



***Paradoxes du camouflage et vulnérabilité aux prédateurs.
Commentaire sur la causalité¹***

par Evariste Sanchez-Palencia, membre de l'Académie des sciences

Cet exposé concerne une réflexion sur la causalité en biologie à l'aide d'un exemple remarquable. Je vais m'employer à démontrer l'énoncé suivant, que j'ai rédigé sous une forme volontairement provocatrice :

«La cigalité et la fourmitude ne sont pas déterminées par les génomes de la cigale et de la fourmi respectivement».

J'ai utilisé ici les néologismes « cigalité » et « fourmitude » qui désignent naturellement les types de comportement de la cigale et de la fourmi d'après La Fontaine ; la cigale et la fourmi de leurs côtés sont des espèces biologiques caractérisées par leurs génomes.

D'après La Fontaine, la cigale se caractérise par un type de traitement des ressources (les proies) ne visant que l'avantage immédiat, qui peut à terme l'exposer à la famine ; la fourmitude est son opposé.

La causalité dans le système prédateur - proie est extrêmement intéressante. Les proies peuvent vivre seules, et *la consommation des proies par les prédateurs constitue pour elles un désavantage démographique indiscutable*. Au contraire, les prédateurs (on admet qu'ils consomment les proies et pas autre chose) ne peuvent vivre sans les proies. La consommation des proies constitue pour les prédateurs un *avantage démographique* évident qui leur permet, *dans l'immédiat*, de ne pas mourir de faim; mais si elle est excessive, elle conduit à la disparition des proies, ce qui constitue un *désavantage médiateur* pour ces mêmes prédateurs (c'est la cigalité !). On voit que le temps, avec des échéances diverses, s'invite dans le problème, qui ne relève nullement d'un darwinisme élémentaire se réduisant à la survivance des plus aptes.

La théorie des systèmes dynamiques est l'outil privilégié pour l'étude des processus évolutifs. Elle *ne relève pas en général de l'optimisation d'une propriété, mais de la répétition dans le temps de consignes précises appliquées de façon stricte et aveugle, qui conduisent à la longue à des états stables, dits des attracteurs* (qui peuvent être, soit des configurations statiques, soit des processus dynamiques répétés périodiquement ou même de façon aperiodique).

¹ Ce texte est un exposé au 37^{ème} Colloque de la Société Francophone de Biologie Théorique, Poitiers, 26-29 juin 2017



Je me propose de montrer certaines propriétés remarquables du système comportant un prédateur et deux proies et de montrer comment *des changements purement quantitatifs des paramètres en jeu donnent lieu à des modifications de l'attracteur et à des types de comportement qui peuvent être décrits en termes de cigalité ou de fourmitude.*

Le plan de l'exposé est :

- 1- Rappel sur le système prédateur-proie. Rôle de la vulnérabilité.
- 2- Un prédateur et deux proies. Rôle du camouflage. Commentaire général.
- 3- Complément. Vulnérabilité lentement oscillante.

* *
*
*
*

1- Rappel sur le système prédateur-proie. Rôle de la vulnérabilité.

On prend le modèle :

$$(1) \quad \begin{cases} \dot{x} = a x (1 - \lambda x) - x \operatorname{Tanh}(v x) \\ \dot{z} = -c z + z \operatorname{Tanh}(v x) \end{cases}$$

Pour des populations x de proies et z de prédateurs. Il s'agit du modèle de Lotka-Volterra avec deux modifications importantes : a) les proies seules x obéissent à une loi logistique avec une population d'équilibre $1/\lambda$ (Verhulst) au lieu d'une croissance exponentielle indéfinie (Malthus) et b) le terme de prédation (positif pour les prédateurs et négatif pour les proies) est proportionnel au produit xz (nombre statistique des rencontres) seulement pour x petit (proies rares) mais le nombre total de proies consommées par unité de temps par chaque prédateur a un plafond. On a normalisé avec plafond égal à 1 et les unités de mesure des x et des z de façon à ce que le coefficient de prédation soit le même dans les deux équations. La croissance naturelle des proies est a , la décroissance des prédateurs est $-c$, et v désigne une mesure de l'efficacité du mécanisme de prédation (par exemple, la vulnérabilité des proies).

L'attracteur de ce type de système (étudié en particulier par Kolmogorov) peut être, suivant les valeurs des paramètres, un équilibre stable ou un cycle stable. Ainsi, pour $a=1$, $c=0.761$, $\lambda=0.25$, $v=0.85$ on a la configuration classique de cycle (fig. 1)

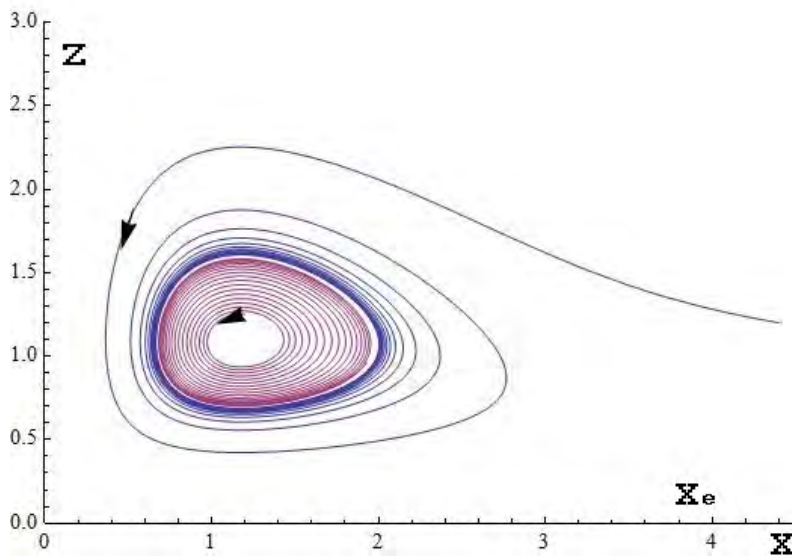


Fig. 1

Mais pour $v=0.6$ on a un équilibre stable (Fig2)

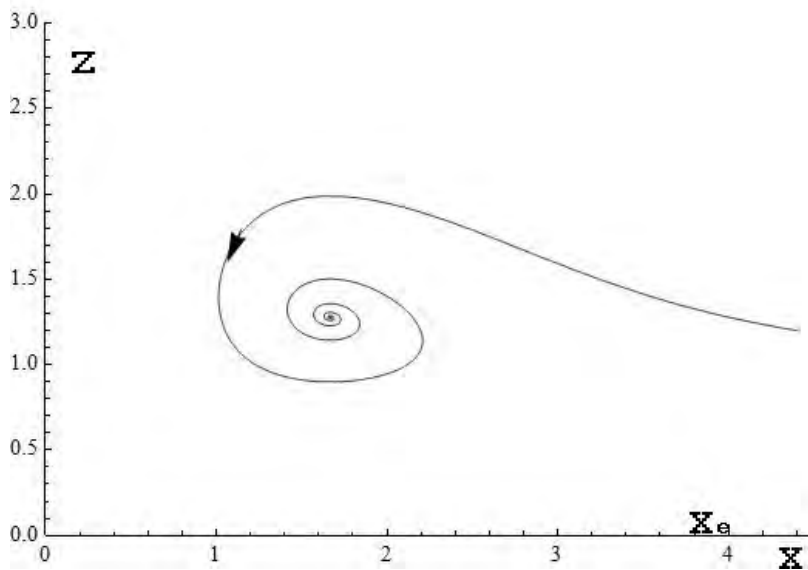


Fig. 2

En fait, en fixant a , c et λ , on a pour $v = 0.15, 0.35, 0.60, 0.85, 2.0$: (Fig3)

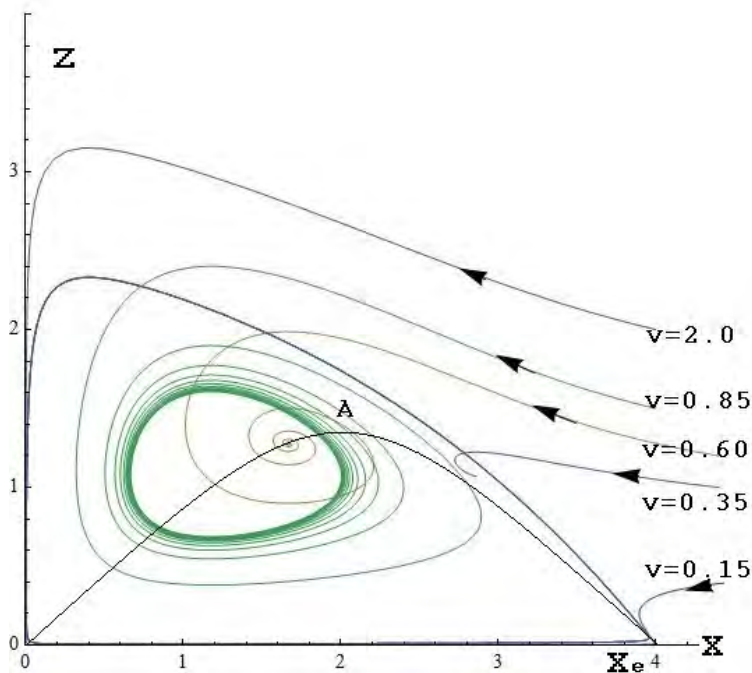


Fig. 3

Le point d'équilibre avec deux populations non nulles (x_0, z_0) est donné par

$$(2) \quad \begin{cases} z_0 = \alpha x_0 (1 - \lambda x_0) / c \\ c = \text{Tanh}(vx_0) \end{cases}$$

D'après la première de ces équations, ce point se trouve sur une parabole d'axe vertical passant par l'origine et l'équilibre des proies seules, avec apex A $(0.5/\lambda, a/(4\lambda c))$; cette parabole est indépendante du paramètre de vulnérabilité v . L'abscisse du point d'équilibre est donnée par la deuxième équation, si bien que, en fonction de v , le point d'équilibre parcourt la parabole de droite à gauche pour les v croissants. Pour v petit ($v=0.15$ sur la Fig. 3) la prédation n'est pas viable, car le profit des rencontres n'est pas suffisant pour compenser la mortalité naturelle des prédateurs, si bien que ceux-ci disparaissent et le nombre des proies x tend vers leur population d'équilibre $1/\lambda$ (c'est normal ; si, pour attraper un lièvre je consomme plus d'énergie que celle que j'obtiens en le mangeant, je ne pourrai pas me nourrir de lièvres). En augmentant v , on dépasse le seuil de viabilité ; on a d'abord un point d'équilibre stable de type nœud ($v=0.35$), ensuite un foyer attractif ($v=0.6$). Pour des valeurs encore plus grandes il y a une bifurcation de Poincaré - Andronov - Hopf et l'équilibre devient instable, l'attracteur étant alors un cycle stable qui l'entoure ($v=0.85$). Pour des valeurs encore plus grandes de v ($v=2$, Fig. 3) le cycle devient très grand, adoptant la forme d'un triangle curviligne formé par les axes et une courbe partant d'un point tout près de la position d'équilibre des proies.



La partie montante de cette parabole est assez intelligible : en augmentant la vulnérabilité v , la population d'équilibre des proies devient plus petite et celle des prédateurs plus grande. Mais il y a un premier paradoxe concernant la partie supérieure de la parabole, à gauche de l'apex A , car dans cette région, le fait de camoufler les proies x (= diminuer v) est bénéfique pour la population d'équilibre des x mais aussi des z . Cela s'explique car dans cette région les proies commencent à être rares, si elles le deviennent encore plus, cela ne peut que porter préjudice aux prédateurs ! Ensuite, lorsque la vulnérabilité est encore plus grande, le point d'équilibre devient instable, les avantages et inconvénients ne portent plus sur les populations d'équilibre, mais sur des moyennes le long de l'orbite stable qui la remplace.

En fait, dans ces divers scénarios, la seule propriété générale indépendante de v est la « tendance à tourner autour du point d'équilibre ». En effet, c'est quelque chose qui est propre au mécanisme de prédation : s'il y a un point d'équilibre, en se situant au-dessus de lui, il y a plus de prédateurs qu'à l'équilibre et le même nombre de proies, si bien que celles-ci seront consommées plus vite qu'à l'équilibre, ce qui fait que le point se déplace vers la gauche. Le contraire a lieu en se situant au-dessous du point d'équilibre, où les orbites traversent vers la droite. Et en se situant à droite de l'équilibre, il y a plus de proies qu'à l'équilibre et le même nombre de prédateurs, lesquels sont donc mieux nourris qu'à l'équilibre, ce qui fait que leur population augmente, si bien que les orbites traversent vers le haut. Et le contraire à gauche de l'équilibre. Au total, *les axes vertical et horizontal passant par le point d'équilibre sont traversés dans le sens d'une rotation dans le sens inverse aux aiguilles d'une montre ; c'est général et inhérent à la prédation.*

Pour le reste, la configuration dépend des paramètres en jeu et parfois des points de départ. En particulier, en fonction de la vulnérabilité v , il y a une région, correspondant à v pas trop grande, où la prédation est « parcimonieuse » ; les populations convergent vers l'équilibre, tout en respectant le sens de traversée indiqué ci-dessus. Ensuite, pour v plus grand, la prédation est plutôt « frénétique » : la tendance à tourner est tellement vive que l'on dépasse l'objectif et l'on se met à tourner autour (tout comme une comète, qui passe derrière le soleil sans tomber sur lui). La transition entre les deux est une bifurcation de Poincaré-Andronov-Hopf ; au-delà d'elle, le point d'équilibre existe, mais il est instable, l'attracteur est une orbite périodique (stable !) qui entoure le point d'équilibre.

Lorsque v est très grand, le cycle stable prend la forme d'un triangle curviligne, dont la structure est facile à comprendre : en partant de près de l'équilibre des proies seules sans prédateurs, ceux-ci prolifèrent à merveille en consommant des proies très faciles, ce qui fait la « montée frénétique » bien au-dessus du point d'équilibre (instable), pour arriver à un moment où il y a très peu de proies, ce qui provoque la famine des prédateurs pris à leur propre piège, et la descente vers l'origine, où les deux populations sont petites (il y a de la cigalité chez les z !). Cela permet aux proies de proliférer, s'acheminant vers leur équilibre, dont on était partis. Cela rappelle tout à fait le mouvement d'une comète autour du soleil, sauf en ce qui concerne le déroulement dans le temps. Attirée par le soleil, la comète tombe sur lui, mais à cause de sa vitesse tangentielle elle le rate et passe derrière le soleil à grande vitesse ; toujours attirée, elle remonte perdant sa vitesse pour recommencer le cycle, si bien



qu'elle reste la plupart du temps loin du soleil et animée d'une petite vitesse. Les populations se déplacent relativement vite partout, sauf qu'elles s'attardent au passage près des points d'équilibre (ou de vitesse nulle ; ce sont l'origine et l'équilibre des proies seules).

Il est utile de remarquer que la montée effrénée des z suivie de leur chute est de toute évidence un phénomène de *cigalité*. Mais, chose remarquable, il s'agit de la *cigalité des z* , alors que nous venons de voir que *cela se produit parce que la vulnérabilité v est grande, ce qui dépend autant des z que des x et de leurs habitats*.

Dans la région des cycles stables, Il y a lieu de calculer, pour chaque valeur de v , les valeurs moyennes dans le temps des populations, $\bar{x}(v)$, $\bar{z}(v)$, bien plus significatives que les coordonnées du point d'équilibre $x_0(v)$, $z_0(v)$; nous ne développerons pas ce point dans cet exposé, tout en signalant une différence notable avec le modèle strict de Lotka-Volterra, où $\bar{x}(v) = x_0(v)$ et $\bar{z}(v) = z_0(v)$.

Passons au cas, bien plus intéressant, de :

2- Un prédateur et deux proies. Rôle du camouflage. Commentaire général.

Le modèle est analogue au précédent ; lorsque les proies sont rares, la quantité totale de proies consommée par les prédateurs z est proportionnelle aux rencontres totales des prédateurs avec les unes et les autres proies (x et y), pondérées par les vulnérabilités respectives u et v . Mais le plafonnement n'est pas indépendant, car on est rassasié de l'ensemble des prises et non pas des unes et des autres indépendamment (ce point est assez différent de nombre de modèles usuels dans la littérature). La quantité totale de proies consommées est alors

$$z \tanh(ux + vy)$$

qui se répartissent entre x et y proportionnellement à ux et vy respectivement, c'est-à-dire :

$$z \tanh(ux + vy) \frac{ux}{ux + vy}$$

et

$$z \tanh(ux + vy) \frac{vy}{ux + vy}$$

ce qui donne le système :

$$\begin{cases} \dot{x} = ax(1 - \lambda(x + \delta y)) - z \operatorname{Tanh}(ux + vy) \frac{ux}{ux + vy} \\ \dot{y} = by(1 - \mu(y + \delta x)) - z \operatorname{Tanh}(ux + vy) \frac{vy}{ux + vy} \\ \dot{z} = -cz + z \operatorname{Tanh}(ux + vy) \end{cases}$$

Ici, δ est un paramètre mesurant l'interdépendance des deux proies avec leurs ressources en absence du prédateur: $\delta=0$ pour x et y indépendants (lapins et truites) et $\delta=1$ pour x et y analogues par rapport à leurs ressources (deux races de lapins, ne différant que par leurs vulnérabilités au prédateur, u et v). Voyons les orbites, par exemple pour $a=b=1$, $\lambda=\mu=0.25$, $\delta=0.2$, $c=0.75$ avec les vulnérabilités $u=1.4$, $v=1.2$. On obtient le cycle tridimensionnel de la Fig. 4, qui est presque dans le plan de symétrie des x et des y (puisque leur différence est petite, $u=1.4$, $v=1.2$).

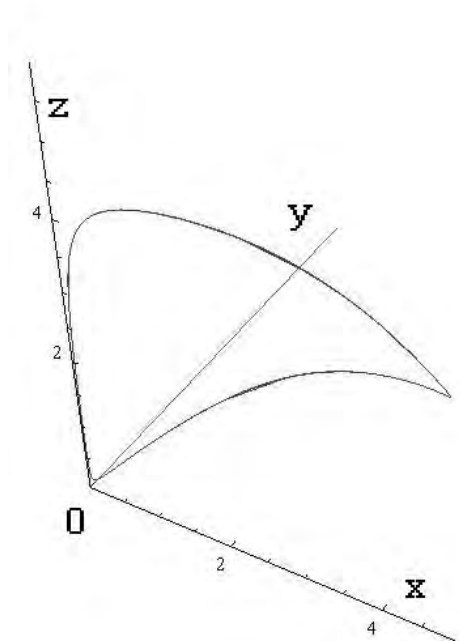


Fig. 4

Fixons tous les paramètres sauf v (la vulnérabilité des y) qui descend à $v=0.7$, autrement dit, les y sont plus camouflés que dans le cas précédent. Voici la nouvelle orbite, ainsi que la précédente, pour comparer (Sur la

Fig. 5, pour plus de clarté, on a représenté seulement les attracteurs, sans les transitoires qui les précèdent, lesquels dépendent des positions de départ) :

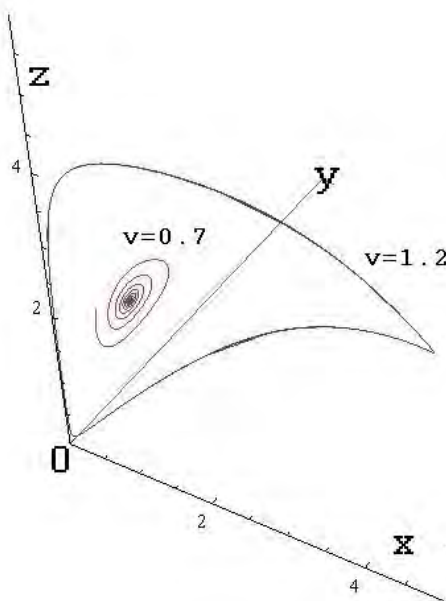


Fig. 5

Les x, manifestement désavantagés par rapport aux y (camouflés) ont disparu et les prédateurs z sont obligés de se nourrir exclusivement des y, qui sont bien moins vulnérables à la prédation. *Les z ont été des cigales ! (on dit aussi que les z ont mangé leur pain blanc).*

Poursuivons le processus ; les y (seule proie qui reste dans l'attracteur) diminuent encore leur vulnérabilité v . On s'attend naturellement à ce que, en passant au-dessous du seuil de viabilité des z par rapport aux y, les z ne pourront plus se nourrir des y ; les prédateurs z devraient disparaître, ne restant à terme que les proies y seules, bien protégées par leur camouflage. Eh bien non ! ce n'est nullement cela ce qui arrive, voici le nouvel attracteur pour $v=0.2$ (Fig. 6):

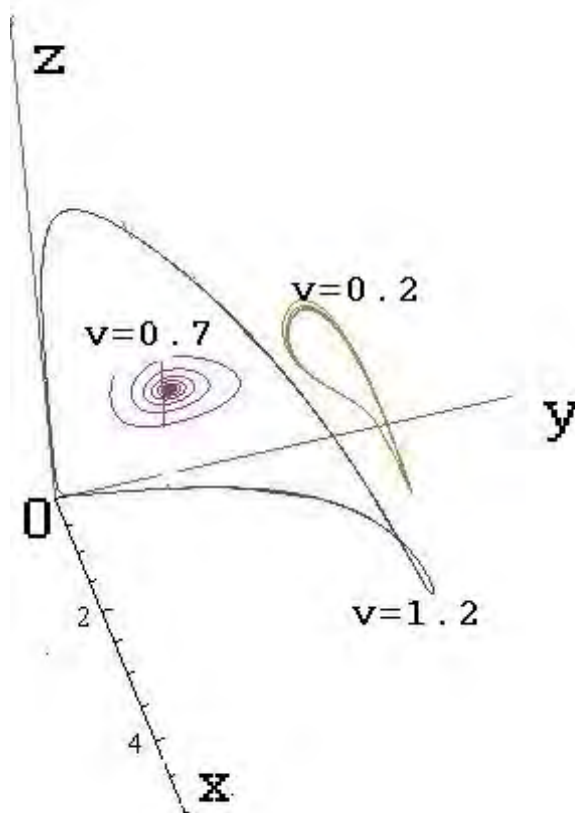


Fig. 6

C'est à nouveau un cycle stable tridimensionnel, situé pas très loin du plan $y=4$. En fait, *les x apparaissent à nouveau, comme si les z, voyant qu'ils ne peuvent plus se nourrir des y, se rappelaient qu'il y a des x disponibles !* On note d'ailleurs (voir fig 6) que les x apparaissent sous une forme assez différente de l'initiale : au lieu d'être véritablement en partenariat avec les y pour nourrir les z , ce sont à présent pratiquement eux seuls (les x) qui supportent la prédation, les y apparaissant comme une contribution d'appoint (le nouveau cycle se situe au voisinage de $y=1/\lambda=4$, qui est la population d'équilibre des y seuls ; ils participent donc peu au phénomène de prédation).

Raconté comme je viens de le faire, cela a l'air fantastique ; en fait, ce ne l'est pas. Une première remarque est que *ce dont on parle ce sont les attracteurs* (qui varient avec le paramètre v), auxquels on arrive, en tant que limite en partant du bassin d'attraction correspondant, qui est dans ce cas la région $x>0$; *il n'est pas exact de dire que les x aient disparu, il s'agit simplement de voir vers où s'adressent les solutions parties de $x > 0$. Mais cela n'explique pas le fait paradoxal qu'une diminution progressive de la vulnérabilité des y commence à un certain moment à produire un effet qui est pratiquement opposé à l'initial* (diminution, puis augmentation de la population stable des x).

Voici, par exemple les x (qui subissent le contrecoup du camouflage des y) en fonction du temps dans les trois exemples qui précèdent :

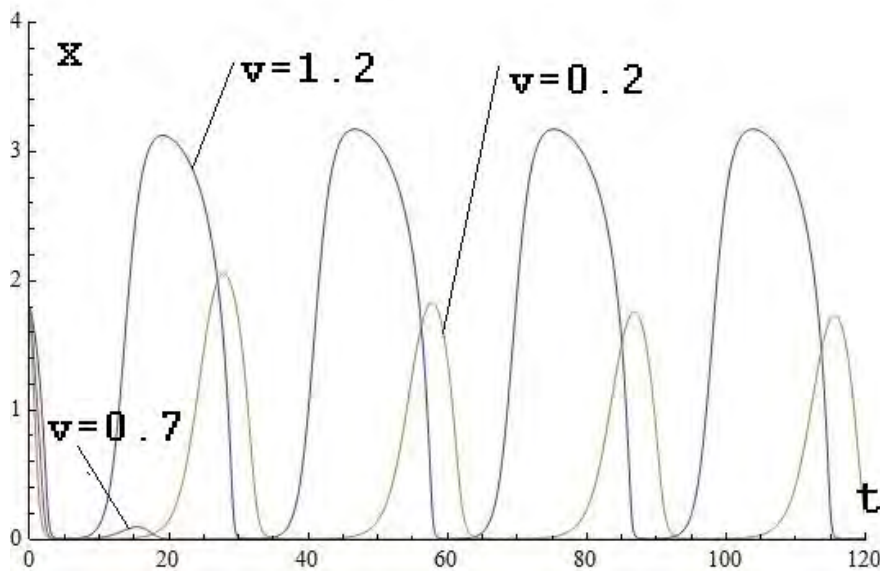


Fig. 7

La raison fondamentale du phénomène tient à ce que *l'avantage des y par rapport aux x du fait d'être mieux camouflés n'est nullement un avantage intrinsèque aux x et aux y , il ne se manifeste qu'en présence des prédateurs z . Plus précisément, cet avantage est d'autant plus important que la prédation effective est importante. Et nous avons vu, dans l'étude pour un seul prédateur, que la prédation est importante pour des valeurs intermédiaires de la vulnérabilité (penser à la parabole ; c'est à son apex qu'il y a le plus de prédateurs se nourrissant des proies). Il est donc normal que, lorsque la vulnérabilité des y devient très petite, les x ne sont plus désavantagés, ce qui fait qu'ils réapparaissent.*

Voilà le phénomène expliqué. Il n'en reste pas moins *qu'il est remarquable que, lors du processus indiqué, l'une des proies peut disparaître, mais pas le prédateur. Pour cela il faut qu'aucune des proies ne soit viable. On peut dire que le prédateur s'accroche bien mieux que les proies ne se défendent.*

Un traitement rigoureux de ces questions (en particulier *l'influence des autres paramètres, qui peuvent intensifier ou estomper le schéma que l'on vient d'indiquer*) relève de la stabilité de l'attracteur sur $x=0$ (qui existe toujours, c'est la prédation des z sur les x seuls) par rapport à une petite perturbation $x > 0$. Ce point ne sera pas explicité ici.

Mais le point vraiment instructif de cette étude consiste à bien comprendre que *toute cette diversité de phénomènes (comportementaux ou éthologiques) résulte de changements strictement quantitatifs des valeurs des paramètres décrivant les interactions des trois agents. Ce sont des mécanismes parfaitement aveugles qui*



définissent automatiquement les croissances et décroissances démographiques dues aux prédateurs, sans la moindre intentionnalité. C'est nous qui les décrivons en disant qu'il y a de la cigalité chez les z, ou que les z mangent leur pain blanc, faisant ainsi planer l'ombre d'une intentionnalité sur des phénomènes qui n'en ont point et dont l'issue dépend du mode opératoire purement mécanique des interactions des trois agents (recherche de configurations stables = attracteurs).

Un attracteur est, par définition stable (puisque c'est vers lui que tend l'évolution du système). Ce sont, tout simplement, des « modes opératoires doués de stabilité », ou des « types de comportement qui se tiennent ». La stabilité signifie ni plus ni moins que, en s'en écartant un peu, l'évolution naturelle du système y retombe à nouveau.

Telle est la vraie causalité des comportements que l'on vient de mettre en évidence. Elle ne relève non plus de l'optimisation d'une propriété ; en particulier, la « survivance des plus aptes » (dont le caractère tautologique constitue un excellent atout de véracité) ne saurait expliquer la structure causale de ces processus, puisque, comme nous avons vu au début de cet exposé, cela renvoie aux avantages et inconvénients immédiats et médiats, c'est-à-dire, à l'issue temporelle, à la stabilité.

3- Complément. Vulnérabilité lentement oscillante.

Il y a de multiples variantes de ce sujet. Mis à part l'influence des divers paramètres dans le problème, il est utile de considérer le cas où la vulnérabilité v est une fonction donnée périodique du temps, de période grande (par exemple, l'efficacité du camouflage dépend de la végétation environnante, de période un an, supposé grand par rapport aux temps caractéristiques des autres phénomènes en jeu). Il y a alors une multiplicité de configurations qui peuvent intervenir. Grosso modo, il s'agit, le long de la grande période imposée, d'un passage successif par les trois schémas indiqués ci-dessus (analogues aux oscillations en salves), mais en fait, ces basculements impliquent des transitoires intermédiaires qui s'imbriquent dans le processus total, donnant lieu à une foule de situations diverses. Voici un exemple intéressant : en prenant $a=1$, $\lambda=0.2$, $\delta=0$, $c=0.75$ avec les vulnérabilités $u=1.3$ et $v=0.5(1+\cos(0.03 t))$, on a une solution dans laquelle le prédateur z lui-même passe dans chaque période par une phase où sa population est presque nulle :

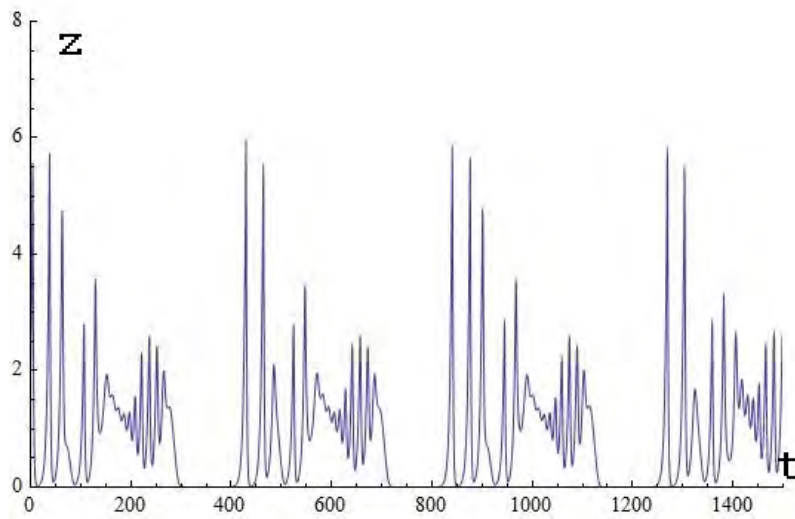


Fig. 8

Merci pour votre attention et bonne relecture de La Fontaine et de Darwin !