

Avant-propos

Ce livre s'adresse à des étudiants ou des chercheurs qui ont le bagage mathématique d'une école d'ingénieur ou d'une licence de mathématique et qui ont un intérêt pour la théorie écologique. Avoir un bagage mathématique veut dire avoir rencontré certains objets mathématiques mais ne veut pas nécessairement dire avoir conservé la familiarité de leur pratique. Comme nous espérons intéresser des lecteurs qui souhaitent connaître les raisons mathématiques qui expliquent certains phénomènes mais n'entendent pas nécessairement pratiquer eux-mêmes les mathématiques en question nous avons essayé, dans la mesure du possible, d'éviter les développements techniques qui rebutteraient de tels lecteurs. Dans le même esprit nous avons illustré tous les résultats par de nombreuses simulations. Pour le lecteur qui souhaiterait poursuivre sur les aspects mathématiques, nous proposons des pistes de lecture dans les commentaires bibliographiques qui accompagnent les chapitres.

La *dynamique des populations* est l'étude mathématique de certains modèles de l'évolution des tailles des populations proposés par la théorie écologique. C'est un sujet extrêmement vaste. On peut distinguer deux grandes classes de modèles : les modèles *déterministes* et les modèles *stochastiques*. Le présent ouvrage ne s'intéressera qu'aux modèles déterministes à une petite exception près que nous préciserons dans un instant.

La théorie mathématique des modèles déterministes de dynamique des populations couvre encore à elle seule un champ considérable que nous pouvons plus ou moins décrire par ordre de complexité mathématique croissante :

- 1) croissance d'une espèce isolée ;
- 2) interaction de deux espèces (relation de prédation ou de compétition) ;
- 3) interaction de plus de deux espèces et plus de deux niveaux trophiques (compétition, prédation, mutualisme, etc.) ;

- 4) modèles incluant de la migration entre deux sites ou plus ;
- 5) modèles spatialisés décrits par des équations aux dérivées partielles ;
- 6) modèles incluant des retards ;
- 7) etc.

Comme l'on peut s'y attendre, ce sont les modèles les plus simples qui ont retenu le plus tôt l'attention des mathématiciens, tels que Fibonacci (1170-1245), Euler (1707-1783) et Verhulst (1804-1849). Plus tard au début du XX^e siècle une grande attention s'est portée sur le point deux où s'illustreront de grands noms tels que Lotka, Volterra, Gause et Kolmogorov dont les travaux seront commentés, repris, améliorés, précisés dans les années 1950-1970 par toute une armée de scientifiques, écologues et mathématiciens, si nombreux qu'il est impossible de tenter de les citer tous. C'est ce champ précis qui est abordé dans le présent ouvrage sous l'angle de la relation proie-prédateur (ressource-consommateur).

On peut se demander quel est l'intérêt d'écrire un livre uniquement consacré à ce simple sujet qui semble bien dépassé maintenant ? En voici la raison.

Il se trouve que se sont produits, à peu d'années de distance, deux événements, le premier dans le domaine de la théorie qualitative des équations différentielles, le second dans la théorie écologique, qui nous obligent à reconsidérer un certain nombre de questions de base.

– Le premier événement, au tournant des années 1970, est la mise en évidence par E. Benoit, J-L Callot, F. Diener et M. Diener [BEN 81], sur une des plus classiques des équations de la physique, l'équation de Van der Pol, de solutions d'un type nouveau qui avaient échappé aux investigations, peut-être à cause de leur très grande instabilité. Ces solutions, qui ont le nom bizarre de « solution-canard », sont présentes dans un système d'équations différentielles dès que deux échelles de temps sont présentes, ce qui est bien le cas dans la relation proie-prédateur.

– Le second événement, un peu moins de dix ans plus tard, est la remise en question par l'écologie théorique de la vision de la relation proie-prédateur comme dépendant de la concentration globale des proies par une vision où elle dépend de la quantité de proies à disposition de chaque prédateur : c'est le modèle *ratio-dépendant* de R. Arditi et L. Ginzburg [ARD 89].

Ces deux événements justifient à eux seuls le réexamen de ces questions classiques, mais il existe une raison supplémentaire d'y procéder : les possibilités de simulation offertes par les ordinateurs personnels. Lorsque la théorie nous dit que les solutions convergent vers un équilibre ou une solution périodique, il est instructif d'observer comment cette convergence a lieu dans la pratique. Ainsi nous verrons que des modèles aux paramètres tout à fait raisonnables produisent des solutions qui, avant de

rejoindre un équilibre, peuvent prendre des valeurs aussi déraisonnables que 10^{-24} ce qui, si une unité représente une population de 10^6 individus (par exemple des re-nards), veut dire que nous sommes en train de parler d'un 10^{-18e} d'individus, soit d'un *atto-fox* [MOL 91] ce qui est évidemment absurde. Mais la difficulté commence bien avant cette petite portion d'individu. Il n'est, en effet, pas possible de modéliser des évolutions de population d'un petit nombre d'individus avec des équations différentielles : il faut recourir à des modèles probabilistes. Nous n'aborderons pas les modèles probabilistes mais nous délimiterons soigneusement les limites de validité de nos modèles déterministes, ce qui nous obligera à parler un tout petit peu de processus aléatoires. On peut aussi se demander pourquoi ce livre figure dans une série consacrée au chémostat.

Les dispositifs de culture en continu permettent d'observer et de contrôler l'évolution d'un grand nombre d'espèces en interaction. Lorsqu'en microbiologie, on observe la compétition de deux espèces comme dans les célèbres expériences de Hansell et Hubbel [HAN 80], l'ordre de grandeur du nombre des individus dans les populations est très élevé, un des plus élevé qu'il soit possible d'observer dans un écosystème. Donc, s'il faut chercher de la pertinence à des modèles déterministes de dynamique des populations, c'est bien dans les écosystèmes microbiens que l'on risque de la trouver.

Le chapitre 1 est consacré à la description, dans l'ordre de leur apparition, des modèles les plus célèbres, Verhulst, Lotka, Volterra, Gause, Rosenzweig-MacArthur, Arditi-Ginzburg. Le chapitre 2 traite précisément de la relation « proie-prédateur » (ou « ressource-consommateur ») avec une comparaison des propriétés des modèles « ressource-dépendants », d'une part, « ratio-dépendants » d'autre part. Au chapitre 3, nous aborderons la question de la compétition pour une ressource et nous examinerons plus particulièrement ce qu'il est convenu d'appeler depuis Hardin [HAR 60] le *principe d'exclusion compétitive*. Le chapitre 4 est consacré au problème *atto-fox* que nous venons d'évoquer, donc aux limites de nos modèles déterministes.

Il n'existe pas à l'heure actuelle d'ouvrage didactique sur la théorie des « canards » s'adressant au public que nous espérons toucher. C'est pourquoi, pour les lecteurs qui voudraient aller un peu plus loin sur cette question que les arguments heuristiques que nous avançons aux chapitres précédents, nous avons rédigé un chapitre 5 de *compléments mathématiques*. Nous rappelons dans une annexe le vocabulaire de base de la théorie des équations différentielles et nous donnons quelques précisions sur les équations différentielles à second membre discontinu.

Remerciements

L'auteur remercie Jérôme Harmand, Alain Rapaport et Tewfik Sari pour une longue et chaleureuse collaboration sans laquelle ce livre n'aurait pas vu le jour.