

Introduction aux modèles dynamiques de système.

Application au système puceron-coccinelle.

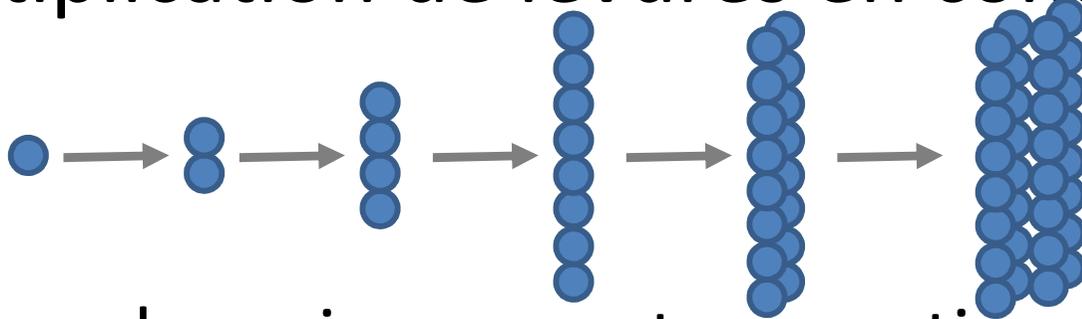
François Brun (ACTA)
(contribution de D. Wallach)

Objectifs du cours

- Qu'est-ce qu'un modèle dynamique ?
 - Exemples simples
 - Définitions
 - Simulations
- Application au système puceron-coccinelle

Exemple 1. croissance exponentielle

- Multiplication de levures en condition non limitante



- Taux de croissance est proportionnelle au nombre d'individu.

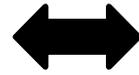
$$\frac{dN(t)}{dt} = k \cdot N(t)$$

- avec :

- $N(t)$ = nombre de cellules de levure en culture dans une solution aqueuse au temps t
- t = le temps en jours
- k = le taux de division cellulaire constante

Exemple 1. croissance exponentielle

$$\frac{dN(t)}{dt} = k \cdot N(t)$$



$$\frac{dN(t)}{N(t)} = k \cdot dt$$

- intégration des deux membres

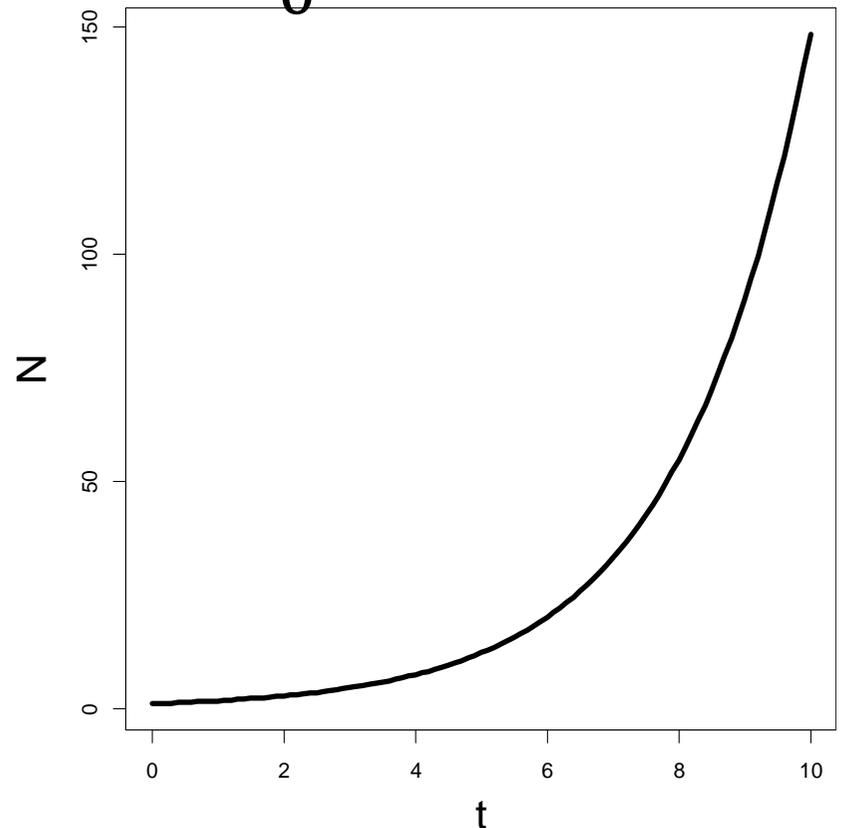
$$\int_{N_0}^N \frac{dN(t)}{N(t)} = \int_0^t k \cdot dt$$



$$\ln \frac{N(t)}{N_0} = k \cdot t$$

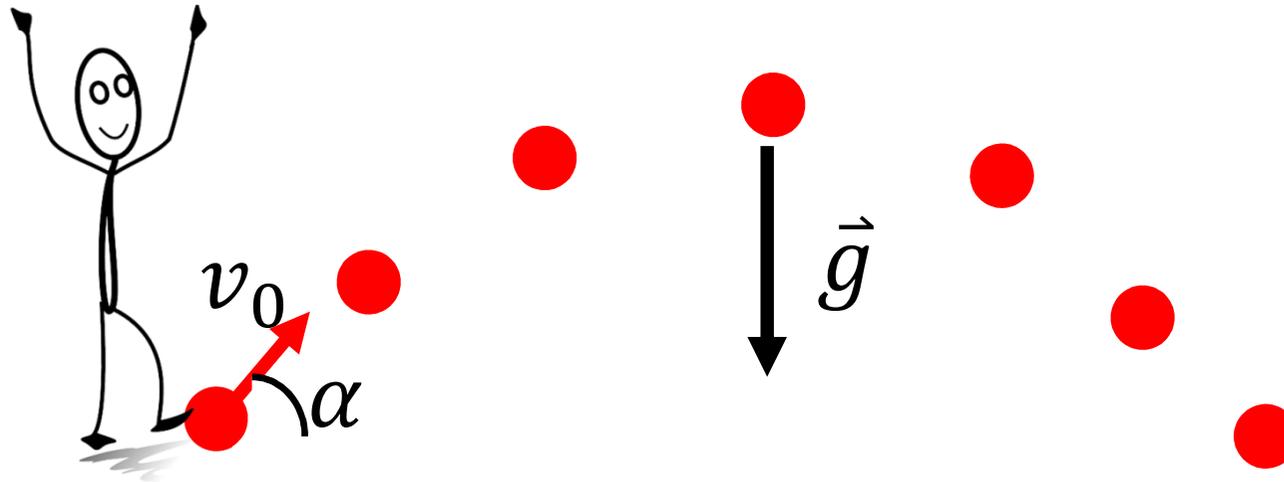
$$\iff N(t) = N_0 \cdot e^{k \cdot t}$$

Ce qui nous donne une dynamique exponentielle avec $k = 0.5$ et $N_0 = 1$



Exemple 2. mécanique du point

- Trajectoire d'une balle



- Balle soumise à une seule force, la gravité.

$$\frac{d^2 z}{dt^2} = \ddot{z} = -g$$

(accélération)

$$\frac{d^2 x}{dt^2} = \ddot{x} = 0$$

avec :

x, z : coordonnées (m)

g = 9.8 m/s² (accélération gravitationnelle)

t = le temps (s)

Exemple 2. mécanique du point

- 1^{ère} Intégration (vitesse)

$$\dot{z} = -g \cdot t + v_{0z}$$

$$\text{avec } v_{0z} = v_0 \cdot \sin \alpha$$

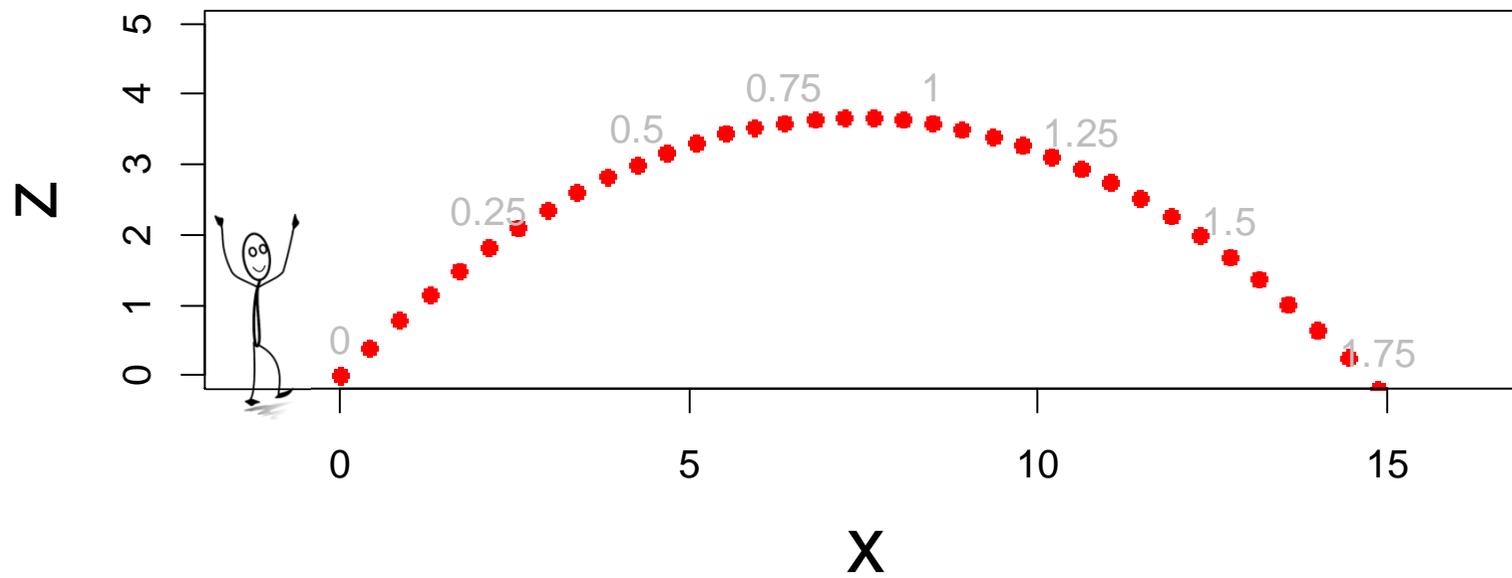
$$\dot{x} = v_{0x}$$

$$\text{avec } v_{0x} = v_0 \cdot \cos \alpha$$

- 2^{ème} Intégration (trajectoire)

$$z = -\frac{g}{2} \cdot t^2 + v_{0z} \cdot t + z_0$$

$$x = v_{0x} \cdot t + x_0$$



Généralisation

- Modèles mathématiques
 - i.e. **série d'équations** ou de représentations graphiques qui **décrivent des relations entre variables d'une manière précise**
 - décrivant la **dynamique d'un système** en fonction de **l'environnement et de la conduite**
- **Modèle dynamique déterministe**
 $dY/dt=f(Y(t),X(t); \theta)$
- **Modèle dynamique stochastique**
 $dY/dt=f(Y(t),X(t); \theta)+ \varepsilon(t)$

Généralisation

- Système : en général plusieurs équations
 - « Propriété émergente »
- Un modèle dynamique :
 - souvent une ou une série d'équations différentielles (ou d'équations à différence)
 - état $t+dt$ déterminé par état t
- Exemple : modèle dynamique déterministe

$$dY_1/dt = f_1(Y(t), X(t), \theta)$$

$$dY_2/dt = f_2(Y(t), X(t), \theta)$$

...

Avoir les équations ne suffit pas...

- Les équations ne suffisent pas:
 - Il faut la résolution du système d'équation
 - Faute de solution exacte, il faut une résolution numérique
 - Il faut gérer les variables d'entrée et de sortie
- ⇒ Il faut donc un programme informatique pour réaliser la simulation = UN SIMULATEUR
- ↔ Travaux pratique du jour 4.

Les étapes d'une simulation

On peut décrire l'algorithme de simulation d'un modèle dynamique ainsi :

- **Initialiser toutes les variables d'état, les paramètres** et autres variables nécessaires pour effectuer les calculs.
- **Propager, à chaque pas de temps** (par exemple, jour). Boucle sur les 2 étapes suivantes jusqu'à la fin de la simulation.
 - **Calculer les taux de changement des variables d'état** ou les changements dans ces variables d'état qui ont lieu à chaque pas de temps.
 - **Mettre à jour les variables d'état** pour le nouveau pas de temps en ajoutant le taux de changement, multiplié par le pas de temps à la valeur de la variable d'état à partir du pas de temps précédent. C'est ce qu'on appelle l'intégration d'Euler.
(par exemple : $TT(j+1) = TT(j) + \Delta TT(j)$).
- **Enregistrer les résultats** des simulations dans une table pour une analyse ultérieure, en conservant la dynamique des variables d'état.

Application au système puceron-coccinelle.

Exemple emprunté de Daniel Wallach

- Contexte :
 - contrôle biologique des pucerons sur le blé.
 - utilisation des coccinelle, prédateur des pucerons
- Question : Peut-on améliorer le contrôle des populations de pucerons en ajoutant des prédateurs en bordure des champs de blé ?



Description du système



Vers juin, les coccinelles envahissent les champs de blé, y pondent des œufs qui produiront la génération qui mangera les pucerons

Les coccinelles adultes passent l'hiver dans les bordures et y mangent des proies.

Champs de blé 1670 Jacob van Ruisdael (Dutch, 1628/29–1682)

Description du système



Champ de blé

bordure

Que souhaite-t-on tester ?

- Augmentation des coccinelles dans les bordures (lâchés artificiels de coccinelles), augmentation de la reproduction ?
- Plus de pontes de coccinelles dans le blé, meilleur contrôle ?
- Quels dates, quelles quantités ?
- Gains ?
- *Valeurs tirées de : Bianchi & van der Werf (2004). Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes, Ecological Modelling, Volume 171:177-193, Pages 177-193, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.08.003>.*

Y répondre expérimentalement ?

- Cela concerne des grandes surfaces, à l'échelle du paysage (champs et bordures). Difficile à expérimenter.
- Beaucoup de conditions possibles
 - Différents taux de lâchés à différentes dates
 - Différentes densité de pucerons
 - beaucoup de modalités possibles.
- Conclusion
 - Modèle peut aider à mieux comprendre, avant une expérimentation
 - Aider à décider d'expérimentations plus utiles

Construisons le modèle pas à pas.

- 1 population, croissance exponentielle
- 1 population, croissance logistique
- 2 populations en interaction, proies & prédateurs
- Population de prédateurs structurée par age
- Une fonction de prédation plus complexe
- Une prise en compte de la répartition spatiale

1. Système = parcelle



Champ de blé

bordure

Within-Season Dynamics

Based on the above biological assumptions, Kindlmann and Dixon (1993) and Kindlmann *et al.* (2002) showed that the within-season dynamics of this predator-prey system can be described by the following set of differential equations:

$$\frac{dh}{dt} = ax, \quad h(0) = 0, \quad (1a)$$

$$\frac{dx}{dt} = (r - h)x - \frac{vpxy}{b + px + y}, \quad x(0) = x_0 \quad (1b)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{vy^2}{b + px + y}, \quad y(0) = y_0 \quad (1c)$$

where

- $b(t)$ - cumulative density of the prey at time t
- $x(t)$ - density of prey at time t
- a - scaling constant relating prey cumulative density to its own dynamics
- r - maximum potential growth rate of the prey
- $y(t)$ - density of predator at time t
- v - predator voracity
- b - parameter of the functional response of the predator
- p - predator's preference for prey
- T - time when predator matures; coincides with the duration of a patch of prey, yielding initial values $x(T)$ and $y(T)$ for the next season.

Within-Season Dynamics

Based on the above biological assumptions, Kindlmann and Dixon (1993) and Kindlmann *et al.* (2002) showed that the within-season dynamics of this predator-prey system can be described by the following set of differential equations:

$$\frac{dh}{dt} = ax, \quad h(0) = 0, \quad (1a)$$

$$\frac{dx}{dt} = (r - h)x - \frac{vpxy}{b + px + y}, \quad x(0) = x_0, \quad (1b)$$

Avec $y=0$: pas de prédateur

$$dx/dt = (r-h)*x$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{vy^2}{b + px + y}, \quad y(0) = y_0, \quad (1c)$$

where

- $b(t)$ - cumulative density of the prey at time t
- $x(t)$ - density of prey at time t
- a - scaling constant relating prey cumulative density to its own dynamics
- r - maximum potential growth rate of the prey
- $y(t)$ - density of predator at time t
- v - predator voracity
- b - parameter of the functional response of the predator
- p - predator's preference for prey
- T - time when predator matures; coincides with the duration of a patch of prey, yielding initial values $x(T)$ and $y(T)$ for the next season.

Kindlmann et Dixon, 2003

<http://www.bugwood.org/arthropod/day1/kindlmann.pdf>

Croissance exponentielle

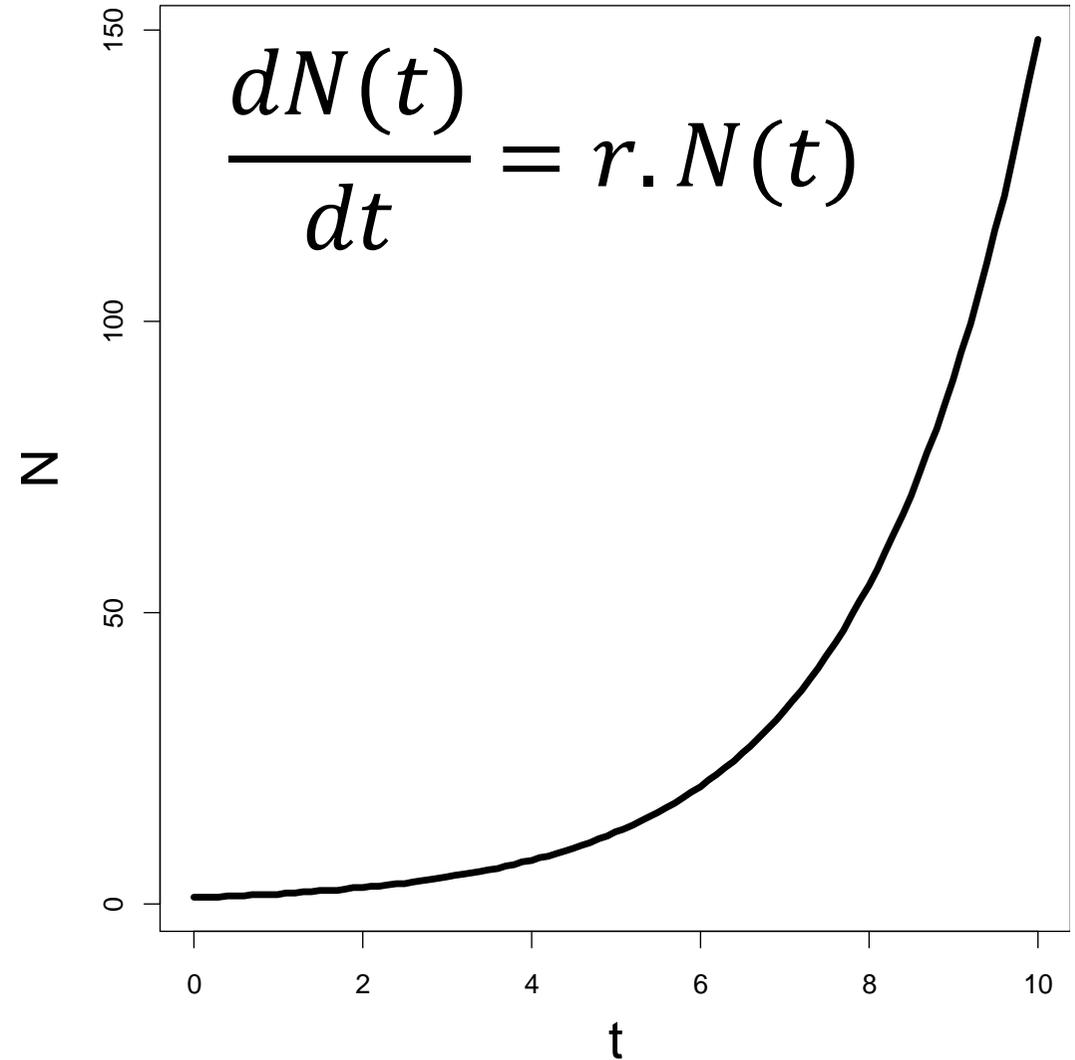
Avec $\gamma=0$: pas de coccinelle (prédateur)

$$\Rightarrow dx/dt = (r-h)*x$$

et $h \ll r$ (densité de puceron = proies)

$$\Rightarrow dx/dt \sim r*x \Rightarrow \text{exponentielle}$$

- voir début de présentation
- hypothèse peu réaliste :
conditions non limitantes, ...
 - ressources en sèves accessibles (plantes) sont limitantes pour les pucerons
 - Ressources en proies limitantes pour les coccinelles



croissance logistique

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

- N petit : $\frac{dN(t)}{dt} \approx r \cdot N(t)$ comportement exponentiel
- N augmente => le taux de croissance diminue
- N=K, la croissance s'arrête et atteint la population maximum (K : "capacité")

Avec $y=0$: pas de coccinelle (prédateur)

=> $dx/dt = (r-h) \cdot x$ avec $dh/dt = ax$ => forme de type logistique

Interactions entre deux populations

- Types d'interactions
- Mutualisme (+ +)
- Commensalisme (+ 0)
- Neutralisme (0 0)
- Amensalisme (0 -)
- Prédation parasitisme (+ -)
- Compétition (- -)

Le modèle proie-prédateur

- au temps t
- Deux populations en interaction
 - nombre d'individus proies : pucerons (x)
 - nombre d'individus prédateurs : coccinelles (y)

Within-Season Dynamics

Based on the above biological assumptions, Kindlmann and Dixon (1993) and Kindlmann *et al.* (2002) showed that the within-season dynamics of this predator-prey system can be described by the following set of differential equations:

$$\frac{dh}{dt} = ax, \quad h(0) = 0, \quad (1a)$$

$$\frac{dx}{dt} = (r - h)x - \frac{vpxy}{b + px + y}, \quad x(0) = x_0, \quad (1b)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{vy^2}{b + px + y}, \quad y(0) = y_0, \quad (1c)$$

where

- $b(t)$ - cumulative density of the prey at time t
- $x(t)$ - density of prey at time t
- a - scaling constant relating prey cumulative density to its own dynamics
- r - maximum potential growth rate of the prey
- $y(t)$ - density of predator at time t
- v - predator voracity
- b - parameter of the functional response of the predator
- p - predator's preference for prey
- T - time when predator matures; coincides with the duration of a patch of prey, yielding initial values $x(T)$ and $y(T)$ for the next season.

Dynamique des proies

- Croissance de type « logistique », avec une mortalité liée à la prédation
- Prédation proportionnelle à x et y

Within-Season Dynamics

Based on the above biological assumptions, Kindlmann and Dixon (1993) and Kindlmann *et al.* (2002) showed that the within-season dynamics of this predator-prey system can be described by the following set of differential equations:

$$\frac{dh}{dt} = ax, \quad h(0) = 0, \quad (1a)$$

$$\frac{dx}{dt} = (r - h)x - \frac{vpxy}{b + px + y}, \quad x(0) = x_0, \quad (1b)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{vy^2}{b + px + y}, \quad y(0) = y_0, \quad (1c)$$

where

$h(t)$ - cumulative density of the prey at time t

$x(t)$ - density of prey at time t

a - scaling constant relating prey cumulative density to its own dynamics

r - maximum potential growth rate of the prey

$y(t)$ - density of predator at time t

v - predator voracity

b - parameter of the functional response of the predator

p - predator's preference for prey

T - time when predator matures; coincides with the duration of a patch of prey, yielding initial values $x(T)$ and $y(T)$ for the next season.

Dynamique des prédateurs

- Pas de reproduction des prédateurs dans la parcelle
- Décroissance liée au cannibalisme
- Plus x important, moins la décroissance est forte

Kindlmann et Dixon, 2003

<http://www.bugwood.org/arthropod/day1/kindlmann.pdf>

résultats

Attention échelle
log

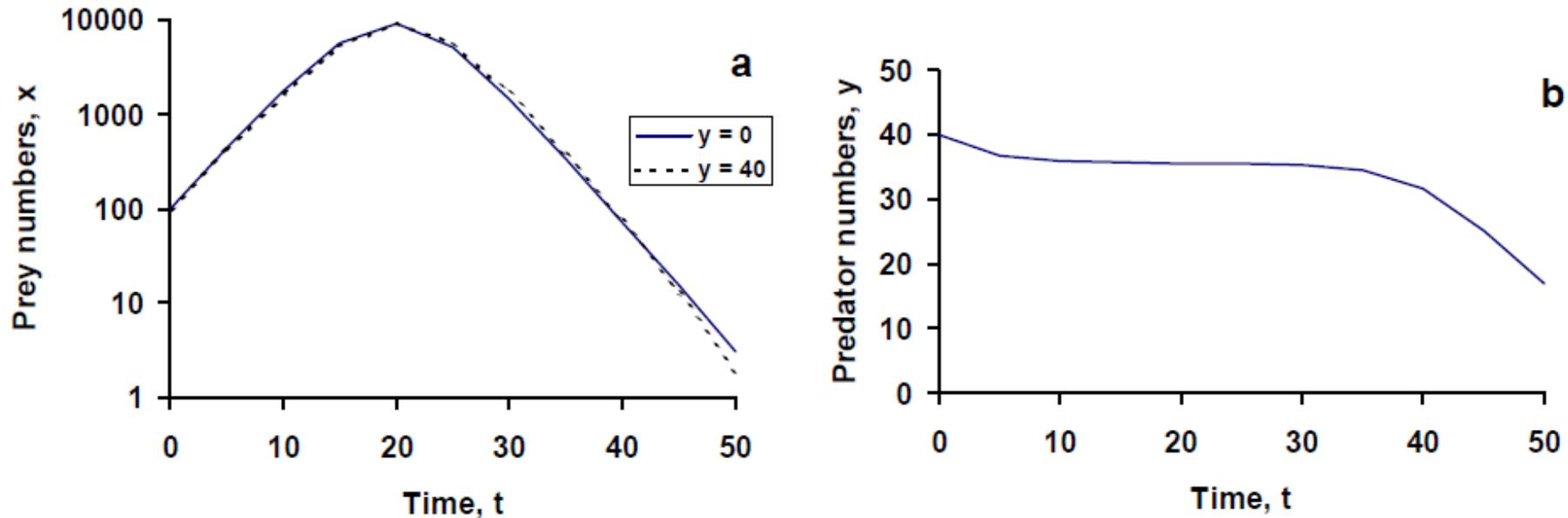


Figure 1. Trends in time in prey (a) and predator (b) abundance predicted by the model when $a = 0.000005$, $r = 0.3$, $v = 1$, $b = 0$, $p = 1$, $x_0 = 100$, $y_0 = 0$ and $y_0 = 40$. In (a) prey density in the absence of predators and the presence of 40 predators (see inset for line code) is also presented.

un système dynamique:

- dynamique : évolution au cours du temps
- système : car plusieurs processus en interaction

Vocabulaire - Variables d'état

$$\frac{dh}{dt} = ax, \quad h(0) = 0,$$

$$\frac{dx}{dt} = (r - h)x - \frac{vpxy}{b + px + y}, \quad x(0) = x_0$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{vy^2}{b + px + y}, \quad y(0) = y_0$$

- Variables d'état

- x et y et h : nécessaires et suffisantes pour décrire l'état du système au temps t.
- Peuvent apparaître à gauche et à droite des équations
- Sont calculées, mais affectent les autres variables d'état
- Important : détermine comment le système est décrit.

VARIABLES explicatives

- Dans ce cas, il n'y en a pas. Mais typiquement : la température aurait pu jouer sur r
- Apparaissent uniquement à droite des équations.
 - Mesurée dans chaque contexte
 - Influence les calculs, mais ne sont pas calculées
- Choix important : cela détermine ce qui va affecter l'évolution d'un contexte à l'autre (d'une année à l'autre par exemple)
 - Ici : aucun effet

Paramètres

$$\frac{dh}{dt} = ax,$$

$$h(0) = 0,$$

$$\frac{dx}{dt} = (r - h)x - \frac{vpxy}{b + px + y},$$

$$x(0) = x_0$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{vy^2}{b + px + y},$$

$$y(0) = y_0$$

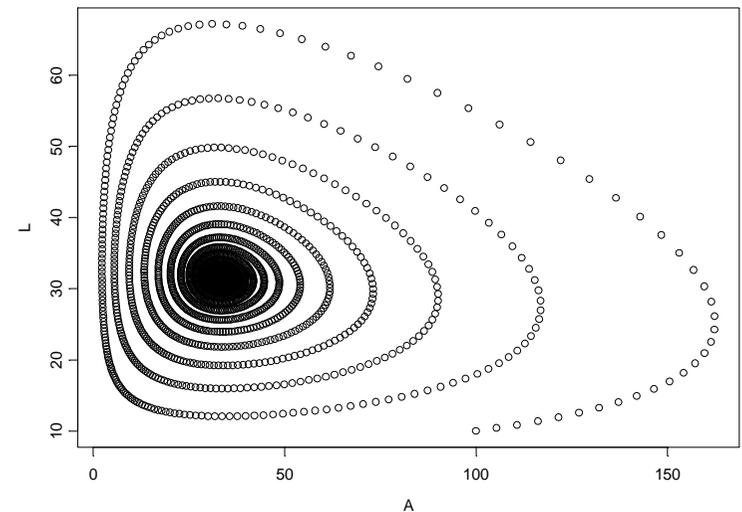
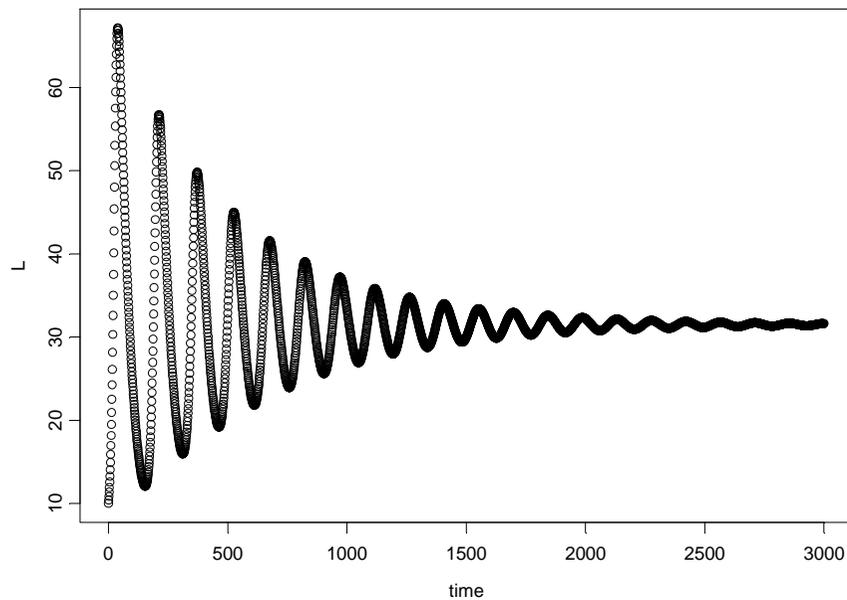
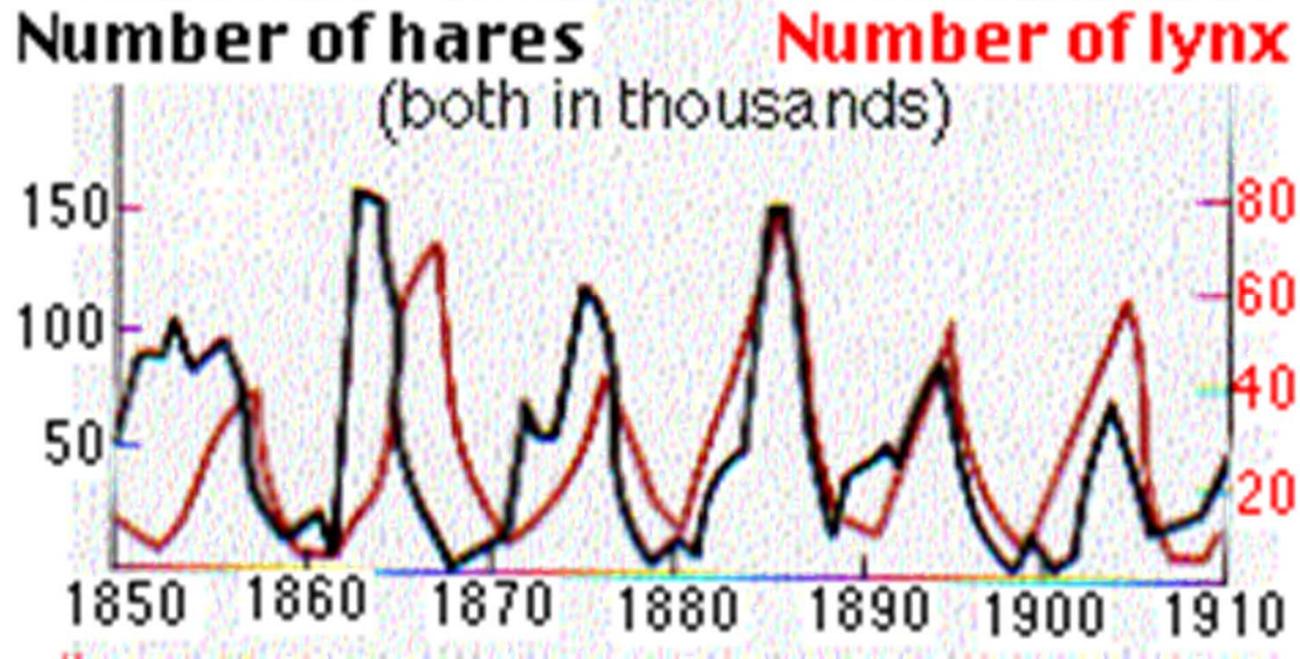
- a - scaling constant relating prey cumulative density to its own dynamics
- r - maximum potential growth rate of the prey
- v - predator voracity
- b - parameter of the functional response of the predator
- p - predator's preference for prey

- a, r, p, v, b
- À droite uniquement
- Ni calculés, ni mesurés
- Estimé à partir d'observation sur le système

Un système est plus que la somme de ses parties...

- Le nombre de puceron à $t+dt$ = $f(\text{nombre de puceron et du nombre de coccinelles à } t)$
- Le nombre de coccinelles à $t+dt$ = $f(\text{nombre de coccinelles et du nombre de pucerons à } t)$

Relations proies-prédateurs classiques

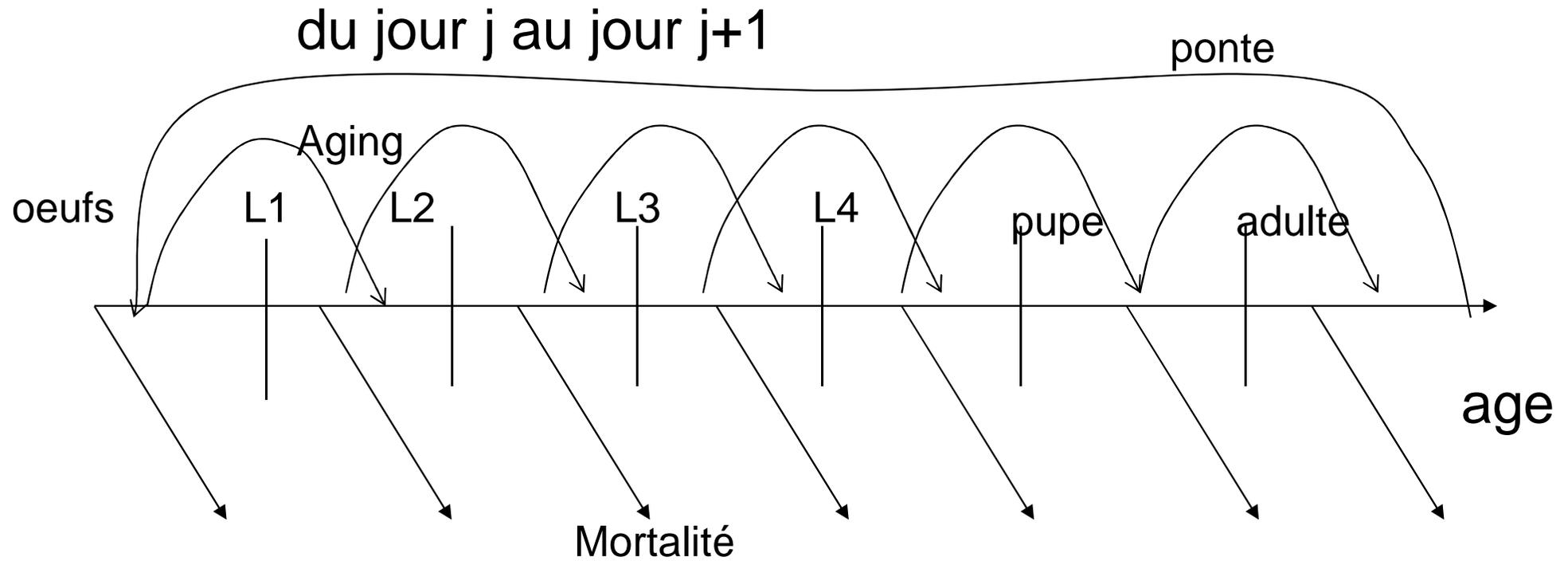


Jouter les stades de développement

- 7 classes d'âges
 - œufs
 - 4 stades larvaires
 - Pupes
 - Adultes
- Variables d'états : population découpée en 7
 - $L1(d), \dots, L7(d)$



stades de développement de la coccinelle



Formalisation

- Pour œufs (L1)
 - Taux d'entrée : nombre d'œufs pondus par jour
 - Taux de sortie : mortalité par jour et maturité vers L1 par jour
- Pour Larves (L2,L3,L4,L5) et Pupes (L6)
 - Taux d'entrée : sortie du stade précédent
 - Taux de sortie : mortalité par jour et maturité vers stade suivant par jour
- Pour Adultes
 - Taux d'entrée : sortie du stade précédent
 - Taux de sortie : mortalité par jour

Fraction qui quitte un stade par jour

- = $1/(\text{temps de développement})$
- Exemple : 5 jours de temps de développement (à température constante)
 - Alors : $1/5 = 20\%$ quitte le stade par jour
- à 20°
 - L1 9 jours
 - L2 9 jours
 - L3 8 jours
 - L4 8 jours
 - L5 14 jours
 - L6 16 jours

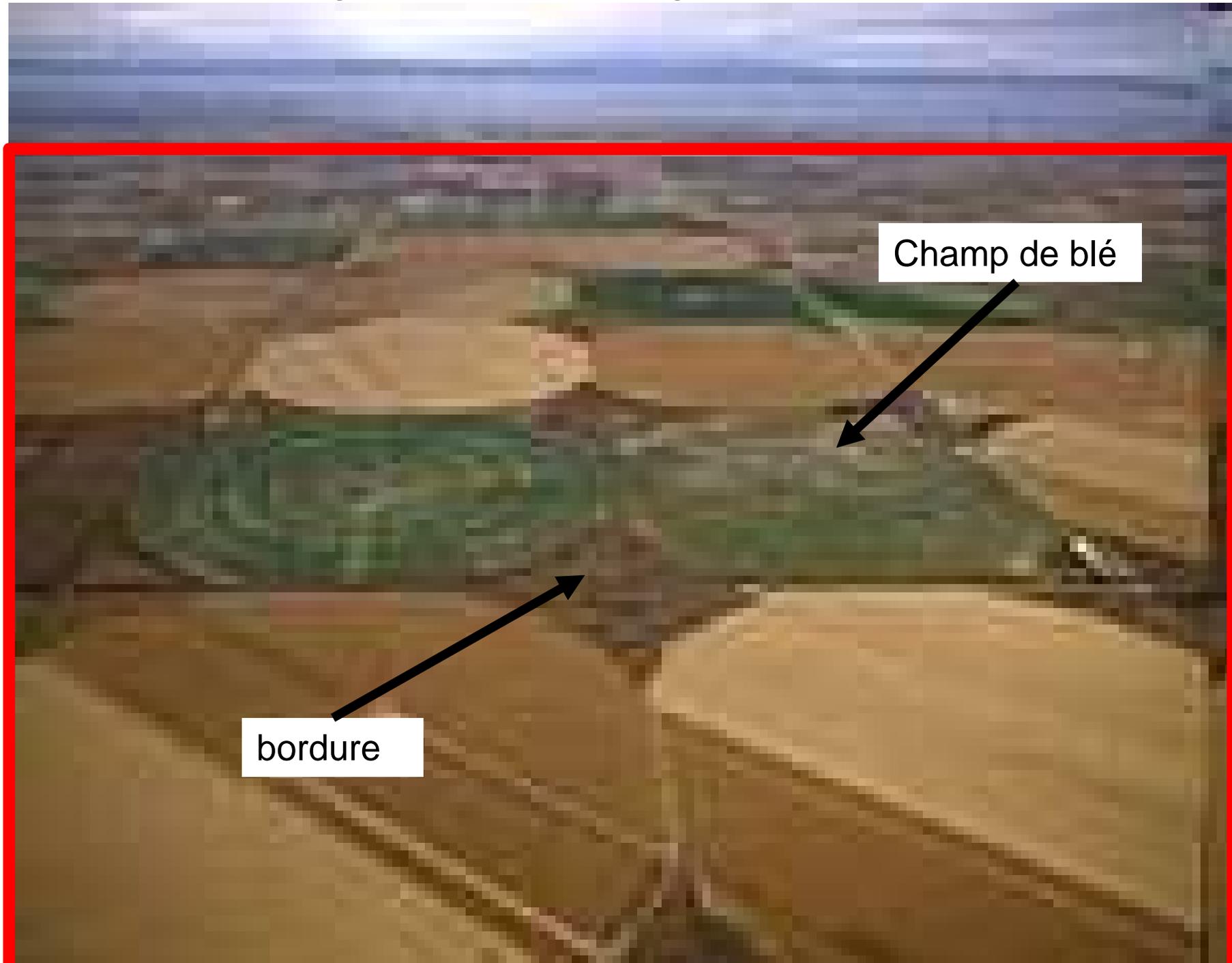
total: 64 jours

équations

- $\Delta \text{aphids}(d) = \text{increase/day} - \text{eaten/day}$
- $\Delta \text{Leggs}(d) = \text{eggs laid/day} - \text{mortality/day} - \text{output to larvae/day}$
- $\Delta \text{Larvae}(d) = \text{input} - \text{mortality} - \text{output to next class}$
- $\Delta \text{Adults}(d) = \text{input} - \text{mortality}$

- Modèle proies-prédateurs
- Ajout des classes d'âges (en fonction de la température)
- Beaucoup d'autres détails possibles... mais il faut savoir s'arrêter (et surtout évaluer la plus-value d'un ajout ⇔ évaluation)

2. Système = parcellaire



Organisation spatiale

- Les déplacements des coccinelles depuis les bordures jusque dans la culture de blé est un élément important du système.
- Besoin de décrire l'organisation spatiale et les déplacements des prédateurs



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

ECOLOGICAL
MODELLING

Ecological Modelling 171 (2004) 177–193

www.elsevier.com/locate/ecolmodel

Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes

Felix J.J.A. Bianchi^{a,*}, Wopke van der Werf^b

^a *Alterra Green World Research, P.O. Box 47, 6700 AK Wageningen, The Netherlands*

^b *Department of Plant Sciences, Group Crop and Weed Ecology, Wageningen University, P.O. Box 430, 6700 AA Wageningen, The Netherlands*

Received 8 October 2002; received in revised form 15 July 2003; accepted 12 August 2003

Abstract

The availability of alternative prey is considered to be an important factor for the conservation of predators in agro-ecosystems. However, only a limited number of studies have investigated the effect of prey availability in non-crop habitats on predator impact. We studied the potential of the generalist predator *Coccinella septempunctata* to control pest aphids in wheat fields in landscapes with varying levels of prey in non-crop habitats using a spatially explicit simulation model. Simulations indicate that *C. septempunctata* reproduction and the associated control of pest aphids is affected by both the availability of non-pest aphids in non-crop habitats and the infestation date of pest aphids in wheat fields. When the infestation of wheat by pest aphids takes place early in the season, prey availability of pest aphids alone is sufficient to allow *C. septempunctata* to attain its maximal reproduction. However, when the infestation by pest aphids is somewhat delayed, *C. septempunctata* becomes increasingly dependent on aphids in non-crop habitats. Scarcity of prey may prevent *C. septempunctata* from reproducing or initiate long distance migration. Therefore, prey availability in non-crop habitats may play a significant part in the conservation of ladybeetles and the related biological control in agro-ecosystems.

© 2003 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Biological control; Conservation; Aphid; Ladybeetle; Alternative prey; Modelling

Cas d'étude simplifiée

- division de l'espace (400m x 400m) en des blocs de 10m x 10m

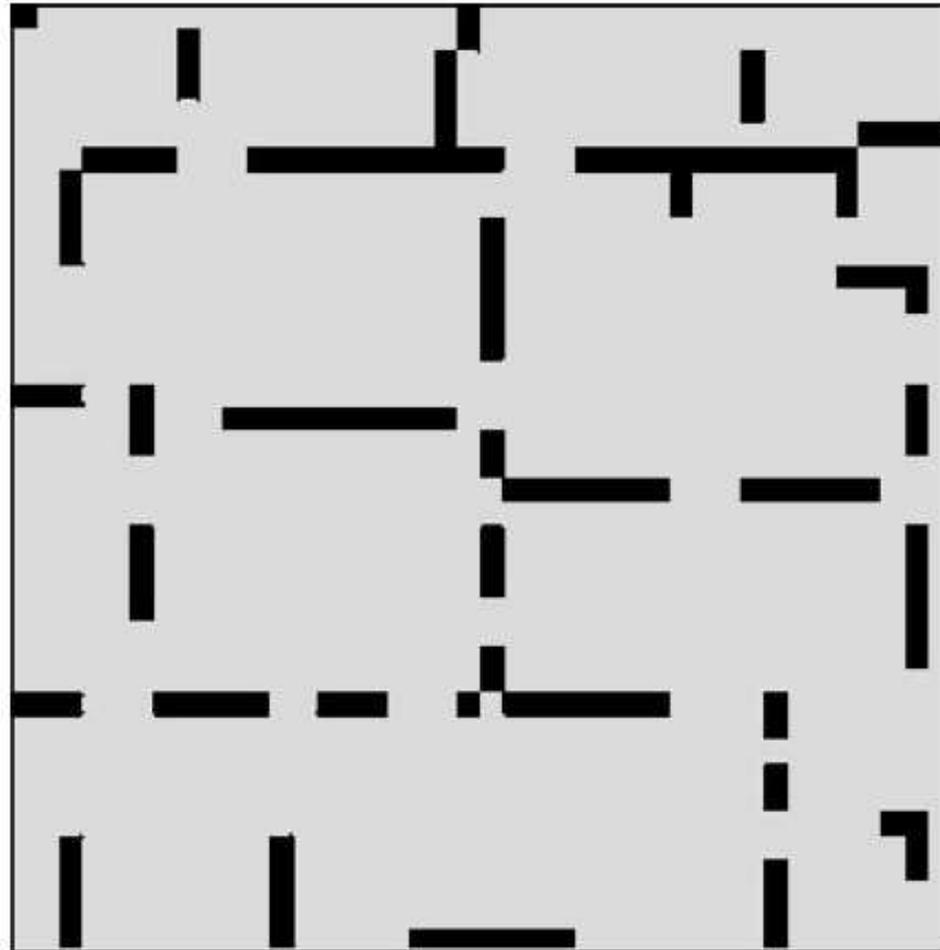


Fig. 1. Landscape map used for simulations. The landscape (400 m × 400 m) is built up from 10 m × 10 m cells consisting of wheat crops (white) and field margins (black).

Variables d'état

- Pour $i=1,\dots,40$. $j=1,\dots,40$ (position du bloc)
 - $A_{\text{blé},i,j}(t)$
 - $A_{\text{bordure},i,j}(t)$
 - $L_{1,i,j}(t)$
 - .
 - .
 - .
 - $L_{7,i,j}(t)$
- $9*40*40=14400$
- => besoin de variables synthétiques (densité moyenne de puceron,...)

Fonctionnement du système

- Pucerons
 - Semblable à exemple précédent
- Coccinelles
 - Semblable à exemple précédent
 - + Mouvement possible d'un bloc à l'autre

Analyse de scénarios

Table 2

Overview of *Coccinella septempunctata* parameters used for the sensitivity analysis of temperature effects

| Stage | T (°C) | Egg | L1 | L2 | L3 | L4 | Pupa | Adult | Unit | Reference |
|--------------------------|--------|-------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|-------------------------|-------------------|
| Developmental rate | 15 | 0.108 | 0.110 | 0.133 | 0.120 | 0.069 | 0.061 | | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 20 | 0.172 | 0.217 | 0.313 | 0.222 | 0.135 | 0.099 | | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 25 | 0.333 | 0.5 | 0.476 | 0.5 | 0.278 | 0.175 | | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 30 | 0.435 | 0.714 | 0.833 | 0.714 | 0.435 | 0.278 | | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 35 | 0.625 | 0.909 | 0.909 | 0.833 | 0.455 | 0.263 | | Per day | Xia et al. (1999) |
| Relative mortality rate | 15 | 0.045 | 0.076 | 0.031 | 0.012 | 0.011 | 0.019 | 0.032 | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 20 | 0.017 | 0.060 | 0.032 | 0.022 | 0.020 | 0.020 | 0.027 | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 25 | 0.031 | 0.080 | 0.045 | 0.042 | 0.032 | 0.035 | 0.037 | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 30 | 0.085 | 0.136 | 0.069 | 0.071 | 0.049 | 0.063 | 0.052 | Per day | Xia et al. (1999) |
| | 35 | 0.180 | 0.228 | 0.105 | 0.110 | 0.069 | 0.104 | 0.073 | Per day | Xia et al. (1999) |
| Search rate ^a | 15 | | 11.7 | 13.5 | 19.5 | 38.4 | | 20.1 | cm ² per day | Xia et al. (2003) |
| | 20 | | 19.8 | 30.6 | 47.7 | 76.5 | | 51.9 | cm ² per day | Xia et al. (2003) |
| | 25 | | 41.1 | 38.4 | 63.9 | 99.6 | | 68.7 | cm ² per day | Xia et al. (2003) |
| | 30 | | 32.4 | 95.7 | 97.8 | 193.2 | | 102.9 | cm ² per day | Xia et al. (2003) |
| | 35 | | 51.9 | 106.8 | 109.8 | 213.9 | | 153.6 | cm ² per day | Xia et al. (2003) |
| Handling time | 15 | | 0.0417 | 0.0233 | 0.0127 | 0.0066 | | 0.0053 | Per day | Xia et al. (2003) |
| | 20 | | 0.0323 | 0.0208 | 0.0093 | 0.0056 | | 0.0049 | Per day | Xia et al. (2003) |
| | 25 | | 0.0233 | 0.0143 | 0.0083 | 0.0056 | | 0.0049 | Per day | Xia et al. (2003) |
| | 30 | | 0.0263 | 0.0154 | 0.0099 | 0.0065 | | 0.0046 | Per day | Xia et al. (2003) |
| | 35 | | 0.0217 | 0.0167 | 0.0104 | 0.0068 | | 0.0047 | Per day | Xia et al. (2003) |

^a Search rates determined under controlled conditions in the laboratory.

Quelques résultats : sorties spatio-temporelles

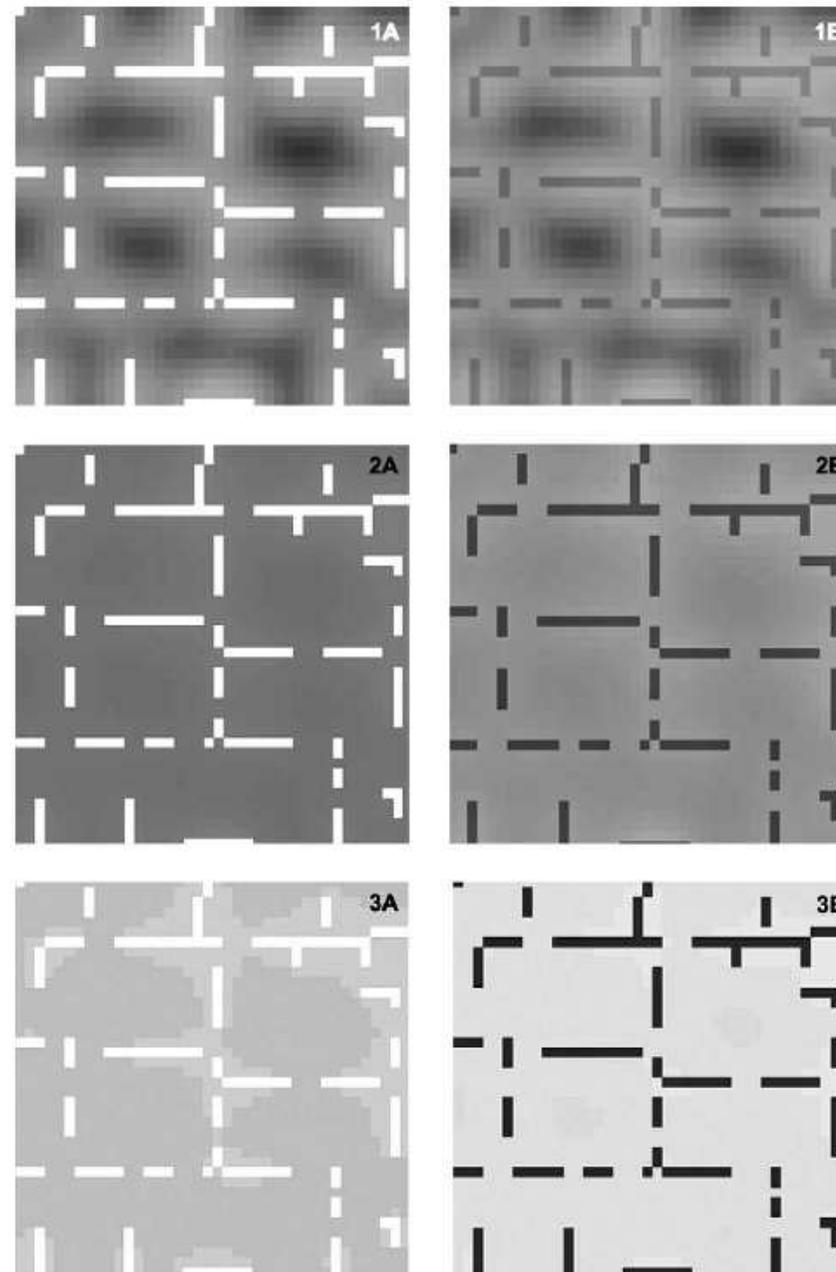


Fig. 7. Spatial distribution of the load of pest and non-pest aphids (aphid-days) during the growing season in landscapes with initial densities of 0 (A) and 10 (B) non-pest aphids m^{-2} in field margins. Infestation dates of pest aphids in wheat are Julian dates 125 (1), 135 (2) and 145 (3).

Quelques résultats

Table 3
Sensitivity analysis of a selection of parameters on reproduction of *Coccinella septempunctata* and aphid load in wheat during the growing season (aphid-days m⁻²)

| Parameter | Deviation (%) | Deviation in reproduction | Deviation in aphid load |
|------------------------------------|---------------|---------------------------|-------------------------|
| rgr of aphids in field margins | +10 | +23.6 | -4.5 |
| | -10 | -23.7 | +5.9 |
| Carrying capacity of field margins | +10 | +5.0 | -0.9 |
| | -10 | -5.3 | +1.3 |
| rgr of aphids in wheat | +10 | +53.7 | +22.4 |
| | -10 | -53.4 | -32.1 |
| Carrying capacity of wheat | +10 | +5.0 | +4.4 |
| | -10 | -5.6 | -5.7 |
| Egg-aphid conversion | +10 | +10.0 | -2.4 |
| | -10 | -10.0 | +2.6 |
| Reproduction threshold | +10 | -12.8 | +3.4 |
| | -10 | +12.8 | -3.0 |
| Slope of dispersal kernel | +10 | +0.2 | -0.7 |
| | -10 | -0.6 | +1.3 |

Conclusions

- Important de bien délimiter le système
- Modèle dynamique de système : un système est plus que la somme de ses parties...
- Construction pas à pas d'un modèle
 - savoir s'arrêter
 - mettre en place une évaluation dès le débit du travail