UNIVERSITE DE NICE-SOPHIA ANTIPOLIS

ECOLE DOCTORALE STIC
SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'INFORMATION ET DE LA COMMUNICATION

T H E S E

pour l'obtention du grade de

Docteur en Sciences

de l'Université de Nice-Sophia Antipolis

présentée et soutenue par

Mickael TEIXEIRA ALVES

DES INTERACTIONS INDIRECTES ENTRE LES PROIES : MODELISATION ET INFLUENCE DU COMPORTEMENT DU PREDATEUR COMMUN

Thèse dirigée par Frédéric GROGNARD et Ludovic MAILLERET

soutenue le 25 janvier 2013

Jury :

Frédéric Grognard	Chargé de Recherche, INRIA Sophia Antipolis	Directeur
Ludovic Mailleret	Chargé de Recherche, INRA Sophia Antipolis	Co-encadrant
Michel Langlais	Professeur à l'Université de Bordeaux	Rapporteur
Tewfik Sari	Professeur en détachement à l'IRSTEA	Rapporteur
Jean-Luc Gouzé	Directeur de Recherche, INRIA Sophia Antipolis	Examinateur
Françoise Lescourret	Directrice de Recherche, INRA Avignon	Examinateur
Minus van Baalen	Chargé de Recherche, CNRS, UMR 7625 Ecologie & Evolution	Examinateur

Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution Paternité - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 3.0 France.

Remerciements

Le travail fourni dans cette thèse n'est pas de mon seul ressort mais de celui d'un ensemble de personnes qui ont étroitement ou indirectement contribué à me diriger, me soutenir et m'épanouir au cours de ces dernières années. Je remercie chaque personne qui, à sa manière, a apporté une pierre à l'édifice.

Je remercie avant tout Frédéric Grognard et Ludovic Mailleret pour votre patience, votre persévérance et votre soutien. J'ai appris les cordes du métier à vos côtés, et je vous remercie pour les critiques qui m'ont fait mûrir et avancer sur le chemin de la recherche.

Je remercie également tous les membres de BIOCORE et de TEAPEA pour ces belles années passées avec vous et pour le soutien que vous m'avez apporté, notamment Sapna Nundloll pour ton introduction au monde de la thèse, Jonathan Rault pour ton aide pour les simulations de mes modèles, Anais Chailleux pour ton point de vue de biologiste, et Nicolas Desneux pour tes conseils judicieux et ton dynamisme. Merci à Raphael, Alfonso, Mélaine, Wassim, Ismail, Fabien et Stéphanie qui avez égayé chacun de mes passages à l'INRIA. De l'autre côté de la colline, merci à Pia, Janine, Alexandre, Géraldine, Séverine et Roger. Je remercie Jean-Luc Gouzé et Christine Poncet pour m'avoir accueilli dans vos équipes. Merci également à Francine Diener pour m'avoir donné l'occasion d'enseigner à Valrose.

Merci tout particulièrement Marie pour avoir égayé le couloir et le bureau de ta bonne humeur, et pour m'avoir donné le sourire à chaque moment où je commençais à baisser les bras. Merci à Cécile pour nos riches échanges scientifiques et amicaux, et pour ta disponibilité à chaque instant. Je te suis reconnaissant d'avoir partagé mes pauses thé, de m'avoir initié à l'opéra, de m'avoir familiarisé à de nouvelles musiques et de m'avoir montré tes talents de photographe ! Merci également pour ta relecture de cette thèse et tes corrections. Merci à Lydia pour avoir toujours été présente et pour m'avoir donné les bonnes adresses antiboises quand j'en avais besoin ! Merci de tout coeur de m'avoir supporté, accompagné et encouragé lors des dernières étapes de la rédaction de cette thèse de bien des manières. Merci à Rolande pour ta bonté, ton partage d'expérience et ton humanité qui m'ont touché.

J'ai une pensée pour Jean-Paul Onesto et Claudine Andréoli. Vous avez laissé une marque indélébile dans le coeur de tellement de personnes, dont le mien... Je regrette de ne pas avoir pu vous connaitre davantage.

Je n'oublie pas Annie, qui a été comme une seconde mère, attentive et attentionnée. Merci pour ta gentillesse, ton aide et ton soutien à chaque instant de cette thèse. Merci pour ton écoute et ton amitié qui ne sont pas prêts de s'éteindre.

Je remercie également Anais pour ta bonne humeur, pour ton entrain et ton grain de folie qui nous ont amenés à partir à l'aventure si souvent entre la mer, la montagne et la capitale ! Merci pour tous ces mails quotidiens qui m'ont mis de bonne humeur et m'ont motivé au travail ! Merci de tout coeur à Jérémy pour m'avoir accompagné pendant ma dernière année de thèse, me suivant en randonnée quand j'avais besoin de grands espaces, me sermonnant quand je ne travaillais pas efficacement le weekend et me soutenant à chaque moment difficile. Merci pour tous ces bons repas, ces concerts et ces balades que nous avons partagés ! Merci également à Virginie pour tes visites antiboises ou ton accueil saint-aygulfien, tes citrouilles doloises qui m'ont régalé bien des hivers et pour ta gentillesse. Je remercie plus largement tous mes amis qui m'ont soutenu à distance et mes voisins de la rue Sade pour leur chaleur, leur humour et leur aide qui m'ont fait fait chaud au coeur, en particulier Jéjé et son charisme sudiste.

Merci à Cyrielle. Que de chemin parcouru depuis notre rencontre. Ta persévérance, ta bonne humeur et ta réussite sont un exemple pour moi. Ce que je suis devenu aujourd'hui, je te le dois. Je ne t'en serai jamais assez reconnaissant.

Enfin, je souhaite remercier ma famille : mes parents qui m'ont toujours soutenu et encouragé

dans ma voie quels que soient les hauts et les bas que j'ai pu rencontrer, ma soeur Mélanie qui au delà des chamailleries d'enfant est un élément essentiel dans ma vie, Sophia qui illumine la vie de la famille depuis tant d'années, et mes grands parents qui me manquent tant. J'ai sacrifié le temps que j'aurais pu passer avec eux pour mener à bien cette thèse, je la leur dédie.

Table des matières

Introduction générale **1**

Chapitre 1 Notions de bases en écologie des populations **7**

1.1 Définitions : de l'individu à l'écosystème 8

1.2 Les interactions directes dans les écosystèmes 12

1.3 Les interactions indirectes dans les écosystèmes 20

Chapitre 2 Bases de la modélisation de systèmes proies-prédateurs **27**

2.1 Les bases de la modélisation en écologie 28

2.2 Modèles à deux espèces 32

2.3 D'autres modèles populationnels 52

Chapitre 3 Interactions indirectes entre les proies : influence d'un prédateur commun **59**

3.1 La compétition apparente 60

3.2 Identification empirique des effets indirects 65

3.3 Des influences sur le signe des interactions indirectes 69

Chapitre 4 Introduction d'une source de nourriture fixe dans le régime du prédateur : effets indirects positifs sur la proie principale **83**

4.1 Présentation de l'étude 84

4.2 Introduction d'une source fixe de nourriture alternative dans le modèle de Leslie-Gower 86

4.3 Introduction d'une source fixe de nourriture alternative dans le modèle de Holling-Tanner modifié 100

Chapitre 5 Introduction d'une proie alternative dynamique dans le régime du prédateur : mutualisme apparent entre deux proies **111**

5.1 Introduction d'une proie alternative dynamique dans le modèle de Leslie-Gower 112

5.2 Préférence fixe 113

5.3 Préférence adaptative 123

5.4 Conclusion de l'étude 137

Chapitre 6 Etude de l'influence du formalisme mathématique sur les effets indirects **141**

6.1 Introduction d'une source fixe de nourriture dans le modèle de Lotka-Volterra modifié 142

6.2 Introduction d'une proie dynamique dans le modèle de Lotka-Volterra modifié 150

6.3 Occurrence des effets indirects positifs : l'impact des hypothèses 160

Chapitre 7 Influence du prédateur en lutte biologique **169**

7.1 La lutte biologique 170

7.2 Les stratégies en lutte biologique : favoriser le prédateur 173

7.3 Effets indirects et lutte biologique 176

7.4 Au delà des agrosystèmes : effets positifs dans les écosystèmes 182

Conclusion **187**

Annexes **191**

Introduction générale

Nous travaillons avec
tout le siècle à la grande œuvre
qui est la conquête de la nature.
Emile Zola - *Le Roman Expérimental (1881)*

Alors que Platon rassemble les humains au sein d'une caverne sombre où la réalité n'est perceptible qu'à travers une projection d'ombres commune à l'Humanité, nombreux sont ceux qui ont cherché à dépasser l'approche sensible de ces ombres pour atteindre les *Idées*, réalités universelles et intelligibles. Parmi ces personnes, au XIXe siècle, le médecin et physiologiste français Claude Bernard a avancé que "la science a [...] le privilège de nous apprendre ce que nous ignorons [...] en nous montrant clairement la limite de notre connaissance actuelle" (Zola, 1881). Dans ce cadre, conscient des manques de connaissance de l'Homme par rapport à la Nature qui l'entoure, le courant littéraire naturaliste, dont Zola fut le chef de file, a été guidé par le désir de "sentir la nature et la rendre telle qu'elle est". C'est alors en exploitant le côté scientifique de l'art du romancier qu'ils ont mené un travail analytique sur la Nature, l'Homme et les "modifications profondes de l'organisme sous la pression des milieux et des circonstances" (Zola, 1868). L'intuition ou la perception sensible que nous pouvons avoir de la Nature, tout comme l'avaient les artistes naturalistes, est ainsi toujours une forme de connaissance mais celle-ci peut être complétée par un raisonnement et des Idées qui aboutiront à l'élaboration de concepts et de réalités intelligibles.

En Biologie, de nombreux concepts ont été développés et ont fait l'objet de raisonnements, comme celui de l'écologie, qui correspond à l'étude des relations des êtres vivants entre eux et avec leur milieu (Haeckel, 1866) et que nous présenterons dans le **Chapitre 1**. Les concepts de l'écologie ont longtemps été décrits par une approche essentiellement empirique, telle que Claude Bernard l'avait préconisée, notamment par le suivi des dynamiques de populations. L'importance de ces dernières en biologie, et particulièrement en écologie, est aujourd'hui indéniable : les dynamiques de populations peuvent en effet décrire les variations d'une ou plusieurs populations occupant un milieu et interagissant ensemble. Pourtant, l'étude de ces dynamiques n'a connu un premier écho qu'en économie. L'économiste britannique (Malthus, 1798), se demandant "comment le nombre des êtres vivants est-il maintenu entre les bornes que nous observons effectivement ?", présente dans sa thèse la tendance de toutes espèces vivantes à proliférer indéfiniment au-delà des ressources disponibles *via* une croissance géométrique, c'est-à-dire exponentielle. Cependant, la production de nourriture, qui suit une croissance arithmétique, c'est-à-dire linéaire, croît moins vite que les populations, ce qui peut freiner la croissance de ces dernières et amener

à des catastrophes démographiques. Cette étude a été le point de départ d'une approche mathématique des dynamiques de populations, rapidement complétée par Verhulst (1838), alors étudiant en mathématiques, qui propose un modèle selon lequel la croissance des populations ralentit du fait de cette croissance même. Pourtant, au début de XXe siècle, Lotka (1925) constate qu'en écologie " [...] l'interaction des diverses espèces entre elles et avec leur milieu ambiant a reçu tout au plus une considération passagère et incidente [...]. Les écologistes, par contre, se sont contentés presque entièrement d'études empiriques. Il reste donc, dans la science biométrique, une lacune béante."

Ce n'est que suite à l'engouement suscité par les travaux de Darwin (1859) sur le principe de la survie du plus apte que le développement des mathématiques dans le domaine de l'écologie a connu un essor progressif qui a permis de commencer à combler cette lacune dans la compréhension de la Nature. "Regardez une plante au cœur de son habitat. Pourquoi ne double-t-elle pas ou ne quadruple-t-elle pas son nombre ? [...] Si l'on veut donner à la plante un accroissement en nombre, il faudra lui donner quelque avantage sur ses compétiteurs ou sur les animaux qui s'en nourrissent." (Darwin, 1859). L'écologie théorique a pu compléter les observations d'écologistes, afin, entre autres, de répondre au questionnement soulevé par Darwin (1859). Par ailleurs, Volterra (1926) et Lotka (1925) ont été les pionniers dans l'étude des dynamiques de populations soumises aux pressions de sélection *via* l'environnement et la prédation par une approche de modélisation, complétant ainsi l'approche empirique des écologistes. Dans cette optique, les modèles de dynamiques de populations qu'ils ont proposés ont permis l'étude de l'évolution ou de la stabilité de systèmes biologiques à travers le choix d'un environnement mathématique décrivant un ensemble de concepts biologiques, dont la prédation. Dans ce cadre, leurs travaux ont ouvert la porte au développement de nombreux modèles combinant les interactions entre les prédateurs et leurs proies. Par exemple, la stabilité d'un équilibre écologique de proies et de prédateurs a été étudiée sous l'influence de différents facteurs, dont la présence de sources de nourriture alternatives pour le prédateur, la présence de refuges pour la proie, la structure spatiale de leur environnement, etc. Dans le **Chapitre 2**, nous présenterons les bases de la modélisation sur lesquels repose une partie de l'écologie théorique.

Contrairement à l'approche empirique qui tire ses théories de l'observation, la modélisation mathématique des dynamiques de populations repose sur un ensemble d'hypothèses qui permettent d'en extraire l'essence même et, par l'étude du modèle, d'en déduire des conclusions à confronter aux observations. L'objectif des théoriciens n'est pas la recherche d'une grande théorie unifiée sur les dynamiques de populations, ce qui serait une entreprise insensée au vu de l'immense complexité de la Nature. Les modèles, en complément de l'expérience et de l'observation, fournissent pourtant des éléments importants qui permettent d'identifier les facteurs et mécanismes primordiaux qui dirigent le comportement des systèmes biologiques, incluant les systèmes proies-prédateurs. La modélisation apporte alors une dimension de description, de prédiction et d'explication de la Nature, tout en étant ancrée dans l'idée que la simplicité permet de s'éloigner de la réalité sans pour autant la perdre de vue. La représentation de la Nature par des outils mathématiques fournit ainsi un éclaircissement des incertitudes qui pouvaient subsister sur les interactions de systèmes

biologiques et participe, avec les études empiriques, à l'émergence de nouveaux concepts et principes de l'écologie théorique.

Dans le cadre de cette thèse, les systèmes multi-proies–prédateur feront tout particulièrement l'objet d'une exploration mathématique et biologique. Dans le **Chapitre 3**, nous nous focaliserons sur les effets indirects qu'une population peut avoir sur une autre sans pour autant qu'elle interagisse directement avec elle, ce qui peut affecter leurs densités à court et long terme. Nous présenterons alors l'approche théorique qui a illustré l'existence d'effets indirects négatifs entre les proies qui partagent un prédateur commun. En retour, des expériences et des observations ont validé la théorie, mais des résultats contre-intuitifs ont également été mis en évidence. De nouveaux modèles, basés sur des hypothèses aussi variées que les facteurs existant dans la Nature, ont alors théorisé l'influence de certains mécanismes sur les effets indirects entre les proies, dont en particulier l'influence du comportement du prédateur.

En effet, la plupart des prédateurs font face à une large variété de sources de nourriture potentielles. D'une part, ils peuvent difficilement les consommer toutes à la fois. Ils peuvent alors être distraits par le partage de leur attention entre les proies. Ce cas se produit également si les proies sont distribuées spatialement sur des régions distinctes : les prédateurs partagent alors leur temps entre chacune de ces régions. D'autre part, ils peuvent interférer entre eux, notamment en se battant pour obtenir une proie et voir leur croissance diminuer avec l'augmentation de leur densité, mécanisme appelé densité-dépendance négative. De plus, certains prédateurs consomment plusieurs types de ressources sans changer leurs habitudes, tandis que d'autres se focalisent sur les proies en fonction de leurs densités. Ces trois mécanismes qui définissent le comportement du prédateur, à savoir la distraction, la densité-dépendance négative et le choix de régime alimentaire du prédateur, seront intégrés dans les modèles étudiés dans cette thèse.

Dans certains systèmes biologiques, notamment chez les insectes qui peuvent exploiter leur proie, et/ou une ressource continuellement produite par le milieu tel le pollen ou le nectar, les sources de nourriture peuvent être considérées comme fixes. Dans ce cas, comment le comportement d'un prédateur commun influence-t-il l'effet indirect d'une source de nourriture alternative fixe sur sa proie ? Nous étudierons cette question dans le **Chapitre 4** en représentant ces mécanismes dans le cas d'un système proie-prédateur dont les équilibres sont stables, et d'un système dont les dynamiques à long terme sont périodiques. Nous identifierons ainsi les mécanismes qui favorisent l'apparition d'effets indirects positifs sur la proie.

Dans la Nature, il est cependant courant que différentes proies d'un même prédateur soient dynamiques et que leurs densités dépendent directement de la prédation. Ce cas biologique permet de compléter l'étude menée au chapitre précédent en mettant l'accent sur la réciprocité des effets entre les proies. Dans le **Chapitre 5**, un système multi-proies–prédateur sera exploré à l'aide d'un formalisme mathématique incluant les mécanismes décrivant le comportement du prédateur. Nous identifierons ainsi des effets réciproques positifs entre les proies.

Les résultats obtenus dans cette thèse contrastent avec un grand nombre d'études me-

nées sur les systèmes multi-proies–prédateur et qui concluent majoritairement à l'occurrence d'effets indirects négatifs entre les proies d'un prédateur commun. Dans le **Chapitre 6**, un formalisme mathématique différent de celui exploité dans la thèse sera étudié et les résultats obtenus dans les deux cas seront comparés. Cette étape confortera notre identification des mécanismes impliqués dans les effets indirects bénéfiques entre les proies. Enfin, nous positionnerons notre travail par rapport à la riche littérature théorique qui s'est intéressée aux effets indirects des proies et au comportement des prédateurs.

Cette thèse fournit des concepts clairs sur l'influence qu'un prédateur peut avoir sur les interactions indirectes entre ses proies. Ces résultats sont d'autant plus pertinents que des systèmes multi-proies–prédateurs se retrouvent dans les cultures. Ceux-ci peuvent notamment être exploités par l'Homme dans le cadre de la lutte biologique qui a pour objectif de protéger les cultures contre les ravageurs. Entre autres, la densité du prédateur peut être augmentée par des méthodes visant à améliorer son habitat et ainsi accroitre son efficacité contre les ravageurs. Ces méthodes peuvent alors consister en l'apport de nourriture fixe sous forme de plantes banques, de pollen produit par les cultures ou fourni artificiellement. Cependant, la présence de nouvelles espèces dans le milieu du prédateur peut perturber l'efficacité du prédateur en diversifiant les proies qu'il peut consommer. Dans le **Chapitre 7**, nous montrerons comment les travaux théoriques proposés dans cette thèse apportent un éclairage nouveau sur d'une part l'amélioration de l'habitat du prédateur, et d'autre part la présence de différentes proies dans l'environnement du prédateur.

Contributions de référence

- **Chapitres 1, 3 et 7 – Mise en contexte de la biologie théorique et des applications à la lutte biologique, état de l'art :**
  2012 – Chailleux A., Mohl E., Teixeira Alves M., Desneux N.. *Apparent competition and unilateral indirect interactions in biological control*, article en préparation.

- **Chapitre 3 – Tests expérimentaux d'effets indirects entre** *Tuta absoluta* **et** *Bemisia tabaci* **sous la prédation de** *Macrolophus caliginosus* **:**
  2010 – Bompard A., Teixeira Alves M., Chailleux A., Mailleret L., Grognard F., Desneux N.. *Sharing a predator : can an invasive species affect the biological control of an endemic pest ?, Entomology 2010, ESA 58th Annual Meeting, San Diego, USA*, poster.

- **Chapitre 4 – Effets indirects avec une proie alternative fixe :**
  2010 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Predator adaptation and the fate of predator–multi-prey system, Conference on Computational and Mathematical Population Dynamics 3, Bordeaux, France*, présentation orale.

- **Chapitre 5 – Effets indirects avec une proie alternative dynamique :**
  2012 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Positive effects of predator distraction*, article soumis ;
  2012 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Predator adaptation and the fate of predator–multi-species system, Models in Evolutionary Ecology workshop, Montpellier, France*, présentation orale ;

2011 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Optimal foraging predators in Leslie-Gower models with alternative prey, European Conference on Mathematical and Theoretical Biology, Kraków, Poland*, présentation orale.

- **Chapitres 2 et 6 – Mise en contexte spécifique à ce manuscrit :**
  A notre connaissance, les développement mathématiques du chapitre 6 sont originaux.

Chapitre 1

Notions de bases en écologie des populations

The desert is a simple ecosystem.
You can imagine that you can understand it...
Rosenzweig, M. L. - *What's special about desert ecology ? (1987)*

Sommaire

1.1 Définitions : de l'individu à l'écosystème 8
1.1.1 L'individu 8
1.1.2 La population 10
1.1.3 La communauté et ses interactions : la formation d'un écosystème 11
1.2 Les interactions directes dans les écosystèmes 12
1.2.1 Des interactions positives directes 14
1.2.2 Des interactions négatives directes 16
1.2.3 Des interactions asymétriques directes 18
1.3 Les interactions indirectes dans les écosystèmes 20
1.3.1 Cascades trophiques 20
1.3.2 Compétition exploitative 22
1.3.3 Prédation intraguilde 24

Objet du Chapitre 1 Dès le début de l'Humanité, l'Homme a fait face à son environnement et a cherché à comprendre les forces de la nature afin de survivre. Au demeurant, le début des civilisations a coïncidé avec l'utilisation du feu et des outils destinés à modifier et maitriser la nature, notamment à travers les cultures et la domestication d'espèces sauvages. Au cours du temps, les technologies se sont également développées considérablement, modifiant profondément la Nature et permettant à l'Homme d'en dépendre de moins en moins. En parallèle, l'étude de la Nature s'est développée et a pris de l'ampleur, particulièrement au cours du XXe siècle avec la prise de conscience de la fragilité de l'environnement face aux perturbations humaines ou naturelles.

L'étude de l'environnement a été introduite en 1869 et nommée "écologie" par le biologiste Ernst Haeckel. Ce terme est dérivé des termes grecs *oikos*, qui signifie "maison",

et *logos*, qui signifie "étude". L'écologie, ou l'étude de la "maison" environnementale, comprend non seulement l'étude de tous les organismes de l'habitat, mais aussi de tous les processus fonctionnels qui rendent l'habitat viable. Elle consiste notamment en l'étude des relations entre les organismes et leur environnement, c'est-à-dire entre les organismes et tous les facteurs ou phénomènes qui les influencent, qu'ils soient biotiques (autres organismes) ou abiotiques (propriétés chimiques ou physiques). Plus concrètement, en suivant la définition de Begon et al. (2006), l'écologie peut être définie par l'étude scientifique de la distribution et de l'abondance des organismes, et par l'étude scientifique des interactions qui déterminent leur distribution et leur abondance.

L'écologie dépend en particulier de différents niveaux d'organisation de l'environnement (Odum, 1983). Dans ce chapitre, nous décrirons en premier lieu des structures biologiques essentielles en écologie : l'individu, la population, (qui consiste en plusieurs individus d'une même espèce) et la communauté (qui correspond à un plus ou moins grand nombre de populations d'espèces différentes). Au niveau de l'individu, l'écologie permet de comprendre comment les individus sont affectés par leur environnement et comment ils affectent leur environnement. Au niveau de la population, l'écologie permet de comprendre l'absence ou la présence d'espèces, leur abondance ou leur rareté, ainsi que leurs dynamiques. Au niveau de la communauté, l'écologie permet de comprendre la composition et l'organisation des populations. L'écologie a notamment pour objectif de comprendre les interactions qui existent entre les différents éléments vivants qui forment, avec les éléments abiotiques, l'écosystème. Nous identifierons certaines de ces interactions directes, qui sont les bases de nombreux systèmes fonctionnels. Nous conclurons enfin ce chapitre par la présentation des interactions indirectes qui seront l'objet de l'étude de cette thèse.

1.1 Définitions : de l'individu à l'écosystème

1.1.1 L'individu

Base essentielle des niveaux d'organisation en écologie, l'individu est une entité indivisible et unique, quels que soient son espèce et son âge (Grimm and Railsback, 2005). L'individu est également séparé de son milieu par une barrière physique, ce qui ne l'empêche pas d'interagir avec son environnement. L'individu peut être lui-même formé de sous-niveaux d'organisation, à savoir un système d'organes, formé de cellules où se trouvent les gènes de l'individu (Odum, 1983). Ces sous-niveaux caractérisent l'unicité de l'individu et expliquent la variabilité entre les individus. En effet, en raison de son héritage génétique, chaque individu diffère d'un autre, même légèrement, en taille, en poids, en taux de croissance, en taux de reproduction, etc.

L'individu peut être représenté par un système dynamique ouvert à part entière (Kooijman, 2000). La vie d'un individu est caractérisée par des étapes, appelées traits d'histoire de vie : il grandit, se développe, se reproduit puis meurt. Tout au long de sa vie, l'individu interagit avec son environnement qui, en retour, l'influence profondément et peut induire une certaine variabilité. De plus, l'individu puise l'énergie nécessaire à son développement dans l'environnement. Il consomme ainsi des ressources qu'il emmagasine sous forme de

réserves (Fig. 1.1). Ces dernières sont ensuite allouées à différentes fonctions au cours de sa vie, au regard de ses modifications morphologiques et physiologiques : croissance, maintenance et reproduction. Dans le même temps, l'individu produit des déchets rejetés dans l'environnement et qui peuvent modifier ce dernier.

L'interaction forte entre un individu et son environnement implique un ajustement constant de l'allocation des réserves en fonction de facteurs abiotiques, tels que la température, la disponibilité en eau, le pH, la salinité, le vent, mais également en fonction de la disponibilité et de la qualité des ressources biotiques (Begon et al., 2006). En effet, les contraintes liées à l'environnement peuvent affecter l'individu et particulièrement perturber son exploitation du milieu. Dans ce cadre, un stress environnemental ou une baisse de l'apport énergétique de l'habitat peuvent profondément modifier la fitness de l'individu, c'est-à-dire sa capacité à survivre pour se reproduire et transmettre ses gènes (Metz, 2012), en impliquant une nouvelle répartition de l'allocation d'énergie au détriment de certains traits de vie. Sachant qu'il est moins persistant que le système auquel il appartient, l'individu a en effet un but principal : transmettre ses gènes au maximum de générations futures. L'individu doit alors s'adapter : il peut allouer la principale part de ses réserves à sa fonction de reproduction pour assurer une descendance (Kooijman, 2000). Par conséquent, les individus les plus résistants au stress ou aux conditions de l'environnement possèdent une forte valeur sélective ou fitness. Ils sont ainsi les plus à même de transmettre leur patrimoine génétique. Cette propriété est d'autant plus importante qu'un individu s'adapte à un environnement qu'il doit aussi partager avec d'autres : un comportement adaptatif, c'est-à-dire un ajustement fonctionnel à son environnement, permet de ce fait l'émergence de propriétés au niveau du système qu'il compose (Starr et al., 2009).

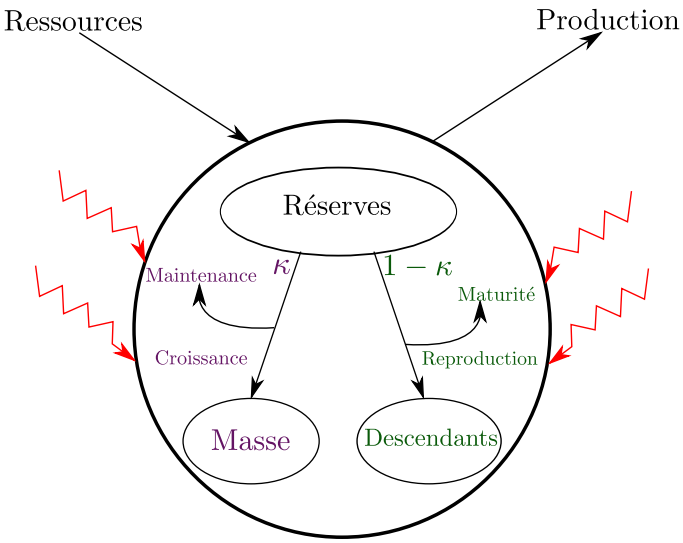

FIGURE 1.1 – Représentation d'un individu à travers son allocation d'énergie inspirée de Kooijman (2000). κ représente la proportion d'énergie allouée à la maintenance et la croissance de l'individu. $1-\kappa$ est la proportion d'énergie restante allouée à la maturité et la reproduction de l'individu. Les flux d'énergie sont représentés par les flèches noires. Le stress induit par les facteurs abiotiques sont représentés par des flèches rouges.

1.1.2 La population

La notion de population est un concept très utilisé en écologie et a fait l'objet de très nombreuses investigations au cours du siècle dernier (Kingland, 1985; McIntosh, 1985; Berryman, 2002). La définition la plus usuelle et simple d'une population est un ensemble d'individus d'une même espèce qui vivent sur un même territoire, qui ont une forte probabilité d'interagir entre eux, et qui se reproduisent entre eux (Sutherland, 1996) (Fig. 1.2). De plus, la population dépend d'éléments matériels et énergétiques présents dans le milieu qu'elle occupe et qui forme, avec l'ensemble des caractéristiques biologiques de l'environnement, sa *niche écologique* (Frontier et al., 2008). Un grand nombre de facteurs peut alors influencer une population au sein d'une niche écologique : l'hétérogénéité spatiale, la saison, les changements climatiques, les processus d'adaptation et de sélection, les maladies.... Ces éléments modifient l'abondance de la population, sa persistance ou encore sa résilience, c'est-à-dire sa capacité à retrouver un équilibre après une forte perturbation. De ce fait, dans la nature, une population a souvent des structures spatiales ou temporelles complexes (Begon et al., 2006).

Ces structures dépendent également étroitement de la variabilité importante des individus. En effet, tous n'ont pas la maturité ou l'énergie nécessaire pour se reproduire ; tous n'ont pas les mêmes rapports de force. Les meilleures ressources peuvent être laissées aux plus forts individus de la population par exemple, ou réparties en fonction de leur âge. Dans ce sens, dans les milieux marins, les poissons placés en front des bancs assimilent de l'énergie tandis que les autres à l'arrière restent affamés (Kooijman, 2000). De la même manière, les ressources ne sont pas toujours réparties de manière homogène au sein d'une population et certains individus peuvent avoir un meilleur accès que d'autres et s'y agréger (Holt, 1984). Nous verrons dans la suite de cette thèse que ce phénomène d'agrégation autour des ressources peut influencer fortement les interactions entre les populations.

Une population est dite *fermée* si les individus ne peuvent ni immigrer ni émigrer dans ou en dehors de l'habitat (Frontier et al., 2008). Néanmoins, une population fermée reste sujette à des adaptations à long terme qui modifient sa composition et sa niche écologique. La variabilité des individus peut se traduire, face à de profonds changements de l'habitat, par un avantage sélectif pour certains individus. Ces derniers, avec le meilleur génotype, c'est-à-dire le plus adapté aux perturbations du milieu, ont davantage de chance de se reproduire et de diffuser leur patrimoine génétique dans la population (Kooijman, 2000). C'est le cas par exemple s'ils sont génétiquement favorisés pour résister à des maladies, accéder plus facilement à la nourriture, attirer par leur force davantage de partenaires, etc.

En modélisation, pour plus de simplicité, les individus sont souvent considérés comme identiques, ce qui permet entre autres de définir des caractéristiques ou des phénomènes globaux d'augmentation ou de diminution de la population, représentés par des paramètres dits *démographiques* (Murray, 1989). De plus, la distribution d'une population est couramment considérée comme uniforme si les individus sont répartis de manière homogène dans l'habitat. Elle peut être également constituée d'agrégats si les individus se regroupent, notamment autour des zones les moins dangereuses pour leur survie, ou autour des sources d'énergie (de Jong, 1979; Hanski, 1981; Hassell and May, 1985). Notre travail de modélisa-

tion reprendra ces hypothèses qui représentent avec assez de robustesse une population. De plus, dans le cadre de cette thèse, les populations seront fermées mais les individus auront la possibilité de se mouvoir entre différents patches, ou environnements, de son habitat. Nous explorerons alors l'impact de l'adaptation d'une population par rapport à ses sources de nourriture.

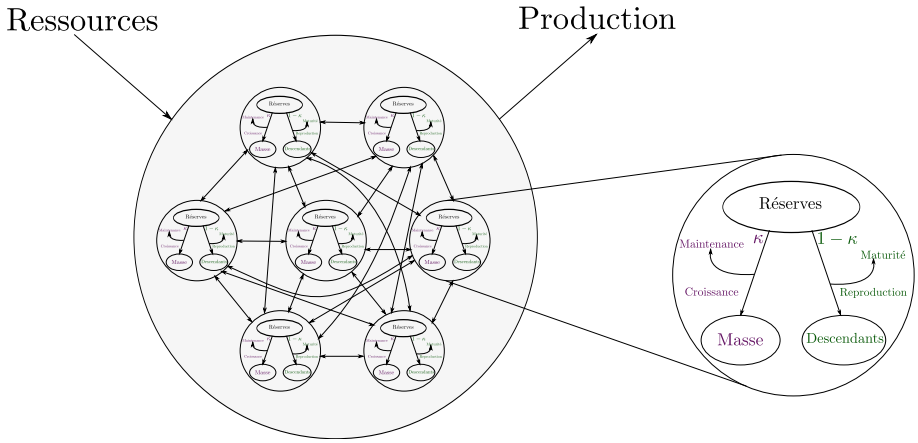

FIGURE 1.2 – Représentation d'une population. Les interactions entre les individus sont représentées par des flèches à double sens. Les interactions avec le milieu sont représentées par des flèches hors du cercle.

1.1.3 La communauté et ses interactions : la formation d'un écosystème

Dans un milieu donné, une espèce est rarement représentée par une unique population. Au contraire, un habitat est souvent partagé par plusieurs populations de différentes espèces (Begon et al., 2006). Dans un premier temps, il est courant que des interactions *directes* lient ces différentes populations : elles forment ainsi une communauté. Dans un second temps, cette communauté, ou ensemble de populations liées entre elles, interagit également de manière *indirecte*, soit en son sein, soit par l'intermédiaire du milieu qu'elles partagent : elles forment ainsi un écosystème (Frontier et al., 2008) (Fig. 1.3).

L'écosystème est toujours composé d'un grand nombre d'espèces différentes, liées par des interactions directes ou indirectes très variées. Dans le cadre de cette thèse, nous définirons une interaction entre deux populations par l'action ou l'influence réciproque qui peut s'établir entre elles, et qui peut se suivre d'effets, dont l'augmentation ou la diminution de leurs densités (Morin, 2011). D'une part, ces interactions peuvent être directes, c'est-à-dire impliquer uniquement les deux populations concernées. Par exemple, un arbre de grande taille peut directement favoriser, par son ombre, l'installation à son pied de plantes qui craignent l'exposition directe au soleil. D'autre part, ces interactions peuvent également être indirectes, c'est-à-dire impliquer un intermédiaire entre les deux populations concernées (Werner and Peacor, 2003). Cet intermédiaire peut être une autre population, ou un élément abiotique de l'environnement. Par exemple, une espèce peut rejeter dans l'environnement des substances qui sont assimilées par d'autres, comme c'est le cas pour de très nombreux protozoaires qui consomment des matières organiques rejetées par des

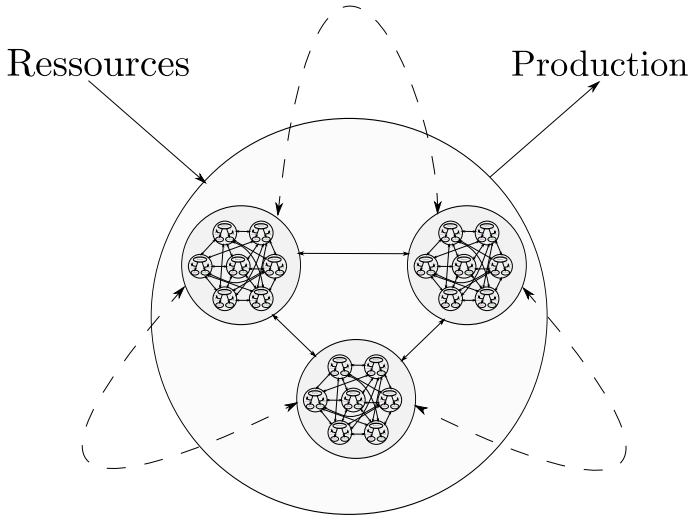

FIGURE 1.3 – Représentation d'un écosystème. Les interactions entre les espèces sont représentées par des flèches à trait plein et à double sens. Les interactions avec le milieu sont représentées par des flèches en trait plein et à sens unique. Les interactions indirectes entre les populations à travers le milieu sont représentées par des flèches en pointillés.

organismes de taille supérieure (Stone, 1990).

Ces interactions créent de ce fait une organisation hiérarchique entre les populations. Un écosystème peut ainsi être très sensible à des modifications des relations entre les populations. Par exemple, un brusque changement biotique ou abiotique peut déstabiliser soudainement tout l'écosystème et modifier en profondeur sa composition et son organisation. En effet, l'extinction d'une espèce, par exemple, peut entraîner une modification des interactions directes qu'elle entretenait avec les autres espèces et, indirectement, elle peut ensuite induire l'apparition de nouveaux rapports de force entre les populations de la communauté.

Comprendre le fonctionnement d'un écosystème implique donc de comprendre l'impact des interactions directes et indirectes sur les dynamiques des populations, sur leur stabilité et leur persistance. Le but de cette thèse est tout particulièrement d'étudier de telles interactions dans un écosystème simple. Nous montrerons que malgré la simplicité du système étudié, les interactions peuvent être complexes et peu intuitives. Avant d'entrer dans le vif du sujet, nous présenterons dans la suite de ce chapitre des interactions directes qui organisent les écosystèmes.

1.2 Les interactions directes dans les écosystèmes

Les interactions directes au sein d'une population et entre les populations sont des éléments essentiels des écosystèmes comme nous l'avons noté dans la section précédente. Un illustration très connue de ce fait est le cas du lichen. En effet, les premières études sur le lichen à la fin du XIXe siècle ont décrit une structure biologique uniquement basée sur des interactions mutuellement bénéfiques entre une algue et un champignon (Fig. 1.4), définissant un nouveau mode d'organisation de la vie. A cette période, de Bary (1878)

introduit le concept de *symbiose* qui représente cette structure et qui signifie, de par son origine du grec *sumbiosis*, "vivre ensemble". de Bary (1878) illustre cette notion par l'étude de cyanobactéries dont les capacités d'absorption d'azote atmosphérique favorisent le développement d'une plante aquatique, l'Azolla, lorsqu'elles se trouvent dans les cavités de ses feuilles. De la même manière, il présente en détail les échanges bénéfiques qui forment le lichen. Une relation de symbiose existe entre d'une part des champignons hétérotrophes, qui procurent support, sels minéraux et eau, et d'autre part des algues ou des cyanobactéries, qui fournissent les nutriments issus de leur photosynthèse. Les interactions directes entre les populations sont de nos jours connues pour être très répandues dans les écosystèmes (Begon et al., 2006). Ainsi, avec le temps, la signification de symbiose a évolué pour finalement correspondre à une multitude d'interactions entre deux organismes. Elles peuvent en particulier avoir des effets à court et à long terme sur chacune des populations, positifs ou négatifs, réciproques ou unilatéraux.

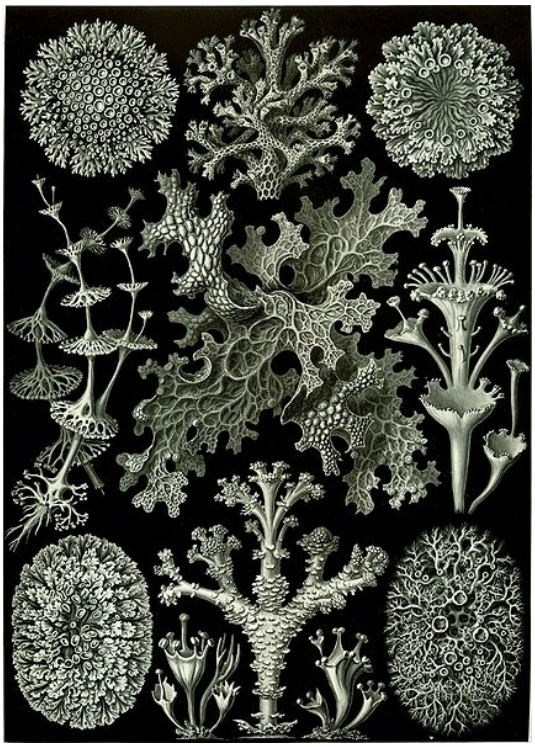

FIGURE 1.4 – Représentation de lichen. Dessins de Haeckel, tiré de *Kunstformen der Natur* (1904).

Nous baserons notre répertoire d'interactions entre deux populations d'espèces différentes selon Odum (1983) et illustrerons ces interactions par des exemples tirés de Begon et al. (2006). Les types d'interactions sont souvent définis comme une combinaison de 0, + et − (Abrams, 1987*b*). Le zéro signifie que la population n'a aucun effet sur l'autre, le plus signifie que la population a un effet positif sur l'autre, et le moins signifie que la population a un effet négatif sur l'autre. Une interaction entre deux populations est alors une paire de ces trois éléments : cinq impliquent une interaction directe réciproque ou non entre deux populations (Table 1.1) tandis que la combinaison $(0, 0)$, qui correspond à un effet neutre, implique l'absence d'interactions directes entre deux populations. Dans ce qui suit, nous

décrirons donc d'un côté les deux premières positives - mutualisme et commensalisme - et d'un autre côté les deux suivantes négatives - compétition et amensalisme, et conclurons sur des interactions asymétriques - prédation/parasitisme.

Paire d'effets	Interaction
$(+,+)$	Mutualisme
$(0,+)$	Commensalisme
$(-,-)$	Compétition
$(0,-)$	Amensalisme
$(+,-)$	Prédation, Parasitisme

TABLE 1.1 – Effets entre deux espèces et interaction correspondante.

1.2.1 Des interactions positives directes

Mutualisme

Le mutualisme se retrouve à toute échelle d'organisation d'un écosystème : des mitochondries chez les eucaryotes, aux bactéries fixant l'azote pour les plantes ou favorisant la digestion ; des pollinisateurs permettant la reproduction sexuée de plantes aux anémones abritant des poissons-clowns. Une relation mutualiste se définit simplement entre deux organismes qui tirent tous les deux profit de l'autre, mutuellement (Herre et al., 1999). Ce lien implique généralement un échange direct de biens ou de services, sans pour autant nécessiter un contact physique, c'est-à-dire une symbiose au sens strict.



FIGURE 1.5 – Guêpes sur une fleur de tournesol. *M. Teixeira Alves.*

Le mutualisme est une des interactions directes les plus répandues dans l'environnement et essentielles au maintien et au développement des espèces. Le mutualisme peut être assimilé à de la coopération entre organismes, afin d'optimiser leurs traits d'histoire de vie, que ce soient leur reproduction, leur développement, ou leur survie. Par exemple, les plantes peuvent offrir de la nourriture à certaines espèces qui favorisent leur reproduction. Ainsi, les insectes pollinisateurs remplissent leur rôle en bénéficiant en même temps de nectar (Fig. 1.5). De nombreuses espèces frugivores peuvent parcourir de grandes distances et rejeter

dans leurs selles les graines contenues dans les fruits qu'ils ont consommés : ils participent ainsi à la dispersion de plantes.

Commensalisme

Il est assez courant dans la nature que deux organismes qui interagissent ensemble ne profitent pas équitablement de la situation (Halpern et al., 2007). Cette relation, avec un partenaire qui n'est ni pénalisé ni favorisé par la présence d'un autre qui, lui, tire profit de l'interaction, est du commensalisme. Les espèces dont l'effet est uniquement positif pour d'autres, sans contrepartie, sont souvent considérées comme des contributeurs importants de la biodiversité. Par exemple, un arbre peut abriter de nombreuses espèces d'oiseaux, de rongeurs, etc. ; il crée, modifie et maintient des habitats pour des espèces très variées. Pourtant, la présence de ces espèces ne lui procure pas toujours des avantages, notamment si elles ne participent pas à sa reproduction ou sa maintenance.

Le commensalisme peut également se manifester par de la phorésie : un organisme peut se fixer à un autre pour être transporté. Cette interaction est particulièrement bien représentée par le rémora, une espèce de poisson, très mauvais nageur, qui se fixe sur des espèces aquatiques plus importantes (requins, cétacés, tortues) afin de parcourir des distances importantes (Fig. 1.6).



FIGURE 1.6 – Requin *Ginglymostoma cirratum* avec des rémoras *Remora sp.* Bimini, Bahamas, *Duncan Wright, Licence GFDL.*

Ces différentes interactions positives directes sont favorables à la biodiversité d'un écosystème. En effet, en tirant profit mutuellement d'elles-mêmes, les populations favorisent ainsi leur taux de croissance et de reproduction. Cependant, l'accroissement des populations peut induire des effets opposés, notamment lorsque les ressources du milieu deviennent limitées ou lorsque qu'une population nécessite, pour son développement, d'exploiter unilatéralement une autre en la pénalisant. Dans ce qui suit, nous aborderons quelques-unes de ces interactions négatives directes qui contrebalancent les interactions positives directes que nous venons de parcourir.

1.2.2 Des interactions négatives directes

Compétition interférence

Les espèces peuvent entrer en directe compétition, c'est-à-dire interférer avec d'autres pour l'accès à la ressource ou à un habitat. Ainsi, principalement chez les animaux, des individus peuvent, par leur comportement, se montrer agressifs lors d'une rencontre avec des individus d'une autre espèce. Ils peuvent alors se "disputer" et se battre pour garantir, par exemple, leur suprématie sur un territoire, pour avoir plus de nourriture, ou plus d'espace. Cette compétition se solde souvent par des effets néfastes pour chacune des espèces qui consacrent de l'énergie dans l'affrontement et qui sont directement pénalisées par le compétiteur, soit par des blessures, soit par leur mort. Par exemple, les hyènes et les lions sont en compétition directe avec les lacayons, des chiens sauvages africains. Ils se battent avec eux pour leur voler les proies qu'ils ont chassées. Ce comportement agressif conduit alors à une augmentation de blessures et de morts chez les lacayons, et, de ce fait, à une réduction de leur nombre lorsque les densités de hyènes ou de lions sont élevées (Creel et al., 2001).

Des productions de toxines chez de nombreuses plantes leur permettent également d'entrer en compétition avec des plantes d'autres espèces : il s'agit d'allélopathie négative. Ces plantes peuvent alors pénaliser voire inhiber la survie, la fécondité et le développement des compétiteurs par l'intermédiaire des métabolites qu'elles dégagent. Elles s'assurent ainsi un meilleur accès à l'eau, à la lumière ou aux substances nutritives. C'est le cas par exemple des fougères *Dryopteris intermedia* et *Osmunda cinnamomea* dont les gamétophytes, organismes produits par les spores, entrent en compétition *via* des composés chimiques. Ce mécanisme perturbe alors le développement de chacun des gamétophytes, empêchant ainsi toute germination (Petersen and Fairbrothers, 1980).

La compétition interférence entre deux espèces est rarement symétrique, ce qui peut impliquer des effets néfastes différents entre elles. Pour cette raison, la compétition peut mener à l'exclusion d'une d'entre elles. Par exemple, chez les cirripèdes, groupe d'animaux marins à coquille, *Balanus* exclut *Chthamalus* de sa zone d'habitation par une forte compétition liée à sa grande taille, tandis que *Chthamalus* n'a qu'un effet négatif négligeable sur *Balanus* (Connell, 1970, 1983) (Fig. 1.7). Cette compétition asymétrique amène finalement les espèces les moins pénalisées à occuper la meilleure position dans l'écosystème. Entre autres, elle peut favoriser l'agrégation d'espèces autour de ressources.

Amensalisme

L'amensalisme tire son origine du latin signifiant "pas à la même table" : une population a la propriété d'avoir un effet négatif sur d'autres populations mais ce processus est unilatéral (Harley et al., 2010). En effet, lorsque cette interaction est observée, une population est pénalisée par l'autre qui n'est ni affectée ni bénéficiaire de la situation (Heckly, 1978). En général, cette interaction est particulièrement bien observée dans le milieu des bactéries, liée à la sécrétion de substances et de toxines (Davet, 1996). Ces sécrétions peuvent



FIGURE 1.7 – Petits *Chthalamus* près de larges *Balanus* et de *Semibalanus* blancs. *Judith Oakley, Oakley Natural Images, MarLIN website.*

alors modifier les propriétés physiques du milieu, comme le pH ou le taux en oxygène, et ainsi perturber le développement d'autres espèces, ou alors directement tuer d'autres populations. Un exemple très connu est celui de composés antibiotiques comme la pénicilline, sécrétée par des champignons du genre *Penicillium*, et qui inhibe la croissance des bactéries alentours, sans pour autant en tirer un bénéfice quelconque.

L'amensalisme peut également être induit par le comportement de la population qui nuit au développement des autres. C'est le cas par exemple de la phacélie *Phacelia tanacetifolia* qui est particulièrement intéressante en lutte biologique car elle limite ou empêche par sa biomasse le développement de plantes indésirables (Minette, 2009) (Fig. 1.8). L'amensalisme est également observé chez les insectes dans une moindre mesure (Price et al., 2011). Nous verrons par la suite que des effets similaires mais indirects sont plus courants chez ce taxon.



FIGURE 1.8 – Amensalisme causé par la phacélie *Phacelia tanacetifolia*, plante étouffante. *Carrizo Plain National Monument, Bureau of Land Management, U.S. Department of the Interior.*

1.2.3 Des interactions asymétriques directes

Prédation

La prédation est simplement la consommation par un prédateur d'une proie qui était vivante quand le prédateur l'a attaquée (Begon et al., 2006). Cette définition exclut les détritivores et les nécrophages qui consomment de la matière organique morte. La prédation peut être classifiée de manière taxonomique, en distinguant les prédateurs carnivores, qui consomment des animaux, les herbivores, qui mangent des végétaux, et les omnivores, qui consomment les deux. Souvent la prédation est également classée par type fonctionnel : les vrais prédateurs et les brouteurs.

Les vrais prédateurs tuent leurs proies après les avoir attaquées. Pendant leur vie, ils peuvent tuer un très grand nombre de proies variées, souvent en les consommant entièrement. La plupart des carnivores, tels les tigres, les aigles, les coléoptères, sont des vrais prédateurs (Fig. 1.9). Les granivores ou les baleines qui consomment du plancton le sont également.



FIGURE 1.9 – Aigle chassant un lièvre. *Reuters.*

Les brouteurs attaquent aussi un grand nombre de proies au cours de leur vie mais ils ne consomment qu'une part de l'individu. Leur effet sur les proies est souvent douloureux mais très rarement létal à court terme. C'est le cas des herbivores, comme les ovins et les bovins, qui consomment une part de la végétation qui peut pousser de nouveau après leur passage. Les insectes qui sucent le sang de leurs proies sont également considérés comme brouteurs.

La prédation peut, dans le premier cas, réduire instantanément la densité de la population de proies, ou, dans le deuxième cas, réduire la croissance, la maintenance et la reproduction des proies. Dans les deux situations, le prédateur bénéficie de la consommation de la proie, qui lui permet d'obtenir les nutriments utiles à son développement. Au contraire, il est toujours plus ou moins néfaste pour ses proies.

Parasitisme

Un parasite est un brouteur qui se concentre sur un seul ou très peu d'individus au cours de sa vie. Le parasitisme est une forme de symbiose : l'individu vit et se développe dans un hôte qui l'abrite et lui fournit les nutriments nécessaires à son développement. Cependant,

les effets positifs ne sont pas réciproques : le parasite cause des effets négatifs sur son hôte sans qu'ils soient létaux à court terme. L'hôte est dit "infecté" lorsqu'un parasite le colonise. Si des symptômes de l'infection sont manifestes, l'hôte a alors une maladie. C'est le cas de nombreuses bactéries dont *Mycobacterium tuberculosis* qui peuvent infecter les hommes, ou de vers intestinaux qui colonisent un grand nombre d'espèces. Les parasites sont très nombreux mais ont souvent une seule espèce hôte ou un faible éventail d'hôtes. Ils conduisent souvent à une augmentation de maintenance, et à l'opposé à une baisse de reproduction et de développement chez leurs hôtes, impliquant une réduction de la densité de la population d'hôtes à long terme.

Un parasitoïde est un prédateur dans tous les sens du terme et est très différent d'un parasite. Il s'agit principalement d'insectes de l'ordre des *Hymenoptera* ou des *Diptera*, mais aussi de champignons, de virus ou de nématodes, qui sont intimement liés à un hôte (Eggleton and Gaston, 1990). En général, chez les insectes, un parasitoïde est libre au stade adulte mais pond ses œufs dans d'autres organismes, le plus souvent d'autres insectes (Fig. 1.10). Chaque œuf pondu dans un hôte est perçu comme une attaque. La larve de parasitoïde se développe ensuite dans ou sur l'hôte. Si initialement le parasitoïde ne semble pas affecter son hôte, comme un parasite, il finit toujours par le tuer et le consommer, comme un vrai prédateur, lorsqu'il a atteint un stade de développement important.



FIGURE 1.10 – *Trichogramma brassicae* parasitant une ooplaque de *Ostrinia nubilalis* (pyrale du maïs). *J. Pizzol, INRA.*

Dans cette section, nous avons vu que les interactions directes peuvent être très variées. Elles influencent particulièrement la dynamique, la répartition et la persistance des populations d'un écosystème. En particulier, ces rapports de force entre les populations définissent l'organisation hiérarchique d'un écosystème. Cependant, des populations qui n'ont aucun effet direct entre elles peuvent interagir indirectement par l'intermédiaire d'autres populations communes. Dans ce qui suit, nous mettrons en évidence les mécanismes qui permettent l'apparition de ces effets indirects.

1.3 Les interactions indirectes dans les écosystèmes

Les interactions directes présentées précédemment structurent les écosystèmes en régulant et contrôlant les niveaux des populations. Plusieurs de ces structures ont été suggérées par la modélisation de dynamiques de population et ont été détectées dans la nature. Dans cette section, nous avons choisi de décrire trois fonctionnements d'écosystèmes différents et alternatifs à celui qui fera l'objet d'étude dans cette thèse : les cascades trophiques, la compétition exploitative et la prédation intraguilde. Nous illustrerons dans chaque cas l'apparition d'effets indirects.

Tout d'abord, les cascades trophiques nous permettront d'identifier très facilement ce qu'est un effet indirect au sein d'un écosystème. Ensuite, nous décrirons les effets indirects dans des systèmes proies-prédateurs. Enfin, la prédation intraguilde consistera en un exemple complet de mécanismes qui peuvent induire ces effets indirects.

1.3.1 Cascades trophiques

Un niveau trophique tire sa définition du grec *trophe*, qui signifie "nourriture", et correspond à la position d'une population dans la chaîne alimentaire (Polis and Strong, 1996). Par exemple il comprend tous les herbivores qui consomment des plantes communes. Les différents niveaux trophiques imbriqués les uns dans les autres forment finalement une *cascade trophique* (Paine, 1980). Une devinette pour enfants illustre très bien cette structure de l'écosystème : "un fermier doit traverser la rivière dans une barque juste assez grande pour lui et son loup, ou lui et sa chèvre, ou lui et ses choux. Les choux sont mangés s'il les laisse seuls avec la chèvre, et la chèvre est mangée s'il la laisse seule avec le loup. Comment faire passer tout ce monde sans dégâts ? " (Fig. 1.11). Similairement, Leopold (1949) a décrit une interaction comparable entre les loups, les cerfs et les plantes.

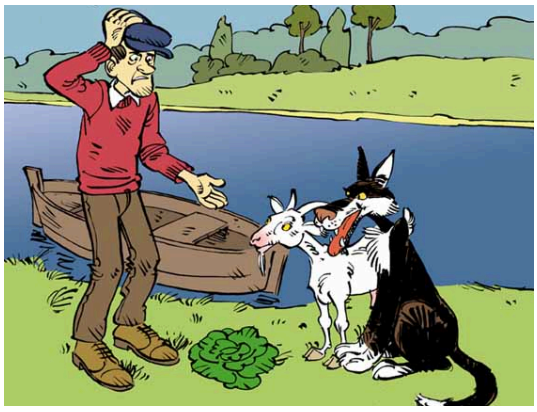

FIGURE 1.11 – Illustration de l'énigme du loup, de la chèvre et du chou. *Dessin de Jorge Miguel, Un dernier coup de gomme, Blogspot, 2010.*

La notion de cascade trophique a pour origine les travaux de Paine (1980) et a longtemps été réservée à l'étude de systèmes aquatiques (Carpenter et al., 1985, 1987; Menge, 1995). Les cascades trophiques ont ainsi longtemps été ignorées et considérées comme rares

dans les chaînes alimentaires plus compliquées en raison d'effets compensatoires dus à la compétition interspécifique dans les niveaux trophiques (Strong, 1992). Cependant, au cours de la dernière décennie, elles ont été le sujet d'un grand nombre d'études théoriques et empiriques (Pace et al., 1999; Polis et al., 2000; Shurin et al., 2002; Shurin and Seasbloom, 2005; Borer et al., 2005). Ainsi, Pace et al. (1999) ont détecté cette structure de populations dans des milieux marins, d'eau douce mais également terrestres.

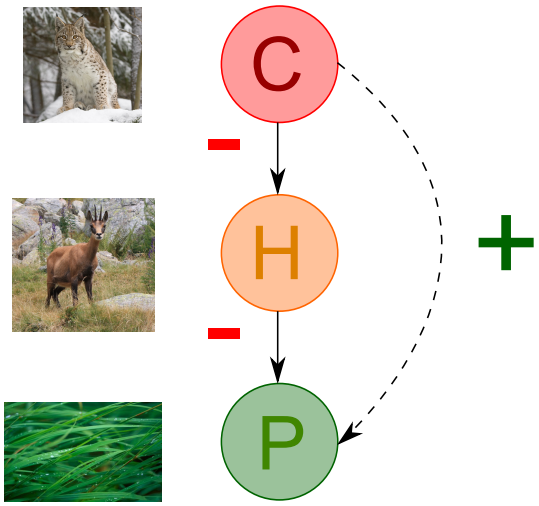

FIGURE 1.12 – Chaîne trophique avec C le niveau trophique des carnivores (ex. : Lynx, *J. Bohdal, www.naturephoto.cz*) , H le niveau trophique des herbivores (ex. : Chevreuil, *M. Teixeira Alves*), P le niveau trophique des plantes (ex. : Herbe, *Galbon, www.finalclap.com*). Les flèches en trait plein correspondent à une relation de prédation directe. Les flèches en traits pointillés correspondent à des effets indirects à travers la cascade trophique.

En général, les cascades sont définies par des effets réciproques qui modifient l'abondance, la biomasse ou la productivité d'une communauté, ou d'un niveau trophique, à l'équilibre (Carpenter and Kitchell, 1993; Pace et al., 1999). Traditionnellement, les effets des cascades trophiques sont illustrés dans une chaîne trophique à trois niveaux : prédateurs, proies et ressources. Dans ce cadre, l'addition d'un troisième niveau trophique au sommet de la chaîne implique une réduction de la densité du second niveau trophique, en raison de la prédation, et résulte ainsi en une augmentation de la biomasse du premier niveau trophique à l'équilibre (Janssen et al., 1998) (Fig. 1.12). D'un côté, l'effet entre chaque niveau trophique est donc direct et correspond à une relation de prédation. D'un autre côté, l'effet entre le premier et le troisième niveau trophique est indirect : il a lieu à l'aide d'un intermédiaire, le deuxième niveau trophique. Ainsi, par exemple, dans les cultures agricoles, Pace et al. (1999) ont retranscrit l'effet négatif de l'augmentation de la densité d'araignées prédatrices dans les champs de soja sur les insectes occupant le niveau trophique intermédiaire, et l'effet positif sur le soja occupant le dernier niveau trophique.

De nombreuses études ont mis l'accent sur les effets indirects dans les chaînes alimentaires qui peuvent modifier la force et le sens des interactions directes entre les prédateurs et les herbivores (Pace et al., 1999; Persson, 1999; Finke and Denno, 2004). Par exemple, Polis et al. (2000) ont montré que les cascades trophiques pouvaient être perturbées indirectement par différents mécanismes auto-régulateurs des populations, tels que le cannibalisme,

la compétition intraspécifique et la prédation entre populations d'un même niveau trophique. De la même manière, les populations qui trouvent facilement des refuges, ou dont la qualité est faible, sont peu attaquées et réduisent ainsi le taux de croissance de leur prédateur. Ainsi, un changement de la densité d'une population d'un niveau trophique influence directement les populations de niveaux trophiques supérieurs et inférieurs, tout en influençant indirectement les niveaux trophiques à l'équilibre et dépendant de la cascade trophique.

La notion de cascade trophique est également liée à celle d'espèce clef-de-voute (Paine, 1966, 1967; Leibold, 1996). Une espèce appelée espèce-clef peut avoir des effets disproportionnellement larges par rapport à sa biomasse, c'est-à-dire par rapport au nombre d'individus présents dans l'écosystème (Power et al., 1996). De telles espèces ont été identifiées à tous les niveaux trophiques et sont connues pour influencer les cascades trophiques en disparaissant (Bond, 1994; Paine, 1995; Menge et al., 1994; Menge, 1995). En particulier, deux types de cascades trophiques sont distinguées : d'une part les cascades *top-down* sont des cascades trophiques perturbées par la suppression d'un prédateur ou d'un consommateur à un niveau trophique élevé, et d'autre part, les cascades *bottom-up* sont des cascades trophiques perturbées par la suppression d'une ressource d'un niveau inférieur. Par exemple, la loutre de mer est un prédateur clef-de-voute impliqué dans une cascade *top-down*. Elle consomme une grande quantité d'oursins, et permet ainsi indirectement le développement de forêts de kelp dans lesquelles de nombreuses espèces aquatiques trouvent refuge (Cohn, 1998). Une brusque disparition d'une telle espèce clef entraîne une redistribution des interactions directes et indirectes, ou une modification de l'habitat. En outre, elle peut avoir des effets indirects importants par l'intermédiaire de plusieurs niveaux trophiques et ainsi réduire la biodiversité.

1.3.2 Compétition exploitative

Depuis les travaux de Volterra (Volterra, 1926), une large part de la littérature écologique a été consacrée à l'élaboration du concept de niche écologique. Cette notion tire son origine du *principe de Gause* ou *principe d'exclusion compétitive*. Une constatation évidente dans un milieu est qu'une ressource consommée par une population est une ressource qui n'est plus disponible pour une autre. Les populations sont alors en compétition indirecte, ou compétition exploitative, afin d'obtenir une part de cette ressource, d'autant plus si elle est limitée (Fig. 1.13).

Cette compétition indirecte peut alors se traduire par l'exclusion d'une espèce qui ne survit pas à l'autre en raison de ressources insuffisantes. Gause (1934) a introduit son principe en illustrant la compétition entre deux paramécies, *Paramecium caudatum* et *P. aurelia* (Fig. 1.14). Dans des cultures isolées, chaque espèce de protozoaire suit une croissance logistique : chaque population atteint une concentration constante mais différente, de 64cm^3 pour *P. caudatum* et de 105cm^3 pour *P. aurelia*. Cependant, après 16 jours dans une culture mixte contenant les deux espèces, uniquement *P. aurelia* survit, en gagnant la compétition contre *P. caudatum* pour leur ressource commune. Cet exemple décrit, à travers l'exclusion d'une espèce par compétition, le concept d'une niche écologique, à savoir

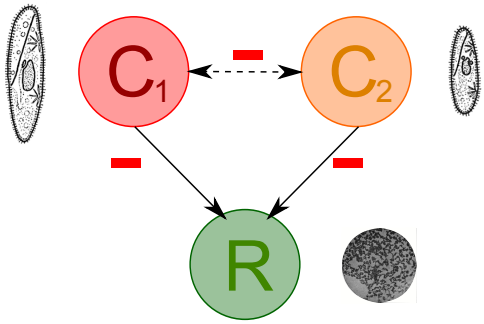

FIGURE 1.13 – Compétition exploitative entre deux consommateurs C_1 (*Paramecium aurelia*) et C_2 (*P. caudatum*) d'une ressource commune R (*Bacillus Pyoceaneus*), tiré de Gause (1934) et de McConnell (1915).

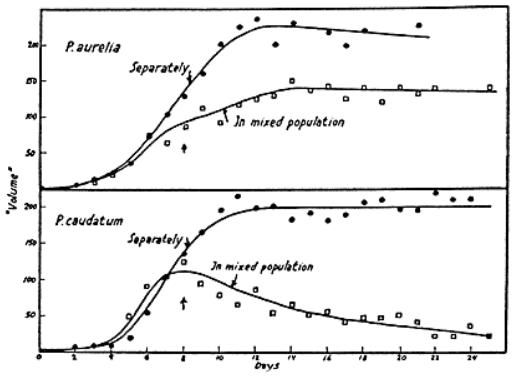

FIGURE 1.14 – Croissance en volume de *Paramecium aurelia* et *P. caudatum* cultivées séparément ("separately") ou ensemble ("in mixed population"). Tiré de Gause (1934).

"un espace que deux espèces ne peuvent pas continuer à occuper sur une période indéfiniment longue" (Slobodkin, 1961). Cette exclusion dépend principalement du déséquilibre qu'il peut exister entre les effets négatifs d'une population sur l'autre : celle qui supporte le mieux la compétition et qui en souffre le moins peut occuper la meilleure position dans l'écosystème et poursuivre son développement aux dépens de l'autre. De ce fait, la compétition interspécifique influence profondément la distribution des espèces et leur dynamique, notamment en favorisant la ségrégation des populations (Matthews, 1998).

Des effets indirects négatifs peuvent également survenir entre des proies qui partagent un même prédateur : il s'agit de *compétition apparente*. Une augmentation de la densité d'une proie augmente la densité du prédateur et sa pression de prédation sur toutes les proies qui expérimentent alors des effets indirects négatifs, comme si elles étaient en compétition directe. Dans la suite de cette thèse, nous nous focaliserons sur un système composé de deux proies qui partagent un prédateur commun, (Fig. 1.15) et montrerons différentes interactions indirectes pouvant survenir entre les proies. Dans cette situation, nous distinguerons d'une part les interactions indirectes négatives entre les proies : la *compétition apparente* (réciprocité des effets), ou l'*amensalisme apparent* (effets unilatéraux) ; et d'autre part les interactions positives entre les proies : le *mutualisme apparent* (réciprocité des effets), ou le *commensalisme apparent* (effets unilatéraux). De plus, des effets asymétriques

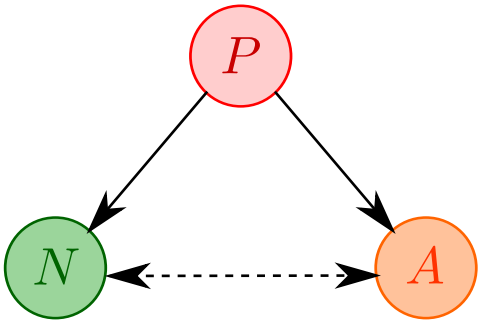

FIGURE 1.15 – Deux proies N et A partagent un prédateur commun P. Les interactions directes entre les proies et leur prédateur sont représentées par des flèches en trait plein. Les interactions indirectes entre les proies sont représentées par une flèche en pointillés.

peuvent également exister, sous forme de *prédation apparente* (une proie favorisée, l'autre pénalisée). L'objectif de cette thèse est d'identifier de tels effets indirects dans un système multi-proies–prédateur, sous l'influence de différents mécanismes biologiques.

1.3.3 Prédation intraguilde

Les interactions directes et indirectes peuvent se retrouver au sein de systèmes biologiques simples. Prédation et compétition, deux mécanismes qui structurent les chaînes alimentaires, peuvent par exemple être combinées pour donner naissance à une organisation communautaire appelée *prédation intraguilde* (IGP). Cette dernière est constituée de prédateurs qui tuent et mangent des proies ainsi que leurs ressources (Polis et al., 1989; Holt and Polis, 1997). Les prédateurs et leurs proies sont alors des compétiteurs pour une même ressource, ils appartiennent à une même guilde (Fig. 1.16). Holt and Polis (1997) définissent la prédation intraguilde comme une sous-structure de la prédation omnivore, qui est une consommation de ressources situées à différents niveaux trophiques.

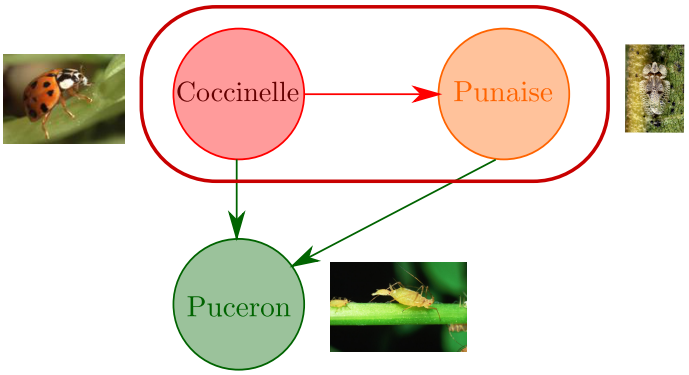

FIGURE 1.16 – La coccinelle et la punaise sont des ennemis naturels du puceron et appartiennent donc à la guilde exploitant le puceron (cadre rouge). Le puceron est le ravageur visé et est une proie extraguilde. La prédation intraguilde est représentée par la flèche rouge et la prédation extraguilde par les flèches vertes. Tiré de Lucas (2001), *photos INRA*.

L'étude du modèle IGP (Holt and Polis, 1997; Holt and Huxel, 2007) et des équilibres du modèle (Polis et al., 1989; Holt and Polis, 1997; Revilla, 2002; Diehl, 2003; Bampfylde

and Lewis, 2007; Takimoto et al., 2007; Zabalo, 2012) a démontré que l'occurrence de l'IGP peut conduire à certains états stationnaires alternatifs, des dynamiques instables ou l'exclusion du prédateur généraliste (dit prédateur intraguilde) ou du prédateur attaqué (proie intraguilde). Ces résultats prédisent notamment des phénomènes non souhaités en lutte biologique (Fig. 1.16). En effet, un prédateur généraliste peut conduire à l'exclusion d'un prédateur introduit spécifiquement pour contrôler une autre proie.

Ces résultats théoriques de l'IGP sur la structure des populations (Holt and Polis, 1997) ont incité une récente explosion d'études empiriques sur cette structure, dans une multitude d'écosystèmes différents. Il a ainsi été montré que cette interaction est très répandue dans la nature chez certaines espèces biologiques spécifiques (Rosenheim et al., 1995; Rosenheim, 1998; Arim and Marquet, 2004). Dans ce cadre, l'IGP a été détectée chez de nombreux prédateurs de ravageurs agricoles, et une baisse de l'efficacité des programmes de lutte biologique a été imputée à ce réseau trophique (van Rijn et al., 2002; Borer et al., 2003; Finke and Denno, 2003; Prasad and Snyder, 2004; Briggs and Borer, 2005). L'IGP a par exemple été reconnue dans les cultures de luzerne, où le puceron *Acyrthosiphon pisum* est attaqué à la fois par un hyménoptère spécialiste *Aphidius ervi*, et une guilde de prédateurs généralistes principalement constituée des punaises *Nabis* et *Orius*, de coccinelles et d'araignées (Snyder and Ives, 2003). L'IGP entre prédateurs généralistes et spécialistes nuit à leur rôle d'agents de contrôle biologique en réduisant leur parasitisme du puceron *A. pisum*. De la même manière, les parasitoïdes ont également été identifiés comme prédateurs intraguildes lorsqu'ils occupent un même hôte multi-parasité. En effet, ils peuvent consommer les œufs ou les larves des autres parasitoïdes présents dans l'hôte. Les modélisations de la prédation intraguilde et de l'effet d'addition de parasitoïdes supplémentaires dans un hôte ont, par ailleurs, donné des prédictions similaires aux prédateurs sur les changements écologiques qu'ils peuvent induire (Briggs, 1993).

En résumé, l'IGP amène finalement un prédateur intraguilde à avoir un effet négatif sur une autre population de sa propre guilde, une proie intraguilde, en limitant sa croissance par une diminution de sa densité et de ses ressources. Indirectement, ce prédateur intraguilde a donc un effet positif sur les ressources qui sont moins consommées. De ce fait, en cas de coexistence des prédateurs, l'IGP permet une augmentation de la densité ou de la biomasse de la ressource partagée car l'effet de l'ensemble des prédateurs n'est pas additif (Snyder and Ives, 2003). De plus, cette augmentation est renforcée par la compétition exploitative qui existe entre les deux prédateurs, tandis qu'elle peut être contrebalancée par la compétition apparente entre la ressource et la proie intraguilde. Finalement, comme les prédateurs sont souvent impliqués dans des cascades trophiques importantes, les interactions directes ou indirectes au sein de la guilde peuvent entraîner des changements importants à l'échelle de l'écosystème, soit en les renforçant, soit en les contrebalançant. Dans le cadre de notre thèse, nous verrons comment une forme similaire de densité-dépendance négative peut altérer les effets indirects entre des proies et comment leur sens influence l'écosystème.

Conclusion Les interactions directes entre les individus ou entre les populations structurent les écosystèmes, les stabilisent ou les complexifient. Tout au long de ce chapitre, nous avons vu que ces interactions pouvaient être très variées et impliquer des effets très différents selon la hiérarchie d'une population et de son rapport avec les autres populations. En particulier, par l'exemple de structures biologiques basées sur des effets directs, nous avons pu constater que les dynamiques des populations dépendaient également d'interactions indirectes dont les effets pouvaient tout autant être variés.

Souvent, l'appréhension de l'écologie est empirique, par des suivis expérimentaux en laboratoire ou *in vivo*. Cependant, en raison de la complexité des interactions entre les populations, tant directes qu'indirectes, il est souvent difficile de prédire empiriquement l'évolution d'un écosystème. Or, ces prédictions sont souvent importantes puisqu'elles permettent, par exemple, d'indiquer le succès d'une lutte biologique. Pour cette raison, de manière complémentaire, la modélisation permet d'identifier des structures spécifiques des écosystèmes. En outre, la modélisation apporte des prédictions concernant la stabilité, la répartition spatiale ou le rapport de force des populations. Dans le Chapitre 2, nous décrirons certains de ces modèles mathématiques qui permettent de décrire les dynamiques de populations et les interactions directes qui les lient.

Contribution de référence

- **Section 1.3 :** 2012 – Chailleux A., Mohl E., Teixeira Alves M., Desneux N.. *Apparent competition and unilateral indirect interactions in biological control*, article en préparation.

Chapitre 2

Bases de la modélisation de systèmes proies-prédateurs

I can imagine no more beneficial change in scientific education
that which would allow [biology and mathematics]
to appreciate something of the imaginative grandeur
of the realms of thought explored by the others.

Ronald A. Fisher - *The genetical theory of natural selection (1930)*

Sommaire

2.1 Les bases de la modélisation en écologie 28
2.1.1 Préliminaires 28
2.1.2 Le modèle exponentiel 29
2.1.3 Le modèle logistique 30
2.2 Modèles à deux espèces 32
2.2.1 Modèle de Lotka-Volterra 33
2.2.2 Les réponses fonctionnelles 34
2.2.3 Proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique . . . 36
2.2.4 Alternatives à la proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique 41
2.3 D'autres modèles populationnels 52
2.3.1 Modèles discrets 52
2.3.2 Modèles spatiaux 53
2.3.3 Modèles stochastiques 56

Objet du Chapitre 2 Dès le début du XXe siècle, l'étude des systèmes et des structures biologiques que nous avons présentés dans le Chapitre 1, a été effectuée à la fois par des expériences, et par des modèles mathématiques. En complément aux données expérimentales, les outils théoriques permettent d'une part de comprendre le fonctionnement des systèmes biologiques, et d'autre part de prédire leurs dynamiques.

Dans ce chapitre, nous présenterons la modélisation de base de systèmes dynamiques continus et déterministes, régis par des équations différentielles ordinaires, outils mathé-

matiques qui les illustrent de façon simple et accessible. Nous débuterons notre approche théorique par la modélisation d'une seule population.

Ensuite, nous élargirons notre panel de modèles à la description de systèmes d'équations différentielles représentant deux populations différentes, liées par la prédation. Ce formalisme mathématique est construit sur un certain nombre d'hypothèses : systèmes autonomes, homogénéité de la répartition des individus, etc. Il présente ainsi une simplicité qui permet, dans de nombreux cas, d'identifier des dynamiques, d'expliquer le comportement des populations étudiées et de prédire la stabilité d'un écosystème complexe. Dans ce cadre, nous analyserons quelques modèles classiques et approfondirons également notre étude de certains modèles exploités dans la suite de cette thèse.

Enfin, nous introduirons succinctement quelques approches théoriques qui se distinguent des systèmes dynamiques continus et déterministes par la prise en compte de la variabilité naturelle, de la spatialité et de la stochasticité des processus biologiques.

2.1 Les bases de la modélisation en écologie

2.1.1 Préliminaires

L'évolution en temps continu d'une population ou d'un système de populations peut simplement être modélisée par une équation gouvernant sa variation dans $\mathbb{R}^n$:

$$\dot{N} = \frac{dN}{dt} = Naissances + Immigrations - Morts - Emigrations, \tag{2.1}$$

ce qui peut se traduire par l'équation différentielle ordinaire

$$\dot{N} = f(N), \tag{2.2}$$

avec N une variable d'intérêt comme la densité d'une population, et $f : \mathcal{D} \to \mathbb{R}^n$ une fonction localement lipschitzienne où $\mathcal{D}$ est le domaine de définition de f (dans le cadre de dynamiques de populations, $\mathcal{D} = \mathbb{R}^n_+$ habituellement). Ce modèle, pour lequel des valeurs définies sont associées aux variables et aux paramètres et pour lequel la prédiction est donnée de manière précise à tout temps, est *déterministe*.

Il est souvent difficile de calculer une solution explicite de (2.2) et, parfois, le modèle ne peut être analysé qu'à travers une étude qualitative. Dans ce cas, il est possible de se focaliser sur des points particuliers appelés *équilibres* dont l'existence et les propriétés sont directement déduites de (2.2).

Définition 1. *Un équilibre de l'équation (2.2) est un point $N^* \in \mathbb{R}^n$ tel que $f(N^*) = 0$.*

Entre autres, la dynamique à long terme du système (2.2) peut être fournie par l'étude de la stabilité de ses équilibres.

Définition 2. *Le point d'équilibre N^* de (2.2) est :*

- *stable si, pour tout $\epsilon > 0$, il existe $\delta = \delta(\epsilon) > 0$ tel que :*

$$\| N(0) - N^* \| < \delta \Rightarrow \| N(t) - N^* \| < \epsilon, \quad \forall t \geq 0.$$

- *asymptotiquement stable s'il est stable et δ peut être choisi tel que :*

$$\| N(0) - N^* \| < \delta \Rightarrow \lim_{t \to \infty} N(t) = N^*.$$

- *globalement asymptotiquement stable s'il est asymptotiquement stable et :*

$$\forall N(0) \in \mathcal{D}, \lim_{t \to \infty} N(t) = N^*.$$

Par ailleurs, le théorème de la méthode indirecte de Lyapunov permet de définir la stabilité d'un équilibre.

Théorème 1. *Soit N^* un équilibre du système non linéaire (2.2), où $f : \mathcal{D} \to \mathbb{R}^n$ est continue dérivable, et $\mathcal{D}$ est un voisinage de N^*. Soit la matrice jacobienne*

$$J = \frac{\partial f}{\partial N}(N)\bigg|_{N^*}.$$

1. *N^* est asymptotiquement stable si $Re(\lambda_i) < 0$ pour toutes les valeurs propres λ_i de J.*
2. *N^* est instable si $Re(\lambda_i) > 0$ pour au moins une valeur propre de J.*

La matrice jacobienne de $f(N)$ permet ainsi de conclure sur la stabilité locale de ses équilibres et de mener une étude qualitative du système.

2.1.2 Le modèle exponentiel

La modélisation la plus simple d'une population est le modèle *exponentiel* dit malthusien, qui a tout d'abord été proposé par Euler (1760) sous forme d'une suite géométrique, puis repris par Malthus (1798) pour illustrer l'accroissement d'une population. Dans ce modèle, la population est caractérisée par un nombre de naissances et de décès continu dans le temps et indépendant de sa taille. La population est caractérisée par un taux de naissance β et de mortalité δ moyens. Le nombre total de naissance par unité de temps est le taux de naissance multiplié par N, la densité de la population, et le nombre total de décès le taux de mortalité multiplié par N. La variation de la population par unité de temps est alors le nombre de naissances moins le nombre de décès, ce qui peut s'exprimer sous forme d'équation différentielle :

$$\frac{dN}{dt} = \beta N - \delta N = r_N N, \tag{2.3}$$

avec r_N le taux de croissance de la population.

L'équation (2.3) a une solution exacte obtenue en l'intégrant :

$$\frac{dN}{dt} = r_N N \quad \Leftrightarrow \quad N(t) = N(0) e^{r_N t}. \tag{2.4}$$

Ainsi, si $r_N < 0$, les solutions convergent vers $N^* = 0$ (Fig. 2.1). Au contraire, si $r_N > 0$, les solutions s'éloignent de N^*. N^* est alors considéré comme un équilibre *globalement stable*

ou *instable* : pour toute condition initiale $N(0)$, les trajectoires convergent ou s'éloignent de N^*, selon que $r_N < 0$ ou $r_N > 0$, respectivement.

$r_N = 0$ est une *valeur critique* ou *valeur de bifurcation*. En cette valeur, le modèle change brusquement de comportement. La valeur positive devient négative et l'équilibre passe alors d'instable à stable. Ce changement qualitatif de comportement est appelé une *bifurcation*.

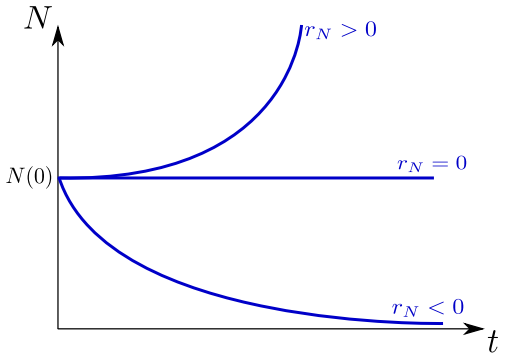

FIGURE 2.1 – Dynamiques de N en fonction de t représentées par un modèle exponentiel avec $r_N > 0$, $r_N = 0$ et $r_N < 0$. $N(0)$ est une condition initiale quelconque.

2.1.3 Le modèle logistique

Dans le modèle exponentiel, les taux de naissance et de mortalité sont constants. L'idée du modèle logistique, introduit par Verhulst (1838), est qu'il est plus réaliste de considérer des taux qui changent avec l'état de la population et qui impliquent une limitation de la croissance de la population. Par exemple, le taux de naissance peut baisser si les individus consacrent plus d'énergie à trouver des ressources devenues rares en raison d'un nombre croissant de la population. De même, le taux de mortalité peut augmenter à cause du stress social dû à un surpeuplement, ou à une augmentation des risques de cannibalisme. De ce fait, ces taux peuvent dépendre en partie de la densité de la population :

$$\begin{aligned} \beta &= \beta_0 - \beta_N N, \\ \delta &= \delta_0 + \delta_N N, \end{aligned} \tag{2.5}$$

avec β_0 et δ_0 les taux de naissance et de mortalité quand N est très petit. β_N et δ_N correspondent à la force de la densité-dépendance des taux de naissance et de mortalité. Une population caractérisée par de tels paramètres est appelée *densité-dépendante*.

Les taux (2.5) peuvent être introduits dans (2.3) :

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= (\beta - \delta)N, \\ &= [(\beta_0 - \beta_N N) - (\delta_0 + \delta_N N)]N, \\ &= [(\beta_0 - \delta_0) - (\beta_N + \delta_N)N]N. \end{aligned} \tag{2.6}$$

Supposons $r_N = \beta_0 - \delta_0 > 0$, ce qui permet au modèle d'être pertinent sur le plan biologique, le taux de croissance de la population quand N est très petit et $K_N = \frac{r_N}{\beta_N + \delta_N}$.

K_N est appelé *capacité d'accueil* ou *capacité de charge* du milieu et représente la population maximale qu'un milieu peut supporter. Ce paramètre est communément appelé également *capacité limite* de la population et c'est le nom que nous lui donnerons tout au long de cette thèse. Le nombre de paramètres de (2.6) est finalement réduit à deux : r_N et K_N :

$$\frac{dN}{dt} = r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right). \tag{2.7}$$

Le modèle (2.7) est appelé modèle *logistique*. Son étude qualitative peut se faire graphiquement en représentant $\frac{dN}{dt}$ en fonction de N (Fig. 2.2). Le graphique est une parabole qui coupe l'axe des N en 0 et K_N, où $\frac{dN}{dt} = 0$. L'évolution de $N(t)$ est connue par le signe de sa dérivée : les solutions s'éloignent de $N_1^* = 0$, tandis qu'elles convergent vers $N_2^* = K_N$ qui est asymptotiquement stable.

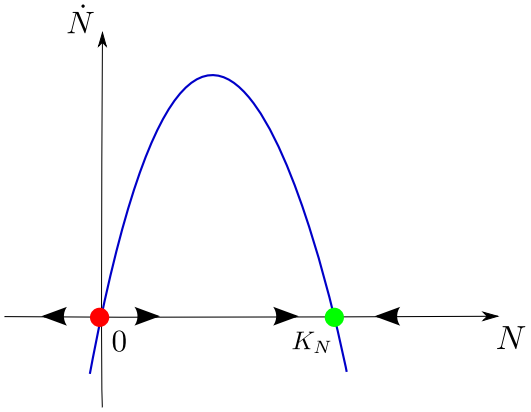

FIGURE 2.2 – Expression du modèle logistique en fonction de la densité de proies. 0 et K_N sont les équilibres car $\frac{dN}{dt} = 0$. Les flèches sur l'axe des abscisses représentent la direction des solutions de (2.7). 0 est un équilibre instable (point rouge) et K_N est un équilibre stable (point vert).

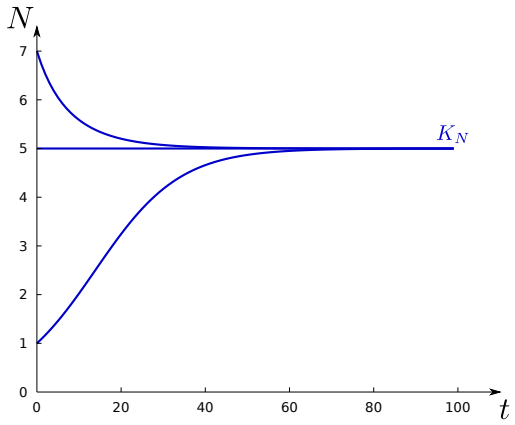

FIGURE 2.3 – Dynamiques de N en fonction de t représentées par un modèle logistique avec $r_N = 0.10$ et $K_N = 5$. Les conditions initiales sont 1, 5 et 7.

Par ailleurs, le modèle (2.7) est également l'un des modèles non-linéaires les plus

simples, notamment parce qu'une solution explicite de $N(t)$ peut être calculée simplement par la méthode de séparation des variables, permettant de conforter l'analyse qualitative du modèle, et est :

$$N(t) = \frac{N(0)K_N}{N(0)+(K_N-N(0))e^{-r_N t}}. \tag{2.8}$$

L'expression de $N(t)$ correspond à une courbe sigmoïde (Fig. 2.3). Si $N(0) = 0$, $N(t) = 0$ pour tout t : 0 est un équilibre du modèle (2.7). Par ailleurs, si $N(0)$ est différent de 0, $\lim_{t\to+\infty} N(t) = K_N$, qui est également un équilibre de (2.7).

2.2 Modèles à deux espèces

Un des constats les plus simples en écologie est qu'une population interagit avec d'autres populations, comme nous avons pu l'illustrer dans le Chapitre 1. En outre, une population mange et peut être mangée. Dans le cadre de cette thèse, nous nous focalisons sur un système composé d'un prédateur qui consomme une proie principale.

Tout au long de ce manuscrit, nous identifierons dans nos modèles la population de prédateurs par P et celle de sa proie principale par N. Dans un système à deux espèces N et P, nous considérons que l'interaction qui les lie est directe et se fait uniquement *via* la prédation : P a donc directement des effets négatifs sur N (Fig. 2.4).

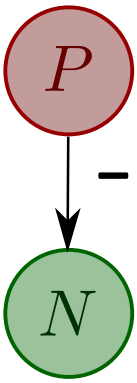

FIGURE 2.4 – Diagramme de l'interaction directe négative du prédateur P sur sa proie principale N. Les populations sont représentées par un cercle où figure leur dénomination, et l'interaction directe est représentée par une flèche à trait plein.

La modélisation des systèmes proies-prédateurs consiste ainsi en l'expression couplée des deux variables dynamiques N et P qui forme un système dynamique défini pour N et P positifs, c'est-à-dire définis en $(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+)$:

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = f_G(N,P) = f_N(N) - g_N(N,P)P, \\ \dfrac{dP}{dt} = f_P(N)P. \end{cases} \tag{2.9}$$

La dynamique de la proie N est en général composée d'un terme $f_N(N)$ qui représente sa croissance et d'un terme $g_N(N,P)$ appelé *réponse fonctionnelle* qui correspond au nombre de proies tuées par unité de temps par prédateur (Solomon, 1949; Holling, 1959*a*;

Murdoch, 1973). La dynamique du prédateur P est représentée par $f_P(N)$ qui classiquement correspond à la réponse numérique du prédateur, c'est-à-dire aux variations de densité du prédateur en fonction des variations de densité de la proie, à laquelle est soustraite sa mortalité naturelle.

2.2.1 Modèle de Lotka-Volterra

Un modèle simple de prédation, en dimension 2, qui possède des caractéristiques génériques et qui sert de base à de nombreux autres modèles, a été proposé initialement par Lotka (1925) et par Volterra (1926). Le premier s'intéresse aux oscillations dans les réactions chimiques, mais étend son étude aux problèmes démographiques, aux réseaux alimentaires, au cycle de l'eau ou du dioxyde de carbone, en passant par les oscillations proies-prédateurs qui sont l'objet du modèle qui porte son nom. Le second s'intéresse à un problème posé par D'Ancona : alors que la pêche a momentanément été stoppée en Adriatique au cours de la Première Guerre Mondiale, le nombre de poissons prédateurs, notamment de requins, a augmenté tandis que le nombre de poissons proies a diminué. La quantité de poissons est restée constante entre le début et la fin de la Guerre, mais les proportions ont évolué. Volterra (1926) étudie alors les raisons d'une perturbation d'un équilibre entre une proie et son prédateur à travers des équations différentielles, similaires à celles proposées par Lotka (1925) :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N - \lambda_N N P, \\ \dot{P} &= a_N N P - m P. \end{cases} \tag{2.10}$$

r_N est le taux de croissance naturel de N et λ_N le taux d'attaque de N par P. a_N est le taux de croissance de P par unité de proies consommées et m la mortalité naturelle de P.

Le modèle de Lotka-Volterra peut avoir deux équilibres : i) N et P sont absents du système (E^0), ou ii) N et P sont présents et coexistent (E^*) (Kot, 2001) :

$$E^0 = (0, 0),$$
$$E^* = \left(\frac{m}{a_N}, \frac{r_N}{\lambda_N} \right).$$

L'étude du modèle montre que son comportement correspond à une famille de courbes fermées autour de l'équilibre E^* (Fig. 2.5). La courbe suivie par une trajectoire dépend des conditions initiales $N(0)$ et $P(0)$. Il est intéressant de noter que la proie qui, sans prédation, croît exponentiellement, est ici limitée si une coexistence entre elle et le prédateur est possible.

Le modèle de Lotka-Volterra repose sur des hypothèses fortes. Entre autres, la croissance exponentielle des proies est peu réaliste, d'autant plus qu'une relation linéaire lie la consommation de proies à la reproduction des prédateurs : un prédateur mange alors deux fois plus de proies quand la densité des proies est deux fois plus grande et sa densité peut augmenter à une très grande vitesse si les proies sont très abondantes. Des hypothèses

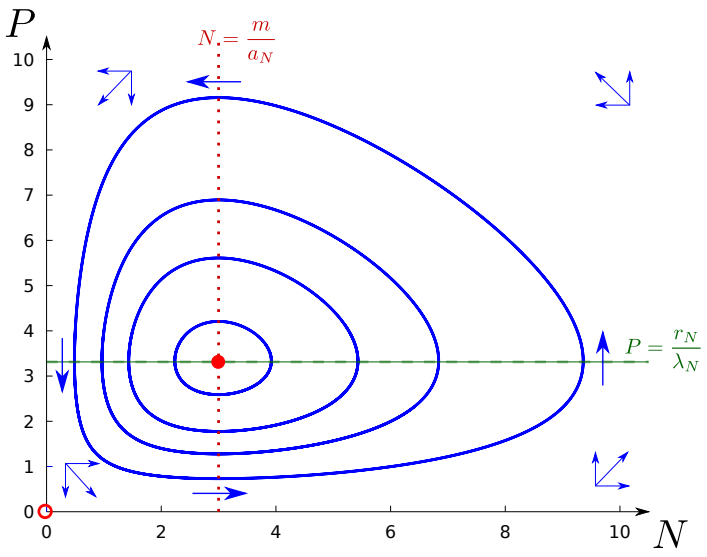

FIGURE 2.5 – Trajectoires du modèle de Lotka-Volterra (trait plein - $r_N = 2, \lambda_N = 0.6, \alpha_N = 0.5$ et $m = 1.5$, avec pour conditions initiales $(0.5, 4); (1, 4); (1.5, 4); (2.5, 4)$.). Les trajectoires suivent des courbes fermées autour de E^* (point rouge) où se croisent les isoclines nulles du modèle (isocline nulle de N : tirets verts, isocline nulle de P : pointillés rouges). E^0 est un point selle (cercle rouge).

plus réalistes ont conduit à d'autres modèles qui, avec une structure proche du modèle de Lotka-Volterra, présentent des caractéristiques différentes. Nous en explorerons plusieurs par la suite de cette section.

Dans la section précédente, nous avons vu deux fonctions $f_N(N)$ couramment utilisées : le modèle exponentiel et le modèle logistique. Il existe également différentes expressions de la réponse fonctionnelle $g_N(N, P)$ qui dépendent d'un certain nombre d'hypothèses. Dans ce qui suit, nous considérerons les réponses fonctionnelles classiquement utilisées et qui sont densité-dépendantes de la proie, c'est-à-dire $g_N(N, P) = g_N(N)$, puis compléterons cette description par la présentation de formalismes ratio-dépendents.

2.2.2 Les réponses fonctionnelles

La réponse fonctionnelle la plus simple a été proposée par Lotka (1925) et Volterra (1926). Il s'agit d'une relation linéaire avec la densité de la proie, qu'on retrouve dans leur modèle de prédation :

$$g_N(N) = \lambda_N N, \tag{2.11}$$

avec λ_N le taux d'attaque de la proie principale par le prédateur. Le terme de prédation s'écrit alors $g_N(N)P = \lambda_N NP$, qui est une relation d'action de masse. Ce terme implique que la prédation augmente ou diminue proportionnellement avec le taux de rencontre entre le prédateur et la proie. C'est le cas dans la nature de certains espèces comme les araignées. La probabilité qu'un insecte soit piégé par leurs toiles augmente proportionnellement avec l'augmentation de la densité d'insectes.

Holling (1959*a*) est l'un des fondateurs de la notion de réponse fonctionnelle. Selon les densités et les caractéristiques des proies et du prédateur, il a défini trois principaux types de réponse fonctionnelle qui ont gardé son nom (Fig. 2.6).

Holling de type I (Fig. 2.6A) Reprenant l'idée d'une relation linéaire avec la densité de la proie, Holling (1959*a*) suggère que le prédateur peut rechercher aléatoirement ses proies : le temps de recherche est négligeable et le taux de recherche est alors constant quelle que soit la densité de proies. Le nombre de proies tuées est de ce fait proportionnel à leur densité. Un niveau de saturation peut être atteint si le prédateur ne peut plus ingérer davantage d'individus :

$$g_{N_I}(N) = \begin{cases} \lambda_N N & \forall N < \overline{N}, \\ \lambda_N \overline{N} & \forall N \geq \overline{N}. \end{cases} \tag{2.12}$$

Holling (1959*a*) rapporte que ce type de réponse fonctionnelle a été observé dans les études de Ricker (1941) sur des espèces de poissons consommant du saumon rouge.

Holling de type II (Fig. 2.6B) Un certain nombre d'expériences répertoriées par Holling (1959*a*) montrent les limites d'une relation linéaire avec la densité de la proie : souvent une augmentation de la densité de proies s'accompagne d'une rapide augmentation du nombre de proies attaquées par prédateur, qui finit par ralentir et stagner à une valeur fixe. Ce phénomène est représenté par une expression de la forme :

$$g_{N_{II}}(N) = \frac{\lambda_N N}{1 + h_N N}, \tag{2.13}$$

avec h_N le temps moyen que prend le prédateur pour consommer une proie (Holling, 1959*b*). Le taux de prédation est caractérisé par une décélération due au fait que le prédateur est limité par sa capacité à rechercher et à consommer ses proies. Par conséquent, la saturation de la prédation se caractérise par une densité limite de proies pouvant être consommées et une consommation marginale qui ne fait alors que diminuer. Ce type de réponse fonctionnelle est couramment observé chez une large variété de prédateurs (Murdoch, 1973), notamment chez les insectes, les acariens, les mollusques, les poissons, etc. Par ailleurs, ce modèle correspond également au modèle de Monod (Monod, 1949), proposé pour décrire la croissance de micro-organismes consommant des substrats, et au modèle de Michaelis-Menten (Menten and Michaelis, 1913), proposé pour décrire la cinétique des enzymes agissant sur un substrat.

Holling de type III (Fig. 2.6C) Holling (1959*a*) a mené une expérience avec des musaraignes. En premier lieu, leurs taux de recherche augmentent avec l'augmentation de la densité des proies, puis finissent par décroître, comme la réponse fonctionnelle de type II. Dans ce cas, les réponses fonctionnelles de ces espèces sont alors sigmoïdes et peuvent être représentées par :

$$g_{N_{III}}(N) = \frac{\lambda_N N^2}{1 + h_N N^2}. \tag{2.14}$$

Ce type de réponse fonctionnelle est caractéristique des prédateurs qui nécessitent un temps d'apprentissage avant de consommer leurs proies, ou dont le régime alimentaire passe d'une espèce à l'autre. Dans le premier cas, si la densité de proies est trop faible, le prédateur doit apprendre à reconnaitre sa proie principale et à développer la meilleure des attaques pour compenser le faible taux de rencontre. Dans le second cas, le prédateur peut hésiter entre deux proies de qualité similaire. Dès lors que la densité des proies devient importante, dans les deux cas, le taux de rencontre augmente rapidement et la prédation va alors saturer.

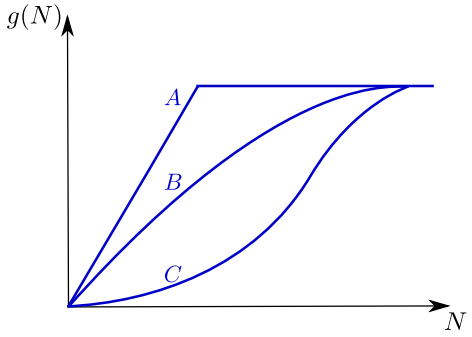

FIGURE 2.6 – Trois réponses fonctionnelles du prédateur, en fonction de la densité des proies : Holling de type I (A), Holling de type II (B) et Holling de type III (C).

Ces différents types de réponse fonctionnelle ont une importance toute particulière dans la dynamique des modèles proies–prédateurs. En particulier, la limitation du prédateur par son temps de recherche et de consommation de ses proies peut fortement modifier le comportement qualitatif des solutions.

2.2.3 Proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique

La plupart des modèles de type Lotka-Volterra sont caractérisés par un taux de croissance du prédateur qui augmente de manière monotone avec le nombre de proies tuées, mécanisme couramment appelé "conversion de biomasse" (Ginzburg, 1998). La conversion de biomasse signifie que la fonction de croissance du prédateur f_P dépend seulement du nombre de proies consommées par unité de temps, à savoir la réponse fonctionnelle densité-dépendantes de la proie $g_N(N)$, et non directement des densités de proies et de prédateurs. Nous avons alors $f_P(N) = F_P(g_N(N)) - m(P)$, où $m(P)$ est le taux de mortalité des prédateurs. Dans ce qui suit, nous présenterons deux modèles basés sur le modèle (2.10) mais dont les hypothèses diffèrent.

Modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies

Le modèle de Lotka-Volterra classique (2.10) est construit sous l'hypothèse que les proies ont la capacité de croître exponentiellement. Cependant, dans la nature, les populations sont souvent limitées par leur environnement et s'auto-régulent pour atteindre leurs capacités limites respectives : cette propriété tend alors à les stabiliser autour de ces capacités limites. De ce fait, en considérant une croissance logistique des proies, le modèle modifié de Lotka-Volterra gagne en stabilité comme le démontre son étude.

La proie suit une dynamique qui prend en compte une croissance logistique et une réponse fonctionnelle linéaire des prédateurs. La dynamique du prédateur suit la règle classique de transfert de biomasse, avec une croissance *per capita* liée linéairement à la densité de proies consommées. La mortalité naturelle du prédateur dépend uniquement de sa propre densité :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - \lambda_N NP, \\ \dot{P} &= a_N NP - mP, \end{cases} \tag{2.15}$$

avec les paramètres définis dans les modèles précédents.

Nous définissons $\overline{C_N^*} = a_N K_N$, la *contribution idéale* de la proie N à la croissance de P, c'est-à-dire la croissance maximale atteinte par le prédateur si N avait un taux de croissance r_N si élevé que la population de proies resterait toujours à sa capacité limite. Ce paramètre sera exploité au cours de cette thèse pour caractériser les interactions indirectes entre les proies.

Le comportement du système est qualitativement étudié à travers ses équilibres et leur stabilité. Le modèle (2.10) à l'équilibre s'écrit comme suit :

$$\begin{cases} r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - \lambda_N NP &= 0, \\ a_N NP - mP &= 0. \end{cases} \tag{2.16}$$

Les isoclines nulles du modèle sont :

$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0$ ou $P = \dfrac{r_N}{\lambda_N}\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right)$,

$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0$ ou $N = \dfrac{m}{a_N}$.

Le modèle (2.15) possède une isocline nulle verticale de P, dans le plan de phase (N, P) et est une caractéristique générique des modèles de type Lotka-Volterra, c'est-à-dire des modèles caractérisés par un transfert de masse de proies entre la consommation et la reproduction du prédateur.

Le modèle (2.15) possède trois équilibres : i) N et P sont absents (E^0), ii) P est absent et N atteint sa capacité limite (E^1) et iii) N et P coexistent (E^*) et P atteint un équilibre noté P_N^* qui correspond à son équilibre atteint lorsqu'il ne consomme que N et qui sera exploité tout au long de cette thèse.

$$\begin{gathered} E^0 = (0,0), \\ E^1 = (K_N, 0), \\ E^* = (N^*, P_N^*) = \left(\frac{m}{a_N}, r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N}\right). \end{gathered}$$

Si $\overline{C_N^*} > m$, E^* est le seul équilibre caractérisé par la coexistence de N et P (Fig. 2.7). Sous cette condition, l'étude de la stabilité des trois équilibres indique que E^* est également

le seul équilibre globalement asymptotiquement stable du système. Sinon il n'existe pas et E^1 devient stable à son tour : une bifurcation est alors observée. De ce fait, le modèle (2.15) agrémenté de la croissance logistique des proies ne présente pas de trajectoires périodiques comme le modèle (2.10).

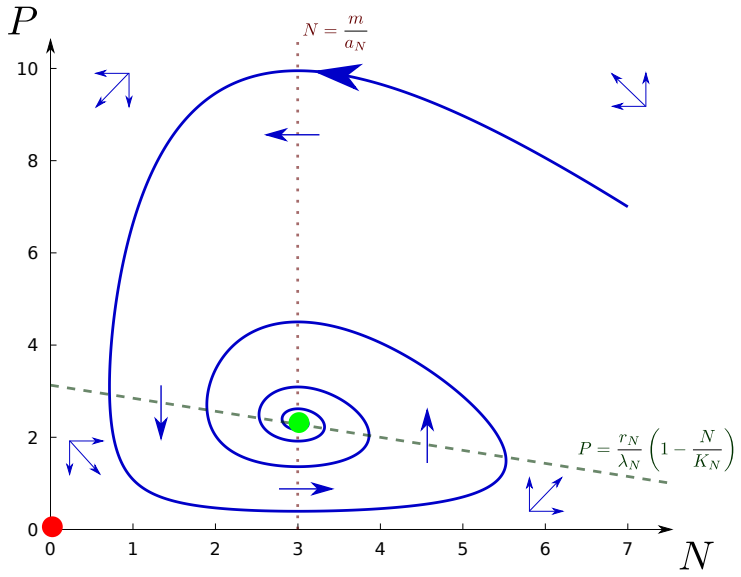

FIGURE 2.7 – Trajectoires du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique de la proie (trait plein - $r_N = 2, K_N = 10, \lambda_N = 0.6, \alpha_N = 1$ et $m = 3$). Les trajectoires convergent vers E^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles du modèle (isocline nulle de N : tirets verts, isocline nulle de P : pointillés rouges). E^0 est instable (point rouge).

Modèle de Rosenzweig-MacArthur

Rosenzweig et MacArthur ont donné leur nom au modèle de Lotka-Volterra qu'ils ont modifié en prenant en compte une croissance logistique des proies et une satiété des prédateurs avec une réponse fonctionnelle Holling de type II (Rosenzweig and MacArthur, 1963) :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right) - \dfrac{\lambda_N N}{1 + h_N N} P, \\ \dot{P} &= \dfrac{a_N N}{1 + h_N N} P - mP. \end{cases} \tag{2.17}$$

Les isoclines nulles du modèle sont :

$$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_N}{\lambda_N}\left(1 - \frac{N}{K_N}\right)(1 + h_N N),$$

$$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0 \text{ ou } N = \frac{m}{a_N - m h_N}.$$

En raison de sa structure de type Lotka-Volterra, le modèle (2.17) possède une isocline nulle verticale de P, dans le plan de phase (N, P) qui est positive si $a_N > m h_N$. Nous considérons cette condition satisfaite dans la suite de l'étude (Kot, 2001).

Le modèle (2.17) possède trois équilibres : i) N et P sont absents (E^0), ii) P est absent et N atteint sa capacité limite (E^1) et iii) N et P coexistent (E^*).

$$\begin{aligned} E^0 &= (0,0), \\ E^1 &= (K_N,0), \\ E^* = (N^*,P_N^*) &= \left(\frac{m}{a_N - mh_N}, r_N a_N \frac{a_N K_N - m(1+K_N h_N)}{\lambda_N K_N (a_N - mh_N)^2}\right). \end{aligned}$$

E^* est positif si $a_N > mh_N$ et si $a_N K_N > m(1+K_N h_N)$. La première condition permet d'écrire la seconde sous la forme $K_N > \dfrac{m}{a_N - mh_N} = N^*$, qui sera exploitée par la suite.

La jacobienne J, matrice des dérivées partielles du premier ordre du système (2.17), entre en compte dans l'approximation linéaire du système en un point (N,P) donné et permet d'appréhender la stabilité de ce point.

Ainsi, la jacobienne J qui décrit les dynamiques locales du système (2.17) s'écrit :

$$J = \begin{pmatrix} r_N - \dfrac{2r_N N}{K_N} - \dfrac{\lambda_N(1+h_N N)P - \lambda_N h_N N P}{(1+h_N N)^2} & -\dfrac{\lambda_N N}{1+h_N N} \\ \dfrac{a_N P}{(1+h_N N)^2} & \dfrac{a_N N}{1+h_N N} - m \end{pmatrix}.$$

Le système a pour équilibre E^0 caractérisé par l'absence des espèces, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E^0} = \begin{pmatrix} r_N & 0 \\ 0 & -m \end{pmatrix}.$$

J_{E^0} a pour valeurs propres r_N et $-m$. E^0 est un point selle (Annexe 1).

Le système a pour équilibre E^1 caractérisé par l'absence de P et la présence de N, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E^1} = \begin{pmatrix} -r_N & -\dfrac{\lambda_N K_N}{1+h_N K_N} \\ 0 & \dfrac{a_N K_N}{1+h_N K_N} - m \end{pmatrix}.$$

J_{E^1} a pour valeurs propres $\lambda_1 = -r_N$ et $\lambda_2 = \dfrac{a_N K_N}{1+h_N K_N} - m$. L'étude du signe de λ_2 permet de définir une valeur critique de la capacité limite de la proie K_N^c :

$$\begin{aligned} \lambda_2 = 0 \quad &\Leftrightarrow \quad \frac{a_N K_N}{1+h_N K_N^c} - m = 0, \\ &\Leftrightarrow \quad K_N^c = \frac{m}{a_N - mh_N} = N^*. \end{aligned} \tag{2.18}$$

La valeur critique K_N^c est égale à l'équilibre interne de la proie. Deux cas peuvent survenir :

– $K_N < K_N^c$, les deux valeurs propres sont négatives, ce qui implique que E^1 est un équilibre stable. Le milieu est alors trop dégradé pour pouvoir soutenir une forte population de proies à l'équilibre : le prédateur ne peut pas se maintenir et finit par s'éteindre à long terme.

– $K_N > K_N^c$, λ_1 est négative mais λ_2 est positive, ce qui implique que E^1 est un point selle.

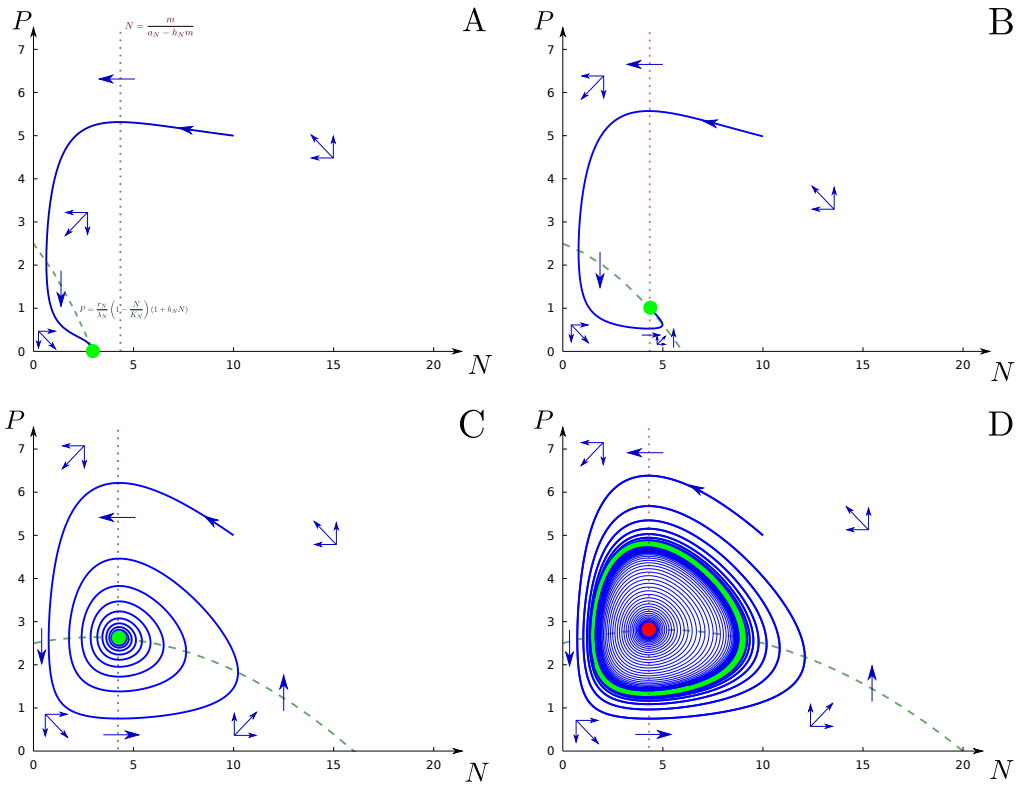

FIGURE 2.8 – Trajectoires du modèle de Rosenzweig-MacArthur (trait plein - $r_N = 5, \lambda_N = 2, \alpha_N = 1, h_N = 0.1$ et $m = 3$). L'isocline nulle de N est représentée par des tirets verts et celle de P par des pointillés rouges. Dans (A), $K_N = 3 < K_N^c$, la trajectoire converge vers E^1 (point vert). Dans (B), $K_N^c < K_N = 6 < K_N^s$, la trajectoire converge doucement vers E^*. Dans (C), $K_N = 16 < K_N^s$, la trajectoire converge en oscillant vers E^*. Dans (D), $K_N = 20 > K_N^s$, la trajectoire s'éloigne de E^* (point rouge) et converge vers un cycle limite stable (cercle vert). Si la condition initiale est en dehors du cycle limite, la trajectoire s'en rapproche.

Le système a pour équilibre E^* caractérisé par la présence des deux populations, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E^*} = \begin{pmatrix} \dfrac{r_N m(a_N h_N K_N - a_N - h_N m(1 + h_N K_N))}{a_N K_N (a_N - h_N m)} & -\dfrac{\lambda_N m}{a_N} \\ \dfrac{r_N \left(a_N K_N - m\left(1 + h_N K_N\right)\right)}{\lambda_N K_N} & 0 \end{pmatrix}.$$

Une manière simple de vérifier la stabilité de cet équilibre consiste à vérifier que la trace $tr(J_{E^*}) = \lambda_1 + \lambda_2 < 0$, et que le déterminant $det(J_{E^*}) = \lambda_1 \lambda_2 > 0$. Dans le cas présent, $det(J_{E^*}) > 0$.

Nous devons vérifier que $tr(J_{E^*}) = \frac{r_N m(a_N h_N K_N - a_N - h_N m(1+h_N K_N))}{a_N K_N (a_N - h_N m)} < 0$, ce qui est le cas si $K_N > \frac{a_N + h_N m}{h_N (a_N - h_N m)}$.

E^* est donc stable si $K_N > K_N^s = \dfrac{a_N + h_N m}{h_N (a_N - h_N m)}$.

Finalement, trois cas sont possibles. La figure 2.8 illustre ces changements successifs de dynamiques qui apparaissent lorsque la valeur de K_N augmente :

- $K_N < K_N^c$: E^* est biologiquement impossible, l'équilibre du prédateur est toujours négatif. La capacité limite du prédateur est en dessous de la densité de proies nécessaire pour maintenir la survie du prédateur (Fig. 2.8A).
- $K_N^c < K_N < K_N^s$: E^* est un équilibre stable vers lequel convergent lentement les trajectoires sans oscillations (Fig. 2.8B) ou avec des oscillations amorties (Fig. 2.8C).
- $K_N > K_N^s$: E^* devient un foyer instable, mais les trajectoires qui s'en éloignent rejoignent un cycle limite stable qui l'entoure. Plus K_N est grand, plus l'amplitude du cycle limite est grande et peut passer très proche des axes du plan de phase (Fig. 2.8D).

Le modèle de Rosenzweig-MacArthur décrit le *paradoxe de l'enrichissement* (Rosenzweig, 1971). L'enrichissement du milieu peut avoir un impact négatif sur la stabilité de l'écosystème : le système passe d'une situation stable dans un milieu pauvre, à une situation de trajectoires périodiques. Ce changement de stabilité du système induit une bifurcation qui est communément appelée *bifurcation de Hopf*.

2.2.4 Alternatives à la proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique

Si le principe de conversion de biomasse, qui impose la proportionnalité entre réponses fonctionnelle et numérique, est courant dans les modèles de type Lotka-Volterra, il n'est pas toujours pris en compte dans certaines classes d'autres modèles (Berryman et al., 1995*a*).

En effet, un transfert de masse n'est pas aussi simple dans la nature. L'hypothèse de proportionnalité a été débattue par la sphère scientifique et il en est ressorti l'importance d'une corrélation positive entre le taux de reproduction du prédateur et le nombre de proies consommées par le prédateur, qui peut être modélisée de plusieurs manières différentes sans inclure de relation explicite entre la consommation des proies et la croissance des prédateurs (Arditi and Ginzburg, 1989; Berryman et al., 1995*a*,*b*; Ginzburg, 1998). De ce fait, les modèles qui ne considèrent pas de transfert de masse ne respectent pas les lois de conservation (Ginzburg and Akcakaya, 1992). Cette hypothèse est cependant biologiquement réaliste : la mortalité des proies n'est effectivement pas toujours obligatoire. Par exemple, les brouteurs ou les parasites se nourrissent sans tuer leurs proies : leur taux de croissance ne dépend donc pas du nombre de proies tuées et en retour, ils n'ont qu'un effet négatif sur les proies en réduisant notamment leur fécondité (Berryman, 1992).

Leslie (1948) a été un des premiers à ne pas respecter la conversion de masse en remplaçant, dans la fonction logistique, la capacité limite d'une population par la densité de ses ressources appartenant à un niveau trophique inférieur :

$$f_P = r_P \left(1 - \frac{P}{N}\right), \tag{2.19}$$

avec r_P le taux de croissance du prédateur.

Ce formalisme repose ainsi sur $\frac{P}{N}$, le ratio entre les prédateurs et les proies (Leslie and Gower, 1960). Une telle approche a ensuite été généralisée par Berryman (1992) et Berryman et al. (1995*b*), qui ont notamment pris en compte les ressources fixes et renouvelables d'autres niveaux trophiques. Cette construction permet en outre d'obtenir une isocline nulle du prédateur non verticale, contrairement à celle du modèle de Lotka-Volterra. Cette structure est intuitivement raisonnable étant donné que la densité du prédateur à l'équilibre est dépendant de la densité des proies (Berryman, 1981; Arditi and Ginzburg, 1989). De plus, elle permet d'éviter le paradoxe de l'enrichissement, qui correspond à rendre instable un système en enrichissant son milieu, ou encore le paradoxe du contrôle biologique, qui suggère qu'un équilibre, avec N, à la fois faible et stable est impossible (Arditi and Ginzburg, 1989; Arditi and Berryman, 1991; Collings, 1997).

Alternativement à cette approche, Arditi and Ginzburg (1989) ont suggéré que la réponse fonctionnelle du prédateur peut également être exprimée sous forme de ratio-dépendance, sous la forme $g_N(N,P) = g_N\left(\frac{N}{P}\right)$, permettant ainsi de prendre en compte les différences temporelles existant entre le comportement des prédateurs qui recherchent leurs proies sur une courte échelle de temps, et les dynamiques des populations qui s'opèrent à une échelle de temps plus longue. Des modèles exploitant cette propriété ont notamment permis de prendre en compte l'interférence du prédateur (Ginzburg et al., 1974; DeAngelis et al., 1975; Getz, 1991; Akcakaya, 1992; Gutierrez, 1992). Entre autres, ce formalisme répond à des propriétés biologiques réalistes telles que l'effet positif de la proie sur la croissance du prédateur et l'effet négatif du prédateur sur la densité des proies. De plus, cette expression de la réponse fonctionnelle permet de prendre en compte une satiété du prédateur, dont la densité croît avec la densité des proies puis diminue quand cette dernière est élevée, en raison d'une compétition intraspécifique des prédateurs. Ce forme de réponse fonctionnelle a finalement montré sa pertinence dans de nombreux systèmes de plantes-herbivores ou de proies-prédateurs mammifères (Wollkind et al., 1980; Gutierrez et al., 1981; Croft et al., 1984; Metzgar and Boyd, 1988; Berryman, 1991).

Dans ce qui suit, nous présenterons quelques modèles qui reposent sur la ratio-dépendance, et qui diffèrent par l'expression de la croissance des proies, ou de la réponse fonctionnelle du prédateur. Ces modèles seront développés et exploités dans le cadre de la thèse.

Modèle de Leslie-Gower

Expression du modèle Le modèle proie-prédateur de Leslie-Gower a été développé en 1948 (Leslie, 1948) puis en 1960 (Leslie and Gower, 1960). Il est basé sur les hypothèses que : i) la proie N suit une croissance logistique, ii) la réponse fonctionnelle correspond à une relation linéaire avec la densité de la proie, et iii) le prédateur P suit une croissance logistique dont la capacité limite est proportionnelle à la densité de proies :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - \lambda_N NP, \\ \dot{P} &= r_P P\left(1-\dfrac{P}{\alpha_N N}\right), \end{cases} \tag{2.20}$$

avec les paramètres similaires à ceux utilisés précédemment et avec r_P le taux de croissance naturel de P. Ce système admet une singularité en $N = 0$, pour laquelle $\dot{P}$ n'est pas défini.

La dynamique de P a été suggérée par Leslie à la suite de ses observations des données d'une expérience de Gause (Leslie, 1948; Gause, 1934). Ce dernier a suivi la croissance des paramécies *Paramecium caudatum* et *Paramecium aurelia* (Fig. 2.9). Ces deux protozoaires ciliés ont été placés chacun séparément dans des milieux caractérisés par deux différentes concentrations de *Bacillus pyocyaneus* constituant l'apport nutritif, appelées "one loop" et "half-loop" (Fig. 2.10). Les paramécies sont alors dans un milieu limité et lorsqu'elles sont cultivées seules, leur croissance est logistique et le nombre maximal d'individus dans le milieu dépend directement de la concentration de nutriments : cette limite est approximativement deux fois plus grande dans les cultures "one loop" que les cultures "half-loop" qui comportent deux fois moins de *B. pyocyaneus*. Ainsi, Leslie suppose que la croissance d'un prédateur peut être représentée par un modèle logistique dont la capacité limite dépend de la source de nourriture.

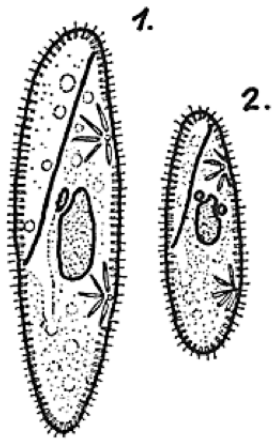

FIGURE 2.9 – *Paramecium caudatum* (1) et *Paramecium aurelia* (2), tiré de Gause (1934) d'après Kalmus.

Dans le modèle de Leslie-Gower, la capacité limite du prédateur est ainsi le produit entre α_N et la densité de N. De plus, l'expression de la dynamique de P implique que son taux de croissance décroît lorsque sa densité augmente. Pour cette raison, le prédateur est caractérisé par une densité-dépendance intraspécifique négative.

Sous ces hypothèses, le modèle de Leslie-Gower a été reconnu biologiquement réaliste et a été utilisé dans de nombreux contextes biologiques. Par exemple, à partir du modèle (2.20), May et al. (1979) a décrit les interactions entre des krills, de petites crevettes d'eau froide, et des baleines, afin d'évaluer les politiques de pêche des baleines. Des variations du modèle (2.20), avec une réponse fonctionnelle Holling de type II (May, 1973), ont aussi été utilisées pour décrire les dynamiques de nombreux vertébrés (Tanner, 1975; Hanski, 1991). De tels modèles ont aussi été utilisés pour modéliser les interactions entre les plantes et les herbivores, ou les invertébrés (Caughley, 1976; Collings, 1997). Récemment des modèles de cette famille ont aussi été exploités pour décrire les invasions biologiques (Courchamp and Sugihara, 1999; Courchamp et al., 1999; Gaucel et al., 2005; Gaucel and Pontier, 2005).

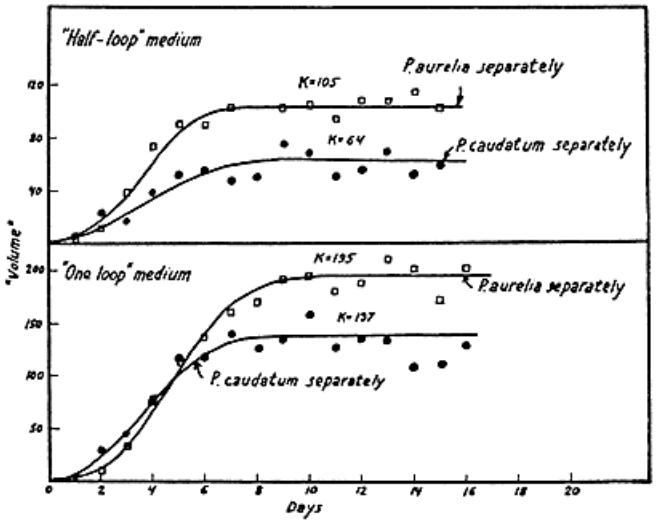

FIGURE 2.10 – Evolution du nombre de *Paramecium caudatum* et *Paramecium aurelia* en fonction du temps (en jours) dans un milieu "half-loop" (en haut) et dans un milieu "one loop" (en bas), tiré de Gause (1934).

Analyse du modèle Nous pouvons analyser le comportement du système en étudiant ses équilibres et leur stabilité.

Les isoclines nulles du modèle (2.20) sont :

$$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_N}{\lambda_N}\left(1 - \frac{N}{K_N}\right),$$
$$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0 \text{ ou } P = \alpha_N N.$$

Le modèle de Leslie-Gower peut avoir deux équilibres : i) P est absent et N suit une croissance logistique jusqu'à atteindre sa capacité limite (E^0), ou ii) N et P sont présents et coexistent (E^*) :

$$E^0 = (K_N, 0),$$
$$E^* = (N^*, P_N^*) = \left(\frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N}, \alpha_N \frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N}\right). \tag{2.21}$$

Naturellement, la proie est pénalisée par la présence du prédateur : elle atteint un équilibre plus faible que sa capacité limite.

La jacobienne J qui décrit les dynamiques locales du système s'écrit :

$$J = \begin{pmatrix} r_N - \dfrac{2r_N N}{K_N} - \lambda_N P & -\lambda_N N \\ \dfrac{r_P P^2}{\alpha_N N^2} & r_P - \dfrac{2r_P P}{\alpha_N N} \end{pmatrix}.$$

Le système a pour équilibre E^0 caractérisé par l'absence du prédateur et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E^0} = \begin{pmatrix} -r_N & -\lambda_N K_N \\ 0 & r_P \end{pmatrix}.$$

J_{E^0} a pour valeurs propres $-r_N$ et r_P. E^0 est un point selle.

Le système a pour équilibre E^* caractérisé par la présence des deux espèces, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E^*} = \begin{pmatrix} -\dfrac{r_N^2}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} & -\dfrac{r_N \lambda_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} \\ r_P \alpha_N & -r_P \end{pmatrix}.$$

Le déterminant de J_{E^*} vaut $D^* = \dfrac{r_N^2}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} r_P + \dfrac{r_N \lambda_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} r_P \alpha_N$ et est positif. La trace de J_{E^*} vaut $T^* = -\dfrac{r_N^2}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} - r_P$ et est négative. E^* est un point asymptotiquement stable (Annexe 1) : l'état converge vers l'équilibre (Fig. 2.11).

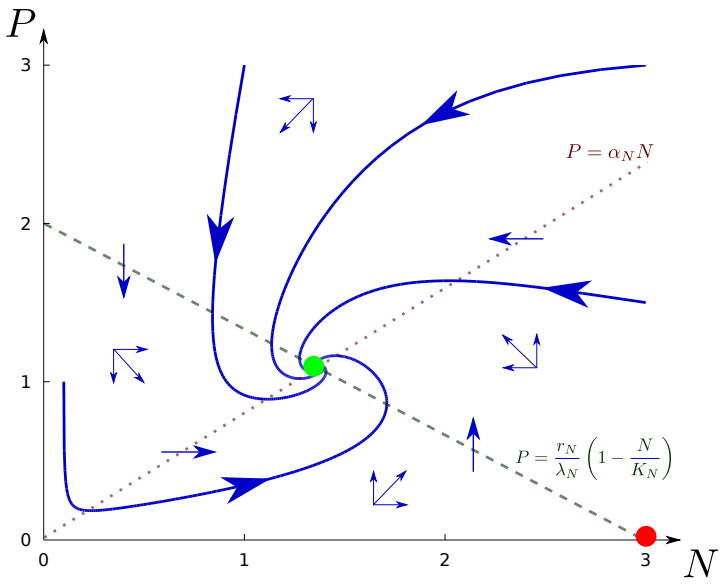

FIGURE 2.11 – Trajectoires du modèle de Leslie-Gower (trait plein - $r_N = 2, r_P = 1.5, \lambda_N = 1, \alpha_N = 0.8$ et $K_N = 3$). Les trajectoires convergent vers E_N^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles du modèle (isocline nulle de N : tirets verts, isocline nulle de P : pointillés rouges). E^0 est instable (point rouge).

Stabilité globale du modèle de Leslie-Gower La stabilité locale de E^* ne permet pas de savoir si toute trajectoire dont l'origine est en $(\mathbb{R}_*^+ \times \mathbb{R}_*^+)$ convergera vers cet équilibre. Pour cette raison, nous nous intéressons à la stabilité globale du modèle de Leslie-Gower en utilisant le théorème de Barbashin-Krasovskii retranscrit par Khalil (2002).

Théorème 2. *Soient le système $\dot{x} = f(x)$ avec $f \in \mathbb{C}^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n)$ et son équilibre x^*. Soit W une fonction différentiable continue sur $\mathbb{R}^n$ telle que :*

- $W(x^*) = 0$ *et* $W(x) > 0 \quad \forall x \neq x^*$,
- $\|x\| \to \infty \Rightarrow W(x) \to \infty$,
- $\dot{W} < 0 \quad \forall x \neq x^*$,

alors x^* est globalement asymptotiquement stable sur $\mathbb{R}^n$.

Nous allons démontrer un corollaire assurant la stabilité dans le quadrant positif.

Corollaire 1. *Soient $\dot{y} = g(y)$ avec $g \in \mathbb{C}^1((\mathbb{R}^+)^n, \mathbb{R}^n)$ et y^* un équilibre tel que $y_i^* > 0 \quad \forall i$. Soit $V \in \mathbb{C}^1((\mathbb{R}_*^+)^n, \mathbb{R})$ telle que :*

- *$V(y^*) = 0$ et $V(y) > 0 \quad \forall y \neq y^*$,*
- *$y \to \partial((\mathbb{R}_*^+)^n) \Rightarrow V(y) \to +\infty$, avec $\partial((\mathbb{R}_*^+)^n)$ la frontière de $((\mathbb{R}_*^+)^n)$,*
- *$\|y\| \to +\infty \Rightarrow V(y) \to +\infty$,*
- *$\dot{V} < 0 \quad \forall y \neq y^*$,*

alors y^* est globalement asymptotiquement stable sur $(\mathbb{R}_*^+)^n$.

Démonstration. On effectue le changement de variable $x_i = ln(y_i)$ (qu'on notera $x = ln(y)$, une application de $(\mathbb{R}_*^+)^n \to \mathbb{R}^n$, et $y = e^x$ où le logarithme et l'exponentielle sont pris élément par élément). On a alors $\dot{x_i} = \dfrac{1}{y_i} g_i(y) = e^{-x_i} g_i(e^x), W(x) = V(e^x)$ et $x^* = ln(y^*)$, équilibre de $\dot{x} = e^{-x} g_i(e^x)$ car $g(e^{x^*}) = 0$. On va appliquer le théorème de Barbashin-Krasovskii dans $\mathbb{R}^n$:

- On a $W(x) > 0$ et $W(x^*) = V(y^*) = 0$.
- On a, quand $\|x\| \to \infty, \|ln(y)\| \to \infty \Rightarrow \|y\| \to \infty$, et/ou $y_i \to 0$ pour certains y_i, ce qui induit $y \to \partial((\mathbb{R}_*^+)^n)$ ou $\|y\| \to +\infty$. Ceci implique $V(y) \to \infty \Rightarrow V(e^x) = W(x) \to \infty$.

Finalement, $\dot{W} = \dfrac{dW}{dx}\dot{x} = \dfrac{dV(e^x)}{dx}\dot{x} = \dfrac{dV}{dy}\dfrac{de^x}{dx} e^{-x} g(e^x) = \dfrac{dV}{dy} g(y) < 0.$

L'application du Théorème 2 au système en x nous donne la stabilité globale de x^* dans $\mathbb{R}^n$. En appliquant le changement de variable inverse, on en déduit la stabilité globale de y^* dans $(\mathbb{R}_*^+)^n$. □

Harrison (1979) a proposé une fonction $V(N, P)$ définie dans $(\mathbb{R}_*^+)^2$ pour le modèle de Leslie-Gower. Cette fonction a pour expression :

$$\begin{aligned} V(N,P) &= \int_{N^*}^{N} \frac{\frac{-r_P}{\alpha_N z} - \frac{-r_P}{\alpha_N N^*}}{\lambda_N z} dz + \int_{P_N^*}^{P} \frac{z - P_N^*}{z^2} dz, \\ &= \int_{N^*}^{N} \frac{r_P}{\alpha_N \lambda_N N^*} \left[\frac{1}{z} - \frac{N^*}{z^2}\right] dz + \int_{P_N^*}^{P} \left[\frac{1}{z} - \frac{P_N^*}{z^2}\right] dz. \end{aligned}$$

On applique le Corollaire 1 avec cette fonction. Par sa construction, $V(N^*, P_N^*) = 0$ et $V(N,P) > 0 \quad \forall (N,P) \neq (N^*, P_N^*)$. Nous allons montrer que la limite de $V(N,P)$ quand N ou P tendent vers 0 ou $+\infty$ est bien $+\infty$. Nous avons calculé l'intégrale de $V(N,P)$:

$$\begin{aligned} V(N,P) &= \frac{r_P}{\alpha_N \lambda_N N^*} \left(\left[\frac{N^*}{z} + ln(z)\right]_{N^*}^{N} \right) + \left[\frac{P_N^*}{z} + ln(z)\right]_{P_N^*}^{P}, \\ V(N,P) &= \frac{r_P}{\alpha_N \lambda_N N^*} \underbrace{\left(\frac{N^*}{N} - 1 + ln\left(\frac{N}{N^*}\right)\right)}_{Equation\ I} + \underbrace{\left(\frac{P_N^*}{P} - 1 + ln\left(\frac{P}{P_N^*}\right)\right)}_{Equation\ II}, \end{aligned}$$

Les équations (I) et (II) de cette expression sont de la forme : $\frac{x^*}{x} - 1 + ln\left(\frac{x}{x^*}\right)$ et on a :

i) $\lim_{x\to 0} \frac{x^*}{x} - 1 + ln\left(\frac{x}{x^*}\right) = \lim_{x\to 0} ln\left(e^{\frac{x^*}{x}}\right) - 1 + ln\left(\frac{x}{x^*}\right) = \lim_{x\to 0} ln\left(\frac{x}{x^*}e^{\frac{x^*}{x}}\right) - 1.$

Posons $y = \frac{x^*}{x}$. $\lim_{x\to 0} y = +\infty$. On a alors $\lim_{y\to+\infty} ln\left(\frac{e^y}{y}\right) - 1 = +\infty$ car e^y croît exponentiellement plus vite que y.

ii) $\lim_{x\to+\infty} \frac{x^*}{x} - 1 + ln\left(\frac{x}{x^*}\right) = +\infty$ car $\lim_{x\to+\infty} \frac{1}{x} = 0$ et $\lim_{x\to+\infty} ln(x) = +\infty$.

Ainsi, (I) tend vers $+\infty$ quand N tend vers 0 ou $+\infty$, indépendamment de la constante $\frac{r_P}{\alpha_N\lambda_N N^*}$, et (II) tend vers $+\infty$ quand P tend vers 0 ou $+\infty$. La somme de (I) et (II) tend alors vers $+\infty$ si (N, P) tend vers $\partial(\mathbb{R}_*^+)^2$ ou $+\infty$.

Enfin, la dérivée de $V(N, P)$ [1] :

$$\begin{aligned}
\dot{V}(N,P) &= \frac{\partial V}{\partial N}\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial V}{\partial P}\frac{\partial P}{\partial t},\\
\dot{V}(N,P) &= \left[\frac{r_P}{\alpha_N\lambda_N N N^*} - \frac{r_P}{\alpha_N\lambda_N N^2}\right]\dot{N} + \left[\frac{1}{P} - \frac{P_N^*}{P^2}\right]\dot{P},\\
\dot{V}(N,P) &= -\frac{r_N r_P}{\alpha_N\lambda_N K_N N N^*}[N - N^*]^2 - \frac{r_P}{P P_N^*}[P - P_N^*]^2.
\end{aligned}$$

$\dot{V}(N, P)$ est toujours strictement négative sur $(\mathbb{R}_*^+)^2$ sauf en (N^*, P_N^*).

Le Corollaire 1 nous indique que (N^*, P_N^*) est un équilibre globalement asymptotiquement stable sur $(\mathbb{R}_*^+)^2$.

Modèle de Holling-Tanner

Expression du modèle Tanner (1975) a proposé dans son étude un modèle proche de celui de Leslie-Gower mais comprenant une réponse fonctionnelle Holling de type II en lieu et place de la réponse fonctionnelle linéaire :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \frac{\lambda_N N}{1 + h_N N}P,\\ \dot{P} &= r_P P\left(1 - \frac{P}{\alpha_N N}\right), \end{cases} \tag{2.22}$$

1.
$$\begin{aligned}
\dot{V}(N,P) &= \left[\frac{r_P}{\alpha_N\lambda_N N N^*} - \frac{r_P}{\alpha_N\lambda_N N^2}\right]\left[\frac{r_N\left(1 - \frac{N}{K_N}\right)N}{\lambda_N N} - \frac{r_N\left(1 - \frac{N^*}{K_N}\right)N^*}{\lambda_N N^*} - P + P_N^*\right]\lambda_N N +\\
&\quad + \left[\frac{1}{P} - \frac{P_N^*}{P^2}\right]\left[\frac{r_P}{\alpha_N N^*} - \frac{r_P}{\alpha_N N} + \frac{r_P}{P} - \frac{r_P}{P_N^*}\right]P^2,\\
\dot{V}(N,P) &= \left[\frac{r_P}{\alpha_N N^*} - \frac{r_P}{\alpha_N N}\right]\left[\frac{r_N}{K_N\lambda_N}[N^* - N]\right] + [P - P_N^*]\left[\frac{r_P}{P} - \frac{r_P}{P_N^*}\right].
\end{aligned}$$

avec les paramètres définis précédemment. Ce système admet également une singularité en $N = 0$, pour laquelle $\dot{P}$ n'est pas défini.

La réponse fonctionnelle Holling de type II implique une saturation de la prédation. Les modèles de type Lotka-Volterra construits avec cette hypothèse, comme par exemple le modèle (2.17), présentent des oscillations crées par ce mécanisme. Dans le modèle (2.22), nous allons montrer qu'un phénomène similaire apparaît.

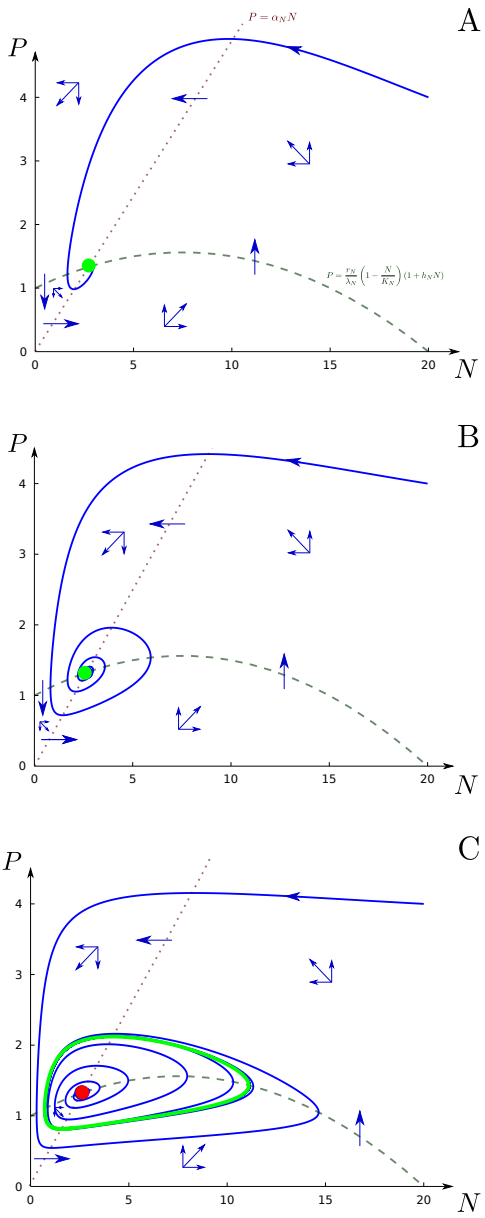

FIGURE 2.12 – Trajectoire du modèle de Holling-Tanner ($r_N = 1, \alpha_N = 0.5, \lambda_N = 1, h_N = 0.2, K = 20$). Dans (A), $r_P = 0.8$, la trajectoire converge vers E^* (point vert). Dans (B), $r_P = 0.3$, la trajectoire converge vers E^* en oscillant. Dans (C), $r_P = 0.1$, la trajectoire s'éloigne de E^* (point rouge) et reste dans un cycle limite stable (cercle vert).

Analyse du modèle L'étude approfondie de ce modèle a été effectuée par May (1973), Tanner (1975), Murray (1989) ou encore Gasull et al. (1997).

Les isoclines nulles du modèle (2.22) sont :

$$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_N}{\lambda_N}\left(1 - \frac{N}{K_N}\right)(1 + h_N N),$$

$$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0 \text{ ou } P = \alpha_N N.$$

Les trajectoires de (2.22) convergent soit vers un équilibre stable, soit vers un cycle limite stable (Rosenzweig and MacArthur, 1963; May, 1973; Hanski, 1991). En effet, le modèle (2.22) possède deux équilibres positifs :

$$E^0 = (K_N, 0),$$
$$E^* = (N^*, P_N^*) = \left(\frac{\delta + \sqrt{4r_N^2 h_N K_N + \delta^2}}{2r_N h_N}, \alpha_N N^*\right),$$

avec $\delta = r_N h_N K_N - r_N - \alpha_N \lambda_N K_N$.

E^0 est caractérisé par la présence de la proie et l'absence du prédateur, E^* est caractérisé par la coexistence des deux populations.

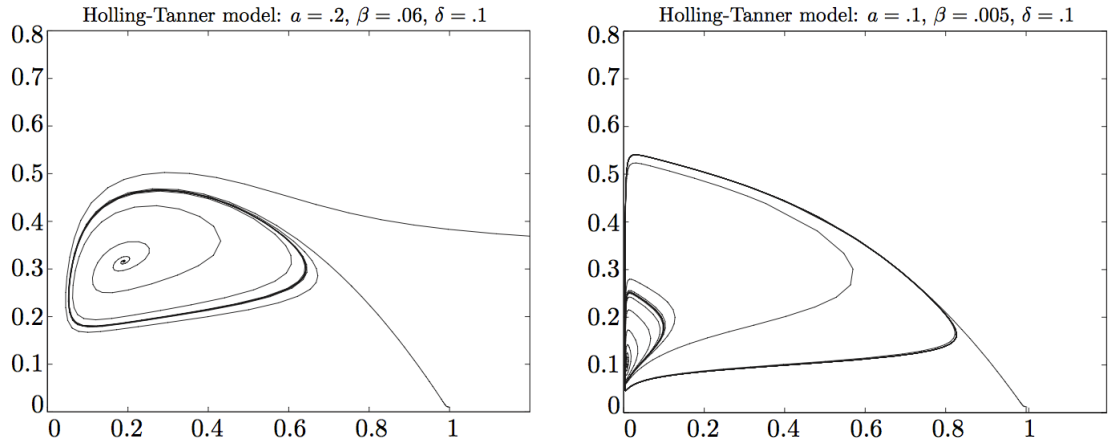

FIGURE 2.13 – Trajectoires du modèle de Holling-Tanner avec apparition de cycles limites, tiré de Gasull et al. (1997), avec les paramètres α, β et δ issus du modèle (2.1) décrit dans Gasull et al. (1997).

L'étude de la stabilité de E^* repose essentiellement sur une étude graphique (Fig. 2.12). L'équilibre est stable ou non en fonction de trois combinaisons de paramètres : K_N, $\frac{r_P}{r_N}$ et $\frac{r_N \lambda_N}{a_N}$ (May, 1973; Tanner, 1975; Hanski, 1991). Pour K_N petit, l'équilibre positif est toujours stable. Pour K_N grand et $\frac{r_P}{r_N}$ petit, l'équilibre est stable (Fig. 2.12A). Si $\frac{r_P}{r_N}$ reste petit mais augmente, l'équilibre devient un foyer attractif (Fig. 2.12B). Pour K_N grand et $\frac{r_P}{r_N}$ grand, l'équilibre devient instable mais un cycle limite stable apparaît autour (Fig. 2.12C). Enfin, pour K_N très grand, l'amplitude du cycle limite augmente et amène les trajectoires à longer les axes, ce qui limite les trajectoires cycliques. L'équilibre devient alors un foyer instable et les trajectoires peuvent exploser (Tanner, 1975). Gasull et al. (1997) ont par ailleurs montré que le modèle de Holling-Tanner ne présente pas d'équilibres globalement stables et que plusieurs cycles limites peuvent exister (Fig. 2.13).

Modèle de Holling-Tanner modifié

Expression du modèle L'étude analytique du modèle de Holling-Tanner se fait traditionnellement graphiquement (Tanner, 1975; Gasull et al., 1997). Dans le cadre de cette thèse, nous avons souhaité pouvoir étudier analytiquement les modèles qui décrivent les systèmes multi-proies–prédateur afin d'identifier clairement les interactions qui lient les différentes populations et pouvoir nous baser sur des expressions simples de dynamiques et d'équilibres. De plus, outre l'étude des interactions d'un système dont les équilibres sont stables, nous souhaitons également élargir notre analyse à des systèmes dont les dynamiques sont périodiques. Dans ce cadre, nous avons modifié le modèle (2.22) en considérant une croissance exponentielle de la proie, non bornée, ce qui rend possible son étude analytique. Ce modèle présente un risque biologiquement : d'un côté les proies ne sont pas limitées par leur environnement, d'un autre côté les prédateurs voient leur consommation être saturée, ce qui induit des dynamiques périodiques qui peuvent être accompagnées d'une perte de contrôle des proies :

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N - \dfrac{\lambda_N N P}{1 + h_N N}, \\ \dot{P} & = & r_P P \left(1 - \dfrac{P}{\alpha_N N}\right). \end{array} \right. \tag{2.23}$$

Analyse du modèle Nous pouvons analyser le comportement du système en étudiant ses équilibres et leur stabilité. Les isoclines nulles du modèle (2.22) sont :

$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0$ ou $P = \dfrac{r_N}{\lambda_N}(1 + h_N N)$,
$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0$ ou $P = \alpha_N N$.

Un seul et unique équilibre est possible. Cet équilibre est caractérisé par la coexistence des deux espèces si $\alpha_N \lambda_N > r_N h_N$:

$$E^* = (N^*, P_N^*) = \left(\frac{r_N}{\alpha_N \lambda_N - r_N h_N}, \alpha_N \frac{r_N}{\alpha_N \lambda_N - r_N h_N} \right).$$

La jacobienne J qui décrit les dynamiques locales du système s'écrit :

$$J = \begin{pmatrix} r_N - \dfrac{\lambda_N P}{(1 + h_N N)^2} & -\dfrac{\lambda_N N}{1 + h_N N} \\ \dfrac{r_P P^2}{\alpha_N N^2} & r_P - \dfrac{2 r_P P}{\alpha_N N} \end{pmatrix}.$$

Si E^* est positif, c'est-à-dire si $\alpha_N \lambda_N - r_N h_N > 0$, J vaut :

$$J_{E^*} = \begin{pmatrix} \dfrac{r_N^2 h_N}{\alpha_N \lambda_N} & -\dfrac{r_N}{\alpha_N} \\ \alpha_N r_P & -r_P \end{pmatrix}.$$

Le déterminant de J_{E^*} vaut $D^* = -\frac{r_N^2 r_P h_N}{\alpha_N \lambda_N} + r_N r_P = r_N r_P \left[\alpha_N \lambda_N - r_N h_N\right]$ et est positif.
La trace de J_{E^*} vaut $T^* = \frac{r_N^2 h_N}{\alpha_N \lambda_N} - r_P$. Si $\frac{r_N^2 h_N}{\alpha_N \lambda_N} < r_P$, T^* est négative et E^* est asymptotiquement stable (Fig. 2.14) ; sinon E^* est asymptotiquement instable.

Le modèle (2.23) n'a pas d'équilibres globalement stables : des simulations de différentes trajectoires montrent l'existence d'un cycle instable autour de E^* (Fig. 2.14).

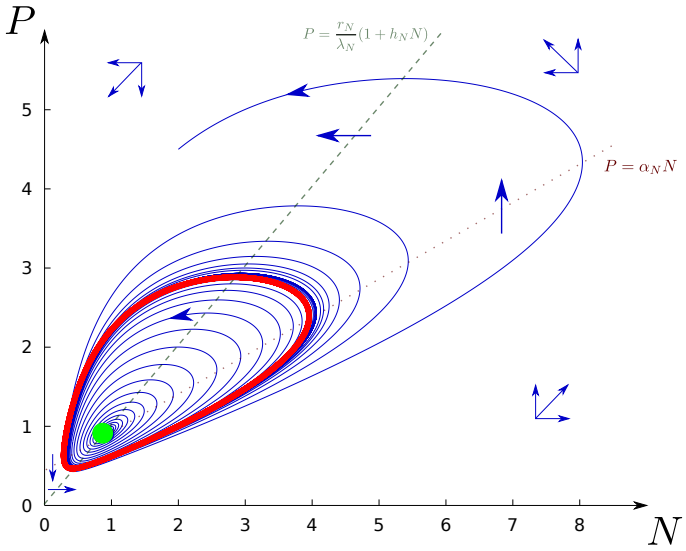

FIGURE 2.14 – Trajectoires du modèle de Holling-Tanner modifié (trait plein - $r_N = 0.48, r_P = 0.75, \alpha_N = 1, \lambda_N = 1, h_N = 1$). Les trajectoires convergent vers E^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles du modèle (isocline nulle de N : tirets verts ; isocline nulle de P : pointillés rouges), si la condition initiale est à l'intérieur du domaine défini par le cycle instable (cercle rouge), sinon elle s'en éloigne.

Tandis que le modèle de Holling-Tanner (2.22) permet une stabilité du système ou des oscillations constantes, pour de larges ensembles de paramètres et quelles que soient les conditions initiales, le modèle (2.23) n'assure une stabilité que sous une condition paramétrique précise et pour des conditions initiales confinées à l'intérieur du cycle limite instable. L'instabilité prédomine alors les dynamiques du modèle (2.23).

Au cours de cette thèse, nous exploiterons les modèles de proie–prédateur présentés dans cette section et les complèterons par l'introduction d'une source de nourriture supplémentaire fixe ou dynamique dans le régime du prédateur. En comparant les équilibres atteints par la proie et le prédateur en la présence ou en l'absence d'une autre ressource alternative, nous pourrons identifier les effets indirects induits par un prédateur commun à deux ressources. Ces effets seront étudiés dans le cas d'un système initialement stable, ou dans le cas d'un système périodique. Dans le chapitre suivant, nous présenterons les mécanismes liés au comportement du prédateur et pouvant influencer les effets indirects entre deux proies. Nous les exprimerons sous forme mathématique et les inclurons ensuite dans nos modèles d'étude, à l'aide d'hypothèses biologiques simplificatrices. Avant de présenter ces travaux, nous détaillerons dans la suite de ce chapitre quelques formes complémentaires de modèles qui permettent l'étude de systèmes biologiques sous l'expression d'hypothèses variées.

2.3 D'autres modèles populationnels

Dans la section précédente, nous avons présenté des modèles (2.9) déterministes et continus, de populations homogènes. Ces modèles ont donné naissance à de nombreux autres modèles construits sur des hypothèses complémentaires, par exemple en prenant en compte l'effet sur les dynamiques des populations de phénomènes intrinsèquement discrets, de la répartition des individus dans l'habitat ou encore de l'aléa dans l'écosystème. Nous présentons ici quelques modèles qui prennent en compte de tels phénomènes.

2.3.1 Modèles discrets

Les modèles (2.9) sont continus en temps et particulièrement bien adaptés à la description de prédateurs qui chassent continuellement leurs proies. Cependant, ces modèles le sont moins pour représenter des espèces qui espacent leurs attaques par un laps de temps. C'est le cas par exemple des parasites ou des parasitoïdes qui séparent chaque attaque d'hôtes de générations discrètes et non chevauchantes, correspondant au temps nécessaire pour leur développement et leur maturité dans ou sur l'hôte. Cet effet temporel peut simplement être représenté par des modèles discrets.

Parmi les modèles discrets les plus connus, celui de Nicholson-Bailey est construit sur des équations récurrentes de la forme (Nicholson, 1933) :

$$\begin{cases} N_{t+1} &= r_N N_t f(N_t, P_t), \\ P_{t+1} &= c[1 - f(N_t, P_t)]N_t, \end{cases} \tag{2.24}$$

avec N_t le nombre d'hôtes et P_t le nombre de parasitoïdes à la génération t, $f(N, P)$ est la fraction d'hôtes qui ne sont pas parasités, r_N est le taux de reproduction des hôtes et c est la taille de la ponte des parasitoïdes.

La forme finale de ce modèle proposé par Nicholson and Bailey (1935) repose sur certaines hypothèses. Tout d'abord, si le nombre de rencontres R_t entre les hôtes potentiels et les parasitoïdes d'une génération t dépend du produit de leur densité et d'une constante, a, qui correspond à la proportion d'hôtes rencontrés par chaque parasitoïde (ou *aire de recherche*), alors $R_t = aN_tP_t$ et le nombre de rencontres hôtes-parasitoïdes par hôte est donc $\frac{R_t}{N_t} = aP_t$. Les rencontres sont ensuite supposées aléatoires, et la proportion p_0 d'hôtes non rencontrés par les parasitoïdes correspond au premier terme d'une distribution de Poisson : $p_0 = e^{-\frac{R_t}{N_t}}$, soit $p_0 = e^{-aP_t}$. Le nombre d'hôtes attaqués à la génération t devient donc $N_t(1 - e^{-aP_t})$. Enfin, la première rencontre entre un hôte et un parasitoïde est très importante puisqu'elle implique que le parasitoïde y dépose c œufs. En prenant en compte ces hypothèses (Wajnberg and Ris, 2007), le modèle de Nicholson-Bailey devient :

$$\begin{cases} N_{t+1} &= r_N N_t e^{-aP_t}, \\ P_{t+1} &= c[1 - e^{-aP_t}]N_t. \end{cases} \tag{2.25}$$

Ce modèle possède deux équilibres dont un qui assure la coexistence des deux popula-

tions. Cependant, cet équilibre est toujours instable, quelles que soient les valeurs de r_N et de a. Cette instabilité produit des oscillations dont les amplitudes sont croissantes, puis à l'extinction du système en raison de phénomènes stochastiques. Or, dans la nature, les systèmes de parasitisme sont généralement stables (Wajnberg and Ris, 2007).

Plusieurs hypothèses fortes du modèle (2.25) le rendent critiquables (Wajnberg and Ris, 2007). En premier lieu, le modèle est basé sur une relation linéaire entre le nombre d'hôtes attaqués par un parasitoïde et la densité des hôtes. Or, le parasitoïde peut avoir besoin de temps avant d'attaquer l'hôte rencontré : à haute densité ce temps peut avoir un impact non négligeable sur cette corrélation positive. En second lieu, les rencontres sont supposées aléatoires alors que dans la nature, les populations peuvent être réparties très différemment, impliquant des rencontres plus probables dans les zones à forte densité d'hôtes. Enfin, l'efficacité de la recherche de chaque parasitoïde est constante dans le temps alors que des compétitions intraspécifiques peuvent la modifier. Des travaux ont été menés pour stabiliser les dynamiques du modèle et le rendre plus réaliste (Wajnberg and Ris, 2007). Par exemple, Beddington (1975) a introduit dans le modèle (2.25) une croissance limitée des hôtes avec une fonction logistique. De leur côté, Nicholson and Bailey (1935) ont émis l'hypothèse que la spatialité des hôtes et des parasitoïdes pouvait avoir une influence non négligeable sur la stabilité des systèmes biologiques.

Finalement, les modèles discrets sont justifiés lorsqu'ils représentent des populations dont les individus ont des traits d'histoire de vie fortement marqués dans le temps. Néanmoins, le comportement des solutions des modèles discrets reste plus compliqué à étudier contrairement aux modèles continus.

2.3.2 Modèles spatiaux

L'hétérogénéité d'un environnement est un facteur qui peut influencer les écosystèmes. Par exemple, un habitat peut présenter une variabilité à travers la distribution de ses ressources. Si les individus d'une population sont vagiles, ils peuvent alors quitter une zone de l'habitat pour aller dans une partie plus riche en ressources ou moins occupées par ses semblables. Ce comportement caractérise notamment les vagues d'invasion d'espèces. Sous-jacents à ces invasions, les populations peuvent se disperser à des vitesses différentes, ce qui peut amener à l'émergence de sous-habitats. Dans ce cadre, l'évaluation de la pertinence des théories développées pour des environnements homogènes dans le cas d'environnements hétérogènes est important. Pour cela, un ensemble de modèles a été développé dont le modèle de réaction-diffusion, et les modèles de métapopulations que nous présenterons dans la suite de cette section.

Modèles de réaction-diffusion

Les modèles biologiques qui suivent l'évolution dans le temps de la distribution d'une population dans un environnement font partie d'une grande famille de modèles, inspirés de problèmes physiques et chimiques, et appelés modèles de réaction-diffusion. Ce type de modèles décrit un système déterministe et distribué dans l'espace, à l'aide d'équations aux dérivées partielles.

Un tel modèle comprend toujours la somme des phénomènes de diffusion et de réaction (Fisher, 1937; Kolmogorov et al., 1937). Pour une espèce, il s'exprime sous la forme :

$$\frac{\partial N_{(t,x)}}{\partial t} = D\frac{\partial^2 N_{(t,x)}}{\partial x^2} + f(u), \tag{2.26}$$

avec D le coefficient de diffusion de la population N et $f(u)$ un terme de réaction, qui correspond aux fonctions de croissance de la population, comme par exemple la fonction exponentielle ou logistique. L'espace est représenté par la variable x.

La description d'un système proie-prédateur s'écrit finalement sous forme de deux équations représentant chacune une population, sa diffusion dans l'espace et une fonction de réaction qui la lie à l'autre population :

$$\begin{cases} \frac{\partial N_{(t,x)}}{\partial t} = D_N\frac{\partial^2 N_{(t,x)}}{\partial x^2} + f_N(N,P), \\ \frac{\partial P_{(t,x)}}{\partial t} = D_P\frac{\partial^2 P_{(t,x)}}{\partial x^2} + f_P(N,P), \end{cases} \tag{2.27}$$

avec D_N et D_P les coefficients de diffusion de la proie N et du prédateur P, respectivement ; et $f_N(N,P)$ et $f_P(N,P)$ les fonctions de réaction entre les deux populations. Ces fonctions peuvent reprendre pour expression celles des modèles (2.9).

Cette approche théorique permet de suivre ou prédire la capacité d'invasion d'une population et sa persistance dans l'espace qu'elle occupe. Elle permet également de comprendre comment une population de proies peut subsister après le passage d'une population de prédateurs sur son habitat, et quel est l'impact d'invasions d'espèces.

Modèles de métapopulations

La dispersion est un mécanisme qui modifie profondément les dynamiques de populations. Contrairement à la migration saisonnière, la dispersion implique qu'un individu qui quitte son lieu de naissance se reproduise à un autre endroit. L'individu peut se maintenir dans une région en se développant et se reproduisant. Il forme alors une population au sein d'un ensemble de populations liées par la dispersion. Cette structure d'écosystème, "une population de populations" a été définie par Levins (1969) et nommée "métapopulation" (Levins, 1970).

Des modèles ont été créés pour prendre en compte implicitement cette répartition des espèces structurées sous forme de métapopulations. MacArthur and Wilson (1967) ont ainsi décrit un système insulaire, dont la population est répartie sur plusieurs îles connectées uniquement par la dispersion des individus. Leur modèle, connu sous le nom de *patch model*, a la forme suivante :

$$\frac{dp}{dt} = \beta p(1-p) - \mu p, \tag{2.28}$$

avec p la proportion d'îles occupées, β le taux de colonisation et μ le taux d'extinction locale. L'occupation des îles dépend donc de p et μ, tandis que les nouvelles colonisations sont proportionnelles au nombre d'îles d'où partent les individus (p), au nombre d'îles qui

les accueillent $(1-p)$ et au taux de colonisation β. Un équilibre de la métapopulation existe si $\mu < \beta$, sinon la population dans son intégralité disparait. L'étude de ce modèle montre simplement que la proportion d'îles occupées croît de manière logistique et est limitée par une proportion maximale, $\frac{\beta-\mu}{\beta}$.

Levins (1969) a, quant à lui, proposé un modèle plus simple :

$$\frac{dp}{dt} = \beta(1-p) - \mu p. \tag{2.29}$$

Cette simplification vient de l'hypothèse que tous les habitats ne sont jamais tous occupés simultanément par des individus d'une population. D'un côté les habitats vides sont colonisés alors que d'un autre côté, les habitats occupés peuvent voir leur population s'éteindre. L'équilibre de la métapopulation est atteint pour $p^* = 1 - \frac{\mu}{\beta}$ et dépend une nouvelle fois des forces de colonisation et d'extinction locale.

Qu'en est-il lorsqu'un système proie-prédateur a une structure de métapopulation ? Dans ce cadre, l'habitat peut être vide et disponible pour une première colonisation par des proies, puis par des prédateurs. Les deux populations peuvent alors soit coexister, soit s'éteindre. Dans ce dernier cas, l'habitat redevient inhabité et disponible pour une nouvelle colonisation. La dispersion des proies dans ces habitats vides est proportionnelle aux fractions des habitats occupés par les proies. De même, la dispersion des prédateurs dans les habitats occupés par les proies est proportionnelle à la fraction d'habitats occupés par les prédateurs.

Finalement, la dynamique des proies est donnée par le taux de colonisation des habitats vides par les proies, correspondant au modèle (2.28), moins la colonisation des habitats de proies par les prédateurs :

$$\frac{dp_N}{dt} = \beta_N p_N(1 - p_N - p_P) - \beta_P p_N p_P, \tag{2.30}$$

avec p_N et p_P les fractions d'habitats occupés par N et P, respectivement ; β_N et β_P les taux de colonisation de N et de P, respectivement.

La dynamique des prédateurs est quant à elle donnée par le taux de colonisation des habitats de proies moins le taux d'extinction μ_P dans les habitats de prédateur :

$$\frac{dp_P}{dt} = \beta_P p_N p_P - \mu_P p_P. \tag{2.31}$$

Ce modèle, par ailleurs équivalent au modèle (2.15), possède un équilibre stable : les prédateurs et les proies peuvent ainsi persister même s'ils ne peuvent pas coexister dans un habitat isolé.

Ces différents modèles de métapopulations ont été complétés par la suite par de nouvelles hypothèses qui ont pris en compte entre autres les distances variables entre les patches, ou encore l'hétérogénéité des habitats, notamment avec l'existence d'un réservoir principal de populations (Hanski, 1991, 1997; Harrison and Taylor, 1997; Hanski, 1999).

2.3.3 Modèles stochastiques

La variabilité est un phénomène courant dans la nature. D'une part, des individus apparemment identiques peuvent avoir des vies plus ou moins longues et avoir un différent nombre de descendants. D'autre part, comme nous l'avons présenté dans le Chapitre 1, les individus ne sont pas affectés de la même manière par les changements environnementaux. Dans ce cadre, des modèles *stochastiques* ont été développés parallèlement aux avancées de l'analyse numérique (Bartlett et al., 1960; Leslie and Gower, 1960; Becker, 1973; Arnold, 1974) pour prendre en compte le *bruit*, ou les fluctuations, dus à la fois à la variabilité démographique et à la variabilité environnementale, et ont pour base les modèles déterministes (Wangersky, 1978).

Un modèle stochastique est construit sur des simulations d'évènements successifs qui dépendent d'une probabilité (Tab. 2.1). Cette méthode peut faire appel à de nombreux outils de processus aléatoires, tels le mouvement brownien et les chaînes de Markov, couplés à des notions de probabilités (Ricciardi, 1986; Turelli, 1986). A partir d'un modèle déterministe, l'addition de termes stochastiques permet ainsi de prendre en compte l'effet de la variabilité de l'écosystème.

Paramètre démographique	**Evénement**	**Probabilité**
Naissance de proies	$N \to N+1; P \to P$	$CN\beta_N(N\|P)$
Mortalité des proies	$N \to N-1; P \to P$	$CN\delta_N(N\|P)$
Naissance des prédateurs	$N \to N; P \to P+1$	$CP\beta_P(P\|N)$
Mortalité des prédateurs	$N \to N; P \to P-1$	$CP\delta_P(P\|N)$

TABLE 2.1 – Evénements possibles d'un système proie-prédateur et sa probabilité associée, avec $\beta_i(i|j)$ le taux de naissance et $\delta_i(i|j)$ le taux de mortalité de la population i en présence de la population j. C est une constante qui assure la somme des probabilités égale à 1.

Un modèle stochastique permet souvent de comprendre quelle part occupent la variabilité démographique ou la variabilité environnementale dans des systèmes biologiques dont les dynamiques naturelles ne concordent pas avec celles prédites stables ou cycliques par les modèles déterministes. Par exemple, l'introduction d'un processus stochastique dans un modèle de type Lotka-Volterra, tel que celui décrit dans la table (2.1), altère voire supprime les cycles du modèle déterministe, et conduit à l'extinction du prédateur ou des deux populations (Klebaner and Liptser, 2001; Parker and Kamenev, 2009).

Si les modèles stochastiques permettent une meilleur représentation de la réalité, leur complexité ne justifie pas toujours leur utilisation dans de nombreux cas où les fluctuations des populations sont suffisamment décrites par les modèles déterministes. En outre, des perturbations dans des modèles déterministes, en particulier lorsque les dynamiques sont cycliques, permettent simplement de prendre en compte l'effet stochastique de la nature avec un réalisme satisfaisant.

Conclusion Les modèles que nous avons présentés dans ce chapitre, notamment les modèles de Lotka-Volterra et de Leslie-Gower, constituent la base de la modélisation des populations liées par une relation de prédation. A l'aide d'hypothèses biologiques et de

simplification, ces modèles fournissent analytiquement des éléments de bases importants pour la compréhension du développement, du fonctionnement, et de la stabilité des dynamiques de populations. De plus, ils permettent de représenter explicitement les interactions directes entre les populations et d'appréhender les effets des propriétés des populations et du milieu sur le devenir du système biologique modélisé et cela à tout instant, grâce à leur expression sous forme d'équations différentielles. Enfin, ils confortent l'idée qu'une abstraction de la Nature sous une forme assez simple permet de répondre à différents problèmes écologiques, comme l'extinction d'une population, tout en identifiant l'organisation sous-jacente des systèmes biologiques, comme les interactions indirectes entre les populations qui seront développées dans le Chapitre 3.

Dans cette thèse, nous nous focaliserons avant tout sur le modèle de Leslie-Gower. Ce modèle présente des atouts biologiques et mathématiques qui nous seront utiles par la suite. D'une part, une hypothèse majeure de ce modèle repose sur le ratio entre les densités du prédateur et de ses proies. Cette propriété nous permet de nous affranchir de l'hypothèse d'une conversion de masse, ce qui est biologiquement réaliste, et de représenter simplement la densité-dépendance négative du prédateur. D'autre part, ce modèle présente des dynamiques de proies et de prédateurs simples avec l'existence d'un équilibre globalement stable. L'expression du modèle et de son équilibre permettra alors d'identifier l'effet de différents mécanismes sur les dynamiques de populations grâce à une étude analytique claire.

Chapitre 3

Interactions indirectes entre les proies : influence d'un prédateur commun

L'essentiel est invisible pour les yeux.
Antoine de Saint-Exupéry - *Le Petit Prince (1943)*

Sommaire

3.1 La compétition apparente 60
3.1.1 Existence d'effets indirects 60
3.1.2 Approche théorique de la compétition apparente 61
3.1.3 La règle du P^* : exclusion par compétition apparente 63
3.2 Identification empirique des effets indirects 65
3.2.1 Compétition apparente dans la nature 65
3.2.2 Des effets asymétriques dans la nature 67
3.2.3 Mutualisme apparent dans la nature 68
3.3 Des influences sur le signe des interactions indirectes 69
3.3.1 Partage du temps du prédateur : effet de distraction 70
3.3.2 Densité-dépendance négative du prédateur 76
3.3.3 Saturation de la prédation 77

Objet du Chapitre 3 Comme nous l'avons décrit dans le Chapitre 2, un écosystème est toujours composé d'un réseau de populations différentes qui interagissent directement entre elles, notamment par des relations de prédation. En parallèle, les populations peuvent interagir indirectement, par l'action d'un ou plusieurs intermédiaires qui vont influencer leurs dynamiques. Par exemple, la consommation d'organismes par les poissons peut modifier la sédimentation des cours d'eau et en retour influencer le développement d'algues et d'invertébrés (Power, 1990; Flecker, 1992). Un réseau relativement complexe d'interactions indirectes peut ainsi survenir entre différentes populations, à un même ou à différents niveaux trophiques, et profondément modifier la structure de l'écosystème.

Ces interactions indirectes peuvent même survenir dans des systèmes simples, incluant un faible nombre de populations différentes. Au demeurant, historiquement, elles ont été mises en évidence puis explorées dans un système multi-proies–prédateur impliquant uniquement trois populations : deux proies et leur prédateur commun. Dans ce chapitre, nous rappellerons comment la modélisation des dynamiques de proies partageant un prédateur commun a permis la détection d'effets indirects, et comment la notion de *compétition apparente* - correspondant à des effets indirects négatifs réciproques entre les proies - est née. Par la suite, nous ferons un bilan des études empiriques sur les effets indirects dans des systèmes multi-proies–prédateur naturels. Enfin, nous conclurons sur les mécanismes qui peuvent justifier les observations précédemment décrites. En particulier, nous nous intéresserons à une étude menée par Abrams and Matsuda (1996) qui est liée au travail de modélisation proposé dans cette thèse.

3.1 La compétition apparente

3.1.1 Existence d'effets indirects

Le fort impact des interactions indirectes entre les populations a été mis en évidence très tardivement par rapport aux effets directs. Néanmoins, différents travaux ont suggéré que les interactions entre les espèces peuvent jouer un rôle essentiel dans les écosystèmes (Neill, 1974; Levin, 1974; Levins, 1975; Colwell and Fuentes, 1975; Levine, 1976; Holt, 1977; Lawlor, 1979; Schaffer, 1981). En effet, si les interactions indirectes sont courantes, l'introduction de nouvelles espèces dans un milieu, ou la disparition d'une population, par exemple, peuvent avoir indirectement des impacts très forts sur l'ensemble des écosystèmes. L'existence d'effets indirects dans la nature peut ainsi avoir des implications importantes dans de nombreux problèmes environnementaux et peut rendre difficile la prédiction de la dynamique des populations. En effet, les effets indirects peuvent être amenés à contrebalancer ou renforcer des effets directs dus à une modification des populations, tout en compliquant alors la prédiction des conséquences d'une manipulation environnementale particulière (Schaffer, 1981; Yodzis, 1988; Perfecto, 1990). Dans ce sens, un des objectifs de cette thèse est de comprendre comment l'introduction ou l'invasion d'une nouvelle proie dans une culture peut modifier les interactions d'un système multi-proies–prédateurs. Nous discuterons plus en détail de l'enjeu des effets indirects en lutte biologique dans le Chapitre 7.

Les effets indirects peuvent apparaître de différentes manières au sein d'un écosystème (Fig. 3.1) : une population A peut modifier une population C à travers une chaîne d'effets directs, en modifiant l'abondance de la population intermédiaire B (Fig. 3.1A), ou peut modifier la manière dont la population B interagit avec la population C (Fig. 3.1B). Dans le premier cas, un changement d'abondance d'une population modifie indirectement celle d'une autre par l'intermédiaire d'une population qui est directement liée à chacune d'entre elles. Par exemple, la compétition exploitative correspond à ce cas de figure : une population diminue la densité de sa proie, ce qui a pour effet de réduire les proies disponibles pour d'autres prédateurs, et ainsi de les pénaliser indirectement. Les cascades trophiques entrent

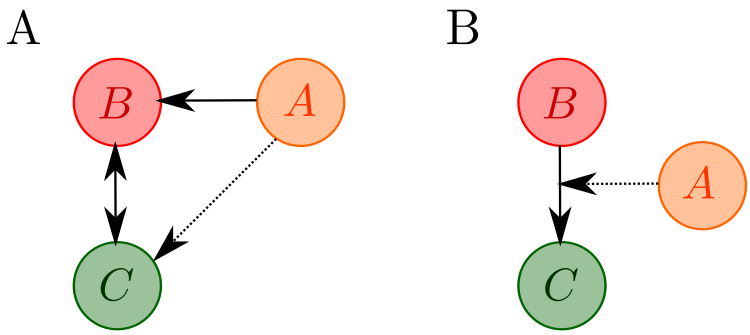

FIGURE 3.1 – Deux mécanismes induisant l'apparition d'effets indirects entre populations. Les flèches en trait plein correspondent à des interactions directes et en traits pointillés à des interactions indirectes. Dans (A), la population A influence indirectement la population C à travers une chaîne d'effets directs impliquant un changement de densité de la population B. Dans (B), la population A influence indirectement la population C en modifiant l'interaction qui la lie à la population B. Adapté de Wootton (1994).

également dans cette catégorie d'effets indirects. Dans le second cas, les effets indirects apparaissent car les interactions au sein d'une paire de populations directement liées entre elles ne sont pas indépendantes des autres populations. C'est le cas notamment de deux proies différentes qui partagent le même prédateur (Holt, 1977; Holt and Lawton, 1994; Janssen et al., 1998; Bonsall and Hassell, 1999; Harmon and Andow, 2004; van Veen et al., 2008), l'arrivée de la seconde proie ayant un effet distractif sur la relation proie-prédateur originale. Dans ce qui suit, nous nous focaliserons sur cette situation et sur les effets indirects qui en découlent.

3.1.2 Approche théorique de la compétition apparente

Holt (1977) a exploré un modèle générique où deux proies, N et A, peuvent être ou non en compétition directe mais partagent un prédateur commun P :

$$\begin{cases} \dot{N} &= f_N(N, A, P), \\ \dot{A} &= f_A(N, A, P), \\ \dot{P} &= f_P(N, A)P, \end{cases} \tag{3.1}$$

avec f_N, f_A et $f_P P$ les dynamiques de N, A et P, respectivement.

Les deux proies sont en compétition directe si les dérivées $\frac{\partial f_N}{\partial A}$ et $\frac{\partial f_A}{\partial N}$ sont négatives. Cependant, même si ces dérivées sont négatives, la présence d'une proie peut réduire la densité à l'équilibre de l'autre : elle a alors un effet indirect négatif sur l'autre proie. Ce cas peut apparaître sous certaines hypothèses spécifiques :

1. Le taux de croissance *per capita* du prédateur dépend uniquement de la densité des proies ; le prédateur est donc limité par sa nourriture et est non densité-dépendant.
2. Toutes les populations du système sont supposées atteindre un équilibre stable qui dépend des caractéristiques des proies en raison de la première hypothèse.

3. Les proies ont un effet positif sur la réponse numérique du prédateur, ce qui implique qu'une augmentation de la densité des proies induit une augmentation de la densité du prédateur.

Le calcul de $\dot{P} = 0$ implique qu'à l'équilibre, soit $P = 0$, soit

$$f_P(N^*, A^*) \quad = \quad 0. \tag{3.2}$$

Si nous considérons que la valeur d'équilibre de N est en fonction de celle de A, nous avons $f_P(N(A), A) = 0$. Si nous appliquons le théorème de dérivations des fonctions composées, la relation d'équilibre reste satisfaite après une variation de A si :

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_P}{\partial N}\frac{\partial N}{\partial A} + \frac{\partial f_P}{\partial A} \quad &= \quad 0, \\ \frac{\partial N}{\partial A} \quad &= \quad -\frac{\frac{\partial f_P}{\partial A}}{\frac{\partial f_P}{\partial N}}. \end{aligned} \tag{3.3}$$

$\frac{\partial N}{\partial A}$ est toujours négatif, c'est-à-dire A a, à l'équilibre, un effet négatif sur N et symétriquement N a un effet négatif sur A, si :

$$\frac{\partial f_P}{\partial N} > 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial f_P}{\partial A} > 0, \tag{3.4}$$

ce qui est une traduction du point 3 précédent.
Au contraire, $\frac{\partial N}{\partial A}$ est toujours positif si :

$$\left(\frac{\partial f_P}{\partial N} < 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial f_P}{\partial A} > 0\right) \quad \text{ou} \quad \left(\frac{\partial f_P}{\partial N} > 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial f_P}{\partial A} < 0\right). \tag{3.5}$$

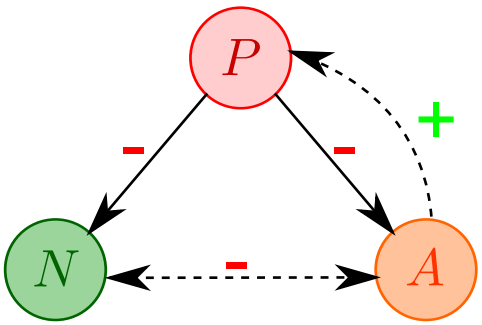

FIGURE 3.2 – Principe de compétition apparente (Holt, 1977). Deux proies, N et A, sont consommées par un prédateur commun P. Une augmentation de la densité d'une proie entraîne une augmentation de celle du prédateur ainsi que sa pression de prédation sur toutes les proies.

Cependant, ces cas sont pathologiques : l'augmentation d'une proie implique une diminution du taux de croissance du prédateur et agit comme un poison. Finalement, si nous excluons ces cas de l'étude et nous concentrons sur le cas (3.4), les proies semblent toujours

être en compétition à l'équilibre, qu'elles soient en compétition directe ou non (les termes $\frac{\partial f_N}{\partial A}$ et $\frac{\partial f_A}{\partial N}$ peuvent être positifs, négatifs ou nuls) : elles sont en compétition apparente. En effet, une augmentation de la densité d'une proie induit l'augmentation de la densité du prédateur et ainsi de sa pression de prédation sur toutes ses proies (Fig. 3.2). De ce fait, si le prédateur coexiste avec soit la proie N ou la proie A seule, soit avec les deux, chaque proie voit sa densité se réduire entre les deux situations, en raison d'une compétition indirecte. En particulier, la compétition apparente est un type d'interactions indirectes qui peut expliquer l'absence de proies dans des écosystèmes car elle favorise l'exclusion de populations par ses effets négatifs.

3.1.3 La règle du P^* : exclusion par compétition apparente

L'intensité de la compétition apparente dépend de la réponse démographique des proies et peut être quantifiée par la capacité des proies à supporter la pression de prédation, et en particulier, par la proie qui survit à la plus haute densité à l'équilibre du prédateur (Holt and Lawton, 1993; Scott Mills et al., 1993). Cette approche s'inspire de celle de la règle du R^*, décrite par Tilman (1982) dans le cadre de la compétition exploitative que nous avons décrite au Chapitre 1. Cette règle permet de définir l'exclusion d'une population par une compétition exploitative entre deux prédateurs qui interfèrent indirectement en consommant la même ressource (Tilman, 1990). Dans ce cadre, le prédateur qui subsiste est celui qui diminue la densité d'une ressource à l'équilibre à R^*. Cette valeur correspond au niveau le plus faible de ressources, niveau qui de ce fait est insuffisant pour le maintien de l'autre prédateur. L'exclusion par la compétition apparente dans un système composé de deux proies qui partagent un prédateur commun a été caractérisée par une valeur P^* qui correspond à la densité maximale du prédateur à l'équilibre supportée par la plus résistante des proies (Holt et al., 1994). Cette dernière peut alors exclure l'autre proie qui ne supporte pas un équilibre du prédateur aussi important. La règle du P^* peut être très facilement illustrée par un simple système d'équations différentielles représentant un prédateur et ses deux proies (Holt et al., 1994) (Fig. 3.3) :

$$\begin{cases} \dot{N} &= f_N(N) - g_N(N)P, \\ \dot{A} &= f_A(A) - g_A(A)P, \\ \dot{P} &= f_P(N,A)P. \end{cases} \tag{3.6}$$

Les proies croissent en fonction de f_N et f_A, respectivement. Les réponses fonctionnelles du prédateur correspondent à g_N et g_A. f_P est une dynamique générique du prédateur qui assure la stabilité du système. Si P ne consomme que N, il atteint $P_N^* = \frac{f_N(N)}{g_N(N)}$ à l'équilibre, alors que s'il n'interagit et ne consomme que A, il atteint $P_A^* = \frac{f_A(A)}{g_A(A)}$ à l'équilibre. Si $P_N^* > P_A^*$, le prédateur bénéficie de la présence de N et sa densité devient supérieure à celle supportée par A, le taux de croissance de A étant toujours négatif. En raison de la compétition apparente entre les deux proies, A est alors exclue du système et s'éteint (Fig. 3.3A). Etant donné que les deux proies jouent un rôle symétrique, l'extinction de N peut se

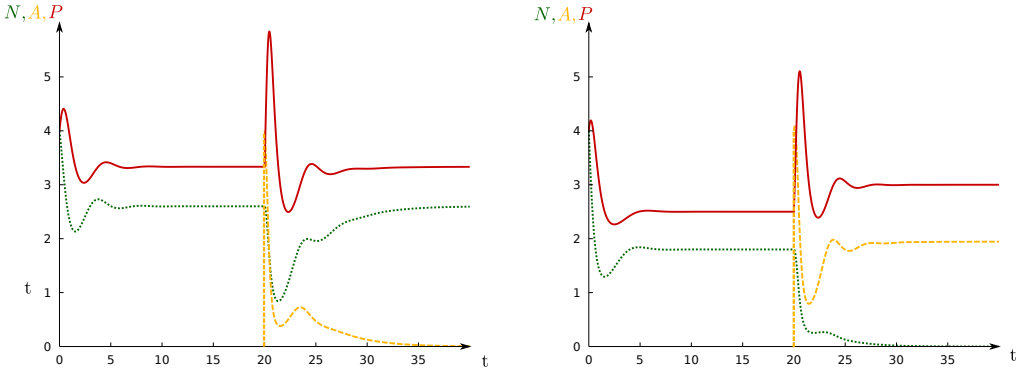

FIGURE 3.3 – Effets de l'introduction d'une proie alternative (courbe orange) dans un système composé d'un prédateur (courbe rouge) et d'une proie principale (courbe verte) avec $\dot{N} = r_N N - a_N NP$, $\dot{A} = r_A A - a_A AP$ et $\dot{P} = (e_N N + e_A A - m)P + I$ où r_N et r_A correspondent aux taux de croissance des proies, a_N et a_A aux taux d'attaque des proies par le prédateur, e_N et e_A au nombre moyen de naissances pour chaque proie consommée, m la mortalité du prédateur et I un taux constant d'immigration ($m = 2.5$ and $I = 4$). Au début, P interagit uniquement avec N et les deux atteignent un équilibre stable. A est ensuite introduite à $t = 20$. Dans (A) ($r_N = 2, a_N = 0.6, e_N = 0.5; r_A = 3, a_A = 1, e_A = 0.6$), $P_N^* > P_A^*$: A n'arrive pas à envahir le système et est exclue. Dans (B), ($a_N = 0.8$), $P_N^* < P_A^*$: A envahit le système et exclut N par compétition apparente.

produire si N et A sont inversées (Fig. 3.3B). Si les deux proies sont identiques, elles sont toutes les deux liées indirectement par la compétition apparente mais peuvent coexister.

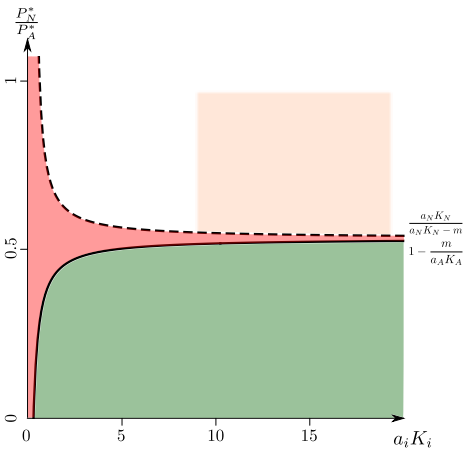

FIGURE 3.4 – Rapport $\frac{P_N^*}{P_A^*}$ en fonction des captures maximales des proies $a_i K_i$ avec $i = \{N, A\}$ ($m = 3, a_N = 0.1, a_A = 1.5$). N est exclue du système si le rapport $\frac{P_N^*}{P_A^*}$ est en dessous de la condition représentée par la courbe noire (région verte). A est exclue du système si le rapport $\frac{P_N^*}{P_A^*}$ est au dessus de la condition représentée par des lignes noires pointillées (région orange). Entre les deux conditions, les proies coexistent tout en étant en compétition apparente (région rouge).

Si les proies suivent une croissance logistique avec K_N et K_A leurs capacités limites respectives, Holt (1977) montre qu'elles peuvent coexister pour un ensemble de paramètres

très restreint (Fig. 3.4). Quelles que soient les paires de paramètres, les deux proies sont en compétition apparente et, si elles présentent des capacités limites très élevées, elles ont plus de risque d'être exclues ou plus de chance d'exclure l'autre.

La théorie de Holt (1977) présente des enjeux en écologie très importants : le fonctionnement d'un écosystème, avec la présence ou l'absence de populations, ainsi que leur dynamique, peuvent fortement dépendre des effets indirects négatifs qui peuvent apparaître dans les systèmes multi-proies–prédateur. Cette propriété est particulièrement intéressante en lutte biologique : cette dernière peut exploiter le fait que des sources de nourriture alternatives sont souvent présentes pour les prédateurs dans les cultures, ce qui permet d'accroître leur pression de prédation sur les ravageurs qu'ils consomment. Cependant, l'impact des effets indirects n'est pas toujours clairement identifié ou prédit dans la nature, notamment parce que les explorations des effets indirects sont très récentes. Dans la section qui suit, nous présenterons quelques expériences sur l'identification des effets indirects et les implications des résultats obtenus.

3.2 Identification empirique des effets indirects

Dans son papier fondateur, Holt (1977) critique les écologistes qui ont exclusivement estimé la prédation et la compétition comme des interactions directes structurant les communautés. Cependant, il avance que, même dans des systèmes où des compétitions directes sont très faibles voire inexistantes, la compétition apparente peut jouer un rôle important dans la structure de la communauté. Ainsi, dans de très nombreux systèmes, il suppose que tant les effets directs qu'indirects influencent la densité des populations. Suite à ses travaux, parallèlement au développement d'études théoriques sur les effets indirects, de nombreuses études empiriques ont été menées pour détecter ces effets et mesurer leur impact sur les écosystèmes. Les résultats restent cependant quelque peu rares et peu clairs. Dans cette section, nous décrirons quelques cas de compétition apparente ainsi que d'autres effets indirects plus couramment détectés dans les systèmes multi-proies–prédateur.

3.2.1 Compétition apparente dans la nature

Si la compétition apparente a largement été explorée sur le plan théorique dans les systèmes proie-prédateur, hôte-parasitoïde, et hôte-parasite, la détection de cette interaction indirecte dans la nature reste très peu répandue et souvent circonstancielle (Holt and Lawton, 1994; Wootton, 1994; Hudson and Greenman, 1998). Il existe cependant des exemples de compétition apparente dans la nature.

L'exemple d'une compétition apparente le plus connu est celui entre les cicadelles de la vigne *Erythroneura elegantula*, résidente naturelle de vignobles californiens (Fig. 3.5) et *E. variabilis*, cidadelle envahissante. L'introduction de *E. variabilis* a impliqué la réduction de la densité de *E. elegantula* en augmentant la densité d'un parasitoïde commun *Anagrus epos* (Settle and Wilson, 1990). De la même manière, l'augmentation de la densité de l'isopode terrestre *Porcellio laevis* permet l'augmentation de la densité d'un virus d'isopodes iridescents, qui en retour réduit celle d'une seconde espèce d'isopodes *P. scaber* (Grosholz,

1992). Dans les milieux marins, la compétition apparente a également été détectée, comme entre des bivalves sessiles *Chama arcana* et des gastéropodes mobiles *Tegula aureotincta, Tegula eiseni* et *Astraea undosa*, par l'intermédiaire de prédateurs invertébrés, dont le homard *Panulirus interruptus*, le céphalopode *Octopus bimaculatus* et le buccin *Kelletia kelletii* (Schmitt, 1987).

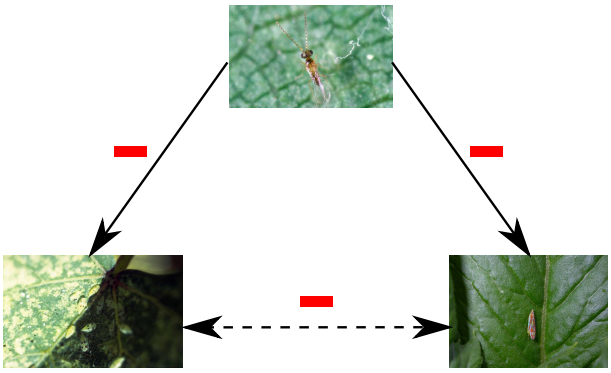

FIGURE 3.5 – Compétition apparente entre les cicadelles de la vigne *Erythroneura elegantula* (en bas à gauche, *Eugene E. Nelson*) et *E. variabilis*, cidadelle envahissante (en bas à droite *Lisa Ames, University of Georgia*) par l'intermédiaire d'un parasitoïde commun *Anagrus epos* (en haut, *Regents, University of California*).

Plus récemment, une étude a été menée sur les interactions liant le puceron *Acyrthosiphon pisum* et le charançon *Hypera postica* avec deux prédateurs naturels, la coccinelle *Coccinella septempunctata* et le parasitoïde *Bathyplectes curculionis* dans des champs de luzerne dans l'Utah (Evans and England, 1996). Le parasitoïde attaque spécifiquement le charançon mais, s'il n'attaque pas directement les pucerons, il se nourrit de leur miellat qui augmente sa longévité et peut ainsi favoriser la pression de prédation sur le charançon. De même, les coccinelles sont des prédateurs généralistes dont la pression de prédation est accrue par l'augmentation de la densité du puceron et du charançon, et dont l'effet négatif se fait sentir tout particulièrement sur le puceron, mais reste peu évident sur le charançon.

Les interactions indirectes entre le puceron *Microlophium carnosum* de l'ortie et le puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* par l'intermédiaire d'un ensemble de braconides ont été explorées dans les prairies mésiques du Silwood Park (Rott et al., 1998). Les colonies de puceron du pois ont montré des déclins plus forts en présence de colonies de puceron de l'ortie. Cependant, une série d'expériences a montré que chaque espèce de pucerons était attaquée principalement par un prédateur spécialiste. Un facteur expliquant la compétition apparente observée serait en fait liée à l'agrégation de prédateurs communs sur l'habitat des pucerons en raison de leur attirance pour la biodiversité du milieu.

La prévalence de la compétition apparente dans la nature, que suggéraient les travaux théoriques, est finalement peu vérifiée par l'expérimentation. Les deux derniers exemples cités ci-dessus illustrent les difficultés face auxquelles se retrouvent les expérimentateurs. L'absence de détection de la compétition apparente est principalement due à deux raisons. Premièrement, le plan d'expérience est souvent incomplet et repose sur l'effet d'une proie sur l'autre, sans que la réciprocité soit testée. Deuxièmement, les difficultés à séparer la

contribution des compétitions intraspécifique, interspécifique et apparente amènent souvent à noyer la compétition apparente dans les effets directs et à ne pas les explorer (Schoener, 1993). Ainsi, alors que Schoener (1983), en répertoriant les cas de compétition dans 174 études empiriques, a identifié 31 études présentant des effets mixtes, c'est-à-dire de la compétition directe couplée à des effets indirects, Chaneton and Bonsall (2000) n'ont relevé que 3 études sur 34, en milieu terrestre et aquatique, où les effets indirects négatifs et réciproques étaient clairement détectés. Les autres études présentaient soit un effet neutre sur l'autre proie, soit un effet inconnu. Le rôle de la compétition apparente dans la nature reste finalement difficile à établir.

3.2.2 Des effets asymétriques dans la nature

Sur les 34 études empiriques des effets indirects entre les proies qu'ont parcourues Chaneton and Bonsall (2000), 26 concernaient des effets indirects non-réciproques. Ces effets sont appelés *amensalisme apparent* s'ils sont unilatéralement négatifs : indirectement, une proie affecte négativement une autre proie dont la présence est, au contraire, neutre pour la première (Brassil and Abrams, 2004). En pratique, il est difficile d'observer une symétrie (Connell, 1983), et le terme *amensalisme apparent* est souvent adopté quand l'effet indirect sur une autre population n'est pas réciproquement détecté par l'expérience (Lawton and Hassell, 1981). De ce fait, ces effets asymétriques négatifs sont particulièrement courants (van Veen et al., 2006). En parallèle, il existe aussi des effets indirects non-réciproques positifs : indirectement une proie est profitable pour une autre qui ne lui procure aucun détriment ou bénéfice. On parle alors de *commensalisme apparent* (Vandermeer, 1980; Dethier and Duggins, 1984; Menge et al., 1994; Wootton, 1994).

Des cas d'amensalisme apparent ont été détectés dans de nombreux systèmes biologiques, dont les insectes (Chaneton and Bonsall, 2000). Par exemple, Cronin (2007) a mené une série d'expériences sur le terrain pour vérifier les effets indirects conduits par des parasitoïdes partagés, *Anagrus nigriventris* et *A. columbi* entre deux espèces de cicadelles abondantes dans les plaines du Grand Nord américain, *Delphacodes scolochloa* et *Prokelisia crocea*. Ces deux dernières se nourrissent de différentes espèces végétales dans les prairies et n'interagissent pas directement. L'étude de Cronin (2007) a montré que les cicadelles sont liées par de l'amensalisme apparent. En effet, l'espèce la plus abondante, qui occupe le plus d'habitats et qui apparaît tôt dans la saison augmente directement le parasitisme et réduit ainsi la taille des populations des autres espèces de cicadelles, en excluant les plus petites populations. A l'opposé, augmenter la taille de l'espèce la moins abondante n'a aucun effet sur les autres.

De la même manière, le commensalisme apparent a été détecté chez de nombreux systèmes biologiques, dont dans les champs d'agropyre, plante herbacée communément connue sous le nom de "chiendent" (Bergeson and Messina., 1997). Dans ce cadre d'observation, les larves de chrysopes réduisent moins efficacement les taux de croissance du puceron *Diuraphis noxia* en présence du puceron *Rhopalosiphum padi* que lorsque *D. noxia* est seul dans les champs. De plus, cet effet semble asymétrique car *D. noxia* n'a aucun effet sur la consommation de *R. padi*. Différents mécanismes expliquent ce commensalisme apparent.

D'un côté *R. padi* a un taux de croissance plus élevé que *D. noxia*. Les prédateurs peuvent donc mieux tirer profit de *R. padi* et délaisser *D. noxia*. D'un autre côté, *R. padi* se nourrit dans les endroits les plus exposés des plantes alors que *D. noxia* a tendance à s'y cacher, ce qui résulte en un taux plus élevé de rencontre entre les larves de chrysopes et *R. padi*. Similairement, Desneux and O'Neil (2008) ont révélé comment les proies pouvaient perturber la prédation de l'hémiptère *Orius insidiosus* sur le puceron du soja *Aphis glycines* à travers du commensalisme apparent. Ils ont démontré que la présence de thrips *Neohydatothrips variabilis* réduisait la prédation d'*O. insidiosus* et avait ainsi un impact positif sur *Aphis glycines*. Ce commensalisme apparent a été justifié par une préférence plus forte en faveur des thrips, tempérant ainsi la pression de prédation sur les proies lors de leur introduction.

De nombreux mécanismes ont été avancés pour expliquer l'occurrence d'effets indirects asymétriques dans la nature. Par exemple, les expériences ci-dessus ont particulièrement mis en évidence le rôle des paramètres démographiques, tels les taux de croissance ou les taux d'attaque, qui sont différents d'une espèce à l'autre et produisent ainsi des effets de magnitude différentes. Sur le plan théorique, la saturation des réponses fonctionnelles ou numériques du prédateur, couplé à la densité-dépendance du prédateur (Holt, 1984; Abrams and Matsuda, 1996), le comportement du prédateur ou des proies (Abrams, 1987*a*), ou les différentes amplitudes des dynamiques cycliques dues à l'impact de la présence ou l'absence de proies sur la densité des prédateurs *via* leur satiété (Abrams et al., 1998; Abrams and Kawecki, 1999) sont tout autant de mécanismes qui peuvent contrebalancer la compétition apparente et favoriser l'asymétrie. Ces différents mécanismes feront l'objet d'une analyse plus poussée dans la section suivante.

Finalement, les études sur les effets indirects entre les proies qui partagent un même prédateur ont tendance à suggérer que leur non-réciprocité est répandue dans la nature. Il est cependant difficile de déterminer avec précision la prévalence et le rôle de la compétition apparente face à l'amensalisme ou au commensalisme apparents. En effet, non seulement une grande partie des expériences sur les systèmes multi-proies–prédateur ne traitent pas les effets indirects, mais, si elles le font, elles négligent souvent l'étude de la réciprocité des effets indirects entre les proies. Cependant, un grand nombre d'études théoriques et quelques études empiriques ont montré que des mécanismes courant dans la nature pouvaient contrebalancer la compétition apparente. Récemment, des études ont par ailleurs démontré l'existence d'effets indirects positifs réciproques dans quelques écosystèmes, contrebalançant ainsi complètement les effets de la compétition apparente et les dynamiques des proies qui partagent un prédateur commun.

3.2.3 Mutualisme apparent dans la nature

Dans leurs travaux sur les effets indirects, Chaneton and Bonsall (2000) et Brassil and Abrams (2004) ont avancé que la réciprocité d'effets positifs était rare voire inexistante empiriquement pour différentes raisons. Premièrement, ils sont généralement de plus faible magnitude que les effets indirects négatifs, et donc difficiles à détecter. Secondement, les expérimentateurs se focalisent généralement sur la compétition apparente et ne recherchent pas d'effets indirects positifs. Troisièmement, il est parfois nécessaire d'effectuer des mesures

sur plusieurs générations, dans des systèmes cycliques, pour évaluer l'impact des effets indirects. Or, cette situation est souvent évitée par les expérimentateurs. Cependant, la théorie a avancé que ces effets indirects positifs, appelés *mutualisme apparent*, peuvent apparaître entre des proies qui partagent un prédateur commun (Abrams and Matsuda, 1996).

Depuis les articles de Chaneton and Bonsall (2000) et de Brassil and Abrams (2004), quelques expériences très récentes ont mis en évidence l'existence de mutualisme apparent dans les écosystèmes et ont pointé le rôle majeur que ces effets indirects positifs pouvaient jouer dans la biodiversité (Tack et al., 2011). En particulier, quelques expériences sur des insectes ont montré que l'introduction d'une proie alternative dans un environnement pouvait réduire la pression de prédation sur les proies indigènes dans les cultures (Madsen et al., 2004; Koss and Snyder, 2005; Symondson et al., 2006; Xu et al., 2006). De la même manière, dans les écosystèmes arctiques, il a été rapporté que des effets positifs indirects pouvaient exister entre les populations de campagnols et de lemmings par l'intermédiaire de leurs prédateurs communs, tel que le renard arctique (Gilg and Yoccoz, 2010; Ims et al., 2011).

Les effets décrits empiriquement dans les études précédemment citées ont principalement lieu uniquement à court terme, alors que la théorie avance que le mutualisme apparent peut apparaître à court et à long terme (Abrams and Matsuda, 1996). En fait, les expériences restent assez rares à long terme (Tack et al., 2011). Une série d'expériences a tout de même démontré que le mutualisme apparent pouvait être plus répandu qu'attendu dans les communautés d'herbivores, tout en suggérant plus d'explorations de ces effets indirects (Teder and Tammaru, 2003; Hamback et al., 2006; Messelink, 2012). En effet, en théorie, plusieurs mécanismes favorisent le mutualisme apparent et pourraient être étudiés. Holt (1977) avait déjà remarqué dans ses travaux que des facteurs, autres que la nourriture, peuvent conduire à tempérer voire contrebalancer la compétition apparente et impliquer d'autres types d'effets entre les proies partageant un prédateur commun. Par exemple, le mutualisme apparent peut apparaître si les dynamiques d'une proie sont cycliques, ce qui peut conduire à une satiété répétée du prédateur commun et ainsi à une réduction répétée de la pression de prédation sur les autres proies (Abrams et al., 1998; Brassil, 2006).

Comprendre comment les effets indirects positifs peuvent apparaître dans la nature est d'autant plus important qu'ils peuvent influencer de nombreux problèmes environnementaux. Dans la section suivante, nous identifierons plus en détail les facteurs qui favorisent l'apparition d'effets indirects positifs et conclurons par l'étude du modèle de Abrams and Matsuda (1996) qui est, à notre connaissance, l'un des rares modèles à démontrer l'existence de mutualisme apparent à long terme.

3.3 Des influences sur le signe des interactions indirectes

La réponse du prédateur suite à l'introduction d'une nouvelle espèce dans son régime alimentaire n'est pas toujours unidirectionnelle. Par conséquent, l'apparition de compétition apparente entre les proies n'est pas toujours assurée (Abrams, 1987*a*; Strauss, 1991).

La compétition apparente est étroitement liée aux caractéristiques du prédateur, dont sa réponse numérique et sa réponse fonctionnelle (Holt and Lawton, 1994). De plus, l'influence des ensembles de facteurs qui définissent les écosystèmes peut être plus ou moins complexe ce qui conduit ainsi à une très riche variété de mécanismes modifiant la compétition apparente (Harmon and Andow, 2004). De ce fait, certains éléments clefs influençant l'apparition de compétition apparente ont été répertoriés (Abrams, 1987*b*). Dans ce qui suit, les facteurs les plus importants qui favorisent ou tempèrent la compétition apparente seront inventoriés. Nous mettrons tout particulièrement l'accent sur quelques-uns de ces facteurs qui feront l'objet d'une approche plus poussée dans la suite de cette thèse et nous les illustrerons notamment à l'aide de résultats d'Abrams and Matsuda (1996).

3.3.1 Partage du temps du prédateur : effet de distraction

Mécanismes de distraction

L'introduction de proies alternatives dans l'environnement d'un prédateur peut modifier son régime alimentaire en diversifiant ses choix de proies (Harmon and Andow, 2004). Cependant, un prédateur ne peut pas manger simultanément toutes ses proies et il doit partager son temps entre elles. En effet, la consommation d'individus d'une espèce de proies diminue le temps disponible pour rencontrer et capturer une proie alternative (Holt, 1977; Abrams, 1987*b*). Holt (1987) a ainsi démontré que ce phénomène réduit alors la pression de prédation sur chacune d'entre elles, tempérant la compétition apparente entre elles à court terme. Ce phénomène peut s'expliquer dans la pratique par deux mécanismes naturels différents.

D'un côté, dans la nature, de nombreuses proies essayent de se cacher pour échapper à la prédation. Pour répondre à cette stratégie, les prédateurs peuvent se focaliser sur un ensemble d'indices émis par une proie particulière, comme l'aspect visuel, l'odeur, le bruit, etc. Ce comportement permet de mieux localiser et donc capturer ces proies. Le prédateur forme alors une *image de recherche* propre à cette proie (Tinbergen, 1960). De cette manière, si une proie unique est dans l'environnement du prédateur, ce dernier peut facilement maximiser son taux de capture. Cependant, si différentes proies sont simultanément présentes, le prédateur doit s'adapter à la situation (van Leeuwen and Jansen, 2010). En effet, un individu ne peut traiter qu'un nombre limité d'informations à chaque instant. De ce fait, former l'image de recherche d'une espèce spécifique de proies l'empêche d'être efficace dans sa capture de proies d'autres espèces. Le prédateur doit alors diviser son attention et son temps de capture entre chaque espèce de proies différente : il est distrait par ses proies.

D'un autre côté, l'environnement spatial du prédateur peut être structuré de différentes manières. Par exemple, van Baalen et al. (2001) distingue deux types d'environnement du prédateur caractérisés par la ségrégation des proies dans le milieu. Dans le premier environnement, appelé *fine-grained*, la proie principale (ou initiale) et la proie alternative sont distribuées uniformément. La proie principale est supposée être plus profitable que la proie alternative. Elle procure au prédateur un taux énergétique, correspondant au rapport entre l'énergie d'un individu et le temps moyen pris pour le consommer, plus élevé que

celui de l'autre proie. Le prédateur consomme donc toujours la proie principale quand il la rencontre et a une probabilité p de consommer la proie alternative quand il la rencontre (Stephens and Krebs, 1986). Dans le second environnement, appelé *coarse-grained*, les proies occupent séparément deux milieux différents. Le prédateur, s'il peut se mouvoir, passe alors une portion q de son temps dans le milieu où se trouve la proie principale, et une portion $(1 - q)$ dans le milieu où se trouve la proie alternative. La multiplicité des habitats entraîne alors la distraction du prédateur : ce dernier ne peut plus consommer à un taux maximal ses proies puisqu'il partage son temps entre les différents habitats.

Par ailleurs, l'hétérogénéité spatiale d'un environnement est connue pour être souvent fortement influencée par la prédation et par les effets indirects entre les proies (Bonsall and Holt, 2003). D'ailleurs, la compétition apparente a été identifiée pour son rôle important dans la structure spatiale de nombreux systèmes naturels (Schmitt, 1987; Settle and Wilson, 1990; Bonsall and Hassell, 1997, 1998; Chaneton and Bonsall, 2000). Par exemple, la structure des métapopulations, des populations réparties sur différents îlots, liées par des flux migratoires, est influencée par des interactions directes et indirectes, entre et dans les îlots (Holt, 1997). En effet, un prédateur peut choisir de s'installer dans une partie du milieu où il trouvera une alimentation plus riche. Il s'agrège alors dans cette région (Schmitt, 1987). Il peut ainsi partager plusieurs proies et induire de la compétition apparente entre elles.

Dans ce contexte, des effets indirects positifs entre les proies peuvent également apparaître. En effet, la compétition apparente influence la distribution des proies dans le milieu et peut alors provoquer la ségrégation des proies (Holt and Lawton, 1994; Bonsall and Hassell, 1999; Chaneton and Bonsall, 2000; Bonsall, 2003). En effet, d'un côté le prédateur, en s'agrégeant dans un patch plus riche, décroît sa pression de prédation sur les proies présentes dans les patches les plus pauvres qui bénéficient alors du changement de la répartition spatiale des prédateurs (Holt, 1987) : la compétition apparente qui pouvait exister entre les proies laisse alors place à des effets indirects positifs à court terme. D'un autre côté, l'agrégation des prédateurs conduit à un renforcement de leur pression de prédation dans les patches les plus riches car elle implique l'augmentation de leur densité sur ces patches (Holt, 1984; Bonsall and Hassell, 1997, 1999). Elle renforce par la même occasion la ségrégation des proies entre différents patches en favorisant les exclusions induites par la compétition apparente au sein d'un même patch (Holt, 1984; Schmitt, 1987; Bonsall, 2003). Finalement, les effets indirects entre les proies liés à la spatialité peuvent être très variés.

Dans notre étude, nous nous intéresserons tout particulièrement à la dynamique de systèmes multi-proies–prédateur dans un environnement *coarse-grained*. Cette spatialité nous permet d'étudier la distraction du prédateur sur les interactions indirectes entre ses proies. Le prédateur partagera alors son temps entre ses deux proies séparément avec une portion q et $1 - q$. L'intérêt de cette étude réside en l'identification récente de phénomène de distraction dans les communautés d'insectes contrebalançant les effets de la compétition apparente (Evans, 2008). Alors que la théorie n'a montré, majoritairement, que l'effet positif de la distraction du prédateur sur les proies dans le court terme (Holt, 1987), nous

chercherons à étudier l'impact à long terme d'un tel mécanisme.

Le comportement adaptatif du prédateur

De surcroît, la distraction du prédateur peut être mise en parallèle avec le comportement adaptatif du prédateur. En effet, face à de nombreuses proies, un prédateur peut avoir des préférences pour certaines d'entre elles. Cette préférence est parfois fixe : le prédateur maintient sa préférence indépendamment de la densité de ses proies, en chassant toujours préférentiellement tel ou tel type de proie au cours du temps (Abrams and Kawecki, 1999; Krivan, 2003; Krivan and Eisner, 2006). Cependant, il est courant que le prédateur adapte sa préférence aux caractéristiques de ses proies dans le temps, et pour cela il peut être amené à modifier son comportement (Abrams, 2010*a*).

Murdoch (1969) a pour cela introduit la notion de *switching* : un prédateur peut attaquer plusieurs proies et au cours du temps se focaliser exclusivement sur la proie principale la plus abondante ou la plus profitable. En particulier, si la densité de cette proie principale diminue, le prédateur peut décider de changer de proie (Murdoch and Oaten, 1975). Il modifie alors son régime alimentaire pour se focaliser sur une autre proie qui lui sera plus profitable, tempérant ainsi sa pression de prédation sur la proie principale qui peut en retour accroître son taux de croissance. Cependant, dès que cette dernière atteint une densité intéressante par rapport aux autres proies alternatives, le prédateur va de nouveau la consommer. Cycliquement, la présence de proies alternative est donc indirectement positive ou négative pour la proie principale, contrebalançant ou renforçant la compétition apparente.

Le switching est très couramment représenté par le modèle du choix de régime : ce modèle néglige la phase d'apprentissage et suppose que le prédateur peut décider à chaque rencontre avec une proie de soit toujours l'attaquer, soit ne jamais l'attaquer (Stephens and Krebs, 1986). De ce fait, le modèle du choix du régime permet de déterminer la probabilité qu'un prédateur a d'attaquer une proie qui maximise son taux de croissance à long terme (Roughgarden and Feldman, 1975; Matsuda, 1985; Matsuda et al., 1986; Krivan, 1996; Houston and McNamara, 1999; Berec and Krivan, 2000; Post et al., 2000; Berec et al., 2003, 2010). Dans ce contexte, nous pouvons considérer que le prédateur "ordonne" les proies selon le bénéfice qu'elles lui apportent, et qui correspond au ratio entre l'apport énergétique d'une proie consommée et l'énergie consacrée à la chasser et la consommer. Le prédateur adopte alors une règle dite *zero-one* : il consomme toujours la proie principale et dès que la densité de celle-ci diminue, il intègre une nouvelle proie dans son régime (Stephens and Krebs, 1986; Krivan, 1996). De ce fait, le prédateur adopte des préférences q_i pour ses proies, avec $i = \{N, A\}$, et qui ont pour unique propriété :

$$0 \leq q_i \leq 1, \quad i \in \{N, A\}\,, \tag{3.7}$$

$$\text{et avec} \quad q_N = 1 \quad \text{si } N \text{ est la proie la plus profitable.}$$

Alternativement, les modèles de patches, dans un environnement *coarse-grained*, cherchent

à déterminer comment, de manière optimale, le prédateur peut distribuer ses préférences entre ses proies ou quelle proportion de temps le prédateur peut consacrer à rechercher chaque proie (Abrams and Kawecki, 1999; Kondoh, 2003*a*,*b*; Brose et al., 2003; Berec et al., 2010). C'est le formalisme qu'Abrams and Matsuda (1996) ont utilisé et que nous exploiterons également, en considérant que q_i, les préférences du prédateur, pour ses proies i respectent la relation :

$$\sum_i q_i = 1, \quad i \in \{N, A\}\,. \tag{3.8}$$

Le changement de régime du prédateur a fait l'objet de différentes approches. Par exemple, dans le Chapitre 5, nous discuterons plus en détail de la représentation instantanée ou dynamique du changement de régime. Dans le cadre de cette thèse, nous adopterons une fonction en escaliers pour représenter ce changement. Cette fonction a déjà été largement exploitée dans la littérature (Tansky, 1978; Vance, 1978; Holt, 1983; Fryxell and Lundberg, 1994). Le switching du prédateur correspond alors à un changement de valeur de cette fonction et dépend de son approximation lorsque le prédateur hésite entre ses proies (Colombo and Krivan, 1993; Krivan, 1995, 1996, 1997*a*,*b*; Sirot and Krivan, 1997; Krivan, 1998; Krivan and Sikder, 1999; Krivan, 2003; Krivan and Eisner, 2006). En parallèle, nous pouvons noter que le changement de comportement du prédateur a également été représenté par des formes de réponses fonctionnelles plus complexes, comme avec une fonction sigmoïde, ou fonction de Hill d'ordre 2 (Holling, 1959*a*,*b*; Akre and Johnson, 1979; van Baalen et al., 2001).

La distraction chez Abrams and Matsuda (1996)

Abrams and Matsuda (1996) ont construit un modèle générique de type Lotka-Volterra dans lequel ils ont représenté le comportement du prédateur à l'aide d'hypothèses sur ses réponses fonctionnelles. Le modèle de base d'Abrams and Matsuda (1996) est, avec la notation que nous avons prise depuis le début de cette thèse, le suivant :

$$\begin{cases} \dot{N} = f_N(N)N - \lambda_N g_N(N,A)NP - d_N N, \\ \dot{A} = f_A(A)A - \lambda_A g_A(N,A)AP - d_A A, \\ \dot{P} = \big[b[e_N\lambda_N g_N(N,A)N + e_A\lambda_A g_A(N,A)A] - d_P - D(P)\big]P, \end{cases} \tag{3.9}$$

avec :

- f_i le taux de croissance *per capita* de la population i en l'absence du prédateur et décroissant en N ou A, respectivement ;
- g_i la fonction décrivant la modification de λ_i le taux de capture maximal du prédateur avec max $g_i = 1$;
- e_i les valeurs caloriques de chaque proie ;
- b la fonction qui décrit l'assimilation de la proie consommée ;
- d_i les taux de mortalité *per capita* densité-indépendants ;
- $D(P)$ la fonction qui décrit la densité-dépendance du prédateur, c'est-à-dire la croissance du taux de mortalité *per capita* du prédateur par rapport à la densité du

prédateur.

Dans leur étude sur l'influence du comportement adaptatif du prédateur, Abrams and Matsuda (1996) considèrent que $g_N(N, A) = q_N$ et $g_A(N, A) = q_A$. Le switching est alors représenté par la décroissance de q_A en fonction de q_N. Par son comportement, le prédateur ajuste la valeur de g_N qui maximise son taux de croissance. Le temps de capture et d'assimilation des proies est ici négligé et, pour plus de simplicité, $\lambda_N = \lambda_A = 1$, et D(P)=DP. Le modèle peut ainsi s'écrire, en considérant une croissance logistique des proies, et une réponse fonctionnelle linéaire du prédateur :

$$\begin{cases} \dot{N} = r_N N \left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right) - q_N N P - d_N N, \\ \dot{A} = r_A A \left(1 - \dfrac{A}{K_A}\right) - q_A A P - d_A A, \\ \dot{P} = B P \left[e_N q_N N + e_A q_A A\right] - d_P P - D P^2. \end{cases} \tag{3.10}$$

La maximisation du taux de consommation des deux proies revient en fait à maximiser la contribution des proies à la croissance du prédateur, $e_N q_N N + e_A q_A A$, par rapport au taux de capture q_N par exemple. Le maximum de cette contribution peut être obtenu en dérivant son expression par rapport à q_N :

$$\frac{d\left[e_N q_N N + e_A q_A A\right]}{dq_N} = e_N N + e_A \frac{dq_A}{dq_N} A. \tag{3.11}$$

L'expression (3.11) correspond alors à la condition paramétrique pour laquelle le changement de régime du prédateur a lieu. En outre, ce changement est supposé plus rapide que les dynamiques de population. Enfin, le compromis en q_N et q_A peut être exprimé sous la forme :

$$q_N^s + q_A^s = 1, \tag{3.12}$$

avec s correspondant à la fonction de compromis, strictement supérieure à 1. L'expression (3.12), dans un environnement *coarse-grained*, correspondrait donc à la somme des probabilités que le prédateur a de consommer ses proies. En particulier, si les valeurs de s sont grandes, le prédateur peut maximiser simultanément sa consommation des deux proies. Cette expression permet également de s'affranchir de la linéarité du changement de régime alimentaire. L'étude de ce système a été effectuée numériquement par Abrams and Matsuda (1996) (Fig. 3.6).

Les simulations du modèle (3.10) mettent en évidence l'impact de deux mécanismes différents sur l'apparition des effets indirects positifs. De faibles valeurs de la fonction s, impliquant un changement de régime linéaire entre les deux proies, permettent à ces dernières d'expérimenter des effets indirects positifs réciproques (Fig. 3.6A). En effet, s petit amène le prédateur à partager son effort de capture entre les deux proies et, comme il lui est impossible de le faire avec un taux de capture maximal, sa pression de prédation est tempérée sur chacune des proies. Au contraire, si s est grand, alors le prédateur peut mieux tirer profit de ses proies : il augmente alors sa pression de prédation sur les deux proies, ce

qui conduit à une compétition apparente entre elles. La compétition apparente est cependant tempérée par un second mécanisme : la densité-dépendance négative du prédateur (Fig. 3.6B). Avec s grand, si le paramètre de densité-dépendance est élevé, ce mécanisme peut effectivement pénaliser fortement la réponse numérique du prédateur qui est alors contrebalancée par la réponse fonctionnelle. De cette manière, la densité des prédateurs peut diminuer, tout comme la pression de prédation sur les proies, qui expérimentent alors du mutualisme apparent.

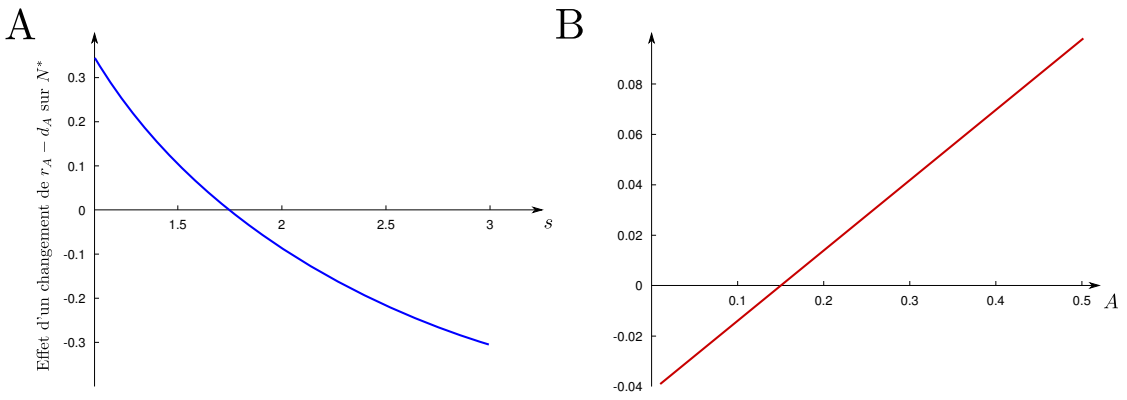

FIGURE 3.6 – Effets du changement du taux de croissance *per capita* de la proie A sur N^*, la densité à l'équilibre de la proie N, par rapport à la fonction de compromis, s (A - courbe bleue, $D = 0.5$), et par rapport au paramètre de densité-dépendance du prédateur, A (B - courbe rouge, $s = 1.5$) ($B = 1, d_P = 0.2, e_N = e_A = 1$). Les valeurs positives du changement du taux de croissance *per capita* de la proie A sur la densité à l'équilibre de la proie N correspondent à du mutualisme apparent et les valeurs négatives à de la compétition apparente. Tiré et adapté de Abrams and Matsuda (1996).

Ainsi, quelles que soient les manières de représenter l'adaptation du prédateur, le comportement adaptatif du prédateur a des effets positifs sur la diversité des proies (Kondoh, 2003*a*,*b*; Krivan and Eisner, 2003) en modifiant profondément les interactions des systèmes (Holt, 1983; Abrams, 1987*a*; Abrams and Matsuda, 1996, 2004). Comme décrit plus haut, un comportement adaptatif qui inclut le switching peut tempérer la compétition apparente, ne serait-ce que ponctuellement en amenant le prédateur à se focaliser plus ou exclusivement sur un autre type de proies (Holt, 1977, 1984, 1987; Krivan and Eisner, 2006). Ce comportement peut ainsi favoriser l'apparition d'effets positifs d'une proie sur l'autre (Abrams, 1987*a*; Abrams and Matsuda, 1996). En complément, la théorie a montré que la stabilité des systèmes proies–prédateurs pouvait être favorisée ou renforcée par le comportement adaptatif du prédateur (Murdoch and Oaten, 1975; Tansky, 1978; Teramoto et al., 1979; van Baalen and Sabelis, 1993; Kimbrell and Holt, 2004, 2005; Fussmann et al., 2007; Uchida et al., 2007). Par ailleurs, des études empiriques ont validé ces résultats (Seldal, 1994; Yoshida et al., 2003). En outre, si la stabilité n'est pas permise par le système, l'adaptation du prédateur favorise néanmoins la persistance du système (Fryxell and Lundberg, 1998; Abrams and Kawecki, 1999; van Baalen et al., 2001). Dans notre étude, nous chercherons à voir si ce mécanisme permet de contrebalancer complètement la compétition

apparente et de favoriser le mutualisme apparent entre les proies.

3.3.2 Densité-dépendance négative du prédateur

Notion de densité-dépendance

La densité dépendance d'une population correspond à une dépendance de son taux de croissance en sa propre densité (Chesson and Rosenzweig, 1991). Elle peut dépendre étroitement des conditions environnementales telles que la structure du milieu, la disponibilité en proies, etc. (Strong, 1986). Une telle dépendance est principalement connue pour affecter la magnitude et la nature des fluctuations des populations, ainsi que la force et la persistance des interactions directes ou indirectes les liant (Schaffer and Kot, 1986; Rosenzweig, 1987; Murdoch and Walde, 1989). En particulier, cette dépendance peut être négative si une augmentation de la densité d'une population entraîne une diminution du taux de croissance.

La densité-dépendance négative des prédateurs peut avoir des causes diverses. En premier lieu, pour assurer leur croissance, les prédateurs peuvent être en compétition intraspécifique, c'est-à-dire en compétition avec des individus de leur propre population, pour d'autres ressources que les proies, telles que l'eau, le refuge, le site de nidification, etc. (Begon et al., 2006). Cette compétition peut se manifester par un changement du comportement social, dont l'agressivité ou le cannibalisme, qui s'amplifie avec une population de plus en plus dense (Polis, 1981; Rudolf, 2007, 2008). De la même manière, les prédateurs peuvent entrer en compétition directe avec d'autres prédateurs d'une même guilde, dans le cadre de l'IGP développée au Chapitre 1, qui s'accentue lorsque les densités de prédateurs s'accroissent (Polis et al., 1989; Polis and Holt, 1992). En second lieu, le comportement anti-prédateur développé par les proies peut s'intensifier avec une augmentation du nombre de prédateurs, pénalisant ainsi leur croissance (Snyder and Wise, 1999). Enfin, puisque la plupart des prédateurs n'est pas au sommet de la chaîne alimentaire, il est courant qu'un prédateur soit négatif densité-dépendant (Cohen et al., 1990) car il est pénalisé par ses propres parasitoïdes, maladies et prédateurs, dont les densités augmentent lorsque la population du prédateur augmente.

Holt (1977) indique dans son article que la compétition apparente est assurée si le taux de croissance du prédateur est indépendant de sa densité. Au contraire, la densité-dépendance négative du prédateur est connue pour son impact négatif sur la compétition apparente (Abrams and Matsuda, 1996). En effet, la consommation des proies favorise la croissance des prédateurs. D'un côté, cela favorise la pression de prédation. D'un autre, la densité-dépendance négative des prédateurs se traduit par une diminution de son taux de croissance. De ce fait, la densité des prédateurs est plus faible qu'en absence de densité-dépendance négative et la pression de prédation est tempérée : la compétition apparente s'en trouve affaiblie (Harmon and Andow, 2004).

La densité-dépendance négative chez Abrams and Matsuda (1996)

Le modèle d'Abrams and Matsuda (1996), quant à lui, prend en compte une densité-dépendance négative du prédateur : sa réponse numérique peut donc être pénalisée non seulement par la raréfaction des proies mais aussi par des termes d'interférence du prédateur.

Si les prédateurs, pendant leur recherche, interfèrent avec d'autres prédateurs et consacrent du temps à cette rencontre, leur réponse fonctionnelle pour chaque proie peut décroître et induire une augmentation de la densité des proies (DeAngelis et al., 1975). Entre autres, si l'interférence est exprimée sous forme d'agressivité pendant la capture des proies, la fonction g devient décroissante en P et peut remplacer la fonction $a(P)$. Un exemple connu de fonction g décroissante est, par exemple, pour chaque proie i (DeAngelis et al., 1975) :

$$g_i(i, P) = \frac{\lambda_i}{1 + \lambda_i h_i i + AP} \tag{3.13}$$

Cependant, alors que la densité-dépendance peut induire du mutualisme apparent en cas de switching, comme nous l'avons vu précédemment, ce n'est pas toujours le cas si la prédation sature. En effet, dans ce cas, si les densités des proies deviennent trop abondantes, la fonction g devient très petite : la réponse fonctionnelle sature. Le taux de croissance du prédateur atteint alors une limite maximale et l'interférence du prédateur n'est alors plus suffisante pour contrebalancer la mortalité des proies. De ce fait, l'effet positif de la densité-dépendance du prédateur sur les proies peut être restreint ou pas du tout observé selon le type d'interférence. Par exemple, la fonction (3.13) n'induit que de la compétition apparente entre les proies quels que soient les paramètres. Dans le cadre de notre étude, nous prendrons en compte la densité-dépendance négative chez le prédateur, à l'aide du modèle de Leslie-Gower qui est une des manières les plus simples de la représenter et de l'étudier.

3.3.3 Saturation de la prédation

Notion de saturation

Lorsque le prédateur consomme une proie alternative, il dépend de nombreux facteurs limitants, comme le temps et l'espace consacrés à la proie. De plus, si le prédateur est saturé par la consommation d'une proie alternative, alors la présence de cette proie joue le rôle d'un refuge implicite pour les autres proies (Murdoch and Oaten, 1975; Holt, 1987; Abrams, 2007). En effet, le prédateur ne peut pas ingérer plus de proies que sa limite corporelle ne lui permet. De ce fait, dès que sa consommation atteint ce palier, notamment lorsqu'une nouvelle source de nourriture lui est fournie, la pression de prédation sur la proie principale en est alors tempérée et la compétition apparente contrebalancée (Abrams and Matsuda, 1996; Bate and Hilker, 2012). Ces effets ont par ailleurs été démontrés empiriquement, notamment chez les insectes ou les acariens (Montserrat et al., 2000; Lester and Harmsen, 2002).

Si Holt (1977) et Abrams (1987*a*) ont très tôt noté que la saturation de la prédation

pouvait tempérer la compétition apparente entre les proies, Abrams and Matsuda (1996) ont été les premiers à démontrer l'apparition d'effets indirects positifs entre des proies qui partageaient un prédateur densité-dépendant négatif, dont la réponse fonctionnelle était saturée. Par la suite, Abrams et al. (1998) ont suggéré qu'une saturation de la prédation réduit l'impact de la compétition apparente car elle s'accompagne généralement d'oscillations qui impliquent une relation négative dans le temps entre l'abondance des proies et le taux de croissance du prédateur. En complément, Bate and Hilker (2012) ont également constaté que cette saturation pouvait induire des effets indirects positifs entre les proies même si les dynamiques de populations n'étaient pas cycliques. La combinaison d'un comportement adaptatif du prédateur et d'une saturation de sa prédation a également été largement explorée : si une des proies préférées entraîne la satiété du prédateur, ce dernier néglige alors les autres. L'effet tempérant de ces deux mécanismes sur la compétition apparente a ainsi été démontré dans de nombreuses études théoriques (Holt, 1983; Holt and Kotler, 1987; Abrams, 1990; Krivan, 1997*a*; Krivan and Eisner, 2006), ce qui n'est pas le cas de leur effet inversant complètement la compétition apparente en favorisant l'apparition d'effets indirects positifs.

La saturation chez Abrams and Matsuda (1996)

Afin d'isoler le mécanisme de saturation, Abrams and Matsuda (1996) considèrent a et b du système (3.9) linéaires, c'est-à-dire $a(P) = AP$ et $b(.) = B\big[\lambda_N g(N,A)N + \lambda_A g(N,A)A\big]$. La réponse fonctionnelle du prédateur est une Holling de type II, c'est-à-dire :

$$g_N(N,1) = g_A(N,A) = g(N,A) = \frac{1}{1+\lambda_N N h_N + \lambda_A A h_A}, \tag{3.14}$$

avec h_N et h_A le temps de capture et d'assimilation des proies N et A, respectivement. Les proies sont supposées avoir une croissance logistique en l'absence de prédateur avec K_N et K_A leur capacité limite. Le modèle devient alors :

$$\begin{cases} \dot{N} = r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - \lambda_N \dfrac{NP}{1+\lambda_N N h_N + \lambda_A A h_A} - d_N N, \\ \dot{A} = r_A A\left(1-\dfrac{A}{K_A}\right) - \lambda_A \dfrac{AP}{1+\lambda_N N h_N + \lambda_A A h_A} - d_A A, \\ \dot{P} = BP\left[\dfrac{\lambda_N N}{1+\lambda_N N h_N + \lambda_A A h_A} + \dfrac{\lambda_A A}{1+\lambda_N N h_N + \lambda_A A h_A}\right] - d_P P - aP^2. \end{cases} \tag{3.15}$$

Pour évaluer les effets indirects du système étudié (Fig. 3.7), Abrams and Matsuda (1996) ont en fait considéré uniquement les dynamiques de N et de P du modèle (3.14), indépendamment de A (c'est-à-dire avec $A = 0$ à tout temps). Dans cette situation, N et P peuvent atteindre des équilibres alternatifs stables (Bazykin, 1974). Quels que soient les équilibres alternatifs, Abrams and Matsuda (1996) ont montré numériquement que croître le taux de croissance *per capita* d'une proie dont la densité est initialement faible conduit tout d'abord à augmenter la pression de prédation Pg, puis à la diminuer (Fig. 3.7B). Dans l'exemple représenté en Figure 3.7, deux équilibres stables alternatifs peuvent

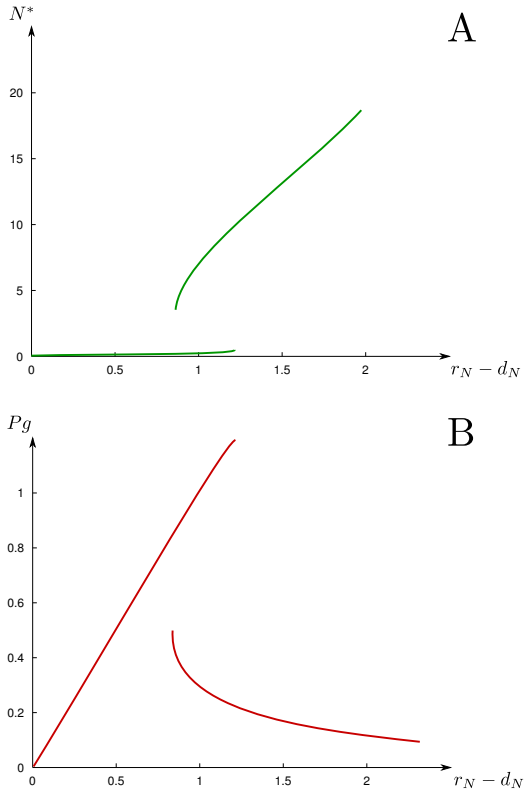

FIGURE 3.7 – Effets du taux de croissance *per capita* de la proie N sur N^*, sa densité à l'équilibre, sans présence de A (A - courbes en vert) et sur $g(N, A)P$ (B - courbes en rouge) ($k_N = 0.1, B = 5, h_N = 2, \lambda_N = 1, A = 0.5, d_P = 0.1$). Tiré et adapté de Abrams and Matsuda (1996).

apparaître pour un même ensemble de valeurs de paramètres. Cependant, l'effet du taux de croissance *per capita* de la proie sur la pression de prédation est totalement opposé en fonction de l'équilibre considéré (Fig. 3.7A). En effet, pour l'équilibre correspondant à la plus faible densité de proies, augmenter le taux de croissance de la proie augmente la pression de prédation et donc diminue le taux de croissance de l'autre proie. Au contraire, pour l'équilibre correspondant à la plus haute densité de proies, augmenter le taux de croissance de la proie diminue la pression de prédation, et donc favorise l'augmentation du taux de croissance de l'autre proie si elle est de faible densité. Cette simulation permet ainsi de définir deux phénomènes différents. D'un côté, si la densité des proies est faible, alors la réponse numérique du prédateur est prédominante et l'augmentation de sa consommation d'une proie conduit à une diminution du taux de croissance de l'autre proie. D'un autre côté, si la densité des proies est élevée, alors la réponse fonctionnelle contrebalance cette diminution : chaque augmentation de la densité des proies contribue à la saturation de la réponse fonctionnelle et donc à l'augmentation des taux de croissance de chacune des proies.

La représentation mathématique de la saturation présente toutefois un inconvénient : elle rend difficile l'identification claire des effets indirects entre les proies, notamment en raison de l'absence potentielle d'équilibres stables des systèmes étudiés (van Baalen et al.,

2001). En effet, la réponse fonctionnelle Holling de type II est souvent utilisée pour représenter la saturation de la prédation (Holling, 1959*a*,*b*; Skalski and Gilliam, 2001). Cependant, une caractéristique de la réponse fonctionnelle Holling de type II est de favoriser des dynamiques cycliques (Rosenzweig, 1971). Or, un des critères pour détecter la compétition apparente est la stabilité du système (Holt, 1977). Pour cette raison, nous présenterons dans la suite de la thèse une exploration préliminaire du modèle de Holling-Tanner modifié présenté au Chapitre 2, qui a la propriété de présenter un équilibre stable pour certains ensembles de paramètres et qui est proche du modèle de Leslie-Gower, modèle de base dans notre étude.

Conclusion Ce chapitre a mis en évidence l'importance des effets indirects au sein des systèmes multi-proies–prédateur constitués de proies qui partagent un prédateur commun. En particulier, suite aux travaux pionniers de Holt (1977), la littérature a fait la part belle à la compétition apparente, c'est-à-dire aux effets indirects négatifs réciproques entre des proies. D'ailleurs, ce principe a été suggéré pour justifier l'extinction de populations de proies, notamment après des invasions d'espèces consommées par un prédateur indigène commun (Holt et al., 1994). Cependant, empiriquement, il est difficile d'établir si la compétition apparente est courante dans la nature malgré quelques études pertinentes (Holt and Lawton, 1994; Bonsall and Hassell, 1999). Au contraire, de nombreuses expériences ont mis en évidence l'occurrence plus fréquente d'effets indirects asymétriques entre les proies, suggérant l'existence de mécanismes tempérant la compétition apparente (Chaneton and Bonsall, 2000). Par ailleurs, des études très récentes ont illustré des cas de mutualisme apparent, c'est-à-dire des effets indirects positifs, totalement opposés au principe de compétition apparente (Tack et al., 2011). Dans ce cadre, des mécanismes ont été identifiés, tant théoriquement qu'empiriquement, pour favoriser l'apparition d'effets indirects positifs entre les proies.

Abrams and Matsuda (1996) ont effectué une étude théorique qui sert fréquemment de référence au sujet du mutualisme apparent. En effet, leur étude porte sur l'occurrence d'effets indirects positifs entre les proies et, à notre connaissance, est une des rares à avoir établi les mécanismes pouvant favoriser cette situation à long terme (à noter l'apport de l'étude récente de Bate and Hilker (2012) à ce sujet). Dans leur papier, Abrams and Matsuda (1996) ont identifié le rôle positif de la saturation et du switching du prédateur sur les proies. Ils ont en outre exposé l'influence sur le mutualisme apparent de la densité-dépendance du prédateur couplée soit à la saturation, soit au switching.

Notons que Abrams and Matsuda (1996) basent leurs travaux sur des effets indirects dont la définition diffère de celle couramment utilisée théoriquement et empiriquement. En effet, Abrams and Matsuda (1996) ont considéré les effets indirects comme le changement de la densité d'une proie à l'équilibre causé par un changement du taux de mortalité *per capita* de l'autre. Cette définition alternative est suggérée dans cette étude car elle pourrait favoriser une comparaison entre la théorie et l'expérimentation, notamment parce qu'il est facile empiriquement de modifier le nombre de proies et donc leur taux de mortalité.

Cependant, la compétition apparente a été définie par Holt (1977) comme la réduction de la densité d'une proie à l'équilibre en raison de la présence d'une autre proie. Une grande majorité des études empiriques explorent les effets indirects en suivant cette définition (Chaneton and Bonsall, 2000). En effet, il est courant de détecter empiriquement les effets indirects en comparant les dynamiques des systèmes proies–prédateur avec une seule proie et avec l'introduction d'une deuxième proie. Dans le cadre de notre étude, nous nous baserons sur la définition de Holt (1977) et considérerons les effets indirects comme des changements des densités à l'équilibre en la présence ou en l'absence d'une deuxième proie.

Dans les Chapitres 4 et 5, nous proposerons d'explorer les effets indirects avec un formalisme mathématique qui nous permettra particulièrement de nous affranchir des simulations et de tirer des règles analytiques générales et simples sur l'occurrence des effets indirects. Nous exploiterons ainsi le modèle de Leslie-Gower qui a la particularité de représenter la densité-dépendance du prédateur plus simplement et naturellement que les modèles de type Lotka-Volterra, et de fournir également des expressions analytiques simples et interprétables. De ce fait, nous pourrons également plus simplement identifier les effets des mécanismes qui favorisent le mutualisme apparent.

Contributions de référence

- **Sections 3.1 et 3.2 :** 2012 – Chailleux A., Mohl E., Teixeira Alves M., Desneux N.. *Apparent competition and unilateral indirect interactions in biological control*, article en préparation.
- **Sections 3.1 et 3.2 :** 2010 – Bompard A., Teixeira Alves M., Chailleux A., Mailleret L., Grognard F., Desneux N.. *Sharing a predator : can an invasive species affect the biological control of an endemic pest ?, Entomology 2010, ESA 58th Annual Meeting, San Diego, USA*, poster.

Chapitre 4

Introduction d'une source de nourriture fixe dans le régime du prédateur : effets indirects positifs sur la proie principale

Sommaire

4.1 Présentation de l'étude 84
4.1.1 Partage du temps entre deux habitats 84
4.1.2 Ajout d'une source fixe de nourriture alternative 85
4.1.3 Etapes de l'étude 85
4.2 Introduction d'une source fixe de nourriture alternative dans le modèle de Leslie-Gower 86
4.2.1 Expression du modèle 86
4.2.2 Préférence fixe 87
4.2.3 Préférence adaptative 92
4.2.4 Discussion 98
4.3 Introduction d'une source fixe de nourriture alternative dans le modèle de Holling-Tanner modifié 100
4.3.1 Expression du modèle 100
4.3.2 Préférence fixe 100
4.3.3 Préférence adaptative 102
4.3.4 Discussion 108

Objet du Chapitre 4 Suite aux travaux pionniers de Holt (1977), les effets négatifs indirects entre les proies ont été l'objet d'un grand nombre d'études qui se sont focalisées sur des systèmes biologiques composés de deux proies et d'un prédateur commun. Ces études ont avancé que la compétition apparente pouvait avoir des impacts très importants sur les écosystèmes, notamment en favorisant l'exclusion de proies. Cependant, les études empiriques n'ont que peu détecté ces effets. Alors qu'un ensemble de mécanismes potentiels peut

tempérer la compétition apparente, un faible nombre d'études ont exploré théoriquement l'occurrence d'effets indirects positifs à l'aide de ces mécanismes.

L'objectif de ce chapitre est de considérer l'effet que l'introduction d'une source de nourriture fixe dans le régime d'un prédateur peut avoir sur une proie de ce même prédateur. Dans un premier temps, nous nous focaliserons sur le modèle de Leslie-Gower pour représenter notre système d'étude. Ce modèle a la particularité de prendre en compte naturellement la densité-dépendance du prédateur et de permettre la séparation des mécanismes explorés ici et ainsi l'identification de leur rôle. De plus, ce modèle permet une étude analytique poussée et claire des dynamiques de populations. Dans un second temps, dans un processus exploratoire, nous étudierons également l'effet de dynamiques cycliques à travers un modèle de Holling-Tanner modifié, avec une réponse fonctionnelle Holling de type II.

4.1 Présentation de l'étude

4.1.1 Partage du temps entre deux habitats

Notre étude porte en premier lieu sur l'effet de la distraction du prédateur. En suivant la définition de ce mécanisme décrit au Chapitre 3, nous baserons la construction du modèle sur la formation d'image de recherche du prédateur pour chacune de ses sources de nourriture (Abrams and Kawecki, 1999; Kondoh, 2003*a*). Dans le cadre d'un système avec N et A, deux sources de nourriture de P, un prédateur commun, q correspond à la proportion de temps consacrée par le prédateur à consommer N et $1-q$ celle restante passée à consommer la source de nourriture alternative fixe A. q est ainsi la préférence du prédateur pour chacune de ses proies avec pour contraintes $0 \leq q \leq 1$ et la somme des préférences est égale à 1 (Stephens and Krebs, 1986). Ce formalisme permet également de se placer dans un environnement *coarse-grained*, c'est-à-dire un environnement composé d'habitats occupés par un seul type de proies. Dans le système étudié, la distraction du prédateur peut ainsi également s'interpréter comme la proportion du temps que le prédateur passe dans chaque habitat : le prédateur passe alors q de son temps dans l'habitat occupé par N et $1-q$ dans celui occupé par A.

Le formalisme mathématique de la distraction du prédateur adopté dans notre étude conduit finalement à multiplier la réponse fonctionnelle qui lie P à N par q et celle qui lie P à A par $1-q$. Ainsi, trois cas sont possibles :

- si $q = 0$, le prédateur ne consomme que A,
- si $q = 1$, le prédateur ne consomme que N,
- si $q \in (0, 1)$, le prédateur a un régime mixte et consomme les deux sources de nourriture selon les proportions définies par q.

En conséquence de la diversification de l'environnement du prédateur, dans le cas particulier du modèle de Leslie-Gower avec deux sources de nourriture, ce formalisme se traduit également par une capacité limite du prédateur qui devient la somme pondérée par q et $1-q$ des énergies acquises par sa consommation de N et A.

4.1.2 Ajout d'une source fixe de nourriture alternative

Dans la nature, un prédateur peut, en plus de sa proie principale, bénéficier d'apports nutritifs constants du milieu (van Rijn et al., 2002; van Rijn and Sabelis, 2005; Wackers and Fadamiro, 2005; Nomikou et al., 2010). En effet, une majorité de prédateurs et de parasitoïdes peuvent tirer profit de certains dérivés directs ou indirects des plantes, comme, par exemple, le nectar floral ou extrafloral, les fruits, la sève, le miellat, etc. (Wackers, 2005). Certains prédateurs omnivores peuvent même consommer les tissus de certaines plantes (Eubanks and Styrsky, 2005).

Ces apports supplémentaires du milieu peuvent permettre aux prédateurs de survivre et surtout d'accroître leur fitness par rapport à une consommation de leur proie principale (van Rijn and Sabelis, 2005). En effet, ces nutriments peuvent alors favoriser une meilleure longévité et fécondité des prédateurs par rapport à la consommation de la proie principale (Jervis et al., 1996). Pour cette raison, ils peuvent fortement influencer le taux de croissance des prédateurs et induire des effets indirects sur la proie principale.

Dans ce cadre, nous proposons d'étudier dans ce chapitre l'impact d'une source de nourriture fixe sur la dynamique de la proie principale d'un prédateur (ou consommateur) commun. Nous considérerons donc une source de nourriture alternative A dont la densité reste constante et égale à la valeur K_A, comme ce peut être le cas de nombreux dérivés produits en continu par les plantes comme le pollen ou le nectar.

4.1.3 Etapes de l'étude

Nous baserons notre étude sur la comparaison entre les équilibres stables de coexistence d'un système proie-prédateur simple, c'est-à-dire avec un prédateur et sa proie, et d'un système multi-proies–prédateur, c'est-à-dire avec un prédateur, sa proie et une source alternative de nourriture fixe pour le prédateur.

Dans un premier temps, nous exploiterons un modèle de Leslie-Gower classique, pour les raisons explicitées au Chapitre 2, et nous le compléterons par le terme de distraction q et l'introduction de la source alternative de nourriture A dans le régime du prédateur. L'identification des effets de la distraction du prédateur sera d'autant plus pertinente que la réponse fonctionnelle du prédateur est linéaire. Cette caractéristique nous permet en effet d'éviter les effets de saturation de la prédation ou de dépendance de la réponse fonctionnelle à la densité de prédateurs, mécanismes connus pour favoriser les effets positifs. Nous pourrons donc isoler les effets dus à la distraction.

Dans un second temps, nous exploiterons un modèle de Holling-Tanner sous une forme modifiée afin de permettre une étude analytique de ses équilibres. Une caractéristique de ce modèle est l'expression de la réponse fonctionnelle qui est sous forme d'une Holling de type II. A l'aide de ce modèle, nous pourrons donc explorer les effets de la distraction du prédateur, couplés à des dynamiques cycliques causées par la réponse fonctionnelle.

Pour chaque étude, nous étudierons les effets indirects entre les proies en fonction du comportement alimentaire du prédateur. Nous comparerons dans ce but deux situations : le cas où le prédateur a une préférence fixe pour chacune de ses proies, c'est-à-dire avec q

fixe ; et le cas où le prédateur adapte sa préférence en fonction de la densité de ses proies, c'est-à-dire avec des valeurs q qui dépendent des proies.

Enfin, nous identifierons les mécanismes qui conduisent à un effet indirect positif d'une source de nourriture alternative fixe sur une proie qui partage le même prédateur.

4.2 Introduction d'une source fixe de nourriture alternative dans le modèle de Leslie-Gower

4.2.1 Expression du modèle

En suivant les indications présentées à la section précédente, le modèle de Leslie-Gower (2.20) est modifié pour prendre en compte le comportement du prédateur et devient, avec l'introduction d'une source de nourriture alternative A et d'une préférence $q \in [0, 1]$ pour la proie N :

$$\left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N \left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right) - q\lambda_N NP, \\ \dot{P} & = & r_P P \left(1 - \dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right). \end{array} \right. \tag{4.1}$$

Les paramètres sont identiques à ceux décrits pour le modèle (2.20). Pour rappel, r_N est le taux de croissance naturel de N, K_N la capacité limite de N et λ_N le taux d'attaque de N. r_P est le taux de croissance naturel de P, α_N l'énergie qu'il tire de la consommation d'une proie N et α_A celle d'une proie A. K_A est une densité constante de A. Trois cas peuvent être distingués (Boite 1).

Comme la réponse fonctionnelle linéaire du prédateur est multipliée par q et $1 - q$, un curieux phénomène apparaît. Pour le mettre en évidence, nous pouvons comparer deux situations, celle avec le système proie-prédateur simple, et celle avec le système multi-proies–prédateur. Par exemple, si les taux d'attaque du prédateur sont égaux pour les deux proies (c'est-à-dire $\lambda_A = \lambda_N$), et si le prédateur adopte une stratégie de recherche équilibrée des deux proies, avec $q = \frac{1}{2}$, nous pouvons montrer que, pour une même densité de proies dans les deux situations, le prédateur attaquera deux fois plus de proies dans le système proie-prédateur simple que dans le système multi-proies–prédateur. A l'inverse, pour un même nombre de proies différentes attaquées, le taux d'attaque de N est divisé par deux. Ce phénomène est en fait naturellement dû à la distraction du prédateur qui, en formant une image de recherche pour chacune de ses proies, ne peut plus les attaquer à un taux maximal atteint dans le système proie-prédateur simple puisqu'il partage son temps et son attention entre chacune d'entre elles.

Boite 1 - Comportement du prédateur en fonction des valeurs de q

$\boldsymbol{q = 0}$: le prédateur ne consomme que A. Sa capacité limite est $\overline{P_A^*} = \alpha_A K_A$ et est également l'*équilibre idéal* du prédateur supporté par A quand le prédateur consomme uniquement la source de nourriture alternative mise à disposition, tout en ignorant N. Cette dernière suit alors une croissance logistique indépendamment de P.

$\boldsymbol{q = 1}$: le prédateur ne consomme que N. Sa capacité limite est $\alpha_N N$. N et P suivent les dynamiques du modèle de Leslie-Gower classique (2.20) et le prédateur atteint P_N^*, défini page 44, que nous appellerons dans cette étude *équilibre effectif* du prédateur supporté par N. De plus, le prédateur pourrait atteindre $\overline{P_N^*} = \alpha_N K_N$, son *équilibre idéal* supporté par N, si N avait un taux de croissance si grand qu'il resterait toujours à sa capacité limite.

$\boldsymbol{q \in (0,1)}$: le prédateur a un régime mixte et consomme ses deux proies selon les proportions définies par q.

Dans la suite, nous distinguerons deux comportements alimentaires du prédateur, lorsqu'il adopte une préférence fixe et lorsqu'il adopte une préférence adaptative.

4.2.2 Préférence fixe

Analyse du modèle

Si le prédateur adopte une préférence fixe $q \in (0,1)$ pour ses proies, le modèle (4.1) à l'équilibre s'écrit :

$$\begin{cases} r_N N\left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right) - q\lambda_N NP &= 0, \\ r_P P\left(1 - \dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right) &= 0. \end{cases} \tag{4.2}$$

Les isoclines nulles du modèle sont :

$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0$ ou $P = \dfrac{r_N}{q\lambda_N}\left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right)$,

$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0$ ou $P = q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A$.

Quatre équilibres sont possibles : i) N et P sont absents (E_f^0) ; ii) P est absent et N atteint sa capacité limite K_N (E_f^1) ; iii) N est absent et P atteint sa capacité limite $(1-q)\overline{P_A^*}$ (E_f^2), ou iv) N et P coexistent (E_f^*) :

$$E_f^0 = (0,0),$$

$$E_f^1 = (K_N, 0),$$

$$E_f^2 = (0, (1-q)\alpha_A K_A),$$

$$E_f^* = (N_f^*, P_{Nf}^*) = \left(\frac{r_N K_N - q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A K_N}{r_N + q^2 \alpha_N \lambda_N K_N}, \frac{q r_N \alpha_N K_N + (1-q) r_N \alpha_A K_A}{r_N + q^2 \alpha_N \lambda_N K_N} \right).$$

L'équilibre E_f^* est positif si $r_N > q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A$.

La jacobienne J du système (4.1) s'écrit :

$$J = \begin{pmatrix} r_N - \dfrac{2r_N N}{K_N} - q\lambda_N P & -q\lambda_N N \\ \dfrac{q r_P \alpha_N P^2}{(q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A)^2} & r_P \left(1 - \dfrac{2P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A} \right) \end{pmatrix}.$$

Le système a pour équilibre E_f^0 caractérisé par l'absence de N et P, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E_f^0} = \begin{pmatrix} r_N & 0 \\ 0 & r_P \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de $J_{E_f^0}$ sont r_N et r_P. E_f^0 est un point instable.

Le système a pour équilibre E_f^1 caractérisé par l'absence de P, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E_f^1} = \begin{pmatrix} -r_N & -q\lambda_N K_N \\ 0 & r_P \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de $J_{E_f^1}$ sont $-r_N$ et r_P. E_f^1 est un point selle.

Le système a pour équilibre E_f^2, caractérisé par l'absence de N, et J en cet équilibre vaut :

$$J_{E_f^2} = \begin{pmatrix} -q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A + r_N & 0 \\ q r_P \alpha_N & -r_P \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de $J_{E_f^2}$ sont $-q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A + r_N$ et $-r_P$. Si $q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A > r_N$, E_f^2 est asymptotiquement stable. Cette condition implique que E_f^* soit négatif. Au contraire, si $q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A < r_N$, E_f^2 est un point selle et la condition d'existence de E_f^* est satisfaite : une bifurcation est alors observée.

E_f^* est positif si $r_N > q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A$. Dans ce cas, il est caractérisé par la coexistence de N et P. J en E_f^* vaut :

$$J_{E_f^*} = \begin{pmatrix} -\dfrac{r_N N_f^*}{K_N} & -q\lambda_N N_f^* \\ q r_P \alpha_N & -r_P \end{pmatrix}.$$

Le déterminant de $J_{E_f^*}$ vaut $D_f^* = \dfrac{r_N r_P N_f^*}{K_N} + q^2 r_P \alpha_N \lambda_N N_f^* > 0$ et sa trace est $T_f^* = -\dfrac{r_N N_f^*}{K_N} - r_P < 0$. E_f^* est un point asymptotiquement stable (Fig. 4.1).

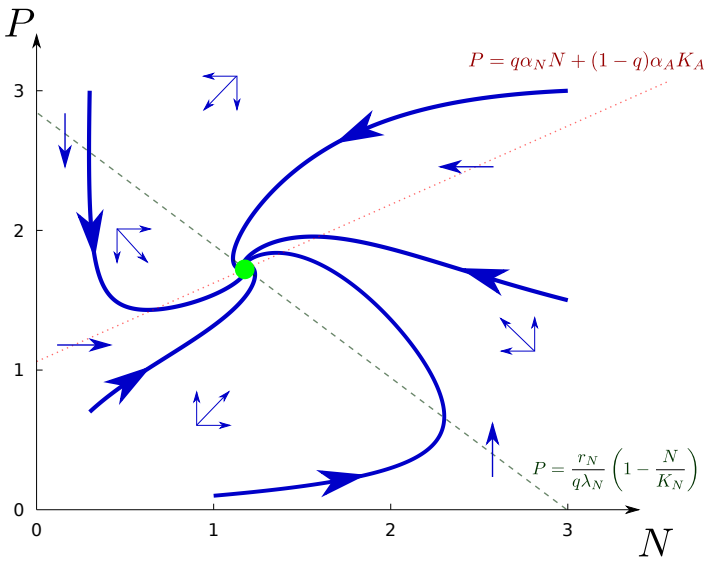

FIGURE 4.1 – Trajectoires du modèle de Leslie-Gower avec une source fixe de nourriture alternative et un prédateur dont les préférences sont fixes (trait plein bleu - $r_N = 2, r_P = 1.5, \lambda_N = 1, \alpha_N = 0.8, \alpha_A = 1.2, K_N = 3, K_A = 3$ et $q = 0.7$). Les trajectoires convergent vers E_f^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles du modèle (isocline nulle de N : tirets verts ; isocline nulle de P : pointillés rouges).

Stabilité globale du modèle

La stabilité globale de l'équilibre caractérisé par la coexistence de N et P peut être étudiée comme précédemment grâce au Théorème 2 (page 45). Comme décrit au Chapitre 2, nous pouvons effectuer cette étude grâce à une adaptation de la fonction $V(N,P)$ proposée par Harrison (1979) et définie dans $((\mathbb{R}_*^+)^2)$ pour le modèle de Leslie-Gower. Cette fonction est ainsi étendue au modèle (4.1) et a pour expression :

$$
\begin{aligned}
V(N,P) &= \int_{N_f^*}^{N} \left(\frac{\frac{-r_P}{q\alpha_N x + (1-q)\alpha_A K_A} - \frac{-r_P}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A}}{\lambda_N x} \right) dx + \int_{P_{Nf}^*}^{P} \left(\frac{x - P_{Nf}^*}{x^2} \right) dx, \\
V(N,P) &= \int_{N_f^*}^{N} \frac{r_N}{\lambda_N} \left(\frac{1}{x(q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A)} - \frac{1}{x(q\alpha_N x + (1-q)\alpha_A K_A)} \right) dx + \int_{P_{Nf}^*}^{P} \left(\frac{1}{x} - \frac{P_{Nf}^*}{x^2} \right) dx. \\
V(N,P) &= \underbrace{\int_{N_f^*}^{N} \frac{r_N}{(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A} \left(\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{x(q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A)} - \frac{1}{x} + \frac{q\alpha_N}{q\alpha_N x + (1-q)\alpha_A K_A} \right) dx}_{\text{Intégrale } I} + \\
&\quad + \underbrace{\int_{P_{Nf}^*}^{P} \left(\frac{1}{x} - \frac{P_{Nf}^*}{x^2} \right) dx}_{\text{Intégrale } II}.
\end{aligned}
$$

On applique le Corollaire 1 (page 46) avec cette fonction. Par sa construction, $V(N_f^*, P_{Nf}^*) = 0$ et $V(N,P) > 0 \quad \forall (N,P) \neq (N_f^*, P_{Nf}^*)$. Nous allons montrer que la limite de $V(N,P)$ quand x tend vers 0 ou $+\infty$ est bien $+\infty$. L'Intégrale II a été étudiée précédemment dans le Chapitre 2, à la Section 2.2.4, et tend vers $+\infty$ quand P tend vers 0 ou $+\infty$. Nous nous intéressons donc aux limites de l'Intégrale I quand N tend vers 0 ou $+\infty$.

$$
\begin{aligned}
I &= \int_{N_f^*}^{N} \frac{r_N}{(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}\left(\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{x(q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A)} - \frac{1}{x} + \frac{q\alpha_N}{q\alpha_N x + (1-q)\alpha_A K_A}\right) dx, \\
&= \frac{r_N}{(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}\left[\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A} ln(x) - ln(x) + ln(q\alpha_N x + (1-q)\alpha_A K_A)\right]_{N_f^*}^{N}, \\
&= \frac{r_N}{(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}\left[ln\left(x^{\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A}}\left(q\alpha_N + \frac{(1-q)\alpha_A K_A}{x}\right)\right)\right]_{N_f^*}^{N}.
\end{aligned}
$$

Considérons la limite des termes de I dépendant de N :

$$
\begin{aligned}
\textbf{i)} \lim_{N\to 0} &\frac{r_N}{(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}\left[ln\left(N^{\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A}}\left(q\alpha_N + \frac{(1-q)\alpha_A K_A}{N}\right)\right)\right] \\
&= \lim_{N\to 0} \frac{r_N}{(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}\left[ln\left(\underbrace{N^{\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A} - 1}}_{Facteur\ (1)}\underbrace{(q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A)}_{Facteur\ (2)}\right)\right] \\
&= +\infty,
\end{aligned}
$$

car le Facteur (1) tend vers $+\infty$ $\left(\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A} - 1 < 0\right)$ et le Facteur (2) vers $(1-q)\alpha_A K_A > 0$ quand N tend vers 0.

$$
\textbf{ii)} \lim_{N\to +\infty} \frac{r_N}{(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}\left[ln\left(\underbrace{N^{\frac{(1-q)\alpha_A K_A}{q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A}}}_{Facteur\ (3)}\underbrace{\left(q\alpha_N + \frac{(1-q)\alpha_A K_A}{N}\right)}_{Facteur\ (4)}\right)\right] = +\infty
$$

car le Facteur (3) tend vers $+\infty$ et le Facteur (4) vers $q\alpha_N$ quand N tend vers $+\infty$.

Ainsi, I tend vers $+\infty$ quand N tend vers 0 ou $+\infty$, et II tend vers $+\infty$ quand P tend vers 0 ou $+\infty$. La somme des deux intégrales tend alors vers $+\infty$ quand (N, P) tend vers $\partial(\mathbb{R}_*^+)^2$.

La dérivée de $V(N, P)$ s'écrit :

$$
\begin{aligned}
\dot{V}(N,P) &= \left[\frac{r_P}{\lambda_N N(q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A)} - \frac{r_P}{q\alpha_N\lambda_N N(q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A)}\right]\dot{N} + \left[\frac{1}{P} - \frac{P_{Nf}^*}{P^2}\right]\dot{P}, \\
\dot{V}(N,P) &= -\frac{q\alpha_N r_N r_P}{\lambda_N K_N(q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A)(q\alpha_N N_f^* + (1-q)\alpha_A K_A)}\left[N - N_f^*\right]^2 - \frac{r_P}{P P_{Nf}^*}\left[P - P_{Nf}^*\right]^2.
\end{aligned}
$$

$\dot{V}(N, P)$ est toujours strictement négative sauf en (N_f^*, P_{Nf}^*).

Si (N_f^*, P_{Nf}^*) existe, il est globalement asymptotiquement stable d'après le Corollaire 1.

Identification des effets indirects entre les proies

En suivant la définition de Holt (1977) sur les effets indirects, nous pouvons identifier leur occurrence en comparant les valeurs des équilibres caractérisés par la présence ou l'absence d'une source de nourriture alternative. De ce fait, dans notre étude, l'effet de l'introduction de A sur N à long terme est aisément identifiable en comparant l'équilibre que N atteint lorsqu'il est consommé en la présence et en l'absence de A, c'est-à-dire en comparant N_f^* à N^*, défini page 44. La présence de A est bénéfique pour N si :[2]

$$\begin{aligned} N^* &< N_f^* \\ \frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} &< \frac{r_N K_N - q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A K_N}{r_N + q^2 \alpha_N \lambda_N K_N}, \\ \alpha_A K_A &< \left(1 + \frac{1}{q}\right) \alpha_N K_N \frac{r_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N}, \\ \overline{P_A^*} &< \left(1 + \frac{1}{q}\right) P_N^*. \end{aligned} \tag{4.3}$$

Si l'*équilibre idéal* de P supporté par A respecte cette inégalité par rapport à l'*équilibre effectif* de P supporté par N, alors la présence de A est bénéfique pour N. En outre, il est intéressant de noter que $\min_q \left(\frac{1}{q}\right) = 1$ avec $q \in (0, 1]$ et donc $\min_q \left(1 + \frac{1}{q}\right) = 2$ (Fig. 4.2). De ce fait, si

$$\overline{P_A^*} < 2P_N^*, \tag{4.4}$$

alors la présence de la proie A est toujours bénéfique à la proie N quelle que soit la préférence q.

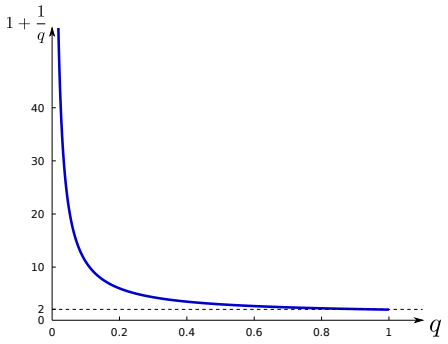

FIGURE 4.2 – Evolution de $1 + \frac{1}{q}$ en fonction de q.

Interprétation des résultats

Quand l'inégalité (4.3) est satisfaite, le prédateur consomme deux sources de nourriture dont une proie qui supporte un équilibre du prédateur élevé, ou légèrement plus faible que celle supportée par la ressource alternative. Le prédateur bénéficie alors de la présence

2. Détail complémentaire du calcul :

$$\begin{aligned} r_N \left[r_N + q^2 \alpha_N \lambda_N K_N\right] &< r_N \left[r_N + \alpha_N \lambda_N K_N\right] - q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A \left[r_N + \alpha_N \lambda_N K_N\right], \\ q(1-q)\alpha_A K_A \left[r_N + \alpha_N \lambda_N K_N\right] &< r_N \alpha_N K_N \left[1 - q^2\right]. \end{aligned}$$

de cette proie dans son régime qui lui permet d'augmenter son taux de croissance et sa pression de prédation. Cependant, le prédateur est distrait par la source de nourriture alternative : le prédateur lui consacre une proportion $(1 - q)$ de son temps sans pour autant qu'elle lui procure des effets bénéfiques pour contrebalancer les effets négatifs de la réduction du temps de prédation sur la proie. De ce fait, la pression de prédation diminue sur la proie. Par ailleurs, si la proportion de temps consacrée à la source de nourriture alternative est grande (q faible), cette dernière peut supporter un équilibre plus élevé et pourtant continuer à avoir un effet positif indirect sur la proie principale car le prédateur consomme cette dernière proportionnellement peu.

Indépendamment de la préférence du prédateur pour ses proies, il suffit que l'*équilibre idéal* du prédateur lié à la source de nourriture alternative soit plus faible que deux fois l'*équilibre effectif* du prédateur supporté par la proie principale pour qu'un effet positif soit garanti. Cet effet positif indirect de A sur N s'explique par le fait que P ne peut plus consommer N à un taux maximal en raison de sa distraction, qui, même étant minime, diminue son taux de croissance.

4.2.3 Préférence adaptative

Adaptation de la préférence

Le comportement adaptatif du prédateur est guidé par les préférences qu'il a pour ses proies en fonction de leurs densités respectives. En modifiant ses préférences, comme nous avons pu le voir au Chapitre 3, le prédateur maximise son taux de croissance (Stephens and Krebs, 1986). De ce fait, dans notre modèle, si le prédateur est adaptatif, il va chercher à maximiser son taux de croissance par rapport à q :

$$\max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right) = \max_q \left(1 - \frac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right), \tag{4.5}$$

ce qui revient à choisir une valeur de q qui maximise $K(q) = q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A$. q est donc dynamique dans le temps : le prédateur adapte sa préférence au gré des évolutions des densités de ses proies. Nous supposons que P est omniscient en ce qui concerne son environnement et que l'adaptation de q est de ce fait instantanée.

La maximisation de $K(q)$ est obtenue analytiquement par le calcul de sa dérivée par rapport à q :

$$\frac{dK(q)}{dq} = \alpha_N N - \alpha_A K_A. \tag{4.6}$$

Ainsi, le prédateur maximise son taux de croissance intrinsèque en :

- ne consommant que A si $N < \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ parce que $K(q)$ est maximisé par $q = 0$,
- ne consommant que N si $N > \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ parce que $K(q)$ est maximisé par $q = 1$,
- adoptant un régime mixte ($q \in [0, 1]$) si $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ parce que $K(q)$ ne dépend pas de q. Tout q est alors optimal.

Dynamiques du système

Le système peut être représenté par le modèle (4.1) avec $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$. Trois différentes dynamiques existent : soit le prédateur adopte un régime pur en ne consommant que A ($q = 0$) ou N ($q = 1$), soit il adopte un régime mixte ($q \in [0, 1]$). Deux modèles décrivent les dynamiques pures :

$$q = 0 \Rightarrow \begin{cases} \dot{N} &= r_N N \left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right), \\ \dot{P} &= r_P P \left(1 - \dfrac{P}{\alpha_A K_A}\right). \end{cases} \tag{4.7}$$

$$q = 1 \Rightarrow \begin{cases} \dot{N} &= r_N N \left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right) - \lambda_N N P, \\ \dot{P} &= r_P P \left(1 - \dfrac{P}{\alpha_N N}\right). \end{cases} \tag{4.8}$$

Analyse des systèmes

Modèle (4.7) : $N < \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ $\Rightarrow$ $q = 0$ Le modèle (4.7) consiste en deux dynamiques indépendantes de N et de P qui suivent chacun une croissance logistique. Quatre équilibres sont possibles :

- trois équilibres sont instables et sont caractérisés par l'absence des deux espèces ($E_A^0 = (0, 0)$) ou d'une seule tandis que l'autre atteint sa capacité limite ($E_A^1 = (K_N, 0)$ ou $E_A^2 = (0, \alpha_A K_A)$),
- le quatrième équilibre est globalement asymptotiquement stable et est caractérisé par la coexistence de N et P qui atteignent chacun leurs capacités limites respectives ($E_A^* = (K_N, \alpha_A K_A)$).

Modèle (4.8) : $N > \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ $\Rightarrow$ $q = 1$ Le modèle (4.8) est le modèle de Leslie-Gower (2.20) : P consomme N et ignore totalement A. Le système converge vers l'équilibre globalement asymptotiquement stable

$$E_N^* = \left(\frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N}, \frac{r_N \alpha_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N}\right).$$

Modèle (4.1) avec $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$: $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ $\Rightarrow$ $q \in [0, 1]$ Le prédateur change de régime alimentaire sur une zone définie par $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$. D'un côté de la zone, noté S_0 où $q = 0$ $\left(N < \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}\right)$, les dynamiques sont représentées par le modèle (4.7). De l'autre côté de la zone, noté S_1 où $q = 1$ $\left(N > \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}\right)$, les dynamiques sont représentées par le modèle (4.8).

Cette zone est communément appelée *zone de switching* (Murdoch, 1969) : le prédateur change de régime au niveau de cette zone. En effet, d'un côté de cette zone, les solutions suivent le champ de vecteurs $\vec{f_0}$ défini par le modèle (4.7) et de l'autre le champ de vecteurs $\vec{f_1}$ défini par le modèle (4.8). Si les dynamiques du système sont connues de chaque côté de la zone de switching, ce n'est pas le cas sur la zone elle-même : cette discontinuité ne nous permet donc pas de savoir comment le prédateur modifie son régime et comment

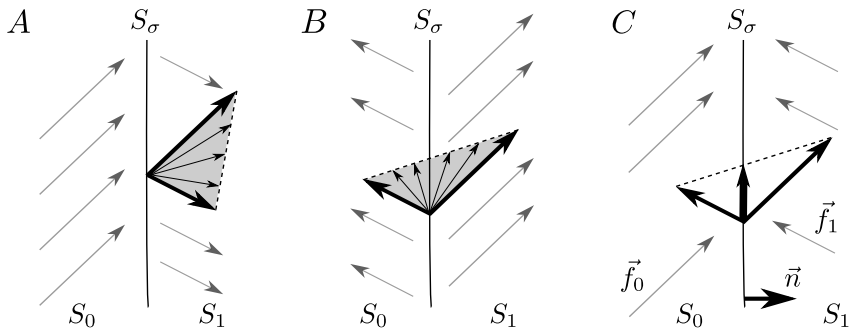

FIGURE 4.3 – Représentation des lignes de champs (flèches grises) autour de S_σ. (A) Les résultantes des lignes de champs (aire grise et flèches noires) sont orientées vers la même direction : les trajectoires traversent la zone de switching ("mur transparent"). (B) Les résultantes des lignes de champs (aire grise et flèches noires) peuvent s'éloigner de la zone de switching : la zone de switching est répulsive ("mur blanc"). (C) Les lignes de champs sont orientées en direction de la zone de switching et le champ résultant déterminé par leur combinaison convexe force l'invariance (flèche noire épaisse) : la zone de switching est attractive ("mur noir").

évoluent les trajectoires qui croisent la zone de switching. Le comportement du système en $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ peut néanmoins être estimé à l'aide de la solution de Filippov (Filippov, 1988; Gouzé and Sari, 2003) (Boite 2).

Dans notre cadre d'étude, $\vec{f_0}$ et $\vec{f_1}$ sont donnés par (4.7) et (4.8), et S_σ est la droite $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$. La normale à cette droite, orientée dans le sens des N croissants (vers S_1) est :

$$\vec{n} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}. \tag{4.9}$$

La zone de switching $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ est attractive et on peut observer un sliding mode si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle < 0$ (Fig. 4.3C) :

$$\begin{aligned} \langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle &> 0, \\ 0 &< r_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}(1 - \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N K_N}), \\ \alpha_N K_N &> \alpha_A K_A, \\ \overline{P_N^*} &> \overline{P_A^*}. \end{aligned} \tag{4.10}$$

$$\begin{aligned} \langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle &< 0, \\ 0 &< r_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}\left(1 - \frac{\alpha_A K_A N}{\alpha_A K_N}\right) - \lambda_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} P, \\ P &> \frac{r_N}{\lambda_N}\left(1 - \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N K_N}\right). \end{aligned} \tag{4.11}$$

Un sliding mode attractif est observé si i) l'*équilibre idéal* de P supporté par N est supérieur à l'*équilibre idéal* supporté par A (condition (4.10)), et ii) P est assez grand pour que la condition (4.11) soit vérifiée.

Boite 2 - Solution de Filippov (Gouzé and Sari, 2003)

Soit $\dot{x} = f\left(x(t)\right)$ défini par :

$$\begin{cases} \dot{x} = f_0\left(x\right), & x \in S_0, \\ \dot{x} = f_1\left(x\right), & x \in S_1, \end{cases}$$

et les régions S_0 et S_1 sont adjacentes et séparées par l'hyperplan S_σ où $f(x)$ est potentiellement discontinue.
Le comportement du système est déterminé par l'enveloppe convexe du champ. Cette enveloppe convexe $F(x)$ est telle que :

$$F(x(t)) = \begin{cases} \vec{f_0}, & x \in S_0, \\ (1-\mu)\vec{f_0} + \mu\vec{f_1}, & x \in S_\sigma,\ \mu \in [0,1], \\ \vec{f_1}, & x \in S_1, \end{cases} \tag{4.12}$$

où $\vec{f_i}$ est un vecteur de même direction et de norme que $f_i(x)$ et ayant pour origine x. $F(x)$ lie les extrémités des vecteurs $\vec{f_0}$ et $\vec{f_1}$.
Une solution au sens de Filippov est la solution d'une inclusion différentielle.

Définition 1. *Une solution de Filippov de* $\{\dot{x} = f(x(t)),\ x(0) = x_0\}$ *est une fonction absolument continue :* $t \mapsto x(t), t \in [0,T]$, *telle que* $x(0) = x_0$ *et* $\dot{x} \in F(x(t))$ *pour presque tout* $t \in [0,T]$.

Soit $\vec{n}$ la normale à S_σ pointant vers S_1. On peut caractériser trois situations distinctes (Fig. 4.3) :
$\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle \cdot \langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle > 0$: les lignes de champs sont orientées dans la même direction et les trajectoires traversent la zone de switching. Il n'y a pas d'intersection entre $F(x)$ et S_σ. On a alors un mur transparent (Fig. 4.3A). En outre, les trajectoires vont en S_0 si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle < 0$ et en S_1 si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$.
$\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle < 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle > 0$: les lignes de champs s'éloignent de la zone de switching. Il y a une intersection entre $F(x)$ et S_σ. Les trajectoires qui sont à un point de la zone de switching à $t = t_0$ peuvent soit quitter la zone soit rester dessus pour tout $t > t_0$. On a alors un mur blanc (Fig. 4.3B).
$\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle < 0$, les lignes de champ et les trajectoires approchent de la zone de switching de chaque côté.De ce fait, une trajectoire qui croise la zone de switching en un point à $t = t_0$ restera sur la zone pour tout $t > t_0$ jusqu'à atteindre la limite de la zone. On a alors un mur noir (Fig. 4.3C). Dans ce cas, l'invariance du mur impose $\langle (1-\mu)\vec{f_0} + \mu\vec{f_1}, \vec{n} \rangle = 0$, ce qui définit (parfois univoquement) la valeur de $\mu(x)$ et la dynamique de x est fixée par $\dot{x} = (1-\mu(x))f_0 + \mu(x)f_1$. C'est le cas du sliding mode classique (Utkin, 1992).

Par ailleurs, sur la zone de sliding mode, l'invariance de la surface est assurée pour la

valeur μ^* telle que :

$$\begin{aligned}
\langle (1-\mu^*)\vec{f_0} + \mu^* \vec{f_1}, \vec{n} \rangle &= 0, \\
(1-\mu^*) r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) + \mu^* \left[r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N N P \right] &= 0, \\
r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \mu^* \lambda_N N P &= 0, \\
\mu^* &= \frac{r_N}{\lambda_N P} \left(1 - \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N K_N}\right).
\end{aligned}$$

Du fait de la linéarité en q, le même résultat aurait pu être obtenu en cherchant la valeur q^* imposant l'invariance de la surface de switching. C'est cette méthode que nous adopterons par la suite ; q^* est choisi pour maintenir N constant en $\frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$.

$$\begin{aligned}
\dot{N} &= 0, \\
r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - q^* \lambda_N N P &= 0, \\
q^* &= \frac{r_N}{\lambda_N P} \left(1 - \frac{N}{K_N}\right), \\
q^* &= \frac{r_N}{\lambda_N P} \left(1 - \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N K_N}\right),
\end{aligned} \tag{4.13}$$

qui correspond bien au μ calculé précédemment et qui induit une variation de q dans le temps en fonction de l'inverse de P. De plus, on peut vérifier que $q^* \in [0,1]$ sur la zone de sliding mode car la condition (4.10) implique que $q^* > 0$ et la condition (4.11) que $q^* < 1$. Nous avons donc une équivalence entre les conditions d'invariance de la zone de switching mode et le fait que $q \in [0,1]$ au cours d'un sliding mode.

Il est intéressant de noter que la dynamique de P avec $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ est indépendante de q et on peut l'écrire :

$$\begin{aligned}
\dot{P} &= r_P P \left(1 - \frac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right), \\
&= r_P P \left(1 - \frac{P}{q\alpha_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} + (1-q)\alpha_A K_A}\right), \\
&= r_P P \left(1 - \frac{P}{\alpha_A K_A}\right).
\end{aligned} \tag{4.14}$$

Un équilibre non nul peut alors lier N et P sur cette zone de switching :

$$E_\sigma^* = (N_\sigma^*, \overline{P_A^*}) = \left(\frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}, \alpha_A K_A\right). \tag{4.15}$$

Cependant, la dynamique (4.14) n'est possible que sur la zone de sliding et E_σ^* n'existe que s'il appartient à la zone de sliding mode. L'équilibre (4.15) doit donc vérifier les condi-

tions (4.10) et (4.11). En particulier, la condition (4.11) s'écrit en $P = \overline{P_A^*} = \alpha_A K_A$:

$$\begin{aligned} \alpha_A K_A &> \frac{r_N}{\lambda_N}\left(1 - \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N K_N}\right), \\ \alpha_A \alpha_N \lambda_N K_A K_N &> r_N \alpha_N K_N - r_N \alpha_A K_A, \\ \alpha_A K_A &> \frac{r_N \alpha_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N}, \\ \overline{P_A^*} &> P_N^*. \end{aligned} \tag{4.16}$$

Identification des effets indirects entre les proies

Au final trois comportements différents du système peuvent apparaître en fonction des conditions (4.10) et (4.16), sachant qu'elles ne peuvent pas être non satisfaites simultanément (Fig. 4.4).

1) (4.10) non satisfait (Fig. 4.4A)

E_A^* et E_N^* sont tous les deux en S_0 ($q = 0$) : les lignes des champs sont dirigées vers S_0 et les solutions convergent vers E_A^*. Le prédateur choisit en effet de ne consommer que A qui supporte le plus grand *équilibre idéal* : le prédateur maximise alors son taux de croissance en se focalisant uniquement sur cette source de nourriture qui le distrait complètement de N. Cette dernière peut ainsi atteindre sa capacité limite K_N. La présence de A est bénéfique à N.

2) (4.16) non satisfait (Fig. 4.4B)

E_A^* et E_N^* sont tous les deux en S_1 ($q = 1$) : les lignes des champs sont dirigées vers S_1 et les solutions convergent vers E_N^*. Le prédateur choisit en effet de ne consommer que N qui supporte un *équilibre effectif* plus grand que l'*équilibre idéal* supporté par A, qui, elle, est totalement ignorée. N atteint ainsi N^*. La présence de A n'a aucun effet sur N.

3) (4.10) et (4.16) satisfaits (Fig. 4.4C)

E_A^* est en S_1 et E_N^* est en S_0. Ils n'existent donc pas pour les systèmes (4.7) et (4.8), respectivement. Dans les deux régions, les lignes des champs sont dirigées vers la zone de switching où $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$. Les solutions qui la croisent restent dessus et convergent vers sa limite qui est $\overline{P_A^*} = \alpha_A K_A$ en raison de l'expression (4.14). La condition (4.16) implique de plus que $P_\sigma^* = \overline{P_A^*} > P_N^*$ et $N_\sigma^* = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} > \frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} = N^*$. Le prédateur adopte ainsi un régime mixte qui maximise son taux de croissance mais qui implique un partage de son temps entre les deux ressources. Le prédateur est alors distrait en partie par la source de nourriture alternative et tempère sa pression de prédation sur N. La présence de A est donc bénéfique pour N mais cet effet positif est plus faible que dans le cas 1.

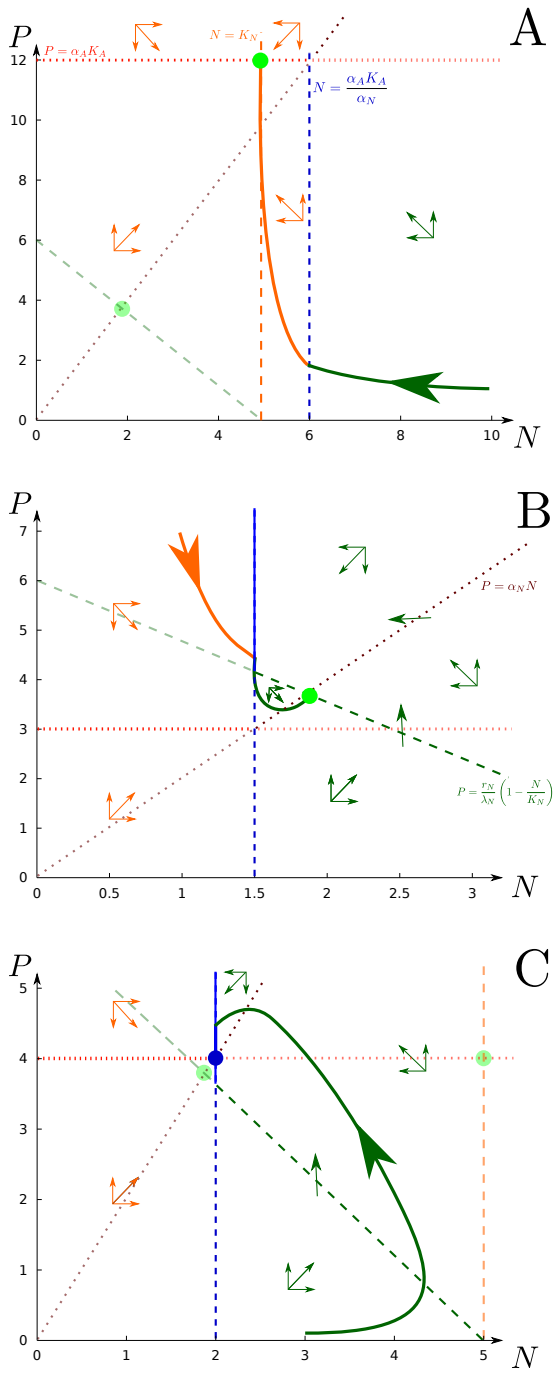

FIGURE 4.4 – Trajectoires du modèle de Leslie-Gower avec source de nourriture alternative fixe et préférence adaptative ($r_N = 1.5, r_P = 1.5, \alpha_N = 2, \alpha_A = 1, \lambda_N = 0.25, K_N = 5$). L'isocline nulle de N de (4.7) est en tirets orange, et de (4.8) en tirets verts, l'isocline nulle de P de (4.7) en pointillés rouge vif et de (4.8) en pointillés rouge foncé. Les isoclines nulles sont en transparence quand elles sont hors de leur zone de définition et sans transparence quand elles sont dans leur zone de définition. La zone de switching est représentée par une droite verticale en pointillés épais bleus et la zone de sliding mode par une droite verticale bleue en trait plein. Les équilibres sont en transparence lorsqu'ils ne sont pas dans leur zone de définition. Dans (A : $K_A = 12$), tous les équilibres sont dans la zone de définition de E_A^* ($q = 0$), la trajectoire converge vers E_A^* (point vert). Dans (B : $K_A = 3$,), tous les équilibres sont dans la zone de définition de E_N^* ($q = 1$), la trajectoire converge vers E_N^* (point vert). Dans (C : $K_A = 4$), tous les équilibres sont leur zone de définition opposée, la trajectoire converge vers E_σ^* (point bleu).

4.2.4 Discussion

Les effets indirects de la source de nourriture alternative sur la proie principale dépendent principalement des *équilibres idéaux* et *effectifs* liés aux proies. La distraction du prédateur par la source de nourriture alternative tend à favoriser l'effet indirect positif sur la proie principale : cet effet est observé quel que soit le type de préférence du prédateur.

D'un côté, si le prédateur a une préférence fixe pour ses proies, un effet indirect positif

de A sur N est assuré si $\overline{P_A^*} < \left(1 + \frac{1}{q}\right) P_N^*$. De plus, si $\overline{P_A^*} < 2P_N^*$, l'effet indirect positif est assuré pour n'importe quel q. En effet, la source de nourriture alternative, en distrayant le prédateur, empêche ce dernier de consommer à un taux maximal la proie principale. Cela induit alors une baisse du taux de croissance du prédateur et de sa pression de prédation sur la proie principale. Si l'inégalité (4.3) n'est pas satisfaite, un effet négatif de A sur N apparaît : la source de nourriture alternative supporte un équilibre du prédateur suffisamment important pour favoriser son taux de croissance et contrebalancer les effets de la distraction.

D'un autre côté, si le prédateur a une préférence adaptative pour ses proies, un effet indirect positif est garanti si $\overline{P_A^*} > P_N^*$. Le prédateur peut être alors totalement ou partiellement distrait par la source de nourriture alternative, ce qui pénalise son taux de croissance. En effet, si $\overline{P_A^*} > \overline{P_N^*}$, le prédateur ignore totalement N car elle ne lui permet pas d'accroître son taux de croissance contrairement à A sur laquelle il se focalise entièrement. Cet effet indirect positif est cependant plus faible si $\overline{P_A^*} < \overline{P_N^*}$. Le prédateur adopte dans ce cas un régime mixte en tirant profit des deux ressources, ce qui implique un partage de son temps entre les deux ressources : le prédateur ne peut pas exploiter à un taux maximal les deux à la fois, tempérant ainsi sa pression de prédation.

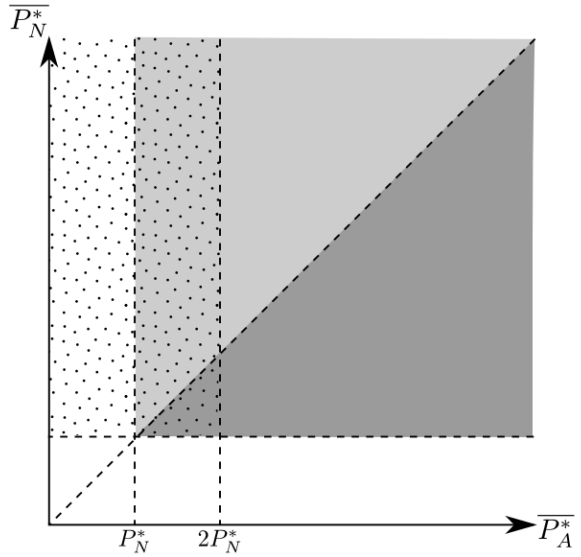

FIGURE 4.5 – Apparition d'un effet positif de A sur N en fonction de $\overline{P_A^*}$ et $\overline{P_N^*}$, les *équilibres idéaux* du prédateur liés aux proies A et N, respectivement. Quatre régions sont possibles : région "interdite" (région en blanc), effet positif assuré pour toute préférence fixe du prédateur (région en pointillés), fort effet positif ou faible effet positif avec préférence adaptative du prédateur (région en gris foncé ou en gris clair, respectivement).

La combinaison de ces conditions est étudiée dans le plan $(\overline{P_A^*}, \overline{P_N^*})$ (Fig. 4.5). Par définition, P_N^* est toujours plus petit que $\overline{P_N^*}$; toutes les valeurs de $\overline{P_N^*}$ inférieures à P_N^* sont impossibles (Fig. 4.5, région en blanc uni). Pour toutes les valeurs de $\overline{P_A^*}$ comprises entre P_N^* et $2P_N^*$, l'effet positif de A sur N est assuré quelle que soit la préférence du prédateur (Fig. 4.5, région pointillée en gris clair et gris foncé). Si $\overline{P_A^*}$ est inférieur à P_N^*,

l'effet positif n'existe que si le prédateur a une préférence fixe (Fig. 4.5, région en blanc pointillée). Au contraire, l'effet positif n'est garanti que si le prédateur a une préférence adaptative lorsque $\overline{P_A^*}$ est supérieur à $2P_N^*$ (Fig. 4.5, région en gris clair uni et gris foncé uni). De plus, pour toutes les valeurs de $\overline{P_A^*}$ sous la diagonale, un fort effet positif de A sur N est observé quand le prédateur adapte sa préférence (Fig. 4.5, région en gris foncé). L'effet positif de la source de nourriture alternative est finalement plus facilement garanti quand le prédateur a une préférence adaptative plutôt qu'une préférence fixe.

4.3 Introduction d'une source fixe de nourriture alternative dans le modèle de Holling-Tanner modifié

4.3.1 Expression du modèle

L'utilisation du modèle de Holling-Tanner modifié a été justifiée dans le Chapitre 3 : nous avons souhaité étudier un modèle présentant des dynamiques cycliques et intégrant simplement une densité-dépendance négative du prédateur. Le modèle classique de Holling-Tanner a été modifié dans ce sens.

Comme dans la section précédente, l'introduction d'une source fixe de nourriture alternative se traduit par une préférence du prédateur pour ses proies ou un partage du temps du prédateur entre ses proies, représenté par q, et par une capacité limite du prédateur qui comprend la somme de l'énergie acquise par P en consommant N pendant une proportion q de son temps et en consommant A pendant une proportion $(1-q)$:

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dot{N} &=& r_N N - q\dfrac{\lambda_N N P}{1+h_N N}, \\ \dot{P} &=& r_P P\left(1 - \dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right). \end{array}\right. \tag{4.17}$$

4.3.2 Préférence fixe

Analyse du modèle

Dans cette sous-section, nous considérons que le prédateur adopte une préférence $q \in [0,1]$ qui reste inchangée dans le temps quelles que soient les conditions sur les densités des proies.

A l'équilibre, le modèle (4.17) s'écrit comme suit :

$$\left\{\begin{array}{rcl} r_N N - q\dfrac{\lambda_N N P}{1+h_N N} &=& 0, \\ r_P P\left(1 - \dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right) &=& 0. \end{array}\right. \tag{4.18}$$

Trois équilibres sont possibles : i) N et P sont absents du système (E_f^0), ii) N est absent et P suit une croissance logistique en ne consommant que A (E_f^1), ou iii) N et P coexistent (E_f^*) :

$$E_f^0 = (0,0),$$

$$E_f^1 = (0, (1-q)\alpha_A K_A),$$
$$E_f^* = (N_f^*, P_{Nf}^*) = \left(\frac{r_N - q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A}{q^2 \alpha_N \lambda_N - r_N h_N}, r_N \frac{q\alpha_N - (1-q)\alpha_A h_N K_A}{q^2 \alpha_N \lambda_N - r_N h_N} \right).$$

L'étude de la stabilité de ces équilibres est détaillée dans l'Annexe 2 :

E_f^0 est un point instable.

E_f^1 est asymptotiquement stable si $r_N < q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A$, sinon il est instable.

E_f^* existe si une des deux conditions suivantes est satisfaite :

$$r_N > q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A, \quad q\alpha_N > (1-q)\alpha_A h_N K_A, \quad q^2 \alpha_N \lambda_N > r_N h_N, \tag{4.19}$$

$$r_N < q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A, \quad q\alpha_N < (1-q)\alpha_A h_N K_A, \quad q^2 \alpha_N \lambda_N < r_N h_N. \tag{4.20}$$

Sous la condition (4.19), si $\frac{r_N^2 h_N - q(1-q) r_N \alpha_A \lambda_N K_A h_N}{q^2 \alpha_N \lambda_N - q(1-q)\alpha_A \lambda_N K_A h_N} < r_P$, E_f^* est asymptotiquement stable (Fig. 4.6). Sinon il est instable. Sous la condition (4.20), E_f^* est un point selle.

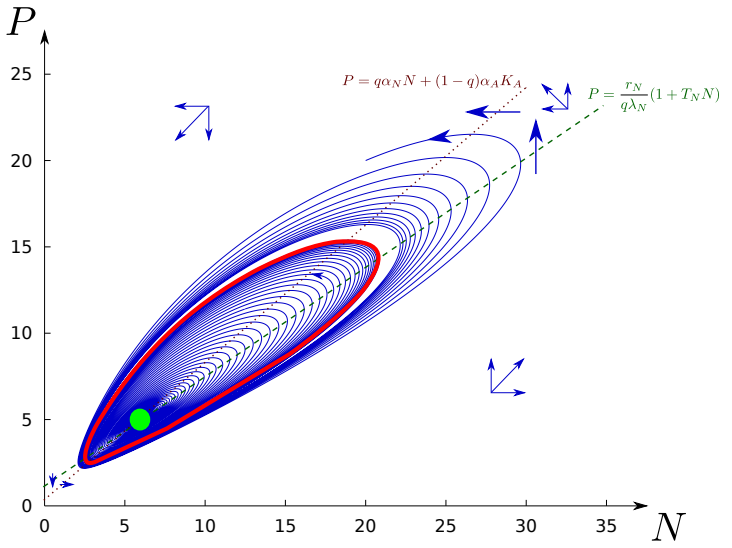

FIGURE 4.6 – Trajectoire du modèle de Holling-Tanner modifié avec une source fixe de nourriture alternative, un prédateur dont la préférence est fixe et E_f^* stable (trait plein - $r_N = 1, r_P = 0.76, \alpha_N = 1, \alpha_A = 2, \lambda_N = 1, A = 0.5, h_N = 0.5, q = 0.8$). La trajectoire converge vers E_{Nf}^* (point vert) où se croisent les isoclines nulles du modèle (isocline nulle de N : tirets verts ; isocline nulle de P : pointillés rouges), uniquement si la condition initiale est dans le cycle instable (cercle rouge), sinon elle s'en éloigne.

Identification des effets indirects entre les proies

Nous considérons positifs et stables les équilibres N_f^* et N^*, l'équilibre du modèle (2.23) étudié page 50. La présence de A est bénéfique pour N si :

$$
\begin{aligned}
N_f^* &> N^*, \\
\frac{r_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}{q^2\alpha_N\lambda_N - r_N h_N} &> \frac{r_N}{\alpha_N\lambda_N - r_N h_N}, \\
r_N\left[\alpha_N\lambda_N - r_N h_N\right] - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A\left[\alpha_N\lambda_N - r_N h_N\right] &> r_N\left[q^2\alpha_N\lambda_N - r_N h_N\right], \\
r_N\alpha_N(1-q^2) &> q(1-q)\alpha_A K_A\left[\alpha_N\lambda_N - r_N h_N\right]. \\
\text{Or, } \alpha_N\lambda_N - r_N h_N > 0, & \\
\alpha_A K_A &< \left(1+\frac{1}{q}\right)\alpha_N\frac{r_N}{\alpha_N\lambda_N - r_N h_N},
\end{aligned}
$$

ce qui se traduit par :

$$\overline{P_A^*} < \left(1+\frac{1}{q}\right)P_N^*, \tag{4.21}$$

avec comme précédemment $\overline{P_A^*}$ l'*équilibre idéal* du prédateur supporté par A et P_N^* l'équilibre effectif de P supporté par N et correspondant à l'équilibre du modèle (2.23) étudié page 50. Si cette inégalité est satisfaite, alors la présence de A est bénéfique pour N. De plus, si $\overline{P_A^*} < 2P_N^*$, alors la présence de A est bénéfique pour N, indépendamment de la préférence q.

Interprétation des résultats

La distraction du prédateur implique que, dans certains cas, la consommation de la source de nourriture alternative ne compense pas la baisse du taux maximal auquel le prédateur pourrait consommer la proie principale. Son taux de croissance devient alors plus faible : la pression de prédation est ainsi plus faible sur la proie principale qui bénéficie de la présence de la source de nourriture alternative. Au demeurant, plus la préférence du prédateur est forte pour cette source de nourriture alternative, moins il en tire profit et plus il est pénalisé par son choix alimentaire, réduisant sa pression de prédation sur la proie principale. Au contraire, si cette source de nourriture alternative supporte un *équilibre idéal* élevé par rapport à l'*équilibre effectif* supporté par la proie principale ou légèrement plus faible, alors elle permet au prédateur d'augmenter son taux de croissance et d'accroître sa pression sur la proie principale. L'effet de la présence de la source de nourriture alternative s'inverse alors.

4.3.3 Préférence adaptative

Adaptation de la préférence

Comme dans la section précédente, le prédateur maximise son taux de croissance intrinsèque en maximisant sa capacité limite et en choisissant de ne consommer que A si $N < \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$, que N si $N > \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$, ou les deux si $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$.

Dynamiques du système

L'adaptation de la préférence du prédateur pour ses proies donne lieu à trois dynamiques différentes, en fonction de $\max_q\left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$. Si le prédateur adopte un régime pur, c'est-à-dire avec $q = 0$ ou $q = 1$, deux modèles peuvent décrire son comportement :

$$q = 0 \Rightarrow \left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N, \\ \dot{P} & = & r_P P\left(1 - \dfrac{P}{\alpha_A K_A}\right). \end{array} \right. \qquad (4.22)$$

$$q = 1 \Rightarrow \left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N - \lambda_N \dfrac{NP}{1 + h_N N}, \\ \dot{P} & = & r_P P\left(1 - \dfrac{P}{\alpha_N N}\right). \end{array} \right. \qquad (4.23)$$

Analyse des systèmes

Modèle (4.22) : $N < \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ $\Rightarrow$ $q = 0$ Le modèle (4.22) consiste en deux dynamiques indépendantes de N et P. N suit une croissance exponentielle et P une croissance logistique bornée par $\overline{P_A^*}$. Deux équilibres sont possibles et sont instables en raison de la dynamique de N qui tend à exploser :

- $E_A^0 = (0, 0)$,
- $E_A^1 = (0, \alpha_A K_A)$.

Modèle (4.23) : $N > \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ $\Rightarrow$ $q = 1$ Le modèle (4.23) est le modèle de Holling-Tanner modifié (2.23) où le prédateur ne consomme que N et ignore totalement A qui n'interfère pas dans sa dynamique. Le système converge vers l'équilibre E_N^* si les conditions paramétriques et les conditions initiales sont satisfaites pour que ce soit le cas (cf. section 2.2.4 page 50).

Modèle (4.17) avec $\max_q\left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$: $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$ $\Rightarrow$ $q \in [0, 1]$ Le système étant discontinu en $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$, nous explorons les possibles dynamiques sur cette zone de switching du prédateur en utilisant les méthodes de Filippov et en définissant les conditions qui permettent d'avoir un sliding mode et potentiellement un équilibre au sens de Filippov. Soient $\vec{f_0}$ et $\vec{f_1}$ les champs de vecteurs des modèles (4.22) et (4.23). Le sliding mode attractif est observé si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle < 0$ sur la zone de switching, avec $\vec{n}$ la normale à $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$, orientée dans le sens des N croissants : $\vec{n} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$.

$$\begin{array}{rcl} \langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle & > & 0, \\ r_N \dfrac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} & > & 0. \end{array} \qquad (4.24)$$

$$\begin{array}{rcl} \langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle & < & 0, \\ 0 & > & r_N \dfrac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} - \dfrac{\lambda_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} P}{1 + h_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}}, \\ P & > & \dfrac{r_N}{\lambda_N}\left(1 + h_N \dfrac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}\right). \end{array} \qquad (4.25)$$

La condition (4.24) est toujours vérifiée et la condition (4.25) est satisfaite pour P

grand.

q rend invariant la zone de switching si elle prend la valeur q^* qui maintient N constant en $\frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$:

$$\begin{aligned} r_N N - q^* \frac{\lambda_N N P}{1 + h_N N} &= 0, \\ q^* &= \frac{r_N (1 + h_N N)}{\lambda_N P}, \\ q^* &= \frac{r_N}{\lambda_N P} \left(1 + h_N \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N} \right), \end{aligned} \tag{4.26}$$

ce qui induit une variation de q dans le temps en fonction de l'inverse de P. De plus, la condition (4.25) impose que $q \in [0, 1]$.

Comme précédemment, sur la limite $N = \frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}$, $\dot{P}$ est indépendant de q puisque son expression correspond à l'équation (4.14). De plus, le prédateur a sur la zone de sliding mode une limite attractive égale à $\overline{P_A^*}$. Un équilibre non nul peut alors lier N et P sur cette zone :

$$E_\sigma^* = (N_\sigma^*, \overline{P_A^*}) = \left(\frac{\alpha_A K_A}{\alpha_N}, \alpha_A K_A \right). \tag{4.27}$$

Nous pouvons nous intéresser au comportement du système quand E_N^* est stable, ou quand il est instable. Pour chaque situation, sur la zone de switching, la limite attractive de P, $\overline{P_A^*}$, est soit dans la zone de sliding mode soit en dehors de la zone de sliding mode. Dans le premier cas, la condition (4.25) est vérifiée en ce point et s'écrit $\overline{P_A^*} > P_N^*$. Dans le second cas, la condition (4.25) n'est pas satisfaite en ce point et s'écrit $\overline{P_A^*} < P_N^*$.

Identification des effets indirects entre les proies - E_N^* stable - Fig. 4.7

$\overline{P_A^*} < P_N^*$ **:** E_N^* appartient à S_1 ($q = 1$). Toutes les lignes de champs dans S_0 sont dirigées vers S_1. Trois phénomènes peuvent exister en S_1, en fonction de la position de la zone de switching par rapport au cycle limite instable autour de E_N^* :

i) La zone de switching est très éloignée du cycle limite instable : la plupart des trajectoires suivent les dynamiques décrites par le modèle (2.23) et peuvent soit converger vers E_N^* soit exploser vers l'infini en fonction des conditions initiales (Fig. 4.7A). Le prédateur ignore ainsi totalement A. La présence de A n'a aucun effet sur N.

ii) La zone de switching est très proche du cycle limite instable : deux dynamiques sont possibles (Fig. 4.7B). Dans le premier cas, les trajectoires dont les conditions initiales sont dans le cycle limite instable convergent vers E_N^*. Le prédateur ignore ainsi totalement A. La présence de A n'a aucun effet sur N. Dans le second cas, les autres trajectoires croisent la zone de switching, et toutes la quittent au même point. Ce point est en dehors du cycle limite instable. Toutes les trajectoires suivent alors une même et unique solution qui tourne autour du cycle limite instable. Cette solution croise de nouveau la zone de switching pour P grand. Ce comportement forme un cycle limite stable autour du précédent cycle limite instable. Le prédateur peut ainsi périodiquement être distrait par A, l'inclure partiellement

dans son régime afin d'accroître son taux de croissance et en retour augmenter sa pression de prédation sur N lorsqu'il change de régime en se focalisant de nouveau sur elle. L'effet de A sur N peut alors être négatif, en permettant le contrôle des explosions des solutions. Nous pouvons noter que cet effet serait toutefois positif s'il empêchait les trajectoires de N de passer par des minima très faibles qui pourraient conduire à une extinction stochastique.

iii) La zone de switching traverse le cycle limite instable : toutes les trajectoires croisent la zone de switching puisqu'elles tournent autour de E_N^* (Fig. 4.7C). Elles quittent également toutes cette zone au même point. Ce point se situe dans l'ancien cycle limite instable. Les solutions suivent alors toutes une même solution qui converge vers E_N^* : l'ancien cycle limite instable disparait totalement. De ce fait, pour des conditions initiales qui auraient été à l'intérieur de l'ancien cycle limite instable, la présence de A n'a aucun effet sur N. Pour les autres conditions initiales, la présence de A est négative pour N car elle permet un contrôle de ses pullulations.

$\overline{P_A^*} > P_N^*$ **:** E_N^* appartient à S_0 ($q = 0$). Les trajectoires en S_1 sont attirées par E_N^* en S_0. Un seul cas est possible (Fig. 4.7D) :

Les dynamiques du système sont cycliques : les trajectoires croisent la zone de switching pour P grand. Etant donné que toutes les lignes de champs dans S_0 sont dirigées vers S_1, une zone de sliding mode attractif est observée et les solutions se stabilisent en E_σ^*. En effet, le prédateur maximise son taux de croissance en intégrant la source de nourriture alternative dans son régime. Il le fait en adoptant un régime mixte et en partageant son temps entre ses deux proies. Si en l'absence de A, N converge vers E_N^*, la présence de la source de nourriture alternative est bénéfique à N car N_σ^* est supérieur à N^*. Dans les autres cas, sa présence est négative car elle empêche N d'exploser.

Identification des effets indirects entre les proies - E_N^* instable - Fig. 4.8

$\overline{P_A^*} < P_N^*$ **:** E_N^* est en S_1 ($q = 1$). Toutes les lignes de champs dans S_0 sont dirigées vers S_1. Deux phénomènes peuvent exister en S_1, en fonction de la position de la zone de switching par rapport à E_N^* :

i) La zone de switching est très faible et éloignée de E_N^*. Les trajectoires suivent les dynamiques décrites par le modèle (2.23) et explosent vers l'infini en raison de l'instabilité de E_N^*. L'*équilibre idéal* de P supporté par A est très faible par rapport à l'*équilibre effectif* supporté par N, le prédateur a tendance à totalement ignorer la source de nourriture alternative. La présence de A n'a donc aucun effet sur N.

ii) La zone de switching est proche de E_N^*. Les trajectoires tournent autour de E_N^* et toutes croisent la zone de switching. Elles glissent toutes le long de la zone de sliding mode et la quittent au même point, quand P ne vérifie plus (4.25). Elles suivent alors toutes une

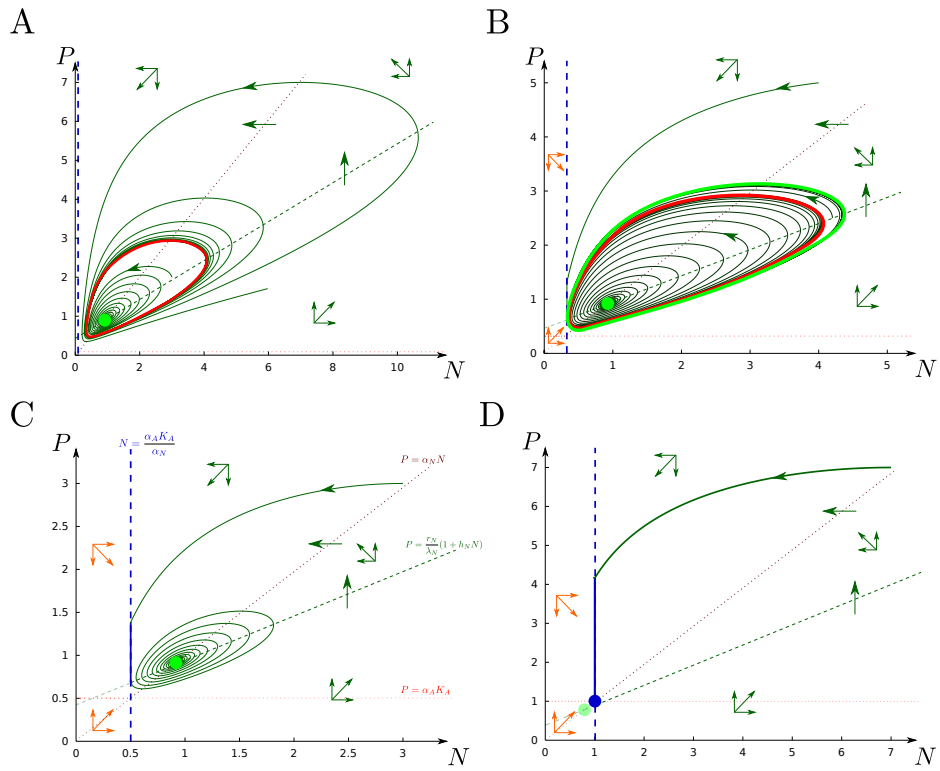

FIGURE 4.7 – Trajectoires du modèle de Holling-Tanner modifié avec source de nourriture alternative fixe, préférence fixe et E_N^* stable (point vert) ($r_N = 0.48, r_P = 0.25, h_N = 1, \lambda_N = 1, \alpha_N = 1, \alpha_A = 1$). Dans (A : $K_A = 0.1$), les solutions convergent vers E_N^* si les conditions initiales sont dans le cycle limite instable (cercle rouge), sinon elles explosent vers l'infini. Dans (B : $K_A = 0.33$), les solutions dont les conditions initiales sont dans le cycle limite instable (cercle rouge) convergent vers E_N^* ; les solutions dont les conditions initiales sont en dehors du cycle limite instable convergent vers le cycle stable (cercle vert). Dans (C : $K_A = 0.5$), la zone de switching traverse le cycle limite instable. Toutes les trajectoires qui croisent la zone de switching glissent dessus puis convergent vers E_N^*. Dans (D : $K_A = 1$), les trajectoires convergent vers la zone de switching pour P grand, glissent dessus et convergent vers E_σ^* (point bleu).

même solution qui tourne de nouveau autour de E_N^* avant de croiser la zone de switching. Un cycle limite stable se forme. Lorsque les trajectoires croisent la zone de switching, les deux ressources contribuent autant au taux de croissance du prédateur. Ce dernier est distrait par la présence des deux et les consomme toutes deux : momentanément la présence de A permet de maintenir N à une densité constante tout en diminuant la densité de P. Lorsque celle-ci devient trop faible, il est plus intéressant pour P de ne plus être distrait mais de focaliser sa pression de prédation sur N uniquement. La présence de A permet alors de contrôler les pullulations de N grâce à l'apparition du cycle limite stable (Fig. 4.8B).

$\overline{P_A^*} > P_N^*$ **:** E_N^* est en S_0 ($q = 0$). Les trajectoires en S_1 tournent autour de E_N^* et croisent la zone de switching pour P grand. Un seul cas est possible (Fig. 4.8C) :

Etant donné que toutes les lignes de champs dans S_0 sont dirigées vers S_1, un sliding mode attractif est observé et les solutions se stabilisent à sa limite, $\overline{P_A^*}$, qui vérifie la condition (4.25). La prédateur maximise son taux de croissance en consommant les deux ressources. Cependant, la distraction du prédateur n'a pas d'effet positif sur la proie principale. En effet, la présence de A permet un contrôle stable des pullulations de N en maintenant fixe la densité de N. Sa présence pénalise donc N.

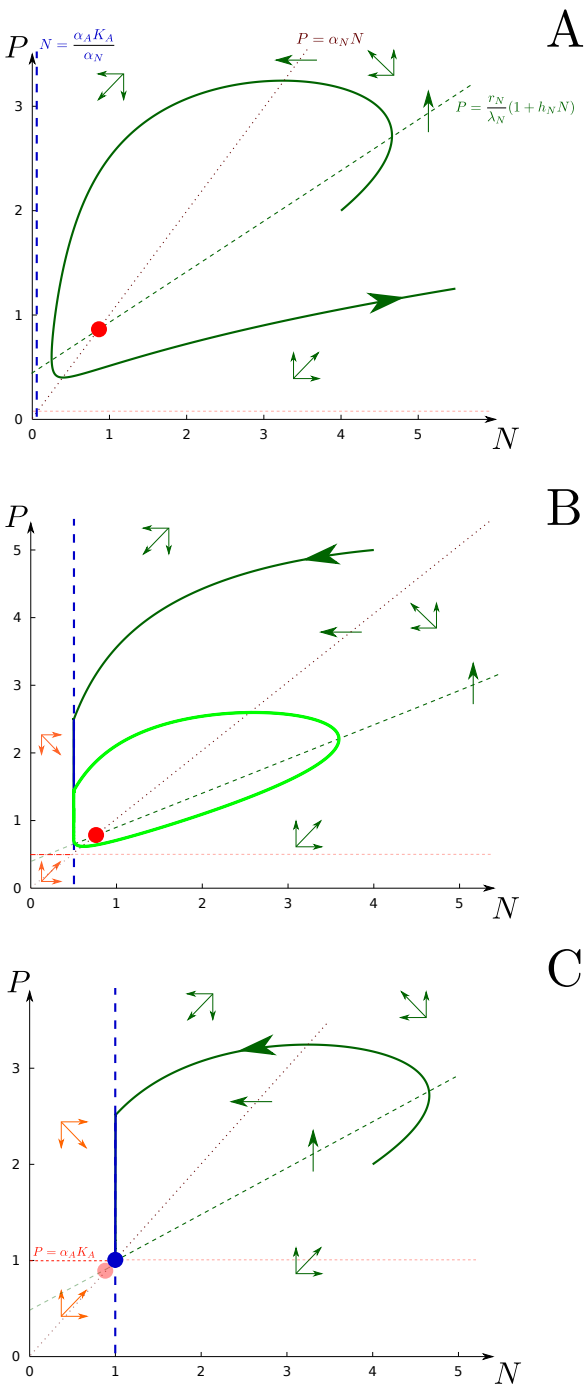

FIGURE 4.8 – Trajectoires du modèle de Holling-Tanner modifié avec une source fixe de nourriture alternative, et avec un prédateur dont la préférence est adaptative. E_N^* est instable (point rouge) ($r_N = 0.48, r_P = 0.2, h_N = 1, \lambda_N = 1, \alpha_N = 1, \alpha_A = 1$). Dans (A : $K_A = 0.1$), les trajectoires peuvent converger vers la zone de switching mais dès que la condition (4.25) n'est plus satisfaite, les solutions explosent toutes vers l'infini. Dans (B : $K_A = 0.5$), les trajectoires s'éloignent de E_N^* (point rouge) et quand elles croisent la zone de switching, elles glissent dessus. Elles suivent ensuite un cycle limite stable formé autour de E_N^* (cercle vert). Dans (C : $K_A = 1$), E_N^* se trouve dans sa zone de définition opposée. Les trajectoires convergent vers la zone de switching pour P grand, glissent dessus et convergent vers E_σ^* (point bleu).

4.3.4 Discussion

Les effets indirects de la source de nourriture alternative sur la proie principale dépendent, dans cette section, de l'*équilibre idéal* du prédateur supporté par A et de l'*équilibre effectif* supporté par N. Lorsque le prédateur a une préférence fixe pour ses proies, un effet positif de A sur N est possible selon les mêmes conditions que dans le modèle de Leslie-Gower, à savoir $\overline{P_A^*} < \left(1 + \frac{1}{q}\right) P_N^*$. De plus, cet effet est positif pour n'importe quel q si $\overline{P_A^*} < 2P_N^*$. Lorsque le prédateur a une préférence adaptative, un effet indirect de A sur N est éventuellement positif uniquement si i) E_N^* est stable, ii) $\overline{P_A^*} > P_N^*$ et iii) les conditions initiales permettent au système de converger vers E_N^* sans présence de A.

La combinaison de ces conditions est étudiée sur l'axe $(\overline{P_A^*})$ (Fig. 4.9). Pour toutes les valeurs de $\overline{P_A^*}$ intermédiaires entre P_N^* et $2P_N^*$, un effet positif de A sur N est possible quelle que soit la préférence du prédateur (Fig. 4.9, région en gris pointillés). Si $\overline{P_A^*}$ est inférieur à P_N^*, l'effet positif n'est possible que si le prédateur a une préférence fixe (Fig. 4.9, région en blanc pointillés). Si $\overline{P_A^*}$ est supérieur à $2P_N^*$, l'effet positif est possible uniquement si le prédateur a une préférence adaptative (Fig. 4.9, région en gris uni). De nouveau, le comportement adaptatif permet l'occurrence d'effets indirects positifs possible pour un plus large ensemble de paramètres.

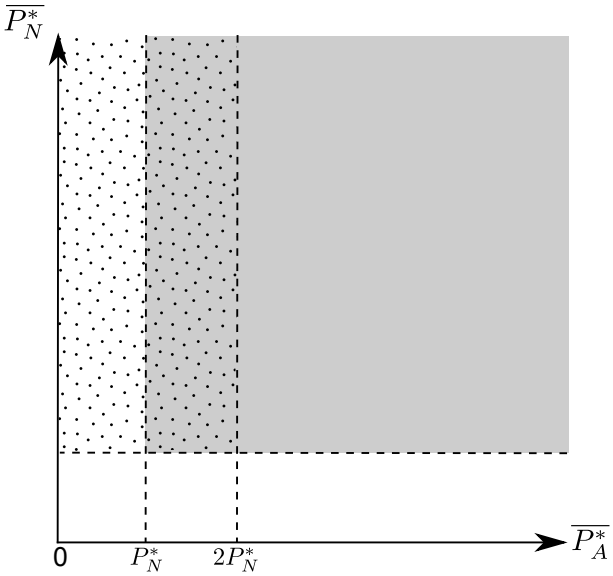

FIGURE 4.9 – Apparition d'un effet positif de A sur N en fonction de $\overline{P_A^*}$, l'*équilibre idéal* du prédateur supporté par A. Quatre régions sont possibles : région "interdite" (région en blanc), effet positif de A sur N assuré avec préférence fixe du prédateur uniquement (région en blanc pointillés), effet positif assuré avec préférence fixe et possible avec préférence adaptative du prédateur (région en gris pointillés) et effet positif possible avec préférence adaptative uniquement (région en gris).

Conclusion Dans ce chapitre, la distraction du prédateur par la source de nourriture alternative, couplée à la densité-dépendance négative du prédateur, a été identifiée comme mécanisme favorisant à long terme les effets indirects positifs sur la proie principale. En

effet, le partage du temps entre ses deux sources de nourriture amène le prédateur à consacrer moins de temps à sa proie principale, à ne plus la consommer à un taux maximal et à pénaliser ainsi son taux de croissance. Ces effets positifs restent fortement liés aux propriétés de la source de nourriture alternative et au comportement du prédateur. Cependant, quel que soit le modèle, l'occurrence d'effets indirects positifs de la source de nourriture alternative sur la proie principale est possible et est plus fréquente lorsque le prédateur adapte ses préférences et lorsque les trajectoires tendent à se stabiliser autour d'un équilibre.

Dans ce chapitre, nous avons émis une hypothèse forte en considérant que la source de nourriture du prédateur restait fixe dans le temps, qu'elle soit consommée ou non. Cependant, dans la nature, les sources de nourriture du prédateur sont souvent dynamiques et, plus couramment, sont d'autres proies alternatives à la proie principale. Dans le Chapitre 5, nous prendrons en compte cette considération biologique pour nous rapprocher des conditions naturelles d'un environnement : le système étudié comprendra une dynamique supplémentaire correspondant à la proie alternative. Nous étudierons l'effet à court terme et à long terme qu'a l'introduction d'une proie alternative dynamique sur une proie principale résidente et nous élargirons notre étude à la réciprocité de ces effets indirects entre les proies, en fonction de l'influence du comportement du prédateur.

Contribution de référence

- 2010 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Predator adaptation and the fate of predator–multi-prey system, Conference on Computational and Mathematical Population Dynamics 3, Bordeaux, France*, présentation orale.

Chapitre 5

Introduction d'une proie alternative dynamique dans le régime du prédateur : mutualisme apparent entre deux proies

Sommaire

5.1 Introduction d'une proie alternative dynamique dans le modèle de Leslie-Gower 112
5.2 Préférence fixe 113
5.2.1 Analyse du modèle 113
5.2.2 Identification des effets indirects entre proies 115
5.2.3 Discussion 120
5.3 Préférence adaptative 123
5.3.1 Analyse du modèle 123
5.3.2 Identifications des effets indirects 127
5.3.3 Dynamique temporelle 131
5.3.4 Adaptation instantanée *vs* adaptation dynamique 132
5.4 Conclusion de l'étude 137

Objet du Chapitre 5 Dans le Chapitre 4, nous avons montré comment l'introduction d'une source de nourriture fixe dans le régime alimentaire du prédateur pouvait induire des effets indirects positifs sur la proie principale, sous l'influence de la distraction, de la densité-dépendance et du comportement adaptatif d'un prédateur commun. Dans ce chapitre, nous souhaitons compléter notre précédente étude par l'analyse de la réciprocité des effets indirects entre les proies et ainsi rapprocher nos résultats des théories des interactions indirectes développées depuis les travaux de Holt (1977).

En suivant une méthodologie analogue à celle utilisée dans le Chapitre 4, nous représenterons un système composé de deux proies dynamiques et de leur prédateur commun

à l'aide du modèle de Leslie-Gower. Dans cette étude, nous étudierons l'influence de l'introduction d'une proie dynamique dans un système proie-prédateur avec un prédateur qui peut être distrait et densité-dépendant négatif. Le comportement du prédateur sera également analysé en deux temps, avec tout d'abord un prédateur inflexible puis avec un prédateur adaptatif. Lors de cette dernière étape, nous critiquerons en particulier notre choix concernant l'adaptation instantanée du comportement du prédateur au dépit d'une adaptation dynamique. L'analyse effectuée dans ce chapitre nous permettra de conforter les résultats obtenus dans le Chapitre 4, à savoir l'influence positive du prédateur sur les proies, et de les compléter par une identification des effets indirects bilatéraux qui peuvent exister entre les proies.

5.1 Introduction d'une proie alternative dynamique dans le modèle de Leslie-Gower

A partir du modèle (4.1), l'introduction d'une proie alternative dynamique A est représentée par une équation différentielle composée d'une croissance logistique et d'un terme linéaire de prédation par P. La distraction du prédateur est représentée par un partage de son temps en fonction de q, sa préférence pour la proie initiale N, et de $1-q$ sa préférence pour la proie alternative. La densité-dépendance négative du prédateur est prise en compte dans la dynamique du prédateur. Par ailleurs, la capacité de ce dernier dépend de la somme des densités de ses deux proies, variables dans le temps :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - q\lambda_N NP, \\ \dot{A} &= r_A A\left(1-\dfrac{A}{K_A}\right) - (1-q)\lambda_A AP, \\ \dot{P} &= r_P P\left(1-\dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A A}\right). \end{cases} \tag{5.1}$$

r_N est le taux de croissance naturel de N, K_N la capacité limite de N et λ_N le taux d'attaque de N. r_A, K_A et λ_A s'interprètent symétriquement pour A. r_P est le taux de croissance naturel de P, α_N et α_A sont les énergies qu'il tire de la consommation d'une proie N ou d'une proie A, respectivement.

Dans ce qui suit, le prédateur adopte soit une préférence fixe soit une préférence adaptative pour ses proies. Comme dans le Chapitre 4 (Boite 1), les *équilibres effectifs* du prédateur supportés par N et A sont identifiés par P_N^* et P_A^*, respectivement, définis pour le modèle de Leslie-Gower page 44. Ils sont atteints par le prédateur quand ce dernier ne consomme que N ou A, ignorant l'autre proie respective, c'est-à-dire :

$$P_N^* = \frac{\alpha_N r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N} \quad \text{et} \quad P_A^* = \frac{\alpha_A r_A K_A}{r_A + \alpha_A \lambda_A K_A}.$$

De la même manière, les *équilibres idéaux* atteints par le prédateur lorsqu'il ne consomme que N ou que A, respectivement, et si N ou A auraient des taux de croissance si grands

que leur densité resterait toujours égale à leur capacité limite, sont identifiés par :

$$\overline{P_N^*} = \alpha_N K_N \quad \text{et} \quad \overline{P_A^*} = \alpha_A K_A.$$

5.2 Préférence fixe

5.2.1 Analyse du modèle

Si le prédateur adopte une préférence fixe q pour la proie N et $(1-q)$ pour la proie A, les équilibres du modèle (5.1) vérifient :

$$\begin{cases} r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - q\lambda_N NP &= 0, \\ r_A A\left(1-\dfrac{A}{K_A}\right) - (1-q)\lambda_A AP &= 0, \\ r_P P\left(1-\dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A A}\right) &= 0. \end{cases} \tag{5.2}$$

Les isoclines nulles du modèle sont :

$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0$ ou $P = \dfrac{r_N}{q\lambda_N}\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right)$,

$\dot{A} = 0 \Rightarrow A = 0$ ou $P = \dfrac{r_A}{(1-q)\lambda_A}\left(1-\dfrac{A}{K_A}\right)$,

$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0$ ou $P = q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A A$.

Six équilibres sont possibles : i) seul N est présent (E_f^1), ii) seul A est présent (E_f^2), iii) seuls N et A sont présents (E_f^3), iv) seuls N et P sont présents (E_f^4), v) seuls A et P sont présents (E_f^5), vi) N, A et P coexistent (E_f^*).

$$E_f^1 = (K_N, 0, 0),$$

$$E_f^2 = (0, K_A, 0),$$

$$E_f^3 = (K_N, K_A, 0),$$

$$E_f^4 = (N_f^4, A_f^4, P_f^4) = \left(\frac{r_N K_N}{r_N + q^2\alpha_N\lambda_N K_N}, 0, q\alpha_N \frac{r_N K_N}{r_N + q^2\alpha_N\lambda_N K_N}\right),$$

$$E_f^5 = (N_f^5, A_f^5, P_f^5) = \left(0, \frac{r_A K_A}{r_A + (1-q)^2\alpha_A\lambda_A K_A}, (1-q)\alpha_A \frac{r_A K_A}{r_A + (1-q)^2\alpha_A\lambda_A K_A}\right).$$

Nous pouvons remarquer que E_f^4 et E_f^5 correspondent à l'équilibre du modèle de Leslie-Gower (2.20) avec $q = 1$ ou $q = 0$, respectivement ; c'est-à-dire pour un prédateur qui se consacre exclusivement à la proie présente et ne passe pas une portion de son temps à rechercher une proie éteinte. Biologiquement, pour $q \neq 0$ et $q \neq 1$, E_f^4 et E_f^5 ne sont pas réalistes à long terme mais peuvent l'être à court terme car le prédateur consacre une partie de son temps de recherche à une proie absente. En effet, une phase d'apprentissage peut être nécessaire au prédateur pour qu'il se rende compte de l'absence d'un type de proie

dans son environnement (Staddon, 1983; Abrams and Matsuda, 2004). Ce n'est qu'après un certain laps de temps qu'il se focalise alors uniquement sur les proies présentes et qu'il adopte $q = 0$ ou $q = 1$. Nous négligerons cette adaptation finale dans ce qui suit.

Le dernier équilibre du modèle (5.1) est :

$$E_f^* = (N_f^*(q), A_f^*(q), P_f^*(q)), \tag{5.3}$$

avec

$$\begin{aligned}
N_f^*(q) &= \frac{r_A r_N K_N + (1-q)^2 r_N \alpha_A \lambda_A K_A K_N - q(1-q) r_A \alpha_A \lambda_N K_A K_N}{(1-q)^2 r_N \alpha_A \lambda_A K_A + q^2 r_A \alpha_N \lambda_N K_N + r_A r_N}, \\
A_f^*(q) &= \frac{r_A r_N K_A + q^2 r_A \alpha_N \lambda_N K_A K_N - q(1-q) r_N \alpha_N \lambda_A K_A K_N}{(1-q)^2 r_N \alpha_A \lambda_A K_A + q^2 r_A \alpha_N \lambda_N K_N + r_A r_N}, \\
P_f^*(q) &= \frac{r_A r_N ((1-q)\alpha_A K_A + q\alpha_N K_N)}{(1-q)^2 r_N \alpha_A \lambda_A K_A + q^2 r_A \alpha_N \lambda_N K_N + r_A r_N}.
\end{aligned}$$

L'équilibre E_f^* est positif et est caractérisé par la coexistence des trois espèces si $N_f^*(q)$ et $A_f^*(q)$ sont positifs, c'est-à-dire si :

$$r_A r_N K_N + (1-q)^2 r_N \alpha_A \lambda_A K_A K_N - q(1-q) r_A \alpha_A \lambda_N K_A K_N > 0,$$

et

$$r_A r_N K_A + q^2 r_A \alpha_N \lambda_N K_A K_N - q(1-q) r_N \alpha_N \lambda_A K_A K_N > 0.$$

Ces conditions peuvent être exprimées comme suit :

$$\frac{r_N}{\lambda_N} > (1-q)\alpha_A \frac{r_A K_A}{r_A + (1-q)^2 \alpha_A \lambda_A K_A} = P_f^5, \tag{5.4}$$

$$\frac{r_A}{\lambda_A} > q\alpha_N \frac{r_N K_N}{r_N + q^2 \alpha_N \lambda_N K_N} = P_f^4. \tag{5.5}$$

Ces conditions impliquent que si une proie a un fort taux de croissance ou est faiblement attaquée par le prédateur, alors elle a davantage de chance de survivre et de coexister avec les autres espèces. C'est également le cas si, en son absence, l'autre proie supporte un faible équilibre du prédateur.

L'étude de stabilité du modèle (5.1) se fait à l'aide de sa jacobienne J. Pour tout équilibre $\bar{E} = (\bar{N}, \bar{A}, \bar{P})$, $J_{\bar{E}}$ s'écrit :

$$J_{\bar{E}} = \begin{pmatrix}
-\frac{r_N \bar{N}}{K_N} & 0 & -q\lambda_N \bar{N} \\
0 & -\frac{r_A \bar{A}}{K_A} & -(1-q)\lambda_A \bar{A} \\
\frac{q r_P \alpha_N \bar{P}^2}{(q\alpha_N \bar{N} + (1-q)\alpha_A \bar{A})^2} & \frac{(1-q) r_P \alpha_A \bar{P}^2}{(q\alpha_N \bar{N} + (1-q)\alpha_A \bar{A})^2} & r_P - \frac{2 r_P \bar{P}}{q\alpha_N \bar{N} + (1-q)\alpha_A \bar{A}}
\end{pmatrix}.$$

En E_f^1, E_f^2 et E_f^3, le prédateur a pour équilibre 0. $J_{\bar{E}}$ est alors une matrice triangulaire

qui a, parmi ses valeurs propres, r_P, une valeur propre positive. De ce fait, E_f^1, E_f^2 et E_f^3 sont instables.

E_f^4 et E_f^5 sont stables si la condition (5.4) ou la condition (5.5) n'est pas satisfaite, respectivement.

La stabilité de E_f^* est étudiée à l'aide du critère de Routh-Hurwitz (Kot, 2001). Ce critère nous permet de dire que E_f^* est un équilibre localement asymptotiquement stable quand (5.4) et (5.5) sont satisfaites (Annexe 3).

5.2.2 Identification des effets indirects entre proies

Effet à court terme

Nous partons d'une situation où N et P sont à l'équilibre avec P qui se focalise sur N ($q = 1$). Nous avons donc :

$$\begin{cases} r_N \left(1 - \dfrac{N^*}{K_N}\right) N^* - \lambda_N N^* P_N^* &= 0, \\ r_P P_N^* \left(1 - \dfrac{P_N^*}{\alpha_N N^*}\right) &= 0. \end{cases} \tag{5.6}$$

L'introduction de la proie alternative a un effet immédiat sur $\dot{N}$ et $\dot{P}$ et donne, si nous considérons que la distraction du prédateur est instantanée :

$$\begin{cases} r_N \left(1 - \dfrac{N^*}{K_N}\right) N^* - q\lambda_N N^* P_N^* &> 0, \\ r_P P_N^* \left(1 - \dfrac{P_N^*}{q\alpha_N N^* + (1-q)\alpha_A A}\right). \end{cases} \tag{5.7}$$

Cette introduction a donc un effet positif à court terme sur N et son effet sur P dépend des valeurs respectives de $\alpha_N N^* = P_N^*$ et de $\alpha_A A$ au moment de l'introduction. Si $\alpha_N N^* < \alpha_A A$, l'introduction a un effet positif sur P, sinon il est négatif à court terme.

Ce résultat est concordant avec l'idée développée par Holt (1987). En effet, le prédateur est immédiatement distrait par la présence d'une nouvelle proie. Il partage alors son temps entre les deux proies. Il réduit donc son temps passé à consommer la proie initiale : immédiatement il relâche sa pression de prédation sur cette proie et reporte son effort sur la proie alternative. Pour le prédateur, cette introduction peut avoir deux effets. Si la proie alternative supporte un *équilibre idéal* plus faible que celui supporté par la proie initiale, pour une même portion de temps, l'apport au taux de croissance du prédateur est plus faible que celui acquis en consommant la proie initiale. De ce fait, le prédateur est immédiatement pénalisé par l'effet de distraction. Au contraire, si la proie alternative supporte un *équilibre idéal* plus élevé que celui de la proie initiale, le prédateur tire davantage de profit en consacrant une portion de temps à la proie alternative. A court terme, le prédateur est de ce fait immédiatement favorisé par la proie alternative.

Cependant, les observations faites à court terme peuvent s'inverser à long terme, notamment à travers le déséquilibre entre l'effet de distraction et le taux de croissance du

prédateur.

Effet à long terme avec extinction d'une proie

Dans le système (5.1), la coexistence des proies soumises à la prédation n'est possible que si les conditions (5.4) et (5.5) sont satisfaites à l'équilibre. Si les caractéristiques d'une proie permettent de ne pas satisfaire une de ces conditions, alors elle induit l'extinction de l'autre proie et a donc un effet indirect négatif. Par exemple, si la proie alternative A supporte un *équilibre effectif* du prédateur élevé en absence de la proie N, c'est-à-dire si elle a un taux de croissance naturel r_A, une capacité limite K_A et/ou une valeur énergétique α_A élevés, elle peut ne pas satisfaire la condition (5.4) et conduire à l'extinction de N. Symétriquement, N peut ne pas satisfaire la condition (5.5) si elle supporte un *équilibre effectif* du prédateur élevé en l'absence de A, c'est-à-dire pour des valeurs élevées de r_N, K_N, ou α_N. N a alors un effet négatif sur A et induit son extinction. A l'opposé, l'extinction d'une proie, favorisée par un faible taux de croissance ou un fort taux d'attaque du prédateur, est bénéfique pour la proie qui subsiste. En effet, suite à l'extinction d'une proie, le prédateur continue de lui consacrer une portion de son temps à la rechercher malgré son absence. De ce fait, il est pénalisé par cette distraction et relâche sa pression de prédation sur la proie présente.

Néanmoins, l'extinction simultanée des deux proies n'est pas possible car les conditions (5.4) et (5.5) ne peuvent pas être non satisfaites toutes les deux en même temps. Si c'était le cas, nous pourrions introduire r_A, obtenu à partir de la condition (5.5) non satisfaite, dans la condition (5.4) non satisfaite et obtenir :

$$\begin{aligned} r_N &\leq r_N \frac{q(1-q)\alpha_N\lambda_A K_N}{r_N + q^2\alpha_N\lambda_N K_N} \frac{q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}{r_A + (1-q)^2\alpha_A\lambda_A K_A}, \\ &= r_N \left(\frac{q^2(1-q)^2\alpha_A\alpha_N\lambda_A\lambda_N K_A K_N}{r_A r_N + q^2\alpha_N\lambda_N r_A K_N + (1-q)^2\alpha_A\lambda_A r_N K_A + q^2(1-q)^2\alpha_A\alpha_N\lambda_A\lambda_N K_A K_N} \right). \end{aligned}$$

Or, la fraction est inférieure à 1 car son numérateur est plus petit que son dénominateur, ce qui conduit à une contradiction. Cela assure la persistance à long terme d'un système composé d'au moins une proie soumise à une prédation non nulle. Dans ce cadre, la proie présente et le prédateur suivent les dynamiques décrites par le modèle de Leslie-Gower (2.20), couplé à un paramètre de distraction, et convergent vers un équilibre globalement asymptotiquement stable. La proie présente atteint alors un équilibre supérieur à celui atteint sans distraction, étant donné que le prédateur continue à consacrer encore une certaine portion de son temps à la proie éteinte. Cependant, à long terme, le prédateur peut assimiler l'absence de la proie éteinte et focaliser de nouveau son attention sur la seule proie présente : l'effet à long terme de l'introduction de la proie alternative est alors neutre.

Finalement, si une des conditions (5.4) ou (5.5) n'est pas satisfaite, la prédation apparente d'une proie (A ou N, respectivement) peut conduire à l'extinction de l'autre. La proie qui bénéficie de la prédation apparente reste favorisée par la distraction du prédateur.

Effet à long terme sans extinction

Si les deux conditions (5.4) et (5.5) sont toujours satisfaites, la coexistence des deux proies est assurée et s'accompagne d'effets indirects que nous cherchons à identifier. Dans un premier temps, nous nous focalisons sur l'effet indirect de la présence de A sur N.

Pour rappel, $N_f^*(q)$ peut s'exprimer comme une fonction de q qui s'écrit :

$$N_f^*(q) = \frac{r_N r_A K_N + (1-q)^2 \alpha_A \lambda_A r_N K_A K_N - q(1-q)\alpha_A \lambda_N r_A K_A K_N}{q^2 \alpha_N \lambda_N r_A K_N + (1-q)^2 \alpha_A \lambda_A r_N K_A + r_N r_A}. \tag{5.8}$$

Si $q = 0$, le prédateur ne consomme que A. N est alors ignorée par le prédateur et suit une croissance logistique indépendamment de A et P. $N_f^*(0)$ correspond donc à sa capacité limite K_N.

Si $q = 1$, le prédateur ne consomme que N. N et P interagissent indépendamment de A qui est totalement ignorée. De ce fait, $N_f^*(1) = N^*$ défini page 44.

Pour toute autre valeur de $q \in [0, 1]$, deux cas sont possibles : i) $N_f^*(q)$ est compris entre N^* et K_N : la présence de A est bénéfique pour N, ou ii) $N_f^*(q)$ est inférieur à N^* : la présence de A est négative pour N.

Dans ce qui suit, nous étudions $N_f^*(q)$ pour $q \in \mathbb{R}$ puis nous nous focalisons sur les valeurs de q comprises dans $[0, 1]$ afin d'identifier les conditions qui distinguent ces deux cas.

$N_f^*(q)$ a quelques propriétés qui nous aident à conclure sur la direction de l'effet de A sur N :

1. $N_f^*(0) = K_N > N_f^*(q)$ pour tout $q \in (0, 1]$.

2. $\lim\limits_{q\to-\infty} N_f^*(q) = \lim\limits_{q\to+\infty} N_f^*(q) = K_N \dfrac{r_A \alpha_A \lambda_N K_A + r_N \alpha_A \lambda_A K_A}{r_A \alpha_N \lambda_N K_N + r_N \alpha_A \lambda_A K_A}$.

3. La dérivée de $N_f^*(q)$ en q,

$$\frac{dN_f^*(q)}{dq} = \frac{r_A \lambda_N K_N}{(q^2 r_A \alpha_N \lambda_N K_N + (1-q)^2 r_N \alpha_A \lambda_A K_A + r_N r_A)^2}$$
$$\Big[-(1-q)^2 r_N \alpha_A^2 \lambda_A K_A^2 - 2q r_A r_N \alpha_N K_N + \alpha_A K_A((2q-1) r_A r_N + q\alpha_N K_N (q r_A \lambda_N - 2(1-q) r_N \lambda_A)) \Big],$$

s'annule aux racines du numérateur qui est un polynôme du second ordre. Les deux racines sont réelles car le point (2) implique que i) $N_f^*(q)$ est constant - ce qui n'est pas le cas -, ou ii) il a au moins un extremum. $N_f^*(q)$ est donc continu et peut avoir deux extrema pour $q \in \mathbb{R}$.

Nous pouvons nous intéresser maintenant au comportement de la dérivée de $N_f^*(q)$ en q sur les bords du domaine [0,1] :

4. La dérivée de $N_f^*(q)$ en $q = 0$ s'écrit :

$$\left.\frac{dN_f^*}{dq}\right|_{q=0} = -\frac{r_A\lambda_N K_N(r_N\alpha_A^2\lambda_A K_A^2 + r_A r_N \alpha_A K_A)}{(r_N\alpha_A\lambda_A K_A + r_A r_N)^2}.$$

Cette dérivée est toujours négative.

5. La dérivée de $N_f^*(q)$ en $q = 1$ s'écrit :

$$\left.\frac{dN_f^*}{dq}\right|_{q=1} = \frac{r_A\lambda_N K_N(-2r_A r_N\alpha_N K_N + \alpha_A K_A(r_A r_N + r_A\alpha_N\lambda_N K_N)))}{(r_A\alpha_N\lambda_N K_N + r_N r_A)^2}.$$

Cette dérivée est positive si $\alpha_A K_A > \dfrac{2r_N\alpha_N K_N}{r_N + \alpha_N\lambda_N K_N}$, c'est-à-dire si

$$\overline{P_A^*} > 2P_N^*. \tag{5.9}$$

Le point (4) implique que le premier extremum $N_f^*(q)$ pour $q > 0$, s'il existe, est un minimum. De ce fait, trois situations peuvent apparaître :

i) $N_f^*(q)$ n'a aucun extremum pour $q \in [0, 1)$:

$\left.\dfrac{dN_f^*}{dq}\right|_{q=1} \leq 0$, ce qui implique que $N_f^*(q) \geq N^*$ pour tout $q \in [0, 1]$.

ii) $N_f^*(q)$ a exactement un extremum pour $q \in (0, 1)$:

$\left.\dfrac{dN_f^*}{dq}\right|_{q=1} > 0$, ce qui implique que $N_f^*(q) < N^*$ pour $q \in (0, 1)$.

iii) $N_f^*(q)$ a deux extrema pour $q \in (0, 1]$:

$\left.\dfrac{dN_f^*}{dq}\right|_{q=1} \leq 0$, ce qui implique que $N_f^*(q)$ est toujours décroissant pour q en dehors de l'intervalle et donc que $\lim\limits_{q\to-\infty} N_f^*(q) > N_f^*(0) > N_f^*(1) > \lim\limits_{q\to+\infty} N_f^*(q)$, ce qui contredit le point (2). Ce cas n'est donc pas possible.

Ainsi, si la condition (5.9) est satisfaite, alors $N_f^*(q) < N^*$ pour de grandes valeurs de q, en raison de la situation (*ii*) : cela implique que A a un effet négatif sur N pour quelques valeurs de q.

Au contraire, si la condition (5.9) n'est pas satisfaite, alors $N_f^*(q) \geq N^*$: cela implique que A a toujours un effet positif sur N, quelle que soit la préférence q.

La même étude symétrique peut être menée sur $A_f^*(q)$. N a un effet négatif sur A pour de faibles valeurs de q si

$$\overline{P_N^*} > 2P_A^*. \tag{5.10}$$

Au contraire, si la condition (5.10) n'est pas satisfaite, alors N a toujours un effet positif sur A, quelle que soit la préférence q.

En complément de cette étude, nous pouvons montrer que l'effet négatif d'une proie sur l'autre n'est jamais réciproque.

Tout d'abord, si $q = 0$ ou $q = 1$, une des deux proies est ignorée par le prédateur tandis que l'autre occupe complètement le prédateur. De ce fait, cette proie a un effet indirect positif sur la proie ignorée.

Pour toute autre valeur de q, nous considérons l'équilibre du prédateur, $P_f^*(q) = q\alpha_N N_f^*(q) + (1-q)\alpha_A A_f^*(q)$, tiré de l'équation $\dot{P} = 0$ pour $q \in (0,1)$. Nous supposons sans perte de généralité que $P_f^*(1) = \alpha_N N_f^*(1) \geq P_f^*(0) = \alpha_A A_f^*(0)$. Nous supposons également qu'il existe une valeur q telle que $N_f^*(1) \geq N_f^*(q) > 0$ et $A_f^*(0) \geq A_f^*(q) > 0$. Ces deux expressions traduisent l'effet indirect négatif sur chacune des proies pour cette valeur de q. Par conséquent,

$$\begin{aligned} P_f^*(q) &= q\alpha_N N_f^*(q) + (1-q)\alpha_A A_f^*(q), \\ &\leq q\alpha_N N_f^*(1) + (1-q)\alpha_A A_f^*(0), \\ &= qP_f^*(1) + (1-q)P_f^*(0), \\ &\leq P_f^*(1). \end{aligned}$$

Par ailleurs, puisque $N_f^*(q) \neq 0$ d'après l'équation $\dot{N} = 0$, $P_f^*(q) = \dfrac{r_N}{q\lambda_N}\left(1 - \dfrac{N_f^*(q)}{K_N}\right)$. Etant donné que $\dfrac{r_N}{q\lambda_N} > \dfrac{r_N}{\lambda_N}$ et $\left(1 - \dfrac{N_f^*(q)}{K_N}\right) \geq \left(1 - \dfrac{N_f^*(1)}{K_N}\right) > 0$, nous avons :

$$\frac{r_N}{q\lambda_N}\left(1 - \frac{N_f^*(q)}{K_N}\right) > \frac{r_N}{\lambda_N}\left(1 - \frac{N_f^*(1)}{K_N}\right),$$

ce qui signifie que $P_f^*(q) > P_f^*(1)$. Les hypothèses initiales sont alors contredites et il n'existe pas q tel que les deux proies expérimentent des effets indirects négatifs réciproques.

Les deux proies jouent un rôle symétrique dans les équations (5.1). Nous obtenons donc les mêmes contradictions en supposant $P_f^*(0) \geq P_f^*(1)$ et en suivant le raisonnement symétrique. Ainsi, les effets indirects entre les proies, sans extinction, sont toujours positifs pour au moins une proie.

En outre, dans le cas d'une extinction des proies, c'est-à-dire si q est tel que $N_f^*(q) = 0$ ou $A_f^*(q) = 0$, nous pouvons également vérifier l'effet indirect sur la proie présente. Supposons que $N_f^*(q) = 0$ et $A_f^*(q) \leq A_f^*(0)$. Nous avons :

$$\begin{aligned} P_f^*(q) &= (1-q)\alpha_A A^*(q) \leq (1-q)\alpha_A A^*(0), \\ &\leq P^*(0). \end{aligned}$$

Ensuite, étant donné que $A_f^*(q) > 0$ parce que les deux proies ne peuvent pas s'éteindre simultanément, nous avons d'après l'équation $\dot{A} = 0$, $P_f^*(q) = \dfrac{r_A}{(1-q)\lambda_A}\left(1 - \dfrac{A_f^*(q)}{K_A}\right)$.

Puisque $\frac{r_A}{(1-q)\lambda_A} > \frac{r_A}{\lambda_A}$ et $\left(1 - \frac{A_f^*(q)}{K_A}\right) > \left(1 - \frac{A_f^*(0)}{K_A}\right) > 0$, nous avons :

$$\frac{r_A}{(1-q)\lambda_A}\left(1 - \frac{A_f^*(q)}{K_A}\right) \geq \frac{r_A}{\lambda_A}\left(1 - \frac{A_f^*(0)}{K_A}\right),$$

ce qui signifie que $P_f^*(q) > P_f^*(0)$. Les hypothèses initiales sont alors contredites et il n'existe pas de q tel que la proie qui subsiste expérimente des effets indirects négatifs.

Un raisonnement symétrique peut être mené dans le cas où $A_f^*(q) = 0$. Ainsi, au moins une proie bénéficie toujours du partage du temps du prédateur entre ses deux proies.

En résumé, si les conditions (5.9) et (5.10) ne sont pas toutes les deux satisfaites, c'est-à-dire si $\overline{P_N^*} < 2P_A^*$ et $\overline{P_N^*} < 2P_A^*$, les proies bénéficient mutuellement de la présence de l'autre : le mutualisme apparent entre les deux proies est assuré pour tout $q \in (0, 1)$. Si une seule des conditions est vérifiée, pour certaines valeurs de q, soit les proies bénéficient mutuellement de la présence de l'autre, soit elles connaissent des effets opposés, négatifs pour l'une et positifs pour l'autre. Ainsi, dans ce cas, selon les valeurs de q, le mutualisme apparent ou la prédation apparente sont observés entre les proies.

5.2.3 Discussion

Effets à long terme

Trois combinaisons d'effets indirects sont possibles à long terme et sont liées aux conditions (5.9) et (5.10) (Fig. 5.1). Si les deux proies supportent de faibles *équilibres idéaux* du prédateur en raison d'une faible valeur énergétique et/ou d'une faible capacité limite, ces deux conditions ne sont pas satisfaites. $N_f^*(q)$ est alors toujours au-dessus de N^* et $A_f^*(q)$ est toujours au-dessus de A^*, pour tout $q \in [0, 1]$ (Fig. 5.1A). Les proies bénéficient mutuellement de la présence de l'autre. Si N supporte un faible *équilibre idéal* tandis que A en supporte un élevé, la condition (5.9) est satisfaite mais la condition (5.10) ne l'est pas. $N_f^*(q)$ est alors au-dessus de N^* pour de faibles valeurs de q et est en-dessous pour de grandes valeurs de q tandis que $A_f^*(q)$ est toujours au dessus de A^* (Fig. 5.1B). N est toujours bénéfique pour A quelle que soit la préférence du prédateur. A l'opposé, A n'est bénéfique pour N que si le prédateur a une plus forte préférence pour elle ; sinon elle est négative pour N. Si les deux proies supportent des *équilibres idéaux* du prédateur élevés, $N_f^*(q)$ est alors au-dessus de N^* pour de faibles valeurs de q et est en-dessous pour de grandes valeurs de q. Le symétrique est observé pour A (Fig. 5.1C). Ce cas peut mener à i) des effets non réciproques entre les proies, positifs pour l'une et négatifs pour l'autre, avec une possibilité d'exclusion d'une proie pour certaines valeurs de q si la condition (5.4) ou la condition (5.5) n'est pas satisfaite, ii) des effets réciproques positifs pour q intermédiaire. A bénéficie de la présence de N si le prédateur a une préférence forte pour cette dernière. Symétriquement, N ne bénéficie de la présence de A que si le prédateur a une préférence forte pour cette dernière.

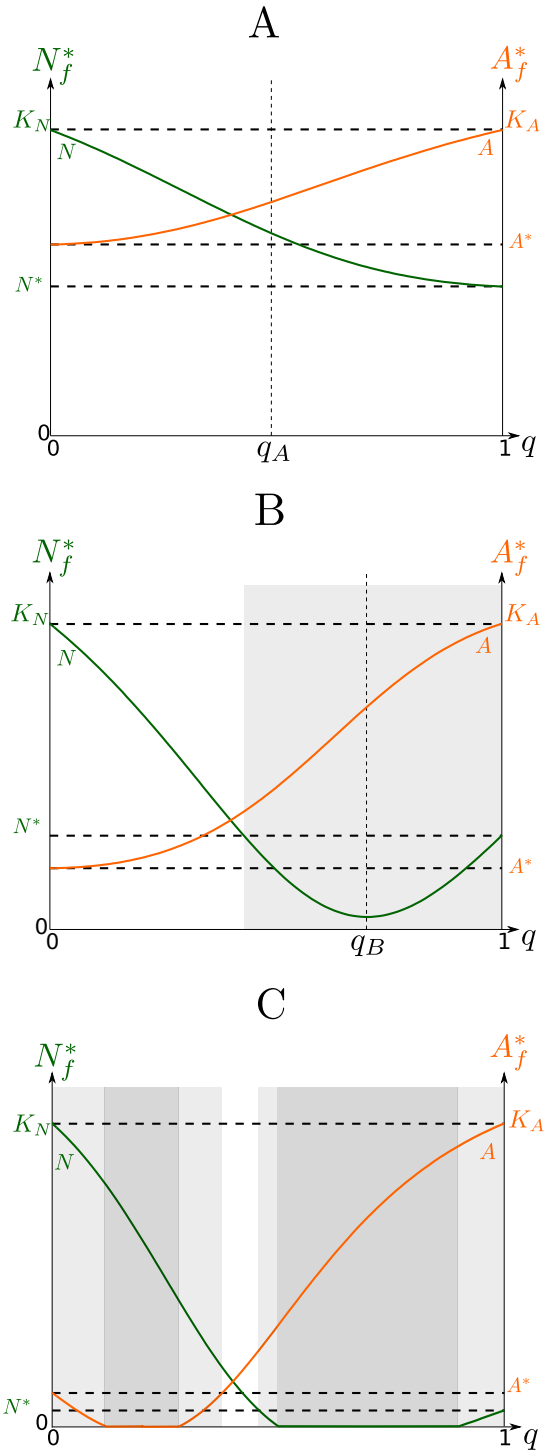

FIGURE 5.1 – Evolution de N_f^* (courbes vertes) et de A_f^* (courbes orange), les densités de la proie initiale et de la proie alternative à l'équilibre, en fonction de la valeur de q, la préférence fixe du prédateur. La plupart des paramètres sont identiques dans les trois figures ($r_N = r_A = 6; K_N = K_A = 3; \lambda_N = 3, \lambda_A = 2$) ; seules les valeurs énergétiques des proies varient ((A) $\alpha_N = 0.7, \alpha_A = 0.6$; (B) $\alpha_N = 1.5, \alpha_A = 4$; (C) $\alpha_N = 12, \alpha_A = 8$). La région en blanc correspond aux valeurs de q qui favorisent le mutualisme apparent ((5.9) et (5.10) non satisfaits). La région en gris clair correspond aux valeurs de q qui favorisent la prédation apparente ((5.9) satisfait et (5.10) non satisfait : prédation apparente de A sur N, symétriquement pour la prédation apparente de N sur A). La région en gris foncé correspond aux valeurs de q qui favorisent la prédation apparente avec l'exclusion d'une proie ((5.4) ou (5.5) non satisfaits). q_A et q_B sont des valeurs particulières utilisées dans la figure 5.2.

Des effets positifs réciproques, ou mutualisme apparent, sont possibles dans tous les cas présentés plus haut. Néanmoins, ils ne sont assurés pour tout q que si les proies supportent de faibles *équilibres idéaux* du prédateur. Dans ce cas, le prédateur partage son temps entre ces proies et ne tire pas profit de sa prédation : en raison de sa distraction, il n'arrive pas à maintenir ou augmenter sa pression de prédation sur les deux proies. Ces dernières bénéficient alors chacune de la présence de l'autre. Dans les autres cas, des effets non réciproques, ou prédation apparente, peuvent être observés si au moins une proie supporte

un *équilibre idéal* élevé. C'est le cas si elle possède une valeur énergétique élevée, qui permet au prédateur d'augmenter son taux de croissance même s'il en consomme peu, et/ou si elle a une capacité limite élevée qui augmente son taux de rencontre avec le prédateur. Puisque cette proie supporte un *équilibre idéal* du prédateur élevé, elle permet au prédateur d'accroître son taux de croissance et ainsi sa pression de prédation. Néanmoins, cette augmentation de pression de prédation n'est observée que sur la proie qui supporte le plus faible *équilibre idéal*. En effet, le prédateur consacre une certaine portion de son temps à consommer la plus faible proie sans en tirer profit. De ce fait, cette proie subit une forte pression de prédation mais ne permet pas au prédateur d'augmenter sa pression de prédation sur la proie la plus profitable. De plus, ces effets non-réciproques ne sont observés que si l'effet de distraction du prédateur est contrebalancé par son taux de croissance. Si ce n'est pas le cas, pour certaines valeurs de q, le mutualisme apparent peut alors apparaître.

Dynamiques des effets indirects

Les dynamiques temporelles des espèces du système (5.1) ont été représentées avant et après l'introduction d'une proie alternative (Fig. 5.2). En premier lieu, la proie initiale N et le prédateur P suivent les dynamiques décrites par le modèle de Leslie-Gower avec $q = 1$. Les deux convergent vers l'équilibre globalement asymptotiquement stable E_N^* (retranscrit page 44). Ensuite, une proie alternative A est introduite dans l'environnement du prédateur. Le prédateur est immédiatement distrait et partage son temps entre les deux proies. Deux cas ont été illustrés. Dans le premier cas, A supporte un faible *équilibre idéal* du prédateur (Fig. 5.2A). Son introduction s'accompagne d'une immédiate diminution de la densité du prédateur qui ne peut plus consommer à un taux maximal la proie initiale dont la densité augmente. A a donc un effet bénéfique sur N à court terme. A long terme, les densités des deux espèces présentes avant l'introduction se stabilisent à des équilibres plus élevés que les précédents. L'introduction de A favorise alors P et, en distrayant, favorise également N à long terme. Dans le second cas, A supporte un *équilibre idéal* du prédateur élevé (Fig. 5.2B). Son introduction favorise le taux de croissance du prédateur et s'accompagne d'une immédiate augmentation de la densité de la proie initiale et du prédateur. A a un effet bénéfique sur N à court terme. A long terme, la densité de la proie initiale diminue et se stabilise à un niveau très faible par rapport à celui avant l'introduction, tandis que celle du prédateur augmente. A long terme, l'introduction de A favorise donc le taux de croissance du prédateur et suffit à contrebalancer les effets de la distraction. Elle est alors néfaste pour la proie initiale.

Finalement, dans cette section, nous avons montré qu'au moins une proie bénéficie toujours de la présence de l'autre proie, quelle que soit la préférence fixe q du prédateur. Nous pouvons remarquer que des effets négatifs sous forme de compétition apparente ou d'amensalisme n'apparaissent jamais. En effet, s'ils apparaissaient, ils induiraient une diminution de la capacité limite du prédateur et pénaliseraient ainsi ce dernier, réduisant sa pression de prédation sur les proies et empêchant l'apparition de tels effets. De ce fait, uniquement

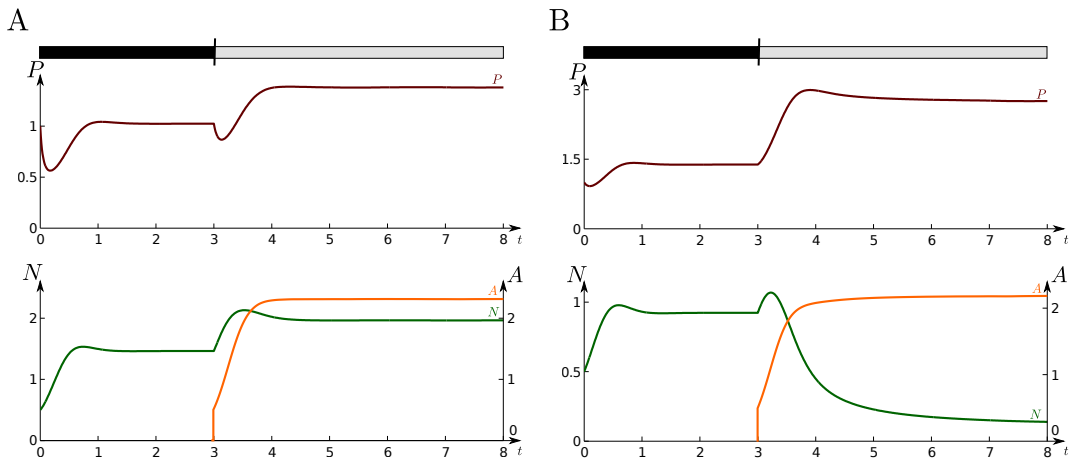

FIGURE 5.2 – Effets de l'introduction d'une proie alternative A (courbe orange) dans un système multi-proies–prédateur avec une proie initiale N (courbe verte) et un prédateur P (courbe rouge) qui adopte une préférence fixe pour ses proies. En premier lieu, le prédateur ne consomme que N ($q = 1$) et atteint avec elle E^*_N, l'équilibre globalement asymptotiquement stable du modèle de Leslie-Gower. Ensuite, quand la proie A est introduite, il adopte instantanément une préférence fixe pour chacune de ses proies. Le temps pour lequel $q = 1$ et celui pour lequel la préférence q est fixée sont représentés par le rectangle noir et par le rectangle gris qui se trouvent au-dessus des figures. Dans (A), si les équilibres du prédateur supportés par les proies sont faibles, pour $q = q_A$ défini dans Fig. (5.1), l'introduction de A est bénéfique pour N à court et long terme, tandis qu'elle est néfaste pour P à court terme et positive à long terme. Dans (B), si A supporte un plus grand *équilibre idéal* de P par rapport à celui supporté par N, pour $q = q_B$ défini dans Fig. (5.1), l'introduction de A est positive à court terme pour N et P, et le reste uniquement pour P à long terme.

la prédation, le commensalisme et le mutualisme apparents peuvent être observés comme nous avons pu le montrer page 119.

5.3 Préférence adaptative

5.3.1 Analyse du modèle

Dans cette section, le prédateur adapte sa préférence q en fonction des densités respectives de ses proies. Il choisit dès lors la préférence q qui maximise son taux de croissance intrinsèque :

$$\max_{q\in[0,1]} \left(\frac{\dot{P}}{P}\right). \tag{5.11}$$

Ce choix revient, comme dans le Chapitre 4, à maximiser sa capacité limite $K(q) = q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A A$. L'adaptation du prédateur est instantanée : le prédateur est supposé omniscient et ayant une connaissance immédiate de son environnement local.

Pour rappel, la maximisation de $K(q)$ implique que :

- $N < \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$, le prédateur ne consomme que A car $K(q)$ est maximisé par $q = 0$,
- $N > \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$, le prédateur ne consomme que N car $K(q)$ est maximisé par $q = 1$,
- $N = \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$, le prédateur consomme N et A ($q \in [0, 1]$) car $K(q)$ ne dépend pas de q.

Tout q est alors optimal.

Trois modèles sont dès lors possibles : soit le prédateur adopte un régime pur en ne consommant que A ($q = 0$) ou que N ($q = 1$), soit il adopte un régime mixte ($q \in [0, 1]$). Deux modèles décrivent les dynamiques pures :

$$q = 0 \Rightarrow \left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right), \\ \dot{A} & = & r_A A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - \lambda_A A P, \\ \dot{P} & = & r_P P \left(1 - \frac{P}{\alpha_A A}\right). \end{array} \right. \tag{5.12}$$

$$q = 1 \Rightarrow \left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N N P, \\ \dot{A} & = & r_A A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right), \\ \dot{P} & = & r_P P \left(1 - \frac{P}{\alpha_N N}\right). \end{array} \right. \tag{5.13}$$

Modèle (5.12) : $q = 0$ Le modèle (5.12) a pour valeur singulière $A = 0$ et consiste en deux dynamiques indépendantes avec d'un côté la proie N qui suit une croissance logistique et de l'autre la proie A et le prédateur P qui suivent un modèle de Leslie-Gower. Quatre équilibres sont possibles :

- trois équilibres sont instables et sont caractérisés par l'absence de N et de P ($E_A^0 = (0, K_A, 0)$), par l'absence de P ($E_A^1 = (K_N, K_A, 0)$), ou par l'absence de N $\left(E_A^2 = \left(0, \frac{r_A K_A}{r_A + \alpha_A \lambda_A K_A}, \alpha_A \frac{r_A K_A}{r_A + \alpha_A \lambda_A K_A}\right)\right)$,
- le quatrième équilibre est globalement asymptotiquement stable car les dynamiques du modèle de Leslie-Gower et celles de la croissance logistique de N sont découplées. Cet équilibre est alors caractérisé par la coexistence de A et P avec N qui, de son côté, atteint sa capacité limite $\left(E_A^* = \left(K_N, \frac{r_A K_A}{r_A + \alpha_A \lambda_A K_A}, \alpha_A \frac{r_A K_A}{r_A + \alpha_A \lambda_A K_A}\right)\right)$.

Modèle (5.13) : $q = 1$ Le modèle (5.13) est le symétrique du modèle (5.12) en inversant le rôle de N et A et possède les mêmes équilibres symétriques appelés E_N^0, E_N^1, E_N^2 et E_N^*.

Modèle (5.1) avec $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$: $\mathbf{q \in [0, 1]}$ Nous utilisons la méthode de Filippov pour appréhender le comportement du système (Boite 2, page 95). Soient $\vec{f_0}$ et $\vec{f_1}$ les champs de vecteurs donnés par (5.12) et (5.13), dans les régions S_0 où $q = 0$ et S_1 où $q = 1$, respectivement. Soit S_σ la surface de switching définie par $N = \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$. La normale à cet hyperplan, orientée dans le sens des N croissants, s'écrit :

$$\vec{n} = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{\alpha_A}{\alpha_N} \\ 0 \end{pmatrix}. \tag{5.14}$$

La surface de switching S_σ est attractive et on peut observer un sliding mode attractif

si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle < 0$:

$$\begin{aligned}
\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle &> 0, \\
0 &< r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \frac{\alpha_A}{\alpha_N} \left[r_A \frac{\alpha_N N}{\alpha_A} \left(1 - \frac{\alpha_N N}{\alpha_A K_A}\right) - \lambda_A \frac{\alpha_N N}{\alpha_A} P \right], \\
0 &< r_N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - r_A \left(1 - \frac{\alpha_N N}{\alpha_A K_A}\right) + \lambda_A P, \\
P &> -\frac{1}{\lambda_A} \left(r_N - r_A - \frac{N}{K_N} \left(r_N - \frac{\alpha_N K_N}{\alpha_A K_A} r_A \right) \right).
\end{aligned} \tag{5.15}$$

$$\begin{aligned}
\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle &< 0, \\
0 &> r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N N P - \frac{\alpha_A}{\alpha_N} \left[r_A \frac{\alpha_N N}{\alpha_A} \left(1 - \frac{\alpha_N N}{\alpha_A K_A}\right) \right], \\
0 &> r_N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N P - r_A \left(1 - \frac{\alpha_N N}{\alpha_A K_A}\right), \\
P &> \frac{1}{\lambda_N} \left(r_N - r_A - \frac{N}{K_N} \left(r_N - \frac{\alpha_N K_N}{\alpha_A K_A} r_A \right) \right).
\end{aligned} \tag{5.16}$$

La zone de switching est séparée en deux zones. Dans la première, nommée $\mathcal{S}$ et définie par les valeurs de P qui vérifient les conditions (5.15) et (5.16), un sliding mode attractif est observé : les solutions "glissent" le long de cette zone. Dans la seconde, les solutions la traversent d'une région S_i à l'autre, avec $i = 0$ ou $i = 1$. Comme les conditions (5.15) et (5.16) ne peuvent pas être non satisfaites simultanément avec $P > 0$, aucune zone de mur blanc ne peut exister dans S_σ.

Par ailleurs, sur $\mathcal{S}$ avec $N = \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$, du fait de la linéarité en q, la préférence du prédateur s'exprime comme la valeur q^* qui impose l'invariance de la surface de switching, à savoir :

$$\begin{aligned}
0 &= \alpha_A \dot{A} - \alpha_N \dot{N}, \\
0 &= \alpha_A \left[r_A \frac{\alpha_N N}{\alpha_A} \left(1 - \frac{\alpha_N N}{\alpha_A K_A}\right) - (1 - q^*) \lambda_A \frac{\alpha_N N}{\alpha_A} P \right] - \alpha_N \left[r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - q^* \lambda_N N P \right], \\
0 &= r_A \left(1 - \frac{\alpha_N N}{\alpha_A K_A}\right) - (1 - q^*) \lambda_A P - r_N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - q^* \lambda_N P, \\
q^* &= \frac{r_N - r_A - \frac{N}{K_N} \left(r_N - r_A \frac{\alpha_N K_N}{\alpha_A K_A} \right) + \lambda_A P}{P(\lambda_A + \lambda_N)}.
\end{aligned} \tag{5.17}$$

q^* peut donc varier en fonction de N, de P et des paramètres du modèle sur $\mathcal{S}$ pour vérifier l'égalité $N = \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$. De plus, on peut vérifier que $q^* \in [0, 1]$ sur $\mathcal{S}$ car la condition (5.15) impose que $q > 0$, et le couplage des conditions (5.15) et (5.16) impose que $q < 1$.

Il est intéressant de noter que la dynamique de P sur la zone de switching est indépen-

dante de q car elle est équivalente à l'expression (4.14) :

$$\dot{P} = r_P P\left(1 - \frac{P}{\alpha_A A}\right) = r_P P\left(1 - \frac{P}{\alpha_N N}\right).$$

De plus, nous pouvons introduire la valeur q^*, qui maintient l'invariance de la surface de switching et force le sliding mode, dans la dynamique de N décrite par le modèle (5.1) :

$$\begin{aligned}
\dot{N} &= r_N N\left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - q^*\lambda_N NP, \\
\dot{N} &= r_N N\left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \frac{1}{P}\frac{r_N - r_A - \frac{N}{K_N}\left(r_N - \frac{r_A\alpha_N K_N}{\alpha_A K_A}\right) + \lambda_A P}{\lambda_A + \lambda_N}\lambda_N NP, \\
\dot{N} &= N\left(\frac{r_N\lambda_A + r_A\lambda_N}{\lambda_A + \lambda_N}\right) - N^2\frac{\alpha_N}{\lambda_A + \lambda_N}\left(\frac{r_N\lambda_A}{\alpha_N K_N} + \frac{r_A\lambda_N}{\alpha_A K_A}\right) - NP\frac{\lambda_A\lambda_N}{\lambda_A + \lambda_N}, \\
\dot{N} &= N\left(\frac{r_N\lambda_A + r_A\lambda_N}{\lambda_A + \lambda_N}\right)\left(1 - \frac{N}{\frac{\alpha_A K_A K_N(r_A\lambda_N + r_N\lambda_A)}{r_A\alpha_N\lambda_N K_N + r_N\alpha_A\lambda_A K_A}}\right) - NP\frac{\lambda_A\lambda_N}{\lambda_A + \lambda_N}.
\end{aligned} \tag{5.18}$$

Finalement, le système proie-prédateur sur la zone de sliding mode peut s'écrire :

$$\begin{cases}
\dot{N} &= N\left(\frac{r_N\lambda_A + r_A\lambda_N}{\lambda_A + \lambda_N}\right)\left(1 - \frac{N}{\frac{\alpha_A K_A K_N(r_A\lambda_N + r_N\lambda_A)}{r_A\alpha_N\lambda_N K_N + r_N\alpha_A\lambda_A K_A}}\right) - \lambda_N NP\frac{\lambda_A}{\lambda_A + \lambda_N}, \\
\dot{P} &= r_P P\left(1 - \frac{P}{\alpha_N N}\right),
\end{cases} \tag{5.19}$$

qui consiste en un modèle de Leslie-Gower, avec une proie N et un prédateur P, et avec des paramètres intrinsèques modifiés. En effet, N suit une croissance logistique couplée à une réponse fonctionnelle linéaire, tandis que P suit une croissance logistique dont la capacité limite dépend de N. Etant donné que le système n'est valable que sur la zone de sliding mode et doit vérifier (5.17), les interactions entre les espèces sont complexes. D'un côté, les effets de la distraction diminuent le taux d'attaque du prédateur d'un facteur $\frac{\lambda_A}{\lambda_N+\lambda_A}$. D'un autre côté, si $r_A > r_N$, N est artificiellement favorisée avec un taux de croissance intrinsèque qui augmente en cas de sliding mode, puisque $\frac{r_N\lambda_A+r_A\lambda_N}{\lambda_A+\lambda_N} > r_N$. De la même manière, si $\alpha_A K_A > \alpha_N K_N$, la capacité limite de N est aussi artificiellement augmentée, puisque $\frac{\alpha_A K_A K_N(r_A\lambda_N+r_N\lambda_A)}{r_A\alpha_N\lambda_N K_N+r_N\alpha_A\lambda_A K_A} > K_N$. Si les inégalités sur les paramètres des proies sont non satisfaites, les conclusions le sont aussi. Pour cette raison, les effets du sliding mode ne sont pas clairement interprétables. Néanmoins, il est possible d'appréhender le comportement à long terme du système qui, lui, est facilement identifié.

En effet, le modèle (5.19) possède un équilibre stable puisqu'il s'agit d'un modèle de

Leslie-Gower :

$$E_\sigma^* = (N_\sigma^*, P_\sigma^*) = \left(\frac{\alpha_A K_A K_N (r_N \lambda_N + r_A \lambda_N)}{r_N \alpha_A \lambda_A K_A + r_A \alpha_N \lambda_N K_N + \alpha_A \alpha_N \lambda_A \lambda_N K_A K_N}, \alpha_N N_\sigma^* \right) \quad (5.20)$$

Comme le modèle (5.19) n'est défini que sur la région $\mathcal{S}$ de la zone de switching, E_σ^* n'est un équilibre de (5.1) que s'il se trouve dans la région $\mathcal{S}$, c'est-à-dire s'il satisfait les conditions (5.15) et (5.16) :

$$\alpha_A K_A > \alpha_N \frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N \lambda_N K_N},$$

et

$$\alpha_N K_N > \alpha_A \frac{r_A K_A}{r_A + \alpha_A \lambda_A K_A}.$$

La première de ces inégalités indique que l'équilibre E_N^* satisfait $\alpha_A A > \alpha_N N$ et qu'il se situe ainsi dans S_0, la région où $q = 0$; E_N^* n'existe donc pas pour le système (5.1) - (5.11). Symétriquement, et sur la base de la seconde inégalité E_A^* n'existe pas non plus pour (5.1) - (5.11), et E_σ^* est le seul équilibre positif.

Ces deux inégalités correspondent également, en utilisant les notations d'*équilibres effectifs* et *idéaux* du prédateur, à :

$$\overline{P_A^*} > P_N^*, \quad (5.21)$$

et

$$\overline{P_N^*} > P_A^*. \quad (5.22)$$

Finalement, E_σ^* satisfait les conditions (5.15) et (5.16) et est ainsi un équilibre du système proie-prédateur uniquement si, symétriquement pour N et A, l'*équilibre idéal* du prédateur supporté par une proie est supérieur à l'*équilibre effectif* supporté par l'autre proie.

Par ailleurs, la stabilité de l'équilibre dépend aussi de ces conditions : alors que le modèle de Leslie-Gower a un équilibre globalement asymptotiquement stable, les contraintes d'existence conduisent à atténuer la portée de la stabilité de E_σ^*. En effet, des simulations du système ont montré que, proche des limites définies par les conditions (5.15) et (5.16), les trajectoires qui se trouvent dans la zone de sliding mode peuvent la quitter et s'éloigner de E_σ^*. Nous pouvons donc supposer que ce dernier est uniquement localement stable, pour des trajectoires suffisamment éloignées du bord de la zone de sliding mode.

5.3.2 Identifications des effets indirects

Sur les proies

Trois équilibres permettent la coexistence des trois espèces : deux sont atteints lorsque le prédateur adopte une stratégie pure (E_N^* et E_A^*), et un l'est lorsque le prédateur adopte un régime mixte (E_σ^*).

Sous l'hypothèse que E_σ^* existe, c'est-à-dire quand (5.21) et (5.22) sont satisfaits, nous

comparons les équilibres atteints par les proies quand le prédateur adopte soit un régime mixte soit un régime pur. Nous identifions ainsi les conditions pour avoir des effets positifs sur chacune des proies. En premier lieu, nous nous focalisons sur l'inégalité $N_\sigma^* > N^*$ qui s'exprime comme suit :

$$\frac{\alpha_A(r_N\lambda_A + r_A\lambda_N)K_AK_N}{r_N\alpha_A\lambda_AK_A + r_A\alpha_N\lambda_NK_N + \alpha_A\alpha_N\lambda_A\lambda_NK_AK_N} > \frac{r_NK_N}{r_N + \alpha_N\lambda_NK_N}.$$

Les termes de l'inégalité sont distribués et donnent :

$$r_N^2\alpha_A\lambda_AK_AK_N + r_N\alpha_A\alpha_N\lambda_A\lambda_NK_AK_N^2 + r_Ar_N\alpha_A\lambda_NK_AK_N + r_A\alpha_A\alpha_N\lambda_N^2K_AK_N^2 >$$

$$r_N^2\alpha_A\lambda_AK_AK_N + r_Ar_N\alpha_N\lambda_NK_N^2 + r_N\alpha_A\alpha_N\lambda_A\lambda_NK_AK_N^2.$$

Après avoir retiré les termes identiques de chaque côté de l'inégalité, cette dernière devient :

$$\begin{aligned} r_A\alpha_A\lambda_NK_AK_N(r_N + \alpha_N\lambda_NK_N) &> r_Ar_N\alpha_N\lambda_NK_N^2, \\ \text{ou} \qquad \alpha_AK_A &> \frac{r_N\alpha_NK_N}{r_N + \alpha_N\lambda_NK_N}, \\ \textit{i.e.} \qquad \overline{P_A^*} &> P_N^*, \end{aligned}$$

ce qui implique que N_σ^* est supérieur à N^* si la condition (5.21) est satisfaite, c'est-à-dire si la proie A supporte un *équilibre idéal* du prédateur supérieur à l'*équilibre effectif* du prédateur supporté par N.

En menant l'étude symétrique pour A, en résolvant l'inégalité $A_\sigma^* > A^*$, nous arrivons à la conclusion que A_σ^* est supérieur à A^* si la condition (5.22) est satisfaite, c'est-à-dire si la proie N supporte un *équilibre idéal* du prédateur supérieur à l'*équilibre effectif* du prédateur supporté par A.

Finalement, si E_σ existe, c'est-à-dire s'il appartient à $\mathcal{S}$ et s'il satisfait donc les conditions (5.21) et (5.22), et $N_\sigma^* > N^*$ et $A_\sigma^* > A^*$: les deux proies bénéficient de la présence de l'autre. Le mutualisme apparent est observé entre les deux proies.

Si (5.21) est satisfait mais pas (5.22), nous n'avons pas d'équilibre E_σ^* et, un raisonnement tel que celui tenu à la fin de la section précédente nous permet de montrer que E_N^* n'existe pas pour (5.1) - (5.11), mais que E_A^* existe et est le seul équilibre positif. E_A^* correspond alors à du commensalisme apparent de A par N. Symétriquement quand (5.21) n'est pas satisfait, nous avons du commensalisme apparent de N sur A.

Enfin nous pouvons montrer que (5.21) et (5.22) ne peuvent être non satisfaites en même temps, ce qui garantit que le système (5.1) - (5.11) n'a qu'un équilibre positif.

Sur les prédateurs

En parallèle, nous pouvons également montrer que le prédateur bénéficie de la situation en adoptant un régime mixte. En effet, supposons que P_σ^* est plus grand que P_N^* et P_A^*, ce qui se traduit par :

$$\begin{aligned} P_\sigma^* &> P_N^*, \\ \frac{\alpha_A(\lambda_A r_N + \lambda_N r_A)K_A K_N}{\alpha_A\lambda_A r_N K_A + \alpha_N\lambda_N r_A K_N + \alpha_A\alpha_N\lambda_A\lambda_N K_A K_N} &> \alpha_N \frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N\lambda_N K_N}. \end{aligned}$$

Les deux membres de l'inégalité sont développés et simplifiés :

$$\alpha_A r_N K_A + \alpha_A\alpha_N\lambda_N K_A K_N > \alpha_N r_N K_N.$$

L'inégalité est ensuite factorisée :

$$\begin{aligned} \alpha_A K_A &> \alpha_N \frac{r_N K_N}{r_N + \alpha_N\lambda_N K_N}, \\ \overline{P_A^*} &> P_N^*, \end{aligned}$$

qui revient à la condition (5.21).

Symétriquement, la condition (5.22) est également obtenue avec l'inégalité :

$$P_\sigma^* > P_A^*,$$

qui revient à :

$$\overline{P_N^*} > P_A^*.$$

Ainsi, si P_σ^* existe, c'est-à-dire si le prédateur adopte un régime mixte, il atteint un équilibre plus élevé que ceux atteints s'il avait adopté un régime pur composé de N ou A seuls. En effet, en adoptant un régime mixte, le prédateur maximise son taux de croissance, ce qui implique une augmentation de sa densité à l'équilibre.

De même, si (5.21) est satisfaite et pas (5.22), l'équilibre positif est E_A^* (auquel correspond $P_A^* > \overline{P_N^*}$ car (5.22) n'est pas satisfaite), ce qui implique que $P_A^* > P_N^*$. L'équilibre des prédateurs en présence des deux proies est donc plus élevé qu'en présence de la seule proie N (et le même que celui en présence de la seule proie A).

Représentation des effets indirects

Les *équilibres idéaux* et *effectifs* du prédateur supportés par les proies jouent un rôle majeur dans le comportement du système à travers les conditions (5.21) et (5.22). Nous pouvons définir trois comportements possibles à partir de ces conditions et en avons représenté deux graphiquement (Fig. 5.3).

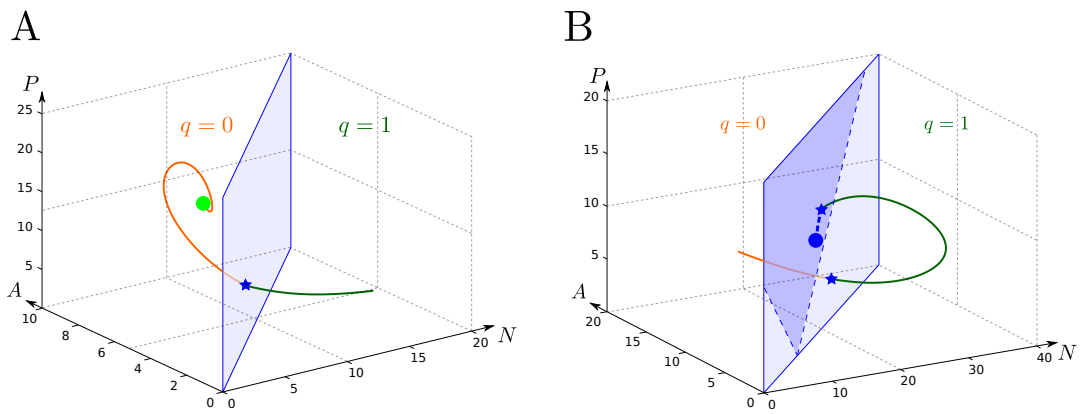

FIGURE 5.3 – Trajectoires du modèle de Leslie-Gower avec deux proies dynamiques et un prédateur dont la préférence est adaptative ($r_N = 12, r_A = 15, r_P = 12; \lambda_N = 1, \lambda_A = 1; \alpha_N = 0.5, \alpha_A = 1$ - en orange : la trajectoire est en S_0, en vert : la trajectoire est en S_1, en bleu : la trajectoire est en $\mathcal{S}$). Dans (A), A est la proie la plus profitable ($\alpha_N K_N = 7.5, \alpha_A K_A = 60$) tandis que dans (B) les deux proies supportent toutes deux des *équilibres idéaux* élevés pour le prédateur ($\alpha_N K_N = 40, \alpha_A K_A = 10$). Dans les deux graphes, la surface bleue claire est la zone de switching tandis que la région $\mathcal{S}$, délimitée par deux lignes en pointillés bleus correspondant aux conditions (5.15) et (5.16), est représentée en bleu foncé dans le graphe (B) seulement. Les croisements entre la trajectoire et la zone de switching sont représentés par une étoile bleue. Dans (A), la condition (5.15) n'est satisfaite que pour de très grandes valeurs de P, et comme la trajectoire est en dessous de la zone de sliding, elle traverse la zone de switching, converge vers la région où $q = 0$ puis se stabilise en E_A^* (point vert). Dans (B), la trajectoire converge vers la zone de sliding, où P adopte un régime mixte, après avoir une première fois croisé la zone de switching avec la condition (5.16) non satisfaite. Elle se stabilise finalement en E_σ^* (point bleu).

(5.21) non satisfait (Fig. 5.3A) : E_N^* et E_A^* sont tous les deux en S_0 ($q = 0$) : les lignes de champs sont dirigées vers S_0 et les solutions convergent vers E_A^*. L'*équilibre idéal* du prédateur supporté par A étant supérieur à l'*équilibre effectif* du prédateur supporté par N, le prédateur maximise son taux de croissance en ne consommant que A ; la proie N est ignorée et converge vers sa capacité limite K_N. La présence de A est donc bénéfique pour N tandis que celle de N n'influence pas A. La distraction complète du prédateur par A conduit à du commensalisme apparent de N par A.

(5.22) non satisfait : Ce cas est symétrique à celui précédent en inversant les rôles de N et A : la distraction complète du prédateur par N conduit à du commensalisme apparent de A par N.

(5.21) et (5.22) satisfaits (Fig. 5.3B) : E_A^* et E_N^* n'existent pas pour leurs systèmes respectifs (5.12) et (5.13) (*i.e.* E_A^* en S_1, E_N^* en S_0) tandis que E_σ^* est dans la zone de sliding mode. Les solutions atteignent la zone de switching où $N = \frac{\alpha_A A}{\alpha_N}$. Si les conditions (5.15) et (5.16) ne sont pas satisfaites, les solutions traversent la surface de switching. Dans le cas contraire, elles "glissent" sur la zone de sliding mode, suivent les dynamiques représentées par le modèle (5.19), puis peuvent converger vers E_σ^*. Le prédateur maximise alors son taux

de croissance en adoptant un régime mixte. Cependant, ce choix de régime s'accompagne aussi inéluctablement d'un partage de son temps entre les proies. Le prédateur est ainsi distrait par la présence de ses deux proies et ne peut pas les consommer à un taux maximal en même temps. Cet effet contrebalance alors l'augmentation du taux de croissance du prédateur qui relâche sa pression de prédation sur chacune de ses proies. Ces dernières expérimentent alors du mutualisme apparent ; les équilibres des deux proies sont supérieurs à ceux atteints en cas de prédation pure.

5.3.3 Dynamique temporelle

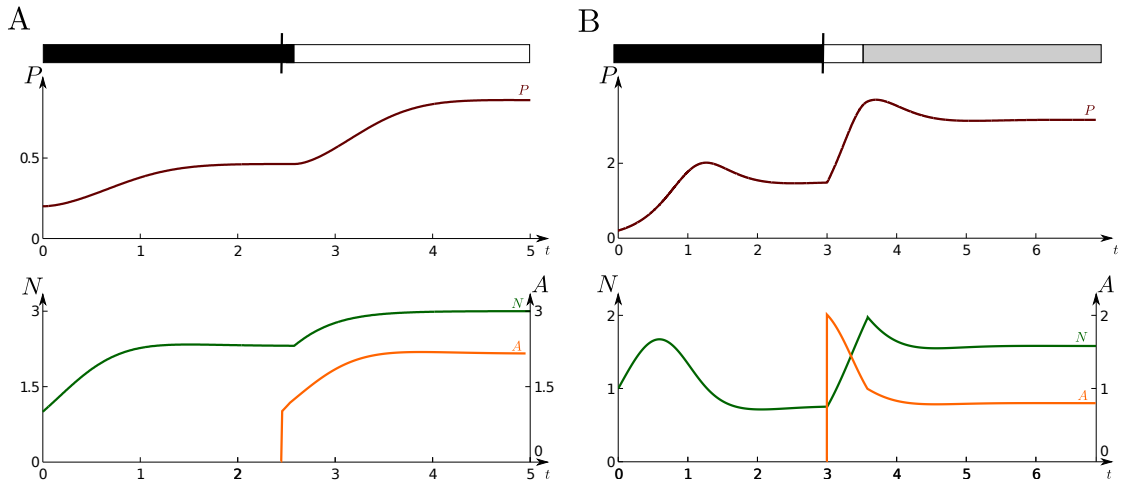

FIGURE 5.4 – Effets de l'introduction de la proie alternative A (courbe orange) sur un système avec une proie initiale N (courbe verte) et un prédateur P (courbe rouge) qui adopte une préférence adaptative ($r_N = r_A = 6$; $K_N = K_A = 3$; $\lambda_N = 3$; $\lambda_A = 2$). Au début, le prédateur ne consomme que N ($q = 1$ représenté par la barre noire) et atteint l'équilibre P_N^*. Dans (A) ($\alpha_N = 0.2$, $\alpha_A = 0.4$), l'introduction d'une proie alternative qui ne satisfait pas (5.22) a tout d'abord des effets neutres sur N tant que le prédateur conserve sa préférence initiale ($q = 1$). Ensuite, dès qu'elle augmente suffisamment sa densité et que la condition (5.15) n'est plus satisfaite ($q = 0$, représenté par la barre blanche), elle a des effets positifs sur N car le prédateur change de régime pur. La proie N n'est plus consommée et atteint sa capacité limite. Dans (B) ($\alpha_N = 2$, $\alpha_A = 4$), l'introduction d'une proie alternative qui satisfait (5.21) et (5.22) induit des effets positifs immédiats sur N car le prédateur change de régime en consommant uniquement A et en ignorant N ($q = 0$), puis des effets positifs mais moins intenses sur N car le système atteint la zone de sliding mode et reste sur elle ($q \in [0, 1]$, dont la dynamique est représentée par une barre grise). N atteint un équilibre sur la zone de sliding mode, supérieur à celui atteint en l'absence de A.

Deux des trois situations présentées précédemment ont fait l'objet d'une étude de dynamique temporelle (Fig. 5.4). Nous avons illustré le cas où la condition (5.21) est vérifiée mais où la condition (5.22) ne l'est pas (Fig. 5.4A) ; et le cas où les deux conditions sont satisfaites (Fig. 5.4B). Dans le premier cas biologique, uniquement une proie N supportant un faible *équilibre idéal* est présente avec le prédateur au début de la simulation (Fig. 5.4A). Les deux atteignent l'équilibre globalement asymptotiquement stable du modèle (2.20). Une proie alternative A supportant un faible *équilibre idéal* est introduite dans le

système. La condition (5.21) est satisfaite mais la condition (5.22) ne l'est pas : E^*_σ n'est pas un équilibre du modèle. Au début, le système n'est pas influencé par A à cause de sa faible densité. Le prédateur ignore alors A jusqu'à ce que le système atteigne la zone de switching en raison de la croissance de A. A ce moment, le prédateur modifie son régime et se met à ne consommer que A qui est devenue la proie la plus profitable. Puisque N supporte un plus faible *équilibre idéal* que la proie A, elle est ignorée par le prédateur à long terme et atteint sa capacité limite, tandis que P se focalise sur A ($q = 0$). A court terme la présence de A est neutre pour N mais après le changement de régime pur du prédateur, elle devient positive à long terme. A long terme, la présence de A permet ainsi de relâcher toute pression de prédation sur N qui atteint sa capacité limite. Au contraire, les dynamiques à long terme de la proie A ne sont pas perturbées par la présence de N car le prédateur agit comme si N n'existait pas. Symétriquement, à long terme, si la condition (5.22) est vérifiée mais la condition (5.21) ne l'est pas, N est bénéfique pour A qui est ignorée par le prédateur. Le commensalisme apparent est donc observé entre les deux proies. Dans le second cas biologique, les deux proies supportent des *équilibres idéaux* élevés : les conditions (5.21) et (5.22) sont toutes deux satisfaites (Fig. 5.4B). De ce fait, E^*_σ existe et est le seul équilibre stable du système. Au début, l'introduction de la proie A est positive à court terme sur N en raison de la distraction du prédateur : ce dernier modifie immédiatement son régime en ignorant N et en consommant A qui est à une haute densité. Cependant, parce que N est aussi une proie intéressante pour le prédateur, le système finit par atteindre la zone de sliding mode et par converger vers E^*_σ. Pour cette raison, les deux proies sont mutuellement bénéfiques : elles atteignent des équilibres supérieurs à ceux correspondant à un système proie-prédateur avec une seule proie consommée. Nous observons donc du mutualisme apparent entre les deux proies.

Finalement, deux types d'effets indirects peuvent apparaître. Si l'une des deux proies supporte un faible *équilibre idéal* et que l'une des deux proies est plus profitable que l'autre, alors le prédateur se focalisera sur la plus profitable. Etant totalement distrait par cette proie, il ignorera l'autre qui atteindra sa capacité limite sans influencer l'interaction entre la proie consommée et le prédateur. Ce dernier maximisera alors sa densité tandis que le commensalisme apparent sera observé entre les deux proies. Si les deux proies supportent des *équilibres idéaux* élevés, le prédateur préfèrera les consommer toutes les deux. Etant donné qu'il est distrait par la présence des deux proies, il partagera son temps et relâchera sa pression sur les deux. Néanmoins, en adoptant un régime mixte, le prédateur atteindra aussi une densité plus importante que lorsqu'il ne se focalise que sur une seule proie. L'adaptation du prédateur favorisera alors l'ensemble du système et le mutualisme apparent existera entre les deux proies.

5.3.4 Adaptation instantanée *vs* adaptation dynamique

Les hypothèses d'une adaptation instantanée

Dans notre étude, nous avons supposé que le choix du prédateur se fait instantanément. Dans les modèles de maximisation optimale du taux de croissance, le prédateur est très

souvent considéré comme omniscient : il a une connaissance exacte des densités des proies dans son environnement, à tout temps (Schoener, 1971; Charnov, 1976*b*; Pyke et al., 1977; Stephens and Krebs, 1986; Krivan, 1997*a*). Cette omniscience résulte en un changement simultané des régimes alimentaires en fonction d'une certaine densité limite des proies. En dessous de cette limite, le prédateur se désintéresse de la proie alors qu'au dessus il l'attaque dès qu'il la rencontre. Cependant, l'hypothèse d'un prédateur omniscient est satisfaisante uniquement si l'échelle spatiale de son environnement reste dans un même ordre de grandeur que sa propre perception. En effet, plus le milieu du prédateur est grand, plus l'hypothèse d'omniscience s'écarte de la réalité et moins le prédateur peut connaître parfaitement la composition complète de son environnement. De plus, en cas de variation de la distribution des proies dans son milieu, le prédateur peut faire face à différentes densités de proies en fonction de l'ordre de grandeur de sa perception.

Pour cette raison, différentes hypothèses ont été proposées pour représenter une connaissance incomplète de la densité des proies. Entre autres, McNamara and Houston (1987), Hirvonen et al. (1999) ou encore van Leeuwen et al. (2007) ont proposé une perception de l'environnement du prédateur basée sur les rencontres avec les proies. Les plus récentes rencontres ont ainsi plus de poids dans la décision du prédateur à modifier son régime. De la même manière, Berec and Krivan (2000) ont représenté le choix du prédateur comme une vue, non de la population, mais de l'individu. Ces études ont montré que la préférence du prédateur pour ses proies pouvait ne pas être instantanée mais plutôt progressive dans le temps, idée développée notamment par Abrams dans de nombreuses références (Abrams, 1992; Abrams et al., 1993; Abrams, 1999; Abrams et al., 2007). Ce dernier s'est notamment inspiré des travaux en génétique de Taylor and Day (1997) : il a interprété le changement génétique entre la sélection, la mutation et la reproduction, qui maximise la fitness d'une population par le changement entre les différents régimes du prédateur qui maximise son taux de croissance. Il en résulte une préférence du prédateur qui n'est plus instantanée mais qui suit une dynamique temporelle en fonction des densités des proies. Ma et al. (2003) ont comparé un système multi-proies–prédateur avec deux proies dynamiques consommées par un prédateur qui soit change instantanément sa préférence soit adopte une préférence qui suit différentes fonctions de gradient ascendant. Ils ont alors montré d'importantes différences entre les équilibres stables atteints par les populations, et entre les effets indirects entre les espèces, en fonction du type d'adaptation. Sans pour autant contester une bonne approximation du comportement du système avec une adaptation instantanée du prédateur, les auteurs ont suggère qu'une modélisation d'une adaptation dynamique concorde mieux avec les observations biologiques (Krebs and Inman, 1992), bien que l'analyse des systèmes multi-proies–prédateur soit alors très complexe et moins robuste. Dans le cadre de son étude, Ma et al. (2003) ont exploité le modèle comportemental de gradient ascendant de la fitness suivant :

$$\frac{dq}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} q(1-q) \frac{\partial W}{\partial q}, \tag{5.23}$$

avec W le taux de croissance du prédateur, c'est-à-dire $W = \dfrac{\dot{P}}{P}$ et q le paramètre représentant le comportement du prédateur. En remplaçant l'expression de W dans (5.23), dans

notre étude, nous obtenons :

$$\frac{dq}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} q(1-q)(\alpha_N N - \alpha_A A). \tag{5.24}$$

Le prédateur a un comportement instantané quand ε tend vers 0 : cette hypothèse est le cas limite du modèle comportemental de gradient ascendant de la fitness.

De la même manière que Ma et al. (2003), nous avons simulé les dynamiques du modèle (5.1) avec une préférence instantanée ou une préférence dynamique. Afin de conforter notre hypothèse, nous avons analysé les résultats dans deux situations. Dans le premier cas, la dynamique de la préférence q est rapide, ce qui se traduit par un ε petit ($\varepsilon = 0.1$). Dans le second cas, la dynamique de la préférence q est lente, ce qui se traduit par un ε grand ($\varepsilon = 10$). Nous nous attendons à avoir des résultats proches entre le comportement du système avec q instantané ou q dynamique et rapide, et des résultats différant davantage dans le second cas. Les dynamiques sont simulées dans le cas où, s'il s'adaptait instantanément, le prédateur adopterait un régime pur en ne consommant que A ($\overline{P_A^*} > P_N^*$ et $\overline{P_N^*} < P_A^*$), et dans celui où il adopterait un régime mixte ($\overline{P_A^*} > P_N^*$ et $\overline{P_N^*} > P_A^*$).

Instantané *vs* dynamique rapide

Nous avons représenté graphiquement deux trajectoires suivies par le système multi-proies–prédateur, avec un prédateur qui modifie instantanément ou dynamiquement sa préférence avec $\varepsilon = 0.1$ (Fig. 5.5). Nous choisissons de ne représenter que ces trajectoires pour illustrer distinctement l'étude mais des observations similaires peuvent être faites pour d'autres trajectoires, avec des conditions initiales différentes. Ici, trois points sont comparés : les dynamiques à court terme, le comportement à long terme et la préférence du prédateur à long terme. En premier lieu, les trajectoires semblent, à court terme, être très proches (Fig. 5.5, en haut). La représentation des dynamiques temporelles des trois espèces confirme cette observation (Fig. 5.5, au milieu). En second lieu, les solutions convergent toutes vers un même équilibre stable, E_A^* dans le premier cas (Fig. 5.5A), E_σ^* dans le second cas (Fig. 5.5B) : le comportement du système à long terme est alors le même. Enfin, et en raison du second point, le prédateur adopte le même régime alimentaire, qu'il change instantanément ou dynamiquement sa préférence. La préférence du prédateur, en raison de sa dynamique, atteint très rapidement $q = 0$ dans le cas où $\overline{P_A^*} > P_N^*$ et $\overline{P_N^*} < P_A^*$, caractérisant un régime pur composé uniquement de A (Fig. 5.5A, en bas). De la même manière, il atteint très rapidement $q = 1$ dans le cas où $\overline{P_A^*} > P_N^*$ et $\overline{P_N^*} > P_A^*$, avant de se stabiliser en une valeur plus faible comprise entre 0 et 1, indiquant un régime mixte du prédateur (Fig. 5.5B, en bas).

Les résultats proches et concordants trouvés dans cette sous-partie avec $\varepsilon = 0.1$ valident notre hypothèse selon laquelle le changement instantané de la préférence du prédateur est un cas limite du modèle de gradient ascendant de fitness, pour ε très petit. En effet, dans les deux cas le modèle prédit qualitativement des dynamiques de population très proches, d'un même ordre de grandeur. De plus les solutions se stabilisent en des densités de populations strictement identiques. Ces stabilisations identiques impliquent, à long terme, un régime

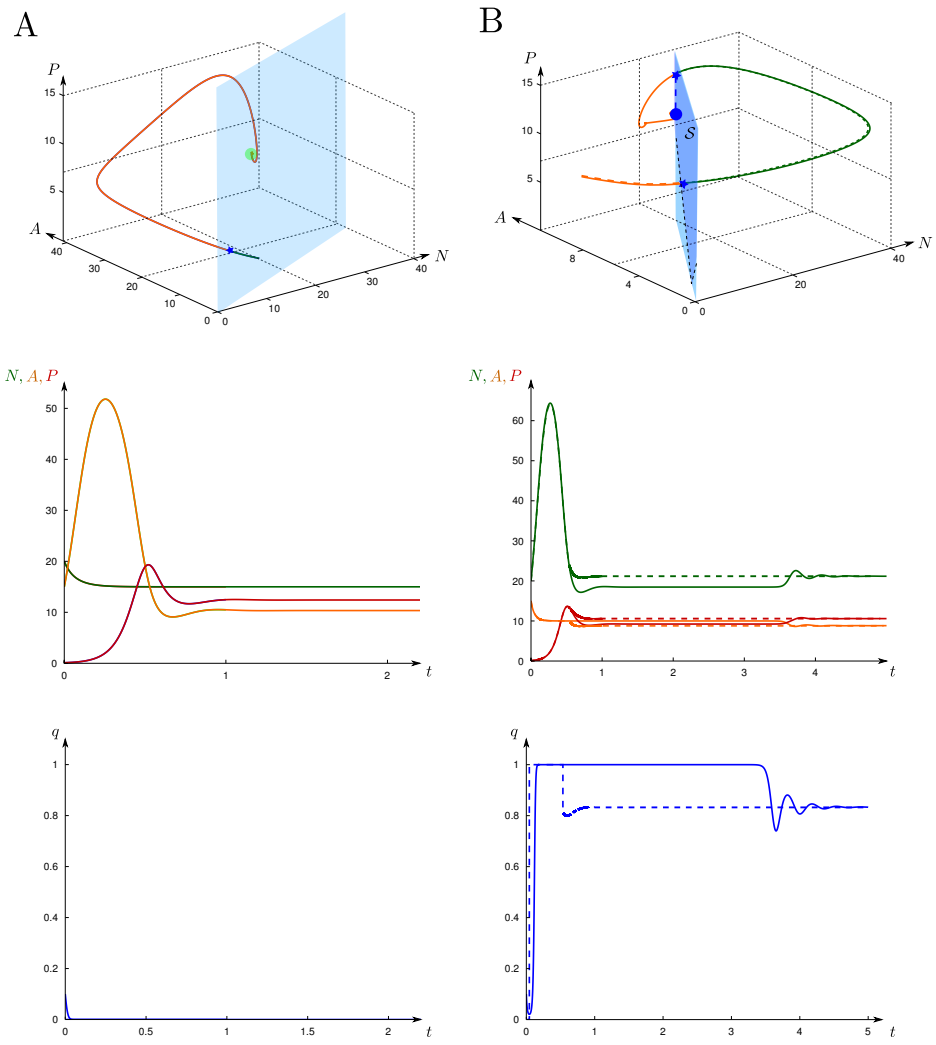

FIGURE 5.5 – Trajectoires (en haut), dynamiques de N, A et P (au milieu), et évolutions temporelles de q (en bas) avec q instantané (pointillés) ou q avec dynamique rapide (traits pleins) ($\varepsilon = 0.1$, $r_N = 12, r_A = 15, r_P = 12; \lambda_N = 1, \lambda_A = 1; \alpha_N = 0.5, \alpha_A = 1$). Dans (A), A supporte le plus grand *équilibre idéal* ($\alpha_N K_N = 7.5, \alpha_A K_A = 50$) tandis que dans (B) les deux proies supportent toutes deux de forts *équilibres idéaux* ($\alpha_N K_N = 40, \alpha_A K_A = 12$). Dans les deux graphes des trajectoires, les courbes sont en vert quand $q = 1$, en orange quand $q = 0$ et en bleu quand $q \in (0, 1)$. La zone de switching est en bleu clair et la zone de sliding mode $\mathcal{S}$ est en bleu foncé, délimitée par les droites en pointillés bleus, définies par (5.15) et (5.16). Les étoiles bleues représentent le croisement entre les trajectoires et la zone de switching.

alimentaire du prédateur similaire, quel que soit le type d'adaptation. Pour ces raisons, les effets indirects entre les espèces sont également identiques, à court terme et à long terme. L'adaptation avec $\varepsilon = 0.1$ de la préférence permet en toute logique d'atteindre très rapidement dans le temps la valeur de la préférence instantanée.

Instantané *vs* dynamique lente

La robustesse de notre hypothèse est testée par la comparaison d'une adaptation instantanée et d'une adaptation dynamique lente. Dans ce but, nous avons représenté une trajectoire pour les deux types d'adaptation au cours du temps, et avec les paramètres du

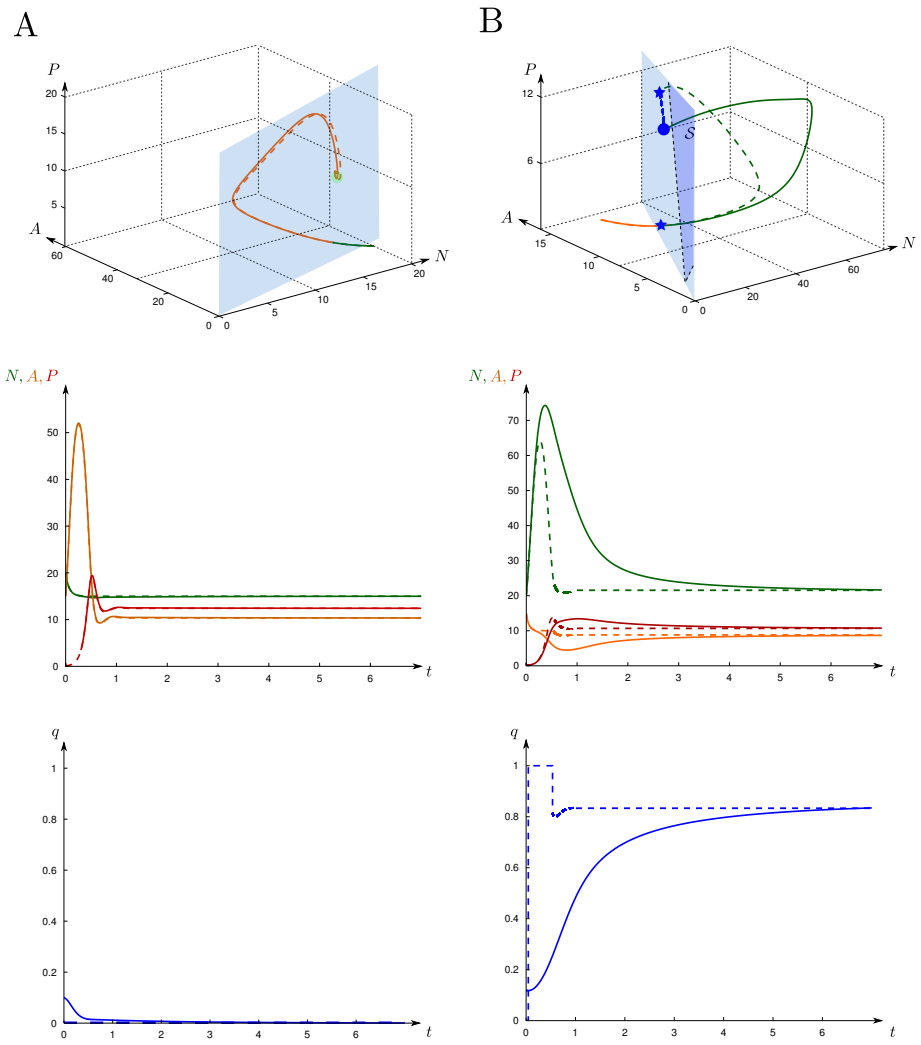

FIGURE 5.6 – Trajectoires (en haut), dynamiques de N, A et P (au milieu), et évolutions temporelles de q (en bas) avec q instantané (pointillés) ou q avec dynamique lent (traits pleins) ($\varepsilon = 10, r_N = 12, r_A = 15, r_P = 12; \lambda_N = 1, \lambda_A = 1; \alpha_N = 0.5, \alpha_A = 1$). Dans (A), A supporte le plus grand *équilibre idéal* ($\alpha_N K_N = 7.5, \alpha_A K_A = 50$) tandis que dans (B) les deux proies supportent toutes deux de forts *équilibres idéaux* ($\alpha_N K_N = 40, \alpha_A K_A = 12$). Dans les deux graphes des trajectoires, les courbes sont en vert quand $q = 1$, en orange quand $q = 0$ et en bleu quand $q \in (0, 1)$. La zone de switching est en bleu clair et la zone de sliding mode $\mathcal{S}$ est en bleu foncé, délimitée par les droites en pointillés bleus, définies par (5.15) et (5.16). Les étoiles bleues représentent le croisement entre les trajectoires et la zone de switching.

modèle qui permettent d'observer deux régimes alimentaires différents du prédateur (Fig. 5.6). En premier lieu, dans le premier cas, les trajectoires peuvent être très proches (Fig. 5.6A, figures en haut et au milieu), et dans le deuxième cas, les trajectoires peuvent différer, notamment à court terme, jusqu'à un ordre de grandeur égal à 2 (Fig. 5.6B, figures en haut et au milieu). Dans ce second cas, les densités des proies à court terme peuvent alors être très grandes ou très faibles lorsque l'adaptation est dynamique, par rapport aux densités atteintes lorsque l'adaptation est instantanée. Cependant, les solutions convergent vers un même équilibre stable, E_A^* dans le premier cas (Fig. 5.6A), E_σ^* dans le second cas (Fig. 5.6B), amenant le système à un même comportement à long terme. Enfin, étant donné le

point précédent, le prédateur adopte le même régime alimentaire en fonction des caractéristiques des espèces, quel que soit le type d'adaptation. Cette fois, puisque la dynamique de la préférence du prédateur est lente, dans le premier cas, q atteint lentement 0 (Fig. 5.6A, en bas), ou, dans le second cas, q atteint une valeur intermédiaire entre 0 et 1 (Fig. 5.6B).

Les résultats obtenus dans cette sous-partie confortent notre choix d'une adaptation instantanée et de la robustesse de notre approche à long terme. En effet, la différence potentielle entre les densités à court terme peut s'expliquer par le fait que la pression de prédation est répartie plus lentement dans le temps, ce qui permet aux proies, soit de supporter plus longtemps une forte pression, soit de bénéficier d'une pression plus lente à apparaître, qui ne contrebalance pas rapidement la croissance de la proie concernée. Cependant, étant donné les caractéristiques des espèces, à long terme, les solutions très éloignées à court terme retrouvent une même dynamique. De ce fait, les densités des populations à l'équilibre restent les mêmes quel que soit le type d'adaptation, tout comme le régime alimentaire du prédateur. Les effets indirects des espèces sont alors strictement les mêmes à long terme. L'adaptation lente de la préférence amène cependant le système à converger très lentement vers un état stable et réduit les possibilités de changement d'adaptation en amplifiant les effets indirects entre les espèces à court terme.

En conclusion, contrairement à Ma et al. (2003) qui mettent en évidence des différences significatives entre le comportement d'un modèle avec une préférence instantanée ou dynamique, les simulations du modèle (5.1) avec q instantané ou suivant la dynamique (5.24) valident notre choix de représenter la préférence du prédateur par le cas limite du modèle de maximisation du gradient ascendant de fitness. La préférence du prédateur, représentée par un modèle instantané, dynamique rapide, ou dynamique lente, ne modifie pas les conclusions du modèle à long terme, notamment parce que les conditions (5.21) et (5.22) restent vraies dans tous les cas et conduisent à un même régime alimentaire à long terme. Les effets indirects entre les espèces à long terme, enjeu majeur de ces modèles, restent les mêmes. La robustesse de notre approche permet ainsi de simplifier le modèle en adoptant une préférence instantanée, sans pour autant perdre en qualité et en précision.

5.4 Conclusion de l'étude

Les effets indirects entre les proies dépendent essentiellement des *équilibres idéaux* et *effectifs* qu'elles supportent, ce que nous avons illustré en représentant l'occurrence de mutualisme apparent en fonction de ces équilibres (Fig. 5.7). Dans ce cadre, nous avons comparé les équilibres qui assurent des effets indirects positifs entre les proies. D'un côté, si le prédateur a une préférence fixe pour ses proies, le mutualisme apparent est garanti pour tout q si les deux conditions (5.9) et (5.10) ne sont pas satisfaites, c'est-à-dire quand $\overline{P_A^*} < 2P_N^*$ et $\overline{P_N^*} < 2P_A^*$ (Fig. 5.7, régions en pointillés). Dans le cas contraire, soit le mutualisme apparent, soit la prédation apparente, qui peut mener à l'exclusion d'une proie,

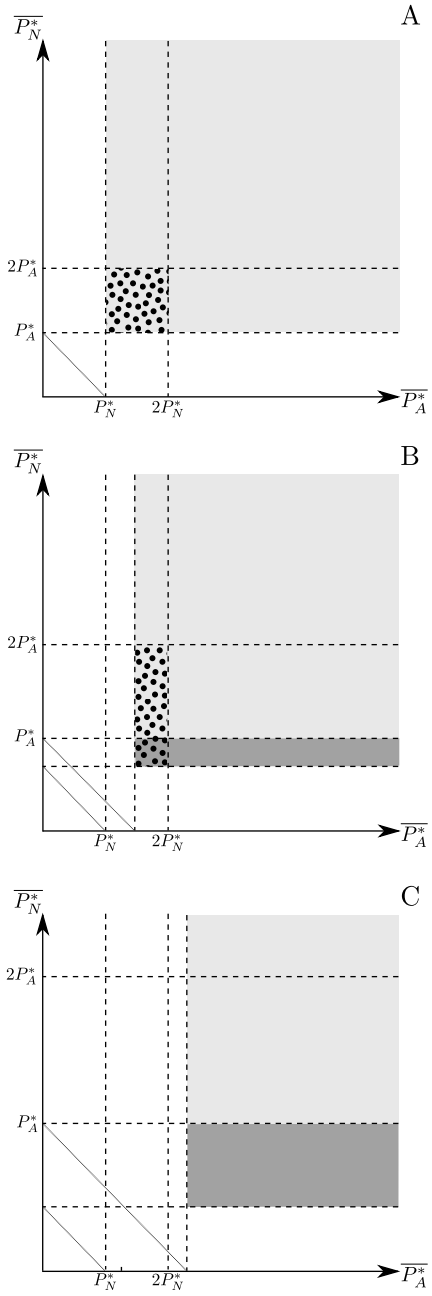

FIGURE 5.7 – Occurrence de mutualisme apparent entre les proies, en fonction des valeurs $\overline{P_A^*}$ et $\overline{P_N^*}$. Dans (A), les deux proies supportent un même *équilibre effectif* du prédateur ($P_A^* = P_N^*$) ; dans (B), la proie A est légèrement plus profitable que la proie N à l'équilibre ($P_A^* > P_N^*$) et dans (C), la proie A est beaucoup plus profitable que la proie N à l'équilibre ($P_A^* > 2P_N^*$). Quatre différentes régions sont définies : région aux valeurs impossibles (région en blanc), mutualisme apparent assuré avec préférence fixe (région en pointillés), et mutualisme apparent (région en gris clair) ou commensalisme apparent (gris foncé) avec préférence adaptative.

peut apparaître, en fonction de la valeur de q. D'un autre côté, si le prédateur a une préférence adaptative, le mutualisme apparent est observé uniquement si les deux conditions (5.21) et (5.22) sont satisfaites, c'est-à-dire quand $\overline{P_A^*} > P_N^*$ et $\overline{P_N^*} > P_A^*$ (Fig. 5.7, région en gris clair). Dans le cas contraire, uniquement le commensalisme d'une proie sur l'autre est possible (Fig. 5.7, région en gris foncé). En plus de ces conditions, une contrainte intrinsèque doit toujours être vérifiée, que la préférence soit fixe ou adaptative : l'*équilibre idéal* du prédateur supporté par une proie est toujours strictement supérieur à l'*équilibre effectif* correspondant, c'est-à-dire $\overline{P_N^*} > P_N^*$ et $\overline{P_A^*} > P_A^*$ (Fig. 5.7, région en blanc). En outre, nous pouvons noter qu'une petite région, pour laquelle le mutualisme apparent est assuré avec un prédateur à préférence fixe, et qui ne l'est plus avec un prédateur à préfé-

rence adaptative, apparaît pour de faibles valeurs de $\overline{P_N^*}$ et de $\overline{P_A^*}$ (Fig. 5.7B, région en gris foncé et pointillés). De plus, si P_A^* est plus grand que $2P_N^*$, le cas avec préférence fixe est qualitativement différent du cas précédent puisque aucune combinaison de paramètres ne garantit le mutualisme apparent entre les proies (Fig. 5.7C).

La distraction du prédateur favorise l'apparition d'effets indirects positifs entre les proies. Pour cette raison, le mutualisme apparent est observé, que le prédateur ait une préférence fixe ou une préférence adaptative. Cependant, deux mécanismes peuvent contrebalancer l'effet de distraction du prédateur. Si le prédateur a une préférence fixe, il tire profit d'une proie qui supporte un *équilibre idéal* deux fois plus grand que l'*équilibre effectif* de l'autre proie, augmente sa réponse numérique et peut donc augmenter sa pression de prédation sur l'autre proie : ce cas implique de la prédation apparente entre les deux proies. Si le prédateur a une préférence adaptative, une proie qui supporte un *équilibre idéal* du prédateur plus petit que l'*équilibre effectif* de l'autre proie est complètement ignorée par le prédateur, ce qui conduit à un effet de commensalisme apparent. Les caractéristiques des proies pour empêcher le mutualisme apparent sont plus restreintes si le prédateur a une préférence adaptative. En effet, l'adaptation du prédateur lui est bénéfique et par la même occasion l'empêche de consommer à un taux maximal ses proies sur lesquelles il relâche alors sa pression de prédation. De ce fait, le mutualisme apparent est plus facilement assuré si le prédateur a une préférence adaptative que s'il a une préférence fixe.

Finalement, nous pouvons résumer les conditions qui assurent le mutualisme apparent. Si le prédateur a une préférence fixe, ses proies ne doivent pas être trop différentes et doivent procurer peu d'énergie au prédateur : i) l'*équilibre effectif* supporté par une proie ne doit pas être deux fois plus grand que l'*équilibre effectif* supporté par l'autre proie ; et ii) l'*équilibre idéal* supporté par une proie ne doit pas dépasser deux fois l'*équilibre effectif* de l'autre proie. Si le prédateur a une préférence adaptative, le mutualisme apparent survient simplement si les *équilibres idéaux* supportés par les deux proies sont plus grands que l'*équilibre effectif* maximal. De ce fait, les proies qui supportent un grand *équilibre idéal* $\overline{P^*}$ sont davantage soumises au mutualisme apparent dans le cas adaptatif que dans le cas fixe.

Conclusion L'étude menée dans ce chapitre a démontré que le comportement du prédateur joue un rôle prépondérant dans les interactions d'un système multi-proies–prédateur. En particulier, la distraction induite par la formation d'image de recherche, couplée à la densité-dépendance du prédateur, est un mécanisme qui permet l'occurrence d'effets positifs réciproques, quel que soit le comportement alimentaire du prédateur. Ce résultat se justifie par la perte d'efficacité de la part du prédateur qui, perturbé par la présence de plusieurs proies, ne peut plus attaquer à un taux maximal. Ce phénomène est amplifié quand le prédateur adapte son régime en fonction des proies : aucune proie n'est détrimentaire pour une autre dans ce cas.

Le formalisme que nous avons adopté dans cette thèse nous permet d'identifier clairement d'une part les effets indirects qui existent entre les proies, et d'autre part les mécanismes qui les influencent. Pour conforter notre choix de modèle, nous avons souhaité

comparer nos résultats à ceux obtenus avec des modèles de type Lotka-Volterra. Nous avons aussi comparé notre étude à certaines retrouvées dans la littérature afin de déterminer l'impact de la structure du modèle sur les résultats décrits dans ce chapitre. Ces comparaisons feront l'objet d'une étude présentée au Chapitre 6.

Contributions de référence

- 2012 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Positive effects of predator distraction*, article soumis ;
- 2012 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Predator adaptation and the fate of predator–multi-species system, Models in Evolutionary Ecology workshop, Montpellier, France*, présentation orale ;
- 2011 – Teixeira Alves M., Mailleret L., Grognard F.. *Optimal foraging predators in Leslie-Gower models with alternative prey, European Conference on Mathematical and Theoretical Biology, Kraków, Poland*, présentation orale.

Chapitre 6

Etude de l'influence du formalisme mathématique sur les effets indirects

Sommaire

6.1 Introduction d'une source fixe de nourriture dans le modèle de Lotka-Volterra modifié 142

6.1.1 Préférence fixe 143

6.1.2 Préférence adaptative 144

6.1.3 Discussion 148

6.1.4 Comparaison de formalisme 149

6.2 Introduction d'une proie dynamique dans le modèle de Lotka-Volterra modifié 150

6.2.1 Préférence fixe 151

6.2.2 Préférence adaptative 154

6.2.3 Discussion 157

6.2.4 Comparaison de formalisme 157

6.3 Occurrence des effets indirects positifs : l'impact des hypothèses 160

6.3.1 Modèle de régime optimal 161

6.3.2 Modèle de patches 163

6.3.3 Changement du comportement dynamique 165

Objectif du Chapitre 6 L'étude de systèmes multi-proies–prédateur a mis en évidence l'occurrence à long terme d'effets indirects positifs entre les proies, liée à la distraction de leur prédateur commun et renforcée par le comportement adaptatif de leur prédateur densité-dépendant. Tout d'abord, nous avons montré que l'introduction d'une source de nourriture fixe dans un système proie-prédateur simple conduisait à des effets indirects positifs sur la proie principale si celle-ci était limitée par une croissance logistique et si elle était attaquée selon une réponse fonctionnelle linéaire du prédateur. Ensuite, nous avons étendu notre analyse par l'étude de l'introduction d'une proie alternative dynamique et avons de nouveau mis en évidence l'occurrence, sous des hypothèses similaires, d'effets

indirects positifs entre les proies et avons démontré leur réciprocité. Ces étapes ont été réalisées à l'aide d'une même famille de modèles de type Leslie-Gower.

Dans la littérature, la majorité des études ont exploité la famille des modèles de type Lotka-Volterra pour explorer les mécanismes décrits dans cette thèse. Pour estimer l'influence que peut avoir la structure du modèle sur la prédiction des effets indirects sur les proies, nous avons modifié et analysé des modèles de Lotka-Volterra en y intégrant une croissance logistique des proies et les mécanismes étudiés dans les Chapitres 4 et 5. Dans un premier temps, nous nous focaliserons sur l'introduction d'une source de nourriture fixe dans un système proie-prédateur simple. Dans un second temps, la source de nourriture alternative sera dynamique. Nous ferons alors un bilan de ces analyses par rapport à celles effectuées avec les modèles de Leslie-Gower. Ces deux étapes nous permettront ainsi de conclure sur l'impact de la structure du formalisme mathématique sur les effets indirects entre les proies.

Pour conclure ce chapitre, nous nous intéresserons à plusieurs modèles explorés dans la littérature et qui, en étudiant les effets indirects sous l'influence de certains mécanismes dont le comportement du prédateur, n'ont pas identifié d'effets indirects positifs à long terme. Dans ce but, nous mettrons l'accent sur les hypothèses des modèles sur lesquelles reposent ces études.

6.1 Introduction d'une source fixe de nourriture dans le modèle de Lotka-Volterra modifié

Dans le Chapitre 2, nous avons étudié un modèle de Lotka-Volterra dans lequel nous avons modifié la dynamique de la proie en considérant une croissance logistique. Pour rappel, le modèle (2.15), décrit page 37, s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - \lambda_N NP, \\ \dot{P} &= a_N NP - mP, \end{cases}$$

dont le seul équilibre globalement stable caractérisé par la coexistence de N et P est

$$E^* = (N^*, P_N^*) = \left(\frac{m}{a_N}, r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N}\right),$$

si C_N^*, la contribution de la proie A à la croissance de P satisfait

$$\overline{C_N^*} = a_N K_N > m.$$

En suivant la méthodologie développée dans le Chapitre 4, et sous les mêmes hypothèses, à savoir que le prédateur peut partager son temps entre ses proies, soit en raison de la formation d'images de recherche, soit en raison de la distribution spatiale des proies sur deux patches différents, l'introduction d'une source de nourriture alternative A fixe, dont la densité est constante et vaut K_A, peut s'exprimer comme suit dans le modèle (2.15),

avec $q \in [0,1]$ la préférence du prédateur pour la proie principale :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - q\lambda_N NP, \\ \dot{P} &= qa_N NP + (1-q)a_A K_A P - mP. \end{cases} \tag{6.1}$$

Dans ce qui suit, nous définissons $\overline{C_A^*} = a_A K_A$ comme la contribution de la proie A à la croissance de P. Nous étudions alors l'effet du comportement du prédateur sur la proie principale en considérant tout d'abord un prédateur inflexible, puis un prédateur adaptatif.

6.1.1 Préférence fixe

Si le prédateur adopte une préférence fixe, trois équilibres sont possibles :

$$\begin{gathered} E_f^0 = (0,0), \\ E_f^1 = (K_N, 0), \\ E_f^* = (N_f^*, P_{Nf}^*) = \left(\frac{m-(1-q)a_A K_A}{qa_N}, r_N \frac{qa_N K_N + (1-q)a_A K_A - m}{q^2 a_N \lambda_N K_N}\right). \end{gathered}$$

E_f^* est le seul équilibre caractérisé par la coexistence de N et P si $(1-q)a_A K_A < m < qa_N K_N + (1-q)a_A K_A$. Si cette condition est vérifiée, E_f^* est asymptotiquement stable et E_f^1 est instable. Sinon, E_f^1 devient asymptotiquement stable et E_f^* est négatif.

Les effets indirects de A sur N peuvent être identifiés en comparant les équilibres de N atteints en l'absence et la présence de la proie alternative (Fig. 6.1). En l'absence de A :

- $\overline{C_N^*} < m$ (Fig. 6.1, régions I, II et III) : P s'éteint et N atteint K_N,
- $\overline{C_N^*} > m$ (Fig. 6.1, régions IV, V, VI, VII) : N et P atteignent E^*,

En la présence de A :

- $q\overline{C_N^*} + (1-q)\overline{C_A^*} < m$ (Fig. 6.1, zone gris clair) : P s'éteint et N atteint K_N, A a un effet neutre sur N si $\overline{C_N^*} < m$ (Fig. 6.1, région I), et un effet positif si $\overline{C_N^*} > m$ (Fig. 6.1, région IV).
- $q\overline{C_N^*} + (1-q)\overline{C_A^*} > m$
  - $(1-q)\overline{C_A^*} > m$ (Fig. 6.1, zone blanche) : N s'éteint et P tend vers l'infini. A a un effet négatif sur N (Fig. 6.1, régions III et VII).
  - $(1-q)\overline{C_A^*} < m$ (Fig. 6.1, zone gris foncé) : N et P atteignent E_f^*. Si $\overline{C_N^*} < m$, A a un effet négatif sur N qui aurait atteint K_N en son absence (Fig. 6.1, région II). La comparaison entre N_f^* et N^* nous permet de connaitre la condition pour que

A ait un effet positif sur N quand $\overline{C_N^*} > m$:

$$\begin{aligned} N^* &< N_f^*, \\ \frac{m}{a_N} &< \frac{m-(1-q)a_A K_A}{q a_N}, \\ m &> a_A K_A, \\ m &> \overline{C_A^*}. \end{aligned} \tag{6.2}$$

Ainsi, A a un effet positif sur N si $\overline{C_A^*} < m$ (Fig. 6.1, région V) et un effet négatif si $\overline{C_A^*} > m$ (Fig. 6.1, région VI).

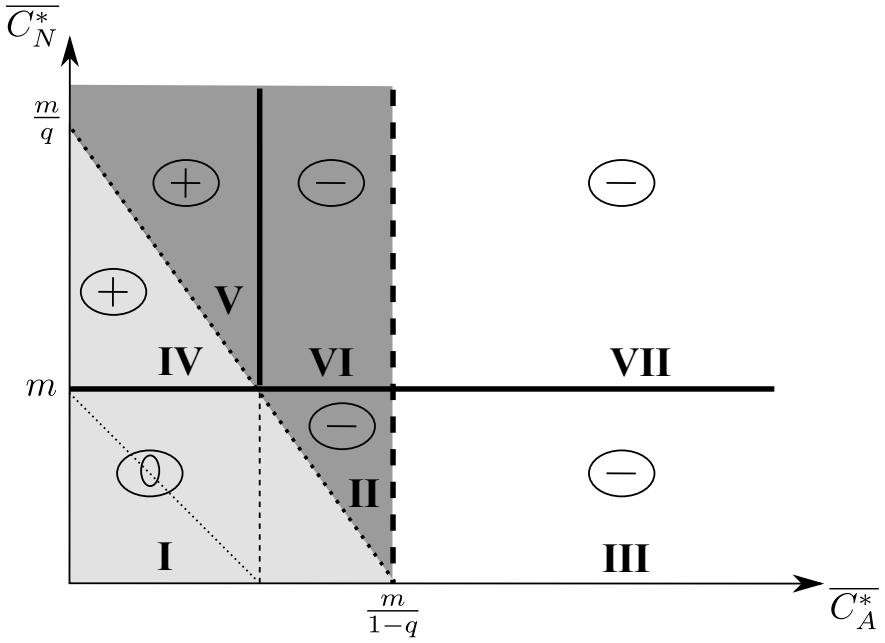

FIGURE 6.1 – Effet de A sur N en fonction de $\overline{C_A^*}$ et $\overline{C_N^*}$. La zone en gris foncé correspond à $q\overline{C_N^*} + (1-q)\overline{C_A^*} < m$; la zone en gris clair à $q\overline{C_N^*} + (1-q)\overline{C_A^*} > m$ et $(1-q)\overline{C_A^*} < m$; la zone en blanc à $(1-q)\overline{C_A^*} > m$. Les régions dénotés de I à VII servent à définir dans le texte les effets de A sur N.

6.1.2 Préférence adaptative

Le prédateur adapte sa préférence comme dans le Chapitre 4, en choisissant q qui maximise son taux de croissance, c'est-à-dire en choisissant $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right) = \max_q(qa_N N + (1-q)a_A K_A - m)$ ce qui revient à choisir une valeur de q qui maximise $C(q) = q(a_N N - a_A A) + a_A A - m$. De cette manière, le prédateur a trois choix possibles :

– il consomme uniquement A si $N < \frac{a_A K_A}{a_N}$, car $C(q)$ est maximisé par $q = 0$,

– il consomme uniquement N si $N > \frac{a_A K_A}{a_N}$, car $C(q)$ est maximisé par $q = 1$,

– il adopte un régime mixte si $N = \frac{a_A K_A}{a_N}$, car $C(q)$ ne dépend pas de q. Tout q est alors optimal.

Le système peut être représenté par le modèle (6.1) avec $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$. Trois dynamiques existent, deux correspondant aux régimes purs du prédateur ($q = 0$ ou $q = 1$), ou au régime mixte ($q \in [0, 1]$). Deux modèles décrivent les dynamiques pures :

$$q = 0 \Rightarrow \left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right), \\ \dot{P} & = & a_A K_A P - mP. \end{array} \right. \qquad (6.3)$$

$$q = 1 \Rightarrow \left\{ \begin{array}{rcl} \dot{N} & = & r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N NP, \\ \dot{P} & = & a_N NP - mP. \end{array} \right. \qquad (6.4)$$

Le modèle (6.3) est défini dans la région S_0, correspondant à $N < \frac{a_A K_A}{a_N}$ et $q = 0$, et le modèle (6.4) est défini dans la région S_1, correspondant à $N > \frac{a_A K_A}{a_N}$ et $q = 1$.

Modèle (6.3) : $\boldsymbol{N < \frac{a_A K_A}{a_N}}$ $\Rightarrow$ $\boldsymbol{q = 0}$ Le modèle (6.3) a deux équilibres possibles :
– $E_A^0 = (0, 0)$ est instable,
– $E_A^* = (K_N, 0)$ est stable si $m > \overline{C_A^*}$. E_A^* est dans sa zone de définition S_0 si $\overline{C_A^*} > \overline{C_N^*}$.

Modèle (6.4) : $\boldsymbol{N > \frac{a_A K_A}{a_N}}$ $\Rightarrow$ $\boldsymbol{q = 1}$ Le modèle (6.4) a trois équilibres possibles :
– $E_N^0 = (0, 0)$ est instable,
– $E_N^1 = (K_N, 0)$ est stable si $m > \overline{C_N^*}$ et est dans sa zone de définition S_1 si $\overline{C_N^*} > \overline{C_A^*}$,
– $E_N^* = \left(\frac{m}{a_N}, r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N}\right)$ existe et est stable si $m < \overline{C_N^*}$ et est dans sa région de définition S_1 si $m > \overline{C_A^*}$.

Modèle (6.1) avec $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$: $\boldsymbol{N = \frac{a_A K_A}{a_N}}$ $\Rightarrow$ $\boldsymbol{q \in [0, 1]}$ Le système est discontinu en $N = \frac{a_A K_A}{a_N}$ et son comportement est alors étudié à l'aide de la méthode de Filippov. Soient $\vec{n} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ la normale à $N = \frac{a_A K_A}{a_N}$, dirigées vers les N croissants, et $\vec{f_0}$ et $\vec{f_1}$ les champs de vecteurs des systèmes en S_0, où $q = 0$, et en S_1, où $q = 1$, respectivement. Un sliding mode attractif est observé sur la zone de switching si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle < 0$:

$$\begin{array}{rcl} \langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle & > & 0, \\ 0 & < & r_N \frac{a_A K_A}{a_N} (1 - \frac{a_A K_A}{a_N K_N}), \\ a_N K_N & > & a_A K_A, \end{array}$$

$$\boldsymbol{\overline{C_N^*} > \overline{C_A^*}}. \qquad (6.5)$$

$$\begin{array}{rcl} \langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle & < & 0, \\ 0 & < & r_N \frac{a_A K_A}{a_N} \left(1 - \frac{a_A K_A N}{a_A K_N}\right) - \lambda_N \frac{a_A K_A}{a_N} P, \\ P & > & \frac{r_N}{\lambda_N} \left(1 - \frac{a_A K_A}{a_N K_N}\right). \end{array}$$

$$P > \frac{r_N}{\lambda_N} \left(1 - \frac{\overline{C_A^*}}{\overline{C_N^*}}\right). \qquad (6.6)$$

Un sliding mode attractif est donc possible si i) la contribution idéale de N est supérieure à celle de A, et ii) P est grand.

Sur la zone de sliding mode, q suit la dynamique décrite par (4.13), à savoir :

$$q^* = \frac{r_N}{\lambda_N P}\left(1 - \frac{a_A K_A}{a_N K_N}\right).$$

De plus, la dynamique de P sur cette zone est indépendante de q : chaque valeur de q est optimale pour P. On peut écrire cette dynamique comme suit :

$$\begin{aligned} \dot{P} &= q a_N N P + (1-q) a_A K_A P - mP, \\ &= q a_N \tfrac{a_A K_A}{a_N} P + (1-q) a_A K_A P - mP, \\ &= a_A K_A P - mP, \end{aligned} \tag{6.7}$$

ce qui implique qu'un équilibre peut lier N et P sur la zone de switching et est :

$$E^*_\sigma = (N^*_\sigma, P^*_\sigma) = \left(\frac{a_A K_A}{a_N}, 0\right). \tag{6.8}$$

Au final un grand nombre de comportements du système peuvent apparaître en fonction des conditions (6.5) et (6.6) - sachant que la condition (6.6) est toujours satisfaite pour P grand, et en fonction de m, la mortalité naturelle du prédateur, par rapport à $\overline{C^*_N}$ et $\overline{C^*_A}$:

- **(6.5) non satisfait :** E^*_A et E^1_N sont tous les deux en S_0.
  - $m > \overline{C^*_A} > \overline{C^*_N}$: E^*_A est stable, E^1_N est stable mais en dehors de sa région de définition, et E^*_N est négatif $\Rightarrow$ les lignes de champs sont dirigées vers S_0 et les trajectoires convergent vers E^*_A. N seul ne permet pas la survie de P car $m > \overline{C^*_N}$, alors que si A est présente, P survit mais ignore N. L'effet de A sur N est donc neutre.
  - $\overline{C^*_A} > m > \overline{C^*_N}$: E^*_A est instable, E^1_N est stable mais en dehors de sa région de définition, et E^*_N est négatif $\Rightarrow$ les lignes de champs sont dirigées vers S_0 et les trajectoires explosent. L'effet de A sur N est neutre pour les mêmes raisons que précédemment.
  - $\overline{C^*_A} > \overline{C^*_N} > m$: E^*_A est instable, E^1_N est instable et E^*_N est positif et stable mais en dehors de sa région de définition $\Rightarrow$ les lignes de champs sont dirigées vers S_0 et les trajectoires explosent. Avec A absent, N et P coexistent à l'équilibre et atteignent E^*_N mais si A est présente, P ignore N. L'effet de A est positif sur N.
- **(6.5) satisfait :** E^*_A et E^1_N sont tous les deux en S_1.
  - $m > \overline{C^*_N} > \overline{C^*_A}$: E^*_A est stable mais en dehors de sa région de définition, E^1_N est stable et E^*_N est négatif $\Rightarrow$ les lignes de champs sont dirigées vers S_1 et les trajectoires convergent vers E^1_N. A est ignorée et l'équilibre reste inchangé. L'effet de A sur N est neutre.
  - $\overline{C^*_N} > m > \overline{C^*_A}$: E^*_A est stable mais en dehors de sa région de définition, E^1_N est instable et E^*_N est positif et stable $\Rightarrow$ les lignes de champs sont dirigées vers S_1

et les trajectoires convergent vers E_N^*. A est ignorée et l'équilibre reste inchangé. L'effet de A sur N est neutre.

– $\overline{C_N^*} > \overline{C_A^*} > m$: E_A^* est instable et en dehors de sa région de définition, E_N^1 est instable et E_N^* est positif et stable mais en dehors de sa région de définition $\Rightarrow$ les lignes de champs sont dirigées vers la zone de switching. Les trajectoires qui la croisent restent dessus et explosent vers l'infini car (6.7) n'a pas de limite attractive : N a alors pour valeur $N_\sigma^* = \frac{a_A K_A}{a_N}$ qui est supérieure à N^*. L'effet de A est positif sur N.

Trois cas peuvent être finalement identifiés :

– $\mathbf{m > \overline{C}_N^*}$: N est toujours ignorée soit parce que P s'éteint, soit parce que P se concentre sur A : l'effet de A sur N est neutre,
– $\mathbf{m > \overline{C}_A^*}$: A est toujours ignorée : l'effet de A sur N est neutre,
– $\mathbf{\overline{C}_A^* > m}$ et $\mathbf{\overline{C}_N^* > m}$: P explose mais l'effet de A sur N est positif.

Nous avons représenté trois situations différentes (Fig. 6.2). Dans la première situation, si $m > \overline{C_A^*} > \overline{C_N^*}$, le prédateur choisit de ne consommer que A mais sa réponse numérique est plus faible que sa mortalité naturelle : le prédateur s'éteint et N atteint sa capacité limite (Fig. 6.2A). La présence de A est neutre sur N car même en son absence N et P convergent vers E_N^1. Dans la deuxième situation, $\overline{C_N^*} > m > \overline{C_A^*}$, le prédateur maximise son taux de croissance en se focalisant sur N et en ignorant A (Fig. 6.2B). La présence de A n'a aucun effet sur N. Dans la troisième situation, $\overline{C_N^*} > \overline{C_A^*} > m$, le prédateur tire profit de ses proies en les consommant toutes les deux, ce qui favorise son explosion (Fig. 6.2C). La présence de A est bénéfique à N qui atteint alors un équilibre supérieur à N^*. Nous pouvons noter cependant que ce cas est biologiquement peu réaliste : plus P est grand, plus il nécessite une contribution importante de N et A qui, étant fixes, limitent finalement la croissance du prédateur à long terme.

L'effet positif indirect de A sur N s'explique par la distraction du prédateur qui contrebalance les effets négatifs de la réponse numérique du prédateur. Si les deux ressources ont de faibles contributions, le déséquilibre entre la croissance et la mortalité du prédateur, renforcé par l'effet distractif, amène ce dernier à s'éteindre. La proie principale atteint alors sa capacité limite. Si la mortalité est intermédiaire entre les contributions idéales des deux ressources, le prédateur va se focaliser sur celle dont la contribution est la plus élevée, négligeant l'autre. Si par contre les deux ressources ont une contribution idéale supérieure à la mortalité, le prédateur maximise son taux de croissance en consommant les deux à la fois sans pourtant les consommer à un taux maximal. Il s'agit du seul cas où la source de nourriture alternative a un effet positif sur la proie principale. Dans les autres cas, son effet est neutre.

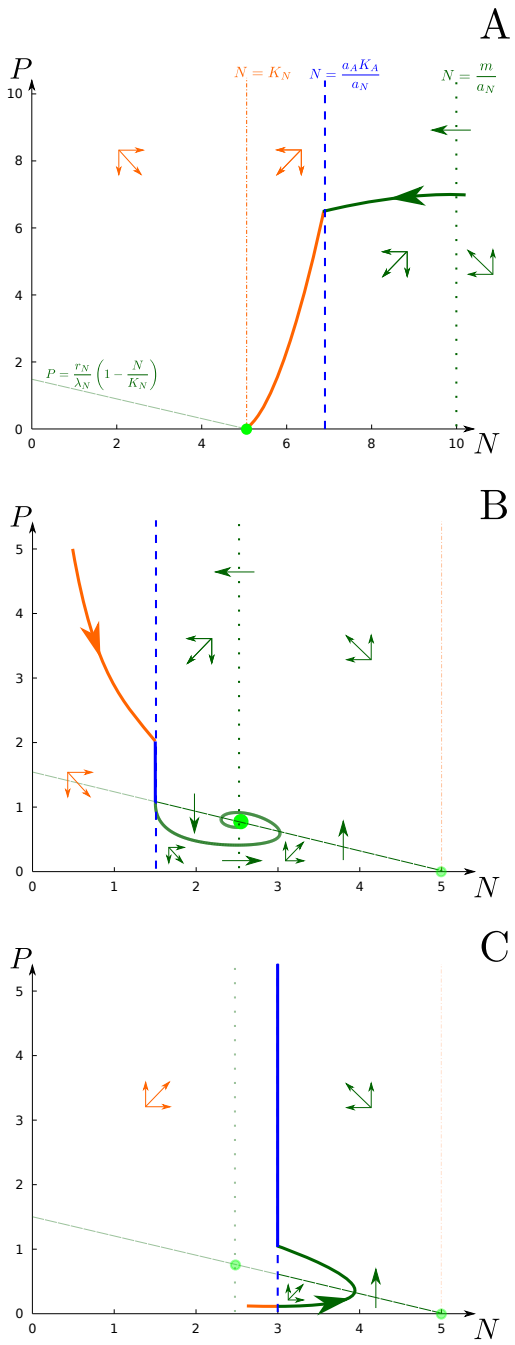

FIGURE 6.2 – Trajectoires du modèle de Lotka-Volterra avec croissance logistique des proies, avec proie alternative fixe et préférence adaptative ($a_N = 1, a_A = 0.5, K_N = 5, r_N = 1.5, \lambda_N = 1$). Les trajectoires sont en orange quand elles sont en S_0, en vert quand elles sont en S_1 et en bleu si elles sont sur $N = \frac{a_A K_A}{a_N}$. Les isoclines nulles orange correspondent à celles du modèle défini en S_0, les isoclines nulles vertes correspondent à celles du modèle défini en en S_1. La zone de switching est représentée par une droite verticale en pointillés bleus épais. Dans (A : $K_A = 14, m = 10$), E_A^* est stable dans sa zone de définition, E_N^1 est stable mais en dehors de sa zone de définition et E_N^* est négatif : toutes les trajectoires convergent vers E_A^* (cercle vert). Dans (B : $K_A = 3, m = 2.5$), E_N^* $(q = 1)$, E_A^* est stable mais en dehors de sa zone de définition (cercle vert clair) , E_N^1 est instable et E_N^* est stable : les trajectoires convergent vers E_N^* (cercle vert). Dans (C : $K_A = 6, m = 2.5$), E_A^* est instable et en dehors de sa zone de définition (cercle vert clair), E_N^1 est instable et E_N^* est stable mais en dehors de sa zone de définition (cercle vert clair). Les trajectoires convergent vers la zone de switching et vont vers $+\infty$ dans le sens des P croissants.

6.1.3 Discussion

Dans le modèle de Lotka-Volterra modifié, les effets indirects de la source de nourriture alternative sur la proie principale dépendent non seulement de leur contribution idéale respective, mais également de la mortalité naturelle du prédateur. D'un côté, si le prédateur a une préférence fixe pour ses proies, un effet positif de A sur N est assuré si $m > \overline{C_A^*}$ et $m < \overline{C_N^*}$. D'un autre côté, si le prédateur a une préférence adaptative pour ses proies, un effet indirect positif est assuré si $m < \overline{C_N^*}$ et $m < \overline{C_A^*}$, c'est-à-dire si chaque ressource seule permet la survie du prédateur, ce qui est en fait la seule situation pertinente.

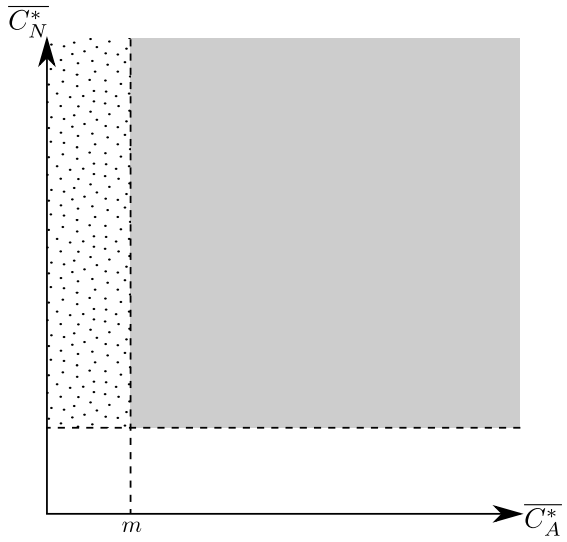

FIGURE 6.3 – Apparition d'un effet positif de A sur N en fonction des équilibres idéaux des proies $\overline{C_A^*}$ et $\overline{C_N^*}$. Deux régions sont possibles : effet positif avec préférence fixe du prédateur (région en pointillées) et effet positif avec préférence adaptative du prédateur (région en gris).

La combinaison de ces conditions est représentée dans le plan $(\overline{C_N^*}, \overline{C_A^*})$ (Fig. 6.3). Pour toutes les valeurs de $\overline{C_A^*}$ inférieures à m et $\overline{C_N^*}$ supérieures à m, l'effet positif de A est assuré pour la préférence fixe du prédateur (Fig 6.3, région pointillées). En effet, A apporte au prédateur une contribution insuffisante : le taux de croissance de ce dernier diminue en raison de la distraction, tout comme sa pression de prédation sur la proie principale. Si $\overline{C_A^*}$ et $\overline{C_N^*}$ sont supérieurs à la mortalité du prédateur, cet effet positif ne se produit que si le prédateur a une préférence adaptative (Fig 6.3, région en gris). Le prédateur tire alors profit des deux ressources mais, par sa distraction, ne peut pas les consommer à un taux maximal, relâchant ainsi sa pression de prédation sur les deux. En conclusion, l'effet positif de la proie alternative est plus facilement garanti quand le prédateur a une préférence adaptative qu'une préférence fixe.

6.1.4 Comparaison de formalisme

Dans cette étude, nous avons montré que la présence d'une source fixe de nourriture alternative peut être favorable à une proie principale par l'intermédiaire d'un prédateur commun caractérisé par un effet de distraction. Par ailleurs, quel que soit le comportement du prédateur, des effets indirects positifs sur la proie principale peuvent être observés. Ces résultats concordent avec ceux retrouvés dans l'étude du système avec le modèle de Leslie-Gower, ce qui renforce l'occurrence des effets positifs des mécanismes étudiés, indépendamment du formalisme mathématique.

Lorsque le prédateur adopte une préférence fixe, quel que soit le modèle, la présence de la source de nourriture fixe est toujours bénéfique pour la proie principale si elle contribue peu à l'augmentation du taux de croissance du prédateur. Dans les deux modèles, le prédateur est pénalisé par le temps consacré à consommer une proie qui n'augmente pas voire

réduit son taux de croissance. En parallèle, le prédateur exploite moins la proie principale puisqu'il doit partager son temps. En conséquence, dans ce cas, le prédateur diminue sa pression de prédation sur la proie principale, quelle que soit sa qualité.

Lorsque le prédateur adapte sa préférence entre ses ressources, quel que soit le modèle, la présence de la source de nourriture fixe est toujours bénéfique pour la proie principale si les deux contribuent à augmenter fortement le taux de croissance du prédateur. Ce dernier peut alors choisir de consommer ses deux ressources. Cependant, puisque le prédateur partage son temps entre ses ressources, il relâche sa pression sur chacune d'entre elles, ce qui permet des effets indirects positifs de la source de nourriture fixe sur la proie principale. Si seule la proie principale contribue fortement à sa croissance, le prédateur peut ignorer la présence de la source de nourriture fixe qui n'influence pas la dynamique entre les deux espèces. Par ailleurs, quel que soit le modèle, le comportement adaptatif du prédateur renforce l'occurrence des effets indirects positifs.

Cette comparaison nous permet en particulier de constater que la densité-dépendance du prédateur ne joue pas un rôle majeur dans les effets positifs avec une source de nourriture alternative. En effet, ce mécanisme naturellement pris en compte dans le modèle de Leslie-Gower ne l'est pas dans celui de Lotka-Volterra. Pourtant, dans les deux cas, l'effet unilatéral et bénéfique d'une source de nourriture alternative fixe sur la proie principale est possible. En fait, l'interférence du prédateur dans le modèle de Leslie-Gower semble être aussi négatif pour le taux de croissance du prédateur que sa mortalité naturelle dans le modèle de Lotka-Volterra. Par ailleurs, les deux jouent un rôle majeur : c'est le rapport entre ces deux mécanismes et les propriétés des ressources qui détermine l'apparition d'effets positifs indirects.

6.2 Introduction d'une proie dynamique dans le modèle de Lotka-Volterra modifié

L'introduction d'une proie dynamique dans un système proie-prédateur simple conduit toujours à des effets indirects positifs sur au moins une proie dans le modèle de Leslie-Gower. Nous allons dans cette section explorer l'influence de la distraction du prédateur et de son comportement alimentaire sur les effets indirects entre deux proies dynamiques représentées par un modèle de Lotka-Volterra avec une croissance logistique de celles-ci. Pour rappel, le modèle correspondant (2.15) décrit au Chapitre 2 et rappelé dans la section précédente, a pour seul équilibre stable caractérisé par la coexistence de la proie initiale N et du prédateur P :

$$E_N^* = (N^*, P_N^*) = \left(\frac{m}{a_N}, r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N} \right).$$

Dans le cadre de l'étude, nous ajoutons dans le modèle (2.15) une équation correspondante à la dynamique de la proie alternative A. Ainsi, lorsque la proie alternative A est introduite dans le modèle (2.15), le prédateur a alors une préférence $q \in [0, 1]$ pour la proie

initiale, et $(1-q)$ pour la proie alternative. Le système s'écrit alors :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\dfrac{N}{K_N}\right) - q\lambda_N NP, \\ \dot{A} &= r_A A\left(1-\dfrac{A}{K_A}\right) - (1-q)\lambda_A AP, \\ \dot{P} &= qa_N NP + (1-q)a_A AP - mP. \end{cases} \tag{6.9}$$

Nous explorerons ce modèle en deux temps : tout d'abord avec un prédateur dont le comportement alimentaire est fixe, puis avec un prédateur dont le comportement est adaptatif.

6.2.1 Préférence fixe

Equilibres du modèle

Si le prédateur adopte une préférence fixe, le modèle (6.9) a 7 équilibres caractérisés par : i) le prédateur absent et les proies soit absentes, soit à leur capacité limite $(E_f^0, E_f^1, E_f^2, E_f^3)$, ii) une seule proie absente et la coexistence de la proie présente et du prédateur (E_f^4, E_f^5), iii) la coexistence des trois populations (E_f^*) :

$$\begin{aligned} E_f^0 &= (0,0,0) \text{ est instable,} \\ E_f^1 &= (K_N,0,0) \text{ est instable,} \\ E_f^2 &= (0,K_A,0) \text{ est instable,} \\ E_f^3 &= (K_N,K_A,0) \text{ est stable si } m > qa_N K_N + (1-q)a_A K_A, \\ E_f^4 &= (N_f^4, A_f^4, P_f^4) = \left(\frac{m}{qa_N}, 0, r_N \frac{qa_N K_N - m}{q^2 a_N \lambda_N K_N}\right) \\ &\qquad\qquad \text{est stable si } m < qa_N K_N, \\ E_f^5 &= (N_f^5, A_f^5, P_f^5) = \left(0, \frac{m}{(1-q)a_A}, r_A \frac{(1-q)a_A K_A - m}{(1-q)^2 a_A \lambda_A K_A}\right) \\ &\qquad\qquad \text{est stable si } m < (1-q)a_A K_A, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} E_f^* &= (N_f^*, A_f^*, P_f^*) \\ &= \frac{1}{q^2 r_A a_N \lambda_N K_N + (1-q)^2 r_N a_A \lambda_A K_A} \times \\ &\qquad \Big(qr_A \lambda_N m K_N - (1-q) qr_A a_A \lambda_N K_A K_N + (1-q)^2 r_N a_A \lambda_A K_A K_N, \\ &\qquad\quad (1-q) r_N \lambda_A m K_A + q^2 r_A a_N K_A \lambda_N K_N - q(1-q) r_N a_N \lambda_A K_A K_N, \\ &\qquad\quad qr_A r_N a_N K_N + (1-q) r_A r_N a_A K_A - r_A r_N m \Big). \end{aligned}$$

Sous les trois conditions (6.10), (6.11) et (6.12), E_f^* est caractérisé par la coexistence des trois populations et est asymptotiquement stable :

$$\begin{aligned} N_f^* &> 0, \\ qr_A\lambda_N mK_N + (1-q)^2 r_N a_A \lambda_A K_A K_N &> (1-q)qr_A a_A \lambda_N K_A K_N, \\ \frac{r_N}{q\lambda_N} &> r_A \frac{(1-q)a_A K_A - m}{(1-q)^2 a_A \lambda_A K_A} = P_f^5. \end{aligned} \tag{6.10}$$

$$\begin{aligned} A_f^* &> 0, \\ (1-q)r_N\lambda_A mK_A + q^2 r_A a_N \lambda_N K_A K_N &> q(1-q)r_N a_N \lambda_A K_A K_N, \\ \frac{r_A}{(1-q)\lambda_A} &> r_N \frac{qa_N K_N - m}{q^2 a_N \lambda_N K_N} = P_f^4. \end{aligned} \tag{6.11}$$

$$\begin{aligned} P_f^* &> 0, \\ qr_A r_N a_N K_N + (1-q)r_A r_N a_A K_A &> r_A r_N m, \\ qa_N K_N + (1-q)a_A K_A &> m. \end{aligned} \tag{6.12}$$

Effets indirects entre les proies

En l'absence de A (symétriquement N),
- $\mathbf{m > \overline{C_N^*}}$, P s'éteint et N atteint K_N,
- $\mathbf{m < \overline{C_N^*}}$, N et P atteignent E_N^*.

En la présence des deux proies,
- $\mathbf{m > q\overline{C_N^*} + (1-q)\overline{C_A^*}}$: P s'éteint. N et A atteignent K_N et K_A, respectivement. Deux différents effets indirects sont possibles :
  - commensalisme si $m < \overline{C_N^*}$ et $m > \overline{C_A^*}$ (en l'absence de l'autre proie, N aurait atteint N^* et A aurait atteint K_A) ou si $m > \overline{C_N^*}$ et $m < \overline{C_A^*}$ (en l'absence de l'autre proie, N aurait atteint K_N et A aurait atteint A^*),
  - neutralité si $m > \overline{C_N^*}$ et $m > \overline{C_A^*}$ (chaque proie atteint sa capacité limite en l'absence de l'autre proie).

- $\mathbf{m < q\overline{C_N^*} + (1-q)\overline{C_A^*}}$:
  - **(6.10) ou (6.11) non satisfaite**. N ou A s'éteint, respectivement. Dans le premier cas, la condition n'est pas vérifiée si la proie N a un très faible taux de croissance et/ou si le prédateur a un fort taux d'attaque envers elle. Elle peut également être non satisfaite si en son absence, la proie A supporte un équilibre du prédateur très élevé. Sous ces caractéristiques, la proie N peut s'éteindre et la proie A bénéficie de son extinction car le prédateur continue à consacrer à court terme une part de son temps à rechercher N, avant de focaliser de nouveau son attention sur A à long terme. Dans le second cas, l'extinction de la proie A est observée pour des raisons symétriques. La prédation apparente lie alors les deux proies à court terme, avec d'un côté une proie pénalisée par la présence d'une

proie et qui s'éteint, et avec d'un autre côté une proie favorisée par la distraction du prédateur.

– **(6.10) et (6.11) satisfaites**. Les proies coexistent avec le prédateur. Le mutualisme apparent est observé quand $A_f^*(q) > A^*$ et $N_f^*(q) > N^*$, avec A^* le symétrique de N^* .

Ainsi, N a un effet indirect positif sur A si :

$$\begin{aligned} A_f^*(q) &> A^*, \\ \frac{(1-q)r_N\lambda_A m K_A + q^2 r_A a_N \lambda_N K_A K_N - q(1-q) r_N a_N \lambda_A K_A K_N}{q^2 r_A a_N \lambda_N K_N + (1-q)^2 r_N a_A \lambda_A K_A} &> \frac{m}{a_A}, \\ (1-q) r_N a_A \lambda_A K_A (a_N K_N - m) &< q r_A a_N \lambda_N K_N (a_A K_A - m). \end{aligned}$$

N^* et A^* sont positifs, donc $m < a_A K_A$ et $m < a_N K_N$:

$$\begin{aligned} \left(\frac{1}{q} - 1\right) r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N} &< r_A \frac{a_A K_A - m}{a_A \lambda_A K_A}, \\ \left(\frac{1}{q} - 1\right) P_N^* &< P_A^*. \end{aligned} \tag{6.13}$$

De la même manière, A a un effet indirect positif sur N si :

$$\left(\frac{1}{q} - 1\right) P_N^* > P_A^*. \tag{6.14}$$

Cependant, les deux inégalités ne peuvent pas être vérifiées simultanément : le mutualisme apparent est donc impossible entre les deux proies.

Le même raisonnement peut être mené avec $A_f^*(q) < A^*$ et $N_f^*(q) < N^*$: la compétition apparente est également impossible.

Cette absence de mutualisme et de compétition apparents peut être démontrée d'une autre manière également. En effet, pour tout q, à l'équilibre, l'expression $\dot{P} = 0$ nous donne $qa_N N_f^*(q) + (1-q)a_A A_f^*(q) = m$. Si $A_f^*(q) \leq A^*$ et $N_f^*(q) \leq N^*$ avec une des deux égalités strictes, nous pouvons écrire :

$$\begin{aligned} qa_N N_f^*(q) + (1-q)a_A A_f^*(q) &< qa_N N^* + (1-q)a_A A^*, \\ qa_N N_f^*(q) + (1-q)a_A A_f^*(q) &< qa_N \frac{m}{a_N} + (1-q)a_A \frac{m}{a_A}, \\ qa_N N_f^*(q) + (1-q)a_A A_f^*(q) &< m. \end{aligned}$$

Or, comme à l'équilibre, $qa_N N_f^*(q) + (1-q)a_A A_f^*(q) = m$, il y a contradiction. Si $q = 0$ ou $q = 1$, nous arrivons à la même contradiction. Nous pouvons mener le même raisonnement pour $A_f^*(q) \geq A^*$ et $N_f^*(q) \geq N^*$ et aboutir à la même contradiction. Le mutualisme, la compétition, l'amensalisme et le commensalisme apparents sont alors impossibles. Les

seules interactions possibles sont donc soit la prédation apparente, soit la neutralité. Entre autres, en fonction de la condition (6.13) ou (6.14) qui est satisfaite, en cas de prédation apparente, la proie qui bénéficie de la présence de l'autre est celle qui supporte le plus grand équilibre effectif du prédateur et pour qui le prédateur a une préférence faible. Dans ce cas, le prédateur tire profit de cette proie, même s'il n'en consomme que peu, ce qui lui permet d'augmenter sa pression de prédation sur l'autre proie.

Cependant, la distraction du prédateur peut contrebalancer le taux de croissance du prédateur pour certaines valeurs de q, et l'empêcher d'accroître sa pression sur la proie la plus profitable, ce qui ressort des conditions (6.10) et (6.11). Plus la préférence du prédateur est forte pour une proie, plus cette dernière sera pénalisée par le régime alimentaire du prédateur. En effet, le prédateur passe la majeure partie de son temps sur cette proie qui est soumise à une forte pression de prédation tandis que l'autre peut continuer à se développer sans craindre un accroissement de la pression sur elle. Enfin, si la contribution de chaque proie est très faible par rapport à la mortalité naturelle du prédateur (condition (6.12)), elles peuvent l'amener à l'extinction. Uniquement dans ce cas, si une proie permet l'existence du prédateur dans un régime pur, tandis que l'autre ne le permet pas, alors le commensalisme de cette dernière sur la première est possible.

6.2.2 Préférence adaptative

Le prédateur peut choisir une valeur de q qui maximise son taux de croissance, avec $q = \max_q \left(\frac{\dot{P}}{P}\right) = \max_q(qa_N N+(1-q)a_A A-m)$ et représente ainsi son comportement adaptatif. Cela revient à choisir une valeur de q qui maximise $C(q) = q(a_N N - a_A A) + a_A A - m$. De cette manière, trois types de régime alimentaire sont possibles, deux régimes purs avec $q = 0$ si $N < \frac{a_A A}{a_N}$ et $q = 1$ si $N > \frac{a_A A}{a_N}$, et un régime mixte avec $q \in [0,1]$ si $N = \frac{a_A A}{a_N}$. Deux modèles décrivent les dynamiques pures :

$$q=0 \Rightarrow \begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\frac{N}{K_N}\right), \\ \dot{A} &= r_A A\left(1-\frac{A}{K_A}\right) - \lambda_A AP, \\ \dot{P} &= a_A AP - mP. \end{cases} \qquad (6.15)$$

$$q=1 \Rightarrow \begin{cases} \dot{N} &= r_N N\left(1-\frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N NP, \\ \dot{N} &= r_A A\left(1-\frac{A}{K_A}\right), \\ \dot{P} &= a_N NP - mP. \end{cases} \qquad (6.16)$$

Modèle (6.15) : $N < \frac{a_A A}{a_N}$ $\Rightarrow$ $q = 0$ Le modèle (6.15) a six équilibres :

- $E_A^0 = (0,0,0)$ est instable,
- $E_A^1 = (0,K_A,0)$ est instable,
- $E_A^2 = (K_N,0,0)$ instable,
- $E_A^3 = (K_N,K_A,0)$ est stable si $m > \overline{C_A^*} = a_A K_A$,
- $E_A^4 = \left(0, \frac{m}{a_A}, r_A \frac{a_A K_A - m}{a_A \lambda_A K_A}\right)$ est instable,
- $E_A^* = \left(K_N, \frac{m}{a_A}, r_A \frac{a_A K_A - m}{a_A \lambda_A K_A}\right)$ est asymptotiquement stable si $m < \overline{C_A^*}$.

Modèle (6.16) : $N > \frac{a_A A}{a_N}$ $\Rightarrow$ $q = 1$ Le modèle (6.16) a six équilibres :

- $E_N^0 = (0, 0, 0)$ est instable,
- $E_N^1 = (K_N, 0, 0)$ est instable,
- $E_N^2 = (0, K_A, 0)$ est instable,
- $E_N^3 = (K_N, K_A, 0)$ est stable si $m > \overline{C_N^*} = a_N N$,
- $E_N^4 = \left(\frac{m}{a_A}, 0, r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N}\right)$ est instable,
- $E_N^* = \left(\frac{m}{a_N}, K_A, r_N \frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N}\right)$ est asymptotiquement stable si $m < \overline{C_N^*}$.

Modèle (6.9) avec $q = \max_q\left(\frac{\dot{P}}{P}\right)$: $N = \frac{a_A A}{a_N}$ $\Rightarrow$ $q \in [0, 1]$ Le système est discontinu en $N = \dfrac{a_A A}{a_N}$ et son comportement est étudié à l'aide de la méthode de Filippov. Soient $\vec{f_0}$ et $\vec{f_1}$ les champs de vecteurs donnés par (6.15) et (6.16), dans les régions S_0 où $q = 0$ et S_1 où $q = 1$, respectivement. Soit S_σ la surface de switching définie par $N = \frac{a_A A}{a_N}$. La normale à cet hyperplan, orientée dans le sens des N croissants, est :

$$\vec{n} = \begin{pmatrix} 1 \\ -\dfrac{a_A}{a_N} \\ 0 \end{pmatrix}. \tag{6.17}$$

La surface de switching S_σ est attractive et on peut observer un sliding mode attractif si $\langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle > 0$ et $\langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle < 0$:

$$\begin{aligned} \langle \vec{f_0}, \vec{n} \rangle &> 0, \\ 0 &< r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \frac{a_A}{a_N}\left[r_A \frac{a_N N}{a_A}\left(1 - \frac{a_N N}{a_A K_A}\right) - \lambda_A \frac{a_N N}{a_A} P\right], \\ 0 &< r_N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - r_A \left(1 - \frac{a_N N}{a_A K_A}\right) + \lambda_A P, \\ P &> -\frac{1}{\lambda_A}\left(r_N - r_A - \frac{N}{K_N}\left(r_N - \frac{a_N K_N}{a_A K_A} r_A\right)\right). \end{aligned} \tag{6.18}$$

$$\begin{aligned} \langle \vec{f_1}, \vec{n} \rangle &< 0, \\ 0 &> r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N N P - \frac{a_A}{a_N}\left[r_A \frac{a_N N}{a_A}\left(1 - \frac{a_N N}{a_A K_A}\right)\right], \\ 0 &> r_N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - \lambda_N P - r_A \left(1 - \frac{a_N N}{a_A K_A}\right), \\ P &> \frac{1}{\lambda_N}\left(r_N - r_A - \frac{N}{K_N}\left(r_N - \frac{a_N K_N}{a_A K_A} r_A\right)\right). \end{aligned} \tag{6.19}$$

Par ailleurs, sur $\mathcal{S}$, la zone de sliding mode, avec $N = \frac{a_A A}{a_N}$, la valeur q^* qui impose

l'invariance de la surface de switching est :

$$q^* = \frac{r_N - r_A - \frac{N}{K_N}\left(r_N - r_A\frac{a_N K_N}{a_A K_A}\right) + \lambda_A P}{P(\lambda_A + \lambda_N)}. \tag{6.20}$$

q^* peut donc varier en fonction de N, de P et des paramètres du modèle sur $\mathcal{S}$ pour vérifier l'égalité $N = \frac{a_A A}{a_N}$. De plus, on peut vérifier que $q^* \in [0,1]$ sur $\mathcal{S}$ car la condition (6.18) impose que $q > 0$, et le couplage des conditions (6.18) et (6.19) impose que $q < 1$.

Il est intéressant de noter que la dynamique de P sur la zone de switching est indépendante de q :

$$\dot{P} = a_N NP - mP = a_A AP - mP.$$

De plus, nous pouvons introduire la valeur q^*, qui maintient l'invariance de la surface de switching et qui force le sliding mode, dans la dynamique de N décrite par le modèle (6.9). Le système proie-prédateur devient alors sur la zone de sliding mode :

$$\begin{cases} \dot{N} = N\left(\frac{r_N\lambda_A + r_A\lambda_N}{\lambda_A + \lambda_N}\right)\left(1 - \frac{N}{\frac{a_A K_A K_N (r_A\lambda_N + r_N\lambda_A)}{r_A a_N \lambda_N K_N + r_N a_A \lambda_A K_A}}\right) - \lambda_N NP\frac{\lambda_A}{\lambda_A + \lambda_N}, \\ \dot{P} = a_N NP - mP. \end{cases} \tag{6.21}$$

Ce système possède trois équilibres : i) toutes les espèces sont absentes $\left(E_\sigma^0 = (0,0)\right)$, ii) P est absent $\left(E_\sigma^1 = \left(\frac{a_A K_A K_N (r_A\lambda_N + r_N\lambda_A)}{r_A a_N \lambda_N K_N + r_N a_A \lambda_A K_A}, 0\right)\right)$, iii) N et P coexistent (E_σ^*), avec

$$E_\sigma^* = (N_\sigma^*, P_\sigma^*) = \left(\frac{m}{a_N}, r_N\frac{a_N K_N - m}{a_N \lambda_N K_N} + r_A\frac{a_A K_A - m}{a_A \lambda_A K_A}\right). \tag{6.22}$$

Nous pouvons immédiatement constater que $N_\sigma^* = N^*$ et que $P_\sigma^* = P_N^* + P_A^*$.

Si le prédateur adopte un régime mixte, les proies ne sont pas du tout influencées par son partage du temps entre chacune d'entre elles. La distraction du prédateur n'est pas non plus détrimentale pour lui puisqu'en adoptant un régime mixte, il continue à les consommer à un taux maximal : les deux proies participent donc pleinement à son taux de croissance. Par ailleurs, il adopte toujours ce régime à long terme, sauf en l'absence d'une proie.

Effets indirects sur les proies

En l'absence d'une des proies,

$\mathbf{m} > \overline{\mathbf{C_A^*}} \Rightarrow A$ atteint K_A. $\quad$ $\mathbf{m} > \overline{\mathbf{C_N^*}} \Rightarrow N$ atteint K_N.

$\mathbf{m} < \overline{\mathbf{C_A^*}} \Rightarrow A$ atteint $\frac{m}{a_A}$. $\quad$ $\mathbf{m} < \overline{\mathbf{C_N^*}} \Rightarrow N$ atteint $\frac{m}{a_N}$.

En la présence des deux proies,

- $\mathbf{m} > \overline{\mathbf{C_A^*}}$ **et** $\mathbf{m} > \overline{\mathbf{C_N^*}}$: P s'éteint, A et N atteignent K_A et K_N, respectivement. Aucun effet indirect n'est possible.
- $\mathbf{m} < \overline{\mathbf{C_A^*}}$ **et** $\mathbf{m} > \overline{\mathbf{C_N^*}}$:

  - E^*_σ existe : A et N atteignent $\frac{m}{a_A}$ et $\frac{m}{a_N}$, respectivement. N n'a aucun effet sur A et A a un effet négatif sur N : l'amensalisme de A sur N est possible.
  - E^*_σ est négatif : P s'éteint, A et N atteignent K_A et K_N, respectivement. A n'a aucun effet sur N et N a un effet positif sur A : le commensalisme de N sur A est possible.
- $\mathbf{m > \overline{C^*_A}}$ **et** $\mathbf{m < \overline{C^*_N}}$: les résultats symétriques au cas précédent sont observés.
- $\mathbf{m < \overline{C^*_A}}$ **et** $\mathbf{m < \overline{C^*_N}}$: N, A et P atteignent E^*_σ. Aucun effet indirect n'est possible entre les proies.

Finalement, les effets indirects entre proies sont variés, neutres ou unilatéraux. Ils n'incluent jamais de compétition ou de mutualisme apparents. Le prédateur maximise toujours sa densité en consommant ses deux proies si elles sont présentes dans son environnement. Cependant, si les deux proies ont de faibles contributions et ne permettent pas la survie du prédateur, alors P peut s'éteindre car P^*_σ devient négatif : les deux proies atteignent alors leur capacité limite.

6.2.3 Discussion

Dans le modèle de Lotka-Volterra, l'introduction d'une proie dynamique dans un système proie-prédateur simple ne permet pas l'occurrence d'effets indirects positifs, ni d'effets indirects symétriques en général. Contrairement à ce que nous aurions pu nous attendre, ni la distraction du prédateur ni son comportement n'influencent l'occurrence d'effets indirects positifs réciproques. En effet, ces mécanismes jouent un rôle uniquement dans certains cas lorsque le prédateur a une préférence fixe : selon la pondération de sa préférence, il peut déséquilibrer sa pression de prédation et pénaliser voir éteindre une proie tandis que l'autre reste sous l'impact d'une faible pression de prédation. La pression de prédation s'équilibre entre la réponse numérique et la réponse fonctionnelle. Le prédateur tire ainsi profit des deux proies à un taux maximal, augmentant sa densité tout en équilibrant sa pression de prédation entre les proies qui restent à une même densité à l'équilibre en la présence ou l'absence de l'autre proie. Néanmoins, ces observations sont correctes uniquement si les proies permettent la survie du prédateur. Dans le cas contraire, les proies échappent alors à sa pression de prédation puisque le prédateur s'éteint.

6.2.4 Comparaison de formalisme

Les résultats obtenus dans cette section contrastent avec ceux obtenus lorsque le même système et les mêmes mécanismes sont décrits à l'aide du modèle de Leslie-Gower. Cette différence met en évidence un mécanisme inclus dans le modèle de Leslie-Gower et qui n'est pas représenté dans le modèle de Lotka-Volterra étudié : la densité-dépendance négative du prédateur.

En effet, dans le modèle de Leslie-Gower, le taux de croissance du prédateur est toujours pénalisé par la densité-dépendance négative du prédateur. Plus la densité de prédateurs est importante, moins la consommation des proies se traduit par une augmentation du taux de

croissance. Cela réduit alors l'augmentation marginale de la pression de prédation sur les proies et permet l'apparition d'effets indirects positifs sur au moins une proie, quel que soit le comportement alimentaire du prédateur. A l'opposé, dans le modèle de Lotka-Volterra et dans le cas adaptatif, le prédateur peut tirer au maximum profit de ses deux proies et de voir son taux de croissance croître avec sa consommation, sans pour autant pénaliser une proie plus que l'autre dans la majorité des situations.

Par ailleurs, nous avons étudié le modèle de Lotka-Volterra (6.9) en y intégrant un terme d'interférence du prédateur $-P^2$ dans la dynamique du prédateur $\dot{P}$. Le détail de l'analyse de notre modèle est retranscrit dans l'Annexe 4. Notre modèle diffère cependant du modèle d'Abrams and Matsuda (1996) par plusieurs points. Tout d'abord, nous avons considéré un compromis linéaire entre q et $1-q$, ce qui permet de considérer à la fois les régimes purs que le prédateur peut adopter, et ses régimes mixtes. Au contraire, Abrams and Matsuda (1996) prennent en compte un compris flexible qui peut, sous certaines hypothèses, s'approcher de notre compromis linéaire tout en restant principalement concave entre q et $1-q$. Ce compromis conduit alors à négliger tout régime pur, et à se focaliser sur les régimes mixtes uniquement. De plus, nous avons démontré la stabilité de chaque équilibre étudié dans notre système, ce qu'ont négligé Abrams and Matsuda (1996). Ils ont en effet considéré que leur système était à l'équilibre sans s'intéresser à sa stabilité. De ce fait, leurs résultats peuvent perdre leur pertinence lorsque le système est à un équilibre instable. En effet, en nous appuyant sur la définition des effets indirects par Holt (1977), nous avons comparé les équilibres atteints par les proies en la présence ou en l'absence d'une autre proie. Hors, cette comparaison n'a de sens que si les équilibres sont stables, ce qui contribue à renforcer la pertinence des effets indirects identifiés dans notre étude.

L'introduction d'une proie alternative dans le modèle de Lotka-Volterra conduit par ailleurs à retrouver les mêmes résultats que ceux obtenus avec un modèle de Leslie-Gower. En particulier, quel que soit le comportement du prédateur, le mutualisme entre les deux proies est possible. En outre, dans le cas flexible, les proies peuvent expérimenter de la prédation apparente pour certaines valeurs de q et, dans le cas adaptatif, les proies ne sont jamais pénalisées par la présence d'une autre. Les deux modèles ne diffèrent finalement que par la potentielle extinction du prédateur dans le modèle de Lotka-Volterra, qui conduit à favoriser les deux proies, tandis qu'elle est impossible dans le modèle de Leslie-Gower. En effet, tant dans le modèle de Lotka-Volterra, la consommation des proies peut être insuffisante pour compenser la mortalité naturelle du prédateur, tandis que le modèle de Leslie-Gower écarte ce cas par la définition d'une capacité limite du prédateur strictement positive. D'un côté, ces résultats identiques confortent l'importance de la densité-dépendance du prédateur dans l'apparition d'effets indirects positifs réciproques ou opposés entre les proies puisque cette hypothèse permet de les identifier dans le modèle de Lotka-Volterra. D'un autre côté, ces résultats identiques confortent également notre choix du modèle de Leslie-Gower qui, tout en aboutissant aux mêmes conclusions que ceux du modèle de Lotka-Volterra, nous a permis de mener une étude claire et compréhensible, notamment à travers l'identification plus simple de l'effet des différents mécanismes liés à la prédation, et à travers l'exploitation simple des expressions analytiques des équilibres

du système.

En particulier, nous avons pu définir de manière claire les effets indirects entre les proies à l'aide d'entités aisément interprétables, que ce soit dans le modèle de Leslie-Gower ou dans le modèle de Lotka-Volterra : les *équilibres effectifs* et *équilibres idéaux* du prédateur supportés par les proies. Dans le Chapitre (3), nous avons présenté les règles du R^* et du P^* définies par Tilman (1990) et Holt et al. (1994), réciproquement. Ces règles sont liées à l'identification d'effets indirects entre deux espèces d'un même niveau trophique par l'intermédiaire d'une espèce à un niveau trophique supérieur ou inférieur. Tout particulièrement, elles s'appliquent aux effets indirects qui conduisent à l'extinction d'une espèce. En effet, les règles du R^* et du P^* permettent de définir quelles espèces d'un même niveau trophique peuvent survivre en exploitant au mieux les ressources - dans la première règle, ou en supportant l'équilibre de prédateurs le plus élevé - dans la seconde. Cependant, ces règles ne peuvent pas être universellement exploitées : par exemple, la règle du P^* s'appuie uniquement sur la compétition apparente et ne permet pas d'identifier des effets positifs entre les proies. De plus, cette règle ne s'applique pas aux systèmes dans lesquels l'influence du prédateur est représentée, à travers sa distraction ou son interférence par exemple. Dans ce sens, notre étude constitue un apport solide à ces différentes règles. D'un côté, les entités définies dans cette thèse complètent l'étude des effets indirects entre deux proies à travers l'utilisation de P^*, sans pour autant qu'il y ait nécessairement d'effets négatifs réciproques entre elles ou d'extinction de l'une d'entre elles. D'un autre côté, elles élargissent le champ d'applications des P^* à un ensemble de modèles de structure différente, mais également à un ensemble de mécanismes différents tels que la préférence du prédateur, et la densité-dépendance de ce dernier, là où la règle du P^* définie par Holt et al. (1994) ne pouvait être exploitée, puisqu'elle ne s'applique uniquement qu'à des modèles très simples de type Lotka-Volterra (cf. modèle (3.6)). Le calcul des P^* dans le cadre de notre étude ouvre ainsi la porte à l'exploitation de telles entités pour généraliser l'identification des effets indirects dans des modèles de proies-prédateur de forme différente, ou couplant différents mécanismes liés à un prédateur commun. De cette manière, la compréhension de l'occurrence de tels effets entre les proies pourrait s'en retrouver facilitée et plus claire. Dans le cadre expérimental qui s'appuie notamment sur les équilibres entre les espèces pour détecter les interactions au sein de systèmes biologiques, ces entités pourraient finalement constituer des indicateurs fiables des effets indirects entre les proies.

L'étude menée dans ce chapitre a montré l'importance du formalisme mathématique dans la détection des effets indirects. Dans la première étude, l'introduction d'une source fixe de nourriture alternative donne des résultats similaires quel que soit le modèle étudié, à savoir des effets indirects positifs de la source fixe sur la proie principale qui sont renforcés par le comportement adaptatif du prédateur. Dans la seconde étude, au contraire, les résultats obtenus lorsqu'une proie dynamique est introduite dans le système proie-prédateur sont totalement différents, avec l'occurrence de mutualisme apparent dans l'étude menée avec un modèle de Leslie-Gower, ce qui n'est pas le cas dans l'étude menée avec un modèle

de Lotka-Volterra qui produit au mieux des effets neutres.

La première étude peut amener à mettre en question le rôle de la densité-dépendance négative du prédateur dans l'apparition des effets indirects positifs au vu des résultats obtenus. Cependant, ce constat est rendu caduque par la seconde étude qui démontre que sans ce mécanisme, le mutualisme apparent n'existe pas. Cette différence repose en partie sur la réciprocité des effets qui est testée dans la seconde étude : le taux de croissance du prédateur doit être davantage pénalisé pour que la pression de prédation soit réduite sur deux proies plutôt qu'une seule. Une manière de pénaliser le taux de croissance, en complément de la distraction et du comportement alimentaire du prédateur, est de prendre en compte la densité dépendance négative du prédateur, ce qui conforte donc bien les études d'Abrams (1987*a*) et d'Abrams and Matsuda (1996). Ainsi, notre étude montre que l'occurrence du mutualisme apparent nécessite la prise en compte d'un ensemble de plusieurs mécanismes pénalisant le taux de croissance du prédateur et que nous avons pu intégrer naturellement dans le modèle de Leslie-Gower. La similarité entre les résultats du modèle de Leslie-Gower et ceux du modèle de Lotka-Volterra avec un terme supplémentaire de densité-dépendance du prédateur confortent cette idée, permettant par la même occasion de définir en tout généralité pour les modèles avec une densité-dépendance et une préférence du prédateur les *équilibres effectifs* et *idéaux* qui contribuent à l'identification des effets indirects positifs entre les proies.

Cependant, dans la littérature, un très faible nombre de modèles a conduit à l'identification d'effets indirects positifs entre les proies par l'intermédiaire de leur prédateur. Dans la section qui suit, nous parcourrons un certain nombre d'études qui ont identifié les effets indirects principalement avec des modèles de type Lotka-Volterra et qui ont notamment pris en compte les mécanismes exploités dans notre travail. Nous mettrons principalement l'accent sur les hypothèses prises dans ces différentes études.

6.3 Occurrence des effets indirects positifs : l'impact des hypothèses

Depuis les travaux pionniers de Holt (1977), les théoriciens se sont intéressés aux mécanismes qui pouvaient influencer les interactions indirectes entre les proies à travers leur prédateur commun. Bien que le comportement du prédateur soit connu pour être souvent flexible dans la nature, et pour dépendre principalement des densités des populations du système biologique considéré (Bolker et al., 2003), l'influence du comportement alimentaire du prédateur sur ses proies n'a été explorée qu'à partir des années 80. A partir de cette période, de nombreux modèles ont été développés pour prendre en compte des notions telles que le switching (Murdoch, 1969; Murdoch and Oaten, 1975) et le choix de régime optimal du prédateur (MacArthur and Pianka, 1966; Charnov, 1976*a*). Dans ce qui suit, nous ferons un rappel des différents travaux qui ont été menés sur ces paradigmes décrivant le comportement du prédateur. Tout d'abord, nous ferons un bilan de deux types de représentations du comportement du prédateur : les modèles de régime optimal, qui sont les plus répandus, et les modèles de patches. Nous répertorierons particulièrement les effets

indirects identifiés entre les proies dans ces modèles. Enfin, nous complèterons notre bilan par une critique des modèles de comportement dynamique ou instantané.

6.3.1 Modèle de régime optimal

A l'origine, Murdoch (1969) définit le switching comme la distribution de l'attaque des prédateurs entre les différentes proies de leur environnement, en fonction de leur fréquence. Le prédateur peut ainsi consacrer une fraction disproportionnée de son attaque à la proie la plus abondante de son environnement, et négliger les autres. Si la fréquence des proies change, le prédateur modifie alors son régime pour se concentrer sur la proie alternative qui est la plus abondante. Dans ce sens, le comportement adaptatif du prédateur a souvent été interprété comme une modification des préférences du prédateur pour ses proies (Murdoch and Oaten, 1975).

Dans ce cadre, le switching a principalement été étudié dans des modèles basés sur le principe de régime optimal du prédateur (Charnov, 1976*a*; Abrams, 2010*a*). En effet, la manière la plus courante de décrire le comportement adaptatif du prédateur a été d'assumer un compromis entre les taux d'attaque du prédateur pour ses proies, et d'adopter une règle "zero-one" (Stephens and Krebs, 1986) : le prédateur consomme toujours la proie la plus profitable quelle que soit sa densité ($q = 1$ à tout instant), et inclut dans son régime une proie alternative seulement si elle devient suffisamment profitable et atteint une densité limite, qui définit la zone de switching. Dans cette situation, le compromis se fait au niveau de cette zone et a souvent été représenté par une fonction en escaliers (Colombo and Krivan, 1993). Le prédateur a alors des probabilités différentes d'attaquer la proie alternative, et non plus une préférence pour elle. Entre autres, il fait face à un environnement homogène, ce qui définit un environnement "fine-grained" (van Baalen et al., 2001).

En adoptant de telles hypothèses, Krivan (1996) a exploré le régime optimal du prédateur dans un modèle de type Lotka-Volterra, tiré de Fryxell and Lundberg (1994), qui a été un de ses premiers travaux sur le comportement adaptatif du prédateur :

$$\begin{cases} \dot{N} &= f_N(N,A)N - \dfrac{q_N\lambda_N NP}{1+q_N h_N\lambda_N N + q_A h_A\lambda_A A}, \\ \dot{A} &= f_A(N,A)A - \dfrac{q_A\lambda_A AP}{1+q_N h_N\lambda_N N + q_A h_A\lambda_A A}, \\ \dot{P} &= \dfrac{q_N a_N h_N\lambda_N NP + q_A a_A h_A\lambda_A AP}{1+q_N h_N\lambda_N N + q_A h_A\lambda_A A} - mP, \end{cases} \tag{6.23}$$

avec les mêmes notations utilisées au cours de notre étude, et avec q_N et q_A les probabilités d'attaque des proies N et A par le prédateur, respectivement ($q_N = 1$ et $q_A \in [0,1]$).

Dans son étude, Krivan (1996) a tout d'abord montré l'existence de différentes dynamiques dans différentes régions, dues à la probabilité du prédateur d'attaquer ou non la proie alternative selon sa densité (*i.e.* avec $q_N = 1$ et $q_A = 0$ - A exclue du régime, ou $q_A = 1$ - A incluse dans le régime). En particulier, il a mis en évidence l'apparition de probabilité variable d'attaque de la proie alternative lorsque les deux proies sont de même qualité, c'est-à-dire lorsque leurs dynamiques sont sur la zone de switching (*i.e.* avec

$q_N = 1$ et $q_A \in (0, 1)$ - A partiellement incluse dans le régime). Krivan (1996) n'a pas pu étudier la stabilité locale du système sur cette zone, tel que nous avons pu le faire avec le modèle de Leslie-Gower, en raison de la complexité de l'analyse mathématique. Néanmoins, numériquement, il a montré que le comportement adaptatif du prédateur conduisait à la persistance du système avec l'apparition de dynamiques périodiques. En effet, ce comportement réduit les amplitudes des dynamiques cycliques du modèle, comparé au cas où le prédateur n'adapte pas son régime alimentaire.

Krivan (1996) a mené de nombreux travaux avec ses collaborateurs à partir du modèle (6.23), notamment en confirmant les effets sur les amplitudes des dynamiques cycliques et sur les résultats de persistance de modèles de type Lotka-Volterra (Krivan, 1997*a*; Boukal and Krivan, 1999) et en élargissant le modèle en prenant en compte la prédation intraguilde (Krivan, 2000), les interactions hôtes-parasitoïdes (Krivan, 1997*b*), le statut des proies (*i.e.* libres ou captives) (Krivan and Vrkoc, 2004), l'omniscience globale ou locale du prédateur (Berec and Krivan, 2000), la dynamique du switching (van Baalen et al., 2001), la stabilité évolutionnaire des prédateurs (Krivan and Cressman, 2009; Cressman and Krivan, 2010), l'adaptation des proies (Krivan, 2007) ou encore l'impact de cascades tri-trophiques (Krivan and Schmitz, 2004; Schmitz et al., 2004; Krivan and Diehl, 2005). En parallèle, il s'est intéressé à l'influence du comportement adaptatif sur les effets indirects entre les proies.

Par exemple, Krivan and Sikder (1999) ont comparé trois comportements différents du prédateur à partir du modèle de régime optimal développé par Krivan (1996) : soit le prédateur est spécialiste et ne consomme que la proie la plus profitable ($q_N = 1$, $q_A = 0$), soit le prédateur est généraliste et consomme ses deux proies ($q_N = 1$, $q_A = 1$), soit le prédateur adapte son comportement ($q_N = 1$, $q_A \in [0, 1]$). Si le comportement adaptatif du prédateur renforce la persistance du système par rapport à un comportement généraliste, il permet également de relâcher la pression de prédation sur la proie alternative à court terme et de permettre l'apparition de commensalisme apparent. En effet, si le prédateur est généraliste, les deux proies sont toujours en compétition apparente car toutes deux favorisent le taux de croissance du prédateur, ce qui peut notamment conduire à l'extinction de la proie alternative. Au contraire, si le prédateur est adaptatif, il peut, de manière cyclique, exclure la proie alternative de son régime alimentaire lorsqu'elle n'est pas assez profitable : elle bénéficie alors indirectement de la présence de l'autre proie et peut retrouver une croissance sans prédation avant d'être de nouveau incluse dans le régime du prédateur. Krivan and Sikder (1999) ont ainsi suggéré que le comportement adaptatif du prédateur permettait de maintenir une biodiversité importante. Krivan and Eisner (2003) ont confirmé cette conclusion à l'aide d'une comparaison de modèles de régime optimal avec une croissance exponentielle ou logistique des proies et avec un prédateur dont le comportement est inflexible ($q_N = 1$, $q_A = 1$), ou dont le comportement est adaptatif ($q_N = 1$, $q_A \in [0, 1]$).

Ces différents travaux ont finalement conforté l'influence positive de l'adaptation du comportement du prédateur sur les proies, corroborant en particulier les études de Abrams (1987*a*) et de Holt and Kotler (1987), complétées également par les travaux de Abrams et al. (1993), de Fryxell and Lundberg (1994) ou encore de van Baalen et al. (2001). Cependant,

dans les modèles basés sur le régime optimal, l'apparition d'effets indirects positifs est toujours unilatérale et à court terme. Ce résultat est une conséquence de la construction du modèle qui exclut l'effet de distraction du prédateur : la proie la plus profitable est toujours soumise à une pression de prédation renforcée *via* la compétition apparente par la proie alternative lorsqu'elle est intégrée dans le régime du prédateur et, de ce fait, ne bénéficie jamais d'une quelconque distraction du prédateur. A l'opposé, la proie alternative peut s'affranchir de la prédation si elle devient de faible qualité car le prédateur tire alors un meilleur profit en consommant uniquement la proie principale.

6.3.2 Modèle de patches

Alors que dans les modèles de régime optimal, les proies sont distribuées de manière homogène, ce qui est représenté par un environnement "fine-grained", il est courant que les proies soient réparties de manière hétérogène, ce qui est le cas dans un environnement "coarse-grained" caractérisé par la ségrégation des proies qui occupent alors différents habitats. Cette situation peut être représentée par un modèle de patches (Stephens and Krebs, 1986) et peut conduire à une "distribution idéale libre", ou ideal free distribution, des prédateurs (Fretwell and Lucas, 1970). En effet, les prédateurs peuvent choisir individuellement d'aller sur tel ou tel patch mais aucun individu n'est plus favorisé qu'un autre en changeant sa stratégie de recherche des proies (Rosenzweig, 1981). Ce type de représentation du comportement du prédateur se rapproche ainsi de la définition originale du switching (Murdoch, 1969) et s'appuie sur un apprentissage des conditions de l'environnement (Staddon, 1983), en particulier sur les densités des proies et sur le profit que les prédateurs peuvent en retirer (van Baalen and Sabelis, 1999). Dans ce cadre, la population de prédateur peut s'agréger entièrement sur l'habitat qui lui sera le plus profitable (Hassell and May, 1973; Cook and Hubbard, 1977; Hubbard and Cook, 1978; Holt, 1987; Sih, 1998).

Holt and Kotler (1987) ont été parmi les premiers à mettre en évidence le mutualisme apparent à court terme entre des proies sous l'influence de la distraction de leur prédateur commun qui, en adaptant son comportement entre deux patches différents, réduit le temps consacré à rencontrer et consommer un type précis de proies. Entre autres, Holt and Kotler (1987) ont montré que la sélection de la proie la plus profitable par le prédateur pouvait constituer un refuge implicite pour une proie alternative de plus faible qualité. Cependant, ces effets bénéfiques n'ont été démontrés qu'à court terme. Par la suite, comme nous l'avons explicité dans le Chapitre 3, Abrams and Matsuda (1996) ont montré que les proies peuvent expérimenter du mutualisme apparent à long terme si leur prédateur est densité-dépendant et adaptatif dans un environnement "coarse-grained".

Parallèlement à ses travaux sur les modèles de régime optimal, Krivan (1997*a*) a également adopté ce formalisme dans certaines de ces études. Ainsi il a décrit un simple modèle de Lotka-Volterra, à partir duquel il a considéré trois agrégations différentes de prédateurs adaptatifs, soit dans un habitat occupé par une proie principale N ($q_N = 1$, $q_A = 0$), soit dans un habitat occupé par une proie alternative A ($q_N = 0$, $q_A = 1$), soit de manière indéterminée si les proies sont tout autant profitables au prédateur ($q_N \in [0, 1]$, $q_A \in [0, 1]$, $q_N + q_A = 1$). Son étude a démontré que, tout comme lorsque le comportement du préda-

teur est décrit par un régime optimal, son comportement adaptatif favorise la persistance du système. En complément, si les dynamiques des proies et du prédateur sont instables lorsque le prédateur est inflexible, Boukal and Krivan (1999) ont montré qu'un tel comportement adaptatif du prédateur permet l'apparition d'équilibres alternatifs sur la zone de switching qui stabilisent les dynamiques instables ou non-persistantes, ce qui a également été confirmé par l'étude de Krivan and Schmitz (2003).

De plus, van Baalen et al. (2001) ont étudié un modèle de Lotka-Volterra avec une réponse fonctionnelle Holling de type II et comparé les cas où le prédateur adapte son comportement en suivant la théorie du régime optimal, dans un environnement "fine-grained", ou en suivant le modèle de patches, dans un environnement "coarse-grained". van Baalen et al. (2001) ont montré que la persistance du système était favorisée par un prédateur partageant son temps entre deux habitats distincts. Par contre, dans les deux cas, le comportement adaptatif du prédateur induit l'apparition de cycles limites qui amènent le prédateur à inclure ou non la proie alternative dans son régime de manière cyclique. De ce fait, les deux types de comportement adaptatif du prédateur impliquent des effets indirects positifs unilatéraux à court terme sur la proie la moins profitable en l'excluant cycliquement du régime alimentaire, tempérant ainsi la compétition apparente.

Krivan (2010) et Berec et al. (2010) ont récemment comparé et fait un bilan des effets des modèles de régime optimal et des modèles de patches. En particulier, ils ont relevé que le modèle de patches favorise la coexistence des populations par rapport au modèle de régime optimal, particulièrement parce que le premier tend à plus tempérer la compétition apparente que le second. Cette constatation est clairement induite par les hypothèses des modèles. En effet, dans un modèle de patches, quand la préférence du prédateur pour une proie augmente, elle diminue pour l'autre, tempérant directement la compétition apparente entre les proies. Nous avons par ailleurs montré que couplé à une densité-dépendance du prédateur, ce type de modèle pouvait mener à du mutualisme apparent à long terme, confirmant les résultats de Abrams and Matsuda (1996). Au contraire, la proie la plus profitable est toujours attaquée dans le modèle de régime optimal, ce qui ne tempère jamais complètement la compétition apparente.

De ce fait, la description d'un système biologique par ces deux paradigmes implique tout d'abord la prise en compte d'un comportement adaptatif différent du prédateur, et ensuite d'un impact différent sur les systèmes étudiés et sur les interactions entre les populations. Selon le modèle utilisé, le régime du prédateur ne sera pas le même, permettant ou non le développement de certaines populations, augmentant ou diminuant leur densité. A ce sujet, Krivan (2010) a relevé que le modèle de régime optimal sous-entend que plusieurs différentes populations de proies sont uniformément réparties dans l'environnement. Or, dans la nature, les populations peuvent s'éteindre, envahir un environnement et connaître alors une ségrégation spatiale, notamment en raison de compétitions inter- et intra-spécifique.

Pour ces raisons, et en concordance avec la définition de Murdoch (1969) et aux observations empiriques dans la nature (Tinbergen, 1960), nous avons choisi de représenter notre système multi-proies–prédateur avec un modèle de patches. L'intégration de ce paradigme

dans un modèle a été facilité par l'utilisation du modèle de Leslie Gower, dont l'exploration analytique est plus aisée que celle des modèles de type Lotka-Volterra. D'ailleurs, les travaux décrits dans les deux sous-sections précédentes s'appuient essentiellement sur des simulations, ce qui n'est pas le cas de notre travail. Cependant, nous avons choisi également de considérer instantané le changement de comportement du prédateur, tout comme l'avait fait Krivan (1996). Nous avons par ailleurs justifié notre choix au Chapitre 5. Or, de nombreuses études récentes ont remis en cause l'instantanéité d'un changement du comportement (Abrams, 2010*b*). Pour conclure sur le volet de modélisation de cette thèse, nous parcourrons succinctement quelques-unes de ces études et leur impact sur les effets indirects entre les proies.

6.3.3 Changement du comportement dynamique

La majorité des études présentées en 6.3.1 et 6.3.2 ont considéré que le changement de comportement du prédateur était instantané et l'ont représenté par une fonction en escaliers, prenant par exemple pour valeurs 0 à droite et 1 à gauche de la zone de switching, lorsqu'une proie est exclue ou incluse dans un régime alimentaire (Colombo and Krivan, 1993; Krivan, 1996, 1997*b*, 1998; Krivan and Sikder, 1999; Krivan and Eisner, 2003, 2006). Pour plus de robustesse, Fryxell and Lundberg (1994), van Baalen et al. (2001), Abrams and Matsuda (2003) ou encore Krivan and Eisner (2003) ont plutôt modélisé un changement graduel du comportement du prédateur à l'aide d'une sigmoïde de la forme :

$$p(N) = \frac{N_\sigma^\mu}{N^\mu + N_\sigma^\mu}, \tag{6.24}$$

qui représente la probabilité de consommer la proie alternative, en fonction de la densité de la proie principale N, de la limite de switching N_σ et de μ, la largeur de l'intervalle du switching. Cette fonction permet entre autres de prendre en compte les erreurs que peuvent faire le prédateur en évaluant les conditions de son environnement. Cette fonction a par exemple montré son rôle important dans la persistance et la coexistence des populations dans un environnement "fine-grained" en permettant l'apparition de cycles limites (van Baalen et al., 2001).

En fait, de nombreuses études empiriques ont suggéré que le switching n'était pas un processus instantané, en partie parce que le prédateur a besoin de temps pour connaitre son environnement et ainsi répondre au mieux à l'abondance de ses proies (Tinbergen, 1960; Staddon, 1983; Bergelson, 1985). De ce fait, le changement de comportement nécessite un délai pour détecter une modification de l'environnement, et devenir familier avec un nouvel environnement. Pour cette raison, la représentation d'un changement de comportement *via* une fonction sigmoïde n'est pas complètement satisfaisante car elle consiste également à un changement instantané.

Les variations dynamiques du comportement ont alors été analysées dans un certain nombre d'études (Abrams, 1999; Abrams and Matsuda, 2003; Ma et al., 2003; Abrams and Matsuda, 2004; Abrams, 2005, 2010*a*,*b*). En général, le modèle dynamique du comportement suppose que la variable de comportement q varie dans la direction qui permet d'aug-

menter le taux de croissance du prédateur et que cette dynamique est d'autant plus rapide que la variation du taux de croissance est importante. De plus, si le prédateur adopte un comportement limite, c'est-à-dire en ne consommant majoritairement qu'un type de proie, puisque l'adaptation est basée sur la variation des proies, il modifie plus lentement son comportement. Ces hypothèses sont reprises dans le modèle comportemental de gradient basé sur la fitness W, que nous avons décrit page 133. Pour rappel le modèle s'écrit :

$$\frac{dq}{dt} = \frac{1}{\varepsilon} q(1-q) \frac{\partial W}{\partial q}.$$

Les études utilisant ce modèle ont identifié des effets potentiels très différents par rapport à des systèmes représentés par un changement instantané de comportement. En effet, elles ont mis en évidence la modification des dynamiques des systèmes avec l'apparition de cycles limites complexes et de chaos. Par exemple, Abrams and Kawecki (1999) et Ma et al. (2003) ont montré que les délais impliqués par un changement dynamique de comportement induisaient des modifications des cycles de systèmes multi-proies–prédateur, altérant ainsi les densités moyennes des proies et, par conséquent, leurs interactions indirectes. En particulier, le changement dynamique de comportement favorise l'apparition de compétition apparente et l'exclusion de la proie la plus faible. Ainsi, un faible changement de préférence de la part du prédateur peut avoir des conséquences très importantes sur l'ensemble du système (Abrams and Matsuda, 2004).

Bien que ces quelques études montrent les importantes différences qui peuvent exister entre les types de représentations du changement du comportement, le faible nombre de modèles sur le changement dynamique et l'absence d'évidence empirique de ce phénomène ont conduit Ma et al. (2003) à modérer l'impact du comportement dynamique et à suggérer l'utilisation plus simple d'un changement instantané. En effet, Ma et al. (2003), en comparant les dynamiques et effets obtenus avec un comportement instantané ou dynamique, a montré que le comportement instantané peut être justifié dans de nombreux cas et fournir de bonnes approximations du comportement du prédateur, comparables à celles obtenues dans le cas dynamique.

Notre étude concorde d'ailleurs avec cette constatation. En effet, nous avons montré au Chapitre 5 que les résultats de notre étude, obtenus avec un changement de comportement instantané, ne diffèrent qu'à court terme avec ceux obtenus avec un changement dynamique. A l'opposé, à long terme, les trajectoires convergent toutes vers les mêmes équilibres stables. Notre étude s'étant principalement focalisée sur les effets indirects à long terme, nos résultats sont donc suffisamment robustes. De plus, la simplicité permise par cette hypothèse nous a permis de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans l'occurrence de mutualisme apparent.

Conclusion Ce chapitre nous a permis de conforter le formalisme mathématique utilisé dans le cadre de cette thèse, et de valider la robustesse de nos résultats. Nous avons comparé nos résultats obtenus avec le modèle de Leslie-Gower et avec son homologue, un modèle de

Lotka-Volterra avec une croissance logistique des proies. Nous avons alors mis en évidence les différences que le formalisme impliquait sur l'identification des effets indirects, ainsi que le rôle important de la densité-dépendance sur l'occurrence d'effets positifs réciproques.

Nous avons également répertorié un certain nombre d'études portant sur le comportement adaptatif du prédateur et son influence sur les effets indirects entre les proies. Nous avons en particulier mis en évidence deux types de comportement, un basé sur le paradigme du régime optimal, et un autre basé sur le paradigme des patches. Notre modèle, en se basant sur la définition originale du switching, et sur des études empiriques confortant la distraction du prédateur, trouve toute sa place dans la description pratique de systèmes biologiques. Entre autres, sa simplicité est également assumée par le choix d'un changement instantané du comportement qui ne modifie pas les conclusions de notre étude face à un changement plus complexe dynamique.

Notre étude propose des mécanismes crédibles qui supportent l'idée que des effets de mutualisme apparent sont susceptibles d'exister dans la nature. Une telle interaction indirecte pourrait avoir des conséquences importantes sur les écosystèmes et la biodiversité. En particulier, notre travail trouve une application pratique en lutte biologique. Dans le Chapitre 7, nous présenterons le principe de la lutte biologique. Nous introduirons ensuite des études empiriques qui illustrent les effets indirects que nous avons identifiés par nos travaux. Nous élargirons également le champ d'application de nos travaux à d'autres cadres d'étude, dont la capacité d'invasions de proies.

Chapitre 7

Influence du prédateur en lutte biologique

Sommaire

7.1 La lutte biologique 170
7.1.1 Généralités 170
7.1.2 Prédateurs spécialistes et généralistes 171
7.1.3 Exploitation de la compétition apparente 173
7.2 Les stratégies en lutte biologique : favoriser le prédateur . . . 173
7.2.1 Différents types de lutte biologique 173
7.2.2 La lutte biologique par conservation 174
7.3 Effets indirects et lutte biologique 176
7.3.1 Modèle deux-proies–prédateur et lutte biologique 176
7.3.2 Le choix entre les prédateurs spécialistes ou généralistes 177
7.3.3 L'effet contre-productif de l'aménagement de l'environnement du prédateur 178
7.3.4 L'effet contre-productif de la diversité des proies du prédateur . . 179
7.3.5 De nouveaux indicateurs du succès de la lutte biologique 181
7.4 Au delà des agrosystèmes : effets positifs dans les écosystèmes 182
4.1 Prédateur inflexible 196
4.2 Prédateur adaptatif 199

Objectif du Chapitre 7 Dans cette thèse, l'influence du comportement d'un prédateur sur les effets indirects entre ses proies a été étudiée sur le plan théorique : nous avons ainsi montré des effets indirects très variés entre les proies. En particulier, notre étude a identifié le rôle majeur de la distraction et de la densité-dépendance négative du prédateur dans l'occurrence d'effets indirects positifs entre les proies. En raison de ces effets, l'introduction d'une source de nourriture alternative, fixe ou dynamique, peut alors favoriser la proie initialement présente dans l'environnement du prédateur.

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons à la lutte biologique et questionnerons les stratégies mises en place pour défendre les cultures des ravageurs à l'aide de prédateurs gé-

néralistes qui peuvent consommer différentes sources de nourriture alternative. Après une présentation du principe de lutte biologique, nous aborderons l'intérêt de l'exploitation de prédateurs pour contrôler les ravageurs des cultures. Nous présenterons les stratégies qui visent à améliorer ce contrôle, et nous détaillerons des éléments de ces stratégies dont l'utilisation de prédateurs généralistes ou encore l'amélioration de leur habitat, qui, au vu de nos résultats théoriques, pourraient être contre-productifs. Des observations empiriques appuieront nos idées et illustreront l'occurrence d'effets indirects positifs dans les agrosystèmes modifiés par l'Homme. Enfin, nous conclurons ce chapitre par l'importance que l'influence du prédateur peut avoir sur la biodiversité d'écosystèmes complexes.

7.1 La lutte biologique

7.1.1 Généralités

L'Organisation Internationale de Lutte Biologique (OILB) définit la lutte biologique comme : l' "utilisation par l'homme d'ennemis naturels tels que des prédateurs, des parasitoïdes ou des agents pathogènes pour contrôler des populations d'espèces nuisibles et les maintenir en dessous d'un seuil de nuisibilité" (DeBach, 1964; Sudy, 2010; Eilenberg et al., 2001) (Fig. 7.1). En effet, les *ennemis naturels*, ou prédateurs, ont un impact négatif sur les populations situées à un niveau trophique inférieur (cf. Chapitre 1), populations qui englobent notamment des organismes nuisibles – que nous appellerons dans la suite ravageurs – et qui peuvent réduire le rendement des cultures.



FIGURE 7.1 – Un exemple classique de lutte biologique : une coccinelle (Coléoptère) parmi ses proies constituées de pucerons (Homoptères). *C. Slagmulder – INRA*.

Cette manipulation des agrosystèmes avec l'utilisation d'agents de contrôle remonte déjà à l'Antiquité, notamment en Chine où des colonies de fourmis *Oecophylla smaragdina* sont introduites dans des plantations de citronniers pour lutter contre les ravageurs (Samways, 1981), ou encore au Moyen-Age, où des fourmis sont également introduites dans un même objectif dans des palmeraies du Yémen. Le concept de lutte biologique a particulièrement pris forme en 1888, lorsque l'introduction de la coccinelle prédatrice *Rodolia cardinalis* dans les plantations d'agrumes en Californie a rencontré un succès prometteur dans le contrôle de cochenilles *Icerya purchasi* (DeBach, 1974).

Après des succès encourageants mais aussi des échecs importants au début du XXe siècle, la lutte biologique a décliné pendant des décennies, principalement suite à la découverte du premier pesticide chimique en 1939, le DDT. La lutte biologique a alors fait place aux épandages intensifs de pesticides modernes dans les cultures pour des raisons économiques et politiques, face à la rareté des terres arables en Europe par exemple, et à la modernisation radicale de l'agriculture mondiale (Sudy, 2010). Néanmoins, la publication de "Silent Spring" (Carson, 1962) a tempéré les avantages d'une utilisation massive de ces pesticides en mettant en évidence les problèmes qui en découlent, dont les effets toxiques sur la reproduction des oiseaux, sur le développement de nombreuses espèces d'arthropodes et sur l'Homme (Desneux et al., 2007). Le revers de la médaille s'est d'autant plus révélé avec les problèmes d'appauvrissement des sols, les phénomènes de résistance des ravageurs et surtout la dégradation inquiétante de la qualité de l'eau.

De l'ère chimique, la protection des cultures a basculé à cette époque dans l'ère "intégrée" qui a permis de remettre au goût du jour la lutte biologique. En effet, le but d'une lutte intégrée est de développer de nouvelles stratégies de protection des cultures, dont la lutte biologique, afin de réduire l'utilisation de produits chimiques, sans pour autant diminuer le rendement des cultures. Cette lutte s'est accompagnée à la fois d'avancées théoriques et d'avancées empiriques sur des méthodes phytosanitaires plus respectueuses de l'environnement, dont, en particulier, l'utilisation de prédateurs naturels dans les agrosystèmes combinée à d'autres méthodes biologiques, chimiques ou physiques (Gurr et al., 2000). Dans ce qui suit, nous nous focaliserons sur les méthodes exploitant les relations de prédation et de parasitisme dans les cultures dans un but de protection.

7.1.2 Prédateurs spécialistes et généralistes

La lutte biologique classique a longtemps fait usage de prédateurs naturels spécialistes, notamment les parasitoïdes, qui se focalisent sur une proie ou un hôte spécifique (Symondson et al., 2002). Le succès du contrôle des ravageurs avec de telles populations a été démontré en sylviculture, en arboriculture fruitière ou encore en pépinière, avec par exemple l'utilisation du prédateur spécialiste *Phytoseiulus persimilis* contre le tétranyque tisserand *Tetranychus urticae*, ravageur des vergers (Aldrich, 1998; Fournier et al., 2010). D'une part, les systèmes biologiques formés avec un prédateur spécialiste sont faciles à paramétrer : un tel prédateur ne s'attaque qu'à sa proie, ce qui l'empêche d'être distrait par d'autres sources de nourriture. Son efficacité de recherche s'en retrouve accrue. D'autre part, un prédateur spécialiste a une grande capacité à se reproduire grâce à sa proie spécifique et est capable de survivre aux mêmes conditions environnementales qu'elle, tout en étant efficace tant que celle-ci est présente.

Un regain d'intérêt pour les prédateurs généralistes, c'est-à-dire les prédateurs omnivores qui consomment différentes sources de nourriture est né de la nécessité de maintenir une population de prédateurs dans les cultures et parfois de lutter simultanément contre plusieurs espèces de ravageurs (Symondson et al., 2002). En effet, la polyphagie chez les prédateurs généralistes permet de maintenir le nombre de prédateurs dans les cultures car leur densité ne dépend pas exclusivement de la seule densité des ravageurs (Ehler, 1977;

Murdoch et al., 1985). De ce fait, elle favorise leur persistance annuelle et permet leur invasion des cultures (Settle et al., 1996). Les prédateurs généralistes permettent ainsi l'établissement d'un contrôle continu des ravageurs, notamment dans le cadre de stratégies de lutte biologique visant à augmenter leur densité grâce à l'ajout de sources de nourriture alternative.

Le choix entre l'utilisation des prédateurs spécialistes ou généralistes n'est pas évident. Par exemple, Chang and Kareiva (1999) ont parcouru 600 études différentes au sujet de luttes biologiques, et ont identifié uniquement 6 d'entre elles qui comparaient les prédateurs spécialistes et généralistes. Au vu de ce faible échantillon d'études, l'efficacité supérieure ou d'une inférieure des uns ou des autres n'est pas assurée. Quelques contraintes distinguent cependant les deux types de prédateurs.

Dans le cas des prédateurs spécialistes, leur efficacité peut être très faible dans les cultures annuelles, notamment sous serres, car les récoltes, la rotation des cultures ou les perturbations environnementales empêchent l'établissement stable et durable d'un équilibre proie-prédateur (van den Bosch et al., 1976). De plus, la survie des prédateurs dépend étroitement de leur proie spécifique. Ainsi, ils ne peuvent atteindre à long terme que de très faibles équilibres en raison de la diminution du nombre de ressources (Terraube et al., 2011). En effet, réduire ou exclure la proie de l'agrosystème peut impliquer la disparition du prédateur qui n'a plus de ressources pour se maintenir. De ce fait, les prédateurs spécialistes peuvent rencontrer des difficultés pour s'établir dans une nouvelle culture, quand la densité des proies est encore faible et qu'elle pourrait alors être plus facilement contrôlée. De la même manière, en cas de résurgence de ravageurs suite à une diminution de leur densité, l'efficacité des prédateurs peut être réduite. Alternativement, la persistance des prédateurs spécialistes peut être fortement liée aux patches où sont localement présents leurs proies.

Dans le cas des prédateurs généralistes, leur efficacité peut être atténuée par une réponse numérique très lente par rapport au nombre de proies consommées. En effet, ils produisent peu de descendants et nécessitent une période de développement longue par rapport à la période de traitement souhaitée, tandis que leur réponse fonctionnelle peut rapidement être saturée (Sabelis, 1992). De plus, la présence de plusieurs ressources peut les distraire des ravageurs et réduire leur consommation des proies ciblées. Cependant, cette distraction est également le mécanisme qui permet le maintien de la densité.

Effectivement, en maintenant leur nombre à l'aide des ressources alternatives, les prédateurs généralistes peuvent plus facilement répondre à une nouvelle invasion des ravageurs que les prédateurs spécialistes, et ainsi mieux prévenir les dégâts sur les cultures. Par exemple, les prédateurs généralistes peuvent conduire à l'extinction locale de proies sans pour autant que cela implique une diminution de leur densité globale, contrairement aux prédateurs spécialistes. Par ailleurs, Hawkins et al. (1999) ont démontré que les prédateurs généralistes contrôlaient mieux leurs proies naturelles que les prédateurs spécialistes, dans des milieux caractérisés par une forte biodiversité, notamment en raison de nombreuses interactions complexes qui peuvent les lier aux autres espèces ou sources de nourriture de leur environnement, ou encore en raison des interactions indirectes qu'ils peuvent induire dans l'écosystème.

7.1.3 Exploitation de la compétition apparente

Les prédateurs généralistes sont d'autant plus intéressants qu'ils peuvent induire des effets indirects entre leurs sources de nourriture, et tout particulièrement de la compétition apparente. Cette interaction indirecte permet de réduire la densité des proies du prédateur, tout en assurant une persistance de l'agrosystème. En effet, lorsqu'un prédateur généraliste fait face à plusieurs proies, chacune peut participer à augmenter son taux de croissance et, de cette manière, à augmenter sa pression de prédation sur l'ensemble des proies (Holt, 1977). Cette interaction indirecte est d'autant plus intéressante en lutte biologique qu'elle permet de réduire la densité d'un ravageur, notamment en utilisant un apport alternatif de pollen, ou une proie alternative, qui peut d'ailleurs être également un ravageur (Evans and England, 1996; van Rijn et al., 2002; Liu et al., 2006). Une exclusion d'une des ressources, de préférence le ravageur, est même possible (Bonsall and Hassell, 1997).

Dans ce cadre, Messelink et al. (2008) ont montré qu'il était plus intéressant d'avoir deux ravageurs différents dans une culture qu'une seule : la consommation par l'acarien *Amblyseius swirskii* du thrips *Frankliniella occidentalis* et de l'aleurode *Trialeurodes vaporariorum* permet l'occurrence de compétition apparente entre les deux ravageurs. De ce fait, chaque ravageur est mieux contrôlé en présence de l'autre. De la même manière, Liu et al. (2006) ont mis en évidence chez les acariens que *Euseius finlandicus* contrôlait mieux *Tetranychus urticae* lorsque *Eotetranychus pruni* était présent dans son environnement. En effet, par compétition apparente, ce dernier pénalise le ravageur en augmentant sensiblement la densité des prédateurs et leur pression de prédation sur *Tetranychus urticae*.

Finalement, par leur persistance et leur capacité à induire des effets indirects négatifs entre les proies, les prédateurs généralistes sont considérés, tant en théorie qu'en pratique, comme des agents de lutte biologique efficaces (Symondson et al., 2002). Ils peuvent ainsi réduire significativement le nombre de ravageurs et, dans certains cas, réduire ou prévenir les dégâts des cultures. De plus, il a été suggéré que ce contrôle peut s'accroître grâce à la diversification des habitats, des refuges et des sources de nourriture alternative (Symondson et al., 2002). Ces éléments sont par ailleurs à la base d'une des stratégies en lutte biologique que nous détaillerons dans ce chapitre.

7.2 Les stratégies en lutte biologique : favoriser le prédateur

7.2.1 Différents types de lutte biologique

Dans les cultures, la biodiversité est très souvent appauvrie par la diminution des variétés cultivées, par la monoculture sur de très grandes parcelles, par l'arrachage des haies, etc. : les cultures constituent alors des écosystèmes simples que Frontier et al. (2008) qualifient de "juvéniles". Cette faible biodiversité peut notamment se traduire par l'absence de prédateurs naturels, notamment de prédateurs généralistes, et de sources de nourriture alternative. En conséquence, cet appauvrissement écologique peut conduire au développement de ravageurs qui subsistent dans les cultures, qui peuvent s'en nourrir et se multiplier, ce qui augmente parallèlement les dégâts sur les plantes. En pratique, afin de réduire la

croissance des ravageurs, l'utilisation d'ennemis naturels peut entre autres s'effectuer par une introduction ponctuelle d'individus dans les cultures, ou par une gestion de leur habitat afin de favoriser leur développement (Eilenberg et al., 2001). Ces stratégies visent alors à augmenter le nombre de prédateurs présents dans les cultures et ainsi favoriser une forte pression de prédation. Cependant, en lien avec le travail théorique effectué dans cette thèse, nous pouvons questionner l'effet de ces stratégies sur les interactions indirectes des agrosystèmes et nous demander si le fait de favoriser les prédateurs implique toujours un meilleur contrôle des ravageurs.

Le fait d'introduire un prédateur naturel dans un agrosystème et d'espérer qu'il se multiplie et contrôle temporairement des ravageurs consiste en une lutte biologique par inoculation (Eilenberg et al., 2001). Cette méthode est couramment utilisée en cultures sous serre car elle assure une coïncidence chronologique entre le stade sensible du ravageur et le stade actif du prédateur, elle permet une distribution optimale du prédateur en fonction de celle des ravageurs et elle permet d'optimiser les doses d'application (Ferron, 1999; van Lenteren, 2000; Pilkington et al., 2010). De plus, à la fin de la saison, lorsque les serres sont vidées, l'absence d'un établissement durable des prédateurs n'est pas problématique, et ces derniers pourront être introduits à nouveau dans toute nouvelle culture. C'est le cas par exemple de *Encarsia formosa*, un parasitoïde, ou *Macrolophus caliginosus*, un prédateur, communément utilisés dans les serres pour lutter contre les aleurodes qui sont une de leurs proies principales (Barnadas et al., 1998; Eilenberg et al., 2000; van Lenteren, 2000).

Si des prédateurs naturels sont déjà présents dans les cultures, une stratégie consiste à aménager leur habitat afin de les protéger ou les attirer, répondre à leurs besoins et ainsi augmenter leur densité dans le but d'augmenter la pression de prédation qu'ils imposent aux ravageurs. Cette lutte biologique, appelée lutte biologique par conservation (Eilenberg et al., 2001), implique de fournir aux prédateurs des conditions et des ressources correspondant à chaque phase de leurs cycles, et cela tout au long de l'année. Nous détaillerons cette méthode dans la suite de ce chapitre.

Ces deux stratégies de lutte biologique ont finalement pour objectif de retrouver un équilibre durable entre les ravageurs et leurs prédateurs naturels en restaurant une biodiversité qui permettra d'atteindre ce but. Cet équilibre est recherché car il peut alors favoriser le développement des prédateurs et donc prévenir des pullulations de ravageurs. Cependant, comme nous l'avons exposé dans cette thèse, les équilibres des écosystèmes, même simples, dépendent d'effets indirects qui peuvent survenir notamment entre des proies ou des ressources qui partagent un prédateur commun, comme la compétition apparente qui favorise la réduction de la densité des ravageurs. Dans la suite, nous nous focaliserons sur la lutte biologique par conservation à l'aide de prédateurs généralistes et illustrerons les effets indirects non souhaités que pourrait présenter cette stratégie.

7.2.2 La lutte biologique par conservation

Les prédateurs généralistes consomment les ravageurs mais peuvent aussi consommer d'autres types de ressources, dont les dérivés des plantes (van Rijn and Sabelis, 2005; Wackers and Fadamiro, 2005; Wackers, 2005), ou les proies alternatives présentes dans

les cultures (Symondson et al., 2002). Cependant, dans les agrosystèmes, la rareté de certains nutriments tels le sucre ou le pollen impose des contraintes fortes sur l'efficacité des prédateurs généralistes en lutte biologique (Hocking, 1996) : le manque de ressources alternatives peut limiter l'installation et la persistance des prédateurs. En réponse à ce problème, l'habitat des ennemis naturels peut être amélioré par différentes méthodes, dont l'utilisation de *plantes banques*, des plantes qui permettent l'établissement des prédateurs dans les agrosystèmes, ou encore de nichoirs apportant un refuge aux prédateurs (van Emden, 1990; Frank et al., 2011; Parolin et al., 2012) (Fig. 7.2).



FIGURE 7.2 – Bande fleurie dans un champ de vignes. *I. Losinger–ONCFS*

.

Les agrosystèmes peuvent en effet être artificiellement diversifiés par l'utilisation de plantes non cultivées comme les bandes fleuries (Gurr et al., 2005; Wackers and Fadamiro, 2005; Lee et al., 2006), ou de variétés différentes cultivées sur une même parcelle, fournissant des ressources telles le pollen ou le nectar pour attirer les prédateurs sans que ces derniers ne les endommagent (Treacy et al., 1987; Bugg et al., 1989; Turlings and Wakers, 2004). C'est le cas de nombreux arbres fruitiers ou céréales qui fleurissent au début de la saison, fournissant des nutriments à leurs prédateurs, leur permettant de se développer. Par exemple, les tomates fleurissent une large partie de l'année, ce qui permet de maintenir une population de prédateurs (principalement des acariens et des punaises) et renforcer ainsi leur attaque des thrips lors du développement des fruits (van den Meiracker and Ramakers, 1991). L'introduction volontaire de pollen ou de nectar par l'homme dans les cultures permet également de fournir aux prédateurs des sources de nourriture alternatives vers lesquelles ils peuvent également se retourner pour favoriser leur croissance (Wackers et al., 1996; van Rijn et al., 2002; Nomikou et al., 2010).

L'aménagement de l'environnement du prédateur peut aussi consister en des refuges pour ce dernier. En effet, des plantes peuvent se protéger de ravageurs en offrant à leurs prédateurs non seulement des ressources mais aussi un refuge (Berryman and Hawkins, 2006; Orrock et al., 2010). De plus, les refuges permettent au prédateur de survivre aux conditions climatiques comme l'hiver, caractérisées par une baisse de la densité des ra-

vageurs. Dans ce sens, des essais ont été menés avec succès pour fournir un abri contre l'hiver à des coléoptères dans des champs céréaliers, à l'aide de talus composés de plantes vivaces (Thomas et al., 1991, 1992*a*,*b*; Wratten, 1992). Par ailleurs, pour assurer un habitat stable aux ennemis naturels, ces refuges sont nécessaires après la récolte et la disparition des plantes de la culture (van den Bosch et al., 1967; Summers, 1976). Cependant, l'effet de ces refuges, tout comme l'effet des ressources, fixes ou dynamiques sur l'efficacité de suppression des ravageurs n'est pas toujours évidente et peut même réduire la prédation dans certains cas (Sabelis and van Rijn, 2005; Wackers et al., 2007), notamment en raison de leur rôle dans l'occurrence d'effets indirects variés dans l'agrosystème qui seront l'objet de la suite de cette discussion.

7.3 Effets indirects et lutte biologique

7.3.1 Modèle deux-proies–prédateur et lutte biologique

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à un système biologique de deux proies partageant un seul prédateur qui nous permet de représenter quelques situations pertinentes en lutte biologique. En particulier, un prédateur généraliste exploité pour lutter contre sa proie principale, préférentiellement un ravageur, peut faire face à des ressources alternatives. Celles-ci peuvent être des proies initialement présentes dans le milieu, ou des ressources fixes ou dynamiques volontairement introduites dans les cultures pour augmenter le nombre de prédateurs (Evans et al., 1999). Dans un tel système, nous avons finalement montré qu'une combinaison complexe d'interactions variées pouvait apparaître. De ce fait, la densité d'un ravageur n'est pas uniquement déterminée par celle de ses prédateurs mais par un ensemble d'interactions directes et indirectes avec les autres populations ou ressources présentes dans son environnement, ce qui peut alors renforcer ou atténuer l'efficacité d'une régulation biologique (Rosenheim et al., 1995; Janssen et al., 1998). Ainsi, un prédateur qui fait face à plusieurs proies peut influencer les effets indirects entre ses sources de nourriture ce qui, en retour, peut favoriser ou pénaliser la lutte biologique (Chapitre 2).

D'un côté, une telle situation peut induire de la compétition apparente entre les ressources du prédateur (Holt, 1977), s'accompagnant alors d'une réduction ou d'une extinction des ravageurs. D'un autre côté, la présence des ressources peut modifier le comportement du prédateur, en le distrayant (Musser and Shelton, 2003; Evans, 2008), et en l'amenant à modifier son régime alimentaire pour se focaliser sur la proie la plus profitable, qui peut être une des ressources introduites dans l'agrosystème : cette situation, tout comme nous l'avons montré dans notre étude théorique, peut conduire à une réduction de la pression de prédation sur les proies. En pratique, l'occurrence de commensalisme ou de mutualisme apparents a particulièrement été démontrée à court terme et dépend de nombreux facteurs, dont les échelles spatiales induisant la ségrégation des proies par exemple (van Rijn et al., 2002; Harmon and Andow, 2004; van Veen et al., 2006).

Notre étude théorique à l'aide du modèle deux-proies–prédateur a démontré qu'un prédateur qui partage son temps entre ses sources de nourriture peut influencer l'occurrence d'effets indirects positifs à long terme, que les ressources alternatives soient fixes, comme

ce peut être le cas du pollen, ou dynamiques, comme c'est le cas d'autres arthropodes. Ainsi, même si un prédateur généraliste réduit la densité des proies, il le fait avec une plus faible efficacité que s'il se focalisait uniquement sur un seul type de proie car la distraction pénalise son taux de recherche et d'attaque maximal de chaque proie. De ce fait, la densité du prédateur n'indique pas nécessairement l'efficacité d'une lutte biologique. De plus, nous avons pu démontrer que ces effets, ainsi que la prédation apparente, peuvent exister sur le long terme.

7.3.2 Le choix entre les prédateurs spécialistes ou généralistes

Les travaux menés dans cette thèse sont d'autant plus pertinents qu'ils nous permettent de comparer l'efficacité des prédateurs spécialistes et des prédateurs généralistes. En effet, notre étude s'est basée sur la comparaison des équilibres atteints par les proies en l'absence et en la présence d'une autre ressource alternative. Dans le premier cas, si le prédateur ne fait face qu'à une seule proie, il consacrera tout son temps à celle-ci, tel que le ferait un prédateur spécialiste. Dans le second cas, s'il fait face à plusieurs proies, il peut alors avoir des préférences fixes ou adaptatives. Nous avons montré que cette comparaison pouvait donner lieu à une variété d'effets indirects, influencée par le comportement des prédateurs généralistes.

D'un côté, l'utilisation d'un prédateur généraliste est souvent souhaitée car elle peut favoriser l'apparition de compétition apparente entre le ravageur et les sources de nourriture alternative, voire d'amensalisme apparent sur le ravageur. En raison de ces effets indirects négatifs, le ravageur atteint une densité plus faible avec un prédateur généraliste qu'avec un prédateur spécialiste. De ce fait, non seulement le prédateur généraliste est le plus efficace des prédateurs, mais il peut par la même occasion permettre le contrôle de plusieurs ravageurs alternatifs. D'un autre côté, dans cette thèse, nous avons démontré que le comportement d'un prédateur généraliste pouvait parfois induire des effets positifs entre ses ressources. De ce fait, un tel prédateur, par sa distraction, peut permettre l'occurrence de mutualisme ou de commensalisme apparents entre des proies qui atteignent alors des équilibres supérieurs à ceux atteints avec un prédateur spécialiste. Dans cette situation, un prédateur généraliste est alors le moins efficace des prédateurs, que la source de nourriture alternative soit fixe ou dynamique.

De plus, nous avons constaté que la distraction de prédateurs généralistes inflexibles pouvait conduire à des effets indirects antagonistes entre les proies. Cette propriété permet alors au prédateur généraliste d'être soit plus efficace, soit moins efficace qu'un prédateur spécialiste, en fonction de la proie qui bénéficie ou qui est pénalisée par cette interaction.

Finalement, les résultats obtenus dans cette thèse confortent l'idée qui ressort de la review de Chang and Kareiva (1999) : nous n'avons pas trouvé d'évidence claire et affirmative qu'un prédateur généraliste permet un meilleur contrôle des ravageurs qu'un prédateur spécialiste. En effet, l'efficacité d'un tel prédateur dépend de nombreux facteurs, dont le comportement alimentaire du prédateur comprenant ses préférences et son adaptation, ou encore les propriétés des ressources alternatives. Nous avons néanmoins suggéré que les méthodes visant à favoriser un prédateur généraliste pouvaient avoir un effet négatif sur

les objectifs de la lutte biologique : il serait alors important d'estimer le potentiel impact des régimes mixtes dans les agrosystèmes qui peuvent contrebalancer les effets indirects négatifs. Cette préconisation prend par exemple toute son importance dans le cas d'un prédateur induisant de la prédation apparente entre ses proies et qui, en fonction des ressources et de leurs propriétés, conduit à des effets totalement opposés.

Dans la littérature, bien que peu d'attention ait été accordée à l'effet de régimes mixtes sur la performance des prédateurs généralistes, des études ont confirmé que les effets indirects pouvaient être très variés et notamment positifs dans les agrosystèmes (Messelink et al., 2008), en concordance avec nos résultats théoriques. Dans la suite de ce chapitre, nous aborderons certaines de ces études qui ont mis en évidence l'effet positif que peuvent avoir les aménagements de l'environnement du prédateur sur les ravageurs. Nous élargirons ensuite notre étude à l'effet des préférences des prédateurs dans les agrosystèmes.

7.3.3 L'effet contre-productif de l'aménagement de l'environnement du prédateur

Nos résultats théoriques trouvent écho dans des études expérimentales récentes qui ont rapporté que nourrir les ennemis naturels pouvait être contre-productif, confirmant nos prédictions (Snyder et al., 2005; Stenberg et al., 2011). Par exemple, un prédateur généraliste peut mieux se reproduire, mieux se nourrir et mieux se protéger dans un environnement constitué de plantes banques qui apportent à la fois une source de nourriture alternative et une protection. Par conséquent, il peut décider de rester dans les plantes banques où il y trouve refuge, ce qui traduit un effet de distraction (Frank, 2010), modélisé par ailleurs par la prise en compte d'une ressource fixe dans le Chapitre 4.

C'est d'ailleurs pour cette raison que, dans les cultures de pommes de terre dans les prairies d'Amérique du Nord, l'introduction de prairies entre les champs cultivés conduit à l'échec du contrôle du doryphore de la pomme de terre *Leptinotarsa decemlineata* (Werling et al., 2012) : la prédation de ces derniers est forte sur les bords qui longent les prairies, mais est beaucoup plus faible au centre (Fig. 7.3). En effet, les prédateurs se développent dans les prairies et restent à proximité car ils y trouvent des sources de nourriture suffisamment profitables pour s'accroître : ils négligent alors les ravageurs dans les cultures. De la même manière, des études ont montré que les prédateurs étaient moins enclins à consommer les ravageurs lorsque le pollen est produit en forte quantité par les plantes (McMurtry and Scriven, 1966*a*,*b*), résultat confirmé également par Wei and Walde (1997) et Cottrell and Yeargan (1998). En effet, si le prédateur peut se nourrir en consommant les dérivés des plantes, sa motivation pour consommer les ravageurs peut décroître et la distraction l'amène à complètement négliger les proies endommageant les cultures (Stenberg et al., 2011).

Au final, ces observations confirment une des conclusions pratiques de notre travail : l'amélioration de l'habitat des prédateurs peut être contre-productif. En effet, même si la densité des prédateurs augmente, leur pression de prédation n'est pas forcément focalisée sur les ravageurs et peut être en partie détournée de ces derniers, contrebalançant les objectifs souhaités de la lutte biologique. Notre étude rejoint cette observation de Prasad



FIGURE 7.3 – A gauche : monoculture de pommes de terres ; à droite : alternance de prairies et de monoculture de pommes de terres. Tiré de Werling et al. (2012).

and Snyder (2006) : "de plus grandes densités de prédateurs n'amènent pas nécessairement à améliorer l'efficacité de la lutte biologique". A notre connaissance, Bate and Hilker (2012) ont proposé une des rares études théoriques démontrant que la régulation des proies ne dépendait pas nécessairement de l'accroissement du nombre de prédateurs. Au contraire, la compétition apparente peut être tempérée par des mécanismes tel que la saturation de la prédation. Elle peut alors faire place à de la prédation apparente de la proie principale sur la proie alternative : ce phénomène est appelé hypoprédation. Dans cette situation, la proie alternative est considérée comme un poison pour le prédateur qui peut décroître et relâcher sa pression de prédation sur sa proie principale. A ce sujet, plusieurs études empiriques ont également montré que la diversité des proies pouvait permettre l'occurrence d'effets indirects positifs entre elles. Nous illustrerons cette idée dans la suite de ce chapitre.

7.3.4 L'effet contre-productif de la diversité des proies du prédateur

Dans les agrosystèmes, les prédateurs généralistes peuvent faire face à plusieurs ravageurs ou à des proies alternatives aux ravageurs qui sont naturellement présentes dans les cultures, ou qui sont envahissantes. Ils peuvent alors avoir des préférences différentes pour chacune de leurs proies, ce qui pourrait pénaliser leur taux de croissance. De nombreuses études empiriques ont pu mettre en évidence d'une part, l'existence de préférences pour les proies, et, d'autre part, l'occurrence d'effets indirects positifs dans les agrosystèmes. Ces éléments confortent l'idée que la présence de nombreuses ressources peut être contre-productif en lutte biologique et qu'une augmentation de la densité des prédateurs n'implique pas nécessairement un meilleur contrôle.

Dans notre étude, nous avons considéré que le régime du prédateur était caractérisé par des préférences, ce qui est vérifié dans la Nature. En effet, dans les rizières par exemple, les insectes exoptérygotes (dont les bourgeons alaires se développent à l'extérieur du corps) sont ainsi plus aisément supprimés par des ennemis naturels que ne le sont les insectes endoptérygotes (dont les bourgeons alaires qui se développent à l'intérieur du corps au stade larvaire) car les prédateurs préfèrent les premiers (Wilby and Thomas, 2002; Wilby et al., 2005). De la même manière, les coccinelles ont une préférence plus forte pour les pucerons du pois de couleur rouge que pour les pucerons verts (Losey et al., 1997). A

l'opposé, les parasitoïdes primaires de ces pucerons attaquent principalement ceux de couleur verte (Langley et al., 2006). En complément, Heimpel et al. (2003) ont modélisé un système composé d'un hôte adapté qui permet à la majorité des œufs de se développer complètement, et d'un hôte inadapté qui a l'effet inverse. En raison de ses préférences, le taux de croissance du prédateur peut être pénalisé par l'hôte inadapté. Ainsi, Meisner et al. (2007) ont identifié de la prédation apparente dans les champs de luzerne entre le puceron du pois *Acyrthosiphum pisum* et une espèce alternative, le puceron du luzerne tacheté *Theorioaphis maculata*, par l'intermédiaire de leur parasitoïde commun *Aphidius ervi*. Le puceron alternatif est inadapté pour le parasitoïde présent dans les champs de luzerne : celui-ci est distrait par ce puceron sans en tirer un bénéfice et est pénalisé par sa préférence pour celui-ci, permettant un relâchement de la pression de prédation sur le puceron du pois.

Au vu de ces études, dans le cadre de la lutte biologique, il est nécessaire de connaître les préférences des prédateurs généralistes afin de prévenir d'une prédation plus conséquente des proies non ciblées que des ravageurs. Sous certaines conditions explicitées dans cette thèse, ces préférences pourraient pénaliser le taux de croissance du prédateur voire complètement exclure les ravageurs du régime alimentaire. La distraction du prédateur exprimée par ses différentes préférences pour ses proies peut alors se traduire finalement par des résultats antagonistes qui ont pu être décrits dans la littérature empirique.

Les prédateurs généralistes ont souvent des comportements adaptatifs qui dépendent de la densité des proies. Dans ce cadre, Desneux and O'Neil (2008) ont illustré un cas de commensalisme apparent à court terme du puceron *Aphis glycines* par le thrips du soja *Neohydatothrips variabilis*, effet positif unilatéral permise par leur prédateur commun, l'hémiptère *Osius insidiosus*, notamment en raison de sa préférence plus forte pour les thrips. Cependant, Tack et al. (2011) ont récemment montré que les effets indirects positifs pouvaient être durables dans le temps, notamment dans le cas de chenilles de lépidoptères consommées par plusieurs parasitoïdes qui se différencient par leurs préférences variables pour leurs hôtes. Similairement, Teder and Tammaru (2003) ont montré que chez de nombreux parasitoïdes des effets indirects positifs sont possibles à long terme entre deux espèces hôtes différentes de papillons de nuit, *Nonagria typhae* et *Archanara sparganii*, ce qui augmente leur densité, en particulier lorsque la densité de *A. sparganii* est faible, et ce qui favorise alors la coexistence des deux hôtes. Symondson et al. (2006) ont également démontré que la distraction du coléoptère *Pterostichus melanarius* liée à la présence de différentes proies alternatives, comme des vers de terre ou des larves de diptères, pouvait avoir un effet positif sur les limaces *Deroceras reticulatum*. Cet effet positif est d'ailleurs plus important lorsque le prédateur fait face à une diversité de proies alternatives croissante, en cohérence avec l'hypothèse d'une préférence adaptative des prédateurs.

Outre la densité des proies, l'aspect spatial de la répartition de différentes espèces de proies joue un rôle important dans la distraction du prédateur. Ostman and Ives (2003) ont ainsi démontré l'impact de la spatialité sur l'occurrence des effets positifs, comme nous avons pu le prendre en compte dans cette thèse à travers les patches de proies : le prédateur s'agrège sur les habitats les plus profitables pour lui, tempérant sa pression de prédation

sur les proies présentes sur les autres habitats. Ainsi l'hémiptère Nabis spp. passe plus de temps sur les feuilles de luzerne où se trouve le puceron du pois *Acyrthosiphum pisum* que sur celles occupées par la cicadelle *Empoasca fabae*, tempérant sa pression de prédation sur cette dernière. Nous avions précédemment également évoqué le cas de la doryphore de la pomme de terre *Leptinotarsa decemlineata* sur qui les prédateurs tempèrent leur pression de prédation en restant sur les plantes banques situées aux bords de la culture (Werling et al., 2012).

Contourner l'impact des préférences en ajoutant différentes espèces de prédateurs du ravageur ciblé pourrait contribuer à contrebalancer la distraction de chacun et à assurer un contrôle des proies (Cardinale et al., 2003; Snyder and Ives, 2003). Cependant, augmenter les prédateurs peut induire un changement de comportement entre eux, notamment à travers une plus grande agressivité ou à travers de la prédation intraguilde. Prasad and Snyder (2006) ont ainsi pu écrire la citation rapportée précédemment en illustrant la prédation intraguilde entre des coléoptères et en démontrant leur baisse d'efficacité à réduire la densité de diptères dans des champs de radis. La prédation intraguilde pourrait être assimilée à de la densité dépendance négative du prédateur en considérant ce mécanisme à l'échelle des communautés plutôt qu'à celui des espèces, notamment parce que le taux de croissance de la guilde de prédateurs est d'autant plus pénalisé que la densité de la communauté augmente. Dans ce sens, la densité-dépendance négative du prédateur a montré son impact négatif sur la pression de prédation des carabidés et des araignées qui consomment de nombreux ravageurs des cultures, notamment de choux, haricots, aubergines et concombres (Snyder and Wise, 1999). Ces observations confortent également nos résultats théoriques qui mettent en avant l'importance de la densité-dépendance des prédateurs dans leur efficacité à contrôler les proies.

7.3.5 De nouveaux indicateurs du succès de la lutte biologique

Les différentes études rapportées précédemment démontrent que les effets indirects positifs dans les agrosystèmes peuvent effectivement se produire, et que la diversité des proies peut potentiellement réduire l'efficacité des prédateurs (Ives et al., 2005; Evans, 2008). Ces observations confortent également l'idée que le contrôle d'un ravageur ne peut pas être déterminé par la densité du prédateur seule, et cette densité n'est pas toujours un indicateur fiable du succès d'une lutte biologique. En effet, il est théoriquement possible qu'un prédateur puisse augmenter sa densité grâce à la diversité de ses proies, sans pour autant toujours impliquer une réduction de la densité de ces dernières. Pour ces raisons, l'utilisation de prédateurs généralistes nécessite des études préalables sur le comportement et les effets indirects antagonistes qu'ils peuvent induire et qui influenceraient le succès de la lutte biologique.

Dans notre étude, nous avons plutôt mis en exergue la possibilité d'identifier l'occurrence d'effets indirects positifs à l'aide d'indicateurs précis et aisément interprétables : les *équilibres effectifs* et *idéaux* que peuvent supporter les différentes proies du prédateur. Dans le cas d'une utilisation de prédateurs généralistes en lutte biologique, si la notion de densité totale de prédateurs perd de sa pertinence, cet indicateur pourrait alors être remplacé

par l'estimation des différentes valeurs d'équilibres qu'atteindrait le prédateur en présence d'une seule proie.

Bien que les effets de prédation en régime mixte ne soient pas additifs en général (la densité totale de prédateurs n'est pas la somme des densités à l'équilibre d'un système proie-prédateur), ces indicateurs peuvent participer à la prédiction des effets indirects entre les proies et, couplés à l'étude du comportement du prédateur, pourraient prédire l'échec d'une lutte biologique *via* l'occurrence d'effets indirects positifs. Enfin, l'influence du prédateur découle directement de ces indicateurs et illustre l'importance que celui-ci joue dans les agrosystèmes, ce qui nécessite d'être pris en compte dans l'évaluation du succès d'une lutte biologique.

De nombreuses études ont montré que les effets indirects positifs pouvaient être très répandus dans la Nature, notamment dans des systèmes plus complexes que ceux retrouvés dans les cultures agricoles. Dans la section finale de ce chapitre, nous illustrerons la place essentielle que les prédateurs peuvent jouer dans les écosystèmes, leur persistance et leur biodiversité.

7.4 Au delà des agrosystèmes : effets positifs dans les écosystèmes

Les interactions positives entre les populations sont de plus en plus reconnues pour leur rôle majeur dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Bruno et al., 2003; Gross, 2008). En particulier, le rôle primordial du prédateur a été identifié dans les chaînes trophiques. Ces dernières, formées à partir des interactions proies-prédateurs, permettent de modifier la densité, la biomasse ou la productivité d'une population à travers la chaîne alimentaire et peuvent alors favoriser les effets indirects à travers des niveaux trophiques intermédiaires (Pace et al., 1999). En effet, enrichir un niveau trophique de proies ou favoriser leurs refuges peuvent augmenter la densité des prédateurs qui, en retour, augmente leur pression de prédation et entraîne par cascades trophiques un effet indirect positif sur les ressources. Par ailleurs, ces effets positifs peuvent être observés chez des espèces à un niveau inférieur immédiat, comme nos résultats théoriques ont pu le montrer. Dans ce sens, Stachowicz and Hay (1999) ont démontré que les effets positifs dépendaient fortement des relations de prédation. Ainsi, le crabe *Mithrax forceps* se nourrit d'algues et d'invertébrés qui se développent près des coraux. Les coraux ne peuvent persister dans les récifs de la Caroline du Nord que grâce aux crabes : d'un côté, les coraux procurent un refuge pour les crabes contre leurs prédateurs et d'un autre côté, les crabes tempèrent la compétition entre les coraux et les algues en consommant ces dernières (Fig. 7.4).

L'influence des prédateurs sur les effets indirects positifs à travers les chaînes trophiques a connu un regain d'intérêt tout particulier en restauration et en conservation d'espèces (Ritchie et al., 2012) : le potentiel des prédateurs à participer à la restauration des écosystèmes et à leur conférer une résilience forte, à savoir une capacité forte à supporter les perturbations, est d'autant plus intéressant que les systèmes biologiques sont de plus en

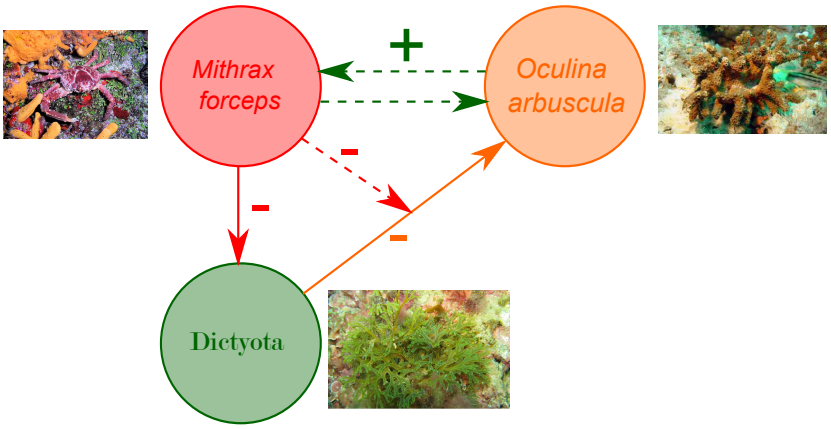

FIGURE 7.4 – Effets positifs réciproques entre le crabe *Mithrax forceps* (*Aquaportail.com, Lili Lusson*) et le corail *Oculina arbuscula* (*National Marine Sanctuary Foundation, Greg McFall*) par l'intermédiaire de la prédation de l'algue *Dictyota* (*mer-littoral.org Wilfried Bay-Nouailhat*) qui indirectement diminue la compétition entre le corail et l'algue. Les flèches vertes correspondent à la relation de mutualisme apparent entre le crabe et le corail (+), la flèche rouge en trait plein à la prédation de l'algue par le crabe (-), la flèche rouge en traits pointillés à l'effet indirect négatif (-) sur la compétition entre l'algue et le corail représenté par la flèche orange en trait plein (-). Inspiré de Stachowicz and Hay (1999).

plus sujets à des processus globaux de changements, tel le changement climatique ou les invasions biologiques. Souvent, la restauration d'une population, telle les coraux dans les milieux marins par exemple, implique l'exploitation d'effets positifs par le rétablissement d'éléments de base ou fondateurs, comme des récifs artificiels, afin de fournir des ressources, un habitat ou une protection pour les espèces visées (Halpern et al., 2007). Au contraire, cette restauration peut être permise par la suppression d'espèces situées à des niveaux trophiques supérieurs : supprimer les prédateurs directs des espèces à conserver favorise immédiatement le développement de ces dernières. De manière similaire, ajouter des superprédateurs qui diminueront la densité des prédateurs des espèces à restaurer permet de tempérer la pression de prédation à travers la chaîne trophique (Courchamp et al., 1999). Cependant, si les méthodes de conservation d'espèce visent à sauvegarder une espèce en danger d'extinction, elles ne favorisent pas toujours la biodiversité puisqu'elles impliquent la réduction des prédateurs.

Dans cette thèse, nous avons pu constater qu'un prédateur pouvait également induire des effets indirects positifs entre des espèces d'un même niveau trophique inférieur. Contrairement aux chaînes trophiques qui impliquent un effet bénéfique du prédateur sur une espèce d'un niveau trophique inférieur par l'intermédiaire de la pénalisation d'une espèce d'un niveau trophique intermédiaire, le mutualisme apparent se traduit par un bénéfice pour l'écosystème dans son ensemble, sans qu'une espèce soit nécessairement pénalisée par le prédateur. Ainsi, en favorisant la diversité des proies ou en ajoutant des espèces disparues ou exotiques, non seulement le prédateur peut tempérer sa pression de prédation sur toutes ses proies, mais aussi continuer de persister. Cette situation renforce alors la résilience de l'écosystème caractérisée non seulement par une forte biodiversité mais également par une

augmentation de la densité totale d'individus.

Contre-intuitivement, le prédateur, en consommant ses proies peut alors permettre alors l'introduction et la conservation d'une diversité de proies différentes. De ce fait, l'invasion d'espèces exotiques, également étudiée sous l'influence des chaînes trophiques (D'Antonio and Meyerson, 2002; Rodriguez, 2006), peut favoriser non seulement les prédateurs indigènes mais également les proies situées à son niveau trophique. Ce résultat s'oppose au principe d'hyperprédation qui considère que les prédateurs, en tirant profit de l'invasion d'une nouvelle proie, peuvent mener les proies indigènes à l'extinction (Courchamp et al., 2000; Bate and Hilker, 2012). En effet, au contraire, ces espèces exotiques peuvent jouer le rôle d'un refuge implicite pour les proies indigènes et le prédateur peut délaisser ces dernières pour se focaliser ou passer plus de son temps sur les nouvelles proies. Ainsi, l'invasion d'espèces exotiques peut également favoriser l'ensemble d'un écosystème en augmentant la densité de chaque population. Par sa présence, une espèce exotique peut alors amener les systèmes biologiques à avoir de plus hautes densités et donc à avoir une meilleure résilience.

Ces hypothèses amènent à penser que l'influence du prédateur, longtemps sous-estimée sur les effets indirects positifs, nécessite une exploration expérimentale et théorique poussée, dans la continuité de nos travaux et des efforts menés dans ce sens par des études récentes (Ritchie et al., 2012). Le rôle du prédateur dans les écosystèmes et les multiples interactions qui en dépendent peuvent alors fournir des connaissances sur les mécanismes de maintien et de préservation des populations (Ritchie and Johnson, 2009). Par exemple, cette thèse démontre que le comportement du prédateur dans un contexte écologique simple, composé d'une relation multi-proies–prédateur, peut avoir contre toute intuition un impact positif sur tout l'écosystème.

Conclusion Ce chapitre nous a permis d'aborder le principe de lutte biologique et les stratégies mises en place afin de protéger les cultures contre les ravageurs à l'aide de prédateurs. Nous nous sommes focalisés sur le cas de prédateurs généralistes qui peuvent être distraits par des proies alternatives, ainsi que sur les méthodes qui visent à favoriser les populations de prédateurs naturels en améliorant leur habitat. L'étude théorique menée dans cette thèse amène à penser que l'exploitation de prédateurs généralistes peut induire des effets positifs entre les ravageurs et les autres ressources présentes dans les cultures. De plus, la distraction de ces prédateurs peut être renchérie par la volonté d'augmenter leur densité grâce à l'apport volontaire de sources de nourriture alternative. Cependant, ces pratiques peuvent les distraire des ravageurs et être alors contre-productifs. Ainsi, par les mécanismes que nous décrivons, nous montrons qu'augmenter la densité des prédateurs généralistes n'entraîne pas nécessairement une meilleure protection des cultures.

Des études empiriques concordants avec nos résultats illustrent d'ailleurs la distraction du prédateur qui tempère la pression de prédation sur le ravageur dans les cultures. Notre étude et ces observations *in vivo* confortent l'idée que l'influence du prédateur nécessite d'être appréhendée au préalable pour assurer le succès d'une lutte biologique et éviter les éléments qui diminueraient le taux de croissance du prédateur, dont sa distraction. Enfin, le prédateur semble pouvoir jouer un rôle essentiel dans la biodiversité et la résilience des

écosystèmes en favorisant les effets indirects positifs entre les espèces d'un niveau trophique inférieur. Cette thèse a pu valoriser le rôle du prédateur qui est souvent jugé négatif dans les écosystèmes, et conforter l'idée que, contre-intuitivement, un prédateur qui consomme différents individus peut positivement influencer les effets indirects entre ses proies.

Contribution de référence

- **Sections 7.1 et 7.2** – 2012 – Chailleux A., Mohl E., Teixeira Alves M., Desneux N.. *Apparent competition and unilateral indirect interactions in biological control*, article en préparation.

Conclusion

Interroge s'il te plait les animaux domestiques, et ils t'instruiront,
ainsi que les créatures ailées des cieux, et elles te renseigneront,
ou bien intéresse toi à la terre et elle t'instruira,
et les poissons de la mer te le feront savoir.

Job 12 :7-8

Epilogue

Dans cette thèse, nous avons exploré un infime nombre de modèles et avons constaté la complexité qui y réside : un écosystème très simple, composé de deux proies et d'un prédateur commun, peut donner naissance à un ensemble enchevêtré d'interactions directes et indirectes. Alors que l'intuition pourrait amener à penser que les interactions liées à la prédation sont toujours strictement négatives pour les proies, dans les faits, la réalité est moins unidirectionnelle. Cette thèse a ainsi montré que l'influence du comportement du prédateur peut être bénéfique pour les proies et induire des effets indirects très variés, dont des effets indirects positifs sur au moins l'une d'entre elles.

Après un parcours des outils mathématiques couramment utilisés en écologie théorique, nous nous sommes penchés vers un formalisme mathématique peu exploité par la littérature et qui, pourtant, présente une cohésion mathématique et biologique robuste pour explorer explicitement les effets indirects entre les populations. S'affranchissant de la proportionnalité entre la consommation et la reproduction du prédateur, le modèle de Leslie-Gower est construit sur l'hypothèse que le prédateur suit une croissance logistique limitée par la densité de ses proies, et que le taux de croissance du prédateur diminue linéairement avec l'augmentation de sa densité. Cette dernière hypothèse permet d'intégrer naturellement et simplement la densité-dépendance négative du prédateur dans le modèle, propriété que nous avons exploitée tout au long de notre étude.

Au cours de notre travail, l'influence du comportement du prédateur a fait l'objet d'une investigation basée sur les travaux d'Abrams and Matsuda (1996). En partant de la définition initiale des effets indirects par Holt (1977), nous nous sommes démarqués de leurs travaux en comparant les équilibres atteints par les populations lorsque le prédateur fait face à une seule proie, ou à plusieurs ressources, fixes ou dynamiques, ce qui nous a ainsi permis de rester plus proches des protocoles expérimentaux utilisés dans l'exploration des effets indirects. A l'instar des travaux d'Abrams and Matsuda (1996), nous nous sommes focalisés sur des mécanismes propres au prédateur : sa distraction, sa

densité-dépendance négative et son adaptation alimentaire. Nous avons alors identifié les interactions qui peuvent apparaître entre des ressources partageant un prédateur commun, lorsqu'une source de nourriture est ajoutée à un système initial proie-prédateur. Nous avons particulièrement mis l'accent sur la réciprocité des effets indirects entre deux proies dynamiques, pouvant varier du mutualisme apparent à de la prédation apparente, en passant par du commensalisme apparent. Nous avons notamment distingué ces effets à court terme et à long terme.

Le modèle de Leslie-Gower, avec la réponse fonctionnelle linéaire et la croissance logistique du prédateur, nous a permis de nous concentrer sur la distraction et la densité-dépendance négative du prédateur. Ainsi, à court terme, nous avons pu confirmer que la présence d'une source de nourriture alternative distrait immédiatement le prédateur qui tempère alors momentanément sa pression de prédation sur la proie qu'il consommait initialement. De plus, une contribution majeure de notre travail a consisté en l'identification d'effets indirects positifs sur au moins une proie à long terme. Nous avons en effet montré que, contre-intuitivement, une densité plus élevée de prédateurs ne s'accompagnait pas nécessairement d'une suppression plus forte des proies. En effet, la distraction du prédateur diminue la pression de prédation sur les proies qui bénéficient de la diversité de leur niveau trophique, sans pour autant que le prédateur lui-même n'en soit pénalisé : tout l'écosystème bénéficie alors de l'influence du prédateur. Contre toute intuition, notre étude avance donc que la prédation peut augmenter la diversité et la masse des écosystèmes.

Les résultats obtenus dans cette thèse confortent les précédentes conclusions d'Abrams and Matsuda (1996). D'une part, nous avons pu démontrer la robustesse de la théorie en exploitant un formalisme mathématique différent du leur, confirmant par l'occasion la corrélation entre la distraction couplée à la densité-dépendance négative du prédateur et l'occurrence d'effets indirects positifs. D'autre part, nous avons démontré que ces effets ne dépendaient pas du comportement adaptatif du prédateur. Bien que l'occurrence d'effets indirects positifs est favorisée par un prédateur qui adapte ses préférences en fonction des densités de ses proies, elle est également permise par un prédateur inflexible. Ainsi, nos travaux contredisent le principe de compétition apparente en mettant en évidence l'occurrence d'effets très variés excluant les effets négatifs réciproques.

Ces résultats illustrent également la portée que pourrait avoir dans la pratique l'amélioration de l'habitat d'un prédateur, ainsi que la présence de nombreuses proies dans son environnement. Dans le premier cas, améliorer l'habitat d'un prédateur avec l'apport de plantes banques ou de refuges peut intervenir dans le cadre de la lutte biologique par conservation qui vise à accroître la densité des prédateurs et ainsi leur efficacité sur les ravageurs. Cependant, le comportement du prédateur peut favoriser les proies sous l'influence de la gestion de son temps passé dans les cultures où sont présents les ravageurs, et dans son habitat alternatif. Ces effets indirects induits par l'habitat alternatif peuvent ainsi avoir des conséquences variées en lutte biologique, en fonction non seulement de l'influence du prédateur mais aussi de la qualité des habitats. Dans le second cas, le succès de la lutte biologique peut également être perturbé par la biodiversité présente dans l'environnement du prédateur. C'est d'autant plus le cas lorsque des mécanismes liés à la distraction du

prédateur empêchent l'occurrence de compétition apparente et induisent des effets variés altérant la régulation des ravageurs. Au final, nos travaux appuient l'idée qu'à l'équilibre, une densité de prédateurs élevée n'implique pas toujours de plus faibles densités de proies et une meilleure efficacité de la lutte biologique.

Perspectives

La Nature conserve toujours une part de complexité et d'inaccessibilité que la théorie et l'expérience aspirent à atteindre. Dans ce sens, cette thèse a contribué à lever le voile sur une problématique élémentaire qui s'est avérée être très riche en conclusions et en applications.

Nous avons représenté un simple écosystème à l'aide d'un système d'équations différentielles basées sur des hypothèses et des simplifications de la réalité. L'étude de modèles simples nous a permis de mettre en évidence des concepts et des principes essentiels à la compréhension des interactions. Dans une ère informatique où des modèles très complexes peuvent être explorés pour décrire des systèmes biologiques tout autant compliqués, les modèles simples permettent de formaliser des connaissances pertinentes en écologie. En clarifiant les mécanismes impliqués dans les processus biologiques, les modèles simples apportent avec robustesse des éléments de prédiction sur le devenir d'un écosystème sous l'influence de facteurs sous-entendus par des hypothèses mathématiques. Les modèles simples peuvent également être utiles pour résumer, interpréter et extrapoler les observations de la Nature. Pour ces raisons, ce formalisme mathématique constitue un puissant outil de compréhension des écosystèmes et d'élucidation de problèmes écologiques variés, comme les raisons qui amènent une population à s'éteindre. De ce fait, les modèles simples tels que ceux étudiés dans cette thèse n'ont pas fini de nous livrer des notions essentielles et de répondre à des problématiques qui justifient leur intérêt en écologie.

Dans ce cadre, nous pourrions compléter les modèles simples exploités dans cette thèse pour prendre en compte différentes hypothèses supplémentaires simplifiant des systèmes biologiques plus complets et complexes. Entre autres, la compétition directe qui peut exister entre les proies pour des ressources communes est un mécanisme connu pour induire l'exclusion de l'une d'entre elles. L'occurrence d'effets indirects positifs sous l'influence d'un prédateur commun pourrait alors contrebalancer cette prédiction et apporter la persistance des populations. De la même manière, les assemblages de prédateurs généralistes voire de prédateurs spécialistes et généralistes sont de plus en plus préconisés pour lutter contre les ravageurs des cultures en limitant les effets de distraction illustrés dans cette thèse. La diversité des prédateurs pourrait effectivement être un élément important du fonctionnement et de la résilience des écosystèmes. Les notions qui ressortiraient de ces modèles simples sont d'autant plus intéressantes qu'elles pourraient fournir des applications pratiques en écologie.

En effet, les conclusions apportées par notre étude de modèles simples trouvent un certain nombre d'applications dans des cas concrets d'exploitation ou de modification des écosystèmes. C'est le cas de la lutte biologique dont les stratégies peuvent dépendre des interactions de prédation et dont l'influence du comportement du prédateur peut profondé-

ment influencer le succès. En particulier, améliorer leur habitat dans ce but pourrait être un élément contre-productif tandis que l'augmentation de la densité des prédateurs n'implique pas toujours un meilleur contrôle des espèces ciblées. Au contraire, dans le cas des programmes de restauration et de conservation d'espèces qui exploitent les effets positifs des écosystèmes pour atteindre leurs buts notamment à travers la suppression des mécanismes de superprédation, la distraction des prédateurs pourrait être recherchée et mise à profit des proies d'un même niveau trophique, sans être au détriment d'espèces intermédiaires. C'est le cas par exemple des élevages de buffles qui distraient le lion asiatique des cerfs axis indigènes, favorisant leur conservation (Sundararaj et al., 2012). De la même manière, l'hyperprédation de proies indigènes induite par l'invasion de nouvelles espèces pourrait être contrebalancée par cette distraction, favorisant ainsi la biodiversité des écosystèmes.

Les apports théoriques de cette thèse nécessitent également une contribution expérimentale importante afin d'une part valider les concepts décrits par nos modèles, et d'autre part considérer le contexte environnemental unique de chaque écosystème. En lutte biologique, cette approche empirique peut faire appel à l'étude des ennemis naturels présents ou ajoutés aux cultures, ainsi qu'à l'étude de leur influence sur les proies dont les ravageurs, et à l'évaluation de l'impact des effets indirects à long terme sur l'écosystème. En retour, l'écologie théorique permettra de comprendre les résultats obtenus en identifiant les mécanismes impliqués dans le système d'étude et participera ainsi pleinement aux prises de décision des expérimentateurs et écologistes.

Finalement, la combinaison de l'écologie théorique et des expériences peut indéniablement lever les verrous des challenges environnementaux que l'Homme rencontre actuellement face à l'appauvrissement des écosystèmes, à leur sensibilité aux changements climatiques ou encore aux invasions d'espèces exotiques. Leur utilisation est d'autant plus pertinente que la compréhension de l'environnement dans lequel nous nous mouvons pourrait permettre le couplage des objectifs économiques à la gestion durable et saine de la Nature.

Annexes

1 Stabilité d'un système à plusieurs variables

Considérons un système à deux variables N_1 et N_2 avec un équilibre $E^* = (N_1^*, N_2^*)$ (Fig. 1).

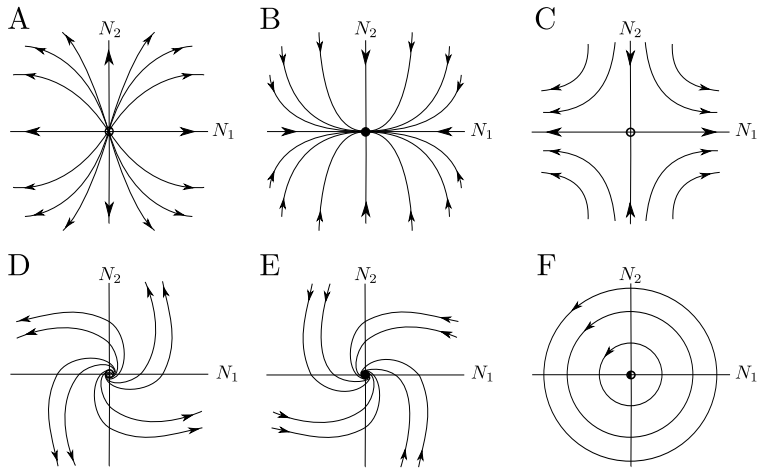

FIGURE 1 – Portraits de phase. Les lignes de champs sont représentés en noir et leur direction est indiquée par les flèches noires. L'équilibre est représenté par un cercle (stable : cercle plein, instable : cercle vide, neutre : cercle à demi plein). Dans (A), les deux valeurs propres sont positives. Dans (B), les deux valeurs propres sont négatives. Dans (C), une valeur propre est positive et l'autre est négative. Dans (D, E, F), les deux valeurs propres sont complexes conjuguées. Dans (D) leur partie réelle est positive. Dans (E), leur partie réelle est négative. Dans (F), leur partie réelle est nulle.

Si les deux valeurs propres de la matrice jacobienne de ce système, λ_1 et λ_2, sont positives, E^* est instable (Fig. 1A). Si les deux valeurs propres sont négatives, E^* est asymptotiquement stable (Fig. 1B). Ces équilibres sont appelés des noeuds instables ou stables, respectivement.

Si une valeur propre est positive et l'autre négative, E^* est instable (Fig. 1C). Cet équilibre est appelé point col ou point selle.

Si les valeurs propres sont complexes conjuguées, si leur partie réelle est positive, E^* est instable (Fig. 1D) et si leur partie réelle est négative, E^* est stable (Fig. 1E). L'équilibre est appelé foyer stable ou foyer instable, respectivement. Si la partie réelle est nulle, le comportement du système n'est pas connu. Dans certains cas, les trajectoires peuvent former des cercles (Fig. 1F) : une telle stabilité neutre est appelée centre.

Une matrice M 2×2 a pour propriété $tr(M) = \lambda_1 + \lambda_2$ et $det(M) = \lambda_1 \lambda_2$ avec tr la trace de la matrice M et det son déterminant. De plus, les deux valeurs propres ont pour valeur :

$$\lambda_{1,2} = \frac{tr \mp \sqrt{tr^2 - 4det}}{2}. \tag{1}$$

On peut dès lors classifier les différents types de stabilité en utilisant (1) (Fig. 2). Tout d'abord, si $det < 0$, l'équilibre est un point selle car les deux valeurs propres sont de signe opposé. Si $det > 0$, le terme $tr^2 - 4det$ définit une parabole. Si ce terme est négatif, les valeurs propres sont complexes conjuguées et les trajectoires forment des spirales stables si $tr < 0$ ou instables si $tr > 0$. S'il est positif, les équilibres sont alors instables si $tr > 0$ ou asymptotiquement stables si $tr < 0$. Si $tr = 0$, les équilibres peuvent être des centres. Par ailleurs, les équilibres dont les valeurs propres coïncident avec l'axe de tr ou avec la parabole sont des cas dégénérés.

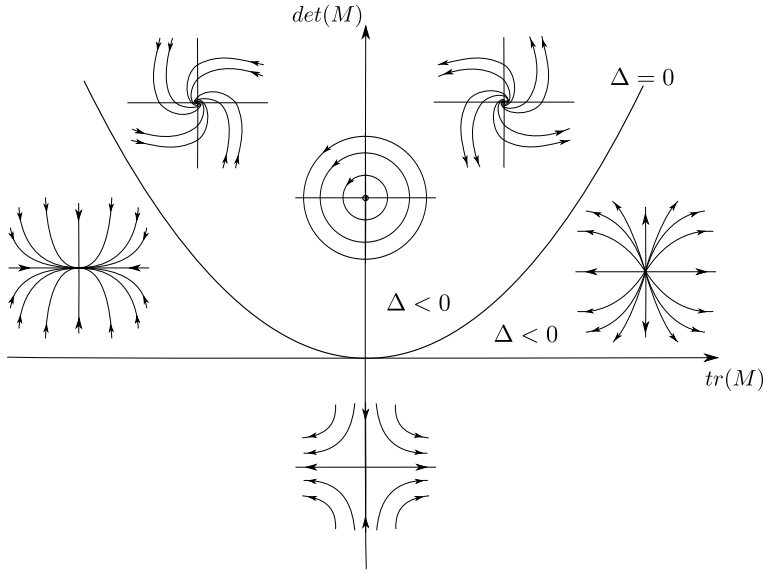

FIGURE 2 – Différents portraits de phase en fonction du signe de la trace et du déterminant de la matrice M, avec $\Delta = tr(M)^2 - 4det(M)$.

2 Analyse de la stabilité des équilibres du modèle de Holling-Tanner modifié avec source de nourriture et préférence fixes

A l'équilibre, le modèle (4.17) s'écrit comme suit :

$$\left\{\begin{array}{rcl} r_N N - q\dfrac{\lambda_N N P}{1+h_N N} & = & 0, \\ r_P P\left(1 - \dfrac{P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A}\right) & = & 0. \end{array}\right. \tag{2}$$

Les isoclines nulles du modèle sont :

$\dot{N} = 0 \Rightarrow N = 0$ ou $P = \dfrac{r_N}{q\lambda_N}(1 + h_N N)$,
$\dot{P} = 0 \Rightarrow P = 0$ ou $P = q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A$.

Trois équilibres sont possibles : i) N et P sont absents du système ($E^0_{Nf_{HT}}$), ii) N est absent et P suit une croissance logistique en ne consommant que A ($E^1_{Nf_{HT}}$), ou iii) N et P coexistent ($E^*_{Nf_{HT}}$) :

$$E^0_{Nf_{HT}} = (0,0),$$
$$E^1_{Nf_{HT}} = (0, (1-q)\alpha_A K_A),$$
$$E^*_{Nf_{HT}} = (N^*_{Nf_{HT}}, P^*_{Nf_{HT}}) = \left(\frac{r_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A}{q^2\alpha_N\lambda_N - r_N h_N}, r_N\frac{q\alpha_N - (1-q)\alpha_A h_N K_A}{q^2\alpha_N\lambda_N - r_N h_N}\right).$$

Le point $E^*_{Nf_{HT}}$ existe si soit la condition (3), ou soit la condition (4) est satisfaite :

$$r_N > q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A, \quad q\alpha_N > (1-q)\alpha_A h_N K_A, \quad q^2\alpha_N\lambda_N > r_N h_N, \tag{3}$$

$$r_N < q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A, \quad q\alpha_N < (1-q)\alpha_A h_N K_A, \quad q^2\alpha_N\lambda_N < r_N h_N. \tag{4}$$

La jacobienne J qui décrit les dynamiques locales du système (4.17) s'écrit :

$$J = \begin{pmatrix} r_N - \dfrac{q\lambda_N P}{(1+h_N N)^2} & -\dfrac{q\lambda_N N}{1+h_N N} \\ \dfrac{q\alpha_N r_P P^2}{(q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A)^2} & r_P - \dfrac{2r_P P}{q\alpha_N N + (1-q)\alpha_A K_A} \end{pmatrix}.$$

En $E^0_{Nf_{HT}}$, J vaut :

$$J_{E^0_{Nf_{HT}}} = \begin{pmatrix} r_N & 0 \\ 0 & r_P \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de $J_{E^0_{Nf_{HT}}}$ sont r_N et r_P. $E^0_{Nf_{HT}}$ est instable.

En $E^1_{Nf_{HT}}$, J vaut :

$$J_{E^1_{Nf_{HT}}} = \begin{pmatrix} r_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A & 0 \\ qr_P\alpha_N & -r_P \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de $J_{E^1_{Nf_{HT}}}$ sont $r_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A$ et $-r_P$. $E^1_{Nf_{HT}}$ est asymptotiquement stable si $r_N < q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A$, sinon il est instable.

De plus, si $E^1_{Nf_{HT}}$ est stable, alors $E^*_{Nf_{HT}}$ existe si la condition (4) est vérifiée.

Si $E^1_{Nf_{HT}}$ est instable, alors $E^*_{Nf_{HT}}$ existe si la condition (3) est vérifiée.

En $E^*_{Nf_{HT}}$, J vaut :

$$J_{E^*_{Nf_{HT}}} = \begin{pmatrix} \frac{r_N h_N(r_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A)}{q^2\alpha_N\lambda_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A h_N} & \frac{q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A - r_N}{q\alpha_N - (1-q)\alpha_A K_A h_N} r_N \\ qr_P\alpha_N & -r_P \end{pmatrix}.$$

Le déterminant de $J_{E^*_{Nf_{HT}}}$ est $D^*_{Nf_{HT}} = \frac{r_P[q^2\alpha_N\lambda_N - r_N h_N][r_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A]}{q^2\alpha_N\lambda_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A h_N}$.

Sous la condition (4), $D^*_{Nf_{HT}} < 0$: $E^*_{Nf_{HT}}$ est un point selle.

Sous la condition (3), $D^*_{Nf_{HT}} > 0$.
On s'intéresse au signe de la trace pour conclure sur la stabilité de l'équilibre.

$T^*_{Nf_{HT}} = \frac{r_N^2 h_N - q(1-q)r_N\alpha_A\lambda_N K_A h_N}{q^2\alpha_N\lambda_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A h_N} - r_P.$

Le premier terme de la trace est positif sous la condition (3).

De ce fait, si $\frac{r_N^2 h_N - q(1-q)r_N\alpha_A\lambda_N K_A h_N}{q^2\alpha_N\lambda_N - q(1-q)\alpha_A\lambda_N K_A h_N} < r_P$, $T^*_{Nf_{HT}} < 0$.

$E^*_{Nf_{HT}}$ est alors asymptotiquement stable (Fig. 4.6). Sinon il est asymptotiquement instable.

3 Stabilité de E_f^* à l'aide du critère de Routh-Hurwitz

La stabilité de E_f^* est étudiée à l'aide du critère de Routh-Hurwitz (Kot, 2001). Tout d'abord, cet équilibre est positif si les deux conditions (5.4) et (5.5) sont satisfaites. Le polynôme caractéristique de sa jacobienne s'écrit :

$$\mathrm{Det}(J_{E_f^*} - \lambda Id) = \lambda^3 a_3 + \lambda^2 a_2 + \lambda a_1 + a_0,$$

avec

$$\begin{aligned}
a_0 &= -\left(\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N}\frac{r_A A_f^*(q)}{K_A} r_P + \lambda_N N_f^*(q)\frac{r_A A_f^*(q)}{K_A}\alpha_N r_P + \lambda_A A_f^*(q)\alpha_A r_P \frac{r_N N_f^*(q)}{K_N}\right),\\
a_1 &= -\left(\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N} r_P + \frac{r_N N_f^*(q)}{K_N}\frac{r_A A_f^*(q)}{K_A} + \frac{r_A A_f^*(q)}{K_A} r_P + \lambda_N N_f^*(q)\alpha_N r_P + \lambda_A A_f^*(q)\alpha_A r_P\right),\\
a_2 &= -\left(\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N} + \frac{r_A A_f^*(q)}{K_A} + r_P\right),\\
a_3 &= -1.
\end{aligned}$$

Pour que cet équilibre soit stable, le critère de Routh-Hurwitz impose que les valeurs du déterminant de la matrice

$$M = \begin{pmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{pmatrix},$$

sont positives, c'est-à-dire :

$$a_3 < 0 \text{ implique que } a_2 < 0, \text{ce qui implique que } a_3 a_0 - a_2 a_1 < 0 \text{ et que } a_0 < 0.$$

$a_3 < 0$, $a_2 < 0$ et $a_0 < 0$ sont vérifiées car E_f^* est positif, tandis que $a_3 a_0 - a_2 a_1 < 0$ a pour expression :

$$\begin{aligned}
a_3 a_0 - a_2 a_1 = -\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N}\frac{r_A A_f^*(q)}{K_A}\left(\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N} - \frac{r_A A_f^*(q)}{K_A} - 2r_P\right) -\\
r_P\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N}\left(\frac{r_N N_f^*(q)}{K_N} - \alpha_N\lambda_N N_f^*(q) - r_P\right) -\\
r_P\frac{r_A A_f^*(q)}{K_A}\left(\frac{r_A A_f^*(q)}{K_A} - \alpha_A\lambda_A A_f^*(q) - r_P\right) - r_P^2\left(\alpha_N\lambda_N N_f^*(q) - \alpha_A\lambda_A A_f^*(q)\right),
\end{aligned}$$

qui est aussi négatif car E_f^* est positif.

De ce fait, le critère de Routh-Hurwitz nous permet de dire que E_f^* est un équilibre localement asymptotiquement stable quand il existe.

4 Analyse du modèle de Lotka-Volterra avec un terme d'interférence chez les prédateurs

Nous considérons un modèle de Lotka-Volterra avec une croissance logistique des proies N et A, une réponse fonctionnelle linéaire pour chacune d'entre elles, et un terme d'interférence $-d_P P^2$ qui pénalise la croissance du prédateur d'autant plus que sa densité est grande. Le régime du prédateur est représenté par q et le modèle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \dot{N} &= r_N \left(1 - \dfrac{N}{K_N}\right) N - q\lambda_N NP \\ \dot{N} &= r_A \left(1 - \dfrac{A}{K_A}\right) A - (1-q)\lambda_A AP \\ \dot{P} &= qa_N NP + (1-q)a_A AP - d_P P^2 - mP \end{cases} \tag{5}$$

En l'absence d'une des proies, $N^* = \dfrac{m\lambda_N K_N + d_P r_N K_N}{r_N d_P + \lambda_N a_N K_N}$ et $P^* = \dfrac{a_N K_N r_N - m r_N}{r_N d_P + \lambda_N a_N K_N}$

(symétriquement pour A^* et P^* si A est la proie présente).

4.1 Prédateur inflexible

Dans un premier temps, nous considérons que le prédateur est inflexible et q reste fixe. Les isoclines du modèle sont :

$$\begin{aligned} \dot{N} = 0 \quad &\Rightarrow \quad N = 0 \text{ ou } P = \frac{r_N}{q\lambda_N}\left(1 - \frac{N}{K_N}\right) \\ \dot{A} = 0 \quad &\Rightarrow \quad A = 0 \text{ ou } P = \frac{r_A}{(1-q)\lambda_A}\left(1 - \frac{A}{K_A}\right) \\ \dot{P} = 0 \quad &\Rightarrow \quad P = 0 \text{ ou } P = \frac{qa_N N + (1-q)a_A A - m}{d_P} \end{aligned}$$

Les équilibres du modèle sont :

$E_f^1 = (0, 0, 0)$

$E_f^2 = (K_N, 0, 0)$

$E_f^3 = (0, K_A, 0)$

$E_f^4 = (K_N, K_A, 0)$

$E_f^5 = \left(\dfrac{d_P r_N K_N + qm\lambda_N K_N}{r_N d_P + q^2 a_N \lambda_N K_N}, 0, \dfrac{qa_N K_N r_N - m r_N}{r_N d_P + q^2 a_N \lambda_N K_N}\right)$

$E_f^6 = \left(0, \dfrac{d_P r_A K_A + qm\lambda_A K_A}{r_A d_P + q^2 a_A \lambda_A K_A}, \dfrac{qa_A K_A r_A - m r_A}{r_A d_P + q^2 a_A \lambda_A K_A}\right)$

$E_f^* = (N_f^*, A_f^*, P_f^*) = \left(\dfrac{K_N r_A r_N d_P + (1-q)^2 a_A \lambda_A K_A K_N r_N + q r_A \lambda_N K_N m - q(1-q) a_A \lambda_N K_A K_N r_A}{q^2 a_N \lambda_N K_N r_A + (1-q)^2 a_A \lambda_A K_A r_N + r_N r_A d_P},\right.$

$$\frac{K_A r_A r_N d_P + q^2 \lambda_N a_N K_A K_N r_A + (1-q)\lambda_A K_A r_N m - q(1-q)\lambda_A a_N K_A K_N r_N}{q^2 r_A a_N \lambda_N K_N + (1-q)^2 r_N a_A \lambda_A K_A + r_N r_A d_P},$$

$$\frac{q r_A r_N a_N K_N + (1-q) r_A r_N a_A K_A - m r_A r_N}{q^2 r_A a_N \lambda_N K_N + (1-q)^2 r_N a_A \lambda_A K_A + r_N r_A d_P}\Big)$$

E_f^5 est positif si $qa_N K_N > m$ et E_f^6 est positif si $(1-q)a_A K_A > m$.
E_f^1, E_f^2, E_f^3, E_f^5, et E_f^6 sont instables.
E_f^4 est stable si $qa_N K_N + (1-q)a_A K_A - m < 0$.
E_f^* est positif et, d'après le critère de Routh-Hurwitz, localement stable si $qa_N K_N + (1-q)a_A K_A - m > 0$.

Nous considérons dans la suite que $a_N K_N - m > 0$ et $a_A K_A - m > 0$, afin de nous limiter aux cas où le prédateur peut persister en la présence d'une proie ou des deux proies.

Sous ces conditions, les trois espèces coexistent et atteignent E_f^*. Les effets indirects sont connus en comparant A_f^* à A^* et N_f^* à N^*. Dans ce but, il est possible d'étudier la dynamique de N_f^* (symétriquement A_f^*) en étudiant sa dérivée en fonction de q :

1. $N_f^*(0) = K_N$ et $N_f^*(1) = \dfrac{m\lambda_N K_N + d_P r_N K_N}{r_N d_P + \lambda_N a_N K_N}$.

2. $\lim\limits_{q\to-\infty} N_f^*(q) = \lim\limits_{q\to+\infty} N_f^*(q) = a_A K_A K_N \dfrac{(\lambda_N r_A + \lambda_A r_N)}{a_N \lambda_N K_N r_A + a_A \lambda_A K_A r_N}$.

3. La dérivée de $N_f^*(q)$ est :

$$\frac{dN_f^*}{dq} = \frac{1}{(q^2 r_A a_N \lambda_N K_N + (1-q)^2 a_A \lambda_A K_A r_N + r_N r_A d_P)^2}$$

$$(-K_N \lambda_N r_A (a_N K_N q(2r_N(ra + (1-q)a_A K_A \lambda_A d_P) + q r_A \lambda_N (m - a_A K_A)) +$$

$$r_N(-m r_A d_P + a_A^2 K_A^2 \lambda_A (1-q)^2 + a_A K_A(\lambda_A m(-1+q^2) + (1-2q) r_A d_P)))).$$

4. $\dfrac{dN_f^*}{dq} = 0$ donne deux racines :

$$\lambda_\mp = \frac{1}{2a_A K_A(\lambda_N r_A + \lambda_A r_N)}$$

$$(-\lambda_N m r_A + a_A K_A \lambda_N r_A + 2a_A K_A \lambda_A r_N \mp$$

$$\sqrt{-4a_A K_A(a_A K_A \lambda_A + r_A) r_N(\lambda_N r_A + \lambda_A r_N) + (-\lambda_N m r_A + a_A K_A \lambda_N r_A r_P + 2a_A K_A \lambda_A r_N)^2}\Big).$$

Les deux racines sont réelles car le point (2) implique que i) $N_f^*(q)$ est constant - ce qui n'est pas le cas -, ou ii) il a au moins un extremum. $N_f^*(q)$ est donc continu et peut avoir deux extrema pour $q \in \mathcal{R}$.

5. On s'intéresse à la pente de $N_f^*(q)$ localement, notamment lorsqu'on est proche de $q = 0$ ou de $q = 1$.

   – $\dfrac{dN_f^*}{dq}(0) = \dfrac{r_A \lambda_N K_N (m - a_A K_A)}{r_N (a_A K_A \lambda_A + r_A d_P)}$.

   – $\dfrac{dN_f^*}{dq}(1) = \dfrac{\lambda_N K_N (r_N m d_P - a_N \lambda_N K_N m - 2 a_N K_N r_N d_N + a_A K_A r_N d_P + a_A K_A a_N \lambda_N K_N)}{(a_N \lambda_N K_N + d_P r_N)^2}$.

6. $\dfrac{dN_f^*}{dq}(0) < 0$ et la pente de N_f^* est négative proche de $q = 0$.

7. En raison des limites identiques de N_f^* quand q tend vers $-\infty$ ou $+\infty$, de la pente de N_f^* près de $q = 0$ et des valeurs de $N_f^*(0)$ et $N_f^*(1)$, au plus un extremum peut être observé pour $q \in [0, 1]$. Si cet extremum existe, il s'agit d'un minimum car $N_f^*(0) > N_f^*(1)$. L'existence de cet extremum dépend du signe de la pente de N_f^* près de $q = 1$.

   – $\dfrac{dN_f^*}{dq}(1) > 0$ et la pente de N_f^* est positive proche de $q = 1$ si

   $$\begin{aligned} a_A K_A &> a_N \tfrac{\lambda_N K_N m + K_N r_N d_P}{d_P r_N + a_N \lambda_N K_N} + d_P \tfrac{a_N K_N r_N - r_N m}{d_P r_N + a_N \lambda_N K_N}, \\ &> a_N N^* + d_N P_N^*. \end{aligned} \tag{6}$$

   Il existe alors un minimum pour $q \in [0, 1]$, ce qui implique que A a un effet négatif sur N pour de grandes valeurs de q.

   – Dans le cas contraire, il n'existe pas de minimum et un effet positif de A sur N est alors garanti pour tout q si :

   $$a_A K_A < a_N N^* + d_P P_N^*. \tag{7}$$

Si son symétrique, en remplaçant N par A, est satisfait, alors le mutualisme apparent entre les deux proies est garanti pour tout q. Par ailleurs, la condition (7) peut s'écrire :

$$\begin{aligned} a_A K_A &< a_N N^* + d_P P_N^*, \\ \tfrac{a_A K_A - m}{d_P} &< \tfrac{a_N N^* - m}{d_P} + P_N^*, \\ \overline{P_A^*} &< 2 P_N^*. \end{aligned} \tag{8}$$

Dans ce cadre, le mutualisme apparent entre N et A est alors garanti si

$$\overline{P_A^*} < 2 P_N^* \qquad \text{et} \qquad \overline{P_N^*} < 2 P_A^*. \tag{9}$$

4.2 Prédateur adaptatif

P maximise son taux de croissance en choisissant q qui maximise

$$\frac{\dot{P}}{P} = \max_q \left(q r_P a_N N P + (1-q) r_P a_A A P - r_P P^2 - m P \right), \tag{10}$$

et peut alors adopter trois comportements différents en fonction des densités des proies :

- $N < \frac{a_A A}{a_N}$: P passe tout son temps à consommer A ($q = 0$),
- $N > \frac{a_A A}{a_N}$: P passe tout son temps à consommer N ($q = 1$),
- $N = \frac{a_A A}{a_N}$: P adopte un régime mixte ($q \in [0, 1]$).

Ce régime alimentaire résulte en la définition de trois différents équilibres de coexistence en fonction des valeurs de q :

- **Région où $\mathbf{q = 0}$** :
  $E_A^* = \left(K_N, \frac{m\lambda_A K_A + d_P r_A K_A}{r_A d_P + a_A \lambda_A K_A}, \frac{a_A r_A K_A - m r_A}{r_A d_P + a_A \lambda_A K_A} \right)$,
  est positif et stable. E_A^* est dans sa région de définition si :

$$\begin{aligned} a_A A^* &> a_N K_N \\ a_A A^* - m &> a_N K_N - m \\ \frac{a_A A^* - m}{d_P} &> \frac{a_N K_N - m}{d_P} \\ \frac{a_A r_A K_A - m r_A}{r_A d_P + a_A \lambda_A K_A} &> \overline{P_N^*} \\ P_A^* &> \overline{P_N^*} \end{aligned} \tag{11}$$

- **Région où $\mathbf{q = 1}$** :
  $E_N^* = \left(\frac{m\lambda_N K_N + d_P r_N K_N}{r_N d_P + a_N \lambda_N K_N}, K_A, \frac{a_N r_N K_N - m r_N}{r_N d_P + a_N \lambda_N K_N} \right)$,
  est positif et stable. E_N^* est dans sa région de définition si :

$$\begin{aligned} a_N N^* &> a_A K_A \\ a_N N^* - m &> a_A K_A - m \\ \frac{a_N N^* - m}{d_P} &> \frac{a_A K_A - m}{d_P} \\ \frac{a_N r_N K_N - m r_N}{r_N d_P + a_N \lambda_N K_N} &> \overline{P_A^*} \\ P_N^* &> \overline{P_A^*} \end{aligned} \tag{12}$$

- **Zone de sliding mode où $\mathbf{q} \in [\mathbf{0}, \mathbf{1}]$** :

  $E_\sigma^* = (N_\sigma^*, A_\sigma^*, P_\sigma^*)$

$$= \Bigg(\frac{a_A K_A K_N (\lambda_A \lambda_N m + \lambda_N r_A d_P + \lambda_A r_N d_P)}{a_N K_N \lambda_N r_A d_P + a_A K_A \lambda_A r_N d_P + a_A K_A \lambda_A a_N K_N \lambda_N} ,$$
$$\frac{a_N K_A K_N (\lambda_A \lambda_N m + \lambda_N r_A d_P + \lambda_A r_N d_P)}{a_N K_N \lambda_N r_A d_P + a_A K_A \lambda_A r_N d_P + a_A K_A \lambda_A a_N K_N \lambda_N} ,$$
$$\frac{a_N K_N a_A K_A (\lambda_N r_A + \lambda_A r_N) - a_A K_A \lambda_A m r_N - a_N K_N \lambda_N m r_A}{a_N K_N \lambda_N r_A d_P + a_A K_A \lambda_A r_N d_P + a_A K_A \lambda_A a_N K_N \lambda_N} \Bigg),$$

est positif et stable.

Si E^*_σ existe, alors $N^* < N^*_\sigma$ et $A^* < A^*_\sigma$.

Identification des effets indirects Trois cas sont possibles :

- $\overline{\mathbf{P^*_N}} > \mathbf{P^*_A}$ et $\overline{\mathbf{P^*_A}} < \mathbf{P^*_N}$
  E^*_A et E^*_N sont dans la région où $q = 1$. Les trajectoires convergent vers E^*_N. N a un effet positif sur A qui n'en a aucun en retour.
- $\overline{\mathbf{P^*_N}} < \mathbf{P^*_A}$ et $\overline{\mathbf{P^*_A}} > \mathbf{P^*_N}$
  E^*_A et E^*_N sont dans la région où $q = 0$. Les trajectoires convergent vers E^*_A. A a un effet positif sur N qui n'en a aucun en retour.
- $\overline{\mathbf{P^*_N}} > \mathbf{P^*_A}$ et $\overline{\mathbf{P^*_A}} > \mathbf{P^*_N}$
  E^*_A est dans la région où $q = 1$ et E^*_N est dans la région où $q = 0$. Les trajectoires convergent vers E^*_σ. Les deux proies expérimentent du mutualisme apparent, sous les mêmes conditions que dans le modèle de Leslie-Gower.

Bibliographie

Abrams, P. 1987*a*. Indirect interactions between prey species that share a predator : varieties of indirect effects. University Press of New England, Hanover, N.H.

———. 1990. The effects of adaptive behavior on the type-2 functional response. Ecology 71 :877–885.

———. 2005. 'Adaptive Dynamics' vs. 'adaptive dynamics'. Journal of Evolutionary Biology 18 :1162–1165.

———. 2007. Habitat choice in predator-prey systems : spatial instability due to interacting adaptive movements. The American Naturalist 169 :581–594.

———. 2010*a*. Quantitative descriptions of resource choice in ecological models. Population Ecology 52 :47–58.

Abrams, P., and T. Kawecki. 1999. Adaptive host preference and the dynamics of host-parasitoid interactions. Theoretical Population Biology 56 :307–324.

Abrams, P., and H. Matsuda. 2003. Population dynamical consequences of reduced predator switching at low total prey densities. Population Ecology 45 :175–185.

Abrams, P. A. 1987*b*. On classifying interactions between populations. Oecologia 73 :272–281.

———. 1992. Predators that benefit prey and prey that harm predators : unusual effects of interacting foraging adaptation. The American Naturalist 140 :573–600.

———. 1999. The adaptative dynamics of consumer choice. The American Naturalist 153 :83–97.

———. 2010*b*. Implications of flexible foraging for interspecific interactions : lessons from simple models. Functional Ecology 24 :7–17.

Abrams, P. A., R. Cressman, and V. Krivan. 2007. The role of behavioral dynamics in determining the patch distributions of interacting species. The American Naturalist 169 :505–518.

Abrams, P. A., R. D. Holt, and J. D. Roth. 1998. Apparent competition or apparent mutualism ? shared predation when population cycles. Ecology 79 :201–212.

Abrams, P. A., and H. Matsuda. 1996. Positive indirect effects between prey species that share predators. Ecology 77 :610–616.

———. 2004. Consequences of behavioral dynamics for the population dynamics of predator-prey systems with switching. Population Ecology 46 :13–25.

Abrams, P. A., H. Matsuda, and Y. Harada. 1993. Evolutionarily unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits. Evolutionary Ecology 7 :465–487.

Akcakaya, H. 1992. Population cycles of mammals : evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. Ecological Monographs 62 :119–142.

Akre, B. G., and D. M. Johnson. 1979. Switching and sigmoid functional response curves by damselfly naiads with alternative prey available. Journal of Animal Ecology 48 :703–720.

Aldrich, J. 1998. Predatory Heteroptera : their ecology and use in biological control, chap. Status of semiochemical research on predatory Heteroptera, pages 33–48. Thomas Say Foundation, Entomological Society of America, Lanham, Maryland.

Arditi, R., and A. Berryman. 1991. The biological control paradox. Trends in Ecology & Evolution 6 :32.

Arditi, R., and L. R. Ginzburg. 1989. Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. Journal of Theoretical Biology 139 :311–326.

Arim, M., and P. A. Marquet. 2004. Intraguild predation : a widespread interaction related to species biology. Ecology Letters 7 :557–564.

Arnold, L. 1974. Stochastic differential equations : theory and applications. Wiley, New York.

Bampfylde, C., and M. Lewis. 2007. Biological control through intraguild predation : case studies in pest control, invasive species and range expansion. Bulletin of Mathematical Biology 69 :1031–1066.

Barnadas, I., R. Gabarra, and R. Albajes. 1998. Predatory capacity of two mirid bugs preying on *Bemisia tabaci*. Entomologia Experimentalis et Applicata 86 :215–219.

Bartlett, M. S., J. C. Gower, and P. H. Leslie. 1960. A comparison of theoretical and empirical results for some stochastic population models. Biometrika 47 :1–11.

Bate, A. M., and F. M. Hilker. 2012. Rabbits protecting birds : hypopredation and limitations of hyperpredation. Journal of Theoretical Biology 297 :103–115.

Bazykin, A. 1974. Problems in mathematical genetics, chap. Volterra's system and the Michaelis-Menten equation, pages 103–142. Union of the Soviet Socialist Republic Academy of Sciences, Novosibirsk, USSR.

Becker, N. G. 1973. Interactions between species : some comparisons between deterministic and stochastic models. Rocky Mountain Journal of Mathematics 3 :53–68.

Beddington, J. R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. Journal of Animal Ecology 51 :331–340.

Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2006. Ecology : from individuals to ecosystems. Fourth edition ed. Blackwell Publishing.

Berec, L., J. Eisner, and V. Krivan. 2010. Adaptive foraging does not always lead to more complex food webs. Journal of Theoretical Biology 266 :211–218.

Berec, L., and V. Krivan. 2000. A mechanistic model for partial preferences. Theoretical Population Biology 58 :279–289.

Berec, M., V. Krivan, and L. Berec. 2003. Are great tits (*Parus major*) really optimal foragers ? Canadian Journal of Zoology 81 :780–788.

Bergelson, J. 1985. A mechanistic interpretation of prey selection by *Anax junius* larvae (odonata : Aeschnidae). Ecology 66 :1699–1705.

Bergeson, E., and F. J. Messina. 1997. Resource versus enemy-mediated interactions between cereal aphids (homoptera : Aphididae) on a common host plant. Annals of the Entomological Society of America 90 :425–432.

Berryman, A. 1981. Population systems. Plenum, New York, USA.

———. 1991. Population theory : an essential ingredient in population prediction, management, and policy making. American Entomologist 37 :138–142.

———. 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. Ecology 73 :1530–1535.

Berryman, A., and B. Hawkins. 2006. The refuge as an integrating concept in ecology and evolution. Oikos 115 :192–196.

Berryman, A. A. 2002. Population : a central concept for ecology ? Oikos 97 :439–442.

Berryman, A. A., A. P. Gutierrez, and R. Arditi. 1995*a*. Credible, parsimonious and useful predator-prey models : a reply to Abrams, Gleeson, and Sarnelle. Ecology 76 :1980–1985.

Berryman, A. A., J. Michalski, A. P. Gutierrez, and R. Arditi. 1995*b*. Logistic theory of food web dynamics. Ecology 76 :336–343.

Bolker, B., M. Holyoak, V. Krivan, L. Rowe, and O. Schmitz. 2003. Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. Ecology 84 :1101–1114.

Bond, W. 1994. Keystone species. Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin.

Bonsall, M. 2003. The role of variability and risk on the persistence of shared-enemy, predator-prey assemblages. Journal of Theoretical Biology 221 :193–204.

Bonsall, M., and M. Hassell. 1998. Population dynamics of apparent competition in a host-parasitoid assemblage. Journal Of Animal Ecology 67 :918–929.

Bonsall, M., and M. P. Hassell. 1999. Parasitoid-mediated effects : apparent competition and the persistence of host-parasitoid assemblages. Researches on Population Ecology 41 :59–68.

Bonsall, M. B., and M. P. Hassell. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. Letters to Nature 388 :371–373.

Bonsall, M. B., and R. D. Holt. 2003. The effects of enrichment on the dynamics of apparent competitive interactions in stage-structured systems. The American Naturalist 162 :780–795.

Borer, E. T., C. J. Briggs, W. W. Murdoch, and S. L. Swarbrick. 2003. Testing intraguild predation theory in a field system : does numerical dominance shift along a gradient of productivity ? Ecology Letters 6 :929–935.

Borer, E. T., E. W. Seabloom, J. B. Shurin, K. E. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. . D. Cooper, and B. S. Halpern. 2005. What determines the strength of a trophic cascade ? Ecology 86 :528–537.

Boukal, D. S., and V. Krivan. 1999. Lyapunov functions for Lotka-Volterra predator-prey models with optimal foraging behavior. Journal of Mathematical Biology 39 :493–517.

Brassil, C. 2006. Can environmental variation generate positive indirect effects in a model of shared predation ? The American Naturalist 167 :43–54.

Brassil, C. E., and P. A. Abrams. 2004. The prevalence of asymmetrical indirect effects in two-host–one-parasitoid systems. Theoretical Population Biology 66 :71–82.

Briggs, C. J. 1993. Competition among parasitoid species on a stage-structured host and its effect on host suppression. The American Naturalist 141 :372–397.

Briggs, C. J., and E. T. Borer. 2005. Why short-term experiments may not allow long-term predictions about intraguild predation. Ecological Applications 15 :1111–1117.

Brose, U., R. Williams, and N. Martinez. 2003. Response to comment on 'foraging adaptation and the relationship between food web complexity and stability'. Science 301 :918c.

Bruno, J., J. Stachowicz, and M. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology & Evolution 18 :119–125.

Bugg, R., R. Ellis, and R. Carlson. 1989. Ichneumonidae (Hymenoptera) using extra floral nectar of faba bean (*Vicia Faba* L. : Fabaceae) in Massachusetts. Biological Agriculture and Horticulture 6 :107–114.

Cardinale, B. J., C. T. Harvey, K. Gross, and A. R. Ives. 2003. Biodiversity and biocontrol : emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. Ecology Letters 6 :857–865.

Carpenter, S., and J. Kitchell. 1993. The trophic cascade in lake ecosystems. Cambridge University Press.

Carpenter, S., J. Kitchell, and J. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. BioScience 35 :634–639.

Carpenter, S., J. Kitchell, J. Hodgson, J. Cochran, J. Elser, M. Elser, D. Lodge, D. Kretchmer, X. He, and C. Ende. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. Ecology 68 :1863–1876.

Carson, R. 1962. Silent Spring. London : Hamish Hamilton.

Caughley, G. 1976. Plant-herbivore systems. *In* R. M. May, ed., Theoretical ecology : principles and applications. Philadelphia : W. B. Saunders.

Chaneton, E., and M. Bonsall. 2000. Enemy-mediated apparent competition : empirical-patterns and the evidence. Oikos 88 :380–394.

Chang, G., and P. Kareiva. 1999. Theoretical approaches to biological control, chap. The case for indigenous generalists in biological control, pages 103–115. Cambridge University Press.

Charnov, E. 1976*a*. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theoretical Population Biology 9 :129–136.

Charnov, E. L. 1976*b*. Optimal foraging : attack strategy of a mantid. The American Naturalist 110 :141–151.

Chesson, P., and M. Rosenzweig. 1991. Behavior, heterogeneity, and the dynamics of interacting species. Ecology 72 :1187–1195.

Cohen, J., F. Briand, and C. Newman. 1990. Community food webs : data and theory. Springer Verlag, Berlin.

Cohn, J. 1998. Understanding sea otters. BioScience 48 :151–155.

Collings, J. B. 1997. The effects of the functional response on the bifurcation behavior of a mite predator-prey interaction model. Journal of Mathematical Biology 36 :149–168.

Colombo, R., and V. Krivan. 1993. Selective strategies in food webs. IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology 10 :281–291.

Colwell, R. K., and E. R. Fuentes. 1975. Experimental studies of the niche. Annual Review of Ecology and Systematics 6 :281–310.

Connell, J. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. Ecological Monographs 40 :49–78.

———. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition : evidence from field experiments. The American Naturalist 122 :661–696.

Cook, R. M., and S. F. Hubbard. 1977. Adaptive searching strategies in insect parasites. Journal of Animal Ecology 46 :115–125.

Cottrell, T., and K. Yeargan. 1998. Effect of pollen on *Coleomegilla maculata* (Coleoptera : Coccinellidae) population density, predation, and cannibalism in sweet corn. Environmental Entomology 27 :1402–1410.

Courchamp, F., M. Langlais, and G. Sugihara. 1999. Cats protecting birds : modelling the mesopredator release effects. Journal of Animal Ecology 68 :282–292.

———. 2000. Rabbits killing birds : modelling the hyperpredation process. Journal of Animal Ecology 69 :154–164.

Courchamp, F., and G. Sugihara. 1999. Modeling the biological control of an alien predator to protect island species from extinction. Ecological Applications 9 :112–123.

Creel, S., G. Spong, and N. Creel. 2001. Carnivore conservation, chap. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores, pages 35–60. Conservation Biology 5. The Press Syndicate of the University of Cambridge.

Cressman, R., and V. Krivan. 2010. The ideal free distribution as an evolutionarily stable state in density-dependent population games. Oikos 119 :1231–1242.

Croft, B., B. A. Adkisson, R. W.Suthurst, and G. A. Simmons. 1984. Ecological entomology, chap. Applications of ecology for better pest control, pages 763–795. JohnWiley & Sons, New York, New York, USA.

Cronin, J. T. 2007. Shared parasitoids in a metacommunity : indirect interactions inhibit herbivore membership in local communities. Ecology 88 :2977–2990.

D'Antonio, C., and L. A. Meyerson. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration : A synthesis. Restoration Ecology 10 :703–713.

Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, Albermarle Street, London.

Davet, P. 1996. Vie microbienne du sol et production végétale. Mieux Comprendre. INRA Editions.

de Bary, A. 1878. Ueber symbiose. Versamml. Deutscher Naturforscher u. Aerzte, Cassel 51 :121–126.

de Jong, G. 1979. The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. Netherlands Journal of Zoology 29 :33–51.

DeAngelis, D. L., R. A. Goldstein, and R. V. O'Neill. 1975. A model for trophic interaction. Ecology 56 :881–892.

DeBach, P. 1964. Biological control of insect pests and weeds. Chapman and Hall, London.

———. 1974. Biological control by natural ennemies. Cambridge University Press.

Desneux, N., A. Decourtye, and J. Delpuech. 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. Annual Review of Entomology 52 :81–106.

Desneux, N., and R. O'Neil. 2008. Potential of an alternative prey to disrupt predation of the generalist predator, *Orius insidiosus*, on the pest aphid, *Aphis glycines*, via short-term indirect interactions. Bulletin of Entomological Research 98 :631–639.

Dethier, M., and D. Duggins. 1984. An "indirect commensalism" between marine herbivores and the importance of competitive hierarchies. The American Naturalist 124 :205–219.

Diehl, S. 2003. The evolution and maintenance of omnivory : dynamic constraints and the role of food quality. Ecology 84 :2557–2567.

Eggleton, P., and K. J. Gaston. 1990. 'Parasitoid' species and assemblages : convenient definitions or misleading compromises ? Oikos 59 :417–421.

Ehler, L. 1977. Natural enemies of cabbage looper on cotton in the San Joaquin valley. Hilgardia 45 :73–106.

Eilenberg, J., A. Enkegaard, S. Vestergaard, and B. Jensen. 2000. Biocontrol of pests on plant crops in Denmark : present status and future potential. Biocontrol Science and Technology 10 :703–716.

Eilenberg, J., A. Hajek, and C. Lomer. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. BioControl 46 :387–400.

Eubanks, M., and J. Styrsky. 2005. Plant-provided food for carnivorous insects : a protective mutualism and its applications, chap. The effects of plant feeding on the performance of omnivorous 'predators', pages 148–177. Cambridge University Press, Cambridge.

Euler, L. 1760. Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. Historical Academic Research Sciences 16 :144–164.

Evans, E. W. 2008. Multitrophic interactions among plants, aphids, alternate prey and shared natural enemies - a review. European Journal Of Entomology 105 :369–380.

Evans, E. W., and S. England. 1996. Indirect interactions in biological control of insects : pests and natural enemies in alfalfa. Ecological Applications 6 :920–930.

Evans, E. W., A. T. Stevenson, and D. R. Richards. 1999. Essential versus alternative foods of insect predators : benefits of a mixed diet. Oecologia 121 :107–112.

Ferron, P. 1999. La lutte biologique (II), chap. La lutte biologique : définition, concept et stratégie, page Extraits en ligne. No. 19 in Dossiers de l'Environnement de l'INRA. INRA, Paris.

Filippov, A. 1988. Differential equations with discontinuous righthand sides. Kluwer Academic Publishers.

Finke, D. L., and R. F. Denno. 2003. Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. Ecological Entomology 28 :67–73.

———. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. Nature 429 :407–410.

Fisher, R. 1937. Annals of Eugenics 7 :355.

Flecker, A. 1992. Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream : weak direct versus strong indirect effects. Ecology 73 :927–940.

Fournier, V., M. Roy, and M. Marel. 2010. Mise au point d'une méthode de lutte intégrée contre les acariens en pépiniéres.

Frank, S. D. 2010. Biological control of arthropod pests using banker plant systems : Past progress and future directions. Biological Control 52 :8 – 16.

Frank, S. D., P. M. Shrewsbury, and R. F. Denno. 2011. Plant versus prey resources : Influence on omnivore behavior and herbivore suppression. Biological Control 57 :229–235.

Fretwell, S., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. Acta Biotheoretica 19 :16–36.

Frontier, S., D. Pichod-Viale, A. Lepretre, D. Davoult, and C. Luczak. 2008. Ecosystèmes, structure, fonctionnement, évolution. Dunod.

Fryxell, J., and P. Lundberg. 1994. Diet choice and predator-prey dynamics. Evolutionary Ecology 8 :407–421.

———. 1998. Individual behaviour and community dynamics. Chapman and Hall, London.

Fussmann, G., M. Loreau, and P. Abrams. 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. Functional Ecology 21 :465–477.

Gasull, A., R. E. Kooij, and J. Torregrosa. 1997. Limit cycles in the Holling-Tanner model. Publicacions Matematiques 41 :149–167.

Gaucel, S., M. Langlais, and D. Pontier. 2005. Invading introduced species in insular heterogeneous environments. Ecological Modelling 188 :62–75.

Gaucel, S., and D. Pontier. 2005. How predator food preference can change the destiny of native prey in predator–prey systems. Biological Invasions 7 :795–806.

Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins.

Getz, W. 1991. A unified approach to multispecies modeling. Natural Resource Modeling 5 :393–421.

Gilg, O., and N. G. Yoccoz. 2010. Explaining bird migration. Science 327 :276–277.

Ginzburg, L., and H. R. Akcakaya. 1992. Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems. Ecology 73 :1536–1543.

Ginzburg, L., N. Y. Konovalov, and G. S. Epelman. 1974. A mathematical model of interaction between two populations. IV. Comparison of theory to experimental data. Journal of General Biology 35 :613–619.

Ginzburg, L. R. 1998. Assuming reproduction to be a function of consumption raises doubts about some popular predator-prey models. Journal Of Animal Ecology 67 :325–327.

Gouzé, J., and T. Sari. 2003. A class of piecewise linear differential equations arising in biological models. Dynamical Systems 17 :299–316.

Grimm, V., and S. F. Railsback. 2005. Individual-based modeling and ecology. Princeton University Press.

Grosholz, E. 1992. Interactions of intraspecific, interspecific, and apparent competition with host-pathogen population dynamics. Ecology 73 :507–514.

Gross, K. 2008. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. Ecology Letters 11 :929–936.

Gurr, G., S. Wratten, J. Tylianakis, J. Kean, and M. Keller. 2005. Plant-provided food for carnivorous insects : a protective mutualism and its applications, chap. Providing plant foods for insect natural enemies in farming systems : balancing practicalities and theory, pages 326–347. Cambridge University Press.

Gurr, G. M., N. Barlow, J. Memmott, S. Wratten, and D. Greathead. 2000. Biological control : measures of success, chap. A history of methodological, theoretical and empirical approaches to biological control, pages 3–37. Kluwer Academic Publishers.

Gutierrez, A. 1992. Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory : the metabolic pool model as a paradigm. Ecology 73 :1552–1563.

Gutierrez, A., J. U. Baumgartner, and K. S. Hagen. 1981. A conceptual model for growth, development and reproduction in the ladybird beetle *Hippodamia convergens* G.-M. (Coccinellidae : Coleoptera). Canadian Entomologist 113 :21–33.

Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, Reimer.

Halpern, B. S., B. R. Silliman, J. P. B. Julian D Olden and, and M. D. Bertness. 2007. Incorporating positive interactions in aquatic restoration and conservation. Frontiers in Ecology and the Environment 5 :153–160.

Hamback, P. A., J. A. Stenberg, and L. Ericson. 2006. Asymmetric indirect interactions mediated by a shared parasitoid : connecting species traits and local distribution patterns for two chrysomelid beetles. Oecologia 148 :475–481.

Hanski, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. Oikos 37 :306–312.

———. 1991. Single-species metapopulation dynamics : concepts, models and observations. Biological Journal of the Linnean Society 42 :17–38.

———. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. Metapopulation biology. Academic Press, San Diego, CA.

———. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford.

Harley, J. P., D. A. Klein, L. M. Prescott, L. M. Sherwood, J. M. Willey, and C. J. Woolverton. 2010. Microbiologie. De Boeck Université.

Harmon, J. P., and D. Andow. 2004. Indirect effects between shared prey : predictions for biological control. BioControl 49 :605–626.

Harrison, G. W. 1979. Global stability of predator-prey interactions. Journal of Mathematical Biology 8 :159–171.

Harrison, S., and A. D. Taylor. 1997. Metapopulation biology : ecology, genetics and evolution, chap. Empirical evidence for metapopulation dynamics, pages 27–42. Academic Press, San Diego, CA.

Hassell, M., and R. May. 1985. From individual behaviour to population dynamics. R.M. Sibly and R.H. Smith.

Hassell, M., and R. M. May. 1973. Stability in insect host-parasite models. Journal of Animal Ecology 42 :693–736.

Hawkins, B., N. Mills, M. Jervis, and P. Price. 1999. Is the biological control of insects a natural phenomenon ? Oikos 86 :493–506.

Heckly, R. 1978. Advances in applied microbiology, vol. 24. Academic Press, London.

Heimpel, G. E., C. Neuhauser, and M. Hoogendoorn. 2003. Effects of parasitoid fecundity and host resistance on indirect interactions among hosts sharing a parasitoid. Ecology Letters 6 :556–566.

Herre, E., N. Knowlton, U. Mueller, and S. Rehner. 1999. The evolution of mutualisms : exploring the paths between conflict and cooperation. Trends in Ecology & Evolution 14 :49–53.

Hirvonen, H., E. Ranta, H. Rita, and N. Peuhkuri. 1999. Significance of memory properties in prey choice decisions. Ecological Modelling 115 :117–189.

Hocking, H. 1996. The influence of food on longevity and oviposition in *Rhyssa persuasoria* (L) (Hymenoptera : Ichneumonidae). Journal of the Australian Entomological Society 6 :83–88.

Holling, C. S. 1959*a*. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawf. The Canadian Entomologist 91 :293–320.

———. 1959*b*. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. The Canadian Entomologist 91 :385–398.

Holt, R. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the co-existence of prey species. The American Naturalist 124 :377–406.

———. 1997. Multitrophic interactions in terrestrial systems, chap. Community modules, pages 333–350. Blackwell Science Ltd, London, UK.

Holt, R., and J. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics 25 :495–520.

Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. Theoretical Population Biology 12 :197–129.

———. 1983. Optimal foraging and the form of the predator isocline. The American Naturalist 122 :521–541.

———. 1987. Prey communities in patchy environments. Oikos 50 :276–290.

Holt, R. D., J. Grover, and D. Tilman. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. The American Naturalist 144 :741–771.

Holt, R. D., and G. R. Huxel. 2007. Alternative prey and the dynamics of intraguild predation : theoretical perspectives. Ecology 88 :2706–2712.

Holt, R. D., and B. P. Kotler. 1987. Short-term apparent competition. The American Naturalist 130 :412–430.

Holt, R. D., and J. H. Lawton. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. The American Naturalist 142 :623–645.

Holt, R. D., and G. A. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. The American Naturalist 149 :745–764.

Houston, A., and J. McNamara. 1999. Models of adaptive behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Hubbard, S., and R. M. Cook. 1978. Optimal foraging by parasitoid wasps. Journal of Animal Ecology 47 :593–604.

Hudson, P., and J. Greenman. 1998. Competition mediated by parasites : biological and theoretical progress. Trends in Ecology & Evolution 13 :387–390.

Ims, R. A., N. G. Yoccoz, and S. T. Kilengreen. 2011. Determinants of lemming outbreaks. Proceedings of the National Academy of Sciences 108 :1970–1974.

Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. A synthesis of subdisciplines : predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. Ecology Letters 8 :102–116.

Janssen, A., A. Pallinib, M. Venzonc, and M. W. Sabelis. 1998. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. Experimental & Applied Acarology 22 :497–521.

Jervis, M., N. Kidd, and G. Heimpel. 1996. Parasitoid adult feeding behaviour and biocontrol – a review. Biocontrol News and Information 17 :11–26.

Khalil, H. K. 2002. Nonlinear systems. Third edition ed. Prentice Hall.

Kimbrell, T., and R. Holt. 2004. On the interplay of predator switching and prey evasion in determining the stability of predator-prey dynamics. Israel Journal Of Zoology 50 :187–205.

———. 2005. Individual behaviour, space and predator evolution promote persistence in a two-patch system with predator switching. Evolutionary Ecology Research 5 :53–71.

Kingland, S. 1985. Modeling Nature. University of Chicago Press.

Klebaner, F. C., and R. Liptser. 2001. Asymptotic analysis and extinction in a stochastic Lotka-Volterra models. The Annals of Applied Probability 11 :1263–1291.

Kolmogorov, A., I. Petrovsky, and N. Piscounov. 1937. Moscou University Mathematics Bulletin A1 :1.

Kondoh, M. 2003*a*. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. Science 299 :1388–1391.

———. 2003*b*. Response to comment on 'Foraging adaptation and the relationship between food web complexity and stability'. Science 301 :918c.

Kooijman, S. 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. The Press Syndicate of the University of Cambridge.

Koss, A., and W. Snyder. 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. Biological Control 32 :243–251.

Kot, M. 2001. Elements of mathematical ecology. Cambridge University Press.

Krebs, J. R., and A. J. Inman. 1992. Learning and foraging : individuals, groups, and populations. The American Naturalist 140 :S63–S84.

Krivan, V. 1995. Lecture Notes on biomathematics and bioinformatics'95, chap. Individual behavior and population dynamics, pages 17–31. DATECS Publications, Sofia.

———. 1996. Optimal foraging and predator-prey dynamics. Theoretical Population Biology 49 :265–290.

———. 1997*a*. Dynamic ideal free distribution : effects of optimal patch choice on predator-prey dynamics. The American Naturalist 149 :164–178.

———. 1997*b*. Dynamical consequences of optimal host-feeding on host-parasitoid population dynamics. Bulletin of Mathematical Biology 59 :809–831.

———. 1998. Effects of optimal antipredator behavior of prey on predator-prey dynamics : role of refuges. Theoretical Population Biology 53 :131–142.

———. 2000. Optimal intraguild foraging and population stability. Theoretical Population Biology 58 :79–94.

———. 2003. Competitive co-existence caused by adaptive predators. Evolutionary Ecology Research 5 :1163–1182.

———. 2007. The Lotka-Volterra predator-prey model with foraging-predation risk trade-off. The American Naturalist 170 :771–782.

———. 2010. Evolutionary stability of optimal foraging : partial preferences in the diet and patch models. Journal of Theoretical Biology 267 :486–494.

Krivan, V., and R. Cressman. 2009. On evolutionary stability in predator-prey models with fast behavioural dynamics. Evolutionary Ecology Research 11 :227–251.

Krivan, V., and S. Diehl. 2005. Adaptive omnivory and species coexistence in tri-trophic food webs. Theoretical Population Biology 67 :85–99.

Krivan, V., and J. Eisner. 2003. Optimal foraging and predator-prey dynamics III. Theoretical Population Biology 63 :269–279.

———. 2006. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition. Theoretical Population Biology 70 :421–430.

Krivan, V., and O. Schmitz. 2003. Adaptative foraging and flexible food web topology. Evolutionary Ecology Research 5 :623–652.

———. 2004. Trait and density mediated indirect interactions in simple food webs. Oikos 107 :239–250.

Krivan, V., and A. Sikder. 1999. Optimal foraging and predator-prey dynamics, II. Theoretical Population Biology 55 :111–126.

Krivan, V., and I. Vrkoc. 2004. Should "handled" prey be considered ? Some consequences for functional response, predator-prey dynamics and optimal foraging theory. Journal of Theoretical Biology 227 :167–174.

Langley, S., K. Tilmon, B. Cardinale, and A. Ives. 2006. Learning by the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera : Braconidae), alters individual fixed preferences for pea aphid color morphs. Oecologia 150 :172–179.

Lawlor, L. 1979. Direct and indirect effects of n-species competition. Oecologia 43 :355–364.

Lawton, J., and M. Hassell. 1981. Asymmetrical competition in insects. Nature 289 :793–795.

Lee, J., D. Andow, and G. Heimpel. 2006. Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. Ecological Entomology 31 :470–480.

Leibold, M. A. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs : trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. The American Naturalist 147 :784–812.

Leopold, A. 1949. A sand county almanac and aketches from here and there. Oxford University Press.

Leslie, P. H. 1948. Some futher notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika 35 :213–245.

Leslie, P. H., and J. C. Gower. 1960. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. Biometrika 47 :219–234.

Lester, P. J., and R. Harmsen. 2002. Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control : an analysis of two predators in a two-prey system. Journal of Applied Ecology 39 :455–468.

Levin, S. 1974. Dispersion and population interactions. The American Naturalist 108 :207–228.

Levine, S. 1976. Competitive interactions in ecosystems. The American Naturalist 110 :903–910.

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomological Society of America 15 :237–240.

———. 1970. Extinction. Some mathematical problems in Biology. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.

———. 1975. Ecology and evolution of communities, chap. Evolution in communities near equilibrium, pages 16–50. Belknap, Cambridge.

Liu, C., L. Yan, H. R. Li, and G. Wang. 2006. Effects of predator-mediated apparent competition on the population dynamics of *Tetranychus urticae* on apples. BioControl 51 :453–463.

Losey, J., A. Ives, J. Harmon, F. Ballantyne, and C. Brown. 1997. A polymorphism maintained by opposite patterns of parasitism and predation. Nature 388 :269–272.

Lotka, A. 1925. Elements of physical biology. Williams and Wilkins.

Lucas, E. 2001. Prédation intraguilde et lutte biologique. VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement 2 :En ligne.

Ma, B. O., P. A. Abrams, and C. E. Brassil. 2003. Dynamic versus instantaneous models of diet choice. The American Naturalist 162 :668–684.

MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. The American Naturalist 100 :603–609.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton (New Jersey).

Madsen, M., S. Terkildsen, and S. Toft. 2004. Microcosm studies on control of aphids by generalist arthropod predators : effects of alternative prey. BioControl 49 :483–504.

Malthus, T. R. 1798. An essay on the principle of population. Harmondsworth.

Matsuda, H. 1985. Evolutionarily stable strategies for predator switching. Journal of Theoretical Biology 115 :351–366.

Matsuda, H., K. Kawasaki, N. Shigesada, E. Teramoto, and L. Ricciardi. 1986. Switching effect on predation of the prey-predator system with three trophic levels. Journal of Theoretical Biology 22 :251–262.

Matthews, W. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Kluwer Academic Publishers.

May, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press.

May, R. M., J. R. Beddington, C. W. Clark, S. J. Holt, and R. M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. Science 205 :267–277.

McConnell, G. 1915. A manual of pathology. W. B. Saunders Company.

McIntosh, R. 1985. The background to ecology : concept and theory. Cambridge University Press.

McMurtry, J., and G. Scriven. 1966*a*. The influence of pollen and prey density on the number of prey consumed by *Amblyseius hibisci* (Acarina : Phytoseiidae). Annals of the Entomological Society of America 59 :147–159.

———. 1966*b*. Studies on predator-prey interactions between it Amblyseius hibisci and *Oligonychus punicae* (Acarina : Phytoseiidae, Tetranychidae) under greenhouse conditions. Annals of the Entomological Society of America 59 :793–800.

McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1987. Partial preferences and foraging. Animal Behavior 35 :1084–1099.

Meisner, M., J. Harmon, and A. Ives. 2007. Presence of an unsuitable host diminishes the competitive superiority of an insect parasitoid : a distraction effect. Population Ecology 49 :347–355.

Menge, B. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs : patterns and importance. Ecological Monographs 65 :21–74.

Menge, B., E. Berlow, C. Blanchette, S. A. Navarrete, and S. B. Yamada. 1994. The keystone species concept : variation in interaction strength in a rocky intertidal habitats. Ecological Monograph 64 :249–286.

Menten, L., and M. Michaelis. 1913. Die Kinetik der Invertinwirkung. Biochem 49 :333–369.

Messelink, G. 2012. Generalist predators, food web complexities and biological pest control in greenhouse crops. Ph.D. thesis. University of Amsterdam, The Netherlands.

Messelink, G. J., R. van Maanen, S. E. van Steenpaal, and A. Janssen. 2008. Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator : Two pests are better than one. Biological Control 44 :372–379.

Metz, J. 2012. Encyclopedia of theoretical ecology, chap. Adaptive dynamics, pages 7–16. University of California Press.

Metzgar, L., and E. Boyd. 1988. Stability properties in a model of forage-ungulate-predator interactions. Natural Resource Modeling 3 :3–43.

Minette, S. 2009. Caractéristiques des principales cultures intermédiaires. Tech. rep., Région Poitou-Charentes, Chambre d'agriculture Poitou-Charentes.

Monod, J. 1949. The growth of bacterial cultures. Annual Review of Microbiology 3 :371.

Montserrat, M., R. Albajes, and C. Castane. 2000. Functional response of four heteropteran predators preying on greenhouse whitefly (Homoptera : Aleyrodidae) and western flower thrips (Thysanoptera : Thripidae). Environmental Entomology 29 :1075–1082.

Morin, P. 2011. Community ecology. Second edition ed. Wiley, New York.

Murdoch, W., J. Chesson, and P. Chesson. 1985. Biological control in theory and practice. The American Naturalist 125 :344–366.

Murdoch, W., and A. Oaten. 1975. Predation and population stability, vol. 9. Advanced Ecology Research.

Murdoch, W., and S. Walde. 1989. Toward a more exact ecology, chap. Analysis of insect population dynamics, pages 113–140. British Ecological Society Symposium, Blackwell Scientific, Oxford, England.

Murdoch, W. W. 1969. Switching in general predators : experiments on predator specificity and stability of prey populations. Ecological Monographs 39 :335–354.

———. 1973. The functional response of predators. Journal Of Applied Ecology 10 :335–342.

Murray, J. D. 1989. Mathematical biology. Springer-Verlag, Berlin.

Musser, F., and A. Shelton. 2003. Predation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Crambidae) eggs in sweet corn by generalist predators and the impact of alternative foods. Environmental Entomology 32 :1131–1138.

Neill, W. 1974. The community matrix and interdependence of the competition coefficients. The American Naturalist 108 :399–408.

Nicholson, A., and V. Bailey. 1935. The balance of animal populations. Part I. Proceedings of the Zoological Society of London 105 :551–598.

Nicholson, A. J. 1933. Supplement : the balance of animal populations. Journal Of Animal Ecology 2 :131–178.

Nomikou, M., M. W. Sabelis, and A. Janssen. 2010. Pollen subsidies promote whitefly control through the numerical response of predatory mites. BioControl 55 :253–260.

Odum, E. 1983. Basic ecology. W.B. Sauders, Philadephia.

Orrock, J. L., R. D. Holt, and M. L. Baskett. 2010. Refuge-mediated apparent competition in plant-consumer interactions. Ecology Letters 13 :11–20.

Ostman, O., and A. R. Ives. 2003. Scale-dependent indirect interactions between two prey species through a shared predator. Oikos 102 :505–514.

Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. Trends in Ecology & Evolution 14 :483–488.

Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. The American Naturalist 100 :65–75.

———. 1967. A note on community complexity and community stability. The American Naturalist 103 :91–93.

———. 1980. Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. Journal Of Animal Ecology 49 :667–685.

Paine, R. T. 1995. A conversation on refining the concept of keystone species. Conservation Biology 9 :962–964.

Parker, M., and A. Kamenev. 2009. Extinction in the Lotka-Volterra models. Physical Review E 80 :021129.

Parolin, P., C. Bresch, N. Desneux, R. Brun, A. Bout, R. Boll, and C. Poncet. 2012. Secondary plants used in biological control : a review. International Journal of Pest Management 58 :91–100.

Perfecto, I. 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem : the maize-pest-ant system in Nicaragua. Ecology 71 :2125–2134.

Persson, L. 1999. Trophic cascades : a biding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. Oikos 85 :385–397.

Petersen, R. L., and D. E. Fairbrothers. 1980. Reciprocal allelopathy between the gametophytes of *Osmunda cinnamomea* and*Dryopteris intermedia*. American Fern Journal 70 :73–78.

Pilkington, L. J., G. Messelink, J. C. van Lenteren, and K. L. Mottee. 2010. "Protected Biological Control" Biological pest management in the greenhouse industry. Biological Control 52 :216 – 220.

Polis, G., and R. Holt. 1992. Intraguild predation : the dynamics of complex trophic interactions. Trends in Ecology & Evolution 7 :151–155.

Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. Annual Review of Ecology and Systematics 12 :225–251.

Polis, G. A., C. A. Myers, and R. D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation : potential competitors that eat each other. Annual Review of Ecology and Systematics 20 :297–330.

Polis, G. A., A. L. Sears, G. R. Huxel, D. R. Strong, and J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade ? Trends in Ecology & Evolution 15 :473–475.

Polis, G. A., and D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. The American Naturalist 147 :813–846.

Post, D., M. Connors, and D. Goldberg. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. Ecology 81 :8–14.

Power, M. 1990. Resource enhancement by indirect effects of grazers : armored catfish, algae, and sediment. Ecology 71 :897–904.

Power, M., D. Tilman, J. Estes, B. Menge, W. Bond, L. Mills, G. Daily, J. Castilla, J. Lubchenco, and R. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. BioScience 46 :609–620.

Prasad, R., and W. E. Snyder. 2004. Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. Biological Control 31 :428–437.

———. 2006. Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. Journal of Applied Ecology 43 :343–352.

Price, P. W., R. F. Denno, M. D. Eubanks, D. L. Finke, and I. Kaplan. 2011. Insect ecology : behavior, populations and communities. Cambridge University Press.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging : a selective review of theory and tests. The Quarterly Review of Biology 52 :137–154.

Revilla, T. 2002. Effects of intraguild predation on resource competition. Journal of Theoretical Biology 214 :49–62.

Ricciardi, L. M. 1986. Mathematical ecology, an introduction, chap. Stochastic population theory : diffusion process, pages 191–238. Springer, Berlin.

Ricker, W. 1941. The consumption of young sockeye salmon by predaceous fish. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 5 :293–313.

Ritchie, E., and C. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. Ecological Letters 12 :982–998.

Ritchie, E. G., B. Elmhagen, A. S. Glen, M. Letnic, G. Ludwig, and R. A. McDonald. 2012. Ecosystem restoration with teeth : what role for predators ? Trends in Ecology & Evolution 27 :265–271.

Rodriguez, L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species ? evidence of how, when, and why these impacts occur. Biological Invasions 8 :927–939.

Rosenheim, J. A. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. Annual Review of Entomology 43 :421–447.

Rosenheim, J. A., H. K. Kaya, L. E. Ehler, J. J. Marois, and B. A. J. . 1995. Intraguild predation among biological-control agents : theory and evidence. Biological Control 5 :303–335.

Rosenzweig, M. 1981. A theory of habitat selection. Ecology 62 :327–335.

———. 1987. Organization of communities : past and present, chap. Community organization from the point of view of habitat selectors, pages 469–490. British Ecological Society Symposium number 27. Blackwell Scientific, Oxford, England.

Rosenzweig, M., and R. MacArthur. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. The American Naturalist 97 :209–223.

Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of enrichment : destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. Science 171 :385–387.

Rott, A., C. Muller, and H. Godfray. 1998. Indirect population interaction between two aphids species. Ecology Letters 1 :99–103.

Roughgarden, J., and M. Feldman. 1975. Species packing and predation pressure. Ecology 56 :489–492.

Rudolf, V. 2007. Consequences of stage-structured predators : cannibalism, behavioral effects, and trophic cascades. Ecology 88 :2991–3003.

———. 2008. Impact of cannibalism on predator-prey dynamics : size-structured interactions and apparent mutualisms. Ecology 89 :1650–1660.

Sabelis, M. 1992. Natural ennemies : the population biology of predators, parasites and diseases, chap. Predatory anthropods, pages 225–264. Blackwell Publishing.

Sabelis, M., and P. van Rijn. 2005. When does alternative food promote biological pest control ? *In* Second International Symposium on Biological Control of Arthropods.

Samways, M. 1981. Biological control of pests and weeds. No. 132 in The institute of biology studies in biology. Edward Arnold, London.

Schaffer, W., and M. Kot. 1986. Chaos in ecological system : the coals that newcastle forgot. Trends in Ecology & Evolution 1 :58–63.

Schaffer, W. M. 1981. Ecological abstraction : the consequences of reduced dimensionality in ecological models. Ecological Monography 51 :383–401.

Schmitt, R. J. 1987. Indirect interactions between prey : apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. Ecology 68 :1887–1897.

Schmitz, O., V. Krivan, and O. Ovadia. 2004. Trophic cascades : the primacy of trait-mediated indirect interactions. Ecology Letters 7 :153–163.

Schoener, T. 1983. Field experiments on interspecific competition. The American Naturalist 122 :240–285.

———. 1993. Mutualism and community organization : behavioural, theoretical, and food-web approaches, chap. On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities, pages 365–411. Oxford University Press.

Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics 2 :369–404.

Scott Mills, L., M. E. Soulé, and D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. BioScience 43 :219–224.

Seldal, T. 1994. Grazing-induced proteinase-inhibitors – a possible cause for lemming population-cycles. Oikos 70 :3–11.

Settle, W., H. Ariawan, E. Astuti, W.Cahyana, A. Hakim, D. Hindayana, and A. Lestari. 1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. Ecology 77 :1975–1988.

Settle, W. H., and L. T. Wilson. 1990. Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions : parasitism, competition and apparent competition. Ecology 71 :1461–1470.

Shurin, J. B., E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. Ecology Letters 5 :785–791.

Shurin, J. B., and E. W. Seasbloom. 2005. The strength of trophic cascades across ecosystems : predictions from allometry and energetics. Journal of Animal Ecology 74 :1029–1038.

Sih, A. 1998. Game theory and animal behavior, chap. Game theory and predator-prey response races, pages 221–238. Oxford University Press, New York.

Sirot, E., and V. Krivan. 1997. Adaptive superparasitism and host-parasitoid dynamics. Bulletin of Mathematical Biology 59 :23–41.

Skalski, G. T., and J. F. Gilliam. 2001. Functional responses with predator interference : viable alternatives to the Holling type II models. Ecology 82 :3083–3092.

Slobodkin, L. 1961. Growthand regulation of animal populations. Holt, Rinehart and Winston.

Snyder, W., G. Chang, and R. Prasad. 2005. Ecology of predator-prey interactions, chap. Biodiversity and successful conservation biological control : is there a relationship ?, pages 324–343. Oxford University Press, London, UK.

Snyder, W., and A. Ives. 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies : parasitoids, predators, and pea aphid biocontroll. Ecology 84 :91–107.

Snyder, W., and D. Wise. 1999. Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol. Biological Control 15 :283–292.

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. Journal of Animal Ecology 18 :1–35.

Stachowicz, J. J., and M. E. Hay. 1999. Mutualism and coral persistence : the role of herbivore resistance to algal chemical defense. Ecology 80 :2085–2101.

Staddon, J. E. R. 1983. Adaptive behavior and learning. The Press Syndicate of the University of Cambridge.

Starr, C., R. Taggart, C. Evers, and L. Starr. 2009. Ecology and behavior biology : the unity and diversity of life-history. Yolanda Cossio.

Stenberg, J. A., A. Lehrman, and C. Bjorkman. 2011. Plant defence : Feeding your bodyguards can be counter-productive. Basic and Applied Ecology 12 :629–633.

Stephens, D. W., and J. R. Krebs. 1986. Foraging theory. Monographs in Behavior And Ecology.

Stone, L. 1990. Phytoplakton-bacteria-protozoa interactions : a qualitative model prortraying indirect effects. Marine Ecology Progress Series 64 :137–145.

Strauss, S. Y. 1991. Indirect effects in community ecology : their definition, study and importance. Trends in Ecology & Evolution 6 :206–210.

Strong, D. 1986. Community ecology, chap. Density vagueness : abiding the variance in the demography of real populations, pages 257–268. Harper & Row, New York, New York, USA.

———. 1992. Are trophic cascades all wet ? differentiation and donor-control in speciose ecosystems. Ecology 73 :747–754.

Sudy, L. 2010. La lutte biologique : Vers de nouveaux équilibres écologiques. Editions Quae.

Summers, C. 1976. Population fluctuations of selected arthropods in alfalfa : influence of two harvesting practices. Environmental Entomology 5 :103–110.

Sundararaj, V., B. McLaren, D. Morris, and S. Goyal. 2012. Can rare positive interactions become common when large carnivores consume livestock ? Ecology 93 :272–280.

Sutherland, W. 1996. From individual behaviour to population ecology. Oxford University Press.

Symondson, W., S. Cesarini, P. P, G. Harper, M. B. MW, D. Glen, C. Wiltshirem, and J. Harwood. 2006. Biodiversity vs. biocontrol : positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. Bulletin of Entomological Research 96 :637–645.

Symondson, W. O. C., K. D. Sunderland, and M. H. Greenstone. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents ? Annual Review of Entomology 47 :561–594.

Tack, A. J., S. Gripenberg, and T. Roslin. 2011. Can we predict indirect interactions from quantitative food webs ? - an experimental approach. Journal of Animal Ecology 80 :108–118.

Takimoto, G., T. Miki, and M. Kagam. 2007. Intraguild predation promotes complex alternative states along a productivity gradient. Theoretical Population Biology 72 :264–273.

Tanner, J. T. 1975. The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations. Ecology 56 :855–867.

Tansky, M. 1978. Switching effect in prey-predator system. Journal of Theoretical Biology 70 :263–271.

Taylor, P., and T. Day. 1997. Evolutionary stability under the replicator and the gradient dynamics. Evolutionary Ecology 11 :579–590.

Teder, T., and T. Tammaru. 2003. Short-term indirect interactions between two moth (Epidoptera : Noctuidae) species mediated by shared parasitoids : the benefit of being scarce. European Journal of Entomology 100 :323–328.

Teramoto, E., K. Kawasaki, and N. Shigesada. 1979. Switching effect of predation on competitive prey species. Journal of Theoretical Biology 79 :303–315.

Terraube, J., B. Arroyo, M. Madders, and F. Mougeot. 2011. Diet specialisation and foraging efficiency under fluctuating vole abundance : a comparison between generalist and specialist avian predators. Oikos 120 :234–244.

Thomas, M., N. Sotherton, D. Coombes, and S. Wratten. 1992*a*. Habitat factors influencing the distribution of polyphagous predatory insects between field boundaries. Annals of Applied Biology 120 :197–202.

Thomas, M., S. Wratten, and N.W.Sotherton. 1991. Creation of "island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods : predator densities and emigration. Journal of Applied Ecology 28 :906–917.

———. 1992*b*. Creation of "island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods : predator densities and species composition. Journal of Applied Ecology 29 :524–531.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, N.J.

———. 1990. Perspectives on plant competition, chap. Mechanisms of plant competition of rnutrients : the elements of a predictive theory of competition, pages 117–142. Academic Press, San Diego, California.

Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. Archives Néerlandaises de Zoologie 13 :265–336.

Treacy, M., J. Benedict, M.H.Walmsley, J. Lopez, and R. Morrison. 1987. Parasitism of bollworm (Lepidoptera : Noctuidae) eggs on nectaried and nectariless cotton. Environmental Entomology 16 :420–423.

Turelli, M. 1986. Mathematical ecology, an introduction, chap. Stochastic community theory : a partially guided tour, pages 321–340. Springer, Berlin.

Turlings, T., and F. Wakers. 2004. Advances in chemical ecology of insects, chap. Recruitment of predators and parasitoids by herbivore-injured plants, pages 21–75. Cambridge University Press.

Uchida, S., B. Drossel, and U. Brose. 2007. The structure of food webs with adaptive behaviour. Ecological Modelling 206 :263–276.

Utkin, V. I. 1992. Sliding modes in control and optimization. Springer-Verlag.

van Baalen, M., V. Krivan, P. C. van Rijn, and M. W. Sabelis. 2001. Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. The American Naturalist 157 :512–524.

van Baalen, M., and M. Sabelis. 1993. Co-evolution of patch selection strategies of predator and prey and the consequences for ecological stability. The American Naturalist 142 :646–670.

van Baalen, M., and M. W. Sabelis. 1999. Nonequilibrium population dynamics of "ideal and free" prey and predators. The American Naturalist 154 :69–88.

van den Bosch, R., O. Beingolea, M. Hafez, and L. Falcon. 1976. Biological control of insect pests of row crops. Theory and practice of biological control.

van den Bosch, R., C. Lagace, and V. Stern. 1967. The interrelationship of the aphid, *Acyrthosiphon pisum*, and its parasite, *Aphidius smithi*, in a stable environment. Ecology 48 :993–1000.

van den Meiracker, R., and P. Ramakers. 1991. Biological control of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*, in sweet pepper with the anthocorid predator *Orius insidiosus*. Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent 56 :241–249.

van Emden, H. 1990. Critical issues in biological control, chap. Plant diversity and natural enemy efficiency in agroecosystems, pages 63–80. Andover, MA : Intercept.

van Leeuwen, E., and V. Jansen. 2010. Evolutionary consequences of a search image. Theoretical Population Biology 77 :49–55.

van Leeuwen, E., V. Jansen, and P. Bright. 2007. How population dynamics shape the functional response in a one-predator–two-prey system. Ecology 88 :1571–1581.

van Lenteren, J. 2000. Biological control, measures of success, chap. Success in biological control of arthropods by augmentation of natural enemies, pages 77–103. Kluwer Academic Publishers.

van Rijn, P., and M. Sabelis. 2005. Plant-provided food for carnivorous insects : a protective mutualism and its applications, chap. The impact of plant-provided food on herbivore-carnivore dynamics, pages 223–266. Cambridge University Press.

van Rijn, P. C. J., Y. M. van Houten, and M. W. Sabelis. 2002. How plants benefit from providing food to predators even when it is also edible to herbivores. Ecology 83 :2664–2679.

van Veen, F., R. J. Morris, and H. C. J. Godfray. 2006. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. Annual Review of Entomology 51 :187–208.

van Veen, F. J. F., C. B. Muller, K. Pell, and H. C. J. Godfray. 2008. Food web structure of three guilds of natural enemies : predators, parasitoids and pathogens of aphids. Journal of Animal Ecology 77 :191–200.

Vance, R. 1978. Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. The American Naturalist 112 :797–813.

Vandermeer, J. 1980. Indirect mutualism : variations on a theme by Stephen Levine. The American Naturalist 116 :441–448.

Verhulst, P. 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. Correspondance mathématique et physique 10 :113–121.

Volterra, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature 118 :558–560.

Wackers, F. 2005. Plant-provided food for carnivorous insects : a protective mutualism and its applications, chap. Suitability of (extra-) floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources, pages 17–74. Cambridge University Press, Cambridge.

Wackers, F., A. Bjornsen, and S. Dorn. 1996. A comparison of flowering herbs with respect to their nectar accessibility for the parasitoid*Pimpla turionellae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 7 :177–182.

Wackers, F. L., and H. Fadamiro. 2005. The vegetarian side of carnivores : use of non-prey food by parasitoids and predators. *In* Selecting Food Supplements for Conservation Biological Control.

Wackers, F. L., J. Romeis, and P. van Rijn. 2007. Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions. Annual Review of Entomology 52 :301–323.

Wajnberg, E., and N. Ris. 2007. Ecologie et évolution des systèmes parasités, chap. Parasitisme et lutte biologique, pages 257–299. De Boeck Université.

Wangersky, P. 1978. Lotka-Volterra population models. Annual Review of Ecology and Systematics 9 :189–218.

Wei, Q., and S. Walde. 1997. The functional response of *Typhlodromus pyri* to its prey, *Panonychus ulmi* : the effect of pollen. Experimental and Applied Acarology 21 :677–684.

Werling, B. P., J. Harmon, C. Straub, and C. Gratton. 2012. Influence of native North American prairie grasses on predation of an insect herbivore of potato. Biological Control 61 :15–25.

Werner, E., and S. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. Ecology 84 :1083–1100.

Wilby, A., and M. Thomas. 2002. Natural enemy diversity and pest control : patterns of pest emergence with agricultural intensification. Ecology Letters 5 :353–360.

Wilby, A., S. Villareal, L. Lan, K. Heong, and M. Thomas. 2005. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. Ecological Entomology 30 :497–501.

Wollkind, D., A. Hastings, and J. A. Logan. 1980. Modeling and differential equations in biology, chap. Models involving differential and integral equations appropriate for describing a temperature dependent predator-prey ecosystem on apples, pages 255–277. Marcel Dekker, New York, USA.

Wootton, J. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. Annual Review of Ecology and Systematics 25 :443–466.

Wratten, S. 1992. Weeding out the cereal killers. New Scientist 1835 :31–35.

Xu, X., C. Borgemeister, and H. M. Poehling. 2006. Interactions in the biological control of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch by the predatory bug *Orius insidiosus* Say on beans. Biological Control 36 :57–64.

Yodzis, P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. Ecology 69 :508–515.

Yoshida, T., L. Jones, S. Ellner, G. Fussman, and N. Hairston. 2003. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. Nature 424 :303–306.

Zabalo, J. 2012. Permanence in an intraguild predation model with prey switching. Bulletin of Mathematical Biology 74 :1957–1984.

Zola, E. 1868. Thérèse Raquin. Préface de la deuxième édition, 2nd ed. Oeuvre du domaine public.

———. 1881. Le Roman expérimental. GF Garnier-Flammarion.

Résumé

Cette thèse a pour objet la modélisation de systèmes multi-proies–prédateurs. Elle s'intéresse particulièrement à l'influence du comportement d'un prédateur sur les interactions indirectes entre ses proies, i.e. l'effet de l'ajout d'une proie sur la densité des autres. La théorie classique prédit l'occurrence d'effets indirects négatifs entre les proies, ou compétition apparente, résultant de l'interaction avec un prédateur commun ; des résultats plus récents identifient certains mécanismes à même d'atténuer ces effets négatifs. Nos travaux revisitent les hypothèses autour de ces mécanismes dans des systèmes composés de deux proies et de leur prédateur commun.

Après avoir fixé le cadre écologique en rappelant les principaux types d'interactions directes et indirectes, nous introduisons les modèles proies-prédateurs classiques. Les travaux se concentrent ensuite sur une famille de modèles présentant de la densité-dépendance négative chez les prédateurs couplée à différentes modélisations du comportement des prédateurs lorsqu'ils sont confrontés à plusieurs types de proies. Nous montrons notamment que les interactions entre ces mécanismes peuvent inverser la compétition apparente et, contre-intuitivement, accroître la densité des proies par l'intermédiaire d'un prédateur commun.

Nos résultats trouvent pour partie application en lutte biologique, où il est courant de chercher à favoriser les auxiliaires en aménageant leur environnement (apport de nourriture alternative, refuge, ...). Ils suggèrent que de telles pratiques peuvent se révéler contre-productives, le contrôle des ravageurs pouvant être affaibli du fait d'une distraction de leurs prédateurs.

Abstract

This thesis deals with multi-prey–predators modeling. It is particularly focused on the influence of the behavior of a predator on indirect interactions between its prey, i.e, the effect of the addition of a prey on the other prey. Classical theory predicts the occurrence of negative indirect effects between prey, or apparent competition, resulting from the interaction with a common predator. More recent results identify mechanisms that mitigate these negative effects. Our work revisits the assumptions about these mechanisms in systems composed of two prey and their common predator.

After setting the ecological framework by recalling the main types of direct and indirect interactions, we introduce classical predator-prey models. The work then focuses on a family of models with predator negative density-dependence coupled with different models of predator behavior when faced with different types of prey. We show that the interactions between these mechanisms can reverse apparent competition and counter-intuitively, increase prey density through their common predator.

Our results are relevant to biological control programs, where a common practice aims at fostering biological control agents by providing them with alternative food or shelters. Our theory suggests that such practices may be counter-productive, pest control being disrupted by a predator distraction effect.