Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 18 (1987-1991)
Heft: 3

Artikel: Utilisations de méthodes d'optimisation en écologie
Autor: Botteron, Bernard
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-259825

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MÉM. SOC. VAUD. SC. NAT. 18.3, 1990

MODÈLES DYNAMIQUES EN BIOLOGIE, R. ARDITI (DIR.)
DYNAMICAL MODELS IN BIOLOGY, R. ARDITI (ED.)

Utilisations de méthodes d'optimisation en écologie

PAR

BERNARD BOTTERON [1]

Résumé.–BOTTERON B., 1990. Utilisations de méthodes d'optimisation en écologie. *In*: Modèles dynamiques en biologie, R. Arditi (dir.). *Mém. Soc. vaud. Sc. nat. 18.3*: 227-240.
On considère diverses utilisations en écophysiologie et en écoéthologie de l'optimisation mathématique (théorie de la commande optimale, calcul des variations). L'optimisation y est utilisée pour déterminer les processus qui rendent maximale la valeur sélective. On passe en revue l'utilisation du principe du maximum de PONTRYAGIN dans un modèle de croissance et reproduction de SIBLY *et al.* (1985) et dans des modèles d'approvisionnement optimal de SIBLY et McFARLAND (1976) et de HELLER et MILINSKI (1979). Finalement, on traite les modèles d'approvisionnement optimal de ARDITI et DACOROGNA (1985, 1987) et de BOTTERON et ARDITI, généralisant l'approche de CHARNOV (1976) et utilisant des méthodes directes du calcul des variations que l'on expose brièvement.

Abstract.–BOTTERON B., 1990. Utilization of optimization methods in ecology. *In*: Dynamical Models in Biology, R. Arditi (ed.). *Mém. Soc. vaud. Sc. nat. 18.3:* 227-240.
Some utilizations in ecophysiology and ecoethology of mathematical optimization (optimal control theory, calculus of variations) are considered. Optimization is used to determine the processes which maximize fitness. The utilization of the PONTRYAGIN's maximum principle is reviewed in a model of growth and reproduction by SIBLY *et al.* (1985) and in optimal foraging models by SIBLY and McFARLAND (1976) and by HELLER and MILINSKI (1979). Finally, optimal foraging models by ARDITI and DACOROGNA (1985, 1987) and by BOTTERON and ARDITI, generalizing the approach of CHARNOV (1976), are reviewed. They use direct methods of the calculus of variations which we briefly expose.

[1] Département de mathématiques, Ecole polytechnique fédérale, CH-1015 Lausanne, Suisse.

INTRODUCTION

Récemment, l'application en écologie des méthodes de l'optimisation mathématique est devenue courante (KREBS et MCCLEERY 1984, SIBLY et CALOW 1986). L'utilisation de telles techniques se justifie en postulant que la sélection naturelle est elle-même un processus d'optimisation dans lequel la valeur sélective («fitness») est maximisée. En écoéthologie par exemple, un comportement est interprété en termes de la contribution qu'il apporte à la survie et à la reproduction de son possesseur, c'est-à-dire à sa valeur sélective.

En élaborant des modèles d'optimisation en écologie, on définit dans un premier temps les variables d'état du système considéré. Elles décrivent l'état interne de l'animal ou de la population par exemple. On spécifie ensuite la manière dont les variables de commande modifient l'état du système au cours du temps. Par exemple, dans les modèles présentés plus bas, les variables de commande sont la fraction d'énergie de production somatique (en écophysiologie) ou les variables déterminant le choix d'un comportement (en écoéthologie).

Dans un deuxième temps, on choisit un critère d'optimisation. On n'a souvent à disposition que des quantités supposées affecter la valeur sélective d'une manière directe. Dans beaucoup de modèles du comportement d'approvisionnement («foraging») (PYKE 1984, STEPHENS et KREBS 1987) par exemple, la quantité de nourriture acquise est supposée être une contribution positive à la valeur sélective. Des contributions négatives (SIBLY et MCFARLAND 1976) peuvent être prises en considération, comme par exemple les coûts dus aux risques encourus pendant l'approvisionnement (HOUSTON et MCNAMARA 1988, BOTTERON et ARDITI); les dépenses énergétiques de l'animal (p. ex. ARDITI et DACOROGNA 1985, BOTTERON et DACOROGNA 1990 a).

Dans un dernier temps, on spécifie les contraintes par rapport auxquelles l'optimisation se fait. Ces contraintes réduisent le nombre de commandes admissibles. Dans les modèles d'approvisionnement, ces contraintes sont par exemple le temps total disponible (ARDITI et DACOROGNA 1985), appelé période d'approvisionnement, le temps de manipulation de la nourriture (MACARTHUR et PIANKA 1966), les limitations physiologiques sur les possibilités d'action de l'animal (p. ex. ARDITI et DACOROGNA 1985, HELLER et MILINSKI 1979, SIBLY et MCFARLAND 1976).

On dira d'une commande qu'elle est optimale si elle maximise la valeur sélective prise en considération conformément aux contraintes.

DÉFINITION DE LA VALEUR SÉLECTIVE

La valeur sélective est définie de plusieurs manières suivant les auteurs. On envisage ici la définition utilisée abondamment en écophysiologie ou en écoéthologie (KREBS et MCCLEERY 1984, SIBLY et CALOW 1986, SIBLY et MCFARLAND 1976). La valeur sélective d'un individu mesure le succès avec lequel cet individu transmet son patrimoine génétique à la génération suivante. Ce succès dépend de ses chances de survie et de sa faculté de reproduction.

Pour une population, SIBLY et CALOW (1986) définissent la valeur sélective F d'un gène par sa capacité à se répandre

$$F = \frac{1}{N(t)} \frac{d}{dt} N(t) ,$$

où $N(t)$ est la densité du gène dans la population au temps t. Ainsi, si N_τ représente la densité de copies du gène à un temps τ fixé, on aura, pour $t < \tau$

$$N(t) = N_\tau \, e^{-F(\tau - t)} .$$

En désignant par $S(t)$ la probabilité de survie d'un porteur du gène depuis sa naissance jusqu'à l'âge t,

$$N(t) \; S(\tau - t) \; dt$$

représente la contribution de l'intervalle $[t, t + dt]$ au nombre de copies du gène dans la population au temps τ par les porteurs âgés de $\tau - t$, par rejeton. Si $n(t)$ est le nombre de rejetons par individu d'âge t, chaque porteur d'âge $\tau - t$ transmet $\frac{1}{2} n(\tau - t)$ copies du gène au temps τ. En sommant les contributions de $t = 0$ à $t = \tau$, on obtient finalement

$$N_\tau = \int_0^\tau N(t) S(\tau - t) \frac{1}{2} n(\tau - t) \; dt = \frac{1}{2} N_\tau \int_0^\tau e^{-Ft} S(t) n(t) \; dt .$$

Ce raisonnement est fait pour un temps τ arbitraire, ainsi la valeur sélective d'un gène peut être définie par la constante F satisfaisant l'équation

$$1 = \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} e^{-Ft} S(t) n(t) \; dt ,$$

appelée équation d'Euler-Lotka. Si la survie S ou le nombre de rejetons n augmentent, la valeur sélective augmente également conformément à cette dernière équation. Dans cette approche, la sélection naturelle est interprétée comme un processus d'optimisation dans lequel la valeur sélective

est maximisée. TAYLOR *et al.* (1974) et SIBLY *et al.* (1985) montrent que la maximisation de la valeur sélective revient à maximiser d'abord

$$\Phi(S,n) = \frac{1}{2}\int_0^{+\infty} e^{-Ft} S(t)n(t)\ dt\ ,$$

c'est-à-dire à trouver des fonctions S^* et n^* telles que

$$\Phi(S^*,n^*) = \max_{S,n}\{\Phi(S,n)\}\ ,$$

pour $F > 0$ fixée, puis à ajuster la constante F de manière à avoir

$$\Phi(S^*,n^*) = 1\ .$$

Cette approche sera illustrée par le modèle écophysiologique de SIBLY *et al.* (1985) pour la répartition d'énergie de production entre croissance et reproduction.

Dans les modèles d'écologie comportementale, on s'intéresse à la contribution d'un comportement à la valeur sélective. On désigne par le vecteur $x = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$ l'ensemble des variables d'état caractérisant l'état interne du système—par exemple $x_1 = x_1(t)$ est le déficit alimentaire de l'animal au temps $t, x_2 = x_2(t)$ son déficit d'eau, etc.—et par $u = (u_1, u_2, \ldots, u_n)$ l'ensemble des variables de commande, caractérisant le comportement (par exemple $u_1 = u_1(t)$ est le taux de capture de proies, etc.). Les équations d'état du système

$$\frac{d}{dt}x_j(t) = f_j(t, x(t), u(t)), \quad \text{pour } 0 < t < T \text{ et } j = 1, 2, \ldots, n\ ,$$

où T est la période du comportement et où la valeur initiale de x est prescrite, régissent la manière dont un comportement u fait évoluer l'état x au cours du temps. SIBLY et MCFARLAND (1976) définissent la contribution F d'un comportement à la valeur sélective par

$$F(x,u) = -\int_0^T C(x(t), u(t))\ dt\ ,$$

où $C(x,u)$ est la densité de coût dépendant des valeurs que prennent au cours du temps les vecteurs d'état x et de commande u. Ils supposent que cette densité de coût est reliée à la probabilité $\lambda(t)$ qu'a l'animal de donner naissance à un rejeton au temps t et à la probabilité $\mu(t)$ qu'il a de mourir par la relation

$$C(x(t), u(t)) = \mu(t) - \lambda(t)\ .$$

L'élaboration d'un modèle en écologie comportementale par cette approche consiste à définir les variables d'état x et de comportement u, à construire les équations d'état, à préciser les contraintes sur le comportement ou sur les variables d'état, à construire la densité de coût de valeur sélective $C(x,u)$, puis à maximiser $F(x,u)$ par rapport aux comportements admissibles (c'est-à-dire vérifiant les contraintes). Cette approche sera illustrée par les modèles écoéthologiques de SIBLY et MCFARLAND (1976) ou de HELLER et MILINSKI (1979) étudiant le comportement d'approvisionnement d'un animal.

EXEMPLE DE MODÈLE DE CROISSANCE ET REPRODUCTION EN ÉCOPHYSIOLOGIE

Au cours du développement d'un animal, l'énergie obtenue à partir de la nourriture et non utilisée pour la maintenance, est allouée à la production de biomasse somatique d'une part et de biomasse reproductive d'autre part. SIBLY *et al.* (1985) proposent un modèle d'optimisation dynamique (théorie de la commande optimale) pour déterminer la répartition optimale d'énergie entre croissance somatique et reproduction.

Ils supposent que l'énergie totale $P(m)$ disponible pour la production de biomasse est donnée et ne dépend que de la masse m de l'animal. Cette dernière est une variable d'état du système et est reliée à P par une équation d'état régissant l'évolution de m au cours du temps

$$\frac{d}{dt}m(t) = u(t)P(m), \quad \text{pour } 0 < t < +\infty ,$$

où $u = u(t)$ est la variable de commande représentant la fraction de P attribuée à la croissance vérifiant $0 \leq u \leq 1$, $1-u$ est la fraction de P attribuée à la reproduction. La valeur initiale $m_0 = m(0)$ est fixée. La deuxième variable d'état $S(t)$ est la probabilité de survie de l'animal depuis sa naissance $(S(0) = 1)$ jusqu'à l'âge t. Elle est reliée à la variable de commande par l'intermédiaire du taux de mortalité $\mu = \mu(u,m)$ par une deuxième équation d'état

$$\frac{d}{dt}S(t) = -S(t)\mu(u,m) , \quad \text{pour } 0 < t < \infty .$$

La valeur sélective vaut (voir plus haut)

$$\Phi(m,S,u) = \frac{1}{2}\int_0^{+\infty} e^{-Ft}S(t)n(u,m)\, dt ,$$

où $F > 0$ est une constante et où $n = n(u,m)$ est le taux de reproduction de l'animal à l'âge t. Le problème d'optimisation consiste à déterminer une

stratégie $u = u(t)$ satisfaisant la contrainte $0 \leq u(t) \leq 1$ et maximisant Φ.

La résolution de ce problème de commande optimale est faite en utilisant les conditions nécessaires données par le principe du maximum de Pontryagin. On définit un Hamiltonien

$$H(t, m, S, u, \lambda_1, \lambda_2) = e^{-Ft} Sn(u, m) + \lambda_1(t)\, u\, P(m) - \lambda_2(t) S\mu(u, m) \ ,$$

où λ_1, λ_2 sont les multiplicateurs de Lagrange, calibrant les diverses contributions. La maximisation de cet Hamiltonien par rapport à la variable de commande u dans $[0, 1]$ est une condition nécessaire pour l'obtention d'une solution.

Les résultats obtenus par SIBLY *et al.* (1985) dépendent évidemment des hypothèses que l'on fait sur les fonctions n et μ. Généralement n croît et μ décroît en fonction de m. Divers cas sont envisagés quant à la dépendance de ces fonctions par rapport à u. Si μ est affine décroissante et si n est affine décroissante ou plus généralement convexe décroissante, la solution est de type «bang-bang», c'est-à-dire qu'au cours du temps, on aura alternativement $u = 0$ ou $u = 1$, correspondant à une focalisation de la production sur la reproduction $(u = 0)$ ou sur la croissance somatique $(u = 1)$ uniquement. Des solutions intermédiaires $(0 < u < 1)$ impliquant une répartition plus nuancée de la production interviennent si μ est convexe décroissante par rapport à u, par exemple. Dans ce modèle, la stratégie de type «bang-bang» s'avère optimale dans plusieurs cas, bien que beaucoup de plantes ou d'animaux utilisent plutôt des solutions intermédiaires (CALOW 1983).

MODÈLES EN ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

L'approche évolutive en écologie comportementale s'est fortement répandue (KREBS et MCCLEERY 1984). En théorie d'approvisionnement optimal *(optimal foraging theory)* par exemple, de nombreux modèles d'optimisation mathématique ont été publiés depuis 1966. Les premiers modèles, déterminant l'exploitation optimale d'un habitat où la nourriture est spatialement délimitée (*patches*, p. ex. CHARNOV 1976) ou déterminant la diète optimale (choix du type de proie, p. ex. MACARTHUR et PIANKA 1966) ne nécessitent pas de technique avancée de résolution mathématique. Cependant, les modèles suivants ont recours à la théorie de la commande optimale (p. ex. SIBLY et MCFARLAND 1976; HELLER et MILINSKI 1979) ou au calcul des variations (ARDITI et DACOROGNA 1985, 1987, BOTTERON et ARDITI).

MODÈLES DYNAMIQUES D'APPROVISIONNEMENT OPTIMAL

SIBLY et MCFARLAND (1976) établissent un modèle d'optimisation dynamique s'appliquant à l'approvisionnement de colombes de Barbarie privées de nourriture (KREBS et MCCLEERY 1984). La variable d'état est le déficit alimentaire (ou état de la faim) de l'animal $s(t)$ dépendant du temps. Le comportement consiste à choisir un taux d'approvisionnement $u(t)$ (c'est-à-dire un nombre d'essais de capture de nourriture par unité de temps) au cours du temps, appelé variable de commande. La manière dont le comportement modifie la variable d'état est régie par l'équation d'état

$$\frac{ds(t)}{dt} = -ru(t), \quad \text{pour } 0 < t < T ,$$

où T est la période d'approvisionnement prescrite. La constante $r > 0$ peut être interprétée comme une mesure de la disponibilité de nourriture par unité d'essai de capture. Le critère d'optimisation est la minimisation des coûts de valeur sélective

$$-F(s,u) = \int_0^T [s^2(t) + u^2(t)]\, dt .$$

Les coûts sont choisis quadratiques en s car plus l'animal est loin de l'état de satiété $(s = 0)$, plus il est à même d'atteindre une limite mortelle (KREBS et MCCLEERY 1984). La dépendance en u^2 vient du fait que l'animal doit concentrer davantage son attention à l'approvisionnement à des taux élevés et devient plus vulnérable à la prédation.

La contrainte d'optimisation est

$$0 \leq u(t) \leq K ,$$

où K est le taux maximal d'approvisionnement (contrainte physiologique).

Dans un type de modèle similaire, HELLER et MILINSKI (1979) introduisent dans les coûts une contribution due à l'effet de confusion pour l'approvisionnement d'un épinoche dans une nuée de proies. La confusion provient de la difficulté qu'a l'épinoche à s'occuper d'une proie uniquement dans une nuée de proies similaires. Cet effet augmente avec la densité de proies et à des taux d'approvisionnement élevés.

La minimisation dans ce cas porte sur

$$-F(s,u) = \int_0^T [s^2(t) + \alpha d(t) u^2)(t)]\, dt) ,$$

où $d(t)$ est la densité de proies de la région que choisit l'épinoche pour son approvisionnement, $\alpha > 0$ une constante calibrant les deux contributions.

Le taux maximal d'approvisionnement K n'est plus une constante mais dépend de la densité $d(t)$

$$0 \leq \delta u(t) \leq d(t), \quad \text{où } \delta > 0 .$$

Après résolution par le principe du maximum de Pontryagin , SIBLY et MCFARLAND (1976) montrent que la colombe de Barbarie devrait, pour se comporter de manière optimale, adopter un taux d'approvisionnement proportionnel à son déficit alimentaire, ramenant celui-ci vers la satiété (s=0) de manière exponentielle décroissante. Dans le modèle de HELLER et MILINSKI (1979), le taux d'approvisionnement de l'épinoche et la densité de proies choisie pour s'approvisionner devraient décroître exponentiellement au fur et à mesure que l'animal s'approche de l'état de satiété.

On trouve d'autres exemples plus récents de modèles dynamiques appliqués à l'écologie chez COHEN (1987) ou chez MCFARLAND et HOUSTON (1981). Ces modèles de commande optimale sont souvent résolus en utilisant le principe du maximum de Pontryagin. Il donne les conditions nécessaires que doit satisfaire une commande optimale—ici le comportement optimal. Il faut néanmoins noter qu'en général, ces conditions ne sont pas suffisantes.

D'autres modèles d'approvisionnement optimal (ARDITI et DACOROGNA 1985, 1987, BOTTERON et ARDITI) utilisent des techniques du calcul des variations. Celui-ci est rarement utilisé en écologie. En physiologie par exemple, ILLERT (1983) l'utilise pour étudier la géométrie des coquillages. Le calcul des variations apparaît dans d'autres domaines de la biologie (PAINE 1982) ou en sciences de l'environnement. Par exemple, NEUMAN et O'DONOHOE (1981) l'utilisent pour la détermination optimale de la forme d'une autoroute minimisant les effets des émissions de polluants. D'autres applications existent en biophysique (SIDDIQUE *et al.* 1982) ou en biomédecine (SWAN 1984).

QUELQUES ÉLÉMENTS DU CALCUL DES VARIATIONS

Le calcul des variations est une branche classique de l'analyse mathématique. On en trouve de nombreuses applications en physique, en géométrie, etc. Il précède historiquement la théorie de la commande optimale. Il peut cependant être interprété comme un cas particulier de celle-ci où l'équation d'état est simplement, avec les notations précédentes (modèle de SIBLY et MCFARLAND)

$$\frac{ds(t)}{dt} = u(t) .$$

Le problème général unidimensionnel du calcul des variations est de trouver une fonction admissible v minimisant une fonctionnelle intégrale E

$$E(v) = \int_I f(x, v(x), v'(x))\, dx \ .$$

L'intervalle d'intégration I peut être borné ou non. La fonctionnelle E prend des valeurs réelles dépendant de toutes les valeurs de la fonction $v : I \to \mathbb{R}$. Le mot «admissible» contient ici toutes les contraintes requises des fonctions v, telles leur régularité, leurs valeurs aux bords de I, etc.

L'approche classique (p. ex. GELFAND et FOMIN 1963) de ce problème consiste à étudier premièrement l'équation d'Euler-Lagrange de la fonctionnelle

$$\frac{d}{dx}\left(\frac{\partial}{\partial v'}\, f(x, v, v')\right) = \frac{\partial}{\partial v}\, f(x, v, v') \ , \quad x \in I \ ,$$

avec conditions aux bords de I.

Cette équation différentielle ordinaire du deuxième ordre en v s'appelle également la variation première de la fonctionnelle. Au sens classique, il faut que f et v soient deux fois continûment différentiables pour que cette équation ait un sens. Elle exprime la condition nécessaire que doit satisfaire une solution optimale. Le problème de la suffisance de cette condition doit être discuté en général. Dans l'approche classique, elle se fait en étudiant la variation seconde de la fonctionnelle autour d'une solution d'Euler-Lagrange (théorie des champs). Dans beaucoup d'applications, on travaille plutôt avec le problème inverse du calcul des variations. Il consiste à déterminer, à partir d'une équation différentielle donnée, la fonctionnelle intégrale dont l'équation donnée est la variation première (équation d'Euler-Lagrange). Dans ce cas, on ne s'intéressera pas à minimiser la fonctionnelle, mais seulement à l'extrémaliser.

Des méthodes plus récentes (p. ex. CESARI 1983, DACOROGNA 1989, BOTTERON 1990), appelées méthodes directes, ont été développées pour traiter des problèmes où la régularité requise classiquement de f ou de v n'était pas satisfaite ou lorsque l'équation d'Euler-Lagrange ne pouvait pas être résolue de manière classique. Ces méthodes directes utilisent abondamment des notions de l'analyse fonctionnelle (théorie des espaces normés, théorie des opérateurs, etc.). L'approche du problème se fait souvent alors en étudiant directement la convergence de suites minimisantes de la fonctionnelle, sans passer par son équation d'Euler-Lagrange.

Le problème de l'existence d'une solution optimale est souvent réglé par un théorème central du calcul des variations (théorème de Weierstrass). Deux des hypothèses qui doivent être faites sont les suivantes

- la fonction f est convexe par rapport à v' (assurant la semi-continuité inférieure faible de la fonctionnelle E);

- la fonction f a une croissance surlinéaire à l'infini par rapport à v' (appelée condition de coercitivité, assurant la compacité des suites minimisantes par rapport à la topologie faible dans un espace réflexif).

Ces hypothèses sont satisfaites dans les modèles de SIBLY et MCFARLAND (1976) et HELLER et MILINSKI (1979) présentés précédemment et qui peuvent être reformulés dans le cadre du calcul des variations. Ainsi, la suffisance des conditions nécessaires est immédiate dans leurs modèles.

Les modèles suivants de la théorie d'approvisionnement optimal ont été résolus à l'aide d'outils des méthodes directes. Le problème de l'existence de solution et celui de la suffisance des conditions nécessaires n'est pas réglé par le théorème de Weierstrass car la condition de coercitivité n'est pas satisfaite. Il nécessite donc une étude détaillée d'existence et de suffisance (BOTTERON et DACOROGNA 1990 a, 1990 b, BOTTERON 1990, BOTTERON et MARCELLINI 1990).

MODÈLE D'EXPLOITATION OPTIMALE D'UN HABITAT ARBITRAIRE

Les variantes du modèle de ARDITI et DACOROGNA (1985, 1987) et de BOTTERON et ARDITI étudient l'approvisionnement d'un animal dans un habitat arbitraire où la distribution initiale de nourriture est une fonction quelconque $\rho(x)$, continue par morceaux. Ce modèle s'applique également à la situation où les ressources de nourriture sont spatialement délimitées (p. ex. CHARNOV 1976) et la généralise à des distributions arbitraires (ARDITI et DACOROGNA 1988, KACELNIK et BERNSTEIN 1988).

L'animal est décrit par sa position $x(t)$ dépendant du temps. Il débute l'approvisionnement au temps $t = 0$ au point $x = 0$. Il traverse son habitat unidimensionnel (intervalle $[0, \bar{x}]$) pendant sa période d'approvisionnement T sans revenir en arrière. Dans deux des trois variantes du modèle, la fin de l'habitat est fixée $(\bar{x} = 1)$, alors que dans une d'elles, la fin de l'habitat est soumise à l'optimisation. De même pour la période d'approvisionnement, fixée ou optimisée suivant les variantes. La vitesse de l'animal est bornée supérieurement (contrainte physiologique)

$$0 < x'(t) \leq \beta, \quad t \in [0, T] .$$

Le problème du calcul des variations auquel donnent lieu les trois variantes du modèle peut se reformuler ainsi

$$\inf \left\{ E(v) = \int_0^{\bar{x}} [\rho(x) e^{-v'(x)} + h(x) G(v(x))] \, dx) \ : \ v \in W_T \right\} ,$$

où

$$W_T = \left\{ v \in W^{1,\infty}(0, \bar{x}) \ : \ v(0) = 0, v(\bar{x}) = T, \ \ v'(x) \geq 0 \right\} .$$

La fonctionnelle E est la contribution négative à la valeur sélective à minimiser. La fonction v est l'horaire (temps en fonction de la position) de l'animal et sa dérivée v' est la présence d'approvisionnement de l'animal, à un changement de variable près. La fonction h est reliée à la densité de risque pendant l'approvisionnement. La fonction G est croissante et convexe ($G(v) = v$ par exemple dans BOTTERON et ARDITI), W_T est l'espace des fonctions admissibles. $W^{1,\infty}(0, \bar{x})$ est l'espace des fonctions continues $v : (0, \bar{x}) \to \mathbb{R}$ admettant une dérivée première v uniformément bornée (espace de Sobolev muni de sa norme habituelle, p. ex. DACOROGNA 1989). La condition $v'(x) \geq 0$ est équivalente à $x'(t) \leq \beta$. Le terme $\rho(x)^{-v'(x)}$ est relié à l'acquisition de nourriture. Le terme $h(x)G(v(x))$ est relié aux risques encourus pendant l'approvisionnement. Le critère d'optimisation est la maximisation des contributions à la valeur sélective du comportement (formulée ici comme minimisation des coûts). L'acquisition de nourriture est une contribution positive, alors que les risques sont une contribution négative. Dans les variantes où l'on ne tient pas compte des risques (c'est-à-dire ARDITI et DACOROGNA 1985, 1987), l'animal est un «maximiseur d'énergie en temps prescrit» (SCHOENER 1983). L'introduction des risques (BOTTERON et ARDITI), liés par exemple aux dangers de prédation encourus pendant l'approvisionnement, influence considérablement le comportement optimal, comme cela a été souvent observé (p. ex. (HOUSTON et MCNAMARA 1988, DILL 1983, GILLIAM et FRASER 1987, LENDREM 1983, LIMA 1985, MARTINDALE 1982, METCALFE *et al.* 1987, HELLER et MILINSKI 1979, SIH 1980, 1982, WERNER *et al.* 1983, YDENBERG 1984, YDENBERG et HOUSTON 1986).

La dépendance $e^{-v'}$ (au lieu de $(v')^2$ dans HELLER et MILINSKI 1979, SIBLY et MCFARLAND 1976, par exemple) donne lieu à la non-coercitivité. Ceci rend les problèmes d'existence d'une solution et de suffisance des conditions nécessaires non immédiats et sujets à discussion (BOTTERON et DACOROGNA 1990 a, 1990 b, BOTTERON 1990, BOTTERON et MARCELLINI 1990).

Les conditions nécessaires que doit satisfaire une solution optimale sont connues pour un tel problème. Ce sont les conditions de Kuhn-Tucker (p. ex. CESARI 1983) qui généralisent l'équation d'Euler-Lagrange. Le problème mathématique consiste alors à résoudre ces conditions, dans le cas où cela est possible et à montrer leur suffisance. Dans une des variantes du modèle (ARDITI et DACOROGNA 1987), le point final optimal de l'habitat $\bar{x}$ doit encore être déterminé et dans une autre (BOTTERON et ARDITI), c'est la période d'approvisionnement optimale T.

Après résolution de ce problème, l'habitat de l'animal est divisé en deux ensembles de régions, selon que la densité de nourriture est supérieure ou inférieure à une valeur critique. Le comportement optimal consiste à ex-

ploiter uniquement les régions riches jusqu'à ce que la densité de nourriture en chaque point soit ramenée à la valeur critique et à ignorer les régions pauvres qui seront traversées à vitesse maximale. La variante où les risques sont introduits (BOTTERON et ARDITI), appliquée à des situations concrètes, rend compte du comportement hautement sélectif dans les régions éloignées du nid, souvent observé expérimentalement (p. ex. ANGERBJ ORN *et al.* 1984, HEGNER 1982, MCGINLEY 1984, MCGINLEY and WHITHAM 1985, SWIHART et JOHNSON 1986).

REMERCIEMENTS

Je remercie R. Arditi, B. Dacorogna et B. Zwahlen de leur aide dans l'élaboration de ce travail, soutenu par le Fonds national suisse de la recherche scientifique (subside no. 2.727-0.85).

RÉFÉRENCES

ANGERBJØRN A., HAMMARSKIØLD V. et HYNGE M., 1984. Effects of distance in central place foraging in starlings *Sturnus vulgaris. Ornis Fennica 61*: 54-57.

ARDITI R. et DACOROGNA B., 1985. Optimal foraging in non-patchy habitats. I. Bounded one-dimensional resource. *Math. Biosci. 76*: 127-145.

ARDITI R. et DACOROGNA B., 1987. Optimal foraging in non-patchy habitats. II. Unbounded one-dimensional habitat. *SIAM J. Appl. Math. 47*: 800-821.

ARDITI R. et DACOROGNA B., 1988. Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *Am. Nat. 131*: 837-846.

BOTTERON B., 1990. Problèmes unidimensionnels non coercitifs du calcul des variations et applications en écologie. Thèse de doctorat, Ecole polytechnique fédérale de Lausanne.

BOTTERON B. et ARDITI R. Central place foraging in non-patchy habitats. (en prép.).

BOTTERON B. et DACOROGNA B., 1990 a, sous presse. Existence of solutions for a variational problem associated to models in optimal foraging theory. *J. Math. Anal. Appl.*

BOTTERON B. et DACOROGNA B., 1990 b, sous presse. Existence and non-existence results for non-coercive variational problems and applications in ecology. *J. Differential Equatrion.*

BOTTERON B. et MARCELLINI P., 1990, sous presse. A general approach to the existence of minimizers of one-dimensional non-coercive integrals of the calculus of variations. Ann. Inst. Henri Poincarré, Analyse non linéaire.

CALOW P., 1983. Life-cycle patterns and evolution. *The Mollusca, 6*: (Ed. W.D. Russell-Hunter) 649-678, New York, Academic Press.

CESARI L., 1983. Optimization Theory and Application. New York, Springer Verlag. 542 p.

CHARNOV E.L., 1976. Optimal foraging theory, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol. 9*: 129-136.

CLARK C.W., 1976. Mathematical Bioeconomics. New York, John Wiley & Sons, 352 p.

COHEN Y., 1987. Applications of Control Theory in Ecology. New York, Lecture Notes in Biomathematics, Springer. 101 p.

DACOROGNA B., 1989. Direct Methods in the Calculus of Variations. New York, Springer, p. 308 p.

DILL L.M., 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40*: 398-408.

GELFAND I.M. et FOMIN S.V., 1963. Calculus of Variations. London, Prentice-Hall, 232 p.

GILLIAM J.F. et FRASER D.F., 1987. Habitat selection when foraging under predatio hazard: A model and a test with stream-dwelling minnows. *Ecology 68*: 1856-1862.

HEGNER R.E., 1982. Central place foraging in the white-fronted bee-eater. *Anim. Behav. 30*: 953-963.

HELLER R.and MILINSKI M., 1979. Optimal foraging of sticklebacks on swarming prey. *Anim. Behav. 27*: 1127-1141.

HOUSTON A.I. et MCNAMARA J.M., 1988. A framework for the functional analysis of behaviour. *Behav. Brain Sci. 11*: 117-163.

ILLERT C., 1983. The mathematics of gnomonic sea shells. *Math. Biosci. 63*: 21-56.

KACELNIK A. et BERNSTEIN C., 1988. Optimal foraging and arbitrary food distributions: Patch models gain a lease of life. *Trends Ecol. Evol. 3*: 251-253.

KREBS J.R. and MCCLEERY R.H., 1984. Optimization in Behavioural Ecology. p. 91-121 in Behavioural Ecology (Krebs J.R. and Davies N.B., éd.), Oxford, Blackwell, 493 p.

LEE E.B. et MARJUS L., 1967. Foundations of Optimal Control Theory. New York, Wiley. 576 p.

LENDREM D.W., 1983. Predation risk and vigilance in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Behav. Ecol. and Sociobiol. 14*: 9-13.

LIMA S.L., 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: A trade-off in the black-capped chickadee. *Œcologia 66*: 60-67.

MACARTHUR R.H. and PIANKA E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat. 100*: 603-609.

MCFARLAND D. et HOUSTON A., 1981. Quantitative Ethology, the State Space Approach. London, Pitman. 204 p.

MCGINLEY M.A., 1984. Central place foraging for nonfood items: determination of the stick value relationship of house building materials collected by eastern wood rats *Neotoma floridana*. *Am. Nat. 123*: 841-853.

MCGINLEY M.A. et WHITHAM T.G., 1985. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*). *Œcologia 66*: 558-562.

MARTINDALE S., 1982. Nest defense and central place foraging: A model and experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol. 10*: 85-89.

METCALFE N.B., HUNTINGFORD F.A. et THORPE J.E., 1987. The influence of predation risk on the feeding motivation and foraging strategy of juvenile Atlantic salmon. *Anim. Behav. 35*: 901-911.

NEUMANN J. et O'DONOHOE M.R., 1981. Minimizing the downwind concentration of pollutants from a line source by an appropriate choice of the shape of the line source. *Atmos. Environ. 15*: 1215-1220.

PAINE G.H., 1982. Development of Lagrangians for biological models. *Bull. Math. Biol. 44*: 749-760.

PYKE G.H., 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 15*: 523-575.

SCHOENER T.C., 1983. Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *Am. Nat. 121*: 608-629.

SIBLY R.M. and CALOW P., 1986. Physiological Ecology of Animals, An Evolutionary Approach. Oxford, Blackwell, 179 p.

SIBLY R.M., CALOW P. et NICHOLS N., 1985. Are patterns of growth adaptive? *J. Theor. Biol. 112*: 553-574.

SIBLY R.M. et MCFARLAND D., 1976. On the fitness of behavior sequences. *Am. Nat. 110*: 601-617.

SIDDIQUE M.R., VAN WINKLE T.L., WETZEL D.M. et LIH M.M., 1982. A variational calculus approach to the suspension flow problem using the minimal force hypothesis. *Bull. Math. Biol. 44*: 153-174.

SIH A., 1980. Optimal behavior: Can foragers balance two conflicting demands? *Science 210*: 1041-1043.

SIH A., 1982. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology 63*: 786-796.

STEPHENS D.W. et KREBS J.R., 1987. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton. 247 p.

SWAN G.W., 1984. Applications of Optimal Control Theory in Biomedicine. New York, Dekker, 285 p.

SWIHART R.K. et JOHNSON S.G., 1986. Foraging decisions of American Robins: somatic and reproductive trade-offs. *Behav. Ecol. Sociobiol. 19*: 275-282.

TAYLOR H.M., GOURLEY R.S., LAWRENCE C.E. et KAPLAN R.S., 1974. Natural selection of life history attributes: an analytical approach. *Theor. Popul. Biol. 5*: 104-122.

WERNER E.E., GILLIAM J.F., HALL D.J. et MITTELBACH G.G., 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology 64*: 1540-1548.

YDENBERG R.C., 1984. The conflict between feeding and territorial defence in the Great Tit. *Behav. Ecol. Sociobiol. 15*: 103-108.

YDENBERG R.C. and HOUSTON A.I., 1986. Optimal trade-offs between competing behavioral demands in the Great Tit. *Anim. Behav. 34*: 1041-1050.

Manuscrit reçu le 20 décembre 1988