

Notice de Titres et Travaux

Pierre Auger

Une approche classique de la modélisation en biologie consiste à construire et à étudier un système dynamique non linéaire comme par exemple, un système d'équations différentielles ordinaires, un ensemble d'équations aux différences, ou encore un système d'équations aux dérivées partielles. Les modèles mathématiques utilisés dans le domaine des systèmes naturels et sociaux comportent en général un grand nombre de variables couplés. Il s'agit de systèmes dynamiques non linéaires qui sont en général difficiles à étudier analytiquement. J'ai contribué tout au long de ma carrière au développement de méthodes mathématiques, les « méthodes d'agrégation de variables », dont le but est de construire à partir d'un modèle détaillé, un modèle réduit ne gouvernant que quelques variables globales à long terme. Ce modèle global ou « agrégé » est en général plus facile à étudier que le modèle complet dont il est issu. J'ai contribué à la fois sur le plan méthodologique en proposant des méthodes nouvelles d'agrégation de variables et j'ai aussi contribué à la mise en œuvre de ces méthodes dans le domaine de l'écologie, de la dynamique des populations et de la gestion durable des écosystèmes.

1.1 – Réduction de la complexité des modèles mathématiques

Puisque la difficulté du traitement de systèmes écologiques provient dans une large mesure du grand nombre de variables qu'implique leur modélisation, il est logique de chercher à construire un modèle réduit ne gouvernant que quelques variables globales. On doit au groupe d'Iwasa et Levin l'idée d'appliquer à ce problème une méthode, déjà utilisée en économie, qui permettait de construire un modèle réduit à partir du modèle du système complet, la méthode d'« agrégation de variables » pour le traitement de systèmes biologiques complexes. Ces auteurs définissent, l'« agrégation parfaite », qui consiste à effectuer un changement de variables permettant de réécrire le modèle complet sous forme réduite, et qui n'est utilisable pratiquement que pour quelques valeurs particulières des paramètres du modèle, Iwasa et al. (1987). Pour ma part, j'ai contribué au développement de méthodes d'« agrégation par approximation », Iwasa et al. (1989). Cette méthode est basée sur la constatation que les systèmes biologiques présentent une organisation

« hiérarchique » (i.e. en niveaux d'organisation emboîtés, du plus macroscopique au plus microscopique, un peu à la façon des poupées russes), avec des échelles de temps caractéristiques de chacun de ces niveaux. Le point de départ de cette approche est que les échelles de temps (et d'ailleurs aussi d'espace) des processus se déroulant dans les différents niveaux d'organisation biologiques sont en général très différentes. C'est ainsi qu'en écologie, par exemple, on peut donner, comme ordre de grandeur de temps caractéristiques, la journée pour les changements de comportement des individus, l'année pour les modifications significatives d'effectif de populations animales ou végétales, et des durées encore plus considérables pour l'évolution des communautés. Mon travail de recherche a donc consisté à développer des formalisations mathématiques permettant de construire des modèles réduits ne gouvernant que quelques variables globales à une échelle de temps lente, à partir de la prise en compte des changements à échelles de temps rapides qui s'opèrent dans les niveaux sous-jacents.

1.2 – Principe de la formalisation théorique

En bref, alors que le modèle complet décrit la dynamique du système en prenant en compte la totalité des variables et de leurs interactions, le modèle agrégé ambitionne de décrire la même réalité en n'utilisant qu'un petit nombre de variables macroscopiques. Il est donc crucial de s'assurer que le comportement qualitatif des deux modèles est bien le même. A cette époque j'ai donc amorcé des collaborations avec plusieurs groupes de mathématiciens pour formaliser rigoureusement les méthodes d'agrégation de variables. Nous avons ainsi pu montrer que l'on retrouve effectivement les mêmes équilibres et les mêmes propriétés de stabilité avec le modèle complet qu'avec le modèle agrégé.

Plus précisément, avec Robert Roussarie et Jean-Christophe Poggiale, nous avons montré que la méthode d'agrégation de variables rentrait dans le cadre du *théorème de la variété centre* de Fenichel, Auger et Roussarie (1994). La thèse de Doctorat de Jean-Christophe Poggiale sur ce sujet a été soutenue en 1994 à l'Université de Bourgogne, thèse en co-direction, moi-même avec Robert Roussarie. L'approche que nous avons suivie, initialement basée sur des systèmes d'équations différentielles ordinaires en temps continu, a été étendue à de nouveaux systèmes dynamiques, notamment des modèles en temps discret (modèles les plus utilisés par les biologistes) puis aux équations aux dérivées partielles. En collaboration avec Eva Sanchez, Professeur à l'Ecole Polytechnique de

Madrid, et Rafael Bravo de la Parra, Professeur à l'Université d'Alcala de Henares, nous avons proposé une manière originale d'introduire les différentes échelles de temps dans les modèles en temps discret, E. Sanchez et coll. (1995), Bravo de la Parra et coll. (1997). La généralisation des méthodes d'agrégation aux systèmes d'équations non autonomes a conduit à la soutenance de deux thèses de Doctorat en Espagne, Luis Sanz (1998) et Angel Blasco (2000).

Enfin, des théorèmes de convergence des dynamiques des modèles complets et agrégés ont été démontrés dans les différents contextes envisageables (modèles en temps continu et en temps discret, dans les cas linéaire et non linéaire, autonome et non autonome, et pour des modèles déterministes et stochastiques). Nous mentionnons ici un article concernant l'agrégation dans le cas des équations aux dérivées partielles, Arino et coll. (1999) ainsi que dans le cas des équations à retard. Avec mes collègues Espagnols, nous avons donc écrit un article sur ce dernier sujet, E. Sanchez et coll. (2007). En 2008, nous avons publié un chapitre de revue sur les méthodes d'agrégation de variables dans un ouvrage collectif de la collection *Lecture Notes in Mathematics : Mathematical Biosciences Sub-series (2008)* ainsi qu'un article de revue sur invitation toujours sur les méthodes d'agrégation de variables dans une revue de Physique (*Physics of Life Reviews, 2008*). Ces contributions présentent une revue des méthodes d'agrégation de variables et de leurs applications en dynamique de populations.

En 2012 un numéro spécial a été consacré aux méthodes d'intégration des systèmes multi-échelle dans la revue *Ecological Complexity*. J'ai contribué à ce numéro spécial avec un article de revue sur les méthodes d'agrégation spatiale et deux articles portant sur des applications. Plus récemment, avec Tri Nguyen Huu (UMMISCO-IRD) nous avons étendu l'agrégation de variables dans les systèmes d'équations aux dérivées partielles (EDPs) le cas de la diffusion et de la chemotaxie rapides, El Harrak et coll. (2021) *DCDS-S*.

2 – Applications à la dynamique des populations

2.1 – Modèles spatialisés de dynamique des populations et des pêcheries de sardines au Maroc (2008-2012)

Mon expatriation au Maroc de 2008 à 2012, m'a permis de développer une collaboration avec les collègues mathématiciens Marocains à Marrakech et plus largement au Maroc. En collaboration avec l'INRH (Institut National de Recherche Halieutique), nous avons développé des modèles mathématiques de pêcheries au Maroc dans le cadre de la thèse de Najib Charouki (INRH) co-encadré par moi-même et la Prof. Nadia Raïssi (Université de Kenitra). Un article a été publié en 2006 par la revue *Ecological Modelling*. Cet article a permis de démontrer qu'il existe une répartition spatiale de la flotte de pêche sur un ensemble de zones d'exploitation permettant d'optimiser l'activité globale de la pêcherie. Une étude des pêcheries de sardines au Maroc a été réalisée avec un volet de modélisation mathématique. Dans ce modèle, tous les paramètres ont été identifiés à partir des données de capture et les estimations du stock de sardines apportées par l'INRH, P. Auger et coll. (2011), *Ecological Modelling*. Cet article a permis de proposer de méthodes de gestion de la pêcherie de sardines au Maroc, notamment la répartition de la flotte de pêche artisanale Marocaine entre les zones centrales et sud et le niveau des coûts d'effort de pêche à imposer aux bateaux de la pêche industrielle.

Un des domaines d'applications des méthodes d'agrégation a aussi concerné la modélisation des systèmes de pêcheries multi-sites. Lorsque le nombre de sites devient important, le modèle dynamique de la pêcherie comporte un grand nombre de variables d'état associées à chaque site, comme l'effort de pêche et la densité de la ressource sur chacun des sites de pêche. La méthode d'agrégation des variables est particulièrement efficace pour réduire la dimension des modèles et dériver un modèle "agrégé" ne comportant que deux variables globales lentes, en général l'effort de pêche total et la densité totale de la ressource sur l'ensemble du réseau de sites. Avec Christophe Lett (IRD) et Ali Moussaoui (Université de Tlemcen, Algérie), nous avons montré que dans une pêcherie multi-site il existe un nombre de sites de pêche qui optimise la capture totale, Auger et coll. *Canadian J Fisheries and Aquatic Sciences* (2010).

Dans cette période, nous avons commencé à développer des modèles bioéconomiques de pêcheries dans lesquels la variation du prix de la ressource en fonction de l'offre et de la demande est prise en compte. La demande est supposée être une fonction monotone décroissante du prix. Dans le cas d'une fonction demande linéaire, nous avons montré qu'il pouvait y avoir une situation de multi-stabilité avec coexistence de deux équilibres stables, l'un correspondant à une situation de surexploitation et l'autre à une pêche de « développement durable », P. Auger et col. (2010), *Ecol. Complexity*, en collaboration avec Rachid Mchich de l'ENCG de Tanger et le groupe de la Professeure Nadia Raïssi de l'Université de Rabat.

2.2 – Modèles spatialisés de dynamique des populations des grands herbivores au Parc Naturel d'Amboseli au Kenya) (2009/2013)

De 2009 à 2013, j'ai développé avec Tri Nguyen Huu (IRD UMMISCO) une collaboration sur la modélisation de la dynamique spatialisée des populations de grands herbivores au Parc Naturel d'Amboseli au Kenya. Cette collaboration s'est développée entre l'IRD et l'African Conservation Center (ACC). J'ai co-encadré avec le Professeur David Western de l'ACC (African Conservation Center) un doctorant, Victor Mose Nyaliki. L'ACC a mis à notre disposition des données de comptage de 11 espèces de grands mammifères à Amboseli portant sur plus de 40 ans. Les comptages sont réalisés par avion et par pixel de 5kmx5km chaque année. Un premier article a été publié en 2012 dans *Ecological Complexity* démontrant la nécessité de maintenir des corridors entre Amboseli et les autres parcs naturels et écosystèmes du Kenya et de Tanzanie afin de maintenir la biodiversité et éviter l'extinction de certaines espèces. Le modèle a été entièrement calibré à partir des données de l'ACC. Nous avons ensuite étudié un modèle de répartition spatiale des grands animaux dans le parc d'Amboseli. Un second article a été publié dans *Ecological Modelling*. Victor Mose a soutenu sa thèse de doctorat en mai 2013.

2.3 – Modèles bio-économiques de pêcheries à prix variable au Sénégal (2012/2017)

Durant mon affectation à Dakar de 2012 à 2017, j'ai collaboré avec le Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT), notamment avec Patrice

Brehmer (IRD à Dakar) et avec Timothée Brochier (IRD à UMMISCO). J'ai également co-encadré avec les Profs. Moussa Baldé, Diaraf Seck et Alassane Bah (UMMISCO-Dakar) deux étudiants Sénégalais, Fulgence Mansal et Sidy Ly sur des sujets de modélisation des pêcheries au Sénégal. Les travaux de Fulgence et de Sidy ont concerné le développement de modèles bioéconomiques de pêcheries multi-site avec un prix variable dépendant de l'offre et de la demande. Dans l'article (Sidy Ly et coll., *MMNP*, 2013), nous avons étudié un modèle de pêche classique avec prix variable rapidement dépendant de l'offre (la capture) et de la demande. Dans ce travail, la fonction demande était supposée être linéaire, c'est-à-dire une droite décroissante en fonction du prix. Nous avons montré que la variation du prix peut provoquer une bi-stabilité avec deux équilibres positifs stables pouvant coexister sous certaines conditions. Un des équilibres correspondait à une pêche durable maintenant la ressource à un niveau assez élevé. Le second était un équilibre de surpêche avec un effort de pêche élevé maintenant le stock à un niveau bas. Dans le cas d'une pêche multi-site, le contrôle du système peut être fait en faisant varier le nombre de sites de pêche, par exemple des dispositifs à concentration de poissons (DCPs). Il est ainsi possible de sauter d'un équilibre à l'autre. Dans l'article Mansal et coll., *Acta Biotheoretica*, 2014, nous avons étudié le cas général du modèle de pêche multi-site classique avec prix variable sans échelle de temps. Nous avons montré que dans le cas général, nous obtenons les mêmes résultats, notamment la bi-stabilité avec deux équilibres stables de pêche durable et de surexploitation coexistant. Nous avons également étudié l'effet du stockage d'une partie de la capture sur la dynamique de la pêche avec apparition de solutions périodiques, P. Auger et A. Ducrot, (2009), *PTRSA*.

Dans un travail avec Sidy Ly (Ly et coll., *Acta Biotheoretica*, 2014), nous avons considéré une fonction demande non linéaire monotone décroissante avec le prix p (en A/p). L'étude a montré que dans ce cas, il n'y a plus de bi-stabilité. Il n'existe qu'un unique équilibre positif pouvant être stable. Le modèle admet de plus un nouveau point d'équilibre de type « catastrophique » pouvant être stable sous certaines conditions. Dans ce cas, la ressource va à l'extinction avec un effort de pêche soutenu. L'exploitation de la pêche se fait jusqu'au dernier poisson avec un effort de pêche conséquent car le prix de la ressource sur le marché ne fait qu'augmenter lorsque la solution s'approche de l'équilibre « catastrophique ». Le modèle prédit une dynamique qualitative similaire à celle observée pour une espèce emblématique au Sénégal. le « thiof », de la famille des mérours, en état de surpêche.

2.4 – Modèles de gestion durable d'une pêcherie

Avec des collègues halieutes de l'IRD. Patrice Brehmer et Timothée Brochier, nous avons développé un modèle de pêcherie comportant une Aire Marine Protégée (AMP), une zone de pêche avec installation d'habitats artificiels. Le modèle montre qu'il est préférable d'installer les habitats artificiels dans l'AMP plutôt que dans la zone de pêche, Brochier et coll. *Ecological Modelling* (2015). Nous avons aussi étudié les effets de stratégies de compétition ou de coopération entre flottes étrangères pour l'exploitation de stocks de poissons migrant sur des zones importantes où elles sont exploitées par plusieurs flottes de pêche appartenant à des pays frontaliers, Nguyen et coll. *Journal of Theoretical Biology* (2018).

Nous avons appliqué nos modèles à la dynamique de populations de « thiofs » qui est une espèce sur-exploitée au Sénégal. Le prix du thiof sur le marché a augmenté des années 90 jusqu'en 2000 et il s'est ensuite stabilisé puis a commencé à diminuer. Nous avons développé des modèles mathématiques et informatique (IBM) bioéconomiques à prix variable qui expliquent les tendances observées sur les variations de prix, du stock et de l'effort de pêche, *Marine Policy* (2018).

Plus récemment, nous avons étudié avec un modèle mathématique un cas réel de sept villages de pêche au Sénégal, en collaboration avec Timothée Brochier et Patrice Brehmer de l'IRD. Dans cette zone de pêche, une AMP a été installée à côté d'une zone de pêche. Nous avons étudié les effets de la mise en place de récifs artificiels dans l'AMP et de la pêche illégale sur la dynamique globale de la pêcherie. Des enquêtes ont été menées auprès des pêcheurs de plusieurs villages au Sénégal, Brochier et coll. (2021) *Scientific Reports*.

J'ai contribué avec Ali Moussaoui (lauréat du prix de Mathématiques Franco-Algérien Maurice Audin en 2020) à un article portant sur les modèles bioéconomiques de pêche avec une fonction capture présentant un effet de saturation, Moussaoui et Auger (2021) *Ecol. Complexity*. Toujours avec des collègues Algériens et Tri Nguyen Huu, nous avons publié un article concernant le placement optimal d'une aire protégée dans une pêcherie multi-site avec un prix variable, Ghouali et coll. (2022) *J. Biological Systems*.

2.4 – Augmentation du « Maximum Sustainable Yield » (MSY) dans les pêcheries multi-site

Avec Ali Moussaoui et Bob Kooi (Pays-Bas) en 2022, nous avons montré que la capture optimale (en Anglais « Maximum Sustainable Yield » : MSY) d'un système de deux sites de pêche connectés par des déplacements rapides de poissons pouvait être supérieure à la somme des captures optimales des deux sites isolés. Ce résultat important n'est pas valable pour le modèle classique de Schaefer d'une seule espèce pêchée. Mais il est obtenu dans le cas d'un système proie-prédateur dont seul le prédateur est capturé et non la proie, Auger et Moussaoui, *Ecol. Mod.* (2022). Nous avons considéré le cas du modèle de Lotka-Volterra avec une fonction réponse de type I mais également le cas du modèle de Holling avec une fonction réponse avec saturation de type II. Nous avons étendu ce résultat au cas d'un nombre quelconque de sites de pêche, Auger et al. *MBE* (2025). Avec Jean-Christophe Poggiale et Rafa Bravo de la Parra, nous avons étendu ce résultat sur l'augmentation du MSY par connectivité au cas du modèle bioéconomique de Gordon-Schaefer avec un effort de pêche variable, Bravo de la Parra et coll. *MMNP* (2023).

2.4 – Modélisation de l'épidémie de Covid en Algérie et ailleurs

En 2019, Ali Moussaoui a été contacté par le Ministère Algérien pour réaliser une modélisation de l'épidémie de Covid en Algérie. Il m'a demandé de contribuer à cette étude. Un premier article a été publié Moussaoui et Auger, *MMNP* (2020). Nous avons utilisé les données disponibles en Algérie à cette époque pour évaluer le taux de reproduction de base de l'épidémie de Covid en Algérie. Nous avons également étudié les effets seuil de confinement pour limiter l'épidémie et provoquer sa disparition. Par la suite nous avons développé avec Ali un modèle mathématique plus complet de l'épidémie de Covid, prenant en compte plusieurs sites où les individus se déplacent tous les jours avec des risques d'infection différents. Nous avons utilisé la méthode d'agrégation de variables pour procéder à l'analyse de ce modèle, Auger et Moussaoui, *Bull Math Biology* (2021). Plus récemment avec Ali et Tri Nguyen Huu, nous avons étudié un modèle mathématique de l'épidémie de Covid prenant en compte les interventions non pharmaceutiques (NPI) dépendant du nombre de personnes infectés. Ce modèle a montré que sous certaines conditions, l'épidémie peut disparaître avec un effet Allee. Nous avons confronté le

modèle aux données de différents pays, France, Brésil... et de plusieurs grandes villes comme New-York..., Nguyen Huu et coll. *Mathematics* (2023).