

Série d'Econométrie Appliquée

Collection de

L'INSTITUT DE MATHÉMATIQUES ÉCONOMIQUES

LATEC

CNRS

UA 342

Université

de

Bourgogne

N° 34

BIOLOGIE ET ÉCONOMIE
LES APPORTS DE LA MODELISATION

J. DEMONGEOT et P. MALGRANGE (Eds)

1988

Diffuseur :

Librairie de l'Université

17, rue de la Liberté - 21000 DIJON

SCHEMAS FONCTIONNELS ET MODELISATION

Etude de modèles de la dynamique des populations.

Alain Pavé

Laboratoire de Biométrie et de Biologie des Populations (UA CNRS 243)
Université Claude Bernard - Lyon I

résumé

Les représentations schématiques sont de plus en plus employées comme intermédiaires entre les hypothèses discursives, concernant la structure et/ou le fonctionnement d'un système, et la formulation mathématique opérationnelle. Citons par exemple: la représentation en "boîtes et flèches" des systèmes à compartiments, la notation symbolique des réactions chimiques, les "bond graphs"... Quand ces représentations sont plus orientées vers l'aspect fonctionnel, donc en relation avec la **dynamique des systèmes**, on parlera de **schémas fonctionnels**. L'intérêt de ces représentations réside dans leur simplicité, leur pouvoir de description, et la possibilité dans un certain nombre de cas, de traduire les schémas correspondants en expressions mathématiques, traduction qui peut être automatisée.

Je me suis plus particulièrement intéressé aux schémas fonctionnels "**type chimiques**" et à leurs relations avec les systèmes différentiels multilinéaires. Les raisons de ce choix sont les suivantes:

- les modèles mathématiques des situations biologiques et écologiques auquel je suis confronté sont du même type que ceux développés en cinétique classique des réactions chimiques (modèles de la dynamique des populations),
- la nécessité de proposer une méthode simple de construction, voire d'interprétation, de ces modèles,
- développer un langage permettant un dialogue facile avec les biologistes, langage pouvant éventuellement servir d'outil de dialogue avec un système informatique,
- analyser les modèles existants et examiner les relations entre ceux-ci, sur la base des schémas fonctionnels associés.

L'analyse et la reformulation de la procédure de traduction, connue par les chimistes et formalisée dès 1961 par GARFINKEL: schéma fonctionnel -> expression mathématique, a permis de proposer un processus de traduction inverse: expression mathématique -> schéma(s) fonctionnel(s). L'objectif de cette contribution est de montrer l'application de ce processus à certains modèles de la **dynamique des populations**, et ce qui en résulte quant à l'**interprétation** de ces modèles, aux **relations** qu'on peut établir entre eux, ainsi qu'à la **construction** de nouveaux modèles.

-Introduction-

Des représentations schématiques, intermédiaires entre un ensemble d'hypothèses discursives émises sur la structure et/ou le fonctionnement d'un système, et un modèle mathématique sont utilisées dans de nombreux domaines. On peut citer quelques exemples:

- les diagrammes en "boîtes et flèches" en analyse compartimentale,
- la notation symbolique des réactions chimiques,
- les diagrammes en blocs en ingénierie,
- les "bond graphs" en mécanique et dans d'autres secteurs,
- les diagrammes de Forrester dans le domaine socio-économique.

Elles sont caractérisées par :

- l'utilisation d'un ensemble limité de symboles, et d'une syntaxe élémentaire, dans ce sens ce sont de véritables **langages de description**. Prenons l'analyse compartimentale: les boîtes disjointes représentent les compartiments, souvent interprétables en termes biologiques (par exemple les organes d'un organisme), les flèches entre les boîtes indiquent un flux de matière entre ces compartiments (par exemple, un flux de molécules d'un produit marqué);
- l'association avec une classe d'objets mathématiques (par exemple, des systèmes différentiels linéaires pour l'analyse compartimentale linéaire);
- l'existence d'un algorithme de traduction des représentations schématiques en expressions mathématiques. Cet algorithme peut être programmé, la procédure correspondante travaille comme un compilateur: le langage d'entrée est un schéma fonctionnel, le code produit est une formule mathématique. Certains logiciels de simulation offrent cette possibilité à l'utilisateur (par exemple, COSMOS (Hamrouni, 1979)).

Les symboles utilisés et leurs associations ont une signification précise (ou du moins il est souhaitable qu'il en soit ainsi), ils sont plus suggestifs et plus précisément connectés au domaine d'application que les modèles mathématiques (ces formules sont sémantiquement neutres: un objet mathématique peut "vivre sa vie" sans relation avec une quelconque signification en dehors de l'univers mathématique). Ces représentations sont, entre autres, de bons moyens de décrire les aspects fonctionnels d'un système, aussi parlera-t-on de **schémas fonctionnels**.

Le processus de passage de la représentation schématique au modèle mathématique est généralement bien connu, par contre la démarche inverse a été beaucoup moins étudiée. Elle me semble pourtant non dénuée d'intérêt: on peut s'interroger sur l'interprétation d'expressions mathématiques connues dans un domaine donné. Je me suis plus particulièrement intéressé à ce point de vue dans un cas particulier: celui des **modèles classiques de la dynamique des populations** (dits de "Lotka-Volterra"), exprimés sous formes différentielles et intégral-différentielles. La représentation schématique choisie est voisine de celle utilisée pour représenter les réactions chimiques, on conviendra de l'appeler "**représentation type chimique**", celle-ci a été choisie après avoir remarqué la parenté entre les modèles de la cinétique chimique et ceux de la dynamique des populations.

Dans une première partie on examinera l'algorithme de traduction du schéma fonctionnel en expression mathématique, et plus particulièrement la formulation que nous avons déjà proposée (Pavé et Pagnotte, 1977), ainsi que les principes du processus d'inférence du schéma fonctionnel à partir d'une formulation mathématique. Ensuite une étude des principaux modèles de la dynamique des populations, illustrés par des exemples précis, nous conduira à proposer une classification de ces modèles fondée sur les schémas fonctionnels. Cette classification recouvre à quelques détails près celle qui a été présentée dans un article récent (Pavé et Rechenmann, 1985).

1. Représentation type chimique et modèles différentiels multilinéaires.

Les relations entre les systèmes d'équations différentielles ordinaires, multilinéaires, de la cinétique chimique et le formalisme utilisé pour représenter les réactions sont connus depuis longtemps, on pourra en trouver un exposé actuel dans l'ouvrage d'Emanuel et Knorre (1975).

L'utilisation de ce type de formalisme dans d'autres domaines que la chimie a été proposée par plusieurs auteurs. Par exemple, Nicolis et Prigogine (1977) proposent de modéliser

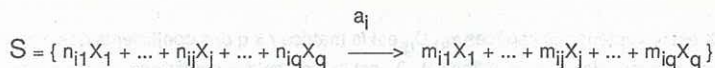
certaines situations en utilisant des représentations type chimique, dans la même ordre d'idées **Couvreur** (1983) présente une illustration du **bruxellateur**, célèbre modèle de l'école de Bruxelles, lors d'un exposé à l'Ecole Royale Militaire, où les "molécules" ont une interprétation "particulière" (prospérité économique, armement conventionnel, armement nucléaire...).

Dans le domaine qui nous intéresse, celui de la dynamique des populations, l'analogie a été faite depuis longtemps; dès 1908 **Robertson** discutait en ces termes de la croissance des populations, il allait même jusqu'à tenter des explications au niveau biochimique, peut-être y avait-il alors une certaine confusion entre l'aspect formel et la recherche d'une analogie trop forte (ce point de vue est bien discuté par **Monod** (1942)). Cependant, parmi tous ceux qui se sont intéressés à ce problème, il faut retenir les travaux de **Garfinkel** (1962), qui, outre les aspects écologiques, s'est intéressé tout particulièrement au problème de la programmation de l'algorithme de traduction (**Garfinkel**, 1961). En ce qui nous concerne nous avons proposé une reformulation du problème en 1977 (**Pavé et Pagnotte, op. cit.**), publiée d'ailleurs indépendamment et sous une forme voisine par **Vidal** en 1978. Cette nouvelle formulation permet de mieux aborder le problème de l'inférence du schéma fonctionnel à partir de l'expression mathématique.

Enfin on remarquera que nous ne tenterons pas sérieusement de prévoir le comportement des objets mathématiques à partir du schéma fonctionnel correspondant, c'est un problème intéressant, difficile, auquel certains auteurs ont consacré quelque attention, à ce sujet on retiendra le travail de **Beretta et al.** (1979).

1.1 - Principaux éléments sur l'algorithme de traduction. (Pavé et Pagnotte, 1977; Pavé, 1980; Pavé et Rechenmann, 1986).

Un ensemble de réactions type chimique s'écrit



pour $1 \leq i \leq r$ (r est le nombre de réactions simultanées);

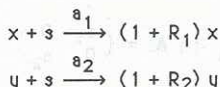
les n_{ij} sont des entiers positifs, ou nuls (dans ce cas le terme correspondant est omis);

les m_{ij} sont des réels positifs, ou nuls (dans ce cas le terme correspondant est aussi omis);

les X_i sont les symboles correspondants aux variables d'état liées aux espèces qui interagissent (ou souvent les noms des espèces elles-mêmes), dont la dynamique est représentée par le système différentiel:

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{j=1}^r a_j (m_{ij} - n_{ij}) \prod_{k=1}^q (x_k)^{n_{ik}}$$

Cette notation s'interprète comme l'interaction des termes placés en partie gauche (dans les proportions n_{ij}) qui produit les termes en partie droite (dans les proportions m_{ij}). Les constantes de vitesse des réactions sont symbolisées par les a_j . Par exemple, prenons deux espèces x et y qui se nourrissent d'un même substrat, on pourra représenter le système, en milieu limité en substrat, par le schéma fonctionnel:



auquel on fait correspondre le système différentiel:

$$\frac{dx}{dt} = a_1 R_1 x s$$

$$\frac{dy}{dt} = a_2 R_2 y s$$

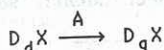
$$\frac{ds}{dt} = -a_1 x s - a_2 y s$$

$$x(0) = x_0; y(0) = y_0; s(0) = s_0$$

a) Notation matricielle

On conviendra de représenter un système de r réactions en utilisant les notations matricielles suivantes:

-pour le schéma fonctionnel



X est le vecteur des espèces x_k , D_g est la matrice $r \times q$ des coefficients des espèces dans les parties gauches des réactions (les n_{ij}), D_d est la matrice des coefficients des espèces dans les parties droites des réactions (les m_{ij});

-pour le système différentiel

$$\frac{dX}{dt} = D A T$$

avec $D = D_d^T - D_g^T$ où D_d^T (resp. D_g^T) représente la transposée de D_d (resp. D_g)

(i.e. $d_{ki} = m_{ki} - n_{ki}$), T est la matrice colonne dont le i ème terme est $\prod_{k=1}^q (x_k)^{n_{ik}}$, ce terme correspond à la partie droite de la i ème réaction, enfin A est la matrice diagonale des constantes de vitesse a_i .

-Reprenons l'exemple ci-dessus, on a

$$D_g = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 \end{pmatrix}; \quad D_d = \begin{pmatrix} 1 + R_1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 + R_2 & 0 \end{pmatrix}$$

$$D = \begin{pmatrix} R_1 & 0 \\ 0 & R_2 \\ -1 & -1 \end{pmatrix}; \quad A = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad T = \begin{pmatrix} x.s \\ y.s \end{pmatrix}$$

b) Ecriture du système différentiel à partir d'un schéma fonctionnel

A partir d'un système de r réactions constituant le schéma fonctionnel on peut aisément générer de façon symbolique: la matrice T à partir des parties gauches des réactions, la matrice A des constantes de vitesse puis la matrice D , et enfin développer le système différentiel correspondant.

Certaines simplifications sont possibles notamment en examinant le rang de la matrice D , ou en éliminant les termes intervenant uniquement en partie droite (qui n'interviennent donc pas dans la dynamique du système).

c) Inférence d'un schéma fonctionnel

Il est clair que si on dispose d'un système différentiel multilinéaire sous la forme proposée ci-dessus le problème est relativement simple à résoudre. Il suffit de générer la matrice T , la matrice D_G (à partir des exposants des variables d'état), la matrice A , la matrice D et finalement la matrice D_d ($D_d = D^T + D_G$).

On considèrera que la **condition d'existence** d'un schéma fonctionnel type chimique est que les n_{ij} (termes de D_G) doivent être des entiers naturels et les m_{ij} (termes de D_d) des réels positifs ou nuls (Pavé, 1980).

Le problème est ainsi apparemment simple à résoudre, cependant on peut faire les remarques suivantes:

(i) souvent à partir de l'expression différentielle on ne peut pas distinguer les matrices D et A mais obtenir seulement leur produit, il y a alors lieu de prendre certaines conventions (c'est d'ailleurs en partie le sens du choix du domaine des valeurs admises pour les m_{ij} , i.e. R^+);

(ii) comment représenter un système ouvert ?

(iii) on peut proposer des systèmes différentiels équivalents à un système donné (par exemple, par une manipulation algébrique, un changement de variable, ou en plongeant le système dans un espace de plus grande dimension), d'où des **schémas fonctionnels différents**, donc des **interprétations éventuellement différentes**.

Il n'est pas question de répondre ici dans les détails, des éléments peuvent être trouvés dans l'article que nous avons publié récemment (Pavé et Rechenmann, 1986). Je me limiterai essentiellement à discuter du point (iii) à travers un exemple: celui du modèle logistique.

1.2 - Exemple du modèle logistique.

Ce modèle bien connu, l'un des plus simples de la dynamique des populations, se trouve le plus souvent dans la littérature biologique sous la forme:

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K} \right)$$

(i) l'équation ci-dessus est équivalente à

$$\frac{dx}{dt} = r x - b x^2 \quad ; \quad \text{avec } b = \frac{r}{K}$$

on peut proposer le schéma fonctionnel:

$$x \xrightleftharpoons[b]{r} 2x$$

interprétable en termes de *limitation de la croissance par compétition intraspécifique (voire prédation intraspécifique)*.

(ii) Maintenant en posant

$$r = r_1 r_2 \quad \text{et} \quad s = r_2 \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

on peut écrire le système différentiel équivalent à l'équation logistique

$$\frac{dx}{dt} = b R x s \quad x(0) = x_0$$

$$\frac{ds}{dt} = -b x s \quad s(0) = s_0$$

(i.e. $\frac{ds}{dt} = -\frac{1}{R} \frac{dx}{dt}$ avec $R = \frac{r_2}{K}$ et $b = \frac{r_1}{r_2} K$), on a $K = R s_0 + x_0$

le schéma fonctionnel correspondant est

$$x + s \xrightarrow{b} (1 + R) x$$

qui peut s'interpréter comme *la croissance d'une biomasse x dans un milieu limité en substrat s*.

(iii) Une autre expression peut être proposée:

$$\frac{dx}{dt} = r x^n \left(\frac{1}{x^{n-1}} - \frac{1}{K x^{n-2}} \right) \quad \text{on pose} \quad s = r_2 \left(\frac{1}{x^{n-1}} - \frac{1}{K x^{n-2}} \right)$$

$$\frac{ds}{dt} = r_2 \left(-\frac{n-1}{x^n} + \frac{n-2}{K x^{n-1}} \right) \frac{dx}{dt} \quad \text{et} \quad \frac{dx}{dt} = r_1 x^n s \quad \text{pour } n > 1$$

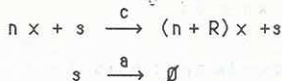
finalement on peut écrire le système

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x^n s$$

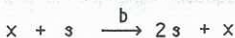
$$\frac{ds}{dt} = -a s + b x s$$

où $a = r(n-1)$ et $b = r(n-2)/K$
 et $r_1 = cR$ (R est analogue à un rendement)

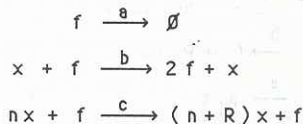
pour $n=2$, on obtient le schéma fonctionnel



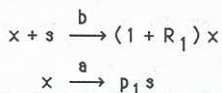
et pour $n > 2$, alors b est différent de 0, il faut ajouter



Ces schémas correspondent à la **croissance** d'une biomasse x *en présence d'un facteur de croissance* s qui se dégrade spontanément (décroissance exponentielle de s décrite par la deuxième réaction), si $n > 2$ il y a production de facteur de croissance par la biomasse x . Noter que pour $n=1$ on retrouve le schéma (ii). Dans la suite, on notera f un tel facteur, le schéma ci-dessus se réécrit alors:



(iv) Enfin considérons le schéma suivant :



le système différentiel correspondant est

$$\frac{dx}{dt} = b R_1 x s - a x$$

$$\frac{ds}{dt} = -b x s + a p_1 x$$

Si $p_1 = 1/R_1$ alors la matrice D est de rang 1 (i.e. la relation linéaire $s = s_0 - (x - x_0)/R_1$ est vérifiée). Alors on peut écrire le modèle logistique sous sa forme classique:

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K} \right)$$

$$\text{avec } r = bK \text{ et } K = (R s_0 + x_0 \cdot d/b).$$

Cette dernière situation représente **la croissance d'une population sur un milieu limité en substrat, celle-ci étant soumise à une dégradation (ou processus de mortalité)** qui régénère une quantité équivalente de substrat à celle consommée pour produire la biomasse. Cette hypothèse est peut être trop forte dans la mesure où l'on sait que les produits de dégradation ne sont en général pas réutilisables en totalité comme substrat (du moins pas directement), c'est-à-dire que p_1 est plus petit que $1/R_1$. Une façon d'améliorer cette représentation est de supposer que la biomasse (des individus d'une population) est capable "d'exploiter" le milieu pour produire du substrat nécessaire à sa croissance et à son maintien, ce qui revient à introduire dans l'équation différentielle correspondant à s un terme supplémentaire en

x, le système différentiel devient:

$$\frac{dx}{dt} = b R_1 x s - a x$$

$$\frac{ds}{dt} = -b x s + (a p_1 + c p_2) x$$

Pour que ce système soit équivalent à l'équation logistique (i.e. à une dimension), il faut que la matrice D A soit de rang 1. Or

$$D A = \begin{pmatrix} b R_1 & -a \\ -b & a p_1 + c p_2 \end{pmatrix}$$

Elle sera de rang 1 si $a p_1 + c p_2 = a/R_1$. Alors le schéma fonctionnel s'écrit :

$$\begin{array}{l} x + s \xrightarrow{b} (1 + R_1) x \\ x \xrightarrow{a} p_1 s \\ x \xrightarrow{c} p_2 s + x \end{array}$$

1.3 -Discussion

Cet exemple montre qu'on peut proposer **plusieurs schémas fonctionnels**, donc plusieurs interprétations, **pour un même modèle**. Si (ii) et (iv) présentent des analogies quant à l'interprétation, par contre (i) et surtout (iii) conduisent à supposer des mécanismes totalement différents (dans le dernier cas s joue le rôle d'un facteur de croissance et non d'un substrat). Le modèle logistique peut donc représenter des phénomènes de natures assez différentes (et je ne suis pas sûr d'en avoir donné une liste exhaustive), ce qui explique peut-être son bon pouvoir descriptif et sa large utilisation dans la littérature biologique. Inversement il faut se méfier de l'interprétation qu'on peut faire; en ce sens la représentation type chimique peut aider à vérifier la **cohérence** de l'utilisation du modèle en fonction du phénomène biologique observé. Par exemple, le modèle logistique peut décrire la croissance de populations d'organismes, dans ce cadre les biologistes ont défini les notions de stratégies r et K cohérentes avec les représentations (ii) et (iv) (cf. ci-après). Il permet également de décrire la croissance de certains organismes, alors la notion de stratégies r et K est plus douteuse et le phénomène est plus en accord avec un schéma du type (iii) qui fait explicitement apparaître un facteur de croissance (une discussion plus détaillée sur ce point est faite dans le chapitre 3.2. consacré au modèle de Gompertz)

2 - Schémas fonctionnels de modèles de la dynamique des populations.

De la même façon que pour l'exemple traité ci-dessus, je propose des schémas fonctionnels correspondant à quelques modèles de la dynamique des populations et de discuter des interprétations qu'on peut en faire, notamment à propos des hypothèses qu'il est nécessaire d'introduire. Dans certains cas l'examen des schémas obtenus conduit à proposer certaines modifications et/ou des extensions "raisonnables" sur le plan biologique, et ainsi à construire des modèles originaux. Enfin ces représentations fonctionnelles offrent un cadre pour l'analyse de la parenté entre modèles et permettent de proposer une classification (une telle classification peut servir, par exemple, à l'organisation d'une base de connaissance).

2.1 - Hypothèses générales sur les systèmes biologiques modélisés.

Une phase préliminaire de cette étude a consisté à dégager un nombre minimal d'hypothèses pour définir un cadre restreint de travail. Les schémas fonctionnels proposés correspondent à ce cadre et n'ont aucune valeur en dehors. Enfin, j'ai résisté à la tentation de généralisation aux cas de grandes dimensions.

(i) Les variables relatives aux **populations** sont les densités, ou les tailles dans un espace homogène et constant (en aire ou en volume, et relativement aux paramètres physiques du milieu), ou toutes variables proportionnelles, par exemple la biomasse. On notera x et/ou y ces variables.

(ii) Les populations sont dans un milieu qui contient des **substrats limitants**. Ces substrats peuvent servir à la croissance (ressources), ils peuvent être aussi des substances toxiques (alors la biomasse est dégradée). On supposera en outre qu'un substrat est consommé (exemple type: le schéma (ii) fait apparaître explicitement le substrat et sa consommation pour produire de la biomasse). Nous nous limiterons au cas à un substrat, on notera s la variable correspondant à ce substrat, mais il n'y a aucune difficulté à envisager plusieurs substrats limitants.

(iii) A une quantité de substrat consommé correspond toujours une même quantité de biomasse produite (ou dégradée): le rendement de la croissance est constant pendant la durée de l'observation.

(iv) Il peut y avoir d'autres éléments fonctionnels, qu'on appellera des **facteurs**, qui influent sur la dynamique des populations étudiées. La différence par rapport aux substrats est que leur évolution peut être indépendante de la biomasse; en particulier ils ne sont pas consommés par la population; par contre ils peuvent être produits (c'est le cas du schéma (iii) du modèle logistique, dans le cas où $n > 2$). Dans la suite du texte on notera f un tel facteur.

(v) Les interactions entre variables d'état du système (i.e. variables correspondant aux populations, aux substrats, aux facteurs) sont supposées multiplicatives, c'est-à-dire relevant d'un modèle du type **loi d'action de masse** (Garfinkel, 1962).

On ne traitera pas explicitement des systèmes ouverts, bien qu'il n'y ait pas de difficulté de fond (au prix de conventions simples, on peut traiter les entrées et les sorties et leurs représentations en termes de schémas fonctionnels).

Enfin il faut noter, à travers cet ensemble d'hypothèses, que les situations étudiées relèvent plus de la modélisation d'expériences réalisées au laboratoire, que d'observations en milieu naturel. Il faut donc se garder de toute extension abusive à des écosystèmes "naturels".

2.2. Modèles à une population.

a) Le modèle logistique.

Ce modèle, que nous avons examiné en grande partie ci-dessus, est certainement le modèle le plus connu, il fut proposé au milieu du XIXème siècle par Verhulst (**Verhulst**, 1838) pour décrire la croissance de populations humaines (en l'occurrence la population de la Belgique). Son succès est certainement dû à la simplicité de la formulation, à l'interprétation des paramètres en termes biologiques, et à la grande diversité des situations que ce modèle peut décrire; comme l'écrivait **Lotka** (1932): "it has been found to fit very acceptably a number of observed examples of population growth".

Classiquement, si on s'en tient à la formulation la plus simple, on voit que pour $x_0 < K$ la solution de l'équation différentielle est croissante, par contre elle est décroissante pour $x_0 > K$ (cf. figure 1).

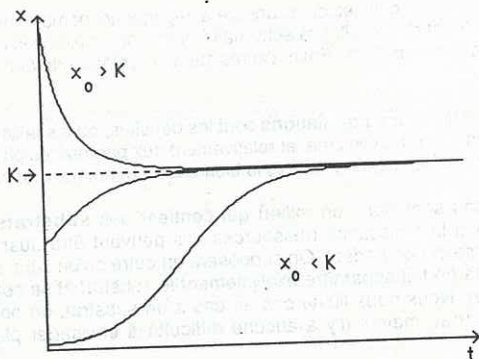


figure 1. Solutions de l'équation différentielle correspondant au modèle logistique (pour $x > 0$). On remarque que dans l'interprétation classique ces solutions se distinguent par la condition initiale ($t = 0, x = x_0$): K est considéré comme indépendant de x_0 , contrairement à ce qui est suggéré ici.

En fait, dans notre interprétation, K (l'asymptote horizontale non nulle) dépend de x_0 , car on a vu que: $K = R s_0 + x_0$, en l'absence de mortalité (interprétation (ii)), où $K = R s_0 + x_0 - a/b$ dans l'interprétation (iv). Pour (ii) il est clair que la solution décroissante n'a pas de sens. Dans la situation (iv) on peut effectivement observer une décroissance si $R s_0 < a/b$. On peut d'ailleurs proposer un test expérimental simple du modèle, ou du moins de l'interprétation proposée, en comparant les résultats de croissances pour des valeurs initiales différentes (K doit varier, et de façon linéaire, en fonction de x_0), évidemment quand l'expérimentation est possible.

Enfin les notions de **stratégies r et K** peuvent se rediscuter, dans le cadre restreint que nous proposons, en termes de rendement de croissance (R), de vitesse de croissance (caractérisée par la constante $b=r/K$), de mortalité (caractérisée par la constante a), pour le schéma (iv), éventuellement de s_0 (quantité totale de substrat disponible pour une population donnée).

La **stratégie K** correspondrait :

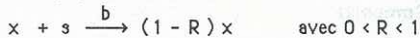
- à un fort rendement de croissance,
- et/ou à la possibilité d'utiliser le substrat disponible en milieu limité (i.e. on peut penser que s_0 représente en fait une partie de ce substrat, et qu'il est caractéristique du pouvoir qu'a une population d'exploiter ce substrat dans un milieu donné),
- et/ou à un faible rapport a/b (faible mortalité, fort taux de croissance), néanmoins on peut penser, que ce dernier terme apporte peu à la valeur de K dans la majorité des situations.

La **stratégie r** ne diffère pas beaucoup de l'interprétation classique. Cependant des différences observées entre des estimations de r peuvent être due à des différences au niveau de la constante de vitesse b et/ou du plateau K , l'examen de cette nouvelle constante n'est pas

inintéressant: elle exprime l'accroissement par unité de temps et par unité de biomasse (par exemple, si l'unité de biomasse est l'individu, alors b représente un "potentiel reproducteur" (moyen?) par individu et par unité de temps).

L'interprétation (iii) faisant intervenir un facteur de croissance, est plus satisfaisante pour l'examen des courbes de croissance d'organismes (notamment d'organismes supérieurs comme les vertébrés), dans ce domaine c'est un modèle concurrent du modèle de Gompertz.

La solution décroissante peut être vue comme résultant de l'action d'un substrat "toxique" sur une population, suivant le schéma:



R représente l'efficacité du toxique s , qui est dégradé simultanément à x .

Enfin, dans le cas de la croissance en présence d'un substrat, la courbe représentant la cinétique du phénomène peut être considérée comme étant dans une variété linéaire de l'espace euclidien, comme le montre la figure 2.

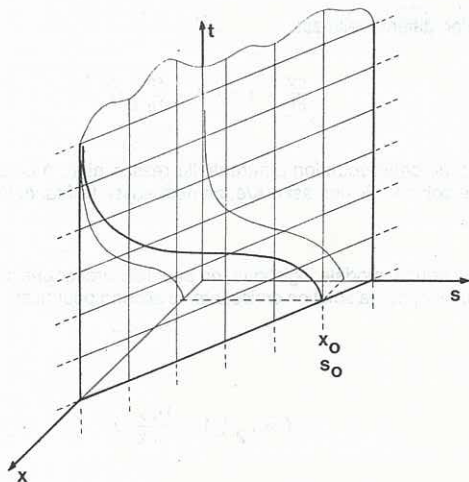


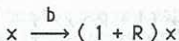
figure 2. Trajectoire du modèle logistique dans l'espace des phases étendu et projections sur les plans (x,t) et (s,t) . Généralement seule $x = f(t)$ est observée.

b) Modèle exponentiel.

Considérons le modèle logistique, et supposons le substrat constant (il est soit en large excédent, soit maintenu constant, grâce à une entrée dans le système, comme c'est le cas en cultures continues de bactéries). Alors on est ramené au cas simple de la croissance exponentielle :

$$\frac{dx}{dt} = k x$$

où $k = b R s$, le schéma fonctionnel correspondant est



De la même façon, pour le modèle exponentiel décroissant, on a

$$\frac{dx}{dt} = -kx$$

$$x \xrightarrow{b} (1-R)x \quad \text{avec } 0 < R < 1$$

c) Modèle de Gompertz

Ce modèle a été proposé par **Gompertz** pour représenter des données actuarielles (**Gompertz**, 1825). En fait il a surtout été utilisé pour représenter la croissance de certains organismes (en particulier des vertébrés, cf. par exemple les travaux de **Laird** (1965, 1968)), outre la bonne représentation qu'il autorise pour une variable, il permet de rendre compte du phénomène d'allométrie (**Laird et al**, 1968).

Son expression différentielle est

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{\ln x}{\ln K} \right)$$

Les solutions de cette équation différentielle ressemblent à ce qui a été obtenu pour le modèle logistique, le point d'inflexion est à K/e , on peut aussi distinguer les cas $x_0 < K$ (croissance) et $x_0 > K$ (décroissance).

De même que pour le modèle logistique, on peut rechercher des schémas fonctionnels; j'en propose deux, le premier pour la solution croissante, le second pour la solution décroissante.

(i) En posant

$$f = r_2 \left(1 - \frac{\ln x}{\ln K} \right)$$

Il vient

$$\frac{dx}{dt} = r_1 f x$$

$$\frac{df}{dt} = -b f$$

$$r = r_1 r_2 ; \quad b = \frac{r}{\ln K}$$

$$\text{avec } K = \exp \left(\frac{r_2}{r_2 - f_0} \ln x_0 \right)$$

$$x(0) = x_0, \quad f(0) = f_0$$

Le schéma fonctionnel associé à ce système est

$$f \xrightarrow{b} \emptyset$$

$$x + f \xrightarrow{c} (1+R)x + f$$

où $c = r_1/R$.

Dans ce schéma f peut être interprété comme un facteur nécessaire à la croissance de la biomasse x (i.e. f est un facteur de croissance), comme dans le cas (iii) du modèle logistique. Ces modèles ne font intervenir que ce facteur comme élément limitant (et non un substrat).

On peut considérer, par exemple, que de telles situations sont rencontrées dans la croissance de nombreux vertébrés supérieurs : en conditions normales le "substrat" n'est pas limitant pour le jeune animal (nourriture largement fournie par les parents). On sait par contre qu'il existe un facteur hormonal de croissance: f peut représenter schématiquement un tel facteur. La loi de f est sans doute très simpliste (même dans le cas (iii) du modèle logistique), mais suffit sans doute pour approcher de nombreux exemples. Ainsi, en ce qui nous concerne nous avons analysé avec ce modèle la croissance du jeune rat musqué (*Ondatra zibethica*), animal qui colonise les régions d'étang (Pavé et al, à paraître).

Un autre exemple concerne la croissance de tumeurs: Laird (1964) a montré que le modèle de Gompertz décrit bien la croissance de plusieurs tumeurs, mais sans faire intervenir d'interprétation en termes de facteur de croissance. Cette hypothèse apparaît maintenant comme une hypothèse sérieuse: pour proliférer il semble que les cellules tumorales ont besoin d'un facteur de croissance, qu'elles peuvent émettre dans certains cas (phénomène mis en évidence récemment par une approche moléculaire par Doolittle et al. (1983)).

(ii) décroissance: on aboutit aisément au système différentiel

$$\frac{dx}{dt} = -r_1 f x$$

$$\frac{df}{dt} = -b f$$

qui peut être associé au schéma fonctionnel

$$f \xrightarrow{b} \emptyset$$

$$x + f \xrightarrow{c} (1 - R) x + f \quad (0 < R < 1)$$

Avec les mêmes conventions que ci-dessus sauf pour K , le plateau maintenant défini par:

$$K = \exp\left(\frac{r_2}{r_2 + f_0} \ln x_0\right)$$

Ici f peut être interprété comme un facteur de dégradation de la biomasse x , lui-même dégradé indépendamment de cette biomasse.

Un exemple limite: f peut représenter un prédateur soumis à un processus exponentiel de mort, et qui consomme une proie x sans effet sur sa croissance (comparer avec le schéma du "premier cas" proposé dans le chapitre consacré aux systèmes prédateur-proie).

En première approximation la dynamique de la bactérie *Rhizobium japonicum* a été ainsi interprétée (Croizat, 1983, expériences réalisées au laboratoire dans des échantillons de sol). Cette interprétation, vérifiée depuis, l'a été sur la base de ce schéma fonctionnel. Ce fut le point de départ de toute une étude sur la régulation des populations de cette bactérie dans les sols, nous examinerons un modèle "plus réaliste" des résultats expérimentaux ("troisième cas" des modèles prédateurs-proie). Rappelons l'importance agronomique, et donc économique, de ce type d'étude, car ces microorganismes fixent l'azote qui peut ensuite être utilisée par les plantes, et ainsi augmenter le rendement sans apport extérieur d'engrais azotés, cette approche de la fourniture

d'azote est très importante pour certaines plantes comme le soja.

(iii) Interprétation géométrique:

comme dans le cas du modèle logistique, on peut interpréter la courbe généralement observée comme la projection d'une trajectoire évoluant dans l'espace des phases étendu sur une variété non linéaire (cf. figure 3).

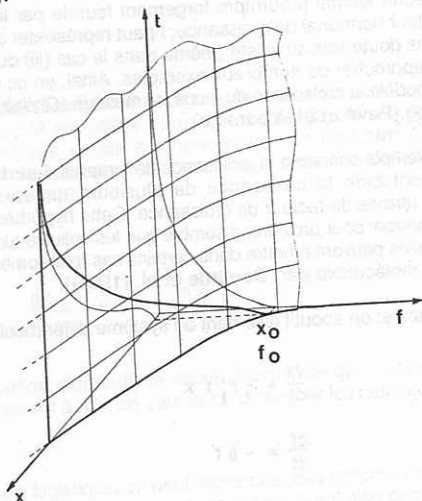


figure 3. Le modèle de Gompertz : trajectoire dans l'espace des phases étendu et sa projection sur les plans (x,t) et (f,t) . Généralement seule $x = f(t)$ est observée.

d) Modèle de Kostitzin.

Il s'écrit sous la forme intégralo-différentielle:

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K} - c \int_0^t x \, d\tau \right)$$

Ce modèle a été proposé par Kostitzin (1937) sur la base des travaux de Volterra (1931) pour décrire:

- la croissance, et la décroissance, d'une population qui émet dans son milieu un facteur toxique;
- la croissance d'organismes pendant certaines phases de leur développement, en particulier le développement d'embryons (libres ou dans le corps maternel).

D'autres exemples peuvent être trouvés dans : Chassé et al, 1977.

Ce modèle va en fait nous servir de charnière entre les modèles à une population et ceux à deux populations, dans la mesure où il autorise des interprétations dans ces deux cadres. Reprenons d'abord le schéma (iv) proposé pour le modèle logistique :

$$x + s \xrightarrow{b} (1 + R_1) x$$

$$x \xrightarrow{a} p_1 s$$

correspondant au système différentiel

$$\frac{dx}{dt} = b R_1 x s - a x$$

$$\frac{ds}{dt} = -b x s + a p_1 x$$

on peut écrire

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{1}{R_1} \frac{dx}{dt} - a \left(\frac{1}{R_1} - p_1 \right)$$

alors, en intégrant cette expression il vient

$$s - s_0 = -\frac{1}{R_1} (x - x_0) - a \left(\frac{1}{R_1} - p_1 \right) \int_0^t x d\tau$$

enfin en remplaçant s par sa valeur dans la première équation du système on obtient l'expression intégro-différentielle du modèle de Kostitzin avec:

$$K = R_1 s_0 + x_0 - a/b, \quad r = b K, \quad c = a(1 - R_1 p_1)$$

Les figures suivantes montrent la diversité des solutions de ce modèle suivant les valeurs du paramètre c (paramètre de l'intégrale) et des valeurs initiales (relativement à K).

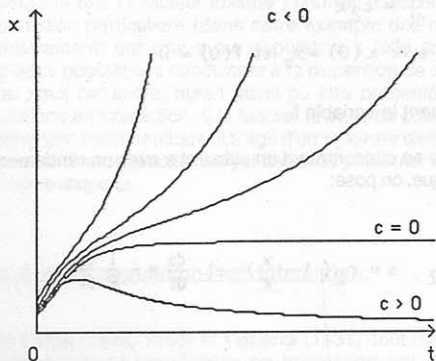


figure 4. Equation intégro-différentielle de **Kostitzin** - différentes solutions suivant la valeur du paramètre c :

- $c < 0$: la population épuise le substrat, elle tend à disparaître;
- $c = 0$: la population régénère le substrat consommé (modèle logistique), elle tend vers un point d'équilibre non nul;
- $c > 0$: la population crée plus de ressources qu'elle n'en consomme, sa croissance tend à devenir exponentielle.

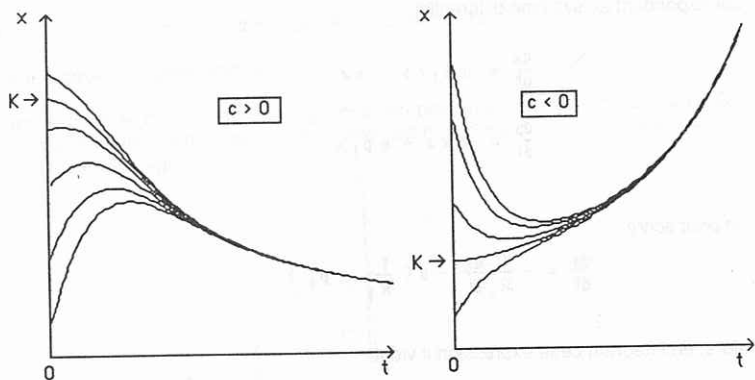


figure 5. Différentes solutions de l'équation intégral-différentielle de **Kostitzin**, suivant la position de la condition initiale x_0 par rapport à K . La situation $x_0 < K$ peut se trouver, par exemple, quand $s_0 = 0$.

Enfin on peut proposer une **autre interprétation** : il suffit de réécrire l'équation intégral-différentielle sous la forme

$$\frac{dx}{dt} = r \times \left(1 - \frac{x}{K}\right) - c_1 \times f$$

$$\frac{df}{dt} = c_2 \times x$$

$$\text{avec } x(0) = x_0 \text{ et } f(0) = 0$$

qui fait apparaître explicitement la variable f .

x est supposée croître en consommant un substrat s avec un rendement constant; comme dans le cas du modèle logistique, on pose:

$$r = r_1 r_2, \quad s = r_2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad \text{et} \quad \frac{ds}{dt} = -\frac{1}{R} \frac{dx}{dt}$$

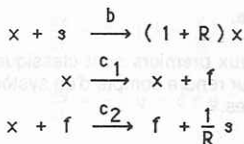
puis $b = r/K$ et $R = r_1/b$, on peut alors écrire le système équivalent

$$\frac{ds}{dt} = -b \times s + \frac{c_1}{R} \times f$$

$$\frac{dx}{dt} = b \times R \times s - c_1 \times f$$

$$\frac{df}{dt} = c_2 \times x$$

-correspondant au schéma fonctionnel



ce schéma peut s'interpréter comme la croissance d'une population x par consommation d'un substrat s , qui produit, en outre, un facteur toxique, ou dégradant, f .

J'ai appliqué ce modèle au niveau cellulaire pour l'analyse des variations des quantités d'ARN total dans un système spécialisé: la glande séricigène du ver à soie (Pavé, 1979). Le schéma fonctionnel ci-dessus s'interprète de la façon suivante:

- la première réaction représente la synthèse de l'ARN (x est la quantité d'ARN et s celle de nucléotides),

- la seconde réaction correspond à la production d'un facteur de dégradation f , en l'occurrence une enzyme spécifique: la RNAase,

- la troisième réaction décrit l'action de la RNAase qui interagit avec l'ARN pour le dégrader, avec production de nucléotides (dans les mêmes proportions que pour la synthèse, hypothèse raisonnable pour ce système).

Malgré cette vision simpliste de mécanismes qu'on sait compliqués, ce modèle, sous cette interprétation, s'est révélé d'une utilisation fructueuse pour l'analyse des données expérimentales.

Enfin, on remarquera que f ("facteur toxique") pourrait aussi bien se comprendre comme représentant une population particulière (dans notre exemple des macromolécules), produite (directement ou indirectement) par une autre population x (elle aussi de macromolécules), l'interaction entre ces deux populations conduisant à la disparition de x (sorte de "prédation" de x par f). Ce modèle, vu sous cet angle, aurait aussi pu être présenté dans le chapitre suivant: modèles à deux populations en interaction, à la fois sur la base de cette interprétation et sur celle d'une classification purement mathématique: il s'agit d'un système différentiel à deux dimensions. C'est simplement par souci d'homogénéité que j'ai choisi de présenter les différentes facettes d'un même modèle sous le même chapeau.

2.3. Modèles à deux populations en interaction.

Les travaux de Lotka (1925, 1956) et Volterra (1931) sont bien connus, ils ont proposé de représenter la dynamique de populations en interaction par des systèmes d'équations différentielles. Le cas à deux dimensions correspondant à deux populations a été très étudié. De nombreux travaux mathématiques leur ont été consacrés (pour une revue générale on pourra se reporter aux ouvrages de Pielou (1969), de Keyfitz (1968), de Lebreton et Millier (1982), et enfin de Oliveira-Pinto et Conolly (1982)). Par contre les approches expérimentales, confrontant données et modèles, ont été plus rares; les travaux de Gause (1935) sont encore une référence essentielle.

Il n'est pas question d'examiner toutes les situations, mais plutôt de montrer comment la recherche de schémas fonctionnels peut aider à l'interprétation de modèles classiques, et inversement à la construction de nouveaux modèles. Ainsi on traitera, comme exemple, des problèmes relatifs aux systèmes prédateur-proie et de compétition.

a) Systèmes prédateur-proie.

Trois cas sont présentés: les deux premiers sont classiques, le troisième est, à notre connaissance, nouveau; il a été écrit pour rendre compte d'un système, étudié en laboratoire, de prédation de bactéries par des protozoaires.

premier cas

Il correspond au modèle "classique" (voire d'école):

$$\frac{dx}{dt} = r x - a x y$$

$$\frac{dy}{dt} = -c y + d x y$$

On peut obtenir directement le schéma fonctionnel

$$\begin{array}{l} x \xrightarrow{r} 2x \\ x + y \xrightarrow{a} (1+R)y \\ y \xrightarrow{c} \emptyset \end{array}$$

(on a évidemment $d = aR$)

qui décrit une croissance exponentielle de la proie x (donc sur un milieu non limitant en substrat), une croissance du prédateur y aux dépens de la proie x (x joue pour y le rôle d'un substrat), et enfin un processus de mort (exponentiel) du prédateur.

Ce modèle génère les solutions oscillantes entretenues souvent citées dans la littérature, solutions qui dépendent des conditions initiales (x_0, y_0), qu'il est difficile d'observer même en laboratoire. En effet si on se réfère au schéma fonctionnel il faut au moins vérifier :

-que la proie soit en croissance exponentielle (par exemple, pour des microorganismes réaliser une culture en chémostat),

-que le prédateur ait un taux de mortalité suffisant relativement au temps de génération de la proie. Un tel processus peut être assuré par l'introduction dans le procédé expérimental d'un facteur toxique pour ces prédateurs.

Gause (1935) a tenté de telles expériences, mais les techniques étaient, à l'époque, trop rudimentaires pour permettre des observations pendant un temps assez long. Plus récemment **Saunders** (1983) cite réalisé un "écosystème artificiel" (suivant sa terminologie) sur de telles bases, mais ils n'ont pas observé des oscillations entretenues (il explique ce fait par la présence d'une singularité : une catastrophe du type fronce).

deuxième cas

Par rapport au modèle précédent, on suppose que la proie a une croissance logistique, ainsi le système différentiel suivant a été proposé:

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K} \right) - a x y$$

$$\frac{dy}{dt} = -c y + d x y$$

Ce système peut générer des solutions oscillantes amorties.

Comme dans les cas précédents on fait l'hypothèse que la croissance logistique est due à la présence d'un substrat limitant s , lié à x par la relation

$$s = r_2 \left(1 - \frac{x}{K} \right) \quad ; \quad \text{avec } r = r_1 r_2$$

On obtient le système différentiel équivalent et le schéma fonctionnel associé :

$$\frac{dx}{dt} = b R_1 x s - a x y$$

$$\frac{dy}{dt} = a R_2 x y - c y$$

$$\frac{ds}{dt} = -b x s + \frac{a}{R_1} x y$$

$$x + s \xrightarrow{b} (1 + R_1) x$$

$$x + y \xrightarrow{a} (1 + R_2) y + \frac{1}{R_1} s$$

$$y \xrightarrow{c} \emptyset$$

$$\text{avec } d = a R_2 \text{ et } R_1 = \frac{r_1}{b}$$

Les différents coefficients ont été calculés de façon que la matrice D du système soit de rang 2, ce qui conduit à supposer que la prédation (2ème réaction) libère dans le milieu une quantité de substrat équivalente à celle qui a été nécessaire pour la croissance de la biomasse, hypothèse peu vraisemblable (à moins de supposer que cet équilibrage est assuré par d'autres voies non explicitées dans le modèle). Ainsi l'étude d'une expérience précise, pour laquelle ces conditions n'étaient a priori pas vérifiées, a nécessité l'élaboration d'un autre modèle.

troisième cas

Nous avons signalé à la fin de la section consacrée au modèle de Gompertz qu'une des hypothèses avancées pour expliquer des résultats obtenus sur la colonisation de sols par rhizobium japonicum était que le facteur de régulation est un prédateur (sans doute un protozoaire), pour vérifier cette hypothèse des expériences ont été conduites au laboratoire, consistant à suivre **simultanément** la population bactérienne et la population des **protozoaires** évoluant en milieu limité, en l'occurrence un échantillon de sol (Steinberg, 1984). Dans ce cadre j'ai proposé un modèle, dérivé du cas précédent, à partir du schéma fonctionnel :

$$x + s \xrightarrow{b} (1 + R_1) x$$

$$x + y \xrightarrow{a} (1 + R_2) y + p_1 s$$

$$y \xrightarrow{c} p_2 s$$

qui ne suppose plus un "relargage" du substrat équivalent à celui consommé pour produire x . En outre, on introduit également une source possible de substrat suite à la "dégradation" de y

(remarquons que si p_1 et p_2 sont nuls alors on retrouve le premier cas, et que si $p_1 = 1/R_1$ et $p_2 = 0$ on retrouve le deuxième cas, il s'agit donc d'une formulation plus générale).

On obtient d'abord le système différentiel :

$$\frac{dx}{dt} = b R_1 x s - a x y$$

$$\frac{dy}{dt} = a R_2 x y - c y$$

$$\frac{ds}{dt} = -b x s + a p_1 x y + c p_2 y$$

en raisonnant de la même façon que pour le modèle de Kostitzin pour ne plus faire apparaître la variable s , on aboutit au système intégro-différentiel :

$$\frac{dx}{dt} = r x \left(1 - \frac{x}{K} - d \int_0^t x y \, du + e \int_0^t y \, du \right) - a x y$$

$$\frac{dy}{dt} = (a R_2 x - c) y$$

$$\text{avec } K = R_1 s_0 + x_0, \quad d = \frac{a}{R_1 K} (1 - R_1 p_1), \quad e = \frac{c}{K} R_1 p_2 \quad \text{et } r = b K$$

dont certaines solutions (cf. figure 6) ont des formes analogues à celles observées expérimentalement. Ce type de trajectoire a été obtenu avec des valeurs "plausibles" des paramètres du modèle, il ne s'agit pas de valeurs estimées par une procédure d'ajustement.

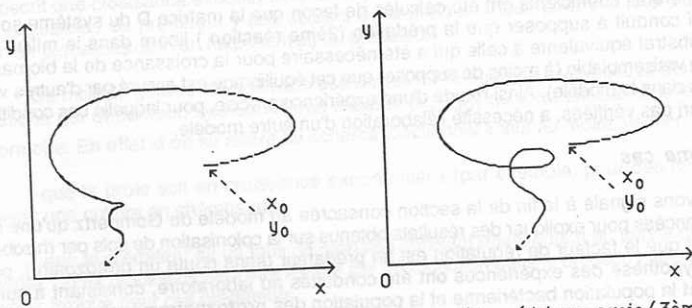


figure 6. trajectoires typiques engendrées par le modèle prédateur-proie (3ème cas) ces courbes ont des formes analogues à celles observées expérimentalement (résultats de Steinberg, 1984). En milieu limité les deux populations tendent à disparaître, mais la tendance vers 0 est très lente, c'est pourquoi la fin de la trajectoire n'est pas figurée.

b) Compétition

La compétition est généralement interprétée comme une concurrence entre des populations qui partagent des mêmes ressources (par exemple, compétition pour l'occupation de l'espace ou

encore pour la nourriture ...). En ce qui nous concerne nous supposons seulement une compétition entre deux populations x et y , pour un même substrat s , deux cas seront envisagés: le premier correspondant à des populations à mortalité négligeable (au moins pendant la durée de l'observation), le second qui fera intervenir ce processus.

Classiquement on exprime ce phénomène par l'expression générale

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{k_1} \right) - c_1 x y$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{k_2} \right) - c_2 x y$$

où l'on reconnaît des termes ressemblant au modèle logistique, et un terme d'interaction négatif censé traduire la compétition.

premier cas: mortalité négligeable.

On suppose que les deux populations ont une croissance logistique sur un même substrat, c'est le cas qui a illustré le chapitre 1.1. sur l'algorithme de traduction. Le système différentiel et le schéma fonctionnel sont les suivants:

$$\frac{dx}{dt} = a_1 R_1 x s$$

$$\frac{dy}{dt} = a_2 R_2 y s$$

$$\frac{ds}{dt} = -a_1 x s - a_2 y s$$

et

$$x + s \xrightarrow{a_1} (1 + R_1) x$$

$$y + s \xrightarrow{a_2} (1 + R_2) y$$

comme $s = s_0 - (x - x_0)/R_1 - (y - y_0)/R_2$,

ou encore $s = K - x/R_1 - y/R_2$ avec $K = s_0 + x_0/R_1 + y_0/R_2$, il vient

$$\frac{dx}{dt} = a_1 K \left(1 - \frac{x}{K} - \frac{R_1}{R_2} \frac{y}{K} \right) x$$

$$\frac{dy}{dt} = a_2 K \left(1 - \frac{R_2}{R_1} \frac{x}{K} - \frac{y}{K} \right) y$$

Conséquences:

(i) k_1 et k_2 , dans l'expression générale du modèle, ne correspondent pas aux asymptotes des croissances logistiques de x et de y , s'il s'agissait de populations isolées dans les mêmes conditions de milieu, comme une lecture rapide (mais souvent faite !) pourrait le faire penser. Si on note K_1 et K_2 les paramètres de la croissance logistique de x et de y , on a

$K_1 = K - (R_1/R_2) y_0$ et $K_2 = K - (R_2/R_1) x_0$, alors que $k_1 = k_2 = K$, i.e. $k_1 \neq K_1$ et $k_2 \neq K_2$.

(ii) dans l'espace des variables d'état (x, y) :

- il n'y a pas de point d'équilibre unique mais un ensemble de points d'équilibre sur une droite définie par l'équation $y = (R_2/R_1)(K - x)$,

- les trajectoires sont les courbes d'équation $y = y_0 (x/x_0)^\mu$ avec $\mu = (a_2 R_2)/(a_1 R_1)$,

- les figures 7^a et 7^b montrent l'allure des trajectoires suivant les valeurs de μ , et pour une même valeur de μ suivant les conditions initiales.

Cette solution "dégénérée" n'est habituellement pas retenue dans les présentations classiques, car les auteurs raisonnant uniquement sur la représentation mathématique considèrent comme "peu probable" que les paramètres du modèle prennent des valeurs "dans la nature" autorisant ce type de solution, alors qu'elle apparaît clairement à partir du schéma fonctionnel décrivant un mécanisme simple de compétition.

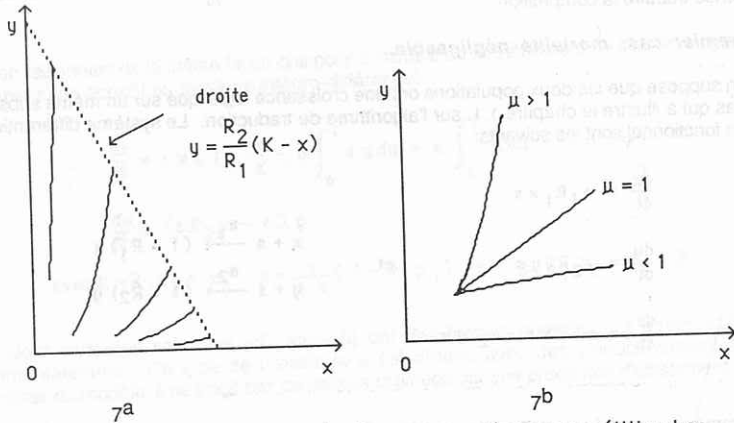


figure 7. trajectoires dans le plan (x, y) pour un système en compétition dans un milieu limité (sans mortalité significative).

7^a: trajectoires obtenues pour différentes conditions initiales (μ cst),

7^b: trajectoires obtenues pour différentes valeurs de μ .

Deuxième cas: compétition avec mortalité:

En s'inspirant de ce qui a été proposé pour les modèles logistique et de Kostitzin, on peut proposer le schéma fonctionnel décrivant la croissance de x et de y sur le même substrat et les processus simultanés de mortalité pour chaque population:

$$x + s \xrightarrow{a_1} (1 + R_1) x$$

$$x \xrightarrow{b_1} p_1 s$$

$$y + s \xrightarrow{a_2} (1 + R_2) y$$

$$y \xrightarrow{b_2} p_2 s$$

qui conduit au système intégro-différentiel

$$\frac{dx}{dt} = a_1 K_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} - \frac{R_1}{R_2} \frac{y}{K_1} - a \int_0^t x \, du - b \int_0^t y \, du \right)$$

$$\frac{dy}{dt} = a_2 K_2 y \left(1 - \frac{R_2}{R_1} \frac{x}{K_2} - \frac{y}{K_2} - a \int_0^t x \, du - b \int_0^t y \, du \right)$$

$$\text{avec } K_1 = R_1 s_0 + x_0 + \frac{R_1}{R_2} y_0 - \frac{b_1}{a_1} ; K_2 = R_2 s_0 + \frac{R_2}{R_1} x_0 + y_0 + \frac{b_2}{a_2}$$

$$\text{et } a = \frac{b_1}{K_1} \left(\frac{1}{R_1} - p_1 \right) ; b = \frac{b_2}{K_2} \left(\frac{1}{R_2} - p_2 \right)$$

Il s'agit en fait de la généralisation du modèle de Kostitzin à deux dimensions.
si $p_1 = 1/R_1$ et $p_2 = 1/R_2$ (i.e. $a = 0$ et $b = 0$) alors on obtient le système différentiel

$$\frac{dx}{dt} = a_1 K_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} - \frac{R_1}{R_2} \frac{y}{K_1} \right)$$

$$\frac{dy}{dt} = a_2 K_2 y \left(1 - \frac{R_2}{R_1} \frac{x}{K_2} - \frac{y}{K_2} \right)$$

pour ce dernier système:

- si K_1 est différent de K_2 alors, à part le point d'équilibre trivial $x=0$ et $y=0$, on a un autre point d'équilibre quand x , ou bien y , devient nul, il s'agit d'un cas d'exclusion compétitive.

- si $K_1 = K_2$, on retrouve la première situation.

Compléments et discussion

(i) On peut envisager des procédés expérimentaux permettant de tester des représentations alternatives pour les phénomènes de compétition (par exemple pour des microorganismes). Par exemple des études de populations isolées peuvent permettre d'estimer les paramètres de la croissance (logistique, ou de Kostitzin si la mortalité n'est pas négligeable, évidemment si l'un de ces modèles convient). Ensuite une expérience de confrontation permet de tester l'hypothèse de compétition sur le substrat. C'est sur de telles bases que nous participons à une étude sur les problèmes de compétition entre des souches pathogènes et non pathogènes, pour les végétaux, d'un champignon microscopique : *fusarium* (Son, 1985).

(ii) Certains résultats trouvés dans la littérature peuvent se replacer dans le cadre du premier cas de compétition (cf. par exemple l'article d'Amarger et Lobreau (1982), dans lequel des comparaisons sont faites entre les rapports des états initiaux (x_0/y_0) et ceux des états à l'équilibre (x_e/y_e) pour mettre en évidence un phénomène de compétition).

(iii) Le débat à propos du "principe d'exclusion compétitive" (hypothèse fort discutée depuis De Bach, 1966, et Ayala, 1969) peut être envisagé dans le cadre de cette approche, cependant l'étude exhaustive des différents cas de figure sortent du cadre de cet article.

(iv) comme dans le travail de Mac Arthur (1970), je fais apparaître explicitement les ressources sous la forme du "substrat", mais en montrant que sous certaines hypothèses on peut en fait les rattacher à des variables implicites dans les modèles classiques de Lotka-Volterra.

3. Vers une classification des modèles différentiels et intégro-différentiels de la dynamique des populations

L'un des objectifs de ce travail était d'étudier les "liens de parenté" entre ces modèles de façon à en proposer une classification. L'approche par les schémas fonctionnels nous est apparue, de ce point de vue, fort intéressante (cf. également la contribution de Houllier, 1986, pour les modèles de croissance). On notera également que cette approche s'appuie sur l'étude de situations réelles tirées d'expériences faites au laboratoire.

La figure 8 montre comment on peut construire une généalogie, précisant les liens entre les modèles étudiés.

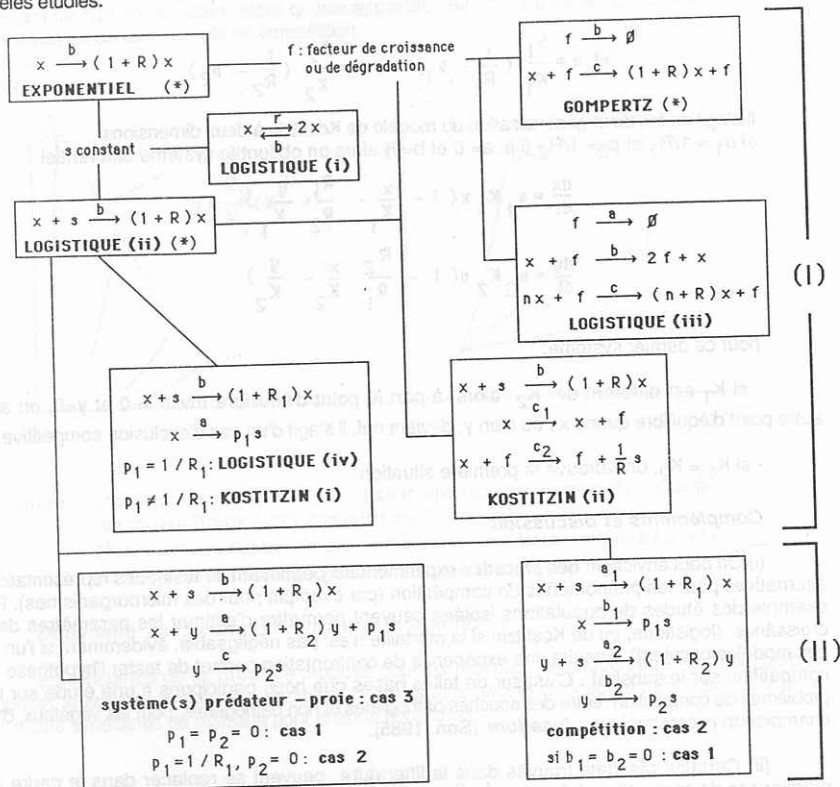


figure 8. Relations entre les différents modèles étudiés dans le texte établies à partir des schémas fonctionnels associés à ces modèles :

(I) modèles à une population,

(II) modèles à deux populations en interaction.

x et y représentent des variables d'état liées aux populations étudiées (taille, densité,...),

s un substrat (ou plus généralement des ressources) limitant(es),

f un facteur de croissance lui aussi limitant,

s et f peuvent être des toxiques et avoir une action dégradante sur la biomasse.

(*) $R > 0$: croissance, $-1 < R < 0$: décroissance.

Le modèle logistique apparaît comme le modèle "de base" de la croissance, on peut cependant signaler qu'une même approche pourrait parfaitement se faire en prenant le modèle de **Monod** (1942); il suffit de changer les règles de traduction des schémas fonctionnels (i.e. remplacer s par $s/(K+s)$). Nous n'avons fait que quelques essais, pour les formes les plus développées, correspondant aux systèmes différentiels obtenus directement à partir du schéma fonctionnel, il n'y a pas de grandes difficultés, par contre les formes ne faisant apparaître que les variables liées aux populations ont des expressions complexes (le lecteur pourra s'en convaincre en tentant de construire le modèle équivalent à celui de Kostitzin).

En tout état de cause, pour rendre ces modèles accessibles il est nécessaire d'informatiser le plus possible les manipulations formelles (et évidemment numériques). Pour ceci la description en utilisant des schémas fonctionnels apparaît bien appropriée (simplicité de la formulation, traduction automatisable...). Outre ces aspects "opérationnels" de génération de modèles, ces représentations schématiques peuvent permettre d'analyser des modèles existants, cette phase n'est sans doute pas encore informatisable mais le processus manuel ne me semble pas très compliqué, j'irai même jusqu'à dire qu'il est amusant.

4. Conclusion : pourquoi ces modèles ?

On ne peut manquer de s'interroger (une fois de plus ?) sur la pertinence de l'utilisation des modèles référencés dans cet article. Rappelons qu'au départ ils furent conçus, au moins implicitement, pour se donner des références formelles comme support de réflexion et de discussion. Aussi les essais d'application directe à des situations réelles complexes se sont avérées sans grande utilité (comme le souligne **Labeyle**, 1972). On le comprend, j'ai montré ici les hypothèses contraignantes (et sans doute minimales) qu'on est obligé de faire pour tenter une approche de la réalité expérimentale. Ce qui a conduit, en outre, à ne pas chercher à plaquer un modèle donné, déjà connu, sur cette réalité, mais plutôt de se servir de ce type de modèle, comme base de réflexion, et d'en proposer une adaptation, ou un dérivé mieux adapté (on remarquera, au passage, la puissance de la représentation en schémas fonctionnels).

En fait, le plus souvent, et il y a mauvaise compréhension de ce que peut apporter un modèle dans le secteur biologique (et ailleurs !), et de son niveau d'intervention, de ce point de vue **Legay** (1973) a présenté l'état actuel de ce qu'on peut en attendre. En simplifiant, on peut considérer qu'un modèle peut représenter:

(i) une vue "d'artiste" de la réalité plus ou moins abstraite, il s'agit alors d'un support de réflexion. Il faut attendre une analogie, au mieux une vague ressemblance avec l'observation;

(ii) une représentation figurative, on recherche alors une adéquation qualitative, voire quantitative avec la réalité, mais ce ne sera pas plus la réalité que la toile du peintre par rapport à la scène qu'elle représente.

En outre il y a lieu de spécifier l'objectif précis de la modélisation, suivant celui-ci on recherchera une adéquation plus ou moins grande:

(i) pour une utilisation "normative", l'aspect le "plus dur" : l'adéquation quantitative, sera recherché. Le modèle est censé représenter fidèlement un système biologique, dans une zone de fonctionnement. C'est le cas de l'utilisation de modèle de processus biotechniques: il s'agit d'en avoir la représentation la plus précise possible pour le contrôler (attention il peut y avoir des accidents...).

C'est aussi le cas pour une utilisation que je dénommerai "du type analyse de données". Prenons un exemple : on désire analyser la croissance d'individus dans un certain nombre de conditions différentes, on dispose de chronologies individuelles associant une variable quantitative (e.g. la taille ou le poids corporel) en fonction de ces conditions. Supposons, ce qui est souvent le cas, qu'un modèle représente bien ces situations, et qu'on puisse discriminer les individus sur la base de la valeur des paramètres du modèle pour chacun d'entre eux. Le problème revient donc à comparer les diverses courbes de croissance représentant les individus obtenues à partir des

valeurs de ces paramètres (et d'informations complémentaires comme les variances et covariances des paramètres). Manifestement il s'agit d'analyser des observations, des données expérimentales, mais le modèle sert de référence : il doit y avoir une bonne adéquation qualitative et quantitative avec les données.

(ii) l'objectif est d'analyser le fonctionnement d'un système alors il s'agira d'établir une véritable dialectique modèle-expérimentation afin d'acquérir de l'information sur ce système (biologique). Ainsi, à partir d'un lot de données préalable, un modèle (pas trop débile) sera proposé, on recherchera sur ce lot une bonne adéquation qualitative, voire quantitative. On souhaite également que le modèle, dans sa formulation, traduise ce fonctionnement et les mécanisme globaux impliqués (ici, les schémas fonctionnels peuvent être utiles). Ensuite on cherchera littéralement à **mettre en défaut ce modèle** en modifiant le protocole expérimental : comme en statistique inférentielle le modèle représente l'hypothèse nulle, il est puissant face au rejet de cette hypothèse. Si tel est le cas, alors on a effectivement acquis une information biologique, qui pourra éventuellement être intégrée dans un nouveau modèle, qu'à nouveau on cherchera à mettre en défaut... On trouvera une bonne illustration de cette démarche dans la thèse de **Corman** (1982), pour l'analyse du processus de nitrification dans les sols.

Remerciements : je remercie F. Houllier, J.D. Lebreton, J.M. Legay pour l'aide qu'ils m'ont apportée dans la rédaction de ce travail, puis M. Zegermann et C. Steinberg qui suivent mes divagations et essayent de les confronter à la dure réalité expérimentale, et j'espère divagueront bientôt à leur tour...

Note : beaucoup de figures de ce texte ont été obtenues grâce au remarquable logiciel "dynamac" (d'étude des systèmes dynamiques) élaboré par B. Rousseau. Enfin ce travail s'inscrit dans le cadre du projet **Edora** de réalisation d'un système "intelligent" d'aide à la modélisation en Biologie et en Ecologie.

- bibliographie -

- Amarger N.S., Lobreau J.P.** (1982). Quantitative study of nodulation competitiveness in *Rhizobium* strains. Appl. Environ. Microbiol., 44, 583.
- Ayala F.J.** (1969). Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. Nature, 224, 1076.
- Berettra E., Vetrano F., Sollmano F., Lazzari C.** (1979). Some Results about Nonlinear Chemical Systems represented by Trees and Cycles. Bull. Math. Biol., 41, 641-664.
- Couvreur P.** (1983). Stabilité et cycles limites : le Bruxellateur. Analyse de Systèmes, 9, 2/3, 11-25.
- Chassé J.L., Legay J.M., Pavé A.** (1977). Le modèle de Volterra-Kostitzin en dynamique des populations. Ajustement et interprétation des paramètres. Ann. Zool. Ecol. Anim., 9, 425.
- Chéruy A., Gautier C., Pavé A.** (1982). Analyse des systèmes biologiques: certains aspects méthodologiques liés à la modélisation. In "La notion de système dans les sciences contemporaines" (tome 1 : méthodologies). Ed. J. Lesourne, Lib. Univ., Aix-en-Provence.
- Corman A.** (1982). Modélisation du processus de nitrification dans le sol. Thèse Doct. Ing., Université Claude Bernard, Lyon 1.
- Crozat Y.** (1983) Caractérisation du pouvoir saprophyte des souches de *R. Japonicum* dans le sol à l'aide de l'immuno-fluorescence. Thèse Doct. Ing., Lyon.
- Doolittle F.R., Hunkapiller M.W., Hood L.E., Devare S.G., Robbins K.C., Aaronson S.A., Antoniades H.N.** (1983). Simian Sarcoma Virus *onc* gene, *v-sis*, is derived from the gene (or genes) encoding a platelet-derived growth factor. Sciences, 221, 275.
- Emanuel N., Knorre D.** (1975). Cinétique chimique. Editions MIR, Moscou, 448 p.

- Hamrouni M. K. (1979). Etude et développement d'un système informatique d'aide à l'élaboration de modèles en biologie. Thèse 3ème Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Garfinkel D., Rutledge J. D., Higgins J. J. (1961). Simulation and Analysis of Biochemical Systems. I. Representation of Chemical Kinetics. Comm. of the ACM, 559-562, 1961.
- Garfinkel D. (1962). Digital computer Simulation of an Ecological System based on a modified Mass Action Law. Ecology, 45, 502-507, 1962.
- Gause G.J. (1935). Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Hermann, Paris.
- Gompertz B. (1825). On the Nature of the Function Expressive of the Law of Human Mortality and a new Mode of Determining the Value of Life Contingencies. Philosoph. Transac. Roy. Soc., 115. In Smith D. & Keyfitz N. : Mathematical Demography. Biomath. Vol. 6, Springer-Verlag, Berlin, 1977, 279-282.
- Houllier F. Construction et interprétation de modèles dynamiques: exemples forestiers. Cahiers d'Edora, 1 (à paraître, 1987).
- Keyfitz N. (1968). Introduction to the Mathematics of Populations. Addison-Wesley, New-York.
- Kostitzin V.A. (1937). Biologie mathématique. Armand Colin, Paris.
- Labeyrie V. (1972). Malthusianisme et Ecologie. La Pensée, 167, 1-19.
- Laird A.K. (1964). Dynamics of Tumor Growth. Brit. J. Cancer, 18, 490-502.
- Laird A.K., Tyler S.A., Barton A.D. (1965). Dynamics of normal growth. Growth, 29, 249-263.
- Laird A.K., Barton A.D., Tyler S.A. (1968). Growth and time: an interpretation of allometry. Growth, 32, 347.
- Lebreton J.D., Millier C. (1982). modèles dynamiques déterministes en biologie. Masson, Paris.
- Legay J.M. (1973). La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. Informatique et Biosphère, Paris, 1-76.
- Lotka A.J. (1925). Elements of Physical Biology. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Lotka A. J. (1956). Elements of Mathematical Biology. Dover, New-York, édition revue du précédent.
- Lotka A.J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J.Washington Acad. of Sciences, 22, 461-469.
- MacArthur R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. Theor. Pop. Biol., 1, 1-11.
- Monod J. (1942). Recherches sur la croissance de cultures bactériennes. Thèse Doct. ès Sciences, Hermann, Paris.
- Nicolis G., Prigogine I. (1977). Self-organization in Nonequilibrium Systems. Wiley, New-York.

- Oliveira-Pinto F., Conolly B.W. (1982). *Applicable Mathematics of Non-Physical Phenomena*. Ellis Horwood & J. Wiley, Chistester.
- Pavé A., Pagnotte Y. (1977). An Approach to Computer Aided Design, a Tool for Mathematical Modelling in Biology and Ecology. *Comput. in Biol. and Med.*, 7, 301-310.
- Pavé A. (1979). Dynamics of molecular populations: the evolution of RNA quantities in the silkgland during the last larval instar. *Bioch.*, 61, 263-273.
- Pavé A. (1980). Contribution à la théorie et à la pratique des modèles mathématiques pour l'analyse dynamique de systèmes biologiques. *Thèse Doct. ès Sciences*, Université Claude Bernard, Lyon 1, réédition 1986.
- Pavé A., Corman A. (1981). Apport de la modélisation aux études de biologie des sols: exemple de la nitrification. *Sols*, 4, 63-74.
- Pavé A., Rechenmann F. (1986). Computer Aided Modelling in Biology : an Artificial Intelligence Approach. In "Artificial Intelligence applied to Simulation", Ed. E.J.H. Kerckhoffs, G.C. Vansteenkiste, B.P. Zeigler. *S.C.S Simul. Series*, 18,1, 52-66.
- Pavé A., Corman A., Bobillier-Monot B. Utilisation et interprétation du modèle de Gompertz, application à l'étude de la croissance de jeunes rats musqués (*Ondatra zibethica* L.), *Biométrie-Praximétrie* (sous presse).
- Pielou E.C. (1969). *Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, New-York.
- Robertson R. (1908). On the normal rate of growth of n individuals and its biochemical significance. *-Archiv. für Entwicklungs Mechan. der Organism*, 25, 581-614.
- Saunders P.T. (1983). Catastrophe Theory. In "Mathematics in Microbiology", Ed. M. Bazin, *Acad. Press*, London, 105-138.
- Son M. (1985). Etude de la croissance de *Fusarium* en culture pure et en confrontation: Analyse des données expérimentales et modélisation. Rapport de D.E.A. (biologie cellulaire, biométrie). Université Claude Bernard, Lyon 1.
- Steinberg C. (1984). Régulation des populations microbiennes dans le sol: mise en évidence de la prédation de *R. japonicum* inoculé par des protozoaires indigènes. Rapport de D.E.A. (Ecologie microbienne). Université de Lyon 1.
- Verhulst P.F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Phys.*, 10. Trad. anglaise: A Note on the Law of population Growth. In *Smith D. & Keyfitz N. : Mathematical Demography. Biomath.*, Vol. 6, Springer-Verlag, Berlin, 1977.
- Vidal C. (1978). Sur l'analyse cinétique d'un schéma réactionnel. *L'Actualité Chimique*, 30-72.
- Volterra L. (1931). *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris.