Remerciements

Je remercie toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce stage, en particulier J.L. Gouzé qui a accepté de me confier et de guider cette étude.

Merci à Olivier pour ses conseils précieux, sa disponibilité et ses suggestions de randonnée.

Merci à tous les membres du projet COMORE pour leur accueil et leur bonne humeur.

Merci à Lies de m'avoir accueillie à Nice et de m'avoir fait découvrir une région exceptionnelle.

Introduction

Les pucerons sont des ravageurs très dommageables pour les cultures ; les dégâts qu'ils occasionnent entrainent une baisse importante du rendement. Dans l'optique de trouver un agent de lutte biologique contre les pucerons, de nombreuses études se sont portées sur les coccinelles, des prédateurs fréquemment rencontrés sur les cultures infestées. L'équipe Entomologie et Lutte biologique du centre INRA d'Antibes étudie le puceron *A gossypii* et la coccinelle *H axyridis* qui est un auxiliaire potentiel de lutte biologique. Des expérimentations sous serre et en laboratoire ont été menées afin d'apporter des précisions sur les caractéristiques biologiques de ces deux espèces et sur la dynamique des deux populations mises en présence.

Dans le cas du couple *A gossypii*/*H axyridis* en serre de concombre, notre objectif est d'élaborer, à partir des données de terrain, un modèle prédictif de la dynamique du système. Une fois validé, le modèle servira de base à la recherche d'une stratégie optimale de lâcher. Celle-ci est un compromis à trouver entre un lâcher trop important (qui engendre un coût élevé et un épuisement des ressources) et un lâcher insuffisant pour enrayer l'explosion démographique des pucerons.

Ce stage de trois mois s'est déroulé à l'INRIA de Sophia Antipolis, dans le cadre du projet Contrôle et Modélisation de Ressources Renouvelables (COMORE), dont l'objectif est d'appliquer les méthodes de l'automatique et de la théorie des systèmes dynamiques à la modélisation mathématique de ressources vivantes exploitées et à leur gestion.

Ce travail s'intéresse à la construction d'un modèle mathématique des intéractions coccinelle / puceron. Avec pour objectif de préparer la modélisation, nous présenterons dans un premier temps les données biologiques dont nous disposons ; puis nous détaillerons les étapes successives qui ont conduit à l'élaboration de plusieurs modèles. Ces derniers ont été simulés sous Matlab et comparés aux expérimentations.

Première partie

Le contexte biologique

Chapitre 1

Motivation

On a tenté de trouvé une solution aux nombreux ravages causés sur les cultures, par des organismes tels que les acariens et les insectes. Outre leur action nuisible sur les plantes par prélèvement de sève ou par détérioration des fruits, ces ravageurs sont souvent vecteurs de maladies. Leur fort potentiel de croissance, associé à leur présence permanente, en font des ennemis redoutables pour les cultures.

Dans ce contexte, diverses méthodes ont été développées pour pallier à ces problèmes. L'utilisation de pesticides dans le cadre de la lutte chimique a des conséquences néfastes sur l'écosystème. Ces inconvénients ont encouragé la recherche d'alternatives moins nuisibles pour l'environnement. La lutte biologique est définie par OILB(1975) comme étant l'utilisation d'êtres vivants[1] ou de leurs produits pour empêcher ou réduire les pertes ou dommages causés par des organismes nuisibles. Trois types de démarches sont appliquées en lutte biologique :

les lâchers inondatifs: un grand nombre d'auxiliaires est lâché pour un effet immédiat et ponctuel, afin d'abaisser la population de ravageurs en dessous d'un certain seuil.

les lâchers inoculatifs: quelques individus sont introduits en vue de maintenir la population de ravageur suffisamment faible, par la présence de quelques générations successives, pendant la durée limitée de la culture.

l'acclimatation d'entomophages exotiques: quelques individus sont introduits en vue de l'instauration d'un équilibre durable.

Le développement des stratégies de lutte biologique semble judicieux étant donné qu'un nombre croissant d'espèces nuisibles développent une résistance aux insecticides. Rabasse et al(1989) ont mis en évidence ce phénomène chez le puceron du coton *Aphis gossypii*. Ce puceron grâce à un potentiel biotique très élevé est un ravageur redoutable des cultures. Un agent de lutte biologique est cherché parmi ses ennemis naturels, les plus fréquemment rencontrés étant des parasitoïdes et des prédateurs polyphages. Cependant, l'utilisation pratique en lutte biologique exige de l'auxiliaire une voracité importante, un potentiel reproducteur élevé et la possibilité d'être produit en masse. Ces critères de sélection sont remplis par la coccinelle *Harmonia axyridis* dont l'efficacité contre les pucerons a été étudiée par Ferran *et al*(1996), Trouvé *et al*(1996) et Debras *et al*(1999).

1. ces êtres vivants sont appelés auxiliaires

Cette coccinelle en provenance de Chine a été importée en France par l'équipe Entomologie et Lutte biologique du centre INRA d'Antibes. Une étude approfondie des caractéristiques biologiques et comportementales de cette espèce a montré qu'il s'agissait d'un auxiliaire potentiel de lutte biologique contre les pucerons.

La firme privé BIOTOP S.A. a développé une technique d'élevage en masse de *H axyridis*. Cependant, ce produit commercialisé depuis 5 ans sur le petit marché des particuliers ne peut pas s'adresser au marché des professionnels de la production agricole, à cause de son prix élevé (3,50 Fr par adulte). Pour cette raison, l'INRA cherche à réduire les coûts de production et d'utilisation de cette coccinelle. Une souche "flightless", incapable de voler, a été sélectionnée dans le but de sédentariser la population sur les cultures. Des expérimentations, menées dans des serres de concombre de l'INRA, ont permis de collecter de nombreuses informations sur la dynamique du prédateur et sur les paramètres biologiques, en conditions de serre et de laboratoire. De plus, la sédentarisation pour au moins deux générations successives est effective, ce qui permet d'envisager le lâcher d'un petit nombre d'auxiliaires pour maintenir la population de pucerons en-dessous du seuil de nuisibilité.

Chapitre 2

Le système proie/prédateur

2.1 Le puceron (proie)

La proie considérée est le puceron *Aphis gossypii* Glover; des informations concernant la position systématique, l'aspect des individus et la distribution géographique sont rassemblées par J.Rochat (1997). Ce puceron est un ravageur mondial des cultures de coton, de cucurbitacées et d'agrumes; dans la région méditerranéenne, l'espèce est actuellement le premier ravageur des cultures de cucurbitacées sous serre (concombre et melon) et l'un des principaux en vergers d'agrumes (Guyot, 1989; Brun, 1992; Lapchin *et al*, 1994). Les dégâts causés sur les plantes sont dus à la ponction de sève et à la production de miellat, qui diminue le rendement. De plus, *A gossypii* est vecteur de plus de 50 maladies à virus (Blackman&Eastop, 1985).

Le cycle de développement du puceron comprend 4 stades larvaires, un stade adulte immature et un stade adulte mature. Leur durée est largement fonction de la température qui doit être comprise entre 10 et 35^oC pour ne pas perturber le développement et la reproduction. Un cycle de vie est représenté sur la figure 2.1 à la température de 25^oC.

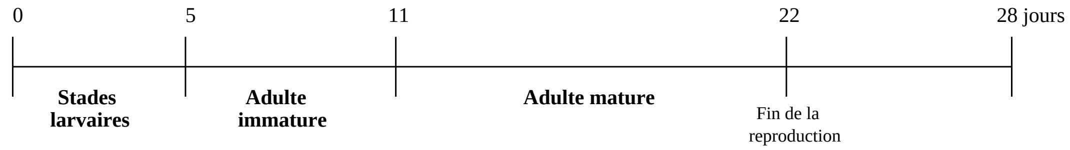

Fig. 2.1 – *Cycle de développement du puceron A gossypii à* 25^oC

Le puceron *A gossypii* présente un potentiel biotique[1] très élevé, du fait du rassemblement de trois caractéristiques: une fécondité élevée, une mortalité des stades pré-adultes faible et une durée des générations courte (Kindlmann & Dixon, 1989). Cette rapidité du développement du puceron est probablement à l'origine de l'échec de certains auxiliaires, déjà efficaces contre d'autres espèces aphidiennes.

Les données biologiques dont nous disposons ont été mesurées par L.Lapchin sur des plants de concombres. La croissance de la population de pucerons en l'absence de prédateur

1. capacité de multiplication

est exponentielle dans un premier temps avec un taux de multiplication égal à 0.35, puis elle atteint un seuil de saturation correspondant à 100000 pucerons/plant. A ce stade, la plante meurt et des pucerons ailés apparaissent pour coloniser d'autres plants. La masse moyenne d'un puceron a été estimée à 0.101 ± 0.025 en condition de serres sur des feuilles portant la classe $1000 - 3000$ pucerons.

Par la suite, les pucerons sont représentés par un individu moyen de masse moyenne 0.101 mg.

2.2 La coccinelle (prédateur)

Le prédateur considéré est la coccinelle *H axyridis* Pallas. Cette espèce est essentiellement aphidiphage[2], et semble être très efficace dans le cadre de la lutte biologique. En effet, cette espèce présente une activité précoce dans l'année, une grande voracité, une grande polyphagie et un potentiel reproducteur élevé. Une présentation générale de cette coccinelle est fournie par R.Tourniaire(2000), en ce qui concerne la position systématique, l'aire de répartition géographique, les strates fréquentés et les caractéritiques morphologiques des individus.

Comme toutes les coccinelles, *H axyridis* présente un développement structuré en stades; on distingue 4 stades larvaires, un stade nymphal et un stade imaginal (stade adulte). Le cycle de développement est illustré sur le schéma 2.2. Les caractéristiques bio-écologiques ont été déterminées en majorité lors de l'expérience 2000 et sont résumées dans le tableau 2.1. Il est à noter que les durées de chaque stade sont dépendantes de la température et de la nourriture (pour les larves et les adultes). La consommation en pucerons est d'autant plus importante que le stade larvaire est avancé. Les œufs et les nymphes vivent sur leurs réserves : ces stades correspondent à une durée fixe de maturation, qui dépend uniquement de la température.

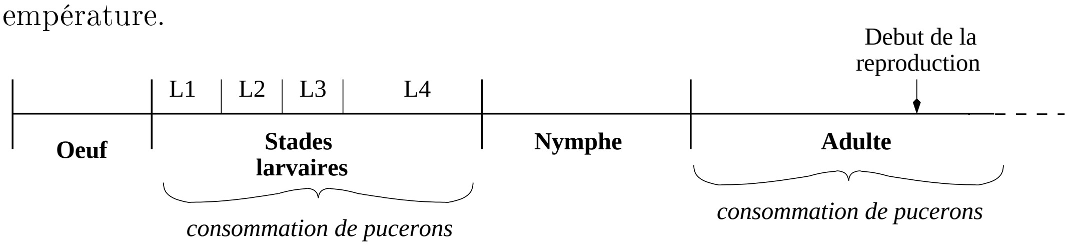

FIG. 2.2 – *Cycle de développement de la coccinelle H axyridis*

2. consommatrice de pucerons

Stade	**Durée** (jours)	**Masse moyenne** (mg)	**Consommation** en pucerons
œuf	5.2 ± 0.25	0.24	aucune
larve L1	2.69 ± 0.47	0.8856	*
larve L2	2.03 ± 0.35	3.7885	*
larve L3	2.39 ± 0.5	11.6038	**
larve L4	5.06 ± 0.77	42.1662	**
nymphe	7.67 ± 0.8	32.08	aucune
adulte	18 mois	27.52	**

TAB. 2.1 – *Récapitulatif des caractéristiques biologiques de H axyridis*

Le masse moyenne a été calculée grâce à une expérience effectuée en laboratoire. On a mesuré la consommation alimentaire des 4 stades larvaires sur le puceron *Acyrtosiphon pisum*. Sur la base du gain de poids durant ce stade, on calcule le poids moyen pour un stade en effectuant la somme du poids moyen pour le stade précédent et du gain de poids (issus de l'expérimentation). Les valeurs ainsi calculées correspondent au poids moyen d'un individu en fin de stade. Notons que la croissance pondérale (prise de poids/temps) n'est pas linéaire.

En ce qui concerne la reproduction, la période de maturation sexuelle des adultes dure 10.7 ± 0.6 jours (Tourniaire,2000) et le sex-ratio[3] est de 0.5. La fécondité[4] dépend de la densité en pucerons. En effet, il semblerait que la reproduction des femelles soit limitée par deux seuils : un minimal nécessaire au maintien de la reproduction et un maximal au delà duquel les femelles quittent les plants pour trouver des sites de pontes plus favorables. En effet, selon la théorie de l'*optimal foraging*, les femelles déposeraient préférentiellement leur ponte près de sites moyennement infestés, afin d'optimiser les chances de survie de leur descendance.

Enfin, il reste à préciser une dernière caratéristique, la mortalité ; ce paramètre parait très difficile à estimer en conditions de serre. Nous n'avons que peu d'information sur les taux de survie d'un stade à l'autre : le pourcentage d'émergence des adultes à partir des nymphes est de 100%. La disparition des coccinelles a pour causes principales soit la fuite hors de la serre (Tourniaire,2000), soit le cannibalisme (Argarwala&Dixon,1992;Osawa,1992), provoquées par une insuffisance des ressources alimentaires.

3. pourcentage de femelles
4. nombre d'œufs pondus par femelle et par jour

Chapitre 3

Analyse des expériences

3.1 L'expérience 1998

Protocole

Cette expérience a été mise en place afin de vérifier l'efficacité prédatrice de la souche sélectionnée par rapport à la souche témoin. Le protocole expérimental est décrit dans la thèse de R.Tourniaire (2000) et nous allons en résumer les points essentiels. Le lieu de l'expérimentation est une serre comportant 2 rangées de 14 plants de concombres. Ces plants sont infestés avec le puceron *A gossypii* et on introduit la souche sélectionnée à raison de 2 couples d'adultes matures par plant.

L'expérimentation se déroule sur une période de 88 jours du 7/4/98 au 6/7/98, durant laquelle on relève le nombre d'individus présents. La population de pucerons est estimée visuellement selon une technique qui associe à chaque population de pucerons une classe d'abondance (Lapchin et al, 1997) ; ce contrôle est effectuée une fois par semaine. La population de coccinelles est contrôlée deux fois par semaine, par le recensement des populations des différents stades (œuf, larve L1, larve L2, larve L3, larve L4, nymphe, adultes mâles et femelles).

Nous nous intéressons aux résultats de la serre 2, dont la densité moyenne de pucerons est initialement de 6987 ± 2340 pucerons par plant pour 2 couples de coccinelles adultes.

Résultat de l'observation

Il est intéressant dans un premier temps de considérer l'évolution des différents stades de *H axyridis*. Pour cela nous avons tracé sur la figure 3.1 le nombre d'individus de chaque population jusqu'au temps $t = 50$. Au dela de ce temps, le chevauchement de différents générations de coccinelles rend les phénomènes moins lisibles.

Le développement structuré en stade est à l'origine de la succession de différentes cohortes, caractérisées par des "pics". A l'instant initial, le système ne comporte que des individus adultes puis apparaissent successivement les oeufs, les larves et les adultes de la deuxième génération. Globalement, l'amplitude des pics diminue au cours du temps du fait de la mortalité. Les différences entre les temps auxquels apparaissent chaque stade ne contredisent pas l'estimation des durées pour chaque stade de développement.

Remarquons que l'amplitude du pic pour la population de larves L2 est inférieure à celle pour la population de larves L3. Une explication possible est la faible durée du stade L2 (2 ± 0.1 jours) qui est inférieure au laps de temps entre les 2 observations à $t = 8$ et $t = 11$. Ainsi des larves au

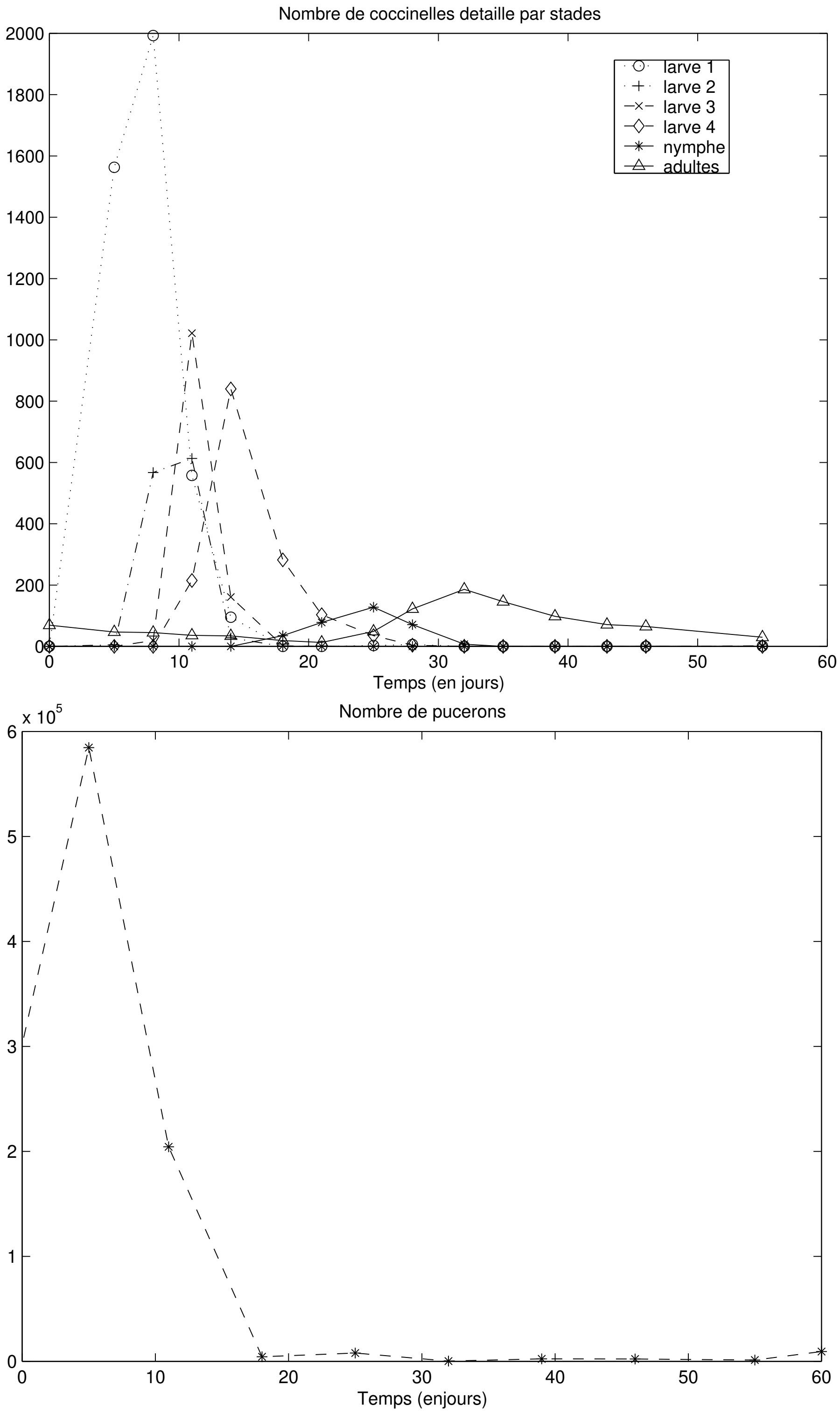

FIG. 3.1 – *Evolution des différents stades de développement de H axyridis et de la population de A gossypii pour l'expérience 1998*

stade L1 ont pu se développer et passer au stade L3 sans être comptées au stade L2.

De même, le pic pour la population de nymphes est inférieur en amplitude à celui des adultes (en tenant compte des adultes survivants) . Cependant, l'explication précédente n'est plus valable, étant donné que le stade nymphal dure 7 ± 0.2 jours. Il semble donc probable que la population de nymphes ait été sous-estimée.

R.Tourniaire explique ce faible nombre de nymphes par le cannibalisme des larves, qui serait provoqué par des ressources alimentaires insuffisantes (en effet, les larves L4, les plus voraces, apparaissent alors que la population aphidienne a fortement diminué). La présence de cannibalisme peut expliquer la forte disparition des larves et des nymphes alors que les pucerons sont en très faible densité.

Nous remarquons enfin qu'il est probable que les populations de coccinelles soit globalement sous-estimée par le décompte. En effet, il a été introduit au début de l'expérience un total de $4 * 28 = 112$ adultes matures et le premier décompte n'en relève que 69, soit une erreur de près de 40%. Pour la validation des modèles, on privilégiera donc le comportement qualitatif des populations.

Une invasion de parasitoïdes durant la période 1999 a certainement modifié les intéractions entre les pucerons et les coccinelles. Pour cette raison, nous n'utiliserons pas ces mesures dans un premier temps, étant donné que notre objectif est d'identifier les relations entre *A gossypii* et *H axyridis*.

3.2 Les expériences 2000

Les expériences en serre 1 et en serre 3 se sont déroulées dans les mêmes conditions, excepté pour les populations initialement introduites dans la serre. Pour une infestation moyenne de 500 pucerons/plant dans les 2 serres, on a introduit 1 adulte/plant pour la serre 1 et 0.5 adulte/plant pour la serre 3.

L'expérience en serre 1 a été interrompue au 46$^{\text{ème}}$ jour à cause de la mort des plants de concombres. On peut penser que le développement des pucerons sur ces plants a pu être perturbé.

La succession des différentes cohortes de la population de coccinelle pour l'expérience en serre 3 est présentée sur la figure 3.2. A la différence de l'expérience 1998, les populations des différents stades se chevauchent de telle façon qu'il sera plus difficile d'identifier les paramètres entrant en jeu dans les transitions entre les stades de développement de *H axyridis*.

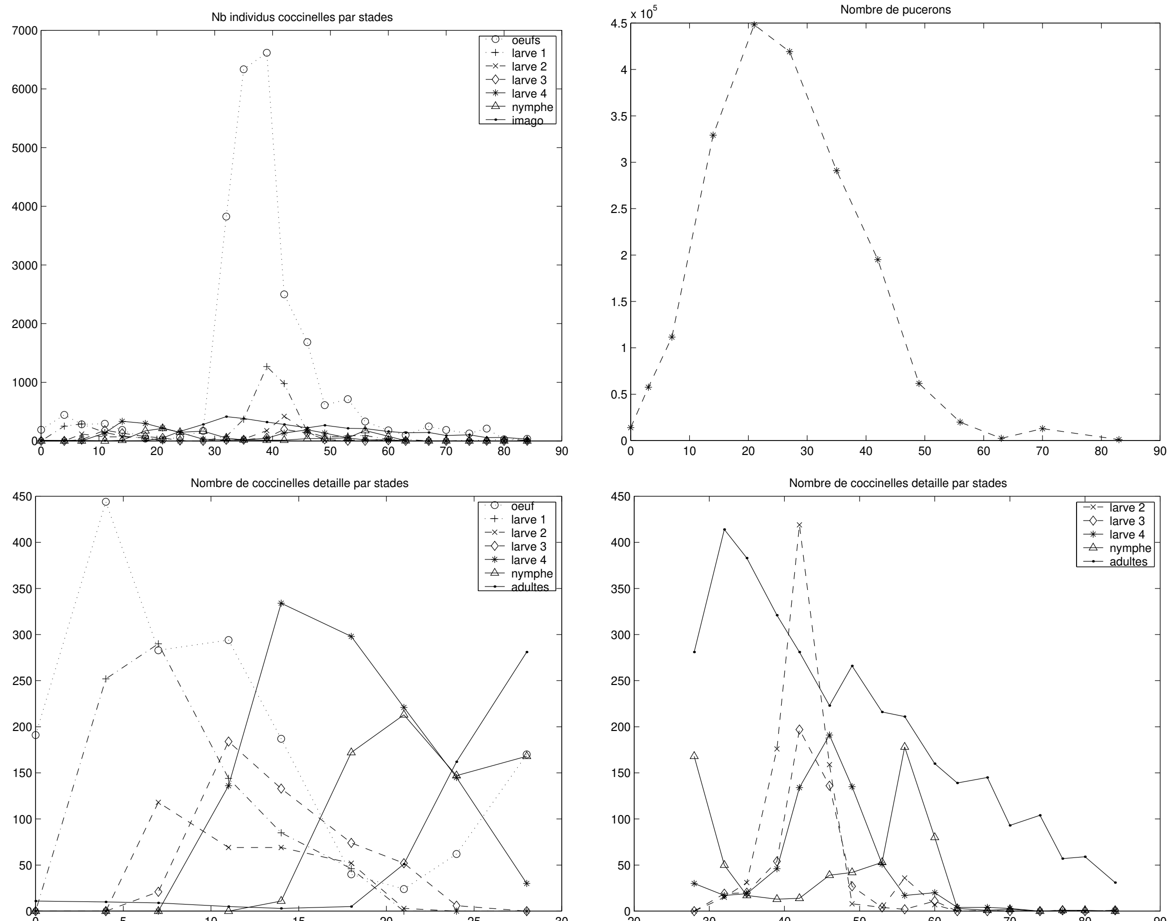

FIG. 3.2 – *Evolution des différents stades de développement de H axyridis et de la population de A gossypii pour l'expérience 2000 en serre 3*

3.3 Traitement des données

Les mesures expérimentales opèrent un décompte des populations en nombre. Or, nos choix de modélisation nous amènent à considérer les masses totales des populations. Une conversion est donc effectuée grâce aux masses moyennes des individus pour chaque stade.

Etant donné que les mesures expérimentales sont soumises à un fort risque d'erreur, il est indispensable d'employer une technique de lissage des données pour atténuer l'influence d'une mesure. La procédure utilisée *csaps* est issue de la Toolbox Splines de Matlab. Elle construit une spline cubique s lissante (cubic smoothing spline) qui minimise un critère défini à partir d'un paramètre p de lissage et d'un paramètre optionnel w utile pour accorder des poids à certains points. Si $p = 0$, la minimisation du critère conduit à la construction d'une droite des moindres carrés. Si $p = 1$, la minimisation du critère conduit à la construction d'une spline cubique naturelle d'interpolation.

Par la suite, ce sont les données expérimentales lissées qui sont utilisées. On a ainsi accès à la masse des popultations, à tous les instants t.

3.4 Conclusion

Les données biologiques étant rassemblées, nous allons pouvoir envisager l'élaboration de modèles, puis leur validation. Celle-ci sera menée dans un premier temps sur l'expérience 1998. Les conditions expérimentales étant différentes pour l'expérience 2000, il est probable que les simulations pour les deux expériences conduisent à des résultats différents.

Deuxième partie

Modélisation de la dynamique

Un modèle ne peut inclure tous les détails que l'on observe dans la nature, parce que s'il le faisait il serait aussi difficile à comprendre que la nature elle-même.

(*in* **Gutierrez, 1996**)

Chapitre 4

La démarche de modélisation

4.1 Motivation

Dans la perspective de sélectionner des stratégies de lutte biologique, deux alternatives sont possibles : soit expérimenter et comparer toutes les stratégies possibles, ce qui en pratique se révèle long, coûteux et difficile (difficulté liée à la répétabilité des expérimentations), soit utiliser une représentation simplifiée du système, un **modèle** qui doit être facile à élaborer et se comporter comme le système biologique réel.

Le modèle doit être simple, c'est-à-dire comporter le moins possible de variables et de paramètres, ces derniers ayant une signification biologique claire. La construction et l'utilisation du modèle doit avoir un coût inférieur aux expériences que l'on veut représenter. A l'exigence de simplicité, s'ajoute une exigence de précision : les résultats de la simulation doivent être proches qualitativement et quantitativement des résultats obtenus par mesure directe sur le terrain.

Ces deux contraintes peuvent paraître paradoxale dans la mesure où simplifier le modèle revient à négliger certains phénomènes et donc diminuer la précision de l'estimation. L'enjeu de la modélisation est de savoir s'il est possible de trouver un compromis entre simplification et bonne prédiction. L'objectif est double : prédire le nombre d'individus de chaque population à chaque instant et permettre de mieux comprendre les intéractions au sein du système proie/prédateur.

Dans cette optique, le système que nous étudions présente des particularités avantageuses : (a) l'environnement des serres est contrôlé et clos, ce qui limite les échanges avec l'extérieur et garantit de faibles variations des facteurs abiotiques. (b) le nombre d'espèces en jeu est réduit au maximum : une monoculture avec un seul ravageur et un seul ennemi naturel. La durée de fonctionnement est limitée par la courte durée de vie de la culture : la saison sous serre de concombre dure entre 3 et 4 mois.

Nous choisissons une approche déterministe du problème. Les organismes à générations chevauchantes sont en général représentés par des modèles continus, à base d'équations différentielles, comme le modèle de Lotka-Volterra (Lotka, 1925 ; Volterra,1926). Le choix d'un modèle continu impose qu'il le soit aussi pour les individus, c'est-à-dire que la population soit suffisamment importante pour que l'on puisse faire cette approximation.

Nous choisissons une logique de construction très simple et couramment utilisée (Gurney *et al*, 1983 ; Murdoch *et al*, 1985 ; Gutierrez *et al*, 1996) : le taux de variation est défini comme la différence entre le recrutement (reproduction, immigration) et la perte (mortalité, émigration).

Enfin dans cette étude, nous admettons que la répartition spatiale des individus n'a pas d'influence sur la dynamique ; la variable d'espace est donc absente. On ne prend pas en considération les variations de densité consécutives au déplacement des proies (pour échapper aux prédateurs) ou bien au déplacement des prédateurs par diffusion ou pour la chasse. Cette hypothèse sera peut-être à réviser vu l'importance de ces mécanismes. Un modèle de diffusion a été proposé par Mimura&Murray (1978).

4.2 Les étapes

La première étape dans la modélisation des intéractions pucerons-coccinelles a été la mise en place de **modèles agrégés** de type proie-prédateur. La première simplification a été de représenter les différents stades de développement des coccinelles par un individu moyen, "résumé" de l'ensemble de la population. En ce qui concerne les pucerons, la même hypothèse a conduit à négliger les différents stades successifs.

La prise en compte des stades successifs de développement des coccinelles a ensuite été envisagée pour améliorer la précision du modèle. L'utilisation de **modèles structurés**, à base d'équations différentielles ordinaires ou à retard (Guerney *et al*, 1983 ; Briggs&Latto, 1996), permet de rendre compte des effets de cohortes[1] dans un modèle continu. La définition d'une population structurée en stades revient à déterminer quelle(s) variable(s) caractérise(nt) les stades. Par exemple, une population peut être structurée en âge (le passage d'un stade au suivant se produit après un temps fixé) ou en taille (le passage s'effectue lorsque les individus ont atteint soit une certaine longueur soit une certaine masse). Dans notre cas, le développement des différents stades de la coccinelle est relativement hétérogène. En effet, le stade œuf et le stade nymphe possèdent chacun une durée fixe de maturation (dépendant uniquement de la température) tandis que les stades larvaires et le stade adulte dépendent de la quantité de ressource ingérée c'est-à-dire de la croissance pondérale.

Une grande partie de la bibliographie traite des modèles structurés en âge (May, 1974 ; Hassel,Lawton&May, 1976 ; Varley,Gradwel&Hassel, 1973 ; Cushing, 1977 ; MacDonald, 1978) ainsi que des modèles proie/prédateur avec une structure en âge (Hastings&Wollkind, 1982 ; Wollkind,Hastings&Logan, 1982 ; Cushing&Saleem, 1982). Gurney,Nisbet&Lawton (1983) proposent une formulation systématique de la structure en âge d'une population, à partir d'équations différentielles à retard, en considérant fixées les durées de chaque stade. Nisbet&Gurney (1982) proposent de modéliser la dynamique d'une population d'insectes dont la durée des stades varient.

Toutefois, l'introduction d'une structure en âge ou en taille augmente significativement la complexité du modèle, en terme de nombres d'équations et de paramètres, et l'étude mathématique est alors relativement compliquée. Dans les modèles que nous avons développés, nous avons essayé de garder un degré de complexité raisonnable.

1. individus nés au même moment

Chapitre 5

Un modèle agrégé : le modèle en masse

La détermination des paramètres d'un modèle est une étape incontournable dans la construction d'un modèle. L'évaluation de ces paramètres optimaux est fonction des résultats expérimentaux et cette optimalité peut donc varier selon les conditions de l'expérience. De plus, ce problème d'optimisation globale est posé sur un nombre important de variables, ce qui en fait un problème complexe et difficile à résoudre. Dans cette optique, nous avons essayé de mettre en place des techniques systématiques d'évaluation des paramètres. Dans cette partie, nous présentons les méthodes d'ajustement des paramètres que nous illustrons sur un modèle simple, le modèle en masse. Ces méthodes seront utilisées ultérieurement sur des modèles plus complexes.

5.1 Elaboration du modèle

La première simplification a été de représenter les différents stades de développement des coccinelles par un individu moyen, "résumé" de l'ensemble de la population. En ce qui concerne les pucerons, la même hypothèse a conduit à négliger les différents stades successifs.

La variable utilisée pour décrire les effectifs globaux des populations est la biomasse. Les intéractions proies-prédateurs sont décrites de manière simplifiée par le modèle de Lotka-Volterra. Nous construisons un modèle similaire en effectuant les hypothèses suivantes :

hypothèse 1: en l'absence de prédateurs, les proies ont une croissance logistique, limitée par les ressources du milieu. Dans notre cas, en l'absence de coccinelles, les pucerons se développeraient jusqu'à la mort du plant de concombre et migreraient alors vers un autre plant. L'allure d'une telle croissance est donnée par la figure 5.1. Le taux d'accroissement[1] r s'exprime alors par la formule $r(P) = a(1 - \frac{P}{g})$ où P désigne la masse de proies, a le taux de croissance intrinsèque et g la capacité de soutien du milieu.

1. augmentation de l'effectif d'une population par unité de temps

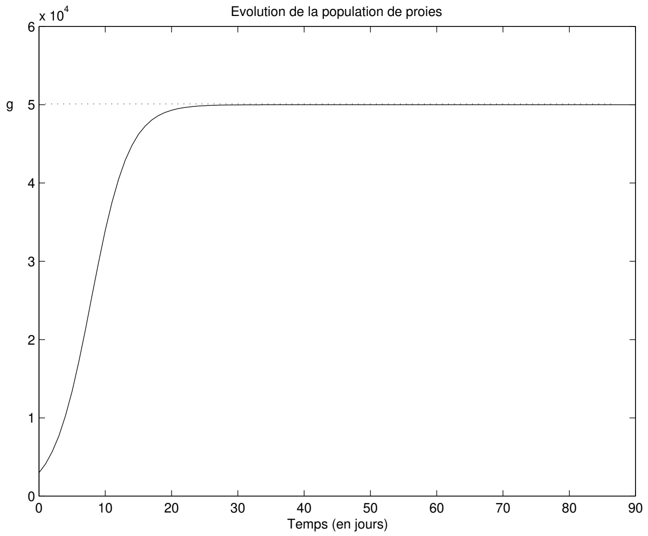

FIG. 5.1 – *Croissance logistique de la population des proies*

hypothèse 2: la disparition des proies est uniquement due à la prédation (on néglige la mortalité naturelle des proies). La mort d'une proie contribue à la croissance de la population de prédateur.

hypothèse 3: la croissance en masse des prédateurs n'est pas exactement égale à la masse de proies prédatées. La correspondance est définie par un coefficient d'utilisation c, qui représente le pourcentage de proies ingérées par les prédateurs.

hypothèse 4: en l'absence de proies, le prédateur disparait de façon exponentielle. Le taux de disparition (qui traduit la mortalité et la fuite) est noté d.

hypothèse 5: le taux de prédation $f(P)$ exprime la relation entre la masse de proies attaquées par un prédateur par unité de temps et la masse de proies disponibles. Cette fonction est appelée réponse fonctionnelle du prédateur (Solomon, 1949) et différentes expressions ou "types" ont été discutés par Holling (1959). Arditi (1982) a répertorié un grand nombre de réponses fonctionnelles associées à des systèmes particuliers. Sur la basse d'expériences, Mogi (1969) a supposé que la réponse fonctionnelle de la coccinelle *H axyridis* envers le puceron *A. Craccivor* était de type II. En l'absence d'autres données nous considérons que la réponse fonctionnelle est de type II, autrement dit, tandis que le nombre de proie augmente, le taux de capture par prédateur augmente jusqu'à un plateau de saturation. La réponse fonctionnelle s'exprime par la relation $f(P) = \dfrac{bP}{P+s}$ où b désigne la masse maximale de proies attaquées par unité de temps et s la masse de proies définies par $f(s) = b/2$. Son allure est donnée sur la figure 5.2.

Ces hypothèses nous permettent de formuler le modèle sous la forme d'un système de deux équations différentielles ordinaires à six paramètres. Pour simplifier les notations, on pose $f = b\,c$.

$$(S) \Leftrightarrow \begin{cases} \dot{P} = a\,P\,(\,1\,-\,\dfrac{P}{g}\,) \quad - b\,\dfrac{P}{s+P}\,C \\ \dot{C} = f\,\dfrac{P}{s+P}\,C \qquad\quad - d\,C \end{cases}$$

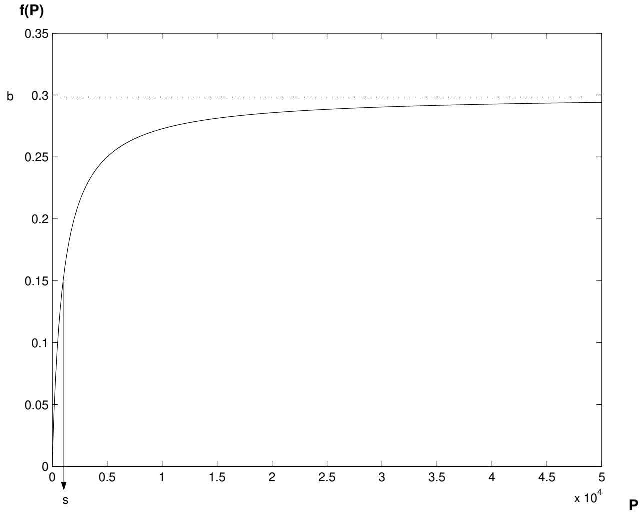

FIG. 5.2 – *Réponse fonctionnelle*

où P désigne la masse de pucerons.
C désigne la masse de coccinelles.

Au préalable, on vérifie que quelle que soit la condition initiale (P_0, C_0) positive, les variables P et C ne prennent que des valeurs positives ou nulles (puisqu'elles désignent une biomasse).

Les ordres de grandeurs des deux variables sont très différents, donc il est nécessaire pour ajuster les paramètres d'effectuer une mise à l'échelle. Celle-ci est définie dans le tableau 5.1. Un choix possible pour cette mise à l'échelle est $P^* = moyenne(P)$ et $C^* = moyenne(C)$ de sorte que les variables P_e et C_e sont du même ordre de grandeur.

	VARIABLES		PARAMÈTRES					
sans mise à l'échelle	C	P	a	g	b	s	f	d
avec mise à l'échelle	$C_e = \frac{C}{C^*}$	$P_e = \frac{P}{P^*}$	a	$G = \frac{g}{P^*}$	$B = b\frac{C^*}{P^*}$	$S = \frac{s}{P^*}$	f	d

TAB. 5.1 – *Mise à l'échelle du modèle en masse.*

Le système mis à l'échelle s'écrit :

$$(S_e) \Leftrightarrow \begin{cases} \dot{P}_e = a\,P_e\,(\,1\,-\,\dfrac{P_e}{G}\,)\quad -\,B\,\dfrac{P_e}{S+P_e}\,C_e \\ \dot{C}_e = f\,\dfrac{P_e}{S+P_e}\,C_e \qquad -\,d\,C_e \end{cases}$$

5.2 Résultats de stabilité

L'étude de la stabilité du système (S) conduit à la détermination des points d'équilibre, autrement dit à la recherche des points solution de (S_0).

$$(S_0) \Leftrightarrow \begin{cases} \dot{P} &= 0 \\ \dot{C} &= 0 \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} a\,P\,(\,1\,-\,\dfrac{P}{g}\,)\quad -\,b\,\dfrac{P}{s+P}\,C &= 0 \\ f\,\dfrac{P}{s+P}\,C \qquad -\,d\,C &= 0 \end{cases}$$

La résolution de (S_0) fournit 2 points d'équilibre triviaux $X_1 = (0,0)$ et $X_2 = (g,0)$ et un point d'équilibre non trivial X_3, intersection de l'isocline-prédateur[2] $P = \frac{d\,s}{f-d}$ et de l'isocline-proie $C = \frac{a}{b}\frac{f}{d}P(1-\frac{P}{g})$. Le détail des calculs est donné par Alan Hastings(1998). La stabilité de X_3 dépend de la position relative du maximum P_{max} de l'isocline-proie et de l'isocline-prédateur. Si $P_{max} \leq \frac{d\,s}{f-d}$, alors X_3 est un point d'équilibre stable. La condition de stabilité s'écrit donc :

$$\text{stabilité} \Leftrightarrow \frac{g-s}{2} \leq \frac{d\,s}{f-d} \tag{5.1}$$

La relation (5.1) nous indique quelles caractéristiques biologiques du système influent sur la stabilité. L'augmentation de la capacité de soutien g a un effet déstabilisateur sur le système (ce phénomène est appelé *paradoxe d'enrichissement* par Rosenzweig(1971)). De même, l'augmentation de f ou la diminution de d déstabilise l'équilibre. En revanche, pour de grandes valeurs de s (l'efficacité du prédateur est moindre) le système devient plus stable.

5.3 L'ajustement des paramètres

Le critère

Tout d'abord nous devons définir une fonction permettant de quantifier l'écart entre les expériences et la simulation issue du modèle. Cette fonction err des paramètres constitue un critère d'évaluation de l'ajustement du modèle aux expériences.

$$err(param) = \frac{1}{n}\frac{1}{nt}\sum_{j=1}^{n}\sum_{i=1}^{nt}\left[\frac{Y_j^{exp}(t_i) - Y_j(t_i,param)}{< Y_j^{exp} >}\right]^2 \tag{5.2}$$

où $param$ désigne le vecteur des paramètres ; ici $param = [\,a \quad G \quad B \quad S \quad f \quad d\,]$.
n désigne le nombre d'espèces ; ici j=1 pour les pucerons et j=2 pour les coccinelles.
nt désigne le nombre d'instants considérés.
$Y_j^{exp}(t_i)$ désigne la masse totale des individus de l'espèce j à l'instant t_i, valeur issue de l'expérience.
$Y_j(t_i,P)$ désigne la masse totale des individus de l'espèce j à l'instant t_i, valeur prévue par le modèle lui-même défini par $param$.
$< Y_j^{exp} >$ désigne la moyenne des masses totales des individus de l'espèce j, sur toute la durée de l'exprérience .

On utilise la procédure 'fminsearch' de MATLAB pour optimiser la fonction $err(param)$. Cette routine utilise une méthode de recherche directe, sans évaluation du gradient. Cet algorithme et ses propriétés de convergence sont détaillées par Lagarias *et al*(1998). Le calcul de la fonction à optimiser nécessite la résolution numérique du système différentiel (S_e) ; c'est la procédure 'ode45' qui effectue l'intégration à partir d'un point initial (P_0, C_0). Cette intégration utilise une méthode à un pas explicite, basée sur une formule de Runge-Kutta(4,5)(Dormand *et al*, 1980).

2. par définition l'isocline associée à une variable X est l'ensemble des points vérifiant $\dot{X} = 0$

On fixe les différentes valeurs :

- eps $=10^{-8}$ erreur relative sur l'intégration.
- tolf $=10^{-4}$ tolérance sur la fonction optimisée.
- tolp $=10^{-6}$ tolérance sur la solution trouvée.

Techniques d'intégration partielle

Toute optimisation nécessite la définition des valeurs initiales des paramètres. Dans ce but, nous allons réaliser l'intégration numérique d'une combinaison linéaire des équations du système S_e. Cette combinaison est choisie de manière à entrainer la simplification des termes non-linéaires. Dans le cas du modèle en masse, on calcule :

$$B\,\dot{C}_e + f\,\dot{P}_e = a\,f\,P_e\,(1 - \frac{P_e}{G}) - d\,B\,C_e$$

$$\dot{P}_e = a\,P_e\,(1 - \frac{P_e}{G}) - \frac{B}{f}\,\dot{C}_e - d\,\frac{B}{f}\,C_e \tag{5.3}$$

On intègre cette équation sur une fenêtre de temps de largeur T, de manière à obtenir :

$$\int_{t-T}^{t} \dot{P}_e(\tau)d\tau = a\int_{t-T}^{t} P_e(\tau)d\tau - \frac{a}{G}\int_{t-T}^{t} P_e^2(\tau)d\tau - \frac{B}{f}\int_{t-T}^{t} \dot{C}_e(\tau)d\tau - d\,\frac{B}{f}\int_{t-T}^{t} C_e(\tau)d\tau$$

soit

$$dP_e^{(t-T,t)} = a\,I_{P_e}^{(t-T,t)} - \frac{a}{G}\,I_{P_e^2}^{(t-T,t)} - \frac{B}{f}\,dC_e^{(t-T,t)} - d\,\frac{B}{f}\,I_{C_e}^{(t-T,t)} \tag{5.4}$$

en utilisant les notations suivantes : $dP_e^{(t_0,t_1)} = \int_{t_0}^{t_1} \dot{P}_e(\tau)d\tau = P_e(t_0) - P_e(t_1)$

$$I_f^{(t_0,t_1)} = \int_{t_0}^{t_1} f(\tau)d\tau = dt\sum_{i=1}^{p} \frac{f(t_i)+f(t_{i+1})}{2}$$

Cette dernière intégrale est calculée de manière approchée par la formule des trapèzes, en discrétisant $[t-T\ ,\ t]$ en p intervalles.

A partir de la relation (5.4), on fait glisser la fenêtre d'intégration nT fois de $t = T$ au temps final de l'expérience $t = t_f$. On obtient ainsi un système linéaire à nT équations que l'on peut écrire sous forme matricielle :

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ dP_e \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ I_{P_e} & -I_{P_e^2} & -dC_e & -I_{C_e} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a \\ \frac{a}{G} \\ \frac{B}{f} \\ d\frac{B}{f} \end{pmatrix} \tag{5.5}$$

Comme $nT \geq 4$, ce système linéaire est sur-déterminé. Pour le résoudre, on cherche la meilleure solution au sens des moindres carrés.

Dans l'hypothèse (qu'il faut vérifier systématiquement) où les colonnes de la matrice définie par (5.5) sont indépendantes, on détermine des valeurs de a, G, $\frac{B}{f}$ et d.

On peut appliquer la même technique à la détermination des autres paramètres, en partant de la seconde équation :

$$\dot{P}_e\,(P_e\,+\,S) = \,a\,P_e\,(\,1\,-\,\frac{P_e}{G}\,)\,(P_e\,+\,S) -\,B\,C_e\,P_e$$

$$\dot{P}_e P_e\,-\,a\,P_e^2\,(\,1\,-\,\frac{P_e}{G}\,)\,=\,\left(a\,P_e\,(\,1\,-\,\frac{P_e}{G}\,) - \dot{P}_e\right) S\,-P_e\,C_e\,B \tag{5.6}$$

On construit un deuxième système linéaire en intégrant successivement sur plusieurs fenêtres ; la relation 5.6 devient :

$$U^{(t-T,t)}\,=\,V^{(t-T,t)}\,S\,-I_{P_e\,C_e}^{(t-T,t)}\,B \tag{5.7}$$

en utilisant les notations :

$$\begin{aligned}
U^{(t_0,t_1)} &= \int_{t_0}^{t_1} \dot{P}_e(\tau)P_e(\tau)d\tau &&- \int_{t_0}^{t_1} a\,P_e(\tau)^2(1-\frac{P_e(\tau)}{G})d\tau \\
&= \frac{P_e^2(t_1)-P_e^2(t_0)}{2} &&- I^{(t0,t_1)}_{aP_e^2(1-\frac{P_e}{G})} \\
V^{(t_0,t_1)} &= \int_{t_0}^{t_1} a\,P_e(\tau)(1-\frac{P_e(\tau)}{G})d\tau &&- \int_{t_0}^{t_1} \dot{P}_e(\tau)d\tau \\
&= I^{(t0,t_1)}_{aP_e(1-\frac{P_e}{G})} &&- (P_e(t_1)-P_e(t_0))
\end{aligned}$$

Le système linéaire s'écrit :

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ U \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \vdots & \vdots \\ V & -I_{P_e\,C_e} \\ \vdots & \vdots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S \\ B \end{pmatrix} \tag{5.8}$$

Remarquons que ce système linéaire est dépendant des valeurs précédemment évaluée de manière approchée. La résolution de (5.8) risque d'aboutir à des valeurs erronées.

Ces techniques nécessitent des données expérimentales fiables comme nous allons pouvoir le constater. La résolution des systèmes fournit dans le meilleur des cas des valeurs approchées des paramètres. Celles-ci peuvent servir à l'initialisation de l'optimisation.

Validation de la méthode

Afin de vérifier la validité du critère précédemment défini, nous allons générer une série d'expériences à partir de paramètres connus et vérifier que l'optimisation converge vers les valeurs qui ont servi à définir les expériences.

Nous fixons les paramètres aux valeurs $[a\ g\ b\ s\ f\ d] = [0.4\ 4\text{E}4\ 2\ 1\text{E}5\ 1\ 0.1]$. Les expériences sont simulées tous les 3 jours, pendant 90 jours. Le système est initialisé par $[P_0\ C_0] = [1500\ 450]$.A partir de ces expériences “calculées”, nous effectuons une mise à l'échelle puis un lissage.

Afin de tester la robustesse de ces techniques, un bruit gaussien de moyenne 0 et de variance σ est ajouté aux expériences : ceci permet de se rapprocher des conditions d'expérience qui fournissent en général des mesures avec une erreur non négligeable. Observons les résultats issus de la résolution des systèmes (5.5) et (5.8) ainsi que de l'optimisation de err suivant l'initialisation des paramètres.

Les résultats graphiques sont donnés sur la figure 5.3 ; les résultats numériques sont présentés dans le tableau 5.2.

L'étape 1 correspond aux résolutions successives des systèmes (5.5) et (5.8). L'étape 2 consiste à l'optimisation de err suivant les paramètres B et S ; les autres paramètres a, G et d issus de l'étape 1 restent inchangés et la valeur de h est déduite à partir de $\frac{B}{h}$. Enfin, l'étape 3 et l'étape 4 optimisent err suivant tous les paramètres, mais ceux-ci sont initialisé différemment : l'étape 3 est initialisée par le résultat de l'étape 2 tandis que l'étape 4 est initialisée directement par l'étape 1. Les valeurs notées en gras sont les valeurs optimales des paramètres, fixées arbitrairement au départ.

	Etape	Résultat obtenu						Erreur estimée (iterations)	Illustration
		a	g	b	s	f	d		
		0.4	**40 000**	**2**	**100 000**	**1**	**0.1**		
aucun bruit	1	0.394	40 066	2.059	104 740	1.030	0.099	6.35e-4	
	2	"	"	2.236	114 650	1.119	"	2.2e-4(50)	
	3	0.403	40 296	2.321	116 670	1.115	0.097	9.9e-5(100)	
bruit 1 $\sigma = 0.1$	1	0.317	41 302	0.300	3 054	0.150	0.086	1.031	
	2	"	"	0.880	34 882	0.441	"	0.25(30)	
	3	0.482	37 806	1.594	62 961	0.833	0.124	6.2e-3(200)	fig5.3 (a)
bruit 2 $\sigma = 0.15$	1	0.332	39 563	0.280	2 224	0.221	0.131	0.768	
	2	"	"	0.751	32 202	0.592	"	0.204(30)	
	3	0.564	39 377	1.759	58 494	0.705	0.105	0.011(200)	fig5.3 (b)
	4	0.634	38 909	0.741	1 897	0.118	0.005	0.11(200)	fig5.3 (c)

TAB. 5.2 – *Valeurs des paramètres lors de la validation du critère d'ajustement*

Tout d'abord, analysons les résultats obtenus à l'issue de l'étape 1. Dans l'ensemble, la résolution de (5.5) fournit des ordres de grandeur corrects et ceci reste valable malgré des perturbations sur les données. Cependant, la résolution de (5.8) est beaucoup moins fiable. En présence de bruit, les valeurs de B et de S sont éloignées des valeurs optimales, en particulier celle de S. Pour obtenir des valeurs initiales de B et S, on procède à une optimisation partielle sur ces paramètres. Celle-ci fournit un ordre de grandeur, qui sert ensuite à l'optimisation globale (sur tous les paramètres). Si on omet l'étape 2 d'optimisation sur B et S, l'optimisation sur tous les paramètres rencontre des difficultés et ne parvient pas à réduire suffisamment l'erreur, la simulation est alors éloignée des mesures expérimentales comme le montre la figure 5.3 (c)

De plus, ces simulations mettent en évidence une lacune de la méthode utilisée. En effet, si les allures des courbes issues du modèle (figure 5.3 (a) et (b)) sont très proches des allures obtenues expérimentalement, il reste un décalage temporel que l'optimisation ne parvient pas à réduire. Les phénomènes sont modélisés “trop tôt”. L'ajustement devra donc prendre en compte à la fois la valeur de l'erreur (ajustement quantitatif) et l'allure des courbes (ajustement qualitatif).

En conclusion, cette technique d'évaluation par la résolution de systèmes linéaires fournit des ordres de grandeur acceptables pour certains paramètres. Pour les autres paramètres, une optimisation partielle permet d'obtenir des valeurs correctes.

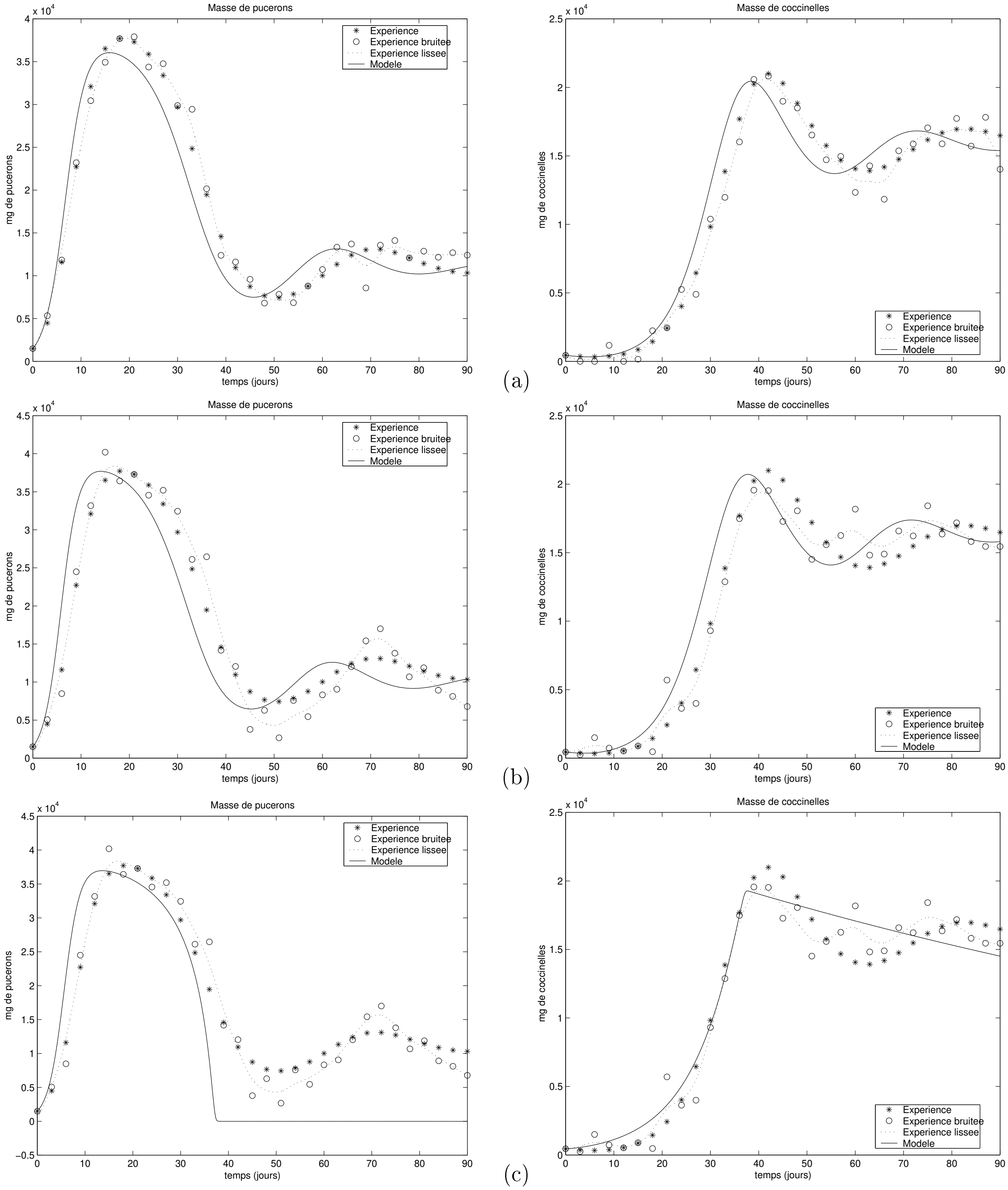

FIG. 5.3 – *Visualisation de l'ajustement pour différents bruits gaussiens*

Mise en pratique

Nous appliquons les mêmes étapes à la recherche des paramètres optimaux du modèle en masse pour l'expérience 1998. Les résultats sont présentés dans le tableau 5.3 et la figure 5.4.

	Etape	Résultat obtenu						Erreur estimée	Illustration
		a	g	b	s	f	d		
expérience 1998	1	0.279	57 321	0.517	0	0.582	0.234	Inf	
	2	"	"	0.458	3 764	0.517	"	0.23(40)	
	3	0.334	68 943	0.774	6768	0.428	0.138	0.16(100)	fig5.4(a)

TAB. 5.3 – *Valeurs des paramètres pour l'ajustement du modèle en masse à l'expérience 1998*

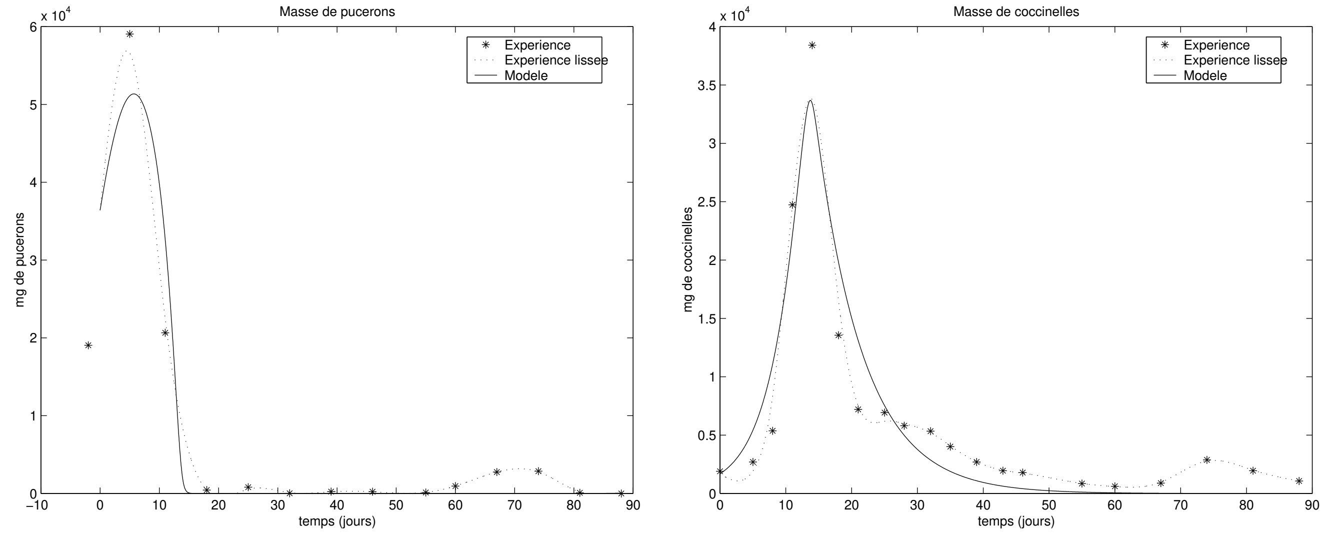

FIG. 5.4 – *Visualisation de l'ajustement des paramètres du modèle en masse à l'expérience 1998*

Globalement, le modèle fournit des allures correctes pour l'évolution de la masse totale des populations de pucerons et de coccinelles. Cependant, la reprise de la croissance des pucerons et des coccinelles, constatée le $60^{\text{ème}}$ jour, n'est pas modélisée sur la durée considérée.

En ce qui concerne la stabilité du système ainsi déterminé, le point d'équilibre non trivial est instable car pour les valeurs optimales des paramètres, l'inégalité n'est pas vérifiée puisque $\frac{g-s}{2} = 31088 \geq \frac{d\,s}{f-d} = 3229.6$. Si on prolonge l'intégration dans le temps, il semble que le système converge vers un cycle limite (figure 5.5).

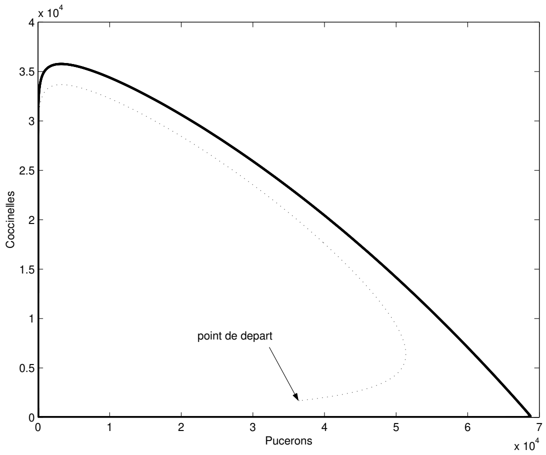

FIG. 5.5 – *Evolution des variables dans le plan de phase pour le modèle en masse*

Ces valeurs des paramètres sont utilisées pour comparer la simulation à l'expérience 2000 en serre 1 et en serre 3. Les résultats sont présentés sur les figures 5.6 et 5.7 ; l'erreur est estimée à $err = 1.5392$ pour la serre 1 et à $err = 2.1715$ pour la serre 3. Les valeurs déterminées précédemment ne permettent pas de prévoir la dynamique du système pour des conditions initiales différentes. Trois raisons sont envisageables : soit les environnements (température, état des cultures, apparition de parasitoïdes, fuite hors serre) sont suffisamment différents pour influer sur les populations de manière significative, soit l'identification des paramètres n'est pas suffisamment précise, soit le modèle est inadapté (peut-être trop simplifié) pour modéliser les phénomènes d'intéraction *H axyridis*/*A gossypii*. Rien ne permet de trancher entre ces diverses hypothèses, qui interviennent peut-être chacune avec une importance différence.

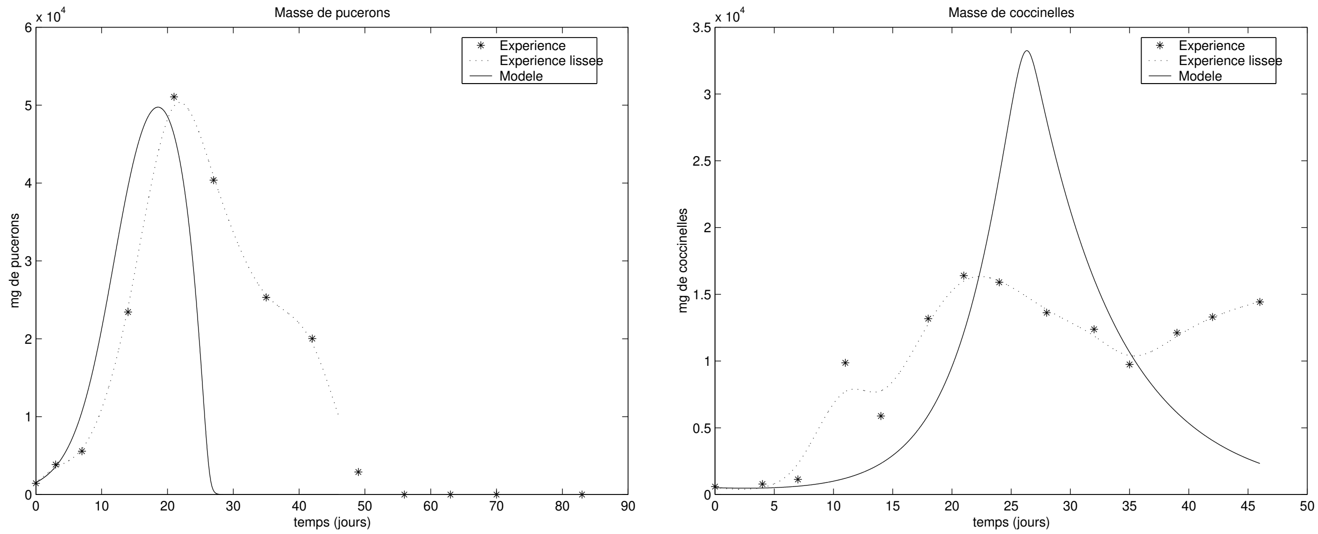

FIG. 5.6 – *Comparaison du modèle ajusté et de l'expérience 2000 en serre 1*

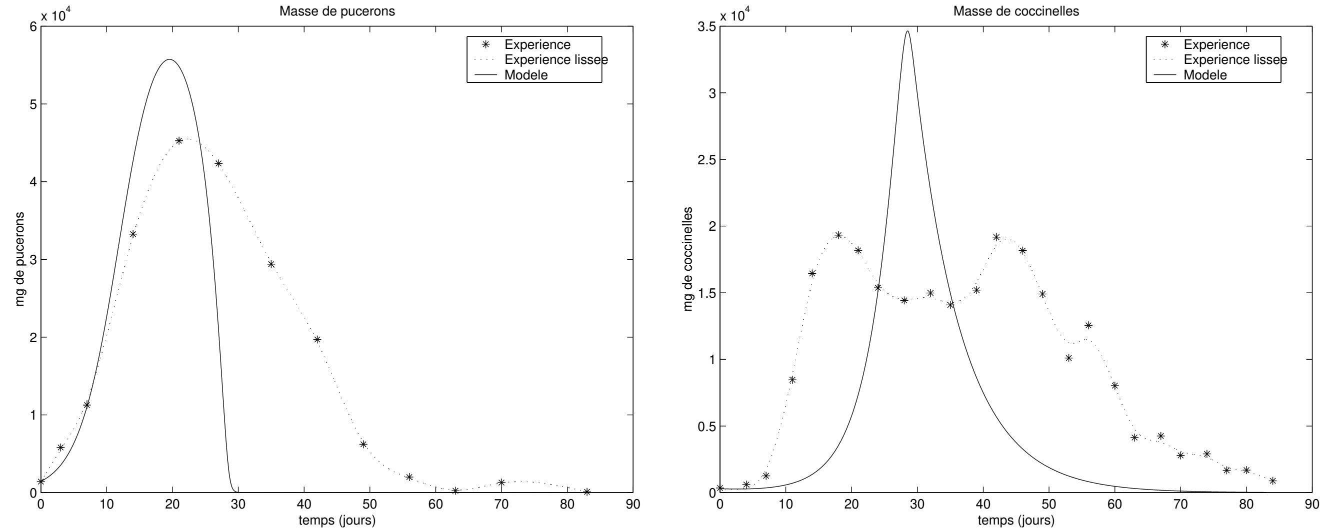

FIG. 5.7 – *Comparaison du modèle ajusté et de l'expérience 2000 en serre 3*

On applique ensuite une étape d'optimisation globale sur tous les paramètres, initialisée à partir des valeurs de la dernière ligne du tableau 5.3. Les résultats sont fournis dans le tableau 5.4.

Comme le montre la figure 5.8, l'ajustement du modèle aux expériences 2000 paraît difficile. La simulation est proche quantitativement et qualitativement de l'expérience seulement pour la population de pucerons.

	Résultat obtenu						Erreur	Illustration
	a	g	b	s	f	d	estimée	
expérience 2000	0.291	44 440	0.812	15 681	0.390	0.130	0.314(100)	
serre 1	0.320	49 485	1.123	23 199	0.259	0.051	0.289(200)	fig5.8(a)
expérience 2000	0.363	52 629	1.727	32 455	0.300	0.041	0.319(100)	
serre 3	0.332	49 569	1.262	34 434	0.371	0.058	0.29(200)	fig5.8(b)

TAB. 5.4 – *Valeurs des paramètres pour l'ajustement du modèle en masse à l'expérience 2000*

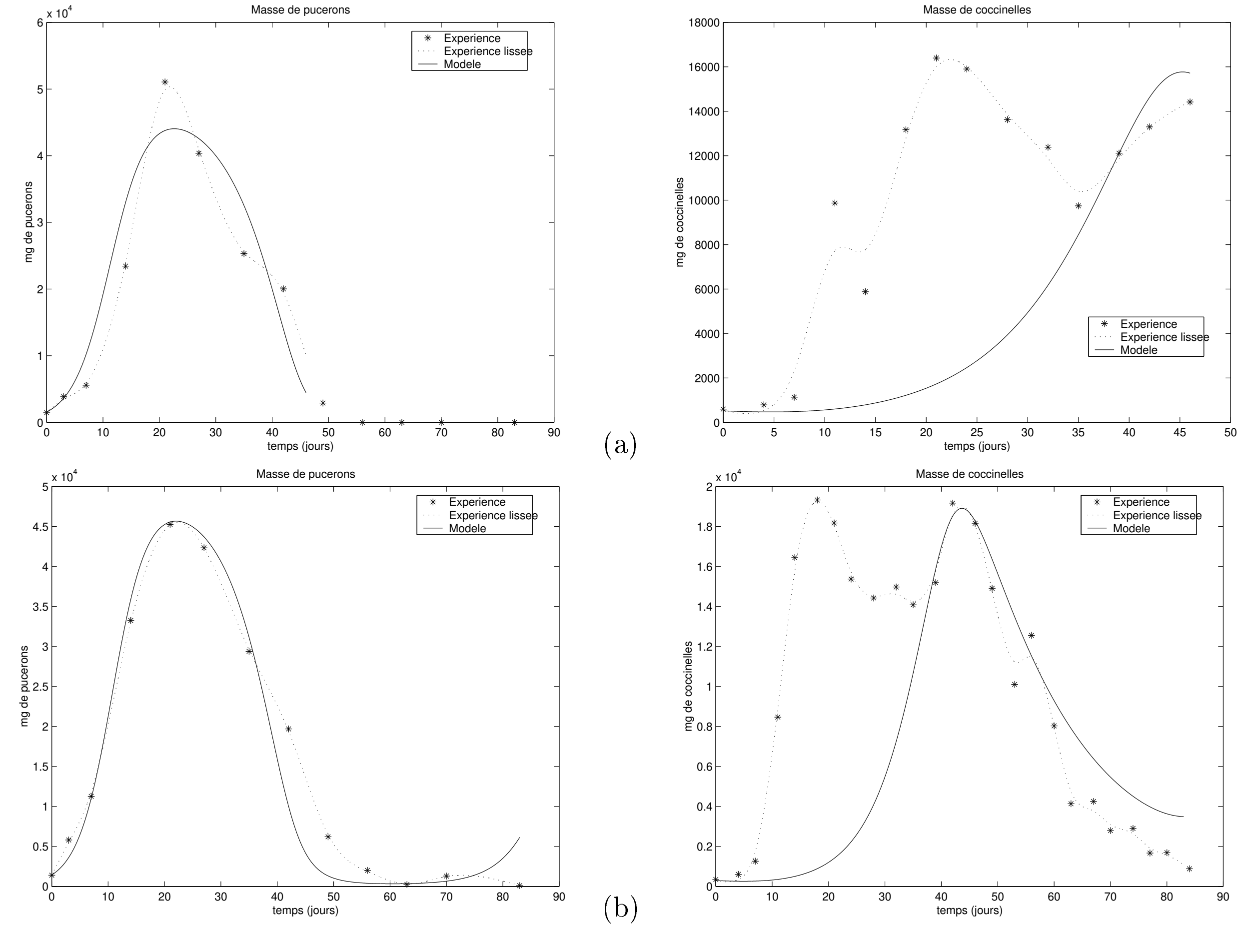

FIG. 5.8 – *Ajustement du modèle à l'expérience 2000 en serre 1 et 3*

Pour équilibrer l'ajustement, on modifie le critère de façon à accorder une plus grande importance à l'ajustement du modèle des coccinelles. On pondère les écarts entre simulation et expérience grâce à l'introduction de poids dans l'expression de l'erreur. Le critère modifié est donné par la formule :

$$err_{modif}(param) = \frac{1}{n}\frac{1}{nt}\sum_{j=1}^{n} poids(j) \ \left\{ \sum_{i=1}^{nt} \left[\frac{Y_j^{exp}(t_i) - Y_j(t_i, param)}{< Y_j^{exp} >} \right]^2 \right\} \tag{5.9}$$

	Poids		Résultat obtenu						Erreur		Figure
	P	C	a	g	b	s	f	d	err_{modif}	err	
expérience	0.4	1.6	0.421	47 249	1.873	19 626	0.400	0.018	0.26(100)	0.56	
2000 serre 1	0.4	1.6	0.357	71 770	2.259	22 741	0.441	0.019	0.26(200)	0.54	fig5.9(a)
expérience	0.1	1.9	1.008	17 910	1.265	10 161	0.595	0.020	0.18(100)	0.98	
2000 serre 3	0.1	1.9	0.965	19 178	1.196	10 610	0.567	0.022	0.18(200)	0.97	fig5.9(b)

TAB. 5.5 – *Valeurs des paramètres pour l'ajustement du modèle en masse à l'expérience 2000 avec le critère modifié*

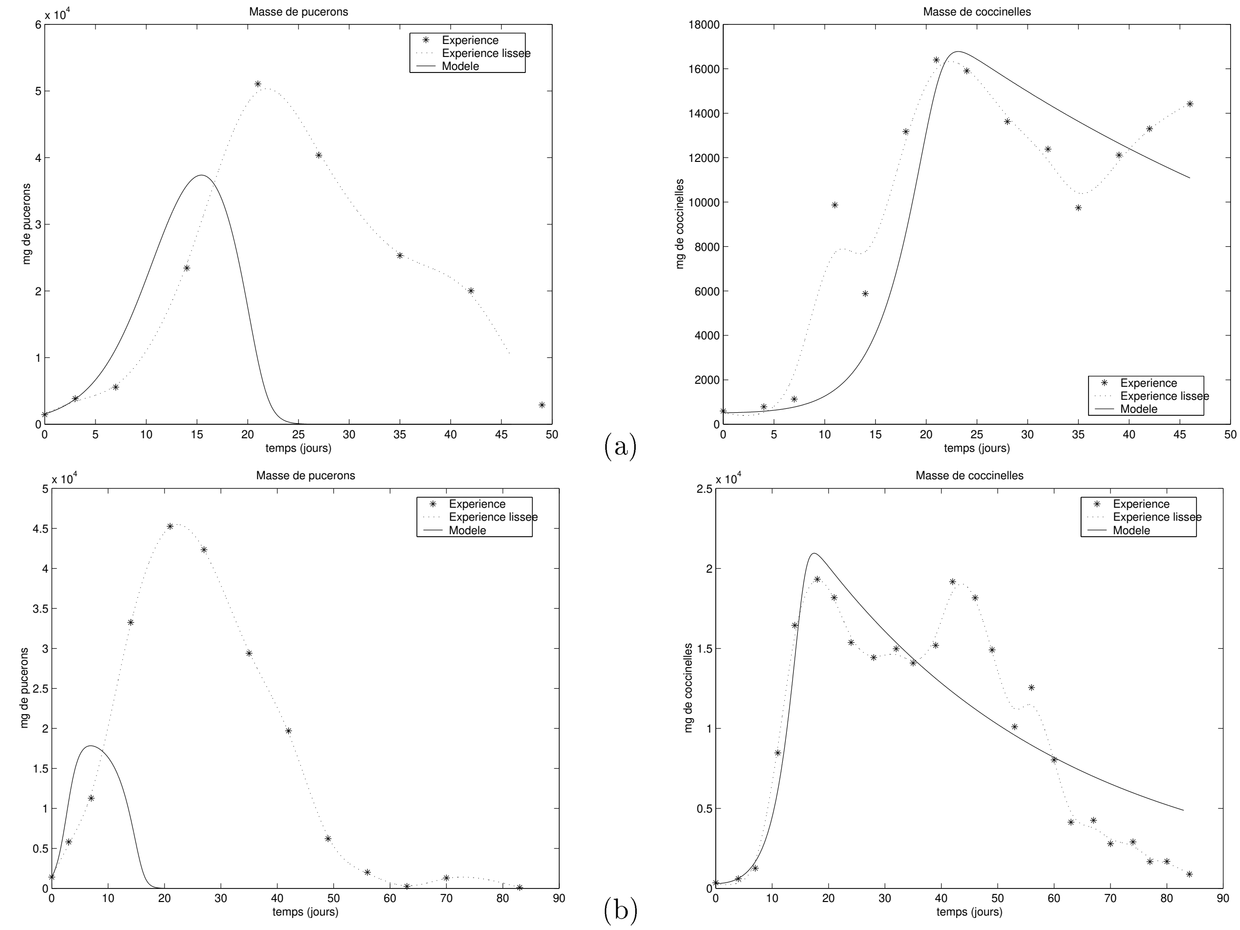

FIG. 5.9 – *Ajustement du modèle à l'expérience 2000 en serre 1 et 3*

5.4 Conclusion

Il semble probable que le modèle ne soit pas suffisamment complet pour prévoir correctement la dynamique de la population des coccinelles. En particulier, les allures modélisées sont qualitativement discutables, puisque elles ne présentent pas la succession de deux pics, qui correspondent chacun à une nouvelle génération de coccinelles.

Cette lacune provient du fait que le modèle ne prend pas en compte la durée de développement des coccinelles. Nous allons donc maintenant orienter la modélisation vers une représentation structurée de la population de coccinelles.

Chapitre 6

Le modèle masse/nombre

6.1 Construction du modèle

6.1.1 Motivation

Les précédents modèles sont basés sur une simplification des caractéristiques biologiques des coccinelles ; celles-ci sont représentées par un individu moyen, “résumé” de tous les stades de développement depuis l'oeuf jusqu'à l'imago. Cette simplification, utile dans un premier temps, peut paraître excessive lorsque l'on considère les différences entre les stades, tant au niveau biologique (mortalité, durée de développement, masse moyenne) ainsi qu'en terme de rôle fonctionnel (prédation ou reproduction par exemple).

Suite à ces simplifications, nous avons été confronté à certaines difficultés dans l'identification des paramètres optimaux. Afin de mieux modéliser la population de coccinelles, nous introduisons un nouveau concept qui consiste à structurer la **population en stades**. Dans un premier temps, nous divisons la population en 2 stades : les immatures (comprennant les œufs, les larves et les nymphes) et les matures (adultes, encore appelés imagos). Le critère choisi pour distinguer ces 2 types d'individus est leurs capacités reproductrices différentes, les 2 populations ayant une action prédatrice sur les pucerons. Au sein du stade dit “immature”, nous négligeons les différences dans la consommation des pucerons. Gardons à l'esprit que cette simplification peut être lourde de conséquences. En effet, en négligeant le stade nymphal qui puise uniquement ses ressources dans ses propres réserves sans consommer de pucerons, on néglige “le répit” accordé aux pucerons durant ce stade.

Afin de caractériser les populations de coccinelles immatures, de coccinelles adultes et de pucerons, nous choisissons de raisonner en biomasse totale. Il sera ainsi plus aisé d'exprimer la conservation de la masse totale du système.

La distinction des 2 stades de développement des coccinelles implique la notion de **transition** d'un stade à l'autre. Comment la caractériser ? Les informations dont nous disposons nous amène à penser que le passage au stade adulte est fonction de la croissance pondérale et non pas de l'âge. Nous considérons qu'un individu immature devient un individu adulte lorsqu'il a atteint un certain poids, après avoir consommé une certaine quantité de pucerons. Cependant, ce phénomène est à l'échelle individuelle et non à l'échelle de la population. La seule information de la masse totale d'individus immatures ne suffit pas à déterminer l'avancement dans le développement pondéral. Ainsi, pour une même masse totale, on peut avoir *beaucoup* d'œufs ou *très peu* de nymphes. Pour appréhender ce supplément d'information, il est indispensable d'avoir accès au nombre total d'individus immatures. Ainsi, le rapport masse totale / nombre total renseigne sur la masse moyenne des individus immatures.

Notre modèle repose donc sur l'hypothèse suivante : **La transition entre le stade immature et le stade adulte est uniquement fonction de la croissance pondérale des individus immatures, par conséquent de leur masse moyenne.**

6.1.2 Formulation

Le système considéré est constitué de 3 populations distinctes :

- la population de coccinelles immatures caractérisée par la masse totale m et le nombre total l.
- la population de coccinelles adultes caractérisée par la masse totale M.
- la population de pucerons caractérisée par la masse totale P.

Pour construire un modèle en dynamique des populations, on procède en deux étapes. La première étape consiste à décrire chaque population par une équation-bilan. Ces équations traduisent en langage mathématique le fait que les variations pour chaque stade correspondent à la différence entre l'apparition et la disparition d'individus au sein de ce stade. Ainsi, si on note $R_i(t)$ le taux de recrutement du stade i au temps t, $M_i(t)$ le taux de maturation du stade i au temps t et $D_i(t)$ le taux de disparition du stade i au temps t, l'équation-bilan caractérisant le stade i s'écrit :

$$\dot{X}_i(t) = R_i(t) - M_i(t) - D_i(t) \tag{6.1}$$

où X_i est la variable caractérisant le stade i. La deuxième étape consiste en la formulation explicite des fonctions caractérisant les flux de populations $R_i(t)$,$M_i(t)$ et $D_i(t)$.

Dans notre cas, la dynamique de la population de coccinelles structurée en 2 stades peut se résumer sur la figure suivante où chaque flèche noire symbolise un flux de masse entre deux populations.

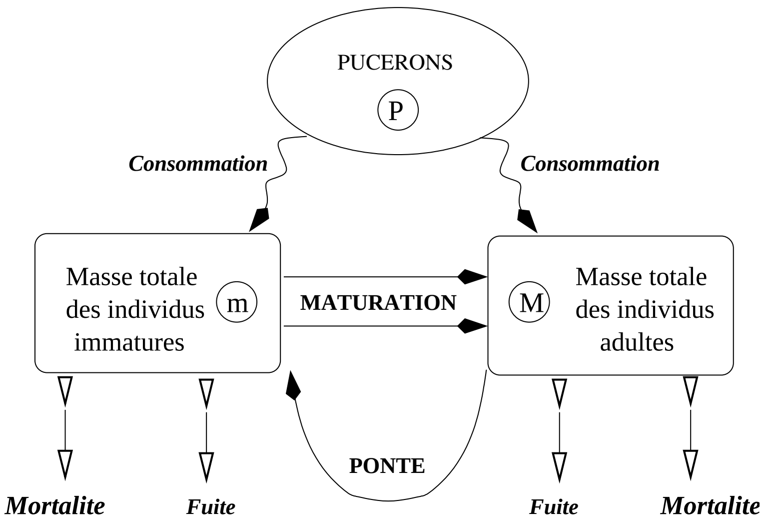

FIG. 6.1 – *Schéma récapitulatif des relations entre les différentes populations.*

Les équations-bilan pour les coccinelles immatures (de masse totale m) et pour les coccinelles adultes (de masse totale M) s'écrivent donc :

$$\begin{cases} \dot{m}(t) = R_m(t) - M_m(t) - D_m(t) \\ \dot{M}(t) = R_M(t) - D_M(t) \end{cases} \tag{6.2}$$

Précisons maintenant la signification et l'expression de chaque terme.

Le recrutement [1] du stade immature est la conséquence de deux phénomènes. L'augmentation de la masse provient de la ponte des œufs par les femelles matures et de la consommation de pucerons par les individus immatures. De même, la disparition d'individus du stade immature possède trois origines : la première est la maturation vers l'âge adulte, la deuxième est la mortalité naturelle et la troisième est la fuite hors de la serre.

Le recrutement du stade adulte est caractérisé par le passage d'individus provenant du stade immature et par la consommation de pucerons. La disparition d'une partie de la masse des adultes s'explique par la ponte, par la mortalité ou par la fuite hors de la serre.

Le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{m}(t) = \underbrace{cb\frac{uP}{P+r}M}_{\text{ponte}} + \underbrace{c\frac{wP}{P+s}m}_{\text{croissance pondérale}} - \underbrace{k\alpha_\varepsilon(\frac{m}{l})m}_{\text{transition}} - \underbrace{hm}_{\text{mortalité}} \\ \dot{M}(t) = -\underbrace{cb\frac{uP}{P+r}M}_{\text{ponte}} + \underbrace{c\frac{uP}{P+r}M}_{\text{croissance pondérale}} + \underbrace{k\alpha_\varepsilon(\frac{m}{l})m}_{\text{transition}} - \underbrace{dM}_{\text{mortalité}} \\ \dot{l}(t) = \underbrace{\beta cb\frac{uP}{P+r}M}_{\text{ponte}} - \underbrace{k\alpha_\varepsilon(\frac{m}{l})l}_{\text{transition}} - \underbrace{hl}_{\text{mortalité}} \\ \dot{P}(t) = aP(1-\frac{P}{g}) - \frac{wP}{P+s}m - \frac{uP}{P+r}M \end{cases} \tag{6.3}$$

Reste à expliquer les fonctions utilisées dans ce modèle. Pour cela, nous allons nous appuyer sur les mêmes hypothèses que nous avions faites pour le modèle en masse.

La consommation en pucerons par les individus immatures est caractérisée par une **réponse fonctionnelle** de type II. Il en est de même pour les adultes mais les paramètres peuvent être différents pour les deux populations. La réponse fonctionnelle des immatures est

$$\mu(P) = \frac{wP}{P+s}$$

tandis que celle des adultes est

$$\eta(P) = \frac{uP}{P+r}$$

On tient compte du coefficient d'utilisation c, considéré comme identique pour les immatures et pour les adultes.

1. c'est-à-dire l'apparition de masse dans le stade immature

Le terme de **transition** du stade immature vers le stade adulte est donnée par une fonction α_ε dont la variable est la masse moyenne $\dfrac{m}{l}$ des individus immatures. Le paramètre ε de cette fonction correspond à une masse moyenne, seuil au-delà duquel on considère que les individus immatures ont atteint une masse suffisante pour passer au stade adulte. L'allure de la fonction de transition est donnée par la figure 6.2 et son expression analytique est

$$\alpha_\varepsilon(\frac{m}{l}) = \frac{1}{\pi}(\arctan((\frac{m}{l} - \varepsilon)) - \arctan(-\varepsilon))$$

Pour compléter le terme de transition, on multiplie la fonction par un paramètre k qui représente la vitesse de passage d'un stade à l'autre.

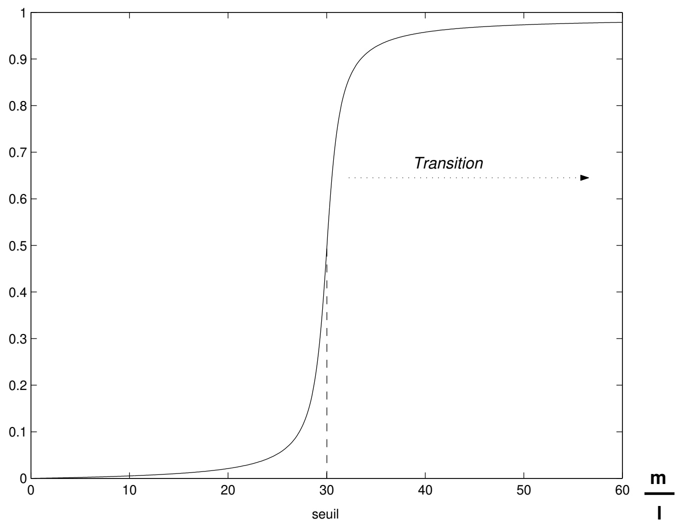

FIG. 6.2 – *Allure de la fonction de transition* $\alpha_\varepsilon(\dfrac{m}{l})$

Nous rassemblons les termes de **mortalité** et de **fuite**, qui sont considérés linéaires dans les deux cas. Les populations en l'absence de proies décroissent exponentiellement. Notons h le taux de disparition des immatures et d le taux de disparition des adultes.

Il reste à préciser le terme caractérisant la **ponte**. Celle-ci dépend de la masse ingérée par les femelles adultes : une certaine proportion b est employée à la ponte par les femelles et le reste sert à la croissance pondérale des adultes. Ainsi, le terme de ponte s'écrit $b\, c\dfrac{uP}{P+r}M$.

Une fois les équations-bilan en masse précisées, on s'intéresse à l'**équation-bilan en nombre** pour le stade immature. Pour avoir le nombre d'individus immatures recrutés par la ponte, il suffit de diviser la masse pondue par la masse m_o d'un oeuf. En notant $\beta = \frac{1}{m_o}$, on obtient le terme $\beta\, b\, c\dfrac{uP}{P+r}M$. Enfin, pour convertir en nombre les termes de transition et de disparition exprimés en masse, on divise par la masse moyenne $\frac{m}{l}$ d'un individu immature. La transition est ainsi caractérisée par le terme $k\alpha_e(\frac{m}{l})m * \frac{l}{m} = k\alpha_e(\frac{m}{l})l$ et la disparition s'écrit $-hm * \frac{l}{m} = -hl$.

En ce qui concerne les **pucerons**, leur croissance est logistique, avec un taux de multiplication a et une capacité de soutien du milieu g. Leur disparition est uniquement due à la consommation par les coccinelles immatures et adultes.

Tout d'abord, on vérifie que les variables restent toutes positives ou nulles. Puis, on effectue une mise à l'échelle en effectuant le changement de variable décrit dans le tableau 6.1. Par commodité, on choisit la même échelle pour m et l, ainsi les paramètres k et ε restent inchangés.

	Variables				**Paramètres**						
sans mise à l'échelle	m	M	l	P	w	s	u	r	g	c	d
avec mise à l'échelle	$\frac{m}{m^*}$	$\frac{M}{M^*}$	$\frac{l}{m^*}$	$\frac{P}{P^*}$	$w\frac{m^*}{P^*}$	$\frac{s}{P^*}$	$u\frac{M^*}{P^*}$	$\frac{r}{P^*}$	$\frac{g}{P^*}$	$c\frac{P^*}{m^*}$	$d\frac{M^*}{m^*}$

TAB. 6.1 – *Mise à l'échelle du modèle masse/nombre.*

Les autres paramètres ne sont pas affectés par le changement d'échelle. Désormais, les nouvelles variables sont indicées par e et les paramètres mis à l'échelle sont désignés par une majuscule.

Le système mis à l'échelle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \dot{m}_e(t) & = Cb\dfrac{UP_e}{P_e+R}M_e + C\dfrac{WP_e}{P_e+S}m_e - k\alpha_\varepsilon(\dfrac{m_e}{l_e})m_e - hm_e \\ \dot{M}_e(t) & = \dfrac{m^*}{M^*}C(1-b)\dfrac{UP_e}{P_e+R}M_e + \dfrac{m^*}{M^*}k\alpha_\varepsilon(\dfrac{m_e}{l_e})m_e - \dfrac{m^*}{M^*}DM_e \\ \dot{l}_e(t) & = \beta Cb\dfrac{UP_e}{P_e+R}M_e - k\alpha_\varepsilon(\dfrac{m_e}{l_e})l_e - hl_e \\ \dot{P}_e(t) & = aP_e(1-\dfrac{P_e}{G}) - \dfrac{WP_e}{P_e+S}m_e - \dfrac{UP_e}{P_e+R}M_e \end{cases} \tag{6.4}$$

6.1.3 Analyse qualitative

Observons le comportement qualitatif du modèle masse/nombre, pour lequel les valeurs des paramètres s'inspirent des expériences. Ces valeurs sont présentées dans le tableau 6.2. Précisons la manière dont elles ont été obtenues.

Aucune expérience ne permet pour l'instant de déterminer les paramètres w, s, u et r qui caractérisent les réponses fonctionnelles. Les valeurs s et r sont importantes car ces paramètres sont homogènes à une masse de pucerons. Le paramètre ε est la moyenne des poids moyens des larves L4 et des nymphes. Les paramètres de la croissance des pucerons sont donnés par L.Lapchin : la capacité de soutien est de 100000 pucerons/plant. Or la masse moyenne d'un puceron étant 0.101 mg et la serre comptant 28 plants, nous déduisons la valeur de $g = 100000 * 0.101 * 28$. Nous avons pris une valeur de b dans l'intervalle $[0, 1]$ des valeurs possibles, puisque b désigne une proportion. β correspond à l'inverse de la masse d'un œuf de coccinelle, qui vaut $m_o = 0.24$ mg. Le coefficient d'utilisation c a été estimé à 73%.

w	s	u	r	k	ε	a	g	b	β	d	h	c
1	10000	0.4	40000	0.4	35	0.35	282800	0.8	4.1667	0.1	0.2	0.73

TAB. 6.2 – *Valeurs des paramètres suggérées par l'expérience.*

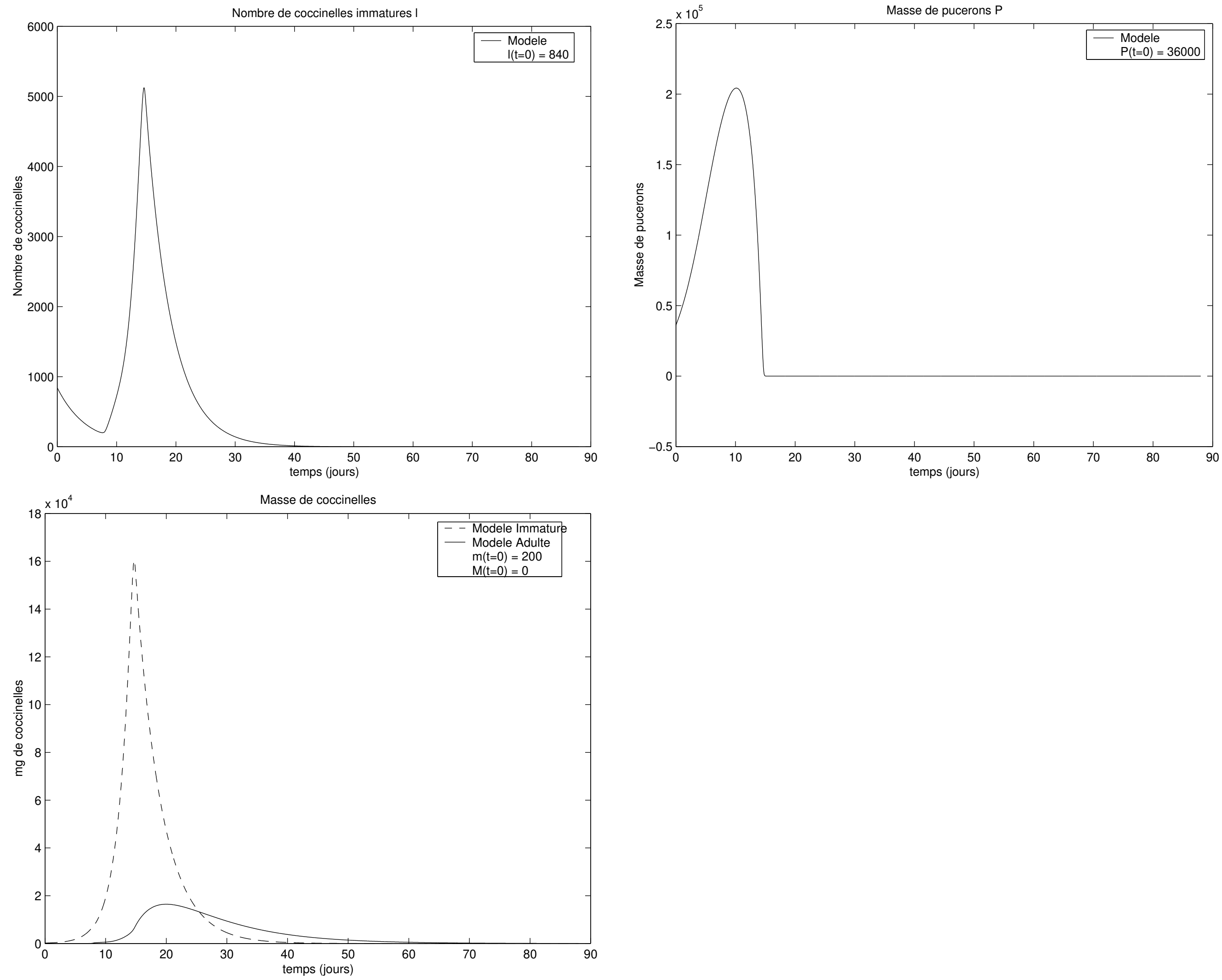

FIG. 6.3 – *Simulation du modèle : aspect qualitatif. Le système comprend intialement des pucerons et des œufs de coccinelles.*

La figure 6.3 présente l'évolution du système où l'on a introduit une certaine quantité d'oeufs de coccinelles (absence d'adultes). La figure 6.4 correspond à des conditions initiales différentes, puisqu'au temps initial on introduit seulement des adultes coccinelles en présence des pucerons. Nous vérifions sur ces figures la succession de deux pics de population : ceci montre que le modèle représente bien le développement des coccinelles par une succession d'états décalés dans le temps. Dans les deux situations, la présence des coccinelles semble avoir un effet régulateur sur la population de pucerons.

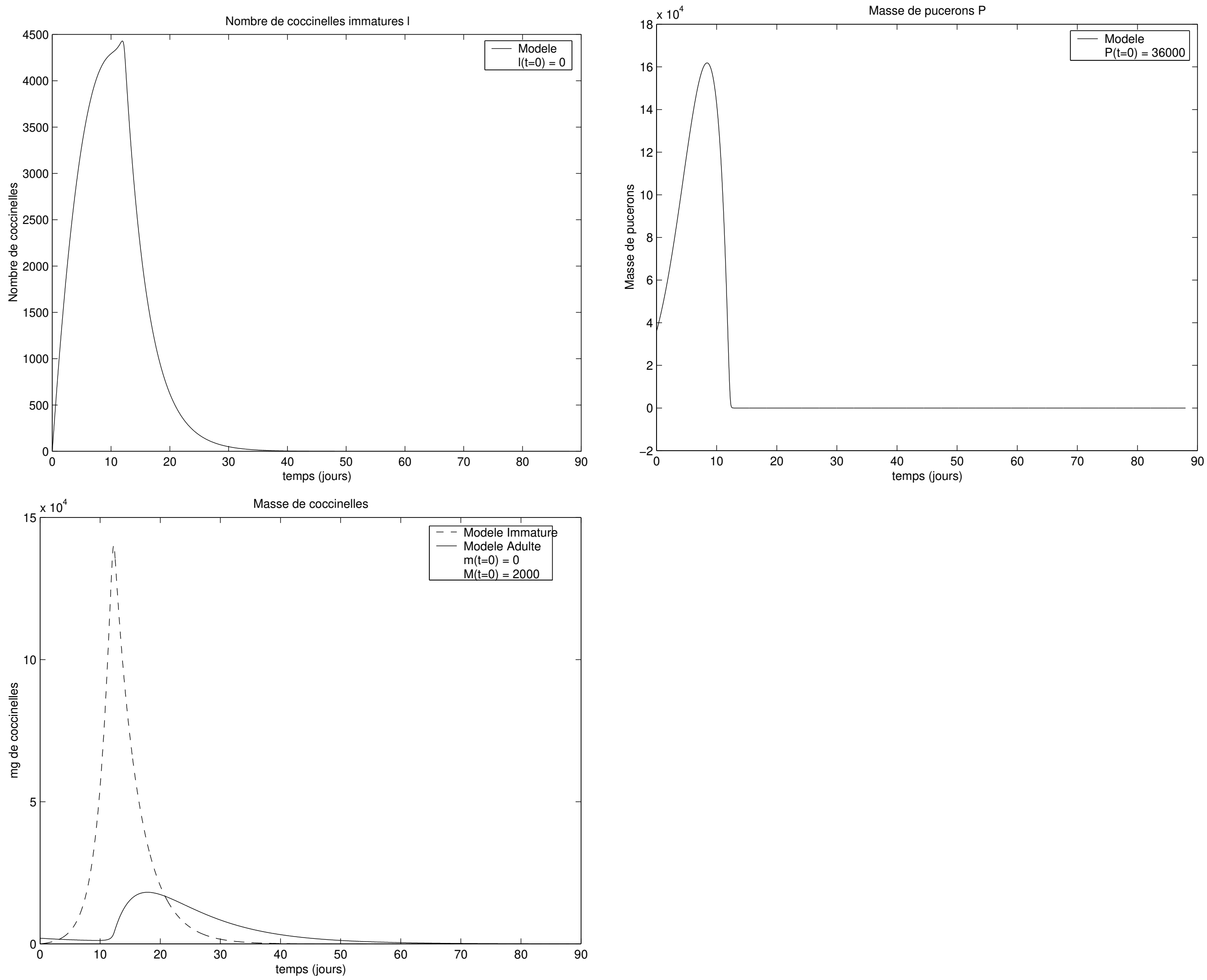

FIG. 6.4 – *Simulation du modèle : aspect qualitatif. Le système comprend intialement des pucerons et des coccinelles adultes.*

6.2 Ajustement des paramètres

Nous utilisons la recherche systématique des valeurs optimales des paramètres, en appliquant les méthodes présentées dans le chapitre précédent. Cela peut permettre de dégager des ordres de grandeur des paramètres plus précis.

6.2.1 Les relations linéaires

Dans un premier temps, nous calculons :

$$\dot{m}_e + \frac{M^*}{m^*}\dot{M}_e + C\,\dot{P}_e = a\,C\,P_e\,(1 - \frac{P_e}{G}) - h\,m_e - D\,M_e \tag{6.5}$$

En utilisant la même technique d'intégration sur plusieurs fenêtres de temps, on obtient le système linéaire 6.6, où l'on a conservé les mêmes notations que dans le chapitre précédent.

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ \vdots \\ dm_e + \frac{M^*}{m^*}dM_e \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \\ I_{P_e} & -I_{P_e^2} & -dP_e & -I_{m_e} & -I_{M_e} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a\,C \\ \frac{a\,C}{G} \\ C \\ h \\ D \end{pmatrix} \tag{6.6}$$

A l'issue de cette première étape, on dispose de valeurs pour les paramètres a, C, G, h et D. Ces valeurs donnent seulement une idée de l'ordre de grandeur de ces paramètres.

Dans un deuxième temps, nous intégrons la dernière équation pour obtenir le système 6.8. Comme nous allons réutiliser certains des paramètres préalablement estimés, les valeurs risquent alors d'être déterminés avec moins de précision. Pour S et R fixés, nous obtenons les valeurs de W et de U associées.

$$\dot{P}_e = A\,P_e\,(1 - \frac{P_e}{G}) - \frac{W\,P_e}{P_e + S}m_e - \frac{U\,P_e}{P_e + R}M_e \tag{6.7}$$

$$\begin{pmatrix} \vdots \\ dP_e - aP_e - \frac{a}{G}dP_e^2 \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \vdots & \vdots \\ -\int \frac{m_e\,P_e}{P_e + S} & -\int \frac{M_e\,P_e}{P_e + R} \\ \vdots & \vdots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W \\ U \end{pmatrix} \tag{6.8}$$

Dans un troisième temps, on cherche à supprimer le terme de transition non-linéaire. Nous calculons la valeur de b, en admettant que celle de β est donnée par l'expérience. Pour cela, calculons :

$$\frac{\dot{m}_e\,l_e - m_e\,\dot{l}_e}{l_e^2} = C\,\frac{W\,P_e}{P_e + S}\frac{m_e}{l_e} + b\,C\frac{U\,P_e}{P_e + R}\frac{M_e}{l_e} - b\,\beta\,C\frac{U\,P_e}{P_e + R}\frac{M_e}{l_e}\frac{m_e}{l_e} \tag{6.9}$$

Le domaine d'intégration est réduit à l'intervalle où l_e ne s'annule pas. Le système linéaire se réduit alors en une régression linéaire $Y = bX$ entre les 2 vecteurs X et Y dont les composantes sont définies par :

$$
\begin{aligned}
Y_i &= \int_{t_i-T}^{t_i} (\frac{\dot{m}_e\, l_e - m_e\, \dot{l_e}}{l_e^2})(\tau) d\tau \quad + \quad \int_{t_i-T}^{t_i} C \frac{W\, P_e(\tau)}{P_e(\tau)+S} \frac{m_e(\tau)}{l_e(\tau)} d\tau \\
&= \frac{m_e(t_i-T)}{l_e(t_i-T)} - \frac{m_e(t_i)}{l_e(t_i)} \qquad - \qquad \text{"} \\
X_i &= \int_{t_i-T}^{t_i} C \frac{U\, P_e(\tau)}{P_e(\tau)+R} \frac{M_e(\tau)}{l_e(\tau)} d\tau \quad - \quad \int_{t_i-T}^{t_i} \beta\, C \frac{U\, P_e(\tau)}{P_e(\tau)+R} \frac{M_e(\tau)}{l_e(\tau)} \frac{m_e(\tau)}{l_e(\tau)} d\tau
\end{aligned}
$$

Pour finir, on intègre partiellement l'équation en nombre, pour estimer k à partir de ϵ fixé.

$$
\dot{l_e} = C\, b\, \beta \frac{UP_e}{P_e+R}\, M_e \; - \; k\, \alpha_\epsilon(\frac{m_e}{l_e})\, l_e \; - \; h\, l_e \tag{6.10}
$$

Le système se réduit également à une régression linéaire $Y = kX$ définie par :

$$
\begin{aligned}
Y_i &= \int_{t_i-T}^{t_i} \alpha_\epsilon(\frac{m_e(\tau)}{l_e(\tau)}) d\tau \\
X_i &= \int_{t_i-T}^{t_i} \dot{l_e}(\tau) d\tau - \int_{t_i-T}^{t_i} C\, b\, \beta \frac{UP_e(\tau)}{P_e(\tau)+R}\, M_e(\tau)\, d\tau + \int_{t_i-T}^{t_i} h\, l_e(\tau) d\tau
\end{aligned}
$$

6.2.2 Résultats et optimisation

Dans ce chapitre les graphes représentent les grandeurs mises à l'échelle m_e, M_e, l_e et P_e.

On cherche à optimiser les paramètres sur l'expérience 1998. Au terme des différentes étapes, on obtient une évaluation de paramètres dont les valeurs sont présentées dans le tableau 6.3. Les résultats graphiques correspondant sont présentés sur la figure 6.5.

p	w	s	u	r	k	e	a	g	b	β	h	d	c	err
0.1	0.619	7665	1.435	7665	0	30	0.515	55783	0.008	4.167	0.214	0.041	0.628	7.22

TAB. 6.3 – *Valeurs des paramètres issues des relations linéaires pour l'ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 1998*

Les deux premières étapes fournissent des valeurs satisfaisantes des paramètres. Cependant, à partir de l'étape 3, il semble que l'évaluation du paramètre b rencontre certaines difficultés puisque la valeur optimale trouvée est très faible, ce qui signifie que la ponte par les femelles coccinelles est très faible. Toute la masse de pucerons consommée par les adultes est utilisée pour la croissance. De plus, il parait impossible d'évaluer la valeur du paramètre k quelle que soit la valeur de e.

La simulation du modèle ainsi paramétrisé (figure 6.5) confirme ces défaillances. Selon le modèle, la population de coccinelles adultes subit une croissance très forte qui n'est pas confirmée par l'expérience. De plus, la croissance pondérale des coccinelles immatures est très insuffisante.

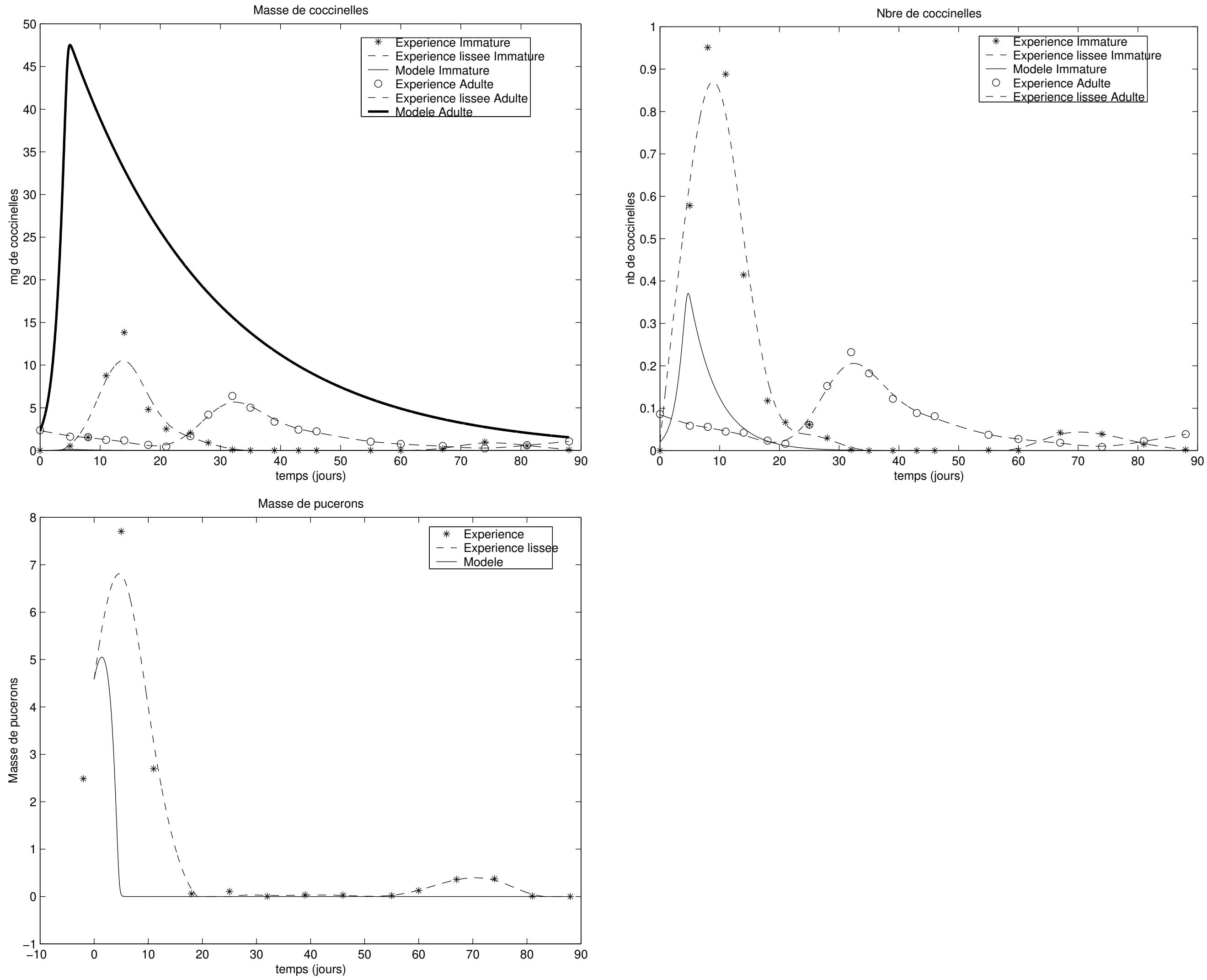

FIG. 6.5 – *Initialisation de l'ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 1998* - ***Etape 0*** -

Nous allons modifier certaines valeurs de paramètres qui ont pu être mal identifiées par les méthodes précédentes. Pour juger de l'amélioration éventuelle, on prend en compte le critère numérique (err) et un critère qualitatif (allure des courbes). On considère que l'évaluation du paramètre β est correcte et nous ne changerons pas sa valeur.

Le suivi des modifications est expliqué dans le tableau 6.4 et illustré sur les figures 6.6, 6.7 et 6.9.

Etape	w	s	u	r	k	e	a	g	b	h	d	c	err	figure
0	0.619	7665	1.435	7665	0	30	0.515	55783	0.008	0.214	0.041	0.628	7.22	6.5
1	"	"	"	"	0.4	"	"	"	0.9	"	"	"	41.93	6.6
2	1	"	0.2	"	"	"	"	"	"	"	"	"	0.69	6.7
3	"	"	"	"	1	"	0.3	70000	"	"	0.08	0.70	0.12	6.9

Commentaires correspondant à chaque étape :

Etape 0: On rappelle les valeurs initiales des paramètres issues des relations linéaires.

Etape 1: On modifie les paramètres de la fonction de transition. Les changements de ϵ ont très peu d'influence sur le modèle, donc on garde la valeur 35. En revanche, la valeur de k est augmentée puisqu'elle correspond à la vitesse de transition (qui ne peut être nulle). De plus, on augmente la valeur de b, autrement dit : une proportion plus grande de la masse ingérée par les adultes coccinelles est employée à la ponte. ***Résultat :*** La valeur de l'erreur est alors multipliée par 6 (cela est dû à l'apparition d'oscillations), mais l'allure des courbes est plus correcte sur les premiers instants.

Etape 2: On modifie les termes des réponses fonctionnelles, dans le but de réduire la consommation des adultes. En diminuant la valeur de u, la simulation de la population adulte se rapproche de l'évolution observée durant l'expérience ; cependant, cette diminution engendre aussi une baisse de la ponte. Pour compenser cet effet, on augmente la consommation du stade immature. L'augmentation de w est justifiée aussi par le fait que pour un grand nombre de coccinelles immatures (sur le modèle de la figure 6.6), la masse correspondante est faible, ce qui confirme que la croissance en masse des immatures était insuffisante. ***Résultat :*** La valeur de l'erreur baisse fortement et les allures des courbes sont nettement améliorées. Le nombre et la masse de coccinelles immatures sont prévus correctement par le modèle jusqu'au $50^{\text{ème}}$ jour. On peut faire la même remarque pour la population de pucerons, mais le modèle ne prévoît pas le rebond de la population de coccinelles adultes.

Etape 3: Afin d'améliorer le modèle pour la population d'adulte, on augmente le taux de mortalité d, ainsi que la vitesse de transition k. On modifie également les paramètres définissant la croissance des pucerons. La modification de c a peu d'influence sur le modèle. ***Résultat :*** La valeur de l'erreur baisse encore et le modèle prévoît la reprise de croissance des adultes ; cependant celle-ci devrait débutée selon le modèle le $10^{\text{ème}}$ jour alors qu'elle est effective seulement à partir du $20^{\text{ème}}$ jour. L'augmentation de e n'a pas d'effet retardateur sur la transition comme on pourrait s'y attendre. En effet, la consommation des immatures est alors très importante (selon le modèle) et la masse moyenne des immatures atteint très vite le seuil ϵ. D'ailleurs, si la valeur de ϵ est trop élevée, la transition ne s'effectue plus.

TAB. 6.4 – *Suivi des valeurs des paramètres lors de l'ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 1998*

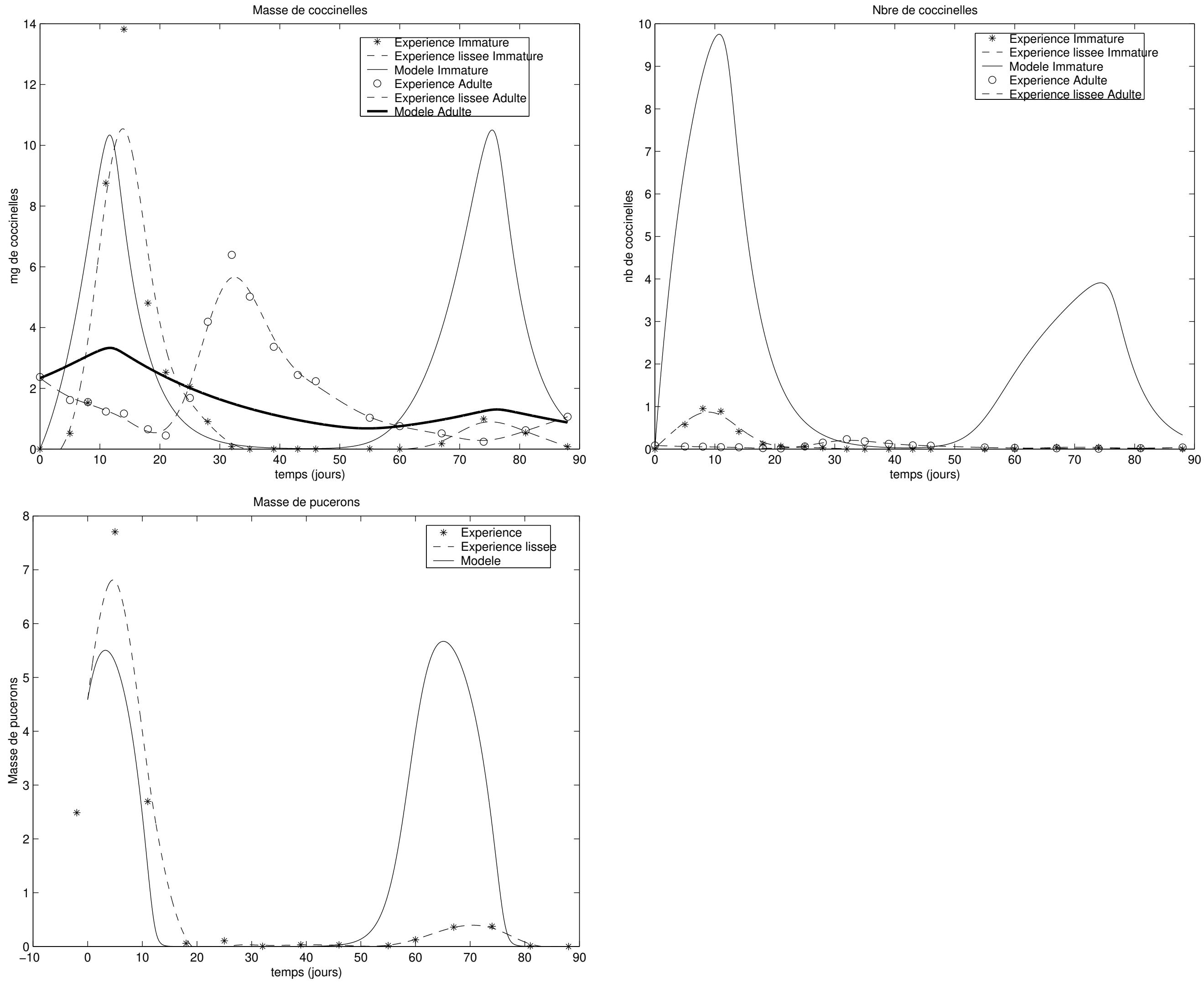

FIG. 6.6 – *Ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 1998* **- *Etape 1* -**

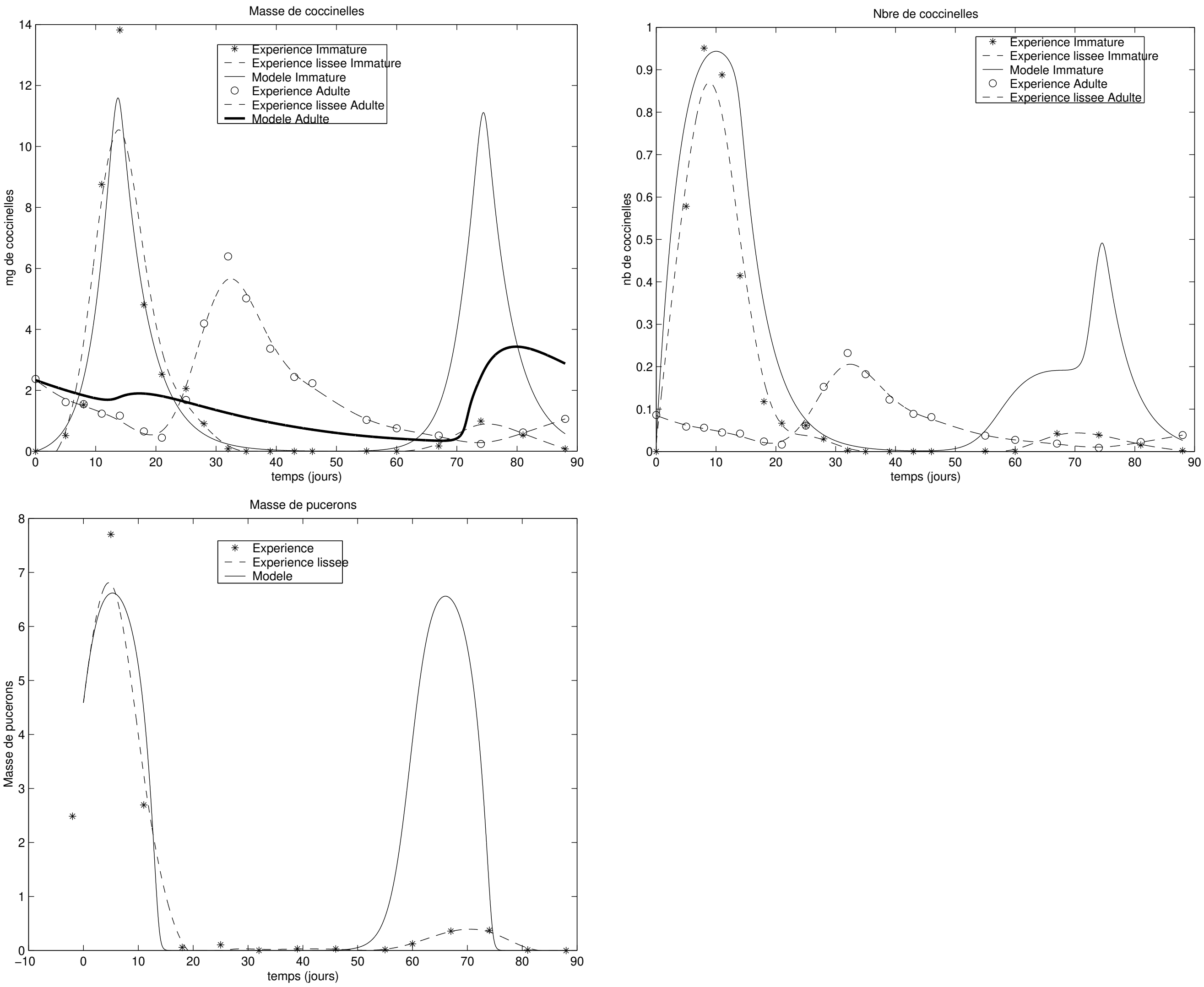

FIG. 6.7 – *Ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 1998* ***- Etape 2 -***

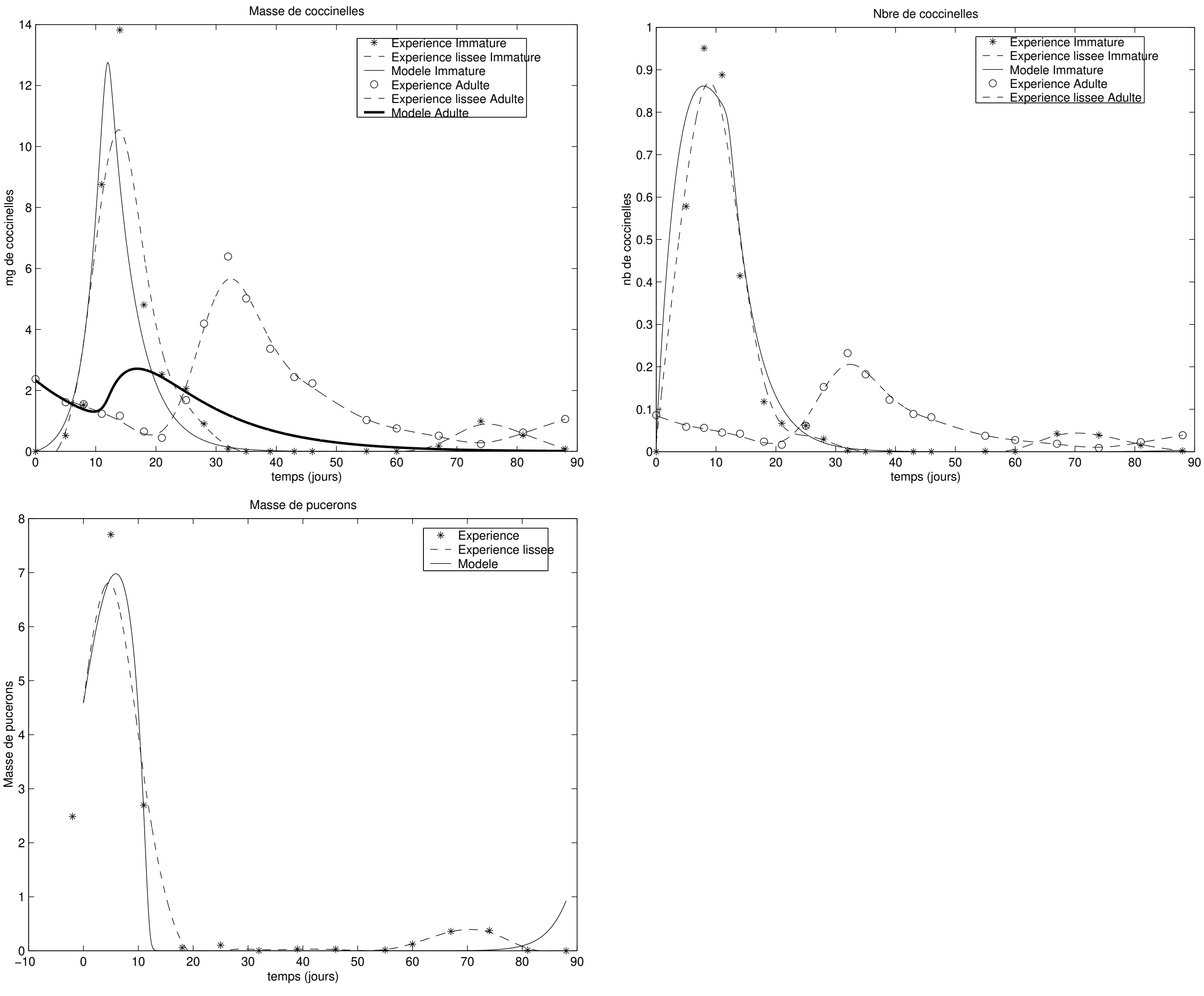

FIG. 6.8 – *Ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 1998* ***- Etape 3 -***

On applique enfin une optimisation sur le critère err, mais celle-ci n'améliore pas le modèle, même si on utilise le critère modifié pour privilégier l'ajustement de la population de coccinelles adultes. En effet, le critère choisi ne tient pas compte des allures (c'est un critère exclusivement quantitatif) et les paramètres évoluent de manière à supprimer la transition vers le stade adulte et non pas à la retarder.

On simule le modèle avec les paramètres ajustés sur l'expérience 1998 et on compare la simulation à l'expérience 2000. Les résultats sont présentés sur la figure 6.9.

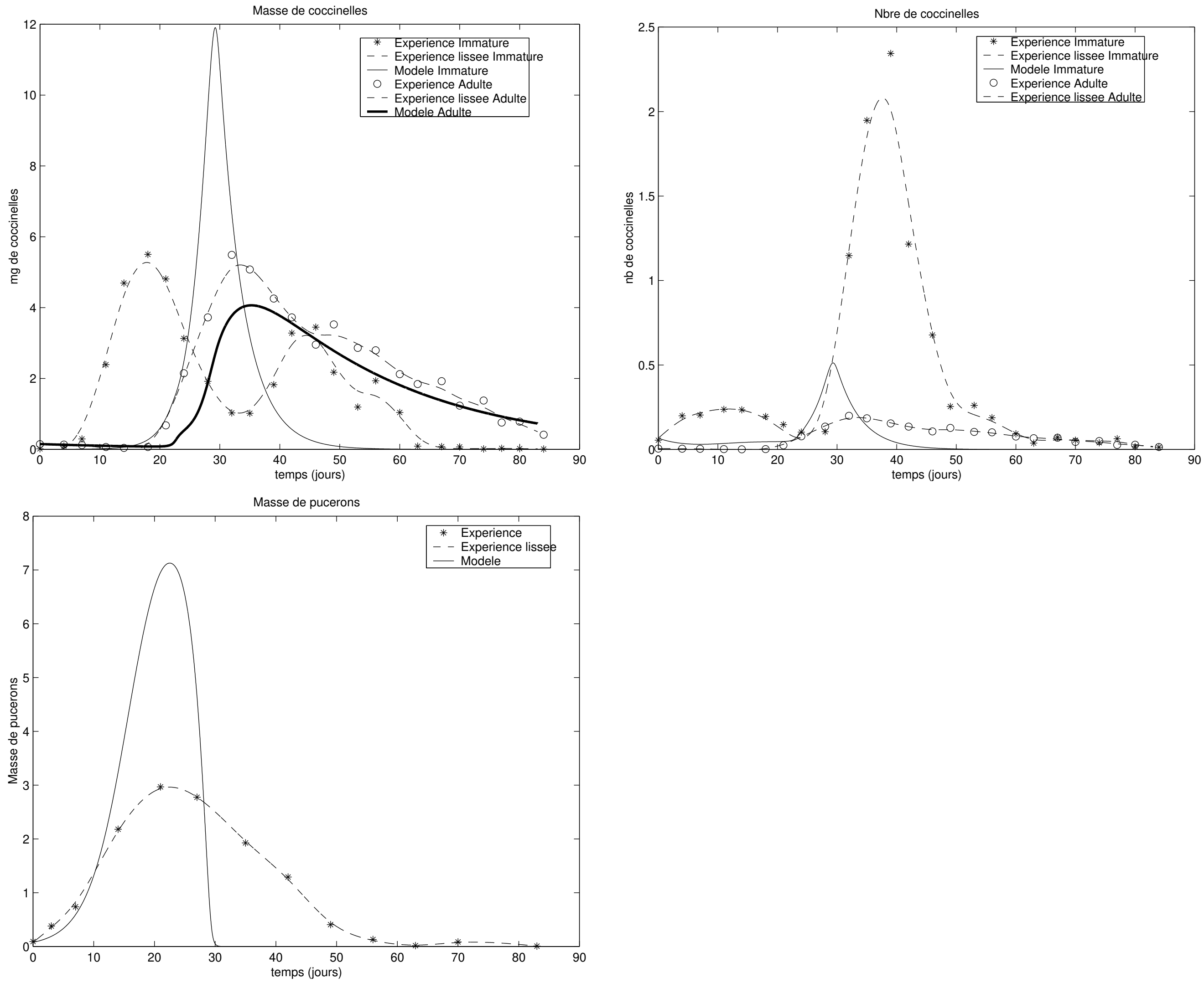

FIG. 6.9 – *Comparaison du modèle masse/nombre à l'expérience 2000 en serre 3*

On modifie certains paramètres pour rapprocher le modèle des expériences. Cependant, certains phénomènes ne sont pas prévus par le modèle.

w	s	u	r	k	e	a	g	b	β	h	d	c	err
1.5	100	0.1	7664.7	0.07	40	0.35	70000	0.8	4.1667	0.21448	0.08	0.7	0.36

TAB. 6.5 – *Valeurs des paramètres du modèle masse/nombre ajustées à l'expérience 2000 en serre 3*

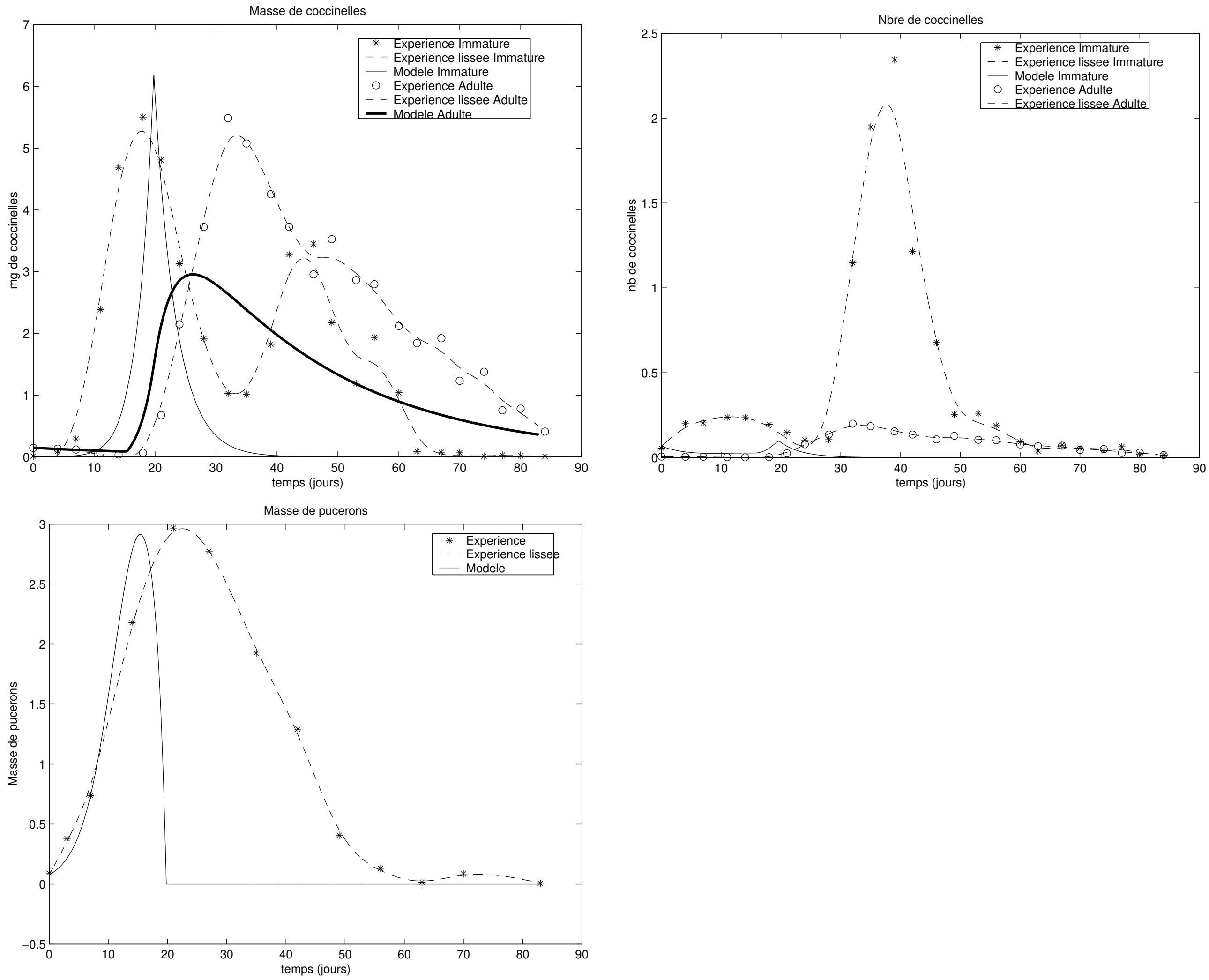

FIG. 6.10 – *Ajustement du modèle masse/nombre à l'expérience 2000 en serre 3*

6.3 Conclusion

Ce modèle est basée sur un concept différent de ceux couramment utilisés dans la modélisation des populations structurée en stades. Il est relativement simple dans la mesure où il ne compte que 4 équations et 13 paramètres. Cependant, la complexité des termes empêche toute étude formelle de la stabilité du système.

Le principal problème réside dans la définition de la transition entre les 2 stades de développement des coccinelles : le passage d'un stade à l'autre ne s'effectue qu'en présence de pucerons, puisque la croissance pondérale est indispensable pour atteindre le seuil critique. Par hypothèse, on ne tient pas compte de la non-consommation de pucerons par les nymphes, période dont la durée a été estimée à 7 jours. Le fait de ne pas tenir compte de cette durée fixée de maturation des nymphes pourrait expliquer les difficultés rencontrées lors de l'ajustement pour la population de coccinelles adultes. Cette caractéristique propre au choix de modélisation pose de sérieuses contraintes. Il parait difficile d'envisager des modifications sans remettre en cause l'hypothèse initiale.

Le paragraphe suivant présente une autre voie de modélisation ; nous essayons d'améliorer la prévision de la dynamique du système sans augmenter exagérément la complexité du modèle.

Chapitre 7

Le modèle structuré en classes

7.1 Construction du modèle

7.1.1 Principe

L'étude des résultats du modèle masse/nombre a montré l'importance du stade nymphal, dont la durée est fixe. Pour améliorer le précédent modèle, nous allons prendre en compte la période de maturation des nymphes. Il n'est pas possible d'utiliser la même représentation de la transition (fonction α_ϵ) que pour le modèle masse/nombre. En effet, la transition des nymphes vers les adultes s'effectue après un nombre constant de jours. Pour modéliser ce "retard" dans le cycle de développement, plusieurs techniques sont possibles. On pourrait utiliser les équations différentielles à retard mais leur étude mathématique est relativement compliquée . Nous préférons employer ici une représentation plus simple à étudier. Celle-ci consiste à diviser la population du stade considéré en petits groupes d'individus, encore appelés **classes**. Plus le nombre de classes est important, plus le retard introduit dans le développement des coccinelles est grand.

Cette représentation est également valable pour le stade œuf qui ne consomme pas de pucerons et possède une durée fixe de maturation.

En ce qui concerne le développement des larves, celui-ci dépend uniquement de la masse de pucerons ingérée. De même, la production d'œufs par les femelles coccinelles est fonction de la masse de pucerons ingérée par les adultes.

Ce modèle est donc basé sur l'hypothèse suivante : **Le stade œuf et le stade nymphe ont une durée fixée, tandis que la durée du stade larve est fonction de la disponibilité des ressources alimentaires.**

7.1.2 Formulation

La population de coccinelles est structurée en différents stades (œuf, larve, nymphe et adulte) eux-mêmes divisés en plusieurs classes. Précisons les notations employées par la suite :

- le stade œuf est structuré en p classes notées $x_1, x_2, \cdots, x_p$.
- le stade larve est structuré en q classes notées $x_{p+1}, x_{p+2}, \cdots, x_{p+q}$.
- le stade nymphe est structuré en n classes notées $x_{p+q+1}, x_{p+q+2}, \cdots, x_{p+q+n}$.
- le stade adulte est structuré en seulement 2 classes notées y et z.

Ces variables représente la biomasse totale de la classe considérée.

Nous résumons la dynamique de la population de coccinelles par la figure 7.1.

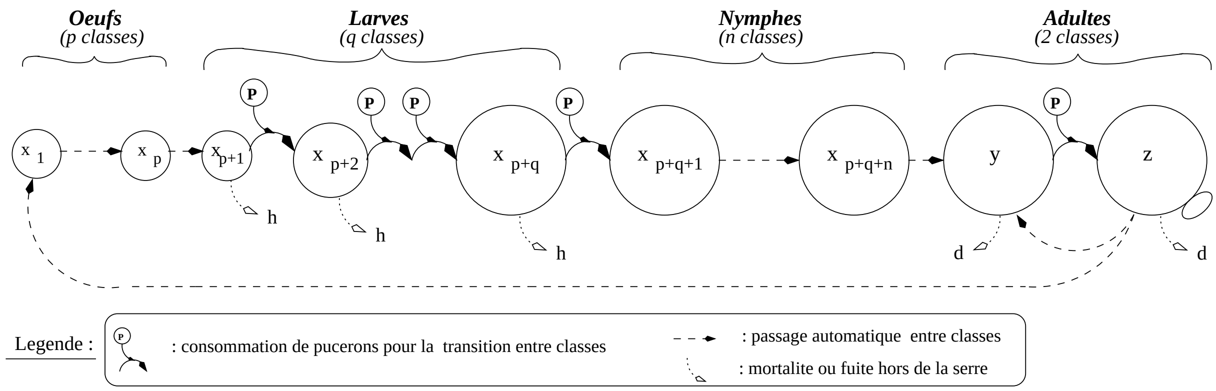

FIG. 7.1 – *Schéma récapitulatif du développement des coccinelles*

Pour modéliser le bilan dans chaque classe, on suppose que les variations dépendent du recrutement, de la disparition et du transfert (ou maturation) vers la classe suivante. Ainsi, chaque classe est caractérisé par l'équation-bilan (6.1) ; il reste à préciser les termes $R_i(t)$, $M_i(t)$ et $D_i(t)$. Pour cela, on s'appuie sur les hypothèses formulées au paragraphe précédent.

Au sein du stade œuf, le passage d'une classe à l'autre s'effectue automatiquement avec un taux de transition α_p constant. Le recrutement de la première classe est uniquement dû à la ponte.

Au sein du stade larve, le passage s'effectue suivant la disponibilité des ressources alimentaires : le taux de transition est fonction de la réponse fonctionnelle (de type II) et du paramètre α_q.

Le passage entre les classes du stade nymphe s'effectue avec un taux de transition constant α_n.

Tous les individus du stade larve disparaissent avec un taux constant h. On néglige la disparition des stades œuf et nymphe.

En ce qui concerne les adultes, les individus de la classe y consomment des pucerons pour passer dans la classe z ; les individus de la classe z réalisent la fonction de reproduction. Une certaine proportion b de la masse totale de la classe z revient à la classe y tandis qu'une proportion $1 - b$ se matérialise sous forme d'œuf dans la classe x_1. Ce passage est caractérisé par le paramètre α_z.

Tous les adultes subissent une mortalité avec un taux constant d.

Comme dans les modèles précédents, la population de pucerons est caractérisée par une croissance logistique et leur disparition a pour unique origine la prédation par les coccinelles.

$$\left\{\begin{array}{lllll}
\dot{x}_1 & = & -\alpha_p x_1 & +(1-b)\alpha_z z & \\
\vdots & & & & \\
\dot{x}_i & = \alpha_p x_{i-1} & -\alpha_p x_i & & \\
\vdots & & & & \\
\dot{x}_p & = \alpha_p x_{p-1} & -\alpha_p x_p & & \\
\dot{x}_{p+1} & = \alpha_p x_p & -\mu(P) x_{p+1} & & -h x_{p+1} \\
\vdots & & & & \\
\dot{x}_i & = \mu(P)(1+\alpha_q) x_{i-1} & -\mu(P) x_i & & -h x_i \\
\vdots & & & & \\
\dot{x}_{p+q} & = \mu(P)(1+\alpha_q) x_{p+q-1} & -\mu(P) x_{p+q} & & -h x_{p+q} \\
\dot{x}_{p+q+1} & = \mu(P)(1+\alpha_q) x_{p+q} & -\alpha_n x_{p+q+1} & & \\
\vdots & & & & \\
\dot{x}_i & = \alpha_n x_{i-1} & -\alpha_n x_i & & \\
\vdots & & & & \\
\dot{x}_{p+q+n} & = \alpha_n x_{p+q+n-1} & -\alpha_n x_{p+q+n} & & \\
\dot{y} & = \alpha_n x_{p+q+n} & -\eta(P) y & +b\alpha_z z & -dy \\
\dot{z} & = (1+\alpha_y)\eta(P) y & & -\alpha_z z & -dz \\
\dot{P} & = aP(1-\dfrac{P}{g}) & -\mu(P)\alpha_q \displaystyle\sum_{i=p+1}^{p+q} x_i & -\eta(P)\alpha_y y &
\end{array}\right.$$

Les réponses fonctionnelles sont définies par :

$$\mu(P) = \frac{w\ P}{P+s} \qquad\qquad \eta(P) = \frac{u\ P}{P+r}$$

La dynamique est donc modélisée par un système d'équations différentielles ordinaires, constitué de $p+q+n+3$ équations et déterminés par les 17 paramètres : α_p, α_q, α_n, α_y, α_z, p, q, n, b, h, d, w, s, u, r, a et g. Notons que les nombres de classes sont considérés comme des paramètres à ajuster.

Ce système a une dimension plus élevée (en termes de nombre de variables) que celle du modèle couplé masse/nombre. Cependant, les termes impliqués dans la dynamique ont une expression plus simple et le nombre de paramètres est comparable. La complexité de ce dernier modèle est légèrement supérieure au précédent.

7.2 Etude de la stabilité

La recherche des points d'équilibre nécessite la résolution du système $\dot{\Theta} = 0$ en notant $\Theta = [x_1, ..., x_{p+q+n}, y, z, P]$. On note l'existence de 2 points d'équilibre trivial $\Theta_1 = [0, ..., 0]$ qui correspond à l'extinction de tous les individus coccinelles et pucerons et $\Theta_2 = [0, ..., 0, g]$ qui correspond à l'extinction de tous les individus coccinelle.

On recherche maintenant un éventuel point d'équilibre non trivial Θ_3. Celui-ci vérifie obligatoirement les conditions : $P \neq 0, \quad P \neq g, \quad y \neq 0, \quad z \neq 0, \quad x_i \neq 0 \quad \forall i \in \{1, ..., p+q+n\}$

En regroupant les variables par stade, le système à résoudre se simplifie et il reste les équations :

$$
\begin{aligned}
(1-b)\alpha_z z &= \alpha_p x_p && (7.1a)\\
x_{p+q} &= \left[\frac{\mu(P)(1+\alpha_q)}{\mu(P)+h}\right]^{q-1}\frac{\alpha_p}{\mu(P)+h}x_p && (7.1b)\\
\alpha_n x_{p+q+n} &= \mu(P)(1+\alpha_q)x_{p+q} && (7.1c)\\
\alpha_n x_{p+q+n} &= (\eta(P)+d)y - b\alpha_z z && (7.1d)\\
y &= \frac{\alpha_z+d}{(1+\alpha_y)\eta(P)}z && (7.1e)
\end{aligned}
$$

On réduit le système 7.1 puis on simplifie la dernière équation 7.2e par la variable non nulle z pour aboutir à l'équation 7.3 dont l'unique inconnue est P.

$$
\begin{aligned}
(1-b)\alpha_z z &= \alpha_p x_p && (7.2a)\\
&= (\mu(P)+h)\left[\frac{\mu(P)+h}{\mu(P)(1+\alpha_q)}\right]^{q-1} x_{p+q} && (7.2b)\\
&= (\mu(P)+h)\left[\frac{\mu(P)+h}{\mu(P)(1+\alpha_q)}\right]^{q-1}\frac{\alpha_n x_{p+q+n}}{\mu(P)(1+\alpha_q)} && (7.2c)\\
&= \left[\frac{\mu(P)+h}{\mu(P)(1+\alpha_q)}\right]^{q}\Big((\eta(P)+d)y - b\alpha_z z\Big) && (7.2d)\\
(1-b)\alpha_z z &= \left[\frac{\mu(P)+h}{\mu(P)(1+\alpha_q)}\right]^{q}\left((\eta(P)+d)\frac{\alpha_z+d}{(1+\alpha_y)\eta(P)} - b\alpha_z\right)z && (7.2e)
\end{aligned}
$$

$$
(1-b)\alpha_z = \left[\frac{\mu(P)+h}{\mu(P)(1+\alpha_q)}\right]^{q}\left((\eta(P)+d)\frac{\alpha_z+d}{(1+\alpha_y)\eta(P)} - b\alpha_z\right) \qquad (7.3)
$$

L'équation (7.3) est équivalente à (7.4) qui est un polynôme en $\frac{1}{P}$ de degré $q+1$.

$$
(1-b)\alpha_z(1+\alpha_q)^q = \Bigg[\underbrace{1+h\frac{P+s}{wP}}_{1+\frac{h}{w}+\frac{hs}{w}\frac{1}{P}}\Bigg]^q \left(\underbrace{(1+d\frac{P+r}{uP})}_{1+\frac{d}{u}+\frac{dr}{u}\frac{1}{P}}\frac{\alpha_z+d}{(1+\alpha_y)} - b\alpha_z\right) \qquad (7.4)
$$

que l'on peut écrire sous la forme $X^q(\delta_1 X+\delta_2)=\delta_3$ en faisant le changement de variable défini par :

$$
X = 1+\frac{h}{w}+\frac{hs}{w}\frac{1}{P}
$$

$$
\delta_1 = \frac{drw}{ush}\left(\frac{\alpha_z+d}{\alpha_y+1}\right) \quad \delta_2 = \frac{\alpha_z+d}{\alpha_y+1}\left((1+\frac{d}{u}) - \frac{dr}{us}(1+\frac{w}{h})\right) - b\alpha_z \quad \delta_3 = (1-b)\alpha_z(1+\alpha_q)^q
$$

La résolution formelle de cette équation étant difficile, nous effectuerons une résolution numérique à partir des valeurs des paramètres que nous aurons ajustées. Pour que le point d'équilibre soit biologiquement acceptable (variables positives), la condition (7.5) doit être vérifiée.

$$
X \ \geq \ 1 + \frac{h}{w} \qquad (7.5)
$$

Enfin, l'étude de la stabilité nécessite aussi le calcul de la jacobienne $J = \nabla\Theta$ aux points d'équilibre. Formellement, J s'écrit :

$$J = \left(\begin{array}{cccc|cccc|cccc|c|c|c}
a_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & (1-b)\alpha_z & 0 \\
a_{-1} & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots & & & \vdots & \vdots & & & \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\
0 & \ddots & \ddots & 0 & \vdots & & & \vdots & \vdots & & & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
\vdots & \ddots & a_{-1} & a_0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & 0 & 0 \\
\hline
0 & \cdots & 0 & a_{-1} & b_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & 0 & h_1 \\
\vdots & & & 0 & b_{-1} & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots & & & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
\vdots & & & \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots & & & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
0 & \cdots & \cdots & 0 & \cdots & 0 & b_{-1} & b_0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & 0 & h_q \\
\hline
0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & b_{-1} & c_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & h_{q+1} \\
\vdots & & & \vdots & \vdots & & & 0 & c_{-1} & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & 0 \\
\vdots & & & \vdots & \vdots & & & \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots & \vdots & \vdots \\
0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & \cdots & 0 & c_{-1} & c_0 & 0 & 0 & 0 \\
\hline
0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & 0 & c_{-1} & d_0 & e_1 & f_2 \\
\hline
0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & d_{-1} & e_0 & f_1 \\
\hline
0 & \cdots & \cdots & 0 & g_1 \cdots & \cdots & g_q & 0 & \cdots & \cdots & 0 & d_{-2} & 0 & f_0 &
\end{array}\right) \tag{7.6}$$

avec les notations

$$\begin{array}{lll}
a_0 = -(\alpha_p + h) & a_{-1} = \alpha_p & \\
b_0 = -(\mu(P) + h) & b_{-1} = \mu(P)(1 + \alpha_q) & \\
c_0 = -\alpha_n & c_{-1} = \alpha_n & \\
d_0 = -(\eta(P) + d) & d_{-1} = -(1 + \alpha_y)\eta(P) & d_{-2} = -\eta(P)\alpha_y \\
e_0 = -(\alpha_z + d) & e_1 = b\alpha_z & e_2 = (1 - b)\alpha_z \\
f_0 = a - \dfrac{2a}{g}P - \mu'(P)\alpha_q \displaystyle\sum_{i=p+1}^{p+q} x_i - \eta'(P)\alpha_y y & f_1 = (1 + \alpha_y)\eta'(P)y & f_2 = -\eta'(P)y
\end{array}$$

ainsi que

$$\forall i \in \{1, ..., q\} : g_i = -\mu(P)\alpha_q$$
$$\left\{\begin{array}{l}
f_1 = -\mu'(P)x_{p+1} \\
f_q = \mu'(P)(1 + \alpha_q)x_{p+q} \\
\forall i \in \{2, ..., q\} : f_i = \mu'(P)(1 + \alpha_q)x_{p+i-1} - \mu'(P)x_{p+i}
\end{array}\right.$$

La matrice J est calculée aux points triviaux et non triviaux. Ses valeurs propres sont évaluées numériquement grâce aux valeurs des paramètres ajustés grâce aux expériences. Nous ne pouvons pas donner de résultat général sur la stabilité du système, mais seulement des informations sur des cas particuliers.

7.3 Ajustement

Les méthodes d'intégration ne sont pas utilisables pour la détermination des ordres de grandeur des paramètres. En effet, la formulation du modèle fait intervenir des grandeurs x_i qui représentent des sous-populations (artificiellement définies par la modélisation) et qui ne peuvent donc pas être mesurées par l'expérience. De plus, aucune équation (ou combinaison linéaire d'équations) n'est indépendante des autres relations du système.

Pour évaluer les paramètres, nous allons nous servir de certaines valeurs ajustées sur le modèle précédent (en particulier pour les réponses fonctionnelles et la croissance aphidienne) ; nous nous servirons également de certaines grandeurs mesurées lors des expériences (en particulier les durées des stades).

Le critère qui nous permet d'evaluer la qualité de l'ajustement est essentiellement qualitatif (allures des populations).

Afin d'évaluer les valeurs des vitesses de transition pour le stade œuf et le stade nymphe, nous utilisons le résultat suivant : la vitesse de transition α_i pour un stade i est le rapport du nombre de classes n_i de ce stade sur la durée τ_i du stade. Ainsi, en considérant que les durées des stades mesurées expérimentalement sont correctes, le choix du nombre de classes détermine la valeur du taux de transition. Cette propriété n'est valable que pour les stades à durée constante.

D'après les résultats présentés dans le chapitre 1, les transitions sont données par :

$$\alpha_p = \frac{p}{5.2} \qquad\qquad \alpha_p = \frac{p}{7.67}$$

On réalise l'ajustement à l'expérience 1998. Les valeurs sont présentées dans le tableau 7.1.

p	α_p	q	α_q	n	α_n	α_y	α_z	w	s	u	r	a	g	b	d	h
4	$p/5$	15	$q/10$	20	$n/15$	0.2	1	1.2	60000	1.5	1000	0.3	80000	0.7	0.08	0.25

TAB. 7.1 – *Valeurs des paramètres du modèle structuré en classes ajustées à l'expérience 1998*

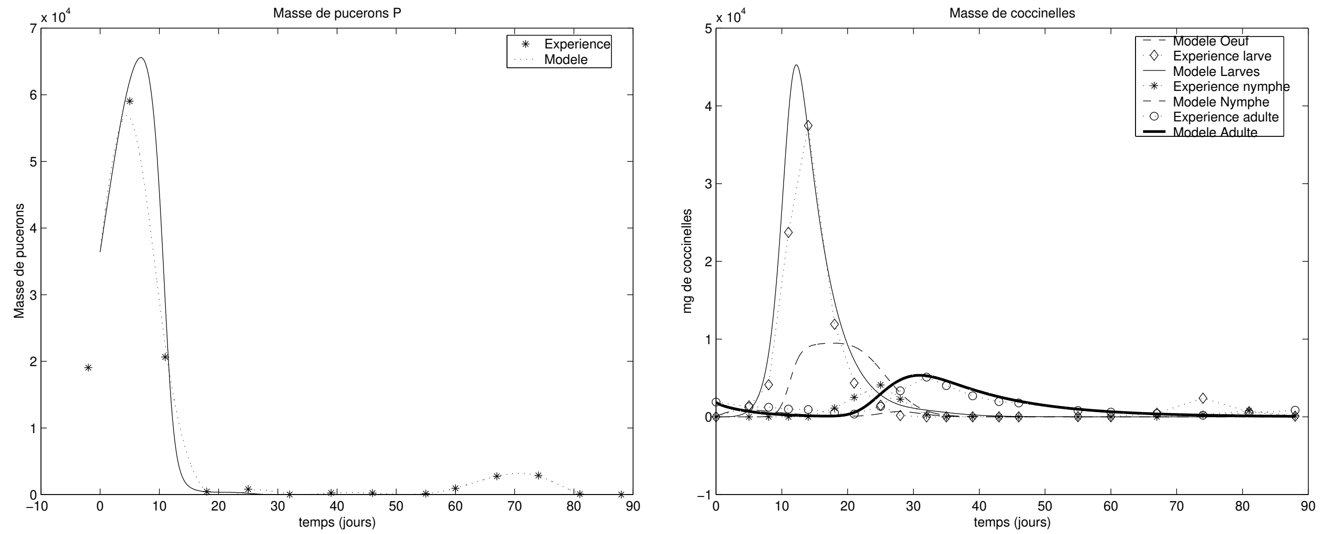

FIG. 7.2 – *Le modèle structuré en classe : premier ajustement à l'expérience 1998*

L'étude de stabilité avec les paramètres du tableau 7.1 fournit un point d'équilibre non-trivial positif Θ_3 dont les valeurs sont sauvegardées dans le fichier *equilibre98*. Les valeurs propres sont déterminées grâce à Maple et les valeurs sont données en annexe. Elles sont toutes complexes mais deux valeurs propres ont une partie réelle positive. Le point d'équilibre est donc instable.

Le point d'équilibre trivial Θ_1 est instable : c'est un point-selle car toutes les valeurs propres sont réelles négatives sauf une qui est positive.

En modifiant certains paramètres, on obtient une reprise de la croissance des pucerons à partir du $50^{\text{ème}}$ jour, qui entraine une ponte, puis une croissance des larves de coccinelles. Même si les amplitudes des phénomènes sont différentes, le modèle peut prévoir qualitativement la dynamique du système.

p	α_p	q	α_q	n	α_n	α_y	α_z	w	s	u	r	a	g	b	d	h
4	$p/5$	20	$q/18$	20	$n/15$	0.11	1	1.9	60000	1.2	500	0.35	78000	0.7	0.08	0.25

TAB. 7.2 – *Valeurs des paramètres du modèle structuré en classes ajustées à l'expérience 1998*

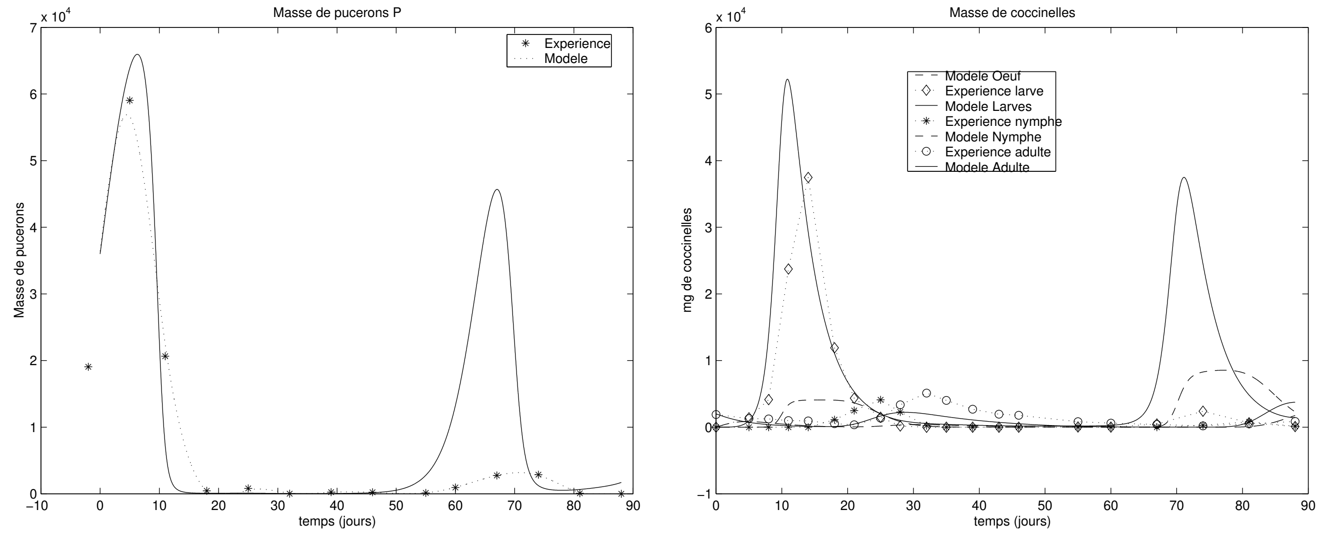

FIG. 7.3 – *Le modèle structuré en classe : deuxième ajustement à l'expérience 1998*

La même étude de stabilité avec les paramètres du tableau 7.2 conduit à un point d'équilibre non-trivial dont les valeurs sont sauvegardées dans le fichier *equilibre98bis*. Les valeurs propres sont toutes complexes à partie réelle négative excepté une valeur qui est réelle négative (cf annexe A). Le point d'équilibre Θ_3 est donc localement stable. Le point d'équilibre trivial Θ_1 a les mêmes caractéristiques que pour l'ajustement précédent.

Les résultats de la simulation comparés à l'expérience 2000 sont fournis sur les figures (7.4) et (7.5) ; les valeurs des paramètres correspondant sont dans le tableau 7.3

p	α_p	q	α_q	n	α_n	α_y	α_z	w	s	u	r	a	g	b	d	h	figure
4	$\frac{p}{5}$	20	$\frac{q}{30}$	10	$\frac{n}{7.5}$	0.11	2	2	90000	2.1	500	0.3	100000	0.5	0.05	0.2	7.4
4	$\frac{p}{5}$	15	$\frac{q}{10}$	10	$\frac{n}{10}$	0.11	2	3	150000	2.1	5000	0.3	100000	0.5	0.05	0.2	7.5

TAB. 7.3 – *Valeurs des paramètres du modèle structuré en classes ajustées à l'expérience 2000 en serre 3*

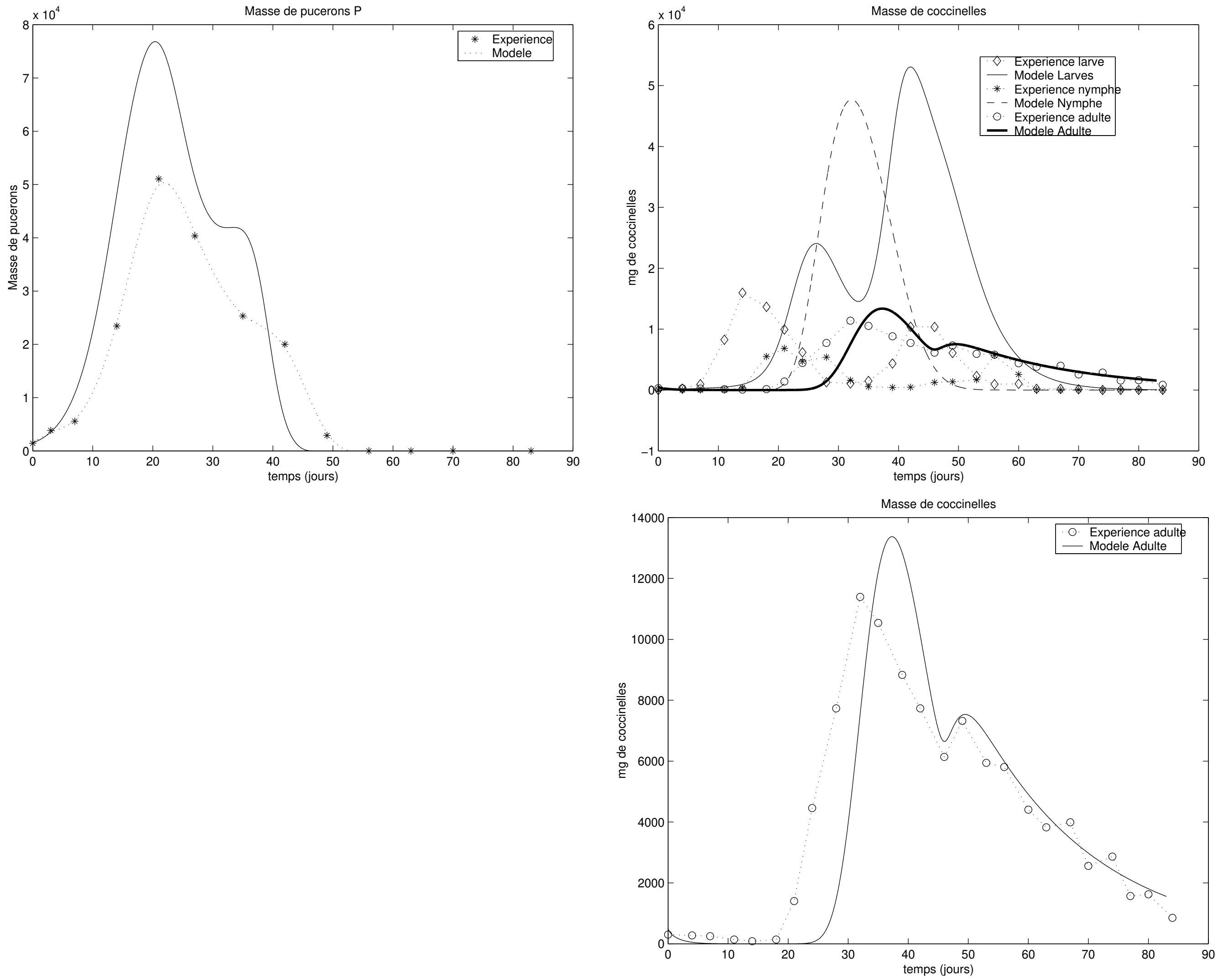

FIG. 7.4 – *Le modèle structuré en classe : premier ajustement à l'expérience 2000 en serre 3*

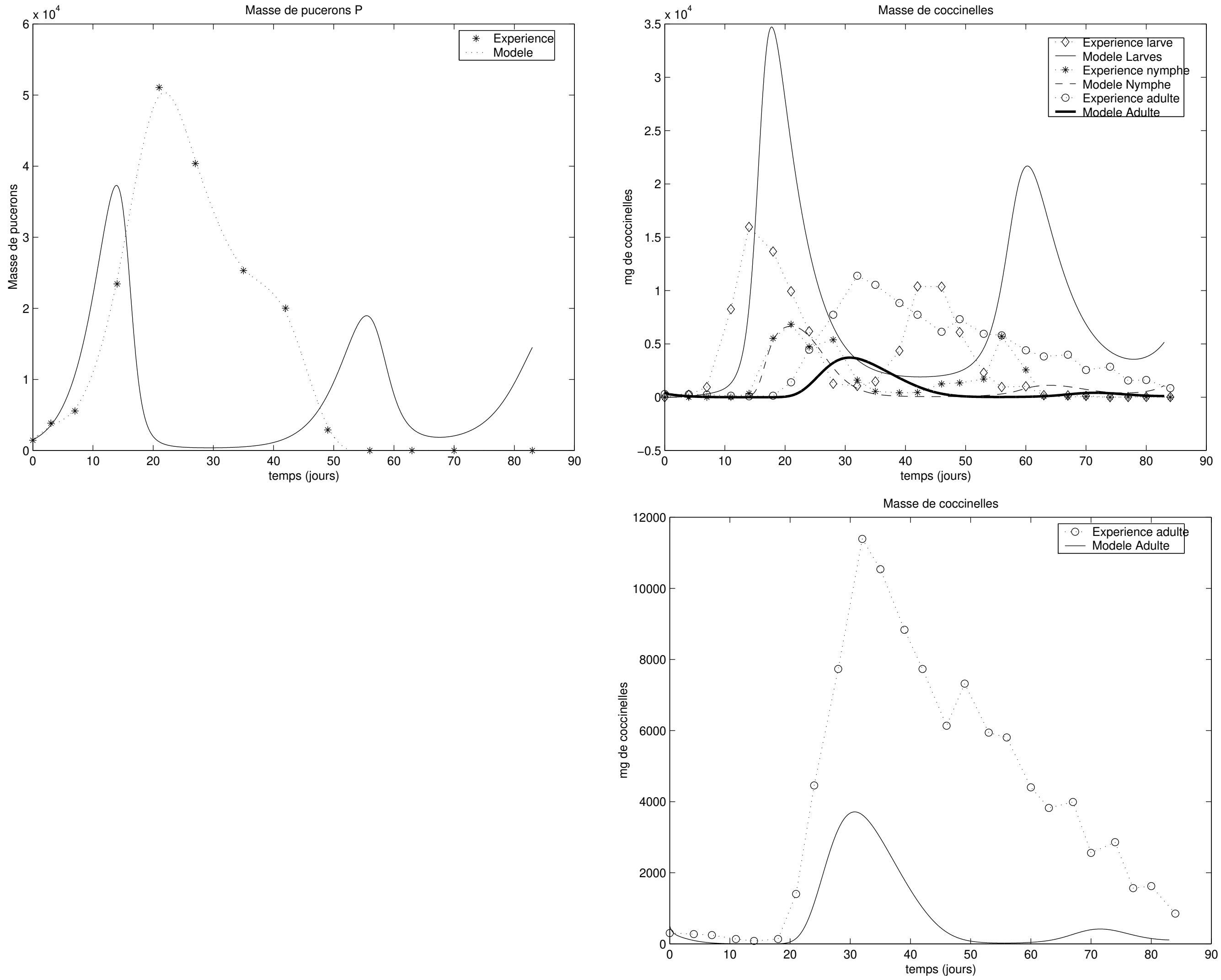

FIG. 7.5 – *Le modèle structuré en classe : deuxième ajustement à l'expérience 2000 en serre 3*

7.4 Conclusion

Le modèle structuré en classes est intéressant à la fois pour la simplicité de sa définition (comparée à celle du modèle masse/nombre) et pour son nombre réduit de paramètres (par rapport au nombre de variables). De plus, les résultats obtenus semblent reproduire de manière qualitative les observations expérimentales. On peut penser que l'ajustement des paramètres pourrait être amélioré. Ce modèle constitue donc une base possible de prévision des intéractions *H axyridis*/*A gossypii* et peut donc servir à l'étude des stratégies de contrôle des populations.

Conclusion

Dans un premier temps, une étude des données biologiques sur le système *A gossypii*/*H axyridis* en serre de concombre nous a conduit à émettre des hypothèses, indispensables à la formulation des modèles. L'élaboration des modèles est ensuite une étape capitale qui nécessite la prise en compte de nombreux facteurs : dimension raisonnable, signification claire des termes et des paramètres, étude mathématique envisageable. Dans cette optique, nous avons construit des modèles à base d'équations différentielles ordinaires, pour lesquels nous avons mené une étude de stabilité (dans les cas où par le nombre de variables et de paramètres le permettait). Lors de la validation de ces modèles, nous avons mis en place des méthodes d'identification des paramètres. Cette étape est la plus longue (car elle nécessite la mise en place de méthodes adaptées) et la plus difficile (car l'optimisation s'effectue sur un grand nombre de paramètres). Nous nous sommes heurtés à l'impossibilité de répéter les expériences dans les mêmes conditions ; ainsi, les paramètres ajustés pour une expérience ne le sont pas pour une autre expérience. L'amélioration des méthodes d'évaluation des paramètres optimaux semble indispensable pour apprécier la qualité des modèles. Dans cette optique, il serait intéressant d'utiliser des procédures d'optimisation globale plus robustes que celle que nous avons utilisées.

L'étude des trois modèles présentés ici a montré les points forts et les défauts de chacun. Suivant l'emploi que l'on ferra de ces outils, il sera préférable d'utiliser l'un ou l'autre. Le modèle en masse à deux équations présente l'avantage d'une résolution simple et rapide, mais peut aussi paraître insuffisant pour prédire la situation du système avec précision. La prédiction du modèle couplé masse/nombre est améliorée mais du fait de la complexité de ses termes, l'étude mathématique semble difficile. Enfin, les résultats obtenus grâce au modèle structuré en classes sont prometteurs. Faute de temps, nous n'avons pu mener à terme une identification complète des paramètres pour ce modèle. Le concept de modèle divisé en classes semble être une bonne alternative aux équations différentielles à retard, dans la mesure où il permet de prendre en compte des durées de stades variables, tout en restant simple à étudier. Il est désormais envisageable d'appliquer les prédictions de ce dernier modèle à l'étude des stratégies de contrôle optimal des populations.

Nous avons choisi au départ de négliger l'influence de la répartition non-homogène des populations dans l'espace. Cette hypothèse peut être source d'erreur et il serait intéressant d'adapter les modèles en raisonnant non plus par plant mais par foyer d'infestation au sein de la serre. La spatialisation du modèle pourrait être envisagée et conduire à des modèles proie/prédateur avec diffusion (Steele, 1974 ; Mimura&Murray, 1978). Cette prise en compte augmente nécessairement la complexité de la modélisation, mais elle semble incontournable pour l'utilisation des coccinelles en lutte biologique.

Table des matières

Références bibliographiques

Agarwala, B.K. & Dixon, A.F.G. (1992) "Laboratory study cannibalism and interspecific predation in ladybirds" *Ecol. Entomol.* **17**: 33-39.

Arditi, R. (1982) "Quelques difficultés de la détermination expérimentales des trois types de réponses fonctionnelles des prédateurs et des parasitoides : Conséquences sur la distribution des réponses." *Bull. Soc. Entomol.* Suisse **55**: 151-168.

Blackman, R. L. & Eastop, V. F. (1985) "Aphids on the world's crops ; an identification guide." John Wiley & Sons. 466pp.

Briggs, C.J. & Latto, J. (1996) "The window of vulnerability and its effects on relative parasitoid abundance." *Ecol. Entomol.* **21**: 128-140.

Brun, P. (1992) "Integrated pest control in corsican citrus orchards." *Proc. Int. Soc. Citriculture*, 968-970.

Cushing, J.M. (1977) "Integrodifferential Equations and Delay Models in Population Dynamics." *Lecture Notes in Biomathematics* Vol.20. Springer-Verlag, Berlin.

Cushing, J.M. & Saleem, M. (1982) "A predator Prey Model with Age Structure" *J. Math. Biology* **14**: 231-250.

Debras, J.-F. ; Faivre d'Arcier, F. ; Ferran, A. & Brun, J.(1999) "Harmonia axyridis Pallas contre psylles et pucerons" Réussir &Légumes **174**: 43-44

Dormand, J. R. & P. J. Prince(1980) "A family of embedded Runge-Kutta formulae," *J. Comp. Appl. Math.* **6**: 19-26.

Ferran, A. ; Niknam, H. ; Kabiri, F. ; Picart, J.-L. ; de Herge, C. ; Brun, J. ; Iperti, G. & Lapchin, L. (1996) " The use of Harmonia axyridis larvae (Coléoptera : Coccinellidae) against Macrosiphum rosae (Hemiptera : Sternorrhyncha : Aphididae) on rose bushes" *Eur. J. Entomol.* **93**: 59-67.

Gurney, W.S.C. ; Nisbet, R.M. & Lawton, J.H. (1983) "The systematic formulation of tractable single-species population models incorporating age structure" *J. Anim. Ecol.* **52**: 479-495

Gutierrez, A.P. (1996) "Applied population ecology : a supply-demand approach" J. Wiley & S., Inc., 300pp.

Guyot, H. (1989) "Caractérisation de l'hétérogénéité spatiale des populations de puceron sur les jeunes clémentiniers de la plaine orientale corse, aux échelles parcellaire et régionale" D.E.A. Biol. Pop. Ecoéthol., Univ. Tours. 36pp.

Hassel, M.P. ; Lawton, J.H. & May, R.M. (1976) "Patterns of dynamical behaviour in single species populations" *J. Anim. Ecol.* **42**: 693-726.

Hastings, A. (1998) "Population biology : Concepts and Models", Springer : 149-180.

Hastings, A. & Wollkind, D. (1982) "Age structure in Predator-Prey Systems. I. A General Model and a Specific Example" *Theor. Pop. Biol.* **21**: 44-56

Holling, C. (1959) "Some charactéristics of simple types of predation and parasitism." *Can. Entomol.* **91**: 385-398.

Kindlmann, P. & Dixon, A.F.G. (1989) "Developmental constraints in the evolution of reproductive strategies : telescoping of generations in parthenogenetic aphids." *Functional Ecology*, **3**: 531-537.

Lagarias, J.C., J. A. Reeds, M.H. Wright & P.E. Wright (1998) "Convergence Properties of the Nelder-Mead Simplex Algorithm in Low Dimensions," *SIAM Journal of Optimization.*

Lapchin, L. ; Boll, R. ; Rochat, J. ; Géria, A.M. & Franco, E. (1997) "Using projection pursuit nonparametric regression in modelling insect densities from visual abundance classes." *Env. Entomol.* in press.

Lapchin L. ; Guyot, H. & Brun, P. (1994) "Spatial and temporal heterogeneity in population dynamics of Citrus aphids at a regional scale." *Ecological Research*, **9**: 57-66.

Lotka, A.J. (1925) "Elements of physical biology". Baltimore: Williams and Wilkins.

MacDonald, N. (1978) "Time Lags in Biological Models." *Lecture Notes in Biomathematics* Vol.27. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

May, R.M. (1974) "Stability and complexity in Model Ecosystems" Princeton Univ. Press

Mimura, M. & Murray, J.D. (1978) "On a diffusive Prey-Predator Model Which Exhibits Patchiness" *J. Theor. Biol.*, **75**: 249-262.

Mogi, M.(1969) "Predation response of the larvae of H axyridis Pallas to the different prey density" Jpn. *J. Appl. Entomol. Zool.* **13**: 9-16.

Murdoch, W.W. ; Chesson, J. & Chesson, P. (1985) "Biological control in theory and practice." *Am. Nat.* **125**: 344-366.

Nisbet, R.M. & Gurney, W.S.C. (1983) "The systematic formulation of Population Models for Insects with Dynamically Varying Instar Duration." *Theor. Pop. Biol.*, **23**: 114-135.

OILB(1975) "Progrès en lutte biologique" *Bull OILB/SPRO 1.*

Osawa, N. (1992) "Sibling cannibalism in the ladybird beetle Harmonia axyridis : fitness consequences for mother and offspring" *Res. Popul. Ecol.*, **34**: 45-55.

Rabasse,J.-M. ; Lafont, J.-P. ; Guenaoui, Y. ; Tardieux, I. & Lopin, N. (1989) "Potentialités des parasites de pucerons comme agents de lutte biologique en cultures maraîchères protégées." *Integrated pest management in protected crops*, Cabrils, CEC/IOBC group meeting.

Rochat, J.(1997) "Modélisation d'un système hôte-parasitoide en lâcher inoculatif." thèse Univ. Lyon.

Rosenzweig, M.L. (1971) "Paradox of enrichment : Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time" *Science* **171**: 385-387.

Solomon, M. (1949) "The natural control of animal populations." *J. Anim. Ecol.* **18**: 1-35.

Tourniaire, R. (2000) "Sélection et caractérisation de deux populations incapables de voler de la coccinelle Harmonia axyridis Pallas : leur utilisation en lutte biologique contre les pucerons." Thèse Univ. Aix-Marseille III.

Trouvé, C. ; Lédée, S. ; Brun, J. & Ferran, A. (1996) "Lutte biologique contre le puceron du houblon - bilan de trois années d'études dans le nord de la France." Phytoma-La Défense des Végétaux **486**: 41-44.

Varley, G.C. ; Gradwell, G.R. & Hassel, M.P. (1973) "Insect Population Ecology." Blackwell, Oxford.

Volterra, V. (1926) "Fluctuations in the abundance of species considered mathematically" *Nature*, **118**: 558-560.

Wollkind, D. ; Hastings, A. & Logan, J. (1982) "Age structure in Predator-Prey Systems. II. Functional Response and Stability and the Paradox of Enrichment" *Theor. Pop. Biol.*, **21**: 57-68

Troisième partie

Annexes

Annexe A

Etude de la stabilité

Voici les valeurs propres de la matrice jacobienne définie par la relation (7.6).Elles ont été évaluées numériquement pour les paramètres ajustés à l'expérience 1998 du tableau 7.1.

$$\begin{aligned}
\lambda := {} & -2.392432473 + .1066169325\,I,\ -2.392432473 - .1066169325\,I,\\
& -2.265812409 + .3740984594\,I,\ -2.265812409 - .3740984594\,I,\\
& -2.090202444 + .6206617485\,I,\ -2.090202444 - .6206617485\,I,\\
& -1.859035662 + .8108454102\,I,\ -1.859035662 - .8108454102\,I,\\
& -1.585702534 + .9294468007\,I,\ -1.585702534 - .9294468007\,I,\\
& -1.291631098 + .9661430200\,I,\ -1.291631098 - .9661430200\,I,\\
& -1.416073224 + .3538009886\,I,\ -1.416073224 - .3538009886\,I,\\
& -1.002401320 + .9133344464\,I,\ -1.002401320 - .9133344464\,I,\\
& .002789493828 + .08244714945\,I,\ .002789493828 - .08244714945\,I,\\
& -.009194641522 + .2192010117\,I,\ -.009194641522 - .2192010117\,I,\\
& -.03729806493 + .2004834748\,I,\ -.03729806493 - .2004834748\,I,\\
& -.09785915373 + .2956972887\,I,\ -.09785915373 - .2956972887\,I,\\
& -.1667302031 + .3826387488\,I,\ -.1667302031 - .3826387488\,I,\\
& -.2576841113 + .4506684324\,I,\ -.2576841113 - .4506684324\,I,\\
& -.7647954624 + .7384095510\,I,\ -.7647954624 - .7384095510\,I,\\
& -.3822701363 + .5272671006\,I,\ -.3822701363 - .5272671006\,I,\\
& -.4489304322 + .5725598161\,I,\ -.4489304322 - .5725598161\,I,\\
& -.6921869026 + .6832579027\,I,\ -.6921869026 - .6832579027\,I,\\
& -.6608113274 + .5287030779\,I,\ -.6608113274 - .5287030779\,I,\\
& -.9919525860 + .1313141944\,I,\ -.9919525860 - .1313141944\,I,\\
& -.8759806824 + .3634113853\,I,\ -.8759806824 - .3634113853\,I
\end{aligned}$$

Voici les valeurs propres de la matrice jacobienne pour les paramètres ajustés à l'expérience 1998 du tableau 7.2.

$$
\begin{aligned}
\lambda := {} & -2.319368599 + .1299430093\,I,\ -2.319368599 - .1299430093\,I,\\
& -2.226952953 + .3868580652\,I,\ -2.226952953 - .3868580652\,I,\\
& -2.061606298 + .6183496473\,I,\ -2.061606298 - .6183496473\,I,\\
& -1.837231796 + .7994226127\,I,\ -1.837231796 - .7994226127\,I,\\
& -1.571156958 + .9135565171\,I,\ -1.571156958 - .9135565171\,I,\\
& -1.286301461 + .9492898217\,I,\ -1.286301461 - .9492898217\,I,\\
& -1.009880382 + .8982859825\,I,\ -1.009880382 - .8982859825\,I,\\
& -1.474528019 + .3911112116\,I,\ -1.474528019 - .3911112116\,I,\\
& -.8030528670 + .7608896325\,I,\ -.8030528670 - .7608896325\,I,\\
& -.0007503480012 + .07753858171\,I,\ -.0007503480012 - .07753858171\,I,\\
& -.006383313420 + .2509871801\,I,\ -.006383313420 - .2509871801\,I,\\
& -.02592954135 + .1819676350\,I,\ -.02592954135 - .1819676350\,I,\\
& -.07358034496 + .2747955976\,I,\ -.07358034496 - .2747955976\,I,\\
& -.1293283039 + .3601622897\,I,\ -.1293283039 - .3601622897\,I,\\
& -.1954460250 + .4319070934\,I,\ -.1954460250 - .4319070934\,I,\\
& -.2820396202 + .4954990980\,I,\ -.2820396202 - .4954990980\,I,\\
& -.3772624512 + .5634452272\,I,\ -.3772624512 - .5634452272\,I,\\
& -.4610766566 + .5932664191\,I,\ -.4610766566 - .5932664191\,I,\\
& -.6564104888 + .6922412345\,I,\ -.6564104888 - .6922412345\,I,\\
& -.6199785292 + .6010889837\,I,\ -.6199785292 - .6010889837\,I,\\
& -.8264292216 + .5214194270\,I,\ -.8264292216 - .5214194270\,I,\\
& -.9753814848 + .3837300048\,I,\ -.9753814848 - .3837300048\,I,\\
& -1.076623908 + .2048089984\,I,\ -1.076623908 - .2048089984\,I,\ -1.111572091
\end{aligned}
$$

Annexe B

Les équations différentielles à retard

La structure en stades d'une population introduit des délais dans le développement, et ces phénomènes sont essentiels pour la prévision de la dynamique du système. Nous avons jusqu'ici envisagé deux manières de modéliser ces retards. Une autre possibilité est proposé par les équations différentielles à retard, qui font l'objet d'une présentation rapide dans ce chapitre. Nous soulignerons les difficultés qu'une telle méthode peut présenter.

Une formulation d'un modèle de population structuré en âge est proposé par Guerney, Nisbet & Lawton(1983). La population est divisée en classes et on suppose que tous les individus d'une classe d'âge ont les mêmes taux de reproduction β_i et de mortalité δ_i. Chaque classe (caractérisée par le nombre d'individus N_i) ayant une durée fixe τ_i, le modèle s'exprime par :

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = R_i(t) - M_i(t) - \delta_i N_i(t)$$

$$\text{avec} \quad M_i(t) = \underbrace{R_i(t-\tau_i)}_{\substack{\text{taux de recrutement} \\ \text{au temps } t-\tau_i}} \times \underbrace{P_i(t)}_{\substack{\text{taux de survie} \\ \text{de la classe i}}}$$

Si le taux de mortalité pour la classe i est indépendant du temps, le taux de survie s'exprime par :

$$P_i(t) = P_i = e^{-\delta_i\,\tau_i}$$

La fonction de recrutement est donnée pour les Q classes par :

$$R_i(t) = \begin{cases} \displaystyle\sum_{j=1}^{Q} \beta_j N_j & i = 1 \\ R_{i-1}(t-\tau_{i-1})P_{i-1} & i = 2...Q \end{cases}$$

Cette formulation suppose que chaque stade a une durée constante, ce qui n'est pas le cas en général pour les stades larvaires des populations d'insectes. Pour tenir compte de cette propriété, Nisbet & Guerney (1983) ont proposé une formulation systématique pour les populations dont les durées de stade sont variables.

Le modèle s'écrit alors en conservant les mêmes notations :

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = R_i(t) - M_i(t) - \delta_i N_i(t)$$

avec $\quad M_i(t) = \dfrac{g_i(t)}{g_i(t-\tau_i(t))}\, R_i(t-\tau_i(t)) \qquad \times \qquad P_i(t)$

et $\quad P_i(t) = e^{-\delta_i\, \tau_i(t)}$

puis $\quad \dfrac{d\tau_i(t)}{dt} = 1 - \dfrac{g_i(t)}{g_i(t-\tau_i(t))}$

donc $\quad \dfrac{dP_i(t)}{dt} = -\delta_i\, \dfrac{d\tau_i(t)}{dt} e^{-\delta_i\, \tau_i(t)} = P_i(t)\delta_i(\dfrac{g_i(t)}{g_i(t-\tau_i(t))} - 1)$

enfin $\quad R_i(t) = \begin{cases} \displaystyle\sum_{j=1}^{Q} \beta_j N_j & i = 1 \\ \alpha_{i-1} \dfrac{g_{i-1}(t)}{g_{i-1}(t-\tau_i(t))} R_{i-1}(t-\tau_i(t)) P_{i-1}(t) & i = 2...Q \end{cases}$

La fonction $g_i(t)$ s'interprète comme le taux de croissance d'un individu de la classe i au temps t. La valeur α_i est la probabilité de succès de la mue en fin de classe i. Les étapes de la construction de ce modèle sont fournies dans Nisbet & Guerney (1983). Pour compléter la définition du modèle, on rajoute l'*histoire initiale* du système telle que

$$\forall t \leq 0\ ,\ N_i(t) = 0,\ R_i(t) = 0,\ \tau_i(0) = \tau_{i0}\ et\ P_i(0) = e^{-\delta_{i0}\, \tau_{i0}}$$

Il serait intéressant d'adapter le concept d'equations différentielles à retard au système pucerons/coccinelles. Cependant, la simulation nécessite la détermination de paramètres qui ne semble pas aisée au premier abord. De plus, la résolution d'un tel système est plus coûteuse que celle des modèles précédents, puisque les variations de chaque classe sont caractérisées par 3 équations. Les auteurs de ce modèle conseille d'utiliser un algorithme prédicteur-correcteur.