

6 juin 2014

Rapport de TER
Invasion de l'écureuil gris d'Amérique
en Europe

GIREL Simon – RICHARD Quentin

UCBL

Résumé

Là où les écureuils gris passent, les écureuils roux trépassent. Cela sonne comme une blague, mais la vérité est toute autre. En effet c'est ce qui se déroule actuellement en Grande-Bretagne, en Afrique du Sud, en Italie et bientôt en France ainsi que dans le reste de l'Europe si rien n'est fait pour lutter contre cette prolifération. Quelles sont les principales différences entre eux et comment se fait-il que ce soit les écureuils gris et non les écureuils roux qui dominent ? À quelle vitesse se produit ce phénomène et surtout peut-il être arrêté ?

Pour expliquer ce qui se passe, de nombreuses données ont été recueillies par la communauté scientifique au cours des 80 dernières années.

Puis, afin de mieux appréhender l'évolution des populations d'écureuils gris autour de leurs foyers d'implantation actuels on peut alors chercher à prédire la façon dont ces populations vont se diffuser en tenant compte des données biologiques et de leur environnement. Pour cela on construit des modèles mathématiques dits de réaction-diffusion qui permettront de prévoir mathématiquement si, en l'état actuel des choses, les écureuils gris auront anéanti complètement la population d'écureuil roux d'ici quelques années et si c'est le cas à quelle vitesse cela se produira. Là où les écureuils gris sont déjà bien présents, ces modèles permettront de comprendre s'il est possible d'inverser la tendance et si oui, sur quel paramètre faut-il s'attarder. Même s'il est peut-être trop tard dans certains endroits, au moins ces modèles serviront à empêcher que cela arrive là où les écureuils gris ne sont pas ou peu présents.

Remarque : les termes suivis de * sont définis dans le glossaire de l'annexe A.
Les termes suivis de [.] indiquent une référence donnée dans la bibliographie.

Table des matières

1	Introduction	3
1.1	Contexte biologique	3
1.2	Objectif	5
1.3	Outils	5
1.4	État de l'art	5
I	Le modèle mathématique de A.Okubo	7
2	Modèle mathématique	8
2.1	Description du modèle	8
2.2	Estimation des paramètres	9
2.3	Interprétation du modèle	10
2.4	Adimensionnement	11
3	Étude du modèle de A.Okubo	12
3.1	Cas sans diffusion, sans compétition ni capacité limite de charge . . .	12
3.2	Cas sans diffusion ni compétition	13
3.3	Cas sans diffusion, avec compétition	15
3.4	Cas avec diffusion	20
3.4.1	Changement de variable	20
3.4.2	Ondes de propagation	20
3.4.3	Simulations	21
II	Étude d'un nouveau modèle	25
4	Nouveau modèle proposé	26
4.1	Description du modèle	26
4.2	Adimensionnement	27
5	Étude du modèle	28
5.1	Cas sans diffusion ni compétition	28
5.2	Cas sans diffusion, avec compétition	28
5.3	Cas avec diffusion	31
5.3.1	Changement de variable	31
5.3.2	Ondes de propagation	31

5.3.3	Simulations	31
5.4	Diffusion en 2 dimensions	34
5.4.1	Cas simple	34
5.4.2	Application à la Grande-Bretagne	37
III	Lutte contre l'invasion des gris	40
6	Solutions envisageables	41
6.1	Capacité de charge et coefficient de compétition	41
6.2	Taux de natalité	41
6.2.1	Natalité des gris	42
6.2.2	Natalité des roux	44
6.2.3	Les deux simultanément	46
6.3	Chasse	47
6.4	Autres moyens	48
6.5	Solution proposée	49
6.6	Conclusion	49
	Annexe	49
A	Glossaire	50
B	Analyse du modèle de Okubo	51
B.1	Détermination des équilibres	51
B.2	Nature et type des équilibres	51
B.3	Détermination de la vitesse minimum pour l'existence d'un front d'onde	52
C	Analyse du nouveau modèle	55
C.1	Détermination des équilibres	55
C.2	Nature des équilibres	55

Chapitre 1

Introduction

1.1 Contexte biologique

À la fin du 19^e siècle, l'écureuil gris de Caroline du Nord (*Sciurus carolinensis*) (FIGURE 1.1 [12]) originaire d'Amérique du Nord a été introduit en Angleterre en tant qu'animal d'ornement et pour sa fourrure [6]. Au cours du 21^e siècle il a colonisé la majorité des forêts d'Angleterre, du Pays de Galles et du sud de l'Écosse (Lowlands), si bien que, là où l'écureuil gris s'est propagé, les écureuils roux (*Sciurus vulgaris*) (FIGURE 1.2 [14]) autochtones ont quasiment disparu.

Des écureuils gris ont également été lâchés dans le nord de l'Italie en 1948, dans la région de Turin. Depuis le milieu des années 70, l'écureuil gris se développe de façon importante dans le Piémont italien et menace d'étendre sa diffusion au-delà des Alpes vers la France ou la Suisse et de poursuivre son invasion en direction de l'Europe de l'Est.

L'écureuil gris a été classé parmi les 100 espèces invasives les plus menaçantes pour la biodiversité en Europe par l'IUCN [15]. En Grande Bretagne différentes actions (tir, piégeage, empoisonnement) sont mises en œuvre pour contrôler sa population. Inversement, des opérations de nourrissage, élevage en captivité ou de réintroduction de l'écureuil roux visent à sauvegarder l'espèce [4]. En France l'écureuil roux est une espèce protégée depuis 1981 [4].



FIGURE 1.1 – *Sciurus carolinensis*



FIGURE 1.2 – *Sciurus vulgaris*

Les individus des espèces *Sciurus vulgaris* et *Sciurus carolinensis* présentent une organisation sociale et une alimentation semblables, on comprend alors que deux

espèces similaires ne puissent pas coexister et partager les mêmes ressources, la compétition entre les deux espèces est avant tout indirecte. On se pose alors la question suivante : pourquoi est-ce que ce sont les écureuils gris qui se propagent et les écureuils roux qui disparaissent et non l'inverse ?

En fait il y a plusieurs explications.

Tout d'abord, l'écureuil gris, en arrivant sur le territoire, a apporté un virus (*Squirrelpox Virus* ou *SQPV*) dont il est porteur sain mais qui est fatal pour son cousin roux. Il semble toutefois que ce virus soit absent chez les écureuils italiens. [4]

Ensuite, l'écureuil gris a évolué, en Amérique du Nord, en compétition avec l'écureuil-renard (*Sciurus niger*) ce qui a favorisé un fort taux de reproduction alors qu'en Europe l'écureuil roux a été sans concurrence durant toutes ces années, ce qui a favorisé un taux de reproduction assez bas. Ceci explique que, malgré le fait que les deux puissent se reproduire deux fois par an, les écureuils roux ne font des portées que de deux ou trois petits alors que les gris en font au moins de quatre ou cinq. On peut toutefois nuancer cette observation : en Amérique, l'écureuil gris a évolué dans des forêts d'arbres caduques tandis que l'écureuil roux d'Amérique (proche du *sciurus vulgaris*) occupe les forêts de conifères. Par conséquent on remarque que dans les forêts britanniques la supériorité de l'écureuil gris sur l'écureuil roux est davantage marquée dans les forêts d'arbres feuillus ; l'écureuil roux présentant une forte résistance dans les forêts de conifères.

Le caractère robuste du *sciurus carolinensis* (jusqu'à deux fois plus gros que le *sciurus vulgaris*) lui confère également une meilleure résistance aux conditions de vie hivernales.

De plus, les écureuils gris font d'importants dégâts en écorçant les arbres, et facilitant ainsi la pénétration d'insectes et de champignons. En fait ils n'attaquent pas les arbres dépérissants comme le font d'autres animaux, mais ils semblent curieusement rechercher les arbres les plus vigoureux, dont ils mangent le phloème* et lèchent la sève après les avoir écorcés. Il en découle une destruction de l'habitat de l'écureuil roux.

C'est ainsi qu'en 2009, on comptait 2,5 millions d'écureuils gris en Angleterre pour 160 000 roux. De plus on estime que les dégâts dus aux écureuils gris ont coûté 14 millions de livres par an. [16]

Enfin l'écureuil gris est plus efficace que l'écureuil roux dans la collecte et l'utilisation des ressources. On observe également des cas de pillage des réserves de de l'écureuil roux par le gris. L'écureuil gris représente un réel danger pour certaines espèces animales des forêts européennes comme l'écureuil roux. Il menace également la diversité de la flore européenne ainsi que le secteur économique qui s'y rapporte. On peut ainsi citer Miles Barne, Président de l'ESI (European Squirrel Initiative) : « *Les écureuils gris s'emparent de l'habitat naturel des écureuils roux et les éliminent progressivement de leur propre environnement. Ces envahisseurs provoquent également d'importants dégâts dans les plantations commerciales d'arbres et de fruits et dans les cultures céréalières. Plus la prolifération sera laissée longtemps hors de contrôle, plus l'impact de cette espèce étrangère sera important sur la faune native, l'agriculture et la foresterie.* » [5]

1.2 Objectif

Dans ce document seront présentés et analysés deux modèles mathématiques : un premier modèle dû à A. Okubo *et al.* [2], puis un second, construit à partir du premier, qui nous semble plus réaliste.

Chaque modèle consiste en un système de deux équations différentielles aux dérivées partielles non linéaires du second ordre décrivant l'évolution des populations d'écureuils gris et roux lorsque les deux espèces sont mises en compétition. Puis on analysera cette propagation dans certains cas, si par exemple il n'y avait pas d'écureuil gris, comment se comporterait la population d'écureuil roux ? Ainsi qu'en modifiant la valeur de certains paramètres. Par exemple, à quel niveau le taux de natalité des roux devrait-il être si on voulait que le nombre de décès et de naissances se compensent.

Ensuite on se servira d'estimations des paramètres du modèle qui proviennent de données recueillies par diverses études pour prédire l'évolution des deux populations et ainsi déterminer quelle sera l'issue finale si rien n'est fait.

Enfin on essayera de voir les différents moyens possibles pour éviter cette sombre issue que serait la disparition des écureuils roux.

1.3 Outils

Pour la partie théorique on se servira de notions sur les équations différentielles ordinaires et partielles, les systèmes dynamiques, les ondes et fronts de propagations.

Pour la partie pratique on se servira de deux logiciels différents mais qui se ressemblent : scilab et matlab. Le premier pour simuler les trajectoires en 2D et portraits de phase dans le cas sans la diffusion grâce à la fonction *ode* et l'argument *rk* permettant d'approcher la solution par un schéma de Runge-Kutta d'ordre 4. Le deuxième pour simuler les fronts de propagations dans le cas avec la diffusion grâce à la fonction *pdepe* (discrétisation de l'espace 1D et résolution par rapport au temps avec *ode15s*, utilisant un schéma implicite). Il permet aussi de simuler la diffusion dans le plan grâce à la fonction *parabolic* qui utilise la méthode des éléments finis sur une triangulation de l'espace.

1.4 État de l'art

Un modèle pour simuler la diffusion de l'écureuil gris en Grande Bretagne a été étudié par Rushton *et al.* en 1997 [10]. En 2006 S.Bertolino, P.W.W.Lurz et S.P.Rushton ont publié un article [3] pour présenter les résultats de ce modèle appliqué au Piémont italien. Ce modèle repose d'une part sur un système d'information géographique (SIG) fournissant des données annuelles sur les écureuils et sur leur environnement et, d'autre part, sur un programme algorithmique qui traite ces données pour en déduire la dynamique de population des écureuils gris et roux sur la zone couverte par le SIG. Ils prévoient alors une arrivée de l'écureuil gris en France

aux alentours de l'année 2090. [13]

En Janvier 2014, N. McGowan *et al.* ont publié une étude statistique[11] sur les effets du squirrelpox virus (SQPV) transmit à l'écureuil roux par l'écureuil gris. Ils ont ainsi isolés certains facteurs favorisant l'infection (écureuil jeunes ou affaiblis, écureuil dont la rate est volumineuse,...). Selon cet article il faudrait favoriser la diffusion des écureuils roux ayant déjà été exposés au virus et qui lui ont survécu afin de permettre le développement d'une immunité naturelle au virus au sein de l'espèce, ce scénario s'étant déjà produit pour une espèce européenne de lapins sujets au virus de la myxomatose.

En 1989 A.Okubo *et.al* avaient proposé un modèle qui permet de modéliser l'évolution des populations d'écureuils gris et roux et que l'on va commencer par étudier dans la première partie. Puis, J.D. Murray, membre de l'équipe précédente, publia par la suite une version plus détaillée [8] de l'étude des ondes de propagation dans le modèle proposé par A.Okubo *et al.*.

Première partie

Le modèle mathématique de
A.Okubo

Chapitre 2

Modèle mathématique

2.1 Description du modèle

Dans un premier temps on s'intéresse au modèle développé par Okubo *et al.* [2] Il se présente ainsi :

$$\begin{cases} \frac{\partial S_1}{\partial T} = D_1 \nabla_X^2 S_1 + a_1 S_1 (1 - b_1 S_1 - c_1 S_2), \\ \frac{\partial S_2}{\partial T} = D_2 \nabla_X^2 S_2 + a_2 S_2 (1 - b_2 S_2 - c_2 S_1), \end{cases} \quad (2.1)$$

où pour $i = 1, 2$

- $S_i = S_i(X, T)$ est la densité de population de l'espèce i à l'instant T et aux coordonnées spatiales X ,
- D_i est le *coefficient de diffusion* de l'espèce i ,
- ∇_X^2 représente l'opérateur Laplacien par rapport à la variable X ,
- a_i est le *taux net de reproduction** de l'espèce i ,
- b_i^{-1} est la *capacité de charge** de l'espèce i ,
- c_i est le *coefficient de compétitivité** de l'espèce j contre l'espèce i (si $i=1$ alors $j=2$ et réciproquement),
- $i=1$ représente l'espèce des écureuils gris et $i=2$ celle des écureuils roux,
- $\forall i = 1, 2 ; a_i \geq 0, b_i \geq 0, c_i \geq 0$ et $D_i \geq 0$.

Conditions aux bords : on travaillera sur un espace borné avec les conditions de Neumann homogènes aux bords pour simuler une frontière naturelle pour les écureuils (falaise, zone déboisées, mer, *etc*). Au final cet espace sera la représentation du Royaume-Uni pour lequel on modélisera l'invasion passée et on simulera les avènements possibles avec ou sans interventions de l'homme.

Conditions initiales : à l'instant $T = 0$, on considèrera $S_2(0, X) = b_2^{-1}$ sur tout l'espace et $S_1(0, X) = 0$ partout sauf en quelques points. Cela signifie que les écureuils roux sont présents à capacité maximale sur tout l'espace alors que les gris ne sont présents que dans des foyers restreints où on les a introduits.

Voici un résumé des unités et des dimensions de chacun des paramètres :

paramètre	unité	dimension	paramètre	unité	dimension
a_i	an^{-1}	t^{-1}	b_i	ha	d^2
S_i	ha^{-1}	d^{-2}	c_i	ha	d^2
D_i	$ha.an^{-1}$	d^2t^{-1}	T	an	t
X	$ha^{1/2}$	d			

TABLE 2.1 – Unité et dimension des variables et paramètres du système (2.1)

Remarques :

1. $10^4 \text{ m}^2 = 1\text{ha}$ (hectare), donc $1ha^{1/2} = 100\text{m} = 1\text{hm}$.
2. La dimension de c_i n'est nul part spécifiée par Okubo *et al.*, on la déduit de l'analyse dimensionnelle du système.
3. On considère ici un phénomène de diffusion isotropique (*i.e.* ne favorisant aucune direction). Ainsi, si l'on prend pour origine le point d'où part la diffusion : à l'instant T et pour $R > 0$ quelconque, la valeur de $S_i(X, T)$ est la même en tout point du plan appartenant au cercle centré de rayon R . Ainsi X caractérise l'ensemble des lieux se trouvant à égale distance du point d'origine ; c'est pourquoi il est homogène à une distance.

2.2 Estimation des paramètres

Okubo *et al.*, sur la base d'observations relevées au cours du vingtième siècle, proposent les estimations suivantes :

paramètre	estimation	paramètre	estimation
a_1	0.82	a_2	0.61
b_1^{-1}	10	b_2^{-1}	0.75
D_1	1790	D_2	1790

TABLE 2.2 – Estimations des paramètres par Okubo *et al.*

Faute d'informations disponibles dans la littérature, Okubo *et al.* ne proposent pas d'estimation pour les coefficients c_i mais estiment toutefois que $c_2 > b_1$ et $c_1 < b_2$ (ce qui correspond à $\gamma_2 > 1$ et $\gamma_1 < 1$ dans le système adimensionné (2.4).

Enfin D_2 est considéré égal à $D_1 = 17.9$.

Remarque : il peut paraître étonnant d'observer une telle différence entre les capacités de charge b_1 et b_2 , mais cela s'explique en partie par le fait que l'écureuil gris est plus résistant et plus efficace pour collecter les ressources que l'écureuil roux. Évidemment les valeurs des différents paramètres varient d'un environnement à un autre, ces estimations ont été obtenues en moyennant les résultats de différents relevés dans différentes forêts du Royaume-Uni.

2.3 Interprétation du modèle

On remarque que l'on a deux équations qui sont toutes les deux de la même forme, dite de réaction-diffusion :

$$\frac{\partial S_i}{\partial T} = \underbrace{D_i \nabla_X^2 S_i}_{(a)} + \underbrace{a_i S_i (1 - b_i S_i - c_i S_j)}_{(b)}, \quad (i, j) \in \{(1, 2), (2, 1)\}. \quad (2.2)$$

Le premier membre de (2.2) indique que ce que l'on obtient est la variation (positive ou négative) à l'instant T de la population d'écureuils S_i . Elle est donc positive si la population croît et inversement elle est négative si la population décroît au cours du temps.

Ensuite le second membre de (2.2) est composé de 2 parties :

- la partie (a) qui est appelée la **diffusion** du système : c'est en fait un processus qui provoque une répartition (ou une diffusion), dans l'espace, de la substance considérée. Dans notre cas ce serait en fait le déplacement des écureuils.
- la partie (b) qui est appelée la **réaction** du système (sous la forme dite de Lotka-Volterra) : ceci est un processus dans lequel S_i réagit avec lui-même et avec S_j . C'est-à-dire que les écureuils se reproduisent entre eux mais subissent aussi une diminution due à la compétition avec les autres écureuils.

La partie réaction ayant un certain nombre de paramètres, décortiquons-la en détails :

tout d'abord on rappelle qu'elle est de la forme : $a_i S_i (1 - b_i S_i - c_i S_j)$.

Le terme $a_i S_i$ étant le produit entre le taux de natalité à l'instant T de l'espèce S_i avec le nombre d'écureuils de l'espèce S_i on en déduit aisément que c'est donc le nombre de naissances d'écureuils de S_i à l'instant T. Donc plus le taux de natalité est important et plus la population s'agrandira.

Ensuite le terme $b_i S_i$ est le ratio entre le nombre d'écureuils à l'instant T avec sa capacité maximale. C'est donc un nombre compris entre 0 et 1. Ceci explique que le terme $a_i S_i (1 - b_i S_i)$ tend vers 0 lorsque S_i tend vers $1/b_i$. En effet, il y a un nombre limité de ressources ce qui exclut la possibilité pour les écureuils de se reproduire à l'infini. Il y a donc un nombre maximal d'écureuils qui, s'il est atteint, fera stagner la population à ce nombre.

Enfin le dernier terme met en relation S_i et S_j . En fait, chaque écureuil de l'espèce S_j va faire diminuer la population de S_i par le biais du coefficient c_i . Car celui-ci est en fait un nombre indiquant la proportion d'écureuils S_i menacés par un écureuil S_j . Donc $c_i S_j$ indique la proportion d'écureuils S_i qui vont être menacés par tous les S_j présents à l'instant T. Donc on en déduit logiquement que plus il y a d'écureuils S_j et plus les écureuils S_i seront menacés.

2.4 Adimensionnement

Afin de faciliter l'étude du problème on se propose d'adimensionner le système (2.1).

On définit pour cela les paramètres suivants :

$$\boxed{\begin{aligned} \theta_i &= b_i S_i \quad ; \quad i = 1, 2 \quad ; \quad t = a_1 T \quad ; \quad \alpha = \frac{a_2}{a_1} \quad ; \\ x &= \left(\frac{a_1}{D_1}\right)^{1/2} X \quad ; \quad \gamma_1 = \frac{c_1}{b_2} \quad ; \quad \gamma_2 = \frac{c_2}{b_1} \quad ; \quad \kappa = \frac{D_2}{D_1}. \end{aligned}} \quad (2.3)$$

On vérifie aisément à l'aide de TABLE 2.1 que ces paramètres sont sans dimension.

Le système 2.1 se réécrit alors :

$$\begin{cases} \frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla_x^2 \theta_1 + \theta_1(1 - \theta_1 - \gamma_1 \theta_2), \\ \frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla_x^2 \theta_2 + \alpha \theta_2(1 - \theta_2 - \gamma_2 \theta_1). \end{cases} \quad (2.4)$$

Remarque : on se servira du système (2.1) pour étudier les cas sans diffusion ni compétition puisque c'est alors un système simple à résoudre et qui est directement interprétable grâce aux dimensions.

En revanche, on se servira du système (2.4) pour étudier les autres cas (où on rajoute la compétition puis avec la diffusion), puisque le système peut alors se résoudre plus facilement. C'est là tout l'intérêt d'adimensionner le système : cela permet d'avoir un système avec moins de paramètres et donc plus facile à résoudre.

Chapitre 3

Étude du modèle de A.Okubo

3.1 Cas sans diffusion, sans compétition ni capacité limite de charge

Reprenons le système (2.1) et commençons l'étude de ce modèle par un cas simple où seul le taux natalité rentre en compte. C'est ce qu'avait proposé Malthus au XIXe, au début de la révolution industrielle siècle en Angleterre, pour étudier l'évolution exponentielle de la population d'humains qui tendait à croître plus vite que la production de ressources, qui, elle, a une croissance linéaire [9] .

Voici donc ce que le système devient dans ce cas :

$$\begin{cases} \frac{\partial S_1}{\partial T} = a_1 S_1, \\ \frac{\partial S_2}{\partial T} = a_2 S_2. \end{cases} \quad (3.1)$$

Ce qui se résout trivialement pour obtenir :

$$\begin{cases} S_1 = \delta_1 \exp(a_1 T) \\ S_2 = \delta_2 \exp(a_2 T) \end{cases} \quad (3.2)$$

où δ_1 et δ_2 sont des constantes dépendant de X puisque ce sont les conditions initiales de chacune des deux populations, qui ne sont pas les mêmes suivant l'endroit où l'on se trouve.

On voit sur la figure (3.1) comment se comporteraient les écureuils dans ce cas précis.

Les valeurs de a_1 et a_2 sont celles estimées dans la partie 2.2 à la page 9.

On a également pris une condition initiale identique dans les deux cas : $\delta_1 = \delta_2 = 3$ pour mieux voir la différence entre les deux courbes.

On commence donc avec une population de 3 écureuils gris et 3 écureuils roux par hectare et on voit qu'au bout de 5 ans il y en a respectivement 180 et 60 par hectare.

Les deux populations augmenteraient ainsi exponentiellement jusqu'à l'infini.

On voit très vite que ceci n'est pas possible à cause des ressources disponibles.

On va donc passer à un cas plus réaliste mais toujours sans compétition où on prend en compte les ressources disponibles.

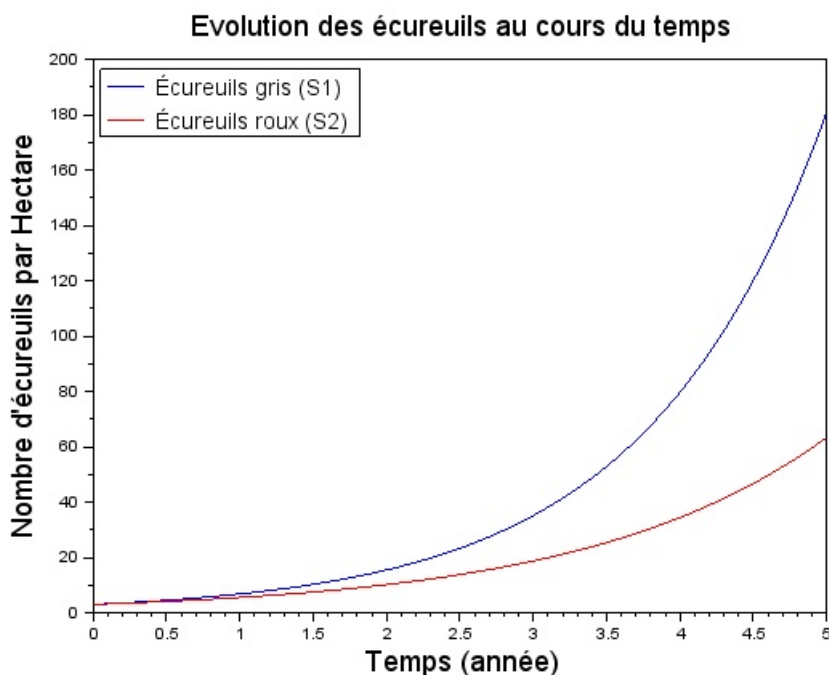


FIGURE 3.1 – Augmentation exponentielle des écureuils

3.2 Cas sans diffusion ni compétition

On reprend le système (3.1) et on rajoute donc l'hypothèse d'une restriction de la croissance due aux ressources limitées. C'est ce qu'avait proposé Verhulst, reprenant les travaux de Malthus, en 1840 [9]. Ce système devient dans ce cas :

$$\begin{cases} \frac{\partial S_1}{\partial T} = a_1 S_1 (1 - b_1 S_1), \\ \frac{\partial S_2}{\partial T} = a_2 S_2 (1 - b_2 S_2). \end{cases} \quad (3.3)$$

Ceci se résout analytiquement très facilement, en remarquant que les deux équations sont des équations dites de Bernoulli.

C'est-à-dire de la forme $S' + P(T)S + Q(T)S^r = 0$ où $P(T) = -a$, $Q(T) = ab$ et $r = 2$. Résolvons donc $S' - aS + abS^2 = 0$.

On pose $U = S^{1-r} = \frac{1}{S}$ et on obtient alors $U' + (1-r)[-aU + ab] = 0$ i.e. $U' + aU = ab$.

La solution homogène est $U_h = \delta \exp(-aT)$ et une solution particulière est $U_p = b$. Donc les solutions sont de la forme $U(T) = \delta \exp(-aT) + b$.

Puis $S(T) = \frac{1}{\delta \exp(-aT) + b}$.

Avec bien sûr une condition initiale $S(0) = \frac{1}{\delta + b} > 0$ i.e. $\delta > -b$.

Autrement dit, la solution du système (3.3) est :

$$\begin{cases} S_1(T) = \frac{1}{\delta_1 \exp(-a_1 T) + b_1}, \\ S_2(T) = \frac{1}{\delta_2 \exp(-a_2 T) + b_2}. \end{cases} \quad (3.4)$$

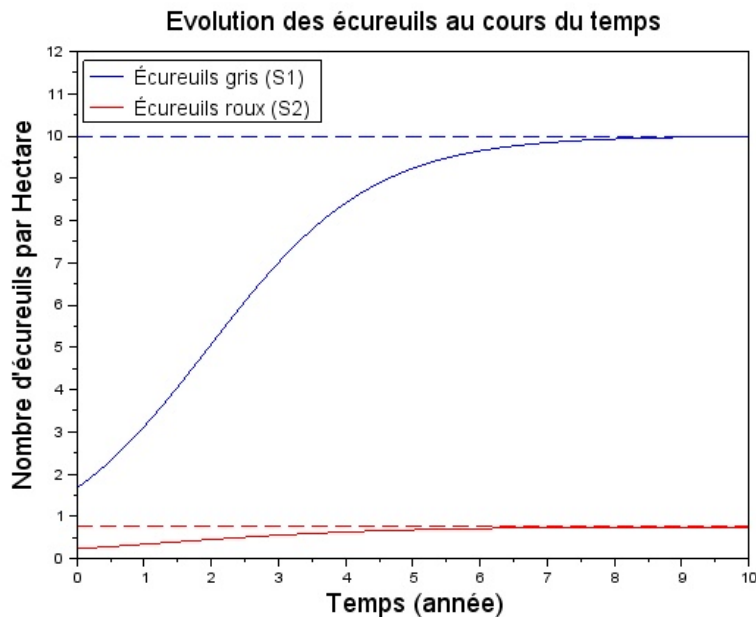


FIGURE 3.2 – Augmentation limitée des écureuils

On voit ainsi sur la figure 3.2 comment se comporteraient les populations d'écureuils s'il y avait une capacité limite de charge. Elles tendraient chacun vers la leur indépendamment.

Les valeurs de a_1 , a_2 , b_1 et b_2 sont celles estimées dans la partie 2.2 à la page 9.

On a pris une condition initiale différente pour chaque espèce de telle manière que la population d'écureuils est inférieure à sa capacité limite au temps $t=0$.

En effet, le cas où la population est supérieure à sa capacité limite est physiquement impossible sinon cela contredirait le principe même de capacité limite.

Bien sûr, en théorie, si une population avait une condition initiale supérieure à sa capacité limite, la population tendrait quand même vers celle-ci mais par le haut.

On va maintenant passer à un cas qui nous intéresse plus, car c'est ce qui se passe dans la réalité. Le cas où il y a une interaction et même une compétition entre les deux espèces d'écureuils.

3.3 Cas sans diffusion, avec compétition

Dans toute cette section on raisonne sur le système adimensionné (2.4) sans la partie diffusion.

Équilibres : on cherche des solutions stationnaires (ou équilibres) au système adimensionné, c'est à dire des solutions indépendantes de t et de x .

Les points $E_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$, $E_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ et $E_3 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$ sont, naturellement, trois solutions stationnaires du système, c'est à dire trois points d'équilibres. En effet ils correspondent respectivement aux cas : *il n'y a ni écureuils gris ni écureuils roux, il n'y a que des écureuils gris et ceux ci ont atteint leur capacité de charge maximale et il n'y a que des écureuils roux et ceux ci ont atteint leur capacité de charge maximale.*

Dans le cas où $\gamma_1\gamma_2 \neq 1$ le système possède un quatrième équilibre :

$$E_4 = \frac{1}{\gamma_1\gamma_2 - 1} \begin{pmatrix} \gamma_1 - 1 \\ \gamma_2 - 1 \end{pmatrix}.$$

En raison de la nature du problème on ne s'intéresse qu'aux solutions à valeurs dans l'espace \mathbb{R}_+^2 (le premier quadrant du plan). Or $E_4 \in \mathbb{R}_+^2$ si et seulement si $\gamma_1, \gamma_2 < 1$ ou $\gamma_1, \gamma_2 > 1$. Dans le cas contraire l'équilibre E_4 n'est pas significatif car au moins une des deux populations serait négative.

Bifurcations : dans ce modèle la stabilité des équilibres est indépendante de a_1 et a_2 (ce qui ne sera pas le cas dans le second modèle). En revanche, elle dépend des paramètres γ_1 et γ_2 , sauf pour l'équilibre E_1 qui est toujours un nœud (ou nœud dégénéré) instable. De plus a_1 et a_2 interviennent parfois dans le type des équilibres (suivant sa valeur l'équilibre E_1 est parfois une étoile instable par exemple) mais n'en modifient jamais la stabilité.

Le tableau ci-dessous donne l'évolution de la nature des trois autres équilibres (dans \mathbb{R}_+^2) en fonction des paramètres γ_1 et γ_2 ; quatre cas de figures se présentent :

	$0 < \gamma_1 < 1$	$\gamma_1 > 1$
$\gamma_2 > 1$	$\bullet E_2$ $\otimes E_3$	$\bullet E_2$ $\bullet E_3$ $\otimes E_4$
$0 < \gamma_2 < 1$	$\otimes E_2$ $\otimes E_3$ $\bullet E_4$	$\otimes E_2$ $\bullet E_3$

\otimes = point selle. \bullet = équilibre stable.

TABLE 3.1 – Nature des équilibres du système en fonction des paramètres γ_i

Le détail des calculs se trouve dans l'annexe B.

Portraits de phase :

1er cas : $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 < 1$. Les figures (3.3) et (3.4) ont été obtenues avec la condition initiale $\begin{pmatrix} \theta_1(0) \\ \theta_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.1 \\ 1 \end{pmatrix}$, $\gamma_1 = 0.5$, $\gamma_2 = 0.5$, $\alpha = 3/2$.

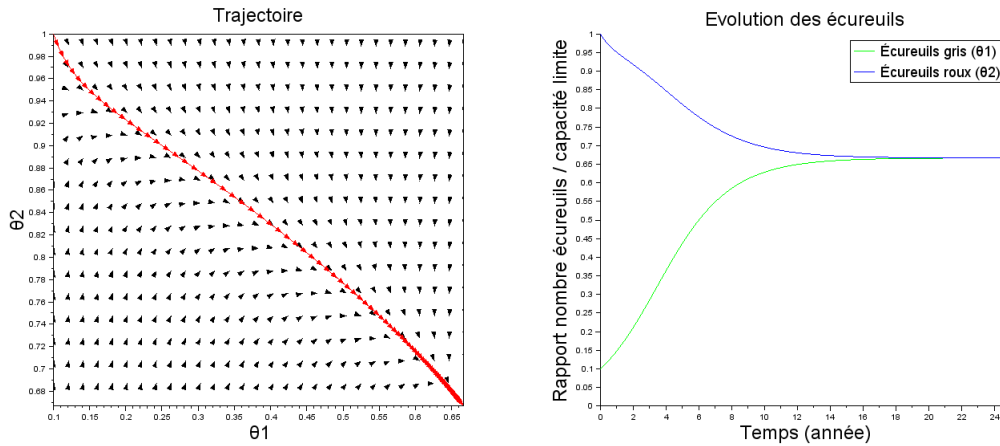


FIGURE 3.3 – Trajectoire possible avec $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 < 1$

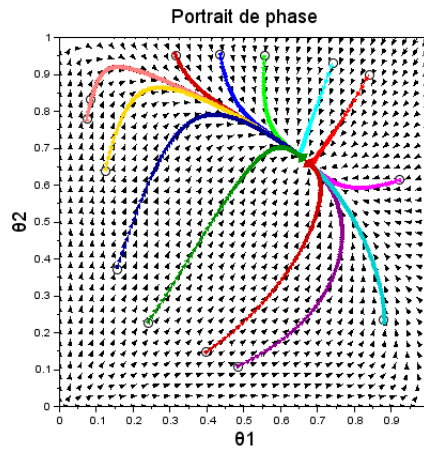


FIGURE 3.4 – Portrait de phase pour $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 < 1$

Remarque : Dans le cas où $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 < 1$ toutes les solutions convergent vers E_4 , c'est-à-dire qu'il y a cohabitation entre les écureuils gris et les écureuils roux. Il s'agit l'un des deux cas où l'on observe un équilibre où les deux espèces cohabitent pour le modèle de Okubo *et al.* Biologiquement ce cas correspondrait à la situation où les capacités de charges seraient élevées et les coefficients de compétitivité seraient faibles. La pérennité d'une espèce ne serait alors plus menacée par l'autre espèce.

2ème cas : $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 > 1$. Les figures (3.5) et (3.6) ont été obtenues avec la condition initiale $\begin{pmatrix} \theta_1(0) \\ \theta_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.1 \\ 1 \end{pmatrix}$, $\gamma_1 = 0.5$, $\gamma_2 = 1.5$, $\alpha = 3/2$.

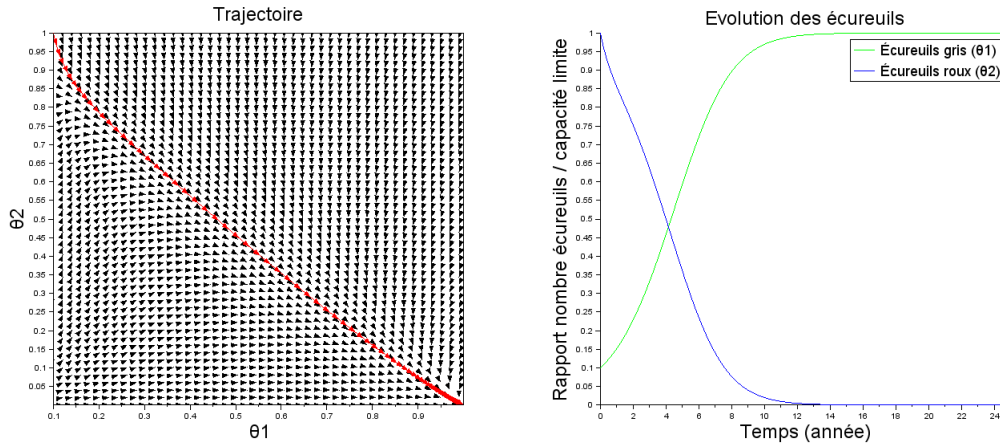


FIGURE 3.5 – Trajectoire possible avec $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 > 1$

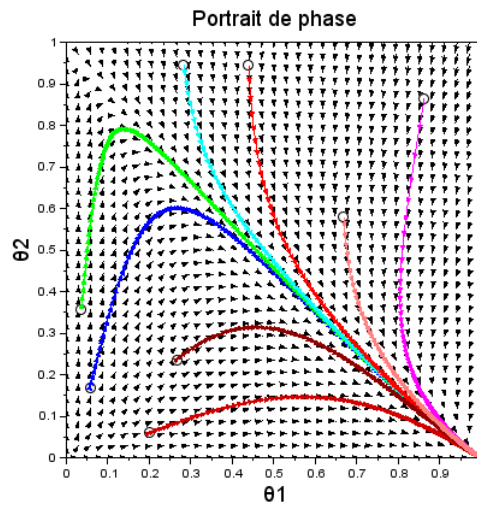


FIGURE 3.6 – Portrait de phase pour $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 > 1$

Remarque : dans la cas où $\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 > 1$ (comme le suggèrent Okubo *et al.*, toutes les solutions (avec θ_1 non nul au temps initial) convergent vers $(1, 0)$, c'est à dire vers la disparition totale de la population d'écureuils roux, les écureuils gris atteignant ainsi leur capacité de charge.

Cela montre, si l'hypothèse de Okubo *et al.* est la bonne, que quelque soit le nombre d'écureuils gris et roux que l'on a au départ, on va se retrouver avec une disparition des roux et une prolifération des gris.

3ème cas : $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 < 1$. Les figures (3.7) et (3.8) ont été obtenues avec la condition initiale $\begin{pmatrix} \theta_1(0) \\ \theta_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0.1 \end{pmatrix}$, $\gamma_1 = 1.5$, $\gamma_2 = 0.5$, $\alpha = 3/2$.

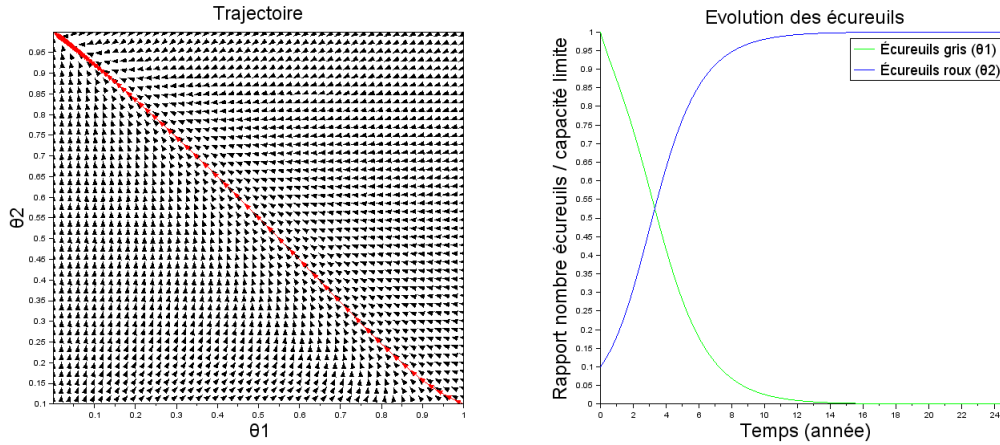


FIGURE 3.7 – Trajectoire avec $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 < 1$

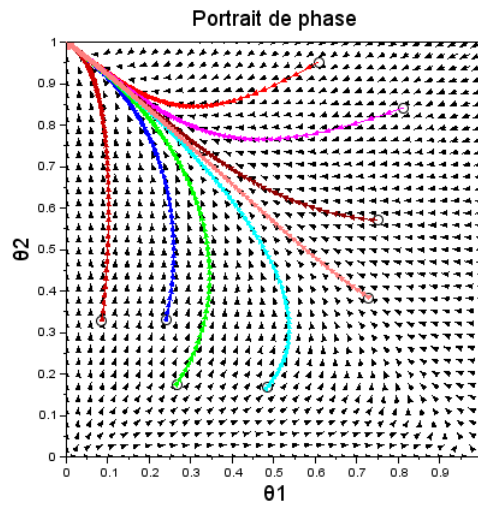


FIGURE 3.8 – Portrait de phase pour $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 < 1$

Remarque : Dans le cas où $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 < 1$, toutes les solutions convergent vers $(0, 1)$, c'est à dire vers la disparition totale de la population d'écureuils gris, les écureuils roux atteignant ainsi leur capacité de charge.

Cela veut dire que si les roux étaient plus forts que les gris (tant au niveau de la compétition que de la reproduction), alors on n'aurait pas de problème pour la survie de la population de roux.

4ème cas : $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 > 1$. Les figures (3.9) et (3.10) ont été obtenues avec la condition initiale $\begin{pmatrix} \theta_1(0) \\ \theta_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.4 \\ 0.6 \end{pmatrix}$, $\gamma_1 = 1.5$, $\gamma_2 = 1.5$, $\alpha = 3/2$.

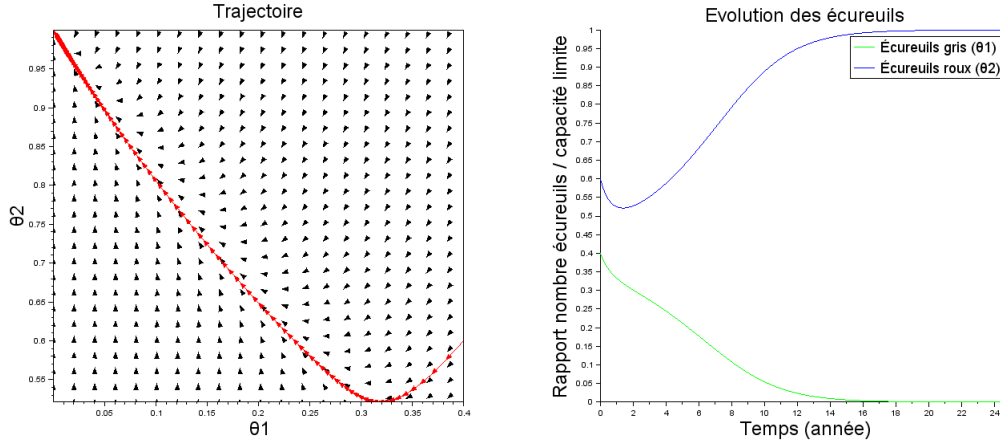


FIGURE 3.9 – Trajectoire avec $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 > 1$

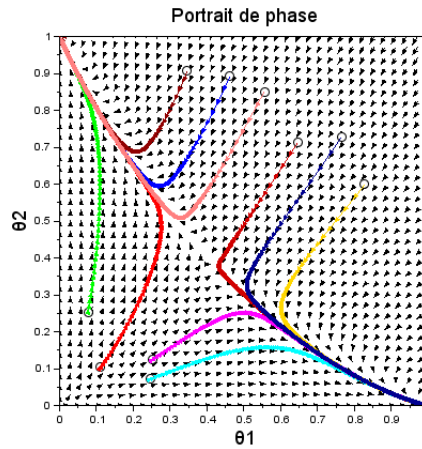


FIGURE 3.10 – Portrait de phase pour $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 > 1$

Remarque : Dans le cas où $\gamma_1 > 1$ et $\gamma_2 > 1$, les solutions convergent soit vers $(1, 0)$ soit vers $(0, 1)$. C'est à dire vers la disparition totale de l'une des espèces et la prolifération de l'autre espèce.

On voit clairement que s'il y a beaucoup plus d'écureuils rouges que de gris alors la solution va converger vers la prolifération des rouges.

Le point d'équilibre E_4 étant un point selle, il y a possibilité de rejoindre ce point, c'est-à-dire qu'il peut y avoir une cohabitation des espèces si la trajectoire suit la séparatrice attractive. Analytiquement, la probabilité que cela arrive serait nulle, mais dans la réalité on peut espérer qu'une telle trajectoire soit possible.

Conclusion : si on ne tient pas compte de la diffusion des écureuils on obtient donc plusieurs cas. On peut en effet obtenir la prolifération d'une espèce et la disparition de l'autre, et on peut même obtenir la cohabitation des deux espèces.

Ces cas dépendent des valeurs de la capacité limite de charge et du coefficient de compétition de chacune des espèces.

En revanche, dans ce modèle, les taux de natalité n'influent pas sur le comportement général des solutions. Nous verrons dans la partie suivante un modèle modifié dont les solutions dépendront aussi de ces coefficients.

Parmi ces quatre cas, seul le quatrième semble refléter la réalité. En effet le premier et le troisième cas contredisent le fait que les écureuils roux disparaissent en présence d'écureuils gris. Le deuxième cas ne semble pas crédible car on voit bien qu'un trop faible nombre d'écureuils gris au départ ne pourrait pas engendrer la disparition des écureuils roux.

Passons maintenant au cas complet mais bien plus compliqué où on rajoute la diffusion.

3.4 Cas avec diffusion

3.4.1 Changement de variable

On ne peut pas trouver les solutions exactes du système (2.4), en revanche on peut trouver des solutions particulières sous la forme d'ondes de propagations*. Afin d'estimer la vitesse minimum de propagation des écureuils gris on recherche des solutions au système (2.4) sous la forme d'ondes de propagations de vitesse constante V progressant dans le sens des x positifs, c'est à dire sous la forme

$$\theta_i = \theta_i(z), \quad i = 1, 2, \quad z = x - Vt, V > 0. \quad (3.5)$$

Ainsi le système (2.4) se réécrit en un système de deux équations différentielles ordinaires :

$$\begin{cases} -V \frac{d\theta_1}{dz} = \frac{d^2\theta_1}{dz^2} \theta_1 + \theta_1(1 - \theta_1 - \gamma_1\theta_2), \\ -V \frac{d\theta_2}{dz} = \kappa \frac{d^2\theta_2}{dz^2} + \alpha\theta_2(1 - \theta_2 - \gamma_2\theta_1). \end{cases} \quad (3.6)$$

3.4.2 Ondes de propagation

Pour connaître la vitesse minimum recherchée, il faudrait en théorie réduire le système (3.6) à un système de quatre équations différentielles d'ordre 1 et étudier le type des équilibres pour ne pas avoir de foyer qui impliquerait des populations négatives. Mais les polynômes caractéristiques étant d'ordre 4, nous ne sommes pas en mesure de déterminer leurs racines. Il va donc falloir faire des hypothèses simplificatrices.

Pour que la solution trouvée corresponde au cas où les écureuils gris envahissent l'espace des écureuils roux on se donne les conditions aux bords suivantes :

$$\theta_1 = 1 \text{ et } \theta_2 = 0 \text{ pour } z = -\infty ; \theta_1 = 0 \text{ et } \theta_2 = 1 \text{ pour } z = +\infty. \quad (3.7)$$

Ce qui signifie qu'on recherche une onde de propagation qui serait une trajectoire de l'équilibre $(0, 1)$ vers l'équilibre $(1, 0)$. Ce scénario peut survenir dans le deuxième et le quatrième cas. Ils sont respectivement monostable* et bistable*. On ne traite ici que le cas monostable ($\gamma_1 < 1$ et $\gamma_2 > 1$) puisqu'on n'est pas capable de résoudre le cas bistable.

Comme Okubo *et al.*, on fait les hypothèses simplificatrices suivantes : $\kappa = \alpha = 1$, $\gamma_1 + \gamma_2 = 2$ et $\theta = \theta_1 + \theta_2 = 1$, cette dernière hypothèse étant bien vérifiée aux bords.

Remarque : certaines de ces hypothèses peuvent paraître très réductrices, il faut garder à l'esprit que ces simplifications peuvent donner des erreurs assez importantes à l'arrivée. Cependant pour résoudre le système nous avons été obligés de les utiliser ; faute de mieux.

On montre alors (voir annexe B.3) que pour qu'une telle onde de propagation existe il faut avoir $V > V_{\min} = 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$. C'est à dire, lorsqu'on se replace dans le cadre original (et non dans le cadre adimensionné) que les écureuils gris doivent progresser à une vitesse $V > 2(1 - \gamma_1)^{1/2}(D_1 a_1)^{1/2} hm.an^{-1} = 2(1 - \gamma_1)^{1/2}(\frac{D_1}{100} a_1)^{1/2} km.an^{-1}$. ($1ha^{1/2} = 1hm$)

3.4.3 Simulations

À l'aide de la fonction pdepe du logiciel Matlab on peut effectuer des simulations numériques des solutions du système (2.4) en tenant compte de la partie diffusion.

Sont présentés ici quatre exemples représentatifs des différentes solutions existantes, construits sur la base du tableau 3.1.

Ces quatre simulations ont été réalisées avec les mêmes valeurs $a_1 = 0.82$, $a_2 = 0.61$ et $\kappa = 1$. Les seuls paramètres que l'on fait varier sont γ_1 et γ_2 .

Pour chacune des simulations, les conditions initiales sont : les écureuils roux sont à leur capacité de charge maximale sur toute la zone étudiée, trois groupes d'écureuils gris sont introduits dans trois zones différentes à l'instant $t = 0$. On applique aux distances $x = 0$ et $x = 150$ les conditions de Neumann homogène pour simuler une frontière naturelle pour les écureuils (falaise, zone déboisées, mer, *etc*).

Notons que les axes t , x et θ_i , $i = 1, 2$ correspondent au système adimensionné. Pour connaître les vraies durées (en année), distances (en hectomètre) et population (en individus) on se ramène aux variables initiales T , X et S_i , $i = 1, 2$ grâce au tableau 2.3.

Premier cas : les écureuils gris et les écureuils roux cohabitent, la figure étant obtenue ici avec $\gamma_1 = 0.8$, $\gamma_2 = 0.9$.

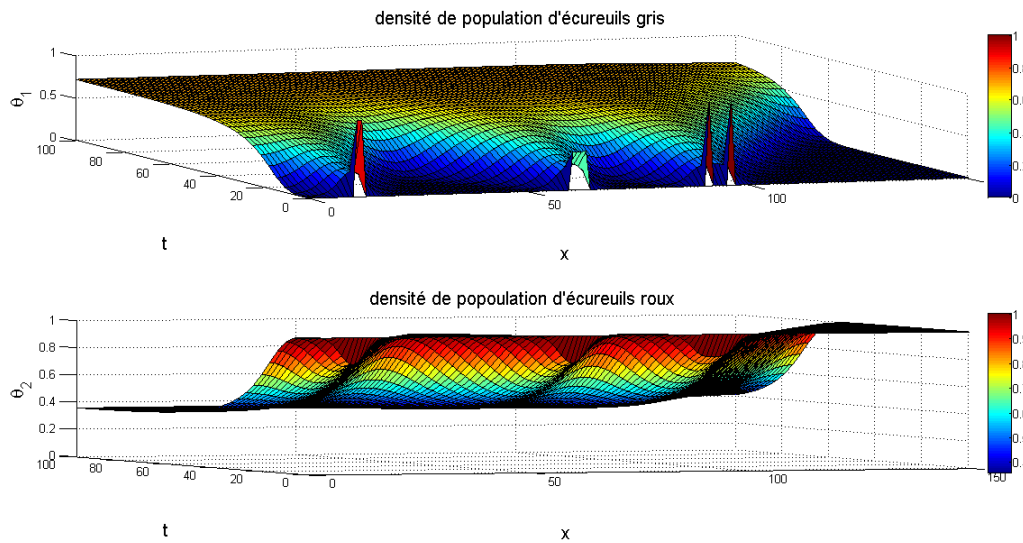


FIGURE 3.11 – Cohabitation des deux espèces

Deuxième cas : les écureuils gris remplacent complètement les écureuils roux, figure obtenue ici avec $\gamma_1 = 0.9$, $\gamma_2 = 1.1$.

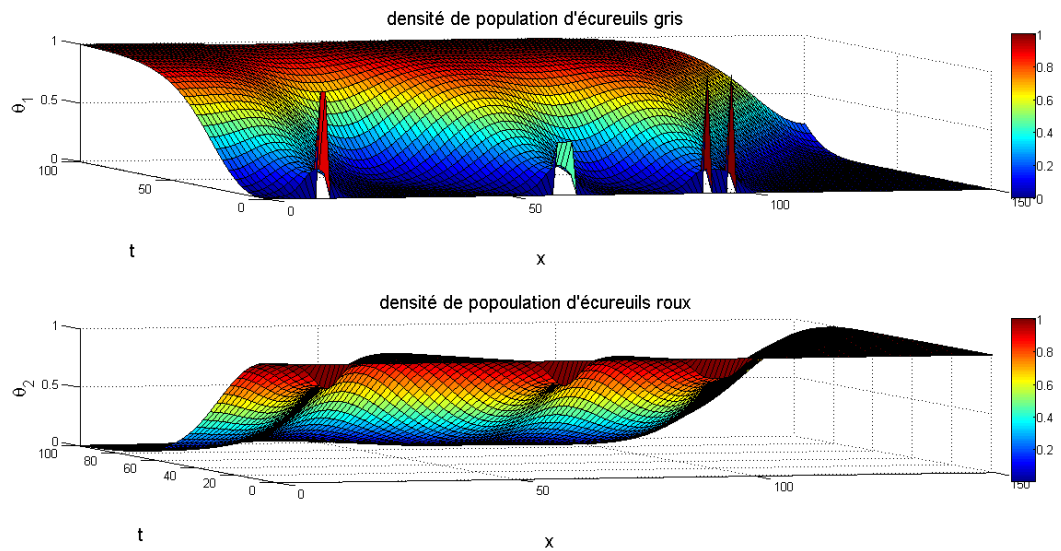


FIGURE 3.12 – Les écureuils roux disparaissent au profit des écureuils gris

Troisième cas : les écureuils gris disparaissent et les roux prolifèrent, figure obtenue ici avec $\gamma_1 = 1.1$, $\gamma_2 = 0.9$.

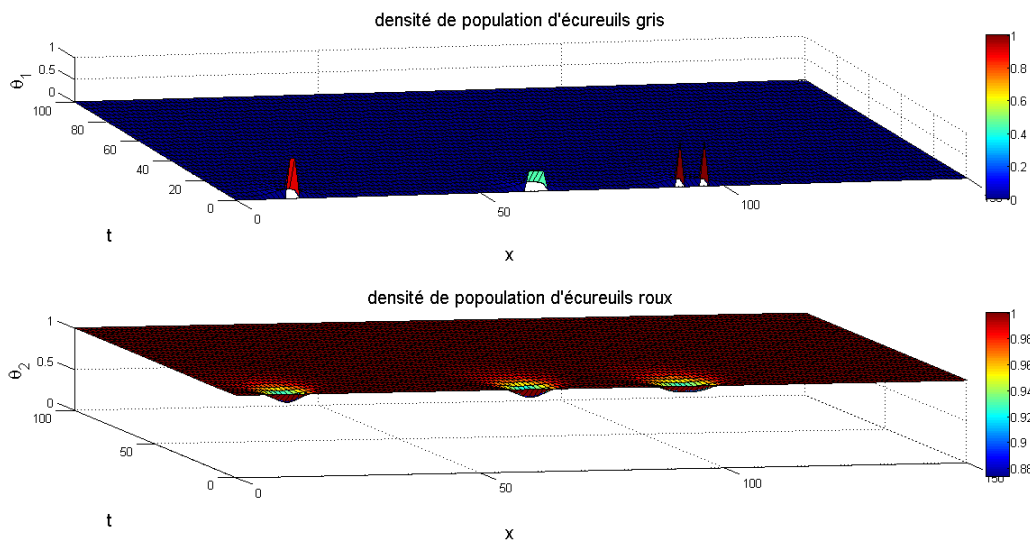


FIGURE 3.13 – Les écureuils gris introduits disparaissent

Quatrième cas : on ajoute ici un quatrième groupe d'écureuils gris, Cf remarque suivante. Selon la condition initiale, l'avenir d'une espèce n'est pas le même, on prend ici $\gamma_1 = 1.05$ et $\gamma_2 = 1.61$.

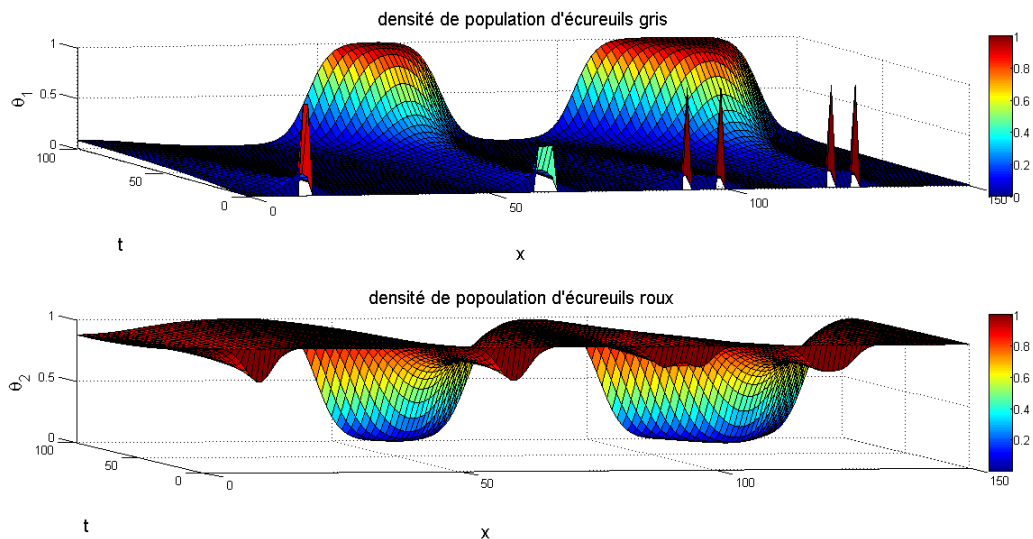


FIGURE 3.14 – Survie d'une espèce ou d'une autre selon la condition initiale.

Remarque : on peut noter qu'un phénomène nouveau survient avec la diffusion : La façon dont est réparti un lot d'écureuils gris de taille fixée au moment $t = 0$ joue un rôle. La figure 3.14 illustre cette remarque.

Premièrement, deux échantillons d'écureuils gris (chacun de 1.8 unité, c'est à dire $1.8b_1^{-1}$ pour le système non adimensionné) ont été répartis respectivement sur les intervalles $[11, 12]$ et $[60, 63]$ et on observe que le premier échantillon s'éteint tandis que le second, qui est plus étalé à $t=0$, survit et se développe.

Et deuxièmement : deux échantillons d'écureuil gris (chacun de 2 unités, c'est à dire $2b_1^{-1}$ pour le système non adimensionné) ont été répartis différemment : le premier de façon disjointe, en $x = 91$ et $x = 98$ (l'échantillon est divisé en deux lots distants de 7 unités) et le second, lui aussi de façon disjointe, en $x = 121$ et $x = 126$ (distants de 5 unités). On observe alors que le premier échantillon s'éteint tandis que le second, dont les lots étaient plus rapprochés, parvient à se regrouper et se développe.

Conclusion : comme on l'a déjà vu, le résultat des simulations 3.11, 3.12 et 3.13 ci dessus ne dépend pas du nombre d'écureuils gris introduits ni du nombre initial d'écureuils roux (dès lors que ceux-ci sont non nuls). Autrement dit les stabilités sont globales. Alors que dans le quatrième cas, il faut un certain nombre d'écureuils gris pour arriver à leur prolifération.

Parmi les quatre cas possibles avec le système de A.Okubo *et al.* ce dernier semble donc être le plus réaliste. Cependant il n'est pas naturel que l'avenir d'une espèce ne dépende pas de son taux de natalité. On va donc modifier légèrement le modèle afin de régler ce problème.

Deuxième partie

Étude d'un nouveau modèle

Chapitre 4

Nouveau modèle proposé

Motivation : ce modèle que nous proposons a été imaginé afin de corriger une possible incohérence dans l'interprétation biologique du modèle d'A.Okubo *et al.*. En effet le terme $c_i S_j$ n'est en relation qu'avec $a_i S_i$, ce qui veut dire que les écureuils S_i déjà présents ne seront pas menacés alors que les nouveaux-nés, c'est à dire ceux venant du terme $a_i S_i$ le seront.

Pour s'en convaincre prenons $a_i = 0$. Alors il n'y a plus de réaction, ils se contentent juste de se diffuser dans la nature. Il semble normal de constater que les écureuils S_i ayant un taux de natalité nul, ne peuvent pas se reproduire. En revanche il ne paraît pas normal qu'ils ne soient plus préoccupés par les écureuils S_j .

Un autre cas pathologique de ce système survient lorsque le terme $(1 - b_i S_i - c_i S_j)$ est négatif. On observe alors que plus l'espèce i connaît de naissances, plus le terme $a_i S_i (1 - b_i S_i - c_i S_j)$ sera négatif et donc plus la croissance (resp. la décroissance) $\frac{\partial S_i}{\partial T}$ sera faible (resp. forte).

4.1 Description du modèle

Le modèle que nous proposons est alors le suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial S_1}{\partial T} = D_1 \nabla_X^2 S_1 + a_1 S_1 (1 - b_1 S_1) - c_1 S_2 S_1, \\ \frac{\partial S_2}{\partial T} = D_2 \nabla_X^2 S_2 + a_2 S_2 (1 - b_2 S_2) - c_2 S_1 S_2. \end{cases} \quad (4.1)$$

On considère les mêmes conditions initiales et aux bords que pour le modèle (2.1) de la première partie.

Les paramètres du modèle sont les mêmes que dans le modèle (2.1) à l'exception des coefficients de compétitivité c_i , $i = 1, 2$ qui, pour un soucis d'homogénéité doivent avoir pour dimension $d^2 t^{-1}$ et seront donc exprimés en $ha.an^{-1}$.

On vérifie alors aisément que les termes d'interaction entre les deux espèces $c_i S_i S_j$, pour $i, j = 1, 2$, $i \neq j$ ne dépendent que des coefficients de compétitivité c_i , $i = 1, 2$ et des effectifs des deux populations et non du taux de natalité. De plus les termes

$a_i S_i(1 - b_i S_i)$, $i = 1, 2$ ne peuvent pas être négatifs car, comme on le verra, $S_i \leq b_i^{-1}$, $i = 1, 2$.

4.2 Adimensionnement

Tout comme pour le premier modèle (2.1), on adimensionne le système (4.1) pour faciliter son analyse qualitative.

Le changement de variable est identique à l'exception des paramètres γ_i remplacés ici par les paramètres δ_i $i = 1, 2$. On pose alors :

$$\boxed{\begin{array}{l} \theta_i = b_i S_i \quad ; \quad i = 1, 2 \quad ; \quad t = a_1 T \quad ; \quad \alpha = \frac{a_2}{a_1} \quad ; \\ x = \left(\frac{a_1}{D_1}\right)^{1/2} X \quad ; \quad \delta_1 = \frac{c_1}{b_2 a_2} = \frac{\gamma_1}{a_2} \quad ; \quad \delta_2 = \frac{c_2}{b_1 a_1} = \frac{\gamma_2}{a_1} \quad ; \quad \kappa = \frac{D_2}{D_1}. \end{array}} \quad (4.2)$$

Après adimensionnement, le système (4.1) se réécrit ainsi :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla_x^2 \theta_1 + \theta_1(1 - \theta_1) - \alpha \delta_1 \theta_1 \theta_2, \\ \frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla_x^2 \theta_2 + \alpha \theta_2(1 - \theta_2) - \delta_2 \theta_1 \theta_2. \end{array} \right. \quad (4.3)$$

Remarque : comme dans le modèle précédent, on se servira du système (4.1) pour étudier les cas sans diffusion ni compétition.

En revanche, on se servira du système (4.3) pour étudier les autres cas (où on rajoute la compétition puis avec la diffusion).

Chapitre 5

Étude du modèle

5.1 Cas sans diffusion ni compétition

Dès lors que les coefficients c_1 et c_2 sont nuls, la situation est exactement la même que pour le modèle (2.1) puisque les deux modèles sont alors identiques.

5.2 Cas sans diffusion, avec compétition

Dans toute cette section on raisonne sur le système adimensionné (4.3) sans la partie diffusion.

Équilibres : exactement comme pour le premier modèle, les points $E_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$,

$E_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ et $E_3 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$ sont trois équilibres.

Dans le cas où $\delta_1\delta_2 \neq 1$ et $\alpha \neq 0$ le système (4.3) possède un quatrième équilibre, il

s'agit du point $E_4 = \frac{1}{\delta_1\delta_2 - 1} \cdot \begin{pmatrix} \alpha\delta_1 - 1 \\ \delta_2 - \alpha \end{pmatrix}$.

En raison de la nature du problème on ne s'intéresse qu'aux solutions à valeurs dans l'espace $(\mathbb{R}^+)^2$ (le premier quadrant du plan). On cherche alors à savoir sous quelles conditions E_4 appartient au premier quadrant et on obtient la conclusion suivante :

$$E_4 \in (\mathbb{R}^+)^2 \Leftrightarrow \begin{cases} \delta_1\delta_2 > 1 \\ \alpha\delta_1 > 1 \\ \delta_2 > \alpha \end{cases} \text{ ou } \begin{cases} \delta_1\delta_2 < 1 \\ \alpha\delta_1 < 1 \\ \delta_2 < \alpha \end{cases} \Leftrightarrow \begin{cases} \gamma_1 > a_1 \\ \gamma_2 > a_2 \end{cases} \text{ ou } \begin{cases} \gamma_1 < a_1 \\ \gamma_2 < a_2 \end{cases}. \quad (5.1)$$

Remarque : dans le premier modèle, les conditions $b_2 > c_1$ et $c_2 > b_1$ empêchent l'existence d'un quatrième équilibre du système dans $(\mathbb{R}^+)^2$. En revanche dans ce nouveau modèle, un équilibre existe sous les conditions nécessaires et suffisantes (5.1) et on verra que cet équilibre assure la possibilité d'une solution convergeant vers E_3 ou E_4 , c'est à dire vers un équilibre où les écureuils roux subsistent.

Bifurcations : dans ce modèle la stabilité des équilibres dépend de tous les paramètres, sauf pour l'équilibre E_1 qui est toujours un nœud (ou nœud dégénéré) instable. Le tableau ci-dessous donne l'évolution de la nature des trois autres équilibres (dans \mathbb{R}_+^2) en fonction des paramètres γ_1 et γ_2 ; quatre cas de figures se présentent :

	$0 < \gamma_1 < a_1$	$\gamma_1 > a_1$
$\gamma_2 > a_2$	$\bullet E_2$ $\otimes E_3$	$\bullet E_2$ $\bullet E_3$ $\otimes E_4$
$0 < \gamma_2 < a_2$	$\otimes E_2$ $\otimes E_3$ $\bullet E_4$	$\otimes E_2$ $\bullet E_3$

\otimes = point selle. \bullet = équilibre stable.

TABLE 5.1 – Nature des équilibres du système en fonction des paramètres γ_i

Le détail des calculs se trouve dans l'annexe C.

Portrait de phase : les portraits de phase sont sensiblement les mêmes que ceux obtenus dans la première partie.

La seule différence, que l'on vient de voir, est que les équilibres peuvent maintenant changer de stabilité selon les valeurs des taux de natalité des deux espèces.

On va montrer alors que lorsque l'on modifie les valeurs de a_1 et de a_2 , mais en fixant les autres paramètres, alors les quatre cas se présenteront à nouveau.

Enfin, E_4 étant un équilibre, si la condition initiale est $\begin{pmatrix} \theta_1(0) \\ \theta_2(0) \end{pmatrix} = E_4$ alors les deux populations resteront constantes et les deux espèces cohabiteront.

Les figures 5.1, 5.2, 5.3 et 5.4 ont été obtenues avec $\gamma_1 = 0.7$, $\gamma_2 = 1.1$, $b_1 = 10$, $b_2 = 0.75$. Sur les figures 5.1 et 5.4, on a représenté le point E_4 par un astérisque rouge.

Remarque : pour $a_1 = 0.8$ et $a_2 = 0.6$ on est dans le cas où $\gamma_2 > a_2$ et $\gamma_1 < a_1$ et donc les solutions convergent vers l'équilibre $(1, 0)$ (figure 5.2).

Puis si on diminue légèrement a_1 ($=0.6$) on passe dans le cas où $\gamma_1 > a_1$ et donc on a un 4ème équilibre E_4 qui est un point selle. Suivant la condition initiale on convergera donc soit vers $(0, 1)$ soit vers $(1, 0)$ (figure 5.4).

Enfin si on augmente a_2 ($=1.2$) on arrive dans le cas où $\gamma_2 < a_2$ et donc les solutions convergeront toutes vers l'équilibre $(0, 1)$ (figure 5.3).

On peut même arriver à la convergence vers E_4 si à partir de la figure 5.2 on augmente a_2 ($=1.2$) (figure 5.1).

Encore une fois, seul le quatrième cas semble refléter la réalité. Passons sans transition au cas complet mais bien plus compliqué où on rajoute la diffusion.

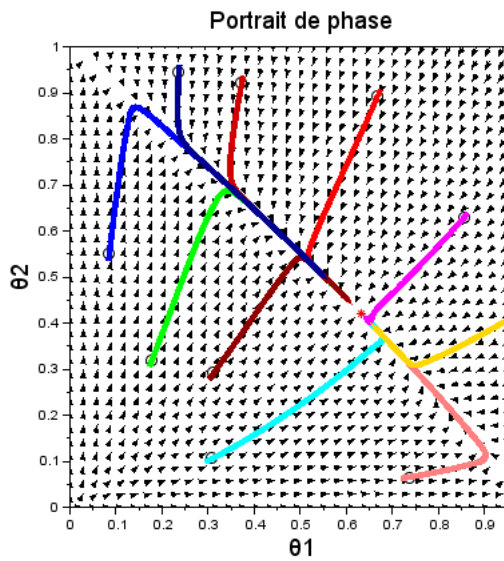


FIGURE 5.1 – $a_1 = 0.8$ et $a_2 = 1.2$

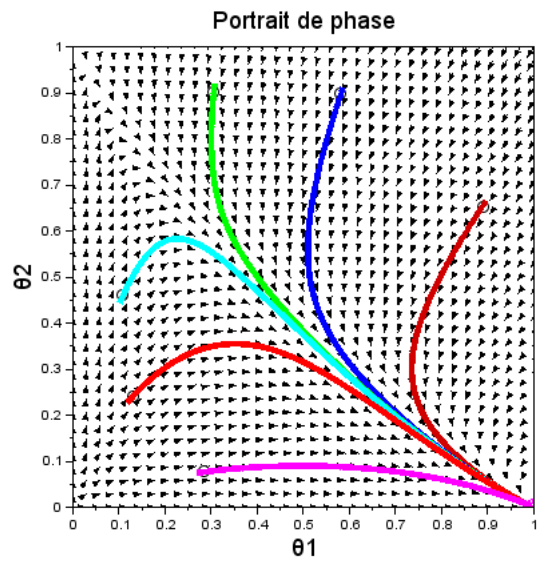


FIGURE 5.2 – $a_1 = 0.8$ et $a_2 = 0.6$

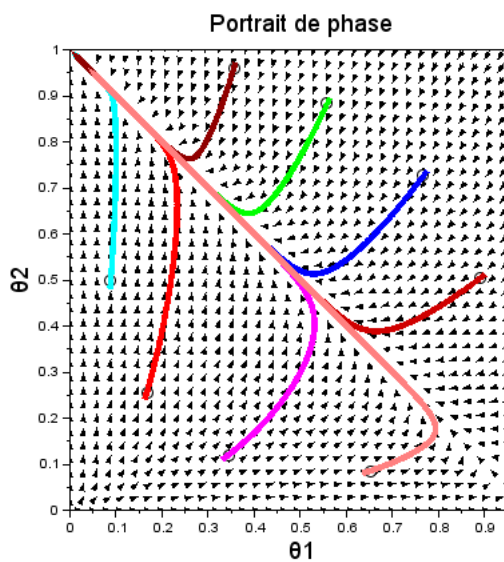


FIGURE 5.3 – $a_1 = 0.6$ et $a_2 = 1.2$

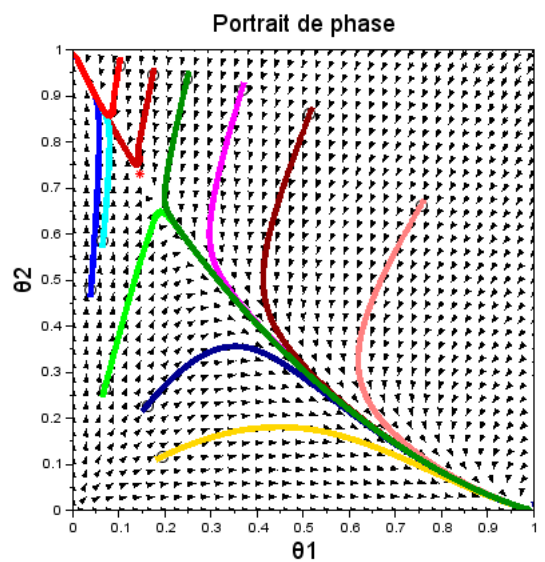


FIGURE 5.4 – $a_1 = 0.6$ et $a_2 = 0.6$

5.3 Cas avec diffusion

5.3.1 Changement de variable

De la même manière qu'avant, on recherche des solutions au système (4.3) sous la forme d'ondes de propagations de vitesse constante V progressant dans le sens des x positifs, c'est à dire sous la forme :

$$\theta_i = \theta_i(z), \quad i = 1, 2, \quad z = x - Vt, \quad V > 0. \quad (5.2)$$

Ainsi le système (4.3) se réécrit en un système de deux équations différentielles ordinaires :

$$\begin{cases} -V \frac{d\theta_1}{dz} = \frac{d^2\theta_1}{dz^2} \theta_1 + \theta_1(1 - \theta_1) - \frac{\gamma_1}{a_1} \theta_1 \theta_2, \\ -V \frac{d\theta_2}{dz} = \kappa \frac{d^2\theta_2}{dz^2} + \alpha \theta_2(1 - \theta_2) - \frac{\gamma_2}{a_1} \theta_1 \theta_2. \end{cases} \quad (5.3)$$

5.3.2 Ondes de propagation

Sous les mêmes hypothèses $\kappa = \alpha = 1$, $\gamma_1 + \gamma_2 = 2$ et $\theta = \theta_1 + \theta_2 = 1$, on pourrait étudier de la même manière le deuxième cas ($\gamma_1 < a_1$ et $\gamma_2 < a_2$) dont le système est alors monostable. On obtiendra alors une onde de propagation de l'équilibre $(0, 1)$ vers l'équilibre $(1, 0)$ à la condition où la vitesse vérifie $V > V_{\min} = 2(1 - \frac{\gamma_1}{a_1})^{1/2}$. C'est à dire, lorsqu'on se replace dans le cadre original, que les écureuils gris doivent progresser à une vitesse $V > 2(1 - \frac{\gamma_1}{a_1})^{1/2} (D_1 a_1)^{1/2} h m . a n^{-1} = 2(1 - \frac{\gamma_1}{a_1})^{1/2} (\frac{D_1}{100} a_1)^{1/2} k m . a n^{-1}$. ($1 h a^{1/2} = 1 h m$)

5.3.3 Simulations

Tout comme pour le premier modèle, on peut modéliser le comportement des solutions du système (4.1) en tenant compte de la partie diffusion. Comme on l'a vu, dans ce modèle la stabilité des équilibres dépend de a_1 et a_2 contrairement au modèle de Okubo *et al.*. Ainsi en les faisant varier on peut, pour deux valeurs de γ_1 et γ_2 fixées, observer différents comportements. Sont présentés ici quatre exemples représentatifs des différents types de solutions existantes, construits sur la base du tableau 5.1.

Ces simulations ont été réalisées avec les mêmes valeurs $\gamma_1 = 0.7$, $\gamma_2 = 1.2$ et $\kappa = 1$. Les seuls paramètre que l'on fait varier sont les taux de natalité a_1 , a_2 .

Pour chacune des simulations, les conditions initiales sont : les écureuils roux sont à leur capacité de charge maximale sur toute la zone étudiée, trois groupes d'écureuils gris sont introduits dans trois zones différentes à l'instant $t = 0$. On applique aux distances $x = 0$ et $x = 150$ les conditions de Neumann homogène pour simuler une frontière naturelle pour les écureuils (falaise, zone déboisées, mer, *etc*).

Premier cas : les écureuils roux et gris se dirigent vers une cohabitation, la figure est obtenue ici avec $a_1 = 0.74$ et $a_2 = 1.22$.

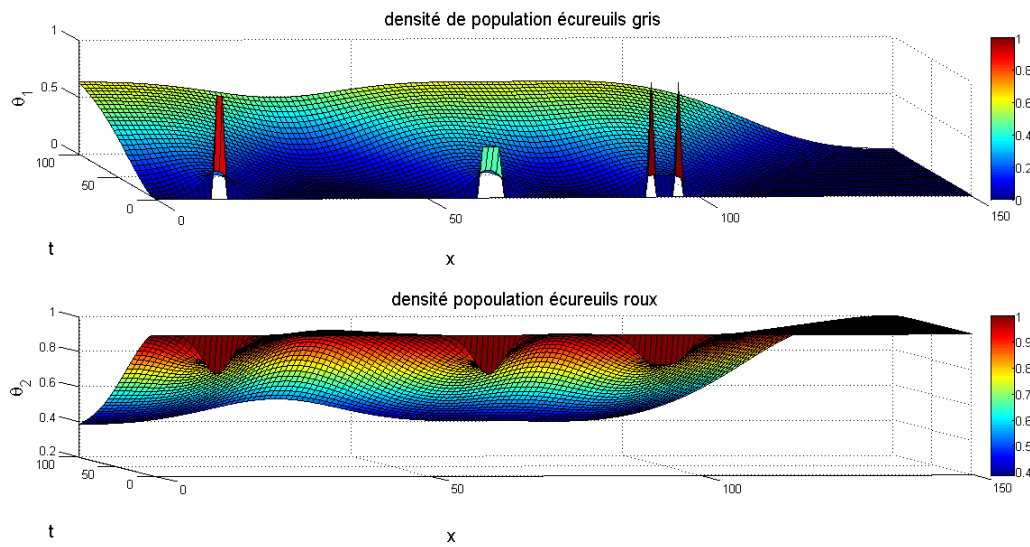


FIGURE 5.5 – Cohabitation des deux espèces

Deuxième cas : les écureuils gris remplacent les écureuils roux, figure obtenue ici avec $a_1 = a_2 = 0.75$.

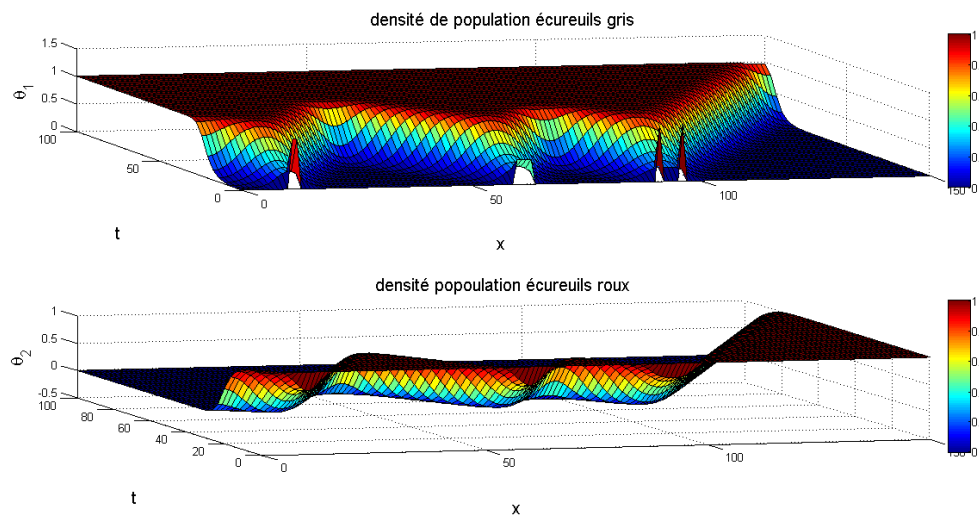


FIGURE 5.6 – Extinction des écureuils roux

Troisième cas : les écureuils gris disparaissent et les écureuils roux retrouvent leur condition initiale, figure obtenue ici avec $a_1 = 0.68$ et $a_2 = 1.22$.

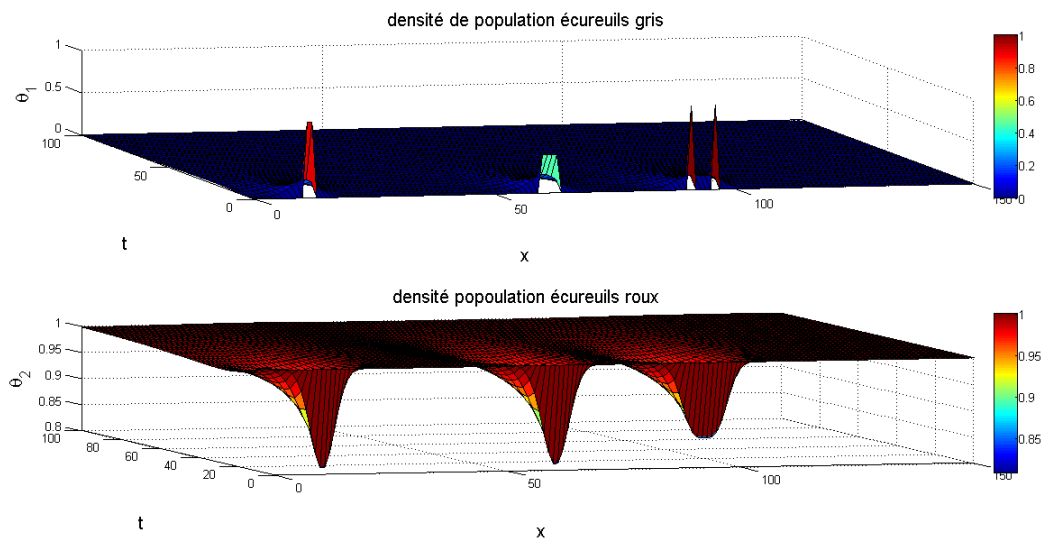


FIGURE 5.7 – Les écureuils gris introduits disparaissent

Quatrième cas : selon la condition initiale, l'avenir d'une espèce n'est pas le même, comme ici avec $a_1 = 0.74$ et $a_2 = 1.22$.

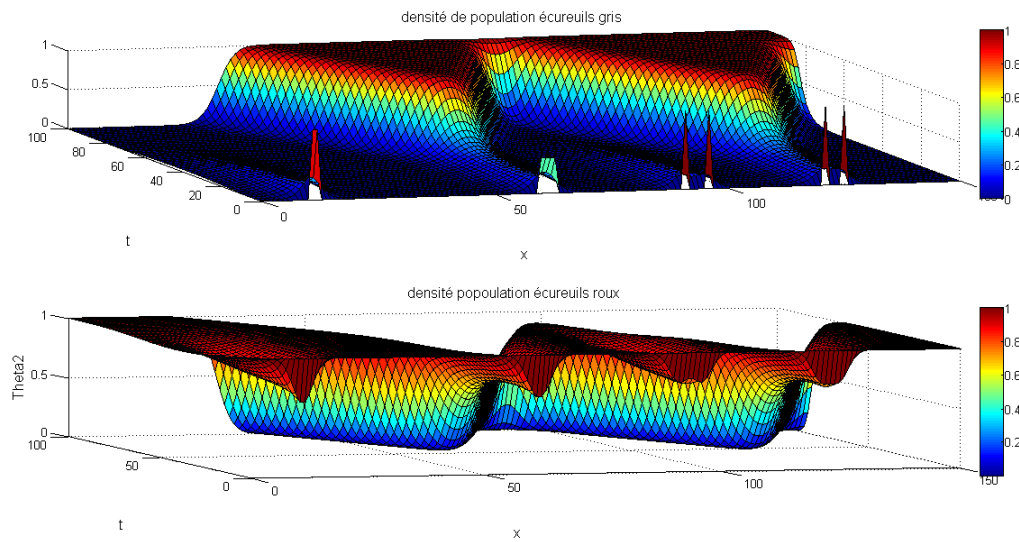


FIGURE 5.8 – Illustration du rôle de la répartition des écureuils

Conclusion : comme précédemment, le résultat des simulations 5.5, 5.6 et 5.7 ci dessus ne dépend pas du nombre d'écureuils gris introduits ni du nombre initial d'écureuils roux (dès lors que ceux-ci sont non nuls). Autrement dit les stabilités sont globales. Alors que dans le quatrième cas, il faut un certain nombre d'écureuils gris pour arriver à leur prolifération.

Parmi les quatre cas possibles avec ce système, ce dernier semble donc être le plus réaliste.

Bilan : dans les deux modèles, les paramètres b_i , c_i , $i = 1, 2$ permettent de modifier le comportement général des solutions. Ceci semble naturel compte tenu de leur significations biologiques. De même, on se doute bien que le taux de natalité d'une espèce contribue à sa pérennité puisque la survie d'une espèce dépend de sa capacité à se reproduire. Or le modèle de Okubo *et al.* ne le reflète pas, c'est pour cela que l'on choisira le second modèle pour les simulations ultérieures.

Nous verrons dans la prochaine partie à quoi correspondrait biologiquement la variation des paramètres, dans quelle mesure et par quel moyen on peut agir sur ceux-là. Mais tout d'abord on va regarder la diffusion en deux dimensions et l'appliquer au cas de l'Angleterre.

5.4 Diffusion en 2 dimensions

5.4.1 Cas simple

On peut simuler en deux dimensions la diffusion des écureuils, qui devient alors un cas réaliste puisque la propagation se fait dans le plan et non sur une droite.

On va utiliser les mêmes paramètres estimés qu'avant pour les a_i , b_i et D_i , $i = 1, 2$ avec la table 2.2. On va aussi prendre les paramètres c_i de telle manière que l'on soit dans le cas avec un point selle, que l'on a jugé le plus réaliste des quatre. On a donc pris $c_1 = 0.6863$ et $c_2 = 24.06$, ce qui fait $\gamma_1 = 0.91$ et $\gamma_2 = 2.406$.

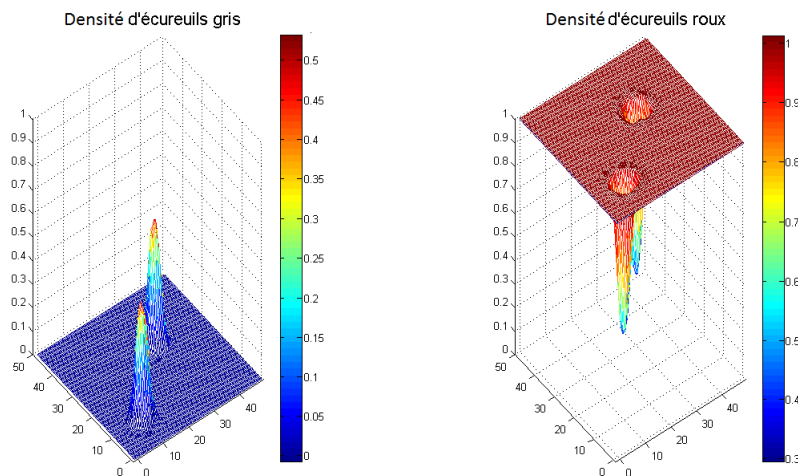


FIGURE 5.9 – Répartition des écureuils dans l'espace à $t=0.5$

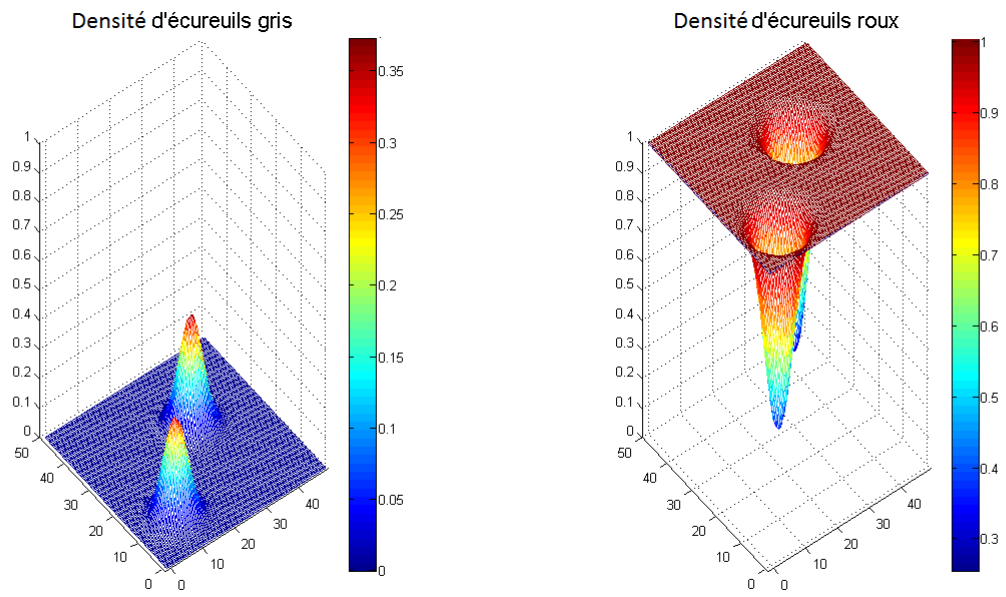


FIGURE 5.10 – Répartition des écureuils dans l'espace à $t=5$

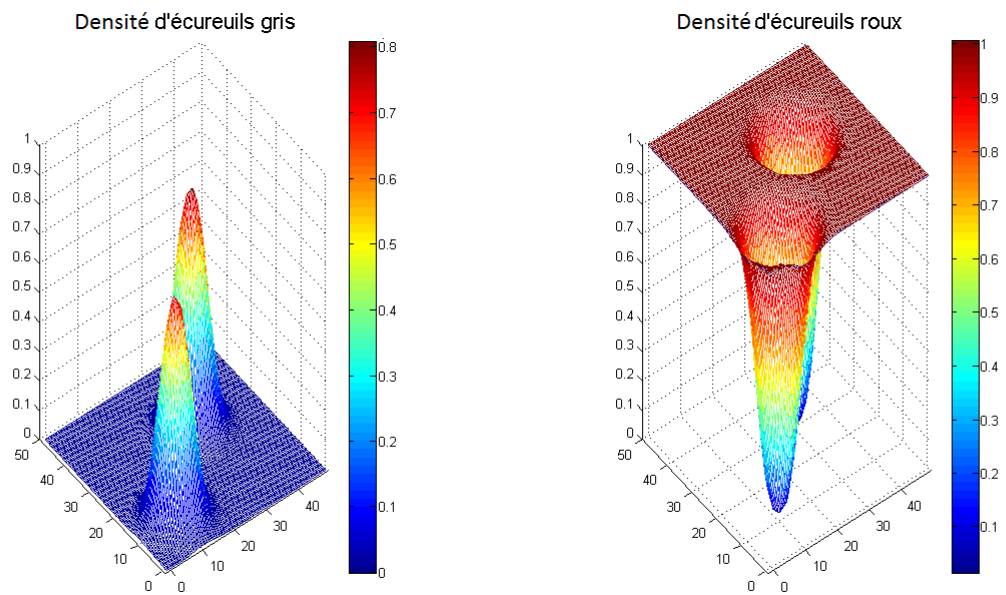


FIGURE 5.11 – Répartition des écureuils dans l'espace à $t=10$

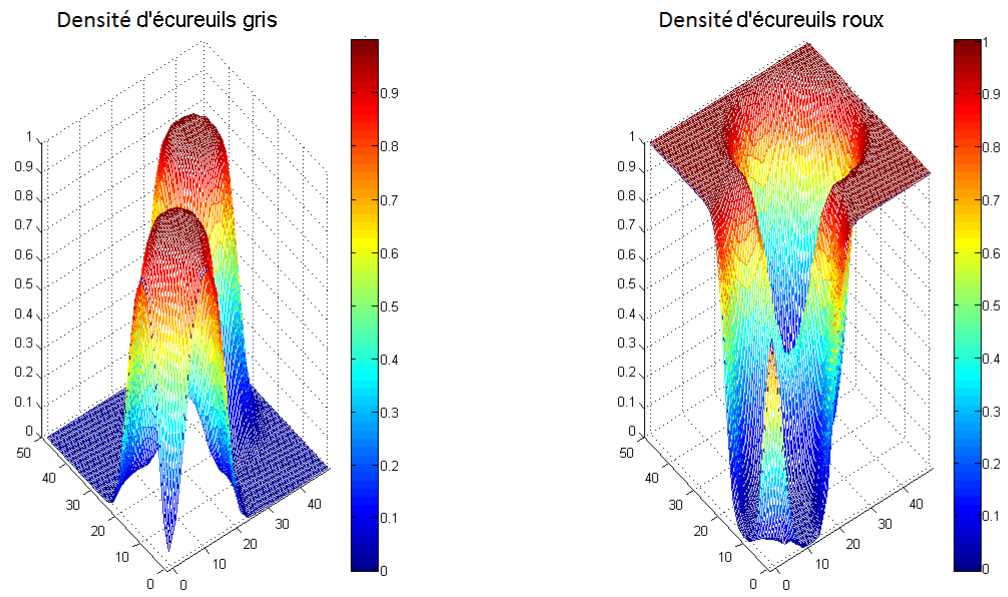


FIGURE 5.12 – Répartition des écureuils dans l'espace à $t=20$

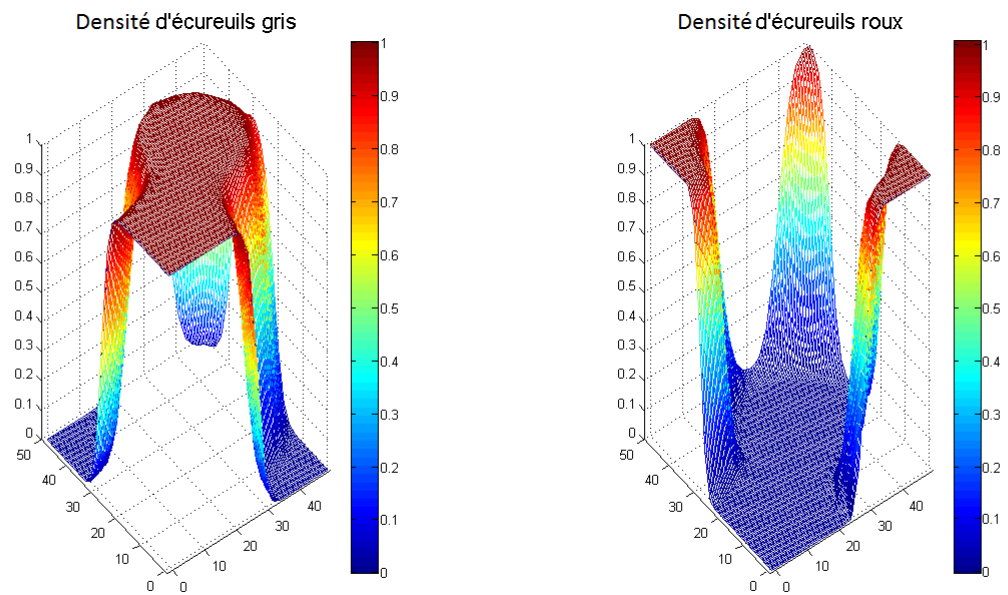


FIGURE 5.13 – Répartition des écureuils dans l'espace à $t=30$

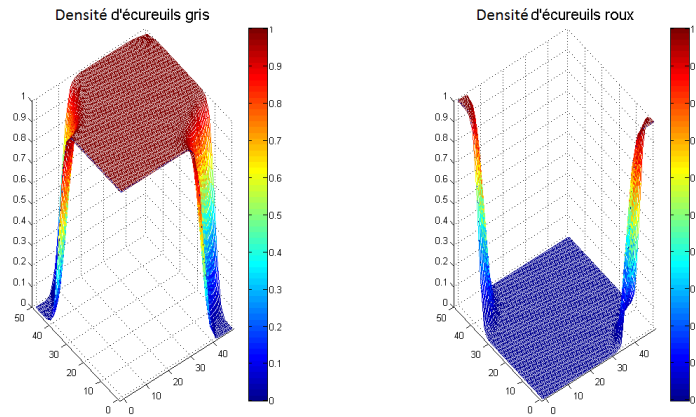


FIGURE 5.14 – Répartition des écureuils dans l'espace à $t=40$

5.4.2 Application à la Grande-Bretagne

On peut appliquer la diffusion à n'importe quel domaine, on va donc regarder ce qui se passe en Grande Bretagne, en faisant une projection en deux dimensions pour mieux voir ce qui se passe.

Encore une fois on garde les paramètres estimés depuis le début et on va choisir les paramètres c_1 et c_2 de façon à coller le plus possible à la réalité en terme de vitesse de propagation. On a donc choisi $c_1 = 0.6525$ et $c_2 = 8$, ce qui fait $\gamma_1 = 0.87$ et $\gamma_2 = 0.8$. Voici ce que l'on obtient en considérant les 3 foyers principaux d'implantations des écureuils gris en Grande Bretagne, tels qu'ils existaient en 1930, autour de Londres et dans les parcs nationaux de Snowdonia et North York Moors.

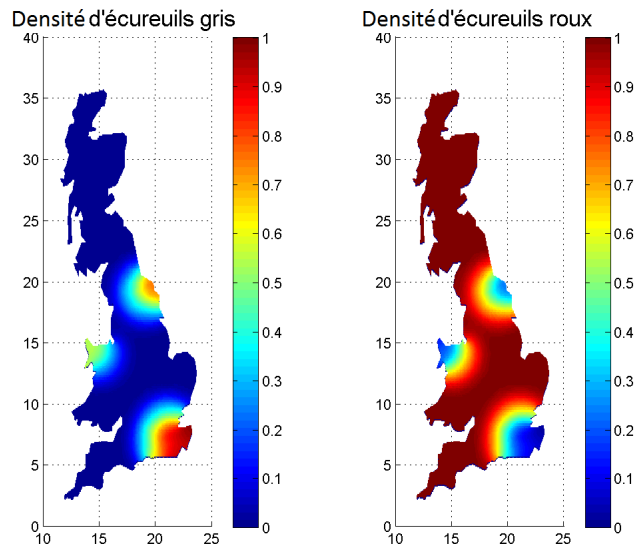


FIGURE 5.15 – Répartition des écureuils au Royaume-Uni en 1930

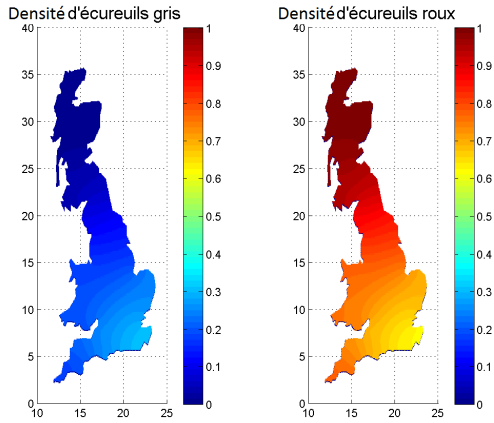


FIGURE 5.16 – Répartition des écureuils au Royaume-Uni en 1950.

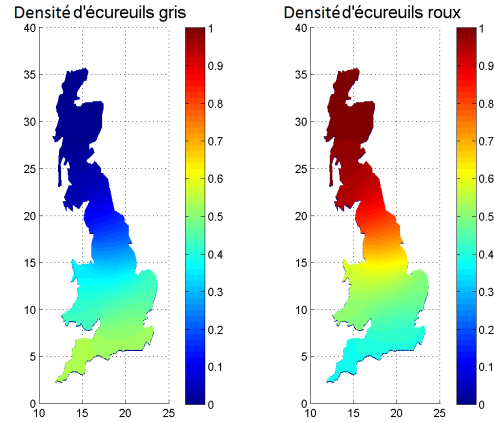


FIGURE 5.17 – Répartition des écureuils au Royaume-Uni en 1970.

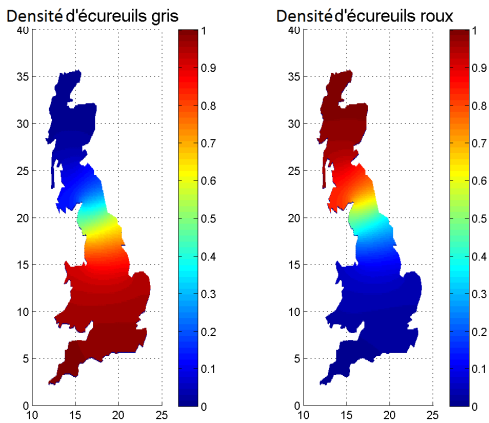


FIGURE 5.18 – Répartition des écureuils au Royaume-Uni en 1990.

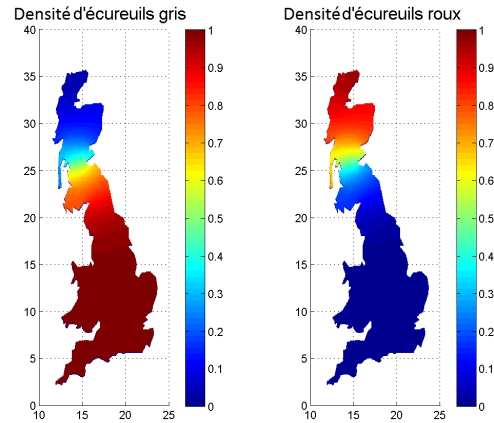


FIGURE 5.19 – Répartition des écureuils au Royaume-Uni en 2014.

On voit donc qu'au fil des années les écureuils gris se sont propagés jusqu'à atteindre le sud de l'Écosse. En supposant que rien n'est fait, et donc que la propagation continue à cette vitesse, on peut prédire ce qui se passera d'ici 2030.

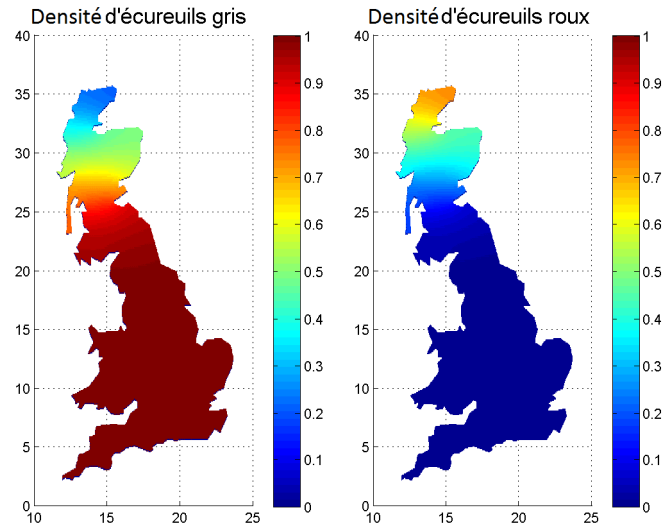


FIGURE 5.20 – Prédiction de la répartition des écureuils au Royaume-Uni en 2030

Ainsi il est fort probable que les écureuils roux disparaissent complètement du Royaume-Uni dans une vingtaine d'années si rien n'est fait pour les en empêcher.

On va donc voir des stratégies qui permettront d'éviter que ceci se produise.

Troisième partie

Lutte contre l'invasion des gris

Chapitre 6

Solutions envisageables

Introduction : on vient de voir quelle serait l'issue des écureuils roux en Angleterre si rien n'était fait pour endiguer cette prolifération des gris. On se servira du modèle (4.1) pour faire nos simulations. On se donne les mêmes valeurs des paramètres que pour la modélisation de l'Angleterre, qui fournissent une propagation proche de ce qu'on a observé depuis 1940. C'est-à-dire que l'on se sert des estimations faites par Okubo *et al.* présentées dans le tableau 2.2 pour les paramètres a_i , b_i , D_i , $i = 1, 2$ et que l'on considère $c_1 = 0.6525$ et $c_2 = 8$.

On va alors proposer différentes solutions possibles pour arrêter l'invasion par les écureuils gris en modifiant certains paramètres puis en expliquer les conséquences biologiques que cela impliquerait.

6.1 Capacité de charge et coefficient de compétition

On pourrait modifier les paramètres c_i , b_i , $i = 1, 2$ puisque ceux-ci déterminent les valeurs des γ_i , $i = 1, 2$ et, comme on l'a vu, les équilibres ainsi que leur stabilité seraient alors modifiés. On pourrait ainsi, théoriquement, arrêter (voire inverser) le processus d'invasion.

Biologiquement, cela correspondrait à modifier des caractéristiques propres à chacune des deux espèces dans leur milieu naturel. Il n'y a donc pas de moyen possible de modifier ces deux propriétés dans la réalité.

On considèrera donc que ces paramètres sont fixés et on va donc chercher des solutions réalisables.

6.2 Taux de natalité

On a vu que, dans le second modèle, les taux de natalité jouaient un rôle dans les stabilités des équilibres. On voit grâce au tableau 5.1 que pour lutter contre l'invasion par les gris on peut augmenter a_2 ou diminuer a_1 . Il semble naturel que cette stratégie puisse arrêter la progression des écureuils gris, cependant ce ne serait pas le cas selon le modèle de Okubo *et al.*.

6.2.1 Natalité des gris

Une solution envisageable est donc de diminuer a_1 (estimée à 0.82), ce qui reviendrait par exemple à stériliser les écureuils gris. On peut montrer alors qu'en diminuant suffisamment ce paramètre on peut inverser la tendance.

Ainsi, voici deux simulations de l'évolution des populations des deux espèces en 2030 et 2060 si aujourd'hui (2014) on diminuait a_1 de 10% ($a_1 = 0.74$) puis de 50% ($a_1 = 0.41$).

Cas 1 : $a_1 = 0.74$

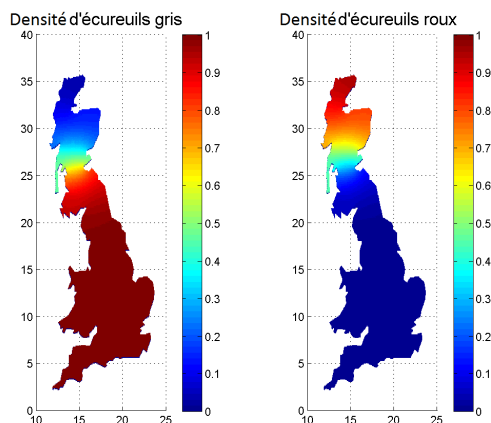


FIGURE 6.1 – Prévision de 2030 si $a_1 = 0.74$ depuis 2014.

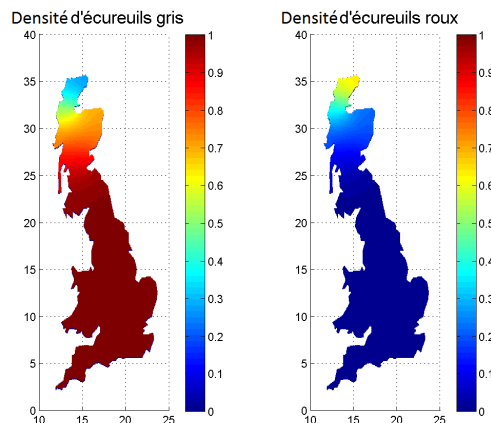


FIGURE 6.2 – Prévision de 2060 si $a_1 = 0.74$ depuis 2014.

On remarque qu'une diminution de a_1 de 10%, si elle était appliquée aujourd'hui puis maintenue, ne permettrait pas d'arrêter l'invasion. Bien que celle-ci serait moins rapide qu'en n'intervenant pas.

Il faudrait donc diminuer plus fortement le taux de natalité des gris pour enrayer cette invasion.

Cas 2 : $a_1 = 0.41$

Sur les deux figures suivantes, on observe qu'une diminution de 50% du taux de natalité des écureuils gris, appliquée en 2014 puis maintenue, suffirait à repousser leur invasion et à les faire disparaître de Grande Bretagne avant 2070.

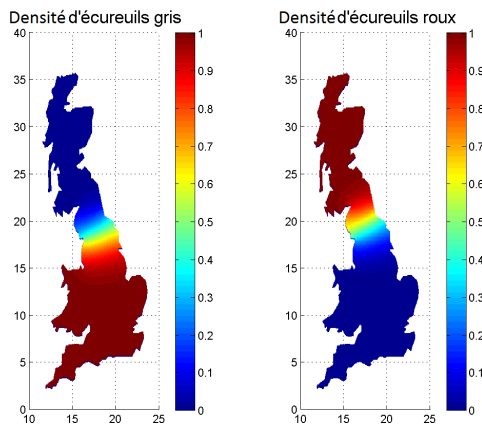


FIGURE 6.3 – Prévision de 2030 si $a_1 = 0.41$ depuis 2014.

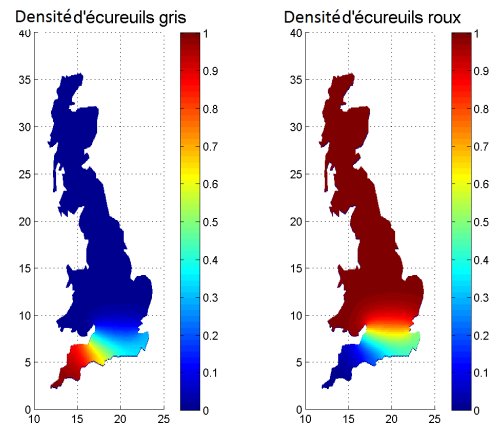


FIGURE 6.4 – Prévision de 2060 si $a_1 = 0.41$ depuis 2014.

Constatations :

1. Il faut ainsi une certaine diminution de a_1 , qui doit être au moins de 25% (environ), pour pouvoir inverser la tendance. Cette diminution doit se faire constamment durant un certain nombre d'années (au moins 60 ans si elle est de 50 %).
2. Cependant, si on avait agi en 1940, une diminution de 10% aurait suffi pour faire disparaître la population d'écureuils gris dès 1950.

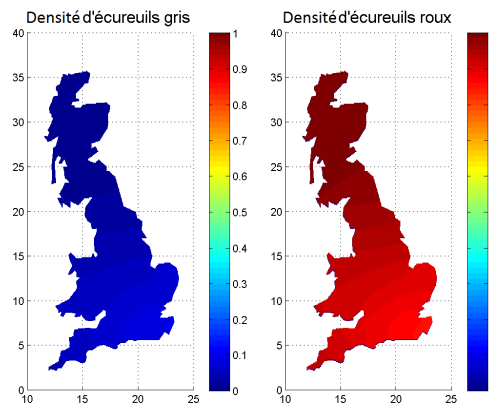


FIGURE 6.5 – Prévision de la répartition des écureuils au Royaume-Uni en 1950 si $a_1 = 0.74$ depuis 1940.

Dans l'état actuel de l'avancement de la propagation des gris, en agissant uniquement sur leur taux de reproduction, il faudrait en fait agir très fortement et constamment sur celui-ci. C'est-à-dire stériliser un grand nombre de spécimens durant une longue période, ce qui serait compliqué. On va donc voir ce qui se passe en agissant aussi sur le taux de reproduction des écureuils rouges.

6.2.2 Natalité des roux

Dans le même ordre d'idée, on peut augmenter a_2 . Ce qui reviendrait par exemple à nourrir les écureuils roux pour favoriser leur reproduction, ou à réintroduire des écureuils roux prélevés dans d'autres pays.

Regardons donc, indépendamment du cas précédent pour l'instant, *i.e.* en ne faisant varier que a_2 , deux simulations de l'évolution des populations des deux espèces en 2030 et 2060 si aujourd'hui on augmentait a_2 de 10 % ($a_2 = 0.67$) puis de 30 % ($a_2 = 0.81$).

Cas 1 : $a_2 = 0.67$

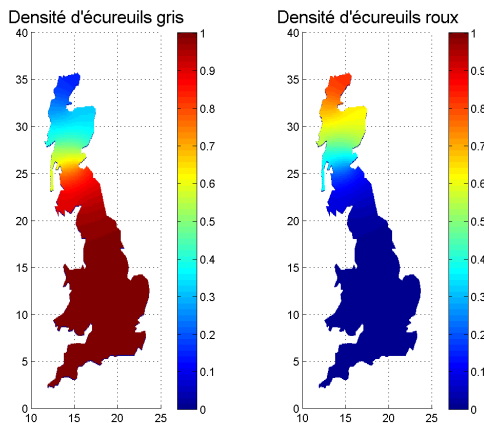


FIGURE 6.6 – Prévision de 2030 si $a_2 = 0.67$ depuis 2014.

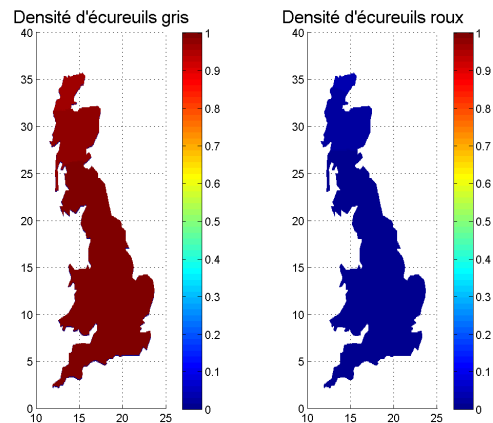


FIGURE 6.7 – Prévision de 2060 si $a_2 = 0.67$ depuis 2014.

On remarque qu'une augmentation de a_2 de 10%, si elle était appliquée aujourd'hui puis maintenue, ne permettrait pas d'arrêter l'invasion. Bien que celle-ci serait moins rapide qu'en n'intervenant pas.

Il faudrait donc augmenter encore plus le taux de natalité des roux.

Cas 2 : $a_2 = 0.81$

Sur les deux figures suivantes, on observe qu'une amélioration de 30% du taux de natalité des écureuils roux, appliquée en 2014 puis maintenue, suffirait à repousser l'invasion.

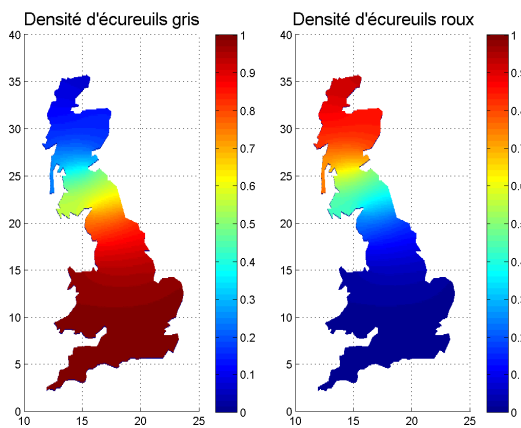


FIGURE 6.8 – Prédiction de 2030 si $a_2 = 0.81$ depuis 2014.

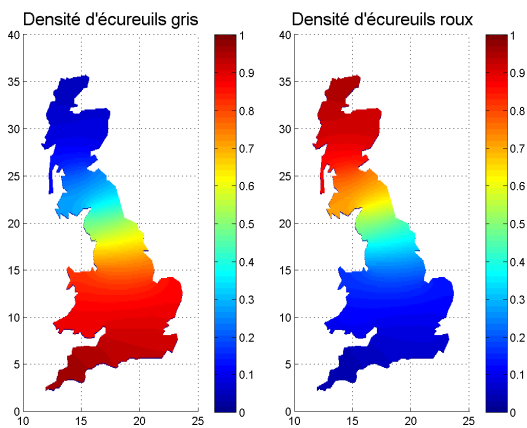


FIGURE 6.9 – Prédiction de 2060 si $a_2 = 0.81$ depuis 2014.

Constatations :

1. Il faut ainsi une certaine augmentation de a_2 , qui doit être au moins de 30% (environ), pour pouvoir inverser la tendance. Cette augmentation doit se faire constamment durant un certain nombre d'années (au moins 100 ans si elle est de 30 %).
2. L'action sur le taux de natalité des roux est moins efficace que celle sur les gris.
3. Cependant, si on avait agi en 1940, une diminution de 10% aurait suffi pour faire disparaître la population d'écureuils gris dès 1960.

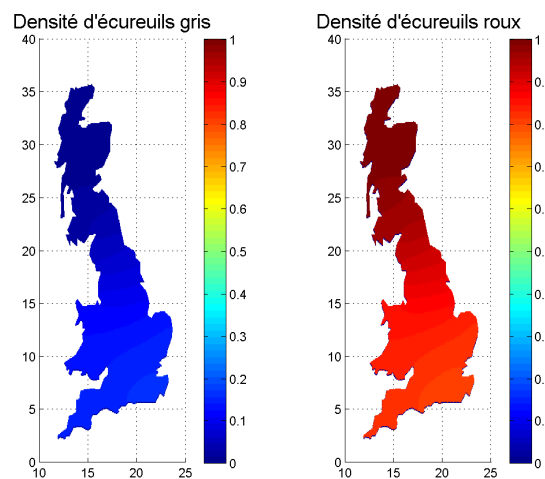


FIGURE 6.10 – Prédiction de la répartition des écureuils au Royaume-Uni en 1960 si $a_2 = 0.67$ depuis 1940.

On s'aperçoit donc que si on voulait agir uniquement sur le taux de natalité des écureuils roux, il faudrait en fait agir très fortement et constamment sur celui-ci. C'est-à-dire réintroduire en permanence des écureuils roux ou bien les aider pour qu'ils augmentent leur taux de reproduction. Ceci paraît encore une fois bien compliqué.

On va donc voir ce qui se passe si on agissait simultanément sur les gris et sur les roux.

6.2.3 Les deux simultanément

On a vu que si on ne voulait agir que sur le paramètre a_1 ou que sur a_2 , on serait heurté à une impossibilité due à l'irréalisme des conditions demandées.

On peut donc se demander s'il serait possible d'agir simultanément sur les deux.

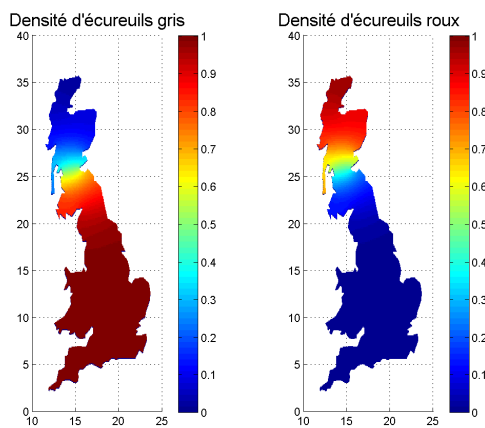


FIGURE 6.11 – Prédiction de 2030 si $a_1 = 0.74$ et $a_2 = 0.67$ depuis 2014.

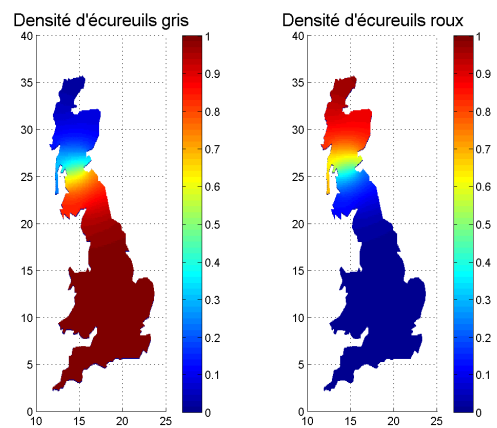


FIGURE 6.12 – Prédiction de 2060 si $a_1 = 0.74$ et $a_2 = 0.67$ depuis 2014.

On observe que même avec une diminution de a_1 de 10 % et une augmentation de a_2 de 10 %, si elles étaient appliquées aujourd'hui puis maintenant en continue au cours du temps, permettrait seulement de ralentir la propagation des écureuils gris.

Conclusion : si on voulait agir uniquement sur le taux de natalité des écureuils en stérilisant d'une part les gris et en réintroduisant des roux d'autre part ou en les aidant à se reproduire, il faudrait le faire à un rythme très soutenu et sur une longue durée. On peut évidemment agir sur les deux paramètres simultanément pour répartir les efforts sur différentes tâches.

On peut également mettre en place un système de chasse et de pièges, c'est ce que des associations font aujourd'hui en Grande Bretagne. Le système (4.1) ne permet pas de prendre en compte ce type de stratégie, mais en le modifiant légèrement on peut alors intégrer ce facteur.

6.3 Chasse

On pourrait ajouter un terme h dans le modèle (4.1) pour le transformer en un nouveau système :

$$\begin{cases} \frac{\partial S_1}{\partial T} = D_1 \nabla_X^2 S_1 + a_1 S_1 (1 - b_1 S_1) - c_1 S_2 S_1 - h S_1, \\ \frac{\partial S_2}{\partial T} = D_2 \nabla_X^2 S_2 + a_2 S_2 (1 - b_2 S_2) - c_2 S_1 S_2. \end{cases} \quad (6.1)$$

Le paramètre h serait donc un paramètre de chasse puisqu'il permettrait de réduire la variation de la population d'écureuils gris. Il serait de la même dimension que a_1 (an^{-1}) ce qui veut dire que ce serait en fait la proportion d'écureuils gris tués suivant le nombre présents à un instant et à un endroit donnés. Biologiquement cela correspondrait donc à les tuer purement et simplement avec des armes à feu, en posant des pièges, ou en les empoisonnant tout en veillant à ne pas blesser les écureuils roux.

Puis pour pouvoir l'adimensionner on effectue les mêmes changement de variables que dans le système (4.2) et on pose aussi $\beta = \frac{h}{a_1}$. Ainsi le système devient donc :

$$\begin{cases} \frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla_x^2 \theta_1 + \theta_1 (1 - \beta - \theta_1) - \alpha \delta_1 \theta_1 \theta_2, \\ \frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla_x^2 \theta_2 + \alpha \theta_2 (1 - \theta_2) - \delta_2 \theta_1 \theta_2. \end{cases} \quad (6.2)$$

Regardons donc ce que donnerait l'évolution des deux populations si, à partir de 2014, on fixait $h = 0.1$.

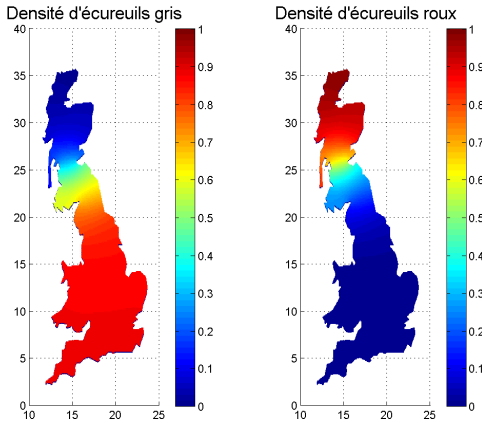


FIGURE 6.13 – Prévission de 2030 si $h = 0.1$ depuis 2014.

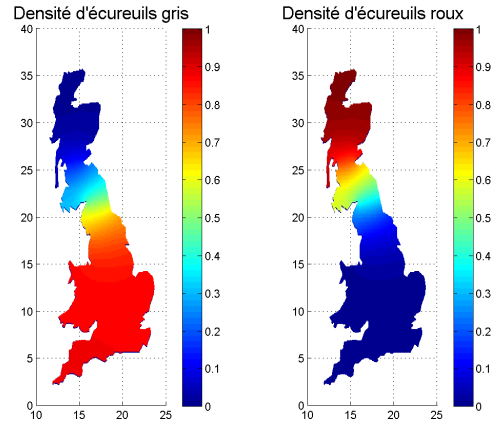


FIGURE 6.14 – Prévission de 2060 si $h = 0.1$ depuis 2014.

Ainsi on observe que si on tuait 10 % des écureuils gris présents, on pourrait inverser légèrement la tendance.

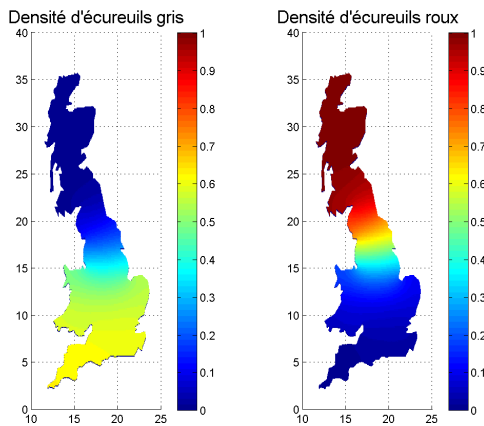


FIGURE 6.15 – Prédiction de 2030 si $h = 0.3$ depuis 2014.

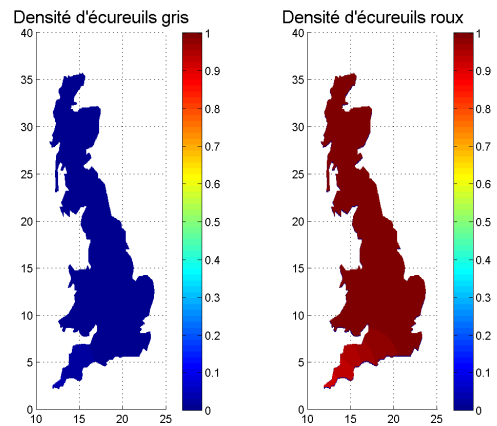


FIGURE 6.16 – Prédiction de 2050 si $h = 0.3$ depuis 2014.

Regardons maintenant ce qui se passerait si on fixait $h = 0.3$.

On remarque donc que si on tuait 30 % des écureuils gris, on pourrait arriver en moins de 40 ans à la disparition de ceux-ci.

Conclusion : la chasse semble donc un moyen efficace pour lutter contre la prolifération des écureuils gris. Il faudrait cependant en tuer un certain nombre et durant un certain temps pour arriver à l'éradication des écureuils gris. Ainsi, combiné à d'autres méthodes, celle-ci pourrait être très efficace.

6.4 Autres moyens

Il serait possible aussi mathématiquement de faire varier les paramètres de diffusion D_1 et D_2 de manière à empêcher les écureuils gris de se propager trop vite. Si les écureuils gris n'étaient présents que dans de petites zones, une stratégie envisageable pourrait être de chercher à limiter leur diffusion pour les confiner et les éliminer plus facilement. Mais ce n'est pas le cas en Grande Bretagne puisqu'ils occupent la majorité du territoire.

Il a également été observé que la présence de marte des pins semble ralentir la progression des écureuils gris et favoriser ainsi la résistance des écureuils roux puisque ces dernières mangent les écureuils gris mais ne s'attaque que rarement aux écureuils roux.[1]

elle semble favoriser l'écureuil roux qui est dans ce pays en voie de disparition, tout en limitant fortement les pullulations de l'écureuil gris, exotique et invasif, qui est l'une des causes de régression de l'écureuil roux.

6.5 Solution proposée

On a donc vu plusieurs moyens d'arrêter cette prolifération des gris. En utilisant toutes ces méthodes, c'est-à-dire en stérilisant les écureuils gris, en réintroduisant des roux ou en leur apportant une alimentation complémentaire et en chassant les gris on pourrait espérer arrêter cette prolifération.

Regardons par exemple ce qui se passerait si on diminuait a_1 de 10 %, augmentait a_2 de 20 % et si on tuait 20 % des écureuils gris.

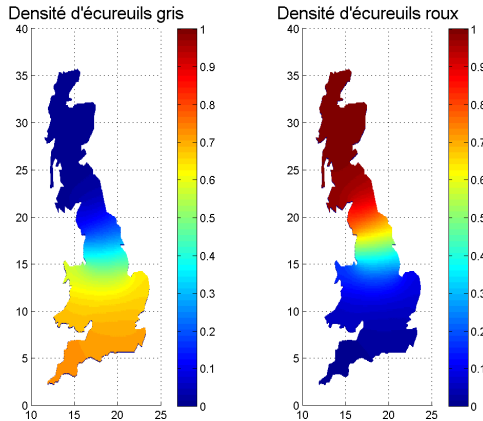


FIGURE 6.17 – Prévision de 2030 si $a_1 = 0.74$, $a_2 = 0.67$ et $h = 0.2$ depuis 2014.

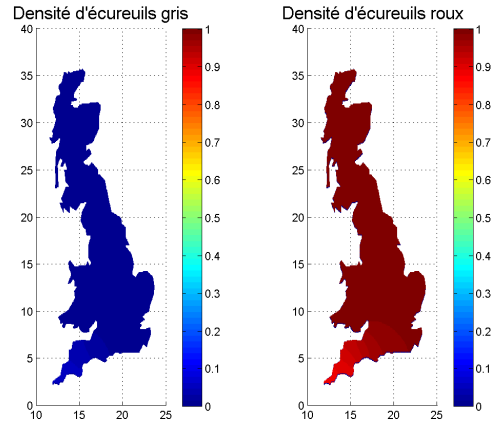


FIGURE 6.18 – Prévision de 2050 si $a_1 = 0.74$, $a_2 = 0.67$ et $h = 0.2$ depuis 2014.

On remarque donc que ces trois solutions combinées permettraient d'inverser le phénomène d'invasion des écureuils gris et même de les faire disparaître d'ici 35 ans.

6.6 Conclusion

Il n'est donc pas trop tard pour agir. On peut encore résoudre le problème si les autorités utilisent les moyens disponibles (stérilisation, réintroduction et défense des écureuils roux, chasse à l'écureuil gris, etc.).

On a montré que si l'on s'y prend tôt, l'invasion est moins difficile à arrêter. En Grande-Bretagne, le phénomène est déjà bien établi, mais on peut encore inverser la tendance comme on vient de le voir.

Si l'on veut préserver l'écureuil roux d'Europe et prévenir les dégâts provoqués par l'écureuil gris sur les arbres il faut donc agir très rapidement là où l'écureuil gris a été introduit plus récemment et où sa diffusion n'est pas encore trop étendue, comme dans le Piémont italien.

Le modèle est bien sûr théorique et encore plein de défauts, il souffre d'un manque de précision dû aux manques de données sur le sujet et au manque de nuances dans la modélisation de la Grande Bretagne. La nature est aussi bien plus complexe qu'un simple modèle mathématique, il faut donc être critique quant aux résultats obtenus.

Annexe A

Glossaire

Phloème : tissu conducteur de la sève élaborée qui est une solution riche en glucides tels que le saccharose chez les plantes vasculaires.

Onde progressive [7] : on appelle ici onde progressive une onde qui, au cours du temps, progresse dans l'espace avec une vitesse constante et en conservant sa forme initiale. Si une solution $u(t,x)$ est une onde progressive de vitesse c , on pourra écrire $u(t,x)=\tilde{u}(x-ct)=\tilde{u}(z)$. Il s'agit donc de la translation à vitesse constante d'un profil u qu'on appellera **front d'onde**.

Taux net de reproduction : nombre moyen de d'individus mis au monde par une femelle au cours d'une année, cette dernière étant soumise aux conditions de natalité et de mortalité observées.

Capacité de charge : ici, densité de population maximale d'une même espèce d'écureuil qu'un hectare de forêt peut supporter.

Coefficient de compétitivité : il représente la capacité d'une espèce à nuire à l'autre espèce (affrontements, pillages, répartitions des ressources,...).

Système monostable : un système est dit monostable s'il admet un unique équilibre stable (u_{1-}, u_{2-}) et un unique équilibre instable (u_{1+}, u_{2+}) . Dans ce cas un théorème nous assure que $\exists c_0$ une vitesse minimale telle que $\forall c \geq c_0$, il existe un unique front monotone U de vitesse c tel que $U_i(z) \xrightarrow{z \rightarrow \pm\infty} u_{i\pm}, i = 1, 2$.

Système bistable : un système est dit bistable s'il admet au moins deux équilibres stables (u_{1-}, u_{2-}) et (u_{1+}, u_{2+}) , puis un unique équilibre instable entre les deux. Dans ce cas un théorème nous assure que $\exists!$ c vitesse et il existe un unique front monotone U de vitesse c tel que $U_i(z) \xrightarrow{z \rightarrow \pm\infty} u_{i\pm}, i = 1, 2$.

Annexe B

Analyse du modèle de Okubo

B.1 Détermination des équilibres

B.2 Nature et type des équilibres

Le système adimensionné (2.4) étant non linéaire, on commence par calculer la matrice jacobienne associée au système :

$$J_F(\theta_1, \theta_2) = \begin{pmatrix} 1 - 2\theta_1 - \gamma_1\theta_2 & -\gamma_1\theta_1 \\ -\alpha\gamma_2\theta_2 & \alpha(1 - 2\theta_2 - \gamma_2\theta_1) \end{pmatrix}.$$

On l'évalue alors en chacun des équilibres (a, b) pour obtenir un système linéaire de la forme $\theta' = J_F(a, b) \times \theta$ où $\theta = \begin{pmatrix} \theta_1 \\ \theta_2 \end{pmatrix}$:

Equilibre E_1 : $J_F(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}$, le spectre de $J_F(0, 0)$ est donné par $Sp_0 = \{1, \alpha\}$, avec $\alpha > 0$.

Si $\alpha \neq 1$, on en conclut que $(0, 0)$ est un noeud instable pour le système linéarisé. Cette structure se conserve pour le système non linéaire donc l'équilibre $(0, 0)$ est un noeud instable pour le système adimensionné.

Si $\alpha = 1$ alors $(0, 0)$ est une étoile instable pour le système linéarisé. Cette structure ne se conserve pas pour le système non linéaire mais la stabilité reste la même. Autrement dit l'équilibre $(0, 0)$ sera instable mais il peut s'agir d'un noeud, d'un noeud dégénéré, d'une étoile ou d'un foyer.

Equilibre E_2 : $J_F(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\gamma_1 \\ 0 & \alpha(1 - \gamma_2) \end{pmatrix}$. Le spectre de $J_F(1, 0)$ est $Sp_1 = \{-1, \alpha(1 - \gamma_2)\}$.

Si $\gamma_2 < 1$ alors $(0, 0)$ est un point selle pour le système linéaire et $(1, 0)$ reste un point selle pour le système non linéaire car cette structure se conserve.

Si $\gamma_2 > 1$ alors $(0, 0)$ est un noeud dégénéré stable pour le système linéaire si $\alpha = \frac{1}{\gamma_2 - 1}$ et un noeud stable sinon. Le noeud stable transmet sa structure à l'équilibre $(1, 0)$ du système non linéaire mais le noeud dégénéré non, bien que la stabilité reste la même.

Si $\gamma_2 = 1$, $(0, 0)$ est une vallée pour le système linéarisé mais cette structure ne se conserve pas forcément pour le système non linéaire donc on ne peut pas conclure sur la nature de l'équilibre $(1, 0)$ dans ce cas.

Equilibre E_3 : $J_F(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 - \gamma_1 & 0 \\ -\alpha\gamma_2 & -\alpha \end{pmatrix}$. Le spectre de $J_F(1, 0)$ est $Sp_2 = \{1 - \gamma_1, -\alpha\}$.

Si $\gamma_1 < 1$, pour les mêmes raisons que ci-dessus $(0, 1)$ est un point selle pour le système non linéaire.

Si $\gamma_1 > 1$, alors $(0, 0)$ est un nœud dégénéré stable pour le système linéaire si $\alpha = \gamma_1 - 1$ (cette structure ne se conserve pas nécessairement pour le système non linéaire) et un nœud stable pour le système non linéaire sinon.

Si $\gamma_1 = 1$ on ne peut pas conclure.

Equilibre E_4 : On suppose que $0 < \gamma_1, \gamma_2 < 1$ ou $\gamma_1, \gamma_2 > 1$ afin que $E_4 \in \mathbb{R}_+^2$.

Alors $J_F(E_4) = \frac{1}{\gamma_1\gamma_2 - 1} \begin{pmatrix} 1 - \gamma_1 & -\gamma_1(\gamma_1 - 1) \\ -\alpha\gamma_2(\gamma_2 - 1) & \alpha(1 - \gamma_2) \end{pmatrix} = \frac{1}{\gamma_1\gamma_2 - 1} A$.

◦ Si $\gamma_1, \gamma_2 < 1$ alors on a d'une part $tr(A) = (1 - \gamma_1) + \alpha(1 - \gamma_2) > 0$ et on a d'autre part $det(A) = \alpha(1 - \gamma_1)(1 - \gamma_2)(1 - \gamma_1\gamma_2) > 0$.

Or $\frac{1}{\gamma_1\gamma_2 - 1} < 0$ donc $tr(J_F(E_4)) = \frac{tr(A)}{\gamma_1\gamma_2 - 1} < 0$ et $det(J_F(E_4)) = \frac{det(A)}{(\gamma_1\gamma_2 - 1)^2} > 0$.

Ainsi E_4 est un point d'équilibre stable.

◦ Si $\gamma_1, \gamma_2 > 1$ alors on a d'une part $tr(A) < 0$ et on a d'autre part $det(A) = \underbrace{\alpha(1 - \gamma_1)}_{<0} \underbrace{(1 - \gamma_2)}_{<0} \underbrace{(1 - \gamma_1\gamma_2)}_{<0} < 0$.

Or $\frac{1}{\gamma_1\gamma_2 - 1} > 0$ donc $tr(J_F(E_4)) < 0$ et $det(J_F(E_4)) < 0$.

Ainsi E_4 est un point selle.

B.3 Détermination de la vitesse minimum pour l'existence d'un front d'onde

On va montrer ici le résultat $V_{min} = 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$ de la section 3.4.1.

En substituant $\theta_2 = 1 - \theta_1$ dans la première ligne du système (3.6) on a l'équation suivante :

$$-V \frac{d\theta_1}{dz} = \frac{d^2\theta_1}{dz^2} + (1 - \gamma_1)\theta_1(1 - \theta_1). \quad (\text{B.1})$$

Dans la suite on notera $\frac{d\theta_1}{dz}$ par θ'_1 .

Cette équation peut être réduite à l'ordre 1 en posant

$$\begin{cases} \theta'_1 = \Theta_1 \\ \Theta'_1 = -V\Theta_1 - (1 - \gamma_1)\theta_1(1 - \theta_1) \end{cases} \quad (\text{B.2})$$

Ce système possède deux équilibre $(0, 0)$ et $(1, 0)$. On rappelle qu'on cherche une solution vérifiant $\theta_1(-\infty) = 1$ et $\theta_1(+\infty) = 0$.

Attention, comme $z = x - Vt$, le cas $z = +\infty$ correspond en fait au cas $t = -\infty$ ou $x = +\infty$. Ainsi lorsque l'on considère $\lim_{z \rightarrow +\infty} \theta_1(z) = 0$ on considère en fait le cas $\lim_{t \rightarrow -\infty} \theta_1(t, x) = 0$ (c'est à dire à $t = -\infty$ il n'y a que des écureuils roux) ou $\lim_{x \rightarrow +\infty} \theta_1(t, x) = 0$ (c'est à dire à une distance infinie on ne trouve que des écureuils roux).

On a donc $\theta_1(+\infty) = 0 \iff \theta_1(+\infty, t) = 0 \iff \theta_1(x, -\infty) = 0$

Réciproquement $\theta_1(-\infty) = 1$ signifie qu'en $t = +\infty$ les écureuils gris auront remplacé les roux, c'est à dire $\theta_1(x, +\infty) = 1$. Pour une invasion par les écureuils gris θ_1 on a donc bien $\lim_{z \rightarrow +\infty} \theta_1(z) = 0$ on considère en fait le cas $\lim_{t \rightarrow -\infty} \theta_1(t, x) = 0$.

La matrice jacobienne associée au système est donnée par

$$J(\theta_1, \Theta_1) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -(1 - \gamma_1)(1 - \theta_1) + (1 - \gamma_1)\theta_1 & -V \end{pmatrix}.$$

On évalue alors J aux deux points d'équilibres :

$\circ J(1, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ (1 - \gamma_1) & -V \end{pmatrix}$, de déterminant $\gamma_1 - 1 < 0$. L'équilibre $(0, 0)$ du système linéarisé est un point selle et cette structure se conserve pour l'équilibre $(1, 0)$ du système non linéaire B.2.

$\circ J(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -(1 - \gamma_1) & -V \end{pmatrix}$ de déterminant $1 - \gamma_1 > 0$ et de trace $-V < 0$. Il s'agit donc d'un équilibre stable donc le type dépend de V. En effet les valeurs propres de cette matrice sont les racines du polynôme $\lambda^2 + (1 - \gamma_1)\lambda + V\lambda$ donc le discriminant est $\Delta = V^2 - 4(1 - \gamma_1)$. On rappelle que V et $(1 - \gamma_1)$ sont strictement positifs donc $\Delta \geq 0 \iff V > 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$.

En conclusion : si $V < 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$, l'équilibre $(0, 0)$ pour le système B.2 est un foyer stable, la trajectoire de la solution θ_1 oscille alors entre des valeurs positives et des valeurs négatives. Or $\theta_1 \geq 0$ par définition, ce cas n'est donc pas rationnel et ne permet pas l'existence d'une onde de propagation comme celle que nous recherchons. Si $V = 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$ le point $(0, 0)$ est un noeud dégénéré stable pour le système linéaire et on ne peut pas conclure sur son type pour le système B.2. On en conclut que pour qu'il y ait une onde de propagation il faut que la vitesse de propagation V vérifie $V > V_{min,1} = 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$.

Pour θ_2 avec les conditions aux bords $\theta_2(-\infty) = 0$ et $\theta_2(+\infty) = 1$ on montre exactement de la même façon que pour qu'il y ait une onde de propagation comme celle que l'on recherche il faut que la vitesse avec laquelle le front des écureuils roux recule vérifie $V > V_{min,2} = 2(\gamma_2 - 1)^{1/2}$ or $\gamma_2 + \gamma_1 = 2$ par hypothèse donc

$$V_{min,2} = 2(\gamma_2 - 1)^{1/2} = 2(1 - \gamma_1)^{1/2} = V_{min,1}.$$

Conclusion : Pour qu'il y ait une onde de propagation de l'équilibre $(\theta_1, \theta_2) = (0, 1)$ vers l'équilibre $(\theta_1, \theta_2) = (1, 0)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ il faut que cette onde ait une vitesse $V > V_{min} = 2(1 - \gamma_1)^{1/2}$.

Annexe C

Analyse du nouveau modèle

C.1 Détermination des équilibres

C.2 Nature des équilibres

Le système adimensionné (4.3) étant non linéaire, on calcule là encore la matrice jacobienne associée au système :

$$J_G(\theta_1, \theta_2) = \begin{pmatrix} 1 - 2\theta_1 - \alpha\delta_1\theta_2 & -\alpha\delta_1\theta_1 \\ -\delta_2\theta_2 & \alpha(1 - 2\theta_2) - \delta_2\theta_1 \end{pmatrix}.$$

On l'évalue alors en chacun des équilibres (a, b) pour obtenir un système linéaire de la forme $\theta' = J_G(a, b) \times \theta$ où $\theta = \begin{pmatrix} \theta_1 \\ \theta_2 \end{pmatrix}$:

Equilibre E_1 : $J_G(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}.$

Il s'agit de la même matrice qu'avec le système de Okubo, c'est à dire $J_G(0, 0) = J_F(0, 0)$. On en tire donc exactement les mêmes conclusions.

Equilibre E_2 : $J_G(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha\delta_1 \\ 0 & \alpha - \delta_2 \end{pmatrix}.$ Le spectre de $J_G(1, 0)$ est

$$Sp_I = \{-1, \alpha - \delta_2\}.$$

Si $\delta_2 < \alpha$ alors $(0, 0)$ est un point selle pour le système linéaire et donc $(1, 0)$ est un point selle pour le système non linéaire car cette structure se conserve.

Si $\delta_2 > \alpha$ alors $(0, 0)$ est un nœud dégénéré stable pour le système linéaire si $\alpha = \delta_2 - 1$ et un nœud stable sinon. Le nœud stable garde sa structure mais le nœud dégénéré non, bien que la stabilité reste la même.

Si $\delta_2 = \alpha$, $(0, 0)$ est une vallée pour le système linéarisé mais cette structure ne se conserve pas forcément pour le système non linéaire donc on ne peut pas conclure sur la nature de l'équilibre $(1, 0)$ dans ce cas.

Equilibre E_3 : $J_G(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 - \alpha\delta_1 & 0 \\ -\delta_2 & -\alpha \end{pmatrix}.$ Le spectre de $J_G(1, 0)$ est

$$Sp_2 = \{1 - \alpha\delta_1, -\alpha\}.$$

Si $\alpha\delta_1 < 1$, alors pour les mêmes raisons que ci-dessus $(0, 1)$ est un point selle pour le système non linéaire.

Si $\alpha\delta_1 > 1$, alors $(0, 0)$ est un nœud dégénéré stable pour le système linéaire si $\alpha = \alpha\delta_1 - 1$ (donc on ne peut pas conclure pour le système non linéaire) et un nœud stable pour le système non linéaire sinon.

Si $\alpha\delta_1 = 1$ on ne peut donc pas conclure.

Equilibre E_4 : on suppose que les conditions sont réunies afin que $E_4 \in \mathbb{R}_+^2$.

$$\text{Alors } J_G(E_4) = \frac{1}{\delta_1\delta_2 - 1} \begin{pmatrix} 1 - \alpha\delta_1 & -\alpha\delta_1(\alpha\delta_1 - 1) \\ -\frac{\delta_2}{\alpha}(\delta_2 - \alpha) & \alpha - \delta_2 \end{pmatrix} = \frac{1}{\delta_1\delta_2 - 1} A.$$

○ Si on a $\delta_1\delta_2 > 1$, $\alpha\delta_1 > 1$ et $\delta_2 > \alpha$ alors on a d'une part $tr(A) = 1 - \alpha\delta_1 + \alpha - \delta_2 < 0$ et on a d'autre part $det(A) = (1 - \alpha\delta_1)(\alpha - \delta_2)(1 - \delta_1\delta_2) < 0$.

$$\text{Or } \frac{1}{\delta_1\delta_2 - 1} > 0 \text{ donc } tr(J_G(E_4)) = \frac{tr(A)}{\delta_1\delta_2 - 1} < 0 \text{ et } det(J_G(E_4)) = \frac{det(A)}{(\delta_1\delta_2 - 1)^2} < 0.$$

Ainsi E_4 est un point selle.

○ Si on a $\delta_1\delta_2 < 1$, $\alpha\delta_1 < 1$ et $\delta_2 < \alpha$ alors on a d'une part $tr(A) > 0$ et on a d'autre part $det(A) = (1 - \alpha\delta_1)(\alpha - \delta_2)(1 - \delta_1\delta_2) > 0$.

$$\text{Or } \frac{1}{\delta_1\delta_2 - 1} < 0 \text{ donc } tr(J_G(E_4)) = \frac{tr(A)}{\delta_1\delta_2 - 1} < 0 \text{ et } det(J_G(E_4)) = \frac{det(A)}{(\delta_1\delta_2 - 1)^2} > 0.$$

Ainsi E_4 est un point d'équilibre stable.

Remarque : si $\alpha\delta_1 > 1$ et $\delta_2 > \alpha$ alors forcément $\delta_1\delta_2 > 1$. De même si on a $\alpha\delta_1 < 1$ et $\delta_2 < \alpha$ alors forcément $\delta_1\delta_2 < 1$.

Bibliographie

- [1] The european squirrel initiative newsletter - issue 26. 2014.
- [2] A.OKUBO, P.K.MAINI, M.H.WILLIAMSON et J.D.MURRAY : *On the Spatial Spread of the Grey Squirrel in Britain*. The Royal Society, 1989. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.
- [3] S. BERTOLINO, P.W.W. LURZ et S.P. RUSHTON : *Prediction of the grey squirrel spread from Italy into adjacent countries*. 2006.
- [4] Jean-Louis CHAPUIS et Julie MARMET : *Ecureuils d'europe occidentale : Fiches descriptives*. 2006.
- [5] European Squirrel Initiative ESI : *L'écureuil gris s'apprête à envahir la france*],. 23/05/2006. Communiqué de presse.
- [6] Louise HUXLEY : *The Grey Squirrel Review. Profile of an invasive alien species. Grey squirrel (Sciurus carolinensis)*. ESI Dorset, 2003.
- [7] J.D.MURRAY : *Mathematical Biology. Volume 1 : An introduction, Third Edition*.
- [8] J.D.MURRAY : *Mathematical Biology. Volume 2 : Spatial Models and Biomedical Applications, Third Edition*.
- [9] Stéphanie LANDRY CIMON : *Stéphanie's blog - le modèle exponentiel de malthus et le modèle logistique de verhulst*. 2010.
- [10] P.W.W. LURZ, S.P. RUSHTON, R. FULLER et P.J. GARSON : *British Ecological Society*, 1997.
- [11] N. MCGOWAN, N. MARKS, Colin MCINNES, David DEANE, Aaron MAULE et Michael SCANTLEBURY : *Effects of parasitism and morphology on squirrelpox virus seroprevalence in grey squirrels (sciurus carolinensis)*. 2014.
- [12] OZNYA : *Écureuil gris (sciurus carolinensis), dans un parc de montréal*. 2008.
- [13] P.W.W. P.W.W. LURZ, N. GEDDES, A.J. LLOYD, M.D.F. SHIRLEY, S.P. RUSHTON et B. BURLTON : *Planning a red squirrel conservation area : using a spatially explicit population dynamics model to predict the impact of felling and forest design plans*. 2001.
- [14] Pawel RYSZAWA : *Red squirrel in lazienki park - warsaw, poland*. 2006.
- [15] S.LOWE, M.BROWNE, S.BOUDJELAS et M.DEPOORTER : *100 espèces exotiques envahissantes parmi les plus néfastes au monde : une sélection de la Global Invasive Species Database*. Invasive Species Specialist Group - ISSG, 2007.
- [16] WWW.CABI.ORG : *The economist cost of invasive non-native species on great britain*.