

SFBT, St Flour 2018

***Nouveaux mécanismes de préservation
dynamique de la diversité. Remarques sur
stabilité et topologie***

Jean-Pierre Francoise

Evariste Sanchez-Palencia

La persistance est naturellement la possibilité pour diverses espèces de coexister de façon durable dans un habitat. Dans le cadre de la dynamique des populations, il y en a plusieurs définitions mathématiques, sur lesquelles je reviendrai après, mais, de façon très imprécise, la persistance est l'existence d'un attracteur où les populations des diverses espèces sont non nulles.

Cet exposé a un caractère principalement qualitatif et topologique, en cherchant, pour des raisons qui seront expliquées plus tard, des systèmes avec au moins trois espèces persistantes n'ayant pas de point d'équilibre (avec toutes les populations non nulles), si bien que l'attracteur est un cycle (ou

éventuellement d'autres structures plus complexes). Le plan de l'exposé est :

- 1- *Stabilisation des populations par prédation.*
- 2- *Deux prédateurs et une proie. Non-exclusion dynamique.*
- 3- *Commentaire général.*
- 4- *Petit exercice pour bien comprendre le rôle de la dynamique et de la topologie.*

1-Stabilisation des populations par prédation

Considérons un exemple inspiré par un article (Paine 1966 « Food web complexity and species diversity ») à caractère purement descriptif, sur la stabilisation par prédation. En voici une citation : « Local species diversity is directly related to the efficiency to which predators prevent the monopolization of the major environmental requisites by one species”.

On construit un modèle avec deux espèces en compétition, x et y les x ayant un avantage par rapport aux y (population d'équilibre plus grande et moins d'influence de la compétition de l'autre

espèce). Cela conduit à la disparition des y (attracteur sur l'axe des x). On introduit en plus un prédateur des x et des y pour lequel les x sont plus vulnérables que les y . On a (pour certaines plages des paramètres) un attracteur tridimensionnel (persistance des x, y, z). Il n'y a aucun point d'équilibre avec les trois populations non nulles, mais il y a une orbite hétérocline qui aboutit sur le bord (et pas sur l'attracteur).

$$a = 1.2, b = 1.0, c = 0.6, d = 1.0, p = 5.0, q = 4.0, \Upsilon = 0.6, \delta = 0.9$$

$$\begin{cases} x' = x[1 - ((x + \Upsilon y)/p)] - z \operatorname{Tanh}(a x + b y) \frac{a x}{a x + b y} \\ y' = y[1 - ((y + \delta x)/q)] - z \operatorname{Tanh}(a x + b y) \frac{b y}{a x + b y} \\ z' = z[-c + \operatorname{Tanh}(a x + b y)] \end{cases}$$

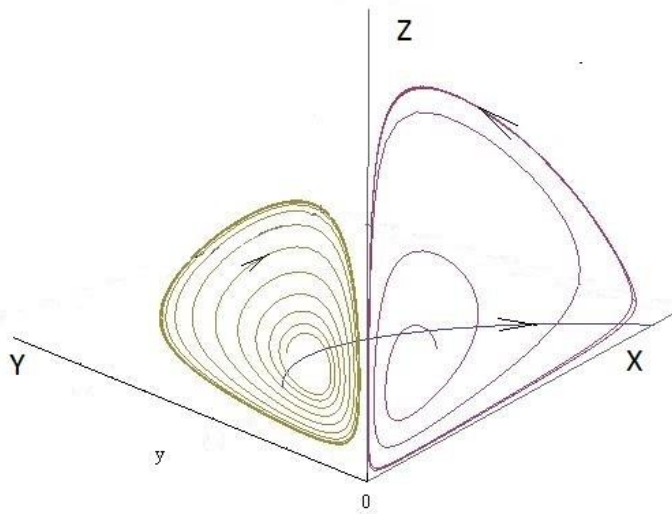


Fig 1-Stabilisation par prédation. Exemples d'orbites sur les plans x,y (pas de persistance) x,z et y,z (persistance)

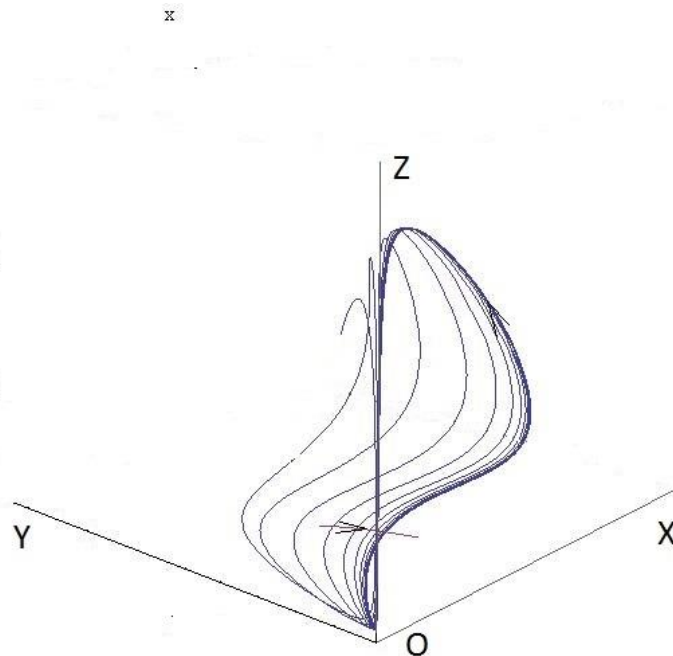


Fig 2-Stabilisation par prédation. Une orbite tendant vers un attracteur (cycle stable, persistance des x, y, z) et une orbite

hétérocline reliant les équilibres instables des plans x,z et y,z pour t tendant vers $+\infty$ et $-\infty$.

La structure topologique du portrait des phases se voit avec la suivante « forme normale », problème modèle simplifié obtenu en déformant le domaine, qui devient en coordonnées cylindriques la tranche $0 < z < 1$. Les plans x,z et y,z deviennent les plans verticaux $z=-1$ et $z=1$, il y a une rotation de vitesse angulaire cte $\theta' = c$, et le portrait de phases dans le plan méridien z,r est :

$$\begin{cases} r' = r - r^3 \\ z' = (1 - z^2)(r^2 - z - 1) \end{cases}$$

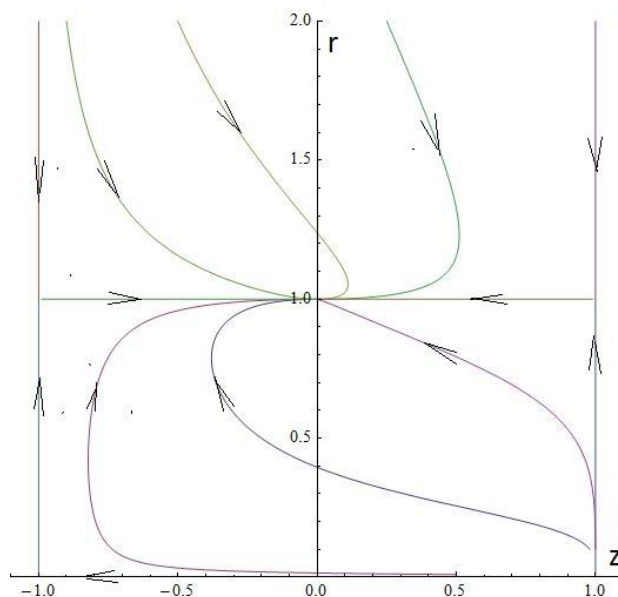


Fig 3-Stabilisation par prédation, forme normale. Portrait des phases dans le plan z, r (on doit imaginer aussi une rotation de vitesse angulaire uniforme autour de l'axe z , qui est l'orbite hétérocline). Le point $(0,1)$ est l'attracteur cyclique.

En modifiant un peu les paramètres ($\gamma = 0.7$ au lieu de $\gamma = 0.6$), il apparaît un phénomène de bistabilité : il apparaît un nouveau cycle (instable !) dont la variété stable est la surface de partage des eaux entre deux bassins d'attraction, celui du cas précédent (légèrement modifié) et celui sur le plan y,z , auquel on aboutit en partant avec x/z suffisamment petit.

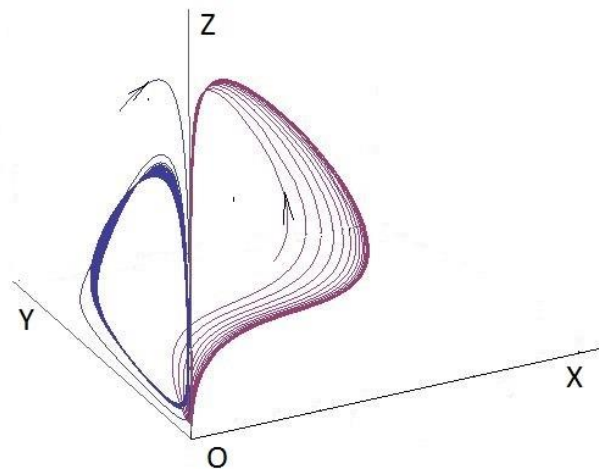


Fig 4-Stabilisation par prédation. Cas de bistabilité. Les orbites peuvent aboutir à un attracteur avec les trois populations non nulles ou à un autre avec $x=0$. La persistance est conditionnelle, suivant les populations de départ. Il y a toujours une orbite hétérocline et il n'y a pas de point d'équilibre avec les trois populations non nulles.

La forme normale et le portrait des phases dans le plan méridien des coordonnées cylindriques (après une déformation) sont :

$$\begin{cases} r' = r - r^3 \\ z' = 1.5(1 - z^2)(1 - 0.5r^2 + z) \end{cases}$$

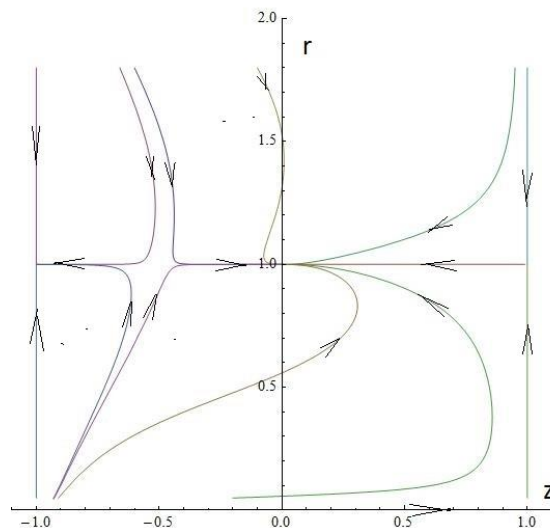


Fig 5-Stabilisation par prédation. Cas de bistabilité. Les deux attracteurs sont les cercles dont l'intersection avec le plan méridien sont $(0, 1)$ et $(-1, 1)$. Il y a un cycle instable $(-0.5, 1)$ dont la variété stable est l'interface entre les deux bassins

d'attraction. Il y a toujours une orbite hétérocline $r=0$ (dont le sens de parcours a changé par rapport au cas précédent) et il n'y a pas de point d'équilibre avec les trois populations non nulles.

On peut expliquer (à postériori) la forme du cycle périodique tridimensionnel de la façon suivante: les vulnérabilités sont assez élevées, si bien que le contexte général est celui des cycles (pas des équilibres). On commence lors de la chute, qui est produite par l'excès de prédateurs; comme les x sont plus vulnérables, les y sont les premiers à pouvoir décoller, ce qui fait que la courbe décolle de l'axe des z vers celui des y . Mais dès qu'il y a des populations significatives de x et de y , c'est le terme non linéaire d'interaction entre elles qui est le plus important, ce qui donne l'avantage aux x (l'orbite s'incurve vers l'axe des x). Ensuite, les x et y étant suffisamment nombreux, les z se mettent à proliférer, ce qui fait la montée frénétique qui épuise les ressources (c'est l'apex en z) ce qui provoque la chute des z , fermant le cycle. La bi-stabilité s'explique car, si à l'instant initial les y et z sont suffisamment nombreux, les rares x n'arrivent

pas à faire valoir leur avantage par rapport aux x , tout se passe entre les y et les z .

2-Deux prédateurs et une proie. Non-exclusion dynamique.

Je voudrais aussi mentionner ici le problème très controversé des *deux prédateurs et une proie*, qui donne lieu, dans le cadre des *attracteurs statiques*, au «*principe d'exclusion*», alors qu'il est tout simplement faux dans le cadre bien plus vaste des *attracteurs cycliques* (avec une orbite hétérocline qui n'aboutit pas à l'attracteur). En fait, la coexistence est tout à fait possible dans le cas des cycles pourvu que les deux prédateurs aient des avantages et des inconvénients qui puissent se compenser le long d'un cycle stable (McGehee and Armstrong 1977, Lherminier, Sanchez et Françoise 2015-2018, mais j'y reviendrai).

Voici un exemple :

$$(a_1 = a_2 = b = 1, c_1 = 0.55, c_2 = 0.7,$$

$$d_1 = 1, d_2 = 2, p = 4)$$

$$\begin{cases} \dot{x} = bx(1 - x/p) - z_1d_1Tanh(a_1x/d_1) - z_2d_2Tanh(a_2x/d_2) \\ \dot{z}_1 = z_1(-c_1 + d_1Tanh(a_1x/d_1)) \\ \dot{z}_2 = z_2(-c_2 + d_2Tanh(a_2x/d_2)) \end{cases}$$

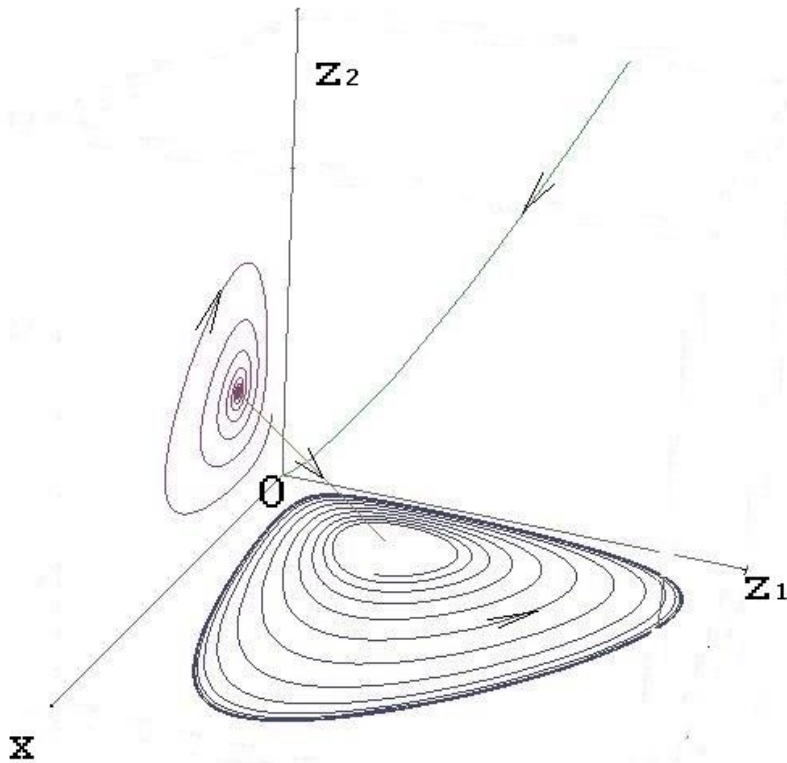


Fig 6-Deux prédateurs z_1 et z_2 et une proie x . Portrait des phases dans les plans de coordonnées. En x, z_1 il y a un attracteur cyclique, en x, z_2 il y a un attracteur ponctuel. Ils sont tous deux transversalement instables, ce qui renvoie à l'attracteur global avec les trois populations non nulles (fig 7). Sur la fig 6 on a représenté aussi une orbite hétérocline qui relie les équilibres dans les plans x, z_1 et x, z_2 .

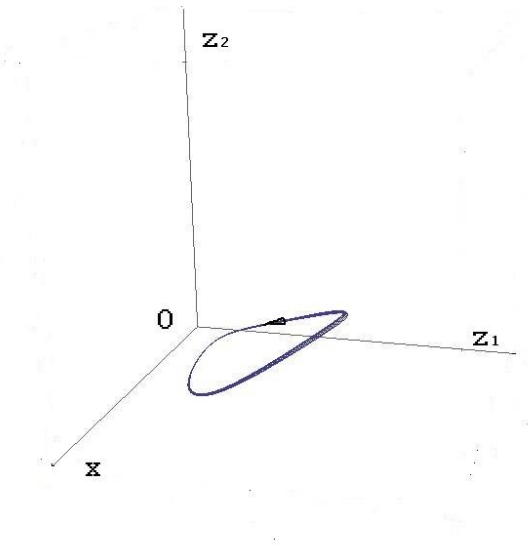


Fig 7-Deux attracteurs z_1 et z_2 et une proie x . L'attracteur global avec les trois populations non nulles.

Dans le cas présent, l'approche à l'attracteur se fait en tournant en spirale comme dans la vue d'artiste suivante :

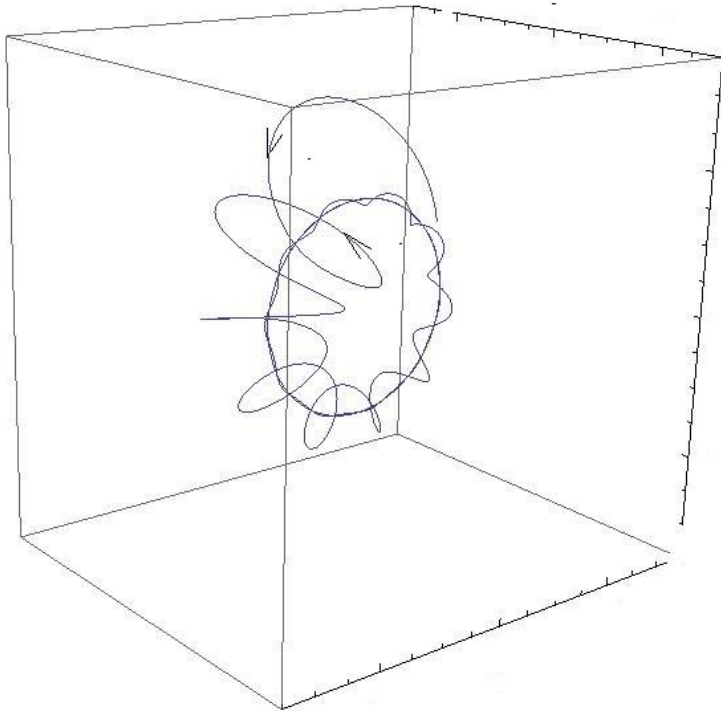


Fig 8-Deux attracteurs z_1 et z_2 et une proie x . Vue d'artiste de l'approche au cycle attracteur.

La forme normale et le portrait des phases dans le plan méridien des coordonnées cylindriques (après une déformation) sont :

$$\begin{cases} r' = zr - r^3 \\ z' = 3(0.2 - r^2)(1 - z^2) \end{cases}$$

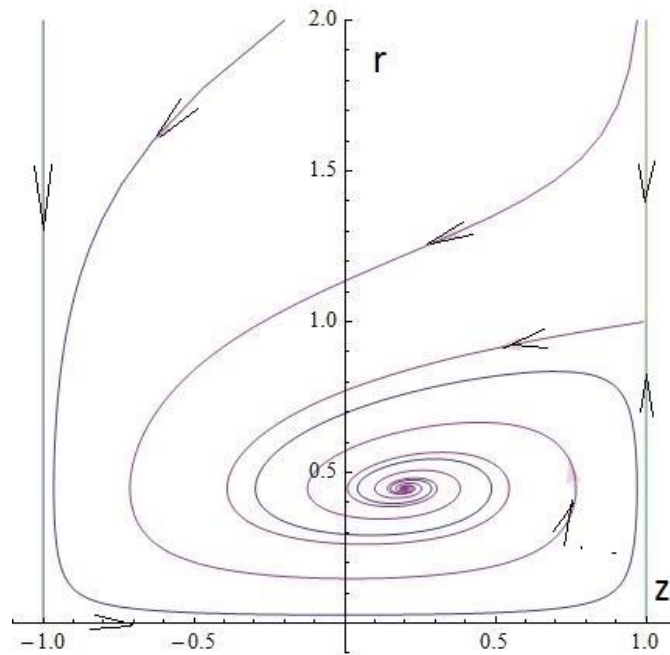


Fig 9-Deux prédateurs z_1 et z_2 et une proie x . Vue d'artiste de l'approche au cycle attracteur. Portrait des phases dans le plan z, r (on doit imaginer aussi une rotation de vitesse angulaire uniforme autour de l'axe z , qui est l'orbite hétérocline).

5- Commentaire général.

Il est clair que l'orbite hétérocline dans les exemples qui précèdent, puisqu'elle aboutit à un point du bord, est constituée de points qui ne sont pas dans le bassin d'attraction de l'attracteur. Ce sont des « points de départ interdits » (comme le sont aussi tous les points du bord : il n'y a pas de génération spontanée). Cela ne constitue nullement une difficulté pratique, puisqu'il s'agit d'un ensemble de mesure nulle. Bien entendu, la mention de l'orbite hétérocline est même une

curiosité qui aurait pu être supprimée des descriptions qui précèdent.

En fait, c'est la définition stricte de préservation qui a des conséquences fâcheuses, puisqu'elle exclut automatiquement les types de mécanismes qui précèdent, conduisant à des conséquences telles que des preuves mathématiques du principe d'exclusion, sur lequel je reviendrai.

En effet, la définition stricte de préservation implique la convergence vers l'attracteur de tous les points du cône positif, qui est homéomorphe à une boule, d'où l'on déduit (classique en topologie) que le champ de vecteurs doit s'annuler au moins à un point intérieur. Autrement dit, *il est largement connu et explicitement énoncé que la persistance (stricte) implique l'existence d'un équilibre (stable ou pas). Il s'ensuit qu'un champ de vecteurs n'ayant pas de point d'équilibre ne peut pas être préservant (strict).* Or, on voit très facilement que le système avec deux prédateurs et une proie n'a pas d'équilibre interne (le système algébrique correspondant a deux équations pour une inconnue); cela constitue l'une des

démonstrations du principe d'exclusion (il y en a d'autres, comme celle du livre de Brouner et Castillo-Chavez, basées sur la stabilité transversale de l'un des équilibres sur les bords, ce qui, comme nous l'avons vu, n'exclut nullement l'existence d'un attracteur cyclique).

Dès 1977 (avant la révolution de l'ordinateur), McGehee et Armstrong avaient signalé que les domaines d'attraction des attracteurs cycliques ne sont pas homéomorphes à des boules, ce sont des variétés à bord à caractéristique d'Euler égale à 0 (en gros, homéomorphes à un tore solide). Ils avaient aussi donné une démonstration (très complexe et peu explicite) de l'existence d'un système à deux prédateurs et une proie, utilisant une définition plus large de persistance (existence d'un attracteur interne). Ce travail, souvent évoqué à l'appui d'un scepticisme devant le « principe d'exclusion », est peu à peu tombé dans l'oubli, et n'est même pas cité dans plusieurs livres récents.

En 2015, suivant des idées explicites de Ph Lherminier sur un mécanisme écologique plausible, Ph L et ESP ont donné un premier exemple

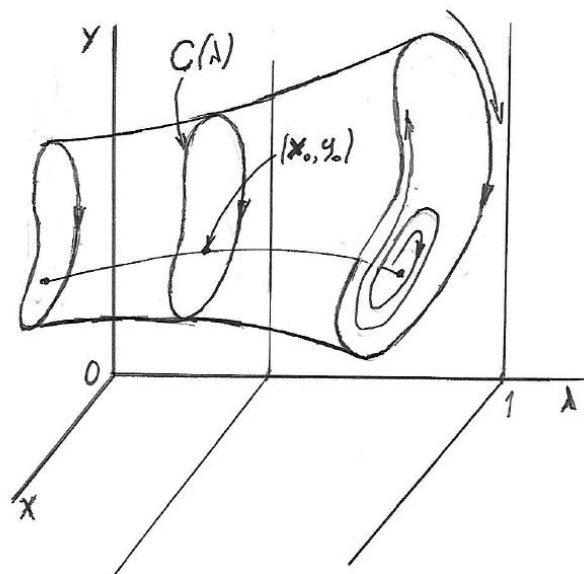
numérique explicite de système à deux prédateurs et une proie. Ayant par la suite pris connaissance du travail de McGehee et Armstrong, nous (JPF et ESP) travaillons sur cette problématique et en particulier sur la définition de persistance.

Lors de l'exposé des exemples ci-dessus, j'avais mis l'accent sur la présence d'une orbite hétérocline et la non-existence d'un équilibre interne. Il est clair que tout cela est inaccessible avec une définition stricte de la persistance. *Quoi qu'il en soit, il est clair qu'il y a bien plus de mécanismes qu'on ne le pense conduisant à la persistance de communautés écologiques.*

6-Petit exercice pour bien comprendre le rôle de la dynamique et de la topologie.

Pour bien comprendre les contraintes topologiques et les diverses manières où elles interviennent dans ce type de problèmes, considérons, à titre d'exercice le problème suivant (qui est essentiellement équivalent à une forme simplifiée des précédents, après une mise en œuvre). On a dans le plan x,y un système dynamique dépendant d'un paramètre $\lambda \in [0,1]$ dont l'attracteur est un cycle $C(\lambda)$. Il contient à son intérieur (au moins, thm de l'indice dans le plan) un point d'équilibre $x_0(\lambda), y_0(\lambda)$.

Fig 10



Le problème consiste à transformer le paramètre λ en une variable dynamique pour avoir un système

en x, y, λ , soit d'ajouter une équation de la forme (pour que les plans $\lambda=0$ et $\lambda=1$ soient invariants)

$$\lambda' = f(x, y, \lambda) = \lambda(1-\lambda)F(x, y, \lambda)$$

On veut en plus que les cycles en $\lambda=0$ et $\lambda=1$ soient transversalement instables (de façon à ce que l'attracteur tridimensionnel ne soit pas sur les bords $\lambda=0$ et $\lambda=1$). On voit facilement (équations aux variations) que cela équivaut à :

$$(1) \quad \begin{cases} \int_{C(0)} F(x, y, 0) dt > 0 \\ \int_{C(1)} F(x, y, 1) dt < 0 \end{cases}$$

On peut ajouter la condition qu'il n'y ait pas de point d'équilibre interne :

$$(2) \quad F(x_0(\lambda), y_0(\lambda), \lambda) \neq 0 \quad \text{pour } \lambda \in [0, 1].$$

On voit qu'il y a une grande liberté de choix de la fonction F satisfaisant à (1) et (2). Dans le cas particulier (mais général, moyennant un difféomorphisme) où $x_0(\lambda), y_0(\lambda)$ ne dépendent pas de λ , la ligne des équilibres est un segment parallèle à l'axe λ , et elle est l'orbite hétérocline qui sauve la situation (il est topologiquement impossible que le champ de vecteurs

tridimensionnel soit entrant partout près du bord et qu'il n'y ait pas un équilibre interne).

Par contre, si l'on considère le même problème dans le cas où l'attracteur $C(\lambda)$ est le point d'équilibre (stable dans ce cas) $x_0(\lambda), y_0(\lambda)$, les conditions (1) deviennent

$$(3) \quad \begin{cases} F(x_0(0), y_0(0), 0) > 0 \\ F(x_0(1), y_0(1), 1) < 0 \end{cases}$$

Qui est incompatible avec (2) pour des raisons topologiques : une fonction continue dans un intervalle, prenant des valeurs de signe opposé aux extrémités doit nécessairement s'annuler au moins dans un point intermédiaire.

#####

Je voudrais finir avec une citation de Lewontin (né en 1929) dans « La triple hélice ».

« L'interprétation simple et incorrecte du darwinisme, d'après laquelle la nature *par la griffe et par la dent* est le théâtre d'une lutte continue pour la vie entre les prédateurs et leurs victimes, passe entièrement à côté de l'aspect productif des êtres vivants ». Lewontin, auteur avec Levins de

« The Dialectical Biologist » prônait, bien au contraire, une *vision dynamique et souvent constructive de l'évolution*, ne doutant pas à faire appel aux systèmes dynamiques, ce qui le conduisait naturellement à une *vision essentiellement dynamique du vivant*.