1 Introduction

1.1 Organisation du manuscrit

Ce manuscrit se compose de deux parties. La première concerne l'écologie intégrative. Après une brève introduction, je présente les travaux mathématiques qui me permettent de l'aborder. Cette partie comporte les développements mathématiques sur lesquels la plupart des travaux auxquels j'ai participé s'appuient. La seconde partie porte sur la modélisation des processus. De façon arbitraire et dans un seul souci de clarté de l'exposé, je la divise en deux sous-sections : l'une sur la modélisation en dynamique des populations, l'autre sur la modélisation des processus diagenétiques. Ces derniers seront appréhendés à travers le fonctionnement des communautés benthiques. A titre indicatif, la liste des publications auxquelles j'ai participé qui sont en rapport avec les parties du manuscrit est donnée en début de chaque partie.

1.2 La problématique

La compréhension approfondie du fonctionnement d'un écosystème marin est un enjeu majeur compte tenu des retombées qu'elle peut apporter notamment en termes de gestion de nos ressources ou de l'environnement en général. L'objectif est ambitieux si l'on considère la complexité d'un tel système naturel. La particularité du milieu aquatique, où des processus physiques et chimiques viennent interagir fortement avec les organismes vivants à toutes les échelles d'observation, ajoute son lot de difficultés. C'est pourtant cet objectif qui constitue le cadre général des travaux que je vais présenter dans ce mémoire. Un objectif aussi large pose nécessairement une grande diversité de questions fondamentales, comme par exemple le rôle de l'hétérogénéité spatiale sur les interactions entre populations, la complexité même d'une population composée d'individus avec des caractéristiques différentes (poids, âge, comportements, etc.), les variations d'abondance dues aux modifications naturelles ou anthropiques du milieu et bien d'autres encore. Dans un certains sens, toutes ces questions sont liées et bien qu'il ne soit pas envisageable de les aborder simultanément, toute tentative de résolution partielle de l'une d'entre elles représente une simplification importante d'un écosystème réel. Cette diversité des problèmes explique en partie celle de mes travaux; l'unité qui leur est sous-jacente réside en fait dans l'approche mathématique par laquelle je les appréhende. Je vais préciser maintenant quelques questions qui sont à l'origine

des travaux du présent mémoire.

La première est très générale et fait appel à ce qu'on nomme la théorie des systèmes. Un écosystème, même artificiellement simplifié en l'isolant et en ne considérant que certains facteurs importants pour l'évolution de sa structure, conserve par nature une complexité liée au nombre des entités qui le composent. **Peut-on envisager le développement de méthodes permettant d'aborder une telle complexité et si oui, quelles sont leurs limites et comment les améliorer?** Une réponse à cette question, aussi partielle et limitée soit elle, fournit un outil théorique et pratique pour aborder les questions suivantes, plus proches de l'écologie proprement dite. Bien que les questions qui suivent constituent les sujets de préoccupation de nombreux écologues, je décrirai comment en ce qui me concerne, avec l'aide de nombreux collègues, j'ai tenté de les aborder.

- Comment expliquer la variabilité des différentes composantes d'un écosystème?

- Quels sont les facteurs qui influencent la stabilité des écosystèmes?

- Comment évaluer les effets d'une perturbation sur la structure de l'écosystème?

- Comment quantifier les flux de matière dans un écosystème?

- Quel est l'impact des organismes vivants sur les cycles des éléments biogènes?

- Quel est l'impact d'une augmentation de la richesse nutritive du milieu sur un écosystème?

De façon plus générale, pour y répondre, différentes approches méthodologiques complémentaires sont utilisées parallèlement : l'observation directe du milieu, l'expérimentation en laboratoire et *in situ* et la modélisation informatique et mathématique. Le recours à cette dernière a d'ailleurs considérablement augmenté ces dernières décennies notamment en raison des progrès technologiques qui permettent l'utilisation de plus en plus simples d'ordinateurs toujours plus rapides. Il est généralement admis que la combinaison de toutes ces approches est un atout indispensable à la connaissance approfondie du milieu naturel. En effet, chacune d'elle a des avantages et des inconvénients. L'observation du milieu naturel permet évidemment de déceler les facteurs majeurs qui agissent au sein d'un écosystème et l'existence d'interactions entre ceux-ci. Cependant, la complexité intrinsèque du milieu naturel ne permet pas d'analyser précisément le rôle de chaque facteur. L'expérimentation en laboratoire, par le contrôle des

facteurs étudiés, permet d'avoir une idée plus ou moins détaillée du rôle de certains facteurs. Cependant, on peut lui reprocher de ne pas représenter le monde réel dans la mesure où il est difficile, *in vitro*, de prendre en compte l'interaction des différents paramètres. La modélisation mathématique peut également être scindée en deux. Il y a tout d'abord le développement de modèles appelés *modèles minimaux* qui sont généralement simples et non réalistes mais dont l'analyse complète est réalisable. Il faut noter que même si ces modèles sont simples, la dynamique qu'ils exhibent peut s'avérer extrêmement complexe (May, 1976). Ils permettent de tirer certaines idées générales instructives sur le plan qualitatif mais n'ont généralement aucune valeur quantitative et ne peuvent donc pas être utilisés à des fins prédictives. La deuxième famille concerne les modèles de simulations numériques. Ceux-ci sont souvent fondés sur les conclusions tirées des modèles minimaux mais prennent en compte un grand nombre de processus. De ce fait, ils sont plus réalistes et permettent alors une évaluation quantitative. Leur inconvénient majeur réside dans leur complexité qui en empêche l'analyse. Par exemple, on peut se demander si la dynamique obtenue pour un jeu de paramètres d'un modèle complexe est robuste à de petites perturbations. En effet, si une légère modification de la valeur des paramètres donnent toujours une dynamique différente, toute conclusion tirée sur le premier jeu de paramètres n'a que peu de valeur sur le plan des applications au monde réel. Les analyses de sensibilités tendent généralement de répondre à ce genre de questions mais ne sont pas toujours efficaces. Ceci constitue une limitation importante de cette famille de modèles.

Mon approche personnelle s'appuie fortement sur le développement et l'étude de modèles minimaux, ce qui en fait un travail essentiellement théorique. Cependant, je montrerai dans ce rapport que ma collaboration avec des collègues écologues m'a permis de confronter cette approche à l'expérimentation *in vitro* et *in situ*. J'illustrerai également le rôle de cette approche méthodologique fondamentale dans l'interprétation de données d'observations. Cette combinaison entre méthodes mathématiques de modélisation et interprétation de données empiriques constitue un challenge très stimulant et un objectif majeur de mon travail pour les années à venir.

1.3 Approche mathématique : les systèmes dynamiques

1.3.1 Un bref historique

L'utilisation de modèles mathématiques dans tous les domaines de la science est très répandue et a parfois permis des avancées significatives, notamment dans certains domaines de la physique, comme par exemple la géométrie hyperbolique en théorie de la relativité au début du XXème siècle. L'intervention de cette discipline en biologie est beaucoup plus récente. Un des modèles les plus classiques en écologie, décrit dans de nombreux ouvrages, est le modèle de prédation de Lotka et Volterra, publié au début du XXème siècle par les deux scientifiques séparément (Volterra, 1931). L'approche du biochimiste Lotka consiste à considérer les populations de proies et de prédateurs comme des ensemble de molécules qui interagissent selon la loi d'action de masse. Le mathématicien Volterra modélise l'interaction par l'expression mathématique la plus simple (un terme quadratique) et arrive sans le savoir au même résultat. Malgré la simplicité du modèle et son manque de réalisme indéniable, il met en évidence et permet d'expliquer simplement un phénomène très répandu dans les systèmes prédateurs proies réels, à savoir les oscillations déphasées des abondances des proies et des prédateurs. Depuis, comme je l'illustrerai dans la section du manuscrit consacrée à la prédation, de nombreuses modifications ont été apportées pour rendre ce modèle plus conforme à la réalité, mais comme le reconnaissent la majorité des auteurs, les idées fondamentales étaient posées dans le modèles original. Je mentionne également le modèle prédateur proie de Nicholson et Bailey (Nicholson and Bailey, 1935), qui se distingue du précédent par une conception différente du temps : le premier est un système d'équations différentielles s'appuyant sur une approximation continue dans le temps des processus, le second est une itération d'application fondée sur le fait que les processus sont discrets dans le temps. La dynamique de populations est devenue depuis l'un des champs de l'écologie le plus fortement mathématisé. Mais les mathématiciens se sont également intéressés à d'autres domaines de l'écologie comme la biogéographie ou la génétique des populations, et de la biologie en générale comme la biologie cellulaire, la biologie moléculaire ou la génétique par exemple. Dans tous ces domaines, l'utilisation des mathématiques couplée aux méthodes empiriques s'est révélée très fructueuse (May, 1974, Murray, 1989, Brauer et Castillo-Chavez, 2000, Hoppensteadt et Peskin, 1992).

1.3.2 Pourquoi modéliser?

On peut distinguer deux objectifs de la modélisation mathématique, non opposés mais réellement différents. Le premier vise à élaborer des théories permettant l'interprétation des données et ainsi à rendre intelligibles les phénomènes observés. La valeur de ces modèles est essentiellement qualitative. Le modèle de Lotka et Volterra cité précédemment en est un exemple. J'en donnerai d'autres dans la suite de ce travail. Le second consiste à répondre à une demande sociale en donnant des modèles prédictifs permettant de donner des informations quantitatives nécessaires à la prise de décision. Ces modèles ne fournissent pas nécessairement d'explication. On peut citer parmi ceux-ci les modèles météorologiques ou les modèles permettant de prévoir les pics de pollution atmosphérique. L'histoire montre que les modèles satisfaisant au second objectif trouvent leur genèse dans ceux qui répondent au premier objectif.

1.3.3 Quelles mathématiques pour la biologie?

On peut trouver des applications de presque toutes les sous-disciplines des mathématiques dans la biologie, que ce soit celle de l'analyse, de l'algèbre ou de la géométrie. Ce paragraphe vise à présenter brièvement une courte liste - non exhaustive - de domaines couramment appliqués à la biologie, à montrer les relations qui les lient et à préciser le point de vue mathématique que j'adopte pour appréhender les problèmes de l'écologie.

Comme toute science fondée sur l'observation et l'expérimentation, la biologie nécessite l'utilisation de l'arsenal des *statistiques*. En toute rigueur, les statistiques s'appuient notamment sur la théorie des *probabilités* et l'*analyse fonctionnelle*. Ces branches des mathématiques trouvent de nombreuses applications en analyse des données. Je n'insisterai pas davantage sur les statistiques, très répandues dans la communauté des biologistes.

Il existe un autre domaine, où les probabilités interviennent également, qu'on appelle les systèmes dynamiques. C'est en réalité un ensemble de méthodes qui s'appuie sur différentes branches mathématiques comme par exemple la théorie des *équations différentielles ordinaires* ou aux *dérivées partielles* et qui sont à la base de très nombreux modèles. Les systèmes dynamiques ont pour objectif de décrire le comportement temporel de variables soumises à des règles d'évolution. Ces règles peuvent être déterminées de façon précise ou être sujettes à des variations aléatoires : dans le premier cas, on parle de systèmes déterministes et dans le second cas de systèmes stochastiques. Les progrès réalisés dans l'étude

des systèmes dynamiques au XXème siècle et notamment depuis les années 1950, montrent que le choix entre les deux approches ne peut se faire que de façon mûrement réfléchie, en s'appuyant notamment sur une définition précise des moyens d'investigation empirique et de la nature des phénomènes étudiés. Ce choix fait également intervenir des arguments davantage philosophiques que scientifiques et une discussion sur ce sujet m'éloignerait trop de l'objectif de ce paragraphe. Sans doute à cause de ma formation, les modèles présentés dans ce travail sont purement déterministes. Il existe une famille de modèles étudiés dans le cadre des *équations différentielles stochastiques* et qui permettent d'introduire des incertitudes aléatoires ayant des propriétés mathématiques précises, dans des équations différentielles (Gardiner, 1997, Oksendal, 1998). Par ailleurs, il existe des travaux portant sur l'étude de perturbations aléatoires de systèmes dynamiques (Freidlin et Wentzell, 1998) ainsi que des études de systèmes dynamiques aléatoires (Arnold, 1998).

Enfin, dans le contexte des applications au monde réel, je voudrais également citer deux domaines dont les applications sont nécessaires en biologie. L'*analyse numérique* permet notamment de passer des modèles mathématiques à leur programmation sur ordinateur en s'assurant de la compatibilité entre résultats théoriques et résultats numériques. La *théorie du contrôle* par ailleurs, permet en particulier d'agir sur des paramètres de contrôle en fonction par exemple des variations des variables observées et propose des méthodes de détermination de variables difficilement accessibles expérimentalement. Elle a évidemment d'autres atouts que je ne mentionnerai pas ici.

1.3.4 Estimation de paramètres et validation d'un modèle

Malgré l'incroyable profusion de modèles, l'étape de validation est souvent le moment de grâce que le modèle, notamment en biologie, ne franchit que très rarement de façon satisfaisante. Je profite de la circonstance de ce manuscrit pour souligner quelques problèmes soulevés par cette étape, légitimement requise par l'expérimentateur ou l'observateur. Ici encore, il faut distinguer les modèles minimaux des modèles de simulation à but prédictifs. La validation des premiers ne peut se faire que sur des critères qualitatifs, ce qui rend la tâche plus aisée dans un certain sens. Les seconds doivent franchir le cap de la validation quantitative. Comment procéder? L'idée la plus intuitive consiste à faire un ensemble de mesures correspondant aux variables de sortie du modèle dans des conditions en accord avec les hypothèses de celui-ci, puis à les comparer

aux valeurs calculées par le modèle. Les spécialistes de cette tâche déterminent alors une distance entre le modèle et les observations, et par des méthodes de la théorie de l'optimisation adaptée au problème, minimisent cette distance (ce qu'on nomme généralement l'assimilation de données). Ils en déduisent ainsi une estimation du jeu de paramètres du modèle qui permet de représenter au mieux les observations. Peut-on dire que l'obtention d'un jeu de paramètres satisfaisant, c'est-à-dire permettant d'obtenir une "faible" distance entre modèle et observations, est suffisante? Evidemment, la réponse est non puisque pour un jeu de n valeurs observées, un modèle quasiment quelconque avec n paramètres indépendants peut annuler la distance entre modèle et observations et pourrait alors être considéré comme parfait. Notons que des modèles complexes contenant un grand nombre de détails pour être réalistes, contiennent en général également un grand nombre de paramètres. Ils sont donc plus faciles à valider selon ce critère de distance. En réalité, pour que le modèle soit valide, il faut se munir d'un nombre suffisant de mesures et vérifier si le modèle, ainsi calibré, peut les reproduire. On comprend bien les contraintes que cela comporte en terme d'acquisition de données, celles-ci devant être obtenues dans les conditions prescrites par les hypothèses sous-jacentes au modèle. Il me semble bon de mentionner que l'étude de certaines parties d'un modèle complexe au moyen des modèles minimaux et leur validation qualitative fournit une étape théorique utile.

2 Ecologie intégrative : de l'individu à la population et à la communauté

(Publications : Auger *et col.*, 2000a, 2000b, Auger *et col.*, 1999, Auger et Poggiale, 1998, Poggiale, 1998a , Auger et Poggiale, 1996a, Auger et Poggiale, 1996b, Poggiale *et col.*, 1996, Poggiale *et col.*, 1995).

2.1 Position du problème

La dichotomie entre étude locale et étude globale a déjà été abordée dans ce manuscrit. L'objectif de cette section est, d'une part, de présenter cette dualité en écologie et d'autre part, de définir comment mes travaux de modélisation, décrits dans ce mémoire, l'appréhendent. Les développements importants relativement récents de la biologie moléculaire et par suite, la recherche assidue orientée vers la connaissance complète du génôme humain, reflètent en partie

l'espoir, fondé ou non, de pouvoir expliquer la majeure partie des processus biologiques en partant de l'échelle d'observation fine que représentent la molécule et le gène. Evidemment, la biologie cellulaire nous rappelle qu'au niveau de la cellule, plus complexe que celui de la molécule en ce sens que le fonctionnement d'une cellule s'appuie sur des processus moléculaires multiples, il existe des concepts simplificateurs permettant de décrire l'activité d'une cellule sans pour autant s'appuyer sur une liste exhaustive de toutes les molécules qui la composent, accompagnées de leurs fonctions. De même, un organisme pluricellulaire doit pouvoir être décrit sans nécessairement faire appel à l'état de chacune de ses cellules. Ce raisonnement peut être poursuivi à l'écosystème en passant par les populations et les communautés qui le constituent. Cette hiérarchisation de l'écosystème fournit un schéma de simplification sur lequel on peut légitimement fonder son étude. De cette manière, on peut d'une part *expliquer* les phénomènes observés à un niveau d'organisation en donnant les relations qui existent entre ce niveau et le niveau d'organisation inférieur, (Auger, 1990), et d'autre part étudier comment ces relations jouent sur l'*auto-organisation* du système.

L'étude de la dynamique d'une population vise à expliquer les variations d'abondance et de structure de cette population. Ces variations, surtout en milieu aquatique, s'expliquent en partie par les forçages qu'exerce le milieu sur la population et par les interactions avec d'autres populations. Cependant, on ne peut pas espérer comprendre cette dynamique sans passer par le niveau de l'individu, dont le comportement influe sur les caractéristiques de la population. C'est notamment une des raisons du manque de réalisme des modèles qui assimilent les individus à des molécules toutes identiques et c'est également ce qui explique le nombre très élevé des modèles individus-centrés publiés récemment : on peut compter plusieurs centaines d'articles sur les quatre dernières années.

Evidemment, la modélisation mathématique d'un écosystème réel dans lequel on prend en compte chaque population et chaque individu conduit à un système mathématique d'une complexité inextricable. Le recours à l'informatique ne permet que partiellement l'utilisation d'un tel modèle, surtout si parallèlement à la biologie, le programme informatique doit "gérer" la physique du milieu ou d'autres contraintes. On comprend aisément qu'une telle approche n'est pas facile à mettre en oeuvre et qu'elle est souvent inutile. L'une des approches permettant d'appréhender la complexité d'un système est fournie par les méthodes dites "d'agrégation de variables", qui fournissent un compromis entre systèmes simplistes et systèmes trop complexes. Ces méthodes ont été empruntées à

l'économie où leur objectif est de faire le lien entre micro-économie et macro-économie. Elles ont été introduites asez récemment en écologie (Iwasa *et col.* , 1987). Ce travail présente l'agrégation exacte des variables qui, à partir d'un ensemble de variables d'état définissant un micro-système, correspondant au système détaillé et complexe, permet de construire un nombre réduit de variables d'état décrivant le système de façon plus simple. Cet article donne un théorème donnant les hypothèses que doit vérifier le micro-système pour que la dynamique des macro-variables soient indépendantes des micro-variables. En d'autres termes, dans le cas où on peut appliquer le théorème, la description complète du système étudié au moyen du nombre restreint des macro-variables est suffisante. Comme les auteurs de ce travail l'ont noté, les hypothèses nécessaires sont si restrictives qu'elles ne s'appliquent quasiment jamais aux modèles écologiques. C'est pourquoi ils ont introduit la notion d'agrégation approximative (Iwasa *et col.*, 1989) dans laquelle les macro-variables sont approximativement indépendantes des micro-variables. C'est dans ce cadre que se situe la méthode que nous avons développée dans les travaux présentés dans ce manuscrit. Son utilisation en modélisation et son intérêt seront illustrés sur des exemples de modélisation en dynamique des populations et ses limitations et développements futurs seront présentés dans la discussion et les perspectives. Avant d'entrer dans une discussion plus technique, considérons les grands principes de façon brève. Considérons un système complexe hiérarchisé, comme un écosystème par exemple (**Auger et col., 1999**) et supposons que les interactions à l'intérieur de chaque niveau hiérarchique soient plus fortes que les interactions entre niveaux. Le principe consiste à écrire un modèle détaillé du système complet en introduisant des échelles de temps qui permettent de caractériser la force des interactions. L'existence de ces échelles de temps permet de découpler les dynamiques de chaque niveau hiérarchique, et d'étudier "séparément" chacune de ces dynamiques *réduites*. Il faut cependant noter que ce découplage n'est qu'apparent et que la méthode conserve les relations entre les différents niveaux, soit sous forme d'émergence d'un niveau à celui du dessus, soit d'immergence d'un niveau à celui du dessous (**Auger et Poggiale, 1996a, Auger et Poggiale, 1996b, Auger et Poggiale, 1998, Auger et col., 1999, Auger et col., 2000a**). Cette remarque est fondamentale et constitue une différence essentielle entre cette méthode et d'autres apparemment similaires comme par exemple la méthode dite d'*approximation adiabatique* en physique (Haken, 1983) ou celle de l'*hypothèse des quasi-équilibres* utilisée en chimie (Segel, 1988).

2.2 Méthodes mathématiques de réduction

Les mathématiciens ont souvent cherché à démontrer des théorèmes permettant de réduire la dimension des systèmes dans un souci évident d'en faciliter l'étude. Ainsi, on trouve de nombreux énoncés du théorème de la variété centrale dans différents contextes : équations différentielles ordinaires, aux dérivées partielles, à retard, équations aux différences. Le livre de Carr (Carr, 1981) en fournit une description détaillée et un certain nombre d'applications. C'est un théorème qui précise les conditions d'existence et de régularité de variétés invariantes qui contiennent l'information "non triviale" de la dynamique. Ces variétés sont associées à une singularité non hyperbolique et sont locales.

En 1971, Fénichel énonça un théorème de persistence de variété invariante sous de petites perturbations pour des champ de vecteurs (Fénichel, 1971). Parallèlement, Hirsch *et col.*, (1977), ont montré des conditions nécessaires à la persistence et ont introduit la notion de variété normalement hyperbolique que nous définirons plus loin. La théorie des perturbations de variétés invariantes trouve son origine dans les travaux de Krylov et Bogoliubov, publiés dans les années 1930 (Krylov et Bogoliubov, 1934). Elle connaît un essor important , sans doute en raison des multiples applications qu'elle engendre, comme l'illustre l'article de Pliss et Sell (2001). Le livre de Wiggins (1994) donne un bon aperçu de cette théorie en dimension finie, en se basant sur le travail de Fénichel.

Les méthodes de simplification des modèles qui sont décrites dans ce manuscrit s'appuient sur le théorème de Fénichel. Dans la section qui suit, j'en donne l'énoncé original. Cette formulation est assez générale pour couvrir de nombreuses applications en dimension finie et permet également des extensions en dimension infinie comme je le décrirai plus loin. Cependant, dans les applications de ce manuscrit, l'origine de la simplification se trouve dans l'existence de plusieurs échelles de temps. C'est pour cette raison que je donnerai également une formulation du théorème de Fénichel permettant de l'utiliser pour des champs lents-rapides, c'est-à-dire dans le cadre de la théorie des perturbations singulières. Il me semble utile de préciser l'intérêt de formaliser les problèmes d'échelle de temps au moyen de ces concepts de variétés invariantes et j'illustrerai par exemple comment utiliser le théorème de manière approfondie en écologie. Enfin, je présenterai quelques limites de la méthode, des extensions possibles et je décrirai les problèmes mathématiques que celles-ci soulèvent.

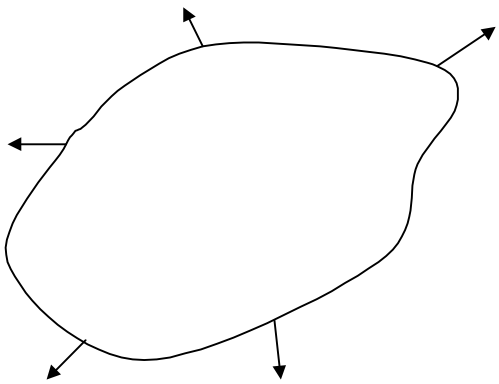

Figure 1: Variété débordante : le champ de vecteurs sur le bord ∂M de la variété M, pointe vers l'extérieur de M.

2.2.1 Théorème de Fénichel (Fénichel, 1971)

Considérons un champ de vecteur X qui laisse une variété M invariante, c'est-à-dire grossièrement que toute trajectoire issue d'un point de la variété reste sur la variété au cours du temps. Le théorème de Fénichel donne des conditions de persistence d'une telle variété par de petites perturbations du champ X. Il donne en outre des propriétés de régularité de la variété invariante après perturbation. Cette théorie est étendue au cas où la variété invariante est à bord. Cependant, dans ce cas, nous avons besoin de préciser le comportement des trajectoires issues d'un point du bord. C'est l'objectif de la définition qui suit.

Définition : *une variété à bord* $\overline{M} = M \cup \partial M$ *est invariante et débordante sous l'action d'un champ de vecteurs* X *sur* R^n *si* $X|_M$ *est tangent à* M *et* X *pointe vers l'extérieur de* M *sur* ∂M*. Cela signifie en particulier que* X *n'est jamais tangent à* ∂M (figure 1).

Les conditions de persistence de la variété invariante et de ses propriétés dépendent des rapports des vitesses le long des trajectoires sur la variété invariante par rapport aux vitesses le long des trajectoires transversales à la variété. Ces notions intuitives sont précisées en terme d'espaces tangents et d'espaces normaux. En chaque point $x \in M$, on note l'espace tangent à M par T_xM et l'espace normal N_xM. Les "rapports de vitesses" sont définis précisément au moyen des *nombres types de Lyapounov généralisés*.

Définition : *on appelle nombres types de Lyapounov généralisés* λ *et* σ *les deux grandeurs suivantes définies pour* $x \in M$ *:*

$$\lambda(x) = \inf\left\{a;\ \frac{\|v_0\| \,/\, \|v_{-t}\|}{a^t} \to 0 \text{ quand } t \to +\infty,\ \forall\ v_0 \in N_x M\right\}$$

et si $\lambda(x) < 1$ *pour tout* $x \in M$*,*

$$\sigma(x) = \inf\left\{b;\ \frac{\|v_0\|^b}{\|u_0\|}\frac{\|u_{-t}\|}{\|v_{-t}\|^b} \to 0 \text{ quand } t \to +\infty,\ \forall\ u_0 \in T_x M,\ \forall v_0 \in N_x M\right\}$$

Le nombre $\lambda(x)$ permet de comparer la dynamique transversale à la variété en x à une contraction ou une expansion géométrique. Si ce nombre est plus petit que 1, cela signifie que la contraction des vecteurs par le flot dans la direction normale à la variété en x est plus forte qu'une contraction géométrique. Dans ce cas, le nombre $\sigma(x)$ permet de comparer la dynamique transversale à la dynamique tangente à la variété. Avec ces notations et les concepts définis ci-dessus, on peut donner l'énoncé original du théorème de Fénichel :

Théorème : *Soit* X *un champ de vecteurs* $\mathcal{C}^k$ *sur* R^n *avec* $k \geq 1$ *et soit* $\overline{M} = M \cup \partial M$ *une variété compacte* $\mathcal{C}^k$ *connexe, à bord, proprement plongée dans* R^n *et invariante et débordante sous l'action de* X*. Supposons que les nombres types de Lyapounov généralisés vérifient :*

$$\lambda(x) < 1 \text{ et } \sigma(x) < 1/k \text{ pour tout } x \in M$$

Alors, pour tout champ de vecteurs $\mathcal{C}^k$*,* Y *, dans un voisinage* $\mathcal{C}^1$ *de* X*, il existe une variété* $\overline{M_Y}$ *invariante et débordante sous l'action de* Y *et* $\mathcal{C}^r$ *difféomorphe à* $\overline{M}$*.*

Les applications du théorème proposées dans ce manuscrit, font référence à des modèles impliquant au moins deux échelles de temps. Ce sont des systèmes appelés champs lents rapides puisque certaines des variables ont une dérivée très faible par rapport aux autres (voir le système 1). Ce théorème peut être reformulé dans le contexte de la théorie des perturbations singulières, de la façon suivante : considérons un champ de vecteurs sur R^{n+p} défini par le système

d'équations différentielles

$$\frac{dx}{d\tau} = f(x, y, \varepsilon) \tag{1a}$$
$$\frac{dy}{d\tau} = \varepsilon g(x, y, \varepsilon) \tag{1b}$$
$$\frac{d\varepsilon}{d\tau} = 0 \tag{1c}$$

où $x \in R^n$, $y \in R^p$, ε est un réel positif, f est une application $\mathcal{C}^\infty$ de $R^n \times R^p \times R$ à valeurs dans R^n, g est une application $\mathcal{C}^\infty$ de $R^n \times R^p \times R$ à valeurs dans R^p. L'ensemble des points critiques $S = \{(x; y); f(x; y; 0) = 0\}$ est, généralement, localement une variété de dimension p paramétrée par y. On suppose que S contient une variété M_0, éventuellement à bord, de dimension p.

Définition : *La variété M_0 est dite normalement hyperbolique si la linéarisation du système (1) en chaque point de M_0 a exactement $p+1$ valeurs propres de parties réelles nulles.*

Si la variété M_0 est compacte, éventuellement à bord et normalement hyperbolique, on a le

Théorème (Fénichel) : *Si $\varepsilon > 0$ est assez petit, il existe une variété M_ε dans un ε-voisinage de M_0 qui lui est difféomorphe et qui est localement invariante sous l'action du flot défini par le système (1). De plus, cette variété est $\mathcal{C}^k$ pour tout entier k.*

Sakamoto (1990) propose certain nombre de formulations et de preuves de ce théorème. Il faut noter qu'il est transposable à des systèmes dynamiques obtenus par itérations de difféomorphismes. Par contre, dans le cas de systèmes discrets non inversibles, l'agrégation de variables a nécessité le développement de méthodes originales comme celles décrites dans (Bravo de la Parra *et col.*, 1997, Sanz et Bravo de la Parra, 1998) par exemple.

D'un point de vue pratique, l'utilisation de ce théorème consiste souvent à raisonner de manière heuristique en disant que puisque la variable x va rapidement vers une valeur d'équilibre x^*, on peut remplacer dans l'équation différentielle gouvernant y la variable x par sa valeur d'équilibre. C'est une démarche si intuitive qu'elle est couramment utilisée. Elle correspond par exemple à "hypothèse des quasi-équilibres" en chimie. Du point de vue de l'écologie, on peut se demander s'il est nécessaire de formaliser cette démarche en donnant un théorème qui fait appel à des notions de mathématiques que peu d'écologues

possèdent. Dans la sous-section suivante, je réponds par l'affirmative en présentant l'intérêt d'un tel théorème dans les applications. Ensuite, je présente les limites et extensions possibles ou souhaitées de ce théorème.

2.2.2 Intérêt du théorème

Méthode des quasi-équilibres Dilão et Domingos (1998) présentent une approche méthodologique de la modélisation de chaîne trophique assez semblable à la nôtre, en se basant sur l'hypothèse des quasi-équilibres. Je présente ici cette méthode en la reliant à notre approche. Considérons le système (1) dans lequel on pose $\varepsilon = 0$. On constate que y est une constante, un paramètre de la première équation. On suppose que pour tout y, l'équation $f(x, y, 0) = 0$ admet une solution unique $x^*(y)$ qui est donc un équilibre de la partie "rapide" du système. Insérons cet équilibre dans l'équation de y pour des petites valeurs de ε, ce qui donne l'équation :

$$\frac{dy}{dt} = g(x^*(y), y, \varepsilon) \simeq g(x^*(y); y; 0) = G(y)$$

où $t = \varepsilon\tau$. On a ainsi un système de p équations au lieu de $n + p$. Cette procédure, parfois nommée "hypothèse des quasi-équilibres" est ce que l'on effectue généralement dans les travaux décrits dans la section de modélisation lorsqu'on applique la méthode d'agrégation des variables. La variable y est la *variable agrégée* et la dernière égalité ci-dessus fournit le *modèle agrégé*. Le théorème de Fénichel *i*) donne les conditions qui garantissent l'approximation de la solution du modèle agrégé ci dessus par la solution $y(t)$ du système complet (1) et *ii*) fournit un algorithme permettant de construire le modèle agrégé lorsque l'approximation qui consiste à remplacer ε par 0 dans l'équation ci-dessus est mauvaise. Le paragraphe ci-dessous illustre ce problème au moyen d'un exemple et montre comment le théorème de Fénichel permet de le résoudre.

Développement de la variété centrale Cet exemple est tiré de (**Poggiale, 1998a**). On considère un système de prédateur - proie dans lequel la proie possède un refuge. On suppose que la proie peut migrer entre le refuge et un site où elle est exploitée par le prédateur. On suppose de plus que cette migration est un processus plus rapide que les processus démographique de croissance et

de prédation. On peut formaliser ces hypothèses au moyen du modèle suivant :

$$\begin{aligned}
\frac{dx_1}{d\tau} &= m_2 x_2 - m_1 x_1 + \varepsilon x_1 (r_1 - b_1 y) \\
\frac{dx_2}{d\tau} &= m_1 x_1 - m_2 x_2 + \varepsilon r_2 x_2 \\
\frac{dy}{d\tau} &= \varepsilon y (e b_1 x_1 - \mu)
\end{aligned}$$

où x_i est l'abondance des proies sur le site i et y est celle des prédateurs, les paramètres m_i sont les taux de migrations entre les sites, r_i est le taux de croissance intrinsèque des proies sur le site i, b_1 est le taux d'attaque des proies par les prédateurs, e est le coefficient de conversion de biomasse de proie en biomasse de prédateur et μ est le taux de mortalité des prédateurs. Dans cet exemple, le site 1 est celui où la proie est exploitée et le site 2 est son refuge. L'abondance totale de proies est $x = x_1 + x_2$. Posons $t = \varepsilon\tau$, les dérivées des abondances de la proie et du prédateur vérifient :

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= r_1 x_1 + r_2 x_2 - b_1 x_1 y \\
\frac{dy}{dt} &= e b_1 x_1 y - \mu y
\end{aligned}$$

La méthode des quasi-équilibres consiste à dire que x_i tend rapidement vers un équilibre qui est pour $\varepsilon = 0$ donné par $x_i = \frac{m_i}{m_1+m_2} x$. Pour simplifier les expressions, on note $u_1 = \frac{m_2}{m_1+m_2}$ et $u_2 = \frac{m_1}{m_1+m_2}$. Ces grandeurs sont les proportions de proies sur chaque site lorsque la migration est à l'équilibre. On remplace les x_i par leur valeur d'équilibre dans le système précédent, ce qui donne :

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= rx - bxy \\
\frac{dy}{dt} &= ebxy - \mu y
\end{aligned}$$

où $r = r_1 u_1 + r_2 u_2$ et $b = b_1 u_1$. Or une simulation numérique illustrera le fait que les abondances globales calculées pour le modèle complet en dimension 3 ne se comportent pas comme les solutions de ce système (figure 2).

Ce problème provient du fait que le modèle de Lotka-Volterra est structurellement instable et que dans le modèle agrégé ci-dessus, nous avons omis les termes en ε qui viennent perturber le système. Le théorème de Fénichel nous dit que les équilibres rapides peuvent être vus comme des graphes au dessus de $(x; y; \varepsilon)$, dérivables en ε et que le modèle précédent est l'approximation à l'ordre

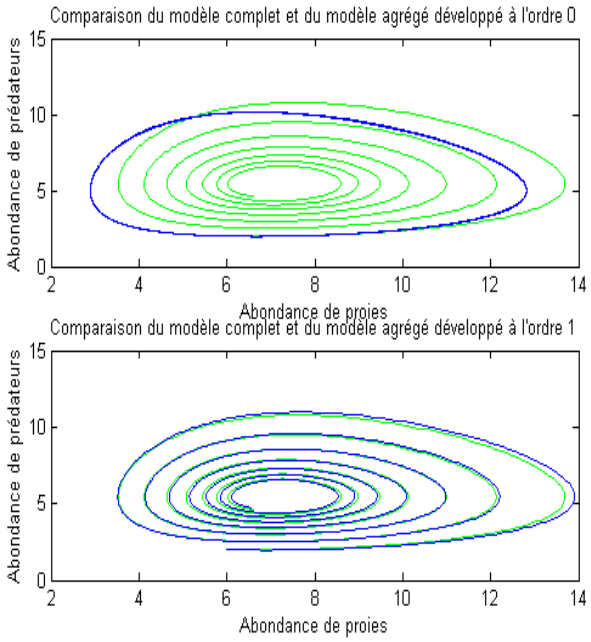

Figure 2: Modèle prédateur proie de Lotka-Volterra avec un refuge pour la proie. Comparaison entre le modèle complet et les modèles agrégés obenus avec un développement à l'ordre 0 et l'ordre 1 en ε de perturbation de la variété centrale. La courbe grise est la trajectoire définie par le modèle complet. La courbe noire correspond à la trajectoire du modèle agrégé.

0 de ce graphe. L'équilibre rapide s'écrit :

$$x_1 = (u_1 + \varepsilon w_1(x;y) + o(\varepsilon))\, x$$

Pour déterminer la fonction w_1, on identifie les termes en ε dans le développement en ε de $\frac{dx_1}{d\tau}$ à ceux de l'expression suivante, fondée sur la structure en graphe de la variété invariante :

$$\frac{dx_1}{d\tau} = \frac{\partial x_1}{\partial x}\frac{dx}{d\tau} + \frac{\partial x_1}{\partial y}\frac{dy}{d\tau} = u_1\frac{dx}{d\tau} + O(\varepsilon^2)$$

Le développement en ε de $\frac{dx_1}{d\tau}$ est :

$$\frac{d\overline{x}_1}{d\tau} = \varepsilon\left(-(m_1+m_2)\, w_1(x;y)\, x + u_1 x\,(r_1 - b_1 y)\right) + O(\varepsilon^2)$$

L'identification des termes en ε donne :

$$-(m_1+m_2)\,xw_1(x;y)+u_1x(r_1-b_1y)=u_1x(r_1u_1+r_2(1-u_1)-b_1u_1y)$$

ce qui équivaut à

$$w_1(x;y)=\frac{u_1(r_1-b_1y)-u_1(r_1u_1+r_2(1-u_1)-b_1u_1y)}{m_1+m_2}$$

$$=\frac{u_1(1-u_1)(r_1-r_2-b_1y)}{m_1+m_2}$$

On remplace la variable x_1 par son développement à l'ordre 1 en ε dans les équations des abondances totales de proies et de prédateurs pour obtenir le modèle agrégé :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(r-by)+\varepsilon xw_1(x;y)(r_1-r_2-b_1y)\\ \frac{dy}{dt} &= y(ebx-\mu)+\varepsilon xyeb_1w_1(x;y)\end{aligned}$$

Le modèle agrégé correspond à une ε-perturbation du modèle obtenu par la méthode des quasi-équilibres. La figure (2) montre l'approximation des solutions du modèle initial par celle du modèle ci-dessus.

En nous appuyant sur la théorie des perturbations, on démontre ci-dessous que le modèle agrégé admet un unique équilibre dans le cadran positif et que cet équilibre est globalement asymptotiquement stable. Notons $\tilde{X}$ le champ de vecteurs défini par le modèle agrégé et posons $X=\frac{\tilde{X}}{xy}$: sur le cadran positif, les portraits de phase des deux champs sont les mêmes. Enfin, on note ω_ε la forme duale de X :

$$\omega_\varepsilon=dH+\varepsilon\eta$$

où $H(x;y)=ebx-\mu\ln(x)+by-r\ln(y)+C$ avec C telle que H s'annule à l'équilibre et $\eta=eb_1w_1(x;y)\,dx-w_1(x;y)\left(\frac{r_1-r_2}{y}-b_1\right)dy$.

On sait que pour $\varepsilon=0$, il y a un équilibre unique dans le cadran positif et que cet équilibre est un centre. On montre par le théorème des fonctions implicites que pour $\varepsilon>0$ assez petit, cet équilibre persiste et qu'on peut également définir une section de Poincaré par une demi-droite issue de cet équilibre et une application de Poincaré sur cette section (figure 3). La section est paramétrisée par les valeurs de $H=h$, qui sont positives. Notons $P(h)$ l'application retour

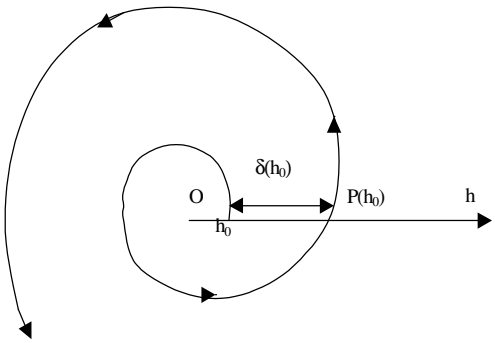

Figure 3: Application retour de Poincaré : l'axe (Oh) est la section de Poincaré; pour un point de cet axe repéré par le réel h_0, l'application retour de Poincaré est obtenue en suivant la trajectoire issue du point ci-défini jusqu'à ce qu'elle recoupe l'axe des h. Le déplacement $\delta(h_0)$ est défini par $\delta(h_0) = P(h_0) - h_0$.

et $\delta(h) = P(h) - h$ est l'application déplacement. Le nombre de racines de cette dernière donne le nombre d'orbites périodiques de X. On peut exprimer cette application par :

$$\delta(h) = \int_{\Gamma_\varepsilon} dH = \int_{\Gamma_\varepsilon} (\omega_\varepsilon - \varepsilon\eta) = -\varepsilon \int_{\Gamma_\varepsilon} \eta = -\varepsilon \int_{\Gamma_0} \eta + o(\varepsilon)$$

où Γ_ε est la trajectoire de X entre de h et $P(h)$. Il suffit alors de calculer $I = -\int_{\Gamma_0} \eta$. D'après le théorème de Stockes, on a :

$$I = -\iint_{\{H \leq h\}} d\eta = -\iint_{\{H \leq h\}} \frac{eu_1 b_1^2}{m_1 + m_2} dx \wedge dy = -\frac{eu_1 b_1^2}{m_1 + m_2} A(h) < 0$$

où $A(h) = \iint_{\{H \leq h\}} dx \wedge dy$ désigne l'aire du domaine $\{H \leq h\}$. Il en résulte que si $\varepsilon > 0$ est assez petit, la fonction déplacement δ est partout négative, donc toute trajectoire tend vers l'équilibre contenu dans le cadran positif.

Dans les travaux (**Poggiale et col., 1995** et **Poggiale, 1998a**), on considère un modèle initial avec deux sites pour chaque espèce et de la prédation sur chaque site. Ce modèle a plus de paramètres que celui que nous avons décrit dans ce mémoire et nous permet d'exhiber dans l'espace des paramètres, un chemin sur lequel il y a une bifurcation de Hopf générique. Les méthodes d'étude sont similaires à celles utilisées ici mais concernent l'étude d'un système à deux paramètres : celui de la bifurcation de Hopf et ε. Dans ces travaux, on montre donc que le système complet possède un équilibre unique dans le

cadran positif qui est soit globalement asymptotiquement stable, soit instable et dans ce cas apparaît un cycle limite globalement asymptotiquement stable. **La figure (figure) illustre la comparaison entre le modèle complet et le modèle agrégé dans les deux cas.**

2.2.3 Limites de la méthode - Extensions

Définition et construction générale d'une variable agrégée Une limitation importante de la méthode est qu'elle nécessite la mise du modèle sous la forme 1. Or en général, la première écriture d'un modèle avec des échelles de temps différentes est du type :

$$\frac{du}{d\tau} = F\left(u;\varepsilon\right)$$

où $u \in R^{n+p}$ et ε est un réel positif. La transformation d'un tel système en un système de la forme (1) est un vrai problème de modélisation, car la construction de la macro-variable y correspond à la définition des variables d'intérêt au niveau macro, c'est-à-dire celles qui décrivent la dynamique lente. Dans tous les modèles présentés dans ce mémoire, ce changement de variable $u \rightarrow (x;y)$ est évident, mais en général, ce n'est malheureusement pas le cas. Une extension utile de cette méthode consisterait à donner des conditions d'existence et des algorithmes de construction d'un tel changement de variables.

Dynamique rapide oscillante On remarque également que le théorème précédent nécessite l'existence d'une variété de points d'équilibres. Que se passe-t-il si l'on remplace l'équilibre défini en tout point $(0;y;0)$ de la première équation de 1 par un attracteur plus complexe? Le cas où cet attracteur serait un cycle limite a été traité notamment dans (**Poggiale et Auger, 1996**). Ce travail montre la relation qui existe entre la méthode de moyennisation et celle de la réduction à la variété centrale de l'application retour de Poincaré. Il explique également l'intérêt de combiner les deux procédés et donne une application possible dans le contexte des migrations verticales du phytoplancton et du zooplancton sur la période journalière. Ce problème écologique sera traité de façon plus approfondie dans la section de modélisation en dynamique des populations.

Variété invariante non normalement hyperbolique Un problème intéressant et riche en termes d'applications est obtenu lorsque la variété invariante du problème non perturbé contient des points où elle est non normalement

hyperbolique. Cette perte de normale hyperbolicité peut dans certains cas entraîner des phénomènes comme le retard à la bifurcation étudié dans le cadre de la théorie dynamique des bifurcations. Des exemples ont été décrit notamment dans (Diener, 1983, Benoît, 1983 et Benoît, 1990) où le "phénomène canard" est étudié. Dasn un souci d'exhaustivité, je préciserai que ce phénomène a été introduit pour la première fois dans (Diener, 1981 et Benoît *et col.*, 1981). Lorsque la partie rapide du modèle possède un équilibre hyperboliquement stable (pour $\varepsilon = 0$), cet équilibre peut être fonction des variables "lentes". Pour de faibles valeurs du paramètre ε, cet équilibre se déplace lentement et peut tendre vers un point où la variété invariante n'est plus normalement hyperbolique. Il est alors intéressant de décrire la dynamique en ce point. Une approche géométrique de ce genre de problème a été proposée dans (Dumortier et Roussarie, 1996) et (Dumortier et Roussarie, 2000). Dans ces travaux, l'étude est présentée à travers des exemples, mais de manière suffisament générale pour pouvoir être étendue. Les auteurs utilisent la méthode des éclatements de singularités pour décrire la dynamique au voisinage des points de la variété invariante où celle-ci perd la propriété de normale hyperbolicité. Dans (**Auger et col., 2000b**), nous donnons un exemple de modèle de croissance de populations présentant des cycles d'abondance dont le mécanisme est du à l'hétérogénéité spatiale et aux comportements des individus. Cet exemple, dont l'analyse a été effectuée essentiellement numériquement, pourrait être revu à la lumière de méthodes géométriques comme celle de (Dumortier et Roussarie, 2000). De nombreuses applications de cette théorie se présentent par exemple dans les modèles de chaînes trophiques (Muratori et Rinaldi, 1992, De Feo et Rinaldi, 1998). Ces travaux théoriques permettent d'expliquer des observations sur des chaînes trophiques naturelles en milieu aquatique (Scheffer *et col.*, 1997, Scheffer *et col.*, 2000).

Dimension infinie et semi-flots De nombreux modèles sont fondés sur une structuration continue des populations (structuration spatiale, en âge, en poids, en taille, etc.) et s'écrivent sous forme d'équations aux dérivées partielles. La réduction de dimension peut encore être effectuée au moyen d'un théorème de variété centrale selon les cas (Hale, 1988). Une approche semblable à celle de Fénichel peut être étendue à des problèmes de dimensions infinie (Bates *et col.*, 1998, Bates *et col.*, 2000, Pliss *et col.*, 2001). Ces travaux permettent d'étendre la théorie des variétés normalement hyperboliques aux semi-flots dans des espaces de Banach, permettant de répondre à un besoin en termes d'applications comme l'illustrent par exemple les travaux de Morita (Morita, 1990) et d'Arino

(Arino *et col.*, 2000). Dans ces deux exemples, les auteurs étudient des modèles de dynamiques de population structurées (par l'espace dans le premier, par l'âge et l'espace dans le second) avec différentes échelles de temps. A chaque fois, les auteurs construisent un modèle 'agrégé' de dimension finie qui permet de décrire le comportement asymptotique du système d'équation aux dérivées partielles initiales.

Un des inconvénients majeurs de la théorie générale des variétés normalement hyperboliques dans les espaces de Banach est qu'elle permet de connaître l'existence d'une variété invariante permettant la réduction mais celle-ci peut s'avérer difficile à mettre en oeuvre. En effet, les coordonnées locales, au voisinage de la variété invariante, permettant de décrire le système réduit, sont soit difficiles à déterminer, soit seulement locales, voire les deux. Dans (Li et Muldowney, 2000), les auteurs donne une méthode permettant de s'affranchir de ces coordonnées et l'illustrent sur un modèle d'épidémiologie.

Une application de ces méthodes au modèle de migrations nychtémérales que nous décrivons dans le chapitre des modèles prédateurs-proies permettrait d'expliquer précisément les résultats numériques obtenus (Madani, 2001). Des applications à des modèles de dynamique de populations de thons, structurées par l'espace, le poids des individus et leur température, sont envisagées.

3 Modélisation des processus

(Publications : Poggiale et Dauvin, 2001, François *et col.*, 2001, Kooi *et col.*, soumis, Ouellette *et col.*, soumis, Bernstein *et col.*, 1999, Kooi *et col.*, 1998, Michalski *et col.*, 1997, Poggiale *et col.*, 1998, Poggiale, 1998b, 1998c, François *et col.*, 1997, Auger et Poggiale, 1996c, Auger *et col.*, 1995)

3.1 La dynamique des populations

La dynamique des populations a généré une quantité considérable de modèles mathématiques et le spectre des travaux dans ce domaine s'étend des modèles détaillés dans des contextes d'applications précises (par exemple, Diaz, 2000, ou des modèles développés par l'IFREMER notamment) à des travaux d'une grande généralité. De façon schématisée, l'un des objectifs de la modélisation dans ce domaine est de décrire l'évolution dans le temps d'un ensemble de populations ayant des interactions de toutes sortes. Très vite, les modèles ont du intégré différents types de structures de populations comme l'espace, les

structures en âge, en poids, etc. Les travaux décrits dans cette section portent généralement sur l'étude du rôle d'une structuration discrète sur la dynamique des populations.

Les modèles sont présentés par ordre croissant de complexité, allant d'un modèle de croissance d'une population isolée à des modèles de réseaux trophiques. Deux facteurs écologiques motivent l'ensemble des modèles :

- la relation entre éléments biogènes et populations : plus précisément, en partant des modèles de la littérature, j'illustrerai comment cette relation peut être modélisée et comment cette modélisation peut parfois fournir un mécanisme explicatif à des modèles classiques construits sur des bases empiriques;

- la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale ou autre : l'hétérogénéité est un facteur usuel en écologie, sa prise en compte induit souvent des difficultés dans l'étude mathématique des modèles. En nous basant sur l'existence de différentes échelles de temps entre les processus, nous simplifions l'étude et obtenons par exemple des relations entre des paramètres spatiaux et des paramètres démographiques.

Dans la première sous-section, nous discutons des modèles de croissance. Ceux-ci sont à la base des modèles plus complexes d'interactions entre diverses populations et les mécanismes qu'ils fournissent peuvent s'avérer très utiles dans l'interprétation des dynamiques des modèles multi-populationnels. La seconde sous-section traite des modèles de compétition. Nous montrons notamment comment les modèles de croissance décrits auparavant peuvent être utilisés pour construire des modèles de compétition mécanistes, en tenant compte notamment de la disponibilité des ressources. La troisième et dernière sous-section porte sur les modèles prédateur-proie au sens large. Elle contient notamment une partie sur les chaînes trophiques. C'est dans cette section que se trouvent la plupart des résultats que j'ai pu obtenir.

3.1.1 Croissance

De nombreux auteurs ont proposé des modèles de croissance de population qu'on peut trouver de manière condensée dans des ouvrages comme (Murray, 1989, Renshaw, 1991 ou Pavé, 1994). Ces modèles partent du plus simple, la croissance malthusienne formalisée par un modèle linéaire, à des modèles plus complexes prenant en compte la structure de l'espace (modèle de Fisher, voir par exemple le livre de Murray, Murray, 1989), la structure en âge (équation de Mc Kendrick - Von Foerster), la présence de retard prenant en compte par ex-

emple le temps de maturation (Kuang, 1993), ou des modèles combinant ces différentes structures. Les modèles les plus simples visent à décrire empiriquement une croissance observée (modèle linéaire, modèle logistique), les autres tentent de décrire et d'expliquer l'impact d'une structure de la population (spatiale, en âge ou en poids, etc.) sur la croissance. Dans les premiers modèles, aucune hypothèse n'est émise sur les ressources utilisées par la population, mise à part une abondance suffisante pour la croissance. En fait, les ressources ne sont pas modélisées explicitement et leurs variations sont considérées comme négligeables. Le premier modèle tenant compte de la ressource pour la croissance est celui de Monod (Monod, 1942) qui écrit la croissance d'une population bactérienne en milieu de culture. C'est en réalité un modèle prédateur proie en chémostat : la ressource est fournie à partir d'un réservoir par dilution et consommée selon un processus michaëlien. La production de biomasse du consommateur est proportionnelle à la consommation de ressource et est régulée par la sortie du milieu par dilution. Cette approche a été suivie et approfondie notamment par Droop et Caperon séparément : ils prennent en compte la présence d'un quotat cellulaire (quantité de ressource contenue dans les cellules étudiées) pour expliquer les variations de production de biomasse du consommateur (Bernard, 1995).

Dans cette partie sur la croissance, on s'intéressera essentiellement à des populations d'organismes unicellulaires comme par exemple des bactéries ou des cellules phytoplanctoniques. Nous étudierons comment modéliser les interactions entre différents facteurs importants dans la croissance comme l'absorption du substrat, l'assimilation et la division cellulaire par exemple. Après un bref rappel des hypothèses sous-jacentes aux modèles de croissance sous forme d'équations différentielles, je donnerai trois exemples classiques de modèles empiriques avant de voir quels mécanismes peuvent les générer.

Principes généraux des modèles de croissance Considérons une population caractérisée par une densité ou une biomasse $N(t)$ à l'instant t. Un problème fondamental de l'écologie des populations est de déterminer cette densité ou biomasse pour tout instant t en tenant compte de tous les processus fondamentaux qui l'affectent. Pour réaliser cet objectif, le principe général consiste à écrire comment les processus affectent la variation de l'abondance $N(t)$. Notons Δt la durée pendant laquelle les processus agissent, on peut écrire :

$$N(t+\Delta t) = N(t) + \text{ natalité} - \text{ mortalité} \tag{2}$$

c'est-à-dire que la densité de population à l'instant $t+\Delta t$ est obtenue en ajoutant à celle de l'instant t les individus nés entre t et $t+\Delta t$, puis en retranchant tous les individus morts pendant cette période. Lorsque Δt devient petit, on obtient la variation infinitésimale de la densité de population, que l'on modélise alors par une équation différentielle. J'ai utilisé ce formalisme dans la plupart des modèles que j'ai développés. Nous allons présenter ici trois modèles phénoménologiques de croissance de population classiques, suivis de modèles mécanistes qui reproduisent les mêmes caractéristiques de croissance. Mon objectif sera ici de présenter la démarche de modélisation originale utilisée pour ces modèles et je montrerai comment mon travail se positionne par rapport aux approches classiques.

Modèles classiques de croissance Le modèle le plus simple de croissance de population est le modèle linéaire, qui suppose que les processus de natalité et de mortalité sont proportionnels à la quantité d'individus présentes. En reprenant les notations utilisées dans le paragraphe précédent :

$$N\left(t+\Delta t\right)=N\left(t\right)+\Delta t\left(aN\left(t\right)-bN\left(t\right)\right) \tag{3}$$

où a et b désignent respectivement les taux de natalité et de mortalité de la population. En faisant tendre Δt vers 0, on obtient l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN}{dt}=rN \tag{4}$$

où $r=a-b$ est généralement appelé taux de croissance intrinsèque de la population. Cette équation est intégrable et la solution est $N\left(t\right)=N\left(0\right)\exp\left(rt\right)$. Je conclurai rapidement en notant que si la natalité est plus forte que la mortalité alors $N\left(t\right)$ croît exponentiellement vite. Dans le cas contraire, on obtient une décroissance exponentielle de la densité de population, ce qui se traduit par une extinction de la population à terme. Ce modèle très simple de croissance malthusienne n'a évidemment que peu d'applications. L'un des problèmes majeurs qu'il comporte est qu'il ne rend pas compte de la saturation observée dans de nombreux cas lorsque la population devient abondante. Par exemple, une culture de bactéries ou de levures montre que la croissance de la population tend à se limiter lorsque le nombre de cellules présentes devient grand. Le modèle le plus simple permettant de rendre compte de ce phénomène est un modèle

polynômial de degré deux, appelé modèle logistique :

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \tag{5}$$

où comme précedemment r désigne le taux de croissance intrinsèque de la population et K désigne la capacité de soutien ou capacité limite du milieu. Cette grandeur caractérise la densité de population maximale que peut soutenir le milieu : au-delà de cette valeur, les ressources sont insuffisantes et la densité de population diminue. Cette formulation est couramment utilisée dans les modèles de dynamiques de population comme terme de croissance des maillons trophiques les plus bas. Nous reviendrons sur ce point notamment dans le paragraphe de modèle de croissance mécanistes. Pour conclure brièvement sur ce modèle, il faut noter que c'est du point de vue mathématique, le plus simple présentant la dynamique voulue de croissance saturée, c'est-à-dire possédant un équilibre instable en 0 et un équilibre positif stable. D'autres formulations plus complexes donnent une dynamique qualitativement similaire. Nous terminerons ce paragraphe en citant notamment le modèle de Gompertz, dont la formulation est la suivante :

$$\frac{dN}{dt} = -rN\ln\left(N/K\right) \tag{6}$$

où les paramètres r et K ont la même signification que dans l'équation logistique. Le choix entre ce modèle et le précédent se fera sur des critères quantitatifs puisqu'ils sont qualitativement équivalents (figure 4).

Modèles de croissance mécanistes Dans ce paragraphe, je montrerai que des mécanismes simples permettent d'aboutir au modèle de croissance logistique ou à des modèles équivalents. Cette approche mécaniste est importante car elle permet de mieux comprendre des processus tels que la compétition pour une ressource par exemple. De plus, elle va nous servir de base pour comprendre les processus d'absorption et d'assimilation de sels nutritifs lorsque plusieurs sels limitants sont en présence.

Le cas le plus simple est celui d'une population de biomasse $N\left(t\right)$ consommant une ressource $S\left(t\right)$. On peut modéliser ce système de façon très simple en se basant sur la loi d'action de masse. A chaque rencontre entre un individu et une unité de ressource, il y a production d'un nouvel individu. On peut schématiser cette idée de la façon suivante :

$$N + S \rightarrow^{\alpha} 2N \tag{7}$$

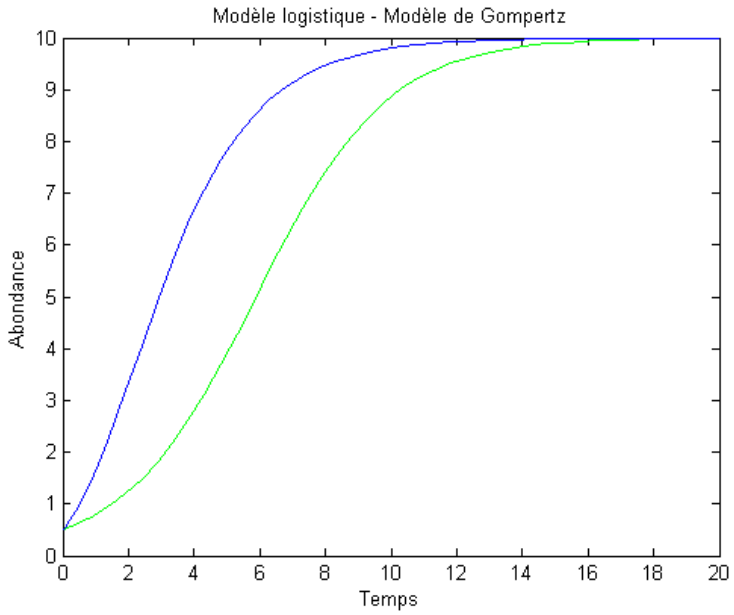

Figure 4: Comparaison entre le modèle logistique en gris et le modèle de Gompertz en noir pour un taux de croissance intrinsèque $r = 0.5$ et une capacité limite $K = 10$.

où α caractérise la vitesse de "réaction". Ce schéma peut être formaliser à l'aide de l'équation différentielle suivante :

$$\frac{dN}{dt} = \alpha NS \tag{8}$$

et de la même manière, le substrat disparaît à la même vitesse :

$$\frac{dS}{dt} = -\alpha NS \tag{9}$$

On peut noter que la quantité $B = N + S$, qui correspond à la biomasse totale, est constante au cours du temps puisque $\frac{dB}{dt} = 0$. On en déduit que $S = B - N$ et donc que la biomasse de la population satisfait à l'équation différentielle :

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N\left(B - N\right) = \alpha BN\left(1 - \frac{N}{B}\right) = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \tag{10}$$

où $r = \alpha B$ et $K = B$. Nous venons de donner un mécanisme de croissance logistique basée sur la vitesse d'absorption de la ressource.

Considérons une population de cellules (bactéries, cellules phytoplanctoniques) consommant un substrat (ou un sel nutritif) limitant. Les équations 8 et 9, fondée sur la loi d'action de masse, sont les plus simples pour rendre compte de cette interaction. Pour être tout à fait rigoureux, il faut préciser les hyptohèses sous-jacentes à ce modèle :

- le milieu est fermé et homogène permet de justifier la loi d'action de masse,
- les générations de cellules se chevauchent, ce qui nous permet d'utiliser le formalisme des équations différentielles,
- la mortalité des cellules est négligeable, puisque la population ne peut qu'augmenter.

La dernière hypothèse est certainement discutable dans de nombreux cas, et dépend notamment de la durée de l'expérience. En effet, si on procède à une culture de cellules phytoplanctoniques, les taux d'absorption et de divisions cellulaires sont suffisamment importants pour qu'en quelques heures, on observe une croissance de type logistique de la population des cellules. Par contre, après quelques jours, la mortalité des cellules doit être prise en compte. Par ailleurs, l'état physiologique des cellules n'est pas pris en compte dans ce modèle, qui suppose que les cellules sont toujours capables de se diviser, et toujours à la même vitesse, en fonction de la quantité de sel nutritif disponible dans le milieu. Droop (1968) a été le premier à introduire un quotat cellulaire, c'est-à-dire à prendre en compte la quantité de sel nutritif contenu dans les cellules. Selon son modèle, les cellules qui ont une quantité de sel nutritif inférieure à une valeur seuil ne peuvent pas se diviser et finissent par disparaître. Le modèle peut se formuler de la façon suivante :

$$\frac{dS}{dt} = -\alpha N S \tag{11a}$$

$$\frac{dQ}{dt} = \alpha S - \mu \left(Q - Q_0\right) \tag{11b}$$

$$\frac{dN}{dt} = \mu N \left(1 - \frac{Q_0}{Q}\right) \tag{11c}$$

où Q est le quotat interne, c'est-à-dire la quantité de sels nutritifs par cellules, μ est le taux de croissance maximal de la population, Q_0 est la valeur seuil en dessous de laquelle la quantité de sels nutritifs par cellule est insuffisante pour la division cellulaire. Ce modèle pose un certain nombre de problèmes pratiques (mesure de Q et de Q_0), mathématiques (existence d'un délai entre l'absorption du sel nutritif et son utilisation pour la croissance, comportement indéfini du modèle lorsque la variable Q tend vers 0) et théoriques (vitesse d'absorption

positive lorsque $Q = 0$, ce qui correspond à des cellules mortes). Aujourd'hui, un certain nombre de techniques expérimentales permettent d'avoir accès à la connaissance du quotat interne. Par ailleurs, des auteurs ont introduit un retard dans les équations précédentes et ont étudié le rôle de ce retard sur la dynamique.

Notons que la quantité de sel nutritif totale dans la culture, $B = S + QN$ est constante au cours du temps puisque $\frac{dB}{dt} = 0$, ce qui permet d'éliminer une variable du système en posant, par exemple, $Q = \frac{B-S}{N}$. L'équation donnant le nombre de cellules N s'écrit alors :

$$\frac{dN}{dt} = \mu N \left(1 - \frac{Q_0 N}{B - S}\right) \tag{12}$$

Cette équation est une équation logistique où la capacité de soutien $K = \frac{B-S}{Q_0}$ dépend de la quantité de sel nutritif dans la culture. Celle-ci tend vers zéro puisque le sel nutritif est consommé mais pas remplacé. Après un certain temps, on peut approximer l'équation 12 par une équation logistique où $K = B/Q_0$. Ceci montre que malgré le terme négatif introduit dans l'équation 11c, la population de cellules finit toujours par augmenter vers une valeur positive et ne peut pas s'éteindre. En effet, si le nombre de cellules se rapproche de 0, la quantité de sel nutritif par cellule augmente et finit par devenir supérieure à Q_0.

L'absorption rapide de sel nutritif (surge uptake) Ce travail se situe dans le cadre d'une collaboration initiée par Y. Lagadeuc (Université de Caen) et qui se poursuit dans le cadre du Programme National d'Ecologie Côtière. Le projet effectué dans ce programme s'intitule "Hiérarchisation de processus et transferts d'échelles dans le milieu marin par une approche de modélisation dynamique". Je ne décrirai ici que l'une des actions de ce projet. Elle vise deux objectifs principaux :

- comprendre comment les apports sporadiques de sels nutritifs affectent la croissance d'une population phytoplanctonique;

- comprendre comment les perturbations induites par la turbulence sur la répartition spatiale du phytoplancton affecte le comportement d'espèces zooplanctoniques (copépodes).

Les travaux préliminaires que nous avons effectués portent sur le premier point, le second est réalisé par des équipes de l'université de Lille et Y. Lagadeuc. Nous utilisons un modèle de croissance construit sur le principe du modèle 11,

dans lequel nous ajoutons un terme de maintenance linéaire :

$$\begin{aligned}
\frac{dS}{dt} &= -\alpha N S && \text{(13a)}\\
\frac{dQ}{dt} &= \alpha S - \mu\left(Q - Q_0\right) - mQ && \text{(13b)}\\
\frac{dN}{dt} &= \mu N\left(1 - \frac{Q_0}{Q}\right) && \text{(13c)}
\end{aligned}$$

où m est le taux de maintenance, c'est-à-dire la proportion de sel nutritif par cellule utilisée pour le métabolisme (respiration, photosynthèse, croissance cellulaire). L'expérience montre que le processus d'absorption est très rapide (Glibert *et col.*, 1981) . Afin de rendre compte de cette différence d'échelle de temps dans les processus, nous utilisons un paramètre $\varepsilon > 0$ petit dans le modèle précédent :

$$\begin{aligned}
\frac{dS}{dt} &= -\alpha N S && \text{(14a)}\\
\frac{dQ}{dt} &= \alpha S - \varepsilon\mu\left(Q - Q_0\right) - \varepsilon mQ && \text{(14b)}\\
\frac{dN}{dt} &= \varepsilon\mu N\left(1 - \frac{Q_0}{Q}\right) && \text{(14c)}
\end{aligned}$$

Très rapidement, la quantité de sel nutritif disponible tend vers 0. La biomasse totale $B = S + QN$ est constante à courte échelle de temps (c'est-à-dire si $\varepsilon = 0$). Autrement dit, très rapidement, $B = QN$ ce qui permet de réécrire le modèle précédent sous la forme réduite suivante :

$$\begin{aligned}
\frac{dB}{dt} &= -\varepsilon m B\\
\frac{dN}{dt} &= \varepsilon\mu N\left(1 - \frac{Q_0}{B}N\right) = \varepsilon\mu N\left(1 - \frac{N}{K}\right)
\end{aligned}$$

où $K = B/Q_0$.

La première équation a pour solution $B\left(t\right) = B\left(0\right)\exp\left(-\varepsilon m t\right)$. La seconde équation donne la dynamique de la population phytoplanctonique : c'est une équation logistique dont la capacité limite, qu'on exprime en fonction de la biomasse totale dans le milieu et du paramètre physiologique Q_0, décroît au cours du temps.

La seconde étape consiste à apporter au milieu du sel nutritif de manière sporatique. Afin de simplifier l'étude et de pouvoir s'appuyer sur des travaux expérimentaux publiés (Sciandra...), nous ajoutons dans le modèle 14, un terme

d'apport périodique de sel nutritif par pulses.

$$\begin{aligned}
\frac{dS}{dt} &= I_t - \alpha N S \\
\frac{dQ}{dt} &= \alpha S - \varepsilon\mu\left(Q - Q_0\right) - \varepsilon m Q \\
\frac{dN}{dt} &= \varepsilon\mu N\left(1 - \frac{Q_0}{Q}\right)
\end{aligned}$$

où I_t est une fonction périodique du temps qui a la forme décrite sur la figure 5. On peut montrer alors que le nombre de cellules phytoplanctoniques après une durée $t_{\max}$ augmente avec le nombre de pulses réalisés dans cet intervalle de temps. Actuellement, en collaboration avec Y. Lagadeuc, E. Ramat et R. Duboz (Université de Lille), nous adaptons un modèle physique qui permettra de générer des intermittences afin de réaliser des apports de sels nutritifs non réguliers semblables à ceux induit par la turbulence.

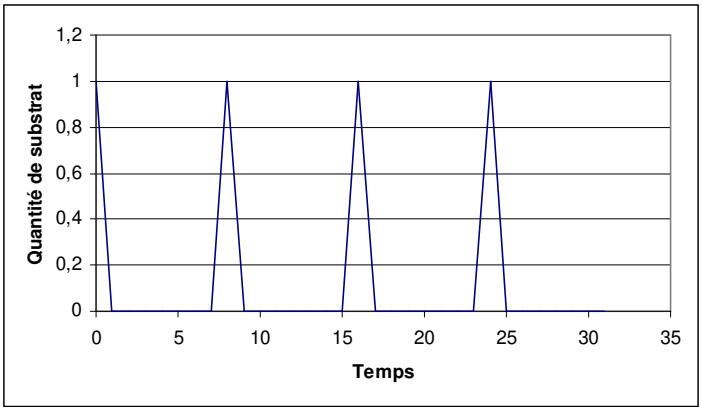

Figure 5: Représentation schématique des pulses de substrat au cours du temps.

La théorie des budgets d'énergie dynamique Une équipe hollandaise (dirigée par le Pr. S.A.L.M. Kooijman), avec laquelle nous collaborons depuis 1997, développe une théorie fondée sur les budgets d'allocation dynamique de la biomasse et de l'énergie chez les organismes vivants (Kooijman, 2000). Elle constitue également une approche qui permet d'aborder la dynamique des populations en s'appuyant sur le fonctionnement des individus. Le principe général consiste à considérer pour chaque organisme, sa biomasse (en termes de carbones, d'azote, etc.), sa forme et ses réserves (en termes de carbones, d'azote,

etc.) disponibles pour son fonctionnement. On peut alors décrire les échanges entre les différents compartiments. Cette approche augmente le nombre de variables d'état nécessaires à la description du système et aboutit à des modèles plus complexes. L'objectif de notre collaboration est de coupler cette approche à la méthode d'agrégation de variables afin de construire, si possible, des modèles assez simples pour être étudiés mais qui contiennent toute l'information induite par les mécanismes physiologiques.

Rôle de l'hétérogénéité spatiale Cette partie est davantage théorique et vise à comprendre comment l'hétérogénéité spatiale affecte les processus de croissance. Elle se réfère notamment aux articles (**Auger et Poggiale, 1996c, Poggiale, 1998b**). On considère une population qui peut se déplacer sur deux sites de telle sorte que la migration est plus rapide que les processus de croissance. On suppose par ailleurs, par souci de simplicité, que la croissance sur chaque site est linéaire, mais positive sur le "bon" site et négative sur le "mauvais" site. Ce type de modèle a été largement utilisé pour étudier l'impact de sites sources et puits sur l'évolution de populations (Pulliam, 1988, Dias, 1996). On peut voir la migration verticale journalière du phytoplancton comme un tel exemple : le puits correspond au fond (absence de lumière), la source est la surface.

Un modèle simple de cette situation peut être mis sous la forme :

$$\frac{dn_1}{d\tau} = m_2 n_2 - m_1 n_1 + \varepsilon r_1 n_1 \tag{15a}$$

$$\frac{dn_2}{d\tau} = m_1 n_1 - m_2 n_2 - \varepsilon d_2 n_2 \tag{15b}$$

où n_i désigne l'abondance de la population sur le site i, le site source est le site $i = 1$, le puits est celui pour lequel $i = 2$. m_i désignent les taux de migrations entre les deux sites, r_1 est le taux de croissance de la population sur le site source, d_i est le taux de disparition sur le site puits. $\varepsilon > 0$ est un petit paramètre traduisant la différence d'échelle de temps entre les processus de migrations et la croissance. Notons $n = n_1 + n_2$ l'abondance totale de la population. Le modèle décrivant cette abondance, en s'appuyant sur la méthode de réduction, s'écrit :

$$\frac{dn}{dt} = (r_1 u_1 - d_2 u_2)\, n \tag{16}$$

où u_i est la proportion de la population sur le site i à l'équilibre rapide, obtenu avec 15 et $\varepsilon = 0$. On peut exprimer ces proportions à l'équilibre en fonction des

taux de migrations m_i :

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2} \text{ et } u_2 = 1 - u_1$$

Si les taux de migrations sont constants, par exemple dans le cas d'une migration aléatoire, le modèle agrégé 16 est linéaire. Si par contre, les migrations sont densité dépendantes, par exemple dans le cas de comportements aggrégatifs ou répulsifs des individus, le modèle agrégé peut devenir non linéaire. Je citerai un exemple ici, d'autres peuvent être trouvés dans (Poggiale, 1998b).

Supposons que $m_1 = \alpha n$ et $m_2 = \beta$, c'est-à-dire que les individus ont tendance à fuir le site source si leur densité totale est forte. Dans ce cas, le modèle agrégé devient :

$$\frac{dn}{dt} = r(n)\left(1 - \frac{n}{K}\right)$$

où $r(n) = \frac{r_1\beta}{\alpha n+\beta}$ et $K = \frac{r_1\beta}{\alpha n}$. C'est une croissance de type logistique (6) où les taux de croissance et la capacité limite du milieu global hétérogène s'expriment en fonction des taux de migrations, liés au mode de migrations des individus.

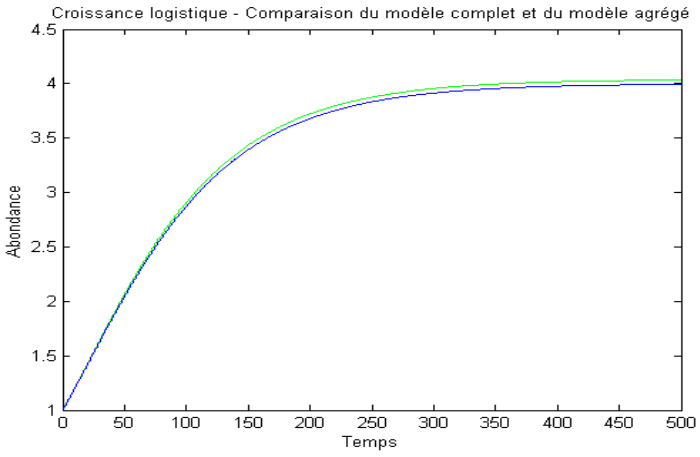

Figure 6: Courbe de croissance d'une population se déplaçant entre un site source et un puits avec des taux de migration densité dépendant. La courbe grise correspond au modèle complet, la courbe noire au modèle agrégé.

Les intérêts de cet exemple sont d'illustrer *i*) le fonctionnement de la méthode de réduction et *ii*) sa faculté à faire *émerger* des modèles de populations dans lesquels les comportements des individus sont pris en compte.

3.1.2 Compétition

La compétition pour une ressource apparaît déjà dans le modèle de la logistique sous la forme d'un terme quadratique, fondé sur la loi d'action de masse : la compétition est proportionnelle au nombre de rencontres entre les individus de la population. Il s'agit dans ce cas d'une compétition intra-spécifique. Une généralisation immédiate de ce modèle à deux populations donne le modèle de compétition de Lotka-Volterra décrit ci-après. Dans cette approche, la ressource pour laquelle les individus sont en compétition est supposée constante et n'est pas modélisée explicitement. En me basant sur les modèles de croissance mécanistes décrit dans la section précédente, je construirai un modèle de compétition dans lequel la ressource est modélisée explicitement. Je m'attarderai ensuite sur les effets de l'hétérogénéité spatiale sur la compétition.

Le modèle classique de Lotka-Volterra Le modèle de compétition entre deux espèces de Lotka-Volterra est un système de deux équations différentielles, une par espèce, fondé sur la loi d'action de masse : la compétition est proportionnelle au nombre de rencontre entre les individus. Le modèle est formulé de la façon suivante :

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12}\frac{N_2}{K_1}\right) \tag{17a}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21}\frac{N_1}{K_2}\right) \tag{17b}$$

où N_i désigne l'abondance (densité, biomasse) de l'espèce i, r_i est le taux de croissance intrinsèque de l'espèce i, K_i est la capacité de soutien du milieu pour l'espèce i et b_{ij} désigne le taux de compétition interspécifique de l'espèce j sur l'espèce i. Le lecteur intéressé pourra trouver plus de détails, notamment sur la relation entre les paramètres de ce modèle et les grandeurs mesurables dans la pratique, dans le livre de Barbault (Barbault, 1992).

Pour faciliter l'étude de ce modèle, il est utile de définir des grandeurs sans dimensions comme $x_i = \frac{N_i}{K_i}$ et $c_{ij} = \frac{b_{ij}K_j}{K_i}$. Avec ces nouvelles variables et ces nouveaux paramètres, le modèle 17 s'écrit :

$$\frac{dx_1}{dt} = r_1 \left(1 - x_1 - c_{12}x_2\right) \tag{18a}$$

$$\frac{dx_2}{dt} = r_2 \left(1 - x_2 - c_{21}x_1\right) \tag{18b}$$

Quatre cas sont à distinguer :

- $c_{12} < 1$ et $c_{21} < 1$: c'est ce qu'on nomme le cas de la compétition faible; en effet, les deux taux de compétition interspécifique sont faibles ce qui signifie que chaque espèce exerce une faible compétion sur l'autre espèce. On montre que, dans ce cas, il existe un équilibre dans le quadrant positif et que cet équilibre est globalement asymptotiquement stable, c'est-à-dire qu'après un certain temps, pour toute condition initiale, les abondances des deux espèces atteignent une valeur constante.

- $c_{12} > 1$ et $c_{21} < 1$: dans ce cas, l'espèce 2 exerce une forte compétition sur l'espèce 1; on montre qu'il n'y a pas d'équilibre dans le quadrant positif. Toutes les solutions du système vont vers la solution $(0; K_2)$, c'est-à-dire que l'espèce 1 disparaît et l'espèce deux tend vers la capacité de soutien du milieu.

- $c_{12} < 1$ et $c_{21} > 1$: c'est le cas symétrique du précédent; c'est l'espèce 2 qui disparaît tandis que l'espèce 1 tend vers la capcité limite du milieu.

- $c_{12} > 1$ et $c_{21} > 1$: chaque espèce exerce une forte compétition sur l'autre espèce. On montre qu'il existe un équilibre dans le quadrant positif qui est un point selle; les équilibres $(K_1; 0)$ et $(0; K_2)$ obtenus dans les deux cas précédents existent toujours dans ce cas et sont stables. En d'autres termes, l'une des deux espèces finit par disparaître tandis que l'autre tend vers la capcité limite du milieu. L'espèce qui disparaît est définie par les conditions initiales. Grossièrement, l'espèce la moins nombreuse initialement finit par s'éteindre.

Application des modèles de croissance à quotats Ces modèles sont fondés sur le modèles de croissance à quotat présenté dans la section des modèles de croissance mécanistes. Notons $S(t)$ la quantité de ressource (sel nutritif, substrat) disponible, $Q_i(t)$ le quotat de l'espèce i et $N_i(t)$ l'abondance (densité, biomasse, ...) de l'espèce i. Nous faisons l'hypothèse que l'absorption de ressource est un phénomène rapide par rapport à la croissance de la population. Le modèle le plus simple que nous pouvons écrire est donné par le système

suivant :

$$\begin{aligned}
\frac{dS}{dt} &= I - a_1 S N_1 - a_2 S N_2 && \text{(19a)}\\
\frac{dQ_1}{dt} &= a_1 S - m_1 Q_1 - \varepsilon \mu_1 (Q_1 - Q_{10}) && \text{(19b)}\\
\frac{dQ_2}{dt} &= a_2 S - m_2 Q_2 - \varepsilon \mu_2 (Q_2 - Q_{20}) && \text{(19c)}\\
\frac{dN_1}{dt} &= \varepsilon \mu_1 N_1 \left(1 - \frac{Q_{10}}{Q_1}\right) && \text{(19d)}\\
\frac{dN_2}{dt} &= \varepsilon \mu_2 N_2 \left(1 - \frac{Q_{20}}{Q_2}\right) && \text{(19e)}
\end{aligned}$$

Ce modèle fournit un mécanisme du modèle de compétition de Lotka-Volterra. A l'échelle de temps courte, l'abondance des espèces est constante ($\varepsilon = 0$). Le modèle rapide est linéaire :

$$\begin{aligned}
\frac{dS}{dt} &= I - a_1 S N_1 - a_2 S N_2 && \text{(20a)}\\
\frac{dQ_1}{dt} &= a_1 S - m_1 Q_1 && \text{(20b)}\\
\frac{dQ_2}{dt} &= a_2 S - m_2 Q_2 && \text{(20c)}
\end{aligned}$$

Ce système admet un équilibre définit par

$$(S^*; Q_1^*; Q_2^*) = \left(\frac{I}{a_1 N_1 + a_2 N_2}; \frac{a_1 I}{m_1 (a_1 N_1 + a_2 N_2)}; \frac{a_2 I}{m_2 (a_1 N_1 + a_2 N_2)}\right)$$

Les valeurs propres de la matrice associée à ce système linéaire sont $-(a_1 N_1 + a_2 N_2)$, $-m_1$ et $-m_2$, donc l'équilibre est globalement asymptotiquement stable. On peut alors remplacer les variables Q_i par leur valeur d'équilibre dans les équations des abondances de population, ce qui donne pour à l'échelle de temps des populations :

$$\begin{aligned}
\frac{dN_1}{d\tau} &= \mu_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12}\frac{N_2}{K_1}\right)\\
\frac{dN_2}{d\tau} &= \mu_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21}\frac{N_1}{K_2}\right)
\end{aligned}$$

où $\tau = \varepsilon t$, $K_i = \frac{I}{Q_{i0}}$ et $b_{ij} = \frac{a_j}{a_i}$. C'est le modèle de compétition de Lotka-Volterra. En utilisant les résultats rappelés dans le paragraphe consacré à ce modèle, on peut définir $c_{12} = \frac{b_{12} K_2}{K_1} = \frac{a_2 Q_{10} m_1}{a_1 Q_{20} m_2}$ et donc $c_{21} = 1/c_{12}$. Par conséquent, la compétition est toujours forte et aboutit systématiquement à l'exctinction d'une des espèces. L'espèce qui a le plus grand rapport $\frac{a_i}{Q_{i0} m_i}$ est compétitive, l'autre disparaît.

Rôle de l'hétérogénéité spatiale Comme dans le cas de la croissance d'une population, j'ai étudié l'impact de l'hétérogénité du milieu sur la compétition entre deux populations. La démarche consiste à considérer un milieu hétérogène comme un ensemble de sites quasiment homogènes et de regarder comment les déplacements entre ces différents sites affectent la compétition. Sur chaque site homogène, on modélise la compétition au moyen d'un modèle de Lotka-Volterra. Par souci de simplicité, je supposerai ici qu'il n'y que deux sites homogènes et que les indiividus de chaque espèce peuvent migrer entre les deux sites. De plus, on suppose que ces déplacements sont rapides par rapport aux processus démographiques. Les taux de migrations sont supposés constants. On décrit deux situations où les migrations jouent un rôle fondamental sur la dynamique du système (**Poggiale, 1998b**) :

- dans le premier exemple, sur chaque site pris séparément, c'est-à-dire en supposant qu'il n'y a pas de migration, on choisit des paramètres de telle sorte que la compétition exercée par l'espèce 1 sur l'espèce 2 est forte et que la compétition de l'espèce 2 sur l'espèce 1 est faible. Dans ce cas, sur chaque site séparé, l'espèce 2 disparaît et l'espèce 1 subsiste avec une abondance qui se stabilise vers un équilibre. Si on ajoute alors les migrations entre les deux sites, celle-ci peuvent conduire à la coexistence des deux espèces : ce résultat théorique est bien connu des écologues et s'interprète aisément en termes de niches écologiques, les espèces se partagent l'espace.

- dans le second exemple, sur chaque site pris séparément, c'est-à-dire en supposant qu'il n'y a pas de migration, on choisit des paramètres de telle sorte que la compétition exercée par l'espèce 1 sur l'espèce 2 est faible et que la compétition de l'espèce 2 sur l'espèce 1 est faible aussi. Dans ce cas, sur chaque site séparé, il y a coexistence. Si on ajoute alors les migrations entre les deux sites, celle-ci peuvent conduire à la disparition d'une des deux espèces. Une analyse des paramètres régissant la dynamique globale en fonction des paramètres intervenant sur chaque site permet d'interpéter ce résultat peu répandu à notre connaissance. Supposons que sur chaque site 1 les deux espèces soient compétitives mais que l'espèce 1 est plus compétitive que l'espèce 2. Supposons de plus que sur le site 1 la différence de compétitivité entre les deux espèces soit plus faible. Des migrations qui aboutiraient à de plus fortes proportions des deux espèces sur le site 2 pourraient conduire à l'extinction de l'espèce 2. Cet exemple illustre le fait que des essais en milieux limités et contrôlés, aboutissant à la coexistence, n'aurait pas de valeur en milieu naturel notamment à cause de l'hétérogénéité spatiale. Les deux exemples précédents sont valables pour un

ouvert dans l'espace des paramètres et constituent donc des cas "robustes".

Rôle de la compétition sur la reconstitution d'une communauté La compétition joue un rôle important dans la façon dont les espèces colonisent un milieu et dans la structuration des communautés. Afin de l'illustrer dans un cas réels, j'ai travaillé en collaboration avec J.C. Dauvin sur la reconstitution de la communauté des *Ampelisca* dans la Baie de Morlaix après l'accident pétrôlier de l'Amoco Cadiz (**Poggiale et Dauvin, 2001**). Au printemps 1978, le pétrôlier perd sa cargaison qui se répand en Manche. Une étude de la communauté macrobenthique démarrée un an auparavant et poursuivie durant 20 ans a permis d'étudier comment la communauté alors en place a réagi face à cette perturbation. A Pierre Noire (Manche), la communauté comportait alors plus de 400 espèces. Parmi celles-ci, les *Ampelisca* représentaient plus de 90% des abondances. Les données obtenues par la suite ont montré un certain déterminisme dans la structure de cette communauté (**Durbec, ??**). En particulier, après la recolonisation, les *Ampelisca* ont à nouveau constitué plus de 90% des abondances. La recolonisation a démarré dès 1979 mais les *Ampelisca* n'ont pu recoloniser le milieu que vers 1981. La reconstitution de la communauté montre des successions dans les espèces. Par exemple *Ampelisca sarsi* a recolonisé très tôt (1981) mais son abondance n'a vraiment augmenté qu'à partir de 1990. *Ampelisca tenuicornis* n'a recolonisé le milieu qu'à partir de 1991 mais a tout de suite atteint des abondances proches des 15 à 20 000 individus par mètres carrés. Notre modèle porte sur les 3 espèces d'*Ampelisca* les plus abondantes. Ces espèces sont univoltines ou bivoltines et sédentaires. Dans ce travail, nous avons proposé un modèle très simple de dynamique de populations structurées en deux stades : les juvéniles et les adultes. La dynamique de chaque population est régie par des facteurs exogènes (température, quantité d'hydrocarbures dans le milieu) et endogènes (reproduction, compétition). Dès 1981, la quantité d'hydrocarbures avait été divisée par 4 et était négligeable dès le milieu des années 1980. Le modèle rend compte des variations d'abondances observées (7). Il permet de montrer que la "sensibilité" aux hydrocarbures est un facteur important pour la recolonisation et que les successions dans les espèces au cours de la reconstitution de la communauté sont principalement gouvernées par la compétition intra et interspécifique.

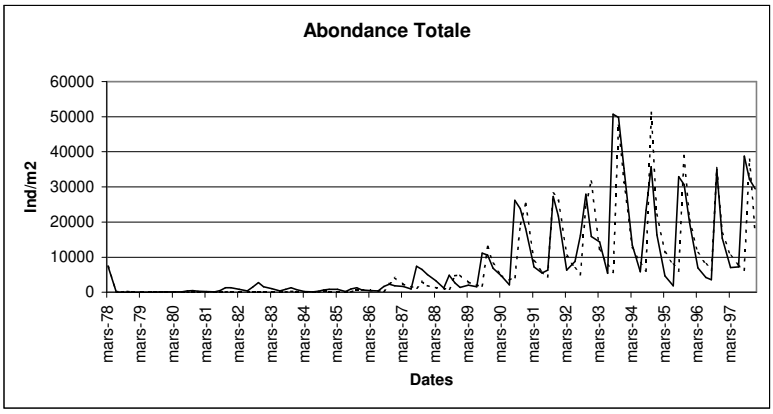

Figure 7: Comparaison entre le nombre total d'Ampelisca observées (trait plein) et le nombre d'Ampelisca calculé par le modèle (trait pointillé).

3.1.3 Systèmes prédateurs - proies

Le rôle des modèles prédateurs proies est fondamental pour la compréhension des écosystèmes car d'une part la prédation est un régulateur d'abondance à chaque niveau trophique et d'autre part, c'est le principal moyen de transfert de matière à travers l'écosystème, depuis les éléments minéraux libres dans le milieu jusqu'aux maillons trophiques les plus élevés. Il en résulte que la façon de modéliser le flux de matière d'un maillon trophique au maillon suivant joue un rôle essentiel. Pour simplifier, considérons deux populations dont l'une exploite la seconde. La population des proies croît en l'absence de son prédateur et sa croissance est régulée par l'action du prédateur. Celui-ci utilise la proie pour se multiplier et l'absence de proie lui est fatale. Ces hypothèses générales sont celles de la plupart des modèles prédateurs proies simples. On voit dans ces hypothèses que les flux de matière interviennent à deux endroits : il y a disparition de biomasse des proies consommées, modélisée par ce qu'on appelle la réponse fonctionnelle (Salomon, 1949) et il y a la production de biomasse des prédateurs par consommation des proies, modélisée par ce qu'on appelle la réponse numérique (Salomon, 1949). De la modélisation de la réponse fonctionnelle et de sa relation avec la réponse numérique dépendent toutes les estimations de flux de matière que pourra fournir le modèle. Cette représentation des flux de matière affecte non seulement les aspects qualitatifs des dynamiques générées par le modèle, mais évidemment aussi les aspects quantitatifs. Les modèles plus

complexes, à buts applicatifs et prédictifs, souffrent évidemment des défauts de conception de cette représentation et de plus, accumulent généralement ce type de problème en prenant en compte plusieurs niveaux trophiques et un plus grand nombre de populations à chaque niveau trophique. Il est très difficile, voire souvent impossible, de mesurer la réponse fonctionnelle ou la réponse numérique : comment savoir en effet si un diminution de la production de biomasse de phytoplancton est due à la consommation par du zooplancton ou bien à une carence en sel nutritif ou en lumière, même en milieu contrôlé? Les modèles minimaux permettent de discriminer les formulations des flux sur des critères qualitatifs en soulignant les incohérences dynamiques par rapport à l'observation. Nous illustrerons cet aspect sur des exemples dans ce chapitre.

Une notion qualitative forte est celle de stabilité. Ce terme trouve un nombre considérable de définitions dans la littérature (163 définitions de 70 concepts de stabilité selon (Grimmet Wissel, 1997). Dans le présent manuscript, il y a deux concepts de stabilité utilisés, dont on peut trouver la définition précise dans le livre de Perko (1996) par exemple : la stabilité d'un état (équilibre, oscillation) pris au sens mathématique, signifiant qu'une perturbation du système l'écartant de cet état aura un effet décroissant au cours du temps, laissant le système retourner à l'état stable; la stabilité structurelle d'un modèle signifie grossièrement qu'une petite perturbation du modèle ne modifie pas ses propriétés dynamiques. De nombreux modèles de prédation théoriques prédisent qu'un enrichissement du milieu (une augmentation de l'abondance de nutriments par exemple) provoque une perte de stabilité des populations initialement à l'équilibre et engendrent des dynamiques plus complexes (oscillations, ...). Ce phénomène est nommé "paradoxe de l'enrichissement" dans la littérature et est largement étudié (Mc Cauley *et col.*, 1999). Cette dénomination, introduite dans (Rosenzweig, 1971), provient du fait suivant : considérons un système avec une population de proies exploitée par une population de prédateurs et qu'en l'absence des prédateurs, la proie atteint une abondance limite (liée à la capacité limite du milieu). Si cette limite n'est pas trop forte, le système s'équilibre et les abondances de proies et de prédateurs vont se stabiliser vers des valeurs constantes. On s'attendrait intuitivement à ce qu'un enrichissement du milieu, caractérisé par exemple par une augmentation de la capacité limite du milieu, produise une augmentation de l'abondance des proies à l'équilibre, ainsi que de celle des prédateurs. Or généralement, et c'est là le paradoxe, cet enrichissement conduit à la perte de stabilité de l'équilibre et dans les cas les plus simples, il engendre des oscillations dont l'amplitude augmente

avec l'enrichissement, pouvant ainsi conduire à l'extinction. Cette observation en fait un phénomène important dans le cadre de la préservation des écosystèmes. Les travaux les plus récents sur ce sujet cherchent à étudier des systèmes réels, en laboratoire et en milieu naturel en testant les mécanismes sous-jacents à la perte ou non de stabilité. Evidemment, les résultats les plus contradictoires ont été obtenus. Par exemple, dans (Huffaker *et col.*,1963), les auteurs observent la perte de stabilité et l'apparition d'oscillations sur un système où les proies sont de petits herbivores. D'autres systèmes prédateurs proies réels exhibent le même comportement, avec une augmentation de l'amplitude des oscillations en fonction de l'enrichissement (Luckinbill, 1974, Tilman et Wedin, 1991). Par contre, dans (Mc Cauley et Murdoch, 1990), les auteurs ont observé un système expérimental où la proie est une algue et le prédateur un cladocère (*Daphnia*) et pour lequel les oscillations sont limitées indépendamment de l'enrichissement. Ils ont corroboré cette observation par celles d'un certain nombre de lacs. Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer pourquoi le paradoxe de l'enrichissement est si peu présent dans les systèmes réels. Parmi les plus importants, notons la prédateur dépendance de la réponse fonctionnelle (Arditi *et col.*, 1991a), l'hétérogénéité spatiale (Scheffer et De Boer, 1995), l'interférence avec les algues non comestibles qui sont en compétition pour le nutriment et limitent l'effet de l'enrichissement (Mc Cauley, 1988), la densité dépendance de la mortalité du prédateur (Mc Cauley, 1988, Persson *et col.*, 1992). Nous avons essentiellement travaillé sur les deux premiers mécanismes cités ici : l'étude de la réponse fonctionnelle et de son influence sur la stabilité du système d'une part, la prise en compte de l'hétérogénité spatiale d'autre part. Par ailleurs, la combinaison de ces deux facteurs a également été abordée.

Paradoxe de l'enrichissement et réponse fonctionnelle La définition de la réponse fonctionnelle est l'abondance de proies mangées par prédateur par unité de temps (Salomon, 1949). Considérons un modèle prédateur proie sous une forme assez générale :

$$\frac{dx}{d\tau} = x f(x) - g(x;y)\, xy \tag{21a}$$

$$\frac{dy}{d\tau} = e g(x;y)\, xy - \mu y \tag{21b}$$

Cette forme, connue sous le nom de modèle de Rosenzweig-Mc Arthur (Rosenzweig *et col.*, 1963), est fondée sur les hypothèses suivantes :

- en l'absence de prédateur, le taux de croissance de la proie est $xf(x)$;

- en l'absence de proies, la décroissance du prédateur est exponentielle;

- la production de biomasse de prédateur par unité de temps est proportionnelle à la biomasse de proies consommées, le coefficient de proportionalité e est le taux de conversion de biomasse de proies en biomasse de prédateurs.

Dans ce modèle, la réponse fonctionelle est la fonction $xg(x;y)$, on appelle $exg(x;y)$ la réponse numérique (Salomon, 1949). Ajoutons quelques hypothèses mathématiques générales permettant l'étude de ce modèle :

- $g(x;y) = g(x)$; c'est une hypothèse provisoire permettant d'illustrer clairement le "paradoxe de l'enrichissement".

- $g(x) \geq 0$: c'est une hypothèse réaliste, xg est une quantité de proies par prédateur par unité de temps.

- $g'(x) \leq 0$: la fonction $g(x)$ est la quantité de proies consommées par prédateur par unité de temps rapportée à une unité de biomasse de proies présente dans le milieu. On suppose que cette quantité diminue lorsque le nombre de proies augmente : les réponses fonctionnelles usuelles vérifient cette hypothèse.

- $(xg(x))' \geq 0$: le nombre de proies capturées par prédateur par unité de temps augmente avec le nombre de proies disponibles.

On peut montrer que si la réponse fonctionnelle est assez grande lorsque le nombre de proies disponibles est grand, alors il y a un unique équilibre dans le cadran positif que l'on note $(x_e; y_e)$. De manière précise, il suffit que la limite de $xg(x)$ quand x tend vers $+\infty$ soit strictement supérieure à $\frac{\mu}{e}$. Dans ce cas, on peut étudier la stabilité locale de l'équilibre au moyen de la matrice jacobienne :

$$J(x_e; y_e) = \begin{pmatrix} x_e f'(x_e) - x_e y_e g'(x_e) & -x_e g(x_e) \\ e y_e (xg(x))'_{|x=x_e} & 0 \end{pmatrix}$$

Le déterminant de cette matrice est positif avec les hypothèses précédentes. La trace est du signe de $f'(x_e) - y_e g'(x_e)$. Or, cette expression a un interprétation géométrique simple. En effet, considérons l'isocline des proies, c'est-à-dire la courbe qui annule $\frac{dx}{d\tau}$ contenue dans le cadran positif. C'est un graphe d'équation $y = \frac{f(x)}{g(x)} = \phi(x)$. Le sens de variation de cette fonction ϕ est donné par :

$$\phi'(x) = \frac{f'(x)\,g(x) - f(x)\,g'(x)}{g^2(x)} = \frac{f'(x) - \phi(x)\,g'(x)}{g(x)}$$

ce qui donne à l'équilibre

$$\phi'(x_e) = \frac{f'(x_e) - y_e g'(x_e)}{g(x_e)}$$

On en conclut qu'à l'équilibre, la dérivée de ϕ est du même signe que la trace de la matrice jacobienne. Donc si l'isocline des proies est croissante à l'équilibre, celui-ci est instable (figure 8). Si au contraire l'isocline décroît, l'équilibre est stable (figure 9).

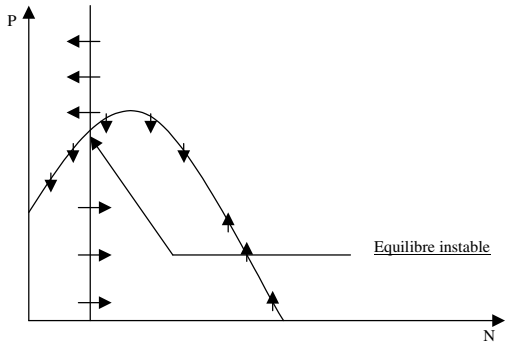

Figure 8: Portrait de phase du système de Mc Arthur - Rosensweig : si l'isocline verticale est "à gauche" du maximum de l'isocline des proies ($\dot{x} = 0$), l'équilibre est instable.

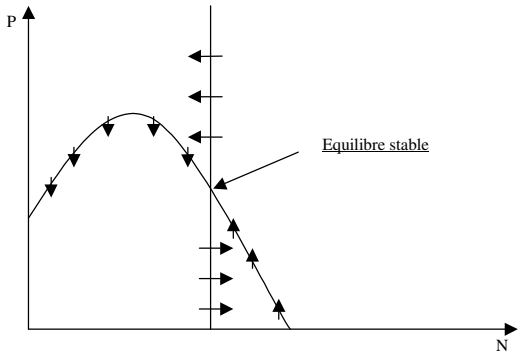

Figure 9: Portrait de phase du système de Mc Arthur - Rosensweig : si l'isocline verticale est "à droite" du maximum de l'isocline des proies ($\dot{x} = 0$), l'équilibre est stable.

De manière générale, cette isocline est croissante pour les faibles valeurs de x puis décroissante pour les grandes valeurs de x. Par ailleurs, le sommet de

cette isocline est typiquement lié à la valeur de la capacité limite du milieu, pouvant elle, être reliée à la richesse nutritive. Pour les paramètres e et μ fixés, on obtient la valeur de l'isocline des prédateurs en $x_e = g^{-1}\left(\frac{\mu}{e}\right)$. Si la valeur nutritive du milieu est assez faible, le sommet de l'isocline est à gauche de l'isocline $\left\{x = g^{-1}\left(\frac{\mu}{e}\right)\right\}$ et donc l'intersection entre les isoclines se fait sur la partie descendante de l'isocline des proies et donc l'équilibre est stable. Par contre, l'augmentation de la richesse nutritive du milieu se traduit par un déplacement vers la droite du sommet de l'isocline des proies. Dès que ce sommet traverse la droite $\left\{x = g^{-1}\left(\frac{\mu}{e}\right)\right\}$, l'intersection des isoclines se fait sur la partie croissante de celle des proies et l'équilibre est alors instable. Ceci montre de manière générale qu'une augmentation de la richesse nutritive du milieu peut déstabiliser un système.

Comme nous l'avons expliquer auparavant, ce paradoxe de l'enrichissement n'est pas toujours observé. Un des arguments avancés pour expliquer cette absence de destabilisation par enrichissement porte sur l'expression de la réponse fonctionnelle, qui pourrait dépendre de la densité des prédateurs. En effet, un calcul semblable à celui que nous venons de détailler, montre que la dépendance en y de g peut diminuer la valeur de la trace de la matrice jacobienne. Par ailleurs, géométriquement, cette hypothèse de prédateur densité dépendance de g se traduit par le fait que l'isocline des prédateurs $\left\{(x; y)\,;\, g\,(x; y) = \frac{\mu}{e}\right\}$ n'est plus verticale.

D'un point de vue écologique, cet aspect a largement été étudié par Arditi et ses collaborateurs. En 1989, Arditi et ses collaborateurs (Arditi *et col.*, 1991b) ont réalisé une expérience permettant de discriminer la formulation de la réponse fonctionnelle en comparant les observations aux résultats qualitatifs fournis par les modèles de Rosensweig-Mac Arthur dans le cas de réponse fonctionnelle dépendant uniquement de x (proie dépendance) et celui où elle dépend de x/y (ratio-dépendance). En d'autres termes, si on peut légitimement penser qu'en toute généralité, la réponse fonctionnelle est une fonction de deux variables $(x; y)$, une approximation par une fonction d'une seule variable serait meilleure en choisissant la variable x/y que la variable x. Evidemment, la validité de cette approximation n'est pas toujours bonne et les auteurs précisent qu'en milieu homogène, on peut admettre la proie dépendance. Cette discrimination entre les deux formulations est argumentée au moyen d'une expérience originale de chémostats montés en série pour lesquels la valeur du prédateur (dans ce cas, ce sont des cladocères) à l'équilibre se comporte de façon différentes pour chaque formulation. La proie-dépendance prévoit un équilibre positif dans le premier chémo-

stat et un équilibre nul dans les suivants. Selon la ratio-dépendance, les valeurs d'équilibres suivent celles d'une suite géométrique décroissante. L'expérience est réalisée avec deux types de cladocères. L'un peut nager partout et correspond à une situation homogène. Le second nécessite un support pour se fixer et reste près des parois, correspondant à une situation hétérogène. Les résultats observés sont en accord avec les prédictions. Par ailleurs, une autre série d'expérience est réalisée en forçant le premier type de prédateur à rester dans une région bornée, le mettant ainsi dans une situation hétérogène et le second type de prédateur est mis artificiellement dans une situation homogène. Les résultats montrent encore que le cas homogène est en accord avec le modèle proie-dépendant tandis que le cas hétérogène est en accord avec la ratio-dépendance. D'autres travaux ont suivi (Berryman, 1992, Ginzburg et Akçakaya, 1992, Arditi et Saïah, 1992) expliquant les intérêts théoriques de la ratio-dépendance.

Prise en compte de l'hétérogénéité spatiale L'hétérogénéité spatiale modifie fortement la structure des modèles de prédation, notamment la réponse fonctionnelle (**Poggiale, 1998c**). Il nous a semblé intéressant de fournir un mécanisme à la réponse fonctionnelle ratio-dépendante. Comme l'indiquaient les travaux précédents sur ce sujet, celles-ci se produit en milieu hétérogène. Dans (**Poggiale et col., 1998**), nous fournissons un modèle visant à expliciter le mécanismes recherché. Les hypothèses sont les suivantes :

- le milieu est hétérogène, composé d'un refuge pour la proie et d'un site où le prédateur consomme la proie,

- la prédation est un processus rapide, les proies accesibles sont rapidement consommées, le refuge sert de réservoir,

- la réponse fonctionnelle utilisée à courte échelle de temps est proie-dépendante (le site de prédation est supposé homogène).

Avec ces hypothèses, on montre au moyen de la méthode d'agrégation, qu'à longue échelle de temps, la réponse fonctionnelle est ratio-dépendante. Sur le plan mathématique, il faut noter que dans cet exemple, un développement à l'ordre 1 en ε de la variété centrale est nécessaire. Du point de vue écologique, cet exemple illustre comment la ratio-dépendance peut émerger des hypthèses décrites ci-dessus, à partir d'un modèle proie-dépendant.

Par ailleurs, en milieu hétérogène, la forme générale du modèle de Rosenzweig-Mac Arthur fait appel à des hypothèses plus forte qu'en milieu homogène. Dans (**Michalski et col., 1997**), nous construisons un modèle sur deux sites où sur chacun d'eux, le modèle de Rosenzweig-Mac Arthur est utilisé. Encore une

fois, nous supposons que des échelles de temps différentes sont associées aux différents processus : le déplacement entre les sites est rapide par rapport aux processus démographiques. L'objectif de ce travail est de montrer que les comportements de migration (comportement agrégatif du prédateur sur le site où il y a des proies par exemple) modifient la structure du modèle, et on obtient une structure générale de la forme suivante :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= xf(x) - G(x;y)\,xy \\ \frac{dy}{dt} &= H(x;y)\,xy - \mu(y)\,y \end{aligned}$$

en partant localement (sur chaque site) d'un modèle de la forme 21. Ici, $G(x;y)\,x$ est appelé l'*impact* d'un prédateur sur la densité des proies par unité de temps. Il n'est pas seulement du à la réponse fonctionnelle, mais prend en compte l'effet sur la biomasse de la proie que produit la présence du prédateur en forçant la proie à migrer sur un site puits par exemple. $H(x;y)\,x$ conserve la dénomination de réponse numérique qui n'est pas contradictoire avec celle introduite par Salomon. Elle caractérise la production unitaire de biomasse de prédateur par unité de temps induite par la présence de la proie. Elle n'est généralement pas proportionnelle ni à l'impact, ni à la réponse fonctionnelle. De plus, elle n'est pas seulement due à la consommation de proie, mais peut être également due au fait que le prédateur se déplace en fonction de la densité des proies sur des sites où sa mortalité n'est pas la même. Enfin, ce travail illustre également comment la méthode d'agrégation de variables permet de construire des modèles prenant en compte ces différents processus qui interagissent de manière complexe, en se basant sur le niveau individuel où les interactions peuvent s'avérer plus simples à appréhender.

Du modèle prédateur proie au réseau trophique Afin de pouvoir décrire les flux de matière au sein d'un écosystème, il est nécessaire de passer d'un modèle de prédation à deux populations à celui d'un réseau trophique. Actuellement, nous avons travaillé plus précisément sur des chaînes trophiques. De nombreux travaux s'attachent à décrire la dynamique des modèles de chaines trophiques à trois maillons (Boer, 2000) dans lesquels plusieurs échelles de temps interviennent. Malgré les simplifications mathématiques que fournissent ces différences d'échelle de temps, la dynamique des chaînes trophiques peut s'avérer très complexes (oscillations, présence d'attracteurs étranges). Dans (**Kooi et col., 1998**), nous étudions une chaîne trophique à trois niveau dans un milieu

fermé d'une part et en chemostat d'autre part. Dans le cas du milieu fermé, la dynamique reste simple en raison notamment d'une intégrale première fournie par la biomasse totale, qui est constante. Au moyen de simulations numériques, nous avons montré que l'augmentation du taux de dilution pouvait provoquer des oscillations dans le cas du chemostat, ce qui est conforme au paradoxe de l'enrichissement. Ce travail constituait un premier pas et nous a montré les problèmes que posait l'omission dans le modèle d'un terme de recyclage de la matière. Dans (**Kooi et col., soumis**), nous prenons en compte ce recyclage du à des processus métaboliques, dans le cas du chemostat. Nous fournissons une analyse détaillée du diagramme de bifurcation, significatif de ce que peut générer ce genre de modèle. Ces travaux sont essentiellement numériques. Une étude analytique approfondie est en cours. Elle devrait permettre de mettre en évidence l'existence d'oscillations de type relaxation. Des travaux expérimentaux (Fussman *et col.*, 2000) visent à vérifier empiriquement certains aspects qualitatifs des diagrammes de bifurcations obtenus.

Comportement agrégatif et distribution idéale libre dans les systèmes hôtes parasitoïdes Les modèles hôtes - parasitoïdes sont, du point de vue mathématique, formulés comme des modèles prédateurs proies : une population est exploitée par la seconde. L'agrégation des parasitoïdes sur leurs hôtes est un phénomène couramment observé et l'impact de ce phénomène sur la stabilité des systèmes a stimulé un grand nombre de travaux (Ives, 1992, Klopfer et Ives, 1997). Dans (**Bernstein et col., 1999**), nous nous sommes intéressés à un type de comportement des parasitoïdes qui conduit à ce qu'on appelle la *distribution idéale libre*. Cette distribution est obtenue lorsqu'un parasitoïde ne quitte un site que lorsque le gain sur ce site, est inférieur au gain moyen sur l'ensemble des sites. Ce phénomène ne peut donc se produire que si l'individu à une bonne connaissance globale du milieu. Cette hypothèse peut être vérifiée par exemple si les déplacements sont assez rapides pour permettre à l'individu "d'avoir une estimation" du gain moyen. C'est une hyptohèse très forte et dans la réalité, on observe que les parasitoïdes ont un comportement migratoire qui dévie de celui qui conduit à la distribution idéale libre. Nous avons proposé un modèle permettant d'une part d'étudier l'impact de la migration conduisant à la distribution idéale libre sur la stabilité du système et d'autre part, nous avons analysé l'impact de la déviation par rapport à cette distribution. La migration conduisant à la distribution idéale libre est appelée migration optimale. Il faut noter que cette distribution a été observée en écologie marine par exemple pour

certains prédateurs de copépodes (Giske *et col.*, 1997).

Pour faire cette étude, on considère un système hôte-parasitoïde sur trois sites. Cette configuration sur trois sites est la configuration minimale qui permet à un individu qui quitte un site d'avoir un choix à faire pour son déplacement. Nous montrons dans ce travail que dans le cas où tous les individus effectuent une migration optimale, celle-ci n'a pas d'influence sur la stabilité. Ce résultat ne dépend pas de la réponse fonctionnelle choisie. Par ailleurs, dans le cas d'une réponse fonctionnelle de type Holling II, on montre que la moindre déviation par rapport à la migration optimale tend à destabiliser le système et l'augmentation de la déviation diminue l'effet destabilisateur des migrations.

Migrations nychtémérales Les migrations nychtémérales sont celles qu'effectue quotidiennement le zooplancton par exemple, qui monte à la surface le soir pour consommer le phytoplancton produit au cours de la journée et qui redescent au lever du jour pour se mettre à l'abri des prédateurs dans les eaux plus sombres. Le rôle de ces migrations sur *i*) la stabilité du système et *ii*) le cycle de la matière organique sont des problèmes ouverts. La méthode fournie dans (**Poggiale et Auger, 1996**) permet d'aborder le problème si on simplifie le système en considérant que la couche euphotique est un site et que la couche sub-euphotique en est un autre. Cependant, pour se faire idée plus précise du rôle des migrations sur le cycle de la matière organique, on peut utiliser un modèle plus adapté fondé sur celui décrit dans (Andersen et Nival, 1991) par exemple. Partant de ce travail, nous proposons de baser l'étude sur un modèle présenté dans (Madani, 2001). Il se présente sous la forme générale suivante :

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= r\left(I\right)\left(1-\frac{P}{K}\right)-\frac{\alpha P Z}{1+\beta P} \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= -v\left(z;t\right)\frac{\partial Z}{\partial z}+Z\left(e\frac{\alpha P}{1+\beta P}-\mu\right) \end{aligned}$$

où z désigne la profondeur ($z=0$ correspond à la surface et l'axe des z est orienté positivement en direction du fond), $P\left(z;t\right)$ et $Z\left(z;t\right)$ désignent les abondances de phytoplancton et de zooplancton à la profondeur z à l'instant t. $r\left(I\right)$ est le taux de croissance du phytoplancton, il dépend de l'irradiance lumineuse I de la façon suivante :

$$r\left(I\right)=r_{\max}\frac{I}{K_I+I}$$

L'irradiance lumineuse décroît exponentiellement avec la profondeur et son amplitude maximale oscille avec le temps. On peut la formulé par (Andersen et

Nival, 1991) :

$$I = I(z;t) = 750\left(1 + \sin\left(\frac{2\pi t}{16} - \pi\right)\right)\exp(-\gamma z)$$

$v(z;t)$ est la vitesse de migration. Elle est positive le jour (les organismes descendent) et négative la nuit (remontée). Les hypothèses biologiques qui lui sont associées sont :

- la descente se fait en fonction de la lumière; plus précisément, la vitesse de descente est proportionnelle au gradient de lumière :

$$v_d(z;t) = v_1\frac{\partial I}{\partial t}$$

- la remontée est davantage influencée par le phytoplancton; les organismes zooplanctoniques remontent vers la surface et ralentissent lorsqu'ils rencontre du phytoplancton :

$$v_r(z;t) = v_{r,\max}\frac{1}{1+\delta P}\sin(\omega t + \varphi_0)$$

Les autres termes sont ceux d'un modèle prédateur proie classique : la croissance du phytoplancton est logistique, la réponse fonctionnelle est un fonction de Holling de type II, la réponse numérique est proportionnelle à la réponse fonctionnelle avec un coeffcient de conversion de biomasse phytoplanctonique en biomasse zooplanctonique e et la mortalité du zooplancton est linéaire.

Ce travail en cours est, pour l'instant, basé sur une étude numérique effectuée dans le cadre d'un stage de DEA (Stéphane Madani) réalisé en 2001 sous ma direction. Le schéma numérique utilisé est celui de Sweby (1984). Il permet de faire l'hypothèse de conditions initiales présentant un pic d'abondance du zooplancton autour d'une profondeur donnée et limite considérablement la diffusion numérique et les oscillations engendrées par cette diffusion numérique.

La condition initiale correspond à des profils de phytoplancton et de zooplancton observés et décrit dans (Andersen et Nival, 1991) . Les conditions aux bords sont des conditions de flux nul en surface et à 600 mètres (Neuman). Les simulations numériques sont effectuées en régime asymptotique.

L'objectif de ce stage est de comparer le modèle à celui obtenu sans vitesse de migration. Le premier résultat montre que, dans ce dernier cas, les biomasses totales de phytoplancton et de zooplancton, intégrées sur la colonne d'eau varient autour d'un équilibre avec une faible variance alors qu'ne présence de migrations nychtémérales, ces abondance totales présentent des oscillations caractéristiques des systèmes prédateur-proie. Ce résultat apporte un premier élément

de réponse à la question portant sur le rôle des migrations sur la stabilité du système. Le second résultat répond plutôt à la question concernant les bilans de matière. En effet, les simulations montrent que la biomasse totale de phytoplancton intégrée sur la colonne d'eau et sur le temps de simulation sont plus fortes (d'un facteur 4 environ) en présence des migrations nychtémérales qu'en leur absence. Pour connaître de manière plus satisfaisante l'effet des migrations sur le bilan de matière, il faut améliorer le modèle de sorte à donner la relation entre biomasse de phytoplancton et bilan de matière. Cela passe notamment par l'addition de termes métaboliques dans le modèle. Ce travail est envisagé en collaboration avec V. Andersen.

Par ailleurs, même si l'on est amené à simplifier un peu la formulation du modèle général présenté ici, il serait intéressant d'appliquer la méhode d'agrégation de variables en admettant que la migration journalière est un processus plus rapide que les processus démographiques. Le théorème de persistence de variétés invariantes normalement hyperboliques pour un semi-flot dans un espace de Banach devrait permettre de faire cette réduction. Celle-ci aboutirait à un modèle à deux équations différentielles ordinaires dont les variables d'état (macro-variables) seraient les biomasses totales de phytoplancton et de zooplancton. L'étude en serait alors grandement facilitée et le rôle des migrations pourraient être mieux compris.

3.2 La diagenèse précoce dans les sédiments marins - Les processus biogéochimiques

La diagenèse précoce est l'ensemble des processus physiques, chimiques et biologiques qui interviennent dans la dégradation et la préservation de la matière organique sédimentaire. Le point de vue choisi dans les travaux décrits ici concerne l'étude des interactions entre les cycles des éléments, notamment celui de l'azote, et les organismes vivants dans les sédiments marins, au moyen de la modélisation. Un aperçu relativement complet des modèles de diagenèse précoce est fourni dans (Boudreau, 1997). Afin de situer mes travaux, je présente brièvement un panorama incomplet de la modélisation dans ce domaine.

L'un des premiers modèles de diagenèse précoce, l'équation de Berner, a été publié en 1980 (Berner). Cette équation est une équation aux dérivées partielles de type réaction-diffusion-advection. Elle s'écrit :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D\frac{\partial^2 C}{\partial z^2} - v\frac{\partial C}{\partial z} - kC \tag{22}$$

où C est la concentration d'un composé organique, z est la profondeur dans le sédiment ($z = 0$ est l'interface eau-sédiment et l'axe des z est orienté positivement vers le fond). D est le taux de diffusion, v est la vitesse de sédimentation et k est le taux de dégradation du composé. Une multitude de conditions initiales et de conditions de frontières ont été étudiées. Le livre de synthèse de Boudreau (1997) présente un ensemble de méthodes permettant de résoudre cette équation dans de nombreux cas, que ce soit analytiquement ou numériquement. Depuis, de nombreux modèles ont été proposés en se basant sur l'équation de Berner, dans lesquels on considère différents types de matières organiques plus ou moins réfractaires et différents éléments (oxygène, azote, ...) qui intéragissent de façon non linéaire. Par exemple, Soetaert et ses collaborateurs (1996) présentent un modèle dont les variables d'état sont deux composés organiques de labilités différentes, l'oxygène, le nitrate, l'ammonium et un équivalent oxygène qui représente un ensemble d'accepteurs d'électrons potentiels moins efficaces que les précédents. Les processus pris en compte dans ce modèle sont la minéralisation oxique, la réduction des nitrates, la minéralisation anoxique, l'ammonification des nitrates et l'oxydation des substances réduites. Les équations de ce modèles sont de la forme :

$$\frac{\partial\left(\phi C\right)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial z}\left[-D\frac{\partial\left(\phi C\right)}{\partial z} + v\phi C\right] + \sum \text{Réactions}$$

où les notations sont celles décrites pour l'équation de Berner ci-dessus et ϕ est la porosité. Dans (Soetaert *et col.*, 1996), la porosité est une exponentielle décroissante de la profondeur. Les termes de réaction sont donnés par les équations de la cinétique chimiques et traduisent des processus de type Michaelien. Par exemple, la minéralisation oxique et la réduction des nitrates sont données par les équations :

$$\begin{aligned}
\text{Minéralisation oxique} &= R_{\min,i}\frac{O}{K_{s,O_2} + O}C_i \\
\text{Réduction des nitrates} &= R_{\min,i}\frac{NO_3}{K_{s,NO_3}^{\min\, anox} + NO_3}\left(1 - \frac{O_2}{K_{in} + O_2}\right)C_i
\end{aligned}$$

où $R_{\min,i}$ désigne le taux maximale de minéralisation oxique pour le composé C_i, O désigne la concentration en oxygène, NO_3 est celle du nitrate, $K_{S,A}$ est la constante de demi-saturation dans la dégradation par A où A est soit l'oxygène ($A = O$) soit le nitrate ($A = NO_3$). K_{in} est la constante d'inhibition de la réduction des nitrates due à l'oxygène.

Dans cette famille générale de modèle, les organismes vivants ne sont pris en compte qu'à travers l'effet moyen qu'ils produisent sur la matière organique.

Par exemple, les processus de bioturbation (voir le paragraphe consacré à ces processus pour la définition) sont représentés par une partie du coefficient de diffusion D et une partie de la vitesse de sédimentation v. Par ailleurs, les vitesses de dégradation ne prennent pas en compte explicitement les organismes moteurs de cette dégradation, à savoir les populations bactériennes. Dans le cas d'une étude de la dégradation en régime stationnaire, on peut sans doute admettre que ces modèles fournissent une bonne approximation de la réalité. Par contre, si on veut étudier le rôle d'une perturbation du milieu, on doit être en mesure de modéliser l'effet de cette perturbation sur la communauté benthique. C'est l'un des objectifs majeurs des travaux de modélisation sur la diagenèse précoce que nous développons au Laboratoire d'Océanographie et de Biogéochimie.

Cette section comporte deux parties. La première décrit les travaux effectués sur la bioturbation, la seconde traite des processus microbiens.

3.2.1 La bioturbation

La bioturbation peut être définie comme l'ensemble des déplacements produits par l'activité des organismes macro et méiobenthiques à l'intérieur des sédiments non consolidés et des sols. Ce phénomène modifie sensiblement les propriétés physiques et chimiques du milieu. Le remaniement sédimentaire a un effet sur la structure physique du sédiment, par exemple sur la porosité. Il modifie les coefficients de remise en suspension dans la colonne d'eau et donc agit sur les flux de matière. De plus, en créant des structures biogènes, il augmente l'hétérogénéité du milieu et crée des micro-niches permettant à des processus bactériens aérobies de se faire en profondeur par exemple. L'impact de ce remaniement sur les flux et la dégradation de la matière organique doit être quantifié.

Nous avons proposé (**François et col., 1997**) un modèle de bioturbation fondé sur le comportement de remaniement des organismes macrobenthiques. En 1995, quatre groupes fonctionnels, correspondant à 4 types de remaniements sédimentaires étaient décrits dans la littérature :

- les biodiffuseurs sont des organismes dont le déplacement apparemment aléatoire produit un remaniement semblable à celui qu'impliquerait la diffusion;

- les convoyeurs vers le bas consomment de la matière en surface et l'excrètent en profondeur;

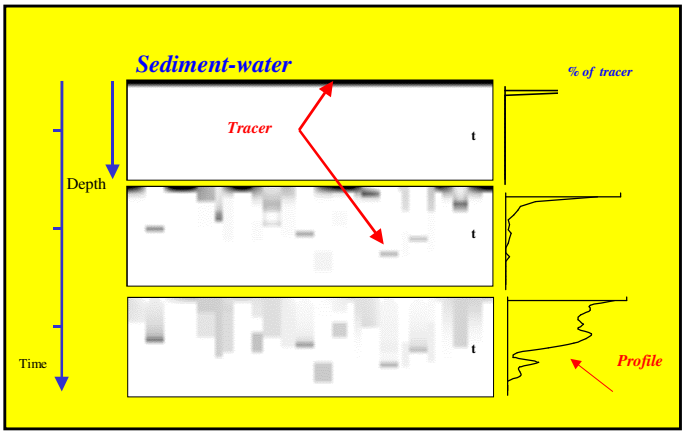

Figure 10: Résultat de la simulation de l'évolution d'un marqueur particulaire inerte (luminophores) sous l'action d'une communauté macrobenthique.

- les convoyeurs vers le haut ingèrent la matière en profondeur et l'excrètent en surface; ils créent ainsi des cavités en profondeur dans lesquels la matière fraîche peut tomber;

- les régénérateurs ont un comportement en deux étapes : ils ont tout d'abord un comportement de biodiffuseurs rapides lorsqu'ils arrivent sur un emplacement dans le sédiment et lorsqu'ils en repartent, leur déplacement produit l'effet de convoyeurs.

Le modèle que nous avons proposé (**François et col., 1997**) s'appuie sur ces groupes fonctionnels, dont l'impact sur le remaniement d'un traceur inorganique particulaire inerte (des luminophores) a été modélisé dans chacun des 4 cas, pour quantifier le remaniement effectué par une communauté macrobenthique. Du point de vue mathématique, ce modèle est un réseau d'équations différentielles linéaires couplées. En effet, le sédiment est considéré comme un boîte que nous avons découpée en petits cubes dans lesquels les processus sont décrits en détails et traduit dans le formalisme différentiel (figure 10).

Ce modèle, qui a permis de quantifier les remaniements effectués par *Nereis diversicolor* et *Ruditapes decussatus* (**François et col., 2001**), a également permis de mettre en évidence un nouveau groupe fonctionnel appelé *galeries-diffuseur*. Ce nouveau type de remaniement a pu être interprété en terme de comportement chez *Nereis diversicolor*.

En se basant sur le fait que Nereis virens a le même comportement de bio-

turbation que *Nereis diversicolor*, nous avons appliqué le modèle des galeries-diffuseurs pour quantifier le remaniement engendré par *Nereis virens* à différentes températures, entre 6°C et 18°C. Les résultats montrent un pic d'activités pour une température proche de 13°C (**Ouellete et col., soumis**).

Actuellement, nous essayons de comprendre comment les interactions individuelles affectent les comportements de bioturbation et de quantifier la dépendance en densité des processus qui caractérisent chaque groupe fonctionnel.

3.2.2 Les processus microbiens et les modèles biogéochimiques

Comme nous l'avons noté dans l'introduction de cette section, les modèles biogéochimiques de la diagenèse précoce ne prennent généralement pas en compte la dynamique des populations bactériennes qui sont à l'origine de la dégradation de la matière organique. L'intégration de cette dynamique dans les modèles diagénétiques trouvent deux applications qui me semblent intéressantes :

- une perturbation, par exemple un dépôt d'hydrocarbures à l'interface eau sédiment, peut affecter la communauté microbienne en place et modifier les potentialités de dégradation;

- les modifications locales comme la formation de micro-niches aérobies dans une zone anaérobie en profondeur par exemple, induites par la bioturbation, affectent les métabolismes bactériens et à travers eux la dégradation de la matière organique.

Les travaux présentés ici sont en cours et n'ont pas donné lieu à publication. Ils portent sur la quantification au moyen de la modélisation de l'impact de la bioturbation sur la dégradation de la matière organique. Deux exemples particuliers sont traités :

- l'effet des biodiffuseurs sur le devenir de biomarqueurs lipidiques (en collaboration avec V. Grossi et S. Caradec); la bioturbation entaîne un mélange permanent des premiers centimètres de sédiment. Nous essayons de quantifier l'effet de ce mélange sur la vitesse de dégradation de certains composés lipidiques naturels ou de nature anthropique,

- l'effet d'oscillations du potentiel d'oxydo-réduction dans les conditions d'oxygénation du sédiment sur le cycle de l'azote (en collaboration avec F. Gilbert). La bioturbation crée des alternances de conditions aérobies et anaérobies dans les couches superficielles du sédiment. Ces oscillations influencent les conditions d'expressions des métabolismes bactériens et par voie de con-

séquences la dégradation de la matière organique. Nous proposons un modèle biogéochimique simulant les principaux processus qui interviennent dans le cycle de l'azote. Nous focaliserons notre étude sur l'effet des oscillations sur les voies d'utilisation du nitrate.

La prise en compte du compartiment biologique dans les modèles nécessite une bonne connaissance des communautés microbiennes en place, de leurs fonctions et de leurs potentialités. Dans un premier temps, je décris les travaux entrepris pour analyser la dynamique d'une communauté bactérienne. Le modèle de dynamique de populations bactériennes sera couplé avec le modèle de bioturbation afin d'étudier les interactions entre macro et micro-organismes.

Dynamique et Structure de la communauté microbenthique L'azote qui arrive dans le sédiment sous forme organique subit un ensemble de transformations qui aboutit à diverses formes organiques d'une part et à une minéralisation d'autre part. Cette forme minérale, gazeuse, repart dans la colonne d'eau et elle est alors perdue pour l'écosystème benthique. Les variations des différents composés azotés dans les sédiments sont essentiellement dues aux bactéries. Afin de comprendre les relations entre dynamiques de populations bactériennes et cycle de l'azote, mon équipe d'accueil isole et cultive des bactéries intervenant dans le cycle et compare les mesures d'activités (quantités de nitrates, de nitrites, d'oxide nitreux, d'ammonium, d'azote minéral) à la quantité de bactéries ammonifiantes et dénitrifiantes. Dans ce contexte, mon objectif est de réaliser un modèle de dynamique de populations bactériennes couplé à celle du cycle de l'azote permettant, par exemple, de tester des hypothèses sur les altérations ou les adaptations métaboliques dues à des perturbations du milieu (oscillations rédox, ...). Pour réaliser cet objectif, je me suis intéressé aux méthodes permettant de quantifier les populations bactériennes. Essentiellement deux méthodes sont utilisées au laboratoire :

- l'utilisation de l'outil moléculaire, en analysant certaines partie de l'ADN présent,

- l'utilisation de méthodes chimiques, par exemple en analysant les acides gras phospholipidiques qui composent les membranes des bactéries.

Ces deux approches sont complémentaires *a priori*. Actuellement, mon travail se situe dans le cadre de la première méthodologie. Celle-ci nécessite une quantification de séquences de l'ADN des différentes souches présentes. Une méthode traditionnelle en biologie moléculaire est la réaction en chaîne à la polymérase (PCR) qui permet d'amplifier une séquence choisie de l'ADN afin

d'en avoir suffisamment pour le quantifier. Cette méthode consiste à réaliser une suite de réactions de duplications d'une portion donnée de l'ADN, basées sur l'utilisation de deux amorces délimitant la portion à amplifier. Chaque nouveau brin fabriqué est alors utilisé pour la duplication suivante, générant ainsi une croissance quasi exponentielle de la quantité d'ADN présente.

L'utilisation de cette méthode permet en théorie de quantifier les souches bactériennes présentes, étape indispensable pour se faire une idée de la dynamique de la communauté. Dans le cadre de l'étude du cycle de l'azote, nous avons travaillé sur deux souches bactériennes, l'une étant dénitrifiante, l'autre ammonifiante. La PCR doit permettre d'amplifier les brins d'ADN caractéristique de chacune des deux souches. Cependant, dans la pratique, l'affinité de l'amorce vis-à-vis des deux types d'ADN n'est pas symétrique et les deux souches sont en compétition. On parle alors de PCR compétitive. Cette compétition a pour effet de limiter sensiblement l'augmentation des brins d'ADN qui n'est plus nécessairement exponentielle. Nous proposons un modèle simple décrivant cette compétition en PCR et qui nous permet de quantifier la quantité d'ADN présente initialement dans la PCR. Ce modèle peut se formuler de la façon suivante :

$$\frac{dx_i}{dt} = \frac{a_i x_i}{1 + \sum_{j=1}^{n} b_{ij} x_j} \tag{23}$$

où x_i est la quantité d'ADN de la souche i présente dans la PCR, a_i est le *taux maximal de réplication* et les b_{ij} caractérise l'intensité de la compétition de la souche i sur la souche j. On peut fournir un mécanisme de type enzymatique expliquant la formulation de ce modèle. Par souci de simplification et sans perte de généralité, je donne ici le mécanisme pour une souche. On peut généraliser à n souches de façon immédiate. Considérons une molécule X dans un milieu, en présence d'une enzyme E qui permet de la dupliquer. A chaque rencontre entre une molécule X et une enzyme E, celle-ci se fixe pour former un complexe et elle est libérée après la duplication. On peut schématiser ce processus au moyen de l'équation :

$$E + X \rightarrow_k EX \rightarrow_{k'} E + 2X$$

Pour cette équation de réplication, on peut écrire le système d'équations

différentielles :

$$\begin{aligned}\frac{de}{dt} &= -kex + k'\theta \\ \frac{dx}{dt} &= -kex + 2k'\theta \\ \frac{d\theta}{dt} &= kex - k'\theta\end{aligned}$$

où x est la concentration en X, e est la quantité d'enzymes libres dans le milieu et θ est la quantité de complexes enzymatiques EX. On peut noter que la quantité totale d'enzymes libres et sous forme de complexes $C = e + \theta$ est constante au cours du temps. Par conséquent, le système précédent peut se ramener à deux équations où on remplace partout θ par $\theta = C - e$. Le système réduit s'écrit :

$$\begin{aligned}\frac{de}{dt} &= k'C - (k' + kx)\, e \\ \frac{dx}{dt} &= 2k'C - (2k' + kx)\, e\end{aligned}$$

On montre que rapidement, le nombre d'enzymes s'exprime en fonction de la quantité de molécules X en résolvant $\frac{de}{dt} = 0$, ce qui donne $e = \frac{k'C}{k'+kx}$, ce qui donne en remplaçant dans la seconde équation :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{kCx}{1 + \frac{k'}{k}x} = \frac{ax}{1 + bx}$$

où $a = kC$ et $b = \frac{k'}{k}$. Ce mécanisme peut se généraliser à n molécules et donne le modèle (23). Il a en outre l'avantage de donner une interprétation des paramètres du modèle proposé en fonction des paramètres inhérents aux processus enzymatiques. Si C est assez grand, on peut admettre l'approximation par le modèle linéaire sur une période de temps finie.

Dans la pratique, on prélève dans la culture un échantillon d'ADN qu'on amplifie par la PCR. Le modèle s'utilise de lamanière suivante : on connaît la quantité d'ADN pour chaque souche en fin d'utilisation de la PCR, c'est-à-dire $x_i\,(t_{final})$. On recherche alors les conditions initiales $x_i\,(0)$ qui donnent ces valeurs finales, ce qui caractérise la structure en abondance de la communauté bactérienne dans la culture.

Quantification du rôle d'organismes biodiffuseurs sur la dégradation de composés lipidiques Comme nous l'avons suggéré dans le texte concernant la bioturbation, celle-ci affecte la vitesse de dégradation de la matière

organique. Une méthode empirique d'analyse de l'impact de la bioturbation sur la dégradation de la matière organique consiste à déposer des galettes d'une matière organique choisie, à la surface de carottiers dont certains seulement contiennent des organismes macrobenthiques. Supposons que la dégradation soit linéaire en l'absence de bioturbation. Le modèle est alors :

$$\frac{dC}{dt} = -kC$$

dont la solution est $C(t) = C(0)\exp(-kt)$. La détermination de k peut alors être effectuée en déterminant la pente de la droite $\ln(C(t)/C(0)) = -kt$. En présence d'organismes biodiffuseurs, le modèle devient :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D\frac{\partial^2 C}{\partial z^2} - kC$$

avec comme conditions initiales $C(z,0) = \delta_0(z)$ c'est-à-dire que dans ce cas, la matière organique est concentrée à l'interface eau-sédiment, dans la galette. Pour les conditions de frontière :

- en surface, on peut considérer dans le contexte expérimental que le flux de matière est nul :

$$\left(\frac{\partial C}{\partial z}\right)_{z=0} = 0$$

- en profondeur, on peut par exemple considérer un flux nul à la profondeur infinie :

$$\left(\frac{\partial C}{\partial z}\right)_{z=+\infty} = 0$$

Dans ce cas, la solution de l'équation différentielle peut se calculer par exemple en utilisant la transformation de Laplace et donne :

$$C(z;t) = \frac{1}{\sqrt{\pi Dt}}\exp\left(-\frac{z^2}{4Dt} - kt\right)$$

Cependant, on sait que la bioturbation agit seulement sur les premiers centimètres et limite donc la diffusion à un intervalle de profondeur $[0;L]$. La condition de frontière en $z = L$ peut être une condition de flux nul :

$$\left(\frac{\partial C}{\partial z}\right)_{z=L} = 0$$

De plus, la galette a une certaine épaisseur z_0, donc les conditions initiales doivent être formulée de la façon suivante :

$$C(z;0) = \begin{cases} C_0 \text{ si } z \in [0;z_0] \\ 0 \text{ si } z \in]z_0;L] \end{cases}$$

Dans ce cas, on peut intégrer l'équation différentielle par la méthode de séparation des variables; on suppose que $C(z;t) = Z(z)T(t)$. La solution s'écrit sous forme de série :

$$C(z;t) = \frac{z_0 C_0 \exp(-kt)}{L} + \sum_{n=1}^{+\infty} \frac{2C_0}{n\pi} \sin\left(\frac{n\pi z_0}{L}\right) \cos\left(\frac{n\pi z}{L}\right) \exp\left(-D\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 t - kt\right)$$

Notons que dans le second cas, on peut estimer la constante de dégradation k par le procédé que nous décrivons ici. Posons :

$$\overline{C}(t) = \int_0^L C(z;t)\,dz$$

La fonction $\overline{C}(t)$ désigne la quantité totale de matière dans la colonne sédimentaire entre l'interface eau-sédiment et la profondeur L. Sa variation au cours du temps est donnée par :

$$\frac{d\overline{C}}{dt} = \int_0^L \frac{\partial C}{\partial t} dz = D\int_0^L \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} dz - k\int_0^L C(z;t)\,dz$$

$$= D\left(\left(\frac{\partial C}{\partial z}\right)_{z=L} - \left(\frac{\partial C}{\partial z}\right)_{z=0}\right) - k\overline{C} = -k\overline{C}$$

donc $\overline{C}(t) = \overline{C}(0)\exp(-kt)$. La constante de dégradation est alors la pente de la droite $\ln\left(\overline{C}(t)\right) = -kt + \ln\left(\overline{C}(0)\right)$. L'estimation du paramètre D a été faite en pratique en utilisant des profils de marqueurs particulaires inertes (les luminophores). Les constantes de dégradation k déterminées par S. Caradec et V. Grossi ont des valeurs comprises entre celles obtenues dans des conditions aérobie stricte et anaérobie stricte. Ce résultat illustre le fait que les oscillations rédox ont un impact sur la réactivité des lipides.

Oscillations rédox Une expérience a été réalisée en laboratoire par F. Gilbert et V. Grossi (U.M.R. C.N.R.S. 6535), pour étudier le rôle des oscillations rédox sur le cycle de l'azote. En condition anaérobie stricte, les résultats montrent une production stable d'ammonium dans le sédiment et une augmentation de sa concentration dans l'eau surnageante. Les concentrations de nitrate et de nitrite chutent, limitant ainsi l'activité dénitrifiante. En condiction aérobie, l'ammonium est nitrifié rapidement, conduisant ainsi à une forte concentration de nitrate dans l'eau surnageante. Cependant, la dénifrication est inhibée par l'oxygène. Dans le cas d'oscillations des conditions d'oxygénation, on observe

une augmentation de la réponse de l'activité des populations bactériennes impliquées dans le cycle de l'azote, réponse qui varie avec le temps. La modélisation de ces oscillations peut permettre dans un premier temps d'évaluer par exemple l'impact de la période des oscillations sur l'augmentation de l'activité des bactéries. En prenant en compte les processus métaboliques des bactéries dans un tel modèle, on pourrait également tester des hypothèses d'évolution de ces métabolismes et de phénomènes d'adaptation.

4 Conclusion - Perspectives

Les travaux publiés auxquels j'ai participé traitent tous plus ou moins de l'impact de l'hétérogénéité de l'environnement et des comportements sur les relations trophiques. La relation prédateur - proie me semble en effet être un processus écologique fondamental dans le devenir de la matière puisqu'elle définit les flux de matière à l'intérieur du réseau trophique et représente alors un rôle majeur du monde vivant sur les cycles des éléments biogènes. Les articles sur les systèmes prédateurs proies s'inscrivent clairement dans ce contexte (Auger *et col.*, 1995, Bernstein *et col.*, 1999, Kooi *et col.*, 1998, Kooi *et col.*, soumis, Michalski *et col.*, 1997, Poggiale *et col.*, 1998). L'hétérogénéité proprement dite est vue comme un facteur qui introduit des différences d'échelles entre les processus. Toujours dans le contexte des relations trophiques, les travaux (Auger *et col.*, 1999, Auger *et col.*, 2000, Poggiale *et col.*, 1995, Poggiale *et col.*, 1996, Poggiale, 1998a) fournissent des supports théoriques permettant d'intégrer l'hétérogénéité dans les modèles tout en conservant la possibilité de les exploiter sur le plan mathématique. J'ai essayé de montrer au travers de ce manuscrit que des processus de croissance (phytoplancton, population bactérienne), peuvent être également appréhendés à travers l'étude de relations trophiques (par exemple, le substrat est vu comme la proie des bactéries qui le consomment). Précisons toutefois que ce point de vue n'est pas nouveau puisqu'il est déjà sous-jacent aux travaux de Droop et Monod (Droop, 1968, Monod, 1942). Ceci permet notamment de faire émerger la compétition entre les organismes sans la modéliser explicitement (Auger *et col.*, 1996, Poggiale, 1998b).

A l'avenir, il me semble intéressant de poursuivre cette démarche dans deux grandes directions :

- dans la colonne d'eau dans le cadre d'une part de collaborations au sein de mon laboratoire et notamment les membres de l'équipe 1 et d'autre part de collaborations extérieures;

- dans la colonne sédimentaire et à l'interface eau-sédiment au sein de mon équipe d'accueil.

Les travaux entrepris dans la colonne d'eau visent deux objectifs, fondés sur la même démarche en ce qui me concerne. Le premier est d'améliorer notre compréhension de l'interaction entre des processus (absorption, assimilation, respiration, etc.) à des échelles de temps et d'espace données et des processus (croissance, production de biomasse, etc.) à d'autres échelles. Mes collaborations avec Y. Lagadeuc (Université de Caen) dans le cadre du PNEC d'une part et l'équipe du Pr. Kooijman (Université libre d'Amsterdam, Pays-bas) d'autre part, se situent dans ce contexte. Le second objectif est la réalisation d'un simulateur d'un écosystème marin piloté par ordinateur (projet SEMPO) avec une équipe de Villefranche/Mer (J.L. Gouzé, O. Bernard, INRIA, A. Sciandra, Université Paris VI) et Y. Leredde (UMR 6535).

En ce qui concerne les travaux au sein de mon équipe d'accueil, fondés également sur la même démarche, ils visent à décrire l'évolution de la matière organique dans les sédiments marins. Ma participation concerne d'une part la quantification de l'impact de la macrofaune benthique sur le devenir de la matière organique et d'autre part la quantification du rôle des processus microbiens. Le premier point a déjà donné lieu à des publications dans le cadre notamment de la thèse de F. François (François *et col.*, 1997, François *et col.*, 2001). C'est grâce au modèle développé dans ces articles que nous sommes en mesure de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle qui influence les processus microbiens de la dégradation de la matière organique. En effet, ce modèle reproduit les structures biogènes produites par la macrofaune et leur évolution au cours du temps. Dans le cadre d'une collaboration avec F. Gilbert, G. Stora et V. Grossi, nous allons quantifier le rôle des oscillations du potentiel d'oxydo-réduction sur le cycle de l'azote. L'approche de modélisation consiste à prendre en compte des populations bactériennes responsables des processus de dénitrification et d'ammonification notamment, en les considérant comme des "prédateurs" de différents composés azotés. L'efficacité de la "prédation" dépend des conditions aérobie/anaérobie, elles même sous le contrôle de la bioturbation. Ce travail est à la base d'un projet de thèse que nous allons déposé cette année (co direction : P. Auger, Université C. Bernard, Lyon I) et qui se fera principalement dans l'équipe 2 du laboratoire. Cette thèse se situera dans le cadre d'une ACI quantitative financée par le département SDV du CNRS (Collaborations extérieures : M. Creuzé des Chatelliers, F. Mermillod, Université C. Bernard, Lyon I). L'objectif de ce travail sera de réaliser un modèle perme-

ttant de quantifier l'impact des processus microbiens sur le devenir de certains composés organiques (cycle du carbone et de l'azote) en prenant en compte la bioturbation.

Tous ces travaux nécessitent également des développements méthodologiques comme nous l'avons signalé dans la première partie du manuscrit : l'extension de la méthode de réduction des systèmes aux équations aux dérivées partielles est une priorité pour ces aspects méthodologiques. Cette activité se fera en collaboration avec le Pr. O. Arino (Univ. Pau) et une équipe espagnole (Dr. R. Bravo de la Parra, Université d'Alcala, Dr. E. Sanchez, Dr. L. Sanz, Institut Polytechnique de Madrid).

5 Bibliographie

Andersen, V., Nival, P., (1991), A model of the diel vertical migration of zooplankton based on euphausiids, *J. Marine Research*, 49, 153-175.

Arditi R., Saïah, H., (1992), Empirical evidence of the role of heterogeneity in ratio-dependent consumption, *Ecology,* 73 (5), 1544-1551.

Arditi, R., Ginzburg, L.R., Akçakaya, H.R., (1991a), Variation in plankton densities among lakes : a case for ratio-dependent predation models, *The American Naturalist,* 138 (5), 1287-1296

Arditi, R., Perrin, N., Saïah, H., (1991b), Functional responses and heterogeneities : an experimental test with cladocerans, *Oikos,* 60, 69-75.

Arino, O., Sanchez, E., De la Parra, B.R., Auger P., (2000), A Singular Perturbation in an Age-Structured Population-Model, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 60, (2), 408-436.

Arnold, L., (1998), Random Dynamical Systems, *SMM*, Springer-Verlag.

Auger, P., Charles, S., Viala, M., **Poggiale, J.C.**, (2000a), Aggregation and emergence in ecological modelling : integration of the ecological levels, *Ecological Modelling,* 127, 11-20.

Auger, P., **Poggiale, J.C.**, Charles, S., (2000b), Emergence of Individual Behaviour at the population level : effects of density dependent migration on population dynamics, *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Vie,* 323, 119-127.

Auger, P., Chiorino, G., **Poggiale, J.C.**, (1999), Aggregation, emergence and immergence in hierarchically organized systems, *Int. J. General Systems*, 27 (4-5), 349-371.

Auger, P., **Poggiale, J.C.,** (1998), Aggregation and Emergence in Systems of Ordinary Differential Equations, *Mathematical Computer Modelling,* 27, 4, 1-22.

Auger, P., **Poggiale, J.C.**, (1996a), Aggregation and Emergence in Hierarchically Organized Systems : Population Dynamics, *ActaBiotheoretica,* 44, 301-316.

Auger, P., **Poggiale, J.C.**, (1996b), Reduction of complexity and emergence in hierarchically organized systems : population dynamics, *Systems Analysis Modelling Simulation*, 26, 217-237.

Auger, P., **Poggiale, J.C.**, (1996c), Emergence of Population Growth Models : Fast Migration and Slow Growth, *Journal of Theoretical Biology,* 182, 99-108.

Auger, P., **Poggiale, J.C.**, (1995), Emerging properties in population dyna mics with different time scales, *Journal of Biological Systems,* 3 (2), 591-602.

Auger, P.M., (1990), Self-Organization in Hierarchically Organized Systems, *Systems Research,* 7, 4, 221-236.

Barbault, R., (1992), Ecologie des peuplements : structure, dynamique et évolution, Masson.

Bates, P.W., Lu, K., Zeng, C., (2000), Invariant foliations near normally hyperbolic invariant manifolds for semiflows, *Transaction of the American Mathematical Society,* 352, 4641-4676.

Bates, P.W., Lu, K., Zeng, C., (1998), Existence and persistence of invariant manifolds for semiflow in Banach space, *Memoirs of the American Mathematical Society*, 135, number 645.

Benoît E, (1990), Canards et enlacements, *extraits des Publications Mathématiques de l'IHES*, 72, 63-91.

Benoît E, (1983), Systèmes lents-rapides dans R3 et leurs canards, *Astérisque* 109-110, 159-191.

Benoît E, Callot, J.L., Diener, F., Diener, M., (1981), Chasse au canard, *Collection Mathématique,* 31, 32 (1-3), 37-119.

Bernard, O., (1995), Etude expérimentale et théorique de la croissance de *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) soumises à une limitation variable de nitrate, Thèse de l'Université de Pierre et Marie Curie (Paris VI).

Bernstein, C., Auger, P.M., **Poggiale, J.C.**, (1999), Predator Migration decisions, the Ideal Free Distribution and predator-prey dynamics, *The American Naturalist,* 153 (3), 267-281.

Berryman, A.A., (1992), The origins and evolution of predator-prey theory, *Ecology,* 73 (5), 1530-1535.

Boer, M., (2000), The dynamics of tritrophic food chains, Thèse, Université Libre d'Amsterdam.

Boudreau, B.P., (1997), Diagenetic Models and their Implementation, Springer-Verlag.

Brauer, F., Castillo-Chavez, C., (2000), Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology, *TAM 40,* Springer-Verlag.

Bravo de la Parra, R., Sanchez, E., Auger, P., (1997), Time scales in density dependent discrete models, J. of Biological Systems, 5(1), 111-129.

Carr, J., (1981), Applications of Centre Manifold Theory, Springer-Verlag, New-York.

De Feo, O., Rinaldi, S., (1998), Singular homoclinic bifurcations in tritrophic food chains, *Mathematical biosciences,* 148, 7-20.

Dias, P.C., (1996), Sources and sinks in population biology, *Trends in Ecology and Evolution,* 11, (8), 326-330.

Diaz, F., (2000), Evolution saisonnière de la production primaire et des processus d'assimilation-régénération de l'azote dans le Golfe du Lion. Estimation d'un bilan de carbone. Approches *in situ* et modélisation. Thèse, Université de la Méditerranée.

Diener, M., (1983), Canards et bifurcations, dans *Outils et modèles mathématiques pour l'automatique, l'analyse des systèmes et le traitement du signal*, 3, Publication du CNRS, 289-313.

Diener, M., (1981), Etude générique des canards, *Thèse*, Université de Strasbourg.

Dilão, R., Domingos,T., (2000), A general approach to the modelling of trophic chains, *Ecological Modelling,* 132, 191-202.

Droop, M.R., (1968), Vitamin B_{12} and marine ecology. IV. The kinetics of uptake growth and inhibitionin Monochrysis lutheri, *J. Marine Biology Association U.K.*, 48, 689-733.

Dumortier, F., Roussarie, R., (2000), Geometric singular perturbation theory beyond normal hyperbolicity, dans *Multiple Time Scale Dynamical Systems*, Edt. C.K.R.T. Jones and A.I. Khibnik, Springer-Verlag, *IMA 122.*

Dumortier, F., Roussarie, R., (1996), Canard cycles and Center Manifolds, *Memoirs of the American Mathematical Society*, 121, number 577.

Fenichel, N., (1971), Persistence and Smoothness of Invariant Manifolds for Flows, *Indiana University Mathematics Journal,* 21, 3, 193-226

François, F., Gérino, M., Stora, G., Durbec, J.P., **Poggiale J.C.**, (2001), A functional approach of the sediment reworking due to gallery digging macrobenthic organisms : modelling and application with the polychaete Nereis diversicolor, *Marine Ecology Progress Series*, accepté

François, F., **Poggiale, J.C.**, Stora, G., Durbec, J.P., (1997), A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community, *ActaBiotheoretica,* 45, 295-319

Freidlin, M.I., Wentzell, A.D., (1998), Random Perturbations of Dynamical Systems, Springer-Verlag, *Grundlehren des mathematischen Wissenschaften 260*

Fussmann, G.F., Ellner, S.P., Shertzer K.W., Hairston Jr N.G., (2000) Crossing the Hopf Bifurcation in a Live Predator-Prey System, *Science,* Nov. *17*, 1358-1360.

Gardiner, C.W., (1997), Handbook of Stochastic Methods for Physics, Chemistry and the Natural Sciences, Springer-Verlag.

Gilbert, F., Stora, G., Desrosiers, G. ,Deflandre, B., Bertrand, J.C., **Poggiale, J.C.,** Gagné, J.P., (2001), Alteration and release of aliphatic compounds by the polychaete Nereis virens (Sars) experimentally fed with hydrocarbons, *J. Experimental Marine Biology and Ecology,* 256, 2, 199-231.

Ginzburg, L.R., Akçakaya, H.R., (1992), Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems, *Ecology,* 73(5), 1536-1543.

Giske, J., Rosland, R., Berntsen, J., Fiksen, O., (1997), Ideal free distribution of copepods under predation risk, *Ecological Modelling, 95 (1), 45-59.*

Glibert, P.M., Goldman, J.C., (1981), Rapid ammonium uptake by marine phytoplankton, *Marine Biology Letters,* 2, 25-31.

Grimm, V., Wissel, C., (1997), Babel, or the ecological stability discussions : An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion, *Oecologia (Berlin)*, 109, 323-334.

Haken, H., (1983), Synergetics, Springer-Verlag.

Hale, J.K., (1988), Asymptotic behavior of dissipative systems, *Mathematical Surveys and Monographs,* 25, American Mathematical Society, Providence.

Hirsch M.W., Pugh, C.C., Shub, M., (1977), Invariant Manifolds, *Lectures Notes in Mathematics, 583*, Springer-Verlag.

Hoppensteadt, F.C., Peskin, C.S., (1992), Mathematics in Medicine and the Life Sciences, *TAM 10*, Springer-Verlag.

Huffaker, C. B., Shea, K. P., Herman, S. G., (1963), Experimental studies on predation: complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey

interaction, *Hilgardia,* 34, 305-330.

Ives, A.R., (1992), Continuous time models of host-parasitoid interactions, *The American Naturalist*, 140, 1-29.

Iwasa Y., Andreasen V., Levin S., (1987), Aggregation in model ecosystems. I. Perfect Aggregation, *Ecological Modeling*, 37, 287-302

Iwasa Y., Levin S., Andreasen V., (1989), Aggregation in model ecosystems. II. Approximate Aggregation, *Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology*, 6, 1-23

Klopfer, E.D., Ives, A.R., (1997), Aggregation and the coexistence of competing parasitoid species, Theoretical Population Biology, 52, 167-78.

Kooi, B.W., **Poggiale, J.C.**, Auger, P.M., (1998), Aggregation Methods in Food Chains, *Mathematical Computer Modelling,* 27, (4), 109-120

Kooi, B.W., **Poggiale, J.C.**, Auger, P. , Kooijman, S.A.L.M., (soumis), Aggregation methods in food chains with nutrient recycling.

Kooijman, S.A.L.M., (2000), Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems, Cambridge University Press.

Krylov, N., Bogoliubov, N., (1934), The application of methods of nonlinear mechanics to the theory of stationary oscillations, Publication 8 of the Ukrainian Academy of Science, Kiev.

Kuang, Y., (1993), Delay Differential Equations With Applications in Population Dynamics, *Mathematics in Science & Engineering Series*, Academic Press.

Li, M.Y., Muldowney, J.S., (2000), Dynamics of Differential Equations on Invariant Manifolds, *J. Differential Equations*, 168, 295-320.

Luckinbill, L.S., (1974), The effects of space and enrichment on a predator-prey system, *Ecology*, 55, 1142-1147.

Madani, S., (2001), Modélisation de la migration verticale du zooplancton et de son influence sur les flux de matière, Rapport de DEA, Université de la Méditerranée.

May, R.M., (1976), Simple mathematical models with very complicated dynamics, *Nature* 261, 459-469.

May, R.M., (1974), Stability and complexity in models ecosystems, *Monographs in Population Biology,* 6, Princeton University Press.

Mc Cauley, E., Nisbet, R.M., Murdoch, W.W., De Roos, A.M., Gurney, W.S.C., (1999), Large-amplitude cycles of Daphnia and its algal prey in enriched environments, *Nature,* 402, 653-656.

Mc Cauley, E., Murdoch, W. W., (1990), Predator-prey dynamics in environments rich and poor in nutrients, *Nature,* 343, 455-457.

Mc Cauley, E., Murdoch, W.W., Watson, S., (1988), Simple models and variation in plankton densities among lakes, *The American Naturalist,* 132, 383-403.

Michalski, J., **Poggiale, J.C.**, Arditi, R., Auger, P., (1997), Effects of migrations modes on patchy predator-prey systems, *Journal of Theoretical Biology*, 185, 459-474.

Monod, J., (1942), Recherches sur la croissance des cultures bactériennes, Paris, Hermann and Cie.

Morita, Y., (1990), Reaction-Diffusion Systems in Nonconvex Domains : Invariant Manifolds and Reduced Form, Journal of Dynamics and Differential Equations, 2 (1), 69-115.

Moutin, T., Raimbaut, P., **Poggiale, J.C.,** (1999), Production primaire dans les eaux de surface de la Méditerranée occidentale : calcul de la production journalière, *Compte Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Vie,* 322, 651-659.

Muratori, S., Rinaldi, S., (1992), Low and high frequency oscillations in three dimensional food chain systems, *SIAM J. Applied Mathematics*, 52 (6), 1688-1706.

Murray, J.D., (1989), Mathematical Biology, *Biomathematics Texts 19*, Springer-Verlag.

Nicholson, A.J., Bailey, V.A., (1935), The balance of animal populations, *Proc. Zool. Soc. London*, 3, 551-598.

Oksendal, B., (1998), Stochastic Differential Equations, Springer-Verlag

Ouellette, D., Desrosiers, G., Gagné, J.P., Gilbert, F., **Poggiale, J.C.**, Stora, G., Blier, P., Effect of temperature on the in vitro bioturbation activities of the polychaete Nereis virens (Sars), soumis.

Pavé, A., (1994), Modélisation en biologie et en écologie, Aléas.

Perko, L., (1996), Differential Equations and Dynamical Systems, *TAM 7*, Springer-Verlag.

Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G., Hamrin, S.F., (1992), Trophic interactions in temperate lake ecosystems : a test of food chains theory, *The American Naturalist,* 140, 59-84.

Pliss, V.A., Sell, G.R., (2001), Perturbations of normally hyperbolic manifolds with applications to the Navier-Stokes Equations, *Journal of Differential Equations,* 169, 396-492.

Poggiale, J.C., Dauvin, J.C., (2001), Long term dynamics of three benthic *Ampelisca* (Crustacea-Amphipoda) populations from the Bay of Morlaix (western English Channel) related to their disappearance after the Amoco Cadiz oil spill, *Marine Ecology Progress Series*, 214, 201-209

Poggiale, J.C., (1998a), Lotka-Volterra's Model and Migrations : breaking of the well-known center, *Mathematical Computer Modelling*, 27 (4), 51-62.

Poggiale, J.C., (1998b), From Behavioural to Population level : growth and competition, *Mathematical Computer Modelling*, 27, 4, 41-50.

Poggiale, J.C., (1998c), Predator-Prey Models in Heterogeneous Environment : Emergence of Functional Response, *Mathematical Computer Modelling,* 27, 4, 63-71.

Poggiale, J.C., Michalski, J., Arditi R., (1998), Emergence of Donor Control in Patchy Predator-Prey Systems, *Bulletin of Mathematical Biology*, 60 (6), 1149-1166

Poggiale, J.C., Auger, P., (1996), Fast Oscillating Migrations in a predator-prey model, *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 6 (2), 217-226.

Poggiale, J.C., Auger, P.,Roussarie, R., (1995), Perturbations of the Classical Lotka-Volterra System by Behavioural Sequences, *ActaBiotheoretica 43*, 27-39

Pulliam, H.R., (1988), Sources, sinks and population regulation, *The American Naturalist,* 132 (5), 652-661

Renshaw, E., (1991), Modelling Biological Populations in Space and Time, *Cambridge Studies in Mathematical Biology,* Cambridge University Press

Rosenzweig, M.L., (1971), The paradox of enrichment : destabilization of exploitation ecosystems in ecological time, *Science,* 385-387.

Rosenzweig, M.L., Mc Arthur, R.H., (1963), Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions, *The American Naturalist,* 97, 209-223.

Sakamoto, K., (1990), Invariant Manifolds in Singular Perturbations Problems for Ordinary Differential Equations, *Proc. Roy. Soc. Ed., 116 A*, 45-78

Salomon, E., (1949), The natural control of animal populations, Journal of Animal Ecology, 18, (1), 1-35

Sanz, L., Bravo de la Parra, R., (1998), Variables aggregation in time varying discrete systems, *Actabiotheoretica,* 46, 273-297.

Scheffer, M., Rinaldi, S., Kuztnetsov, (2000), Effects of fish on plankton dynamics : a theoretical analysis, Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences,

57 (6), 1208-1219.

Scheffer, M., Rinaldi, S., Kuztnetsov, Y.A., Van Nes, E.H., (1997), Seasonal dynamics of Daphnia and algae explained as a periodically forced predator-prey system, *Oikos,* 80 (3), 519-532.

Scheffer, M., De Boer, R.J., (1995), Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment, *Ecology,* 76 (7), 2270-2277.

Segel, L.A., (1988), On the validity of the steady state assumption of enzyme kinetics, *Bulletin of Mathematical Biology,* 6, 579-593.

Soetaert, K., Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., (1996), A model of early diagenesis processes from the shelf to abyssal depths, *Geochimica Cosmochimica Acta*, 60, 1019-1040.

Sweby, P.K., (1984), High resolution schemes using flux limiters for hyperbolic conservation laws, *SIAM Jour. Numer. Anal.*, 21, 995-1011.

Tilman, D., Wedin, D., (1991), Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass, *Nature,* 353, 653-655.

Volterra, V., (1931), Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie, Gauthier Villars, Paris.

Wiggins, S., (1994), Normally Hyperbolic Invaraint Manifolds in Dynamical Systems, *AMS 105*, Springer-Verlag.