

Des critères logiques pour construire les modèles: Applications aux réseaux trophiques

Jean-Luc Gouzé
INRIA
 BP 93
 06902 Sophia-Antipolis Cedex
 France
 email gouze@sophia.inria.fr
 fax (33) 93 65 77 65

Résumé.

Nous nous plaçons dans le cadre des modèles dynamiques de réseaux trophiques, décrivant l'évolution temporelle de plusieurs espèces en relations (prédation, compétition,...) par des équations différentielles ordinaires.

Quelles peuvent être les propriétés logiques de tels modèles ?

R. Arditi et ses collaborateurs ont introduit une notion d'invariance du modèle par l'identification d'espèces; cela consiste à dire que, si l'on identifie deux espèces comparables d'un même niveau trophique (deux prédateurs sur une même proie par exemple), on doit obtenir la même équation qu'en partant d'une seule espèce.

Nous explorons ici mathématiquement les conséquences d'un tel critère méthodologique sur la forme des équations des modèles. Nous explicitons ensuite différentes interprétations biologiques possibles.

1. Introduction.

En modélisation mathématique de phénomènes biologiques, on ne dispose en général pas de lois rigoureuses comme celles de la physique : pour être plus précis, il n'existe pas de "loi" donnant la forme analytique d'une relation proie-prédateur. On est donc amené à utiliser des raisonnements de logique et de bon sens, ou alors, quand on dispose de mesures, des formules reproduisant le mieux et le plus économiquement possible la forme des courbes expérimentales.

Prenons un exemple précis, celui de la modélisation des relations trophiques, et plus particulièrement de la relation prédateur proie. Nous nous limiterons aux modèles à base d'équations différentielles ordinaires.

On a donc un prédateur, décrit par une variable $p(t)$, qui mesure le nombre ou la concentration au temps t . De même, la proie sera désignée par $s(t)$ (s comme substrat). On modélise seulement l'interaction entre s et p . La forme la plus générale est

$$\begin{aligned} s' &= -f(s,p) \\ p' &= g(s,p) \end{aligned}$$

où f et g sont des fonctions positives des deux variables positives s et p (l'astérisque désigne la dérivation par rapport au temps). En effet, le fait que le nombre de prédateurs augmente et que celui des proies diminue est presque une définition de la relation proie-prédateur.

Que peut-on dire de plus sur les fonctions f et g ? Le modèle le plus simple de cette relation est du type de Lotka-Volterra (voir Murray 1990) qui s'écrit:

$$\begin{aligned} s' &= -a s p \\ p' &= b s p \end{aligned}$$

avec deux paramètres a et b . Ce modèle est logiquement satisfaisant car il dit que, en l'absence de prédateur ou de proie, il ne se passe rien. D'un point de vue biologique, on préfère souvent le raffiner en saturant le nombre de proies qu'un prédateur est capable de manger, et on écrit

$$\begin{aligned} s' &= -a h(s) p \\ p' &= b h(s) p \end{aligned}$$

où $h(s)$ est une fonction croissante avec une saturation (de type "Holling"). Il existe beaucoup d'autres formes de modèles possibles (Lebreton et Millier 1982).

Pour un prédateur et une proie, un critère logique pourrait être donc de dire que, si $p=0$ ou si $s=0$, les vitesses de p et s sont nulles aussi. La forme la plus générale serait alors:

$$\begin{aligned} s' &= -ps f(s,p) \\ p' &= ps g(s,p) \end{aligned}$$

Il est difficile d'en dire plus.

Pour chercher d'autres critères logiques, nous allons nous intéresser au cas d'un réseau trophique, avec plus de deux espèces. Plus précisément, dans ce qui suit, nous nous intéresserons à la modélisation de plusieurs prédateurs et de plusieurs proies (voir Arditi and Michalski 1995). On prendra (la généralisation est aisée) deux prédateurs p_1 et p_2 et deux proies s_1 et s_2 . On a donc un réseau trophique à quatre éléments. L'hypothèse fondamentale que nous ferons est que les deux proies sont du même type, c'est à dire qu'un prédateur peut manger l'une ou l'autre, éventuellement avec des paramètres différents : ce sont des ressources de type substituables, et pas complémentaires (Leon and Tumpson 1975). De même, les deux prédateurs sont du même type. Cela veut dire en particulier qu'on va les modéliser par le même modèle, mais avec des paramètres différents.

Ecrivons maintenant le modèle sous sa forme la plus générale: la vitesse du prédateur p_1 s'exprimera par une fonction f , qui aura en indice l'ensemble Λ_1 des paramètres du modèle, et qui dépendra des arguments suivants (l'ordre est important) :

- premier argument : p_1 , donc la variable d'état dont on modélise la croissance.
- deuxième argument: p_2 , soit l'autre prédateur.
- troisième argument: s_1 , la première ressource.
- quatrième argument: s_2 , la deuxième ressource.

Notre hypothèse exprimée plus haut fait que la croissance du second prédateur p_2 sera exprimé par la même fonction, indiquée par d'autres paramètres. De même, on aura une fonction g indiquée par μ_1 et μ_2 pour la décroissance des proies, avec des propriétés symétriques.

Finalement, le modèle s'écrira:

$$\begin{aligned} p_1' &= f_{\Lambda_1}(p_1, p_2, s_1, s_2) \\ p_2' &= f_{\Lambda_2}(p_2, p_1, s_1, s_2) \\ s_1' &= -g_{m_1}(s_1, s_2, p_1, p_2) \\ s_2' &= -g_{m_2}(s_2, s_1, p_1, p_2) \end{aligned}$$

On remarquera l'intervention de p_1 et p_2 (et de s_1 et s_2) dans les formules qui définissent leurs vitesses respectives.

2. Invariance par identification des espèces.

D'après notre hypothèses, les deux prédateurs et les deux proies sont de nature identique; il est donc légitime de s'interroger sur ce que devient le modèle si l'on décide que, en fait, les deux prédateurs sont identiques, donc indistinguables. Prenons un exemple caricatural pour illustrer notre propos : plaçons nous dans la situation (fameuse) du modèle proie-prédateur du couple lynx-lièvre, et supposons qu'il y ait deux couleurs de lièvres, blanc et marron. Un biologiste pourrait décider de modéliser la prédation du lynx sur les lièvres blancs; un autre pourrait décider de modéliser la prédation du lynx sur les lièvres marrons. Supposons que la couleur des lièvres n'ait réellement aucune influence sur leur prédation par le lynx. Alors les deux modèles faits par les deux biologistes auront la même structure bien sûr, mais aussi les mêmes paramètres. Supposons maintenant qu'un troisième biologiste fasse un modèle lynx-lièvre sans distinguer les couleurs chez le lièvre. Il paraît alors logique d'estimer que les deux façons de modéliser (soit en rassemblant les prédictions des deux sous-modèles lièvre blanc-lièvre marron, soit en modélisant la variable lièvre globalement) doivent donner les mêmes résultats (voir Arditi and Michalski 1995).

Mathématiquement, on peut écrire les conséquences de cette hypothèse. Nous commençons par identifier les paramètres des deux prédateurs et des deux proies. Nous appellerons Λ la valeur commune des paramètres pour le prédateur, et μ la valeur commune des paramètres pour la proie (attention: il ne suffit pas d'égaliser les ensembles de paramètres Λ_1 et Λ_2 , car il se peut qu'il faille aussi égaliser des paramètres dans Λ_1 , si par exemple ils correspondent à la prédation de s_1 et de s_2). Les équations suivantes doivent être vraies pour toutes les valeurs (positives) des variables :

$$\begin{aligned} f_{\Lambda}(p_1, p_2, s_1, s_2) &= f_{\Lambda}(p_1, p_2, s_1 + s_2, 0) = f_{\Lambda}(p_1, p_2, 0, s_1 + s_2) \\ f_{\Lambda}(p_1, p_2, s_1, s_2) + f_{\Lambda}(p_2, p_1, s_1, s_2) &= f_{\Lambda}(p_1 + p_2, 0, s_1, s_2) \\ g_m(s_1, s_2, p_1, p_2) &= g_m(s_1, s_2, p_1 + p_2, 0) = g_m(s_1, s_2, 0, p_1 + p_2) \\ g_m(s_1, s_2, p_1, p_2) + g_m(s_2, s_1, p_1, p_2) &= g_m(s_1 + s_2, 0, p_1, p_2) \end{aligned}$$

On peut résoudre ces équations fonctionnelles en les développant en séries de Taylor vers zéro, et en identifiant des développements. Illustrons ceci en prenant la

deuxième équation; un développement de Taylor donne pour le terme constant (nous avons supprimé l'indice des paramètres pour plus de clarté) :

$$2f(0,0,0,0) = f(0,0,0,0) \Rightarrow f(0,0,0,0) = 0$$

Le terme d'ordre 1 donne (on représente les variables muettes de dérivation par x_1, \dots, x_4):

$$\frac{\mathcal{J}f(0,0,s_1,s_2)}{\mathcal{J}x_2} = 0$$

Le terme du second ordre donne:

$$\begin{aligned} \frac{\mathcal{J}^2 f(0,0,s_1,s_2)}{\mathcal{J}^2 x_2} &= 0 \\ 2 \frac{\mathcal{J}^2 f(0,0,s_1,s_2)}{\mathcal{J}x_1 \mathcal{J}x_2} &= \frac{\mathcal{J}^2 f(0,0,s_1,s_2)}{\mathcal{J}^2 x_1} \end{aligned}$$

finalemt on obtient que à l'ordre deux on a (pour la deuxième équation seule)

$$f_{\Lambda}(p_1, p_2, s_1, s_2) = \mathbf{a} p_1 + \mathbf{b}(p_1 + p_2)p_1$$

et il est facile de vérifier qu'en fait la solution générale (par rapport à la deuxième équation seule) est:

$$f_{\Lambda}(p_1, p_2, s_1, s_2) = p_1 \tilde{h}(p_1 + p_2, s_1, s_2)$$

La solution générale du système est:

$$\begin{aligned} f_{\Lambda}(p_1, p_2, s_1, s_2) &= p_1 h(p_1 + p_2, s_1 + s_2) \\ g_{\mathbf{m}}(s_1, s_2, p_1, p_2) &= s_1 k(s_1 + s_2, p_1 + p_2) \end{aligned}$$

Donc, quand les paramètres ne sont pas identifiés, on peut avoir une solution de la forme:

$$\begin{aligned} f_{\Lambda_1}(p_1, p_2, s_1, s_2) &= p_1 h(\mathbf{a}_1 p_1 + \mathbf{a}_2 p_2, \mathbf{b}_1 s_1 + \mathbf{b}_2 s_2) \\ g_{\mathbf{m}_1}(s_1, s_2, p_1, p_2) &= s_1 k(\mathbf{g}_1 s_1 + \mathbf{g}_2 s_2, \mathbf{d}_1 p_1 + \mathbf{d}_2 p_2) \end{aligned}$$

sous réserve que les paramètres α (β , γ , δ) s'identifient quand on identifie les deux proies et les deux prédateurs.

3. Exemples.

Le modèle classique de Lotka-Volterra vérifie ce critère logique, comme il est aisé de le constater. Prenons maintenant une relation avec une saturation de type "Holling". Avec une proie et un prédateur, elle s'écrit :

$$p' = \frac{as}{b+s} p$$

$$s' = -\frac{ds}{b+s} p$$

Appliquons maintenant une relation de ce type à un réseau (voir Arditi and Michalski 1995). Alors d'après ce qui précède, une généralisation de la forme :

$$p_1' = \frac{as_1}{b+s_1} p_1 + \frac{as_2}{b+s_2} p_1$$

$$p_2' = \frac{as_1}{b+s_1} p_2 + \frac{as_2}{b+s_2} p_2$$

$$s_1' = -\frac{ds_1}{b+s_1} p_1 - \frac{ds_1}{b+s_1} p_2$$

$$s_2' = -\frac{ds_2}{b+s_2} p_1 - \frac{ds_2}{b+s_2} p_2$$

ne vérifie pas le critère (les paramètres ont été laissés identifiés pour plus de clarté). Par contre, la formulation suivante le vérifie :

$$p_1' = \frac{as_1}{b+s_1+s_2} p_1 + \frac{as_2}{b+s_1+s_2} p_1$$

$$p_2' = \frac{as_1}{b+s_1+s_2} p_2 + \frac{as_2}{b+s_1+s_2} p_2$$

$$s_1' = -\frac{ds_1}{b+s_1+s_2} p_1 - \frac{ds_1}{b+s_1+s_2} p_2$$

$$s_2' = -\frac{ds_2}{b+s_1+s_2} p_1 - \frac{ds_2}{b+s_1+s_2} p_2$$

On peut ainsi essayer de nouvelles formes ; par exemple, pour rendre compte de la compétition de deux prédateurs sur une ressource, le modèle classique est :

$$p_1' = \mathbf{m}(s) p_1$$

$$p_2' = \mathbf{m}(s) p_2$$

$$s' = -\mathbf{am}(s) p_1 - \mathbf{am}(s) p_2$$

On peut envisager que les prédateurs se gênent aussi avec une saturation :

$$p_1' = m(s) \frac{p_1}{g + p_1 + p_2}$$

$$p_2' = m(s) \frac{p_2}{g + p_1 + p_2}$$

$$s' = -am(s) \frac{p_1}{g + p_1 + p_2} - am(s) \frac{p_2}{g + p_1 + p_2}$$

Les deux modèles vérifient le critère par rapport aux prédateurs.

4. Conclusion.

Ce critère nous permet de réfléchir sur la forme des modèles dans le cas des réseaux. Il est aussi intéressant de voir qu'il permet de retrouver le fait que si une variable est nulle, alors sa vitesse est nulle aussi, donc la variable doit être en facteur dans le terme décrivant son évolution. Ainsi, un modèle où la croissance du prédateur est indépendante de celui-ci ne vérifie pas le critère.

Ce travail est effectué dans le cadre du GDR 1107, avec le support du comité "Modèles, Méthodes et Théories" du programme Environnement, Vie et Sociétés.

Bibliographie.

- R. Arditi and J. Michalski, Nonlinear food web models and their response to increased basal productivity. In : *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics* (Polis and Winemiller eds) Chapman and Hall (1995)
- J.D. Lebreton et C. Millier, "Modèles dynamiques déterministes en biologie", Masson (1982)
- J.A. Leon and D.B. Tumpson, Competition between two species for two complementary or substituable ressources, *J. Theor. Biology*, 50, pp 185-201 (1975)
- J.D. Murray, "Mathematical biology", Springer (1990)