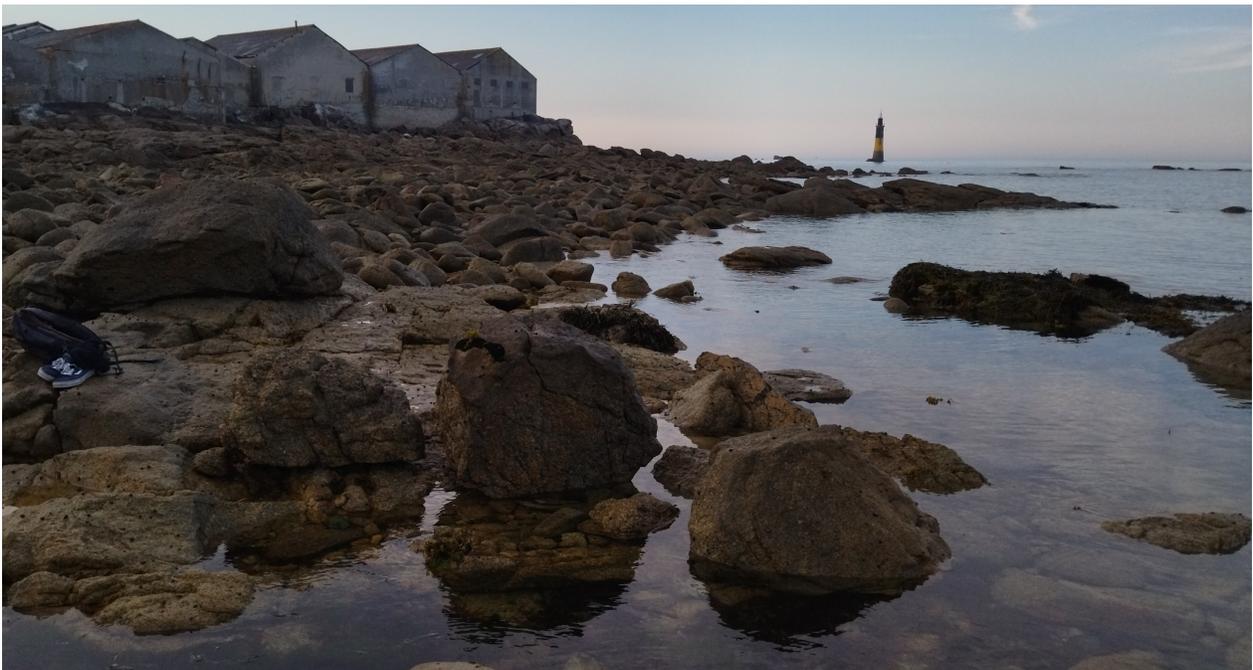


Rapport de stage

Dynamique des populations en compétition



Stagiaire : Angelo Ciambelli

Encadrant : Benoit Sarels

15 Mai 2024 - 15 Août 2024

université
PARIS-SACLAY



CNRS • SORBONNE UNIVERSITÉ
Station Biologique
de Roscoff



SCIENCES
SORBONNE
UNIVERSITÉ

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Contexte et problème	1
1.2	Objectifs	3
1.3	Plan	3
2	Modèle automate cellulaire	4
2.1	Description	4
2.2	Architecture du code	5
2.3	Résultats simples	7
3	Modèles équations aux dérivées partielles (EDPs)	9
3.1	Modèle EDPs - 1D homogène	9
3.2	Modèle EDPs - 1D hétérogène	14
3.3	Modèles EDPs - Résolution numérique	15
3.4	Modèles EDPs - Résultats simples	16
4	Étude de cas plage Bloscon	20
4.1	Définition des modèles	21
4.2	Simulations numériques	24
5	(Courte) Discussion et conclusion	26

Remerciements

Je souhaite exprimer ma sincère gratitude à toutes les personnes qui ont contribué à la réussite de ce stage.

Tout d'abord, je remercie chaleureusement mon superviseur, M. Benoit Sarels, maître de conférences au Laboratoire Jacques-Louis Lions et au Laboratoire de Biologie Intégrative des Modèles Marins (Sorbonne Université), pour la liberté qu'il m'a accordée durant ce stage. Je tiens aussi à le remercier pour son ouverture d'esprit et son implication active dans le suivi de mon travail, pour toujours apporter des conseils et des commentaires constructifs durant nos réunions hebdomadaires. Ce qui a sans aucun doute participé au succès de ce stage.

Je souhaite à présent remercier M. Raphaël Cerf, professeur et chercheur à l'université Paris Saclay, pour son introduction à la percolation 2D sur site et sa passion à partager ses intuitions et ses travaux de recherche actuels.

Je souhaite aussi remercier, M. Alan le Moan, chercheur à Sorbonne Université, pour nos longues discussions d'écologie, d'évolution, de zones hybrides et bien sûr de littorine. Je le remercie pour son dynamisme et sa générosité à partager ses connaissances.

Merci à mes collègues de bureau/couloir Julien, Pélagie et Vinayak pour les discussions scientifiques intéressantes et les bons moments passés ensemble qui ont rendu ce stage très agréable.

Enfin, je souhaite remercier le Laboratoire de Biologie Intégrative des Modèles Marins d'avoir financé mon stage et de m'avoir permis de m'épanouir entouré de nombreux chercheurs passionnés durant ce stage.

Cette expérience a été extrêmement enrichissante, et je suis profondément reconnaissant à tous ceux qui ont contribué à sa réalisation !

Glossaire

- Abiotique : Relatif aux éléments non vivants, sans intervention du vivant.
- Benthique : Relatif aux organismes vivant sur ou près du fond marin ou océanique, que ce soit fixés ou mobiles.
- Bernacles : Organismes appartenant à la sous-classe des Cirripèdes dans le sous-phylum des Crustacés (Illustration schématique tableau 1 en Annexe).
- Biotique : Relatif aux organismes vivants et à leurs interactions.
- Écosystème : Ensemble formé par une communauté d'organismes vivants en interaction avec leur environnement physique.
- Écotype : Ensemble d'organismes, souvent une sous-division d'une espèce, adaptés à un environnement spécifique.
- Environnement : Ensemble des facteurs biotiques et abiotiques qui entourent et influencent un individu ou une population.
- Estran ou zone intertidale : Zone de la plage entre marée haute et marée basse.
- Foncteur : Objet fonction utilisant l'opérateur () pour se comporter comme une fonction.
- Niche fondamentale : Ensemble des conditions abiotiques de l'environnement qui permettent la survie et la reproduction d'une population en l'absence d'interactions avec d'autres espèces.
- Niche réalisée : Ensemble des conditions biotiques et abiotiques de l'environnement dans lesquelles une population survit et se reproduit en tenant compte des interactions avec d'autres espèces, telles que la compétition ou la prédation.
- Pélagique : Relatif aux organismes vivant dans la colonne d'eau des mers et des océans, soit en nageant, soit en flottant.
- Population endémique : Population naturellement trouvée dans une zone géographique définie, par exemple, un lac ou une forêt.
- Réseau trophique : Ensemble des interactions alimentaires entre les populations au sein d'un écosystème.
- Sessile : Organisme fixé définitivement à un substrat, incapable de se déplacer.
- Zone subtidale : Zone en dessous de la marée basse, toujours submergée.

Liste des figures

1	Présentation des d-voisins de Neumann de la case noire (cases rouges) en fonction de d.	5
2	Organigramme représentant les principales utilisations des différentes classes du modèle automate	6
3	Environnement 3a, répartition initiale 3b et répartition stationnaire 3c du modèle automate pour des environnements simples.	7
4	Temps moyen (et écart-type) avant d'atteindre l'état stationnaire sur un environnement de percolation (0 ou 1) en fonction de la probabilité d'ouverture/fermeture. Dix répétitions par probabilité d'ouverture/fermeture. Deux populations, respectivement endémique de niche $\mu_1 = 0, \Sigma_1 = 1$ et invasive de niche $\mu_2 = 1, \Sigma_2 = 1$. À l'état initial, la population endémique occupe toute la grille sauf m_1 points occupés par la population invasive et uniformément distribués dans la grille.	8
5	$\int_0^{15} u(x, t) dx$ et $\int_0^{15} v(x, t) dx$, (u,v) solution du modèle homogène 1 en fonction du temps.	16
6	Densités de populations u et v initiales, au temps dix et stationnaires, du modèle homogène 'extended' eqref:n eq:homogenousCompetition et hétérogène 'extended' eqref:n eq:heterogenousCompetition sur $\Omega =]0, 15[$. Les scores d'adaptations utilisés dans les deux cas hétérogènes sont ceux de la figure 7. Simulation avec $D_u = D_v = 1$ et $r_u = r_v = 1$	17
7	Scores d'adaptations utilisés dans le cas 1 et 2 du modèle EDP hétérogène.	18
8	Effets de $D = D_u = D_v$ et $r = r_u = r_v$ sur les densités de populations u et v	19
9	Vue satellite à mi/basse marée (Google Maps) avec photos <i>in situ</i> des communautés de bernacle (jaune : Chthamalus sp. & verte : Perforatus perforatus). Photographe : <i>Angelo Ciambelli</i>	20
10	Données de profondeur (gauche) et couvert végétal (droite) dérivée du site LittoSat Bretagne.	21
11	Niches fondamentales des populations Chthamalus sp. (11a) et Perforatus perforatus (11b) dans le cas d'un environnement comportant seulement la profondeur (cas-1) et la profondeur et le couvert végétal (cas-2).	23
12	États stationnaires du modèle automate et solutions stationnaires (20 000 itérations) du modèle EDPs pour l'étude de cas du port de Bloscon en utilisant seulement les données de profondeur ou en les couplant avec les données de couvert végétal. $D=1$ et $r=10$	25
13	États à 4, 8 et 12 itérations du modèle automate et solutions à 50, 100 et 500 itérations du modèle EDPs pour l'étude de cas du port de Bloscon. En utilisant les données de profondeur ET couvert végétal. $D=1$ et $r=10$	26
14	Exemple de solutions stationnaires u et v du problème 'extended' eqref:n eq:heterogenousCompetition en fonction de D avec g_u et g_v définis comme le cas 2 figure 7. On a donc $\int_{\Omega} g_u d\omega = 10$ et $\int_{\Omega} g_v d\omega = 5$	29

1 Introduction

1.1 Contexte et problème

Nous nous sommes concentrés dans ce stage sur la modélisation des dynamiques de deux populations en compétition sur un milieu hétérogène. Ce stage a été réalisé en partie à la station biologique de Roscoff de Sorbonne Université. Ce centre de recherche et d'enseignement d'environ 300 personnes est spécialisé en biologie et écologie marine. Les thématiques de recherche du laboratoire de biologie intégrative des modèles marins, qui m'a accueilli pour mon stage, portent notamment sur l'utilisation d'approches interdisciplinaires dans l'étude des interactions **biotiques** et **abiotiques** avec l'**environnement**. Dans ce contexte, nous avons étudié le cas de la compétition entre deux populations de **Bernacles** (*Chthamalus* sp. et *Perforatus* sp.). Ces deux populations **benthiques** se dispersent majoritairement avec leurs stades larvaires **pélagiques** qui deviennent **sessiles** plus tard au cours de leurs cycles de vie. Elles constituent une étude de cas type en écologie, permettant notamment d'apprendre les distinctions entre les **niches fondamentales** et les **niches réalisées** des populations (Huneman, 2019). Elles sont donc un bon cas d'étude pour tester la cohérence biologique de nos modèles. Elles constituent aussi des acteurs importants du **réseau trophique**, la filtration de l'eau et la création d'habitat dans les milieux côtiers, d'où l'importance de pouvoir modéliser leurs distributions (Jalim, 2023). Cependant, les résultats que nous avons obtenus pendant ce stage peuvent aussi être étendus à d'autres populations, par exemple des **écotypes** ou des populations de cellules.

En général, les propriétés de l'environnement impactent grandement la coexistence, la dispersion et les interactions des populations qui l'occupent (e.g. Cuddington & Yodzis, 2002; Miller & Allesina, 2023; With et al., 1997). Il est donc important de l'inclure dans les modèles de dynamique des populations. De plus, il a été documenté dans Ardisson and Bourget, 1992 que les répartitions des organismes sessiles benthiques dépendent fortement des facteurs biotiques et abiotiques du milieu, il est donc nécessaire dans notre cas d'étude d'inclure l'hétérogénéité de l'environnement pour étudier les dynamiques de nos deux populations de Bernacle.

Il existe à ce jour plusieurs approches pour modéliser les dynamiques de deux populations compétitrices sur un environnement hétérogène. Nous allons nous concentrer sur deux de ces méthodes déterministes.

Une première approche consiste en des modèles centrés agents (modèles automates cellulaires), où l'on modélise des populations d'individus par des populations d'automates sur une grille. Cette grille représente la géographie, elle comporte en chacun de ses nœuds un vecteur de conditions environnementales (température, salinité, élévation...) et un vecteur de populations d'intérêt. La grille associée aux vecteurs de conditions environnementales et aux vecteurs de populations d'intérêt constitue alors l'environnement. Ce type de modèle est couramment utilisé en écologie et notamment dans les livres et études, Dieckmann et al.,

2000, Breckling et al., 2011, Li and Guo, 2012 et Molofsky, 1994. Ils sont très avantageux pour leurs grandes résolutions spatiales, mais ils peuvent des fois être couteux à simuler suivant la taille des grilles et les "règles" des automates.

Une autre approche consiste en des modèles d'équations aux dérivées partielles (EDPs) de type réaction-diffusion. Ils sont au centre de beaucoup de recherches depuis leurs premières applications en dynamique des populations. Une étude précurseure a été celle de Fisher dans les années 1930, où il a défini l'équation suivante,

$$u_t = \Delta u + ru(1 - u/K), \quad (r, K) \in \mathbb{R}^2,$$

pour étudier la propagation d'un gène avantageux dans une population (Fisher, 1937). La constante r représente le taux de croissance de la population et la constante K représente la capacitance de l'environnement (densité de population maximale).

Cette équation a été reprise dans de nombreuses études, notamment dans des travaux sur des systèmes homogènes. Par exemple, Fife, 1979 a exploré les aspects mathématiques des systèmes de réaction-diffusion homogènes dans son livre "Mathematical Aspects of Reacting and Diffusing Systems". Plus tard, Britton, 1986, dans son livre "Reaction-Diffusion Equations and Their Applications to Biology", a introduit de nombreuses applications des modèles de réaction-diffusion en biologie. Ainsi, face à l'émergence de nombreux modèles de réaction-diffusion, certains auteurs se sont concentrés à les approfondir et à regrouper leurs applications. C'est le cas, par exemple, des écologistes Holmes et al., 1994 dans leur article "Partial Differential Equations in Ecology", où ils renseignent un large répertoire de méthodes et de modèles associés à des intuitions biologiques. Il est également important de mentionner Murray, 2002 et Murray, 2003, dont les ouvrages "Mathematical Biology" offrent une analyse étendue et approfondie des équations de réaction-diffusion appliquées à divers phénomènes biologiques.

Plus récemment, un intérêt croissant s'est développé pour les modèles EDPs en environnements hétérogènes, qui restent encore un vaste sujet de recherche à ce jour. Plusieurs études sont notables dans ce domaine. Par exemple, Xin, 2000, dans "Front Propagation in Heterogeneous Media", a étudié l'effet des variations spatiales aléatoires et périodiques sur la propagation des fronts progressifs. Volpert and Petrovskii, 2009, dans leur revue "Reaction-Diffusion Waves in Biology", ont abordé plusieurs systèmes de réaction-diffusion dans des environnements non uniformes. Enfin, Wang, 2020, dans "On a Lotka-Volterra Competition-Diffusion-Advection Model in General Heterogeneous Environments", a développé des modèles de compétition-diffusion-advection pour mieux comprendre les interactions écologiques dans des environnements hétérogènes.

Ces avancées soulignent l'importance croissante des modèles EDPs dans des contextes écologiques variés et reflètent l'évolution des approches pour intégrer les réalités environnementales plus complexes dans les modèles. Les modèles EDPs par la généralité de leur structure, leur facilité d'utilisation et leur transférabilité entre différents contextes ou modèles, les rendent

très utiles en écologie. Mais, leur application repose cependant sur certaines hypothèses fondamentales, notamment, l'hypothèse des champs moyens (Dieckmann et al., 2000). Cette hypothèse concerne l'approximation des mouvements des individus d'une population par un laplacien, comme le sont les mouvements des molécules d'un gaz. Ceci est discutable, comme les tailles des populations biologiques sont souvent beaucoup plus petites, et les individus qui les composent se déplacent rarement de manière aléatoire. Ceci est donc à garder en tête quand on utilise ce type de modèles.

1.2 Objectifs

Les objectifs de ce stage étaient les suivants :

1. Implémenter un modèle centré agents modélisant N populations en compétition en C++.
2. Concevoir deux modèles EDPs couplant deux équations de réaction-diffusion pour modéliser deux populations en compétition sur un milieu homogène et hétérogène.
3. Analyser les propriétés mathématiques du modèle homogène en une dimension.
4. Appliquer et comparer nos modèles en simulant les distributions de deux populations de Bernacles sur une plage rocheuse.

1.3 Plan

Ce rapport s'articule en trois parties. Une première dans laquelle on définit le modèle automate et on présente et discute ses résultats simples. Une deuxième où on introduit les modèles EDPs, on détaille leurs propriétés mathématiques et on présente et discute leurs résultats simples. Enfin, une troisième partie, où on introduit l'étude de cas sur les Bernacles et on applique nos modèles sur celles-ci avant de discuter et de comparer les résultats des simulations.

2 Modèle automate cellulaire

2.1 Description

Soit la grille, $\mathcal{G} = \{(i, j) \mid 0 \leq i < m_1, 0 \leq j < m_2\}$, avec $(m_1, m_2) \in \mathbb{N}^2$, respectivement la hauteur et la largeur de la grille. On définit la grille de conditions environnementales, $E = \{e_{ij} = (e_1^{ij}, e_2^{ij}, \dots, e_k^{ij}) \in \mathbb{R}^k, \forall (i, j) \in \mathcal{G}\}$, avec $k \in \mathbb{N}^*$ le nombre de conditions environnementales.

On modélise dans cette partie N populations en compétition qui ne peuvent pas cohabiter en un emplacement de la grille. Par emplacement de la grille, il y a donc un nombre d'individus d'une même population $n \in [[1, N]]$ qui sature l'emplacement, on l'appelle sous-population n . Toute population $n \in [[1, N]]$, a un coefficient de dispersion $d_n \in \mathbb{N}$ et une niche écologique fondamentale. La niche fondamentale est définie par un vecteur optimum $\mu_n \in \mathbb{R}^k$ et une matrice de tolérance $\Sigma_n \in \mathbb{S}_k^+(\mathbb{R})$. L'adaptation d'une population n aux conditions environnementales $e^{ij} \in E$ est donc déterminée par la gaussienne multivariée en e^{ij} ,

$$f_n(e^{ij}) = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}(e^{ij} - \mu_n)^T \Sigma_n^{-1} (e^{ij} - \mu_n)\right)}{\sqrt{(2\pi)^k |\Sigma_n|}}.$$

Historiquement, Hutchinson, 1957 définissait la niche fondamentale d'une population par un hypervolume de dimension k (nombre de conditions environnementales) dans lequel chaque point correspond à un état de l'environnement qui permet à la population d'exister indéfiniment. Dans notre cas, on retrouve ce concept en définissant la niche fondamentale comme l'hypervolume où la gaussienne est supérieure à un score d'adaptation seuil, à partir duquel la population ne peut plus survivre. Il est important de noter les différences entre la niche fondamentale, conditions où la population survie, et la niche réalisée, conditions où l'espèce est trouvée. En effet, à cause de la compétition avec d'autres populations, la niche réalisée peut parfois être plus réduite que celle fondamentale.

On note qu'utiliser les niches fondamentales dans nos modèles est assez pratique pour un écologiste. En effet, celui-ci par des expériences de curve-response, mesurant le taux de croissance de ses populations en fonction des conditions environnementales pourra utiliser directement ses données de niches fondamentales s'il souhaite modéliser les dynamiques de ses populations dans un certain environnement.

Le modèle automate comprend deux phases, une phase de dispersion et une phase de sélection. Durant la phase de dispersion, chaque sous-population n va se disperser dans ses d_n -voisins de Neumann de la grille. Le coefficient, $d_n \in \mathbb{N}$ (coefficient de dispersion de la population n)

correspond au nombre de fois où la dispersion dans les voisins de Neumann est itérée en un pas de temps, voir exemples figure 1.

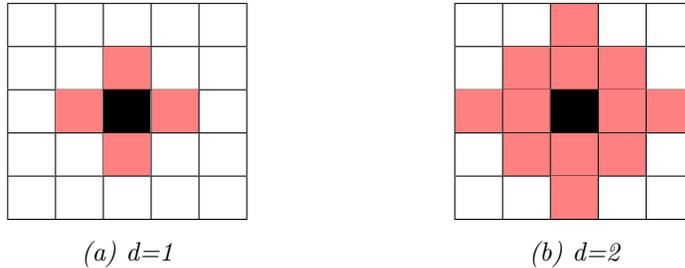


Figure 1: Présentation des d -voisins de Neumann de la case noire (cases rouges) en fonction de d .

Après dispersion, plusieurs sous-populations occupent chaque emplacement (i, j) de la grille. Il suit donc un processus de sélection, à l'issue duquel seule la sous-population n maximisant le score d'adaptation $f_n(e^{ij})$ reste.

Remarque 1. *Le taux de reproduction est supposé grand, car en un pas de temps, une sous-population n peut coloniser entièrement tous ses d_n -voisins de Neumann dans lesquels elle vient juste d'arriver.*

2.2 Architecture du code

Le modèle automate a été implémenté en langage objet C++ sous forme d'un package pour faciliter sa compréhension et l'apport de modifications. Il peut être simplifié par l'organigramme figure 2. On observe dans celui-ci, que pour constituer l'environnement initial contenant le nécessaire pour commencer la simulation, il faut premièrement une liste des populations vivant dans l'environnement. Deuxièmement, il faut des **foncteurs** permettant d'initialiser et changer (si les conditions environnementales sont variables) les grilles de conditions environnementales et de répartition des populations. Enfin, il faut des foncteurs de calcul permettant de calculer pour une population, soit les scores d'adaptations sur toute la grille de conditions environnementales, soit pour un seul vecteur de conditions environnementales $e_{ij} \in E$. Dans le cas d'environnement constant, on peut donc pré-calculer et stocker les scores d'adaptation de chaque population pour chaque emplacement de la grille et ainsi gagner du temps lors de la simulation.

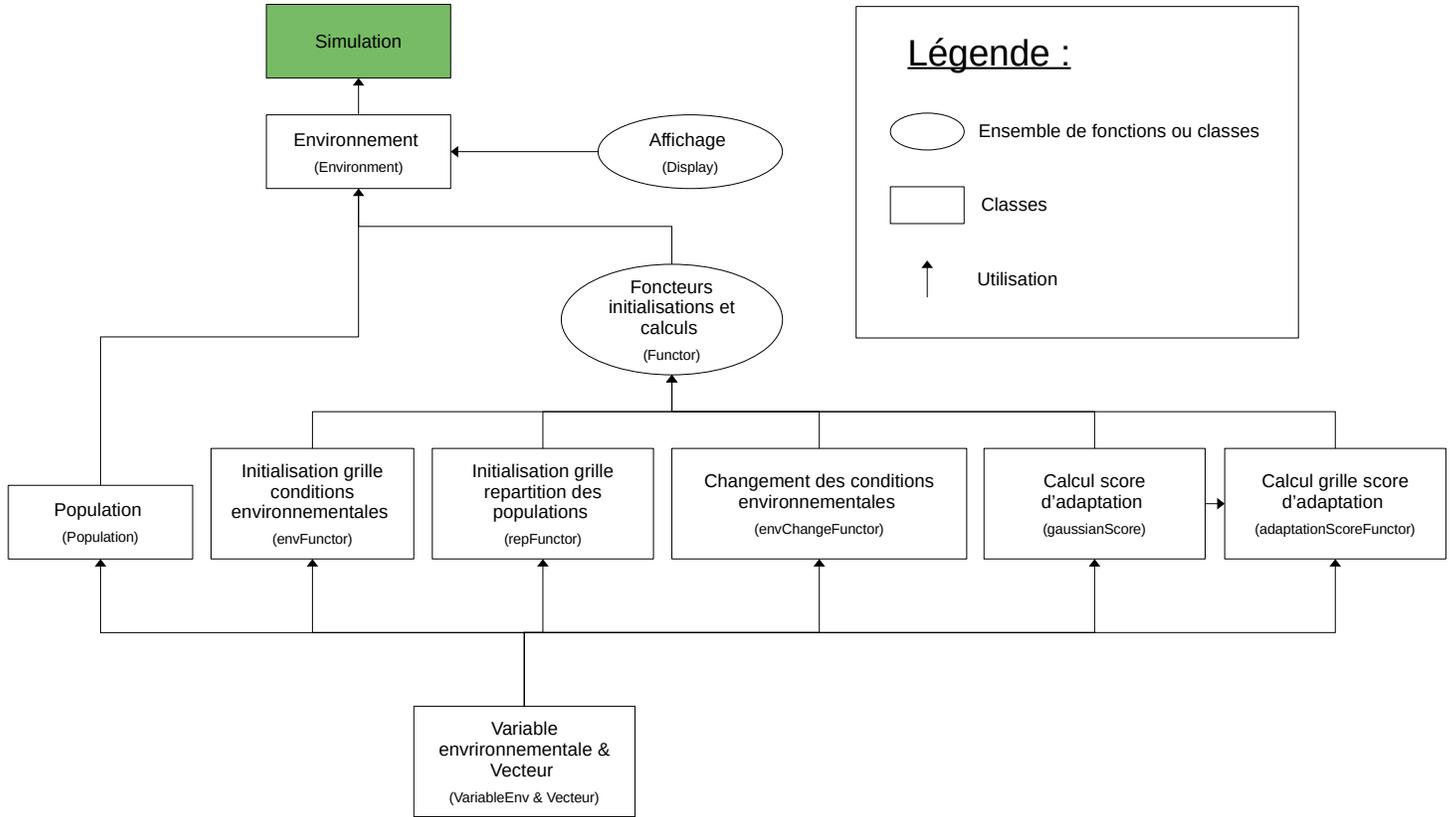


Figure 2: Organigramme représentant les principales utilisations des différentes classes du modèle automate

Pour calculer le score d'adaptation en C++ comme la matrice de tolérance Σ_n est symétrique définie positive, on utilise la décomposition de Cholesky détaillée dans l'algorithme 1.

Algorithme 1 Décomposition de Cholesky d'une matrice symétrique définie positive Σ_n

- 1: **Entrée :** Matrice Σ_n de taille $k \times k$ (symétrique et définie positive)
 - 2: **Sortie :** Matrice triangulaire inférieure L
 - 3: $L \leftarrow$ matrice $k \times k$ initialisée à 0
 - 4: **for** $i = 0$ **to** $k - 1$ **do**
 - 5: **for** $j = 0$ **to** i **do**
 - 6: $sum \leftarrow 0$
 - 7: **for** $p = 0$ **to** $j - 1$ **do**
 - 8: $sum \leftarrow sum + L[i][p] \times L[j][p]$
 - 9: **if** $i == j$ **then**
 - 10: $L[i][j] \leftarrow \sqrt{\Sigma_n[i][i] - sum}$
 - 11: **else**
 - 12: $L[i][j] \leftarrow \frac{\Sigma_n[i][j] - sum}{L[j][j]}$
-

2.3 Résultats simples

Pour étudier les dynamiques simples du modèle automate, nous avons considéré deux populations A et B, ayant respectivement pour optimums $\mu_A = 0$ et $\mu_B = 1$ et tolérances $\Sigma_A = 1$ et $\Sigma_B = 1$. On considère la population A comme invasive et la population B comme **endémique**.

Pour un milieu homogène, on obtient ainsi que si la population invasive est plus adaptée que la population endémique, alors elle va coloniser l'entièreté de l'environnement (cf. 1^{re} colonne, figure 3).

Dans le cas d'un milieu hétérogène simple, si la zone la plus adaptée à la population invasive est non connexe et la population invasive à l'état initial ne se trouve pas dans toutes les sous unités connexes alors, elle ne pourra jamais toutes rejoindre comme elle ne se déplace que de proche en proche (cf. 2^e colonne, figure 3). On appelle cet effet, l'effet barrière.

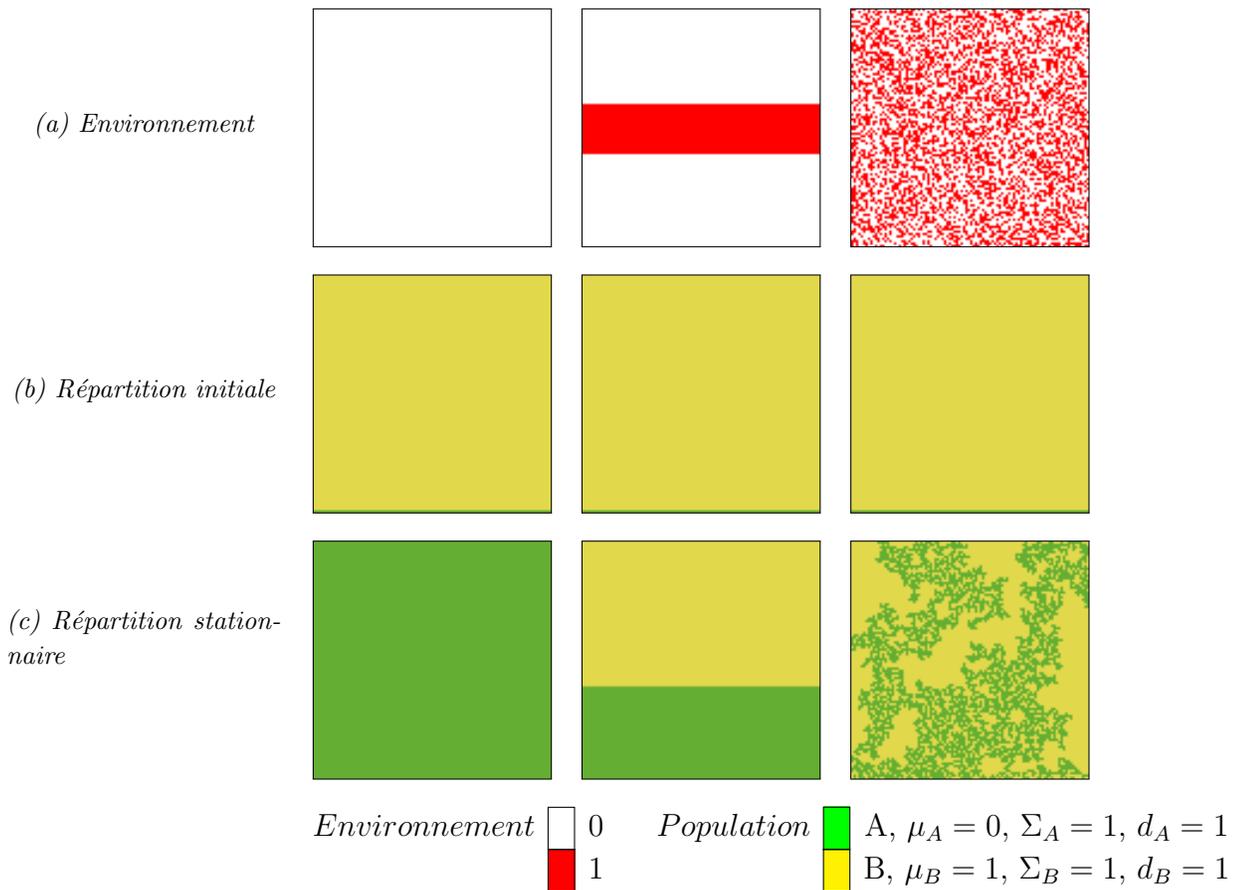


Figure 3: Environnement 3a, répartition initiale 3b et répartition stationnaire 3c du modèle automate pour des environnements simples.

Si on regarde à présent un milieu hétérogène plus complexe, par exemple un motif de percolation obtenu avec une probabilité d'ouverture/fermeture p proche du seuil de percolation

$p_c = 0.59274605079210$ trouvé par Jacobsen, 2015 (cf. 3^e colonne, figure 3). On observe que la population invasive A à l'état stationnaire s'est infiltrée dans l'environnement, mais il reste quelques îlots qu'elle n'a pas pu atteindre à cause de l'effet barrière observé précédemment.

Enfin, on observe en utilisant le modèle automate que le temps de propagation de l'espèce invasive est plus long sur des géométries ayant de plus grandes dimensions fractales. Pour tester ceci, nous avons encore utilisé des motifs de percolation, car proche du seuil de percolation, la dimension fractale des amas (composantes connexes ouvertes ou fermées) est grande (Strelniker et al., 2009). Ainsi, comme on peut le voir dans la figure 4, plus on se rapproche du seuil de percolation, plus le temps moyen avant d'atteindre l'état stationnaire est long. Ce phénomène est similaire à des effets détaillés dans l'article de Cuddington and Yodzis, 2002, où sont observées des vitesses de propagation plus lentes dans des environnements fractaux.

Dans notre cas, ce phénomène s'explique par des résultats de percolation. En effet, en percolation, la longueur de corrélation ξ , soit la distance moyenne entre deux points d'un même amas de taille fini, augmente pour p proche de p_c comme $|p - p_c|^{-\frac{4}{3}}$ (Bunde & Kantelhardt, 2005, page 3). Ainsi, notre population invasive prend – en moyenne – plus de temps à coloniser les amas qui lui sont favorables et qu'elle a contaminés à l'état initial.

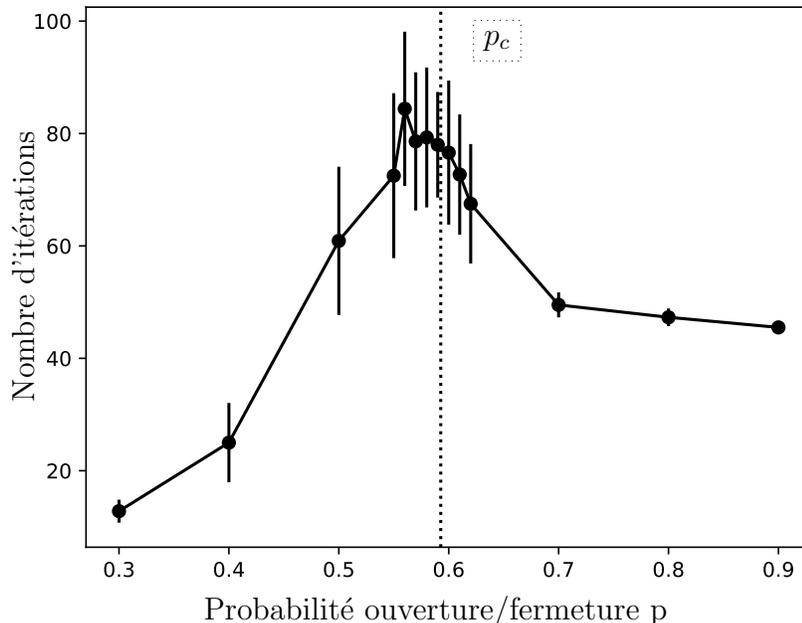


Figure 4: Temps moyen (et écart-type) avant d'atteindre l'état stationnaire sur un environnement de percolation (0 ou 1) en fonction de la probabilité d'ouverture/fermeture. Dix répétitions par probabilité d'ouverture/fermeture. Deux populations, respectivement endémique de niche $\mu_1 = 0, \Sigma_1 = 1$ et invasive de niche $\mu_2 = 1, \Sigma_2 = 1$. À l'état initial, la population endémique occupe toute la grille sauf m_1 points occupés par la population invasive et uniformément distribués dans la grille.

3 Modèles équations aux dérivées partielles (EDPs)

Dans cette partie, on cherche à modéliser les dynamiques de nos deux populations compétitives avec un système d'équations aux dérivées partielles couplées, du type Fisher-KPP, avec une condition au bord Neumann homogène. Une condition au bord de type Neumann homogène indique que nos populations sont auto-contenues (self-contained) comme il n'y a pas de flux sortant/entrant aux frontières. Une autre formulation est de dire que la frontière est réfléchive.

Dans un premier temps, nous allons détailler le cas d'un environnement homogène afin d'établir les dynamiques simples et des résultats mathématiques plus abordables. Puis, dans un second temps, nous allons établir un environnement hétérogène plus complexe ayant des propriétés écologiques plus intéressantes.

3.1 Modèle EDPs - 1D homogène

Soit $\Omega =]b_1, b_2[\subset \mathbb{R}$, $(b_1, b_2) \in \mathbb{R}^2$.

On considère le problème : trouver $u \in L^\infty(0, T; H^2(\Omega))$ et $v \in L^\infty(0, T; H^2(\Omega))$ telles que,

$$\left\{ \begin{array}{l} u_t(x, t) = D\Delta u(x, t) + ru(x, t)(1 - u(x, t) - v(x, t)), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ v_t(x, t) = D\Delta v(x, t) + rv(1 - v(x, t) - u(x, t)), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x) \in C^\infty(\Omega), \\ v(x, 0) = v_0(x) \in C^\infty(\Omega), \\ \frac{\partial u}{\partial \vec{n}}(x, t) = 0 \quad \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ \frac{\partial v}{\partial \vec{n}}(x, t) = 0 \quad \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+^* \end{array} \right. \quad (1)$$

avec D et r deux constantes positives. On considère les conditions initiales,

$$\forall x \in \Omega, \quad 0 \leq u_0(x) \leq 1, \quad 0 \leq v_0(x) \leq 1 \quad \text{et} \quad u_0(x) + v_0(x) \leq 1. \quad (2)$$

Proposition 1 (Positivité). *Si les conditions initiales vérifient (2), alors le couple (u, v) solution du système (1) est tel que, $\forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^*$:*

- $u(x, t) \in [0, 1]$,
- $v(x, t) \in [0, 1]$,
- $u(x, t) + v(x, t) \in [0, 1]$,

Preuve. Soit (u, v) une solution du système (1).

Dans le livre "Superlinear Parabolic Problems", Quittner and Souplet, 2007 ont étudié un

problème de la forme,

$$\left\{ \begin{array}{l} u_t - a\Delta u = f(u, v), \quad \forall x \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ v_t - b\Delta v = g(u, v), \quad \forall x \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ \frac{\partial u}{\partial n} = \frac{\partial v}{\partial n} = 0, \quad \forall x \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x), \quad x \in \Omega, \\ v(x, 0) = v_0(x), \quad x \in \Omega, \end{array} \right.$$

avec a et b des constantes positives et $(u_0(x), v_0(x)) \in X_+ = \{(u_0, v_0) \in L^\infty(\Omega) \times L^\infty(\Omega) \mid u_0 \text{ et } v_0 \geq 0\}$. Ce problème est plus général que le problème 1. On se ramène au problème 1 en considérant $g(u, v) = r_v v(1 - v - u)$ et $f(u, v) = r_u u(1 - u - v)$, $a = b = D$. Enfin, on a bien $C^\infty \subset L^\infty$. Quittner et Souplet assurent la positivité de (u, v) si $f, g : [0, +\infty[^2 \rightarrow \mathbb{R}$ sont \mathcal{C}^1 et $f(0, v) = g(u, 0) \geq 0$ pour $u, v \geq 0$. Dans notre cas, f et g sont \mathcal{C}^1 et $f(0, v) = g(u, 0) = 0, \forall u, v \geq 0$, ce qui garantit donc la positivité de u et v .

De plus, par le système (1) en additionnant les équations de u et v , on obtient que $w(x, t) = u(x, t) + v(x, t), \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+$ est solution du problème de Fisher-KPP,

$$\left\{ \begin{array}{l} w_t = \Delta w + w(1 - w), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^*, \\ w(x, 0) = w_0(x) \in \mathcal{C}^\infty \\ \frac{\partial w}{\partial n} = 0 \end{array} \right.$$

Donc par les livres de Fife, 1979 et Britton, 1986, on a, $w(x, t) \in [0, 1], \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+$, grâce au terme de réaction logistique. Ainsi, la positivité de u et v implique que $u(x, t) \in [0, 1]$ et $v(x, t) \in [0, 1]$ pour tout $(x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+$. \square

Proposition 2 (Existence et unicité). *Il existe un unique couple de solution $(u, v) \in L^\infty(0, T; H^2(\Omega))$ au problème (1).*

Preuve. (Existence) Les solutions (u, v) de (1) sont uniformément bornées, l'existence d'une solution globale est donc garantie.

(Unicité) Dans le livre, "Superlinear Parabolic Problems", Quittner and Souplet, 2007 sous les mêmes hypothèses que pour la positivité, assurent par le principe du maximum fort parabolique l'unicité de la solution du problème 1. \square

Proposition 3 (Solutions stationnaires). *Soient $a_1 \in [0, 1]$ et $a_2 \in [0, 1]$ tels que $a_1 + a_2 = 1$. Les solutions stationnaires du système (1) avec les conditions initiales 2 sont les solutions triviales $(u, v) = (0, 0)$ et $(u, v) = (a_1, a_2), \forall (x) \in \Omega$.*

Preuve. Par définition, les solutions stationnaires sont telles que, $u_t = 0$ et $v_t = 0$, on cherche donc u et v tels que,

$$\begin{cases} u''(x) = -u(x)(1 - u(x) - v(x)) \\ v''(x) = -v(x)(1 - v(x) - u(x)) \\ u'(b_1) = u'(b_2) = 0 \\ v'(b_1) = v'(b_2) = 0 \end{cases} \quad (3)$$

En additionnant l'équation 1 et 2 puis 3 et 4 ensemble, et en notant, $w(x) = u(x) + v(x)$ on obtient le système d'équation stationnaire du système 3.1,

$$\begin{cases} w''(x) = -w(x)(1 - w(x)) \\ w'(b_1) = w'(b_2) = 0 \end{cases}$$

En intégrant l'équation 1 et en utilisant les conditions au bord, on obtient que,

$$\int_{b_1}^{b_2} w(x)(1 - w(x)) dx = 0.$$

D'où comme par la proposition 1, $w(x) \in [0, 1], \forall x \in \Omega$, on peut en déduire que $w(x)(1 - w(x))$ est nul presque partout $]b_1, b_2[$, et donc, $w \equiv 0$ ou $w \equiv 1$.

Si $w \equiv 1$ on obtient en multipliant (3) par une fonction test φ et en intégrant sur le domaine Ω que presque partout $u'(x) = 0$ et $v'(x) = 0$. D'où, à l'état stationnaire, u et v sont constantes.

Par conséquent, notre système d'équation (3) admet les solutions stationnaires, $(u, v) \equiv (0, 0)$ et $(u, v) \equiv (a_1, a_2)$, $a_1 \in [0, 1]$ et $a_2 \in [0, 1]$ tels que $a_1 + a_2 = 1$. \square

Proposition 4 (Croissance). *La solution (u, v) du problème 1 est telle que $\int_{\Omega} u(x, t) d\omega$ et $\int_{\Omega} v(x, t) d\omega$ sont croissantes au cours du temps.*

Preuve. En intégrant sur Ω l'équation de u et v du problème 1 et en utilisant les conditions au bord Neumann homogène, on obtient,

$$\begin{cases} \int_{\Omega} u_t(x, t) d\omega = \int_{\Omega} u(1 - u - v) d\omega, \\ \int_{\Omega} v_t(x, t) d\omega = \int_{\Omega} v(1 - v - u) d\omega, \end{cases}$$

Ainsi, par le théorème de dérivation de Leibniz, on peut échanger la dérivation et l'intégrale et on obtient donc en utilisant la proposition 1 que,

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Omega} u(x, t) d\omega \geq 0, \\ \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Omega} v(x, t) d\omega \geq 0, \end{cases}$$

D'où, la croissance de $\int_{\Omega} u(x, t) d\omega$ et $\int_{\Omega} v(x, t) d\omega$. \square

Remarque 2 (Convergence et Constance). Soit $w(x, t) = u(x, t) + v(x, t)$ solution du problème 3.1. Ce problème comme déjà mentionné est un problème de type Fisher-KPP. Ce problème a deux états stationnaires $w \equiv 0$ et $w \equiv 1$ comme montré dans la preuve de la proposition 3. Murray en 2004 dans son livre "Mathematical Biology: An introduction" a étudié la stabilité de ces états stationnaires et il a montré que seul l'état $w \equiv 1$ était stable tandis que $w \equiv 0$ était instable. Par conséquent, si $w_0(x) \not\equiv 0$ alors, $w(x, t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} 1$.

Ainsi, on a que si $w_0(x) \not\equiv 0$,

$$\frac{d}{dt} \int_{b_1}^{b_2} w(x, t) dx = \int_{b_1}^{b_2} w(x, t)(1 - w(x, t)) dx \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} 0,$$

et donc,

$$\frac{d}{dt} \int_{b_1}^{b_2} u(x, t) dx \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} 0 \text{ et } \frac{d}{dt} \int_{b_1}^{b_2} v(x, t) dx \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} 0.$$

Enfin, si $\exists t_0 \in \mathbb{R}_+$ tel que $u(x, t_0) + v(x, t_0) = 1 \forall x \in \Omega$, $\int_{\Omega} u(x, t_0) d\omega$ et $\int_{\Omega} v(x, t_0) d\omega$ deviendront constantes partir de ce moment-là. En effet, on aura,

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Omega} u(x, t_0) d\omega = \int_{\Omega} u(x, t_0)(1 - u(x, t_0) - v(x, t_0)) d\omega = 0, \\ \frac{\partial}{\partial t} \int_{\Omega} v(x, t_0) d\omega = \int_{\Omega} v(x, t_0)(1 - v(x, t_0) - u(x, t_0)) d\omega = 0, \end{cases}$$

Proposition 5 (Existence de fronts progressifs). Dans les cas triviaux $v(x, t) = 0$ ou $u(x, t) = 0$, $\forall x \in \Omega$ et $\forall t \in \mathbb{R}_+$, le problème de Cauchy (1) admet des fronts progressifs. Dans les autres cas, l'existence de fronts progressifs n'est pas garantie.

Preuve. Les deux premiers cas triviaux ont déjà été traités dans la revue Xin, 2000. Pour traiter les cas non triviaux, nous allons considérer l'ansatz de front progressif $\mathcal{U}(x - ct) := \mathcal{U}(\xi)$ et $\mathcal{V}(x - ct) := \mathcal{V}(\xi)$. On fait l'hypothèse que la vitesse de déplacement du front sera la même pour les deux populations.

À partir de cette ansatz et du système (1), on obtient,

$$\begin{cases} -c\mathcal{U}_{\xi} = \mathcal{U}_{\xi\xi} + \mathcal{U}(1 - \mathcal{U} - \mathcal{V}), \\ -c\mathcal{V}_{\xi} = \mathcal{V}_{\xi\xi} + \mathcal{V}(1 - \mathcal{V} - \mathcal{U}), \\ \mathcal{U}_0(\xi) \in \mathcal{L}^2(\Omega), \\ \mathcal{V}_0(\xi) \in \mathcal{L}^2(\Omega), \\ \mathcal{U}(\xi) = 0 \quad \forall \xi \in \partial\Omega \\ \mathcal{V}(\xi) = 0 \quad \forall \xi \in \partial\Omega \end{cases} \quad (4)$$

On pose $\mathcal{W} = \mathcal{U}_{\xi}$ et $\mathcal{Z} = \mathcal{V}_{\xi}$. On obtient ainsi le système d'équation,

$$\begin{cases} -c\mathcal{W} = \mathcal{W}_\xi + \underbrace{\mathcal{U}(1 - \mathcal{U} - \mathcal{V})}_{f(\mathcal{U}, \mathcal{V})}, \\ -c\mathcal{Z} = \mathcal{Z}_\xi + \mathcal{V}(1 - \mathcal{V} - \mathcal{U}), \\ \mathcal{W} = \mathcal{U}_\xi, \\ \mathcal{Z} = \mathcal{V}_\xi \end{cases} \quad (5)$$

On va étudier l'existence d'une trajectoire entre les deux points d'équilibre du système (5), $(0, 0, 0, 0)$ et $(a, b, 0, 0)$, $a \in]0, 1[$ et $b \in]0, 1[$ tels que $a + b = 1$. D'abord, on linéarise le terme de réaction en $(0, 0, 0, 0)$ on obtient le système matriciel,

$$\frac{d}{d\xi} \begin{pmatrix} \mathcal{U} \\ \mathcal{V} \\ \mathcal{W} \\ \mathcal{Z} \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ -1 & 0 & -c & 0 \\ 0 & -1 & 0 & -c \end{pmatrix}}_{=A} \begin{pmatrix} \mathcal{U} \\ \mathcal{V} \\ \mathcal{W} \\ \mathcal{Z} \end{pmatrix}$$

car,

$$\frac{\partial f(x, y)}{\partial x} = 2x - 1 + y \text{ et, } \frac{\partial f(x, y)}{\partial y} = y.$$

On cherche les valeurs propres de A, *i.e.* on cherche les $\lambda \in \mathbb{R}$ tels que,

$$\det(A - \lambda Id) = 0,$$

On trouve les valeurs propres réelles (si $c \notin]-2, 2[$),

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{1}{2}(-\sqrt{c^2 - 4} - c) \\ \lambda_2 &= \frac{1}{2}(-\sqrt{c^2 - 4} - c) \\ \lambda_3 &= \frac{1}{2}(\sqrt{c^2 - 4} - c) \\ \lambda_4 &= \frac{1}{2}(\sqrt{c^2 - 4} - c) \end{aligned}$$

Donc, on obtient que :

- Si $c \in]-\infty, -2]$: $\sqrt{c^2 - 4} - c > 0 \implies \lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0, \lambda_3 > 0, \lambda_4 > 0 \implies (0, 0, 0, 0)$ est un point selle.
- Si $c \in [2, \infty[$: $\sqrt{c^2 - 4} - c < 0 \implies \lambda_1 > 0, \lambda_2 > 0, \lambda_3 < 0, \lambda_4 < 0 \implies (0, 0, 0, 0)$ est un point selle.

Dans tous les cas $(0, 0, 0, 0)$ est un point selle. On répète la procédure pour le point $(a, b, 0, 0)$, a et b tels que $a + b = 1$. On a donc le système matriciel,

$$\frac{d}{d\xi} \begin{pmatrix} \mathcal{U} \\ \mathcal{V} \\ \mathcal{W} \\ \mathcal{Z} \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 2a-1+b & a & -c & 0 \\ b & 2b-1+a & 0 & -c \end{pmatrix}}_{=B} \begin{pmatrix} \mathcal{U} \\ \mathcal{V} \\ \mathcal{W} \\ \mathcal{Z} \end{pmatrix}$$

Les valeurs propres sont,

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{1}{2}(-\sqrt{4a+4b+c^2-4}-c) = -c < 0 \text{ si } c \in]0, +\infty[\text{ ou } \geq 0 \text{ si } c \in]-\infty, 0] \\ \lambda_2 &= \frac{1}{2}(\sqrt{4a+4b+c^2-4}-c) = c \\ \lambda_3 &= \frac{1}{2}(-\sqrt{8a+8b+c^2-4}-c) = \frac{1}{2}(-\sqrt{c^2+4}-c) < 0 \forall c \in \mathbb{R} \\ \lambda_4 &= \frac{1}{2}(\sqrt{8a+8b+c^2-4}-c) = \frac{1}{2}(\sqrt{c^2+4}-c) > 0 \forall c \in \mathbb{R} \end{aligned}$$

On obtient donc que pour tout c , $(a, b, 0, 0)$ est un point selle. Par conséquent, $(0, 0, 0, 0)$ et $(a, b, 0, 0)$ sont deux points selles dans \mathbb{R}^4 et l'existence d'une trajectoire reliant ces deux points d'équilibre n'est donc pas garantie. \square

3.2 Modèle EDPs - 1D hétérogène

Le modèle homogène nous a permis d'étudier et de comprendre certaines propriétés mathématiques et dynamiques simples d'un modèle de réaction-diffusion pour la compétition. On veut cependant modéliser un système biologique où chaque population a une niche fondamentale qui la rend plus adaptée à certaines parties de l'environnement. Ainsi, on veut un modèle ayant des états stationnaires non triviaux pour représenter les disparités de répartition qu'on obtient en écologie. Nous introduisons donc dans cette partie un modèle que nous avons développé pour répondre à ce besoin. Celui-ci se rapproche d'un modèle de compétition du type Lotka-Volterra hétérogène (Wang, 2020). Mais, il donne un nouveau sens aux coefficients variables en les liant aux niches fondamentales des populations d'intérêts, avec un score d'adaptation. Ces niches fondamentales pourront donc être définies de la même manière qu'à la partie automate précédente en utilisant des gaussiennes multivariées caractérisées par des vecteurs optimums et des matrices de tolérance.

Soit $\Omega =]b_1, b_2[\subset \mathbb{R}$, $(b_1, b_2) \in \mathbb{R}^2$. On considère le problème : Trouver $u \in L^\infty(0, T; H^2(\Omega))$ et $v \in L^\infty(0, T; H^2(\Omega))$ telles que,

$$\left\{ \begin{array}{l} u_t = D_u \Delta u + r_u g_u(x) u(1 - u - v \frac{g_v(x)}{g_u(x)}), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ v_t = D_v \Delta v + r_v g_v(x) v(1 - v - u \frac{g_u(x)}{g_v(x)}), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x) \in C^\infty(\Omega), \\ v(x, 0) = v_0(x) \in C^\infty(\Omega), \\ \frac{\partial u}{\partial \bar{n}}(x, t) = 0, \quad \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+ \\ \frac{\partial v}{\partial \bar{n}}(x, t) = 0, \quad \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+ \end{array} \right. \quad (6)$$

où $g_u \in C^\infty(\Omega)$ et $g_v \in C^\infty(\Omega)$ sont positives. Elles représentent l'adaptation des populations u et v à un environnement.

On considère des conditions initiales vérifiant (2) comme plus haut.

Remarque 3. *On remarque que le coefficient $\frac{g_v(x)}{g_u(x)}$ correspond à combien est plus adaptée la population v par rapport à la population u en x . Son placement dans l'équation correspond à un terme de force de compétition et on considère donc dans notre modèle que plus une population est adaptée par rapport à une autre population, plus elle est compétitive.*

On suppose que les propriétés de positivité, d'existence et d'unicité des solutions démontrées pour le problème homogène (1) se conservent pour le problème hétérogène (6).

3.3 Modèles EDPs - Résolution numérique

Afin de résoudre numériquement les systèmes d'équations (1) et (6), nous utilisons un schéma de différences finies. Ce schéma consiste à discrétiser les dérivées temporelles et spatiales en utilisant des approximations aux différences finies.

Soit Δx et Δt respectivement les pas de discrétisation spatiale et temporelle. Les dérivées spatiales de second ordre sont approximées à l'aide de différences centrées, tandis que les dérivées temporelles sont discrétisées à l'aide de différences avant. Le domaine spatial $x \in [b_1, b_2]$ est divisé en $N + 1$ points, et le domaine temporel $t \in [0, T]$ est divisé en M intervalles. La discrétisation du système (6) en utilisant les différences finies donne donc, pour les points intérieurs,

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{u_i^{n+1} - u_i^n}{\Delta t} = D_u \frac{u_{i+1}^n - 2u_i^n + u_{i-1}^n}{(\Delta x)^2} + r_u u_i^n (1 - u_i^n - v_i^n), \\ \frac{v_i^{n+1} - v_i^n}{\Delta t} = D_v \frac{v_{i+1}^n - 2v_i^n + v_{i-1}^n}{(\Delta x)^2} + r_v v_i^n (1 - v_i^n - u_i^n). \end{array} \right.$$

où, u_i^n et v_i^n , représente l'approximation de u et v au point $x_i = i\Delta x$ et au temps $t_n = n\Delta t$.

Pour les points appartenant à la frontière de l'intervalle $[b_1, b_2]$, les conditions aux limites de Neumann homogènes imposent que les dérivées spatiales des densités de population soient nulles, c'est-à-dire,

$$\frac{\partial u}{\partial x} \Big|_{x=b_1} = 0, \quad \frac{\partial u}{\partial x} \Big|_{x=b_2} = 0,$$

$$\frac{\partial v}{\partial x} \Big|_{x=b_1} = 0, \quad \frac{\partial v}{\partial x} \Big|_{x=b_2} = 0.$$

Ce qui nous conduit aux relations suivantes pour les points aux limites $i = 0$ et $i = N$:

$$\begin{aligned} u_0^n &= u_1^n, & u_N^n &= u_{N-1}^n, \\ v_0^n &= v_1^n, & v_N^n &= v_{N-1}^n. \end{aligned}$$

3.4 Modèles EDPs - Résultats simples

Dans cette section, on étudie les solutions numériques simples des problèmes EDPs (1) et (6) discrétisé avec la méthode des différences finies détaillée dans la partie précédente. Le package Python "Py-pde" a été utilisé pour réaliser les simulations temporelles et "SciPy" pour trouver les solutions stationnaires.

On considère, le cas initial où deux populations u et v arrivent sur le milieu $\Omega =]0, 15[\in \mathbb{R}$. On prend pour la résolution numérique un pas de discrétisation en espace $\Delta x = 0.15$ et de discrétisation en temps $\Delta t = 0.01$,

On observe, figure 6a que dans le modèle homogène, les deux populations u et v vont se propager au cours du temps. De plus, on observe figure 5 que conformément à la remarque 2, $\frac{\partial}{\partial t} \int_0^{15} u(x, t) dx$ et $\frac{\partial}{\partial t} \int_0^{15} v(x, t) dx$ vont tendre vers zéro quand t tend vers l'infini. Enfin, conformément à la proposition 3 les solutions u et v vont tendre vers des solutions stationnaires constantes. Par conséquent, on remarque que notre modèle homogène ne respecte pas le principe d'exclusion compétitive de Gause, 1934 qui énonce que deux espèces en compétition ayant une niche fondamentale identique ne peuvent coexister sur un environnement homogène.

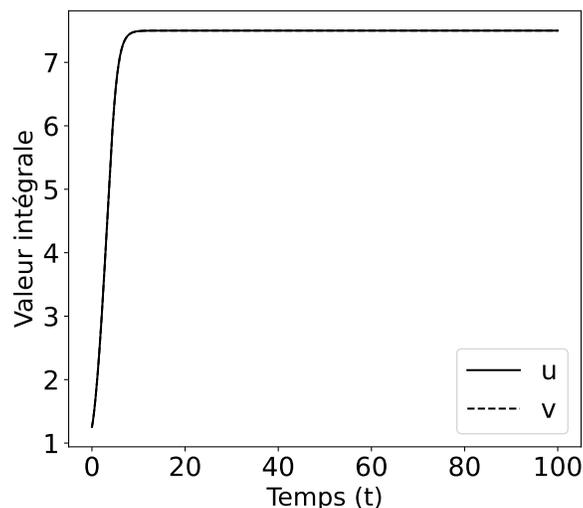


Figure 5: $\int_0^{15} u(x, t) dx$ et $\int_0^{15} v(x, t) dx$, (u, v) solution du modèle homogène 1 en fonction du temps.

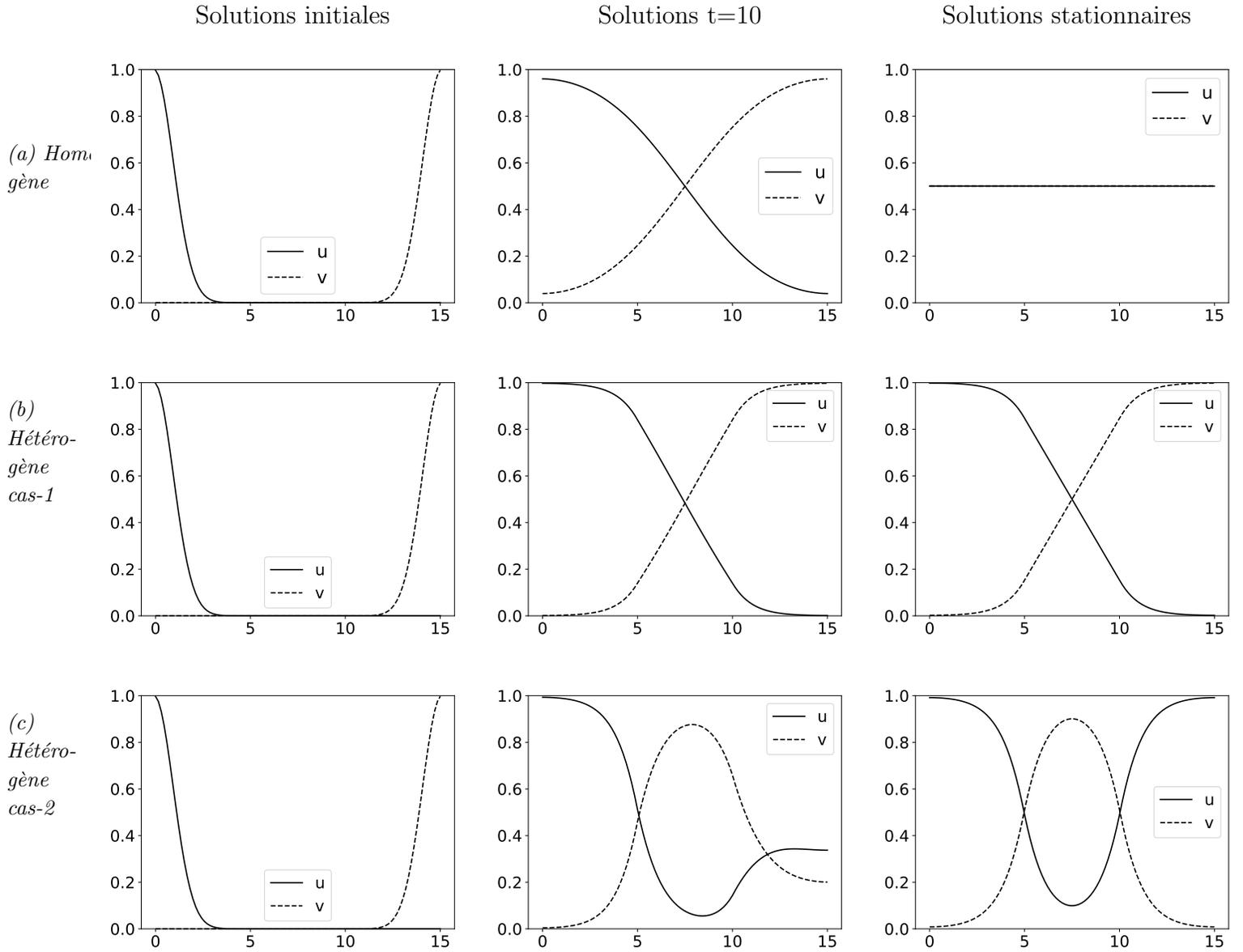


Figure 6: Densités de populations u et v initiales, au temps dix et stationnaires, du modèle homogène (1) et hétérogène (6) sur $\Omega =]0, 15[$. Les scores d'adaptations utilisés dans les deux cas hétérogènes sont ceux de la figure 7. Simulation avec $D_u = D_v = 1$ et $r_u = r_v = 1$.

Pour l'étude du modèle hétérogène, nous nous concentrons sur deux cas de figure. Un premier cas où les deux populations u et v sont respectivement plus adaptées sur $]0, 5[$ et $]10, 15[$ et également adaptées sur $[5, 10]$ (figure 7). Un deuxième cas où la population u est plus adaptée sur $]0, 5[\cup]10, 15[$ et la population v sur $[5, 10]$ (figure 7). Notons que pour cette partie, pour faciliter la compréhension, les scores d'adaptation sont définis à l'aide de fonctions constantes par morceaux, au lieu d'un environnement et d'une niche écologique fondamentale, comme dans le modèle automate.

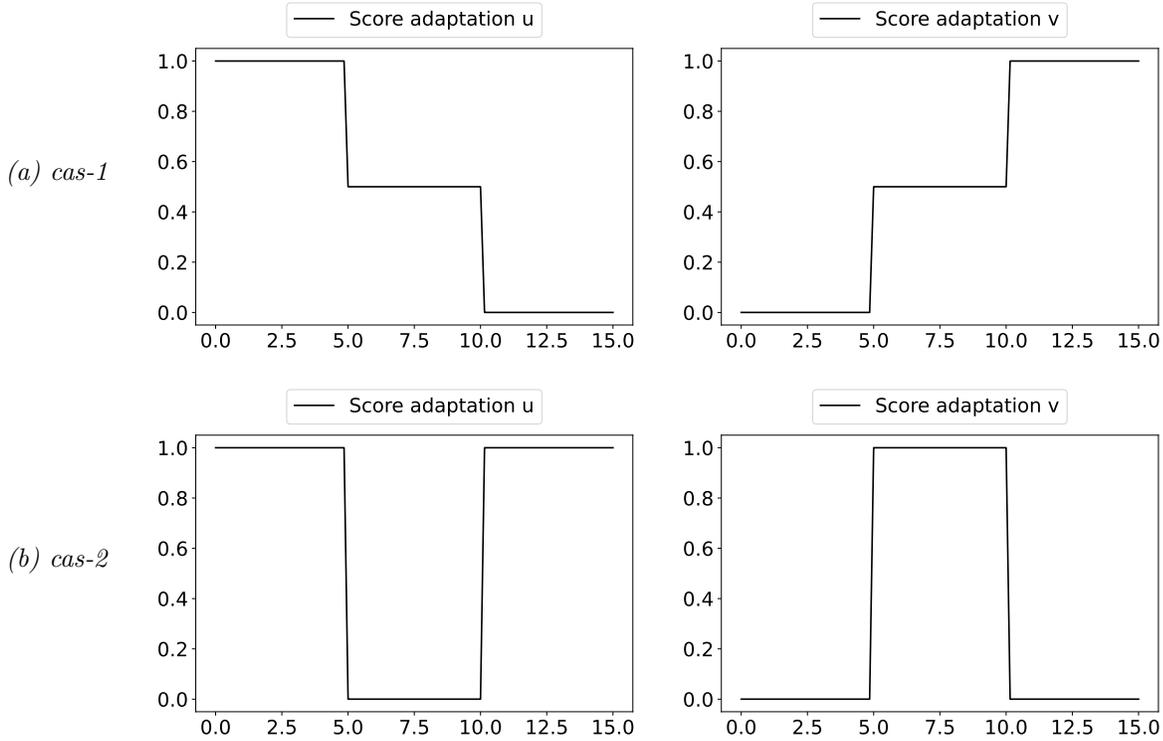


Figure 7: Scores d'adaptations utilisés dans le cas 1 et 2 du modèle EDP hétérogène.

On observe pour le modèle hétérogène, figure 6b et 6c, qu'il y a comme dans le modèle homogène, une propagation des deux populations. Mais cette fois, pour t grand et à l'état stationnaire, les densités des deux populations ne sont pas constantes sur l'ensemble de l'intervalle. En effet, chaque population a une densité plus élevée à l'endroit où elle est la plus adaptée, comme on peut le voir en comparant les courbes de densité de population avec les scores d'adaptations.

Les solutions stationnaires de notre modèle EDPs hétérogène sont donc cohérentes avec les principes énoncés par l'écologiste Hutchinson, 1957. Premièrement, deux populations en compétition aillant des niches fondamentales distinctes pourront coexister sur un environnement hétérogène (cas 1 et 2). Deuxièmement, ces deux populations dans leurs habitats respectifs excluront par sur-compétition l'autre population, on parle d'exclusion locale (cas 2). Retrouver ces deux principes fondamentaux de l'écologie dans notre modèle hétérogène atteste de ses bonnes propriétés biologiques.

Enfin, en changeant les coefficients $D = D_u = D_v$ et $r = r_u = r_v$ dans le modèle hétérogène, on observe des changements de largeur de la zone hybride (cf. figure 8). La zone hybride est la zone de l'environnement où les deux populations cohabitent. Dans le cas où les deux populations interagissent et se reproduisent ensemble, elle sera définie par la présence de descendants hybrides. Dans notre modèle, cette zone hybride devient plus large quand la diffusion augmente et plus fine quand le taux de croissance augmente (cf. figure 8). Intu-

itivement, plus la diffusion est forte, plus les individus de chaque population diffuseront hors de leurs habitats, rendant la zone hybride plus large. Au contraire, plus le taux de croissance des deux populations est fort, plus les individus déjà présents pénaliseront fortement les individus arrivant par diffusion, amplifiant l'effet d'exclusion locale. Des observations similaires sur les zones hybrides en fonction des paramètres de dispersion et de reproduction ont déjà été observées par Barton, 1979 dans son article de modélisation des dynamiques des zones hybrides. Dans celui-ci, il a premièrement observé que des distances plus élevées entre la progéniture et son endroit de naissance augmentaient la largeur des zones hybrides. Il a deuxièmement observé que plus les hybrides avaient une valeur sélective (mesure du succès reproducteur) faible par rapport aux parents, plus les zones hybrides étaient étroites. Dans notre cas, nous n'avons pas d'hybridation entre nos populations, donc pas de descendants hybrides, mais on reconnaît des dynamiques similaires liées à la diffusion et la reproduction.

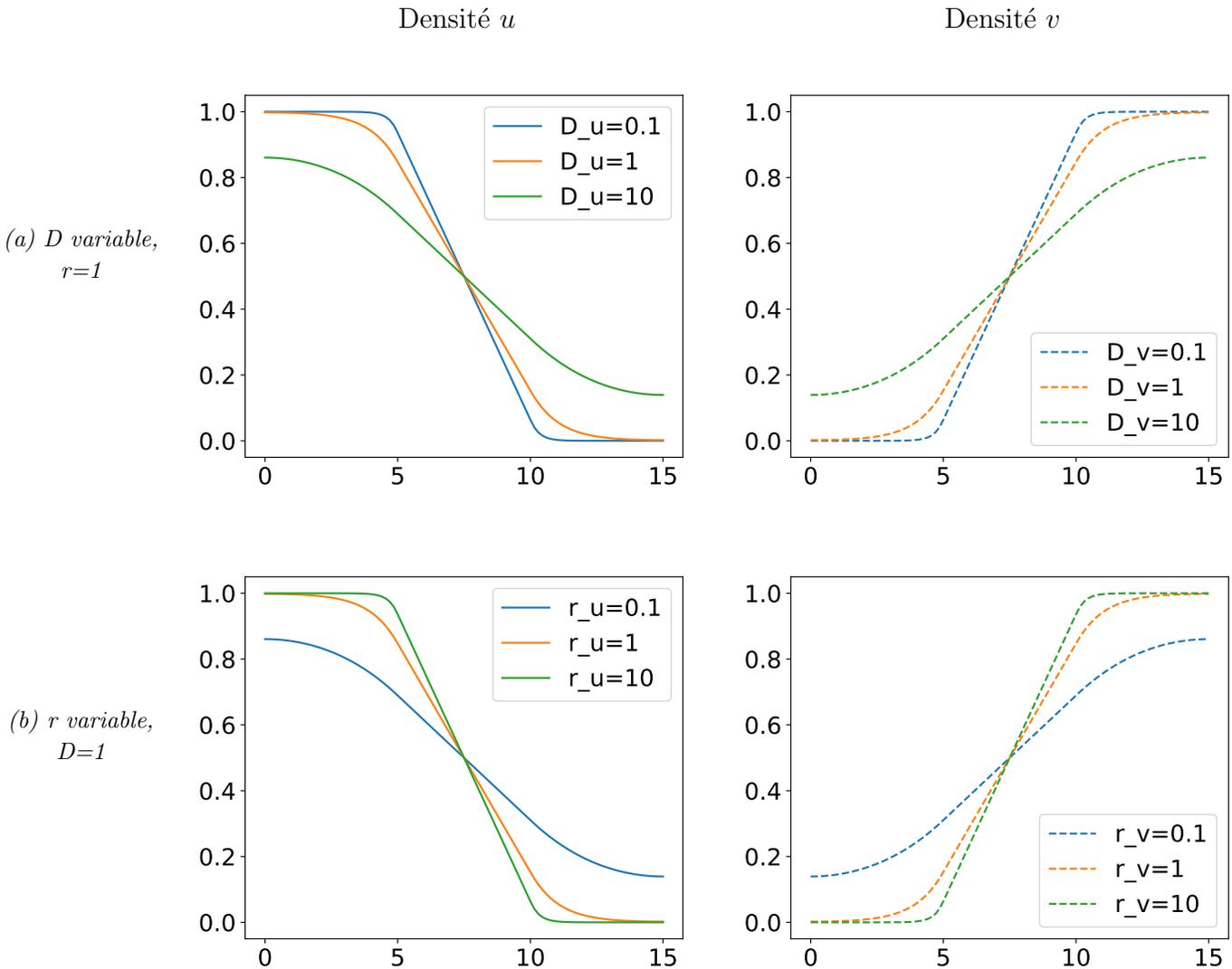


Figure 8: Effets de $D = D_u = D_v$ et $r = r_u = r_v$ sur les densités de populations u et v .

4 Étude de cas plage Bloscon

Cette partie est dédiée au cas pratique d'étude des distributions de deux populations de bernacle *Chthamalus* sp. et *Perforatus perforatus* sur une plage rocheuse au nord du Port Bloscon à Roscoff. Les bernacles comme précisé dans l'introduction font partie intégrante de l'environnement côtier par leurs contributions importantes dans le réseau trophique et la génération d'habitats. Elles constituent aussi une étude de cas type en écologie pour montrer les différences entre les niches fondamentales et réalisées (Huneman, 2019). Cet engouement a été lancé par Joseph Connell qui en 1961 a pour la première fois renseigné et montré l'exclusion compétitive de *Chthamalus* sp. par *Balanus* sp. sur la partie inférieure de l'estran.

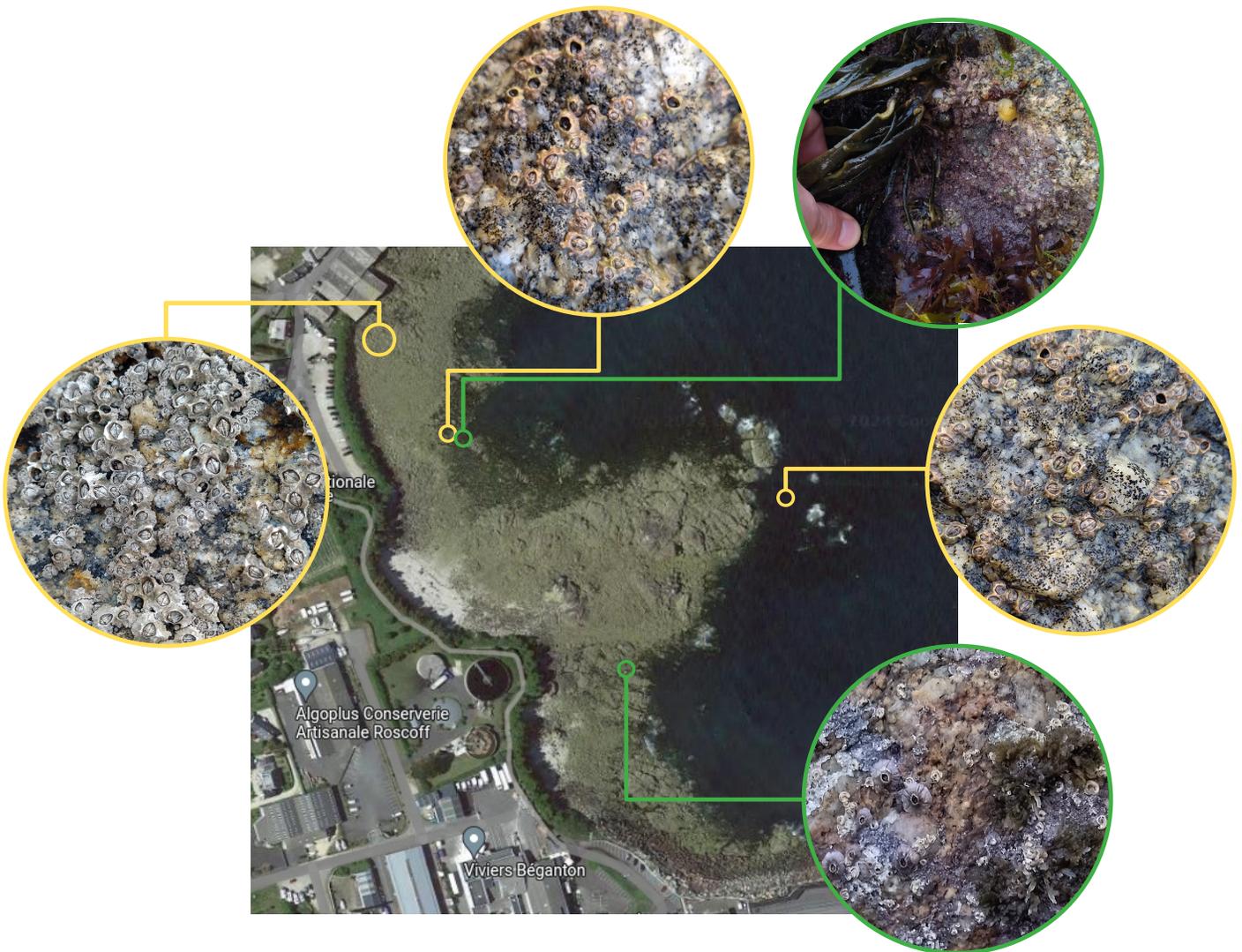


Figure 9: Vue satellite à mi/basse marée (Google Maps) avec photos in situ des communautés de bernacle (jaune : *Chthamalus* sp. & verte : *Perforatus perforatus*). Photographie : Angelo Ciambelli

Dans notre cas, nos deux populations en compétition sont *Chthmalus* sp. et *Perforatus perforatus* ou de son ancien nom *Balanus perforatus*. *Chthmalus* sp. peut vivre sur l'entièreté de l'estran, mais n'est en général trouvé que sur la partie supérieure (Connell, 1961). *Perforatus perforatus* au contraire peut vivre et est trouvée dans la partie inférieure de l'estran et dans la **zone subtidale** (Cunha et al., 2018). Elle est notamment parfois trouvée à l'ombre des pierres ou des algues et dans des crevasses (Cunha et al., 2018). Nous avons réalisé des observations *in situ* de chaque population et nos observations (figure 9) corroborent les distributions renseignées dans la littérature.

Malgré nos quelques observations *in situ*, il était impossible de détailler les répartitions de nos deux populations sur l'entièreté de la plage. Nous utilisons donc nos modèles introduits dans ce rapport pour essayer de les obtenir. Nous comparons aussi leurs résultats aux données *in situ* pour tester leur cohérence biologique. Nous faisons pour le modèle automate et EDPs hétérogène deux simulations en considérant deux environnements. Le premier utilise uniquement la profondeur (cf. figure 10) et le second prend en compte la profondeur et le couvert végétal (cf. figure 10), comme la distribution de *Perforatus perforatus* semble être influencée par l'ombre des algues (Cunha et al., 2018).

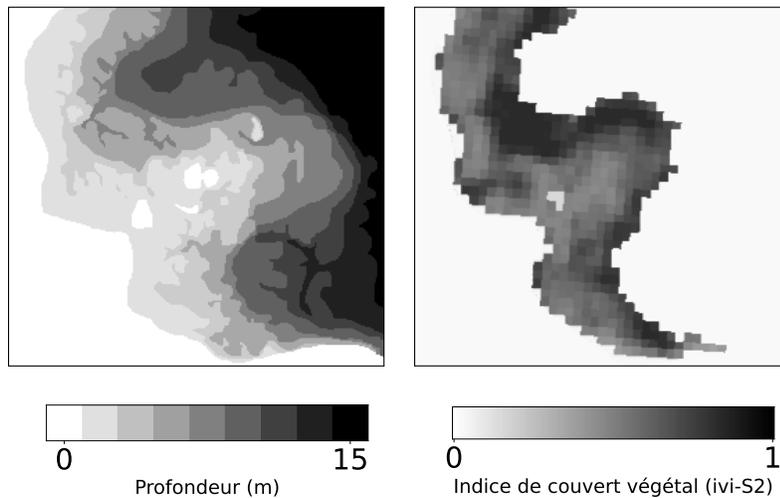


Figure 10: Données de profondeur (gauche) et couvert végétal (droite) dérivée du site LittoSat Bretagne.

4.1 Définition des modèles

Soit la grille définie comme $G = \{(i, j), 0 \leq i < 259, 0 \leq j < 271\}$. On définit les deux environnements comme indiqué plus haut. Dans le premier cas, la profondeur est l'unique condition environnementale, dans le deuxième cas les conditions environnementales sont la profondeur et le couvert végétal. Ainsi,

$$E_1 = \{e_1^{ij} = (\text{profondeur})_{ij} \in \mathbb{R}, (i, j) \in G\},$$

$$E_2 = \{e_2^{ij} = ((\text{profondeur})_{ij}, (\text{couvert})_{ij}) \in \mathbb{R}^2, (i, j) \in G\},$$

où, $(\text{profondeur})_{ij}$ et $(\text{couvert})_{ij}$ correspondent aux valeurs de profondeur et de couvert végétal en l'emplacement (i, j) des images données figure 10.

On définit maintenant les niches fondamentales de nos populations $n = "$ *Chthamalus* sp." et "*Perforatus perforatus*" pour les environnements $l = 1$ et $l = 2$ comme,

$$f_n^l(e_l^{ij}) = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2} (e_l^{ij} - \mu_n^l)^T \Sigma_n^{l-1} (e_l^{ij} - \mu_n^l)\right)}{\sqrt{(2\pi)^l |\Sigma_n^l|}}.$$

On prend pour *Chthamalus* sp. :

- dans le cas 1 : $\mu_{Chthamalus}^1 = 1, \quad \Sigma_{Chthamalus}^1 = (6)$
- dans le cas 2 : $\mu_{Chthamalus}^2 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0.5 \end{pmatrix}, \quad \Sigma_{Chthamalus}^2 = \begin{pmatrix} 6 & 0 \\ 0 & 10 \end{pmatrix}$

et pour *Perforatus perforatus* :

- dans le cas 1 : $\mu_{Perforatus}^1 = 7, \quad \Sigma_{Perforatus}^1 = (3)$
- dans le cas 2 : $\mu_{Perforatus}^2 = \begin{pmatrix} 7 \\ 0.7 \end{pmatrix}, \quad \Sigma_{Perforatus}^2 = \begin{pmatrix} 3 & 0.4 \\ 0.4 & 0.8 \end{pmatrix}$

D'où, les représentations graphiques de leurs niches fondamentales figure 11.

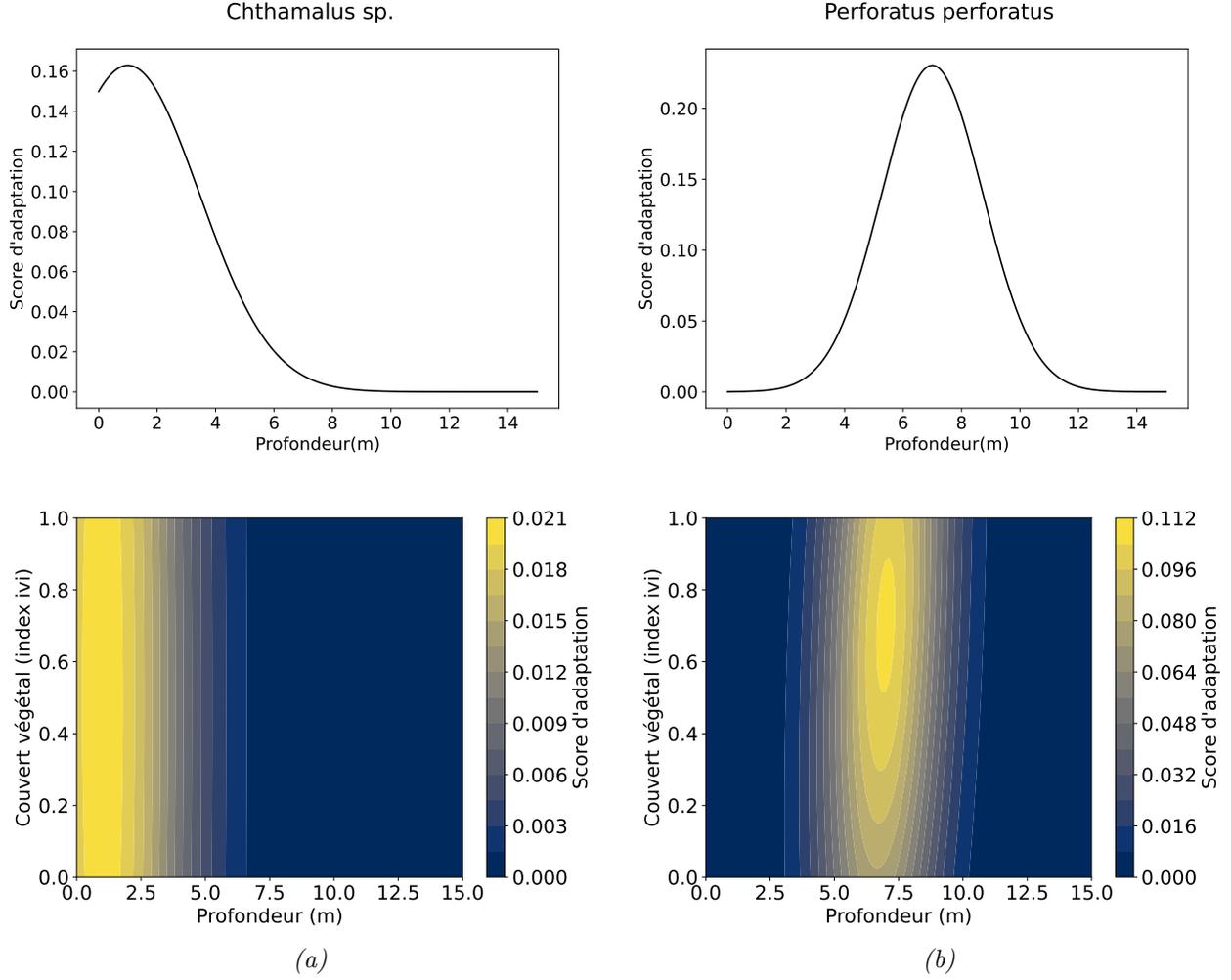


Figure 11: Niches fondamentales des populations *Chthamalus sp.* (11a) et *Perforatus perforatus* (11b) dans le cas d'un environnement comportant seulement la profondeur (cas-1) et la profondeur et le couvert végétal (cas-2).

Pour le modèle automate, on considère trois populations en compétition, soit nos deux populations d'intérêt, *Chthamalus sp.* et *Perforatus perforatus* avec les niches figure 11 et une espèce masque de la terre ($profondeur = 0$) comme aucune des deux populations ne peut y vivre. On choisit aussi, $d_{Perforatus} = d_{Chthamalus} = d_{masque} = 1$.

Pour le modèle EDPs hétérogène, on considère $u = \text{"Chthamalus sp."}$ et $v = \text{"Perforatus perforatus"}$. On construit Ω tel que sa grille des différences finies spatiales corresponde à G . On choisit donc $\Omega =]0, 271[\times]0, 259[\subset \mathbb{R}^2$ avec un pas de discrétisation spatiale $\Delta_x = 1$. On construit maintenant, comme pour le modèle automate, un masque de la terre $m(x) \in C^\infty(\Omega)$ tel que pour chaque point (i, j) de la grille G ,

$$m(i, j) = \begin{cases} 0, & \text{si } (profondeur)_{ij} = 0 \\ 1, & \text{sinon.} \end{cases}$$

On introduit ce masque dans le modèle EDPs hétérogène pour prévenir toute évolution de nos populations sur la terre. On obtient donc le modèle,

$$\left\{ \begin{array}{l} u_t = m(x)(D_u \Delta u + r_u g_u(x) u(1 - u - v \frac{g_v(x)}{g_u(x)})), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ v_t = m(x)(D_v \Delta v + r_v g_v(x) v(1 - v - u \frac{g_u(x)}{g_v(x)})), \quad \forall (x, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+^* \\ u(x, 0) = u_0(x) \in C^\infty(\Omega), \\ v(x, 0) = v_0(x) \in C^\infty(\Omega), \\ \frac{\partial u}{\partial \bar{n}}(x, t) = 0, \quad \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+ \\ \frac{\partial v}{\partial \bar{n}}(x, t) = 0, \quad \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbb{R}_+ \end{array} \right.$$

où, $g_u(x)$ et $g_v(x)$ sont des fonctions $C^\infty(\Omega)$ telles que pour chaque point de la grille G et chaque cas d'environnement $l = 1, 2$,

$$g_u(x) = f_{Chthamlus}^l(e_l^{ij}) \text{ et } g_v(x) = f_{Perforatus}^l(e_l^{ij}).$$

Remarque 4. *Pour des raisons de temps, nous avons utilisé les différences finies pour résoudre notre modèle EDPs hétérogène, mais sur une géométrie aussi complexe, le mieux aurait été d'utiliser la méthode des éléments finis et de considérer une condition de Dirichlet homogène sur la limite terre-mer.*

Pour les conditions initiales des deux modèles, on considère que chaque population a été presque enlevée totalement et on regarde donc la repopulation de l'environnement.

4.2 Simulations numériques

On observe figure 12 que dans le cas 1, le modèle automate et le modèle EDPs hétérogène donnent des états/solutions stationnaires très similaires. En comparant ces états/solutions stationnaires avec nos observations *in situ*, on observe des résultats cohérents. On observe aussi bien que *Chthamalus* sp. se trouve sur la partie supérieure de l'estran et *Perforatus perforatus* sur la partie inférieure de l'estran. Cependant, on remarque que parfois *Chthamalus* sp. semble être trouvée plus bas sur l'estran (figure 9, bulle jaune droite), ce qui n'est pas le cas avec nos deux modèles en utilisant seulement la profondeur.

Dans le cas 2, en ajoutant le couvert végétal, on observe maintenant quelques différences entre le modèle automate et EDPs. En effet, les zones hybrides dans le modèle EDPs sont plus larges et certains "îlots" de *Chthamalus* sp. inclus dans *Perforatus perforatus* dans le modèle automate ne sont pas présents dans le modèle EDPs. Aussi, avec le couvert végétal maintenant, toutes nos observations *in situ* (cf. figure 9) semblent se retrouver dans les états/solutions stationnaires de nos modèles. L'ajout du couvert végétal semble donc avoir augmenté la résolution de nos modèles.

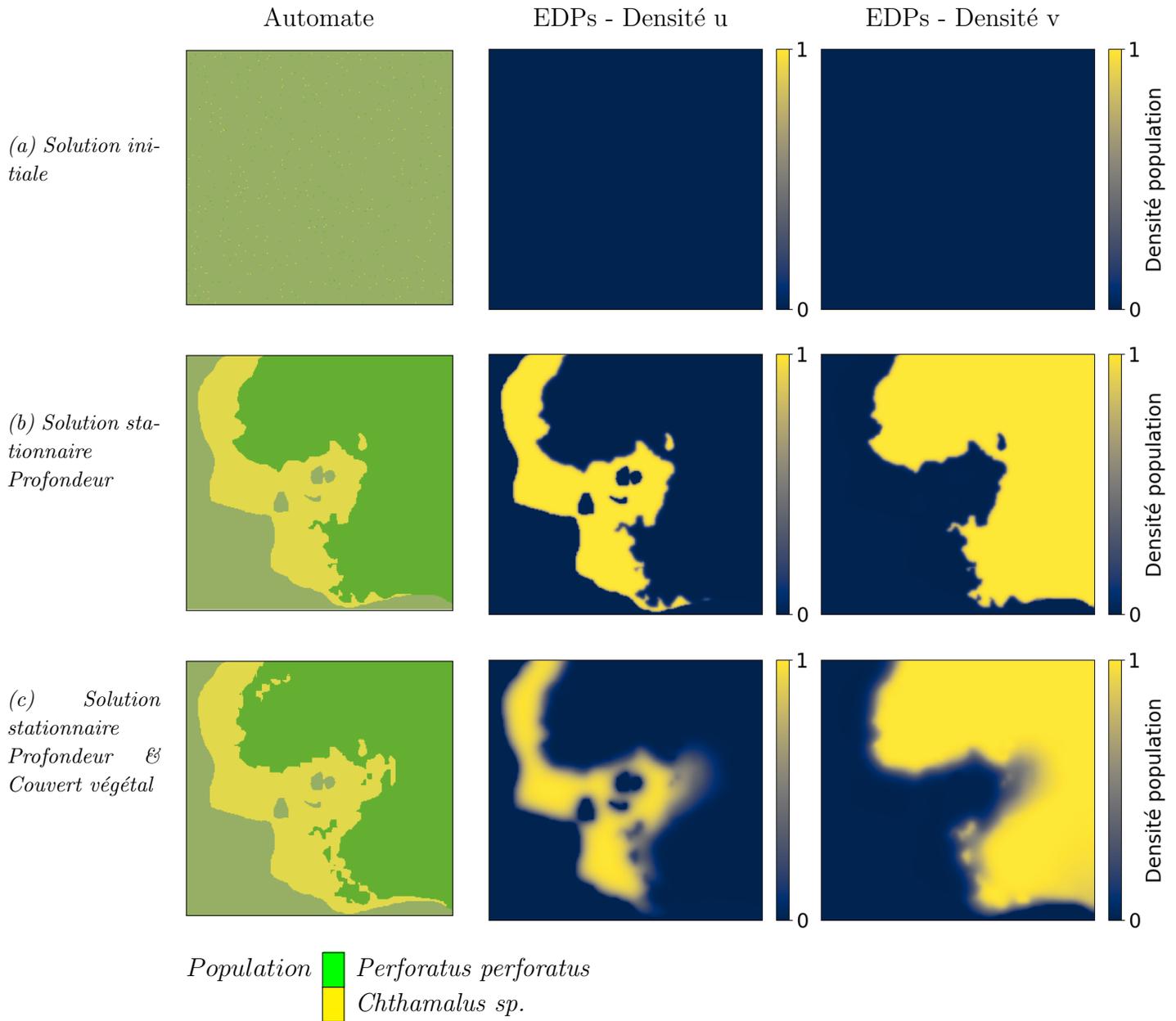


Figure 12: États stationnaires du modèle automate et solutions stationnaires (20 000 itérations) du modèle EDPs pour l'étude de cas du port de Bloscon en utilisant seulement les données de profondeur ou en les couplant avec les données de couvert végétal. $D=1$ et $r=10$.

On peut noter aussi figure 13 que le modèle EDPs semble présenter des dynamiques pour arriver aux solutions stationnaires plus réalistes que le modèle automate. En effet, dans le modèle EDPs les densités de chaque population augmentent plus rapidement dans les régions où elles sont le plus adaptées. Dans le modèle automate, on ne retrouve pas cette dynamique, mais c'est aussi, car elle n'a pas été implémentée dans ses règles. Ainsi, par la simplicité de ses règles, le modèle automate permet d'atteindre lors des simulations l'état stationnaire en quelques minutes, ce qui est bien plus rapide que le modèle EDPs qui a pris des heures.

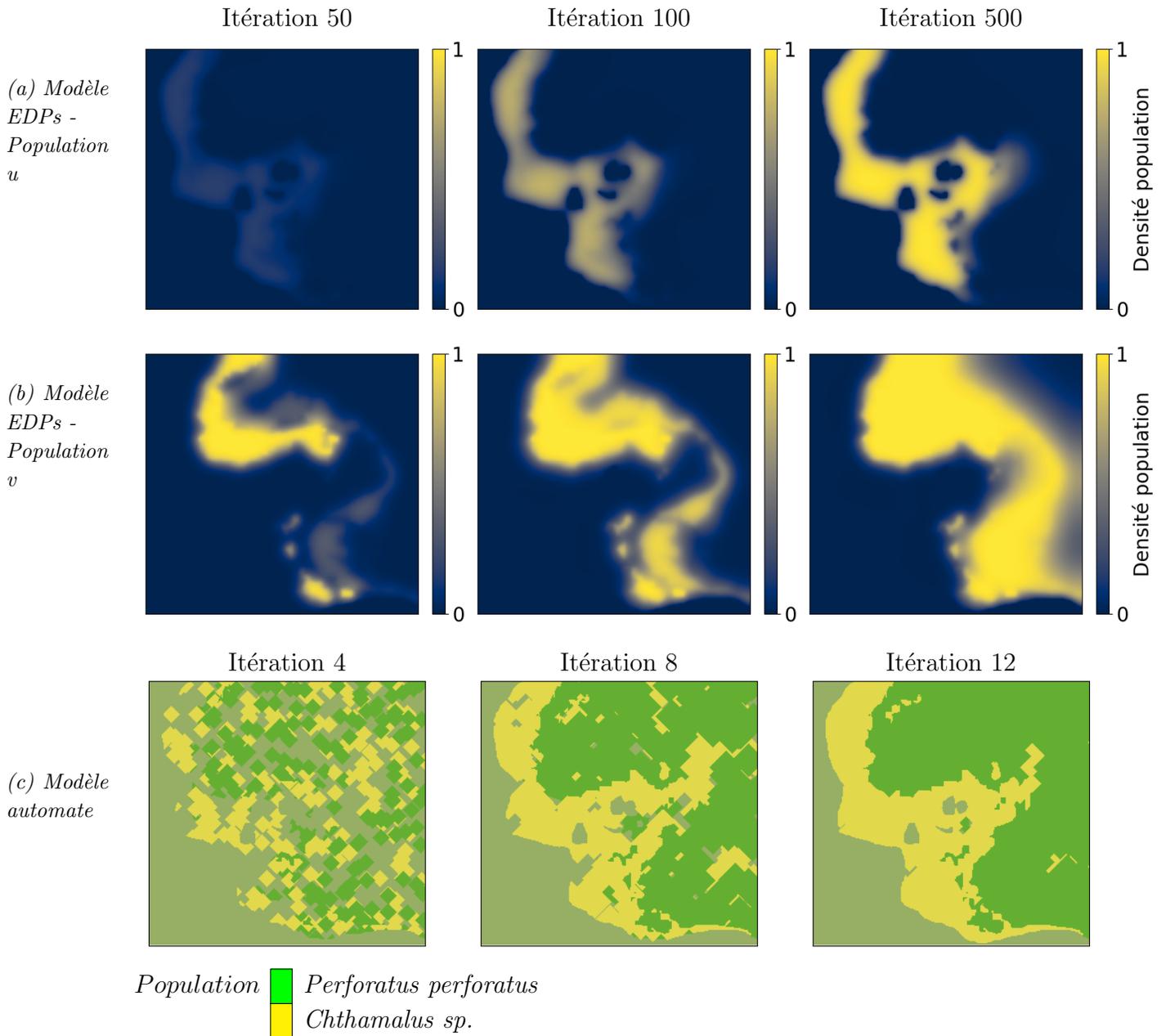


Figure 13: États à 4, 8 et 12 itérations du modèle automate et solutions à 50, 100 et 500 itérations du modèle EDPs pour l'étude de cas du port de Bloscon. En utilisant les données de profondeur ET couvert végétal. $D=1$ et $r=10$.

5 (Courte) Discussion et conclusion

Avoir construit et étudié numériquement deux modèles de type différent, l'un basé sur un formalisme discret et l'autre sur un formalisme continu, se révèle très intéressant pour essayer d'appréhender une réalité biologique. Ici, notre étude de cas montre que les modèles automates et EDPs donnent des solutions stationnaires similaires. Cependant, dans leurs dy-

namiques simples, ils ont des propriétés différentes : on observe ainsi que, comparé à Czaran and Bartha, 1992, notre modèle automate, sur une très grande grille, n'est pas équivalent au modèle continu EDPs. Au contraire, l'effet barrière qu'on observe dans le modèle automate se rapproche plutôt d'observations faites dans le livre de Dieckmann et al., 2000, Chapitre 9. Celui-ci observait une règle de "cut-off" implicite dans son modèle automate, prévenant la diffusion de chaque espèce chimique à travers une autre, ce qui n'était pas le cas dans son modèle EDPs analogue. Dans notre modèle automate, changer les règles de dispersion et sélection en rajoutant une capacitance en chaque emplacement de la grille permettrait peut-être la coexistence. Ainsi, on réduirait peut-être aussi l'effet barrière, rendant plus similaires nos deux modèles.

Pour conclure, durant ce stage, nous avons avec succès développé un modèle automate et EDPs pour modéliser les dynamiques de plusieurs populations en compétitions. Ceux-ci, confrontés à une étude de cas biologique, donnent des résultats biologiquement cohérents qui nous ont permis d'obtenir une carte potentielle des répartitions de nos deux populations d'intérêt, *Chthamalus* sp. et *Perforatus perforatus*.

De plus, ces modèles sont facilement modifiables par des non-mathématiciens, il est par exemple aisé de changer les niches des populations dans les deux modèles ou d'ajouter des règles dans le modèle automate.

Enfin, dans le modèle EDPs, il pourrait être intéressant d'étudier l'ajout d'un paramètre réduisant la survie des individus expatriés aux endroits où ils ne sont pas adaptés. Il pourrait être aussi intéressant de démontrer plus de résultats théoriques du modèle EDPs hétérogène, notamment celui présenté figure 14 en annexe.

Annexes

Identification bernacles

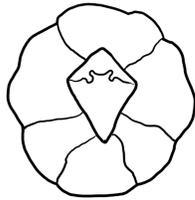
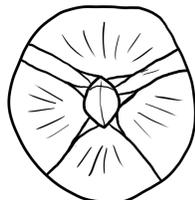
<p><i>Chthamalus</i> sp.</p>  <p>Caractéristiques : Relatively large opercular opening Kite-shaped operculum Short terga</p>	<p><i>Perforatus perforatus</i></p>  <p>Caractéristiques : Relatively small opercular opening Conical shape Pink/purple color Tergo-scutal flaps reflexed</p>
---	--

Table 1: Tableau récapitulatif des caractéristiques taxonomiques de *Chthamalus* sp. et *Perforatus perforatus*. Basé sur la clef d'identification "Barnacles. Keys and notes for the identification of British species" de Southward, 2008.

Espèce dominante dans le cadre de forte diffusion

Il semble que, dans le modèle hétérogène (6) à l'état stationnaire, quand D est grand, la meilleure population - en moyenne - dominera et exclura l'autre population de l'environnement. On considère, par exemple, que la population u est meilleure - en moyenne - si,

$$\int_{\Omega} g_u d\omega > \int_{\Omega} g_v d\omega.$$

On obtient ainsi les solutions stationnaires figure 14.

Notons que si on a,

$$\int_{\Omega} g_u d\omega = \int_{\Omega} g_v d\omega$$

alors, il semble qu'à l'état stationnaire les deux espèces coexistent à proportion égale sur Ω . Ce phénomène pourrait être intéressant à démontrer.

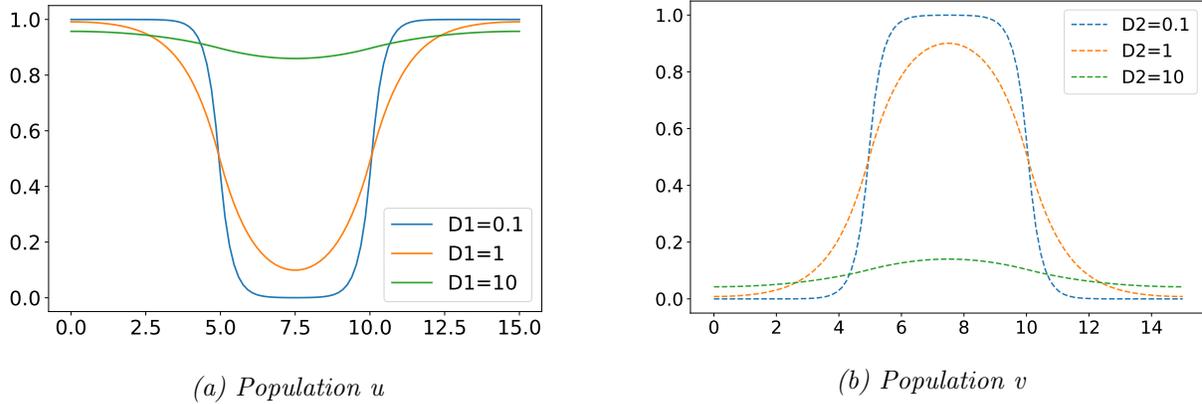


Figure 14: Exemple de solutions stationnaires u et v du problème (6) en fonction de D avec g_u et g_v définis comme le cas 2 figure 7. On a donc $\int_{\Omega} g_u d\omega = 10$ et $\int_{\Omega} g_v d\omega = 5$.

Extraction des données LittoSat

Pour obtenir les données de profondeur, des lignes de niveaux des profondeurs ont été tracées manuellement sur l'image d'altimétrie Lidar disponible sur LittoSat. Une meilleure manière serait d'utiliser directement les données Lidar du projet Litto3D[®], mais cela requiert d'apprendre à analyser des données Lidar.

Pour obtenir les données de couvert végétal, nous avons téléchargé la carte d'indice de couvert végétal "ivi-S2 marée basse" provenant de Hytech-imaging et nous l'avons ensuite convertie en niveaux de gris.

Accès code modèle automate

Notre code du modèle automate se trouve sur GitHub, [ici](#). C'est un projet open source en anglais disponible pour tous ceux qui souhaiteraient l'utiliser dans leur recherche.

References

- Ardisson, P. L., & Bourget, E. (1992). Large-scale ecological patterns: Discontinuous distribution of marine benthic epifauna. [ISBN: 0171-8630]. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 83(1), 15–34.
- Barton, N. H. (1979). The dynamics of hybrid zones [Publisher: Nature Publishing Group]. *Heredity*, 43(3), 341–359. <https://doi.org/10.1038/hdy.1979.87>
- Breckling, B., Pe'er, G., & Matsinos, Y. G. (2011). Cellular Automata in Ecological Modelling. In F. Jopp, H. Reuter, & B. Breckling (Eds.), *Modelling Complex Ecological Dynamics: An Introduction into Ecological Modelling for Students, Teachers & Scientists* (pp. 105–117). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-05029-9_8
- Britton, N. F. (1986). *Reaction-diffusion equations and their applications to biology*.
- Bunde, A., & Kantelhardt, J. W. (2005). Diffusion and conduction in percolation systems. In *Diffusion in Condensed Matter: Methods, Materials, Models* (pp. 895–914). Springer.
- Connell, J. H. (1961). The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus* [eprint: [https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/Ecology_42\(4\)_710-723](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/Ecology_42(4)_710-723)]. *Ecology*, 42(4), 710–723. <https://doi.org/10.2307/1933500>
- Cuddington, K., & Yodzis, P. (2002). Predator-Prey Dynamics and Movement in Fractal Environments. [Publisher: The University of Chicago Press]. *The American Naturalist*, 160(1), 119–134. <https://doi.org/10.1086/340611>
- Cunha, I., Azevedo, T., Vasconcelos, V., & Almeida, J. R. (2018). Distribution ranges of the acorn barnacle *Perforatus (=Balanus) perforatus* (Bruguière, 1789) in the NE Atlantic are influenced by reproductive parameters. *Hydrobiologia*, 806(1), 227–235. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3362-5>
- Czaran, T., & Bartha, S. (1992). Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(2), 38–42. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90103-I](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90103-I)
- Dieckmann, U., Law, R., & Metz, J. A. (2000). *The geometry of ecological interactions: Simplifying spatial complexity*. Cambridge University Press.
- Fife, P. C. (1979). *Mathematical Aspects of Reacting and Diffusing Systems*. Springer-Verlag.
- Fisher, R. A. (1937). The Wave of Advance of Advantageous Genes [eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1469-1809.1937.tb02153.x>]. *Annals of Eugenics*, 7(4), 355–369. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1937.tb02153.x>
- Gause, G. F. (1934). *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins.
- Holmes, E., Lewis, M., Banks, J., & Veit, D. (1994). Partial Differential Equations in Ecology: Spatial Interactions and Population Dynamics. *Ecology*, 75, 17–29. <https://doi.org/10.2307/1939378>
- Huneman, P. (2019, June). Between Explanans and Explanandum: Biodiversity and the Unity of Theoretical Ecology. https://doi.org/10.1007/978-3-030-10991-2_13
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

- Jacobsen, J. L. (2015, July). Critical points of Potts and O(\$N\$) models from eigenvalue identities in periodic Temperley-Lieb algebras [arXiv:1507.03027 [cond-mat, physics:math-ph]]. <https://doi.org/10.48550/arXiv.1507.03027>
 Comment: 33 pages, 7 figures, 5 tables.
- Jalim, S. (2023). Morphology and Ecological Significance of Barnacles [Publisher: SciTechnol]. *Research Journal of Zoology, 2023*. Retrieved August 18, 2024, from https://www.scitechnol.com/peer-review/morphology-and-ecological-significance-of-barnacles-W7hp.php?article_id=21759
- Li, W. D., & Guo, X. H. (2012). Using Cellular Automata to study the effect of competition for epidemic diseases. *Procedia Environmental Sciences, 13*, 1010–1018. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2012.01.094>
- Miller, Z. R., & Allesina, S. (2023). Habitat Heterogeneity, Environmental Feedbacks, and Species Coexistence across Timescales [Publisher: The University of Chicago Press-Chicago, IL]. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/724821>
- Molofsky, J. (1994). Population dynamics and pattern formation in theoretical populations [ISBN: 1939-9170 Publisher: Wiley Online Library]. *Ecology, 75*(1), 30–39.
- Murray, J. D. (2002). *An introduction*. Springer.
- Murray, J. D. (2003). *Mathematical biology: II: Spatial models and biomedical applications* (Vol. 18). Springer.
- Quittner, P., & Souplet, P. (2007). *Superlinear parabolic problems : Blow-up, Global Existence and Steady States*. Birkhäuser Advanced Texts.
- Southward, A. (2008). *Barnacles: Keys and Notes for the Identification of British Species (Synopsis of the British Fauna, New Series)* (The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association).
- Strelniker, Y., Havlin, S., & Bunde, A. (2009). Fractals and Percolation. In M. R. (Ed.), *Encyclopedia of Complexity and Systems Science* (pp. 559–570). Springer.
- Volpert, V., & Petrovskii, S. (2009). Reaction–diffusion waves in biology. *Physics of Life Reviews, 6*(4), 267–310. <https://doi.org/10.1016/j.plrev.2009.10.002>
- Wang, Q. (2020). On a Lotka-Volterra competition-diffusion-advection model in general heterogeneous environments. *Journal of Mathematical Analysis and Applications, 489*(1), 124127. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2020.124127>
- With, K. A., Gardner, R. H., & Turner, M. G. (1997). Landscape Connectivity and Population Distributions in Heterogeneous Environments [Publisher: [Nordic Society Oikos, Wiley]]. *Oikos, 78*(1), 151–169. <https://doi.org/10.2307/3545811>
- Xin, J. (2000). Front Propagation in Heterogeneous Media [Publisher: Society for Industrial and Applied Mathematics]. *SIAM Review, 42*(2), 161–230. <https://doi.org/10.1137/S0036144599364296>