

PROPOSITION PÉDAGOGIQUE SUR UN MODÈLE ÉCOLOGIQUE À L'UNIVERSITÉ

Jean-Claude DESGRANGES

INTRODUCTION

Plusieurs modèles de simulation écologique, disponibles depuis peu sur PC, permettent généralement d'appréhender les interrelations entre les effectifs d'êtres de plusieurs niveaux trophiques (herbe, herbivores, carnivores) [1, 2]. Les présentes propositions portent sur le modèle de Vito VOLTERRA, transcrit en BASIC par mes soins, dans le programme "VORACE". Une progression analogue peut être appliquée à d'autres produits, dans la mesure où des fonctionnalités équivalentes existent, afin d'en maîtriser le modèle.

Ce système peut réagir à diverses actions extérieures : aléas climatiques, épizooties, migrations, pression de chasse.

Dans ce type de simulation "libre", il est difficile de tirer l'essentiel du modèle en un temps raisonnable, si on ne l'aborde pas méthodiquement. Les paramètres sont nombreux et, dans toute la combinatoire possible, seules certaines configurations sont intéressantes, car interprétables et analogues à des cas réels. C'est donc à l'enseignant de proposer une progression, qui, au passage, permette de vérifier les "lois de Volterra" et de prédire l'évolution du système, en fonction des interactions réalisées.

Pour ce projet à vocation purement pédagogique, le modèle de VOLTERRA a été choisi - bien qu'ancien - car plus maniable pour l'étudiant que des équations plus sophistiquées, indispensables par contre pour modéliser les interactions entre espèces bien particulières. Toujours dans cette optique pédagogique, le programme ne prend en compte que deux niveaux trophiques, alors que VOLTERRA avait généralisé le modèle à n niveaux.

I. LE MODÈLE DE VOLTERRA

Il est dérivé d'un système d'équations, élaboré en 1907 par V. VOLTERRA, mathématicien italien, pour rendre compte de l'élasticité des milieux continus (ressorts...).

Concernant l'application de ce système d'équations aux fluctuations observées dans des populations animales, divers auteurs, dont Volterra et d'Ancona [3, 4] ont émis l'hypothèse que ces fluctuations d'effectifs se produisaient sous l'effet d'actions réciproques entre proie et prédateur ou hôte et parasite (il y a une équation par espèce ...). Ce modèle est fondé sur la "théorie des rencontres" (une rencontre est favorable au prédateur, funeste à la proie). Mathématiquement, ce modèle se compose de deux équations différentielles à bornes variables qui calculent la variation de son effectif à chaque petite unité de temps. Le taux de destruction des proies est fonction des effectifs des deux espèces, de coefficients d'efficacité de prédation et de résistance à la prédation. Parallèlement, les taux de reproductions doivent être définis.

Par rapport aux formules plus anciennes, Volterra a rajouté des coefficients de surpopulation qui autolimitent l'accroissement des effectifs (courbe en S de Verhulst, 1838), pour une espèce sans prédateur. Une conséquence directe est l'amortissement des oscillations : les effectifs se stabilisent progressivement.

La possibilité de ces interactions de prédation ne doit pas faire négliger les contraintes extérieures, par exemple climatiques, qui sont déterminantes dans les milieux extrêmes : dans les milieux arctiques, la période couramment observée dans ces fluctuations de population se superpose au cycle de 11 ans des taches solaires (et donc de la production primaire), modulé par l'apparition de nuages de cendres volcaniques.

VOLTERRA a prévu d'appliquer à ce modèle proie-prédateur des pressions du milieu. Il en distingue deux types :

- ceux qui sont sensibles aux conditions de surpopulations, comme les épizooties,
- ceux qui sont indépendants des effectifs, comme la mortalité due au froid (bien que des animaux mieux nourris y résistent mieux...).

II LES ÉQUATIONS DE VOLTERRA DANS LE PROGRAMME "VORACE"

La symbolique de VOLTERRA s'écarte de la terminologie actuellement répandue (où r représente le taux de reproduction et K la biomasse d'une espèce donnée).

Les équations des variations d'effectif par unité de temps se présentent ainsi :

$$(1) \quad \Delta N_1 / \Delta t = ((\epsilon_1 - \alpha_1) - \gamma_1 \times N_2) \times N_1 \quad \text{pour la proie}$$

$$(2) \quad \Delta N_2 / \Delta t = ((\epsilon_2 - \beta_1) + \gamma_2 \times N_1) \times N_2 \times KT \quad \text{pour le prédateur}$$

Détaillons-en les paramètres :

N_1 est l'effectif de l'espèce qui sert de proie,

N_2 est l'effectif de l'espèce prédatrice,

ϵ_1 est le coefficient d'accroissement de la proie,

ϵ_2 le coefficient de diminution du prédateur (en l'absence de proies),

γ_1 le coefficient de sensibilité à la prédation de l'espèce-proie,

γ_2 le coefficient de l'efficacité d'attaque de l'espèce prédatrice,

Sur les indications de VOLTERRA, le coefficient KT représente l'efficacité de transformation alimentaire d'un poids unitaire de la proie ingérée (ex. : 0,2).

La période d'oscillation des effectifs est donnée par l'équation :

$$(3) \quad T = (2\pi / \ln 2) \times t_1 \times t_2 ,$$

où t_1 est le temps nécessaire pour que l'espèce-proie double et t_2 celui pour que l'espèce prédatrice se réduise à la moitié (en l'absence de proies), ce qui donne directement les valeurs de ϵ_1 et de ϵ_2 :

$$\epsilon_1 = (\ln 2) / t_1 \quad \text{et} \quad \epsilon_2 = (\ln 2) / t_2$$

Les moyennes vers lesquelles tendent les effectifs, si les coefficients de surpopulation sont annulés, sont fournies par les relations suivantes :

$$(4) \quad M_1 = \epsilon_2 / \gamma_2 \quad \text{et} \quad (4') \quad M_2 = \epsilon_1 / \gamma_1$$

Du fait de ces relations, l'ajustement de la période T à une valeur donnée implique une compensation sur γ_1 et γ_2 , si l'on veut conserver leur valeur aux effectifs moyens.

III. VALIDITÉ DU MODÈLE

Le modèle de VOLTERRA a donc été choisi pour ses qualités pédagogiques : il est relativement simple mais rend compte assez fidèlement des variations d'effectifs de deux espèces liées par une relation de prédation et il a une tendance naturelle à la stabilité (stabilité neutre, avec des cycles d'oscillations constantes, si les coefficients de surpopulation sont nuls, ou bien stabilité avec amortissement progressif de ces oscillations, dans le cas contraire).

Parmi les commentaires faits sur ce modèle depuis sa création, nous retiendrons les suivants :

- le modèle de VOLTERRA est surtout représentatif de relations entre des espèces petites, à vie courte et à "stratégie r", dans des écosystèmes simples (milieux arctiques...),
- les prédateurs sont considérés comme insatiables (toute rencontre est fatale ...),
- il n'est pas prévu de dépenses métaboliques d'entretien, l'excédent seul d'aliments pouvant alors servir à la croissance (pondérale et en effectif) de la population [5],
- il n'y a pas de temps de latence entre la consommation de proies et l'augmentation de l'espèce prédatrice (l'introduction d'un tel temps de latence rend le modèle instable, ce à quoi on remédie en lui adjoignant d'autres facteurs) [6],
- la reproduction ne suit pas un cycle biologique (annuel ...) et les individus sont supposés éternels (sauf famine),
- les individus sont répartis également dans un espace homogène : il n'y a pas de sanctuaire ou de classe d'âge inaccessible [7].

En conclusion, si ce modèle, du fait de ses déficiences, ne peut avoir de valeur prédictive précise, il peut fournir des valeurs-limites acceptables aux effectifs des espèces en présence.

IV. LE LOGICIEL "VORACE"

Il est modulaire et comporte six parties accessibles par un MENU général :

1° Présentation et objectifs

2° Consignes d'utilisation et exemples

- 3° Documentation sur le modèle mathématique
- 4° Accès aux paramètres pour modification
- 5° Exécution graphique (deux modalités)
- 6° Bilan rapide

Ces diverses rubriques comportent des pages enchaînées et les parties 4 et 5 ont des sous-menus.

L'option 4 (modification des paramètres) est structurée en 4 pages: la première permet de changer les noms des espèces, la seconde d'accéder aux paramètres propres aux équations de VOLTERRA, les deux dernières d'activer des pressions extérieures (mortalité, migrations, épizooties), selon une incidence choisie par l'utilisateur. Il est toujours possible de revenir à des valeurs données par défaut (pressions extérieures nulles), qui donnent une exécution efficace mais facilement reconnaissable et "améliorable". Un jeu de paramètres intéressant peut être sauvé sur disque ou rappelé à la demande.

L'option 5 calcule en un premier temps la période des oscillations des effectifs (pour des coefficients de surpopulation nuls !), puis permet d'opter entre une représentation graphique en fonction du temps et une représentation prédateur/proie. Cette dernière donne très vite la tendance du système (cycle ou spirale...). Il est possible, par touche-fonction, de sauvegarder sur disque un graphe intéressant (10 au maximum, pour des raisons de place...) ou d'accéder aux paramètres, puis de continuer l'exécution graphique.

V. PROPOSITIONS DE PROGRESSION DANS L'UTILISATION DU LOGICIEL

Le maniement d'un tel modèle s'acquiert mieux en suivant un ordre logique, de l'exercice le plus simple au plus délicat. On peut donc prévoir - selon le niveau, les objectifs et le temps de travail prévus - tout ou partie des étapes suivantes :

1° Prise de connaissances des contenus et possibilités des diverses rubriques du menu : l'exécution, avec les paramètres initiaux, permet de vérifier la stabilité du modèle,

2° Exécution en annulant les coefficients de surpopulation (voir ci-dessus : VALIDITE DU MODELE),

3° Exécutions répétées, en faisant varier les effectifs initiaux : les effectifs finaux ne varient pas, ce qui illustre la "loi de conservation des moyennes" de V. VOLTERRA, mais peut ralentir l'amortissement des oscillations,

4° Etude de la compétition intraspécifique, en l'absence de prédateurs : croissance exponentielle, pour des coefficients de surpopulation nuls, ou bien courbe logistique (en S) de VERHULST-PEARL dans le cas contraire. Il est alors nécessaire d'agir sur le coefficient d'accroissement de l'espèce (ou son temps de doublement de l'effectif),

5° Symétriquement, travail sur le coefficient de diminution du prédateur privé de proie en relation avec sa monophagie plus ou moins stricte ou sa résistance au jeûne, qui rendent plus ou moins brutale sa disparition totale,

Avant de faire varier (un par un !) les paramètres dans des situations plus complexes, il vaut mieux faire agir sur le modèle de prédation des phénomènes externes :

6° Actions extérieures : épizooties, mortalité due aux intempéries ou pression de chasse sont infligées à une seule espèce ou aux deux en présence. Cette pratique, sur des effectifs stabilisés ainsi que sur d'autres en phase oscillante permet de discuter la "loi de perturbation des moyennes". Les courbes résultant de ces interférences se rapprochent plus des relevés réels faits dans la nature (ex. : archives des fourrures de la Compagnie de la baie d'Hudson) que les courbes théoriques précédentes,

7° Conséquences des migrations, dans le cas de fluctuations périodiques : VOLTERRA constate un amortissement des oscillations ou un retour asymptotique vers l'équilibre.

8° Etude des paramètres propres à la relation de prédation, qui agissent respectivement sur les deux espèces : les coefficients d'accroissement (positif ou négatif), de surpopulation et de prédation, mais dans un contexte éventuellement modifié par l'utilisateur.

On peut ainsi moduler à la fois la prolificité, l'autolimitation des effectifs, les moyens d'attaque ou de défense des deux espèces, pour se rapprocher de cas précis constatés dans la nature. C'est notamment l'occasion, en travaillant sur l'équation (3), d'ajuster les temps t_1 et t_2 (basés sur ϵ_1 et ϵ_2) et en conséquence d'amener la période T à une valeur choisie (ex. : cycle de 4 ans du lemming...).

Dans ce travail plus libre, il est souvent utile de repartir des paramètres initiaux.

VI. UTILISATIONS DE CE DIDACTICIEL À L'UNIVERSITÉ

Ce didacticiel a été utilisé sous sa forme actuelle, en monochrome puis en couleur EGA, dans deux types de formations depuis 1987 et dans un troisième depuis cette année.

1) En licence d'enseignement de Sciences naturelles, dans le cadre d'un module optionnel d'initiation à l'informatique et à l'Enseignement Assisté par Ordinateur. Les premiers essais de manipulation autonome du modèle mathématique ont montré qu'une introduction théorique et des suggestions de progression s'imposaient pour que les étudiants tirent un profit de cette simulation libre.

2) En formation continue des enseignants du secondaire, dans le cadre du "Plan Académique de Formation" de l'Académie de Créteil. En fonction des programmes et des préoccupations pédagogiques des stagiaires, leur intérêt s'est porté principalement sur les perturbations de l'équilibre provoquées par les actions de chasse et par les maladies.

3) En préparation aux concours du CAPES et de l'Agrégation de Sc. Nat., pour des étudiants volontaires qui n'avaient eu que rarement ou jamais accès à l'ordinateur-outil d'enseignement au cours de leurs études précédentes. Ce logiciel leur a été donné comme exemple de simulation lors d'une séance "panoramique" sur les divers aspects de l'informatique pédagogique.

VII. CONCLUSION

Ce programme n'illustre qu'une faible partie de l'apport de V. VOLTERRA à l'étude des associations biologiques. Une extension est prévue à d'autres cas étudiés par VOLTERRA. Les données fournies dans la publication définitive de 1935 semblent souvent méconnues de spécialistes plus récents, notamment en ce qui concerne le cycle annuel, les effets-retard (dont la prise en compte requiert l'emploi d'équations intégro-différentielles), la généralisation à des nombres pairs ou impairs d'espèces ou la discussion par VOLTERRA des premiers travaux expérimentaux suscités par ses travaux.

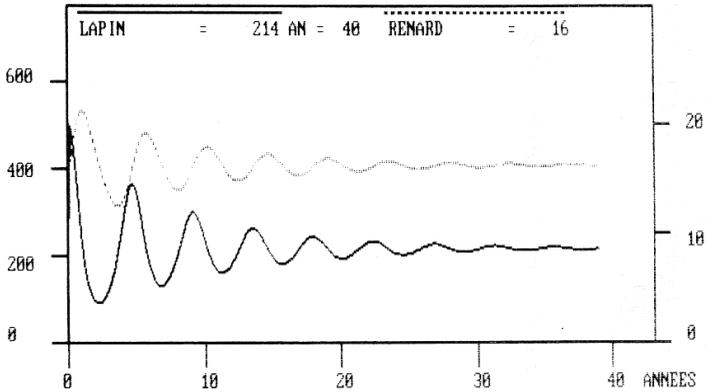
D'autre part, il serait facile, dans le cadre informatique et pédagogique réalisé, d'insérer d'autres systèmes d'équations résultant de travaux plus récents.

Jean-Claude DESGRANGES
 Université Pierre et Marie Curie
 U.P.I. 12 rue Cuvier - 75005 PARIS

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

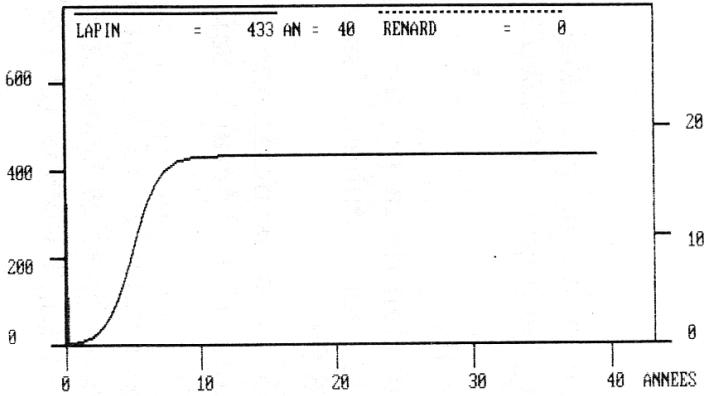
- [1] JEROME (P.) - 1984 - La simulation dans la pédagogie des Sciences Expérimentales. Biologie-Géologie (*Bulletin de l'APBG*), 1984, 3, p. 666-681.
- [2] Logiciel ECOL1 - 1990 - Diffusion CNDP
- [3] VOLTERRA (V.) - 1927 - Lois de fluctuation de la population de plusieurs espèces coexistant dans le même milieu. *Assoc. fr. Avanc. Scien.*, sess. Lyon, 1926, p. 96-98.
- [4] VOLTERRA (V.), D'ANCONA (U.) - 1935 - Les associations écologiques au point de vue mathématique. Coll. "*Actual. Scientif. Indus.*", n° 234, 97 pp, Hermann, Paris.
- [5] VAN DER VAART (H.R.) - 1983 - Some Examples of Mathematical Models for the Dynamics of Several-Species Ecosystems. In *Life Science Models*, MARCUS-ROBERTS (H.), THOMSON (M.) ed., p. 78-159, Springer, Berlin.
- [6] WANGERSKY (P.J.), CUNNINGHAM (W.J.) - 1957 - Time Lag in Population Models. *Cold Spring Harbor Symp. Quantit. Biol.*, 22, p. 329-338.
- [7] MURDOCH (W.W.), OATEN (A.) - 1975 - Predation and Population Stability. Adv. in *Ecol. Res.*, 4, p. 1-73.

- Voir par ailleurs les articles parus dans le *Bulletin de l'EPI* (répertoire 1971-1989 page 37-38).



PARAMETRES DES EQUATIONS	
Nombre initial de LAPIN	500
Nombre initial de RENARD	15
Temps de doublement:effectif LAPIN	2
Temps de mort 50% diète/RENARD	.15
Coefficient de Surpopulation LAPIN	.0001
Coefficient de Surpopulation RENARD	.02
Résistance à la Prédation des LAPIN	.02
Efficacité de Prédation des RENARD	.02
Poids d'un LAPIN	1
Poids d'un RENARD	10
Coef. de Transform. Aliment. RENARD	.1

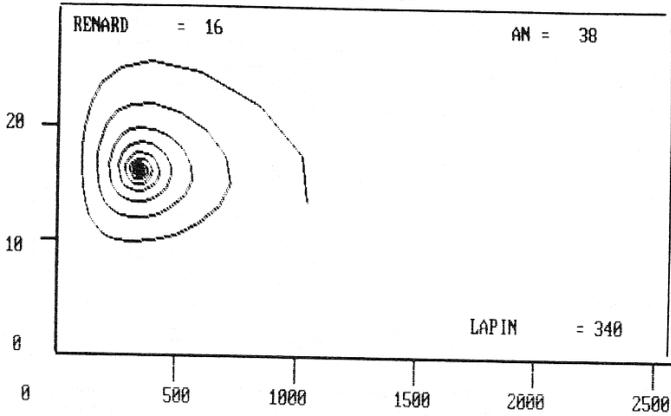
Fig.1 - Amortissement des fluctuations des effectifs des deux espèces, dû aux coefficients de surpopulation non nuls. Graphique en fonction du temps.



PARAMETRES DES EQUATIONS

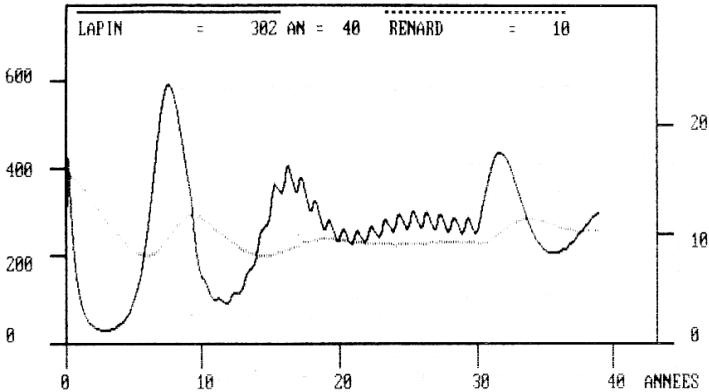
Nombre initial de LAPIN	3
Nombre initial de RENARD	0
Temps de doublement:effectif LAPIN	8
Temps de mort 50% diète/RENARD	.15
Coefficient de Surpopulation LAPIN	.0002
Coefficient de Surpopulation RENARD	.02
Résistance à la Prédation des LAPIN	.02
Efficacité de Prédation des RENARD	.02
Poids d'un LAPIN	1
Poids d'un RENARD	10
Coef. de Transform. Aliment. RENARD	.1

Fig.2 - Autolimitation de la proie, en l'absence de prédateurs.



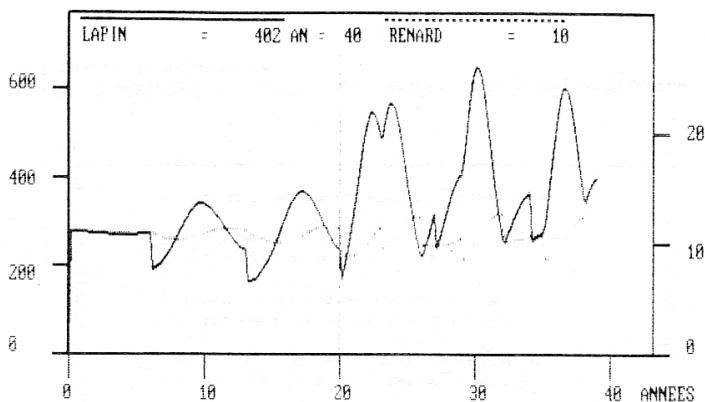
PARAMETRES DES EQUATIONS	
Nombre initial de LAPIN	1000
Nombre initial de RENARD	12
Temps de doublement:effectif LAPIN	2
Temps de mort 50% diète/RENARD	.1
Coefficient de Surpopulation LAPIN	.00006
Coefficient de Surpopulation RENARD	.002
Résistance à la Prédation des LAPIN	.02
Efficacité de Prédation des RENARD	.02
Poids d'un LAPIN	1
Poids d'un RENARD	10
Coef. de Transform. Aliment. RENARD	.1

Fig.3 - Amortissement des fluctuations des effectifs (tendance à la stabilité de l'association).



* PARAMETRES DES EQUATIONS	
Nombre initial de LAPIN	500
Nombre initial de RENARD	15
Temps de doublement:effectif LAPIN	2
Temps de mort 50% diète/RENARD	.5
Coefficient de Surpopulation LAPIN	.0001
Coefficient de Surpopulation RENARD	.003
Résistance à la Prédation des LAPIN	3.000001E-02
Efficacité de Prédation des RENARD	.005
CONTRAINTES / LAPIN	
3°)Epidémie (myxomatose ...) sévissant tous les ans,	
depuis l'année n° 10	
jusqu'à l'année n° 30	
depuis le mois n°(de 0 à 12) : 3	
jusqu'au mois n°(de 0 à 12) : 10	
CONTRAINTES / RENARD	
3°)Epidémie (rage..) sévissant tous les ans,	
depuis l'année n° : 0	
jusqu'à l'année n° : 0	
depuis le mois n°(de 0 à 12) : 0	
jusqu'au mois n°(de 0 à 12) : 0	

Fig.5 - Epizootie sur la proie, de la 10^{ème} à la 30^{ème} année, 8 mois par an.



PARAMETRES DES EQUATIONS	
Nombre initial de LAPIN	277
Nombre initial de RENARD	11
Temps de doublement:effectif LAPIN	2
Temps de mort 50% diète/RENARD	.5
Coefficient de Surpopulation LAPIN	.00006
Coefficient de Surpopulation RENARD	.002
Résistance à la Prédation des LAPIN	3.000001E-02
Efficacité de Prédation des RENARD	.005
CONSTRAINTES / LAPIN	
1°)Mortalité hivernale cyclique tous les 7 ans détruisant un pourcentage de LAPIN (ex:5%)= 30	
2°)Migration, ayant lieu en Juillet, tous les ans, depuis l'année n° : 0	
jusqu'à l'année n° : 0	
: donnez un nombre positif ou négatif, ou bien 999, pour décision svt écart/moyenne = 0	
CONSTRAINTES / RENARD	
1°)Battue détruisant tous les 3 ans un pourcentage de RENARD (ex: 10%)= 20	
2°)Migration ayant lieu en Juillet, tous les ans, depuis l'année n° : 0	
jusqu'à l'année n° : 0	
: donnez un nombre positif ou négatif, ou bien 999, pour décision svt écart/moyenne = 0	

Fig.6 - Mortalité hivernale de 30% tous les 7 ans, plus destruction de 20% des prédateurs à partir de la 20^{ème} année, tous les 3 ans.