
1. Introduction :

Dans cet article, nous présentons la méthode d'agrégation des variables et son application dans le domaine de la dynamique des populations. Cette méthode a été développée dans le cadre des équations différentielles ordinaires [4], des systèmes discrets [7] et dans le cas des systèmes d'équations aux dérivées partielles [1] et [6].

Dans ce travail nous allons nous focaliser sur les systèmes en temps continu et plus précisément sur des équations différentielles ordinaires EDOs. Nous présentons deux exemples dans le domaine de la dynamique des populations. Il s'agit de deux modèles proie-prédateur spatialisés. Nous faisons l'hypothèse que la dynamique de migration se fait à une échelle de temps plus rapide que la dynamique de croissance et de prédation des sous-populations sur les sites.

Les deux modèles d'application qui seront présentés diffèrent par leurs taux de migration entre les sites. Dans le premier modèle les taux de migration sont supposés constants, tandis que dans le second, les taux de migration vont être densité-dépendants. Le fait de considérer deux échelles de temps différentes nous permet d'appliquer la méthode d'agrégation des variables et d'aboutir à un modèle global gouvernant la dynamique de quelques variables macroscopiques à une échelle de temps lente.

Dans le premier modèle, nous montrons qu'il existe un équilibre proie-prédateur qui, lorsqu'il est positif est globalement asymptotiquement stable.

Dans le deuxième modèle, la prise en compte d'une migration densité-dépendante fait émerger d'autres comportements au niveau des populations. L'étude numérique entreprise dans ce cas montre l'existence d'un cycle limite stable. Ces deux exemples illustrent comment les comportements individuels rapides peuvent émerger au niveau des populations.

2. Présentation de la méthode d'agrégation des variables :

Dans ce paragraphe, nous rappelons les grandes lignes de la méthode d'agrégation des variables dans le contexte des EDOs. Nous considérons un système hiérarchique (voir figure 1), les variables d'état peuvent appartenir à différents groupes. Chaque groupe est constitué de plusieurs sous-populations. Les interactions inter-groupes sont vues comme une perturbation des interactions intra-groupe.

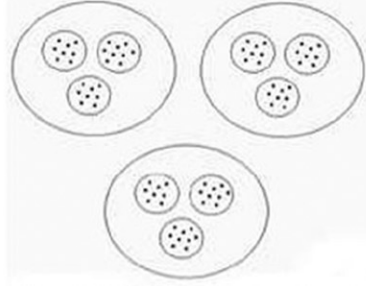


Figure 1. Schéma d'un système hiérarchique. Le système est composé de trois groupes. Chaque groupe est divisé en trois sous-groupes. Les interactions à l'intérieur de chaque groupe sont fortes, alors que les interactions entre les groupes sont faibles.

Notons par n_j^α la densité de population de la sous-population j de la population α , où $j \in \{1, N^\alpha\}$ et où N^α est le nombre de sous-populations de la population α . L'équation générale qui représente l'évolution de la densité de la sous-population à l'échelle de temps rapide s'écrit :

$$\frac{dn_j^\alpha}{d\tau} = f_j^\alpha(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha) + \varepsilon \sum_{\beta \neq \alpha, \beta=1}^A f_j^{\alpha\beta}(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha, n_1^\beta, \dots, n_{N^\beta}^\beta) \quad [1]$$

avec $\alpha \in \{1, A\}$, $j \in \{1, N^\alpha\}$.

Le terme $f_j^\alpha(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha)$ représente le processus rapide (interactions intra-groupe), et le terme $\sum_{\beta \neq \alpha, \beta=1}^A f_j^{\alpha\beta}(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha, n_1^\beta, \dots, n_{N^\beta}^\beta)$ représente le processus lent (interactions inter-groupes). Le paramètre ε sans dimension représente le rapport entre l'échelle de temps rapide et l'échelle de temps lente.

La procédure d'agrégation des variables commence par une étape importante qui consiste à choisir des variables globales V^α , $\alpha \in \{1, A\}$. En général, chaque variable globale correspond à une population α et dépend de toutes ses sous-populations. De plus, ces variables globales V^α doivent être constantes à l'échelle de temps rapide. Dans cette section, nous nous limitons au choix usuel suivant :

$$V^\alpha(t) = n^\alpha(t) = \sum_{j=1}^{N^\alpha} n_j^\alpha(t), \alpha \in \{1, A\} \quad [2]$$

où $n^\alpha(t)$ représente la densité de la population totale α à l'instant t .

Pour appliquer la méthode d'agrégation, le système rapide doit être conservatif :

$$\sum_{j=1}^{N^\alpha} f_j^\alpha(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha) = 0, \forall \alpha \in \{1, A\} \quad [3]$$

L'étape suivante de la méthode consiste à calculer l'équilibre rapide. Autrement dit, on néglige la partie lente du système en posant $\varepsilon = 0$, puis on résoud le système d'équations :

$$\begin{cases} f_j^\alpha(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha) = 0, \\ \sum_{j=1}^{N^\alpha} n_j^\alpha = n^\alpha \end{cases} \quad [4]$$

pour tout $\alpha \in \{1, A\}$.

Le système (4) peut avoir plusieurs solutions comme il peut n'avoir aucune solution. Dans ce qui suit, nous supposons que (4) admet une solution unique et que cette solution est asymptotiquement stable pour le système rapide

$$\begin{cases} \frac{dn_j^\alpha}{d\tau} = f_j^\alpha(n_1^\alpha, \dots, n_{N^\alpha}^\alpha) \\ \sum_{j=1}^{N^\alpha} n_j^\alpha = n^\alpha \end{cases} \quad [5]$$

La condition de stabilité asymptotique est une condition nécessaire pour l'application de la méthode d'agrégation des variables.

On note par $n^{\alpha*} = (n_1^{\alpha*}, \dots, n_{N^\alpha}^{\alpha*})$ l'équilibre rapide du système i.e.

$$f_j^\alpha(n_1^{\alpha*}, \dots, n_{N^\alpha-1}^{\alpha*}, n^\alpha - \sum_{j=1}^{N^\alpha-1} n_j^{\alpha*}) = 0, \alpha \in \{1, A\} \quad [6]$$

Par conséquent, pour tout $\alpha \in \{1, A\}$, $n^{\alpha*}$ est une fonction de la variable globale n^α et peut donc être notée par $n^{\alpha*}(n^\alpha) = (n_1^{\alpha*}(n^\alpha), \dots, n_{N^\alpha}^{\alpha*}(n^\alpha))$.

Pour aboutir à l'équation vérifiée par les variables globales n^α (équation agrégée), on additionne les équations du système initial (1) puis on substitue l'équilibre rapide $n^{\alpha*}(n^\alpha)$ aux micro-variables n_j^α . Ainsi on obtient

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha, \beta=1}^A f_j^{\alpha\beta}(n_1^{\alpha*}(n^\alpha), \dots, n_{N^\alpha}^{\alpha*}(n^\alpha), n_1^{\beta*}(n^\beta), \dots, n_{N^\beta}^{\beta*}(n^\beta)) + O(\varepsilon). \quad [7]$$

où t est le temps lent avec la relation suivante avec le temps rapide ; $t = \varepsilon\tau$.

L'équation (7) est appelée le modèle agrégé. Ce modèle est obtenu par un développement en série de Taylor en ε et représente une approximation du modèle initial (1). Le premier terme du modèle agrégé (7) est une bonne approximation du modèle initial lorsque les conditions suivantes sont satisfaites :

- Le système

$$\frac{dn^\alpha}{dt} = \sum_{j=1}^{N^\alpha} \sum_{\beta \neq \alpha, \beta=1}^A f_j^{\alpha\beta}(n_1^{\alpha*}(n^\alpha), \dots, n_{N^\alpha}^{\alpha*}(n^\alpha), n_1^{\beta*}(n^\beta), \dots, n_{N^\beta}^{\beta*}(n^\beta)) \quad [8]$$

est structurellement stable ([5], [10]),

- Le paramètre $\varepsilon > 0$ est assez petit.

Si le modèle agrégé (8) n'est pas structurellement stable, il est nécessaire de déterminer les termes d'ordre supérieurs dans le développement en série de Taylor en ε [3].

Souvent lorsqu'on considère des systèmes hiérarchiques avec différents niveaux d'organisation (niveau de l'individu, de la population, de la communauté, de l'écosystème), l'une des difficultés majeures dans l'étude de tels systèmes peut être la dimension élevée de ceux-ci. La méthode d'agrégation des variables permet de réduire le système de $(\sum_{\alpha=1}^A N^\alpha)$ équations à un système de A équations.

Le modèle agrégé auquel on aboutit peut parfois permettre de faire une étude analytique et d'obtenir ainsi des résultats généraux en fonction des paramètres, tandis que le modèle complet est souvent impossible à étudier analytiquement et exige une étude numérique.

La méthode d'agrégation peut permettre non seulement de retrouver des modèles classiques étudiés précédemment [2], mais aussi de construire de nouveaux modèles prenant en compte les interactions intra-populations et de donner des informations sur l'émergence des processus rapides au niveau de la population.

3. Agrégation des variables dans un modèle proie-prédateur spatialisé :

Dans cette section nous considérons deux populations ; une population de proies et une population de prédateurs. Il s'agit d'un modèle proie-prédateur spatialisé avec trois sites. Nous supposons que la proie est présente sur les sites 1 et 2 et le prédateur sur les sites 2 et 3 (voir figure 2). Le site 2 est donc un site commun à la proie et au prédateur. Pour la proie, le site 1 est un refuge et aussi un puits. Ainsi, la proie doit venir sur le site 2 pour trouver des ressources mais elle doit faire face au prédateur. le site 2 permet

au prédateur d'attraper des proies mais il doit retourner régulièrement sur le site 3 qui est son refuge c'est-à-dire l'endroit où il élève et nourrit ses petits, par exemple un nid pour des aigles ou encore un terrier.

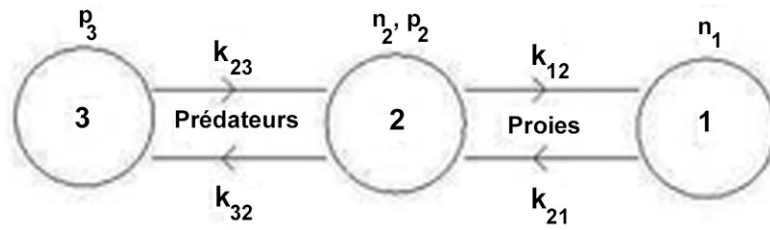


Figure 2. Système proie-prédateur avec trois sites connectés par des flux migratoires.

Le modèle est le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} = (k_{12}n_2 - k_{21}n_1) + \varepsilon [-mn_1] \\ \frac{dn_2}{d\tau} = (k_{21}n_1 - k_{12}n_2) + \varepsilon \left[r_2n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2} \right) - an_2p_2 \right] \\ \frac{dp_2}{d\tau} = (k_{23}p_3 - k_{32}p_2) + \varepsilon [\phi bn_2p_2 - \mu_2p_2] \\ \frac{dp_3}{d\tau} = (k_{32}p_2 - k_{23}p_3) + \varepsilon [(1 - \phi)bn_2p_2 - \mu_3p_3] \end{cases} \quad [9]$$

où ϕ est la proportion des proies consommées sur le site 2 par le prédateur et $(1 - \phi)$ la proportion des proies ramenées au terrier par le prédateur pour nourrir sa progéniture. où k_{ij} représentent les taux de migration du site j vers le site i .

Dans un premier temps, nous allons considérer des taux de migration constants et dans un deuxième temps des taux de migration densité-dépendants.

3.1. Taux de migration constants

Dans cette sous-section nous supposons que les proies et les prédateurs migrent régulièrement et constamment entre les sites :

$$k_{12} = \beta, k_{21} = \alpha, k_{23} = \gamma, k_{32} = \delta \quad [10]$$

Le modèle (9) s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} = (\beta n_2 - \alpha n_1) + \varepsilon [-mn_1] \\ \frac{dn_2}{d\tau} = (\alpha n_1 - \beta n_2) + \varepsilon \left[r_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2} \right) - an_2 p_2 \right] \\ \frac{dp_2}{d\tau} = (\gamma p_3 - \delta p_2) + \varepsilon [\phi b n_2 p_2 - \mu_2 p_2] \\ \frac{dp_3}{d\tau} = (\delta p_2 - \gamma p_3) + \varepsilon [(1 - \phi) b n_2 p_2 - \mu_3 p_3] \end{cases} \quad [11]$$

Equilibre rapide :

Pour déterminer l'équilibre rapide, on résoud le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \beta n_2 - \alpha n_1 = 0 \\ \gamma p_3 - \delta p_2 = 0 \end{cases} \quad [12]$$

avec $n = n_1 + n_2$ et $p = p_2 + p_3$.

Un calcul simple montre que l'équilibre rapide est donné par :

$$n_1^* = \nu_1^* n, n_2^* = \nu_2^* n, \quad [13]$$

$$p_2^* = \eta_2^* p, p_3^* = \eta_3^* p. \quad [14]$$

où les proportions ν_i^* des proies et η_i^* des prédateurs sur le site i sont données par :

$$\nu_1^* = \frac{\beta}{\alpha + \beta}, \nu_2^* = \frac{\alpha}{\alpha + \beta}$$

$$\eta_2^* = \frac{\gamma}{\gamma + \delta}, \eta_3^* = \frac{\delta}{\gamma + \delta}$$

Le modèle agrégé est le suivant :

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = Rn \left(1 - \frac{n}{K} \right) - Anp \\ \frac{dp}{dt} = -\mu p + Bnp \end{cases} \quad [15]$$

où

$$R = r_2 \nu_2^* - m \nu_1^*, K = \frac{K_2 R}{r_2 (\nu_2^*)^2}, A = a \nu_2^* \eta_2^* \quad [16]$$

$$\mu = \mu_2 \eta_2^* + \mu_3 \eta_3^*, B = b \nu_2^* \eta_2^*. \quad [17]$$

Le modèle agrégé (15) est un modèle classique ([8], [9]) et admet les points d'équilibre suivants :

$$E^0 = (0, 0), E^1 = (K, 0) \quad [18]$$

et l'équilibre positif $E^* = (n^*, p^*)$ où

$$n^* = \frac{\mu}{B}, \quad [19]$$

$$p^* = \frac{R}{A} \left(1 - \frac{n^*}{K}\right) \quad [20]$$

L'équilibre positif E^* existe ssi

$$R > 0, BK - \mu > 0. \quad [21]$$

L'analyse de stabilité montre que : E^0 est toujours instable. Si E^* existe, alors E^1 est instable. Mais si E^1 est stable alors E^* n'existe pas.

De plus, si E^* existe, alors il est globalement asymptotiquement stable.

3.2. Taux de migration densité-dépendants

Nous allons maintenant supposer que le taux de migration de la proie (resp. du prédateur) vers son refuge dépend de la densité de prédateurs (resp. des proies) sur le site 2. Lorsqu'il y a beaucoup de prédateurs sur le site 2, les proies retournent plus rapidement dans leur refuge. Le prédateur exerce un effet répulsif sur la proie. Lorsque la proie est assez abondante sur le site 2, le prédateur chasse plus vite et donc repart très vite vers son refuge pour apporter de la nourriture à sa progéniture. Nous supposons aussi que le prédateur revient régulièrement sur le site 2 à la recherche de la proie sur ce site.

$$k_{12} = \beta p_2, k_{21} = \alpha, k_{23} = \gamma, k_{32} = \delta n_2. \quad [22]$$

Le système (9) s'écrit :

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{d\tau} = (\beta p_2 n_2 - \alpha n_1) + \varepsilon [-m n_1] \\ \frac{dn_2}{d\tau} = (\alpha n_1 - \beta p_2 n_2) + \varepsilon \left[r_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2}\right) - a n_2 p_2 \right] \\ \frac{dp_2}{d\tau} = (\gamma p_3 - \delta n_2 p_2) + \varepsilon [\phi b n_2 p_2 - \mu_2 p_2] \\ \frac{dp_3}{d\tau} = (\delta n_2 p_2 - \gamma p_3) + \varepsilon [(1 - \phi) b n_2 p_2 - \mu_3 p_3] \end{cases} \quad [23]$$

L'équilibre rapide est solution du système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \beta p_2 n_2 = \alpha (n - n_2) \\ \gamma (p - p_2) = \delta n_2 p_2 \end{cases} \quad [24]$$

Un calcul simple donne

$$\begin{cases} n_2^* = \frac{-(\beta \gamma p - \alpha \delta n + \alpha \gamma) + \sqrt{(\beta \gamma p - \alpha \delta n + \alpha \gamma)^2 + 4 \alpha^2 \delta \gamma n}}{2 \alpha \delta} \\ p_2^* = p - \frac{\alpha \delta (n - n_2^*)}{\beta \gamma} \\ n_1^* = n - n_2^* \\ p_3^* = p - p_2^* \end{cases} \quad [25]$$

Le modèle agrégé s'écrit alors :

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = -\left(\frac{r_2}{K_2} + \frac{a\alpha\delta}{\beta\gamma}\right)(n_2^*)^2 + (r_2 - ap + \frac{a\alpha\delta n}{\beta\gamma} + m)n_2^* - mn \\ \frac{dp}{dt} = \left(\frac{b\alpha\delta}{\beta\gamma}\right)(n_2^*)^2 - \left(\frac{\alpha\delta(\mu_2 - \mu_3 + bn)}{\beta\gamma} - bp\right)n_2^* - \left(\frac{\alpha\delta(\mu_3 - \mu_2)}{\beta\gamma}n + \mu_2 p\right) \end{cases} \quad [26]$$

où n_2^* est donné par (25) et n_2^* est une fonction des densités de populations totales n et p .

Il est important de remarquer que le modèle agrégé montre une différence significative avec le modèle initial. Le modèle microscopique initial contient la fonction de prédation classique de Lotka-Volterra, tandis que le modèle agrégé est un modèle complètement nouveau par rapport au modèle initial mais aussi par rapport aux modèles classiques que nous rencontrons généralement en écologie mathématique.

3.2.1. Simulations numériques :

Dans cette section, nous présentons des simulations numériques effectuées sur le modèle agrégé [26]. Tous les paramètres du modèle sont fixés excepté le paramètre δ . Nous nous focalisons sur l'effet d'une migration densité-dépendante à travers ce dernier paramètre. Nous avons obtenu différents résultats en fonction du paramètre δ , où $\delta \in]0, 1[$.

Les valeurs des paramètres qui sont fixés sont les suivantes :

$$\begin{aligned} a = 0.8, \alpha = 0.2, \gamma = 0.6, K_1 = 1000, m = 0.15, \\ \beta = 0.1, \mu_1 = 0.3, \mu_2 = 0.4, b = 0.5, r_1 = 0.2, \phi = 0.3. \end{aligned} \quad [27]$$

Les simulations numériques montrent que l'équilibre positif est stable pour des petites et des grandes valeurs de $\delta \in]0.0651; 0.1401078[\cup]0.7490; 0.7495[$ (voir figure 3).

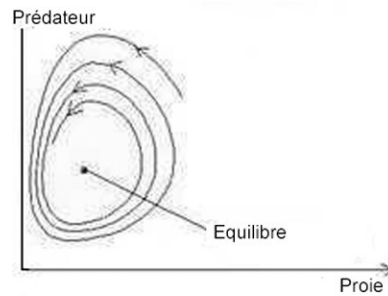
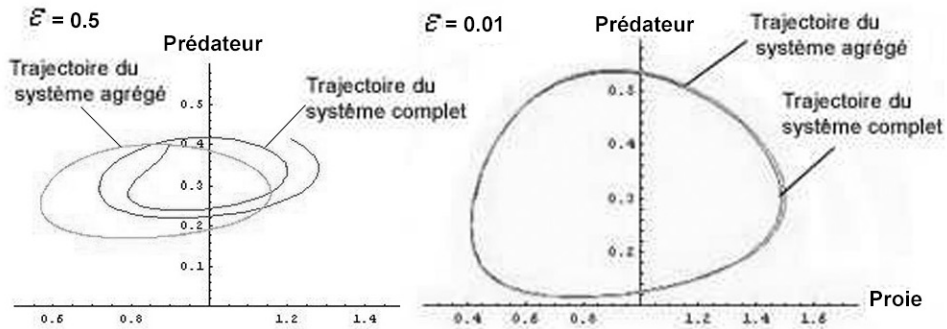


Figure 3. cas d'un équilibre stable.

$$\begin{aligned} a = 0.8, \alpha = 0.2, \gamma = 0.6, K_1 = 1000, m = 0.15, \\ \beta = 0.1, \mu_1 = 0.3, \mu_2 = 0.4, b = 0.5, r_1 = 0.2, \phi = 0.3. \end{aligned}$$

Cet équilibre positif devient instable lorsque δ traverse la valeur critique $\delta_c^1 = 0.1401078$ et une bifurcation de Hopf supercritique apparaît.

La figure 4 montre l'existence d'un cycle limite stable pour les populations totales des proies et des prédateurs. Ce cycle apparaît à la valeur critique $\delta_c^1 = 0.1401078$ et disparaît juste après la valeur critique $\delta_c^2 = 0.7490992$.



$$a = 0.8, \alpha = 0.2, \gamma = 0.6, K_1 = 1000, m = 0.15, \\ \beta = 0.1, \mu_1 = 0.3, \mu_2 = 0.4, b = 0.5, r_1 = 0.2, \phi = 0.3.$$

4. Conclusion

Dans le premier exemple, lorsqu'il existe un équilibre positif, il est toujours globalement asymptotiquement stable. Dans le second exemple, lorsqu'il existe un équilibre positif, il peut soit être globalement asymptotiquement stable (Figure 3) ou bien être instable et s'entourer d'un cycle limite stable (Figure 4). En effet, lorsque le paramètre δ croît entre δ_{min} et δ_{max} (où $]\delta_{min}, \delta_{max}[$ est l'intervalle d'existence de l'équilibre positif), alors l'équilibre positif passe de la stabilité à l'instabilité lorsque δ traverse la valeur critique δ_c^1 et il y a apparition d'un cycle limite correspondant à des oscillations entretenues dans les populations totales des proies et des prédateurs. Ce cycle limite continue à

exister jusqu'à ce que δ atteigne la valeur δ_c^2 . Lorsque δ traverse la valeur δ_c^2 , l'équilibre positif redevient stable. Dans le cas où l'équilibre positif est instable, les trajectoires du cycle limite passent très près de l'origine ce qui pourrait provoquer sous l'effet de petites variations aléatoires du milieu l'extinction du système proie-prédateur. Dans ces conditions, nous pouvons dire que le comportement de migration densité-dépendant a tendance à destabiliser le système proie-prédateur.

5. Bibliographie

- [1] ARINO O., SÀNCHEZ E., BRAVO DE LA PARRA R., AUGER P., « A singular perturbation in an age-structured population model », *SIAM J. Appl. Math.*, 60, 1999.
- [2] AUGER P., CHIORINO G., POGGIALE J-C., « Aggregation emergence and immergence in hierarchically organized systems », *Int. J. General Systems*, vol. 27 (4-5), pp. 349-371.
- [3] AUGER P., POGGIALE J-C., « Emergence of population growth models : fast migration and slow growth », *J. Theor. Biol.*, 182 (99-108) 1996.
- [4] AUGER P., POGGIALE J-C., « Aggregation and emergence in systems of ordinary differential equations », *Math. Comput. Model.*, 27 (1-21) 1998.
- [5] AUGER P., ROUSSARIE R., « Complex ecological models with simple dynamics : From individuals to populations », *Acta Biotheor.*, 42 (111-136) 1994.
- [6] BRAVO DE LA PARRA R., ARINO O., SÀNCHEZ E., AUGER P., « A model of an age-structured population with two time scales », *Math. Comput. Model.*, 31 (17-26) 2000.
- [7] BRAVO DE LA PARRA R., AUGER P., SÀNCHEZ E., « Aggregation methods in discrete models », *J. Biol. Syst.*, 3 (603-612) 1995.
- [8] EDELSTEIN-KESHET L., « Mathematical Models in Biology », *New York*, 1988.
- [9] MURRAY J. D., « Mathematica Biology », *Springer Verlag, Berlin*, 1989.
- [10] POGGIALE J-C., « Applications des variétés invariantes à la modélisation en dynamique de populations », *Ph.D. Thesis, Dijon*, 1994.