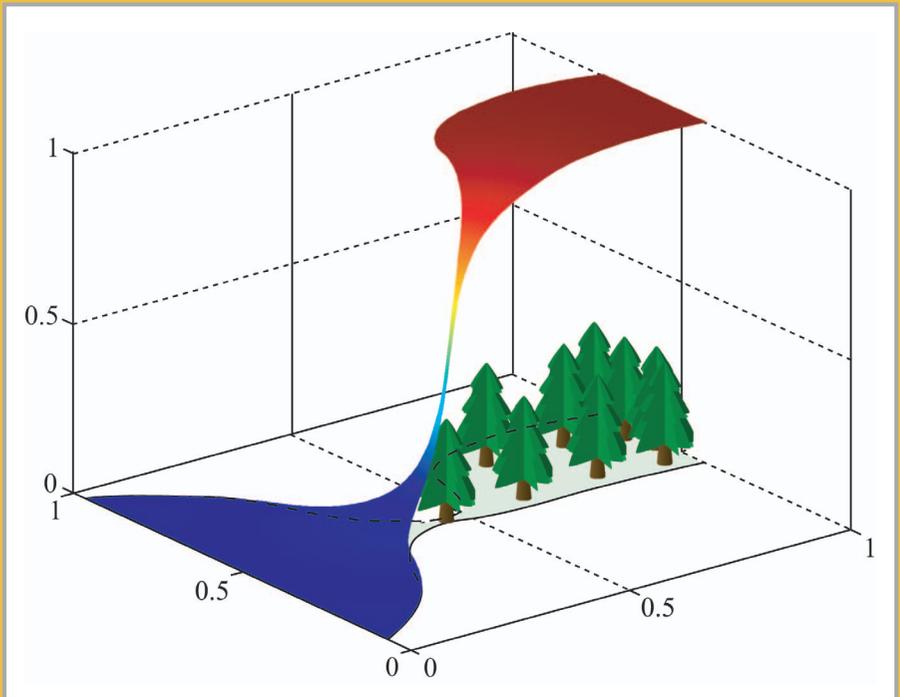


Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale

AVEC
EXERCICES
DIRIGÉS

Lionel Roques



Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale

Lionel Roques

Avec la contribution de Samuel Soubeyrand

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex

ISBN : 978-2-7592-2030-4

© Éditions Quæ, 2013

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

A Sarah, Chloé,
Julie, Thélia, Abéline et Ethan.

Table des matières

Préface	7
Introduction	9
I Modèles d'équations différentielles ordinaires	11
1 Modèles à une seule population	12
1.1 Modèle de Malthus	12
1.2 Modèle logistique	13
1.3 Modèle avec effet Allee	15
1.4 Modèles de prélèvement	17
1.5 Modèles avec effet-mémoire	17
2 Modèles à plusieurs populations en interaction	18
2.1 Modèles du type prédateur-proie	18
2.2 Modèles de compétition du type Lotka-Volterra	19
2.3 Modèles de métapopulations	23
2.4 Modèles SIR	23
II Dispersion diffusive	29
1 Obtention de l'équation de la diffusion <i>via</i> des considérations microscopiques	30
1.1 Marches aléatoires non corrélées	30
1.2 Modèles d'intégré-différence en milieu hétérogène	37
2 Obtention de l'équation de la diffusion <i>via</i> des considérations de flux	39
3 Dimensions supérieures	41
4 Solution de l'équation de la diffusion	43
4.1 Solution fondamentale	44
4.2 Problème à valeur initiale dans \mathbb{R}^d	46
4.3 Problème à valeur initiale dans un domaine borné	48
III Dispersion et croissance : modèles de réaction-diffusion	57
1 Préliminaires mathématiques	59
2 Modèles du type Fisher-KPP	63
2.1 Persistance et valeur propre principale	64

2.2	Problème stationnaire : existence et unicité	66
2.3	Problème d'évolution : persistance et extinction	70
3	Modèles avec effet Allee	73
4	Fronts, ou <i>travelling waves</i>	77
4.1	Modèle de Fisher-KPP	79
4.2	Modèle avec effet Allee fort	84
IV	Persistance, extinction et structure spatiale	
	de l'environnement	91
1	Persistance et propriétés géométriques du domaine	93
1.1	Le cas des coefficients constants	93
1.2	Coefficient $r(x)$ non constant	98
2	Amplitude des hétérogénéités	100
3	Distribution spatiale des hétérogénéités et fragmentation	104
3.1	Réarrangements de Schwarz et de Steiner	105
3.2	Egalités et inégalités de réarrangement	106
3.3	Effet des réarrangements sur la fragmentation et la persistance	113
V	Dynamique spatio-temporelle de fractions génétiques	
	neutres	121
1	Décomposition de la solution d'un modèle en fractions neutres	123
2	Dynamique de la diversité pour un terme de réaction du type Fisher-KPP	125
2.1	Dynamique de la diversité dans un front de colonisation	126
2.2	Invasion d'un domaine 2D	129
3	Rôle de l'effet Allee	130
3.1	Le cas des fronts de colonisation	130
3.2	Invasion d'un domaine 2D	132
VI	Problèmes inverses et estimation de paramètres	135
1	Détermination de coefficients à partir de données exactes	136
2	Estimation des coefficients d'EDO et EDP à partir d'observations bruitées	141
2.1	La modélisation et la statistique	141
2.2	L'estimation bayésienne des inconnues	142
2.3	Application au modèle logistique	144
2.4	Application à un modèle de réaction-diffusion	147
	Bibliographie	159
	Notations	171
	Index	172

Préface

Ces cinquante dernières années ont vu se développer en écologie un intérêt croissant pour l'étude des patrons et des processus explicitement spatialisés, reconnaissant ainsi l'importance de la structuration des populations et leurs réponses aux hétérogénéités spatiales de l'environnement. Cet intérêt pour l'écologie spatiale, initié par la théorie de la biogéographie insulaire de Mac Arthur et Wilson, s'est ensuite traduit par le développement de la théorie des métapopulations, puis l'écologie du paysage, la génétique du paysage, l'épidémiologie du paysage ou encore l'écologie du mouvement.

Le souci de spatialiser les méthodes d'analyse et les modèles de l'écologie a encore été renforcé récemment par plusieurs questions sociétales à fort enjeu environnemental. Effets de la fragmentation des milieux naturels liée à l'anthropisation croissante, colonisation de nouveaux milieux par des espèces envahissantes introduites, propagation d'épidémies, gestion des milieux agricoles et de la biodiversité associée à l'échelle des paysages et non plus à l'échelle de la parcelle ; autant de questions qui font intervenir des processus biologiques spatialisés.

Si elle s'est beaucoup construite sur l'analyse statistique des patrons spatiaux, l'écologie spatiale a aussi besoin de modèles de mécanismes pour décrire les dynamiques spatio-temporelles qui sont à l'origine de ces patrons. Les modèles de métapopulations sont l'exemple parfait du type de modèles conceptuels particulièrement utiles en écologie. Ils sont mathématiquement simples et robustes : reposant sur peu de paramètres, ils modélisent un problème général sans chercher à être précis. Ils sont donc mobilisables pour répondre à de multiples questions : comprendre la dynamique des populations mais aussi la génétique des populations ou les conséquences écologiques et évolutives de la structuration spatiale des habitats. Finalement, on peut s'appuyer sur ces modèles robustes et les spécifier en modèles plus réalistes (même si c'est plus coûteux numériquement et en nombre de paramètres) pour répondre à des questions appliquées en biologie de la conservation ou en gestion des invasions biologiques.

Les modèles de réaction-diffusion, et notamment les fronts de colonisation qui en résultent, sont le pendant des modèles de métapopulation pour l'analyse des dynamiques spatio-temporelles en milieux continus. Leur introduction dans des ouvrages majeurs comme ceux d'Okubo (1980), Shigesada et Kawasaki (1997), Okubo et Levin (2002) ou Turchin (1998 ; 2003) ont ouvert la voie à de nombreux résultats et applications, essentiellement concernant la dynamique des populations. Ils restent encore peu utilisés en génétique des populations, alors même que Fisher avait introduit le célèbre modèle Fisher-KPP en 1937 pour modéliser l'avancée d'un gène sélectionné dans une population.

Cet ouvrage en français de Lionel Roques offre une parfaite introduction à ces modèles de réaction-diffusion et, plus généralement, à l'utilisation des modèles mathématiques d'équations aux dérivées partielles pour traiter des questions d'écologie et de biologie des populations. En couvrant une très large gamme de modèles (avec et sans prise en compte de l'espace), il présente, avec le souci des applications biologiques, les briques possibles pour assembler un modèle de population. Avec une grande rigueur mathématique, il détaille ensuite la construction et l'analyse des principaux modèles d'équations aux dérivées partielles : les modèles de réaction-diffusion en milieux homogènes et hétérogènes. Finalement, les chapitres V et VI présentent des résultats plus récents sur des sujets encore très ouverts : la propagation spatiale de la diversité et la relation entre les modèles d'équations aux dérivées partielles et les données (problèmes inverses et estimation statistique des paramètres).

Ce livre devrait toucher un large public et avoir un impact pour les développements de la modélisation mathématique en écologie spatiale. Par ses aspects pédagogiques et sa rigueur mathématique, il est principalement destiné aux étudiants de troisième cycle en filière mathématique. Espérons qu'ils se convertissent aux questions de la biologie des populations et de l'écologie à la lecture de cet ouvrage. Mais ce livre est également parfait pour initier des chercheurs écologistes soucieux de développer des modèles théoriques aux bases mathématiques solides. Enfin, espérons qu'il servira de fondation pour les nombreuses études de biologie des populations qui développent des modèles intégrateurs, souvent individus-centrés, intégrant de nombreux processus et paramètres.

Etienne Klein
Directeur de l'unité Biostatistique et Processus Spatiaux
INRA PACA

Introduction

L'objectif principal de ce livre est de fournir des clefs qui permettront d'utiliser efficacement les modèles basés sur les équations différentielles et cela en vue de répondre à des problématiques modernes d'écologie des populations. Ces modèles vont des équations différentielles ordinaires (EDO) linéaires du premier ordre aux équations aux dérivées partielles (EDP) non linéaires. Une présentation exhaustive de l'ensemble de ces modèles et de leurs propriétés nécessiterait bien sûr plusieurs ouvrages ; ce livre se propose donc de présenter les modèles les plus courants et les plus utiles pour le modélisateur et de décrire leurs propriétés les plus remarquables dont certaines établies très récemment.

La présentation choisie se veut constructive. La plupart des modèles présentés dans ce livre sont construits en se basant sur des mécanismes physiques ou biologiques. Cette présentation a l'avantage de donner au lecteur une intuition lui permettant d'anticiper le comportement d'une équation en revenant aux mécanismes qu'elle décrit. Ainsi, les conditions au bord du domaine de Dirichlet et de Neumann sont vues comme des conditions absorbantes et réfléchissantes, le Laplacien et le produit de convolution sont interprétés comme des opérateurs de dispersion, les non-linéarités bistables correspondent à un effet Allee... Cette approche pourra donc aider le mathématicien à établir des conjectures. Elle aidera également le biologiste à construire des modèles en utilisant des outils mathématiques avancés.

Le Chapitre I fait un bref inventaire des modèles d'équations différentielles ordinaires les plus classiques. Ces modèles sont généralement non spatialisés, et décrivent la croissance d'une ou plusieurs populations en écrivant une relation entre la variation instantanée de la taille de population et les termes de naissance et de mortalité. Dans le Chapitre II, nous nous intéressons à l'équation de la diffusion, appelée également équation de la chaleur. Nous décrivons plusieurs mécanismes microscopiques permettant d'aboutir à cette équation et nous en donnons une solution analytique. L'équation de la diffusion présentée dans le Chapitre II décrit la dispersion d'individus, mais ne prend pas en compte les événements de naissance et de mortalité. Les équations de réaction-diffusion présentées dans le Chapitre III combinent les termes de croissance des EDO du Chapitre I avec les termes de dispersion des EDP présentées dans le Chapitre II. Les résultats présentés dans le Chapitre III donnent les bases permettant d'analyser l'effet de différents facteurs sur la persistance d'une population dans un environnement spatialement hétérogène. Nous montrons également comment les fronts de colonisation, ou *travelling waves*, interviennent dans la modélisation d'événements de colonisation. Dans le Chapitre IV, nous nous intéressons au rôle des hétérogénéités spatiales, et en particulier à la fragmentation de l'habitat. Les résultats du précédent chapitre, couplés à des inégalités

de symétrisation, nous permettent de comparer différents habitats en termes de persistance d'une population modélisée par une équation de réaction-diffusion. Dans le Chapitre V, nous présentons une méthode permettant d'étudier facilement, analytiquement et/ou numériquement, la dynamique de la diversité génétique au sein d'une population dont l'évolution spatio-temporelle est modélisée par une équation de réaction-diffusion. Enfin, le Chapitre VI est consacré à l'estimation des paramètres d'EDO et d'EDP. Une première partie étudie la notion de problème inverse, et décrit un résultat de détermination exacte d'un coefficient d'une EDP de réaction-diffusion à partir de mesures idéales de la solution de cette équation. La seconde partie du Chapitre VI s'intéresse au cas plus réaliste d'observations bruitées, et propose une approche permettant d'estimer les coefficients d'équations de réaction-diffusion à partir de telles observations.

Chaque chapitre se termine par une série d'exercices en rapport avec les notions présentées. L'objectif de cet ouvrage étant avant tout pédagogique, il ne propose pas de bibliographie exhaustive relative aux résultats annoncés. Toutefois, à la fin de chaque chapitre, quelques références (essentiellement des livres et articles en anglais) sont fournies afin de proposer au lecteur d'approfondir les résultats présentés.

Nous remercions l'Agence Nationale de la Recherche (projet MACBI), l'European Research Council (projet ReaDi) ainsi que l'Institut National de la Recherche Agronomique et son département de Mathématiques et Informatique Appliquées pour leur participation au financement de cet ouvrage. Nous tenons également à remercier chaleureusement Michel Cristofol, Jimmy Garnier et François Hamel pour leur relecture et leurs corrections ainsi que Sylvie Blanchard pour sa participation à l'édition de cet ouvrage.

Chapitre I

Modèles d'équations différentielles ordinaires

En dynamique des populations, les modèles d'équations différentielles ordinaires (EDO) sont utilisés pour décrire l'évolution au cours du temps de la taille d'une ou plusieurs populations d'individus. Dans ces modèles, l'unique variable est le temps. Ainsi, dans chacune des populations modélisées, chaque individu interagit avec tous les autres individus. Bien que cette hypothèse soit peu réaliste, les modèles d'EDO trouvent toute leur utilité dans la compréhension du fonctionnement de systèmes biologiques et sont encore très utilisés. Une de leurs principales forces réside dans leur facilité de mise en œuvre, sur la base de considérations mécanistes. Leur résolution numérique est également aisée, même dans le cas d'un grand nombre de populations en interaction.

Ce chapitre est composé de deux parties. La première partie présente des modèles à une seule population. Cette partie débute par la construction du modèle le plus simple, l'équation de Malthus. S'ensuivent des modèles plus sophistiqués, prenant en compte différents types d'interactions entre les individus. La seconde partie de ce chapitre est dédiée à la présentation des classes les plus classiques de modèles multi-espèces. Le but de ce chapitre est essentiellement de se familiariser avec les termes de croissance (natalité et mortalité) intervenant dans les modèles d'EDO et de fournir au lecteur un inventaire des modèles les plus classiques.

1 Modèles à une seule population

Dans ces modèles, de la forme :

$$\begin{cases} N'(t) = f(N(t)), & t \in [0, T[, \\ N(0) = N_0 \geq 0, \end{cases} \quad (\text{I.1})$$

l'inconnue est la taille de la population $N(t)$ à chaque instant $t > 0$. La quantité N_0 correspond à la taille initiale de la population. La fonction $f \in C^1(\mathbb{R})$ est appelée *fonction de croissance* de la population, bien qu'elle puisse aboutir à une croissance ou une décroissance de la taille de la population. L'hypothèse de régularité sur la fonction f permet, grâce au théorème de Cauchy-Lipschitz, de garantir l'existence d'un intervalle de temps $[0, T[$ sur lequel la solution de (I.1) existe et est unique. Suivant la fonction f , cet intervalle de temps peut être fini ou infini. Les exemples de fonctions f donnés dans ce chapitre sont tels que $T = +\infty$. D'autres exemples, comme $f(N) = N^2$, peuvent conduire à une "explosion" de la solution en temps fini.

1.1 Modèle de Malthus (Malthus, 1798)

Considérons un petit intervalle de temps δt . En supposant que les nombres de naissances et de morts par unité de temps, que nous notons respectivement nb naissances t^{-1} et nb morts t^{-1} , sont constants pendant δt , nous obtenons :

$$N(t + \delta t) - N(t) = \text{nb naissances } t^{-1} \times \delta t - \text{nb morts } t^{-1} \times \delta t.$$

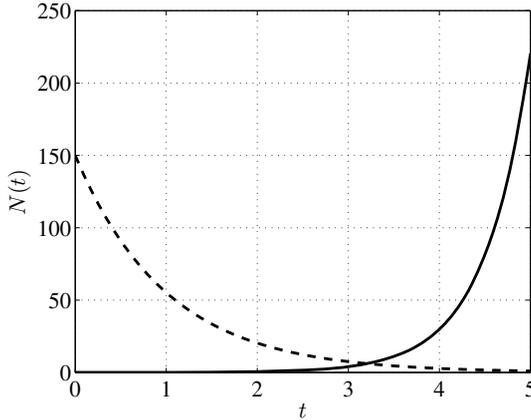


Figure I.1. Solutions du modèle de Malthus. Courbe continue : avec $N_0 = 0.01$ et $r = 2$; tirets : avec $N_0 = 150$ et $r = -1$.

Ainsi, en passant à la limite $\delta t \rightarrow 0$, on obtient :

$$N'(t) = \text{nb naissances } t^{-1} - \text{nb morts } t^{-1}.$$

Si l'on suppose que les nombres de naissances et de morts sont proportionnels à la taille de la population, on obtient :

$$N'(t) = a N(t) - b N(t) = (a - b)N(t),$$

où $a > 0$ et $b > 0$ correspondent respectivement aux taux de natalité et de mortalité, et $r = a - b$ aux taux de croissance de la population. Soit N_0 la population initiale (*i.e.*, à $t = 0$). On obtient finalement :

$$N(t) = N_0 e^{r t}.$$

C'est le modèle d'EDO le plus simple. Il peut être utilisé pour modéliser le début d'une colonisation par exemple, quand les individus sont encore peu nombreux. Cependant, ce modèle est généralement peu réaliste en temps grand quand $r > 0$ car, ne prenant pas en compte la compétition entre les individus pour la ressource, il conduit à une croissance exponentielle de la taille de la population (Fig. I.1).

1.2 Modèle logistique (Verhulst, 1838)

Revenons à l'équation

$$N'(t) = \text{nb naissances } t^{-1} - \text{nb morts } t^{-1}.$$

Pour prendre en compte des phénomènes de compétition, on suppose cette fois que le taux de mortalité augmente avec la taille de la population : b devient $b(N) = b_0 + b_1 N$, où $b_1 > 0$. On obtient ainsi :

$$N'(t) = aN - (b_0 + b_1 N)N,$$

soit

$$N'(t) = (a - b_0)N \left[1 - \frac{b_1}{a - b_0}N \right].$$

En posant $r = a - b_0$ et $K = \frac{a - b_0}{b_1}$, on obtient :

$$N'(t) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad t \geq 0, \quad (\text{I.2})$$

qui est la forme classique de l'équation logistique (on suppose ici que $r > 0$).

Définition 1 *On appelle taux de croissance intrinsèque de la population le coefficient r . Ce taux est intrinsèque au sens où il correspond au taux de croissance de la population en l'absence de compétition. Le coefficient K est la capacité d'accueil du milieu (exprimée en nombre d'individus).*

Le modèle (I.2) est un des modèles d'EDO les plus complexes pour lesquels on peut encore calculer une solution analytique (voir l'Exercice 1) :

$$N(t) = \frac{KN_0e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)}, \quad \text{pour } t \geq 0. \quad (\text{I.3})$$

Rappelons la définition d'une *solution stationnaire* d'un modèle d'EDO :

Définition 2 *Une solution stationnaire du modèle (I.1) est une solution ne dépendant pas de t . Une solution constante N^* est donc stationnaire si et seulement si elle vérifie $f(N^*) = 0$.*

Dans le cas du modèle (I.2), les solutions stationnaires sont donc 0 et K . Dans l'étude d'un modèle d'EDO, la *stabilité* des états stationnaires est une question cruciale, car elle renseigne sur le comportement du modèle pour des données initiales au voisinage de ces états.

Définition 3 *S'il existe un voisinage V de N^* tel que, pour tout N_0 dans $V \cap \mathbb{R}_+$, la solution de $N' = f(N)$ et $N(0) = N_0$ converge vers N^* quand $t \rightarrow +\infty$, la solution stationnaire N^* est dite localement stable. Sinon N^* est instable.*

La stabilité des états 0 et K peut être étudiée directement en utilisant la formule (I.3). Une autre façon, plus générique, d'étudier la stabilité des états stationnaires consiste simplement en l'étude du signe de f (Fig. I.2, (a)). Ainsi, on observe facilement que 0 est instable et que K est stable. Finalement, quelle que soit la taille initiale de la population $N_0 > 0$, celle-ci convergera vers la capacité d'accueil du milieu en temps grand (Fig. I.2, (b)).

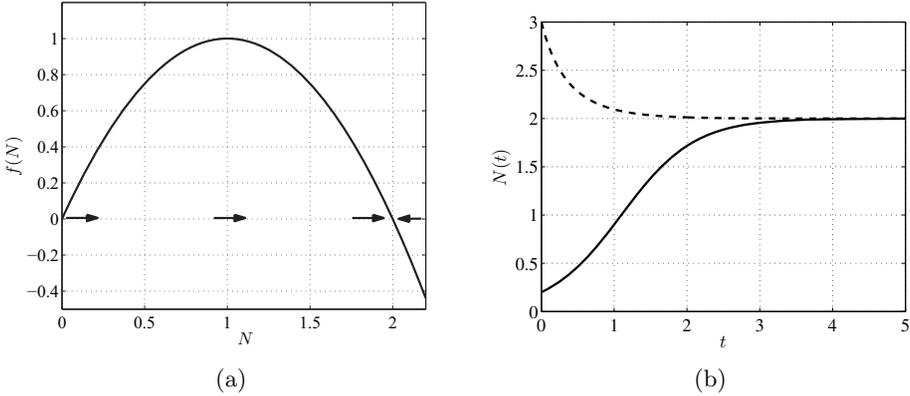


Figure I.2. (a) : Etude graphique de la stabilité des états stationnaires de l'équation (I.2). Là où $f(N)$ est positive, $N' = f(N)$ est positif, et donc la fonction N est croissante. Cela est représenté par une flèche vers la droite. Quand $f(N) < 0$, N est décroissante, ce qui est représenté par une flèche vers la gauche. Les états stationnaires stables se localisent facilement en suivant la direction indiquée par les flèches. (b) : Solution du modèle (I.2), à partir de deux données initiales, $N_0 = 0.2$ et $N_0 = 3$. Dans les deux cas, $r = 2$ et $K = 2$.

1.3 Modèle avec effet Allee

Définition 4 Dans un modèle $N' = f(N)$, on appelle *taux de croissance per capita* la fonction $g(N)$ définie par $g(N) = f(N)/N$ pour $N > 0$ et $g(0) = f'(0)$. Cela correspond au *taux de croissance moyen par individu*.

Dans le cas logistique, on a $f(N)/N = r(1 - N/K)$. Le taux de croissance *per capita* est donc d'autant plus grand que la population est petite. C'est tout à fait logique au vu des hypothèses qui nous ont permis de construire le modèle logistique : à faible population, le taux de mortalité est plus faible car la ressource disponible par individu est plus importante. Cependant, cette approche manque de réalisme dans de nombreuses situations. Pour plusieurs raisons, le taux de croissance *per capita* n'est pas toujours une fonction décroissante de la taille de population N . Voici quelques raisons pouvant entraîner une baisse du taux de croissance *per capita* pour des valeurs petites de N :

- une difficulté à trouver des partenaires à faible densité ;
- la consanguinité (autofécondation chez les végétaux) ;
- une moins bonne résistance aux phénomènes climatiques extrêmes (processionnaire du pin, manchots).

En référence à l'ouvrage d'Allee (1931) sur la coopération entre individus, on parle dans ce cas d'*effet Allee*.

Définition 5 On dit qu'il y a un *effet Allee* si le *taux de croissance per capita* n'atteint pas son maximum quand $N = 0$. S'il est négatif pour des valeurs de

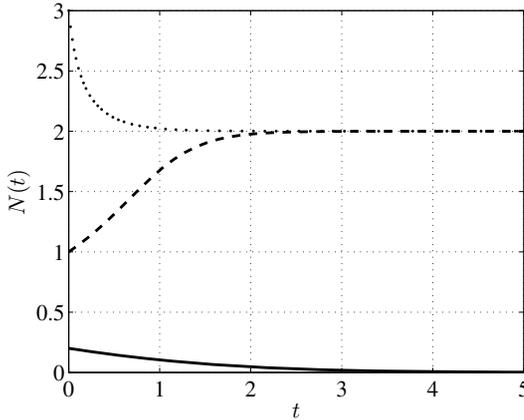


Figure I.3. Solution de l'équation avec effet Allee $N' = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - \rho)$, avec $r = 2$, $K = 2$ et $\rho = 0.5$. Courbe continue : $N_0 = 0.2$; tirets : $N_0 = 1$; pointillés : $N_0 = 3$.

N petites, on parle d'effet Allee fort. Sinon, c'est un effet Allee faible.

Considérons la fonction de croissance

$$f(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - \rho), \quad (\text{I.4})$$

avec $\rho \in [0, K[$. Elle modélise une croissance avec effet Allee fort dans le cas $\rho > 0$ et effet Allee faible dans le cas $\rho = 0$. Dans le cas $\rho > 0$, l'effet Allee est d'autant plus fort que ρ est grand, au sens où ρ est la taille critique de la population en dessous de laquelle la fonction de croissance $f(N)$ devient négative. Les états stationnaires de l'équation $N' = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - \rho)$ sont 0 , ρ et K . Une étude graphique comme celle menée dans le cas logistique montre facilement que les états stationnaires 0 et K sont stables, tandis que l'état ρ est instable quand $\rho > 0$. Pour cette raison, on qualifie souvent cette équation de *bistable*. Les solutions de l'équation $N' = f(N)$ sont représentées sur la Fig. I.3 pour plusieurs valeurs de la donnée initiale N_0 . De façon intéressante, on peut noter que certaines solutions sont en effet attirées par l'état 0 . En fait, on démontre facilement (voir Exercice 2) qu'une population de taille initiale strictement inférieure à ρ convergera vers 0 . En revanche, si sa taille initiale est strictement supérieure à ρ , elle convergera vers K , comme dans le cas logistique.

Remarque 1 De nombreuses autres fonctions permettent de modéliser un effet Allee. Toutefois, la forme (I.4) est la plus généralement utilisée dans le domaine des EDO et EDP.

1.4 Modèles de prélèvement

Les modèles de prélèvement sont couramment utilisés en gestion de pêcheries. Dans ces modèles, on suppose qu'en l'absence de prélèvement la taille de la population vérifie une EDO de la forme (I.1), avec $f(0) = 0$. Afin de modéliser le prélèvement d'individus dans cette population, on soustrait un terme au membre de droite de cette équation. Les deux modèles les plus classiques sont les suivants.

Le modèle à effort de prélèvement constant. Dans ce modèle, le terme de prélèvement est proportionnel à la taille de la population :

$$N' = f(N) - EN.$$

La constante $E > 0$ correspond à l'effort de prélèvement. Dans le cas de la pêche en mer, par exemple, cet effort de prélèvement est déterminé par le nombre de chalutiers et leur capacité de prélèvement. L'effort étant fixé, on suppose que le nombre d'individus capturés par unité de temps est proportionnel à la taille de la population. Avec ce modèle, la récolte entre deux instants t_0 et t_1 est égale à

$$\int_{t_0}^{t_1} EN(s) ds.$$

Le modèle de prélèvement avec quota. Ici, le terme de prélèvement est constant :

$$N' = f(N) - \delta, \text{ pour } N \geq 0.$$

Cela signifie que l'effort de prélèvement est adapté à chaque instant pour atteindre le quota δ . Dans certaines situations, ce modèle peut aboutir à des valeurs négatives de $N(t)$, ce qui signifie que la population s'est éteinte en un temps fini. On peut alors définir le temps d'extinction de la population : $T_{ex} = \sup\{t > 0 \mid N(t) > 0\}$. Pour des temps $t_0 < t_1 < T_{ex}$, la récolte entre t_0 et t_1 est égale à $\delta(t_1 - t_0)$.

1.5 Modèles avec effet-mémoire

Pour différentes raisons, la valeur de $N'(t)$ peut dépendre non seulement de $N(t)$ mais aussi de $N(s)$ pour $s < t$. De façon générale, pour une fonction $\beta \geq 0$, à support dans \mathbb{R}_- et vérifiant $\int_{-\infty}^0 \beta(s) ds = 1$, on pose :

$$H[N](t) = \int_{-\infty}^t \beta(s-t) N(s) ds.$$

La fonction $H[N](t)$ correspond à l'*histoire* de N dans la période précédant le temps t . Un modèle avec effet-mémoire peut s'écrire :

$$N'(t) = f(N(t), H[N](t)), \quad t \in [0, T[,$$

sa forme est donc différente de la forme (I.1). D'autre part, pour que le modèle soit bien posé, la donnée initiale doit correspondre à une fonction définie entre 0 et la borne inférieure du support de β .

Exemple Existence d'une phase juvénile sans reproduction. Les individus deviennent féconds après $\alpha > 0$ années. On pose $\beta(s) = \delta_{s=-\alpha}$, où $s \mapsto \delta_{s=-\alpha}$ est la distribution de Dirac. On obtient ainsi l'équation à retard :

$$\begin{cases} N'(t) = f(N(t), N(t - \alpha)), & t \in [0, T[, \\ N(s) = N_0(s), & s \in [-\alpha, 0]. \end{cases} \quad (\text{I.5})$$

2 Modèles à plusieurs populations en interaction

Ces modèles sont également de la forme :

$$\begin{cases} N'(t) = F(N(t)), & t \in [0, T[, \\ N(0) = N_0. \end{cases} \quad (\text{I.6})$$

Ici l'inconnue $N = (N_1, \dots, N_k)$ est un vecteur de \mathbb{R}^k ($k \geq 2$) décrivant les tailles de k populations éventuellement en interaction. La fonction $F = (f_1, \dots, f_k) \in C^1(\mathbb{R}^k, \mathbb{R}^k)$ décrit la croissance de chaque population, ainsi que les interactions entre populations. Sous cette hypothèse, le théorème de Cauchy-Lipschitz garantit à nouveau l'existence d'un intervalle de temps $[0, T[$ sur lequel la solution de (I.6) existe et est unique.

2.1 Modèles du type prédateur-proie (Lotka, 1925 ; Volterra, 1926)

Ces modèles décrivent les interactions entre une population de proies et une population de prédateurs. Les inconnues sont le nombre de proies $N_1(t)$ et le nombre de prédateurs $N_2(t)$. Le modèle initialement décrit par Lotka et Volterra est le suivant :

$$\begin{cases} N'_1 = r_1 N_1 - \alpha_{12} N_1 N_2, \\ N'_2 = -r_2 N_2 + \alpha_{21} N_1 N_2, \end{cases} \quad (\text{I.7})$$

avec $r_1, r_2 > 0$ et $\alpha_{12}, \alpha_{21} > 0$. On a ici une croissance malthusienne de la proie, en l'absence de prédateurs. En l'absence de proie, la population de prédateurs décroît exponentiellement. Les interactions sont décrites en supposant que la prédation réduit le taux de croissance intrinsèque de la proie, proportionnellement au nombre de prédateurs N_2 , et que la capture de proies fait croître le taux de croissance intrinsèque du prédateur, proportionnellement au nombre de proies N_1 .

Ce modèle est simpliste mais d'un grand intérêt théorique. Ainsi, l'étude de ce système permet de conclure que les interactions entre deux populations permettent de générer des dynamiques périodiques en temps. Il n'est donc