

16 FEB 2008  
2979

# THÈSE DE DOCTORAT D'ÉTAT

présentée à l'université ABOU BEKR BELKAÏD-TLEMCCEN

pour l'obtention du diplôme

DOCTEUR ES SCIENCES MATHÉMATIQUES

Spécialité : Mathématiques Appliquées

par

Tewfik MAHDJOUR

Inscrit Sous le N°:  
18 JAN. 2015  
Date le:  
Code: 665

Sujet :

**Impact de la diapause prolongée sur la vitesse d'invasion d'une  
population d'insectes ravageurs.  
Application des équations intégrées-différences**

Soutenue le 16 Décembre 2007 devant le jury composé de :

Pr N. GHOUALI, Président, Université Abou Bekr Belkaïd, Tlemcen  
Pr B.E. AIN SEBAA, Examineur, Université Bordeaux 2  
Pr M.A. KHELIL, Examineur, Université Abou Bekr Belkaïd, Tlemcen  
M.A. MEDEGHRI, MC, Examineur, Université Abdelhamid Ibn Badis, Mostaganem  
Pr F. MENU, Directeur de thèse, Université Claude Bernard, Lyon 1  
S.M. BOUGUIMA, MC, Co-directeur de thèse, Université Abou Bekr Belkaïd, Tlemcen  
M-C. BEL-VENNER, MC, Invitée, Université Henri Poincaré, Nancy  
Pr T. MOURID, Invité, Université Abou Bekr Belkaïd, Tlemcen

Laboratoire de recherche " Valorisation des actions de l'homme pour la protection de  
l'environnement et application en santé publique"  
Université Abou-Bekr Belkaïd,  
Tlemcen, BP 119 Imama,  
Tlemcen, Algérie.



## Résumé

Une population d'insectes ravageurs, dont une fraction réalise la diapause prolongée, est étudiée dans la situation d'une invasion biologique. Les équations intégro-différences, qui décrivent en même temps la démographie et la dispersion de cette population, permettent de calculer sa vitesse d'invasion sous un environnement constant puis stochastique. Il a été montré que, sous le premier type d'environnement, l'avantage de la diapause prolongée sur la vitesse d'invasion n'est pas perceptible. Cependant, sous un environnement variable, la diapause prolongée contribue à améliorer le succès invasif de la population.

**Mots clés:** Equations intégro-différences, invasion biologique, environnement stochastique, diapause prolongée, vitesse d'invasion.

## Abstract

A population of devastating insects, whose fraction undergoes the prolonged diapause, is studied in the situation of a biological invasion. The integro-difference equations, which describe at the same time the demography and the spread of this population, make it possible to calculate its invasion speed in a constant environment then stochastic one. It was shown that, under the first type of environment, the advantage of the prolonged diapause on the invasion speed is not perceptible. However, under a variable environment, the prolonged diapause contributes to improve invasive success of the population.

**Key words:** Integro-difference equations, biological invasion, stochastic environment, prolonged diapause, invasion speed.

## ملخص

مجتمع حشرات مدمرة، التي يمر جزء منه بطول أمد الخمول، تُدرس في حالة غزو بيولوجي. معادلات تكامل الفروق، التي تصف في نفس الوقت ديموغرافية وانتشار هذا المجتمع، تمكن من حساب سرعة الغزو تحت بيئة ثابتة ثم عشوائية. وقد تبين أنه في إطار النوع الأول من البيئة، أن ميزة طول أمد الخمول لا تؤثر إيجابياً على سرعة الغزو. ولكن، في ظل بيئة متغيرة، يساهم طول أمد الخمول في تحسين نجاح غزو المجتمع. الكلمات الأساسية: معادلات تكامل الفروق، الغزو البيولوجي، البيئة العشوائية، طول أمد الخمول، سرعة الغزو.

## Table des matières

<b>Résumé - Abstract - ملخص</b> .....	ii
<b>Table des matières</b> .....	iii
<b>Liste des figures</b> .....	vi
<b>Liste des tableaux</b> .....	vii
<b>Remerciements</b> .....	viii
<b>Introduction</b> .....	1
<b>1 Introduction aux modèles de dispersion spatiale</b> .....	5
1.1 Evolution de l'outil de modélisation de la dispersion spatiale de groupe d'individus ..	6
1.1.1 Equation de réaction-diffusion de R.A. Fisher (1937).....	6
1.1.2 Modèle de J.G. Skellam (1951) .....	7
1.1.3 Modèle spatial de contact de D.G. Kendall-D. Molisson (1972) .....	8
1.1.4 Modèle de H.F. Weinberger (1978) .....	8
1.1.5 Modèle structuré de M.G. Neubert-H. Caswell (2000) .....	9
1.1.6 Modèle infiniment structuré de J.A. Powell-I. Slapnicar-W. van der Werf (2005) .....	10
1.2 Ondes progressives et vitesse d'invasion dans le cas des équations de réaction- diffusion .....	12
1.2.1 Théorème de Fisher .....	12
1.2.2 Approximation de la vitesse d'invasion minimale. La conjecture linéaire... ..	15
1.2.3 Conjecture de Fisher .....	15
1.2.4 Théorème de Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov .....	15
1.2.5 Types d'équations de réaction-diffusion scalaires .....	16
<b>2 Equations intégro-différences</b> .....	19
2.1 Cas d'une population non structurée .....	20
2.1.1 Définition d'une équation intégro-différence (EID) .....	20
2.1.2 Théorème de Weinberger .....	22
2.1.3 Effets Allee ..	23
2.2 Etude du cas simple des plantes annuelles sans banque de graines .....	25
2.2.1 Résolution analytique par application du théorème de Weinberger .....	26
2.2.2 Résolution numérique et déroulement du programme .....	27
2.2.3 Fonctions démographiques .....	32

2.3 Cas d'une population structurée .....	33
2.3.1 Théorème de Neubert-Caswell .....	33
2.3.2 Exemple d'application .....	35
2.3.3 Analyse des sensibilités .....	39
<b>3 Invasion biologique. ....</b>	<b>40</b>
3.1 Définitions .....	41
3.2 Processus démographiques, écologiques et évolutifs .....	42
3.2.1 Phase d'introduction .....	43
3.2.2 Phase de colonisation. ....	44
3.2.3 Phase de prolifération et de dispersion. ....	45
3.3 Succès invasif: propriété de l'espèce ou sensibilité de l'écosystème ? .....	45
3.4 La diapause prolongée .....	46
<b>4 Prolonged diapause: a trait increasing invasion speed ? .....</b>	<b>48</b>
4.1 Introduction. ....	50
4.2 Biological model and modelling approach. ....	52
4.2.1 Natural history of chestnut weevils. ....	52
4.2.2 General approach. ....	53
4.2.3 Mathematical model .....	55
4.2.4 Two biological situations .....	56
4.2.5 The "standard deterministic model" .....	58
4.2.6 The "standard stochastic model" .....	62
4.2.7 The "equivalent stochastic model" .....	64
4.3 Results .....	65
4.3.1 Constant environment .....	65
4.3.2 Stochastic environment .....	66
4.3.3 Sensitivity analysis .....	70
4.4 Discussion .....	74
<b>5 Population structurée vs population non structurée. ....</b>	<b>84</b>
5.1 Approche de modélisation .....	85
5.1.1 Définition des modèles. ....	85
5.1.2 Stochasticité de l'environnement. ....	86
5.2 Résultats .....	88
5.3 Discussion et conclusion. ....	89



<b>6 Apports des E.I.D scalaires et de la transformée de Fourier</b> .....	90
6.1 Apport des E.I.D scalaires .....	91
6.1.1 Transformation de l'équation matricielle. ....	91
6.1.2 Ajustement des conditions initiales. ....	93
6.1.3 Déroulement du programme de la méthode .....	94
6.1.4 Résultats .....	95
6.2 Apport de la transformée de Fourier .....	96
<b>Conclusion et perspectives.</b> .....	97
<b>Références bibliographiques</b> .....	99
<b>Annexes.</b> .....	110
<b>A</b> Code source MATLAB du modèle non structuré des plantes annuelles. ....	111
<b>B</b> Code source C++ du modèle non structuré des plantes annuelles. ....	112
<b>C</b> Code source MATLAB du modèle structuré. ....	118
<b>D</b> Code source C++ du modèle structuré. ....	120
<b>E</b> Code source MATLAB du programme du calcul de la vitesse d'invasion asymptotique de <i>Curculio elephas</i> par le modèle standard déterministe dans les situations sans trade-off .....	127
<b>F</b> Fichier d'en-tête et code source C++ du programme du calcul de la vitesse d'invasion de <i>Curculio elephas</i> par le modèle standard stochastique dans les situations sans trade-off. ....	129

## Liste des figures

1.1 Profil d'onde $W(y)$ en fonction de la variable d'onde $y$ .....	12
1.2 Ondes progressives entre 2 temps différents ( $t_2 > t_1$ ) dans le cas où $c > 0$ .....	13
1.3 Oscillation de l'onde progressive $W$ en atteignant son état d'équilibre zéro .....	14
1.4 Non linéarité de $f(u)$ dans le cas monostable, bistable et type combustion .....	17
2.1 Noyaux de dispersion de Laplace et de Gauss .....	23
2.2 Allure de la courbe de la fonction $f$ décrivant la démographie d'une population $\phi$ présentant un effet Allee .....	25
2.3 Cycle de vie simplifié des plantes annuelles. ....	26
2.4 Graphe de la fonction de Weinberger. ....	26
2.5 Ondes progressives décrivant la dispersion de la population de plantes annuelles .	31
2.6 Cycle de vie d'une population partitionnée en deux stades de développement : les juvéniles $J(t)$ et les adultes $A(t)$ .....	35
2.7 Graphe de la fonction de Neubert-Caswell. ....	36
2.8 Ondes progressives décrivant la dispersion de la population structurée. ....	38
3.1 Schéma des différentes étapes d'une invasion biologique et processus démographiques, écologiques et évolutifs afférents. ....	42
4.1 Life Cycle for a two-state prolonged diapause model applied to <i>Curculio elephas</i> .	53
4.2 Invasion speed in a constant environment .....	66
4.3 Invasion speed in stochastic environment. ....	67
4.4 Optimal prolonged diapause frequency in a stochastic environment. ....	69
4.5 Invasion speed sensitivity to the stochastic demographic parameters .....	73
5.1 Vitesses d'invasion des modèles stochastiques structuré et non structuré en fonction des différentes modalités d'environnement. ....	88
6.1 Cycle de vie, sur deux générations successives, du balanin de la châtaigne <i>Curculio elephas</i> . ....	92

*A la mémoire de mes parents  
A la mémoire de Domitien Debouzie, homme de parole, qu'il fût*

## **Remerciements**

*Je remercie chaleureusement messieurs Frédéric Menu et Sidi Mohamed Bouguima, mes directeurs de thèse de m'avoir guidé tout au long de ce travail. En plus de leurs compétences scientifiques, leurs qualités humaines, m'ont beaucoup aidé à traverser des moments particulièrement difficiles lors de la préparation de cette thèse.*

*Je remercie monsieur Nour-Eddine Ghouali d'avoir accepté de présider le jury de cette thèse.*

*Je remercie les membres de mon jury : Nour-Eddine Ghouali, Bedr'Eddine Aïn Sebâa, Mohamed Anouar Khelil, Moulay Ahmed Medeghri, Frédéric Menu et Sidi Mohamed Bouguima pour leur lecture attentive de ce manuscrit et leurs critiques constructives concernant le travail scientifique présenté.*

*Je remercie madame Marie-Claude Bel –Venner et monsieur Tahar Mourid d'avoir accepté mon invitation à la soutenance de cette thèse.*

*Je tiens à remercier ma petite famille : Nawel, Fatiha, Sarah, Nassim et Hamed d'avoir supporté mon absence durant toute une année.*

*Je remercie chaleureusement les membres du laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive de l'Université Claude Bernard Lyon 1 (UMR CNRS 5558) d'avoir converti mon passage au laboratoire en réussite. Un remerciement particulier à mes collègues de bureau : Sam, Marie-Claude, Etienne et à mon informaticien préféré Lionnel.*

*En dehors du bureau, j'ai eu la chance de connaître d'autres personnes qui m'ont été d'un soutien inébranlable. Je remercie en particulier Marie-Thérèse, Miriam et Mado.*

*Je n'oublierai pas la contribution de mes collègues et amis de l'université de Tlemcen. Je pense en particulier au staff administratif et enseignant des départements de Biologie et de Mathématiques. Le premier m'a déchargé de ma tâche pédagogique durant la finalisation de cette thèse ; le second a mis à ma disposition tous les moyens informatiques qui m'ont permis de mener à terme les simulations numériques. Un merci particulier à Miloud Mebkhout, chef de département de Mathématiques, pour sa prise en charge du côté administratif de cette thèse.*

# **Introduction**

## Introduction

Depuis le début du siècle dernier, l'échelle de dégradation de notre environnement ne cesse de s'accroître. En raison d'une mobilité humaine de plus en plus intense, les invasions biologiques sont devenues plus fréquentes (White and Newton-Cross, 2000). Les coûts associés à leurs impacts sur la santé, l'alimentation et l'environnement des populations humaines deviennent très élevés, d'où une mobilisation de plus en plus importante de la communauté scientifique (Kolar and Lodge, 2001).

Une invasion biologique se compose de trois phases essentielles: une phase d'introduction de l'espèce, une phase de colonisation et une dernière phase de prolifération et de dispersion. Durant cette dernière étape, la population invasive voit ses capacités d'adaptation locale augmenter et une plus grande plasticité de l'espèce contribue à améliorer son succès invasif (Hastings et al., 2005; Parker et al., 2003).

Un des traits permettant à l'espèce de résister aux environnements défavorables est la diapause prolongée chez les insectes, appelée aussi dormance chez les plantes. Il a été démontré dans des travaux antérieurs, qu'une population où les individus réalisent une diapause prolongée (dormance) possède un taux d'accroissement plus élevé quand l'environnement est variable (Menu et al., 2000). La question qui se pose alors, est de savoir si la diapause prolongée accroît aussi la vitesse d'invasion de la population.

Historiquement, la dispersion a été modélisée par l'équation de Fisher (équation de réaction-diffusion) (Fisher, 1937). Mais depuis, dans un souci de se rapprocher de plus en plus de la réalité des populations biologiques, plusieurs améliorations ont été introduites. Actuellement, les équations intégro-différences sont considérées comme l'outil le plus approprié pour l'étude de la dispersion des populations dont les générations ne se chevauchent pas (temps discret) (Kot et al., 1996; Neubert and Parker, 2004; Weinberger, 1978; Weinberger, 1982).

Le modèle biologique choisi est le balanin de la châtaigne *Curculio elephas*. C'est un insecte ravageur de la châtaigne dont certains individus peuvent prolonger leur diapause jusqu'à trois ans. Son cycle de vie est connu et il existe une base de données assez fournie sur cet espèce et

ses paramètres démographiques (fécondité et survie) (Menu, 1992; Menu, 1993; Menu and Debouzie, 1993; Menu and Debouzie, 1995)

Sous un environnement constant, l'application des équations intégro-différences à l'étude de la vitesse d'invasion d'une population de balanins est basée sur le théorème de Neubert-Caswell (Neubert and Caswell, 2000). Cette méthode analytique montre que les ondes progressives, solutions de ce type d'équations, se propagent asymptotiquement avec une vitesse d'invasion décroissante par rapport aux taux croissants d'individus faisant une diapause prolongée. Dans ce cas, la diapause prolongée ne peut pas être vue comme un trait favorisant l'invasion.

Cependant, sous un environnement stochastique, les simulations numériques (à cause de l'absence de méthodes analytiques) montrent le résultat essentiel suivant: si les environnements défavorables sont assez fréquents alors la population où, 10% à 20% d'individus réalisent une diapause prolongée, possède la vitesse d'invasion la plus élevée. Dans ce cas, la diapause prolongée est un trait favorable au succès invasif.

L'intérêt de l'utilisation du modèle matriciel (population structurée) est aussi mis en évidence. Sous un environnement constant, il a été montré que la vitesse d'invasion d'une population non structurée est toujours surestimée par rapport à la vitesse d'invasion d'une population structurée, car tous les individus, quelque soit leur stade de développement, sont supposés disperser (Neubert and Caswell, 2000). Nous avons vérifié, dans le cas d'un environnement stochastique, que cette surestimation existe toujours.

Cette thèse est à l'interface de la biologie et des mathématiques. Elle démarre sur deux directions apparemment distinctes: d'une part, les chapitres un et deux concernant l'outil mathématique (les équations intégro-différences), d'autre part, le chapitre trois qui décrit les processus démographiques, écologiques et évolutifs qui ocurrent lors d'une invasion biologique. Puis les deux directions fusionnent en une seule dans le chapitre quatre qui présente la modélisation du phénomène biologique, les solutions obtenues et les interprétations biologiques qui en découlent. Le chapitre cinq traite de l'importance de l'utilisation du modèle matriciel dans le cas d'un environnement stochastique. Le chapitre six expose deux techniques qui permettent de réduire le coût des calculs: la première, en faisant intervenir une seule équation intégro-différence qui décrit seulement le stade concerné par la dispersion; la seconde, utilise la transformée de Fourier. Cette dernière technique reste très peu utilisée à

cause des difficultés de traduction des résultats obtenus dans l'espace de Fourier en résultats ayant un sens biologique. Enfin, dans la partie conclusion générale, en tenant compte des restrictions faites, tant au niveau de l'outil mathématique qu'au niveau de la vue simplifiée de certains processus biologiques, les perspectives les plus pertinentes sont évoquées. Elles permettront sûrement d'affaiblir quelques hypothèses des théorèmes appliqués et d'élargir notre champ de compréhension du phénomène des invasions biologiques pour optimiser les stratégies de lutte.

## **Chapitre 1**

# **Introduction aux modèles de dispersion spatiale**



## **Chapitre 1**

### **Introduction aux modèles de dispersion spatiale**

Ce chapitre se compose de deux parties introductives. La première, passe en rappel les principaux travaux qui ont marqué l'évolution de l'outil de modélisation de la dispersion spatiale du début du siècle passé à nos jours. Il s'agit de montrer brièvement comment des modèles construits sur des bases théoriques se sont ajustés au fur et à mesure aux observations biologiques réelles. La deuxième partie revoit les principales définitions, telles que les ondes de propagation et la vitesse d'invasion, autour desquelles s'articule ce travail.

#### **1.1 Evolution de l'outil de modélisation de la dispersion spatiale de groupe d'individus.**

Historiquement, les premiers travaux de modélisation de la dispersion spatiale chez les populations biologiques sont dus à Pearson et Blakeman (Pearson and Blakeman, 1908) puis Brownlee (Brownlee, 1911). Basés sur l'analyse détaillée du mouvement individuel lequel est décrit par le modèle de la promenade aléatoire, ces modèles ont été classifiés par Aronson (Aronson, 1985) comme étant des modèles microscopiques. Par opposition, les modèles macroscopiques sont construits à partir de l'étude de la dynamique de groupe d'individus. Ce partitionnement en modèles microscopiques ou modèles macroscopiques se retrouve aussi dans la littérature sous l'appellation 'approche Lagrangienne' (microscopique) ou 'approche Eulérienne' (macroscopique).

Les sections suivantes donnent un bref aperçu sur l'évolution de l'outil de modélisation de la dispersion du point de vue macroscopique.

##### **1.1.1 Equation de réaction-diffusion de R.A.Fisher (1937)**

Les équations de réaction-diffusion furent les premières utilisées dans cette catégorie. Elles furent introduites par Fisher (Fisher, 1937) dans l'étude de la vitesse de propagation d'un gène mutant, supposé avantageux pour la survie d'un individu appartenant à une population

de densité uniforme distribuée linéairement. Si  $u(x,t)$  est la proportion du gène avantageux au voisinage d'un point  $x$ , au temps  $t$ , alors cette densité est décrite par l'équation aux dérivées partielles scalaire suivante:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = k \Delta u + m u(1-u) \quad (1.1)$$

où  $k$  un coefficient de diffusion,  $\Delta (= \frac{\partial^2}{\partial x^2})$  l'opérateur Laplacien et  $m$  une constante mesurant l'intensité de la sélection en faveur du gène mutant.

Les différentes notations, dans leurs transcriptions originales, diffèrent d'un auteur à un autre. Afin de les uniformiser, nous garderons la notation  $u(x,t)$  pour désigner la densité de la population étudiée à la localisation  $x$  et au temps  $t$ . Il est à noter que la composante spatiale (espace où la population disperse) se réduit souvent au cas simple d'un intervalle de  $\mathfrak{R}$ . Les nouvelles variables utilisées seront définies au fur et à mesure.

Par la suite, l'application des équations de réaction-diffusion fut étendue par Skellam à l'étude des processus d'invasions biologiques.

### 1.1.2 Modèle de J.G.Skellam (1951)

Skellam (Skellam, 1951) étudia la propagation du rat musqué à travers l'Europe en considérant l'équation satisfaite par la densité de rats  $u(x,t)$  sous la forme:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \Delta u + f(u) u \quad (1.2)$$

qui diffère de l'équation de Fisher par l'introduction du taux d'accroissement par-capita  $f(u)$ ; terme décrivant les dynamiques de la population.

Cependant un tel modèle ne convient qu'à la description d'un nombre restreint de populations biologiques car il suppose que:

- 1- les individus dispersent aléatoirement. Cette hypothèse engendre une distribution normale des distances de dispersion alors que la pratique du terrain montre que la distribution des distances de dispersion peut prendre plusieurs formes,
- 2- les individus dispersent continuellement ce qui n'est pas généralement le cas : beaucoup de populations ne dispersent que pendant une phase de leur cycle de vie.

Ces deux contraintes limitèrent l'application du modèle décrit par l'équation (1.2) mais motivèrent les études visant à les contourner.

### 1.1.3 Modèle spatial de contact de D.G.Kendall-D.Mollison (1972)

Chronologiquement, c'est le modèle de dispersion de Kendall et Mollison appelé modèle spatiale de contact (Kendall, 1965; Mollison, 1972a; Mollison, 1972b; Mollison, 1977) qui le premier fait abstraction de l'hypothèse de la dispersion aléatoire. En étudiant la propagation d'une infection par contact d'un individu sain, susceptible d'être infecté, par un individu infecté d'une population de taille constante  $M$ , ces derniers proposèrent l'équation intégrodifférentielle suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \beta \left( \int_{\Omega} k(x, y) u(y, t) dy \right) (M - u) \quad (1.3)$$

où  $u(x, t)$  représente dans ce cas la densité des individus infectés ;  $\beta > 0$  le taux constant de transmission de l'infection et  $k(x, y)$  est la densité de probabilité exprimant que la proportion des infectés en  $y$  contacte les susceptibles en  $x$ . L'intégrale dans cette équation intégrodifférentielle est une moyenne pondérée des individus infectés sur tout le domaine spatial  $\Omega$ .

### 1.1.4 Modèle de H.F.Weinberger (1978)

La seconde contrainte du modèle de Fisher concernant la continuité du temps fut levée par Weinberger (Weinberger, 1978; Weinberger, 1982): il montra que le problème de génétique des populations communément appelé « stepping stone model » décrit par une équation de réaction- diffusion se ramène à un modèle discret, via l'utilisation de la densité de probabilité  $k(x, y)$  définie dans le modèle de contact de Kendall-Mollison, appelé équation intégrodifférence de la forme :

$$u(x, t+1) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x-y) f[u(y, t)] dy \quad (1.4)$$

où  $u(x, t)$  est la densité du nouveau gène qui apparaît,  $k(x)$  est une densité de probabilité dépendant seulement de la composante spatiale et  $f(u)$  une fonction non linéaire décrivant la démographie du nouveau gène.

L'équation (1.4) a été le point de départ de beaucoup d'études sur les invasions biologiques.

En écologie des populations, elle est utilisée pour la modélisation de la dispersion de populations dont les générations ne se chevauchent pas; situation assez courante chez les plantes annuelles ou les insectes. Le pas de temps  $\Delta t = 1$  correspond à la durée d'un cycle de vie qui est généralement divisé en deux phases séquentielles : une phase sédentaire puis une phase de dispersion ou inversement

L'équation (1.4) modélise la dispersion d'une population non structurée où les classes d'âge /les stades de développement, ne sont pas considérés. Cependant, il a été démontré que des individus de classes d'âge différentes /stades de développement différents, ont des adaptations différentes à la dispersion; les adultes des mammifères dispersent plus rapidement que leurs juvéniles alors que chez les oiseaux c'est le phénomène inverse qui est observé. De plus, démographiquement parlant, Caswell et Tuljapurkar (Caswell, 2001; Tuljapurkar and Caswell, 1997; Tuljapurkar, 1997) démontrèrent l'importance de la structure de la population .

D'autre part, le modèle de Weinberger ne pouvait intégrer les populations dont les individus réalisent une diapause prolongée (ou dormance) durant leur cycle de vie (faire intervenir  $u(x, t+1)$ ,  $u(x, t)$  et  $u(x, t-1)$  en même temps).

L'avantage de développer un modèle basé sur une population structurée serait donc double: construire les classes d'âge en intégrant la classe des individus faisant une diapause prolongée puis respecter les spécificités de dispersion de chaque classe.

#### 1.1.5 Modèle structuré de M.G. Neubert-H. Caswell (2000)

Le modèle de Neubert-Caswell (Neubert and Caswell, 2000) considère une population structurée en  $p$  classes d'âge (ou stades de développement) dont la densité en un point  $x$  de l'habitat  $\Omega \subset \mathfrak{R}$ , au temps  $t$  est décrite par le vecteur d'état  $N(x, t) = (N_1, N_2, \dots, N_p)'(x, t)$  ( la notation  $( )'$  désigne le vecteur transposé). Entre deux générations successives, ce vecteur d'état s'écrit :

$$N(x, t+1) = \int_{-\infty}^{+\infty} [K(x-y) \circ B_N] N(y, t) dy \quad (1.5)$$

où  $K(x)$  est une matrice décrivant la dispersion du type :

$$\mathbf{K}(x) = \begin{pmatrix} k_{11}(x) & \dots & k_{1p}(x) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ k_{p1}(x) & \dots & k_{pp}(x) \end{pmatrix} \quad (1.6)$$

et  $\mathbf{B}_N$  est une matrice du type Leslie (Leslie, 1945) si la structure est en classes d'âge ou du type Lefkovitch (Lefkovitch, 1965) si la structure est en stades de développement décrivant la démographie de la population. La matrice  $\mathbf{B}_N$  dépend de  $N(x, t)$  (modèle densité dépend). Le produit "o" est le produit terme à terme de Hadamard et l'intégrale est prise sur chaque composante du vecteur  $[\mathbf{K}(x - y) \circ \mathbf{B}_N]N(y, t)$ .

La notion importante introduite dans les travaux de Neubert et Caswell est qu'une classe d'âge (ou un stade de développement) qui ne disperse pas entre deux cycles consécutifs a une densité de probabilité égale à la distribution de Dirac  $\delta(x)$ .

#### 1.1.6 Modèle infiniment structuré de J.A.Powell-I.Slapnicar-W.van der Werf (2005)

Le modèle de Powell-Slapnicar-van der Werf (Powell et al., 2005) généralise le modèle de Neubert et Caswell au cas d'une population structurée infiniment en classes d'âge (matrices de dispersion et de démographie infinies). Dans leur travail, le modèle biologique choisi est l'oömycote *Phytophthora infestans* qui est le champignon responsable de la maladie de la rouille chez la pomme de terre. La structure infinie du vecteur d'état vient du fait que la structure de la population est basée sur la création de nouvelles classes d'âge quotidiennement. Si  $\mathbf{N}(x, t) = (N_1, N_2, \dots, N_p, \dots)'(x, t)$  est le vecteur d'état dont les composantes sont  $N_i(x, t)$  représentant la densité de la lésion d'âge  $i$ , le jour  $t$  au point  $x$ , le modèle s'écrit à l'aide de l'équation (1.5) mais avec la matrice démographique infinie suivante où  $b$  est un paramètre dépendant de l'intensité de la sporulation :

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & b & 2b & 3b & \dots & ib \dots \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \dots \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \dots \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \ddots \end{pmatrix} \quad (1.7a)$$

et la matrice décrivant la dispersion :

$$\mathbf{K} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & k(x) & k(x) & k(x) & \dots & k(x)\dots \\ \delta(x) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0\dots \\ 0 & \delta(x) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0\dots \\ 0 & 0 & \delta(x) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0\dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix} \quad (1.7b)$$

Powell et al. montrèrent que ce modèle de dimension infinie prédit de façon précise le comportement du modèle de dimension fini de Neubert-Caswell s'il est tronqué et s'adapte facilement à l'analyse de la propagation des maladies foliaires dues aux champignons pathogènes.

Mis à part les modèles de Fisher et Weinberger ayant servi à développer la théorie elle-même, les autres modèles ont été motivés par l'étude de la propagation d'individus à caractère dévastateur (rat musqué dans le modèle de Skellam, plante envahissante dans le modèle de Neubert-Caswell) ou pathogène (épidémie infectieuse dans le modèle de Kendall-Mollison, pathologie foliaire dans les cultures maraîchères dans le modèle de Powell-Slapnicar-van der Werf). Chaque fois, ces études ont essayé de prédire la vitesse de propagation d'individus « nuisibles ».

Jusqu'à présent, l'intérêt porté sur les espèces colonisatrices animales ou végétales pathogènes reste majeur du fait qu'elles altèrent le bien être humain par les problèmes sanitaires soulevés et les énormes préjudices économiques causés (Mack et al., 2000; Pimentel et al., 2001).

Pour cette raison, ces modèles ont donné naissance à la thématique « invasions biologiques » qui fédère les travaux liés aux questions suivantes :

- a) quelles sont les causes des invasions biologiques ?
- b) quelles sont les conséquences qui en découlent ?
- c) comment lutter contre ?

Ce travail cadre avec la lutte anti-invasion. Il se place en amont de l'intervention effective sur le terrain car il quantifie d'abord l'avancée colonisatrice d'une espèce biologique par le calcul de sa vitesse d'invasion. La définition de cette dernière notion, ainsi que les concepts qui gravitent autour, feront l'objet de la section suivante.

## 1.2 Ondes progressives et vitesse d'invasion dans le cas des équations de réaction-diffusion.

### 1.2.1 Théorème de Fisher (Fisher, 1937)

Soit l'équation de réaction-diffusion (1.1) proposée par Fisher:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = k \Delta u + m u (1 - u) \quad x \in \mathfrak{R}, t \geq 0$$

Nous cherchons les densités positives  $u(x, t) \geq 0$  qui décrivent l'invasion du gène avantageux dans la population. Fisher proposa la forme :

$$u(x, t) = W(x - ct) \quad (1.8a)$$

reliant l'état de densité maximale  $u(x, t) = 1$  à  $(x \rightarrow -\infty)$  à l'état de densité nulle  $u(x, t) = 0$  à  $(x \rightarrow +\infty)$ .

#### Définition 1.1.

- La solution  $u(x, t)$  est alors appelée onde progressive ou front progressif.

#### Définition 1.2.

- La nouvelle variable :

$$y = x - ct \quad (1.8b)$$

est appelée variable d'onde.

#### Définition 1.3.

- La fonction  $W(y)$  est appelée profil d'onde (figure 1.1).

#### Définition 1.4.

- $c \in \mathfrak{R}$  est la vitesse d'onde ou vitesse du front ou vitesse d'invasion.

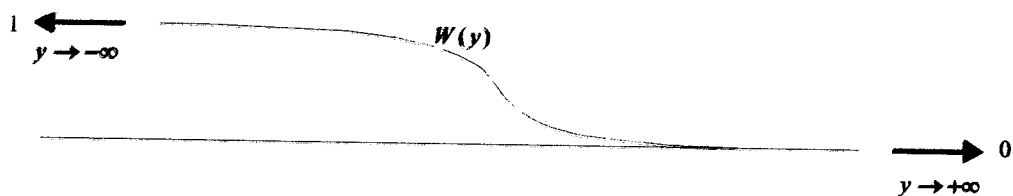


Figure 1.1. Profil d'onde  $W(y)$  en fonction de la variable d'onde  $y$ . Dans le cas de l'équation de Fisher, le profil d'onde est recherché de telle sorte que  $W(-\infty) = 1$  et  $W(+\infty) = 0$ .

Pour  $c > 0$ , la fonction  $W(x-ct)$  est la 'translatée' à droite de la fonction  $W(x)$  d'une quantité  $ct$  (figure 1.2)

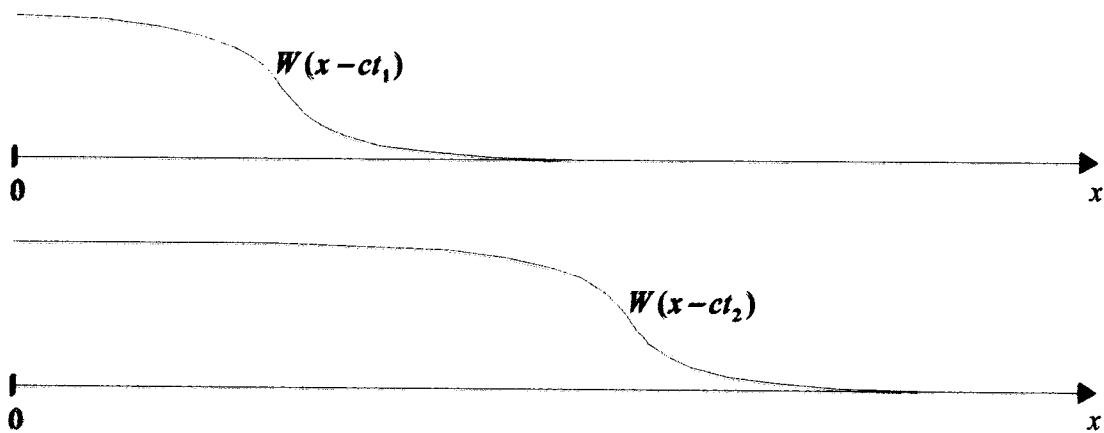


Figure 1.2. Ondes progressives entre 2 temps différents ( $t_2 > t_1$ ) dans le cas où  $c > 0$

Le problème revient à chercher une fonction  $u(x,t) = W(x-ct)$  satisfaisant (1.1) et telle que :

$$W(-\infty) = 1 \text{ et } W(+\infty) = 0 \quad (1.8c)$$

**Théorème 1.1.** L'équation (1.1) admet des solutions du type (1.8a) satisfaisant les conditions aux limites (1.8c) si et seulement si  $c \geq 2\sqrt{km}$ . Pour  $c < 2\sqrt{km}$ , il n'existe pas de telle solution.

*Démonstration.* (De Vries et al., 2006)

De l'équation (1.8a) il vient :  $\frac{\partial u}{\partial t}(x,t) = -cW'(y)$  et  $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x,t) = W''(y)$ . En remplaçant dans (1.1), nous obtenons l'équation différentielle ordinaire :

$$-cW' = kW'' + mW(1-W) \quad (1.9a)$$

Cette équation s'écrit sous forme d'un système différentiel en introduisant la nouvelle variable  $V = W'$ , soit :

$$\begin{cases} W' = V \\ V' = -\frac{c}{k}V - \frac{m}{k}W(1-W) \end{cases} \quad (1.9b)$$

La résolution de ce système revient à une analyse de bifurcation de paramètre  $c$ . Les points d'équilibre sont  $E_1 = (W_1, V_1) = (0,0)$  et  $E_2 = (W_2, V_2) = (1,0)$ . La matrice Jacobienne s'écrit :



$$J(W, V) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2\frac{m}{k}W - \frac{m}{k} & -\frac{c}{k} \end{pmatrix} \quad (1.9c)$$

Pour le point d'équilibre  $E_1 = (0,0)$ , après linéarisation il vient :  $\det[J(0,0)] = (m/k) > 0$  et  $\text{tr}[J(0,0)] = -(c/k)$ .  $E_1 = (0,0)$  est donc stable pour  $c > 0$ .

De plus si  $\{\text{tr}[J(0,0)]\}^2 < 4\det[J(0,0)]$ , soit  $c < 2\sqrt{km}$ , alors  $E_1 = (0,0)$  est un foyer stable.

Pour  $c \geq 2\sqrt{km}$ ,  $E_1 = (0,0)$  est un noeud stable.

Pour le point d'équilibre  $E_2 = (1,0)$ , la linéarisation donne:  $\det[J(1,0)] = -(m/k) < 0$ .

$E_2 = (1,0)$  est un point selle.

Rappelons que les conditions aux limites définies dans (1.8c), permettent de déduire via le système (1.9b) que :

$$V(-\infty) = V(+\infty) = 0 \quad (1.10)$$

Le problème revient donc à étudier la connexion hétéro clinique partant du point selle  $E_2 = (1,0)$  arrivant à l'équilibre stable  $E_1 = (0,0)$ .

Cas :  $c < 2\sqrt{km}$

Dans ce cas  $W(y)$  atteint l'équilibre  $W(y) = 0$  par oscillation car  $E_1 = (0,0)$  est un foyer stable (figure 1.3). Ceci est impossible car l'onde progressive  $W$  est une densité positive. Il n'existe pas donc d'onde progressive.

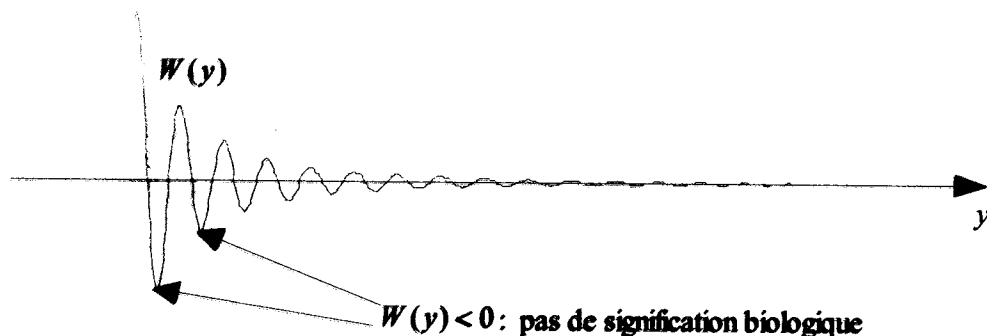


Figure 1.3 : Oscillation de l'onde progressive  $W$  en atteignant son état d'équilibre zéro.

Cas :  $c \geq 2\sqrt{km}$

$E_1 = (0,0)$  est dans ce cas un noeud stable et donc  $W(y)$  atteint l'équilibre  $W(y) = 0$  en gardant le même signe positif. L'onde progressive  $W$  existe. (cqfd)

### 1.2.2 Approximation de la vitesse d'invasion minimale. La conjecture linéaire

$c^* = 2\sqrt{km}$  est la valeur minimale pour laquelle il existe des ondes progressives  $W$  satisfaisant l'équation (1.1) et les conditions aux limites (1.8c). Elle correspond au changement de la nature du point d'équilibre  $E_1 = (0,0)$  d'un foyer stable à un noeud stable.

La linéarisation du système différentiel (1.9b) au voisinage de ce point d'équilibre donne :

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{m}{k} & -2\sqrt{\frac{m}{k}} \end{pmatrix} \quad (1.11)$$

Ce Jacobien admet la valeur propre double :

$$\lambda = -\sqrt{\frac{m}{k}} = -\frac{c^*}{2k} \quad (1.12)$$

Au voisinage du point d'équilibre  $E_1 = (0,0)$ , le profil d'onde est de la forme :

$$W(y) \approx \exp\left(-\frac{c^*}{2k} y\right) \quad \text{quand } y \rightarrow +\infty \quad (1.13)$$

Donc  $-c^*/2k$  est le taux de décroissance du profil d'onde. En pratique, il suffit de connaître le taux de décroissance du profil d'onde pour une valeur  $x$  grande pour avoir une bonne approximation de la vitesse minimale d'invasion  $c^*$ . Cette approximation est appelée la conjecture linéaire.

### 1.2.3 Conjecture de Fisher (Fisher, 1937).

La vitesse minimale d'invasion  $c^* = 2\sqrt{km}$  est asymptotique i.e. lorsque  $t \rightarrow +\infty$ ,  $c^*$  représente la vitesse minimale avec laquelle le gène va se propager.

### 1.2.4 Théorème de Kolmogorov, Petrovsky et Piskunov (Kolmogorov et al., 1937)

**Théorème 1.2.** Soit l'équation de réaction-diffusion suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + f(u) \quad x \in \mathfrak{R}, \quad t \geq 0 \quad (1.14)$$

où  $f$  est concave satisfaisant  $f(0) = f(1) = 0$ .

Si  $u(0,x) = \begin{cases} 1 & , x < 0 \\ 0 & , x > 0 \end{cases}$  et  $m(t)$  est telle que  $u(t, m(t)) = \frac{1}{2}$  alors :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{m(t)}{t} = c_{\min} \quad \text{et} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} u(t, x + m(t)) = W_{c_{\min}}(x)$$

où  $W_{c_{\min}}(x - c_{\min}t)$  est la solution front progressif avec la vitesse d'invasion  $c_{\min}$ . La vitesse  $c_{\min}$  est asymptotique (démonstration de la conjecture de Fisher)

#### Définition 1.5.

• L'équation de réaction diffusion (1.1) (ou 1.14) est alors appelée équation de Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov, en abrégé, Fisher-KPP.

Selon les propriétés de  $f$ , 3 types d'équations de réaction-diffusion scalaires ( $u(x, t) \in \mathfrak{R}$ ) sont définis.

#### 1.2.5 Types d'équations de réaction-diffusion scalaires

Soit l'équation de réaction-diffusion (1.14) :

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + f(u) \quad x \in \mathfrak{R}, \quad t \geq 0$$

Nous supposons par la suite toujours  $f$  satisfaisant la condition  $f \in C^1([0, 1], \mathfrak{R})$  et vérifiant  $f(0) = f(1) = 0$  où  $u(x, t) \in \mathfrak{R}$ .

Trois cas sont essentiellement étudiés :

a) Equations de réaction-diffusion avec non linéarité monostable:

$\forall u \in ]0, 1[$ ,  $f(u) > 0$ . Dans ce cas nous avons souvent  $f'(0) > 0$  et  $f'(1) < 0$ .

b) Equations de réaction-diffusion avec non linéarité bistable:

$\exists a \in ]0, 1[$  tel que  $f(u) < 0$  pour  $u \in ]0, a[$  et  $f(u) > 0$  pour  $u \in ]a, 1[$ . Dans ce cas nous avons souvent  $f'(0) < 0$  et  $f'(1) < 0$ .

c) Equations de réaction-diffusion avec non linéarité de type combustion :

$\exists a \in ]0, 1[$  tel que  $f(u) = 0$  pour  $u \in ]0, a[$  et  $f(u) > 0$  pour  $u \in ]a, 1[$ .

L'appellation 'monostable' et 'bistable' se réfère à la stabilité des points d'équilibre  $u = 0$  et  $u = 1$  pour l'équation différentielle ordinaire  $\dot{u} = f(u)$ .

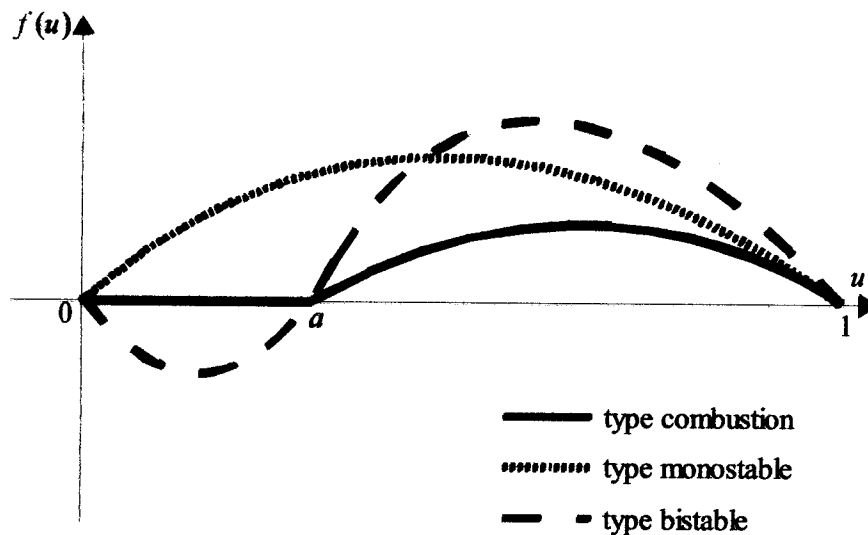


Figure 1.4. Non linéarité de  $f(u)$  dans le cas monostable, bistable et type combustion.

**Théorème 1.3. Existence des ondes progressives pour une équation de réaction-diffusion avec non linéarité monostable** (Aronson and Weinberger, 1975; Aronson and Weinberger, 1978).

Dans ce cas nous cherchons une onde progressive de la forme (1.8a), nous avons alors :

$\exists c^* > 0$  vérifiant  $c^* \geq 2\sqrt{f'(0)}$  telle que :

- i) pour tout  $c \geq c^*$ , l'équation (1.10) admet une solution  $W_c \in C^3(\mathfrak{R}, ]0,1[)$ , unique aux translations près, telle que  $W'_c(y) < 0$  pour tout  $y \in \mathfrak{R}$ .
- ii) pour  $c < c^*$ , l'équation (1.10) n'admet pas de solution  $W : \mathfrak{R} \rightarrow [0,1]$ .

**Théorème 1.4. Existence des ondes progressives pour une équation de réaction-diffusion avec non linéarité bistable ou de type combustion** (Aronson and Weinberger, 1975; Aronson and Weinberger, 1978).

Dans ce cas, nous avons le résultat suivant :

il existe un unique  $c \in \mathfrak{R}$  tel que l'équation (1.10) admet une solution  $W \in C^3(\mathfrak{R}, ]0,1[)$ , unique aux translations près, telle que  $W'(y) < 0$  pour tout  $y \in \mathfrak{R}$ .

L'équation Fisher-KPP est à l'origine de travaux abondants aussi bien dans la modélisation des réactions chimiques (Billingham and Needham, 1991), la dynamique des populations

(Aronson and Weinberger, 1975; Aronson and Weinberger, 1978; Murray, 1993), la modélisation de la combustion (Berestycki and Larrouturou, 1991) et les mathématiques (Bramson, 1983; Fife, 1979; Kametaka, 1976) pour n'en citer que quelques uns.

## **Chapitre 2**

# **Equations int egro-diff erences**

## Chapitre 2

### Equations intégro-différences

Les équations de réaction-diffusion ne s'adaptent pas à des populations biologiques qui dispersent seulement pendant une partie de leur cycle de vie, d'où le besoin d'introduire un modèle en temps discret. Cet outil ne s'appliquera donc qu'à des populations à générations ne se chevauchant pas. C'est Weinberger qui développa ce type de modèle (Weinberger, 1982) dont nous exposons une façon simple de sa construction dans les cas d'une population non structurée puis structurée en stades de développement (classes d'âge).

#### 2.1 Cas d'une population non structurée

##### 2.1.1 Définition d'une équation intégro-différence (EID)

Sans restreindre l'étude, nous supposons que, sur un cycle de vie, le processus de sédentarisation où la population biologique  $\mathcal{P}$  s'accroît ou décroît démographiquement précède le processus de dispersion. Si les générations ne se chevauchent pas, l'équation démographique de la population s'écrit :

$$N_{t+1} = f(N_t) \quad (2.1)$$

où  $N_t$  est la taille de la population  $\mathcal{P}$  à la génération  $t$  et  $f$  une fonction non linéaire. Pour inclure le processus de dispersion, désignons par  $\Omega$  un habitat continu. Dans le cas simple d'un habitat unidimensionnel ( $\Omega \subset \mathfrak{R}$ ), en tout point  $y \in \Omega$ , les individus arrivent, dispersent ou restent sédentaires. Pour introduire cette composante spatiale, notons par  $N(y, t)$  la densité d'individus présents en  $y \in \Omega$  à la génération  $t$ . L'utilisation du terme « densité » signifie que les individus sont calculés par point d'habitat. Dans le cas particulier où aucune dispersion n'affecte la population entre 2 générations successives, l'équation (2.1) s'écrit :

$$N(y, t+1) = f[t, y, N(y, t)] \quad (2.2a)$$

Si l'habitat  $\Omega$  est homogène et les ressources sont constamment disponibles à travers l'espace et le temps, l'équation (2.2a) s'écrit sous une forme plus simple :

$$N(y, t+1) = f[N(y, t)] \quad (2.2b)$$

Pour inclure la dispersion, désignons par  $k(y, s)$  la fonction densité de probabilité pour qu'un individu disperse de  $s$  à  $y$  entre 2 générations successives  $t$  et  $(t+1)$ . Le nombre d'individus se trouvant dans l'intervalle  $[y, y+dy]$  au temps  $(t+1)$  et provenant de la dispersion de tous les individus de l'habitat  $\Omega$  est :

$$N(y, t+1)dy = \int_{\Omega} k(y, s) f[N(s, t)] ds \quad (2.3)$$

La densité de la population en un point  $x \in \Omega$  est la projection via la distribution de Dirac  $\delta_x$  (Bracewell, 1978), concentrée en ce point, de toute la densité de l'habitat  $\Omega$  suivant la relation:

$$N(x, t) = \int_{\Omega} N(y, t) \delta_x(dy) \quad (2.4)$$

Soit en intégrant l'équation (2.3) :

$$N(x, t+1) = \int_{\Omega} k(x, y) f[N(y, t)] dy \quad (2.5)$$

Le noyau  $k(x, y)$  étant une fonction densité de probabilité, il satisfait les propriétés :

$$\forall x, y \in \Omega \quad k(x, y) \geq 0 \quad (2.6a)$$

$$\forall x \in \Omega \quad \int_{\Omega} k(x, y) dy = 1 \quad (2.6b)$$

$$\iint_{\Omega \Omega} k(y, s) ds dy = |\Omega| \quad (2.6c)$$

où  $|\Omega|$  est la mesure (longueur) de l'habitat  $\Omega$ . Si de plus la probabilité qu'un individu disperse de  $x$  à  $y$  dépend seulement de la distance entre ces deux points (habitat homogène) (Neubert et al., 2000) alors :

$$k(x, y) = k(|x - y|) \quad (2.6d)$$

L'équation (2.5) s'écrit :

$$N(x, t+1) = \int_{\Omega} k(|x - y|) f[N(y, t)] dy \quad (2.7)$$

### Définition 2.1.

• L'équation (2.7) est appelée équation intégro-différence (E.I.D). Elle décrit en même temps la démographie et la dispersion des individus de la population  $\mathcal{P}$  dans un environnement homogène.



**Définition 2.2.**

• La densité de probabilité  $k(|x-y|)$  est appelée noyau de dispersion ou de réorganisation et décrit la variation du taux d'individus qui dispersent en fonction de la distance parcourue.

Par la suite, par souci d'homogénéisation des écritures (faire apparaître les noyaux dans les intégrales), nous adopterons l'écriture suivante (utilisée en physique):

$$f(x) = \int_{\Omega} \delta(x-y) f(y) dy \text{ où } \delta(x-y) = \delta_{x-y}.$$

L'équation (2.7) est le point de départ de beaucoup de modèles de dispersion en dynamique des populations (Andersen, 1991; Kot, 1992; Kot and Schaffer, 1986; Kot et al., 1996; Lewis and Pacala, 2000).

**2.1.2 Théorème de Weinberger (Weinberger, 1982)**

**Théorème 2.1.** Soit l'E.I.D (2.7):  $N(x, t+1) = \int_{\Omega} k(|x-y|) f[N(y, t)] dy$

Si i)  $f'(N) \geq 0$  pour tout  $N > 0$ ,

ii)  $f(N) \leq f'(0)N$  pour tout  $N > 0$ ,

et iii)  $\hat{k}(s) = \int k(|x|) e^{sx} dx$  est défini pour un intervalle de  $s$  autour de 0, i.e le noyau de dispersion est exponentiellement borné,

alors il existe des ondes progressives  $N(x, t) = \Psi(x-ct)$  solutions de l'E.I.D. Ces ondes possèdent une vitesse d'invasion minimale :

$$c_w^* = \min_{s>0} \left\{ \frac{1}{s} \text{Log} [f'(0) \hat{k}(s)] \right\} \quad (2.8)$$

De plus, si l'ensemble des conditions initiales  $\{N(x, 0)\} \subset \Omega$  est compact, alors la vitesse minimale  $c_w^*$  est asymptotique.

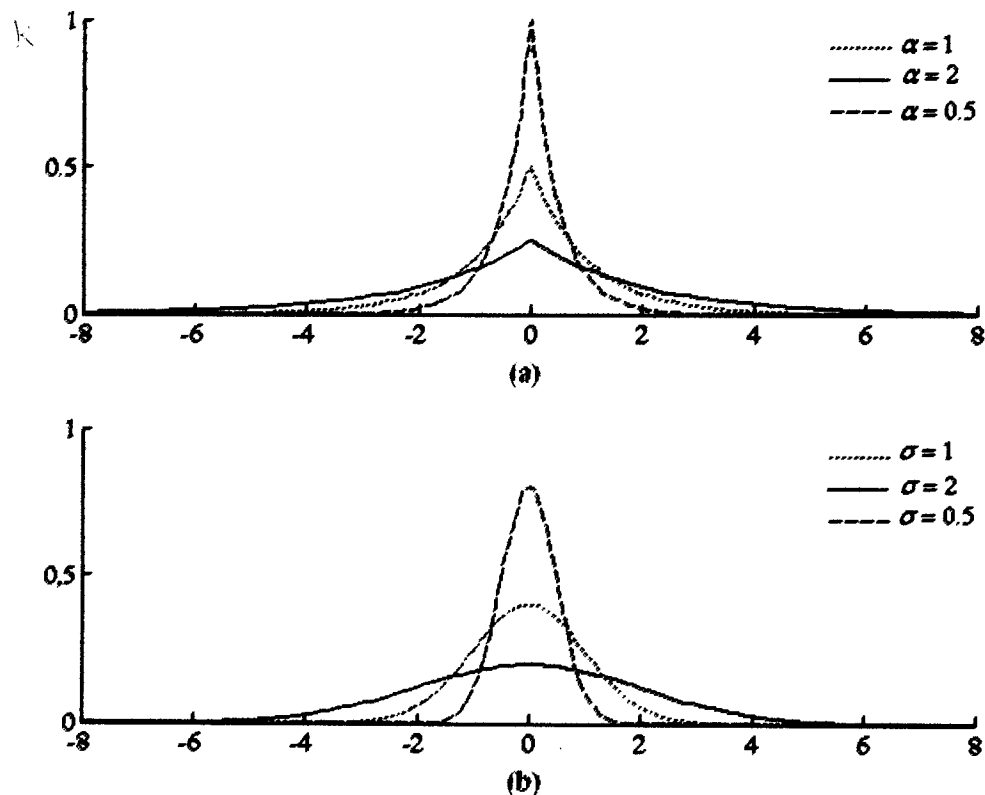
**Remarques :**

• Comme le temps est discret, la vitesse minimale d'invasion  $c_w^*$  représente la distance minimale entre deux ondes successives.

• Les conditions d'application de ce théorème cadrent bien avec les modèles d'invasion en écologie. En effet pour la condition iii), les noyaux de dispersion naturels utilisés sont souvent

les noyaux de Laplace de la forme  $k_\alpha(x) = (1/2\alpha)\exp(-|x|/\alpha)$ ,  $\alpha > 0$ , ou de Gauss de la forme  $k_\sigma(x) = (1/\sigma\sqrt{2\pi})\exp(-x^2/2\sigma^2)$ ,  $\sigma > 0$ , et donc ils sont exponentiellement bornés (figure 2.1).

• Les conditions *i*) et *ii*) traduisent le fait que la population s'accroît démographiquement sans présenter des effets Allee, but de la section suivante.



**Figure 2.1:** Noyaux de dispersion de Laplace et de Gauss. Représentation graphique du noyau de dispersion de Laplace (a) défini par  $k_\alpha(x) = (1/2\alpha)\exp(-|x|/\alpha)$ ,  $\alpha > 0$  et de Gauss (b) défini par  $k_\sigma(x) = (1/\sigma\sqrt{2\pi})\exp(-x^2/2\sigma^2)$ ,  $\sigma > 0$ .

### 2.1.3. Effets Allee

Considérons l'équation démographique (2.1):

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= f(N_t) \\ &= g(N_t)N_t \end{aligned} \tag{2.9}$$

#### Définition 2.3.

• La fonction  $g(N)$  est appelée **taux de croissance per capita** de la population  $\mathcal{P}$ .

Sans restreindre l'étude, nous supposons que :

$$f(0) = 0, f(1) = 1 \quad (2.10)$$

i.e. il existe un équilibre triviale à l'origine et un équilibre non trivial normalisé à un. Nous supposons, qu'il existe au plus un autre équilibre entre 0 et 1. L'effet de la densité se traduit par une réduction de la survie et de la fécondité (Caswell, 2001; Fowler and Ruxton, 2001) soit :

$$\frac{dg(N)}{dN} \leq 0 \quad (2.11)$$

**Définition 2.4.**

• S'il existe des valeurs  $N \in [0, a] \subset [0, 1]$ , tel que :  $\frac{dg(N)}{dN} > 0$ , alors nous dirons que la population  $\mathcal{P}$  présente un effet Allee (Allee, 1931; Allee, 1938).

**Proposition 2.1.** Si la population  $\mathcal{P}$  présente un effet Allee, alors il existe un intervalle  $[0, a] \subset [0, 1]$  tel que :

$$f(N_t) > f'(0)N_t \quad \text{pour } N_t \in [0, a] \quad (2.12)$$

Démonstration :

$g$  étant une fonction strictement croissante sur  $[0, b]$ ,  $b < a$ ,  $g(x) > g(0)$  pour tout  $x \in [0, b]$ .

Mais  $g(0) = f'(0)$ . Soit  $g(x) = \frac{f(x)}{x} > f'(0)$ .

(cqfd)

Certains auteurs considèrent la proposition 2.1 comme définition de l'effet Allee (Wang and Kot, 2001; Wang et al., 2002); ce qui donne une définition plus large.

**Définition 2.5.**

• L'effet Allee est dit fort « strong Allee effect » si et seulement si :

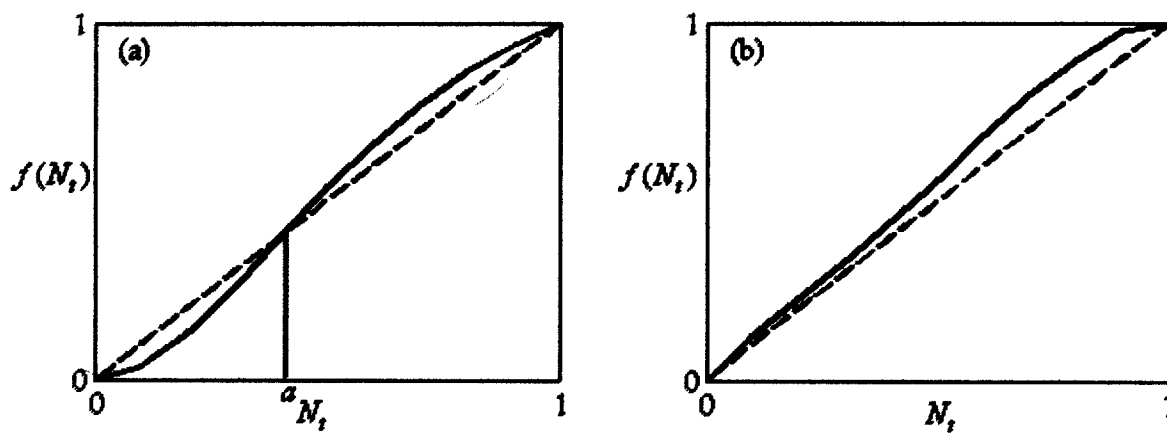
$$0 \leq f'(0) < 1 \quad (2.13)$$

il est faible « weak Allee effect » si et seulement si :

$$f'(0) > 1 \quad (2.14)$$

La figure (2.2), donne l'allure de la courbe de la fonction  $f$  décrivant la démographie d'une population présentant un effet Allee.

Une population biologique présentant un effet Allee est une population telle que si elle est gravement décimée montre une faible capacité à se rétablir. L'appellation « effet Allee » tire son origine des travaux d'Allee qui en étudiant le lent rétablissement des stocks, avait observé que des poissons rouges croissaient plus rapidement dans l'eau ayant déjà contenu d'autres poissons rouges. Il conjectura que les individus pouvaient tirer des bénéfices d'une augmentation du nombre de conspécifiques. Pour une population animale, ces bénéfices se



**Figure 2.2.** Allure de la courbe de la fonction  $f$  décrivant la démographie d'une population  $\mathcal{P}$  présentant un effet Allee. L'effet Allee fort (a) est caractérisé par l'existence d'un seuil  $a$  au dessous duquel la population ne peut croître. Dans le cas de l'effet Allee faible (b), il n'existe pas de seuil mais un intervalle où  $f(N_t) > f'(0)N_t$ .

situent au niveau de la fécondité par la disponibilité des partenaires sexuels et au niveau de la survie par une meilleure défense des ressources, une prédation plus efficace pour les prédateurs grâce à la coopération et une vigilance plus accrue pour les proies. Pour une population végétale, le manque de pollinisation efficace peut entraîner un effet Allee. Un effet Allee peut ralentir ou même avorter une invasion (Lewis and Kareiva, 1993; Lewis and van den Driessche, 1993).

## 2.2 Etude du cas simple des plantes annuelles sans banque de graines

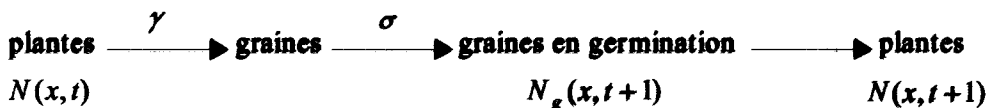
Pour fixer les idées, reprenons l'exemple de la dispersion chez les plantes traité par Mistro (Mistro et al., 2005) dans le cas très simple de plantes annuelles sans banque de graines (sans

diapause). L'EID associée au cycle de vie des plantes annuelles, représenté dans la figure 2.3, est:

$$N(x, t+1) = \sigma \gamma \int_{\Omega} k(|x-y|) N(y, t) dy \tag{2.15}$$

Dans le cas des plantes où la probabilité de disperser diminue avec la distance de dispersion, il est naturel de choisir comme noyau de dispersion le noyau de Laplace définie par

$$k_1(x) = (1/2) \exp(-|x|).$$



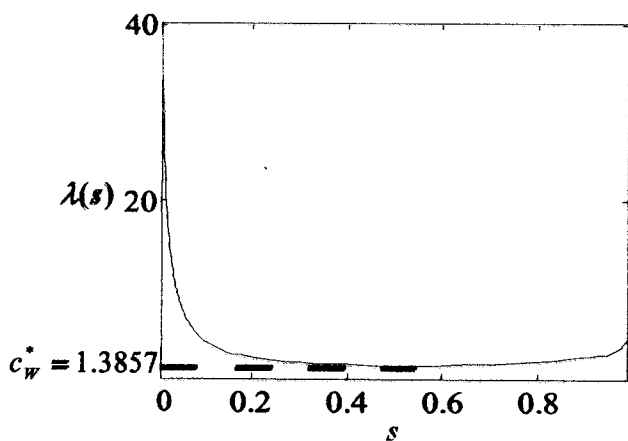
**Figure 2.3:** Cycle de vie simplifié des plantes annuelles. Les plantes de la génération  $t$  de densité  $N(x, t)$  produisent au début de l'été, avec une fécondité  $\gamma$  des graines qui vont survivre pendant l'hiver avec une probabilité  $\sigma$ . On suppose que toutes les graines en germination survivent pour devenir adultes. (Les notations sont celles de Mistro (Mistro et al., 2005))

2.2.1 Résolution analytique par application du théorème de Weinberger

La fonction démographique des plantes annuelles est :

$$f(x) = \sigma \gamma x \tag{2.16}$$

Elle satisfait les conditions  $i)$  et  $ii)$  du théorème de Weinberger. D'autre part, le noyau de Laplace  $k_1(x) = (1/2) \exp(-|x|)$  est exponentiellement borné car :



**Figure 2.4 :** Graphe de la fonction de Weinberger. Cette fonction est définie dans ce cas de la façon suivante :

$$\lambda(s) = \frac{1}{s} \ln [f'(0) \hat{k}(s)] = \frac{1}{s} \ln \left( \frac{\sigma \gamma}{1-s^2} \right)$$

(formule 2.8). Les paramètres démographiques sont tels que :  $\sigma = 0.5$  et  $\gamma = 3$

$$\hat{k}(s) = \frac{1}{1-s^2} \quad \text{pour } 0 < s < 1 \tag{2.17}$$

La figure (2.4) montre la vitesse d'invasion asymptotique obtenue,  $c_w^* = 1.3857$  correspondant au minimum atteint de la fonction  $\lambda(s) = \frac{1}{s} \ln[f'(0) \hat{k}(s)] = \frac{1}{s} \ln\left(\frac{\sigma\gamma}{1-s^2}\right)$  pour les paramètres démographiques suivants  $\sigma = 0.5$  et  $\gamma = 3$ . Cette vitesse est calculée par un programme MATLAB dont le code source est donné en annexe A.

### 2.2.2 Résolution numérique et déroulement du programme

La résolution numérique de l'équation (2.15) est basée sur la discrétisation de l'habitat  $\Omega$  ramené à l'intervalle  $[0, a]$ . Divisons cet intervalle en  $m$  parties de même longueur  $\Delta x = \frac{a}{m}$ . La formule des trapèzes permet d'approcher le calcul intégral suivant la formule des trapèzes :

$$\int_0^a f(x) dx \approx \frac{\Delta x}{2} [f(0) + f(a)] + \Delta x \sum_{i=1}^{m-1} f(i \Delta x) \quad (2.18)$$

Le programme de calcul des densités  $N(x, t)$  et de la vitesse d'invasion est écrit en C++. Son fichier source est donné en annexe B. La section suivante décrit les différents modules (ensemble d'opérations) qui le composent. Les notations des paramètres, des fonctions et des fichiers sont celles utilisées dans le fichier source. Pour éviter toute confusion lors de la description des modules, les règles d'écriture suivantes sont adoptées :

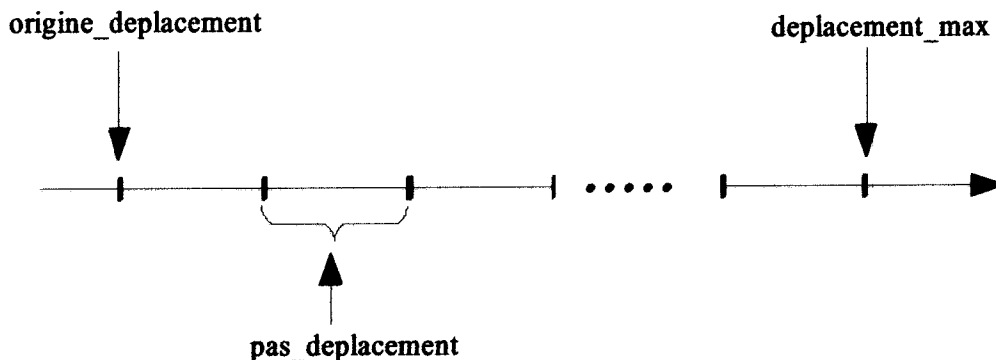
- les paramètres scalaires tels que définis dans le fichier source gardent leur notations dans les différents modules i.e en times new roman 12 points,
- les vecteurs et matrices (tableaux) sont en gras dans la police times new roman 12 points,
- les commentaires seront en italique dans la police times new roman 12 points,
- les noms des fichiers en contour dans la police times new roman 12 points, par exemple :  
le fichier `dens_pop_plantes_XX_gener_YY_grad_`,
- les noms des fonctions utilisées dans le fichier source sont en contour italique dans la police times new roman 12 points, par exemple la fonction *initialisation\_des\_vecteurs\_densites*,
- les noms des flux de valeurs sont doublement soulignés, par exemple : le flux densite\_population\_plantes,

#### a) Module « discrétisation de l'habitat »

$\Omega$  est ramené à l'intervalle  $\Omega = [\text{origine\_deplacement}, \text{deplacement\_max}]$  ;

• origine deplacement : *origine de l'habitat  $\Omega$* ,

- `deplacement_max` : extrémité droite de l'habitat  $\Omega$ ,
- `nombre_grad` : nombre de graduations de l'habitat  $\Omega$  sans la graduation de l'origine,
- `pas_deplacement` : pas de déplacement  $\Delta x = \frac{\text{deplacement\_max} - \text{origine\_deplacement}}{\text{nombre\_grad}}$ .



- `grad` : définie comme étant l'inverse du pas de déplacement, i.e. le nombre de graduations par unité de longueur de  $\Omega$ . Cette valeur apparaît dans les noms de fichiers pour informer sur la finesse de la graduation de l'habitat.

#### b) Module « définition des paramètres démographiques »

Les paramètres démographiques définis sont :

- `sigma` : probabilité de survie pendant l'hiver,
- `gamma` : fécondité des plantes en début d'été,
- `densite_seuil` : densité détectable minimale  $N_{\min}$  représentant le minimum de la densité  $N(x,t)$  pour dire qu'un point  $x \in \Omega$  est colonisé,
- `generations` : nombre fixé de générations. C'est une valeur introduite dans le nom des fichiers.

#### c) Module « déclaration des paramètres pour le calcul des densités »

Les paramètres déclarés pour le calcul des densités de la population sont :

- `abscisse_x` : distance de l'origine de l'habitat à un point donné,
- `densite[nombre_grad+1][2]` : tableau à 2 colonnes et  $(\text{nombre\_grad}+1)$  lignes. Au début du programme, `densite[nombre_grad+1][0]` représente les valeurs initiales  $N(x,0)$ ,
- `dispersion[generations+1]` : vecteur à  $(\text{generations}+1)$  composantes qui récupère la dispersion maximale de chaque génération,
- `gener_calcul_vitesse` : génération à partir de laquelle commence le calcul de la vitesse d'invasion.

**d) Module « déclaration des flux de résultats »**

Quatre flux de résultats numériques sont déclarés :

- densite\_population\_plantes : flux des valeurs des densités de plantes, en tout point de l'habitat, de la première à la dernière génération fixée,
- population\_finale\_plantes : flux des valeurs des densités de plantes, en tout point de l'habitat, de la dernière génération ,
- dispersion\_maxi : flux des valeurs de la dispersion maximale de chaque génération. La dispersion maximale d'une génération est la distance de l'origine du repère (origine\_deplacement) jusqu'au point  $x \in \Omega$  où la densité minimale (densite\_seuil) est atteinte,
- vitesse\_invasion : flux des valeurs de la vitesse de invasion. Dans ce cas une seule valeur est récupérée.

Chaque flux est récupéré dans un fichier de données (.dat) dont les noms sont déclarés au début du programme principal.

**e) Module « nomination et ouverture des fichiers de résultats »**

Aux 4 flux de valeurs déclarés correspondent 4 fichiers de données (.dat) nommés de la façon suivante :

- le flux densite\_population\_plantes est récupéré dans le fichier de données (.dat) nommé : dens\_pop\_plantes\_XX.gener\_YY.grad\_ ,
- le flux population\_finale\_plantes est récupéré dans le fichier de données (.dat) nommé : pop\_fin\_plantes\_XX.gener\_YY.grad\_ ,
- le flux dispersion\_maxi est récupéré dans le fichier de données (.dat) nommé : disp\_max\_XX.gener\_YY.grad\_ ,
- le flux vitesse\_invasion est récupéré dans le fichier de données (.dat) nommé : vit\_inv\_XX.gener\_YY.grad\_ .

Les symbolles XX et YY indiquent respectivement le nombre fixé de générations et le nombre de graduations contenus dans une unité de déplacement.

**f) Module « initialisation et enregistrement des densités initiales et de la dispersion maximale initiale »**

- la fonction initialisation\_des\_vecteurs\_densites remplit le vecteur des densités densite[nombre\_grad+1][0] par les valeurs initiales choisies. Dans ce cas, la densité initiale des plantes est nulle en tout point de l'habitat  $\Omega$ , sauf à l'origine où  $N(0,0) = 0.1$ ,



- la fonction *enregistrement\_densite\_initiale\_des\_plantes* enregistre les densité initiales dans le fichier *dens\_pop\_plantes\_XX\_gener\_YY\_grad\_*,
- l'initialisation et l'enregistrement de la dispersion maximale initiale (dans ce cas nulle) se fait directement par instruction.

**g) Module « boucle sur les générations »**

*Entre deux incrémentations du temps t, les opérations effectuées sont les suivantes :*

- remplissage du vecteur **densite[nombre\_grad+1][1]** via l'équation (2.15). Cette opération nécessite la composition de deux fonctions :
  - la fonction *fonction1* représentant le noyau de dispersion choisi,
  - la fonction *integration* permettant le calcul approché de l'intégrale dans (2.15) par la formule du trapèze (2.16).
- enregistrement du vecteur calculé **densite[nombre\_grad+1][1]** dans le fichier *dens\_pop\_plantes\_XX\_gener\_YY\_grad\_*,
- calcul de la dispersion maximale de génération t par la fonction *dispersion\_maximale*, puis enregistrement du résultat dans le fichier *disp\_max\_XX\_gener\_YY\_grad\_*,
- écrasement des anciennes valeurs de **densite[nombre\_grad+1][0]** par les nouvelles valeurs calculées dans **densite[nombre\_grad+1][1]** par la fonction *remplissage\_colonne\_zero*.

A la fin de ce module, les fichiers suivants sont remplis :

*dens\_pop\_plantes\_XX\_gener\_YY\_grad\_* et *disp\_max\_XX\_gener\_YY\_grad\_*.

La figure 2.4 représente les densités des plantes en fonction de la position dans l'habitat pour les valeurs démographiques suivantes :  $\sigma = 0.5$  et  $\gamma = 3$ . Ces densités se présentent sous formes d'ondes progressives (Weinberger, 1978; Weinberger, 1982).

Dans ce cas elles ont les propriétés suivantes :

- la densité maximale est atteinte à l'origine du repère,
- la dispersion de la population est d'autant plus importante que le nombre de générations augmente (encapsulation des courbes),
- la densité de la population décroît en fonction de l'éloignement par rapport à l'origine du repère.

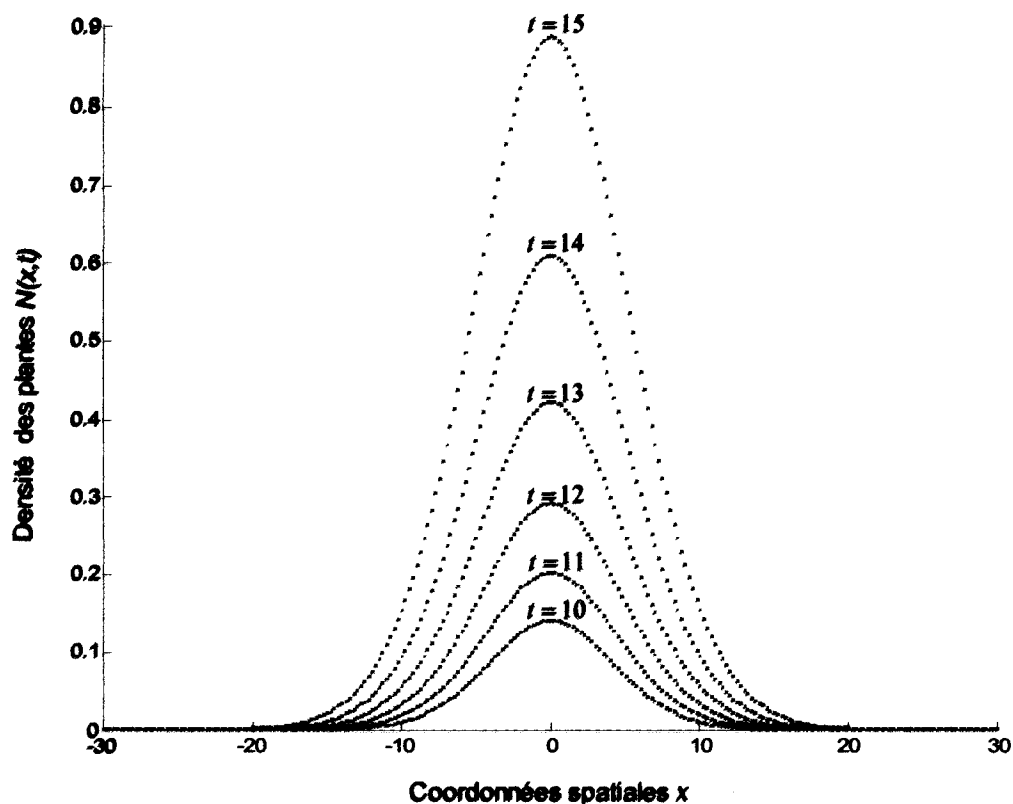


Figure 2.5 : Ondes progressives d ecrivant la dispersion de la population de plantes annuelles. Ces ondes sont solutions de l' equation int egro-diff erence (2.15) pour les valeurs  $\sigma = 0.5$  et  $\gamma = 3$ . Les conditions initiales sont telles que la densit e initiale est nulle en tout point de l'habitat sauf  a l'origine o u  $N(0,0) = 0.1$ .

Le fichier `disp_max_XX_gener_YY_grad_renferme` les composantes du vecteur **dispersion**. Chaque g eneration  $i$  a une dispersion maximale  $dispersion[i]$ , soit :

$$\mathbf{dispersion} = \begin{pmatrix} dispersion[0] \\ \vdots \\ dispersion[t] \end{pmatrix} \quad (2.19)$$

La vitesse d'invasion not ee  $c^*(t)$ , qui d epend du nombre de g enerations, se calcule par la formule :

$$c^*(t) = \frac{1}{(t - t_0 + 1)} \sum_{i=t_0}^t dispersion[i] \quad (2.20)$$

o u  $t_0 = gener\_calcul\_vitesse$  et  $t = generations$

## h) Module « calcul de la vitesse d'invasion »

C'est la partie finale du programme durant laquelle :

- la vitesse d'invasion est calculée à l'aide de la formule (2.20) et est enregistrée dans le fichier vit\_col\_XX\_gener\_YY\_grad\_.
- les densités finales de la population (vecteur densite[nombre\_grad+1][1]) sont enregistrées dans le fichier pop\_fin plantes\_XX\_gener\_YY\_grad\_.

Le tableau 2.1 donne les vitesses d'invasion de la population de plantes pour un nombre croissant de générations. Comme la vitesse d'invasion  $c_w^*$  est asymptotique, nous remarquons que quand  $t \rightarrow +\infty$  alors  $c^*(t) \rightarrow c_w^*$ .

Nombre de générations $t$	10	15	50	100
Vitesse d'invasion $c^*(t)$	1.2333	1.2888	1.3576	1.3725

**Tableau 2.1 :** Vitesses d'invasion de la population non structurée de plantes annuelles en fonction du nombre de générations. La discrétisation de  $\Omega$  est de 10 graduations par unité d'habitat.

### 2.2.3 Fonctions démographiques

De façon générale, dans l'EID (2.7), la fonction  $f$  est non linéaire. Les fonctions les plus utilisées sont:

1-la fonction de stock-recrutement de Beverton-Holt (Beverton and Holt, 1957) :

$$f[N(y,t)] = \frac{\lambda N(y,t)}{1 + a N(y,t)} \quad (2.21)$$

2-la fonction de Maynard Smith (Maynard Smith, 1968) :

$$f[N(y,t)] = \frac{\lambda N(y,t)}{1 + [a N(y,t)]^b} \quad (2.22)$$

où  $\lambda$  est le taux d'accroissement intrinsèque en absence de compétition,  $a$  est la densité maximale supportée et  $b$  définit la teneur de la compétition intra spécifique.

3- la fonction de recrutement de géniteurs de Ricker (Ricker, 1954) :

$$f[N(y,t)] = a N_g(y,t + 1) e^{-b N_g(y,t + 1)} \quad (2.23)$$

où  $N_g(y, t)$  est l'effectif des géniteurs dépendant de la densité de la population  $N(y, t)$  via la relation  $N_g(y, t+1) = \Phi[N(y, t)]$ ,  $\Phi$  étant déduite du cycle de vie ;  $a$  est la fécondité *per capita* des géniteurs en l'absence des effets de la densité et  $b$  est un coefficient décrivant la réduction de la fécondité sous la densité dépendance.

### 2.3 Cas d'une population structurée

#### 2.3.1 Théorème de Neubert-Caswell (Neubert and Caswell, 2000)

Soit  $\mathbf{N}(t) = (N_1, N_2, \dots, N_p)'$  (la notation  $( )'$  désigne le vecteur transposé) le vecteur d'état, à la génération  $t$ , de la population  $\mathcal{P}$  structurée en  $p$  stades de développement. Si  $\mathbf{B} = (b_{ij})_{0 \leq i, j \leq p}$  est la matrice de transition de  $t$  à  $(t+1)$  de cette population alors :

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ \vdots \\ N_p \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & \dots & b_{1p} \\ b_{21} & b_{22} & \dots & b_{2p} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{p1} & b_{p2} & \dots & b_{pp} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ \vdots \\ N_p \end{pmatrix} (t) \quad (2.24)$$

De façon générale,  $\mathbf{B} = \mathbf{B}(\mathbf{N})$  est une matrice densité dépendante. Si la population ne disperse pas alors la densité de chaque classe  $i$  est :

$$N_i(y, t+1) = \sum_{j=1}^p b_{ij}[\mathbf{N}(y, t)] N_j(y, t) \quad \text{pour } i = 1, \dots, p \quad (2.25)$$

Dans le cas où il y a dispersion, désignons par  $k_{ij}(x, y)$  la fonction densité de probabilité tel qu'un individu se trouvant dans le stade de développement  $j$  à l'instant  $t$  passe au stade  $i$  à  $(t+1)$  et disperse en même temps de  $y$  à  $x$  dans l'habitat  $\Omega$ . La densité totale de la classe  $i$  à  $(t+1)$  est donc :

$$N_i(x, t+1) = \int_{\Omega} \sum_{j=1}^p \{k_{ij}(x, y) b_{ij}[\mathbf{N}(y, t)] N_j(y, t)\} dy \quad \text{pour } i = 1, \dots, p \quad (2.26)$$

Si entre deux générations successives  $t$  et  $t+1$ , les individus passant de la classe  $j_0$  à la classe  $i$  ne dispersent pas, il vient :

$$N_i(x, t+1) = \int_{\Omega} \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq j_0}}^p \{k_{ij}(x, y) b_{ij}[\mathbf{N}(y, t)] N_j(y, t)\} dy + b_{ij_0}(\mathbf{N}) N_{j_0}(x, t) \quad (2.27)$$

En vertu de la relation (2.4), nous pouvons écrire :

$$N_i(x, t+1) = \int_{\Omega} \sum_{j=1}^p \{k_{ij}(x, y) b_{ij}[\mathbf{N}(y, t)] N_j(y, t)\} dy \quad (2.28a)$$

avec

$$k_{ij_0}(x, y) = \delta(x - y) \quad (2.28b)$$

Comme dans le cas d'une population non structurée, en supposant l'habitat  $\Omega$  homogène, les noyaux de dispersion satisfont :

$$k_{ij}(x, y) = k_{ij}(|x - y|) \quad (2.29)$$

les équations (2.26) s'écrivent :

$$\mathbf{N}(x, t+1) = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ \vdots \\ N_p \end{pmatrix}_{(x, t+1)} = \int_{\Omega} \begin{pmatrix} k_{11}(x-y) b_{11}[\mathbf{N}(y, t)] & \cdots & k_{1p}(x-y) b_{1p}[\mathbf{N}(y, t)] \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ k_{p1}(x-y) b_{p1}[\mathbf{N}(y, t)] & \cdots & k_{pp}(x-y) b_{pp}[\mathbf{N}(y, t)] \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ \vdots \\ N_p \end{pmatrix}_{(y, t)} dy \quad (2.30)$$

Soit sous forme matricielle:

$$\mathbf{N}(x, t+1) = \int_{\Omega} \{ \mathbf{K}(|x-y|) \circ \mathbf{B}[\mathbf{N}(y, t)] \} \mathbf{N}(y, t) dy \quad (2.31)$$

où "o" est le produit terme à terme de Hadamard. Si  $\Omega = \mathfrak{R}$ , l'équation (2.31) n'est autre que l'équation de Neubert-Caswell (equation 1.5 du chapitre précédent).

#### Définition 2.6.

• Une matrice carrée  $A = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$  est dite non négative si  $a_{ij} \geq 0$ , pour  $1 \leq i, j \leq n$ . Elle est dite positive si  $a_{ij} > 0$  pour  $1 \leq i, j \leq n$ .

#### Définition 2.7.

• Une matrice carrée  $A = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$  est dite primitive si elle est non négative et  $A^k$  est positive pour un certain  $k > 0$ .

**Théorème 2.2.** Si :

- i) La matrice  $\mathbf{B}[\mathbf{N}(x, t)]$  est positive et primitive ou non négative et primitive,
- ii) La plus grande valeur propre  $\mu$  de la matrice  $\mathbf{A} = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq p} = \mathbf{B}(\mathbf{0})$  est supérieure à 1 (la population s'accroît pour de faibles effectifs),

iii) La population ne pr esente pas d'effet Allee i.e  $\sum_{j=1}^p b_{ij} [N(x,t)] N_j(x,t) \leq \sum_{j=1}^p a_{ij} N_j(x,t)$  pour  $N_j(x,t) \geq 0, i = 1, \dots, p,$

iv) Tous les noyaux de dispersion poss edent des fonctions g en eratrices des moments (sont exponentiellement born es)

alors la vitesse d'invasion asymptotique de cette population est :

$$c_{NC}^* = \min_{0 < s < \hat{s}} \left[ \frac{1}{s} \ln \rho_1(s) \right] \tag{2.32}$$

o u  $\rho_1(s)$  est la plus grande valeur propre de la matrice  $H(s) = A \circ M(s)$  pour  $s \in (0, \hat{s})$ .  $M(s)$  est la matrice dont les  el ements sont les fonctions g en eratrices des noyaux  $k_{ij}$ , i.e.

$$m_{ij}(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} k_{ij}(x) e^{sx} dx \quad \text{pour } i, j = 1, \dots, p \tag{2.33}$$

2.3.2 Exemple d'application :

Consid erons une population biologique  $\mathcal{P}$  partitionn ee en 2 classes d' age : les juv eniles  $J(t)$  ( $J'(t)$   tant le nombre de juv eniles ayant surv ecu) et les adultes  $A(t)$  d ecrite par le cycle de vie de la figure 2.6 (Neubert and Caswell, 2000). Les param etres d emographiques associ es   ce cycle sont :

- $\sigma_1$  : probabilit e de survie des juv eniles,
- $\sigma_2$  : probabilit e de survie des adultes,
- $\gamma$  : proportion des juv eniles devenant adultes,
- $\Phi \exp[-(J + A)]$  : f ecundit e densit e d ependante des adultes.

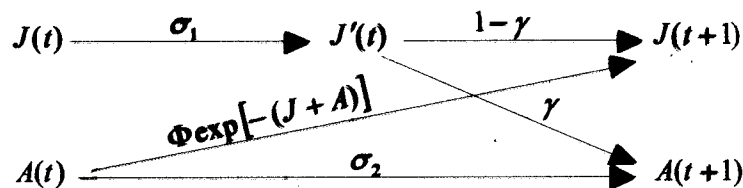


Figure 2.6 : Cycle de vie d'une population partitionn ee en deux stades de d eveloppement : les juv eniles  $J(t)$  et les adultes  $A(t)$ .

La matrice de transition est densit e d ependante et s' ecrit sous la forme :

$$B_N = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \Phi \exp[-(J+A)] \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \quad (2.34a)$$

Les param etres d emographiques seront choisis par la suite de telle sorte que la matrice  $B_N$  v erifie les conditions *i*), *ii*) et *iii*) du th eor eme de Neubert-Caswell.

Si la dispersion dans l'habitat, choisi dans ce cas tel que  $\Omega = \mathfrak{R}$ , affecte seulement les juv eniles quand ils deviennent adultes alors la matrice des noyaux de dispersion s' ecrit :

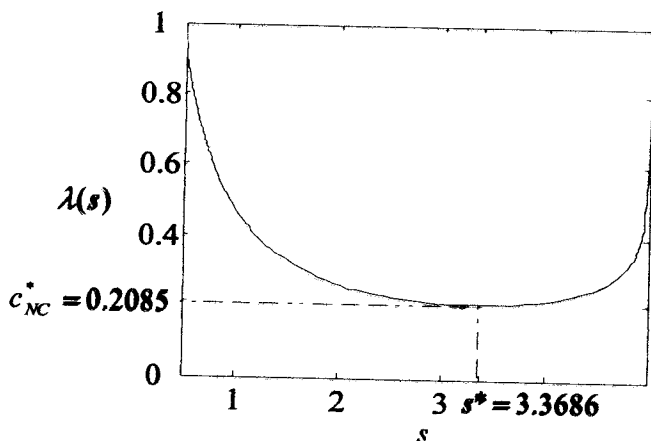
$$K = \begin{pmatrix} \delta(x) & \delta(x) \\ \frac{1}{2\alpha} \exp(-\frac{|x|}{\alpha}) & \delta(x) \end{pmatrix} \quad (2.34b)$$

o u le noyau de dispersion de Laplace tel que d efini dans la section 2.1.2 a  et e choisi. Si  $(J, A)(x, t)$  est le vecteur d' etat d ecrivant la population biologique consid er ee alors l' equation (2.30) s' ecrit :

$$J(x, t+1) = \sigma_1(1-\gamma)J(x, t) + \Phi \exp[-(J(x, t) + A(x, t))]A(x, t) \quad (2.35a)$$

$$A(x, t+1) = \sigma_1\gamma \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{2\alpha} \exp(-\frac{|x-y|}{\alpha}) J(y, t) dy + \sigma_2 A(x, t) \quad (2.35b)$$

Les  equations (2.35a) et (2.35b) d ecrivent la d emographie et la dispersion de la population structur ee  $\mathcal{P}$ . Comme dans le cas d'une population non structur ee, nous r esolvons ces  equations analytiquement par application de th eor eme de Neubert-Caswell puis num eriquement.



**Figure 2.7 :** Graphe de la fonction de Neubert-Caswell. Cette fonction est d efinie de la fa con suivante :  $\lambda(s) = (1/s) \ln \rho_1(s)$  o u  $\rho_1(s)$  est donn ee dans l' equation (2.36) avec les param etres d emographiques :  $\sigma_1 = 0.8$ ,  $\sigma_2 = 0.2$ ,  $\gamma = 0.5$ ,  $\Phi = 4$  et  $\alpha = 0.2$ .

Pour calculer la vitesse d'invasion analytiquement, nous construisons d'abord la matrice des fonctions g en eratrices des moments :

$$\mathbf{M}(s) = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ \frac{1}{1-\alpha^2 s^2} & 1 \end{pmatrix} \quad (2.36a)$$

La matrice  $\mathbf{H}(s) = \mathbf{A} \circ \mathbf{M}(s)$  s'écrit donc :

$$\mathbf{H}(s) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \Phi \\ \frac{\sigma_1 \gamma}{1-\alpha^2 s^2} & \sigma_2 \end{pmatrix} \quad (2.36b)$$

Sa plus grande valeur propre est :

$$\rho_1(s) = \frac{1}{2} \left\{ \sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2 + \sqrt{[\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2]^2 + \frac{4\sigma_1 \gamma \Phi}{1-\alpha^2 s^2}} \right\} \quad (2.36c)$$

La première partie (ligne 1 à ligne 24) du programme MATLAB donné en annexe C calcule le minimum de la fonction de Neubert-Caswell  $\lambda(s) = (1/s) \ln \rho_1(s)$  sur l'intervalle  $(0, 1/\alpha)$ ,  $\alpha > 0$ , pour les paramètres démographiques suivants  $\sigma_1 = 0.8$ ,  $\sigma_2 = 0.2$ ,  $\gamma = 0.5$ ,  $\Phi = 4$  et  $\alpha = 0.2$ . Ce minimum représente la vitesse d'invasion asymptotique  $c_{NC}^* = 0.2085$  (figure 2.7).

La résolution numérique suit le même cheminement que dans le cas de la population non structurée, à savoir que le programme se compose des mêmes modules :

- discrétisation de l'habitat,
- définition des paramètres démographiques,
- déclaration des paramètres pour le calcul des densités,
- déclaration des flux de résultats,
- nomination et ouverture des fichiers de résultats,
- initialisation et enregistrement des densités initiales et de la dispersion maximale initiale,
- boucle sur les générations,
- calcul de la vitesse d'invasion.

Le fichier source C++ du programme est donné en annexe D. Les ondes progressives pour un nombre fixé de générations sont représentées dans la figure (2.8).



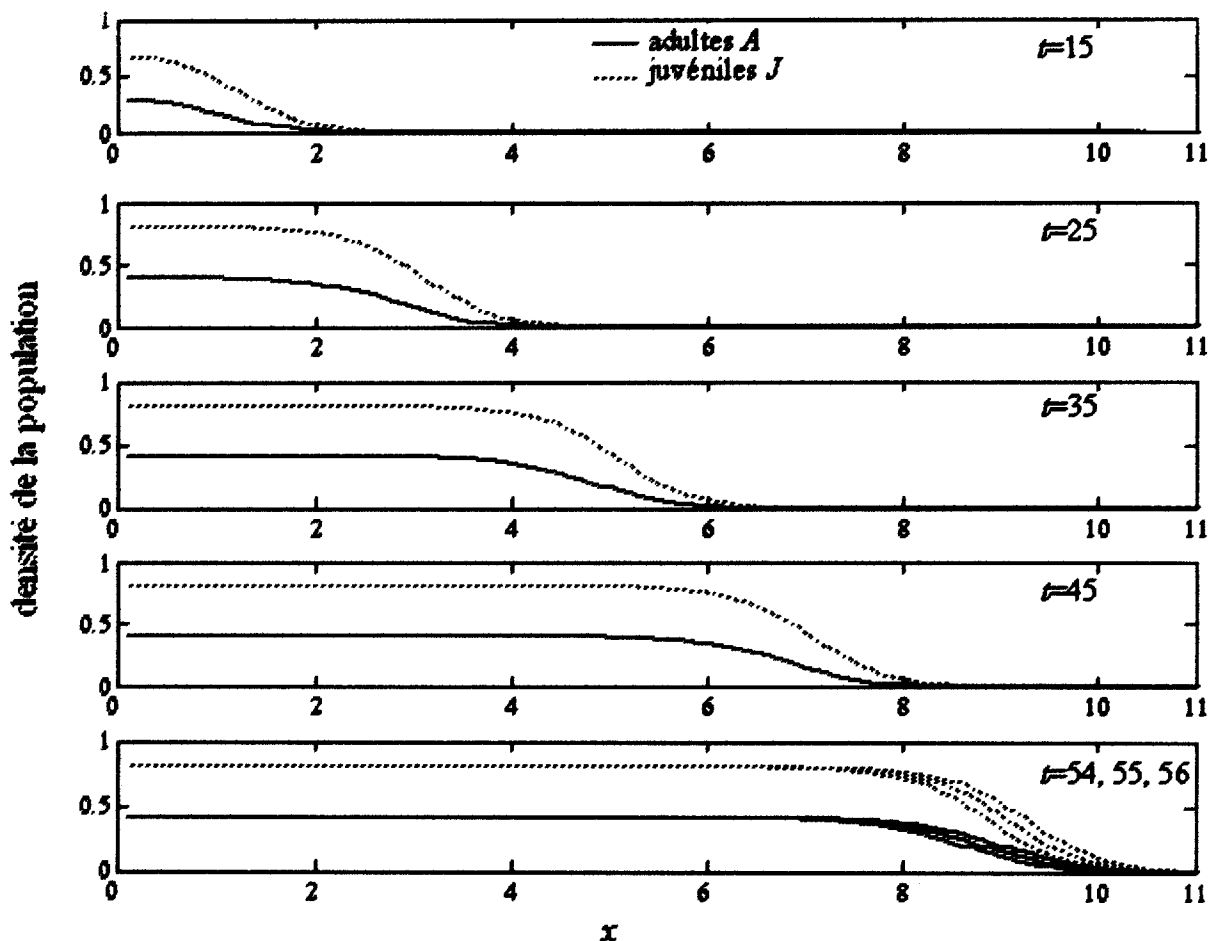


Figure 2.8 : Ondes progressives décrivant la dispersion de la population structurée. Ces ondes sont solutions des équations (2.35a et 2.35b) avec les paramètres démographiques suivants :  $\sigma_1 = 0.8$ ,  $\sigma_2 = 0.2$ ,  $\gamma = 0.5$ ,  $\Phi = 4$  et  $\alpha = 0.2$ . Les conditions initiales sont telles que les densités des juvéniles et des adultes sont nulles en tout point de l'habitat sauf à l'origine où  $J(0,0) = 0.1$

Les valeurs obtenues de la vitesse d'invasion pour différentes générations sont données dans le tableau (2.2).

Nombre de générations $t$	15	25	35	45	55	100	200
Vitesse d'invasion $c^*(t)$	0.2000	0.2000	0.2000	0.2000	0.2000	0.2039	0.2069

Tableau 2.2 : Vitesses d'invasion, de la population structurée  $\mathcal{P}$ , obtenues en fonction du nombre de générations. La discrétisation de l'habitat est assez fine (10 graduations par unité d'habitat)

La vitesse asymptotique  $c_{NC}^*$   tant d efinie comme  tant la vitesse d'invasion    $t \rightarrow +\infty$  ; nous retrouvons par les calculs num eriques cette propri et es i.e : quand  $t \rightarrow +\infty$ ,  $c^*(t) \rightarrow c_{NC}^*$ .

### 2.3.3 Analyse des sensibilit es:

#### Th eor eme 2.3.

Soit  $s^*$  tel que  $c_{NC}^* = (1/s^*) \ln \rho_1(s^*)$ . Les sensibilit es de  $c_{NC}^*$  aux changements dans les  l ements de la matrice d emographique  $A = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq p} = B(0)$  not ees  $\frac{\partial c_{NC}^*}{\partial a_{ij}}$  satisfont:

$$\frac{\partial c_{NC}^*}{\partial a_{ij}} = \frac{m_{ij}(s^*)}{s^* \rho_1(s^*)} \frac{\partial \rho_1}{\partial h_{ij}} \quad (2.37)$$

o  les sensibilit es de  $\rho_1$  aux changements dans les  l ements de la matrice  $H(s)$  sont d efinies par la relation classique (Caswell, 2001) :

$$\frac{\partial \rho_1}{\partial h_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle} \quad (2.38)$$

Les vecteurs  $\mathbf{v}$  et  $\mathbf{w}$  sont les vecteurs propres   gauche et   droite de la matrice  $H(s^*)$  associ s   la valeur propre  $\rho_1(s^*)$  et la notation  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  d esigne le produit scalaire.

#### Suite de l'analyse de l'exemple d'application :

La 2<sup> me</sup> partie de l'annexe C (  partir de la ligne 25) du code source MATLAB permet de calculer les sensibilit es de  $c_{NC}^*$  aux  l ements de la matrice d emographique. Dans le cas des donn ees de l'exemple pr ec dent, la matrice des sensibilit es de  $c_{NC}^*$  est

$$\frac{\partial c_{NC}^*}{\partial a_{ij}} = \begin{pmatrix} 0.0778 & 0.0314 \\ 0.3142 & 0.0693 \end{pmatrix} \quad (2.39)$$

La sensibilit  la plus importante de  $c_{NC}^*$  est aux changements dans le terme  $a_{21} = \sigma_1 \gamma$ . Comme  $a_{11}$ , d ependant de  $\sigma_1$  influe peu  $c_{NC}^*$  (0.0778), nous concluons donc que la vitesse d'invasion  $c_{NC}^*$  est tr s sensible    $\gamma$  qui repr esente la proportion des juv eniles devenant adultes.

Ce r sultat est en conformit  avec l'hypoth se de d part selon laquelle, seuls les juv eniles dispersent en devenant adultes. Par cons quent c'est la densit  de cette classe d' ge qui va le plus influencer la vitesse d'invasion.

## **Chapitre 3**

# **Invasion biologique**

## Chapitre 3

### Invasion biologique

Dans le contexte écologique, le terme « invasion » fut utilisé pour la première fois par Goeze (1882, cité dans (Rejmanek et al., 2002)). Il faisait référence à la prolifération d'organismes étrangers dans de nouveaux environnements. Cependant, le premier ouvrage scientifique d'importance n'apparut qu'en 1958 : ce fut le livre intitulé « The ecology of Invasions by Animals and Plants » de Charles Sutherland Elton (Elton, 1958), considéré comme l'un des fondateurs de l'écologie moderne (Simberloff, 2000; Southwood and Clarke, 1999).

#### 3.1 Définitions

Les définitions d'«invasions biologiques» sont nombreuses et varient selon les auteurs (di Castri, 1990; Elton, 1958; Occhipinti-Ambrogi and Galil, 2004). Certains pensent qu'il faut se concentrer sur les espèces ayant un impact négatif sur l'environnement; d'autres considèrent qu'il ne faut pas distinguer une soudaine prolifération de l'espèce locale de celle de l'espèce non locale. Pour notre part, nous adopterons la définition suivante due à di Castri (di Castri, 1990):

*une espèce envahissante est une espèce végétale, animale ou microbienne qui colonise un nouvel environnement et y prolifère, loin de son aire d'origine, après avoir, la plupart du temps, été transportée par l'homme, intentionnellement ou non.*

Il ressort de cette définition que le facteur principal d'apparition d'une invasion biologique est la mobilité des sociétés humaines. Une des conséquences de cette globalisation croissante est l'accroissement des fréquences des invasions biologiques (White and Newton-Cross, 2000). Parmi les exemples les plus classiques, nous citerons l'introduction des abeilles africaines en Amérique latine. Les descendants, hybrides de ces abeilles avec les abeilles autochtones (par opposition à allochtones), ne sont autres que les fameuses «abeilles tueuses» ayant décimé des centaines de personnes (Starr and Taggart, 1995).

Les invasions biologiques sont un facteur important de changement global avec des conséquences potentielles sur la santé, l'alimentation et l'environnement des populations humaines (Vitousek et al., 1996). Ecologiquement, les invasions biologiques sont considérées comme étant la seconde cause de l'érosion de la biodiversité après la destruction de l'habitat (par l'être humain), d'où une mobilisation de plus en plus importante de la communauté scientifique (Kolar and Lodge, 2001; Sakai et al., 2001; Williamson, 2006).

### 3.2 Processus démographiques, écologiques et évolutifs

Les scientifiques associent généralement trois phases pour qualifier une invasion (figure 3.1) : 1) phase d'introduction d'une nouvelle espèce (ou nouveau génotype) hors de son aire de répartition (espèce dite exotique ou allochtone ou non indigène ou alien), 2) phase de colonisation durant laquelle la nouvelle espèce se multiplie dans son nouvel habitat, 3) phase de prolifération et de dispersion et ce qu'il s'en suit comme impact écologique, économique

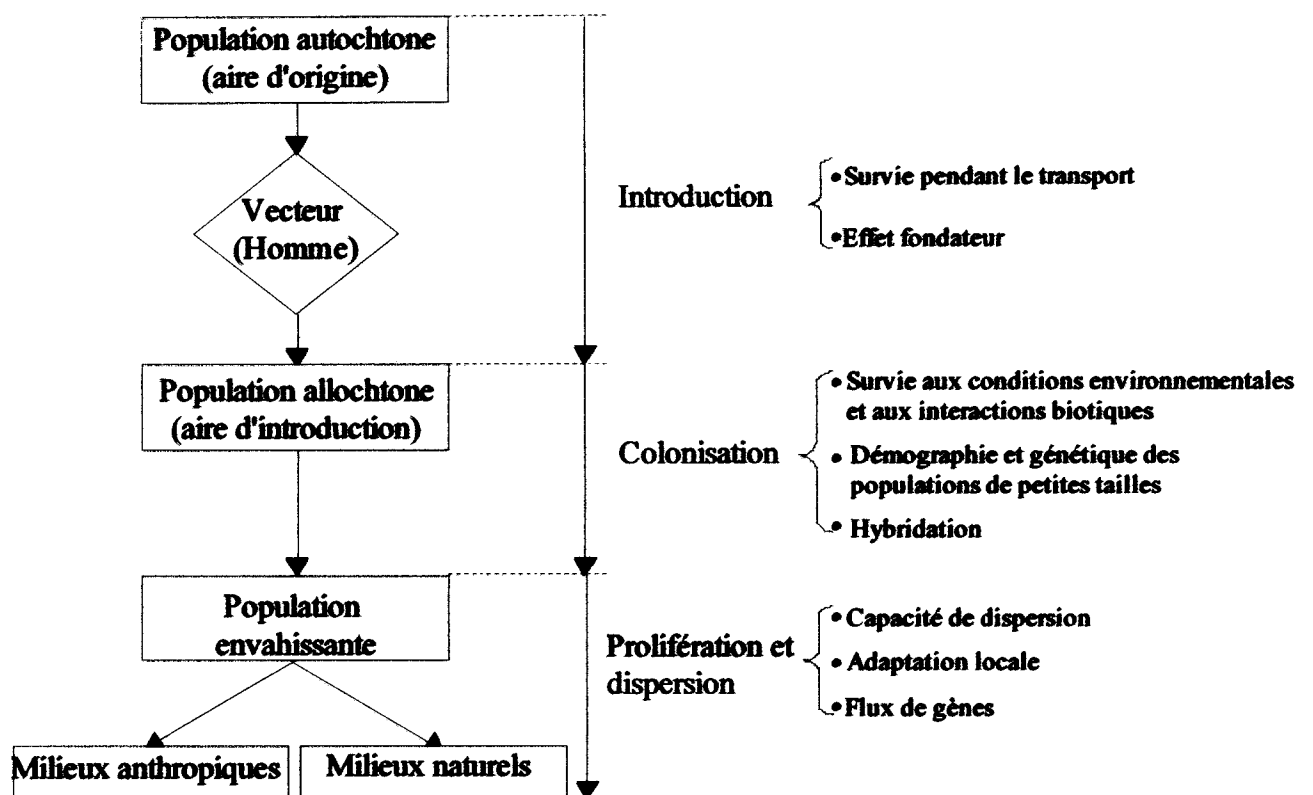


Figure 3.1: Schéma des différentes étapes d'une invasion biologique et processus démographiques, écologiques et évolutifs afférents.

ou social (Hoffmeister et al., 2005; Sakai et al., 2001). Ces trois phases décrivent la dynamique de toute invasion. A chacune d'elle, le processus d'invasion peut être interrompu.

La compréhension des phénomènes d'invasion passe par l'étude des mécanismes démographiques, écologiques et évolutifs qui facilitent (ou limitent) ces trois phases. Cependant, cette étude ne peut être menée de façon intrinsèque vu les interactions fortes entre les trois mécanismes.

### 3.2.1 Phase d'introduction

C'est la phase la plus liée à l'homme. Elle correspond au franchissement de la/les barrière(s) géographique(s) qui limitait (aient) auparavant les dispersions. Deux mécanismes caractérisent cette phase : la survie pendant le transport et l'«effet fondateur».

#### 3.2.1.1 Survie pendant le transport

Le transport est une étape très sensible du processus d'invasion (Lockwood and Hastings, 2002). Seules les espèces possédant des formes de résistance (graines par exemple) ou des capacités d'adaptation (poissons adaptés à la recherche de la nourriture dans l'obscurité des ballasts des bateaux) franchissent cette étape. Malheureusement, peu de données existent sur cette étape.

#### 3.2.1.2 Effet fondateur

Les populations introduites dans la nouvelle aire sont de petites tailles en raison du prélèvement de peu d'individus de l'aire de répartition d'origine et la faible survie pendant le transport. La diversité génétique subit alors un fort goulot d'étranglement (Nei et al., 1975) chez les individus fondateurs. Il se pose alors le paradoxe, de l'«effet fondateur» (Allendorf and Lundquist, 2003), suivant:

*comment une espèce introduite, dont la diversité génétique a probablement été réduite par un goulot d'étranglement, peut-elle persister et s'adapter pour devenir envahissante ?*

Cependant, les résultats de beaucoup d'études montrent que la perte de la diversité génétique n'est généralement pas apparente (Kolbe et al., 2004; Petit, 2004) et la pluie de propagule (propagule pressure) a souvent été invoquée pour expliquer le succès écologique d'une espèce introduite dans un nouvel habitat (Kolar and Lodge, 2001; Williamson, 1999).

Il est à noter que les rares études ayant mis en évidence l'«effet fondateur», le cas de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) est intéressant. Tsutsui et al (2000), ont démontré

que chez les populations de fourmis introduites, seulement la moitié des allèles est présente. Parallèlement à cette réduction de la diversité génétique, la fourmi présente un comportement social différent entre les populations natives et introduites en Californie (Tsutsui et al., 2000). Dans leur aire d'introduction, la fourmi a une structure uni coloniale pouvant atteindre des densités importantes alors que dans leur milieu natif, les colonies sont constituées de plusieurs nids qui sont agressivement défendus contre d'autres colonies de la même espèce.

### 3.2.2 Phase de colonisation

La phase de colonisation par des populations viables est très sensible. Williamson et Fitter (Williamson and Fitter, 1996), estiment que la probabilité de colonisation se situe entre 5 et 20%. Cette phase implique de petites populations qui peuvent répondre rapidement et efficacement à de nouvelles conditions environnementales et à de nouvelles interactions biotiques avec les espèces natives (Mooney and Cleland, 2001). Si la colonisation n'échoue pas, elle peut, en outre, être très longue: c'est le temps de latence (lag time) observé entre l'introduction et la prolifération.

#### 3.2.2.1 Survie aux conditions environnementales et aux interactions biotiques

C'est un processus d'adaptation aux conditions physiques et biotiques du nouvel environnement. La compétition et la prédation vont fortement limiter les capacités de colonisation de l'espèce introduite (Shea and Chesson, 2002).

#### 3.2.2.2 Démographie et génétique des populations de petites tailles

Pendant la phase de colonisation, les populations introduites sont de petites tailles. Elles sont donc particulièrement sensibles aux facteurs qui affectent les petites populations, à savoir : la stochasticité démographique, la variabilité de l'environnement, l'effet Allee et l'accumulation des mutations délétères.

#### 3.2.2.3 Hybridation

L'adaptation au nouvel environnement est facilitée par l'hybridation avec les espèces locales. L'hybridation par introgression de gènes à fortes valeurs sélectives peut aboutir à une évolution du caractère adaptatif. Chez les plantes par exemple, plusieurs populations envahissantes sont issues de l'hybridation d'une espèce indigène et d'une espèce introduite (Vila and D'Antonio, 1998).

### 3.2.3 Phase de prolifération et de dispersion

Les environnements de prolifération et de dispersion sont souvent très hétérogènes, surtout s'ils correspondent à de grandes régions géographiques, voire des continents entiers (le lapin *O. cuniculus* a envahi toute l'Australie). L'espèce envahissante doit être capable de disperser facilement (grandes capacités de dispersion) et de s'adapter localement aux nouvelles aires envahies.

#### 3.2.3.1 Capacités de dispersion

Les capacités de dispersion influent les vitesses d'expansion géographique. Le taux avec lequel la zone de dispersion augmente est appelée vitesse d'invasion (Neubert and Caswell, 2000). Sa définition mathématique est donnée au chapitre 2.

#### 3.2.3.2 Adaptation locale

Pour qu'une espèce envahissante prolifère, il faut qu'elle soit suffisamment plastique (Parker et al., 2003), ou capable de s'adapter à différentes conditions locales (Hastings et al., 2005). La diapause prolongée est vue par Menu et Debouzie comme un trait favorisant la plasticité (Menu and Debouzie, 1993). Le but du chapitre quatre suivant est, justement, de montrer comment ce trait d'histoire de vie contribue à l'amélioration des capacités de dispersion.

#### 3.2.3.3 Flux de gènes

Ce mécanisme n'a pas encore été démontré expérimentalement, mais il est admis théoriquement que les flux de gènes depuis le foyer d'introduction vers les limites de l'aire de répartition de l'espèce en dispersion limite l'adaptation locale en important des gènes issus d'un environnement local différent (Lenormand, 2002). Ces flux de gènes limiteraient donc la vitesse d'invasion (García-Ramos and Rodríguez, 2002).

Si une espèce réussit son invasion biologique, la question qui se pose alors est de savoir si ce succès invasif incombe aux propriétés de l'espèce ou à la sensibilité de l'écosystème.

### 3.3 Succès invasif: propriété de l'espèce ou sensibilité de l'écosystème?

Deux approches sont considérées pour répondre à la question de prédire les invasions biologiques. La première consiste à prévoir le potentiel invasif de l'espèce (invasivness)



(Kolar and Lodge, 2001) ; la seconde à étudier la susceptibilité d'un écosystème à être envahi (invasibility) (Lonsdale, 1999). Ces deux démarches restent limitées car elles se focalisent séparément sur les propriétés spécifiques de l'espèce invasive et de l'écosystème envahi. Cependant, certains traits d'histoire de vie des espèces pourraient être reliés à leur pouvoir invasif (Kolar and Lodge, 2001). Parallèlement, le changement climatique, avec une variabilité de plus en plus croissante, est souvent cité comme facteur favorisant le succès invasif (Anderson et al., 2004; Dukes and Mooney, 1999).

Le travail présenté dans cette thèse répond partiellement à la précédente question car il se situe au niveau de la phase de prolifération et de dispersion (dernière phase dans une invasion biologique). De ce fait, la question reste encore ouverte (Alpert et al., 2000; Joly, 2000; Sakai et al., 2001). Nous avons suivi un compromis entre les deux approches. D'une part, nous avons considéré la diapause prolongée, qui est un trait d'histoire de vie augmentant le taux de croissance (Menu et al., 2000) et qui, nous pensons, améliore le succès invasif et d'autre part, un environnement stochastique a été considéré. Les résultats, présentés dans le chapitre 4, montrent qu'effectivement, sous certaines hypothèses, en particulier la disponibilité des ressources, la diapause prolongée et la variabilité de l'environnement augmentent le succès invasif sans pour autant pouvoir décrire la contribution de chaque facteur à ce succès.

La section suivante présente succinctement la diapause prolongée, trait d'histoire de vie jouant un rôle important dans la plasticité des organismes biologiques.

### **3.4 La diapause prolongée**

La diapause prolongée chez les insectes (la dormance chez les plantes) est une période du cycle de vie d'un organisme ou le développement est temporairement suspendu. Ceci réduit l'activité métabolique et aide l'organisme à conserver son énergie.

Si l'interruption du développement ne dure que quelques mois, la diapause est dite simple, par opposition, si l'interruption se prolonge de façon continue sur plusieurs années, la diapause est dite prolongée.

Si la diapause simple est vue comme une adaptation aux variations cycliques de l'environnement, la diapause prolongée est considérée par la plupart des auteurs comme une stratégie adaptative qui permet aux insectes de faire face aux variations stochastiques de leur habitat (Danks, 1987; Hanski, 1988; Menu, 1992; Menu, 1993; Menu et al., 2000; Tauber et al., 1986).

Deux types de stratégies de diapause prolongée sont distingués : la stratégie de diapause prolongée pure où tous les individus de la population prolongent leur diapause, et la stratégie de diapause prolongée mixte où seulement une fraction de la population réalise une diapause prolongée (Powell, 1974). Le premier groupe est le plus rare. La stratégie pure concerne souvent les espèces des zones arides. Elle leur permet d'éviter les sécheresses successives. Dans les régions tempérées et tropicales, de nombreuses espèces réalisent une diapause de durée variable. Notons enfin, que la diapause prolongée est observée à tous les stades de développement : oeufs, larves, nymphes et adultes (Danks, 1987).

Le chapitre suivant montre, comment sous un environnement stochastique, la diapause prolongée contribue à l'amélioration du succès invasif de la population envahissante.

## **Chapitre 4**

# **Prolonged diapause: a trait increasing invasion speed?**

## **Chapitre 4**

### **Prolonged diapause: a trait increasing invasion speed?**

Le chapitre suivant a été accepté pour publication dans la revue JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY ([doi:10.1016/j.jtbi.2007.12.002](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.12.002)). Pour cette raison, il a été réécrit dans sa version originale (en anglais). Les numéros des paragraphes, des équations, des figures et des tableaux ont été ajustés au standard adopté dans cette thèse. La bibliographie associée est donnée en fin de chapitre.

Les codes sources des programmes en MATLAB et C++ utilisés dans ce travail sont présentés dans les annexes E et F.

**Title of article:            Prolonged diapause: a trait increasing invasion speed?**

**Authors:**

**TEWFIK MAHDJOUR**

Laboratoire de recherche " Valorisation des actions de l'homme pour la protection de l'environnement et application en santé publique", Université Abou-Bekr Belkaïd, Tlemcen, BP 119 Imama, Tlemcen, Algérie.

**Email:** [tew.mahdjoub@mail.univ-tlemcen.dz](mailto:tew.mahdjoub@mail.univ-tlemcen.dz)

**FRÉDÉRIC MENU**

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (UMR 5558), Université de Lyon ; Université Lyon 1, UMR CNRS 5558, 43 Bd du 11 Novembre 1918, 69 622 Villeurbanne Cedex, France. **Email:** [menu@biomserv.univ-lyon1.fr](mailto:menu@biomserv.univ-lyon1.fr)

**Corresponding author:**

**TEWFIK MAHDJOUR**

Laboratoire de recherche " Valorisation des actions de l'homme pour la protection de l'environnement et application en santé publique", Université Abou-Bekr Belkaïd, Tlemcen, BP 119 Imama, Tlemcen, Algérie.

**Email:** [tew.mahdjoub@mail.univ-tlemcen.dz](mailto:tew.mahdjoub@mail.univ-tlemcen.dz)

**Fax N° :** 00 213 43 26 24 57

**Tel N° :** 00 213 50 45 09 67

**Abstract (187 words)**

Invasive species are considered to be the second cause of biodiversity erosion, and one challenge is to determine the life history traits that cause an increased invasion capacity. Prolonged diapause is a major trait in evolution and insect population dynamics, but its effects on invasion speed remain unknown. From a recently developed mathematical approach (integro-difference equations) applied to the insect dormancy, we show that despite a dispersal cost, bet-hedging diapause strategies with low (0.1-0.2) prolonged diapause frequency (emergence after 1 or 2 years) can have a higher invasion speed than a simple diapause strategy (emergence after 1 year) when the environmental stochasticity is sufficiently high. In such conditions, prolonged diapause is a trait supporting invasion capacity by increasing population stochastic growth rate. This conclusion, which applies to a large range of demographic parameters, is in opposition to the usual view that prolonged dormancy is an alternative strategy to dispersal. However, prolonged diapause does not support invasion if the level of environmental stochasticity is low. Therefore, conclusion about its influence on invasion ability needs on a good knowledge of environmental stochasticity in the introduction area of considered species.

**Key words:**

Dispersal, dormancy, trade-off, integrodifference equations, stochastic environment, bet-hedging.

**4.1. Introduction**

Due to the intensification of human mobility, biological invasions are increasingly frequent (Kolar and Lodge, 2001; Manchester and Bullock, 2000; Williamson and Fitter, 1996) and are considered to be the second cause of biodiversity erosion, after habitat fragmentation and destruction (Kolar and Lodge, 2001; Sakai et al., 2001; Williamson, 2006). Invasive species proliferation is a risk for natural native communities but also for human health and activities such as agro-systems (Allendorf and Lundquist, 2003; Mack et al., 2000; Manchester and Bullock, 2000; Mooney and Cleland, 2001; Neubert and Parker, 2004; Pimentel et al., 2001; Sakai et al., 2001).

A challenge is to determine the life history traits supporting invasion capacity (Alpert et al., 2000). A successful invasion breaks up into three phases: 1) an introduction phase of one or several individuals into a new area, 2) a colonization phase, during which a new species (or a new genotype) multiplies in its new habitat and 3) a spreading phase (Hoffmeister et al., 2005; Sakai et al., 2001).

Prolonged diapause is a major trait in evolution and insect population dynamics, but its effects on invasion ability are still unknown. This trait, known in many pest insects, could be viewed as supporting invasion in stochastic environment (Levin et al., 2003; Snyder, 2006). Prolonged diapause in some part of the population should be advantageous in the colonization phase because it can increase the geometric mean of the population growth rate and decrease the extinction risk in a stochastic environment (bet-hedging strategy) (Menu, 1993; Menu and Debouzie, 1993; Menu et al., 2000; Philippi and Seger, 1989; Seger and Brockmann, 1987; Walker, 1986). However, it is not obvious that prolonged diapause is advantageous during the spreading phase. Indeed, this trait is usually viewed as being an alternative strategy to dispersal (Bulmer, 1984; Cohen and Levin, 1987; Hanski, 1988; Klinkhamer et al., 1987; Levin and Cohen, 1991; Metz et al., 1983; Olivieri, 1997; Venable and Lawlor, 1980; Venable and Brown, 1988; Wiener and Tuljapurkar, 1994). A bet-hedger genotype (with variability in diapause duration) loses opportunities to breed and then to spatially disperse. Furthermore, if a trade-off exists between dispersal ability and diapause duration, prolonged diapause could decrease invasion speed.

The aim of this paper is to determine whether a bet-hedging strategy for diapause duration can maximize invasion speed in a stochastic environment by compensating for demographic and dispersal cost by limiting the risk of catastrophic events.

We used a recent mathematical approach, the integro-difference equations (Neubert and Caswell, 2000; Weinberger, 1982), applied to the chestnut weevil. Since invasion speed depends on environmental variability (Kot et al., 2004; Lewis and Pacala, 2000; Neubert and Parker, 2004; Neubert et al., 2000), we considered two kinds of environments: a temporally constant environment (deterministic models) and a fluctuating one with different level of stochasticity. For each environment type, we assumed two cases: existence or not of a trade-off between dispersal ability and diapause duration. The purpose of deterministic models is 1) to test the reliability of a numerical approach by confronting expectations from simulations to

analytical predictions and 2) to quantify prolonged diapause cost, in terms of a decrease of invasion speed. We determined the optimal diapause strategy for invasion speed in a stochastic environment by using numerical simulations.

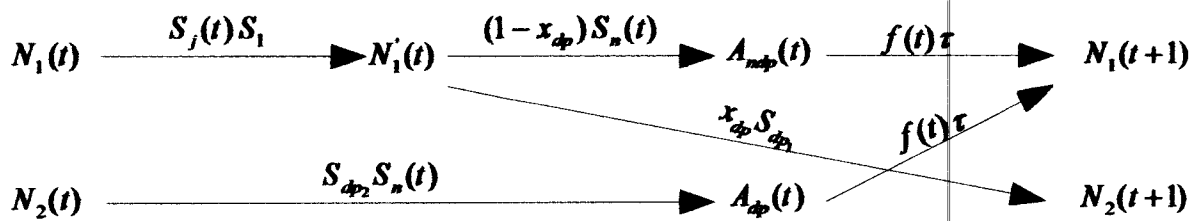
Our models are inspired by biological information collected over twenty five years on the chestnut weevil *Carcasio elephas* (Debouzie et al., 1993; Debouzie et al., 2002; Desouhant et al., 1998; Menu, 1992; Menu, 1993; Menu and Debouzie, 1993; Menu and Debouzie, 1995; Soula and Menu, 2005), but they can be used for any insect species with larval prolonged diapause and are adaptable in other cases.

We show that prolonged diapause greatly decreases invasion speed in a deterministic environment (e.g. 65% reduction, if half of the population realizes a prolonged diapause) and then, the cost of prolonged diapause in terms of invasion speed is high. In consequence, the invasion speed decreases with respect to prolonged diapause frequency even in a stochastic environment when low stochasticity is assumed. Conversely, if the environment stochasticity is sufficiently high, bet-hedging diapause strategies for a low frequency of prolonged diapause (0.1-0.2) are more fit for invasion speed than a simple diapause strategy. These results apply to all simulations regardless of whether a trade-off was assumed or not.

## 4.2. Biological model and modelling approach

### 4.2.1. Natural history of chestnut weevils

For more details on chestnut weevil biology, see Soula and Menu, 2005. In the region of Lyon (France), most adults emerge from August to September (Menu, 1993). Females lay eggs in chestnuts and live on average about thirty days (Menu and Debouzie, 1993). The larvae feed in chestnuts until the end of prediapause development and, from October on, burrow into the ground, where they overwinter in diapause (Menu and Debouzie, 1995). On average, 59%, 37% and 4% of live adults emerge after, respectively, 1, 2, or 3 years of underground life because of prolonged diapause in some larvae (Menu and Debouzie, 1993). Demographic parameters corresponding to the different phases of the life cycle are given in Figure 4.1.



**Figure 4.1:** Life Cycle for a two-state prolonged diapause model applied to *Curculio elephas*.

In neglecting emergence after more than two years, in September of year  $t$ , two kinds of larvae exist in chestnut weevil populations:  $N_1(t)$  is the number of larvae at the beginning of pre-diapause development in the fruits and  $N_2(t)$  is the number of 1 year old larvae in prolonged diapause in the soil. Survival probability during the juvenile phase, including the larval development in the fruits and the burrowing in the ground, is noted  $S_j(t)$ . All the larvae burrowing successfully in the soil present an obligatory winter diapause followed by a post-dormancy development just before pupation (until the beginning of the following summer in July-August). Survival probability during the phase including the winter diapause and the post-dormancy development is denoted as  $S_1$ . Adults emerge between August and September. Their number is denoted  $A(t)$  ( $t$  indicates the generation) and the sex-ratio is  $\tau$ . Females lay eggs in chestnuts with a fecundity  $f(t)$ , and live on average about thirty days. A larvae proportion  $x_\phi$  enters into secondary diapause, which is prolonged over one year (prolonged diapause) until the following year ( $t+2$ ), while the remaining proportion  $(1-x_\phi)$  emerges as adults  $A_{np}(t)$  after having survived during the pupation with a survival probability  $S_n(t)$ . Larvae  $N_2(t)$  in prolonged diapause survive until the beginning of the summer of the year ( $t+2$ ) with a probability  $S_\phi = S_{\phi_1}S_{\phi_2}$  where  $S_{\phi_1}$  is the survival probability from the beginning of secondary prolonged diapause until the inventory of larvae.  $S_{\phi_2}$  is the survival probability from the census until the period just before pupation. The adults  $A_\phi(t)$  come from larvae with prolonged diapause.

**4.2.2. General approach**

Our general approach is to generate integro-difference equations that simultaneously describe the demography and dispersal of a structured chestnut weevil population in order to calculate the invasion speed for each diapause strategy and parameter combination considered. A diapause strategy is defined as the frequency  $x_\phi$  of prolonged diapause expressed by a single genotype.



A simple diapause strategy, which occurs when all individuals of a genotype emerge after 1 year, corresponds to  $x_{dp} = 0$ . A fixed prolonged diapause strategy, which occurs when all individuals emerge after 2 years (by neglecting emergences after two years, see Menu et al., 2000, for justification of such simplification), corresponds to  $x_{dp} = 1$ . These two strategies are defined as pure diapause strategies. We also considered nine diversified bet-hedging strategies,  $x_{dp}$ , varying from 0.1 to 0.9 with a step of 0.1. The diversified bet-hedging strategies are mixed strategies based on coin-flipping plasticity, which is a random expression of short cycle (with only simple diapause) in some larvae and long cycle (including prolonged diapause) in others (Menu and Debouzie, 1993; Menu et al., 2000).

Since we showed prolonged diapause can affect the rate of range expansion in an invading population (see results), it is therefore essential to study whether it is prolonged diapause per se or the demographic consequence (by increasing of stochastic growth rate) of prolonged diapause that is increasing invasion rate. The way chosen to investigate this point was to compare two models: one with prolonged diapause, and another with no prolonged diapause but a higher fecundity and/or higher survivorship rates, such that the two models have the same mean population growth rate. If prolonged diapause facilitates directly invasion, independently of mean growth rate, invasion speed will be higher for the model with prolonged diapause. Conversely, if prolonged diapause is simply an example of a trait that affect the rate of range expansion in an invading population by increasing population growth rate, invasion speed will be similar or lower for the model with prolonged diapause

We considered two kinds of environments: a temporally constant environment and a fluctuating one with different levels of stochasticity. For each environment type, except for model with no diapause prolonged, we assumed existence or not of a trade-off between dispersal ability and diapause duration. We introduced random variation in demographic parameters in accord with the pattern of natural variation (see Table 4.1). For each diapause strategy, we generated 500 simulations. Each random sequence is called a "sample path" (Tuljapurkar, 1997). In the deterministic approach, we calculated invasion speed from both analytical and numerical calculations. In the stochastic models, this speed was estimated from only simulations.

### 4.2.3. Mathematical model

By using the notations indicated in figure 4.1, if a census of individuals takes place at the beginning of larval development in fruits, demographic equations describing the population dynamics are:

$$N_1(t+1) = f(t) \tau \{A_{n\phi}(t) + A_\phi(t)\} \quad (4.1a)$$

$$N_2(t+1) = S_j(t) S_1 x_\phi S_{\phi_1} N_1(t) \quad (4.1b)$$

where  $N_1(t)$  and  $N_2(t)$  are, respectively, the number of larvae at the beginning of pre-diapause larval development in fruits and the number of 1 year old larvae in prolonged diapause in the soil.  $A_{n\phi}(t)$  (respectively  $A_\phi(t)$ ) represents the number of adults coming from larvae without (respectively with) prolonged diapause. These adult class sizes are written as such:

$$A_{n\phi}(t) = S_j(t) S_1 (1 - x_\phi) S_n(t) N_1(t) \quad (4.1c)$$

$$A_\phi(t) = S_{\phi_2} S_n(t) N_2(t) \quad (4.1d)$$

To simplify, we suppose that the weevil population occupies a continuous habitat  $\Omega$ , allowing the adults to disperse (an orchard of contiguous chestnut-trees or a forest of oaks for example). In the simple case of a unidimensional habitat  $\Omega = [0, a] \subset \mathbb{R}$ , at any point  $x \in \Omega$  adults arrive, disperse or remain sedentary. To introduce this space component, let us note by  $A(x, t)$  and  $N(x, t)$  the adult and larvae densities. The use of the term "density" means that class sizes are now listed per unit of habitat (unit = [class size]/[habitat unit]). We will use  $y$  for a space variable in intermediate equations and  $x$  in final equations.

If no dispersal affects the population between two successive generations, equations (4.1a) and (4.1b) are written:

$$\forall y \in \Omega \quad N_1(y, t+1) = f(t) \tau \{A_{n\phi}(y, t) + A_\phi(y, t)\} \quad (4.2a)$$

$$N_2(y, t+1) = S_j(t) S_1 x_\phi S_{\phi_1} N_1(y, t) \quad (4.2b)$$

In this case, demographic parameters do not depend on individual space positions. Dynamics of dispersing populations can be seen as the result of two asynchronous processes leading to the same final assessment: demography then dispersal or dispersal then demography (Hunter and Caswell, 2005). We will suppose here that demography precedes dispersal: demographic process occurs in  $[t, t+1/2]$ , then individuals disperse in  $[t+1/2, t+1]$ . Under this assumption, let us indicate by  $N_1(x, t+1)$  the density of larvae recently produced at  $x \in \Omega$

and  $k(x, y)$  the probability density function describing probabilities of individuals dispersing from  $y$  to  $x$ .  $k(x, y)$  is called the dispersal kernel or reorganisation kernel.

Larvae, recently produced, come: first from adult female fecundity, themselves coming from larvae without prolonged diapause and having dispersed with a probability indicated by the previous density function, so  $f(t)\tau \int_{\Omega} k(x, y)A_{np}(y, t) dy$ ; and second from the fecundity and dispersal of adult females, themselves coming from larvae with prolonged diapause, so  $f(t)\tau \int_{\Omega} k(x, y)A_{\phi}(y, t) dy$ .

The density of larvae in prolonged diapause  $N_2(x, t+1)$  comes from the survival of larvae produced during the preceding generation, so  $S_j(t)S_{x_{\phi}}S_{x_{np}}N_1(x, t)$ .

The larvae densities balance-sheet at the end of emergences is:

$$N_1(x, t+1) = f(t)\tau \left\{ \int_{\Omega} k(x, y)A_{np}(y, t) dy + \int_{\Omega} k(x, y)A_{\phi}(y, t) dy \right\} \quad (4.3a)$$

$$N_2(x, t+1) = S_j(t)S_{x_{\phi}}S_{x_{np}}N_1(x, t) \quad (4.3b)$$

Equation (4.3a) is an integro-difference equation that describes at the same time the demography and dispersal of the weevil population structured in two larval ages. This equation admits solutions of the type  $N_1(x, t+1) = N_1(x-c, t)$  called travelling waves (Hastings et al., 2005; Kot, 1992; Neubert and Parker, 2004; Weinberger, 1982). Between two successive generations, wave fronts are translated as a value  $c$ . As  $t \rightarrow +\infty$ , travelling waves are relocated with a minimal value  $c^*$  called asymptotic invasion speed. In numerical methods, (for  $T < +\infty$  generations), the asymptotic value  $c^*$  is approached by  $c^*(T)$ , representing the average on distances of advance between two successive travelling waves.  $c^*(T)$  is then called invasion speed.

#### 4.2.4. Two biological situations

If the habitat is spatially homogeneous, i.e., dispersing probability from  $y$  towards  $x$  depends only on the distance between these two points (Neubert et al., 2000), then:  $k(x, y) = \tilde{k}(|x - y|)$ . An important literature is generated by the dispersal kernel definition (Kot et al., 1996). Its choice depends on the spatial distribution of dispersing adults. These latter (adults) come

from larvae either without (short cycle) or with prolonged diapause (long cycle). First, we suppose that energy lost during a prolonged larval diapause is negligible and that adult females resulting from a long larval cycle have the same energy quantity to spatially disperse as those resulting from a larval short cycle. Under this assumption, there is no cost associated with prolonged diapause in terms of dispersal and thus no trade-off between diapause duration and dispersal. Second, we suppose that there is a cost in terms of dispersal caused by prolonged diapause. This means that dispersal ability is lower in adults resulting from larval prolonged diapause and, therefore, a trade-off between diapause duration and dispersal exists. Thereafter, we will speak respectively about “situations without trade-off” and “situations with trade-off”. Trade-off between prolonged diapause and dispersal ability has not been directly studied in the chestnut weevil. However, previous results suggest absence of such trade-off in this species. Indeed, despite energy consumption during the prolonged diapause is not negligible, it is provided for by a higher initial lipid content in the long cycle individuals (Soula and Menu, 2005). This lipid compensation in long cycle larvae is probably the physiological explanation for the observed similar adult performance (e.g., fecundity and longevity) of short and long cycle individuals previously shown in Soula and Menu (2003). In consequence, we assume absence of trade-off in the chestnut weevil. There is not empirical evidence for a trade-off between prolonged diapause and dispersal ability in other species. However, despite no such trade-off has been demonstrated in nature, it is worth exploring whether such a trade-off could offset the positive effect of extended diapause (see results) on range expansion.

“Situations without trade-off” correspond to an identical dispersal ability in adults  $A_{wp}(t)$  and  $A_{dp}(t)$ . We choose Laplace kernel,  $k(x) = (1/2m)\exp(-|x|/m)$ , as the dispersal density probability function. Motivation of this choice is twofold: 1) Laplace kernel describes in a realistic way the biological phenomenon: dispersing probability decreases with distance, 2) with kernel being exponentially limited, calculations are simpler. In this case, the state vector giving population larvae density at the beginning of their development, and one year old larvae in prolonged diapause is written (see Caswell, 2001, for the matrix form):

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(x,t+1)} = \int_{\Omega} \begin{pmatrix} (1-x_{wp})\alpha(t)(1/2m)\exp(-|x-y|/m) & \beta(t)(1/2m)\exp(-|x-y|/m) \\ x_{dp}\gamma(t)\delta(x-y) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(y,t)} dy \quad (4.4)$$

where  $\alpha(t) = S_j(t)S_1S_n(t)f(t)\tau$ ,  $\beta(t) = S_{\phi_2}S_n(t)f(t)\tau$ ,  $\gamma(t) = S_j(t)S_1S_{\phi_1}$ , and  $\delta(x)$  is Dirac distribution concentrated on  $x$  (Boccaro, 1984).

To construct dispersal kernel in “situations with trade-off”, we consider equation 4.3 and indicate by  $k_1$  (respectively  $k_2$ ) the dispersal kernel associated with adults coming from larvae without prolonged diapause (respectively with prolonged diapause). At the origin of  $\Omega = [0, a]$ , there is no dispersal yet, so  $k_1(0) = k_2(0)$ . On the other hand, for all  $x \in \Omega - \{0\}$ ,  $A_{n\phi}$  disperse more than  $A_{\phi}$ , so  $k_2(x) < k_1(x)$ .

A choice satisfying previous conditions would be to take  $k_1(x) = (1/2m)\exp(-|x|/m)$  (the same kernel as “situations without trade-off”) and  $k_2(x) = (1/2m)\exp(-|x|/n)$  with  $n < m$ .  $k_2$  is really an approximation on  $\Omega$  of the probability density function knowing that  $\int_{-\infty}^{+\infty} k_2(x)dx < \int_{-\infty}^{+\infty} k_1(x)dx = 1$ . But it does not affect the numerical results as the space  $\Omega$  will be discretized. Matrix equation (4.3) is written in this case:

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(x,t+1)} = \int_{\Omega} \begin{pmatrix} (1-x_{\phi})\alpha(t)k_1(|x-y|) & \beta(t)k_2(|x-y|) \\ x_{\phi}\gamma(t)\delta(x-y) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(y,t)} dy \quad (4.5)$$

Thereafter, we always take  $m = 2$  and  $n = 1$  for the “situations with trade-off”.

Matrix equations (4.4) and (4.5) are the major results of this part. They allow the calculation of the invasion speed  $c^*(t)$  for each fixed value of diapause frequency  $x_{\phi}$ , both in constant and stochastic environments, and in two biological situations: without (equation 4.4) and with (equation 4.5) trade-off between diapause duration and dispersal.

In the constant environment case, under “situations without trade-off”, an analytical method developed by Neubert-Caswell (Neubert and Caswell, 2000) permits calculation of the asymptotic invasion speed .

#### 4.2.5. The “standard deterministic model”

Constant environnement is defined by constant demographic parameters leading to  $\alpha(t) = \alpha$ ,

$\beta(t) = \beta$  and  $\gamma(t) = \gamma$ . Neubert-Caswell's method consists of extracting from equation (4.4) a matrix describing demography (such as it was defined in equations (4.1a) and (4.1b)) and a matrix describing dispersal. The method processes the case of density-dependent demography by linearization of the demographic matrix.

By using the Hadamard product (product term by term) noted " $\circ$ ", equation (4.4) is written:

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(x,j+1)} = \int_{\Omega} \mathbf{D} \circ \mathbf{K}(x-y) \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(y,j)} dy \quad (4.6)$$

where  $\mathbf{D} = \begin{pmatrix} (1-x_{\phi})\alpha & \beta \\ x_{\phi}\gamma & 0 \end{pmatrix}$  is a constant matrix (linearization not necessary) describing demography. To satisfy all of Neubert-Caswell's method conditions (absence of Allee effects), demographic parameters are fixed so that populations do not have a null initial demographic increasing rate (the greatest eigenvalue of  $\mathbf{D}$  must be higher than 1). We used the demographic parameters corresponding to maximum values in the field (table 4.1). Thereafter, we will call this model the "standard deterministic model".

The second matrix  $\mathbf{K}(x) = \begin{pmatrix} (1/2m)\exp(-|x|/m) & (1/2m)\exp(-|x|/m) \\ \delta(x) & \delta(x) \end{pmatrix}$  integrates dispersal

kernels.  $\mathbf{K}(x)$  also satisfied Neubert-Caswell's conditions because kernels are exponentially

bounded, i.e.,  $m_y(s) = \int_{-\infty}^{+\infty} k_y(x)e^{sx} dx < +\infty$  for  $1 \leq i, j \leq 2$  where  $k_y(x)$  are elements of  $\mathbf{K}(x)$ .

$m_y(s)$  are called functions generating dispersal kernels moments and define the matrix  $\mathbf{M}(s)$ .

Knowing  $\mathbf{M}(s)$ , we can now build the new matrix  $\mathbf{H}(s)$  defined by Hadamard product as

$\mathbf{H}(s) = \mathbf{D} \circ \mathbf{M}(s)$ . Its greater eigenvalue  $\rho_1(s)$  defined in this case by the relation:

$$\rho_1(s) = (\alpha/2(1-m^2s^2)) \left[ (1-x_{\phi}) + \sqrt{(1-x_{\phi})^2 + 4x_{\phi}(S_{\phi_1}S_{\phi_2}/\alpha)(1-m^2s^2)} \right] \quad (4.7a)$$

allows calculation of the asymptotic invasion speed according to the formula:

$$c_{NC}^* = \min_{|s| < 1/m} [(1/s) \text{Log} \rho_1(s)] \quad (4.7b)$$

The notation  $c_{NC}^*$  is adopted to distinguish the asymptotic invasion speed value obtained by this analytical method from numerical ones  $c^*(t)$  depending on generation number  $t$ .

To quantify invasion speed  $c_{NC}^*$  variations according to prolonged diapause frequency  $x_{\phi}$ ,

the following variation rate  $\Delta c_{NC}^* / \Delta x_\phi = (c_{NC}^*(x_\phi + \Delta x_\phi) - c_{NC}^*(x_\phi)) / \Delta x_\phi$  is calculated. ( $c_{NC}^*(x_\phi)$  is the invasion speed corresponding to diapause frequency  $x_\phi$  and the variation  $\Delta x_\phi$  is fixed to 0.1). Analytical method results are given in figure 4.2.

For “situations with trade-off”, we used numerical methods to estimate invasion speed since in such a case  $k_2$  is an approximation of a probability density function. Note, comparison between numerical and analytical methods was done for “situations without trade-off”. The good agreement obtained between the two methods (see results), enables us to trust the validity of the numerical method in case of stochastic models.

Numerical resolution of equation (4.5) is based on the discretization of the habitat  $\Omega = [0, a]$ . Divide this interval into  $p$  parts of the same length  $\Delta x = a/p$ . The trapezoid rule permits us to

approach integral calculus via the formula:  $\int_0^a f(x) dx \approx (\Delta x/2)[f(0) + f(a)] + \Delta x \sum_{i=1}^{p-1} f(i\Delta x)$ .

Iterations of the state vector describing the population via matrix equation (4.5) are realized going from null initial densities at all habitat points (here a habitat point is, for example, a chestnut-tree) for the two larvae types, except in the origin of  $\Omega$  where  $N_1(0,0) = 250$  and  $N_2(0,0) = 0$ , as initial class sizes are  $N_1(0) = 250$  larvae and  $N_2(0) = 0$ . The length of  $\Omega$  was fixed to 500 trees. The number of chestnut weevil larvae developing in a chestnut-tree never exceed  $N_{\max}^1 = 20000$  in the studied populations (Debouzie et al., 1993; Menu, 1993; Menu and Debouzie, 1993). We considered then, that the density  $N_1(x,t)$  could not exceed at any point the maximum value of  $N_{\max} = 20000$  individuals by point of habitat and individuals in an over-crowded location are instantaneously killed off. This assumption is supposed because the dispersion of the individuals from a point of habitat having reached its maximum density is more complicated to describe. A point of habitat is said to be colonized if the density  $N_1(x,t)$  reaches its minimal value  $N_{\min} = 2$ , called detectable density, which corresponds to two larvae recently produced (detectable number of larvae  $N_{\min}^1 = 2$ ). The other demographic parameters are the same as the “standard deterministic model” (table 4.1).

Stochastic demographic parameters	Maximum values	Coefficients of variation	Minimal values
$f(t)$	45.00	20%-40%-60%	1.00
$S_j(t)$	0.84	20%-40%-60%	0.01
$S_n(t)$	0.42	20%-40%-60%	0.02
Constant demographic parameters	Values		
$\tau$	0.400		
$S_1$	0.600		
$S_{\phi_1}$	0.880		
$S_{\phi_2}$	0.682		
$N_1(0)$	250		
$N_2(0)$	0		
$N_{\max}^1$	20 000		
$N_{\min}^1$	2		
$N_1(0,0)$	250		
$N_2(0,0)$	0		
$N_{\min}$	2		
$N_{\max}$	20 000		

**Table 4.1:** Values of stochastic and constant demographic parameters used in the standard deterministic and stochastic models (see text).

“Standard deterministic model” corresponds to maximum values of stochastic demographic parameters. The stochastic demographic parameters vary continuously in an interval limited by the minimal and maximum values. The coefficients of variation are tested independently for each stochastic parameter. A point  $x$  of habitat is a chest-nut tree. The length of the habitat  $\Omega$  is fixed at 500.

$f(t)$ : fecundity,  $S_n(t)$ : survival probability during pupation,  $S_j(t)$ : juvenile survival probability during pre-diapause development in the fruits,  $\tau$ : sex-ratio (mean proportion of females after emergence),  $S_1$ : survival probability during the first year including winter diapause and post-dormancy development just before pupation,  $S_{\phi_1}$ : survival probability during the beginning of the secondary diapause (see Soula and Menu 2005) until inventory,  $S_{\phi_2}$ : survival probability during a year of the secondary (prolonged) diapause from inventory until just before pupation,  $N_1(0)$  (respectively  $N_1(0,0)$ ): size (respectively density) of initial class of newly produced larvae at the beginning of pre-diapause development in the fruits,  $N_2(0)$  (respectively  $N_2(0,0)$ ): size (respectively density) of initial class of one year old larvae in prolonged diapause,  $N_{\min}^1$  (respectively  $N_{\min}$ ): detectable number (respectively density) of newly produced larvae (minimal value of  $N_1(t)$  (respectively  $N_1(x,t)$ ), allowing us to consider a point of habitat as colonized),  $N_{\max}^1$  (respectively  $N_{\max}$ ): maximal number (respectively density) of newly produced larvae that a point of habitat can support.



Invasion speeds of phenotypes realizing various prolonged diapause frequencies were calculated for 100 generations and denoted  $c_{wTO}^*(100)$  and  $c_{TO}^*(100)$ , respectively, for situations without and with trade-off. Our aim is 1) to compare  $c_{NC}^*$  and  $c_{wTO}^*(100)$  and 2) to calculate  $I_{TO}(t) = c_{wTO}^*(t) - c_{TO}^*(t)$  called “trade-off impact”, measuring the impact cost of prolonged diapause on invasion speed  $c^*(t)$ . Invasion speeds in both situations ( $c_{wTO}^*(100)$  and  $c_{TO}^*(100)$ ) are represented in figure 4.2. In a second step, invasion speeds were also estimated over 200 generations.

#### 4.2.6. The “standard stochastic model”

First, we considered “situations without trade-off” and population dynamics were generated starting from equation (4.4). Stochastic parameters  $f(t)$ ,  $S_f(t)$  and  $S_n(t)$  are drawn randomly in the following way.

We suppose that  $f(t)$  is normally distributed in the interval  $[f_{\min}, f_{\max}]$ . We impose to the distribution of  $f(t)$  the following characteristics:

$$E[f(t)] = p_f f_{\max} + (1 - p_f) f_{\min} \quad (4.8a)$$

$$Var[f(t)] = p_f f_{\max}^2 + (1 - p_f) f_{\min}^2 - E^2[f(t)] \quad (4.8b)$$

$$C_v[f(t)] = E^2[f(t)] C_v^2[f(t)] \quad (4.8c)$$

where  $E(\cdot)$ ,  $Var(\cdot)$  and  $C_v(\cdot)$  are respectively the standard notation of the mean, the variance and the coefficient of variation of the random parameter distribution. The parameter  $p_f$  is the probability of occurrence of  $f_{\max}$ . If  $C_v[f(t)] = C_v$  is a fixed value then, from calculations developed in appendix A, we have:

$$E[f(t)] = (2 + 2C_v^2)^{-1} \left( f_{\max} + f_{\min} + \sqrt{(f_{\max} - f_{\min})^2 - 4C_v^2 f_{\max} f_{\min}} \right) \quad (4.8d)$$

Characterized by  $E[f(t)]$  and  $Var[f(t)]$  (both depending on  $C_v$ ), the set of the normally distributed random values, representing realizations of the stochastic parameters  $f(t)$ , is built using a generator of random numbers, distributed according to the reduced centered normal law. This generator is based on Box-Muller method (Box and Muller, 1958) which transforms the uniform distribution on  $[0,1]$  into reduced centered normal law. Random numbers on  $[0,1]$  are generated according to Mersenne Twister algorithm (Matsumoto and Nishimura, 1998).

The parameters  $S_j(t)$  and  $S_n(t)$ , being survival probabilities, are supposed following the Beta distribution, characterized by its probability density function,

$x^{\eta-1}(1-x)^{\mu-1} / \int_0^1 u^{\eta-1}(1-u)^{\mu-1} du$ , its mean  $E(.) = \eta/(\eta + \mu)$  and its variance

$Var(.) = \eta\mu / [(\eta + \mu)^2(\eta + \mu + 1)]$ , all depending on parameters  $\eta$  and  $\mu$ .

This distribution is also built starting from the extreme values of the two survival probabilities  $S_j^{min}$ ,  $S_j^{max}$ ,  $S_n^{min}$  and  $S_n^{max}$  suggested by field estimates (Menu et al., 2000). Similar relations to equations (4.8a), (4.8b) and (4.8c), allow us to define  $E[S_j(t)]$  and  $E[S_n(t)]$  depending respectively on  $C_v[S_j(t)]$ ,  $C_v[S_n(t)]$  and extrem values (appendix A). Parameters of the Beta distribution of  $S_j(t)$  and  $S_n(t)$  are thus, from appendix B:

$$\eta = [1 - E(.) - E(.)C_v^2] / C_v^2 \quad (4.9a)$$

$$\mu = [1 - E(.) - E(.)C_v^2] [1 - E(.)] / [E(.)C_v^2] \quad (4.9b)$$

The generation of random numbers distributed according to a Beta law is based on the algorithm developed by Marsaglia and Tsang (Marsaglia and Tsang, 2000).

Equations (4.8d), (4.9a) and (4.9b) show that the, continuous distributions, of parameters  $f(t)$ ,  $S_j(t)$  and  $S_n(t)$  depend only on the extreme values and the coefficient of variation  $C_v$ . Extrem values correspond to values close to those estimated from the field (Menu et al., 2000) and values tested for the coefficient of variation of each parameter are 20%, 40% and 60%. All these values satisfy the condition (A10) given in the appendix A. Each parameter varies independently, this makes a total of 27 cases to be simulated. Thereafter, the stochastic model using the parameters of table (4.1) will be indicated by "standard stochastic model".

Equation (4.8b) shows that variations of a stochastic parameter are round about the occurrence probabilities of the maximum and minimum value of the parameter. A small coefficient of variation means a high maximum value probability and in consequence, a low minimum value probability. We will say in this case that the stochasticity of the environment is weak. The values of the coefficients of variation fixed at 20%, 40% and 60% define then; respectively, a weak, average and high environmental stochasticity. Trajectories constructed obey the same stochasticity pattern for each diapause strategy. Initial conditions of density, maximum density and detectable density are the same as "standard deterministic model" in

“situations without trade-off”. Invasion speeds are calculated for 100 generations by estimating the average of distances covered by consecutive travelling wave solutions of equation (4.4). Invasion speed included persistence probability by assigning a null invasion speed ( $c^*(100) = 0$ ) to populations that became extinct. For each prolonged diapause frequency  $x_{\phi}$ , we generate 500 sample paths.

Second, “situations with trade-off” is described by equation (4.5). We define dispersal kernels  $k_1(x)$  and  $k_2(x)$  by fixing  $m = 2$  and  $n = 1$ . Random drawing, as well as initial density conditions, maximum density and detectable density are the same as in the “standard stochastic model”. Invasion speeds corresponding to “situations with trade-off” and “situations without trade-off” are indicated in figure 4.3.

#### 4.2.7. The “equivalent stochastic model”

In order to investigate if prolonged diapause per se or the demographic consequence (by increasing of stochastic growth rate) of prolonged diapause that is increasing invasion rate, we have studied the influence of the population growth rate on the invasion speed, independently of prolonged diapause. We compare two models: one with prolonged diapause (our previous “standard stochastic model”), and another with no prolonged diapause but having the same stochastic growth rate as the “standard stochastic model” including mixed strategies. The model without prolonged diapause is called the “equivalent stochastic model”.

In the “standard stochastic model”, the population is partitionned in two age classes: the larvae  $N_1(t)$  which will become adult then disperse and the larvae  $N_2(t)$  which will return in prolonged diapause. The invasion speed of the population is thus related to the stochastic growth rate of the first class which its mean stochastic growth rate  $\ln \lambda$  is defined by (Caswell, 2001):

$$\ln \lambda = \lim_{t \rightarrow +\infty} (1/t) E \{ \ln N_1(t) - \ln N_1(0) \} \quad (4.10)$$

The mean is taken over all the sample paths. For a fixed path,  $\lambda$  is the limit of the geometric mean defined as  $\lambda = \lim_{t \rightarrow +\infty} [\lambda(0) \dots \lambda(t-1)]^{1/t}$  where  $\lambda(i) = N_1(i+1)/N_1(i)$  for  $i = 0, \dots, t-1, \dots$

Demographic equation of the “equivalent population” is then:

$$N_1'(t+1) = \lambda(t) N_1'(t) \quad (4.11a)$$

where :

$$\lambda(t) = N_1(t+1)/N_1(t) \quad (4.11b)$$

resulting from the “standard stochastic model” and  $N_1(t)$  is the number of larvae of the “equivalent population”. The integro-difference equation describing dispersal of these larvae is written:

$$N_1'(x, t+1) = \lambda(t) \int_{\Omega} k(|x-y|) N_1'(y, t) dy \quad (4.12)$$

where  $N_1'(x, t)$  is the larvae density on location  $x$  and  $k(x)$  is the Laplace kernel. Recall that trade-off is not considered in this case. Equations (4.12) with parameters value in table 4.1 define the “equivalent stochastic model”. In numerical simulations, initial condition of density, maximum density and detectable density are the same as the “standard stochastic model” in “situations without trade-off”. Here also, invasion speeds are calculated for 100 generations. Invasion speeds obtained by this model, denoted  $c_{EM}^*(100)$ , are represented in figure 4.3

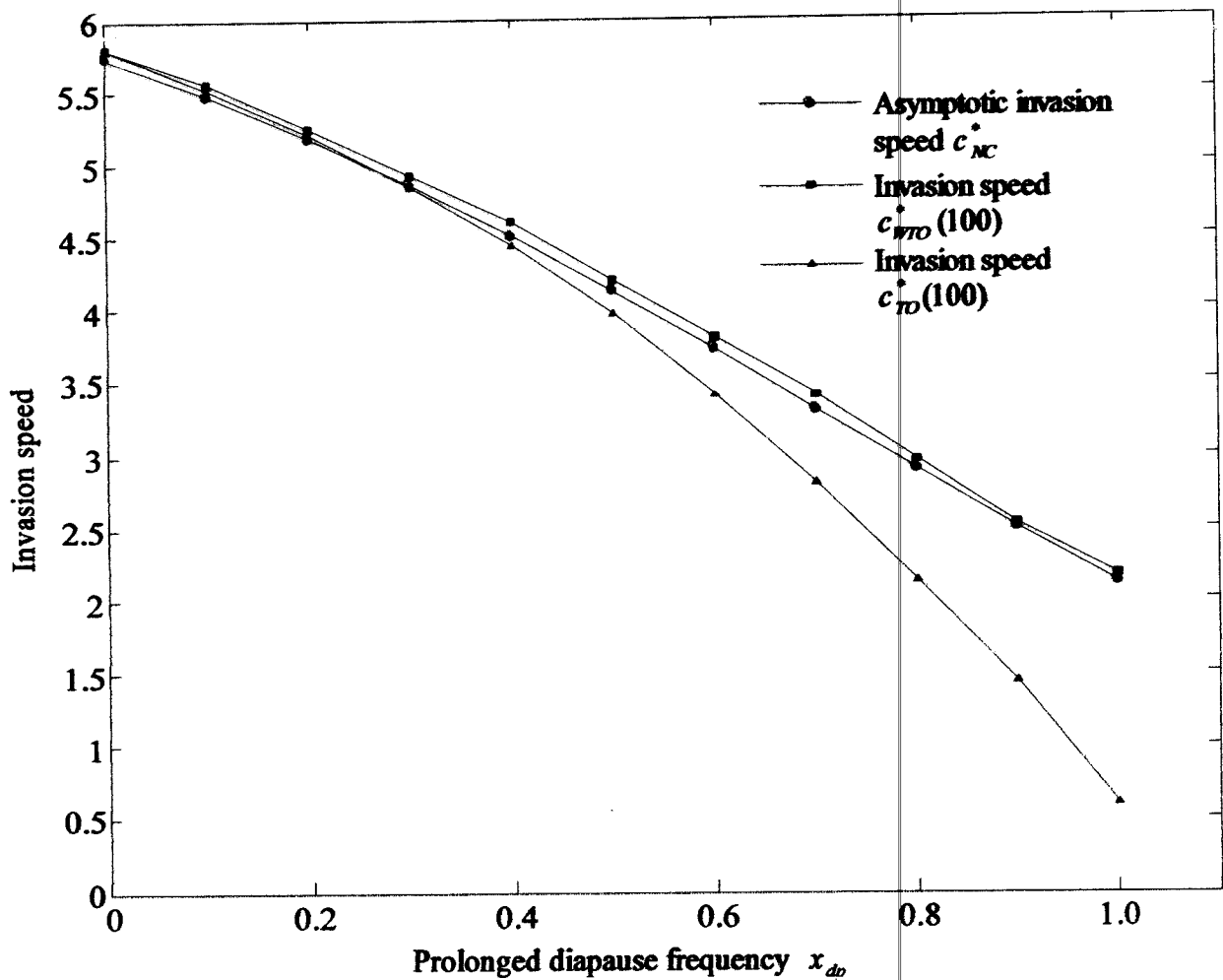
### 4.3. Results

#### 4.3.1. Constant environment

Invasion speeds corresponding to the “standard deterministic model” in “situations without trade-off” are indicated in figure 4.2. As expected, the asymptotic invasion speed  $c_{NC}^*$  decreases with respect to prolonged diapause frequency  $x_{\phi}$ . This decrease is not linear since invasion speed variation rate  $\Delta c_{NC}^*/\Delta x_{\phi}$  grows to reach its maximum value for  $x_{\phi} = 0.5$ .

The comparison between asymptotic invasion speed  $c_{NC}^*$  and invasion speed obtained by numerical methods in “situations without trade-off”  $c_{WTO}^*(100)$  shows that the latter over-estimates 7.44% of the asymptotic speed. This over-estimate decreases to 7.08% when generation number is fixed to 200. Because of the discretization of the habitat (see above) to estimate  $c_{WTO}^*(100)$ , it is impossible to greatly decrease the difference between the two invasion speeds. However, the relationship between invasion speed and prolonged diapause frequency is similar with the two methods used: as expected all the rates  $\Delta c_{WTO}^*(100)/\Delta x_{\phi}$

and  $\Delta c_{TO}^*(100)/\Delta x_{dp}$  are negative. Furthermore, trade-off impact  $I_{TO}(100)$  logically increases according to prolonged diapause frequency  $x_{dp}$  in the two cases. All of the above results confirm confidence in the numerical approach used.



**Figure 4.2:** Invasion speed in a constant environment.

Asymptotic invasion speed  $c_{NC}^*$  is calculated from the “deterministic standard model” (for the “situations without trade-off” (see text) by Neubert-Caswell’s analytical method. Invasion speed in both situations, without ( $c_{WTO}^*(100)$ ) and with trade-off ( $c_{TO}^*(100)$ ) were also calculated by the numerical method (here for 100 generations). In the numerical method,  $m = 2$  and  $n = 1$  for dispersal kernels (see text).

#### 4.3.2. Stochastic environment

##### a) The “standard stochastic model”

In a stochastic environment, invasion speeds logically decrease (compared to constant environment) because of the decrease of maximum values occurrence (figure 4.3). When the

level of environmental stochasticity is low (i.e. coefficients of variation of  $S_j(t)$ ,  $S_n(t)$  and  $f(t)$  are less or equal than 20%), the relationship between invasion speed and prolonged diapause frequency is similar to a constant environment (figure 4.3a): the pure diapause strategy phenotype  $x_{\phi} = 0$  has the highest invasion speed. If coefficients of variation increase (but remain in a realistic range equal to 40%-60% at least for two demographic parameters), then a bet-hedging strategy with a low prolonged diapause frequency has the highest invasion

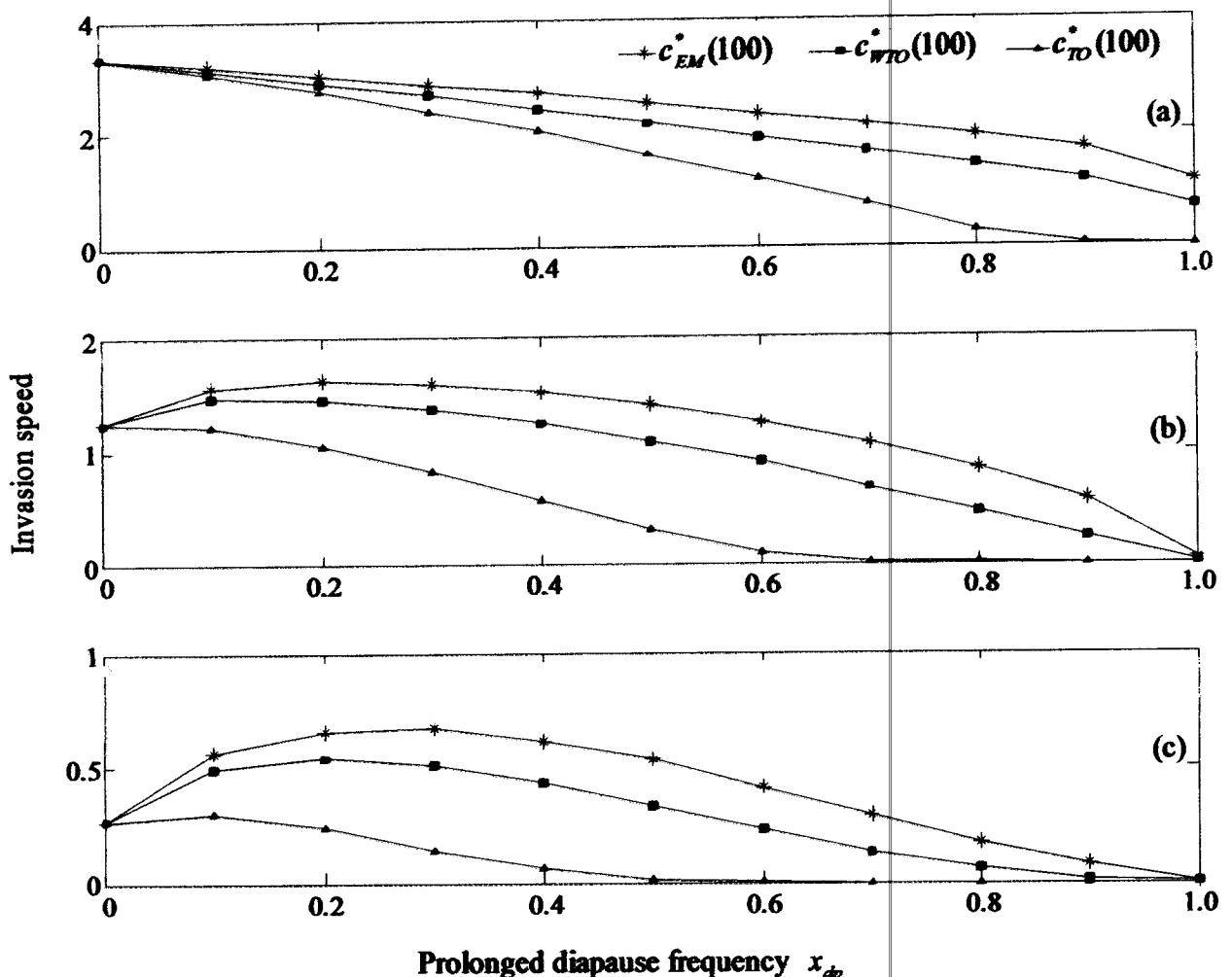


Figure 4.3: Invasion speed in stochastic environment

Invasion speed of “the equivalent stochastic model” ( $c_{EM}^*(100)$ ) and “the standard stochastic model” in “situations without trade-off” ( $c_{WTO}^*(100)$ ), then in “situations with trade-off” ( $c_{TO}^*(100)$ ) for 100 generations ( $m=2$  and  $n=1$  are chosen for dispersal kernels). Coefficients of variation are in figure 3a  $C_v[f(t)]=20\%$ ,  $C_v[S_j(t)]=40\%$  and  $C_v[S_n(t)]=40\%$ ; in figure 3b  $C_v[f(t)]=20\%$ ,  $C_v[S_j(t)]=60\%$  and  $C_v[S_n(t)]=40\%$ ; in figure 3c  $C_v[f(t)]=40\%$ ,  $C_v[S_j(t)]=60\%$  and  $C_v[S_n(t)]=40\%$ .

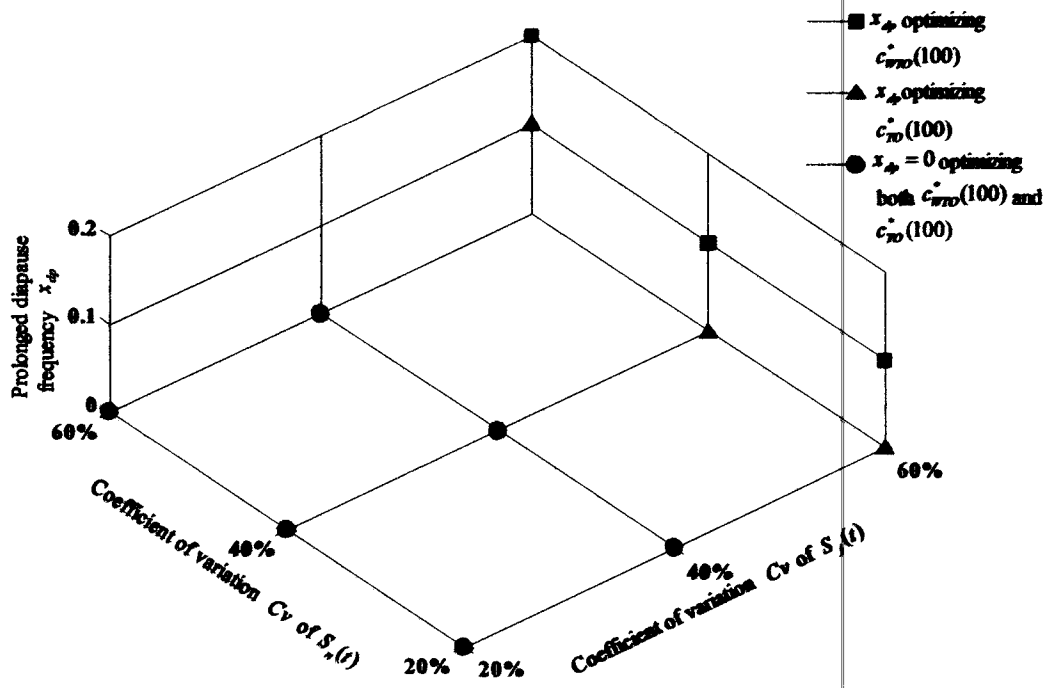
speed despite the trade-off between dispersal ability and diapause duration (figures 4.3b to 4.4c). In such cases, prolonged diapause would be life history trait supporting invasion capacity in increasing dispersal possibilities

Note that no phenotype is viable when the stochastic environment is very unfavorable (all coefficients of variation are equal to 60%) (figure 4.4c).

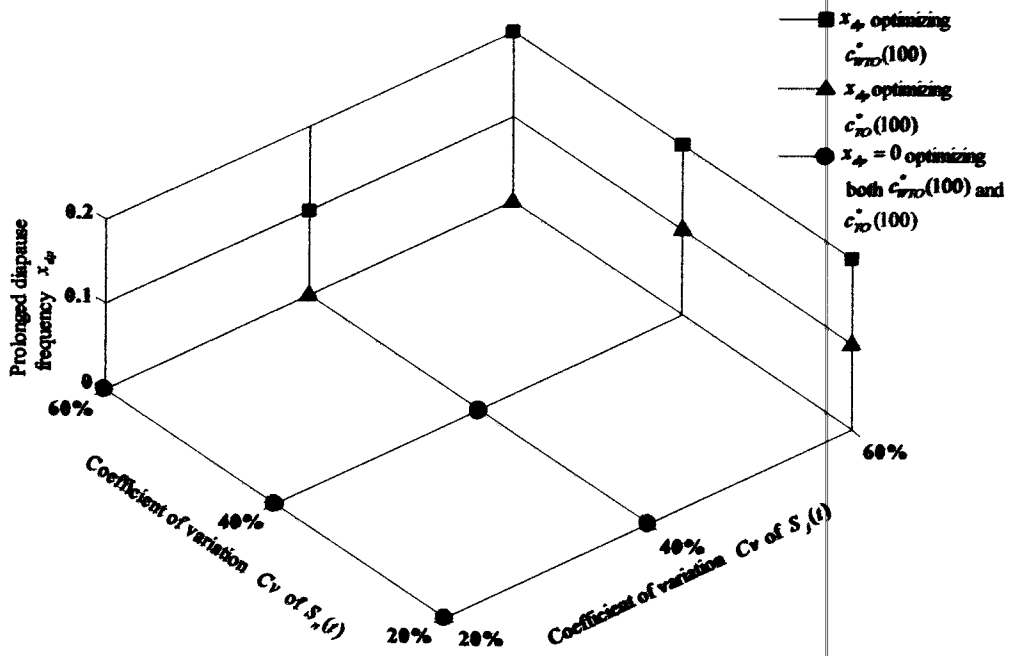
As expected,  $c_{TD}^*(100)$  corresponding to “situations with trade-off” are lower than  $c_{WTO}^*(100)$  for “situations without trade-off”, except of course, when the phenotype  $x_{\phi} = 0$  maximizes invasion speed (in these cases, the two speeds are equal) (figures 4.3a–4.3c). The “trade-off impact” index is not strictly increasing any more, but indicates that intermediate prolonged diapause frequency (0.4 to 0.6) is more affected by the trade-off.

**b) The “equivalent stochastic model”**

Except the case  $x_{\phi} = 0$ , where the “standard stochastic model” and the “equivalent stochastic model” have the same invasion speed, invasive success is higher for the population corresponding to the “equivalent stochastic model” (figure 4.3). However, this increase is correlated with the level of environmental stochasticity: 30.91% for  $C_v[f(t)] = 20\%$ ,  $C_v[S_j(t)] = 40\%$ , and  $C_v[S_n(t)] = 40\%$  (figure 4.3a); 22.92% for  $C_v[f(t)] = 20\%$ ,  $C_v[S_j(t)] = 60\%$ , and  $C_v[S_n(t)] = 40\%$  (figure 4.3b) and 11.12% for  $C_v[f(t)] = 40\%$ ,  $C_v(S_j) = 60\%$ , and  $C_v(S_n) = 40\%$  (figure 4.3c). Simulations also show that the optimum for the two models differs (figure 4.3c). The optimum for the “equivalent stochastic model” always coincides with the highest value of the persistence probability (path with  $c_{EP}^*(100) > 0$ ). This confirms that, under a stochastic environment, the invasion speed is greatly related to the growth rate of the population. In consequence, we conclude that prolonged diapause is a trait supporting invasion capacity by increasing population stochastic growth rate.

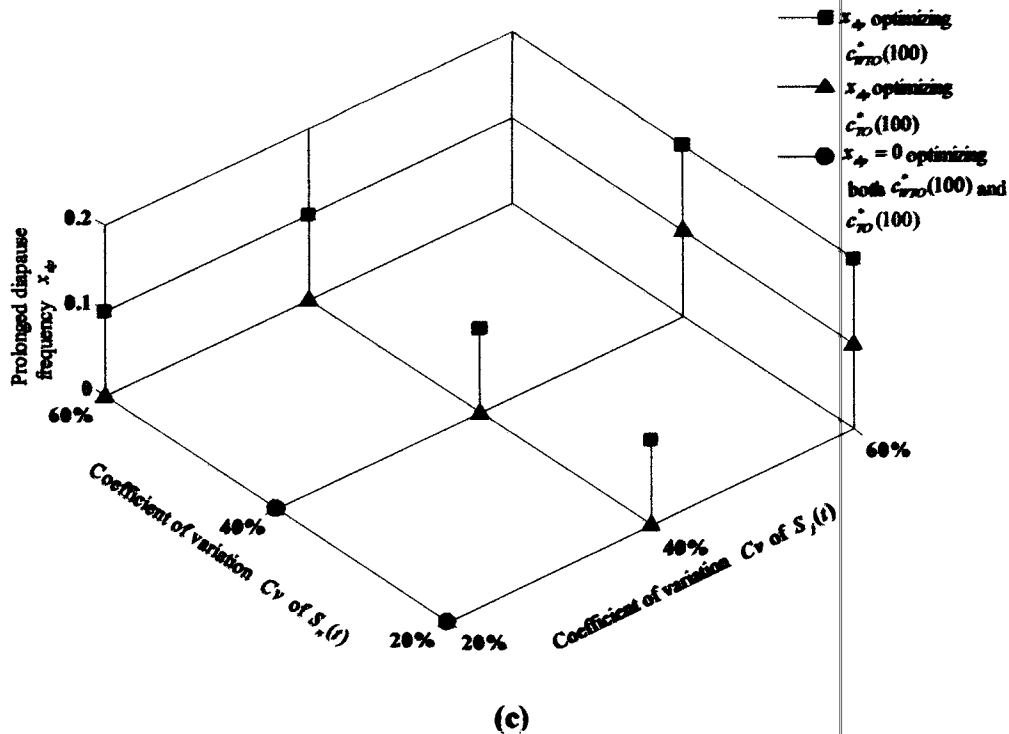


(a)



(b)





**Figure 4.4:** Optimal prolonged diapause frequency in a stochastic environment  
 Prolonged diapause frequency, optimizing the invasion speed in the following stochastic environments:  $C_v[S_j(t)]$  and  $C_v[S_n(t)]$  independently equal to 20%, 40% and 60%, when  $C_v[f(t)]$  is: 20% (figure 4.4a), 40% (figure 4.4b) and 60% (figure 4.4c).

### 4.3.3. Sensitivity analysis

We analysed the sensitivity of the “standard stochastic model” to dispersal kernel, initial conditions, maximum density and values of demographic parameters. For a constant environment and the “equivalent stochastic model”, no sensitivity analysis was shown since it corresponds to an unrealistic situation. In the case of sensitivity to dispersal kernel, both situations with and without trade-off were studied. In the other sensitivity analyses, we studied only “situations with trade-off”, the latter corresponding to situations favouring a simple diapause strategy for invasion speed. In all the analyses, the generation number was fixed to 100.

#### a) Sensitivity to dispersal kernel

Sensitivity of invasion speed to dispersal kernel is studied by considering the Gaussian kernel:  $k(x) = (1/\sqrt{2\pi}) \exp(-x^2/2)$  in “situations without trade-off”. This kernel is exponentially bounded and describes in a realistic way the biological situation. The “situation

with trade-off" is defined by kernel  $k_1(x) = (1/\sqrt{2\pi}) \exp(-x^2/2)$  and the approximate kernel (as it is not really a probability density function)  $k_2(x) = (1/\sqrt{2\pi}) \exp(-2x^2)$

The other conditions are for the same as the analysis with the Laplace kernel. The results (not shown) are similar as the Laplace kernel analysis.

#### **b) Sensitivity to initial conditions**

Three initial densities,  $N_1(0,0) = 50 - N_2(0,0) = 0$ ,  $N_1(0,0) = 2000 - N_2(0,0) = 0$ , and  $N_1(0,0) = 5000 - N_2(0,0) = 0$  are considered. Coefficients of variation of fecundity  $f(t)$ , juvenile survival  $S_j(t)$  and survival during pupation  $S_n(t)$  are fixed, respectively, at 20%, 60% and 40%. The results (not shown) show invasion speed is not very sensitive to initial conditions: multiplication by  $10^2$  (from  $N_1(0,0) = 50$  to  $N_1(0,0) = 5000$ ) involves an increase of only 1.11% of invasion speed without changing the trend for the relationship between invasion speed and prolonged diapause frequency.

#### **c) Sensitivity to maximum density**

Two maximum density values are considered,  $N_{\max} = 10000$  and  $N_{\max} = 30000$ . A model with unlimited density was also built. In all the calculations, the same initial density  $N_1(0,0) = 250$  and  $N_2(0,0) = 0$  are chosen. All the other conditions are the same as in the previous analysis of sensitivity to initial conditions.

Invasion speed increases only 7% on average between the situation corresponding to the "stochastic standard model" and the situation with unlimited density. The optimal strategy for invasion speed is the pure simple strategy when coefficients of variation of  $f(t)$ ,  $S_j(t)$ , and  $S_n(t)$  are respectively 20%, 60% and 40%.

#### **d) Sensitivity to demographic parameters**

To vary the stochastic environment from an unfavourable environment to a favorable one, three sets ( $E_1$  to  $E_3$ ) of stochastic parameter values were selected (table 4.2), fixing maximum density at  $N_{\max} = 20000$  and initial conditions at  $N_1(0,0) = 250$  and  $N_2(0,0) = 0$ . Coefficients of variation satisfy condition (A10) of the appendix A for parameter values

Stochastic parameters	Set of values $E_1$	Set of values $E_2$	Standard stochastic model	Set of values $E_3$
$f(t)$ (maximum value)	27	44	45	50
$f(t)$ (minimal value)	0	0	1	6
$C_v[f(t)]$	20%	20%	20%	20%
$S_j(t)$ (maximum value)	0.72	0.82	0.84	0.86
$S_j(t)$ (minimal value)	0.005	0.005	0.01	0.03
$C_v[S_j(t)]$	60%	60%	60%	60%
$S_n(t)$ (maximum value)	0.36	0.40	0.42	0.45
$S_n(t)$ (minimal value)	0.005	0.005	0.02	0.05
$C_v[S_n(t)]$	40%	40%	40%	40%

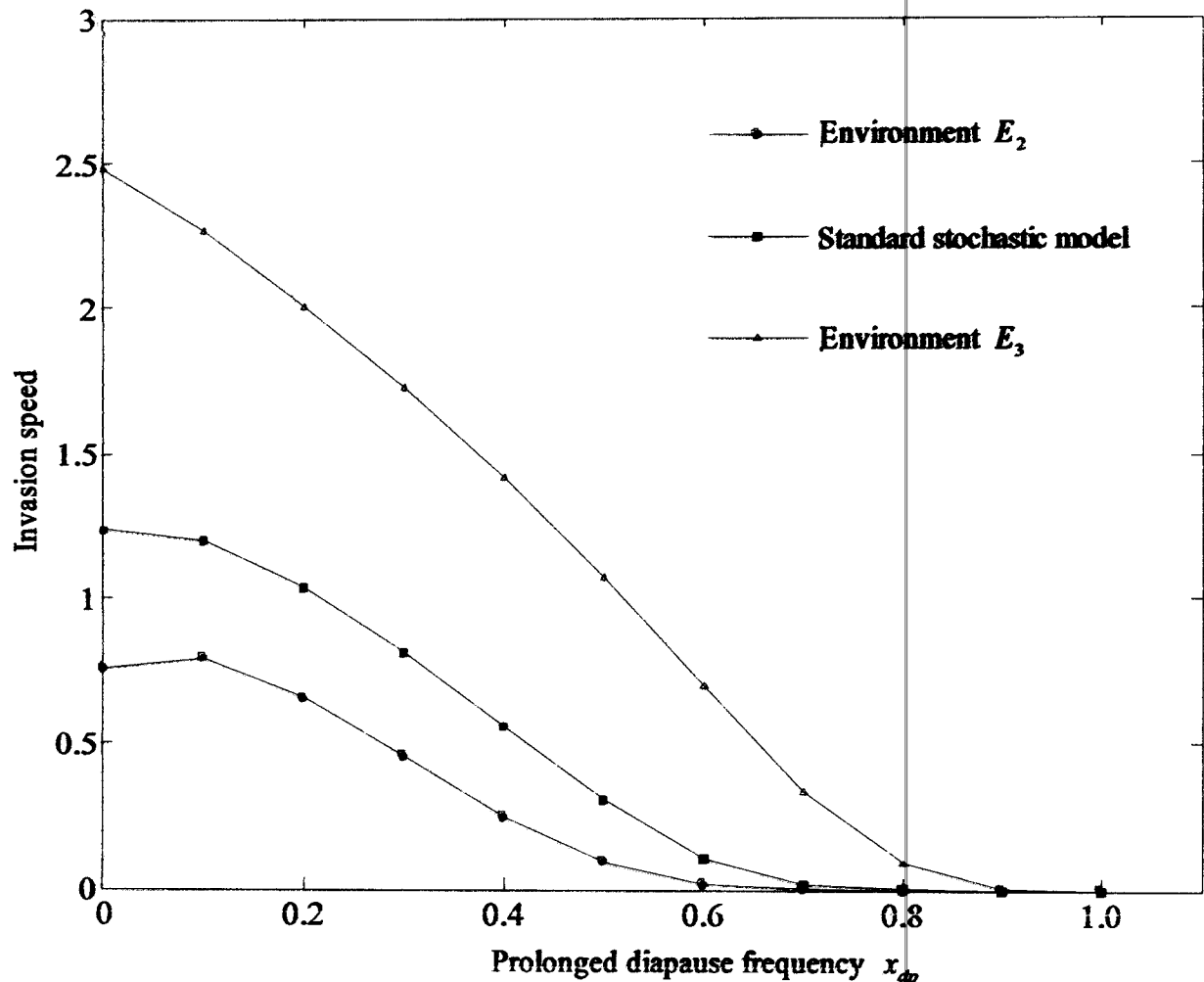
**Table 4.2:** Sensitivity analysis of the standard stochastic model to demographic parameters.

To analyze invasion speed, sensitivity to stochastic demographic parameters  $f(t)$ ,  $S_j(t)$  and  $S_n(t)$ , three values sets  $E_1$ ,  $E_2$ , and  $E_3$  are built in addition to the standard stochastic model. These sets go, according to demographic parameters, from the unfavourable environments to favorable ones. The stochasticity level is the same as coefficients of variation are always fixed as follow:  $C_v[f(t)] = 20\%$   $C_v[S_j(t)] = 60\%$   $C_v[S_n(t)] = 40\%$ . In all cases, only the situation with a trade-off (see text) is considered. Generation number, maximal density, and detectable density are fixed, respectively, at 100, 20000, and 2. Initial conditions are  $N_1(0,0) = 250$  and  $N_2(0,0) = 0$ .

chosen. In the case  $f_{min} = 0$ , there is no condition on  $C_v[f(t)]$  (see particular case of appendix A).

If demographic parameters are low ( $E_1$  values), all of the populations die out at any prolonged diapause frequency (results not shown). When demographic parameters allow viable populations ( $E_2$ ,  $E_3$ , and the standard stochastic model), the strategy optimizing invasion speed is  $x_\phi = 0$  in  $E_3$  and the “standard stochastic model”, and  $x_\phi = 0.1$  in  $E_2$  (figure 4.5). The passage from one environment to another generates a great variation in the

optimizing invasion speed (increase of 50% from  $E_2$  to “the stochastic standard model” and 101% from this latter to  $E_3$ . Let us notice that if the level of stochasticity decreases ( $C_v[f(t)]=20\%$ ,  $C_v[S_j(t)]=20\%$  and  $C_v[S_n(t)]=20\%$ ), demographic parameters of  $E_1$  allow viable populations. Analogically, if the level of stochasticity increases ( $C_v[f(t)]=60\%$ ,  $C_v[S_j(t)]=60\%$  and  $C_v[S_n(t)]=60\%$ , no population is viable if the demographic parameters belong to  $E_3$ .



**Figure 4.5:** Invasion speed sensitivity to the stochastic demographic parameters. Invasion speed in the stochastic environment corresponding to  $C_v[f(t)]=20\%$ ,  $C_v[S_j(t)]=60\%$  and  $C_v[S_n(t)]=40\%$  when populations are viable (set of values  $E_2$ ,  $E_3$  and values of standard stochastic model).

#### **4.4. Discussion**

Integro-difference equations are efficient tools to calculate invasion speed, describing at the same time demography and dispersal (Kot and Schaffer, 1986; Kot et al., 1996; Neubert et al., 1995). However, this approach has never been used to investigate the influence of prolonged dormancy on invasion ability.

The aim of this paper is twice 1) to ask whether prolonged diapause frequency can affect the rate of range expansion in an invading population and 2) to determine whether prolonged diapause is a special trait that facilitates directly invasion, or whether higher population growth rate facilitates invasion and prolonged diapause is simply an example of a trait that facilitates indirectly invasion by increasing population growth rate. We adopted methodology based on two steps.

In the first step of this paper, we studied the reliability of our modelling approach and estimate the cost of prolonged diapause for invasion speed. Figure 4.2 shows similar conclusions about the relationship between invasion speed and prolonged diapause frequency for both analytical and numerical deterministic approaches. Invasion speed decreases with increasing prolonged diapause rates.

As expected, the few differences of invasion speed between these two approaches decrease according to the generation time used (results not shown). Two other biologically expected results confirm the reliability of our modelling: 1) the invasion speed decreases with respect to prolonged diapause frequency and 2) the negative influence of trade-off between dispersal and diapause duration increases with respect to prolonged diapause frequency. All these results confirm confidence in the numerical stochastic approach used in the second step of our analysis. In a constant environment, the cost associated with prolonged diapause in terms of invasion speed is high (e.g. the decreasing equals 65 % for diapause strategy expressing 50% of prolonged diapause).

In the second step of this paper, we investigated if a prolonged diapause can be viewed as a trait for increasing invasion speed in a stochastic environment, despite the dispersal cost. This

hypothesis was not obvious since prolonged diapause is usually viewed as an alternative strategy to dispersal (Levin and Cohen, 1991; Venable and Lawlor, 1980).

Our results show that prolonged diapause does not maximize invasion speed in a fluctuating environment with a low level of stochasticity (figure 4.3a). In such conditions, as in a constant environment, the invasion speed decreases with respect to prolonged diapause frequency. Conversely, our results show that a diversified bet-hedging strategy with a low frequency (0.1-0.2) of prolonged diapause can maximize invasion speed if environmental stochasticity is sufficiently high (figures 4.3b, 4.3c and figures 4.4a to 4.4c). Trade-off between dispersal ability and diapause duration (i.e. a decreasing of dispersal distances for prolonged diapause individuals) adds a cost, but low frequency of prolonged diapause (0.1) can still maximize invasion speed in a broad range of conditions. Therefore, if environmental stochasticity is high, bet-hedging for diapause duration may be viewed as a strategy supporting invasion ability. However, it is essential to know whether it is prolonged diapause per se or the demographic consequence of prolonged diapause that is increasing invasion rate. Our results confirm the second hypothesis. Indeed, we showed prolonged diapause is a trait that increases mean population growth rate in stochastic environment and higher growth rate facilitates invasion.

In the present paper, the individuals in an over-crowded location are supposed to be instantaneously killed. However, it may be interesting to study in the future the case in which these individuals or one part of these, disperse.

Our theoretical study has been inspired by a pest insect, the chestnut weevil, in which diversified bet-hedging for diapause duration was previously shown (McCauley et al., 2000). However, this modelling approach is easily usable for any other species with prolonged diapause. The results from our model can help to know how to manage invasive species that are capable of prolonged diapause. Since we showed environmental stochasticity decreases invasion speed both in population including or not prolonged diapause, a solution for control may be to increase artificially level of stochasticity by imposing severe eradication efforts in decreasing values of key demographic parameters as juvenile survival in the chestnut weevil. A solution for that could be using of entomopathogen fungi (McCauley and Desouhant, 2002).

From our results, we conclude it is impossible to predict whether prolonged diapause increases or not the invasion capacity for a given species without knowledge of the environmental stochasticity level in the new area in which this species (or a new genotype) is introduced. Trade-off between dispersal ability and diapause duration is another factor to consider. However, prolonged diapause can be viewed as a factor increasing the potential risk for invasion, since evolution of prolonged diapause frequency by natural selection may occur in response to environmental stochasticity of the new area. Therefore, the integration of evolutionary factors may improve our understanding of biological invasion and allow for better control of it.

### **Acknowledgments**

We are grateful to E. Rajon, S. Vennet, and M-C. Bel-Vennet and the anonymous reviewer for helpful advice and technical help. This study was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS, UMR 5558) and the Université Lyon 1. The authors dedicate this article to their colleague D. Debussche, who recently passed away.

### **References**

- Allendorf, F.W., and Lundquist, L.L., 2003. Introduction : population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology* 17, 24-30., [doi:10.1046/j.1523-1739.2003.02365.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02365.x).
- Alpert, P., Bone, E., and Holzapfel, C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3, 52-66., [doi:10.1078/1433-8319-00004](https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004).
- Beccara, N., 1984. *Analyse fonctionnelle, une introduction pour physiciens*. Collection Ellipses.
- Box, G.E.P., and Muller, M.E., 1958. A Note on the Generation of Random Normal Deviates. *Ann. Math. Stat.* 29, 610-611.
- Bulmer, M.G., 1984. Delayed germination of seeds: Cohen's model revisited. *Theoretical Population Biology* 26, 367-377., [doi:10.1016/0040-5809\(84\)90040-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(84)90040-6).

Caswell, H., 2001. Matrix population models. Sinauer, Sunderland, MA.

Cohen, D., and Levin, S.A., 1987. The interaction between dispersal and dormancy strategies in varying and heterogeneous environments. E.Teramoto and M. Yamaguti eds *Mathematical topics in population biology, morphogenesis and neurosciences*. Springer Verlag, Berlin, 110-122.

Debenzie, D., Heizmann, A., and Humbert, L., 1993. A statistical analysis of multiple scales in insect populations. A case study: the chestnut weevil *Carcabus elephas*. *Journal of Biological Systems* 1, 239-255.

Debenzie, D., Descobant, E., Oberli, F., and Meun, F., 2002. Resource limitation in natural populations of phytophagous insects. A long-term study case with the chestnut weevil. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* 23, 31-39.

Descobant, E., Debenzie, D., and Meun, F., 1998. Oviposition pattern of phytophagous insects: on the importance of host population heterogeneity. *Oecologia* 114, 382-388.

Hanski, I., 1988. Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. *Annales Zoologici Fennici* 25.

Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A., Harrison, S., Holland, M., Lambrinos, J., Malvadkar, U., Melbourne, B.A., Moore, K., Taylor, C., and Thomson, D., 2005. The spatial spread of invasions : new developments in theory and evidence. *Ecology letters* 8, 91-101., [doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00687.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00687.x).

Hoffmeister, T.S., Vet, L.E.M., Biere, A., Holsinger, K., and Filser, J., 2005. Ecological and evolutionary consequences of biological invasion and habitat fragmentation. *Ecosystems* 8, 657-667., [doi:10.1007/s10021-003-0138-8](https://doi.org/10.1007/s10021-003-0138-8).

Hunter, C.M., and Caswell, H., 2005. The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models. *Ecological Modelling* 188, 15-21., [doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.05.002](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.002).

Klinkhamer, P.G.L., De Jong, T.J., Jong, T.J., Metz, J.A.J., and Val, J., 1987. Life history tactics of annual organisms: the joint effects of dispersal and delayed germination. *Theoretical Population Biology* 32, 127-156., [doi:10.1016/0040-5809\(87\)90044-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(87)90044-X).

Kolar, C.S., and Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *TRENDS in Ecology and Evolution* 16, 199-204.



- Kot, M., 1992. Discrete-time travelling waves: ecological examples. *J. of Mathematical Biology* 30, 413-436., [doi:10.1007/BF00173295](https://doi.org/10.1007/BF00173295).
- Kot, M., and Schaffer, W.M., 1986. Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Biosciences* 80, 109-136., [doi:10.1016/0025-5564\(86\)90069-6](https://doi.org/10.1016/0025-5564(86)90069-6).
- Kot, M., Lewis, M.A., and Van Den Driessche, P., 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77, 2027-2042., [doi:10.2307/2265698](https://doi.org/10.2307/2265698).
- Kot, M., Medlock, M.J., Rejzner, T., and Walton, D.R., 2004. Stochasticity, invasions, and branching random walks. *Theoretical Population Biology* 66, 175-184., [doi:10.1016/j.tpb.2004.05.005](https://doi.org/10.1016/j.tpb.2004.05.005).
- Levin, S.A., and Cohen, D., 1991. Dispersal in patchy environments: the effects of temporal and spatial structure. *Theoretical Population Biology* 26, 165-191., [doi:10.1016/0040-5809\(91\)90041-D](https://doi.org/10.1016/0040-5809(91)90041-D).
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., and Chave, J., 2003. The ecology and evolution of seed dispersal : a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 575-604.
- Lewis, M. A., and Pacala, S., 2000. Modeling and analysis of stochastic invasion processes. *Mathematical Biology* 41, 387-429., [doi:10.1007/s002850000050](https://doi.org/10.1007/s002850000050).
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10, 689-710., [doi:10.2307/2641039](https://doi.org/10.2307/2641039).
- Manchester, S.J., and Bullock, J.M., 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37, 845-864., [doi:10.1046/j.1365-2664.2000.00538.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00538.x).
- Marsaglia, G., and Tsang, W.W., 2000. A simple method for generating gamma variables. *ACM Transactions on Mathematical Software* 26, 363-372., [doi:10.1145/358407.358414](https://doi.org/10.1145/358407.358414).
- Matsumoto, M., and Nishimura, T., 1998. Mersenne Twister: A 623-Dimensionally Equidistributed Uniform Pseudo-Random Number Generator. *ACM Transactions on Modeling and Computer Simulation* 8, 3-30., [doi:10.1145/272991.272995](https://doi.org/10.1145/272991.272995).

- Meun, F., 1992. Diapause prolongée et variabilité des émergences chez les insectes. Exemple de balain de la châtaigne, *Carcasio elephas* Gyll. (Coléoptère, Curculionidae). Doctorate thesis, Université Claude Bernard Lyon I.
- Meun, F., 1993. Strategies of emergence in the chestnut weevil *Carcasio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 96, 383-390., doi:10.1007/BF00317509.
- Meun, F., and Debouzie, D., 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Carcasio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 93, 367-373., doi:10.1007/BF00317880.
- Meun, F., and Debouzie, D., 1995. Larval development variation and adult emergence in the chestnut weevil *Carcasio elephas* Gyllenhal (Col., Curculionidae). *Journal of Applied Entomology* 119, 279-284.
- Meun, F., and Desouhant, E., 2002. Bet-hedging for variability in life cycle duration: bigger and later-emerging chestnut weevils have increased probability of a prolonged diapause. *Oecologia* 132, 167-174.
- Meun, F., Roebuck, J.P., and Viala, M., 2000. Bet-Hedging diapause strategies in stochastic environments. *The American Naturalist* 155, 724-734., doi:10.1086/303355.
- Metz, J.A.J., De Jong, T.J., Jong, T.J., and Klinkhamer, P.G.L., 1983. What are the advantages of dispersing: a paper by Kuno explained and extended. *Oecologia* 57, 166-169.
- Mooney, H.A., and Cleland, E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 5446-5451., doi:10.1073/pnas.091093398.
- Neubert, M.G., and Caswell, H., 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations, *Ecology*, Vol. 81, pp. 1613-1628.
- Neubert, M.G., and Parker, I.M., 2004. Projecting rates of spread for invasive species. *Risk Analysis* 24, 817-831., doi:10.1111/j.0272-4332.2004.00481.x.
- Neubert, M.G., Kot, M., and Lewis, M.A., 1995. Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theoretical Population Biology* 48, 7-43., doi:10.1006/tpbi.1995.1020.
- Neubert, M.G., Kot, M., and Lewis, M.A., 2000. Invasion speeds in fluctuating environments. *The Royal Society* 267, 1603-1610., doi:10.1098/rspb.2000.1185.

- Olivieri, I., Gouyon, P.H., 1997. Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect. Pages 293 in I. A. Hanski and M.E.Gilpin eds. *Metapopulation biology : Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, San Diego.
- Philippi, T., and Seger, J., 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *TRENDS in Ecology and Evolution* 4, 41-44.
- Pimentel, D., McNair, S., Janzetta, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., and Aquino, T., 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84, 1-20., [doi:10.1016/S0167-8809\(00\)00178-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00178-X).
- Sakai, A., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., and Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 32, 305-332.
- Seger, J., and Brockmann, J.H., 1987. What is bet-hedging? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 4, 182-211.
- Snyder, R.E., 2006. Multiple risk reduction mechanisms: can dormancy substitute for dispersal? *Ecology Letters* 9, 1106-1114., [doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00962.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00962.x).
- Soula, B., and Mem, F., 2005. Extended life cycle in the chestnut weevil : prolonged or repeated diapause? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115, 333-340.
- Tuljapurkar, S.D., 1997. Stochastic matrix models. S.D. Tuljapurkar and H.Caswell eds. *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, New-York, 59-82.
- Venable, D.L., and Lawlor, L., 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46, 272-282.
- Venable, D.L., and Brown, J.S., 1983. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptation for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131, 360-383.
- Walker, T.J., 1986. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty. *Florida Entomologist* 69, 46-62., [doi:10.2307/3494744](https://doi.org/10.2307/3494744).
- Weinberger, H.F., 1982. Long-time behavior of a class of biological models. *SIAM Journal of Mathematical Analysis* 13, 353-396., [doi:10.1137/0513028](https://doi.org/10.1137/0513028).

Wiener, P., and Tuljapurkar, S., 1994. Migration in variable environments: exploring life-history evolution using structured population models. *Journal of Theoretical Biology* 166, 75-90., doi:10.1006/jtbi.1994.1006.

Williamson, M., 2006. Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biological Invasions* 8, 1561-1568., doi:10.1007/s10530-005-5849-7.

Williamson, M.H., and Fitter, A., 1996. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.* 78, 163-170., doi:10.1016/0006-3207(96)00025-0.

## Appendices

We have relegated to appendices A and B the derivation of results concerning characteristics of distributions considered, expressed using the coefficient of variation.

### Appendix A

The aim of this appendix is to develop calculations relating to the continuous distributions of the demographic parameters  $f(t)$ ,  $S_1(t)$  and  $S_2(t)$ . We want to express the means of the three distributions according to the extreme values of the parameters and their coefficient of variation. As calculations are similar and are not related to the distribution properties, we develop them for the parameter  $f(t)$  only.

If  $f(t)$  is distributed between two extreme values  $f_{\min}$  and  $f_{\max}$ , then this distribution is characterized by:

$$E[f(t)] = p_f f_{\max} + (1 - p_f) f_{\min} \quad (A1)$$

$$Var[f(t)] = p_f f_{\max}^2 + (1 - p_f) f_{\min}^2 - E^2[f(t)] \quad (A2)$$

where  $E(\cdot)$  and  $Var(\cdot)$  are the standard notations of the mean and the variance of the distribution. The parameter  $p_f$  is the occurrence probability of the maximum value  $f_{\max}$ .

These characteristics can be related to the minimal value  $f_{\min}$  by considering the probability  $q_f$  of occurrence of the minimal value  $f_{\min}$  according to the equations:

$$E[f(t)] = (1 - q_f) f_{\max} + q_f f_{\min} \quad (A1')$$

$$Var[f(t)] = (1 - q_f) f_{\max}^2 + q_f f_{\min}^2 - E^2[f(t)] \quad (A2')$$

However, that the equations (A1) and (A2) or (A1') and (A2') are used, the development of calculations remains identical. Biological interpretation will be centered round about  $f_{max}$  in the case of equations (A1) and (A2) and round about  $f_{min}$  in the case of equations (A1') and (A2'). In our calculation, we will use the equations (A1) and (A2).

If the coefficient of variation  $C_v[f(t)]$  of the parameter  $f(t)$  around its maximum value  $f_{max}$  defined by:

$$Var[f(t)] = E^2[f(t)] C_v^2[f(t)] \quad (A3)$$

is a value fixed such as  $C_v[f(t)] = C_v$ , then the probability of occurrence  $p_f$  satisfies the following equation deduced from the equations (A1), (A2) and (A3):

$$(C_v^2 + 1)E^2[f(t)] - p_f f_{max}^2 - (1 - p_f) f_{min}^2 = 0 \quad (A4)$$

But from (A1), it comes:

$$E^2[f(t)] = p_f^2 f_{max}^2 + (1 - p_f)^2 f_{min}^2 + 2p_f(1 - p_f) f_{min} f_{max} \quad (A5)$$

who reduced and ordered with respect to  $p_f$ , is written:

$$E^2[f(t)] = (f_{max} - f_{min})^2 p_f^2 + 2f_{min}(f_{max} - f_{min})p_f + f_{min}^2 \quad (A6)$$

Replacing in (A4):

$$(1 + C_v^2)(f_{max} - f_{min})^2 p_f^2 + [2C_v^2 f_{min} - (f_{max} - f_{min})](f_{max} - f_{min})p_f + C_v^2 f_{min}^2 = 0 \quad (A7)$$

who is written in simplified form:

$$(1 + C_v^2) p_f^2 + \left\{ \left[ \frac{2C_v^2 f_{min}}{f_{max} - f_{min}} \right] - 1 \right\} p_f + \left[ \frac{C_v f_{min}}{f_{max} - f_{min}} \right]^2 = 0 \quad (A8)$$

The equation (A8) is an equation in  $p_f$  which admits solution only if the discriminant:

$$\Delta = (f_{max} - f_{min})^{-2} \left[ (f_{max} - f_{min})^2 - 4C_v^2 f_{min} f_{max} \right] \quad (A9)$$

is non negative, so:

$$C_v \leq (f_{max} - f_{min}) / (2\sqrt{f_{max} f_{min}}) \quad (A10)$$

Under this condition, the two solutions of (A8) (or the double solution) are non negative. But in our case, the occurrence probability of  $f_{max}$  is always higher than the occurrence probability of  $f_{min}$  ( $p_f > 1 - p_f$  in equation A1), the solution considered will be the greatest value of  $p_f$  so:

$$p_f = (2 + 2C_v^2)^{-1} \left\{ 1 - \left[ (2C_v^2 f_{\min}) / (U_{\max} - f_{\min}) \right] + (f_{\max} - f_{\min})^{-1} \sqrt{(U_{\max} - f_{\min})^2 - 4C_v^2 f_{\max} f_{\min}} \right\} \quad (\text{A11})$$

The mean  $E[f(t)]$  can be written from (A1):

$$E[f(t)] = (f_{\max} - f_{\min}) p_f + f_{\min} \quad (\text{A12})$$

Finally:

$$E[f(t)] = (2 + 2C_v^2)^{-1} \left( f_{\max} + f_{\min} + \sqrt{(U_{\max} - f_{\min})^2 - 4C_v^2 f_{\max} f_{\min}} \right) \quad (\text{A13})$$

Particular case:

If  $f_{\min} = 0$ , then  $E[f(t)] = f_{\max} / (1 + C_v^2)$  without any condition on the coefficient of variation.

### Appendix B

The probability density function of the Beta distribution is:

$$pdf(x; \eta, \mu) = x^{\eta-1} (1-x)^{\mu-1} / \int_0^1 u^{\eta-1} (1-u)^{\mu-1} du \quad (\text{B1})$$

Its mean  $E(.)$  and its variance  $Var(.)$  depend both on the parameters  $\eta$  and  $\mu$  according to the relations:

$$E(.) = \eta / (\eta + \mu) \quad (\text{B2})$$

$$Var(.) = \eta \mu / \left[ (\eta + \mu)^2 (\eta + \mu + 1) \right] \quad (\text{B3})$$

As in appendix A, we expressed the mean  $E(.)$  of the distribution with the extreme values and the fixed coefficient of variation  $C_v$  defined by  $Var(.) = C_v^2 E^2(.)$ , the aim of the appendix B is to express the parameters  $\eta$  and  $\mu$  of the Beta distribution according to the mean  $E(.)$  (depending on the coefficient of variation under the terms of the equation A13) and to the coefficient of variation itself.

Equation (B2) yields :

$$(\eta + \mu) = \eta / E(.) \quad (\text{B4})$$

$$\mu = \eta [1 - E(.)] / E(.) \quad (\text{B5})$$

By replacing in (B3) and knowing that  $Var(.) = C_v^2 E^2(.)$ , we obtain :

$$\eta = \left[ 1 - E(.) - E(.) C_v^2 \right] / C_v^2 \quad (\text{B6})$$

$$\mu = \left[ 1 - E(.) - E(.) C_v^2 \right] \left[ 1 - E(.) \right] / \left[ E(.) C_v^2 \right] \quad (\text{B7})$$

## **Chapitre 5**

# **Population structurée vs population non structurée**

## Chapitre 5

### Population structurée vs population non structurée

Les études sur les invasions biologiques menées jusqu'à la dernière décade, étaient basées essentiellement sur l'utilisation du modèle développé par Weinberger (Weinberger, 1978; Weinberger, 1982) et ne considéraient pas de ce fait, la structure de la population (partition en classes d'âge ou en stades de développement). Les équations intégro-différences utilisées étaient souvent du type :

$$N(x, t+1) = \int k(x-y) f[N(y, t)] dy \quad (5.1)$$

où  $N(x, t)$  est la densité de la population, au point  $x$ , au temps  $t$  et  $f$  une fonction non linéaire de type Ricker, Beverton-Holt ou Maynard Smith (cf. chapitre 1 pour la définition de ces fonctions). Ces modèles considéraient les individus de façon identique alors que les caractéristiques démographiques et les capacités de dispersion entre individus sont distinctes. Chez les populations biologiques, les facteurs qui marquent cette différence sont : l'âge, le sexe et la localisation géographique.

C'est suite aux travaux de Caswell et Tuljapurkar (Caswell, 2001; Tuljapurkar and Caswell, 1997; Tuljapurkar, 1997) (la première édition du livre de Caswell était en 1989) que l'importance des modèles structurés fût montrée. Ils démontrèrent en particulier que les taux d'accroissement calculés sur les populations non structurées étaient surestimés. Neubert et Caswell (Neubert and Caswell, 2000) montrèrent aussi que la vitesse d'invasion d'une population non structurée, calculée sous un environnement constant, était toujours supérieure à celle calculée sur une population structurée. Le but de ce chapitre est de vérifier si le même constat reste valide lorsque l'environnement est stochastique.

#### 5.1 Approche de modélisation

##### 5.1.1 Définition des modèles

Comme au chapitre précédent, la population choisie est celle du balanin de la châtaigne



*Curculio elephas*. Comme l'intérêt de ce chapitre est porté sur la nature du modèle mathématique (modèle matriciel vs modèle scalaire), nous nous plaçons dans les situations sans trade-off en choisissant le noyau de dispersion de Laplace. Sous les mêmes considérations que le chapitre précédent, l'équation intégré-différence qui décrit la démographie et la dispersion de la population s'écrit (équation 4.4 du chapitre 4):

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(x,t+1)} = \int_{\Omega} \begin{pmatrix} (1-x_{\phi})\alpha(t)(1/2m)\exp(-|x-y|/m) & \beta(t)(1/2m)\exp(-|x-y|/m) \\ x_{\phi}\gamma(t)\delta(x-y) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(y,t)} dy \quad (5.2)$$

où  $N_1(x,t)$  est la densité des larves nouvellement produites et  $N_2(x,t)$  est la densité des larves en diapause prolongée

Le fait de ne pas considérer une structure sur cette population, revient à considérer la densité de la population totale  $N(x,t) = N_1(x,t) + N_2(x,t)$  soit :

$$\begin{aligned} N(x,t+1) = & (1-x_{\phi})\alpha(t) \int_{\Omega} (1/2m)\exp(-|x-y|/m) N_1(y,t) dy \\ & + \beta(t) \int_{\Omega} (1/2m)\exp(-|x-y|/m) N_2(y,t) dy + x_{\phi}\gamma(t) N_1(x,t) \end{aligned} \quad (5.3)$$

Les équations (5.2) et (5.3) sont les équations de base de cette section. Elles permettent de calculer la vitesse d'invasion de la population lorsqu'elle est structurée (équation 5.2) puis non structurée (équation 5.3) sous un environnement stochastique. Par la suite, l'ensemble des valeurs des paramètres démographiques du tableau 5.1 associé à l'équation (5.2) définissent le «modèle stochastique structuré». Quant au «modèle stochastique non structuré», il est défini par le même tableau de valeurs 5.1 associé à l'équation (5.3). Les vitesses d'invasion des deux modèles sont calculées par la méthode numérique décrite dans le chapitre 2 mais où cette fois-ci les paramètres démographiques de fécondité  $f(t)$ , de survie juvénile  $S_j(t)$  et de survie pendant la nymphose  $S_n(t)$  sont choisis aléatoirement.

### 5.1.2 Stochasticité de l'environnement

Les paramètres démographiques stochastiques  $f(t)$ ,  $S_j(t)$  et  $S_n(t)$  sont supposés distribués selon une loi binomiale dont la valeur du succès est la valeur moyenne des paramètres pour les bonnes années et la valeur de l'échec est la valeur moyenne des paramètres pour les

mauvaises années. Ces valeurs sont obtenues à partir des observations faites sur le terrain (Debouzie et al., 1993; Debouzie et al., 2002; Menu, 1992; Menu, 1993; Menu and Debouzie, 1993; Menu and Debouzie, 1995; Menu et al., 2000). Chaque valeur tirée d'un paramètre est indépendante des valeurs tirées par les autres paramètres. De ce fait, le nombre de combinaisons d'environnements testés en fonction des probabilités d'occurrence des bonnes années est de 18 environnements. Chaque combinaison d'environnements sera définie comme étant une modalité d'environnement. Les probabilités d'occurrence des bonnes années sont données dans le tableau 5.1 et seront notées pour chacun des paramètres  $f(t)$ ,  $S_j(t)$  et  $S_n(t)$  respectivement par  $P[f(t)]$ ,  $P[S_j(t)]$  et  $P[S_n(t)]$ .

Pour chaque stratégie de diapause prolongée, nous générons 500 simulations. Chaque suite aléatoire de valeurs de  $f(t)$ ,  $S_j(t)$  et  $S_n(t)$  tirée est appelée trajectoire simple (cf. chapitre 4 section 2.2). Les trajectoires construites obéissent au même patron de stochasticité pour

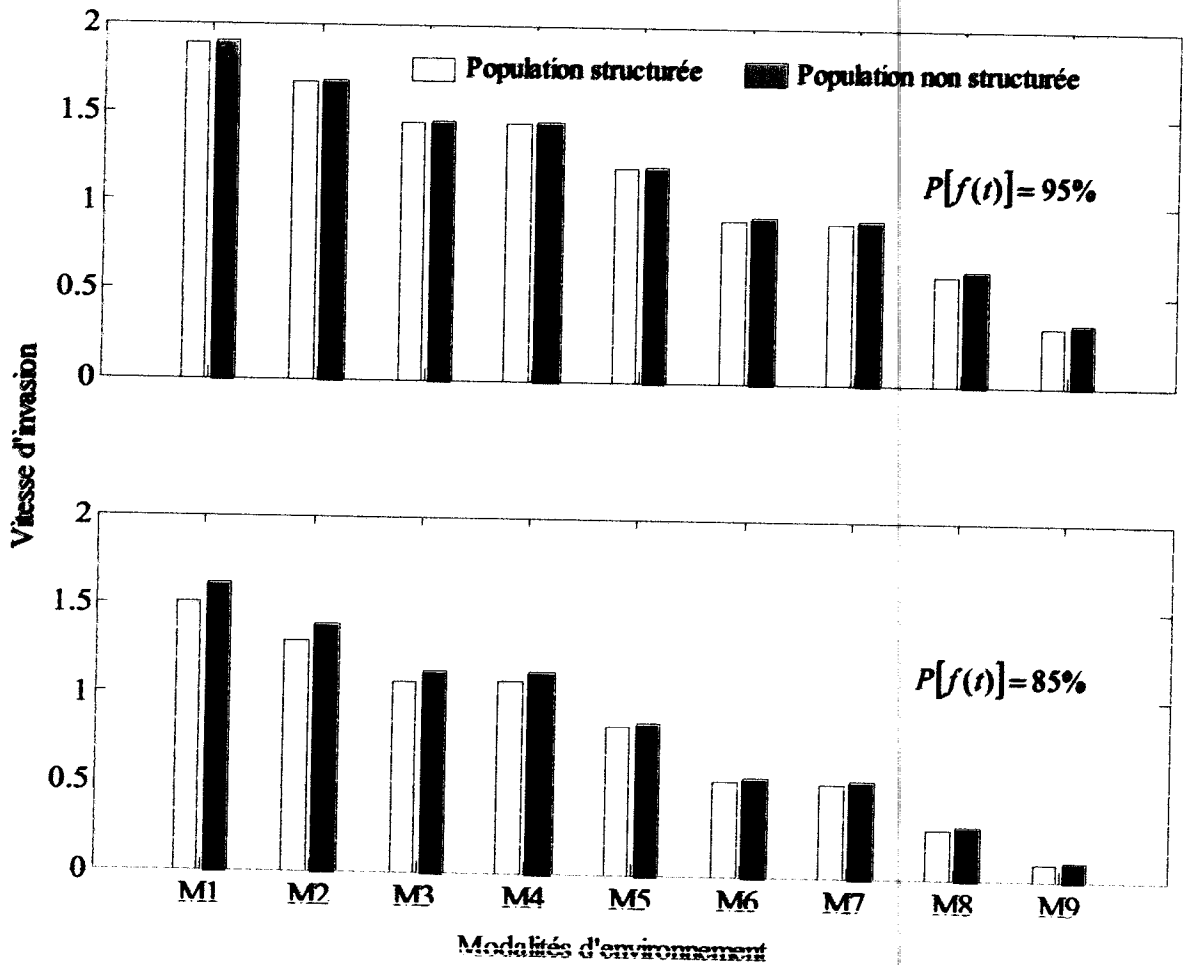
Paramètres démographiques stochastiques	Valeurs des bonnes années	Probabilités d'occurrence des bonnes années	Valeurs des mauvaises années
$f(t)$	30.00	0.85-0.95	5.00
$S_n(t)$	0.40	0.75-0.85-0.95	0.10
$S_j(t)$	0.80	0.75-0.85-0.95	0.05

**Tableau 5.1:** Valeurs des paramètres démographiques stochastiques en fonction du type d'année (bonne ou mauvaise) utilisés dans le « modèle stochastique structuré » et « le modèle stochastique non structuré ». Chaque valeur d'un paramètre donné ne dépend pas des valeurs des autres paramètres (il n'existe pas de corrélation). Les paramètres constants sont donnés dans le tableau 4.1.

stratégie de diapause. Les vitesses d'invasion sont calculées pour 100 générations en fixant  $m = 1$  dans le noyau de dispersion. Les vitesses d'invasion considérées sont les vitesses optimales obtenues pour chaque modalité d'environnement indépendamment de la stratégie de diapause prolongée optimisante. En effet, l'étude de ces stratégies a fait l'objet du chapitre précédent.

Notons enfin, que le générateur de nombres aléatoires distribués selon une loi uniforme sur  $[0,1]$  est basé sur l'algorithme de Matsumoto et Nishimura (Matsumoto and Nishimura, 1998). Les résultats des simulations sont représentés dans la figure 5.1.

## 5.2 Résultats



**Figure 5.1 :** Vitesses d'invasion des modèles stochastiques structuré et non structuré en fonction des différentes modalités d'environnement. Chaque probabilité d'occurrence des bonnes années pour le paramètre fécondité  $f(t)$  ( $P[f(t)] = 95\%$  et  $P[f(t)] = 85\%$ ) définit 9 modalités d'environnement en fonction des paramètres  $S_j(t)$  et  $S_n(t)$ , de la façon suivante:

- M1:  $P[S_j(t)] = 95\%$ ,  $P[S_n(t)] = 95\%$ ; M2:  $P[S_j(t)] = 95\%$ ,  $P[S_n(t)] = 85\%$   
M3:  $P[S_j(t)] = 95\%$ ,  $P[S_n(t)] = 75\%$ ; M4:  $P[S_j(t)] = 85\%$ ,  $P[S_n(t)] = 95\%$   
M5:  $P[S_j(t)] = 85\%$ ,  $P[S_n(t)] = 85\%$ ; M6:  $P[S_j(t)] = 85\%$ ,  $P[S_n(t)] = 75\%$   
M7:  $P[S_j(t)] = 75\%$ ,  $P[S_n(t)] = 95\%$ ; M8:  $P[S_j(t)] = 75\%$ ,  $P[S_n(t)] = 85\%$   
M9:  $P[S_j(t)] = 75\%$ ,  $P[S_n(t)] = 75\%$ .

Lorsque la probabilité d'occurrence des bonnes années pour le paramètre fécondité  $f(t)$  décroît, les vitesses d'invasion dans toutes les modalités décroissent. Cette diminution est en moyenne de 35.46% dans le cas du «modèle stochastique structurée» et de 32.82% dans le cas du «modèle stochastique non structuré».

Dans toutes les modalités d'environnement simulées, la vitesse d'invasion du «modèle stochastique non structuré» est toujours supérieure à celle du «modèle stochastique structuré». Par analogie au langage utilisé lorsque l'environnement est constant, nous dirons que la vitesse d'invasion de la population structurée est «surestimée» par rapport à celle de la population non structurée (il n'existe pas de méthode analytique qui permette de déterminer la vitesse d'invasion asymptotique). Cette surestimation est, en moyenne, de 1.45% lorsque  $P[f(t)] = 95\%$  et de 4.09% lorsque  $P[f(t)] = 85\%$ .

La surestimation la plus faible est de 0.917% lorsque l'environnement est proche d'un environnement constant favorable soit,  $P[f(t)] = 95\%$ ,  $P[S_j(t)] = 95\%$  et  $P[S_n(t)] = 95\%$ .

### 5.3 Discussion et conclusion

Dans le cas d'un environnement constant, il a été montré par Neubert et Caswell (Neubert and Caswell, 2000) que la nature du modèle utilisé influait sur le calcul de la vitesse d'invasion. En particulier, si la population n'est pas structurée alors sa vitesse d'invasion est surestimée. Ce même résultat est obtenu lorsque l'environnement est variable. En outre, la nature de cette stochasticité (probabilité d'occurrence des bonnes années) renseigne sur la surestimation commise, si nous ne pouvons pas définir une structure (pour des raisons techniques) sur la population étudiée: la surestimation est minimale lorsque l'environnement se rapproche d'un environnement constant favorable.

## **Chapitre 6**

# **Apports des équations intégral-différences (E.I.D) scalaires et de la transformée de Fourier**

## Chapitre 6

### Apports des équations intégró-différences (E.I.D) scalaires et de la transformée de Fourier

Le but de ce chapitre est technique (aspect calculatoire). Nous exposons deux méthodes permettant de simplifier le calcul de la vitesse d'invasion de la population de *Curculio elephas* dans les situations sans trade-off (sans pour autant que cet apport soit signifiant).

La dispersion de la population est décrite par l'équation intégró-différence de base suivante (équation 4.4 du chapitre 4) :

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(x,t+1)} = \int_{\Omega} \begin{pmatrix} (1-x_{dp})\alpha(t)(1/2m)\exp(-|x-y|/m) & \beta(t)(1/2m)\exp(-|x-y|/m) \\ x_{dp}\gamma(t)\delta(x-y) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{(y,t)} dy \quad (6.1)$$

La première méthode consiste à transformer cette équation matricielle en équation intégró-différence scalaire tandis que la seconde est basée sur la transformation des produits de convolution en produit de transformées de Fourier.

#### 6.1 Apport des E.I.D scalaires

##### 6.1.1 Transformation de l'équation matricielle

La vitesse d invasion  $c^*$  se calcule sur la densité des larves nouvellement déposées seulement. Pour cette raison, l'intérêt sera porté uniquement sur la quantité  $N_1(x,t)$ . En remplaçant dans la première composante  $N_2(y,t)$  par sa valeur dans la seconde composante et en remplaçant  $\alpha(t)$ ,  $\beta(t)$  et  $\gamma(t)$  par leur expression en fonction des paramètres démographiques (équation 4.4), l'équation matricielle (6.1) se transforme en une équation scalaire de la forme :

$$N_1(x,t+2) = f(t+1)\tau \left[ (1-x_{dp})S_1 S_j(t+1) S_n(t+1) \int_{\Omega} (1/2m)\exp(-|x-y|/m) N_1(y,t+1) dy + \right. \\ \left. x_{dp} S_{dp_1} S_{dp_2} S_1 S_n(t+1) S_j(t) \int_{\Omega} (1/2m)\exp(-|x-y|/m) N_1(y,t) dy \right] \quad (6.2)$$

Comme cette équation intégró-différence dépend, à la fois, de  $N_1(x,t+2)$ ,  $N_1(x,t+1)$  et  $N_1(x,t)$ , elle peut être obtenue en déroulant le cycle de vie du balanin de la châtaigne

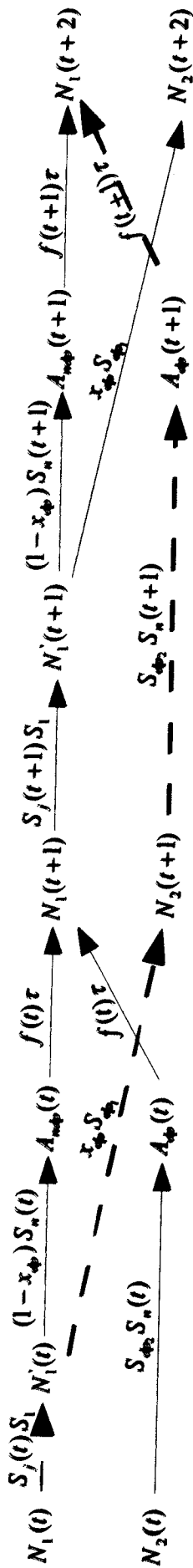


Figure 6.1

Cycle de vie, sur deux générations successives, du balain de la châtaigne *Curculio elephas*. Ce cycle, étalé sur deux générations successives, permet d'exprimer l'équation démographique de la population seulement en fonction des larves nouvellement déposées  $N_1(t)$ . En pointillés, la contribution des larves nouvellement déposées de la génération  $t$ , à la même classe, deux générations plus tard. Pour rappel :  $N_1(t)$  = nombre de larves au début du développement ;  $N_2(t)$  = nombre de larves âgées d'une année en diapause prolongée ;  $N_1'(t)$  = nombre de larves à 10 mois (juste avant la nymphose) ;  $A_{\phi\phi}(t)$  = nombre d'adultes provenant de larves n'ayant pas fait de diapause prolongée ;  $A_{\phi}(t)$  = nombre d'adultes provenant de larves ayant fait une diapause prolongée. Les paramètres démographiques stochastiques sont :  $S_j(t)$  = survie juvénile ;  $S_n(t)$  = survie durant la nymphose et  $f(t) =$  fécondité des adultes. Les paramètres constants sont :  $S_1$  = probabilité de survie dans le sol ;  $S_2$  = probabilité de survie du début de la diapause prolongée pour les larves  $N_2(t)$  jusqu'à l'inventaire ;  $S_{\phi\phi}$  = probabilité de survie de l'inventaire jusqu'au début de la nymphose pour les larves  $N_2(t)$  ;  $\tau$  = sex-ratio et  $x_{\phi}$  = proportion des larves ayant entamé une diapause prolongée.

*Curculio elephas* sur deux générations successives (figure 6.1). Par la suite, l'équation intégral-différence (6.1) avec l'ensemble des valeurs des paramètres du tableau 4.1 sera appelée «modèle matriciel». L'équation intégral-différence (6.2) avec le même tableau de données sera appelée «modèle scalaire».

Dans le cas simple d'un environnement constant (paramètres démographiques constants) l'équation (6.2) ne sera pas de la forme de Weinberger (Weinberger 1978; Weinberger 1982) ( $N(x, t+1) = \int_{\Omega} k(x-y) f[N(y, t)] dy$ ) et par conséquent, il n'existe pas de méthode analytique permettant le calcul de la vitesse d'invasion asymptotique du «modèle scalaire». Nous procéderons alors par simulations numériques. La vitesse d'invasion du modèle scalaire est calculée, par la suite, sous un environnement stochastique.

Ce calcul se base sur la discrétisation de l'habitat  $\Omega$ , ramené à l'intervalle  $[0, a]$ , telle que décrite dans la section (4.2.5), page 61. Rappelons que  $[0, a]$  est divisé en  $p$  parties égales de même longueur de déplacement  $\Delta x = a/p$ . Le calcul intégral est approché par la formule des trapèzes. Les conditions initiales pour démarrer les itérations à partir de l'équation (6.2) sont la donnée des densités  $N_1(x, 0)$  et  $N_2(x, 1)$  en tout point de la discrétisation de  $\Omega$ . Dans le but de retrouver les vitesses d'invasion obtenues par l'équation (6.1) à partir de l'équation (6.2) nous procédons à un ajustement des conditions initiales entre les deux modèles.

### 6.1.2 Ajustement des conditions initiales

Les conditions initiales du modèle matriciel sont définies telles que:

$$N_1(0, 0) = 250 \quad (6.3a)$$

$$N_1(x, 0) = 0 \quad \forall x \in \Omega - \{0\} \quad (6.3b)$$

$$N_2(x, 0) = 0 \quad \forall x \in \Omega \quad (6.3c)$$

D'après la première composante de l'équation matricielle (6.1), il vient :

$$N_1(x, 1) = (1 - x_{dp}) \alpha(0) \int_{\Omega} (1/2m) \exp(-|x-y|/m) N_1(y, 0) dy + \beta(0) \int_{\Omega} (1/2m) \exp(-|x-y|/m) N_2(y, 0) dy \quad (6.4a)$$

La condition initiale (6.3c) annule la seconde intégrale. La formule des trapèzes appliquée à la première intégrale donne:

$$N_1(x, 1) \approx (\Delta x/4m) (1 - x_{dp}) \alpha(0) \exp(-|x-y|/m) N_1(0, 0) \quad (6.4b)$$

où  $\Delta x$  est la longueur des intervalles de la subdivision de  $\Omega$ . Les équations (6.3a), (6.3b) et



(6.4b) constitueront donc les conditions initiales du «modèle scalaire».

Les vitesses d'invasion sont calculées sur 100 générations. La section suivante décrit le déroulement du programme.

### 6.1.3 Déroulement du programme de la méthode

Seuls les modules différents de ceux du programme décrit par le chapitre 2 (page 27) sont décrit dans le détail. Les notations sont celles utilisées dans les codes sources.

- Module (a) «discrétisation de l'habitat »,
- Module (b) «définition des paramètres démographiques»,

L'intérêt du modèle scalaire se situe au niveau du module suivant appelé:

- Module (c') «déclaration des paramètres de calcul des densités»

<b>c') Module «déclaration des paramètres de calcul des densités »</b>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• abscisse_x : <i>distance de l'origine de l'habitat à un point donné,</i></li> <li>• diap : <i>taux de diapause prolongée <math>x_{dp}</math>,</i></li> <li>• densite[nombre_grad+1][5] : <i>tableau à 5 colonnes et (nombre_grad+1) lignes,</i></li> <li>• dispersion[generations+1] : <i>vecteur à (generations+1) composantes,</i></li> <li>• gener_calcul_vitesse : <i>génération à partir de laquelle commence le calcul de la vitesse d'invasion.</i></li> </ul>

où le tableau à 5 colonnes densite[nombre\_grad+1][5] est déclaré et utilisé au lieu d'un tableau à 6 colonnes (la colonne pour les  $N_2(t)$  n'est plus nécessaire)

- Module (d) «déclaration des flux de résultats»,
- Module (e) «nomination et ouverture des fichiers de résultats»,
- Module (e') «construction des vecteurs aléatoires»,

<b>Module (e') «construction des vecteurs aléatoires»</b>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Chaque vecteur <math>S_j(t)</math>, <math>S_n(t)</math> et <math>f(t)</math> se construit suite à un tirage aléatoire à partir d'un ensemble de cardinal =génération*10 dont les pourcentages des bonnes et des mauvaises années sont définis dans le tableau 5.1.</i></li> </ul>

- Module (f) « ajustement des conditions initiales »

<b>Module (F') « ajustement des conditions initiales »</b>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• densite[i][0] : <math>N_1(0,0) = 0.1</math> et <math>N_1(x,0) = 0, \forall x \in \Omega - \{0\}</math></li> <li>• densite[i][1] : <math>N_2(x,0) = 0, \forall x \in \Omega</math></li> <li>• densite[i][2] : <math>(1/4) \int_{\Omega} \exp(- x-y /2) N_1(y,0) dy</math></li> <li>• densite[i][3] : <math>(1/4) \int_{\Omega} \exp(- x-y /2) N_2(y,0) dy</math></li> <li>• densite[i][4] :</li> </ul> $N_1(x,1) = \tau(1 - x_{\phi_1}) S_1 S_j(0) S_n(0) f(0) \text{densite}[i][2] + \tau S_{\phi_2} S_n(0) f(0) \text{densite}[i][3]$ <ul style="list-style-type: none"> <li>• Les valeurs de densite[i][4] sont affectés par la suite à densite[i][1] .</li> </ul>

- Module (F'') «calcul des densités  $N_1(x,t)$  à partir de la seconde génération »

<b>Module (F'') «calcul des densités <math>N_1(x,t)</math> à partir de la seconde génération »</b>
<p><i>Les conditions initiales sont donc:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• densite[i][0] : <math>N_1(0,0) = 0.1</math> et <math>N_1(x,0) = 0, \forall x \in \Omega - \{0\}</math></li> <li>• densite[i][1] : <math>N_1(x,1)</math></li> </ul> <p><i>Le calcul à partir de la seconde génération se poursuit par le calcul de:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• densite[i][2] : <math>(1/4) \int_{\Omega} \exp(- x-y /2) N_1(y,0) dy</math></li> <li>• densite[i][3] : <math>(1/4) \int_{\Omega} \exp(- x-y /2) N_1(y,1) dy</math></li> <li>• densite[i][4] :</li> </ul> $N_1(x,1) = \tau(1 - x_{\phi_1}) S_1 S_j(1) S_n(1) f(1) \text{densite}[i][2] + \tau S_{\phi_2} S_n(1) f(1) \text{densite}[i][3]$ <p><i>puis on compare <math>N_1(x,2)</math> à <math>N_{\max}</math> et on note la composante du vecteur dispersion.</i></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Les valeurs de densite[i][1] sont affectées à densite[i][0]</li> <li>• Les valeurs de densite[i][4] sont affectées à densite[i][1]</li> </ul>

- Module (g) «boucle sur les génération»
- Module (h) «calcul de la vitesse d'invasion».

#### 6.1.4 Résultats

Sur une machine munie d'un processeur PIV à 1.6Ghz, le gain de temps de calcul de la vitesse d'invasion par le «modèle scalaire» par rapport au «modèle matriciel» se situe à environ

1.42%, (70 mn contre 71 mn) ce qui devient négligeable dès que nous passons à des horloges supérieures à 3Ghz.

## 6.2 Apport de la transformée de Fourier

L'équation (6.1) contient des produits de convolution du fait que nous avons supposé l'habitat  $\Omega$  homogène (remplacement de  $k(x, y)$  par  $k(x - y)$  dans la section 4.2.4 page 56), d'où en prenant la transformée de Fourier définie par :

$$\hat{f}(q) = \int_{-\infty}^{+\infty} f(x) \exp(-iqx) dx \quad (6.5)$$

pour  $m = 1$  dans le noyau de dispersion de Laplace, il vient :

$$\hat{N}_1(q, t+1) = \frac{(1 - x_{\phi}) \alpha(t)}{1 + q^2} \hat{N}_1(q, t) + \frac{\beta(t)}{1 + q^2} \hat{N}_2(q, t) \quad (6.6a)$$

$$\hat{N}_2(q, t+1) = x_{\phi} \gamma(t) \hat{N}_1(q, t) \quad (6.6b)$$

La facilité de calcul en utilisant les équations (6.6a) et (6.6b) est évidente. Le problème majeur (qui explique que la transformée de Fourier est toujours évitée) est que la vitesse d'invasion calculée dans l'espace de Fourier n'a aucune traduction du point de vue biologique.

## **Conclusion et perspectives**

## Conclusion et perspectives

Le travail présenté dans cette thèse est une contribution à la compréhension de la valeur ajoutée par le mécanisme de la plasticité, engendré par la diapause prolongée, à la vitesse d'invasion d'une population biologique. Ceci a été clairement mis en évidence dans le cas d'une stochasticité de l'environnement où l'occurrence des « bonnes années » est faible. Tandis que dans un environnement globalement favorable, le rôle de la diapause prolongée reste imperceptible.

Cependant, ceci n'explique pas la réussite de l'invasion car nous nous sommes placés d'emblée dans une phase qui suppose que les étapes précédentes ont été franchies avec succès. Justement, lors de la colonisation (seconde phase), les espèces envahissantes constituent des populations de petites tailles qui posent des problèmes démographiques divers tels que la stochasticité de l'environnement, la variabilité démographique et l'effet d'Allee (Grevstad, 1999). Tenir compte de la diapause prolongée, à ce stade de l'invasion, contribuera à la compréhension globale du processus biologique et permettra l'optimisation du dispositif de lutte.

Il est inconcevable de présenter, dans une telle thématique, des perspectives biologiques en omettant celles de l'outil mathématique. Pour des raisons purement techniques, les théorèmes principaux de Weinberger (Weinberger, 1982) et de Neubert et Caswell (Neubert and Caswell, 2000) donnant la vitesse d'invasion asymptotique, supposent : 1) un habitat uni dimensionnel  $\Omega \subset \mathfrak{R}$  (utilisation des équations intégro-différences scalaires), 2) un habitat homogène (passage de  $k(x, y)$  à  $k(|x - y|)$ ) et 3) l'inexistence de l'effet d'Allee (propriétés de la fonction ou matrice démographique). Or la réalité du terrain montre qu'en dépit de toutes ces limitations, beaucoup d'invasions biologiques réussissent. En intégrant les modèles matriciels, il serait intéressant de prévoir, théoriquement, le succès invasif dans de tels cas.

Enfin, le modèle biologique décrit (le balanin de la châtaigne), en plus d'être présent sur un habitat continu (forêt de châtaigniers), présente aussi des populations sédentarisées sur des arbres isolés appelés patches. Considérer la dispersion inter populationnelle, qui n'est pas négligeable, permettrait d'affiner les études démographiques à venir.

## **Références bibliographiques**

**Références bibliographiques****A**

- Allee, W.C., 1931. in: *Animal aggregations*. University of Chicago, Chicago, IL.
- Allee, W.C., 1938. in: *The social life of animals*. W.W. Norton, New York.
- Allendorf, F.W., and Lundquist, L.L., 2003. Introduction : population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology* 17, 24-30., doi:10.1046/j.1523-1739.2003.02365.x.
- Alpert, P., Bone, E., and Holzapfel, C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3, 52-66., doi:10.1078/1433-8319-00004.
- Andersen, M., 1991. Properties of some density-dependent integro-difference equation population models. *Mathematical Biosciences* 104, 135-157., doi:10.1016/0025-5564(91)90034-G.
- Anderson, P.K., Cunningham, A.A., Patel, N.G., Morales, F.J., Epstein, P.R., and Daszak, P., 2004. Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 535-544., doi:10.1016/j.tree.2004.07.021.
- Aronson, D.G., 1985. The role of diffusion in mathematical population biology: Skellam revisited. *Lecture Notes in Biomathematics* 57, 2-6.
- Aronson, D.G., and Weinberger, H.F., 1975. Nonlinear diffusion in population genetics, combustion, and nerve pulse propagation. Pages 5-49 in J. Goldstein, editor. *Partial differential equations and related topics. Lecture notes in mathematics* 446. Springer Verlag, New York, USA, 5-49., doi:10.1007/BFb0070595.
- Aronson, D.G., and Weinberger, H.F., 1978. Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Adv. in Math.* 30, 33-76.

**B**

- Berestycki, H., and Larrouturou, B., 1991. Quelques aspects mathématiques de la propagation des flammes prémélangées. *Nonlinear partial differential equations and their applications. Collège de France Seminar. Vol X. Pitman Res. Notes Math. Ser* 220, 65-129.

- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Ministry of Agriculture, Fish and Food. Fish Investigations 19, doi:10.1007/BF00044132.
- Billingham, J., and Needham, D.J., 1991. The development of travelling waves in quadratic and cubic autocatalysis with unequal diffusion rates. I. Permanent form travelling waves. Phil. Trans. R. Soc. Lond. A, 1-24.
- Boccaro, N., 1984. Analyse fonctionnelle, une introduction pour physiciens. Collection Ellipses.
- Box, G.E.P., and Muller, M.E., 1958. A Note on the Generation of Random Normal Deviates. Ann. Math. Stat. 29, 610-611.
- Bracewell, R.N., 1978. The Fourier transform and its applications. Mc Graw-Hill, New-York, USA.
- Bramson, M., 1983. Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves. American Mathematical Society Memoirs 44.
- Brownlee, J., 1911. The mathematical theory of random migration and epidemic distribution. Proce. Roy. Soc. Edinburgh 31, 262-289.
- Bulmer, M.G., 1984. Delayed germination of seeds: Cohen's model revisited. Theoretical Population Biology 26, 367-377., doi:10.1016/0040-5809(84)90040-6.

### C

- Caswell, H., 2001. Matrix population models. Sinauer, Sunderland, MA.
- Cohen, D., and Levin, S.A., 1987. The interaction between dispersal and dormancy strategies in varying and heterogeneous environments. E.Teramoto and M. Yamaguti eds Mathematical topics in population biology, morphogenesis and neurosciences. Springer Verlag, Berlin, 110-122.

### D

- Danks, H.V., 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. Biological Survey of Canada, National Museum of Natural Science, Ottawa.
- De Vries, G., Hillen, T., Lewis, M., Müller, J., and Schönfisch, 2006. A course in mathematical biology. First Edition SIAM, doi:10.2277/0898716128.
- Debouzie, D., Heizmann, A., and Humblot, L., 1993. A statistical analysis of multiple scales in insect populations. A case study: the chestnut weevil *Curculio elephas*. Journal of Biological Systems 1, 239-255.
- Debouzie, D., Desouhant, E., Oberli, F., and Menu, F., 2002. Resource limitation in natural populations of phytophagous insects. A long-term study case with the chestnut



weevil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 23, 31-39.,  
doi:10.1016/S1146-609X(01)01131-6.

di Castri, F., 1990. On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In: *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. F. di Castri, A.J.Hansen, M.Debussche (eds). Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands. nean.

Dukes, J.S., and Mooney, H.A., 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14, 135-139.,  
doi:10.1016/S0169-5347(98)01554-7.

### *E*

Elton, C.S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

### *F*

Fife, P.C., 1979. Long time behavior of solutions of bistable nonlinear diffusion equations. *Archive for Rational Mechanics and Analysis* 70, 31-46.,  
doi:10.1007/BF00276380.

Fisher, R.A., 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7, 353-369.

Fowler, M.S., and Ruxton, G.D., 2001. Population dynamic consequences of Allee effects. *J.theor.Biol.* 215, 39-46., doi:10.1006/jtbi.2001.2486.

### *G*

García-Ramos, G., and Rodríguez, D., 2002. Evolutionary speed of species invasions. *Evolution* 56, 661-668., doi:10.1554/0014-3820(2002)056[0661:ESOSI]2.0.CO;2.

Grevstad, F.S., 1999. Factors influencing the chance of population establishment: implications for release strategies in biocontrol. *Ecological Applications* 9, 1439-1447., doi:10.2307/2641408.

### *H*

Hanski, I., 1988. Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. *Annales Zoologici Fennici* 25.

Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A., Harrison, S., Holland, M., Lambrinos, J., Malvadkar, U., Melbourne, B.A., Moore, K., Taylor, C., and Thomson, D., 2005. The spatial spread of invasions : new developments in theory and evidence. *Ecology letters* 8, 91-101.,  
doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00687.x.

Hoffmeister, T.S., Vet, L.E.M., Biere, A., Holsinger, K., and Filser, J., 2005. Ecological and evolutionary consequences of biological invasion and habitat fragmentation. *Ecosystems* 8, 657-667., doi:10.1007/s10021-003-0138-8.

Hunter, C.M., and Caswell, H., 2005. The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models. *Ecological Modelling* 188, 15-21., doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.05.002.

### I

### J

Joly, P., 2000. Invasions biologiques: état de l'art et perspectives. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl., 21-35.

### K

Kametaka, Y., 1976. On the nonlinear diffusion equations of Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov type. *Osaka Journal of Mathematics* 13, 11-66.

Kendall, D.G., 1965. Mathematical models of the spread of infection. *Mathematics and Computer Science in Biology and Medicine*. Medical Research Council.

Klinkhamer, P.G.L., De Jong, T.J., Jong, T.J., Metz, J.A.J., and Val, J., 1987. Life history tactics of annual organisms: the joint effects of dispersal and delayed germination. *Theoretical Population Biology* 32, 127-156., doi:10.1016/0040-5809(87)90044-X.

Kolar, C.S., and Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *TRENDS in Ecology and Evolution* 16, 199-204., doi:10.1016/S0169-5347(01)02101-2.

Kolbe, J.J., Glor, R.E., Schettino, L.R., Lara, A.C., Larson, A., and Losos, J.B., 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431, 177-181., doi:10.1038/nature02807.

Kolmogorov, A.N., Petrovsky, I.G., and Piskunov, N.S., 1937. Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bulletin Université d'Etat à Moscou (Bjul. Moskowskogo Gos. Univ.)*, Série internationale A1, 1-26.

Kot, M., 1992. Discrete-time travelling waves: ecological examples. *J. of Mathematical Biology* 30, 413-436., doi:10.1007/BF00173295.

Kot, M., and Schaffer, W.M., 1986. Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Biosciences* 80, 109-136., doi:10.1016/0025-5564(86)90069-6.

Kot, M., Lewis, M.A., and Van Den Driessche, P., 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77, 2027-2042., doi:10.2307/2265698.

Kot, M., Medlock, M.J., Reluga, T., and Walton, D.B., 2004. Stochasticity, invasions, and branching random walks. *Theoretical Population Biology* 66, 175-184., doi:10.1016/j.tpb.2004.05.005.

### L

Lefkovich, L.P., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21, 1-18., doi:10.2307/2528348.

Lenormand, T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *TRENDS in Ecology and Evolution* 17, 183-189., doi:10.1016/S0169-5347(02)02497-7.

Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 183-212., doi:10.2307/2332297.

Levin, S.A., and Cohen, D., 1991. Dispersal in patchy environments: the effects of temporal and spatial structure. *Theoretical Population Biology* 26, 165-191., doi:10.1016/0040-5809(91)90041-D.

Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., and Chave, J., 2003. The ecology and evolution of seed dispersal : a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 575-604., doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132428.

Lewis, M., A., and Pacala, S., 2000. Modeling and analysis of stochastic invasion processes. *Mathematical Biology* 41, 387-429., doi:10.1007/s002850000050.

Lewis, M.A., and Kareiva, P., 1993. Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theoretical Population Biology* 43, 141-158., doi:10.1006/tpbi.1993.1007.

Lewis, M.A., and van den Driessche, P., 1993. Waves of extinction from sterile insect release. *Mathematical Biosciences* 116, 221-247., doi:10.1016/0025-5564(93)90067-K.

Lockwood, D.R., Hastings, A., and Botsford, L.W., 2002. The effects of dispersal Patterns on Marine Reserves: Does the Tail Wag the Dog? *Theoretical Population Biology* 61, 297-309., doi:10.1006/tpbi.2002.1572.

Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536., doi:10.2307/176544.

### M

Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10, 689-710., doi:10.2307/2641039.

Manchester, S.J., and Bullock, J.M., 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37, 845-864., doi:10.1046/j.1365-2664.2000.00538.x.

- Marsaglia, G., and Tsang, W.W., 2000. A simple method for generating gamma variables. *ACM Transactions on Mathematical Software* 26, 363-372., doi:10.1145/358407.358414.
- Matsumoto, M., and Nishimura, T., 1998. Mersenne Twister: A 623-Dimensionally Equidistributed Uniform Pseudo-Random Number Generator. *ACM Transactions on Modeling and Computer Simulation* 8, 3-30., doi:10.1145/272991.272995.
- Maynard Smith, J., 1968. *Mathematical ideas in Biology*. Cambridge University Press, NY, USA.
- Menu, F., 1992. Diapause prolongée et variabilité des émergences chez les insectes. Exemple de balanin de la châtaigne, *Curculio elephas* Gyll. (Coléoptère, Curculionidae). Doctorate thesis, Université Claude Bernard Lyon 1.
- Menu, F., 1993. Strategies of emergence in the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 96, 383-390., doi:10.1007/BF00317509.
- Menu, F., and Debouzie, D., 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: exemple of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 93, 367-373., doi:10.1007/BF00317880.
- Menu, F., and Debouzie, D., 1995. Larval development variation and adult emergence in the chestnut weevil *Curculio elephas* Gyllenhal (Col., Curculionidae). *Journal of Applied Entomology* 119, 279-284.
- Menu, F., Roebuck, J.P., and Viala, M., 2000. Bet-Hedging diapause strategies in stochastic environments. *The American Naturalist* 155, 724-734., doi:10.1086/303355.
- Metz, J.A.J., De Jong, T.J., Jong, T.J., and Klinkhamer, P.G.L., 1983. What are the advantages of dispersing: a paper by Kuno explained and extended. *Oecologia* 57, 166-169., doi:10.1007/BF00379576.
- Mistro, D.C., Rodrigues, L.A.D., and Schmid, A.B., 2005. A mathematical model for dispersal of annual plant population with a seed bank. *Ecological Modelling* 188, 52-61., doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.05.010.
- Mollison, D., 1972a. Possible velocities for a simple epidemic. *Advances in Applied Probability* 4, 233-257., doi:10.2307/1425997.
- Mollison, D., 1972b. The rate of spatial propagation of simple epidemics. *Proceedings of the Sixth Berkeley Symposium* 3, 579-614.
- Mollison, D., 1977. Spatial contact models for ecological and epidemic spread. *J. of Royal Statistical Society Series B*, 283-326.
- Mooney, H.A., and Cleland, E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 5446-5451., doi:10.1073/pnas.091093398.
- Murray, J.D., 1993. *Mathematical biology*. 2nd ed., *Biomathematics*, Springer Verlag 19.

## N

- Nei, M., Maruyama, T., and Chakraborty, R., 1975. Bottleneck effect and genetic-variability in populations. *Evolution* 29, 1-10., doi:10.2307/2407137.
- Neubert, M.G., and Caswell, H., 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology* 81, 1613-1628., doi:10.2307/177311.
- Neubert, M.G., and Parker, I.M., 2004. Projecting rates of spread for invasive species. *Risk Analysis* 24, 817-831., doi:10.1111/j.0272-4332.2004.00481.x.
- Neubert, M.G., Kot, M., and Lewis, M.A., 1995. Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theoretical Population Biology* 48, 7-43., doi:10.1006/tpbi.1995.1020.
- Neubert, M.G., Kot, M., and Lewis, M.A., 2000. Invasion speeds in fluctuating environments. *The Royal Society* 267, 1603-1610., doi:10.1098/rspb.2000.1185.

## O

- Occhipinti-Ambrogi, A., and Galil, B.S., 2004. A uniform terminology on bioinvasions: a chimera or an operative tool? *Marine Pollution Bulletin* 49, 688-694., doi:10.1016/j.marpolbul.2004.08.011.
- Olivieri, I., Gouyon, P.H., 1997. Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect. Pages 293 in I. A. Hanski and M.E.Gilpin eds. *Metapopulation biology : Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, San Diego.

## P

- Parker, I.M., Rodrigues, J., and Loik, M.E., 2003. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology* 17, 59-72., doi:10.1046/j.1523-1739.2003.02019.x.
- Pearson, K., and Blakeman, J., 1908. A mathematical theory of random migration. *Mathematical contributions to the theory of evolution*. XV, Drapers Company Research Memoirs: Biometric Series. Cambridge University Press, London.
- Petit, R.J., 2004. Biological invasions at the gene level. *Diversity and Distributions* 10, 159-165., doi:10.1111/j.1366-9516.2004.00084.x.
- Philippi, T., and Seger, J., 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *TRENDS in Ecology and Evolution* 4, 41-44., doi:10.1016/0169-5347(89)90138-9.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., and Aquino, T., 2001. Economic and environmental threats

of alien plant, animal and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **84**, 1-20., doi:10.1016/S0167-8809(00)00178-X.

Powell, J.A., 1974. Occurrence of prolonged diapause in Ethmoid moths (*Lepidoptera gelechiidae*). *The Pan-Pacific Entomologist* **50**, 220-225.

Powell, J.A., Slapnicar, I., and van der Werf, W., 2005. Epidemic spread of a lesion-forming plant pathogen-analysis of mechanistic model with infinite age structure. *Linear Algebra and its Applications* **398**, 117-140., doi:10.1016/j.laa.2004.10.020.

## Q

## R

Rejmanek, M., Richardson, D.M., Barbour, M.G., Crawley, M.J., Hrusa, G.F., Moyle, P.B., Randall, J.M., Simberloff, D., and Williamson, M., 2002. Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **83**, 131-133.

Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. *J.Fish. Res.Board Can.* **11**, 559-623.

## S

Sakai, A., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., and Weller, S.G., 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **32**, 305-332.

Seger, J., and Brockmann, J.H., 1987. What is bet-hedging? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **4**, 182-211.

Shea, K., and Chesson, P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution* **17**, 170-176., doi:10.1016/S0169-5347(02)02495-3.

Simberloff, D., 2000. Foreword. In: *The ecology of invasions by animals and plants*. C.S.Elton. University of Chicago Press, Chicago, vii-xiv.

Skellam, J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* **38**, 196-218.

Snyder, R.E., 2006. Multiple risk reduction mechanisms: can dormancy substitute for dispersal? *Ecology Letters* **9**, 1106-1114., doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00962.x.

Soula, B., and Menu, F., 2005. Extended life cycle in the chesnut weevil : prolonged or repeated diapause? *Entomologia Experimentalis et Applicata* **115**, 333-340., doi:10.1111/j.1570-7458.2005.00281.x.

Southwood, R., and Clarke, J.R., 1999. Charles Sutherland Elton (obituary). *Biographical memoirs of fellows of the Royal Society (London)* 45, 129-146.

Starr, C., and Taggart, R., 1995. *Biology: the unity and diversity of life*. Wadsworth Publishing Co., Toronto, seventh edition.

### T

Tauber, M.J., Tauber, C.A., and Masaki, S., 1986. *Seasonal adaptations of insects*. University Press, Oxford.

Tsutsui, N.D., Suarez, A.V., Holway, D.A., and Case, T.J., 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 97, 5948-5953., doi:10.1073/pnas.100110397.

Tuljapurkar, S., and Caswell, H., 1997. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York.

Tuljapurkar, S.D., 1997. Stochastic matrix models. S.D. Tuljapurkar and H.Caswell eds. *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, New-York, 59-82.

### U

### V

Venable, D.L., and Lawlor, L., 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: **escape in space and time**. *Oecologia* 46, 272-282., doi:10.1007/BF00540137.

Venable, D.L., and Brown, J.S., 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptation for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* 131, 360-383.

Vila, M., and D'Antonio, C.M., 1998. Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology* 79, 1053-1060., doi:10.2307/176600.

Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., and Westbrooks, R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84, 468-478.

### W

Walker, T.J., 1986. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty. *Florida Entomologist* 69, 46-62., doi:10.2307/3494744.

Wang, M.-H., and Kot, M., 2001. Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee effects. *Mathematical Biosciences* 171, 83-97., doi:10.1016/S0025-5564(01)00048-7.

- Wang, M.-H., Kot, M., and Neubert, M.G., 2002. Integrodifference equations, Allee effects, and invasions. *J.Math.Biol* 44, 150-168., doi:10.1007/s002850100116.
- Weinberger, H.F., 1978. Asymptotic behavior of a model of population genetics. in J. Chadam, editor. *Nonlinear partial differential equations and applications. Lecture Notes in Mathematics* 684, 47-96.
- Weinberger, H.F., 1982. Long-time behavior of a class of biological models. *SIAM Journal of Mathematical Analysis* 13, 353-396., doi:10.1137/0513028.
- White, P.C.L., and Newton-Cross, G., 2000. An introduced disease in an invasive host: the ecology and economics of rabbit Calciavirus disease (RCD) in rabbits in Australia. Eds. C. Perrings, M. Williamson and S. Dalmazzone. Edward Elgar Publishing Inc., Cheltenham.
- Wiener, P., and Tuljapurkar, S., 1994. Migration in variable environments: exploring life-history evolution using structured population models. *Journal of Theoretical Biology* 166, 75-90., doi:10.1006/jtbi.1994.1006.
- Williamson, M., 1999. Invasions. *Ecography* 22, 5-12.
- Williamson, M., 2006. Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biological Invasions* 8, 1561-1568., doi:10.1007/s10530-005-5849-7.
- Williamson, M.H., and Fitter, A., 1996. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.* 78, 163-170., doi:10.1016/0006-3207(96)00025-0.

**X****Y****Z**



# Annexes

## **Annexe A**

### **Code source MATLAB du modèle non structuré des plantes annuelles**

Ce code source MATLAB correspond au modèle non structuré des plantes annuelles traité dans le chapitre 2, section 2.2.

```
1  %Valeurs des paramètres démographiques.
2
3  sigma=0.5;
4  gamma=3;
5
6  %Définition de la fonction de Weinberger (dont nous cherchons le minimum)
7
8  g=@(s)(sigma*gamma/(1-(s^2)));
9  lambda=@(s)((1/s)*log(g(s)));
10
11 %représentation graphique et Calcul de la vitesse d'invasion asymptotique.
12
13 subplot(2,2,1);
14 fplot(@(s)[lambda(s)],[0.01,0.99]);
15 setoile=fminbnd(lambda,0.01,0.99);
16 cetoile=lambda(setoile);
```

## Annexe B

### Code source C++ du modèle non structuré des plantes annuelles

Ce fichier source C++ correspond au modèle des plantes annuelles traité dans le chapitre 2, section 2.2.

```

#include "stdafx.h"

int _tmain(int argc, _TCHAR* argv[])
{
    return 0;
}

#include <cstdio>
#include <iostream>
#include <cstdio>
#include <iostream>
#include <math.h>
#include <stdlib.h>
#include <stdio.h>
#include <fstream>
#include <time.h>
#include <string>

using namespace std;
/*****declaration_des_fonctions*****/
/*****
void initialisation_des_vecteurs_densites();
void enregistrement_densite_initiale_des_plantes();
void enregistrement_densite_des_plantes();
void enregistrement_populations_finales_plantes();
void remplissage_colonne_zero();
double dispersion_maximale(double densite_seuil);
double vitesse_d_invasion (int m,int n);
double fonction1(int numero_grad,double x,double y);
double integration(double (*fonc)(int numero_grad,double x,double y),double x);
/*****dcretisation_de_l'habitat*****/
/*****
const double origine_deplacement=0.0;
const double deplacement_max=100.0;
const int nombre_grad=400;
const double pas_deplacement=.25;
const double grad=4;

```

```

/*****definition_des_parametres_demographiques*****/
/*****
const double sigma = 0.5;
const double gamma=3;
const double densite_seuil=0.001;
const int generations =15;
/*****declaration_des_parametres_pour_le_calcul_des_densites*****/
/*****
double abscisse_x;
double densite[nombre_grad + 1][2];
double dispersion[generations+1];
int gener_calcul_vitesse=(int(generations/2))-1;
/*****declaration_des_flux_de_resultats*****/
/*****
ofstream densite_population_plantes;
ofstream population_finale_plantes;
ofstream dispersion_maxi;
ofstream vitesse_invasion;
/*****programme_principal*****/
/*****
int main()
{
/*****nomination_et_ouverture_des_fichiers_de_resultats*****/
/*****
    string nom_densite_population_plantes;
    string nom_population_finale_plantes;
    string nom_dispersion_maxi;
    string nom_vitesse_invasion;
    string partie1a="dens_pop_plantes_";
    string partie1b="disp_max_";
    string partie1c="vit_inv_";
    string partie2="_gener_";
    string partie4="_grad_";
    string partie5a="pop_fin_plantes_";
    string extension=".dat";

    char chaine_gener[20];
    char chaine_grad[20];

    _gcvf(grad,6,chaine_grad);
    _gcvf(generations,6,chaine_gener);

    nom_population_finale_plantes=partie5a+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    population_finale_plantes.open(nom_population_finale_plantes.c_str());

```

```

nom_vitesse_invasion=partie1c+chaine_gener+partie2+chaine_grad
                    +partie4+extension;

vitesse_invasion.open(nom_vitesse_invasion.c_str());
/*****ouverture_des_fichiers*****/
/*****/
nom_densite_population_plantes=partie1a+chaine_gener+partie2+chaine_grad
                    +partie4+extension;

densite_population_plantes.open(nom_densite_population_plantes.c_str());

nom_dispersion_maxi=partie1b+chaine_gener+partie2+chaine_grad
                    +partie4+extension;

dispersion_maxi.open(nom_dispersion_maxi.c_str());
/*****/
/*****/
initialisation_des_vecteurs_densites();

enregistrement_densite_initiale_des_plantes();

dispersion[0]=0;

dispersion_maxi<<0<<" \t"<<dispersion[0]<<endl;
/*****/
/*****/
for(int t=1;t<=generations;t++)
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        abscisse_x=pas_deplacement*i;
        densite[i][1]=sigma*gamma*integration(fonction_l,abscisse_x);
    }

enregistrement_densite_des_plantes();

dispersion[t]=dispersion_maximale(densite_seuil);

dispersion_maxi<<t<<" \t"<<dispersion[t]<<endl;

remplissage_colonne_zero();
}
/*****/
/*****/
/*****/
/*****/

```

```

vitesse_invasion<<vitesse_d_invasion (gener_calcul_vitesse,generations)<<endl;

enregistrement_populations_finales_plantes();

densite_population_plantes.close();

dispersion_maxi.close();

vitesse_invasion.close();

population_finale_plantes.close();

return 0;
}
/*****fin du programme principal*****/
/*****

/*****definition des differentes fonctions*****/
/*****

/*****initialisation des vecteurs densites*****/
/*****
void initialisation_des_vecteurs_densites()
{
    for ( int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        densite[i][0]=0.0;
    }
    densite[0][0]=0.1;
}
/*****enregistrement de la densite initiale des plantes*****/
/*****
void enregistrement_densite_initiale_des_plantes()
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        densite_population_plantes<<densite[i][0]<<endl;
    }
    densite_population_plantes<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement de la densite de la population plante*****/
/*****
void enregistrement_densite_des_plantes()
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        densite_population_plantes<<densite[i][1]<<endl;

```

```

    }
    densite_population_plantes<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement des populations finales plantes*****/
/*****enregistrement des populations finales plantes*****/
void enregistrement_populations_finales_plantes()
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        population_finale_plantes<<densite[i][1]<<endl;
    }
    population_finale_plantes<<endl<<endl;
}
/*****remplissage de la nouvelle colonne zero*****/
/*****remplissage de la nouvelle colonne zero*****/
void remplissage_colonne_zero()
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        densite[i][0]=densite[i][1];
    }
}
/*****dispersion des effectifs au temps t*****/
/*****dispersion des effectifs au temps t*****/
double fonction1(int i,double x,double y)
{
    double effectif1=0.0;

    if (i>=0)
    {
        effectif1=(0.5)*exp(-fabs(x-y))*densite[i][0];
    }

    else
    {
        effectif1=(0.5)*exp(-fabs(x-y))*densite[-i][0];
    }

    return effectif1;
}
/*****integration de fonctions*****/
/*****integration de fonctions*****/
double integration(double (*fonc)(int i,double x,double y),double x)
{
    double integral=0.0;
    double y=-deplacement_max;

```

```

    for (int i=-nombre_grad+1;i<nombre_grad;i++)
    {
        y=y+pas_deplacement;
        integral=integral+pas_deplacement*fonc(i,x,y);
    }
    integral=integral+(0.5)*pas_deplacement*(fonc(nombre_grad,x,y+pas_deplacement)
        +fonc(-nombre_grad,x,pas_deplacement*(-nombre_grad)));

return integral;
}
/*****fonction de recherche de la dispersion maximale*****/
/*****/
double dispersion_maximale(double densite_seuil)
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        if (densite[i][1]<=densite_seuil)

            return (pas_deplacement)*i;
    }

    return(nombre_grad)*(pas_deplacement);
}
/*****/
/*****fonction de calcul de la vitesse d invasion*****/
/*****/
double vitesse_d_invasion (int m,int n)
{
    double s=0;

    for( int k=m+1;k<=n;k++)
    {
        s=s+dispersion[k]-dispersion[k-1];
    }

return (s/(n-m));
}

```



## Annexe C

## Code source MATLAB du modèle structuré

Ce code source MATLAB correspond au modèle structuré, traité dans le chapitre 2, section 2.3.

```

1  %Valeurs des paramètres démographiques.
2  sigma1=0.8
3  sigma2=0.2
4  gamma=0.5
5  phi=4
6  alpha=0.2
7
8  %Définition de la plus grande valeur propre de H(s) selon Neubert et
9  %Caswell.
10
11  constante1=0.5*(sigma1*(1-gamma)+sigma2)
12  constante2=4*sigma1*gamma*phi
13  fonction1=@(s)(1-(alpha^2)*(s^2))
14  rau1=@(s)(constante1+0.5*sqrt((constante1^2)+(constante2/fonction1(s))))
15  g=@(s)((1/s)*log(rau1(s)))
16
17  %représentation graphique et recherche du minimum s* de la plus grande
18  %valeur propre rau1. Calcul de c* vitesse d'invasion.
19
20  subplot(2,2,1);
21  fplot(@(s)[g(s)],[0.5,4.999])
22  setoile=fminbnd(g,0.5,4.999)
23  cetoile=g(setoile)
24
25  %Calcul des sensibilités de c* par rapport à la matrice démographique
26
27  rau=rau1(setoile)
28  m=[ 1                1;
29     1/fonction1(setoile) 1]
30  h=[sigma1*(1-gamma)          phi;
31     sigma1*gamma/fonction1(setoile)  sigma2]
32  [W,d]=eig(h);
33  d=diag(d);
34  imax=find(d==max(d));
35  V=conj(inv(W));
36  w=W(:,imax);

```

```
37 v=real(V(imax,:)).;
38 senmat=v*w';
39 senscetoile=[m(1,1)*senmat(1,1)/(setoile*rau)    m(1,2)*senmat(1,2)/(setoile*rau);
40              m(2,1)*senmat(2,1)/(setoile*rau)    m(2,2)*senmat(2,2)/(setoile*rau)]
```

## Annexe D

### Code source C++ du modèle structuré

Ce fichier source C++ correspond au modèle d'une population structurée, traité dans le chapitre 2, section 2.3.

```

#include "stdafx.h"

int _tmain(int argc, _TCHAR* argv[])
{
    return 0;
}
#include <cstdio>
#include <iostream>
#include <cstdio>
#include <iostream>
#include <math.h>
#include <stdlib.h>
#include <stdio.h>
#include <fstream>
#include <time.h>
#include <string>
using namespace std;
/*****declaration des fonctions*****/
/*****
void initialisation_des_vecteurs_densites();
void enregistrement_densite_initiale_des_juveniles_J();
void enregistrement_densite_initiale_des_adultes_A();
void enregistrement_densite_des_juveniles_J();
void enregistrement_densite_des_adultes_A();
void enregistrement_populations_finales_juveniles_J();
void enregistrement_populations_finales_adultes_A();
void remplissage_colonne_zero();
void remplissage_colonne_un();
double dispersion_maximale(double densite_scuil);
double vit_invasion (int m,int n);
double fonction1(int numero_grad,double x,double y);
double integration(double (*fonc)(int numero_grad,double x,double y),double x);
/*****discretisation de l'habitat*****/
/*****
const double origine_deplacement=0.0;
const double deplacement_max=300.0;
const int nombre_grad=300;
const double pas_deplacement=1;

```

```

const double grad=1;
/*****definition_des_parametres_demographiques*****/
/*****
const double sigma1=0.8;
const double sigma2=0.2;
const double gamma=0.5;
const double phi=4;
const double alfa=0.2;
const double densite_seuil=0.001;
const int generations =56;
/*****definition_des_parametres_pour_le_calcul_des_densites*****/
/*****
double abscisse_x;
double densite[nombre_grad + 1][5];
double dispersion[generations+1];
int gener_calcul_vitesse=(int(generations/2))-1;
/*****declaration_des_flux_de_resultats*****/
/*****
ofstream densite_population_juveniles_J;
ofstream densite_population_adultes_A;
ofstream population_finale_juveniles_J;
ofstream population_finale_adultes_A;
ofstream dispersion_maxi;
ofstream vitesse_invasion;
/*****programme_principal*****/
/*****
int main()
{
/*****nomination_et_ouverture_des_fichiers_de_resultats*****/
/*****
    string nom_densite_population_juveniles_J;
    string nom_densite_population_adultes_A;
    string nom_population_finale_juveniles_J;
    string nom_population_finale_adultes_A;
    string nom_dispersion_maxi;
    string nom_vitesse_invasion;
    string partie1a="dens_pop_juv ";
    string partie1aa="dens_pop_adu ";
    string partie1b="disp_max ";
    string partie1c="vit_inv ";
    string partie2="_gener ";
    string partie4="_grad ";
    string partie5a="pop_fin_juv ";
    string partie5b="pop_fin_adu ";
    string extension=".dat";

    char chaine_gener[20];

```

```

    char chaine_grad[20];

    _gcvf(grad,6,chaine_grad);
    _gcvf(generations,6,chaine_gener);

    nom_population_finale_juveniles_J=partie5a+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    population_finale_juveniles_J.open(nom_population_finale_juveniles_J.c_str());

    nom_population_finale_adultes_A=partie5b+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    population_finale_adultes_A.open(nom_population_finale_adultes_A.c_str());

    nom_vitesse_invasion=partie1c+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    vitesse_invasion.open(nom_vitesse_invasion.c_str());

    nom_densite_population_juveniles_J=partie1a+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    densite_population_juveniles_J.open(nom_densite_population_juveniles_J.c_str());

    nom_densite_population_adultes_A=partie1aa+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    densite_population_adultes_A.open(nom_densite_population_adultes_A.c_str());

    nom_dispersion_maxi=partie1b+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    dispersion_maxi.open(nom_dispersion_maxi.c_str());
    /*****initialisation et enregistrement des densites*****/
    /*****initiales et de la dispersion maximale initiale*****/
    initialisation_des_vecteurs_densites();
    enregistrement_densite_initiale_des_juveniles_J();
    enregistrement_densite_initiale_des_adultes_A();
    dispersion[0]=0;
    dispersion_maxi<<0<<" \t"<<dispersion[0]<<endl;
    /*****ouverture boucle sur les generations*****/
    /*****ouverture boucle sur les generations*****/
    for(int t=1;t<=generations;t++)
    {
        for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
        {

```

```

        abscisse_x=pas_deplacement*i;
        densite[i][2]=integration(fonction1,abscisse_x);
    }

    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        densite[i][3]=sigma1*(1-gamma)*densite[i][0]
            +phi*exp(-(densite[i][0]+densite[i][1]))*densite[i][1];

        densite[i][4]=sigma1*gamma*densite[i][2]+sigma2*densite[i][1];
    }
    enregistrement_densite_des_juveniles_J();
    enregistrement_densite_des_adultes_A();
    dispersion[t]=dispersion_maximale(densite_seuil);
    dispersion_maxi<<t<<" \n"<<dispersion[t]<<endl;
    remplissage_colonne_zero();
    remplissage_colonne_un();
}
/*****fermeture_boucle_sur_les_generations*****/

/*****calcul_de_la_vitesse_d'invasion*****/
/*****

vitesse_invasion<<vit_invasion (gener_calcul_vitesse,generations)<<endl;
enregistrement_populations_finales_juveniles_J();
enregistrement_populations_finales_adultes_A();
densite_population_juveniles_J.close();
densite_population_adultes_A.close();
dispersion_maxi.close();
vitesse_invasion.close();
population_finale_juveniles_J.close();
population_finale_adultes_A.close();

return 0;
}
/*****fm_du_programme_principal*****/
/*****

/*****initialisation_des_vecteurs_densites*****/
/*****

void initialisation_des_vecteurs_densites()
{
    for ( int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite[j][0]=0.0; //initialisation_de_la_densite_des_juveniles_J
        densite[j][1]=0.0; //initialisation_de_la_densite_des_adultes_A
    }

    densite[0][0]=0.1;

```

```

}
/*****enregistrement_de_la_densite_initiale_des_juveniles_J*****/
/*****enregistrement_de_la_densite_initiale_des_juveniles_J*****/
void enregistrement_densite_initiale_des_juveniles_J()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite_population_juveniles_J<<densite[j][0]<<endl;
    }
    densite_population_juveniles_J<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement_de_la_densite_initiale_des_adultes_A *****/
/*****enregistrement_de_la_densite_initiale_des_adultes_A *****/
void enregistrement_densite_initiale_des_adultes_A()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite_population_adultes_A<<densite[j][1]<<endl;
    }
    densite_population_adultes_A<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement_de_la_densite_de_la_population_juveniles_J*****/
/*****enregistrement_de_la_densite_de_la_population_juveniles_J*****/
void enregistrement_densite_des_juveniles_J()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite_population_juveniles_J<<densite[j][3]<<endl;
    }
    densite_population_juveniles_J<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement_de_la_densite_de_la_population_adultes_A*****/
/*****enregistrement_de_la_densite_de_la_population_adultes_A*****/
void enregistrement_densite_des_adultes_A()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite_population_adultes_A<<densite[j][4]<<endl;
    }
    densite_population_adultes_A<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement_des_populations_finales_juveniles_J*****/
/*****enregistrement_des_populations_finales_juveniles_J*****/
void enregistrement_populations_finales_juveniles_J()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)

```

```

    {
        population_finale_juveniles_J<<densite[j][3]<<endl;
    }
    population_finale_juveniles_J<<endl<<endl;
}
/*****enregistrement_des_populations_finales_adultes_A*****/
/*****enregistrement_des_populations_finales_adultes_A*****/
void enregistrement_populations_finales_adultes_A()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        population_finale_adultes_A<<densite[j][4]<<endl;
    }
    population_finale_adultes_A<<endl<<endl;
}
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_zero*****/
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_zero*****/
void remplissage_colonne_zero()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite[j][0]=densite[j][3];
    }
}
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_un*****/
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_un*****/
void remplissage_colonne_un()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite[j][1]=densite[j][4];
    }
}
/*****noyau_de_dispersion*****/
/*****noyau_de_dispersion*****/
double fonction1(int j,double x,double y)
{
    double effectif1=0.0;

    if (j>=0)
    {
        effectif1=(0.5)*(1/alfa)*exp(-fabs(x-y)/alfa)*densite[j][0];
    }
    else
    {
        effectif1=(0.5)*(1/alfa)*exp(-fabs(x-y)/alfa)*densite[-j][0];
    }
}

```



```

    return effectifl;
}
/*****integration_de_fonctions*****/
/*****
double integration(double (*fonc)(int i,double x,double y),double x)
{
    double integral=0.0;
    double y=-deplacement_max;

    for (int j=-nombre_grad+1;j<nombre_grad;j++)
    {
        y=y+pas_deplacement;
        integral=integral+pas_deplacement*fonc(j,x,y);
    }
    integral=integral+(0.5)*pas_deplacement*(fonc(nombre_grad,x,y+pas_deplacement)
        +fonc(-nombre_grad,x,pas_deplacement*(-nombre_grad)));

return integral;
}
/*****fonction_de_recherche_de_la_dispersion_maximale*****/
/*****
double dispersion_maximale(double densite_seuil)
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        if (densite[j][4]<=densite_seuil)
            return (pas_deplacement)*(j);
    }

    return(nombre_grad)*(pas_deplacement);
}
/*****fonction_de_calcul_de_la_vitesse_d_invasion*** *****/
/*****
double vit_invasion (int m,int n)
{
    double s=0;
    for( int k=m+1;k<=n;k++)
    {
        s=s+dispersion[k]-dispersion[k-1];
    }
return (s/(n-m));
}

```

## Annexe E

### Code source MATLAB du programme du calcul de la vitesse d'invasion asymptotique de *Curculio elephas* par le modèle standard déterministe dans les situations sans trade-off.

```
1  %Valeurs des paramètres démographiques
2
3  x=0.8;
4  tau=0.4;
5  F=30;
6  Sj=0.8;
7  S1=0.6;
8  Sdp1=0.88;
9  Sdp2=0.682;
10 Sn=0.4;
11
12 %Définition de la plus grande valeur propre de H(s) selon Neubert et
13 %Caswell.
14
15 alfa=Sj*S1*Sn*F*tau
16 beta=Sdp2*Sn*F*tau
17 gamma=Sj*S1*Sdp1
18 delta=alfa*(1-x)
19 fonction=@(s)(1-4*(s^2))
20 rau1=@(s)((delta+sqrt((delta^2)+4*beta*gamma*x*fonction(s)))/(2*fonction(s)))
21 g=@(s)((1/s)*log(rau1(s)));
22
23 %représentation graphique et recherche du minimum s* de la plus grande
24 %valeur propre.Calcul de c* vitesse d'invasion.
25
26 subplot(2,2,1);
27 fplot(@(s)[g(s)],[0.1,0.499])
28 setoile=fminbnd(g,0.01,0.499)
29 cetoile=g(setoile)
30
31 %Calcul des sensibilités de c* par rapport à la matrice démographique A
32
33 rau=rau1(setoile)
34
35 m=[ 1/fonction(setoile)   1/fonction(setoile);
36      1                   1       ]
37
38 h=[alfa*(1-x)/fonction(setoile)  beta/fonction(setoile);
39     x*gamma                      0       ]
40
41 [W,d]=cig(h);
```

```
42 d=diag(d);
43 imax=find(d==max(d));
44 V=conj(inv(W));
45
46 w=W(:,imax);
47 v=real(V(imax,:)).';
48 senmat=v*w';
49 senscetoile=[m(1,1)*senmat(1,1)/(setoile*rau)    m(1,2)*senmat(1,2)/(setoile*rau);
50              m(2,1)*senmat(2,1)/(setoile*rau)    m(2,2)*senmat(2,2)/(setoile*rau)]
```

## Annexe F

### Fichiers d'en-tête et code source C++ du programme du calcul de la vitesse d'invasion de *Curculio elephas* par le modèle standard stochastique dans les situations sans trade-off

#### • Fichier d'en-tête. « mtrand.h »

```
#ifndef MTRAND_H
#define MTRAND_H

class MTRand_int32 { // Mersenne Twister random number generator
public:
// default constructor: uses default seed only if this is the first instance
MTRand_int32() { if (!init) seed(5489UL); init = true; }
// constructor with 32 bit int as seed
MTRand_int32(unsigned long s) { seed(s); init = true; }
// constructor with array of size 32 bit ints as seed
MTRand_int32(const unsigned long* array, int size) { seed(array, size); init = true; }
// the two seed functions
void seed(unsigned long); // seed with 32 bit integer
void seed(const unsigned long*, int size); // seed with array
// overload operator() to make this a generator (functor)
unsigned long operator() { return rand_int32(); }
~MTRand_int32() {} // destructor
protected: // used by derived classes, otherwise not accessible; use the ()-operator
unsigned long rand_int32(); // generate 32 bit random integer
private:
static const int n = 624, m = 397; // compile time constants
// the variables below are static (no duplicates can exist)
static unsigned long state[n]; // state vector array
static int p; // position in state array
static bool init; // true if init function is called
// private functions used to generate the pseudo random numbers
unsigned long twiddle(unsigned long, unsigned long); // used by gen_state()
void gen_state(); // generate new state
// make copy constructor and assignment operator unavailable, they don't make sense
MTRand_int32(const MTRand_int32&); // copy constructor not defined
void operator=(const MTRand_int32&); // assignment operator not defined
};

// inline for speed, must therefore reside in header file
```

```
inline unsigned long MTRand_int32::twiddle(unsigned long u, unsigned long v) {
    return (((u & 0x80000000UL) | (v & 0x7FFFFFFFUL)) >> 1)
        ^ ((v & 1UL) ? 0x9908B0DFUL : 0x0UL);
}

inline unsigned long MTRand_int32::rand_int32() { // generate 32 bit random int
    if (p == n) gen_state(); // new state vector needed
    // gen_state() is split off to be non-inline, because it is only called once
    // in every 624 calls and otherwise irand() would become too big to get inlined
    unsigned long x = state[p++];
    x ^= (x >> 11);
    x ^= (x << 7) & 0x9D2C5680UL;
    x ^= (x << 15) & 0xEFC60000UL;
    return x ^ (x >> 18);
}

// generates double floating point numbers in the half-open interval [0, 1)
class MTRand : public MTRand_int32 {
public:
    MTRand() : MTRand_int32() {}
    MTRand(unsigned long seed) : MTRand_int32(seed) {}
    MTRand(const unsigned long* seed, int size) : MTRand_int32(seed, size) {}
    ~MTRand() {}
    double operator()() {
        return static_cast<double>(rand_int32()) * (1. / 4294967296.); // divided by 2^32
    }
private:
    MTRand(const MTRand&); // copy constructor not defined
    void operator=(const MTRand&); // assignment operator not defined
};

// generates double floating point numbers in the closed interval [0, 1]
class MTRand_closed : public MTRand_int32 {
public:
    MTRand_closed() : MTRand_int32() {}
    MTRand_closed(unsigned long seed) : MTRand_int32(seed) {}
    MTRand_closed(const unsigned long* seed, int size) : MTRand_int32(seed, size) {}
    ~MTRand_closed() {}
    double operator()() {
        return static_cast<double>(rand_int32()) * (1. / 4294967295.); // divided by 2^32 - 1
    }
private:
    MTRand_closed(const MTRand_closed&); // copy constructor not defined
    void operator=(const MTRand_closed&); // assignment operator not defined
};

// generates double floating point numbers in the open interval (0, 1)
```

```
class MTRand_open : public MTRand_int32 {
public:
    MTRand_open() : MTRand_int32() {}
    MTRand_open(unsigned long seed) : MTRand_int32(seed) {}
    MTRand_open(const unsigned long* seed, int size) : MTRand_int32(seed, size) {}
    ~MTRand_open() {}
    double operator()() {
        return (static_cast<double>(rand_int32()) + .5) * (1. / 4294967296.); } // divided by 2^32
private:
    MTRand_open(const MTRand_open&); // copy constructor not defined
    void operator=(const MTRand_open&); // assignment operator not defined
};

// generates 53 bit resolution doubles in the half-open interval [0, 1)
class MTRand53 : public MTRand_int32 {
public:
    MTRand53() : MTRand_int32() {}
    MTRand53(unsigned long seed) : MTRand_int32(seed) {}
    MTRand53(const unsigned long* seed, int size) : MTRand_int32(seed, size) {}
    ~MTRand53() {}
    double operator()() {
        return (static_cast<double>(rand_int32() >> 5) * 67108864. +
            static_cast<double>(rand_int32() >> 6)) * (1. / 9007199254740992.); }
private:
    MTRand53(const MTRand53&); // copy constructor not defined
    void operator=(const MTRand53&); // assignment operator not defined
};

#endif // MTRAND_H
```

• Fichier d'en-tête. « rng.h »

```
#ifndef RNG_H
#define RNG_H

#include <cstdlib>
#include <ctime>
#include <cmath>
#include <climits>
#include <vector>

using std::vector;

static const double PI = 3.1415926535897932;
```

```
static const double AD_l = 0.6931471805599453;
static const double AD_a = 5.7133631526454228;
static const double AD_b = 3.4142135623730950;
static const double AD_c = -1.6734053240284925;
static const double AD_p = 0.9802581434685472;
static const double AD_A = 5.6005707569738080;
static const double AD_B = 3.3468106480569850;
static const double AD_H = 0.0026106723602095;
static const double AD_D = 0.0857864376269050;

typedef signed int sint;
typedef unsigned int uint;
typedef signed long slong;
typedef unsigned long ulong;
#if ULONG_MAX == 4294967295ul
inline ulong ULONG32(slong x) { return (ulong(x)); }
inline ulong ULONG32(ulong x) { return (ulong(x)); }
inline ulong ULONG32(double x) { return (ulong(x)); }
inline slong UL32toSL32(ulong x) { return (slong(x)); }
#else
inline ulong ULONG32(slong x) { return (ulong(x) & 0xfffffffful); }
inline ulong ULONG32(ulong x) { return (x & 0xfffffffful); }
inline ulong ULONG32(double x) { return (ulong(x) & 0xfffffffful); }
inline slong UL32toSL32(ulong x)
{ return (x < 0x80000000ul ? slong(x) : -1 * (0x80000000ul - (x & 0x7ffffffful))); }
#endif

class RNG
{
private:
static ulong tm;
ulong z, w, jsr, jcong;

ulong kn[128], ke[256];
double wn[128], fn[128], we[256], fe[256];

public:
RNG() { init(); zigset(); }
RNG(ulong x_):
z(x_), w(x_), jsr(x_), jcong(x_) { zigset(); }
RNG(ulong z_, ulong w_, ulong jsr_, ulong jcong_):
z(z_), w(w_), jsr(jsr_), jcong(jcong_) { zigset(); }
~RNG() {}
}

#if ULONG_MAX == 4294967295ul
```

```

ulong znew()
{ return (z = 36969 * (z & 0xfffful) + (z >> 16)); }
ulong wnew()
{ return (w = 18000 * (w & 0xfffful) + (w >> 16)); }
ulong MWC()
{ return ((znew() << 16) + wnew()); }
ulong SHR3()
{ jsr ^= (jsr << 17); jsr ^= (jsr >> 13); return (jsr ^= (jsr << 5)); }
ulong CONG()
{ return (jcong = 69069 * jcong + 1234567); }
ulong rand_int32() // [0,2^32-1]
{ return ((MWC() ^ CONG()) + SHR3()); }
ulong rand_int() // [0,2^32-1]
{ return ((MWC() ^ CONG()) + SHR3()); }
#ifdef ULONG_MAX == 18446744073709551615ul
#ifdef RNG_C
#warning "Compiling RNG class for 64-bit architecture"
#endif
// 64-bit unsigned longs
// This is not as elegant and fast as it could be, but it works.
ulong znew()
{ return (z = (((36969 * (z & 0xfffful) + (z >> 16)) & 0xfffffffful)); }
ulong wnew()
{ return (w = (((18000 * (w & 0xfffful) + (w >> 16)) & 0xfffffffful)); }
ulong MWC()
{ return (((znew() << 16) + wnew()) & 0xfffffffful); }
ulong SHR3()
{ jsr ^= (jsr << 17); jsr ^= (jsr >> 13);
return (jsr = ((jsr ^= (jsr << 5)) & 0xfffffffful)); }
ulong CONG()
{ return (jcong = (((69069 * jcong + 1234567) & 0xfffffffful)); }
ulong rand_int32() // [0,2^32-1]
{ return (((MWC() ^ CONG()) + SHR3()) & 0xfffffffful); }
ulong rand_int() // [0,2^64-1]
{ return (rand_int32() | (rand_int32() << 32)); }
#endif
double RNOR() {
slong h = UL32toSL32(rand_int32()), i = h & 127;
return (((ulong)std::abs(h) < kn[i]) ? h * wn[i] : nfix(h, i));
}
double REXP() {
ulong j = rand_int32(), i = j & 255;
return ((j < ke[i]) ? j * we[i] : efix(j, i));
}

```



```
double nfix(slong h, ulong i);
double efix(ulong j, ulong i);
void zigset();

void init()
{ z = w = jsr = jcong = ulong(time(0)) + tm; tm += 123457; }
void init(ulong z_, ulong w_, ulong jsr_, ulong jcong_)
{ z = z_; w = w_; jsr = jsr_; jcong = jcong_; }

long rand_int31() // [0,2^31-1]
{ return ((long) rand_int32() >> 1); }
double rand_closed01() // [0,1]
{ return ((double) rand_int() / double(ULONG_MAX)); }
double rand_open01() // (0,1)
{ return (((double) rand_int() + 1.0) / (ULONG_MAX + 2.0)); }
double rand_halfclosed01() // [0,1]
{ return ((double) rand_int() / (ULONG_MAX + 1.0)); }
double rand_halfopen01() // (0,1]
{ return (((double) rand_int() + 1.0) / (ULONG_MAX + 1.0)); }

// Continuous Distributions
double uniform(double x = 0.0, double y = 1.0)
{ return rand_closed01() * (y - x) + x; }
double normal(double mu = 0.0, double sd = 1.0)
{ return RNOR() * sd + mu; }
double exponential(double lambda = 1)
{ return REXP() / lambda; }
double gamma(double shape = 1, double scale = 1);
double chi_square(double df)
{ return gamma(df / 2.0, 0.5); }
double beta(double a1, double a2)
{ const double x1 = gamma(a1, 1); return (x1 / (x1 + gamma(a2, 1))); }

void uniform(vector<double>& res, double x = 0.0, double y = 1.0) {
for (vector<double>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
*i = uniform(x, y);
}
void normal(vector<double>& res, double mu = 0.0, double sd = 1.0) {
for (vector<double>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
*i = normal(mu, sd);
}
void exponential(vector<double>& res, double lambda = 1) {
for (vector<double>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
*i = exponential(lambda);
}
```

```
void gamma(vector<double>& res, double shape = 1, double scale = 1) {
    for (vector<double>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
        *i = gamma(shape, scale);
}
void chi_square(vector<double>& res, double df) {
    for (vector<double>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
        *i = chi_square(df);
}
void beta(vector<double>& res, double a1, double a2) {
    for (vector<double>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
        *i = beta(a1, a2);
}

// Discrete Distributions
int poisson(double mu);
int binomial(double p, int n);
void multinom(unsigned int n, const vector<double>& probs, vector<uint>& samp);
void multinom(unsigned int n, const double* prob, uint K, uint* samp);

void poisson(vector<int>& res, double lambda) {
    for (vector<int>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
        *i = poisson(lambda);
}
void binomial(vector<int>& res, double p, int n) {
    for (vector<int>::iterator i = res.begin(); i != res.end(); ++i)
        *i = binomial(p, n);
}

}; // class RNG

#endif // RNG_H

• Fichier source

#include "stdafx.h"
int _tmain(int argc, _TCHAR* argv[])
{
    return 0;
}
#include "mtrand.h"
#include "rng.h"
#include <cstdio>
#include <iostream>
#include <cstdlib>
```

```
#include <iostream>
#include <math.h>
#include <stdlib.h>
#include <stdio.h>
#include <fstream>
#include <time.h>
#include <string>
using namespace std;
/*****definition_des_parametres_statiques*****/
/*****utilises_dans_le_fichier_header_mtrand.h*****/
unsigned long MTRand_int32::state[n] = {0x0UL};
int MTRand_int32::p = 0;
bool MTRand_int32::init = false;

void MTRand_int32::gen_state()
{
    for (int i = 0; i < (n - m); ++i)
        state[i] = state[i + m] ^ twiddle(state[i], state[i + 1]);
    for (int i = n - m; i < (n - 1); ++i)
        state[i] = state[i + m - n] ^ twiddle(state[i], state[i + 1]);
    state[n - 1] = state[m - 1] ^ twiddle(state[n - 1], state[0]);
    p = 0;
}

void MTRand_int32::seed(unsigned long s)
{
    state[0] = s & 0xFFFFFFFFUL;
    for (int i = 1; i < n; ++i) {
        state[i] = 1812433253UL * (state[i - 1] ^ (state[i - 1] >> 30)) + i;
        state[i] &= 0xFFFFFFFFUL;
    }
    p = n;
}

void MTRand_int32::seed(const unsigned long* array, int size)
{
    seed(19650218UL);
    int i = 1, j = 0;
    for (int k = ((n > size) ? n : size); k; --k) {
        state[i] = (state[i] ^ ((state[i - 1] ^ (state[i - 1] >> 30)) * 1664525UL))
            + array[j] + j;
        state[i] &= 0xFFFFFFFFUL;
        ++j; j %= size;
        if ((++i) == n) { state[0] = state[n - 1]; i = 1; }
    }
}
```

```

for (int k = n - 1; k; --k) {
    state[i] = (state[i] ^ ((state[i - 1] ^ (state[i - 1] >> 30)) * 1566083941UL)) - i;
    state[i] &= 0xFFFFFFFFUL;
    if ((++i) == n) { state[0] = state[n - 1]; i = 1; }
}
state[0] = 0x80000000UL;
p = n;
}
unsigned long init[4] = {0x123, 0x234, 0x345, 0x456}, length = 4;
MTRand_int32 irand(init, length);
MTRand drand;
/*****declaration_des_fonctions*****/
/*****
void initialisation_des_vecteurs_densites();
void remplissage_colonne_zero();
void remplissage_colonne_un();
void remplissage_colonne_six();
double dispersion_maximale1(double densite_seuil);//modele avec diapause
double dispersion_maximale2(double densite_seuil);//modele sans diapause
double vit_invasion1(int m,int n);
double vit_invasion2(int m,int n);
int test_valeur(int nbreelement, double tab[]);
double valeur_moyenne(int nbreelement, double tab[]);
double fonction1(int numero_grad,double x,double y);
double fonction2(int numero_grad,double x,double y);
double fonction3(int numero_grad,double x,double y);
double integration(double (*fonc)(int numero_grad,double x,double y),double x);
/*****discretisation_de_l'habitat*****/
/*****
const double origine_deplacement=0.0;
const double deplacement_max=500.0;
const int nombre_grad=250;
const double pas_deplacement=2;
const double grad=1;
/*****definition_des_parametres_demographiques*****/
/*****
const double tau = 0.4;
const double S1=0.6;
const double Sdp1=0.88;
const double Sdp2=0.682;
const double densite_seuil=2;
const double densite_max=20000;
const double effectifmax=20000;
const int generations =100;
/*****declaration_des_parametres_et_tableaux_pour_le_calcul*****/

```

```

/*****des_densites*****/
double abscisse_x;
double densite[nombre_grad + 1][9];
double larves[4];
double lambda[generations+1];
double dispersion1[generations+1];
double dispersion2[generations+1];
int vitesses_positives1;
int vitesses_positives2;
double vitesse_moyenne_inv1;
double vitesse_moyenne_inv2;
double diap=0.0;
/*****declaration_des_parametres_de_stochasticite*****/
/*****
const int nbre_trajectoires=10;
int traject=1;
int cardinal=generations*10;

double rand_fecondite[generations];
double rand_juvenile[generations];
double rand_nymphose[generations];
double vit_inv1[nbre_trajectoires];
double vit_inv2[nbre_trajectoires];
/*****moyenne_et_ecart_type_de_la_fecondite*****/
/*****
double fecondite_bonne_annee=45;
double fecondite_mauvaise_annee=1.0;
double cv_fecondite=0.60;

double amplitude_fecondite=fecondite_bonne_annee-fecondite_mauvaise_annee;

double alpha1=1+(cv_fecondite*cv_fecondite);

double beta1=(amplitude_fecondite-2*fecondite_mauvaise_annee*cv_fecondite*cv_fecondite)
/amplitude_fecondite;
double
gamma1=fecondite_mauvaise_annee*fecondite_mauvaise_annee*cv_fecondite*cv_fecondite
/(amplitude_fecondite*amplitude_fecondite);

double delta1=(beta1*beta1)-(4*alpha1*gamma1);

double proba_fecondite_bonne_annee =(beta1+sqrt(delta1))/(2*alpha1);

double fecondite_moyenne = fecondite_bonne_annee*proba_fecondite_bonne_annee
+fecondite_mauvaise_annee*(1-proba_fecondite_bonne_annee);

```

```

double variance_fecondite = proba_fecondite_bonne_annee
*(fecondite_bonne_annee-fecondite_moyenne) *(fecondite_bonne_annee-fecondite_moyenne)
+(1-proba_fecondite_bonne_annee) *(fecondite_mauvaise_annee-fecondite_moyenne)
*(fecondite_mauvaise_annee-fecondite_moyenne);

double ecarttype_fecondite=sqrt(variance_fecondite);
double n1,n2,y;
/*****moyenne et ecart type de la probabilité de survie juvenile*****/
/*****/
double juvenile_bonne_annee=0.84;
double juvenile_mauvaise_annee=0.01;
double cv_juvenile=0.40;

double amplitude_juvenile=juvenile_bonne_annee -juvenile_mauvaise_annee;

double alpha2=1+(cv_juvenile*cv_juvenile);

double beta2=(amplitude_juvenile-2*juvenile_mauvaise_annee*cv_juvenile*cv_juvenile)
/amplitude_juvenile;

double gamma2=juvenile_mauvaise_annee*juvenile_mauvaise_annee*cv_juvenile*cv_juvenile
/(amplitude_juvenile*amplitude_juvenile);

double delta2=(beta2**beta2)-(4*alpha2*gamma2);

double proba_juvenile_bonne_annee =(beta2+sqrt(delta2))/(2*alpha2);

double juvenile_moyenne = juvenile_bonne_annee*proba_juvenile_bonne_annee
+juvenile_mauvaise_annee*(1-proba_juvenile_bonne_annee);

double variance_juvenile = proba_juvenile_bonne_annee
*(juvenile_bonne_annee-juvenile_moyenne)*(juvenile_bonne_annee-juvenile_moyenne)
+(1-proba_juvenile_bonne_annee)*(juvenile_mauvaise_annee-juvenile_moyenne)
*(juvenile_mauvaise_annee-juvenile_moyenne);

double ecarttype_juvenile=sqrt(variance_juvenile);

double Balpfa1=juvenile_moyenne *(juvenile_moyenne-
(juvenile_moyenne*juvenile_moyenne)-variance_juvenile)
/variance_juvenile;

double Bbeta1=(1-juvenile_moyenne)*(juvenile_moyenne-
(juvenile_moyenne*juvenile_moyenne)-variance_juvenile)
/variance_juvenile;

```

```
/******moyenne et ecart type de la probabilite de survie nymphale*****/
/******
double nymphose_bonne_annee=0.42;
double nymphose_mauvaise_annee=0.02;
double cv_nymphose=0.40;

double amplitude_nymphose=nymphose_bonne_annee
                               -nymphose_mauvaise_annee;

double alpha3=1+(cv_nymphose*cv_nymphose);

double beta3=(amplitude_nymphose
              -2*nymphose_mauvaise_annee*cv_nymphose*cv_nymphose)
              /amplitude_nymphose;

double gamma3=nymphose_mauvaise_annee*nymphose_mauvaise_annee
              *cv_nymphose*cv_nymphose/(amplitude_nymphose
              *amplitude_nymphose);

double delta3=(beta3*beta3)-(4*alpha3*gamma3);

double proba_nymphose_bonne_annee =(beta3+sqrt(delta3))/(2*alpha3);

double nymphose_moyenne = nymphose_bonne_annee*proba_nymphose_bonne_annee
                          +nymphose_mauvaise_annee*(1-proba_nymphose_bonne_annee);

double variance_nymphose = proba_nymphose_bonne_annee
*(nymphose_bonne_annee-nymphose_moyenne)*(nymphose_bonne_annee-
nymphose_moyenne) +(1-proba_nymphose_bonne_annee)
*(nymphose_mauvaise_annee-nymphose_moyenne) *(nymphose_mauvaise_annee-
nymphose_moyenne);

double ecarttype_nymphose=sqrt(variance_nymphose);

double Balpfa2=nymphose_moyenne *(nymphose_moyenne-
(nymphose_moyenne*nymphose_moyenne)-variance_nymphose)
              /variance_nymphose;

double Bbeta2=(1-nymphose_moyenne)*(nymphose_moyenne-
(nymphose_moyenne*nymphose_moyenne)-variance_nymphose)
              /variance_nymphose;
/******declaration des flux de resultats*****/
/******
ofstream vitesse_invasion;
```

```
ofstream vitesse_invasion_moyenne;

/*****programme_principal*****/
/*****/
int main()
{
ofstream g("donnees.dat");

if(!g.is_open())cout<<"Impossible d'ouvrir le fichier en écriture !"<<endl;
else
{
g<<"fecondite_bonne_annee"<<"\t"<<fecondite_bonne_annee<<endl;
g<<"\nproba_fecondite_bonne_annee"<<"\t"<<proba_fecondite_bonne_annee<<endl;
g<<"\nfecondite_mauvaise_annee"<<"\t"<<fecondite_mauvaise_annee<<endl;
g<<"\nfecondite_moyenne"<<"\t"<<fecondite_moyenne<<endl;
g<<"\nvariance_fecondite"<<"\t"<<variance_fecondite<<endl;
g<<"\necartype_fecondite"<<"\t"<<ecartype_fecondite<<endl<<endl<<endl;
g<<"\njuvenile_bonne_annee"<<"\t"<<juvenile_bonne_annee<<endl;
g<<"\nproba juveniles_bonne_annee"<<"\t"<<proba juveniles_bonne_annee<<endl;
g<<"\njuvenile_mauvaise_annee"<<"\t"<<juvenile_mauvaise_annee<<endl;
g<<"\njuvenile_moyenne"<<"\t"<<juvenile_moyenne<<endl;
g<<"\nvariance juveniles"<<"\t"<<variance juveniles<<endl;
g<<"\necartype juveniles"<<"\t"<<ecartype juveniles<<endl;
g<<"\nparametre_alpha de la distribution beta"<<"\t"<<Balpha1<<endl;
g<<"\nparametre_beta de la distribution beta"<<"\t"<<Bbeta1<<endl<<endl<<endl;
g<<"\nnymphe_bonne_annee"<<"\t"<<nymphe_bonne_annee<<endl;
g<<"\nproba nymphe_bonne_annee"<<"\t"<<proba nymphe_bonne_annee<<endl;
g<<"\nnymphe_mauvaise_annee"<<"\t"<<nymphe_mauvaise_annee<<endl;
g<<"\nnymphe_moyenne"<<"\t"<<nymphe_moyenne<<endl;
g<<"\nvariance nymphe"<<"\t"<<variance nymphe<<endl;
g<<"\necartype nymphe"<<"\t"<<ecartype nymphe<<endl;
g<<"\nparametre_alpha de la distribution beta"<<"\t"<<Balpha2<<endl;
g<<"\nparametre_beta de la distribution beta"<<"\t"<<Bbeta2<<endl<<endl<<endl;
}
g.close();
/*****nomination et ouverture des fichiers de resultats*****/
/*****/
string nom_vitesse_invasion;
string nom_vitesse_invasion_moyenne;
string partie1a="vit_inv_";
string partie1b="vit_inv_moy_";
string partie2="_gener_";
string partie3="_diap_";
string partie4="_grad_";
string extension=".dat";
```



```

    char chaine_gener[20];
    char chaine_diap[20];
    char chaine_grad[20];

    _gcvf(grad,6,chaine_grad);
    _gcvf(generations,6,chaine_gener);

    nom_vitesse_invasion_moyenne=partie1b+chaine_gener+partie2+chaine_grad
        +partie4+extension;

    vitesse_invasion_moyenne.open(nom_vitesse_invasion_moyenne.c_str());

    vitesse_invasion_moyenne<<"modele avec diapause"<<"\tpp"
        <<"\tmodele sans diapause"<<"\tpp"<<endl;

    /*****ouverture_boucle_sur_le_taux_de_diapause*****/
    while (diap<=1)
    {
        MTRand_int32 seed(1);    // initialisation du generateur de nombres aleatoires
        RNG x(1);                // initialisation du generateur de nombres aleatoires
        _gcvf(diap,6,chaine_diap);

        nom_vitesse_invasion=partie1a+chaine_gener+partie2+chaine_diap+partie3+chaine_grad
            +partie4+extension;

        vitesse_invasion.open(nom_vitesse_invasion.c_str());

        vitesse_invasion<<"modele avec diapause"<<"\tmodele sans diapause"<<endl;
    /*****ouverture_boucle_sur_les_trajectoires*****/
    /*****ouverture_boucle_sur_les_trajectoires*****/
    traject=1;
    while (traject<=nbre_trajectoires)
    {
        /*****tirage_aleatoire_du_parametre_fecondite*****/
        /*****tirage_aleatoire_du_parametre_fecondite*****/
        double *tableau1;
        tableau1=new double[cardinal];
        if(tableau1==NULL)cout<<"pas assez de memoire"<<endl;
        else
        {
            for(int i=0;i<cardinal;i++)
            {
                while((n1 = drand(),0 == n1,1==n1));
                while((n2 = drand(),0 == n2,1==n2));
                y = sqrt(-2*log(n1))*cos(2*3.141592*n2);
            }
        }
    }

```

```
    tableau1[i]=fecondite_moyenne + ecarttype_fecondite*y;
  }
  for(int t=0;t<=generations-1;t++)
  {
    rand_fecondite[t]=tableau1[int(drand()*cardinal)];

    if(rand_fecondite[t]<fecondite_mauvaise_annee)
    {rand_fecondite[t]= fecondite_mauvaise_annee;}

    if(rand_fecondite[t]>fecondite_bonne_annee)
    {rand_fecondite[t]=fecondite_bonne_annee;}
  }
}
delete [ ]tableau1;
/*****tirage aleatoire du parametre survie juvenile*****/
/*****/
double *tableau2;
tableau2=new double[cardinal];
if(tableau2==NULL)cout<<"pas assez de memoire"<<endl;
else
{
  for (int i = 0; i<cardinal; i++)
  {
    tableau2[i]=x.beta(Balpha1,Bbeta1);
  }

  for(int t=0;t<=generations-1;t++)
  {
    rand_juvenile[t]=tableau2[int(drand()*cardinal)];

    if(rand_juvenile[t]<juvenile_mauvaise_annee)
    {rand_juvenile[t]= juvenile_mauvaise_annee;}

    if(rand_juvenile[t]>juvenile_bonne_annee)
    {rand_juvenile[t]=juvenile_bonne_annee;}
  }
}
delete [ ]tableau2;
/*****tirage aleatoire du parametre survie nymphose*****/
/*****/
double *tableau3;
tableau3=new double[cardinal];
if(tableau3==NULL)cout<<"pas assez de memoire"<<endl;
else
{
```

```
    for (int i = 0; i<cardinal; i++)
    {
        tableau3[i]=x.beta(Balpfa2,Bbeta2);
    }

    for(int t=0;t<=generations-1;t++)
    {
        rand_nymphose[t]=tableau3[int(drand()*cardinal)];

        if(rand_nymphose[t]<nymphose_mauvaise_annee)
            {rand_nymphose[t]= nymphose_mauvaise_annee;}

        if(rand_nymphose[t]>nymphose_bonne_annee)
            {rand_nymphose[t]=nymphose_bonne_annee;}
    }
}
delete [ ]tableau3;
/*****ouverture_boucle_sur_les_generations*****/
/*****
initialisation_des_vecteurs_densites();
/*****taux_de_croissance_stochastique*****/
/*****
larves[0]=250;
larves[1]=0;

for(int t=1;t<=generations;t++)
{
larves[2]=(tau*S1*rand_nymphose[t-1]*rand_juvenile[t-1]*rand_fecondite[t-1]
*(1-diap)*larves[0])+(Sdp2*rand_nymphose[t-1]*rand_fecondite[t-1]*tau*larves[1]);

larves[3]=S1*rand_juvenile[t-1]*Sdp1*diap*larves[0];

lambda[t-1]=larves[2]/larves[0];

larves[0]=larves[2];
larves[1]=larves[3];
}
/*****fin_calcul_taux_de_croissance_stochastique*****/
/*****
for(int t=1;t<=generations;t++)
{
    for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
    {
        abscisse_x=pas_deplacement*i;
```

```

densite[i][2]=integration(fonction1,abscisse_x);

densite[i][3]=integration(fonction2,abscisse_x);

densite[i][7]=integration(fonction3,abscisse_x);
}
for (int i=0;i<=nombre_grad;i++)
{
densite[i][4]=(tau*S1*rand_nymphose[t-1]*rand_juvenile[t-1]*rand_fecondite[t-1]
*(1-diap)*densite[i][2])+(Sdp2*rand_nymphose[t-1]
*rand_fecondite[t-1]*tau*densite[i][3]);

densite[i][5]=S1*rand_juvenile[t-1]*Sdp1*diap*densite[i][0];

densite[i][8]=lambda[t-1]*densite[i][7];

    if (densite[i][4]>=densite_max)
        {densite[i][4]=densite_max;}

    if (densite[i][8]>=densite_max)
        {densite[i][8]=densite_max;}
}
dispersion1[t]=dispersion_maximale1(densite_seuil);
dispersion2[t]=dispersion_maximale2(densite_seuil);

remplissage_colonne_zero();
remplissage_colonne_un();
remplissage_colonne_six();
}

/*****fermeture_boucle_sur_les_generations*****/
/*****fermeture_boucle_sur_les_generations*****/
vit_inv1[traject]=vit_invasion1(1,generations);
if (vit_inv1[traject]<0)
{vit_inv1[traject]=0;}

vit_inv2[traject]=vit_invasion2(1,generations);
if (vit_inv2[traject]<0)
{vit_inv2[traject]=0;}

vitesse_invasion<<vit_inv1[traject]<<"\t"<<"\t"<<vit_inv2[traject]<<endl;
traject++;
}
/*****fermeture_boucle_sur_les_trajectoires*****/
/*****fermeture_boucle_sur_les_trajectoires*****/

```

```

vitesse_invasion.close();
vitesse_positives1=test_valeur(nbre_trajectoires, vit_inv1);
vitesse_positives2=test_valeur(nbre_trajectoires, vit_inv2);
vitesse_moyenne_inv1=valeur_moyenne(nbre_trajectoires, vit_inv1);
vitesse_moyenne_inv2=valeur_moyenne(nbre_trajectoires, vit_inv2);
vitesse_invasion_moyenne<<vitesse_moyenne_inv1<<"\t"<<vitesse_positives1
    <<"\t"<<vitesse_moyenne_inv2<<"\t"<<vitesse_positives2<<endl;
diap=diap+0.1;
}
vitesse_invasion.close();
vitesse_positives=test_valeur(nbre_trajectoires, vit_inv);
vitesse_moyenne_inv=valeur_moyenne(nbre_trajectoires, vit_inv);
vitesse_invasion_moyenne<<vitesse_moyenne_inv<<"\t"<<vitesse_positives<<endl;

diap=diap+0.1;
}
vitesse_invasion_moyenne.close();
return 0;
}
/*****fin du programme principal*****/
/*****definition des differentes fonctions*****/
/*****initialisation des vecteurs densites*****/
void initialisation_des_vecteurs_densites()
{
    for ( int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite[j][0]=0.0; //densite de la plopulation larves N1
        densite[j][1]=0.0; //densite de la plopulation larves N2
        densite[j][6]=0.0; //densite de la plopulation larves N1
    }
    densite[0][0]=250;
    densite[0][6]=250;
}

/*****remplissage de la nouvelle colonne_zero*****/
void remplissage_colonne_zero()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {

```

```
        densite[j][0]=densite[j][4];
    }
}
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_un*****/
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_un*****/
void remplissage_colonne_un()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite[j][1]=densite[j][5];
    }
}
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_six*****/
/*****remplissage_de_la_nouvelle_colonne_six*****/
void remplissage_colonne_six()
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
        densite[j][6]=densite[j][8];
    }
}
/*****premier_noyau_de_dispersion_sans_trade_off_au_temps_t*****/
/*****premier_noyau_de_dispersion_sans_trade_off_au_temps_t*****/
double fonction1(int j,double x,double y)
{
    double effectif1=0.0;

    if (j>=0)
    {
        effectif1=(0.25)*exp(-fabs(x-y)/2)*densite[j][0];
    }
    else
    {
        effectif1=(0.25)*exp(-fabs(x-y)/2)*densite[-j][0];
    }
    return effectif1;
}
/*****second_noyau_de_dispersion_sans_trade_off_au_temps_t*****/
/*****second_noyau_de_dispersion_sans_trade_off_au_temps_t*****/
double fonction2(int j,double x,double y)
{
    double effectif2=0.0;

    if (j>=0)
    {
```

```

    effectif2=(0.25)*exp(-fabs(x-y)/2)*densite[j][1];
    }
    else
    {
    effectif2=(0.25)*exp(-fabs(x-y)/2)*densite[-j][1];
    }
    return effectif2;
}
/*****troisieme_noyau_de_dispersion_sans_trade_off_au_temps_t*****/
/*****triple integration de la densite*****/
double fonction3(int j,double x,double y)
{
    double effectif3=0.0;

    if (j>=0)
    {
    effectif3=(0.25)*exp(-fabs(x-y)/2)*densite[j][6];
    }
    else
    {
    effectif3=(0.25)*exp(-fabs(x-y)/2)*densite[-j][6];
    }
    return effectif3;
}
/*****integration_de_fonctions*****/
/*****double integration de la densite*****/
double integration(double (*fonc)(int i,double x,double y),double x)
{
    double integral=0.0;
    double y=-deplacement_max;
    for (int j=-nombre_grad+1;j<nombre_grad;j++)
    {
    y=y+pas_deplacement;
    integral=integral+pas_deplacement*fonc(j,x,y);
    }
    integral=integral+(0.5)*pas_deplacement*(fonc(nombre_grad,x,y+pas_deplacement)
    +fonc(-nombre_grad,x,pas_deplacement*(-nombre_grad)));
    return integral;
}
/*****fonction_de_recherche_de_la_dispersion_maximale1*****/
/*****double dispersion_maximale1*****/
double dispersion_maximale1(double densite_seuil)
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)

```

```
    {
    if (densite[j][4]<=densite_seuil)
    return (pas_deplacement)*(j);
    }
    return(nombre_grad)*(pas_deplacement);
}
/*****fonction de recherche de la dispersion maximale2*****/
/*****fonction de recherche de la dispersion maximale2*****/
double dispersion_maximale2(double densite_seuil)
{
    for (int j=0;j<=nombre_grad;j++)
    {
    if (densite[j][8]<=densite_seuil)
    return (pas_deplacement)*(j);
    }
    return(nombre_grad)*(pas_deplacement);
}
/*****fonction de calcul de la vitesse d invasion1*****/
/*****fonction de calcul de la vitesse d invasion1*****/
double vit_invasion1 (int m,int n)
{
double s=0;
for( int k=m+1;k<=n;k++)
{
    s=s+dispersion1[k]-dispersion1[k-1];
}
return (s/(n-m));
}
/*****fonction de calcul de la vitesse d invasion2*****/
/*****fonction de calcul de la vitesse d invasion2*****/
double vit_invasion2 (int m,int n)
{
double s=0;
for( int k=m+1;k<=n;k++)
{
    s=s+dispersion2[k]-dispersion2[k-1];
}
return (s/(n-m));
}
/*****fonction calcul de moyenne*****/
/*****fonction calcul de moyenne*****/
double valeur_moyenne(int nbrelement, double tab[])
{

```



```
double s=0;

    for( int j=1;j<=nbrelement;j++)
    {
        s=s+tab[j];
    }
    return s/nbrelement;
}
/*****fonction_test_de_vitesses*****/
/*****/
int test_valeur(int nbrelement, double tab[])
{
    int compteur=0;
    for( int j=1;j<=nbrelement;j++)
    {
        if (tab[j]<=0)
        {
            compteur++;
        }
    }
    return (nbrelement-compteur);
}
```