

# Modélisation de l'interaction entre *Choristoneura fumiferana* et les sapins baumiers d'Amérique du Nord

## 1 Préambule

La présente note de quelques pages n'a pas pour but de traiter en détails le problème qui fait l'objet de la publication de Ludwig et al. "Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems : The Spruce Budworm and Forest" (cf. [2]). Il s'agit seulement de donner un aperçu d'une question de dynamique des populations ayant un fort impact économique et d'exploiter numériquement certaines équations issues de sa modélisation :

- 1) Résolution d'une équation à une inconnue de la forme  $F(x) = 0$  (cf. chapitre 2 de [5]).
- 2) Résolution d'une équation différentielle ordinaire non linéaire de la forme  $\frac{dx}{dt} = f(t, x)$  associée à une condition initiale (cf. chapitre 10 de [5]).

## 2 Introduction

La chenille de l'épicéa (*Choristoneura fumiferana*) est une nuisance majeure pour les forêts de conifères de l'Est du Canada et du Minnesota du Nord. Les ravages qu'elle occasionne concernent des surfaces de plusieurs centaines de millions d'hectares et la perte de production forestière se chiffre en milliards de dollars (voir [3]). *Choristoneura* s'attaque aux bourgeons des sapins et peut en détruire le feuillage au point de provoquer la mort des arbres. Un facteur clef pour la prolifération des chenilles est la quantité de feuillage disponible. Plus précisément, c'est la surface totale du feuillage par arbre qui détermine la densité de population des chenilles. Aussi ont-elles une prédilection pour les arbres les plus grands au feuillage très fourni. Si la chenille est prédateur des conifères, elle sert elle-même de proie aux oiseaux. Lorsqu'elle est abondante, elle devient l'unique nourriture des oiseaux mais si les chenilles sont peu nombreuses, les oiseaux ont du mal à les détecter et se tournent vers d'autres sources d'alimentation. Comme ce sont des prédateurs généralistes cela ne leur pose guère de problèmes et la densité de population des oiseaux est quasiment indépendante de celle des chenilles. Un équilibre écologique subtil régit le système chenilles-sapins-oiseaux qui permet de maintenir la population de chenilles à un niveau acceptable. Cependant, périodiquement cet équilibre est rompu et on assiste à une pullulation catastrophique de la population de chenilles allant jusqu'à la destruction partielle ou totale de la forêt. Les forestiers et agronomes canadiens ont observé des pullulations de chenilles avec une périodicité d'approximativement 32 ans.

Elles sont suivies de périodes de latence où la population retrouve un niveau acceptable et pendant lesquelles la forêt peut se reconstituer. Les pertes pour l'industrie canadienne du bois consécutives aux pullulations de *Choristoneura* sont considérables et pour les éviter, diverses techniques, parmi lesquelles l'utilisation de pesticides, ont été expérimentées sans succès. Dans un effort pour comprendre l'apparition périodique des pullulations et en vue de développer une stratégie peu coûteuse pour les juguler, des scientifiques (R.Morris, D.Ludwig, D.Jones et C.S.Holling) (voir [4] et [2]) de l'université de Colombie Britannique (University of British Columbia) ont élaboré divers modèles mathématiques du système chenilles-sapins-oiseaux.

Ces chercheurs ont simplifié le problème en tenant compte des différentes échelles de temps qui régissent le système. Les chenilles se développent à une échelle de temps bien plus courte que celle du renouvellement des feuillages ou de celui de la forêt. En effet, la densité de population des chenilles peut varier du simple au quintuple en un an et on peut lui affecter une échelle de temps caractéristique de l'ordre du mois. En ce qui concerne le feuillage des sapins, son renouvellement complet nécessite de 7 à 10 ans tandis que la durée de vie des arbres est de 100 à 150 ans en conditions normales. Enfin, comme nous l'avons signalé, on peut admettre que la population d'oiseaux est indépendante de la densité de population des chenilles. Ainsi, une première modélisation simplifiée peut être développée qui considère que la dynamique de la population de chenilles est indépendante des variables d'évolution des arbres, de la forêt et des oiseaux.

## 3 Le modèle simplifié

### 3.1 Hypothèses

1. En l'absence de prédation la population de chenilles suit une loi logistique (voir [6]<sup>1</sup>) :

$$\frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - h(P) \quad (1)$$

2. La destruction des chenilles par les oiseaux sature lorsque la densité de population des proies est élevée et le taux de mortalité des chenilles par prédation,  $h(P)$ , tend vers une limite supérieure.

3. Lorsque la densité de population des chenilles est faible, les oiseaux se tournent vers d'autres proies qui vivent également sur les arbres, telles que des scolytes par exemple.

Ces différentes hypothèses nous permettent de modéliser la fonction de prédation  $h(P)$  à l'aide d'une loi de Holling de type III (voir figure 1) :

$$h(P) = \frac{DCP^2}{A^2 + P^2} \quad (2)$$

---

1. Le très remarquable "Deuxième mémoire sur l'accroissement de la population", de Pierre-François Verhulst, qui date de mai 1846, peut être téléchargé sur le site de l'université de Göttingen à l'adresse <http://gdz.sub.uni-goettingen.de/dms/load/pdf/>

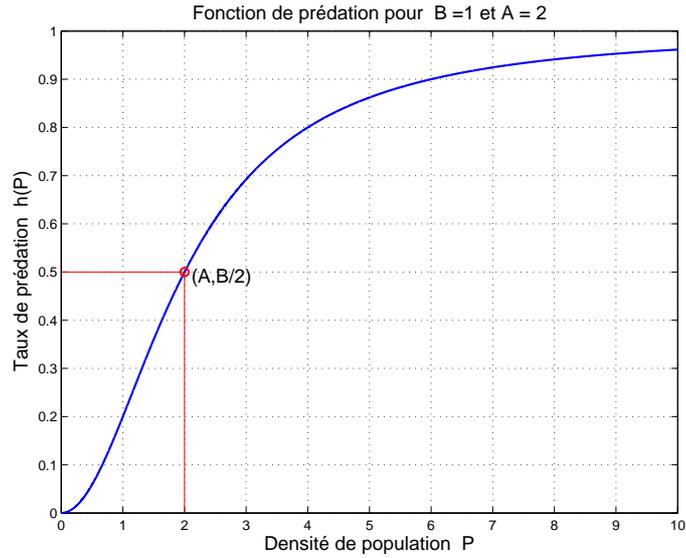


FIGURE 1 – Fonction de prédation de type Holling III, seuil de déclenchement.

Si l'on pose  $B = DC$  et qu'on tient compte de l'expression (2), la loi d'évolution de la densité de population de chenilles (1) s'écrit :

$$\frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right) - \frac{BP^2}{A^2 + P^2} \quad (3)$$

Les grandeurs qui interviennent dans les équations (1) à (3) sont toutes positives :

$P$  est la densité de population de chenilles et  $t$  est le temps.

$r$  et  $K$  sont les paramètres classiques d'un modèle logistique.  $r$  est le taux de croissance naturel de la population de chenilles et  $K$  la capacité biotique, ou portance du milieu.

$D$  est une mesure de l'efficacité de prédation des oiseaux.

$C$  est la densité de population des oiseaux considérée, ici, comme constante.

$B = DC$  est le taux de saturation de la prédation, c'est la valeur limite prise par la fonction de prédation  $h(P)$  lorsque la densité de population des chenilles tend vers l'infini.

$A$  est appelé seuil de déclenchement de la prédation. C'est la densité de population à partir de laquelle la prédation atteint la moitié de son taux de saturation  $B$ .

## 3.2 Traitement du modèle

### 3.2.1 Adimensionalisation

Le traitement classique d'un modèle mathématique passe par une opération que l'on nomme adimensionalisation<sup>2</sup> ou mise à l'échelle. Elle consiste à effectuer un changement de variables qui substitue aux variables dimensionnelles des variables sans dimensions. On divise les variables dépendantes et indépendantes du modèle par des constantes qui ont les mêmes dimensions que ces variables. Ces constantes sont construites à partir des paramètres du modèle selon un théorème dû à Buckingham (cf. [1]). On obtient alors une nouvelle description du modèle de départ faisant intervenir des nombres sans dimensions qui caractérisent le phénomène ou le système étudié. Des exemples classiques sont les nombres de Reynolds et de Mach de la dynamique des fluides ainsi que les nombres de Thiele, Péclet ou Damköhler du génie chimique. L'avantage de cette technique est qu'elle permet de réduire le nombre de paramètres du modèle tout en lui conférant une certaine généralité. Dans la plupart des cas, il y a plusieurs façon de procéder à l'adimensionalisation et le choix des échelles de référence peut parfois s'avérer délicat.

Comme échelle de densité de population nous adoptons le seuil de déclenchement de la prédation  $A$  et comme échelle de temps nous optons pour le rapport  $\frac{A}{B}$ .

Si l'on pose  $u = \frac{P}{A}$  et  $\tau = \frac{Bt}{A}$  l'équation (3) devient :

$$\frac{du}{d\tau} = \rho u \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} \quad (4)$$

avec  $\rho = \frac{rA}{B}$  et  $q = \frac{K}{A}$ .

### 3.2.2 Remarques

Sous la forme de l'équation (3) la dynamique de la population de *Choristoneura* est régie par les quatre paramètres  $r$ ,  $K$ ,  $B$  et  $A$  tandis que sous la forme réduite (4), il n'y a plus que les deux paramètres  $\rho$  et  $q$ . De plus, lorsque la densité de population réduite  $u$  est petite, cela signifie que la densité de population  $P$  est faible par rapport au seuil de déclenchement de la prédation  $A$ . Tandis que des valeurs importantes de  $u$  correspondent à une densité de population  $P$  élevée par rapport à  $A$  et sont caractéristiques d'une situation où la prédation sature à un taux voisin de  $B$ .

### 3.2.3 Etats d'équilibre

L'équation (4) nous permet d'aborder directement la question de l'existence d'états d'équilibre de la population réduite  $u$  ainsi que celle de leur nature (stable ou instable). Les états d'équilibre sont obtenus en faisant l'hypothèse que la population reste à un niveau

---

2. Ce terme est la francisation d'un mot anglais, dans la littérature scientifique francophone on rencontre aussi adimensionnement.

constant, c'est-à-dire en supposant que  $\frac{du}{d\tau} = 0$ . Ces états doivent donc être solution de l'équation suivante :

$$\rho u \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = 0 \quad (5)$$

ou encore

$$u \left[ \rho \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u}{1 + u^2} \right] = 0 \quad (6)$$

Selon les valeurs prises par  $\rho$  et  $q$ , il y aura de 2 à 4 positions d'équilibre. En effet, l'expression (6) est vérifiée par la valeur  $u = 0$ , d'une part, et par les valeurs de  $u$  qui vérifient :

$$\rho \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u}{1 + u^2} = 0 \quad (7)$$

c'est-à-dire qui sont solution de l'équation du troisième degré :

$$u^3 - qu^2 + \left(1 + \frac{q}{\rho}\right)u - q = 0 \quad (8)$$

laquelle possède de 1 à 3 solutions réelles.

### 3.2.4 Résolution graphique

Il est très simple de résoudre l'équation (7) graphiquement. Il suffit de représenter la droite d'équation  $d(u) = \rho \left(1 - \frac{u}{q}\right)$  et la courbe d'équation  $g(u) = \frac{u}{1+u^2}$  sur une même figure pour localiser les valeurs de  $u$  qui vérifient (7).

La figure 2 présente diverses situations. Les droites ont été obtenues pour la même valeur de  $q$  mais avec des valeurs différentes de  $r$ . On peut constater que pour  $r = 0.30$  et  $r = 0.60$  il n'y a qu'une seule position d'équilibre, tandis que pour  $r = 0.45$  il y en a trois. Cette figure nous permet également de voir que pour les petites valeurs de  $r$  l'unique population d'équilibre<sup>3</sup> se situe à un bas niveau, qu'on appelle situation de refuge. Pour des valeurs de  $r$  plus élevées, l'équilibre est atteint pour des densités de population réduites beaucoup plus importantes qui correspondent au phénomène de pullulation.

### 3.2.5 Stabilité des populations d'équilibre

Nous avons vu qu'il peut y avoir de 2 à 4 équilibres que nous noterons  $u_0$ ,  $u_R$ ,  $u_I$  et  $u_P$  respectivement.  $u_0$  est la position d'équilibre  $u = 0$  qui est instable. En effet, pour des valeurs de  $u$  aussi proches de zéro<sup>4</sup> que l'on veut, le taux de croissance  $\frac{du}{d\tau}$  (cf. éq.(4)) est positif et la population ne peut que croître, c'est-à-dire s'écarte de  $u = 0$  qui est donc bien un équilibre instable. Les situations de refuge  $u_R$  et de pullulation  $u_P$  sont stables. On le constate aisément à l'examen du graphe de la figure 2. Montrons le pour  $u_R$ . Supposons que la population soit dans un état de refuge  $u_R$  et que l'on perturbe cet équilibre en abaissant la densité de population réduite  $u$  à une valeur plus petite que  $u_R$ . Le graphe nous enseigne que pour  $u < u_R$ ,  $\frac{du}{d\tau} > 0$  puisque la droite  $d(u)$  est au dessus de la courbe  $g(u)$ . Il en résulte donc que la population doit augmenter. De même,

---

3. On ne considère pas le cas  $u = 0$

4. On exclut évidemment les valeurs négatives de  $u$ .

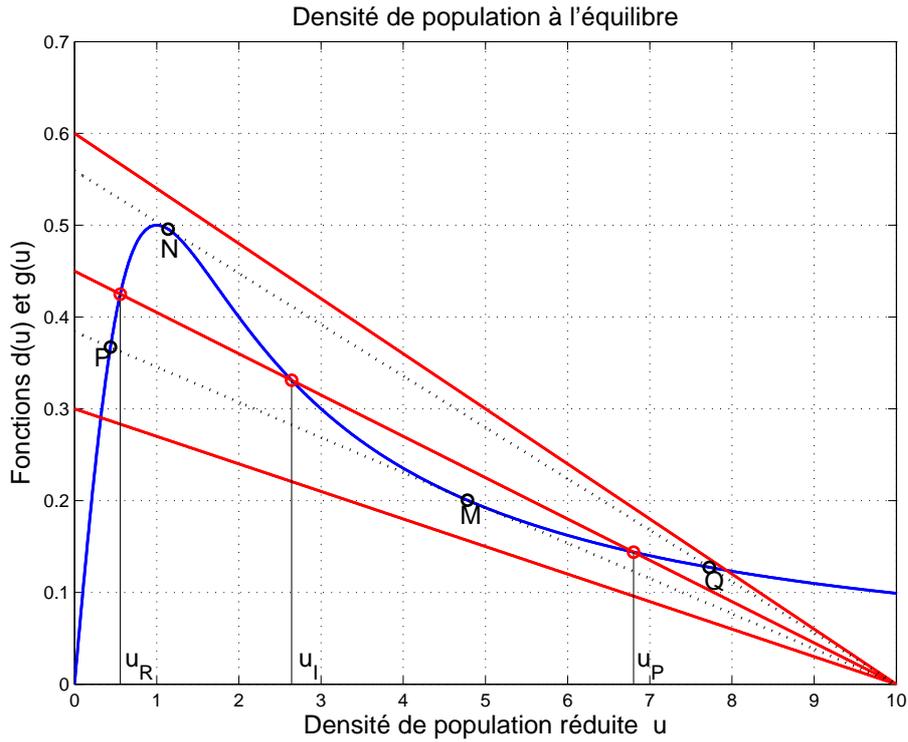


FIGURE 2 – Recherche des densités de population réduite à l'équilibre.

si l'on perturbe l'équilibre en passant de  $u_R$  à une valeur  $u$  supérieure à  $u_R$ , on constate que  $\frac{du}{d\tau} < 0$  et que la population doit donc diminuer. Des considérations similaires nous permettent de conclure que les situations de pullulations  $u_P$  sont également stables tandis que les situations intermédiaires  $u_I$ , quand elles existent, sont instables.

### 3.2.6 Hystérèse

Le graphe de la figure 2 nous permet également de constater que l'évolution de la population de chenilles présente un phénomène d'hystérèse. Supposons qu'initialement, la population réduite soit dans la situation de refuge  $u_R \approx 0.3202$  qui correspond à la droite inférieure du graphe pour laquelle  $r = 0.30$  et  $q = 10$ . Si  $r$  croît sans que  $q$  ne change, la droite se redresse et on assiste à une augmentation progressive de  $u_R$  avec apparition d'un équilibre instable  $u_I$  et un équilibre de pullulation  $u_P$  lorsqu'on dépasse le point  $M$  de tangence à la courbe  $g(u)$  obtenu pour la droite représentée en trait pointillé associée à  $\rho \approx 0.3840$ . Si  $\rho$  continue à croître, lorsqu'il atteint la valeur  $\rho \approx 0.5595$  la droite  $d(u)$  devient tangente à la courbe  $g(u)$  au point  $N$  et la population réduite augmente brutalement vers l'équilibre de pullulation  $u_P \approx 7.7242$  qui correspond au point  $Q$ .

Si on représente l'évolution de la population d'équilibre  $u_{eq}$  en fonction de  $\rho$  allant de 0 à 1 on obtient le graphe de gauche de la figure 3 où l'on voit clairement le saut de population lorsqu'elle passe soudainement d'une valeur de refuge à une situation de pullulation.

A l'inverse, comme le montre le graphe de droite de la figure 3, si on part de la situation

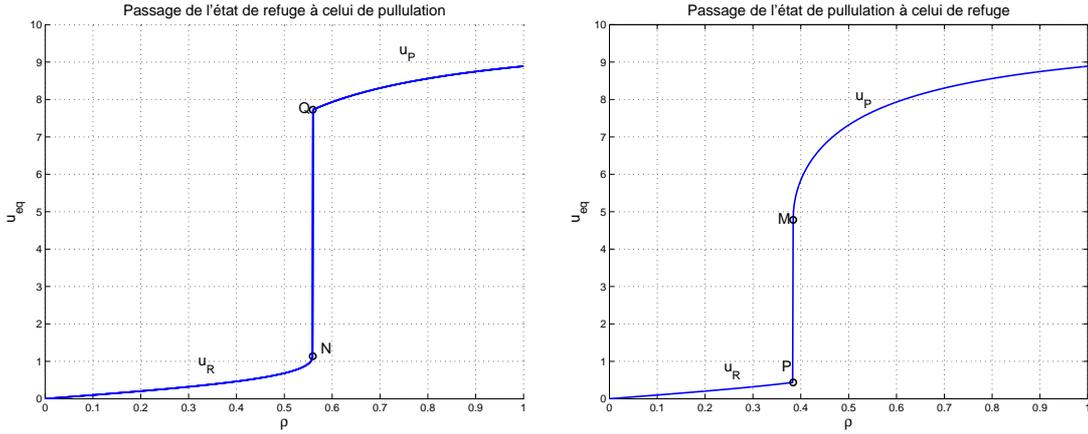


FIGURE 3 – Evolution de la population d'équilibre  $u_{eq}$  lorsque  $\rho$  évolue de 0 à 1 et diminue ensuite de 1 à 0 avec  $q$  constant.

de pullulation correspondant à  $\rho = 1$  et que l'on réduit  $\rho$  progressivement, on obtient un saut vers une population de refuge pour  $\rho \approx 0.3840$  le niveau de pullulation passant de  $u_P \approx 4.7813$  au point  $M$  (figure 2) à la valeur de refuge  $u_R \approx 0.4375$  prise en  $P$ .

La superposition des deux graphes de la figure 3 produit la figure 4 où l'on reconnaît le diagramme typique des phénomènes d'hystérèse qui nous permet de retracer le cycle d'évolution de la population réduite d'équilibre  $u_{eq}$  lorsque le taux de croissance intrinsèque réduit  $\rho$  varie à  $q$  constant.

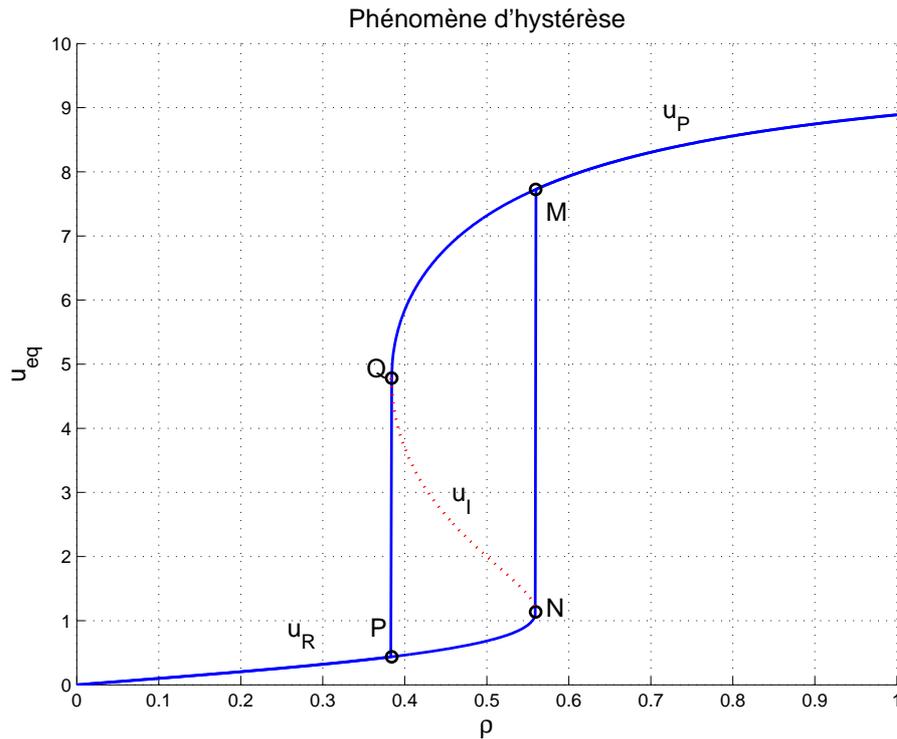


FIGURE 4 – Phénomène d’hystérèse.

### 3.2.7 Résolution numérique

L’équation (8) est une équation algébrique du troisième degré en  $u$  à deux paramètres,  $r$  et  $q$ . Pour des valeurs fixées de ces paramètres on peut calculer une approximation de ses racines de multiples façons. La méthode la plus directe serait d’appliquer les formules dites de Cardan<sup>5</sup>, mais on préfère généralement traiter ce genre de problèmes par d’autres méthodes que l’emploi de formules explicites. Parmi les algorithmes les plus populaires, citons la méthode de dichotomie, la méthode du point fixe, la méthode de Newton (ou de la tangente) et la méthode de la sécante (cf. [5] chapitre 2). Remarquons toutefois que pour certaines valeurs particulières des paramètres l’équation (8) peut présenter une racine double, ce qui exclut l’utilisation de la méthode de dichotomie et nécessite une modification de l’algorithme de Newton. Quant à la méthode du point fixe, elle ne converge que si les conditions du théorème de Banach sont remplies et son efficacité dépend donc de l’habileté avec laquelle on construira la fonction d’itération. Rappelons également qu’une équation algébrique du troisième degré possède toujours au moins une racine réelle mais qu’elle peut avoir deux racines complexes conjuguées<sup>6</sup> que l’on peut aisément calculer par la méthode de Newton. Signalons enfin que les procédures `roots` et `fzero` de Matlab permettent également de calculer les racines de l’équation (8) mais que `fzero` ne fonctionne pas dans le cas des racines de multiplicité paire.

5. Elles auraient été découvertes par Scipione del Ferro et Tartaglia.

6. Elles n’ont pas de signification physique dans le problème que nous traitons ici.

### 3.2.8 Interprétation biologique

Comme nous l'écrivions en préambule, la présente note n'a pas pour ambition d'exposer en détails un problème complexe et délicat de dynamique des populations. Toute personne intéressée par l'approfondissement de cette question pourra se référer à la source [2]. Nous n'esquissos ici qu'une explication simplifiée<sup>7</sup> de l'évolution de la population de chenilles.

La recherche des populations d'équilibre nous a conduits à l'équation algébrique (7) qui fait intervenir deux paramètres considérés d'abord comme constants :  $\rho$  et  $q$ . Nous avons ensuite montré comment la modification progressive d'un des deux paramètres,  $\rho$ , pouvait conduire à une variation brutale de la densité de population réduite  $u$  et à un phénomène d'hystérèse cf. figures 2 à 4.

Cette description rudimentaire est basée sur des hypothèses formulées par Ludwig et al. dans [2] que l'on peut résumer comme suit :

Tant qu'on se limite à une échelle de temps qui permet de négliger le développement des arbres et de la forêt et si on admet que la population des oiseaux reste constante, il est justifié de supposer que  $\rho$  et  $q$  ne varient pas et que la population de chenilles peut atteindre un équilibre qui se maintient un certain temps. Toutefois, lorsque les arbres croissent et que la forêt se développe, la nourriture des chenilles, constituée des feuilles des sapins baumiers, devient plus abondante et on admet que la capacité biotique  $K$  augmente proportionnellement à l'aire du feuillage<sup>8</sup>. Le fait que le feuillage devienne plus abondant masque partiellement la présence des chenilles à leurs prédateurs et a pour effet de réduire l'efficacité de la prédation ce que Ludwig et al. traduisent par une augmentation du seuil de prédation  $A$  qu'ils supposent également proportionnel à l'aire du feuillage. Il résulte de ceci que le paramètre  $q = \frac{K}{A}$  peut être considéré comme constant. Par ailleurs, à  $r$  et  $B$  constants,  $\rho = \frac{rA}{B}$  varie comme  $A$ , c'est-à-dire aussi proportionnellement à la surface du feuillage.

On arrive donc finalement à l'interprétation suivante :

Partant d'une situation d'équilibre de refuge on obtient une succession de populations d'équilibre qui sont liées à l'état du feuillage des arbres. Lorsque la surface du feuillage croît, la population de chenilles s'adapte et trouve un nouvel équilibre de refuge, jusqu'à atteindre la situation de rupture correspondant à la coalescence des populations d'équilibre  $u_R$  et  $u_I$ , soit au point  $N$  (cf. figure 2). De même, si l'on part d'une situation de pullulation  $u_P$  et que la surface de feuillage diminue à cause de l'effet dévastateur de l'importante population de chenilles, les équilibres successifs conduisent à une réduction progressive de la population avec retour à une situation de refuge lorsque  $u_P$  et  $u_I$  coïncident en  $M$  (cf. figure 2).

## 4 Remarques

Les valeurs des paramètres du modèle,  $r$ ,  $K$ ,  $A$  et  $B$  relevées sur le terrain (voir [2]) montrent que  $\rho$  peut varier entre 0 et 1.70, environ, tandis que la valeur de  $q$  est de l'ordre

---

7. voire simpliste...

8. Il s'agit de l'aire rapportée à celle d'une "branche moyenne", notion que nous ne précisons pas ici.

de 350. C'est délibérément que nous avons choisi  $q = 10$  pour obtenir une représentation graphique aisément interprétable.

Nous reviendrons au problème évoqué ci-dessus dans le cadre de l'étude des méthodes de résolution d'équations différentielles ordinaires (cf. chapitre 10 de [5]).

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Préambule</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>3</b>	<b>Le modèle simplifié</b>	<b>2</b>
3.1	Hypothèses . . . . .	2
3.2	Traitement du modèle . . . . .	4
3.2.1	Adimensionalisation . . . . .	4
3.2.2	Remarques . . . . .	4
3.2.3	Etats d'équilibre . . . . .	4
3.2.4	Résolution graphique . . . . .	5
3.2.5	Stabilité des populations d'équilibre . . . . .	5
3.2.6	Hystérèse . . . . .	6
3.2.7	Résolution numérique . . . . .	8
3.2.8	Interprétation biologique . . . . .	9
<b>4</b>	<b>Remarques</b>	<b>9</b>

## Table des figures

1	Fonction de prédation de type Holling III, seuil de déclenchement. . . . .	3
2	Recherche des densités de population réduite à l'équilibre. . . . .	6
3	Evolution de la population d'équilibre $u_{eq}$ lorsque $\rho$ évolue de 0 à 1 et diminue ensuite de 1 à 0 avec $q$ constant. . . . .	7
4	Phénomène d'hystérèse. . . . .	8

## Références

- [1] E. Buckingham. *Phys.Rev.*, 4 :345–376, 1914.
- [2] D. Ludwig, D.D. Jones, and C.S. Holling. Qualitative analysis of insect outbreak systems : The spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology*, 47(1) :315–332, Feb. 1978.
- [3] D.A. MacLean, K.P. Beaton, K.B. Porter, W.E. MacKinnon, and M.G. Budd. Potential wood supply losses to spruce budworm in new brunswick estimated using the spruce budworm decision support system. *Forestry Chronicle*, 78(5) :739–750, september 2002. Published by the Canadian Institute of Forestry.
- [4] R.F. Morris. The dynamics of epidemic spruce budworm population. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 11 :332 pp., 1963.
- [5] M. Tolley. Analyse numérique. Notes de cours, Université Libre de Bruxelles, <http://homepages.ulb.ac.be/~mtolley>, 2009.
- [6] P-F. Verhulst. Deuxième mémoire sur l'accroissement de la population. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, XX :1–32, Mai 1846.