



La représentation de l'espace dans les modèles de dynamique des populations

*Modèles dynamiques déterministes
à temps et espace continus*

Philippe GROS

Paru le : 01/01/2001
Editeur : Ifremer
Collection : Bilans & prospectives
ISBN : 2-84433-061-4
EAN : 9782844330611



Sommaire

Résumé - Abstract	1
Introduction. <i>Enjeux & motivations</i>	3
1. Le modèle à temps continu, structuré en âge. Généralités - Définitions	8
<ul style="list-style-type: none">• <i>Spatialisation du modèle : méthode intégrale fondée sur le noyau de transition</i>• <i>A propos de l'échelle spatiale d'observation : les hypothèses implicites du formalisme continu</i>	
2. Modèle intégro-différentiel à noyau pair ; relation avec la diffusion	13
2.1. Une seule population	15
<ul style="list-style-type: none">• <i>Modèle intégro-différentiel approché par le modèle de réaction-diffusion</i>• <i>Quelques résultats non intuitivement évidents</i>• <i>Diffusion macroscopique et mouvements individuels à microéchelle : retour sur les hypothèses</i>	
2.2. Deux (ou plus de deux) populations en interaction	24
<ul style="list-style-type: none">• <i>Hétérogénéités spatiales développées par la diffusion : exemple des structures de Turing</i>• <i>Remarque sur la modélisation des effets de mouvements de portées différentes</i>• <i>Emergence de structures spatiales dans les systèmes prédateur-proie</i>• <i>Gestion de la disparité des échelles</i>	
3. Développements complémentaires & perspectives	31
<ul style="list-style-type: none">• <i>A propos des échelles temporelles</i>• <i>L'échelle temporelle de la mémoire d'une population</i>	
Conclusion provisoire ... Quelle stratégie de modélisation ?	36
Références bibliographiques «de base» & références citées	38-42

Résumé

La modélisation des cycles biologiques des populations animales constitue un thème de recherche qui appelle aujourd'hui de nouveaux développements. Ce sont des préoccupations concrètes qui ont initialement suscité l'essor de cette discipline : par exemple, comprendre la dynamique des ressources vivantes exploitées pour établir des règles de gestion, ou encore élucider les mécanismes générateurs de l'apparition régulière à impulsions d'événements tels que les invasions d'organismes ravageurs ou vecteurs d'épidémies. Parallèlement, l'accroissement des connaissances acquises sur le fonctionnement des écosystèmes, en particulier sur le réseau de relations qu'entretiennent les populations entre elles et avec leur environnement, a révélé que des processus nombreux et variés (biotiques et abiotiques, endo- et exogènes, et opérant à diverses échelles) régulent l'état et contraignent l'évolution de ces populations. On conçoit donc à présent que les conséquences de l'exploitation, voire de tentatives d'éradication ou de contrôle de l'une d'elles, ne sont pas limitées à la "population-cible", mais se propagent de façon peu prévisible dans l'écosystème. Compte tenu de l'intensification des impacts anthropiques sur la biosphère, les objectifs mentionnés ci-dessus visent la résolution de questions désormais plus complexes, motivées par l'enjeu de la gestion durable des peuplements et de leurs habitats.

L'introduction du document souligne qu'une telle ambition est tributaire de l'identification et de la représentation des structures spatiales qui caractérisent les peuplements et les écosystèmes. La variété des démarches qui intègrent cette dimension supplémentaire aux modèles de dynamique des populations est d'abord brièvement mentionnée, pour se limiter ensuite à la famille des modèles déterministes à temps et espace continus, exprimés dans le formalisme EDP (équations aux dérivées partielles). Le premier chapitre explicite les hypothèses fondatrices du formalisme continu ; la classique équation de von Foerster est utilisée comme point de départ de la construction d'un modèle intégro-différentiel "spatialisé", où la dynamique macroscopique des déplacements individuels est résumée à l'aide du produit de convolution de la densité locale de la population par un "noyau de dispersion". Le deuxième chapitre est consacré au cas où le noyau de dispersion est une fonction paire. Dans ce cadre, et pour une seule population, les simplifications qui conduisent aux modèles de réaction-diffusion sont rappelées, et la notion de "diffusion biologique" est précisée. Les propriétés les plus typiques du comportement dynamique de ces modèles sont présentées, ainsi que des exemples incluant des généralisations telles que la diffusion corrélée et la diffusion non linéaire. Puis l'interaction entre deux populations (ou plus) est examinée : on expose le mécanisme générique de l'instabilité diffusionnelle créatrice des "structures de Turing". Enfin, quelques exemples de simulation de l'émergence de structures spatiales dans les systèmes prédateur-proie sont cités. Dans la troisième partie sont évoqués les problèmes de modélisation engendrés par la disparité des échelles spatio-temporelles caractéristiques des cycles biologiques des populations marines, et des orientations de développements complémentaires sont indiquées. En conclusion est proposé un inventaire des choix les plus cruciaux qui fondent l'élaboration d'une stratégie de modélisation des populations réparties.

Abstract

First analytic approaches in population dynamics modelling did not really begin until the 1920s and 1930s. By the 1950s, models that described how fish populations respond to fishing were developed, and provided useful tools in the management of living resources. These early studies, as well as the bulk of existing theoretical ecology, are usually in spatially homogeneous settings: they deal with temporal processes, and ask specifically about steady-state solutions to nonspatial systems. However, several lines of inquiry have stressed the critical role of spatial complexity when thinking about populations and communities as dynamical systems varying in response to natural or human-created disturbance. The introduction of this report is designed to highlight the fundamental effects of space on the dynamics of populations of individual organisms, each of these discrete entities interacting only with its immediate neighborhood, *i.e.*, the rather confined region through which it moves. Various approaches are first briefly examined, before focusing throughout the rest of the report on spatially explicit models for continuous space and time, couched in terms of deterministic partial differential equations (although stochastic or individual-based models are important, this choice aims at keeping the report within reasonable bounds). Chapter 1 relies upon the classical Mc Kendrick-von Foerster equation, and introduces the integrodifferential formulation convoluting the local population density with a "dispersal kernel": the instantaneous rate of change of the former thus depends on the influence of the spatial distribution of the population, the latter summarizing macroscopically the dynamics resulting from individual movements. Chapter 2 puts the emphasis on the case of spatially symmetric kernel functions whose range of influence is restricted to a small neighborhood, and recalls how the integrodifferential model reduces to a familiar reaction-diffusion system; the concept of "biological diffusion" is also explained. Typical features of the dynamical behaviour of reaction-diffusion models are presented, with examples of generalizations such as correlated random walk and nonlinear diffusion. Some interacting populations systems are then considered, the main concern being with models for two populations; the governing equations for diffusion driven instability mechanisms of pattern formation (Turing structures) are derived. Examples of spatial pattern generation in predator-prey systems are also given. The purpose of chapter 3 is to spark interest among field- and experimental ecologists in wedding a pertinent theoretical frame to the management of the variety of spatio-temporal scales characterizing the biological cycles of marine organisms. The conclusion of the report explores some challenges facing the definition of a relevant strategy of model building in "spatial population dynamics".

La représentation de l'espace dans les modèles de dynamique des populations

L'exemple des modèles dynamiques déterministes à temps et espace continus

Dans ce document seront abordées plusieurs des questions que soulève l'étude de la structuration spatiale des populations animales marines ; on tentera en particulier de préciser l'éclairage qu'apporte la modélisation mathématique à la compréhension du déploiement spatio-temporel des organismes marins, et à l'identification des mécanismes sous-jacents.

On peut envisager différentes typologies de la variété des modèles employés en dynamique des populations, d'après l'architecture (i.e., les choix conceptuels et les options techniques) qu'on leur confère en fonction du problème à résoudre : ainsi distingue-t-on, par exemple, les modèles mono- ou bien plurispécifiques, ceux qui s'appuient sur une représentation globale de la population vs. les modèles structuraux (à la limite, individus-centrés), les modèles déterministes vs. les modèles stochastiques, ... Le choix du critère adopté ici est motivé par l'interrogation suivante : **comment formaliser la réalité biologique selon laquelle un individu quelconque d'une population donnée n'interagit pas de manière équivalente avec tous ses congénères, mais au contraire préférentiellement avec ses plus proches voisins ? Autrement dit, quand et comment substituer aux "mean-field models" une représentation qui intègre les interactions et les déplacements locaux ? Et avec quel rapport efficacité/coût ?** Le tableau qui suit propose une catégorisation synthétique des principales voies d'intégration de la dimension spatiale adoptées en réponse à ces questions.

Introduction de l'espace dans les modèles de dynamique des populations

implicite	explicite	
	discret	continu
<ul style="list-style-type: none"> • Prototype : le modèle de métapopulation monospécifique de R. Levins (1969) ; dans sa forme originelle, il décrit la dynamique de la proportion des sites ("patches") occupés par les sous-populations. La dispersion des propagules est globale : elles se répartissent sur un ensemble infini de sites également interconnectés et identiques. <i>Apport théorique</i> : à l'équilibre, une partie seulement des habitats favorables est colonisée. • Evolution durant la dernière décennie : la "fonction de fréquence d'occupation (<i>incidence function, IF</i>)" de I. Hanski ; elle réalise le passage au modèle de métapopulation à espace explicite, i.e., fondé sur un nombre fini de sites géoréférencés, de taille et de connectance variables. <i>Application</i> : étude des effets de la fragmentation de l'habitat et de l'isolement sur la persistance de la métapopulation. 	<ul style="list-style-type: none"> • Choix alternatifs à ceux du modèle de R. Levins : (i) chaque site ne peut contenir au plus qu'un seul individu adulte, et (ii) l'espace est discrétisé, permettant ainsi de simuler une dispersion locale des propagules (i.e., limitée aux mailles voisines de leur point d'émission) ; représentation individu-centrée adoptée dans les automates cellulaires, stochastiques ou non. <i>Apport théorique</i> : en milieu homogène, interaction et dispersion locale engendrent systématiquement une distribution agrégative des individus adultes ["<i>Because clumping is predicted to be an unavoidable result of local interaction and local movement in any spatial habitat - even if it is homogeneous - the appropriate null model for organisms distributions might be a clumped dispersion (as opposed to the often-used random or Poisson distribution)</i>"], D. Tilman <i>et al.</i>, 1997]. • Réseaux d'itérations (ou d'applications) couplées : offrent un compromis entre le formalisme entièrement discret des automates, et l'espace-temps continu des EDP. Le temps et l'espace sont discrets (le second représenté par un maillage régulier), les variables d'état sont continues et de loi d'évolution déterministe. Un intérêt de ces réseaux est leur capacité à mimer certains traits de la formation de structures spatiales transitoires avec une grande économie de moyens numériques. <i>Autre application</i> : caractérisation de la différence (due à la dispersion locale des propagules) entre les régimes dynamiques d'une métapopulation et de ses sous-populations individuelles constitutives. 	<ul style="list-style-type: none"> • Modèles de réaction-diffusion, en espace et temps continus et exprimés dans le formalisme EDP ; <i>apports théoriques</i> : élucidation de l'émergence de structures liées à des variations de densité de la population en environnement homogène (e.g., propagation d'ondes, fronts d'invasion), identification de la relation entre la persistance d'une population et la géométrie de son habitat (notion d'aire critique, "<i>critical patch size</i>"). Il existe en revanche une limitation attachée à la diffusion simple : la possibilité de mouvement à vitesse infinie, propriété incompatible avec la formation "d'isolats transitoires", refuges nécessaires à la survie des espèces les moins compétitives. • Généralisation : modèles intégré-différentiels, qui associent à la réaction un "noyau de dispersion" ; celui-ci exprime la densité de la probabilité d'atteindre un point quelconque de l'espace à partir d'un lieu donné. Cette option offre une plus vaste possibilité de choix que la réaction-diffusion classique pour formaliser les caractéristiques des mouvements en fonction des observations, ou de la connaissance que l'on possède de leurs mécanismes. <i>Apport théorique</i> : génération d'agrégats quand le noyau de dispersion est composite (i.e., lorsqu'il fait intervenir au moins deux échelles spatiales de déplacement).

Le plus souvent, on se limitera dans ce qui va suivre à la "famille" des modèles dynamiques déterministes à temps et espace continus (colonne de droite du tableau précédent). Ce n'est évidemment pas la seule catégorie au sein de laquelle existe une évolution vers la "spatialisation" des modèles ; on pourra ainsi consulter, outre les références qui vont être citées, le récent ouvrage de Hanski¹ (modèles de métapopulations), Lebreton & Gonzalez-Davila² (pour les modèles matriciels à temps discret), et encore la deuxième partie de l'ouvrage de Nisbet & Gurney³ (pour les modèles stochastiques ; signalons aussi l'article de synthèse que Durrett & Levin⁴ ont consacré aux modèles stochastiques spatialisés).

Introduction. Enjeux & motivations.

L'intérêt central du thème réside dans le profond changement conceptuel que l'on effectue quand on passe des modèles non spatialisés aux modèles spatialisés : ainsi, si l'on considère un simple système prédateur-proie, "ignorer l'espace" équivaut à considérer que le prédateur et sa proie sont assimilables à un mélange parfaitement homogène. Les restrictions engendrées par cette hypothèse forte ont été très tôt perçues, et l'absence de la dimension spatiale est invoquée dès les années trente en tant que cause contributive aux écarts entre observations et prévisions des modèles. Il faudra cependant attendre le début des années cinquante pour que J.G. Skellman applique le modèle de diffusion simple à la description d'un cas réel (il s'agit en l'occurrence du premier travail de modélisation de la population de *Ondatra zibethicus*, exemple d'expansion mentionné plus loin, cf. note infrapaginale no. 33 p. 18).

* Au surplus, et d'un point de vue plus fondamental, représenter plusieurs populations interagissantes par un mélange homogène d'individus est une démarche dont la faiblesse a été révélée par le débat sur la relation entre complexité et stabilité⁵ ; pour la compréhension de ce qui suit, la complexité d'un

¹ : Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, 313 p. ; voir aussi le chapitre 16 (pp. 381-410 : *Space, islands, and metapopulations*, rédigé en collaboration avec M. Gilpin) de l'ouvrage de T.J. Case, *An illustrated guide to theoretical ecology*, Oxford University Press, 449 p., (2000).

² : Lebreton, J.-D., & G. Gonzalez-Davila, 1993. An introduction to models of subdivided populations, *Journal of Biological Systems* 1(4): 389-423.

³ : Nisbet, R.M., & W.S.C. Gurney, 1982. *Modelling Fluctuating Populations*, J. Wiley & Sons ed., 379 p.

⁴ : Durrett R., & S.A. Levin, 1994. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B343(1305): 329-350.

⁵ : ce débat persiste, spécialement à propos de la démarche classiquement utilisée en modélisation des écosystèmes (e.g., des réseaux trophiques), et qui consiste à utiliser des critères "fonctionnels" (e.g., productivité, statut trophique, ...), pour regrouper différentes espèces dans un même "compartiment" ; cette construction de variables d'état "composites" apparaît de prime abord aller à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle les propriétés de l'écosystème sont la résultante directe de sa diversité spécifique ; en d'autres termes, on aboutirait de la sorte à une schématisation conceptuellement indigente, qui ne permettrait pas d'appréhender le fonctionnement des assemblages naturels. Trois articles récemment publiés par D.A. Wardle *et al.*, D. Tilman *et al.*, et D.U. Hooper & P.M. Vitousek [*Science, Wash.* 277 (5330): 1296-1299, 1300-1302, 1302-1305 (1997)], et analysés par P.J. Grime sous le titre *Biodiversity and ecosystem function : the debate deepens* (*ibid.*, 1260-61) suggèrent que ce dilemme pourrait être dépassé par une perception plus subtile de la réalité. Selon les résultats présentés, qui concernent des communautés végétales terrestres, les processus majeurs (e.g., le recyclage des éléments nutritifs) seraient principalement sous la dépendance des caractéristiques biologiques de quelques espèces dominantes, n'apparaissant guère régulés par la richesse spécifique "intra-groupe fonctionnel". Dans une perspective d'aménagement, cette conclusion (objet de controverses) soulève bien sûr la question de l'identification des types fonctionnels indispensables, au sens de garants de la viabilité d'un écosystème. D'un point de vue plus théorique, P.J. Grime note que la diversité spécifique pourrait alors être comprise comme une réponse adaptative des populations à la variabilité des contraintes (habitat, compétition) qu'elles subissent. Pour compléter et nuancer ces idées émergentes, il convient de mentionner aussi les expériences réalisées en microcosmes sur des communautés microbiennes artificiellement modifiées. Tout en gardant présentes à l'esprit les particularités de ces communautés, on retiendra des résultats qu'ils indiquent un accroissement de la stabilité temporelle de certaines composantes du système (e.g., de la

peuplement naturel peut être définie comme la combinaison de sa richesse spécifique et de sa connectance (cette dernière désignant le rapport du nombre d'interactions effectives au nombre théorique maximal d'interactions possibles entre les populations) ; en s'appuyant sur des simulations issues d'un modèle de Lotka-Volterra généralisé (non spatialisé), R.M. May a suggéré au début des années soixante-dix que l'accroissement de la complexité entraîne une détérioration de la stabilité du biosystème⁶. La principale objection qui fut opposée à cette proposition (qui contredisait l'idée couramment admise selon laquelle la complexité favorise la stabilité) peut être ainsi résumée : si l'on intègre au raisonnement l'hétérogénéité de l'habitat, et que l'on reconnaît que les espèces occupent des niches différenciées, la connectance apparaît alors plus comme un repère abstrait que comme un indice révélateur de la réalité des interactions biologiques : en effet, ces dernières procèdent principalement de l'accès aux ressources du milieu naturel, et elles impliquent plutôt des organismes spatialement proches les uns des autres. Or, **le nombre des "interactions de voisinage" entre espèces (notion liée à celle de structuration spatiale) ne se comporte pas comme le nombre total d'interactions entre toutes les espèces (quantité utilisée pour définir la connectance du peuplement décrit par un mélange homogène)**. Autrement dit, la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale offre un moyen de résoudre le paradoxe apparent de la stabilité des systèmes complexes. A titre d'illustration, on peut citer les travaux qui ont été consacrés aux systèmes hôte-parasitoïde (on estime que les Insectes parasitoïdes représentent environ le quart de toutes les espèces d'Insectes) ; d'après une récente synthèse de M.P. Hassell & H.B. Wilson⁷, la clef du paradoxe de la stabilité des systèmes hôte-parasitoïde est la répartition spatiale hétérogène de l'exposition des populations-hôtes au risque parasitaire.

biomasse autotrophe, de la densité bactérienne) ou de ses sorties (e.g., production de CO₂), corrélative de l'augmentation du nombre de taxons par groupe fonctionnel ; Cf. J. McGrady-Steed *et al.*, *Nature, Lond.* **390** (6656): 162-165 (1997), et aussi : S. Naeem & S. Li, *ibid.* (6659): 440-441 (1997). Pour une présentation actualisée de l'évolution de ces concepts, on pourra consulter le dossier "Nature insight in biodiversity" [*Nature, Lond.* **405**(6782): 207-253 (2000)], et en particulier les articles de D. Tilman (pp. 208-211), A. Purvis & A. Hector (pp. 212-219), & K.S. McCann (pp. 228-233).

⁶ : le paradigme dominant au cours des décennies 1950-1970 énonçait que la complexité (diversité taxinomique, densité du réseau des relations intra- et interspécifiques, ...) favorise la stabilité des communautés vivantes naturelles ; même s'il semble conforme à l'observation empirique, ce modèle demeure très difficile à confronter à des résultats expérimentaux. Un palliatif possible consiste à dégager des conclusions qualitatives génériques du comportement de modèles mathématiques simples. Une première tentative en ce sens est due à M.R. Gardner & W.R. Ashby [*Nature, Lond.* **228**(5273): 784 (1970)], qui abordent la question de l'influence de la connectance sur la stabilité d'un système linéaire autonome de n variables $x_1(t), \dots, x_n(t)$; $\mathbf{A} = \{a_{ij}\}$ est la $n \times n$ matrice des connexions, avec $-1.0 < a_{ij} < -0.1$ [chaque $x_i(t)$ "isolée" est stable]. La démarche consiste à relier aléatoirement entre elles les n variables, par tirage des a_{ij} dans une loi de probabilité fixée *a priori*, en l'occurrence $\text{Proba}\{a_{ij} = 0\} = p$, $\text{Proba}\{a_{ij} \neq 0\} = 1-p$, et les a_{ij} non nuls de loi uniforme sur $[-1, 1]$. Par définition, $C = 1-p$ est la connectance du système. Pour n et C donnés, Gardner & Ashby calculent numériquement $P(n, C)$, probabilité que le système soit stable, et concluent que $P(n, C)$ diminue lorsque C croît à n fixé : ainsi, pour $n = 10$, le système linéaire "presque sûrement stable" devient brusquement "presque sûrement instable" quand la connectance franchit le seuil $C \approx 13\%$. Ces travaux ont été prolongés par R.M. May [*Nature, Lond.* **238**(5364): 413-414 (1972)], qui étudie le système $dx_i/dt = x_i(r_i - \sum_j a_{ij}x_j)$, $i, j = 1, \dots, n$, linéarisé au voisinage de l'équilibre ; chaque élément a_{ij} de la matrice \mathbf{A} quantifie l'effet de la population j sur la population i ($j \neq i$; autrement, $a_{ii} = -1$ pour tout i). Dans les simulations, les éléments de la matrice $\mathbf{A} + \mathbf{I}$ sont tirés aléatoirement dans une loi d'espérance nulle et de variance α^2 (α exprime ainsi l'intensité moyenne des relations entre populations). Le principal résultat est le suivant : la probabilité que le système soit stable tend brutalement vers zéro quand la complexité [que l'on mesure par $\alpha\sqrt{(nC)}$] dépasse la valeur 1. La généralisation de ces conclusions aux écosystèmes a bien entendu été controversée : l'analyse ignore l'effet des termes non-linéaires, les relations interspécifiques ne s'établissent pas aléatoirement dans le milieu naturel, ... L'objection décisive demeure néanmoins celle qui souligne qu'un individu quelconque de la communauté n'interagit qu'avec un nombre limité de "voisins", nuance au demeurant esquissée dans la conclusion de la note de R.M. May.

⁷ : The dynamics of spatially distributed host-parasitoid systems, chap. 4 pp. 75-110 in : D. Tilman & P. Kareiva, *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p. (1997). Voir aussi : M.P. Hassell, *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*, Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, 200 p. (2000).

* Le paradoxe de la diversité (G.E. Hutchinson, 1961) peut être levé de manière analogue ; dans les eaux marines ou lacustres bien mélangées coexistent au moins une centaine d'espèces phytoplanctoniques, qui sont vraisemblablement toutes en compétition pour le même petit nombre de nutriments. Cette situation est contraire à celle que prévoit le "principe d'exclusion compétitive", selon lequel la richesse spécifique ne peut pas excéder le nombre des ressources ou facteurs limitants. En fait, la faiblesse de ce concept est d'ignorer que les densités des populations d'un écosystème ne varient pas seulement en fonction des modifications à grande échelle de l'habitat, mais aussi en réponse aux contextes locaux perçus à l'échelle des organismes individuels.

* La nécessité d'intégrer l'espace, entre autres facteurs, pour comprendre les variations d'abondance des populations, a été enfin attestée au cours des deux dernières décennies par l'échec des tentatives répétées de mise en évidence d'une dynamique chaotique chez plusieurs populations naturelles. La motivation de ces recherches fut la suivante : au milieu des années soixante-dix, R.M. May⁸ a proposé de substituer à la classique décomposition des fluctuations temporelles d'abondance des populations (une tendance déterministe assez régulière, plus ou moins masquée par un bruit aléatoire) les solutions de modèles déterministes non linéaires simples⁹, mais dont la richesse du comportement dynamique permet de "mimer" l'apparence erratique de séries considérées comme fortement bruitées. Suivant cette nouvelle conception, il s'agissait d'identifier quelques processus endogènes responsables de la création "d'ordre déguisé en désordre", et cette idée séduisante a suscité plusieurs essais de démonstration expérimentale à partir de cas réels¹⁰. A l'heure actuelle, le résultat qui apparaît le plus convaincant a été obtenu en

⁸ : *Science, Wash.* **186** : 645-647 (Nov. 1974), *Nature, Lond.* **256**: 165-166 (Jul. 1975), et surtout le *review article* Simple mathematical models with very complicated dynamics, *Nature, Lond.* **261**(5560): 459-467 (1976) ; la démarche conceptuelle exposée dans ces premiers travaux a été ensuite développée par R.M. May dans plusieurs articles, jusqu'à celui publié en 1985 (When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology, *Proc. R. Soc. Lond. B* **228**: 241-266), dont la conclusion contient le passage suivant : "Given that simple density dependent processes can lead to populations exhibiting stable equilibria, or stable cycles, or chaotic fluctuations, even in a deterministic and homogeneous world, it is not surprising that such nonlinearities, in combination with spatial heterogeneity and environmental variability, can result in very complicated dynamical behaviour".

⁹ : parmi les modèles déterministes à temps discret, le paradigme est l'application quadratique F (*logistic map*) du segment $[0, 1]$ dans lui-même, *i.e.*, $F : X_t \rightarrow X_{t+1} = 4\mu X_t(1-X_t)$; l'augmentation de la valeur du paramètre de contrôle μ ($0 \leq \mu \leq 1$) entraîne la cascade de bifurcations sous-harmoniques [déstabilisation du point d'équilibre $X^* = F(X^*)$], puis apparition des cycles de période 2, 4, ..., cascade qui s'accumule à $\mu_\infty = 0.892...$; au delà de ce point d'accumulation, le chaos peut être présent. Dans ce dernier cas, l'itération de l'application F engendre une séquence de valeurs $\{X_t\}$ de période infinie (elle ne se répète jamais identique à elle-même), et qui dépend de la condition initiale X_0 (propriété que l'on nomme la sensibilité aux conditions initiales, "signature" du chaos). Notons $\delta_0 = |X_0 - Y_0|$ la différence, aussi petite que l'on veut, entre deux conditions initiales X_0 et Y_0 quelconques ; l'écart $\delta(k)$ entre les trajectoires qui en sont issues croît avec le rang k des itérés : $\delta(k) = \delta_0 \cdot \exp(\lambda k)$, où λ est l'exposant de Lyapunov ($\lambda > 0$ en régime chaotique) ; l'augmentation de la divergence entre trajectoires est saturée quand la valeur de δ devient comparable à l'étendue de l'intervalle $[0, 1]$; ces résultats sont génériques pour des applications unimodales du segment sur lui-même. Du point de vue des biologistes, l'attrait des développements qui précèdent tient d'une part à ce que l'augmentation du paramètre μ s'interprète comme une intensification de la densité-dépendance, et d'autre part à ce que les résultats sont établis sur une forme canonique du classique modèle discret de Verhulst : $N_{t+1} = rN_t(1-N_t/K)$, $r > 0$, $K > 0$ (équivalent à l'application F si $K = 1$). Au plan de l'étude des systèmes dynamiques, les applications possèdent un intérêt supplémentaire : l'étude du flot d'un système à temps continu peut, dans certaines conditions, se ramener à celle d'une application de faible dimension (une "application de premier retour" obtenue à l'aide d'une section de Poincaré ; cf. P. Bergé, Y. Pomeau & C. Vidal, 1988, *L'ordre dans le chaos*, Hermann éd., Paris, 352 p.).

¹⁰ : on ne citera que quelques exemples, tels W.R. Thomas *et al.*, 1980, *Ecology* **6**(6) : 1312-1320 (populations de *Drosophiles* élevées en laboratoire), D. Tilman & D. Wedin, 1991, *Nature, Lond.* **353**(6345) : 653-655 (cultures de la Graminée vivace *Agrostis scabra*), B.T. Grenfell *et al.*, 1992, *Nature, Lond.* **355**(6363) : 823-826 (population d'ovins), S. Ellner & P. Turchin, 1995, *Am. Nat.* **145**(3) : 343-375 (diverses populations naturelles ou d'élevage). Les conclusions très spéculatives de ces articles sont représentatives de celles de plusieurs travaux non

associant modélisation et contrôle expérimental de la dynamique de lots du Coléoptère *Tribolium castaneum* en élevage¹¹, résultat obtenu dans des conditions telles qu'elles n'autorisent cependant guère d'extrapolation aux populations naturelles.

Abstraction faite des problèmes d'ordre conceptuel, les recherches se sont en pratique heurtées à un obstacle majeur : la quantité d'information nécessaire pour conclure quant à la nature de la dynamique qu'expriment les séries temporelles observées¹². C'est l'une des raisons qui expliquent que les "modèles biologiques" privilégiés pour l'identification du chaos furent les Insectes ravageurs¹³, ainsi que les chroniques de certaines épidémies, tout particulièrement la rougeole¹⁴.

Plusieurs critiques ont été formulées à l'encontre de ces travaux¹⁵ ; les arguments sont de natures variées, mais le principal d'entre eux peut être schématiquement résumé par l'interrogation suivante : tenter de comprendre la dynamique d'une population en la représentant par une entité isolée est homogène a-t-il un sens ? En conséquence, l'évolution des idées aboutit de nouveau à considérer, entre autres facteurs, l'hétérogénéité spatiale et son corollaire, les couplages par flux d'individus entre sous-populations¹⁶. Ainsi

mentionnés ici. Cette situation de la biologie des populations contraste avec celle de la physique, discipline dans laquelle des preuves expérimentales de l'existence de dynamiques chaotiques ont été obtenues.

¹¹ : B. Dennis, R.A. Desharnais, J.M. Cushing & R.F. Constantino, 1995, *Ecological Monographs* **65**(3) : 261-281 ; R.F. Constantino, R.A. Desharnais, J.M. Cushing & B. Dennis, 1997, *Science, Wash.* **275**(5298) : 389-391 ; R.A. Desharnais, chap. 9, pp. 303-328 in : S. Tuljapurkar & H. Caswell, *Structured-population models in marine, terrestrials, and freshwater systems*, 1997, Chapman & Hall eds., 643 p.

¹² : la question abordée peut être résumée ainsi : une évolution temporelle d'apparence apériodique observée dans la nature est-elle le résultat de la dynamique déterministe d'un système formé d'un petit nombre de variables ? Concrètement, le problème consiste à séparer la composante aléatoire (le bruit) de la composante déterministe, qui est elle-même "d'apparence aléatoire" si elle est engendrée par une dynamique chaotique. Plusieurs méthodes ont été proposées, qui utilisent les propriétés de base des attracteurs associés aux systèmes dynamiques chaotiques (la divergence exponentielle entre trajectoires, la dimension généralement non entière), et qui procèdent de "reconstructions" discrètes de portraits de phase dans des espaces de faible dimension [cf. H.D.I. Abarbanel, R. Brown, J.J. Sidorowich & L.S. Tsimring, 1993, *Rev. Mod. Phys.* **65**(4) : 1331-1392]. La contrainte forte pour l'application de ces méthodes est le grand nombre d'observations qu'elles nécessitent (cf. D. Ruelle, 1990, *Proc. R. Soc. Lond.* **A427** : 241-248) ; à ces impératifs techniques s'ajoute celui de la gestion des erreurs [cf. G. Sugihara, 1994, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **A348**(1688) : 477-495].

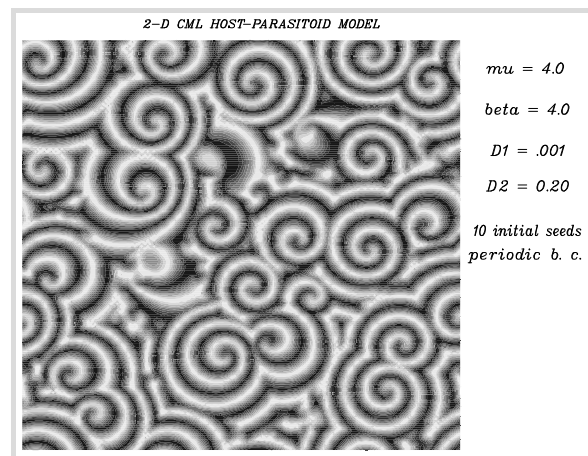
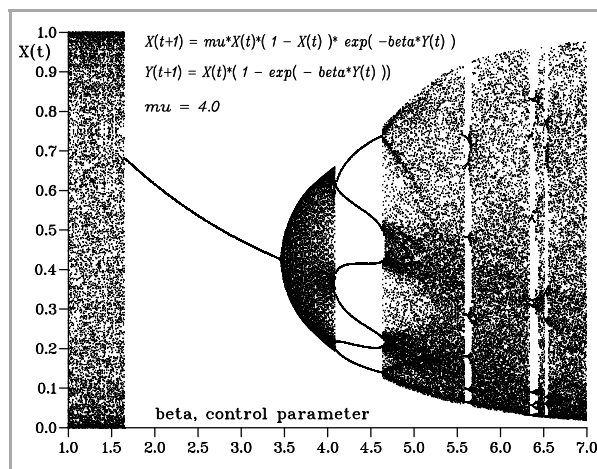
¹³ : en raison de leur impact économique, il s'agit, à l'instar des ressources vivantes exploitées, d'une source de recensements bien documentés, et sur des durées parfois très longues : tel est le cas de l'enregistrement millénaire (957-1956) des variations d'abondance, exprimées en échelle semi-quantitative, des populations chinoises du criquet *Locusta migratoria* (exemple cité par G. Sugihara in : *Nature, Lond.* **378** : 559-560, Dec. 1995).

¹⁴ : dans le domaine de l'observation des variations spatio-temporelles de la propagation d'une épidémie, l'enregistrement des cas de rougeole constitue l'une des meilleures bases de données aujourd'hui disponible. L'analyse du signal temporel montre régulièrement (sauf dans les petites communautés isolées, e.g., insulaires) une nette périodicité de 2 ans, et dans une moindre mesure de 1 ou bien 3 ans. Sur ce sujet, on se limitera à citer les quelques références suivantes : M. Kot, W.M. Schaffer, G.L. Truty, D.J. Graser & L.F. Olsen, 1988, *Ecol. Modelling* **43** : 75-110 ; R. Pool, 1989, *Science, Wash.* **243**(4887) : 25-28 ; L.F. Olsen & W.M. Schaffer, 1990, *Science, Wash.* **249**(4968) : 499-504 ; B.M. Bolker & B.T. Grenfell, 1993, *Proc. R. Soc. Lond.* **B251** : 75-81 ; C.W. Tidd, L.F. Olsen & W.M. Schaffer, 1993, *Proc. R. Soc. Lond.* **B254**(1341) : 257-273.

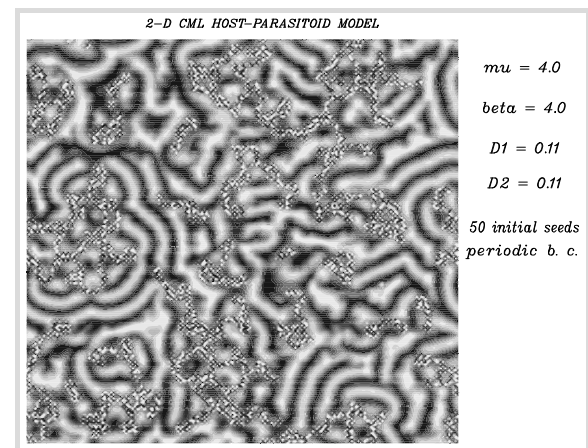
¹⁵ : e.g., M. Markus, 1992, are one-dimensional maps of any use in ecology ?, *Ecol. Modelling* **63**(1-4) : 243-259.

¹⁶ : au plan théorique, l'influence des flux migratoires sur une dynamique chaotique a été assez tôt envisagée (e.g., H.I. McCallum, 1992, *J. Theor. Biol.* **154** : 277-284). En ce qui concerne la dynamique de propagation de la rougeole, la spatialisation la plus élémentaire consiste à ajouter au classique modèle SEIR un flux d'immigrants, i.e., à introduire un couplage avec un "réservoir d'infection" allochtone. Plus généralement, le recours à des "effets spatiaux" plus élaborés, combinés à la prise en compte de la structure d'âge des populations, a considérablement enrichi les résultats des travaux dont plusieurs sont cités à la note 14 ; outre le chapitre 6 (pp. 137-157) de l'ouvrage de P. Tilman & D. Kareiva [*Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p. (1997)], on pourra consulter, entre autres références : B.M. Bolker & B.T. Grenfell, 1995, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B348** : 309-320 ; M.J. Keeling, D.A. Rand & A.J. Morris, 1997, *Proc. R. Soc. Lond.* **B264**(1385) : 1149-1156 ; B. Finkenstädt & B.T. Grenfell, 1998, *Proc. R. Soc. Lond.* **B265** :

J.C. Allen *et al.*¹⁷, qui, d'un point de vue théorique, ont étudié à l'aide de simulations l'effet de perturbations environnementales sur la survie de sous-populations interconnectées par des flux migratoires, concluent que la résistance globale de la métapopulation s'accroît quand la dynamique des sous-populations devient chaotique, et ce d'autant plus que l'hétérogénéité du milieu augmente elle-même.



Système spatialisé de 2 populations {hôte, parasitoïde} décrites par 2 variables d'état continues ; le temps et l'espace sont discrets (formalisme CML), le second est ici représenté par un réseau régulier sur un tore (conditions aux limites périodiques) ; les noeuds sont l'ensemble $\Lambda = \{\mathbf{k} = (i, j) \mid 1 \leq i, j \leq N\}$; ici, $N = 256$. L'état du noeud (i, j) est décrit par $\mathbf{u}(i, j) = (u^{(1)}, \dots, u^{(m)}, \dots, u^{(M)})$, et $\mathbf{u}_{t+1}(\mathbf{k}) = \mathbf{F}[\mathbf{u}_t(\mathbf{k})] + \mathbf{D}\nabla^2\mathbf{u}_t(\mathbf{r})$; $M = 2$ dans cet exemple : $u^{(1)} = X$, $u^{(2)} = Y$. Les équations qui définissent l'application \mathbf{F} à 2 dimensions figurent sur le diagramme de bifurcation (ci-dessus, pour $\mu = 4$ et β variable) du système non spatialisé. Le couplage spatial est diffusif : $\nabla^2\mathbf{u}_t(\mathbf{r}) = \sum_j^p \mathbf{u}_t(\mathbf{j}) - p\mathbf{u}_t(\mathbf{k})$, *i.e.*, il est calculé par différences finies avec les p plus proches voisins (ici $p = 4$).



La matrice \mathbf{D} des coefficients de diffusion est diagonale. A droite figurent les résultats de simulations réalisées avec $\mu = 4$ et $\beta = 4$ (valeurs des paramètres pour lesquelles le régime de l'application non spatialisée est quasi-périodique), et pour deux couples (D_1, D_2) différents ; les structures représentées sont transitoires. En haut à droite, on observe que le couplage diffusif entraîne la formation d'ondes spirales cohérentes. En bas à droite : ces "patrons" réguliers sont localement remplacés par des taches d'apparence désordonnée, où les macrostructures ont disparu ; une interprétation qualitative de ce changement peut être proposée : on considère pour cela que l'intensification de la diffusion exprime l'accroissement de l'apport d'énergie au système, et que ce flux est l'un des facteurs qui détermine les limites de stabilité des divers types de structures spatiales.

Plus généralement, introduire dans les modèles un couplage entre populations spatialement distribuées autorise la coexistence de dynamiques locales instables et d'une dynamique résultante globale beaucoup plus "régulière", *i.e.*, difficilement distinguable d'un régime d'équilibre "bruité". En outre, ce couplage entraîne l'émergence d'un ordre spatial, qui se manifeste par la création de structures (spirales, structures cristallines, ..., *cf.* figure ci-dessus), dont de nombreux exemples ont été aujourd'hui décrits¹⁸.

211-220 ; B. Finkenstädt, M.J. Keeling & B.T. Grenfell, 1998, *Proc. R. Soc. Lond.* B265 : 753-762 ; M.J. Keeling, 1999, *Proc. R. Soc. Lond.* B266 : 859-867, 953-960.

¹⁷ : J.C. Allen, W.M. Schaffer & D. Rosko, *Nature, Lond.* 364(6434) : 229-232 (1993).

¹⁸ : ces structures sont souvent obtenues à l'aide d'applications couplées sur un réseau (*coupled map lattice formalism*, ou CML, système dynamique à variables continues, discrétisé en temps et en espace ; *cf.* page 2 la 2^{ème} colonne du tableau) ; on consultera par exemple R.V. Solé & J. Valls, 1992, *J. theor. Biol.* 155 : 87-102 ; R.V. Solé, J. Valls & J. Bascompte, 1992, *Phys. Lett. A* 166 : 123-128 ; J. Bascompte & R.V. Solé, 1994, *J. Anim. Ecol.* 63 : 256-264. Bien qu'une inconnue persiste quant aux structures asymptotiques (*cf.* K. Kaneko pp. 27-45 in : *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag ed., 230 p., 1998), ces réseaux ont été employés

* Appliquées à l'étude des peuplements naturels, les réflexions qui viennent d'être résumées mettent en évidence la nécessité d'identifier quels sont les processus "locaux" (*i.e.*, intervenant à petite échelle) qui possèdent un effet structurant à grande échelle. S.A. Levin *et al.*¹⁹, en se référant à plusieurs domaines de recherche (spécialement à l'écologie et à l'épidémiologie), expriment à ce sujet l'opinion suivante : "*How spatially aggregated and parsimonious a model can provide useful results in a given context ? [...] Key challenges involve ways to describe the dynamics of systems that are aggregates of heterogeneous units, representing the behavior of the means and lowest moments in closed form. Spatial heterogeneity and spatial localization of interactions introduce qualitatively new dynamics, and they present theoretical and computational issues that are similar across a range of biological levels*". Selon ce point de vue, l'élaboration de modèles spatialisés a pour objectif de restituer la dynamique collective de groupes hétérogènes et hiérarchisés d'individus, avec la motivation de comprendre comment émerge à une échelle donnée la "signature" de phénomènes qui se produisent à d'autres échelles²⁰.

1. Le modèle à temps et espace continu, structuré en âge. Généralités - Définitions.

• Considérons le modèle structuré en âge habituellement attribué à Von Foerster ; on rappelle que l'évolution temporelle de la densité $\eta(a, t)$ est décrite par l'EDP parabolique et la condition au bord :

$$\partial_t \eta(a, t) + \partial_a \eta(a, t) = -\mu(a, t)\eta(a, t) \quad ; \quad \eta(0, t) = \int_A \beta(\alpha, t)\eta(\alpha, t)d\alpha \quad ; \quad t \geq 0$$

où $a \in A$ désigne l'âge, et où $\mu(a, t)$ et $\beta(a, t)$ sont respectivement les taux instantanés de mortalité et de fécondité individuelles des individus d'âge a [le plus souvent, $\beta(a, t) > 0$ pour les femelles d'âge a supérieur à l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle, et pour t appartenant à un intervalle de temps correspondant à la saison de reproduction ; $\beta(a, t) = 0$ sinon].

Pour des conditions initiales données $\eta(a, 0)$, et pour tout $a \in A$:

$$\eta(a, t) = \begin{cases} \underbrace{\eta(a-t, 0)}_{\text{donné par les conditions initiales}} \exp \left[- \int_0^t \mu(a-t+\tau, t) d\tau \right] & \text{si } a > t \\ \underbrace{\eta(0, t-a)}_{\text{donné par les conditions aux limites}} \exp \left[- \int_{t-a}^t \mu(a-t+\tau, t) d\tau \right] & \text{si } a \leq t \end{cases}$$

pour approcher la probabilité d'extinction d'un système en fonction de différents facteurs [*e.g.*, la taille du réseau et l'intensité des couplages [cf. M.P. Hassell, H.N. Comins & R.M. May, 1991, *Nature, Lond.* **353**(6341) : 255-258 ; H.N. Comins, M.P. Hassell & R.M. May, 1992, *J. Anim. Ecol.* **61** : 735-748].

¹⁹ : S.A. Levin, B. Grenfell, A. Hastings & A.S. Perelson, *Science, Wash.* **275**(5298) : 334-343 (1997).

²⁰ : cette idée est développée par R. Law & U. Dieckmann (chap. 14 pp. 252-270), B.M. Bolker *et al.* (chap. 20 pp. 388-411), et par U. Dieckmann & R. Law (chap. 21 pp. 412-455) dans l'ouvrage collectif édité par U. Dieckmann, R. Law & J.A.J. Metz, *The Geometry of Ecological Interactions. Simplifying spatial complexity*, Cambridge University Press, 564 p. (2000).

Soit $N(t)$ l'effectif total de la population, *i.e.*, $N(t) = \int_A \eta(\alpha, t) d\alpha$; son évolution obéit à :

$$N(t) = \underbrace{\int_{a>t} \eta(\alpha, 0) \exp \left[- \int_0^t \mu(\alpha + \tau, \tau) d\tau \right] d\alpha}_{\text{solution transitoire}} + \underbrace{\int_0^t \left\{ \left[\int_A \beta(\alpha, \tilde{\tau}) \eta(\alpha, \tilde{\tau}) d\alpha \right] \exp \left[- \int_{\tilde{\tau}}^t \mu(-\tilde{\tau} + \tau, \tau) d\tau \right] \right\} d\tilde{\tau}}_{\text{terme dominant après extinction du transitoire}}$$

et par différentiation : $dN(t)/dt = \int_A [\beta(\alpha, t) - \mu(\alpha, t)] \eta(\alpha, t) d\alpha$

- **Spatialisation du modèle : méthode intégrale fondée sur le "noyau de transition".**

Le modèle qui précède est quelquefois dit "0-D", *i.e.*, il n'est pas "spatialisé" : la densité η décrit l'état instantané *moyen* de tous les groupes d'âge d'une population supposée uniformément distribuée dans son aire de répartition. Pour tenter de restituer les hétérogénéités (*e.g.*, des distributions agrégatives variables suivant les groupes d'âge), ainsi que la dynamique des déplacements générateurs de ces structures spatiales (*e.g.*, mouvements locaux, migrations, ...), on définit une fonction de densité, notée $\chi(\mathbf{x}, a, t)$; cette densité dépend d'une variable d'espace \mathbf{x} , ou bien $\mathbf{x} = (x, y)$, ou encore $\mathbf{x} = (x, y, z)$, selon que l'on élabore un modèle uni-, bi- ou bien tridimensionnel ; par la suite, on va supposer $\mathbf{x} \in D$, où D représente l'aire de répartition de la population (on conviendra en général que $D \subset \mathbb{R}^2$, mais par souci de simplicité on se référera souvent au cas unidimensionnel, *i.e.*, $D \subset \mathbb{R}$). Avec ces notations, la quantité $\chi(\mathbf{x}, a, t) d\mathbf{x} da$ est le nombre d'individus d'âge $a \in A$ "contenus" dans le volume infinitésimal $d\mathbf{x} da$ (la surface si $D \subset \mathbb{R}$) au point (\mathbf{x}, a, t) . Les variations temporelles de la structure démographique sont décrites par :

$$\begin{aligned} \partial_t \chi(\mathbf{x}, a, t) + \underbrace{\partial_a \chi(\mathbf{x}, a, t)}_{\text{vieillesse}} &= - \underbrace{\mu(\mathbf{x}, a, t) \chi(\mathbf{x}, a, t)}_{\text{cadavres d'âge } a \text{ par unité de temps et par unité de surface}} \\ &+ \underbrace{\int_D T(\mathbf{x}, \xi ; a, t) \chi(\xi, a, t) d\xi}_{\text{immigration en } \mathbf{x} \text{ provenant de } D} \\ &- \underbrace{\left[\int_D T(\xi, \mathbf{x} ; a, t) d\xi \right] \chi(\mathbf{x}, a, t)}_{\text{émigration vers } D \text{ à partir de } \mathbf{x}} \end{aligned}$$

La différence essentielle avec le modèle non spatialisé réside dans l'introduction du "noyau de transition" $T(., .)$, encore appelé "noyau de dispersion" (*dispersal kernel*), "de convolution", ou "de redistribution" ; la clé de l'interprétation des deux derniers termes du membre de droite est la suivante²¹ : soit $\mathbf{x}_1 \in D$, $\mathbf{x}_2 \in D$, alors le produit $T(\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2 ; a, t) \chi(\mathbf{x}_2, a, t) d\mathbf{x}_2$ représente le nombre d'individus d'âge a qui passent de \mathbf{x}_2 à \mathbf{x}_1 par unité de temps et par unité de surface (pour $D \subset \mathbb{R}^2$). Le noyau de transition lui-même ne modifie pas le nombre des individus d'âge a de la population, et vérifie donc la contrainte $\int_D T(\mathbf{x}, \xi ; a, t) d\xi = 1$ pour tout $\mathbf{x} \in D$.

²¹ : le chapitre 9 (pp. 270-289) de l'ouvrage de Gurney & Nisbet offre une très didactique présentation formelle de ces concepts en espace et temps discrets (W.S.C. Gurney & R.M. Nisbet, 1998, *Ecological Dynamics*, Oxford University Press, 335 p.).

On peut enfin regrouper les deux derniers termes de l'équation d'évolution de la structure démographique et définir une fonction de migration M :

$$M(\mathbf{x}, a, t) = \int_D T(\mathbf{x}, \xi; a, t) \chi(\xi, a, t) d\xi - \left[\int_D T(\xi, \mathbf{x}; a, t) d\xi \right] \chi(\mathbf{x}, a, t)$$

et pour une population fermée : $\int_D M(\xi, a, t) d\xi = 0$

Enfin, si $\beta(\mathbf{x}, a, t)$ désigne le taux de fécondité *per capita* à l'instant t des individus d'âge a situés en \mathbf{x} , la condition aux limites des âges s'exprime :

$$\chi(\mathbf{x}, 0, t) = \int_A \underbrace{\beta(\mathbf{x}, \alpha, t) \chi(\mathbf{x}, \alpha, t)}_{\substack{\text{naissances issues des géniteurs} \\ \text{d'âge } a = \alpha \text{ par unité de temps} \\ \text{et par unité de surface}}} d\alpha$$

• Expressions intégrées de la densité χ ; équations d'évolution.

Avant d'examiner plus en détail le noyau de transition lui-même, on remarque que la relation entre les densités spatialisée $\chi(\mathbf{x}, a, t)$ et non spatialisée $\eta(a, t)$ s'exprime simplement :

$$\eta(a, t) = \int_D \chi(\xi, a, t) d\xi$$

On peut désormais mettre en évidence quelques niveaux macroscopiques d'observation auxquels les hétérogénéités spatiales de la population s'expriment ; pour cela, on va s'intéresser à des quantités intégrées (sur l'âge ou sur l'espace) de la densité χ . Considérons par exemple une population dont les individus changent d'habitat en fonction de leur âge : *e.g.*, dans l'aire de répartition D , les différentes classes d'âge (ou cohortes) se regroupent autour de "localisations moyennes" distinctes. Notons $\bar{\mathbf{x}}(a, t)$ le barycentre des individus d'âge a :

$$\bar{\mathbf{x}}(a, t) = \left[\int_D \xi \cdot \chi(\xi, a, t) d\xi \right] / N(t)$$

(rappelons que $N(t)$ est l'effectif total dans D , tous âges confondus, de la population) ; on montre²² que la variation de $\bar{\mathbf{x}}(a, t)$ est décrite par :

$$\begin{aligned} \partial_t \bar{\mathbf{x}}(a, t) + \partial_a \bar{\mathbf{x}}(a, t) + \frac{\bar{\mathbf{x}}(a, t)}{N(t)} \frac{dN}{dt} &= -\mu(a, t) \bar{\mathbf{x}}(a, t) \\ &+ \frac{1}{N(t)} \underbrace{\int \int_D (\xi - \zeta) T(\xi, \zeta; a, t) \chi(\zeta, a, t) d\xi d\zeta}_{\substack{\text{terme nul si le noyau } T(\mathbf{x}, \mathbf{x}') \text{ est symétrique} \\ \text{et si la densité } \chi \text{ est indépendante de } \mathbf{x}.}} \end{aligned}$$

avec la condition au bord : $\bar{\mathbf{x}}(0, t) = \int_A \beta(\alpha, t) \bar{\mathbf{x}}(\alpha, t) d\alpha$

En d'autres termes, si le noyau $T(., .)$ est dissymétrique [*i.e.*, $T(\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2; a, t) \neq T(\mathbf{x}_2, \mathbf{x}_1; a, t)$], le barycentre des individus d'âge a se déplace dans D au cours du temps, et cela même si les taux de mortalité et de fécondité μ et β sont tous les deux nuls.

²² : voir par exemple l'article de M. Rotenberg, *Journal of Theoretical Biology* **37** : 291 - 305 (1972).

Désignons maintenant par $\bar{\mathbf{x}}(t)$ le barycentre de toute la population : $\bar{\mathbf{x}}(t) = \int_A \bar{\mathbf{x}}(\alpha, t) d\alpha$,
 et notons $v(\mathbf{x}, t)$ la densité de la répartition spatiale de la population : $v(\mathbf{x}, t) = \int_A \chi(\mathbf{x}, \alpha, t) d\alpha$;
 avec ces notations, on montre que la vitesse du mouvement de $\bar{\mathbf{x}}$ dans D a pour équation :

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{\mathbf{x}}(t)}{dt} = & \int_A [\beta(\alpha, t) - \mu(\alpha, t)] [\bar{\mathbf{x}}(\alpha, t) - \frac{\bar{\mathbf{x}}(t)}{N(t)}] \eta(\alpha, t) d\alpha \\ & + \frac{1}{N(t)} \iint_D (\xi - \zeta) T(\xi, \zeta; t) v(\zeta, t) d\xi d\zeta \end{aligned}$$

Cette dernière expression met en exergue la dépendance du déplacement de $\bar{\mathbf{x}}$ vis-à-vis des taux de mortalité et de fécondité, même dans le cas considéré ici où ces taux sont indépendants de \mathbf{x} , et donc constants dans D : lorsque l'anisotropie des mouvements individuels entraîne la dissymétrie de la population, la différence entre mortalité et fécondité accentue l'asymétrie ainsi créée.

• **A propos de l'échelle spatiale d'observation :**
les hypothèses implicites du formalisme continu.

Même s'il demeure artificiel de considérer séparément les échelles de temps et d'espace, on va clarifier ici la démarche qui fonde la description de la distribution spatiale d'individus discrets à l'aide d'une fonction de densité continue : la représentation des phénomènes qui gouvernent la dynamique (spatio-temporelle) des populations vient d'être présentée en termes de concepts macroscopiques, *i.e.*, sans référence explicite à la "texture" sous-jacente de la population, fondamentalement composée d'individus distincts les uns des autres. On adopte donc le point de vue d'une théorie continue, cadre dans lequel les variables d'état sont décrites par des variables de champ, *i.e.*, des fonctions continues par morceaux des coordonnées (\mathbf{x}, t) ; cette représentation permet d'utiliser les outils du calcul différentiel et intégral.

Etant donné que la population est une collection d'individus identifiables, il est délicat de définir rigoureusement le modèle continu. Pour éclairer la signification de ce concept de continuum, on peut imaginer que le système {population dans son biotope} est partitionné en petits éléments de volume Δv (traditionnellement nommés "particules" par les physiciens, *e.g.*, en hydrodynamique), et que chacun de ces "volumes élémentaires" Δv est à la fois suffisamment grand pour contenir à tout instant un grand nombre d'individus, et assez petit pour pouvoir être considéré comme infinitésimal dans le contexte de l'analyse mathématique. Cette double contrainte implique que l'on va rechercher l'échelle Δv_0 à laquelle correspond *une quantité statistiquement stable d'individus*, ce que l'on peut formaliser comme suit : supposons qu'à l'instant t on estime, dans un volume sphérique donné Δv centré sur le point \mathbf{x} , la densité des individus d'âge a par $\hat{n}_{\Delta v}(\mathbf{x}, a, t)$,

$$\hat{n}_{\Delta v}(\mathbf{x}, a, t) = \frac{1}{\Delta v} \int_{\Delta v} \left\{ \sum_i^{N_a} \delta(\mathbf{x}_{i,a}(t) - \mathbf{x}) \right\} d\mathbf{x}$$

où N_a désigne le nombre d'individus d'âge a dans Δv , et $\mathbf{x}_{i,a}(t)$ le vecteur des coordonnées du i -ième individu d'âge a ; $\delta(\cdot)$ est la fonction de Dirac. La plus petite sphère de volume Δv ayant ici un sens (*i.e.*, physiquement compatible avec la nature de l'objet biologique modélisé) possède un rayon Δr du même ordre de grandeur que la dimension moyenne des individus de la population. A cette "microéchelle", la variance d'estimation de $\hat{n}_{\Delta v}(\mathbf{x}, a, t)$ est élevée : en changeant le point d'appui \mathbf{x} (le centre de la sphère), on appréhende la structure "granulaire" de la population, et $\hat{n}_{\Delta v}(\mathbf{x}, a, t)$ est soit nul, soit voisin de 1. En augmentant Δv , on atteint l'ordre de la distance moyenne qui sépare deux individus quelconques de la population, et $\hat{n}_{\Delta v}(\mathbf{x}, a, t)$ présente de fortes variations aléatoires. En continuant à accroître Δv , on dépasse ces échelles auxquelles les

individus sont "discernables", et l'estimateur $\hat{n}_{\Delta v}(\mathbf{x}, a, t)$ se stabilise quand on s'approche d'un "volume de maille" Δv_0 à l'échelle duquel (i) les individus ne peuvent plus être distingués les uns des autres, et (ii) les gradients à plus longue portée de la population (les "macrostructures") ne sont pas encore perceptibles. C'est à partir de l'échelle de Δv_0 et au-delà que l'on considère que le modèle continu est une approximation acceptable (qui nécessite toutefois d'être validée par la confrontation aux données des prévisions établies à l'aide des équations). Aux échelles inférieures à Δv_0 , le recours à la représentation discrète s'impose²³.

• **la représentation continue des comportements stochastiques individuels ; exemples²⁴** : on se limitera ici à une présentation succincte (dans le cas unidimensionnel) de deux exemples classiques ; ils illustrent l'impact, sur la formulation du modèle déterministe continu, des hypothèses relatives aux processus qui opèrent à l'échelle des individus. On observera que les échelles de temps et d'espace sont conjointement considérées. Ces modèles sont développés au chapitre suivant.

"Simple random walk", ou mouvement brownien : considérons une particule (un individu) qui effectue des sauts discrets d'égale amplitude sur la droite réelle, avec $Proba\{\text{aller à droite}\} = Proba\{\text{aller à gauche}\} = 1/2$; la position de la particule à l'instant n ($n = 0, 1, 2, \dots$) est une variable aléatoire binômiale $X_n : X_n \sim B(n, 1/2)$.

Notons respectivement h et τ les petits pas discrets d'espace et de temps : on caractérise la particule par sa position x dans l'espace ($x = ih, i = 0, 1, 2, \dots$, au temps $t = n\tau$). En passant à la limite,

$$X_n \sim B(n, 1/2) \xrightarrow[\tau/h^2 \rightarrow K]{h \rightarrow 0, \tau \rightarrow 0} X_t \sim N(0, (2Kt)^{1/2})$$

on obtient un processus sur la droite réelle (mouvement brownien, ou processus de Wiener), de densité normale et dont la variance croît indéfiniment avec t ; la densité de ce processus est une solution de l'EDP parabolique de diffusion simple :

$$\partial_t u = K \partial_{xx} u, \text{ où } u \equiv u(x, t).$$

"Correlated random walk" : considérons maintenant une particule caractérisée par sa vitesse s ; aux conditions initiales ($t = 0, x = 0$), elle démarre vers les $x > 0$ à la vitesse $+s$; puis elle fait demi-tour et se déplace à la vitesse $-s$, et ainsi de suite. Les changements d'orientation obéissent à un processus de Poisson de paramètre $\lambda/2$. On montre alors que la densité continue du processus résultant du passage à limite est solution du système hyperbolique suivant (dit "de Goldstein-Kac") :

$$\begin{cases} \partial_t u^+ + s \partial_x u^+ = \lambda(u^- - u^+)/2 \\ \partial_t u^- - s \partial_x u^- = \lambda(u^+ - u^-)/2 \end{cases} \quad \text{où } u^+ \text{ désigne } u(+s, x, t), [\text{resp. } u^- \text{ pour } u(-s, x, t)]$$

La densité totale $u = u^+ + u^-$ et le flux $v = \lambda(u^+ - u^-)$ vérifient $\partial_t u + \partial_x v = 0$ (équation de conservation qui lie la densité u au champ v), et $\partial_t v + \lambda^2 \partial_x u = -\lambda v$ (relation entre le flot v et le gradient de u) ; on différencie la 1^{ère} équation par rapport à t , la 2^{nde} par rapport à x , et l'on obtient après simplification :

$$(1/\lambda) \partial_{tt} u + \partial_t u = (s^2/\lambda) \partial_{xx} u$$

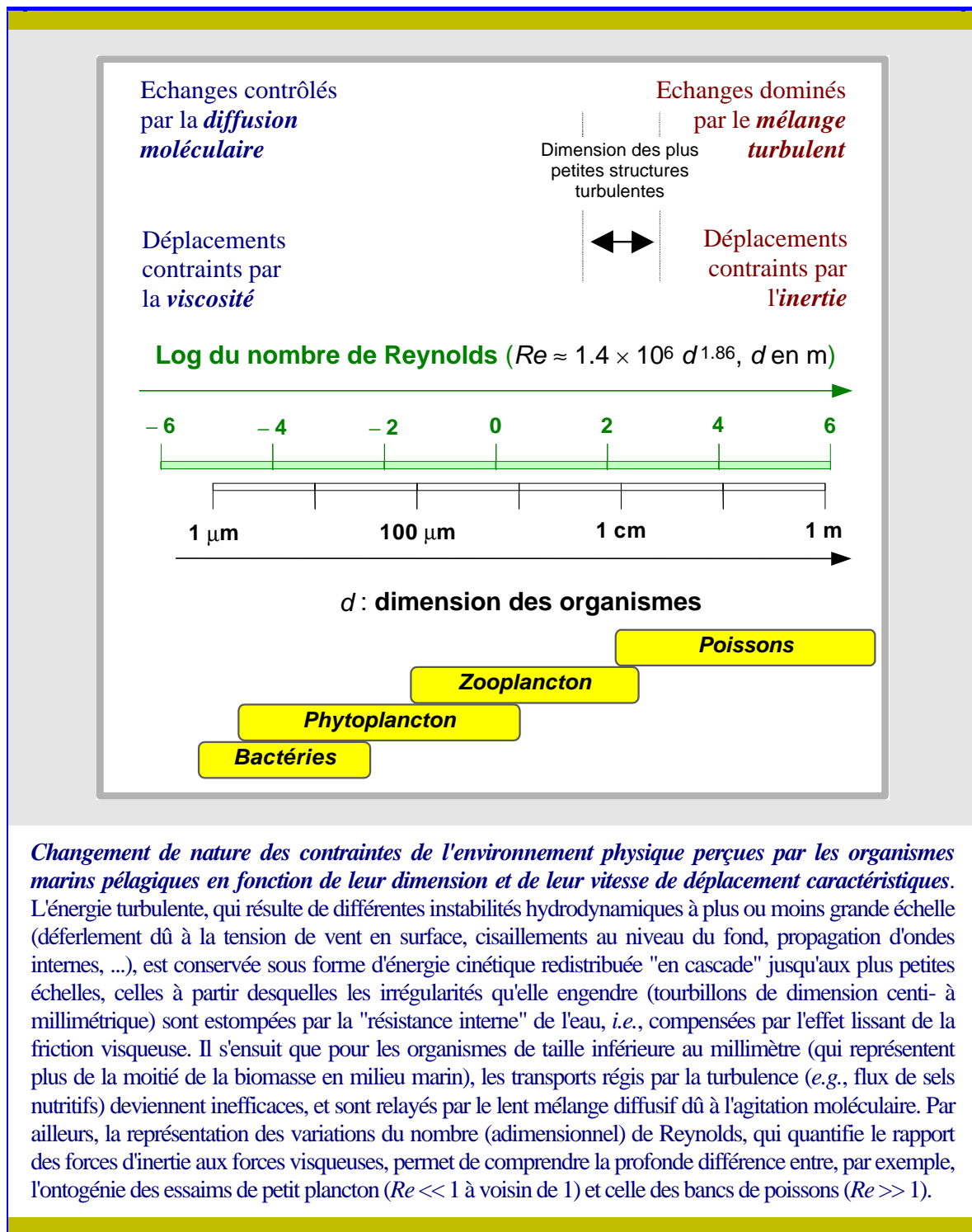
Et l'on observe que si les particules se déplacent rapidement avec de fréquents changements de direction (sous la contrainte $s^2/\lambda = K$, constant), le système hyperbolique est asymptotiquement équivalent à l'équation parabolique de diffusion simple ; sous ces conditions, le mouvement brownien peut être considéré comme le comportement limite du mouvement aléatoire corrélé.

²³ : la question de la plus petite échelle à laquelle le modèle continu demeure adapté à la représentation et à la compréhension de la dynamique phytoplanktonique a été récemment réexaminée par D.A. Siegel, *Limnol. Oceanogr.* **43**(6) : 1133 - 1146 (1998).

²⁴ : ces développements sont traités de façon approfondie par K.P. Hadeler, pp. 95-150 in : *Mathematics Inspired by Biology*, V. Capasso & O. Diekmann (Eds.), Springer, 268 p., (1999).

2. Modèle intégrro-différentiel à noyau pair ; relation avec la diffusion.

Quand on considère les organismes marins, il convient de faire la part entre les composantes physique (hydrodynamique) et biologique (plus précisément, étho-physiologique) du déterminisme de leurs déplacements ; on reviendra sur cette question dans la troisième partie de ce document, mais elle peut être dès à présent introduite pour une meilleure compréhension des notions qui vont être exposées ; à cette fin, on s'aidera du schéma suivant :



La représentation qui précède²⁵ résume comment varie l'influence qu'exerce le milieu liquide sur la motricité des organismes qui y vivent, en fonction de la taille de ceux-ci ; de manière un peu caricaturale, on pourra considérer en première analyse que le déterminisme du déploiement spatio-temporel des populations planctoniques est quasi-exclusivement de nature hydrodynamique (il s'agit là d'une approximation satisfaisante à l'échelle macroscopique, telle qu'elle a été définie plus haut). A l'opposé, de "grands pélagiques" tels que les Thonidés possèdent une capacité de nage qui les affranchit pour une large part des contraintes engendrées par les mouvements de la masse d'eau au sein de laquelle ils se meuvent (conditionnellement au fait que cette dernière offre un environnement hydroclimatique favorable). Le déterminisme majeur de la formation des bancs et de leurs déplacements est de nature biologique.

Ainsi, lorsque l'on catégorise les déplacements des individus d'une population pélagique en séparant les mouvements collectifs orientés (dits advectifs) de la dispersion plus ou moins isotrope (mouvements diffusifs), il convient en outre de distinguer, par exemple, l'advection due à la dynamique des masses d'eau (*i.e.*, qui entraînent des groupes d'organismes "passivement transportés") de "l'advection comportementale", engendrée par une locomotion active. De la même manière, on rencontrera un continuum de mouvements dispersifs, depuis la "diffusion physique"²⁶ jusqu'à la "diffusion biologique".

Phénomènes décrits par le modèle de diffusion simple (ou linéaire) : $\partial_t(\dots) \propto \nabla^2(\dots)$

Diffusion moléculaire

Mélange lent provoqué par l'agitation moléculaire, qui propage peu efficacement les "irrégularités" du fluide : par exemple, le temps caractéristique du transfert par diffusion moléculaire d'une différence de salinité à une distance de 0.1 mm est de l'ordre de 10 s.

Formulation (en 1D) : 1^{ère} loi de Fick,

$$\text{flux du constituant } C = -K_m (dC/dx)$$

K_m (en m^2s^{-1}) est le coefficient de diffusion moléculaire ; sa valeur est fonction de la nature de C :

$C =$ nitrate ou sel, $K_m \approx 1.5 \cdot 10^{-9} m^2s^{-1}$

$C =$ température, $K_m \approx 1.5 \cdot 10^{-7} m^2s^{-1}$

Remarque : le coefficient ν de viscosité cinématique ($\approx 10^{-6} m^2s^{-1}$ en eau de mer) peut être assimilé à une diffusivité moléculaire de la quantité de mouvement. Soit ϵ ($W.kg^{-1}$) le taux de dissipation de l'énergie turbulente (ϵ quantifie la "déstabilisation" du fluide) ; l'échelle de Kolmogoroff, définie par $L_v = 2\pi(\nu^3/\epsilon)^{1/4}$, est la longueur caractéristique à laquelle la friction visqueuse "relaxe" les gradients de vitesse créés par la turbulence : ainsi la taille des plus petits tourbillons est-elle de l'ordre de quelques millimètres à quelques dizaines de millimètres en milieu marin.

Plus généralement, la dimension des plus petites fluctuations d'une propriété du fluide à laquelle est attachée une diffusivité K est l'échelle de Batchelor : $L_K = 2\pi(\nu K^2/\epsilon)^{1/4}$; pour ϵ de l'ordre de 10^{-6} à $10^{-9} W.kg^{-1}$, cette longueur est d'environ 0.2 à 1 mm pour le nitrate ou la salinité, et 2 à 13 mm pour la température.

Diffusion turbulente

C'est le mélange causé par les mouvements aléatoires des tourbillons de la cascade de redistribution de l'énergie cinétique turbulente ; le flux engendré est formellement exprimé comme celui dû à la diffusion moléculaire :

$$\text{flux du constituant } C = -K_e (dC/dx)$$

mais le mélange turbulent est beaucoup plus intense, car il résulte de l'agitation de l'eau aux échelles supérieures à quelques millimètres. D'où les deux conséquences :

(i) l'effet de la diffusion turbulente est le même pour toutes les propriétés du fluide (*e.g.*, température, salinité, concentration en substances dissoutes), propriétés auxquelles est donc attaché le même coefficient K_e .

(ii) La valeur du coefficient K_e dans le milieu marin dépend en revanche de l'intensité de la turbulence, et aussi en partie de la stratification ; à cette dernière est associée une différence entre les valeurs des coefficients de diffusion turbulente horizontale ($K_{e,h}$ de l'ordre de $10^2 m^2s^{-1}$) et verticale ($K_{e,v}$ de l'ordre de 10^{-4} à $10^{-2} m^2s^{-1}$).

Remarque : à l'opposé de l'échelle de Kolmogoroff, on définit la taille des plus grandes structures turbulentes. C'est la longueur caractéristique L_b à laquelle les forces de flottabilité (qui tendent à maintenir les gradients de la densité ρ , et dont l'effet est exprimé par la fréquence $N = [(g/\rho)(d\rho/dz)]^{1/2}$) compensent les forces d'inertie (la capacité mélangeante) des tourbillons : $L_b = (\epsilon/N^3)$. Dans la couche de mélange, où $\epsilon \approx 10^{-7} W.kg^{-1}$, et $N \approx 10^{-3} rad s^{-1}$: $L_b \approx 10 m$.

Diffusion biologique

La diffusion biologique est un modèle qui offre un cadre adéquat pour représenter la dynamique macroscopique résultant des déplacements erratiques individuels dans une population. Soit $v(x, t)$ la densité spatiale instantanée de la population dans un domaine D unidimensionnel, et $T(x, x')$ le noyau de dispersion pair et indépendant de t . On définit le pas de temps τ , significatif à l'échelle du déplacement individuel et négligeable à celle du mouvement macroscopique. Entre t et $t + \tau$, un individu animé d'un mouvement brownien franchit le petit pas d'espace δ avec la probabilité $T_\tau(\delta)dx$; en effet, si $x = x' + \delta$, alors $T(x, x') = T_\tau(\delta) = T_\tau(-\delta)$, et :

$$v(x, t + \tau)dx = \int_D T_\tau(\delta)v(x + \delta, t)d\delta$$

Le pas τ étant très petit devant l'échelle temporelle du déplacement macroscopique, on approche v par son développement de Taylor en x et t :

$$2\tau(\partial v/\partial t) \approx [\int_D \delta^2 T_\tau(\delta)d\delta] (\partial^2 v/\partial x^2),$$

où l'intégrale entre crochets, que l'on notera $E[\delta^2]$, est l'espérance du carré de la petite distance aléatoire δ (ici, c'est aussi la variance de δ) ; d'où le modèle :

$$\partial v/\partial t = K_b \partial^2 v/\partial x^2 \quad \text{avec } K_b \equiv E[\delta^2]/(2\tau)$$

Des expériences de marquage-recapture réalisées sur des poissons démersaux (morue, églefin) ou benthiques (plie, sole) ont permis de conforter ce modèle, et d'estimer pour ces espèces l'ordre de grandeur de K_b : de 5 à 50 (mille nautique)² jour⁻¹, soit $2 \cdot 10^2$ à $2 \cdot 10^3 m^2s^{-1}$.

²⁵ : ce schéma est très simplificateur, et limité aux petites échelles et au domaine pélagique (les phénomènes spécifiques de la couche limite de fond, par exemple, n'y sont pas mentionnés) ; pour une présentation à la fois beaucoup plus large et approfondie de ces questions, on consultera avec profit l'ouvrage de K.H. Mann & J.R.N. Lazier, *Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans*, Blackwell Science, Inc., 2nd ed., 1996, 394 p. Et concernant plus spécifiquement l'environnement des organismes de petite taille : E.M. Purcell, *American Journal of Physics* **45**(1): 3-11 (1977) ; J.R. Strickler, pp. 187-242 in : *Trophic interactions within aquatic ecosystems*, D.G. Meyers & J.R. Strickler eds., AAAS, Washington D.C. (1984) ; C.S. Reynolds, pp. 141-187 in : *Aquatic Ecology. Scale, pattern and process*, Blackwell scientific publications, Oxford, 649 p. (1994) ; J.F. Dower, T.J. Miller & W.C. Leggett, *Advances in Marine Biology* **31**: 169-220 (1997) ; F. Peters & C. Marrasé, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **205** : 291-306 (2000).

²⁶ : cf. M Lesieur, *La Turbulence*, Presses Universitaires de Grenoble, Coll. Grenoble Sciences, 262 p. (1994).

Si l'on considère maintenant la représentation *macroscopique* de ces phénomènes à l'aide du formalisme continu, on conçoit que l'essentiel de l'attention sera accordé à la dispersion ; en effet, à l'échelle d'une population ou d'un groupe d'individus, l'advection correspond simplement à une "translation moyenne" du mouvement collectif résultant des déplacements individuels indiscernables. Avec les notations employées jusqu'ici, on verra que l'introduction de la diffusion dans les modèles procède d'un noyau T symétrique, *i.e.*, $T(\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2; a, t) = T(\mathbf{x}_2, \mathbf{x}_1; a, t)$. Lorsqu'il s'agira au contraire de représenter un mouvement collectif orienté, on recourra à des noyaux de transition dissymétriques.

Désormais, on s'intéressera essentiellement à la modélisation de la dynamique des déplacements des organismes vivants par des mouvements diffusifs ; on ne traitera que de la diffusion biologique, et l'on verra qu'elle peut être considérée comme une description approchée de l'un des principaux processus "moteurs" de l'occupation de l'espace par les populations animales.

2.1. Une seule population.

- Dans ce qui va suivre, on va d'abord considérer, sans perte de généralité, un domaine D unidimensionnel, *i.e.*, $D \subset \mathbb{R}$; par ailleurs, on va se limiter au cas où la fonction T est symétrique [$T(x_1, x_2) = T(x_2, x_1)$, $\forall (x_1, x_2) \in D \times D$] et indépendante de l'âge a ; cela signifie concrètement que l'influence instantanée de la valeur de la densité en x_2 sur la valeur de la densité en x_1 (et vice versa) *ne dépend que de la distance* $|x_1 - x_2|$, sans être affectée par d'éventuelles différences entre les structures démographiques aux points x_1 et x_2 ; pour simplifier, on va aussi supposer que le noyau $T(., .)$ ne dépend pas du temps t . On traitera donc ici de noyaux pairs de la forme : $T(x_1, x_2) = T(x_1 - x_2) = T(x_2 - x_1)$.

A titre d'illustration, on peut choisir le modèle simple suivant : $T(x_1, x_2) \propto \exp[-(x_1 - x_2)^2/L]$; seule l'influence des "plus proches voisins" est sensible si $0 < L \ll 1$, car $T(x_1, x_2)$ tend alors rapidement vers 0 lorsque $|x_1 - x_2|$ augmente. La simulation des "effets à longue portée" peut au contraire être obtenue avec des valeurs du paramètre d'échelle $L \gg 1$. Cependant, si l'on se fixe une échelle caractéristique L , le problème se pose de manière plus subtile : une hypothèse communément admise est celle d'une décroissance "de type gaussien" de $T(x_1, x_2)$ lorsque $|x_1 - x_2|$ augmente, formulation qui n'accorde qu'une probabilité insignifiante de dispersion à grande distance. Il convient de garder cette limitation présente à l'esprit : plusieurs travaux²⁷ ont mis en exergue le rôle structurant des transferts à longue portée (que l'on peut restituer en définissant un noyau "à queues plus épaisses" que celles du modèle gaussien ; *cf.* Kot *et al.*²⁸, par exemple), *e.g.*, dans la propagation des épidémies, ou encore dans la dissémination des semences des végétaux terrestres (ce mode de dissémination anémophile est très comparable au transport des propagules par les masses d'eau en milieu marin). D'où l'importance de la connaissance biologique indispensable à la formalisation du noyau de transition ; cette information permettra en particulier de décider de l'ordre de grandeur de la distance au-delà de laquelle la probabilité de propagation instantanée des individus peut être soit considérée comme nulle, soit revêtir un caractère exceptionnel²⁹.

²⁷ : par exemple, D. Mollison, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B314**(1167) : 675-693 (1986), M.W. Shaw, *Proc. R. Soc. Lond.* **B259** : 243-248 (1995), F. Jeltsch, M.S. Müller, V. Grimm, C. Wissel, & R. Brandl, *Proc. R. Soc. Lond.* **B264** : 495-503 (1997), D.R. Hart & R.H. Gardner, *J. Math. Biol.* **35**(8) : 935-948 (1997).

²⁸ : M. Kot, M.A. Lewis, P. van den Driessche, *Ecology* **77**(7) : 2027-2042 (1996).

²⁹ : un exemple (emprunté à l'écologie terrestre) illustre de manière particulièrement démonstrative la sensibilité des résultats aux caractéristiques du noyau de transition ; il a été exposé par R.R. Veit & M.A. Lewis [*Am. Nat.* **148**(2) : 255-274 (1996)], et par M.A. Lewis [chap. 3, pp. 46-69 in : D. Tilman & P. Kareiva (1997), *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p.]. L'objet d'étude est l'invasion du Roselin familier *Carpodacus mexicanus* (Frigillidé) en Amérique du Nord, après qu'il eut été introduit à Long Island, N.Y., au début des années quarante. Les auteurs ont élaboré un modèle intégro-différentiel dont le noyau de transition a été "calé" sur les distributions observées de fréquence des distances parcourues par les oiseaux en quête d'un nouvel habitat ; la partie "réaction" du modèle est à temps discret, et inclut un effet Allee (dépendance critique, *i.e.*, abatement du taux de croissance de la population aux

• **Modèle intégral-différentiel approché par le modèle de réaction-diffusion.**

Considérons que les questions évoquées plus haut ont été résolues ; on s'intéresse aux variations locales (*e.g.*, en x_0) de la densité spatiale $v(x, t)$ de la population, décrites par le modèle :

$$\begin{aligned} \partial_t v(x_0, t) = & \int_A [\beta(\alpha, t) - \mu(\alpha, t)] \chi(x_0, \alpha, t) d\alpha \\ & + \int_D T(x_0, \xi) v(\xi, t) d\xi - \left[\int_D T(\xi, x_0) d\xi \right] v(x_0, t) \end{aligned}$$

Où : $T(x_0, x) = T(x_0 - x) = T(x - x_0)$. Posons : $h = x_0 - x$; avec ce changement de variable,

$$\int_D T(x_0, \xi) v(\xi, t) d\xi = \int_{D'} T(\tilde{h}) v(x_0 - \tilde{h}, t) d\tilde{h}$$

En remplaçant $v(x_0 - h, t)$ par son développement au voisinage de x_0 :

$$\int_D T(x_0, \xi) v(\xi, t) d\xi = \int_{D'} T(\tilde{h}) \left\{ v(x_0, t) - \tilde{h} \partial_x v(x_0, t) + (\tilde{h}^2/2) \partial_{xx} v(x_0, t) - \dots \right\} d\tilde{h}$$

On suppose que le noyau possède des moments $T^{(k)}$ d'ordre k finis : $T^{(k)} = (1/k!) \int_{\mathbb{R}} \tilde{h}^k T(\tilde{h}) d\tilde{h}$

T étant symétrique, les moments d'ordre impair sont nuls : $T^{(2m+1)} = 0$, avec $m = 0, 1, 2, \dots$; donc :

$$\int_D T(x_0, \xi) v(\xi, t) d\xi = T^{(0)} v(x_0, t) + T^{(2)} \partial^2 v(x, t) / \partial x^2 \Big|_{x_0} + T^{(4)} \partial^4 v(x, t) / \partial x^4 \Big|_{x_0} + \dots$$

Si le noyau T est défini de telle sorte que ses moments sont d'autant plus petits qu'ils sont d'ordre élevé (*i.e.*, que les propagations instantanées sont à courte portée), on peut alors tronquer le développement après le terme d'ordre 2, et décrire la dynamique de la densité spatiale $v(x, t)$ de la population par une classique équation de réaction-diffusion³⁰ :

$$\partial_t v(x, t) = \underbrace{R(x, t)}_{\substack{\text{Réaction} \\ \text{(création et dispa-} \\ \text{rition d'individus)}}} + \underbrace{K \nabla^2 v(x, t)}_{\substack{\text{Diffusion} \\ \nabla^2(\cdot) \equiv \partial^2(\cdot) / \partial x^2}} \quad K : \text{coefficient de diffusion, de dimension } [L^2 T^{-1}]$$

Dans le cas présent, la réaction $R(x, t)$ correspond au premier terme du membre de droite de l'équation présentée plus haut. Les processus sous-jacents (natalité/mortalité dans D) sont en général décrits par des équations non linéaires.

faibles abondances) afin de rendre compte du fait que les émigrants ne se dispersent pas en groupes. Des simulations se dégagent un résultat saillant, à savoir l'ampleur de l'impact de "l'épaisseur des queues" du noyau de dispersion : la vitesse à laquelle l'invasion se propage dépend étroitement des "événements rares", en l'occurrence des "sauts exceptionnels" à grande distance. Au surplus, si l'on définit un noyau de redistribution composite (*i.e.*, qui inclut explicitement deux échelles spatiales distinctes, et qui décrit à la fois les mouvements locaux et les déplacements à plus grande distance), les simulations engendrent alors des structures spatiales d'autant plus agrégées (et donc une localisation du front de progression d'autant plus variable) que les deux échelles de la dispersion (leurs portées) sont différentes. Dans la mesure où ces conditions se trouveraient proches de la réalité, l'identification des caractères de l'invasion correspondante nécessiterait le recours à des "répliques numériques" obtenues à l'aide d'un modèle stochastique (*Cf.* M.A. Lewis, *op.cit.*, pp. 57-69). Rappelons que D.G. Mayer, M.G. Atzeni & D.G. Butler étaient parvenus à des conclusions semblables en confrontant aux observations les résultats de deux modèles (l'un déterministe, l'autre stochastique) de l'invasion du Diptère *Cochliomyia hominivorax* [*Agricultural systems* **43** : 133-144 (1993)].

³⁰ : une revue de synthèse consacrée à de nombreuses applications de ce modèle a été exposée par S.A. Levin & L.A. Segel, pattern generation in space and aspect, *SIAM Review* **27**(1) : 45 - 67 (1985).

• **Conditions aux limites (boundary conditions, B.C.)** : dans la nature, les populations animales et végétales occupent une aire bien définie (même si elle est imparfaitement connue), symbolisée ici par le domaine D ; notons ∂D la frontière de D . Par la suite, on s'appuiera sur l'hypothèse qui stipule que cette frontière est suffisamment régulière pour qu'en tout point $\mathbf{x} \in \partial D$ il n'existe qu'un seul vecteur normal à ∂D ; on notera \mathbf{n} ce vecteur, orienté vers l'extérieur de D . A l'exception du cas où l'on modéliserait une réaction spécifique de la frontière du domaine D (ce que l'état des connaissances ne permet en pratique jamais de réaliser), les conditions aux limites (C.L. en abrégé) sont typiquement linéaires. Une grande variété de C.L. peut être envisagée, mais les plus couramment utilisées sont les suivantes :

* **C.L. de Dirilichet** : la densité $v(\mathbf{x}, t)$ est fixée à une valeur constante sur la frontière du domaine D ; cela implique l'existence d'un flux d'individus à travers ∂D . Le cas particulier classique est celui des C.L. "absorbantes",

$$v(\mathbf{x}, t) = 0 \text{ pour tout } \mathbf{x} \in \partial D.$$

Avec cette condition, les individus disparaissent du modèle lorsqu'ils franchissent ∂D ; en particulier, ils ne "s'accumulent pas" sur ∂D .

* **C.L. de Neumann** : dans ce cas, c'est la valeur du flux d'individus à travers ∂D qui est fixée ; pour une population fermée dans D (pas d'émigration ni d'immigration), on impose un flux nul aux limites :

$$(\mathbf{n} \cdot \nabla)v(\mathbf{x}, t) = 0 \text{ pour tout } \mathbf{x} \in \partial D,$$

et l'on parle alors de C.L. "réfléchissantes" ; la densité $v(\mathbf{x}, t)$ sur ∂D n'est pas connue, et en général non nulle. La distinction entre C.L. absorbantes et réfléchissantes peut être résumée par :

$$\alpha_1(\mathbf{n} \cdot \nabla)v + (1 - \alpha_1)v = \alpha_2 \text{ sur } \partial D \quad \begin{cases} \alpha_1 = 1, \alpha_2 = 0 & \text{C.L. réfléchissantes,} \\ \alpha_1 = 0 & \text{C.L. de Dirilichet.} \end{cases}$$

* **C.L. de Robin** : condition qui impose une relation de proportionnalité entre la densité $v(\mathbf{x}, t)$ et le flux d'individus qui traverse ∂D : $(\mathbf{n} \cdot \nabla)v(\mathbf{x}, t) = \theta v(\mathbf{x}, t)$, θ constante, pour tout $\mathbf{x} \in \partial D$.

* Mentionnons enfin les **C.L. périodiques**, que l'on présentera ici à l'aide d'un exemple élémentaire. Soit le domaine D unidimensionnel, de longueur L , que l'on referme sur lui-même : on résout alors le problème sur la circonférence d'un cercle, avec $v(0, t) = v(L, t)$.

• Le modèle de réaction-diffusion.

On remarque que ce modèle est un cas particulier d'équation de bilan : si l'on suppose que la densité spatiale $v(\mathbf{x}, t)$ de la population est une fonction continue, avec $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^3$, et que S est une surface arbitraire enfermant un volume V :

$$\underbrace{\partial_t \int_{\mathbf{x} \in V} v(\mathbf{x}, t) \, d\mathbf{x}}_{\text{taux instantané de variation du nombre d'individus dans le volume } V} = \underbrace{- \int_{\mathbf{x} \in S} \mathbf{J} \cdot d\mathbf{x}}_{\text{flux d'individus qui traversent la surface } S \text{ enfermant } V} + \underbrace{\int_{\mathbf{x} \in V} f(v, \mathbf{x}, t) \, d\mathbf{x}}_{\text{réaction : processus de natalité/mortalité dans } V}$$

$$\text{qui s'écrit encore : } \int_{\mathbf{x} \in V} [\partial_t v(\mathbf{x}, t) + \nabla \cdot \mathbf{J} - f(v, \mathbf{x}, t)] \, d\mathbf{x} = 0 \quad \overset{V \text{ arbitraire}}{\Rightarrow} \quad \partial_t v + \nabla \cdot \mathbf{J} = f(v)$$

Quand le flux d'individus \mathbf{J} est proportionnel au gradient local de la densité v , *i.e.*, $\mathbf{J} = -K(\mathbf{x})\nabla v(\mathbf{x}, t)$, le terme de diffusion $-\nabla \cdot (K\nabla v)$ apparaît alors dans l'équation de bilan. Le coefficient de diffusion $K(\mathbf{x})$ quantifie l'efficacité de la dispersion des individus qui se déplacent des plus fortes vers les plus faibles valeurs de la densité spatiale v (d'où le signe $-$). Lorsque ce coefficient K ne dépend pas de \mathbf{x} (*i.e.*, K est constant), on obtient simplement : $\partial_t v = f + K\nabla^2 v$.

L'un des plus connus parmi les modèles de réaction-diffusion demeure l'équation de R.A. Fisher³¹, utilisée dès 1937 en biologie des populations pour décrire l'expansion d'un allèle favorable ; dans l'équation de Fisher, le terme de réaction $R(x, t)$ est le classique modèle de croissance logistique, *i.e.*, $R = rv(1-v/C)$, où r et C sont des constantes strictement positives indépendantes de x et de t . En effectuant le changement de variable $u(x, t) = v(x, t)/C$, il vient $\partial_t u = ru(1-u) + K\nabla^2 u$, que l'on peut écrire sous forme adimensionnelle en posant³² $t^* = rt$ et $x^* = (r/K)^{1/2}$. Et, en omettant les astérisques : $\partial_t u = u(1-u) + \nabla^2 u$; ce modèle est l'exemple typique de l'équation admettant pour solution la propagation d'un front d'onde qui réalise une transition régulière entre les deux états d'équilibre du terme de réaction sans diffusion ($u = 0$, instable, et $u = 1$, stable). Le résultat est générique, il peut être obtenu pour toute équation dans laquelle le terme de réaction $f(u)$ est une fonction ne possédant que 2 zéros u_1 et u_2 ; si $u_2 > u_1$, avec $f'(u_1) > 0$ et $f'(u_2) < 0$, le front de l'onde solution réalise la transition entre les états u_1 et u_2 ; il propage l'état stable à une vitesse v dont la valeur dépend des conditions initiales³³, et $v \geq v_{\min} = 2(f'(u_1))^{1/2}$.

* Arrêtons nous sur l'équation de Fisher, écrite sous la forme adimensionnelle $\partial_t u = u(1-u) + \nabla^2 u$, pour donner quelques indications sur la démarche mathématique qui fonde les résultats que l'on vient d'exposer. S'il existe une onde-solution de vitesse v et de "profil" U , on peut l'écrire : $U(z) = u(x, t)$, où $z = x - vt$, et $0 \leq U(z) \leq 1$. En introduisant $U(z)$ dans l'équation de Fisher, il vient, avec $v > 0$:

$$U'' + vU' + U(1 - U) = 0 ; \lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = 0 ; \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1 ; \text{ le symbole ' désigne } d(\)/dz$$

Posons $U' = V$, et $V' = -vV - U(1 - U)$: on se ramène à l'analyse des trajectoires d'un système de deux EDO du 1^{er} ordre dans le plan des phases (U, V) . On montre³⁴ que l'onde-solution

³¹ : encore appelée "équation KPP", pour A.N. Kolmogorov, I.G. Petrovsky & N.S. Piskunov, qui l'ont aussi étudiée en 1937.

³² : cf. par exemple L.A. Segel, simplification and scaling, *SIAM Review* **14**(4): 547 - 571 (1972), ou encore W.S.C. Gurney & R.M. Nisbet, 1998, *Ecological Dynamics*, Oxford University Press, § 3.1. pp. 50-54.

³³ : un domaine d'application *a priori* privilégié du modèle de réaction-diffusion est la description de l'expansion des populations dites "envahissantes" (*invading organisms*, voir par exemple M. Enserink *et al.*, 1999, *Science, Wash.* **285**(5435): 1834-1843) pour lesquelles se pose, *inter alia*, la question d'estimer leur vitesse de propagation ; dans ce contexte, le souci de parcimonie (on souhaite restituer au mieux le signal au prix d'un corps d'hypothèses minimal) pourra conduire à employer un modèle élémentaire de réaction-diffusion (*e.g.*, A. Hastings, 1996, *Ecology*, **77**(6): 1675-1679). Considérons donc une population dont le taux de croissance exponentielle est noté r ; un résultat assez général établit qu'en espace bidimensionnel isotrope, le rayon de l'aire envahie tend à augmenter linéairement en fonction du temps à la vitesse asymptotique $2\sqrt{rK}$. Un exemple fameux illustrant comment ces prévisions ont été confrontées aux observations *in situ* avec un certain succès est celui de l'introduction, en 1905, de 5 rats musqués *Ondatra zibethicus* en Bohême, dans les environs de Prague ; le front de l'expansion autour de ce "germe" fut ensuite régulièrement cartographié jusque vers 1960-70, époque à partir de laquelle les populations d'origines tchèque et franco-belge fusionnèrent (cf. fig. 1 *in* : D.A. Andow, P.M. Kareiva, S.A. Levin & A. Okubo, 1990, *Landscape Ecol.* **4**(2/3): 177-188) ; conformément à la théorie, on observe que la racine carrée de la superficie du territoire occupé s'accroît linéairement au cours du temps (cf. fig. 3 *in* : F. van den Bosch, R. Hengeveld & J.A.J. Metz, 1992, *J. Biogeogr.* **19** : 135-150). Rappelons cependant que la vitesse d'expansion d'une invasion calculée à l'aide d'un modèle de réaction-diffusion est proche de celle que l'on obtiendrait avec un modèle intégral-différentiel à noyau gaussien : cette vitesse pourra être fortement sous-estimée si la loi des distances parcourues par les "individus pionniers" possède des queues plus épaisses que celles de la loi normale (*vide supra*, notes 26 à 28). Il n'est donc pas surprenant que la confrontation aux données de résultats issus du modèle de réaction-diffusion amène à conclure que celui-ci n'est pas toujours compatible avec les observations (*e.g.*, E.D. Grosholz, 1996, *Ecology* **77**(6): 1680-1686).

³⁴ : voir par exemple J.D. Murray (*op. cit.*), § 11.2 pp. 277-281 ; la démonstration s'applique à des termes de réaction $f(u)$, $u \in [0, 1]$, autres que celui de l'équation de Fisher, *e.g.*, $f(u) = u^m(1-u)$, $m \geq 2$, entier (non-linéarité de Fisher d'ordre m), et aussi $f(u) = u(1-u)(u-\mu)$, $\mu \in (0, 1)$, non-linéarité bistable. Les trois types

correspond à l'orbite qui joint dans le plan des phases (U, V) les points d'équilibre $(1, 0)$ et $(0, 0)$, en respectant la condition $0 < U < 1$. Le point $(1, 0)$ est un point-selle pour tout $v > 0$; le point $(0, 0)$ est un foyer stable si $0 < v < v_{\min} = 2(f'(0))^{1/2} = 2$, et un nœud stable si $v > v_{\min}$. On établit en fait l'existence d'une trajectoire hétérocline allant de $(1, 0)$ à $(0, 0)$ pour tout $v > v_{\min}$.

Si l'on revient à l'écriture dimensionnelle de l'équation de Fisher, les vitesses v de propagation des fronts d'onde vérifient : $v > v_{\min} = 2(rK)^{1/2}$. En outre, le système des EDO U' et V' étant autonome, la solution U est unique à une translation près en z .

* De façon plus heuristique, on peut approcher les résultats précédents en procédant par linéarisation locale du terme de réaction :

$$\partial_t v(x, t) = R(x, t) + K \nabla^2 v(x, t), \text{ avec : } R(x, t) = r v(x, t) [1 - v(x, t)/C], \text{ et } x \in \mathbb{R}$$

Les paramètres r et C du modèle logistique désignent respectivement le taux net de croissance de la population et la "carrying capacity" ; on observe que le terme de réaction R est fonction de la densité spatiale locale v , et qu'il peut donc être noté $R(v)$; il possède deux points d'équilibre, un "repousseur" $v_1 = 0$, et un "attracteur" $v_2 = C > 0$. Soit $R'(v) = dR/dv$, et v^* l'un quelconque des deux points d'équilibre ; au voisinage de $v = v^*$, on a : $R(v) \approx R(v^*) + (v - v^*) R'(v^*)$. Considérons d'abord le cas où $v^* = v_1 = 0$; *aux faibles densités*, l'équation de Fisher peut être approchée par :

$$\partial_t v \approx v R'(0) + K \nabla^2 v, \text{ avec } R'(0) = r > 0$$

Admettons qu'au voisinage de $v^* = v_1 = 0$ (*i.e.*, à la marge du front de progression qui se déplace à la vitesse v , par exemple dans la direction des $x > 0$), le profil instantané de la densité $v(x, t)$ décroisse exponentiellement avec x au taux γ_1 , *i.e.* : $v(x, t) = v_0 \exp[-\gamma_1(x - vt)]$; pour que cette expression de $v(x, t)$ soit une solution de l'équation "aux faibles densités", on montre qu'il est nécessaire que soit vérifiée l'égalité : $v = K\gamma_1 + R'(0)/\gamma_1 = K\gamma_1 + r/\gamma_1$.

Par conséquent, les plus grandes valeurs de la vitesse v correspondent soit aux plus petites, soit aux plus grandes valeurs de γ_1 , *i.e.*, les vitesses de propagation élevées sont respectivement associées aux "profils du front d'onde" soit les plus abrupts, soit au contraire les moins accentués ; la valeur minimale v_{\min} de v est atteinte lorsque $\gamma_1 = [K R'(0)]^{1/2}$, égalité qui implique que la condition d'existence de la solution s'exprime : $v \geq v_{\min} = 2(rK)^{1/2}$.

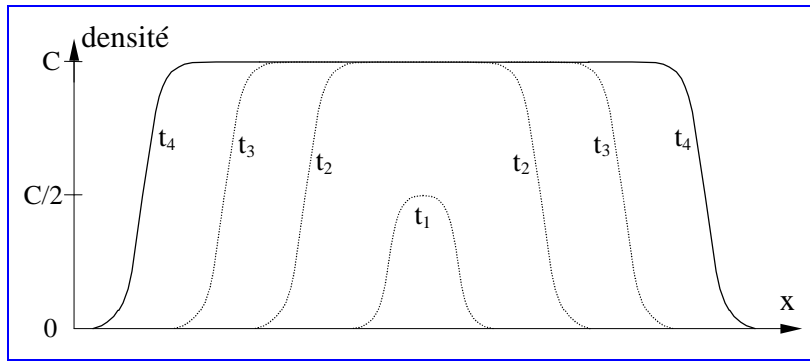
De même, au voisinage de la densité maximale $v^* = v_2 = C$, en posant $v(x, t) = v^* - \varepsilon(x, t)$,

$$\partial_t \varepsilon \approx \varepsilon R'(C) + K \nabla^2 \varepsilon, \text{ avec } R'(C) = -2r$$

on obtient un modèle de la dynamique des petites valeurs de l'écart $\varepsilon(x, t)$ entre la densité $v(x, t)$ et sa valeur maximale $v^* = C$; ce modèle admet une solution de la forme : $\varepsilon(x, t) = \varepsilon_0 \exp[\gamma_2(x - vt)]$, à condition que : $v = -K\gamma_2 - R'(C)/\gamma_2 = -K\gamma_2 + 2r/\gamma_2$. Par conséquent, le front de propagation recule si γ_2 est grand, et au contraire avance quand γ_2 est petit (à une vitesse infiniment grande si $\gamma_2 \rightarrow 0$).

Pour résumer qualitativement les conséquences de ces résultats, considérons l'expansion d'une population dont la dynamique peut être décrite par l'équation de Fisher ; supposons que les gradients de sa densité à la périphérie de l'aire qu'elle occupe initialement sont forts, et donc que les valeurs de γ_1 et γ_2 sont elles-mêmes grandes. D'après ce qui précède, le "bord d'attaque" ($v \approx 0$) et le "bord de fuite" ($v \approx C$) du front commencent par progresser suivant des directions opposées ; le lien entre ces deux "marges" entraîne la diminution conjointe de γ_1 et γ_2 , réduisant ainsi la vitesse à laquelle elles s'écartent l'une de l'autre, jusqu'à ce qu'elles se déplacent dans le même sens. On peut montrer que l'issue du processus est un front d'onde qui progresse en conservant un "profil de densité" stable, dont l'allure est représentée à la figure qui suit.

de non-linéarité ont des comportements semblables au voisinage de $u = 1$, mais distincts près de $u = 0$. La solution analytique exacte peut être obtenue directement pour la non-linéarité bistable : si $\mu \in (0, 1/2]$, alors $U(z) = [1 + \exp(-z/\sqrt{2})]^{-1}$, avec $v = (\mu - 1/2)\sqrt{2}$; si $\mu \in [1/2, 1]$, on change v en $-v$ et z en $-z$.



Forme générale du graphe de "l'invasion logistique" ; la densité $v(x, t)$ est représentée à quatre instants ($t_1 < \dots < t_4$), illustrant comment la population propage en espace unidimensionnel son équilibre stable, *i.e.*, l'état auquel elle sature la capacité C du milieu (la *carrying capacity*).

• **Quelques résultats non intuitivement évidents.**

* Il est particulièrement instructif de comparer le résultat qui précède à celui que l'on obtient en l'absence de réaction, *i.e.*, avec le modèle $\partial_t v = K \nabla^2 v$: si l'on interprète cette simple équation de diffusion en considérant qu'une variation (*e.g.*, une perturbation) locale de v est une information, elle exprime que sa durée de propagation jusqu'à un point éloigné d'une distance d est de l'ordre de d^2/K , et par conséquent que **la diffusion seule ne permet pas de transmettre rapidement l'information sur de longues distances**. En revanche, le comportement des solutions de l'équation de Fisher montre que la combinaison avec la réaction diminue le temps requis pour parcourir la même distance d , temps qui est dans ce cas particulier de l'ordre de $d/(rK)^{1/2}$. Plus généralement, **la réaction couplée à la diffusion peut engendrer une onde qui accroît considérablement l'efficacité du transfert de l'information**. Cette propriété est fondamentale au plan de ses conséquences écologiques ; on l'a énoncée pour l'équation de Fisher, mais des modèles de réaction-diffusion plus généraux la possèdent également, tels les quelques exemples rassemblés ci-après (qui ne donnent qu'un petit aperçu de la variété des formulations envisageables). On observe que dans ces modèles la diffusion est fonction de la densité $v(x, t)$: les individus de la population se dispersent d'autant plus rapidement vers les zones de plus faible densité que la pression démographique s'accroît. Pour simplifier la présentation, on s'est limité à des modèles à une seule dimension d'espace.

$\partial_t v = f(v) + \partial_x [K(v) \partial_x v]$ $K(v) = K_0 v^m$ $K_0 > 0, m > 0, \text{ constantes}$	
<p>(i) pas de terme de réaction, $f \equiv 0$</p> <p>L'intensité de la diffusion augmente avec la "force" de la densité-dépendance ; ce modèle a été employé pour décrire la dissémination de certaines populations d'Insectes. La solution non nulle possède l'aspect d'une onde qui progresse à une vitesse qui diminue au cours du temps, et dont la valeur est fonction des conditions initiales.</p>	<p>(ii) terme de réaction $f(v)$ possédant 2 zéros</p> <p><i>exemple</i> : $f(v) = rv^p(1 - v^q)$, $p > 0, q > 0$, et en écrivant le modèle sous forme adimensionnelle : $\partial_t u = u^p(1 - u^q) + \partial_x (u^m \partial_x u)$</p> <ul style="list-style-type: none"> • $m = 1, p = q = 1 \Rightarrow \partial_t u = u(1 - u) + \partial_x (u \cdot \partial_x u)$, modèle de croissance logistique (réaction) combinée à une diffusion densité-dépendante. • $m = 1, p = 1$: équation de Fisher ; elle possède une solution $u(x, t) = U(x - vt)$, onde qui se propage à une vitesse v dont la valeur augmente avec $q > 0$.

N.B. : l'équation qui figure dans la colonne de droite peut être écrite de deux manières :

$$\partial_t u = \underbrace{u^p(1 - u^q)}_{\text{réaction}} + \underbrace{\partial_x (u^m \partial_x u)}_{\substack{\text{diffusion densité-} \\ \text{dépendante}}} = u^p(1 - u^q) + \underbrace{m \cdot u^{m-1} (\partial_x u)^2}_{\text{bioconvection}} + \underbrace{u^m \partial_{xx} u}_{\text{diffusion}}$$

mettant ainsi en évidence qu'**une part de la diffusion non linéaire peut être interprétée comme un mouvement convectif** animé d'une "vitesse" $-m \cdot u^{m-1} \partial_x u$.

* Au plan de l'évolution à long terme de la population, il est également instructif de comparer l'effet de la diffusion simple ($K = \text{constante}$) à celui de la diffusion densité-dépendante ($K = K(v)$, *vide supra*). De ce point de vue, rappelons que l'on s'est jusqu'ici placé dans un environnement spatialement homogène, schématisé par un espace unidimensionnel en chaque point duquel les paramètres de la dynamique de la population (*e.g.*, le taux net de croissance r) possèdent toujours la même valeur. Cherchons maintenant à caractériser simplement l'influence de la diffusion biologique lorsque les conditions de milieu sont changeantes dans l'espace. Le modèle 1-D le plus élémentaire est un segment de longueur L "favorable" au développement de la population, entouré d'un milieu "hostile" où les individus ne survivent pas. Pour mieux identifier l'effet de la diffusion dans ce contexte, on va étudier un modèle "dégradé" de l'équation de Fisher, dans lequel le terme de réaction R n'est pas densité-dépendant (*i.e.*, la population s'accroît indéfiniment au taux r en l'absence de diffusion) :

$$R(x, t) = r v(x, t), \quad r > 0$$

d'où l'équation de réaction-diffusion, avec conditions aux limites "absorbantes" :

$$\begin{cases} \partial_t v(x, t) = r v(x, t) + K \nabla^2 v(x, t) & ; \quad 0 \leq x \leq L \\ v(0, t) = v(L, t) = 0 \end{cases}$$

On montre que ce modèle prévoit que l'effectif de la population ne s'accroît exponentiellement dans $[0, L]$ qu'à la condition que la taille L du "domaine favorable" excède une valeur-seuil L_C :

$$L > L_C, \text{ avec : } L_C = \pi(K/r)^{1/2}$$

La *longueur de diffusion* $(K/r)^{1/2}$ est du même ordre que la distance moyenne que peut parcourir un individu au cours de sa vie. Dans le cas où L est inférieure à L_C , alors la population s'éteint. D'où la conclusion qualitative : ***la taille d'un habitat "entouré d'une zone de perte nette" doit dépasser une valeur critique minimale pour permettre la croissance d'une population au sein de laquelle les mouvements individuels sont macroscopiquement résumés par la diffusion simple.***

Ces résultats sont établis à l'aide d'une représentation fortement caricaturale de la réalité biologique. Ils ne sont cependant pas altérés si l'on complique la partie "réaction" modèle : par exemple, on peut choisir de restituer l'hétérogénéité des conditions de milieu à l'aide de la formulation suivante du taux de croissance : $r = r(x) = r_0 [1 - (2x/L)^2]$; on décrit ainsi une transition progressive entre un habitat favorable et un habitat hostile, et l'on montre que le premier n'est viable qu'à la condition : $L > 4(K/r_0)^{1/2}$.

En revanche, les conclusions sont profondément modifiées si l'on change la partie "diffusion" du modèle ; ***contrairement à la diffusion simple, qui ne peut pas stabiliser en environnement hétérogène une population dont la dynamique locale est un accroissement ou bien une extinction au taux r , la diffusion densité-dépendante peut engendrer la stabilisation***³⁵. C'est par exemple le cas lorsque la décroissance de $K(v)$ avec v , spécialement aux faibles densités, est suffisamment forte.

* Les résultats qui précèdent ne sont qu'un "premier pas" vers l'intégration de l'hétérogénéité de l'habitat aux modèles déterministes de réaction-diffusion ; cette perspective de développement soulève des problèmes difficiles, dont la théorie n'a pu être établie que pour quelques configurations simples (*e.g.*, propagation d'ondes-solutions en milieu de structure périodique). Une présentation mathématique de l'état actuel des connaissances sur ce sujet a été récemment proposée par J. Xin³⁶.

³⁵ : un exemple développé à partir d'un modèle à temps discret est proposé par W.S.C. Gurney & R.M. Nisbet, 1998, *Ecological Dynamics*, Oxford University Press, § 9.1.5 pp. 282-285.

³⁶ : J. Xin, Front propagation in heterogeneous media, *SIAM Review* **42**(2): 161-230 (2000).

• **Diffusion macroscopique et mouvements individuels à microéchelle :
retour sur les hypothèses.**

* Si l'on excepte la diffusion non linéaire (tableau précédent), il n'a été jusqu'à présent question que de la diffusion simple, telle qu'elle apparaît dans l'équation de Fick $\partial_t v = K \nabla^2 v$; la représentation macroscopique de la dispersion des individus d'une population animale à l'aide de ce modèle a été l'objet de critiques, car il repose sur des hypothèses non compatibles avec le comportement des organismes vivants ; il convient donc de jauger les conséquences des approximations consenties. La propriété la plus troublante de la diffusion simple est qu'elle autorise un déplacement non borné : il existe une probabilité infiniment petite qu'un individu franchisse une distance infiniment grande en un temps arbitraire³⁷. En outre, les déplacements individuels à microéchelle sont supposés être effectués "sans mémoire", *i.e.*, l'individu est dépourvu d'inertie et peut instantanément "choisir aléatoirement" une nouvelle orientation indépendante de la précédente (*simple random walk model*, Cf. pp. 12 et 14).

Une alternative à ce modèle a été proposée, qui tient compte du fait qu'un organisme ne parcourt qu'une distance finie en un temps fini, et qu'à microéchelle il tend à conserver une certaine corrélation entre les orientations de ses déplacements élémentaires successifs (*correlated random walk*) ; notons s la vitesse (finie) des mouvements individuels, et λ le taux individuel (fini) de changement d'orientation (*N.B.* : ce taux est noté $\lambda/2$ à la p. 12) ; il vient alors³⁸ :

$$\partial_t v(\mathbf{x}, t) = - \partial_{tt} v(\mathbf{x}, t)/(2\lambda) + (s^2/(2\lambda)) \nabla^2 v(\mathbf{x}, t)$$

Dans ce modèle (*telegraph equation*), les individus possèdent d'autant plus d'inertie que le taux λ est petit, et ils "résistent" alors d'autant mieux aux changements d'orientation³⁹. Supposons maintenant que le domaine D est unidimensionnel et homogène, et que s et λ sont constants ; notons $Q(t)$ l'espérance du carré de la distance que parcourt un individu pendant l'intervalle de temps $[0, t]$. Cette moyenne a pour valeur $Q(t) = (s^2/\lambda)[t - (1 - \exp(-2\lambda t))/(2\lambda)]$, *i.e.*, elle tend à croître linéairement pour les grandes valeurs de t . Abstraction faite de ce qu'aucun individu n'a franchi une distance supérieure à $s.t$, ce résultat est comparable à celui obtenu avec le modèle de diffusion simple [$Q(t) \propto Kt$], et la différence relative entre distances quadratiques moyennes est d'au plus 5 % après un temps $\sim 10/\lambda$.

Pour introduire un terme de réaction $R(x, t)$ dans le modèle 1-D de dispersion corrélée, il existe plusieurs possibilités ; elles diffèrent selon la manière dont la réaction interagit avec les déplacements. Si l'on suppose que la réaction ne dépend pas de la direction du mouvement, et qu'en outre toutes les orientations sont équiprobables pour chaque nouvel individu, on montre que l'on obtient :

$$\partial_t v(x, t) = R(x, t) + [\partial_t R(x, t) + s^2 v(x, t) \partial_{xx} v(x, t) - \partial_{tt} v(x, t)]/(2\lambda)$$

Pour comparer les solutions de cette équation (*reaction telegraph model*) à celles de l'équation de Fisher, on choisit $R(x, t) = rv(1-v/C)$; on montre alors (cf. E.E. Holmes, *op. cit.*) que la plus ou moins forte similitude de comportement des deux modèles est régie par la quantité $r/(2\lambda)$; ainsi, le rapport des vitesses asymptotiques de propagation des fronts d'onde est $c_{\text{Fish}}/c_{\text{tele}} = r/(2\lambda) + 1$, avec des notations évidentes. Si $r \ll \lambda$ (en pratique lorsque $r/(2\lambda) < 0.1$), on peut donc négliger la différence entre les

³⁷ : artéfact que Gurney & Nisbet (1998, *op. cit.*, p. 291) résument ainsi : " ... *unbiological behaviour resulting from the presence of infinitesimal populations in unbiological places.*"

³⁸ : voir par exemple E.E. Holmes, are diffusion models too simple ? A comparison with telegraph models of invasion, *Am. Nat.* **142**(5) : 779 - 795 (1993).

³⁹ : le mouvement brownien correspond au "comportement limite" qui combine les déplacements très rapides avec les changements d'orientation très fréquents : on peut conjecturer que les solutions de la *telegraph equation* convergent vers celles de l'équation de Fick lorsque s et λ s'accroissent indéfiniment tout en vérifiant $s^2/(2\lambda) \approx K$, constante ; en revanche, les résultats des deux modèles différeront si la vitesse s est grande et λ petit.

prévisions à long terme des deux modèles ; dans le cas contraire, l'utilisation de l'équation de Fisher aboutirait à surestimer le taux d'expansion de la population. Au plan des applications, on retiendra qu'en se limitant aux exemples "réels" qu'elle a étudiés (populations d'Insectes et d'Oiseaux, propagation d'épidémies), E.E. Holmes conclut que les deux modèles prévoient des taux d'expansion spatiale quasi-identiques, et qu'il n'est par conséquent pas utile de compliquer le modèle de réaction-diffusion simple⁴⁰.

* Jusqu'ici, on s'est principalement intéressé à l'évolution temporelle de l'aire occupée par une population, un résultat typique étant le front de propagation de l'état stationnaire stable. La diffusion biologique peut aussi être envisagée en s'adressant à un objectif différent, tel celui de la modélisation des groupes "assez longtemps durables" comme les bancs monospécifiques (*e.g.*, de poissons) ; pour pouvoir être considérée comme satisfaisante, la modélisation d'un banc en mouvement doit produire non pas un front d'onde, mais une bande qui se déplace en maintenant une densité constante en son centre, et aussi en conservant sa cohésion sur ses marges (le banc ne doit pas se désagréger en "laissant derrière lui" une trace formée d'individus qui s'en détachent). A. Mogilner & L. Edelstein-Keshner⁴¹ ont récemment étudié quels sont les "ingrédients" d'un modèle intégré-différentiel de réaction-diffusion-advection qui permettent de satisfaire ces contraintes. En premier lieu, ils montrent que pour obtenir un profil "réaliste" (*i.e.*, densité stable au centre, nette rupture de densité sur les marges), la densité-dépendance de la répulsion entre individus doit être plus forte que celle de leur attraction mutuelle. En ce qui concerne le déplacement du banc, reprenons ici l'une des formulations que ces auteurs exposent ; pour simplifier, on va négliger le terme de réaction (autrement dit, supposer un groupe immortel d'individus donné par les conditions initiales) et se placer en espace unidimensionnel, *i.e.*,

$$\partial_t v = \underbrace{\partial_x [K(v) \partial_x v]}_{\text{diffusion}} - \underbrace{\partial_x [u(v)v]}_{\text{advection}} \quad \text{avec : } \underbrace{u(v) = av + (A_a - A_r v)(T * v)}_{\substack{\text{vitesse densité-dépendante} \\ \text{du mouvement advectif}}} \\ \text{densité-dépendantes} \quad T * v \equiv \int T(x-\xi)v(\xi,t)d\xi$$

Les coefficients positifs A_a et A_r désignent respectivement l'attraction et la répulsion entre les individus du banc ; le noyau de convolution T , impair, est défini par :

$$T(y) = \begin{cases} -(1/(2\rho))\text{sign}(y) & -\rho \leq y \leq \rho \\ 0 & |y| > \rho \end{cases} \quad \text{où } \rho \text{ désigne la portée spatiale des interactions ;} \\ \text{des expressions plus élaborées font intervenir des} \\ \text{portées différentes pour l'attraction et la répulsion.}$$

Mogilner & Edelstein-Keshner établissent dans ces conditions qu'à une dérive de vitesse constante $a.A_a/A_r$ se superpose un déplacement du banc conforme aux contraintes précédemment définies, à condition que la diffusion soit densité dépendante (*e.g.*, simplement $K(v) = K.v$) et qu'elle demeure suffisamment faible.

⁴⁰ : cette conclusion pragmatique n'est bien sûr pas exclusive de développements propres au modèle de dispersion corrélée ; c'est en particulier le cas de l'étude des "instabilités diffusionnelles", abordées au paragraphe suivant dans le cas de la diffusion simple. Les conditions d'apparition de ce phénomène ont aussi été caractérisées pour la dispersion corrélée, *cf.* par exemple K.P. Hadeler, pp. 95-150 in : *Mathematics Inspired by Biology*, V. Capasso & O. Diekmann (Eds.), Springer, 268 p., (1999), ou encore T. Hillen, *J. Math. Biol.* **35**(1) : 49-72 (1996).

⁴¹ : A non-local model for a swarm, *J. Math. Biol.* **38**(6) : 534-570 (1999).

2.2. Deux (ou plus de deux) populations en interaction.

On s'est jusqu'ici limité au cas d'une seule population dont la dynamique est décrite par un modèle de réaction-diffusion. Les systèmes formés d'au moins deux populations couplées, avec diffusion, vont être maintenant abordés. Revenons préalablement sur l'effet "à courte portée" de la diffusion, pour l'éclairer d'une manière différente de celle adoptée plus haut ; on va de nouveau s'intéresser à l'équation de diffusion sans terme de réaction, $\partial_t v = K \nabla^2 v$, avec $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^3$. Notons $\bar{v}_R(t)$ la valeur moyenne de la densité $v(\mathbf{x}, t)$ à l'intérieur d'une sphère V de rayon R centrée en \mathbf{x} , i.e. :

$$\bar{v}_R(t) = [3/(4\pi R^3)] \int_V v(\mathbf{x} + \mathbf{r}, t) d\mathbf{r}$$

Au voisinage de \mathbf{x} , et pour \mathbf{r} petit : $v(\mathbf{x} + \mathbf{r}, t) \approx v(\mathbf{x}, t) + (\mathbf{r} \cdot \nabla) v(\mathbf{x}, t) + ((\mathbf{r} \cdot \nabla)^2 / 2) v(\mathbf{x}, t)$

$$\Rightarrow \bar{v}_R(t) \approx [3/(4\pi R^3)] [v(\mathbf{x}, t) \int_V d\mathbf{r} + \nabla^2 v(\mathbf{x}, t) \int_V (r^2/2) d\mathbf{r}] = v(\mathbf{x}, t) + (3R^2/10) \nabla^2 v(\mathbf{x}, t)$$

D'où la valeur approchée du terme de diffusion : $\nabla^2 v(\mathbf{x}, t) \approx (10/3) \frac{\bar{v}_R(t) - v(\mathbf{x}, t)}{R^2}$

Ce résultat (attribué à J.C. Maxwell, qui l'a énoncé dès la fin du 19^{ème} siècle) montre que l'opérateur ∇^2 "rapproche" la valeur de la densité $v(\mathbf{x}, t)$ de la moyenne des valeurs qu'elle possède dans le voisinage de \mathbf{x} ; c'est ce que l'on exprime couramment en évoquant "l'effet lissant" de la diffusion. Cette propriété conforte l'idée intuitive qui attribue à la diffusion un rôle "stabilisateur", au sens où elle tendrait à estomper les inhomogénéités spatiales. En réalité, *sous certaines conditions, le processus de diffusion couplé à la réaction engendre des structures (dites "de Turing") qui résultent du développement d'instabilités.*

• Hétérogénéités spatiales développées par la diffusion ; exemple des structures de Turing.

* Illustrons ce phénomène en s'appuyant sur l'exemple de 2 populations en interaction dans un domaine D bidimensionnel, que l'on modélise par le système :

$$\begin{cases} \partial_t v_1 = F_1(v_1, v_2) + K_1 \nabla^2 v_1 \\ \partial_t v_2 = F_2(v_1, v_2) + K_2 \nabla^2 v_2 \end{cases}$$

où $v_i = v_i(\mathbf{x}, t) \geq 0$, $i = 1, 2$; $\mathbf{x} \in D$, $D \subset \mathbb{R}^2$; la condition aux limites est un flux nul à la frontière de D . Dans les modèles classiques, les termes de réaction F_i sont non linéaires, et dépendent de paramètres qui expriment des propriétés intrinsèques des populations (e.g., les taux de croissance spécifique), ou bien des contraintes imposées par l'environnement (e.g., la "carrying capacity" du milieu). Moyennant une reparamétrisation appropriée (cf. note 32), le système peut être réécrit sous forme adimensionnelle :

$$\begin{cases} \partial_t u_1 = \sigma f_1(u_1, u_2) + \nabla^2 u_1 \\ \partial_t u_2 = \sigma f_2(u_1, u_2) + \kappa \nabla^2 u_2 \end{cases} \quad \kappa = \frac{K_2}{K_1}, \quad \sigma \propto \frac{L^2}{K_1}, \quad \text{paramètres sans dimension ;}$$

L est un paramètre d'échelle spatiale caractéristique du système, et par conséquent $\sqrt{\sigma}$ est proportionnel à la superficie du domaine D (à sa longueur lorsque D est unidimensionnel). Dans ce qui suit, on va se limiter au cas simple où dans le premier quadrant du plan des phases (u_1, u_2) , le système sans diffusion est tel que les isoclines $f_1 = f_2 = 0$ ne possèdent qu'un seul point

d'intersection $(u_1^0, u_2^0) \neq (0, 0)$. On se place enfin dans la situation où *le régime permanent de ce système sans diffusion est linéairement stable*. Au point (u_1^0, u_2^0) , les valeurs propres de la matrice \mathbf{J} de terme générique $J_{ij} = \partial f_i / \partial u_j$ sont donc à partie réelle négative, *i.e.*, les inégalités $\text{trace}(\mathbf{J}^0) < 0$ et $\det(\mathbf{J}^0) > 0$ sont respectées [\mathbf{J}^0 désigne la matrice \mathbf{J} calculée en (u_1^0, u_2^0)]. Le résultat remarquable obtenu en 1952 par A. Turing énonce qu'en présence de diffusion, *le régime permanent uniforme du système peut être déstabilisé par de petites perturbations*. Pour tester la stabilité de l'état uniforme, on étudie la réponse du système à ces fluctuations⁴². Dans le problème en 2 dimensions d'espace examiné ici, les perturbations sont des ondes planes : *e.g.*, pour D rectangulaire de longueur L_x et de largeur L_y finies, il s'agit de "modes normaux" notés $\Phi_{m,n}(x, y)$, et de la forme $\Phi_{m,n}(x, y) \propto \cos(m\pi x/L_x)\cos(n\pi y/L_y)$, auxquels sont associés les nombres d'onde w dont les valeurs discrètes sont définies par $w^2 = (m\pi/L_x)^2 + (n\pi/L_y)^2$, où m et n sont des entiers. L'analyse de la stabilité linéaire du système de réaction-diffusion procède du calcul des valeurs propres $\lambda(w)$ de la matrice \mathbf{L} du système linéarisé :

$$\mathbf{L} = \mathbf{J}^0 - w^2 \mathbf{K} \quad ; \quad \mathbf{J}^0 \text{ de terme générique } J_{ij}^0 = \partial f_i / \partial u_j \text{ évalué en } (u_1^0, u_2^0), \text{ et } \mathbf{K} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \kappa \end{pmatrix}$$

Les 2 valeurs propres $\lambda^\pm(w)$ sont les racines de l'équation $\lambda^2 + \lambda[w^2(1+\kappa) - \sigma(J_{11}^0 + J_{22}^0)] + \Delta(w^2) = 0$, où : $\Delta(w^2) = \kappa w^4 - \sigma(\kappa J_{11}^0 + J_{22}^0)w^2 + \sigma^2 \det(\mathbf{J}^0)$, *i.e.*, $\Delta(w^2) = \det(\mathbf{L})$, également noté $|\mathbf{L}|$. Les racines $\lambda^\pm(w)$ sont précisément les taux de croissance du mode (*i.e.*, de l'onde plane) de nombre d'onde w : par conséquent, pour qu'apparaisse une instabilité de Turing, il est nécessaire qu'à un ou plusieurs nombres d'onde $w \neq 0$ soient associées des valeurs propres telles que $\text{Re}[\lambda^\pm(w)] > 0$; on en conclut que la condition nécessaire "d'instabilité diffusionnelle" se résume à :

$$J_{11}^0 \text{ et } J_{22}^0 \text{ de signes contraires, et } \kappa > 1$$

* *Exemple* : il convient d'interpréter concrètement ce résultat. Choisissons le cas où $J_{11}^0 > 0$ et $J_{22}^0 < 0$, comme dans le modèle proposé par S.A. Levin & L.A. Segel⁴³ ; ces auteurs étudient l'interaction phytoplancton (P) - zooplancton herbivore (Z) à l'aide du système : $\partial_t P = aP + eP^2 - bPZ + K_P \nabla^2 P$, et $\partial_t Z = cPZ - dZ^2 + K_Z \nabla^2 Z$; pour certaines valeurs des paramètres positifs a, b, c, d, e , il possède un régime permanent uniforme⁴⁴. Ce modèle postule (*i*) que le phytoplancton "autocatalyse" sa propre

⁴² : le lecteur intéressé par une présentation détaillée consultera le chapitre 14 de l'ouvrage de James D. Murray, *Mathematical Biology*, Biomathematics texts, vol. 19, Springer-Verlag ed., 767 p., (1989), et aussi P.K. Maini, pp. 151-189 in : *Mathematics Inspired by Biology*, V. Capasso & O. Diekmann (Eds.), Springer, 268 p., (1999).

⁴³ : hypothesis for origin of plankton patchiness, *Nature, Lond.* **259**(5545) : 659 (1976). Cet article représente la première tentative d'application du concept d'instabilité diffusionnelle pour expliquer l'émergence d'une structure spatiale en écologie marine, et c'est à ce titre une référence régulièrement citée (voir aussi L.A. Segel & J.L. Jackson, *J. Theor. Biol.* **37**(3) : 545-559, 1972). R.V. Solé & J. Bascompte ont cependant récemment fait observer que ce modèle de Levin & Segel prévoit un *pattern* "inversé" par rapport à celui que révèlent les observations *in situ*, qui montrent que la distribution spatiale du zooplancton est "plus agrégée" que celle du microphytoplancton ; en d'autres termes, la longueur caractéristique des agrégats zooplanctoniques serait inférieure à celle des macrostructures plus régulières du microphytoplancton. Solé & Bascompte proposent un résultat de simulation plus "réaliste", solution d'un système de 2 équations de réaction-diffusion couplées, où le taux de survie du zooplancton est perturbé par un bruit aléatoire (Cf. R.V. Solé & J. Bascompte, pp. 1-25 in : *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag ed., 230 p., 1998).

⁴⁴ : soit $h = bc - ed$; on vérifie aisément que l'état uniforme $(P^0, Z^0) = (ad/h, ac/h)$ est stable pour $h > 0$ et $c > e$, et qu'en (P^0, Z^0) on a : $\partial(aP + eP^2 - bPZ)/\partial P = ade/h > 0$ et $\partial(cPZ - dZ^2)/\partial Z = -acd/h < 0$. Le système peut aussi s'écrire sous forme adimensionnelle en posant $u = cP/a$, $v = dZ/a$, $t^* = at$, $x^* = x\sqrt{a/K_Z}$, $y^* = y\sqrt{a/K_Z}$; en supprimant les astérisques pour alléger l'écriture, et en définissant les paramètres adimensionnels $\alpha = e/c$, $\beta = b/d$, $\kappa = K_P/K_Z$, on obtient alors : $\partial_t u = u(1+\alpha u) - \beta uv + \kappa \nabla^2 u$, et $\partial_t v = v(u-v) + \nabla^2 v$.

production, et (ii) que l'efficacité de "broutage" du zooplancton herbivore est réduite par l'augmentation de la concentration du phytoplancton (réponse fonctionnelle de Holling, type 2). D'après la condition nécessaire d'instabilité diffusionnelle, le coefficient de diffusion K_Z de la population "inhibitrice" (le zooplancton herbivore) doit être supérieur à K_P , *i.e.*, à celui de la population "stimulatrice" (le phytoplancton). Le système est alors capable d'engendrer des structures à partir d'un état uniforme, car il possède un mécanisme intrinsèque qui amplifie localement, par autocatalyse, certaines inhomogénéités créées par de petites perturbations (toujours présentes dans les écosystèmes) ; en contrepartie, l'inhibition à plus longue portée ($K_Z > K_P$), en l'occurrence le *grazing*, empêche l'état activé d'envahir le système⁴⁵.

* Jusqu'à présent, le paramètre d'échelle σ n'a pas été mentionné ; de fait, la condition précédente est établie à partir de la relation $\Delta(w^2) < 0 \Rightarrow \text{Re}[\lambda^\pm(w)] > 0$, et c'est l'inégalité $(\kappa J_{11}^0 + J_{22}^0)^2 - 4\kappa|J^0| > 0$ qui entraîne $\Delta(w^2) < 0$ pour certaines valeurs w non nulles.

Plus précisément, lorsque $\kappa > 1$, il apparaît une bande de nombres d'onde (notés w) associés aux perturbations non uniformes linéairement instables, nombres d'onde tels que $w_1^2 < w^2 < w_2^2$, où : $(w_{1,2})^2 = \sigma\{(\kappa J_{11}^0 + J_{22}^0) \pm [(\kappa J_{11}^0 + J_{22}^0)^2 - 4\kappa|J^0|]^{1/2}\}/(2\kappa)$; il est important de souligner que les bornes $w_{1,2}$ de cette bande de nombres d'onde sont proportionnelles à $\sqrt{\sigma}$, et donc à la taille du domaine spatial D (on rappelle que les valeurs w^2 sont discrètes quand D est fini, et l'on reprendra l'exemple où D est rectangulaire de longueur L_x et de largeur L_y finies). Considérons maintenant les solutions du système linéarisé $\partial_t \mathbf{v} = \sigma \mathbf{J} \mathbf{v} + \mathbf{K} \nabla^2 \mathbf{v}$, où $\mathbf{v} = \mathbf{u} - \mathbf{u}^0$; lorsque t croît, les contributions dominantes sont celles des modes pour lesquels $\text{Re}[\lambda(w^2)] > 0$, car l'amplitude de tous les autres diminue exponentiellement avec t . Et dans la bande de nombres d'onde définie par $w_1^2 < w^2 < w_2^2$, les hétérogénéités spatiales qui émergent initialement sont les solutions instables de la forme : $\mathbf{v}(x, y, t) \propto \sum_m \sum_n \cos(m\pi x/L_x) \cos(n\pi y/L_y) \exp[\lambda(w^2)t]$, où la sommation est effectuée sur tous les couples d'entiers (m, n) qui vérifient $w_1^2 < \pi^2(m^2/L_x^2 + n^2/L_y^2) < w_2^2$, avec $w_1^2 \propto \sigma$, $w_2^2 \propto \sigma$.

Cette dernière relation d'ordre permet de souligner que lorsque D est fini, sa taille et sa géométrie imposent de fortes restrictions à l'émergence des instabilités ; supposons d'abord que $L_x \gg L_y$: on peut alors assimiler D à un espace unidimensionnel, auquel cas $\sqrt{\sigma}$ est proportionnel à L_x . L'apparition des hétérogénéités spatiales est décrite par la solution $\mathbf{v}(x, t) \propto \sum_m \cos(m\pi x/L_x) \exp[\lambda(m^2\pi^2/L_x^2)t]$, où l'indice m repère les modes instables : $m = m_1, m_1+1, \dots, m_2-1, m_2$; m_1 est le plus petit entier $\geq L_x w_1/\pi$, et m_2 le plus grand entier $\leq L_x w_2/\pi$. Par conséquent, si le domaine D est trop exigu, le paramètre σ (et donc aussi l'intervalle $[w_1, w_2]$ des nombres d'onde "admissibles") peut être suffisamment petit pour que l'intervalle défini par la double inégalité précédente ne contienne aucune valeur entière m : dans ce cas, le système

⁴⁵ : ce mécanisme a suscité l'intérêt des écologues, car il alimente le débat sur la hiérarchie des rôles respectifs des causes endogènes et des facteurs externes (environnementaux) dans le déterminisme des variations spatio-temporelles de l'abondance des populations ; envisageons d'abord le cas des interactions créatrices d'un "ordre spatial" dynamique, telles que le couple activation \times inhibition traité ici : la validation du concept par expérimentation *in situ* et observations de terrain demeure difficile, mais quelques exemples sont néanmoins disponibles en domaine terrestre. Ainsi, parmi les résultats qui mettent en évidence l'effet structurant des processus biologiques (relations interspécifiques), on peut citer ceux obtenus expérimentalement par J.L. Maron & S. Harrison [*Science, Wash.* **278**(5343) : 1619-1621 (1997)], qui montrent la variabilité spatiale de la régulation qu'exercent les parasitoïdes sur une population-hôte du Lymantridé *Orgyia vetusta*. D'un autre point de vue, mentionnons aussi le récent travail de construction et calage d'un modèle qui simule les "patrons", comparables aux structures de Turing, engendrés par l'interaction entre les capacités d'auto-organisation des communautés végétales (en l'occurrence, les célèbres "brousses tigrées" du Niger, disposées en bandes caractéristiques) et l'hétérogénéité de l'environnement (ici, les gradients topographiques) [C.A. Klausmeier, *Science, Wash.* **284**(5421) : 1826-1828 (1999)]. Le modèle consiste en une EDP de réaction-diffusion de la biomasse végétale, couplée à une EDP de réaction-advection du bilan hydrique ; en l'absence d'advection-diffusion, le système possède un équilibre linéairement stable pour les valeurs "écologiquement plausibles" de ses paramètres. L'introduction de l'advection-diffusion crée une instabilité : des alternances végétation-sol nu qui progressent dans le sens du gradient topographique ; les structures simulées sont quantitativement, qualitativement et dynamiquement du même ordre que celles observées *in situ*.

n'a pas la possibilité de développer de structure spatiale. Autrement dit, pour qu'une instabilité puisse s'accroître, le domaine D doit posséder une certaine *taille critique*, à laquelle est attachée la valeur σ_c de σ . Considérons maintenant D bidimensionnel, avec L_x et L_y du même ordre de grandeur ; pour une superficie supérieure à la taille critique, les "patrons" des structures spatiales susceptibles de se déployer sont désormais dépendants de la géométrie du domaine D ⁴⁶.

Il faut enfin rappeler que *la croissance exponentielle des modes instables ne se poursuit pas indéfiniment. Lorsque t augmente, l'influence des termes non linéaires de la réaction limite l'accroissement des instabilités, et le système acquiert progressivement un régime permanent spatialement hétérogène.* Dédire les "motifs" de ce dernier de "l'apparence" des fluctuations qui les ont engendrés relève alors de la conjecture, car *les conséquences ultimes d'une instabilité ne peuvent pas être prévues par la seule analyse linéaire.*

L'intérêt accordé aux structures de Turing tient à ce que tous les systèmes vivants sont soumis à des perturbations. Et les résultats qui viennent d'être rappelés énoncent que, ***contrairement à l'intuition, l'état stationnaire uniforme d'un système de réaction-diffusion peut être déstabilisé par des fluctuations de longueur d'onde finie.*** Le phénomène a été résumé en s'aidant d'un exemple élémentaire, mais il peut aussi apparaître dans les systèmes plus complexes (plus d'un point d'équilibre dans l'espace des phases, des coefficients de diffusion qui dépendent de \mathbf{x} et/ou de \mathbf{v}), faisant donc de l'instabilité diffusionnelle un processus potentiellement générateur d'une grande variété de structures spatiales.

⁴⁶ : bien que cela nous éloigne de la dynamique des populations, il n'est pas sans intérêt de mentionner une application biologique spectaculaire de ces résultats théoriques : la tentative d'explication de la diversité des motifs ornementaux du pelage des Mammifères. Il est bien admis que cette parure est génétiquement déterminée, mais cela ne suffit pas pour en comprendre l'émergence puisque toutes les cellules d'un même organisme possèdent un patrimoine génétique identique. Un mécanisme physiologique possible est le suivant (plusieurs hypothèses ont été envisagées, qui conduisent à des formalisations mathématiques équivalentes) : (i) un *prémotif* est d'abord formé (au cours des toutes premières semaines de la vie de l'embryon) par distribution non uniforme de composés biochimiques nommés morphogènes ; (ii) les hétérogénéités spatiales ainsi créées stimulent localement l'activité cellulaire, et spécialement ici celle des mélanocytes. L'expression des parures (zébrures, taches, ...) "contenues" dans le prémotif résulte ensuite de la biosynthèse des mélanines, qui migrent des couches profondes de l'épiderme et se fixent dans le poil. J.D. Murray (*op. cit.* pp. 436-448, "*How the leopard got its spots*") a proposé un modèle simple à deux variables pour décrire la création du prémotif biochimique, fondé sur des relations enzyme-substrat : l'interaction de deux morphogènes sur une surface 2-D, qui représente l'épiderme embryonnaire, est formalisée par un système de réaction-diffusion avec conditions aux limites périodiques, et n'admettant qu'un seul état stationnaire uniforme ; l'un des morphogènes est "activateur" et stimule la production de l'eumélanine (qui donne un poil de couleur noire), l'autre est "inhibiteur" et bloque la sécrétion du pigment.

Cet exemple illustre de façon particulièrement frappante l'influence des dimensions et de la géométrie du domaine spatial, en l'occurrence le tégument de l'embryon. On a vu que la théorie prévoit que le système ne développe pas de structure spatiale si le domaine est trop petit, et de fait les petites espèces de Mammifères (et/ou celles à courte durée de gestation) possèdent le plus souvent une robe de couleur uniforme. Si la longueur de l'embryon augmente et dépasse une certaine valeur critique, le mode $m = 1$ devient instable : c'est par exemple le cas de la chèvre du Valais *Capra aegarus hircus*, dont une moitié du corps est blanche, l'autre noire. Si la longueur continue d'augmenter à largeur constante, des motifs périodiques suivant l'axe d'allongement pourront apparaître (bandes perpendiculaires au grand côté) ; enfin, l'accroissement conjoint de la largeur autorise la naissance de motifs polygonaux, et l'on comprend ainsi que les pelages tachetés sont l'apanage des Mammifères dont l'embryon est suffisamment grand au moment de la formation du prémotif. Ces contraintes expliquent en outre pourquoi un animal tacheté comme la Genette (*Genetta genetta*) peut posséder une queue annelée, mais qu'en revanche un animal rayé, tel le zèbre, ne peut être pourvu d'une queue tachetée !

• **Remarque sur la modélisation des effets de mouvements de portées différentes.**

* Il est désormais clair que l'on nomme "structures spatiales" des hétérogénéités qui présentent, à une échelle d'observation donnée, un certain degré de régularité ; on a aussi montré que pour explorer "l'ontogénie de la structuration", une voie d'approche est l'étude du devenir d'une perturbation d'un ensemble homogène, et l'identification des conditions de son évolution vers un "pattern". Suivant ce point de vue, *un paradigme morphogénétique classique est le couplage diffusif de l'interaction {stimulation × inhibition}, dans lequel l'efficacité de propagation de la seconde est supérieure à celle de la première.* On a considéré dans ce cadre des processus dont l'effet instantané est local, *i.e.*, qui impliquent des individus spatialement proches les uns des autres ; rappelons que ces individus appartiennent à différentes populations : on s'est intéressé à des systèmes formés de deux populations qui réagissent entre elles.

On peut aussi s'interroger sur la capacité que posséderait une population à développer des inhomogénéités spatiales "modélisables" par des mécanismes diffusionnels, *sans faire intervenir d'interactions avec d'autres espèces* (prédation, compétition, ...). Une suggestion en ce sens a été avancée par D.S. Cohen & J.D. Murray⁴⁷, fondée sur le concept de diffusion généralisée (l'idée sous-jacente est de définir l'équation de bilan en tenant compte des gradients nécessaires au maintien des hétérogénéités spatiales, *e.g.*, ceux engendrés par la "pression démographique"). Plus simplement, on peut obtenir un résultat formellement comparable en considérant que la dynamique de la densité spatiale $v(x, t)$ est régie par des gradients de portées différentes ; cela peut être exprimé en partant de l'équation d'évolution de $v(x, t)$:

$$\partial_t v(x, t) = R(x, a, t) + \int_D T(x, \xi) v(\xi, t) d\xi - \left[\int_D T(\xi, x) d\xi \right] v(x, t)$$

avec $D \subset \mathbb{R}$ et T pair, *i.e.*, $T(x_1, x_2) = T(x_1 - x_2) = T(x_2 - x_1)$. Si, pour tenir compte des effets à grande distance, on retient maintenant le terme d'ordre 4 du développement de $\int_D T(x, \xi) v(\xi, t) d\xi$, on obtient alors un résultat de la forme d'une équation de réaction-diffusion à laquelle est ajouté un terme biharmonique :

$$\partial_t v(x, t) = R(x, a, t) + \underbrace{\nabla \cdot K_S \nabla v(x, t)}_{\text{Diffusion : influence moyenne du voisinage de } x} - \underbrace{\nabla \cdot \nabla (K_L \nabla^2 v(x, t))}_{\text{Terme biharmonique : influence moyenne des voisinages du voisinage de } x}$$

avec, par exemple, $K_S > 0$, et $|K_L| < K_S$; le terme biharmonique joue un rôle stabilisateur si $K_L > 0$, il est au contraire "déstabilisant" lorsque $K_L < 0$. Jusqu'à présent, ce modèle n'a semble-t-il jamais été appliqué en dynamique des populations. On peut en revanche citer un exemple en biologie du développement, appliqué à l'étude des structures formées par les colonies denses de cultures de cellules (Ochoa, 1984).

• **Emergence de structures spatiales dans les systèmes prédateur - proie.**

* A l'instar de l'équation de Fisher, un système prédateur-proie avec diffusion possède pour solution des fronts d'onde dont la progression réalise la transition entre les états d'équilibre instable et stable du système sans diffusion ; on trouvera dans J.D. Murray (*op. cit.*, chap. 12) l'étude simplifiée d'un système de Lotka-Volterra modifié (*i.e.*, la croissance de la proie est bornée et décrite par le modèle logistique), qui met en évidence les deux comportements possibles (monotone ou bien oscillant) de l'onde solution qui propage dans l'espace l'état stable du système. Ce comportement est aussi décrit pour un système comparable au chapitre 9 (pp. 285-289) de l'ouvrage de W.S.C. Gurney & R.M. Nisbet (1998, *op. cit.*).

* Un comportement dynamique tout différent est celui des systèmes construits pour simuler l'évasion de la population-proie lorsque la population de prédateurs entre en contact avec elle et la poursuit (*convective predator-prey and evasion model*). Par exemple, notons $v_1(x, t)$, $v_2(x, t)$, c_1 , c_2 , L_1 et L_2 les densités, vitesses de déplacement et "territoires" respectifs de la proie et du prédateur dans un domaine D unidimensionnel ; on suppose ici que la diffusion est négligeable. Tant que les deux populations restent

⁴⁷ : a generalized diffusion model for growth and dispersal in a population, *J. Math. Biol.* **12** : 237-249 (1981).

séparées ($L_1 \cap L_2 = \emptyset$), chacune évolue suivant sa propre dynamique [resp. $F_1(v_1, 0)$ et $F_2(0, v_2)$, cf. *infra*] en se déplaçant à vitesse constante ($c_1 \neq c_2$) dans D . Supposons maintenant qu'elles entrent en contact : les mouvements d'évitement et de poursuite peuvent alors être décrits par le système :

$$\begin{cases} \partial_t v_1(x, t) = F_1(v_1, v_2) + \partial_x [(c_1 + k_1 \partial_x v_2) v_1] , \text{ proie} \\ \partial_t v_2(x, t) = F_2(v_1, v_2) + \partial_x [(c_2 - k_2 \partial_x v_1) v_2] , \text{ prédateur} \end{cases}$$

où k_1 et k_2 sont des paramètres positifs ; on remarque que le système peut encore s'écrire :

$$\begin{cases} \partial_t v_1(x, t) - \underbrace{(c_1 + k_1 \partial_x v_2)}_{\substack{\text{vitesses de} \\ \text{bioconvection}}} \partial_x v_1 = F_1(v_1, v_2) + \underbrace{k_1 v_1 \partial_{xx} v_2}_{\substack{\text{termes de dif-} \\ \text{fusion croisés}}} \\ \partial_t v_2(x, t) - \underbrace{(c_2 - k_2 \partial_x v_1)}_{\substack{\text{vitesses de} \\ \text{bioconvection}}} \partial_x v_2 = F_2(v_1, v_2) - \underbrace{k_2 v_2 \partial_{xx} v_1}_{\substack{\text{termes de dif-} \\ \text{fusion croisés}}} \end{cases}$$

Sous cette forme, on observe que :

(i) les termes $k_1 \partial_x v_2$ et $-k_2 \partial_x v_1$ (positifs car $\partial_x v_2 > 0$ et $\partial_x v_1 < 0$ dans la "zone d'interaction" $L_1 \cap L_2$; on suppose que L_1 est "à gauche" de L_2) ont pour effet d'accroître les vitesses de déplacement du prédateur et de la proie ;

(ii) dans le membre de droite apparaissent des termes de diffusion croisés (*cross diffusion*) de signes contraires, qui représentent la mesure du flux de la proie engendré par le gradient de la densité du prédateur, et vice versa.

* Une fois encore, il ne semble guère exister aujourd'hui d'exemple d'application de ces concepts à la dynamique des populations animales marines, pour lesquelles la spatialisation des modèles se limite le plus habituellement à un couplage avec les phénomènes de transport et dispersion par les masses d'eau. En pratique, et pour s'en tenir à la biologie des populations, c'est principalement dans l'étude de la propagation des épidémies (ou épizooties), et dans celle des populations terrestres de "ravageurs" (Insectes, Rongeurs, ...) que sont employés les développements qui ont été exposés⁴⁸. C'est par conséquent un exemple emprunté à l'écologie terrestre que l'on mentionnera, pour illustrer de quelle manière les grands traits éthologiques qui fondent les relations prédateur-proie créent et maintiennent des structures spatiales dans le milieu naturel ; le cas d'étude est celui de la formation des territoires des meutes de loups (*Canis lupus*) et de l'occupation de l'espace par les hardes de chevreuils (*Odocoileus virginianus*) dans le nord-est du Minnesota⁴⁹. Le lecteur intéressé par la base de connaissances biologiques, les hypothèses de travail, et par "l'architecture" des modèles mathématiques, est invité à consulter les références citées à la note 49. Il importe seulement de souligner ici que le système d'EDP utilisé pour représenter la dynamique de l'interaction loup-chevreuil n'impose *a priori* aucune partition de l'espace en territoires, et que l'émergence de ces derniers dans les résultats des simulations est obtenue grâce à la formalisation de quelques "règles comportementales" élémentaires (dont la caractérisation a cependant nécessité plusieurs années d'observation *in situ*) : mouvement de retour du loup vers son gîte, déplacements pour la quête de nourriture, réactions au marquage olfactif des territoires ; on notera enfin que dans certains développements de cette étude, la modélisation de la prédation fait intervenir la notion de diffusion croisée.

⁴⁸ : incidemment, on relève que les récents ouvrages édités respectivement sous la direction de D. Tilman & P. Kareiva [*Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p. (1997)] et de J. Bascompte & R.V. Solé, [*Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*, Springer-Verlag, 230 p. (1998)], ne contiennent quasiment aucun exemple "marin".

⁴⁹ : K.A.J. White, M.A. Lewis & J.D. Murray, on wolf territoriality and deer survival, in chap. 6 (pp. 105-126) de l'ouvrage de Bascompte & Solé cité à la note précédente ; voir aussi : M.A. Lewis & J.D. Murray, *Nature, Lond.* **366**(6457) : 738-740 (1993), K.A.J. White, J.D. Murray & M.A. Lewis, *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**(1368) : 299-305 (1996), M.A. Lewis, K.A.J. White & J.D. Murray, *J. Math. Biol.* **35**(7) : 749-774 (1997).

• **Gestion de la disparité des échelles dans un modèle prédateur - proie ; exemple.**

* L'exemple retenu⁵⁰ est une association d'espèces (producteur primaire, proie, prédateur) au sein de laquelle les dynamiques spatio-temporelles des populations et de leurs interactions s'exercent à des échelles variées ; il s'agit de l'association {colonies de l'épilobe à feuille étroite ("bouquet rouge", *Epilobium angustifolium*) / pucerons (*Aphis varians*) / coccinelles (*Hippodamia convergens*)}, apparue au voisinage du Mont St. Helens après l'éruption de 1980. La stratégie de modélisation que proposent pour ce système Cantrell & Cosner est la suivante : dans le modèle, "l'ingrédient de base" de la représentation de l'espace est la colonie d'épilobes, décrite par un *patch* (un site) carré homogène de côté L_m . La grande échelle spatiale est celle des déplacements en vol du prédateur *Hippodamia* : il explore un milieu formé de l'ensemble discret des M sites ($m = 1, \dots, M$) ; dans le modèle, ces M sites sont supposés être tous également accessibles au prédateur. La proie (*Aphis*) opère à petite échelle, celle du site : ses mouvements à l'intérieur d'un site sont de l'ordre du cm.jour^{-1} , et sont assimilés à de la diffusion. Au plan des échelles temporelles, la dispersion du prédateur est rapide (l'amplitude de ses déplacements atteint jusqu'à 1 km.jour^{-1} , et il peut "saturer" un site en quelques heures), mais sa dynamique de reproduction est lente. *A contrario*, le renouvellement de la proie est rapide (jusqu'à 10 générations par été), et le taux d'accroissement intra-site de la densité des pucerons est décrite par le modèle logistique.

Dans l'un quelconque des M sites de *carrying capacity* C , la densité des pucerons (proies) est notée $v_m(\mathbf{x}, t)$, avec $0 < x_1 < L_m$, et $0 < x_2 < L_m$. On désigne par $N_m(t)$ le nombre de coccinelles posées sur le site m ; les variations de $N_m(t)$ résultent des flux locaux d'entrée/sortie (aux taux respectifs I_m et E_m), *i.e.*, des flux d'individus échangés avec le "réservoir aérien" des coccinelles en vol, dont le nombre total est noté $N_A(t)$; avec ces notations, dans le site m :

$$\begin{cases} \frac{dN_m}{dt} = I_m N_A - E_m N_m & m = 1, \dots, M \\ \partial_t v_m = \underbrace{r v_m (1 - v_m / C) + K \nabla^2 v_m}_{\text{Réaction-diffusion de la proie}} - \underbrace{\Psi_m(N, v_m)}_{\text{Prédation}} & \text{C.L. absorbantes} \end{cases}$$

Le système prédateur-proie est ici représenté par deux types d'équations à temps continu : à espace implicite pour le prédateur, et à espace explicite pour la proie. Cantrell & Cosner adaptent ce cadre général à la formulation d'hypothèses spécifiques, dont ils explorent l'impact sur le comportement dynamique de ce "système hybride" ; ces hypothèses concernent principalement :

(i) le caractère ouvert ou bien fermé de la population des prédateurs ; dans le premier cas, on postule qu'il existe une source allochtone de coccinelles, et que $N_A(t) = N_A = \text{constante}$ (cette hypothèse simplificatrice permet de "découpler" les sites). Dans le second cas, on a $N_T(t) = N_A(t) + \sum_m N_m(t)$, où $N_T(t)$ est l'effectif total fini de la population fermée des coccinelles ; on peut alors supposer $N_T(t) \propto M$, ou bien $N_T(t) \propto \sum_m L_m^2$.

(ii) Les stimuli qui attirent et/ou retiennent le prédateur sur un site, et leur formalisation empirique dans l'expression des taux d'entrée/sortie I_m et E_m . Dans l'hypothèse la plus élémentaire, ces taux sont proportionnels à une puissance de la taille L_m du site, classiquement : $I_m = \alpha L_m^2$, $E_m = \beta L_m^{-1}$; il vient alors : $\frac{dN_m}{dt} = \alpha [N_T(t) - \sum_m N_m(t)] L_m^2 - \beta N_m(t) L_m^{-1}$ si la population du prédateur est fermée. Selon une hypothèse plus réaliste, le taux d'abandon du site est fonction de l'abondance locale moyenne $V_m(t)/L_m^2$ des proies, où :

$$V_m(t) = \int_{\mathbf{x} \in \text{site } m} v(\xi, t) d\xi$$

et dans ce cas : $\frac{dN_m}{dt} = \alpha [N_T(t) - \sum_m N_m(t)] L_m^2 - \beta L_m N_m(t) / V_m(t)$. En admettant que les déplacements rapides du prédateur lui permettent de "s'ajuster" instantanément à l'évolution lente de l'abondance locale de la proie, Cantrell & Cosner établissent que le nombre de coccinelles dans le site m "poursuit" un état d'équilibre transitoire : $N_m^* = [\alpha N_T(t) V_m(t) L_m] / [\alpha \sum_m V_m(t) + \beta]$, et que le terme $\Psi_m(N, v)$ d'interaction entre la population finie du prédateur et les proies du site m s'écrit :

⁵⁰ : R.S. Cantrell & C. Cosner, *SIAM Review* **38**(2): 256-286 (1996).

$$\psi_m(N, v) = [\alpha \gamma N_T(t) V_m(t) L_m^{-1} v_m(\mathbf{x}, t)] / [\alpha \sum_m V_m(t) L_m + \beta],$$

où γ désigne le taux de consommation de la proie par le prédateur. L'analyse montre que l'on obtient le système (avec C.L. absorbantes dans chaque site m , et $m = 1, \dots, M$) :

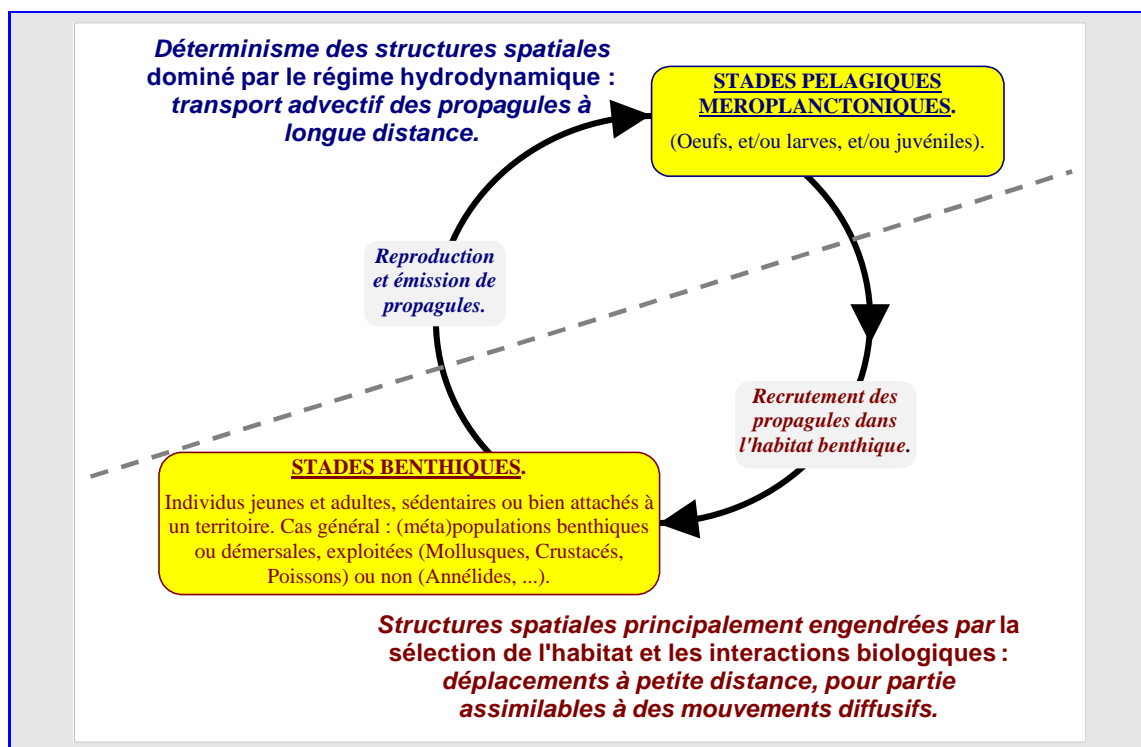
$$\partial_t v_m(\mathbf{x}, t) = K V_m^2 v_m + R_m(v_m, V_1, \dots, V_M), \quad \text{avec : } R_m(v_m, V_1, \dots, V_M) = r v_m (1 - v_m / C) - \psi_m(N, v)$$

dont Cantrell & Cosner étudient le comportement sous les différentes hypothèses énoncées plus haut, ainsi qu'en fonction de la variation du nombre et de la taille des sites ; selon les variantes du modèle, ils montrent en particulier qu'il existe des solutions telles que les plus faibles densités de la proie sont associées aux plus grands sites, ou encore que l'on peut identifier des tailles critiques de sites (minimales et maximales) capables d'assurer la viabilité de la proie.

3. Développements complémentaires & perspectives.

* Plusieurs options ont été retenues pour limiter la variété des questions qui auraient pu être abordées dans ce document, dont l'objectif est d'éclairer comment les hypothèses formulées sur les modalités d'occupation des habitats par les individus, et/ou la connaissance que l'on en possède, déterminent les résultats issus de la description macroscopique des populations. Conformément à cette orientation générale, c'est à la prise en compte de l'espace dans les modèles représentant les populations par des systèmes dynamiques déterministes qu'ont été consacrés les développements qui viennent d'être exposés.

• A propos des échelles temporelles.



* On s'est attardé à la page 11 sur les contraintes qu'impose le formalisme continu vis-à-vis de l'échelle spatiale de modélisation de la dynamique des systèmes répartis. Considérons toujours le modèle continu, mais intéressons nous maintenant plus spécifiquement au problème des échelles de temps. Tel qu'il a été défini à la page 9, le noyau de transition $T(\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2 ; a, t)$ est applicable à la description d'un déplacement *instantané* de \mathbf{x}_2 à \mathbf{x}_1 , au sens où celui-ci s'effectue pendant une durée infiniment petite par rapport aux

temps caractéristiques des autres processus considérés dans le système. En première analyse, cette formulation apparaît adéquate pour rendre compte de "petits" déplacements, mais elle demeure valide pour les mouvements à plus longue portée dès lors qu'ils sont régis par des processus "rapides". Pour éclairer cet aspect, on s'appuiera sur le schéma présenté à la page 31 : on a pris le cas des populations animales marines dont le cycle biologique se compose d'une phase benthique plus ou moins sédentaire, et d'une phase de dissémination pélagique (méroplanctonique) ; c'est là un exemple générique pour de grands phyla tels que les Arthropodes, les Mollusques ou les Annélides, entre autres.

On va considérer la situation où les individus méroplanctoniques se trouvent dans *des conditions hydrodynamiques caractérisées par une forte advection, et où le transport est un phénomène beaucoup plus rapide que les processus biologiques à "dynamique lente"*, tels que la croissance ou la mortalité individuelles. Pour formaliser simplement le système dans ce contexte d'advection dominante, on va se limiter au cas (i) de la densité v intégrée sur l'intervalle A des âges correspondant à la phase méroplanctonique [$v(x, t) = \int_A \chi(x, \alpha, t) d\alpha$], (ii) d'un espace unidimensionnel, e.g., $x \in [0, L]$, et (iii) d'un mouvement advectif de la masse d'eau animée d'une vitesse $u(x, t) = u = \text{constante}$. La variation $\Delta(\Delta N)$ de la quantité $\Delta N = \int_{\Delta x} v(\xi, t) d\xi$ est égale au bilan local du flux des individus qui traversent le segment Δx pendant Δt , i.e., $T(x, x-\Delta x; t, t-\Delta t)v(x-\Delta x, t-\Delta t)\Delta t - T(x+\Delta x, x; t+\Delta t, t)v(x, t)\Delta t$. Si l'on admet qu'à l'échelle du petit intervalle de temps Δt l'effet des processus biologiques est imperceptible (leur impact sur la variation de v peut être considéré comme nul), et que pendant Δt un individu franchit le petit pas d'espace $\Delta x = u\Delta t$, alors : $(\Delta/\Delta t)(\Delta N/\Delta x) = (1/\Delta x)[T(x, x-u\Delta t; t)v(x-\Delta x, t) - T(x, x+u\Delta t; t)v(x, t)]$, i.e., l'advection seule contribue à la variation temporelle de la densité en x (autrement dit, la densité v est supposée "conservative" à l'échelle de temps rapide). Par passage à la limite en Δx et en Δt , on obtient l'équation de la *dynamique rapide* de la densité spatiale $v(x, t)$: $\partial_t v(x, t) = -u \cdot \partial_x v(x, t)$.

La démarche simplifiée qui précède tire implicitement parti de la possibilité de "geler" la dynamique lente des processus biologiques pendant certaines étapes du calcul. Pour tenir compte de ceux-ci dans l'analyse, on va introduire le paramètre ε , avec $0 < \varepsilon \ll 1$, et considérer qu'une longue durée (de l'ordre de $1/\varepsilon$) est nécessaire pour que l'effet de ces "processus lents" devienne sensible :

$$\partial_t v(x, t) = \underbrace{-u \cdot \partial_x v(x, t)}_{\text{dynamique rapide}} + \varepsilon \underbrace{j(x, t)}_{\text{dynamique lente}} \quad \text{avec : } j(x, t) = \int_A [\beta(\alpha, t) - \mu(\alpha, t)] \chi(x, \alpha, t) d\alpha$$

cond. initiales : $v(x, 0)$, cond. aux limites $v(0, t) = v_B$

On peut alors définir deux échelles de temps, un temps "rapide", t , et un temps "lent", $\tau = \varepsilon t$, puis rechercher une solution de la forme :

$$v(x, t) = {}^0v(x, t, \tau) + \varepsilon \cdot {}^1v(x, t, \tau) + \dots$$

En introduisant ce développement dans l'équation précédente (on remplace $\partial/\partial t$ par $\partial/\partial t + \varepsilon \partial/\partial \tau$), puis en regroupant les termes de même ordre en ε , on obtient à l'ordre 1 :

$$\partial_t {}^0v + u \partial_x {}^0v = 0 ; \quad {}^0v(x, 0, 0) = v(x, 0), \quad x \in [0, L] ; \quad {}^0v(0, t, \tau) = v(0, t) = v_B$$

i.e., une équation d'advection (avec ici des C.L. de Dirilichet) qui admet une solution dans laquelle les deux échelles de temps sont découplées :

$${}^0v(x, t, \tau) = \underbrace{\gamma(\tau)}_{\text{variable lente}} \cdot \underbrace{\rho(x, t)}_{\text{variable rapide}}$$

La variable rapide est solution de :

$$\begin{cases} \partial_t \rho(x, t) + u \cdot \partial_x \rho(x, t) = 0 \\ \rho(x, 0) = v(x, 0)/S ; \quad \rho(0, t) = v_B/S \end{cases} ; \quad S = \int_0^L v(\xi, 0) d\xi,$$

équation vérifiée par toute fonction de la forme $\rho(x, t) = \rho(x - ut)$; après qu'un temps suffisamment long se soit écoulé ($t \geq L/u$), l'état uniforme $\rho(x, t) = v_B/S = \text{constante}$ est atteint sur le domaine $[0, L]$.

La variable lente est déterminée à l'ordre suivant, $O(\varepsilon) : \partial_t^1 v + u \cdot \partial_x^1 v = \mathbf{j}^1(v) - \partial_\tau^0 v$, avec $^1v(x, 0, 0) = 0$ et $^1v(0, t, \tau) = 0$; en intégrant sur $[0, L] : \partial_t \int_0^L ^1v(\xi, t, \tau) d\xi + u [^1v(L, t, \tau) - ^1v(0, t, \tau)] = \int_0^L \mathbf{j}^1(v) d\xi - \partial_\tau \gamma(\tau)$. Dans le premier membre, la différence en facteur de u tend vers zéro quand t croît ; par ailleurs, il importe de rappeler que la recherche d'une solution approchée $v \sim ^0v + \varepsilon ^1v$ repose sur l'hypothèse selon laquelle les termes en $O(\varepsilon)$ demeurent d'ordre ε pour tout t , condition qui implique des restrictions sur 1v . Par conséquent, pour garantir que la quantité $\int_0^L ^1v(\xi, t, \tau) d\xi$ reste bornée, on impose que sa dérivée tende vers zéro, *i.e.*, $\partial_\tau \gamma(\tau) = \int_0^L \mathbf{j}^1(v) d\xi$; cela conduit à définir la variable lente comme la solution de l'équation différentielle ordinaire $d\gamma(\tau)/d\tau = L \cdot \mathbf{j}[\gamma(\tau) \cdot v_B/S]$, avec $\gamma(0) = S$.

On retiendra que la solution de l'équation $\partial_t v + u \cdot \partial_x v = \varepsilon \mathbf{j}(v)$ peut être approchée, pour des intervalles de temps d'amplitude $O(1/\varepsilon)$, par : $v(x, t) = \gamma(\varepsilon t) \cdot \rho(x, t) + O(\varepsilon)$, où $\gamma(\varepsilon t)$ est solution d'une EDO. Quant au comportement à court terme du système, il obéit au processus $O(1)$ d'advection. On signalera enfin qu'une application de cette technique au transport du plancton dans un champ advectif de vitesse constante a été proposée par H. Malchow & N. Shigesada⁵¹.

* Revenons aux schémas généraux présentés aux pages 13 et 31 ; Suivant deux points de vue distincts, l'un et l'autre mettent en exergue la dualité du déterminisme des trajectoires que parcourent les individus des populations animales marines, déterminisme qui est à la fois de nature biologique (locomotion individuelle active), et aussi de nature physique⁵² (déplacements gouvernés par l'hydrodynamique). L'ambition d'une modélisation de l'enchaînement des écophases du cycle biologique est par conséquent tempérée par de nombreuses difficultés ; d'abord, un accroissement du nombre des processus devant être explicités, en particulier ceux qui gouvernent les changements d'habitat significatifs ; considérons à nouveau le schéma du cycle de populations d'Invertébrés marins (p. 31) : à l'issue de la vie pélagique, une phase cruciale est celle de l'installation des larves dans le domaine benthique. Le succès de cette transition complexe dépend du degré d'adéquation entre les exigences écologiques de la larve et les propriétés de l'habitat où elle a été transportée. On conçoit qu'il n'est pas *a priori* immédiat de résumer formellement un tel processus, et qu'en tout état de cause cette opération entraîne aussi un coût en matière d'observation *in situ*, d'expérimentation et d'estimation de paramètres. De manière assez générale, un compromis habituellement adopté en dynamique des populations marines combine un modèle temporel local de la phase benthique, considérée comme sédentaire, avec une modélisation spatiale de la dissémination de la phase pélagique (couplée à l'hydrodynamique). Entre autres exemples, on citera sans prétendre à l'exhaustivité les modèles de la dispersion des larves de l'ormeau *Haliotis rubra* sur les côtes SE de l'Australie⁵³, des "zones de rétention" localisées autour des récifs de la Grande Barrière⁵⁴, de la métapopulation de "Dungeness crabs" *Cancer magister* de la côte pacifique des USA⁵⁵, de la population de Bivalves *Placopecten magellanicus* du Georges Bank⁵⁶, des jeunes stades de la

⁵¹ : nonequilibrium plankton community structures in an ecohydrodynamic model system, *Nonlinear Processes in Geophysics* **1** : 3-11 (1994).

⁵² : une abondante littérature est consacrée au rôle structurant des interactions processus physiques × processus biologiques en milieu marin. Outre la remarquable synthèse de K.H. Mann & J.R.N. Lazier (*cf.* note infrap. no. 25), on mentionnera aussi les deux ouvrages collectifs suivants : S.A. Levin, T.M. Powell, & J.H. Steele (Eds.), *Patch Dynamics, Lecture Notes in Biomathematics*, vol. 96, Springer Verlag, 307 p. (1993), et P.S. Giller, A.G. Hildrew, & D.G. Raffaelli (Eds.), *Aquatic Ecology. Scale, pattern and process*, Blackwell Scientific Publications, 649 p. (1994).

⁵³ : P.E. McShane, K.P. Black, & M.G. Smith, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **124**: 175-203 (1988).

⁵⁴ : K.P. Black, P.J. Moran, & L.S. Hammond, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **74**: 1-11 (1991).

⁵⁵ : L.W. Botsford, C.L. Moloney, A. Hastings, J.L. Largier, T.M. Powell, K. Higgins & J.F. Quinn, *Deep-Sea Res. II* **41**(1): 107-145 (1994).

⁵⁶ : M.J. Tremblay, J.W. Loder, F.E. Werner, C.E. Naimie, F.H. Page & M.M. Sinclair, *Deep-Sea Res. II* **41**(1): 7-49 (1994).

morue de l'Alaska *Theragra chalcogramma* ("walleye pollock")⁵⁷, des larves de la moule *Mytilus edulis* et de la coque *Cerastoderma edule* dans la baie de Wash (côte est de l'Angleterre)⁵⁸, des larves de la langouste *Jasus edwardsii* du NE de la Nouvelle-Zélande⁵⁹ (étude dans laquelle la confrontation des simulations aux observations suggère un déplacement actif significatif de certains stades larvaires). Signalons que dans quelques uns de ces travaux, le code de calcul procède par "lâchers" d'essaims de particules virtuelles pour simuler la dispersion des propagules.

* A propos de ces modèles, une question propre aux échelles de temps a été soulevée par A. Hastings⁶⁰, qui se réfère entre autres au modèle de la métapopulation de *Cancer magister* ; l'étude d'une version simplifiée (temps discret avec terme de réaction de type Ricker, et noyau de dispersion gaussien) met en évidence la durée parfois très longue du régime transitoire (au-delà de 2500 générations), surtout lorsque la densité-dépendance est forte. Cette observation rejoint le constat de Kaneko (cité à la note infrap. no. 18). Au plan des conséquences pratiques, cela entraîne que la dynamique modélisée est susceptible d'être peu prévisible à long terme après une forte perturbation ; dans les exemples précédemment cités, où le régime de la dynamique spatio-temporelle des populations est en permanence "contraint" par des perturbations environnementales, Hastings souligne que l'échelle pertinente est en général celle des comportements transitoires plutôt que celle du régime asymptotique.

• L'échelle temporelle de la "mémoire" d'une population.

On rappellera enfin qu'hormis les structures spatiales, l'hétérogénéité la plus habituellement reconnue au sein d'une population est sa structure démographique, *i.e.*, la répartition des individus dans les différents groupes d'âge (ou de taille), ou encore dans les stades. Pour simplifier la présentation, la structuration en âge dont il a été question au début de cette annexe a été le plus souvent occultée ensuite. Cette dimension ne peut toutefois pas être ignorée, car la distribution des individus en fonction de l'âge confère de l'inertie à la population, au sens où elle définit sa "mémoire" ; l'état d'une classe d'âge dépend des états aux âges antérieurs. Au surplus, l'autorenouvellement des populations relie l'état des adultes reproducteurs à l'état futur des individus les plus jeunes, ce que l'on exprime par la condition aux limites de l'équation :

$$\partial_t \eta(a, t) + \partial_a \eta(a, t) = -\mu(a, t)\eta(a, t)$$

Notons t_M la durée moyenne de la maturation, et $A(t)$ l'effectif des adultes à t : $A(t) = \int_{a \geq t_M} \eta(\alpha, t) d\alpha$
Supposons que le taux de fertilité β de la population ne dépend que de $A(t)$; la condition aux limites s'écrit alors :

$$\eta(0, t) = \int_{a \geq t_M} \beta[A(t)]\eta(\alpha, t) d\alpha = \beta[A(t)]A(t)$$

Supposons enfin que le taux de mortalité des juvéniles ne dépend que de l'âge, tandis que celui des adultes est densité-dépendant, *i.e.*,

$$\mu(a, t) = \mu_J(a) \text{ si } 0 \leq a < t_M ; \quad \mu(a, t) = \mu[A(t)] \text{ si } a \geq t_M$$

La variation temporelle d'abondance des adultes obéit à : $\dot{A} = \eta(t_M, t) - \mu[A(t)]A(t)$, où :

$$\eta(t_M, t) = \eta(0, t - t_M) \underbrace{\exp \left[- \int_0^{t_M} \mu_J(\alpha) d\alpha \right]}_{\equiv S, \text{ constante}} = S \cdot \eta(0, t - t_M) = \underbrace{S \cdot \beta[A(t - t_M)] A(t - t_M)}_{\text{recrutement dans le stade adulte}}$$

⁵⁷ : S. Hinckley, A.J. Hermann & B.A. Megrey, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **139** : 47-68 (1996).

⁵⁸ : E.F. Young, G.R. Bigg, A. Grant, P. Walker, J. Brown, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **172** : 197-214 (1998).

⁵⁹ : S.M. Chiswell & J.D. Booth, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **183** : 227-240 (1999).

⁶⁰ : A. Hastings, chap. 10 in : *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag, 230 p. (1998) ; Hastings, A., & K. Higgins, *Science, Wash.* **263**(5150): 1133-1136 (1994).

Et en désignant respectivement par R et D le recrutement et la mortalité, il vient :

$$\dot{A} = R[A(t - t_M)] - D[A(t)]$$

exemple d'**équation à retard** (*delay differential equation*), dont les solutions exhibent un comportement plus ou moins complexe selon la définition choisie pour les fonctions R et D (voir S.P. Blythe *et al.*⁶¹).

On conçoit qu'un retard ajoute une complication à la construction d'un modèle spatialisé : l'état en (\mathbf{x}, t) dépend de l'état passé (ci-dessus, de l'état à $t - t_M$) en une zone "plus ou moins proche" du point \mathbf{x} , selon la nature et l'intensité des déplacements individuels (transport par les masses d'eau, locomotion autonome). Considérons de nouveau le cas où la dynamique macroscopique des mouvements individuels est décrite par un modèle intégro-différentiel ; la nécessité de tenir compte du fait que les individus présents en \mathbf{x} à t étaient auparavant situés en des lieux différents impose de définir un double noyau de transition [*i.e.*, intégré sur l'espace et sur le temps : la densité en (\mathbf{x}, t) dépend d'une moyenne pondérée des valeurs passées qu'elle possédait "autour" de \mathbf{x}], et qui formalise la relation entre la distance à \mathbf{x} et le retard. De nombreux auteurs⁶² ont étudié les propriétés mathématiques de différents systèmes de réaction-diffusion, ou plus généralement intégro-différentiels avec retard ; à l'heure actuelle, ces modèles semblent cependant peu appliqués en dynamique des populations.

* L'influence des événements passés peut être restituée autrement que par l'introduction explicite d'un délai dans l'une des variables d'état du système. Ainsi, dans les modèles "DEB" (*Dynamic Energy Budgets*), la "mémoire" des variables d'état biologiques (à l'échelle des temps caractéristiques de leurs processus physiologiques) est implicitement représentée par le bilan d'énergie des organismes, bilan d'énergie lui-même fonction d'échanges (*e.g.*, trophiques) avec l'environnement ; c'est en outre à la disponibilité et à l'accumulation de réserves que l'on pourra éventuellement asservir la durée de stades de développement. De nombreux exemples de cette démarche de modélisation sont exposés et analysés dans l'ouvrage de S.A.L.M. Kooijman⁶³.

⁶¹ : S.P. Blythe, R.M. Nisbet & W.S.C. Gurney, 1982, *Theor. Pop. Biol.* **22**(2) : 147-176. De manière générale, un retard introduit dans une équation différentielle (ou un système) est potentiellement générateur d'oscillations.

⁶² : en avril 1999, à "l'Ecole de printemps" du réseau CoReV (Modèles & théories pour le contrôle de ressources vivantes et la gestion de systèmes écologiques, groupe issu du GDR 1107), un document intitulé *Time delays in population dynamics*, de diffusion hélas assez confidentielle, a été présenté par S. Ruan ; cet auteur ne cite pas moins de 230 références bibliographiques traitant exclusivement des modèles démographiques à retard.

⁶³ : *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*, Cambridge Univ. Press, 2nd ed., 424 p. (2000).

Conclusion provisoire ... Quelle stratégie de modélisation ?

En définitive, la dynamique de population "spatialisée" se présente aujourd'hui comme un champ d'investigation très ouvert, principalement pour deux grandes raisons :

* d'abord pour les perspectives de progrès qu'elle offre dans la compréhension de questions cruciales en écologie, et qui ont été évoquées au cours des pages qui précèdent :

- (i) la stabilité des biosystèmes,
- (ii) le maintien ou bien l'érosion de la biodiversité,
- (iii) la coexistence d'espèces compétitrices,
- (iv) les "invasions biologiques".

Un dénominateur commun à ces questions est l'émergence et l'évolution des structures spatiales, dont la dynamique a surtout été théorisée pour un environnement homogène, et dont les interactions avec la variabilité du milieu (et d'un point de vue plus particulier, avec les contraintes propres au domaine marin) restent à élucider. Plus généralement, la prise en compte de l'hétérogénéité des habitats est pertinente pour aborder plusieurs questions, par exemple celle de la représentation dans le modèle d'aires favorables ou bien défavorables au développement des individus d'une population ; ou encore, dans le cas d'un système prédateur-proie, celle de l'existence de "zones refuge" où la proie est inaccessible au prédateur ; ou enfin, pour une population répartie en "patches", celle de l'influence sur la dynamique des flux d'individus entre patches (stabilisation ? synchronisation ? ...).

* Ensuite au plan de la stratégie de modélisation ; face à un problème donné peuvent être envisagées de nombreuses voies d'approche, chacune potentiellement révélatrice d'un éclairage particulier à une échelle donnée (cf. le tableau synthétique présenté à la première page) ; de manière générale, on se trouve confronté aux interrogations suivantes :

(i) quel est le degré de détail, de "réalisme" (ou au contraire de simplification) nécessaire à la spatialisation d'un modèle ? Une solution pragmatique couramment retenue consiste, pour la partie du système qui n'est pas le pôle d'intérêt de l'étude, à élaborer un modèle "caricatural" au sens où il néglige les détails et n'inclut que la formulation des principaux processus moteurs de la dynamique. Pour autant, cette démarche ne résout pas la question récurrente de la disparité des échelles de temps et/ou d'espace caractéristiques des différentes composantes du système : si l'échelle de représentation appropriée peut être définie pour une composante donnée, il n'existe pas de règle générale quant à la modélisation des interactions entre les composantes du système.

(ii) Possède-t-on, ou peut-on espérer obtenir à un coût et dans des délais raisonnables, les observations et les résultats expérimentaux nécessaires à la paramétrisation et à "la mise à l'épreuve" du modèle ? Cette ambition se heurte d'abord à un obstacle pratique : les méthodes d'échantillonnage classiques fournissent le plus souvent des valeurs moyennes estimées pour une certaine emprise spatiale, et l'acquisition d'une information précise sur les distributions spatio-temporelles est une opération longue et coûteuse. Par delà cet aspect, il est au surplus souvent difficile d'identifier les mécanismes biologiques responsables de la dispersion (e.g., ceux dont l'effet est résumé par un coefficient de diffusion), et a fortiori de les étudier expérimentalement.

(iii) Comment restituer l'effet des phénomènes aléatoires ? Par exemple, les fluctuations de l'environnement, la "stochasticité démographique locale" aux faibles densités, ou encore, dans le cas des populations envahissantes, les "sauts" exceptionnels à grande distance de quelques individus ; ces interrogations posent la question du choix entre le recours à des méthodes de Monte-Carlo, vs. une modélisation de la loi de probabilité des variables d'état.

(iv) Comment concevoir le "modèle témoin" non spatialisé qui servirait de référence pour jauger l'effet de l'espace ?

Références bibliographiques "de base".

On se limitera ici à recommander la lecture de trois ouvrages généraux qui éclairent les définitions et concepts fondamentaux, précisent les méthodes, et en illustrent la mise en oeuvre à l'aide d'exemples. En premier lieu, avant d'aborder la modélisation des populations réparties, il est nécessaire de maîtriser les modèles de leur seule dynamique temporelle ; on consultera pour cela l'ouvrage collectif suivant :

- S. Tuljapurkar & H. Caswell, *Structured-population models in marine, terrestrials, and freshwater systems*, 1997, Chapman & Hall eds., 643 p.

Les chapitres 1 à 6 exposent les bases théoriques, la deuxième partie de l'ouvrage (chapitres 7 à 21) est consacrée aux applications, en explicitant les problèmes techniques et méthodologiques qu'elles soulèvent.

L'ouvrage de Gurney & Nisbet, mentionné ci-dessous, aborde l'entité population en tant que niveau d'organisation hiérarchique intermédiaire entre l'individu et l'écosystème, et structure suivant cette logique la présentation des modèles de dynamique des biosystèmes. Le propos est remarquablement didactique, et s'appuie sur une abondante iconographie :

- W.S.C. Gurney & R.M. Nisbet, 1998, *Ecological Dynamics*, Oxford University Press, 335 p.

Seulement deux ouvrages traitant exclusivement de la dynamique de population "spatialisée" ont été mentionnés dans ce document ; les biologistes trouveront matière à une très stimulante réflexion dans l'ouvrage collectif suivant :

- D. Tilman & P. Kareiva, 1997, *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p.

qui examine, en s'aidant de résultats d'études expérimentales ou "de terrain", les conséquences de l'intégration de la dimension spatiale sur la compréhension de la dynamique des populations et des communautés.

Enfin, sous une présentation mathématique nettement plus austère, on trouvera de très nombreuses informations (qui débordent largement la dynamique des populations) dans le désormais classique ouvrage de Murray :

- J. D. Murray, 1989 (2nd corr. ed. 1993), *Mathematical Biology*, Biomathematics texts, vol. 19, Springer-Verlag ed., 767 p., 292 figs.

Références citées.

- [1] Abarbanel, H.D.I., R. Brown, J.J. Sidorowich & L.S. Tsimring, 1993. The analysis of observed chaotic data in physical systems, *Rev. Mod. Phys.* **65**(4): 1331-1392.
- [2] Allen, J.C., W.M. Schaffer & D. Rosko, 1993, chaos reduces species extinction by amplifying local population noise, *Nature, Lond.* **364**(6434): 229-232.
- [3] D.A. Andow, D.A., P.M. Kareiva, S.A. Levin & A. Okubo, 1990. Spread of invading organisms, *Landscape Ecol.* **4**(2/3): 177-188.
- [4] Bascompte, J., & R.V. Solé, 1994. Spatially induced bifurcations in single-species population dynamics, *J. Anim. Ecol.* **63** : 256-264.
- [5] Bascompte, J., & R.V. Solé (Eds.), 1998. *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*, Springer-Verlag, 230 p.
- [6] Bergé, P., Y. Pomeau & C. Vidal, 1988, *L'ordre dans le chaos*, Hermann éd., Paris, 352 p.
- [7] Black, K.P., P.J. Moran, & L.S. Hammond, 1991. Numerical models show coral reefs can be self-seeding, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **74**: 1-11.
- [8] Blythe, S.P., R.M. Nisbet & W.S.C. Gurney, 1982. Instability and complex dynamic behaviour in population models with long time delays, *Theor. Pop. Biol.* **22**(2): 147-176.
- [9] Bolker, B.M., & B.T. Grenfell, 1993. Chaos and biological complexity in measles dynamics, *Proc. R. Soc. Lond.* **B251** : 75-81.
- [10] Bolker, B.M., & B.T. Grenfell, 1995. Space, persistence and dynamics of measles epidemics, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B348** : 309-320.
- [11] Bolker, B.M., S.W. Pacala, & S.A. Levin, 2000. *Moment methods for ecological processes in continuous space*, chap. 20 pp. 388-411 in : Dieckmann, U., R. Law, & J.A.J. Metz, *The Geometry of Ecological Interactions. Simplifying spatial complexity*, Cambridge University Press, 564 p.
- [12] Botsford, L.W., C.L. Moloney, A. Hastings, J.L. Largier, T.M. Powell, K. Higgins & J.F. Quinn, 1994. The influence on spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations, *Deep-Sea Res. II* **41**(1): 107-145.
- [13] Cantrell, R.S., & C. Cosner, 1996. Models for predator-prey systems at multiple scales, *SIAM Review* **38**(2): 256-286.
- [14] Capasso, V., & O. Diekmann (Eds.), 1999. *Mathematics Inspired by Biology*, Springer, 268 p.
- [15] Case, T.J., 2000. *An illustrated guide to theoretical ecology*, Oxford University Press, 449 p.
- [16] Chiswell S.M., & J.D. Booth, 1999. Rock lobster *Jasus edwardsii* larval retention by the Wairarapa eddy off New Zealand, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **183** : 227-240.
- [17] Cohen, D.S., & J.D. Murray, 1981. A generalized diffusion model for growth and dispersal in a population, *J. Math. Biol.* **12** : 237-249.
- [18] Comins, H.N., M.P. Hassell & R.M. May, 1992. The spatial dynamics of host-parasitoid systems, *J. Anim. Ecol.* **61** : 735-748.
- [19] Constantino, R.F., R.A. Desharnais, J.M. Cushing & B. Dennis, 1997. Chaotic dynamics in an insect population, *Science, Wash.* **275**(5298): 389-391.
- [20] Dennis, B., R.A. Desharnais, J.M. Cushing & R.F. Constantino, 1995. Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical methods, and biological experiments, *Ecological Monographs* **65**(3): 261-281.
- [21] Desharnais, R.A., 1997. *Population dynamics of Tribolium*, chap. 9, pp. 303-328 in : S. Tuljapurkar & H. Caswell, *Structured-population models in marine, terrestrials, and freshwater systems*, Chapman & Hall eds., 643 p.

- [22] Dieckmann, U., & R. Law, 2000. *Relaxation projections and the method of moments*, chap. 21 pp. 412-455 in : Dieckmann, U., R. Law, & J.A.J. Metz. *The Geometry of Ecological Interactions. Simplifying spatial complexity*, Cambridge University Press, 564 p.
- [23] Dieckmann, U., R. Law, & J.A.J. Metz (Eds.) 2000. *The Geometry of Ecological Interactions. Simplifying spatial complexity*, Cambridge University Press, 564 p.
- [24] Dower, J.F., T.J. Miller & W.C. Leggett, 1997. The role of microscale turbulence in the feeding ecology of larval fish, *Advances in Marine Biology* **31** : 169-220.
- [25] Durrett R., & S.A. Levin, 1994. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B343**(1305): 329-350.
- [26] Ellner, S., & P. Turchin, 1995. Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time series analysis, *Am. Nat.* **145**(3): 343-375.
- [27] Enserink, M., R. Stone, E. Stokstad, J. Kaiser, E. Finkel, & D. Malakoff, 1999. Biological invaders, *Science, Wash.* **285**(5435): 1834-1843.
- [28] Finkenstädt, B., & B.T. Grenfell, 1998. Empirical determinants of measles metapopulation dynamics in England and Wales, *Proc. R. Soc. Lond.* **B265** : 211-220.
- [29] Finkenstädt, B., M.J. Keeling & B.T. Grenfell, 1998. Patterns of density dependence in measles dynamics, *Proc. R. Soc. Lond.* **B265** : 753-762.
- [30] Gardner, M.R., & W.R. Ashby, 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability, *Nature, Lond.* **228**(5273): 784.
- [31] Giller, P.S., A.G. Hildrew, & D.G. Raffaelli (Eds.), 1994. *Aquatic Ecology. Scale, pattern and process*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 649 p.
- [32] Grenfell, B.T., O.F. Price, S.D. Albon, & T.H. Clutton-Brock, 1992. Overcompensation and population cycles in an ungulate, *Nature, Lond.* **355**(6363) : 823-826.
- [33] Grime, P.J., 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens, *Science, Wash.* **277** (5330): 1260-61.
- [34] Grosholz, E.D., 1996. Contrasting rates of spread for introduced species in terrestrial and marine systems, *Ecology* **77**(6): 1680-1686.
- [35] Gurney, W.S.C., & R.M. Nisbet, 1998, *Ecological Dynamics*, Oxford University Press, 335 p.
- [36] Hadeler, K.P., 1999. *Reaction transport systems in biological modelling*, pp. 95-150 in : *Mathematics Inspired by Biology*, V. Capasso & O. Diekmann (Eds.), Springer, 268 p.
- [37] Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press, 313 p.
- [38] Hart, D.R., & R.H. Gardner, 1997. A spatial model for the spread of invading organisms subject to competition, *J. Math. Biol.* **35**(8): 935-948.
- [39] Hassell, M.P., 2000. *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*, Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, 200 p.
- [40] Hassell, M.P., H.N. Comins & R.M. May, 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics, *Nature, Lond.* **353**(6341): 255-258.
- [41] Hassell, M.P., & H.B. Wilson, 1997. *The dynamics of spatially distributed host-parasitoid systems*, chap. 4, pp. 75-110 in : D. Tilman & P. Kareiva, *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p.
- [42] Hastings, A., 1996. Models of spatial spread: is the theory complete ? *Ecology*, **77**(6): 1675-1679.
- [43] Hastings, A., 1998. Transients in spatial ecological models, pp. 189-198 in : *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag, 230 p.
- [44] Hastings, A., & K. Higgins, 1994. Persistence of transients in spatially structured ecological models, *Science, Wash.* **263**(5150): 1133-1136.
- [45] Hillen, T., 1996. A Turing model with correlated random walk, *J. Math. Biol.* **35**(1) : 49-72.
- [46] Hinckley, S., A.J. Hermann & B.A. Megrey, 1996. Development of a spatially explicit, individual-based model of marine fish early life history, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **139** : 47-68.

- [47] Holmes, E.E., 1993. Are diffusion models too simple ? A comparison with telegraph models of invasion, *Am. Nat.* **142**(5): 779 - 795.
- [48] Hooper, D.U., & P.M. Vitousek, 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes, *Science, Wash.* **277** (5330): 1302-1305.
- [49] Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton, *Am. Nat.* **95** : 137-147.
- [50] Jeltsch, F., M.S. Müller, V. Grimm, C. Wissel, & R. Brandl, 1997. Pattern formation triggered by rare events: lessons from the spread of rabies *Proc. R. Soc. Lond.* **B264** : 495-503.
- [51] Kaneko, K., 1998. *Diversity, stability, and metadynamics: remarks from coupled map studies*, pp. 27-45 in : *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag ed., 230 p.
- [52] Keeling, M.J., D.A. Rand & A.J. Morris, 1997. Correlation models for childhood epidemics, *Proc. R. Soc. Lond.* **B264**(1385): 1149-1156.
- [53] Keeling, M.J., 1999. The effects of local spatial structure on epidemiological invasion, *Proc. R. Soc. Lond.* **B266** : 859-867.
- [54] Keeling, M.J., 1999. Correlation equations for endemic diseases: externally imposed and internally generated heterogeneity, *Proc. R. Soc. Lond.* **B266** : 953-960.
- [55] Klausmeier, C.A., 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation, *Science, Wash.* **284**(5421): 1826-1828.
- [56] Kooijman, S.A.L.M., 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*, Cambridge University Press, 2nd ed., 424 p.
- [57] Kot, M., W.M. Schaffer, G.L. Truty, D.J. Graser & L.F. Olsen, 1988. Changing criteria for imposing order, *Ecol. Modelling* **43** : 75-110.
- [58] Kot, M., M.A. Lewis, P. van den Driessche, 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms, *Ecology* **77**(7): 2027-2042.
- [59] Law, R., & U. Dieckmann, 2000. *Moment approximations of individual-based models*, chap. 14 pp. 252-270 in : Dieckmann, U., R. Law, & J.A.J. Metz, *The Geometry of Ecological Interactions. Simplifying spatial complexity*, Cambridge University Press, 564 p.
- [60] Lebreton, J.-D., & G. Gonzalez-Davila, 1993. An introduction to models of subdivided populations, *Journal of Biological Systems* **1**(4): 389-423.
- [61] Lesieur, M., 1994. *La Turbulence*, Presses Universitaires de Grenoble, Coll. Grenoble Sciences, 262 p.
- [62] Levin, S.A. , & L.A. Segel, 1976. Hypothesis for origin of plankton patchiness, *Nature, Lond.* **259**(5545): 659.
- [63] Levin S.A., & L.A. Segel, 1985. Pattern generation in space and aspect, *SIAM Review* **27**(1): 45-67.
- [64] Levin, S.A., T.M. Powell, & J.H. Steele (Eds.), 1993. *Patch Dynamics, Lecture Notes in Biomathematics*, vol. 96, Springer Verlag, 307 p.
- [65] Levin, S.A., B. Grenfell, A. Hastings & A.S. Perelson, 1997, Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science, *Science, Wash.* **275**(5298): 334-343.
- [66] Lewis, M.A., 1997. *Variability, patchiness, and jump dispersal in the spread of an invading population*, chap. 3, pp. 46-69 in : D. Tilman & P. Kareiva, *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, 368 p.
- [67] Lewis, M.A., & J.D. Murray, 1993. Modelling territoriality and wolf-deer interactions, *Nature, Lond.* **366**(6457): 738-740.
- [68] Lewis, M.A., K.A.J. White & J.D. Murray 1997. Analysis of a model for wolf territories, *J. Math. Biol.* **35**(7): 749-774.
- [69] Maini, P.K., 1999. Mathematical models in morphogenesis, pp. 151-189 in : *Mathematics Inspired by Biology*, V. Capasso & O. Diekmann (Eds.), Springer, 268 p.
- [70] Malchow, H., & N. Shigesada, 1994. Nonequilibrium plankton community structures in an ecohydrodynamic model system, *Nonlinear Processes in Geophysics* **1** : 3-11.

- [71] Mann, K.H., & J.R.N. Lazier, 1996. *Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans*, Blackwell Science, Inc., 2nd ed., 394 p.
- [72] Markus, M., 1992, are one-dimensional maps of any use in ecology ?, *Ecol. Modelling* **63**(1-4): 243-259.
- [73] Maron, J.L., & S. Harrison, 1997. Spatial pattern formation in an insect host-parasitoid system, *Science, Wash.* **278**(5343): 1619-1621.
- [74] May, R.M., 1972. Will a large complex system be stable ?, *Nature, Lond.* **238**(5364): 413-414.
- [75] May, R.M., 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science, Wash.* **186** : 645-647.
- [76] May, R.M., 1975. Deterministic models with chaotic dynamics. *Nature, Lond.* **256** : 165-166.
- [77] May, R.M., 1976. *Review article*. Simple mathematical models with very complicated dynamics, *Nature, Lond.* **261**(5560): 459-467.
- [78] May, R.M., 1985. When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology, *Proc. R. Soc. Lond. B* **228** : 241-266.
- [79] Mayer, D.G., M.G. Atzeni & D.G. Butler, 1993. Spatial dispersal of exotic pests – the importance of extreme values. *Agricultural systems* **43** : 133-144.
- [80] McCallum, H.I., 1992. Effects of immigration on chaotic population dynamics, *J. Theor. Biol.* **154** : 277-284.
- [81] McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate, *Nature, Lond.* **405**(6782): 228-233.
- [82] McGrady-Steed, J., P.M. Harris, & P.J. Morin, 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability, *Nature, Lond.* **390** (6656): 162-165.
- [83] McShane, P.E., K.P. Black, & M.G. Smith, 1988. Recruitment processes in *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda) and regional hydrodynamics in southeastern Australia imply localized dispersal of larvae, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **124**: 175-203.
- [84] Mogilner, A., & L. Edelstein-Kesher, 1999. A non-local model for a swarm, *J. Math. Biol.* **38**(6): 534-570.
- [85] Mollison, D., 1986. Modelling biological invasions: chance, explanation, prediction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B314**(1167): 675-693.
- [86] Murray, J.D., 1989. *Mathematical Biology*, Biomathematics texts, vol. 19, Springer-Verlag ed., 767 p.
- [87] Naeem, S., & S. Li, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability, *Nature, Lond.* **390** (6659): 440-441.
- [88] Nisbet, R.M., & W.S.C. Gurney, 1982. *Modelling Fluctuating Populations*, J. Wiley & Sons ed., 379 p.
- [89] Ochoa, F.L., 1984. A generalized reaction-diffusion model for spatial structures formed by motile cells, *BioSystems* **17** : 35-50.
- [90] Olsen, L.F., & W.M. Schaffer, 1990. Chaos versus noisy periodicity: alternative hypotheses for childhood epidemics, *Science, Wash.* **249**(4968): 499-504.
- [91] Peters, F., & C. Marrasé, 2000. *Review*. Effects of turbulence on plankton: an overview of experimental evidence and some theoretical considerations, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **205**: 291-306.
- [92] Pool, R., 1989. Is it chaos, or is it just noise ? *Science, Wash.* **243**(4887): 25-28.
- [93] Purcell, E.M., 1977. Life at low Reynolds number, *American Journal of Physics* **45**(1): 3-11.
- [94] Purvis, A., & A. Hector, 2000. Getting the measure of biodiversity, *Nature, Lond.* **405**(6782): 212-219.
- [95] Reynolds, C.S., 1994. The role of fluid motion in the dynamics of phytoplankton in lakes and rivers, pp. 141-187 in : *Aquatic Ecology. Scale, pattern and process*, Blackwell scientific publications, Oxford, 649 p.
- [96] Rotenberg, M., 1972. Theory of population transport, *Journal of Theoretical Biology* **37** : 291-305.
- [97] Ruelle, D., 1990. Deterministic chaos: the science and the fiction, *Proc. R. Soc. Lond.* **A427** : 241-248.
- [98] Segel, L.A., 1972. Simplification and scaling, *SIAM Review* **14**(4): 547 - 571.

- [99] Segel, L.A., & J.L. Jackson, 1972. Dissipative structure: an explanation and an ecological example, *J. Theor. Biol.* **37**(3): 545-559.
- [100] Shaw, M.W., 1995. Simulation of population expansion and spatial pattern when individual dispersal distributions do not decline exponentially with distance, *Proc. R. Soc. Lond.* **B259** : 243-248.
- [101] Siegel, D.A., 1998. Resource competition in a discrete environment: why are plankton distributions paradoxical?, *Limnol. Oceanogr.* **43**(6): 1133-1146.
- [102] Solé, R.V., & J. Valls, 1992. On structural stability and chaos in biological systems, *J. theor. Biol.* **155** : 87-102.
- [103] Solé, R.V., J. Valls & J. Bascompte, 1992. Spiral waves, chaos and multiple attractors in lattice models of interacting populations, *Phys. Lett. A* **166** : 123-128.
- [104] Solé R.V., & J. Bascompte, 1998. *Emergent phenomena in spatially extended model ecosystems*, pp. 1-25 in : *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag, 230 p.
- [105] Strickler J.R., 1984. Sticky water: a selective force in copepod evolution, pp. 187-242 in : *Trophic interactions within aquatic ecosystems*, D.G. Meyers & J.R. Strickler eds., AAAS, Washington D.C.
- [106] Sugihara, G., 1994. Nonlinear forecasting for the classification of natural time series, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **A348**(1688): 477-495.
- [107] Sugihara, G., 1995. From out of the blue, *Nature, Lond.* **378**(6557): 559-560.
- [108] Thomas, W.R., M.J. Pomerantz, & M.E. Gilpin, 1980. Chaos, asymmetric growth and group selection for dynamical stability, *Ecology* **6**(6): 1312-1320.
- [109] Tidd, C.W., L.F. Olsen & W.M. Schaffer, 1993. The case for chaos in childhood epidemics. II. Predicting historical epidemics from mathematical models, *Proc. R. Soc. Lond.* **B254**(1341): 257-273.
- [110] Tilman, D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity, *Nature, Lond.* **405**(6782): 208-211.
- [111] Tilman, D. & D. Wedin, 1991. Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass, *Nature, Lond.* **353**(6345): 653-655.
- [112] Tilman, D. & P. Kareiva, 1997. *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press, New Jersey, 368 p.
- [113] Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, & E. Siemann, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes, *Science, Wash.* **277** (5330): 1300-1302.
- [114] Tremblay, M.J., J.W. Loder, F.E. Werner, C.E. Naimie, F.H. Page & M.M. Sinclair, 1994. Drift of sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on Georges Bank: a model study of the roles of mean advection, larval behavior and larval origin, *Deep-Sea Res. II* **41**(1) : 7-49.
- [115] van den Bosch, F., R. Hengeveld & J.A.J. Metz, 1992. Analysing the velocity of animal range expansion, *J. Biogeogr.* **19** : 135-150.
- [116] Veit, R.R., & M.A. Lewis, 1996. Dispersal, population growth, and the Allee effect: dynamics of the house finch invasion of eastern North America, *Am. Nat.* **148**(2): 255-274.
- [117] Wardle, D.A., O. Zackrisson, G. Hörnberg, & C. Gallet , 1997. The influence of island area on ecosystem properties, *Science, Wash.* **277** (5330): 1296-1299.
- [118] White, K.A.J., J.D. Murray & M.A. Lewis, 1996. Wolf-deer interactions: a mathematical model, *Proc. R. Soc. Lond.* **B 263**(1368): 299-305.
- [119] White, K.A.J., M.A. Lewis & J.D. Murray, 1998. *On wolf territoriality and deer survival*, pp. 105-126 in : Bascompte, J., & R.V. Solé, *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*, Springer-Verlag, 230 p.
- [120] Xin, J., 2000. Front propagation in heterogeneous media, *SIAM Review* **42**(2): 167-230.
- [121] Young, E.F., G.R. Bigg, A. Grant, P. Walker, J. Brown, 1998. A modelling study of environmental influences of bivalve settlement in the Wash, England, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **172** : 197-214.