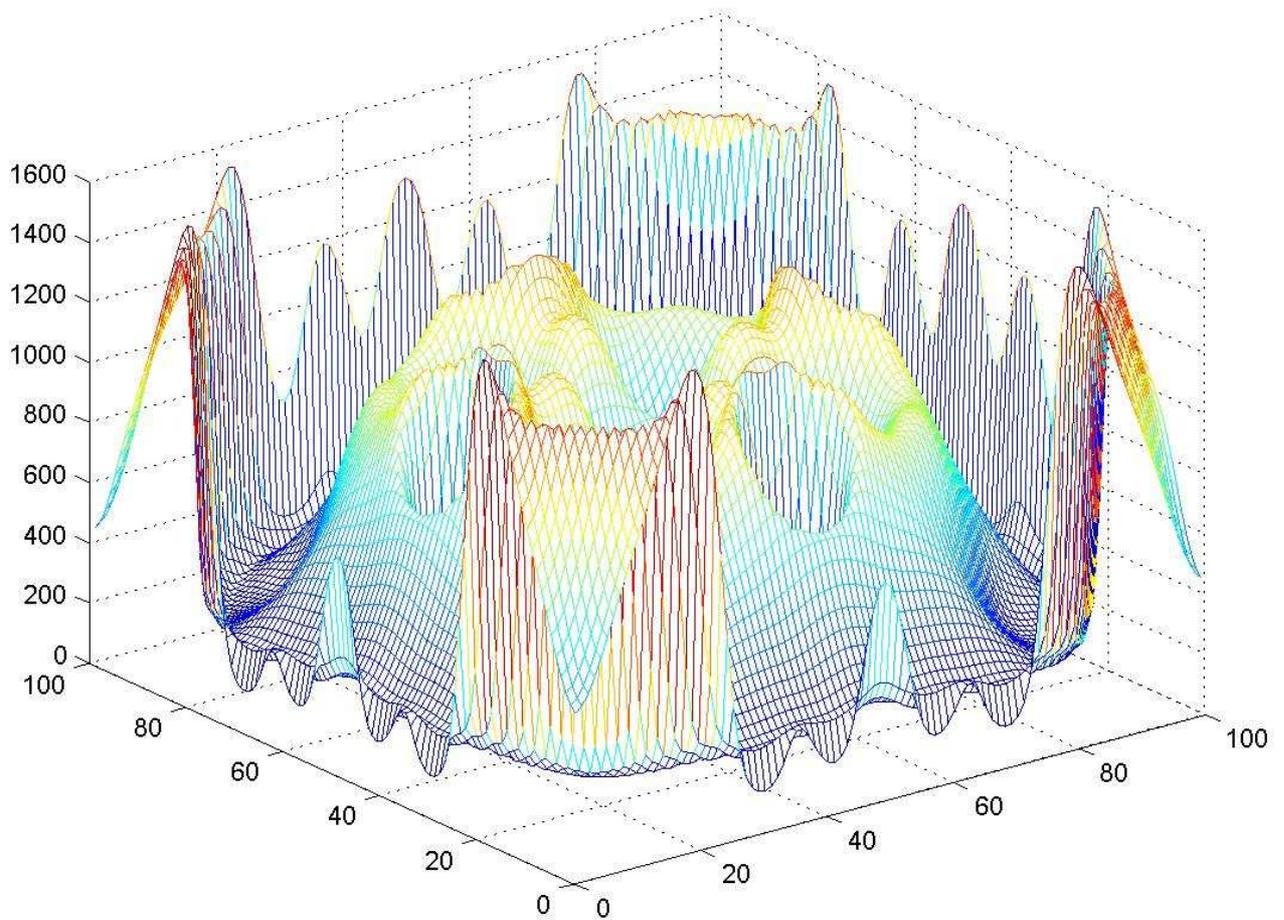


Rapport de TREX

DYNAMIQUE DES METAPOPOPULATIONS
HOTES-PARASITES



SOMMAIRE

I.	Introduction	3
II.	Interaction dans une population	4
A.	Caractérisation du modèle	4
B.	Modélisation.....	4
1.	Etude de a	5
2.	Etude de l.....	6
3.	Etude de c	7
C.	Discussion	8
III.	Interaction dans une métapopulation.....	8
A.	Caractérisation du modèle.....	8
B.	Simulations.....	9
1.	Equations de transition	9
2.	Comparaison avec une seule population	9
3.	Influence de N sur le maintien des deux espèces	10
4.	Modèles de colonisation.....	11
C.	Discussion	17
IV.	Conclusion.....	18
V.	Annexe 1 : Interaction dans une population.....	19
VI.	Annexe 2 : Interaction dans une métapopulation	21

I. Introduction

La compréhension de l'évolution des hôtes et des parasites, en particulier des conditions favorables à une cohabitation des deux populations est particulièrement importante à l'heure actuelle. Non seulement les interactions de types hôtes-parasites sont très fréquentes dans la nature et représentent donc un aspect important pour la compréhension des écosystèmes et de leur fonctionnement, mais elles présentent un enjeu important pour la population humaine, à un moment où des maladies infectieuses émergent un peu partout dans le monde.

Le but de ce travail de modélisation est d'étudier les propriétés d'un modèle proposé pour décrire la dynamique des populations d'hôtes et de parasites, et en particulier d'examiner l'influence de la mobilité des individus sur la probabilité de maintien des deux espèces.

II. Interaction dans une population

A. Caractérisation du modèle

L'évolution de la population des hôtes (H_t) et de celle des parasites (P_t) est déterminée par les équations suivantes :

$$H_{t+1} = l.H_t.e^{-aP_t}$$
$$P_{t+1} = c.H_t.(1 - e^{-aP_t})$$

où : a est l'efficacité de recherche du parasitoïde
 l est la fécondité d'un hôte parasité
 c est le nombre de parasitoïdes produits par hôte infesté

On constate que d'après ce modèle, l'infection d'un hôte par un parasite entraîne la mort de cet individu, ou du moins l'empêche de se reproduire (ce qui revient au même).

B. Modélisation

- Programme :

Cf. Annexe1. Lors de l'écriture du programme nous avons dû résoudre le problème de la crédibilité des chiffres que nous obtenions. En effet, peut-on considérer comme réaliste un modèle dans lequel l'une des populations descend à un niveau infinitésimal puis finit par remonter vers un effectif beaucoup plus conséquent ? A partir de quel niveau doit-on considérer une espèce comme éteinte ? Nous avons tout d'abord fixé un effectif limite de un individu, mais étant donné que les valeurs choisies pour les différents paramètres sont très arbitraires, nous n'obtenions pas de résultats satisfaisants. Nous avons finalement décidé de placer le seuil minimum à 0.001, ce qui a permis d'éliminer les scénarios les plus improbables.

- Devenir de la population :

Dans la plupart des cas de figures envisagés, nous assistons à l'extinction des deux populations : les hôtes disparaissent en premier, puis les parasites, incapables de survivre seuls, s'éteignent à leur tour. Ce scénario s'articule en deux étapes : tout d'abord, une augmentation de la population des hôtes entraîne une hausse du nombre de parasites, qui trouvent des hôtes plus facilement. Suite à la hausse du nombre de parasites, nuisibles pour leurs hôtes, ces derniers subissent une chute brutale de leur effectif. Les parasites ont alors plus de mal à trouver des hôtes.

Selon l'ampleur de la diminution de la population H_t , soit les deux populations disparaissent, soit les parasites meurent mais les hôtes parviennent à se maintenir à l'état résiduel jusqu'à ce que leur nombre recommence à augmenter du fait de l'absence de parasites. Une fois la reprise amorcée, le développement est exponentiel, la population explose.

Dans tous les cas, on constate que l'extinction des parasites est relativement rapide : toute la population a disparu au bout d'une vingtaine de générations.

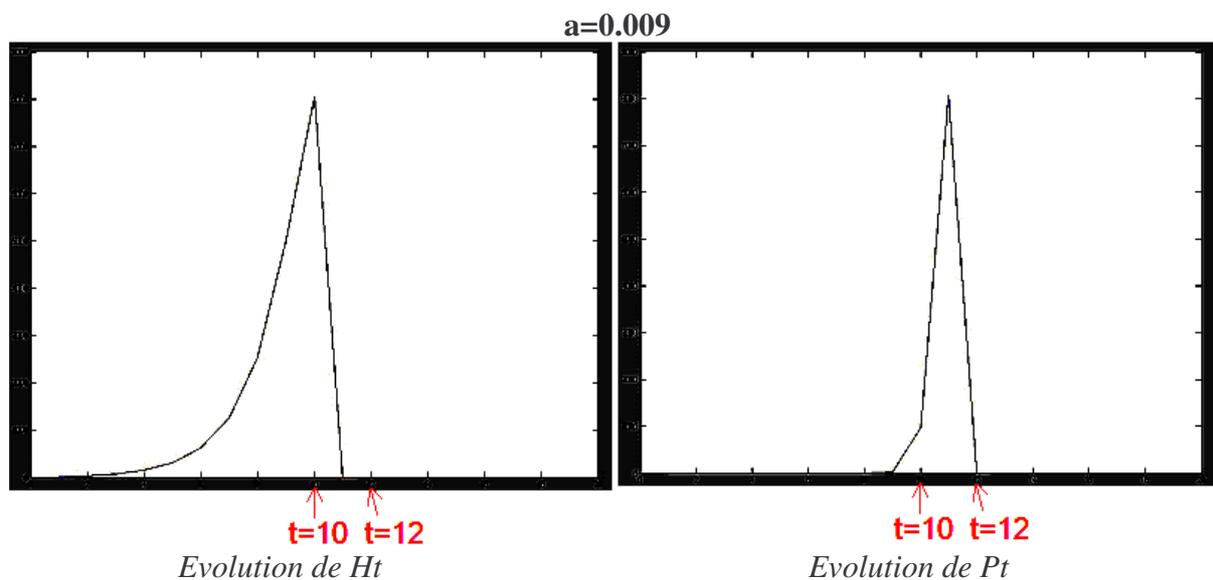
- Influence des différents paramètres a, l, c :

N.B : dans toute cette partie, les effectifs initiaux sont $H_0=10$ et $P_0=1$. Ces valeurs semblent donner les meilleurs résultats, car au-delà, la population de parasites explose trop rapidement, entraînant à chaque la disparition des deux populations.

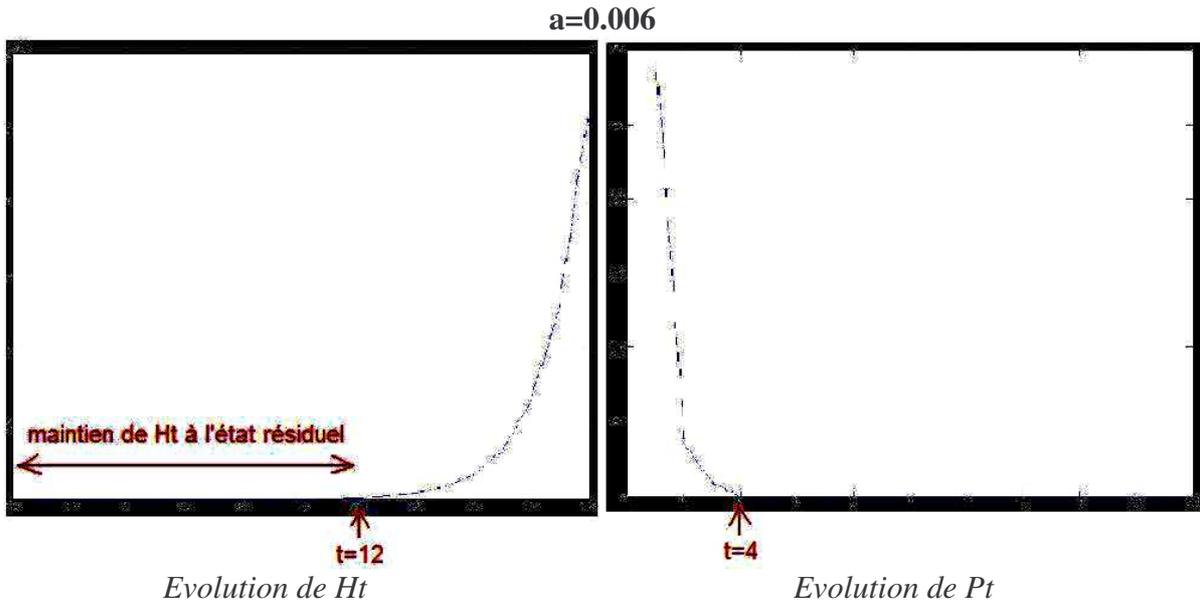
1. Etude de a

Dans cette partie, nous avons choisi $c=1$, $l=2$ et g (nombre de générations) $=20$. Nous pouvons alors distinguer deux cas :

➤ Si a est « grand » : le parasite extrêmement efficace dans la recherche d'un hôte (qu'il tue) : P_t augmente rapidement jusqu'à un seuil au-delà duquel la population d'hôtes ne peut plus supporter la contrainte et chute brutalement : disparition de H_t et P_t .



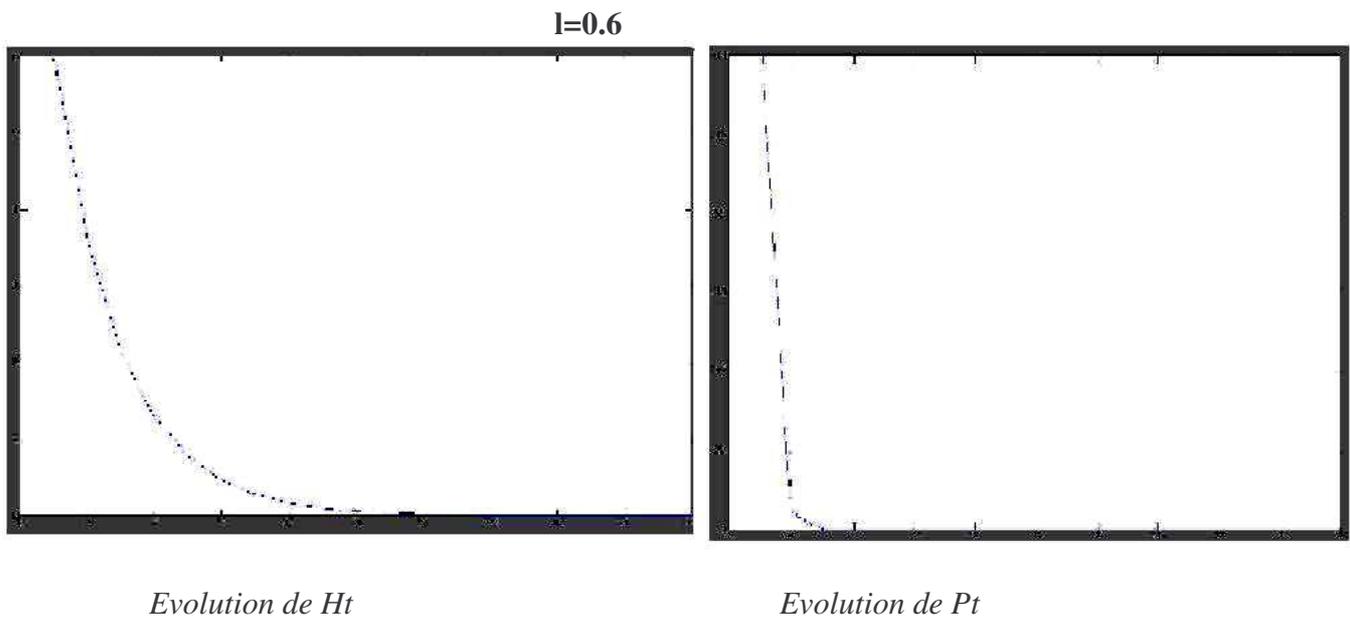
➤ Si a est « petit » : on observe toujours un pic de P_t suivi d'une baisse brutale de H_t et P_t . Cependant, H_t parvient à se maintenir à l'état résiduel, puis augmente rapidement une fois les parasites morts.



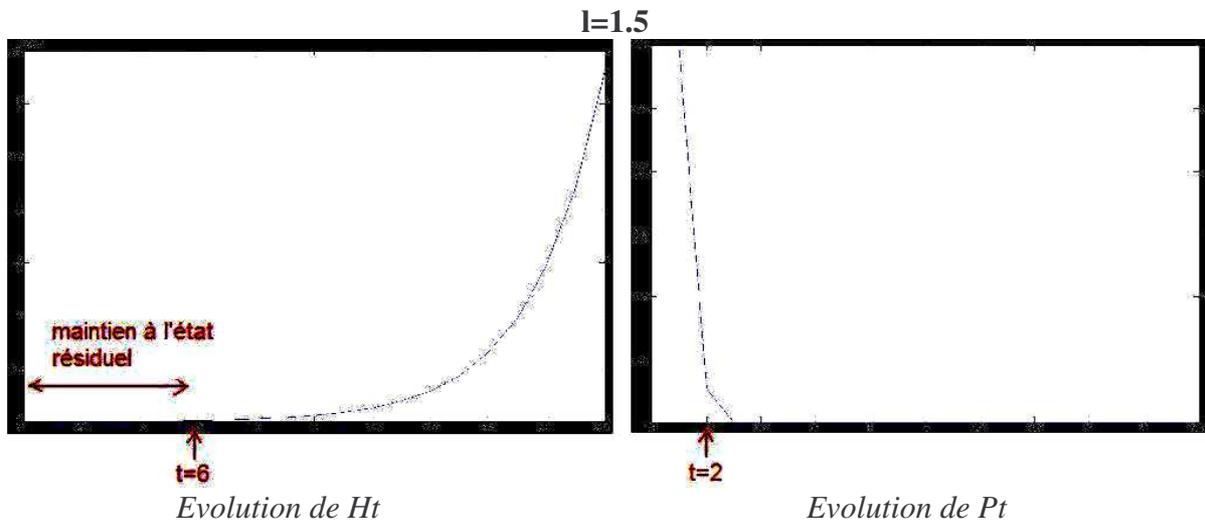
2. Etude de l

Ici encore, deux cas peuvent se présenter : soit les deux populations s'éteignent, soit seuls les parasites disparaissent et la population d'hôtes, après plusieurs générations dans un état proche de l'extinction, augmente à nouveau de façon rapide et importante. Selon les valeurs de l , nous assistons au premier ou au second scénario :

➤ Extinction des deux espèces : ce scénario a lieu soit quand $l < 1$ (un hôte même non parasité produit en moyenne moins d'un descendant, d'où l'extinction de Ht et donc de Pt.), soit quand $l \gg 1$. Dans ce cas, on assiste dans un premier temps à une prolifération de Ht, et donc de Pt. La population de parasites devient à un certain moment trop importante, conduisant à l'extinction des deux populations.



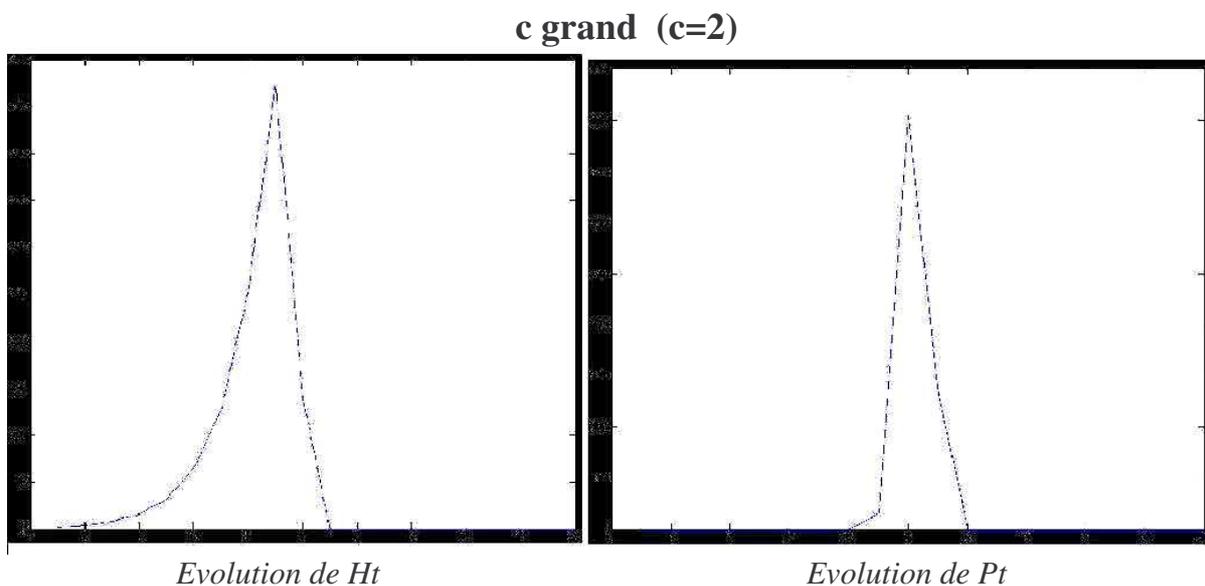
- Maintien des hôtes : se produit quand $l > 1$.

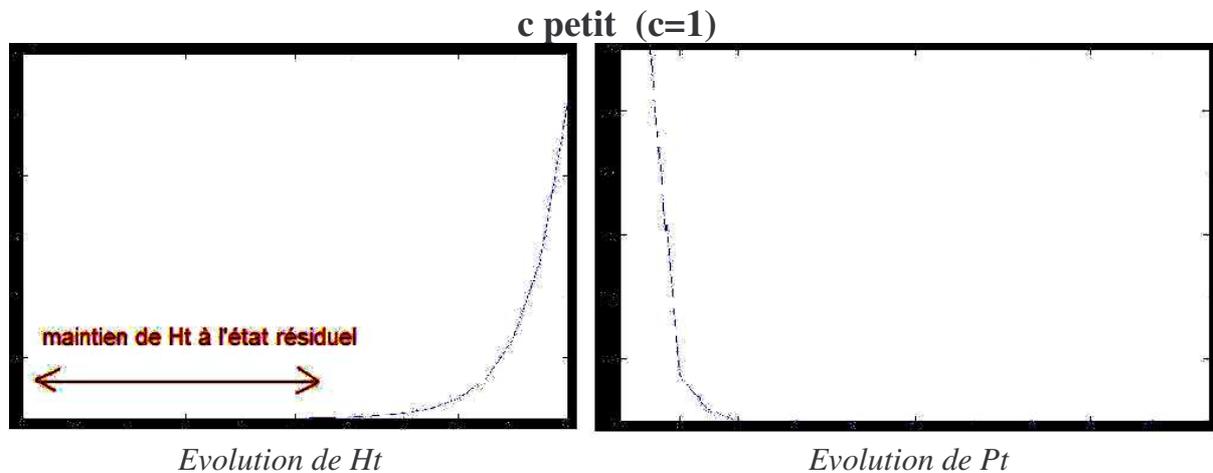


- Cas limite : $l=1$: le devenir des populations dépend des caractéristiques du parasitoïde : si P_t trop efficace (a grand), les deux populations disparaissent. Sinon, H_t parvient à se maintenir.

3. Etude de c

Lorsque c augmente, les parasites, plus féconds, prolifèrent jusqu'à un seuil au-delà duquel on observe une chute brutale des deux populations, qui se conclut par l'extinction des parasites. Le pic d'effectif se produit d'autant plus tôt que le parasite est invasif (a et c grands).





C. Discussion

Nous n'avons observé aucun cas de cohabitation des deux populations, ce qui est assez surprenant. De plus, dans tous les cas la disparition des populations est relativement rapide : avec les paramètres que nous avons utilisés, nous n'avons recensé aucun cas où les parasites survivaient au-delà de la quinzième génération. Cela peut être dû au choix des paramètres, assez délicat, et au fait que la croissance est décrite comme exponentielle, entraînant des augmentations et chutes brutales des effectifs. Les hôtes ne peuvent se maintenir que si leur population passe par une phase de « latence », avec un effectif très bas. Cette pénurie d'hôtes entraîne la mort des parasites, et si les hôtes n'ont pas atteint un niveau trop bas, leur population peut finalement augmenter jusqu'à atteindre des niveaux extrêmement importants.

Nous avons donc vu que dans le cas d'une unique population, c'est-à-dire sans possibilité de déplacement, les parasites ne peuvent pas survivre, et les hôtes sont eux aussi très souvent menacés d'extinction. Quand est-il dans le cadre d'un modèle dynamique, c'est-à-dire en supposant que les populations sont susceptibles de migrer vers d'autres écosystèmes ?

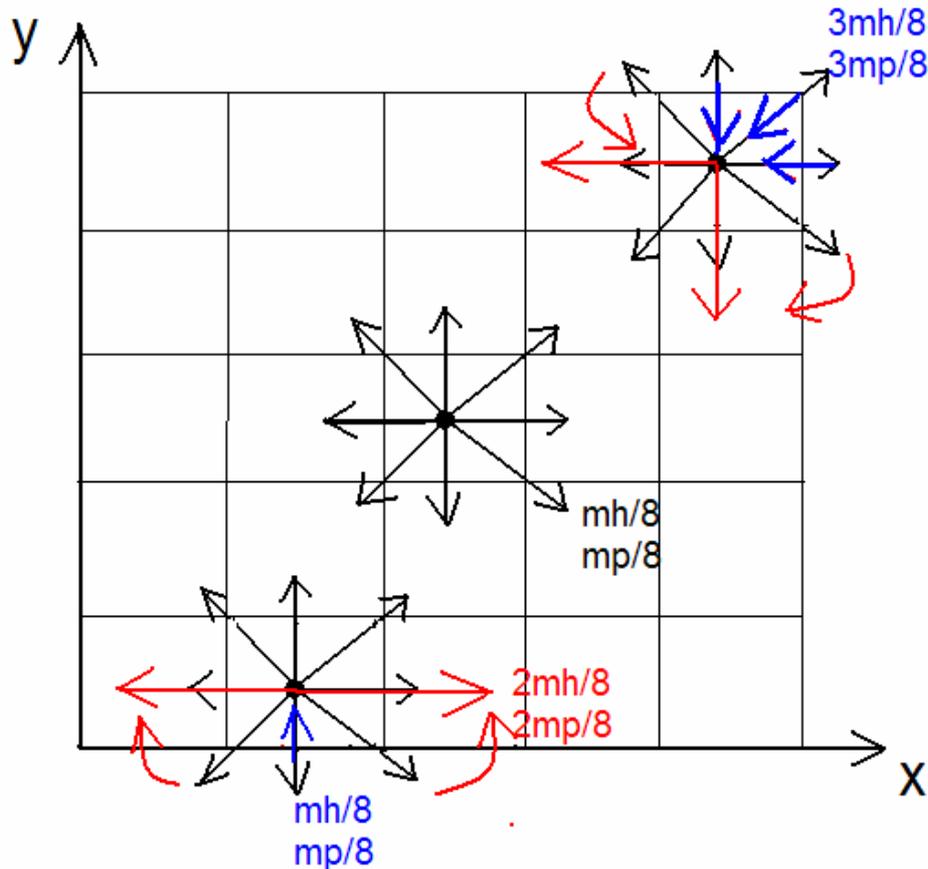
III. Interaction dans une métapopulation

A. Caractérisation du modèle

On considère cette fois-ci N^2 populations distribuées sur une surface quadrillée de carrés unitaires. Chaque population effectue des échanges avec ses voisines. Les taux de migrations correspondant sont m_h et m_p respectivement pour les hôtes et les parasites. On suppose de plus que les bords sont « réfléchissants », c'est-à-dire qu'un individu migrant potentiellement dans une population inexistante migre dans la population immédiatement adjacente.

En tenant compte de ces contraintes, trois cas existent : la population considérée est dans un « coin » de l'écosystème, ou à la frontière de cet espace, ou bien elle se trouve à l'intérieur. Selon que la population considérée se trouve dans l'un ou l'autre de ces trois cas, les équations de transition seront différentes, car le nombre de « bords réfléchissants » diffère. Pour l'écriture de ces équations, nous nous plaçons dans un espace orthonormé : la population N_{xy} correspond à la population se trouvant dans carré de coordonnées (x,y) .

La figure ci-dessous illustre les différents cas de figure possibles. Les taux de migration correspondant à chaque type de flèche sont indiqués.



Différents cas de figure possibles

B. Simulations

1. Equations de transition

Cf. Annexe 2

2. Comparaison avec une seule population

Le résultat est très différent lorsqu'il y a N populations. En effet, contrairement au modèle à une population, on observe une cohabitation durable des parasites et des hôtes.

3. Influence de N sur le maintien des deux espèces

Plus N est grand et plus la probabilité de maintien est importante.

Avec N=3, nous avons trouvé une extinction de la population pt dans certains cas (certaines valeurs de a, c, l)

Par exemple, avec les paramètres (hz=100,pz=1,mh=mp=0.5,a=0.0021,c=1,l=2), on observe les résultats suivants :

➤ A la génération zéro :

$$\text{Répartition des hôtes : } \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 100 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} ;$$

$$\text{Répartition des parasites : } \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

➤ A la génération 1 :

$$\text{Répartition des hôtes : } \begin{bmatrix} 6,25 & 6,25 & 6,25 \\ 6,25 & 149,58 & 6,25 \\ 6,25 & 6,25 & 6,25 \end{bmatrix} ;$$

$$\text{Répartition des parasites : } \begin{bmatrix} 0,0625 & 0,0625 & 0,0625 \\ 0,0625 & 149,58 & 0,0625 \\ 0,0625 & 0,0625 & 0,0625 \end{bmatrix}$$

➤ A la génération 63 :

$$\text{Répartition des hôtes : } \begin{bmatrix} 184,27 & 184,27 & 184,27 \\ 184,27 & 152,54 & 184,27 \\ 184,27 & 184,27 & 184,27 \end{bmatrix} ;$$

$$\text{Répartition des parasites : } \begin{bmatrix} 4.1691 & 4.1691 & 4.1691 \\ 4.1691 & 4.2297 & 4.1691 \\ 4.1691 & 4.1691 & 4.1691 \end{bmatrix} \cdot 10^4$$

➤ Et enfin à la génération 64 :

$$\text{Répartition des hôtes : } \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 15,86 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} ;$$

$$\text{Répartition des parasites : } \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

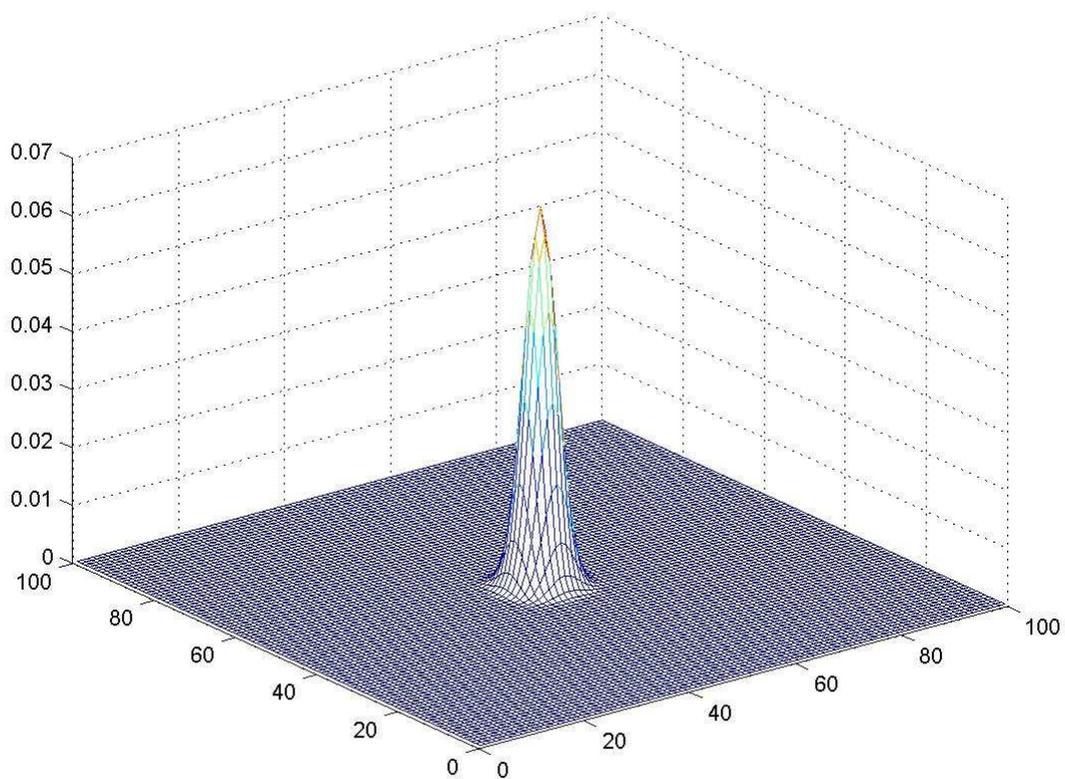
Après la génération 64, les parasites ne réapparaissent jamais, et le nombre d'hôtes explose par conséquent. En dépit des résultats obtenus par cette simulation, nous ne parvenons pas à

expliquer les mécanismes qui pourraient expliquer cette disparition subite des parasites de l'écosystème.

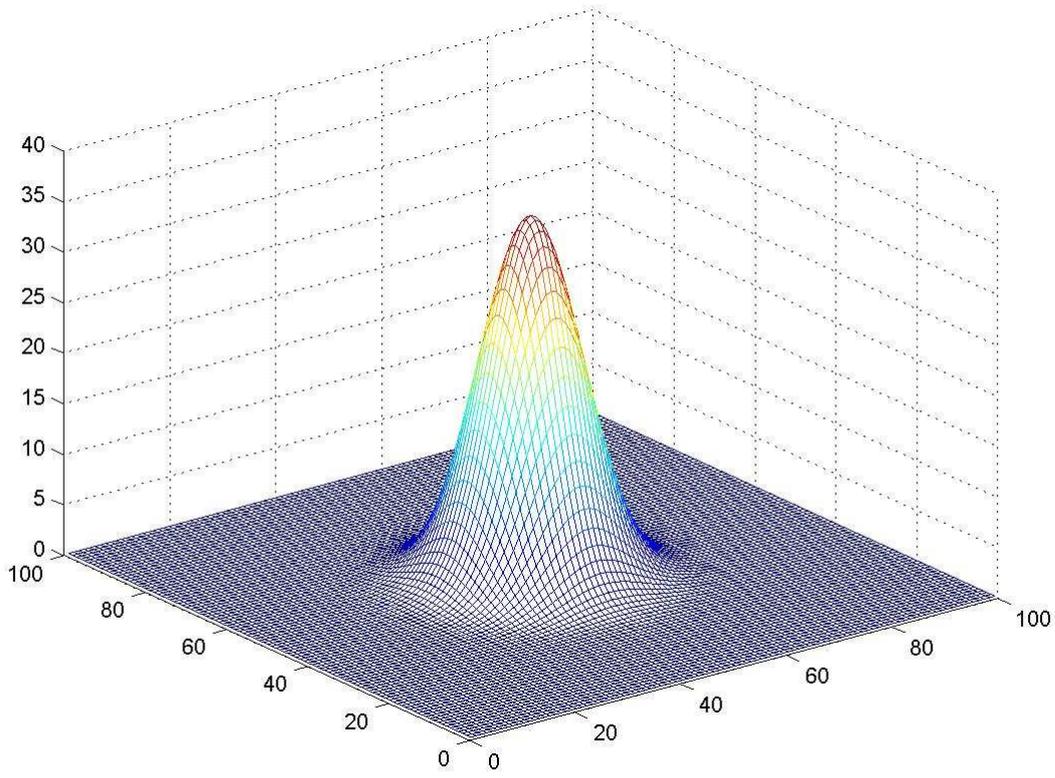
A partir de $N=5$ (écosystème plus grand), nous n'avons pas de cas trouvés d'extinction des parasites.

4. Modèles de colonisation

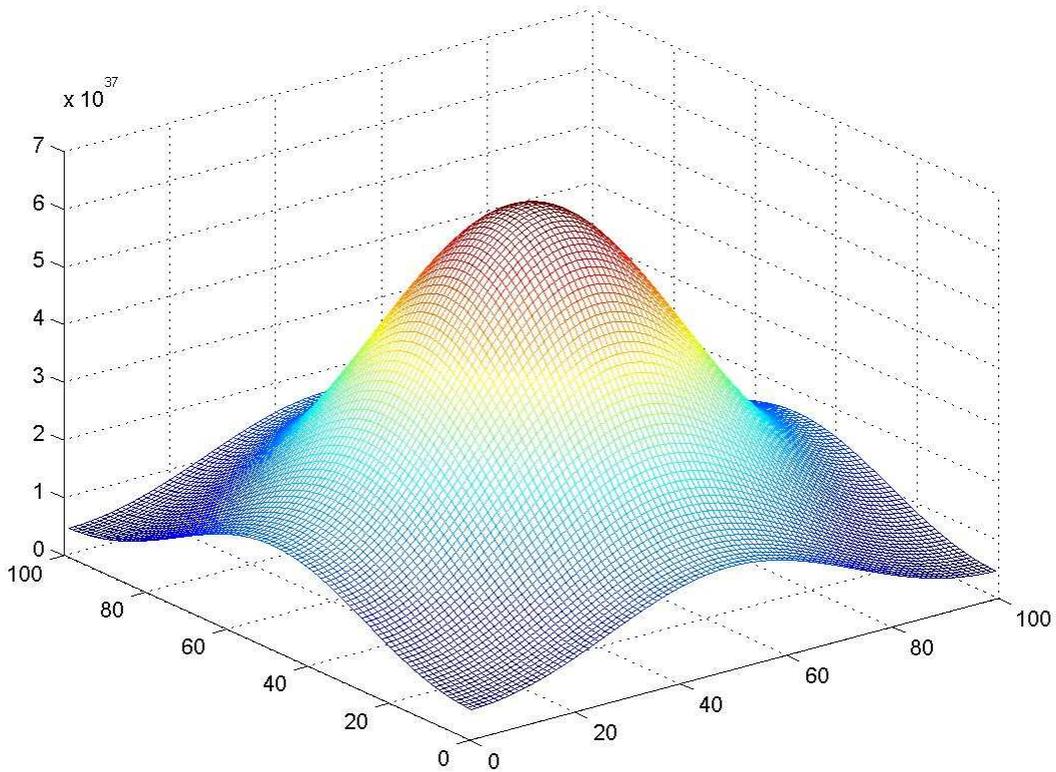
➤ Un seul foyer de départ, sans parasite : nous obtenons le résultat suivant, qui ne nous surprend pas : la population colonise lentement le territoire, sa densité prenant une forme de cloche (ci-dessous, la répartition de la population, respectivement après 10, 100, et 1000 générations).



Après 10 générations

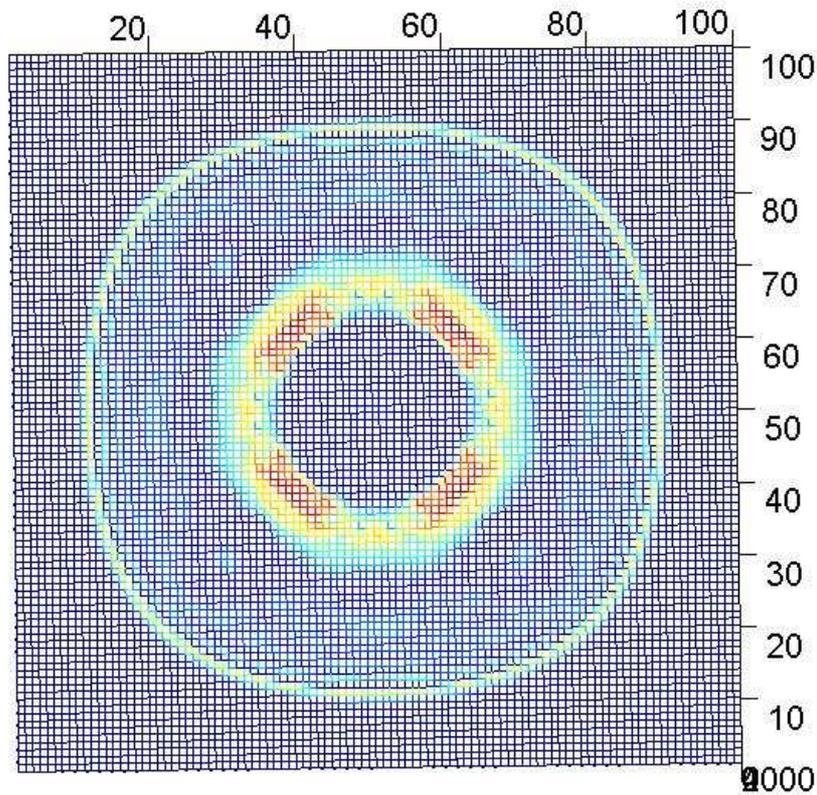


Après 100 générations



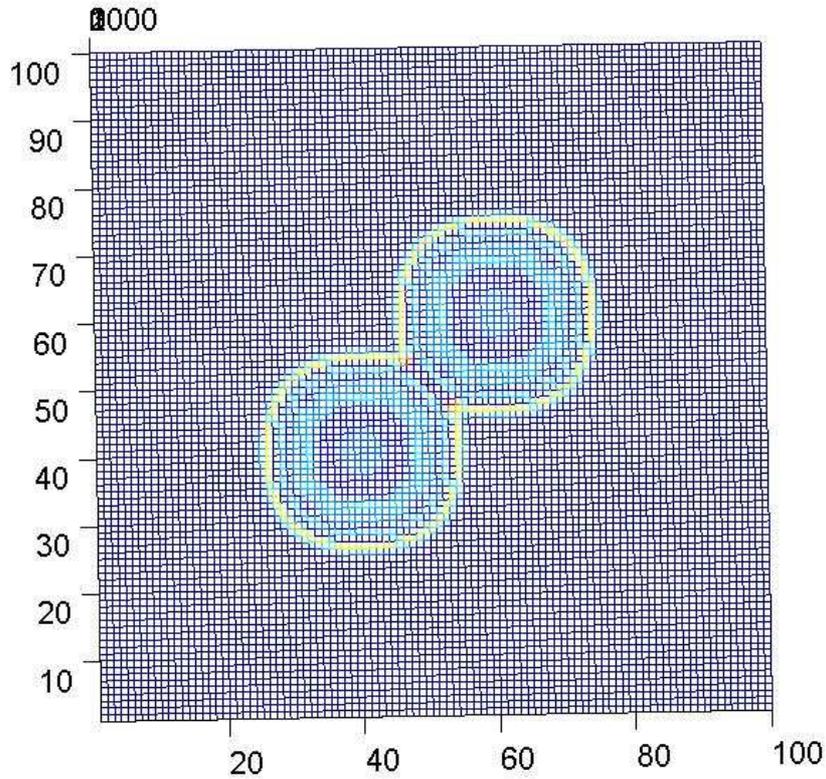
Après 1000 générations

➤ Un seul foyer de départ avec parasites : nous observons ici une colonisation par vagues successives à partir du point de départ. En effet, à peine les hôtes apparaissent quelque part qu'ils semblent être « terrassés » par leurs parasites. C'est une sorte de colonisation par « la terre brûlée » : une fois qu'un hôte a vécu quelque part, la vie ne peut plus y apparaître avant plusieurs générations ; c'est alors seulement au bout d'un certain temps qu'une nouvelle vague de colonisation peut avoir lieu. (ci-dessous la simulation au bout de 80 générations, vue du dessus pour faciliter la vision du phénomène, les couleurs chaudes représentent une grande concentration de population)

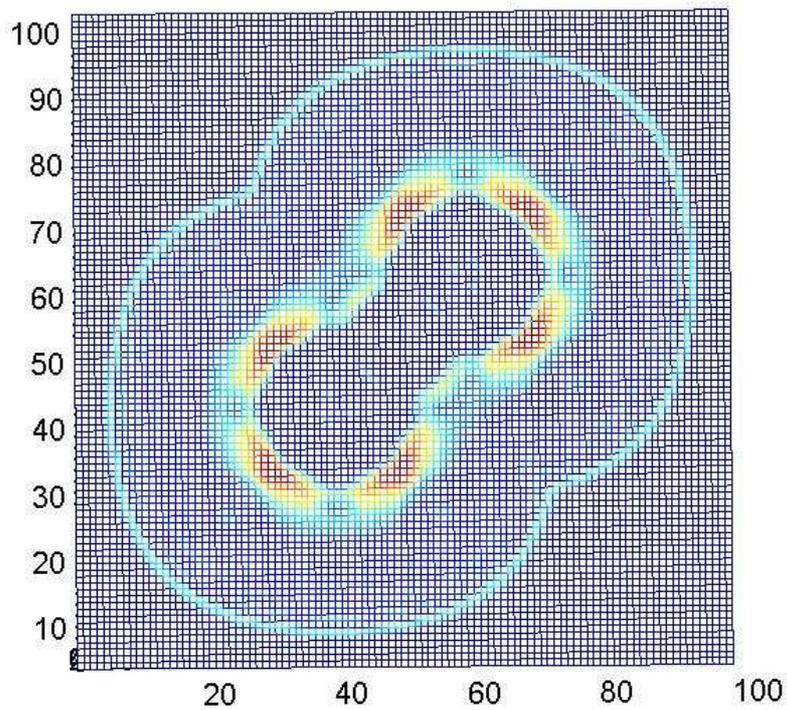


Répartition des hôtes après 80 générations

➤ Deux foyers de départ avec parasites : les deux zones progressent indépendamment l'une de l'autre jusqu'à leur rencontre : aux points de contact, on observe, logiquement, une hausse brutale de H_t , et donc de P_t à la génération suivante, ce qui se traduit en retour par une chute importante de l'effectif de H_t dans toutes les zones de contact.



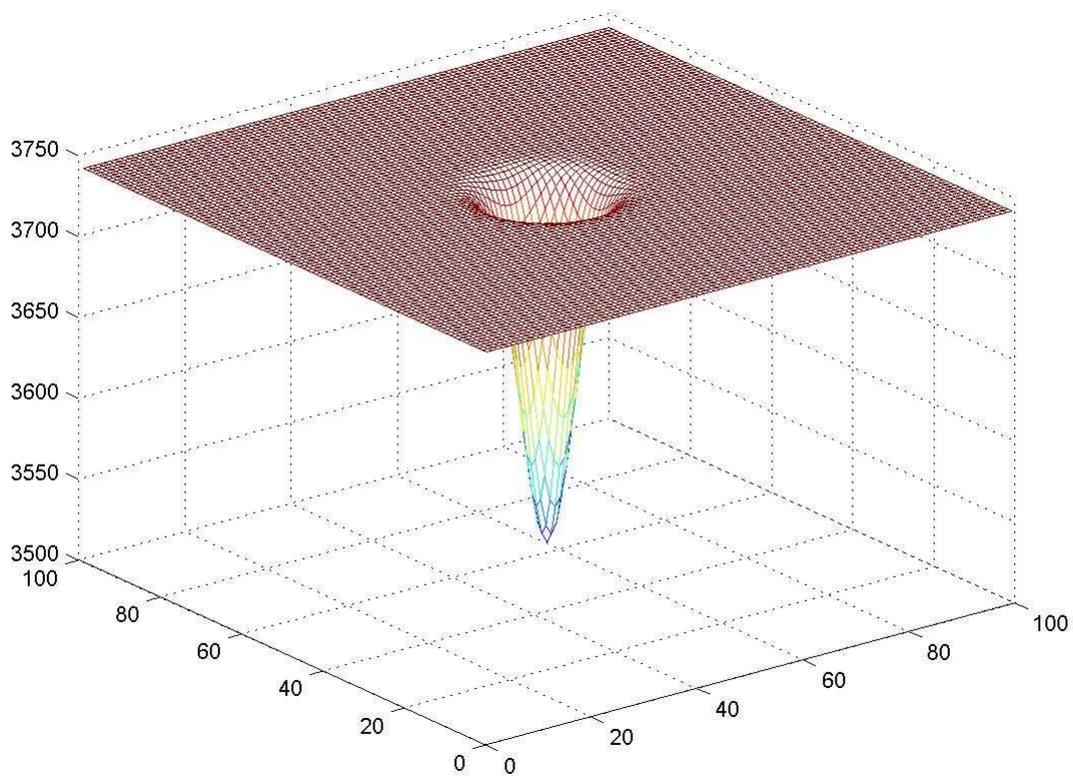
Répartition des hôtes après 33 générations



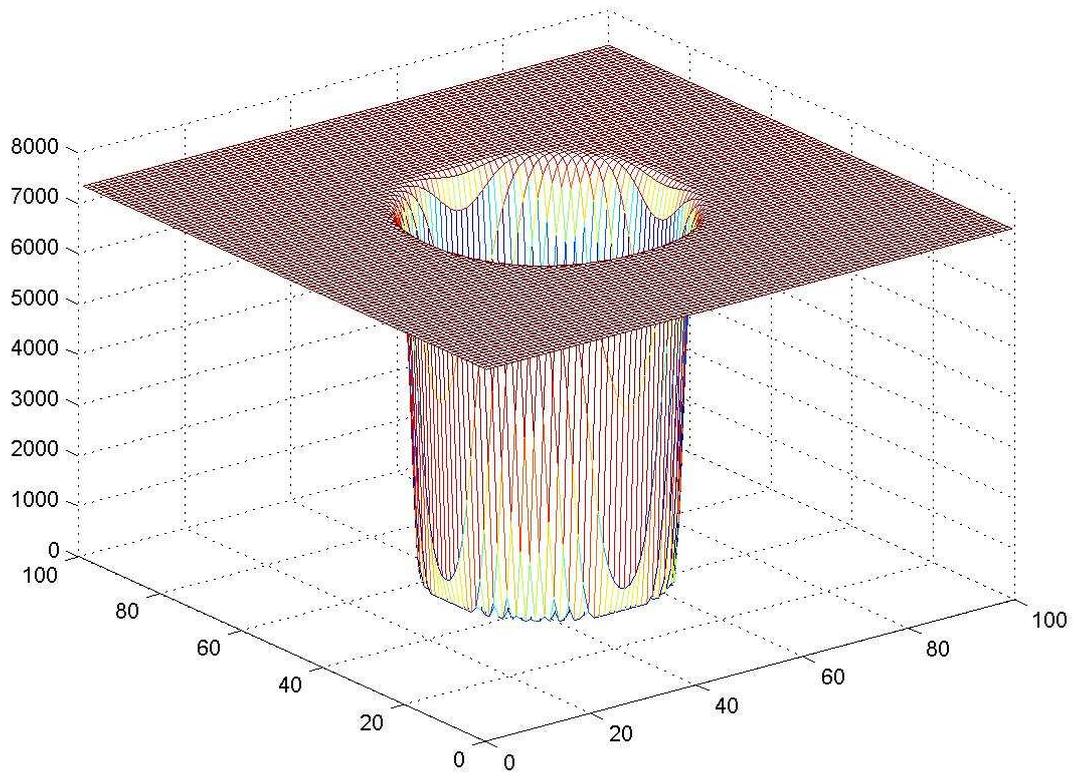
Répartition des hôtes après 70 générations

➤ Invasion d'une population d'hôtes par un parasite : cette étude de cas est très intéressante car c'est la seule que nous ayons trouvée qui permette une cohabitation durable des hôtes et des parasites dans la totalité de l'écosystème. La situation initiale est la suivante : on place 100 hôtes dans chaque case de l'écosystème, et un parasite en son centre, et on observe l'évolution du système.

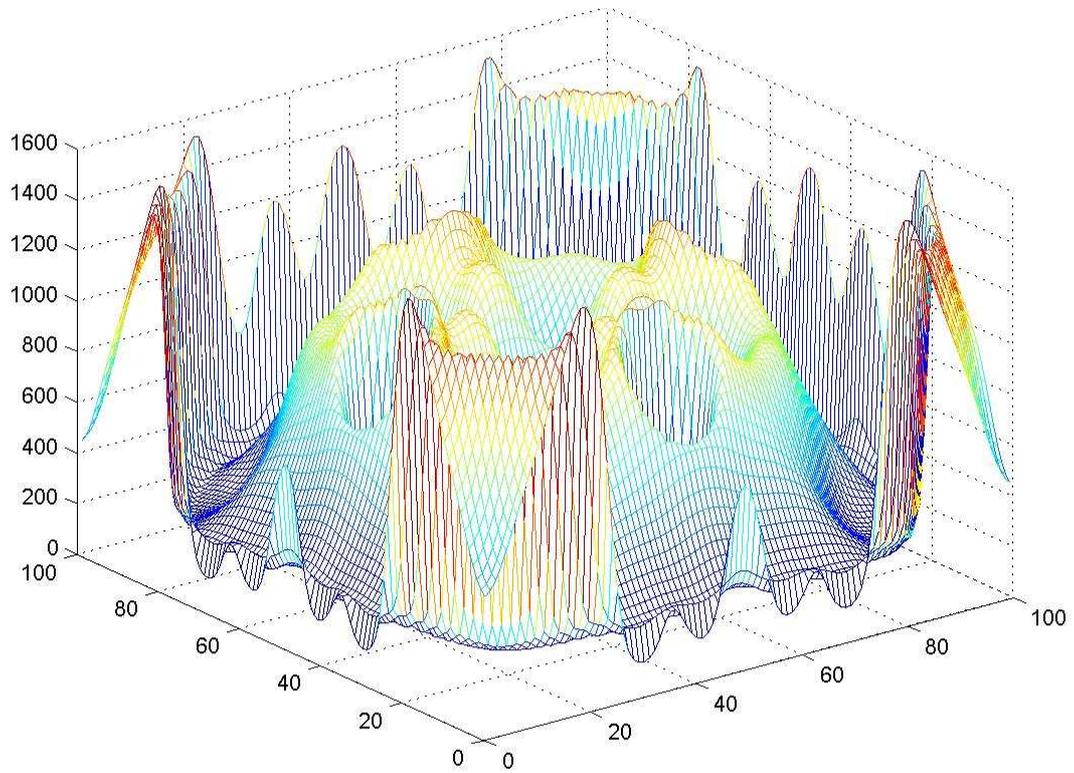
On obtient les résultats suivants : au début, la progression du parasite est très lente : au bout de la 38^{ème} génération, le parasite a fait relativement peu de dégâts chez les hôtes. Mais les hôtes commettent alors « l'erreur » de continuer à se reproduire, donnant alors l'occasion au parasites de les attaquer plus facilement : la population d'hôtes se fait alors « terrasser » à partir de la 45^{ème} génération. Mais alors qu'à la 100^{ème} génération on pourrait croire que tous les hôtes ont été détruits par le parasite, s'instaure alors un système de cohabitation comme le montre l'état de la population à la 112^{ème} génération.



Répartition des hôtes après 38 générations



Répartition des hôtes après 45 générations



Répartition des hôtes après 112 générations

C. Discussion

➤ Problèmes/limites liées à la programmation : si on entre les paramètres $a=0$ ou $c=0$, on n'obtient pas le résultat attendu ($P_t=0$) à cause du modèle de migration adopté, qui ne tient compte que de la génération précédente : du moment que celle-ci est non nulle, on aura toujours un effectif de migrants. La programmation ne permet de résoudre ce problème, inhérent à la modélisation du phénomène migratoire. On observe le même phénomène en posant $l=0$ pour H_t .

➤ Même si on observe un maintien des deux espèces, il ne semble pas qu'on puisse atteindre un état d'équilibre : les variations intergénérationnelles restent importantes même après plusieurs centaines de générations, avec beaucoup de pics. On peut supposer que cela est dû aux parasites, qui causent des diminutions brutales de la population des hôtes à chaque fois que celle-ci atteint une valeur seuil.

➤ Les paramètres ne semblent pas influencer énormément l'évolution générale des deux espèces : on observe toujours le déplacement au cours des générations de « poches de vie » qui semblent relativement aléatoires.

IV. Conclusion

L'étude du modèle proposé a permis de mettre en lumière plusieurs aspects importants de l'interaction hôtes-parasites. En premier lieu, nous avons vu l'importance du nombre de populations en présence, et en particulier des possibilités de migration : alors que dans un modèle à une seule population nous n'avons jamais réussi à observer la cohabitation des deux espèces, quels que soient les paramètres choisis, dès que l'on considère plus de trois populations en contact cette situation particulière devient possible. En effet, le fardeau infligé aux hôtes par les parasites dans le cas d'une seule population est trop lourd pour permettre la survie de ces derniers, et dans la plupart des cas les deux espèces s'éteignent. Au contraire, au sein d'une métapopulation, ce fardeau peut être réparti au sein des diverses populations. Même si le modèle proposé possède certaines lacunes –incertitude quant au choix des paramètres, croissance exponentielle engendrant des variations brusques des effectifs- il reste particulièrement intéressant à étudier, en particulier dans le cas d'une métapopulation où un seul parasite apparaît au sein de l'une des N^2 populations : dans ce cadre, le modèle semble donner des résultats satisfaisants. Il permet de plus un début de compréhension de phénomènes tels que le déclenchement d'une épidémie au sein d'une population (le parasite étant dans ce cas un virus par exemple), ainsi que des paramètres qui font que l'épidémie va s'éteindre d'elle-même ou au contraire s'étendre durablement à toutes les populations.

V. Annexe 1 : Interaction dans une population

- Tracé de Ht en fonction du temps t :

```
function f=populationcourbeHT2 (ht, pt, a, c, l, g)

t=zeros (1, g);
HT=zeros (1, g);
PT=zeros (1, g);

for i=1:g,                                % calcul sur plusieurs générations de Ht et Pt
    h=l*ht*exp(-a*pt);
    pt=c*ht*(1-exp(-a*pt));
    if h<0.001,                            % condition arbitraire de maintien de l'espèce: on doit
                                            avoir Ht>0.001
        h=0;
    end
    if pt<0.001,
        pt=0;
    end
    ht=h;
    t(i)=i;
    HT(i)=ht;
    PT(i)=pt;
end
f=HT;
plot(t,HT);                               %trace la courbe Ht en fonction du temps t
```

- Tracé de Pt en fonction du temps t :

```
function f=populationcourbePT2(ht,pt,a,c,l,g)

t=zeros(1,g);
HT=zeros(1,g);
PT=zeros(1,g);

for i=1:g,                                % calcul sur plusieurs générations de Ht et Pt
    h=l*ht*exp(-a*pt);
    pt=c*ht*(1-exp(-a*pt));
    if h<0.001,                            % condition arbitraire de maintien de l'espèce: on doit avoir
                                            Ht>0.001
        h=0;
    end
    if pt<0.001,
        pt=0;
    end
```

```
    ht=h;  
    t(i)=i;  
    HT(i)=ht;  
    PT(i)=pt;  
end  
f=PT;  
plot(t,PT);           %trace la courbe Pt en fonction du temps t
```

VI. Annexe 2 : Interaction dans une métapopulation

```
function f=colonisation(hz,pz,N,mh,mp,a,c,l,g)

population=zeros(N,N,2);
population(:, :, 1)=hz;
population(50,50,2)=pz;

%Ecriture des conditions initiales (ici : pz parasites
au centre d'une population de taille hz sur tout
l'écosystème)

passage=zeros(N,N,2);
passage(:, :, 1)=hz;
passage(50,50,2)=pz;

for i=1:g,
    for x=1:N,
        for y=1:N,
            if (x==1) & (y==1), %coin en bas à gauche
                passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-
                    5/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(2*population(x+1,y,1)+population(x+1,y+1,1)+2*pop
                    ulation(x,y+1,1));
                if (passage(x,y,1)<0),
                    passage(x,y,1)=0;
                end
                passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-
                    5/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(2*population(x+1,y,2)+population(x+1,y+1,2)+2*pop
                    ulation(x,y+1,2));
                if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),
                    passage(x,y,2)=0;
                end
            elseif (x==N) & (y==1), %coin en bas à droite
                passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-
                    5/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(2*population(x,y+1,1)+2*population(x-
                    1,y,1)+population(x-1,y+1,1));
                if (passage(x,y,1)<0),
                    passage(x,y,1)=0;
                end
                passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-
                    5/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(2*population(x,y+1,2)+2*population(x-
                    1,y,2)+population(x-1,y+1,2));
                if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),
                    passage(x,y,2)=0;
                end
            elseif (x==1) & (y==N), %coin en haut à gauche
```

```
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-  
5/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(2*population(x+1,y,1)+population(x+1,y-  
1,1)+2*population(x,y-1,1));  
    if (passage(x,y,1)<0),  
        passage(x,y,1)=0;  
    end  
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-  
5/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(2*population(x+1,y,2)+population(x+1,y-  
1,2)+2*population(x,y-1,2));  
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),  
        passage(x,y,2)=0;  
    end  
elseif (x==N) & (y==N),    %coin en haut à droite  
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-  
5/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(population(x-1,y-1,1)+2*population(x-  
1,y,1)+2*population(x,y-1,1));  
    if (passage(x,y,1)<0),  
        passage(x,y,1)=0;  
    end  
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-  
5/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(population(x-1,y-1,2)+2*population(x-  
1,y,2)+2*population(x,y-1,2));  
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),  
        passage(x,y,2)=0;  
    end  
elseif (x==1) & (y~=1) & (y~=N),    %colonne gauche  
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-  
7/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(population(x+1,y,1)+population(x+1,y+1,1)+2*popul  
ation(x,y+1,1)+population(x+1,y-1,1)+2*population(x,y-1,1));  
    if (passage(x,y,1)<0),  
        passage(x,y,1)=0;  
    end  
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-  
7/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(population(x+1,y,2)+population(x+1,y+1,2)+2*popul  
ation(x,y+1,2)+population(x+1,y-1,2)+2*population(x,y-1,2));  
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),  
        passage(x,y,2)=0;  
    end  
elseif (x==N) & (y~=1) & (y~=N),    %colonne droite  
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-  
7/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(2*population(x,y+1,1)+population(x-1,y-  
1,1)+population(x-1,y,1)+2*population(x,y-1,1)+population(x-1,y+1,1));  
    if (passage(x,y,1)<0),  
        passage(x,y,1)=0;  
    end  
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-  
7/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(2*population(x,y+1,2)+population(x-1,y-  
1,2)+population(x-1,y,2)+2*population(x,y-1,2)+population(x-1,y+1,2));  
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),  
        passage(x,y,2)=0;
```

```
end
elseif (y==1) & (x~=1) & (x~=N),           %ligne bas
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-
7/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(2*population(x+1,y,1)+population(x+1,y+1,1)+popul
ation(x,y+1,1)+2*population(x-1,y,1)+population(x-1,y+1,1));
    if (passage(x,y,1)<0),
        passage(x,y,1)=0;
    end
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-
7/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(2*population(x+1,y,2)+population(x+1,y+1,2)+popul
ation(x,y+1,2)+2*population(x-1,y,2)+population(x-1,y+1,2));
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),
        passage(x,y,2)=0;
    end
elseif (y==N) & (x~=1) & (x~=N),           %ligne haut
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-
7/8*mh*population(x,y,1)+mh/8*(2*population(x+1,y,1)+population(x+1,y-
1,1)+population(x-1,y-1,1)+2*population(x-1,y,1)+population(x,y-1,1));
    if (passage(x,y,1)<0),
        passage(x,y,1)=0;
    end
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-
7/8*mp*population(x,y,2)+mp/8*(2*population(x+1,y,2)+population(x+1,y-
1,2)+population(x-1,y-1,2)+2*population(x-1,y,2)+population(x,y-1,2));
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),
        passage(x,y,2)=0;
    end
else                                           %centre de la matrice
    passage(x,y,1)=l*population(x,y,1)*exp(-a*population(x,y,2))-
mh*population(x,y,1)+mh/8*(population(x+1,y,1)+population(x+1,y+1,1)+population(x
,y+1,1)+population(x+1,y-1,1)+population(x-1,y-1,1)+population(x-
1,y,1)+population(x,y-1,1)+population(x-1,y+1,1));
    if (passage(x,y,1)<0),
        passage(x,y,1)=0;
    end
    passage(x,y,2)=c*population(x,y,1)*(1-exp(-a*population(x,y,2)))-
mp*population(x,y,2)+mp/8*(population(x+1,y,2)+population(x+1,y+1,2)+population(x
,y+1,2)+population(x+1,y-1,2)+population(x-1,y-1,2)+population(x-
1,y,2)+population(x,y-1,2)+population(x-1,y+1,2));
    if (passage(x,y,2)<0) | (passage(x,y,1)==0),
        passage(x,y,2)=0;
    end
end
end
end
end
population=passage;
end
f=population;
```