

# Modélisation probabiliste et éco-évolutive des communautés proies-prédateurs

---

Manon Costa

Thèse sous la direction de Sylvie Méléard (CMAP - École Polytechnique) et en collaboration avec Nicolas Loeuille (IEES - Université Paris 6)

22 septembre 2015

# Contenu de la présentation

- 1 Introduction et modèle microscopique
- 2 Communautés proies-prédateurs en grande population et dynamique adaptative
  - Limite en grande population
  - Comportement en temps long du système
  - Retour au processus stochastique
  - Dynamique adaptative
- 3 Communautés proies-prédateurs lentes-rapides
  - Introduction
  - PDMP et dynamique démographique
  - Comportement en temps long
  - Moyennisation
  - PDMP en dimension infinie

# Introduction

Co-évolution des phénotypes de proies et prédateurs :

- ▶ Le **phénotype  $x$  d'une proie** décrit un mécanisme de défense ( $x \in \mathcal{X}$  compact de  $\mathbb{R}^u$ ),
- ▶ Le **phénotype  $y$  d'un prédateur** représente sa capacité à consommer les proies ( $y \in \mathcal{Y}$  compact de  $\mathbb{R}^v$ ).

On fixe  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d$  et  $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_m) \in \mathcal{Y}^m$ .

A chaque instant la communauté est représentée par un vecteur

$$\left( N_1(t), \dots, N_d(t), H_1(t), \dots, H_m(t) \right)$$

Processus de naissance et mort dans  $(\mathbb{N})^{d+m}$ .

# Modèle microscopique

Une proie de trait  $x$

- ▶ se reproduit à taux  $b(x)$ ,
- ▶ meurt à taux
  - ▶ taux de mort naturelle  $d(x)$
  - ▶ noyau de compétition entre proies  $c(x, x')$
  - ▶ prédation  $B(x, y)$

$$d(x) + \sum_{i=1}^d c(x, x_i) N_i(t) + \sum_{l=1}^m B(x, y_l) H_l(t).$$

## Modèle microscopique

Une proie de trait  $x$

- ▶ se reproduit à taux  $b(x)$ ,
- ▶ meurt à taux

$$d(x) + \sum_{i=1}^d c(x, x_i) N_i(t) + \sum_{l=1}^m B(x, y_l) H_l(t).$$

Un prédateur de trait  $y$

- ▶ se reproduit à taux

$$r \sum_{i=1}^d B(x_i, y) N_i(t),$$

avec  $r \in (0, 1)$ .

- ▶ et meurt à taux  $D(y)$ .

## Communautés proies prédateurs en grande population et dynamique adaptative

issu de l'article "*Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community*", écrit en collaboration avec Nicolas Loeuille, Céline Hauzy et Sylvie Méléard, publié en ligne dans *Journal of Mathematical Biology*.

## Limite en grande population

$K$  paramètre d'échelle de la taille des populations

Renormalisation

$$b^K = b, \quad d^K = d, \quad c^K = \frac{c}{K},$$
$$B^K = \frac{B}{K}, \quad r^K = r, \quad D^K = D.$$

avec  $b$ ,  $c$ ,  $B$  et  $D$  fonctions continues strictement positives et  $r \in (0, 1)$

$$Z^K(t) = \left( \frac{N_1^K(t)}{K}, \dots, \frac{N_d^K(t)}{K}, \frac{H_1^K(t)}{K}, \dots, \frac{H_m^K(t)}{K} \right)$$

## Limite en grande population $K \rightarrow \infty$

### Théorème

Si  $(\mathbf{Z}_0^K)_K$  converge en loi vers un vecteur déterministe  $\mathbf{z}_0 \in (\mathbb{R}_+)^{d+m}$ , alors la suite de processus  $(\mathbf{Z}^K)_K$  converge en loi dans  $\mathbb{D}([0, T], (\mathbb{R}_+)^{d+m})$  vers l'unique solution  $\mathbf{z}(t) = (n_1(t) \cdots, n_d(t), h_1(t) \cdots, h_m(t))$  du système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} \frac{dn_i(t)}{dt} = n_i(t) \left( b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j(t) - \sum_{l=1}^m B_{il} h_l(t) \right), & \forall 1 \leq i \leq d, \\ \frac{dh_l(t)}{dt} = h_l(t) \left( r \sum_{i=1}^d B_{il} n_i(t) - D_l \right), & \forall 1 \leq l \leq m, \end{cases}$$

ayant pour condition initiale  $\mathbf{z}_0$ .

[ Ethier & Kurtz (1986) ; Fournier & Méléard (2004) ]



## Comportement en temps long des solutions du système

Matrice d'interaction du système :

$$I = \begin{pmatrix} C & B \\ -rB^T & 0 \end{pmatrix}.$$

### Théorème

Si  $C + C^T$  est définie positive et (★), alors il existe un unique équilibre globalement asymptotiquement stable  $(\mathbf{n}^*, \mathbf{h}^*)$ . Celui-ci vérifie

$$\left\{ \begin{array}{l} \forall 1 \leq i \leq d, \text{ si } n_i^* = 0 \text{ alors } b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j^* - \sum_{k=1}^m B_{ik} h_k^* < 0, \\ \forall 1 \leq k \leq m, \text{ si } h_k^* = 0 \text{ alors } r \sum_{i=1}^d B_{ik} n_i^* - D_k < 0, \end{array} \right.$$

## Comportement en temps long du processus stochastique

Fixons  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d$  et  $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_m) \in \mathcal{Y}^m$ .

**Arrivée au voisinage de l'équilibre  $\mathbf{z}^* = (\mathbf{n}^*, \mathbf{h}^*)$  associé.**

### Proposition (Proposition 2.4.1)

Si  $\mathbf{Z}^K(0)$  converge en probabilité vers  $\mathbf{z}_0 = (\mathbf{n}_0, \mathbf{h}_0) \in (\mathbb{R}_+)^{d+m}$  un vecteur déterministe, alors, il existe  $t_\varepsilon$  tel que

$$\lim_K \mathbb{P}(|\mathbf{Z}^K(t_\varepsilon) - \mathbf{z}^*| > \varepsilon) = 0.$$

## Temps de sortie du voisinage de l'équilibre

### Théorème (Théorème 2.4.2)

Pour tout  $\varepsilon$  assez petit, il existe une constante  $V_\varepsilon > 0$  et  $\varepsilon'' < \varepsilon$  tel que si  $\mathbf{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon''}$ , alors

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P}(\tau_\varepsilon^K > e^{V_\varepsilon K}) = 1,$$

avec  $\tau_\varepsilon^K = \inf\{t \geq 0, \mathbf{Z}_t^K \notin B(\mathbf{z}^*, \varepsilon)\}$ . De plus, ce résultat est valable lorsque les taux de saut du processus sont perturbés par un processus prévisible uniformément borné par  $\eta$  assez petit.

Cette modification peut être

- une petite population de mutant,

- une modification dans le taux de naissance,

- ...

[ Champagnat, Jabin, Méléard (2013), Adaptation in a stochastic multi-resources chemostat model ]

## Temps d'extinction des espèces non adaptées

Cas simple : deux populations de proies  $x_1$ ,  $x_2$  et une de prédateurs.  
L'équilibre du système déterministe associé est  $\mathbf{z}^* = (n_1^*, 0, h_1^*)$ .

**En combien de temps va s'éteindre la population  $N_2^K$  des individus de traits  $x_2$  ?**

Comme précédemment, on prend  $\mathbf{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_\varepsilon$ ,

Il existe  $a > 0$  tel que

$$\lim_K \mathbb{P} \left( N_2^K(a \log K) = 0 \right) = 1.$$

## Dynamique adaptative

On étudie les échelles des dynamiques adaptatives

- ▶ grande population,
  - ▶ mutations rares,
  - ▶ mutations de petite amplitude.
- 
- Metz et al (1992,1996), Dieckmann & Law (1996)
  - Champagnat (2006), Champagnat, Ferrière, Méléard (2008), Champagnat & Méléard (2011)
  - Champagnat & Méléard (2007), Leman (2015)
  - Méléard & Tran (2009)

## Introduction de mutations rares

A chaque évènement de reproduction, une mutation se produit avec probabilité

- $\rho u_K$  pour les proies et
- $\pi u_K$  pour les prédateurs.

Nous supposons que **les mutations sont rares** :

$$\log K \ll \frac{1}{Ku_K} \ll \exp(\mathbf{VK}), \quad \forall \mathbf{V} > \mathbf{0}.$$

→ Les échelles démographiques et évolutives sont séparées.

[ Champagnat (2006), Champagnat & Méléard (2011) ]

## Exemple de coévolution

Proie :  $x$  défense qualitative

→ induit un coût écologique : i.e. modifie les interactions avec d'autres espèces

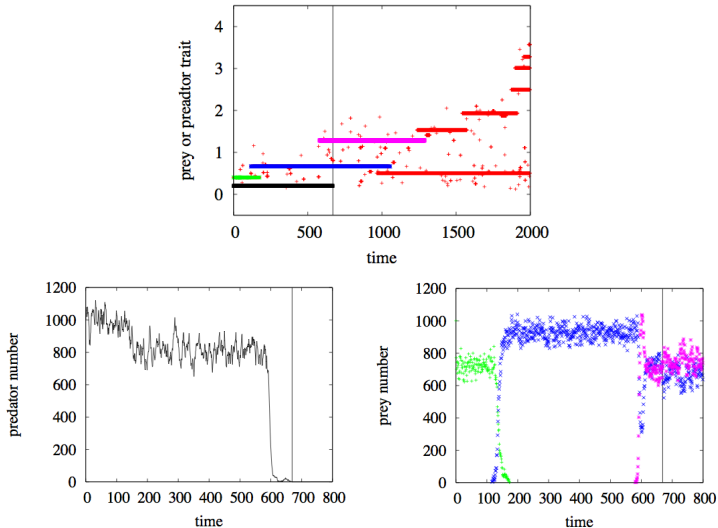
→ exemples : nicotine, alkaloïde

Prédateur :  $y$  préférence

- ▶  $b$ ,  $d$  and  $D$  constants
- ▶  $c(x, x') = \exp\left(\frac{-(x-x')^2}{2}\right)$ .
- ▶  $B(x, y) = \frac{1}{0.3} \exp\left(\frac{-(x-y)^2}{0.18}\right)$ .
- ▶  $K = 1000$  et  $u_K = 10^{-4}$ .

# Exemple de coévolution

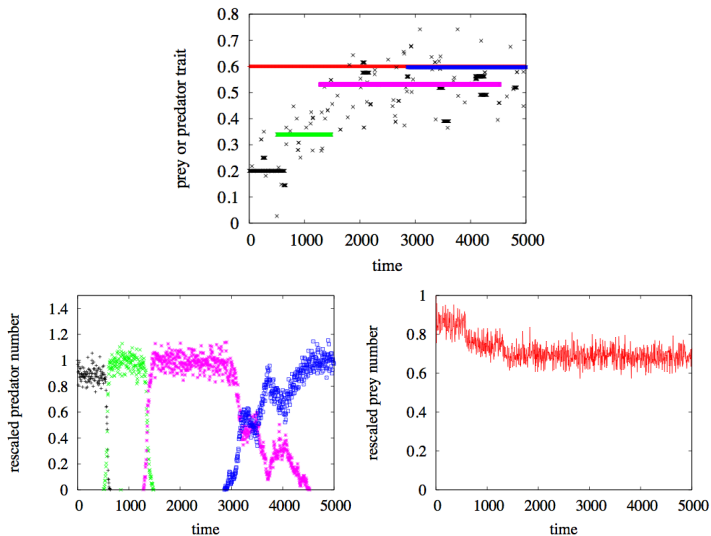
Évolution du phénotype des proies ( $p = 1, \pi = 0$ )





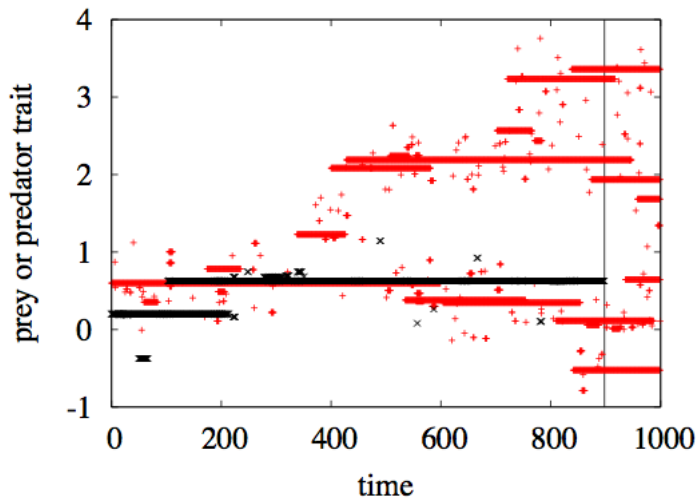
## Exemple de coévolution

Évolution du phénotype des prédateurs ( $p = 0$ ,  $\pi = 1$ )



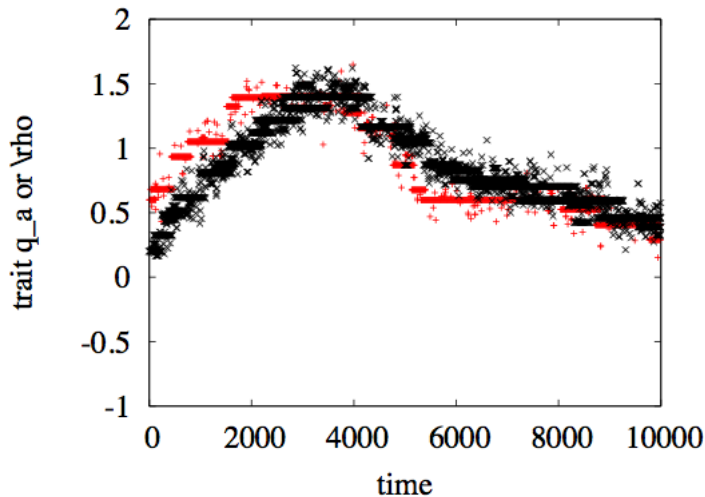
## Exemple de coévolution

Co-évolution ( $p = \pi = 1$ )



## Exemple de coévolution

Co-évolution ( $p = 1$ ,  $\pi = 5$ )



A l'échelle des mutations rares  $t \mapsto t/(Ku_K)$ 

## Théorème (Théorème 2.5.3)

Le processus  $(\nu^K(\frac{t}{Ku_K}), \eta^K(\frac{t}{Ku_K}))_{t \geq 0}$  converge (au sens des marginales de dimension finie) vers un processus de saut pur à valeurs dans l'espace  $\mathcal{E}$  des équilibres  $z^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  associés au système déterministe (pour le vecteur de traits  $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \in \mathcal{X}^d \times \mathcal{Y}^m$  pour  $d, m \geq 1$ )

A l'échelle des mutations rares  $t \mapsto t/(Ku_K)$ 

## Théorème (Théorème 2.5.3)

Le processus  $(\nu^K(\frac{t}{Ku_K}), \eta^K(\frac{t}{Ku_K}))_{t \geq 0}$  converge (au sens des marginales de dimension finie) vers un processus de saut pur à valeurs dans l'espace  $\mathcal{E}$  des équilibres  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  associés au système déterministe (pour le vecteur de traits  $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \in \mathcal{X}^d \times \mathcal{Y}^m$  pour  $d, m \geq 1$ )

Ce processus saute de  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  vers

- $\mathbf{z}^*((\mathbf{x}, x_i + u), \mathbf{y})$  à un taux infinitésimal Invasion d'une proie

$$\underbrace{p b(x_i) n_i^*}_{\text{probabilité de mutation}} \underbrace{\frac{[W(x_i + u; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{b(x_i + u)}}_{\text{survie du mutant}} \underbrace{m_p(x_i, u) du}_{\text{loi de mutation}}$$

$$W(x'; \mathbf{z}^*) = b(x') - d(x') - \sum_{i=1}^d c(x', x_i) n_i^* - \sum_{l=1}^m B(x', y_l) h_l^*.$$

A l'échelle des mutations rares  $t \mapsto t/(Ku_K)$ 

## Théorème (Théorème 2.5.3)

Le processus  $(\nu^K(\frac{t}{Ku_K}), \eta^K(\frac{t}{Ku_K}))_{t \geq 0}$  converge (au sens des marginales de dimension finie) vers un processus de saut pur à valeurs dans l'espace  $\mathcal{E}$  des équilibres  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  associés au système déterministe (pour le vecteur de traits  $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \in \mathcal{X}^d \times \mathcal{Y}^m$  pour  $d, m \geq 1$ )

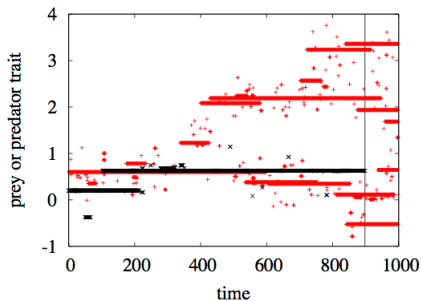
Ce processus saute de  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  vers

- $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, (\mathbf{y}, y_k + v))$  à un taux infinitésimal Invasion d'un prédateur

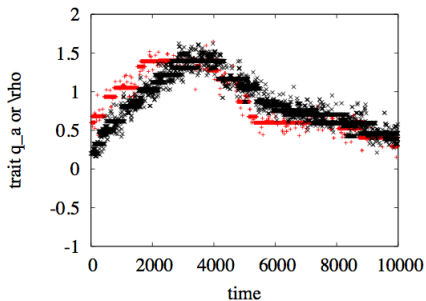
$$\underbrace{\pi h_k^* r \left( \sum_{i=1}^d B(x_i, y_k) n_i^* \right)}_{\text{probabilité de mutation}} \underbrace{\frac{[W_{pred}(y_k + v; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{r \left( \sum_{i=1}^d B(x_i, y_k + v) n_i^* \right)}}_{\text{survie du mutant}} \underbrace{m_P(y_k, v) dv}_{\text{loi de mutation}}$$

$$W_{pred}(y'; \mathbf{z}^*) = r \sum_{i=1}^d B(x_i, y') n_i^* - D(y').$$

## Exemple de coévolution



$$(p = \pi = 1)$$



$$(p = 1, \pi = 5)$$

## Communautés proies-prédateurs lentes-rapides

issu de l'article "*A piecewise deterministic model for prey-predator communities*" en révision à *Annals of Applied Probability* et d'un travail en cours.



# Motivations

→ Comment modéliser des communautés proies-prédateurs avec différentes échelles de temps ? (exemple : arbres-insectes).



*a*



*b*

▶ beaucoup plus d'insectes

---

*a.* Bugwood.org

*b.* Canadian Forest Service

## Motivations

→ Comment modéliser des communautés proies-prédateurs avec différentes échelles de temps ? (exemple : arbres-insectes).



*a*



*b*

- ▶ beaucoup plus d'insectes
- plus d'évènements de reproductions et de morts
- mutations plus fréquentes

---

*a.* Bugwood.org

*b.* Canadian Forest Service

# Motivations

→ Comment modéliser des communautés proies-prédateurs avec différentes échelles de temps ? (exemple : arbres-insectes).



*a*



*b*

- ▶ beaucoup plus d'insectes
- plus d'évènements de reproductions et de morts
- mutations plus fréquentes
  
- ▶ les insectes sont plus petits

---

*a.* Bugwood.org

*b.* Canadian Forest Service

# Motivations

→ Comment modéliser des communautés proies-prédateurs avec différentes échelles de temps ? (exemple : arbres-insectes).



*a*



*b*

- ▶ beaucoup plus d'insectes
- plus d'évènements de reproductions et de morts
- mutations plus fréquentes
  
- ▶ les insectes sont plus petits
- taux de reproduction et de mort plus grands

---

*a.* Bugwood.org

*b.* Canadian Forest Service

# Motivations

→ Comment modéliser des communautés proies-prédateurs avec différentes échelles de temps ? (exemple : arbres-insectes).



a



b

a. Bugwood.org

b. Canadian Forest Service

- ▶ beaucoup plus d'insectes
- plus d'évènements de reproductions et de morts
- mutations plus fréquentes
  
- ▶ les insectes sont plus petits
- taux de reproduction et de mort plus grands
- mutations plus fréquentes

## Construction microscopique

- ▶  $K \rightarrow \infty$  paramètre d'échelle de la population de prédateurs.
- ▶ On définit un processus de Markov  $(N_t^K, H_t^K)$  dont les transitions sont données par

$$\begin{array}{lll}
 (n, h) \rightarrow (n + 1, h) & \text{à taux} & n \cdot b \\
 (n - 1, h) & \text{à taux} & n \cdot (d + cn + B^K h) \mathbf{1}_{n \geq 2} \\
 (n, h + 1) & \text{à taux} & h \cdot r^K B^K n \\
 (n, h - 1) & \text{à taux} & h \cdot (D^K + C^K h)
 \end{array}$$

avec

$$B^K = \frac{B}{K}, \quad r^K = Kr, \quad D^K = D, \quad C^K = \frac{C}{K}$$

## Modèle démographique

### Théorème

Le processus  $(N_t^K, \frac{H_t^K}{K})$  converge en loi vers un processus  $(N_t, H_t)$  déterministe par morceau.

[Crudu, Debussche, Muller, Radulescu (2012), Convergence of stochastic gene networks to hybrid piecewise deterministic processes]

## Modèle démographique

### Théorème

Le processus  $(N_t^K, \frac{H_t^K}{K})$  converge en loi vers un processus  $(N_t, H_t)$  déterministe par morceau.

[Crudu, Debussche, Muller, Radulescu (2012), Convergence of stochastic gene networks to hybrid piecewise deterministic processes]

- ▶ Évolution des prédateurs :

$$\frac{d}{dt} H_t = H_t (rBN_t - D - CH_t).$$

- ▶ Évolution des proies : processus de naissance et mort

$$\begin{aligned} n &\rightarrow n + 1 && \text{à taux } n \cdot b \\ n &\rightarrow n - 1 && \text{à taux } n \cdot (d + cn + BH_t) \mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned}$$



Partant d'une condition initiale  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$

- ▶ Avant le premier saut au temps  $T_1$ ,

$$N_t = n, \quad \text{et} \quad H_t = \phi_n(h, t)$$

où  $\phi_n$  est le flot associé avec

$$\frac{d}{dt} \phi_n(h, t) = \phi_n(h, t) (rBn - D - C\phi_n(h, t)).$$

- ▶ Il existe un unique équilibre

$$h_n^* = \max\left(0, \frac{rBn - D}{C}\right)$$

tel que  $\phi_n(h, t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} h_n^*$ .

Partant d'une condition initiale  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$

- ▶ Premier temps de saut :

$$\mathbb{P}(T_1 \geq t) = \exp\left(-\int_0^t n\left(b + \left(d + cn + B\phi_n(h, s)\right)\mathbf{1}_{n \geq 2}\right) ds\right)$$

- ▶ A l'instant  $T_1$ ,

$$H_{T_1} = \phi_n(h, T_1)$$

et

- $N_{T_1} = n + 1$  avec probabilité  $\frac{bn}{\Theta(n, \phi_n(h, T_1))}$ ,
- $N_{T_1} = n - 1$  avec probabilité  $1 - \frac{bn}{\Theta(n, \phi_n(h, T_1))}$ .

où  $\Theta(n, h) = n(b + (d + cn + Bh)\mathbf{1}_{n \geq 2})$ .

- ▶ On recommence partant de  $(N_{T_1}, H_{T_1})$ .

## Existence d'une mesure invariante $\pi$ et ergodicité

### Théorème (Théorèmes 3.3.4 et 3.3.5)

- ▶ Le processus  $(N_t, H_t)$  admet une unique mesure de probabilité invariante  $\pi$ .
- ▶ De plus, il est exponentiellement ergodique, c'est-à-dire que si l'on note  $P_t$  le semigroupe de transition du processus  $(N, H)$  alors il existe deux constantes  $0 < \rho < 1$  et  $R > 0$  telles que pour toute condition initiale  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*$

$$\|P_t((n, h), \cdot) - \pi\|_{TV} \leq R\rho^t V(n, h),$$

où  $V(n, h) = n^2 + h$ .

## Schéma de la preuve

On montre successivement :

1. **vérifie un critère de Foster-Lyapunov** : il existe une fonction  $V$ , telle que  $\lim_{n,h \rightarrow \infty} V(n, h) = +\infty$ , telle que

$$\mathcal{A}V(n, h) \leq -\gamma V(n, h) + \delta \mathbf{1}_K(n, h)$$

avec  $\gamma, \delta > 0$  et  $K$  un compact.

avec  $\forall f : \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$  continue bornée telle que  $n \mapsto f(n, \cdot) \in \mathcal{C}_b^1$  pour tout  $n$  par

$$\begin{aligned} \mathcal{A}f(n, h) = & \frac{\partial}{\partial h} f(n, h) h(rBn - D - Ch) + (f(n, +1, h) - f(n, h))bn \\ & + (f(n-1, h) - f(n, h))n(d + cn + Bh)\mathbf{1}_{n \geq 2}. \end{aligned}$$

[Meyn-Tweedie (1993), Stability of Markovian processes II et III].

## Schéma de la preuve

On montre successivement :

1. **vérifie un critère de Foster-Lyapunov** : il existe une fonction  $V$ , telle que  $\lim_{n,h \rightarrow \infty} V(n, h) = +\infty$ , telle que

$$\mathcal{A}V(n, h) \leq -\gamma V(n, h) + \delta \mathbf{1}_K(n, h)$$

avec  $\gamma, \delta > 0$  et  $K$  un compact.

2. **est de Feller**,  
(i.e. pour tout  $t \geq 0$ ,  $(n, h) \mapsto \mathbb{E}_{(n,h)}(g(N_t, H_t))$  est continue pour  $g$  continue bornée).

[Meyn-Tweedie (1993), Stability of Markovian processes II et III].

## Schéma de la preuve

On montre successivement :

1. **vérifie un critère de Foster-Lyapunov** : il existe une fonction  $V$ , telle que  $\lim_{n,h \rightarrow \infty} V(n, h) = +\infty$ , telle que

$$AV(n, h) \leq -\gamma V(n, h) + \delta \mathbf{1}_K(n, h)$$

avec  $\gamma, \delta > 0$  et  $K$  un compact.

2. **est de Feller**,  
(i.e. pour tout  $t \geq 0$ ,  $(n, h) \mapsto \mathbb{E}_{(n,h)}(g(N_t, H_t))$  est continue pour  $g$  continue bornée).
3. **est irréductible sur  $\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*$**  (avec une bonne mesure).

→ Ces trois conditions assurent que  $(N, H)$  admet une unique mesure de probabilité invariante.

[Meyn-Tweedie (1993), Stability of Markovian processes II et III].

## Schéma de la preuve - Irréductibilité

## Définition

Le processus est irréductible sur  $\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}^+$  s'il existe une mesure  $\mu$   $\sigma$ -finie telle que pour tout  $A \in \mathcal{B}(\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}^+)$ ,

$$\mu(A) > 0 \implies \mathbb{E}_{(n,h)} \left( \int_0^\infty \mathbf{1}_A(N_t, H_t) dt \right) > 0, \quad \forall (n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}^+.$$

Si  $A \in \mathcal{B}(\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*)$  alors,  $A = \cup_{n \geq 1} \{n\} \times A_n$  et  $\sigma(A) = \sum \lambda(A_n)$

## Théorème (Théorème 3.3.1)

Le processus est irréductible pour la mesure  $\sigma$  restreinte à  $\mathbb{N}^* \times [h_1^*, +\infty)$ .

## Schéma de la preuve

On montre successivement :

1. **vérifie un critère de Foster-Lyapunov** : il existe une fonction  $V$ , telle que  $\lim_{n,h \rightarrow \infty} V(n, h) = +\infty$ , telle que

$$AV(n, h) \leq -\gamma V(n, h) + \delta \mathbf{1}_K(n, h)$$

avec  $\gamma, \delta > 0$  et  $K$  un compact.

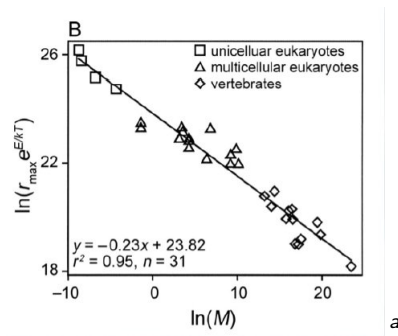
2. **est de Feller**,  
(i.e. pour tout  $t \geq 0$ ,  $(n, h) \mapsto \mathbb{E}_{(n,h)}(g(N_t, H_t))$  est continue pour  $g$  continue bornée).
3. **est irréductible sur  $\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*$**  (avec une bonne mesure).
4. **admet un squelette irréductible**  
(i.e.  $\exists \Delta > 0$ ,  $(Z_{q\Delta})_{q \in \mathbb{N}}$  est irréductible).

[Meyn-Tweedie (1993), Stability of Markovian processes II et III].



# Masse d'un insecte $\ll$ masse d'un arbre

Théorie métabolique : Les traits d'histoire de vie (taux de naissance, durée de vie, ....) d'un individu sont liés à sa masse.



a. [Brown et al. (2004), Toward a metabolic theory of ecology]

## Changement d'échelle de la dynamique du prédateur

- ▶ Supposons  $h_1^* > 0$ .
- ▶ Nous simplifions ici en prenant  $\varepsilon \rightarrow 0$  :

$$\frac{d}{dt} H_t^\varepsilon = \frac{H_t^\varepsilon}{\varepsilon} (rBN_t^\varepsilon - D - CH_t^\varepsilon)$$

et la dynamique du processus  $N^\varepsilon$  reste identique :

$$\begin{aligned} n \rightarrow n+1 & \quad \text{à taux} \quad n \cdot b \\ n-1 & \quad \text{à taux} \quad n \cdot (d + cn + BH_t^\varepsilon) \mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned}$$

## Changement d'échelle de la dynamique du prédateur

- ▶ Supposons  $h_1^* > 0$ .
- ▶ Nous simplifions ici en prenant  $\varepsilon \rightarrow 0$  :

$$\frac{d}{dt} H_t^\varepsilon = \frac{H_t^\varepsilon}{\varepsilon} (rBN_t^\varepsilon - D - CH_t^\varepsilon)$$

et la dynamique du processus  $N^\varepsilon$  reste identique :

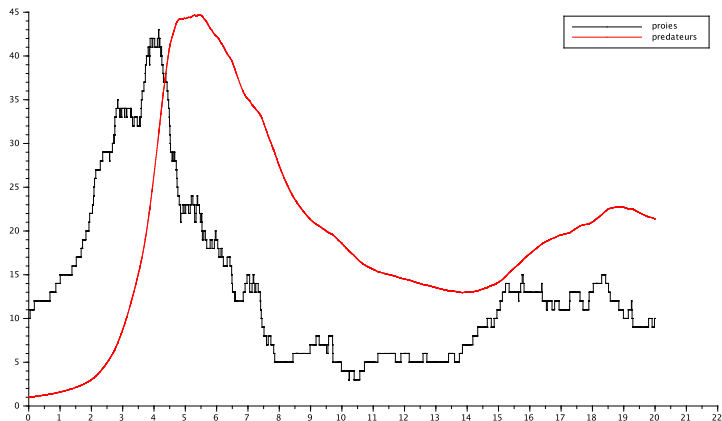
$$\begin{aligned} n &\rightarrow n + 1 && \text{à taux} && n \cdot b \\ n &- 1 && \text{à taux} && n \cdot (d + cn + BH_t^\varepsilon) \mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned}$$

→ Ceci revient à accélérer le temps chez les prédateurs

$$\phi_n^\varepsilon(h, t) = \phi_n\left(h, \frac{t}{\varepsilon}\right)$$

Que se passe-t-il lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$

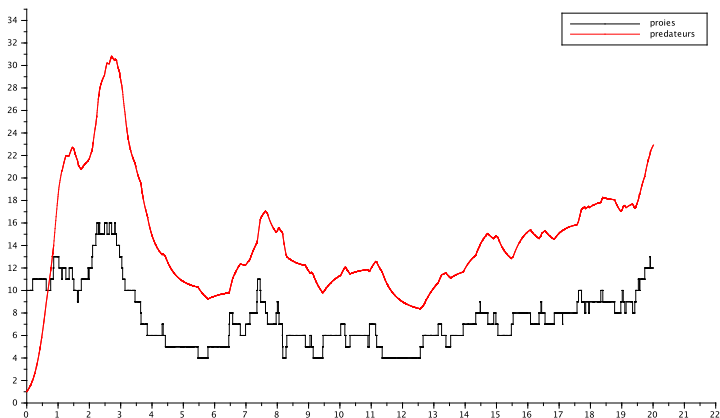
$\varepsilon = 1$



Paramètres :  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.0005$ ,  $B = 0.02$ ,  $R = 2$ ,  $D = 0$  et  $C = 0.02$ .

Que se passe-t-il lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$

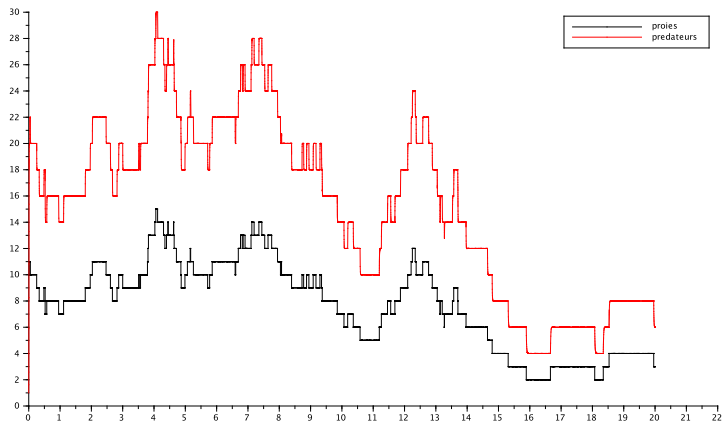
$\varepsilon = 0.1$



Paramètres :  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.0005$ ,  $B = 0.02$ ,  $R = 2$ ,  $D = 0$  et  $C = 0.02$ .

Que se passe-t-il lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$

$\varepsilon = 0.001$



Paramètres :  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.0005$ ,  $B = 0.02$ ,  $R = 2$ ,  $D = 0$  et  $C = 0.02$ .

## Moyennisation

Définissons les mesures d'occupation

$$\Gamma^\varepsilon([0, t], A) = \int_0^t \mathbf{1}_A(H_s^\varepsilon) ds, \quad \forall A \in \mathcal{B}(\mathbb{R}_+), t \geq 0.$$

### Théorème (Théorème 3.4.2)

Soit  $T > 0$ . La suite  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$  converge en loi vers  $(\bar{N}, \Gamma)$  dans  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}^*) \times \mathcal{M}_T([0, T] \times \mathbb{R}_+)$ .

Le processus  $(\bar{N}_t, t \in [0, T])$  est un processus de naissance et mort, dont l'évolution est donnée par

$$\begin{array}{ll} n \rightarrow n + 1 & \text{à taux } n \cdot b \\ n - 1 & \text{à taux } n \cdot (d + cn + Bh_n^*) \mathbf{1}_{n \geq 2} \end{array}$$

La mesure limite est donnée par  $\Gamma(ds \times dh) = \delta_{h_{N_s}^*}(dh) ds$ .

## Schéma de la preuve

1. Tension de la suite  $(N^\varepsilon)_\varepsilon$
2. Identification de la limite comme unique solution d'un problème de martingale.  
On utilise ici le fait qu'il existe  $\delta > 0$  tel que

$$|\phi_n^\varepsilon(h, t) - h_n^*| \leq |h - h_n^*| e^{-\delta t / \varepsilon}$$

[Genadot (2014). A multi-scale study of a class of hybrid predator-prey models.]



## Schéma de la preuve

1. Tension de la suite  $(N^\varepsilon)_\varepsilon$
2. Identification de la limite comme unique solution d'un problème de martingale.
3. Tension de la suite  $(\Gamma^\varepsilon)_\varepsilon$  :  
pour tout  $\delta > 0$  et  $t \in [0, T]$  il existe un compact  $K \subset \mathbb{R}_+$  tel que

$$\inf_\varepsilon \mathbb{E}(\Gamma^\varepsilon([0, t] \times K)) \geq (1 - \delta)t.$$

4. Identification de la limite des mesures d'occupation.

[Genadot (2014). A multi-scale study of a class of hybrid predator-prey models.]

[Kurtz (1992). Averaging for martingale problems and stochastic approximation.]

PDMP en dimension infinie et limite lente-rapide  
Application à la coévolution des communautés

## PDMP en dimension infinie

Afin de prendre en compte la composition phénotypique de la population de prédateurs :

- ▶  $H_t(y)$ , densité de prédateurs de trait  $y$  évolue selon une équation de type réaction-diffusion

$$\begin{cases} \partial_t H_t(y) = m \Delta_y H_t + H_t \left( r N_t B(y) - D(y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t(y') dy' \right) \\ \partial_\nu H_t(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial \mathcal{Y} \end{cases}$$

avec  $\mathcal{Y}$  un ouvert connexe borné et régulier de  $\mathbb{R}^V$ .

- ▶ couplé avec un processus de naissance et mort  $N$  :

$$\begin{aligned} n &\rightarrow n + 1 && \text{at rate } n \cdot b \\ n &\rightarrow n - 1 && \text{at rate } n \cdot \left( d + cn + \int B(y) H_t(y) dy \right) \mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned}$$

- Sur  $\{N_0 = n_0, H_0 = h_0\} \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{L}^2$ ,  $\forall t \leq T_1$ , alors  $H_t = \phi_{n_0, h_0}(t, \cdot)$  l'unique solution de

$$\begin{cases} \partial_t \phi(t, y) = m \Delta_y \phi + \phi \left( rB(y)n_0 - D(y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') \phi(t, y') dy' \right) \\ \partial_\nu \phi(t, y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial \mathcal{Y} \\ \phi(0, \cdot) = h_0 \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y}). \end{cases} \quad (1)$$

$t \mapsto \phi_{n_0, h_0}(t, \cdot)$  est continue et positive de  $\mathbb{R}_+^*$  dans  $\mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$   
[Champagnat & Méléard (2007), Coville (2013)].

- Contrôles de moments :

$$\forall t \in [0, T], \quad \|H_t\|_{\mathbb{L}^1} \leq \|H_0\|_{\mathbb{L}^1} \vee \frac{r \sup_{s \in [0, T]} N_s}{\underline{C}}, \quad p.s.$$

### Proposition

Si  $\mathbb{E}(N_0) < \infty$  et  $\mathbb{E}(\|H_0\|_{\mathbb{L}^1}) < \infty$ , le processus  $(N, H)$  est bien défini pour tout  $t \geq 0$  dans  $\mathbb{N}^* \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$ .

## Comportement en temps long des solutions de l'EDP

Proposition (Lemme 1.1, Théorème 1.2 et 1.4 - Leman et al. (2014))

Il existe une valeur propre principale  $\lambda_1^n$  au problème suivant :

$$\begin{cases} m\Delta_y \bar{u}(y) - (rBn - D)\bar{u}(y) = \lambda_1^n \bar{u}(y), & \forall y \in \mathcal{Y} \\ \partial_\nu \bar{u}(y) = 0, & \forall y \in \partial\mathcal{Y} \end{cases}$$

Si  $\lambda_1^n > 0$  alors (1) admet une unique solution stationnaire strictement positive  $\bar{\phi}_n \in \mathcal{C}^2(\mathcal{Y})$  et  $\phi_n \xrightarrow{\mathbb{L}^\infty} \bar{\phi}_n$ .

Théorème (Théorème 4.3.3)

Si  $\lambda_1^n > 0$ , et que  $\phi_0 \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  vérifie  $0 < \eta \leq \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K$ . Alors il existe une constante  $M = M(n, \eta, K) > 0$  et un  $\delta = \delta(n) > 0$  tels que

$$\|\phi_n(t, \cdot) - \bar{\phi}_n\|_{\mathbb{L}^1} \leq Me^{-\delta t}.$$

[Magal & Webb (2000).]

## Petite masse des prédateurs

- Soit  $\varepsilon > 0$ , nous construisons un processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$

$$\begin{cases} \partial_t H_t^\varepsilon(y) = \frac{1}{\varepsilon} \left[ m \Delta_y H_t^\varepsilon + H_t^\varepsilon \left( rB(y)N_t^\varepsilon - D(y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t^\varepsilon(y') dy' \right) \right] \\ \partial_\nu H_t^\varepsilon(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial\mathcal{Y} \end{cases}$$

et l'évolution du processus  $N^\varepsilon$  reste inchangée mais dépend de  $H^\varepsilon$ .

- On suppose  $\inf_{y \in \mathcal{Y}} rB(y) - D(y) > 0$ .
- Il existe  $L_0 > 0$  tel que pour tout  $\varepsilon > 0$ ,

$$N_0^\varepsilon \leq L_0 \quad \text{et} \quad \frac{\inf \mathcal{R}_1(y)}{\underline{C}} \leq \|H_0^\varepsilon\|_{\mathbb{L}^1} \leq \frac{r\bar{B}L_0}{\underline{C}} \quad p.s.$$

## Convergence de la composante lente

### Théorème (Théorème 4.4.2)

Pour tout  $T > 0$ , le processus  $N^\varepsilon$  converge en loi dans  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}^*)$  vers  $\bar{N}$  un processus de naissance et mort sur  $\mathbb{N}^*$  dont le générateur infinitésimal  $\mathcal{L}$  est défini pour toute fonction  $f : \mathbb{N}^* \rightarrow \mathbb{R}$  mesurable bornée par

$$\begin{aligned} \mathcal{L}f(n) = & (f(n+1) - f(n))bn \\ & + (f(n-1) - f(n))n(d + cn + \int_{\mathcal{Y}} B(y)\bar{\phi}_n(y)dy)\mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned}$$

où  $\bar{\phi}_n$  est l'unique solution stationnaire strictement positive de l'EDP.





## Moyennisation et mesures invariantes

- ▶ Le processus  $(\bar{N}, h_{\bar{N}}^*)$  a une unique mesure de probabilité invariante  $\bar{\pi} = \sum \mu_n \delta_{(n, h_n^*)}$  avec

$$\forall n \geq 2, \quad \mu_n = \frac{b_1 \cdots b_{n-1}}{d_2 \cdots d_n} \mu_1.$$

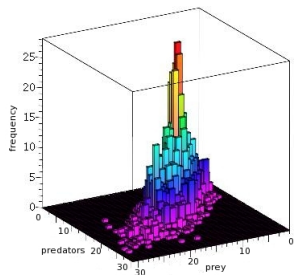
### Proposition (Proposition 3.4.5)

La mesure  $\bar{\pi}$  admet un unique mode.

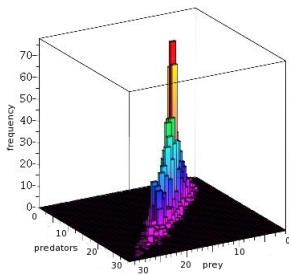
- ▶ Nous nous intéressons à la suite  $\pi^\varepsilon$  des mesures invariantes du processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$ .

# Simulations

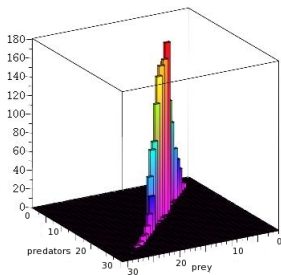
$$\varepsilon = 1$$



$$\varepsilon = 0.1$$



$$\varepsilon = 0.00001$$



**Figure :** Approximation de la mesure invariante  $\pi^\varepsilon$  pour différentes valeurs de  $\varepsilon$ . Ces histogrammes sont construits à partir de 3000 itérations du processus  $Z^\varepsilon$  jusqu'au temps 1000. Paramètres :  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.005$ ,  $B = 0.02$ ,  $r = 2$ ,  $D = 0$  et  $C = 0.04$ .