la variable x en dessous d'un seuil acceptable est d'introduire une immigration de l'espèce x . Lorsque le taux d'immigration, noté Im_x est constant ceci se traduit par le modèle :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x) - \mu(x)y) + Im_x \\ \frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y \end{cases} \quad (6)$$

Les isoclines de (7) sont maintenant :

$$\mathcal{H}_x = \left\{ (x, y) : y = [\varepsilon Im_x + 2x(1-x)] \frac{(0.1+x)}{x} \right\}$$

pour les vecteurs de pente verticale et :

$$\mathcal{H}_y = \left\{ (x, y) : x = \frac{0.1m}{1-m} \right\}$$

pour les vecteurs de pente nulle. Le graphe \mathcal{C} de la fonction :

$$x \mapsto [Im + 2x(1-x)] \frac{(0.1+x)}{x}$$

dans le cas $Im_x = 1$ est représenté sur la Fig. 5 ; il est constitué de deux branches de pente négative \mathcal{C}_1^+ et \mathcal{C}_2^+ et d'une branche de pente positive \mathcal{C}^- . Comme \mathcal{P}

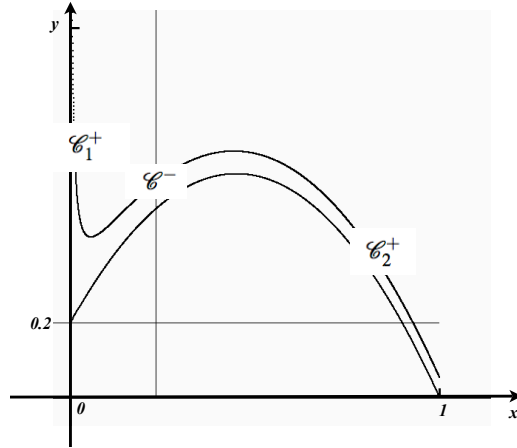


FIG. 5 – Courbe lente : $Im_x = 1$.

dans le cas sans immigration la courbe \mathcal{C} sépare le quart de plan en deux régions, la région θ^- située en dessous \mathcal{C} où les vitesses sont dirigées vers la droite, la région θ^+ située en dessus où les vitesses sont dirigées vers la gauche. La description des trajectoires se fait comme dans le cas précédent sauf que les trajectoires issues de θ^+ ne peuvent plus atteindre le halo de l'axe $\{(x, y) : x = 0\}$: elles sont contraintes à rester dans le halo de \mathcal{C}_1^+ ou \mathcal{C}_2^+ . Dans le cas représenté sur la Fig. 5 la valeur de m ($m = 0.7$) est telle que l'isocline \mathcal{H}_y coupe \mathcal{C}^- ; le mouvement sera donc dirigé vers le bas sur \mathcal{C}_1^+ et vers le haut sur \mathcal{C}_2^+ ce qui entrainera l'existence d'un cycle limite. On peut observer l'amorce de ce dernier sur la Fig. 6

Plus Im_x est petit plus le graphe \mathcal{C} est proche de l'isocline \mathcal{H}_x du cas sans immigration. Quand $Im_x = 0.4$ le minimum de \mathcal{C} est très proche du point $(0, 0.2)$ mais, contrairement au cas $Im_x = 0$ la trajectoire ne continue pas à longer l'axe vertical : rapidement elle part vers la droite. Ceci est illustré sur la Fig. 7. Sur la Fig. 8 on a simulé une trajectoire dans le cas $Im_x = 0.00002$. Pour comparer, on a tracé en pointillé la trajectoire de même condition initiale pour le cas sans immigration ($Im_x = 0$). Dans l'espace des variable (x, y) on observe que sans immigration la trajectoire ressort nettement plus bas ce qui correspond, dans l'espace des ξ à une incursion dans les valeurs très négatives.

Pour finir, sur la même Fig. 9 on a représenté pour les quatre valeurs : $Im_x = 1$; $Im_x = 0.2$; $Im_x = 0.04$; $Im_x = 0.00002$

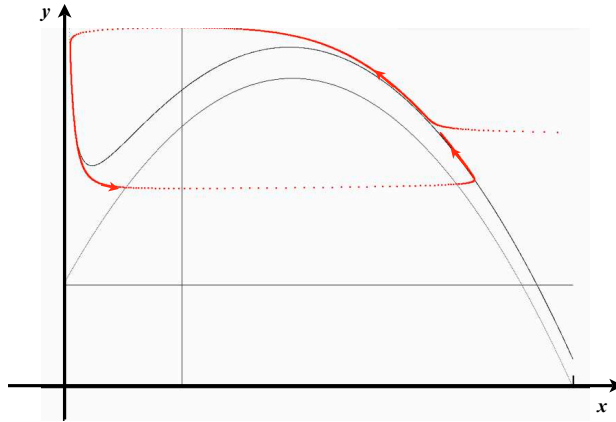


FIG. 6 – Trajectoire dans le cas d’une immigration : $Im_x = 1$.

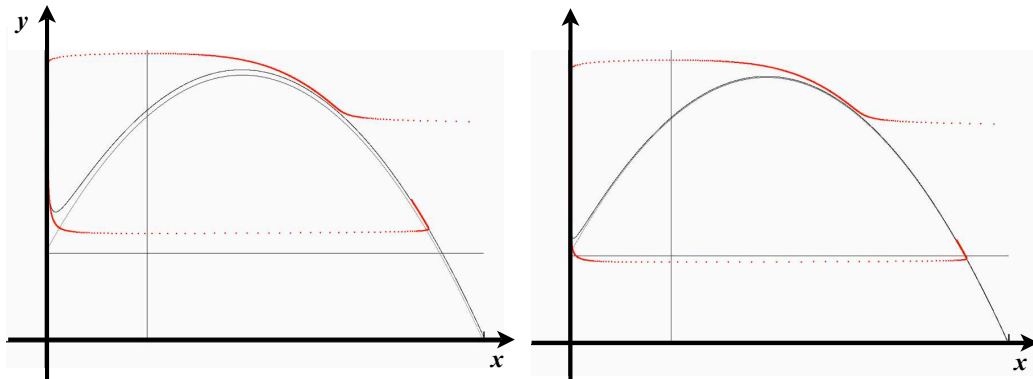


FIG. 7 – Trajectoires dans le cas d’une immigration : $Im_x = 0.2$ et $Im_x = 0.04$.

les portraits de phase correspondants.

Notons enfin que l’examen des isoclines du portrait de phase de (7) montre que la quantité $\frac{Im}{0.603}$ est une bonne approximation du minimum de $x(t)$ le long du cycle limite, y compris lorsque Im_x est petit.

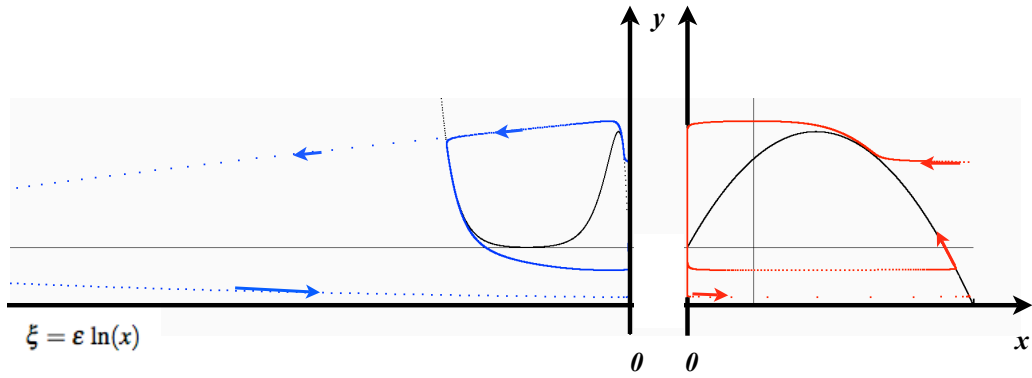


FIG. 8 – Influence d’une immigration très faible : $Im_x = 0.00002$.

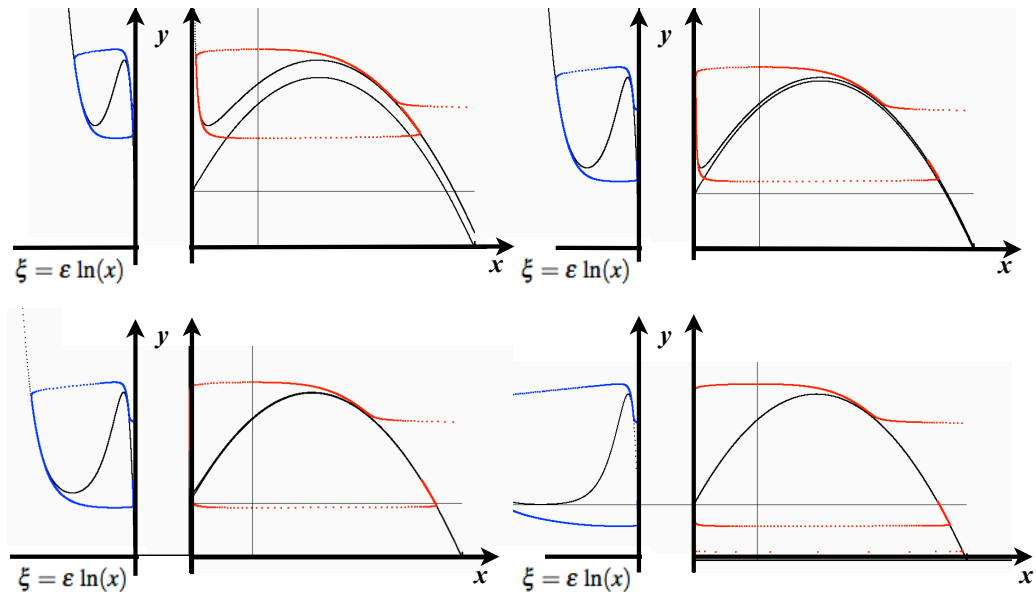


FIG. 9 – $Im_x = 1$; $Im_x = 0.2$; $Im_x = 0.04$; $Im_x = 0.00002$.

2.5 Le modèle RMA avec émigration de la ressource

C’est le modèle :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x) - \mu(x)y) - Em_x \\ \frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y \end{cases} \quad (7)$$

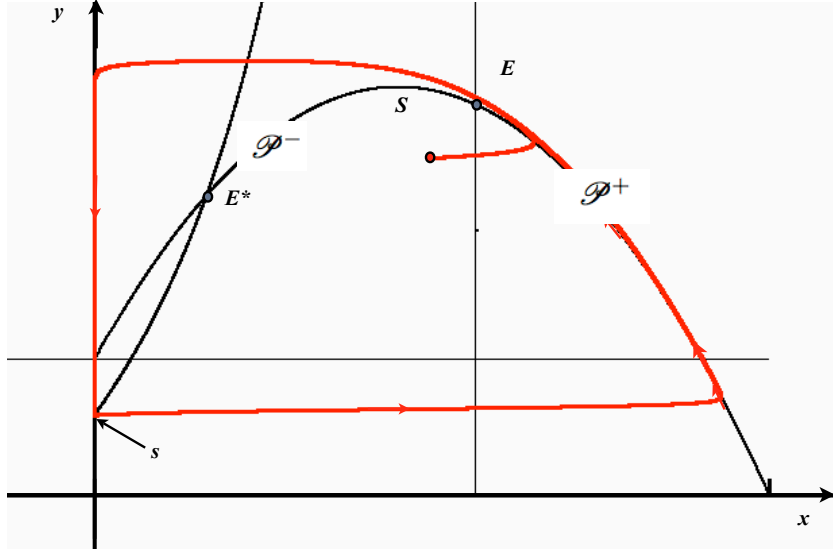


FIG. 10 – Influence d’une immigration de consommateurs : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.85$; $Im_y = 0.1$.

où la quantité Em_x est positive. On se convaincra facilement que dans ce cas il ne peut y avoir de cycle limite. Les deux seules possibilités sont l’existence d’un équilibre stable mais non globalement asymptotiquement stable ou bien d’une extinction de x suivie de celle de y .

2.6 Le modèle RMA avec immigration du consommateur

Nous regardons maintenant l’effet d’une immigration chez les consommateurs, c’est à dire le modèle :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x) - \mu(x)y) \\ \frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y + Im_y \end{cases} \quad (8)$$

Dans ce cas l’isocline des vecteurs de pente nulle est :

$$\mathcal{H}_y = \left\{ (x, y) : x \geq 0; y \geq 0; y = -\frac{Im_y}{\mu(x) - m} = Im_y \frac{(0.1 + x)}{0.1m - (1 - m)x} \right\}$$

Ce n’est plus une droite verticale qui coupe la parabole \mathcal{P} en un unique point à gauche ou à droite de S mais une branche d’hyperbole ce qui peut conduire à des

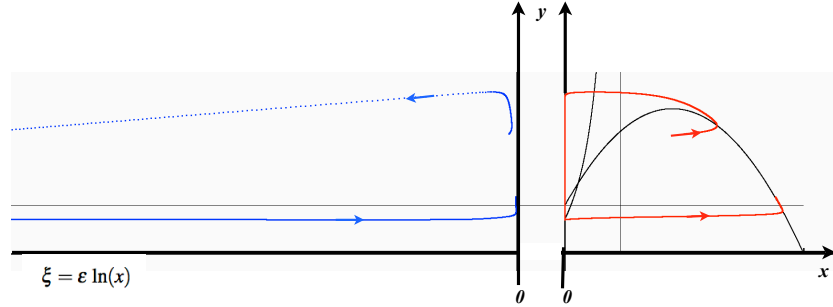


FIG. 11 – Influence d’une immigration de consommateurs : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $Im_y = 0.1$.

modifications qualitatives significatives de la dynamique en l’absence d’immigration. Ainsi sur la Fig. 10 on observe une simulation dans le cas : $m = 0.85$ qui en l’absence d’immigration conduisait à un équilibre G.A.S. en E (voir Fig. 2) et qui maintenant avec une immigration de taux $Im_y = 0.1$ donne un cycle limite. La trajectoire est un grand cycle semblable à celui du cas $m = 0.7$ sauf que le point de sortie s est sensiblement plus haut. Dans le cas de l’immigration d’une ressource on avait déjà observé que le point de sortie de l’axe vertical était plus haut, mais la cause en était une moins forte diminution de la ressource pendant la phase de descente alors que, pour une immigration de consommateur il n’en est rien comme on le voit sur la Fig. 11 où l’on peut observer la trajectoire dans les variables ξ .

2.7 Le modèle RMA avec émigration du consommateur

Voyons maintenant l’effet d’une émigration chez les consommateurs, c’est à dire le modèle :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x) - \mu(x)y) \\ \frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y - Em_y \end{cases} \quad (9)$$

L’isocline \mathcal{H}_y des vecteurs de pente nulle est composée de deux portions de branches d’hyperbole. Alors que le modèle sans émigration ne connaît pas d’extinction (mathématique) celui ci possède toujours des conditions initiales conduisant à l’extinction. Avec une mortalité de 0.7 on observe un cycle ; si on ajoute une émigration forte (de taux $Em_y = 0.1$) on observe un équilibre E localement stable.

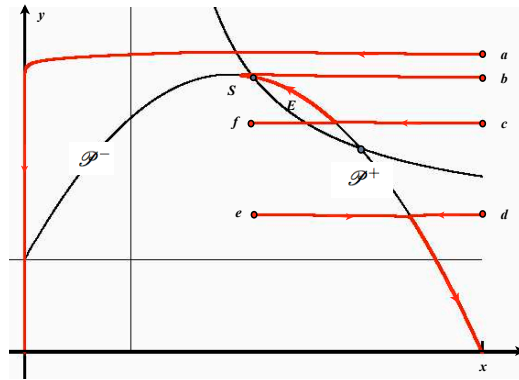


FIG. 12 – Emigration de consommateurs : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $Em_y = 0.1$.

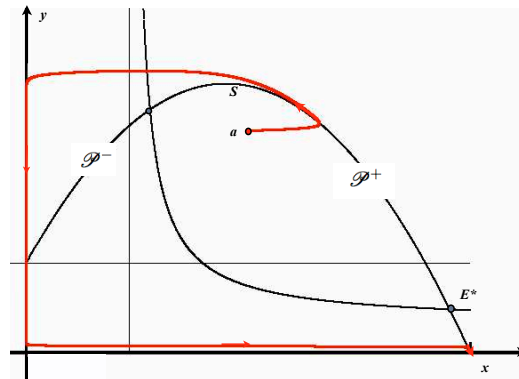


FIG. 13 – Emigration de consommateurs : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $Em_y = 0.02$.

Sur la Fig. 12 on voit que les trajectoires issues des points a , e , et f convergent vers l'équilibre et que les trajectoires issues de c , d , e conduisent à l'extinction.

Avec un taux d'émigration plus faible comme $Em_y = 0.02$ on observe une extinction de y quelle que soit la condition initiale. Sur la Fig. 13 on observe que toute trajectoire finit par longer \mathcal{P}^+ en montant, saute pour longer l'axe de y en descendant, ressort et atteint le halo de \mathcal{P}^+ en un point en dessous de l'équilibre instable situé sur \mathcal{P}^+ , donc longe \mathcal{P}^+ en descendant.

Si maintenant le taux d'émigration est encore plus faible, comme par exemple $Em_y = 0,002$, l'équilibre instable de \mathcal{P}^+ est assez bas pour que le cycle limite du cas sans émigration soit préservé comme le montre la Fig. 14.

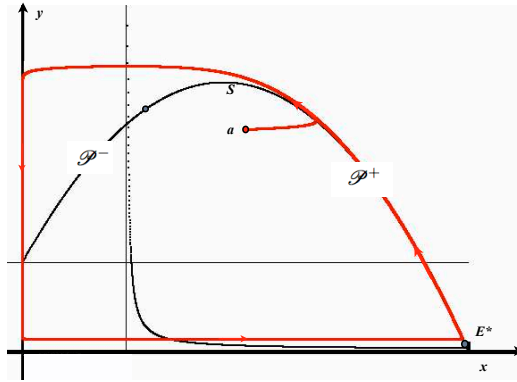


FIG. 14 – Emigration de consommateurs : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $Em_y = 0.002$.

2.8 Que faire du modèle RMA lorsque x devient trop petit ?

C'est une question que nous n'aborderons pas ici où notre problématique est plutôt : quelles sont les conditions pour qu'il n'y ait pas de problème "atto-fox" ? Disons simplement que :

- On peut rester dans le domaine mathématique des modèles équations différentielles déterministes en introduisant un seuil α et des conditions ad-hoc comme par exemple :
 - si $x(t) \leq \alpha$ alors $x^+(t) = 0$ (extinction)
 - si $x(t) \leq \alpha$ alors $x^+(t) = \alpha$ (effet refuge)
 et décrire le nouveau comportement qualitatif comme il est fait dans [12].
- Ou bien on peut passer à des modèles stochastiques de type processus de vie et de mort, plus adaptés à la modélisation des petits effectifs comme dans [7] ou [6]. Il est montré dans [6] que passer à une modélisation stochastique réserve d'autres surprises. En effet, un modèle stochastique, présente même pour des populations de taille considérable, un "petit bruit" qui peut modifier significativement les trajectoires du processus déterministe sous-jacent.

2.9 Pourquoi travailler sur le modèle RMA ?

La modèle RMA est un modèle "proie-dépendant" et, comme il a été évoqué en introduction, ce type de modèle n'est certainement pas le mieux adapté aux besoins de l'écologie théorique. Pourquoi l'avoir choisi ? Quelle aurait été une meilleure alternative ?

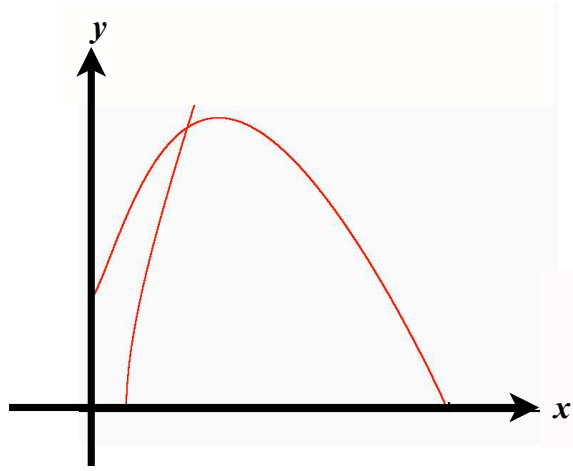


FIG. 15 – Isoclines de TyTiA : $a = 10$; $h = 1$; $y_c = 0.3$; $m = 0.5$; $\varepsilon = 0.05$.

Il a été montré par Tyutyunov, Titova et Arditi [3] que le modèle (noté TyTiA) :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} (2x(1-x) - h(x,y)y) \\ \frac{dy}{dt} = (h(x,y) - m)y \end{cases} \quad (10)$$

avec :

$$h(x,y) = \frac{ax}{y/y_c + \exp(-y/y_c) + ahx}$$

est, d'une part, capable d'approcher efficacement des modèles individus centrés relativement réalistes et, d'autre part, permet par variation de y_c , d'être plus ou moins "ratio-dépendant". Sur la Fig. 15 sont tracées les isoclines pour les valeurs des paramètres :

- $m = 0.5$
- $\varepsilon = 0.05$
- $a = 10$; $h = 1$; $y_c = 0.3$

Elles sont assez semblables à celles du modèle RMA que nous avons simulé. Si maintenant on simule le modèles TyTiA avec ces mêmes paramètres on observe, dans les variables (x,y) et $(\xi = \varepsilon \log(x), y)$, que les trajectoires de la Fig. 16 sont assez semblables à celles observées sur le modèle RMA. Le problème atto-fox est bien présent car le minimum atteint par x est dans cette simulation égal à $2.8 \cdot 10^{-14}$. Ce n'est plus un "atto-renard" mais ça reste très petit !

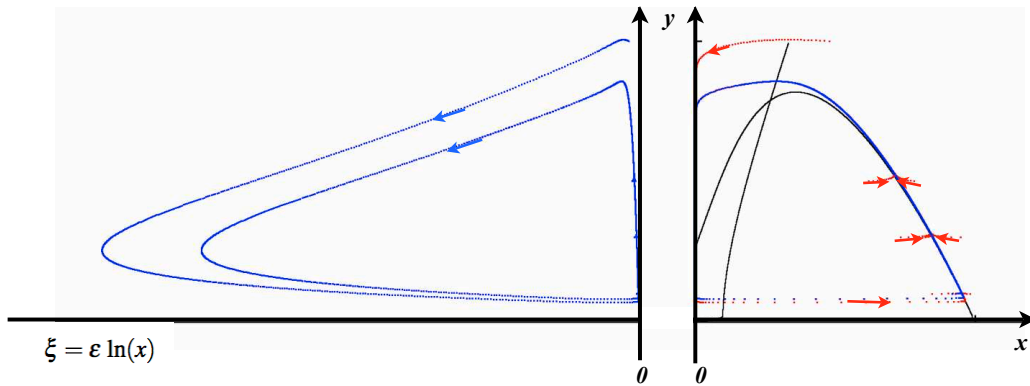


FIG. 16 – Isoclines de TyTiA : $a = 10$; $h = 1$; $y_c = 0.3$; $m = 0.5$; $\varepsilon = 0.05$.

Alors pourquoi ne pas avoir travaillé sur ce modèle ou n’importe quel autre modèle de ce type ? Nous avancerons deux raisons :

- Le modèle ratio-dépendant de Ardit-Ginzburg a été l’objet d’une sévère polémique ; si nous avons utilisé un modèle du type TyTiA des détracteurs de Ardit-Ginzburg (s’il en existe encore) auraient pu dire que le problème “atto-fox” rencontré est lié à l’usage d’un modèle exotique. C’est pourquoi nous tenons à affirmer par le choix du modèle RMA que le problème “atto-fox” existe déjà sur le plus canonique des modèles.
- En “courbant” l’isocline des vitesses de pente nulle vers la droite les modèles proie-dépendants ont tendance à protéger les proies d’une réduction trop importante (en allant jusqu’à la suppression du cycle limite) ; il faudrait donc envisager une délimitation du domaine des paramètres avec “atto-fox”. Ce n’est pas difficile mais nous ne l’avons pas fait. Alors nous gardons le modèle RMA pour lequel nous sommes certains qu’il y a problème “atto-fox”. De plus dans le modèle RMA l’isocline des vitesses de pente nulle est une droite verticale ce qui rend possible le calcul “à la main” de la fonction “entrée-sortie” que nous avons fait au paragraphe 2.3. Avec une isocline courbée c’est moins immédiat.

En fait notre étude montre que le problème “atto-fox” est directement lié à la présence d’un cycle limite qui longe l’axe vertical et il n’est pas certain que ce cas soit si important du point de vue de l’écologie théorique. Toutefois, dans la mesure où ce modèle est susceptible d’être utilisé il est normal de mettre en garde contre ses dangers. D’autre part on pourra constater dans [6] que le problème “atto-fox” est encore présent (mais pour des raisons différentes et plus subtiles)

quand le modèle RMA n'oscille pas ou n'effectue des oscillations de petite amplitude.

2.10 Observation des effets d'une migration entre deux sites identiques

On s'intéresse maintenant au système suivant d'équations différentielles :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(x_1g(x_1) - h(x_1, y_1)y_1) + v_x(x_2) - v_x(x_1) \\ \frac{dy_1}{dt} = (h(x_1, y_1) - m)y_1 + v_y(y_2) - v_y(y_1) \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(x_2g(x_2) - h(x_2, y_2)y_2) + v_x(x_1) - v_x(x_2) \\ \frac{dy_2}{dt} = (h(x_2, y_2) - m)y_2 + v_y(y_1) - v_y(y_2) \end{array} \right. \quad (11)$$

dont on retiendra l'interprétation suivante. Deux sites identiques 1 et 2 supportent chacun deux espèces identiques dont les abondances sont représentées respectivement par (x_1, y_1) et (x_2, y_2) . Sur chaque site on a une relation de type ressource-consommateur et chaque espèce "migre" d'un site vers l'autre. En l'absence de migration ($v_x = v_y \equiv 0$), sur un site isolé, la dynamique est décrite par les équations (2) que nous rappelons :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(xg(x) - h(x, y)y) \\ \frac{dy}{dt} = (h(x, y) - m)y \end{array} \right. \quad (12)$$

Pourquoi étudier une telle situation un peu artificielle ? Pourquoi 2 sites rigoureusement identiques ?

Un modèle du type (12) ci-dessus repose sur l'hypothèse du *mélange parfait*. Si on veut s'affranchir de cette hypothèse une possibilité est de recourir à des modèles de diffusion du type :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial x}{\partial t}(x) = \frac{1}{\varepsilon}(xg(x) - h(x, y)y) + k_x \Delta x \\ \frac{\partial y}{\partial t}(y) = (h(x, y) - m)y + k_y \Delta y \end{array} \right. \quad (13)$$

appelés équations de *diffusion réaction* (EDR). Dans ces équations le terme Δx est le laplacien :

$$\Delta x = \frac{\partial^2 x}{\partial \xi^2} + \frac{\partial^2 x}{\partial \eta^2}$$

pour les variables spatiales (ξ, η) . Pour toutes sortes de raisons les équations de diffusion réaction sont l'objet d'études intensives depuis un bon demi-siècle. En particulier elles modélisent des phénomènes physiques importants comme les réactions chimiques en phase non homogène ou encore expliquent de nombreux phénomènes de structuration spatiale. Ainsi il est connu que la propriété pour une solution de (13) d'être spatialement homogène peut être instable conduisant à des structurations spatiales. Si le cas des *equations* de diffusion réaction commence à être bien maîtrisé, les *systèmes* de 2 équations (et plus) est beaucoup plus difficile surtout quand l'EDO associée possède un cycle limite.

Mais le choix du laplacien pour exprimer la migration est un choix qui repose sur l'hypothèse que le flux de la migration est proportionnel au gradient de la concentration des populations.

Toutefois cette hypothèse est très discutable. Ainsi certaines espèces peuvent réagir par tout ou rien et ne migrer que si la concentration de nourriture passe en dessous d'un certain seuil vital, mais ne pas migrer tant que ce seuil n'est pas atteint, même si un peu plus loin les conditions sont meilleures (parce qu'elle l'ignorent) (on sait que la question de la sensibilité d'organismes unicellulaires à des gradients de concentration fait l'objet d'études expérimentales poussées en microbiologie). C'est pourquoi, en raison de la grande difficulté de son étude mathématique et de sa pertinence douteuse en dynamique des populations, il n'y a pas lieu, en écologie théorique, de s'arc-bouter sur le seul modèle E.D.R. Il est donc justifié d'explorer des modèles où l'espace est appréhendé comme une variable discrète, c'est-à-dire des *iles* où les populations sont homogènes et où la migration n'est pas un phénomène linéaire mais peut, par exemple, fonctionner par tout ou rien. Notre modèle à deux iles est un premier (petit) pas dans cette direction.

A partir de maintenant nous supposons que les fonctions $g(x)$ et $h(x,y)$ sont :

$$g(x) = 2(1 - x)$$
$$h(x,y) = \mu(x) = \frac{x}{0.1 + x}$$

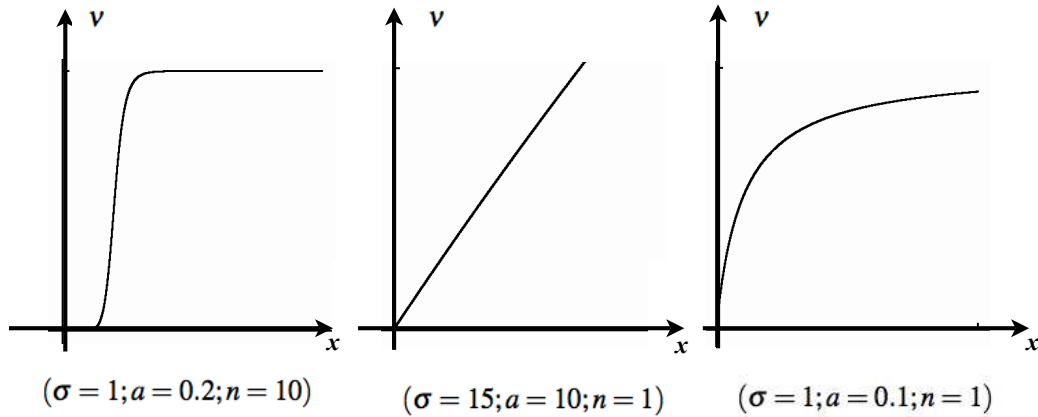


FIG. 17 – Divers graphes de fonction v_x et v_y .

donc que sur un site isolé on a affaire au modèle RMA sans immigration étudié au paragraphe précédent. Nous avons vu que pour des valeurs de m convenables, ce modèle possède un cycle limite avec problème “atto-fox”. C’est pour de telles valeurs de m que nous effectuons les simulations qui suivent.

Les fonction v_x et v_y sont de la forme :

$$\begin{cases} v_x = \sigma_x \frac{(x/a_x)^{n_x}}{1 + (x/a_x)^{n_x}} \\ v_y = \sigma_y \frac{(y/a_y)^{n_y}}{1 + (y/a_y)^{n_y}} \end{cases} \quad (14)$$

et sont interprétées comme les taux de migration d’une espèce d’un site vers l’autre en fonction de la taille de la population. En faisant varier les paramètres on obtient diverses formes allant de la fonction “seuil” à la loi de type Monod en passant par la loi linéaire de la diffusion comme montré sur la Fig. 17

Dans la suite on appellera *système isolé* ou *système un-site* le système (12) et *système couplé* ou *système deux-sites* le système (11).

Simulation 1

On effectue une première simulation dans les conditions suivantes :

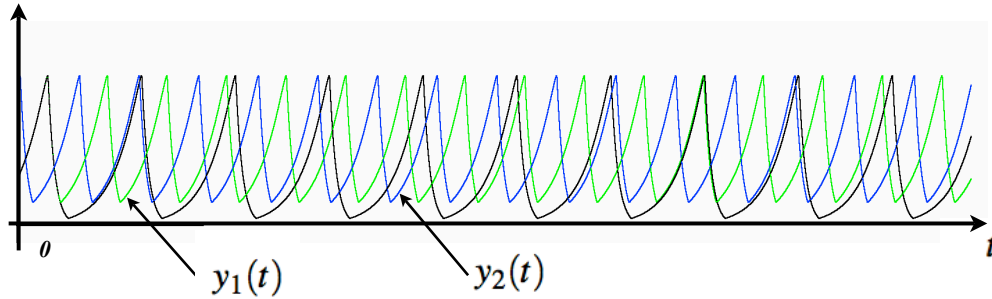


FIG. 18 – $y(t)$ en noir, $y_1(t)$ en vert, $y_2(t)$ en bleu dans les conditions de simulation de “Simulation 1”.

- Paramètres de croissance :
 $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$
- Paramètres de migration (*faible migration linéaire*) :
 $n_x = n_y = 1$; $\sigma_x = \sigma_y = 0.00001$; $a_x = a_y = 10$
- Conditions initiales :
 $x(0) = 0.9$; $y(0) = 0.2$ $x_1(0) = 0.9$; $y_1(0) = 0.2$ $x_2(0) = 0.5$; $y_2(0) = 0.6$
- En noir $t \mapsto y(t)$ solution du *système isolé* (12).
- En vert $t \mapsto y_1(t)$ solution du *système couplé* (11).
- En bleu $t \mapsto y_2(t)$ solution du *système couplé* (11).
- Durée de l’intégration 200 unités.

Sur la Fig. 18 la solution $t \mapsto y(t)$ du *système isolé* oscille avec une période de d’environ 20 unités de temps et a une valeur minimale proche de 0. La solution $t \mapsto y_1(t)$ du *système couplé* reste confondue avec $y(t)$ pendant un temps significatif pour s’en séparer brusquement et effectuer ensuite des oscillations de période nettement plus petite (environ moitié) ; le minimum de $y_1(t)$ est significativement plus grand que 0 : environ 0.2. Enfin la solution $t \mapsto y_2(t)$ du *système couplé* effectue les mêmes oscillations que y_1 mais en opposition de phase.

Sur la Fig. 19 sont représentées avec les mêmes conventions de couleur les solutions $x(t)$, $x_1(t)$ et $x_2(t)$. On voit que les valeurs de $x(t)$ et $x_i(t)$ semblent s’annuler. En fait il n’en est rien. Les valeurs des minimums sont strictement positives mais très faibles :

$$\min x(t) \approx 10^{-26}$$

$$\min x_1(t) = \min x_2(t) \approx 10^{-8}$$

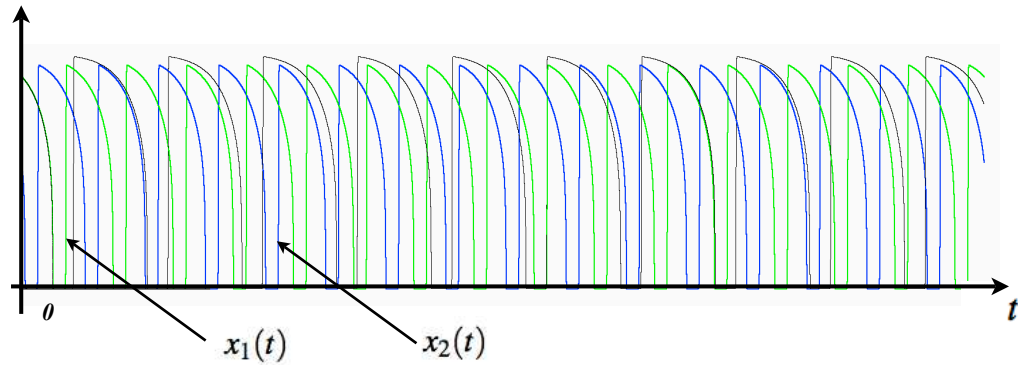


FIG. 19 – $x(t)$ en noir, $x_1(t)$ en vert, $x_2(t)$ en bleu dans les conditions de simulation de “Simulation 1”.

Mais, surtout, on voit qu’elles ne sont pas du même ordre de grandeur. Dans le cas du site isolé il y a un problème “atto-fox” pas dans le cas des sites couplés si, comme c’est possible en écologie microbienne, une unité de x représente 10^{12} individus. Alors, même pour sa plus petite valeur, x représente encore 10^4 individus.

Une interprétation écologique (rapide) pourrait être que, en cas de tendance à la disparition de la ressource sur un site, la migration favorise sa persistance. Toutefois cette interprétation doit être tempérée par le fait qu’une forte migration entre les deux sites va conduire à l’homogénéisation et alors tout va se passer comme sur un seul site homogène !

Dans les simulations on a l’impression que sur chaque site les couples ressources-consommateurs $(x_1(t), y_1(t))$ et $x_2(t), y_2(t)$ oscillent de façon périodique en opposition de phase. Mais ce pourrait être une illusion due à une observation sur une durée trop petite. En effet, sur la Fig. 20 les conditions de simulation sont identiques à la précédente excepté σ_x et σ_y qui prennent respectivement la valeur 0.1 et 0.005. On voit que dans un premier temps (environ 120 unités de temps) le comportement est semblable au précédent mais les deux sites tendent à se synchroniser et on passe à des oscillations synchrones semblables à celles d’un site isolé.

Ces observations justifient une étude mathématique plus approfondie des propriétés du système (11) en fonction des paramètres de migration.

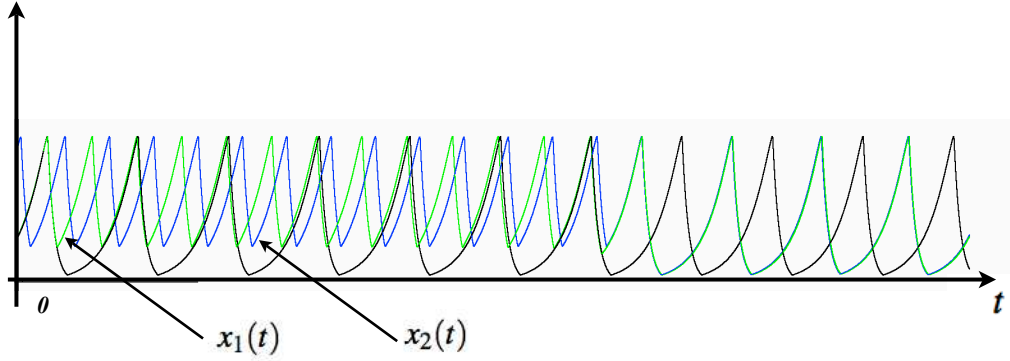


FIG. 20 – $x(t)$ en noir, $x_1(t)$ en vert, $x_2(t)$ en bleu dans les conditions de simulation de “Simulation 1” sauf $\sigma_x = \sigma_y = 0.1$.

3 Migration de la ressource seule

Dans ce paragraphe nous allons considérer le modèle :

$$\left\{ \begin{array}{l} (1) \quad \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} (f(x_1) - \mu(x_1)y_1) + v_x(x_2) - v_x(x_1) \\ (2) \quad \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 \\ (3) \quad \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} (f(x_2) - \mu(x_2)y_2) + v_x(x_1) - v_x(x_2) \\ (4) \quad \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 \end{array} \right. \quad (15)$$

c’est à dire le modèle (11) lorsque $\sigma_y = 0$. Ce cas est plus simple à étudier que le cas général et n’est pas absurde du point de vue de la dynamique des populations. Le consommateur pourrait être des organismes marins liés à des sites et la ressource des micro-organismes qui diffusent d’un site vers l’autre. Notons que l’inverse est possible, par exemple des consommateurs mobiles comme des vaches et une ressource fixe comme l’herbe.

En principe on devrait noter :

$$t \mapsto x_1(t, x_1(0), y_1(0), x_2(0), y_2(0))$$

$$t \mapsto y_1(t, x_1(0), y_1(0), x_2(0), y_2(0))$$

$$t \mapsto x_2(t, x_1(0), y_1(0), x_2(0), y_2(0))$$

$$t \mapsto y_2(t, x_1(0), y_1(0), x_2(0), y_2(0))$$

les solutions de (15) de condition initiale $(x_1(0), y_1(0), x_2(0), y_2(0))$ mais pour alléger les écritures on omettra le plus souvent l'écriture de la condition initiale.

Nous nous plaçons dans le cas de Rosenzweig-MacArthur sans immigration ($Im_x = 0$) et où l'isocline \mathcal{H}_y coupe la parabole \mathcal{P} nettement à gauche de son sommet S , par exemple dans le cas $m = 0.7$. Le cas où \mathcal{H}_y coupe la parabole \mathcal{P} nettement à droite est moins riche.

3.1 Généralités

Dans cette section, j désigne l'entier 2 lorsque $i = 1$ et l'entier 1 lorsque $i = 2$. Pour commencer nous allons établir quelques propriétés du mouvement de (x_i, y_i) ($i = 1, 2$) qui ne dépendent pas du mouvement de (x_j, y_j) .

Lemme 3.1 *Le domaine :*

$$\Omega \times \Omega = \{(x_i, y_i); i = 1, 2 : 0 \leq x_i \leq 2 \text{ et } y_i \leq 2 - x_i\}$$

est un ensemble invariant du système (15).

Démonstration : Il suffit de constater que le champ est rentrant sur le bord de ce domaine.

A partir de maintenant nous supposons que toutes les conditions initiales appartiennent à $\Omega \times \Omega$.

Lemme 3.2 *Soit la condition initiale $(x_i(0), y_i(0))$ appartenant à :*

$$\theta^- = \{(x, y) : y < 2(1 - x)(0.1 + x)\}$$

et n'appartenant pas au halo de \mathcal{H}_x . Quels que soient σ_x non infiniment grand, et $(x_j(0), y_j(0)) \in \Omega$ il existe τ infiniment petit tel que $(x_i(\tau), y_i(\tau))$ appartienne au halo de \mathcal{P}^+ .

Démonstration : On peut reprendre l'argumentation du lemme 2.2 après avoir remarqué que, si σ_x n'est pas infiniment grand, ce que nous supposons, le terme $v_x(x_2) - v_x(x_1)$ n'est pas infiniment grand et donc le second membre de l'équation n° 1 de (15) est infiniment grand dirigé vers la droite.

Une fois que $(x_1(t), y_1(t))$ est dans le halo de \mathcal{P}^+ il ne peut en ressortir immédiatement ; comme les points de \mathcal{P}^+ sont des points où $(\mu(x) - m)y > 0$ le second membre de l'équation n° 2 de (15) est strictement positif donc $y_1(t)$ croît ; le point $(x_1(t), y_1(t))$ atteint le sommet S de \mathcal{P} où il va quitter le halo de \mathcal{P}^+ pour pénétrer dans θ^+ .

Lemme 3.3 *Soit la condition initiale $(x_i(0), y_i(0))$ appartenant à θ^+ et n'appartenant pas au halo de \mathcal{P}^- . Quels que soient σ_x non infiniment grand, et $(x_j(0), y_j(0)) \in \Omega$ il existe τ infiniment petit tel que $(x_i(\tau), y_i(\tau))$ appartienne au halo de \mathcal{P}^+ si $x_i(0) \gtrsim 0.45$ ou au halo de Π^+ dans le cas contraire.*

Démonstration : Il suffit de reprendre la démonstration du lemme 3.3 puisque la présence du terme $v_x(x_2) - v_x(x_1)$ ne change pas le fait que le second membre de l'équation n° 1 de (15) est infiniment grand dirigé vers la gauche.

Nous pouvons synthétiser les deux lemmes précédents sous la forme de la

Proposition 3.4 *En dehors du halo de Π^- la projection $(x_i(t), x_j(t))$ de la trajectoire de (15) est infiniment proche celle du système isolé (12) de même condition initiale.*

Il reste à comprendre ce qui se passe quand $(x_i(t), y_i(t))$ est dans le halo de Π . Tout va dépendre de la position de $(x_j(t), y_j(t))$. C'est pourquoi nous introduisons la définition suivante :

Définition 3.5 *Soit*

$$t \mapsto ((x_1(t), y_1(t)), (x_2(t), y_2(t))) ; t \in [0; T]$$

une courbe de \mathbb{R}^4 . On dit qu'elle est en "opposition de phase" sur $[0; T]$ si

$$\forall t \in [0; T] : x_i(t) \approx 0 \implies x_j(t) \in \text{Hal}(\mathcal{P}^+)$$

Définition 3.6 *Soit*

$$t \mapsto ((x_1(t), y_1(t)), (x_2(t), y_2(t))) ; t \in [0; T]$$

une courbe de \mathbb{R}^{+4} en “opposition de phase” sur $[0; T]$. Soit t^* un instant où $x_1(t)$ saute du halo de Π à celui de \mathcal{P}^+ . La quantité $x_2(t^*) - x_1(t^*)$ (ou encore $y_2(t^*) - y_1(t^*)$) est la “différence de phase” de $((x_2(t^*), y_2(t^*)))$ par rapport à $(x_1(t^*), y_1(t^*))$. C’est une quantité définie à un infiniment petit près.

3.2 Cas où v_x est une fonction à seuil

Dans ce paragraphe nous supposons que n_x est suffisamment grand pour que la fonction σ_x puisse être considérée comme étant la fonction seuil :

$$v_x = 0 \text{ si } x < a_x ; v_x = \sigma_x \text{ sinon}$$

et nous supposons que a_x est nettement plus grand que 0 et nettement plus petit que 0.45 (valeur de x pour laquelle on est au sommet de la parabole). Ceci a pour conséquence que si :

$$t \mapsto ((x_1(t), y_1(t)), (x_2(t), y_2(t))) ; t \in [0; T] \quad (16)$$

est une solution de (15) en “opposition de phase” sur $[0, T]$, en dehors de durées de temps infinitésimales, soit $x_1(t)$ et $x_2(t)$ sont tous deux dans le halo de \mathcal{P}^+ et alors (16) est solution de :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_1) - \mu(x_1)y_1) \\ \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_2) - \mu(x_2)y_2) \\ \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 \end{array} \right. \quad (17)$$

soit $x_1 \approx 0$ et alors, puisque $x_2(t) \in Hal(\mathcal{P}^+)$, (16) est solution de :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_1) - \mu(x_1)y_1) + \sigma_x \\ \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_2) - \mu(x_2)y_2) - \sigma_x \\ \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 \end{array} \right. \quad (18)$$

soit enfin $x_2 \approx 0$ et (16) est solution de :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_1) - \mu(x_1)y_1) - \sigma_x \\ \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_2) - \mu(x_2)y_2) + \sigma_x \\ \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 \end{array} \right. \quad (19)$$

Si maintenant nous remarquons que la présence de σ_x dans le second membre de :

$$\frac{dx_i}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_i) - \mu(x_i)y_i) \pm \sigma_x = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_i) - \mu(x_i)y_i \pm \varepsilon\sigma_x)$$

peut être négligée en dehors du halo de Π nous pouvons conclure par la

Proposition 3.7 *Soit*

$$t \mapsto ((x_1(t), y_1(t)), (x_2(t), y_2(t))) ; t \in [0; T] \quad (20)$$

une solution de :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_1) - \mu(x_1)y_1) + \sigma_x \\ \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_2) - \mu(x_2)y_2) + \sigma_x \\ \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 \end{array} \right. \quad (21)$$

en "opposition de phase" sur $[0; T]$. Alors, pour toute durée limitée la solution de (15) de même condition initiale que (20) en reste infiniment proche.

Le système (21) est un système trivial de deux systèmes identiques non couplés, chacun étant régi par un modèle RMA avec immigration (donc sans problème "atto-fox"), dont il est évident qu'il possède des solutions en opposition de phase sur $[0; +\infty)$ dès lors que dans le système :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x - \mu(x)y) + \sigma_x \\ \frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y \end{array} \right. \quad (22)$$

la durée de la “descente” le long de Π est inférieure à celle de la “remontée” le long de \mathcal{P}^+ ce qui est toujours réalisé si le taux de mortalité m est assez grand (et en particulier avec $m = 0.7$).

Sur les Fig. 21 et 22 sont représentées des simulations de (21) et (15). On a représenté les projections dans l’espace (x, y) ainsi que (ξ, y) et $x_1(t), x_2(t)$ (en haut) ainsi que $y_1(t), y_2(t)$. Sur les figures il est impossible de noter une différence entre les deux simulations.

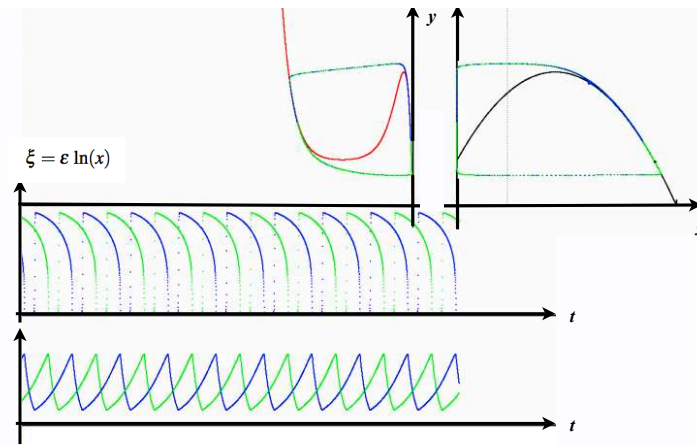


FIG. 21 – Modèle (21) : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $\sigma_x = 0.001$.

3.3 Cas où v_x n’est pas une fonction à seuil.

Si maintenant la fonction v_x n’est pas une fonction à seuil il se peut que, lorsque $x_1(t) \approx 0$ la quantité $v_x(x_2(t))$ varie mais nous ne savons pas comment. Tout au plus, puisque nous savons que $(x_2(t), y_2(t))$ est dans le halo de \mathcal{P}^+ , nous savons que $v_x(0.45) < v_x(x_2(t)) < v_x(1)$ ce qui nous permet de prévoir, dans l’espace des ξ, y , des bornes à droite et à gauche pour la partie descendante des trajectoires en traçant les isoclines de (7) avec :

$$Im_x = v_x(0.45) \text{ et } Im_x = v_x(1)$$

C’est ce qui est fait sur la Fig. 23 où l’on voit bien les trajectoires “passer entre” les deux isoclines (en noir et en rouge).

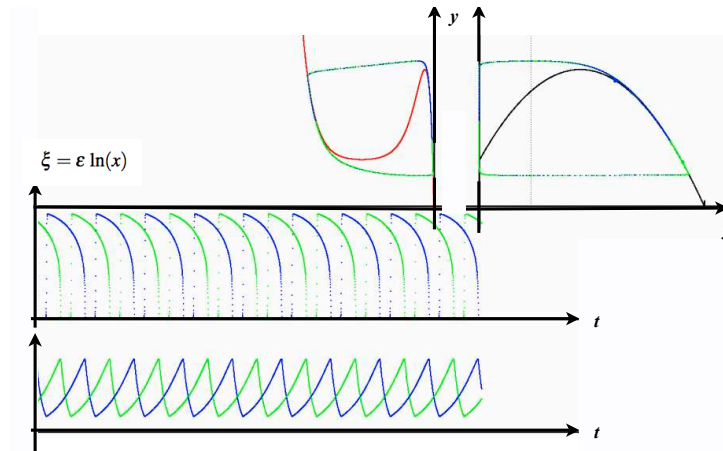


FIG. 22 – Modèle (15) : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $n_x = 10$; $a_x = 0.2$; $\sigma_x = 0.001$.

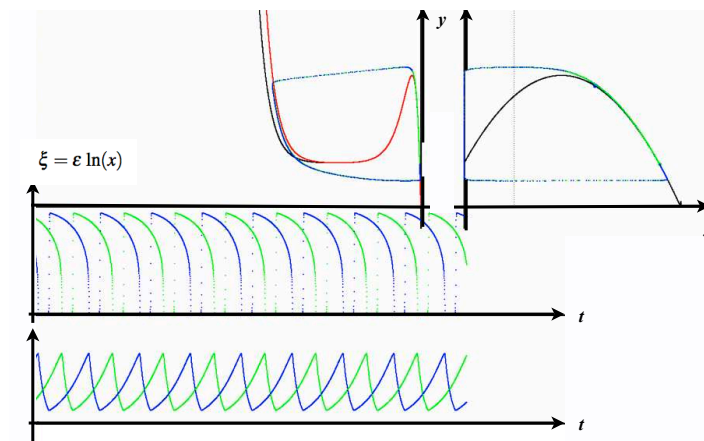


FIG. 23 – Modèle (15) : $\varepsilon = 0.05$; $m = 0.7$; $n_x = 1$; $a_x = 10$; $\sigma_x = 0.01$.

4 Migration de la ressource et du consommateur

L'effet d'une migration du seul consommateur n'a pas d'effet sur le problème "atto-fox", nous ne la considérons donc pas. Dans le modèle découplé (21) du paragraphe précédent la différence de phase de x_1 à x_2 d'une solution en opposition de phase reste constante ce qui entraîne que dans le modèle couplé par une migration de x l'évolution de la phase des solutions en opposition de phase est infiniment lente. La migration de la ressource n'a pratiquement pas d'effet sur la différence de phase. Nous allons voir qu'il n'en est pas de même en ce qui

concerne la migration du consommateur. Nous considérons le modèle :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_1) - \mu(x_1)y_1) + \sigma_x \\ \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 + v_y(y_2(t)) - v_y(y_1(t)) \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_2) - \mu(x_2)y_2) + \sigma_x \\ \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 + v_y(y_1(t)) - v_y(y_2(t)) \end{cases} \quad (23)$$

donc le modèle découplé qui approche les trajectoires en opposition de phase du modèle (12) en présence d'une migration de la ressource, auquel on a rajouté une migration du consommateur.

4.1 Cas où v_y est une fonction seuil

Nous supposons que v_y est la fonction seuil :

$$v_y = 0 \text{ si } x < a_y ; v_y = \sigma_y \text{ sinon}$$

nous supposons que $a_y = 0.5$ et nous essayons de comprendre l'évolution de la phase de $(x_2(t^*), y_2(t^*))$ par rapport à $(x_1(t^*), y_1(t^*))$.

Sur la Fig. 24 nous avons 4 schémas (1,2,3,4) qui se lisent de gauche à droite et de haut en bas ; sur la figure suivante nous avons les cas (5,6,7,8) toujours de gauche à droite et de haut en bas. La ligne horizontale rouge a pour ordonnée 0.5.

1. Schéma n° 1 :

Le point vert est le point $(x_1(t), y_1(t))$ peu de temps après qu'il ait sauté du halo de Π dans celui de \mathcal{P}^+ et le point bleu est le point $(x_2(t), y_2(t))$ au même instant ; la partie rouge de \mathcal{P}^+ entre ces deux points matérialise la différence de phase de $(x_2(t), y_2(t))$ par rapport à $(x_1(t), y_1(t))$. La ligne rouge horizontale matérialise le seuil (0.5) à partir duquel il y a migration d'un site vers l'autre. *Comme il n'y a pas de migration la dynamique est*

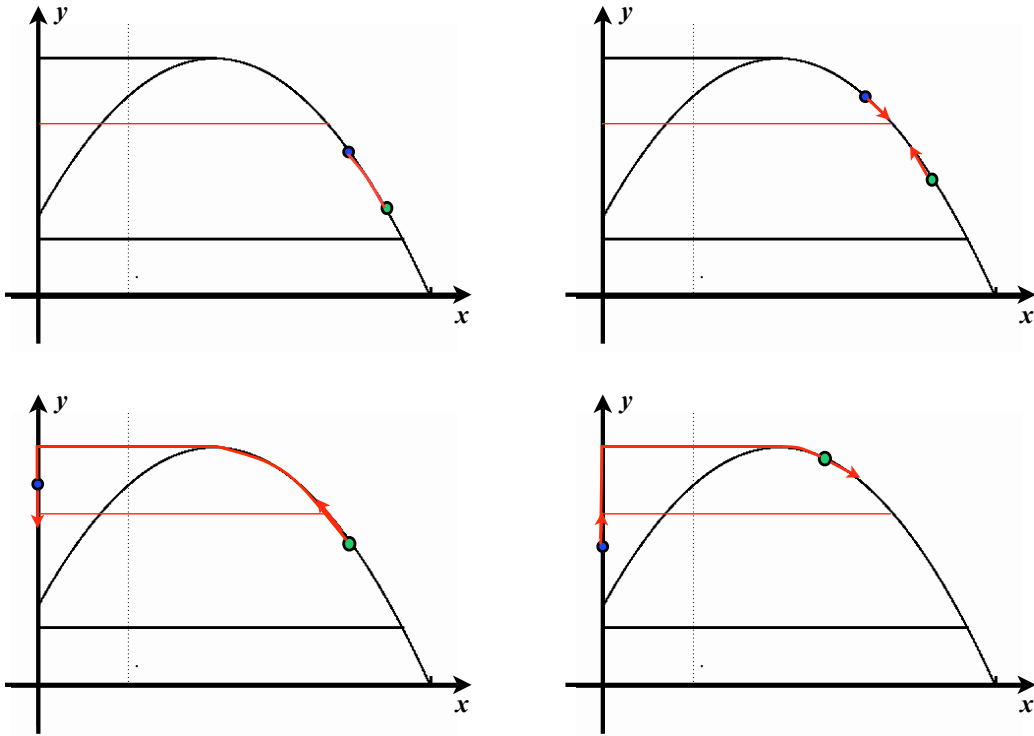


FIG. 24 – Schéma de succession 1 : explications section 4.1.

celle des deux sites découplés :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_1) - \mu(x_1)y_1) + \sigma_x \\ \frac{dy_1}{dt} = (\mu(x_1) - m)y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x_2) - \mu(x_2)y_2) + \sigma_x \\ \frac{dy_2}{dt} = (\mu(x_2) - m)y_2 \end{array} \right.$$

et donc la phase reste constante.

2. Schéma n° 2 :

Il y a une migration du site 2 (puisque $y_2(t) > a_y$) vers le site 1 ; par rapport au deux sites découplés $y_2(t)$ croît moins vite et $y_1(t)$ croît plus vite donc la phase diminue ce qui est symbolisé par les deux flèches.

3. Schéma n° 3 :
Il y a toujours migration du site 2 vers le site 1 mais cette fois seul l'examen précis des vitesses de croissance permet de savoir s'il y a croissance ou décroissance de la phase.
4. Schéma n° 4 :
Il y a migration du site 1 vers le site 2 et la remarque ci dessus s'applique.
5. Schéma n° 5 :
Il y a toujours migration du site 1 vers le site 2 mais cette fois on peut affirmer que la différence de phase augmente.
6. Schéma n° 6 :
Il y a toujours migration du site 1 vers le site 2 mais on ne peut conclure.
7. Schéma n° 7 :
Pas de migration.
8. Schéma n° 8 :
Pas de migration.

Dans cette succession complexe de cas il n'est pas possible de savoir, sans analyse plus précise, si, au bout du compte, la différence de phase a augmenté ou diminué.

La valeur du seuil de migration (la hauteur de la ligne rouge) joue un rôle important. En effet si le seuil est très petit il y a toujours migration de chaque site vers l'autre et le bilan est nul ; dans ce cas tout se passe comme si les deux systèmes étaient découplés.

Un autre cas intéressant est celui d'un seuil élevé et d'un taux de migration assez élevé pour que le système :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{1}{\varepsilon}(f(x) - \mu(x)y) \\ \frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y - Em_y \end{cases}$$

possède un équilibre stable comme analysé dans la section 2.7. Si nous partons de la situation du schéma n°1, quand nous arrivons dans la configuration du schéma n° 2 le "point bleu" peut atteindre l'équilibre et y rester tant que le "point vert" n'a pas passé le seuil de migration, ce qui a pour effet de débloquent le "point bleu" ; chaque fois qu'on repasse par cette transition la différence de phase est "recallée" sur une valeur fixe. Dans cette configuration il sera possible de garantir l'existence d'une solution qui reste indéfiniment en opposition de phase.

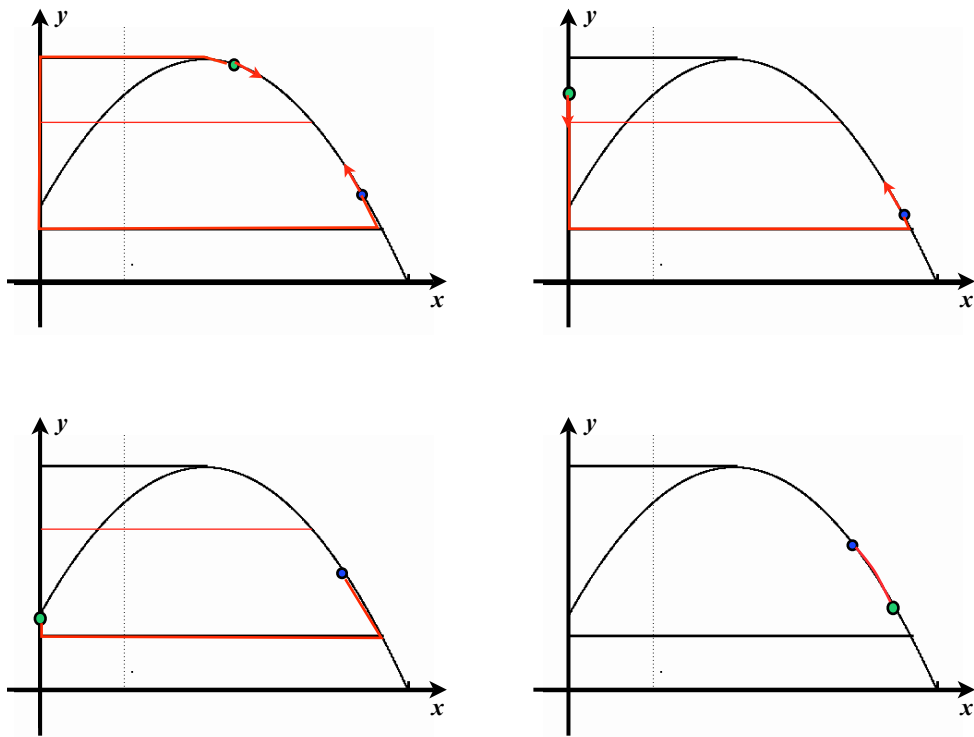


FIG. 25 – Schéma de succession 1 : explications section 4.1.

4.2 La fonction "Variation de la différence de phase"

Le paragraphe précédent nous montre donc qu'étant donnée une solution de (23) en opposition de phase il n'est pas immédiat de voir comment évolue la différence de phase d'un tour à l'autre et par suite de prévoir si la solution restera en opposition de phase éternellement ou au moins pendant une durée très longue. Toutefois une intégration numérique permet d'avoir une bonne indication.

Soient $(x_a, y_a = 2(1 - x_a)(0.1 + x_a))$ les coordonnées de l'ombre d'un point ou une solution en opposition de phase de (23) pénètre dans le halo de \mathcal{P}^+ après avoir quitté le halo de Π . Soit la condition initiale :

$$(x_1(0) = x_a, y_1(0) = y_a) ; (x_2(0) = \phi, y_2(0) = 2(1 - \phi)(0.1 + \phi))$$

et

$$t \mapsto ((x_1(t), y_1(t)), (x_2(t), y_2(t)) ; t \in [0; T])$$

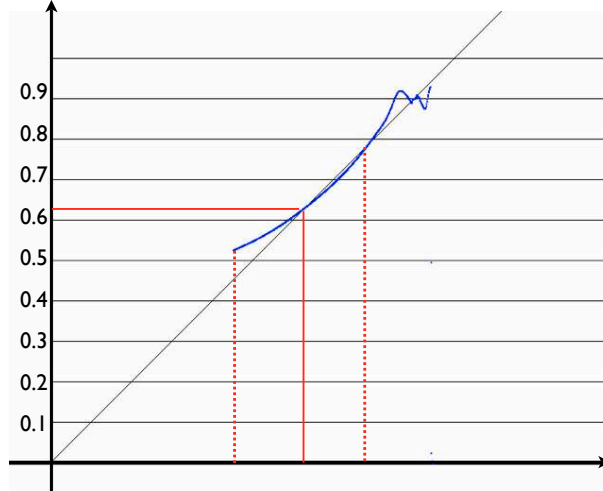


FIG. 26 – L’application $\Phi \mapsto V(\Phi)$. Valeurs des paramètres section 4.3.

la solution correspondante du système (23). Soit t^* “un premier instant” où le point $x_1(t^*), y_1(t^*)$ saute du halo de Π à celui de \mathcal{P}^+ . On pose :

$$V(\phi) = x_2(t^*)$$

C’est cette fonction que nous appelons “Variation de la phase”³ (notons que $\Phi - x_a$ est la différence de phase selon la définition 3.6). Elle possède la propriété suivante :

Proposition 4.1 (*Informelle*)

Soit $t \mapsto ((x_1(t), y_1(t)), (x_2(t), y_2(t))) ; t \in [0; T]$ une solution de (23) en opposition de phase. Soient t_1^* et t_2^* deux instants successifs où x_1 saute du halo de Π dans celui de \mathcal{P}^+ . Alors :

$$x_2(t_2^*) \approx V(x_2(t_1^*))$$

4.3 Simulations de $V(\Phi)$

Les conditions de simulation de la fonction $V(\Phi)$ sont les suivantes :

³Notons que ce passage est très informel. Dans la mesure où t^* est défini de façon “approximative” à un infiniment petit près la fonction V n’est elle aussi définie qu’à un infiniment petit près. Les outils formels de l’ANS permettent de résoudre ce problème mais nous ne le faisons pas ici.

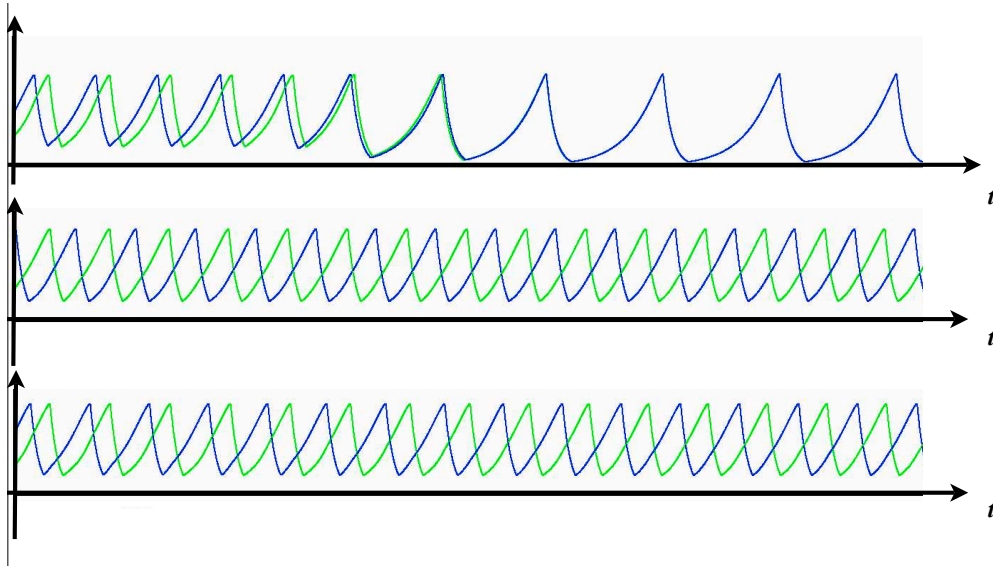


FIG. 27 – Valeurs des paramètres section 4.3. De haut en bas : $x_2(0) = 0.8$; $x_2(0) = 0.75$; $x_2(0) = 0.45$

– Paramètres de croissance :

$$\varepsilon = 0.05 ; m = 0.7$$

– Paramètres de migration :

$$n_x = n_y = 10 ; \sigma_x = 0.001 ; \sigma_y = 0.02 ; a_x = 0.2 ; a_y = 0.55$$

– Conditions initiales :

$$x_1(0) = 0.9 ; y_1(0) = 0.2$$

et on fait varier Φ de 0.45 à 0.9 La première partie du graphe fait apparaître une fonction croissante entre $\Phi = 0.45$ et $\Phi = 0.78$, un point fixe stable (pour $\Phi_{n+1} = V(\Phi_n)$) pour $\Phi = 0.62$. La forme “oscillante” autour du point $\phi = 0.9$ peut s’expliquer mais nous ne le ferons pas car elle correspond à une situation où la trajectoire ne reste pas en opposition de phase.

De cette observation de la fonction $V(\Phi)$ nous déduisons que pour ces valeurs des paramètres et les conditions initiales :

$$x_1(0) = 0.9 ; y_1(0) = 0.2 ; x_2(0) = \Phi ; y_2(0) = 2(1 - \Phi)(0.1 + \Phi) ; \text{ avec :}$$

$$0.45 < \Phi < 0.78$$

nous aurons indéfiniment opposition de phase alors que pour $\phi = 0.8$ les deux sites se mettent en phase. C’est ce qui est observé sur la Fig 27.

Sur la base de ces simulations numériques peut donc affirmer qu'il existe des valeurs des paramètres pour lesquelles le modèle (23) possède une solution périodique stable qui ne présente pas de problème "atto-fox". Notons que si cette affirmation n'a pas la force d'un théorème mathématique elle n'en est pas moins forte. Elle est aussi forte que, lorsque l'on désire établir l'existence d'une solution périodique pour une équation différentielle, on construit une application de premier retour que l'on simule sur ordinateur. Si le graphe de l'application indique clairement un point fixe on conclut à l'existence d'une solution périodique.

5 Conclusion

Ce travail représente un tout petit pas dans la direction d'une meilleure compréhension du problème "atto-fox" dans des systèmes spatialisés lorsque les espèces sont susceptibles de migrer. Comme toute étude préliminaire celle-ci présente bien des imperfections et pose de nombreuses questions.

Commençons (rapidement) par les imperfections :

- Bien que l'utilisation de l'ANS dans ces questions de perturbations singulières facilite la rédaction de textes mathématiques formellement corrects notre rédaction reste très laxiste. En ce qui concerne le paragraphe 2 cela ne pose pas de problème. En effet, depuis l'introduction de l'ANS dans l'étude des systèmes lent-rapides du plan par l'école de G. Reeb [4] les systèmes du même type que (3) ont été très largement étudiés et tous les spécialistes seront d'accord pour dire que nous n'avons fait qu'appliquer des méthodes de routine dans des cas faciles. La simple lecture de [4] suffira à convaincre le non spécialiste. Les adeptes de l'analyse classique exclusive savent également comment on peut formaliser ces questions. En revanche la rédaction des paragraphes 3 et 4 est plus problématique. Il s'agit d'analyser un système lent rapide de type 2-2 (deux variables lentes et 2 variables rapides), donc un système de \mathbb{R}^4 . Le sujet est plus neuf mais il existe cependant quelques études qui ont un esprit proche de ce travail (entre autres : [5, 9, 15]) et nous ne savons pas encore dans quelle mesure ces travaux ont développé des outils qui pourraient être déterminants dans l'orientation de notre étude. C'est pourquoi il nous semble un peu vain de figoler tout de suite la rédaction.
- Une très grande part de mes affirmations repose sur l'observation de simulations numériques. De même qu'une rédaction mathématique doit être

la plus formellement correcte possible des simulations numériques doivent être entourées de précautions pour éviter les artéfacts. Nous avons pris ces précautions (variations du pas d'intégration, comparaison avec des calculs théoriques etc...) mais, pour ne pas allonger exagérément le texte, nous n'en avons pas rendu compte. D'autre part nous n'avons pas encore trouvé la bonne méthode en LaTeX pour que les figures et les commentaires correspondants soient sur la même page, ce qui faciliterait la lecture.

Voyons maintenant quelques questions posées.

Un modèle stochastique dans le cas de deux sites

Dans [6] nous considérons un modèle type processus de branchement pour représenter la population pour des effectifs petits dans un modèle RMA sur un site. Il faudrait reprendre l'étude dans le cas de deux sites avec un modèle du genre suivant :

- Une horloge dont la fréquence dépend de l'état du système.
- Lorsqu'un événement se produit ce peut être :
 1. La naissance d'une proie (ressource) sur le site i avec une probabilité $\pi_{x,i}$, $i = 1, 2$
 2. La disparition d'un prédateur (consommateur) sur le site i avec une probabilité $\pi_{y,i}$, $i = 1, 2$
 3. La capture d'une proie (ressource) sur le site i avec une probabilité $\pi_{x,y,i}$, $i = 1, 2$
 4. La migration d'une proie (ressource) du site i vers le site j avec une probabilité $\pi_{x,ij}$
 5. la migration d'un prédateur (consommateur) du site i vers le site j avec une probabilité $\pi_{x,ij}$

les paramètres étant choisis de façon à ce que la première approximation de l'évolution de l'espérance soit précisément le modèle (11). Faire des simulations et comparer.

Autres modèles de migration

Nous n'avons considéré que des cas de migrations de la forme :

$$\begin{cases} v_x(x) = \sigma_x \frac{(x/a_x)^{n_x}}{1 + (x/a_x)^{n_x}} \\ v_y(y) = \sigma_y \frac{(y/a_y)^{n_y}}{1 + (y/a_y)^{n_y}} \end{cases}$$

ou la migration d'une espèce (x ou y) ne dépend que de la densité de x (ou y) sur le site. Mais prenons le cas des consommateurs. On pourrait imaginer que des derniers émigrent dès que la densité de la ressource passe en dessous d'un certain seuil. Si les consommateurs quittent assez vite un site où la ressource a trop diminué on pourra peut être éviter un problème "atto-fox".

Extension à plusieurs îles

Il y a plusieurs généralisations possibles. Par exemple :

- Les îles sont "toute équivalentes" ; c'est à dire, quand la migration a lieu à partir de l'île i toute île j a la même probabilité d'être atteinte.
- La position relative des îles importe et alors la migration de l'île i vers une île j dépend de la distance entre les deux îles.

Remerciements

Le second auteur (C.L.) a eu de nombreuses discussions sur ce problème des variables d'état qui s'approchent de trop près des axes avec J-L. Gouzé il y a de nombreuses années, quand il participait à l'équipe COMORE de l'Inria (Sophia Antipolis). J-L. Gouzé a évoqué cette question dans [8].

Les deux auteurs ont un complice en la personne de T. Sari. Ce travail doit beaucoup aux très nombreuses discussions que nous avons eues sur ce sujet avec lui. Nous remercions également tous les membres l'équipe Modémic avec qui nous confrontons régulièrement nos idées. Enfin notre participation au programme de recherche dit "ANR DISCO" (<https://sites.google.com/site/anrdisco/>) n'est pas étrangère à nos préoccupations.

Références

- [1] Arditi R. and L. R. Ginzburg. Coupling in Predator-Prey Dynamics : Ratio-Dependency *Journal of theoretical biology* 139, 311-326 (1989).
- [2] Arditi R. and L. R. Ginzburg *How species interact*. Oxford University Press 2012.
- [3] Y. Tyutyunov, L. Titiva and R. Arditi. Predator interference emerging from trophotaxis in predator–prey systems : An individual-based approach *Ecological Complexity*, 5 :48-58.
- [4] E. Benoit, J-L Callot, F. and M. Diener. Chasse au canard. *Collectanea Mathematica*, 31-32 (1-3), 37-119 (1981).
- [5] E. Benoit Site personnel. [http ://perso.univ-lr.fr/ebenoit/](http://perso.univ-lr.fr/ebenoit/).
- [6] F. Campillo and C. Lobry. Effect of population size in a predator–prey model *Ecological Modelling*, 246(2012),1-10.
- [7] F. Campillo, M. Joannides and I. Larramendy-Valverde. Stochastic modeling of the chemostat. *Ecological Modeling*, (22) 2676-2689. (2011)
- [8] J-L Gouzé. Positivity, space scale, and convergence towards the equilibrium. *Journal of Biological Systems* 3(2) :613–620.
- [9] M. Krupa, B. Ambrosio and M.A. Aziz-Alaoui. Weakly coupled two slow - two fast systems, folded node and mixed mode oscillations. [http ://arxiv.org/abs/1302.1800v1](http://arxiv.org/abs/1302.1800v1)
- [10] C. Lobry. Sur le sens des textes mathématiques, un exemple : la théorie des “bifurcations dynamiques”. *Annales de l’Institut Fourier*, tome 42, n°1(1992), p.327-351.
- [11] C. Lobry and T. Sari. Nonstandard analysis and representation of real world. *International Journal on Control*, 80(3) :171–193, 2007.
- [12] C. Lobry and T. Sari. La modélisation de la persistance en écologie. *HAL - Inria*, 79 :390–410, 2009.
- [13] D. Mollison. Dependence of epidemic and population velocities on basic parameters. *Math Biosciences*, 107 :255–287, 1991.
- [14] J.D. Murray, E.A. Stanley, and D.L. Brown. On the spatial spread of rabies among foxes. *Proceeding of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 229(1255) :111–150, 1986.

- [15] H.G. Rostein, N. Kopell, A.M. Zhabotinsky, and I.R. Epstein. A canard mechanism for localization in systems of globally coupled oscillators. *SIAM J. Appl. Math.*, Vol 63, n°6, pp. 1998-2019.