



Structure des communautés marines: approche intégrative et modélisation mathématique



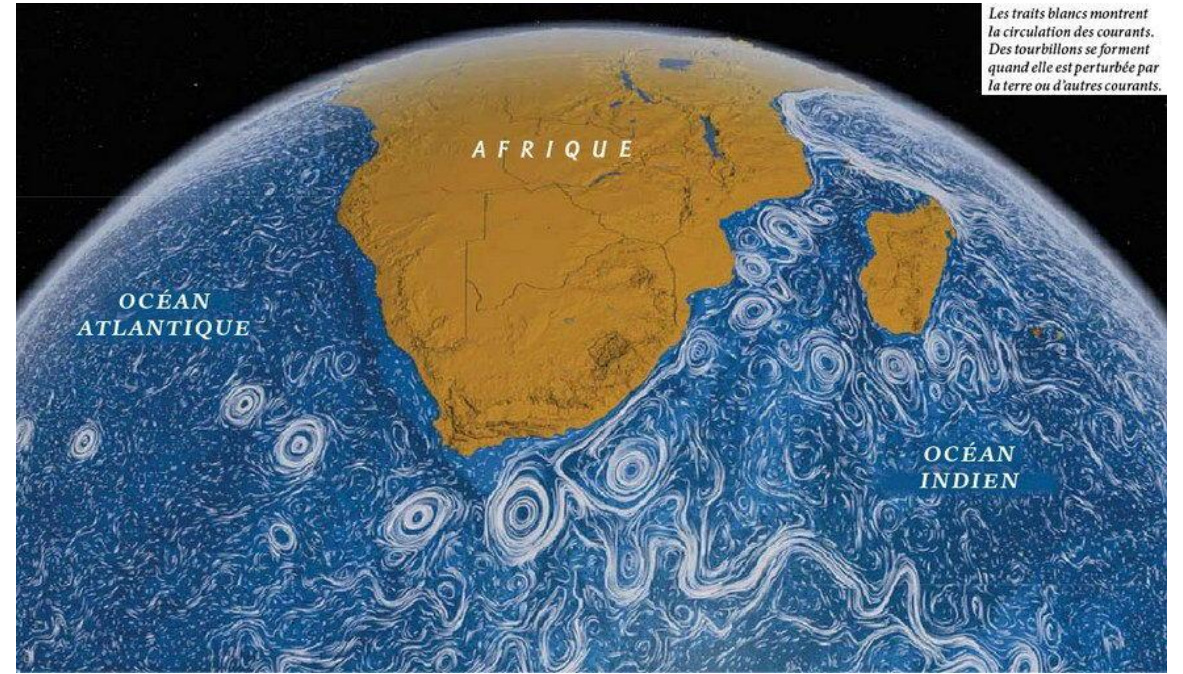
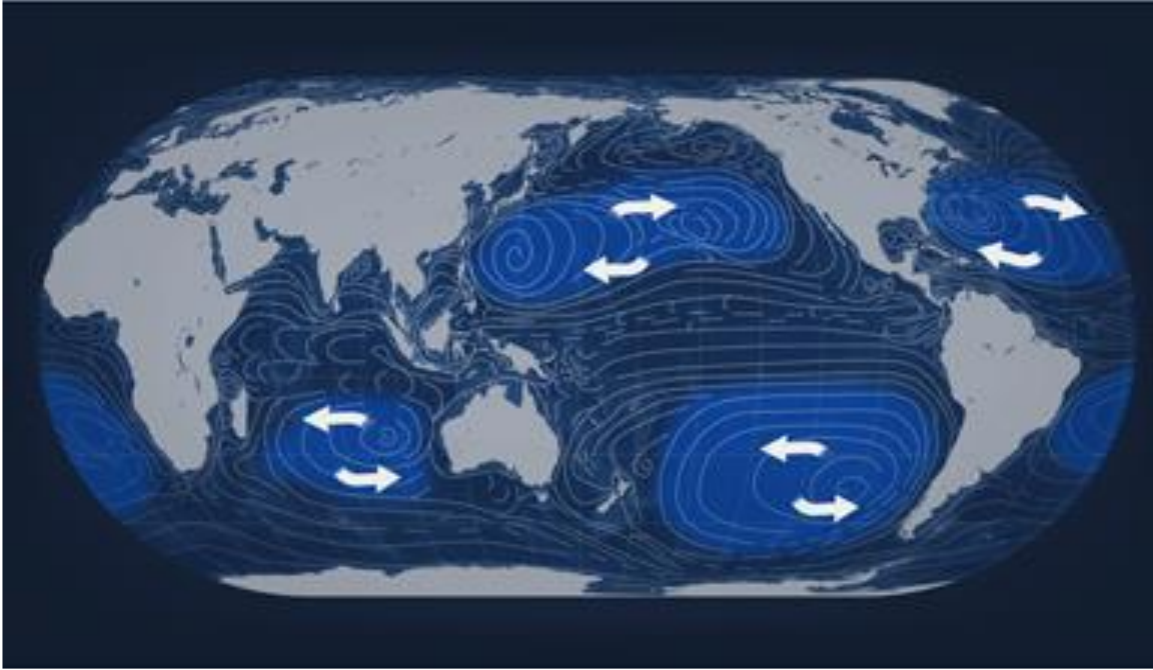
- Présenter des méthodes et concepts théoriques pour étudier :
 1. la dynamique spatio – temporelle des communautés marines
 2. le rôle de la biodiversité marine dans le fonctionnement des écosystèmes marins
- Approche intégrative permettant de tester des hypothèses mécanistes.
- Modèles incluant des traits individuels (physiologie, comportement) pour répondre à des problématiques au niveau des populations et des communautés :
 - Permet d'utiliser des données aux différents niveaux pour confronter le modèle
 - Approche mécaniste / sensibilité structurelle

- Présenter des méthodes et concepts théoriques pour étudier :
 1. la dynamique spatio – temporelle des communautés marines
 2. le rôle de la biodiversité marine dans le fonctionnement des écosystèmes marins
- Approche intégrative permettant de tester des hypothèses mécanistes.
- Modèles incluant des traits individuels (physiologie, comportement) pour répondre à des problématiques au niveau des populations et des communautés :
 - Permet d'utiliser des données aux différents niveaux pour confronter le modèle
 - Approche mécaniste / sensibilité structurelle

- Présenter des méthodes et concepts théoriques pour étudier :
 1. la dynamique spatio – temporelle des communautés marines
 2. le rôle de la biodiversité marine dans le fonctionnement des écosystèmes marins
- Approche intégrative permettant de tester des hypothèses mécanistes.
- Modèles incluant des traits individuels (physiologie, comportement) pour répondre à des problématiques au niveau des populations et des communautés :
 - Permet d'utiliser des données aux différents niveaux pour confronter le modèle
 - Approche mécaniste / sensibilité structurelle

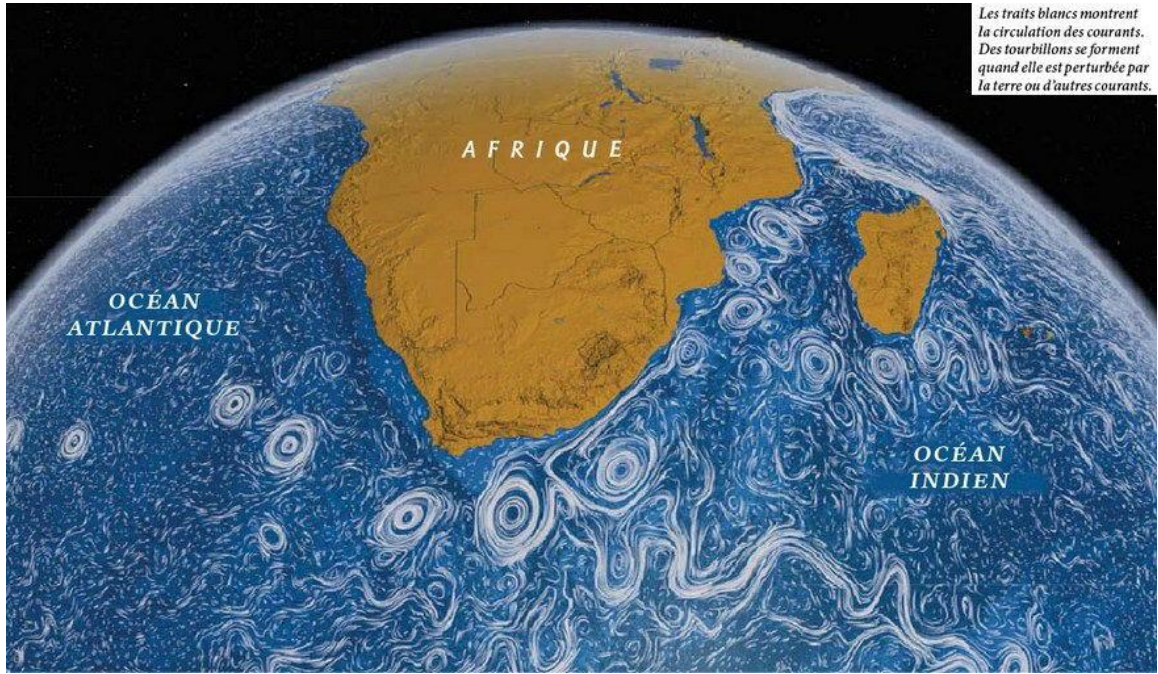
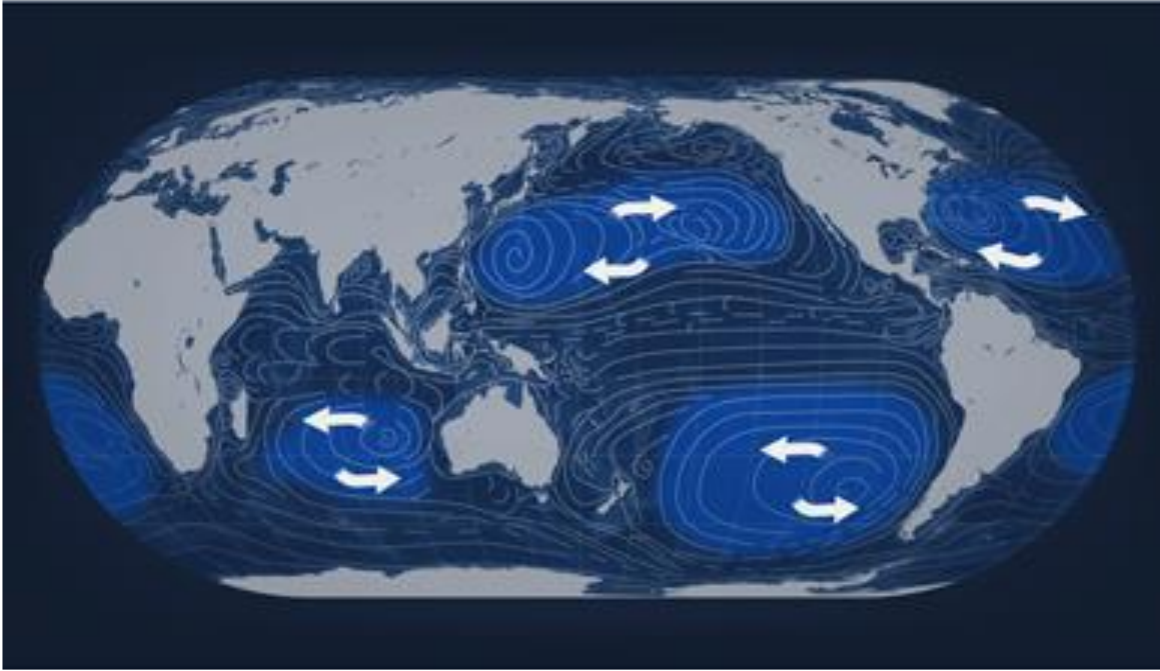
*Introduction : un bref survol de l'environnement
océanique*

Dynamique océanique horizontale

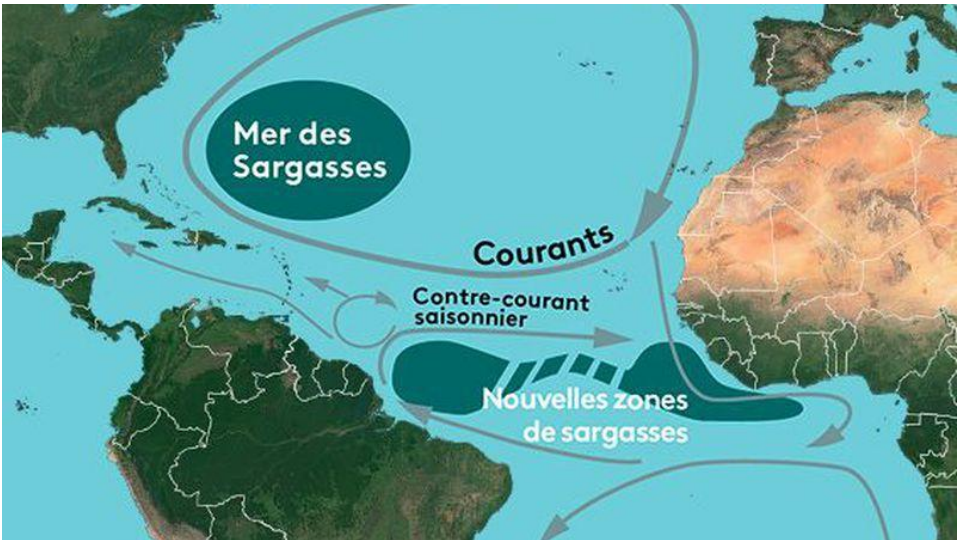


<https://www.dailymotion.com/video/xq8byg>

Dynamique océanique horizontale



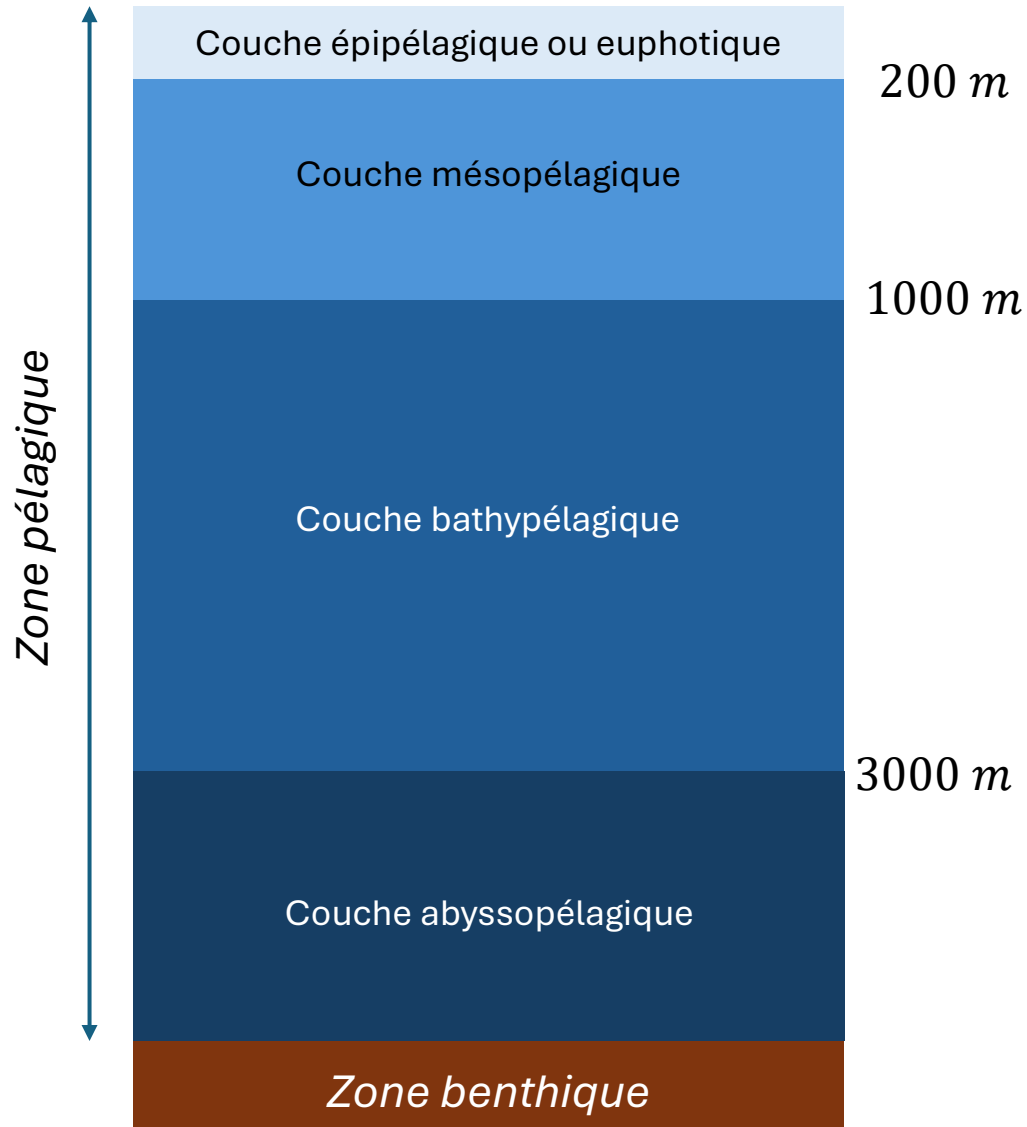
<https://www.dailymotion.com/video/xq8byg>



<https://sargassummonitoring.com/fr/>

Structure verticale

Océan ouvert



- $\approx 71\%$ de la surface de la Terre ($361 \cdot 10^6 \text{ km}^2$)
- $\approx 97.5\%$ de l'eau sous forme liquide ou de glace
- $\approx 1.335 \cdot 10^9 \text{ km}^3$
- Profondeur moyenne : 3688 m
- Profondeur maximale : 10 971 m (Fosse des Mariannes, Océan Pacifique)
- La pression augmente de 1 bar tous les 10 mètres.

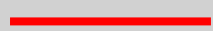
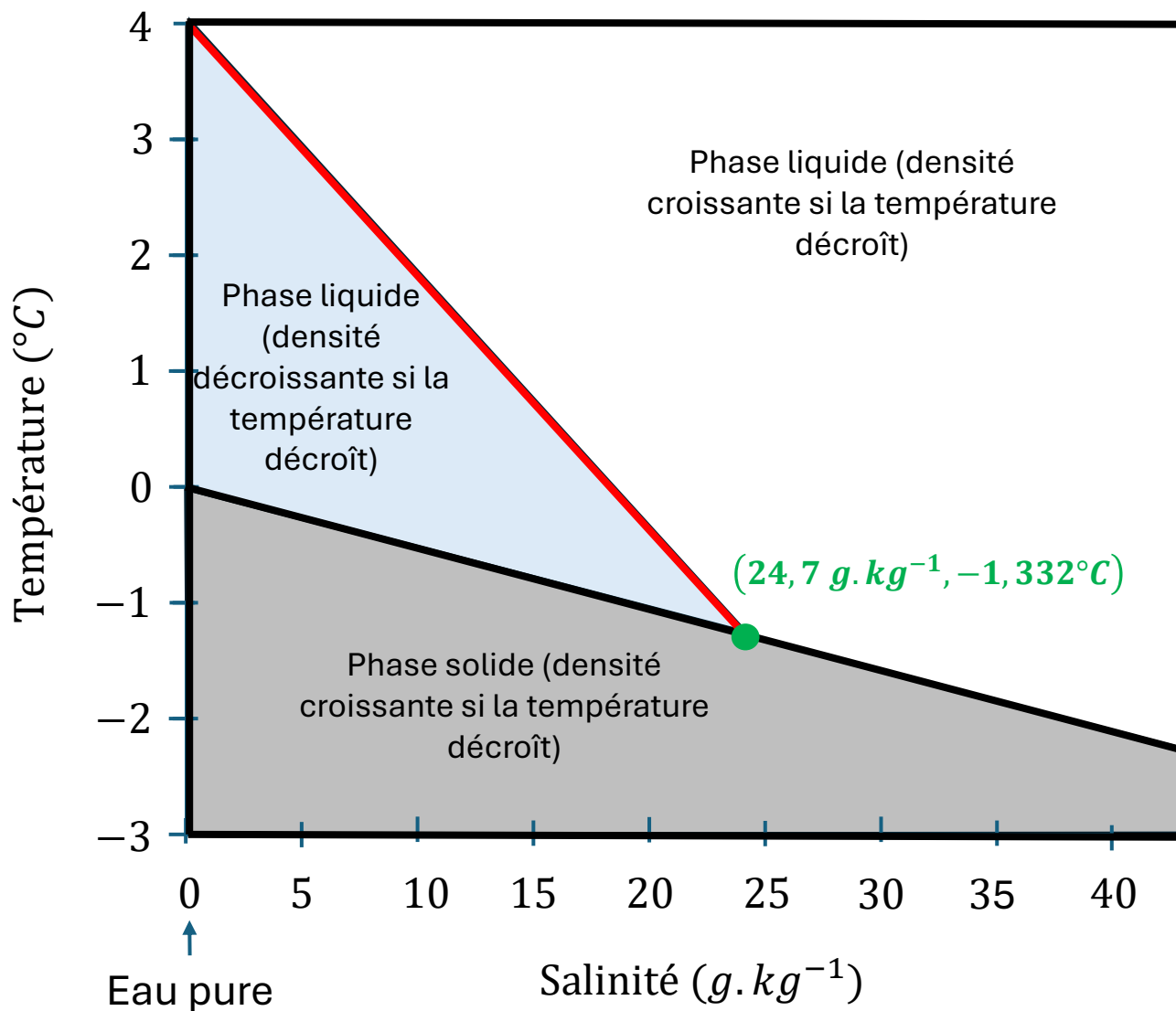
Densité de l'eau et propriétés thermiques

Salinité moyenne de l'eau de mer : $35,5 \text{ g.kg}^{-1}$

Masse volumique de l'eau pure à 4°C : 1000 kg.m^{-3}

Masse volumique de l'eau pure à 20°C : $998,2 \text{ kg.m}^{-3}$

Masse volumique de l'eau de mer
(salinité = $35,5 \text{ g.kg}^{-1}$) à 20°C : 1026 kg.m^{-3}



Eau de densité maximale



Congélation

Densité de l'eau et propriétés thermiques

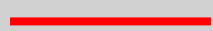
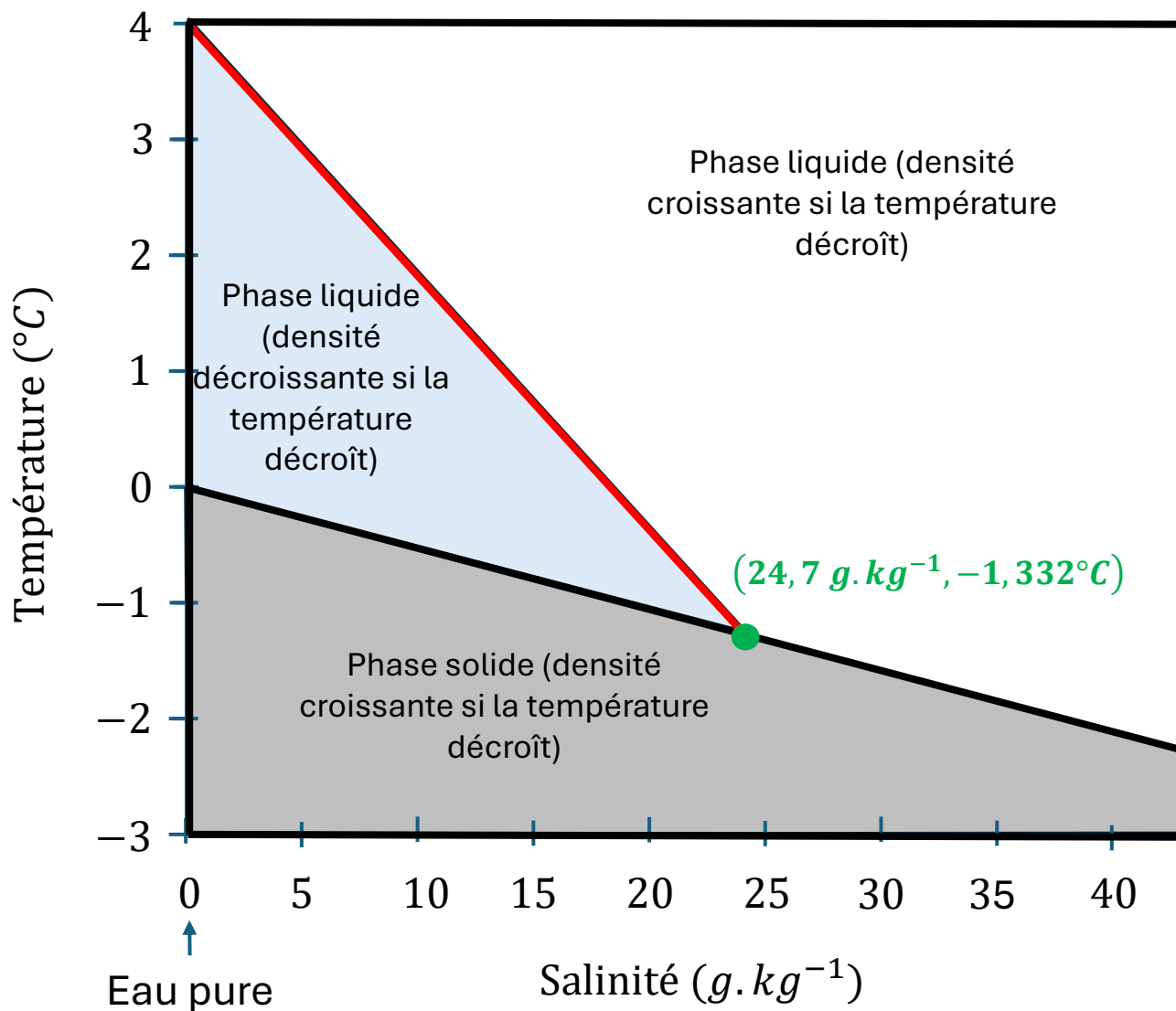
Salinité moyenne de l'eau de mer : $35,5 \text{ g.kg}^{-1}$

Masse volumique de l'eau pure à 4°C : 1000 kg.m^{-3}

Masse volumique de l'eau pure à 20°C : $998,2 \text{ kg.m}^{-3}$

Masse volumique de l'eau de mer
(salinité = $35,5 \text{ g.kg}^{-1}$) à 20°C : 1026 kg.m^{-3}

Capacité thermique : 4186 kJ (réponse
thermique lente)



Eau de densité maximale



Congélation

Densité de l'eau et propriétés thermiques

Salinité moyenne de l'eau de mer : $35,5 \text{ g.kg}^{-1}$

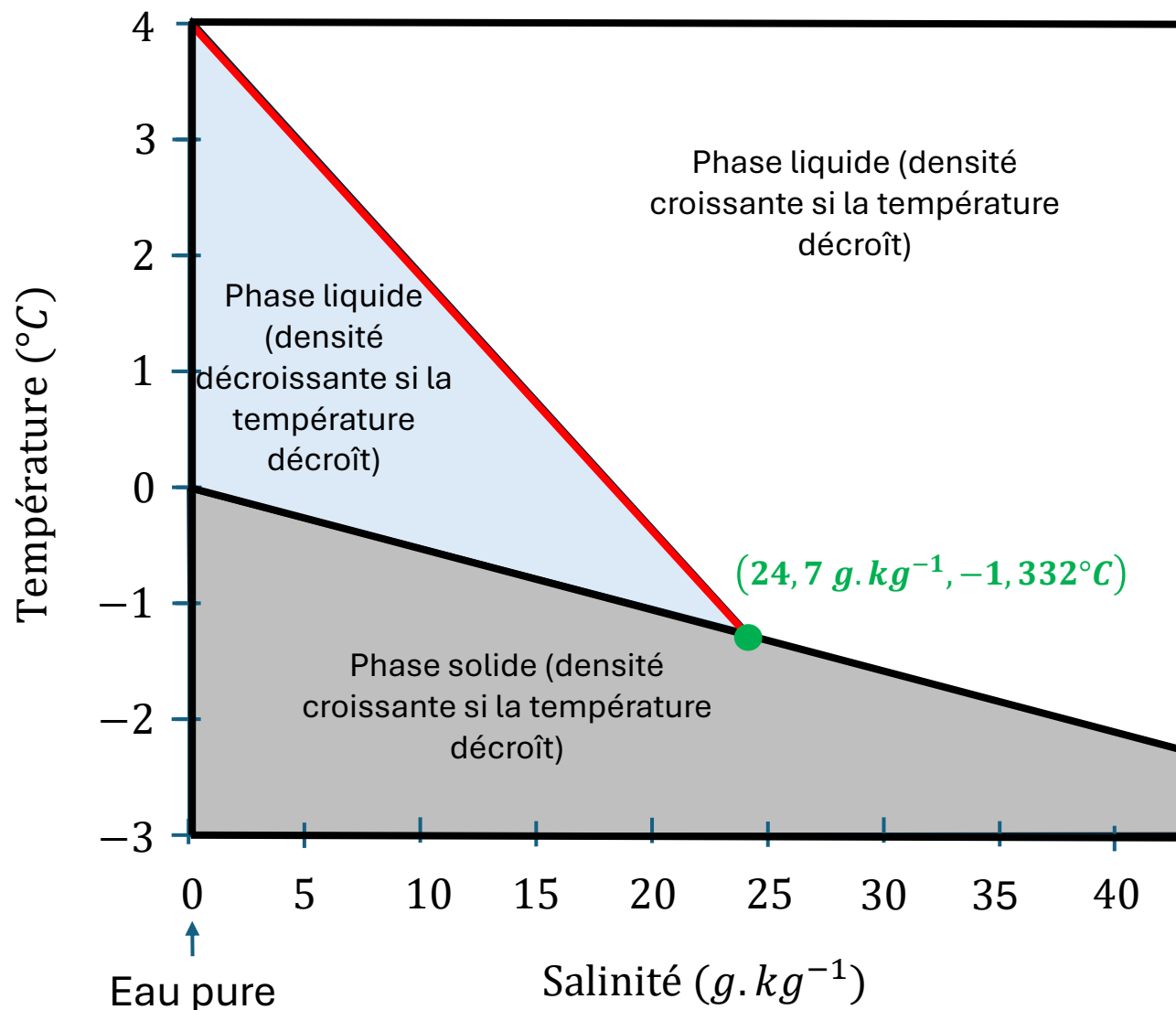
Masse volumique de l'eau pure à 4°C : 1000 kg.m^{-3}

Masse volumique de l'eau pure à 20°C : $998,2 \text{ kg.m}^{-3}$

Masse volumique de l'eau de mer
(salinité = $35,5 \text{ g.kg}^{-1}$) à 20°C : 1026 kg.m^{-3}

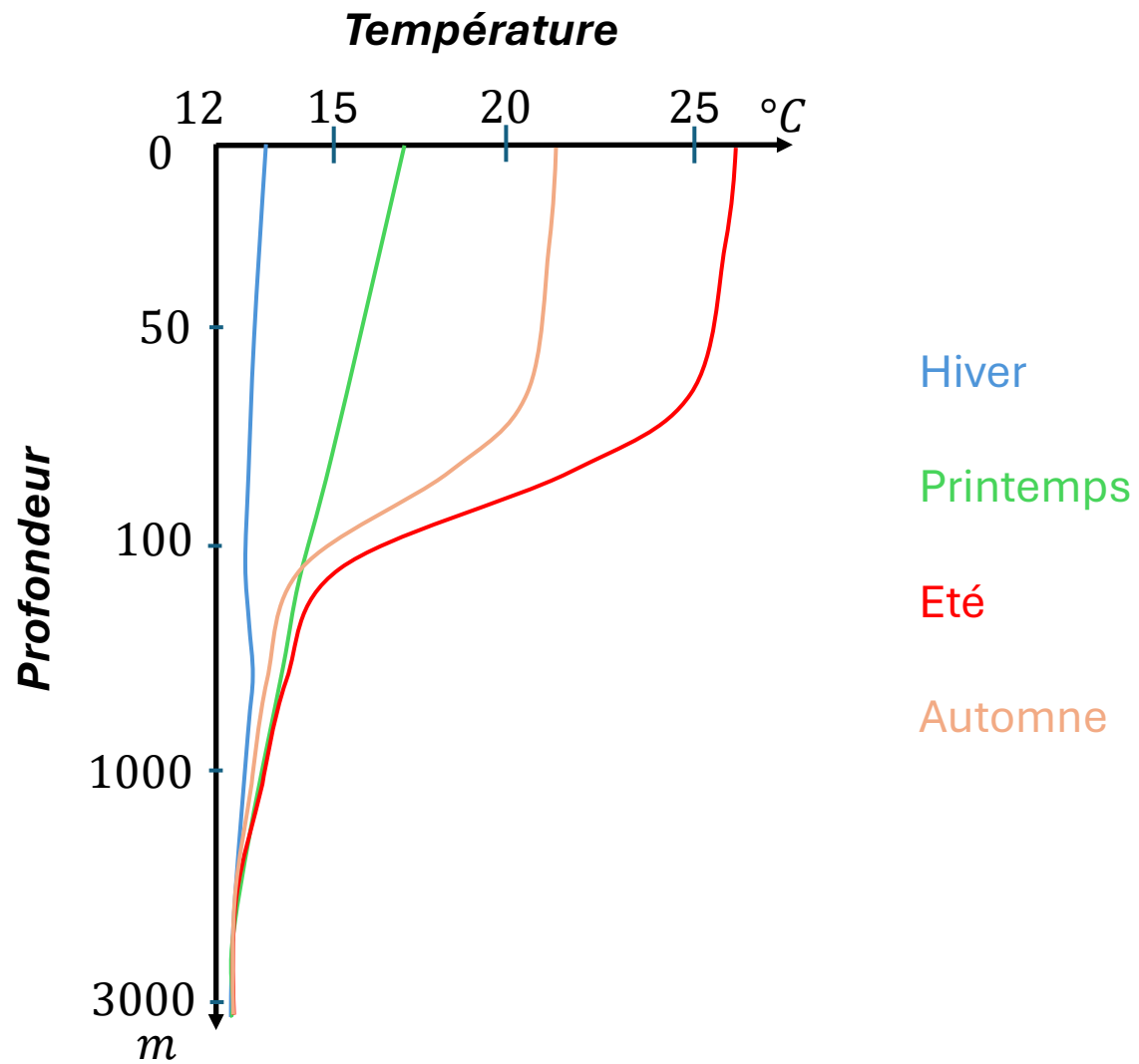
Capacité thermique : 4186 kJ (réponse thermique lente)

Transport thermique : par *diffusion* (lent) et par *forçage externe* (vents) ou par *convection*.

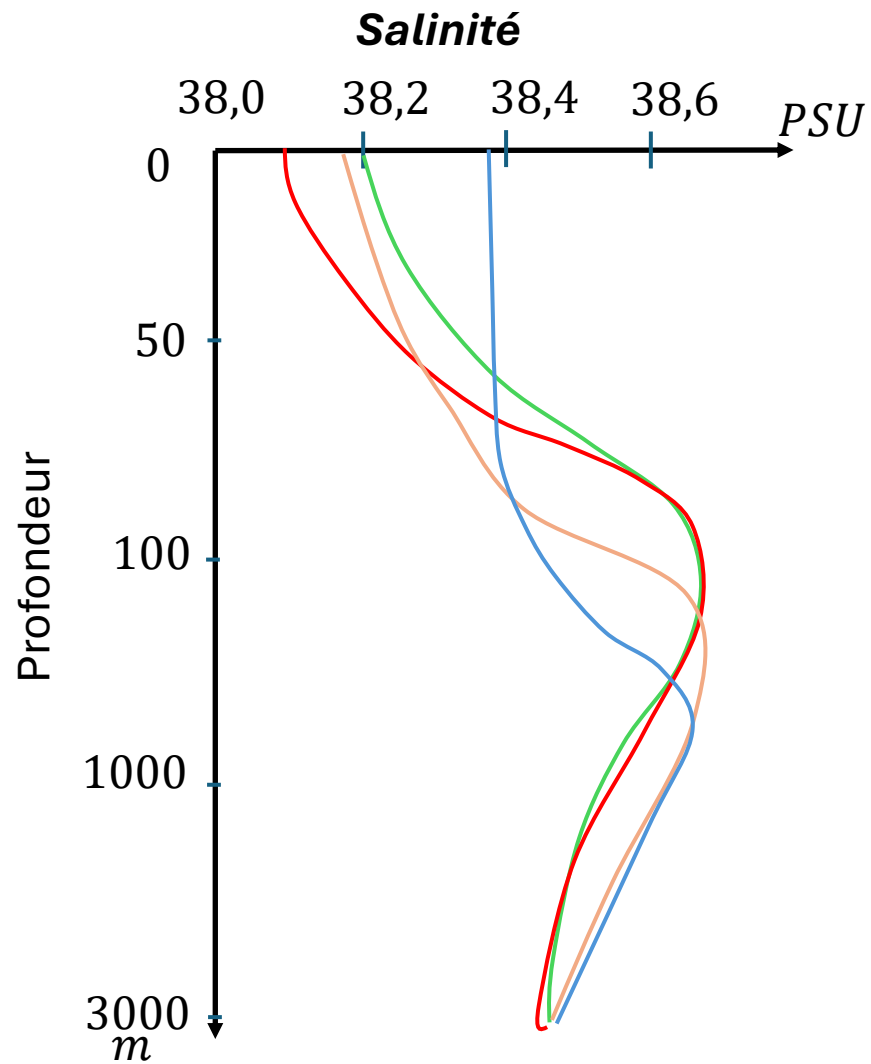


— Eau de densité maximale
— Congélation

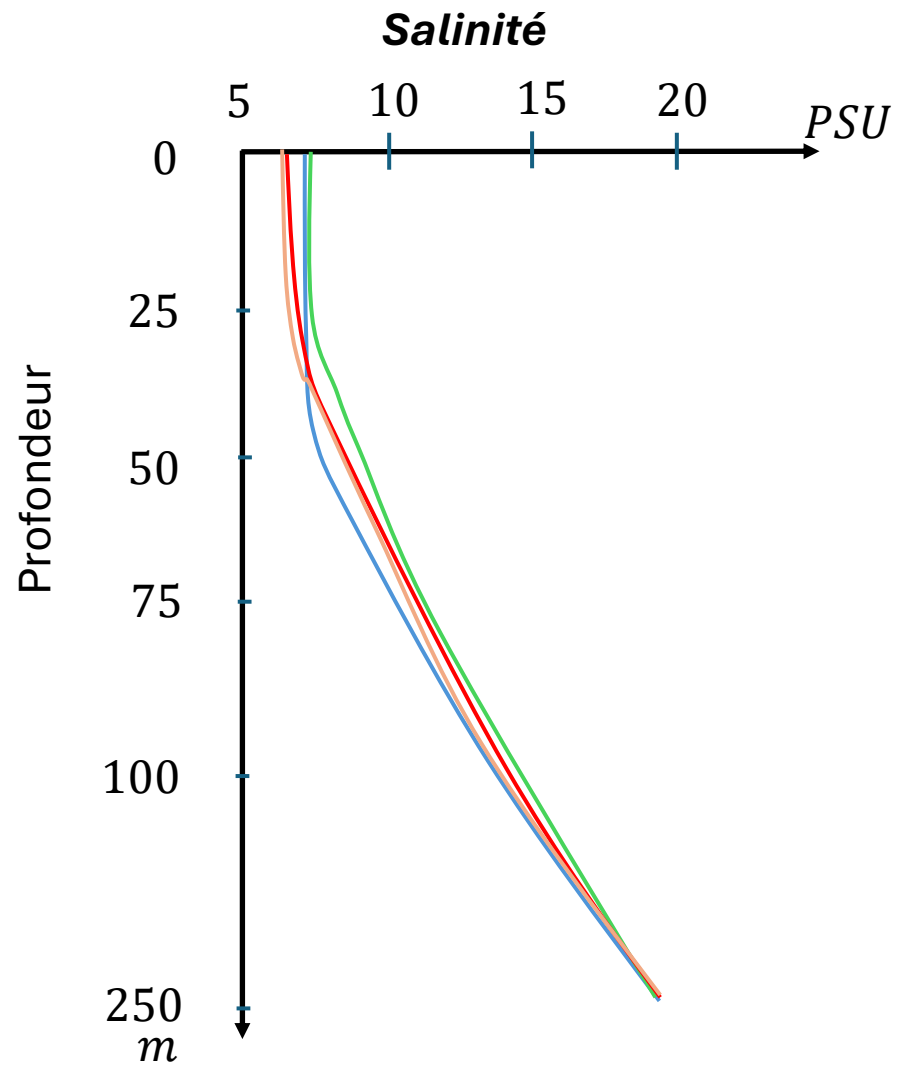
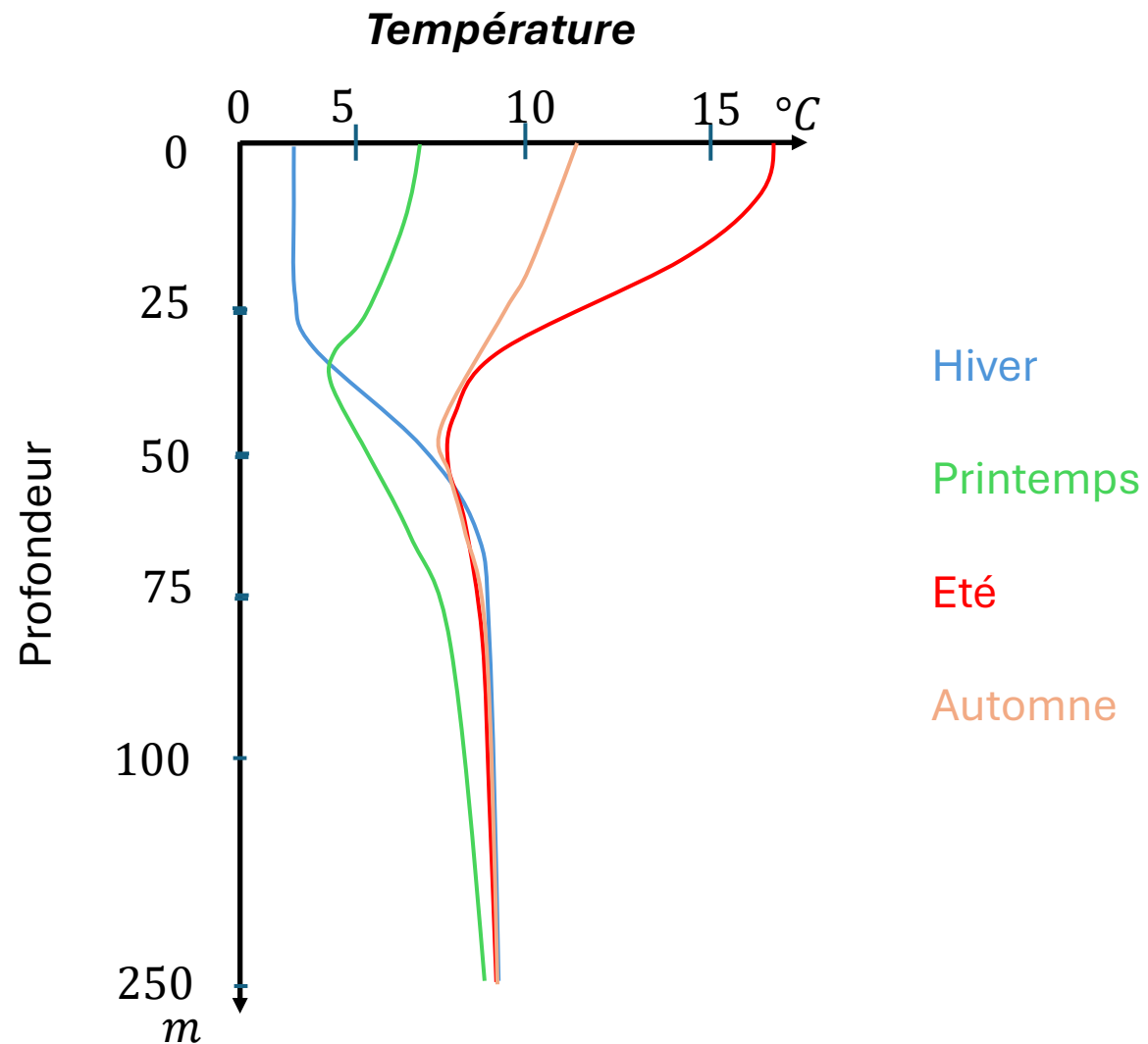
Profils de température et salinité en fonction des saisons



Méditerranée

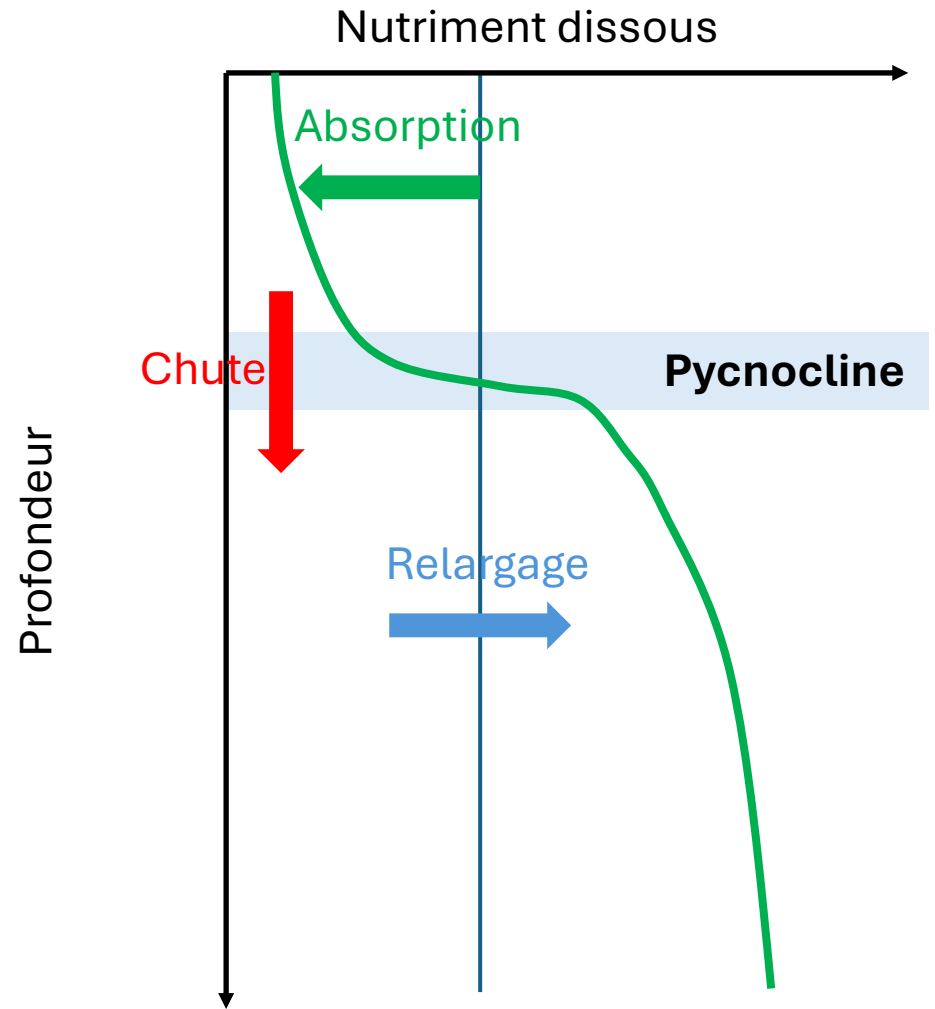


Profils de température et salinité en fonction des saisons

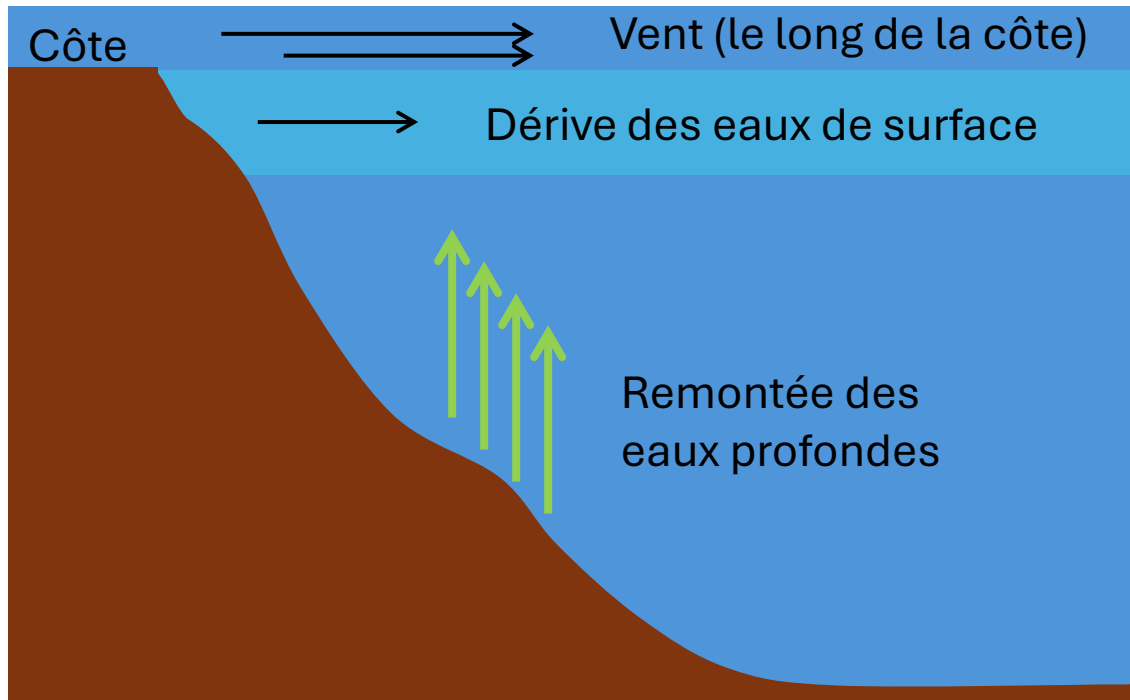


Mer Baltique

Profils de nutriments dans une colonne stratifiée



Upwellings



- Upwelling = courant ascendant d'eau océanique profonde, plus froide que les eaux de surface et souvent plus riche en nutriments;
- Favorise la production primaire et la présence de régions à plus forte biodiversité;
- zones d'upwelling favorables aux pêcheries;
- Exemples de courants les plus importants :
 - le courant du Humboldt au large du Chili et du Pérou;
 - le courant de Californie
 - le courant des Canaries (NW Afrique)
 - le courant du Benguela (Afrique du Sud)

Mesure de la viscosité

Coefficient de **viscosité cinétique** : $\nu \simeq 10^{-6} m^2 \cdot s^{-1}$

Mesure de la viscosité

Coefficient de viscosité cinétique : $\nu \simeq 10^{-6} \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$

Importance relative de la viscosité

Nombre de Reynolds : $\text{Re} = \frac{\text{inertie}}{\text{frottements}} = \frac{\text{vitesse} \times \text{longueur}}{\text{viscosité}} = \frac{vl}{\nu}$

$\text{Re} \gg 1$: viscosité négligeable

$\text{Re} \ll 1$: viscosité prépondérante

Mesure de la viscosité

Coefficient de viscosité cinétique : $\nu \simeq 10^{-6} m^2 \cdot s^{-1}$

Importance relative de la viscosité

Nombre de Reynolds : $Re = \frac{\text{inertie}}{\text{frottements}} = \frac{\text{vitesse} \times \text{longueur}}{\text{viscosité}} = \frac{vl}{\nu}$

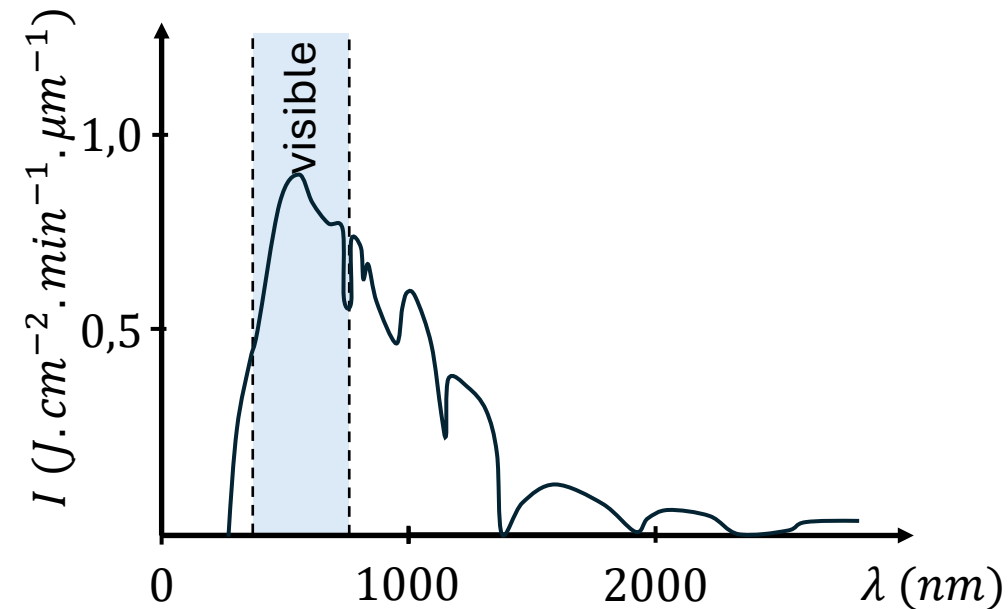
Re \gg 1 : viscosité négligeable
 Re \ll 1 : viscosité prépondérante

Organisme / type de mouvement	Re	
Baleine / nage	10^8	} Nage efficace
Thon / nage	10^7	
Crustacée (zooplancton) / saut	10^2	
Ciliés / nage	10^{-1}	} Importance de la diffusion
Grosse diatomée / chute	10^{-2}	
Eau filtrée par du zooplancton	10^{-3}	
Bactérie / nage	10^{-4}	

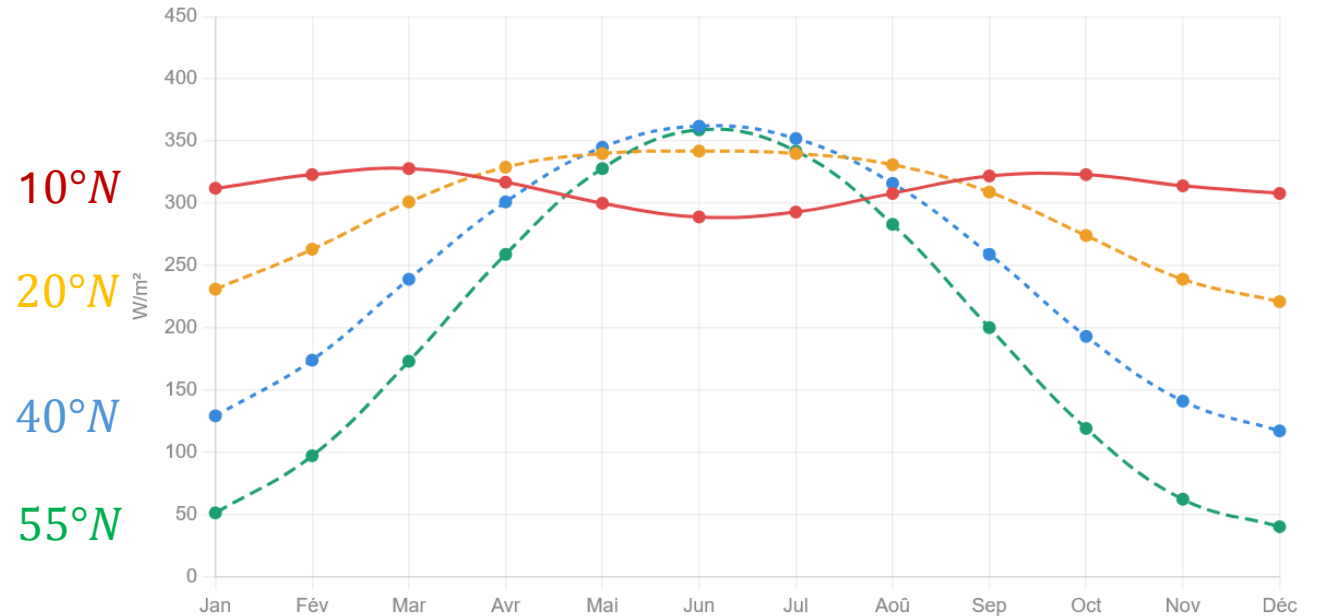
Longueurs d'onde de l'irradiance solaire : 100 à 1000 nm.

Le visible (≈ 380 à 750 nm) coïncide grossièrement avec le spectre utilisable par la photosynthèse (400 à 700 nm), appelé *photosynthetically active radiation* (PAR).

L'énergie maximale de la lumière solaire est pour une longueur d'onde de 500 nm.



Spectre de l'irradiance à la surface de la terre



Irradiance totale sur l'année pour différentes latitudes

*La théorie DEB (Dynamics Energy Budgets) :
bioénergétique et écologie*

- Théorie initiée en 1977 (Kooijman et Metz), fondée sur des **principes premiers**
- Vise à décrire les **flux d'énergie** au sein d'un organisme pour expliquer la **croissance** et la **reproduction** à partir de la consommation de **ressources** dans un environnement **variable**
- Théorie fortement utilisée au sein de **l'IFREMER** (développement d'un groupe AQUADEV dans les années 2010)
- Base de données (« **add_py_pet** ») contenant un nombre croissant de modèles biologiques couvrant de nombreux domaines du vivant
- Adaptée au développement de **modèles écologiques**
- Largement confrontées aux **observations**

- Théorie initiée en 1977 (Kooijman et Metz), fondée sur des **principes premiers**
- Vise à décrire les **flux d'énergie** au sein d'un organisme pour expliquer la **croissance** et la **reproduction** à partir de la consommation de **ressources** dans un environnement **variable**
- Théorie fortement utilisée au sein de **l'IFREMER** (développement d'un groupe AQUADEV dans les années 2010)
- Base de données (« **add_py_pet** ») contenant un nombre croissant de modèles biologiques couvrant de nombreux domaines du vivant
- Adaptée au développement de **modèles écologiques**
- Largement confrontées aux **observations**

- Théorie initiée en 1977 (Kooijman et Metz), fondée sur des **principes premiers**
- Vise à décrire les **flux d'énergie** au sein d'un organisme pour expliquer la **croissance** et la **reproduction** à partir de la consommation de **ressources** dans un environnement **variable**
- Théorie fortement utilisée au sein de **l'IFREMER** (développement d'un groupe AQUADEB dans les années 2010)
- Base de données (« **add_py_pet** ») contenant un nombre croissant de modèles biologiques couvrant de nombreux domaines du vivant
- Adaptée au développement de **modèles écologiques**
- Largement confrontées aux **observations**

- Théorie initiée en 1977 (Kooijman et Metz), fondée sur des **principes premiers**
- Vise à décrire les **flux d'énergie** au sein d'un organisme pour expliquer la **croissance** et la **reproduction** à partir de la consommation de **ressources** dans un environnement **variable**
- Théorie fortement utilisée au sein de **l'IFREMER** (développement d'un groupe AQUADEB dans les années 2010)
- Base de données (« **add_py_pet** ») contenant un nombre croissant de modèles biologiques couvrant de nombreux domaines du vivant
- Adaptée au développement de **modèles écologiques**
- Largement confrontées aux **observations**

- Théorie initiée en 1977 (Kooijman et Metz), fondée sur des **principes premiers**
- Vise à décrire les **flux d'énergie** au sein d'un organisme pour expliquer la **croissance** et la **reproduction** à partir de la consommation de **ressources** dans un environnement **variable**
- Théorie fortement utilisée au sein de **l'IFREMER** (développement d'un groupe AQUADEV dans les années 2010)
- Base de données (« **add_py_pet** ») contenant un nombre croissant de modèles biologiques couvrant de nombreux domaines du vivant
- Adaptée au développement de **modèles écologiques**
- Largement confrontées aux **observations**

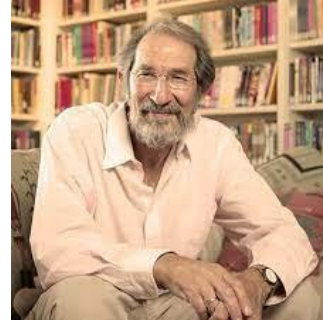
TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY

JAMES H. BROWN,^{1,2,4}

with JAMES F. GILLOOLY,¹ ANDREW P. ALLEN,¹ VAN M. SAVAGE,^{2,3} AND GEOFFREY B. WEST^{2,3}

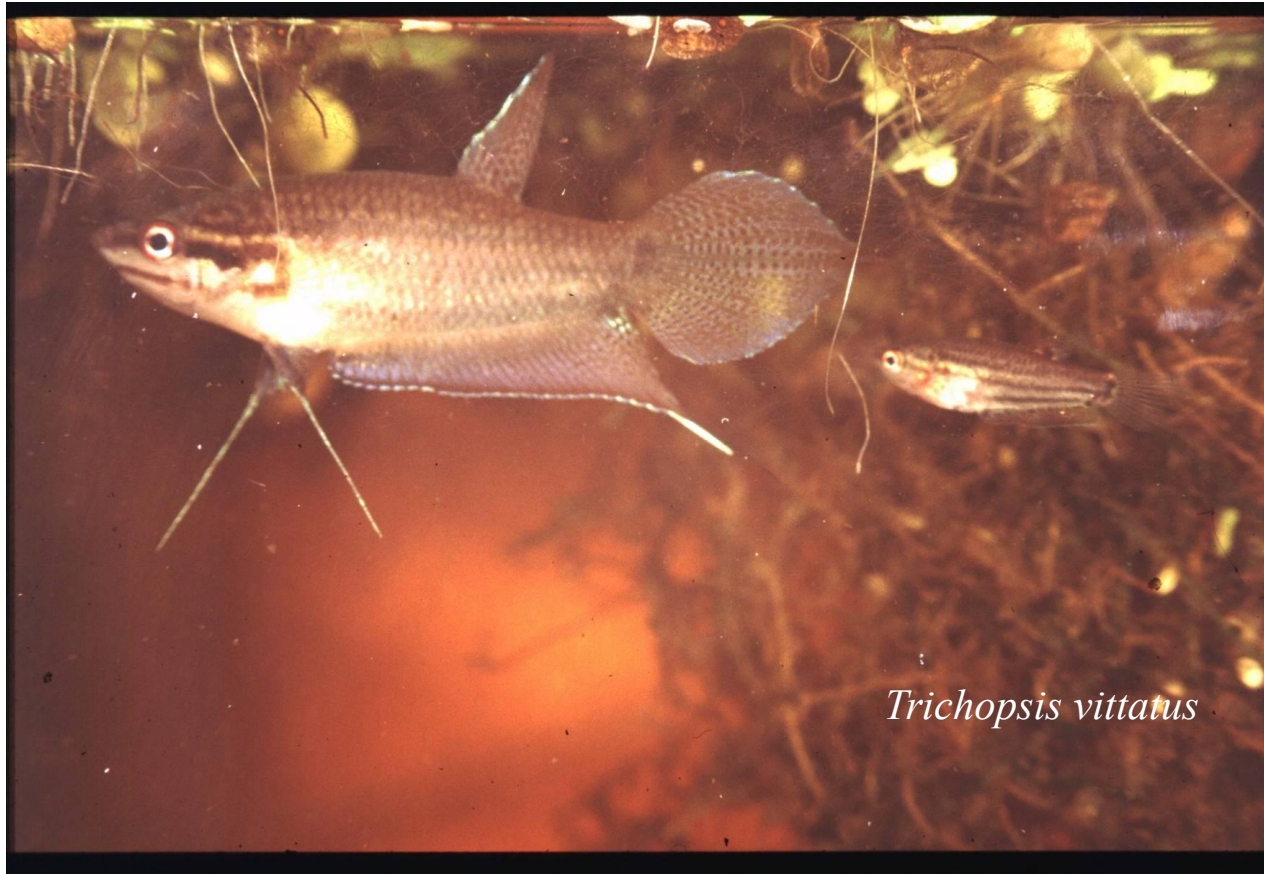


James Brown
1942 -



Geoffrey West
1940 -

- Taux métabolique :
 - loi d'allométrie (isométrie) : $R = R_0 M^b$ (Huxley, 1932)
 - loi de Kleiber : $R = R_0 M^{3/4}$ (pour la majorité des vertébrés supérieurs)
- La loi de Kleiber s'oppose à la relation $R = R_0 M^{2/3}$ qui s'explique par la géométrie euclidienne
- La loi de Kleiber ne fonctionne pas pour les petits organismes, les végétaux... et a de nombreux contre – exemples.
- La Théorie Métabolique de l'Ecologie propose une explication de la loi de Kleiber fondée sur la structure fractale du réseau capillaire qui permet la distribution de l'énergie aux cellules dans un organisme vivant.

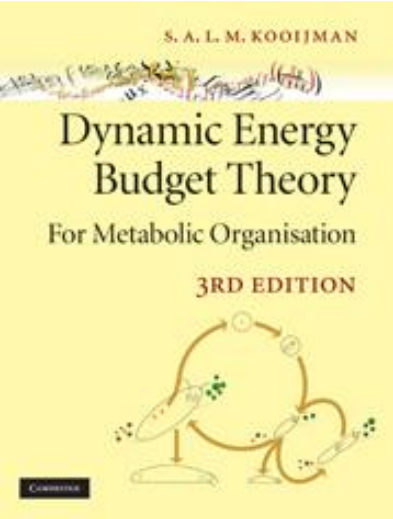
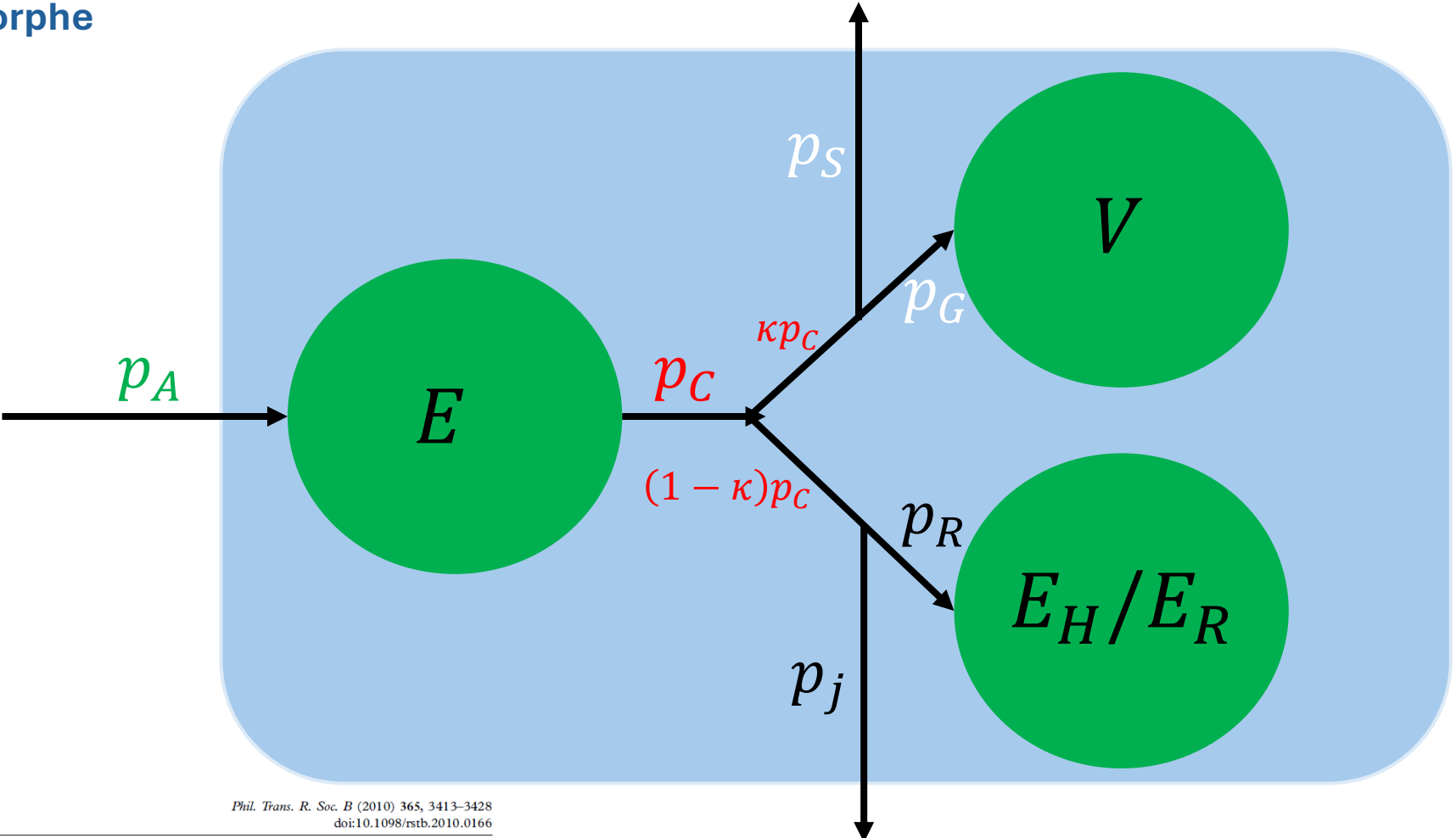


d'après Kooijman 2000

- Gouramis de même cohorte, dans le même milieu,
- la différence de taille s'explique par les interactions sociales,
- les deux organismes ont des flux métaboliques différents.

Le « modèle DEB Standard »

Isomorphe



PHILOSOPHICAL
TRANSACTIONS
OF
THE ROYAL
SOCIETY

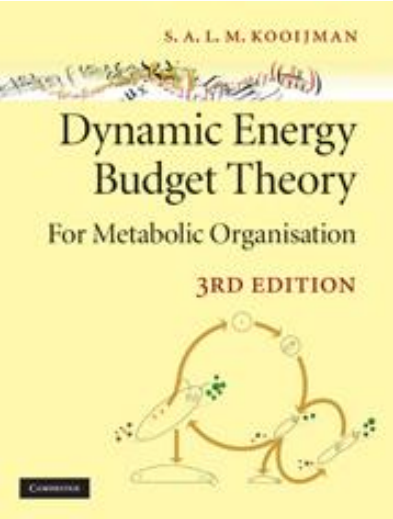
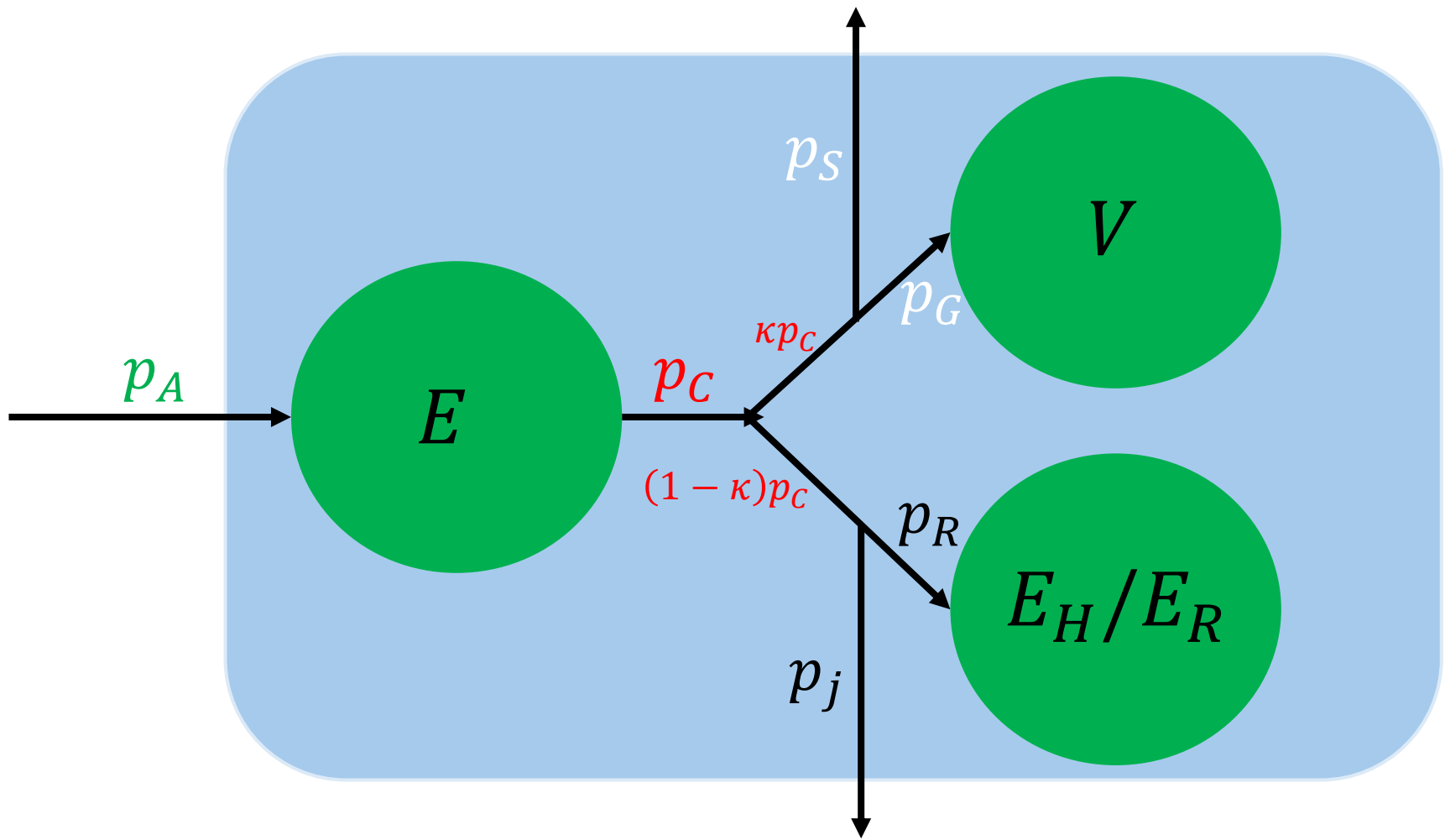
Phil. Trans. R. Soc. B (2010) 365, 3413–3428
doi:10.1098/rstb.2010.0166

Introduction

Dynamic energy budget theory restores coherence in biology

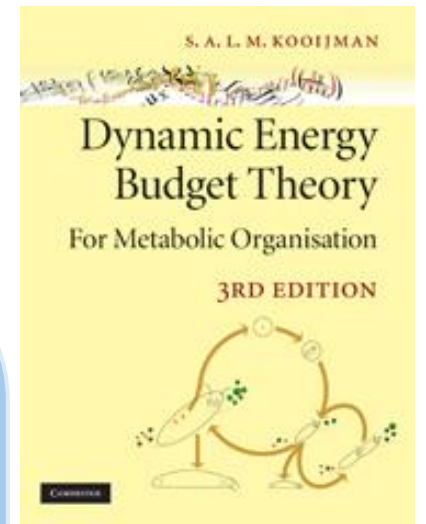
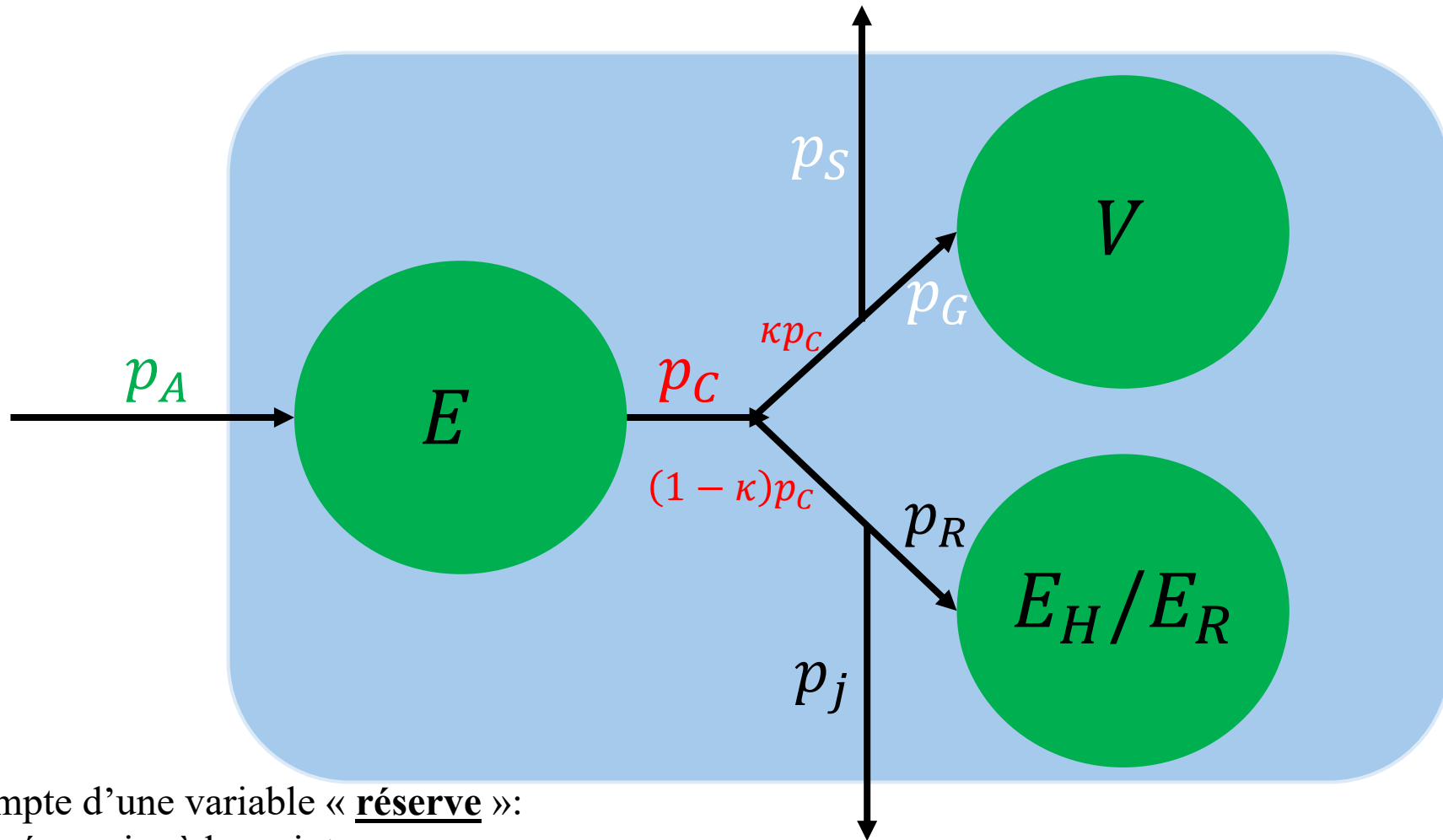
Tânia Sousa^{1,*}, Tiago Domingos¹, J.-C. Poggiale²
and S. A. L. M. Kooijman³

Le « modèle DEB Standard »



Notations : $V = L^3$

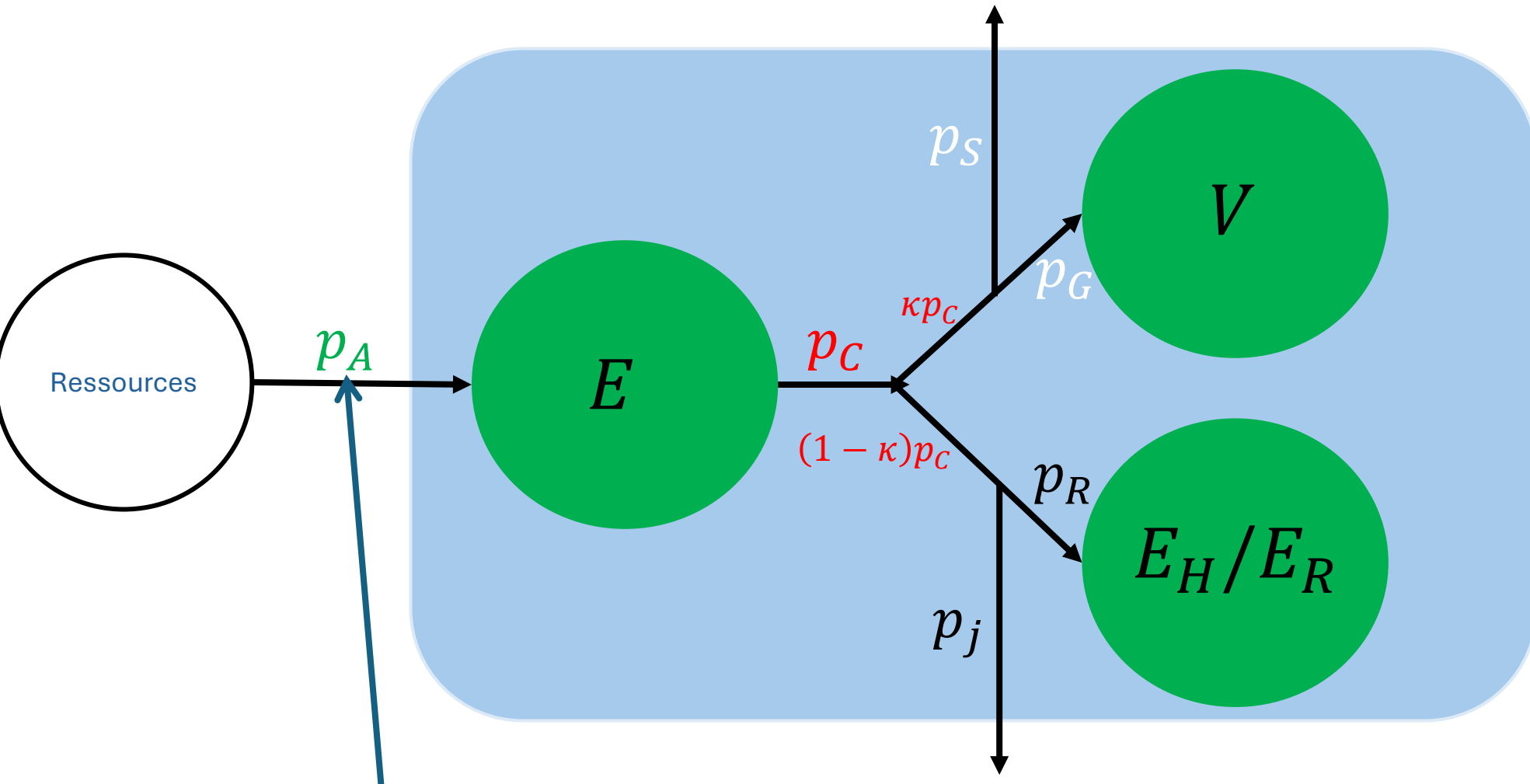
Le « modèle DEB Standard »



Prise en compte d'une variable « réserve »:

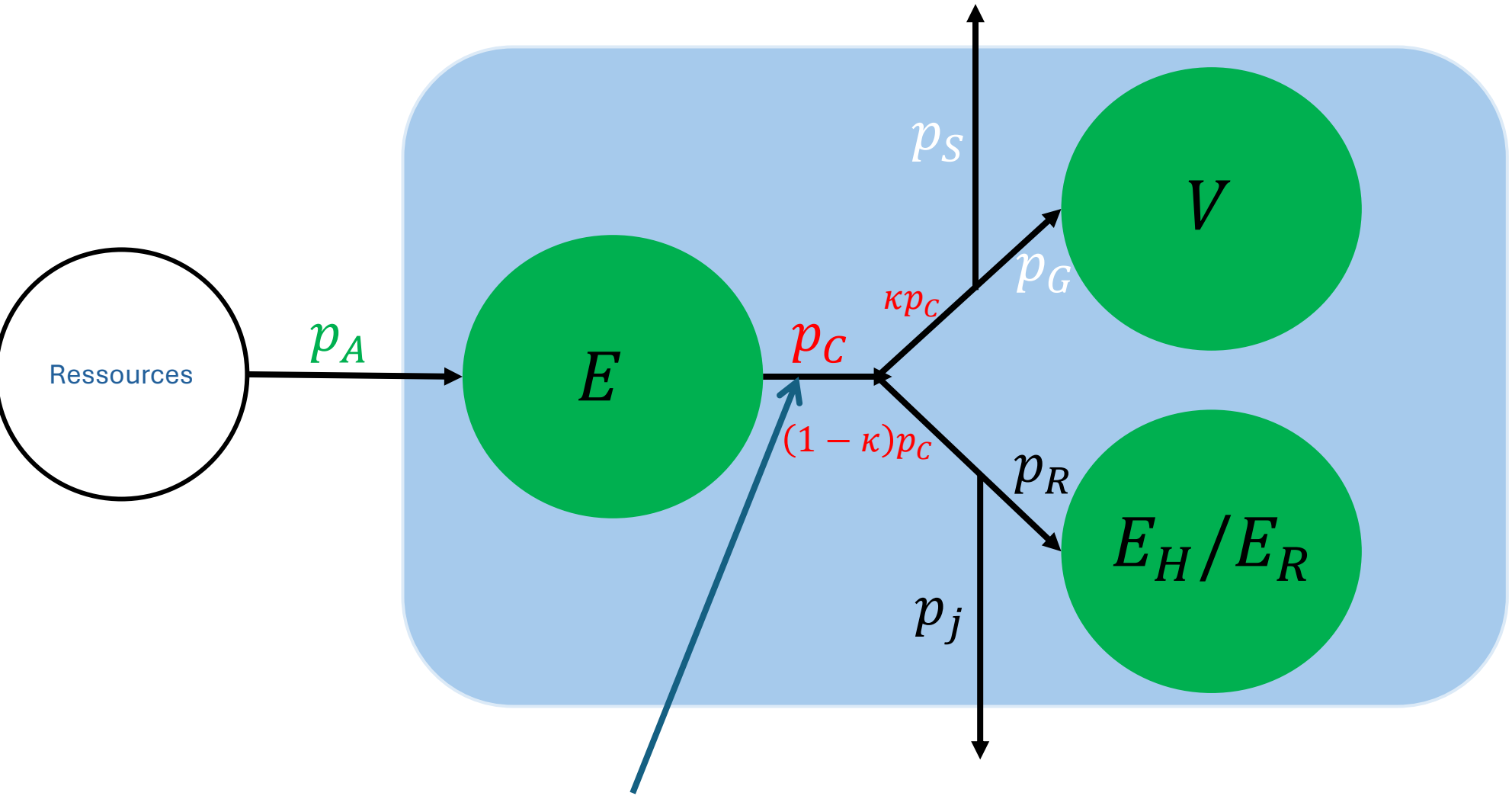
- nécessaire à la maintenance
- lissage de la variabilité environnementale
- composition chimique des individus variable en fonction des ressources
- il n'y a pas de maintenance pour la réserve

Ressources converties en réserve



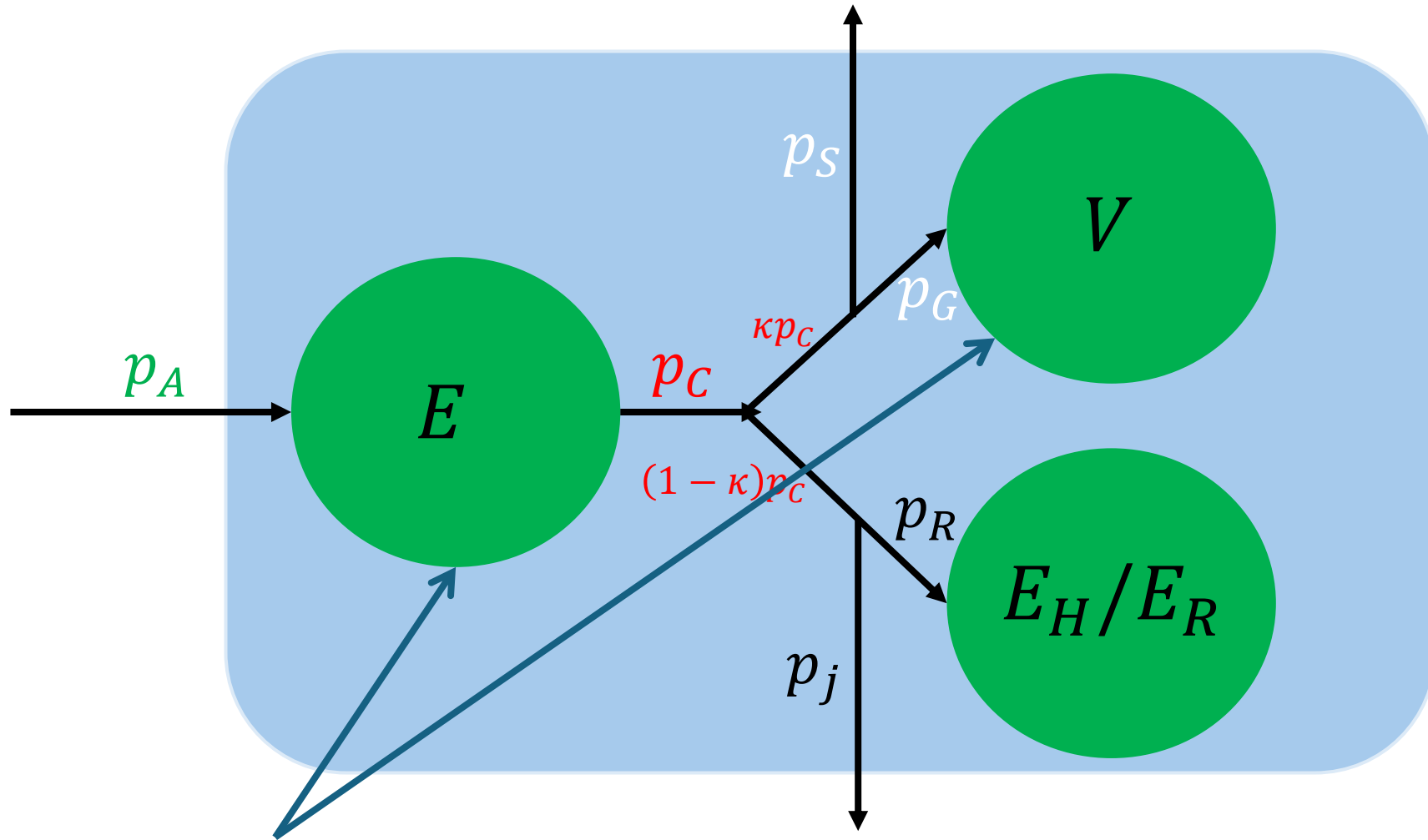
L'assimilation se fait à travers une surface :
taux proportionnel à $S = L^2 = V^{2/3}$

Le taux de mobilisation de la réserve ne dépend que de l'état de l'individu



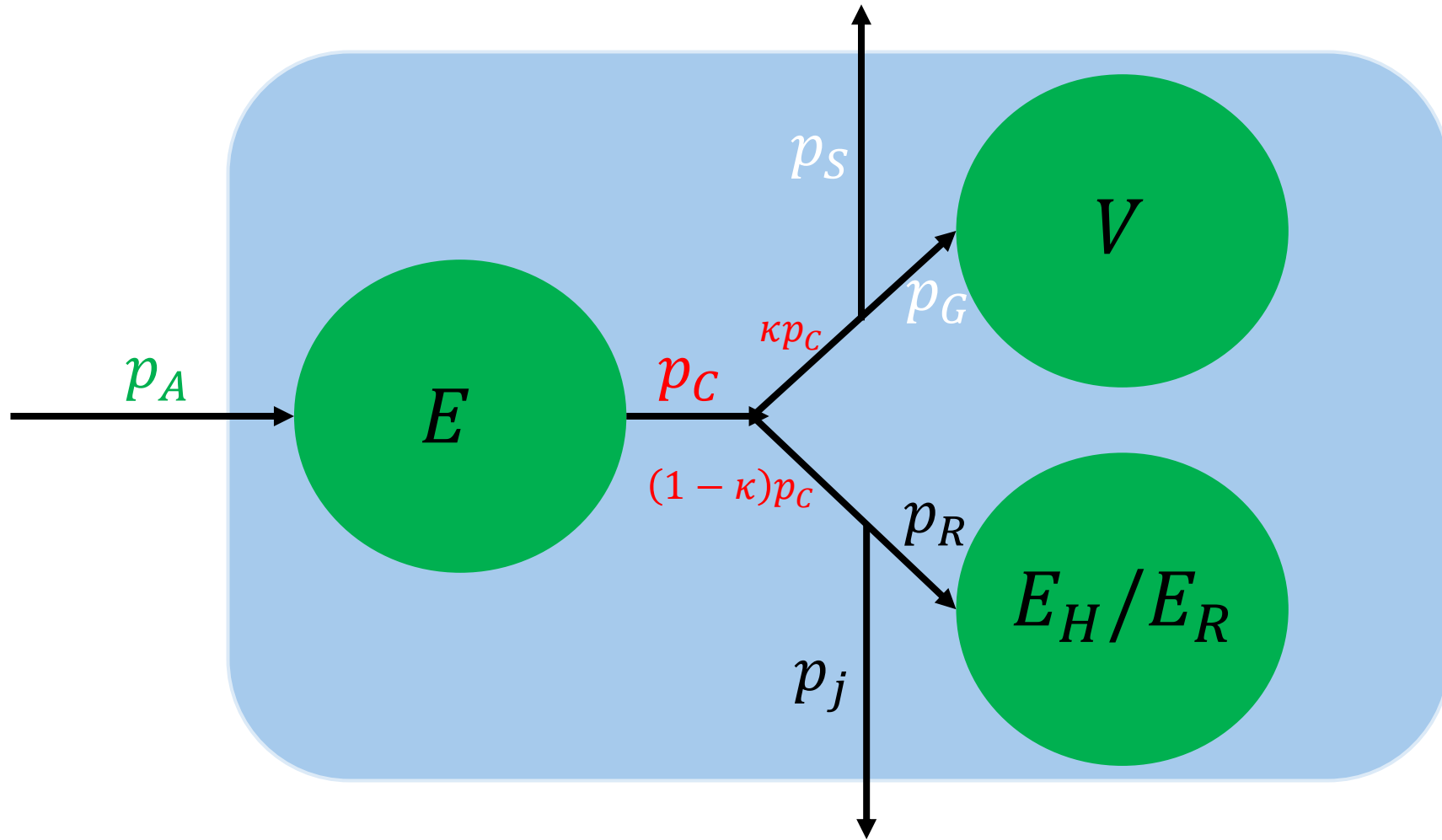
Taux p_C ne dépend que de l'état du système

Homéostasie forte



Composition chimique constante

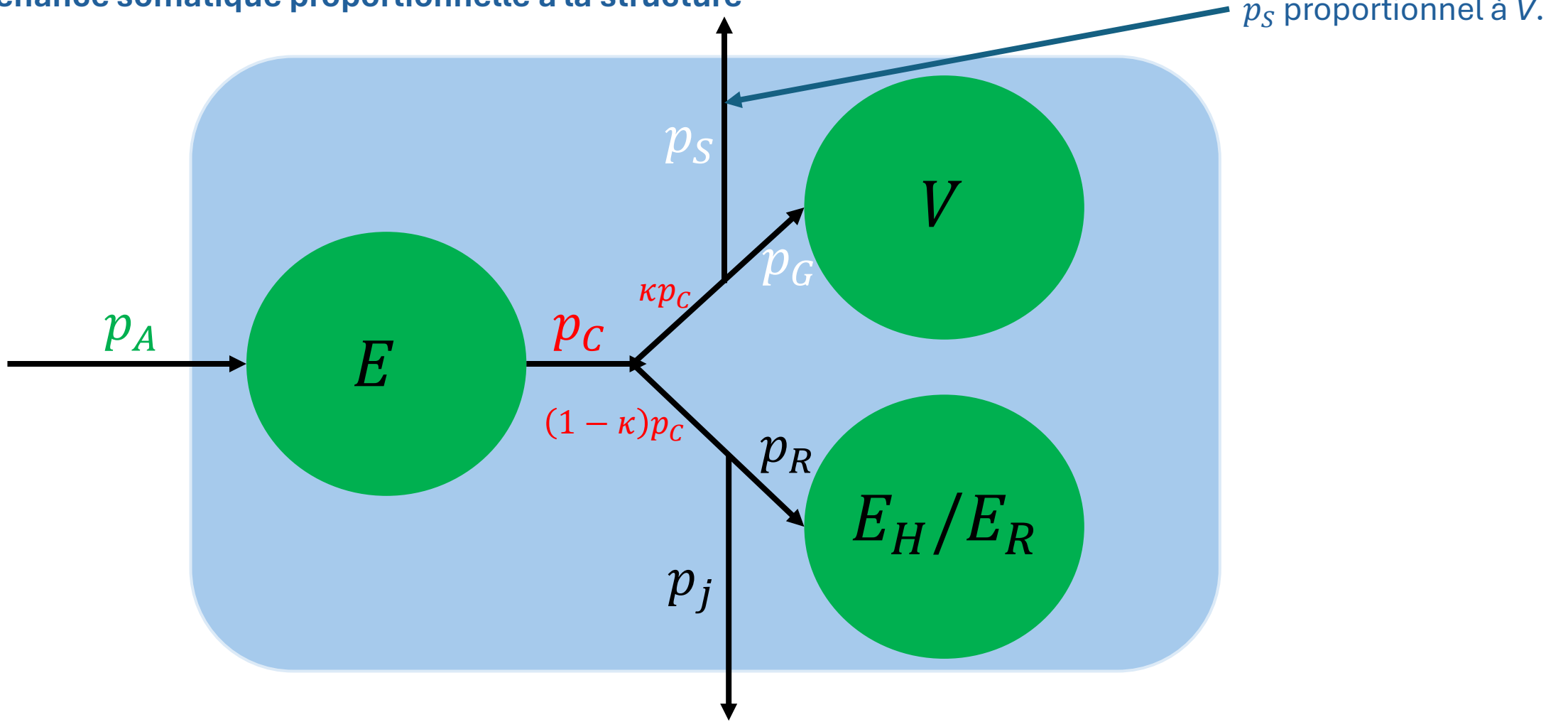
Homéostasie faible



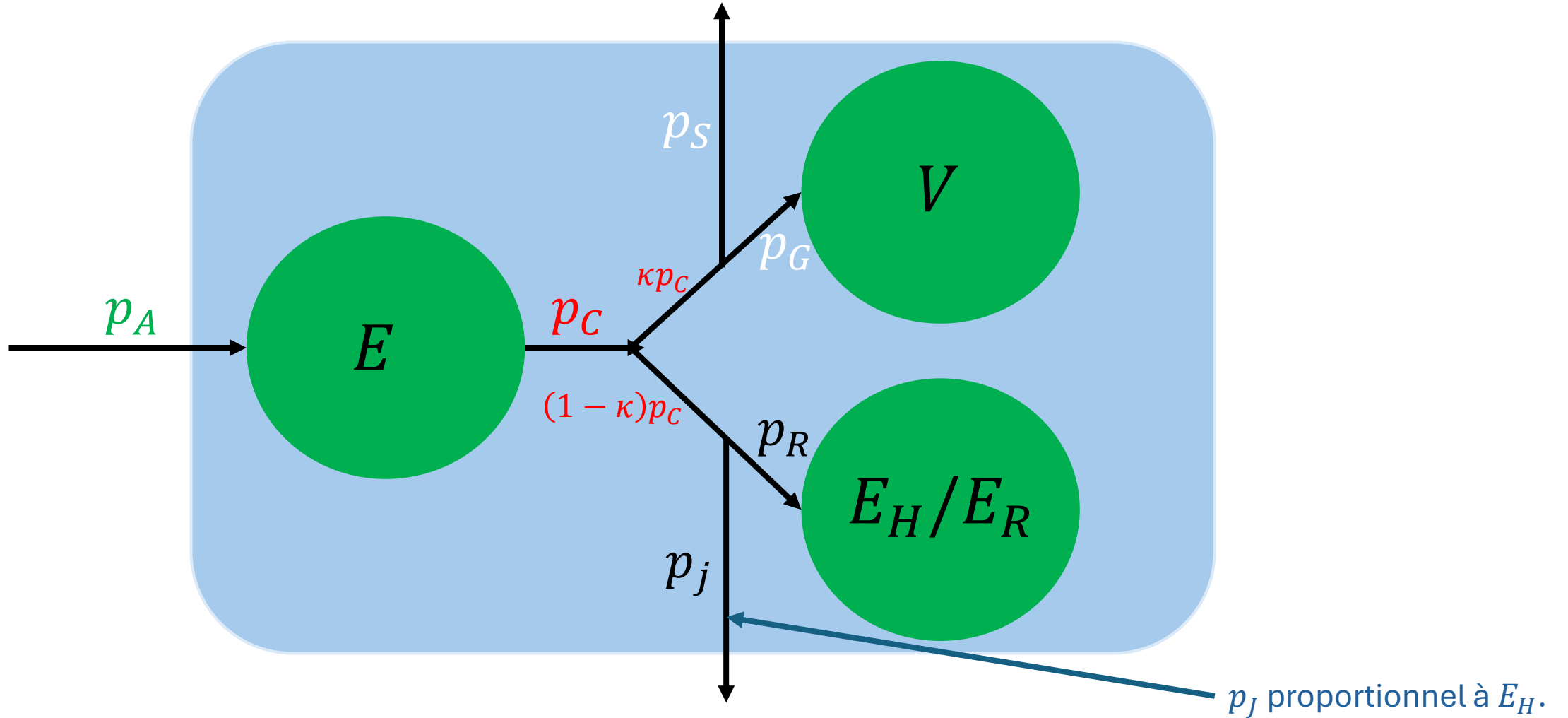
Quantité de ressources constantes => composition chimique constante

$[E^*] = \frac{E}{V}$ (à l'équilibre) ne dépend pas de V .

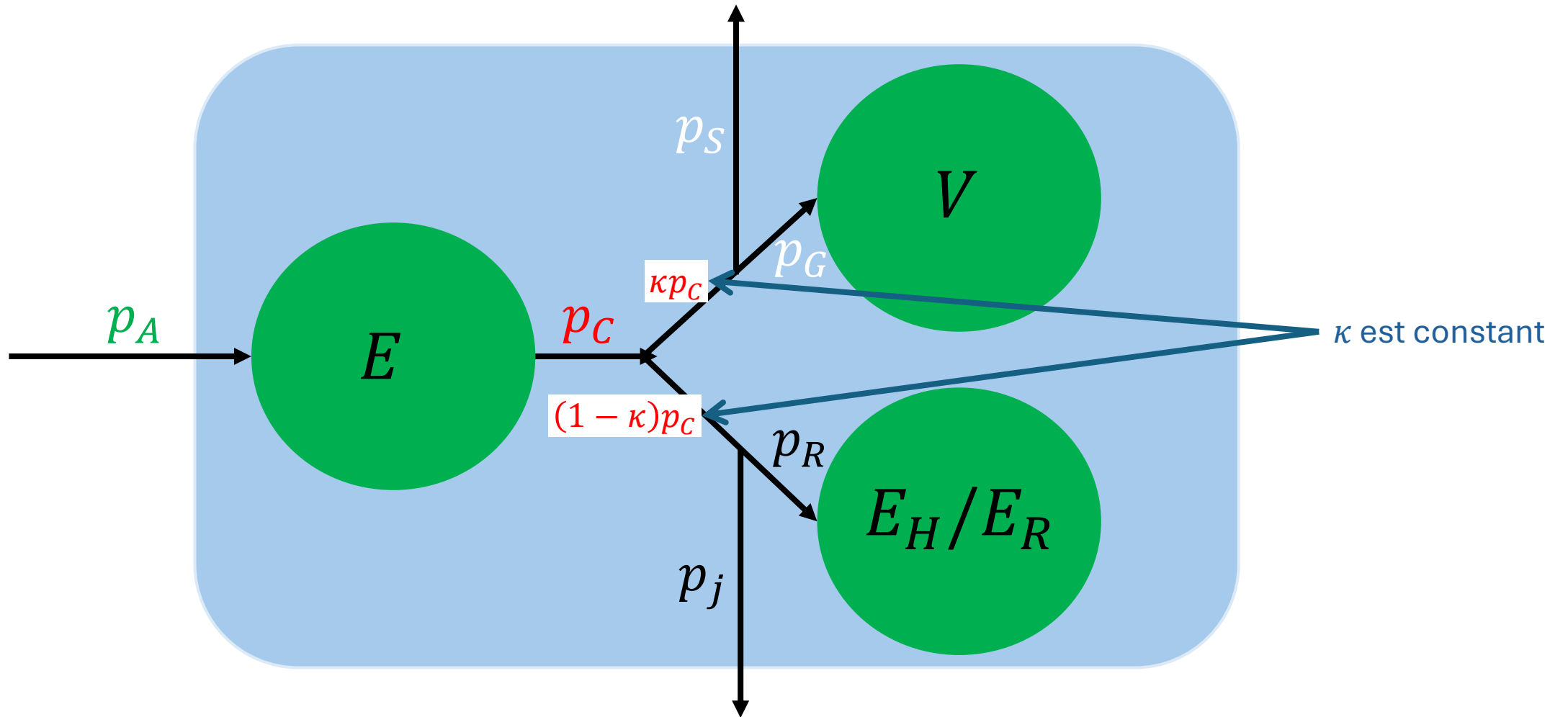
Maintenance somatique proportionnelle à la structure



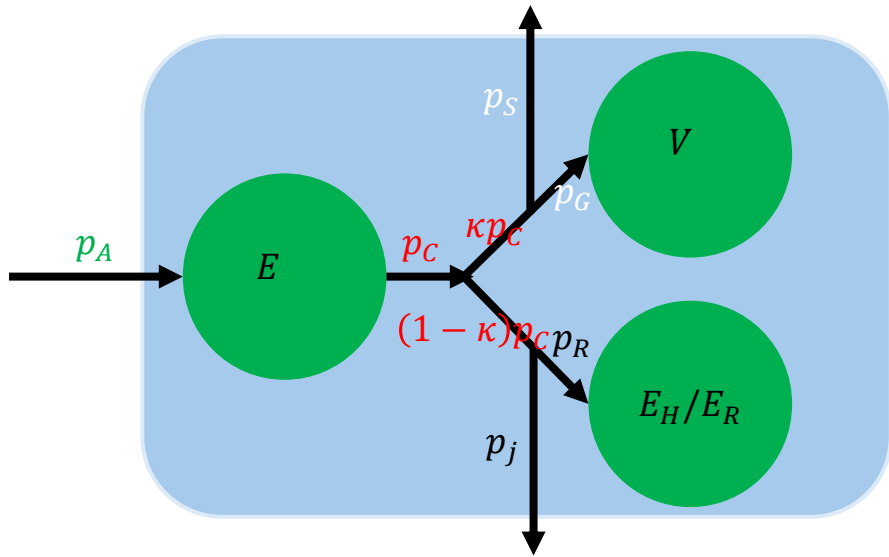
Maintenance de maturité proportionnelle à la maturité



Règle κ

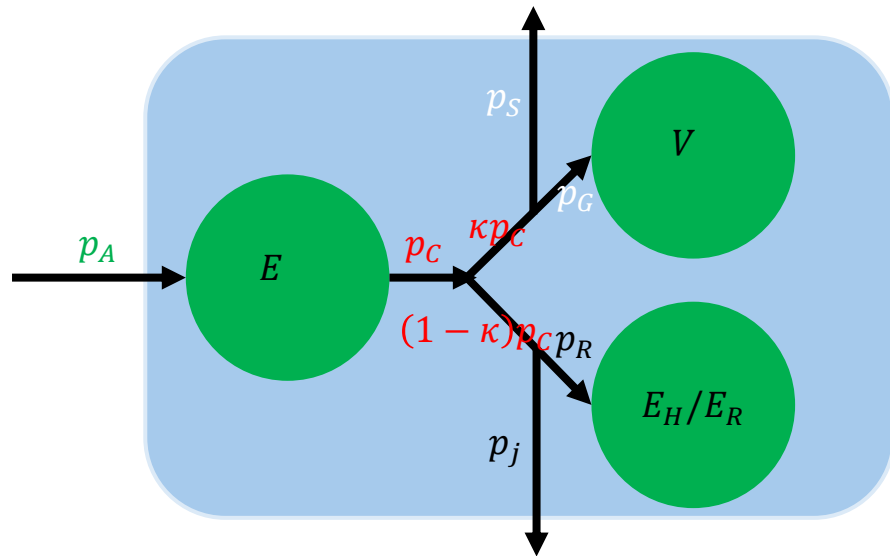


1. **Variables d'état** : réserve E , volume structural V , maturité E_H . Réserve et structure ont des compositions chimiques constantes (homéostasie forte).
2. **Prise de nourriture** démarre à la **naissance**. Allocation d'énergie à la maturité redirigée vers la reproduction à la **puberté** si maturité atteint un seuil spécifique.
3. Ressources converties en réserve. Celle-ci est mobilisée à un taux qui ne dépend que de l'état pour alimenter les autres processus métaboliques.
4. **Embryon** = faible quantité de structure et de maturité (mais plutôt de la réserve). Densité de réserve à la naissance égale celle de mère à la formation des œufs (**effet maternel**). **Fœtus** se développe de la même manière que **l'embryon** dans un œuf (mais a un taux non restreint par la disponibilité en réserve).
5. **Taux d'assimilation** de ressource **proportionnel à l'aire** de l'individu.
6. Densité de réserve à quantité de ressources constante ne dépend pas de la quantité de structure (homéostasie faible).
7. **Maintenance somatique** proportionnelle au **volume** (*modulo quelques composantes qui peuvent être proportionnelles à la surface, comme pour les endothermes par exemple*).
8. **Maintenance de maturité** proportionnelle à la quantité de maturité.
9. **Proportion fixe de réserve κ** allouée à la **croissance/maintenance somatique**, proportion complémentaire allouée à la **reproduction ou la maturité/maintenance de maturité (règle κ)**
10. Le **modèle standard** est dédié à **l'isomorphisme**.



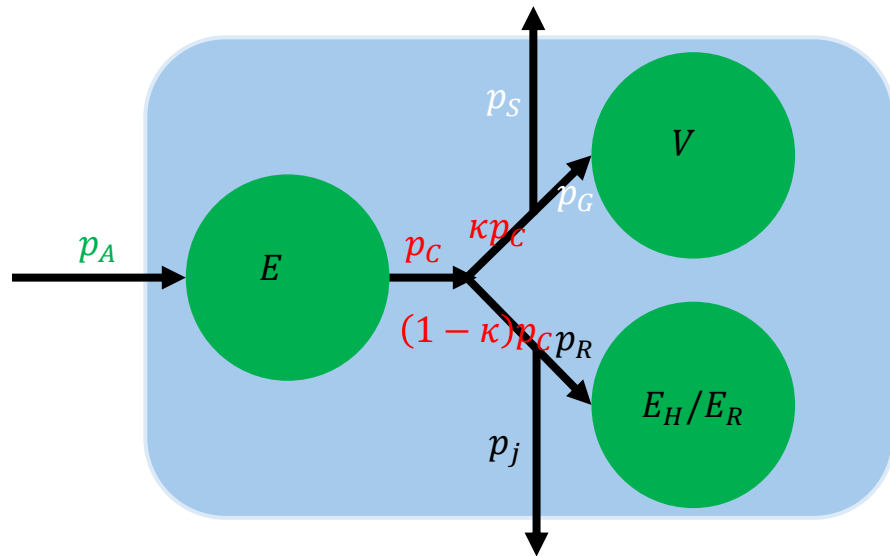
$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$



$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C & [E] = \frac{E}{V} \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

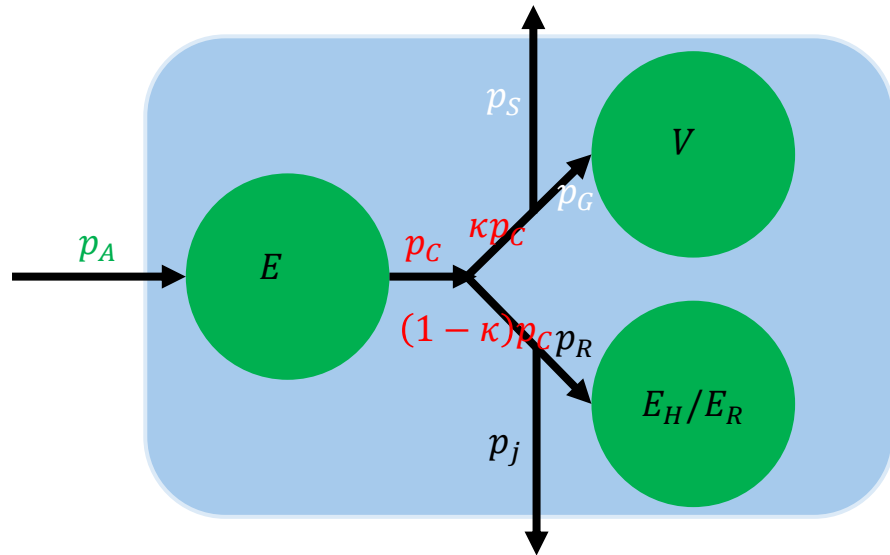
$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{V} \left(\frac{dE}{dt} - [E] \frac{dV}{dt} \right) = \frac{1}{V} (p_A - p_C - [E]rV)$$



$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C & [E] = \frac{E}{V} \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{V} \left(\frac{dE}{dt} - [E] \frac{dV}{dt} \right) = \frac{1}{V} (p_A - p_C - [E]rV)$$

$$\begin{aligned} \frac{d[E]}{dt} &= [p_A] - [p_C] - [E]r \\ &= [p_A] - F([E], V) \end{aligned}$$



$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C & [E] = \frac{E}{V} \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{V} \left(\frac{dE}{dt} - [E] \frac{dV}{dt} \right) = \frac{1}{V} (p_A - p_C - [E]rV)$$

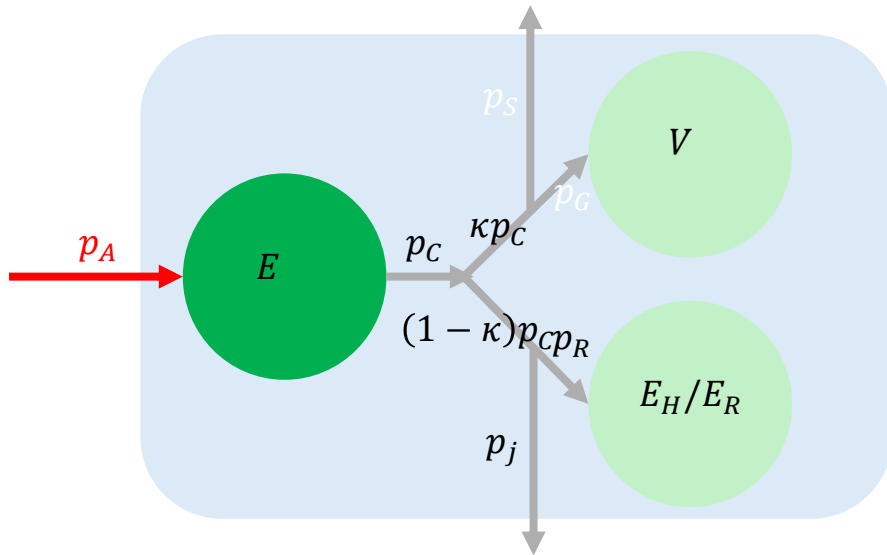
$$\begin{aligned} \frac{d[E]}{dt} &= [p_A] - [p_C] - [E]r \\ &= [p_A] - F([E], V) \end{aligned}$$

$$[p_C] = F([E], V) - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = [p_A] - F([E], V)$$



$$p_A = f\{p_{Am}\}L^2$$

$$[p_A] = \frac{f\{p_{Am}\}}{L}$$

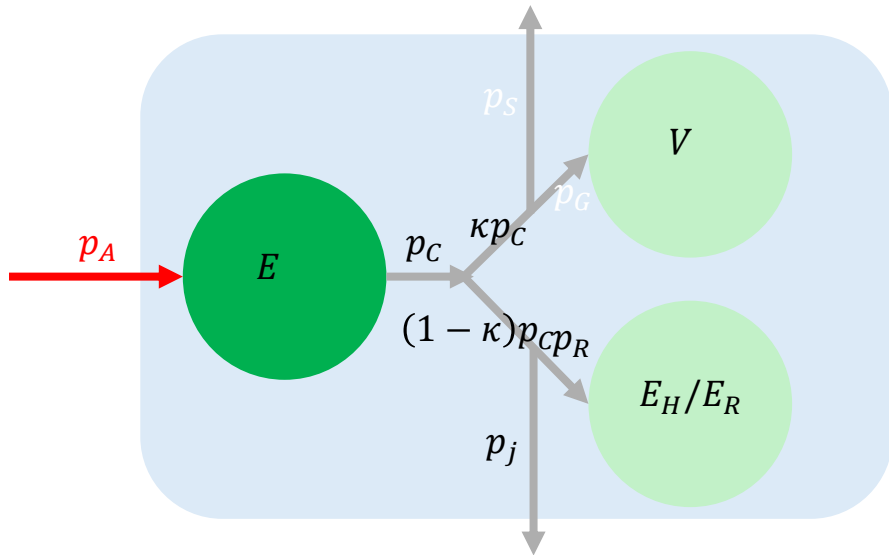
- $\{p_{Am}\}$ est la quantité maximale **d'énergie** assimilable **par unité de surface** et **par unité de temps**, supposée constante ($J \cdot m^{-2} s^{-1}$)
- f mesure l'abondance de ressource absorbée entre 0 et 1.

$$[p_C] = F([E], V) - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = [p_A] - F([E], V)$$



$$p_A = f\{p_{Am}\}L^2$$

$$[p_A] = \frac{f\{p_{Am}\}}{L}$$

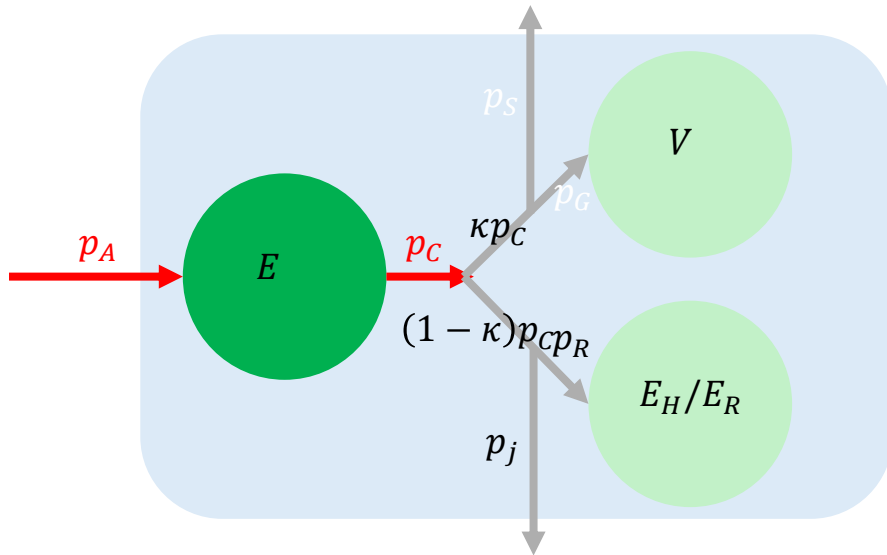
$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - LF([E], V))$$

$$[p_C] = F([E], V) - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = [p_A] - F([E], V)$$



$$p_A = f\{p_{Am}\}L^2$$

$$[p_A] = \frac{f\{p_{Am}\}}{L}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - LF([E], V))$$

La valeur $[E^*]$ de $[E]$ à l'équilibre ne dépend pas de la structure (homéostasie faible), donc la fonction F est de la forme :

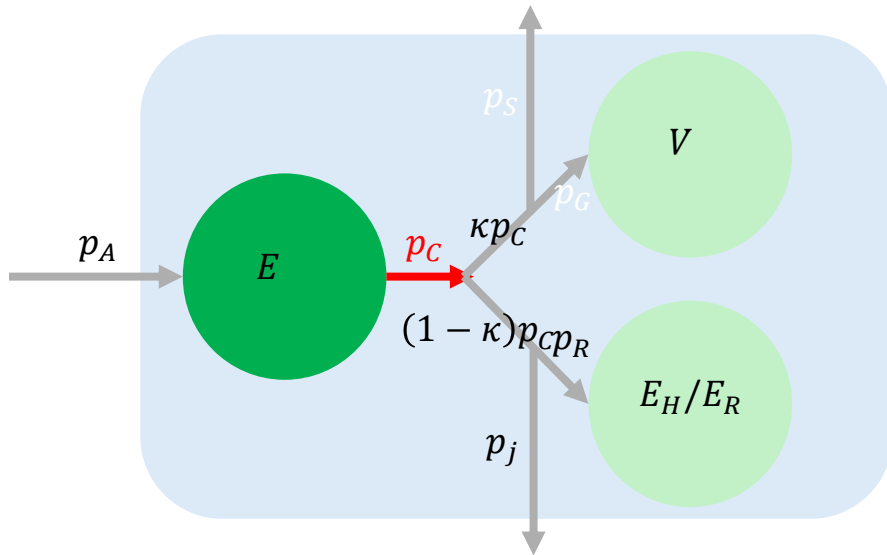
$$F([E], V) = \frac{H([E])}{L} + ([E] - [E^*])G([E], V)$$

$$[p_C] = F([E], V) - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{f\{p_{Am}\}}{L} - F([E], V)$$



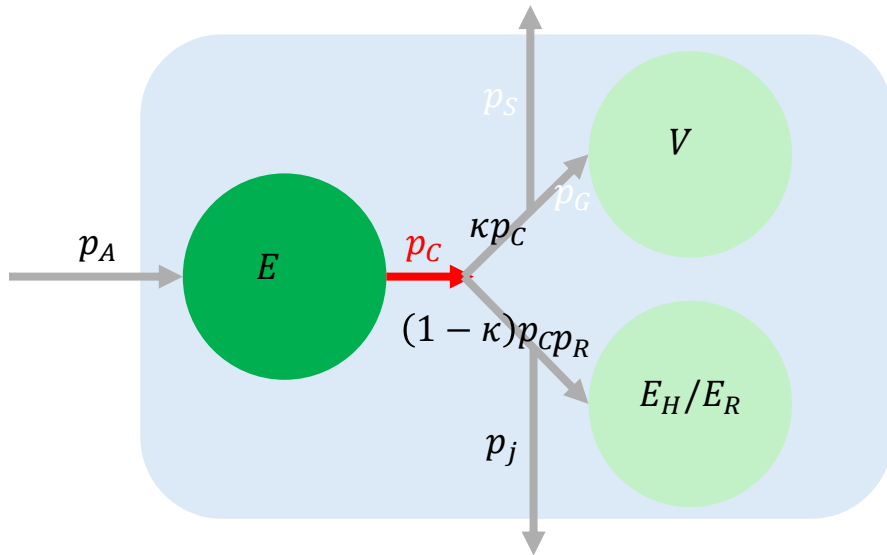
$$F([E], V) = \frac{H([E])}{L} + ([E] - [E^*])G([E], V)$$

$$[p_C] = F([E], V) - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{f\{p_{Am}\}}{L} - F([E], V)$$



$$F([E], V) = \frac{H([E])}{L} + ([E] - [E^*])G([E], V)$$

[E*] dépend de la quantité de nourriture à travers f .

Le taux d'utilisation des réserves ne doit pas dépendre de f .

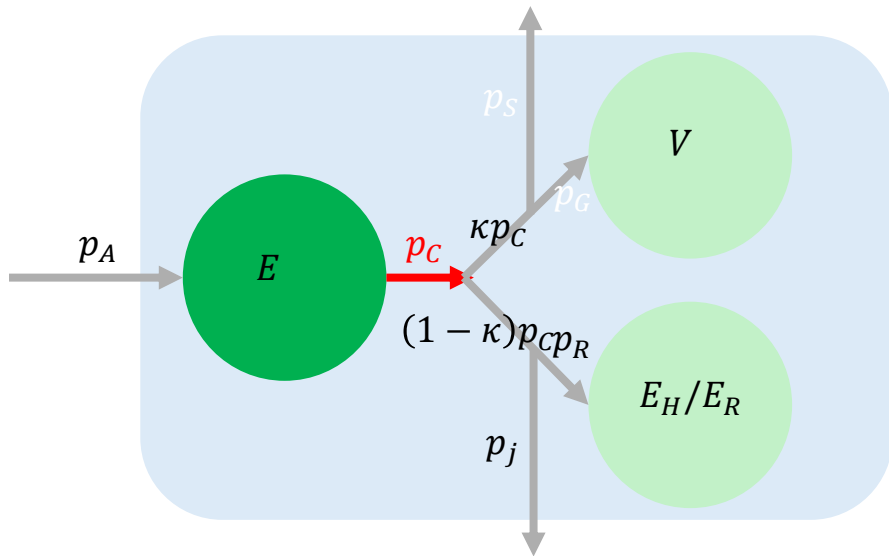
Conclusion : $G([E], V) = 0$

$$[p_C] = F([E], V) - r[E] = \frac{H([E])}{L} - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{f\{p_{Am}\}}{L} - F([E], V)$$



$$F([E], V) = \frac{H([E])}{L} + ([E] - [E^*])G([E], V)$$

[E*] dépend de la quantité de nourriture à travers f .

Le taux d'utilisation des réserves ne doit pas dépendre de f .

Conclusion : $G([E], V) = 0$

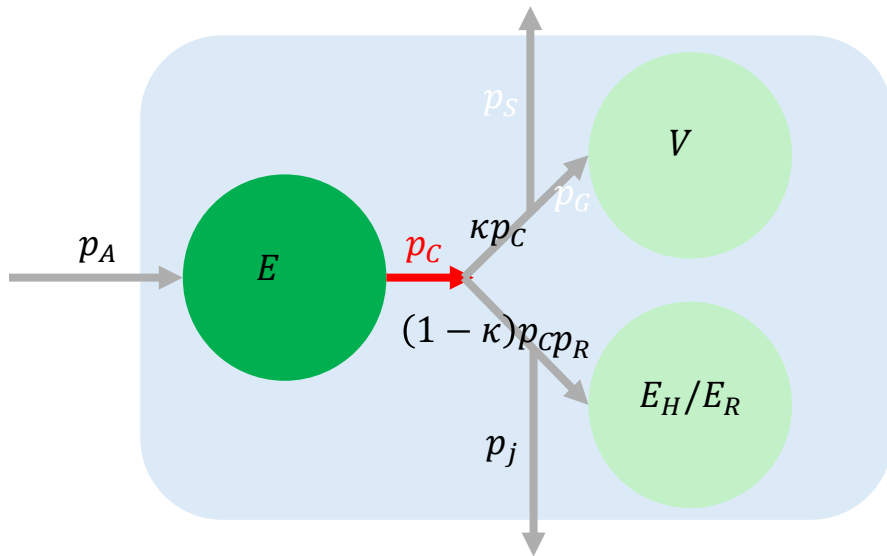
$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - H([E]))$$

$$[p_C] = \frac{H([E])}{L} - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - H([E]))$$



La « **partitionnabilité** » de la réserve se traduit par la linéarité de H :

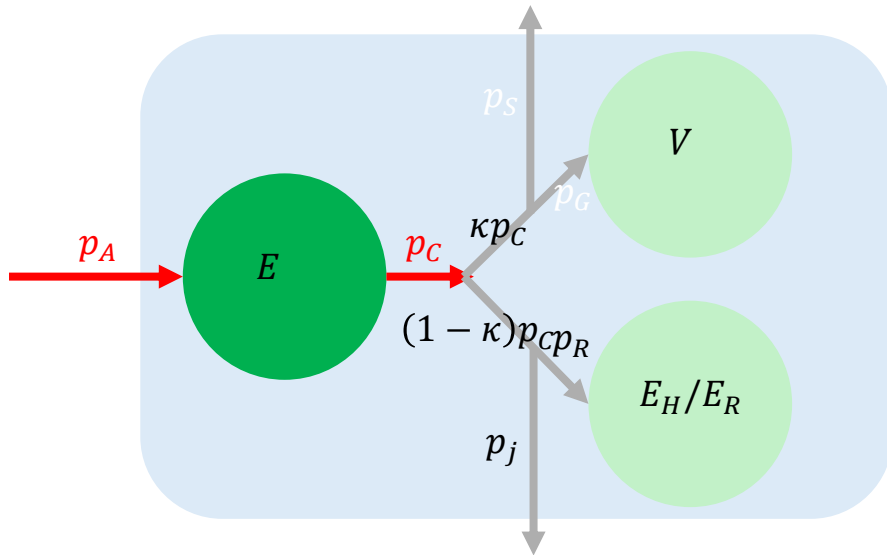
$$H([E]) = v[E]$$

$$[p_C] = \frac{H([E])}{L} - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - H([E]))$$



La « **partitionnabilité** » de la réserve se traduit par la linéarité de H :

$$H([E]) = v[E]$$

v est appelée la **conductance d'énergie** ($m \cdot s^{-1}$).

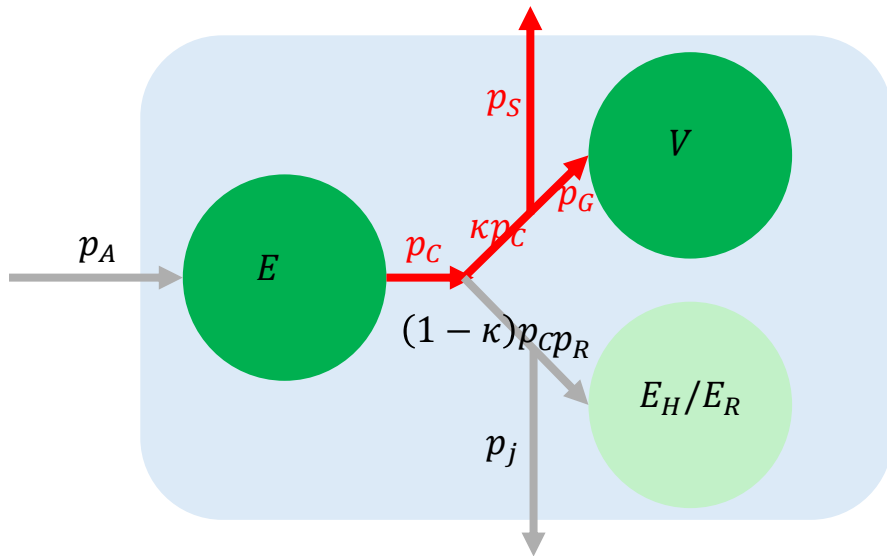
$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

$$[p_C] = \frac{H([E])}{L} - r[E] = \frac{v[E]}{L} - r[E]$$

Le « modèle DEB Standard »

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases} \quad [E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

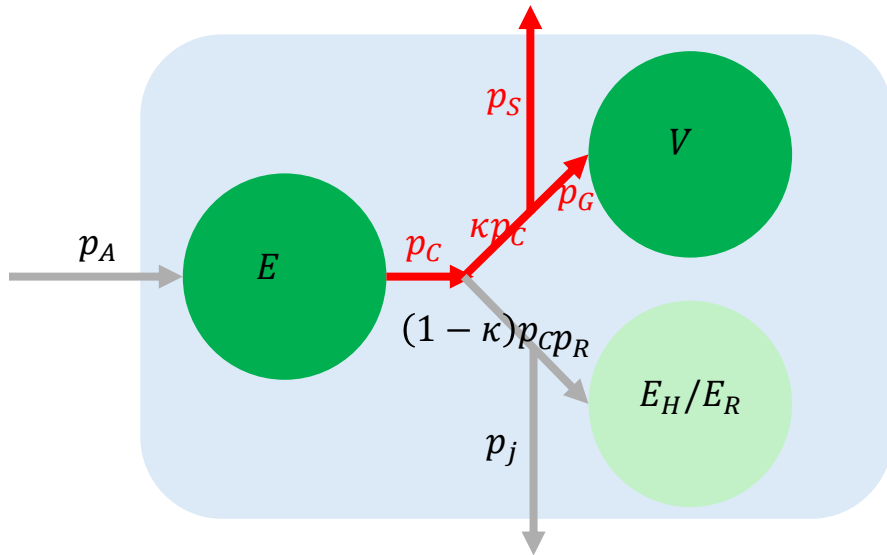


$$\kappa p_C = p_S + p_G$$

$$\kappa [p_C] = [p_S] + [p_G]$$

$$[p_C] = \frac{v[E]}{L} - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases} \quad [E] = \frac{E}{V}$$



$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

$$\kappa p_C = p_S + p_G \quad r = \frac{[p_G]}{[E_G]}$$

$$\kappa [p_C] = [p_S] + [p_G]$$

$$\kappa \left(\frac{v[E]}{L} - r[E] \right) = [p_S] + r[E_G]$$

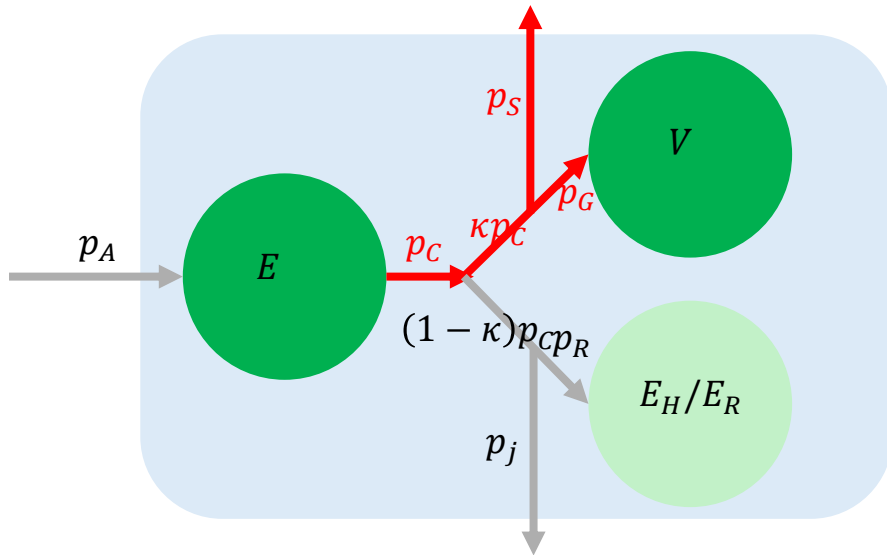
où $[E_G]$ est le coût énergétique de la production d'une unité de volume structural.

$$[p_C] = \frac{v[E]}{L} - r[E]$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$



$$\kappa p_C = p_S + p_G \quad r = \frac{[p_G]}{[E_G]}$$

$$\kappa [p_C] = [p_S] + [p_G]$$

$$\kappa \left(\frac{v[E]}{L} - r[E] \right) = [p_S] + r[E_G]$$

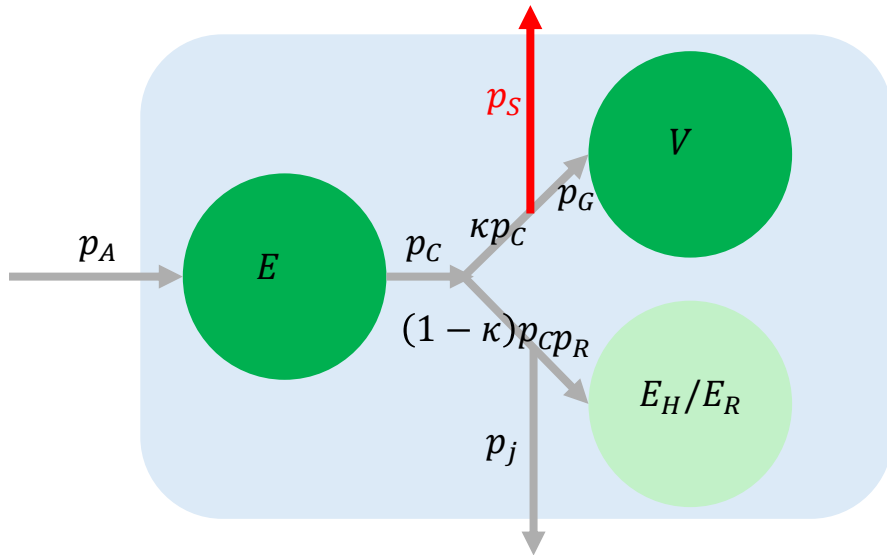
où $[E_G]$ est le coût énergétique de la production d'une unité de volume structural.

$$r = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - [p_S]}{\kappa [E] + [E_G]}$$

Le « modèle DEB Standard »

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$



$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - [p_S]}{\kappa[E] + [E_G]} V$$

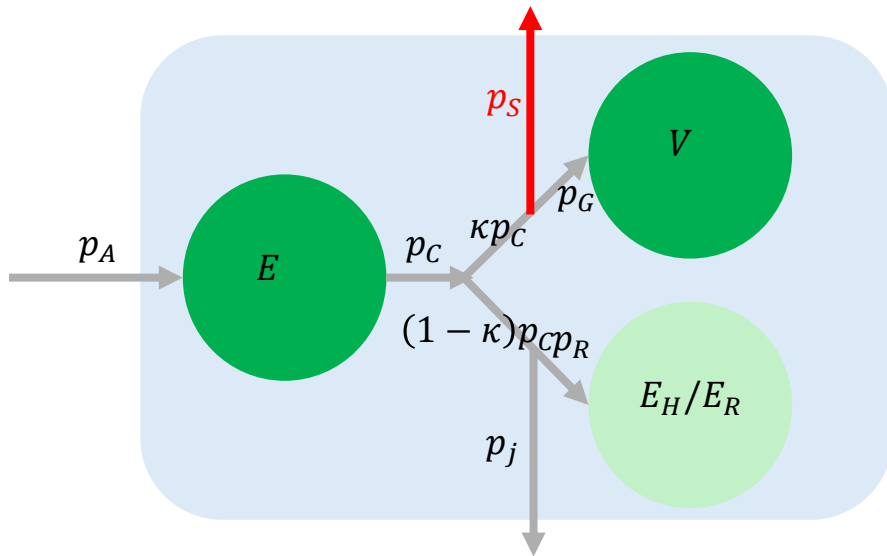
$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

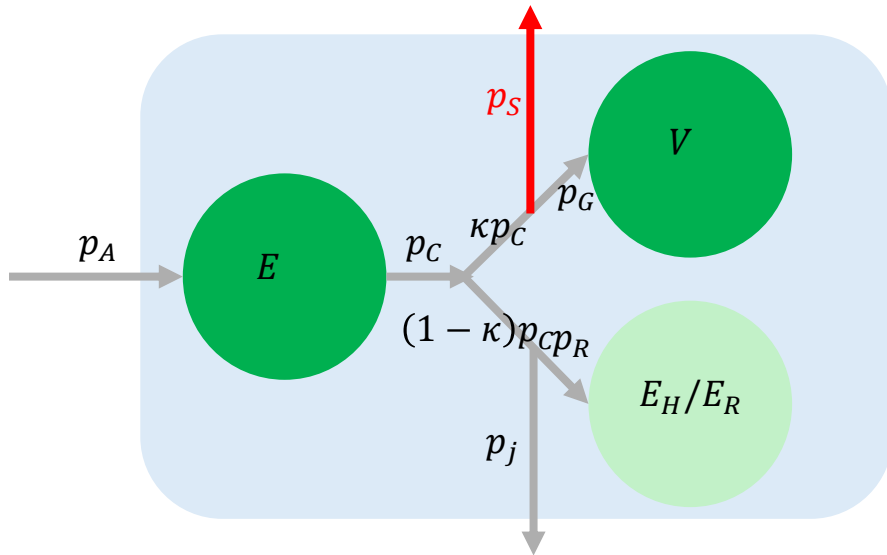
$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - [p_S]}{\kappa[E] + [E_G]} V$$

$$[p_S] = [p_M] + \frac{\{P_T\}}{L}$$



$[p_M]$ est le taux de maintenance par unité de volume (constante)
 $\{P_T\}$ est le taux de maintenance par unité de surface (constante)

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases} \quad [E] = \frac{E}{V}$$



$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - [p_S]}{\kappa[E] + [E_G]} V$$

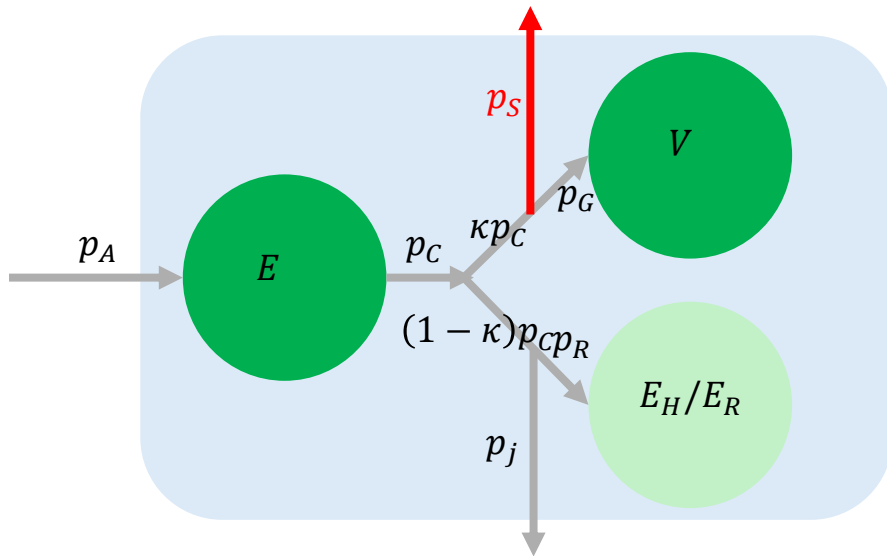
$$[p_S] = [p_M] + \frac{\{P_T\}}{L}$$

Dans la suite, on supposera $[p_S] = [p_M]$, c'est-à-dire $\{P_T\} = 0$.

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases}$$

$$[E] = \frac{E}{V}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$



$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - [p_S]}{\kappa[E] + [E_G]} V$$

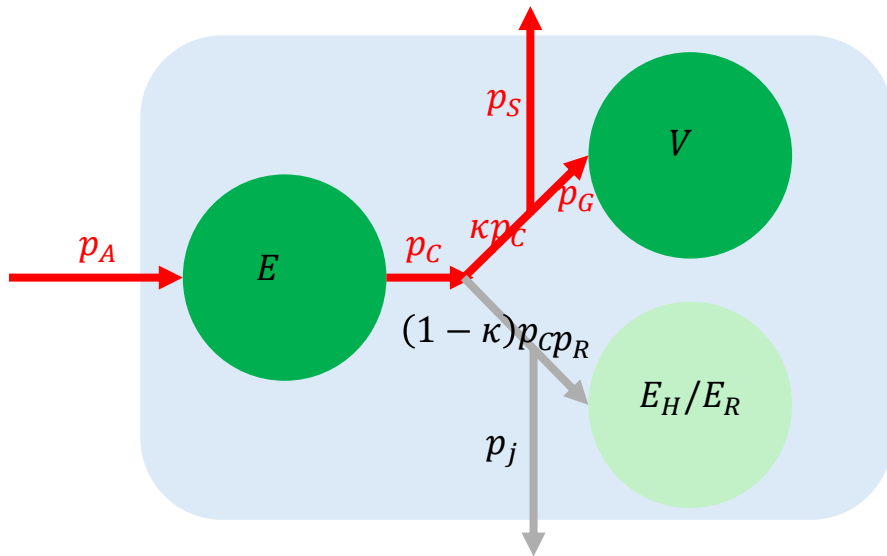
$$[p_S] = [p_M] + \frac{\{P_T\}}{L}$$

Dans la suite, on supposera $[p_S] = [p_M]$, c'est-à-dire $\{P_T\} = 0$.

$k_M = \frac{[p_M]}{[E_G]}$: rapport du coût de la maintenance somatique sur celui de la structure (s^{-1}).

Le « modèle DEB Standard »

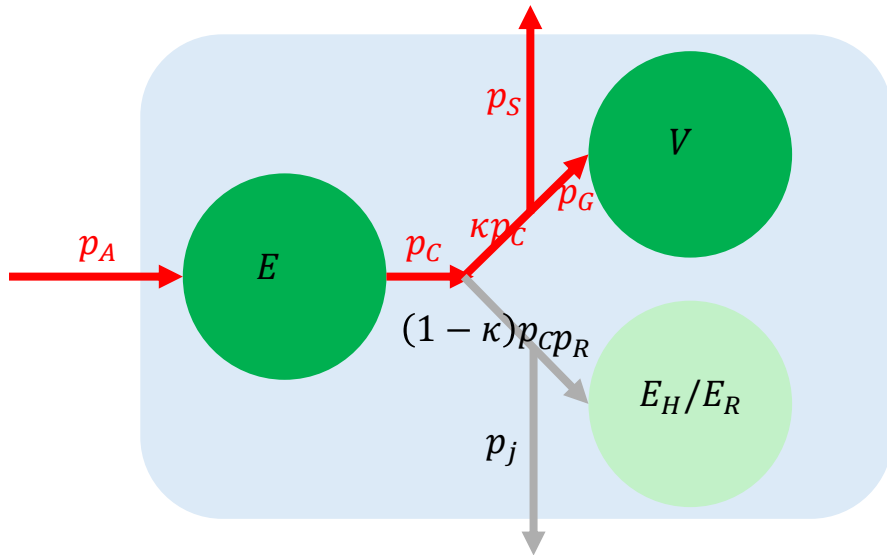
$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases} \quad [E] = \frac{E}{V}$$



$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - k_M [E_G]}{\kappa [E] + [E_G]} V$$

$$\begin{cases} \frac{dE}{dt} = p_A - p_C \\ \frac{dV}{dt} = rV \end{cases} \quad [E] = \frac{E}{V}$$



$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - k_M [E_G]}{\kappa [E] + [E_G]} V$$

ou

$$\frac{dL}{dt} = \frac{1}{3} V^{-2/3} \frac{dV}{dt} = \frac{1}{3} \frac{\kappa v[E] - k_M [E_G] L}{\kappa [E] + [E_G]}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

Si $f = 1$ (ressources abondantes), $[E] \rightarrow [E_m] := \frac{\{p_{Am}\}}{v}$

$$[E] \in [0, [E_m]]$$

On pose $e = \frac{[E]}{[E_m]}$ et alors $\frac{de}{dt} = v \frac{f-e}{L}$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

Si $f = 1$ (ressources abondantes), $[E] \rightarrow [E_m] := \frac{\{p_{Am}\}}{v}$

$$[E] \in [0, [E_m]]$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{v[E]}{L} - k_M[E_G]}{\kappa[E] + [E_G]} V$$

On pose $e = \frac{[E]}{[E_m]}$ et alors $\frac{de}{dt} = v \frac{f-e}{L}$

$$\frac{dL}{dt} = \frac{1}{3} V^{-2/3} \frac{dV}{dt} = \frac{1}{3} \frac{\kappa v[E] - k_M[E_G]L}{\kappa[E] + [E_G]}$$

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

Si $f = 1$ (ressources abondantes), $[E] \rightarrow [E_m] := \frac{\{p_{Am}\}}{v}$

$$[E] \in [0, [E_m]]$$

On pose $e = \frac{[E]}{[E_m]}$ et alors $\frac{de}{dt} = v \frac{f-e}{L}$

$$\frac{dL}{dt} = \frac{1}{3} V^{-2/3} \frac{dV}{dt} = \frac{1}{3} \frac{\kappa v[E] - k_M [E_G] L}{\kappa[E] + [E_G]}$$

La taille tend vers une valeur maximale : $L \rightarrow L_m := \frac{\kappa v [E_m]}{k_M [E_G]} = \frac{v}{k_M g}$ où $g = \frac{\kappa [E_G]}{[E_m]}$ est appelé *ratio d'investissement en énergie*.

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{1}{L} (f\{p_{Am}\} - v[E])$$

Si $f = 1$ (ressources abondantes), $[E] \rightarrow [E_m] := \frac{\{p_{Am}\}}{v}$

$$[E] \in [0, [E_m]]$$

On pose $e = \frac{[E]}{[E_m]}$ et alors $\frac{de}{dt} = v \frac{f-e}{L}$

$$\frac{dL}{dt} = \frac{1}{3} V^{-2/3} \frac{dV}{dt} = \frac{1}{3} \frac{\kappa v[E] - k_M [E_G] L}{\kappa[E] + [E_G]}$$

La taille tend vers une valeur maximale : $L \rightarrow L_m := \frac{\kappa v [E_m]}{k_M [E_G]} = \frac{v}{k_M g}$ où $g = \frac{\kappa [E_G]}{[E_m]}$ est appelé *ratio d'investissement en énergie*.

On pose $l = \frac{L}{L_m}$ et alors $\frac{dl}{dt} = \frac{1}{3} g k_M \frac{e-l}{e+g}$ $\frac{de}{dt} = v \frac{f-e}{L} = g k_M \frac{f-e}{l}$

$$\frac{de}{dt} = gk_M \frac{f - e}{l}$$

Comme f est une constante et que $e(t)$ tend vers f quand t tend vers l'infini, on peut montrer que la solution l se rapproche de la solution de l'équation :

$$\frac{dl}{dt} = \frac{1}{3} gk_M \frac{e - l}{e + g}$$

$$\frac{dl}{dt} = \frac{1}{3} gk_M \frac{f - l}{f + g}$$

$$\frac{de}{dt} = gk_M \frac{f - e}{l}$$

Comme f est une constante et que $e(t)$ tend vers f quand t tend vers l'infini, on peut montrer que la solution l se rapproche de la solution de l'équation :

$$\frac{dl}{dt} = \frac{1}{3} gk_M \frac{e - l}{e + g}$$

$$\frac{dl}{dt} = \frac{1}{3} gk_M \frac{f - l}{f + g}$$

C'est une équation différentielle linéaire non homogène à coefficients constants dont la solution est :

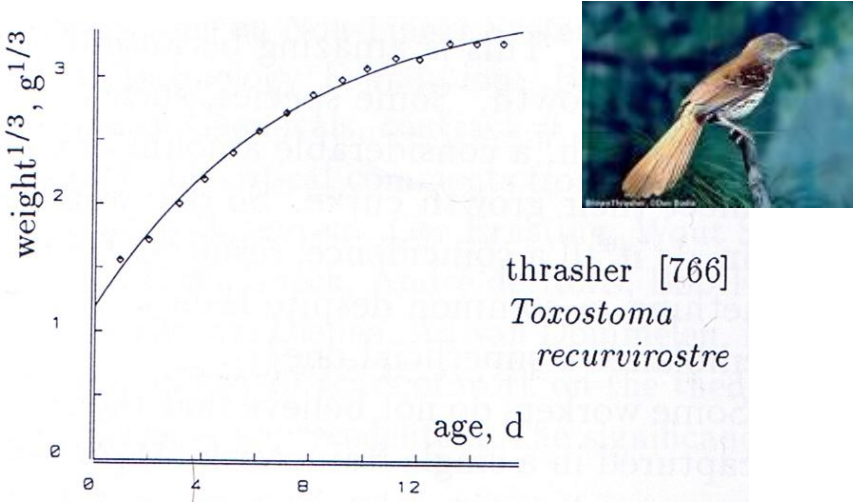
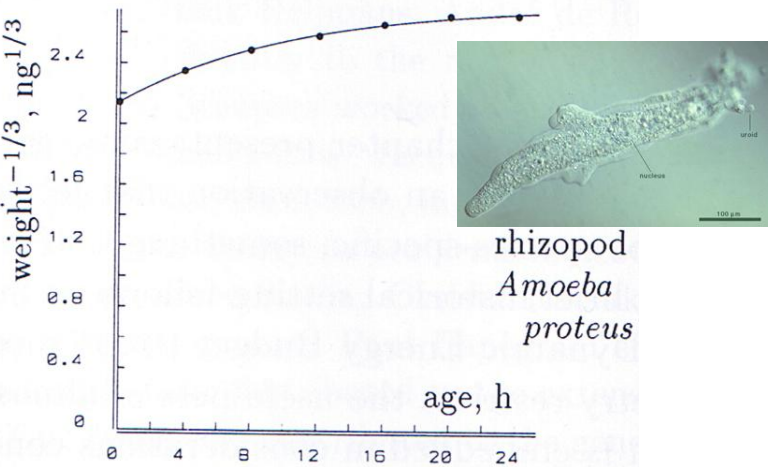
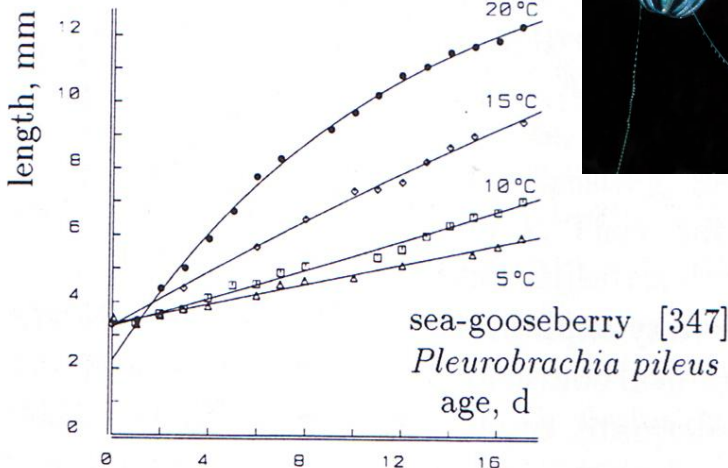
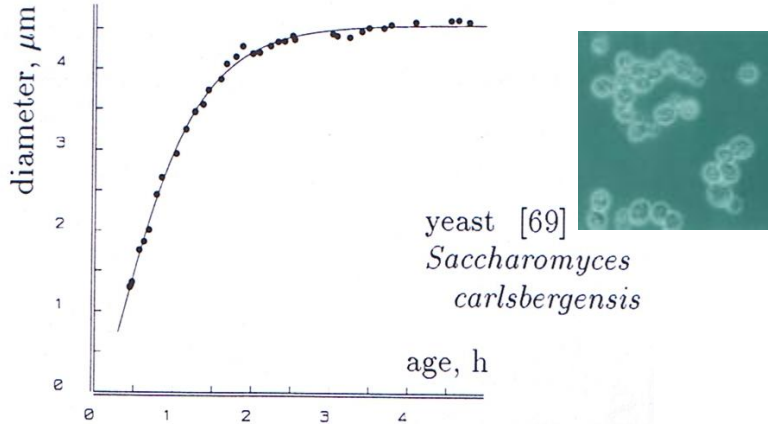
$$l(t) = f + (l(0) - f)e^{-\frac{gk_M}{3(f+g)}t}$$

$$L(t) = fL_m + (L(0) - fL_m)e^{-\frac{gk_M}{3(f+g)}t}$$

$$L_m = \frac{v}{k_M g}$$

Croissance en environnement constant

D'après Kooijman 2000



Croissance en environnement constant

La construction précédente permet de faire émerger une relation entre le taux de croissance individuelle et la taille maximale d'un adulte:

$$\frac{1}{r_B} = \frac{3}{k_M} + \frac{3}{v} L_\infty$$

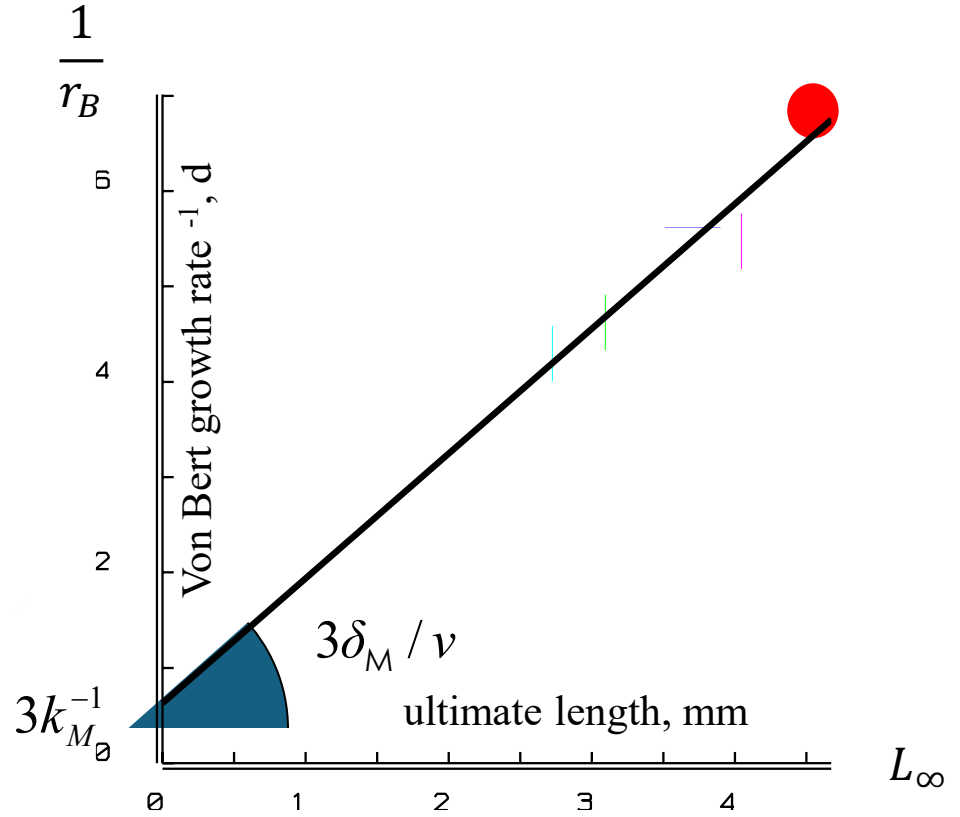
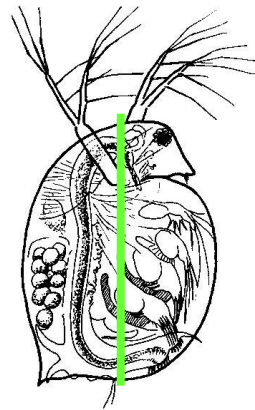
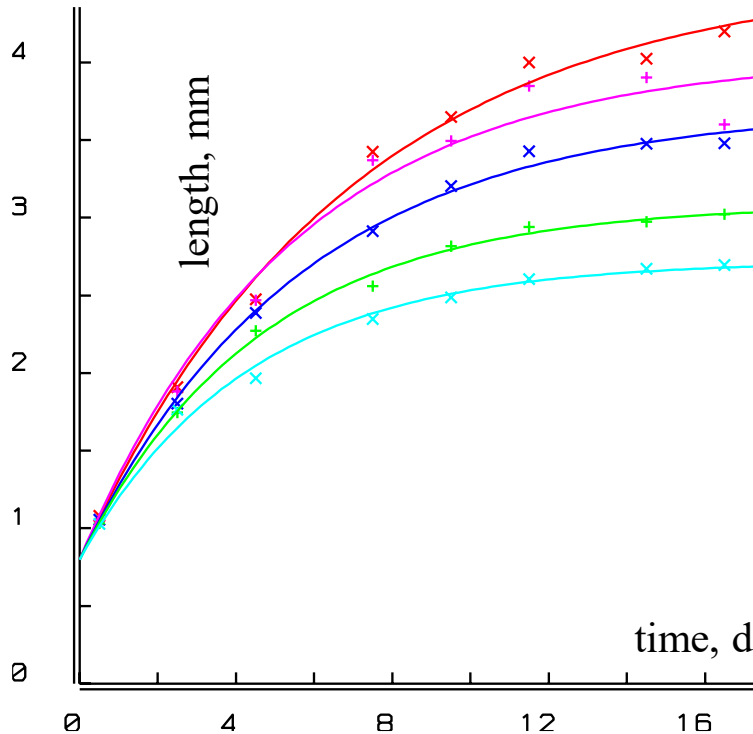
$$L(t) = L_\infty + (L(0) - L_\infty)e^{-r_B t}$$

$$L_\infty = f L_m = f \frac{v}{k_M g}$$

Croissance en environnement constant

La construction précédente permet de faire émerger la relation entre le taux de croissance individuelle et la taille maximale d'un adulte:

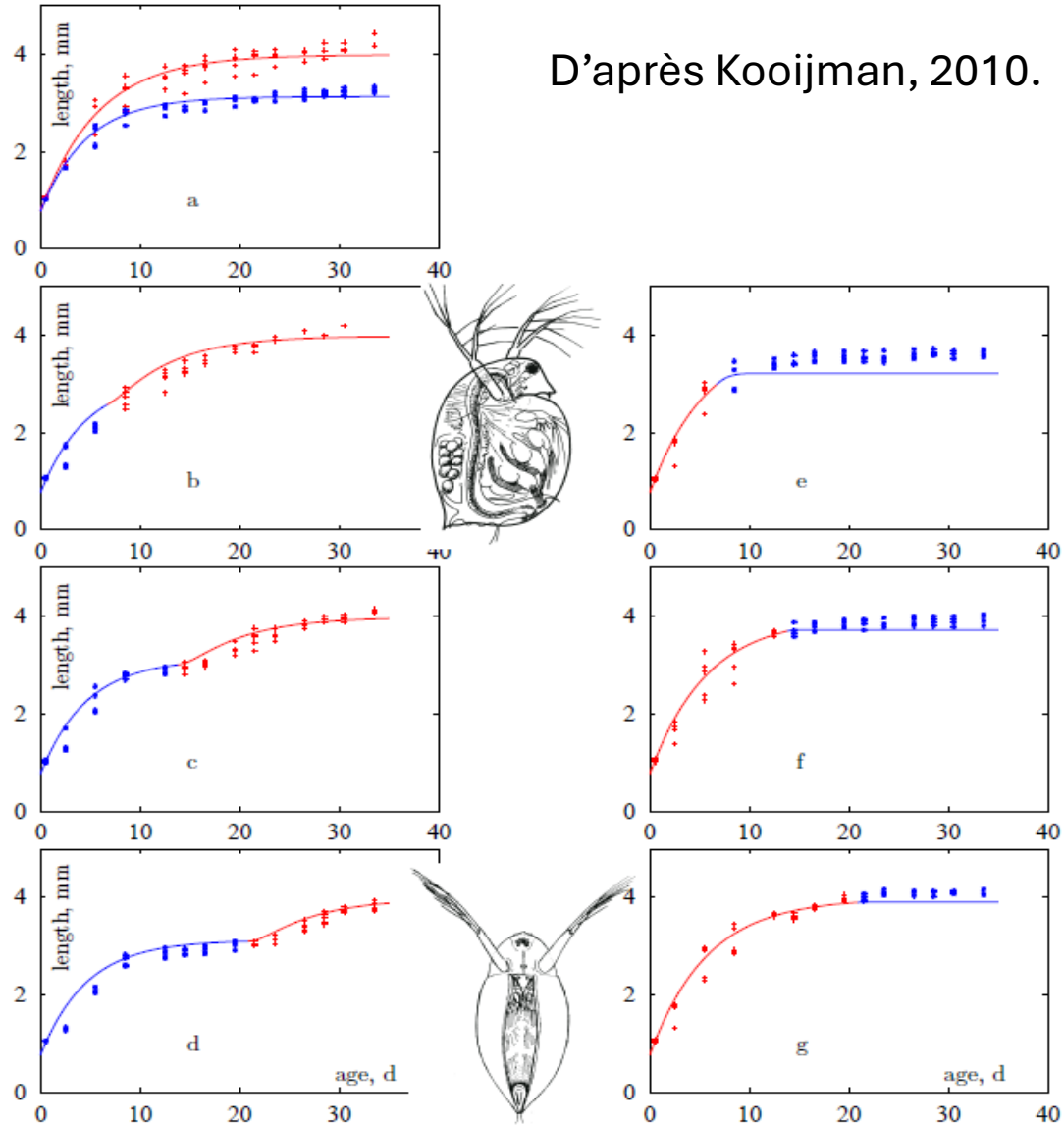
$$\frac{1}{r_B} = \frac{3}{k_M} + \frac{3}{v} L_\infty$$



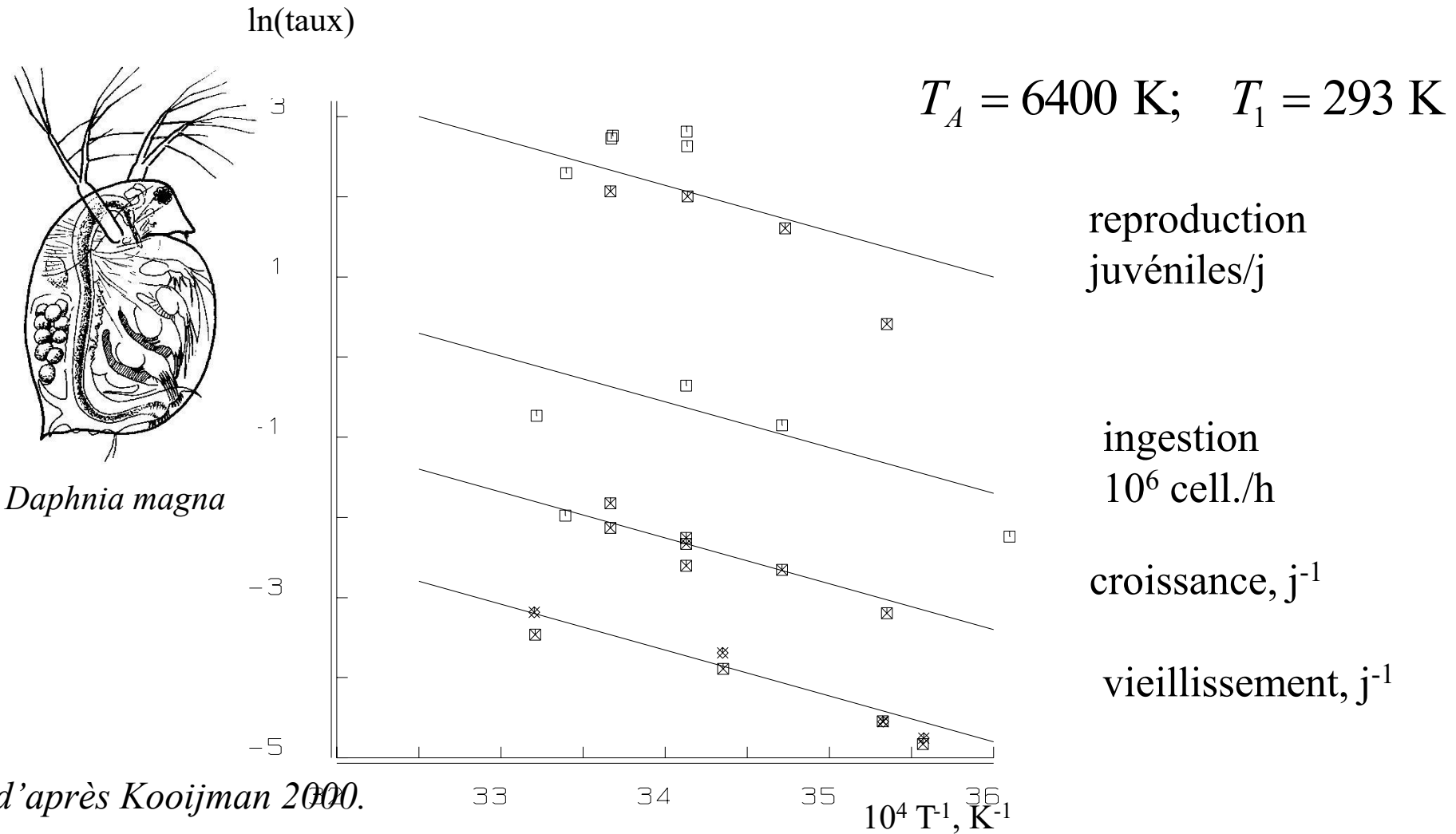
t	time	r_B	von Bert growth rate
L	Length	v	energy conductance
L_b	L. at birth	k_M	maint. rate coefficient
L_∞	ultimate L.	δ_M	shape coefficient

Croissance en environnement variable

D'après Kooijman, 2010.



Effet de la température



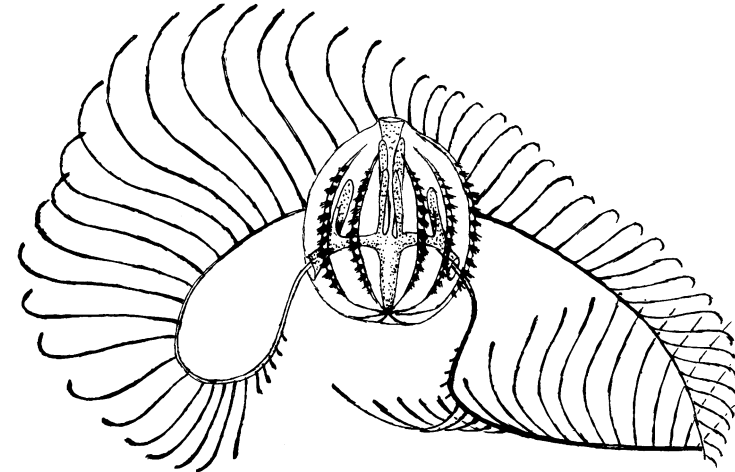
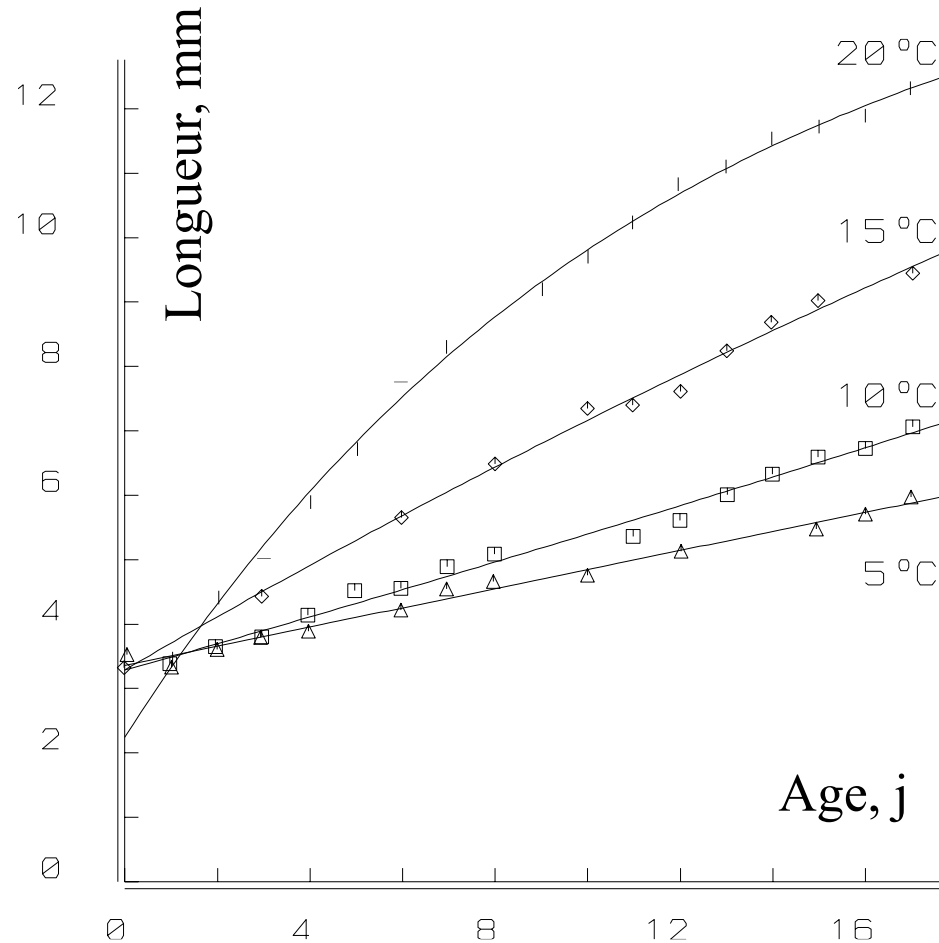
- les taux physiologiques dépendent de la température;
- dans des gammes de valeurs spécifiques de température, S. Arrhenius a proposé la formule:

$$k(T) = k_1 \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right)$$

- T est la température en kelvin
- T_1 est une température de référence choisie
- T_A est le paramètre de température d'Arrhenius
- k_1 est la valeur du taux physiologique k pour $T=T_1$

Effet de la température

d'après Kooijman 2000.

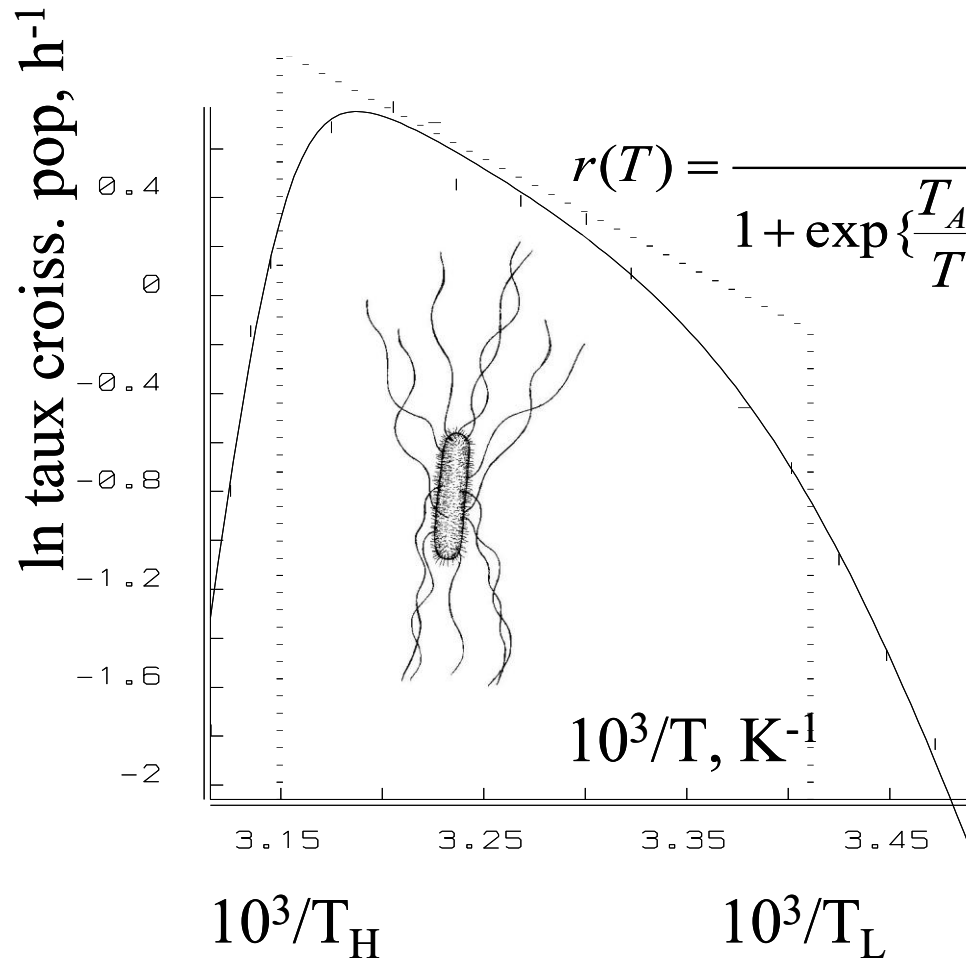


Données: Greve, 1972

$$L(t) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_b) e^{-r_B t}$$

L Longueur; r_B taux croiss. von Bert

Effet de la température



$$r(T) = \frac{r_1 \exp\left\{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right\}}{1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}\right\}}$$

$$r_1 = 1.94 \text{ h}^{-1}$$

$$T_1 = 310 \text{ K}$$

$$T_H = 318 \text{ K}$$

$$T_L = 293 \text{ K}$$

$$T_A = 4370 \text{ K}$$

$$T_{AL} = 20110 \text{ K}$$

$$T_{AH} = 69490 \text{ K}$$

d'après Kooijman 2000.

(Données, Sharpe et al., 1977, 1981)

Processus d'acquisition d'énergie : *surface*/aire

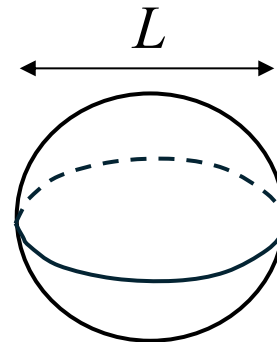
Processus de mobilisation d'énergie : *volume*

Le lien entre surface et volume est donné par la grandeur δ définie comme suit :

$$V_w = (\delta L)^3 = \frac{W_w}{\rho_w}$$

← Volume sec
← longueur
← poids sec
← Masse volumique
 $\rho_w \approx 1 \text{ g.cm}^{-3}$

$$\delta = \left(\frac{W_w}{\rho_w} \right)^{1/3} L^{-1}$$



$$\delta = \left(\frac{\pi}{6} \right)^{1/3} \approx 0.806$$

Isomorphisme : conservation de la forme lors de la croissance en taille (δ =constante)

Si deux individus sont isomorphes, de longueur L_1 et L_2 , alors:

$\left(\frac{L_1}{L_2}\right)^2$ est le rapport de leur surface.

$\left(\frac{L_1}{L_2}\right)^3$ est le rapport de leur volume.

Possibilité de faire des hypothèses sur la surface et le volume à partir d'un référent.

Fonction de correction de forme: $\mathcal{M}(V)$

$\mathcal{M}(V)$ permet de déterminer la surface $A(V)$ d'un organisme de volume V , pour une forme de référence définie, à partir de la surface d'un isomorphe de même volume en utilisant une taille de référence :

$$A(V) = \mathcal{M}(V)A_{iso}(V)$$

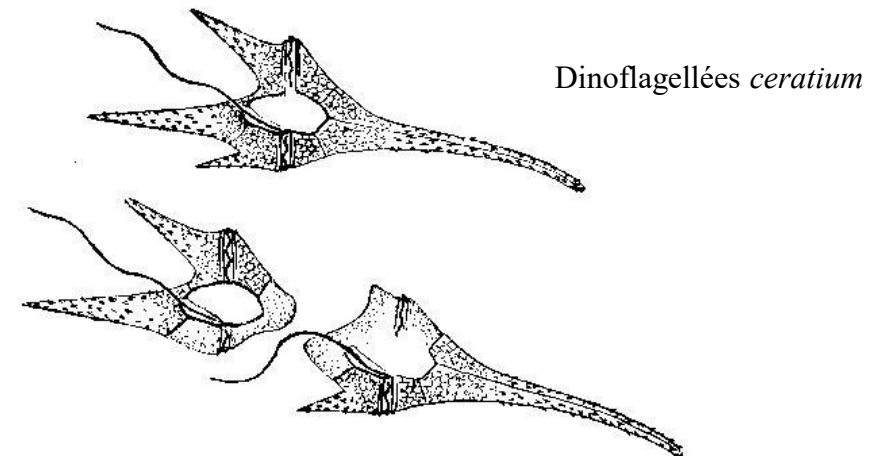
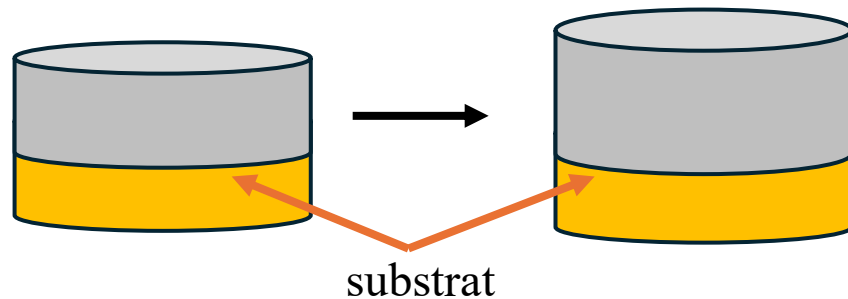
Changement de forme

Fonction de correction de forme: $\mathcal{M}(V)$

$\mathcal{M}(V)$ permet de déterminer la surface $A(V)$ d'un organisme de volume V , pour une forme de référence définie, à partir de la surface d'un isomorphe de même volume en utilisant une taille de référence :

$$A(V) = \mathcal{M}(V)A_{iso}(V)$$

V_0 –morphes : la surface est constante (proportionnelle au volume⁰), on ne considère ici que la surface en contact avec les ressources du milieu.



d'après Kooijman 2000.

Fonction de correction de forme: $\mathcal{M}(V)$ pour les V_0 –morphes

Considérons un V_0 –morphe de volume V_d et de surface d'acquisition de ressources A_d (constante)

Et considérons un isomorphe de surface A_d et de volume V_d .

Fonction de correction de forme: $\mathcal{M}(V)$ pour les V_0 – morphes

Considérons un V_0 – morphes de volume V_d et de surface d'acquisition de ressources A_d (constante)

Et considérons un isomorphe de surface A_d et de volume V_d .

Lorsque les deux organismes atteignent le volume V , la surface du V_0 – morphes est inchangée tandis que celle de l'isomorphe est:

$$A_{iso}(V) = \left(\frac{V}{V_d}\right)^{2/3} A_d = \left(\frac{V}{V_d}\right)^{2/3} A_{V_0}$$

On obtient donc :

$$\mathcal{M}(V) = \frac{A_{V_0}}{A_{iso}(V)} = \left(\frac{V}{V_d}\right)^{-2/3}$$

Modèle DEB pour V_0 – morphes

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}}$$

Isomorphe

$$\frac{dV}{dt} = \frac{veV^{2/3} - k_M g V}{e + g} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g}$$

Multiplier v par $\mathcal{M}(V)$:

$$\mathcal{M}(V) = \left(\frac{V}{V_d} \right)^{-2/3}$$

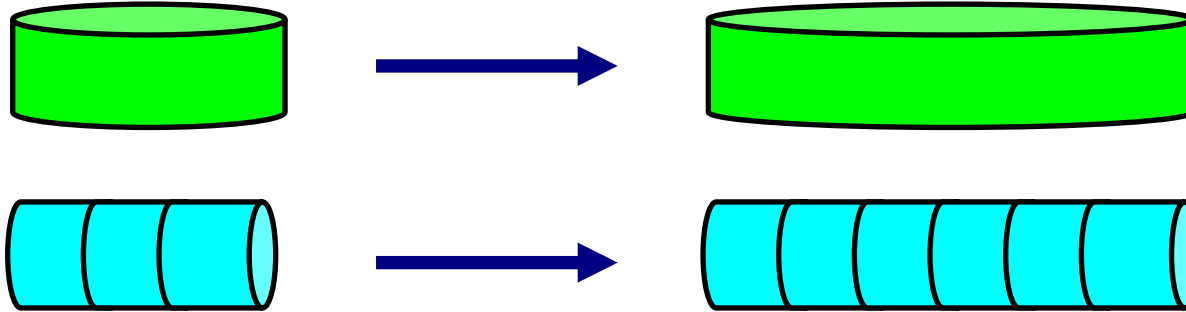
$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V} V_d^{2/3} \quad V_0 \text{ – morphes}$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{v}{e + g} \left(eV_d^{2/3} - VV_m^{-1/3} \right)$$

Changement de forme

Fonction de correction de forme: $\mathcal{M}(V)$ pour les V_1 – morphes

V_1 – morphes : la surface est proportionnelle au volume.



Considérons un isomorphe et un V_1 – morphes de surface A_d et de volume V_d .

Lorsque les organismes atteignent le volume V , la surface du V_1 – morphes est : $A_1(V) = \frac{A_d}{V_d} V$ tandis que celle de l'isomorphe est:

$$A_{iso}(V) = \left(\frac{V}{V_d}\right)^{2/3} A_d = \left(\frac{V}{V_d}\right)^{2/3} \frac{V_d}{V} A_1(V)$$

On obtient donc :

$$\mathcal{M}(V) = \frac{A_1(V)}{A_{iso}(V)} = \left(\frac{V}{V_d}\right)^{1/3}$$

Modèle DEB pour V_1 – morphes

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}}$$

Isomorphe

$$\frac{dV}{dt} = \frac{veV^{2/3} - k_M g V}{e + g} = v \frac{eV^{2/3} - V V_m^{-1/3}}{e + g}$$

Multiplier v par $\mathcal{M}(V)$:

$$\mathcal{M}(V) = \left(\frac{V}{V_d} \right)^{1/3}$$

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V_d^{1/3}} = k_E (f - e)$$

V_1 – morphes

$$\frac{dV}{dt} = \frac{v(e - l_d)}{(e + g)V_d^{1/3}} V = k_E \frac{e - l_d}{e + g} V$$

avec $l_d = \left(\frac{V_d}{V_m} \right)^{1/3}$ et $k_E = \frac{v}{V_d^{1/3}}$ (si $e > l_d$).

Modèle de V_1 –morphe au niveau individuel

$$\begin{cases} \frac{de_i^k}{dt} = k_E(f - e_i^k) \\ \frac{dV_i^k}{dt} = \frac{k_E e_i^k - k_M g}{e_i^k + g} V_i^k \end{cases}$$

Modèle de V_1 –morphe au niveau individuel

$$\begin{cases} \frac{de_i^k}{dt} = k_E(f - e_i^k) \\ \frac{dV_i^k}{dt} = \frac{k_E e_i^k - k_M g}{e_i^k + g} V_i^k \end{cases}$$

Hypothèses :

- N_k individus, $i = 1, \dots, N_k$
- Population d'unicellulaires
- V_d et $V_m = 2V_d$
- Intervalles de temps $[t_k, t_{k+1}]$, $k \in \mathbb{N}$.

Modèle de V_1 –morphe au niveau individuel

$$\begin{cases} \frac{de_i^k}{dt} = k_E(f - e_i^k) \\ \frac{dV_i^k}{dt} = \frac{k_E e_i^k - k_M g}{e_i^k + g} V_i^k \end{cases}$$

Hypothèses :

- N_k individus, $i = 1, \dots, N_k$
- Population d'unicellulaires
- V_d et $V_m = 2V_d$
- Intervalles de temps $[t_k, t_{k+1}]$, $k \in \mathbb{N}$.

Modèle de V_1 –morphes au niveau populationnel

$$e_T(t) = \frac{1}{V_T(t)} \sum_{i=1}^{N_k(t)} e_i(t) V_i(t) \quad \text{Densité de réserve de la population}$$

$$V_T(t) = \sum_{i=1}^{N_k(t)} V_i(t) \quad \text{Volume structural de la population}$$

Modèle de V_1 –morphe au niveau individuel

$$\begin{cases} \frac{de_i^k}{dt} = k_E(f - e_i^k) \\ \frac{dV_i^k}{dt} = \frac{k_E e_i^k - k_M g}{e_i^k + g} V_i^k \end{cases}$$

Soit $\delta_{ij} = e_i - e_j$, on a :

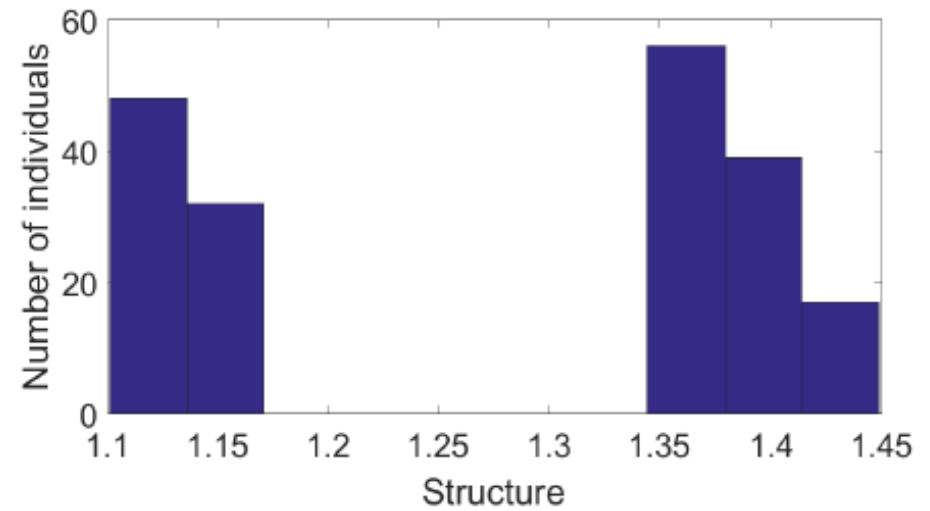
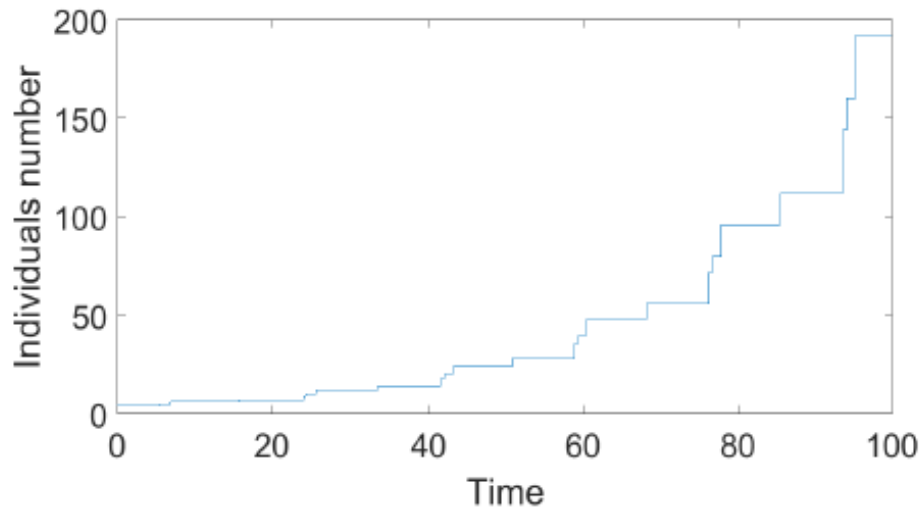
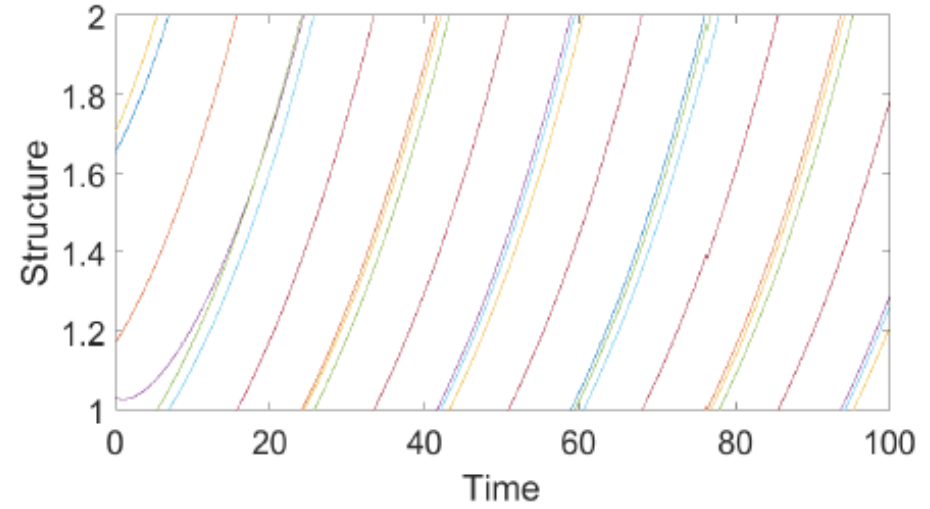
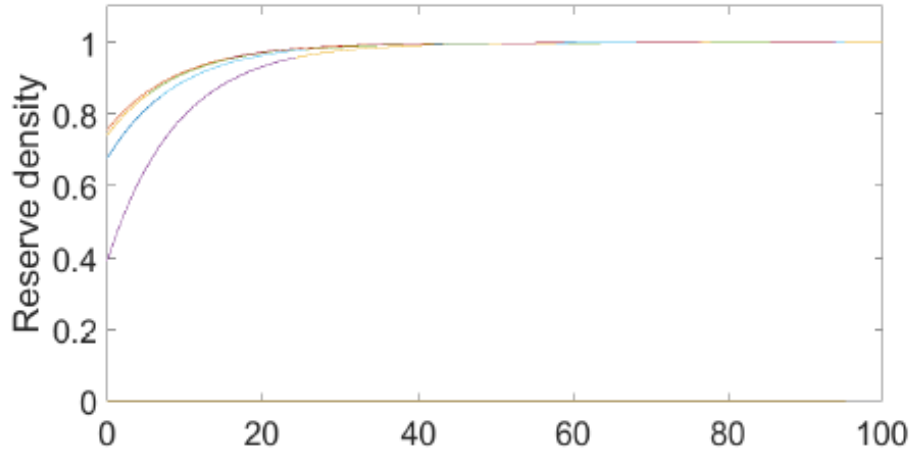
$$\frac{d\delta_{ij}}{dt} = k_E(f - e_i) - k_E(f - e_j) = -k_E \delta_{ij}$$

Modèle pour la population

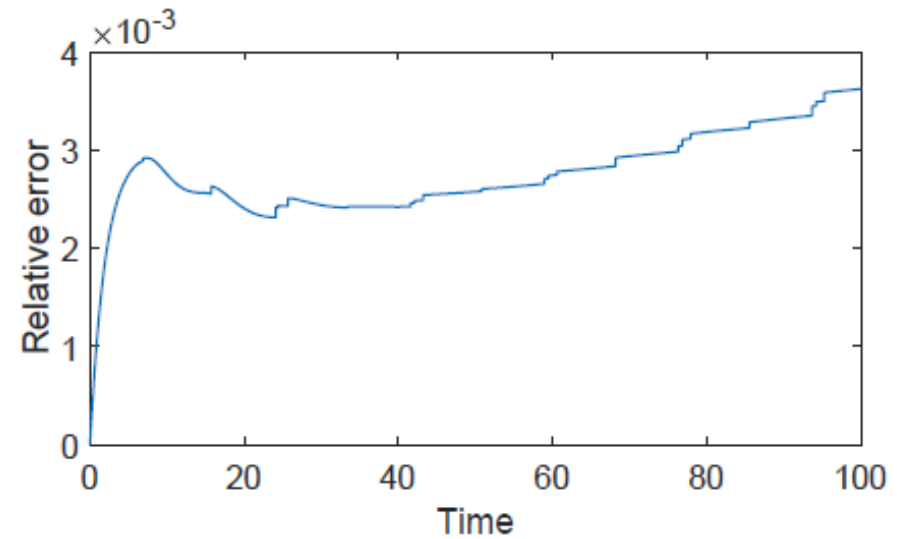
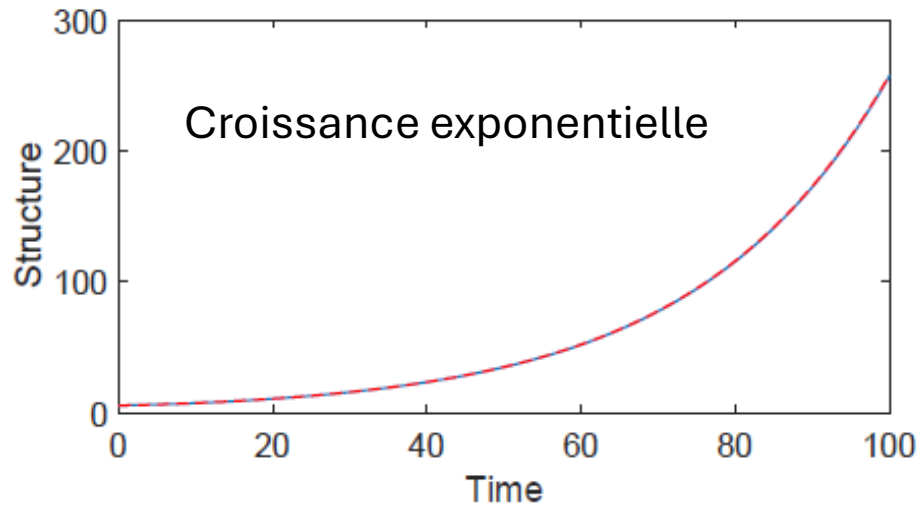
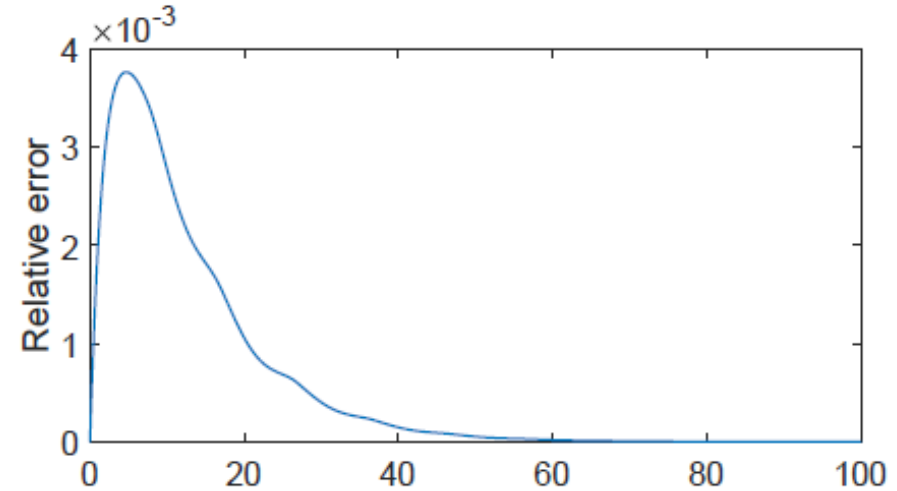
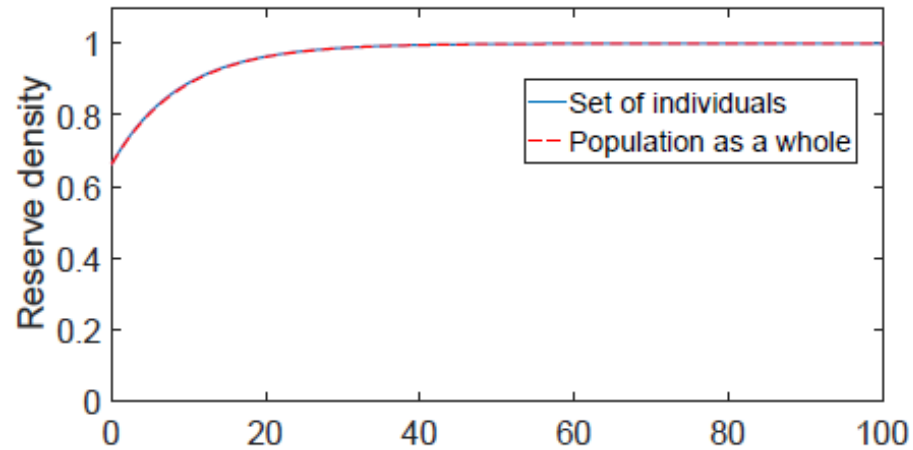
$$\frac{de_T}{dt} = k_E(f - e_T)$$

$$\frac{dV_T}{dt} = \frac{k_E e_T - k_M g}{e_T + g} V_T$$

Environnement constant - Individus



Environnement constant - Population



Environnement variable : ressource abiotique

- On considère maintenant un environnement variable, on note $R(t)$ la concentration de ressources à l'instant t .
- On a $f = \frac{R}{K+R}$.
- Le modèle **individuel**:

$$\frac{dR}{dt} = I - kR - \frac{k_E}{y_{RE}} \frac{R}{K+R} V$$
$$\frac{de_i^k}{dt} = k_E \left(\frac{R}{K+R} - e_i^k \right)$$
$$\frac{dV_i^k}{dt} = \frac{k_E e_i^k - k_M g}{e_i^k + g} V_i^k$$

Environnement variable : ressource abiotique

- Le modèle de **population**:

$$\frac{dR}{dt} = I - kR - \frac{k_E}{y_{RE}} \frac{R}{K + R} V$$

$$\frac{de}{dt} = k_E \left(\frac{R}{K + R} - e \right)$$

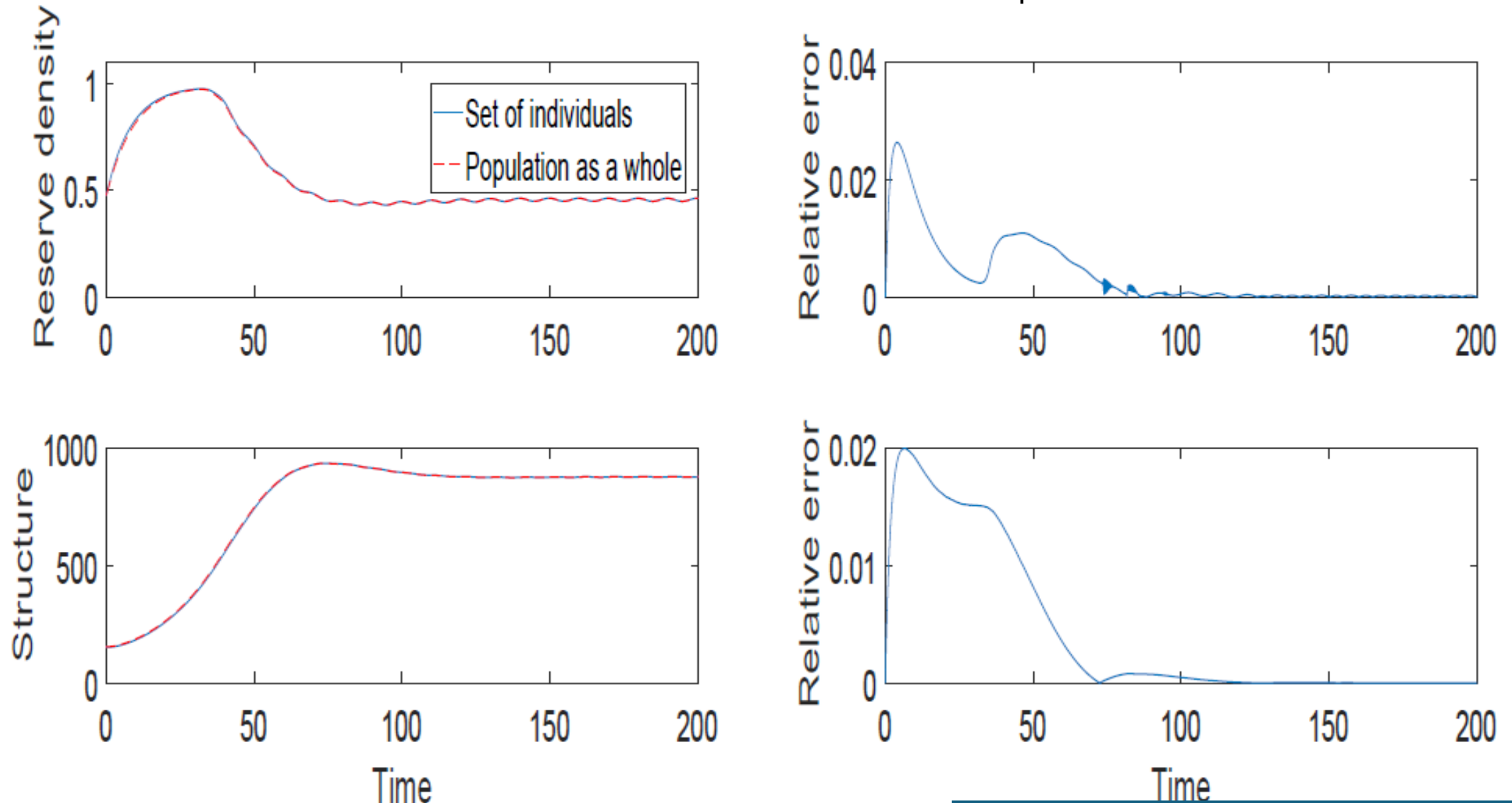
$$\frac{dV}{dt} = \frac{k_E e - k_M g}{e + g} V$$

- Equilibre positif

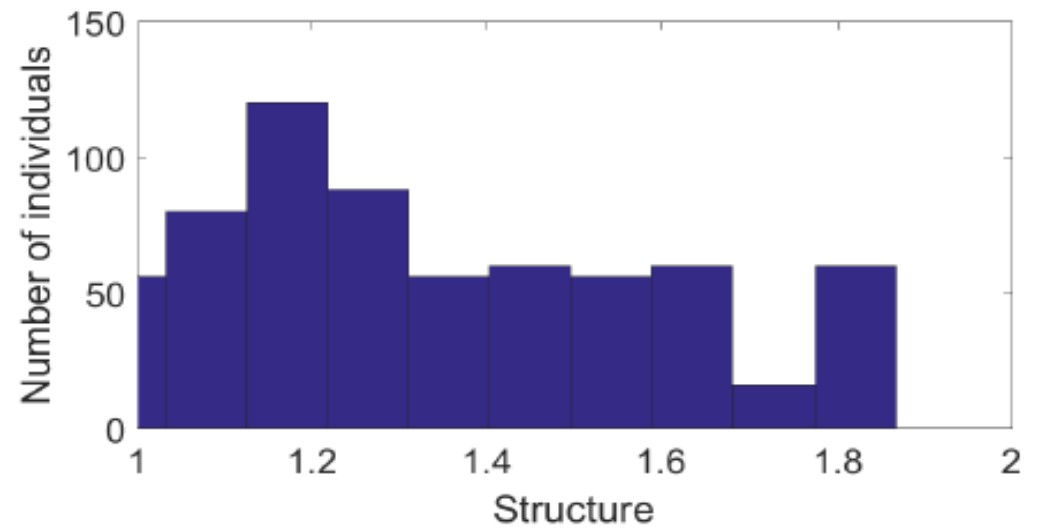
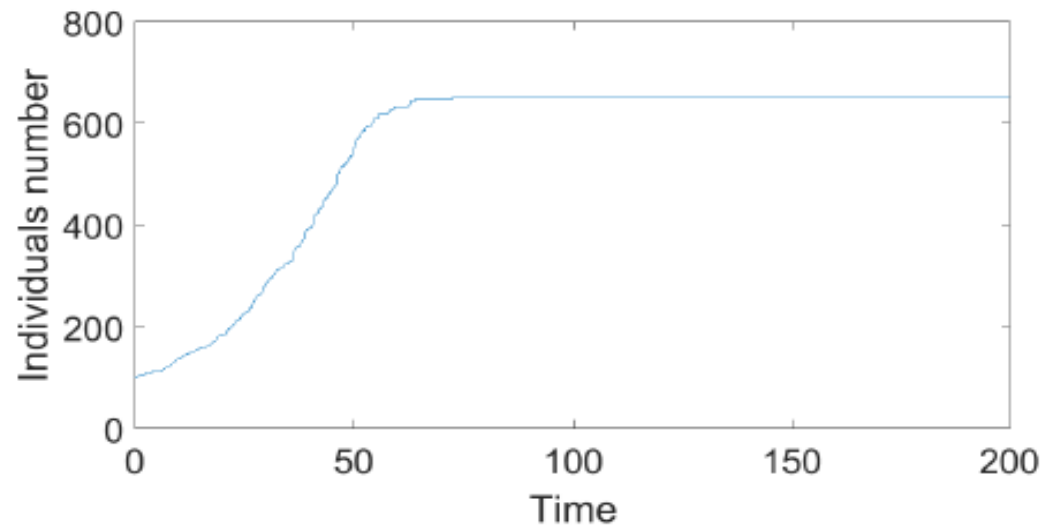
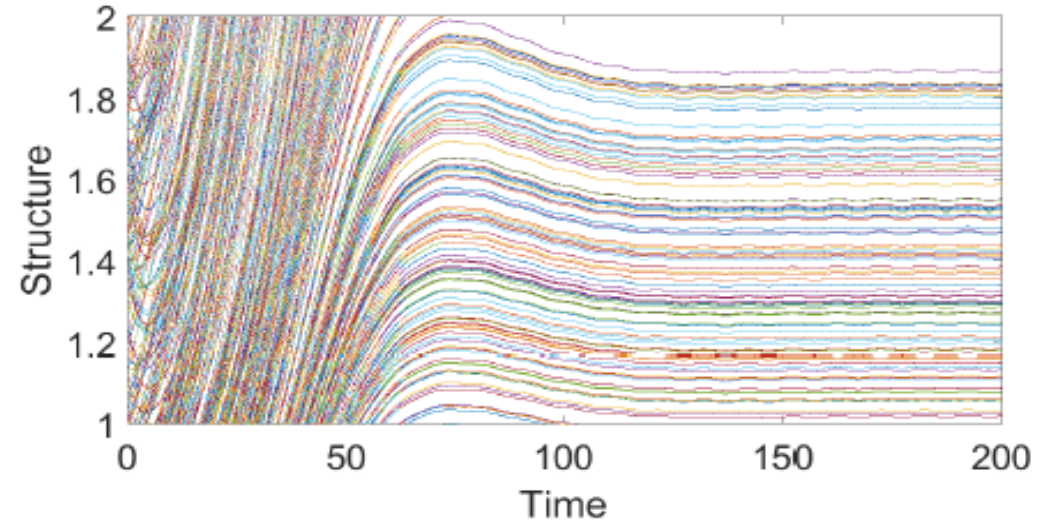
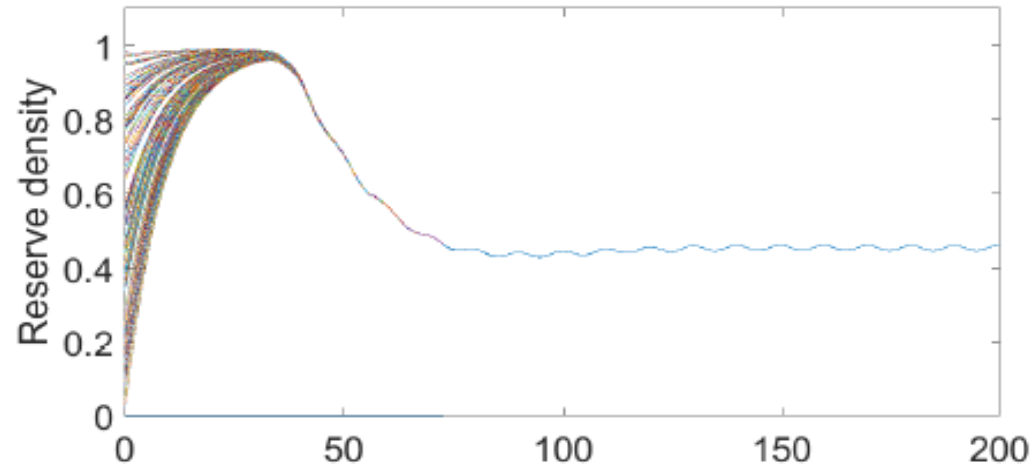
$$\bar{R} = \frac{K k_M g}{k_E + k_M g} \quad \bar{e} = \frac{k_M g}{k_E} \quad \bar{V} = y_{RE} \frac{I - k \bar{R}}{k_M g}$$

De l'individu à la population : le cas des V_1 –morphes

Environnement variable : ressource abiotique



Environnement variable : ressource abiotique



Ajout d'un terme de mortalité

Hypothèses :

- Chaque individu a la même probabilité de mourir pendant une courte période donnée.
- On note μ le taux de mortalité.
- A chaque pas de temps, un nombre aléatoire entre 0 et 1 est tiré selon une loi uniforme et affecté à chaque individu i . Si ce nombre est inférieur au taux de mortalité, l'individu meurt et on l'enlève de la simulation.

$$\frac{dR}{dt} = I - kR - \frac{k_E}{y_{RE}} \frac{R}{K + R} V$$

$$\frac{de}{dt} = k_E \left(\frac{R}{K + R} - e \right)$$

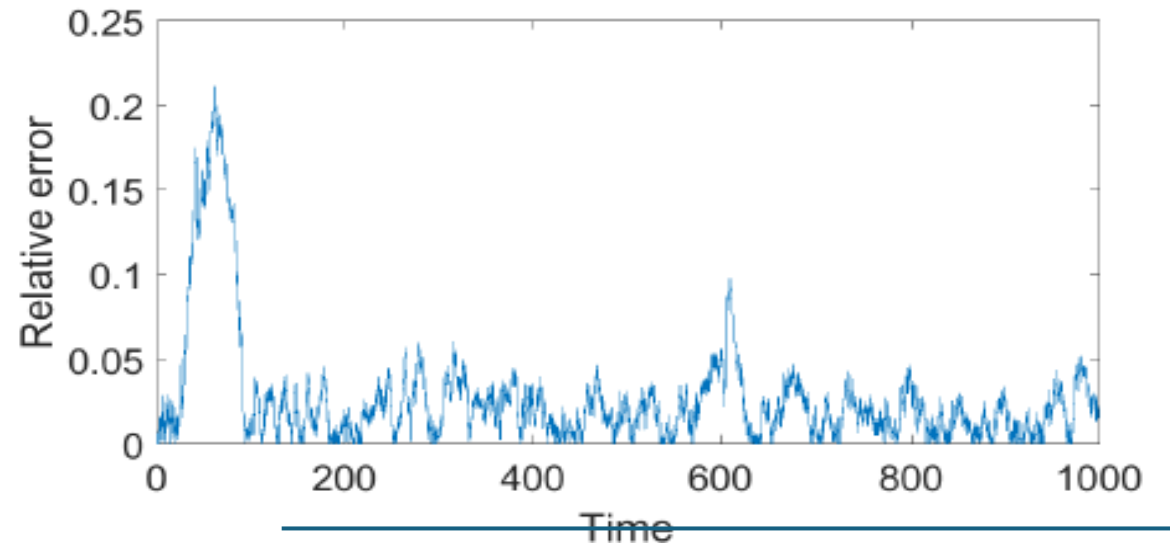
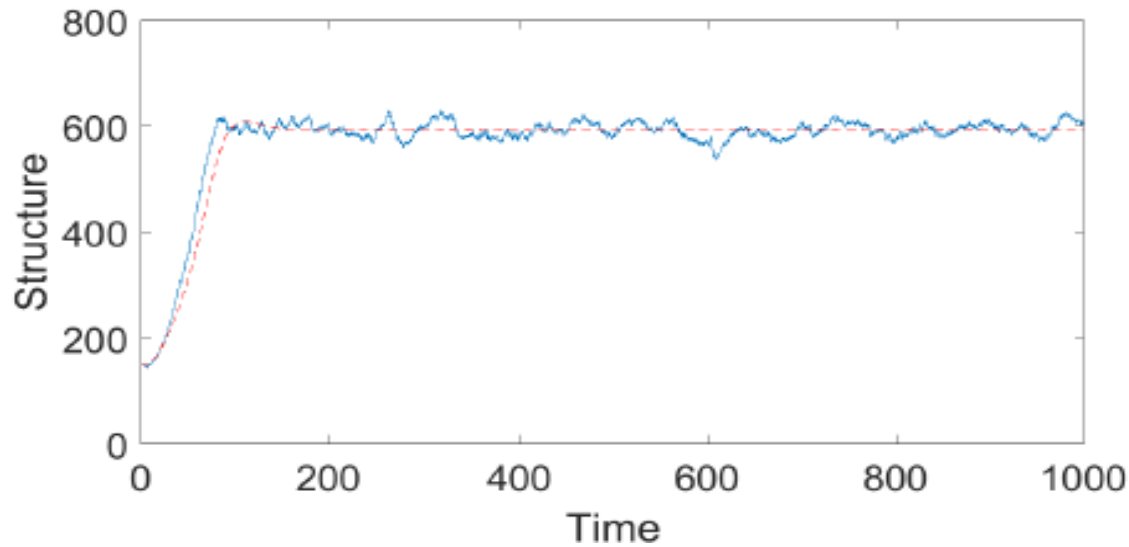
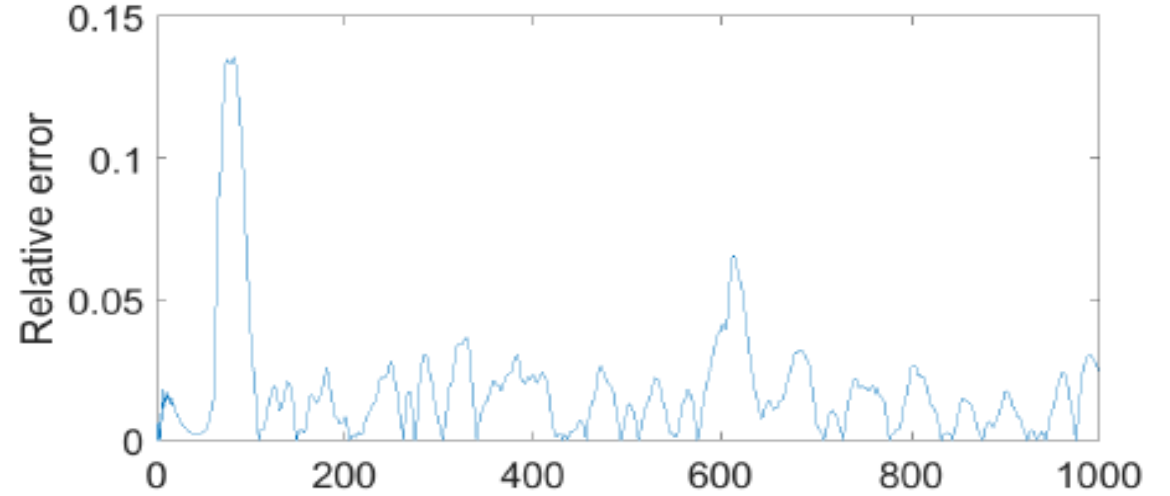
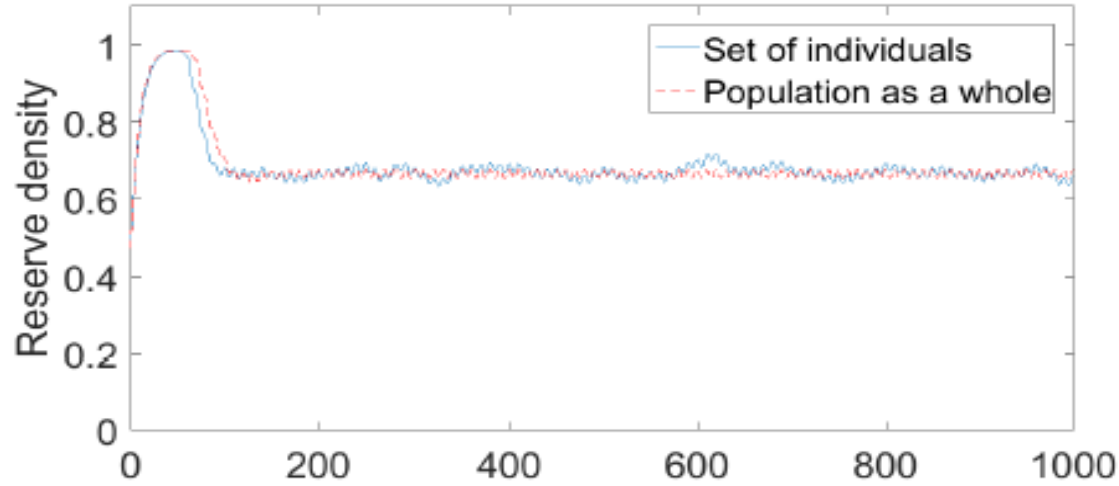
$$\frac{dV}{dt} = \frac{k_E e - k_M g}{e + g} V - \mu V$$

Niveau individu

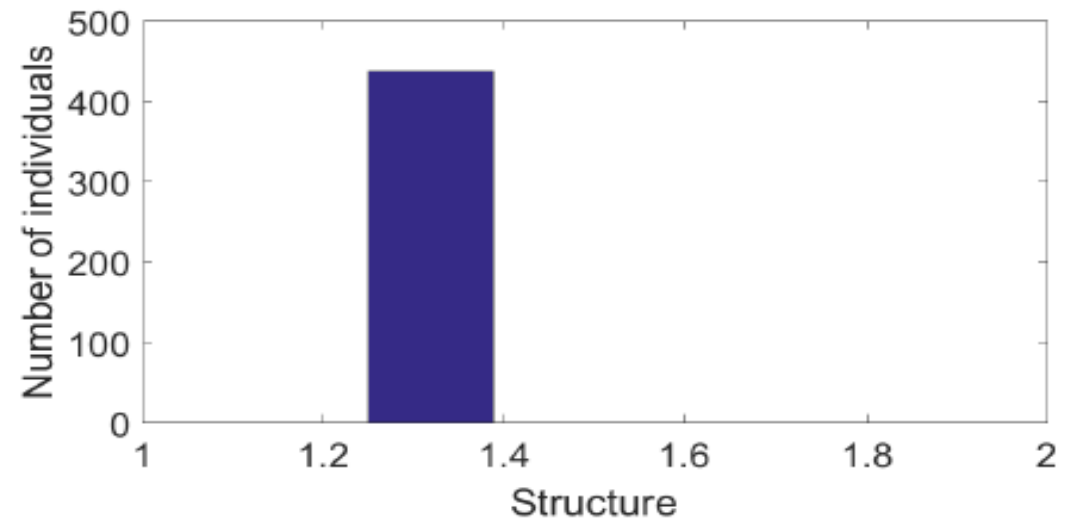
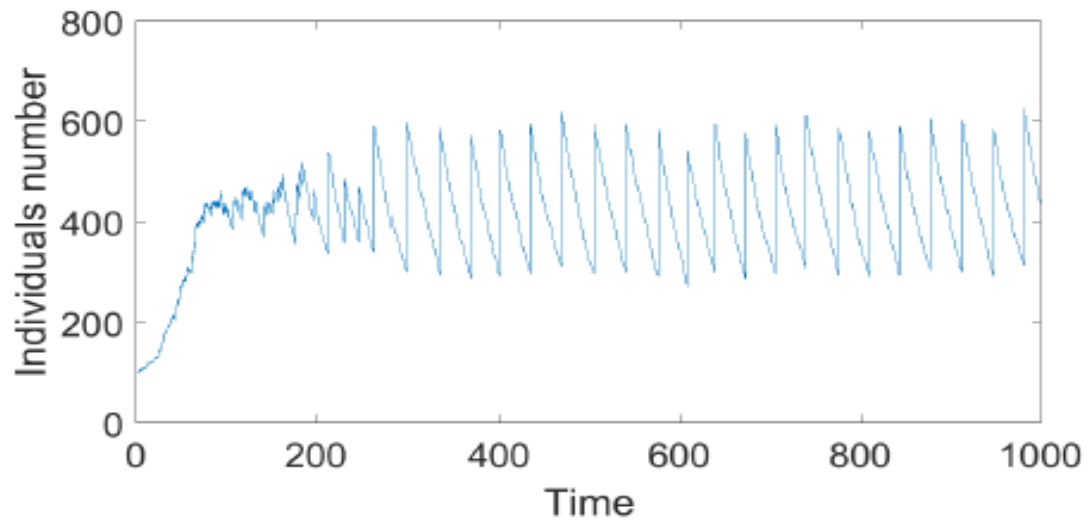
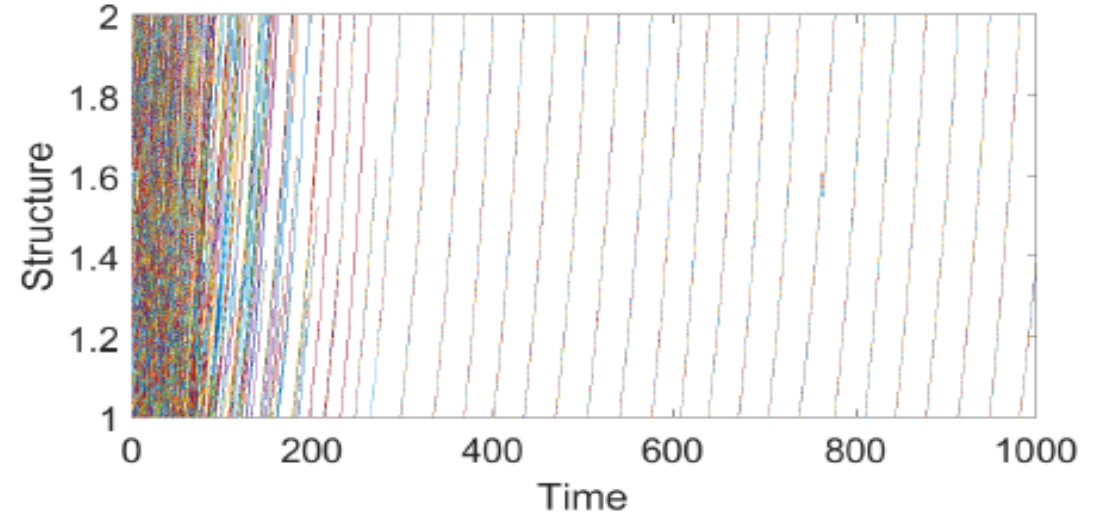
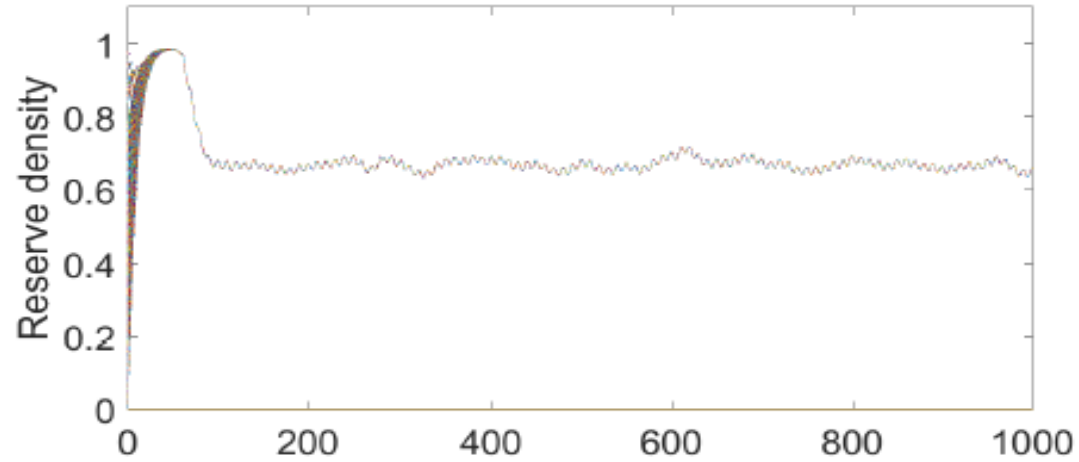
Niveau population

De l'individu à la population : le cas des V_1 –morphes

Ajout d'un terme de mortalité



Ajout d'un terme de mortalité



Environnement variable : ressource biotique

- Le modèle **individuel**:

$$\frac{dR}{dt} = rR \left(1 - \frac{R}{R_{max}} \right) - \frac{k_E}{y_{RE}} \frac{R}{K + R} V$$

$$\frac{de_i^k}{dt} = k_E \left(\frac{R}{K + R} - e_i^k \right)$$

$$\frac{dV_i^k}{dt} = \frac{k_E e_i^k - k_M g}{e_i^k + g} V_i^k$$

et processus de mortalité...

Environnement variable : ressource biotique

- Le modèle de **population**:

$$\frac{dR}{dt} = rR \left(1 - \frac{R}{R_{max}} \right) - \frac{k_E}{y_{RE}} \frac{R}{K + R} V$$

$$\frac{de}{dt} = k_E \left(\frac{R}{K + R} - e \right)$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{k_E e - k_M g}{e + g} V$$

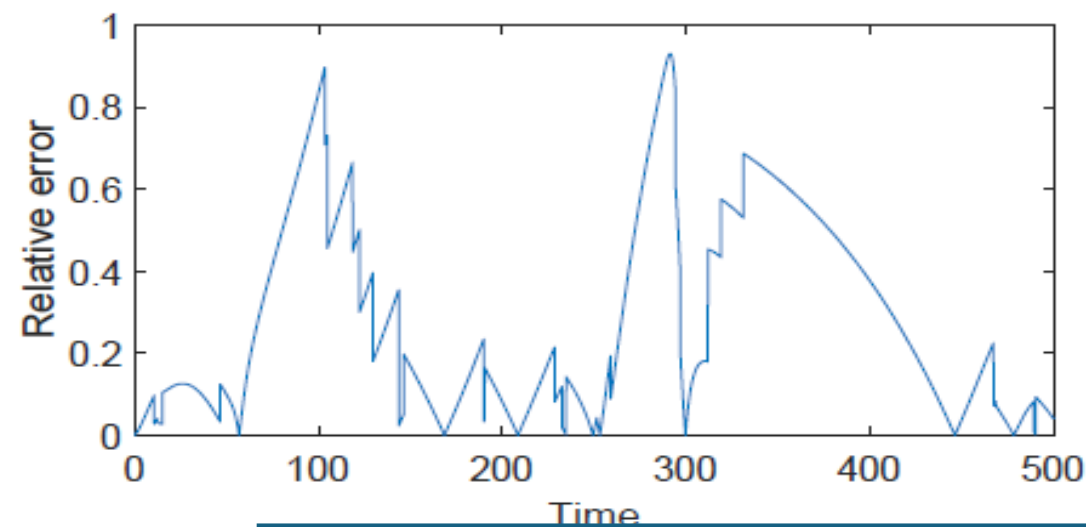
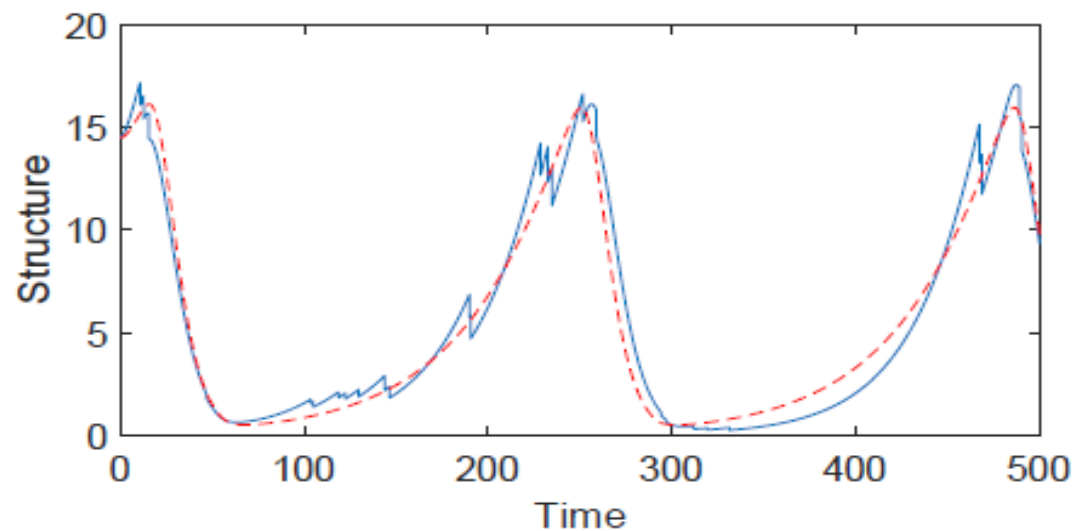
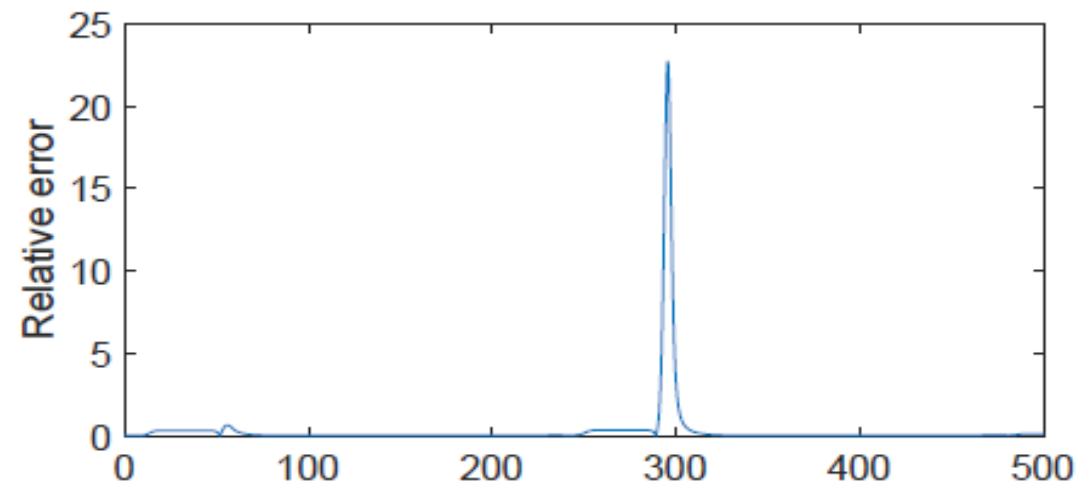
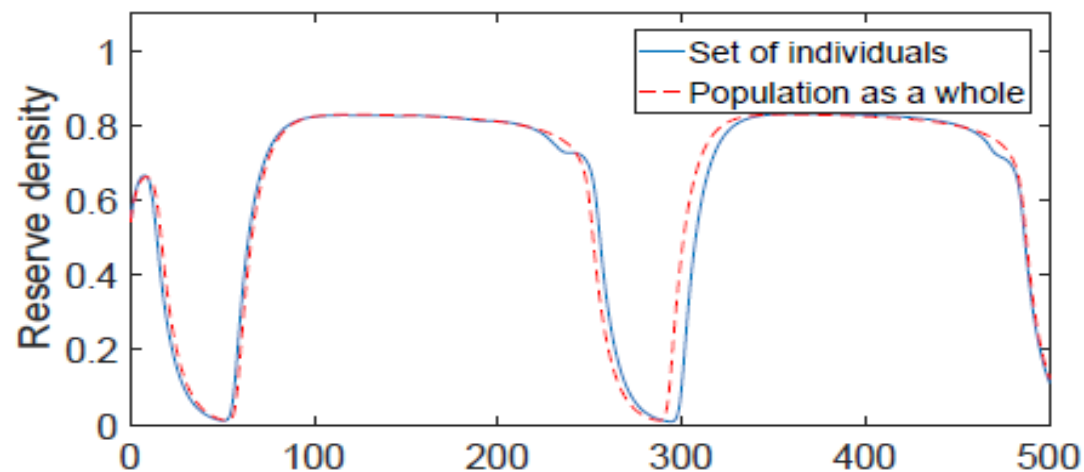
- Equilibre positif

$$\bar{R} = \frac{K k_M g}{k_E + k_M g}$$

$$\bar{e} = \frac{k_M g}{k_E}$$

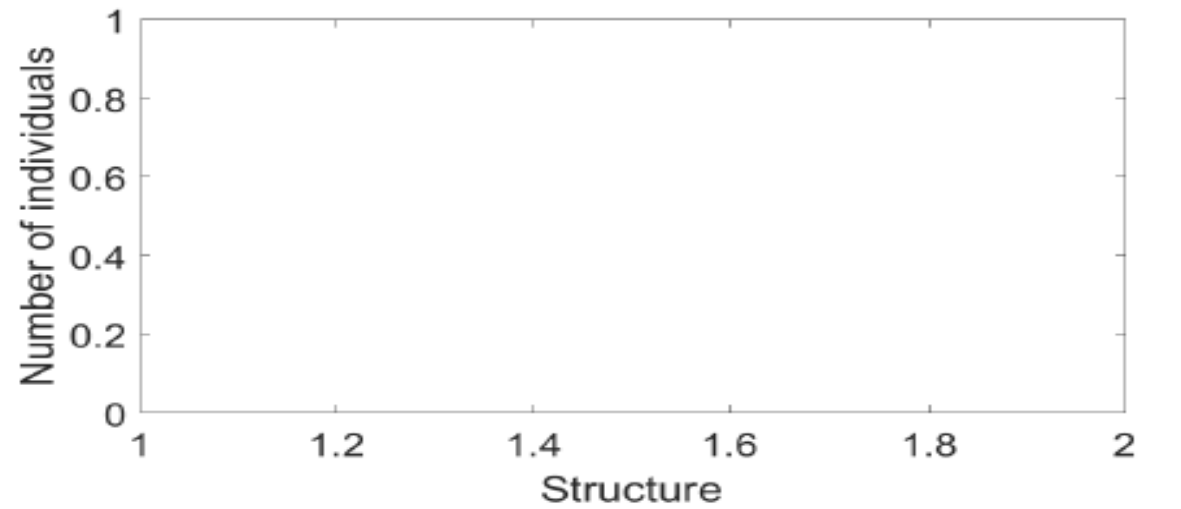
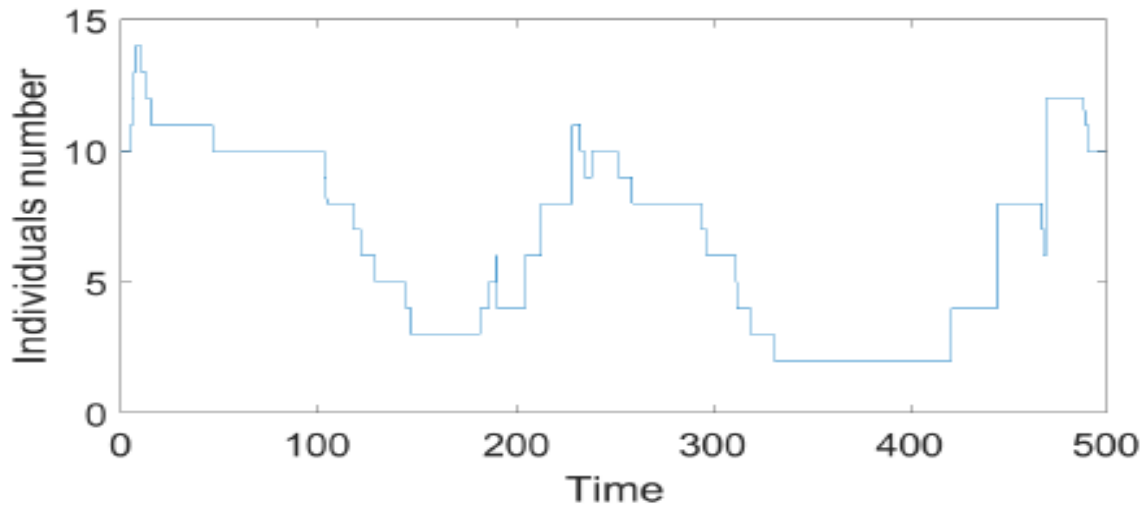
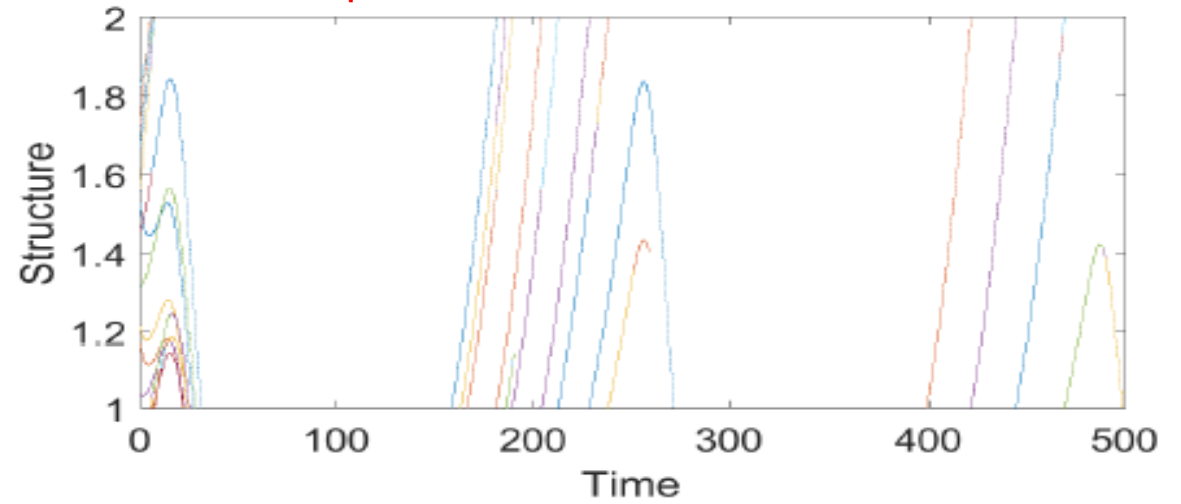
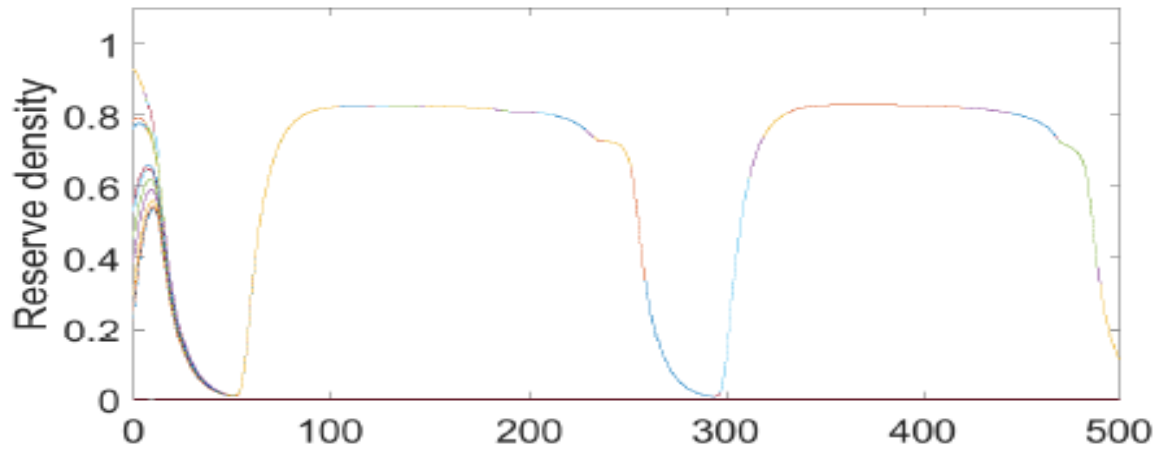
$$\bar{V} = y_{RE} \frac{r \bar{R} \left(1 - \frac{\bar{R}}{R_{max}} \right)}{k_M g}$$

Environnement variable : ressource biotique



De l'individu à la population : le cas des V_1 –morphes

Environnement variable : ressource biotique



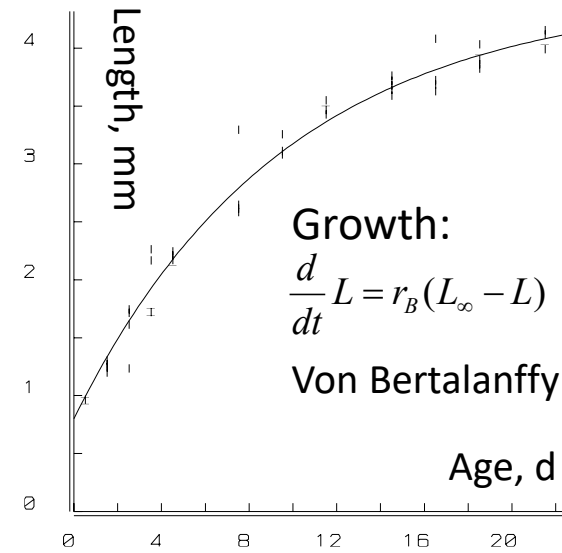
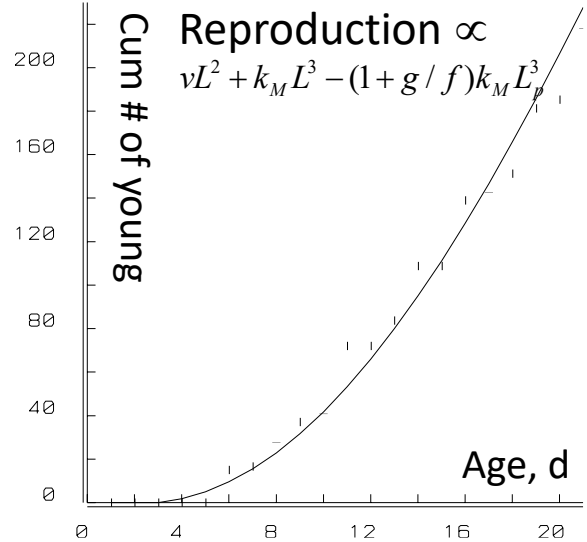
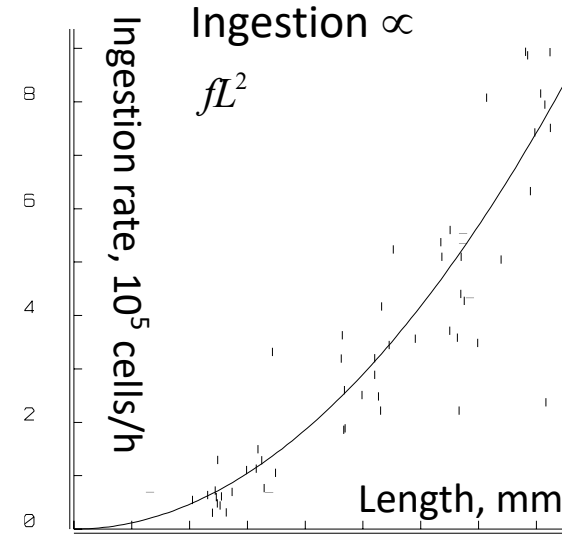
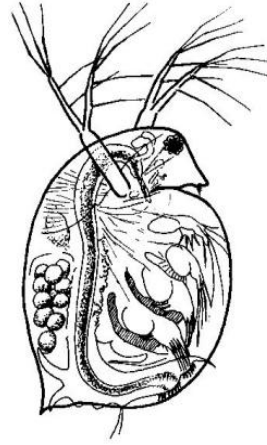
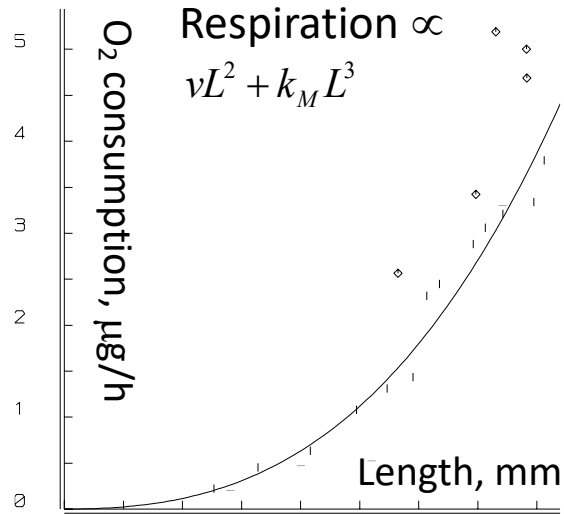
Résumé des paramètres du modèle standard sans reproduction

Paramètre	Unité	Signification
$\{p_{Am}\}$	$J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	Taux maximal d'assimilation d'énergie par unité de surface
v	$m \cdot s^{-1}$	Conductance d'énergie
$[p_M]$	$J \cdot m^{-3} \cdot s^{-1}$	Taux de maintenance somatique par unité de volume structural
κ	—	Proportion du flux catabolique alloué au soma (croissance + maintenance)
$[E_G]$	$J \cdot m^{-3}$	Coût énergétique d'une unité de volume structural
k_M	s^{-1}	Taux de maintenance somatique
$[E_m]$	$J \cdot m^{-3}$	Densité d'énergie maximale
g	—	Ratio du coût énergétique par unité de volume fourni sur la densité d'énergie maximale
L_m	m	Taille maximale d'un individu

Relations entre paramètres

$$k_M = \frac{[p_M]}{[E_G]} \quad [E_m] = \frac{\{p_{Am}\}}{v} \quad g = \frac{\kappa [E_G]}{[E_m]} \quad L_m = \frac{\kappa v [E_m]}{k_M [E_G]} = \frac{v}{k_M g}$$

Le « modèle DEB Standard »



Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling

George B. Arhonditsis^{1,2,*}, Michael T. Brett¹

¹Department of Civil & Environmental Engineering, More Hall, Box 352700, University of Washington, Seattle, Washington 98195, USA

²Present address: Nicholas School of the Environment and Earth Sciences, Duke University, Durham, North Carolina 27708, USA

153 studies published from 1990 to 2002

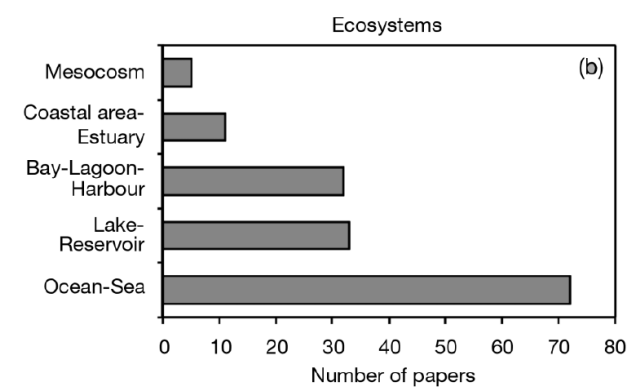
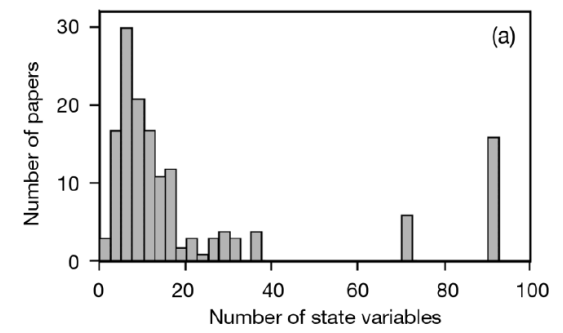


Fig. 1. Frequency histograms of (a) aquatic biogeochemical model complexity based on number of state variables and (b) types of ecosystems modeled

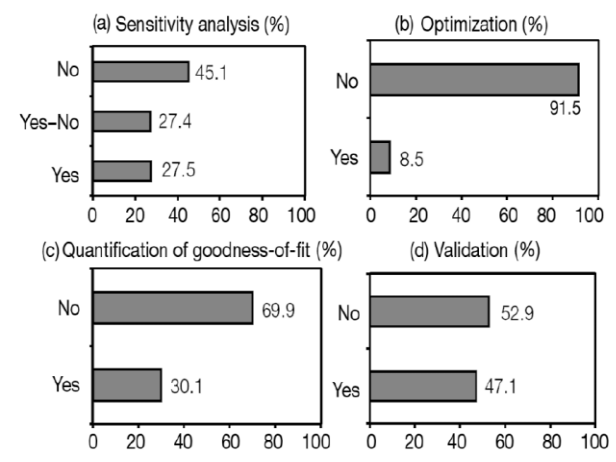
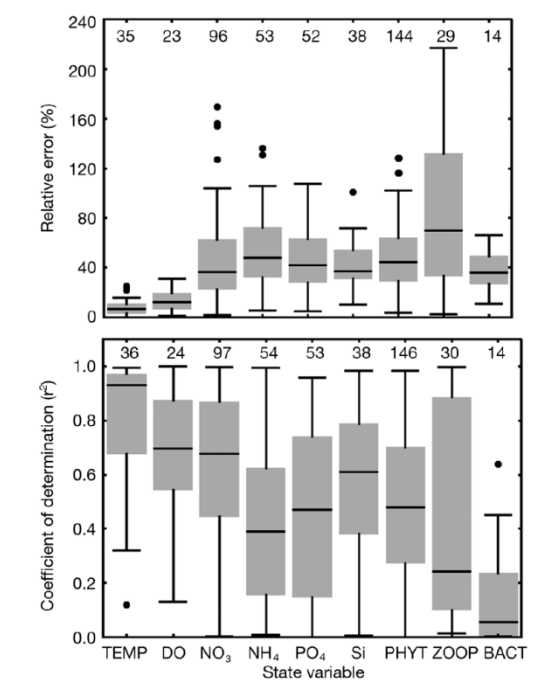
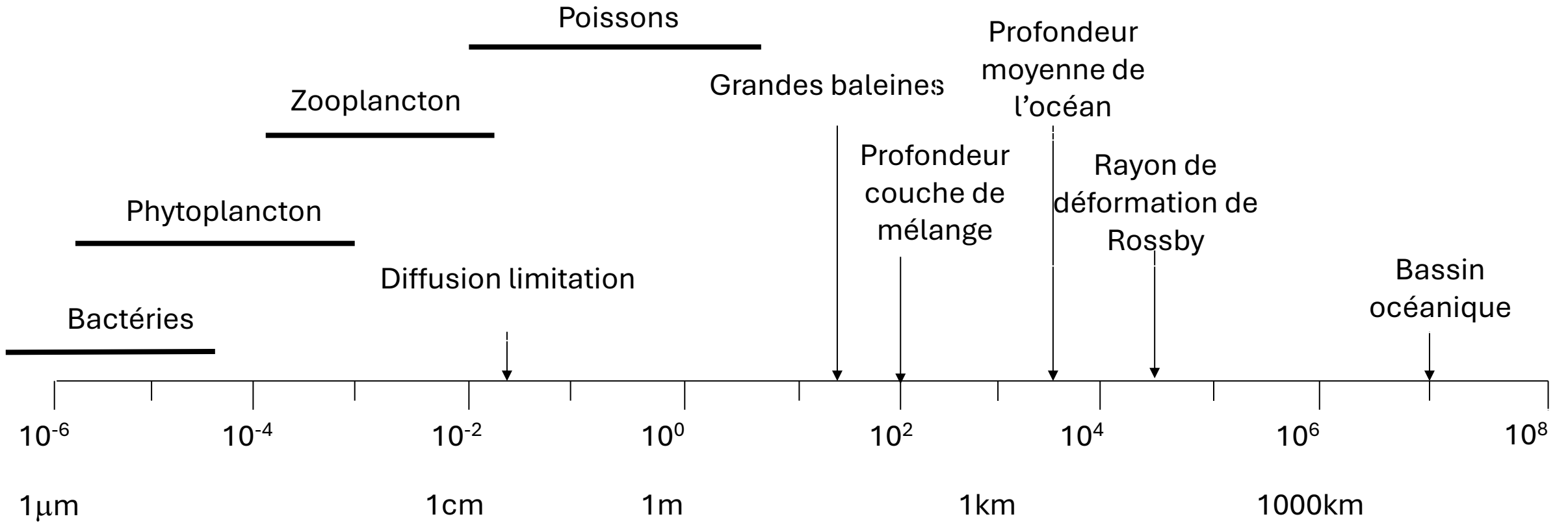


Fig. 2. Proportion of aquatic biogeochemical modeling studies that (a) performed sensitivity analyses, (b) used optimization techniques for model calibration, (c) quantified fit between simulated and field data, and (d) validated models (see first subsection of 'Results'). In (a) category 'YES-NO' indicates qualitative approaches (see first subsection of 'Results' for further explanation)



Quelques ordres de grandeurs de tailles ou d'échelles



D'après Mann & Lazier, 1996 (Dynamics of Marine Ecosystems)

Hauts niveaux trophiques (espèces emblématiques, ressources)

- Distribution spatio-temporelle des groupes biologiques nectoniques et benthiques
- Gestion des ressources marines exploitées

Bas niveaux trophiques (biomasse importante, > 50%)

- Distribution spatio-temporelle des groupes biologiques planctoniques et benthiques
- Cycles des éléments (C, N, P, ...)

*Echelles de temps et réduction de dimension :
vers une simplification de modèles mécanistes*

$$\frac{dX}{d\tau} = F(X) \text{ où } X \in \mathbb{R}^n$$

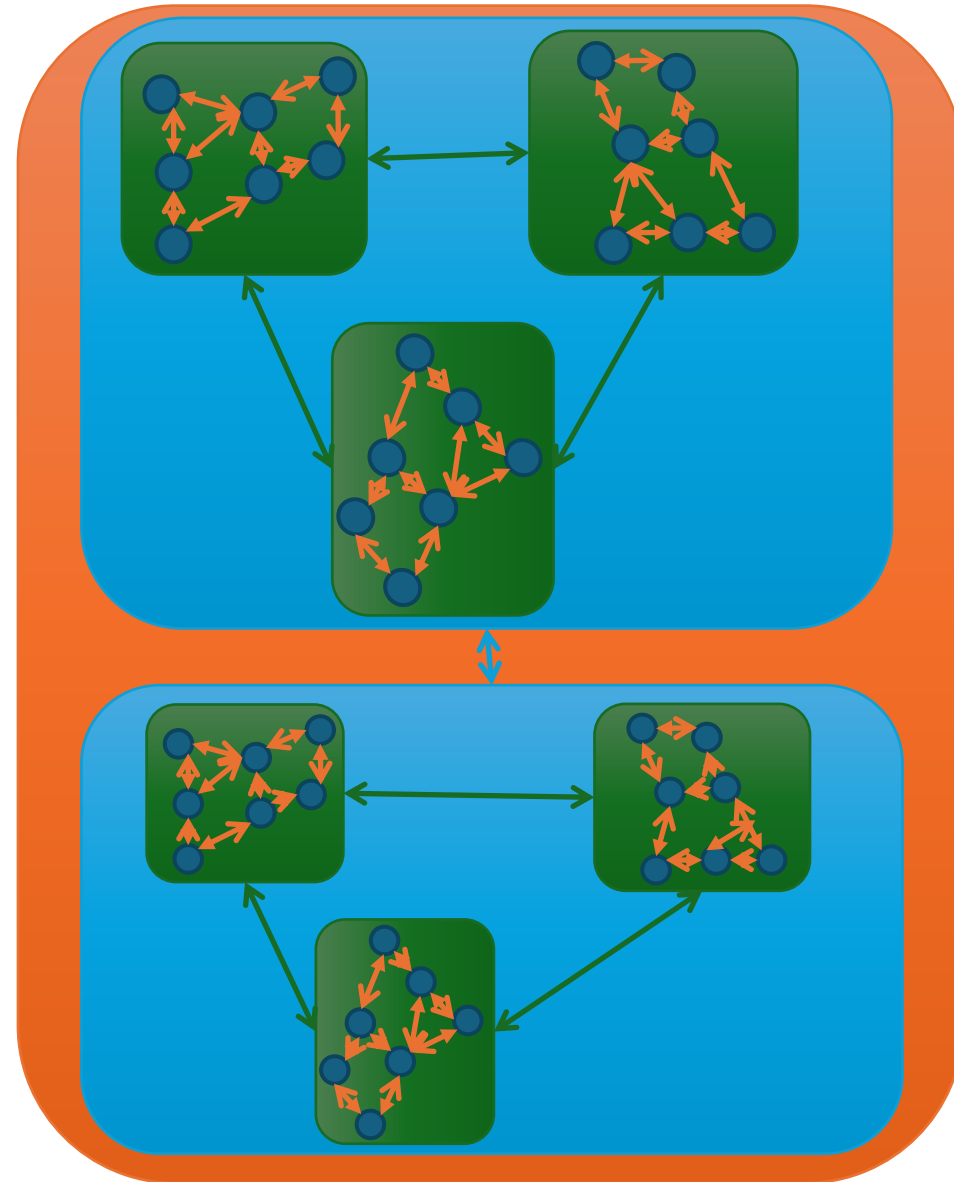
$$Y = \phi(X) \text{ avec } \phi: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$$

$$m < n$$

X = micro - variables
 Y = macro - variables

Couleur	Niveau d'organisation
●	Individus
■	Sous-population (même trait)
■	population
■	communauté

Système hiérarchique



$$\frac{dX}{d\tau} = F(X) \text{ où } X \in \mathbb{R}^n$$

$$Y = \phi(X) \text{ avec } \phi: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$$

$$\frac{dY}{d\tau} = D\phi(X) \frac{dX}{d\tau} = G(Y) \quad ?$$

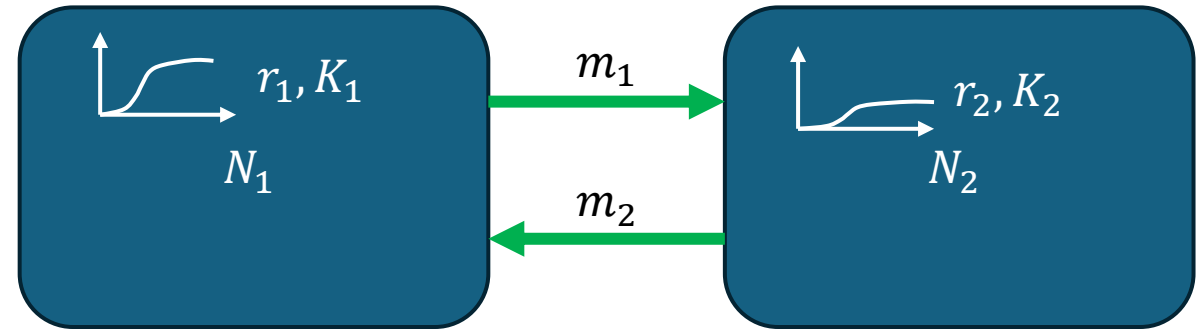
Luckyanov *et al.*, 1983

Iwasa Y, Andreasen V, Levin S. Aggregation in model ecosystems I: Perfect aggregation. *Ecological Modeling* 1987;37:287–302.

Iwasa Y, Levin S, Andreasen V. Aggregation in model ecosystems II: Approximate aggregation. *Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology* 1989;6:1–23.

Exemple 1 : un modèle de croissance spatialisé (habitat hétérogène).

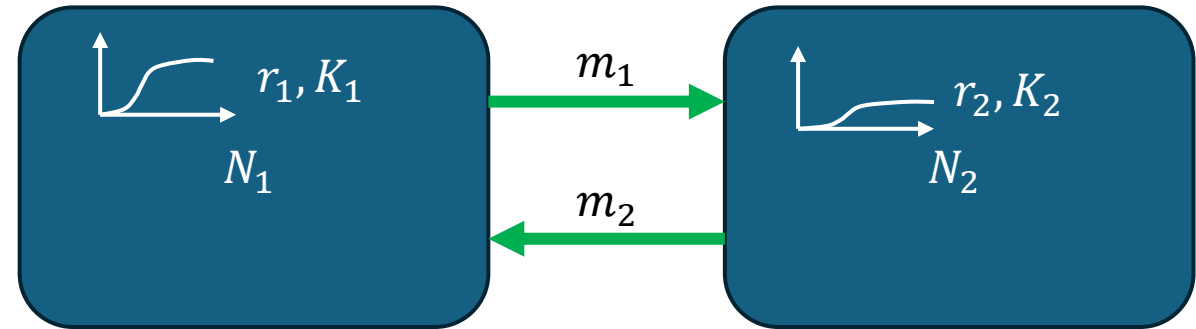
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N_2 - m_1 N_1 + \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = m_1 N_1 - m_2 N_2 + \varepsilon r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \end{cases}$$



$\varepsilon \approx 0$ est un petit paramètre appelé facteur d'échelles de temps

Exemple 1 : un modèle de croissance spatialisé (habitat hétérogène).

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N_2 - m_1 N_1 + \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = m_1 N_1 - m_2 N_2 + \varepsilon r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \end{cases}$$



$\varepsilon \approx 0$ est un petit paramètre appelé facteur d'échelles de temps

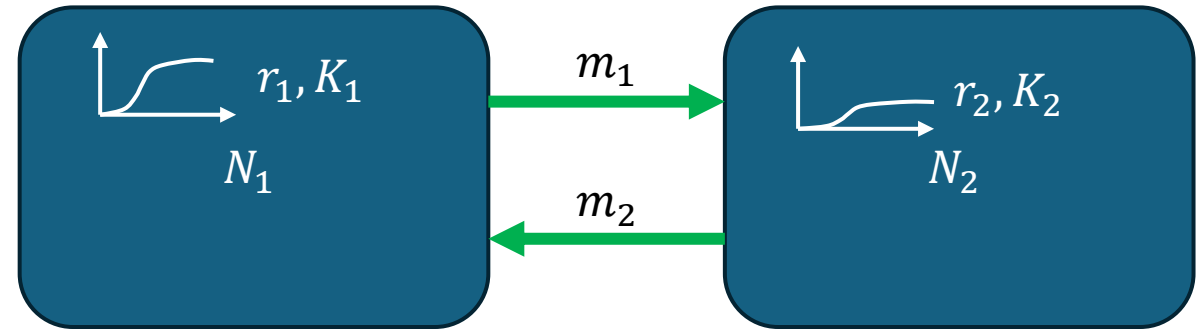
$N = N_1 + N_2$ est l'abondance totale de la population

$$N_2 = N - N_1$$

$$\frac{dN}{d\tau} = \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + \varepsilon r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right)$$

Exemple 1 : un modèle de croissance spatialisé (habitat hétérogène).

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N_2 - m_1 N_1 + \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = m_1 N_1 - m_2 N_2 + \varepsilon r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \end{cases}$$



$\varepsilon \approx 0$ est un petit paramètre appelé facteur d'échelles de temps

$N = N_1 + N_2$ est l'abondance totale de la population

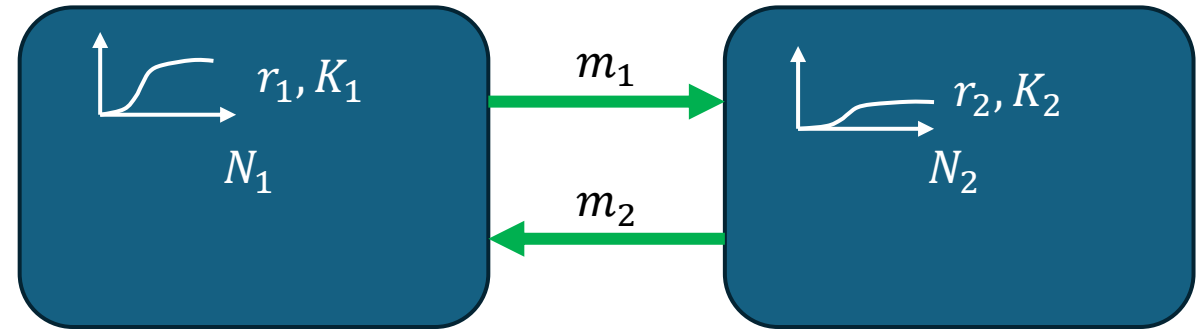
$$N_2 = N - N_1$$

$$\frac{dN}{d\tau} = \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + \varepsilon r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right)$$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1 N_1 + \varepsilon r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2 (N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{cases}$$

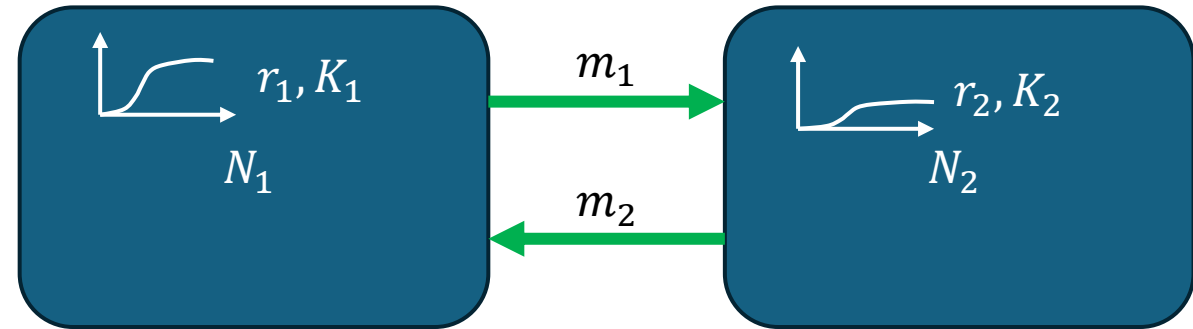
Modèle mis sous forme « **lent-rapide** »

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 + \varepsilon r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2(N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{cases}$$



Modèle mis sous forme « **lent-rapide** »

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 + \varepsilon r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2(N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{cases}$$



Comme le paramètre **ε est petit**, on commence à regarder ce qui se passe si **$\varepsilon = 0$** .

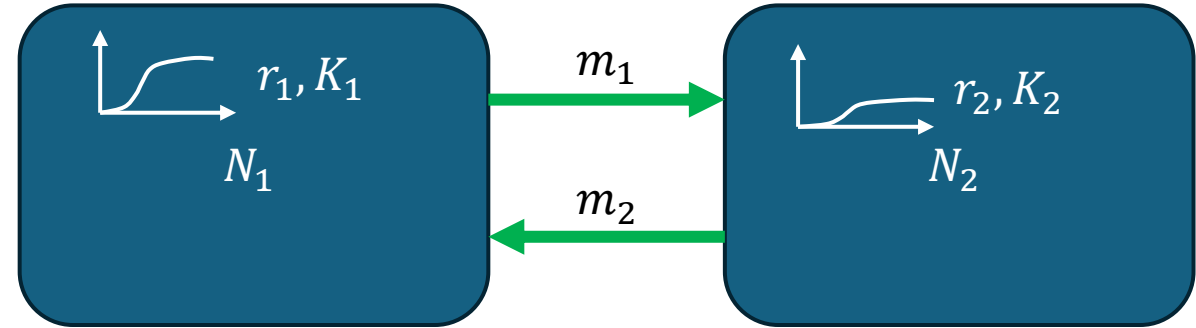
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 = m_2N - (m_1 + m_2)N_1 \\ \frac{dN}{d\tau} = 0 \end{cases}$$

- On peut voir ce système comme une seule équation avec une variable d'état et où N est un paramètre.
- N_1 tend rapidement vers une valeur d'équilibre (rapide) stable $N_1^* = \frac{m_2}{m_1+m_2}N$.

$u_1 = \frac{m_2}{m_1+m_2}$ est la proportion d'individus sur le site 1 à l'équilibre.

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

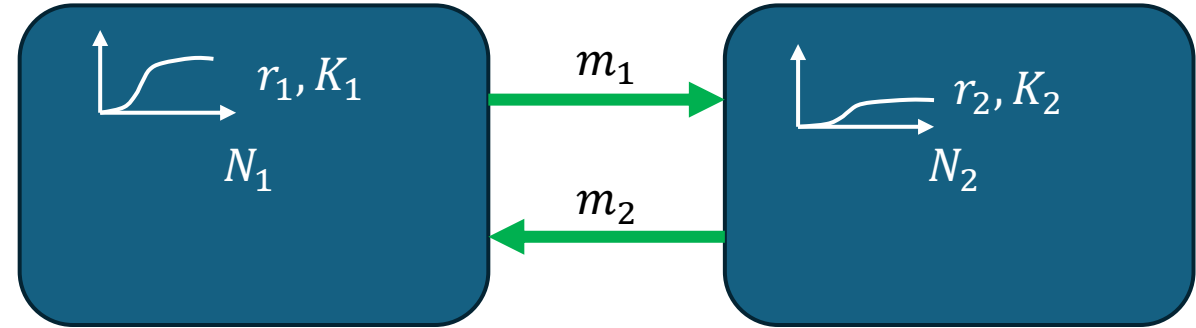
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 + \varepsilon r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2(N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{cases}$$



- On reprend avec $\varepsilon > 0$ mais petit, on va supposer que N_1 tend encore vers une valeur proche de l'équilibre $N_1^* = u_1N$;
- On remplace alors N_1 par cette valeur d'équilibre rapide dans l'équation de N ;

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 + \varepsilon r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2(N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{cases}$$



- On reprend avec $\varepsilon > 0$ mais petit, on va supposer que N_1 tend encore vers une valeur proche de l'équilibre $N_1^* = u_1N$;
- On remplace alors N_1 par cette valeur d'équilibre rapide dans l'équation de N ;
- On pose $t = \varepsilon\tau$

$$\frac{dN}{dt} = r_1u_1N \left(1 - \frac{u_1N}{K_1}\right) + r_2(N - u_1N) \left(1 - \frac{N - u_1N}{K_2}\right)$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad \text{où } r = r_1u_1 + r_2(1 - u_1) \text{ et } K = \frac{K_1K_2r}{K_2r_1u_1^2 + K_1r_2(1-u_1)^2}$$

- Paramètres globaux dépendent des paramètres locaux et de la distribution spatiale.
- Réduction de dimension = simplification
- Hypothèse de quasi-équilibre

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 + \varepsilon r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2(N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{cases}$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad \text{où } r = r_1u_1 + r_2(1 - u_1) \text{ et } K = \frac{K_1K_2r}{K_2r_1u_1^2 + K_1r_2(1 - u_1)^2}$$

- Si l'environnement est hétérogène, il existe des valeurs de $u_1 \in [0; 1]$ telles que $K > K_1 + K_2$
- Découvert par Freedman et Waltman (1977) et popularisé par Holt (1985)
- Etude étendue et complétée par Arditi et al. (2015, 2018).

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

SIAM J. APPL. MATH.
Vol. 32, No. 3, May 1977.

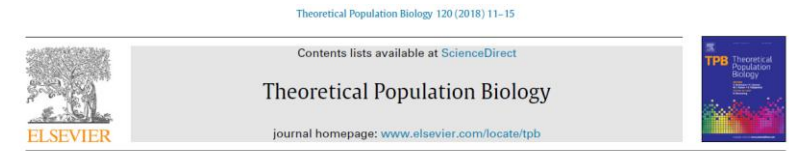
**MATHEMATICAL MODELS OF POPULATION INTERACTIONS WITH
DISPERSAL. I: STABILITY OF TWO HABITATS WITH AND WITHOUT
A PREDATOR***

H. I. FREEDMAN† AND PAUL WALTMAN‡

THEORETICAL POPULATION BIOLOGY 28, 181–208 (1985)

Population Dynamics in Two-Patch Environments:
Some Anomalous Consequences
of an Optimal Habitat Distribution

ROBERT D. HOLT



Asymmetric dispersal in the multi-patch logistic equation

Roger Arditi^{a,b,*}, Claude Lobry^c, Tewfik Sari^{d,e}



$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2(N - N_1) - m_1N_1 + \varepsilon r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon \left(r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_2(N - N_1) \left(1 - \frac{N - N_1}{K_2}\right) \right) \end{array} \right. \quad \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

$$r = r_1u_1 + r_2(1 - u_1) \quad u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

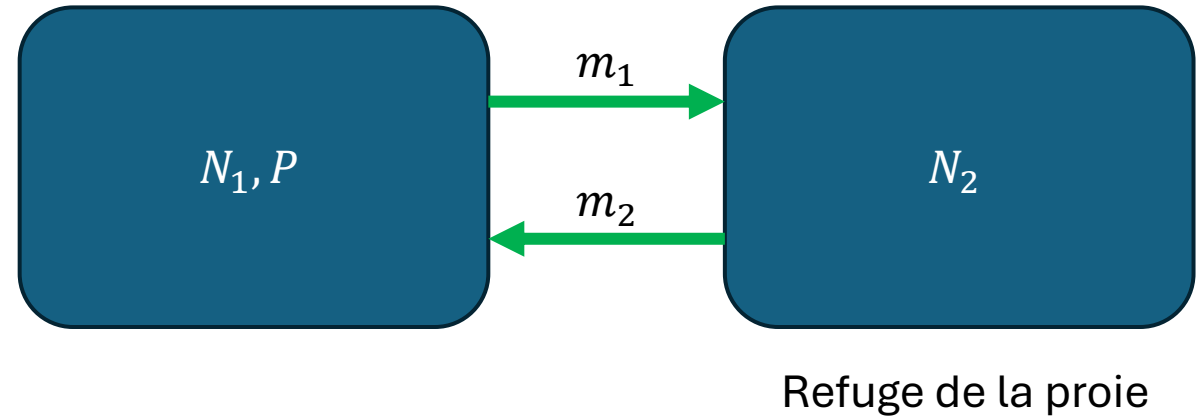
$$K = \frac{K_1K_2r}{K_2r_1u_1^2 + K_1r_2(1-u_1)^2}$$

- La méthode décrite précédemment se justifie par le théorème de Tychonov (1952) qui assure (sous des conditions de stabilité asymptotique de l'équilibre rapide) que :

« la solution $N(t)$ du modèle réduit est une approximation de la solution $N(t) = N_1(t) + N_2(t)$ pour une durée qui s'allonge si le paramètre ε s'approche de 0 ».

Exemple 2 : un modèle prédateur - proie spatialisé (habitat hétérogène).

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N_2 - m_1 N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - a_1 P) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = m_1 N_1 - m_2 N_2 + \varepsilon r_2 N_2 \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P (e a_1 N_1 - \mu) \end{cases}$$



$$N = N_1 + N_2 \quad \longrightarrow \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N - (m_1 + m_2) N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - a_1 P) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon ((r_1 - r_2) N_1 + r_2 N - a_1 N_1 P) \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P (e b_1 N_1 - \mu) \end{cases}$$

Systeme lent - rapide

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N - (m_1 + m_2) N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - a_1 P) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon ((r_1 - r_2) N_1 + r_2 N - a_1 N_1 P) \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P (e a_1 N_1 - \mu) \end{cases}$$

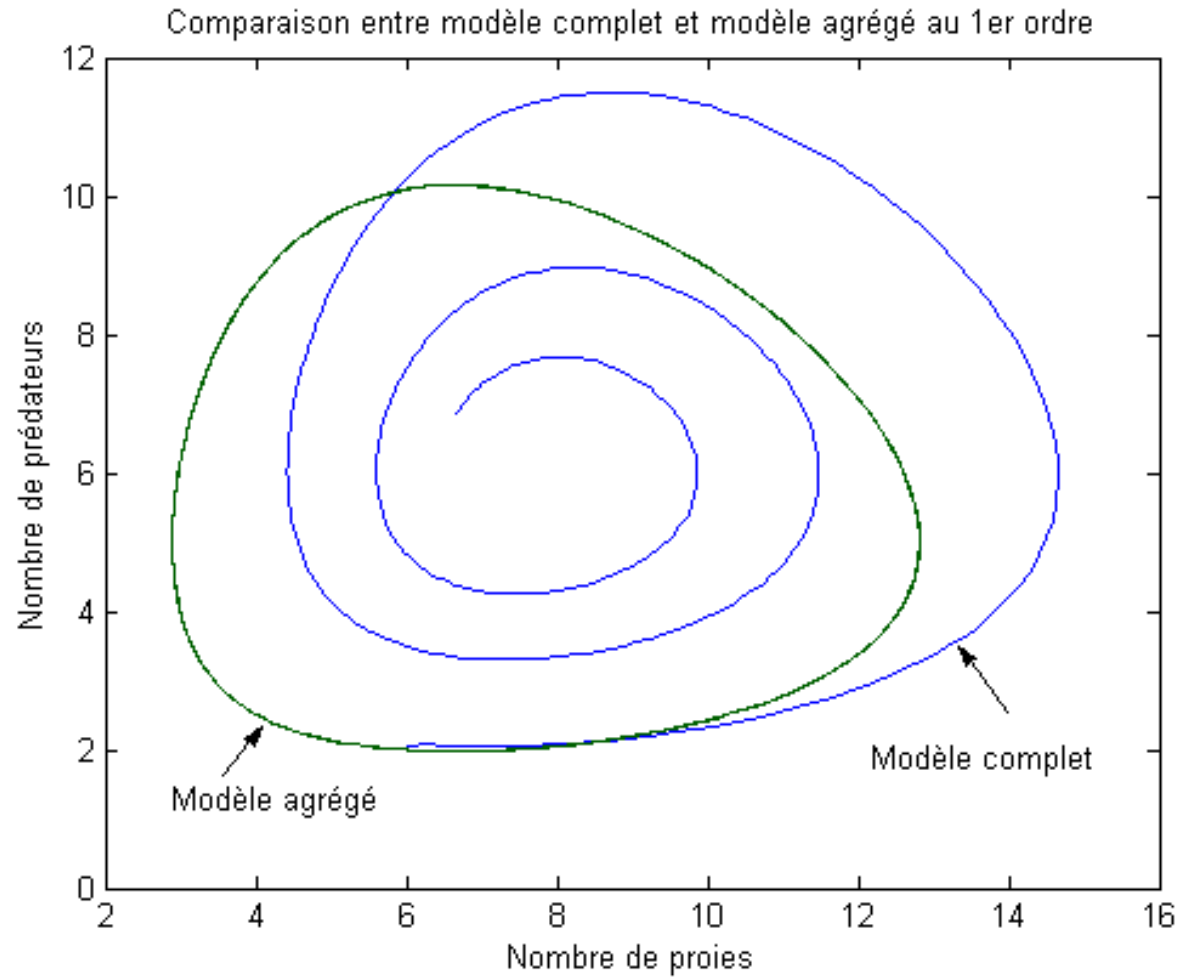
- N_1 tend rapidement vers une valeur d'équilibre (rapide) stable $N_1^* = \frac{m_2}{m_1 + m_2} N$.
- On pose $\mathbf{u}_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$
- On pose $t = \varepsilon \tau$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N - (m_1 + m_2) N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - a_1 P) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon ((r_1 - r_2) N_1 + r_2 N - a_1 N_1 P) \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P (e a_1 N_1 - \mu) \end{cases}$$

- N_1 tend rapidement vers une valeur d'équilibre (rapide) stable $N_1^* = \frac{m_2}{m_1 + m_2} N$.
- On pose $u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$
- On pose $t = \varepsilon \tau$
- $a = a_1 u_1$
- $r = r_1 u_1 + r_2 (1 - u_1)$

Modèle agrégé

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN - aNP \\ \frac{dP}{dt} = eaN - \mu P \end{cases}$$



$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2N - (m_1 + m_2)N_1 + \varepsilon N_1(r_1 - a_1P) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon((r_1 - r_2)N_1 + r_2N - a_1N_1P) \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P(ea_1N_1 - \mu) \end{cases}$$

On pose $\varepsilon = 0$

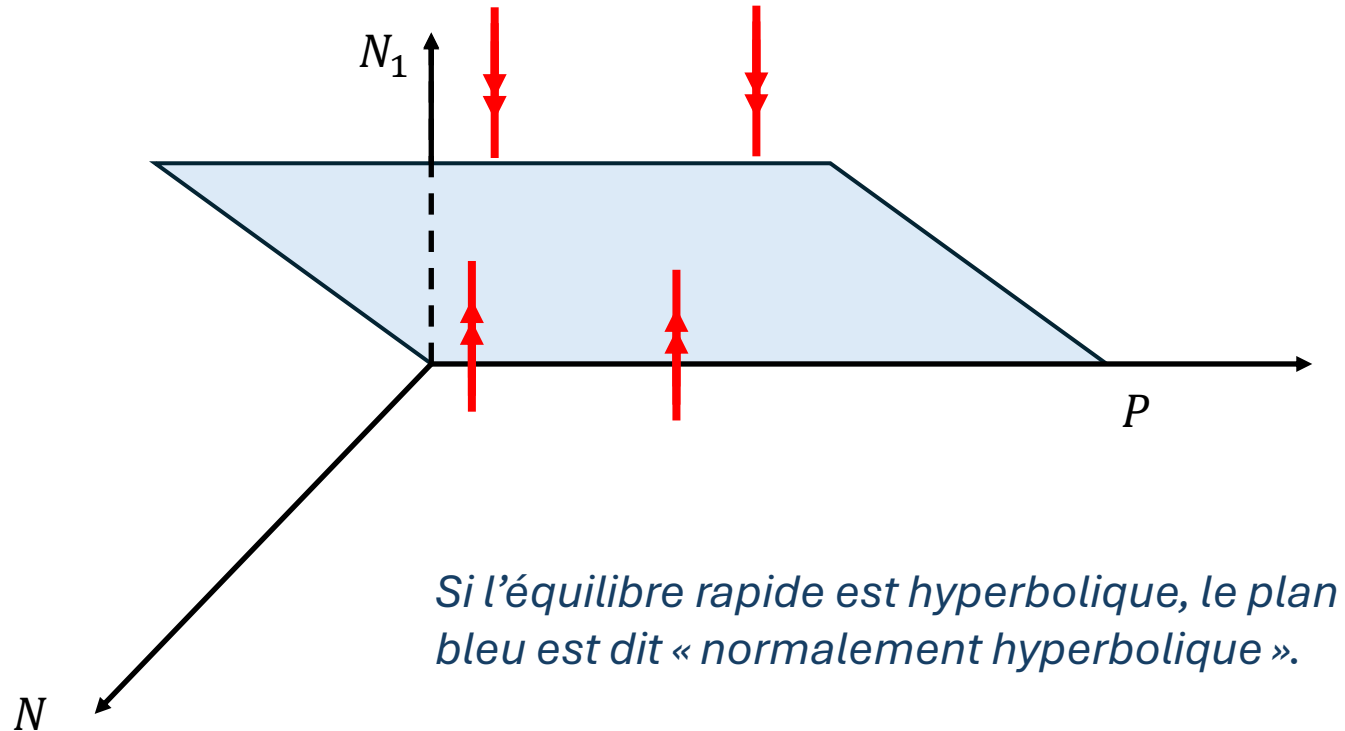
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2N - (m_1 + m_2)N_1 \\ \frac{dN}{d\tau} = 0 \\ \frac{dP}{d\tau} = 0 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N - (m_1 + m_2) N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - a_1 P) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon ((r_1 - r_2) N_1 + r_2 N - a_1 N_1 P) \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P (e a_1 N_1 - \mu) \end{cases}$$

On pose $\varepsilon = 0$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N - (m_1 + m_2) N_1 \\ \frac{dN}{d\tau} = 0 \\ \frac{dP}{d\tau} = 0 \end{cases}$$

- N_1 tend rapidement vers une valeur d'équilibre (rapide) stable $N_1^* = \frac{m_2}{m_1 + m_2} N$.



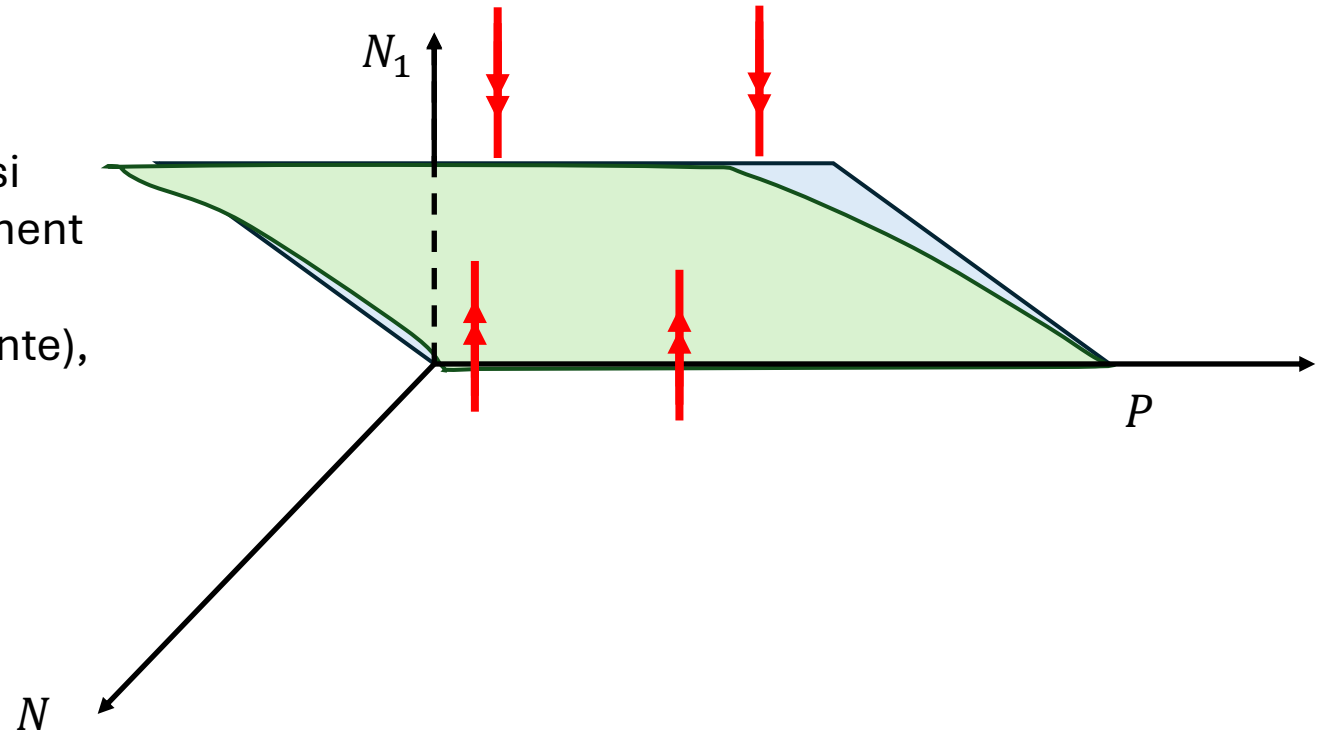
Le plan bleu est un ensemble d'équilibre. C'est une surface invariante.

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = m_2 N - (m_1 + m_2) N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - a_1 P) \\ \frac{dN}{d\tau} = \varepsilon ((r_1 - r_2) N_1 + r_2 N - a_1 N_1 P) \\ \frac{dP}{d\tau} = \varepsilon P (e a_1 N_1 - \mu) \end{cases}$$

- N_1 tend rapidement vers une valeur d'équilibre (rapide) stable $N_1^* = \frac{m_2}{m_1 + m_2} N$.

« Théorème » (Fenichel, 1971, 1979) : si $\varepsilon \simeq 0$ et si l'ensemble invariant des équilibres est normalement hyperbolique :

- il existe un ensemble invariant (variété invariante),
- ε -proche de l'ensemble des équilibres,
- qui est invariant.



Dans notre exemple, la surface verte a une équation de la forme :

$$N_1 = h(N, P, \varepsilon) = h_0(N, P) + \varepsilon h_1(N, P) + o(\varepsilon)$$

- $h_0(N, P) = u_1 N$ où $u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$

Dans notre exemple, la surface verte a une équation de la forme :

$$N_1 = h(N, P, \varepsilon) = h_0(N, P) + \varepsilon h_1(N, P) + o(\varepsilon)$$

- $h_0(N, P) = u_1 N$ où $u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$
- En utilisant l'invariance de la « variété » verte, on trouve : $h_1(N, P) = \frac{u_1(1-u_1)(r_1 - r_2 - a_1 P)}{m_1 + m_2} N$

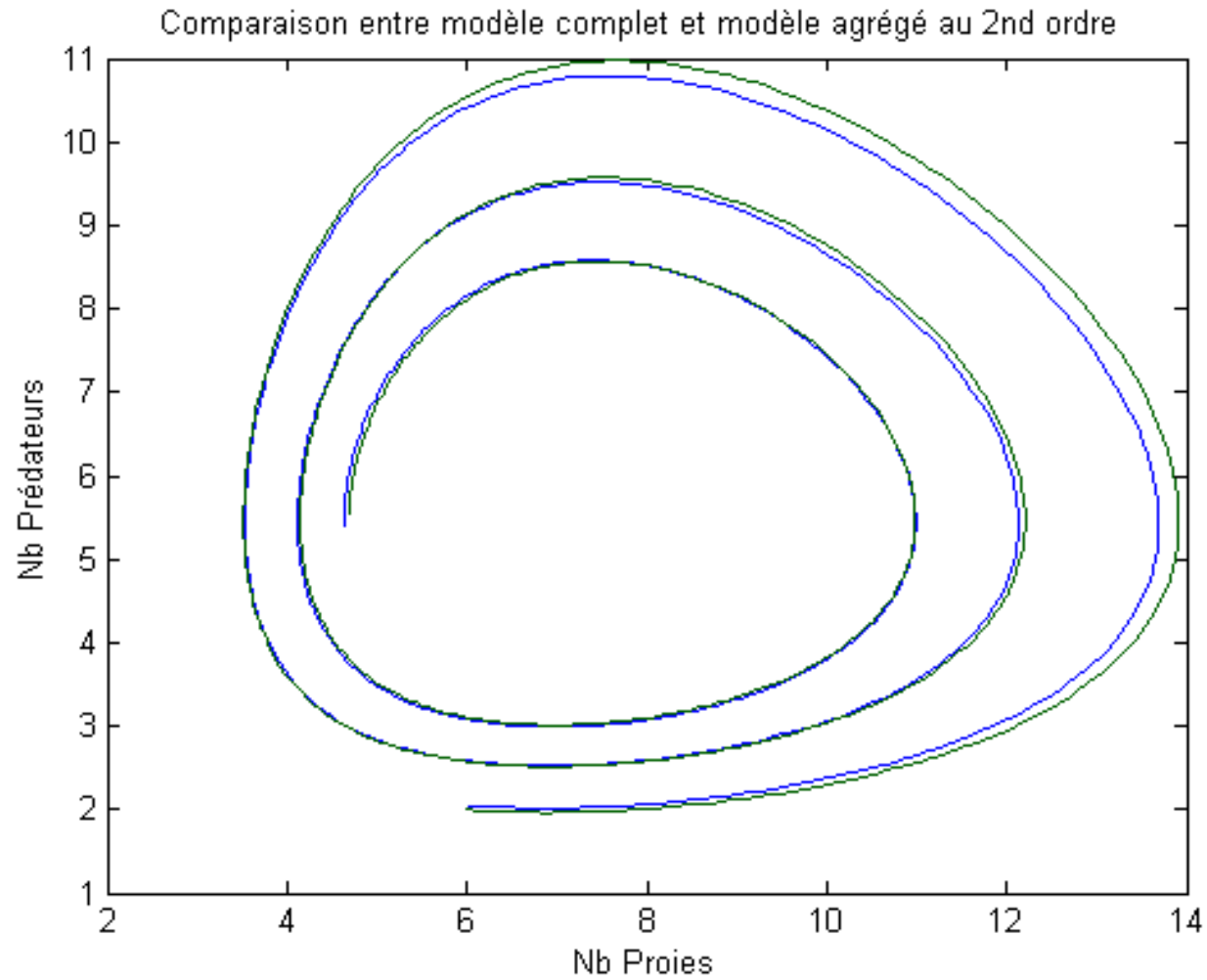
Dans notre exemple, la surface verte a une équation de la forme :

$$N_1 = h(N, P, \varepsilon) = h_0(N, P) + \varepsilon h_1(N, P) + o(\varepsilon)$$

- $h_0(N, P) = u_1 N$ où $u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$
- En utilisant l'invariance de la « variété » verte, on trouve : $h_1(N, P) = \frac{u_1(1-u_1)(r_1 - r_2 - a_1 P)}{m_1 + m_2} N$
- En remplaçant N_1 par $h_0(N, P) + \varepsilon h_1(N, P)$ dans les équations de N et P , on obtient :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN - aNP + \varepsilon h_1(N, P)(r_1 - r_2 - a_1 P) \\ \frac{dP}{dt} = eaNP - \mu P + \varepsilon P e a_1 h_1(N, P) \end{cases}$$

Théorème de
Fénichel



L'utilisation des échelles de temps est fréquente et assez intuitive en général (QSSA)

Il faut s'assurer de la stabilité hyperbolique des états asymptotiques de la partie rapide (équilibres, ou autres)

L'utilisation des échelles de temps est fréquente et assez intuitive en général (QSSA)

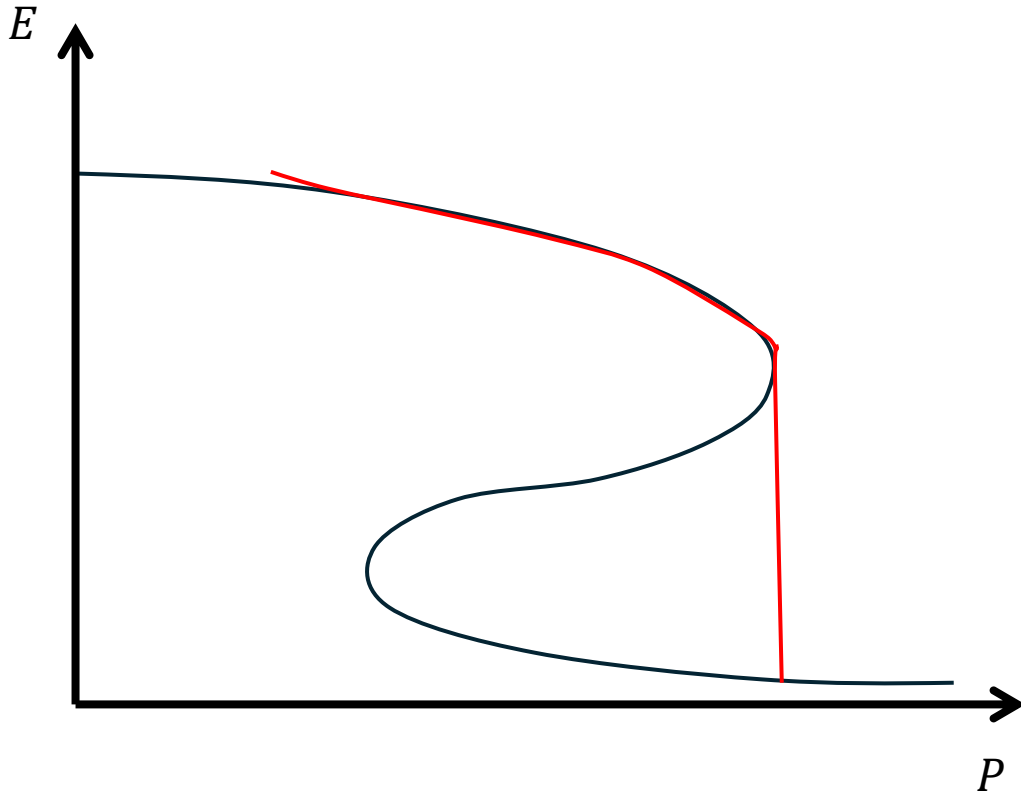
Il faut s'assurer de la stabilité hyperbolique des états asymptotiques de la partie rapide (équilibres, ou autres)

La théorie de Fenichel (GSPT = Geometrical Singular Perturbation Theory) permet :

- de réduire la dimension du modèle d'étude,
- d'analyser proprement des modèles réduits non structurellement stables au premier ordre,
- d'analyser proprement les bifurcations du modèle réduit,
- de fournir des méthodes d'analyse des modèles quand la partie rapide subit des bifurcations,

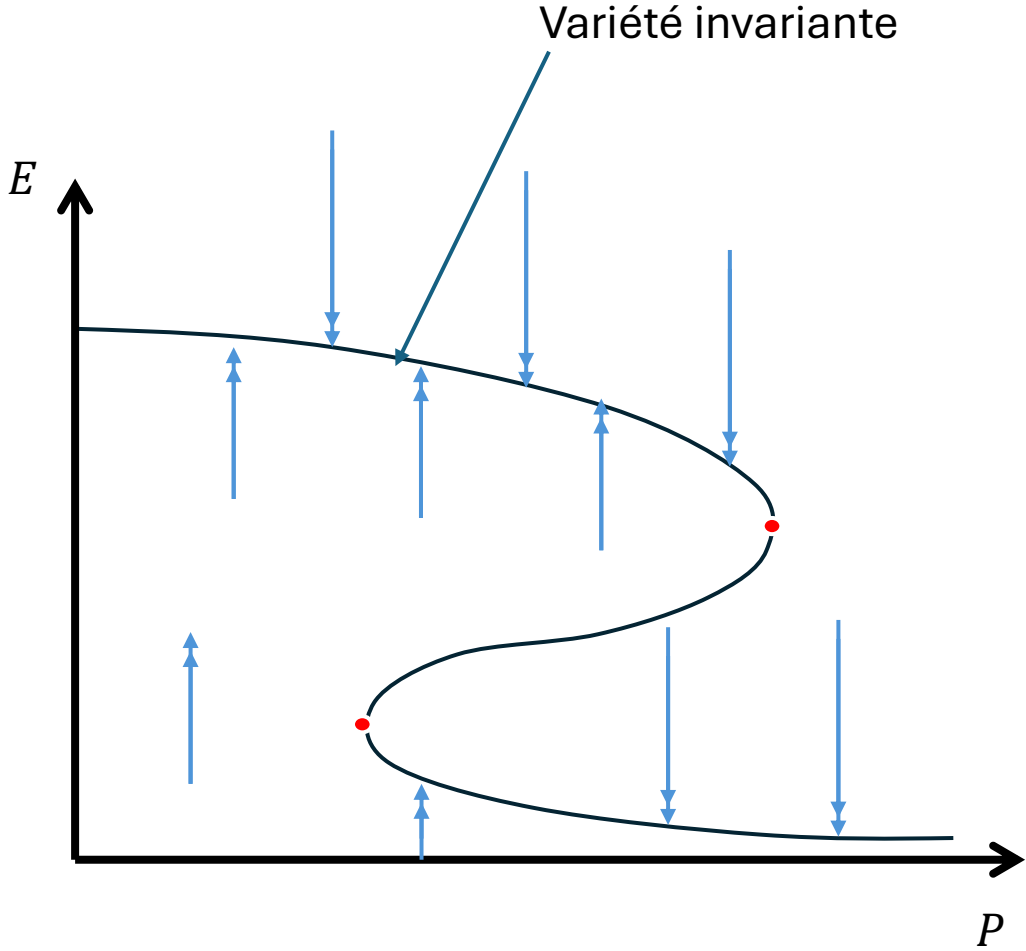
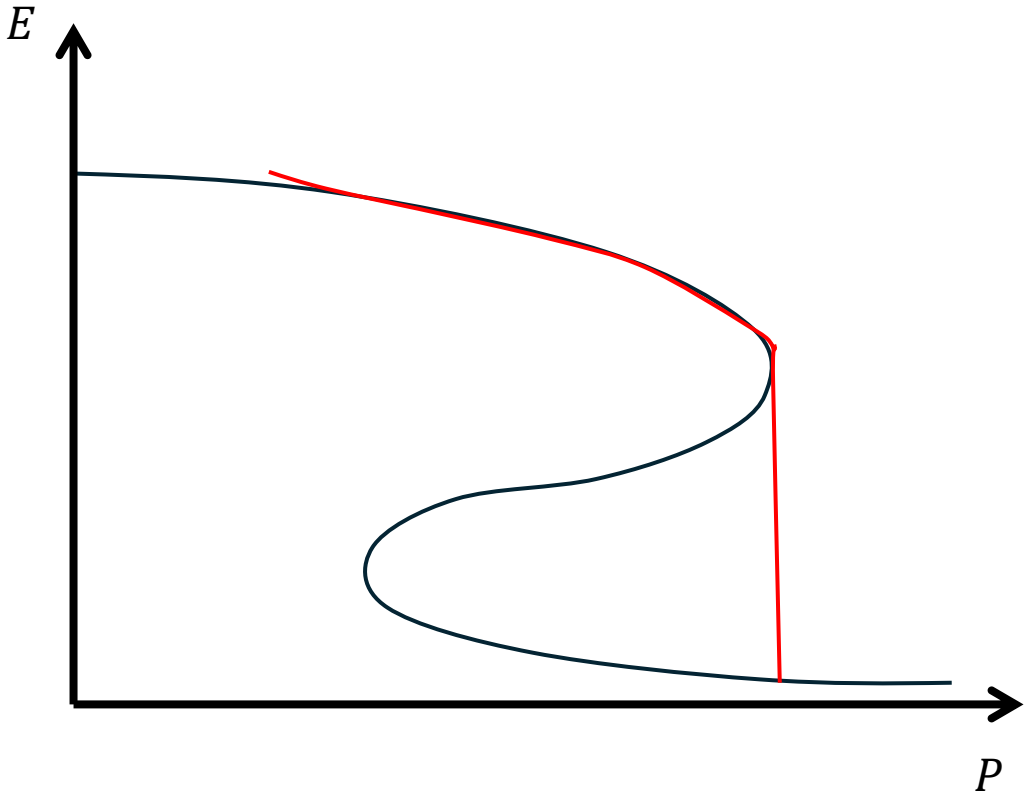
Les paramètres du modèle réduit (longue échelle de temps) sont des fonctions des paramètres du modèle complet (incluant les « détails »).

Bascules

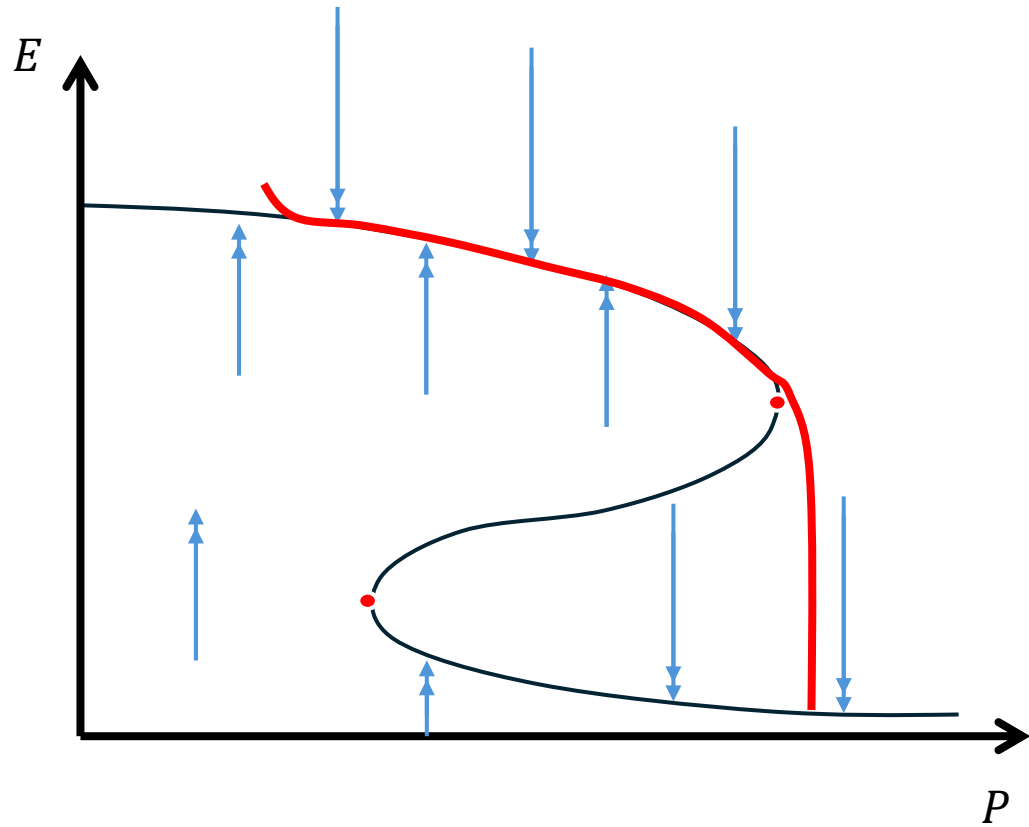


Modèles à plusieurs échelles de temps

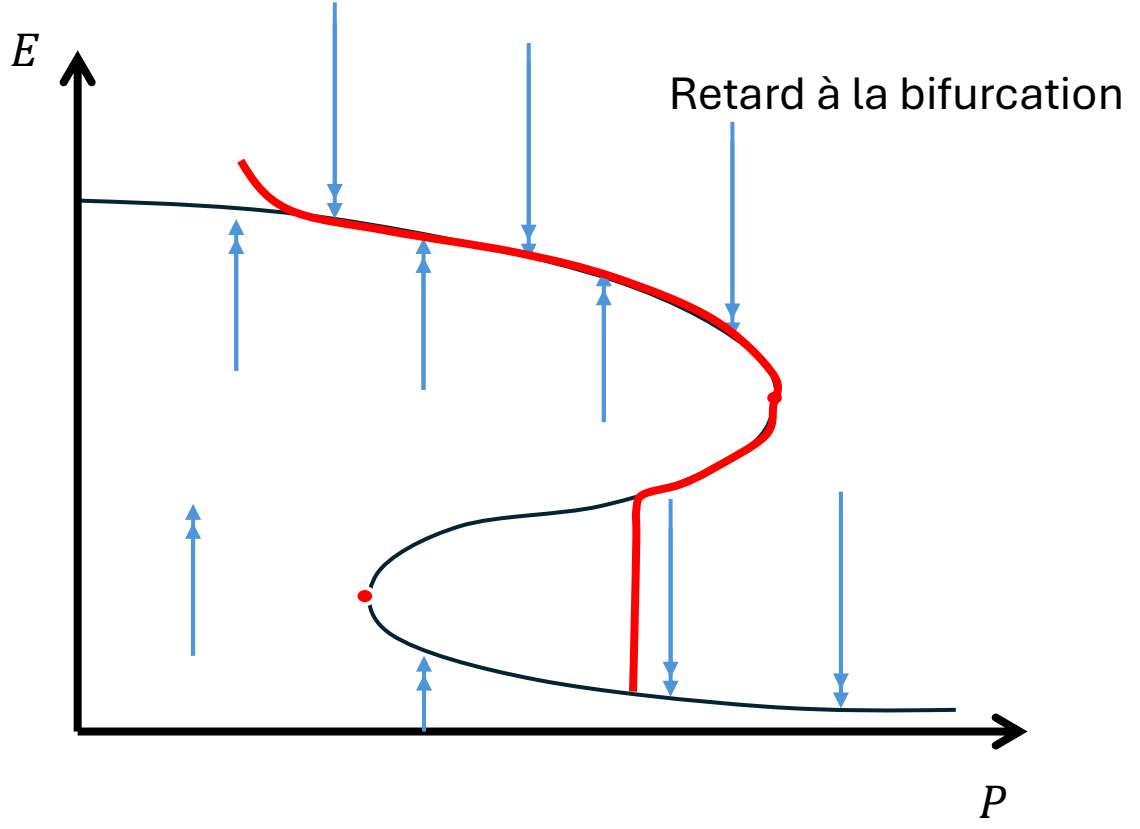
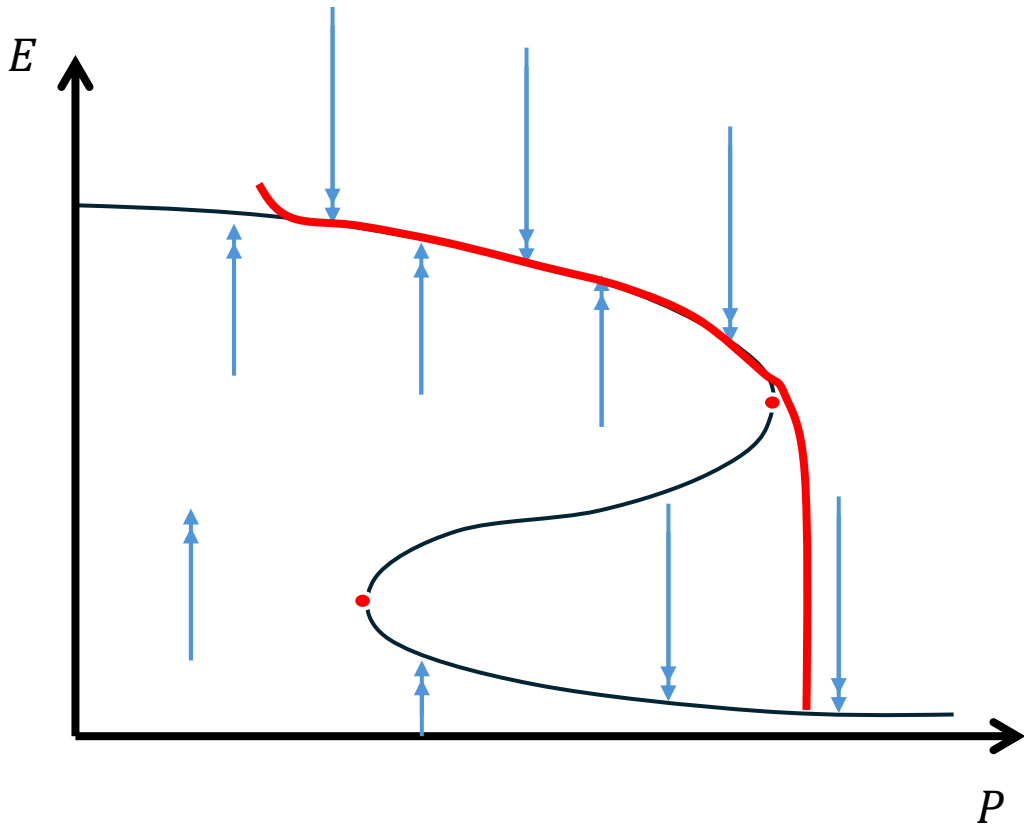
Bascules



Bascules

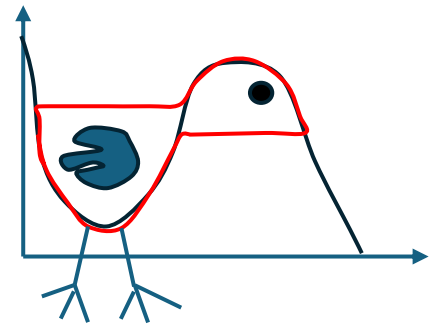


Bascules



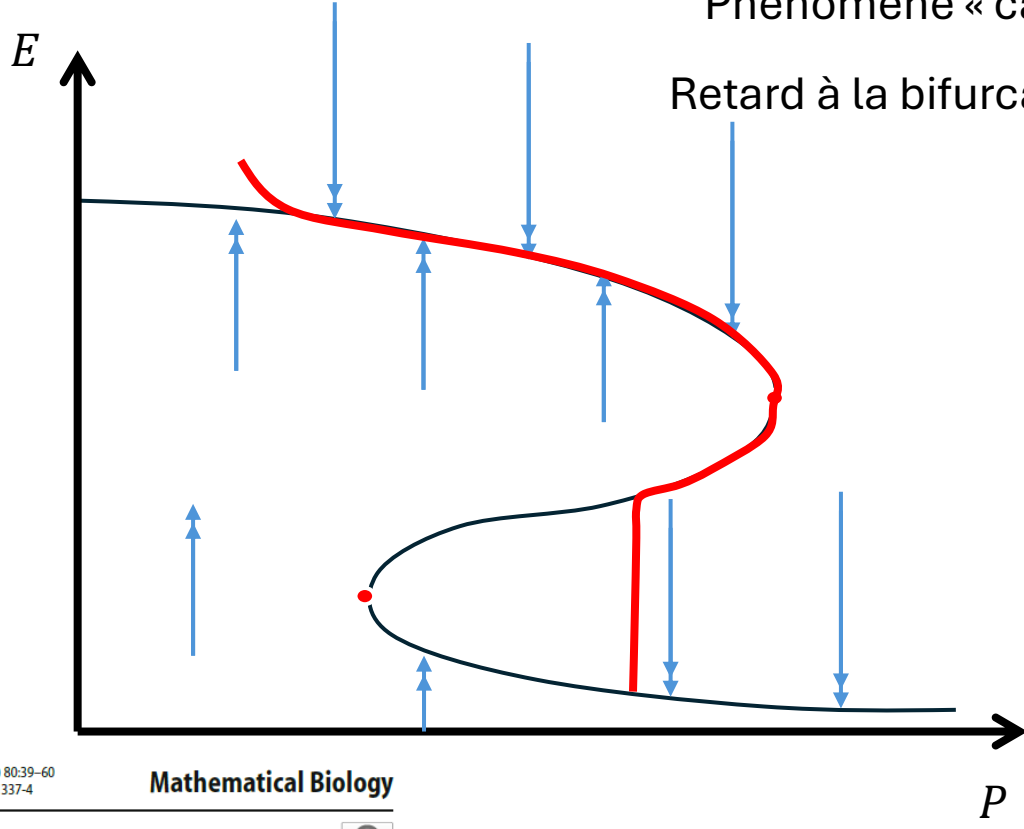
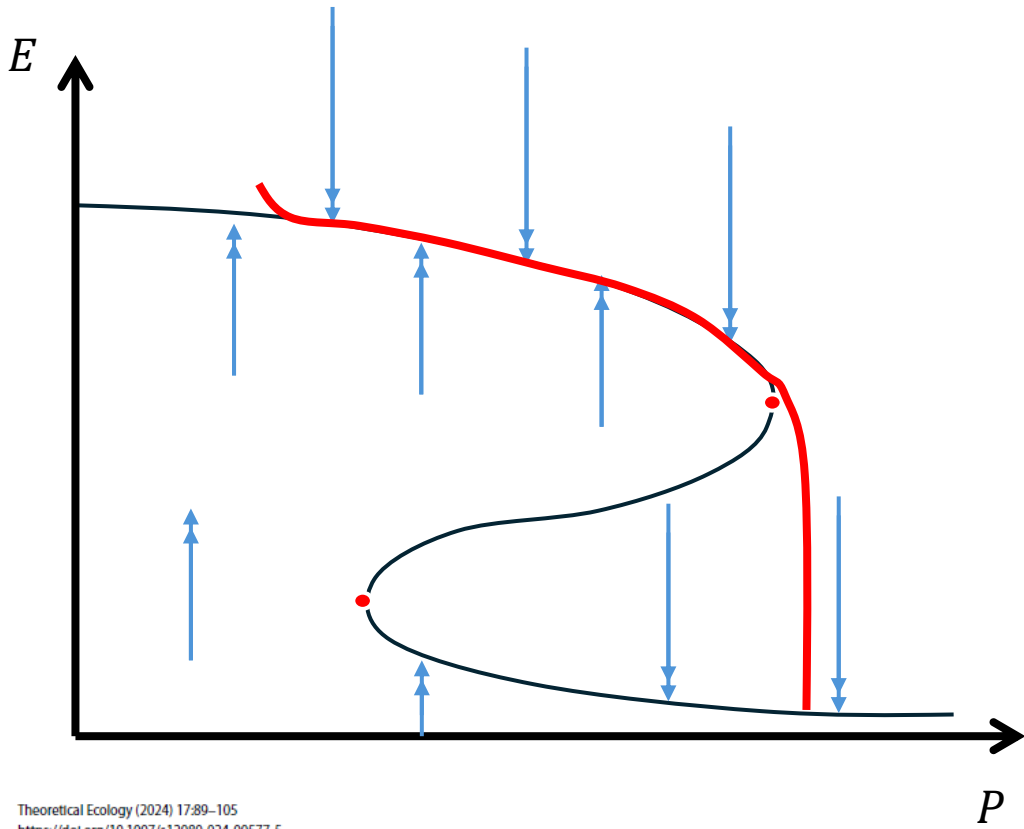
Modèles à plusieurs échelles de temps

Bascules



Phénomène « canard »

Retard à la bifurcation



Theoretical Ecology (2024) 17:89–105
<https://doi.org/10.1007/s12080-024-00577-5>

RESEARCH



Rate-induced tipping can trigger plankton blooms

Anna Vanselow¹ · Lukas Halekotte^{1,2} · Pinaki Pal³ · Sebastian Wlaczorek⁴ · Ulrike Feudel¹

Journal of Mathematical Biology (2020) 80:39–60
<https://doi.org/10.1007/s00285-019-01337-4>

Mathematical Biology



Analysis of a predator–prey model with specific time scales: a geometrical approach proving the occurrence of canard solutions

Jean-Christophe Poggiale¹ · Clément Aldebert¹ · Benjamin Girardot¹ · Bob W. Kooi²

Simplification du modèle DEB V1-morphe

Modèle DEB V1-morphe

$$\begin{cases} \frac{de}{dt} = v(f - e) \\ \frac{dV}{dt} = \frac{ve - k_M g}{e + g} V \end{cases}$$

Hypothèses:

- v est "grand" : on pose $\bar{v} = \varepsilon v$
- g est "grand" : on pose $\bar{g} = \varepsilon g$

Simplification du modèle DEB V1-morphe

Modèle DEB V1-morphe

$$\begin{cases} \frac{de}{dt} = v(f - e) \\ \frac{dV}{dt} = \frac{ve - k_M g}{e + g} V \end{cases}$$

Le modèle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \frac{de}{dt} = \frac{\bar{v}(f - e)}{\varepsilon} \\ \frac{dV}{dt} = \frac{\bar{v}e - k_M \bar{g}}{\varepsilon(e + \bar{g}/\varepsilon)} V = \frac{\bar{v}e - k_M \bar{g}}{\varepsilon e + \bar{g}} V \end{cases}$$

Hypothèses:

- v est "grand" : on pose $\bar{v} = \varepsilon v$
- g est "grand" : on pose $\bar{g} = \varepsilon g$

Simplification du modèle DEB V1-morphe

Modèle DEB V1-morphe

$$\begin{cases} \frac{de}{dt} = v(f - e) \\ \frac{dV}{dt} = \frac{ve - k_M g}{e + g} V \end{cases}$$

Le modèle s'écrit alors :

$$\begin{cases} \frac{de}{dt} = \frac{\bar{v}(f - e)}{\varepsilon} \\ \frac{dV}{dt} = \frac{\bar{v}e - k_M \bar{g}}{\varepsilon(e + \bar{g}/\varepsilon)} V = \frac{\bar{v}e - k_M \bar{g}}{\varepsilon e + \bar{g}} V \end{cases}$$

Hypothèses:

- v est "grand" : on pose $\bar{v} = \varepsilon v$
- g est "grand" : on pose $\bar{g} = \varepsilon g$

En posant $t = \varepsilon \tau$

$$\begin{cases} \frac{de}{d\tau} = \bar{v}(f - e) \\ \frac{dV}{d\tau} = \varepsilon \frac{\bar{v}e - k_M \bar{g}}{\bar{g}} V + o(\varepsilon) \end{cases}$$

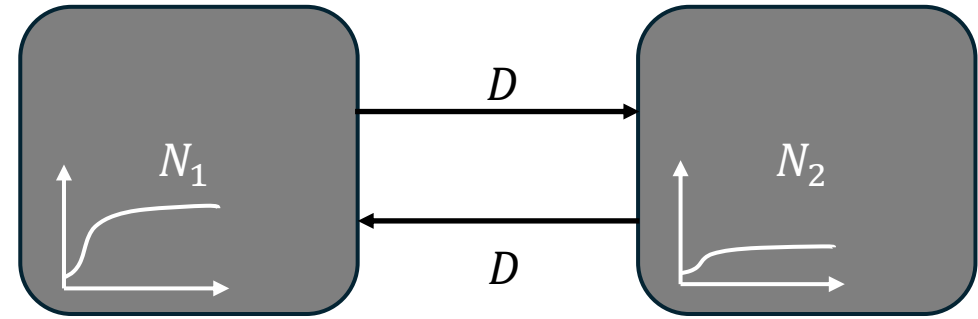
$$\frac{dV}{dt} = \frac{\bar{v}f - k_M \bar{g}}{\bar{g}} V$$

- Dispersion symétrique

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = f_1(N_1)N_1 + D(N_2 - N_1) \\ \frac{dN_2}{dt} = f_2(N_2)N_2 + D(N_1 - N_2) \end{cases}$$

- Croissance logistique

$$f_i(N_i) = r_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right)$$



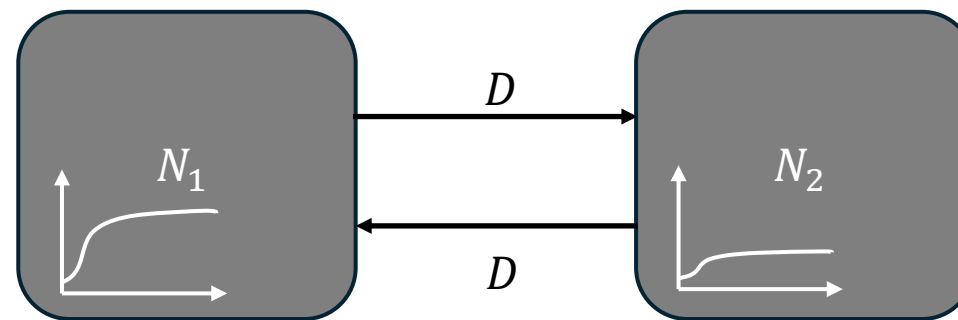
- Dispersion symétrique

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = f_1(N_1)N_1 + D(N_2 - N_1) \\ \frac{dN_2}{dt} = f_2(N_2)N_2 + D(N_1 - N_2) \end{cases}$$

- Croissance logistique

$$f_i(N_i) = r_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right)$$

$$N_T^* = N_1^* + N_2^* = K_1 + K_2 + (K_1 - K_2) \frac{r_1 K_2 - r_2 K_1}{r_1 K_2 + r_2 K_1}$$



Supposons $K_1 > K_2$.

Si $\frac{r_1}{K_1} > \frac{r_2}{K_2}$, alors : $N_T^* > K_1 + K_2$

Remarque : on a supposé $K_1 > K_2$ et $\frac{r_1}{K_1} > \frac{r_2}{K_2}$ entraîne alors $r_1 > r_2$ (« positive r - K relationship »),

- Dispersion asymétrique

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = f_1(N_1)N_1 + m_2N_2 - m_1N_1 \\ \frac{dN_2}{d\tau} = f_2(N_2)N_2 + m_1N_1 - m_2N_2 \end{cases}$$

- Croissance logistique

$$f_i(N_i) = r_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right)$$

- Dispersion rapide :

$$m_i \gg 1 \quad \bar{m}_i = \varepsilon m_i$$

- Dispersion asymétrique

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = f_1(N_1)N_1 + m_2N_2 - m_1N_1 \\ \frac{dN_2}{d\tau} = f_2(N_2)N_2 + m_1N_1 - m_2N_2 \end{cases}$$

- Croissance logistique

$$f_i(N_i) = r_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right)$$

- Dispersion rapide :

$$m_i \gg 1 \quad \bar{m}_i = \varepsilon m_i$$

- Le modèle peut être approximé par :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

$$r = r_1u_1 + r_2u_2 \text{ et } K = \frac{K_1K_2(r_1u_1 + r_2u_2)}{K_2r_1u_1^2 + K_1r_2u_2^2}$$

$$\text{avec } u_1 = \frac{m_2}{m_1+m_2} \text{ et } u_2 = 1 - u_1$$

- Par exemple, si $r_1 > r_2$ et $K_1 = K_2$ alors :

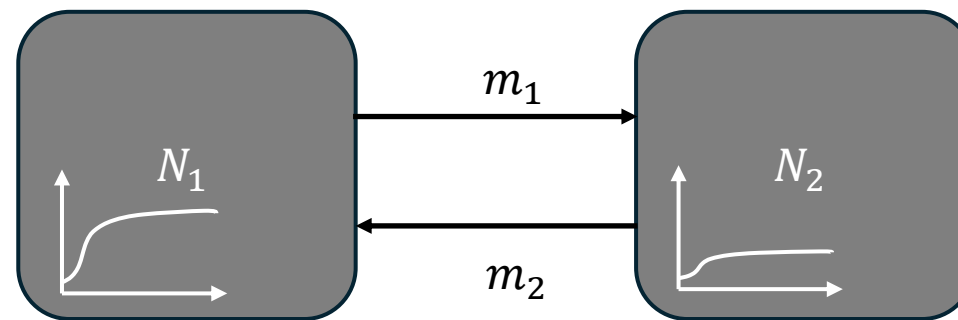
$$N_T^* = K > K_1 + K_2 \Leftrightarrow 1 < \frac{m_2}{m_1} < \frac{r_1}{r_2}$$

- Dispersion asymétrique sans échelle de temps

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + m_2 N_2 - m_1 N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - m_2 N_2 + m_1 N_1 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + \beta \left(\frac{N_2}{\gamma_2} - \frac{N_1}{\gamma_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) + \beta \left(\frac{N_1}{\gamma_1} - \frac{N_2}{\gamma_2}\right) \end{cases}$$

$$m_i = \frac{\beta}{\gamma_i}$$



Theoretical Population Biology 120 (2018) 11–15

Contents lists available at ScienceDirect

Theoretical Population Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/tpb



- Dispersion asymétrique sans échelle de temps

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + m_2 N_2 - m_1 N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - m_2 N_2 + m_1 N_1 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + \beta \left(\frac{N_2}{\gamma_2} - \frac{N_1}{\gamma_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) + \beta \left(\frac{N_1}{\gamma_1} - \frac{N_2}{\gamma_2}\right) \end{cases}$$

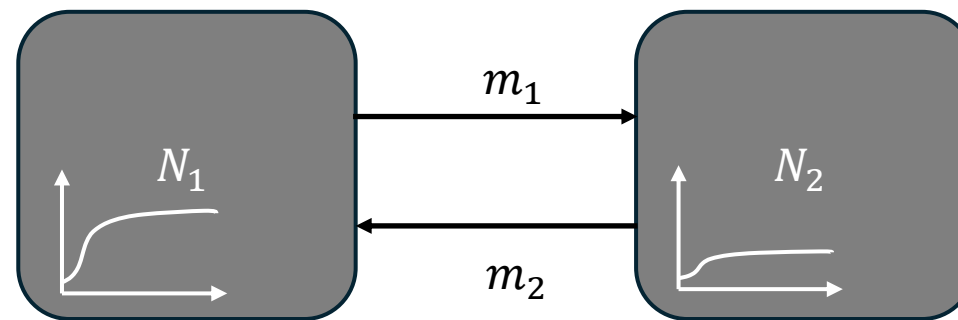
$$m_i = \frac{\beta}{\gamma_i}$$

Theoretical Population Biology 120 (2018) 11–15

Contents lists available at ScienceDirect

Theoretical Population Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/tpb



- Le modèle admet un unique équilibre « positif » globalement asymptotiquement stable.
- Le paramètre β permet de modifier les échelles de temps caractéristiques de la dispersion relativement à la démographie.
- L'asymétrie se mesure à la différence entre les γ_i
- Supposons que $m_2 K_2 > m_1 K_1$. Si $\frac{r_1 K_2}{r_2 K_1} \leq \frac{m_1}{m_2}$, alors :

$$N_T^* = N_1^* + N_2^* > K_1 + K_2$$



Réseau trophique en milieu hétérogène

- Ces résultats théoriques ont été testés empiriquement sur des sous-populations de levures connectées par diffusion ou non.
- Un antibiotique a été utilisé pour manipuler les valeurs de r_i
- Les résultats montrent que la diffusion peut augmenter la production.
- La relation entre r et K a pu être testée
- Les résultats théoriques ont été partiellement obtenus expérimentalement.

ECOLOGY LETTERS

Ecology Letters, (2017)

doi: 10.1111/ele.12807

LETTER

Carrying capacity in a heterogeneous environment with habitat connectivity

Bo Zhang,^{1†} Alex Kula,^{1†}
Keenan M. L. Mack,² Lu Zhai,^{1,3}
Arrix L. Ryce,¹ Wei-Ming Ni,^{4,5}
Donald L. DeAngelis⁶ and
J. David Van Dyken^{1*}

Review

Carrying Capacity of Spatially Distributed Metapopulations

Bo Zhang,^{1,5,@,*} Donald L. DeAngelis,² and Wei-Ming Ni^{3,4}

Trends in Ecology & Evolution, February 2021, Vol. 36, No. 2 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.10.007>

Réseau trophique en milieu hétérogène

- Ces résultats théoriques ont été testés empiriquement sur des sous-populations de levures connectés par diffusion ou non.
- Un antibiotique a été utilisé pour manipuler les valeurs de r_i
- Les résultats montrent que la diffusion peut augmenter la production.
- La relation entre r et K a pu être testée
- Les résultats théoriques ont été partiellement obtenus expérimentalement.
- L'interprétation du modèle logistique sous sa forme r - K dans un contexte évolutif pose problème (stratégie r / stratégie K)

OIKOS

The shape of density dependence and the relationship between population growth, intraspecific competition and equilibrium population density

- Généralisation du modèle local

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = f_1(N_1)N_1 + (m_2N_2 - m_1N_1) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = f_2(N_2)N_2 - (m_2N_2 - m_1N_1) \end{cases}$$

Hypothèses :

(A1) $f'_i(N_i) < 0, i = 1,2$

(A2) $f''_i(N_i) \geq 0, i = 1,2$

(A3) $\exists K_i > 0, f_i(K_i) = 0, i = 1,2$



Hypothèses vérifiées par le modèle logistique

- K_i est appelé la capacité locale du site i
- Dispersion asymétrique

- Généralisation du modèle local

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = f_1(N_1)N_1 + (m_2N_2 - m_1N_1) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = f_2(N_2)N_2 - (m_2N_2 - m_1N_1) \end{cases}$$

Ce modèle admet un équilibre positif globalement asymptotiquement stable (N_1^*, N_2^*) . On pose :

$$N_T^* = N_1^* + N_2^*$$

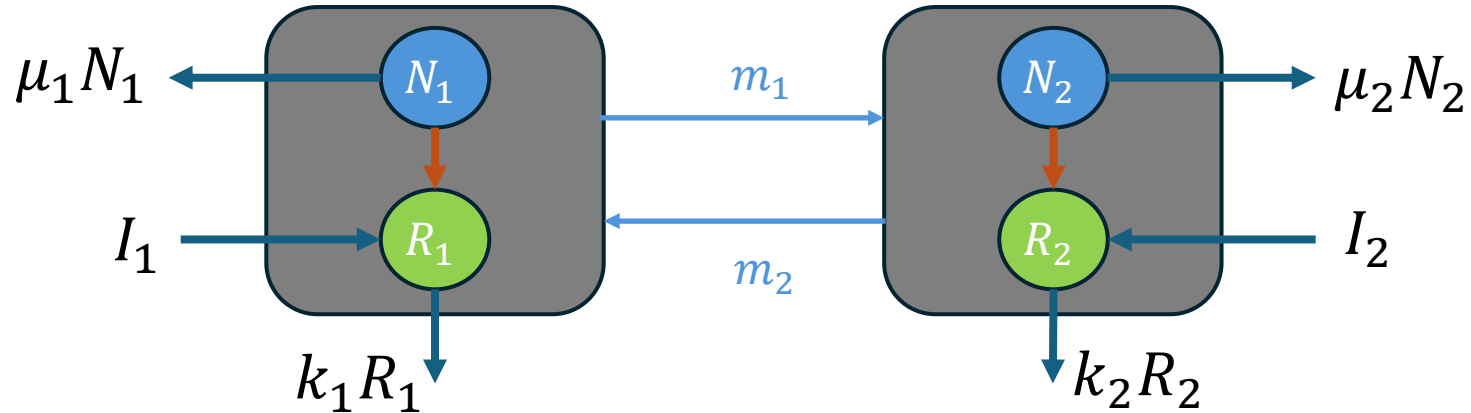
Theorem 1. *With the assumptions and notations set above, two cases can be distinguished.*

- If $\frac{m_1}{m_2} > \frac{f'_1(K_1)}{f'_2(K_2)}$ then $N_T^* > K_1 + K_2$.
- If $\frac{f'_1(K_1)}{f'_2(K_2)} > \frac{K_2}{K_1}$ then $N_T^* < K_1 + K_2$.

Le premier cas généralise l'exemple du modèle logistique puisque dans ce cas, $f'_i(K_i) = \frac{r_i}{K_i}$.

Réseau trophique en milieu hétérogène

Exemple 3 : un modèle de croissance avec ressources explicites spatialisé (habitat hétérogène).



Hypothèses:

- Seul le consommateur se déplace;
- La dynamique de la ressource est rapide par rapport à celle du consommateur $\varepsilon \ll 1$
- Dispersion asymétrique
- Chaque site pris isolément est une source :

$$e_i a_i I_i > \mu_i k_i, i = 1, 2$$

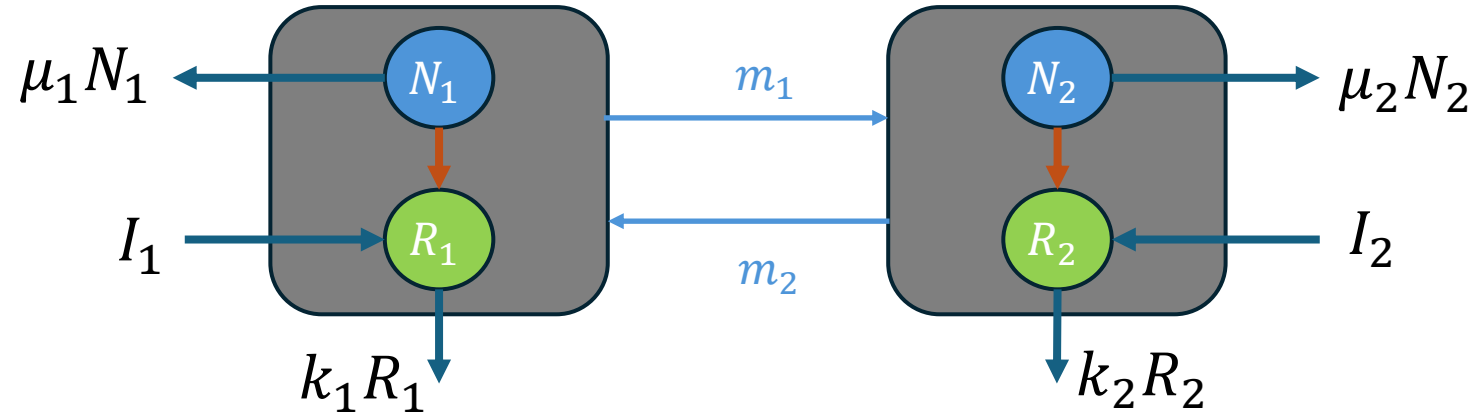
$$\begin{cases} \frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a_1 R_1 N_1 \\ \frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a_2 R_2 N_2 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{d\tau} = \varepsilon (e_1 a_1 R_1 N_1 - \mu_1 N_1 - m_1 N_1 + m_2 N_2) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = \varepsilon (e_2 a_2 R_2 N_2 - \mu_2 N_2 + m_1 N_1 - m_2 N_2) \end{cases}$$

Réseau trophique en milieu hétérogène

Exemple 3 : un modèle de croissance avec ressources explicites spatialisé (habitat hétérogène).

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a_1 R_1 N_1 \\ \frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a_2 R_2 N_2 \\ \frac{dN_1}{d\tau} = \varepsilon(e_1 a_1 R_1 N_1 - \mu_1 N_1 - m_1 N_1 + m_2 N_2) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = \varepsilon(e_2 a_2 R_2 N_2 - \mu_2 N_2 + m_1 N_1 - m_2 N_2) \end{array} \right.$$



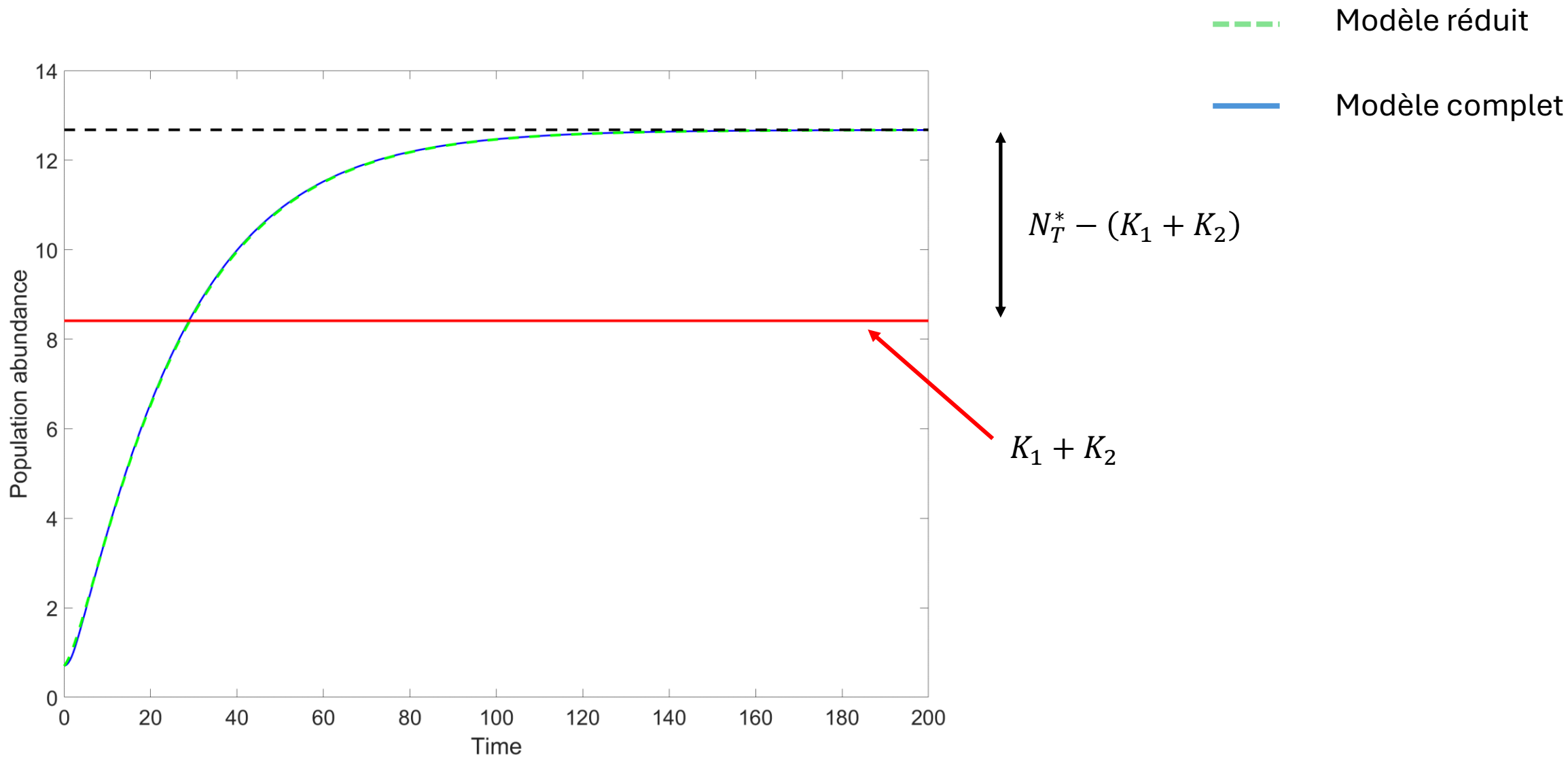
$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{d\tau} = f_1(N_1)N_1 + (m_2 N_2 - m_1 N_1) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = f_2(N_2)N_2 - (m_2 N_2 - m_1 N_1) \end{array} \right.$$

$$f_i(N_i) = \frac{e_i a_i I_i}{k_i + a_i N_i} - \mu_i$$

$$K_i = \frac{e_i a_i I_i - \mu_i k_i}{\mu_i a_i}$$

Réseau trophique en milieu hétérogène

Exemple 3 : un modèle de croissance avec ressources explicites spatialisé (habitat hétérogène).



Exemple 3 : un modèle de croissance avec ressources explicites spatialisé (habitat hétérogène).

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a_1 R_1 N_1 \\ \frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a_2 R_2 N_2 \\ \frac{dN_1}{d\tau} = \varepsilon(e_1 a_1 R_1 N_1 - \mu_1 N_1 - m_1 N_1 + m_2 N_2) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = \varepsilon(e_2 a_2 R_2 N_2 - \mu_2 N_2 + m_1 N_1 - m_2 N_2) \end{array} \right.$$

$$\frac{f'_2(K_2)}{m_2} \leq \frac{f'_1(K_1)}{m_1} \Leftrightarrow \rho_e \rho_m \geq \frac{\rho_\mu^2}{\rho_I} \text{ where } \rho_* = \frac{*_1}{*_2}$$

Condition suffisante pour avoir $N_T^* > K_1 + K_2$

$$(1 - \rho_m \rho_K) \left(\rho_m - \frac{\rho_\mu^2}{\rho_e \rho_I} \right) > 0$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{d\tau} = f_1(N_1)N_1 + (m_2 N_2 - m_1 N_1) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = f_2(N_2)N_2 - (m_2 N_2 - m_1 N_1) \end{array} \right.$$

$$f_i(N_i) = \frac{e_i a_i I_i}{k_i + a_i N_i} - \mu_i \quad K_i = \frac{e_i a_i I_i - \mu_i k_i}{\mu_i a_i}$$

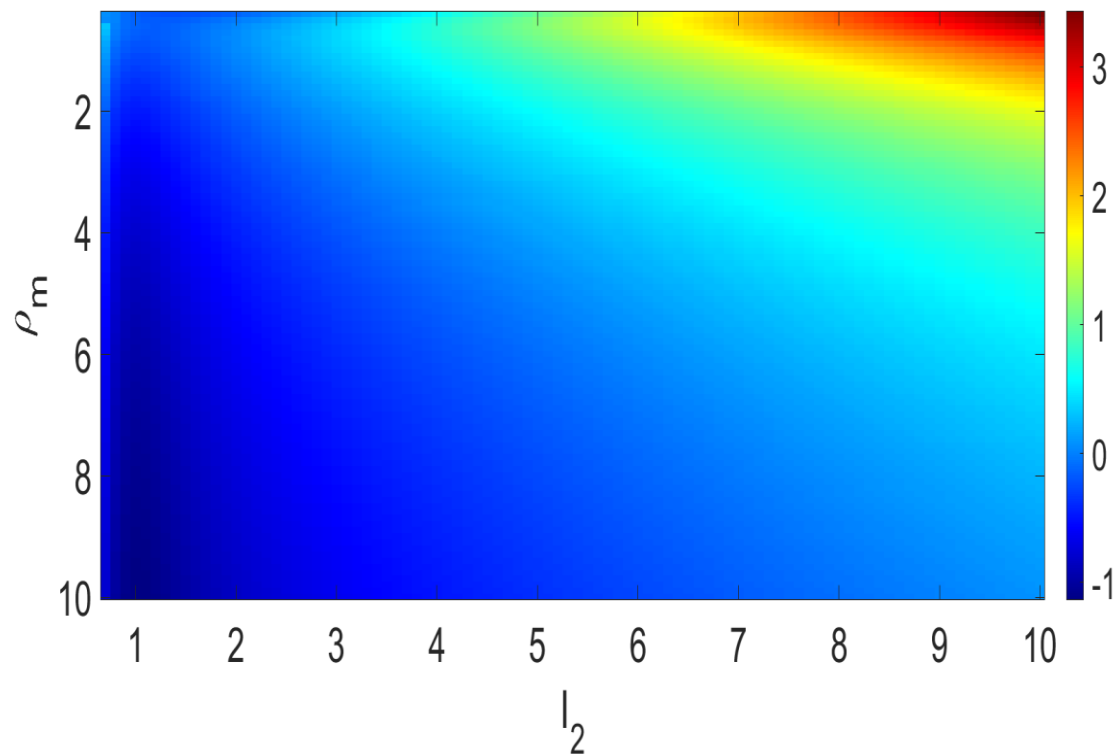
Réseau trophique en milieu hétérogène

$$\rho_m = \frac{m_1}{m_2}$$

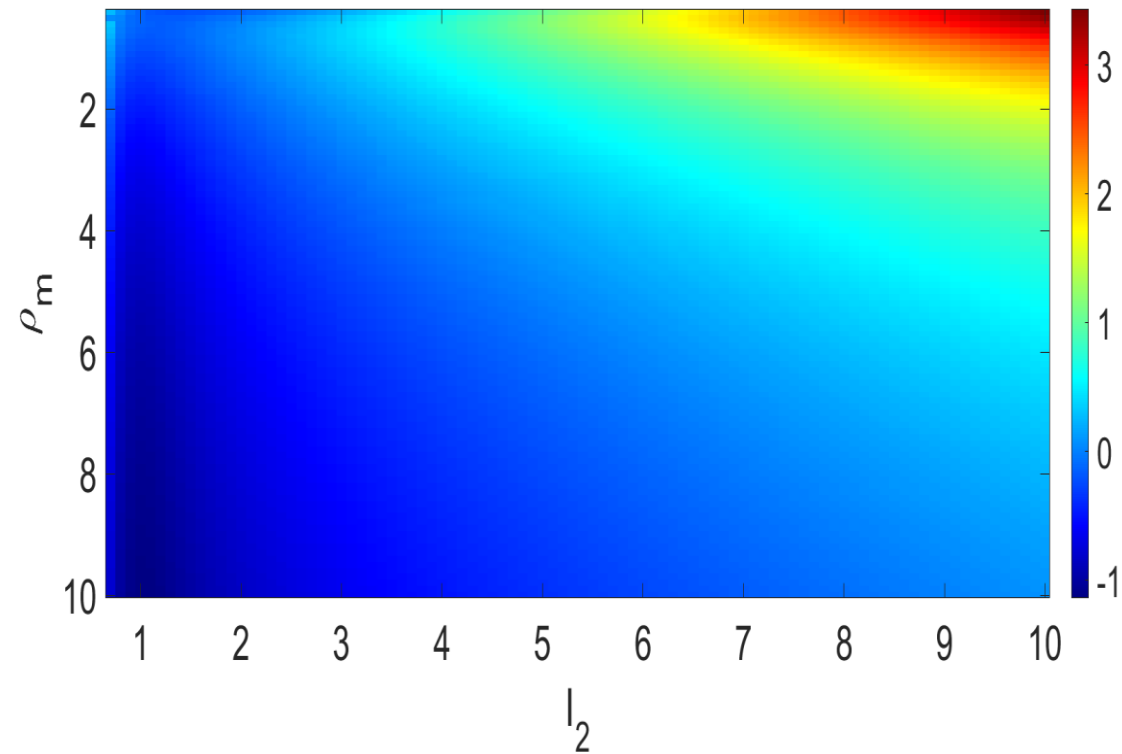
$$I_2 = \frac{1}{\rho_I}$$

$$\Delta = N_T^* - (K_1 + K_2)$$

Modèle complet (4 équations)



Modèle réduit (2 équations)



- Sur ces figures, $K_i > 0, i = 1, 2$
- Sur ces figures, $m_2 K_2 < m_1 K_1$

Condition suffisante pour que $N_T^* > K_1 + K_2$

$$(1 - \rho_m \rho_K) \left(\rho_m - \frac{\rho_\mu^2}{\rho_e} \frac{1}{\rho_I} \right) > 0$$

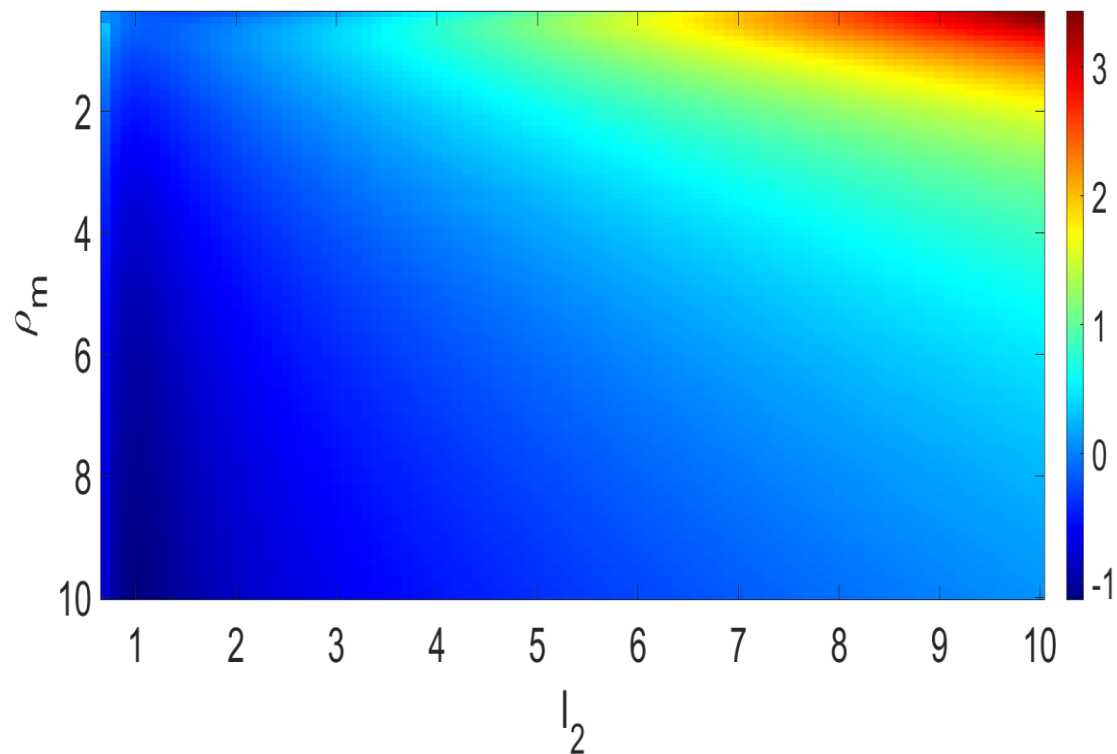
Réseau trophique en milieu hétérogène

$$\rho_m = \frac{m_1}{m_2} \quad I_2 = \frac{1}{\rho_I}$$

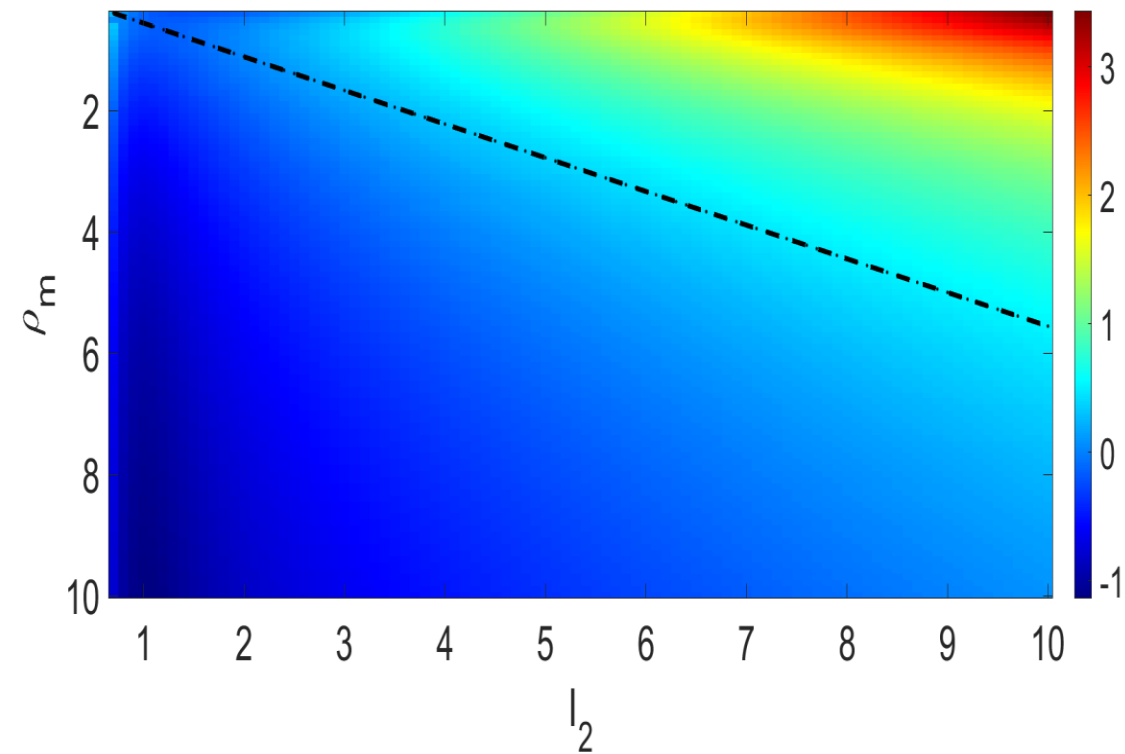
$$\Delta = N_T^* - (K_1 + K_2)$$

$$- - \cdot \rho_m = \frac{\rho_\mu^2}{\rho_e} \frac{1}{\rho_I} = \frac{\rho_\mu^2}{\rho_e} I_2$$

Modèle complet (4 équations)



Modèle réduit (2 équations)



- Sur ces figures, $K_i > 0, i = 1, 2$
- Sur ces figures, $m_2 K_2 < m_1 K_1$

Condition suffisante pour que $N_T^* > K_1 + K_2$

$$(1 - \rho_m \rho_K) \left(\rho_m - \frac{\rho_\mu^2}{\rho_e} \frac{1}{\rho_I} \right) > 0$$

Exemple 4 : Modèle prédateur – proie en habitat hétérogène

$$\frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a R_1 C_1,$$

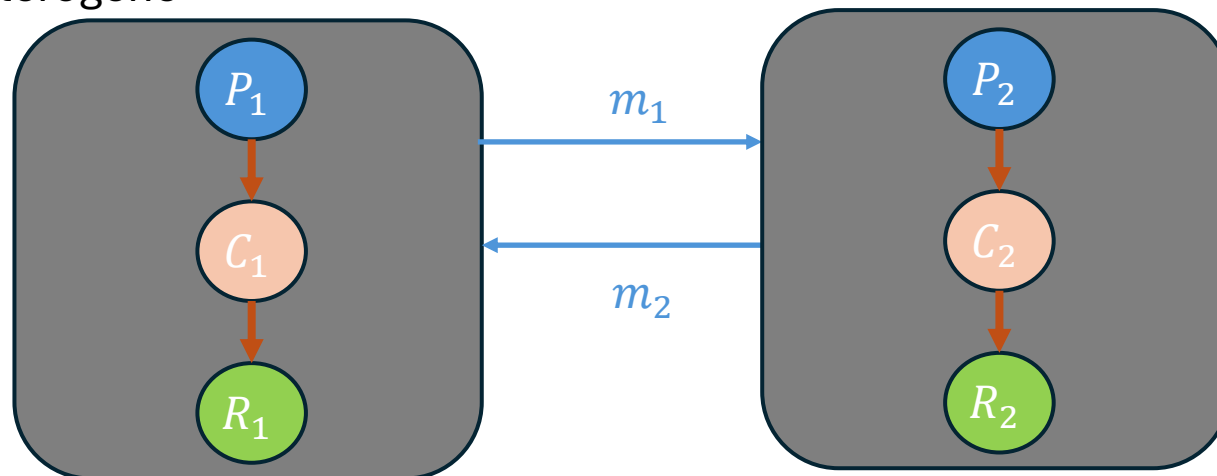
$$\frac{dC_1}{d\tau} = ea R_1 C_1 - \mu C_1 - \alpha C_1 P_1,$$

$$\frac{dP_1}{d\tau} = \varepsilon \left(\gamma \alpha C_1 P_1 - \delta P_1 - m_1 P_1 + m_2 P_2 \right),$$

$$\frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a R_2 C_2,$$

$$\frac{dC_2}{d\tau} = ea R_2 C_2 - \mu C_2,$$

$$\frac{dP_2}{d\tau} = \varepsilon \left(\gamma \alpha C_2 P_2 - \delta P_2 + m_1 P_1 - m_2 P_2 \right),$$



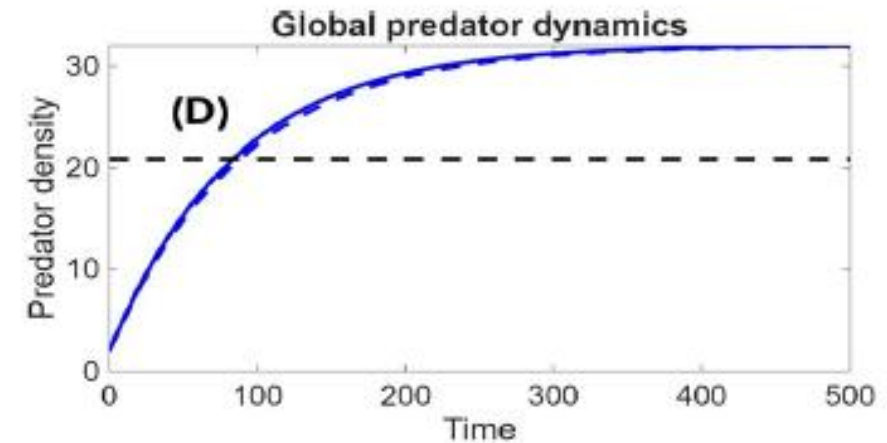
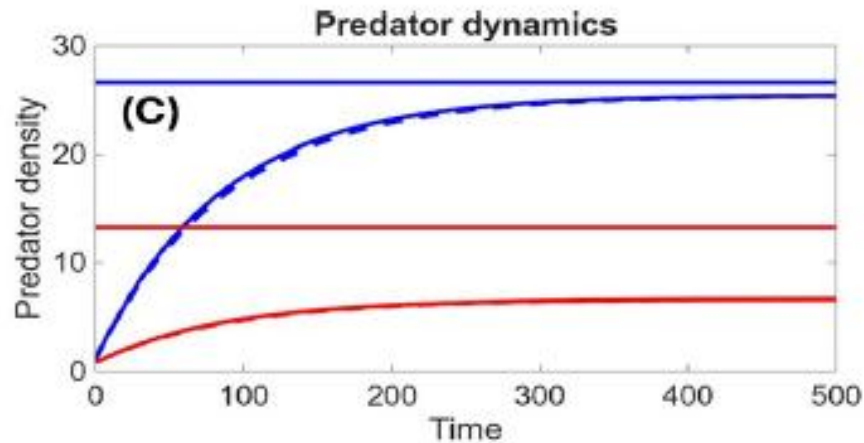
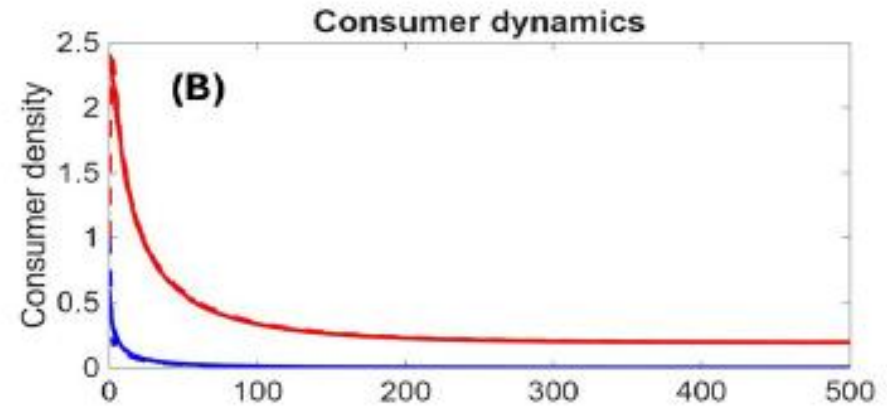
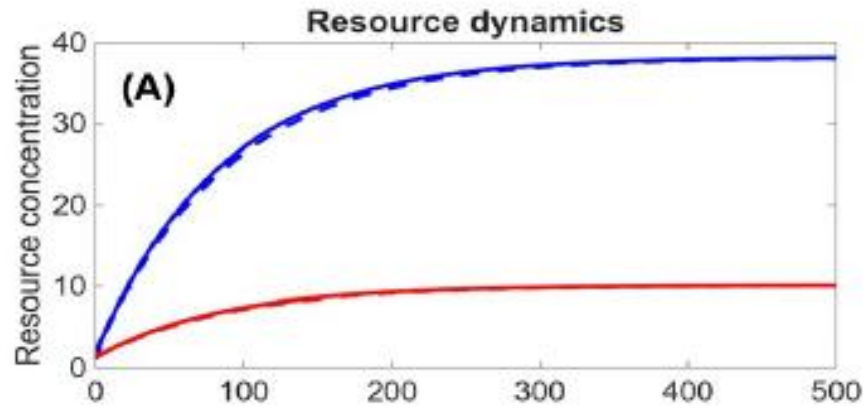
Le modèle se réduit à :

$$\frac{dP_1}{dt} = \gamma \alpha \frac{eaI_1 - k_1(\mu + \alpha P_1)}{a(\mu + \alpha P_1)} P_1 - \delta P_1 - m_1 P_1 + m_2 P_2,$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \gamma \alpha \frac{eaI_2 - k_2(\mu + \alpha P_2)}{a(\mu + \alpha P_2)} P_2 - \delta P_2 + m_1 P_1 - m_2 P_2,$$

$$K_i = \frac{\gamma \alpha (eaI_i - k_i \mu) - \delta a \mu}{\alpha (\gamma \alpha k_i + \delta a)}$$

Exemple 4 : Modèle prédateur – proie en habitat hétérogène.



Exemple 5 : un modèle de croissance à 3 échelles de temps

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a R_1 N_1 \\ \frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a R_2 N_2 \\ \frac{dN_1}{d\tau} = \varepsilon_1 (ea R_1 N_1 - \mu N_1) + \varepsilon_2 (-m_1 N_1 + m_2 N_2) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = \varepsilon_1 (ea R_2 N_2 - \mu N_2) + \varepsilon_2 (m_1 N_1 - m_2 N_2) \end{array} \right. \quad eal_i > \mu k_i, i = 1, 2$$

Hypothèses :

- Seul le consommateur disperse
- La dispersion du consommateur est lente $\varepsilon_2 \ll 1$
- La dynamique du consommateur est plus lente que sa dispersion $\varepsilon_1 \ll \varepsilon_2$
- Dispersion asymétrique

Exemple 5 : un modèle de croissance à 3 échelles de temps

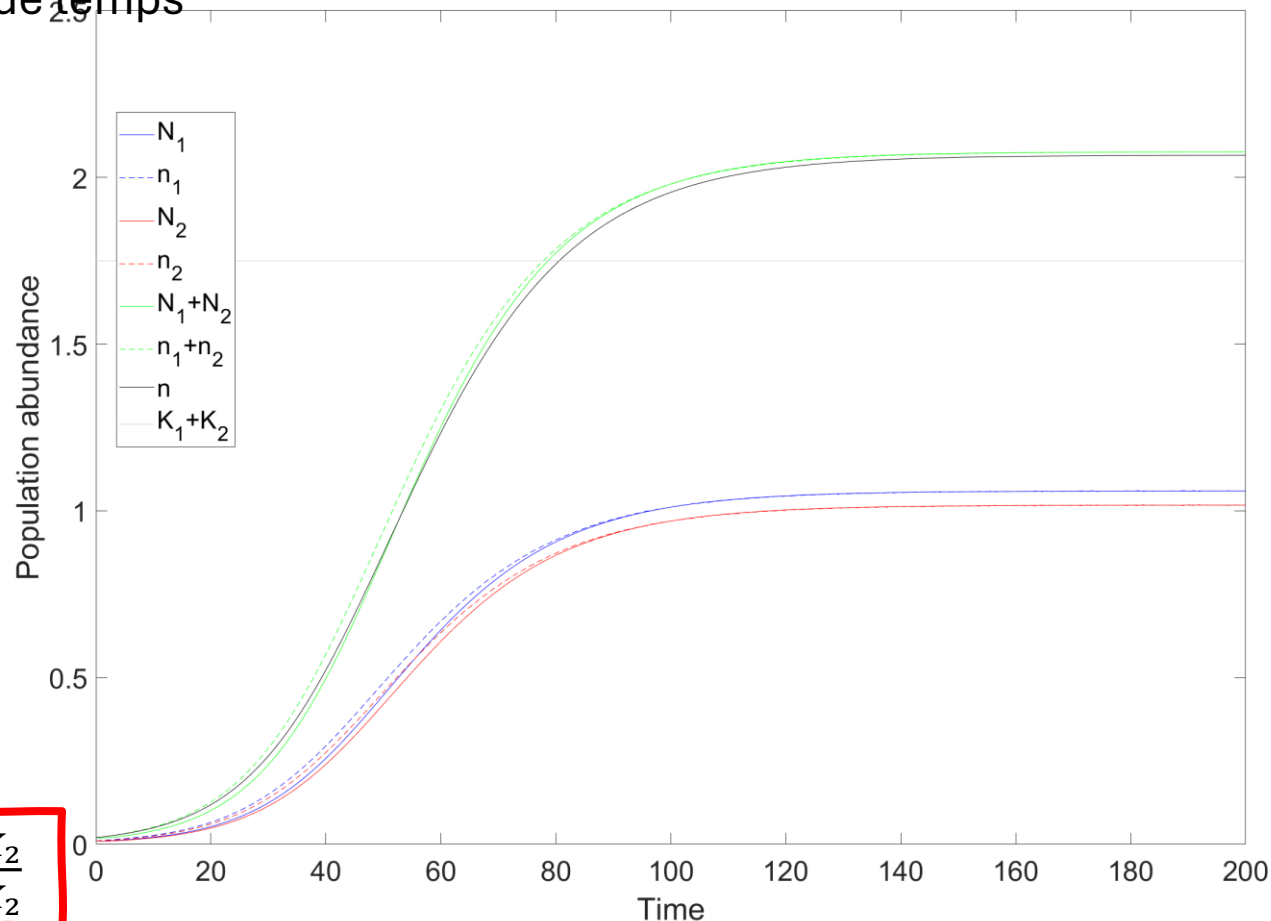
$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a R_1 N_1 \\ \frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a R_2 N_2 \\ \frac{dN_1}{d\tau} = \varepsilon_1 (ea R_1 N_1 - \mu N_1) + \varepsilon_2 (-m_1 N_1 + m_2 N_2) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = \varepsilon_1 (ea R_2 N_2 - \mu N_2) + \varepsilon_2 (m_1 N_1 - m_2 N_2) \end{array} \right. \quad eaI_i > \mu k_i, i = 1, 2$$

Ce modèle se réduit (en deux étapes). Dans le cas d'une dispersion symétrique, le modèle a une forme généralisant le modèle logistique :

$$\frac{dN}{dt} = r(N)N \left(1 - \frac{N}{K} \right) \text{ où } r(N) = \frac{ea(I_1 + I_2) - 2\mu(k_1 + k_2)}{k_1 + k_2 + aN} \text{ et } K = \frac{ea(I_1 + I_2) - \mu(k_1 + k_2)}{a\mu}$$

Exemple 5 : un modèle de croissance à 3 échelles de temps

$$\begin{cases} \frac{dR_1}{d\tau} = I_1 - k_1 R_1 - a R_1 N_1 \\ \frac{dR_2}{d\tau} = I_2 - k_2 R_2 - a R_2 N_2 \\ \frac{dN_1}{d\tau} = \varepsilon_1 (ea R_1 N_1 - \mu N_1) + \varepsilon_2 (-m_1 N_1 + m_2 N_2) \\ \frac{dN_2}{d\tau} = \varepsilon_1 (ea R_2 N_2 - \mu N_2) + \varepsilon_2 (m_1 N_1 - m_2 N_2) \end{cases}$$



Résultat: $K = N_T^* = K_1 + K_2 + (K_1 - K_2) \frac{r_1(N_1^*)K_1 - r_2(N_2^*)K_2}{r_1(N_1^*)K_1 + r_2(N_2^*)K_2}$

- Généralise les résultats précédents (e.g. Holt, 1985, Arditi, 2015)
- Illustre la relation positive r - K découverte par Holt (1985).

Théorie DEB : les unités de synthèse



On note θ_* et θ_A les proportions respectives d'enzymes libres (E_*) et d'enzymes complexées (E_A): $\theta_* + \theta_A = 1$

$$\frac{d\theta_*}{dt} = -b_A A \theta_* + (k_A + k_P) \theta_A = -b_A A \theta_* + (k_A + k_P)(1 - \theta_*)$$



On note θ_* et θ_A les proportions respectives d'enzymes libres (E_*) et d'enzymes complexées (E_A): $\theta_* + \theta_A = 1$

$$\frac{d\theta_*}{dt} = -b_A A \theta_* + (k_A + k_P) \theta_A = -b_A A \theta_* + (k_A + k_P)(1 - \theta_*)$$

À l'équilibre : $-b_A A \theta_* + (k_A + k_P)(1 - \theta_*) = 0$

$$\theta_* = \frac{k_A + k_P}{k_A + k_P + b_A A}$$



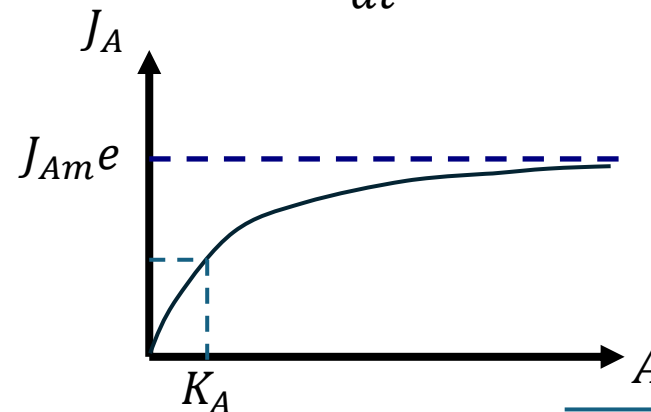
On note θ_* et θ_A les proportions respectives d'enzymes libres (E_*) et d'enzymes complexées (E_A): $\theta_* + \theta_A = 1$

$$\frac{d\theta_*}{dt} = -b_A A \theta_* + (k_A + k_P) \theta_A = -b_A A \theta_* + (k_A + k_P)(1 - \theta_*)$$

À l'équilibre: $-b_A A \theta_* + (k_A + k_P)(1 - \theta_*) = 0$

$$\theta_* = \frac{k_A + k_P}{k_A + k_P + b_A A}$$

$$\frac{dA}{dt} = J_A = -b_A e \theta_* A \simeq -\frac{(k_A + k_P) e A}{\frac{k_A + k_P}{b_A} + A} = -J_{Am} \frac{eA}{K_A + A}$$

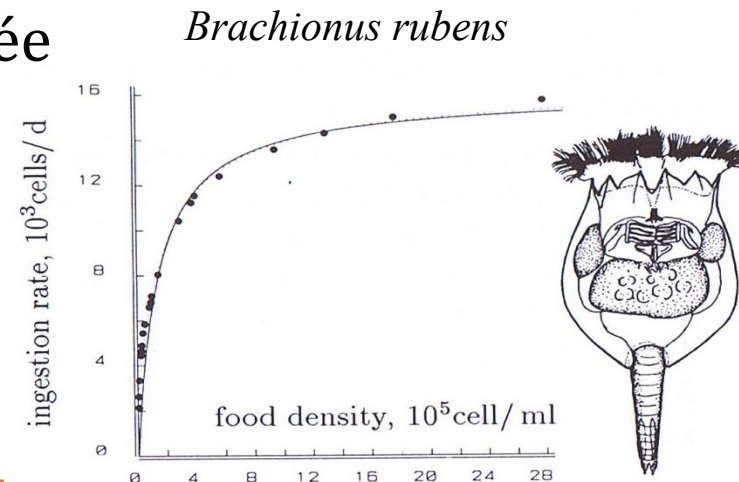


Le taux d'ingestion utilisé pour le flux anabolique du modèle DEB

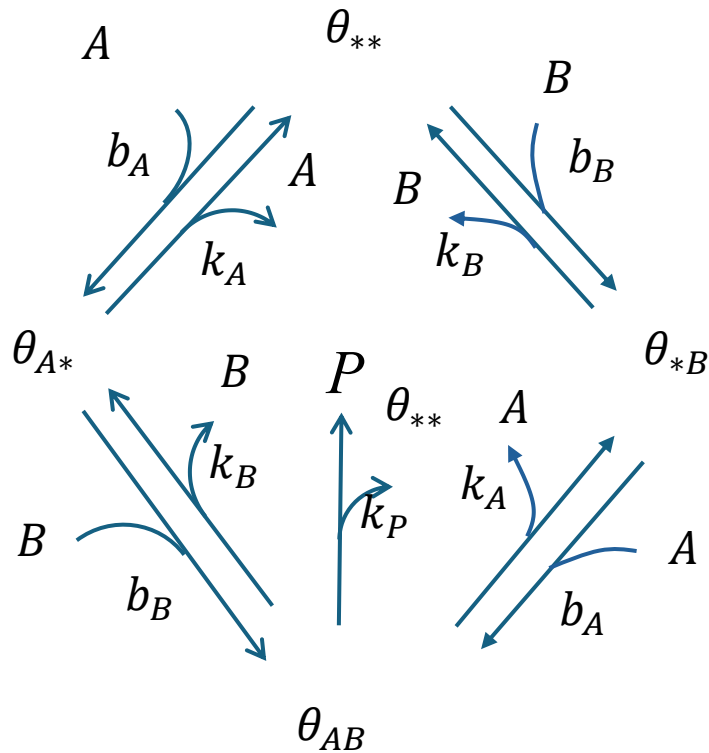
$$J_{R,F} = J_{Rm}f(R)$$

- J_{Rm} est le taux d'ingestion maximal
- R est la densité de ressources par unité de surface ou de volume
- $f(R)$ est la réponse fonctionnelle normalisée
- Exemple : $f(R) = \frac{R}{K+R}$

d'après Kooijman 2000.



Les unités de synthèse et taux d'absorption en colimitation



$$\frac{d\theta_{A^*}}{dt} = b_A A \theta_{**} + k_B \theta_{AB} - b_B B \theta_{A^*} - k_A \theta_{A^*}$$

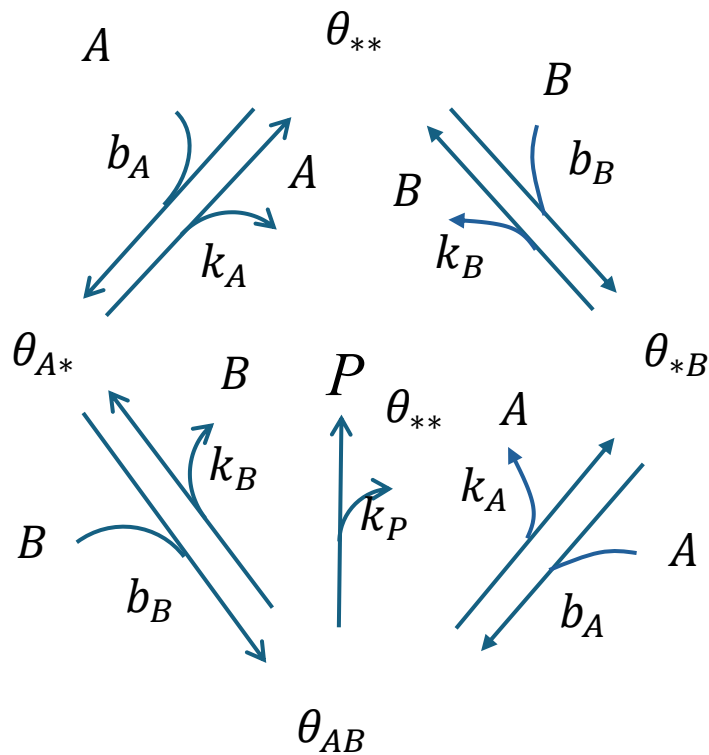
$$\frac{d\theta_{*B}}{dt} = b_B B \theta_{**} + k_A \theta_{AB} - b_A A \theta_{*B} - k_B \theta_{*B}$$

$$\frac{d\theta_{AB}}{dt} = b_A A \theta_{*B} + b_B B \theta_{A^*} - k_B \theta_{AB} - k_A \theta_{AB} - k_P \theta_{AB}$$

$$\theta_{**} + \theta_{A^*} + \theta_{*B} + \theta_{AB} = 1$$

L'équilibre s'obtient en résolvant un système affine de 4 équations à quatre inconnues.

Les unités de synthèse et taux d'absorption en colimitation



$$\frac{d\theta_{A^*}}{dt} = b_A A \theta_{**} + k_B \theta_{AB} - b_B B \theta_{A^*} - k_A \theta_{A^*}$$

$$\frac{d\theta_{*B}}{dt} = b_B B \theta_{**} + k_A \theta_{AB} - b_A A \theta_{*B} - k_B \theta_{*B}$$

$$\frac{d\theta_{AB}}{dt} = b_A A \theta_{*B} + b_B B \theta_{A^*} - k_B \theta_{AB} - k_A \theta_{AB} - k_P \theta_{AB}$$

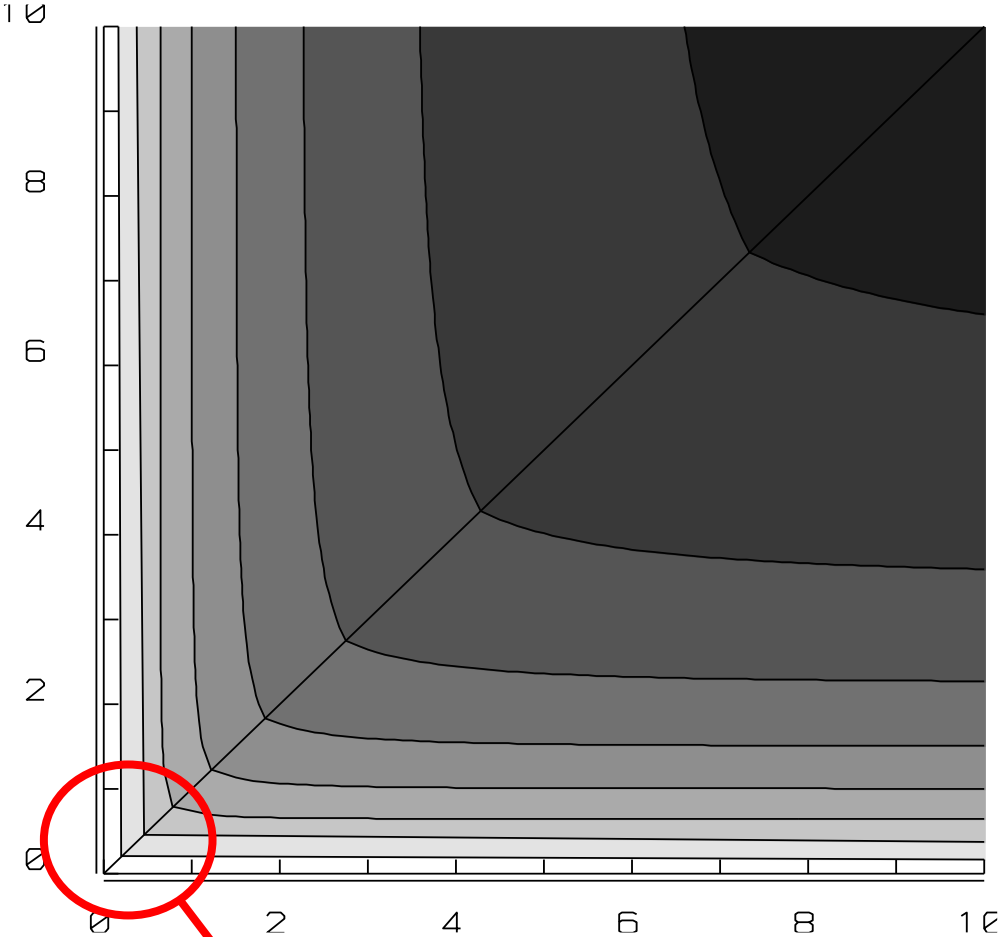
$$\theta_{**} + \theta_{A^*} + \theta_{*B} + \theta_{AB} = 1$$

Deux cas extrêmes pour simplifier les expressions des calculs d'équilibre :

- les **unités de synthèse** : k_A et $k_B \rightarrow 0$ – *enzymes efficaces*,
- les **unités de rejet** : k_A, k_B, b_A et $b_B \rightarrow +\infty$ (mais $\frac{k_A}{b_A}$ et $\frac{k_B}{b_B}$ sont constants).

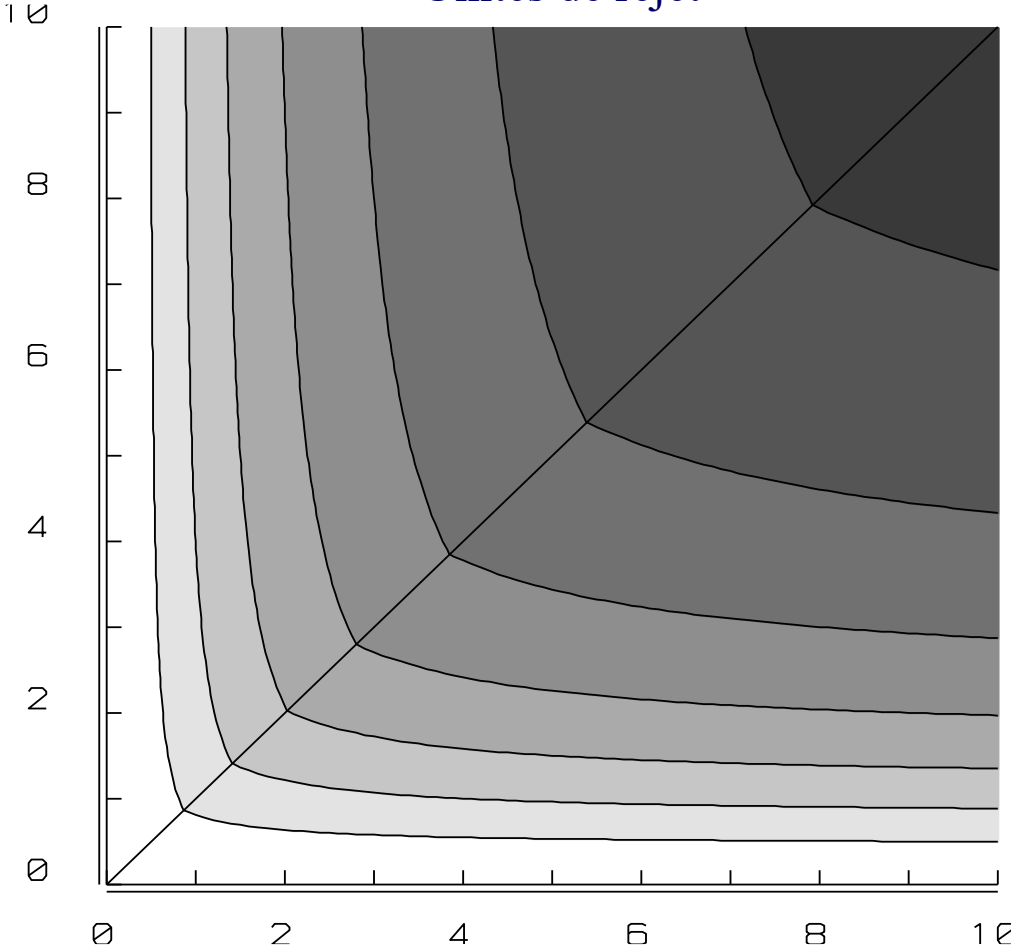
Les unités de synthèse et taux d'absorption en colimitation

Unités de synthèse



Similaire à limitation par un seul substrat aux faibles concentrations

Unités de rejet



d'après Kooijman 2000.

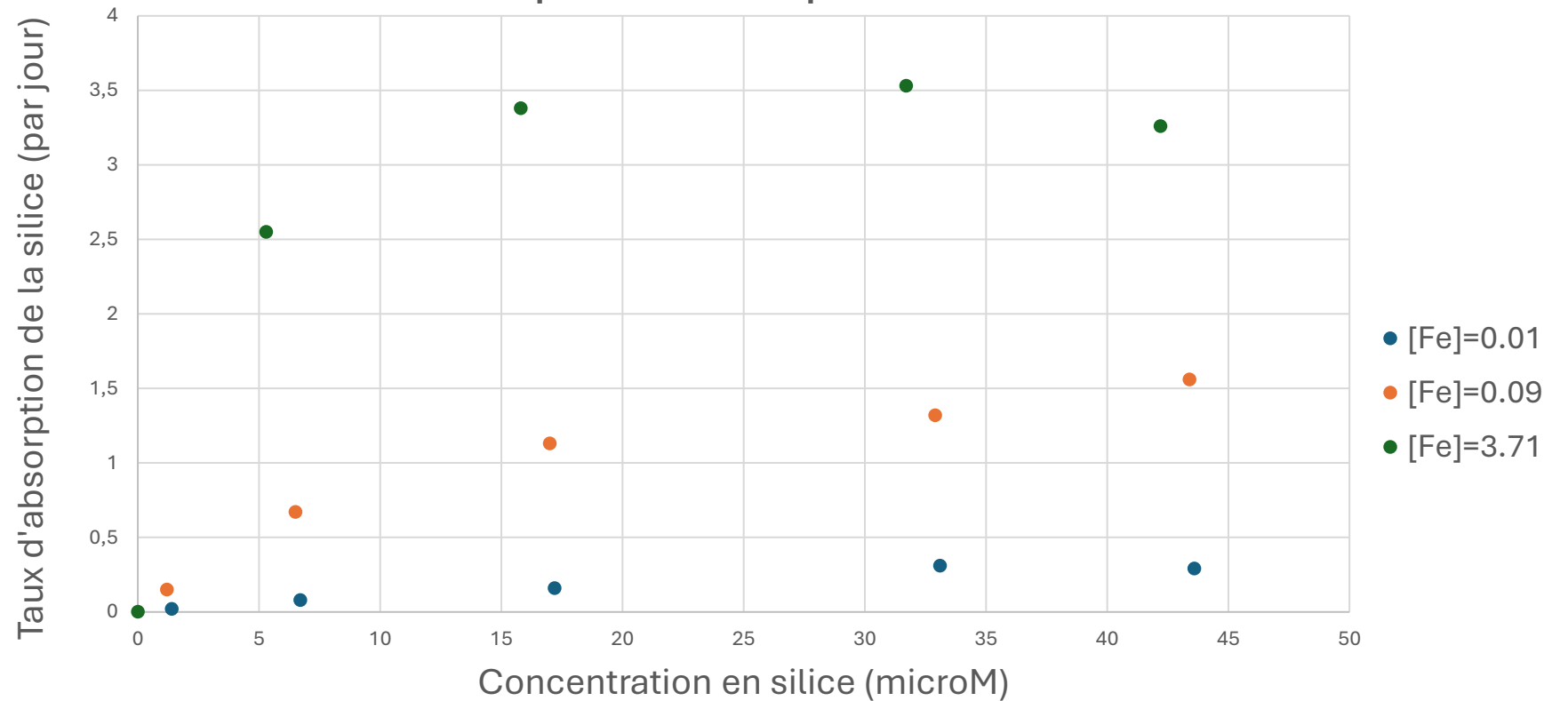


B. Quéguiner

Exemples de colimitation :

- Fer et silice (diatomées)

Cinétique d'absorption de la silice

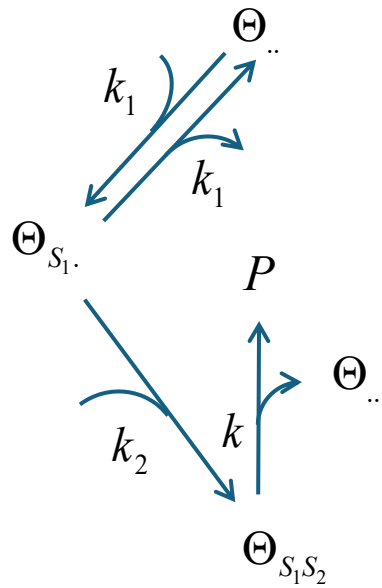




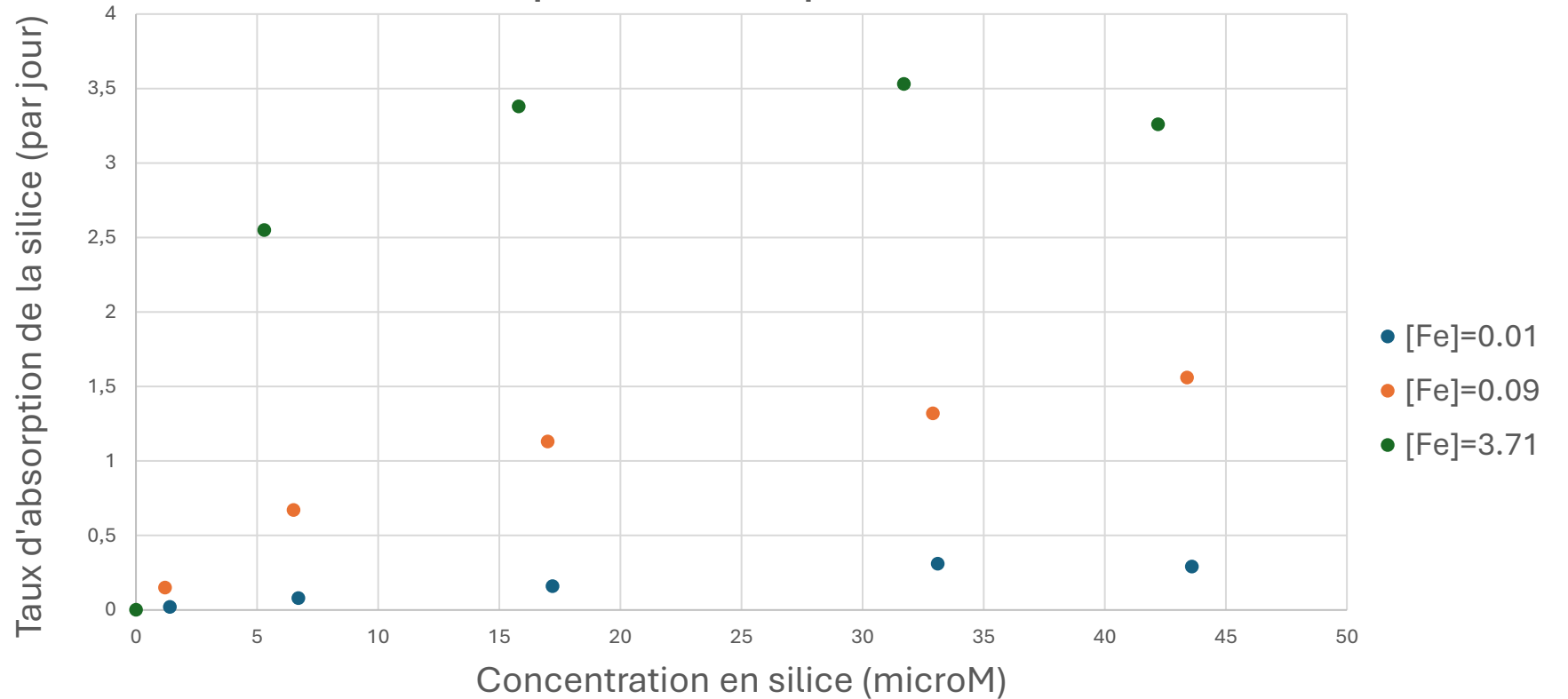
B. Quéguiner

Exemples de colimitation :

- Fer et silice (diatomées)



Cinétique d'absorption de la silice



$$V_{Si} = V_{\max} \frac{Fe}{K_{S,Fe} + Fe} \frac{Si}{K_{S,Si} + Si}$$

Loi « **Produit** »

$$V_{Si} = V_{\max} \min \left(\frac{Fe}{K_{S,Fe} + Fe}; \frac{Si}{K_{S,Si} + Si} \right)$$

Loi de **Liebig** (ou loi du **minimum**)

$$V_{Si} = \frac{kb_{Si}b_{Fe}SiFe(b_{Si}Si + b_{Fe}Fe)}{b_{Fe}Feb_{Si}Si(k + b_{Fe}Fe + b_{Si}Si) + k(b_{Fe}Fe + b_{Si}Si)^2}$$

Modèle « **Unités de synthèse** » - schéma réactionnel de la **colimitation nitrate/phosphate** **DEB T1**

$$V_{Si} = V_{\max}(Fe) \frac{Si}{K_{S,Si}(Fe) + Si}$$

$$V_{\max}(Fe) = \frac{k \cdot Fe}{b_{Fe} + Fe}$$

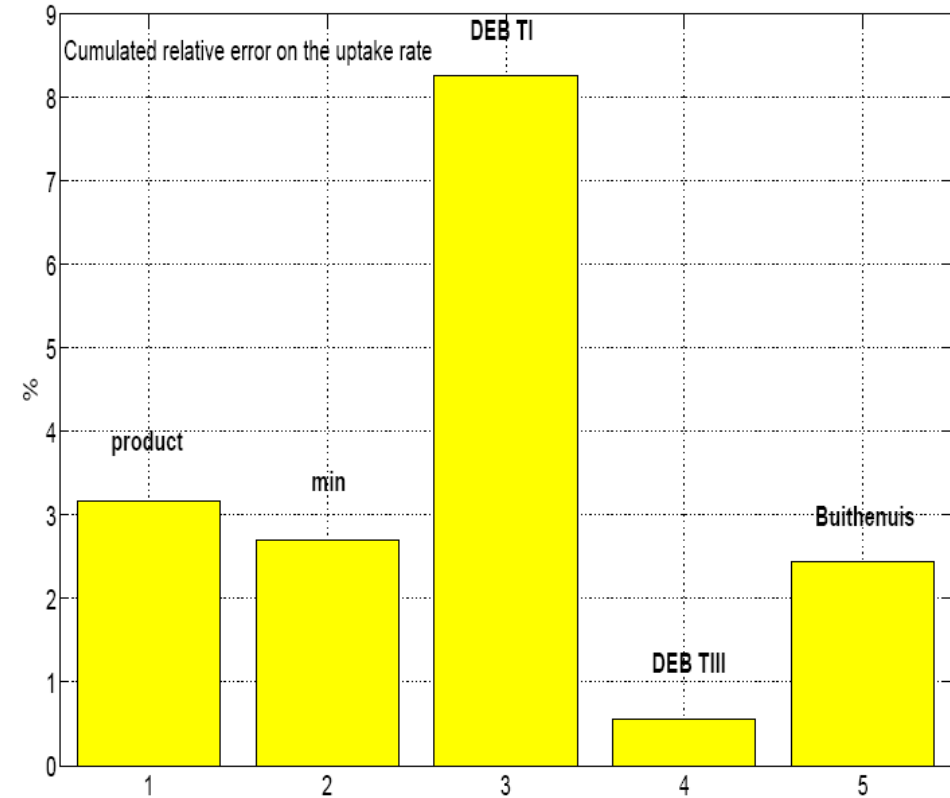
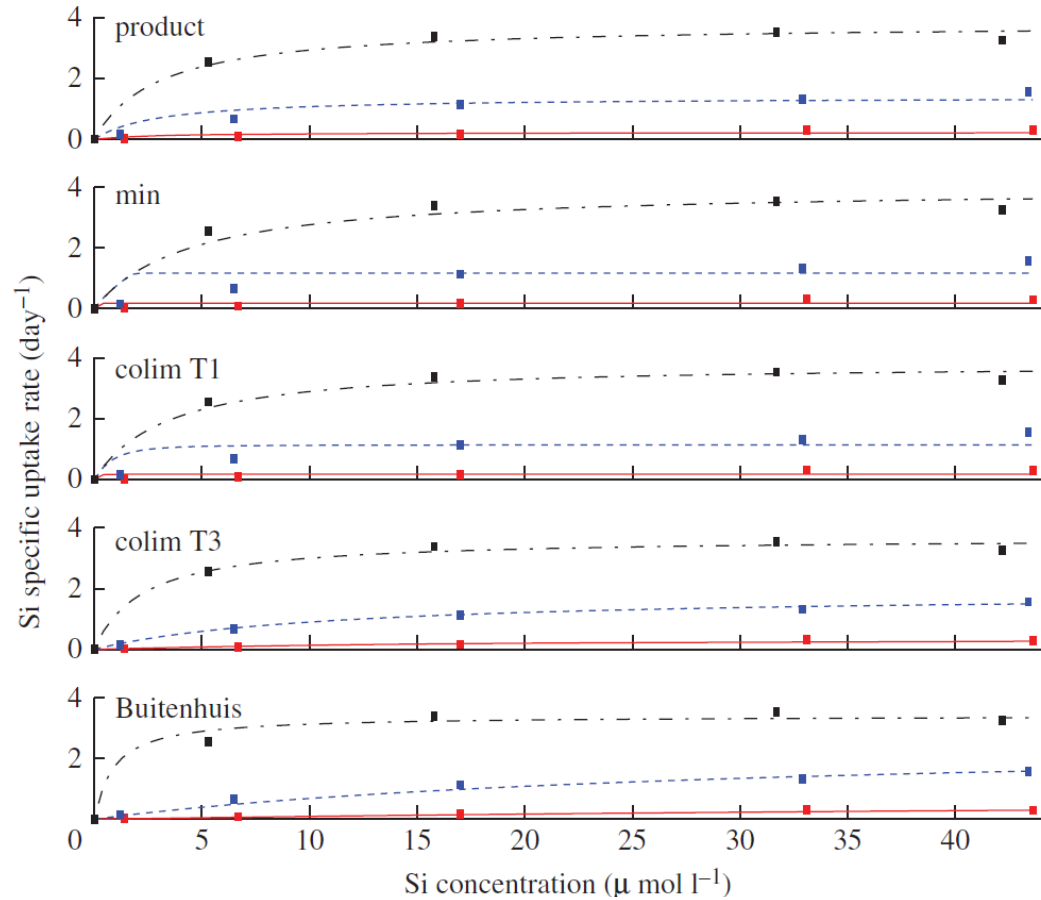
$$K_{S,Si}(Fe) = \frac{b_{Si}Fe + b_{si}}{b_{Fe} + Fe}$$

Modèle « **Unités de synthèse** » - schéma réactionnel de la **colimitation Fer/Silice**

DEB T3

Exemples de colimitation :

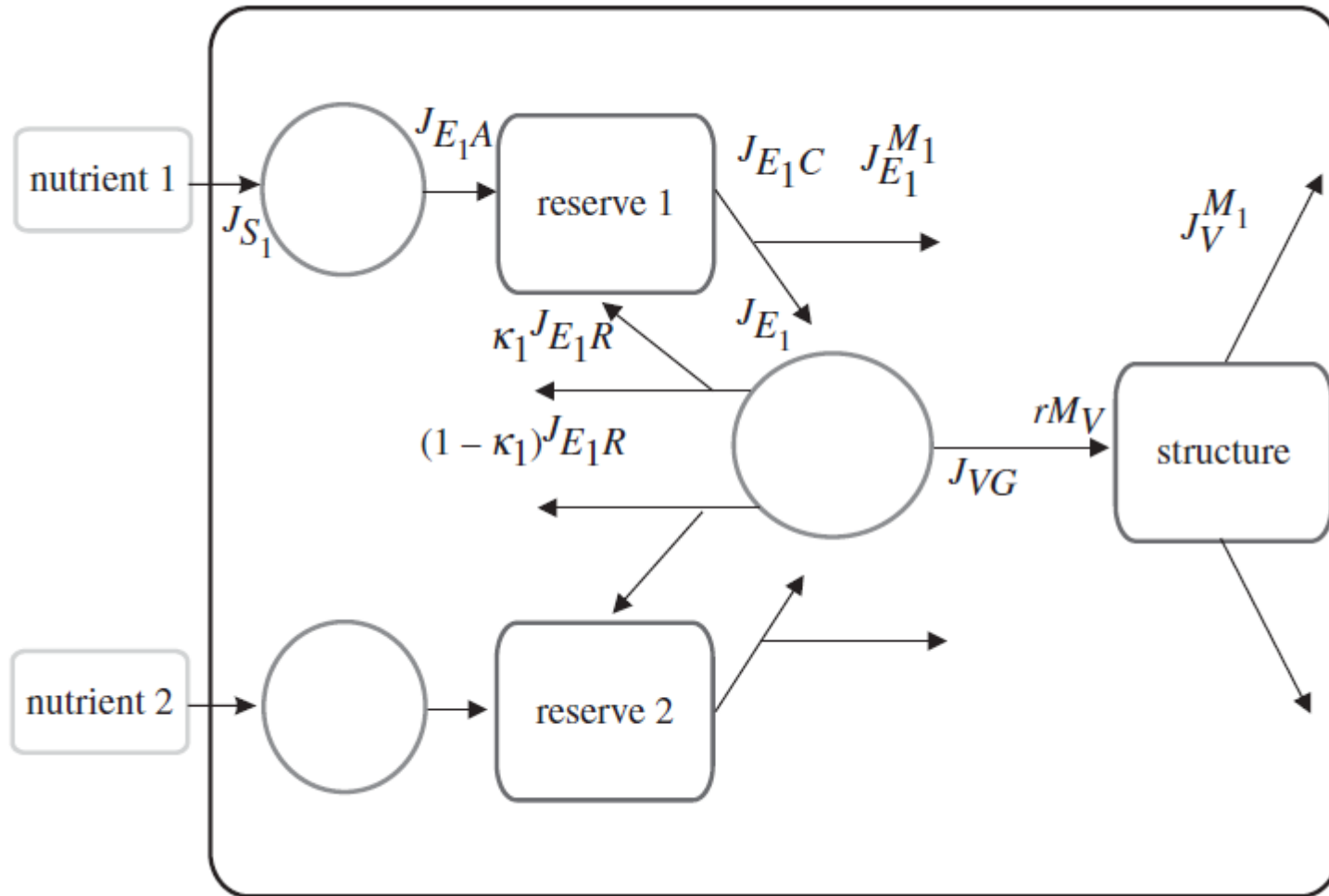
- Fer et silice (diatomées)



How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton –zooplankton interactions

J.-C. Poggiale, M. Baklouti, B. Queguiner and S. A. L. M. Kooijman

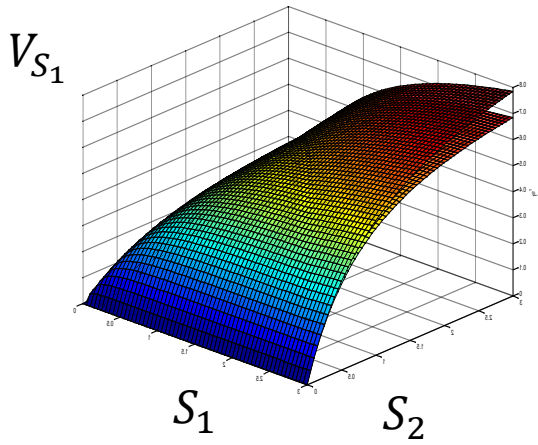
Phil. Trans. R. Soc. B 2010 **365**, 3495-3507



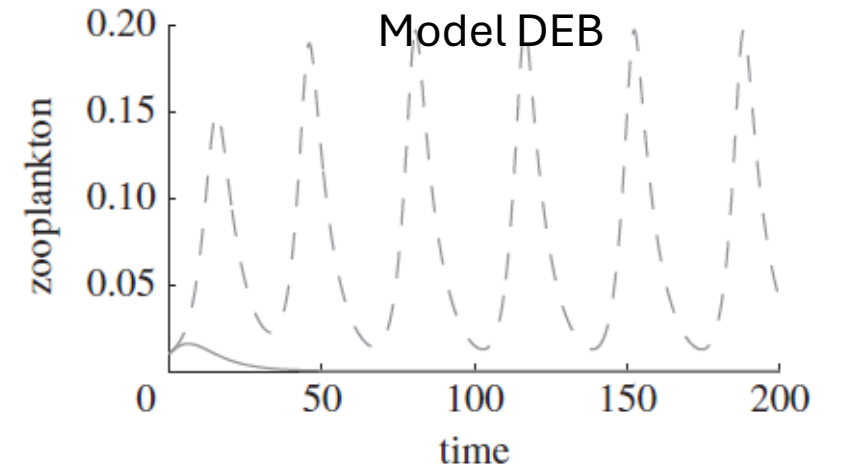
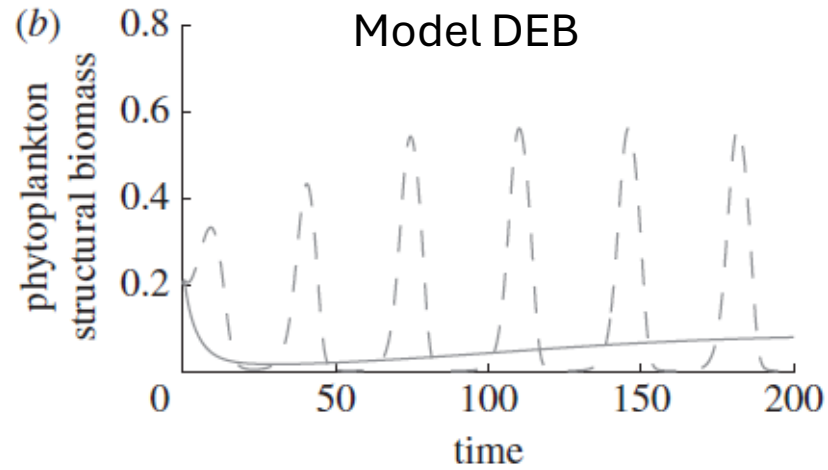
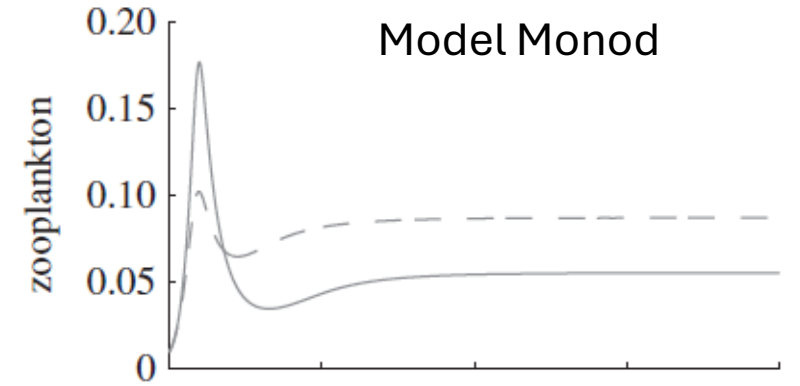
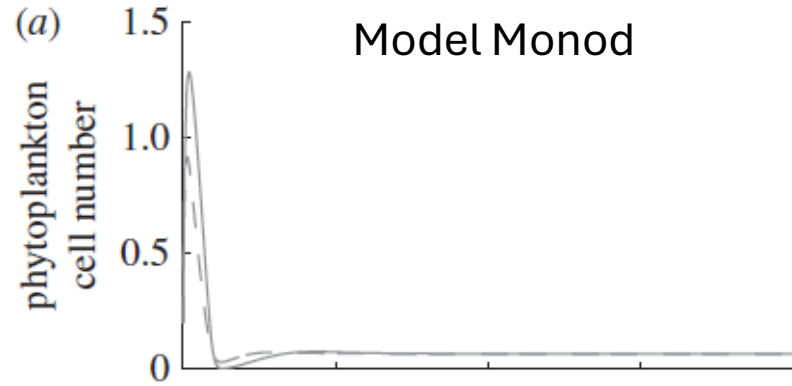
How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton –zooplankton interactions

J.-C. Poggiale, M. Baklouti, B. Queguiner and S. A. L. M. Kooijman

Phil. Trans. R. Soc. B 2010 365, 3495-3507



— Produit Monod
 - - - DEB TIII



How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton –zooplankton interactions

J.-C. Poggiale, M. Baklouti, B. Queguiner and S. A. L. M. Kooijman

Phil. Trans. R. Soc. B 2010 365, 3495-3507

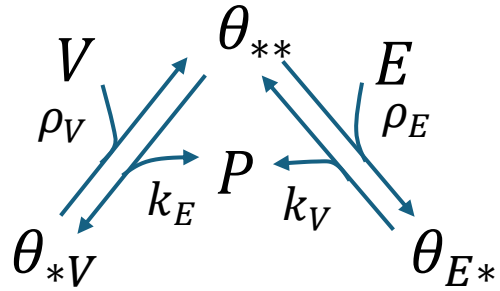
$$\frac{de_T}{dt} = k_E(f - e_T)$$

$$\frac{dV_T}{dt} = \frac{k_E e_T - k_M g}{e_T + g} V_T - \mu V_T$$

$$\text{si } k_E e_T - k_M g < 0$$

- En conditions de ressources insuffisantes, la réserve énergétique n'est plus suffisamment alimentée, on peut donc avoir : $k_E e_T - k_M g < 0$.
- Dans ces conditions, la théorie pose que ce qui manque en réserve pour alimenter la maintenance est pris sur la structure (modèle « Switch »).

- Alternative au modèle « Switch » fondée sur le concept d'unité de synthèse.



Available online at www.sciencedirect.com



Journal of Theoretical Biology 244 (2007) 576–587

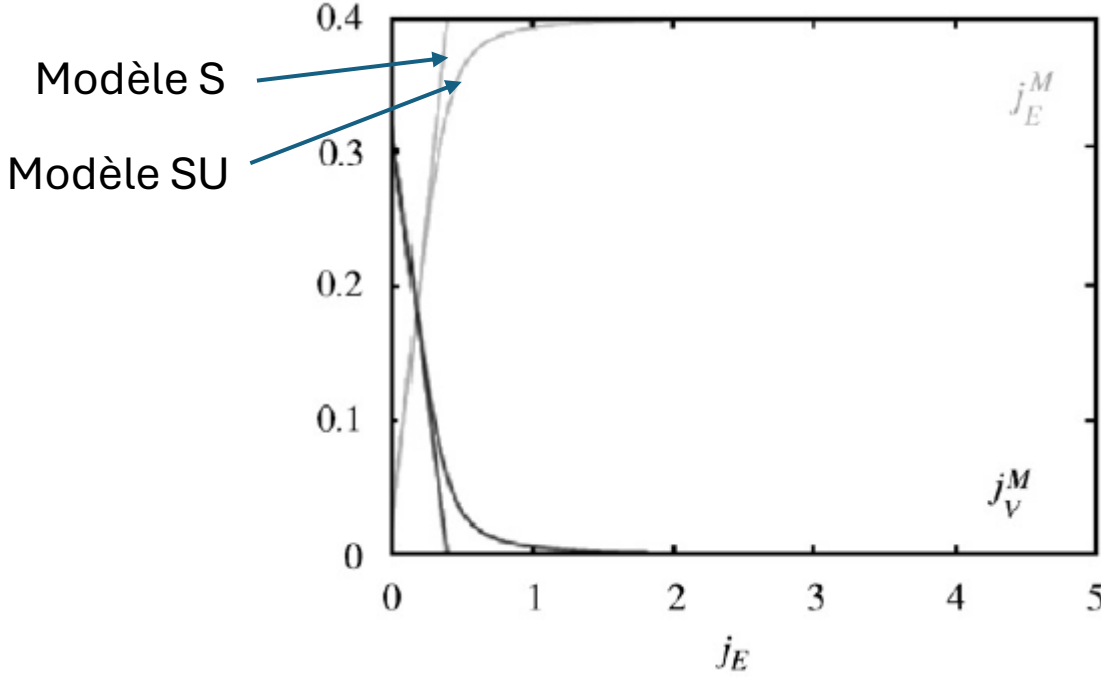
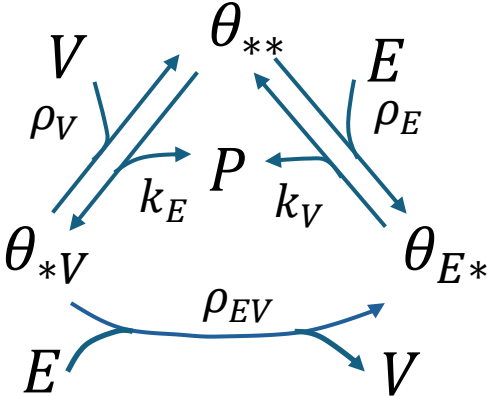


www.elsevier.com/locate/jtbi

A kinetic inhibition mechanism for maintenance

Caroline Tolla^{a,*}, Sebastiaan A.L.M. Kooijman^b, Jean-Christophe Poggiale^a

- Alternative au modèle « Switch » fondée sur le concept d'unité de synthèse.



Available online at www.sciencedirect.com
 ScienceDirect
 Journal of Theoretical Biology 244 (2007) 576–587

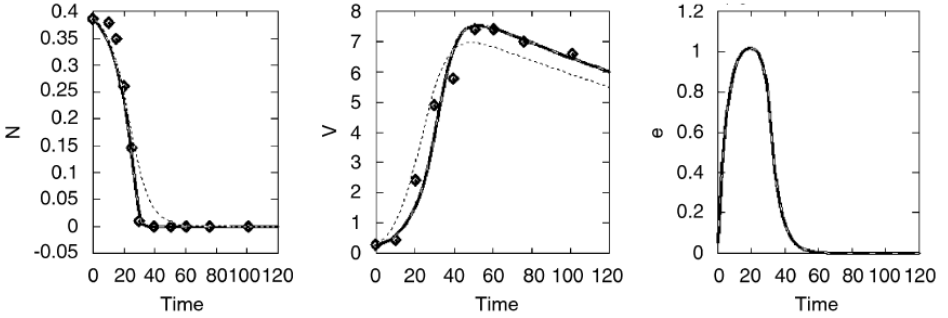
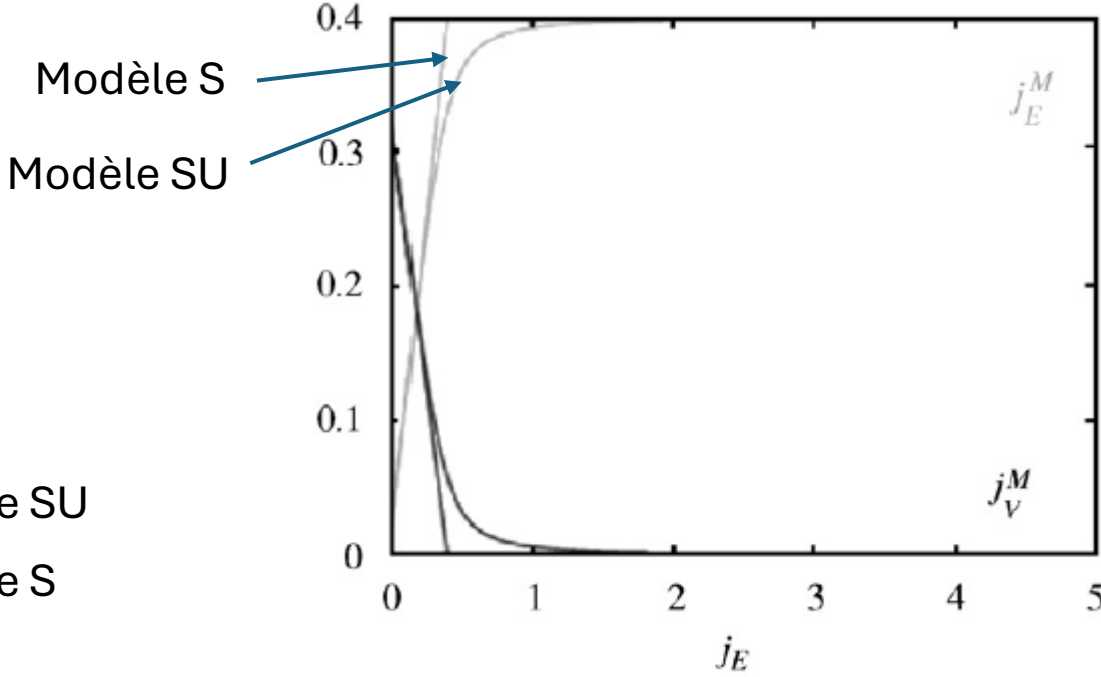
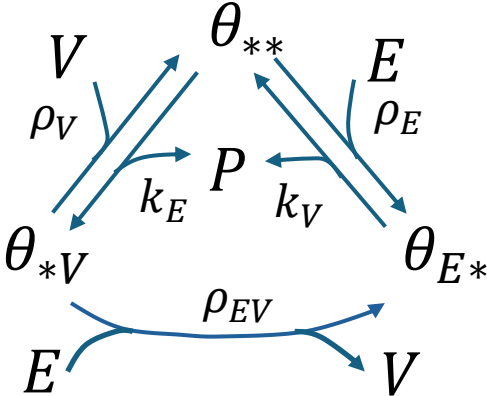
Journal of
 Theoretical
 Biology
www.elsevier.com/locate/jtbi

A kinetic inhibition mechanism for maintenance

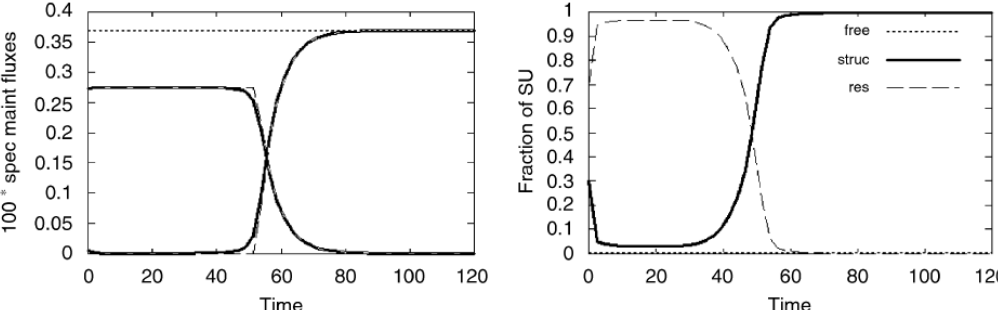
Caroline Tolla^{a,*}, Sebastiaan A.L.M. Kooijman^b, Jean-Christophe Poggiale^a

Les unités de synthèse et la maintenance en milieu pauvre

- Alternative au modèle « Switch » fondée sur le concept d'unité de synthèse.



— Modèle SU
 Modèle S



Available online at www.sciencedirect.com



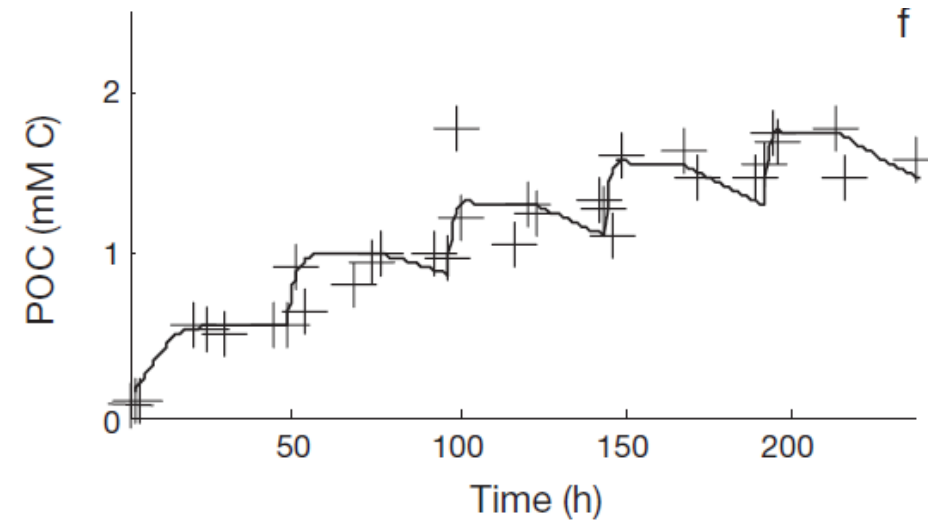
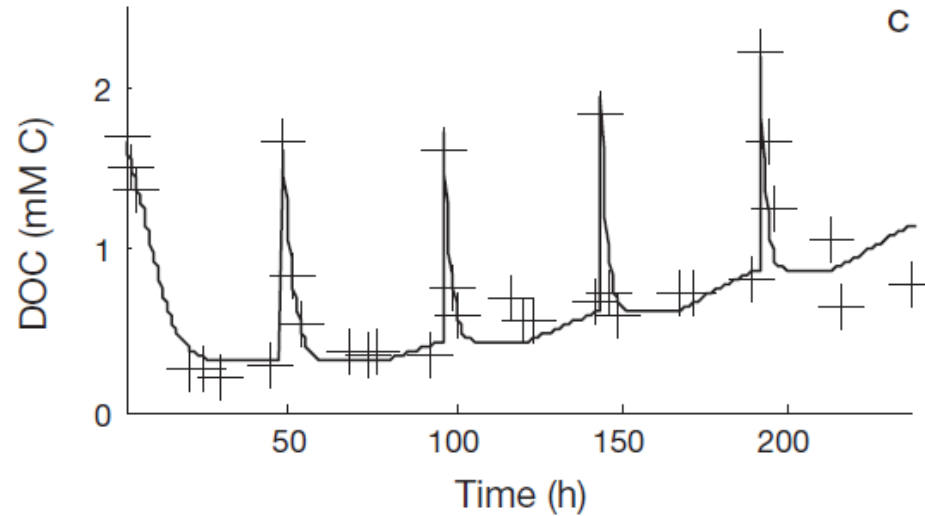
Journal of Theoretical Biology 244 (2007) 576–587

Journal of
Theoretical
Biology
www.elsevier.com/locate/jtbi

A kinetic inhibition mechanism for maintenance

Caroline Tolla^{a,*}, Sebastiaan A.L.M. Kooijman^b, Jean-Christophe Poggiale^a

Chaire MMB - Aussois, 15 – 19 juin 2026



- Explique la dynamique observée dans une expérience « pulsée »
- Explique l'augmentation du rendement de croissance bactérien

Consumption and release of dissolved organic carbon by marine bacteria in a pulsed-substrate environment: from experiments to modelling

Modèles de communautés structurés en taille

Plankton Size Spectra in Relation to Ecosystem Productivity, Size, and Perturbation

W. Gary Sprules

Department of Zoology, University of Toronto, Erindale College, Mississauga, Ont. L5L 1C6

and M. Munawar

Department of Fisheries and Oceans, Great Lakes Fisheries Research Branch, Canada Centre for Inland Waters, Burlington, Ont. L7R 4A6

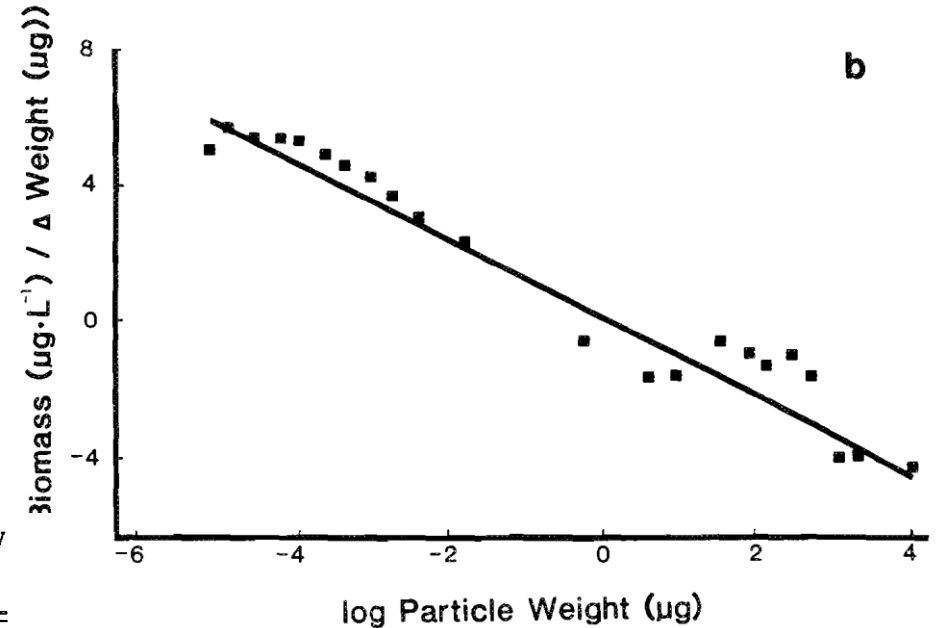
Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 43, 1986

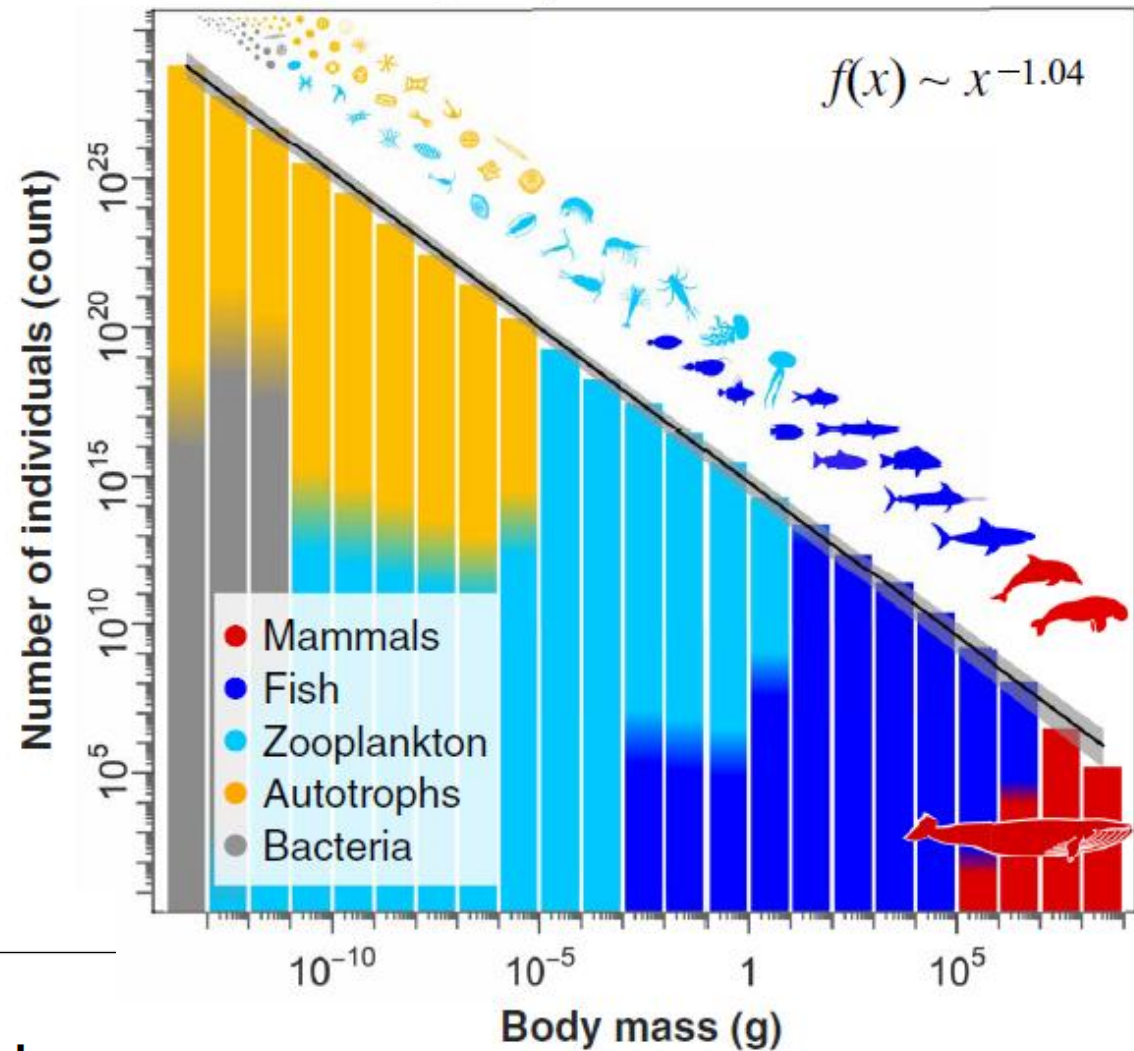
TABLE 2. Normalized spectrum slopes, intercepts, and coefficients of determination (r^2) for study sites (n = number of stations or sites).

	n	Slope		Intercept		r^2
		Median	Range	Median	Range	
North Pacific Central Gyre ^a	1	-1.16	—	0.10	—	0.97
Lake Superior	11	-1.10	-1.00 to -1.15	0.61	0.41-0.73	0.94-0.98
Lake Huron ^b	8	-1.02	-0.90 to -1.18	0.90	0.64-1.65	0.59-0.94
Lake Ontario	4	-0.97	-0.90 to -1.04	1.82	1.35-2.16	0.82-0.90
Lake Erie	4	-0.99	-0.77 to -1.24	1.99	1.79-2.41	0.62-0.90
Lake St. Clair	14	-0.90	-0.76 to -1.05	1.46	1.11-1.83	0.68-0.89
Inland lakes	25	-0.98	-0.92 to -1.05	1.36	0.92-1.93	0.93-0.98

^a Only one conglomerate sample (see Table 1).

^b Including Saginaw Bay.





SCIENCE ADVANCES | RESEARCH ARTICLE

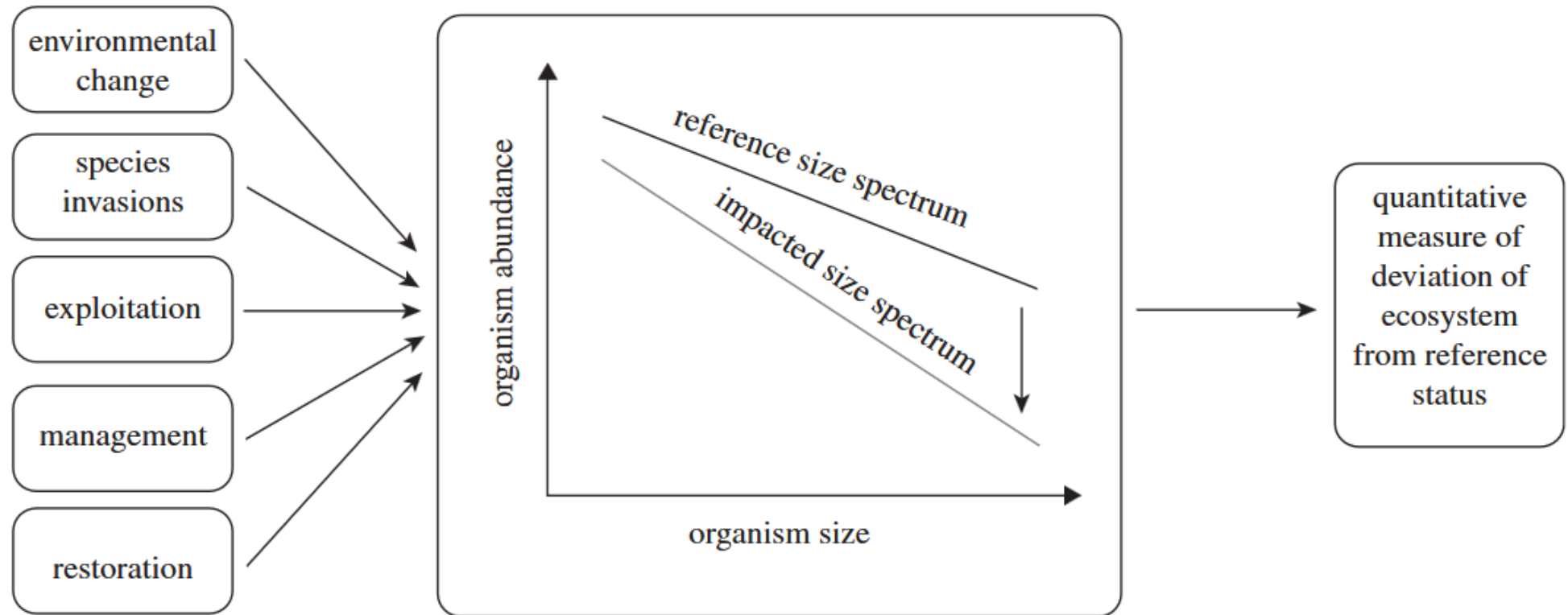
ENVIRONMENTAL STUDIES

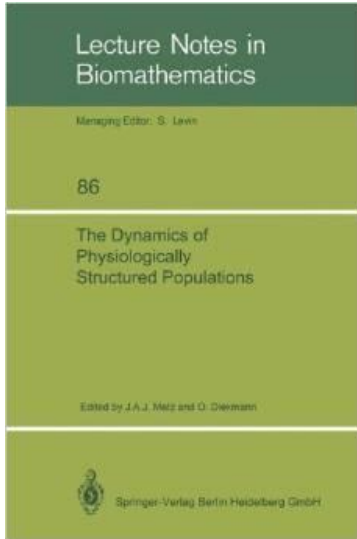
The global ocean size spectrum from bacteria to whales

Ian A. Hatton^{1,2*†}, Ryan F. Heneghan^{2,3†}, Yinon M. Bar-On⁴, Eric D. Galbraith^{2,5}

SCIENCE ADVANCES • 10 Nov 2021 • Vol 7, Issue 46 • DOI: 10.1126/sciadv.abh3732

Structure en taille des communautés marines





Metz and Diekmann, 1986

i-state : variables d'état associées au niveau individuel, au travers d'un ou plusieurs traits de vie.

p-state : variables d'état associées au niveau populationnel.

c-state : variables d'état associées au niveau de la communauté

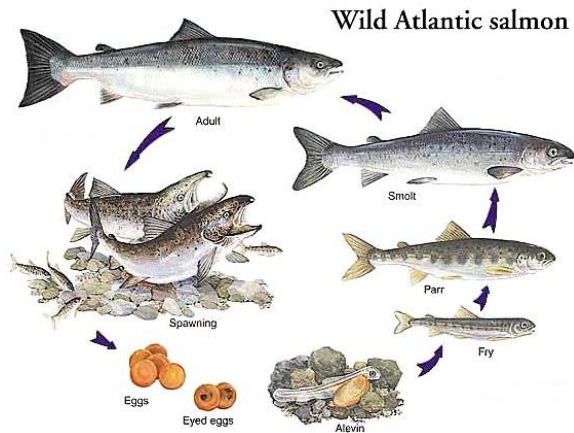
Rev Fish Biol Fisheries (2015) 25:425–447
DOI 10.1007/s11160-015-9393-y



REVIEWS

Physiology in the service of fisheries science: Why thinking mechanistically matters

Andrij Z. Horodysky · Steven J. Cooke · Richard W. Brill

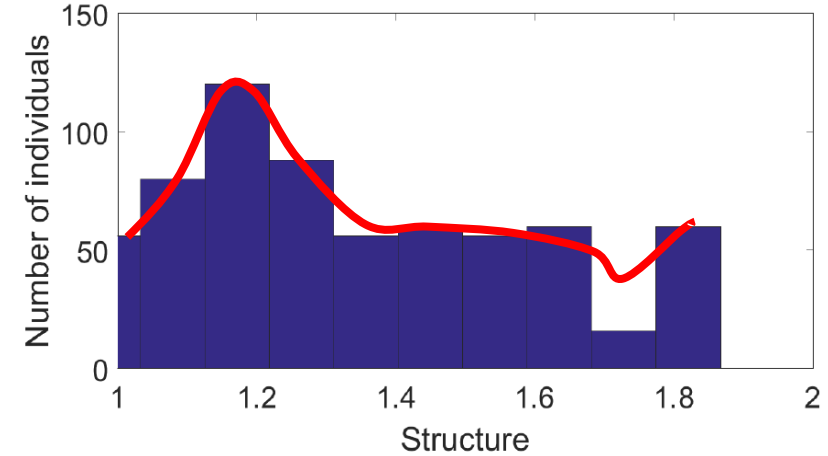


Variabilité en taille très importante durant le cycle de vie (facteur $\rightarrow 10^9$)

La niche trophique change au cours du cycle

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

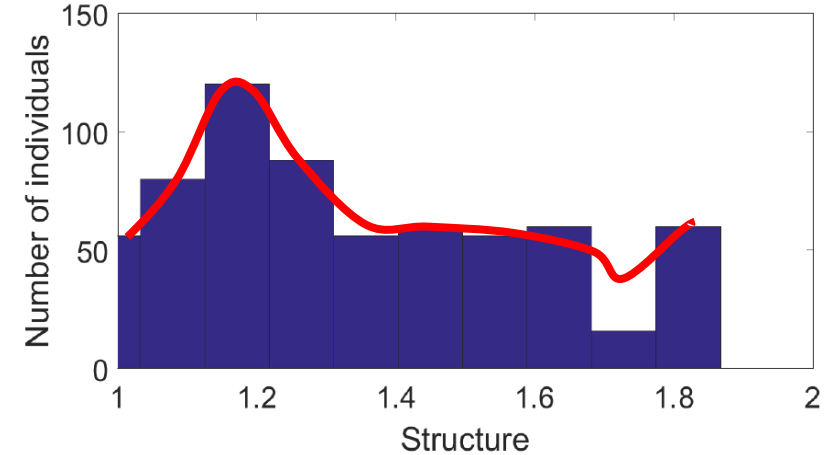
$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :
 $n(t, e, V)$

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :
 $n(t, e, V)$

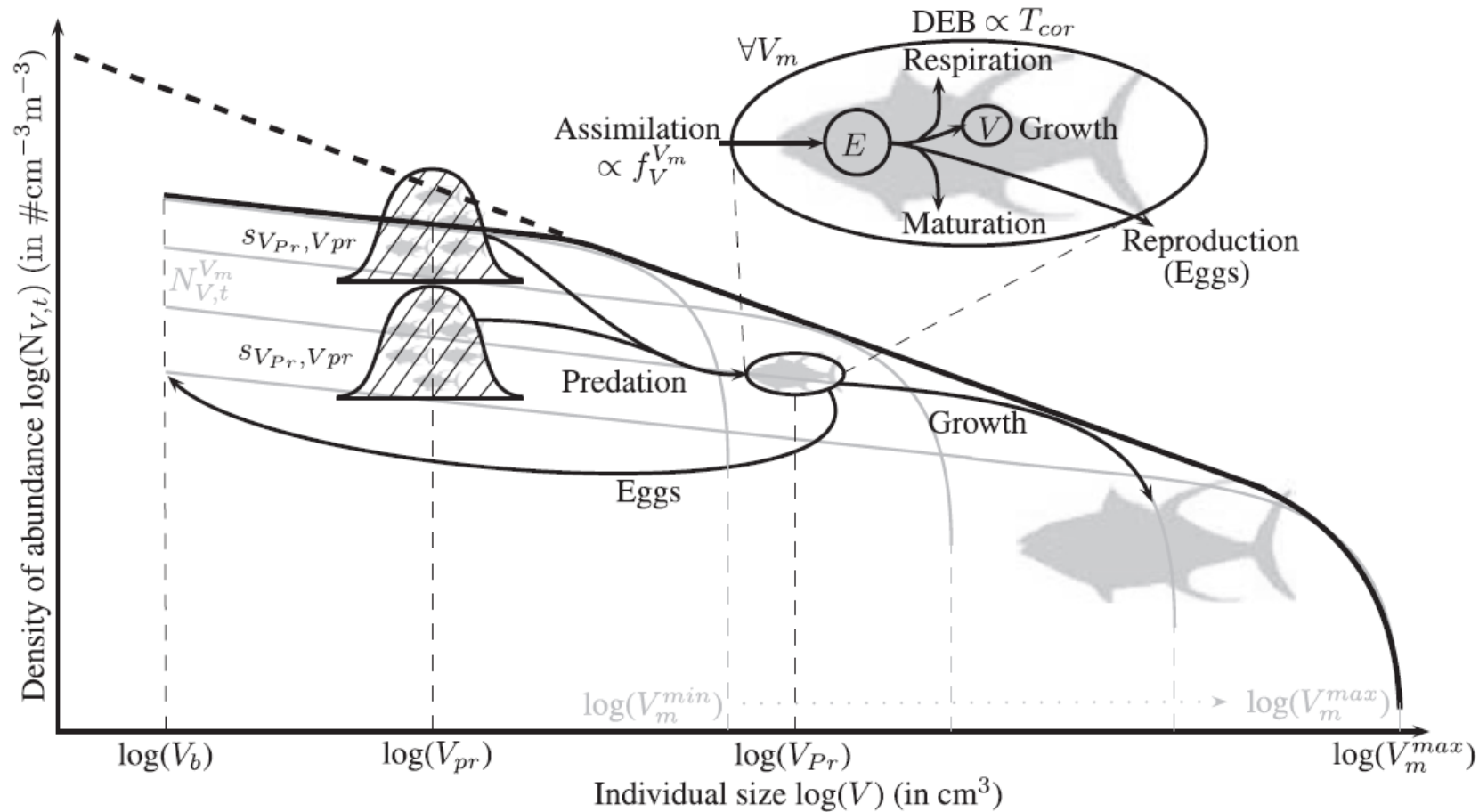
Nombre d'individus à l'instant t :

$$N(t) = \int_{V_b}^{V_m} \int_0^1 n(t, V, e) de dV$$

Volume structural de la population à l'instant t :

$$V_T(t) = \int_{V_b}^{V_m} V \int_0^1 n(t, V, e) de dV$$

De l'individu à la population



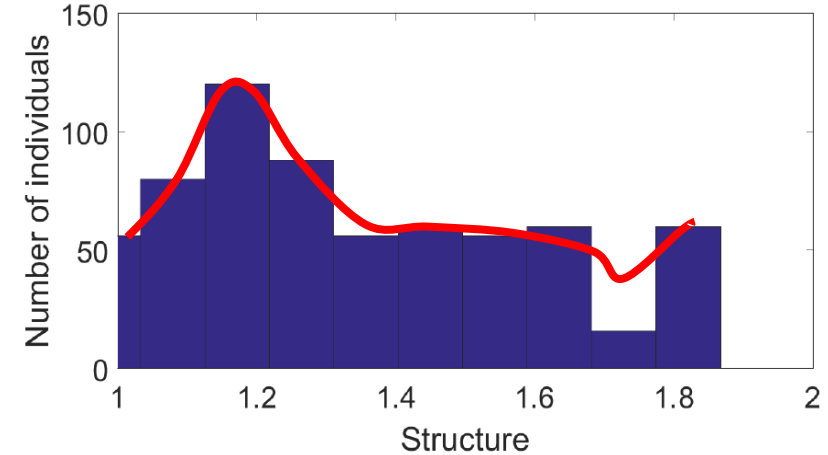
Progress in Oceanography 146 (2016) 22–37

Effects of lower trophic level biomass and water temperature on fish communities: A modelling study

Jérôme Guet^{a,b,*}, Olivier Aumont^c, Jean-Christophe Poggiale^d, Olivier Maury^{a,b}

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :

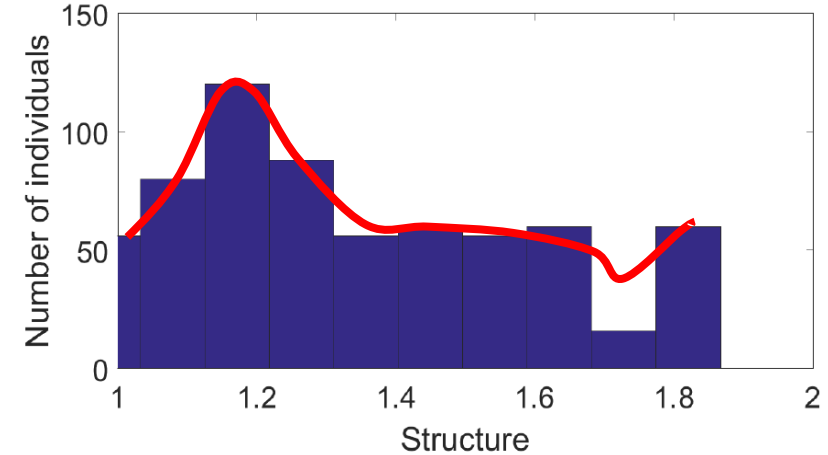
$$n(t, e, V)$$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :

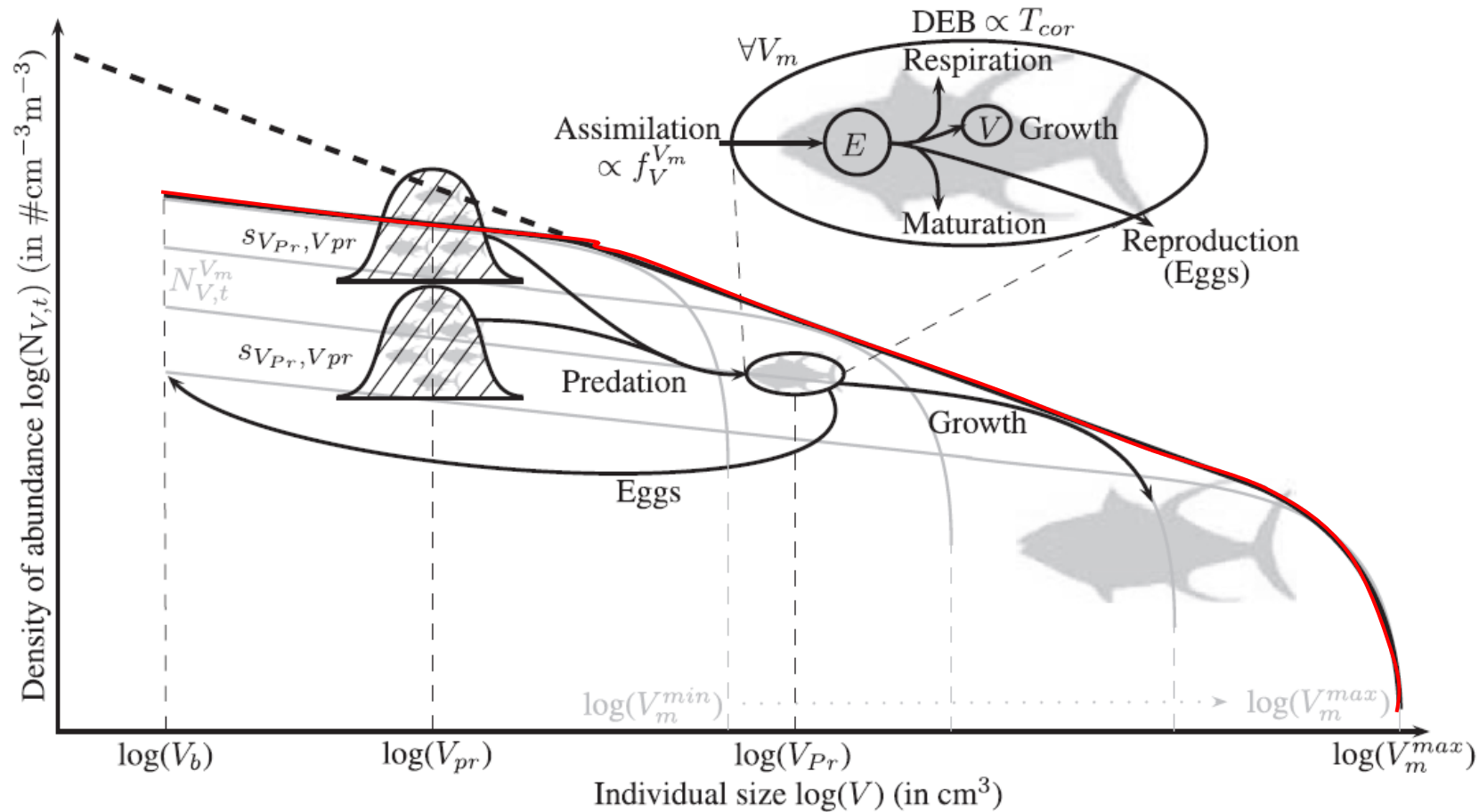
$$n(t, e, V)$$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité} \\ \gamma_V = v \frac{fV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{f + g} \end{array} \right. \quad (\text{si la dynamique de la réserve est « rapide »})$$

De l'individu à la population



Progress in Oceanography 146 (2016) 22–37

Effects of lower trophic level biomass and water temperature on fish communities: A modelling study

Jérôme Guet^{a,b,*}, Olivier Aumont^c, Jean-Christophe Poggiale^d, Olivier Maury^{a,b}

Chaire MMB - Aussois, 15 – 19 juin 2026

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

On pose que l'espèce 2 est l'espèce de référence.

Définition : le facteur d'échelle est $z = \frac{L_{m_1}}{L_{m_{ref}}}$

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

On pose que l'espèce 2 est l'espèce de référence.

Définition : le facteur d'échelle est $z = \frac{L_{m_1}}{L_{m_{ref}}}$

Comme $\{p_{Am}\} = \frac{[p_M]}{\kappa} L_m$, on a $\{p_{Am}\}_1 = z\{p_{Am}\}_{ref}$

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

On pose que l'espèce 2 est l'espèce de référence.

Définition : le facteur d'échelle est $z = \frac{L_{m_1}}{L_{m_{ref}}}$

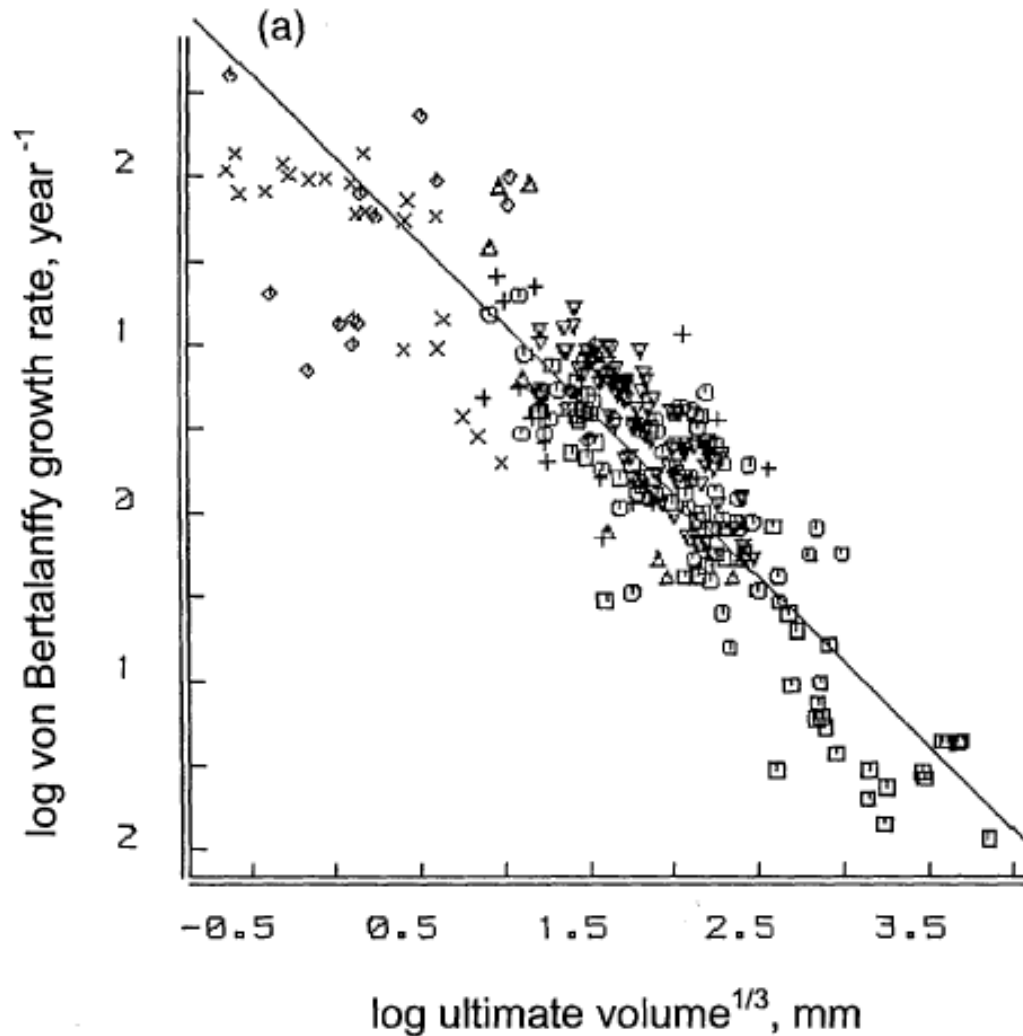
Comme $\{p_{Am}\} = \frac{[p_M]}{\kappa} L_m$, on a $\{p_{Am}\}_1 = z\{p_{Am}\}_{ref}$

$[p_M]$ et κ sont des grandeurs «intensives» (indépendantes de la taille).

v et $[E_G]$ sont des grandeurs «intensives» (indépendantes de la taille).

De la population à la communauté

La théorie DEB fait émerger des relations entre les différents paramètres et notamment des **relations d'allométrie**.



Données corrigées pour une température de 25°C.

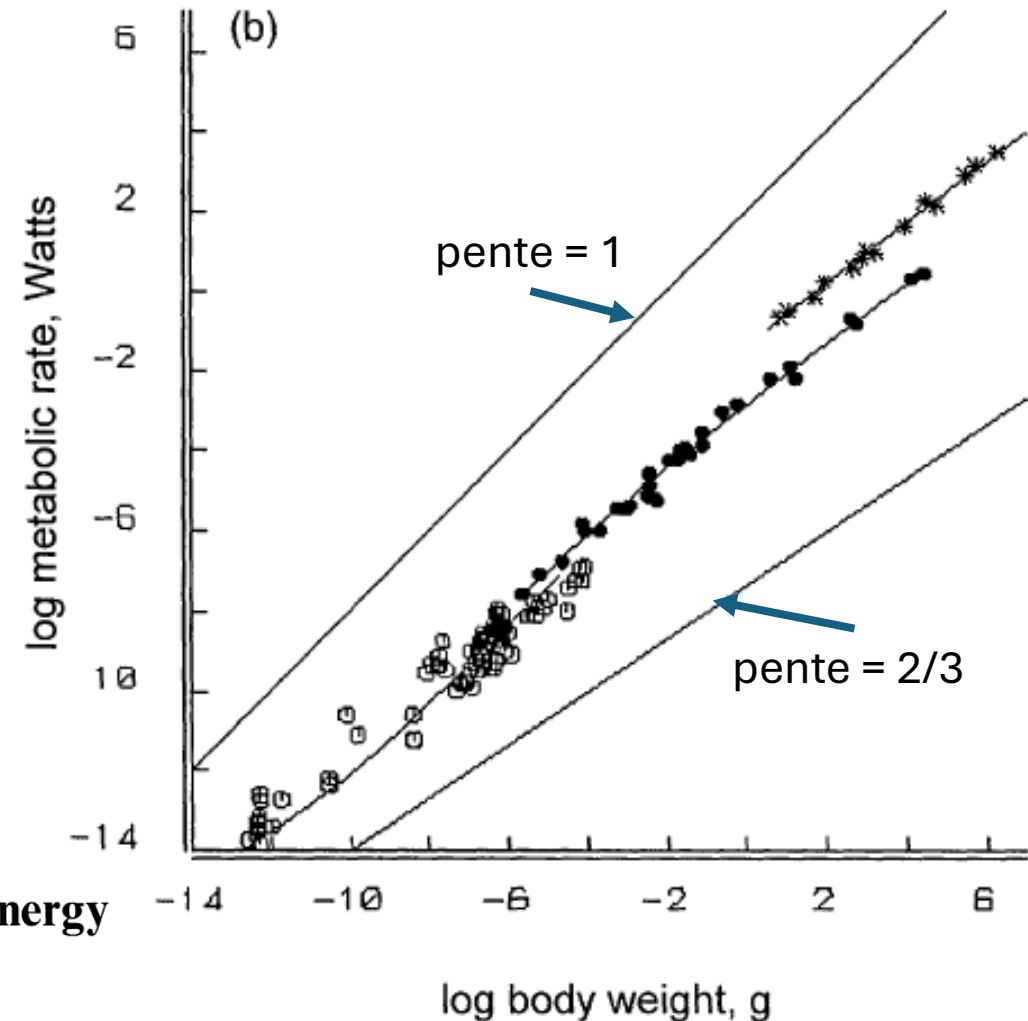
- ▽ Oiseaux
- Mammifères
- △ Reptiles et amphibiens
- Poissons
- x Crustacées
- + Mollusques
- ◇ Autres

D'après Kooijman, 2010

La théorie DEB fait émerger des relations entre les différents paramètres et notamment des **relations d'allométrie**.

Exemple de taux métaboliques en fonction de la biomasse : les courbes sont issues de la théorie DEB et ne sont pas des ajustements allométriques.

- unicellulaires (à 20°C)
- ectothermes (à 20°C)
- + endothermes (à 39°C)



Individu

(e, V)

Modèle DEB

Population

$n(t, V, e)$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

Communauté

V_m caractérise l'espèce

$n_{V_m}(t, V, e)$

$$\frac{\partial n_{V_m}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n_{V_m}) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n_{V_m}) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

From individuals to populations to communities: A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity

Olivier Maury^{a,b,*}, Jean-Christophe Poggiale^{c,1}

Individu

(e, V)

Modèle DEB

Population

$n(t, V)$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

Communauté

V_m caractérise l'espèce

$n_{V_m}(t, V)$

$$\frac{\partial n_{V_m}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n_{V_m}) = \text{mortalité}$$

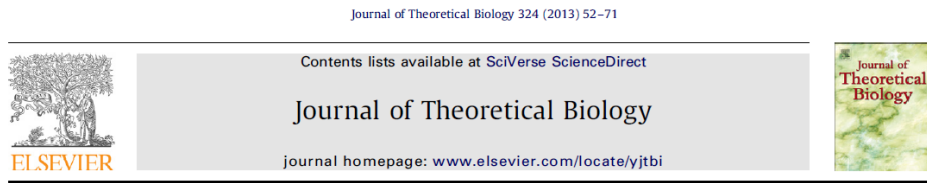
Reproduction (= condition de bord)

From individuals to populations to communities: A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity

Olivier Maury^{a,b,*}, Jean-Christophe Poggiale^{c,1}

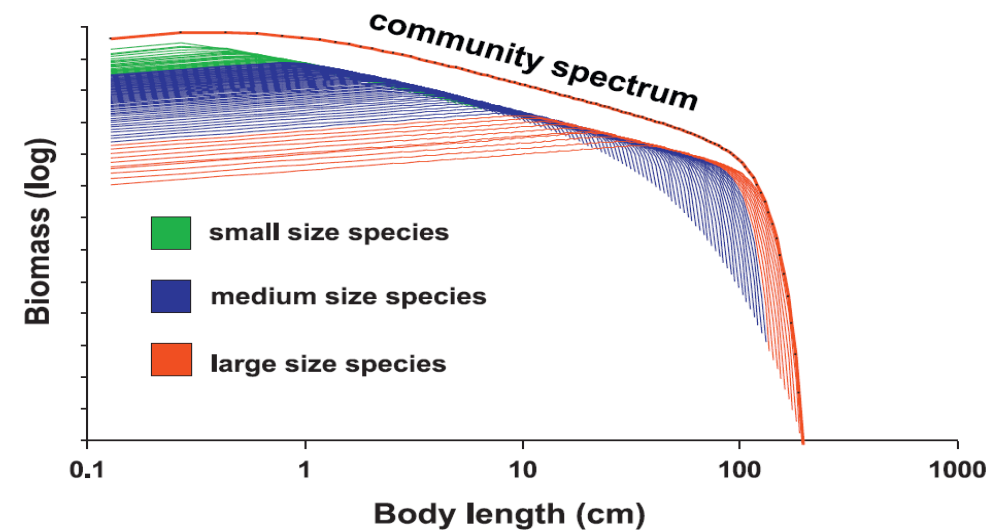
On s'appuie sur les renormalisations interspécifiques pour définir une « espèce fonctionnelle » par la taille maximale qu'une espèce peut atteindre L_m .

Variable décrivant la communauté : $n(t, l, L_m) =$ « nombre » d'individus de taille l dans l'espèce caractérisée par L_m à l'instant t .



From individuals to populations to communities: A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity

Olivier Maury^{a,b,*}, Jean-Christophe Poggiale^{c,1}



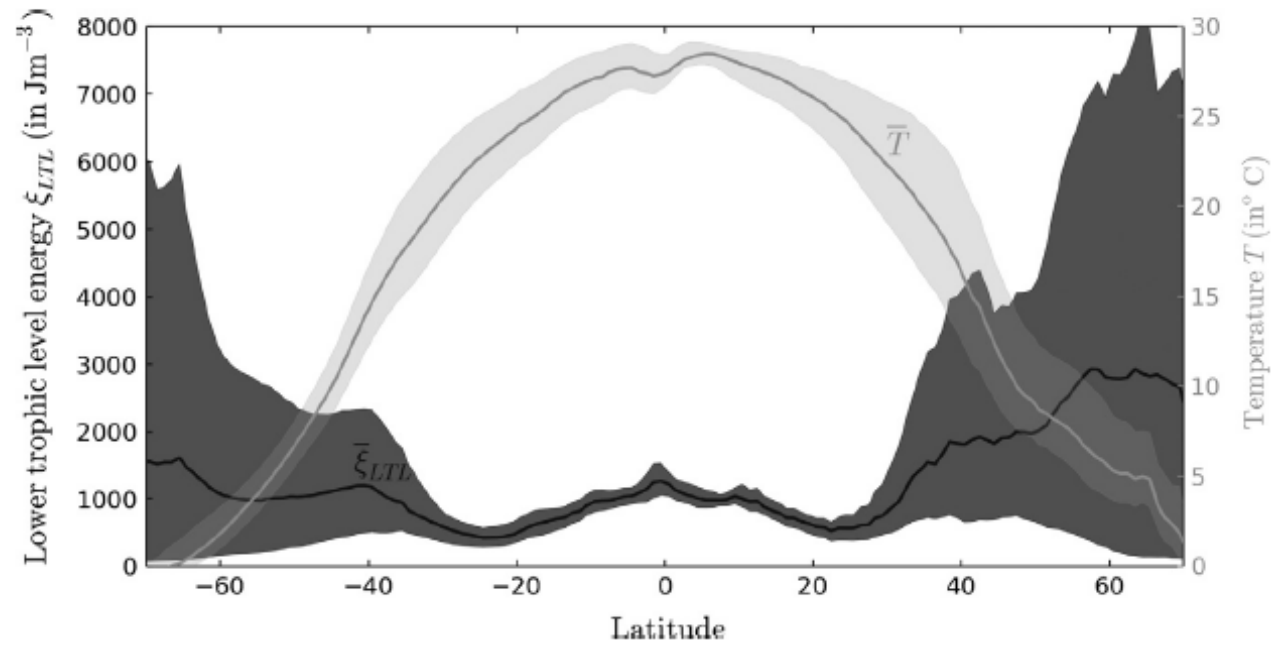


Fig. 3. Latitudinal distribution of the environmental conditions determined from NEMO-PISCES outputs (Aumont et al., 2015) and used to force the model: annual mean $\bar{\xi}_{LTL}$ (in Jm^{-3}) and monthly variability of lower trophic level energy ξ_{LTL} (black); annual mean \bar{T} (in $^{\circ}C$) and monthly variability of sea surface temperature T (grey).

Progress in Oceanography 146 (2016) 22–37



Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean



Effects of lower trophic level biomass and water temperature on fish communities: A modelling study

Jérôme Guiet^{a,b,*}, Olivier Aumont^c, Jean-Christophe Poggiale^d, Olivier Maury^{a,b}



Quelques indicateurs de structure de la communauté et de fonctionnement de l'écosystème.

ξ_t^{tot} = quantité totale d'énergie ($J \cdot m^{-3}$)

S_C = pente du spectre de la communauté

L_{cut} = taille maximale pour l'ensemble de toutes les espèces de la communauté

TL_{max} = niveau trophique des organismes les plus grands.

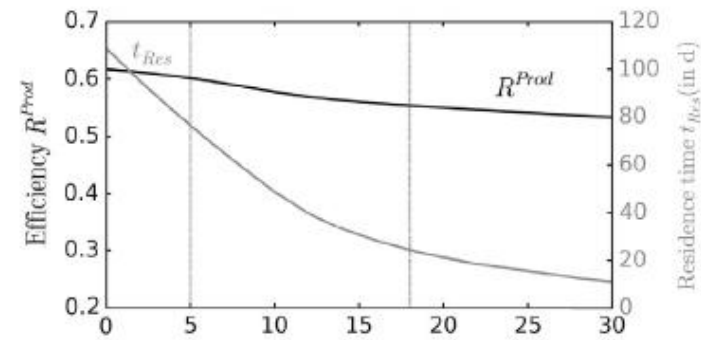
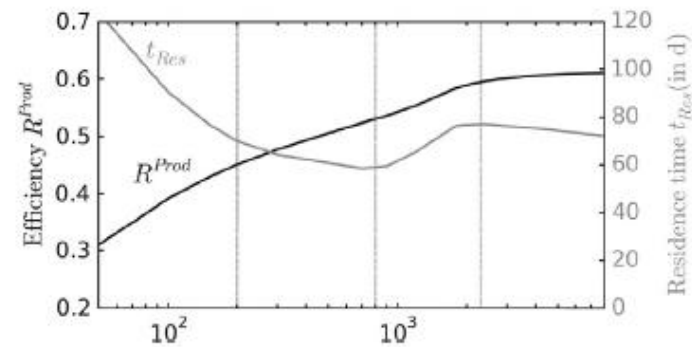
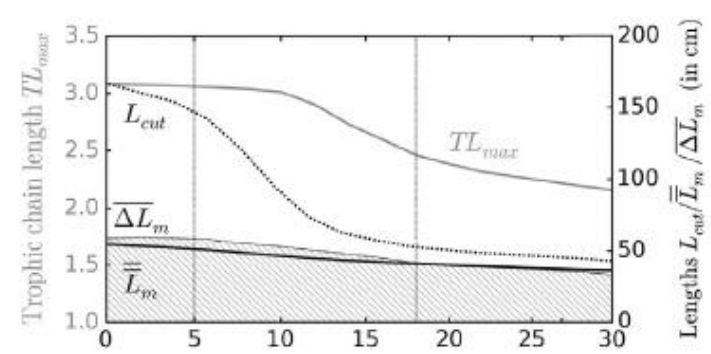
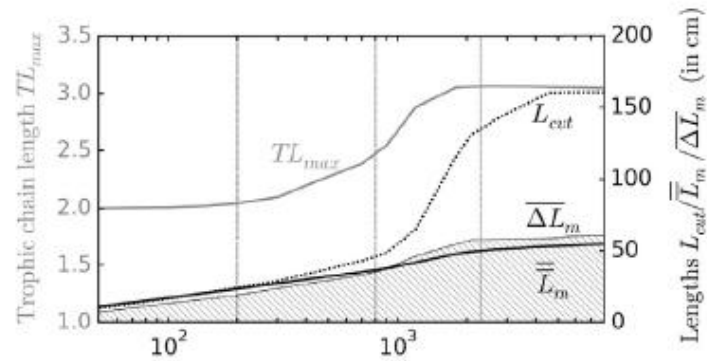
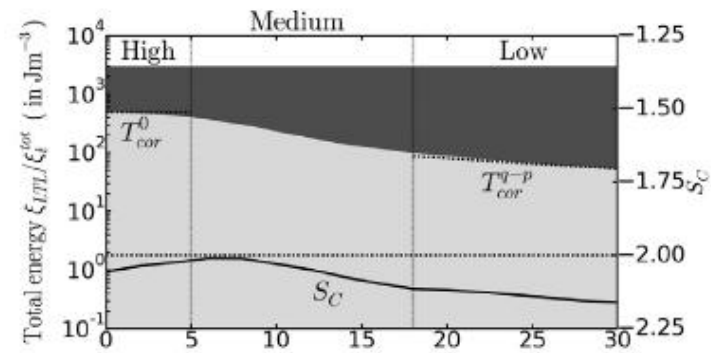
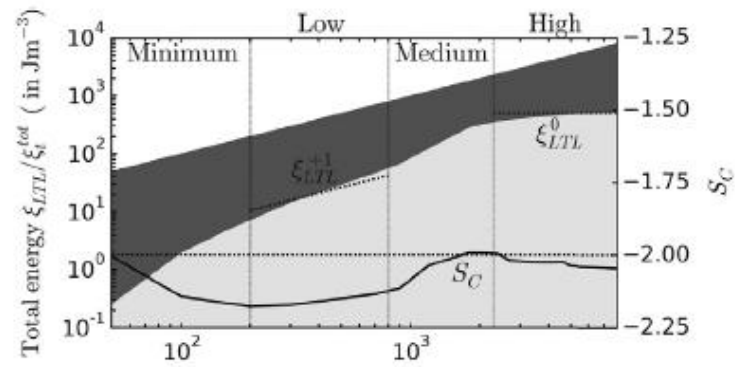
$\overline{L_m}$ = moyenne géométrique des longueurs (cm), indique le type d'espèces dominantes (grandes ou petites).

$\overline{\Delta L_m}$ = différence de taille entre la taille maximale de l'espèce la plus petite et l'espèce la plus grande (cm)

R^{Prod} = efficacité de la communauté à transformer la ressource consommée en biomasse de poisson

t^{res} = quantité de biomasse consommée par heure à l'état stationnaire (quand il existe). C'est un indicateur de la vitesse de circulation de la biomasse dans la communauté.

De la population à la communauté



$\xi_{LTL} \in [50 \text{ Jm}^{-3}, 8000 \text{ Jm}^{-3}]$

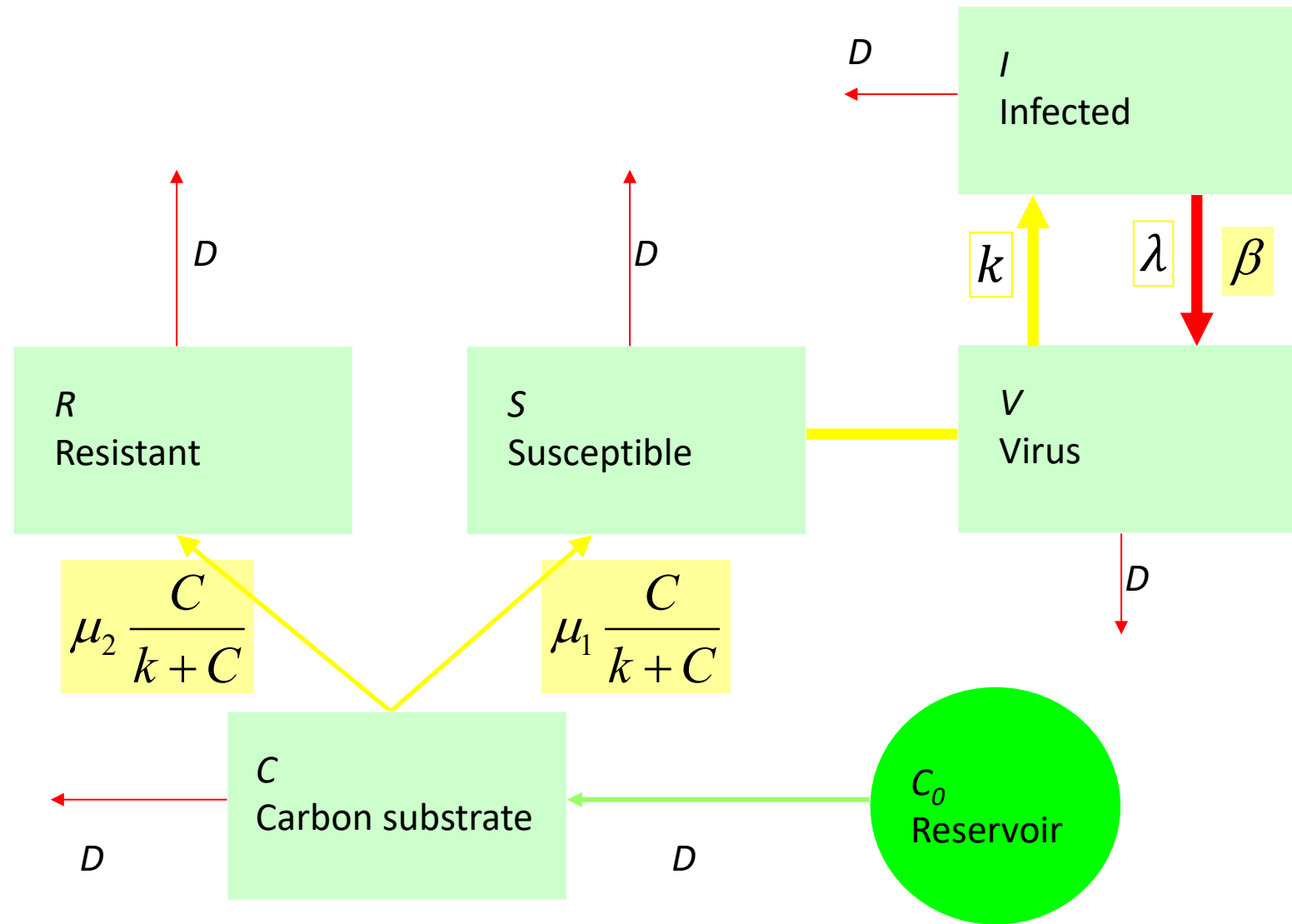
temperature $T \in [0^\circ\text{C}, 30^\circ\text{C}]$

Conclusion

- Echelles de temps : un outil pour intégrer des processus et conserver des modèles « simples »
- Les unités de synthèse : intégrer des mécanismes sub-individuels dans des formulations DEB
- Théorie DEB : modèles de bioénergétique à l'échelle individuelle.
- Passage à la population (direct pour V1-morphe, modèles de populations structurées pour les isomorphes).
- Passage à la communauté permis par les relations de renormalisation interspécifiques de la théorie.
- Permet de représenter des communautés diverses dans des environnements variables et dynamiques.

Exercice

Simplification d'un modèle de chemostat à 2 échelles de temps



Susceptibles

$$\frac{dS}{d\tau} = \left(\mu_1 \frac{C}{K + C} - kV - D \right) S$$

Resistant

$$\frac{dR}{d\tau} = \left(\mu_2 \frac{C}{K + C} - D \right) R$$

Infected

$$\frac{dI}{d\tau} = kSV - \lambda I - DI$$

Virus

$$\frac{dV}{d\tau} = \beta\lambda I - DV$$

Carbon substrate

$$\frac{dC}{d\tau} = D(C_0 - C) - (\mu_1 S + \mu_2 R) \frac{C}{K + C}$$

$$\frac{dS}{d\tau} = \left(\mu_1 \frac{C}{K + C} - kV - D \right) S$$

$$\frac{dI}{d\tau} = kSV - \lambda I - DI$$

$$\frac{dV}{d\tau} = \beta \lambda I - DV$$

$$\frac{dC}{d\tau} = D(C_0 - C) - (\mu_1 S + \mu_2 R) \frac{C}{K + C}$$

$$\frac{dR}{d\tau} = \left(\mu_2 \frac{C}{K + C} - D \right) R$$

S = susceptible

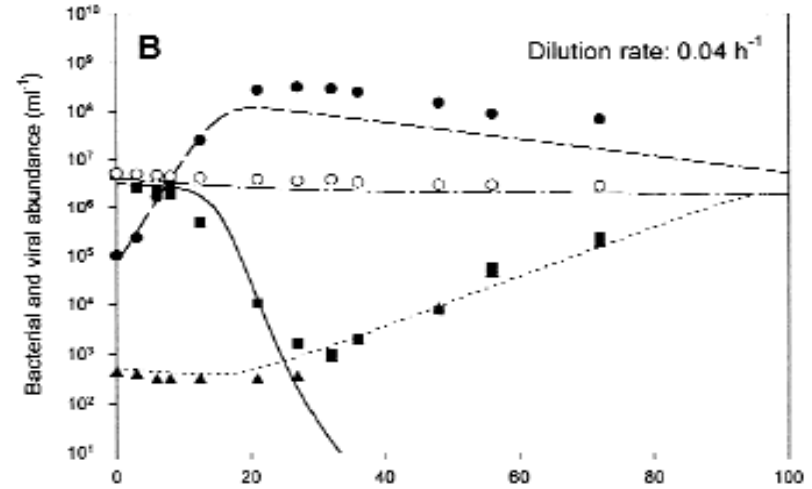
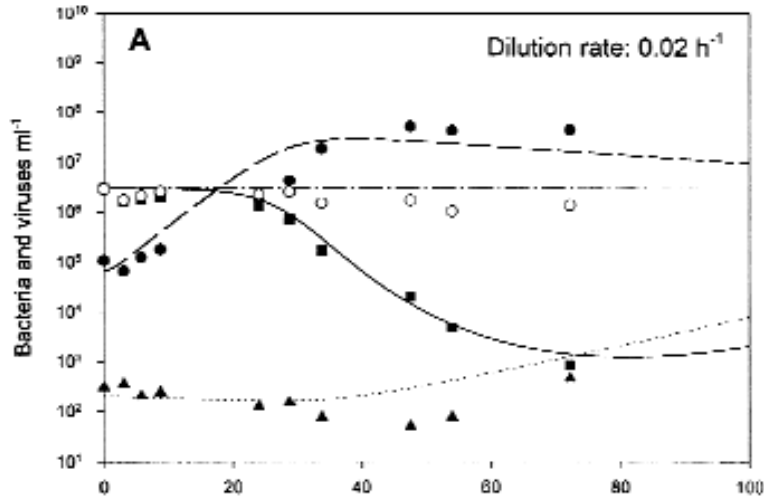
I = infected

R = resistant

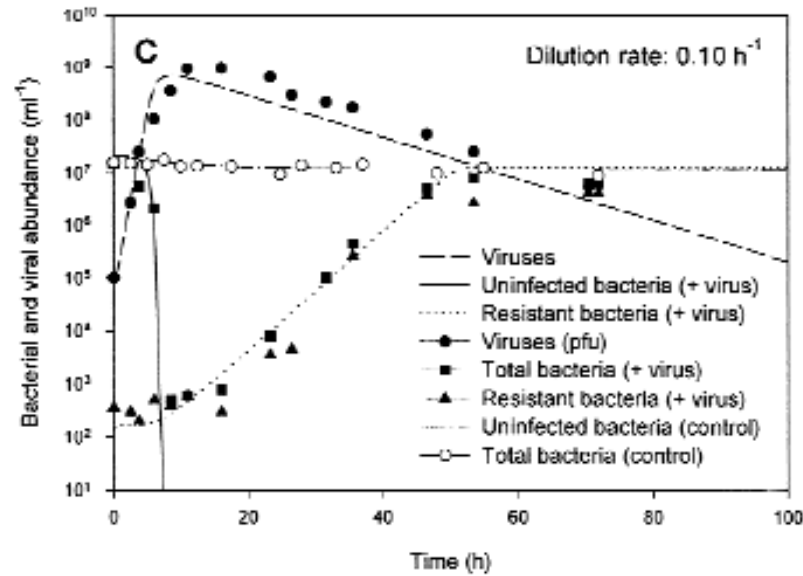
V = virus

C = carbon substrat

Simplification d'un modèle de chemostat à 2 échelles de temps



From Middelboe, 2000



Unité de temps : 10 heures

Variables	Unit
S	10^6 cell/ml
V	10^6 cell/ml
I	10^6 cell/ml
C	10^6 cell/ml
R	10^6 cell/ml

From Middelboe, 2000

Parameters	Units	Values
K	10^6 cells/ml	0.3
C_0	10^6 cells/ml	3
μ_1	1/time	2.5
μ_2	1/time	1 – 4
k	ml/time	0.1
β	virus/lysis	10 – 60
D	1/time	0.2 – 1
λ	1/time	5

$$\frac{dS}{d\tau} = -kVS + \varepsilon \left(\mu_1 \frac{C}{K+C} - D \right) S$$

Fast

$$\frac{dV}{d\tau} = \alpha\lambda I - \varepsilon DV$$

$$\frac{dI}{d\tau} = kSV - \gamma I - \varepsilon DI$$

Slow

$$\frac{dC}{d\tau} = \varepsilon D(C_0 - C) - \varepsilon (\mu_1 S + \mu_2 R) \frac{C}{K+C}$$

$$\varepsilon = \frac{\alpha}{\beta} = \frac{\gamma}{\lambda}$$

$$\varepsilon = 0.02 - 0.1$$

$$\frac{dR}{d\tau} = \varepsilon \left(\mu_2 \frac{C}{K+C} - D \right) R$$

$$\frac{dS}{d\tau} = -kVS$$

$$\frac{dV}{d\tau} = \alpha\gamma I$$

$$\frac{dI}{d\tau} = kSV - \gamma I$$

$$H = S + I + \frac{V}{\alpha}$$

$$\frac{dH}{d\tau} = 0$$



Two fast variables and
three slow variables

$$\begin{cases} \frac{dS}{d\tau} = -k\alpha(H - S - I)S \\ \frac{dI}{d\tau} = kS\alpha(H - S - I) - \gamma I \end{cases}$$

$$\frac{dS}{d\tau} = -\alpha k S (H - S - I) + \varepsilon \left(\mu_1 \frac{C}{K + C} - D \right) S$$

$$\frac{dI}{d\tau} = \alpha k S (H - S - I) - \gamma I - \varepsilon D I$$

FAST

$$\frac{dH}{d\tau} = \varepsilon \left(\mu_1 \frac{C}{K + C} S - D H \right)$$

$$\frac{dC}{d\tau} = \varepsilon D (C_0 - C) - \varepsilon (\mu_1 S + \mu_2 R) \frac{C}{K + C}$$

$$\frac{dR}{d\tau} = \varepsilon \left(\mu_2 \frac{C}{K + C} - D \right) R$$

SLOW

$$\varepsilon = 0$$

$$\frac{dS}{d\tau} = -k\alpha(H - S - I)S$$

Equilibria

$$\frac{dI}{d\tau} = kS\alpha(H - S - I) - \gamma I$$

$$E_1 = (0;0) \quad \forall (H;C;R)$$

$$E_2 = \{(H;0) / S = H\} \quad \forall (H;C;R)$$

$$J_{E_1} = \begin{pmatrix} -\alpha k H & 0 \\ \alpha k H & -\gamma \end{pmatrix}$$

Eigenvalues: $-\alpha k H$ and $-\gamma$

While $H > 0$, E_1 is
hyperbolically stable

$$J_{E_2} = \begin{pmatrix} \alpha k H & -\gamma k H \\ -\alpha k H & \gamma k H - \gamma \end{pmatrix}$$

$$\text{Det}(J_{E_2}) = -\alpha \gamma k H < 0$$

While $H > 0$, E_2 is a saddle
point

On applique le théorème de Fenichel : remplacer les variables rapides par leur valeur d'équilibre.

$$\frac{dH}{dt} = -DH$$

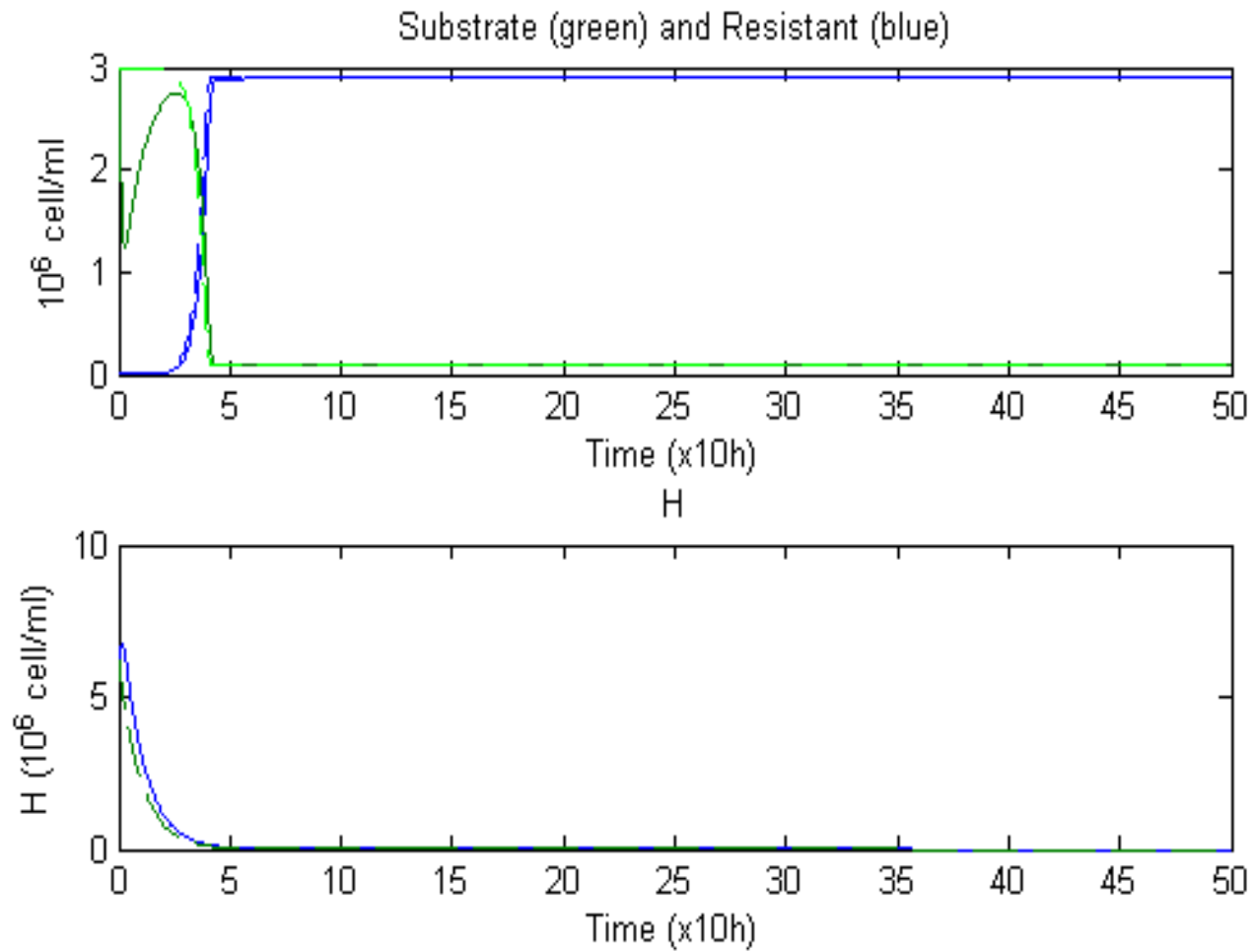
$$\frac{dC}{dt} = D(C_0 - C) - \mu_2 \frac{C}{K + C} R$$

$$\frac{dR}{dt} = \left(\mu_2 \frac{C}{K + C} - D \right) R$$

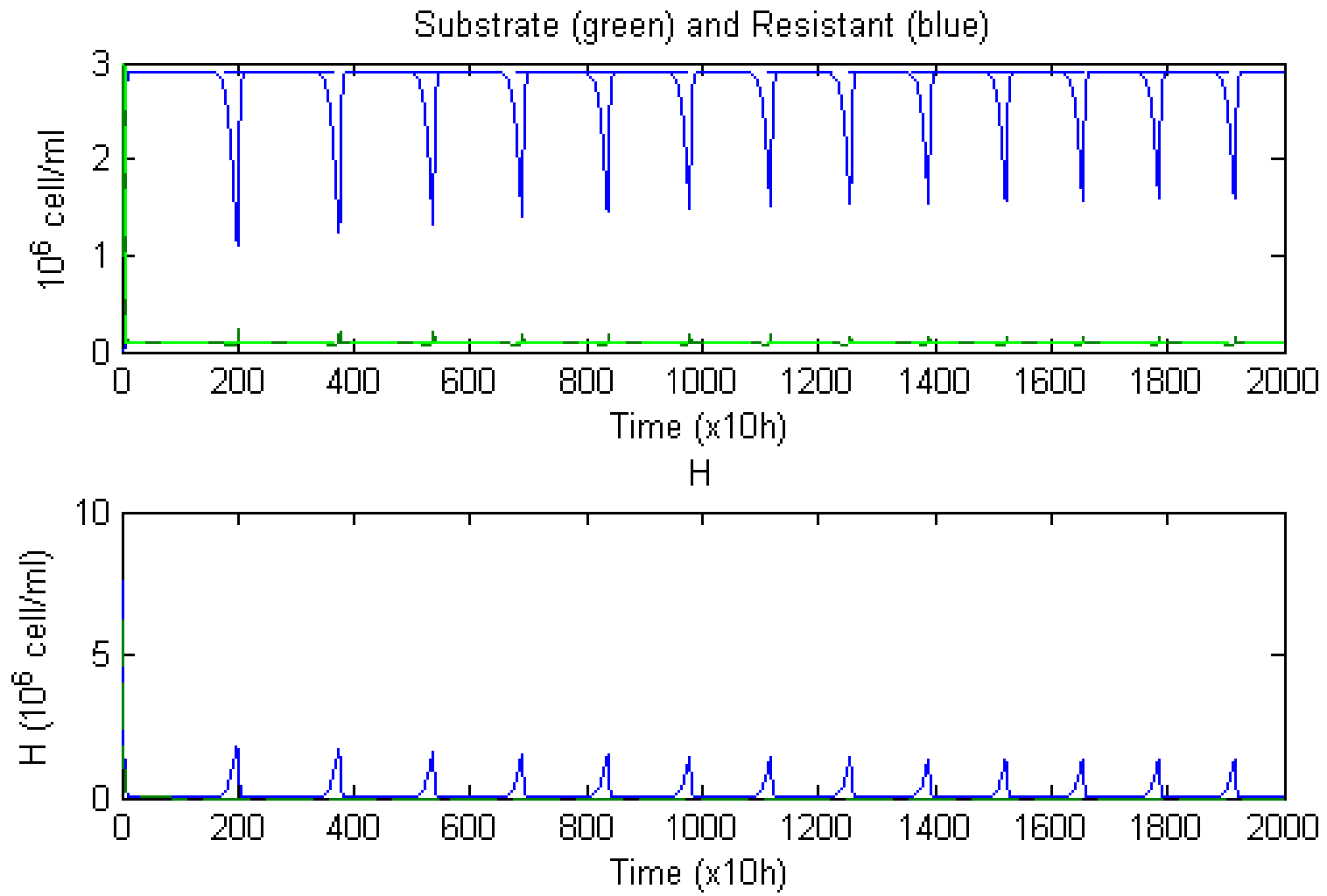
$$t = \varepsilon \tau$$

$$\varepsilon \approx 0$$

Simplification d'un modèle de chemostat à 2 échelles de temps



Simplification d'un modèle de chemostat à 2 échelles de temps



$$J_{E_1} = \begin{pmatrix} -\alpha k H & 0 \\ \alpha k H & -\gamma \end{pmatrix}$$

Eigenvalues: $-\alpha k H$ and $-\gamma$

$$H \gg O(\varepsilon)$$

Normal hyperbolicity condition

Modèles de communautés structurés en taille

Plankton Size Spectra in Relation to Ecosystem Productivity, Size, and Perturbation

W. Gary Sprules

Department of Zoology, University of Toronto, Erindale College, Mississauga, Ont. L5L 1C6

and M. Munawar

Department of Fisheries and Oceans, Great Lakes Fisheries Research Branch, Canada Centre for Inland Waters, Burlington, Ont. L7R 4A6

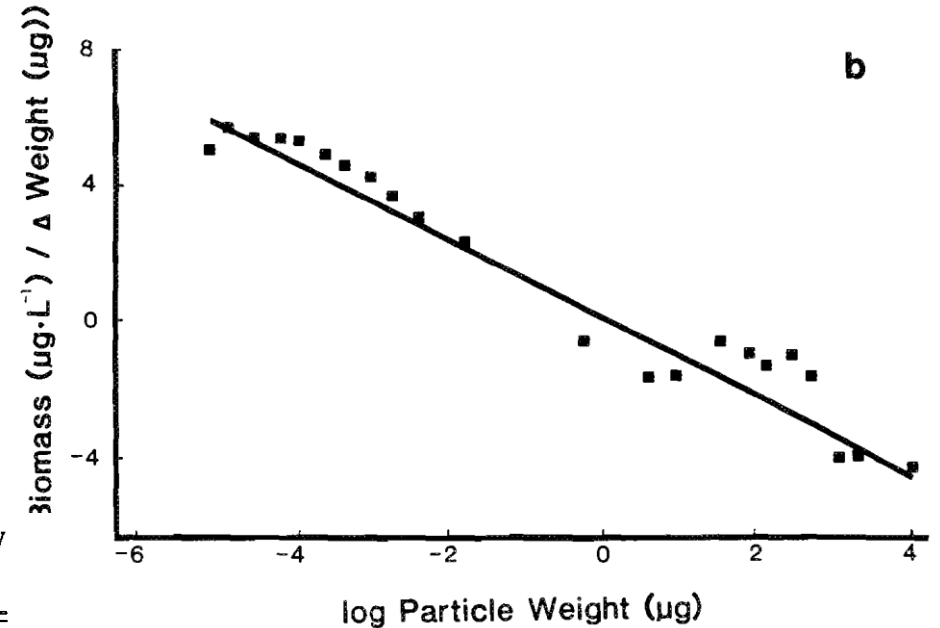
Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 43, 1986

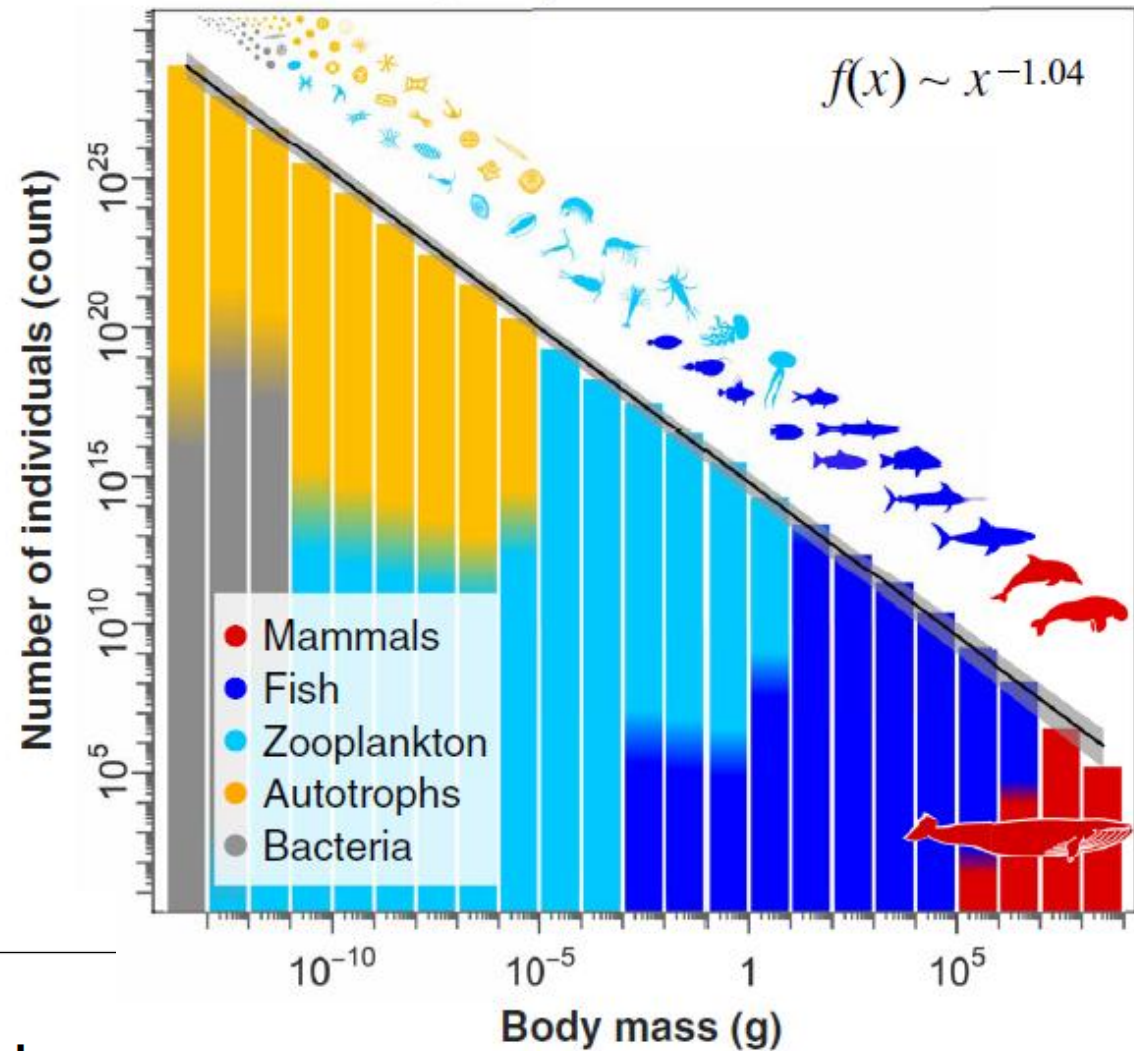
TABLE 2. Normalized spectrum slopes, intercepts, and coefficients of determination (r^2) for study sites (n = number of stations or sites).

	n	Slope		Intercept		r^2
		Median	Range	Median	Range	
North Pacific Central Gyre ^a	1	-1.16	—	0.10	—	0.97
Lake Superior	11	-1.10	-1.00 to -1.15	0.61	0.41-0.73	0.94-0.98
Lake Huron ^b	8	-1.02	-0.90 to -1.18	0.90	0.64-1.65	0.59-0.94
Lake Ontario	4	-0.97	-0.90 to -1.04	1.82	1.35-2.16	0.82-0.90
Lake Erie	4	-0.99	-0.77 to -1.24	1.99	1.79-2.41	0.62-0.90
Lake St. Clair	14	-0.90	-0.76 to -1.05	1.46	1.11-1.83	0.68-0.89
Inland lakes	25	-0.98	-0.92 to -1.05	1.36	0.92-1.93	0.93-0.98

^a Only one conglomerate sample (see Table 1).

^b Including Saginaw Bay.





SCIENCE ADVANCES | RESEARCH ARTICLE

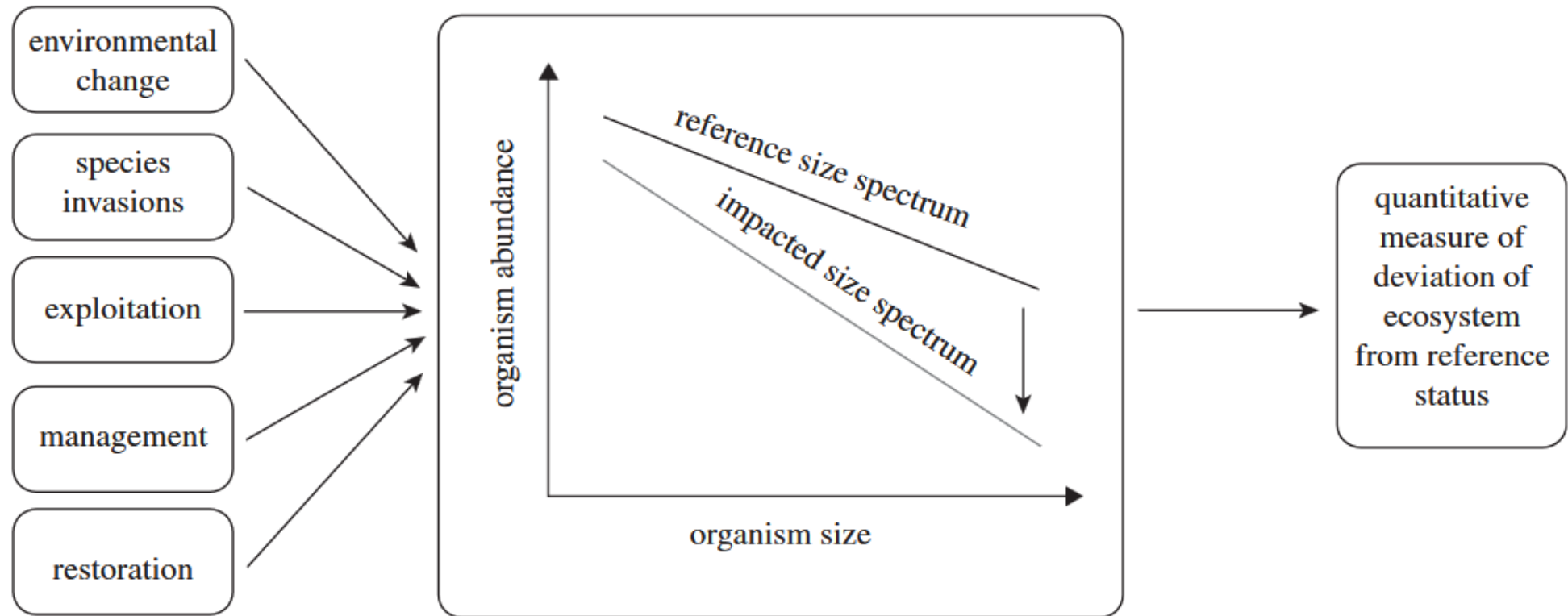
ENVIRONMENTAL STUDIES

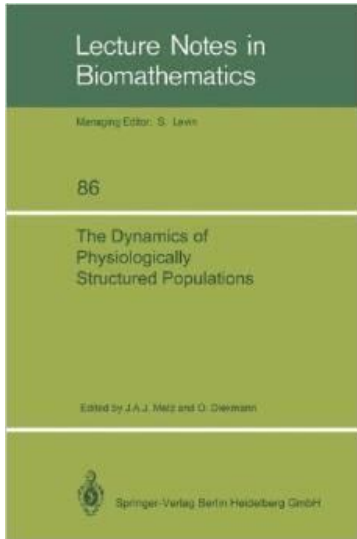
The global ocean size spectrum from bacteria to whales

Ian A. Hatton^{1,2*†}, Ryan F. Heneghan^{2,3†}, Yinon M. Bar-On⁴, Eric D. Galbraith^{2,5}

SCIENCE ADVANCES • 10 Nov 2021 • Vol 7, Issue 46 • DOI: 10.1126/sciadv.abh3732

Structure en taille des communautés marines





Metz and Diekmann, 1986

i-state : variables d'état associées au niveau individuel, au travers d'un ou plusieurs traits de vie.

p-state : variables d'état associées au niveau populationnel.

c-state : variables d'état associées au niveau de la communauté

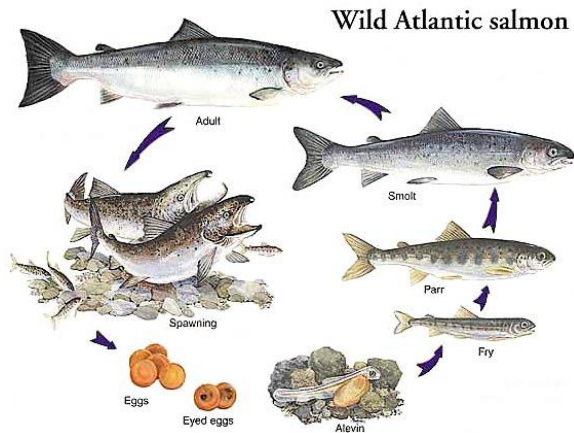
Rev Fish Biol Fisheries (2015) 25:425–447
DOI 10.1007/s11160-015-9393-y



REVIEWS

Physiology in the service of fisheries science: Why thinking mechanistically matters

Andrij Z. Horodysky · Steven J. Cooke · Richard W. Brill

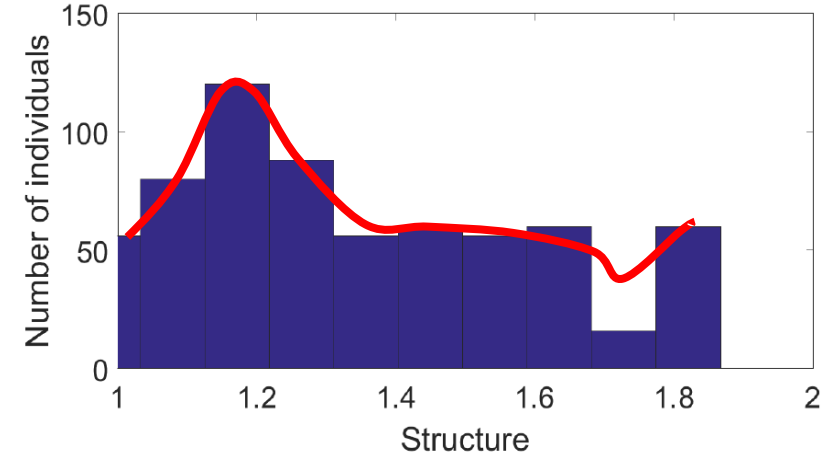


Variabilité en **taille** très importante durant le cycle de vie (facteur $\rightarrow 10^9$)

La niche trophique change au cours du cycle

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

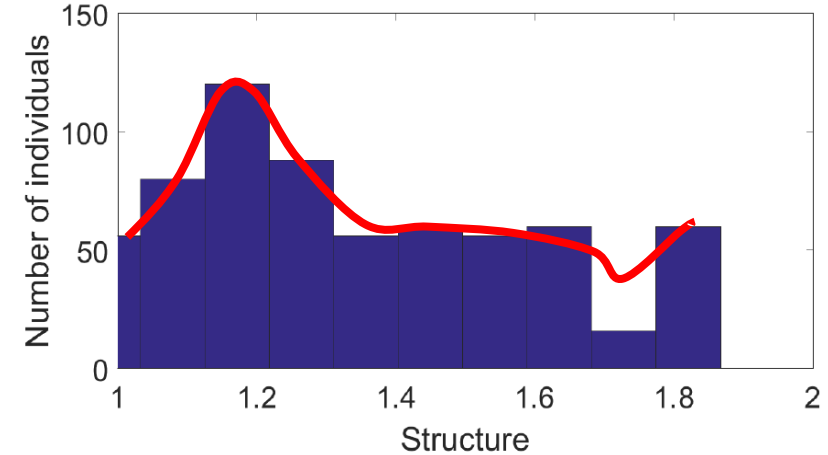
$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :
 $n(t, e, V)$

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :
 $n(t, e, V)$

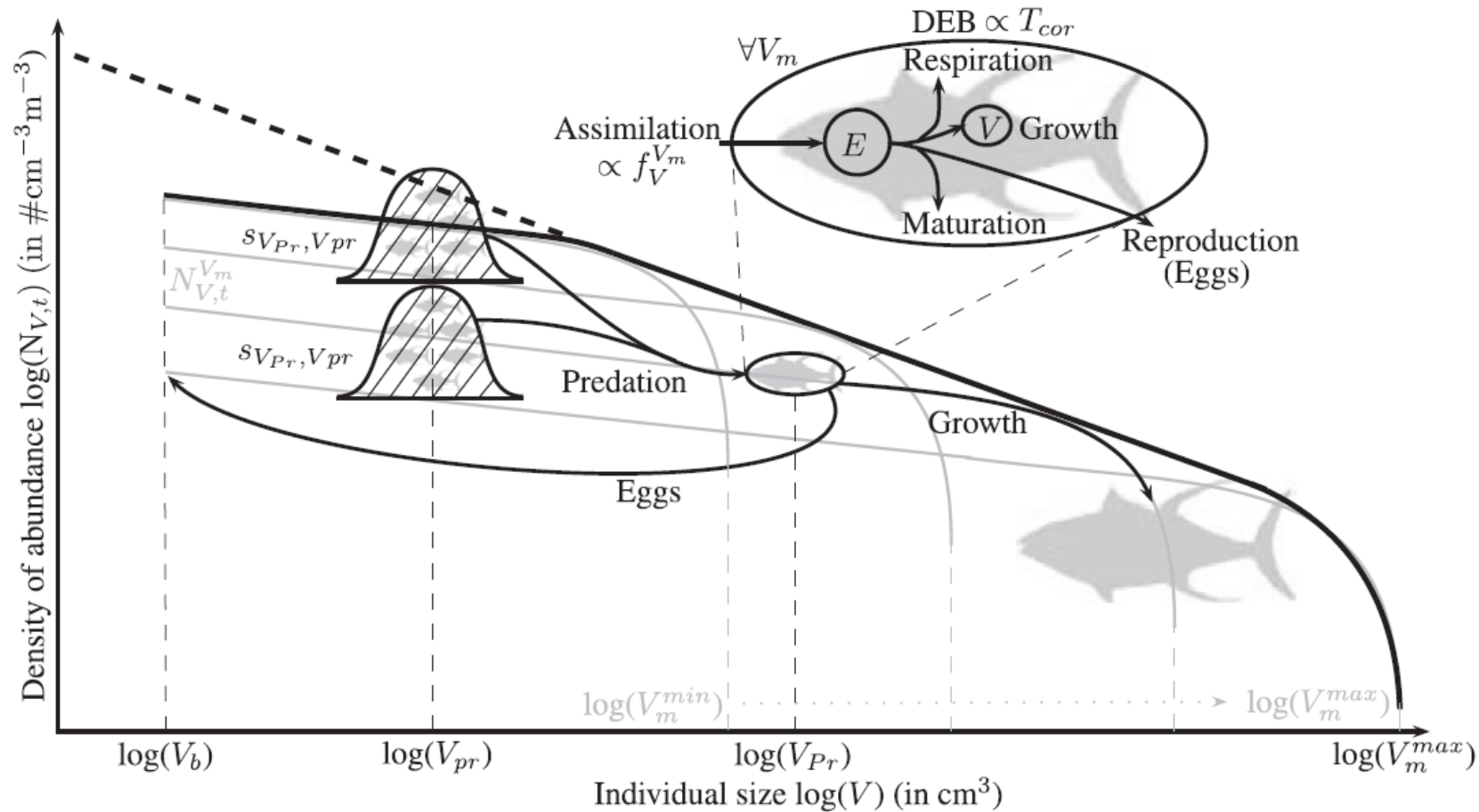
Nombre d'individus à l'instant t :

$$N(t) = \int_{V_b}^{V_m} \int_0^1 n(t, V, e) de dV$$

Volume structural de la population à l'instant t :

$$V_T(t) = \int_{V_b}^{V_m} V \int_0^1 n(t, V, e) de dV$$

De l'individu à la population



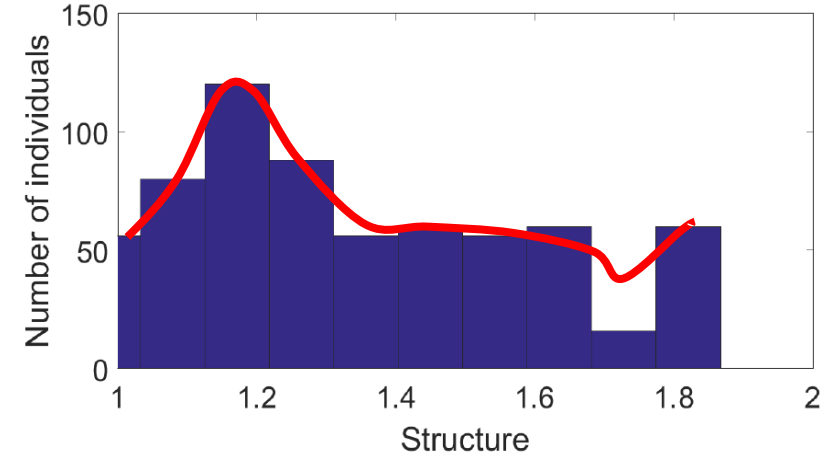
Progress in Oceanography 146 (2016) 22–37

Effects of lower trophic level biomass and water temperature on fish communities: A modelling study

Jérôme Guet^{a,b,*}, Olivier Aumont^c, Jean-Christophe Poggiale^d, Olivier Maury^{a,b}

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :

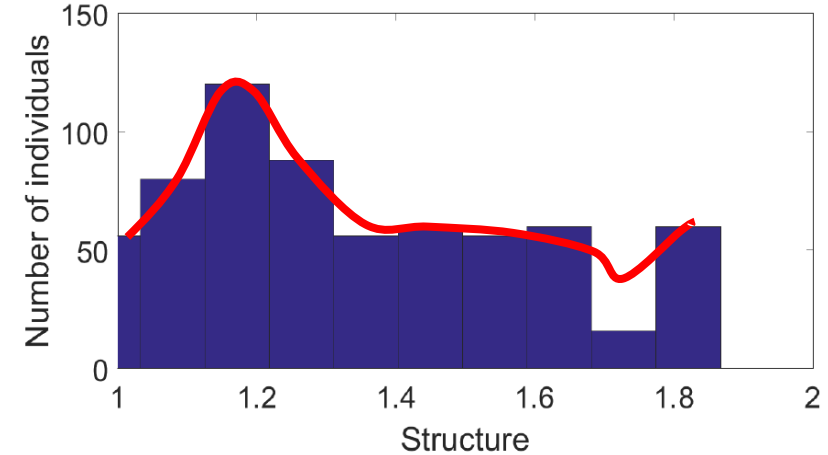
$$n(t, e, V)$$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

$$\frac{de}{dt} = v \frac{f - e}{V^{1/3}} = \gamma_e$$

$$\frac{dV}{dt} = v \frac{eV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{e + g} = \gamma_V$$



Densité des individus ayant une densité de réserve e et un volume structural V à l'instant t :

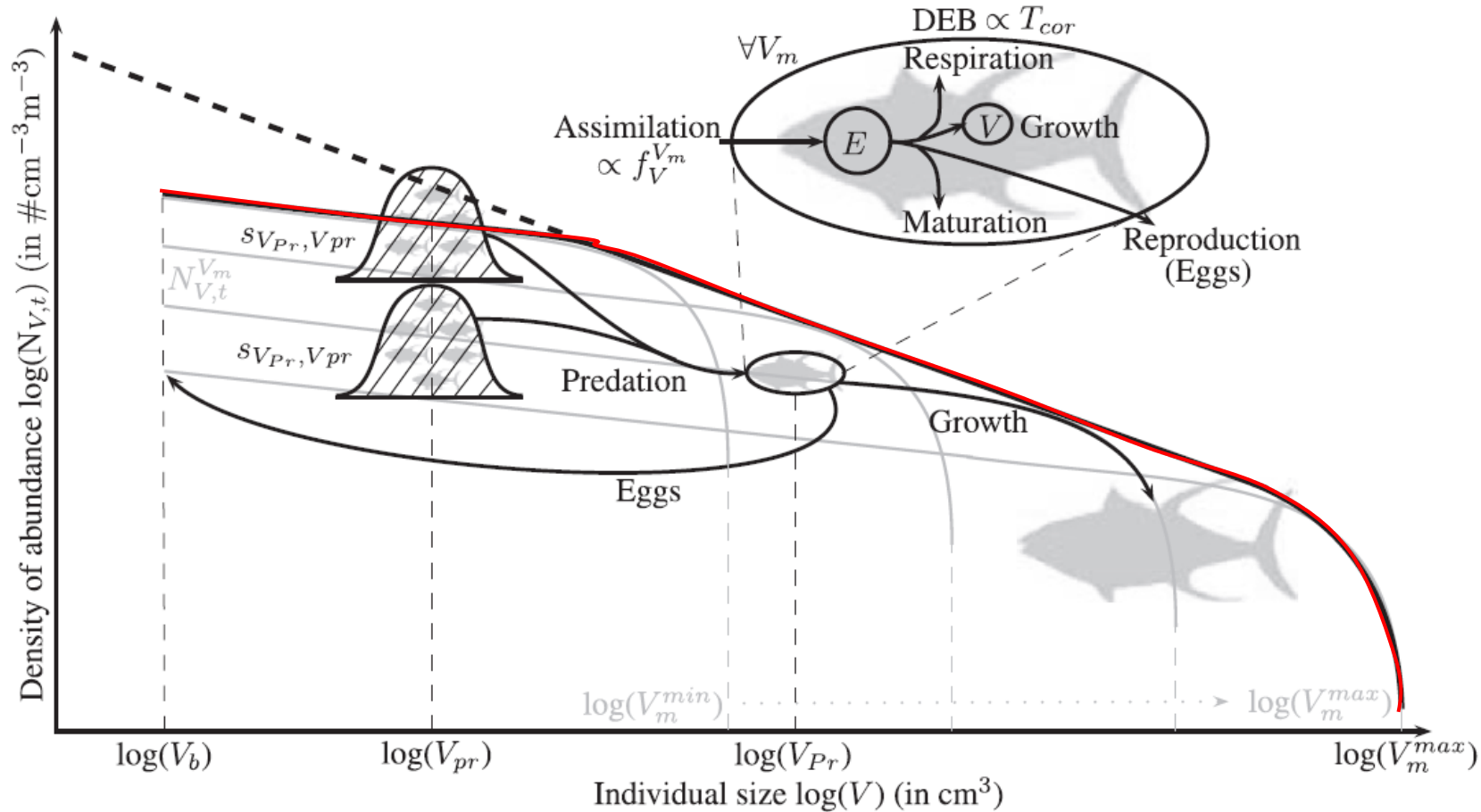
$$n(t, e, V)$$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité} \\ \gamma_V = v \frac{fV^{2/3} - VV_m^{-1/3}}{f + g} \end{array} \right. \quad (\text{si la dynamique de la réserve est « rapide »})$$

De l'individu à la population



From individuals to populations to communities: A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity

Olivier Maury^{a,b,*}, Jean-Christophe Poggiale^{c,1}

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

On pose que l'espèce 2 est l'espèce de référence.

Définition : le facteur d'échelle est $z = \frac{L_{m_1}}{L_{m_{ref}}}$

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

On pose que l'espèce 2 est l'espèce de référence.

Définition : le facteur d'échelle est $z = \frac{L_{m_1}}{L_{m_{ref}}}$

Comme $\{p_{Am}\} = \frac{[p_M]}{\kappa} L_m$, on a $\{p_{Am}\}_1 = z\{p_{Am}\}_{ref}$

Relations d'allométries de la théorie DEB

On considère deux organismes de deux espèces différentes ayant une taille maximale en conditions de ressources optimale ($f = 1$), on note L_{m_i} la taille de l'organisme de l'espèce i ($i = 1,2$).

On pose que l'espèce 2 est l'espèce de référence.

Définition : le facteur d'échelle est $z = \frac{L_{m_1}}{L_{m_{ref}}}$

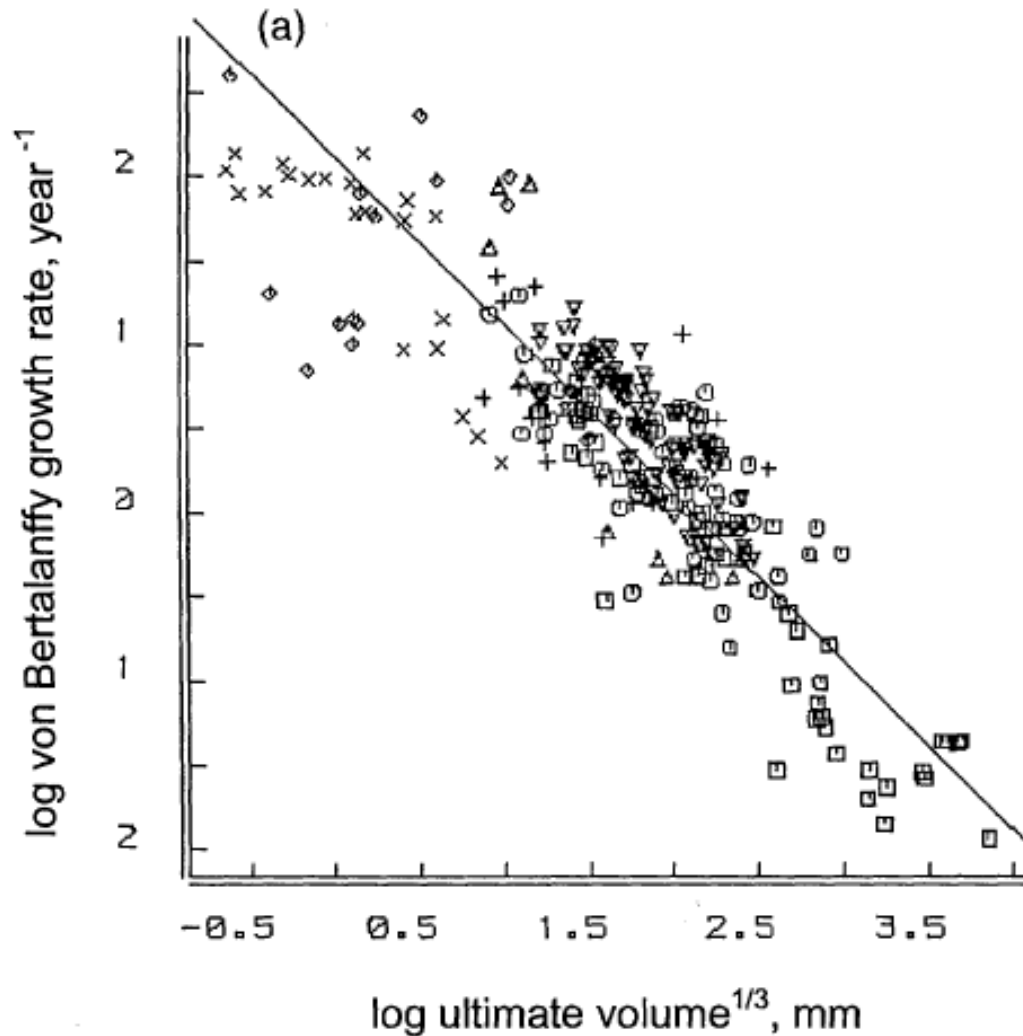
Comme $\{p_{Am}\} = \frac{[p_M]}{\kappa} L_m$, on a $\{p_{Am}\}_1 = z\{p_{Am}\}_{ref}$

$[p_M]$ et κ sont des grandeurs «intensives» (indépendantes de la taille).

v et $[E_G]$ sont des grandeurs «intensives» (indépendantes de la taille).

De la population à la communauté

La théorie DEB fait émerger des relations entre les différents paramètres et notamment des **relations d'allométrie**.



Données corrigées pour une température de 25°C.

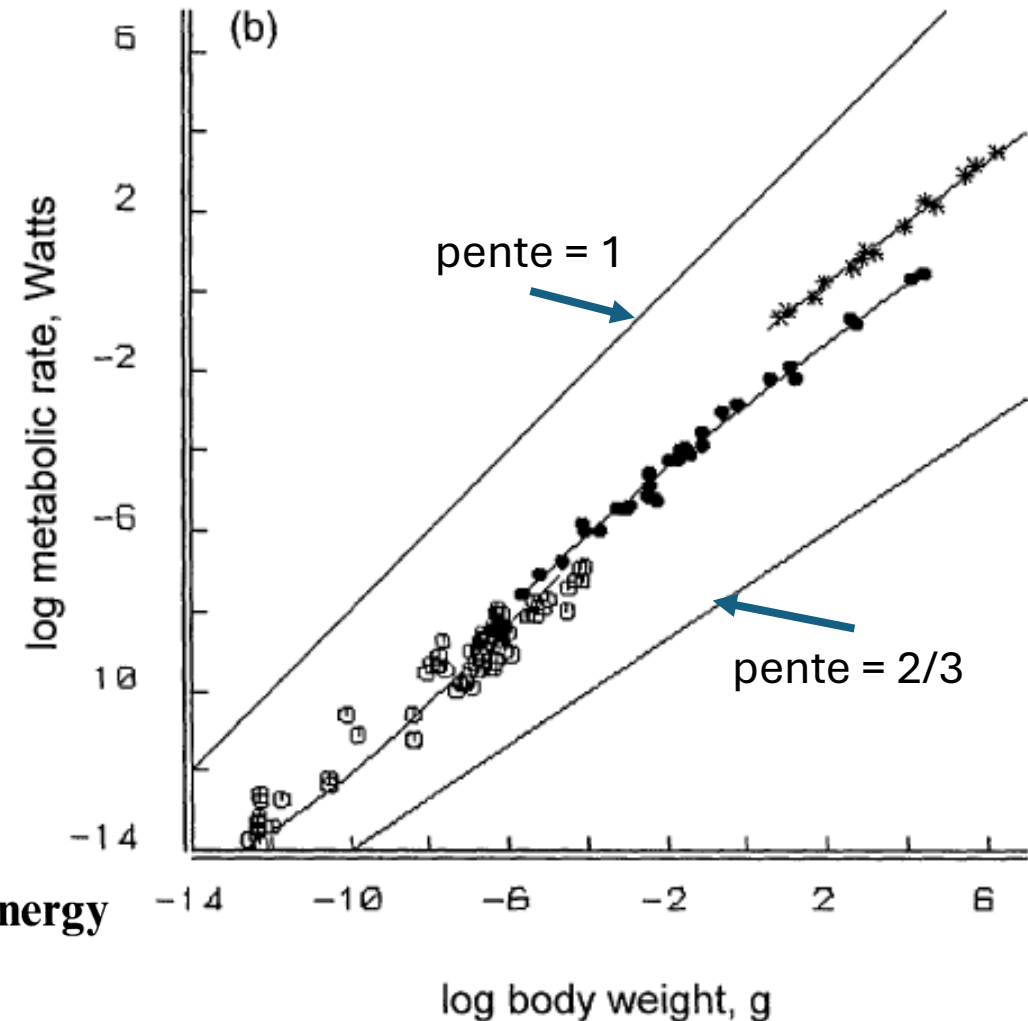
- ▽ Oiseaux
- Mammifères
- △ Reptiles et amphibiens
- Poissons
- x Crustacées
- + Mollusques
- ◇ Autres

D'après Kooijman, 2010

La théorie DEB fait émerger des relations entre les différents paramètres et notamment des **relations d'allométrie**.

Exemple de taux métaboliques en fonction de la biomasse : les courbes sont issues de la théorie DEB et ne sont pas des ajustements allométriques.

- unicellulaires (à 20°C)
- ectothermes (à 20°C)
- + endothermes (à 39°C)



Individu

(e, V)

Modèle DEB

Population

$n(t, V, e)$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

Communauté

V_m caractérise l'espèce

$n_{V_m}(t, V, e)$

$$\frac{\partial n_{V_m}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial e} (\gamma_e n_{V_m}) + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n_{V_m}) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

From individuals to populations to communities: A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity

Olivier Maury^{a,b,*}, Jean-Christophe Poggiale^{c,1}

Dynamique rapide de la réserve

Individu

(e, V)

Modèle DEB

Population

$n(t, V)$

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n) = \text{mortalité}$$

Reproduction (= condition de bord)

Communauté

V_m caractérise l'espèce

$n_{V_m}(t, V)$

$$\frac{\partial n_{V_m}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} (\gamma_V n_{V_m}) = \text{mortalité}$$

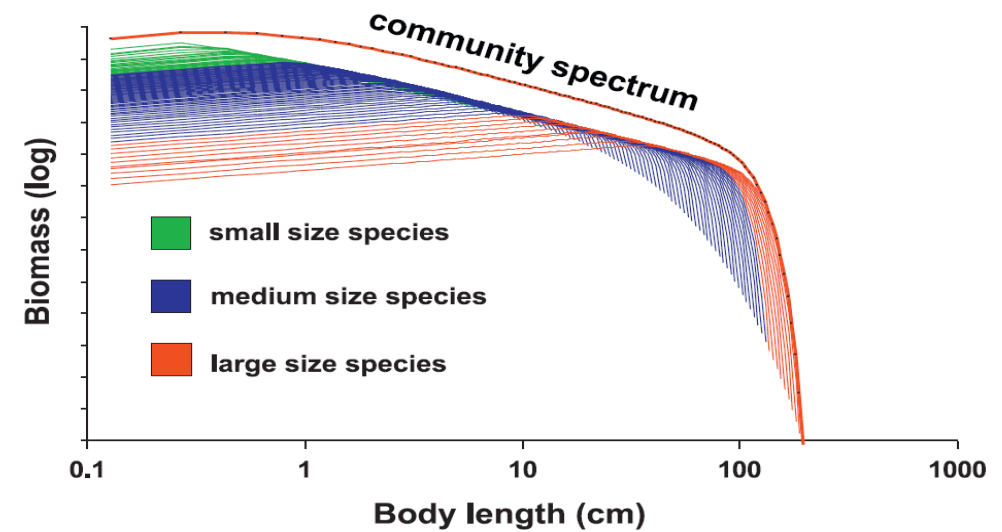
Reproduction (= condition de bord)

From individuals to populations to communities: A dynamic energy budget model of marine ecosystem size-spectrum including life history diversity

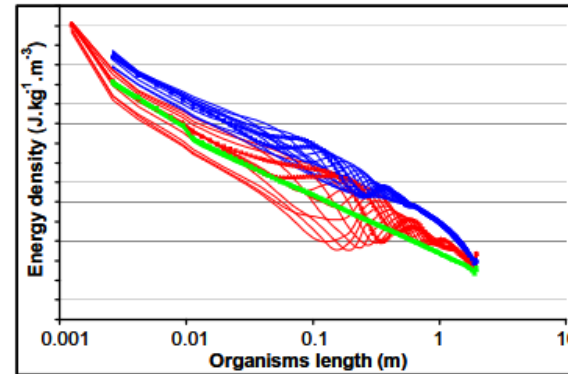
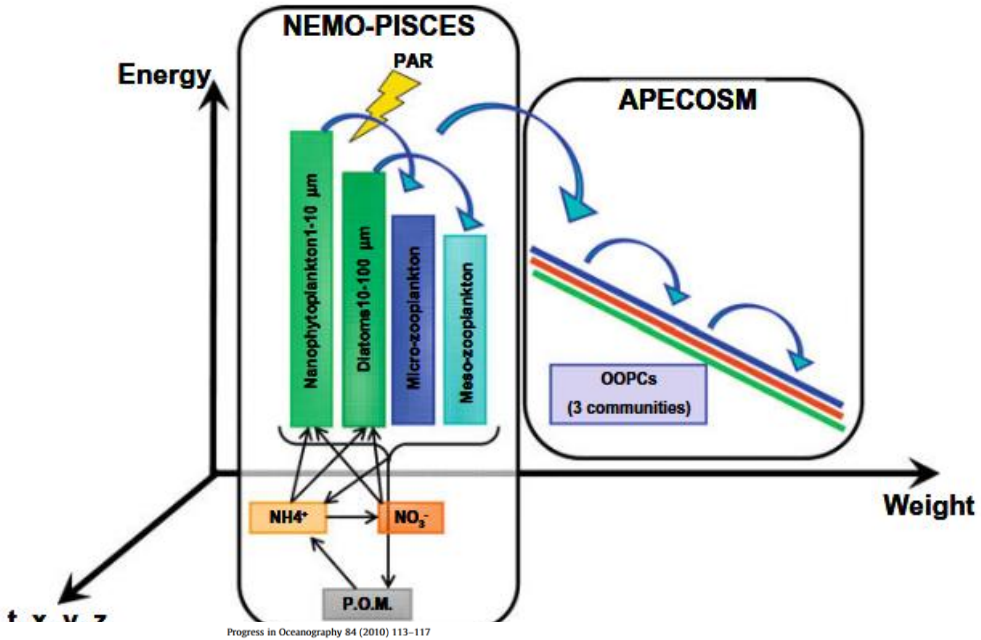
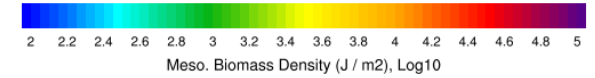
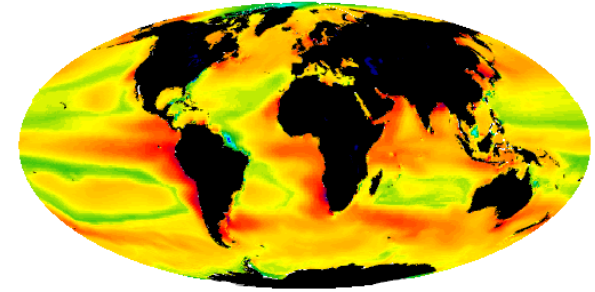
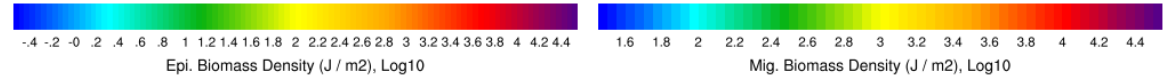
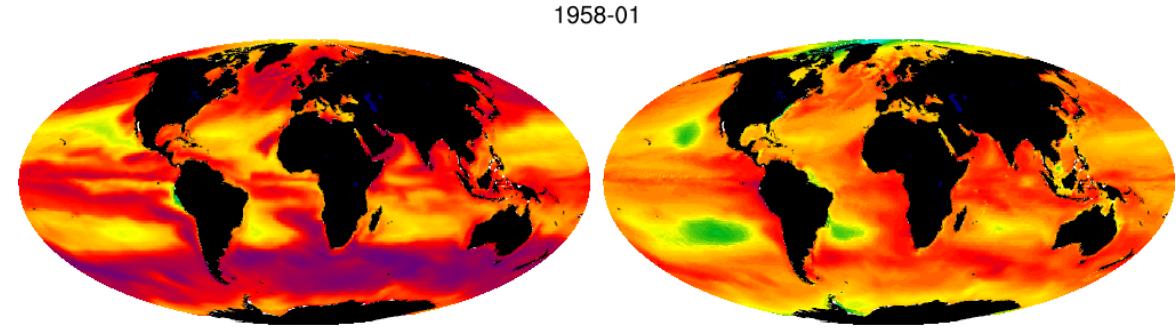
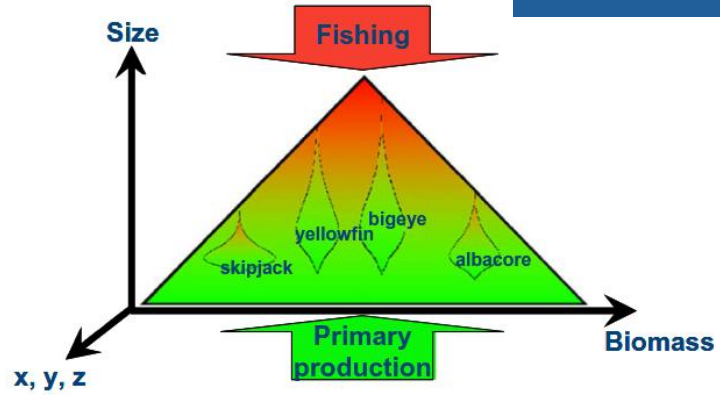
Olivier Maury^{a,b,*}, Jean-Christophe Poggiale^{c,1}

On s'appuie sur les renormalisations interspécifiques pour définir une « espèce fonctionnelle » par la taille maximale qu'une espèce peut atteindre L_m .

Variable décrivant la communauté : $n(t, l, L_m)$ = « nombre » d'individus de taille l dans l'espèce caractérisée par L_m à l'instant t .



De la communauté à l'écosystème



Progress in Oceanography 84 (2010) 113–117

Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean



An overview of APECOSM, a spatialized mass balanced “Apex Predators ECOSystem Model” to study physiologically structured tuna population dynamics in their ecosystem

Olivier Maury*

Chaire MMB - Aussois, 15 – 19 juin 2026

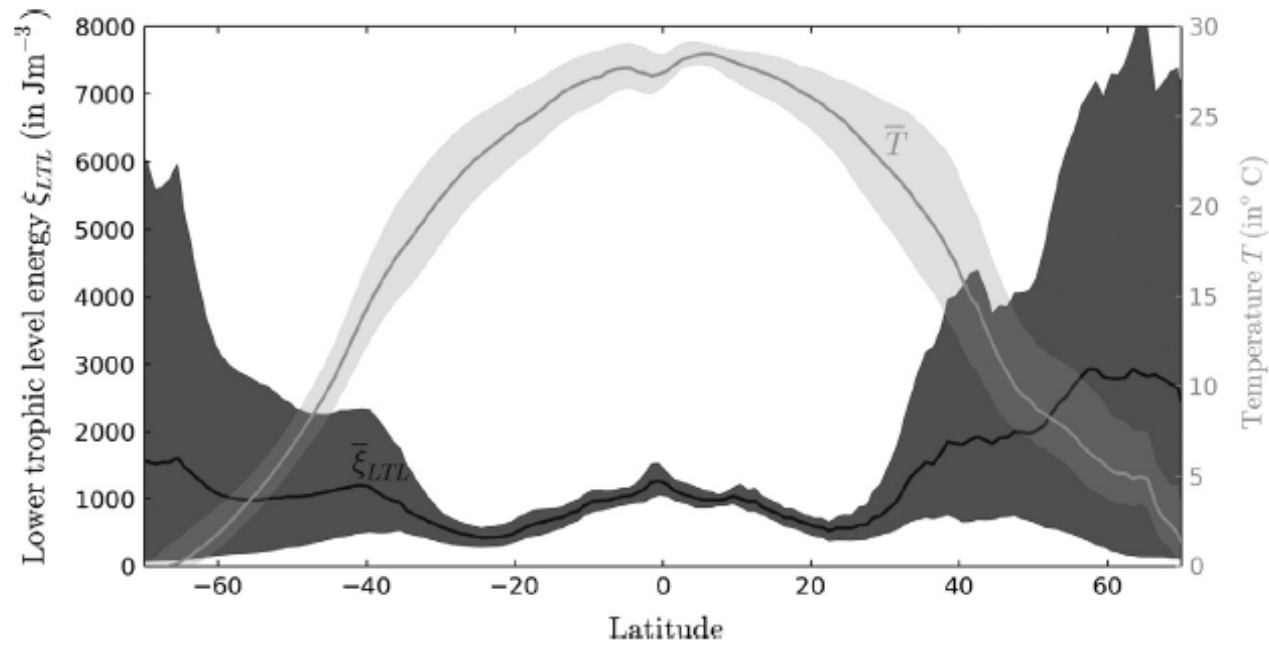


Fig. 3. Latitudinal distribution of the environmental conditions determined from NEMO-PISCES outputs (Aumont et al., 2015) and used to force the model: annual mean $\bar{\xi}_{LTL}$ (in Jm^{-3}) and monthly variability of lower trophic level energy ξ_{LTL} (black); annual mean \bar{T} (in $^{\circ}C$) and monthly variability of sea surface temperature T (grey).

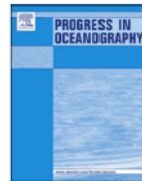
Progress in Oceanography 146 (2016) 22–37



Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean



Effects of lower trophic level biomass and water temperature on fish communities: A modelling study

Jérôme Guiet^{a,b,*}, Olivier Aumont^c, Jean-Christophe Poggiale^d, Olivier Maury^{a,b}



Quelques indicateurs de structure de la communauté et de fonctionnement de l'écosystème.

ξ_t^{tot} = quantité totale d'énergie ($J \cdot m^{-3}$)

S_C = pente du spectre de la communauté

L_{cut} = taille maximale pour l'ensemble de toutes les espèces de la communauté

TL_{max} = niveau trophique des organismes les plus grands.

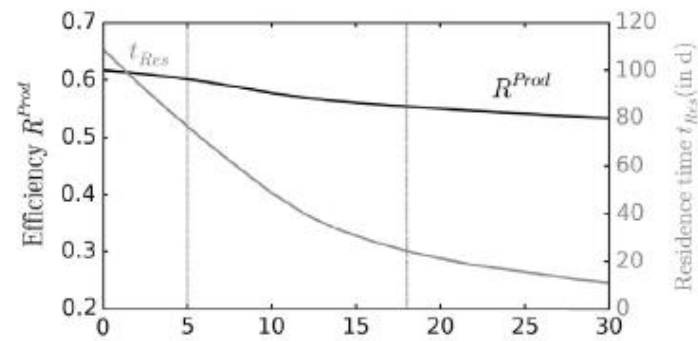
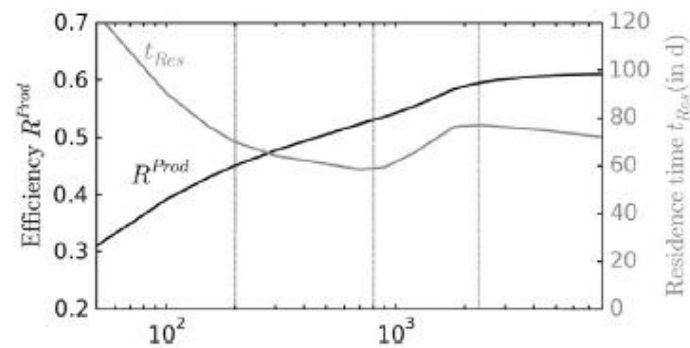
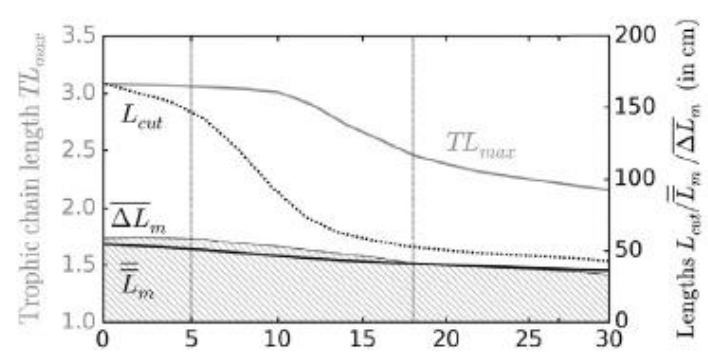
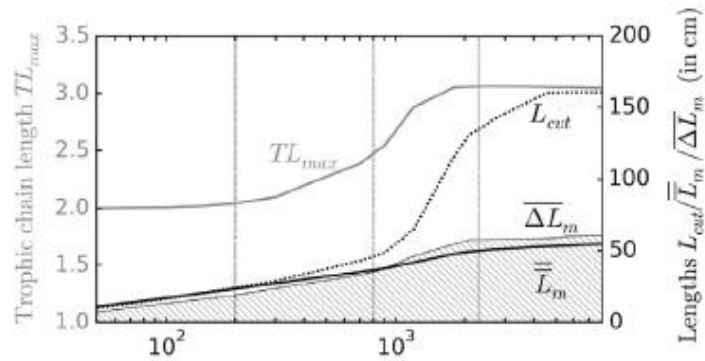
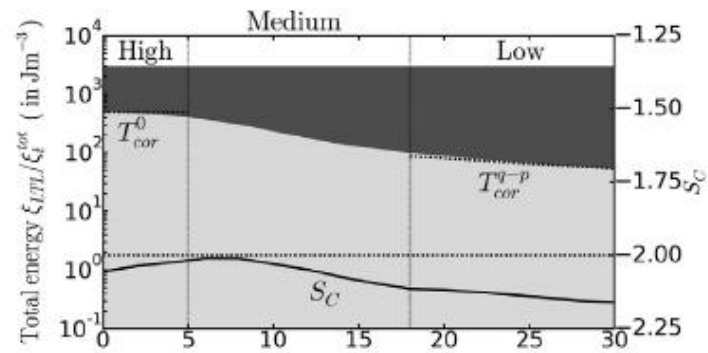
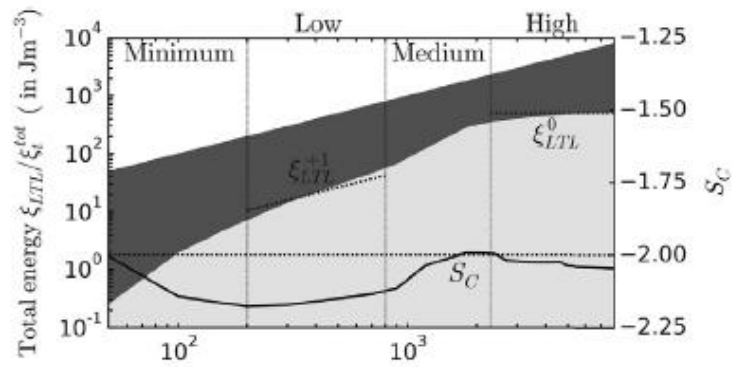
$\overline{L_m}$ = moyenne géométrique des longueurs (cm), indique le type d'espèces dominantes (grandes ou petites).

$\overline{\Delta L_m}$ = différence de taille entre la taille maximale de l'espèce la plus petite et l'espèce la plus grande (cm)

R^{Prod} = efficacité de la communauté à transformer la ressource consommée en biomasse de poisson

t^{res} = quantité de biomasse consommée par heure à l'état stationnaire (quand il existe). C'est un indicateur de la vitesse de circulation de la biomasse dans la communauté.

De la communauté à l'écosystème



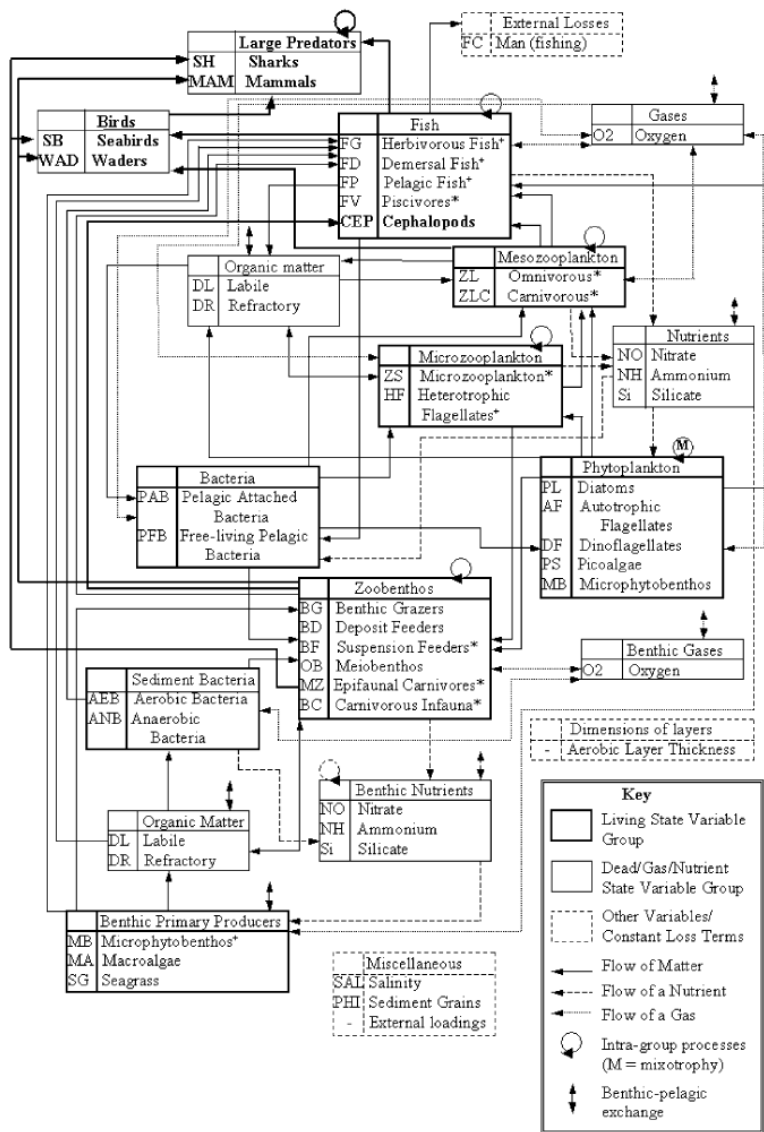
$\xi_{LTL} \in [50 \text{ Jm}^{-3}, 8000 \text{ Jm}^{-3}]$

temperature $T \in [0^\circ\text{C}, 30^\circ\text{C}]$

- Passage à la population :
 - direct pour *V1-morphe*,
 - modèles de *populations structurées* pour les *isomorphes*.
- Passage à la *communauté* permis par les *relations de renormalisation interspécifiques* de la théorie.
- Représentation de communautés *diverses* dans des environnements variables et dynamiques.

*La réponse fonctionnelle dans les interactions
trophiques*

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

Ecological Modelling 169 (2003) 157–178

ECOLOGICAL
MODELLING

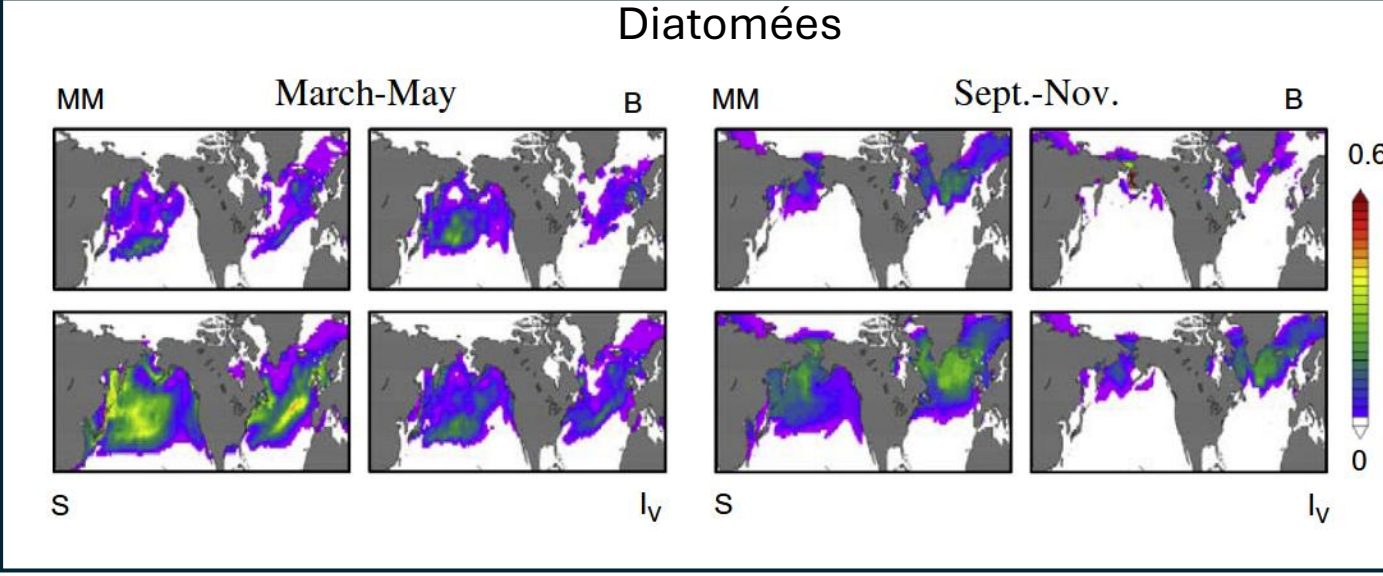
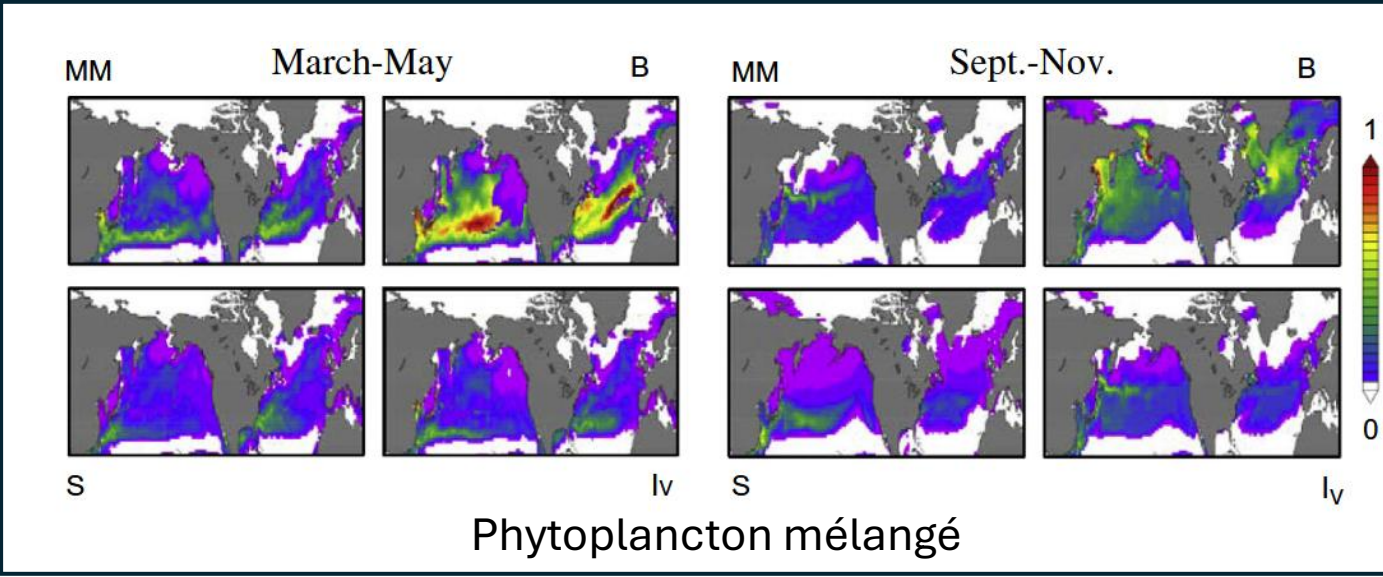
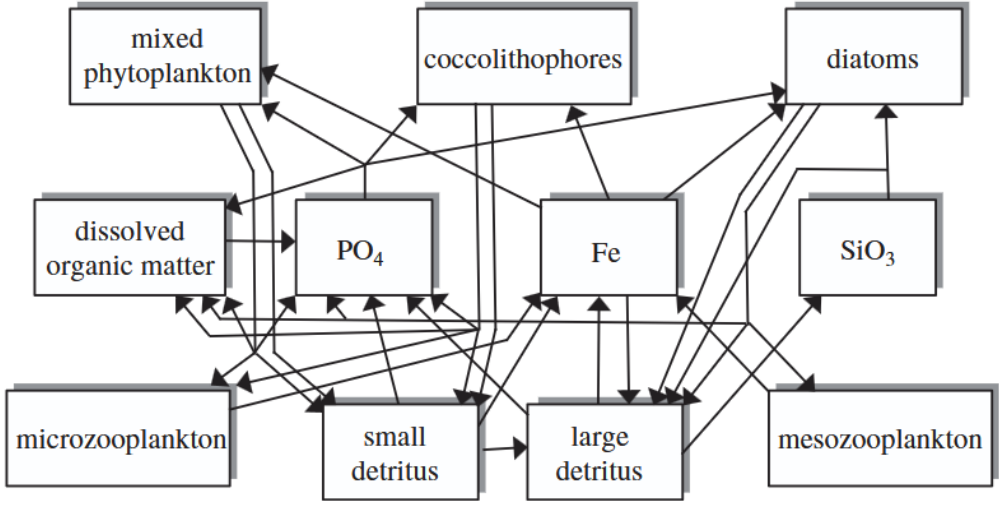
www.elsevier.com/locate/ecolmodel

Mortality and predation in ecosystem models: is it important how these are expressed?

Elizabeth A. Fulton^{a,*}, Anthony D.M. Smith^a, Craig R. Johnson^b

La mortalité par broutage du phytoplancton joue un rôle important sur les sorties des modèles, même complexes.

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

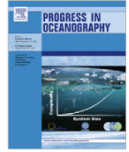


Progress in Oceanography 87 (2010) 201–213

Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean



Influence of grazing formulations on the emergent properties of a complex ecosystem model in a global ocean general circulation model

Thomas R. Anderson^{a,*}, Wendy C. Gentleman^b, Bablu Sinha^a

THE NATURAL CONTROL OF ANIMAL POPULATIONS

BY M. E. SOLOMON

Department of Scientific and Industrial Research, Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks.

CONTENTS

	PAGE		PAGE
A. INTRODUCTION	1	(4) Density dependence and capacity: Conclusions	16
B. THEORIES OF CONTROL	3	C4. Phases of control	17
B1. Early 'biotic' theories	3	(a) Limitation	17
B2. The competition theory	3	(b) Suppression	19
B3. 'Physical' theories	4	(c) Conservation	20
B4. Theories of periodic fluctuation	5	(d) Release	21
B5. Comprehensive theories	7	(e) Fluctuations inherent in control	21
C. ESSENTIALS OF NATURAL CONTROL	8	C5. The level of abundance	22
C1. Variation, constancy and control	8	D. SOME SPECIAL QUESTIONS	23
C2. The fundamental relationships in population dynamics	9	D1. The relative importance of different factors in control	24
C3. Density relationships	10	D2. Balance of populations	26
(a) Threshold phenomena	10	D3. The mode of variation in abundance	27
(b) Density-independent and density-dependent factors	11	D4. Do controlling processes cause periodic fluctuations?	28
(c) The form of density relationships	13	D5. Reduced variability in complex ecosystems	29
(d) The causes of density dependence	14	E. SUMMARY	31
(1) Limited capacity of the environment	14	F. ACKNOWLEDGEMENTS	32
(2) The significance of competition	15	G. REFERENCES	32
(3) The density-dependent influence of natural enemies	15		

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Introduit pour la première fois par M.E. Solomon en 1949 dans une synthèse sur le contrôle des populations animales, ce concept décrit la **quantité de ressources consommées par unité de prédateurs/consommateurs et par unité de temps = réponse de la fonction trophique aux variations environnementales**

• dépend de l'environnement biotique et abiotique du prédateur, de sa **physiologie**, de son comportement de déplacement et de celui de ses proies.

• Processus intégrant des **propriétés individuelles** avec des conséquences aux **échelles des populations, des communautés et des écosystèmes.**

• **Difficile à mesurer** (au labo et *in situ*), conséquences dynamiques de la représentation importantes.

THE NATURAL CONTROL OF ANIMAL POPULATIONS

By M. E. SOLOMON

Department of Scientific and Industrial Research, Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks.

CONTENTS

	PAGE		PAGE
A. INTRODUCTION	1	(4) Density dependence and capacity: Conclusions	16
B. THEORIES OF CONTROL	3	C4. Phases of control	17
B1. Early 'biotic' theories	3	(a) Limitation	17
B2. The competition theory	3	(b) Suppression	19
B3. 'Physical' theories	4	(c) Conservation	20
B4. Theories of periodic fluctuation	5	(d) Release	21
B5. Comprehensive theories	7	(e) Fluctuations inherent in control	21
C. ESSENTIALS OF NATURAL CONTROL	8	C5. The level of abundance	22
C1. Variation, constancy and control	8	D. SOME SPECIAL QUESTIONS	23
C2. The fundamental relationships in population dynamics	9	D1. The relative importance of different factors in control	24
C3. Density relationships	10	D2. Balance of populations	26
(a) Threshold phenomena	10	D3. The mode of variation in abundance	27
(b) Density-independent and density-dependent factors	11	D4. Do controlling processes cause periodic fluctuations?	28
(c) The form of density relationships	13	D5. Reduced variability in complex ecosystems	29
(d) The causes of density dependence	14	E. SUMMARY	31
(1) Limited capacity of the environment	14	F. ACKNOWLEDGEMENTS	32
(2) The significance of competition	15	G. REFERENCES	32
(3) The density-dependent influence of natural enemies	15		

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Introduit pour la première fois par M.E. Solomon en 1949 dans une synthèse sur le contrôle des populations animales, ce concept décrit la **quantité de ressources consommées par unité de prédateurs/consommateurs et par unité de temps = réponse de la fonction trophique aux variations environnementales**

- dépend de **l'environnement** biotique et abiotique du prédateur, de sa **physiologie**, de son **comportement** de déplacement et de celui de ses proies.

- Processus intégrant des **propriétés individuelles** avec des conséquences aux **échelles des populations, des communautés et des écosystèmes.**

- **Difficile à mesurer** (au labo et *in situ*), conséquences dynamiques de la représentation importantes.

THE NATURAL CONTROL OF ANIMAL POPULATIONS

By M. E. SOLOMON

Department of Scientific and Industrial Research, Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks.

CONTENTS

	PAGE		PAGE
A. INTRODUCTION	1	(4) Density dependence and capacity: Conclusions	16
B. THEORIES OF CONTROL	3	C4. Phases of control	17
B1. Early 'biotic' theories	3	(a) Limitation	17
B2. The competition theory	3	(b) Suppression	19
B3. 'Physical' theories	4	(c) Conservation	20
B4. Theories of periodic fluctuation	5	(d) Release	21
B5. Comprehensive theories	7	(e) Fluctuations inherent in control	21
C. ESSENTIALS OF NATURAL CONTROL	8	C5. The level of abundance	22
C1. Variation, constancy and control	8	D. SOME SPECIAL QUESTIONS	23
C2. The fundamental relationships in population dynamics	9	D1. The relative importance of different factors in control	24
C3. Density relationships	10	D2. Balance of populations	26
(a) Threshold phenomena	10	D3. The mode of variation in abundance	27
(b) Density-independent and density-dependent factors	11	D4. Do controlling processes cause periodic fluctuations?	28
(c) The form of density relationships	13	D5. Reduced variability in complex ecosystems	29
(d) The causes of density dependence	14	E. SUMMARY	31
(1) Limited capacity of the environment	14	F. ACKNOWLEDGEMENTS	32
(2) The significance of competition	15	G. REFERENCES	32
(3) The density-dependent influence of natural enemies	15		

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Introduit pour la première fois par M.E. Solomon en 1949 dans une synthèse sur le contrôle des populations animales, ce concept décrit la **quantité de ressources consommées par unité de prédateurs/consommateurs et par unité de temps = réponse de la fonction trophique aux variations environnementales**

- dépend de **l'environnement** biotique et abiotique du prédateur, de sa **physiologie**, de son **comportement** de déplacement et de celui de ses proies.

- Processus intégrant des **propriétés individuelles** avec des conséquences aux **échelles** des **populations**, des **communautés** et des **écosystèmes**.

- **Difficile à mesurer** (au labo et *in situ*), conséquences dynamiques de la représentation importantes.

THE NATURAL CONTROL OF ANIMAL POPULATIONS

By M. E. SOLOMON

Department of Scientific and Industrial Research, Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks.

CONTENTS

	PAGE		PAGE
A. INTRODUCTION	1	(4) Density dependence and capacity: Conclusions	16
B. THEORIES OF CONTROL	3	C4. Phases of control	17
B1. Early 'biotic' theories	3	(a) Limitation	17
B2. The competition theory	3	(b) Suppression	19
B3. 'Physical' theories	4	(c) Conservation	20
B4. Theories of periodic fluctuation	5	(d) Release	21
B5. Comprehensive theories	7	(e) Fluctuations inherent in control	21
C. ESSENTIALS OF NATURAL CONTROL	8	C5. The level of abundance	22
C1. Variation, constancy and control	8	D. SOME SPECIAL QUESTIONS	23
C2. The fundamental relationships in population dynamics	9	D1. The relative importance of different factors in control	24
C3. Density relationships	10	D2. Balance of populations	26
(a) Threshold phenomena	10	D3. The mode of variation in abundance	27
(b) Density-independent and density-dependent factors	11	D4. Do controlling processes cause periodic fluctuations?	28
(c) The form of density relationships	13	D5. Reduced variability in complex ecosystems	29
(d) The causes of density dependence	14	E. SUMMARY	31
(1) Limited capacity of the environment	14	F. ACKNOWLEDGEMENTS	32
(2) The significance of competition	15	G. REFERENCES	32
(3) The density-dependent influence of natural enemies	15		

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Introduit pour la première fois par M.E. Solomon en 1949 dans une synthèse sur le contrôle des populations animales, ce concept décrit la **quantité de ressources consommées par unité de prédateurs/consommateurs et par unité de temps = réponse de la fonction trophique aux variations environnementales**

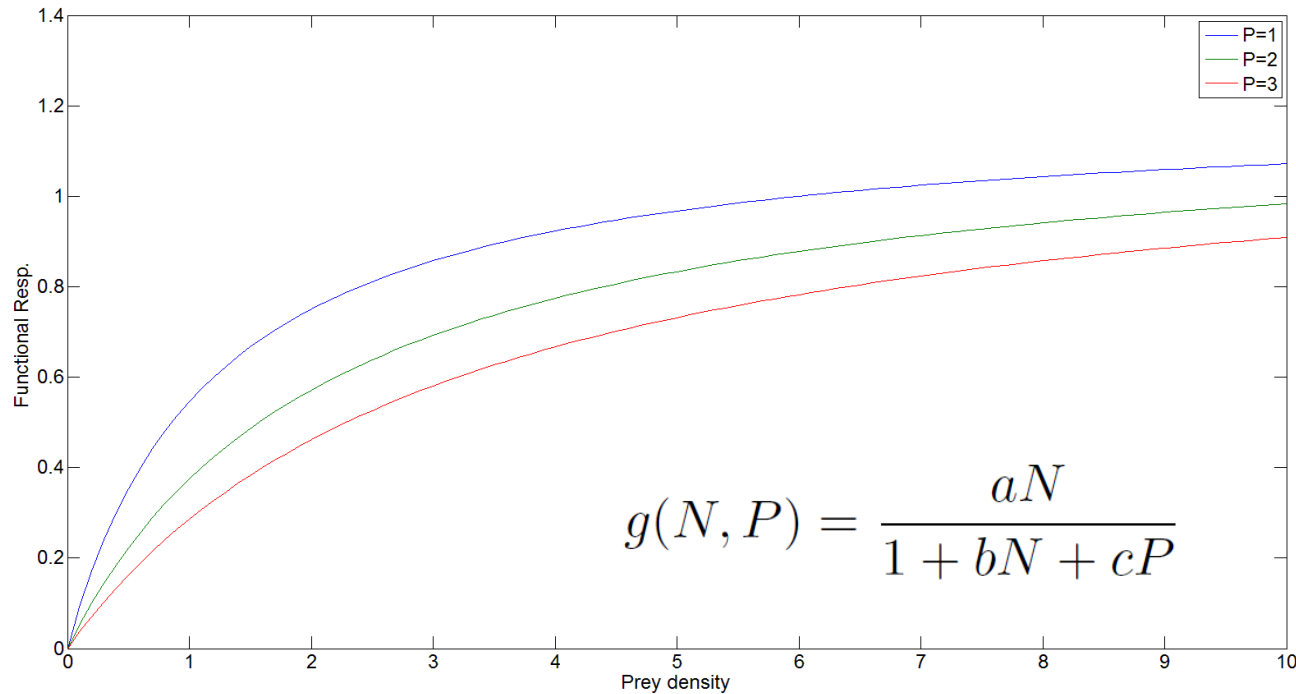
- dépend de **l'environnement** biotique et abiotique du prédateur, de sa **physiologie**, de son **comportement** de déplacement et de celui de ses proies.

- Processus intégrant des **propriétés individuelles** avec des conséquences aux **échelles** des **populations**, des **communautés** et des **écosystèmes**.

- **Difficile à mesurer** (au labo et *in situ*), conséquences dynamiques de la représentation importantes.

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Une manière d'introduire l'environnement biotique dans la représentation mathématique de la réponse fonctionnelle est d'utiliser des relations de densité dépendance (Solomon, 1949).



a = taux d'ingestion/capture maximal
 b proportionnel au temps d'occupation d'une proie
 c proportionnel au temps d'interférence entre les prédateurs



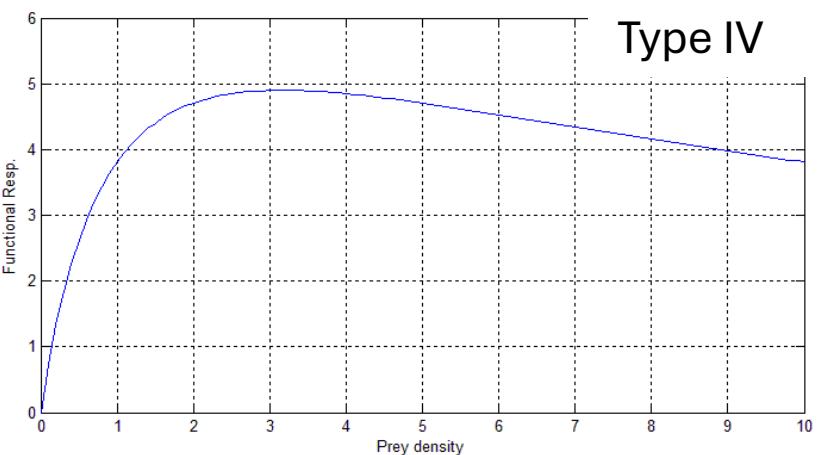
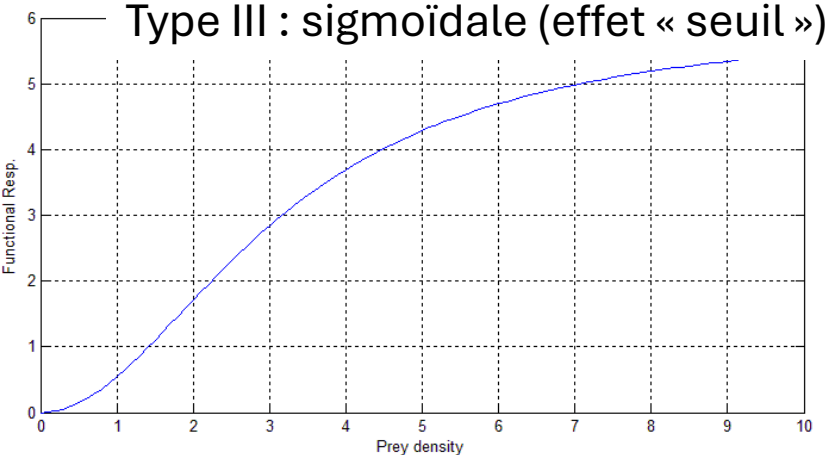
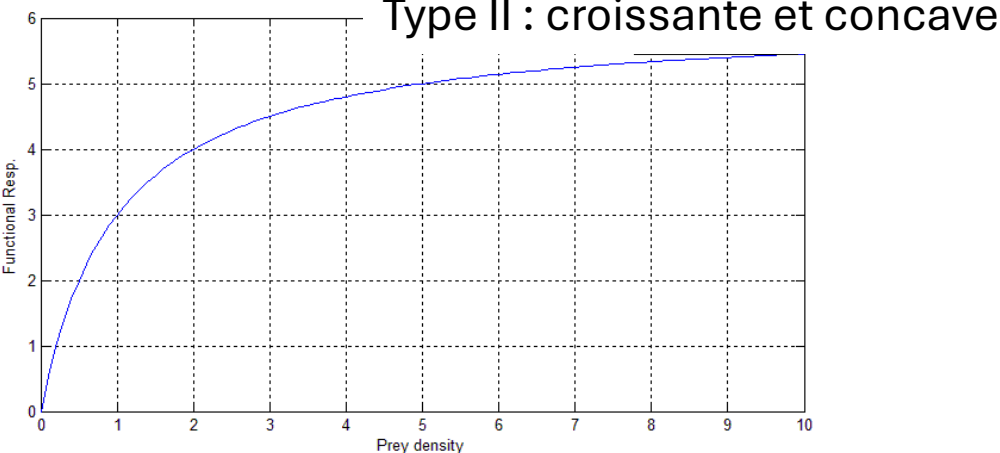
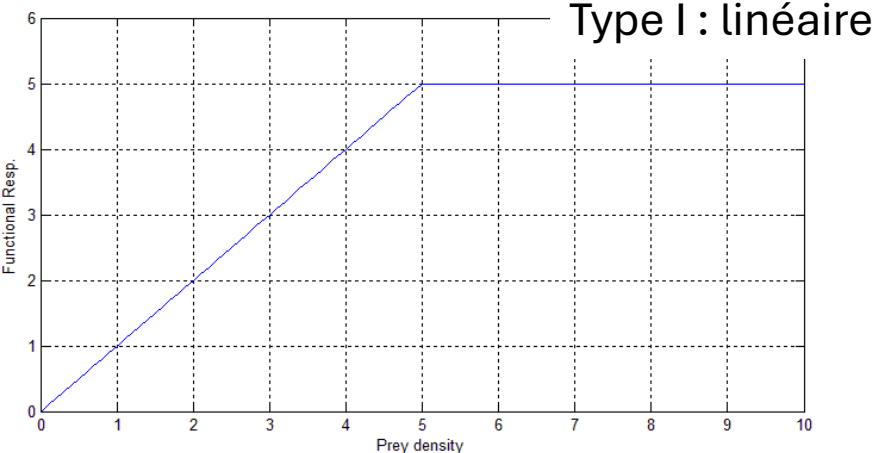
J.R. Beddington, Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency, *J. Animal Ecol.*, 44 (1975), pp. 331–340



D.L. DeAngelis, R.A. Goldstein, R.V. O'Neill, A model for trophic interaction, *Ecology*, 56 (1975), pp. 881–892

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

$$g(N, P) = g(N)$$



$$g(x) = \frac{ax}{1 + bx} \quad \text{Equation du disque (Holling, 1959)}$$

$$\Delta t = \Delta t_s + \Delta t_h$$

$$\Delta x = ax\Delta t_s$$

$$\Delta t_h = T_h \Delta x = T_h ax \Delta t_s$$

$$g(x) = \frac{ax}{1 + bx} \quad \text{Equation du disque (Holling, 1959)}$$

$$\Delta t = \Delta t_s + \Delta t_h$$

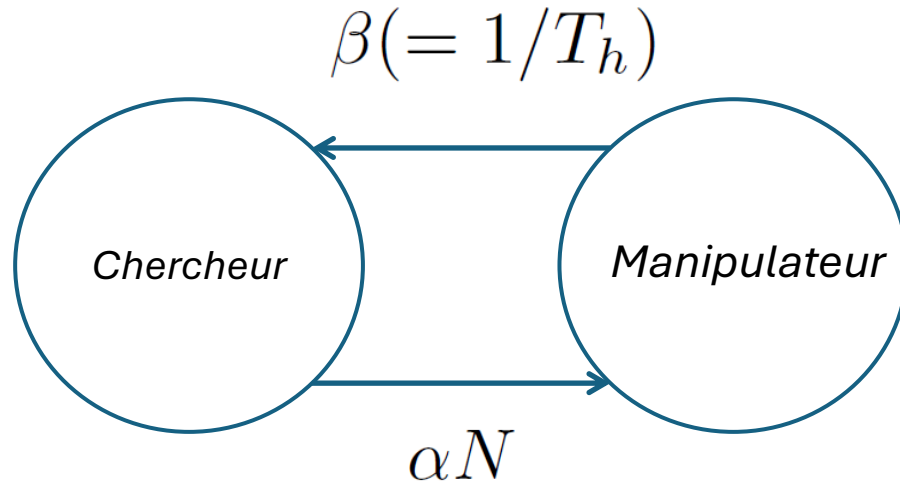
$$\Delta x = ax\Delta t_s$$

$$\Delta t_h = T_h \Delta x = T_h ax \Delta t_s$$

$$\frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{ax\Delta t_s}{\Delta t_s + T_h ax \Delta t_s} = \frac{ax}{1 + T_h ax} \quad b = T_h a$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Description du mécanisme en se fondant sur un modèle à 2 échelles de temps et des comportements.



N Nombre de proies

P_h Nombre de prédateurs manipulant une proie.

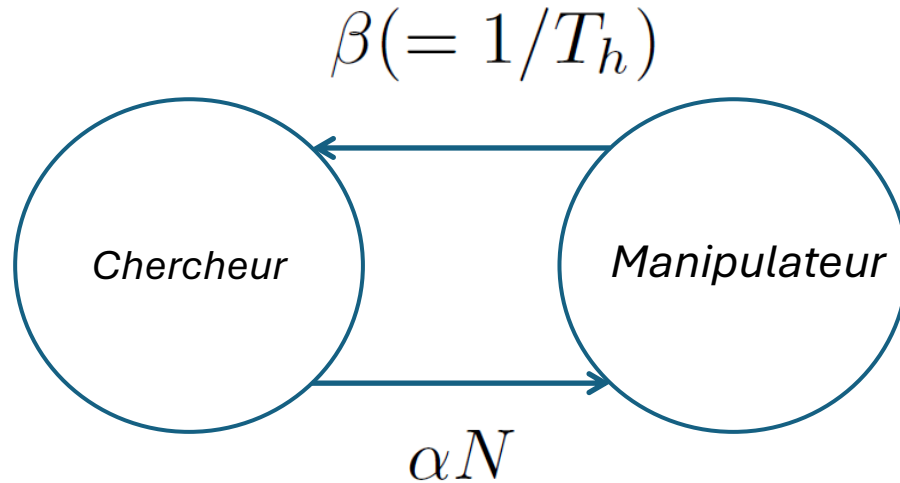
P_s Nombre de prédateurs cherchant une proie.

Réponse fonctionnelle : $g(N) = aN$ Type I (loi d'action de masse)

Taux de prédation : $g(N)P_s = aNP_s$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Description du mécanisme en se fondant sur un modèle à 2 échelles de temps et des comportements.



N Nombre de proies

P_h Nombre de prédateurs manipulant une proie.

P_s Nombre de prédateurs cherchant une proie.

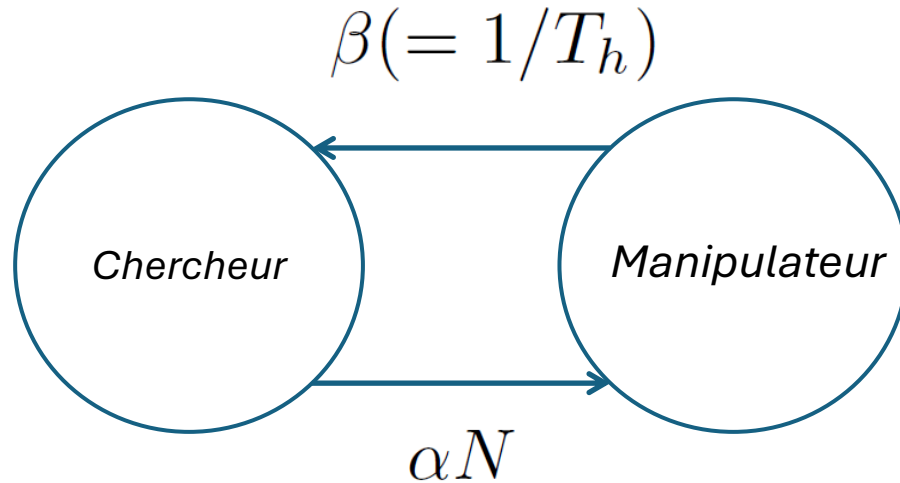
Réponse fonctionnelle : $g_{loc}(N) = aN$ Type I (loi d'action de masse)

Taux de prédation : $g_{loc}(N)P_s = aNP_s$

Quelle est la réponse fonctionnelle, ramenée à la population de prédateur?

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Description du mécanisme en se fondant sur un modèle à 2 échelles de temps et des comportements.



N Nombre de proies

P_h Nombre de prédateurs manipulant une proie.

P_s Nombre de prédateurs cherchant une proie.

Réponse fonctionnelle : $g_{loc}(N) = aN$ Type I (loi d'action de masse)

Taux de prédation : $g_{loc}(N)P_s = aNP_s$

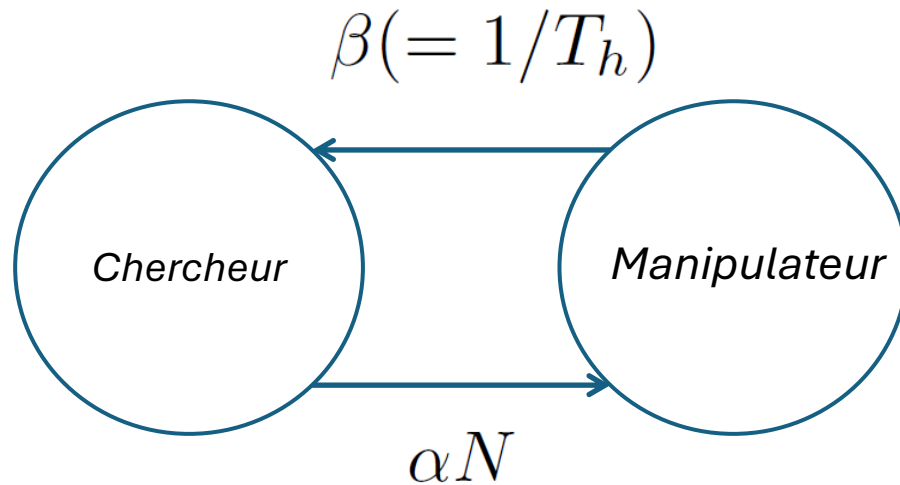
$$\frac{dP_s}{d\tau} = -\alpha NP_s + \beta P_h + \varepsilon(\text{démographie})$$

$$P = P_s + P_h$$

$$\frac{dP_h}{d\tau} = \alpha NP_s - \beta P_h + \varepsilon(\text{démographie})$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Description du mécanisme en se fondant sur un modèle à 2 échelles de temps et des comportements.



N Nombre de proies

P_h Nombre de prédateurs manipulant une proie.

P_s Nombre de prédateurs cherchant une proie.

Réponse fonctionnelle : $g_{loc}(N) = aN$

Type I (loi d'action de masse)

Taux de prédation : $g_{loc}(N)P_s = aNP_s$

Système lent - rapide

$$\frac{dP_s}{d\tau} = -\alpha NP_s + \beta P_h + \varepsilon(\text{démographie})$$

$$\frac{dP_s}{d\tau} = -\alpha NP_s + \beta(P - P_s) + \varepsilon(\text{démographie})$$

$$\frac{dP_h}{d\tau} = \alpha NP_s - \beta P_h + \varepsilon(\text{démographie})$$

$$\frac{dP}{d\tau} = \varepsilon(\text{démographie})$$

$$P = P_s + P_h$$

$$-\alpha NP_S + \beta(P - P_S) = 0$$

$$-\alpha NP_S + \beta P - \beta P_S = 0$$

$$P_S = \frac{\beta}{\beta + \alpha N} P$$

$$-\alpha NP_S + \beta(P - P_S) = 0$$

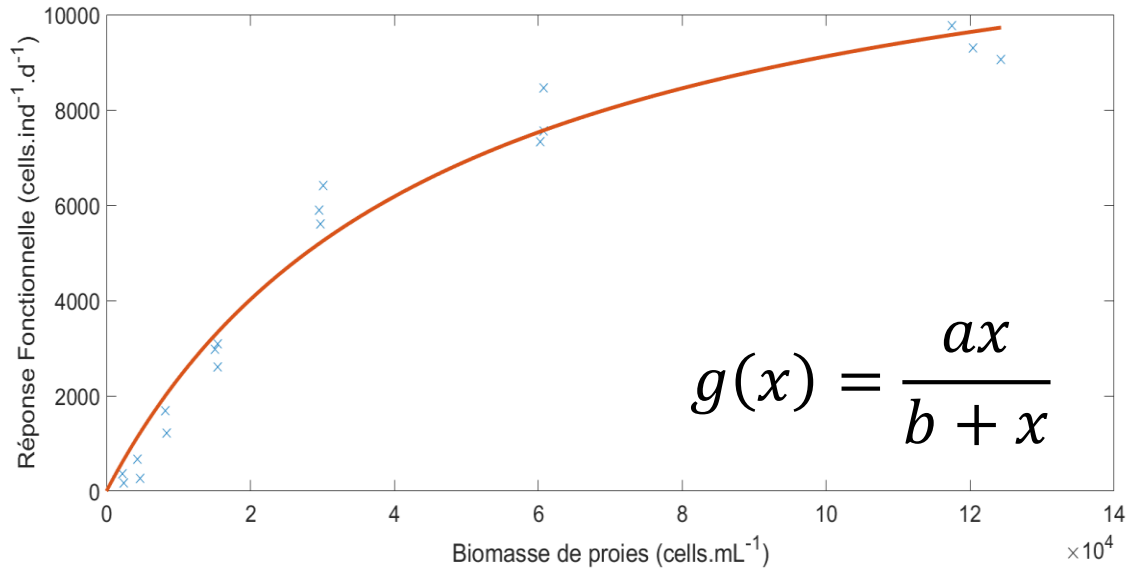
$$-\alpha NP_S + \beta P - \beta P_S = 0$$

$$P_S = \frac{\beta}{\beta + \alpha N} P$$

$$g_{loc}(N)P_S = a \frac{\beta N}{\beta + \alpha N} P$$

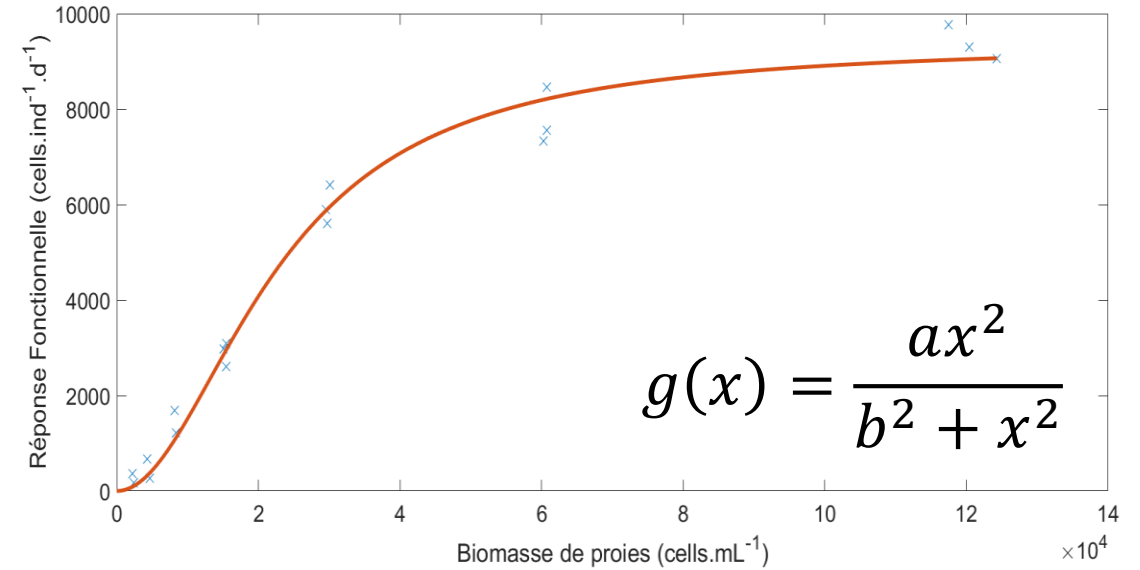
$$g(N) = \frac{aN}{1 + \alpha T_h N}$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



$d=6.2636e+06$

$a = 13367 \text{ cell.ind}^{-1}.\text{d}^{-1} ;$
 $b = 46496 \text{ cells.mL}^{-1}$



$d=2.8981e+06$

$a = 9371 \text{ cell.ind}^{-1}.\text{d}^{-1} ;$
 $b = 22796 \text{ cells.mL}^{-1}$



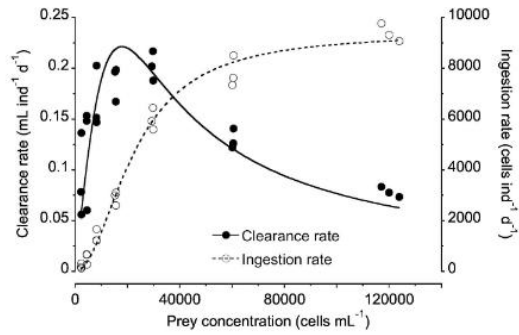
RESEARCH ARTICLE

Feeding behaviour of the nauplii of the marine calanoid copepod *Paracartia grani* Sars: Functional response, prey size spectrum, and effects of the presence of alternative prey

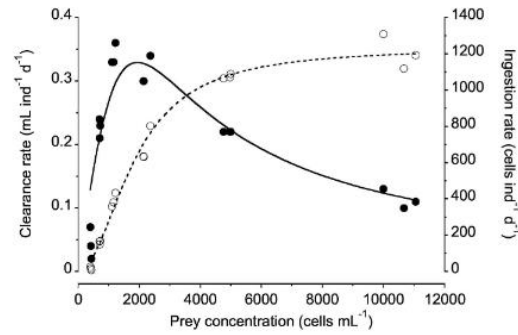
Laura K. Helenius^{1,2*}, Enric Saiz³

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

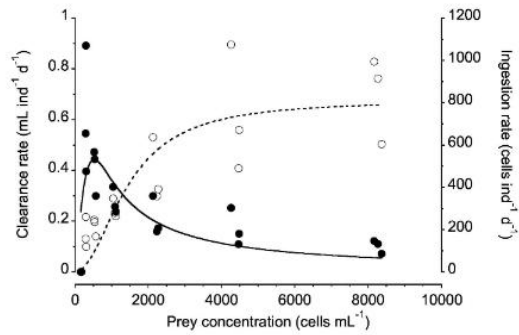
A) *Isochrysis galbana*



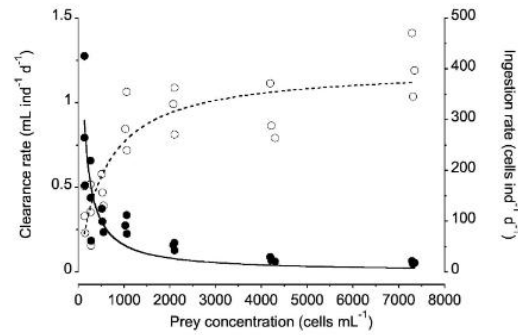
B) *Rhodomonas salina*



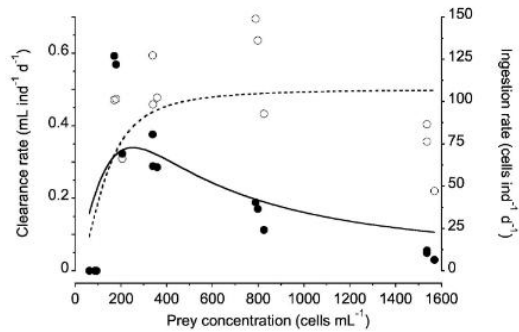
C) *Heterocapsa* sp.



D) *Thalassiosira weissflogii*



E) *Gymnodinium litoralis*



Réponse fonctionnelle

Taux de filtration

Holling Type II

$$g(x) = \frac{ax}{1 + bx}$$

$$C(x) = \frac{a}{1 + bx}$$

Holling Type III

$$g(x) = \frac{ax^2}{1 + bx^2}$$

$$C(x) = \frac{ax}{1 + bx^2}$$

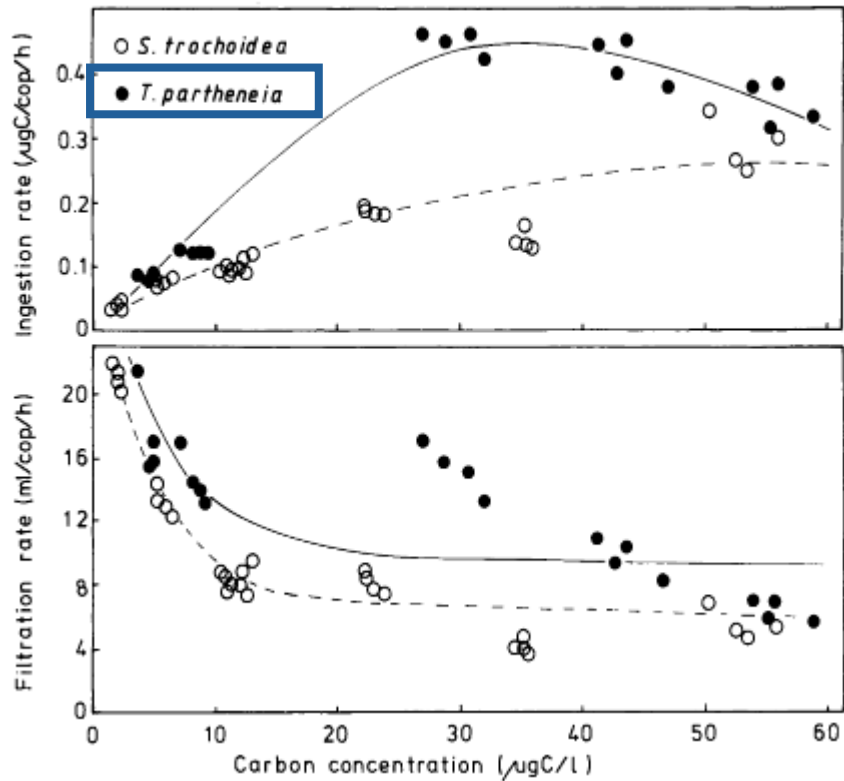


RESEARCH ARTICLE

Feeding behaviour of the nauplii of the marine calanoid copepod *Paracartia grani* Sars: Functional response, prey size spectrum, and effects of the presence of alternative prey

Laura K. Helenius^{1,2*}, Enric Saiz³

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



Prédateur : *Calanus helgolandicus*
 Proie : *Thalassiosira partheneia*

Taux de broutage (en haut)

Taux de filtration (en bas)

La réponse fonctionnelle est de type II.

Journal of Theoretical Biology 265 (2010) 45–54

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



Vol. 11: 49–53, 1983 MARINE ECOLOGY – PROGRESS SERIES Published February 10
 Mar. Ecol. Prog. Ser.

On the feeding of copepods on *Thalassiosira partheneia* from the Northwest African upwelling area

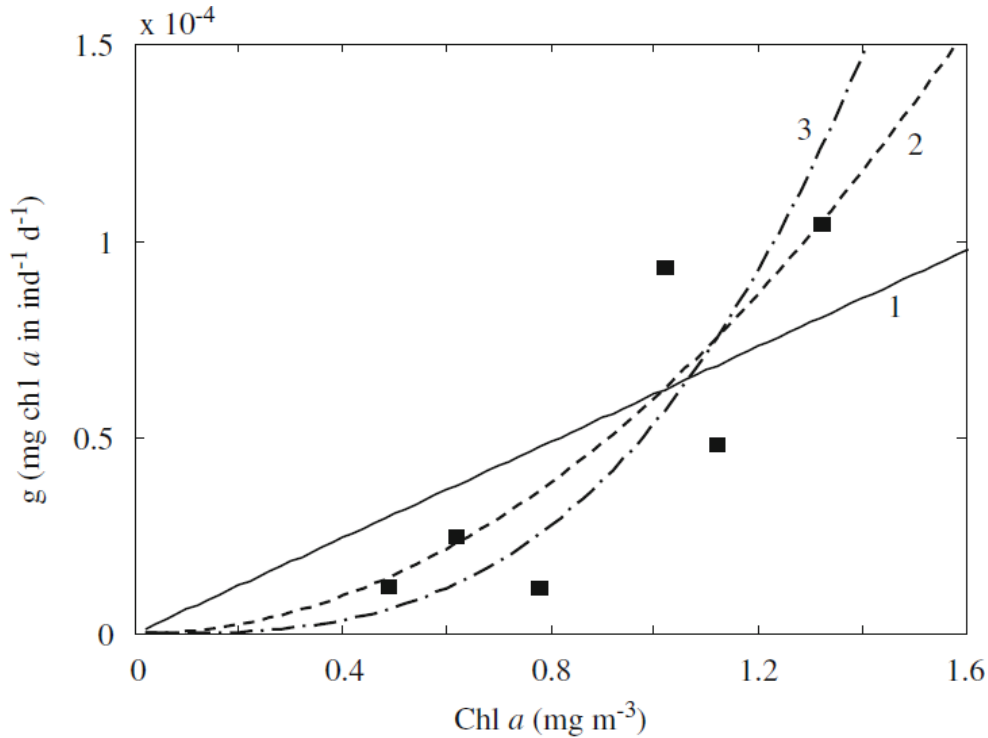
Sigrid B. Schnack*

Emergence of Holling type III zooplankton functional response:
 Bringing together field evidence and mathematical modelling

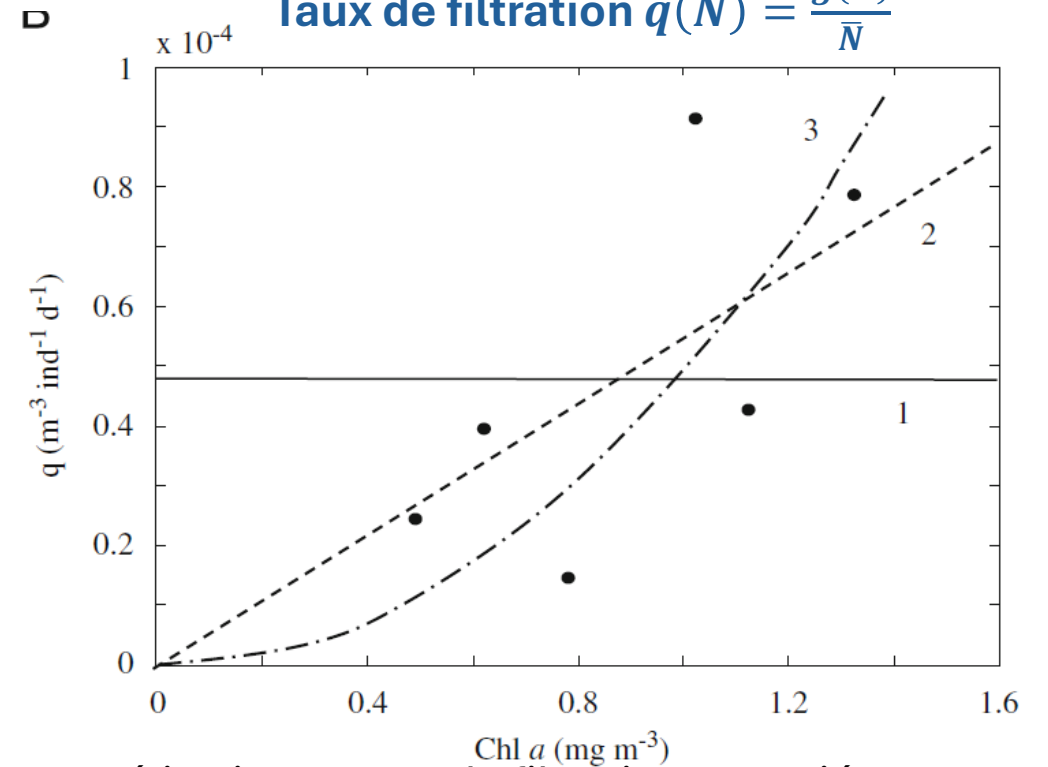
Andrew Yu. Morozov^{a,b,*}

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Taux de broutage $g(\bar{N})$



Taux de filtration $q(\bar{N}) = \frac{g(\bar{N})}{\bar{N}}$



- Taux de broutage d'un copépode (*Calanus helgolandicus*) mesuré *in situ* et taux de filtration associé.
- Les courbes à gauche sont des ajustements de fonctions linéaire, quadratique et cubique.
- Les courbes de gauche sont les ajustements associés (constant, linéaire, quadratique)

Journal of Theoretical Biology 265 (2010) 45–54

Vol. 82: 41–50, 1992
MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar. Ecol. Prog. Ser.
Published May 14



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom

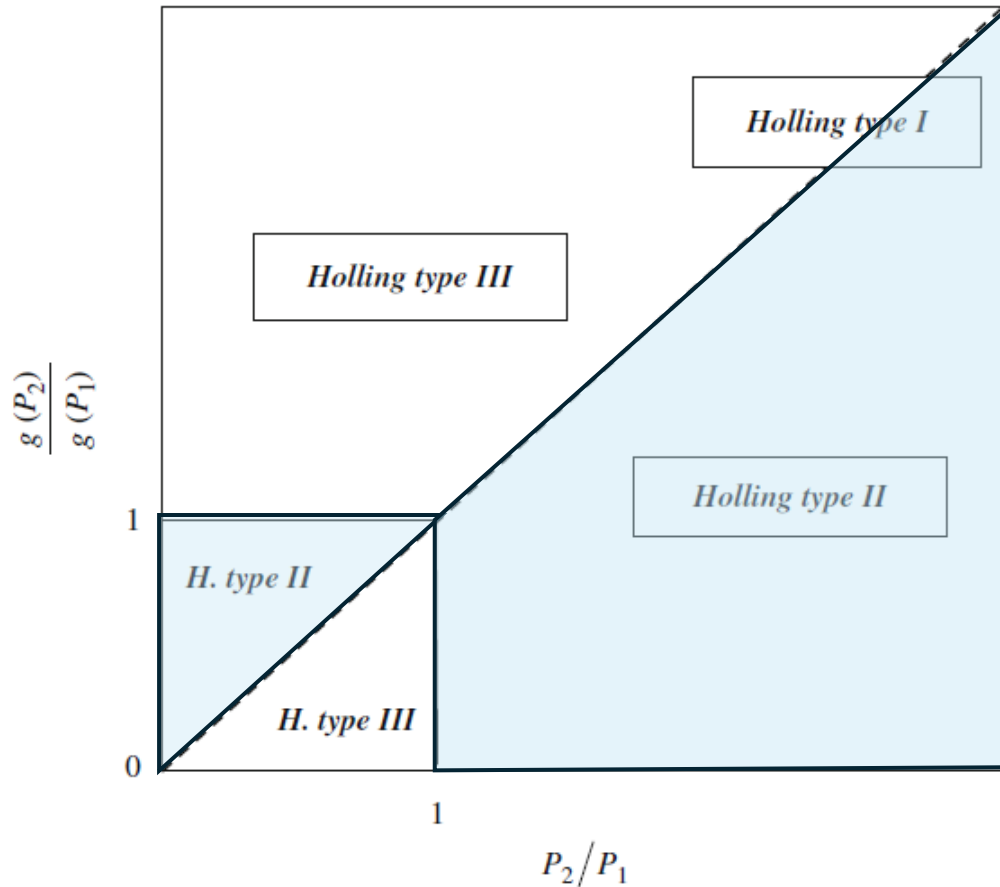
B. Bautista*, R. P. Harris

Emergence of Holling type III zooplankton functional response: Bringing together field evidence and mathematical modelling

Andrew Yu. Morozov^{a,b,*}

Chaire MMB - Aussois, 15 – 19 juin 2026

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



$$\text{Holling type II : } g(P) = \frac{aP}{1 + bP}$$

$$\frac{g(P_2)}{g(P_1)} = \frac{aP_2}{1 + bP_2} \frac{1 + bP_1}{aP_1} = \frac{1 + bP_1}{1 + bP_2} \frac{P_2}{P_1}$$

$$\frac{P_2}{P_1} < 1 \Leftrightarrow P_2 < P_1$$

$$\Leftrightarrow \frac{1 + bP_1}{1 + bP_2} \frac{P_2}{P_1} > 1$$

$$\Leftrightarrow \frac{g(P_2)}{g(P_1)} > \frac{P_2}{P_1}$$

Journal of Theoretical Biology 265 (2010) 45–54

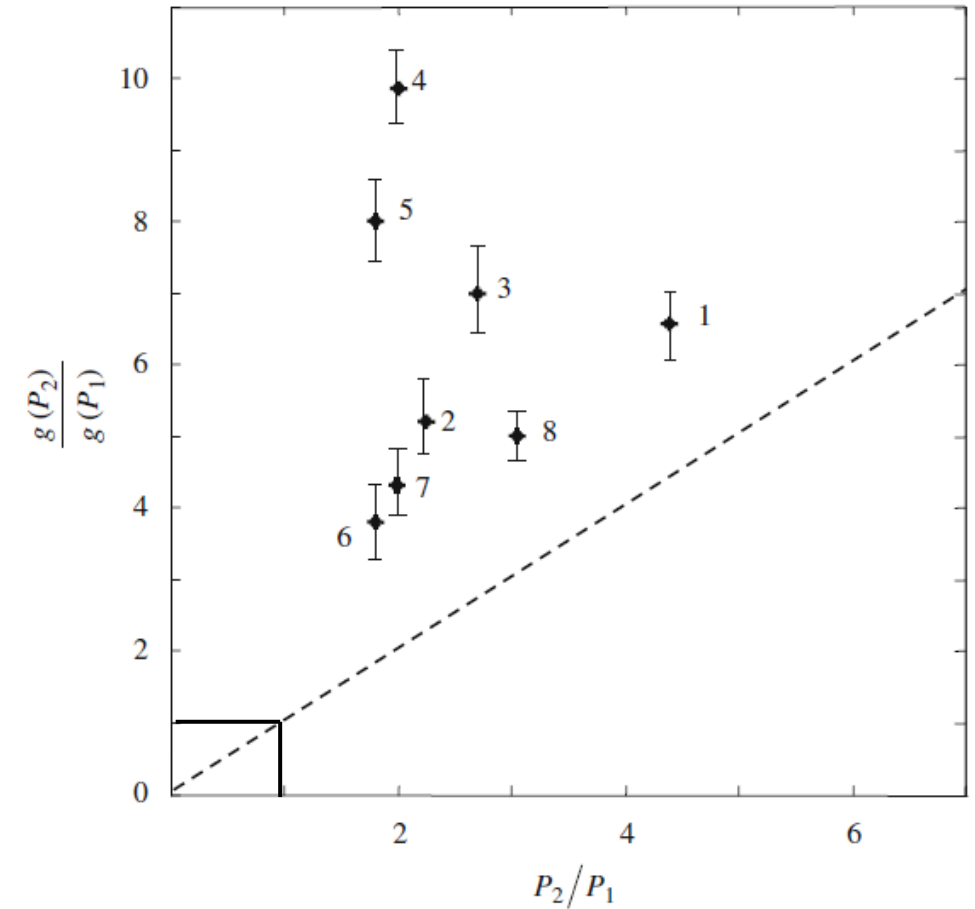
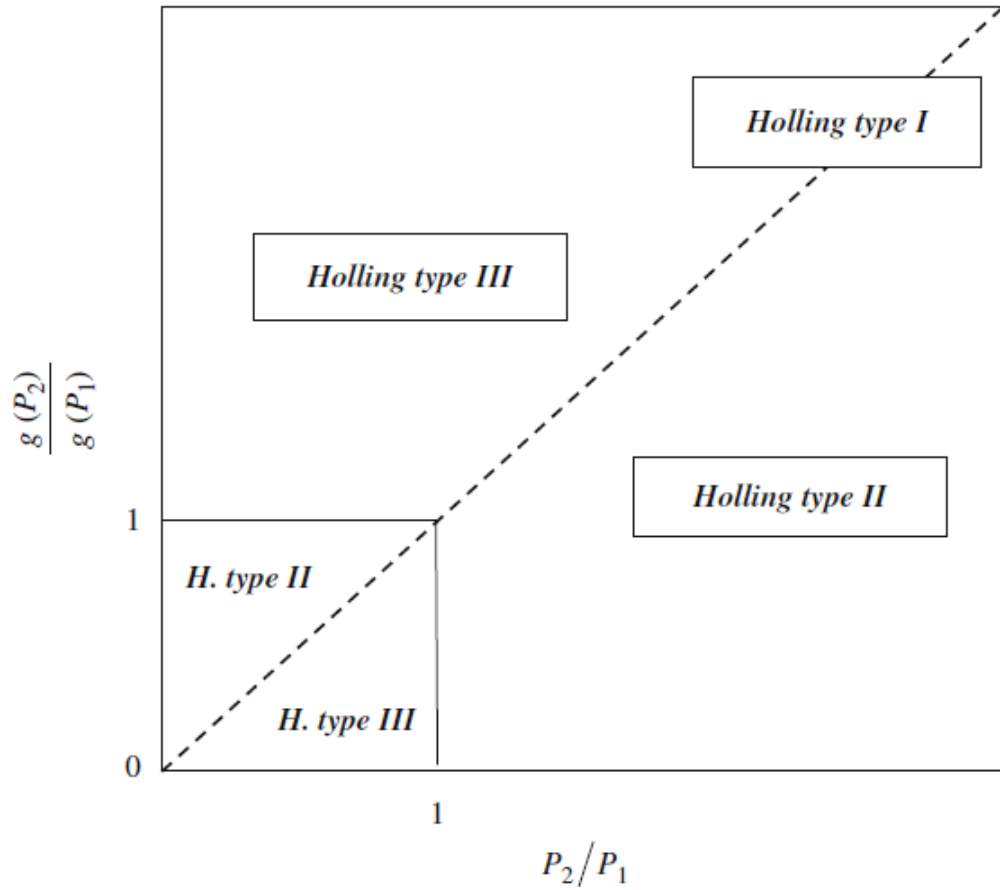
Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



Journal of Theoretical Biology 265 (2010) 45–54

Contents lists available at ScienceDirect

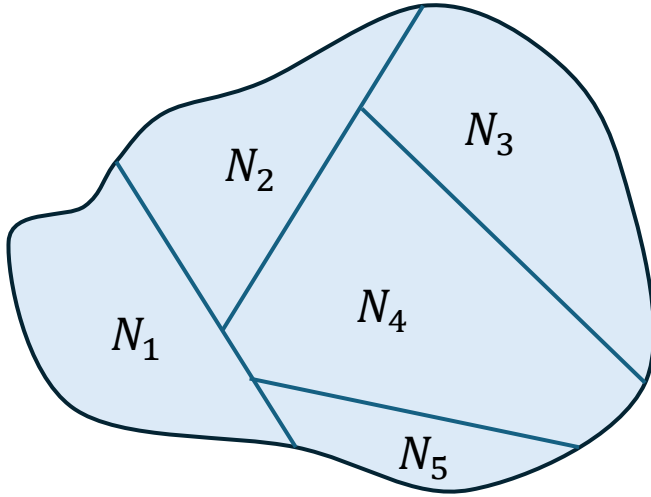
Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



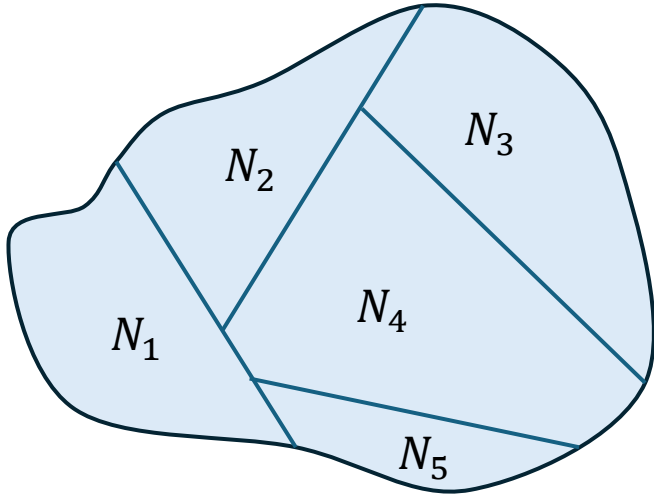
La réponse fonctionnelle est de type III.

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



$$\frac{dN_i}{dt} = rN_i \left(1 - \frac{N_i}{K}\right) + \text{déplacements} = f(N_i) + \text{déplacements}$$

$$f(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$



$$\frac{dN_i}{dt} = rN_i \left(1 - \frac{N_i}{K}\right) + \text{déplacements} = f(N_i) + \text{déplacements}$$

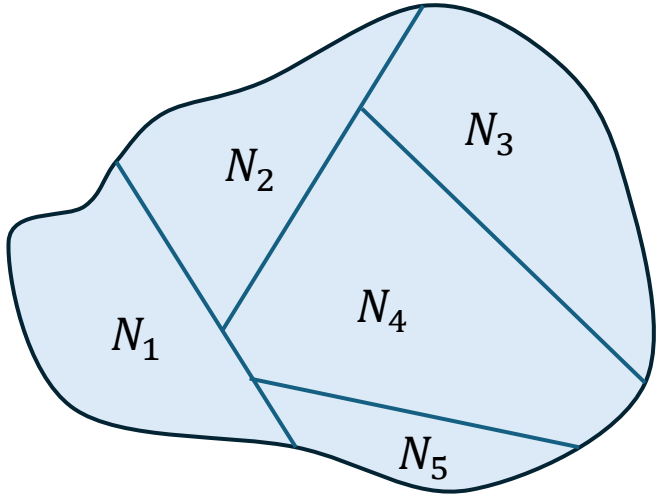
$$f(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Théorie de la Transition d'Echelles (P. Chesson, 1998)

$$\bar{N} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n N_i$$

$$\frac{d\bar{N}}{dt} = \overline{f(N_i)} = \overline{f(\bar{N} + N_i - \bar{N})} = f(\bar{N}) + f'(\bar{N}) \overline{(N_i - \bar{N})} + \frac{1}{2} f''(\bar{N}) \overline{(N_i - \bar{N})^2} + \text{RESTE}$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



$$\frac{dN_i}{dt} = rN_i \left(1 - \frac{N_i}{K}\right) + \text{déplacements} = f(N_i) + \text{déplacements}$$

$$f(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Théorie de la Transition d'Echelles (P. Chesson, 1998)

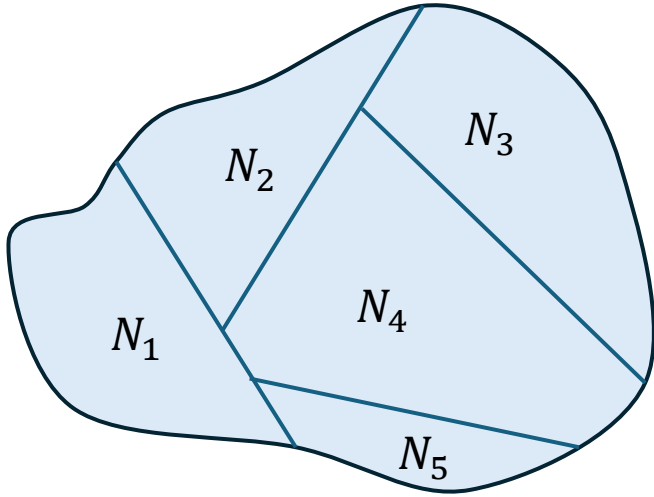
$$\bar{N} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n N_i$$

$$\frac{d\bar{N}}{dt} = \overline{f(N_i)} = \overline{f(\bar{N} + N_i - \bar{N})} = f(\bar{N}) + f'(\bar{N})\overline{(N_i - \bar{N})} + \frac{1}{2}f''(\bar{N})\overline{(N_i - \bar{N})^2} + \text{RESTE}$$

$$\frac{d\bar{N}}{dt} = f(\bar{N}) + \boxed{f''(\bar{N})} \boxed{\text{Var}(N_i)} + \text{RESTE} = r\bar{N} \left(1 - \frac{\bar{N}}{K}\right) - \frac{r}{K} \text{Var}(N_i)$$

Ecology, 87(6), 2006, pp. 1478-1488
© 2006 by the Ecological Society of America

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



$$\frac{dN_i}{dt} = rN_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i}\right) + \text{déplacements} = f(N_i, K_i) + \text{déplacements}$$

$$f(N, K) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Théorie de la Transition d'Echelles (P. Chesson, 1998)

$$\bar{N} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n N_i \quad \frac{d\bar{N}}{dt} = f(\bar{N}, \bar{K}) + \frac{1}{2} \left(\frac{\partial^2 f}{\partial N^2}(\bar{N}, \bar{K}) \text{Var}(N_i) + 2 \frac{\partial^2 f}{\partial N \partial K}(\bar{N}, \bar{K}) \text{Covar}(N_i, K_i) + \frac{\partial^2 f}{\partial K^2}(\bar{N}, \bar{K}) \text{Var}(K_i) \right) + \text{RESTE}$$

$$\bar{K} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n K_i$$

Ecology, 87(6), 2006, pp. 1478–1488
© 2006 by the Ecological Society of America

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

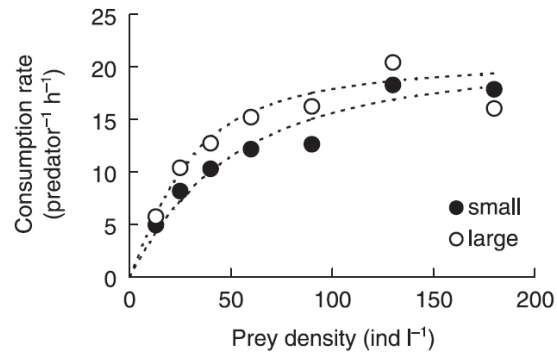


Fig. 1. The mean prey consumption rate of *Neomysis* preying on *Polyphemus* in small and large containers. The hatched lines show the fitted type II functional response functions.

Journal of Animal Ecology 2004
73, 487–493

Spatial scale, heterogeneity and functional responses

ULF BERGSTRÖM and GÖRAN ENGLUND



Small scale : experiments

Large scale : integrate spatial variability and individuals displacement (behavior, ...)

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

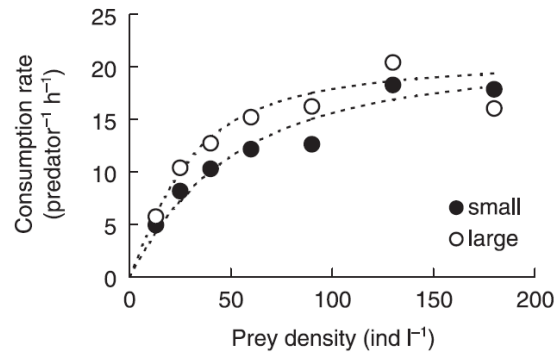


Fig. 1. The mean prey consumption rate of *Neomysis* preying on *Polyphemus* in small and large containers. The hatched lines show the fitted type II functional response functions.

Journal of Animal Ecology 2004
73, 487–493

Spatial scale, heterogeneity and functional responses

ULF BERGSTRÖM and GÖRAN ENGLUND



Small scale : experiments

Large scale : integrate spatial variability and individuals displacement (behavior, ...)

LETTER

Scaling up the functional response for spatially heterogeneous systems

Ecology Letters, (2008) 11

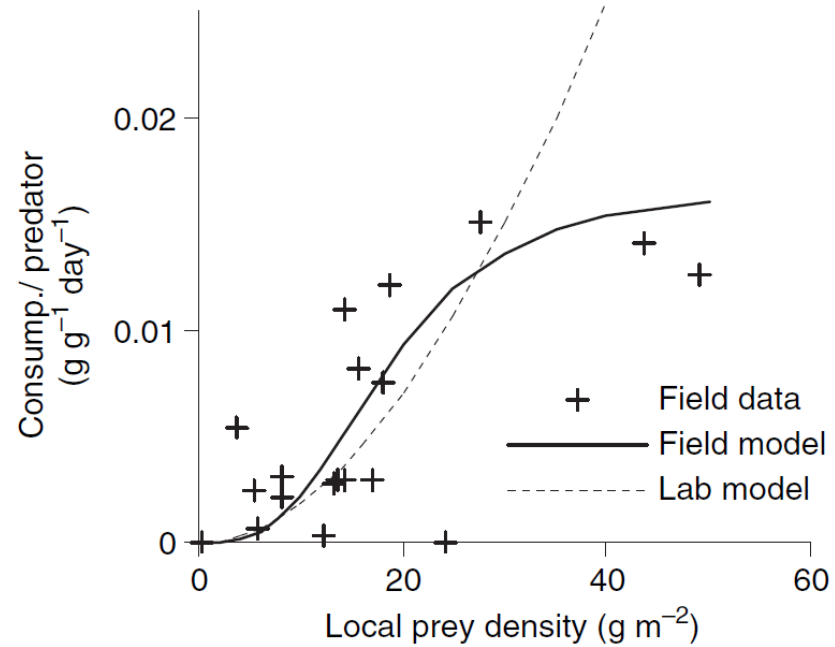
Göran Englund* and Kjell Leonardsson

$$\frac{d\bar{R}}{dt} \approx \underbrace{g(\bar{R}) - f(\bar{R})\bar{C}}_{\text{mean-field model}} + \underbrace{\frac{1}{2}g''(\bar{R})\text{Var}(R)}_a - \underbrace{\frac{1}{2}f''(\bar{R})\text{Var}(R)\bar{C}}_b - \underbrace{f'(\bar{R})\text{Cov}(R, C)}_c$$

$$\frac{dR_x}{dt} = g(R_x) - f(R_x)C_x + I_{R,x} - E_{R,x}$$

$$\frac{dC_x}{dt} = (cf(R_x) - m)C_x + I_{C,x} - E_{C,x}$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



Saduria entomon



Monoporeia affinis

- Données de terrain : moyennes annuelles sur la période 1983 – 2002
- Modèle de laboratoire

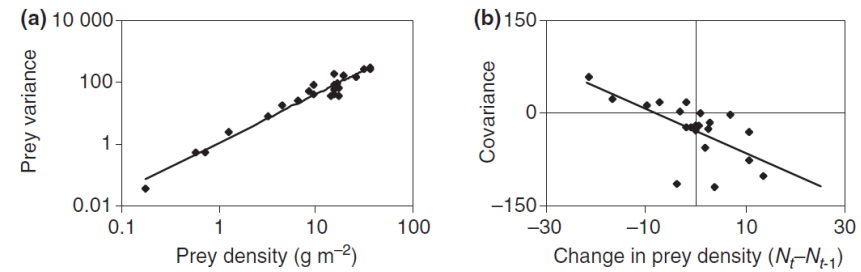
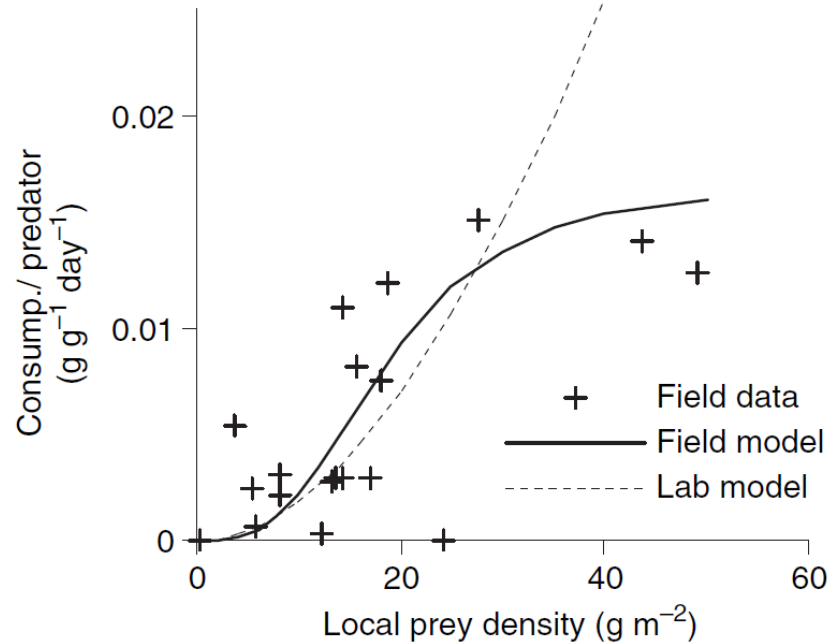
LETTER

Scaling up the functional response for spatially heterogeneous systems

Ecology Letters, (2008) 11

Göran Englund* and Kjell Leonardsson

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



$$\frac{d\bar{N}}{dt} = g(\bar{N}) - f(\bar{N})\bar{P} + g''(\bar{N})\sigma_N^2/2 - f''(\bar{N})\bar{P}\sigma_N^2/2 - f'(\bar{N})\sigma_{N,P}$$

$$\frac{d\bar{P}}{dt} = q[f(\bar{N})\bar{P} + f''(\bar{N})\bar{P}\sigma_N^2/2 + f'(\bar{N})\sigma_{N,P}] - d\bar{P}$$

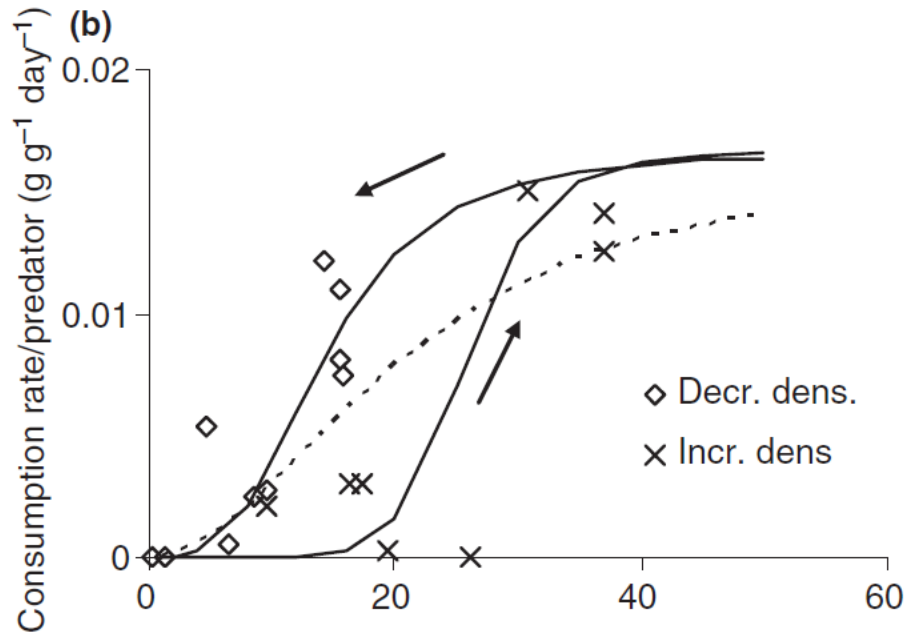
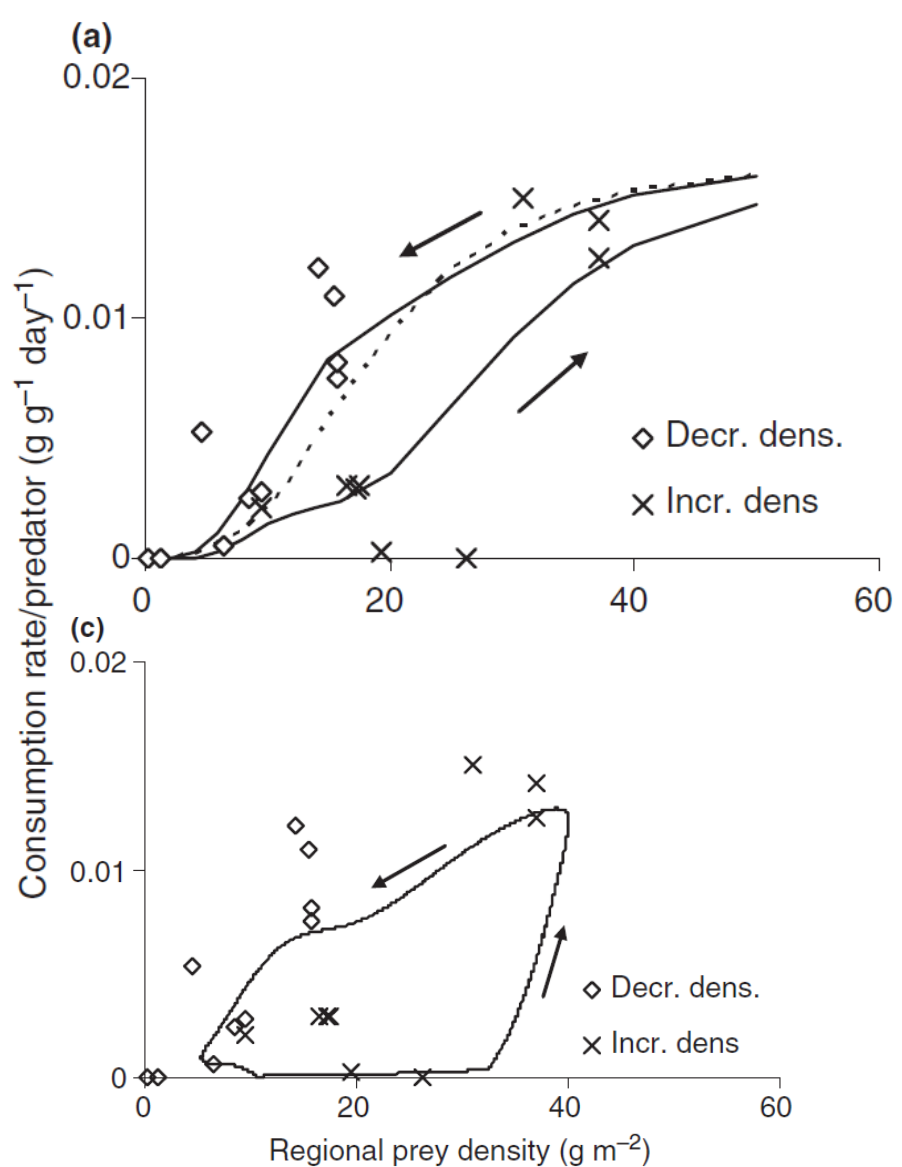
LETTER

Scaling up the functional response for spatially heterogeneous systems

Ecology Letters, (2008) 11

Göran Englund* and Kjell Leonardsson

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



LETTER Scaling up the functional response for spatially heterogeneous systems

Ecology Letters, (2008) 11
Göran Englund* and Kjell Leonardsson

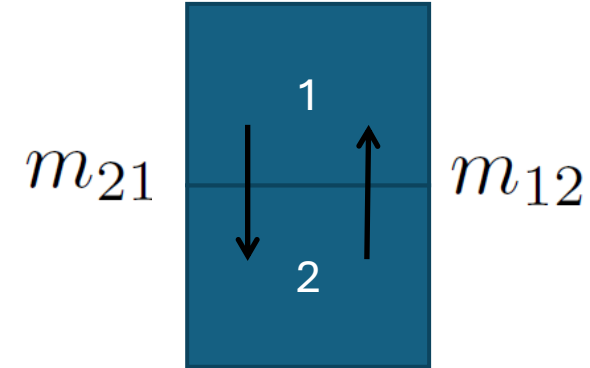
La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

$$\frac{dx}{d\tau} = \varepsilon \left(rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - g_{loc}(x)y_1 \right)$$

$$\frac{dy_1}{d\tau} = m_{12}y_2 - m_{21}y_1 + \varepsilon \left(e g_{loc}(x)y_1 - m y_1 \right)$$

$$\frac{dy_2}{d\tau} = m_{21}y_1 - m_{12}y_2 + \varepsilon \left(r_y(y_2) - m y_2 \right)$$

$$g_{loc}(x) = \frac{a_1 x}{1 + b_1 x}$$



$$m_{12} = \alpha \text{ and } m_{21} = \frac{\beta}{x}$$

Journal of Theoretical Biology 336 (2013) 200–208

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



Scaling up the predator functional response in heterogeneous environment: When Holling type III can emerge?

Flora Cordoleani ^{a,b,*}, David Nerini ^a, Andrey Morozov ^c,
Mathias Gauduchon ^a, Jean-Christophe Poggiale ^a

Chaire MMB - Aussois, 15 – 19 juin 2026

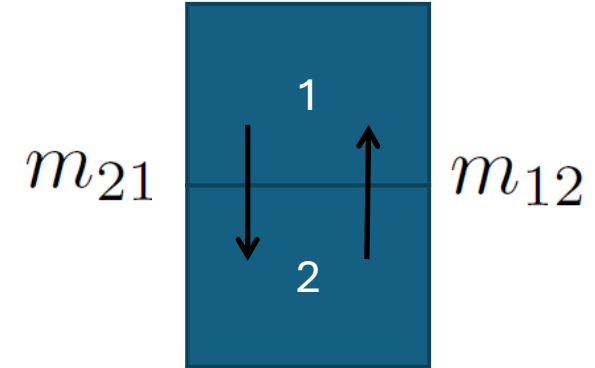
La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= \varepsilon \left(rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - g_{loc}(x)y_1 \right) \\ \frac{dy_1}{d\tau} &= m_{12}y_2 - m_{21}y_1 + \varepsilon \left(e g_{loc}(x)y_1 - m y_1 \right) \\ \frac{dy_2}{d\tau} &= m_{21}y_1 - m_{12}y_2 + \varepsilon \left(r_y(y_2) - m y_2 \right)\end{aligned}$$

$$y = y_1 + y_2$$

$$y_1 = \frac{m_{12}}{m_{12} + m_{21}} y + O(\varepsilon) = \frac{\alpha x}{\alpha x + \beta} y + O(\varepsilon)$$

$$g_{loc}(x) = \frac{a_1 x}{1 + b_1 x}$$



$$m_{12} = \alpha \text{ and } m_{21} = \frac{\beta}{x}$$

Journal of Theoretical Biology 336 (2013) 200–208

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



Scaling up the predator functional response in heterogeneous environment: When Holling type III can emerge?

Flora Cordoleani^{a,b,*}, David Nerini^a, Andrey Morozov^c,
Mathias Gauduchon^a, Jean-Christophe Poggiale^a

Chaire MMB - Aussois, 15 – 19 juin 2026

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= \varepsilon \left(rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - g_{loc}(x)y_1 \right) \\ \frac{dy_1}{d\tau} &= m_{12}y_2 - m_{21}y_1 + \varepsilon \left(e g_{loc}(x)y_1 - my_1 \right) \\ \frac{dy_2}{d\tau} &= m_{21}y_1 - m_{12}y_2 + \varepsilon \left(r_y(y_2) - my_2 \right)\end{aligned}$$

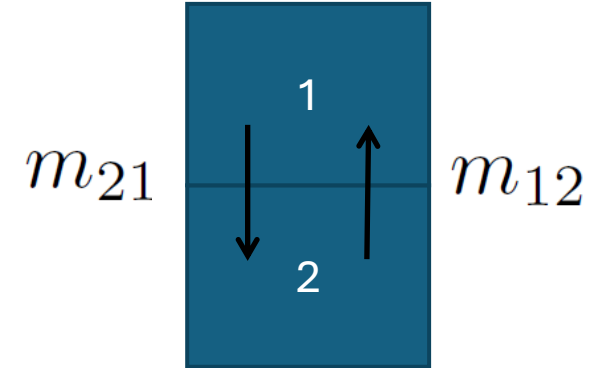
$$y = y_1 + y_2$$

$$y_1 = \frac{m_{12}}{m_{12} + m_{21}}y + O(\varepsilon) = \frac{\alpha x}{\alpha x + \beta}y + O(\varepsilon)$$

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - G_{global}(x)y + O(\varepsilon)$$

$$\frac{dy}{dt} = R(y)y - my + O(\varepsilon)$$

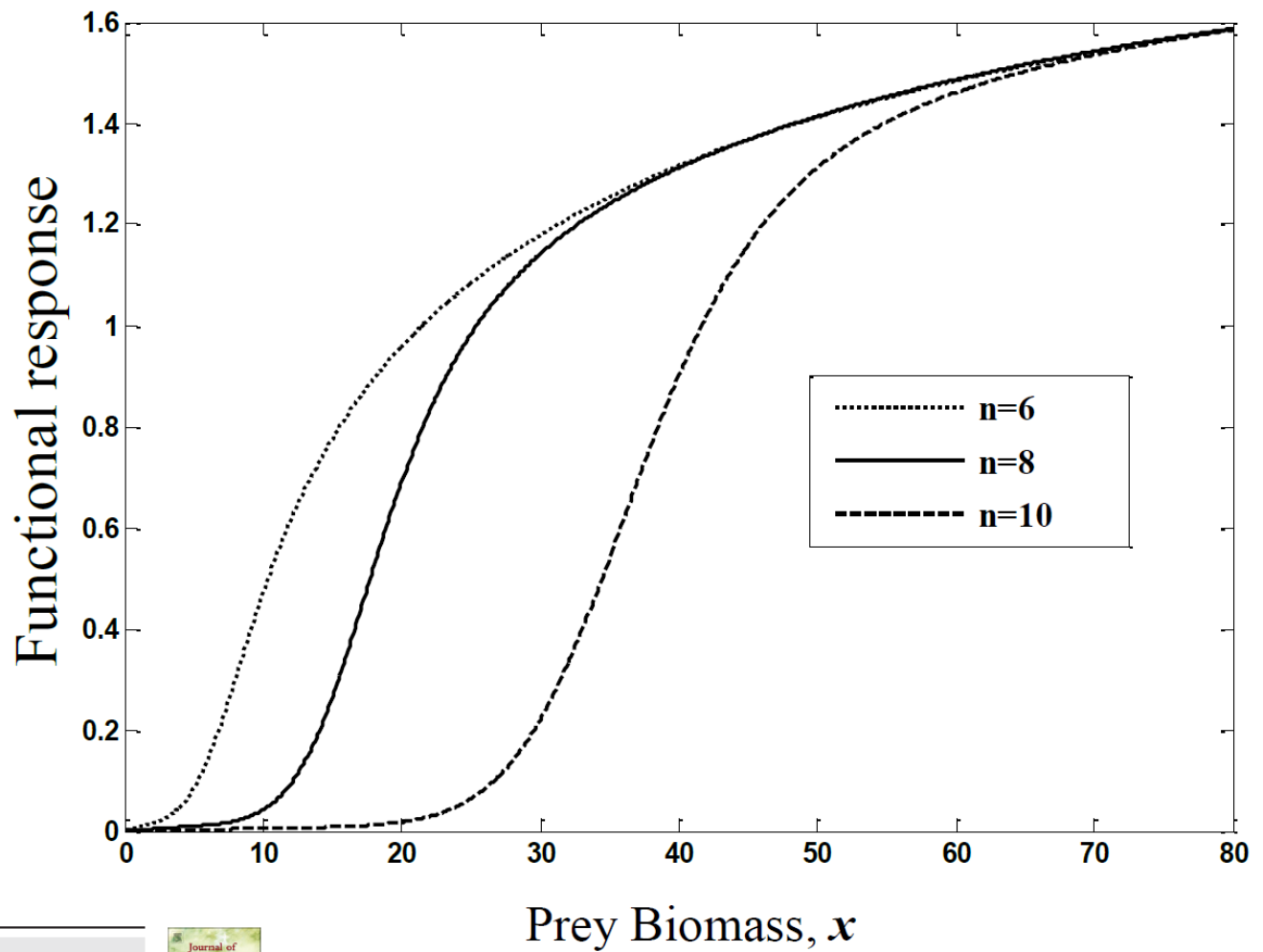
$$g_{loc}(x) = \frac{a_1 x}{1 + b_1 x}$$



$$m_{12} = \alpha \text{ and } m_{21} = \frac{\beta}{x}$$

$$G_{global}(x) = \frac{\alpha x}{\alpha x + \beta} \frac{a_1 x}{1 + b_1 x}$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



Journal of Theoretical Biology 336 (2013) 200–208

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



Scaling up the predator functional response in heterogeneous environment: When Holling type III can emerge?

Flora Cordoleani ^{a,b,*}, David Nerini ^a, Andrey Morozov ^c, Mathias Gauduchon ^a, Jean-Christophe Poggiale ^a

$$\frac{dN_1}{d\tau} = k_{12}^N N_2 - k_{21}^N N_1 + \varepsilon N_1 (r_1 - A_1 P_1),$$

$$\frac{dN_2}{d\tau} = k_{21}^N N_1 - k_{12}^N N_2 + \varepsilon N_2 (r_2 - A_2 P_2),$$

$$\frac{dP_1}{d\tau} = k_{12}^P P_2 - k_{21}^P P_1 - \varepsilon P_1 (\mu_1 - e_1 A_1 P_1),$$

$$\frac{dP_2}{d\tau} = k_{21}^P P_1 - k_{12}^P P_2 - \varepsilon P_2 (\mu_2 - e_2 A_2 P_2),$$

$$k_{12}^N(N_1, N_2, P_1, P_2)N_2 - k_{21}^N(N_1, N_2, P_1, P_2)N_1 = 0,$$

$$k_{21}^N(N_1, N_2, P_1, P_2)N_1 - k_{12}^N(N_1, N_2, P_1, P_2)N_2 = 0,$$

$$k_{12}^P(N_1, N_2, P_1, P_2)P_2 - k_{21}^P(N_1, N_2, P_1, P_2)P_1 = 0,$$

$$k_{21}^P(N_1, N_2, P_1, P_2)P_1 - k_{12}^P(N_1, N_2, P_1, P_2)P_2 = 0,$$

$$\frac{dN}{dt} = (r_1 u_1^* + r_2 u_2^*) N - (A_1 u_1^* v_1^* + A_2 u_2^* v_2^*) NP + O(\varepsilon),$$

$$\frac{dP}{dt} = -(\mu_1^* v_1^* + \mu_2^* v_2^*) P + (e_1 A_1 u_1^* v_1^* + e_2 A_2 u_2^* v_2^*) NP + O(\varepsilon),$$

$$g(N, P) = (A_1 u_1^* v_1^* + A_2 u_2^* v_2^*) N,$$

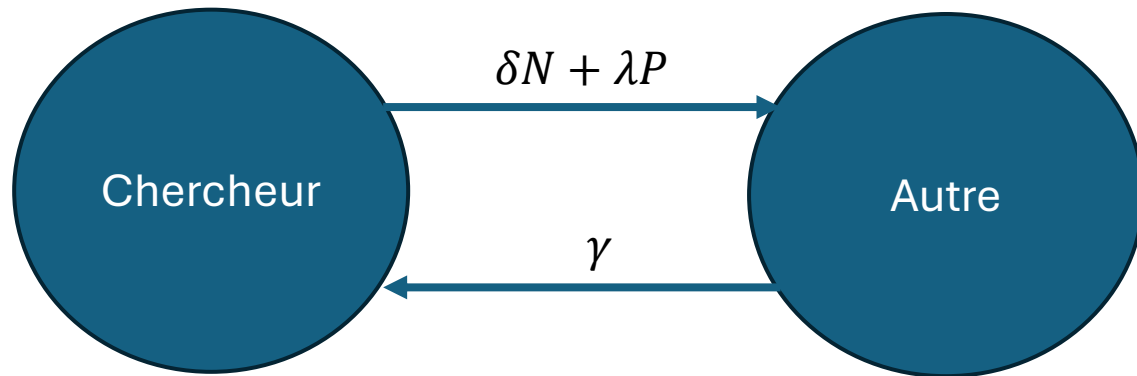
Où u_i^* et v_i^* sont des fonctions de N et P .



$$\frac{dN}{dt} = (r_1 u_1^* + r_2 u_2^*) N - (A_1 u_1^* v_1^* + A_2 u_2^* v_2^*) NP + O(\varepsilon),$$

$$\frac{dP}{dt} = -(\mu_1^* v_1^* + \mu_2 u_2^*) P + (e_1 A_1 u_1^* v_1^* + e_2 A_2 u_2^* v_2^*) NP + O(\varepsilon),$$

$$k_{12}^P = \gamma = C^{te}, \quad k_{21}^P = \delta N_1 + \lambda P$$



$$g(N, P) = \frac{AN}{1 + BN + CP},$$



Pergamon

Mathl. Comput. Modelling Vol. 27, No. 4, pp. 63–71, 1998

Copyright©1998 Elsevier Science Ltd

Printed in Great Britain. All rights reserved

0895-7177/98 \$19.00 + 0.00

PII: S0895-7177(98)00006-5

Predator-Prey Models in Heterogeneous Environment: Emergence of Functional Response

J. C. POGGIALE

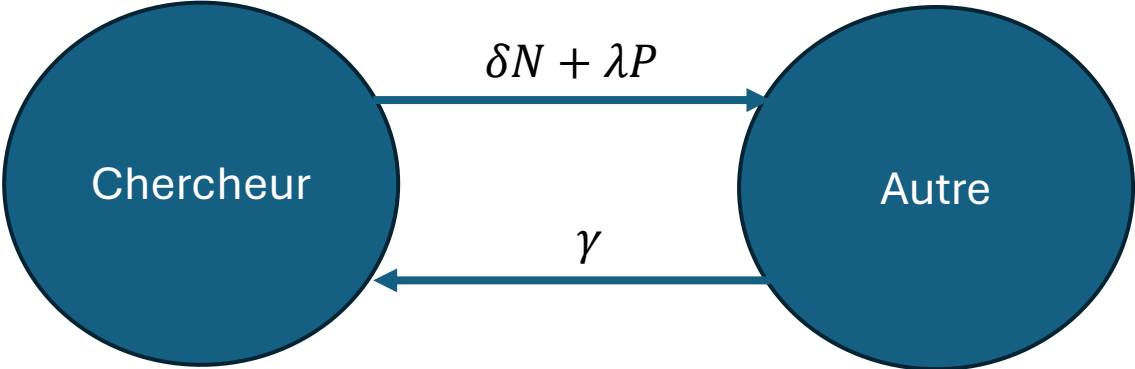
La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

J. theor. Biol. (1997) **185**, 459–474

$$\frac{dN}{dt} = (r_1 u_1^* + r_2 u_2^*) N - (A_1 u_1^* v_1^* + A_2 u_2^* v_2^*) NP + O(\varepsilon),$$

$$\frac{dP}{dt} = -(\mu_1^* v_1^* + \mu_2 u_2^*) P + (e_1 A_1 u_1^* v_1^* + e_2 A_2 u_2^* v_2^*) NP + O(\varepsilon),$$

$$k_{12}^P = \gamma = C^{te}, \quad k_{21}^P = \delta N_1 + \lambda P$$



Macroscopic Dynamic Effects of Migrations in Patchy Predator-prey Systems


J. MICHALSKI*, J.-CH. POGGIALE*†**, R. ARDITI*‡§ AND P. M. AUGER¶

$$g(N, P) = \frac{AN}{1 + BN + CP},$$

$$\frac{dN}{dt} = rN - g(N, P)P,$$

$$\frac{dP}{dt} = -\mu(P)P + e(P)g(N, P)P,$$

$$e(P) = e_1 + (\mu_1 - \mu_2) \frac{\delta \lambda P}{A_1 \gamma (\gamma + \lambda P)}$$

 Pergamon *Mathl. Comput. Modelling* Vol. 27, No. 4, pp. 63–71, 1998
Copyright©1998 Elsevier Science Ltd
Printed in Great Britain. All rights reserved
0895-7177/98 \$19.00 + 0.00
PII: S0895-7177(98)00006-5

Predator-Prey Models in Heterogeneous Environment: Emergence of Functional Response

J. C. POGGIALE

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

- Quels sont les effets de la formation des bancs sur l'intensité de la prédation?
- **La formation de bancs** est un phénomène fondé sur des propriétés individuelles (comportements, physiologie), et qui dépend également des densités de populations.
- **La réponse fonctionnelle** résulte également des caractéristiques individuelles et des densités de population.
- Elle intervient dans la dynamique des **populations**, les flux **trophiques dans les réseaux** et donc dans le fonctionnement des écosystèmes.



La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

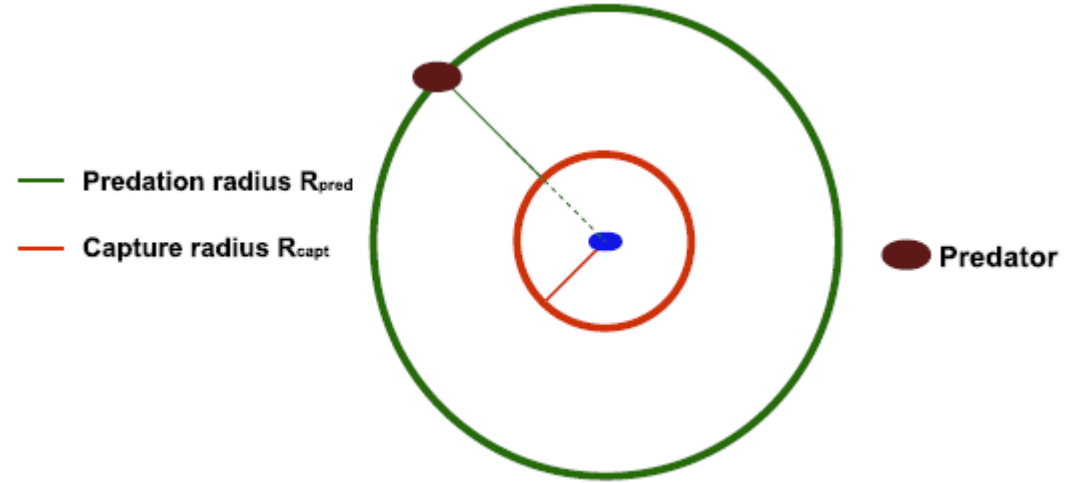
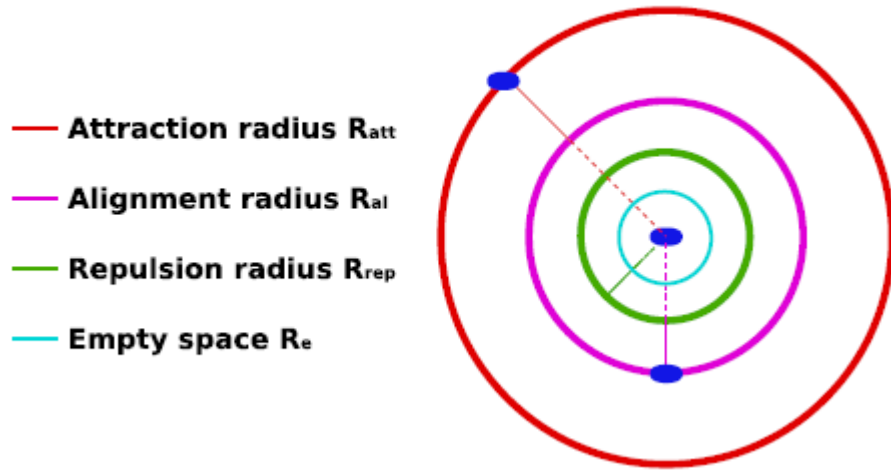
- Le modèle individu centré décrit les interactions sociales qui définissent les mouvements.
- A ce niveau de description, la théorie DEB peut également inclure les aspects métaboliques.
- Les comportements peuvent dépendre de l'état métabolique.
- Ici, la théorie DEB n'est pas utilisée.
- On définit des règles de déplacements individuels fondées sur les positions et vitesses relatives des individus autour.
- On détermine le nombre de proies consommées par un prédateur par unité de temps.
- Les prédateurs ont une satiété.
- Questions : peut- on associer un type de réponse fonctionnelle aux comportements individuels?
Si oui, quelle relation entre le type et les comportements? Et pourquoi?



La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

Modèle individu centré est adapté à la description de comportements « simples » qui contrôlent les déplacements.

Chiara Accolla

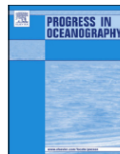


Progress in Oceanography 134 (2015) 232–243

Contents lists available at ScienceDirect

Progress in Oceanography

journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean



Analysis of functional response in presence of schooling phenomena: An IBM approach



Chiara Accolla^{a,*}, David Nerini^a, Olivier Maury^{b,c}, Jean-Christophe Poggiale^a

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

- A l'échelle des populations, on compte le nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps.
- On étudie les relations entre les paramètres des réponses fonctionnelles émergentes et les paramètres du modèle individu – centré.

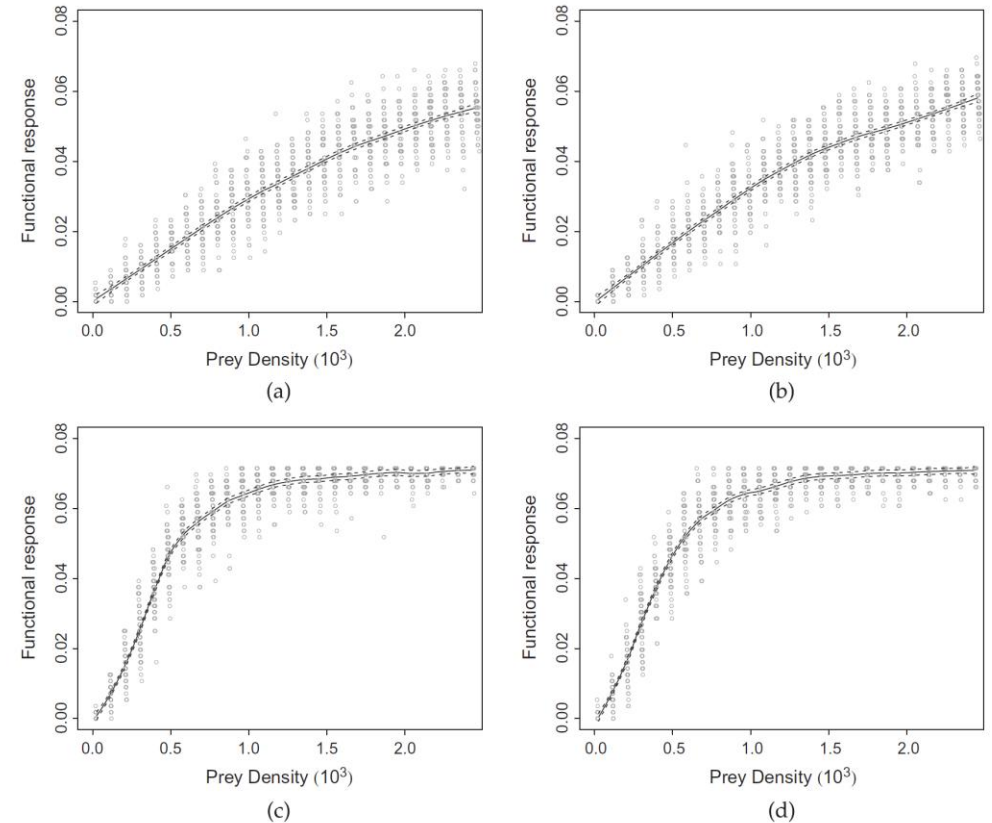
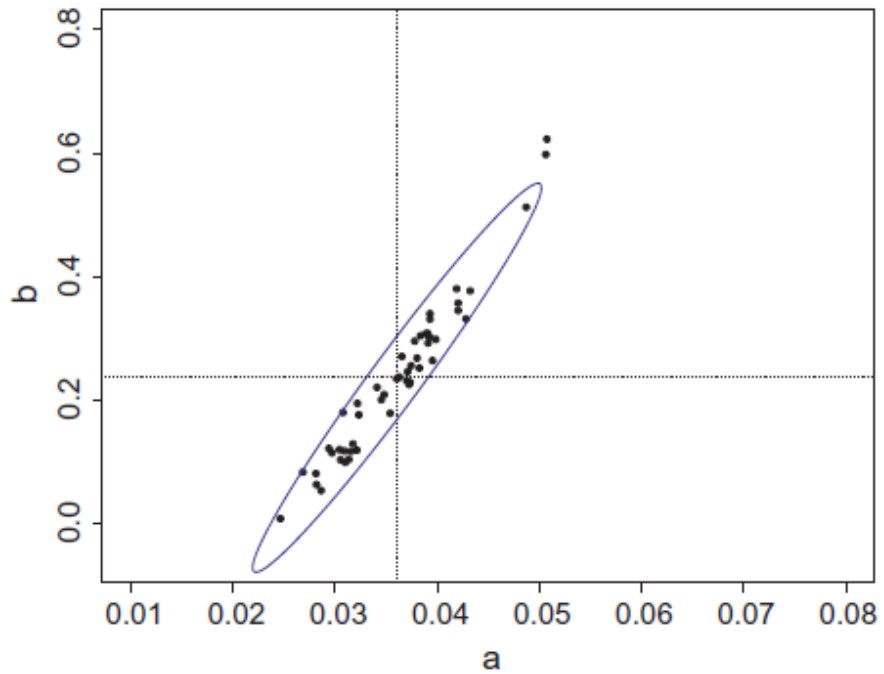
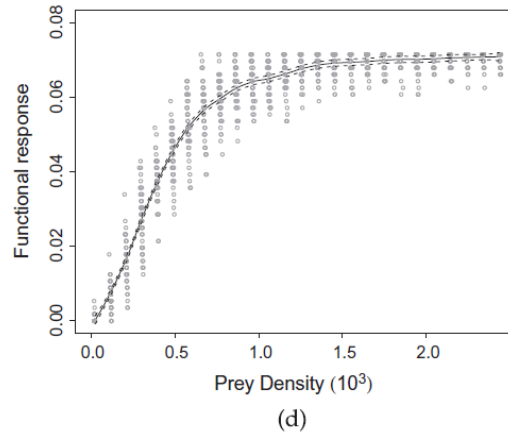
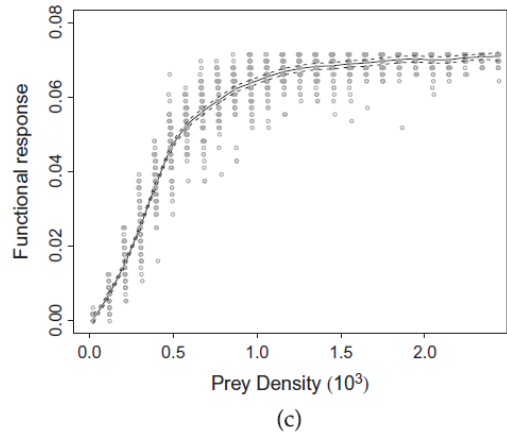
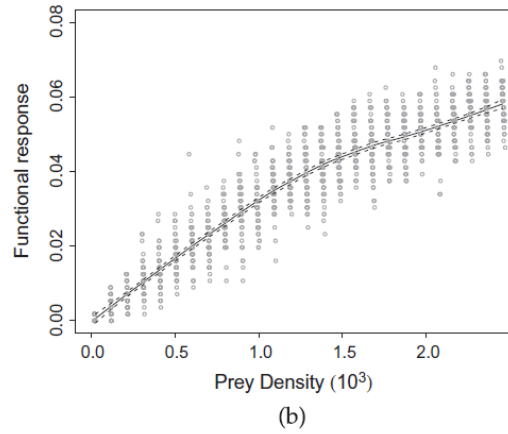
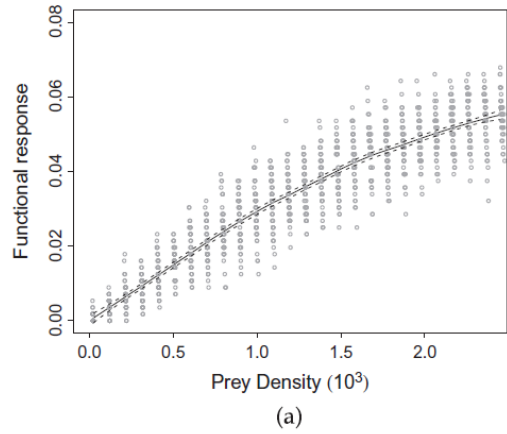


Fig. 2. Functional responses in the four different cases. Black lines represent the trend of the data (grey points) estimated by non-parametric regression over data generated from 50 simulations of the IBM with 95% confidence interval (dashed lines). (a) No schooling of either prey nor predators. (b) Schooling of predators only. (c) Schooling of prey only. (d) Schooling of both prey and predators.

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



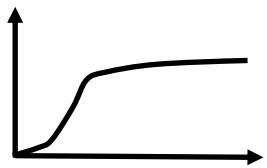
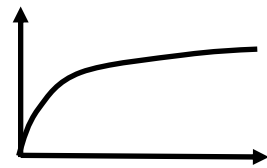
$$f_{HII}(n) = \frac{an}{1 + bn}$$

$$b = T_h a$$

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?

$$g(x) = \frac{ax^n}{1 + bx^n}$$

$$b = T_h a$$



$n = 1$ Holling type 2

$n = 2$ Holling type 3

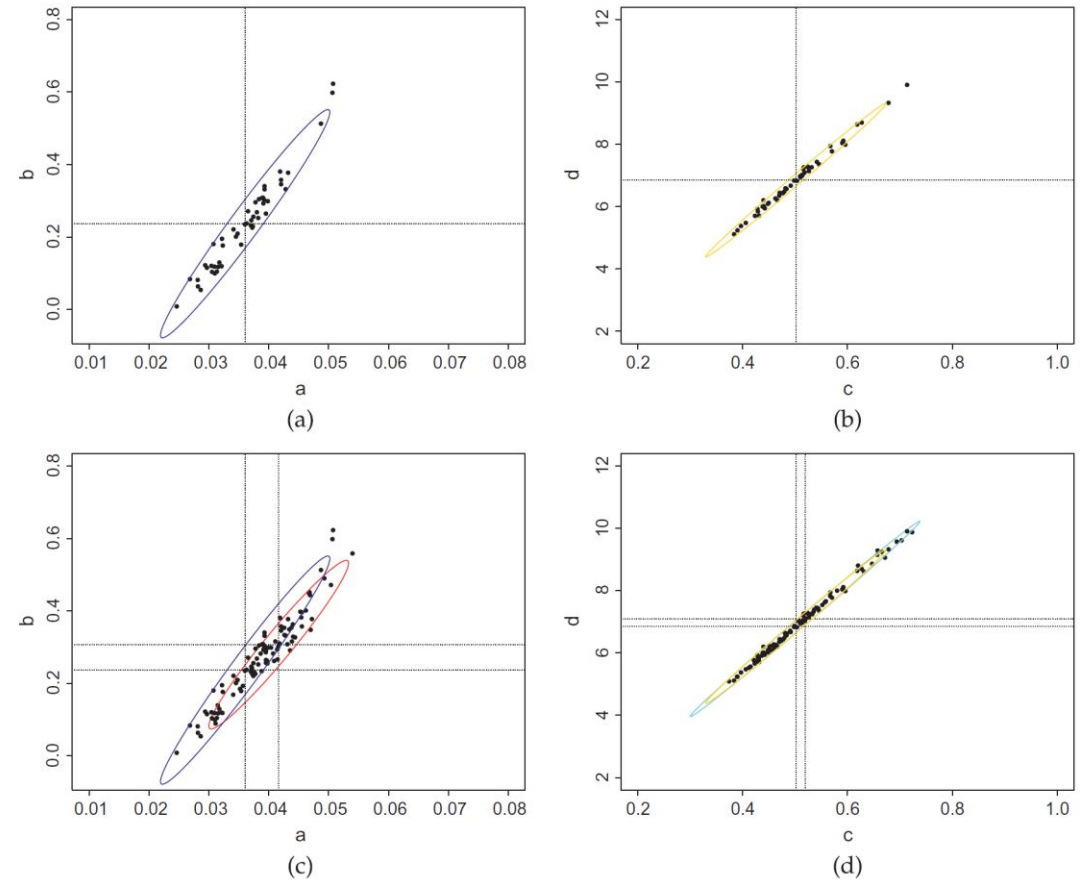


Fig. 4. Bivariate Gaussian distance. Each black point is a value of the couple of the estimated parameters (a, b) or (c, d) . The ellipse is the isocline that contains the 95% of the values under Gaussian assumption. (a) No schooling phenomena. We can see a linear relationship between a and b , as predicted by the Holling type II model. (b) Schooling of prey. We can see a linear relationship between c and d . (c) Comparison between the values of the case without aggregation (blue ellipse) and the one of predator aggregation (red ellipse). The two ellipses are not completely overlapping, so the couple of parameters is significantly different between the two cases. (d) Comparison between the values of the case of prey aggregation (yellow ellipse) and the one of predator and prey aggregation (azure ellipse). The two ellipses are completely overlapping. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Effects of predator confusion on functional responses

Jonathan M. Jeschke and Ralph Tollrian

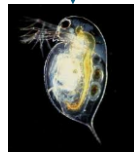
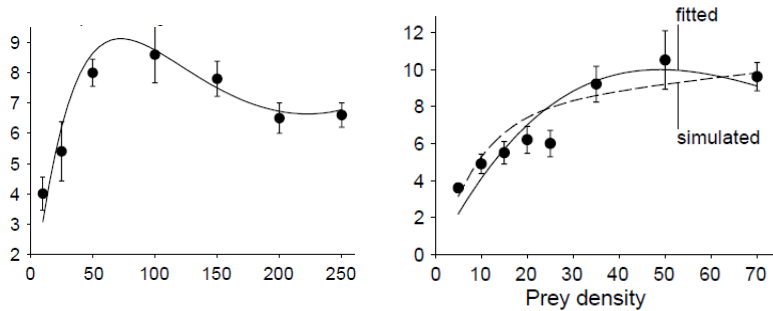


La confusion

- Prédateurs vivant dans les étangs du sud de la Bavière.
- Proie issues de cultures en laboratoire, originaires des étangs.
- Expérience à température constante.
- Volumes des expérience en rapport avec la différence de taille entre les prédateurs.
- Tous les prédateurs étaient affamés au début des expériences.
- L'expérience commence à la première attaque par un prédateur.
- Expériences courtes pour éviter l'influence de la satiété des prédateurs.
- Proies consommées non remplacées (nombre de proies mangées faibles en regard du nombre de proies présentes).

Effects of predator confusion on functional responses

Jonathan M. Jeschke and Ralph Tollrian



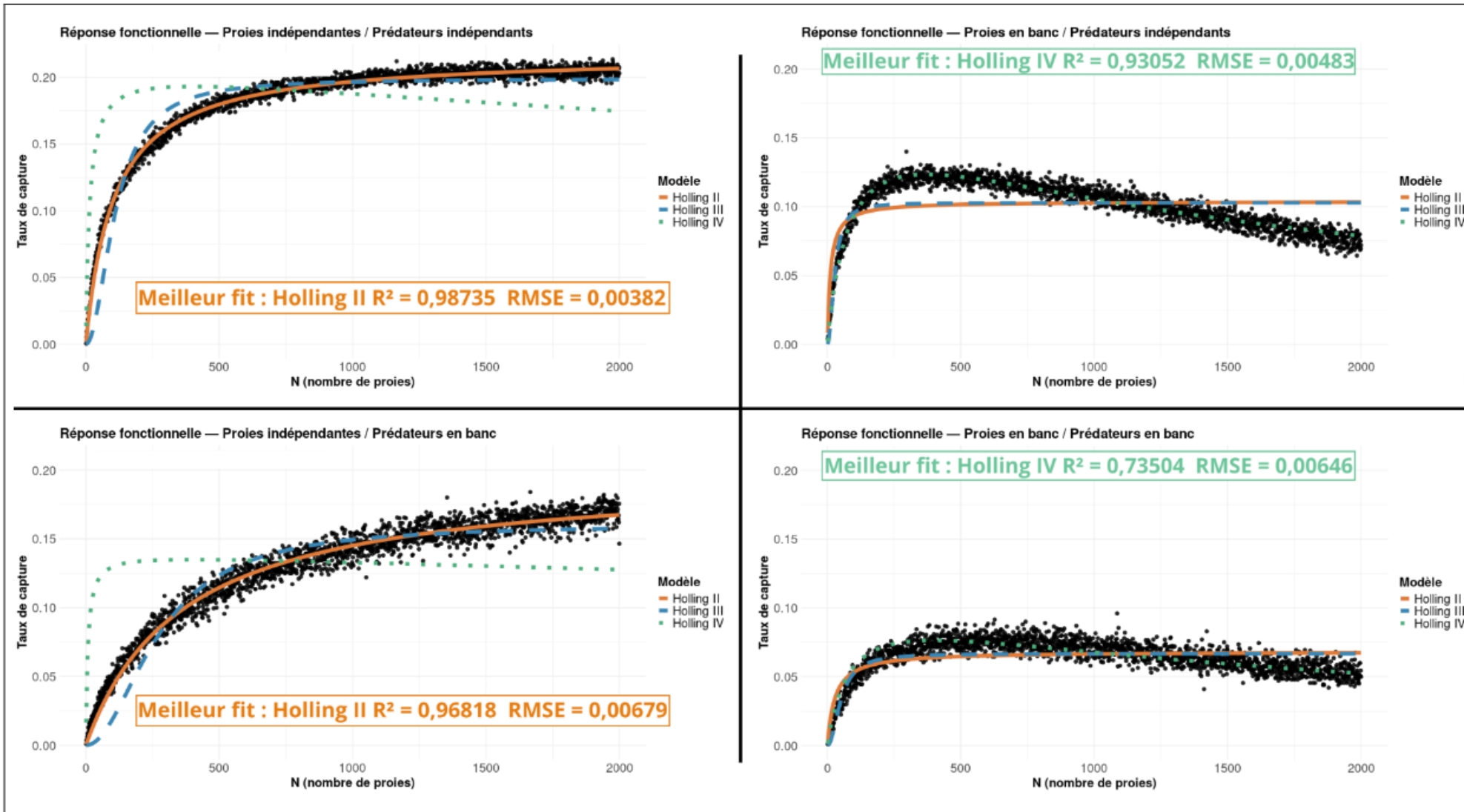
La confusion

- Prédateurs vivant dans les étangs du sud de la Bavière.
- Proie issues de cultures en laboratoire, originaires des étangs.
- Expérience à température constante.
- Volumes des expériences en rapport avec la différence de taille entre les prédateurs.
- Tous les prédateurs étaient affamés au début des expériences.
- L'expérience commence à la première attaque par un prédateur.
- Expériences courtes pour éviter l'influence de la satiété des prédateurs.
- Proies consommées non remplacées (nombre de proies mangées faibles en regard du nombre de proies présentes).

La réponse fonctionnelle : comment la formuler?



Jonathan Panissard
(M2)

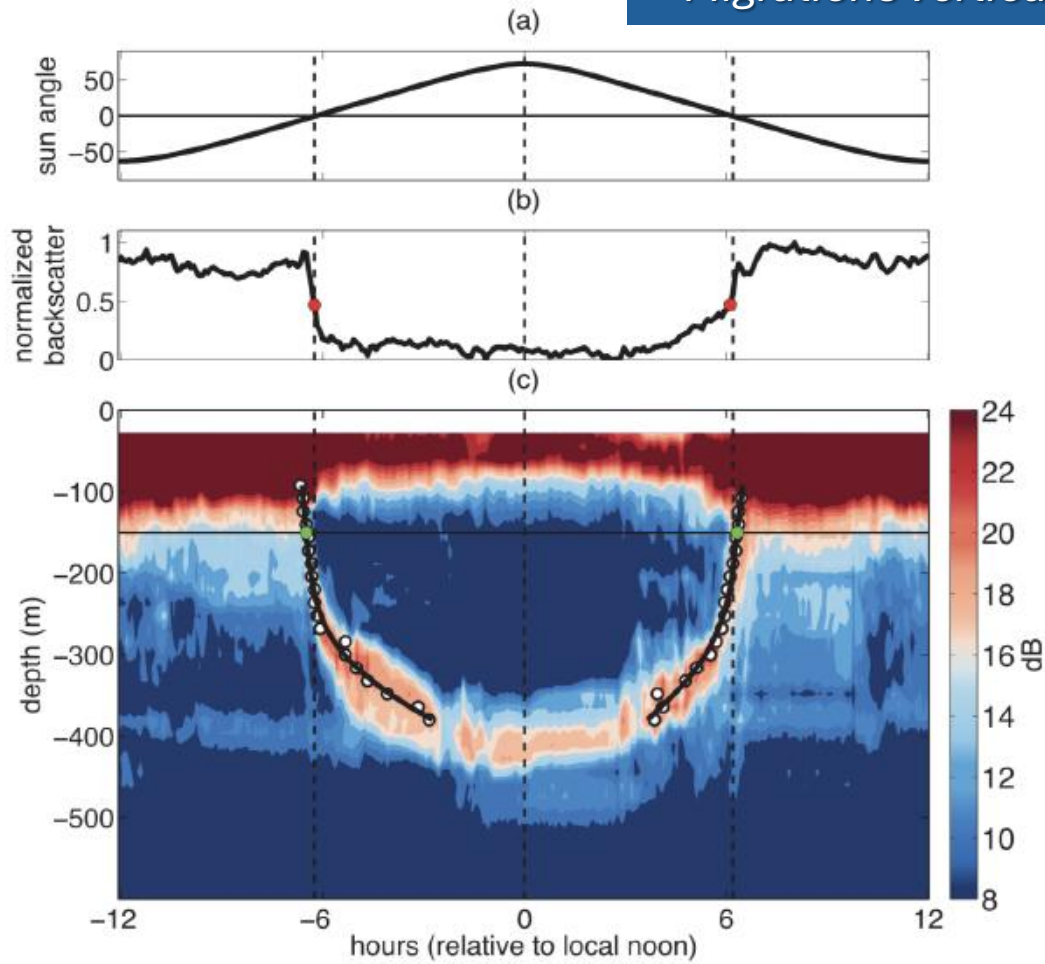


Conclusions

- La réponse fonctionnelle résulte d'une **interaction** entre les niveaux **individus** et **populations**.
- Elle dépend des **échelles spatiales** où se jouent les interactions.
- Le passage du **laboratoire** au **milieu naturel** n'est pas immédiat...
- La **formulation** des réponses fonctionnelles peut se comprendre en décrivant les **comportements** et le **métabolisme** des individus (e.g. Holling versus Ivlev).
- L'utilisation d'une fonction particulière de réponse fonctionnelle sous – entend toujours des **hypothèses à préciser**.
- Les hypothèses qui conduisent à une réponse fonctionnelle pourraient **altérer** également les **autres composantes** des modèles d'interaction.
- D'autres types d'approches (théorie des jeux, ...)

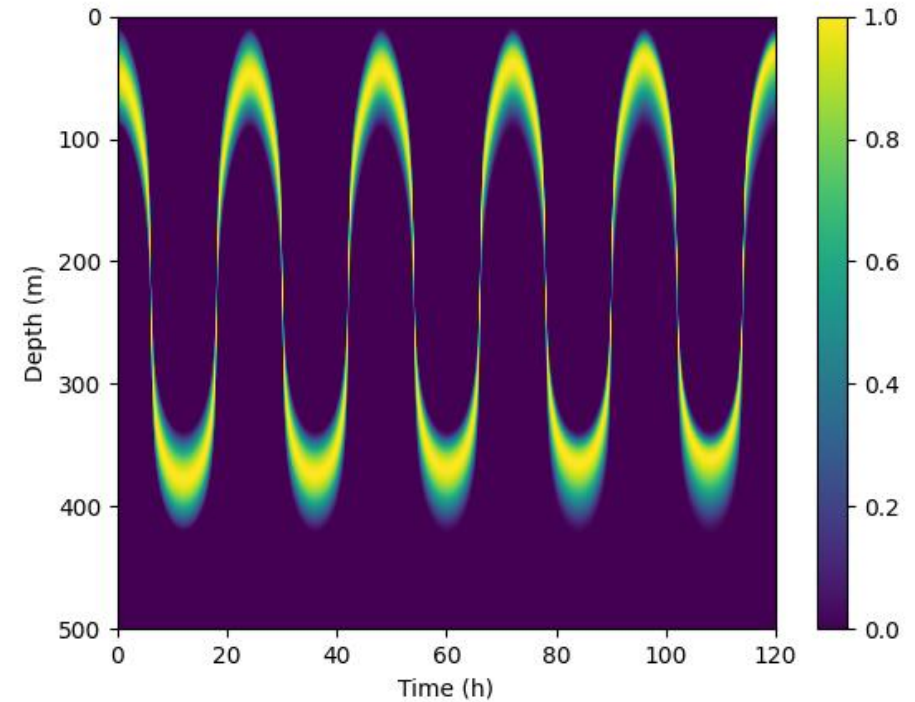
Bioénergétique et pompe biologique

Migrations verticales du zooplancton et du necton

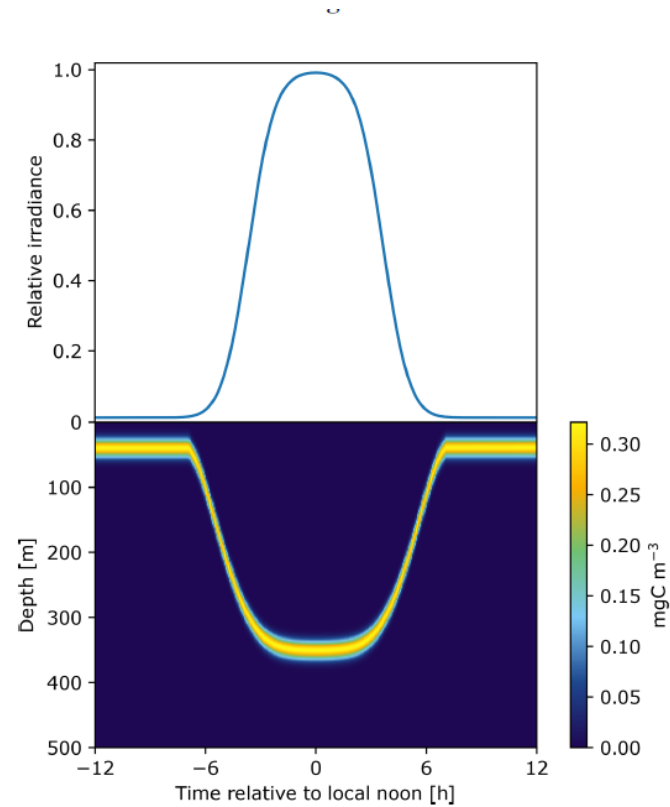
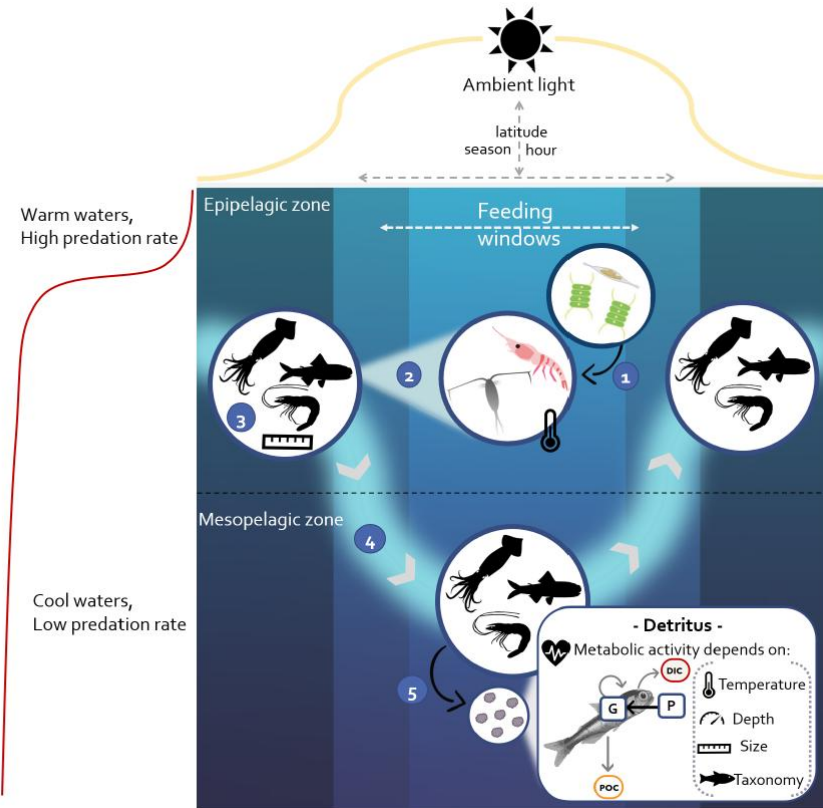


$$\begin{cases} \frac{\partial R}{\partial t} = \rho R \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \frac{\alpha RC}{1 + \beta R} \\ \frac{\partial G}{\partial t} = -\frac{\partial(wG)}{\partial z} + \frac{\alpha RC}{1 + \beta R} - dG - \mu G \\ \frac{\partial C}{\partial t} = -\frac{\partial(wC)}{\partial z} + e dG - (m + \mu)C \end{cases}$$

$$\frac{\partial D_g}{\partial t} = (1 - e)dG ; \quad \frac{\partial D_m}{\partial t} = mC ; \quad \frac{\partial D_\mu}{\partial t} = \mu(C + G)$$

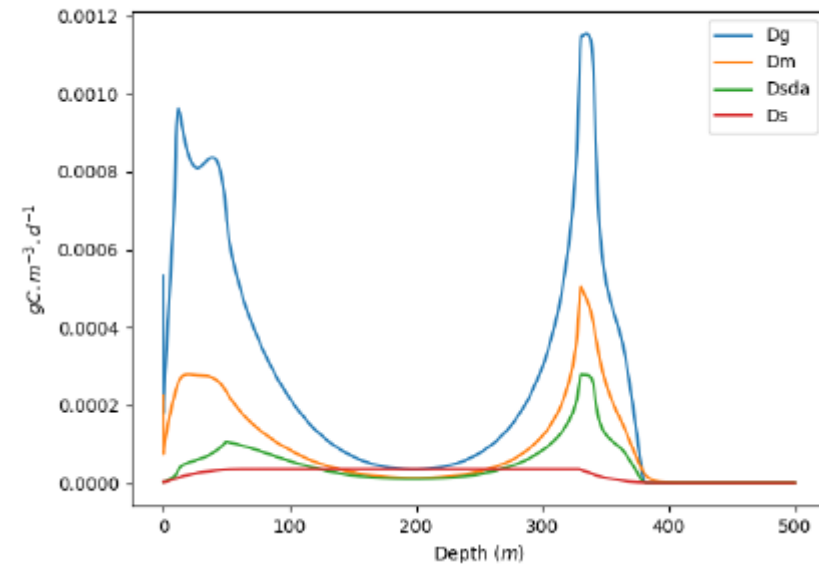
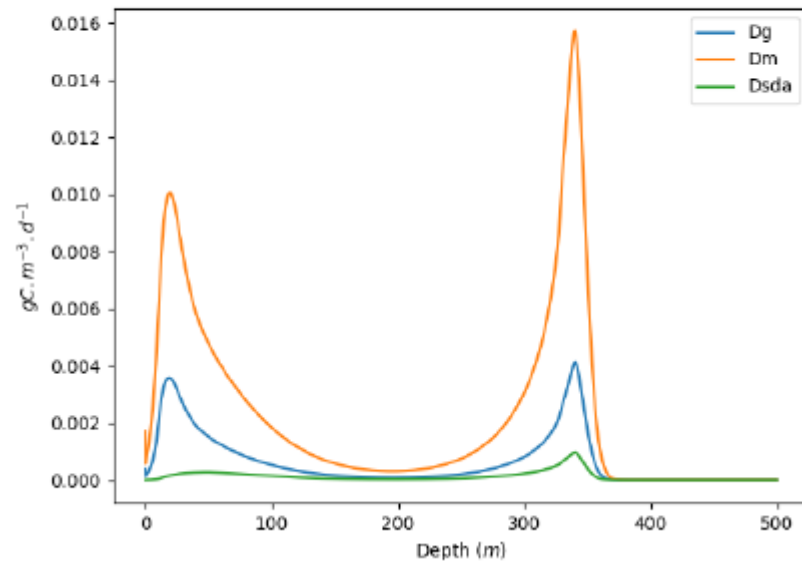


Migrations verticales du zooplancton et du necton

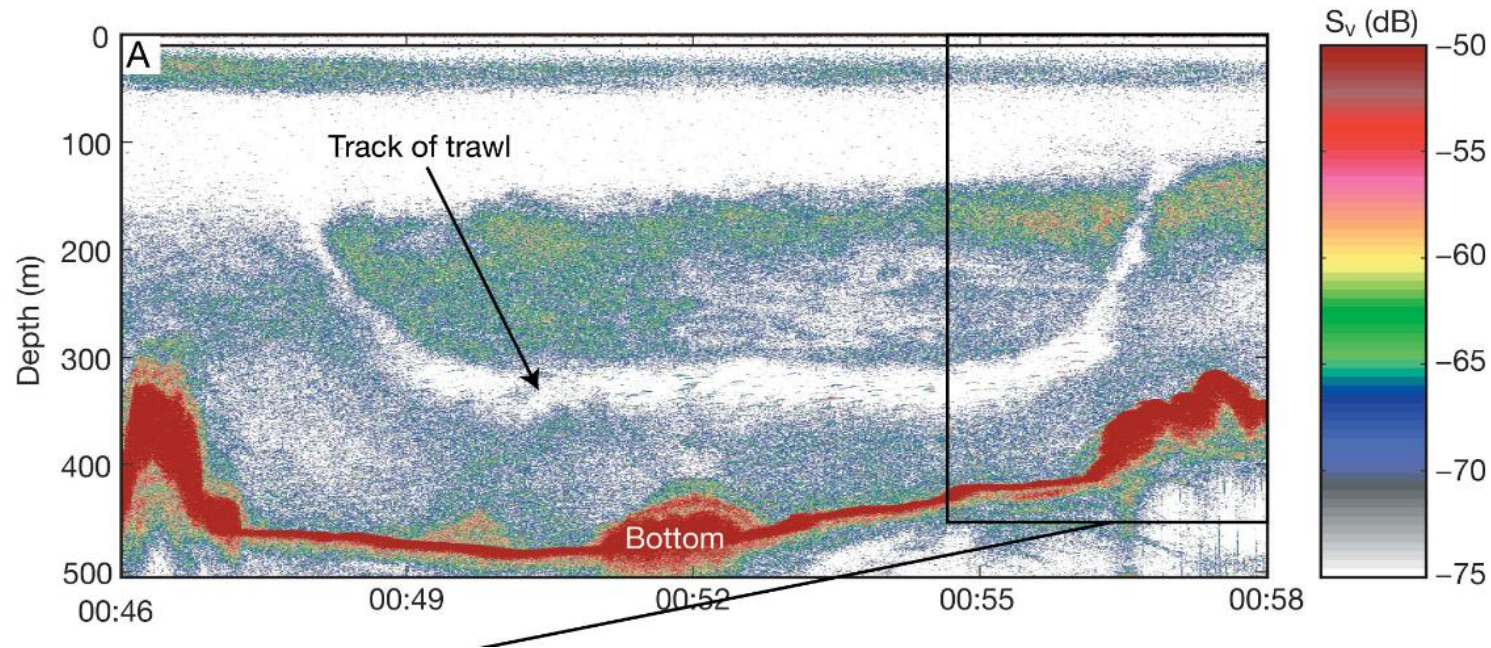


$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} = \rho P \left(1 - \frac{P}{K(z)} \right) - \frac{\alpha_v(t, z) P}{1 + \beta P} C \\ \frac{\partial G}{\partial t} = - \frac{\partial(wG)}{\partial z} + \frac{\alpha_v(t, z) P}{1 + \beta P} C - (d + \mu) G \\ \frac{\partial C}{\partial t} = - \frac{\partial(wC)}{\partial z} + edG - D_m - \mu C \end{cases}$$

Migrations verticales du zooplancton et du necton

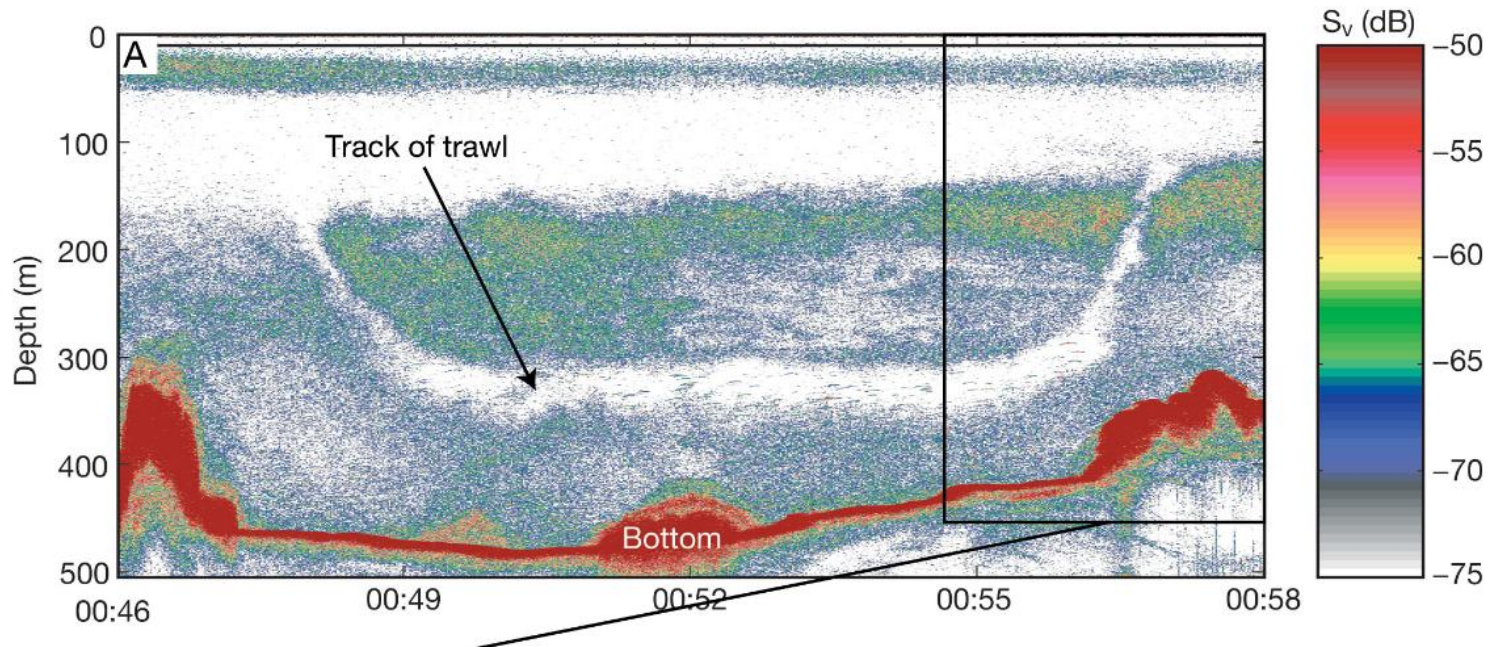


Migrations verticales du zooplancton et du necton



Satellite, campagnes de terrain, plongée, acoustique, gliders, systèmes embarqués, balises, ...

Migrations verticales du zooplancton et du necton



Vol. 456: 1–6, 2012
doi: 10.3354/meps09785

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published June 7



FEATURE ARTICLE: NOTE

Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass

Stein Kaartvedt^{1,2,*}, Arved Staby^{3,4}, Dag L. Aksnes³

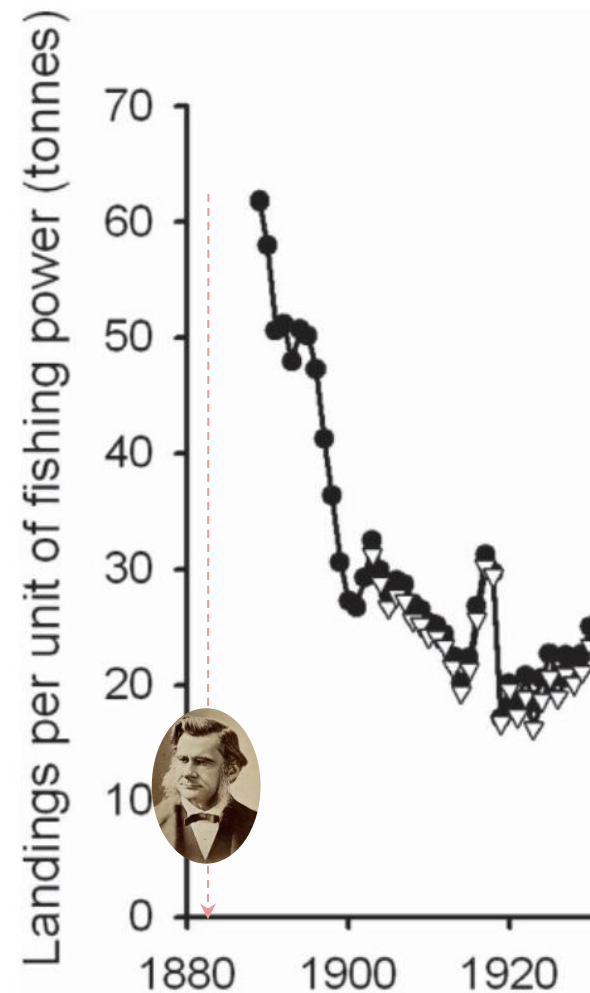
Satellite, campagnes de terrain, plongée, acoustique, gliders, systèmes embarqués, balises, ...

*Modélisation pour la gestion des ressources
halieutiques*

“I believe that the cod fishery, the herring fishery, the pilchard fishery, and probably all the great sea fisheries, are inexhaustible.”

“Nothing we do seriously affects the number of fish.”

— T. H. Huxley, 1883, *Inaugural Address at the Fisheries Exhibition*



Thurstan et al., 2010

Table 1 | Single species landings per unit of fishing power (LPUP) by the English and Welsh trawl fleet.

Species	Early averaged LPUP (t) (s.d.)	Early LPUP timescale	Latest averaged LPUP (t) (s.d.)	Latest LPUP timescale	Percent decline
Cod	4.27 (0.350)	1889–1893	0.58 (0.074)	2003–2007	86.6
Brill	0.20 (0.010)	1890–1894	0.03 (0.005)	2003–2007	85.7
Plaice	8.18 (0.344)	1889–1893	0.23 (0.024)	2003–2007	97.2
Skates and rays	1.34 (0.092)	1902–1906	0.22 (0.008)	2003–2007	83.4
Turbot	0.21 (0.040)	1903–1907	0.03 (0.003)	2003–2007	84.8
Wolffish	0.19 (0.026)	1903–1907	0.01 (0.002)	2001–2005	95.8
Conger eel	0.20 (0.021)	1902–1906	0.02 (0.003)	2002–2006	89.2
Haddock	20.72 (1.335)	1889–1893	0.19 (0.041)	2003–2007	99.1
Hake	1.63 (0.392)	1891–1895	0.07 (0.014)	2003–2007	95.2
Halibut	1.03 (0.154)	1890–1894	0.00 (0.000)	2002–2006	99.8
Ling	1.17 (0.146)	1889–1893	0.05 (0.009)	2003–2007	95.7

LPUP were averaged for the first and latest 5 years of the fishery (timescales shown). LPUP are based upon landings by British vessels (UK vessels after 1990) into England and Wales. LPUP were corrected to take account of vessels landing their catch into other countries.



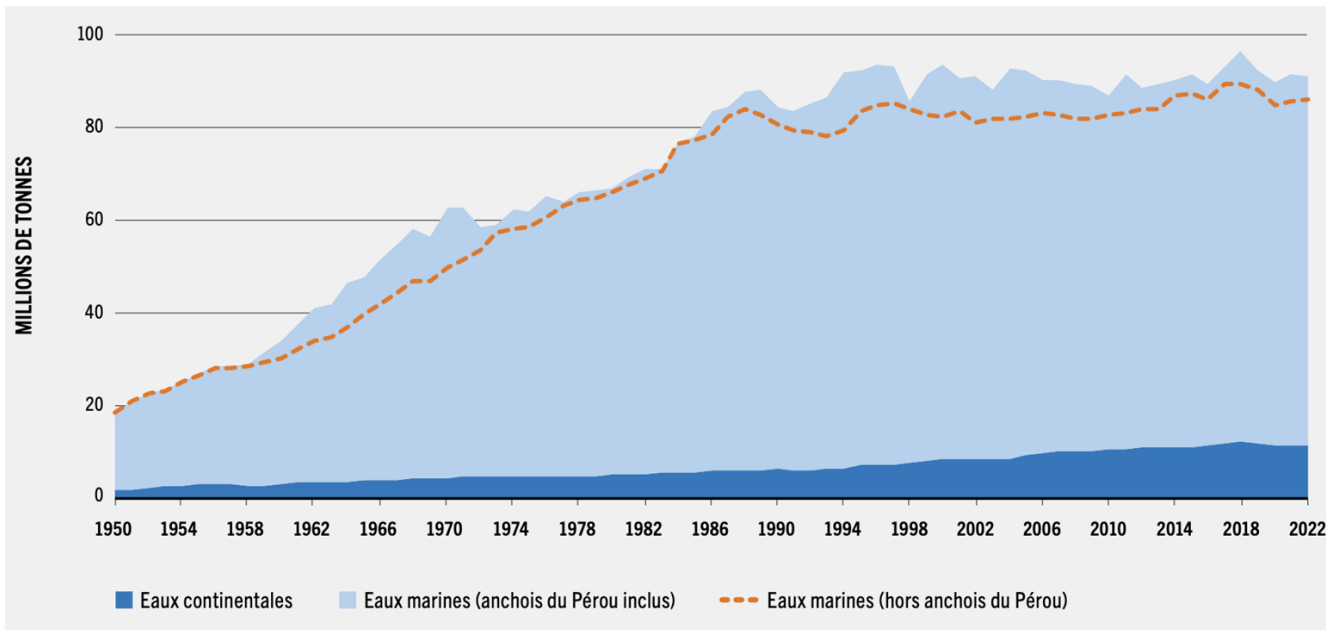
Théo Villain



Nicolas Loeuille

Bilan global

Captures mondiales

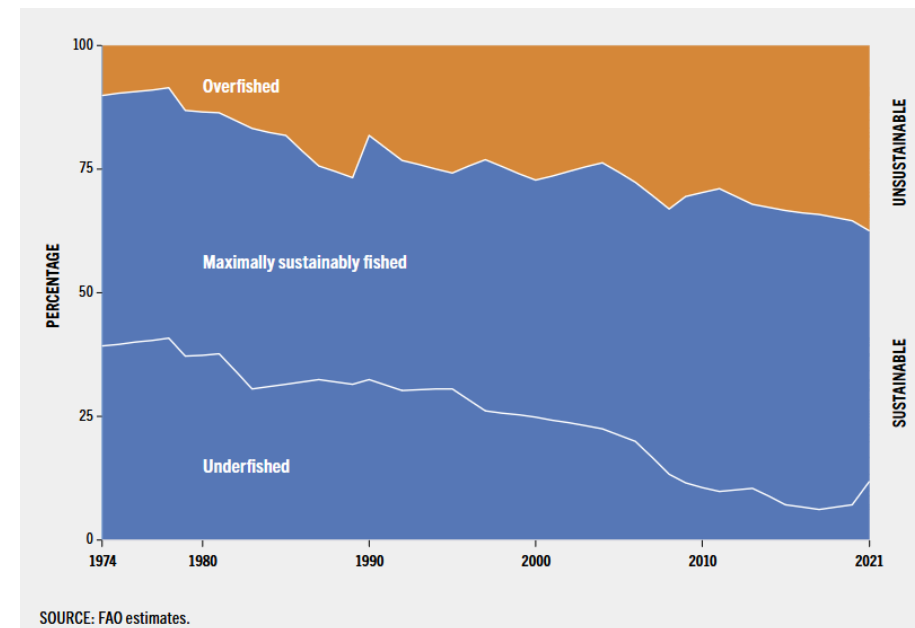


FAO 2024

Stagnation des captures



Augmentation de la puissance des navires de pêche



FAO 2024

Stocks surexploités : 11% (1974) → 40% (2021)

Premiers modèles de gestion d'une pêcherie : gestion par point de référence



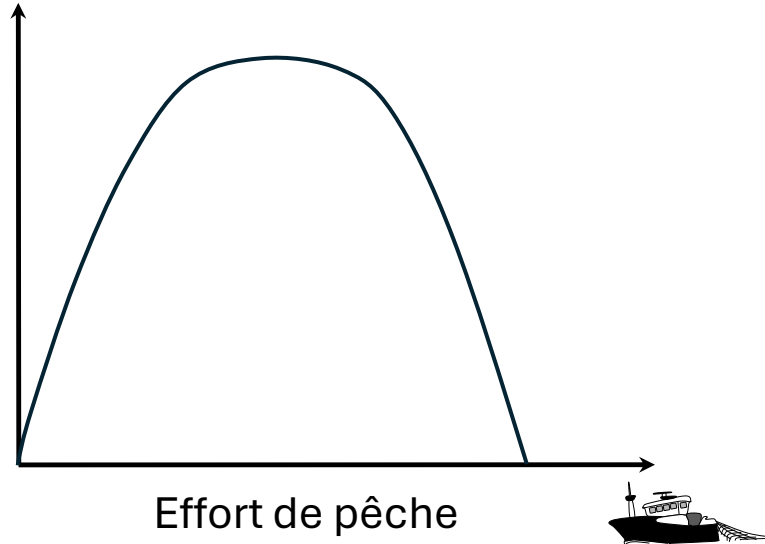
(Schaefer, 1954)

Dynamique d'une **espèce exploitée**

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB$$



Captures à l'équilibre



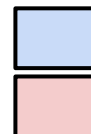
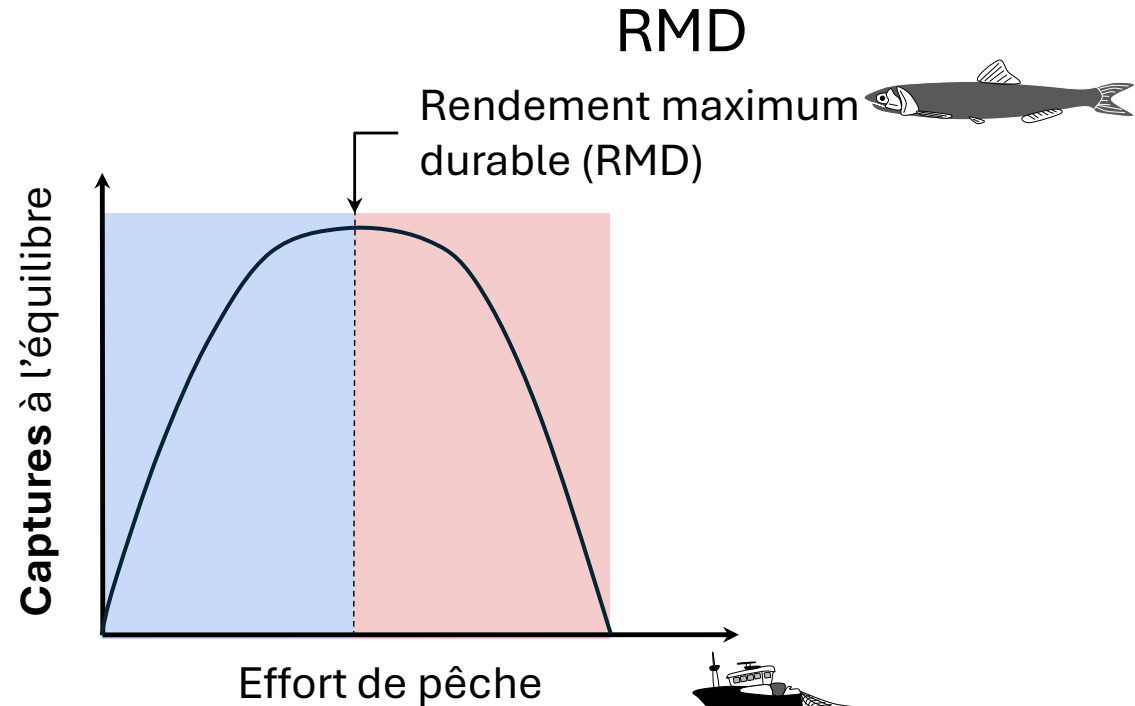
Premiers modèles de gestion d'une pêcherie



(Schaefer, 1954)

Dynamique d'une **espèce exploitée**

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB$$



Stock biologiquement **sous-exploité**

Stock biologiquement **sur-exploité**

Premiers modèles de gestion d'une pêcherie



(Schaefer, 1954)

Dynamique d'une **espèce exploitée**

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB$$

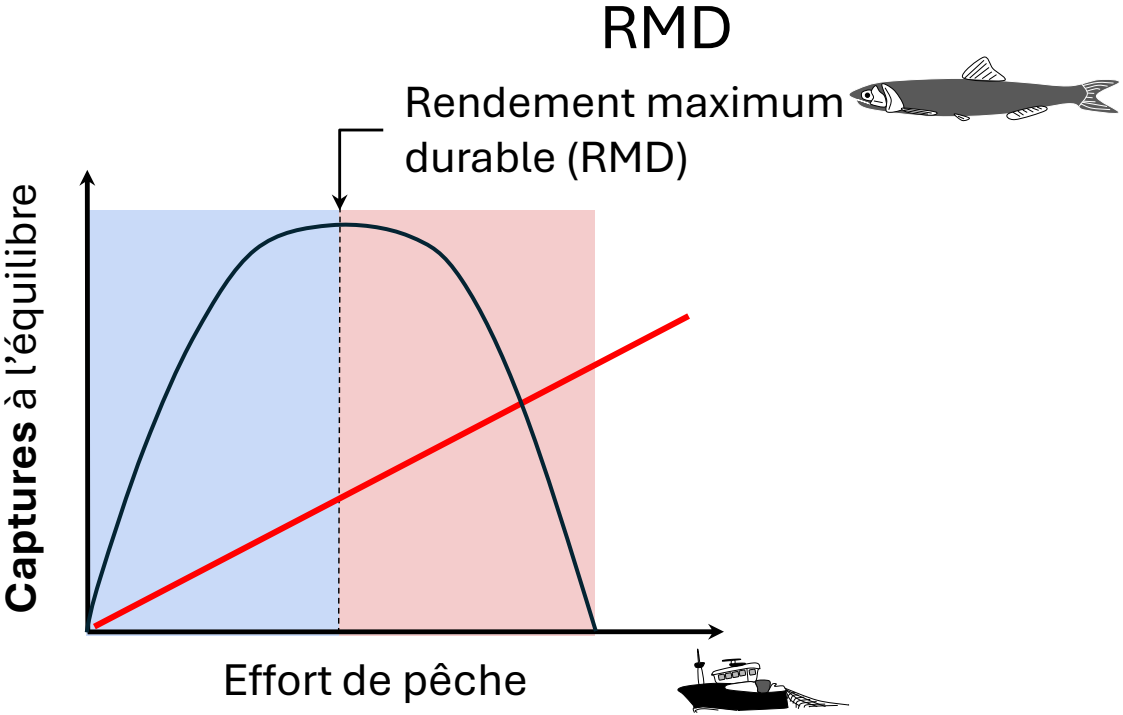
$$g(E) = pqB^*(E)E - cE$$



Rendement **économique**



(Gordon, 1954)



- Stock biologiquement **sous-exploité**
- Stock biologiquement **sur-exploité**

Premiers modèles de gestion d'une pêcherie



Dynamique d'une **espèce exploitée**

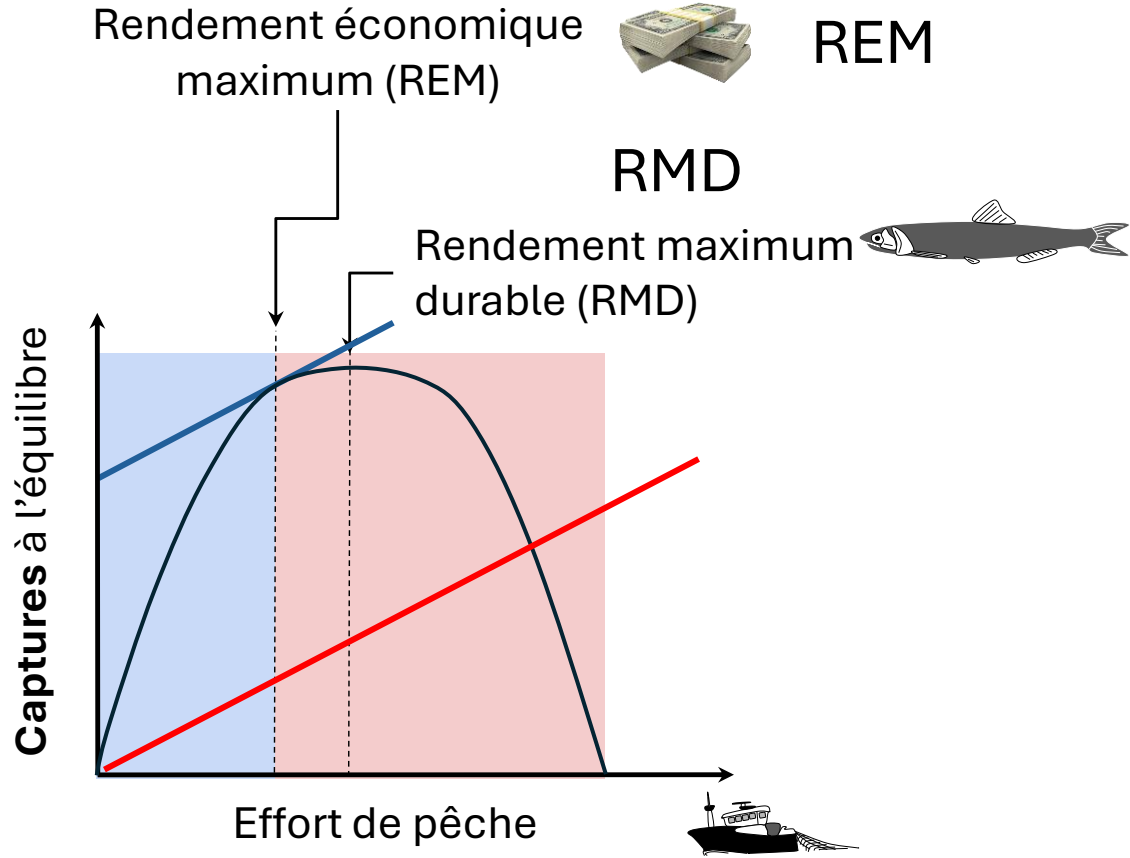
$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB$$



$$g(E) = pqB^*(E)E - cE$$

Rendement **économique**



(Gordon, 1954)



-  Stock biologiquement **sous-exploité**
-  Stock biologiquement **sur-exploité**

Premiers modèles de gestion d'une pêcherie



Dynamique d'une **espèce exploitée**

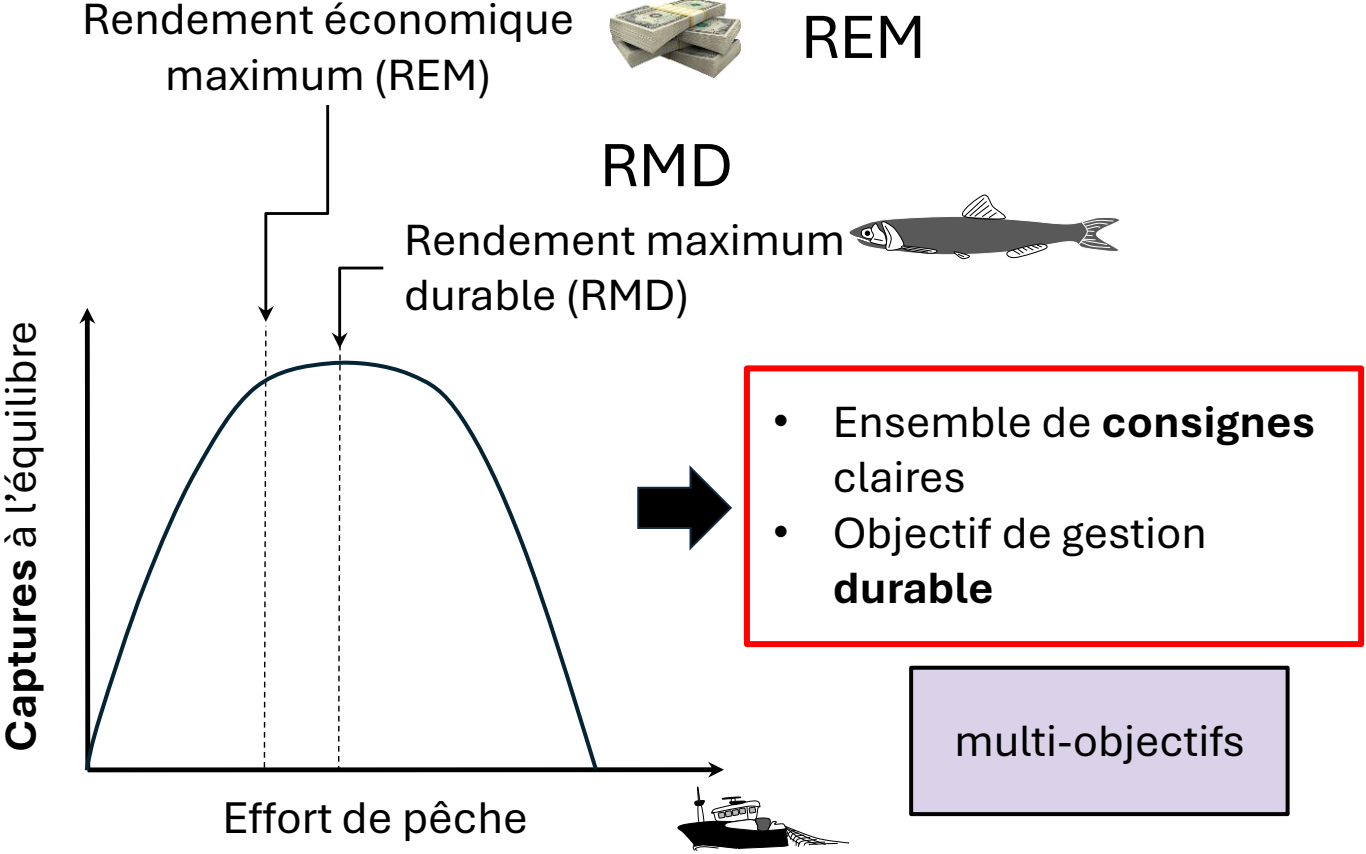
$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB$$

$$g(E) = pqB^*(E)E - cE$$

Rendement **économique**



(Gordon, 1954)



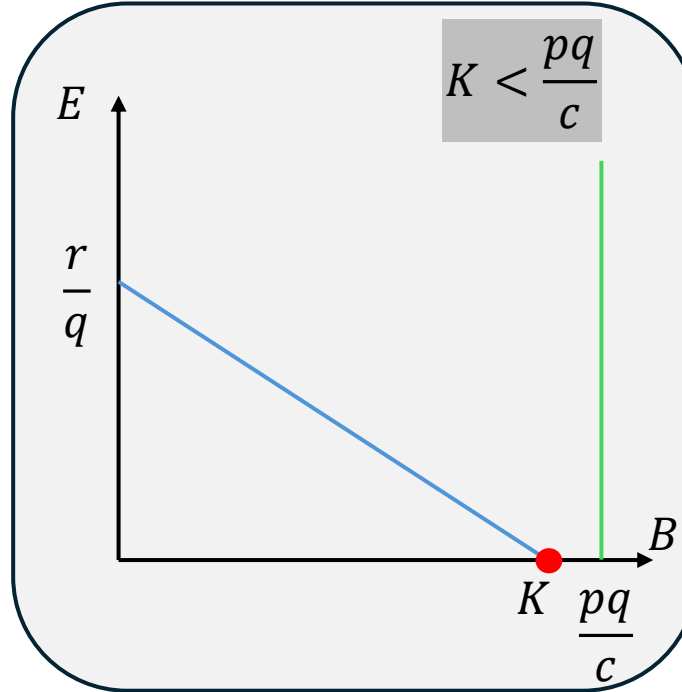
Pas de gestion : Accès ouvert

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB$$

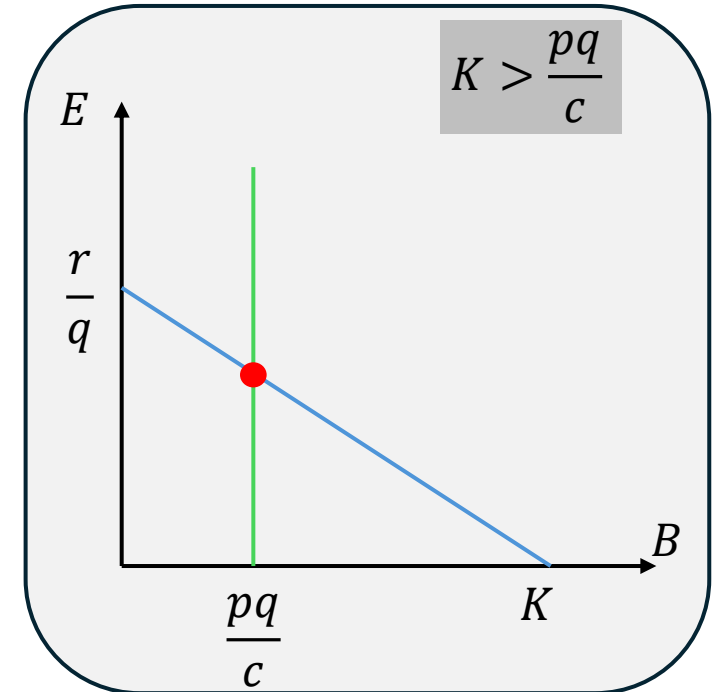
$$\frac{dE}{dt} = \gamma(pqBE - cE)$$

$$g(E) = pqB^*(E)E - cE$$

A l'équilibre, $g(E) = 0$



$$E^* = \frac{r}{q} \left(1 - \frac{B}{K} \right)$$



$$B^* = \frac{pq}{c}$$

Gestion adaptative de l'effort

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K} \right) - qEB \quad (1)$$

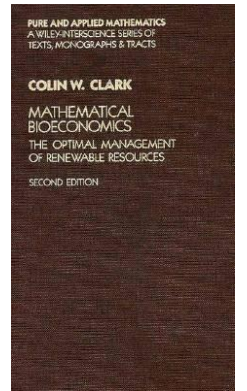
Evaluation des gains à l'instant t en fonction d'une valeur d'effort à déterminer à l'instant t .

$$g(t) = (pqE(t)B(t) - cE(t))e^{-\delta t} \quad \delta \text{ est le taux de dévaluation des gains obtenus plus tard.}$$

Colin W. Clark, 1976

Evaluation du gain sur la période $[0, T]$ pour un choix de fonction E donné :

$$G_T(E) = \int_0^T (pqE(t)B(t) - cE(t))e^{-\delta t} dt$$

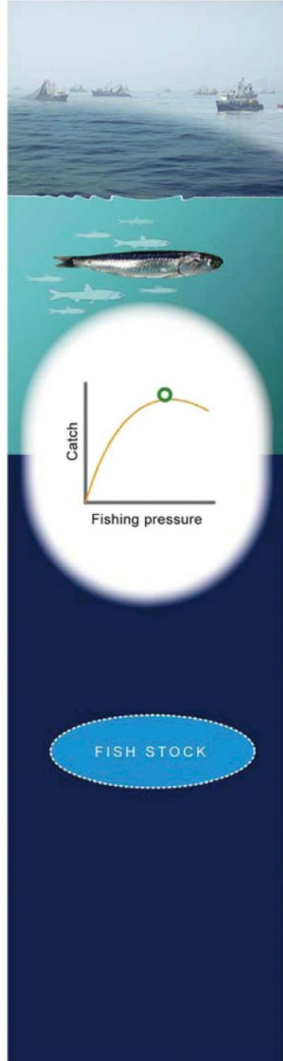


La **théorie du contrôle optimal** permet de trouver une fonction \tilde{E} qui maximise ce gain sous la contrainte de la dynamique de B donnée par le modèle (1).

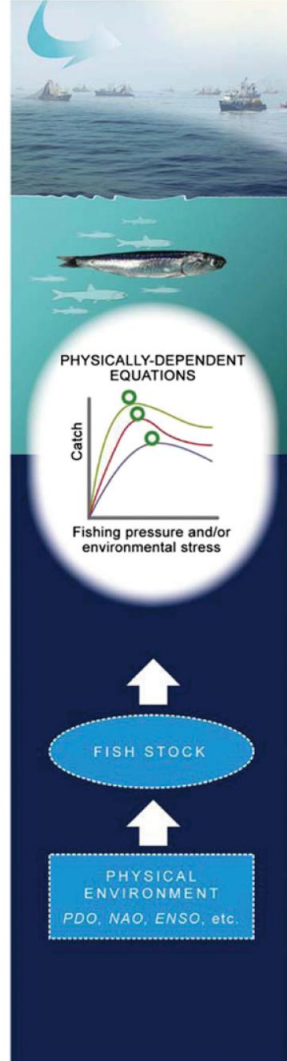
Approche écosystémique des ressources marines exploitées

- Conséquences inattendues des pressions sur les systèmes marins (surpêche, réchauffement climatique, ...)
- Changements importants dans la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes
- Réponses aux pressions impliquent des dynamiques complexes avec des problèmes de gestion
- Conséquences sur la productivité des pêcheries
- Besoin de comprendre les conséquences de la complexité des réseaux dans lesquels vivent les populations exploitées (en interaction avec les activités anthropiques)

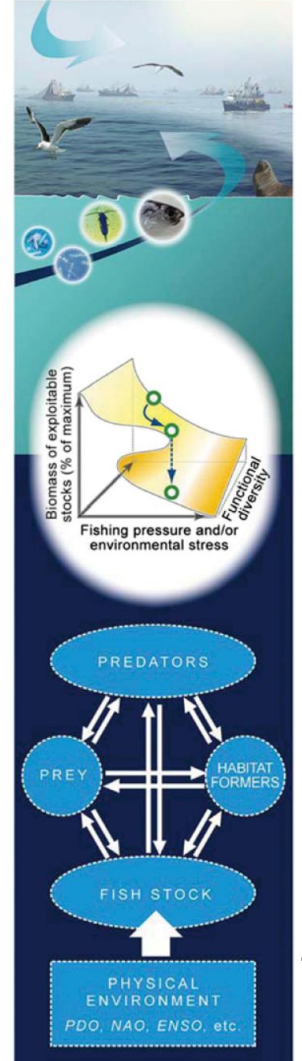
A STAGE 1
Single fish stock management



B STAGE 2 (present)
Single fish stock management informed by physical processes



C STAGE 3 (needed)
Tipping points for ecosystem-based management



POLICY FORUM
ECOLOGY

Ecosystem-Based Fishery Management

E. K. Pikitch,^{1*} C. Santora,¹ E. A. Babcock,¹ A. Bakun,² R. Bonfil,³ D. O. Conover,⁴ P. Dayton,⁵ P. Doukakis,¹ D. Fluharty,⁶ B. Heneman,⁷ E. D. Houde,⁸ J. Link,⁹ P. A. Livingston,¹⁰ M. Mangel,¹¹ M. K. McAllister,¹² J. Pope,¹³ K. J. Sainsbury¹⁴

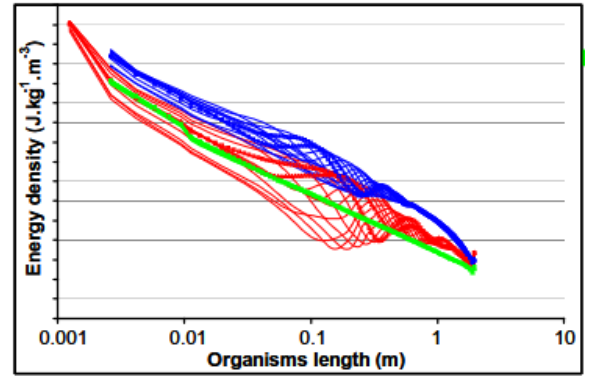
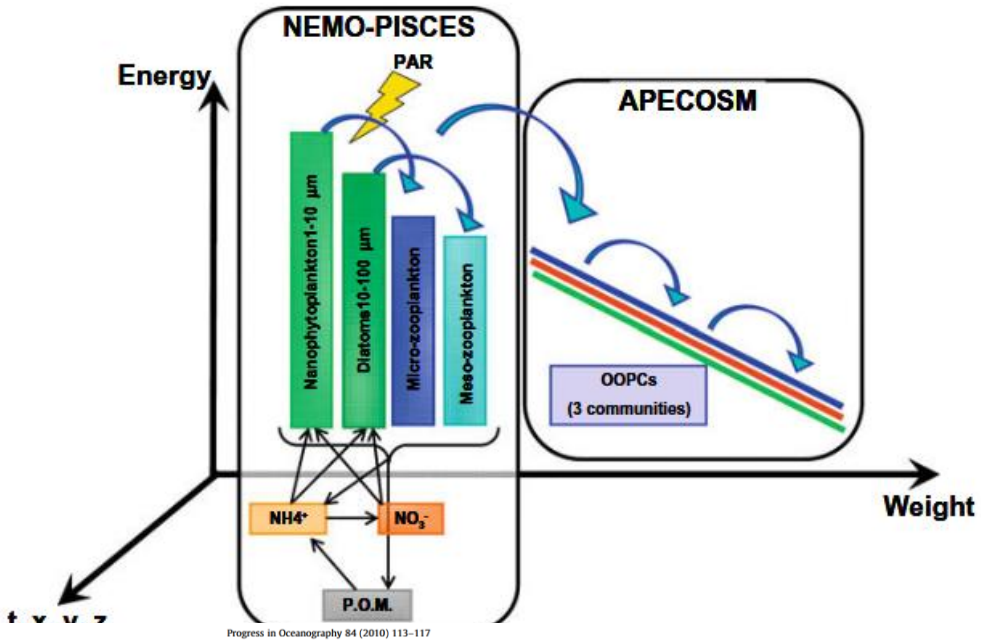
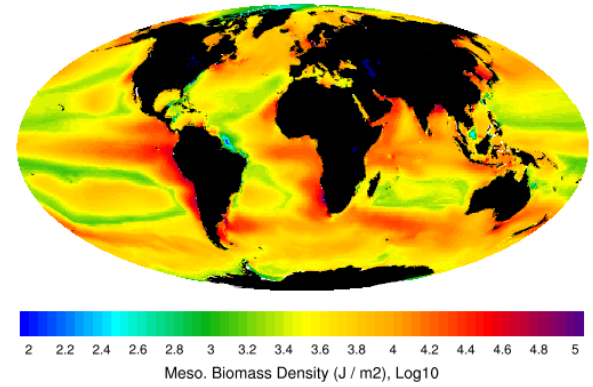
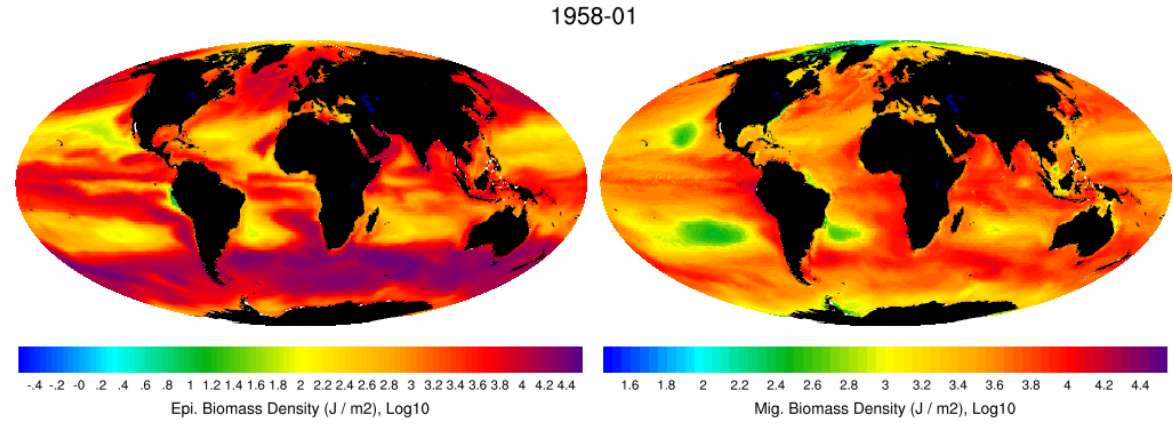
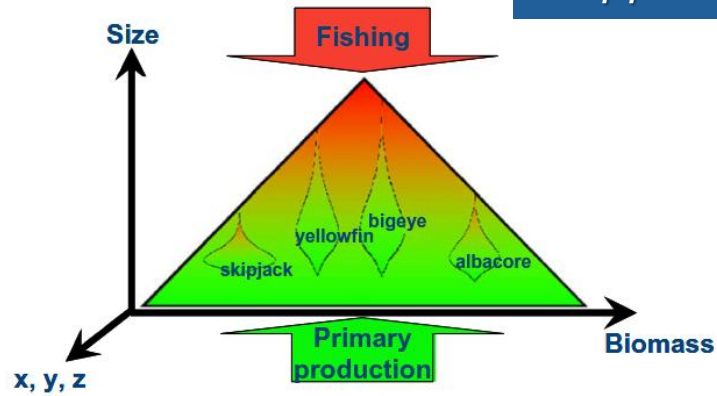
16 JULY 2004 VOL 305 SCIENCE

Travis et al.,

- Approche monospécifique (Gordon – Shaefer)
- Approche **plurispécifique** (rôle des interactions biotiques dans la réponse des populations exploitées)
- Communautés **structurées** (la **taille** joue un rôle fondamental en écologie et en productivité halieutique)
- Structure **spatiale** : prise en compte de l'hétérogénéité spatiale, conception **d'Aires Marines Protégées**
- Prise en compte de **l'évolution** (influence des **pressions de sélection** directe et indirecte de la pêche)
- **Stratégies adaptatives** des pêcheries (aux contraintes écologiques et aux fluctuations économiques)



Approche écosystémique des ressources marines exploitées



Progress in Oceanography 84 (2010) 113–117
 Contents lists available at ScienceDirect
 Progress in Oceanography
 journal homepage: www.elsevier.com/locate/pocean

An overview of APECOSM, a spatialized mass balanced “Apex Predators ECOSystem Model” to study physiologically structured tuna population dynamics in their ecosystem
 Olivier Maury*

Schaefer Model (1954)

- Isolated population (monospecific model)
- Maximum Sustainable Yield (MSY) concept

Modèles de communautés fondés des « populations »

- ECOPATH – ECOSIM – ECOSPACE
- Shin Y. (OSMOSE)

Modèles de communautés fondés sur des traits individuels

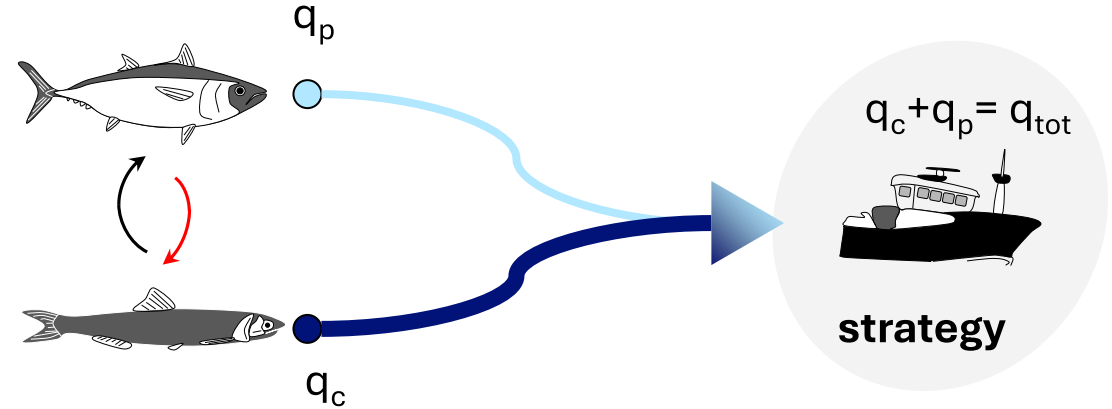
- Hartvig M. and Andersen K.
- Maury O. (APECOSM)
- P. Lehodey (SEAPODYM)

Un modèle **prédateur – proie**

Une stratégie de pêche plus ou moins équilibrée
(**≠ Balanced Harvesting** strategy)

Continuum of de stratégies

Comment **réconcilier** des objectifs **économiques** et de **conservation** dans une communauté ?



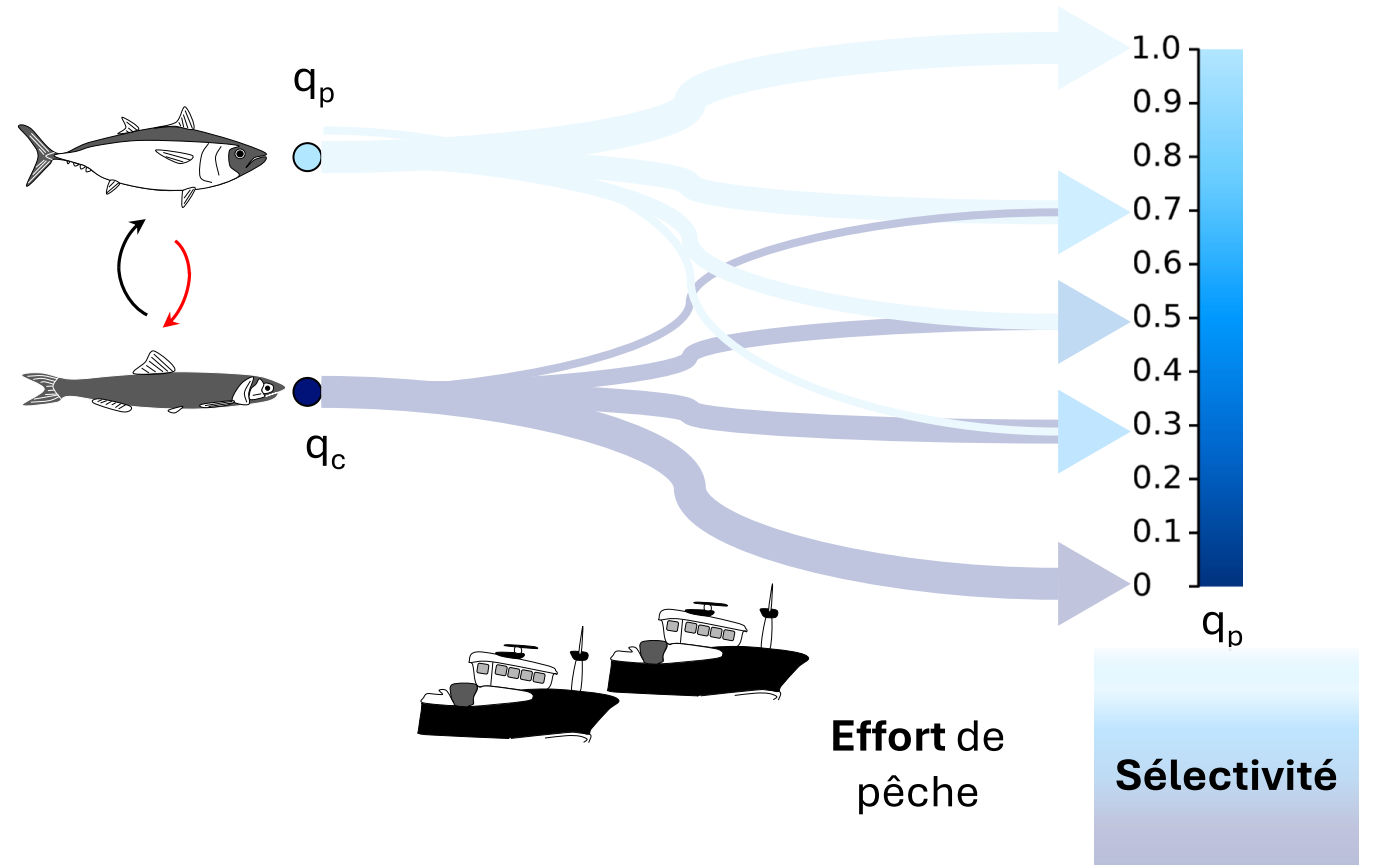
Un modèle **prédateur – proie**

Une stratégie de pêche plus ou moins équilibrée
(**≠ Balanced Harvesting** strategy)

Continuum of de **stratégies** avec deux
« leviers » d'action:

- La sélectivité
- L'intensité de l'effort

Comment **réconcilier** des objectifs **économiques** et de **conservation** dans une communauté ?



Le modèle initial

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} & = & C(\gamma_C \lambda_C R - c_0 C - \gamma_P P - \mu_C) \\ \frac{dP}{dt} & = & \end{cases}$$

Le modèle initial

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} = C(\gamma_C \lambda_C R - c_0 C - \gamma_P P - \mu_C - q_C E) \\ \frac{dP}{dt} = \end{cases}$$

Le modèle initial

$$\begin{cases} \frac{dC}{dt} = C(\gamma_C \lambda_C R - c_0 C - \gamma_P P - \mu_C - q_C E) \\ \frac{dP}{dt} = P(\gamma_P \lambda_P C - c_P P - \mu_P - q_P E) \end{cases}$$

Equilibres et stabilité

Hypothèse (sans pêche => coexistence des proies et prédateurs) :

$$R > \frac{\mu_C}{\gamma_C \lambda_C} + \frac{c_0 \mu_P}{\gamma_P \lambda_P \gamma_C \lambda_C}$$

$$X_1^* = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{G.A.S si } X_2^* \text{ et } X_3^* \text{ n'existent pas, point selle sinon})$$

$$X_2^* = \begin{pmatrix} \frac{\gamma_C \lambda_C R - \mu_C}{c_0} - \frac{q_C}{c_0} E \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{G.A.S quand il existe et que } X_3^* \text{ n'existe pas, point selle sinon})$$

$$X_3^* = \begin{pmatrix} C^* \\ P^* \end{pmatrix} \quad (\text{G.A.S quand il existe})$$

Equilibres et stabilité

Hypothèse (sans pêche => coexistence des proies et prédateurs) :

$$R > \frac{\mu_C}{\gamma_C \lambda_C} + \frac{c_0 \mu_P}{\gamma_P \lambda_P \gamma_C \lambda_C}$$

$$X_1^* = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{G.A.S si } X_2^* \text{ et } X_3^* \text{ n'existent pas, point selle sinon})$$

$$X_2^* = \begin{pmatrix} \frac{\gamma_C \lambda_C R - \mu_C}{c_0} - \frac{q_C}{c_0} E \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{G.A.S quand il existe et que } X_3^* \text{ n'existe pas, point selle sinon})$$

$$X_3^* = \begin{pmatrix} C^* \\ P^* \end{pmatrix} \quad (\text{G.A.S quand il existe})$$

$$C^* = C_0^* - \frac{q_C c_P - q_P \gamma_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} E$$

$$P^* = P_0^* - \frac{\gamma_P \lambda_P q_C + c_0 q_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} E$$

Considérations écologiques : effet de l'intensité d'effort

$$\frac{\partial C^*}{\partial E} = -\frac{q_C c_P - q_P \gamma_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} = -\frac{q_{tot} c_P - q_P (c_P + \gamma_P)}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} \quad \frac{\partial C^*}{\partial E} < 0 \Leftrightarrow \frac{q_P}{q_{tot}} < \frac{c_P}{c_P + \gamma_P}$$

Accroître l'effort de pêche a un effet :

- **Positif** sur la densité des proies en cas de pêche orientée vers le prédateur (par réduction de la pression de prédation);
- **Négatif** sur la densité des proies dans le cas d'une pêche orientée vers les proies.

Considérations écologiques : effet de l'intensité d'effort

$$\frac{\partial C^*}{\partial E} = -\frac{q_C c_P - q_P \gamma_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} = -\frac{q_{tot} c_P - q_P (c_P + \gamma_P)}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} \quad \frac{\partial C^*}{\partial E} < 0 \Leftrightarrow \frac{q_P}{q_{tot}} < \frac{c_P}{c_P + \gamma_P}$$

Accroître l'effort de pêche a un effet :

- **Positif** sur la densité des proies en cas de pêche orientée vers le prédateur (par réduction de la pression de prédation);
- **Négatif** sur la densité des proies dans le cas d'une pêche orientée vers les proies.

$$\frac{\partial P^*}{\partial E} = -\frac{\gamma_P \lambda_P q_C + c_0 q_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} < 0$$

Accroître l'effort de pêche a toujours un effet **négatif** sur la densité des prédateurs.

Considérations écologiques : effet de la sélectivité sur la taille

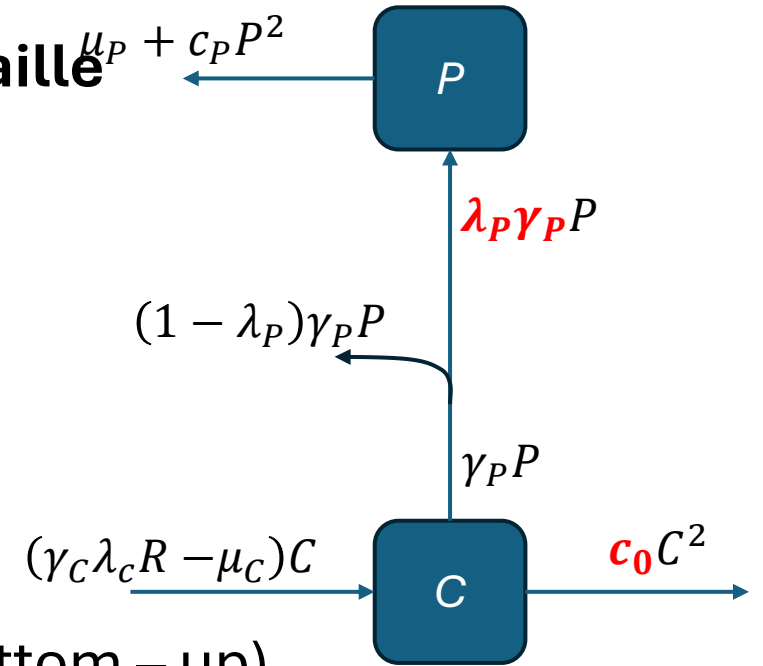
$$\frac{\partial C^*}{\partial q_P} = \frac{\gamma_P + c_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} > 0$$

Plus la **stratégie est orientée vers les prédateurs**, plus la **densité de proies à l'équilibre est élevée** (moins de predation).

Considérations écologiques : effet de la sélectivité sur la taille $\mu_P + c_P P^2$

$$\frac{\partial C^*}{\partial q_P} = \frac{\gamma_P + c_P}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} > 0$$

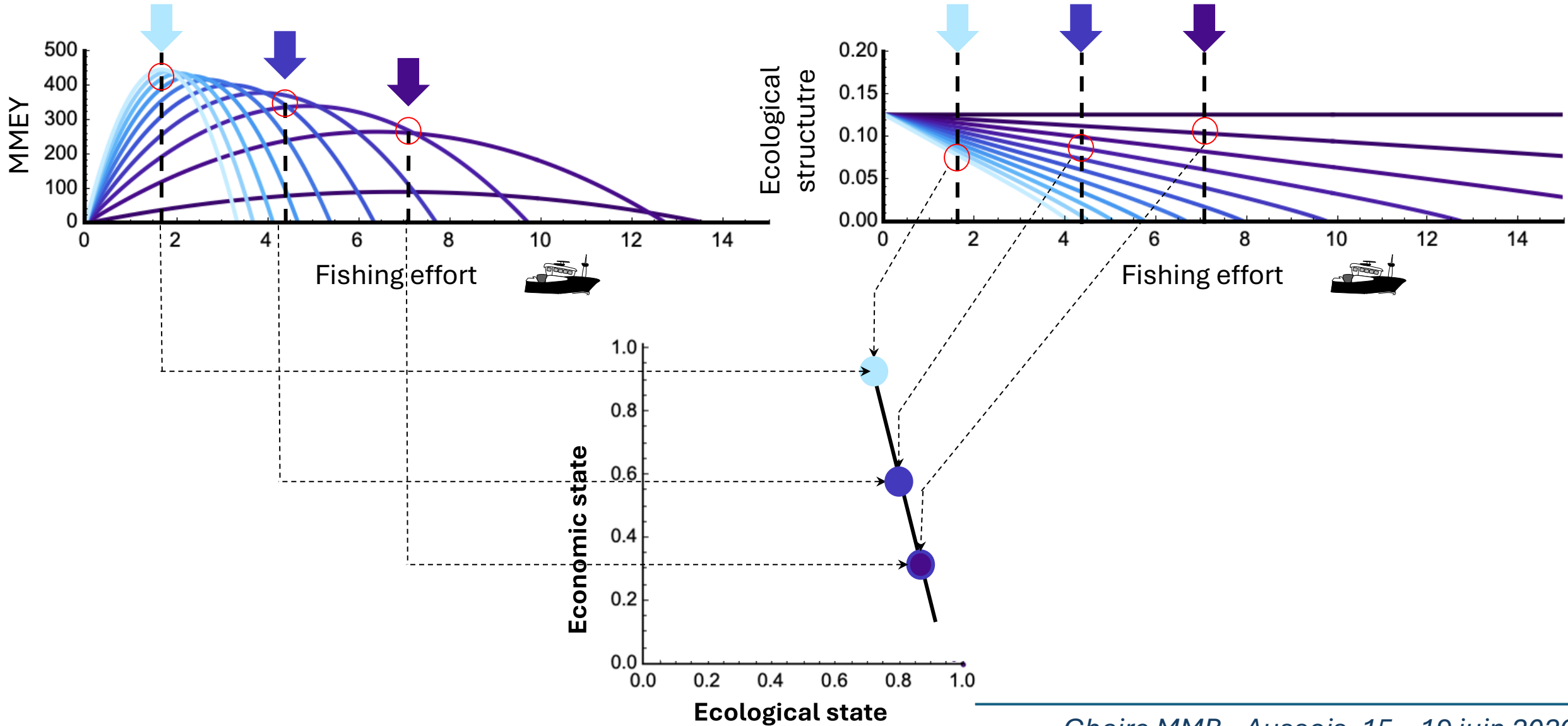
$$\frac{\partial P^*}{\partial q_P} = \frac{\gamma_P \lambda_P - c_0}{\gamma_P^2 \lambda_P + c_0 c_P} \quad \frac{\partial P^*}{\partial q_P} < 0 \iff c_0 > \gamma_P \lambda_P \text{ (contrôle Bottom - up)}$$



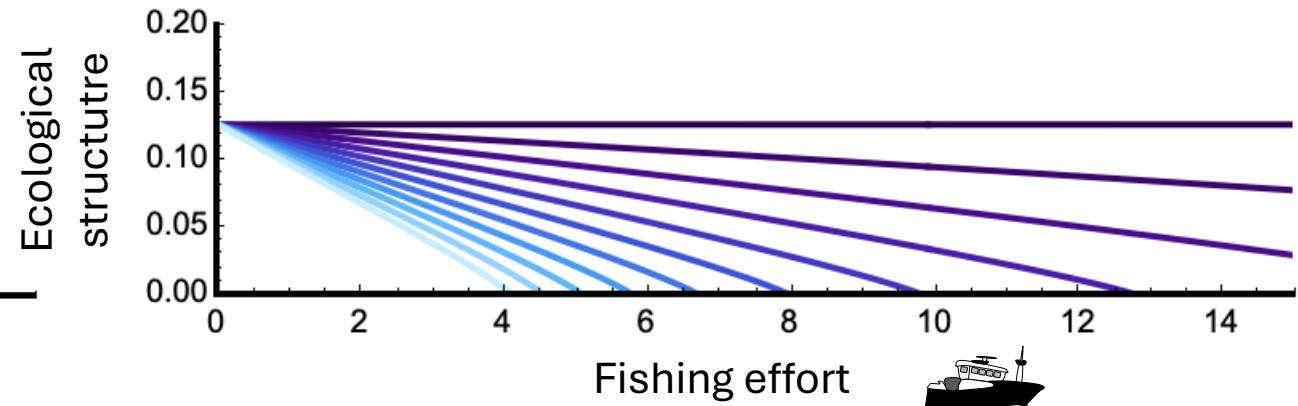
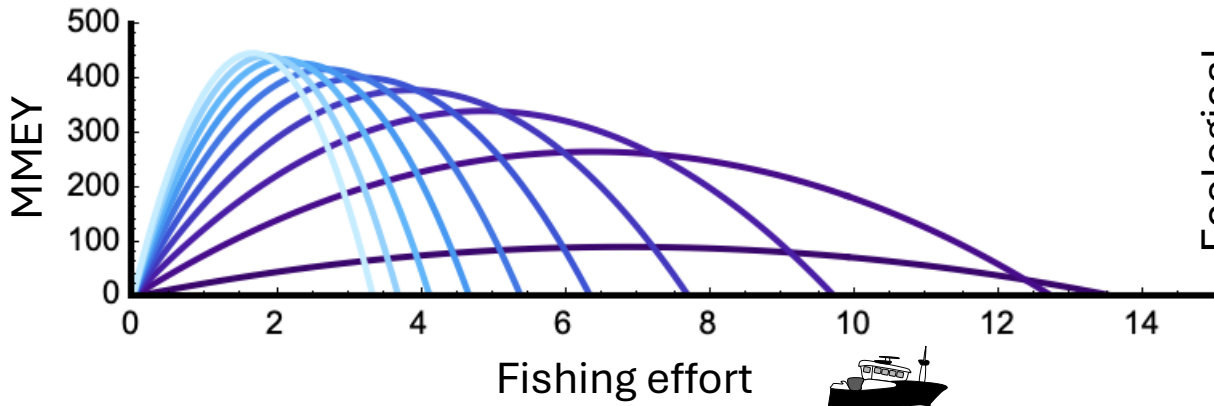
(Barbier and Loreau, 2019)

- Dans un système contrôlé par le bas (**Top – Down (TD) control**) (Benguela, Peru,...), une stratégie qui **cible** davantage les **prédateurs** permet une **augmentation de la densité des prédateurs**.
- Dans un système contrôlé par le haut (**Bottom – Up (BU) control**), une stratégie qui **cible** davantage les **prédateurs** réduit leur **densité**.

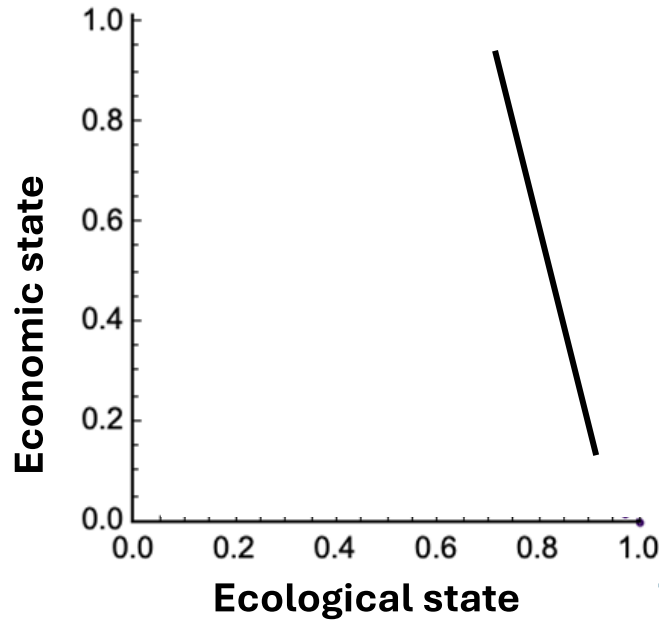
Priorisation des objectifs



Compromis entre stratégies

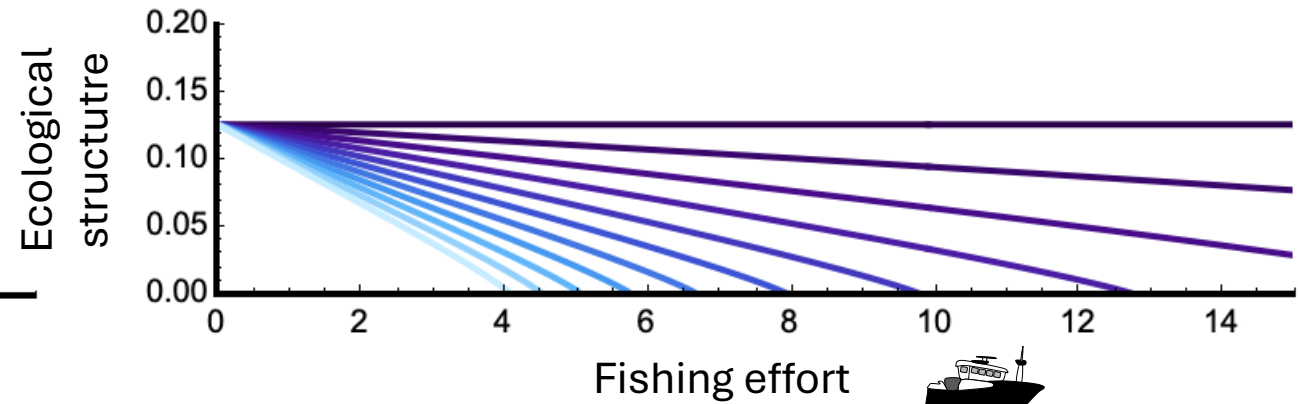
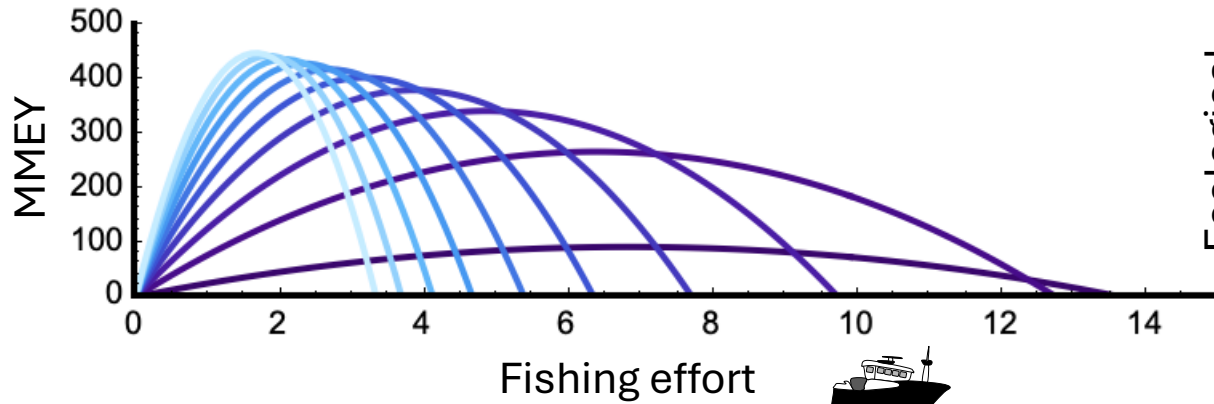


good

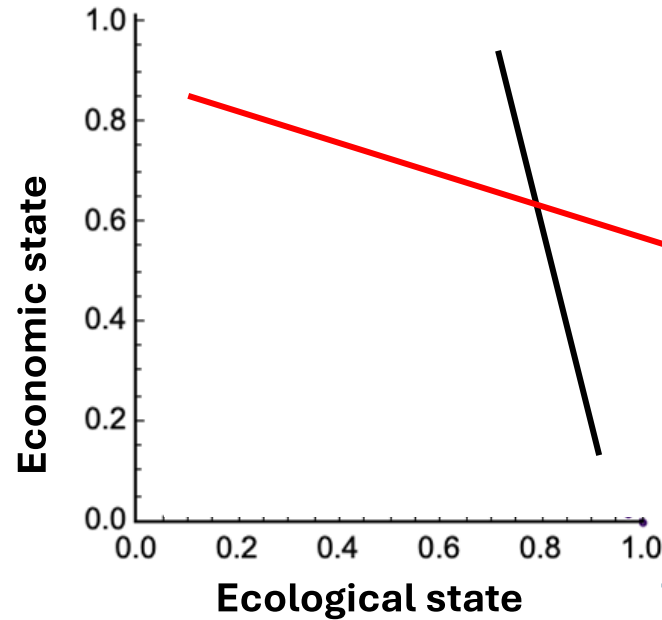


Pente forte : Améliorer le rendement n'a qu'un **faible impact** sur l'état écologique

Compromis entre stratégies



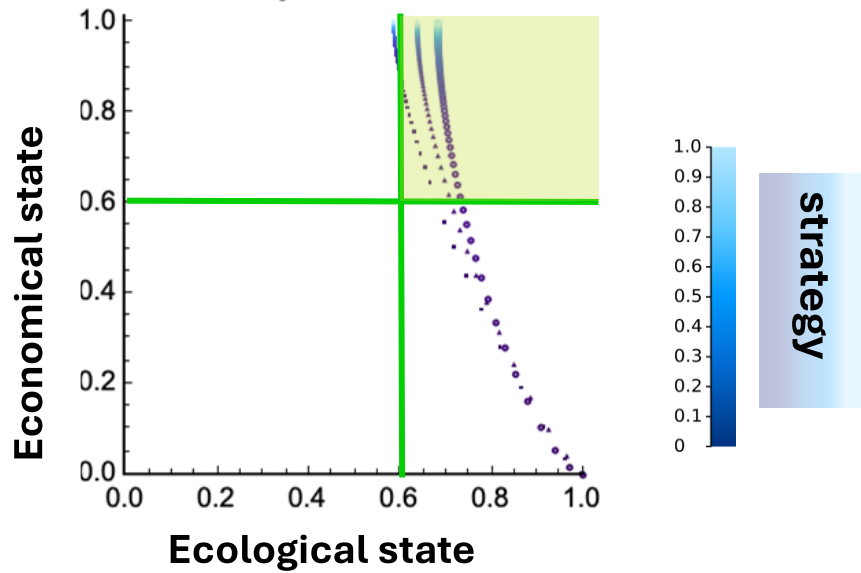
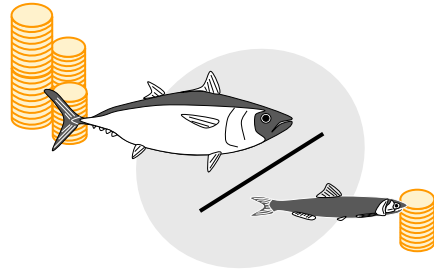
good



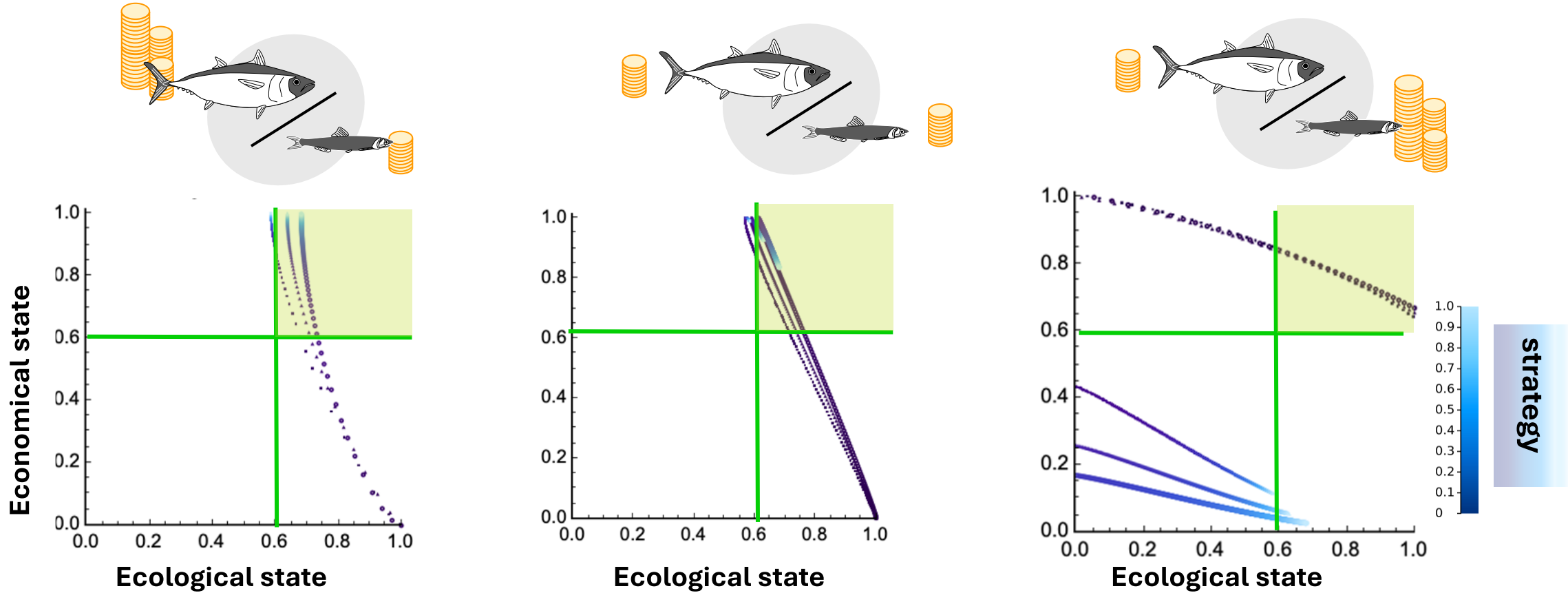
Pente forte : Améliorer le rendement n'a qu'un **faible impact** sur l'état écologique

Pente faible : améliorer le rendement a un **fort impact** sur l'état écologique

Conciliation des objectifs



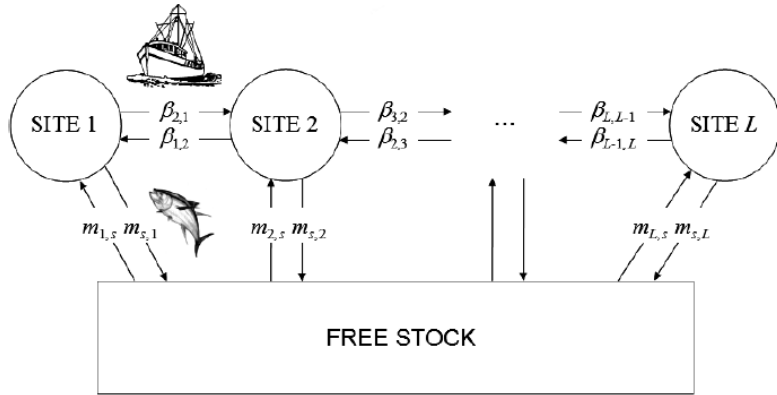
Conciliation des objectifs



Augmentation du rapport de prix proies/prédateurs

Compromis plus **difficiles** quand le **ratio** entre prix des proies et des prédateurs **augmente**

- La taille a été introduite comme un trait gouvernant les différents processus démographiques.
- La pêche exerce une forte pression de sélection : l'analyse des effets (de la sélectivité des tailles et de la sélectivité des groupes trophiques) directs, indirects et de leurs interactions a été réalisées :
 - ✓ Effet indirect de réduction de taille des proies
 - ✓ Effets directs sur la taille des prédateurs (essentiellement de la sélectivité sur la taille)
- Analyse étendue à des réseaux trophiques
- Etude d'un méta-réseaux spatialisé (théorie des méta-communautés) pour comprendre le rôle des designs de réserve (proportion d'aire protégée, degré d'agrégation des zones protégées, niveau de protection)



Le modèle à une pêche

$$\frac{dn_s}{d\tau} = \sum_{i=1}^L m_{si}n_i - \sum_{i=1}^L m_{is}n_s + \varepsilon r_s n_s \left(1 - \frac{n_s}{k_s}\right)$$

$$\frac{dn_i}{d\tau} = m_{is}n_s - m_{si}n_i + \varepsilon \left[r_1 n_i \left(1 - \frac{n_i}{k_i}\right) - qn_i E_i \right]$$

$$\frac{dE_i}{d\tau} = \beta_{i,i-1}E_{i-1} + \beta_{i,i+1}E_{i+1} - (\beta_{i-1,i} + \beta_{i+1,i})E_i + \varepsilon(-c + pqn_i)E_i$$

Variable globale (lente) :

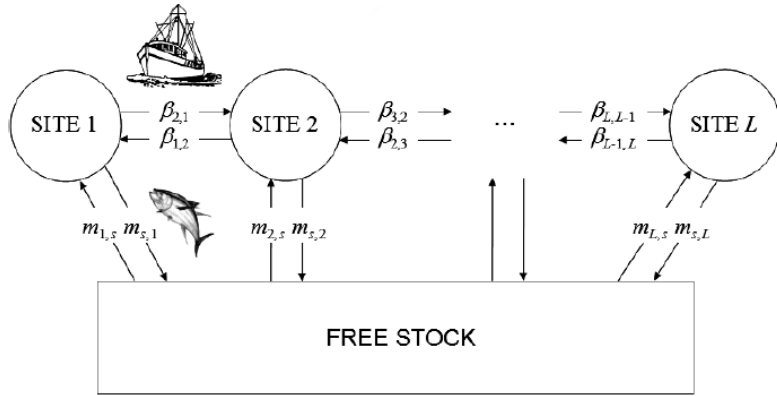
$$n = \sum_{i=1}^L n_i + n_s$$

$$E = \sum_{i=1}^L E_i$$

Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67: 296–303 (2010)

Optimal number of sites in artificial pelagic multisite fisheries

Pierre Auger, Christophe Lett, Ali Moussaoui, and Sylvain Pioch



Le modèle à une pêche :

$$\frac{dn_s}{d\tau} = \sum_{i=1}^L m_{si}n_i - \sum_{i=1}^L m_{is}n_s + \varepsilon r_s n_s \left(1 - \frac{n_s}{k_s}\right)$$

$$\frac{dn_i}{d\tau} = m_{is}n_s - m_{si}n_i + \varepsilon \left[r_1 n_i \left(1 - \frac{n_i}{k_i}\right) - qn_i E_i \right]$$

$$\frac{dE_i}{d\tau} = \beta_{i,i-1}E_{i-1} + \beta_{i,i+1}E_{i+1} - (\beta_{i-1,i} + \beta_{i+1,i})E_i + \varepsilon(-c + pqn_i)E_i$$

Equilibre rapide :

$$n_s^* = \frac{k_s}{K} n = \alpha n$$

$$n_i^* = \frac{k_i}{K} n, \quad \text{with} \quad \sum_{i=1}^L n_i^* = (1 - \alpha)n$$

Modèle réduit :

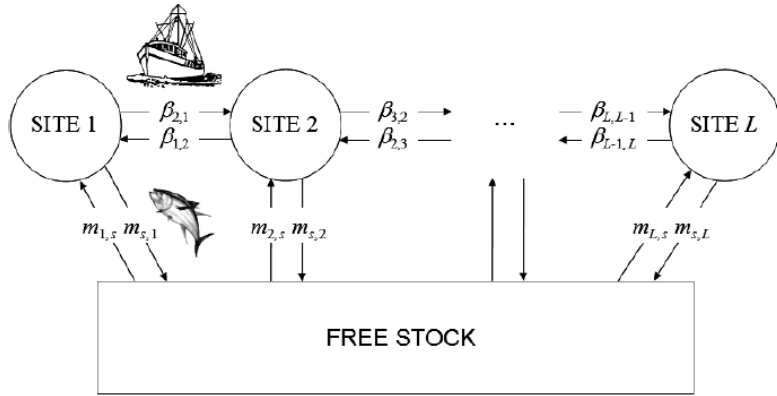
$$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right) - QnE$$

$$\frac{dE}{dt} = (-c + pQn)E$$

Paramètres agrégés :

$$r = \alpha r_s + (1 - \alpha)r_1$$

$$Q = \frac{q(1 - \alpha)}{L}$$



Le modèle à une pêche :

$$\frac{dn_s}{d\tau} = \sum_{i=1}^L m_{si}n_i - \sum_{i=1}^L m_{is}n_s + \varepsilon r_s n_s \left(1 - \frac{n_s}{k_s}\right)$$

$$\frac{dn_i}{d\tau} = m_{is}n_s - m_{si}n_i + \varepsilon \left[r_1 n_i \left(1 - \frac{n_i}{k_i}\right) - qn_i E_i \right]$$

$$\frac{dE_i}{d\tau} = \beta_{i,i-1}E_{i-1} + \beta_{i,i+1}E_{i+1} - (\beta_{i-1,i} + \beta_{i+1,i})E_i + \varepsilon(-c + pqn_i)E_i$$

Equilibre rapide :

$$n_s^* = \frac{k_s}{K} n = \alpha n$$

$$n_i^* = \frac{k_i}{K} n, \quad \text{with} \quad \sum_{i=1}^L n_i^* = (1 - \alpha)n$$

Modèle réduit :

$$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right) - QnE$$

$$\frac{dE}{dt} = (-c + pQn)E$$

Paramètres agrégés :

$$r = \alpha r_s + (1 - \alpha)r_1$$

$$Q = \frac{q(1 - \alpha)}{L}$$

Nombre maximum de sites exploitables :

$$L < \frac{pq(1 - \alpha)K}{c} = L_{\max}$$

Nombre de sites permettant de maximiser les captures :

$$L_{\text{opt}} = \frac{pq(1 - \alpha)K}{2c} = \frac{L_{\max}}{2}$$

Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67: 296–303 (2010)

Optimal number of sites in artificial pelagic multisite fisheries

Pierre Auger, Christophe Lett, Ali Moussaoui, and Sylvain Pioch

$$\begin{aligned}\frac{dF_1}{d\tau} &= m_2 F_2 - m_1 F_1 + \varepsilon \left(r_1 F_1 \left(1 - \frac{F_1}{K_1} \right) - q E_1 F_1 \right), \\ \frac{dF_2}{d\tau} &= m_1 F_1 - m_2 F_2 + \varepsilon \left(r_2 F_2 \left(1 - \frac{F_2}{K_2} \right) - q E_2 F_2 \right)\end{aligned}$$

$$F = F_1 + F_2$$

Modèle réduit :

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - QEF$$

$$\frac{dF_1}{d\tau} = m_2 F_2 - m_1 F_1 + \varepsilon \left(r_1 F_1 \left(1 - \frac{F_1}{K_1} \right) - q E_1 F_1 \right), \quad F = F_1 + F_2$$

$$\frac{dF_2}{d\tau} = m_1 F_1 - m_2 F_2 + \varepsilon \left(r_2 F_2 \left(1 - \frac{F_2}{K_2} \right) - q E_2 F_2 \right)$$

Modèle réduit :

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - QEF$$

Paramètres agrégés :

$$r = u_1 r_1 + (1 - u_1) r_2,$$

$$K = \frac{K_1 K_2 (u_1 r_1 + (1 - u_1) r_2)}{K_2 r_1 u_1^2 + K_1 r_2 (1 - u_1)^2},$$

$$Q = q(u_1 \alpha + (1 - u_1)(1 - \alpha))$$

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

$$\frac{dF_1}{d\tau} = m_2 F_2 - m_1 F_1 + \varepsilon \left(r_1 F_1 \left(1 - \frac{F_1}{K_1} \right) - q E_1 F_1 \right),$$

$$\frac{dF_2}{d\tau} = m_1 F_1 - m_2 F_2 + \varepsilon \left(r_2 F_2 \left(1 - \frac{F_2}{K_2} \right) - q E_2 F_2 \right)$$

Modèle réduit :

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - QEF$$

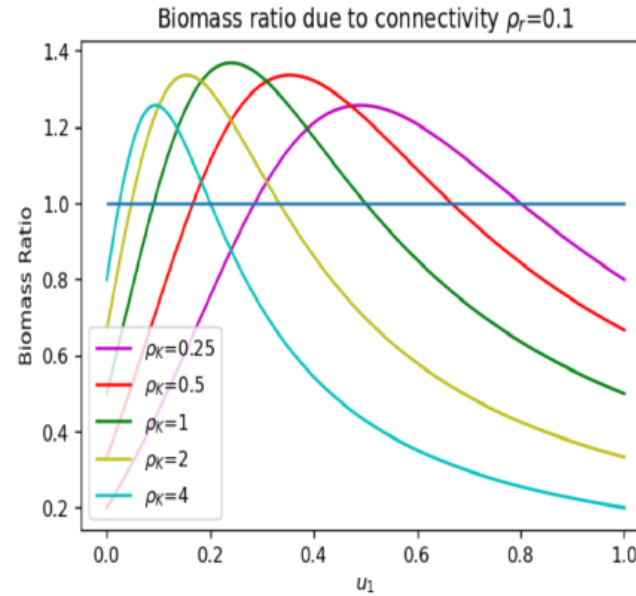
Paramètres agrégés :

$$r = u_1 r_1 + (1 - u_1) r_2,$$

$$K = \frac{K_1 K_2 (u_1 r_1 + (1 - u_1) r_2)}{K_2 r_1 u_1^2 + K_1 r_2 (1 - u_1)^2},$$

$$Q = q(u_1 \alpha + (1 - u_1)(1 - \alpha))$$

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$



Métriques d'analyse :

$$\rho_F = \frac{K}{K_1 + K_2}$$

$$\rho_{MSY} = \frac{MSY}{MSY_1 + MSY_2}$$

$$\frac{dF_1}{d\tau} = m_2 F_2 - m_1 F_1 + \varepsilon \left(r_1 F_1 \left(1 - \frac{F_1}{K_1} \right) - q E_1 F_1 \right),$$

$$\frac{dF_2}{d\tau} = m_1 F_1 - m_2 F_2 + \varepsilon \left(r_2 F_2 \left(1 - \frac{F_2}{K_2} \right) - q E_2 F_2 \right)$$

Modèle réduit :

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - QEF$$

Paramètres agrégés :

$$r = u_1 r_1 + (1 - u_1) r_2,$$

$$K = \frac{K_1 K_2 (u_1 r_1 + (1 - u_1) r_2)}{K_2 r_1 u_1^2 + K_1 r_2 (1 - u_1)^2},$$

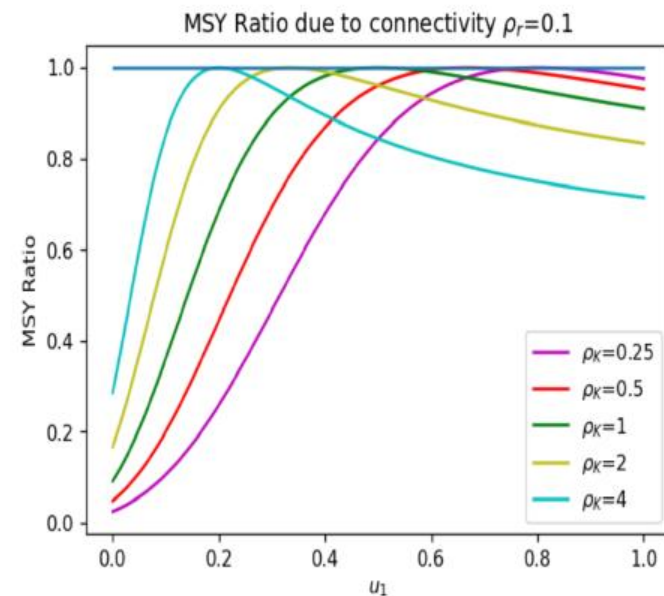
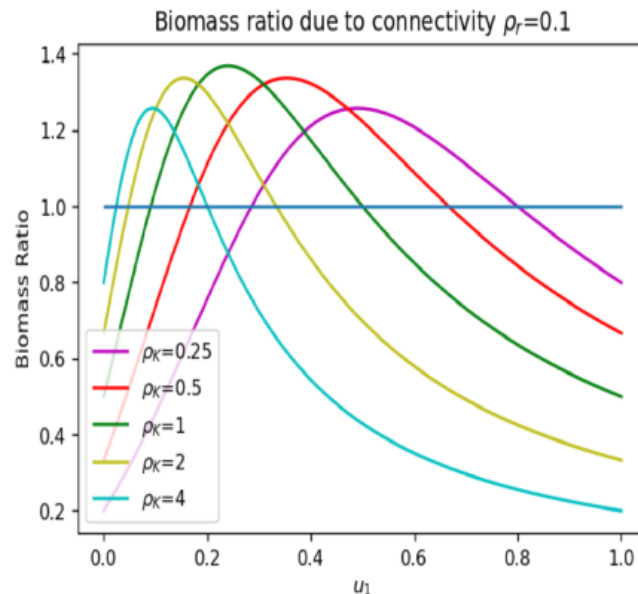
$$Q = q(u_1 \alpha + (1 - u_1)(1 - \alpha))$$

$$u_1 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

Métriques d'analyse :

$$\rho_F = \frac{K}{K_1 + K_2}$$

$$\rho_{MSY} = \frac{MSY}{MSY_1 + MSY_2}$$



Le modèle réduit est un modèle de Schaefer

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - QEF$$

Dans ce cas, le MSY est : $\frac{rK}{4}$.

De même, sur chaque site pris isolément, le MSY_i est : $\frac{r_i K_i}{4}$.

Le modèle réduit est un modèle de Schaefer

$$\frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K}\right) - QEF$$

Dans ce cas, le MSY est : $\frac{rK}{4}$. De même, sur chaque site pris isolément, le MSY_i est : $\frac{r_i K_i}{4}$.

On a toujours : $rK \leq r_1 K_1 + r_2 K_2$

rK est le nombre maximal d'individus produits par unité de temps.

Même quand $K > K_1 + K_2$, le nombre maximal d'individus produits par unité de temps globalement n'est jamais supérieur à la somme de ce que chaque site produit par unité de temps.

$$\begin{cases} \frac{dF_1}{d\tau} = m_2^F F_2 - m_1^F F_1 + \varepsilon \left(r_1 F_1 \left(1 - \frac{F_1}{K_1} \right) - a_1 F_1 P_1 \right) \\ \frac{dF_2}{d\tau} = m_1^F F_1 - m_2^F F_2 + \varepsilon \left(r_2 F_2 \left(1 - \frac{F_2}{K_2} \right) - a_2 F_2 P_2 \right) \\ \frac{dP_1}{d\tau} = m_2^P P_2 - m_1^P P_1 + \varepsilon (e_1 a_1 F_1 P_1 - d_1 P_1 - q E_1 P_1) \\ \frac{dP_2}{d\tau} = m_1^P P_1 - m_2^P P_2 + \varepsilon (e_2 a_2 F_2 P_2 - d_2 P_2 - q E_2 P_2) \end{cases}$$

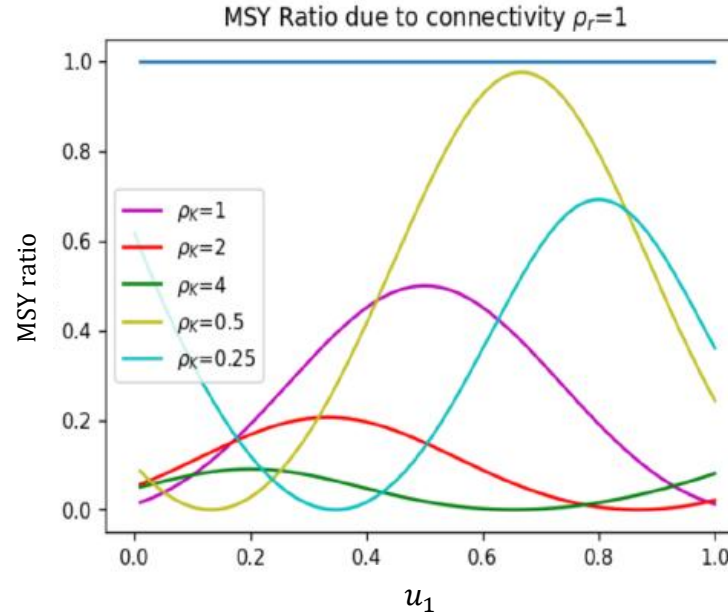
$$F = F_1 + F_2$$

$$P = P_1 + P_2$$

$$u_1 = \frac{m_2^F}{m_1^F + m_2^F} = \frac{m_2^P}{m_1^P + m_2^P}$$

« distribution idéale libre »

$$r_1 = r_2$$



$$\begin{cases} \frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - aFP \\ \frac{dP}{dt} = bFP - dP - \tilde{E}P \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dF_1}{d\tau} = m_2^F F_2 - m_1^F F_1 + \varepsilon \left(r_1 F_1 \left(1 - \frac{F_1}{K_1} \right) - a_1 F_1 P_1 \right) \\ \frac{dF_2}{d\tau} = m_1^F F_1 - m_2^F F_2 + \varepsilon \left(r_2 F_2 \left(1 - \frac{F_2}{K_2} \right) - a_2 F_2 P_2 \right) \\ \frac{dP_1}{d\tau} = m_2^P P_2 - m_1^P P_1 + \varepsilon (e_1 a_1 F_1 P_1 - d_1 P_1 - q E_1 P_1) \\ \frac{dP_2}{d\tau} = m_1^P P_1 - m_2^P P_2 + \varepsilon (e_2 a_2 F_2 P_2 - d_2 P_2 - q E_2 P_2) \end{cases}$$

$$F = F_1 + F_2$$

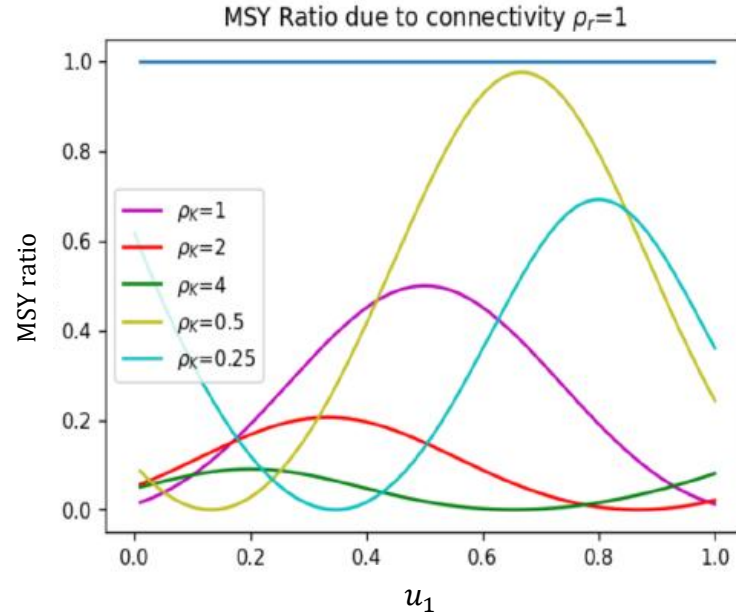
$$P = P_1 + P_2$$

$$u_1 = \frac{m_2^F}{m_1^F + m_2^F} = \frac{m_2^P}{m_1^P + m_2^P}$$

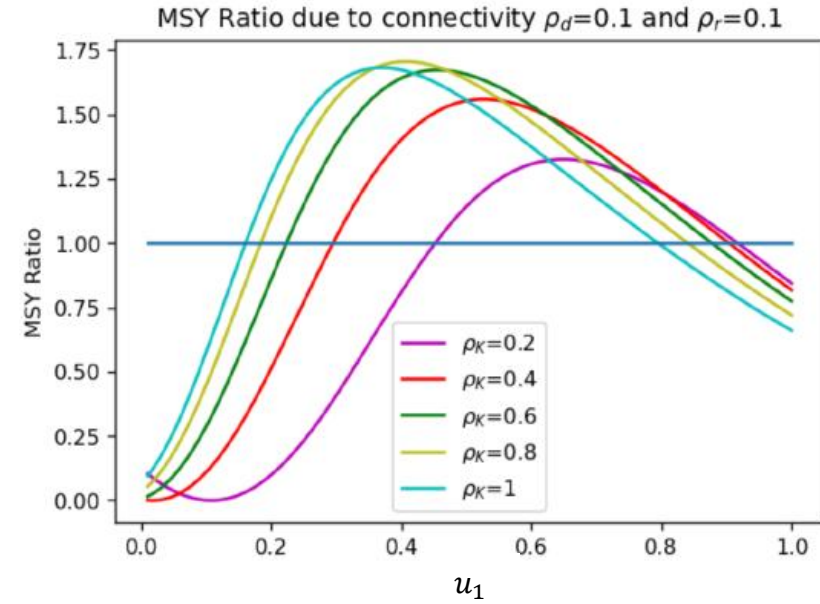
« distribution idéale libre »

$$\begin{cases} \frac{dF}{dt} = rF \left(1 - \frac{F}{K} \right) - aFP \\ \frac{dP}{dt} = bFP - dP - \tilde{E}P \end{cases}$$

$r_1 = r_2$



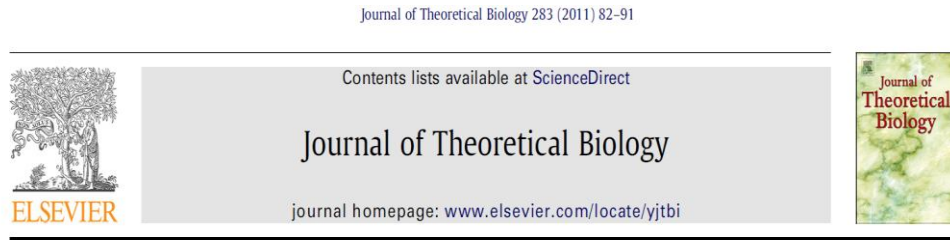
$r_1 \neq r_2$



La sensibilité structurelle



Flora Cordoleani



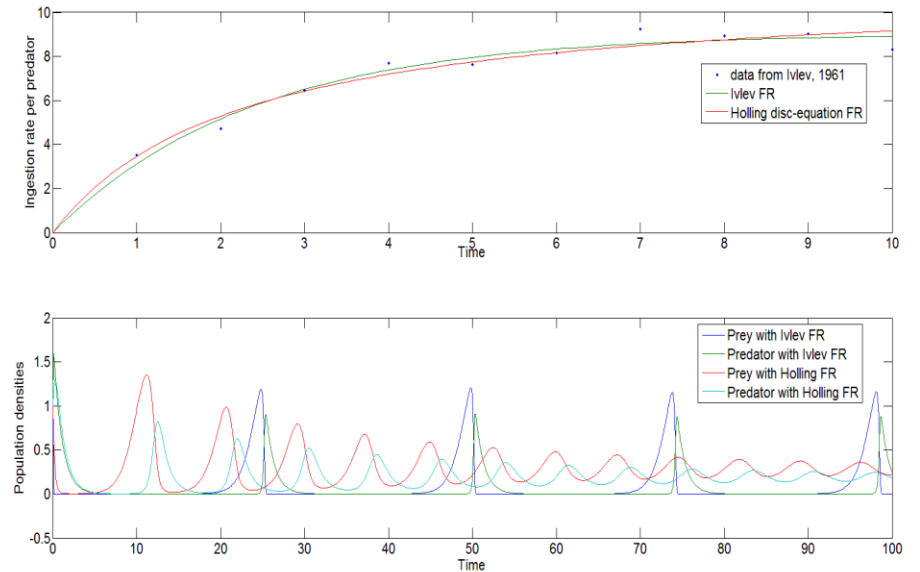
Structural sensitivity of biological models revisited
Cordoleani Flora^{a,*}, Nerini David^a, Gauduchon Mathias^a, Morozov Andrew^b, Poggiale Jean-Christophe^a
^a Centre d'Océanologie de Marseille (COM), Université de la Méditerranée, UMR LMGEM 6117 CNRS, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 09, France
^b Department of Mathematics, University of Leicester, University Road, Leicester LE1 7RH, United Kingdom

Sensibilité aux paramètres : une « petite » modification d'un paramètre conduit à une « forte » variation des sorties du modèle.

Sensibilité structurelle : reprend le concept précédent mais le focalise sur la sensibilité au choix d'une formulation du modèle.

Comment la mesurer? Peut-on trouver des critères pour la détecter?

Que peut-on apprendre de la variabilité des données dans ce contexte?



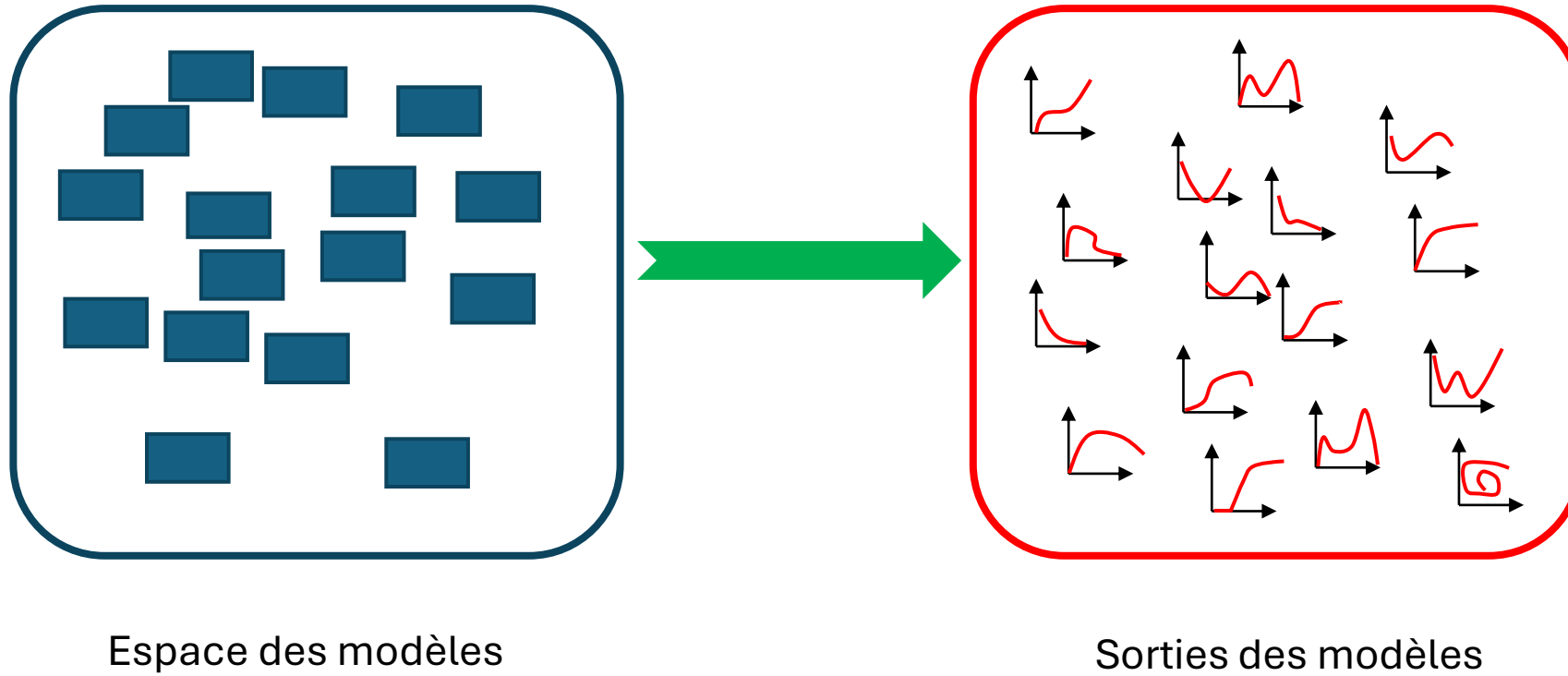
biology
letters

Biol. Lett. (2005) 1, 9–12
doi:10.1098/rsbl.2004.0246
Published online 29 November 2004

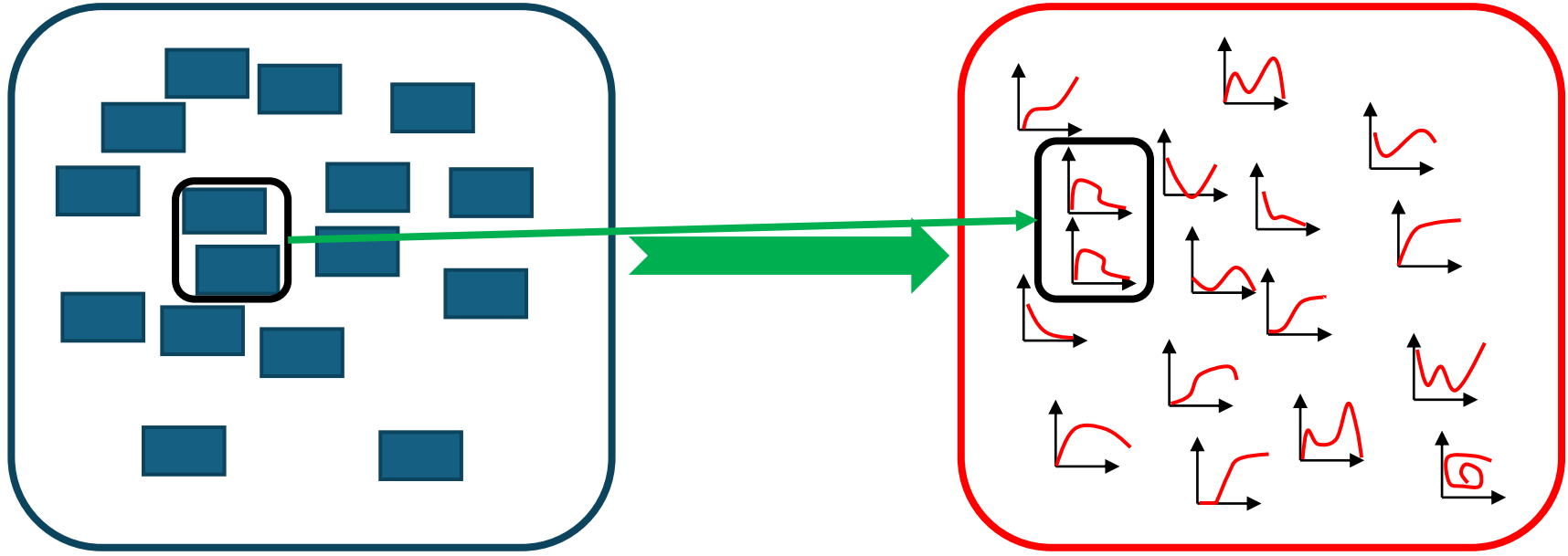
Community response to enrichment is highly sensitive to model structure

Gregor F. Fussmann^{1,†,*} and Bernd Blasius²

Myerscough, M. R., Darwen, M. J. & Hogarth, W. L. 1996
Stability, persistence and structural stability in a classical predator-prey model. *Ecol. Model.* 89, 31–42.



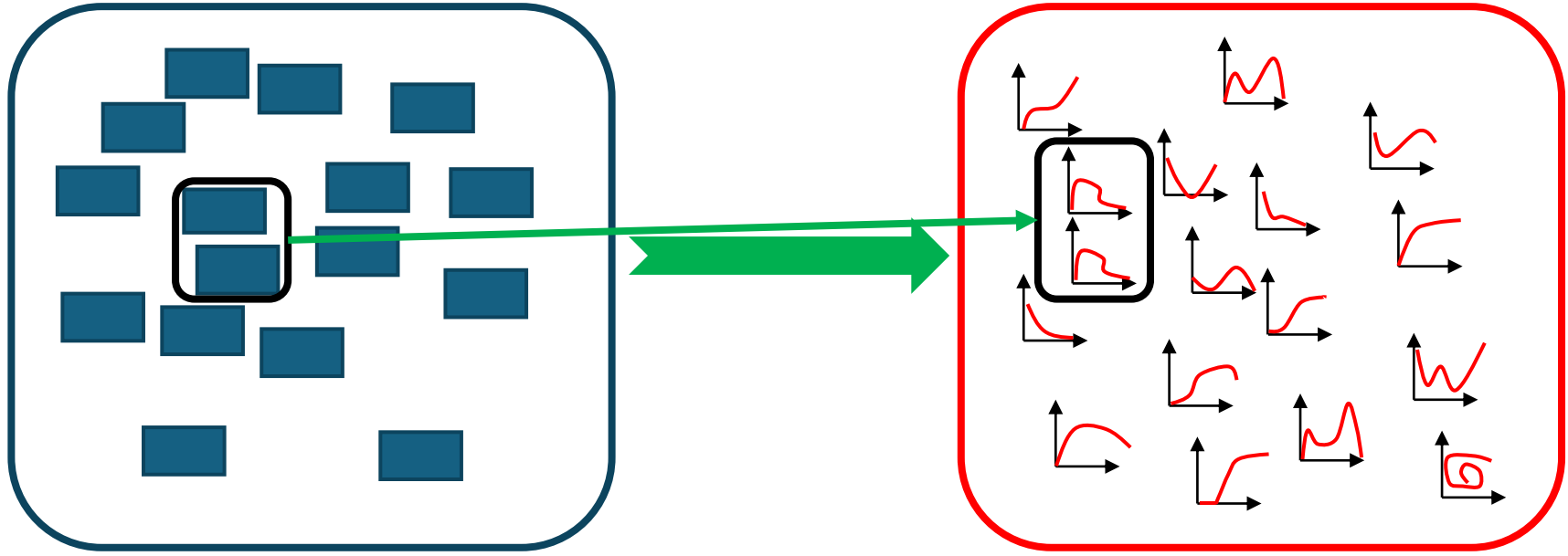
La sensibilité structurelle



Espace des modèles

Sorties des modèles

La sensibilité structurelle



Espace des modèles

Distance entre modèles

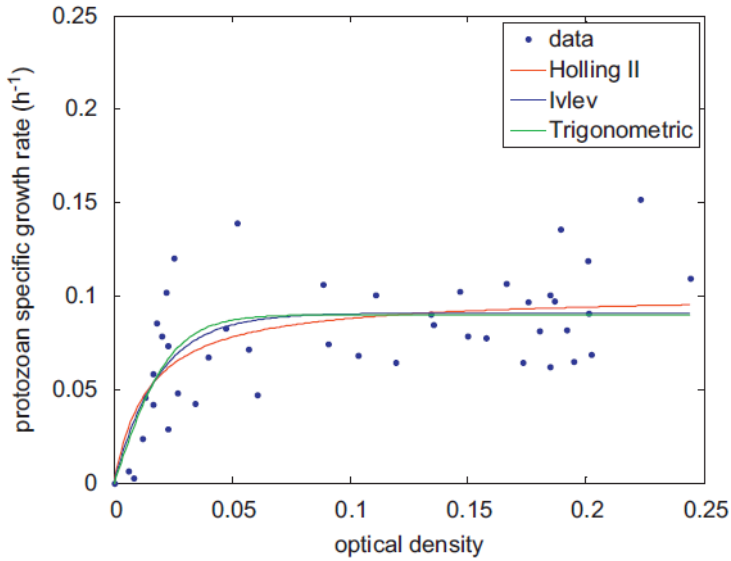
Sorties des modèles

Distance entre sorties

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= D(x_{in} - x) - f(x)y \\ \frac{dy}{dt} &= e_1 f(x)y - g(y)z - Dy \\ \frac{dz}{dt} &= e_2 g(y)z - Dz \end{aligned} \right.$$

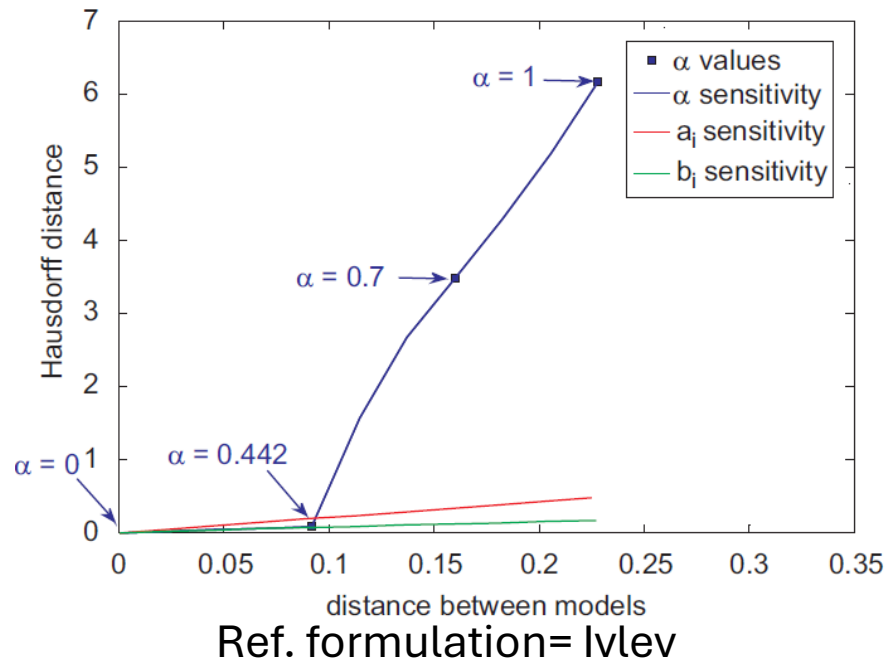
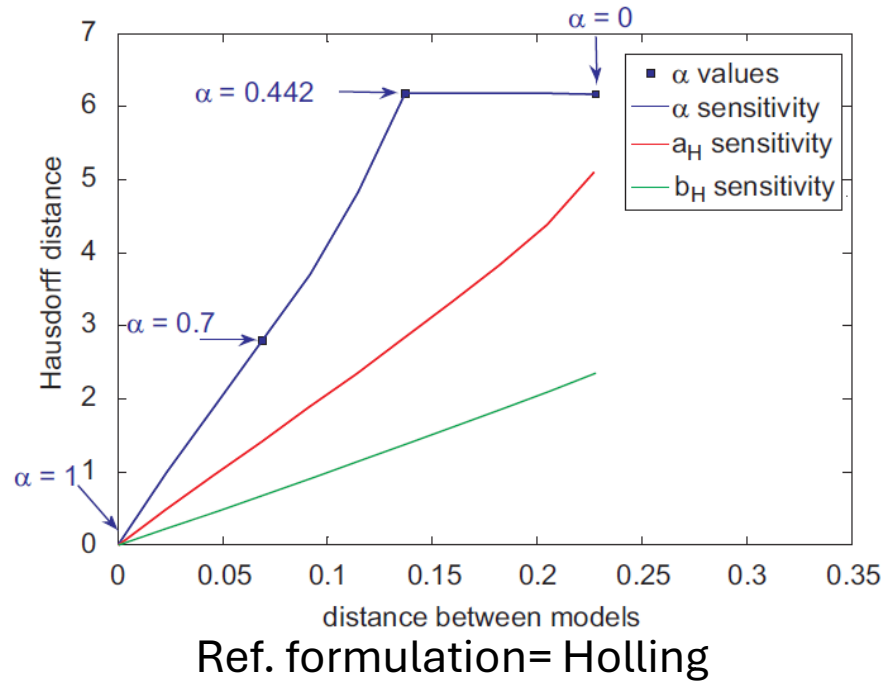
$$f(x) = v_{max}x / (k + x)$$

Functional response	Formulation
Holling (Holling 1959b)	$g_h(y) = \frac{a_h y}{1 + b_h y}$
Ivlev (Ivlev, 1961)	$g_i(y) = \frac{a_i}{b_i} (1 - \exp(-b_i y))$
Trigonometric	$g_t(y) = \frac{a_t}{b_t} \tanh(b_t y)$



$$G_\alpha = \alpha \hat{g}_h + (1 - \alpha) \hat{g}_i, \quad \alpha \in [0, 1]$$

La sensibilité structurelle

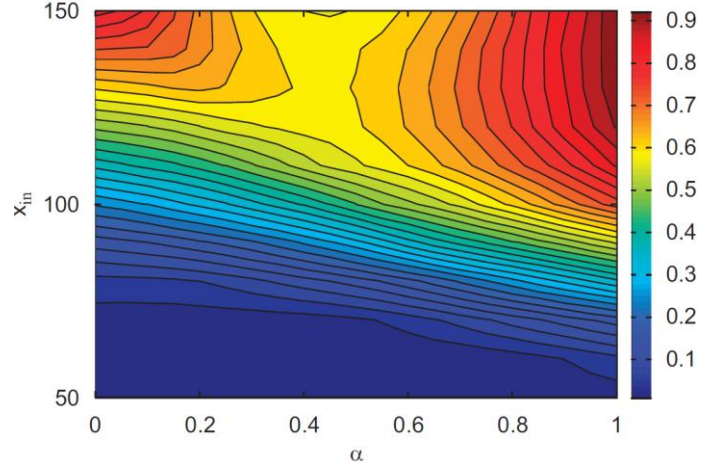
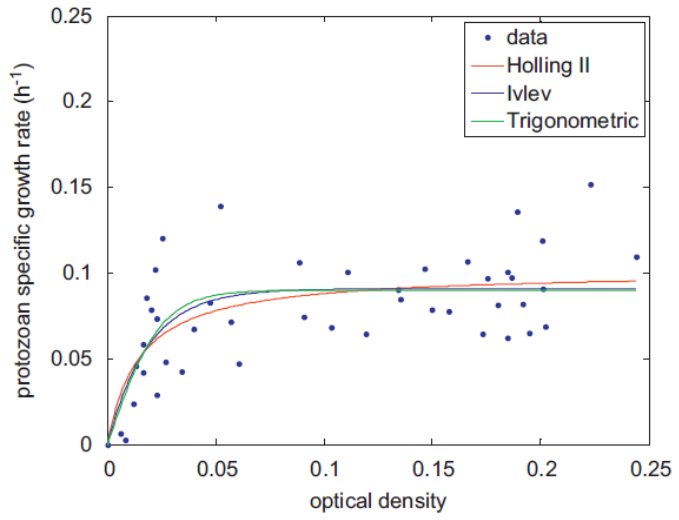
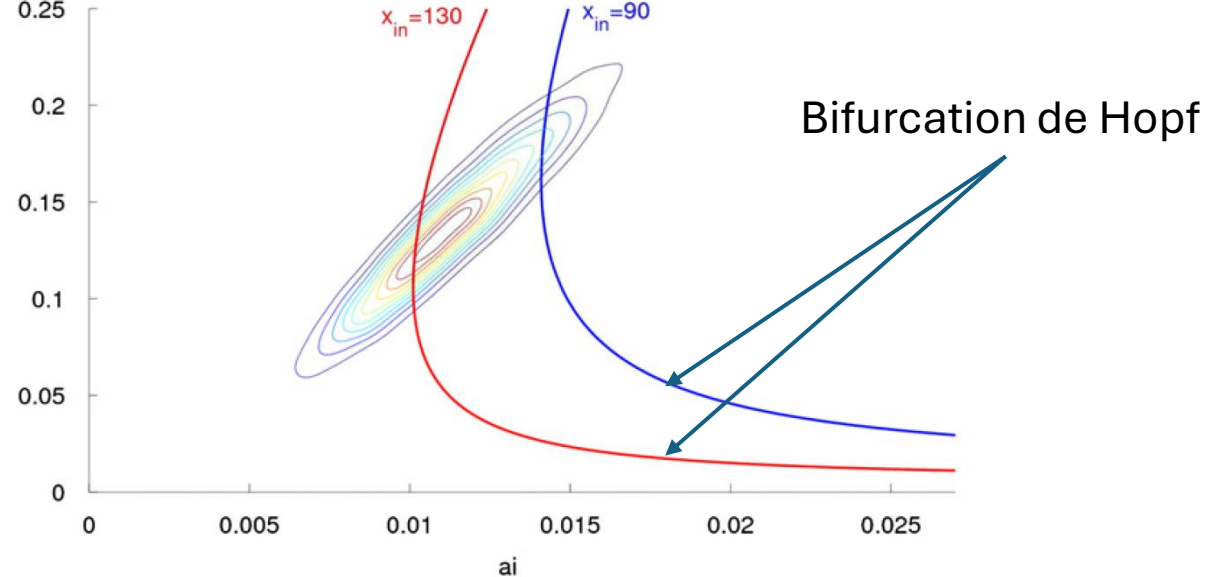
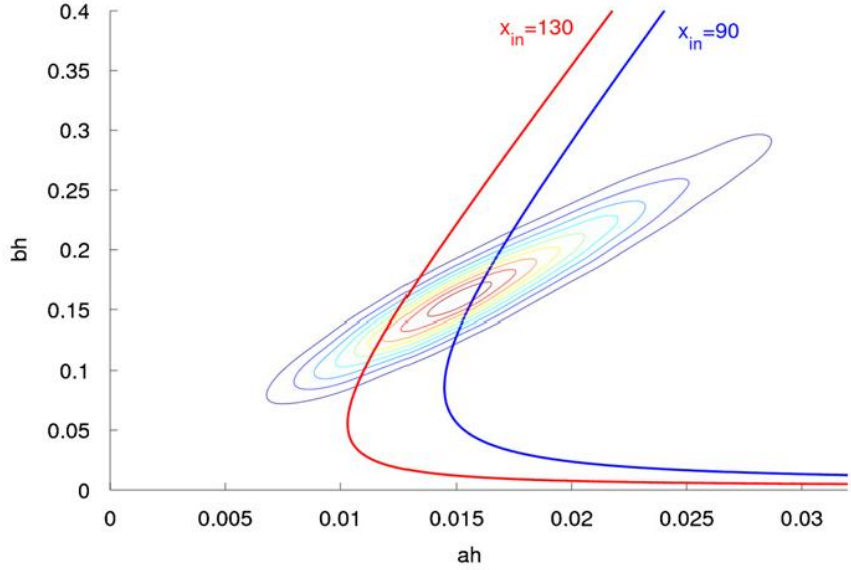


$$d_M(M_R, M_P) = \int_D |g_R(X) - g_P(X)| dX$$

$$d_H(K_1, K_2) = \max \left\{ \max_{y \in K_2} \{d(K_1, y)\}, \max_{x \in K_1} \{d(K_2, x)\} \right\}$$

with $d(A, y) = \min_{x \in A} \{d(x, y)\}$ for any compact set A.

La sensibilité structurelle



$$V = \frac{1}{2m^2} \sum_i \sum_j d_H^2(A_i, A_j)$$

Does structural sensitivity alter complexity–stability relationships?

C. Aldebert*, D. Nerini, M. Gauduchon, J.C. Poggiale

Ecological Complexity 28 (2016) 104–112

Structural sensitivity and resilience in a predator–prey model with density-dependent mortality

C. Aldebert*, D. Nerini, M. Gauduchon, J.C. Poggiale

Ecological Complexity 28 (2016) 163–173

Journal of Theoretical Biology 448 (2018) 1–8



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtbi



Is structural sensitivity a problem of oversimplified biological models?
Insights from nested Dynamic Energy Budget models



Clement Aldebert^{a,b,*}, Bob W Kooi^c, David Nerini^a, Jean-Christophe Poggiale^a

SIAM J. APPL. MATH.
Vol. 79, No. 1, pp. 377–395

© 2019 Society for Industrial and Applied Mathematics

THREE-DIMENSIONAL BIFURCATION ANALYSIS OF A PREDATOR-PREY MODEL WITH UNCERTAIN FORMULATION*

CLEMENT ALDEBERT[†], BOB W. KOOI[†], DAVID NERINI[†], MATHIAS GAUDUCHON[†],
AND JEAN-CHRISTOPHE POGGIALE[†]



Clément Aldebert

- Sensibilité structurelle dans des réseaux
- Sensibilité structurelle dans les modèles mécanistes
- Analyse des bifurcations dans une famille de modèles (Bazykin) intégrant deux réponses fonctionnelles classiques (Ivlev vs Holling)

Conclusions

- Théorie **DEB** :
 - ✓ définit **l'allocation d'énergie au sein d'un organisme**, entre croissance, reproduction et maintenance,
 - ✓ tient compte de la **morphologie** des organismes (rapport surface/volume) au cours de leur croissance,
 - ✓ nombreuses **confrontations aux données**,
 - ✓ inclut les effets de la **température**,
 - ✓ Adaptée aux **changements de niveaux** d'organisation.
- Séparation **d'échelle de temps** :
 - ✓ approche intuitive
 - ✓ autorise une relative **complexification des modèles** sans perdre le **traitement analytique**
 - ✓ permet d'inclure des **traits individuels** (morphologiques, physiologiques, comportementaux) dans des modèles de **populations** ou de **communautés**
 - ✓ doit être utilisée en tenant compte des **hypothèses de validité**.
 - ✓ fonctionne avec **d'autres attracteurs** que des équilibres pour la partie rapide.
 - ✓ Rq : la **théorie des jeux** (jeux du réplicateur) permet de tester des comportements à l'échelle rapide...
- Nombreuses applications possibles – Formulations mécanistes
- Evolution ?

- Théorie **DEB** :
 - ✓ définit **l'allocation d'énergie au sein d'un organisme**, entre croissance, reproduction et maintenance,
 - ✓ tient compte de la **morphologie** des organismes (rapport surface/volume) au cours de leur croissance,
 - ✓ nombreuses **confrontations aux données**,
 - ✓ inclut les effets de la **température**,
 - ✓ Adaptée aux **changements de niveaux** d'organisation.
- Séparation **d'échelle de temps** :
 - ✓ approche intuitive
 - ✓ autorise une relative **complexification des modèles** sans perdre le **traitement analytique**
 - ✓ permet d'inclure des **traits individuels** (morphologiques, physiologiques, comportementaux) dans des modèles de **populations** ou de **communautés**
 - ✓ doit être utilisée en tenant compte des **hypothèses de validité**.
 - ✓ fonctionne avec **d'autres attracteurs** que des équilibres pour la partie **rapide**.
 - ✓ Rq : la **théorie des jeux** (jeux du réplicateur) permet de tester des comportements à l'échelle rapide...
- Nombreuses applications possibles – Formulations mécanistes
- Evolution ?

- Théorie **DEB** :
 - ✓ définit **l'allocation d'énergie au sein d'un organisme**, entre croissance, reproduction et maintenance,
 - ✓ tient compte de la **morphologie** des organismes (rapport surface/volume) au cours de leur croissance,
 - ✓ nombreuses **confrontations aux données**,
 - ✓ inclut les effets de la **température**,
 - ✓ Adaptée aux **changements de niveaux** d'organisation.
- Séparation **d'échelle de temps** :
 - ✓ approche intuitive
 - ✓ autorise une relative **complexification des modèles** sans perdre le **traitement analytique**
 - ✓ permet d'inclure des **traits individuels** (morphologiques, physiologiques, comportementaux) dans des modèles de **populations** ou de **communautés**
 - ✓ doit être utilisée en tenant compte des **hypothèses de validité**.
 - ✓ fonctionne avec **d'autres attracteurs** que des équilibres pour la partie **rapide**.
 - ✓ Rq : la **théorie des jeux** (jeux du réplicateur) permet de tester des comportements à l'échelle rapide...
- Nombreuses applications possibles – Formulations mécanistes
- Evolution ?

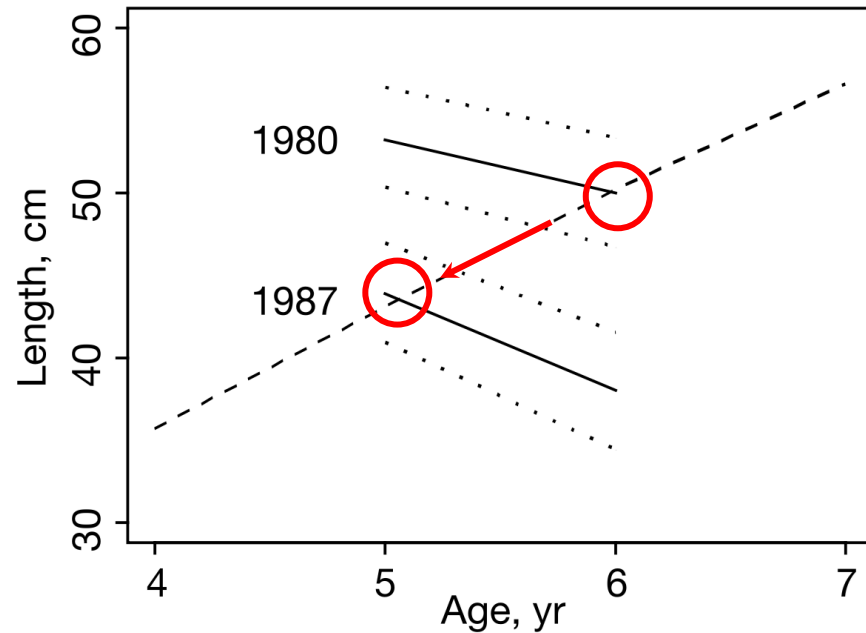
Fast evolution induced by fishing

Overmortality linked to harvesting :



- Important: +400% (Mertz et Myers 1998)

→ Stocks **rapid evolution**



— maturation

Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod

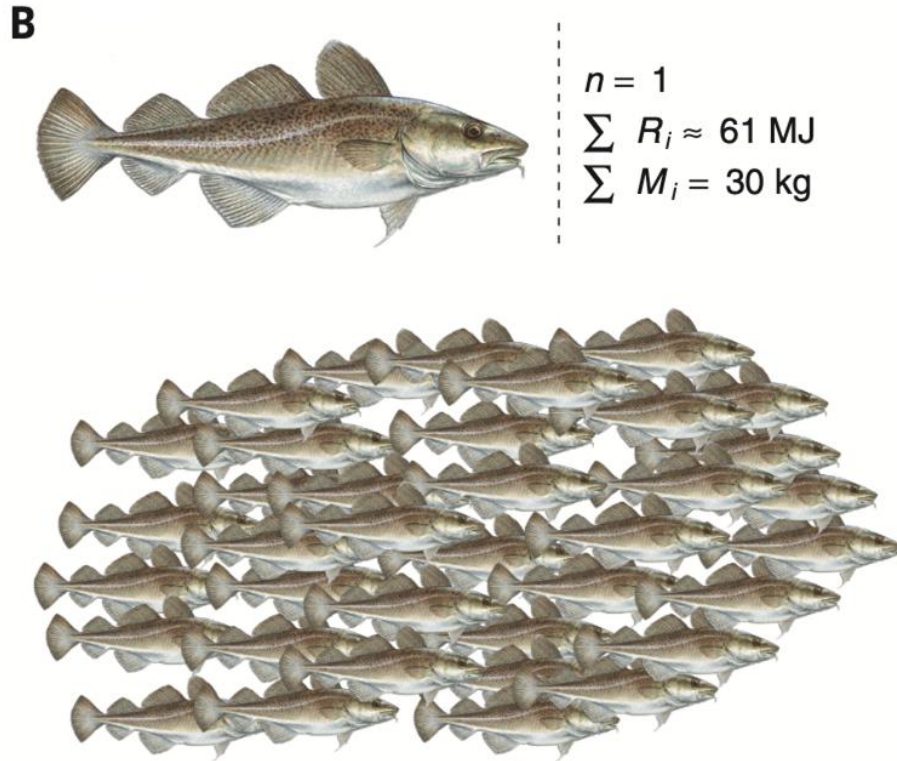
Esben M. Olsen^{1*}, Mikko Heino^{1,2}, George R. Lilly², M. Joanne Morgan³, John Brattev³, Bruno Ernande¹ & Ilif Dieckmann¹

NATURE | VOL 428 | 29 APRIL 2004

Evolution and reproduction power

1
~
37

Reproduction



1987



Eero Aro/Danish Institute for Fisheries and Marine Research

2025



Kwi Young Han/GEOMAR

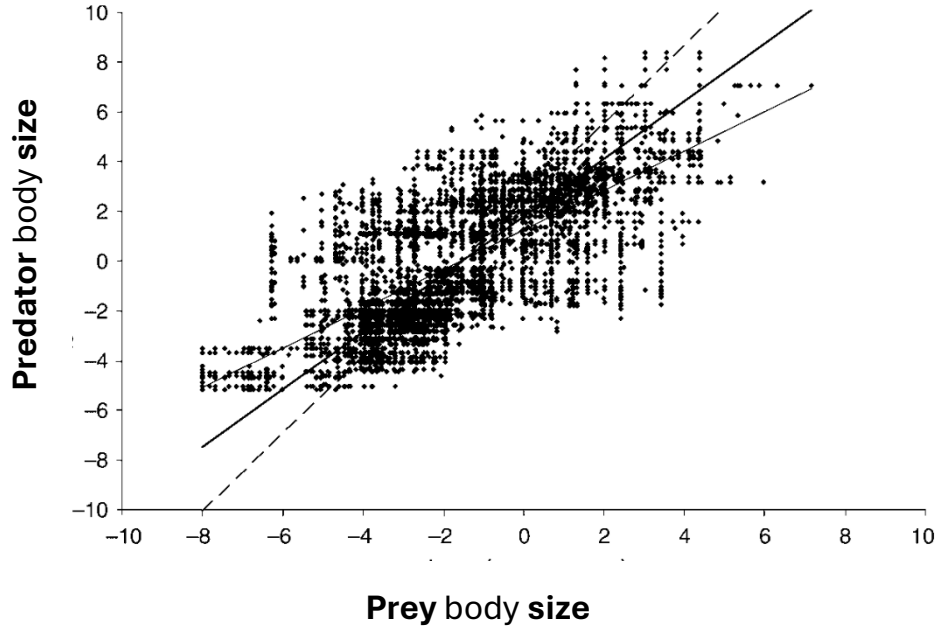
Barneche et al, 2018

Modifies the stock **renewal**

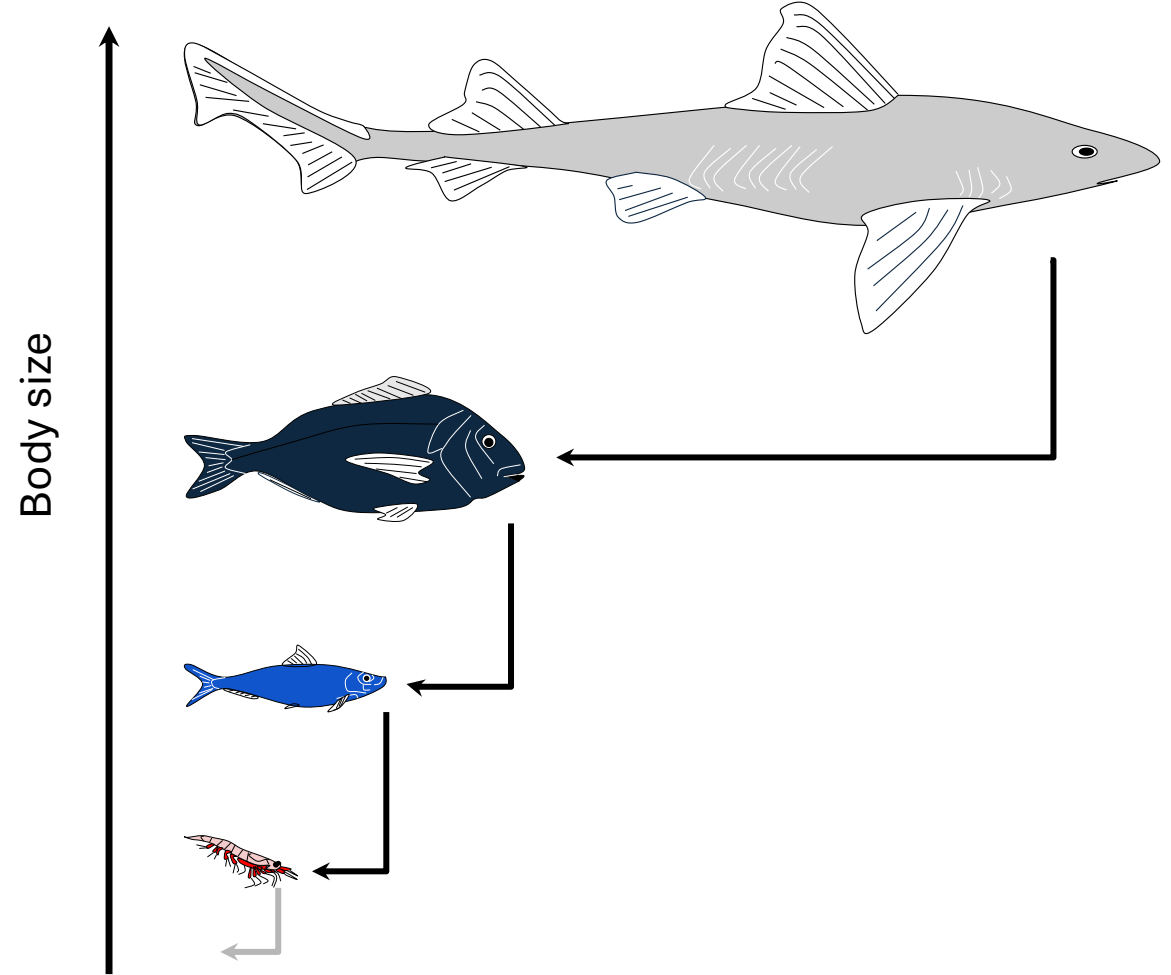
Impacts fisheries sustainability

Conover et Munch, 2002

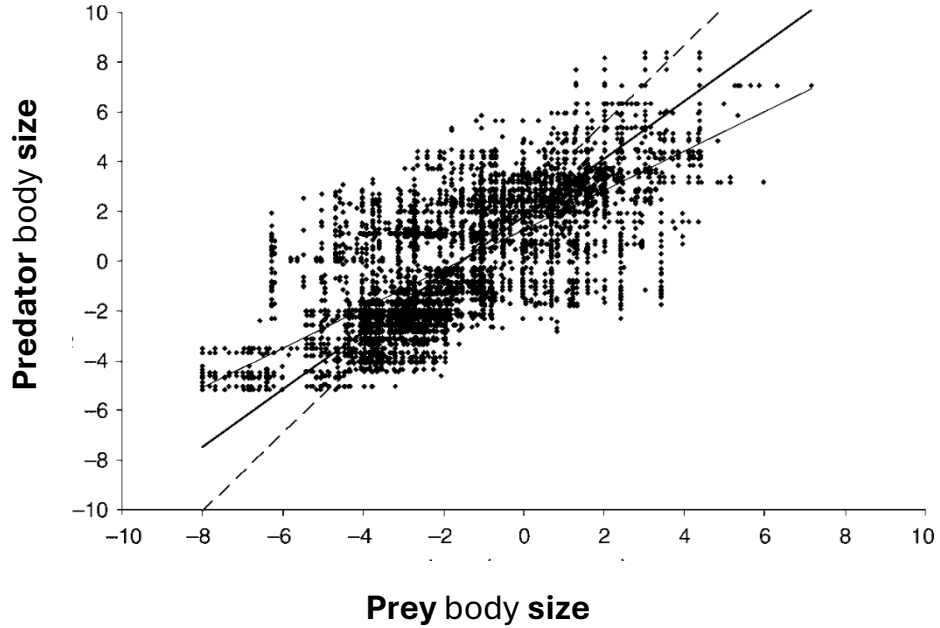
Trophic webs are size structured



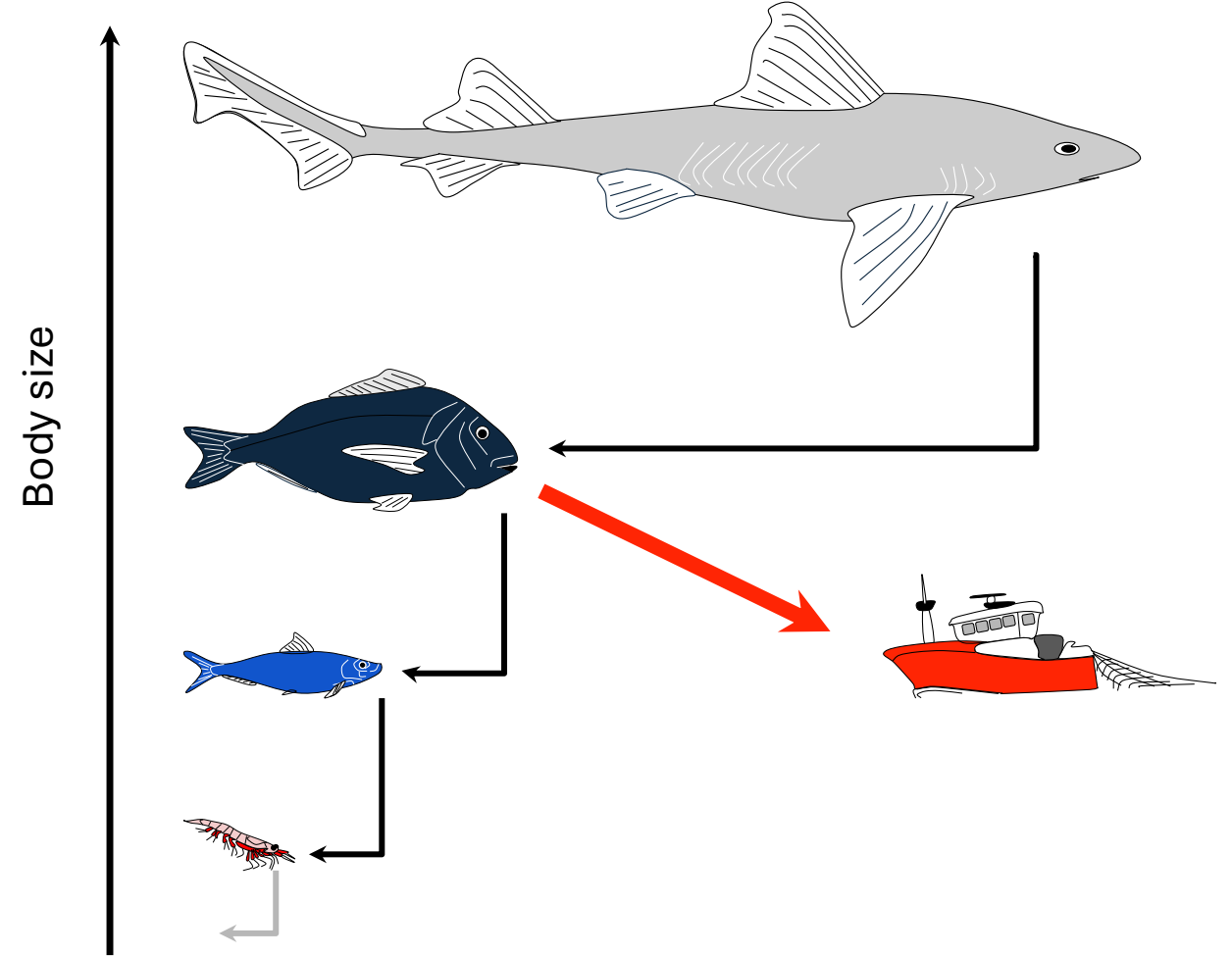
Brose et al, 2006



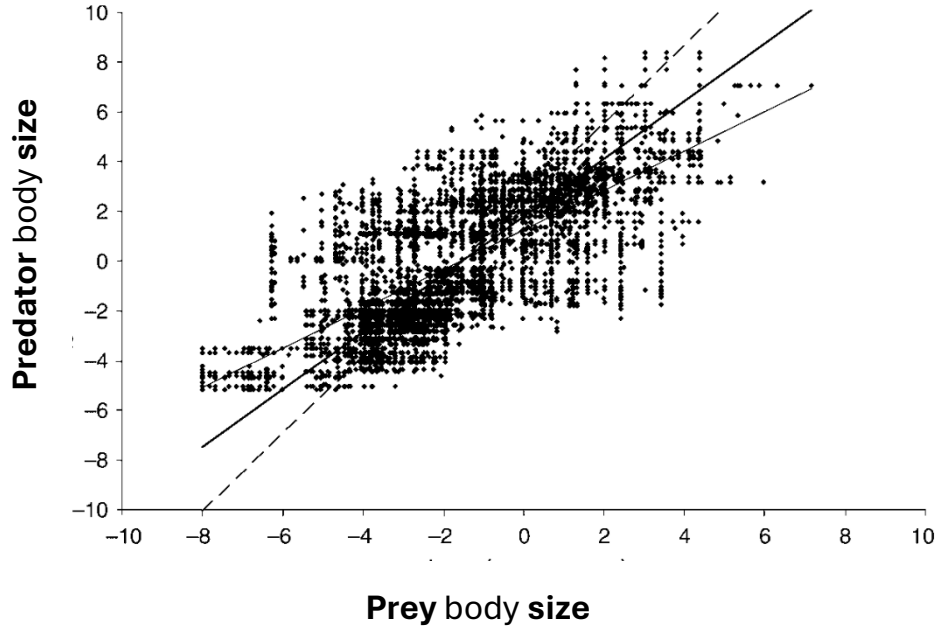
Trophic webs are size structured



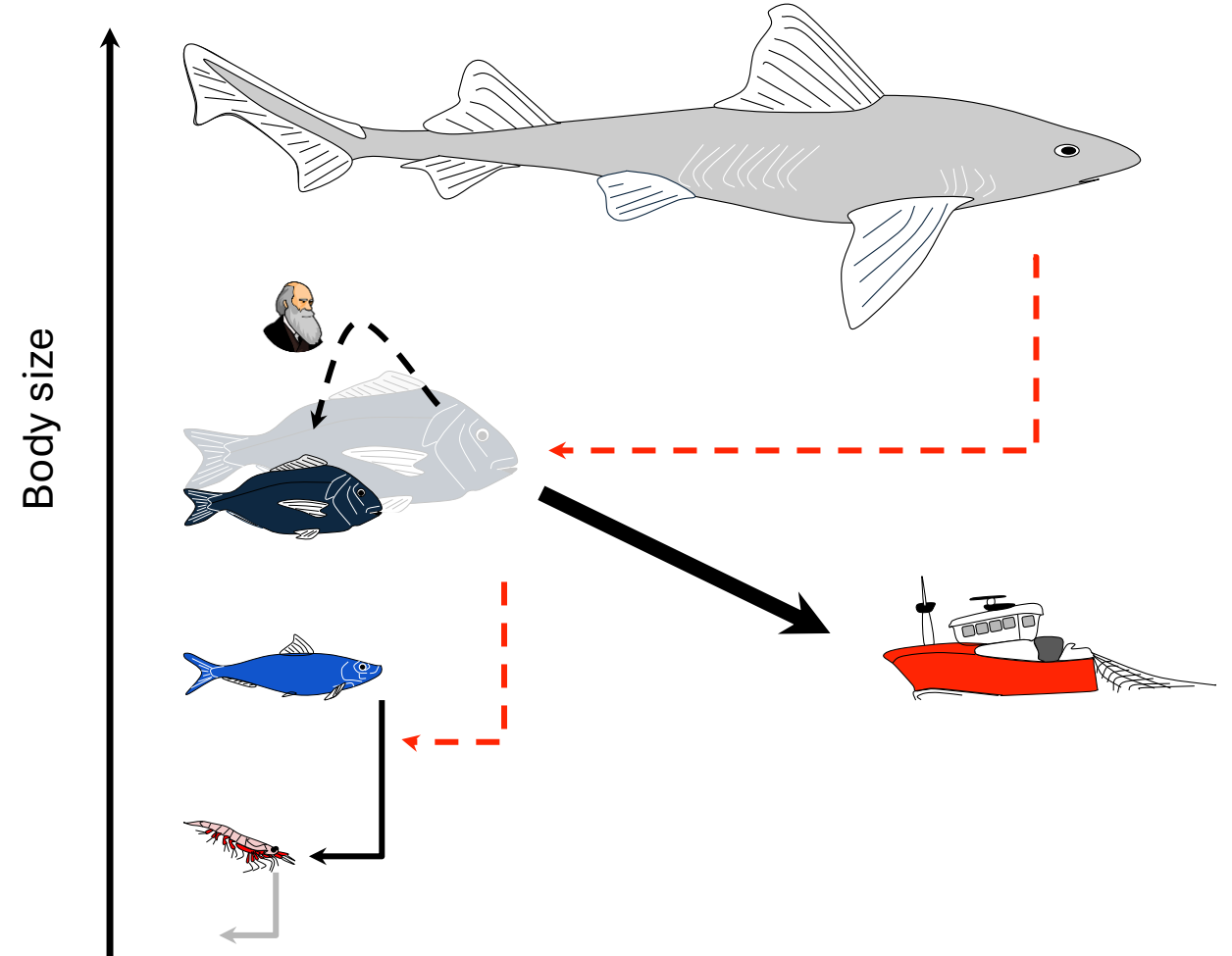
Brose et al, 2006



Trophic webs are size structured

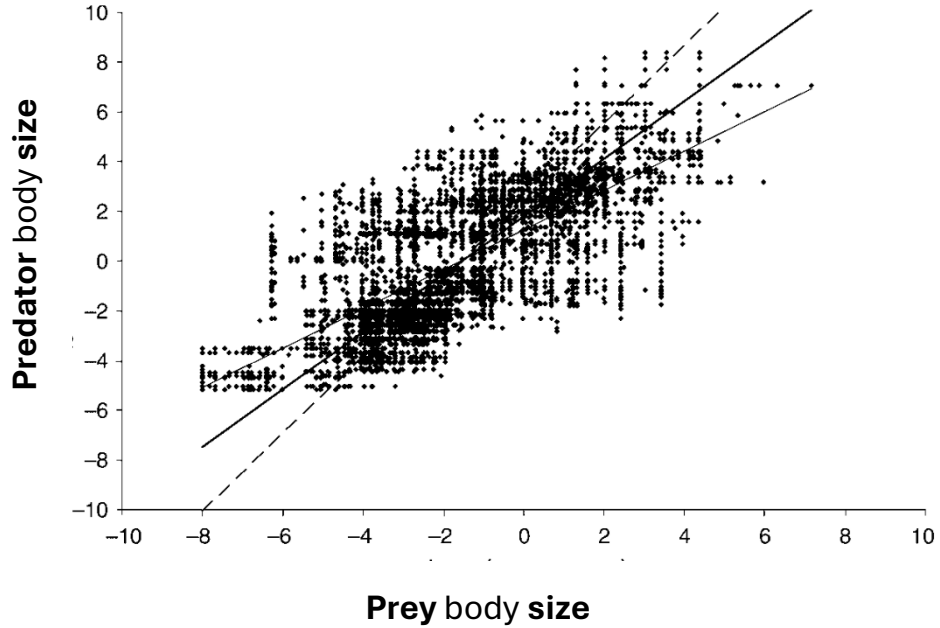


Brose et al, 2006

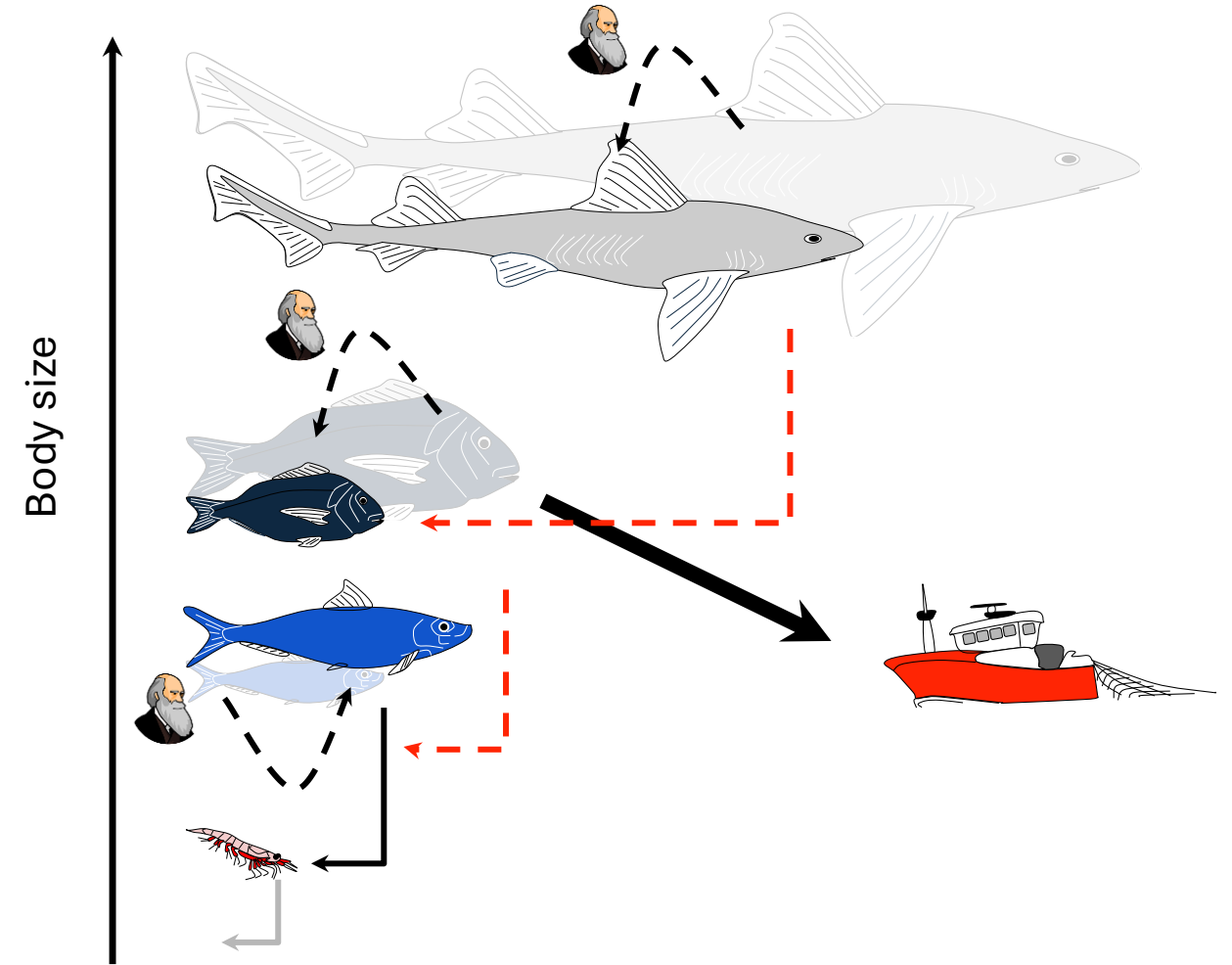


→ Modifies **ecological dynamics**

Trophic webs are size structured



Brose et al, 2006



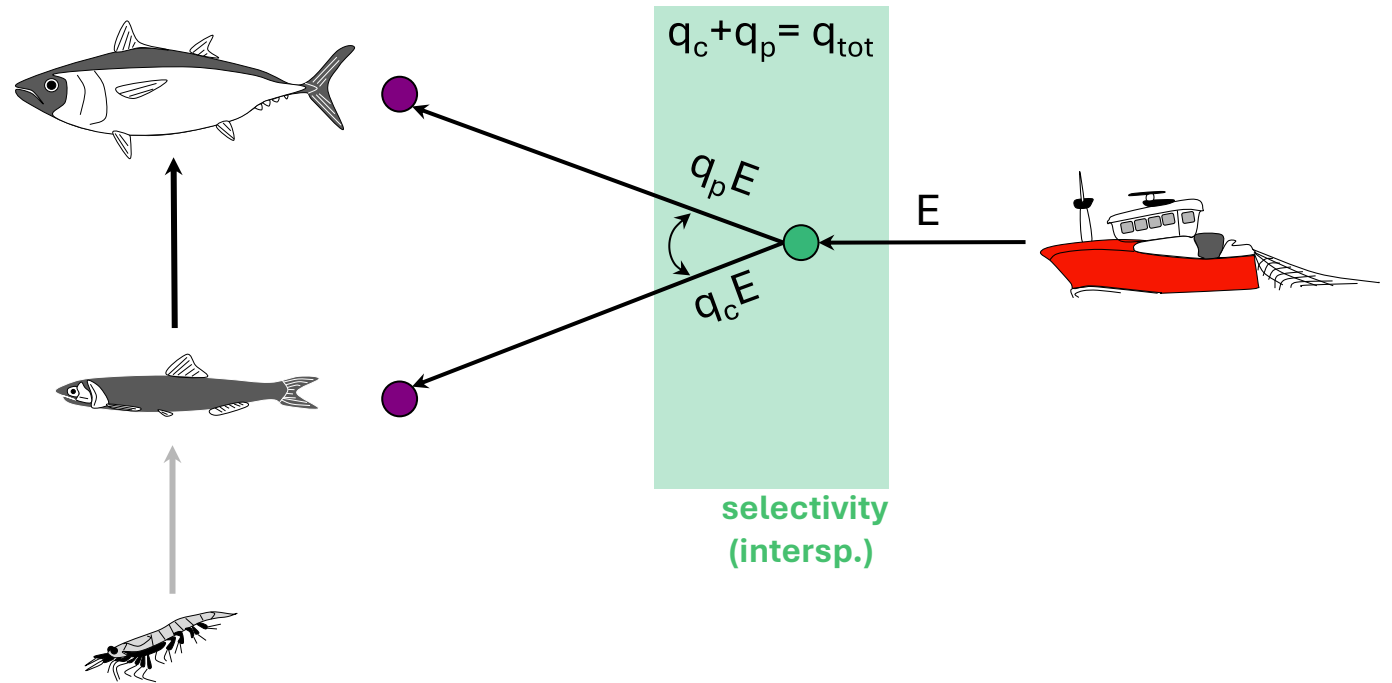
→ Modifies **ecological dynamics**

→ Modifies **evolutionary dynamics**

Our approach: distribution of fishing effort

Predator – prey model

Harvesting strategies **continuum**

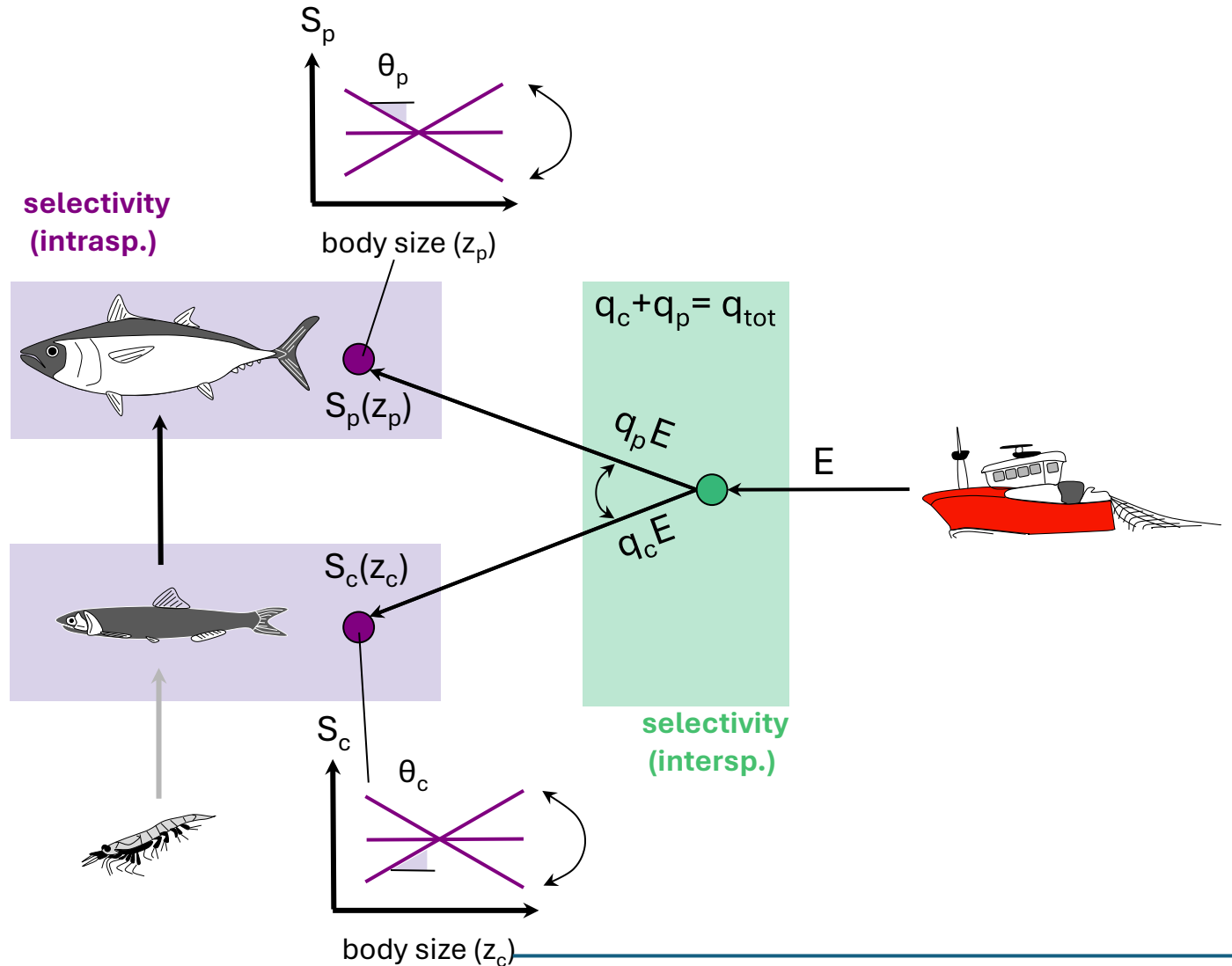


Our approach: size selectivity

Predator – prey model

Harvesting strategies **continuum**

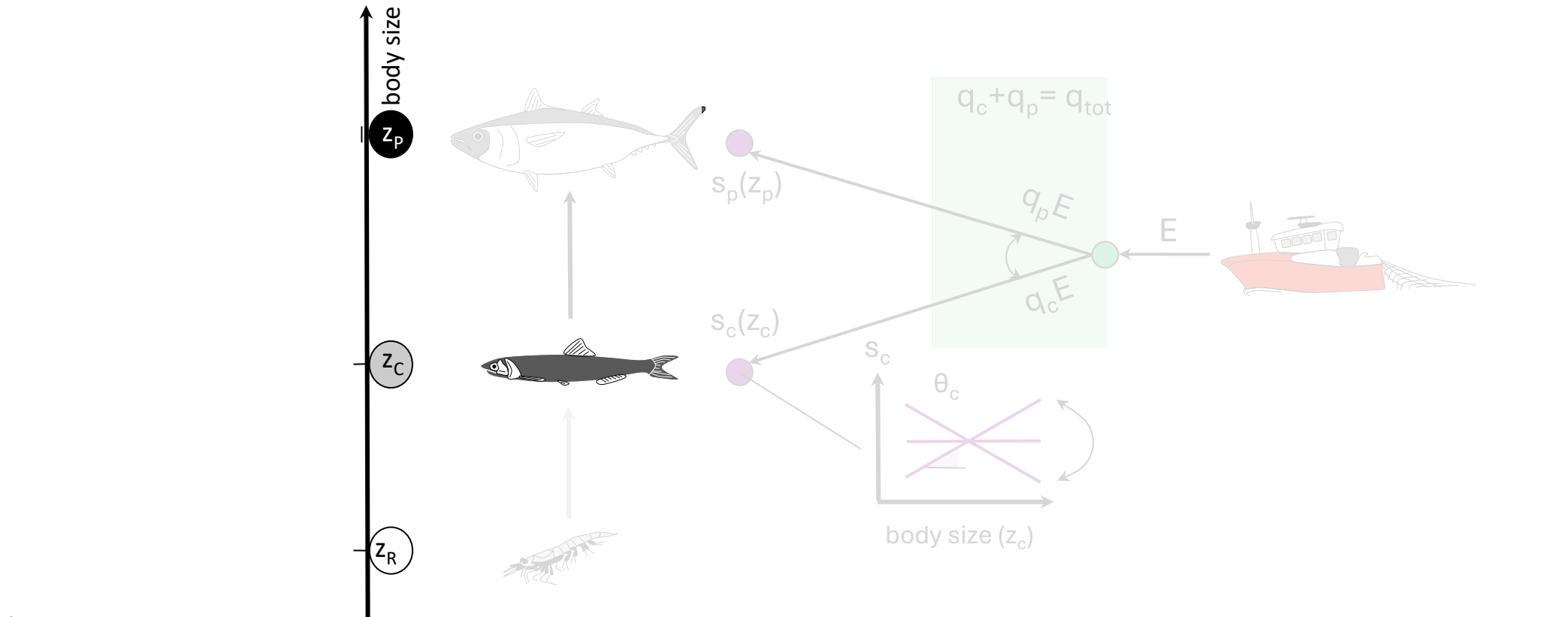
Size **selectivity** for both species



$$\frac{dC}{dt} = C(\gamma_C \lambda_C R - c_C C - m_C - \gamma_P P - q_C S_C E)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(\gamma_P \lambda_P C - c_P P - m_P - q_P S_P E)$$

Adaptative dynamics

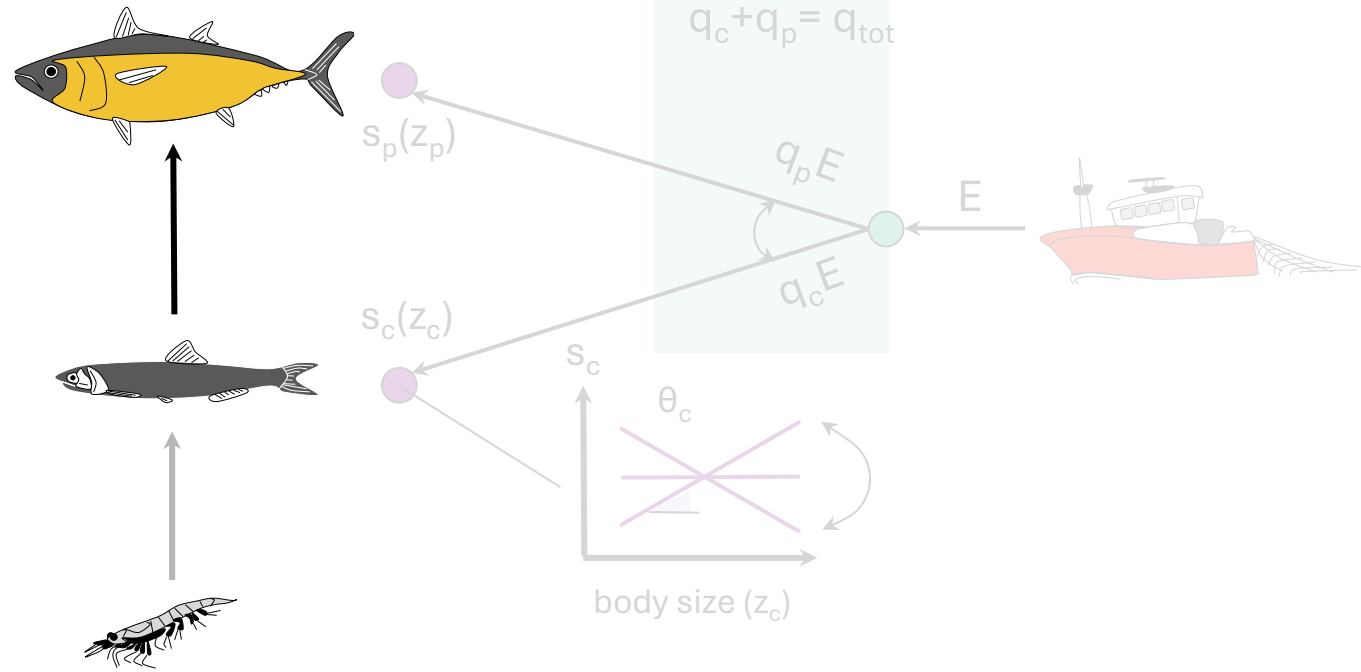
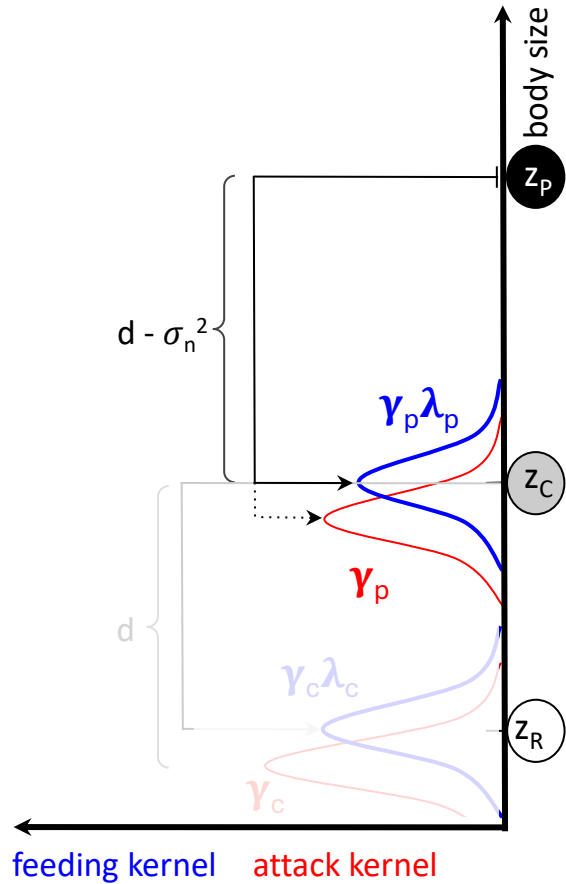


feeding kernel attack kernel

$$\left(\frac{\partial \omega_{cm}(z_{cm}, z_c)}{\partial z_{cm}} \right)_{z_{cm} \rightarrow z_c} = \chi_1 R - m'_c - \chi_2 P^*(E, q_p, z_c) - q_c S'_c E$$

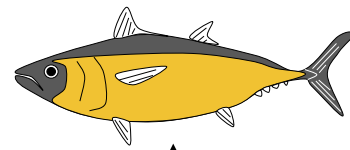
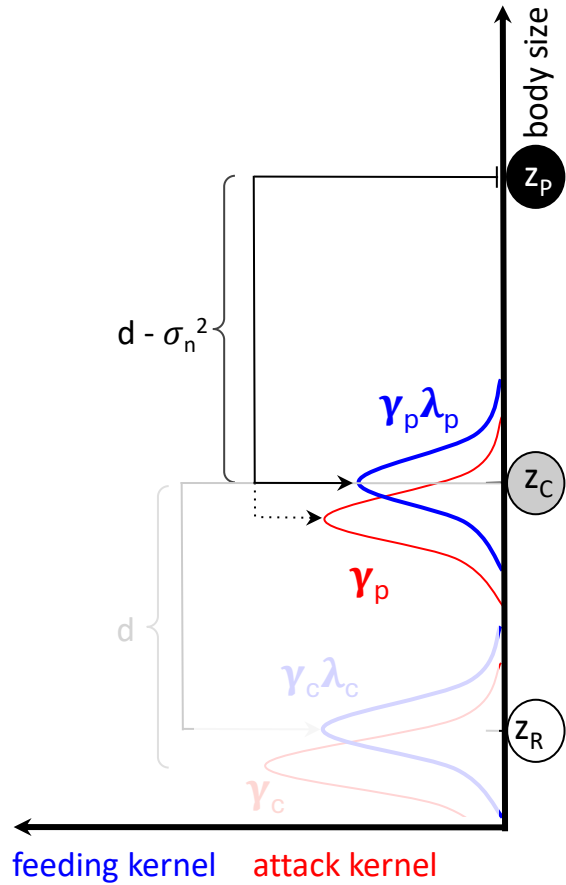
Fitness gradient

Adaptative dynamics



$$\left(\frac{\partial \omega_{cm}(z_{cm}, z_c)}{\partial z_{cm}} \right)_{z_{cm} \rightarrow z_c} = \chi_1 R - m'_c - \chi_2 P^*(E, q_p, z_c) - q_c S'_c E$$

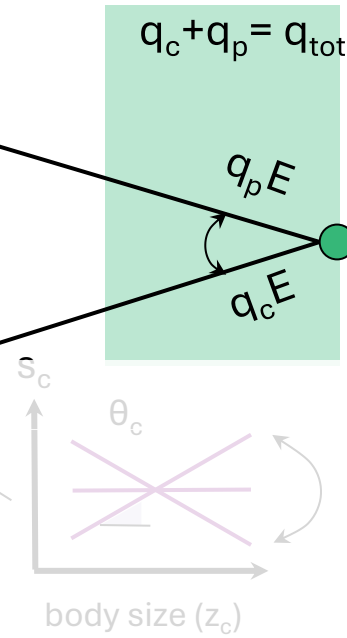
Adaptative dynamics



$s_p(z_p)$



$s_c(z_c)$

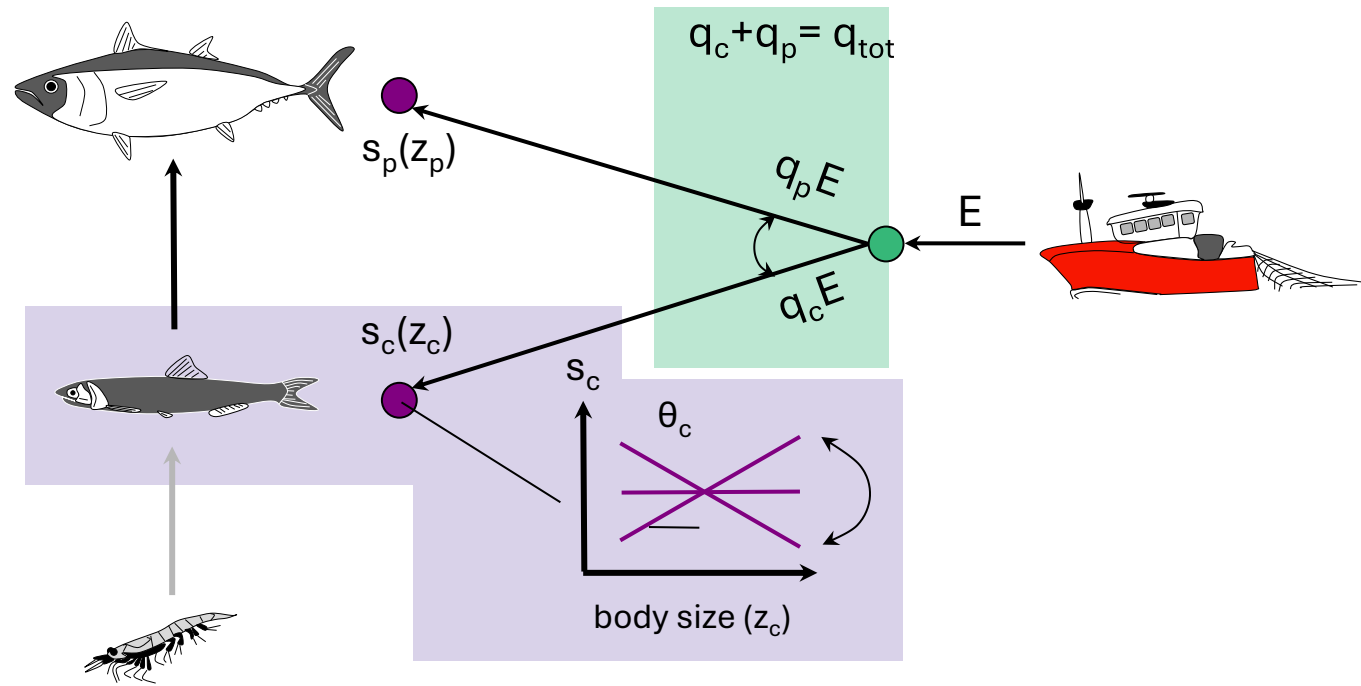
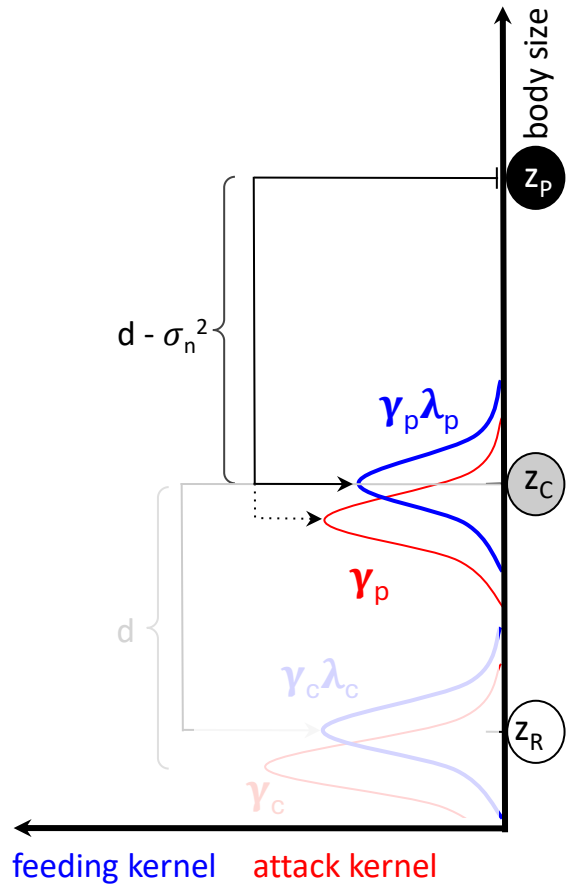


Change in the community **structure**

Indirect selection

$$\left(\frac{\partial \omega_{cm}(z_{cm}, z_c)}{\partial z_{cm}} \right)_{z_{cm} \rightarrow z_c} = \chi_1 R - m'_c - \chi_2 P^*(E, q_p, z_c) - q_c S'_c E$$

Adaptative dynamics



Change in the community **structure**

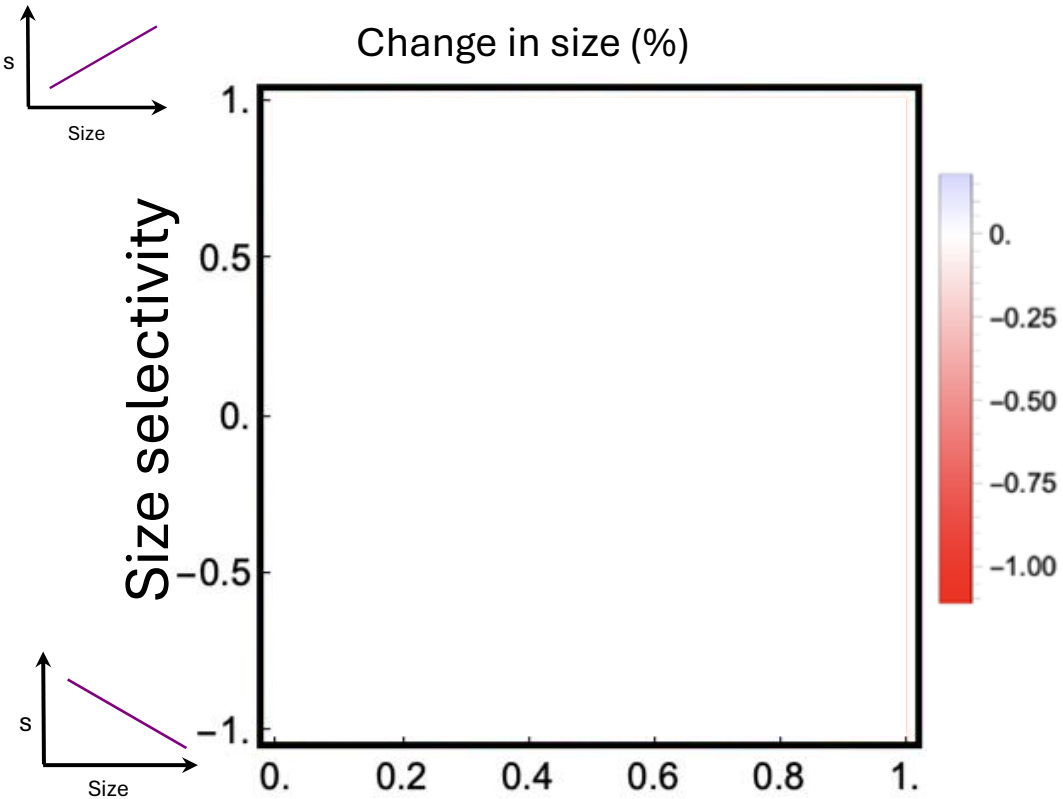
Indirect selection

Direct selection
Size **selectivity** of fishing

$$\left(\frac{\partial \omega_{cm}(z_{cm}, z_c)}{\partial z_{cm}} \right)_{z_{cm} \rightarrow z_c} = \chi_1 R - m'_c - \chi_2 P^*(E, q_p, z_c) - q_c S'_c E$$

Results

Evolution : **prey** = indirect selection / **predators** = direct selection

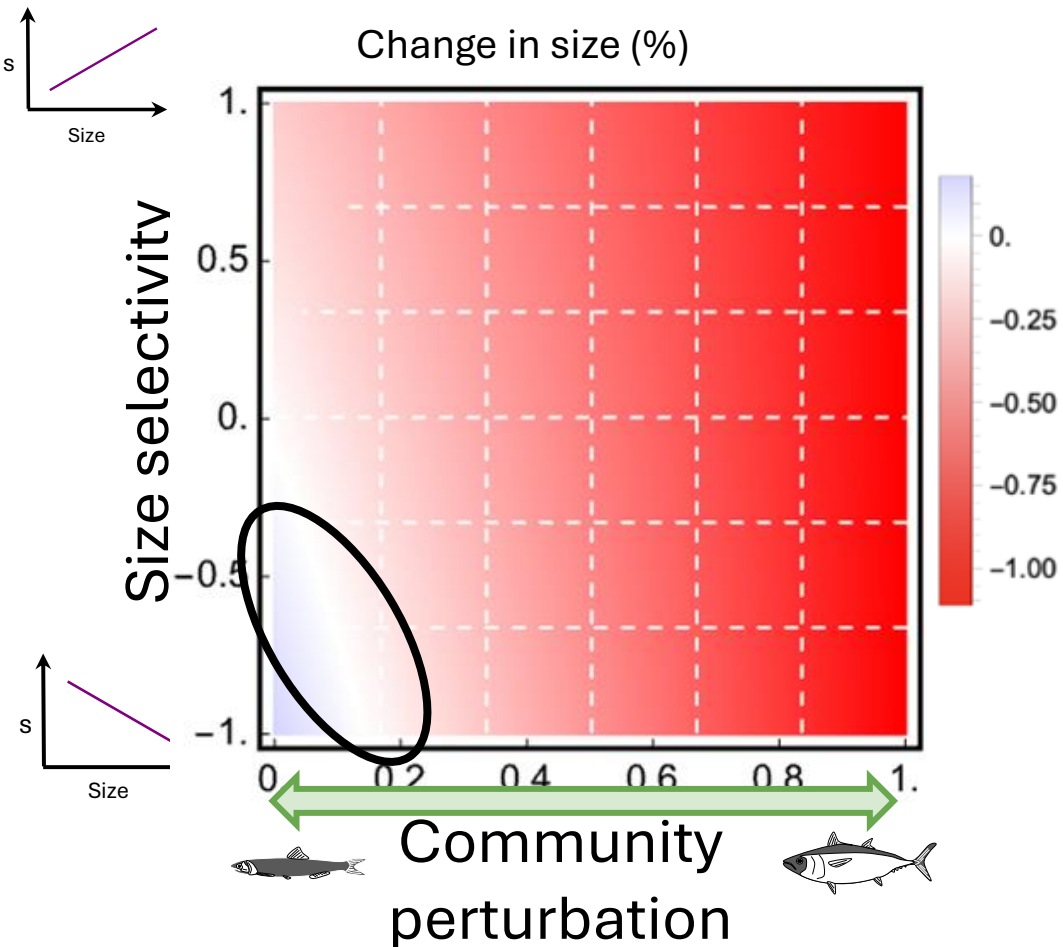


Community
perturbation



Results

Evolution : **prey** = indirect selection / **predators** = direct selection



Often a **shrinking**

Mainly depends on the **indirect selection**
(shrinking effect)

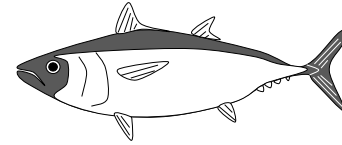
Community has a higher impact

Two selective forces in combination

Possibility that **no evolution can be observed**

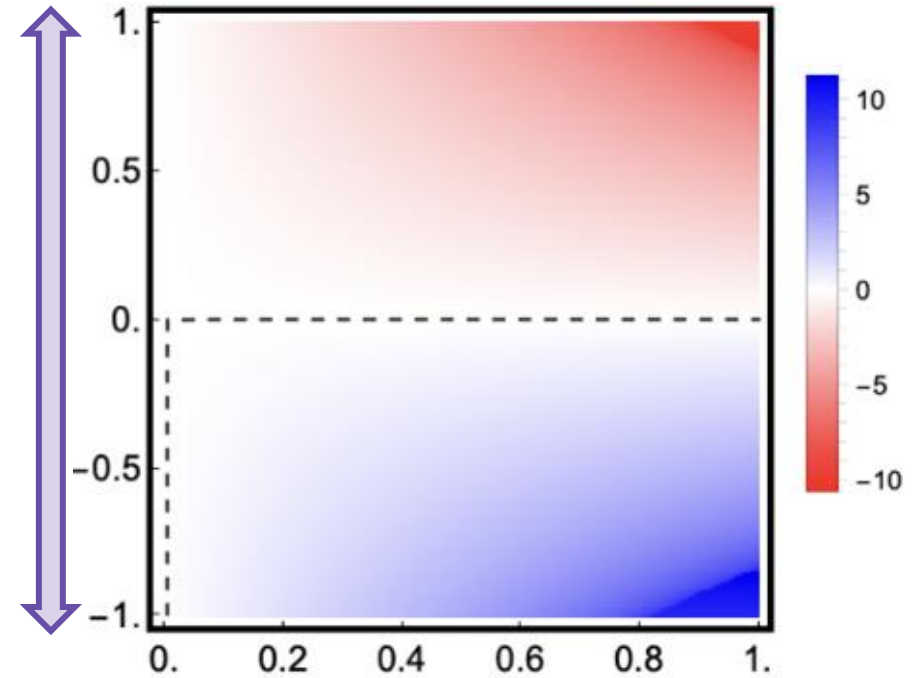
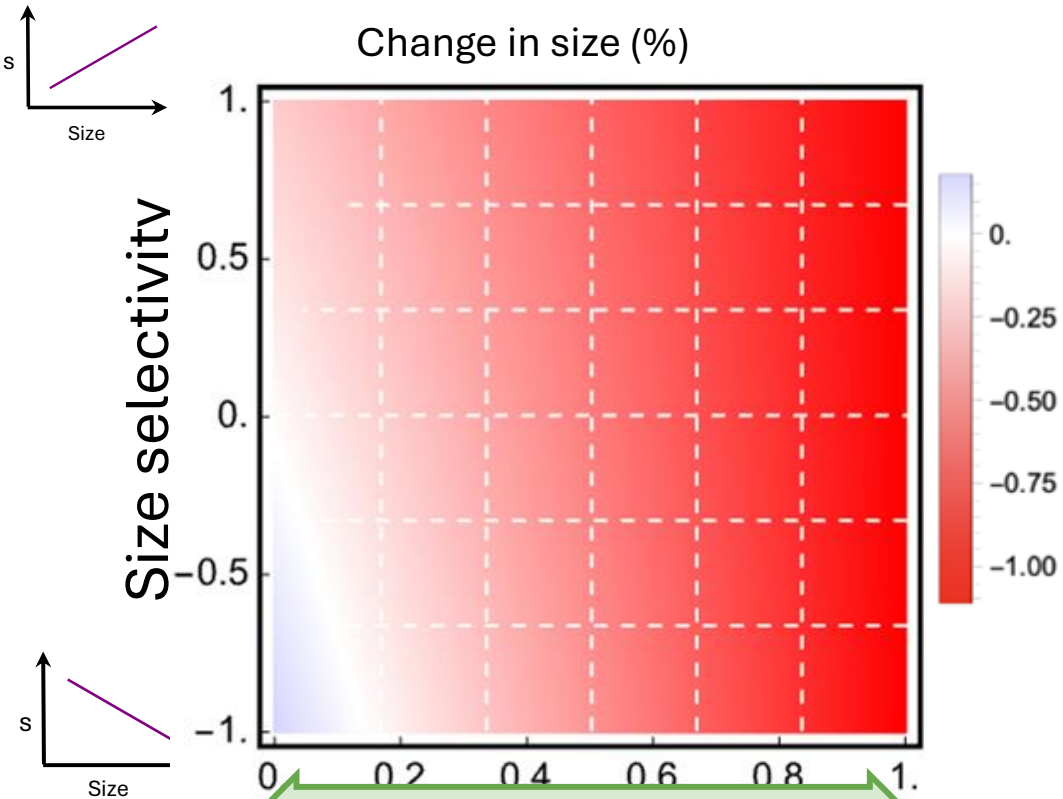
Results

Evolution : **prey** = indirect selection / **predators** = direct selection



Change in size (%)

Change in size (%)



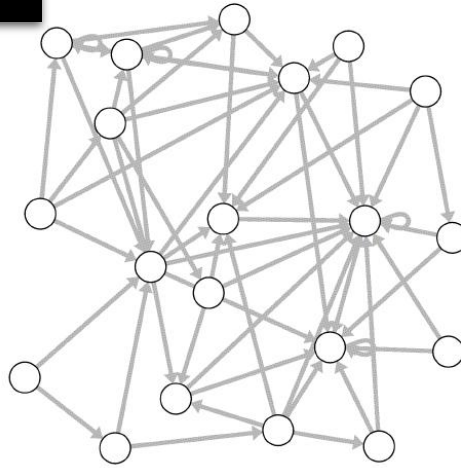
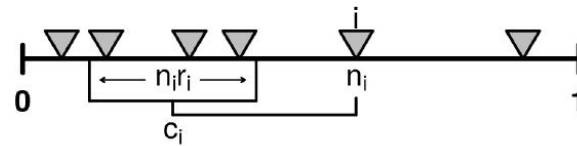
Structural sensitivity

... in trophic webs



Clément Aldebert

Graph theory



Williams et Martinez, 2001

+ differential system (Generalized Lotka – Volterra)

$$\frac{dB_i}{dt} = \lambda q_i^\phi B_i + \lambda \sum_{j \in R_i} G_{i,j}^\phi B_j - \sum_{j \in C_i} G_{j,i}^\phi B_j - \alpha_i B_i - \beta_i B_i^2$$

Based on Pitzko *et al.*, 2012, JTB

Structural sensitivity

... in trophic webs

$$\frac{dB_i}{dt} = \lambda q_i^\phi B_i + \lambda \sum_{j \in R_i} G_{i,j}^\phi B_j - \sum_{j \in C_i} G_{j,i}^\phi B_j - \alpha_i B_i - \beta_i B_i^2$$

$$T_i = \sum_{j \in R_i} f_{i,j} B_j$$

$$M_i = 10^{x n_i}$$

$$a_i^\phi = a^\phi M_i^{-0.25} \quad ; \quad h_i^\phi = h^\phi M_i^{0.25} \quad ; \quad \alpha_i = \alpha M_i^{-0.25} \quad ; \quad \beta_i = \beta M_i^{-0.25}$$

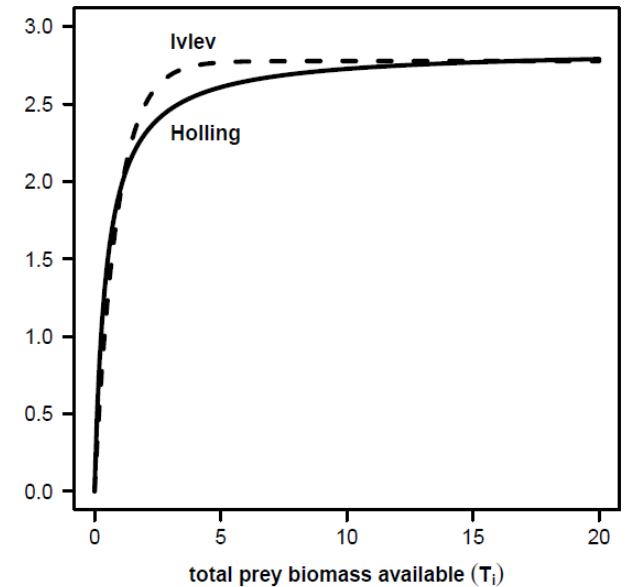
Yodzis et Innes, 1992

From Kleiber, 1947, Peters, 1983
and Makarieva *et al.*, 2008

$$G_{i,j}^H = \frac{a_i^H f_{i,j} B_j}{1 + h_i^H a_i^H T_i}$$

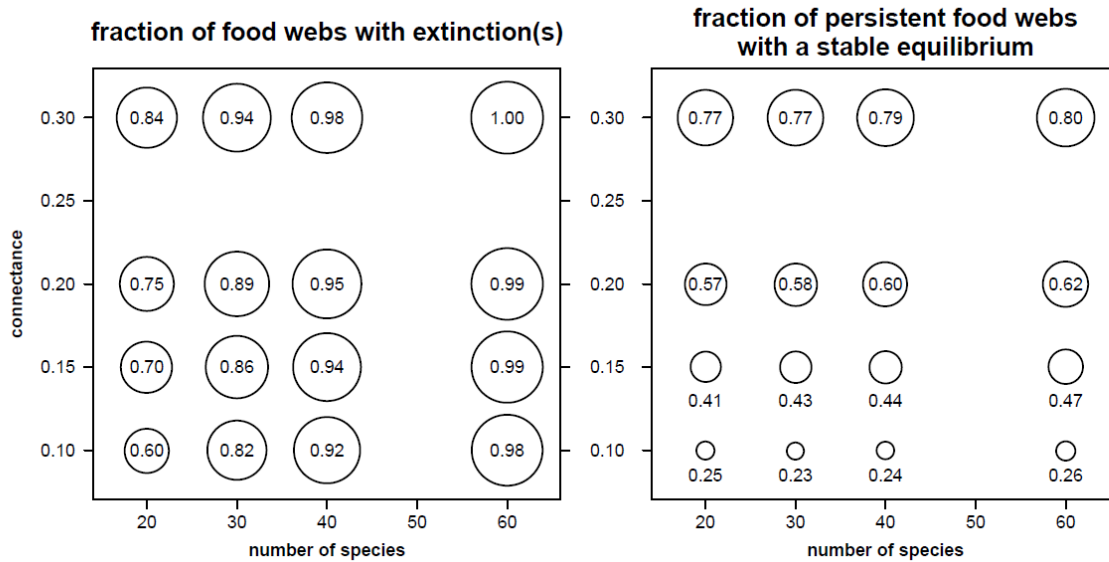
$$G_{i,j}^I = \frac{1}{h_i^I} (1 - \exp(-h_i^I a_i^I T_i)) \frac{f_{i,j} B_j}{T_i}$$

total functional response ($G_i^{\phi, \text{tot}}(T_i)$)

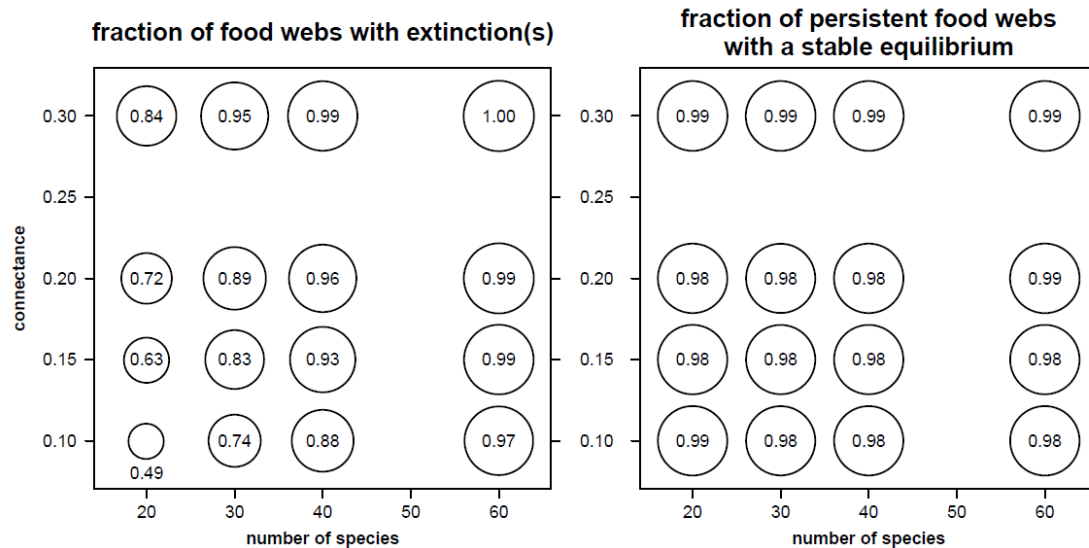


Structural sensitivity

Holling's disc equation



Ivlev's functional response



... in trophic webs

The web **complexity** drives the proportion of webs with **extinctions**: the more complex is the web, the more extinctions occur, and specific richness is more sensitive than connectance.

The choice of **functional responses** is important for webs without extinctions and which have a **stable equilibrium**: Ivlev = stabilizing / Holling

Structural sensitivity

... in trophic webs

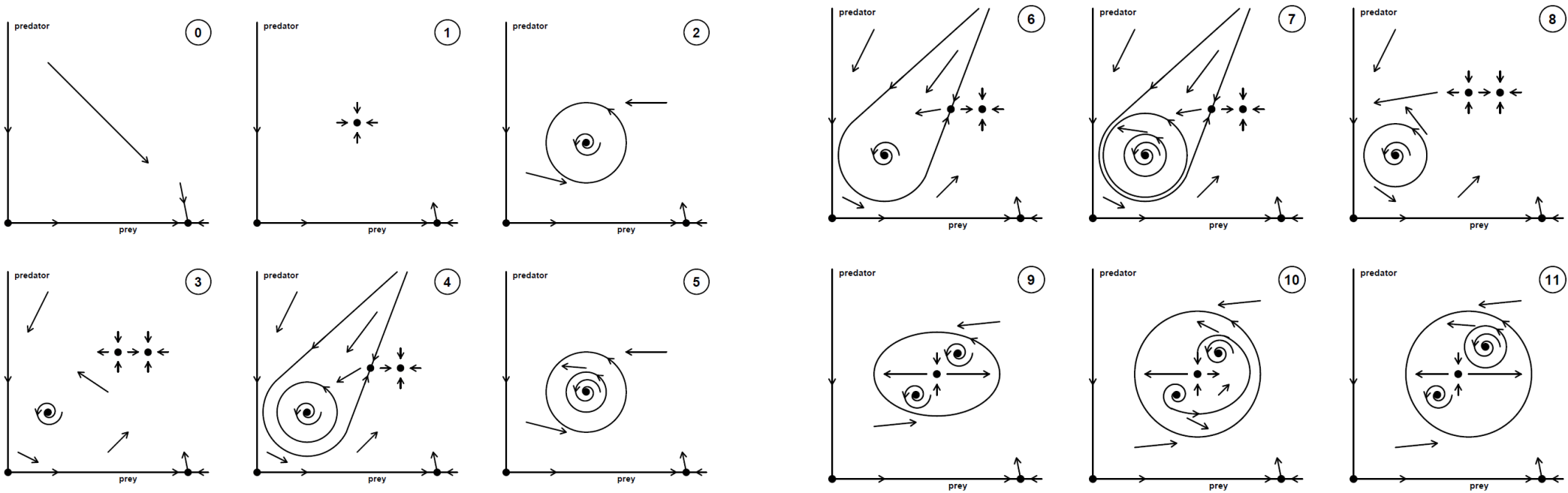
Two approaches for analyzing the results :

- 1 – Analysis of bifurcations in predator – prey models
- 2 – Generalized models

Structural sensitivity

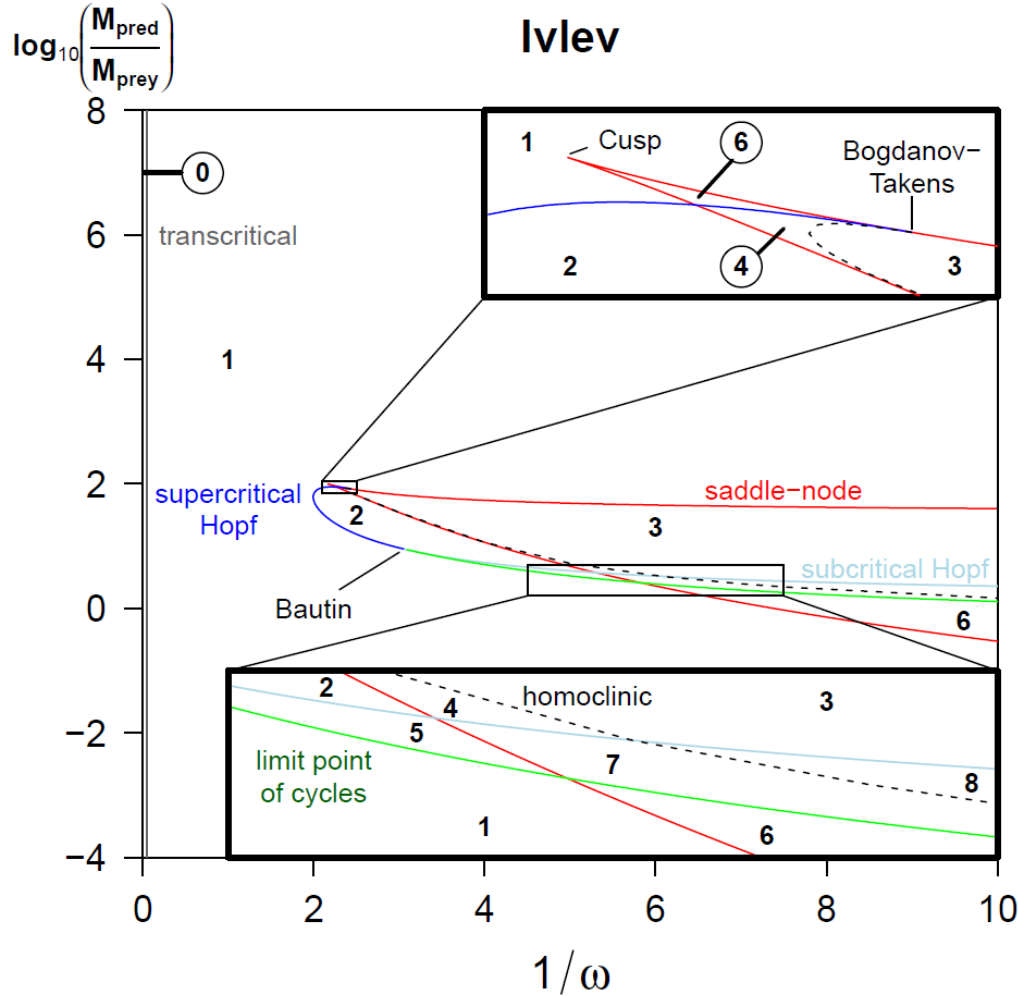
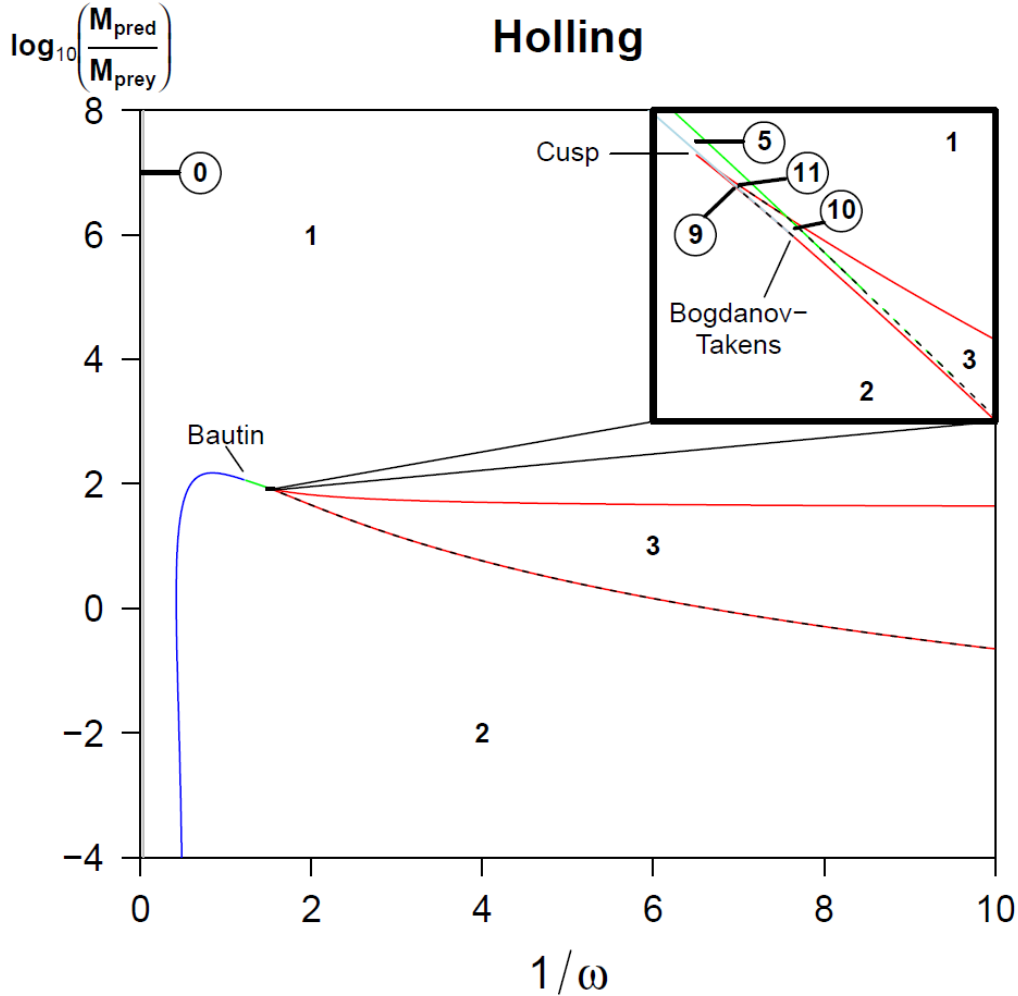
... in trophic webs

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{dB_{prey}}{dt'} &= [\lambda q^\phi - \alpha - \beta \omega B_{prey}] B_{prey} - G^\phi M_{pred}^{0.25} B_{pred} \left(\frac{M_{pred}}{M_{prey}} \right)^{-0.25} \\ \frac{dB_{pred}}{dt'} &= [\lambda G^\phi M_{pred}^{0.25} - \alpha - \beta B_{pred}] B_{pred} \left(\frac{M_{pred}}{M_{prey}} \right)^{-0.25} \end{aligned} \right.$$



Structural sensitivity

... in trophic webs



Structural sensitivity

... in trophic webs

generalized parameter formulation

scale parameters

$$\tau_i = \lambda \left(q_i^\phi + G_i^{phi, tot*} \right)$$

$$= \sum_{j \in C_i} G_{j,i}^{\phi*} \frac{B_j^*}{B_i^*} + (\alpha + \beta B_i^*) M_i^{-0.25}$$

$$\theta_i = \frac{1}{\tau_i^\phi} \lambda G_i^{\phi, tot*}$$

$$1 - \theta_i = \frac{1}{\tau_i^\phi} \lambda q_i^\phi$$

$$\delta_i = \frac{1}{\tau_i^\phi} \sum_{j \in C_i} G_{j,i}^{\phi*} \frac{B_j^*}{B_i^*}$$

$$1 - \delta_i = \frac{1}{\tau_i^\phi} (\alpha + \beta B_i^*) M_i^{-0.25}$$

$$\chi_{i,j} = \begin{cases} \frac{B_j^*}{T_i^*} & \text{if } j \in R_i \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$\rho_{i,j} = \begin{cases} \frac{1}{\tau_i^\phi \delta_i^\phi} G_{j,i}^{\phi*} \frac{B_j^*}{B_i^*} & \text{if } i \in R_j \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$\nu_{i,j} = B_i^* / B_j^*$$

elasticities (also called exponent parameters)

$$\mu_i = 1 + \frac{\beta B_i^*}{\alpha + \beta B_i^*} \in [1, 2]$$

$$\gamma_i = \left. \frac{dg_i^\phi(t_i)}{dt_i} \right|_{t_i=t_i^*} \in [0, 1]$$

$$\text{with } t_i = \frac{T_i}{T_i^*} \text{ and } g_i^\phi := \frac{G_i^{\phi, tot}(t_i T_i^*)}{G_i^{\phi, tot}(T_i^*)}$$

ecological meaning

time scale of species i 's dynamics

fraction of gains of species i obtained by predation

fraction of gains of species i obtained by primary production

fraction of losses of species i due to predation

fraction of losses of species i due to intrinsic dynamics

fraction of losses of species i due to predation

fraction of losses by predation of species i due to species j

biomass ratio between species i and j

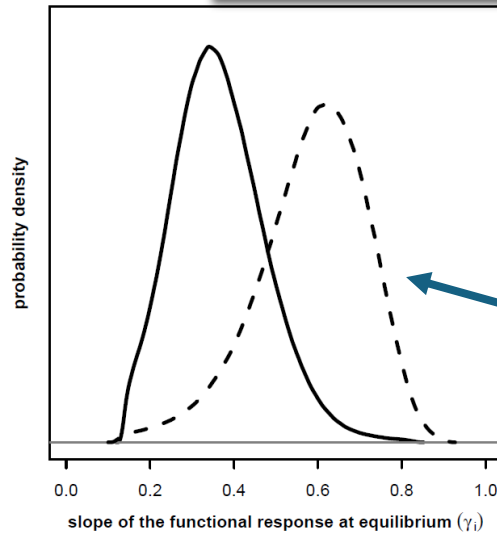
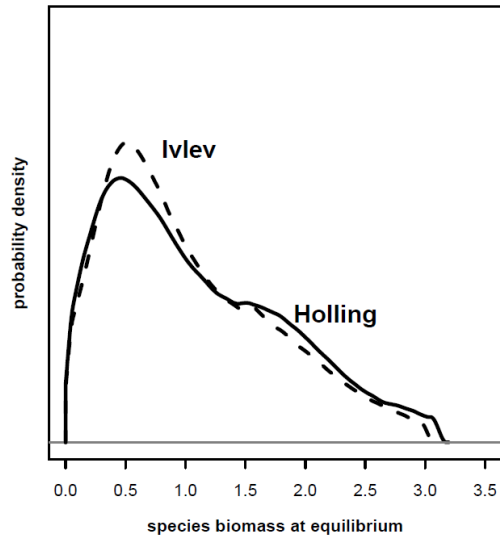
non-linearity of species i 's intrinsic mortality

slope of the normalized functional response of species i

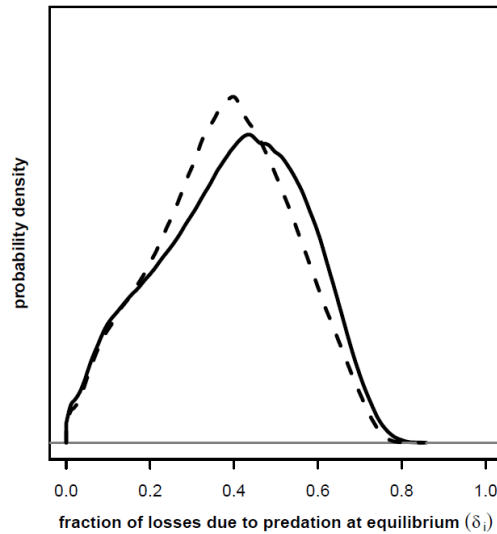
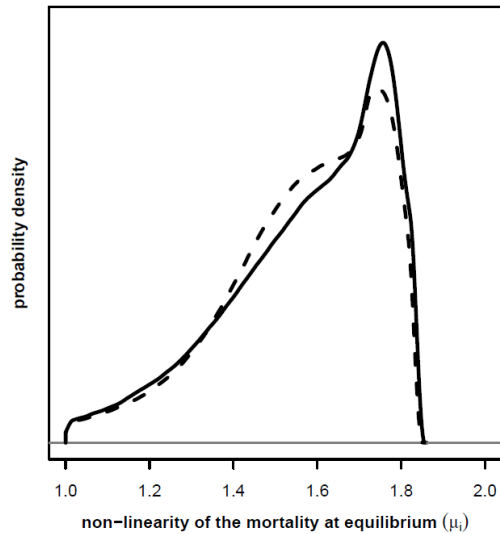
Based on Pitzko *et al.*, 2012, JTB
See talk of T. Gross

Structural sensitivity

... in trophic webs



The **slope of the functional response** at equilibrium explains the differences between both formulations.



See poster of C. Aldebert on food web models

Introduction

Four key points to challenge with in predictive ecology:

1. **Uncertainty**
2. Theoretical approach for accurate **prediction** (explanatory versus anticipatory predictions)
3. Systems ecology : **linking levels** of organization for a process – based approach (**scaling – up**)
4. **Data** (more and more available, high frequency, calibrated, shared, ...)

Evans *et al.*, 2012, 2013, *PTRS B*

Mouquet *et al.*, 2015, *J. Applied Ecology*

Introduction

*“**Predictions** of ecosystem behaviour (the way in which the properties in an ecosystem change over time or in response to perturbation) and/or ecosystem services [...] **would be emergent properties of process-based models** of ecosystems, and such models would need to **include sufficient information from lower levels of organization** (populations, individuals, genes and the abiotic environment) to allow accurate and realistic ecosystem behaviour to emerge.”*

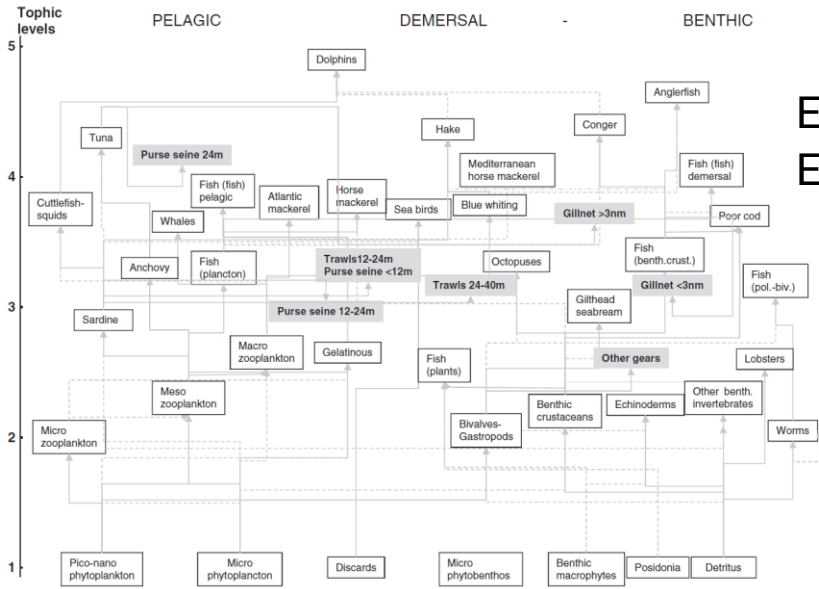
Predictive systems ecology

Proc R Soc B 280: 20131452.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1452>

Matthew R. Evans¹, Mike Bithell², Stephen J. Cornell³, Sasha R. X. Dall⁴, Sandra Díaz⁵, Stephen Emmott⁶, Bruno Ernande⁷, Volker Grimm⁸, David J. Hodgson⁴, Simon L. Lewis⁹, Georgina M. Mace¹⁰, Michael Morecroft¹¹, Aristides Moustakas¹, Eugene Murphy¹², Tim Newbold¹³, K. J. Norris¹⁴, Owen Petchey¹⁵, Matthew Smith⁶, Justin M. J. Travis¹⁶ and Tim G. Benton¹⁷

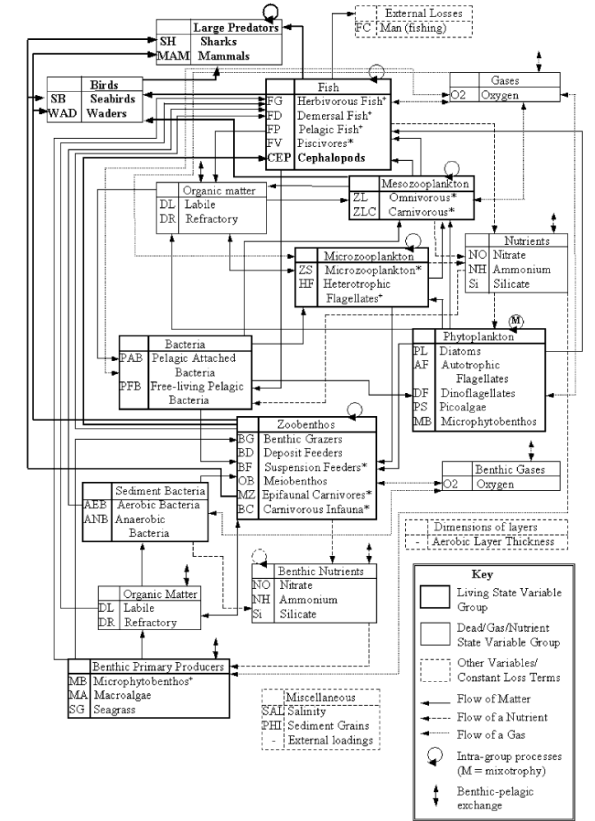
PROCEEDINGS
— OF —
THE ROYAL
SOCIETY **B**

Introduction



ECOPATH with ECOSIM

ATLANTIS



Inputs (forcing, coupling, data, ...)

Sources of uncertainty

Complexity (nonlinearities, dimension, number of components, number of interactions between components...)

Model (state variables, parameters, functions, initial conditions, boundary conditions, ...)

Sources of uncertainty

Outputs

Sensitivity to arbitrary choices and uncertainty

Which level of complexity?

Which scales?

Structural sensitivity in trophic webs

$$\frac{dB_i}{dt} = \lambda q_i^\phi B_i + \lambda \sum_{j \in R_i} G_{i,j}^\phi B_j - \sum_{j \in C_i} G_{j,i}^\phi B_j - \alpha_i B_i - \beta_i B_i^2$$

$$T_i = \sum_{j \in R_i} f_{i,j} B_j \quad M_i = 10^{x n_i}$$

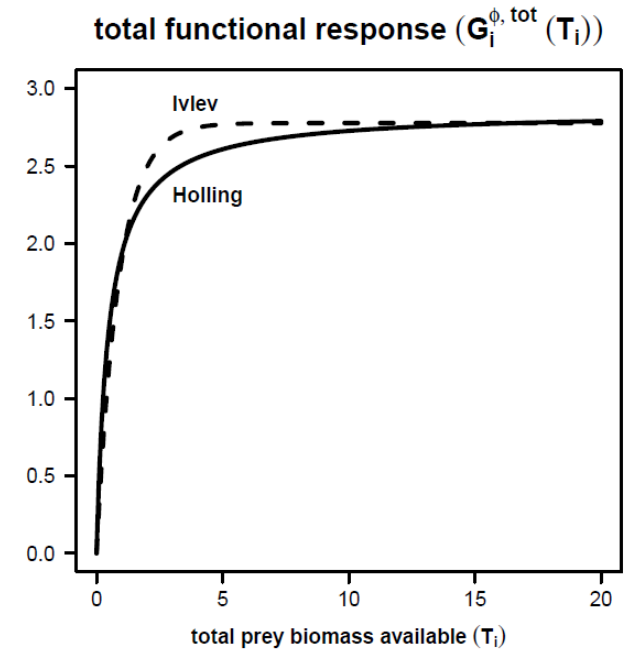
$$a_i^\phi = a^\phi M_i^{-0.25} \quad ; \quad h_i^\phi = h^\phi M_i^{0.25} \quad ; \quad \alpha_i = \alpha M_i^{-0.25} \quad ; \quad \beta_i = \beta M_i^{-0.25}$$

Yodzis et Innes, 1992

From Kleiber, 1947, Peters, 1983
and Makarieva *et al.*, 2008

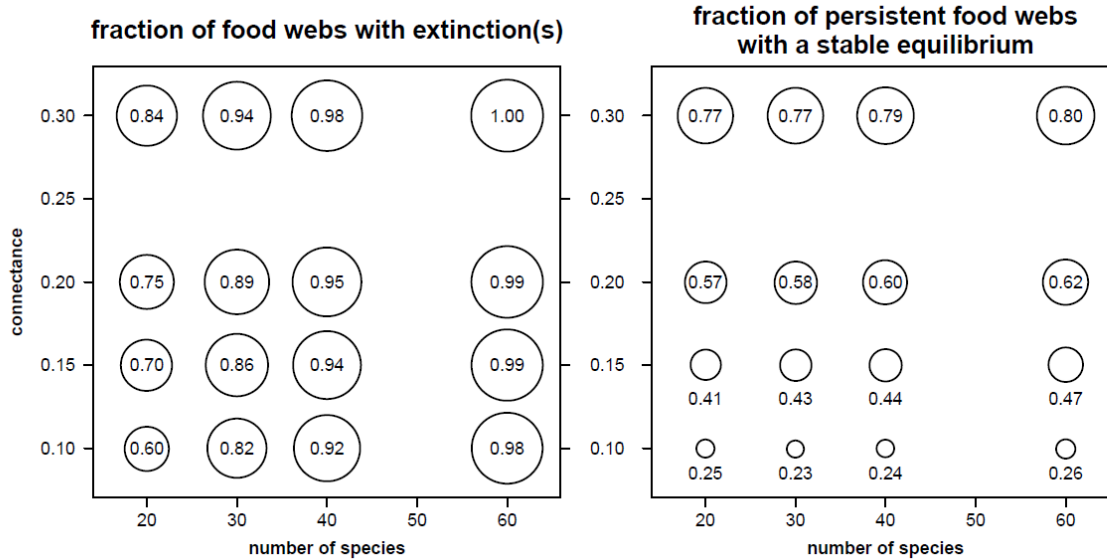
$$G_{i,j}^H = \frac{a_i^H f_{i,j} B_j}{1 + h_i^H a_i^H T_i}$$

$$G_{i,j}^I = \frac{1}{h_i^I} (1 - \exp(-h_i^I a_i^I T_i)) \frac{f_{i,j} B_j}{T_i}$$



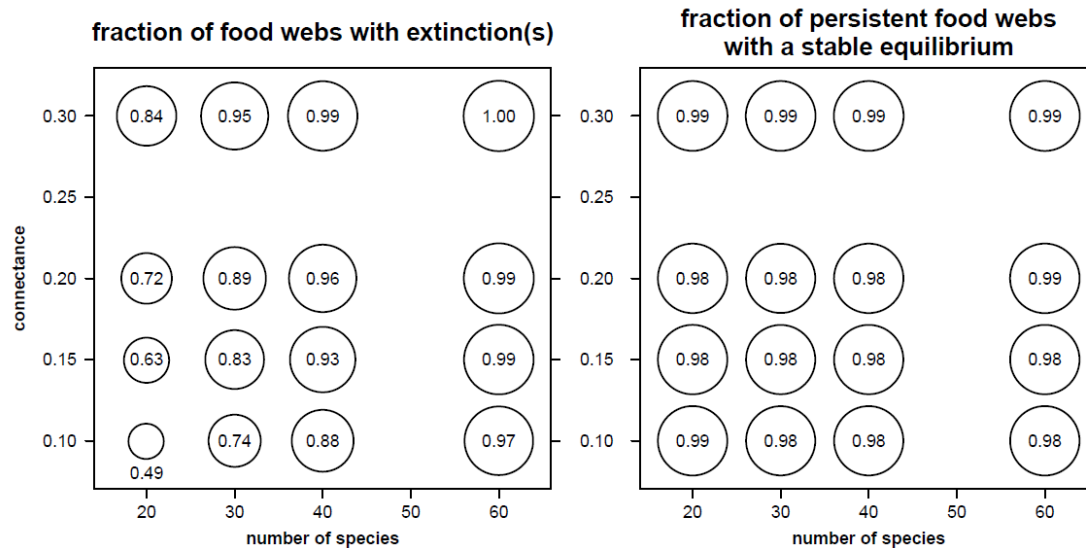
Structural sensitivity in trophic webs

Holling's disc equation



The web **complexity** drives the proportion of webs with **extinctions** : the more complex is the web, the more extinctions occur, and specific richness is more sensitive than connectance.

Ivlev's functional response

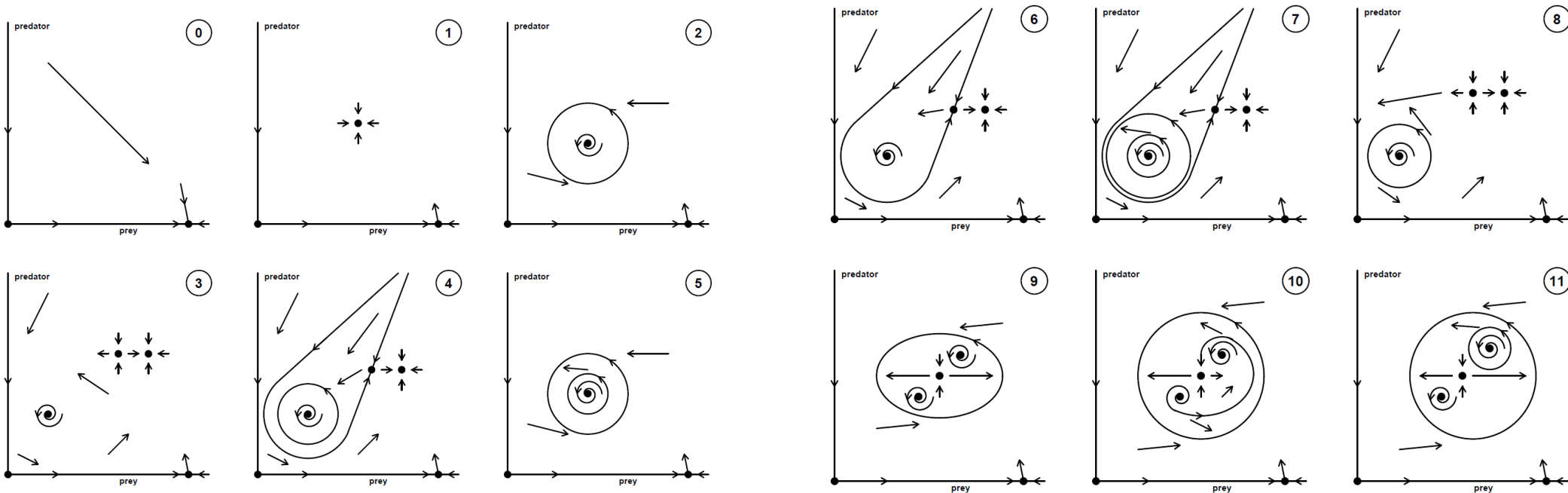


The choice of **functional responses** is important for webs without extinctions and which have a **stable equilibrium**: Ivlev = stabilizing / Holling

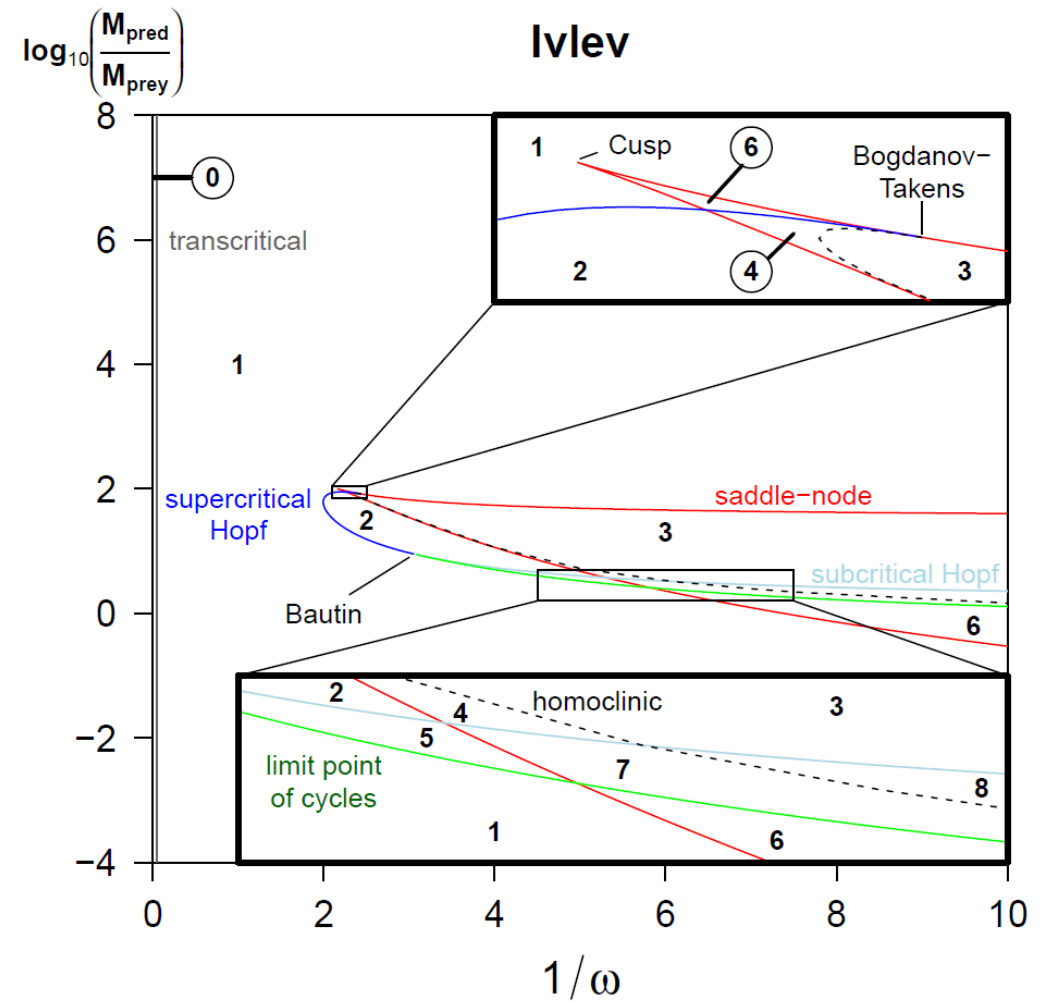
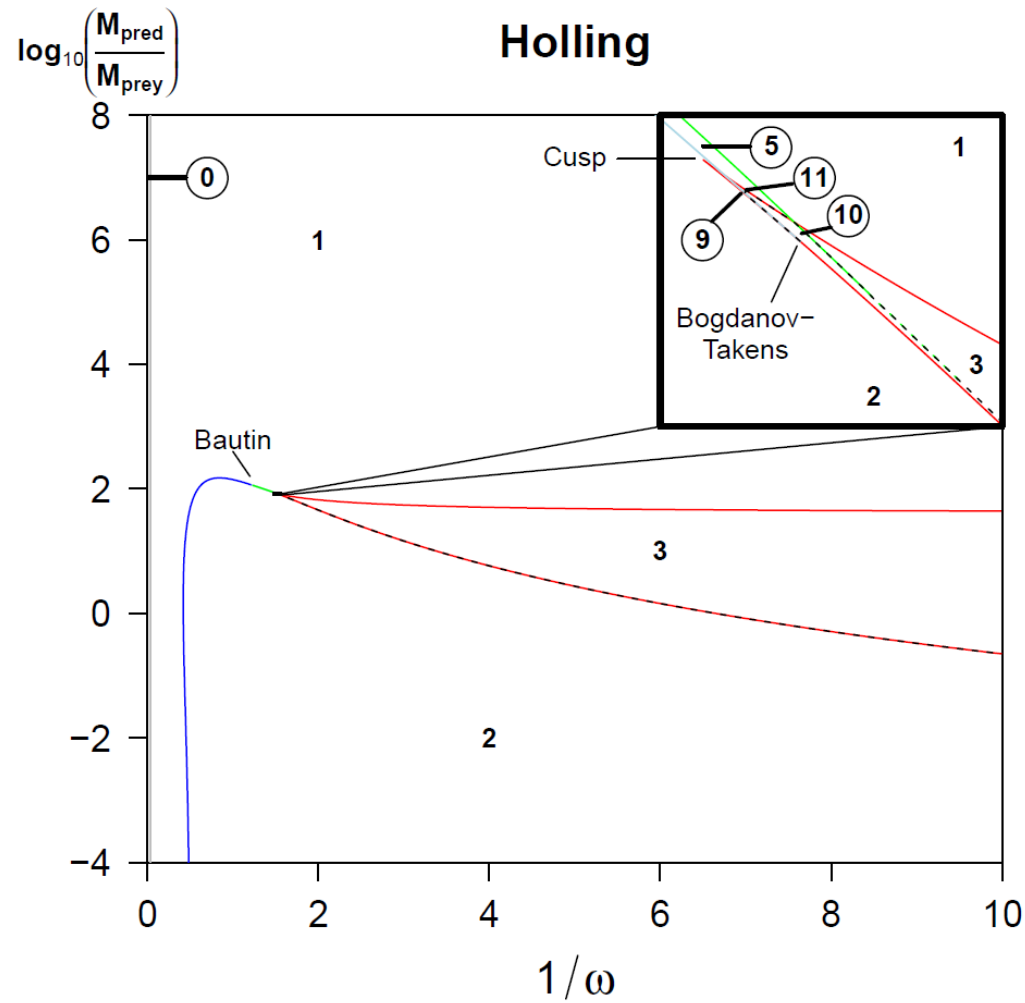
Structural sensitivity in trophic webs

$$\begin{cases} \frac{dB_{prey}}{dt'} = [\lambda q^\phi - \alpha - \beta \omega B_{prey}] B_{prey} - G^\phi M_{pred}^{0.25} B_{pred} \left(\frac{M_{pred}}{M_{prey}} \right)^{-0.25} \\ \frac{dB_{pred}}{dt'} = [\lambda G^\phi M_{pred}^{0.25} - \alpha - \beta B_{pred}] B_{pred} \left(\frac{M_{pred}}{M_{prey}} \right)^{-0.25} \end{cases}$$

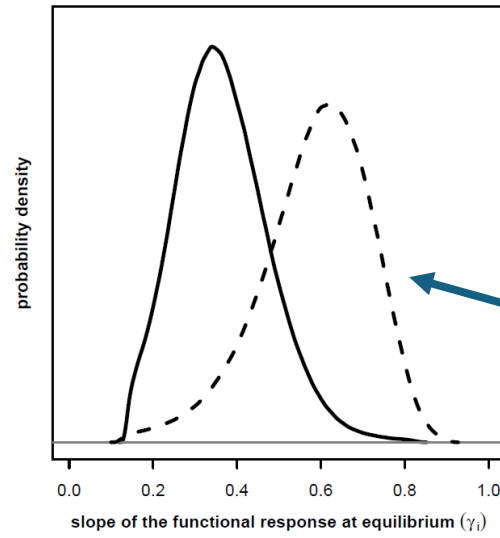
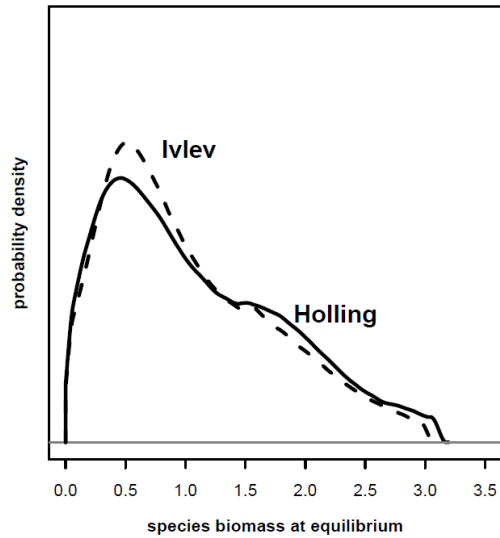
Bazykin model



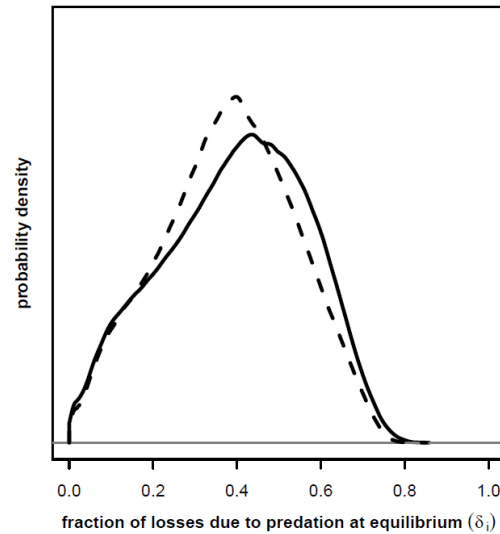
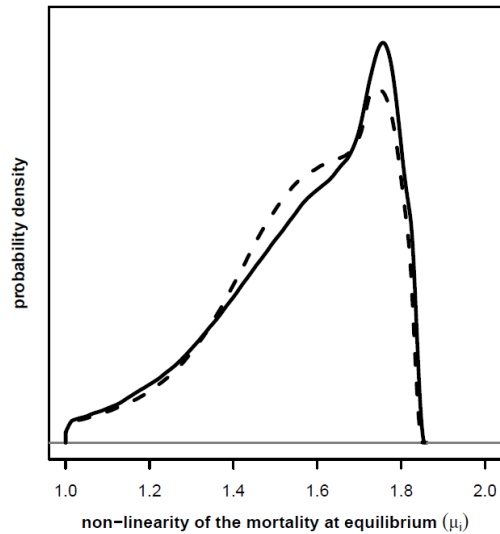
Structural sensitivity in trophic webs



Structural sensitivity in trophic webs



The **slope of the functional response** at equilibrium explains the differences between both formulations.



Statistics on several millions of graphs

Mechanistic approach: does it matter?



Clément Aldebert

- Monod, Marr-Pirt, Droop and complete DEB model are nested in the same framework of DEB theory: the formers are simplifications of the later.
- Bifurcation diagrams in the parameter space (nutrient concentration in reservoir and dilution rate) are used as model qualitative output.
- Areas of each domain in the bifurcation diagrams are compared for each model, and are used as quantitative output.

Mechanistic approach: does it matter?

DEB theory: models at population level (V1-morph like dividers)

One population – one resource

$$\frac{de_1}{dt} = \dot{k}_E^1 (f_1(X_0) - e_1)$$

$$\frac{dX_1}{dt} = \left(\frac{\dot{k}_E^1 e_1 - \dot{k}_M^1 g_1}{e_1 + g_1} - \dot{h} \right) X_1$$

Population death rate

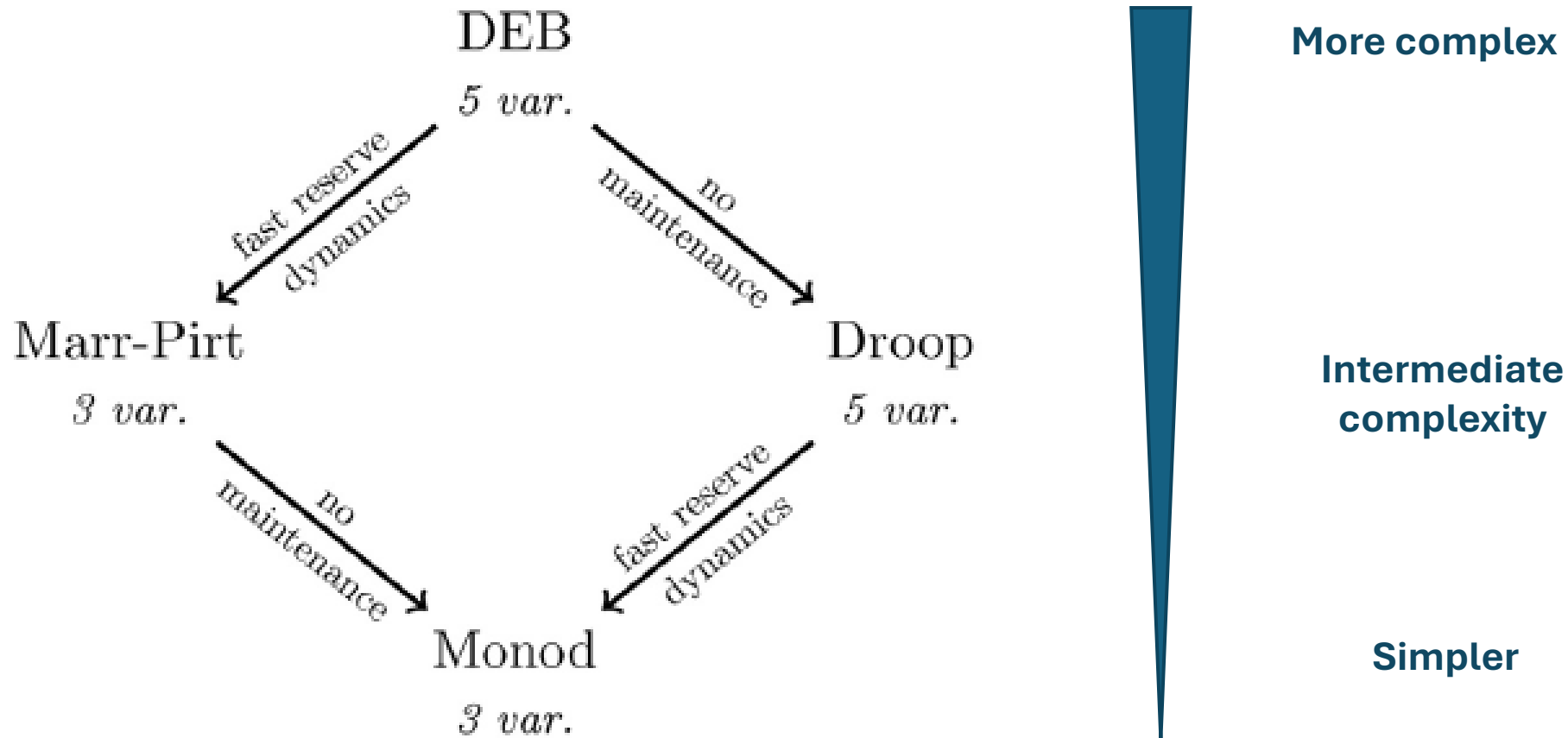
Mass-balanced predator – prey model

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{de_1}{dt} = \dot{k}_E^1 (f_1(X_0) - e_1) \\ \frac{de_2}{dt} = \dot{k}_E^2 (f_2(X_1) - e_2) \\ \frac{dX_0}{dt} = \dot{h}(X_r - X_0) - F_1(X_0)X_1 \\ \frac{dX_1}{dt} = \left(\frac{\dot{k}_E^1 e_1 - \dot{k}_M^1 g_1}{e_1 + g_1} - \dot{h} \right) X_1 - F_2(X_1)X_2 \\ \frac{dX_2}{dt} = \left(\frac{\dot{k}_E^2 e_2 - \dot{k}_M^2 g_2}{e_2 + g_2} - \dot{h} \right) X_2. \end{array} \right.$$

Kooi, B.W, Kooijman, S., 1994. The transient behaviour of food chains in chemostat. J. Theor. Biol. 170, 87–94.

Mechanistic approach: does it
matter?

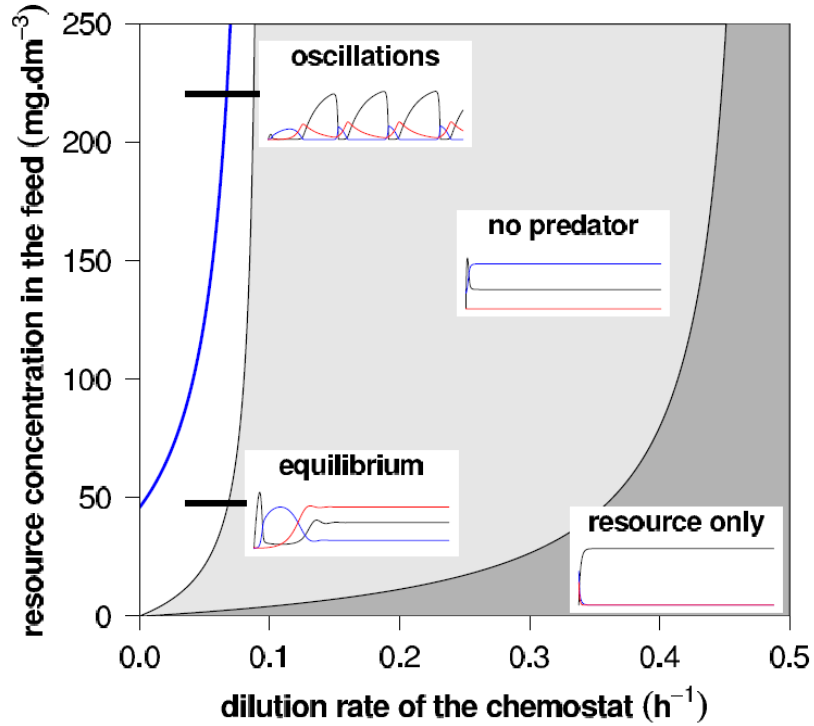
Four models with different complexity levels



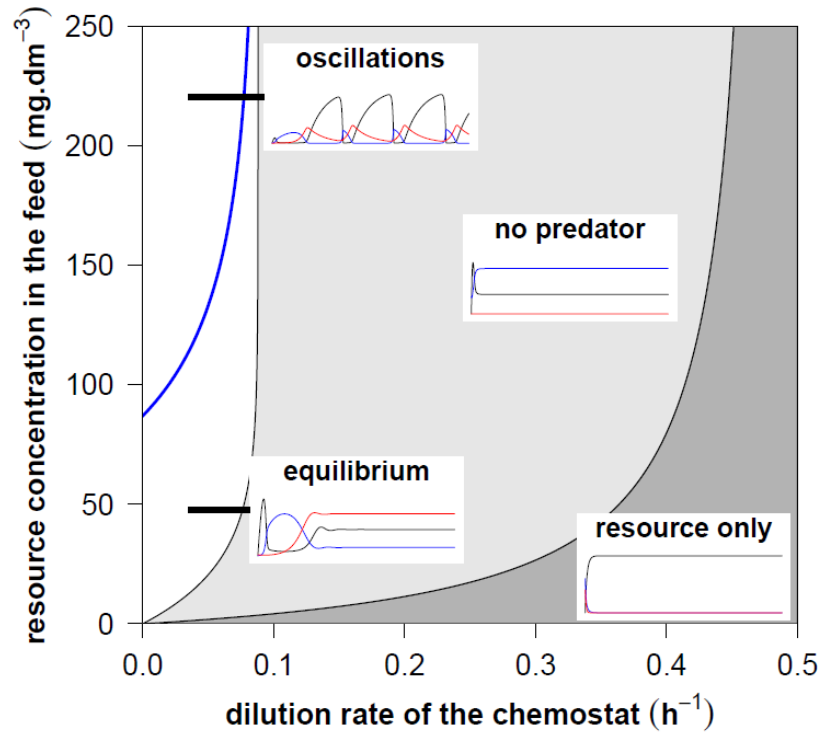
Mechanistic approach: does it

matter?

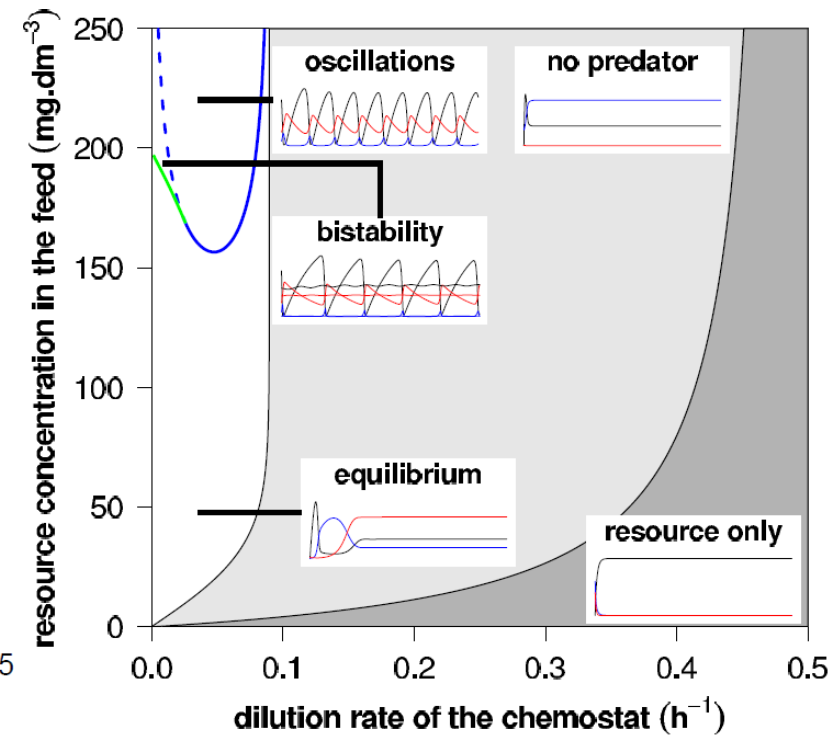
Disc-equation (hyperbolic function)



Ivlev



Hyperbolic tangent

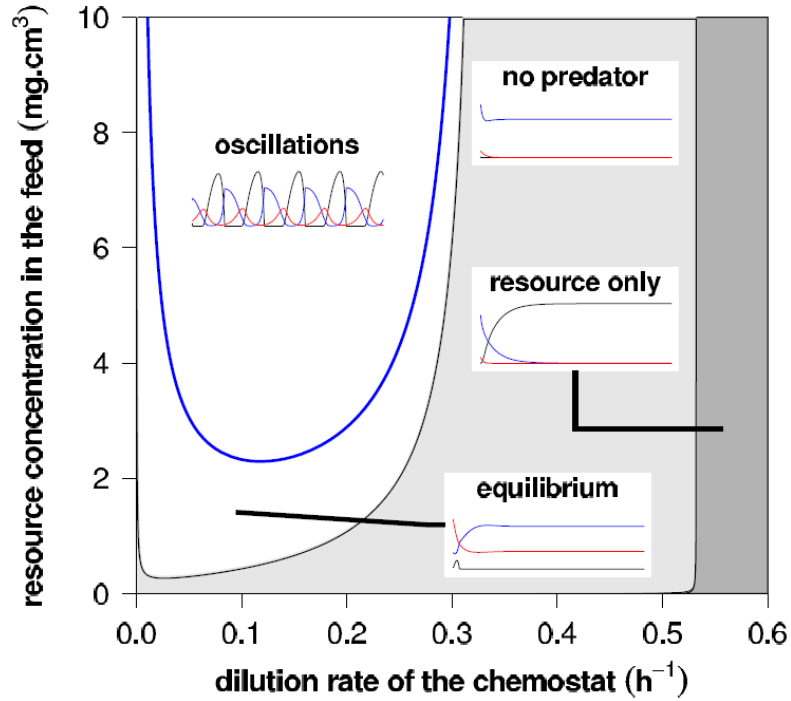


**MONOD MODEL (no maintenance,
no reserve)**

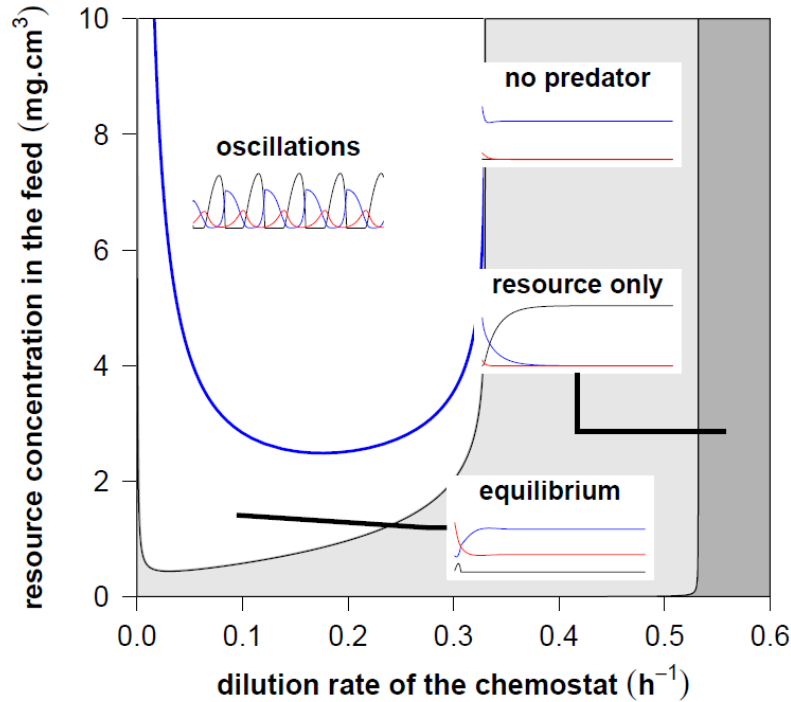
Mechanistic approach: does it

matter?

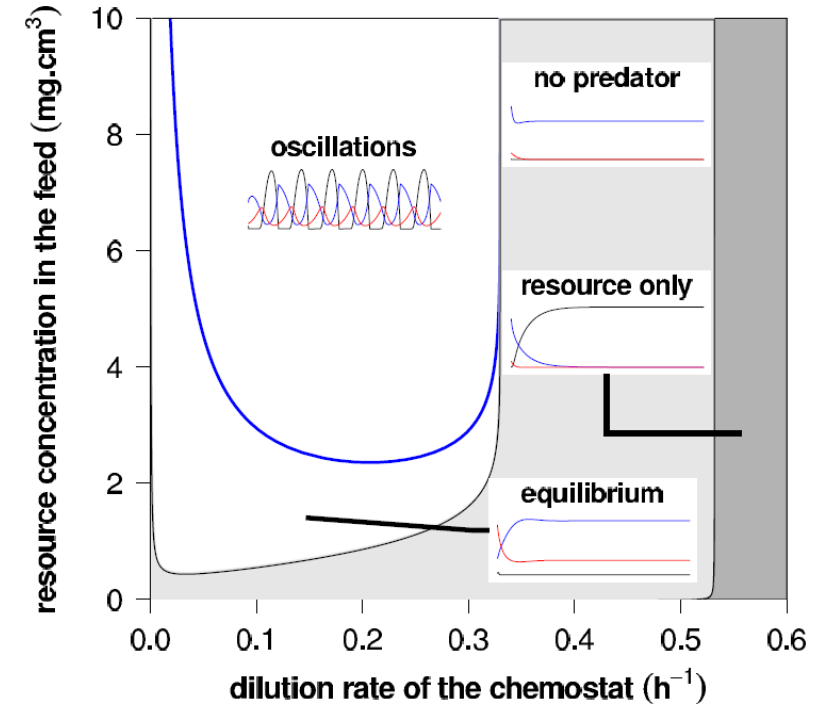
Disc-equation (hyperbolic function)



Ivlev



Hyperbolic tangent



MARR-PIRT MODEL (no reserve)

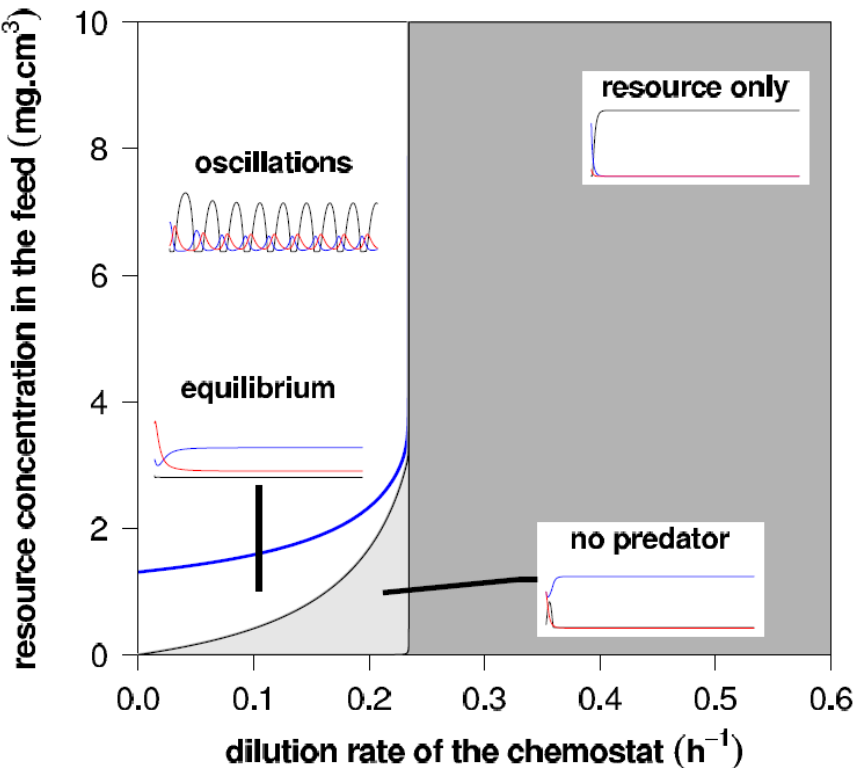
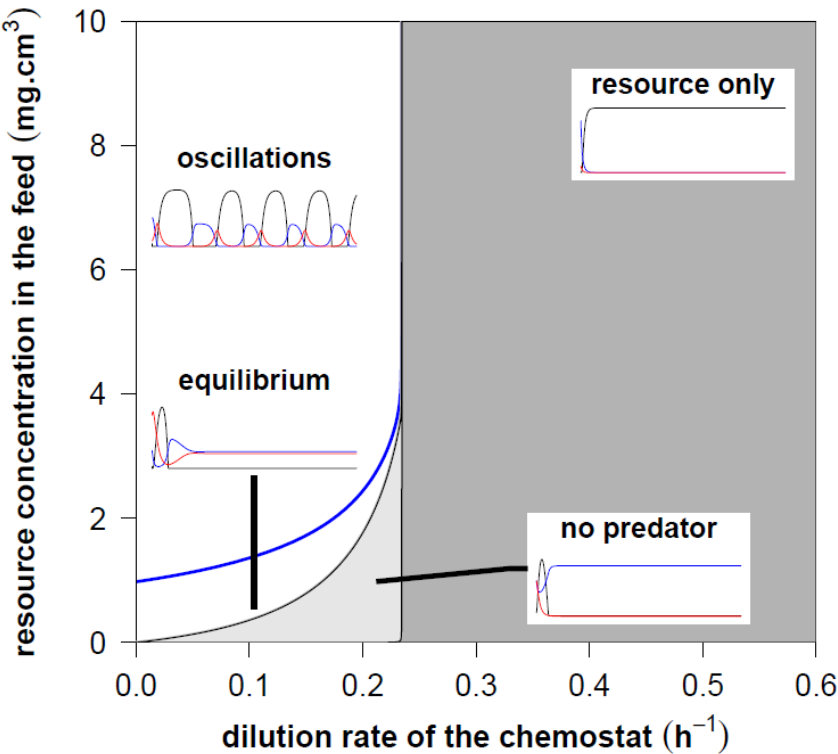
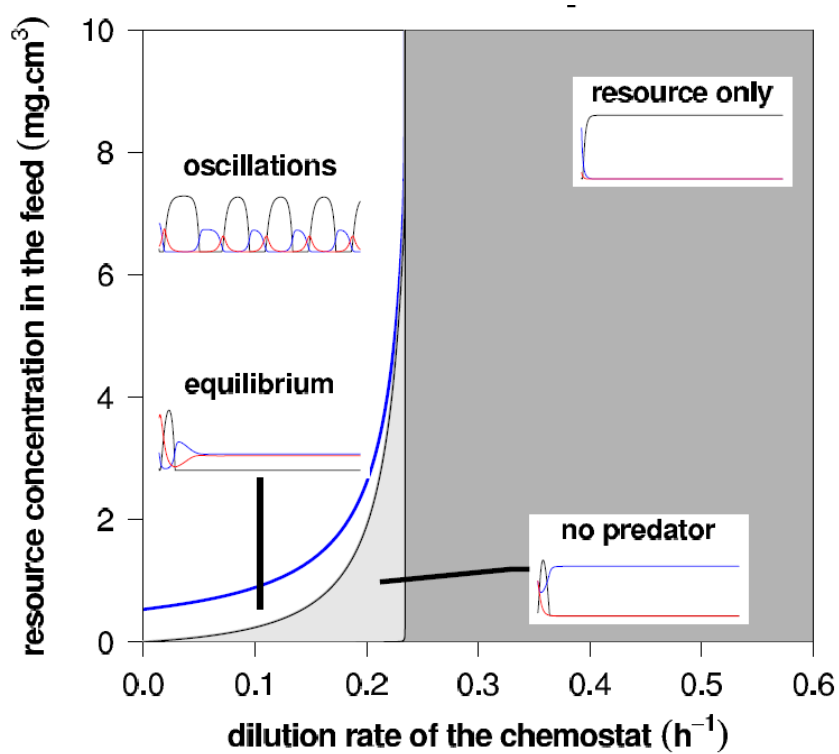
Mechanistic approach: does it matter?

matter?

Disc-equation (hyperbolic function)

Ivlev

Hyperbolic tangent



DROOP MODEL (no maintenance)

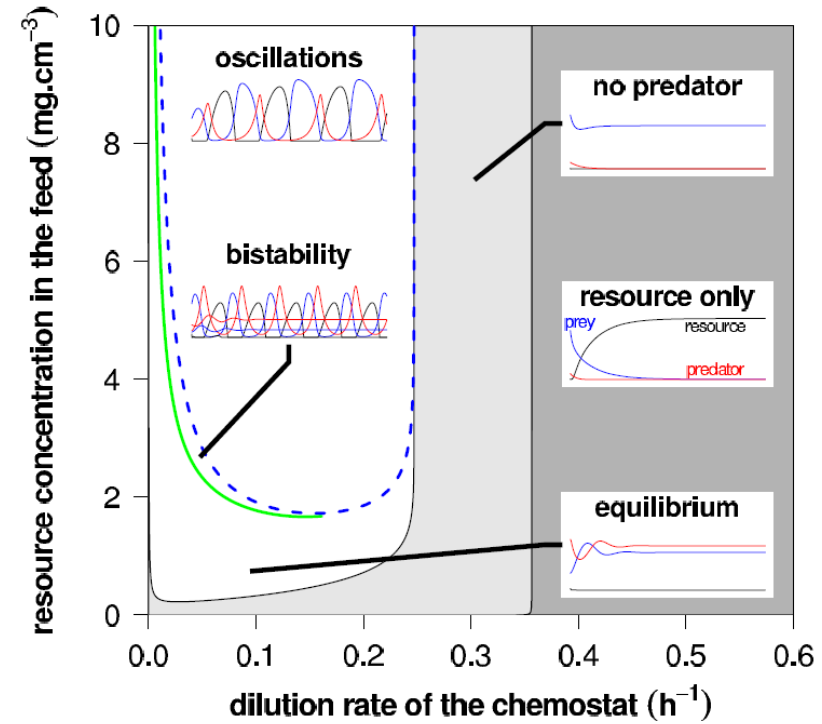
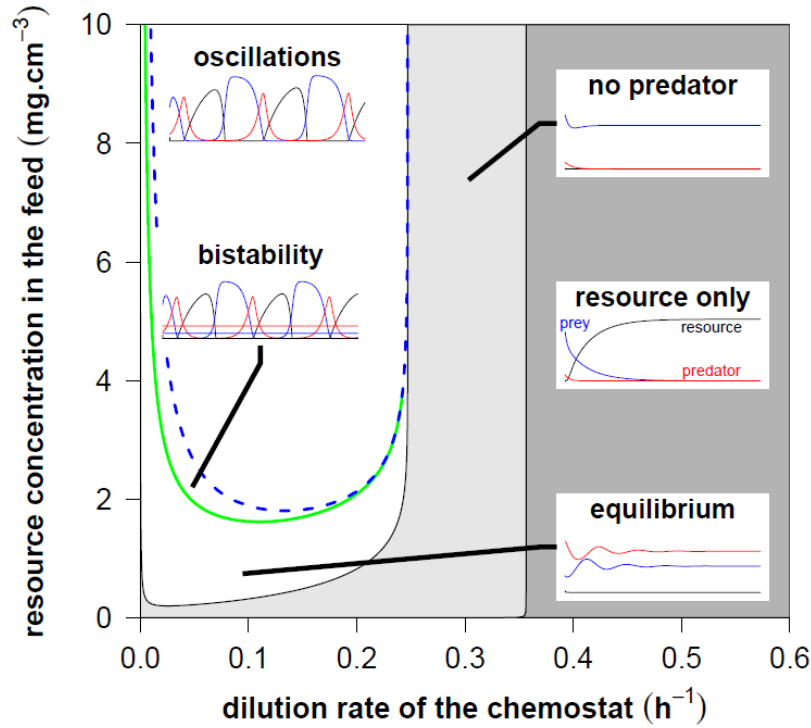
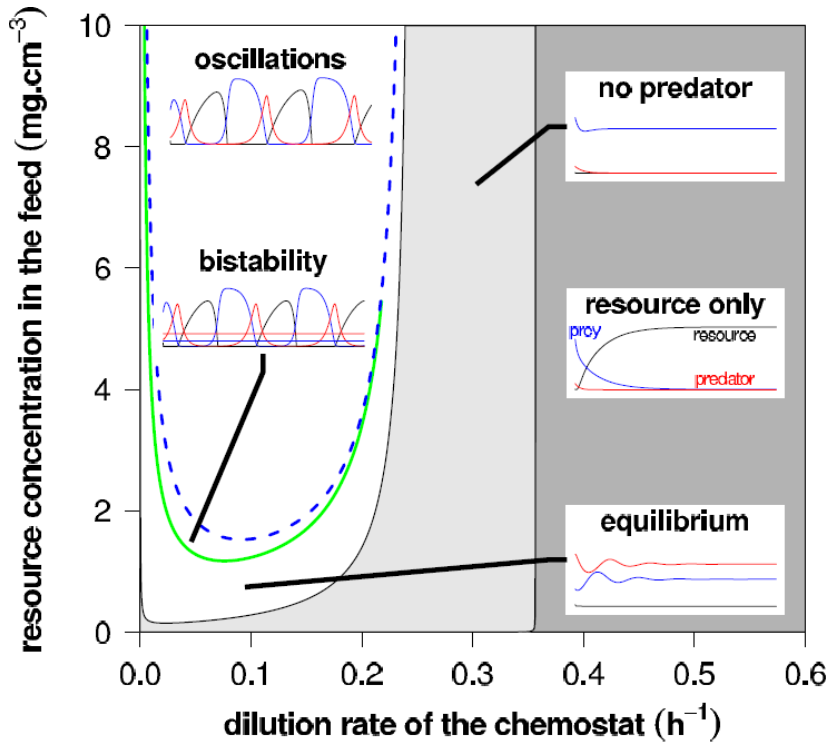
Mechanistic approach: does it

matter?

Disc-equation (hyperbolic function)

Ivlev

Hyperbolic tangent



DEB MODEL