

**MODELES MATHEMATIQUES DE CROISSANCE  
D'UNE ESPECE STRUCTUREE EN DEUX STADES  
DANS UN ENVIRONNEMENT VARIABLE**

Jean-Louis Durand (†) et Claude Lobry<sup>(1)</sup>

(1) *Station Zoologique - URA 716 - B.P. 28 - 06230 Villefranche-sur-Mer*

---

**RESUME**

Les auteurs décrivent les conditions de croissance d'une population structurée en 2 classes d'âge et soumise à des conditions environnementales variables.

La dynamique d'une population structurée en 2 stades est représentée par un système de 2 équations différentielles dépendant explicitement du temps et les variations environnementales sont simulées par 2 jeux de paramètres de ce système.

On montre que pour des conditions environnementales défavorables à la croissance de la population décrite (i.e. qui sont susceptibles de provoquer son extinction), des oscillations suffisamment rapides entre ces deux conditions permettent à la population de croître. La réciproque est également vraie.

**SUMMARY**

The authors describe the growth conditions of a population structured into 2 age classes and bounded by fluctuating environmental conditions.

The dynamics of such a population is modelled by a system of two differential equations depending on time and the environmental fluctuations are simulated by 2 sets of parameters.

It is demonstrated that, although the weather conditions are adverse for the growth of the population (i.e. the population may collapse), some sufficiently swift oscillations between the two environments allow the population to grow. The reciprocal is also true.

## 1 - INTRODUCTION

Il existe assez peu de modèles mathématiques consacrés à la croissance des espèces dans un environnement variable, ce qui se traduit mathématiquement par des équations différentielles (pour les modèles continus que nous envisageons ici) dépendant explicitement du temps. Dans la note [4], il est proposé une méthode permettant d'analyser ce genre de systèmes. Nous appliquons cette méthode à un modèle de population structurée en deux stades (larves et adultes avec coefficient de natalité dépendant de la densité des adultes. Nous montrons que deux conditions environnementales (c'est-à-dire deux jeux de paramètres du modèle) tous deux défavorables à la croissance, peuvent être favorables lors d'oscillations suffisamment rapides entre les deux environnements. La réciproque est également vraie.

Basés sur des considérations mathématiques totalement différentes, nos modèles conduisent à des observations semblables à celles faites dans [3].

## 2 - UN MODELE ELEMENTAIRE DE CROISSANCE D'UNE ESPECE STRUCTUREE EN DEUX STADES

Nous considérons une population structurée en deux stades : par exemple, des larves et des adultes. Nous désignons par  $x$  la quantité de larves et par  $y$  la quantité d'adultes et nous supposons que la dynamique obéit au système différentiel :

$$\begin{aligned}x'(t) &= -A \cdot x(t) + V \cdot y(t) / (E + y(t)) \\y'(t) &= A \cdot P \cdot x(t) - M \cdot y(t)\end{aligned}$$

où  $x'(t)$  et  $y'(t)$  désignent les dérivées par rapport au temps de  $x(t)$  et de  $y(t)$ .

Le coefficient  $P$ , compris entre 0 et 1, est la proportion des larves qui deviennent adultes,  $M$  est la mortalité des adultes et  $V \cdot y / (E + y)$  est une natalité dépendante de la densité des adultes. Pour la simplicité de notre discussion nous supposons que  $A$  et  $E$  sont égaux à 1.

Pour connaître les positions d'équilibre de ce système, il faut résoudre :

$$\begin{aligned}0 &= -x(t) + V \cdot y(t) / (1 + y(t)) \\0 &= P \cdot x(t) - M \cdot y(t)\end{aligned}$$

ce qui donne  $x = y = 0$   
et aussi  $x = (M/P) \cdot y$  ;  $(M/P) \cdot y = V \cdot y / (1 + y)$

qui n'admet de solution possible que si  $M/P$  est plus petit que  $V$ , soit encore  $P \cdot V > M$ . L'examen des valeurs propres du linéarisé du système (où une analyse par isoclines)

permet de connaître la stabilité de ces positions d'équilibre [1]. Une fois les calculs faits, nous concluons à l'existence de deux situations :

Condition 1 :  $P.V < M$  extinction de la population

Condition 2 :  $P.V > M$  existence d'un équilibre stable.

Comme  $V$  est le taux de natalité maximal de la population, approché pour les très faibles valeurs de  $y$ , nous voyons qu'il y a extinction lorsque la mortalité est trop forte et le taux de passage du stade larvaire au stade adulte trop faible.

### 3 - LE MODELE ELEMENTAIRE EN ENVIRONNEMENT VARIABLE

Les conditions environnementales de la population étudiée définissent les valeurs de certains paramètres du système différentiel. Nous désignons respectivement par :

|    |       |       |       |
|----|-------|-------|-------|
|    | $P_1$ | $M_1$ | $V_1$ |
| et | $P_2$ | $M_2$ | $V_2$ |

ces valeurs pour deux états différents de l'environnement. Nous supposons maintenant que l'environnement varie de telle manière que les paramètres oscillent entre les valeurs extrêmes ci-dessus. Ceci peut être traduit par l'existence d'une fonction  $a(t)$  variant entre 0 et 1 telle que les paramètres  $P$ ,  $M$  et  $V$  soient donnés par :

$$\begin{aligned} P(t) &= a(t).P_1 + (1-a(t)). P_2 \\ M(t) &= a(t).M_1 + (1-a(t)). M_2 \\ V(t) &= a(t).V_1 + (1-a(t)). V_2 \end{aligned}$$

Notre population évolue donc selon le système différentiel :

$$\begin{aligned} x'(t) &= -x(t) + V(t) \cdot y(t) / (1+y(t)) \\ y'(t) &= P(t).x(t) - M(t).y(t) \end{aligned}$$

### 4 - LE MODELE ELEMENTAIRE POUR DES FLUCTUATIONS RAPIDES DE L'ENVIRONNEMENT

Nous allons supposer que  $a(t)$  est une fonction périodique, de période  $T$ , qui vaut 0 sur l'intervalle  $0, T/2$  qui vaut 1 sur l'intervalle  $T/2, T$ . Pour une telle fonction les paramètres environnementaux basculent instantanément d'un extrême à l'autre. Une telle fonction peut être, par exemple, une idéalisation d'un cycle jour-nuit.

Les méthodes classiques de "moyennisation" (voir [1] et [2]) permettent d'affirmer que plus T est petit plus l'évolution du système est proche de celle du système obtenu en remplaçant a(t) par la constante 1/2 qui est la moyenne de a(t) sur sa période. Tout se passe comme si on "faisait la moyenne" entre les deux équations extrêmes.

Pour l'équation "moyennisée" la condition de non extinction de la population est :

$$\frac{P1+P2}{2} \cdot \frac{V1+V2}{2} > \frac{M1+M2}{2}$$

Il se trouve que les conditions :

$$\begin{cases} P1.V1 < M1 \\ P2.V2 < M2 \end{cases} \quad \text{et} \quad \frac{P1+P2}{2} \cdot \frac{V1+V2}{2} > \frac{M1+M2}{2}$$

sont compatibles, ainsi que les conditions :

$$\begin{cases} P1.V1 > M1 \\ P2.V2 > M2 \end{cases} \quad \text{et} \quad \frac{P1+P2}{2} \cdot \frac{V1+V2}{2} < \frac{M1+M2}{2}$$

Dans le premier cas, les deux jeux de conditions environnementales sont défavorables à l'espèce, mais une variation assez rapide entre les deux donnera des conditions favorables. Dans le second cas, ce sont les conditions extrêmes qui sont favorables alors que dans le cas d'oscillations assez rapides, il y a extinction. Ce dernier cas possède l'interprétation suivante :

Nous pouvons imaginer que les termes de mortalité M1 et M2 se décomposent en une somme :

$$M1 = \mu1 + E1 \qquad M2 = \mu2 + E2$$

où  $\mu$  représente une mortalité naturelle et E un effort de pêche. Les deux efforts de pêche E1 et E2 peuvent très bien avoir été déterminés de manière à ce que, à l'équilibre, la population soit préservée mais les coefficients peuvent être dans la zone défavorable où des oscillations rapides entre ces deux conditions conduiront à une extinction. Ceci doit être compris comme une mise en garde par rapport aux calculs faits pour des situations "à l'équilibre".

Des techniques de moyennisation un peu plus récente [5] et [6] que celle qui sont exposées dans [1] permettent de montrer que la périodicité de a(t) n'est pas nécessaire aux résultats ci-dessus. Ce qui importe c'est que la moyenne de a(t), sur des intervalles assez petits, soit proche de 1/2. Dans ce cas nous dirons que a(t) "fluctue rapidement".

Que la fonction soit "rapidement" périodique ou "fluctue rapidement", des expériences numériques sont nécessaires pour déterminer la fréquence à partir de laquelle le phénomène est observable.

## 5 - DEUX EXEMPLES

Nous proposons des jeux de paramètres qui satisfont le premier, puis le second système d'inégalités.

### Exemple 1

#### **Conditions environnementales 1 :**

$$x'(t) = -x(t) + 0.9 y(t) / (1+y(t))$$

$$y'(t) = x(t) - y(t)$$

$$V.P = 0.9$$

$$M = 1$$

Disparition

#### **Conditions environnementales 2 :**

$$x'(t) = -x(t) + 1.9 y(t) / (1+y(t))$$

$$y'(t) = 0.6x(t) - 1.2 y(t)$$

$$V.P = 1.14$$

$$M = 1.2$$

Disparition

#### **Oscillations rapides :**

$$x'(t) = -x(t) + 1.4 y(t) / (1+y(t))$$

$$y'(t) = 0.8x(t) - 1.1 y(t)$$

$$V.P = 1.12$$

$$M = 1.1$$

Equilibre durable

### Exemple 2

#### **Conditions environnementales 1 :**

$$x'(t) = -x(t) + y(t) / (1+y(t))$$

$$y'(t) = x(t) - 0.9 y(t)$$

$$V.P = 1$$

$$M = 0.9$$

Equilibre durable

#### **Conditions environnementales 2 :**

$$x'(t) = -x(t) + 0.3 y(t) / (1+y(t))$$

$$y'(t) = 0.3x(t) - 0.08 y(t)$$

$$V.P = 0.09$$

$$M = 0.08$$

Equilibre durable

**Oscillations rapides :**

$$x'(t) = -x(t) + 0.65 y(t) / (1+y(t))$$

$$y'(t) = 0.65x(t) - 0.49 y(t)$$

$$V.P = 0.4225$$

$$M = 0.49$$

Disparition

Les figures 1 à 6 illustrent ce dernier exemple.

## 6 - DISCUSSION

Nous ne prétendons pas décrire ce qui se passe dans la réalité mais nous disons simplement que de tels effets peuvent exister. Si nous cherchons à comprendre quelle est l'origine de ces paradoxes, nous pouvons avancer l'explication suivante. Les études "à l'équilibre" nous renseignent sur le comportement à long terme. Si les fluctuations sont assez rapides pour que les équilibres ne soient jamais atteints ces études ne nous apprennent rien.

Le phénomène que nous avons prouvé par un calcul de stabilité, repose en fait sur une propriété géométrique des trajectoires des systèmes considérés (l'existence de "fleuves", cf [4]) On sait que les trajectoires des équations différentielles se déforment continûment en fonction des fonctions qui définissent l'équation. La conséquence de ceci est que si nous perturbons un peu nos équations le phénomène subsistera.

Les simulations montrent que le phénomène est observé même lorsque les oscillations ne sont pas très rapides; dans les exemples simulés il y a de l'ordre de 10 oscillations pendant la demie vie des larves.

A notre connaissance, les idées, présentées ici, se trouvaient déjà en filigrane dans [7].

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire soutenu par le programme "Environnement".

## REFERENCES

- [1] Arnold V., 1988. Equations différentielles ordinaires. Edit. Mir, Moscou, 4e édit.
- [2] Brunovsky P., C. Lobry, 1975. Contrôlabilité Bang Bang, contrôlabilité différentiable et perturbation des systèmes non linéaires, Annali di Matematica pura ed applicata, Serie IV, T.CV, p 93-119.
- [3] Cushing J. M., 1980. Two Species Competition in a Periodic Environment. J. Math Biology 10, pp. 385-400.
- [4] Lobry C., A. Sciandra, P. Nival. Effets paradoxaux des fluctuations de l'environnement sur la croissance des populations et la compétition entre espèces. Soumis aux comptes rendus de l'Académie des Sciences.
- [5] Lobry C. Moyennisation dans les systèmes à entrées fluctuantes. (En préparation).
- [6] Callot J.L., T. Sari, 1983. Stroboscopie infinitésimale et moyennisation dans les systèmes d'Equations Différentielles à solutions Rapidement Oscillantes. Dans Outils et Modèles Mathématiques pour l'Automatique, l'Analyse de Systèmes et le Traitement du Signal, Vol. 3. Edit. du CNRS, pp. 345-356.
- [7] Stewart F., B. Levin, 1973. Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition : A model and some general considerations. The American Naturalist, Vol. 107, n°954.

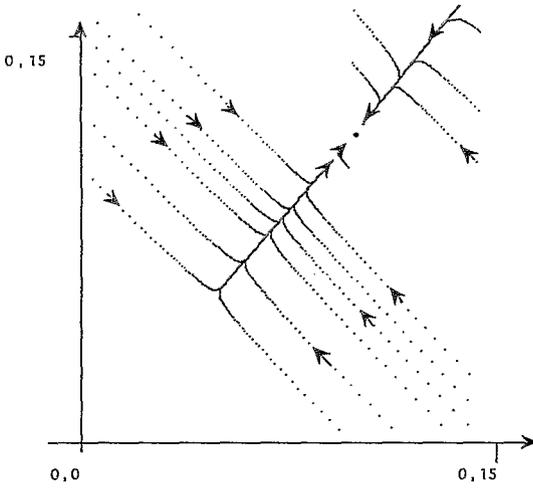


Figure 1. Trajectoires dans l'espace  $[x(t), y(t)]$  du système :  $x'(t) = -x(t) + y(t) / (1+y(t))$   
 $y'(t) = x(t) - 0.9 y(t)$   
L'équilibre stable a pour coordonnées (0.99... , 0.11...)

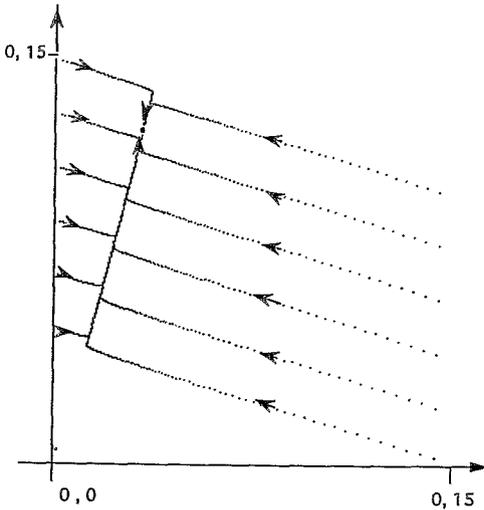
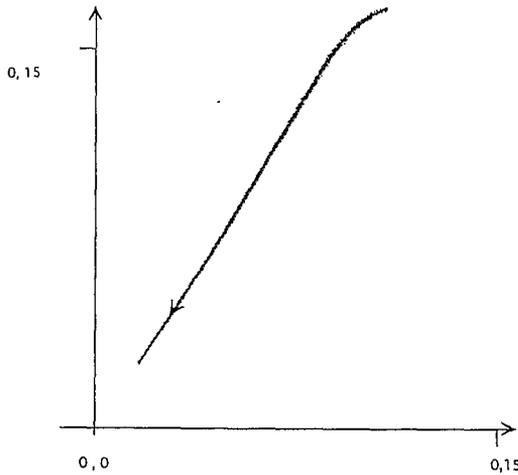


Figure 2. Trajectoires dans l'espace  $[x(t), y(t)]$  du système :  $x'(t) = -x(t) + 0.3 y(t) / (1+y(t))$   
 $y'(t) = 0.3 x(t) - 0.08 y(t)$   
L'équilibre stable a pour coordonnées (0.01, 0.125)

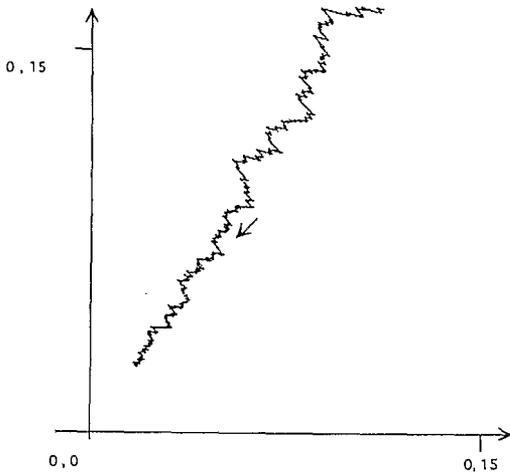


**Figure 3.** Trajectoires dans l'espace  $[ x(t) , y(t) ]$  du système :

$$x'(t) = a(t) [ -x(t) + y(t)/(1+y(t)) ] + (1 - a(t)) [ -x(t) + 0.3 y(t)/(1+y(t)) ]$$

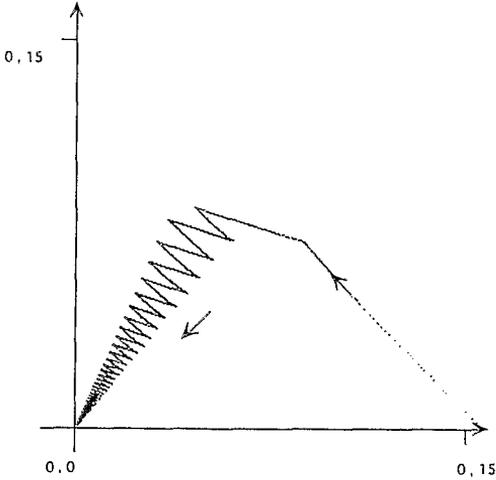
$$y'(t) = a(t) [ x(t) - 0.9 y(t) ] + (1 - a(t)) [ 0.3 x(t) + 0.08 y(t)/(1+y(t)) ]$$

La fonction  $a(t)$  prend **alternativement** les valeurs 0 ou 1 toutes les 0.03 unités de temps. Les trajectoires tendent vers (0,0) en suivant de très près la "moyenne" des deux systèmes des figures 1 et 2.



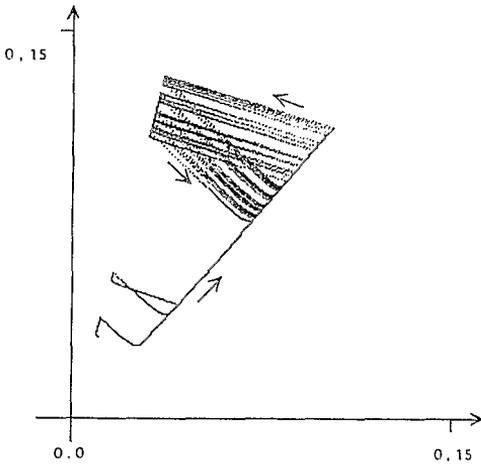
**Figure 4.** Trajectoires dans l'espace  $[ x(t) , y(t) ]$  du système défini à la figure 3.

La fonction  $a(t)$  prend **aléatoirement** les valeurs 0 ou 1 (avec une probabilité 1/2) toutes les 0,03 unités de temps. Comme dans la simulation précédente, les trajectoires tendent vers (0,0) mais avec une allure plus "erratique". Cette simulation montre que la condition de périodicité n'est pas requise.



**Figure 5.** Trajectoires dans l'espace  $[x(t), y(t)]$  du système défini à la figure 3.

La fonction  $a(t)$  prend **alternativement** les valeurs 0 ou 1 toutes les 1 unité de temps. Comme dans la simulation de la figure 3, les trajectoires tendent vers (0,0) mais avec des oscillations bien marquées. Cette simulation montre que l'inversion de stabilité peut être observée pour les périodes "assez" grandes : ici, durant une unité de temps, 63% des larves d'une quantité donnée disparaissent.



**Figure 6.** Trajectoires dans l'espace  $[x(t), y(t)]$  du système défini à la figure 3.

La fonction  $a(t)$  prend **aléatoirement** les valeurs 0 ou 1 (avec une probabilité 1/2) toutes les 6 unités de temps. On observe une stabilisation vers des oscillations (non périodiques) entre les deux équilibres des figures 1 et 2.