



**HAL**  
open science

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

Manon Costa

► **To cite this version:**

Manon Costa. Modélisation probabiliste et éco-évolutive des communautés proies-prédateurs. Probabilités [math.PR]. Ecole Polytechnique, 2015. Français. NNT : . tel-01235792

**HAL Id: tel-01235792**

**<https://hal.science/tel-01235792v1>**

Submitted on 30 Nov 2015

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



## THÈSE

pour l'obtention du titre de  
**DOCTEUR DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE**  
Spécialité : **Mathématiques Appliquées**

par

**Manon Costa**

---

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

---

Soutenue le 22 septembre 2015 devant un jury composé de

M. Vincent Bansaye	École Polytechnique	Examineur
M. Frédéric Bonnans	École Polytechnique	Examineur
M. Sébastien Gadat	Université Toulouse 1 Capitole	Examineur
M. Nicolas Loeuille	Université Pierre et Marie Curie	Examineur
Mme. Sylvie Méléard	École Polytechnique	Directrice de thèse
M. Etienne Pardoux	Université Aix-Marseille	Rapporteur
Mme. Michèle Thiullen	Université Pierre et Marie Curie	Examinatrice

Après avis des rapporteurs

M. Etienne Pardoux	Université Aix-Marseille
Mme. Léa Popovic	Concordia University



## Remerciements

Mes premiers remerciements vont bien évidemment à Sylvie Méléard qui m'a encadrée pendant ces trois années de thèse. C'est avec une grande passion que tu m'as poussée à explorer les questions qui me semblaient intéressantes, à construire mes idées et à prendre confiance en moi. Je te remercie pour le temps que tu as consacré à relire mon travail en cherchant toujours à l'améliorer. Je te suis également reconnaissante pour ton dynamisme et ton enthousiasme qui créent un cadre de recherche extrêmement stimulant et intéressant.

Je tiens ensuite à remercier Nicolas Loeuille avec qui j'ai travaillé à rendre cette thèse aussi pertinente écologiquement que possible. Nos discussions sont à la base de ce travail et je te remercie d'avoir toujours su répondre à mes questions avec patience et pédagogie et de m'avoir proposé constamment une abondante littérature. Je remercie également Céline Hauzy avec qui j'ai débuté cette thèse et qui m'a initiée à l'écologie des communautés.

Je suis très reconnaissante à mes deux rapporteurs Lea Popovic et Etienne Pardoux d'avoir accepté de relire ma thèse. Je remercie tout particulièrement Etienne avec qui j'ai débuté la recherche lors de mon stage de Master 2 et qui m'a fait entrer dans ce groupe de recherche si prolifique.

Je suis très heureuse que Vincent Bansaye, Frédéric Bonnans, Sébastien Gadat et Michèle Thieullen aient accepté de participer à mon jury de thèse. Je remercie tout particulièrement Vincent Bansaye et Frédéric Bonnans pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail, Michèle Thieullen pour son très beau cours de neurosciences à Aussois qui m'a donné envie d'étudier des PDMP, et Sébastien Gadat avec qui je vais poursuivre mes recherches à Toulouse.

Je remercie également François Allouges, Gersende Fort et Carl Graham pour les discussions extrêmement enrichissantes que j'ai pu avoir avec eux sur mes recherches.

Les nombreuses rencontres de l'ANR MANEGE et de la Chaire MMB, ont été pour moi une source de motivation et d'inspiration. Je remercie tous ceux qui ont participé à l'organisation de ces rencontres chaleureuses et en particulier Sylvie Méléard, Vincent Bansaye et Emmanuel Porcher. Je suis également reconnaissante à Sylvain Billiard, Chi Tran, Laurence Marsalle, Amandine Veber et Denis Villemonais pour les discussions que nous avons eues et leurs encouragements sur mon travail.

J'ai beaucoup apprécié la vie au CMAP. Je souhaiterais tout d'abord remercier Camille Coron, Charline Smadi et Hélène Leman, pour tous les moments que nous avons passé ensemble, pour votre soutien, vos réponses et votre acharnement à résoudre ce système en dimension 4!

Je remercie également tous ceux avec qui j'ai partagé de bons moments Etienne

Adam, Matthieu Aussal, Lucas Gérin, Pascal Benchimol, Xavier Dupuis, Aline Marguet, Gustaw Matulewicz, Aymeric Maury, Guillaume Mazanti, Gwenaël Mercier, Laurent Pfeiffer, Romain Poncet, Simona Schiavi, Jean-Léopold Vié. Merci en particulier à Aline, Charline, Hélène, Romain et Guilherme qui ont su rendre notre bureau si agréable, à Gwenaël avec qui j'ai partagé tous les stress de la thèse, à Aymeric pour ses cours de rock et son moral de fer, à Etienne et Lucas pour avoir participé assiduellement aux pauses de 16h. Il faut ajouter que le CMAP dispose de deux merveilleuses équipes de foot, le Real Matrice et le Real Matrice Carré, dont j'ai eu l'immense plaisir d'être capitaine. Merci à tous pour votre enthousiasme indéfectible (même de nuit par grand froid), et pour votre bonne humeur dans la victoire comme dans la défaite !

Je souhaite remercier toute l'équipe administrative du CMAP et en particulier Nassera, Alexandra et Nathalie pour leur aide et leur patience.

Je remercie mes amis Benj, Jérém et Régis pour leur assiduité sportive, Camille, Cyrielle, et Thibault pour nos dégustations œnologiques, Delphine pour avoir partagé mes questions et mes joies depuis Londres et enfin Flo, Fanfoué, Laet' et Val' pour vous assurer que je diverge suffisamment.

Je remercie ma belle-famille et en particulier Amélie, Cyrille, Gaëtan, Sébastien et Xavier pour votre accueil et nos nombreuses soirées lyonnaises.

Je souhaite remercier du fond du cœur toute ma famille, et en particulier mes parents Pedro et Françoise, mes sœurs Margot et Maëlle ainsi que Rupert, pour tous ces moments joyeux que nous partageons et pour votre persévérance à comprendre mes recherches. Merci infiniment d'être présents aujourd'hui et bon anniversaire Papa :)

Enfin, un immense merci à toi, Matthieu, pour ton soutien, ta présence, ton amour au quotidien. Tu as su me rassurer, m'entourer, me supporter tout au long de cette thèse, écoutant aussi bien mon enthousiasme que mes doutes. Je te remercie pour toutes ces années et j'ai hâte de voir ce que l'avenir nous réserve !

# Table des matières

<b>Introduction générale</b>	<b>1</b>
1 Contexte et modélisation microscopique de la communauté proies-prédateurs . . . . .	2
2 Résumé des résultats de la thèse . . . . .	8
<b>1 Introduction aux problématiques écologiques</b>	<b>31</b>
1.1 Phénotypes liés à l'interaction proies-prédateurs . . . . .	32
1.2 Impacts de la co-évolution sur les réseaux écologiques . . . . .	37
1.3 Prendre en compte la masse des individus : théorie métabolique . . .	42
1.4 Conclusion . . . . .	47
<b>2 Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community</b>	<b>49</b>
2.1 Introduction . . . . .	50
2.2 The model . . . . .	53
2.3 Long time behavior of the solutions of the deterministic system $LVP$	60
2.4 Consequence for the long time behavior of the stochastic process . .	66
2.5 Evolution of the process in a rare mutation time scale . . . . .	70
2.6 Discussion . . . . .	85
2.7 Perspectives . . . . .	88
A Construction of a trajectory of the prey-predator community process	89
B Proof of Proposition 2.2.1 . . . . .	90
C Proof of Theorem 2.3.3 . . . . .	94
D Proof of Theorem 2.4.2 . . . . .	95
E Scilab code for the numerical simulations . . . . .	102
<b>3 A piecewise deterministic model for prey-predator communities</b>	<b>109</b>
3.1 Introduction . . . . .	111
3.2 The model . . . . .	113
3.3 Ergodic properties . . . . .	119
3.4 Re-scaling the predator dynamics . . . . .	135

3.5 Perspectives . . . . .	147
A Scilab code for the simulations . . . . .	149
<b>4 PDMP en dimension infinie et limite lente-rapide</b>	
<b>Application à la coévolution des communautés</b>	<b>153</b>
4.1 Introduction - Le modèle . . . . .	154
4.2 Construction trajectorielle et générateur étendu . . . . .	157
4.3 Comportement en temps long des solutions de l'équation aux dérivées partielles . . . . .	160
4.4 Limite lente-rapide du PDMP en dimension infinie . . . . .	162
4.5 Simulations numériques : Applications à l'étude de l'évolution des communautés . . . . .	170
4.6 Perspectives . . . . .	178
A Preuve du Théorème 4.3.3 . . . . .	182
B Code pour les simulations numériques . . . . .	186
 <b>Bibliographie</b>	 <b>191</b>

# Table des figures

1.1	Exemple d'intensité de la prédation pour des prédateurs généralistes et spécialistes . . . . .	35
1.2	Différents types d'effets indirects . . . . .	38
1.3	Exemple de cascade trophique. Le signe + indique une interaction indirecte positive. . . . .	39
1.4	Exemple d'extinctions en chaîne dans un cas de compétition apparente. . . . .	41
2.1	Effect of the predator preference on two prey populations with different defense strategies . . . . .	57
2.2	Eco-evolution of the prey qualitative defense . . . . .	73
2.3	Eco-evolution of the predator preference . . . . .	75
2.4	Co-evolution of the prey qualitative defense and the predator preference . . . . .	76
2.5	Eco-evolution of the prey quantitative defense . . . . .	77
2.6	A trajectory of $\mathcal{Z}^K$ in the neighbourhood of $\mathbf{z}^*$ for $d = m = 1$ . . . . .	100
3.1	(Case 1A.) Different ideal trajectories for the specific sub-case where the initial condition $(n, h)$ satisfies $n \leq k$ and $h_- < h_n^* \leq h \leq h_+$ . The red line is the map $m \mapsto h_m^*$ . . . . .	123
3.2	(Case 1A.) An ideal trajectory. The vertical blue arrows represent the time needed by the flow to get from the tail to the head of the arrow. . . . .	124
3.3	(Cases 1B. and 1C.) Examples of ideal trajectories. . . . .	125
3.4	(Case 2A.) Construction of the auxiliary interval and of an ideal trajectory. . . . .	126
3.5	(Case 2B.) Construction of the auxiliary interval $I'$ . . . . .	127
3.6	(Case 2C.) Construction of the different auxiliary intervals. . . . .	128
3.7	The hatched area corresponds to the points that can not be reached as soon as the initial condition is not in this zone. . . . .	129
3.8	Approximation of the invariant measure $\pi^\varepsilon$ for different values of $\varepsilon$ . . . . .	146
3.9	Approximation of the prey and the predator marginal invariant distributions for different values of $\varepsilon$ . . . . .	147



4.1	Solution stationnaire de (4.3) pour différents généralisme . . . . .	172
4.2	Solution stationnaire de (4.3) pour des grandes mutations . . . . .	173
4.3	Solution stationnaire de (4.3) pour $n_1 \neq n_2$ (différents $g, m = 0.3$ ) . .	174
4.4	Solution stationnaire de (4.3) pour $n_1 \neq n_2$ ( $g = 0.008, m = 0.01$ ) . .	175
4.5	Solution stationnaire de l'équation différentielle en dimension 2 . . .	176
4.6	Simulation d'une trajectoire du processus déterministe par morceaux ( $\mathbf{N}, H$ ) . . . . .	177

---

## Introduction générale

---

Cette thèse porte sur la modélisation mathématique et l'étude rigoureuse de l'impact de la sélection naturelle sur les communautés proies-prédateurs. Plus précisément, nous nous intéressons aux dynamiques de coévolution qui sont engendrées par les pressions de sélection que les proies et les prédateurs induisent les uns sur les autres [95]. Ainsi, nous considérons l'évolution des phénotypes (ou traits) des proies et prédateurs qui sont liés à leur interaction. Dans cette thèse, nous introduisons un modèle microscopique de la communauté proies-prédateurs et déduisons à l'aide de limites d'échelles, différents processus macroscopiques décrivant les dynamiques démographiques et évolutives de la communauté.

Dans une première partie, nous nous intéresserons à des échelles liées à la théorie des dynamiques adaptatives, c'est-à-dire à des échelles de temps suffisamment longues pour observer l'évolution phénotypique des populations. La théorie des dynamiques adaptatives est une théorie écologique développée par Metz et al. [130, 131], Dieckmann & Law [60] qui décrit l'évolution phénotypique d'une population sous les hypothèses de grande population, mutations rares et mutations de faible amplitude. Nous étendrons les résultats de Champagnat [32, 33, 39], qui justifient mathématiquement les processus étudiés en théorie des dynamiques adaptatives, au cadre des coévolutions proies-prédateurs.

Dans une seconde partie, nous considérerons des communautés proies-prédateurs spécifiques dans lesquelles les dynamiques démographiques et évolutives de la population de prédateurs sont plus rapides que celles des proies. Cette hypothèse traduit le fait que les masses des proies et de leurs prédateurs peuvent être très différentes. Nous nous intéresserons plus particulièrement au cas où la masse des prédateurs est très faible par rapport à celle des proies. Nous introduirons des modèles originaux sous la forme de processus stochastiques couplés avec des dynamiques déterministes (en dimension finie ou infinie) afin de décrire les dynamiques lentes-rapides de ces communautés.

Cette introduction est structurée en deux parties. Dans la première partie, nous

présentons les motivations de ce travail et détaillons le modèle microscopique de la communauté proies-prédateurs qui est à la base de ce travail. Nous détaillons le contexte écologique de ce travail dans le Chapitre 1. Dans une seconde partie, nous expliquons la structure de cette thèse et énonçons les principaux résultats obtenus ainsi que les idées mises en œuvre pour leur démonstration.

## 1 Contexte et modélisation microscopique de la communauté proies-prédateurs

A l'origine de cette thèse se trouve la question de l'étude de la coévolution des phénotypes au sein des réseaux trophiques. La sélection naturelle, introduite par Darwin est un mécanisme d'évolution des caractéristiques individuelles basée sur trois ingrédients : l'existence d'une variabilité génétique au sein des populations (du fait de la reproduction sexuée, ou de mutations), l'héritabilité des caractères individuels et une sélection des phénotypes qui est par exemple liée à de la compétition avec d'autres individus de sa propre espèce ou d'espèces différentes. Lorsque l'on s'intéresse à différentes espèces qui interagissent au sein d'un réseau écologique, chaque espèce induit sur les espèces avec lesquelles elle interagit une pression de sélection liée aux caractéristiques individuelles mises en jeu par l'interaction. Par exemple dans une interaction proies-prédateurs les mécanismes de défenses de proies et de préférence des prédateurs sont soumis à des pressions de coévolution. L'évolution de chaque individu dépend donc à chaque instant des phénotypes des individus avec lesquels il interagit.

Ainsi, pour étudier l'évolution d'une population, il est nécessaire de prendre en compte les espèces avec lesquelles elle interagit. Dans cette thèse, nous avons choisi de nous intéresser plus spécifiquement à la coévolution des interactions proies-prédateurs (ou plantes-herbivores) car elles forment une brique élémentaire de réseaux d'interactions écologiques plus complexes.

### 1.1 Contexte

#### Dynamique démographique des communautés proies-prédateurs

Les équations les plus connues pour décrire les dynamiques démographiques d'une communauté proies-prédateurs sont les équations de Lotka-Volterra. Ces équations, introduites indépendamment par Volterra [172] et Lotka [117] décrivent la dynamique au cours du temps du nombre de proies  $n(t)$  et du nombre de prédateurs  $h(t)$  à l'aide d'un système couplé de deux équations différentielles ordinaires :

$$\begin{aligned} \text{proies : } & \frac{d}{dt}n(t) = n(t)(\alpha - \beta h(t)) \\ \text{prédateurs : } & \frac{d}{dt}h(t) = h(t)(-\gamma + \delta n(t)). \end{aligned}$$

Les paramètres  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  et  $\delta$  sont positifs et décrivent respectivement le taux de croissance des proies, l'intensité de la prédation, le taux de mort naturelle des prédateurs et leur taux de consommation des proies. Les solutions de ces équations ont des trajectoires cycliques. De telles trajectoires sont observées dans la nature : l'exemple le plus connu (mais controversé) est celui des relevés démographiques de populations de lynx canadiens et de lièvres d'Amérique effectués par la Hudson Bay Compagny (e.g. Gilpin [82]). Kendall et al. [98] estiment que 30% des dynamiques de populations animales sont cycliques (voir également [149, Chapitre 7] pour des exemples chez les insectes). Ces équations ont permis de comprendre les difficultés liées à la pêche des sardines après la première guerre mondiale, ce qui est le problème original de Volterra [172].

Les équations de Lotka-Volterra ont par la suite été généralisées afin de prendre en compte d'autres paramètres comme la compétition entre les individus, un plus grand nombre de populations, ou d'autres formes de fonction d'interaction (voir Murray [139, Chapitre 3] et Hofbauer & Sigmund [89, Partie I] pour une introduction sur ces modèles). Ces systèmes posent des questions mathématiques complexes notamment en ce qui concerne le comportement en temps long des solutions. En effet, dès la dimension 3, c'est-à-dire l'étude de communautés comportant deux populations de proies et une population de prédateurs, les solutions peuvent avoir des dynamiques complexes : en fonction des paramètres, les solutions peuvent admettre un unique équilibre globalement asymptotiquement stable, plusieurs équilibres localement stables, un cycle limite, ou bien avoir des dynamiques chaotiques (voir Hsu [91] et Takeuchi & Adachi [164]). Dans le cas de communautés comportant plus d'espèces, des conditions générales pour la stabilité globale des équilibres de grands systèmes proies-prédateurs ont été obtenues par Goh [84] et Takeuchi & Adachi [163]. Ces conditions imposent des restrictions fortes sur les matrices d'interactions entre espèces. Dans le Chapitre 2, nous améliorerons ces conditions pour l'existence d'équilibres globalement asymptotiquement stables pour certains systèmes de Lotka-Volterra proies-prédateurs spécifiques.

Ces modèles de communautés basés sur des équations différentielles sont très utilisés en biologie et en écologie (e.g. [139, 114]). Toutefois, lorsque l'on s'intéresse à l'évolution phénotypique des communautés, une question importante est de comprendre comment les populations mutantes envahissent les communautés [131]. Comme les mutations apparaissent à l'échelle des individus, il est nécessaire de décrire

plus finement l'évolution démographique de leur population. En effet, les équations différentielles ne permettent pas de prendre en compte les phénomènes stochastiques liés aux petites tailles de population. C'est pourquoi, dans cette thèse nous avons choisi de considérer un modèle microscopique et aléatoire de la communauté proies-prédateurs que nous décrirons dans le Section 1.2 de cette introduction.

### **Théorie des dynamiques adaptatives**

En écologie, la théorie des dynamiques adaptatives décrit l'impact de la sélection naturelle sous les hypothèses de grande population et de mutations rares. Introduite par Metz et al. [131] et Dieckmann & Law [60], cette théorie décrit l'évolution des caractères d'une population lorsque les échelles démographiques et évolutionnaires sont séparées. Plus précisément, comme les mutations sont supposées rares, la population atteint son équilibre démographique entre chaque apparition d'un mutant. On peut ainsi définir la *fitness d'invasion* du mutant dans une population dite *résidente*. Cette fitness représente le taux de croissance d'une petite population de mutants dans une population résidente à son équilibre démographique. En particulier, lorsque la fitness du mutant est positive, celui-ci peut envahir la communauté, c'est-à-dire que sa population peut croître. Ainsi, l'évolution phénotypique d'une population suit le gradient de la fitness d'invasion. Cette évolution peut être décrite par une équation différentielle, appelée *équation canonique des dynamiques adaptatives* [39, 60].

Champagnat [32] puis Champagnat *et al.* [34][39] ont proposé une justification mathématique rigoureuse de ces phénomènes en partant d'un modèle microscopique de la population. Ils ont introduit un processus de saut pur décrivant les équilibres successifs de la communauté lorsque les mutations sont rares. Puis, sous l'hypothèse que les mutations ont un faible impact sur les phénotypes, ils ont montré que, sous une bonne renormalisation, ce processus converge vers l'équation canonique des dynamiques adaptatives.

En ce qui concerne la prise en compte des interactions entre espèces, la théorie des dynamiques adaptatives a ensuite été étendue heuristiquement par Marrow et al. [122] dans le cadre des dynamiques proies-prédateurs. Plus précisément, ils introduisent une version bidimensionnelle de l'équation canonique qui décrit, à l'aide d'un système couplé de deux équations différentielles, les dynamiques de coévolution des traits des proies et prédateurs (voir également [100]). D'un point de vue mathématique, Durrett & Mayberry [65] étudient une version microscopique de certaines communautés proies-prédateurs spécifiques et se sont intéressés à l'évolution des traits des proies en présence d'une population de prédateurs sans mutation et inversement.

Dans le Chapitre 2 nous étendons les résultats de Champagnat *et al.* pour la coévolution de proies et prédateurs. Partant d'une modélisation microscopique de la communauté, nous introduisons différents processus permettant de décrire la coévolution des proies et de leurs prédateurs et justifions mathématiquement le système d'équations canoniques proposé par [122].

### Prise en compte des différences d'échelles de temps

Dans ces différents travaux, une même hypothèse sous-jacente est utilisée pour modéliser les communautés : les différentes espèces évoluent selon des échelles de temps similaires. Toutefois, cette hypothèse ne s'applique pas à toutes les communautés proies-prédateurs. On peut par exemple observer un ratio de l'ordre de 10 entre les temps de génération de grands herbivores et des plantes sur lesquelles ils se nourrissent. Des cas plus extrêmes encore peuvent apparaître dans les communautés arbres-insectes dans lesquelles la durée de vie des insectes se mesure en semaines ou mois alors que celle des arbres se mesure en dizaines voire centaines d'années.

De plus, ces différences de temps de génération ont un impact sur l'évolution phénotypique des espèces. En effet, si l'on fait l'hypothèse qu'une mutation sur le phénotype se produit avec la même probabilité à chaque événement de reproduction, alors les espèces qui se reproduisent le plus fréquemment ou dont la population est plus importante voient apparaître plus de mutations. Ainsi, la variabilité génétique est plus importante au sein des populations se reproduisant plus fréquemment et ces dernières sont donc plus adaptables face aux changements de leur environnement.

Ces différences d'échelles de temps peuvent s'expliquer par la théorie métabolique qui fait le lien entre les caractéristiques des individus et leur masse. En particulier, elle prédit que les taux d'évolution d'un individu (taux de mort, de reproduction) décroissent lorsque la masse augmente (Brown *et al.* [27], West *et al.* [174], Ginzburg & Damuth [83], Gillooly *et al.* [81]). Nous ferons dans le Chapitre 1, une introduction plus poussée de cette théorie et de ses implications écologiques.

Ainsi, une façon de prendre en compte les différences d'échelle de temps entre différentes populations est d'inclure la masse des individus. En suivant cette approche, Loeuille & Loreau [114] ont considéré la masse comme le trait phénotypique soumis à la sélection naturelle. Ils ont alors observé l'apparition de réseaux trophiques ayant des propriétés proches des réseaux observés en terme de nombres d'espèces ou de longueur de la chaîne trophique par exemple (voir également [24, 159, 10]).

Dans les Chapitres 3 et 4 nous introduisons des processus déterministes par morceaux en dimension finie puis infinie pour étudier ces dynamiques lentes-rapides.

## 1.2 Modélisation individu-centrée de la communauté

Nous introduisons maintenant le modèle mathématique qui est à la base de nos travaux. Nous considérons une communauté formée de proies et de prédateurs qui évolue au cours du temps selon un processus de naissance et mort incluant des mutations à la naissance. La population de proies est caractérisée par un trait  $x$  à valeurs dans un compact  $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}^p$ . Le trait  $x$  représente les capacités de défense de la proie (de nombreux exemples sont donnés dans la Section 1.1). De même, la population de prédateurs est caractérisée par un phénotype  $y$  qui décrit ses capacités de prédation à valeurs dans un compact  $\mathcal{Y} \subset \mathbb{R}^P$ .

### Processus sans mutation

Pour comprendre l'évolution phénotypique des communautés, une première question importante est celle de la dynamique démographique entre deux événements de mutations. Nous ferons souvent l'hypothèse que les mutations sont rares. Ainsi, nous étudierons tout d'abord les dynamiques démographiques de communautés dans lesquelles la probabilité de mutation est nulle. Dans ce cas, le nombre de traits présents dans la communauté est fixé. Dans la suite, nous décrivons la dynamique d'une communauté composée de  $d$  types de proies  $x_1, \dots, x_d$  et de  $m$  types de prédateurs  $y_1, \dots, y_m$ . Au cours du temps, l'état de cette communauté est donné par le vecteur  $\mathbf{Z} \in \mathbb{N}^{d+m}$  des tailles de chacune des sous-populations

$$\mathbf{Z} = (N_1, \dots, N_d, H_1, \dots, H_m).$$

Le nombre de proies sera toujours noté  $N$  et le nombre de prédateurs  $H$  (pour herbivores).

Le processus  $\mathbf{Z}$  évolue comme un processus de naissance et mort multi-types en temps continu dont les taux de saut sont détaillés ci-dessous.

Chaque proie de trait  $x$  se reproduit indépendamment à taux  $b(x)$  et le descendant prend le trait de son parent. Chaque proie de trait  $x$  meurt indépendamment à un taux

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

qui prend en compte le taux de mort naturelle  $d(x)$ , la compétition  $c(x, x')$  induite par les proies de trait  $x'$  et la prédation  $B(x, y)$  induite par les prédateurs de trait  $y$ . En particulier, en l'absence de prédateur, la population de proies évolue comme un processus de naissance et mort logistique (voir par exemple [97, 9]).

Dans la population de prédateurs, chaque prédateur de trait  $y$  se reproduit indépendamment à taux

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

proportionnel à la quantité de proies consommée. Le paramètre  $r$  représente l'efficacité de conversion de la biomasse consommée en énergie pour le prédateur. Le taux de mort d'un prédateur de trait  $y$  est donné par

$$D(y) + \sum_{l=1}^m C(y, y_l) H_l,$$

où  $D(y)$  est le paramètre de mort naturelle et  $C(y, y')$  décrit l'intensité de compétition induite par les prédateurs de trait  $y'$  sur ceux de trait  $y$ .

Nous supposons toujours que les fonctions  $b, d, c, B, D$  et  $C$  sont continues positives et bornées. De plus, nous ferons l'hypothèse que les fonctions  $c$  et  $B$  sont minorées par des constantes strictement positives. Nous prendrons parfois  $C = 0$  en supposant que la seule compétition entre les prédateurs est celle pour la consommation des proies et dans ce cas nous supposons que  $D(y) \geq \underline{D} > 0$ . Sinon, lorsqu'il y a une compétition directe entre les prédateurs, nous imposerons  $C(y, y') \geq \underline{C} > 0$ .

### Processus avec mutations

Lorsqu'il se produit des mutations dans la communauté, le nombre de traits présents à chaque instant n'est plus fixé. De plus, nous nous intéressons à des phénotypes qui peuvent prendre des valeurs continues, comme la quantité de toxine produite par exemple. Nous représentons la communauté par un couple de mesures empiriques,  $\nu_t$  pour les proies et  $\eta_t$  pour les prédateurs :

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N(t)} \delta_{x_i}, \quad \eta_t = \sum_{l=1}^{H(t)} \delta_{y_l}.$$

Nous supposons que les mutations se produisent à la naissance des individus. Dans la population de proies, lorsqu'un individu de trait  $x$  se reproduit, une mutation se produit avec probabilité  $p(x)$  et dans ce cas, le descendant a un trait  $x + u$  où  $u$  est distribué selon une loi  $\pi(x, u)du$ . Ainsi, avec probabilité  $1 - p(x)$  le descendant prend le trait  $x$  de son parent. De même à chaque événement de reproduction d'un prédateur de trait  $y$ , une mutation se produit avec probabilité  $P(y)$  et dans ce cas le descendant porte un trait  $y + v$  où  $v$  est distribué selon une loi  $\Pi(y, v)dv$ . Avec probabilité  $1 - P(y)$ , le descendant prend alors le trait  $y$  de son parent.



## 2 Résumé des résultats de la thèse

Cette thèse est constituée de quatre chapitres. Dans le premier Chapitre, nous introduisons différentes notions biologiques et écologiques liées à ce travail. Nous décrivons les phénotypes de proies et prédateurs impliqués dans les interactions entre les deux espèces, puis nous donnons quelques conséquences de la sélection naturelle à l'échelle d'un réseau d'espèces. Enfin, nous introduisons la théorie métabolique qui relie la masse des individus à leurs caractéristiques et énonçons quelques conséquences de cette théorie pour la modélisation des réseaux écologiques.

Dans le deuxième Chapitre, nous étudions le processus  $\mathbf{Z}$  introduit dans la Section 1.2 dans les différentes échelles de la théorie des dynamiques adaptatives : grande population, mutation rares et mutations de petite amplitude. Ce travail permet d'étendre les résultats obtenus par Champagnat *et al.* [32, 33, 39] à la coévolution des proies et prédateurs et de donner une justification rigoureuse aux travaux heuristiques de [122] notamment. Nous illustrons ces résultats par des simulations prenant en compte différents mécanismes de défense des proies.

Dans les Chapitres 3 et 4 nous nous intéressons à des communautés proies-prédateurs spécifiques dans lesquelles l'évolution des prédateurs est plus rapide que celle des proies, comme c'est par exemple le cas pour les communautés arbres-insectes. Dans le Chapitre 3, nous introduisons un modèle déterministe par morceaux (PDMP) de cette communauté qui apparaît comme une limite d'échelle du processus microscopique lorsque le nombre de prédateurs tend vers l'infini. Nous étudions le comportement stationnaire de ce processus et montrons en particulier qu'il admet une unique mesure de probabilité invariante et qu'il est exponentiellement ergodique. Dans une seconde partie, nous considérons une limite lente-rapide de ce processus qui correspond à l'hypothèse biologique que la masse des prédateurs est infiniment plus faible que celle des proies. Dans cette limite, nous montrons la convergence vers un processus moyenné sur les équilibres des prédateurs. Dans le Chapitre 4, nous considérons une version infinie dimensionnelle du PDMP introduit dans le Chapitre 3 afin de prendre en compte les phénotypes des prédateurs. Ainsi, la communauté est décrite au cours du temps par un processus de naissance et mort  $N$  couplé avec la solution  $H$  d'une équation de réaction-diffusion. Nous généralisons la limite lente-rapide obtenue dans le Chapitre précédent en montrant que lorsque la composante rapide  $H$  est accélérée, la composante lente  $N$  du processus couplé évolue comme un processus de naissance et mort dépendant uniquement de la solution stationnaire de l'équation de réaction-diffusion. Ce résultat démontre que lorsque les dynamiques évolutives et démographiques des prédateurs sont très rapides (comme chez les insectes), leurs proies sont toujours confrontées à une population de prédateurs parfaitement adaptée.

## 2.1 Chapitre 2 : Modélisation éco-évolutive d'une communauté proies-prédateurs ayant les mêmes échelles de temps

Ce chapitre est constitué de l'article Costa et al. [46], intitulé "Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community", écrit en collaboration avec Nicolas Loeuille, Céline Hauzy et Sylvie Méléard, accepté pour publication dans *Journal of Mathematical Biology* en mai 2015.

### Limite en grande population

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à différentes limites d'échelle du processus microscopique  $\mathbf{Z}$  introduit dans la Section 1.2 de cette introduction. Ces différentes échelles sont celles considérées par la théorie des dynamiques adaptatives : grande population, mutations rares et mutations de petite amplitude.

Dans un premier temps, nous nous intéressons au comportement de la communauté entre deux mutations. Sachant que l'on suppose que les mutations sont rares, nous étudions le comportement en temps long d'une communauté proies-prédateurs sans mutation. Pour modéliser l'hypothèse de grande population, nous introduisons un paramètre  $K$  amené à tendre vers l'infini et considérons une suite de processus

$$\mathbf{Z}^K = \frac{1}{K}(N_1^K, \dots, N_d^K, H_1^K, \dots, H_m^K),$$

qui donne les tailles renormalisées par  $1/K$  de chacune des  $d$  sous-populations de proies et des  $m$  sous-populations de prédateurs. Les taux d'évolution du processus sont définis comme dans la Section 1.2 et dépendent de  $K$  de la manière suivante :

$$b^K = b, \quad d^K = d, \quad c^K = \frac{c}{K}, \quad B^K = \frac{B}{K}, \quad D^K = D \quad \text{et} \quad C^K = 0. \quad (1)$$

Nous choisissons le paramètre de conversion  $r < 1$ . Dans ce chapitre, nous ne prenons pas en compte la compétition directe entre les prédateurs. En effet, nous supposons que la seule compétition que les prédateurs exercent les uns sur les autres est la compétition pour la consommation des proies. Cette hypothèse suffit à assurer la non-explosion de la taille de la communauté. En particulier, nous montrons que si  $\sup_K \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(0)}{K} + \frac{H^K(0)}{K} \right)^4 \right) < \infty$  alors pour tout  $T > 0$ ,

$$\sup_K \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} \left( \frac{N^K(t)}{K} + \frac{H^K(t)}{K} \right)^3 \right) < \infty.$$

L'approximation en grande population consiste à faire tendre  $K$  vers l'infini. Dans ce cas, nous démontrons que si la suite de conditions initiales  $\mathbf{Z}_0^K$  converge en loi

vers un vecteur déterministe  $\mathbf{z}_0 \in (\mathbb{R}_+)^{d+m}$ , alors la suite de processus  $\mathbf{Z}^K$  converge en loi dans l'espace de Skorokhod  $\mathbb{D}([0, T], (\mathbb{R}_+)^{d+m})$  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 :

$$\begin{cases} \frac{dn_i(t)}{dt} = n_i(t) \left( b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j(t) - \sum_{l=1}^m B_{il} h_l(t) \right), & \forall 1 \leq i \leq d, \\ \frac{dh_l(t)}{dt} = h_l(t) \left( r \sum_{i=1}^d B_{il} n_i(t) - D_l \right), & \forall 1 \leq l \leq m, \end{cases} \quad (2)$$

ayant pour condition initiale  $\mathbf{z}_0$ . Nous avons noté ici, en indice, la dépendance en les traits : par exemple  $B_{il} = B(x_i, y_l)$ .

### Comportement en temps long des solutions du système (2)

Dans la suite, nous cherchons à caractériser l'état de la population  $\mathbf{Z}^K$  en temps long et pour des grandes valeurs de  $K$ . Nous avons procédé en deux étapes. Tout d'abord, nous avons étudié le comportement en temps long des solutions du système (2) et plus particulièrement l'existence d'un équilibre globalement asymptotiquement stable. Nous étudierons ensuite dans quelles échelles de temps le processus stochastique  $\mathbf{Z}^K$  reste au voisinage de cet équilibre.

Considérons un équilibre  $\mathbf{z}^* = (n_1^*, \dots, n_d^*, h_1^*, \dots, h_m^*)$  du système (2). Nous définissons les ensembles  $P(\mathbf{z}^*)$  et  $Q(\mathbf{z}^*)$  qui contiennent les sous-populations de proies et de prédateurs qui ne survivent pas à l'équilibre :

$$P(\mathbf{z}^*) = \{i, n_i^* = 0\}, \quad Q(\mathbf{z}^*) = \{l, h_l^* = 0\}.$$

La stabilité de l'équilibre  $\mathbf{z}^*$  dépend des propriétés de la matrice d'interaction entre les individus définie par

$$I = \begin{pmatrix} C & B \\ -rB^T & 0 \end{pmatrix}, \quad (3)$$

avec  $C = (c_{ij})_{1 \leq i, j \leq d}$  et  $B = (B_{il})_{1 \leq i \leq d, 1 \leq l \leq m}$ . Dans la suite, nous supposons que la matrice  $C$  vérifie  $C + C^T$  est définie positive. Cette hypothèse a des conséquences biologiques sur la forme de la compétition entre les proies. Les matrices  $C$  symétriques à diagonale dominante ( $|c_{ii}| > \sum_{j \neq i} |c_{ij}|$ ) vérifient ces conditions. Elles modélisent le cas où la compétition entre proies portant un même trait est bien plus importante qu'entre proies portant des traits différents. Sous cette hypothèse, nous montrons le résultat suivant :

**Proposition 1** (Proposition 2.3.1). *Supposons que la matrice  $C$  vérifie  $C + C^T$  est définie positive et qu'il existe un équilibre  $\mathbf{z}^*$  du système (2) tel que*

$$\begin{cases} \forall i \in P, & b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij}n_j^* - \sum_{l=1}^m B_{il}h_l^* < 0, \\ \forall l \in Q, & r \sum_{i=1}^d B_{il}n_i^* - D_l < 0, \end{cases} \quad (4)$$

alors cet équilibre est globalement asymptotiquement stable, c'est-à-dire que toute solution de condition initiale strictement positive converge vers  $\mathbf{z}^*$ . En particulier, un tel équilibre est unique.

Pour montrer ce résultat nous mettons en évidence une fonction de Lyapunov pour le système différentiel (2). Cette fonction est une amélioration des fonctions utilisées dans [84] et [164] qui permet de supprimer certaines de leurs hypothèses pour assurer la stabilité globale d'un tel équilibre.

Les quantités mises en jeu dans (4) correspondent aux taux de croissance des individus de trait  $x_i$  et  $y_l$  respectivement, dans la communauté à l'équilibre  $\mathbf{z}^*$ . En écologie, on appelle ces quantités les *fitness d'invasion* des populations de proies et de prédateurs. Dans la suite, nous notons la fitness d'invasion d'une proie de trait  $x \in \mathcal{X}$

$$s(x; \mathbf{z}^*) = b(x) - d(x) - \sum_{j=1}^d c(x, x_j)n_j^* - \sum_{l=1}^m B(x, y_l)h_l^*,$$

et la fitness d'invasion d'un prédateur de trait  $y \in \mathcal{Y}$

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

Ces fitness mesurent l'avantage sélectif d'un trait par rapport à un certain environnement, ici une communauté à l'équilibre. Considérons par exemple le cas d'un trait  $y \in \mathcal{Y} \setminus \{y_1, \dots, y_m\}$  dans l'équilibre  $\mathbf{z}^*$  précédent. Lorsque sa fitness  $F(y; \mathbf{z}^*)$  est strictement négative, ce trait ne peut pas envahir la communauté car l'équilibre  $(\mathbf{z}^*, 0)$  est globalement asymptotiquement stable par la Proposition 1. Lorsque  $F(y; \mathbf{z}^*) > 0$ , l'équilibre  $(\mathbf{z}^*, 0)$  est instable et le trait mutant pourra envahir la communauté.

Nous montrons ensuite, en utilisant des résultats liés aux problèmes de complémentarité linéaire qui sont des problèmes d'optimisation spécifiques, qu'il existe un équilibre  $\mathbf{z}^*$  du système (2) vérifiant les inégalités (4) au sens large. Ainsi, sous de bonnes hypothèses sur la non-annulation des fitness d'invasion, nous avons obtenu que pour presque toute famille de traits  $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = (x_1, \dots, x_d, y_1, \dots, y_m)$ , il existe un unique équilibre globalement asymptotiquement stable  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ .

### Retour au processus microscopique

Considérons maintenant des traits  $(x_1, \dots, x_d, y_1, \dots, y_m)$  pour lesquels le système (2) admet un unique équilibre globalement asymptotiquement stable  $\mathbf{z}^*$ . Nous revenons à l'étude du processus  $\mathbf{Z}^K$ . Nous avons montré que sur un intervalle de temps fini, ce processus est bien approché par la solution du système (2). Nous nous intéressons maintenant à des échelles de temps plus longues, et en particulier au temps de sortie d'un voisinage de l'équilibre  $\mathbf{z}^*$ .

Considérons une condition initiale à valeurs dans un sous-espace compact de  $(\mathbb{N}/K)^{d+m}$ . Dans un premier temps, nous montrons que pour tout  $\varepsilon > 0$ , il existe un temps fini  $t_\varepsilon$  tel que

$$\mathbb{P}(\mathbf{Z}_{t_\varepsilon} \in B(\mathbf{z}^*, \varepsilon)) \longrightarrow 1,$$

où  $B(\mathbf{z}^*, \varepsilon)$  est la boule de  $(\mathbb{R}_+)^{d+m}$  centrée en  $\mathbf{z}^*$  et de rayon  $\varepsilon$ . Ce résultat provient d'une part du fait qu'uniformément en fonction de la condition initiale dans un compact, les solutions du système (2) convergent vers l'équilibre  $\mathbf{z}$ . D'autre part, nous utilisons la convergence en grande population du processus vers le système différentiel donnée par Ethier & Kurtz [69, Théorème 11.2.1].

Le résultat principal de cette partie est un résultat de temps de sortie du processus  $\mathbf{Z}$  d'un voisinage de son équilibre  $\mathbf{z}^*$ .

**Théorème 2** (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*

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

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.

Le fait que ce résultat de temps de sortie soit valable pour un processus perturbé sera essentiel dans la suite de ce travail. Lorsque nous étudierons l'invasion d'une petite population mutante, ceci nous permettra d'assurer que tant que la population mutante est faible, la population résidente reste au voisinage de l'équilibre  $\mathbf{z}^*$ .

La preuve de ce résultat est basée sur une méthode introduite par Champagnat et al. [36, Proposition 4.2] qui consiste à contrôler la norme  $\|\mathbf{Z}_t^K - \mathbf{z}^*\|$  à l'aide de la fonction de Lyapunov du système (2) et de contrôles exponentiels sur les martingales de saut. Plus précisément à l'aide de bonnes propriétés de la fonction de Lyapunov, nous montrons que  $\forall t \leq T \wedge \tau_\varepsilon^K$

$$\|\mathbf{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq C_1 \|\mathbf{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ} + C_2 \sup_{[0,T]} |M_t^K| - C_3 \int_0^t \left( \|\mathbf{Z}^K(s) - \mathbf{z}^*\|^2 - \frac{C_4}{K} \right) ds,$$

où les constantes  $C_i$ ,  $1 \leq i \leq 4$  sont positives,  $M_t^K$  est une martingale locale de moyenne nulle que l'on peut écrire explicitement et  $\|\cdot\|_{PQ}$  est une norme équivalente à  $\|\cdot\|$ . Cette inégalité est cruciale car elle fait le lien entre le temps passé au dessus d'un certain seuil, et les valeurs du processus sur ce même intervalle de temps. En particulier, le temps maximal passé au dessus d'un seuil dépend du  $\sup_{[0,T]} |M_t^K|$ . Pour contrôler les valeurs de cette martingale, nous utilisons un résultat de Graham & Méléard [85, Proposition 4.1] qui nous donne que pour tout  $\alpha, T > 0$  il existe  $V_{\alpha,T} > 0$  tel que pour  $K$  assez grand

$$\mathbb{P}\left(\sup_{[0, T \wedge \tau_\varepsilon^K]} |M_t^K| > \alpha\right) \leq \exp(-KV_{\alpha,T}).$$

Pour conclure, nous étudions à l'aide de ces deux résultats, le nombre d'allers-retours entre les boules de rayon  $\varepsilon''$  et  $\varepsilon'$  avant de sortir de la boule de rayon  $\varepsilon$  pour des valeurs de  $\varepsilon'' \leq \varepsilon' \leq \varepsilon$  bien choisies. Nous montrons que ces allers-retours se font en un temps d'ordre 1 et que leur nombre est majoré par une variable géométrique de paramètre  $\exp(-KV)$ .

Nous montrons enfin, que le temps d'extinction des sous-populations non adaptées est de l'ordre de  $\log K$ . Il s'agit ici de vérifier que les traits qui disparaissent dans l'équilibre  $\mathbf{z}^*$  disparaissent également dans la version stochastique du processus. Ce résultat découle du fait que l'on peut majorer les sous-populations ayant une fitness négative par des processus de branchement sous-critique dont le temps d'extinction, partant d'une population de l'ordre de  $K$ , est de l'ordre de  $\log K$ .

### Introduction de mutations rares

A l'aide de ces différents résultats nous étudions le processus incluant les mutations  $(\nu^K, \eta^K)$  comme introduit dans la Section 1.2. Les taux de mutation des proies et des prédateurs dépendent également de  $K$  :

$$p^K(x) = u_K p(x) \quad \text{et} \quad P^K(y) = u_K P(y).$$

Nous faisons l'hypothèse que le même paramètre  $u_K$  donne les échelles de mutations des proies et prédateurs. Cette hypothèse est cohérente avec le fait que l'on a pris la même échelle de taille de population pour les proies et les prédateurs. Nous étudierons le cas d'échelles de temps différentes dans les Chapitres 3 et 4.

En suivant la théorie des dynamiques adaptatives, nous nous intéressons à des mutations rares. Ainsi, nous supposons que  $Ku_K \rightarrow 0$  et plus précisément que

$$\log(K) \ll \frac{1}{Ku_K} \ll \exp(VK), \quad \forall V > 0. \quad (5)$$

Cette hypothèse (5), introduite par Champagnat [32], décrit la séparation entre les échelles de temps démographiques (dont les dynamiques transitoires se produisent en temps de l'ordre de  $\log K$ ) et mutationnelles (la fréquence des mutations est de l'ordre de  $Ku_K$ ). La seconde moitié de cette inégalité assure que lorsqu'une mutation se produit, la population résidente est au voisinage de l'équilibre du système déterministe associé (Théorème 2). Le fait que la fréquence des mutations tende vers 0 lorsque la taille de la population tend vers l'infini, est cohérent avec la génétique des populations. En effet, même si la variation génétique d'une population augmente avec le nombre d'individus, celle-ci sature lorsque le nombre d'individu est trop important. Cette saturation peut être expliquée si l'on fait l'hypothèse que les mutations sont centrées et de variance fixée. Ainsi, lorsque le nombre d'individus est important, beaucoup de mutations sont redondantes. Nous modélisons cette saturation par un taux de mutation décroissant avec la taille de la population.

Nous étudions le processus couplé  $\mathbf{Z}$  à l'échelle des mutations  $t \mapsto \frac{t}{Ku_K}$ . Dans la limite des mutations rares  $K \rightarrow \infty$ , les dynamiques démographiques sont instantanées. Nous observons alors un processus de saut qui étend la *Polymorphic evolutionary sequence* introduite par Champagnat & Méléard [39] au cadre des coévolutions. Ce processus de saut décrit les équilibres démographiques successifs de la communauté en fonction des traits mutants sélectionnés qui envahissent la population. Remarquons que lorsqu'un mutant envahit la communauté, il modifie à la fois la population de proies et celle des prédateurs.

Plus précisément, à l'aide des résultats sur le processus sans mutation, et en suivant le raisonnement développé par Champagnat [32], nous montrons que

**Théorème 3** (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 le processus de saut  $\tilde{\Lambda} = (\Lambda^1, \Lambda^2)$  à valeurs dans l'espace  $\mathcal{E}$  des équilibres  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  associés au système (2) (pour le vecteur de traits  $(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ ); dont les taux de saut sont décrits ci-dessous.*

*Partant d'un état  $(\sum_{i=1}^d n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})\delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_l^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})\delta_{y_l})$ , les taux de sauts du processus sont donnés par*

- *pour tout  $j \in \{1, \dots, d\}$  le processus saute vers l'état d'équilibre associé au nouveau vecteur de traits  $((\mathbf{x}, x_j + u), \mathbf{y})$  à taux infinitésimal :*

$$p(x_j)n_j^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})b(x_j) \frac{[s(x_j + u; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{b(x_j + u)} \pi(x_j, u) du.$$

Cet évènement correspond à l'invasion d'une proie mutante de trait  $x_j + u$ .

- pour tout  $k \in \{1, \dots, m\}$  le processus saute vers l'état d'équilibre associé au nouveau vecteur de traits  $(\mathbf{x}, (\mathbf{y}, y_k + v))$  à taux infinitésimal :

$$P(y_k)h_k^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \left( \sum_{i=1}^d rB(x_i, y_k)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right) \frac{[F(y_k + v; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{\sum_{i=1}^d rB(x_i, y_k + v)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})} \Pi(y_k, v) dv.$$

Cet évènement correspond à l'invasion d'un prédateur de trait  $y_k + v$ .

Lorsque les prédateurs disparaissent, le processus évolue comme la *Polymorphic evolutionary sequence* introduite par [39].

La forme des taux de saut permet de comprendre comment se produit l'invasion d'un mutant. Considérons par exemple la population de prédateurs de trait  $y_k$ ,  $k \in \{1, \dots, m\}$ , une mutation se produit alors après un temps exponentiel de paramètre

$$P(y_k)h_k^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \left( \sum_{i=1}^d rB(x_i, y_k)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right),$$

et le trait du mutant  $y_k + v$  est tiré selon la loi  $\Pi(y_k, v)dv$ . Si la fitness  $F(y_k, \mathbf{z}^*)$  est négative alors la population mutante s'éteint presque sûrement. Sinon, nous montrons, grâce à des comparaisons avec des processus de branchements sur-critiques, que la population mutante atteint une fraction positive de la population totale avec probabilité

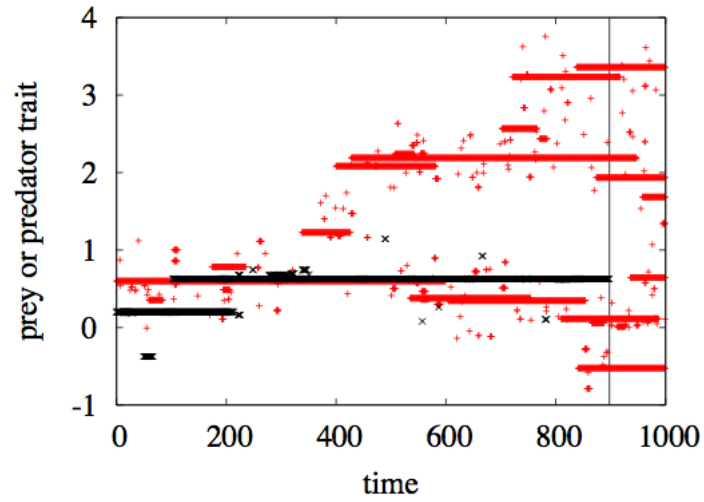
$$\frac{[F(y_k + v; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{\sum_{i=1}^d rB(x_i, y_k + v)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})}.$$

Dans ce cas, l'approximation déterministe de la communauté est valable et le processus saute vers l'équilibre du système déterministe associé au nouveau vecteur de trait  $(\mathbf{x}, (\mathbf{y}, y_k + v))$ .

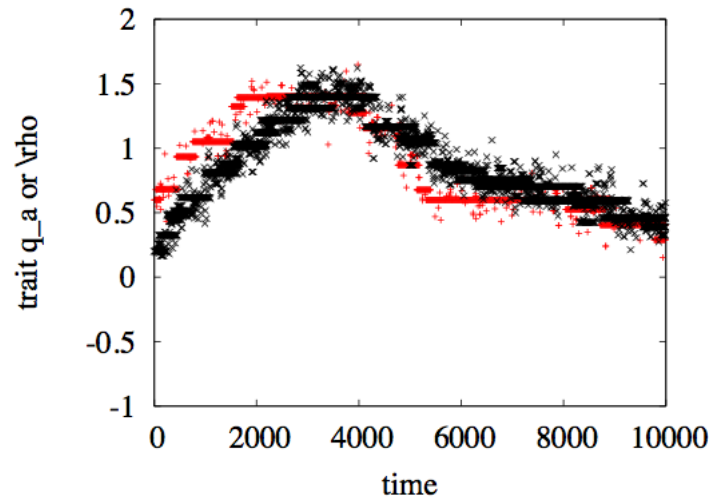
Dans le Chapitre 2 nous illustrons ce processus à l'aide nombreuses simulations du processus individu centré. Sur ces simulations, nous étudions les impacts sur la communauté, de l'évolution de différents types de défense des proies. Nous donnons ci-dessous un exemple qui illustre l'importance des vitesses relatives d'apparition des mutations entre proies et prédateurs. Sur la Figure 1 nous nous intéressons à la co-évolution d'un phénotype de proies et d'un phénotype de prédateurs. Le phénotype des proies est un mécanisme de défense qui n'influe que sur la compétition intra-spécifique. Ainsi, en l'absence de prédateur, les proies évoluent pour former plusieurs sous-populations qui ne sont pas en compétition les unes avec les autres. Le trait des prédateurs représente la préférence pour un mécanisme de défense donné. Lorsque le



prédateur consomme une proie dont le phénotype correspond à sa préférence, l'intensité de prédation est maximale. Ainsi, la sélection naturelle favorise les prédateurs dont le trait se rapproche de celui des proies et à l'inverse, elle sélectionne les proies dont le trait s'éloigne de la préférence des prédateurs.



(A)  $p = P = 1$



(B)  $P = 5, p = 1$

FIGURE 1 – Traits portés par la population de proies (+) et de prédateurs (×) au cours du temps, lorsque l'on fait varier les probabilités de mutation  $p$  et  $P$ , tous les autres paramètres étant identiques (voir le détail dans la Section 2.5.1 Figure 2.4)

Sur la Figure 1, nous avons tracé au cours du temps les traits présents dans la population de proies (+) et de prédateurs (×). Nous observons que l'évolution se produit par sauts et que de nombreuses mutations n'arrivent pas à se fixer dans la communauté. Sur la Figure 1A, les échelles de mutations des proies et prédateurs sont similaires. Nous observons qu'assez rapidement, le trait des prédateurs s'adapte au trait porté par les proies. Ensuite, les traits portés par la population de proies se diversifient et s'éloignent de la préférence des prédateurs. Lorsque la différence entre le trait porté par la proie et la préférence du prédateur est trop importante, la population de prédateurs s'éteint, ce qui est représenté par la barre verticale. L'extinction des prédateurs semble être liée au fait que les prédateurs n'ont pas réussi à s'adapter à l'évolution de leurs proies. Pour faciliter leur adaptation, nous avons augmenté sur la Figure 1B leur taux de mutation. Dans ce cas, les proies et les prédateurs coexistent sur une grande échelle de temps, et les traits portés par les deux populations évoluent conjointement.

### Équation canonique pour la coévolution

Enfin, nous étudions une limite d'échelle du processus  $\Lambda_t$  lorsque l'on suppose que la variance des mutations est très faible (de l'ordre de  $\varepsilon$ ). Nous supposons de plus que la communauté est à chaque instant formée d'une unique population de proies et d'une unique population de prédateurs. Cette hypothèse classique *d'invasion implique fixation* symbolise le fait que deux sous-populations de proies (ou de prédateurs) ne peuvent coexister. Ainsi, lorsqu'un mutant apparaît dans la communauté, soit sa population s'éteint, soit il envahit et remplace la population résidente. Dans ce cas particulier, le processus de saut  $\Lambda$  introduit précédemment est donné à chaque instant par

$$\Lambda_\varepsilon^1(t) = n^*(X_\varepsilon(t), Y_\varepsilon(t))\delta_{X_\varepsilon(t)}, \quad \Lambda_\varepsilon^2(t) = h^*(X_\varepsilon(t), Y_\varepsilon(t))\delta_{Y_\varepsilon(t)}. \quad (6)$$

Le processus des traits présents  $(X_\varepsilon(t), Y_\varepsilon(t))$  est un processus de saut markovien sur  $\mathcal{X} \times \mathcal{Y}$  dont le générateur infinitésimal est défini pour toute fonction mesurable bornée  $\phi$  par

$$\begin{aligned} \mathcal{L}_\varepsilon \Phi(x, y) &= \int_{\mathcal{X}} \left( \Phi(x + \varepsilon u, y) - \Phi(x, y) \right) [g(x + \varepsilon u; (x, y))]_+ \pi(x, u) du \\ &\quad + \int_{\mathcal{Y}} \left( \Phi(x, y + \varepsilon v) - \Phi(x, y) \right) [G(y + \varepsilon v; (x, y))]_+ \Pi(y, v) dv, \end{aligned}$$

où

$$g(x'; (x, y)) = p(x)n^*(x, y)b(x)\frac{s(x'; \mathbf{z}^*(x, y))}{b(x')},$$

$$G(y'; (x, y)) = P(y)h^*(x, y)B(x, y)\frac{F(y'; \mathbf{z}^*(x, y))}{B(x, y')}.$$

Lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ , l'effet des mutations est de plus en plus faible. Ainsi, pour observer des variations macroscopiques du phénotype, nous accélérons le temps en  $t \mapsto t/\varepsilon^2$ .

**Théorème 4** (Théorème 2.5.5). *Pour tout  $T > 0$  la suite de processus  $(X_\varepsilon(t/\varepsilon^2), Y_\varepsilon(t/\varepsilon^2))$  converge en loi dans  $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{X} \times \mathcal{Y})$  vers un couple de fonctions déterministes  $(x(t), y(t))_{t \in [0, T]}$  unique solution du système couplé d'équations différentielles*

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}x(t) = \int_{R^p} u[u \cdot \nabla_1 g(x(t); (x(t), y(t)))]_+ \pi(x(t), u) du, \\ \frac{d}{dt}y(t) = \int_{R^p} v[v \cdot \nabla_1 G(y(t); (x(t), y(t)))]_+ \Pi(y(t), v) dv, \end{cases}$$

Nous justifions ainsi rigoureusement les *équations canoniques des dynamiques adaptatives* pour la coévolution introduites heuristiquement par Marrow et al. [122].

## 2.2 Chapitre 3 : Modélisation déterministe par morceaux d'une communauté proies-prédateurs lente-rapide

Ce chapitre est constitué d'une prépublication Costa [45], intitulée "A piecewise deterministic model for prey-predator communities".

Dans ce chapitre et le suivant, nous nous intéressons à des communautés proies-prédateurs spécifiques dans lesquelles les échelles démographiques et écologiques de la population de prédateurs sont plus rapides que celles des proies. De telles communautés sont fréquentes dans la nature, et un exemple important est celui des communautés arbres-insectes dans lesquelles les arbres sont attaqués par de nombreuses espèces d'insectes (voir par exemple Robinson et al. [153] qui s'intéresse aux trembles et à leurs arthropodes). L'enjeu de ce chapitre est de construire un modèle pour représenter ces communautés et de décrire leur comportement en temps long. Nous étudions uniquement leur dynamique démographique, ce qui est une première étape avant de considérer un aspect évolutif dans le Chapitre 4. Nous considérons deux échelles successives : tout d'abord, nous supposons que le nombre de prédateurs est bien plus grand que le nombre de proies, puis que la masse des prédateurs est infiniment plus faible que celle de leurs proies.

### Modélisation déterministe par morceaux

Nous introduisons maintenant le modèle démographique de cette communauté proies-prédateurs asymétrique. Nous considérons ici une communauté composée d'une

population de proies et d'une population de prédateurs. Nous introduisons un paramètre  $K$  amené à tendre vers l'infini, qui représente l'ordre de grandeur du nombre de prédateurs. Nous construisons alors une suite de processus de naissance et mort  $(N^K, H^K)$  évoluant similairement au processus microscopique introduit dans la Section 1.2 :

$$\begin{aligned} (n, h) \rightarrow (n+1, h) & \text{ à taux } nb \\ (n-1, h) & \text{ à taux } n(d+cn+B^K h)\mathbf{1}_{n \geq 2} \\ (n, h+1) & \text{ à taux } hr^K B^K n \\ (n, h-1) & \text{ à taux } h(D^K + C^K h). \end{aligned}$$

avec

$$B^K = \frac{B}{K}, \quad r^K = Kr, \quad D^K = D \quad \text{et} \quad C = \frac{C}{K}. \quad (7)$$

Cette renormalisation diffère de (1) car seule la population de prédateurs a un nombre important d'individus. La renormalisation du paramètre de prédation  $B^K$  représente le fait que lorsque le nombre de prédateurs augmente, leur impact individuel sur chaque proie diminue. Toutefois nous renormalisons également le paramètre  $r^K$ , ce qui indique que le bénéfice de la consommation de proies reste le même pour les prédateurs.

Dans ce cas, Crudu et al. [51, Théorème 3.1] ont montré que sous des hypothèses de moments et si la condition initiale  $(N_0^K, \frac{H_0^K}{K})$  converge en loi vers un vecteur  $(N_0, H_0) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$ , alors le processus  $(N^K, \frac{H^K}{K})$  converge en loi dans  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+)$  vers un processus  $(N, H)$  dont le générateur infinitésimal est bien défini, pour toute fonction  $f : \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$  continue bornée telle que  $n \mapsto f(n, \cdot)$  est de classe  $\mathcal{C}^1$  pour tout  $n$  par

$$\begin{aligned} \mathcal{A}f(n, h) &= \frac{\partial}{\partial h} f(n, h) h(rBn - D - Ch) + (f(n, +1, h) - f(n, h))bn \\ &+ (f(n-1, h) - f(n, h))n(d+cn+Bh)\mathbf{1}_{n \geq 2}. \end{aligned} \quad (8)$$

Ce processus lent-rapide  $(N, H)$  est un processus de Markov déterministe par morceaux (PDMP) au sens défini par Davis [55]. C'est-à-dire qu'entre les sauts du nombre de proies  $N$ , la densité de prédateurs  $H$  évolue de façon déterministe. Dans la suite, nous décrivons l'évolution de ce processus partant d'une condition initiale  $(n, h)$  dans l'espace d'états  $E = \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*$ . Avant le premier temps de saut, la population de prédateurs évolue selon l'équation différentielle logistique

$$\frac{d}{dt} H_t = H_t(rBn - D - CH_t), \quad (9)$$

et on notera  $\phi_n(h, t)$  la solution de cette équation avec pour condition initiale  $h$ . La solution  $\phi_n(h, t)$  de (9) est monotone et converge vers un unique équilibre  $h_n^* =$

$\max(0, \frac{rBn-D}{C})$ .

Le premier temps de saut  $T_1$  du nombre de proies suit la loi suivante

$$\mathbb{P}(T_1 \geq t) = \exp\left(-\int_0^t \Theta(n, \phi_n(h, s)) ds\right),$$

où  $\Theta(n, h) = n(b + (d + cn + Bh)\mathbf{1}_{n \geq 2})$  est le taux de saut total. Alors pour tout  $t < T_1$ ,

$$(N_t, H_t) = (n, \phi_n(h, t)).$$

Sachant la valeur de  $T_1$ , une proie se reproduit avec probabilité  $bn/\Theta(n, \phi_n(h, T_1))$ , et  $(N_{T_1}, H_{T_1}) = (n + 1, \phi_n(h, T_1))$  ou bien, une proie meurt avec probabilité  $1 - bn/\Theta(n, \phi_n(h, T_1))$  et  $(N_{T_1}, H_{T_1}) = (n - 1, \phi_n(h, T_1))$ .

En ajoutant une fonction indicatrice dans le taux de mort des proies, nous avons fait l'hypothèse que la population de proies ne peut pas s'éteindre. Cette hypothèse est nécessaire si l'on veut observer des dynamiques stationnaires non dégénérées. En effet, sans cette hypothèse, la population de proies évolue selon un processus de naissance et mort qui s'éteint presque sûrement en temps fini et la population de prédateurs décroît alors vers 0. De plus, la non extinction de la population de proies est une hypothèse biologiquement raisonnable lorsque l'on s'intéresse par exemple à des forêts qui contiennent de nombreux individus, et pourrait être remplacée par un paramètre de migration de nouveaux individus.

Nous construisons une trajectoire du processus couplé comme solution du système suivant :

$$\begin{cases} N_t = n + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{u \leq bN_{s-}} Q_1(ds, du) \\ \quad - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{u \leq N_{s-}(d + cN_{s-} + BH_{s-})\mathbf{1}_{N_{s-} \geq 2}} Q_2(ds, du), \\ \frac{d}{dt} H_t = H_t(rBN_t - D - CH_t), \quad H_0 = h, \end{cases} \quad (10)$$

où  $Q_1(ds, du)$  et  $Q_2(ds, du)$  sont deux mesures ponctuelles de Poisson indépendantes sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  d'intensité  $ds du$ , le produit des mesures de Lebesgue.

Nous avons montré qu'un tel processus est bien défini pour tout  $t \geq 0$  et donc en particulier que le nombre de sauts sur tout intervalle de temps fini reste fini. De plus, le processus déterministe par morceaux  $(N_t, H_t)$  est un processus de Feller au sens faible, c'est-à-dire que pour toute fonction  $g$  continue bornée et  $t \geq 0$ , l'application  $(n, h) \mapsto \mathbb{E}_{(n, h)}(g(N_t, H_t))$  est continue.

### Comportement en temps long

Dans la suite, nous nous intéressons au comportement en temps long du processus déterministe par morceaux  $(N_t, H_t)$ . Pour cela, nous utilisons des résultats existants pour l'étude de la stabilité en temps long des processus de Markov généraux et plus précisément les résultats sur les critères de Foster-Lyapunov et les processus Harris récurrents. Il existe une importante littérature concernant la stabilité en temps long des chaînes de Markov, c'est-à-dire des processus de Markov en temps discret (voir notamment Meyn & Tweedie [136]). Pour les processus en temps continu, les travaux de Meyn et Tweedie [134, 135] donnent de nombreux critères pour l'existence d'une mesure invariante et l'ergodicité du processus. Notre résultat est le suivant.

**Théorème 5** (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  $V(n, h) = n^2 + h$ .

La preuve de ce résultat se décompose en trois étapes que nous détaillons dans la suite.

Dans une première étape, nous montrons que le processus est irréductible. Nous rappelons que  $(N, H)$  est irréductible pour la mesure  $\nu$  si pour tout  $A \in \mathcal{B}(\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*)$

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

Pour plus de clarté nous présentons les résultats dans le cas où  $rB - D \leq 0$ , c'est-à-dire lorsqu'une seule proie ne suffit pas à la survie des prédateurs. Dans ce cas, nous montrons que le processus  $(N, H)$  est irréductible par rapport à la mesure de Lebesgue sur  $\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*$ . Ce résultat s'obtient à l'aide de la propriété suivante :

**Théorème 6** (Théorème 3.3.2). *Pour tout intervalle  $I = \{k\} \times (h_-, h_+)$  avec  $0 \leq h_- < h_+$  et  $k \in \mathbb{N}^*$  et toute condition initiale  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*$ , il existe  $t_0 > 0$  tel que  $\forall t \geq t_0$ ,*

$$\mathbb{P}_{(n, h)}((N_t, H_t) \in I) > 0.$$

Pour démontrer cette proposition, nous construisons des trajectoires spécifiques qui se trouvent dans l'intervalle  $I$  au temps  $t$  avec une probabilité positive.

Dans un second temps, nous montrons que le générateur infinitésimal du processus (8) vérifie une inégalité de Foster-Lyapunov. Définissons la fonction  $V : \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^* \rightarrow [1, \infty)$  par  $V(n, h) = n^2 + h$ , alors il existe des constantes  $\delta, \gamma > 0$  et un compact  $K$  tel que

$$\mathcal{A}V(z) \leq -\gamma V(z) + \delta \mathbf{1}_K(z), \quad \forall z \in E. \quad (11)$$

La combinaison de ces deux résultats nous permet de déduire qu'il existe une unique mesure de probabilité invariante du processus  $(N_t, H_t)$ .

Pour conclure à l'ergodicité exponentielle, nous avons besoin d'une propriété d'irréductibilité de squelette du processus, c'est-à-dire d'une discrétisation du processus  $((N_{n\Delta}, H_{n\Delta}))_{n \in \mathbb{N}}$  pour  $\Delta > 0$  fixé [134, Théorème 6.1]. Un exemple typique pour lequel des pathologies peuvent apparaître est le processus déterministe  $\theta(t) = e^{2i\pi t}$  qui tourne à vitesse constante égale à 1 sur le cercle unité. Ce processus admet une unique mesure de probabilité invariante qui est la mesure uniforme sur le cercle; toutefois la propriété d'ergodicité n'est pas vérifiée (en particulier certains squelettes sont périodiques voire même réduits à un point  $\{\theta(n); n \in \mathbb{N}\} = \{1\}$ ).

Dans notre cas, nous montrons que tous les squelettes du processus sont irréductibles. Cette propriété découle du Théorème 6 et d'une forme de régularité de la fonction  $(n, h) \mapsto \mathbb{P}_{(n,h)}((N_\Delta, H_\Delta) \in A)$  pour tout  $A \in \mathcal{B}(\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*)$  et  $\Delta > 0$  fixé. Plus précisément, nous montrons qu'il existe un noyau  $T_\Delta$  tel que

$$\mathbb{P}_{(n,h)}((N_\Delta, H_\Delta) \in A) \geq T_\Delta((n, h), A)$$

et  $(n, h) \mapsto T_\Delta((n, h), A)$  est continu pour tout  $A \in \mathcal{B}(\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+^*)$  et  $\Delta > 0$  fixé.

### Prédateurs de petite masse et moyennisation

Dans la seconde partie de ce chapitre, nous étudions une limite d'échelle du processus  $(N, H)$  dans laquelle la composante rapide  $H$  est accélérée. Cette échelle correspond à l'hypothèse biologique que la masse des prédateurs est infiniment plus faible que celle des proies. En effet, la théorie métabolique qui relie la masse des êtres vivants avec leur taux caractéristiques (mortalité, fécondité, ...) prédit que ces taux caractéristiques décroissent avec la masse des individus [27, 174, 83, 81]. Nous donnons plus de détails sur la théorie métabolique dans le chapitre suivant (Section 1.3).

Dans la suite, nous introduisons donc un paramètre  $\varepsilon$  amené à tendre vers 0, qui représente la masse des prédateurs. Nous considérons la suite de processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  déterministe par morceaux avec

$$\frac{d}{dt}H_t^\varepsilon = \frac{H_t^\varepsilon}{\varepsilon}(rBN_t^\varepsilon - D - CH_t^\varepsilon) \quad (12)$$

et l'évolution de  $N^\varepsilon$  est, comme précédemment, donnée par un processus de naissance et mort dont le taux de mort dépend de la population  $H^\varepsilon$ .

Ce changement d'échelle revient à accélérer le temps d'évolution des prédateurs entre les sauts du processus des proies. En effet, si l'on note  $\phi_n^\varepsilon$  la solution de (12) lorsque  $N_t^\varepsilon = n$  alors pour tout  $t \geq 0$ ,

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

Ainsi, le processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  est un processus lent-rapide et nous allons étudier dans la suite, sa limite lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ . Dans cette limite, les dynamiques transitoires du flot  $\phi_n^\varepsilon$  sont instantanées. Ainsi la population de proies évolue en présence d'un prédateur à l'équilibre  $h_n^*$  de l'équation différentielle (12). On dit alors que l'évolution des proies est moyennée sur les équilibres des prédateurs.

Suivant les travaux de Kurtz [104] (voir également Ball et al. [17]), nous introduisons les mesures d'occupation associées au processus  $H^\varepsilon$  : pour tout  $t \geq 0$  et  $A \in \mathcal{B}(\mathbb{R}_+)$ ,

$$\Gamma^\varepsilon([0, t], A) = \int_0^t \mathbf{1}_A(H_s^\varepsilon) ds.$$

La suite  $\Gamma^\varepsilon$  est une suite de mesures aléatoires à valeurs dans l'ensemble  $\mathcal{M}_m(\mathbb{R}_+)$  des mesures  $\mu$  sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  telles que  $\mu([0, t], \mathbb{R}_+) = t, \forall t \geq 0$ . Nous noterons également  $\mathcal{M}_m^T(\mathbb{R}_+)$  le sous-espace des mesures de  $\mathcal{M}_m(\mathbb{R}_+)$  restreintes à  $[0, T] \times \mathbb{R}_+$ .

**Théorème 7** (Théorème 3.4.2). *Fixons  $T > 0$  et notons  $E' = \mathbb{N}^* \times [h_1^*, +\infty)$ . Supposons que  $h_1^* = rB - D > 0$  et que la suite de conditions initiales  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon)_{0 < \varepsilon \leq 1}$  converge en loi vers  $(n_0, h_0) \in E'$  et vérifie*

$$\sup_{0 < \varepsilon \leq 1} \mathbb{E}((N_0^\varepsilon)^4) < \infty, \quad \sup_{0 < \varepsilon \leq 1} \mathbb{E}((H_0^\varepsilon)^4) < \infty. \quad (13)$$

Alors, la suite de processus  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$  converge en loi vers  $(\bar{N}, \Gamma)$  dans l'espace  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}^*) \times \mathcal{M}_m^T(\mathbb{R}_+)$  lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ . Le processus  $\bar{N}$  est un processus de saut pur à valeurs dans  $\mathbb{N}^*$  dont le générateur infinitésimal est bien défini pour toute fonction  $f : \mathbb{N}^* \rightarrow \mathbb{R}$  bornée par

$$\mathcal{L}f(n) = (f(n+1) - f(n))bn + (f(n-1) - f(n))n(d + cn + Bh_n^*)\mathbf{1}_{n \geq 2}. \quad (14)$$

De plus la mesure limite  $\Gamma$  est donnée par  $\Gamma(ds \times dy) = \delta_{h_{\bar{N}_s}^*}(dy)ds$ .



Remarquons tout d'abord qu'il n'est pas possible d'obtenir la convergence du processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  vers  $(\bar{N}, h_{\bar{N}}^*)$  dans l'espace de Skorokhod car le processus  $H^\varepsilon$  est continu alors que sa limite  $h_{\bar{N}}^*$  est un processus càd-làg.

La preuve de ce résultat se fait en plusieurs étapes. Tout d'abord, nous montrons par une méthode classique de tension-identification de la limite que le processus  $N^\varepsilon$  converge en loi vers  $\bar{N}$ . Pour ce faire, nous utilisons l'hypothèse  $h_1^* > 0$  qui nous permet d'obtenir que les solutions  $\phi_n$  de l'équation (9) convergent uniformément exponentiellement vite vers leur équilibre  $h_n^*$ . Ensuite, nous utilisons les résultats de Kurtz [104] pour montrer la tension du couple  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$  et identifier la mesure limite  $\Gamma$ .

Dans cette limite, la communauté proies-prédateurs est entièrement décrite par la seule donnée du processus  $\bar{N}$  pour lequel les prédateurs sont toujours à l'équilibre  $h_{\bar{N}}^*$ . Ce résultat nous permet de nous ramener de l'étude d'un processus déterministe par morceaux en dimension 2 à l'étude d'un processus de naissance et mort unidimensionnel.

### Comportement en temps long du processus moyenné

Nous nous intéressons enfin au comportement en temps long du processus  $\bar{Z} = (\bar{N}, h_{\bar{N}}^*)$  qui correspond à l'état de la communauté dans la limite  $\varepsilon \rightarrow 0$ . Nous montrons tout d'abord que ce processus admet une unique mesure invariante

**Proposition 2.1** (Proposition 3.4.3). *Le processus  $\bar{Z} = (\bar{N}, h_{\bar{N}}^*)$  admet une unique probabilité invariante  $\bar{\pi} = \sum_{n \geq 1} \mu_n \delta_{(n, h_n^*)}$  qui vérifie le système suivant*

$$\forall n \geq 2, \quad \mu_n = \frac{b^{n-1}}{n \prod_{i=2}^n (d + ci + Bh_i^*)} \mu_1. \quad (15)$$

Même s'il n'est pas possible d'obtenir une expression explicite pour cette mesure  $\bar{\pi}$ , le système (15) nous permet de déduire que la suite  $(\mu_n)_{n \in \mathbb{N}^*}$  admet une unique maximum.

Enfin, cette mesure  $\bar{\pi}$  nous donne des informations sur le comportement en temps long des processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  pour  $\varepsilon$  petit. En effet, pour tout  $\varepsilon$ , nous déduisons du Théorème 5 que le processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  admet une unique mesure invariante  $\pi^\varepsilon$ . A l'aide de simulations numériques, nous avons observé que la suite des mesures invariantes  $(\pi^\varepsilon)_\varepsilon$  converge en loi vers la mesure  $\bar{\pi}$ . Sur la Figure 2, nous avons tracé des histogrammes de ces mesures pour différentes valeurs de  $\varepsilon$ . Nous observons que lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$  le support de  $\pi^\varepsilon$  se concentre sur l'ensemble  $\{(n, h_n^*), n \in \mathbb{N}^*\}$ .

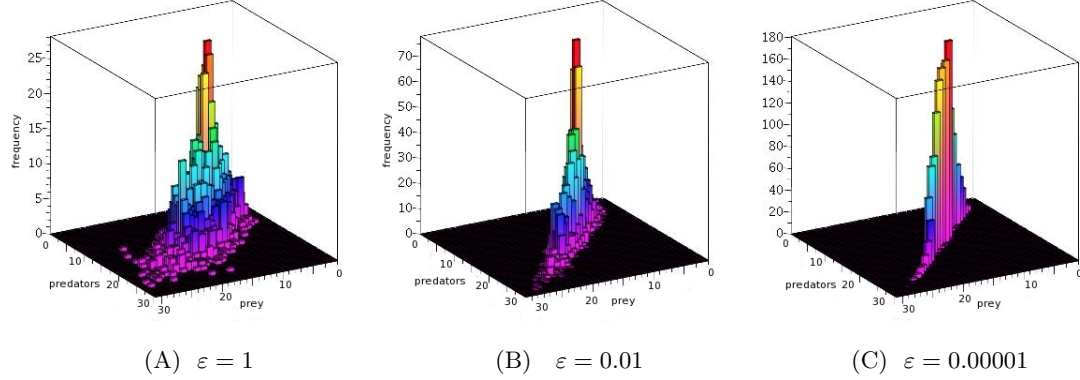


FIGURE 2 – Approximation de la mesure invariante  $\pi^\varepsilon$  pour différentes valeurs de  $\varepsilon$ . Ces histogrammes sont construits à partir de 3000 itérations du processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  jusqu'au temps  $t = 1000$ . Les paramètres utilisés sont  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.005$ ,  $B = 0.02$ ,  $r = 2$ ,  $D = 0$  et  $C = 0.04$ .

### 2.3 Chapitre 4 : PDMP en dimension infinie et limite lente-rapide. Application à la coévolution des communautés

Dans ce chapitre, qui est un travail en cours, nous introduisons une modélisation de la communauté sous la forme d'un processus déterministe par morceaux en dimension infinie prenant en compte les dynamiques démographique et évolutives rapides de la population de prédateurs et les dynamiques démographiques lentes des proies.

#### Modélisation : PDMP en dimension infinie

Nous supposons qu'il n'y a pas de mutations dans la population de proies, ce qui revient à supposer que l'on considère les dynamiques de la communauté entre deux mutations rares des proies. Nous nous intéressons ainsi à une population de proies composée d'un nombre fixe  $d$  de sous-populations de type  $1, \dots, d$  que nous représentons par le vecteur  $\mathbf{N}_t = (N^1, \dots, N^d) \in \mathbb{N}^d$  des tailles respectives de ces sous-populations. Dans cette introduction, nous nous restreignons au cas  $d = 1$  pour simplifier la présentation. La population de prédateurs est représentée par une fonction  $H_t$  où  $H_t(y)$  est la densité de prédateurs vivant au temps  $t$  et ayant le trait  $y$ . Nous supposons que les traits des prédateurs prennent leurs valeurs dans  $\mathcal{Y}$  un ouvert connexe borné régulier de  $\mathbb{R}^u$ .

Nous modélisons les dynamiques couplées du processus  $(N, H)$  par un processus

déterministe par morceaux en dimension infinie, dans lequel la dynamique de la composante lente  $N$  est donnée par un processus de naissance et mort couplé avec la dynamique rapide  $H$  qui est solution d'une équation de réaction-diffusion.

La population de proies  $N$  évolue selon un processus de naissance et mort dépendant du processus  $H$ . Chaque individu se reproduit indépendamment à un taux  $b$  et meurt à un taux

$$\left(d + cN_t + \int H_t(y)B(y)dy\right)\mathbf{1}_{N_t \geq 2}$$

Le paramètre  $d$  représente le taux de mort naturelle des proies,  $c$  l'intensité de la compétition entre les proies, et  $\int H_t(y)B(y)dy$  l'intensité de la prédation. Les dynamiques démographiques et écologiques de la population de prédateurs sont données par une équation aux dérivées partielles de type réaction-diffusion :

$$\begin{cases} \partial_t H_t(y) = m\Delta_y H_t(y) + H_t(y)\left(rNB(y) - D(y) - \int C(y')H_t(y')dy'\right) \\ \partial_{\bar{n}} H_t(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial\mathcal{Y} \end{cases} \quad (16)$$

Le taux de croissance intrinsèque

$$\mathcal{R}(n, y) = rnB(y) - D(y), \quad \forall n \in \mathbb{N},$$

prend en compte un taux de reproduction proportionnel à la quantité de proies consommée et un terme de mort naturelle  $D(y)$ , tout deux dépendant du trait du prédateur. Nous modélisons la compétition entre les prédateurs par un terme d'interaction non local. Enfin, les mutations sont représentées par le laplacien. Nous supposons ainsi que les mutations sont fréquentes et de petite amplitude, ce qui est cohérent avec le fait qu'il apparait beaucoup de mutations dans la population de prédateurs du fait du grand nombre d'individus et des reproductions fréquentes. Le paramètre  $m$  est un paramètre d'échelle de la taille et de la fréquence des mutations. De nombreux travaux s'intéressent à ce type d'équations de réaction-diffusion pour modéliser l'évolution phénotypique [120, 59, 151] ou spatiale d'une population [38, 107, 50]. Dans la suite, nous notons  $\phi_{n,h}(t, \cdot)$  la solution de (16) pour  $N_t = n$  et une condition initiale  $h \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$ . Cette solution est une fonction continue sur  $\mathbb{R}_+$  à valeurs dans  $\mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$ , l'espace Sobolev sur  $\mathcal{Y}$  dès lors que sa condition initiale est de carré intégrable [38, 50].

Le processus couplé  $(N, H)$  défini ci-dessus est un processus de Markov déterministe par morceaux en dimension infinie à valeurs dans l'espace  $\mathbb{N} \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$ . Les processus déterministe par morceaux en dimension infinie ont été introduits en neurosciences pour modéliser le potentiel électrique sur la membrane neuronale

[13, 28, 78, 152] comme extension des PDMP (en dimension finie) introduits par Davis [55].

Une trajectoire du processus  $(N, H)$  est solution des équations couplées

$$\begin{cases} N_t = \mathbf{N}_0 + \int_0^t \int_0^\infty \mathbf{1}_{\theta \leq bN_{s-}} R(ds, d\theta) \\ \quad - \int_0^t \int_0^\infty \mathbf{1}_{\theta \leq N_{s-} (d + cN_{s-} + \int H_s(y)B(y)dy)} \mathbf{1}_{N_{s-} \geq 2} M(ds, d\theta) \\ \partial_t H_t(y) = m\Delta_y H_t(y) + H_t(y) \left( \mathcal{R}(N_t, y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t(y') dy' \right) \\ \partial_\nu H_t(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial\mathcal{Y} \end{cases} \quad (17)$$

où  $R$  et  $M$  sont des mesures ponctuelles de Poisson indépendantes sur  $(\mathbb{R}_+)^2$  d'intensité  $ds d\theta$ . Nous montrons que sous des hypothèses de moments des conditions initiales, que le processus couplé  $(N_t, H_t)$  est bien défini pour tout  $t \geq 0$ .

### Limite lente-rapide du PDMP en dimension infinie

Nous introduisons un paramètre d'échelle  $\varepsilon$  afin de modéliser la petite masse des prédateurs. Comme dans le chapitre précédent, lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ , les taux de naissance et mort des prédateurs augmentent. En conséquence, la fréquence de mutation augmente également, car l'apparition des mutations est liée aux événements de reproductions des individus. Nous définissons alors une suite de processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  telle que

$$\begin{cases} \partial_t H_t^\varepsilon(y) = \frac{1}{\varepsilon} \left[ m\Delta_y H_t^\varepsilon(y) + H_t^\varepsilon(y) \left( \mathcal{R}(N_t^\varepsilon, y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t^\varepsilon(y') dy' \right) \right] \\ \partial_\nu H_t^\varepsilon(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial\mathcal{Y} \end{cases} \quad (18)$$

et la dynamique de  $N^\varepsilon$  reste similaire au paragraphe précédent mais dépend de  $H^\varepsilon$ . Ce changement d'échelle correspond à une accélération de la composante rapide du processus couplé entre les sauts de sa composante lente. En effet, si  $\phi_n^\varepsilon$  est la solution de (18) lorsque  $N_t^\varepsilon = n$ , alors pour tout  $t \geq 0$

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

Nous nous intéressons à la limite lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$  du processus  $N^\varepsilon$ . Pour cela, nous avons besoin de connaître le comportement en temps long des solutions  $\phi_n$  de (16). Pour cette équation, l'existence de solutions stationnaires non nulles a été étudié par Magal & Webb [120] dans le cas  $\mathcal{Y} = (0, 1)$  et plus généralement par Coville [50] et Leman et al. [107]. Nous regroupons leurs résultats dans la Proposition suivante :

**Proposition 8** (Lemme 1.1, Théorème 1.2 et 1.4, [107]). *Il existe une valeur propre principale  $\lambda_1^n$  au problème suivant :*

$$\begin{cases} m\Delta_y \bar{u}(y) - \mathcal{R}(n, y)\bar{u}(y) = \lambda_1^n \bar{u}(y), & \forall y \in \mathcal{Y} \\ \partial_\nu \bar{u}(y) = 0, & \forall y \in \partial\mathcal{Y} \end{cases} \quad (19)$$

*Cette valeur propre principale est simple et la fonction propre associée est strictement positive et unique à constante multiplicative près.*

*En fonction du signe de  $\lambda_1^n$ , plusieurs comportements sont possibles :*

- i) Si  $\lambda_1^n > 0$  alors (16) a une unique solution stationnaire strictement positive  $\bar{\phi}_n \in \mathcal{C}^2(\mathcal{Y})$  et la solution  $\phi_n$  de (16) converge dans  $\mathbb{L}^\infty$  vers  $\bar{\phi}_n$ .*
- ii) Si  $\lambda_1^n \leq 0$  alors (16) n'admet pas de solution stationnaire positive non triviale et de plus  $\phi_n(t, \cdot) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{\mathbb{L}^\infty} 0$ .*

De plus, nous obtenons que la solution  $\phi_n$  de (16) converge exponentiellement vite vers la solution stationnaire, par une extension directe du Théorème 3.1 de Magal & Webb [120] à l'ouvert  $\mathcal{Y} \subset \mathbb{R}^u$ .

**Théorème 9** (Théorème 4.3.3). *Fixons  $K$  et  $\eta$  deux constantes strictement positives. Supposons que  $\lambda_1^n > 0$ , et que la condition initiale  $\phi_0$  est dans  $\mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  et vérifie de plus*

$$0 < \eta \leq \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K.$$

*Alors il existe une constante  $M = M(n, \eta, K) > 0$  et un  $\delta = \delta(n) > 0$  tels que*

$$\|\phi_n(t, \cdot) - \bar{\phi}_n\|_{\mathbb{L}^1} \leq M e^{-\delta t}. \quad (20)$$

Ce résultat est obtenu grâce à l'étude des propriétés du semigroupe associé à l'opérateur linéarisé  $m\Delta + \mathcal{R}(n, \cdot)$  qui dirige la dynamique des solutions.

A l'aide de ces résultats, nous étudions la convergence du processus lent  $N^\varepsilon$ . Nous montrons que lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ ,  $(N^\varepsilon)_\varepsilon$  converge vers un processus de naissance et mort moyenné sur les équilibres des prédateurs. Nous imposons une condition sur les paramètres du système qui revient à demander que la population de prédateurs soit sur-critique :

$$\inf_{y \in \mathcal{Y}} \mathcal{R}_1(y) = \inf_{y \in \mathcal{Y}} rB(y) - D(y) > 0. \quad (21)$$

Nous montrons, que sous cette condition, la valeur propre  $\lambda_1^n$  est strictement positive pour tout  $n \in \mathbb{N}^*$ , c'est à dire que le système (16) admet une unique solution stationnaire positive non triviale.

De plus, cette condition nous permet de nous assurer que la norme  $\|H_t^\varepsilon\|_{\mathbb{L}^1}$  reste minorée par une constante strictement positive,  $\forall t \geq 0$ , ce qui est nécessaire pour appliquer le Théorème 9.

**Théorème 10** (Théorème 4.4.2). *Sous des hypothèses de régularité des paramètres et (21), supposons de plus que la suite des conditions initiales  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  vérifie les conditions suivantes : la suite  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon)$  converge en loi vers  $(\bar{N}_0, H_0) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  et il existe une constante  $L_0 > 0$  tel que pour tout  $\varepsilon > 0$ ,*

$$N_0^\varepsilon \leq L_0 \quad \text{et} \quad \frac{\inf \mathcal{R}_1(y)}{\underline{C}} \leq \int_{\mathcal{Y}} H_0^\varepsilon(y) dy \leq \frac{r\bar{B}L_0}{\underline{C}} \quad p.s. \quad (22)$$

Alors, 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

$$\begin{aligned} \mathcal{L}f(n) = & (f(n+1) - f(n))bn \\ & + (f(n-1) - f(n))n(d + cn + \int_{\mathcal{Y}} B(y)\bar{\phi}_n(y)dy)\mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned} \quad (23)$$

où  $\bar{\phi}_n$  est l'unique solution stationnaire strictement positive de (16).

Le preuve de ce résultat se décompose en plusieurs étapes. Nous montrons d'abord l'unicité de la solution du problème de martingales associé à (23). Nous considérons ensuite une suite de processus  $(N^{\varepsilon, L}, H^{\varepsilon, L})$  tronqués lorsque la composante lente  $N^{\varepsilon, L}$  atteint la valeur  $L$ . Ceci nous permet, grâce aux hypothèses (22) et (21), de contrôler la norme  $\|H^{\varepsilon, L}\|_{\mathbb{L}^1}$  le long de la trajectoire et donc d'appliquer les résultats du Théorème 9. Nous montrons ensuite la tension de la suite de processus  $(N^{\varepsilon, L})_\varepsilon$  par le critère d'Aldous, puis, que toute valeur d'adhérence est solution d'un problème de martingale correspondant à une version tronquée du générateur (23). Nous concluons en utilisant le Lemme 5.3 de Barton et al. [19] qui permet de faire tendre le paramètre  $L$  de troncature vers l'infini.

Le Théorème 10 permet de se ramener, lorsque l'on accélère la composante rapide du processus déterministe par morceaux, de l'étude d'un processus en dimension infinie à celle d'un processus en dimension 1. De plus, ce résultat s'interprète biologiquement de la façon suivante : le processus  $\bar{N}$  modélise une communauté de proies évoluant sous la pression de prédateurs idéalement adaptés à leurs phénotypes. Ainsi, nous justifions mathématiquement que lorsque les dynamiques démographiques et évolutives des prédateurs sont bien plus rapides que celles des proies, les prédateurs s'adaptent instantanément à leurs proies.

De nombreuses questions mathématiques et biologiques restent ouvertes, notamment en ce qui concerne l'impact des échelles de temps sur la coévolution des proies et prédateurs. En effet, une extension naturelle de ce travail consiste à prendre en

compte l'évolution des phénotypes de proies à valeurs dans un espace continu. Dans ce cas, les population de proies et prédateurs prennent des valeurs dans un espace de dimension infinie. Dans ce cas, plusieurs questions peuvent être étudiées. Tout d'abord, si nous ajoutons des mutations dans le processus déterministe par morceaux en dimension infinie  $(\mathbf{N}, H)$ , nous souhaiterions étendre la limite lente-rapide obtenue dans le Théorème 10 à une population lente à valeurs dans un espace infini dimensionnel. Il est également possible d'ajouter directement des mutations au processus moyenné  $\bar{N}$  afin d'étudier l'évolution des phénotypes des proies sous la pression de prédateurs optimaux. Ces deux questions ont un intérêt biologique et ouvrent des problématiques mathématiques différentes.

## 2.4 Simulations numériques

Les Chapitres 2, 3 et 4 sont illustrés par des simulations numériques. Nous avons donné en appendice des chapitres concernés les codes Scilab utilisés pour la simulation du processus de naissance et mort avec mutations étudié dans le Chapitre 2 (Appendice E) ainsi que pour la simulation du processus déterministe par morceaux introduit dans le Chapitre 3 (Appendice A), le code Maple utilisé pour la réalisation des histogrammes en 3 dimensions dans le Chapitre 3 (Appendice A) et enfin le code C++ permettant de simuler la solution stationnaire de l'équation aux dérivées partielles (16) du Chapitre 4 (Appendice B).

Je tiens à remercier Camille Coron pour son aide pour la réalisation d'histogrammes en 3D, Hélène Leman et Pierre Gabriel pour leurs conseils sur la méthode des différences finies.

## Chapitre 1

---

### Introduction aux problématiques écologiques

---

Dans ce chapitre, nous faisons quelques rappels sur des notions et problématiques biologiques liées à ce travail. Tout d'abord, nous décrivons les phénotypes de proies et prédateurs impliqués dans les interactions entre les deux espèces. Dans un second temps, nous donnons quelques conséquences de la sélection naturelle à l'échelle d'un réseau d'espèces. Enfin, nous introduisons la théorie métabolique qui relie la masse des individus à leurs traits d'histoire de vie et énonçons quelques conséquences de cette théorie pour la modélisation des réseaux écologiques.

Nous appellerons réseau écologique, un réseau dans lequel les nœuds sont constitués d'une espèce et les arêtes représentent les interactions entre espèces. Dans la littérature écologique, les nœuds des réseaux peuvent également représenter des groupes d'individus plus restreints (comme les juvéniles, les adultes) ou des groupes plus larges, comportant plusieurs espèces dont les rôles sont similaires. Ainsi, un réseau écologique résume toutes les interactions qui se produisent entre les différentes espèces qui le composent. Ces interactions peuvent être de plusieurs natures : compétition, prédation, pollinisation, parasitisme, .... Les réseaux écologiques sont donc très complexes et sont souvent étudiés sous forme de briques élémentaires qui regroupent un ou plusieurs types d'interactions. Dans la suite, nous nous intéressons plus spécifiquement aux réseaux trophiques qui représentent les interactions de prédation entre espèces.



## 1.1 Phénotypes liés à l'interaction proies-prédateurs

Dans cette partie, nous nous intéressons aux phénotypes de proies et prédateurs mis en jeu dans l'interaction proies-prédateurs. De façon générale, nous appelons interaction proies-prédateurs une interaction entre deux espèces qui augmente la mortalité d'une espèce (la proie) alors qu'elle améliore la reproduction de la seconde espèce (le prédateur). Cette définition permet de considérer des relations proies-prédateurs dans un sens assez large, c'est-à-dire incluant non seulement les interactions classiques de prédation dans lesquelles le prédateur tue une proie pour se nourrir, mais aussi les relations plantes-herbivores, dans lesquelles le prédateur peut se nourrir même si la proie n'est pas morte. Les relations de type hôte-parasite peuvent également entrer dans ce cadre, mais les modèles utilisés en biologie ou en écologie sont souvent distincts des modèles proies-prédateurs et prennent en compte les mécanismes spécifiques qui régulent ces interactions (immunologie, épidémiologie).

Les phénotypes mis en jeu dans l'interaction proies-prédateurs permettent aux proies de diminuer la pression de prédation, on parle alors de stratégies de défense des proies. Pour les prédateurs à l'inverse, ces phénotypes sont liés à l'amélioration de leurs capacités de consommation, manipulation, sélection et repérage des proies par exemple.

### Stratégies de défense des proies

Les défenses mises en place par les proies peuvent prendre des formes très diverses. Les défenses les plus visibles sont les défenses morphologiques que l'on retrouve sous formes d'épines ou de poils (ou trichomes) sur les plantes [179], de carapaces, piquants, ... sur des animaux.

D'autres défenses sont liées à la production de composés chimiques dits *composés secondaires* qui sont produits pour lutter contre la prédation. Ces composés sont spécifiques à la défense face à la prédation et ne sont donc pas impliqués dans les mécanismes de croissance ou reproduction. Ces défenses chimiques peuvent être toxiques voire mortelles pour les prédateurs, comme les alcaloïdes ou la nicotine chez les plantes, ou les poisons utilisés par certaines espèces de papillons (voir par exemple Elias et al. [68] qui décrit des comportements de mimétisme pour les motifs d'ailes de certains papillons toxiques). Ces composés peuvent aussi réduire les capacités digestives des prédateurs (par exemple les tannins ou la cellulose [161]), diminuant ainsi les bénéfices de la prédation.

Les proies ont également développé des stratégies de *défense indirectes*, c'est-à-dire qui mettent en jeu d'autres espèces du réseau écologique. C'est par exemple

le cas de la plante *Nicotiana attenuata* qui sous la pression d'herbivores augmente l'émission de composés volatiles qui augmentent à leur tour la prédation sur les œufs des herbivores (voir Kessler & Baldwin [99]). Une telle stratégie, dite *Crying for help*, est issue de la coévolution des traits de la plante, de son herbivore et du super-prédateur.

Ainsi, les défenses mises en place par les proies impactent non seulement leurs prédateurs mais également d'autres espèces du réseau écologique auxquelles elles appartiennent (voir également Poelman et al. [147]). C'est pourquoi il est crucial de considérer l'impact de la sélection naturelle à l'échelle du réseau écologique et non seulement de l'espèce.

### Coûts liés à ces défenses

Pour comprendre pourquoi certains mécanismes sont sélectionnés au cours de l'évolution, il est nécessaire de comprendre le coût qu'ils imposent aux proies. On peut mettre en évidence plusieurs grandes familles de coûts associées aux mécanismes de défense.

Une première famille de coûts est celle des *coûts allocatifs* [161]. Ces coûts proviennent du fait que la proie dispose d'une quantité d'énergie limitée. Ainsi, lors de la fabrication de défenses, l'énergie habituellement allouée à la reproduction ou à la croissance diminue. Par exemple, la production de tannins ou phénols qui réduisent les capacités digestives des prédateurs est d'autant plus efficace que la quantité produite est importante. Ainsi, mettre en place une défense efficace impose d'utiliser une grande quantité d'énergie et induit un coût allocatif pour les proies. Chez les plantes, de nombreuses défenses utilisées induisent des coûts allocatifs, comme l'illustre la revue de Lind et al. [108]. Plus spécifiquement les proies doivent répartir l'énergie dont elles disposent entre les mécanismes de croissance et de défense (*growth-defense trade off*). Toutefois, ces coûts allocatifs peuvent également affecter les mécanismes de reproduction ou de différenciation des cellules (comme par exemple dans Herms & Mattson [87]).

Il existe également des *coûts écologiques* qui sont liés à une diminution des capacités pour d'autres interactions au sein du réseau écologique [161]. Par exemple, la production d'alkaloides qui est efficace contre de nombreux herbivores peut attirer certaines espèces qui sont capables de tolérer ces défenses ou voire même que ces défenses protègent de leurs propres prédateurs (voir [138]). Ainsi, se protégeant contre une population de prédateurs peut augmenter la prédation subie par une espèce insensible à ses défenses.

Les coûts écologiques n'affectent pas que les interactions de prédation. Par exemple, la production de nicotine, qui diminue la digestibilité des plantes protégeant ainsi la plante de nombreux ennemis, réduit la qualité du nectar produit par les fleurs et diminue ainsi la pollinisation [4]. De même la diminution de la visibilité des fleurs (que ce soit par la couleur ou la taille de la corolle) peut diminuer la pression de prédation mais aussi la fréquence de visite des pollinisateurs. La production des défenses peut avoir un effet sur la pollinisation et ainsi de façon indirecte sur la reproduction de la plante.

Enfin, l'investissement dans une défense contre la prédation peut entraîner une diminution des capacités de compétition avec des espèces proches (voir l'étude expérimentale Agrawal et al. [6]). En effet, des stratégies de défense proches peuvent être sélectionnées chez différentes espèces de proies pour lutter contre un même prédateur. En conséquence, les proies occupent des niches écologiques similaires et induisent l'une sur l'autre une compétition plus importante. Ce type particulier de coût écologique, qui est d'autant plus important que les espèces sont proches génétiquement, est appelé *coût en terme de différence phylogénétique* [29].

### Classification des défenses

Nous introduisons ici une classification simplifiée des défenses des proies en fonction des mécanismes impliqués et des coûts pour la proie. Cette classification, introduite par Strauss et al. [161] et Müller-Schärer et al. [138], met en évidence deux grandes familles de défenses : les défenses quantitatives et qualitatives.

On appelle *défense quantitative* un mécanisme de défense efficace contre un grand nombre d'espèces de prédateurs mais qui induit un coût allocatif en terme de croissance ou de reproduction pour la proie. Ceci est par exemple le cas des composés chimiques comme les tannins dont l'efficacité augmente avec la quantité produite ou bien de la production de défenses morphologiques comme les épines ou poils.

A l'inverse, les *défenses qualitatives* regroupent l'ensemble des mécanismes qui diminuent la pression de certains prédateurs mais induisent un coût écologique. Ceci est par exemple le cas de la production de nicotine qui diminue la pollinisation, ou d'alkaloïde qui attirent certains prédateurs.

Cette classification permet de séparer les effets des différents types de mécanismes sur l'évolution, et présente donc un grand intérêt pour la modélisation des défenses. Toutefois, il s'agit bien évidemment d'une simplification, la plupart des défenses induisant à la fois un coût allocatif et un coût écologique. Nous utiliserons cette classification dans le Chapitre 2 pour illustrer nos résultats sur la co-évolution des proies et prédateurs sur un modèle prenant en compte ces deux types de défenses.

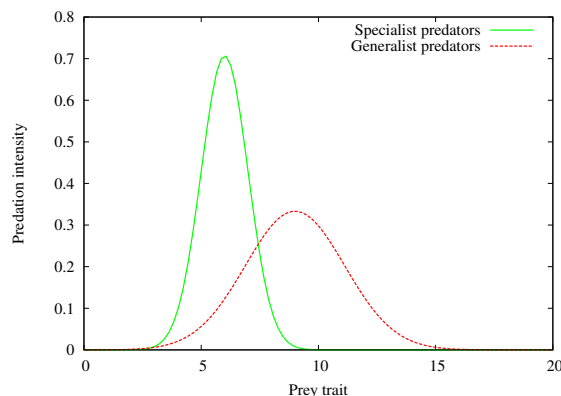


FIGURE 1.1 – Exemple d'intensité de la prédation pour des prédateurs généralistes et spécialistes

### Stratégies des prédateurs et coûts liés à l'adaptation

Les stratégies de prédation sont liées à la façon de chasser des prédateurs. La chasse peut se faire de manière active, que l'individu chasse seul ou en groupe. Dans ce cas, le prédateur compte sur ses capacités physiques comme sa vitesse, sa force, ses griffes,... pour tuer sa proie. La chasse peut également être passive, dans le sens où le prédateur tend un piège et attend l'arrivée de sa proie (comme l'araignée), ou bien il peut se contenter de filtrer son environnement pour sélectionner sa nourriture (comme la baleine qui se nourrit de zooplancton).

En ce qui concerne les herbivores, leurs stratégies sont moins liées à la chasse qu'à leur comportement face aux différentes défenses des proies. De manière générale, on distingue les prédateurs *généralistes* qui sont capables de consommer un grand nombre de proies différentes, des prédateurs *spécialistes* qui se nourrissent sur une seule ou un petit nombre d'espèces de proies. On suppose souvent que les prédateurs généralistes sont moins efficaces sur les proies qu'ils consomment par rapport aux prédateurs spécialistes (voir Figure 1.1) [66].

Les stratégies développées par les prédateurs sont une conséquence de la coévolution entre proies et prédateurs. En effet, les prédateurs induisent une forte pression de sélection sur les populations qu'ils consomment, la sélection naturelle favorisant alors les proies qui se défendent le mieux et qui sont donc moins consommées. Ainsi, les prédateurs doivent s'adapter aux défenses mises en place par les proies.

Cette coévolution semble ainsi être à l'origine de la spécialisation des prédateurs sur un type de défense spécifique [67]. Ainsi, la plupart des insectes herbivores sont spécialistes d'une (ou de peu) espèces de plantes (voir par exemple [153, 43]). Tou-

tefois, il existe toujours quelques populations généralistes. Ceci peut s'expliquer par la présence d'un *coût à la spécialisation*.

Ce coût de spécialisation peut être dû au temps passé à chercher sa proie. Ainsi, une théorie classique en écologie appelée *Optimal foraging theory* suppose que le prédateur cherche à obtenir le plus de ressources tout en minimisant le temps passé à chercher sa proie (voir Krebs & Davies [103]). L'évolution des prédateurs vers le spécialisme ou le généralisme peut donc dépendre de la quantité de proies disponible. L'*optimal foraging* prédit que lorsque la ressource optimale est abondante, les prédateurs ont tendance à se spécialiser sur cette ressource, car ils perdent peu d'énergie à chercher leur proie optimale. Alors que si la ressource optimale est rare, les stratégies généralistes peuvent être favorisées, en fonction de la forme du trade-off, car elles permettent de consommer les proies à disposition. Si cette théorie est validée par de nombreux exemples, elle ne permet pas d'expliquer comment une espèce de prédateurs peut se diversifier puis se spécialiser sur différentes ressources. En effet, lorsque les prédateurs ont à leur disposition plusieurs ressources différentes mais qu'ils subissent un coût lorsqu'ils consomment successivement des espèces de proies différentes, il peut être avantageux de se spécialiser sur une des ressources pour diminuer ce coût même si cette ressource est peu abondante (voir par exemple [119]).

De plus lorsqu'une population de prédateurs se spécialise sur une espèce de proies, elle augmente sa capacité de consommation de ce type de proies au détriment d'autres espèces. En conséquence, le prédateur sera plus vulnérable en cas de disparition de sa proie.

La spécialisation d'un prédateur sur une espèce de proies peut induire un phénomène de *Reine Rouge* ou *Course à l'armement* comme introduit par Van Valen [171]. Cette course à l'armement consiste en une suite de co-adaptations des phénotypes des proies et des prédateurs sous la pression de la sélection que les deux espèces exercent l'une sur l'autre. En effet, sous la pression d'un prédateur spécialiste, les proies possédant des défenses différentes sont favorisées, et les prédateurs les mieux adaptés à cette nouvelle défense sont sélectionnés [56]. Si de telles dynamiques peuvent être expliquées par des modèles théoriques (voir par exemple Marrow et al. [122] ou Dercote et al. [58]), il existe également des exemples dans les communautés naturelles. L'exemple le plus célèbre est celui de l'orchidée de Darwin qui présente un éperon long de plus de 30cm au fond duquel se trouve du nectar. Darwin avait prédit l'existence d'un pollinisateur disposant d'une trompe de longueur adaptée pour chercher ce nectar, qui a été observé 40 ans plus tard. L'existence de tels spécificités anatomiques est due à des coévolutions successives de la longueur de l'éperon de l'orchidée et de la trompe du pollinisateur, afin que le pollinisateur se frotte sur le

pollen lorsqu'il se nourrit du nectar. Dans le cadre des proies et de leurs prédateurs, ce mécanisme de course à l'armement peut expliquer l'augmentation graduelle des vitesses de courses des proies et de leurs prédateurs.

Toutefois la course à l'armement n'est pas la seule réponse possible des proies face à la spécialisation des prédateurs. Agrawal & Fishbein [5] ont observé que certaines espèces de plantes diminuent leur production de défense pour favoriser des stratégies de *tolérance* consistant non plus à se défendre mais à améliorer la reconstruction des tissus abimés par les herbivores.

Comme pour les proies, les prédateurs peuvent subir des coûts écologiques, c'est-à-dire des coûts indirects liés aux interactions avec d'autres espèces du réseau écologique. Par exemple, à l'échelle d'un réseau trophique, les prédateurs doivent à la fois prendre le temps de se nourrir et être attentifs à leurs propres prédateurs. C'est ce que l'on appelle le *coût de la vigilance*. Il peut se mesurer à plusieurs échelles : le temps passé à chasser sans résultat, la limitation de l'apport d'énergie lorsque peu de temps est disponible pour la chasse et enfin, la quantité de nourriture perdue par peur d'autres prédateurs. Au sein d'un réseau trophique, les herbivores doivent passer plus de temps à éviter leurs prédateurs mais subissent un coût moins important car ils perdent moins de temps pour chasser leurs proies (voir le travail de Illius & Fitzgibbon [92]).

## 1.2 Impacts de la co-évolution sur les réseaux écologiques

Comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, proies et prédateurs exercent les uns sur les autres des pressions de sélection qui entraînent des modifications des interactions au niveau local, mais aussi à l'échelle du réseau. Ainsi, un enjeu important en écologie consiste à comprendre comment la sélection naturelle agit sur les réseaux écologiques afin d'expliquer comment les réseaux actuels se sont formés et de mieux connaître leurs propriétés.

### Réseaux trophiques, régulation et effets indirects

Les différentes espèces du réseau ont les unes sur les autres un impact qui peut être direct, lorsque les deux espèces interagissent entre elles, ou indirect, lorsque ces espèces ne sont pas reliées par une arête du réseau. Ces interactions influencent la démographie des espèces au sein du réseau et, comme nous l'avons vu précédemment, les traits phénotypiques qui sont sélectionnés.

On distingue deux types de régulation démographique au sein d'un réseau trophique : une régulation *bottom up* lorsque le nombre de prédateurs est régulé par

la quantité de ressources disponible, et une régulation *top down* lorsque ce sont les prédateurs qui régulent l'abondance des espèces qu'ils consomment [86].

Dans un réseau trophique, il existe plusieurs types d'effets indirects (voir Figure 1.2). Tout d'abord, deux espèces de prédateurs  $C_1$  et  $C_2$  (pour consommateur) qui exploitent la même espèce de proies  $R$  (pour ressource) induisent l'une sur l'autre une compétition appelée *compétition d'exploitation* [167]. En effet, lorsque la population  $C_1$  augmente, elle augmente également la pression sur la proie  $R$  et ainsi, diminue la quantité de ressources disponible pour les prédateurs  $C_2$ .

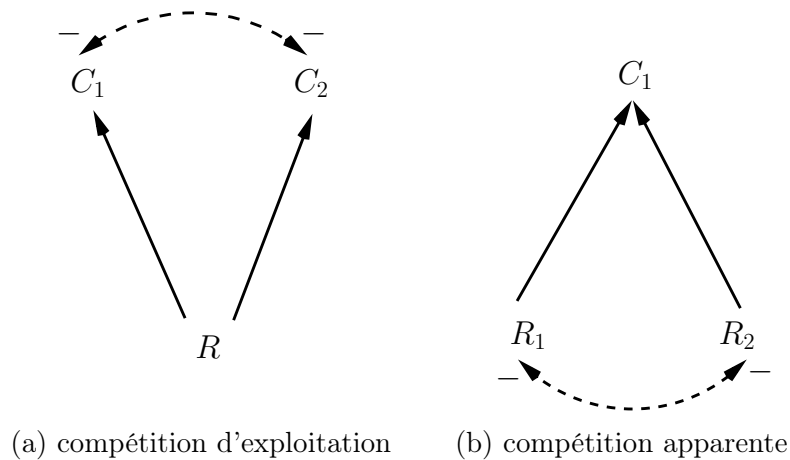


FIGURE 1.2 – Différents types d'effets indirects. Les flèches en trait plein représentent la prédation. Les flèches en pointillés donnent les effets indirects entre les espèces. Le signe  $-$  indique un effet négatif.

Dans le cas opposé où deux espèces de proies  $R_1$  et  $R_2$  partagent un prédateur  $C$ , les proies induisent également l'une sur l'autre une compétition dite *compétition apparente*. En effet, une augmentation de la population  $R_1$  entraîne une augmentation du nombre de prédateurs et donc une diminution de la population  $R_2$  (voir Holt et al. [90]).

Considérons maintenant une chaîne trophique avec plusieurs niveaux de prédation, constituée par exemple d'une espèce de plantes mangée par un herbivore lui-même consommé par un prédateur (voir Figure 1.3). Dans ce cas, une augmentation du nombre de prédateurs entraînera une diminution de la population d'herbivores et en conséquence, une augmentation du nombre de plantes. De même, une augmentation des ressources primaires (ex : nutriments du sol, eau,...) aura pour conséquence une augmentation de la population de plantes et donc d'herbivores et de prédateurs. Toutefois, la population de prédateurs exerce alors une pression plus importante sur

les herbivores. Ainsi, les plantes subissent finalement moins de prédation et ont plus de ressources. On appelle un tel phénomène une *cascade trophique* (voir Hairston et al. [86], Oksanen et al. [140], Oksanen & Oksanen [141]).

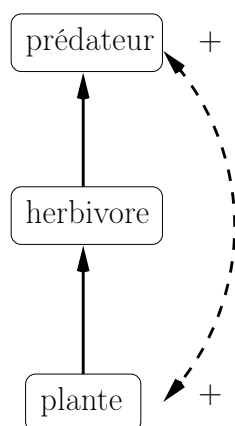


FIGURE 1.3 – Exemple de cascade trophique. Le signe + indique une interaction indirecte positive.

### Impacts de la sélection naturelle sur la stabilité de la communauté

Les réseaux trophiques observés actuellement sont le fruit du processus de sélection naturelle et des pressions de co-sélection qu'exercent entre elles les espèces. L'évolution de chaque espèce est soumise aux pressions de sélection qu'exerce son environnement et simultanément, cette évolution modifie l'environnement sélectif dans lequel vit la population. Une première question consiste à s'interroger sur la forme des réseaux écologiques actuels pour comprendre comment la diversité des espèces est organisée. En particulier, les réseaux écologiques comportent un grand nombre d'espèces alors que les modèles écologiques prédisent que plus le réseau comporte d'espèces et moins il devrait être stable [126, 125]. Ainsi, il semble que les réseaux écologiques sont organisés d'une façon particulière qui permet une stabilité même en présence de nombreuses espèces [102, 137, 165].

Dans ce sens, de nombreux travaux s'intéressent à l'impact de la sélection naturelle sur la stabilité des réseaux écologiques, c'est-à-dire à leur réponse à une perturbation. Plus précisément, il existe plusieurs notions de stabilité (voir notamment McCann [128]) : on peut parler de stabilité de l'équilibre démographique d'une communauté lorsqu'une population revient à son équilibre après une petite perturbation. De façon plus fine, on peut s'intéresser au temps de retour à l'équilibre après une



perturbation, dans ce cas on parle de *résilience* du réseau. Enfin, on peut considérer la proportion d'espèces qui se maintiennent dans le réseau après une perturbation, dans ce cas, on parle de *persistance*.

En s'intéressant à la stabilité et à la persistance des réseaux trophiques, McCann et al. [127] mettent en avant l'importance des faibles interactions pour la stabilité des réseaux écologiques. En utilisant des réseaux trophiques simplifiés, ils montrent que des interactions faibles entre espèces permettent de diminuer l'amplitude des oscillations des tailles de populations réduisant ainsi les chances d'extinction. Toutefois, cette étude considère uniquement la démographie des populations. D'autre part Abrams [2] s'intéresse successivement aux impacts de l'évolution des proies, des prédateurs puis de la co-évolution. Il met en évidence que l'évolution de la population de prédateurs est généralement stabilisante pour la communauté (voir également Fussmann et al. [76], Loeuille [109]) alors que la co-évolution des proies et de leurs prédateurs peut se révéler déstabilisante dans le sens où elle peut entraîner l'apparition de cycles. Il remarque également que lorsque la dynamique démographique est cyclique, l'évolution des proies conserve cette propriété mais peut modifier l'amplitude de ces cycles.

D'autres études ont pris en compte non seulement les interactions trophiques, mais des interactions plus générales. En particulier, Loeuille [110] s'intéresse à l'impact de la co-évolution sur la résilience d'une communauté à deux espèces en fonction des types d'interactions et de coûts. Son modèle prend en compte des interactions mutualistes, trophiques ou de compétition. Ces interactions sont régulées par des traits phénotypiques dans les deux populations qui peuvent avoir des coûts allocatifs ou écologiques. Dans ce cas, la résilience du système peut être mesurée par la quantité  $1/\mathcal{R}e(\lambda)$  où  $\lambda$  est la valeur propre principale du système d'équations différentielles décrivant la dynamique démographique de la communauté. Cette étude permet de montrer que lorsque les interactions entre espèces sont fortes, la sélection naturelle a un effet déstabilisant. Toutefois, lorsque les interactions sont de moindre intensité, la sélection naturelle a un effet stabilisant sur les communautés et en particulier pour les interactions trophiques. Ainsi, les interactions de faible intensité entre les espèces semblent jouer un rôle fondamental dans le maintien de la biodiversité.

### **Modification des interactions et extinctions**

Comme nous l'avons vu, la sélection naturelle peut modifier les équilibres écologiques présents dans la communauté. Ces modifications peuvent se traduire par l'extinction d'une ou plusieurs espèces ou par la disparition d'une interaction entre plusieurs espèces présentes (voir Ferrière et al. [70] pour de nombreux exemples).

Lorsque l'évolution entraîne la disparition d'une espèce on parle de *meurtre évolutif*. C'est par exemple le cas lorsque le prédateur est incapable de s'adapter à l'évolution de ses proies, soit parce qu'elle est trop rapide, soit parce qu'il ne dispose pas des bons mécanismes (voir [58, 23, 122]). Ces extinctions peuvent concerner une unique espèce ou causer à leur tour d'autres disparitions. C'est par exemple dans le réseau en diamant [90, 105], dans lequel deux proies  $C_1$  et  $C_2$  partagent le même prédateur  $P$  et les mêmes ressources  $R$  (voir Figure 1.4). Dans ce cas, les proies exercent l'une sur l'autre une compétition apparente à cause du prédateur et de la compétition d'exploitation pour les ressources. De tels communautés peuvent se maintenir, par exemple, lorsque la pression de prédation de  $P$  sur  $C_1$  est plus importante que sur  $C_2$  et que la population  $C_1$  consomme également mieux la ressource  $R$  que  $C_2$ . Dans ce cas, l'extinction du prédateur  $P$  entraînera l'extinction de l'espèce  $C_2$  par exclusion compétitive face à  $C_1$ . En effet, en l'absence de ses prédateurs, l'espèce  $C_1$  ne subit plus de forte régulation, et la taille de sa population va augmenter fortement. Ainsi, elle consommera beaucoup de ressources  $R$  et augmentera la compétition apparente sur  $C_2$  jusqu'à extinction de cette espèce. Dans ce cas, on dit que l'extinction des prédateurs  $P$  est une *extinction primaire* et l'extinction de  $C_2$  est une *extinction secondaire*. Ces chaînes d'extinctions peuvent expliquer comment

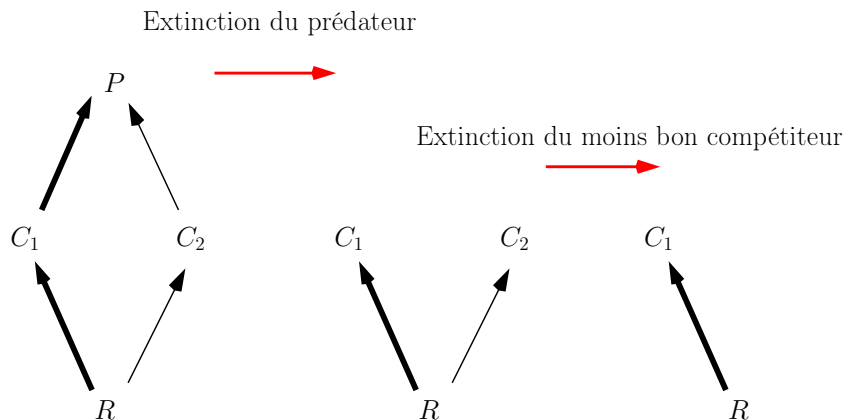


FIGURE 1.4 – Exemple d'extinctions en chaîne dans un cas de compétition apparente.

la disparition d'une *espèce clé de voûte* réduit fortement la diversité de ses proies (voir Paine [143]). On appelle espèces clé de voûte, les espèces qui ont un impact sur la communauté significativement plus important qu'attendu par rapport à leur abondance. Les prédateurs en haut de chaîne trophique sont un bon exemple de telles espèces car les mécanismes de compétition apparente permettent la coexistence de

nombreuses espèces au niveau trophique inférieur qui disparaîtraient en l'absence du super-prédateur. Ces espèces jouent donc un rôle important dans le maintien de la diversité avec laquelle elles interagissent.

Il est également possible que l'évolution pousse une espèce vers sa propre extinction, on parle alors de *suicide évolutif*. En effet la sélection naturelle agit à l'échelle de l'individu, mais les individus favorisés n'ont pas toujours un impact favorable à l'échelle de la population. Un exemple de tel comportement est donné par Matsuda & Abrams [123] (voir également Rankin & López-Sepulcre [150] pour des exemples empiriques). Dans cet article, ils considèrent l'évolution du temps de recherche d'une proie dans une population de prédateurs  $N$ , elle-même consommée par un super-prédateur. Dans leur modèle, l'intensité de prédation subie par chaque individu de l'espèce  $N$  augmente avec le temps passé à chasser des proies mais diminue en fonction du temps moyen passé par les individus en chasse. Ainsi, les individus qui passent moins de temps à chasser sont favorisés, ce qui augmente en contre partie l'intensité de la prédation, et favorise de nouveaux les individus qui chassent moins. Un tel mécanisme peut mener à l'extinction de la population  $N$  lorsque les individus ne chassent plus suffisamment pour survivre.

Toutefois, même s'il ne se produit pas d'extinction, la coévolution peut modifier la force d'interaction entre deux espèces, soit pour augmenter soit pour diminuer son intensité [122]. Dans ce dernier cas, la sélection naturelle peut induire la disparition d'une interaction entre deux espèces, celle-ci devenant une *interaction fantôme* (ou *Ghost from the past*) (voir [22, 168]). C'est par exemple le cas lorsque deux espèces occupent des niches écologiques proches et sont donc en compétition. La sélection naturelle favorise alors des phénotypes pour lesquels la compétition est moindre, jusqu'à la disparition de l'interaction.

### 1.3 Prendre en compte la masse des individus : théorie métabolique

Les différentes espèces qui composent un réseau écologique peuvent présenter des caractéristiques très différentes. En particulier, les réseaux trophiques peuvent combiner des espèces dont les masses varient énormément, comme par exemple les réseaux entre plantes et grands herbivores (herbe-vaches) ou les réseaux entre arbres et insectes. De plus, les relations de prédation sont souvent contraintes par les différences de tailles entre la proie et son prédateur car il est souvent plus simple de tuer et de consommer un animal plus petit que soi [40]. Ainsi, un enjeu actuel en écologie consiste à prendre en compte la masse des individus qui interagissent dans le réseau.

## Métabolisme et relations allométriques

Depuis longtemps, il est bien connu que la masse d'un individu influe de manière prévisible sur de nombreuses caractéristiques (Peters [146]). En particulier, l'influence de la masse peut être décrite via des relations allométriques, c'est-à-dire sous la forme :

$$Y = Y_0 m^\alpha,$$

où  $m$  est la masse de l'individu et  $\alpha$  l'exposant allométrique. La première relation allométrique introduite par Kleiber [101] décrit l'influence de la masse d'un individu et de la température sur son métabolisme. A partir de cette relation, Brown (e.g. Brown et al. [27]) a développé la théorie métabolique qui relie la masse des individus à leurs traits d'histoire de vie.

Le métabolisme d'un individu regroupe l'ensemble des mécanismes de transformation de matière et d'énergie ayant lieu dans une cellule ou un organisme. Ces mécanismes sont généralement séparés en deux classes : les phénomènes de synthèse organique (*anabolisme*) nécessaires à la construction et au renouvellement des tissus, et les mécanismes de dégradation moléculaire (*catabolisme*) permettant la production d'énergie. Le taux métabolique d'un individu est ainsi un taux fondamental car il prend en compte l'absorption d'énergie, sa transformation et son allocation.

La température influe sur le métabolisme d'un individu suivant la loi d'Arrhenius car elle influe sur les différentes réactions chimiques qui se produisent au sein de l'organisme. Nous avons choisi ici de présenter les résultats sans prendre en compte cet effet, ce qui revient à supposer la température constante.

Dans les années 1880, les premières observations amènent à penser que l'exposant allométrique qui fait le lien entre la masse d'un individu et son métabolisme est de  $2/3$  qui est le rapport entre une dimension surfacique par laquelle le corps perd sa chaleur et une dimension volumique qui emmagasine l'énergie. Toutefois, Kleiber [101] prédit que le taux métabolique  $B$  augmente avec la masse d'un individu en suivant :

$$B \propto m^{3/4}.$$

De nombreuses études ont ensuite validé cet exposant sur la base de données récoltées dans différents types d'organismes vivants (voir par exemple West et al. [174] ou la review de Brown et al. [27]).

### Origine de cet exposant ?

La justification de l'universalité de cet exposant fait l'objet de plusieurs hypothèses et nous ne donnerons ici que deux d'entre elles. La première, proposée par West

et al. [174] est une hypothèse mécanistique issue du constat suivant : le métabolisme est lié au réseau vasculaire des individus. Ce réseau vasculaire est fractal mais ses vaisseaux possèdent une largeur minimale commune à tous les êtres vivants qui est celle nécessaire au transport des nutriments. L'hypothèse est alors la suivante : la fractalité ajoute une dimension supplémentaire et ainsi la taille du réseau vasculaire vérifie une loi allométrique en  $m^{3/4}$  ("surface + fractalité" = 3, "volume + fractalité" = 4). Ainsi, c'est l'universalité de ce réseau vasculaire qui justifie l'universalité de la dépendance en  $m^{3/4}$  du métabolisme. Toutefois, cette hypothèse d'universalité implique que le réseau vasculaire a été conservé au cours de l'évolution par les mécanismes de sélection naturelle. Cette théorie est sujette à de nombreuses discussions et controverses en écologie.

En particulier, il existe d'autres études (par exemple Ginzburg & Damuth [83]) qui se sont intéressées aux variations du métabolisme  $B$  d'un individu au sein d'une même espèce. Ils ont observé que la variation est proportionnelle à  $m^{2/3}$ . Or ce type d'exposant ne peut être expliqué par l'hypothèse de fractalité de West et al. [174]. Ainsi, Ginzburg & Damuth [83] font l'hypothèse que les relations allométriques du métabolisme sont liées à une stabilité de la production de matière sur la durée de vie totale des individus. Cette hypothèse se fonde sur la remarque que la plupart des populations sont stables, ainsi il semble raisonnable de supposer que la quantité d'énergie produite par un individu au cours de sa vie reste constante. Alors, les auteurs proposent de considérer les êtres vivants en 4 dimensions : trois dimensions spatiales et une dimension temporelle. L'exposant  $3/4$  reliant le métabolisme des individus et leur masse s'explique alors comme suit : les échanges d'énergie s'effectuent en trois dimensions (deux spatiales correspondant à la surface du corps, et une temporelle au cours du temps) sur 4 disponibles. Ainsi, il semble naturel que cet exposant soit réduit à  $2/3$  lorsque les temps de générations sont comparables comme c'est le cas au sein d'une même population, ou encore à  $1/2$  dans le cas de populations humaines qui sont contraintes en taille (voir [83]).

### Conséquences sur l'étude des communautés écologiques

La théorie métabolique a en particulier un impact sur l'étude des communautés. Lorsque la masse des individus augmente, leur besoin en énergie augmente également, et donc la prédation des gros individus est plus importante. De plus, le métabolisme des individus est lié à de nombreuses caractéristiques vitales pour une population, que ce soit le taux de reproduction des individus, l'âge à maturité, le taux de mortalité ou la durée de vie des individus. Partant de l'hypothèse que le métabolisme varie en  $m^{3/4}$ , on obtient facilement que le taux métabolique par unité de masse varie en

$m^{-1/4}$ . Ainsi, les taux individuels (taux de natalité, mortalité, ...) varient en  $m^{-1/4}$  alors que les temps caractéristiques d'un individu (âge à maturité, durée de vie, ...) qui sont des inverses de taux varient en  $m^{1/4}$  (voir notamment Gillooly et al. [81], Brown et al. [27]). On en déduit que le taux de croissance exponentielle d'une population diminue avec la masse typique des individus.

Si l'on se place à l'échelle des communautés, une première question concerne la variation de la taille des populations en fonction de la masse typique des individus. Il est depuis longtemps établi que l'abondance d'une espèce diminue lorsque la taille des individus augmente. Damuth [52] a mis en évidence à travers l'étude de populations de mammifères herbivores que l'abondance d'une espèce varie en  $m^{-3/4}$ . Ces observations sont également confortées par les travaux de Savage et al. [157] qui montrent que pour une population à l'équilibre dont la quantité de ressource est constante, alors la capacité de charge du milieu varie en  $m^{-3/4}$ .

En conséquence, au sein d'une même communauté, la quantité d'énergie consommée par chaque espèce est constante (voir par exemple Damuth [53]). En effet, on peut écrire la quantité d'énergie comme

$$\text{nombre d'individus} \times \text{taux métabolique} \propto m^{-3/4} \times m^{3/4} = 1.$$

De plus, ce résultat montre que le taux de renouvellement de la biomasse induit par une espèce, qui est le rapport entre la production de biomasse et la biomasse de la population, décroît en  $m^{-1/4}$ .

Enfin, on peut s'intéresser aux taux d'interaction entre deux individus. Dans le cas des relations proies-prédateurs, Brose et al. [26] ont mesuré expérimentalement les taux individuels de consommation des prédateurs et les taux de prédation subie par les proies pour une communauté de mouches et d'araignées. Ils ont observé que le taux de consommation des proies suit bien une loi de puissance en fonction de la masse du prédateur mais que les taux de prédation sur les proies sont gouvernés par des fonctions du ratio entre les masses qui atteignent une saturation. Ainsi, il semble plus complexe de mettre en évidence des lois génériques pour l'interaction entre espèces (voir également le travail original de [177] qui s'intéresse à la prise en compte de la masse dans les fonctions d'interactions de type Holling et le travail de Kalinkat et al. [96]).

### Quelques applications pour la modélisation des communautés

Ces études permettent donc de prendre en compte la masse des individus dans la modélisation des communautés écologiques.

Loeuille & Loreau [114] ont utilisé la théorie métabolique afin de développer un modèle d'éco-évolution de la masse des individus sous la pression de la sélection

naturelle. Ils ont pris en compte la décroissance des taux de reproduction et de mortalité des individus en fonction de leur masse. Ils ont également modélisé l'impact de la masse sur la compétition avec d'autres individus en supposant que des individus de masse proche induisent une compétition importante les uns sur les autres. Enfin, ils ont pris en compte l'impact de la masse sur la prédation en modélisant une distance idéale entre la masse d'une proie et celle d'un prédateur. Ainsi, les prédateurs sont des individus ayant une masse plus importante que leurs proies. Via des simulations de ce modèle éco-évolutif, les auteurs ont mis en évidence l'émergence de réseaux trophiques dont les propriétés sont très semblables aux réseaux trophiques observés dans la nature notamment en terme de nombre de niveaux trophiques.

Ce modèle a ensuite été utilisé dans Loeuille & Loreau [115] pour tester l'*Energetic Equivalence Rule* qui suppose que la quantité d'énergie consommée par un espèce est indépendante de la masse [53]. En prenant en compte non seulement l'impact de la masse sur les taux d'évolution mais aussi sur les interactions trophiques, les auteurs ont montré que le flux de ressources exploitées au sein d'un espèce diminue avec la masse corporelle selon une loi de puissance. Brännström et al. [24] ont étudié un modèle éco-évolutif similaire pour la masse des individus, dans lequel l'intensité de prédation dépend du ratio entre la masse des prédateurs et celle de leurs proies (et non plus de la différence des masses). Les auteurs se sont en particulier intéressés au lien entre le nombre d'espèces et le nombre de niveaux trophiques dans les réseaux observés. Ils ont montré que les réseaux contenant le plus d'espèces n'admettaient que 3 ou 4 niveaux trophiques. D'autre part, ils ont étudié l'impact de la compétition entre espèces sur le nombre de niveaux trophiques. En particulier, une compétition faible permet de maintenir de nombreux niveaux trophiques, alors qu'une compétition trop intense diminue le nombre de réseaux trophiques observés. Ces modèles ont récemment été étendu notamment par Stegen et al. [159] qui prennent également en compte l'effet de la température ou encore par Allhoff et al. [10] qui modélise plus finement les traits soumis à l'évolution.

En conclusion, ces modèles prenant en compte les contraintes de masse des individus ainsi que les dynamiques coévolutives permettent l'émergence de réseaux trophiques pertinents en regard des réseaux trophiques observées.

Enfin, des applications plus récentes de la théorie métabolique ont utilisé le fait que les taux d'évolutions entre différentes espèces du réseaux peuvent être très distincts. En effet, comme les taux de naissance et mort des individus décroissent avec leur masse, les individus les plus petits du réseau se reproduisent plus vite que les plus grands. Les conséquences d'un tel changement d'échelle sur une équation d'évolution démographique de la population sont que le temps est "accéléré" pour les espèces les plus petites. En effet, supposons que le nombre d'individu  $N^m(t)$  d'une population

de taille  $m$  au temps  $t$  est donné par, on a

$$\frac{d}{dt}N^m(t) = rN^m(t).$$

En utilisant la loi de Kleiber, on peut écrire le taux de croissance exponentielle de la population comme  $r = r_0m^{-1/4}$ . En conséquence, si l'on considère une population  $N^1$  de masse 1 et une population  $N^m$  de masse  $m$ , partant de la même valeur initiale

$$N^m(t) = N^1(tm^{-1/4}).$$

En ce sens, Sauve et al. [156] étudient un réseau écologique dans lequel deux espèces de ressources (ou proies) partagent un mutualiste et un même prédateur. On peut penser par exemple à deux espèces de plantes qui partagent le même pollinisateur et un même herbivore. Sous l'hypothèse que le mutualiste et le prédateur ont des dynamiques plus rapides que les plantes, ils simplifient le système en dimension 4 en un système lent-rapide en dimension 2 dans lequel la population de mutualistes et celle des prédateurs sont à l'équilibre. Un tel changement d'échelle permet de réduire la dimension et donc la complexité du système étudié.

De plus, le fait que des individus de petite masse se reproduisent plus fréquemment que ceux de masse importante entraîne qu'il se produit plus de mutations dans les populations de petite masse. En effet, si l'on suppose qu'à chaque reproduction la probabilité de mutation est identique, alors une augmentation du nombre de naissances, induit une augmentation du nombre de mutations. Ainsi, la variabilité génétique est plus importante dans les populations de petite masse que dans celles de grande masse. En utilisant ce raisonnement, Georgelin [79] (Chapitre 4) s'intéresse à la coévolution des traits portés par les plantes, par leurs herbivores et par les mutualistes associés. Pour étudier cette coévolution, il considère un système lent-rapide dans lequel l'évolution des traits des plantes est plus lente que celle de leurs herbivores et mutualistes. Il suppose qu'à tout instant, les herbivores et mutualistes sont parfaitement adaptés à la population de plantes. Ainsi, les plantes sont toujours en présence des herbivores et mutualistes "optimaux" et l'évolution de leurs traits dépend de ces populations optimales.

## 1.4 Conclusion

En conclusion, l'étude de la sélection naturelle à l'échelle d'un réseau d'espèces est une question complexe car les interactions entre espèces sont nombreuses et diverses. Ainsi l'évolution phénotypique de chaque individu a des répercussions non seulement sur les autres individus avec lesquels il interagit mais aussi à plus grande échelle. Il



est donc important lorsque l'on s'intéresse à l'évolution phénotypique d'une espèce de voir celle-ci comme faisant partie d'un réseau écologique. Dans ce travail, nous considérons une première étape qui consiste à étudier la co-évolution des proies et de leurs prédateurs.

Nous avons également vu que la masse des individus a une influence sur les taux d'évolution de la population. Ainsi, lorsque les communautés sont formées d'espèces de masses très différentes il semble primordial de prendre en compte la masse des individus dans la modélisation la communauté et de son évolution (qu'elle soit démographique ou phénotypique). Nous développerons dans les Chapitres 3 et 4 cette approche dans le cas de réseaux pour lesquelles les prédateurs ont une masse plus faible que leurs proies. Nous introduirons alors des processus multi-échelle sous forme de processus de naissance et mort-couplés avec des équations différentielles ou aux dérivées partielles. Puis à laide de limites d'échelles de tailles, nous justifierons les phénomènes de moyennisation dans les communautés lentes-rapides

## Chapitre 2

---

### Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community

---

L'objectif de ce chapitre est de décrire les dynamiques de coévolution entre les phénotypes des proies et de leurs prédateurs sous l'impact de la sélection naturelle. Nous introduisons un modèle individu centré de la communauté qui évolue comme un processus de naissance et mort multi-types avec mutations. Nous étudions tout d'abord un système d'équations différentielles de type Lotka-Volterra qui correspond à la limite en grande population du processus sans mutations. Nous montrons l'existence d'un unique équilibre globalement asymptotiquement stable sous certaines conditions sur les interactions entre les proies. Dans une limite de mutations rares nous obtenons un processus de saut pur qui décrit les équilibres successifs de la communauté proies-prédateurs. Ce processus étend la *Polymorphic evolutionary sequence* au cadre des coévolutions. Enfin, nous étudions la coévolution de populations de proies et prédateurs monomorphiques. Dans la limite des petites mutations la dynamique des phénotypes converge vers la solution d'un système couplé de deux équations canoniques des dynamiques adaptatives. Nous illustrons ces différents processus par des simulations prenant en compte différents mécanismes de défenses des proies. A l'aide de simulations, nous verrons comment l'évolution de ces différentes stratégies impacte la communauté.

Ce chapitre est constitué de l'article Costa et al. [46], intitulé "Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community", écrit en collaboration avec Nicolas Loeuille, Céline Hauzy et Sylvie Méléard, accepté pour publication dans *Journal of Mathematical Biology* en mai 2015.

Nous avons ajouté un paragraphe de perspectives ainsi que le code Scilab dont sont issues les simulations numériques (Appendice E). La preuve de la Proposition 2.2.1 donnée en Appendice B a été corrigée.

**ABSTRACT:** We are interested in the impact of natural selection in a prey-predator community. We introduce an individual-based model of the community that takes into account both prey and predator phenotypes. Our aim is to understand the phenotypic coevolution of prey and predators. The community evolves as a multi-type birth and death process with mutations. We first consider the infinite particle approximation of the process without mutation. In this limit, the process can be approximated by a system of differential equations. We prove the existence of a unique globally asymptotically stable equilibrium under specific conditions on the interaction among prey individuals. When mutations are rare, the community evolves on the mutational scale according to a Markovian jump process. This process describes the successive equilibria of the prey-predator community and extends the Polymorphic Evolutionary Sequence to a coevolutionary framework. We then assume that mutations have a small impact on phenotypes and consider the evolution of monomorphic prey and predator populations. The limit of small mutation steps leads to a system of two differential equations which is a version of the canonical equation of adaptive dynamics for the prey-predator coevolution. We illustrate these different limits with an example of prey-predator community that takes into account different prey defense mechanisms. We observe through simulations how these diverse prey strategies impact the community.

Keywords: Predator-prey; multi-type birth and death process; Lotka-Volterra equations; long time behavior of dynamical systems; mutation selection process; Polymorphic evolution sequence; adaptive dynamics.

## 2.1 Introduction

The evolution of a population establishes a link between selected individual characteristics and the environment in which the population lives. Quantifying how the impact of the environment varies along evolutionary trajectories is an important question. Here, we aim at considering how other species interact with the population of interest. These different species compose an ecological community in which each

population has a specific role: parasites, predators, resources, etc... The evolution of the different species then modifies the complete interaction network, continuously redefining the selective environment acting on the considered population. The co-evolution of different species therefore allows us to consider the feedback loop that links phenotypic distributions to environmental variations [71].

In the present paper, we focus on the case of prey-predator communities evolving on similar time scales. As far as ecological dynamics are concerned, there exists an important literature on such predator-prey interactions. In the 1920's, Lotka [117] and Volterra [172] independently proposed a dynamical system for the ecological dynamics of prey and predators which was then extensively studied (see [164, 89, 139]). More recently Marrow, Dieckmann and Law [61, 122, 121] tackled the question of how natural selection affected the dynamics of such interactions. In the adaptive dynamics framework introduced by Metz, Geritz & al. and Dieckman and Law [130, 60], these authors developed heuristic tools to study the phenotypic coevolution of monomorphic prey and predator populations and its impact on the network. The survival of prey and predators is strongly conditioned on their respective abilities to defend and hunt. As a result, the understanding of the variety of defense traits and of behavioral and morphological adaptation of predators to these defensive mechanisms has become an important focus for evolutionary ecology (see among others [161, 138, 108, 49]). Considering such coevolutionary dynamics brings up new questions regarding the structure of ecological networks, their stability and the consequences of evolution on their emergent properties (e.g. [110, 58]). For instance, it has been shown that predator-prey coevolution may yield food-web architectures that resemble the ones observed in empirical datasets ([114, 154, 30, 63]). Coevolution of predator-prey interactions may also erode the regulating role of predation [113] and change the overall distribution of energy within the community [115]. Further models suggest that evolution can select ecological dynamics that are inherently less stable [110, 72, 62] or more stable [2, 3] than initial systems. It is important to note that the importance of coevolution for ecological network dynamics is not restricted to the realm of mathematical models. Indeed, some of the implications of defense evolution in prey for the stability of ecological dynamics have been reproduced experimentally [178, 132]. Evolutionary dynamics have also been experimentally reproduced in plant-herbivore systems [6]. Because the importance of eco-evolutionary dynamics of predator-prey interactions now relies on a strong theoretical background and complementary empirical observations or experimental works, evolution is nowadays largely used in terms of applications. To give just an example, the implications of plant-enemy coevolution for the management of agricultural production has been stressed by many [57, 166, 111].

In a mathematical setting, Durrett & Mayberry [65] looked into a specific prey-predator community and considered the phenotypic evolution of prey in a fixed community of predators and vice versa under the assumptions of adaptive dynamics (large population, rare and small mutations). They consider a probabilistic microscopic model of the community, following the rigorous approach developed by Champagnat, Ferrière and Méléard [32, 33, 39] for the eco-evolutionary dynamics of a population with logistic competition.

In this article, we present a stochastic individual-based model for the predator-prey community that evolves as a multi-type birth and death process. The phenotype of an individual is transmitted to its offspring after a potential mutation. The prey phenotypes constrain their defense abilities and influence their reproduction, mortality rate and competition ability. We also consider the evolution of predator phenotypes and model its impact on the predation intensity. We give an example of prey and predator phenotypes in Section 2.2.2 and we illustrate our results with exact simulations of the individual-based process.

We study the stochastic prey-predator community process in different scalings corresponding to the assumptions of adaptive dynamics: large population, rare mutations and mutations of small impact. Since we assume that mutations are rare, it is important to understand the behavior of the community between two mutations. Therefore we study the evolution of a prey-predator community composed of  $d$  prey sub-populations and  $m$  predator sub-populations (Section 2.2). The main question is the composition of this community in a long time scale corresponding to the scale where mutations occur. In the large population limit, the dynamics of the prey-predator community is well approximated by a system of differential equations. In Section 2.3, we study the long time behavior of this deterministic system. In particular, we introduce conditions for the existence and uniqueness of a globally asymptotically stable equilibrium. These conditions rely on specific matrices for the interaction between the species. We improve here a result of Goh, Takeuchi and Adachi (see [84, 164]) in our specific setting. The existence of globally stable equilibria is related to optimization problems called Linear complementarity problems. We consider a class of these problems related to the *augmented problems* (see Cottle et al. [48]) and extend existing results to our framework.

Then we prove in Section 2.4 that the individual-based stochastic process also converges to this equilibrium in finite time and remains close to this equilibrium on a long time scale. In particular we give a result on the exit time of an attractive domain which remains true even for a perturbed process. Our result is obtained using the properties of the Lyapunov function associated with the deterministic system as in the work of Champagnat et al. [36]. The interest is to highlight the time scale separa-

tion between competition phases and mutation occurrences. Between two mutations, we can thus characterize the resident prey-predator community.

In Section 2.5, we study the impact of rare mutations on the community. The rare mutation framework was first formalized by Champagnat [32] for the phenotypic evolution of a population with logistic competition. At each reproduction event, the phenotype of the newborn can be altered by a mutation. We consider the successive invasions of mutants and characterize the survival probability of a mutant trait in a given community. In the mutation scale, we prove that the process jumps from a deterministic equilibrium to another one according to the successive mutant invasions. This jump process extends the Polymorphic Evolutionary Sequence to a co-evolutionary framework.

Finally, we consider the case where mutations have a small impact on phenotypes. Combining these three assumptions (large population, rare mutations and small mutation jumps), we derive a couple of canonical equations describing the coevolution of the prey and predator traits [39, 122, 121].

## 2.2 The model

### 2.2.1 The microscopic model

We consider an asexual prey-predator community in which each individual is characterized by its phenotypic trait. At each reproduction event the trait of the parent is transmitted to its offspring.

The interest of this work is the coevolution of prey and predator traits that affects the predation. The phenotype  $x \in \mathcal{X}$  of a prey individual describes its ability to defend itself against predation. We assume that this trait has an effect on the predation intensity that the prey individual undergoes, but also on its reproduction rate, intrinsic death rate, and ability to compete with other prey individuals. Such costs may emerge because the energy allocated to defense is diverted from other functions such as growth, maintenance or reproduction (e.g. [87, 6, 108]). The phenotype  $y \in \mathcal{Y}$  of a predator characterizes its prey consumption rate. This trait affects the predation exerted on prey but also the death rate of the predator. Again, such costs may be explained by differential allocation among life-history traits, but also by behavioral constraints. For instance, increased consumption rate requiring a larger time investment in resource acquisition, it may decrease the vigilance of the predator against its own enemies, creating a mortality cost (see [92, 169]). The trait spaces  $\mathcal{X}$  and  $\mathcal{Y}$  are assumed to be compact subsets of  $\mathbb{R}^p$  and  $\mathbb{R}^P$  respectively.

The community is composed of  $d$  prey types  $x_1, \dots, x_d$  and  $m$  predator types  $y_1, \dots, y_m$ . The state of the community is described by the vector of the sub-population sizes. We introduce a parameter  $K$  scaling these sub-population sizes (as in [74, 33]). To ease the distinction between prey and predator populations we denote by  $N_i^K$  the number of prey individuals with trait  $x_i$ , for  $1 \leq i \leq d$ , and by  $H_l^K$  the number of predators with trait  $y_l$ , for  $1 \leq l \leq m$ . Finally the community is represented by the vector

$$\mathbf{Z}^K = \frac{1}{K} (N_1^K, \dots, N_d^K, H_1^K, \dots, H_m^K), \quad (2.1)$$

of the rescaled numbers of individuals holding the different traits.

The dynamics of the community follows a continuous time multi-type birth and death process. We first describe the behavior of the prey population. Each prey individual with trait  $x$  gives birth to an offspring at rate  $b(x)$ . The newborn holds the same trait as its parent. The death rate of a prey individual holding trait  $x$  is given by

$$\lambda(x, \mathbf{Z}^K) = d(x) + \sum_{i=1}^d \frac{c(x, x_i)}{K} N_i^K + \sum_{l=1}^m \frac{B(x, y_l)}{K} H_l^K,$$

where  $d(x)$  is the intrinsic death rate of a prey individual with trait  $x$ ,  $c(x, x')$  the competition exerted by a prey individual with trait  $x'$  on the prey individual with trait  $x$  and  $B(x, y)$  the intensity of the predation exerted by a predator holding trait  $y$  on the prey individual with trait  $x$ . In the absence of predators, the prey population evolves as a birth and death process with logistic competition whose behavior was extensively studied by Champagnat, Ferrière and Méléard [32, 33, 39].

For the predator population, each predator holding trait  $y$  gives birth to a new predator at rate

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

proportional to the predation pressure it exerts on the prey population. The parameter  $r$  can be seen as the conversion efficiency of prey biomass into predator biomass. We assume in the following that  $r < 1$ . In the absence of prey, the predators are unable to reproduce and their population will become extinct rapidly. Each predator holding trait  $y$  dies at rate  $D(y)$ . The competition between different predators is taken into account through the prey consumption.

The interaction between prey and predators affects the prey death rate and the predator birth rate. This interaction benefits predators but penalizes prey. It creates an asymmetry in the community process and makes it difficult to study: comparisons between two processes whose rates are close, are not possible on a long time scale. We will see in the following how to circumvent this difficulty.

### 2.2.2 An example introducing two types of defenses

The diversity of defense strategies observed in nature is overwhelming and the maintenance of such a diversity of strategies is an important focus of evolutionary ecology [67]. Just focusing on one type of consumption interaction, namely plant-herbivore interactions, strategies of defense are morphological (e.g., through spines or trichomes/hair [179]), chemical (e.g., the productions of phenols and tannins [21]) or through the attraction of enemies of herbivores ("crying for help" [99]). Even when focusing on one defense mechanism, e.g. chemical, the diversity of compounds that are used for defense is very high, not only in total, but even within species [147]. Modelling such a diversity is challenging and a broad categorization is necessary. Here, based on previous empirical or experimental works (see [161, 138]), we propose to consider two major classes of defenses, based on their action mode and on the costs they incur: *quantitative defenses* and *qualitative defenses*.

Quantitative defenses correspond to phenotypes that are efficient against a vast number of enemies, but that incur a direct cost in terms of growth or reproduction [138]. Typical examples include structural defenses such as increased toughness [148], production of morphological defenses (trichomes, spines) (e.g. [7, 124]) or production of digestibility reducing compounds [16]. In the present work, we assume that the cost of quantitative defenses affects reproduction (cf. [138, 161, 108]).

Conversely, qualitative defenses correspond to phenotypes that alleviate consumption by some of the enemies, but incur a cost through another ecological interaction (eg, increased consumption by other enemies or reduced benefits from mutualists [138] ; "ecological costs" sensu [161]). For instance, alkaloid defenses in plants are efficient against generalist herbivores, but may attract specialists that have evolved to tolerate them or even to use them against their own predators [138]. Other chemical defenses (eg, nicotine) affect the quality of nectar, reducing pollination opportunities [4]. Floral traits such as color or corolla size may reduce the attraction of herbivores, but at the expense of pollinator visitation [160]. In the present work, qualitative defenses allow a reduction in the effect of one predator, but increase the vulnerability to another predator. Because such defense strategies largely impact the similarity of prey niches regarding their enemies [153], we here make the hypothesis that individuals that are closer in terms of qualitative defenses  $x$  have a stronger interference competition. Such an hypothesis is justified by experimental observations [6], and coherent with the fact that closely related or trait-similar species usually compete more strongly (see [1, 29]).

We take these two types of defenses into account by associating each prey with a two-dimensional trait  $x = (q_n, q_a)$  where  $q_n \in \mathbb{R}_+$  is the quantity of quantitative defense



produced by the prey and  $q_a \in \mathbb{R}$  represents its qualitative defense. The allocative trade-off induced by the quantitative defense  $q_n$  is represented by an exponential decrease of both the prey birth rate and the predation intensity, at speed  $\alpha_n$  and  $\beta_n$  respectively. In simulations, we chose a weak allocative trade-off with  $\alpha_n = 1/10$  and  $\beta_n = 2$ : prey can increase their production of defenses without being too penalized. The predator ability to consume the different qualitative defenses of prey individuals is characterized by two parameters: their preferred qualitative defense  $\rho$ , and their degree of generalism  $\sigma$ . *Specialists predators* have a small range  $\sigma$  and exert an important predation pressure on the prey populations holding traits close to their preference, while *generalist predators* ( $\sigma$  large) consume a large range of qualitative defenses but with less efficiency. Each predator is then represented by the couple  $y = (\rho, \sigma) \in \mathbb{R} \times ]0, +\infty[$ . The predation intensity decreases with the difference  $|\rho - q_a|$  between the preference of predators and the prey qualitative defense. Note that higher generalism incurs a cost in terms of interaction efficiency, as the maximal predation rate is of order  $1/\sigma$ .

In the simulations, we used the following rate functions: for  $(q_n, q_a) \in [0, +\infty[ \times \mathbb{R}$  and  $(\rho, \sigma) \in \mathbb{R} \times ]0, +\infty[$ :

$$\begin{aligned}
 b(q_n, q_a) &= b_0 \exp(-\alpha_n q_n), & d(q_a, q_n) &= d_0, \\
 c(q_n, q_a, q'_n, q'_a) &= c_0 \exp\left(-\frac{(q_a - q'_a)^2}{2}\right), \\
 B(q_n, q_a, \rho, \sigma) &= \exp(-\beta_n q_n) \frac{1}{\sigma} \exp\left(-\frac{(q_a - \rho)^2}{2\sigma^2}\right), \\
 D(\rho, \sigma) &= D.
 \end{aligned} \tag{2.2}$$

We illustrate this example with exact simulations of the birth and death process introduced above. We are interested in the impact of predators on a prey population using two different qualitative defenses and no quantitative defense: the different prey traits are  $x_1 = (0, 0.8)$  and  $x_2 = (0, 1.7)$ . We represent on Figure 2.1, the evolution through time of the respective sizes of the prey sub-populations with trait  $x_1$  (in green  $\times$ ),  $x_2$  (in red  $+$ ) and of the predator population holding a trait  $(\rho, 0.6)$  for different choices of  $\rho$  (in blue  $*$ ).

When the predator preference differs too much from the prey defense, their population dies out and the two prey populations coexist. In the sequel, we are interested in the cases where the predator population survives. We observe three different behaviors. In Figure 2.1A, the preference of predators is  $\rho = 0.2$ . The three populations coexist on a long time scale. The prey population holding trait  $x_2$  has more individuals than the prey population with trait  $x_1$  since predation is less important on  $x_2$ .

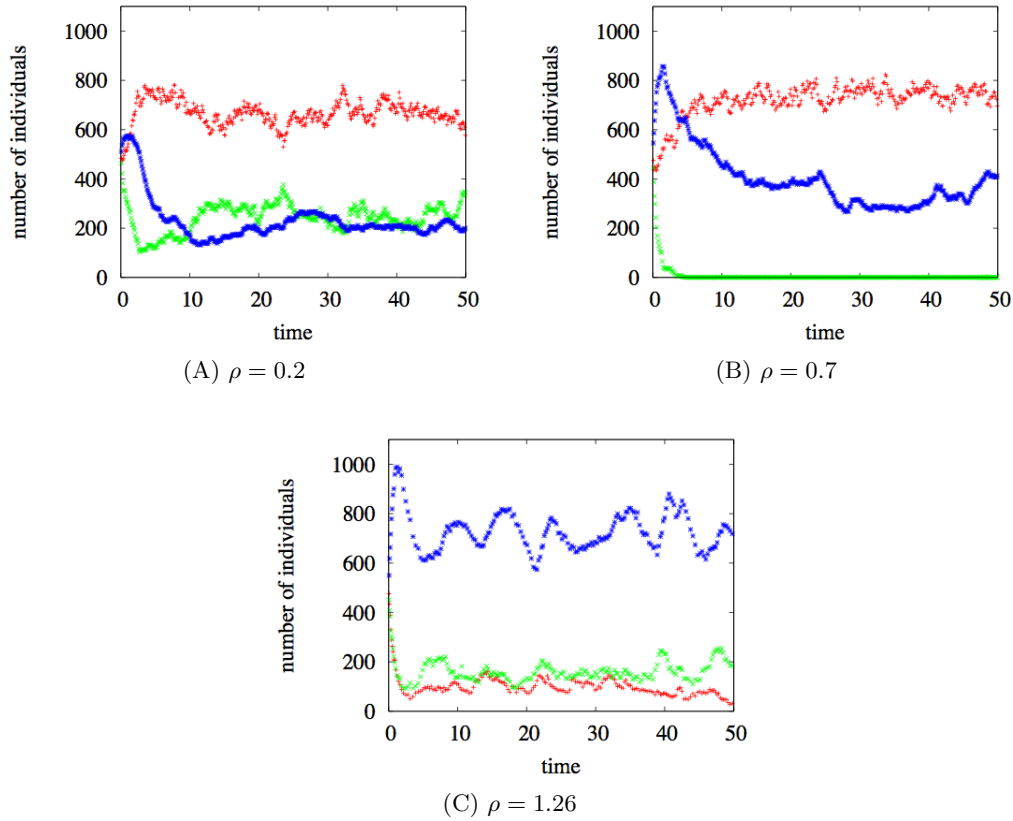


Figure 2.1 – We represent the evolution through time of the respective sizes of the prey sub-populations with trait  $x_1 = (0, 0.8)$  ( $\times$ ),  $x_2 = (0, 1.7)$  ( $+$ ) and of the predator population with trait  $(\rho, 0.6)$  for different choices of  $\rho$  ( $*$ ). Other parameters are  $K = 500$ ,  $b_0 = 2.5$ ,  $d_0 = 0$ ,  $c_0 = 1.5$ ,  $D = 0.5$ ,  $r = 0.8$ ,  $\alpha_n = 0.1$ ,  $\beta_n = 2$ .

In Figure 2.1B, the preference of predators is  $\rho = 0.7$ : predators are well adapted to the trait  $x_1$ . The predation intensity is so strong on prey holding trait  $x_1$  that their population die out. However both populations of predators and prey with trait  $x_2$  survive. In Figure 2.1C, the preference of predators is  $\rho = 1.26$ : they consume both prey populations similarly. We observe that the three populations coexist and that both prey sub-populations have similar small size.

As the parameter  $\rho$  increases further, we first observe the extinction of the prey population holding trait  $x_2$ . This is the symmetrical case to (B). Then, we observe similarly to case (A) that the three populations coexist.

### 2.2.3 Existence of the process and uniform bounds of the community size

The prey-predator community process  $\mathbf{Z}^K = \frac{1}{K}(N_1^K, \dots, N_d^K, H_1^K, \dots, H_d^K)$  introduced above is a Markov process on  $(\mathbb{N}/K)^{d+m}$ . Its transition rates (or jump rates) are given by the birth and death rates of individuals.

A trajectory of the prey-predator community process can be constructed as solution of a stochastic differential equation driven by Poisson point measures (see [74, 33]). This construction is given in Appendix A.

The community process is well defined up to the explosion of the number of individuals. We denote by  $N^K = \sum_{i=1}^d N_i^K$  the total prey number and by  $H^K = \sum_{l=1}^m H_l^K$  the total number of predators. The prey population size  $N^K$  jumps of  $+1$  each time a prey individual is born and of  $-1$  each time a prey individual dies; the predator population size evolves similarly.

In the sequel we make the following assumptions:

**Assumption 2.A.** *The rate functions  $b, d, c, B$  and  $D$  are continuous, positive and bounded respectively by  $\bar{b}, \bar{d}, \bar{c}, \bar{B}$  and  $\bar{D}$ . Moreover the functions  $c, B$  and  $D$  are bounded below by positive real numbers  $\underline{c}, \underline{B}$  and  $\underline{D}$ .*

**Assumption 2.B.** *The initial condition satisfies  $\sup_K \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(0)}{K} + \frac{H^K(0)}{K} \right)^4 \right) < \infty$ .*

The next proposition gives moment properties of the community process and states that the expected population size remains bounded uniformly in  $K$  and  $t$ .

**Proposition 2.2.1.** *Under Assumptions 2.A and 2.B*

(i) *For every  $T > 0$ ,*

$$\sup_K \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} \left( \frac{N^K(t)}{K} + \frac{H^K(t)}{K} \right)^3 \right) < \infty.$$

(ii) *Moreover*

$$\sup_K \sup_{t \geq 0} \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t)}{K} + \frac{H^K(t)}{K} \right)^2 \right) < \infty.$$

Point (i) justifies the existence of the process  $\mathbf{Z}^K$  for all times and point (ii) will be used to justify convergence results on long time scales. The proof of the Proposition is given in Appendix B.

### 2.2.4 Limit in large population

In this section we study the behavior of the community in a large population limit ( $K \rightarrow \infty$ ). We use the same scaling for both populations and establish that the stochastic process  $\mathbf{Z}^K$  can be approximated by the solution of a deterministic system of differential equations.

For  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d$  and  $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_m) \in \mathcal{Y}^m$  we denote by  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  the differential system

$$\begin{cases} \frac{dn_i(t)}{dt} = n_i(t) \left( b(x_i) - d(x_i) - \sum_{j=1}^d c(x_i, x_j) n_j(t) - \sum_{l=1}^m B(x_i, y_l) h_l(t) \right), & \forall 1 \leq i \leq d, \\ \frac{dh_l(t)}{dt} = h_l(t) \left( r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l) n_i(t) - D(y_l) \right), & \forall 1 \leq l \leq m. \end{cases} \quad (2.3)$$

A solution of this system is a vector  $\mathbf{z} = (n_1, \dots, n_d, h_1, \dots, h_m)$ .

**Proposition 2.2.2.** *Under Assumptions 2.A and 2.B and assuming that the sequence of initial conditions  $(\mathbf{Z}^K(0))_K$  converges in probability toward a deterministic vector  $\mathbf{z}(0) \in [0, \infty)^{d+m}$ , then for every  $T > 0$  the sequence of processes  $(\mathbf{Z}^K(t), t \in [0, T])_K$  converges in law in the Skorohod space  $\mathbb{D}([0, T], (\mathbb{R}_+)^{d+m})$  toward the unique function  $(\mathbf{z}(t), t \in [0, T])$  solution of the system  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  with initial condition  $\mathbf{z}_0$  and satisfying  $\sup_{t \in [0, T]} \|\mathbf{z}(t)\| < \infty$ .*

The proof follows a classical compactness-uniqueness method developed by Fournier & Méléard [74, Theorem 5.3]. First we prove using Proposition 2.2.1(i) that the sequence  $(\mathbf{Z}^K(t), t \in [0, T])_K$  is tight. Then we identify the limit as the unique solution of the system of differential equations  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ .

**Remark 2.2.3.** *The extinction of the predator population is not possible in finite time for the solutions of the differential system  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ . Indeed, if there exists  $1 \leq l \leq m$  such that  $h_l(0) > 0$ , then for every  $t \geq 0$ ,*

$$\frac{d}{dt} h_l(t) \geq -D(y_l) h_l(t).$$

Thus  $h_l(t) \geq h_l(0) \exp(-D(y_l)t) > 0$ .

Conversely, if there is no predator at time  $t = 0$ , i.e.  $\mathbf{z}(0) = (\mathbf{n}(0), 0)$ , then the stochastic process  $\mathbf{Z}^K$  converges toward the solution of a competitive Lotka-Volterra system (denoted by  $LVC(\mathbf{x})$ ) given by:

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = n_i(t) \left( b(x_i) - d(x_i) - \sum_{j=1}^d c(x_i, x_j) n_j(t) \right), \quad \forall 1 \leq i \leq d. \quad (2.4)$$

## 2.3 Long time behavior of the solutions of the deterministic system $LVP$

In this section we study the long time behavior of the solutions to the  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  system for fixed  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d$  and  $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_m) \in \mathcal{Y}^m$ . To simplify notation, we forget the dependence on traits for the parameters and only use subscripts: for example  $B_{il} = B(x_i, y_l)$ .

We are interested in the equilibria of the dynamical system (2.3). Hofbauer et Sigmund proved Hofbauer & Sigmund [89][Section 5.4, p.47] that the  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  systems satisfy the competitive exclusion principle. This ecological principle states that  $m$  different species cannot survive on fewer than  $m$  different resources (or in less than  $m$  different niches) (see [11]). An important consequence is that every asymptotically stable equilibrium  $\mathbf{z}^*$  of the  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  system contains no fewer prey subpopulations than of predators:

$$\#\{1 \leq i \leq d, n_i^* > 0\} \geq \#\{1 \leq l \leq m, h_l^* > 0\}.$$

Therefore the diversity among predators is limited by the diversity among prey.

In Subsection 2.3.1, we introduce conditions for an equilibrium to be globally asymptotically stable, (i.e. every solution of the system with positive initial condition converges when  $t$  goes to  $\infty$  toward this equilibrium). This strong notion of stability entails that such an equilibrium is unique. Numerous authors, notably Goh ([84]), Takeuchi et Adachi ([164]) have already studied this question. We develop here a different approach by improving the Lyapunov function introduced by these authors. The interest of this approach is to obtain quantitative information on the behavior of the stochastic process close to the deterministic equilibrium (see Section 2.4). Then in Subsection 2.3.2, we study the existence of globally asymptotically stable equilibria. This question is related to the existence of solutions to *Linear Complementarity Problems*. Combining these two results, we derive conditions that ensure the existence of a unique globally asymptotically stable equilibrium for the  $LVP$  systems.

### 2.3.1 Condition for global asymptotic stability

We assume the existence of a non-negative equilibrium  $\mathbf{z}^* = (n_1^*, \dots, n_d^*, h_1^*, \dots, h_m^*)$  of the  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  system defined in (2.3). We seek conditions on this equilibrium to be globally asymptotically stable. The global stability relies on the properties of the interaction matrix of the system  $LVP$ :

$$I = \begin{pmatrix} C & B \\ -rB^T & 0 \end{pmatrix}, \quad (2.5)$$

where  $C = (c_{ij})_{1 \leq i, j \leq d}$  and  $B = (B_{il})_{1 \leq i \leq d, 1 \leq l \leq m}$ . We introduce two assumptions on the differential system:

**Assumption 2.C.**

**2.C.1.** For every  $d \in \mathbb{N}$  and almost every  $(x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d$ , the matrix of the competition among prey  $C(\mathbf{x}) = (c(x_i, x_j))_{1 \leq i, j \leq d}$  satisfies that  $C(\mathbf{x}) + C(\mathbf{x})^T$  is positive definite.

**2.C.2.** Let  $d, m \in \mathbb{N}$ ,  $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_d) \in \mathcal{X}^d$ , and  $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_m) \in \mathcal{Y}^m$ . Every subsystem of the system *LVP*( $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ ) is non degenerate. i.e. the corresponding interaction matrix is non degenerated

Assumption 2.C.1 allows us to define a Lyapunov function for the system *LVP*. As an example, Assumption 2.C.1 is satisfied for matrices  $C = (c_{ij})$  symmetric and strictly diagonally dominant ( $|c_{ii}| > \sum_{j \neq i} |c_{ij}|$ ). Remark that the competition matrix is symmetric when the competition among preys only depends on the distance between their phenotypes. This is often the case when individuals pay a cost in phenotype matching [176, 29]. Strictly diagonally dominant matrices arise when the competition within the sub-populations is more important than the competition with the other sub-populations. This assumption reflects the impact of the similarity of niches of individuals with close phenotypes [153, 29].

Assumption 2.C.2 allows to characterize the different equilibria of the *LVP*( $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ ) system with their null and positive components. This assumption reflects that every sub-population plays a different role in the prey-predator community (and in any sub-commnity).

We associate with the equilibrium  $\mathbf{z}^*$  two subsets containing the subscripts of the traits that disappear in the equilibrium for the prey and predator populations respectively:

$$P = \{1 \leq i \leq d, n_i^* = 0\} \text{ and } Q = \{1 \leq l \leq m, h_l^* = 0\}. \quad (2.6)$$

The following proposition states conditions for the global asymptotic stability of an equilibrium.

**Proposition 2.3.1.** Let us assume Assumption 2.C and the existence of an equilibrium  $\mathbf{z}^*$  of the system *LVP*( $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ ) such that

$$\begin{cases} \forall i \in P, & b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij}n_j^* - \sum_{l=1}^m B_{il}h_l^* < 0, \\ \forall l \in Q, & r \sum_{i=1}^d B_{il}n_i^* - D_l < 0, \end{cases} \quad (2.7)$$

then this equilibrium is globally asymptotically stable. Moreover such an equilibrium is unique.

Conditions (2.7) ensure that the equilibrium  $\mathbf{z}^*$  is asymptotically stable. This can be easily obtained by computing the eigenvalues of the Jacobian matrix of the system.

*Proof.* We define the function

$$V(\mathbf{z}) = \sum_{i=1}^d r(n_i - n_i^* \log(n_i)) + \sum_{l=1}^m (h_l - h_l^* \log(h_l)). \quad (2.8)$$

Using the fact that  $\mathbf{z}^*$  is an equilibrium of the system  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ , the derivative of  $V$  along a solution equals

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}V(\mathbf{z}(t)) &= -\frac{r}{2}(\mathbf{n} - \mathbf{n}^*)^T(C + C^T)(\mathbf{n} - \mathbf{n}^*) \\ &+ r \sum_{i \in P} n_i(b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij}n_j^* - \sum_{l=1}^m B_{il}h_l^*) + \sum_{l \in Q} h_l(\sum_{j=1}^d rB_{jl}n_j^* - D_l). \end{aligned} \quad (2.9)$$

Since  $\mathbf{z}^*$  satisfies (2.7) and by 2.C.1, the derivative  $\frac{d}{dt}V(\mathbf{z}(t))$  is nonpositive, and vanishes at points  $\bar{z} = (\bar{n}_1, \dots, \bar{n}_d, \bar{h}_1, \dots, \bar{h}_m)$  such that

$$\begin{cases} \bar{n}_i = n_i^*, & \forall 1 \leq i \leq d, \\ \bar{h}_l = 0 = h_l^*, & \forall l \in Q. \end{cases}$$

Thus the derivative does not only vanishes in  $z^*$ . In the following we search for a function  $W$  and  $\gamma > 0$  such that

$$L(\mathbf{z}) = V(\mathbf{z}) + \gamma W(\mathbf{z}) \quad (2.10)$$

is a Lyapunov function for the system: for every solution  $(\mathbf{z}(t); t \geq 0)$ , the function  $L(\mathbf{z}(t))$  decreases with time and reaches its only minimum at  $\mathbf{z}^*$ . We set

$$W(\mathbf{z}) = \sum_{l=1}^m (h_l - h_l^*) \sum_{i=1}^d B_{il}(n_i - n_i^*). \quad (2.11)$$

Its derivative along a solution is given by:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}W(\mathbf{z}(t)) &= \sum_{l=1}^m h_l r \left( \sum_{i=1}^d B_{il}(n_i - n_i^*) \right)^2 + \sum_{l \in Q} h_l \left( r \sum_{i=1}^d B_{il} n_i^* - D_l \right) \left( \sum_{j=1}^d B_{jl}(n_j - n_j^*) \right) \\ &- \sum_{i=1}^d n_i \left( \sum_{l=1}^m B_{il}(h_l - h_l^*) \right)^2 + \sum_{i \in P} n_i \left( b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j^* - \sum_{l=1}^m B_{il} h_l^* \right) \left( \sum_{k=1}^m B_{ik}(h_k - h_k^*) \right) \\ &- \sum_{i=1}^d n_i \sum_{j=1}^d c_{ij}(n_j - n_j^*) \left( \sum_{l=1}^m B_{il}(h_l - h_l^*) \right). \end{aligned}$$

The second, third and fourth terms are bounded because the solutions of the system are bounded as well. The last term can be bounded by :

$$\begin{aligned} &- \sum_{i=1}^d n_i \sum_{j=1}^d c_{ij}(n_j - n_j^*) \sum_{l=1}^m B_{il}(h_l - h_l^*) \\ &\leq \sum_{i=1}^d n_i \left( \frac{(\sum_{j=1}^d c_{ij}(n_j - n_j^*))^2}{\Gamma} + \Gamma \left( \sum_{l=1}^m B_{il}(h_l - h_l^*) \right)^2 \right), \end{aligned}$$

where  $\Gamma$  will be chosen afterwards. Together with equation (2.9) we can upper bound the derivative of  $L$ :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}L(\mathbf{z}(t)) &\leq -\frac{1}{2}(\mathbf{n} - \mathbf{n}^*)^T (U + U^T)(\mathbf{n} - \mathbf{n}^*) - \gamma(1 - \Gamma) \sum_{i=1}^d n_i \left( \sum_{k=1}^m B_{ik}(h_k - h_k^*) \right)^2, \\ &+ \sum_{i \in P} n_i \left( b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j^* - \sum_{l=1}^m B_{il} h_l^* \right) \left( r + \gamma \sum_{k=1}^m B_{ik}(h_k - h_k^*) \right) \\ &+ \sum_{l \in Q} h_l \left( \sum_{j=1}^d r B_{jl} n_j^* - D_l \right) \left( 1 + \gamma \sum_{i=1}^d B_{il}(n_i - n_i^*) \right) \end{aligned} \tag{2.12}$$

where  $U = (rc_{ij} - \frac{\gamma}{\Gamma} \sum_{u=1}^d c_{ui} c_{uj} n_u - \gamma r \sum_{l=1}^m h_l B_{il} B_{jl})_{1 \leq i, j \leq d}$ .

It remains to choose  $\Gamma$  and  $\gamma$ . We set  $\Gamma < 1$ . Since the solution  $\mathbf{z}$  is bounded, it is possible to choose the constant  $\gamma$  such that the matrix  $U + U^T$  is positive definite and

$$1 + \gamma \sum_{i=1}^d B_{ik}(n_i - n_i^*) > 0, \quad \forall 1 \leq k \leq m, \quad \text{and} \quad 1 + \gamma \sum_{k=1}^m B_{ik}(h_k - h_k^*) > 0, \quad \forall 1 \leq i \leq d,$$

The derivative of  $L(\mathbf{z}(t))$  is then non positive and null for the vectors  $(u_1, \dots, u_d, v_1, \dots, v_m)$  such that:



$$\begin{cases} \forall i \in \{1, \dots, d\}, & u_i = n_i^*, \\ \forall l \in Q, & v_l = h_l^* = 0, \\ \forall i \in \{1, \dots, d\}, & \sum_{l=1}^m B_{il}(v_l - h_l^*) = 0. \end{cases}$$

Since  $\mathbf{z}^*$  is an equilibrium, these conditions are equivalent to

$$\begin{cases} \forall i \in \{1, \dots, d\}, & u_i = n_i^*, \\ \forall l \in Q, & v_l = h_l^* = 0, \\ \forall i \notin P, & b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij}n_j^* - \sum_{l=1}^m B_{il}v_l = 0, \end{cases}$$

The vector  $(\mathbf{u}, \mathbf{v})$  is then an equilibrium *LVP* having the same null components as  $\mathbf{z}^*$ . Assumption 2.C.2 ensures that  $(\mathbf{u}, \mathbf{v}) = \mathbf{z}^*$ .  $\square$

### 2.3.2 Existence of globally asymptotically stable equilibria for the system *LVP*

The existence of equilibria of the system *LVP*( $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ ) satisfying (2.7) is related to the existence of solutions to specific optimization problems called Linear Complementarity Problems (LCP) (see [163]).

**Definition 2.3.2** (Cottle et al. [48]). *Given  $M \in \mathbb{R}^{u \times u}$  and  $q \in \mathbb{R}^u$ , the Linear Complementarity Problem associated with  $(M, q)$  (denoted by  $LCP(M, q)$ ) seeks a vector  $z \in \mathbb{R}^u$  satisfying*

$$\begin{aligned} \forall 1 \leq j \leq u, \quad z_j \geq 0 \quad \text{and} \quad (Mz + q)_j \geq 0, \\ (Mz + q)^T \cdot z = 0. \end{aligned} \quad (2.13)$$

Note that the last condition can be written  $(Mz + q)_j z_j = 0, \forall 1 \leq j \leq u$ .

Let us remark that every equilibrium  $\mathbf{z}^* \in (\mathbb{R}_+)^{d+m}$  of the system *LVP*( $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ ) satisfying (2.7) is a solution of  $LCP(I, R)$  where  $u = d + m$ ,  $I$  is the interaction matrix introduced in (2.5) and  $R = (-(b_1 - d_1), \dots, -(b_d - d_d), D_1, \dots, D_m)^T$  is the vector of the growth rates of the sub-populations. Actually, an equilibrium of the system *LVP*( $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ ) satisfying (2.7) is also a solution to  $LCP(\tilde{I}, \tilde{R})$  where

$$\tilde{I} = \left( \begin{array}{c|c} C & B \\ \hline -B^T & 0 \end{array} \right), \quad \tilde{R} = (-(b_1 - d_1), \dots, -(b_d - d_d), \frac{D_1}{r}, \dots, \frac{D_m}{r})^T. \quad (2.14)$$

We therefore consider a specific range of LCP related to the shape of the interaction matrix  $\tilde{I}$  which presents a null sub-matrix. The following result derives easily from existing results (see [48]). We detail the proof in Appendix C.

**Theorem 2.3.3.** *Let  $M \in \mathbb{R}^{d \times d}$  and  $q \in \mathbb{R}^d$ . For every matrix  $B \in (\mathbb{R}_+)^{d \times m}$  and every non-negative vector  $D \in \mathbb{R}^m$  we define*

$$\widetilde{M} = \left( \begin{array}{c|c} M & B \\ \hline -B^T & 0 \end{array} \right) \text{ and } \widetilde{q} = \begin{pmatrix} q \\ D \end{pmatrix}. \quad (2.15)$$

The problem  $LCP(\widetilde{M}, \widetilde{q})$  admits a solution.

Note that a solution  $(\mathbf{n}, \mathbf{h})$  of  $LCP(\widetilde{I}, \widetilde{R})$  is an equilibrium of the LVP system such that

$$\begin{cases} \forall 1 \leq i \leq d, \text{ if } n_i = 0 \text{ then } b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij}n_j - \sum_{l=1}^m B_{il}h_l \leq 0, \\ \forall 1 \leq l \leq m, \text{ if } h_l = 0 \text{ then } r \sum_{i=1}^d B_{il}n_i - D_l \leq 0. \end{cases} \quad (2.16)$$

These conditions are similar to conditions (2.7) for the global asymptotic stability of an equilibrium, but the inequalities are not strict. Therefore to obtain the existence of globally asymptotically stable equilibria of the LVP systems we introduce an additional assumption that prevents the quantities involved in conditions (2.7) and (2.16) from vanishing. These quantities correspond to the growth rates of prey individuals holding trait  $x_i$  and of predators holding trait  $y_l$  in a community described by the vector  $\mathbf{z}^*$ . In ecology these quantities are referred to as invasion fitness. We denote the *invasion fitness of a prey individual holding trait  $x$  in a community  $\mathbf{z}^*$*  by

$$s(x; \mathbf{z}^*) = b(x) - d(x) - \sum_{i=1}^d c(x, x_i)n_i^* - \sum_{k=1}^m B(x, y_k)h_k^*, \quad \forall x \in \mathcal{X}, \quad (2.17)$$

and *invasion fitness of a predator holding trait  $y$  in a community  $\mathbf{z}^*$*  by

$$F(y; \mathbf{z}^*) = \sum_{j=1}^d rB(x_j, y)n_j^* - D(y), \quad \forall y \in Yc. \quad (2.18)$$

**Assumption 2.D.** *For every  $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \in \mathcal{X}^d \times \mathcal{Y}^m$ , and every vector  $(\mathbf{n}, \mathbf{h})$  solution of  $LCP(I, R)$ , the sets  $\{x' \in \mathcal{X}, s(x'; (\mathbf{n}, \mathbf{h})) = 0\}$  and  $\{y' \in \mathcal{Y}, F(y'; (\mathbf{n}, \mathbf{h})) = 0\}$  have null Lebesgue measure.*

In the following we prove that conditions for survival of a small population can be expressed thanks to the fitness functions  $s$  and  $F$  (we will be interested in the survival of a mutant population). More precisely if a population has a non positive

fitness, then it becomes extinct quickly. Otherwise, the population has a chance to invade the resident community. Therefore these fitness functions measure the selective advantage of a trait value in a given community. Assumption 2.D is equivalent to assume that every possible trait has either an advantage or a disadvantage in every stable equilibria of the  $LVP$  system.

Combining Proposition 2.3.1 and Theorem 2.3.3 we establish that

**Theorem 2.3.4.** *Under Assumptions 2.C and 2.D, for almost every  $(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \in \mathcal{X}^d \times \mathcal{Y}^m$  there exists a unique globally asymptotically stable  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ . Moreover this equilibrium satisfies (2.7).*

In the sequel we denote by  $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = (\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))$  the unique globally asymptotically stable equilibrium of the  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  system. Under the same assumptions we can also establish the existence of a unique globally asymptotically stable equilibrium of the  $LVC$  system introduced in (2.4). We denote by  $\bar{\mathbf{n}}(\mathbf{x})$  this equilibrium.

## 2.4 Consequence for the long time behavior of the stochastic process

Let us fix  $\mathbf{x} \in \mathcal{X}^d$  and  $\mathbf{y} \in \mathcal{Y}^m$  and denote by  $\mathbf{z}^* = \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  the unique globally asymptotically stable equilibrium of the system  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ . In this section we study the long time behavior of the prey-predator community process  $\mathbf{Z}^K$  defined in (2.1). In Proposition 2.2.2, we compare the stochastic process with its deterministic approximation on a finite time interval  $[0, T]$ , however, on longer time scales the stochastic process may exit the neighbourhood of this approximation. We first prove that  $\mathbf{Z}^K$  enters in finite time in a neighbourhood of  $\mathbf{z}^*$ . Then, using a probabilistic argument of large deviation, we prove that the trajectory remains in a neighbourhood of  $\mathbf{z}^*$  during a time of order  $\exp(KV)$  for  $V > 0$ . Finally we study the extinction time of small populations which are not adapted in the community.

For every  $\varepsilon > 0$ , we denote by  $\mathcal{B}_\varepsilon$  the  $\mathbb{R}^{d+m}$  sphere of radius  $\varepsilon$  centered in  $\mathbf{z}^*$ .

**Proposition 2.4.1.** *Let us assume Assumptions 2.A and 2.B and that the sequence of initial conditions  $\mathbf{Z}^K(0)$  converges in probability toward a deterministic vector  $\mathbf{z}(0)$ , then for every  $\varepsilon > 0$ , there exists  $t_\varepsilon > 0$  such that*

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P}(\mathbf{Z}_{t_\varepsilon}^K \in \mathcal{B}_\varepsilon) = 1.$$

*Proof.* To prove this result we use classical techniques developed in [69] (Chapter 11, Theorem 2.1) to obtain the convergence in probability uniformly on a time interval

of the process  $\mathbf{Z}^K$ :  $\forall T > 0, \forall \varepsilon > 0$

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P} \left( \sup_{t \in [0, T]} \|\mathbf{Z}^K(t) - \mathbf{z}(t)\| < \varepsilon \right) = 1,$$

where  $\mathbf{z}(t)$  is the solution of  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ . The difficulty relies in the fact that the birth and death rates are only locally Lipschitz functions of the state of the process. However, as the limit function  $\mathbf{z}(t)$  takes values in a compact set of  $\mathbb{R}^{d+m}$ , we overcome this difficulty by regularizing the birth and death rates outside a sufficient large compact set.

Moreover there exists a compact set  $C$  containing the sequence of initial conditions  $(\mathbf{Z}^K(0))_{K \geq 0}$  with probability converging to 1. We set for every initial condition  $z_0 \in C$  the last time  $t_\varepsilon(z_0)$  where the deterministic solution  $\mathbf{z}(t)$  enters  $\mathcal{B}_\varepsilon$ . This time is finite according to Theorem 2.3.4. Since the solutions of the  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  system are continuous with respect to their initial condition, the time  $t_\varepsilon = \sup_{z_0 \in C} t_\varepsilon(z_0)$  is finite and satisfies that  $\forall t > t_\varepsilon, \sup_{\{z_0 \in C\}} \|\mathbf{z}(t) - z^*\| < \varepsilon$ . Combining these two results, we conclude the proof of Proposition 2.4.1.  $\square$

We then study the time spent by  $\mathbf{Z}^K$  in the neighbourhood of  $\mathbf{z}^*$ . The estimate of *the exit time of an attractive neighbourhood* gives a good scaling for the introduction of rare mutations in the next section. This result relies usually on the large deviation theory. However, classical techniques cannot be applied in our setting since the birth and death rates of  $\mathbf{Z}^K$  are not bounded uniformly away from zero. We introduce here a different method which allows to extend the result to perturbations of the process  $\mathbf{Z}^K$ . In particular, we aim at considering small mutant populations that interact with the process  $\mathbf{Z}^K$  or at modifying the birth and death rates introduced in Section 2.2. Another interest in considering perturbations of the process is the study of the stability or resilience of this prey-predator network (see the seminal work of May [126] or [165, 93] for more recent references).

We define a perturbation  $\mathcal{Z}^K = (\mathcal{N}_1^K, \dots, \mathcal{N}_d^K, \mathcal{H}_1^K, \dots, \mathcal{H}_m^K)$  of the process  $\mathbf{Z}^K$  by 2 families of  $d + m$  real-valued random processes  $(u_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  and  $(v_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  predictable with respect to the filtration  $\mathcal{F}_t$  generated by the sequence of processes  $\mathbf{Z}^K$ . The sequence  $(u_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  describes the modifications of the birth rates of the prey and the predator populations while the sequence  $(v_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  gives the modifications of the death rates. The modified process evolves as follows:

- For  $1 \leq i \leq d$ , the perturbed prey population  $\mathcal{N}_i^K$  evolves as a birth and death process with individual birth rate  $b(x_i) + u_i^K(t)$  and individual death rate  $\lambda(x_i, \mathcal{Z}^K(t)) + v_i^K(t)$  at time  $t$ .

- For  $1 \leq l \leq m$ , the perturbed predator population  $\mathcal{H}_l^K$  evolves as a birth and death process with individual birth rate  $r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l) \mathcal{N}_i^K + u_{d+l}^K(t)$  and individual death rate  $D(y_l) + v_{d+l}^K(t)$  at time  $t$ .

In the case where  $u_i^K = v_i^K = 0$  for all  $1 \leq i \leq d + m$  the process  $\mathcal{Z}^K$  is the prey-predator community process  $Z^K$ .

We assume that the processes  $(u_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  and  $(v_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  are uniformly bounded by  $\kappa$ .

**Theorem 2.4.2.** *For every  $\varepsilon$  small enough, there exist a constant  $V_\varepsilon > 0$  and  $\varepsilon'' < \varepsilon$  such that if  $\kappa$  is small enough and  $\mathcal{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon''}$ , then the probability that the process  $(\mathcal{Z}^K(t); t \geq 0)$  exits the neighbourhood  $\mathcal{B}_\varepsilon$  after a time  $e^{V_\varepsilon K}$  converges to 1 as  $K \rightarrow \infty$ .*

The results is obtained using the method developed by Champagnat, Jabin and Méléard (Proposition 4.2 [36]). We detail the proof in Appendix D and give hereby the main ideas in the non perturbed setting.

*Ideas of the proof.* We recall the definition of  $P$  and  $Q$  in (2.6) and set

$$\|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|_{PQ} = \sum_{i \notin P} |n_i - n_i^*|^2 + \sum_{i \in P} |n_i| + \sum_{l \notin Q} |h_l - h_l^*|^2 + \sum_{l \in Q} |h_l|.$$

The Lyapunov function  $L$  for the system (2.3) defined by (2.10) with an appropriate choice of  $\gamma$  is smooth in the neighbourhood of  $\mathbf{z}^*$ . In particular we can define three non negative constants  $C$ ,  $C'$  and  $C''$  such that for  $\mathbf{z}$  close enough from  $\mathbf{z}^*$

$$\|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|^2 \leq \|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|_{PQ} \leq C \left( L(\mathbf{z}) - L(\mathbf{z}^*) \right) \leq CC' \|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|_{PQ}, \quad (2.19)$$

and

$$\frac{d}{dt} L(\mathbf{z}(t)) \leq -C'' \|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|^2, \quad (2.20)$$

We introduce the stopping time  $\tau_\varepsilon^K = \inf\{t \geq 0, \mathbf{Z}^K \notin \mathcal{B}_\varepsilon\}$ . Let  $T$  be a positive time to be chosen afterwards. Thanks to the semi-martingale decomposition of the process  $L(\mathbf{Z}^K(t))$  we can prove that for every  $K$  large enough, there exists  $C''' > 0$  such that for all  $t \leq T \wedge \tau_\varepsilon^K$ :

$$\|\mathbf{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq C \left[ C' \|\mathbf{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ} + \sup_{[0, T]} |M_t^K| - C'' \int_0^t \|\mathbf{Z}^K(s) - \mathbf{z}^*\|^2 - C''' \frac{1}{K} ds \right], \quad (2.21)$$

where  $M_t^K$  is a local martingale with zero mean which can be written explicitly using compensated Poisson point measures (see Appendix D).

We define for every  $\kappa > 1/K$ ,  $S_\kappa = \inf\{t \geq 0, \|\mathbf{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq 2C''' \kappa\}$  and introduce

$$T_\kappa = \frac{C'(\|\mathbf{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ}) + \sup_{[0, T]} |M^K(t)|}{C'' C''' \kappa}, \quad (2.22)$$

which represents the maximal time that the process  $\|\mathbf{Z}^K - \mathbf{z}^*\|^2$  can spend above the threshold  $2C''' \kappa$  before the time  $T \wedge \tau_\varepsilon^K$ . The inequality (2.21) becomes for all  $t \leq S_\kappa \wedge T \wedge \tau_\varepsilon^K$

$$\|\mathbf{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq CC''C''' \kappa T_\kappa.$$

This equation connects the time spent by the process outside a ball, with the values taken by  $\|\mathbf{Z}^K - \mathbf{z}^*\|^2$  during this time interval. Therefore if we bound the values of  $T_\kappa$ , we control the process  $\|\mathbf{Z}^K - \mathbf{z}^*\|^2$  and consequently the exit time  $\tau_\varepsilon^K$ . To estimate  $T_\kappa$  we need to control exponentially the values of the martingale  $M_t^K$  uniformly on a time interval. To this aim, we use the following lemma.

**Lemma 2.4.3** (Graham, Méléard - Proposition 4.1 [85]). *For every  $\alpha > 0$  and  $T > 0$  there exists a constant  $V_{\alpha,T}$  satisfying that for all  $K$  large enough:*

$$\mathbb{P}\left(\sup_{[0, T \wedge \tau_\varepsilon^K]} |M_t^K| > \alpha\right) \leq \exp(-KV_{\alpha,T})$$

With this result and (2.21) we study for  $\varepsilon'' < \varepsilon' < \varepsilon$ , the number of back and forth,  $k_\varepsilon$  between the balls  $\mathcal{B}_{\varepsilon''}$  and  $\mathcal{B}_{\varepsilon'}$  before the exit of  $\mathcal{B}_\varepsilon$ . With an appropriate choice of the parameters  $\varepsilon'$  and  $T$ , we establish that  $k_\varepsilon$  is smaller than a geometric random variable with parameter  $\exp(-KV)$ , thus

$$\mathbb{P}(k_\varepsilon > \exp(KV/2)) = 1 - (1 - \exp(-KV))^{\exp(KV/2)} \xrightarrow{K \rightarrow \infty} 1$$

To conclude it remains to show, using (2.21) again, that these back and forth require a time of order 1.  $\square$

Finally we study the behavior of the process while it remains close to the equilibrium  $\mathbf{z}^*$ . The equilibrium  $\mathbf{z}^*$  can have zero components and we establish that the associated stochastic sub-populations become extinct in a time of order  $\log K$ . We introduce the stopping time

$$S_{ext}^K = \inf\{t \geq 0, \forall i \in P, N_i^K(t) = 0 \text{ and } \forall l \in Q, H_l^K(t) = 0\},$$

and set  $S_{ext}^K = 0$  if both  $P$  and  $Q$  are empty.

**Proposition 2.4.4.** *Let  $\varepsilon > \varepsilon'' > 0$  small enough. If the initial condition  $\mathbf{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon''}$ , then there exists a  $a > 0$  such that*

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P}(S_{ext}^K \leq a \log K) = 1.$$

*Proof.* Fix  $l \in Q$ . We prove the result for the predator population holding trait  $y_l$ , and the same reasoning can be applied to a prey population holding trait  $x_i$ , for  $i \in P$  (see Theorem 4 in [32]).

Theorem 2.3.4 ensures that the fitness  $F(y_l; \mathbf{z}^*)$  is negative. We define the constant  $V_\varepsilon$  associated by Theorem 2.4.2 to the exit time  $\tau_\varepsilon^K$  of the ball  $\mathcal{B}_\varepsilon$ . For every  $t \leq \tau_\varepsilon^K$ , the number of predators  $H_l^K(t)$  is bounded from above by a continuous time birth and death process  $H$  with birth rate  $\lambda = r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l)(n_i^* + \varepsilon)$ , death rate  $\mu = D(y_l)$  and initial condition  $H_l^K(0) \leq K\varepsilon''$ . We choose  $\varepsilon$  small enough for the process  $H$  to be sub-critical:  $\varepsilon < -F(y_l, \mathbf{z}^*) / (r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l))$ .

From classical results on branching processes (see [12] p.109), we obtain that

$$\mathbb{P}(H(t) = 0 | H(0) = 1) = 1 - \frac{\mu - \lambda}{\mu \exp(-(\lambda - \mu)t) + \lambda}.$$

Since  $\forall h_0 \in \mathbb{N}$ ,  $\mathbb{P}(H(t) > 0 | H(0) = h_0) = 1 - \mathbb{P}(H(t) = 0 | H(0) = 1)^{h_0}$ , we deduce that for every initial condition  $0 \leq h_0 \leq K\varepsilon''$ ,

$$\mathbb{P}(H(t) > 0 | H(0) = h_0) \leq 1 - \left(1 - \frac{\mu - \lambda}{\mu \exp(-(\lambda - \mu)t) + \lambda}\right)^{K\varepsilon''}.$$

We set  $1 > \delta > 0$  and apply the previous inequality to the positive time  $t_K^l = (\frac{\delta-1}{\lambda-\mu}) \log(K)$ . We obtain that  $\forall 0 \leq h_0 \leq K\varepsilon''$ ,

$$\mathbb{P}(H(t_K^l) > 0 | H(0) = h_0) \leq 1 - \left(1 - \frac{\mu - \lambda}{\mu K^{1-\delta} + \lambda}\right)^{K\varepsilon''} \xrightarrow{K \rightarrow \infty} 0.$$

We conclude the proof by choosing  $a \log K$  as the maximal  $t_K^l$  for  $l \in Q \cup P$ .  $\square$

## 2.5 Evolution of the process in a rare mutation time scale

In this section, mutations happen during the prey and predator reproduction events. We observe their impact on the dynamics of the community. The coevolution of the traits depends on the occurrence of mutations and the invasion of the mutant population. We seek conditions for the survival of a mutant population and study the consequences of the fixation of a mutation for the prey-predator community.

The individual birth and death rates are defined as in Section 2.2. The mutation events are added as follows

- when a prey individual with trait  $x$  gives birth, the trait of its offspring is affected by a mutation with probability  $u_K p(x)$ . The newborn holds a trait  $x + l$  where  $l$  is distributed according to  $\pi(x, l) dl$ . Otherwise (with probability  $1 - u_K p(x)$ ) the newborn inherits its parent trait  $x$ .

- Similarly for each predator holding a trait  $y$ . At each reproduction event, with probability  $u_K P(y)$  the trait of the offspring is affected by a mutation: it holds the trait  $y + l$  where  $l$  is distributed according to  $\Pi(y, l)dl$ . Otherwise the newborn inherits its parent trait  $y$ .

The same parameter  $u_K$  scales the mutation frequencies in both prey and predator populations. This assumption is consistent with the fact that the demographic dynamics of both populations happens on the same time scale (Section 2.4). When the parameter  $u_K$  is small, the mutations are rare. We assume in the sequel that  $Ku_K \rightarrow 0$  as  $K \rightarrow \infty$ . This assumption measures the rarity of the mutations and is consistent with the theory of adaptive dynamics [130, 60].

In subsection 2.5.1 we illustrate the impact of mutations on the example introduced in section 2.2.2. In subsection 2.5.2 we consider the limit of the community process under the assumptions of infinite population and rare mutations. We extend the results obtained by Champagnat [32] to the prey-predator coevolution. Finally in subsection 2.5.3 we consider a limit when the mutation steps are small. We prove that the coevolution of the prey and predator traits can be described by the deterministic coupled system of differential equations introduced by Marrow et al. [121]. This system extends the *canonical equation of adaptive dynamics* to the coevolution of a prey-predator interaction.

### 2.5.1 Simulations

Let us consider again the example introduced in section 2.2.2 in which prey individuals are characterized by a trait  $x = (q_n, q_a)$  where  $q_n$  is the quantity of quantitative defenses they produce and  $q_a$  the type of qualitative defense they use. The predators are characterized by  $y = (\rho, \sigma)$  where  $\rho$  reflects the qualitative value they prefer and  $\sigma$  is their range. The mutations are distributed according to gaussian distributions, centered in the trait of the parent with covariance matrices  $\gamma$  and  $\Gamma$  for prey and predators respectively.

We illustrate in different cases the impact of mutations on the community. We will observe the convergence on the rare mutation scale toward a pure jump process taking values in the set of couples of finite measures on the trait spaces  $\mathcal{X}$  and  $\mathcal{Y}$  respectively.

#### 2.5.1.1 Co-evolution of the qualitative defense $q_A$ and the predator preference $\rho$

We first consider the coevolution of the prey trait  $q_a$  and of the predator trait  $\rho$ . Both traits are associated through the predation function  $B$ , and the defense trait



$q_a$  influences the competition among prey. In these simulations we assume that mutations do not affect the prey trait  $q_n$  and the predator trait  $\sigma$ . We consider three cases: first we assume that no mutation occurs in the predator population (Figure 2.2), then the opposite case where mutations only occur in the predator population (Figure 2.3), finally we study the coevolution of the traits (Figure 2.4).

In the first case we assume that no mutation occurs in the predator population:  $P = 0$ . The initial community is composed of  $K$  prey individuals holding trait  $x = (0.3, 0.4)$  and  $K$  predators holding trait  $y = (0.2, 0.6)$ . The mutation probability  $u_K = 5 \cdot 10^{-5}$  is small. Figure 2.2A gives the different values of  $q_a$  carried by prey and of  $\rho$  carried by predators for all times. We observe that natural selection favours the values of  $q_a$  far from  $\rho$ . The predator population dies out when the defense  $q_a$  gets to far away from their preference. The extinction time is represented by a vertical line on the three graphs. As long as predators are present in the community, we observe that the prey traits are concentrated in a single value: the prey population remains monomorphic.

In the other graphs, we focus on the demographic dynamics. Figure 2.2B gives the dynamics of the number of predators through time. On Figure 2.2C we represent the size of the prey sub-populations with the following traits: the initial trait value  $(0.3, 0.4)$  in green,  $(0.3, 0.664)$  in blue, and  $(0.3, 1.285)$  in pink (the same colors are used on Figure 2.2A). On these graphs we observe the impact of the mutations on the community. The mutation  $(0.3, 0.664)$  is the first to invade the initial community and to replace the resident prey holding trait  $(0.3, 0.4)$ . We observe that before the appearance of this mutation the respective numbers of predators and prey  $(0.3, 0.4)$  remain stationary. Some mutations have appeared but their population remained small (less than 10 individuals). This phenomenon illustrates the stationarity of the prey and predator population sizes near the deterministic equilibria of the *LVP* system stated in Theorem 2.4.2.

The invasion of the mutation  $(0.3, 0.664)$  is characterized by a fast extinction of the resident prey population and a fast growth of the mutant population. Meanwhile, the number of predators diminishes to another stationary value. The extinction speed of the resident population is given by Proposition 2.4.4.

The invasion of a mutant prey holding trait  $(0.3, 1.285)$  in the resident community composed of prey holding trait  $(0.3, 0.664)$  and predators, drives the predators to extinction. The extinction of predators is a direct consequence of the prey phenotypic evolution: it is called an evolutionary murder (see [58]). Afterwards both prey populations survive. Note that their respective population sizes are similar: they have indeed the same natural birth and death rates and similar ability for competition. In this simulation, the prey population remains dimorphic after the predator extinction

and both traits are driven apart by the competition.

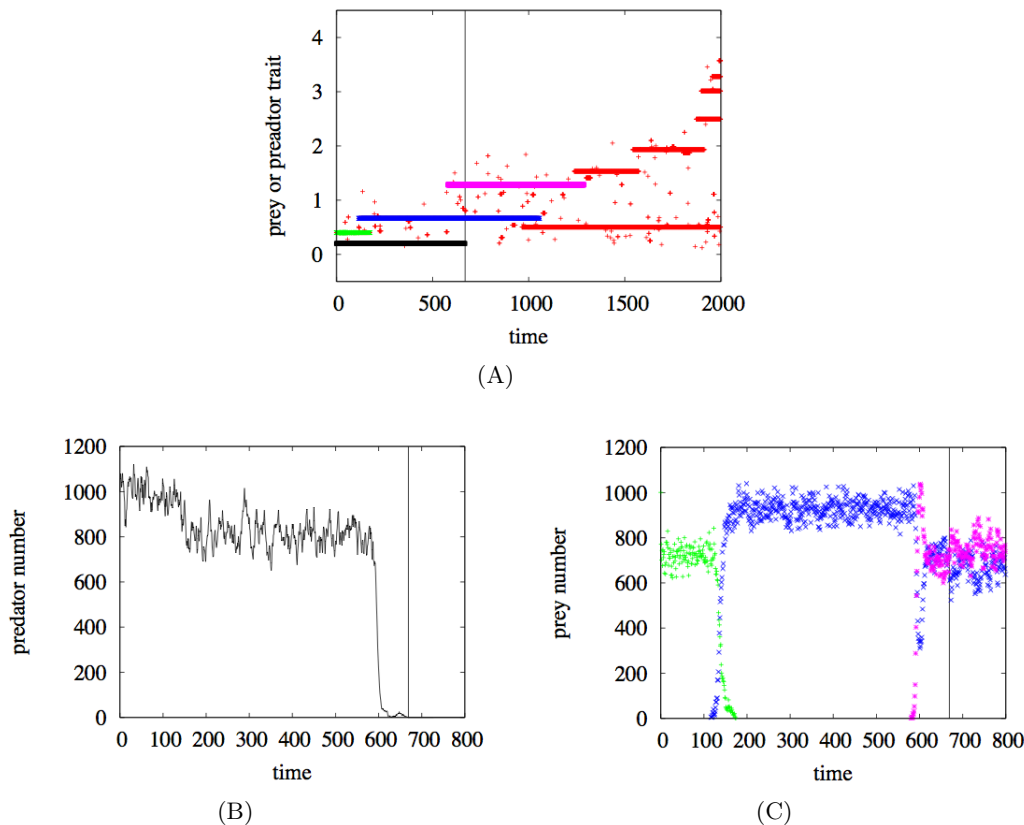


Figure 2.2 – Figure (A) represents the traits  $q_a$  (+, +, +, +) and  $\rho$  ( $\times$ ) present in the community through time. Figure (B) gives the dynamics of the number of predators on the time interval  $[0 : 800]$  and Figure (C) gives the dynamics of size of the prey populations holding trait  $(0.3, 0.4)$  in green,  $(0.3, 0.664)$  in blue and  $(0.3, 1.285)$  in pink (the same colors are associated on Figure (A)). The vertical line corresponds to the extinction time of predators. The other parameters are  $K = 1000$ ,  $u_K = 5 \cdot 10^{-5}$ ,  $p = 1$ ,  $P = 0$ ,  $\pi(q_a, l) \sim \mathcal{N}(q_a, 0.1)$   $b_0 = 2$ ,  $d_0 = 0$ ,  $c_0 = 1.5$ ,  $D = 0.5$ ,  $r = 0.8$ ,  $\alpha_n = 0.1$ ,  $\beta_n = 2$ .

This simulation is characteristic of the behavior of the process when the population is large and mutations are rare. As introduced by Champagnat [32] there exist two phases: a long phase where the sizes of the sub-populations remain stable, close to the equilibrium values of the deterministic system; a short phase corresponding to the invasion of a mutant trait in the resident population. The successive mutant invasions induce jumps in the traits present in the community as well as in respective

sizes of each sub-population. We describe this jump process in Section 2.5.2

We then consider the opposite case where mutations only affect the predator preference  $\rho$  and not the prey population (see Figure 2.3). As before, Figure 2.3A represents the traits  $q_a$  and  $\rho$  in the population. Figure 2.3B corresponds to the rescaled number of predators holding the traits (0.2, 0.6) in black, (0.339, 0.6) in green, (0.531, 0.6) in pink and (0.597, 0.6) in blue (represented with the same colors on Figure (A)). The rescaled size of the prey population is drawn on Figure 2.3C. The initial population is composed of  $K$  prey individuals with trait (0.3, 0.6) and  $K$  predators with trait (0.2, 0.6). We recall that the predator preference corresponds to the value of the qualitative defense that they can avoid or the prey type that they are specifically able to consume (see [138, 49]). Predators whose preference  $\rho$  is closer to the prey qualitative defense  $q_a = 0.6$  have an advantage in terms of relative fitness. We observe that the predator population remains monomorphic and that the trait jumps closer to  $q_a$  accordingly to the successive invasions of mutants. At each invasion, the sizes of the prey and predator populations jump to the stable equilibrium of the associated *LVP* system. The last invasion phase is very slow (see Figure 2.3B). It is due to a very slow convergence toward the equilibrium, of the solutions to the *LVP* system associated with the traits  $x = (0.3, 0.6)$ ,  $y_1 = (0.531, 0.6)$  and  $y_2 = (0.597, 0.6)$ . We observe in a general manner that the invasion times of successive mutations increase as  $\rho$  comes closer to  $q_a$ . This reflects the flattening of the fitness landscape for predators: through time, advantageous mutations become less beneficial with respect to the resident population.

To observe coevolution, we introduce mutations in both the prey and the predator populations. The prey evolution is constrained by two forces: the intra-specific competition that favours diversification and the predation pressure that drives prey phenotypes away from the predator preferences. We investigate the effect of these two forces on the community when the relative mutation speeds  $p$  and  $P$  vary. On Figure 2.4, we represent the traits  $q_a$  (+) and  $\rho$  (×) present in the community through time. On Figure 2.4A  $p = P$ , we observe that the predator trait jumps close to the value of the defense of the prey population. Afterwards, the prey population becomes polymorphic. This diversity is due to the competition interaction. Finally, as predators do not adapt their preference fast enough, their population dies out. In this case, the competitive force has more impact than the predation pressure and induces a diversification of the prey phenotypes (see [116]). On Figure 2.4B, we raise the mutation probability of predators:  $P = 5p$  and choose smaller mutations steps. We observe two phases: in the first one (for  $t \in [0 : 4000]$ ) the distance between the prey qualitative defense and preference of predators decreases. After this time,

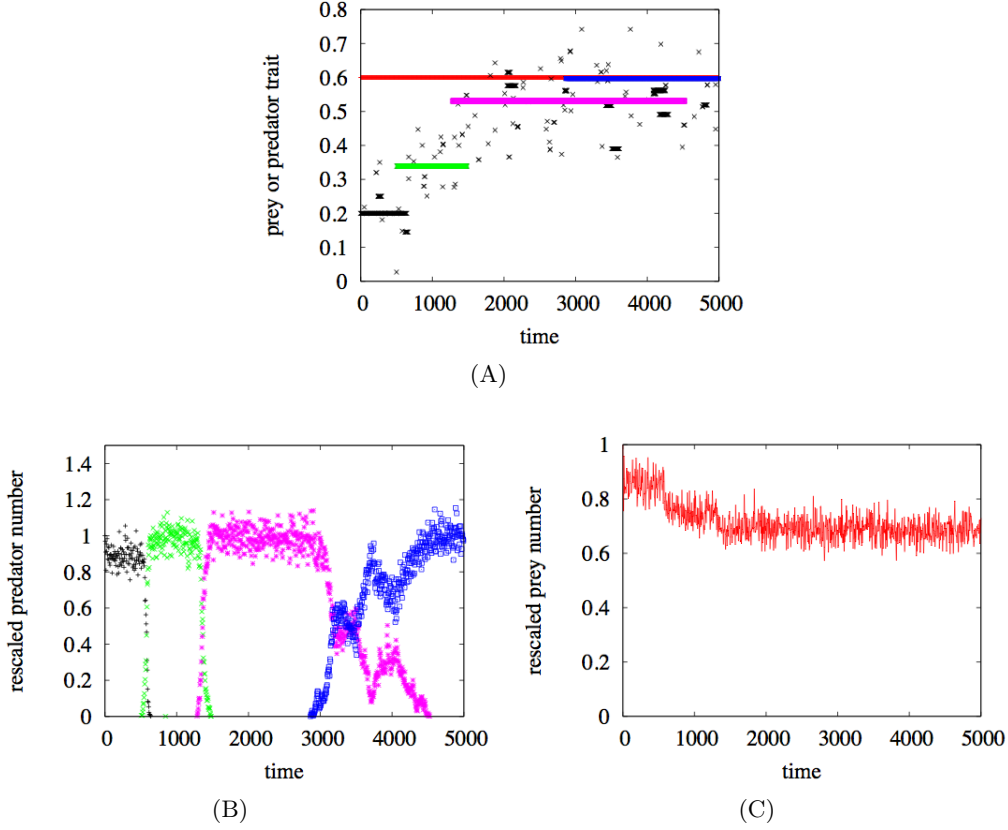


Figure 2.3 – Figure (A) represents the traits  $q_a$  (+) and  $\rho$  ( $\times$ ,  $\times$ ,  $\times$ ,  $\times$ ) present in the community through time. Figure (B) gives the dynamics of the rescaled number of predators holding trait (0.2, 0.6) in black, (0.339, 0.6) in green and (0.531, 0.6) in pink and (0.597, 0.6) in blue. Figure (C) represents the rescaled size of the prey population through time. The other parameters are  $K = 1000$ ,  $u_K = 1 \cdot 10^{-4}$ ,  $p = 0$ ,  $P = 1$ ,  $\Pi(\rho, l) \sim \mathcal{N}(\rho, 0.01)$ ,  $b_0 = 2$ ,  $d_0 = 0$ ,  $c_0 = 1.5$ ,  $D = 0.5$ ,  $r = 0.8$ ,  $\alpha_n = 0.1$ ,  $\beta_n = 2$ .

both traits seem to evolve simultaneously. This phenomenon recalls the *Red Queen* or *Arm races* observed by biologists (see [122, 2, 58, 21]), which corresponds to a parallel variation of the traits of partner species in time.

### 2.5.1.2 Evolution of the quantitative defense

We now model the variations in the quantity  $q_n$  of quantitative defense. Unlike the qualitative defenses considered above, quantitative defenses impact the prey birth

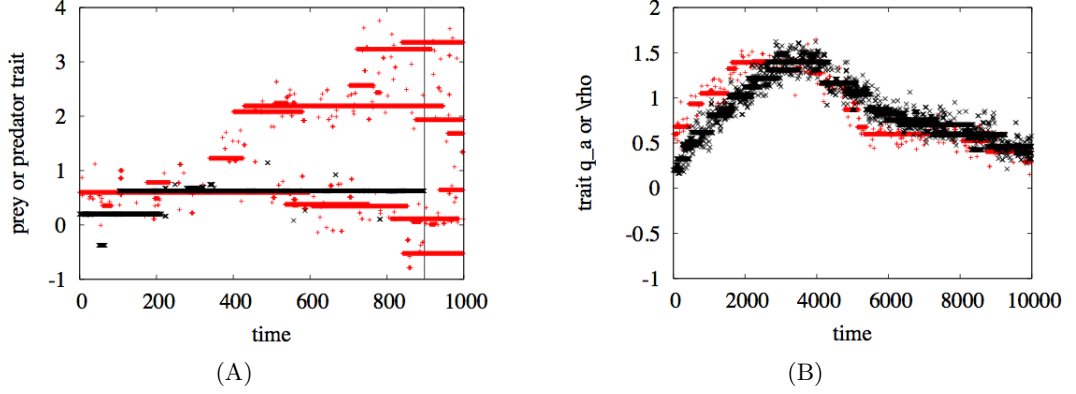


Figure 2.4 – Both Figures represent the traits  $q_a$  (+) and  $\rho$  (×) present in the community through time. The mutation probabilities vary: on Figure (A)  $p = P = 1$ ,  $\pi(q_a, \cdot) \sim \mathcal{N}(q_a, 0.1)$ ,  $\Pi(\rho, \cdot) \sim \mathcal{N}(\rho, 0.1)$ , and on Figure (B)  $P = 5$ ,  $p = 1$ ,  $\pi(q_a, \cdot) \sim \mathcal{N}(q_a, 0.01)$ ,  $\Pi(\rho, \cdot) \sim \mathcal{N}(\rho, 0.01)$ . The other parameters are  $K = 1000$ ,  $u_K = 10^{-4}$ ,  $b_0 = 2$ ,  $d_0 = 0$ ,  $c_0 = 1.5$ ,  $D = 0.5$ ,  $r = 0.8$ ,  $\alpha_n = 0.1$ ,  $\beta_n = 2$ .

rate and not their competitive ability. In these simulations the mutations do not affect the prey trait  $q_a$  and the mutation probability of predators is null again. The initial community is composed of  $K$  prey individuals holding trait  $(0, 0.6)$  and of  $K$  predators holding trait  $(0.2, 0.6)$ . Figure 2.5A represents the traits  $q_n$  borne by prey through time. Figure 2.5B gives the dynamics of the rescaled sizes of the prey sub-populations associated with the initial trait  $(0, 0.6)$  in red,  $(0.189, 0.6)$  in green,  $(0.311, 0.6)$  in blue,  $(0.703, 0.6)$  in pink and  $(0.260, 0.6)$  in light blue. These traits are represented using the same colors on Figure 2.5A. The remaining traits, in black on Figure 2.5A, correspond to mutations which did not invade the community. The dynamics of the rescaled number of predators is given on Figure 2.5C. The vertical line corresponds to the predator extinction.

Note that the quantity of defense produced by prey increases in the presence of predators and that the number of predators decreases when prey increase their defenses. When prey holding trait  $(0.311, 0.6)$  and  $(0.703, 0.6)$  coexist, the number of predators decreases quickly. We observe long time oscillations that correspond to the behavior of the dynamical systems associated to these three populations. As the competition is constant in the prey population, these simulations do not enter the mathematical framework we described (Assumption 2.C.1). These oscillations illustrate that evolution can induce instability in the interaction networks (e.g. [110]). After the extinction of predators, prey producing many defenses are penalized because their reproduction is weaker. The direction of natural selection changes with

the extinction of the predators. We observe here what is called *apparent competition*: the coexistence of two prey traits with predators relies on the fact that the predation pressure is stronger on the most competitive prey population (see [11]).

This change in the direction of evolution illustrates a new difficulty induced by coevolution: the same mutation will not have the same impact on the community depending on the presence or the absence of predators. It is thus necessary to consider the coevolution of both populations.

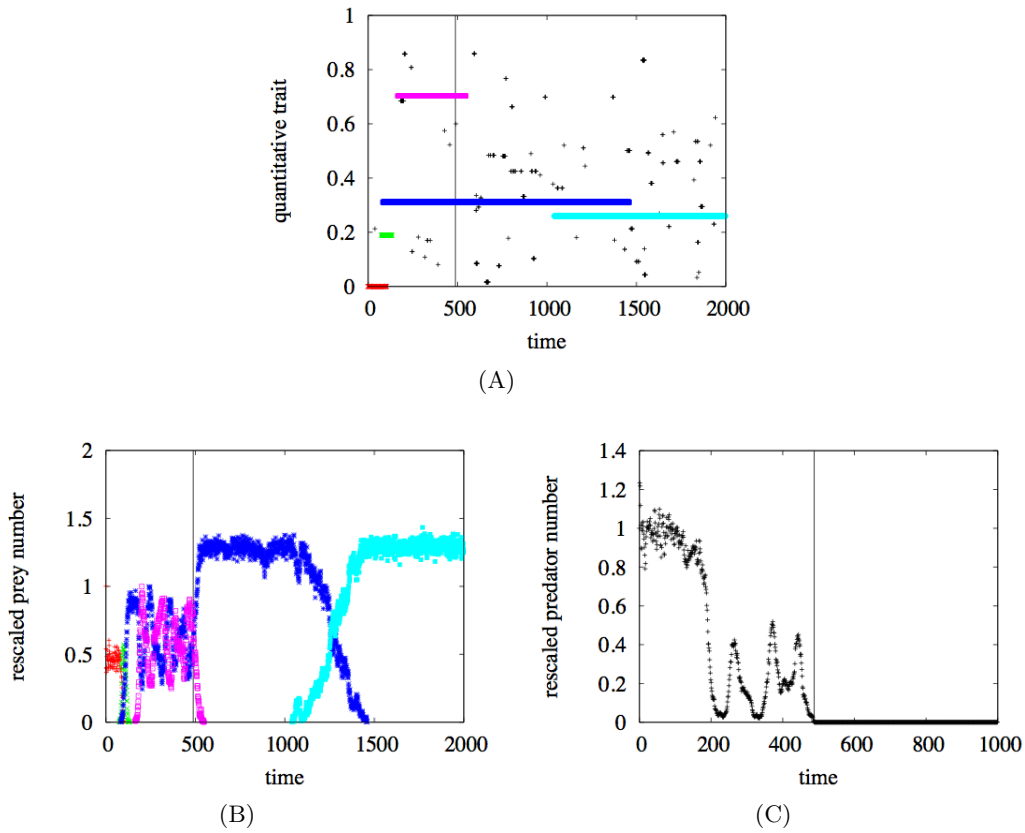


Figure 2.5 – Figure (A) gives the values of  $q_n$  borne by prey through time. On Figure (B) we draw the rescaled sizes of the prey population holding trait  $(0, 0.6)$  in red,  $(0.189, 0.6)$  in green,  $(0.311, 0.6)$  in blue,  $(0.703, 0.6)$  in pink and  $(0.260, 0.6)$  in light blue. The dynamics of the rescaled number of predators is given on Figure (C). Other parameters are given by  $K = 1000$ ,  $u_K = 10^{-4}$ ,  $p = 1$ ,  $P = 0$ ,  $\pi(q_n, l) \sim \mathcal{N}(q_n, 0.1)$   $b_0 = 2$ ,  $d_0 = 0$ ,  $c_0 = 1.5$ ,  $D = 0.5$ ,  $r = 0.8$ ,  $\alpha_n = 0.1$ ,  $\beta_n = 2$ .

### 2.5.2 Limit in the rare mutation time scale and jump process

We consider the limit of the community process in a large population scaling with rare mutations. The number of traits present in the community varies when mutations appear in the community. We represent the community by a couple of empirical measures  $(\nu^K(t), \eta^K(t))$ :

$$\nu^K(t) = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N^K(t)} \delta_{x_i}, \quad \eta^K(t) = \frac{1}{K} \sum_{l=1}^{H^K(t)} \delta_{y_l},$$

where  $\delta_x$  is the Dirac measure at point  $x$ . This process takes values in the set  $\mathcal{M}_F(\mathcal{X}) \times \mathcal{M}_F(\mathcal{Y})$  of couples of finite measures on  $\mathcal{X}$  and  $\mathcal{Y}$  respectively.

We recall that the mutation frequencies in both populations are scaled by a parameter  $u_K$  such that  $Ku_K \rightarrow 0$ . This assumption is consistent with the adaptive dynamics framework in which mutations occur when the resident population is at equilibrium ([130, 60]). Further assumptions will be given in Theorem 2.5.3 on the exact scaling of the mutation frequency.

The fact that the mutation frequency decreases with the population size is not unexpected, considering population genetics arguments. Indeed, the genetic variation among a population increases with respect to the number of individuals. However, assuming that mutant effects are distributed around 0 with a given variance, large numbers of mutations in large populations eventually produce very similar mutants. Due to this redundancy, the amount of variation produced by the mutation process saturates in large populations (see [75, 158, 106]). This saturation can be interpreted as a decrease of the outcome of new mutants.

The next proposition states that mutations cannot occur in a bounded time interval.

**Lemma 2.5.1.** *Let us assume Assumptions 2.A, 2.B and that the mutation densities satisfy:*

$$\begin{aligned} \forall x \in \mathcal{X}, \forall u \in \mathbb{R}^p, \quad \pi(x, u) \leq \bar{m}(u), \quad \int_{\mathbb{R}^p} \bar{m}(u) du < \infty, \\ \forall y \in \mathcal{Y}, \forall v \in \mathbb{R}^P, \quad \Pi(y, v) \leq \bar{M}(v), \quad \int_{\mathbb{R}^P} \bar{M}(v) dv < \infty, \end{aligned} \tag{2.23}$$

then for every  $\delta > 0$ , there exists  $\varepsilon > 0$  such that for all  $t > 0$ ,

$$\limsup_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P} \left( \text{a mutation occurs in } \left[ \frac{t}{Ku_K}, \frac{t + \varepsilon}{Ku_K} \right] \right) \leq \delta.$$

The proof of this Lemma can be easily adapted from the proof of Corollary 2.2 in [36]. It is based on a coupling of the community process before the first mutation

time with a multi-type birth and death process whose birth and death rates depend on  $u_K$ . This process is independent of the mutation events occurring in  $(\nu^K, \eta^K)$ . As these mutations occur at a rate proportional to  $Ku_K$ , the probability to observe a mutation in a time interval of length  $\varepsilon/Ku_K$  is negligible.

We state the main result of this section. It describes the convergence of the community process in the mutational scale toward a pure jump process. This process extends the *Polymorphic Evolutionary Sequence* introduced by Champagnat & Méléard [39] to a prey-predator network.

As we have seen in the simulations, the limiting process takes values in the set of the stable equilibria  $(\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))$  of the deterministic system  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  (introduced in (2.3) for  $\mathbf{x} \in \mathcal{X}^d$  and  $\mathbf{y} \in \mathcal{Y}^m$ ,  $d, m \in \mathbb{N}^*$ ) as long as predators survive. Remark that after the extinction of predators, the behavior of the prey population is well known (see [32, 39]) and the limiting process takes values in the set of equilibria  $\bar{\mathbf{n}}(\mathbf{x})$  of the  $LVC(\mathbf{x})$  system defined in (2.4).

The process describing the successive states of the community is a Markovian jump process  $\Lambda = (\Lambda^1, \Lambda^2)$  taking values in  $\mathcal{E} = \bigcup_{d, m \geq 1} \mathcal{E}_{d, m}$ :

$$\mathcal{E}_{d, m} = \left\{ \left( \sum_{i=1}^d n_i \delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_l \delta_{y_l} \right); \mathbf{x} \in \mathcal{X}^d, \mathbf{y} \in \mathcal{Y}^m, (\mathbf{n}, \mathbf{h}) \in \{(\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})), (\bar{\mathbf{n}}(\mathbf{x}), 0)\} \right\}.$$

The dynamics of  $\Lambda$  depends on the arrivals of mutations in the prey and the predator populations. A successful mutant invasion modifies both the prey and the predator populations (see Figures 2.2, 2.3 and 2.5). From any state  $(\sum_{i=1}^d n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_k^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \delta_{y_l})$  where predators are alive

- for every  $j \in \{1, \dots, d\}$  the process jumps to the equilibrium associated with the modified vector of traits  $((\mathbf{x}, x_j + u), \mathbf{y})$  at infinitesimal rate:

$$p(x_j) n_j^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) b(x_j) \frac{[s(x_j + u; (\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})))_+] \pi(x_j, u)}{b(x_j + u)} du.$$

This corresponds to the invasion of a mutant prey population with trait  $x_j + u$  in the community.

- for every  $k \in \{1, \dots, m\}$  the process jumps to the equilibrium associated with the modified vector of traits  $(\mathbf{x}, (\mathbf{y}, y_k + v))$  at infinitesimal rate:

$$P(y_k) h_k^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \left( \sum_{i=1}^d r B(x_i, y_k) n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right) \frac{[F(y_k + v; (\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})))_+] \Pi(y_k, v)}{\sum_{i=1}^d r B(x_i, y_k + v) n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})} dv.$$

This corresponds to the invasion of a predator population holding the mutant trait  $y_k + v$ .



We recall that the fitness functions  $s$  and  $F$  are defined in (2.17) and (2.18) respectively.

**Remark 2.5.2.** *As in Figures 2.2 and 2.5, the community jump process  $\Lambda$  can reach a state where the predator population dies out. Since the invasion of mutant predators requires the positivity of their invasion fitness (see Theorem 2.3.4), the predator extinction can only result from the invasion of a mutant prey which diminishes the growth rate of the resident predator. The behavior of the community after the predator extinction is described by the PES introduced in Theorem 2.7 [39]. We recall that the infinitesimal jump rate from a state  $(\sum_{i=1}^d \bar{n}_i(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \delta_{x_i}, 0)$  to  $(\sum_{i=1}^d \bar{n}_i((\mathbf{x}, x_j + u)) \delta_{x_i} + \bar{n}_{d+1}((\mathbf{x}, x_j + u)) \delta_{x_j+u}, 0)$ , is given by*

$$p(x_j) b(x_j) \bar{n}_j(\mathbf{x}) \frac{[s(x_j + u; (\bar{\mathbf{n}}(\mathbf{x}), 0)]_+}{b(x_j + u)} \pi(x_j, u) du.$$

We now formulate the limiting theorem.

**Theorem 2.5.3.** *Fix  $\mathbf{x} \in \mathcal{X}^d$  and  $\mathbf{y} \in \mathcal{Y}^m$ . Let us assume Assumptions 2.A, 2.B, 2.C, 2.D, (2.23) and that the initial condition  $(\sum_{i=1}^d n_i^K \delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_l^K \delta_{y_l})$  converges in probability toward  $(\sum_{i=1}^d n_i^* \delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_l^* \delta_{y_l})$ . If furthermore*

$$\log(K) \ll \frac{1}{Ku_K} \ll \exp(VK), \quad \forall V > 0, \quad (2.24)$$

*then the process  $(\nu^K(\frac{t}{Ku_K}), \eta^K(\frac{t}{Ku_K}))_{t \geq 0}$  converges toward the pure jump process  $\Lambda = ((\Lambda_t^1, \Lambda_t^2); t \geq 0)$  defined above and whose initial condition is given by  $(\sum_{i=1}^d n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_l^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \delta_{y_l})$ .*

*This convergence takes place in the sense of convergence of the finite dimensional distributions for the topology on  $\mathcal{M}_F(\mathcal{X} \times \mathcal{Y})$  induced by the total variation norm.*

Assumption (2.24), introduced by Champagnat [32], reflects the separation between the demographic and the mutational time scales (see Figure 2.2B, 2.2C, 2.3B and 2.3C). The demographic time scale is of order  $\log K$ . It corresponds to the evolution of the stochastic process close to its deterministic approximation. The process  $\mathbf{Z}^K$  enters a neighbourhood of the attractive deterministic equilibrium and the deleterious traits die out (Proposition 2.4.1 and Proposition 2.4.4). The mean time between two mutations is of order  $1/Ku_K$ , therefore the resident population is close to the equilibrium of the associated LVP system when a mutant appears in the community (Theorem 2.4.2).

The proof derives from the proof of Theorem 1 in [32] and from the results obtained in Section 2.4. The main idea is to study the invasion of a mutant trait in the

community. Starting from an initial condition  $(\sum_{i=1}^d n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})\delta_{x_i}, \sum_{l=1}^m h_l^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})\delta_{y_l})$  at the deterministic equilibrium, the next mutation occurs after an exponential time of parameter

$$E(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \sum_{i=1}^d p(x_i)b(x_i)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) + \sum_{l=1}^m P(y_l)h_l^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \left( r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right).$$

The mutant individual then comes from the prey population with trait  $x_j$  ( $1 \leq j \leq d$ ) with probability

$$\frac{p(x_j)b(x_j)n_j^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{E(\mathbf{x}, \mathbf{y})},$$

or from the population of predators holding trait  $y_k$  ( $1 \leq k \leq m$ ) with probability

$$\frac{P(y_k)h_k^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \sum_{i=1}^d rB(x_i, y_k)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{E(\mathbf{x}, \mathbf{y})}.$$

In the sequel we consider a mutant trait  $y_k + v$  where  $v$  is distributed according to  $\Pi(y_k, v)dv$ . While the number of individuals holding the mutant trait is small, we compare thanks to Theorem 2.4.2 the size of the mutant population with a continuous time birth and death process with birth rate  $r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_k + v)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  and death rate  $D(y_k + v)$ . Its growth rate is then given by the invasion fitness  $F(y_k + v; (\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})))$  of the mutant trait in the resident population. If the fitness is negative we prove that the mutant population goes extinct similarly as in Lemma 2.4.4. Otherwise, the probability that the mutant population reaches a positive density  $\varepsilon$  is close to the survival probability of the supercritical branching process which is given by

$$\frac{F(y_k + v; (\mathbf{n}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}), \mathbf{h}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})))}{r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_k + v)n_i^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})},$$

(see [12], p102). Moreover this phase lasts a time of order  $\log K$  (see the proof of Lemma 3 in [32]). Then using the large population approximation on a finite time interval (Proposition 2.2.2), we establish that the process  $\Lambda$  jumps to the equilibrium of the system  $LVP(\mathbf{x}, (\mathbf{y}, y_k + v))$ .

### 2.5.3 Small mutations: a canonical equations system for coevolution

In this subsection we consider a different scaling for the jump process  $\Lambda$  where the mutation steps of both populations are of order  $\varepsilon$  (see [39, 36]). We study the limit of the sequence  $\Lambda_\varepsilon$  in a long time scale  $\frac{t}{\varepsilon^2}$  to observe global evolutionary dynamics. We

establish that the limiting behavior of the prey and predator traits satisfies a coupled system of differential equations. These equations were heuristically introduced by Marrow et al. [121]. They extend the *canonical equation of adaptive dynamics* to the coevolution of a prey and predator interaction.

In the sequel we assume that every couple of a prey and a predator trait can coexist although two prey traits cannot coexist.

**Assumption 2.E.** 1. For every  $(x, y) \in \mathcal{X} \times \mathcal{Y}$ , predators survive in the equilibrium of  $LVP(x, y)$ :

$$\frac{b(x) - d(x)}{c(x, x)} > \frac{D(y)}{rB(x, y)}. \quad (2.25)$$

2. Invasion implies fixation: For every  $(x, y) \in \mathcal{X} \times \mathcal{Y}$  and almost every  $x' \in \mathcal{X}$  we have

$$s(x'; (n^*(x, y), h^*(x, y))) < 0, \\ \text{or } s(x'; (n^*(x, y), h^*(x, y))) > 0 \text{ and } s(x; (n^*(x', y), h^*(x', y))) < 0.$$

3. The mutation densities  $\pi$  and  $\Pi$  are Lipschitz continuous on  $\mathcal{X} \times \mathbb{R}^P$  and  $\mathcal{Y} \times \mathbb{R}^P$ .

4. The functions  $g$  and  $G$  defined for  $x, x' \in \mathcal{X}$  and  $y, y' \in \mathcal{Y}$  by

$$g(x'; (x, y)) = p(x)n^*(x, y)b(x)\frac{s(x'; (x, y))}{b(x')}, \\ G(y'; (x, y)) = P(y)h^*(x, y)B(x, y)\frac{F(y'; (x, y))}{B(x, y')}, \quad (2.26)$$

are continuous and  $C^1$  with respect to their first variable.

**Remark 2.5.4.** Condition (2.25) compares the equilibrium sizes of the prey populations evolving in the presence or the absence of predators. The predator survival requires that the prey population size decreases in the presence of predators.

For every couple of traits  $(x, y)$ , the equilibrium  $(n^*(x, y), h^*(x, y))$  of the system  $LVP(x, y)$  given by Theorem 2.3.4 equals

$$n^*(x, y) = \frac{D(y)}{rB(x, y)} \text{ and } h^*(x, y) = \frac{1}{B(x, y)} \left( b(x) - d(x) - c(x, x) \frac{D(y)}{rB(x, y)} \right). \quad (2.27)$$

To ease notation, we denote in this section  $s(x'; (x, y)) = s(x'; (n^*(x, y), h^*(x, y)))$  and  $F(y'; (x, y)) = F(y'; (n^*(x, y), h^*(x, y)))$ .

Assumption 2.E.2) and Theorem 2.3.4 entail that two prey types cannot coexist in the equilibrium of the deterministic system  $LVP$ . Together with the competitive

exclusion principle introduced in Section 2.3, this ensures that two predator populations cannot coexist either. Therefore each mutant invasion (prey or predator) leads to the replacement of the resident trait. The community is then always composed of a monomorphic prey population and a monomorphic predator population:

$$\Lambda_\varepsilon^1(t) = n^*(X_\varepsilon(t), Y_\varepsilon(t))\delta_{X_\varepsilon(t)}, \quad \Lambda_\varepsilon^2(t) = h^*(X_\varepsilon(t), Y_\varepsilon(t))\delta_{Y_\varepsilon(t)}. \quad (2.28)$$

The trait process  $(X_\varepsilon(t), Y_\varepsilon(t))$  is a Markovian jump process taking values in  $\mathcal{X} \times \mathcal{Y}$  whose infinitesimal generator is given for any measurable bounded function  $\phi$  by

$$\begin{aligned} \mathcal{L}_\varepsilon \Phi(x, y) = & \int_{\mathcal{X}} \left( \Phi(x + \varepsilon u, y) - \Phi(x, y) \right) [g(x + \varepsilon u; (x, y))]_+ \pi(x, u) du \\ & + \int_{\mathcal{Y}} \left( \Phi(x, y + \varepsilon v) - \Phi(x, y) \right) [G(y + \varepsilon v; (x, y))]_+ \Pi(y, v) dv. \end{aligned}$$

The following Theorem states the limiting behavior of the process  $(X(t/\varepsilon^2), Y(t/\varepsilon^2))$  as  $\varepsilon$  goes to 0. The proof relies on a classical compactness-uniqueness argument that can be immediately extended from [39] (Appendix C.).

**Theorem 2.5.5.** *Let us assume Assumptions 2.A, 2.B, 2.C, 2.D, 2.E and that the sequence of initial conditions  $(X_\varepsilon(0), Y_\varepsilon(0))$  is bounded in  $\mathbb{L}^2$  and converges in law toward a deterministic vector  $(x_0, y_0)$ , then for every  $T > 0$  the process  $(X_\varepsilon(t/\varepsilon^2), Y_\varepsilon(t/\varepsilon^2))$  converges in law in  $\mathbb{D}([0, T], \mathcal{X} \times \mathcal{Y})$  toward a couple of deterministic functions  $(x(t), y(t))_{t \in [0, T]}$  unique solution of the system of differential equations*

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} x(t) = \int_{\mathbb{R}^p} u [u \cdot \nabla_1 g(x(t); (x(t), y(t)))]_+ \pi(x(t), u) du, \\ \frac{d}{dt} y(t) = \int_{\mathbb{R}^p} v [v \cdot \nabla_1 G(y(t); (x(t), y(t)))]_+ \Pi(y(t), v) dv, \end{cases} \quad (2.29)$$

with initial condition  $(x_0, y_0)$ .

This system is strongly coupled through the functions  $g$  and  $G$ .

In the specific case where the mutation measures  $\pi$  and  $\Pi$  are symmetrical, with covariance matrices  $\gamma$  and  $\Gamma$ , the system (2.29) becomes

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} x(t) = \frac{1}{2} p(x) \gamma(x) n^*(x, y) \nabla_1 s(x; (x, y)), \\ \frac{d}{dt} y(t) = \frac{1}{2} P(y) \Gamma(y) h^*(x, y) \nabla_1 F(y; (x, y)). \end{cases}$$

**Remark 2.5.6.** *In the large population limit with rare and small mutations, diversification events of the population can be observed. These evolutionary branching are*

well understood in the case of the evolution of a single population (see [39, 36]). They rely on the behavior of the jump process  $\Lambda$  when coexistence of two traits occurs. The prey-predator coevolution make the evolutionary branching properties of the trait processes complex to study. In particular, if two prey traits coexist, the next mutation can lead to the coexistence of two predator traits as well.

### 2.5.3.1 Application

We apply those results to the example introduced in Section 2.2.2 where prey individuals hold a trait  $(q_n, q_a) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+$  and predators a trait  $(\rho, \sigma) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+$ . We recall that the rate functions are given in (2.2) and that the mutation measures are Gaussian with respective variance  $\gamma$  and  $\Gamma$ .

Derivating the fitness functions with respect to the mutant trait, we obtain

$$\nabla_1 s((q_n, q_a); (q_n, q_a, \rho, \sigma)) = \begin{pmatrix} (-\alpha_n b_0 \exp(-\alpha_n q_n) + \beta_n \frac{h^*(q_n, q_a, \rho, \sigma)}{B(q_n, q_a, \rho, \sigma)}) \mathbf{1}_{q_n > 0} \\ \frac{q_a - \rho}{\sigma^2} \frac{h^*(q_n, q_a, \rho, \sigma)}{B(q_n, q_a, \rho, \sigma)} \end{pmatrix}. \quad (2.30)$$

and

$$\nabla_1 F((\rho, \sigma); (q_n, q_a, \rho, \sigma)) = \begin{pmatrix} \frac{q_a - \rho}{\sigma^2} D \\ (\frac{(q_a - \rho)^2}{\sigma^3} - \frac{1}{\sigma}) D \mathbf{1}_{\sigma > 0} \end{pmatrix} \quad (2.31)$$

In particular  $\nabla_1 F((\rho, \sigma); (q_n, q_a, \rho, \sigma)) = 0$  if and only if  $\rho = q_a$  and  $\sigma = |q_a - \rho|$ .

We first study the coevolution of the traits  $q_a$  and  $\rho$ , the values of  $\sigma$  and  $q_n$  being fixed, as in Figure 2.4. The system of differential equations governing the dynamics of  $q_a$  and  $\rho$  is then

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} q_a(t) &= \frac{\gamma \pi(q_a)}{r} \phi(q_a, \rho) \\ \frac{d}{dt} \rho(t) &= \Gamma \Pi(\rho) \phi(q_a, \rho), \end{aligned} \quad (2.32)$$

where

$$\phi(q_a, \rho) = \frac{D(q_a - \rho)}{\sigma^2} h^*(q_a, \rho),$$

and the equilibrium  $h^*(q_a, \rho)$  is given in (2.27). The function  $\phi$  vanishes if  $q_a = \rho$  or if the predator population dies out ( $h^*(q_a, \rho) = 0$ ).

We deduce from the specific form of the system that for all  $t \geq 0$ ,  $h^*(q_a(t), q_n(t)) > 0$ . Moreover there exist three cases depending on the respective values of the mutation probabilities and variances and on the parameter  $r$ :

- If  $r \Gamma \Pi(\rho) > \gamma \pi(q_a)$ , the difference  $|q_a(t) - \rho(t)|$  decreases with time. This phenomena was observed on Figure 2.4B on the first part of the graph.

- If  $r\Gamma\Pi(\rho) = \gamma\pi(q_a)$ , both derivatives are equal for all times. The evolution then follows an *arm race dynamics* : both traits evolve continuously and  $|q_a(t) - \rho(t)|$  remains constant (see [122, 2, 58]).
- If  $r\Gamma\Pi(\rho) < \gamma\pi(q_a)$ , prey escape the predator influence as the distance between  $q_a$  and  $\rho$  increases. When  $t \rightarrow \infty$ , the solution converges toward a vector  $(q_a^*, \rho^*)$  that doesn't satisfy (2.25). However the extinction of the predator population is not possible in finite time unlike in the process  $\Lambda$  (see Figure 2.4A)

Then we consider, as in Figure 2.5, the prey strategies for the quantitative defense  $q_n$ , when the other traits are not affected by mutations:

$$\frac{d}{dt}q_n(t) = \pi(q_n)\gamma\frac{D}{rB(q_n)}\left((\alpha_n - \beta_n)b_0 \exp(-\alpha_n q_n) - \beta_n c_0 \frac{D}{rB(q_n)}\right)\mathbf{1}_{q_n>0}$$

In the case where  $\alpha_n \geq \beta_n$ , meaning that the allocative trade-off between producing a large quantity of defense and having a good reproduction is important, the quantitative defense  $q_n(t)$  decreases to 0. If  $\alpha_n < \beta_n$ , the derivative of  $q_n$  vanishes at the point

$$q_n^* = \frac{-1}{\alpha_n + \beta_n} \ln\left(\frac{\beta_n c_0 D}{rB(0)(\beta_n - \alpha_n)b_0}\right).$$

Then either  $q_n^*$  is negative and again  $q_n(t) \rightarrow 0$  or  $q_n^* \geq 0$  and  $q_n(t)$  converges to  $q_n^*$  when  $t \rightarrow \infty$ . With the parameters of Figure 2.5,  $q_n^* \approx 0.58$ . We observed first an increase of  $q_n$  and then the extinction of predators. Thus, an important question is whether or not the predator population dies out as  $t \rightarrow \infty$ . An easy calculation gives that

$$h^*(q_n^*) > 0 \iff \frac{\beta_n}{\beta_n - \alpha_n} > 1,$$

which is always true if  $0 < \alpha_n < \beta_n$ . We deduce that the evolution of the quantitative defense does not drive the predators to extinction. This prediction contradicts the extinction observed in Figure 2.5. However, in this simulation Assumption E.2 is not satisfied and the predator extinction is due to the coexistence of two prey types.

## 2.6 Discussion

We introduced three different objects to describe the prey-predator community: a deterministic system  $LVP$  in (2.3), a stochastic jump process  $\Lambda$  in Section 2.5 and a couple of two canonical equations in (2.29). These processes correspond to three different limits of the individual based process introduced in Section 2.2.

The jump process  $\Lambda$  describes the dynamics of the community when mutations are

rare. It describes the successive equilibria of the community. In this sense, it justifies a simulation method developed in Ecology to study the phenotypic evolution of communities (see [114, 112, 24]). In these articles, the community evolves as the solution of a system of differential equations. Each equation of the system describes the dynamics of a sub-population. When a mutation occurs (at a very low rate), it increases the number of sub-populations and thus a new equation is added to the system. Their method gives the successive equilibria of the community similarly to the jump process  $\Lambda$ , however, it does not take into account the demographic stochasticity as every mutant with a positive fitness invades the community.

Our model highlights the implications of coevolutionary dynamics for the ecological dynamics of the community and its maintenance in time (see Section 2.5.1). Particularly, we show that such consequences depend on the trait under scrutiny and on the costs that are associated to these traits. For instance, the two categories of defenses have different implications in this regard. If the evolution of qualitative defenses is fast enough, it can lead to the disappearance of the predators as in Figure 2.2 and 2.4, a phenomenon called "evolutionary murders" (as the evolution of a species in the community eventually kills another species). We note that such evolutionary murders do not happen when one considers the evolution of quantitative defenses. Likewise, the evolution of predators does not lead to the extinction of prey. Therefore, our study highlights how evolutionary murder phenomena, already known in ecology ([23, 80, 58]) depend on evolving species and on types of traits that evolve. Even in the absence of species extinction, we note that the coevolution also modifies the strength of the interactions between species and can thus lead to the reinforcement of an interaction (see Figure 2.3). Or as observed in Figure 2.2, evolution can induce the disappearance of an interaction (through diminishing the competition between two plants). Interactions then progressively weaken and become "ghosts from the past", as commonly observed in phylogenetic or evolutionary studies (e.g. [168, 22]). Such variations in interaction strength can have important consequences for the overall stability of the system. Indeed, in food webs, stability analyses suggest that distributions of interaction strengths including weak interactions have a stabilizing effect on the dynamics of the community [127] with important implications for the conservation of species and for the delivery of ecosystem services. The question of the links between evolution and stability of the network is therefore crucial. As shown in Figure 2.5, evolution can induce instability in the network so that small perturbations of a population may lead to the extinction of one or several populations (cf [110]).

The jump process contains the various behaviors present in ecological communities however we only have little predictive information on the composition of the com-

munity at all times. Therefore it can be interesting to consider the canonical system (2.29). This process represents the dynamics of the traits present in the community under strong assumptions on the small size of the mutation steps and on the non-coexistence of different traits of prey and predators. The strong influence of prey on predators and vice versa can be well understood when we consider the equilibria of this system. We only consider one-dimensional traits ( $p = P = 1$ ). If we consider the specific case of an equilibrium  $(x^*, y^*)$  such that

$$\partial_1 s(x^*; (x^*, y^*)) = 0 \text{ and } \partial_1 F(y^*; (x^*, y^*)) = 0 \quad (2.33)$$

This equilibrium corresponds to a two-dimensional version of the *Evolutionary strategies* introduced in [131] for the one-dimensional canonical equation. A natural question about this equilibrium is a condition for its stability. The Jacobian matrix at a point  $(x, y)$  is given by:

$$\begin{pmatrix} n^*(x, y)(\partial_{11}s(x; (x, y)) + \partial_{12}s(x; (x, y))) & n^*(x, y)(\partial_{13}s(x; (x, y))) \\ h^*(x, y)\partial_{12}F(y; (x, y)) & h^*(x, y)(\partial_{11}F(y; (x, y))) + \partial_{13}F(y; (x, y)) \end{pmatrix} \quad (2.34)$$

Note that the conditions

$$\partial_{11}s(x^*; (x^*, y^*)) + \partial_{12}s(x^*; (x^*, y^*)) < 0,$$

and

$$\partial_{11}F(y^*; (x^*, y^*)) + \partial_{13}F(y^*; (x^*, y^*)) < 0,$$

are not sufficient nor necessary to ensure the stability of the equilibrium  $(x^*, y^*)$ . These two conditions correspond to the local stability of the equilibrium  $x^*$  when we consider the evolution of the prey trait in the presence of a fixed predator trait  $y^*$  and conversely for the evolution of the predator trait in the presence of prey individuals holding the fixed trait  $x^*$  (see [39]).

The branching properties of the community are complex to study. Indeed, they rely on a precise study of the jump process  $\Lambda$  after the first coexistence of two traits. As we have seen in the simulations, the coexistence in the prey population can lead to extinction of predators (see Figure 2.2 and 2.5), or to the coexistence of different trait of predators (see Figure 2.4B).

Throughout this work we considered the same time scales for both prey and predators. Note that while this hypothesis of similar evolutionary time scales allows a first grasp on the effects of coevolution on the ecological dynamics of such interactions, strong asymmetries actually occur in nature. Taking again the example of plant-herbivore interactions, large asymmetries of demographic and evolutionary



time scales can arise when the two partners have large differences in terms of body size and generation time (eg, tree-insect interactions such as [153] or, at the other extreme, grass-large herbivore interactions [15]). We will consider such asymmetries of time scales in a future work.

## 2.7 Perspectives

Dans ce chapitre, nous avons construit plusieurs processus permettant de décrire la coévolution des phénotypes des proies et des prédateurs. Une première question intéressante serait d'étudier, comme nous l'avons mentionné dans la section 2.6, l'existence de branchement évolutif dans le cadre de la coévolution. Cette question est délicate pour plusieurs raisons. Tout d'abord la stabilité des équilibres évolutifs, c'est à dire des points d'équilibres du système d'équations canoniques (2.29) vérifiant (2.33) est plus complexe que pour l'évolution d'une unique population car il s'agit d'un système en dimension 2 (voir le travail de Kisdi [100] qui considère certaines formes de fonction d'interaction). Ensuite, la caractérisation d'un branchement évolutif nécessite l'étude précise des dynamiques du processus microscopique après la coexistence de deux populations proches (voir Champagnat & Méléard [39]). Dans le cas de la coévolution proies-prédateurs, la coexistence de deux populations de proies peut entraîner la coexistence de deux populations de prédateurs et complexifier immédiatement le système à étudier.

Une seconde extension de ce travail serait de pouvoir prendre en compte plusieurs niveaux trophiques simultanément. En particulier, il serait intéressant de pouvoir décrire mathématiquement l'apparition des réseaux trophiques comme dans les travaux de Loeuille & Loreau [114] et Brännström et al. [24]. Dans leurs modèles, ces auteurs considèrent la taille des individus comme trait phénotypique et modélisent l'intensité de la prédation comme une fonction de la différence ou du ratio entre la masse des proies et celle des prédateurs. Dans ce cas, les descendants d'un individu n'ont pas forcément le même type d'interaction avec les autres espèces que leurs parents. Cette extension nécessite donc une bonne connaissance du comportement de systèmes différentiels de type Lotka-Volterra complexes et variés notamment par la longueur des réseaux trophiques à considérer.

## A Construction of a trajectory of the prey-predator community process

We construct a trajectory of the prey-predator community process as solution of a system stochastic differential equations driven by Poisson point measures (see [74, 33]). We introduce a family of  $2(d+m)$  independent Poisson point measures on  $(\mathbb{R}_+)^2$  with intensity  $ds d\theta$ :  $(R_j)_{1 \leq j \leq d+m}$  for the prey and predators reproduction events and  $(M_j)_{1 \leq j \leq d+m}$  for the death events. Then,  $\forall 1 \leq i \leq d$  and  $\forall 1 \leq l \leq m$

$$\begin{aligned}
N_i^K(t) &= N_i^K(0) + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq b(x_i)N_i^K(s-)} R_i(ds, d\theta) \\
&\quad - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq \lambda(x_i, \mathbf{z}(s-))N_i^K(s-)} M_i(ds, d\theta), \\
H_l^K(t) &= H_l^K(0) + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq rH_l^K(s-)} \left( \sum_{i=1}^d \frac{B(x_i, y_l)}{K} N_i^K(s-) \right) R_{d+l}(ds, d\theta) \\
&\quad - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq D(y_l)H_l^K(s-)} M_{d+l}(ds, d\theta).
\end{aligned} \tag{2.35}$$

Let us explain briefly these equations. We focus on the prey population  $N_i^K$  with trait  $x_i$ . A trajectory is constructed using two Poisson point measures  $R_i$  and  $M_i$ . The measure  $R_i$  handles the reproduction events and  $M_i$  the death events. A Poisson point measure  $R$  on  $(\mathbb{R}_+)^2$  with intensity  $dsd\theta$  charges a countable set of points  $\Omega = \{(s_u, \theta_u), u \in \mathbb{N}\}$  (with mass 1 on each point) (e.g. [173] Chapter I.8 for a complete definition). Then  $\int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq b(x_i)N_i^K(s-)} R_i(ds, d\theta)$  only counts the points  $(s_u^i, \theta_u^i)_{u \in \mathbb{N}}$  such that  $s_u^i \leq t$  and  $\theta_u^i \leq b(x_i)N_i^K(s_u^i-)$ . Thus, we select the points of  $R_i$  which correspond to birth events of the prey population. The other integrals have similar interpretations.

The existence of solutions of (2.35) is justified by Proposition 2.2.1i). From this construction, we deduce the expression of the prey and the predator population sizes:

$$\begin{aligned}
N^K(t) &= N^K(0) + \sum_{i=1}^d \left[ \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq b(x_i) N_i^K(s-)} R_i(ds, d\theta) \right. \\
&\quad \left. - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq \lambda(x_i, \mathbf{Z}(s-)) N_i^K(s-)} M_i(ds, d\theta) \right], \\
H^K(t) &= H^K(0) + \sum_{l=1}^m \left[ \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq r H_l^K(s-)} \left( \sum_{i=1}^d \frac{B(x_i, y_l)}{K} N_i^K(s-) \right) R_{d+l}(ds, d\theta) \right. \\
&\quad \left. - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq D(y_l) H_l^K(s-)} M_{d+l}(ds, d\theta) \right].
\end{aligned}$$

## B Proof of Proposition 2.2.1

In the sequel, we start by proving (ii) and then we will deduce (i).

(ii) We study the behavior of the time derivative of  $\mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right)$ . We gather together the terms related to predation and bound the other terms using Assumption 2.A to obtain

$$\frac{d}{dt} \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t)}{K} + \frac{H^K(t)}{K} \right)^4 \right) \leq \mathbb{E}(K \Psi(\mathbf{Z}^K(t))), \quad (2.36)$$

where the function  $\Psi$  is defined for all  $\mathbf{z}^K = \frac{1}{K}(n_1, \dots, n_d, h_1, \dots, h_m) \in (\mathbb{N}/K)^{d+m}$  by

$$\begin{aligned}
\Psi(\mathbf{z}^K) &= \sum_{i=1}^d \sum_{l=1}^m \frac{h_l n_i}{K K} B(x_i, y_l) \\
&\quad \times \left[ \left( \frac{n+h-1}{K} \right)^4 - \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 + r \left( \frac{n+h+1}{K} \right)^4 - r \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \right] \\
&\quad + \frac{n}{K} \bar{b} \left[ \left( \frac{n+h+1}{K} \right)^4 - \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \right] + \underline{c} \frac{(n)^2}{K^2} \left[ \left( \frac{n+h-1}{K} \right)^4 - \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \right] \\
&\quad + \frac{h}{K} \underline{D} \left[ \left( \frac{n+h-1}{K} \right)^4 - \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \right],
\end{aligned} \quad (2.37)$$

where  $n = \sum_{i=1}^d n_i$  and  $h = \sum_{l=1}^m h_l$ .

The function  $\Psi$  is the sum of four terms that we handle separately. The first term gathers together all the predation effects. The second and third terms derive from the prey birth and death events. The last term is related to the death of predators. We start with the first term. To remove the dependence on the traits, we search for conditions on the term between square brackets to be non positive. This term equals

$$\frac{1}{K^4} \left[ 4(r-1)(n+h)^3 + 6(r+1)(n+h)^2 + 4(r-1)(n+h) + 1 + r \right],$$

which is non positive for  $n + h \geq u_1$  large enough since  $r < 1$ . We then consider  $n \geq u_1$  and assume furthermore that  $n \geq K \frac{2\bar{b}}{\underline{c}} = Ku_2$ , then

$$\begin{aligned} \Psi(z^K) &\leq \frac{n}{K} \bar{b} \left( \left( \frac{n+h+1}{K} \right)^4 - \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 + 2 \left( \frac{n+h-1}{K} \right)^4 - 2 \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \right) \\ &\quad + \frac{h}{K} \underline{D} \left( \left( \frac{n+h-1}{K} \right)^4 - \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \right), \\ &\leq \frac{n(n+h)^3}{K^5} \bar{b} \left( -4 + \frac{18}{(n+h)} - \frac{4}{(n+h)^2} + \frac{3}{(n+h)^3} \right) \\ &\quad + \frac{h(n+h)^3}{K^5} \underline{D} \left( -4 + \frac{6}{(n+h)} - \frac{4}{(n+h)^2} + \frac{1}{(n+h)^3} \right) \end{aligned} \quad (2.38)$$

Since both  $\left( -4 + \frac{18}{(n+h)} - \frac{4}{(n+h)^2} + \frac{3}{(n+h)^3} \right)$  and  $\left( -4 + \frac{6}{(n+h)} - \frac{4}{(n+h)^2} + \frac{1}{(n+h)^3} \right)$  go to  $-4$  as  $n+h \rightarrow \infty$ , we deduce that for  $n > Ku_0$  (with  $u_0$  large enough),

$$\Psi(z^K) \leq -\frac{(n+h)^4}{K^5} \min(\bar{b}, \underline{D}) \quad (2.39)$$

Therefore  $\forall t \geq 0$ ,

$$\begin{aligned} &\frac{d}{dt} \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) \\ &\leq \mathbb{E} \left( -\min(\bar{b}, \underline{D}) \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \mathbf{1}_{\{N^K(t) > Ku_0\}} + K \Psi(\mathbf{Z}^K(t)) \mathbf{1}_{\{N^K \leq Ku_0\}} \right). \end{aligned}$$

We now consider the event  $\{N^K \leq Ku_0\}$ . On this event we aim at bounding from above the function  $\Psi$  with

$$\Psi(\mathbf{Z}^K) \leq \frac{1}{K} \left( \frac{N^K + H^K}{K} \right)^4 \Phi^K \left( \frac{N^K}{K}, \frac{H^K}{K} \right). \quad (2.40)$$

Since for  $(n, h) \in \mathbb{N}^2 \setminus \{(0, 0)\}$ ,

$$\left( \left( 1 - \frac{1}{n+h} \right)^4 - 1 + r \left( 1 + \frac{1}{n+h} \right)^4 - r \right) = -\frac{4(1-r)}{n+h} + \frac{6(1+r)}{(n+h)^2} - \frac{4(1-r)}{(n+h)^3} + \frac{(1+r)}{(n+h)^4},$$

and Assumption 2.A, we set for every  $(u, v) \in (\mathbb{R}_+)^2 \setminus \{(0, 0)\}$ ,

$$\begin{aligned} \Phi^K(u, v) &= -\underline{B} \frac{4(1-r)}{u+v} + \bar{B} \frac{6(1+r)}{K(u+v)^2} - \underline{B} \frac{4(1-r)}{K^2(u+v)^3} + \bar{B} \frac{(1+r)}{K^3(u+v)^4} \\ &\quad + \bar{b}u \left( \frac{4}{u+v} + \frac{6}{K(u+v)^2} + \frac{4}{K^2(u+v)^3} + \frac{1}{K^3(u+v)^4} \right) \\ &\quad + \underline{c}u^2 \left( -\frac{4}{u+v} + \frac{6}{K(u+v)^2} - \frac{4}{K^2(u+v)^3} + \frac{1}{K^3(u+v)^4} \right) \\ &\quad + \underline{D}v \left( -\frac{4}{u+v} + \frac{6}{K(u+v)^2} - \frac{4}{K^2(u+v)^3} + \frac{1}{K^3(u+v)^4} \right). \end{aligned} \quad (2.41)$$

We seek a condition on  $v$  to obtain that for all  $K \geq 1$ , and  $0 \leq u \leq u_0$

$$\Phi^K(u, v) \leq -D.$$

This inequality can be written as a polynomial of degree 4 in  $v$

$$v^4 \alpha_4(u) + v^3 \alpha_3(u, K) + v^2 \alpha_2(u, K) + v \alpha_1(u, K) + \alpha_0(u, K) \leq 0, \quad (2.42)$$

where  $\alpha_4(u) = -3\underline{D} - 4u(\underline{B}(1-r))$  and the coefficients  $\alpha_i(u, K)$  ( $0 \leq i \leq 3$ ) are polynomials in  $u$  and decrease with  $K$ .

As  $\alpha_4(u) < 0$ , the polynomial (2.42) remains negative for every  $v$  large enough. We denote by  $\bar{v}(u, K)$  the largest modulus of the roots of (2.42). The well-known Cauchy bound [31][88] gives us that  $\forall v > 0$ ,  $K \geq 1$ , and  $0 \leq u \leq u_0$

$$\begin{aligned} \bar{v}(u, K) &\leq 1 + \max \left\{ \left| \frac{\alpha_i(u, K)}{\alpha_4(u)} \right|, 0 \leq i \leq 3 \right\} \\ &\leq 1 + \max \left\{ \left| \frac{\alpha_i(u, 1)}{3\underline{D}} \right|, 0 \leq i \leq 3, u \in [0, u_0] \right\} = v_0 \end{aligned}$$

Moreover  $v_0$  is independent on  $K$  and

$$\forall n \leq Ku_0, \quad \forall h > Kv_0, \quad \Phi^K\left(\frac{n}{K}, \frac{h}{K}\right) \leq -D.$$

Finally

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) &\leq \mathbb{E} \left( K \Psi(\mathbf{Z}^K(t)) \mathbf{1}_{\{N^K(t) \leq Ku_0, H^K(t) \leq Kv_0\}} \right) \\ &\quad + \mathbb{E} \left( -C \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 (\mathbf{1}_{\{N^K(t) > Ku_0\}} + \mathbf{1}_{\{N^K(t) \leq Ku_0, H^K(t) > Kv_0\}}) \right), \end{aligned}$$

with  $C > 0$ . To conclude it remains to bound the expectation of  $\Psi$  on the event  $\{N^K \leq Ku_0$  and  $H^K \leq Kv_0\}$ . Keeping only the positive terms we obtain that

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left( K \Psi(\mathbf{Z}^K(t)) \mathbf{1}_{\{N^K(t) \leq Ku_0, H^K(t) \leq Kv_0\}} \right) &\leq \mathbb{E} \left[ \mathbf{1}_{\{N^K(t) \leq Ku_0, H^K(t) \leq Kv_0\}} \right. \\ &\quad \times \left( \bar{b} N^K(t) + r \bar{B} N^K(t) \frac{H^K(t)}{K} \right) \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} + \frac{1}{K} \right)^4 - \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) \Big] \\ &\leq \sum_{n=0}^{Ku_0} \sum_{h=0}^{Kv_0} \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 \left( \bar{b}n + r \bar{B}n \frac{h}{K} \right) \left( \left( 1 + \frac{1}{n+h} \right)^4 - 1 \right) \\ &\leq \sum_{n=0}^{Ku_0} \sum_{h=0}^{Kv_0} \left( \frac{n+h}{K} \right)^4 a \left( \bar{b} + r \bar{B} \frac{h}{K} \right), \end{aligned}$$

where the last inequality derives from  $(1+u)^4 - 1 \leq au$ , for all  $u \in [0, 1]$  for  $a > 0$ .

Combining all these results we obtain

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) &\leq \mathbb{E} \left( -C \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) + \sum_{u=0}^{u_0} \sum_{v=0}^{v_0} (u+v)^4 a (\bar{b} + r\bar{B}v) \\ &\leq C' - C \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^2 \right), \end{aligned}$$

with  $C' > 0$ . We solve this inequality to get that

$$\mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) \leq C' + \left( \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(0) + H^K(0)}{K} \right)^4 \right) - C' \right) e^{-Ct}.$$

which gives the uniform bound.

(i) From the pathwise construction (2.35) we deduce that for all  $T > 0$

$$\begin{aligned} \sup_{t \in [0, T]} \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^3 &\leq \left( \frac{N^K(0) + H^K(0)}{K} \right)^3 \\ &+ \sum_{i=1}^d \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \left[ \left( \frac{N^K(s-) + H^K(s-) + 1}{K} \right)^3 - \left( \frac{N^K(s-) + H^K(s-)}{K} \right)^3 \right] \\ &\quad \times \mathbf{1}_{\theta \leq b(x_i) N_i^K(s-)} R_i(ds, d\theta) \\ &+ \sum_{l=1}^m \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \left[ \left( \frac{N^K(s-) + H^K(s-) + 1}{K} \right)^3 - \left( \frac{N^K(s-) + H^K(s-)}{K} \right)^3 \right] \\ &\quad \times \mathbf{1}_{\theta \leq r H_l^K(s-) \left( \sum_{i=1}^d \frac{B(x_i, y_l)}{K} N_i^K(s-) \right)} R_{d+l}(ds, d\theta). \end{aligned}$$

Therefore using the fact that there exists a constant  $C_3$  such that  $(1+x)^3 - 1 \leq C_3(1+x^2)$  we obtain that

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^3 \right) &\leq \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(0) + H^K(0)}{K} \right)^3 \right) \\ &+ C_3 \int_0^t \mathbb{E} \left( \left( 1 + \left( \frac{N^K(s) + H^K(s)}{K} \right)^2 \right) \bar{b} \frac{N^K(s)}{K} \right) ds \\ &+ C_3 \int_0^t \mathbb{E} \left( \left( 1 + \left( \frac{N^K(s) + H^K(s)}{K} \right)^2 \right) r \bar{B} \frac{H^K(s)}{K} \frac{N^K(s)}{K} \right) ds. \end{aligned}$$

We finally deduce that for some constant  $C'_3 > 0$

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^3 \right) \\ \leq \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(0) + H^K(0)}{K} \right)^3 \right) + t C'_3 \sup_K \sup_{t \geq 0} \mathbb{E} \left( \left( \frac{N^K(t) + H^K(t)}{K} \right)^4 \right) < +\infty. \end{aligned}$$

## C Proof of Theorem 2.3.3

The proof relies on the expression of Linear Complementarity Problems as variational inequality problems.

**Definition C.1.** *The variational inequality problem associated with a function  $f : \mathbb{R}^u \rightarrow \mathbb{R}^u$  and a subset  $E \subset \mathbb{R}^u$  seeks a vector  $z \in E$  such that*

$$\forall a \in E, \quad (a - z)^T f(z) \geq 0. \quad (2.43)$$

The existence of solutions is not true in a general setting but we are interested in a specific framework where the subset  $E$  is compact and convex.

**Theorem C.2.** *Let  $E$  be a non empty compact convex of  $\mathbb{R}^u$  and  $f$  continuous function, then the variational inequality problem associated to  $(f, E)$  admits a solution.*

The proof of Theorem C.2 is rather classical and requires to express a solution as a fixed point of a projection of the subset  $E$  (see [48, Theorem 3.7.1]). With this result we can prove the Theorem 2.3.3.

*Proof of Theorem 2.3.3.* Let us recall that a solution to the Linear complementarity problem associated to the couple  $(\widetilde{M}, \widetilde{q})$  defined in (2.15) is a vector  $\mathbf{z} = (\mathbf{n}, \mathbf{h}) \in \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}^m$  such that: for every  $1 \leq i \leq d$  and  $1 \leq l \leq m$ ,

$$n_i \geq 0, \quad (q + M\mathbf{n} + B\mathbf{h})_i \geq 0, \quad (\mathbf{n})^T (q + M\mathbf{n} + B\mathbf{h}) = 0 \quad (2.44)$$

and

$$h_l \geq 0, \quad (D - B^T \mathbf{n})_l \geq 0, \quad (\mathbf{h})^T (D - B^T \mathbf{n}) = 0 \quad (2.45)$$

These conditions (2.44) entail that the vector  $\mathbf{n}$  is a solution to  $LCP(M, q + B\mathbf{h})$ . Note that if  $\mathbf{n} \in \mathbb{R}^d$  is solution to the restricted problem  $LCP(M, q)$  satisfying moreover  $(-B^T \mathbf{n} + D)_l \geq 0$  for all  $1 \leq l \leq m$ , then the vector  $(\mathbf{n}, 0)$  is solution to  $LCP(\widetilde{M}, \widetilde{q})$ . Similarly we seek a suitable vector  $\mathbf{n}$  and adjust it thanks to the vector  $\mathbf{h}$ .

We consider the variational inequality problem associated to the set

$$E = \{\mathbf{n} \in (\mathbb{R}_+)^d, \quad \forall 1 \leq l \leq m \quad (D - B^T \mathbf{n})_l \geq 0\},$$

and the continuous function  $f(\mathbf{n}) = q + M\mathbf{n}$ .

Since  $D$  is non negative, the set  $E$  is not empty. Moreover  $E$  is convex, closed and bounded thus compact. Theorem C.2 ensures the existence of a solution  $\mathbf{n}^*$  to this problem. Note that (2.43) can be written as

$$\forall a \in E, \quad a^T f(\mathbf{n}^*) \geq (\mathbf{n}^*)^T f(\mathbf{n}^*).$$

Thus  $\mathbf{n}^*$  minimizes the function  $a \rightarrow a^T f(\mathbf{n}^*)$  on  $E$ . Therefore

- either  $\mathbf{n}^*$  is in the interior of  $E$  and is therefore a global minimizer of the function  $a \rightarrow a^T f(\mathbf{n}^*)$  on  $\mathbb{R}^d$  and  $(\mathbf{n}^*, 0)$  is a solution to  $LCP(\widetilde{M}, \widetilde{q})$ .
- otherwise we can define the Lagrange multipliers for this problem. There exist  $d + m$  non negative real  $h_1, \dots, h_{d+m}$  such that  $\forall 1 \leq i \leq d, \forall 1 \leq l \leq m$ ,

$$(q + M\mathbf{n}^*)_i = h_i - \sum_{l=1}^m B_{il}h_{d+l}, \quad h_i n_i^* = 0, \quad \text{and } h_{d+l}(-B^T \mathbf{n}^* + D)_k = 0.$$

The first condition entails that  $h_i = (q + M\mathbf{n}^*)_i + \sum_{l=1}^m B_{il}h_{d+l}$  and therefore the vector  $(\mathbf{n}^*, h_{d+1}, \dots, h_{d+m})$  is a solution to  $LCP(\widetilde{M}, \widetilde{q})$ .

□

## D Proof of Theorem 2.4.2

A perturbation  $\mathcal{Z}^K = (\mathcal{N}_1^K, \dots, \mathcal{N}_d^K, \mathcal{H}_1^K, \dots, \mathcal{H}_m^K)$  of the prey-predator community process is defined by 2 families of  $d + m$  real-valued random processes  $(u_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  and  $(v_i^K)_{1 \leq i \leq d+m}$  which are predictable with respect to the filtration  $\mathcal{F}_t$  generated by the processes  $\mathbf{Z}^K$ . Both families are uniformly bounded by a parameter  $\kappa > 0$ .

The perturbation  $\mathcal{Z}^K$  is solution of the following system of stochastic differential equations driven by the Poisson point measures  $R_i$  and  $M_i$  introduced in (2.35):

$$\begin{aligned} \mathcal{Z}^K(t) = & \mathcal{Z}^K(0) + \sum_{i=1}^d \left[ \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \frac{e_i}{K} \mathbf{1}_{\theta \leq b(x_i) \mathcal{N}_i^K(s-) + u_i^K(s)} R_i(ds, d\theta) \right. \\ & \left. - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \frac{e_i}{K} \mathbf{1}_{\theta \leq \mathcal{N}_i^K(s-)) \lambda(x, \mathcal{Z}^K(s-)) + v_i^K(s)} M_i(ds, d\theta) \right] \\ & + \sum_{l=1}^m \left[ \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \frac{e_{d+l}}{K} \mathbf{1}_{\theta \leq r \mathcal{H}_l^K(s-)} \left( \sum_{i=1}^d \frac{B(x_i, y_l)}{K} \mathcal{N}_i^K(s-) \right) + u_{d+l}^K(s)} R_{d+l}(ds, d\theta) \right. \\ & \left. - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \frac{e_{d+l}}{K} \mathbf{1}_{\theta \leq D(y_l) \mathcal{H}_l^K(s-) + v_{d+l}^K(s)} M_{d+l}(ds, d\theta) \right]. \end{aligned} \tag{2.46}$$

where  $(e_1, \dots, e_d, e_{d+1}, \dots, e_{d+m})$  is the canonical basis of  $\mathbb{R}^{d+m}$ .

The proof relies on the study of the stochastic process  $L(\mathcal{Z}^K)$  where  $L$  is the Lyapunov function for the system  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  introduced in (2.10) with an appropriate choice of  $\gamma$ . The function  $L$  is the sum of two functions  $V$  and  $W$ .  $V$  defined in (2.8) is linear in the coordinate  $n_i$ ,  $i \in P$  and  $h_l$ ,  $l \in Q$  and strictly convex in the other coordinates. Moreover, its Hessian matrix at  $\mathbf{z}^*$  is diagonal.  $W$  defined (2.11) is a



quadratic form in  $(\mathbf{z} - \mathbf{z}^*)$ . This justifies the inequality (2.19), for  $\mathbf{z}$  close enough from  $\mathbf{z}^*$ :

$$\begin{aligned} \|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|^2 &\leq \sum_{i \notin P} |n_i - n_i^*|^2 + \sum_{i \in P} |n_i| + \sum_{l \notin Q} |h_l - h_l^*| + \sum_{l \in Q} |h_l| \\ &\leq C \left( L(\mathbf{z}) - L(\mathbf{z}^*) \right) \\ &\leq CC' \left( \sum_{i \notin P} |n_i - n_i^*|^2 + \sum_{i \in P} |n_i| + \sum_{l \notin Q} |h_l - h_l^*| + \sum_{l \in Q} |h_l| \right), \end{aligned}$$

where  $P$  and  $Q$  have been defined in (2.6). We set in the following

$$\|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|_{PQ} = \sum_{i \notin P} |n_i - n_i^*|^2 + \sum_{i \in P} |n_i| + \sum_{l \notin Q} |h_l - h_l^*|^2 + \sum_{l \in Q} |h_l|$$

The derivative of  $L(\mathbf{z}(t))$  given in (2.12) can be bounded from above in the neighbourhood of  $\mathbf{z}^*$  by

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} L(\mathbf{z}(t)) &\leq -C_1 \|\mathbf{n}(t) - \mathbf{n}^*\|^2 - C_1 \left( \sum_{i \in P} n_i(t) + \sum_{l \in Q} h_l(t) \right) \\ &\quad - C_1 \sum_{i \notin P} \left( \sum_{l \notin Q} B_{il}(h_l(t) - h_l^*) \right)^2, \end{aligned}$$

for a positive real number  $C_1$ . If we set

$$C_2 = \inf \left\{ \sum_{i \notin P} \left( \sum_{l \notin Q} B_{il}(h_l - h_l^*) \right)^2, \mathbf{h} \in (\mathbb{R}_+)^m, \|\mathbf{h} - \mathbf{h}^*\| = 1 \right\} > 0,$$

then

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} L(\mathbf{z}(t)) &\leq -C_1 \|\mathbf{n}(t) - \mathbf{n}^*\|^2 - C_1 \left( \sum_{i \in P} n_i(t) + \sum_{l \in Q} h_l(t) \right) \\ &\quad - C_1 C_2 \sum_{l \notin Q} (h_l(t) - h_l^*)^2. \end{aligned}$$

We then obtain (2.20):

$$\frac{d}{dt} L(\mathbf{z}(t)) \leq -C'' \|\mathbf{z} - \mathbf{z}^*\|^2.$$

We introduce  $\tau_\varepsilon^K = \inf\{t \geq 0, \mathcal{Z}^K(t) \notin B_\varepsilon\}$ . In the sequel we prove that there exist  $\varepsilon'' < \varepsilon$  and  $V > 0$  such that if  $\mathcal{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon''}$ , then

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P} \left( \tau_\varepsilon^K > e^{KV} \right) = 1. \quad (2.47)$$

For every  $t \leq \tau_\varepsilon^K$ ,

$$\begin{aligned}
L(\mathcal{Z}^K(t)) &= L(\mathcal{Z}^K(0)) + M^K(t) \\
&+ \int_0^t \sum_{i=1}^d \left( L(\mathcal{Z}^K(s) + \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right) \left( \mathcal{N}_i^K(s) b(x_i) + u_i^K(s) \right) ds \\
&+ \int_0^t \sum_{i=1}^d \left( L(\mathcal{Z}^K(s) - \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right) \left( \mathcal{N}_i^K(s) \lambda(x_i, \mathcal{Z}^K(s)) + v_i^K(s) \right) ds \\
&+ \int_0^t \sum_{l=1}^m \left( L(\mathcal{Z}^K(s) + \frac{e_{d+l}}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right) \\
&\quad \left( \mathcal{H}_l^K(s) \left( r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l) \frac{\mathcal{N}_i^K(s)}{K} \right) + u_{d+l}^K(s) \right) ds \\
&+ \int_0^t \sum_{l=1}^m \left( L(\mathcal{Z}^K(s) - \frac{e_{d+l}}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right) \left( \mathcal{H}_l^K(s) D(y_l) + v_{d+l}^K(s) \right) ds.
\end{aligned}$$

where  $M_t^K$  is a local martingale which can be expressed with respect to the compensated Poisson point measures  $(\tilde{R}_i)_{1 \leq i \leq d+m}$  and  $(\tilde{M}_i)_{1 \leq i \leq d+m}$ :

$$\begin{aligned}
M^K(t) &= \sum_{i=1}^d \left[ \int_0^t \int_0^\infty \left[ L(\mathcal{Z}^K(s-) + \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s-)) \right] \right. \\
&\quad \mathbf{1}_{\theta \leq b(x_i) \mathcal{N}_i^K(s-) + u_i^K(s)} \tilde{R}_i(ds, d\theta) \\
&+ \int_0^t \int_0^\infty \left[ L(\mathcal{Z}^K(s-) - \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s-)) \right] \\
&\quad \left. \mathbf{1}_{\theta \leq \mathcal{N}_i^K(s-) \lambda(x_i, \mathcal{Z}^K(s-)) + v_i^K(s)} \tilde{M}_i(ds, d\theta) \right] \\
&+ \sum_{l=1}^m \left[ \int_0^t \int_0^\infty \left[ L(\mathcal{Z}^K(s-) + \frac{e_{d+l}}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s-)) \right] \right. \\
&\quad \mathbf{1}_{\theta \leq \mathcal{H}_l^K(s-) \left( r \sum_{i=1}^d \frac{B(x_i, y_l)}{K} \mathcal{N}_i^K(s-) \right) + u_{d+l}^K(s)} \tilde{R}_{d+l}(ds, d\theta) \\
&+ \int_0^t \int_0^\infty \left[ L(\mathcal{Z}^K(s-) - \frac{e_{d+l}}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s-)) \right] \\
&\quad \left. \mathbf{1}_{\theta \leq D(y_l) \mathcal{H}_l^K(s-) + v_{d+l}^K(s)} \tilde{M}_{d+l}(ds, d\theta) \right]. \tag{2.48}
\end{aligned}$$

Its quadratic variation is given by

$$\begin{aligned}
\langle M^K \rangle_t &= \sum_{i=1}^d \left[ \int_0^t \left[ L(\mathcal{Z}^K(s) + \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right]^2 \left( b(x_i) \mathcal{N}_i^K(s) + u_i^K(s) \right) \right. \\
&\quad \left. + \int_0^t \left[ L(\mathcal{Z}^K(s) - \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right]^2 \left( \mathcal{N}_i^K(s) \lambda(x_i, \mathcal{Z}^K(s)) + v_i^K(s) \right) \right] \\
&\quad + \sum_{l=1}^m \left[ \int_0^t \left[ L(\mathcal{Z}^K(s) + \frac{e_{d+l}}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right]^2 \right. \\
&\quad \quad \left( \mathcal{H}_l^K(s) \left( r \sum_{i=1}^d \frac{B(x_i, y_l)}{K} \mathcal{N}_i^K(s) \right) + u_{d+l}^K(s) \right) \\
&\quad \left. + \int_0^t \left[ L(\mathcal{Z}^K(s) - \frac{e_{d+l}}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(s)) \right]^2 \left( D(y_l) \mathcal{H}_l^K(s) + v_{d+l}^K(s) \right) \right].
\end{aligned}$$

For every  $t \leq \tau_\varepsilon^K$  and  $1 \leq i \leq d$  we give the second order expansion of the terms

$$\begin{aligned}
L(\mathcal{Z}^K(t) + \frac{e_i}{K}) - L(\mathcal{Z}^K(t)) &= \frac{1}{K} \frac{\partial}{\partial e_i} L(\mathcal{Z}^K(t)) \\
&\quad + \frac{1}{2} \int_0^{\frac{1}{K}} \left( \frac{1}{K} - u \right) \frac{\partial^2}{\partial e_i^2} L(\mathcal{Z}^K(t) + ue_i) du.
\end{aligned}$$

We obtain a similar equality for the derivative with respect to  $e_{d+l}$  for  $1 \leq l \leq m$ . Let us remark that  $\sup\{\frac{\partial^2}{\partial e_j^2} L(u, v), (u, v) \in \mathcal{B}_\varepsilon\} < \infty$  for  $\varepsilon$  small enough, for all  $1 \leq j \leq d + m$ . Therefore the integrated term is of order  $1/K^2$  for large  $K$ . The impact of the perturbed terms can be bounded similarly using the first derivative. Thus

$$\begin{aligned}
L(\mathcal{Z}^K(t)) &= L(\mathcal{Z}^K(0)) + M^K(t) + \int_0^t \sum_{i=1}^d \frac{\partial L(\mathcal{Z}^K(s))}{\partial e_i} \frac{\mathcal{N}_i^K(s)}{K} \\
&\quad \left[ b(x_i) - d(x_i) - \sum_{j=1}^d c(x_i, x_j) \frac{\mathcal{N}_j^K(s)}{K} - \sum_{l=1}^m \frac{\mathcal{H}_l^K(s)}{K} B(x_i, y_l) \right] ds \\
&\quad + \int_0^t \sum_{l=1}^m \frac{\partial L(\mathcal{Z}^K(s))}{\partial e_{d+l}} \frac{\mathcal{H}_l^K(s)}{K} \left[ r \sum_{i=1}^d B(x_i) \frac{\mathcal{N}_i^K(s)}{K} - D(y_l) \right] ds + \mathcal{O}\left(\frac{t}{K}\right) + \mathcal{O}(\kappa t).
\end{aligned}$$

Note that if  $\mathbf{z}(t)$  is a solution of  $LVP(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  then:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial L(\mathbf{z}(t))}{\partial t} &= \sum_{i=1}^d \frac{\partial}{\partial e_i} L(\mathbf{z}(t)) n_i(t) \left[ b(x_i) - d(x_i) - \sum_{j=1}^d c(x_i, x_j) n_j(t) - \sum_{k=1}^m B(x_i, y_k) h_k(t) \right] \\
&\quad + \sum_{l=1}^m \frac{\partial}{\partial e_{d+l}} L(\mathbf{z}(t)) h_l(t) \left[ r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_l) n_i(t) - D(y_l) \right].
\end{aligned}$$

We denote by  $\frac{\partial L(\mathcal{Z}^K(t))}{\partial t}$  the derivative along the solution  $\mathbf{z}$  such that  $\mathbf{z}(t) = \mathcal{Z}^K(t)$ . Then for  $\kappa \geq 1/K$ :

$$L(\mathcal{Z}^K(t)) = L(\mathcal{Z}^K(0)) + M^K(t) + \int_0^t \frac{\partial L(\mathcal{Z}^K(s))}{\partial t} ds + \mathcal{O}(\kappa t).$$

Using inequalities (2.19) and (2.20) we obtain that there exists  $C''' > 0$ , such that if  $t \leq T \wedge \tau_\varepsilon^K$  then

$$\begin{aligned} \|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 &\leq C \left[ C' (\|\mathcal{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ} + \sup_{t \in [0, T]} |M^K(t)| \right. \\ &\quad \left. - C'' \int_0^t (\|\mathcal{Z}^K(s) - \mathbf{z}^*\|^2 - C''' \kappa) ds \right]. \end{aligned} \quad (2.49)$$

This inequality is the main tool of the proof. It connects the time spent by the process above a given threshold with the values it takes during this time interval.

We define  $S_\kappa = \inf\{t \geq 0, \|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq 2C''' \kappa\}$ . Then for every  $t \leq S_\kappa \wedge T \wedge \tau_\varepsilon^K$ :

$$\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq C \left[ C' (\|\mathcal{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ}) + \sup_{[0, T]} |M^K(t)| - C'' C''' \kappa t \right].$$

As the l.h.s. is nonnegative we define

$$T_\kappa = \frac{C' (\|\mathcal{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ} + \sup_{[0, T]} |M^K(t)|}{C'' C''' \kappa} \geq 0, \quad (2.50)$$

which can be seen as the maximal time spent by the process  $\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2$  above  $2C''' \kappa$  before the time  $T \wedge \tau_\varepsilon^K$ . Therefore for every  $t \leq S_\kappa \wedge T \wedge \tau_\varepsilon^K$ :

$$\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 \leq C C'' C''' \kappa T_\kappa.$$

To control the norm  $\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2$  it remains to control  $T_\kappa$  and thus the martingale  $M^K$ . To obtain the uniform bound, we use the exponential bound given by Lemma 2.4.3. On the event

$$\left\{ T_\kappa \leq T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2C'' C''' \kappa} \right\}, \quad (2.51)$$

then  $\sup_{[0, S_\kappa]} (\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2) \leq \frac{\varepsilon^2}{2}$ , and in particular  $S_\kappa \leq \tau_\varepsilon^K \wedge T_\kappa$ .

Moreover applying (2.49) on the same event we get

$$\sup_{[0, T \wedge \tau_\varepsilon^K]} (\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2) \leq C C'' C''' \kappa (T + T_\kappa) \leq \frac{\varepsilon^2}{2} + C C'' C''' \kappa T. \quad (2.52)$$

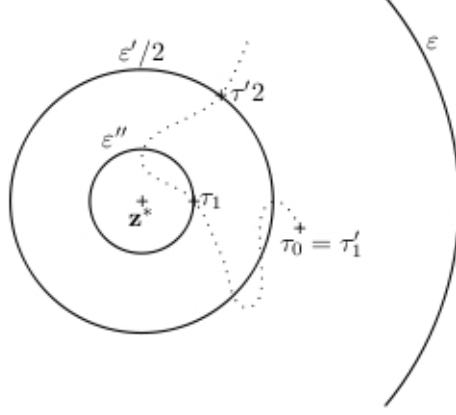


Figure 2.6 – A trajectory of  $\mathcal{Z}^K$  in the neighbourhood of  $\mathbf{z}^*$  for  $d = m = 1$ .

Thus if furthermore  $\kappa < \varepsilon^2 / (2CC''C'''T)$  then  $\tau_\varepsilon^K > T$ .

These results lead to the Theorem. Let  $\varepsilon' > 0$  such that  $\varepsilon'' < \varepsilon'/2 < \varepsilon' < \varepsilon$ .

We introduce a sequence of stopping times that describes the back and forth of the process  $\mathcal{Z}^K$  between the balls  $\mathcal{B}_{\varepsilon''}$  and  $\mathcal{B}_{\varepsilon'/2}$  (see Figure 2.6). Set  $\tau_0 = 0$  and for every  $k \geq 1$  such that  $\tau_k < \tau_\varepsilon^K$ :

$$\begin{aligned} \tau'_k &= \inf\{t \geq \tau_{k-1} : \mathcal{Z}^K(t) \notin \mathcal{B}_{\varepsilon'/2}\}, \\ \tau_k &= \inf\{t \geq \tau'_k : \mathcal{Z}^K(t) \in \mathcal{B}_{\varepsilon''} \text{ ou } \mathcal{Z}^K(t) \notin \mathcal{B}_\varepsilon\}. \end{aligned} \quad (2.53)$$

We denote by  $k_\varepsilon$  the number of back and forths before the exit:

$$k_\varepsilon = \inf\{k \in \mathbb{N}, \tau_k = \tau_\varepsilon^K\}.$$

In the sequel we bound  $k_\varepsilon$  from below.

We consider an initial condition  $\mathcal{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon'}$ . We set  $\kappa = (\varepsilon'')^2 / 2C'''$  and apply the previous results. The time  $\tau_1$  corresponds to the first return in  $\mathcal{B}_{\varepsilon''}$  therefore it is equal to the time  $S_\kappa$  introduced before. We deduce from the previous computations that on the event (2.51)

$$\mathbb{P}(\tau_1 < \tau_\varepsilon^K) = \mathbb{P}\left(\sup_{[0, \tau_1]} \|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 < \varepsilon^2\right) \geq \mathbb{P}\left(T_\kappa \leq T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2CC''C''' \kappa}\right).$$

We replace  $T_\kappa$  by its value (2.50) to get that

$$\begin{aligned}
& \mathbb{P}\left(T_\kappa > T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2CC''C'''\kappa}\right) \\
&= \mathbb{P}\left(\sup_{[0,T]} |M^K(t)| > (C''C'''\kappa T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2C}) - C'(\|\mathcal{Z}^K(0) - \mathbf{z}^*\|_{PQ})\right) \\
&\leq \mathbb{P}\left(\sup_{[0,T]} |M^K(t)| > (C''C'''\kappa T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2C}) - C'\varepsilon'\right),
\end{aligned}$$

where we used that  $\mathcal{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon'}$  to obtain the last inequality.

If we choose  $T = 2C'\varepsilon'/C''C'''\kappa$  and  $\varepsilon'$  such that  $2C'\varepsilon' < \frac{\varepsilon^2}{2C}$  then the inequality becomes

$$\mathbb{P}\left(T_\kappa > T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2CC''C'''\kappa}\right) \leq \mathbb{P}\left(\sup_{[0,T]} |M^K(t)| > C'\varepsilon'\right).$$

We finally use Lemma 2.4.3 to obtain

$$\mathbb{P}\left(T_\kappa > T \wedge \frac{\varepsilon^2}{2CC''C'''\kappa}\right) \leq \exp(-KV),$$

where  $V > 0$  only depends on  $\varepsilon'$  and  $\varepsilon''$ .

Since this inequality remains true as long as the initial condition is in  $B_{\varepsilon'}$  we deduce that

$$\sup_{\mathcal{Z}^K(0) \in B_{\varepsilon'}} \mathbb{P}\left(\tau_1 < \tau_\varepsilon^K\right) \geq 1 - \exp(-KV). \quad (2.54)$$

Applying the strong Markov property at the stopping time  $\tau_k$  for  $k \geq 1$

$$\sup_{\mathcal{Z}^K(0) \in B_{\varepsilon'}} \mathbb{P}\left(\tau_k < \tau_\varepsilon^K \mid \tau_{k-1} < \tau_\varepsilon^K\right) \geq 1 - \exp(-KV).$$

therefore we can bound  $k_\varepsilon$  from below by a random variable distributed according to a geometric law of parameter  $\exp(-KV)$ . Then

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \mathbb{P}(k_\varepsilon > \exp(KV/2)) = 1. \quad (2.55)$$

It remains to prove that these back and forths do not happen too fast. We establish that the time intervals  $\tau_k - \tau_{k-1}$  are of order 1 for  $k \geq 2$ . To this aim we search for  $T'$  such that for every  $k \geq 2$ ,  $\mathbb{P}(\tau'_k - \tau_{k-1} > T') > 0$ . Using the strong Markov property again, it is sufficient to prove that  $\inf_{\mathcal{Z}^K(0) \in B_{\varepsilon''}} \mathbb{P}(\tau'_1 > T') > 0$ :

$$\inf_{\mathcal{Z}^K(0) \in B_{\varepsilon''}} \mathbb{P}(\tau'_1 > T') = \inf_{\mathcal{Z}^K(0) \in B_{\varepsilon''}} \mathbb{P}\left(\sup_{[0, T' \wedge \tau'_1]} \|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 < \frac{\varepsilon'^2}{4}\right). \quad (2.56)$$

We deduce from (2.52) with  $\varepsilon = \varepsilon'/2$  that on the event  $\{T_\kappa \leq T' \wedge \frac{\varepsilon'^2}{8CC''C'''\kappa}\}$ :

$$\sup_{[0, T' \wedge \tau'_1]} (\|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2) \leq CC''C'''\kappa(T' + T_\kappa) \leq \frac{\varepsilon'^2}{8} + CC''C'''\kappa T'.$$

Setting  $T' = 2C'\varepsilon''/C''C'''\kappa$  and  $\varepsilon''$  such that  $2C'\varepsilon'' < \varepsilon'^2/4C$ , we get that

$$\sup_{[0, T' \wedge \tau'_1]} \|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 < \frac{\varepsilon'^2}{4},$$

and thus  $\tau'_1 > T'$ .

Lemma 2.4.3 ensures again that for any initial condition in  $\mathcal{B}_{\varepsilon''}$ :

$$\mathbb{P}\left(T_\kappa > T' \wedge \frac{\varepsilon'^2}{8CC''C'''\kappa}\right) \leq \mathbb{P}\left(\sup_{[0, T']} |M^K(t)| > C'\varepsilon''\right) \xrightarrow{K \rightarrow \infty} 0.$$

and thus

$$\inf_{\mathcal{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon''}} \mathbb{P}\left(\sup_{[0, T' \wedge \tau'_1]} \|\mathcal{Z}^K(t) - \mathbf{z}^*\|^2 < \frac{\varepsilon'^2}{4}\right) \xrightarrow{K \rightarrow \infty} 1.$$

Finally (2.47) is deduced from (2.55).

## E Scilab code for the numerical simulations

The Scilab code for the simulations presented in Section 2.5.1 is given next. The following code corresponds to Figure 2.4B. The Figures have been built using Gunplot.

```
clear;
stacksize(100000000);
//rate functions
function [birth]=bir(x,y) //birth rate for prey with trait (x,y)
birth=2*exp(-y/10);
endfunction
function [alph]=alpha(x1,y1,x2,y2) //prey competition
alph=1.5*exp(-(x1-x2)^2/(2*1^2));
endfunction
function [u]=pred(x,y,p,g) //predation
//(x,y) prey traits, (p,g) predator traits
u=exp(-2*y)*(1/g)*exp(-((x-p)^2/(2*g*g)));
endfunction
```

```
eff= 0.8;
function Dp=D(p,g) //predator death rate
    Dp=0.5;
endfunction

K=1000; //scaling parameter
//Population processes
X=[0.6 ;0.3 ;K]; //prey : qualitative trait, quantitative trait, number
d=length(X(1,:)); //number of prey sub-populations
Y=[0.2;0.6;K] //predator : preference, generalism, number
m=length(Y(1,:)); //number of predator sub-populations
//mutation rate : muprey*u_K for preys and mupred*u_K for predators
u_K=0.0001;
muprey=1;
mupred=5;
sigmamutx1=0.01; //variance of prey mutations
sigmamuty1=0.01; //variance of predator mutations

t=0; //current time
tmax=10000; //maximal time
deltat=tmax/1000; //time between two recordings of the population
pas=0;

//files opening
fd1=mopen('proiex.txt','w');
fd2=mopen('predx.txt','w');

while (t<tmax )
    //the program stops if there is no more individual
    if ((sum(X(3,:))+sum(Y(3,:)))==0) then
        mclose(fd);
        t=tmax+1;
    elseif (m>0) then //if prey and predator coexist
        //Computation of the jump rates
        for i=1:d
            lx(i)=bir(X(1,i),X(2,i))*X(3,i); //prey birth rates
            mux(i)=0; //prey death rates
            for j=1:d
```



```

        mux(i)=mux(i)+alpha(X(1,i),X(2,i),X(1,j),X(2,j))/K*X(3,j)*X(3,i);
    end
    for k=1:m
        mux(i)=mux(i)+pred(X(1,i),X(2,i),Y(1,k),Y(2,k))/K*Y(3,k)*X(3,i);
    end
end
for k=1:m
    ly(k)=0;
    for i=1:d
        ly(k)=ly(k)+eff*pred(X(1,i),X(2,i),Y(1,k),Y(2,k))
            /K*X(3,i)*Y(3,k); //predator birth rates
        muy(k)=D(Y(1,k),Y(2,k))*Y(3,k); //predator death rates
    end
end
end

B=sum(lx)+sum(ly)+sum(mux)+sum(muy); //total jump rate
px=cumsum(lx/B); //prey birth probabilities
py=cumsum(ly/B); //predators birth probabilities
qx=cumsum(mux/B); //prey death probabilities
qy=cumsum(muy/B); //predator death probabilities

y=-1/B*log(rand(1,1)); //next possible jump time
U=rand(1,1);
i=1;
stop=1; //stop the process if a jump occur
while (stop==1)&(i<=d)
    if (U<px(i)) then //prey reproduction of the ith type
        Umut=rand(1,1);
        if (Umut<u_K*muprey) then //mutation
            d=d+1;
            X(3,d)=1;
            X(2,d)=X(2,i);
            X(1,d)=grand(1,'mn',X(1,i),sigmamutx1);
        else X(3,i)=X(3,i)+1; //no mutation
        end
        stop=2;
    else
        i=i+1;
    end
end

```

```

        end
    end
    k=1;
    while (stop==1)&(k<=m)
        if (U<px(d)+py(k)) then //predator reproduction
            Umut=rand(1,1);
            if (Umut<u_K*mupred) then //mutation
                m=m+1;
                Y(3,m)=1;
                Y(1,m)=grand(1,'mn',Y(1,k),sigmamuty1);
                Y(2,m)=Y(2,k);
            else
                Y(3,k)=Y(3,k)+1;
            end
            stop=2;
        else
            k=k+1;
        end
    end
    end
    i=1;
    while (stop==1)&(i<=d)
        if (U<px(d)+py(m)+qx(i)) then //prey death
            X(3,i)=X(3,i)-1;
            stop=2;
            if X(3,i)==0 then
                X(:,i)=X(:,d);
                d=d-1;
            end
        else
            i=i+1;
        end
    end
    end
    k=1;
    while (stop==1)&(k<=m)
        if (U<px(d)+py(m)+qx(d)+qy(k)) then //predator death
            Y(3,k)=Y(3,k)-1;
            stop=2;
            if Y(3,k)==0 then

```

```

        Y(:,k)=Y(:,m);
        m=m-1;
    end
    else
        k=k+1;
    end
end
t=t+y;
//storage in the .txt files
if (t>pas) then
    for i=1:d
        fprintf(fd1, '%.5f \t %.3f \t %.3f \t %d \n',t,X(1,i)
            ,X(2,i),X(3,i));
    end
    for k=1:m
        fprintf(fd2, '%.5f \t %.3f \t %.3f \t %d \n',t,Y(1,k)
            ,Y(2,k),Y(3,k));
    end
    pas=pas+deltat;
end
else //if predators are extinct
    for i=1:d
        lx(i)=bir(X(1,i),X(2,i))*X(3,i);
    end
    for i=1:d
        mux(i)=0;
        for j=1:d
            mux(i)=mux(i)+alpha(X(1,i),X(2,i),X(1,j),X(2,j))/K*X(3,j)*X(3,i);
        end
    end
    B=sum(lx)+sum(mux);
    px=cumsum(lx/B);
    qx=cumsum(mux/B);
    y=-1/B*log(rand(1,1));
    U=rand(1,1);
    i=1;
    stop=1;
    while (stop==1)&(i<=d)

```

```

    if (U<px(i)) then
        Umut=rand(1,1);
        if (Umut<u_K*muprey) then //mutation
            d=d+1;
            X(3,d)=1;
            X(2,d)=X(2,i);
            X(1,d)=grand(1,'mn',X(1,i),sigmamutx1);
        else X(3,i)=X(3,i)+1;
        end
        stop=2;
    else
        i=i+1;
    end
end
i=1;
while (stop==1)&(i<=d)
    if (U<px(d)+qx(i)) then
        X(3,i)=X(3,i)-1;
        stop=2;
        if X(3,i)==0 then
            X(:,i)=X(:,d);
            d=d-1;
        end
    else
        i=i+1;
    end
end
end
t=t+y;
if (t>pas) then
    for i=1:d
        mfprintf(fd1, '%.5f \t %.3f \t %.3f \t %d \n',t,X(1,i),
            X(2,i),X(3,i));
    end
    mfprintf(fd2, '%.5f \t %.3f \t %.3f \t %d \n',t,Y(1,1),
        Y(2,1),Y(3,1));
    pas=pas+deltat;
end
end
end

```

```
// t=tmax+2;

end
//close the files
mclose('all');
```

## Chapitre 3

---

### A piecewise deterministic model for prey-predator communities

---

Dans ce chapitre nous nous intéressons à la dynamique démographique de communautés proies-prédateurs spécifiques dans lesquelles la dynamique des prédateurs est plus rapide que celle des proies, comme par exemple les communautés arbres-insectes. Nous introduisons un modèle déterministe par morceaux de ces communautés. Ce modèle apparaît comme une limite d'une communauté microscopique lorsque le nombre de prédateurs tend vers l'infini. Nous étudions le comportement en temps long de la communauté et montrons que le processus est exponentiellement ergodique. Dans un second temps, nous accélérons la dynamique des prédateurs afin de modéliser le fait que la masse des prédateurs est infiniment plus petite que celle des proies. Nous étudions la convergence de ce processus lent-rapide vers un processus moyenné sur les équilibres de la population de prédateurs. Enfin nous nous intéressons à l'aide de simulations à la convergence de la suite des mesures de probabilités invariantes du processus accéléré.

Ce chapitre est constitué d'une prépublication [45], intitulée "A piecewise deterministic model for prey-predator communities". Nous avons ajouté un paragraphe de perspectives ainsi que des simulations numériques des mesures invariantes (Section 3.4.3 et Appendice A).



**ABSTRACT :** We are interested in prey-predator communities where the predator population evolves much faster than the prey's (e.g. insect-tree communities). We introduce a piecewise deterministic model for these prey-predator communities that arises as a limit of a microscopic model when the number of predators goes to infinity. We prove that the process has a unique invariant probability measure and that it is exponentially ergodic. Further on, we rescale the predator dynamics in order to model predators of smaller size. This slow-fast system converges to a community process in which the prey dynamics is averaged on the predator equilibria. This averaged process has an invariant probability measure which can be computed explicitly. We study with numerical simulations the convergence of the sequence of invariant probability measures of the rescaled processes.

Keywords: Prey-predator communities; Piecewise Deterministic Markov Processes (PDMP); Irreducibility; Ergodicity; Invariant measures; Slow-fast systems; Averaging techniques.

### 3.1 Introduction

Prey-predator communities represent elementary blocks of complex ecological communities and their dynamics has been widely studied. The coupled dynamics of the prey and predator populations is often described as a coupled system of differential equations. The most famous of them was introduced by Lotka [117] and Volterra [172] in the 1920's. There exist also stochastic models for these prey-predator communities as coupled birth and death processes (see Costa et al. [46]) or as stochastic perturbations of deterministic systems (e.g. Rudnicki & Pichór [155]). All these models have in common that the prey and the predator dynamics occur at the same time scale.

In this chapter we are interested in prey-predator communities in which the predator dynamics is much faster than the prey one. Such communities are common in the wild, especially if we consider the interaction between trees and insects (see Robinson et al. [153] for the study of Aspen canopy and its arthropod community or Ludwig et al. [118] for the interaction between spruce budworm and the forest). In these communities, the number of predators is much larger than the prey number and the predator mass is smaller than the prey one. In the following, we consider the consequences of these two scales for the prey-predator community.

We introduce a hybrid model for the demographic evolution of the community where the prey population evolves according to a birth and death process while the dynamics of predators is driven by a differential equation. The community has



a deterministic evolution between the jumps of the prey population. This piecewise deterministic process arises as limit of a prey-predator birth and death process, when the number of predators tends to infinity while the prey number remains finite. Such piecewise deterministic models were introduced by Davis in 1984 [54, 55]. They are used to model different biological phenomena. As an example, the dynamics of chemostats has been described Collet et al. [42] and Genadot [77] as a piecewise deterministic model. Chemostats, in which bacteria evolve in an environment with controlled resources, correspond to the opposite setting where the prey population (the resources) evolves faster than their predators (the bacteria). Other examples can be found in neuroscience, to model the dynamics of electric potentials in neurons (see Austin [13]) or in molecular biology, where piecewise deterministic processes appear as various limits of individual based models of gene regulatory networks when the different interactions happen on different time scales (see Crudu et al. [51]).

In this paper we study the long time behavior of the prey-predator community process. A vast literature concerns the long time behavior of continuous time Markov processes. In the setting of piecewise deterministic processes, general results have been obtained by Dufour and Costa on the relationships between the stationary behavior of the process and a sampled chain (see [64, 47]). We focus on the theory of Harris-recurrent processes (see Meyn & Tweedie [134, 135] and references therein) that relies on Foster-Lyapunov inequalities. These inequalities satisfied by the infinitesimal generator of the process, ensure that the populations do not explode in some sense. Combined with irreducibility properties, they ensure the existence of a unique invariant probability measure and that the semi-group of the process converges at exponential rate to this measure.

Further on, we rescale the predator dynamics by dividing the coefficients of the predator differential equation by a small parameter  $\varepsilon$ . This scaling derives from the metabolic theory and illustrates the fact that the predator mass goes to 0 while the prey mass remains constant. The metabolic theory links the mass of individuals with their metabolic rates. Numerous experimental studies display relationships between the individual mass and birth and death rates or between the individual mass and the community carrying capacity (see Brown et al. [27], Damuth [53]). Here, we simplify these relationships by assuming that the predator metabolic rates increase as the invert of their mass. This slow-fast system converges as  $\varepsilon$  goes to 0 to an averaged process. In the averaged community, the predator population will always be at an equilibrium that depends on the prey number. Therefore the prey population evolves as a birth and death process where the predator impact is constant between jumps. In this case, computations concerning the stationary behavior of the averaged process are easier because the community is fully described by the discrete evolution of the

prey population.

This chapter is organized as follows. In section 3.2 we present the piecewise deterministic process and explain how it derives from a microscopic model of prey-predator community. In section 3.3 we study the ergodic properties of the prey-predator community process. These properties derive from a Foster-Lyapunov inequality and the irreducibility of the continuous time process and of discrete time samples. In section 3.4 we rescale the dynamics of predators and prove the convergence of the slow-fast prey-predator community to the averaged process. We prove that this averaged community admits an invariant distribution. Finally, we study with numerical simulations the convergence of the sequence of invariant measures of the slow-fast process as  $\varepsilon \rightarrow 0$ .

## 3.2 The model

We consider a community of prey individuals and predators in which the predator dynamics is faster than the prey dynamics. The community is described at any time by a vector  $Z_t = (N_t, H_t)$  where  $N_t \in \mathbb{N}$  is the number of living prey individuals at time  $t$  and  $H_t \in \mathbb{R}_+$  is the density of predators.

We assume that the prey population evolves according to a birth and death process. The individual birth rate is denoted by  $b > 0$ , the individual death rate by  $d \geq 0$ . The logistic competition among the prey population is represented by a parameter  $c > 0$ . The predation intensity exerted at time  $t$  on each prey individual is  $BH_t$ .

The predators density follows a deterministic differential equation whose parameters depend on the prey population. The individual birth rate at time  $t$  is  $rBN_t$ . It is proportional to the amount of prey consumed by the predator. The parameter  $r \in (0, 1)$  represents the conversion efficiency of prey biomass into predator biomass. The predator individual death rate  $D + CH_t$  includes logistic competition among predators ( $C > 0$ ).

The community dynamics is given by the differential equation

$$\frac{d}{dt}H_t = H_t(rBN_t - D - CH_t), \quad (3.1)$$

coupled with the jump mechanism

$$\begin{aligned}
\mathbb{P}(N_{t+s} = j | N_t = n, H_t) &= bns + o(s) && \text{if } j = n + 1, n \geq 1, \\
&= n(d + cn + BH_t)s + o(s) && \text{if } j = n - 1, n \geq 2, \\
&= 1 - (b + d + cn + BH_t)ns + o(s) && \text{if } n = j, n \geq 2, \\
&= 1 - bs + o(s) && \text{if } n = j = 1, \\
&= 0 && \text{otherwise.}
\end{aligned} \tag{3.2}$$

**Remark.** In this model, we assume that the prey population cannot become extinct since the death rate is 0 when there is only one prey individual left. When this assumption is not satisfied, the prey population process can be dominated by a population process without predator which evolves as a logistic birth and death process. It is thus absorbed in 0 in finite time.

In the following, the state space of the prey-predator process is denoted by  $E = \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$ . A generic point  $z \in E$  is a vector  $(n, h)$  with  $n \in \mathbb{N}^*$  and  $h \in \mathbb{R}_+$ . The process  $Z_t = (N_t, H_t)_{t \geq 0}$  belongs to the class of *Piecewise Deterministic Markov Processes* introduced by Davis (see [55]). It is a  $E$ -valued Markov process whose infinitesimal generator

$$\begin{aligned}
\mathcal{A}f(n, h) &= h(rBn - D - Ch)\partial_2 f(n, h) + \left(f(n + 1, h) - f(n, h)\right)bn \\
&\quad + \left(f(n - 1, h) - f(n, h)\right)n(d + cn + Bh)\mathbf{1}_{n \geq 2}.
\end{aligned} \tag{3.3}$$

is well defined for functions  $f : \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$  bounded measurable, continuously differentiable with respect to their second variable with bounded derivative. The domain of the extended generator (3.3) has been characterized by Davis [55, Theorem 26.14].

We denote by  $P_t$  the transition semi-group and by  $\mathbb{P}_{(n,h)}$  (or  $\mathbb{P}_z$ ) the law of the process with initial condition  $z = (n, h) \in E$ .

Between the jumps of the prey population process, the predator dynamics is deterministic. If the process  $Z_t$  is at a point  $(n, h) \in E$  after a jump, then the predator dynamics is governed by the flow  $\phi_n$  associated with equation (3.1). More precisely,  $\phi_n$  satisfies:

$$\frac{d}{dt}\phi_n(h, t) = \phi_n(h, t)(rBn - D - C\phi_n(h, t)), \quad \phi_n(h, 0) = h. \tag{3.4}$$

Then for all  $t \geq 0$ ,

$$\phi_n(h, t) = \frac{he^{t(rBn-D)}}{1 + \frac{hC}{rBn-D}(e^{t(rBn-D)} - 1)}. \tag{3.5}$$

For  $h > 0$ , the solution  $\phi_n(h, t)$  remains positive for all  $t \geq 0$  and converges as  $t \rightarrow \infty$  toward an equilibrium  $h_n^*$  given by

$$h_n^* = \frac{rBn - D}{C} \vee 0, \quad (3.6)$$

where  $a \vee b$  stands for the maximum of  $a$  and  $b$ . For sake of simplicity we introduce the global flow on  $\mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$   $\phi((n, h), t) = (n, \phi_n(h, t))$  for  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$  and  $t \geq 0$ .

Following Fournier & Méléard [74] we construct a trajectory of the process as a solution of a stochastic differential equation driven by Poisson point processes. Let  $Q_1(ds, du)$  and  $Q_2(ds, du)$  be two independent Poisson point measures on  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  with intensity  $ds du$  the product of Lebesgue measures. We define for any initial condition  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$  the coupled dynamics

$$\begin{aligned} N_t &= n + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{u \leq bN_{s-}} Q_1(ds, du) - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{u \leq N_{s-} - (d+cN_{s-} + BH_{s-})} \mathbf{1}_{N_{s-} \geq 2} Q_2(ds, du), \\ \frac{d}{dt} H_t &= H_t(rBN_t - D - CH_t), \quad H_0 = h. \end{aligned} \quad (3.7)$$

A unique solution of these equations exists as long as the number of individuals remains finite.

**Theorem 3.2.1.** *Under the assumption that there exists  $p \geq 1$  such that*

$$\mathbb{E}\left((N_0)^p\right) < \infty \quad \text{and} \quad \mathbb{E}\left((H_0)^p\right) < \infty,$$

i) *Then for all  $T > 0$*

$$\mathbb{E}\left(\sup_{t \in [0, T]} (N_t)^p\right) < \infty \quad \text{and} \quad \mathbb{E}\left(\sup_{t \in [0, T]} (H_t)^p\right) < \infty,$$

ii) *If  $p \geq 1$ , then there exists a unique solution  $(Z_t)_{t \geq 0} \in \mathbb{D}(\mathbb{R}_+, E)$  of (3.7). Its infinitesimal generator is given by (3.3) for any bounded measurable functions  $f$  with  $f(n, \cdot) \in \mathcal{C}_b^1(\mathbb{R}_+)$  for all  $n \in \mathbb{N}^*$ .*

*Moreover, the process  $Z_t$  is a Feller process in the sense that for any  $g : E \rightarrow \mathbb{R}$  continuous and bounded, the function  $z \mapsto \mathbb{E}_z(g(Z_t))$  is continuous and bounded on  $E$ ,  $\forall t > 0$ .*

iii) *If  $p \geq 2$ , then for all bounded measurable functions  $f$  with  $f(n, \cdot) \in \mathcal{C}_b^1(\mathbb{R}_+)$  for all  $n \in \mathbb{N}^*$  and for all  $z \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$ ,*

$$M_t^f = f(Z_t) - f(z) - \int_0^t \mathcal{A}f(Z_s) ds,$$

is a  $L^2$ -martingale starting at 0 with quadratic variation

$$\begin{aligned} \langle M^f \rangle_t &= \int_0^t \left( f(N_s + 1, H_s) - f(N_s, H_s) \right)^2 b N_s \\ &\quad + \left( f(N_s - 1, H_s) - f(N_s, H_s) \right)^2 N_s (d + c N_s + B H_s) ds. \end{aligned}$$

*Proof.* (i) Let us remark that the process  $(N_t, t \geq 0)$  is stochastically dominated by a logistic birth and death process  $(\tilde{N}_t, t \geq 0)$  that jumps from  $n$  to  $n + 1$  at rate  $bn$  and from  $n$  to  $n - 1$  at rate  $(dn + cn^2)\mathbf{1}_{n \geq 2}$ . The process  $\tilde{N}$  models the dynamics of the number of prey individuals without predator. From Fournier & Méléard [74, Theorem 3.1] we know that for all  $T > 0$ ,  $\mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} (\tilde{N}_t)^p) < \infty$  and thus  $\mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} (N_t)^p) < \infty$ .

Concerning the predator density, we notice that for all  $(n, h) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$  the solution  $\phi_n(h, t)$  of (3.4) satisfies

$$\forall t \geq 0, \quad 0 < \phi_n(h, t) \leq h \vee h_n^*, \quad (3.8)$$

Since  $h_n^* \leq rBn/C$  we obtain that for all  $t \geq 0$

$$H_t \leq H_0 \vee \frac{rB}{C} \sup_{s \in [0, t]} N_s. \quad (3.9)$$

Then

$$\mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} (H_t)^p \right) \leq \mathbb{E}((H_0)^p) + \frac{rB}{C} \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} (N_t)^p \right) < \infty.$$

The fact that the infinitesimal generator is given by (3.3) and the proof of (iii) can be easily adapted from [74].

It remains to prove that  $Z_t$  is a Feller process. We adapt the method introduced by Davis [55]. The prey-predator community process differs from Davis' setting since the jump rates of the prey population are not bounded. However, we overcome this difficulty using the moment properties given in (i).

We denote by  $(T_1, T_2, \dots)$  the sequence of jump times of the prey population. Let  $g \in \mathcal{C}_b(E)$  and  $\psi \in \mathcal{C}_b(E \times \mathbb{R}_+)$ . We define the application  $G_\psi$  on  $E \times \mathbb{R}_+$  by

$$G_\psi(z, t) = \mathbb{E}_z \left( g(Z_t) \mathbf{1}_{t \leq T_1} + \psi(Z_{T_1}, t - T_1) \mathbf{1}_{t > T_1} \right).$$

Let  $e_1 = (1, 0)$  be the first vector of the canonical basis on  $E$  and let us define a function  $\Theta$  on  $E \times \mathbb{R}_+$  by  $\Theta(z, t) = \int_0^t \theta(\phi(z, s)) ds$  with

$$\theta(z) = \theta(n, h) = n(b + d + cn + Bh). \quad (3.10)$$

The function  $t \mapsto 1 - e^{-\Theta(z,t)}$  is the cumulative distribution function of the first jump time  $T_1$  conditionally on  $\{Z_0 = z\}$ . Then

$$G_\psi(z, t) = e^{-\Theta(z,t)}g(\phi(z, t)) + \int_0^t \int_E e^{-\Theta(z,t)} \left[ \psi(\phi(z, s) + e_1, t - s)bn + \right. \\ \left. \psi(\phi(z, s) - e_1, t - s)n(d + cn + B\phi_n(h, s)) \right] ds.$$

Let us remark that  $z \mapsto G_\psi(z, t)$  is continuous since  $z \mapsto \phi(z, t)$  is continuous by Cauchy Lipschitz theorem for all  $t \geq 0$ , and the integrand is locally bounded.

We now iterate the kernel  $G_\psi$ . From Davis [55, Lemma 27.3] we get that  $\forall k \in \mathbb{N}$ ,

$$G_\psi^{k+1}(z, t) = G_{G_\psi}^k(z, t) = \mathbb{E}_z \left( g(Z_t) \mathbf{1}_{t \leq T_{k+1}} + \psi(Z_{T_{k+1}}, t - T_{k+1}) \mathbf{1}_{t > T_{k+1}} \right).$$

Then

$$|G_\psi^k(z, t) - \mathbb{E}_z(g(Z_t))| \leq \mathbb{E}_z \left( \left( |g(Z_t)| + |\psi(Z_{T_k}, t - T_k)| \right) \mathbf{1}_{t > T_k} \right) \\ \leq (\|g\|_\infty + \|\psi\|_\infty) \mathbb{P}_z(T_k < t).$$

We deduce from (i) with  $p = 1$ , that the sequence of jump times  $(T_k)_{k \in \mathbb{N}}$  converges almost surely to  $\infty$ , hence  $\mathbb{P}_z(T_k < t) \xrightarrow{k \rightarrow \infty} 0$ .

To obtain the continuity of  $z \mapsto P_t g(z)$  it is then sufficient to prove that the probability  $\mathbb{P}_z(T_k < t)$  converges to 0 uniformly on compact sets of  $E$ .

Let  $K$  be a compact set of  $E$ , and set  $N_+ = \sup\{n; (n, h) \in K\}$  and  $H_+ = \sup\{h; (n, h) \in K\}$ .

We construct a sequence of jump times  $(S_k)_{k \in \mathbb{N}}$  that stochastically dominates the sequence of jump times  $(T_k)_{k \in \mathbb{N}}$  for any initial condition in  $K$ . We start by bounding from above the prey and the predator populations. We define a prey pure jump process  $(X_t)_{t \geq 0}$  starting from  $N_+$  and a deterministic predator population process  $Y_t$  starting from  $H_+$ :

$$X_t = N_+ + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{u \leq bX_{s-}} Q_1(ds, du) \\ \frac{d}{dt} Y_t = Y_t(rBX_t - D - CY_t), \quad Y_0 = H_+.$$

Then for any initial condition  $z \in K$ ,  $N_t \leq X_t$  and  $H_t \leq Y_t$  for all  $t \geq 0$ , almost surely.

We introduce a Poisson point process with intensity  $\theta(X_t, Y_t)dt$  and denote by  $(S_i)_{i \in \mathbb{N}}$  its sequence of jump times. Since the rate function  $\theta$  increases, we deduce that for all  $z \in E$  and  $t > 0$ ,

$$\mathbb{P}_z(T_k < t) \leq \mathbb{P}(S_k < t).$$

The probability  $\mathbb{P}(S_k < t)$  converges toward 0 as  $k \rightarrow \infty$ , since for all  $T > 0$ ,  $\mathbb{E}(\sup_{s \in [0, T]} X_s) < \infty$  and  $\mathbb{E}(\sup_{s \in [0, T]} Y_s) < \infty$ .  $\square$

### 3.2.1 Derivation from an individual-based model

In this part, we justify that the model (3.1)-(3.2) derives from a microscopic model for the prey-predator community. We introduce a scaling parameter  $K$  tending to  $\infty$  and consider that the number of predators is of order  $K$  while the prey number remains of order 1. At each time  $t \geq 0$ , the microscopic community is represented by a vector  $(N_t^K, H_t^K)$  where  $N_t^K \in \mathbb{N}$  is the prey number and  $H_t^K \in \mathbb{N}$  is the number of predators. This process is a two-types continuous time Markov chain whose transition rates are given for all  $(n, h) \in \mathbb{N}^2$  by

$$\begin{aligned} (n, h) \rightarrow (n + 1, h) & \text{ at rate } nb \\ (n, h) \rightarrow (n - 1, h) & \text{ at rate } n(d + cn + B^K h)\mathbf{1}_{n \geq 2} \\ (n, h) \rightarrow (n, h + 1) & \text{ at rate } hr^K B^K n \\ (n, h) \rightarrow (n, h - 1) & \text{ at rate } h(D^K + C^K h). \end{aligned}$$

The parameters  $B^K$ ,  $r^K$ ,  $D^K$  and  $C^K$  are chosen as follows:

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

The predation and the competition among predators are normalized following [74, 33]. The parameter of conversion efficiency  $r^K$  is scaled in order to maintain constant the benefit from predation.

We consider the limit as  $K \rightarrow \infty$  of the rescaled process  $(N^K, \frac{H^K}{K})$ .

**Theorem 3.2.2.** *Assuming that the sequence of initial conditions  $(N_0^K, \frac{H_0^K}{K})_{K \geq 0}$  satisfies*

$$\sup_K \mathbb{E} \left( \left( N_0^K + \frac{H_0^K}{K} \right)^4 \right) < \infty.$$

*and converges in law toward  $(n_0, h_0) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}^+$ , then for all  $T > 0$  the process  $(N^K, \frac{H^K}{K})_{K \geq 0}$  converges in law in  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+)$  toward the piecewise deterministic process  $(N_t, H_t)$  defined by (3.1)-(3.2) with initial condition  $(n_0, h_0)$ .*

The proof of this theorem is based on a compactness-uniqueness argument which can be adapted from Crudu et al. [51, Theorem 3.1] and will not be developed here. In the latter, the authors prove a similar result for a gene regulatory network in which the chemical reactions occur at slow or fast speed.

### 3.3 Ergodic properties

In this section, we study the ergodic properties of the prey-predator community process  $Z$ . We will prove the irreducibility of the process and of specific sampled chains. From a Foster-Lyapunov criterion, we will show that there exists a unique invariant probability measure and that the process is exponentially ergodic.

#### 3.3.1 Some definitions and known results

Let us firstly recall some definitions. Let  $(X_t)_{t \geq 0}$  be a Feller process taking values in  $E$  a locally compact and separable metric space. We denote by  $\mathcal{L}$  its infinitesimal generator and by  $P_t$  its semi-group. For every  $A \in \mathcal{B}(E)$  we set  $\tau_A = \inf\{t \geq 0, X_t \in A\}$ .

The process  $X_t$  is *irreducible* if there exists a  $\sigma$ -finite measure  $\nu$  on  $E$ , called the irreducibility measure, such that for all  $A \in \mathcal{B}(E)$

$$\nu(A) > 0 \implies \forall x \in E, \quad \mathbb{E}_x \left( \int_0^\infty \mathbf{1}_A(X_t) dt \right) > 0.$$

The process  $X_t$  is *Harris recurrent* if there exists a  $\sigma$ -finite measure  $\mu$  on  $E$  such that  $\forall A \in \mathcal{B}(E)$

$$\mu(A) > 0 \implies \forall x \in E, \quad \mathbb{P}_x(\tau_A < \infty) = 1.$$

A Harris recurrent Markov process is always irreducible (see [134]).

Moreover, a Harris recurrent process  $X_t$  has an invariant measure  $\pi$  (see [14]). In the case where this measure is finite, we say that  $X_t$  is *positive Harris recurrent*.

For continuous time processes, the positive Harris recurrence can be derived from a Foster-Lyapunov inequality satisfied by the infinitesimal generator on some *petite* set. Recall that a set  $C \subset E$  is *petite* if there exist a probability measure  $\alpha$  on  $\mathbb{R}_+$ , and a non degenerate measure  $\nu_\alpha$  on  $E$  such that for any  $z \in C$

$$\int_0^\infty P_t(z, \cdot) \alpha(dt) \geq \nu_\alpha(\cdot).$$

For an irreducible Feller process whose irreducibility measure has a support with non empty interior, all compact sets of  $E$  are *petite* sets (from Theorem 5.1 and 7.1 in [170]).

We recall sufficient conditions for the positive Harris recurrence of a Feller process.

**Theorem A** (Theorem 4.2 in [135]). *Let  $(X_t)_{t \geq 0}$  be a Feller process taking values in  $E$ . If the following conditions are satisfied:*



- i)  $X$  is irreducible with respect to some measure whose support has non empty interior.
- ii) Foster-Lyapunov inequality: there exist a function  $V : E \rightarrow [1, \infty[$  such that  $\lim_{|z| \rightarrow \infty} V(z) = \infty$ , a compact set  $K \subset E$  and two constants  $\delta, \gamma > 0$  such that

$$\mathcal{L}V(z) \leq -\gamma V(z) + \delta \mathbf{1}_K(z), \quad \forall z \in E.$$

Then  $X$  is positive Harris recurrent and there exists a unique invariant probability measure  $\pi$ . Moreover  $\pi(V) < \infty$ .

The process  $X_t$  is ergodic if it has a unique invariant probability measure  $\pi$  and if

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|P_t(x, \cdot) - \pi\|_{TV} = 0, \quad \forall x \in E.$$

Moreover,  $X_t$  is exponentially ergodic if there exist a function  $R : E \rightarrow (0, \infty)$  and  $0 < \rho < 1$  such that

$$\|P_t(x, \cdot) - \pi\|_{TV} \leq R(x)\rho^t, \quad \forall x \in E.$$

In the case of continuous time Markov processes on continuous state spaces, the ergodicity is related to the behavior of skeletons of the process. A skeleton corresponds to a sampling of the continuous time process at some fixed time. For all  $\Delta > 0$ , the  $\Delta$ -skeleton of  $X$  is the Markov chain  $(X_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$  with transition kernel  $P_\Delta$ . We recall sufficient conditions for exponential ergodicity of a Feller process.

**Theorem B** (Theorem 6.1 in [134] and Theorem 6.1 in [135]). *Let  $(X_t)_{t \geq 0}$  be a Feller process taking values in  $E$  which satisfies both conditions i) and ii) in Theorem A. If furthermore there exists an irreducible skeleton  $(X_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$  ( $\Delta > 0$ ), then  $X$  is exponentially ergodic and there exist  $0 < \rho < 1$  and  $0 < R < \infty$  such that, for all  $z \in E$ ,*

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

Let us briefly explain the origin of the condition on the skeleton of the process. Since  $X_t$  is positive Harris recurrent, the irreducible skeleton  $(X_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$  has an invariant probability measure. Hence, the skeleton chain is positive recurrent and aperiodic (see [134, Theorem 5.1]). The irreducibility is crucial to obtain the aperiodicity. Moreover, from the Foster-Lyapunov inequality ii) in Theorem A, we deduce that the skeleton chain also satisfies a Foster-Lyapunov inequality with the same function  $V$ : there exist  $\gamma' < 1$  and  $\delta' > 0$  such that for every initial condition  $z \in E$

$$\mathbb{E}_z(V(X_\Delta)) \leq \gamma' V(z) + \delta'.$$

From Meyn & Tweedie [133, Theorem 6.3], we deduce that the skeleton  $(X_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$  is geometrically ergodic. There exist  $0 < \rho < 1$  and  $0 < R < \infty$  such that for all  $z \in E$

$$\|P_{k\Delta}(z, \cdot) - \pi\|_{TV} \leq R\rho^k V(z).$$

The exponential ergodicity of the continuous time process then derives from the semi-group property.

### 3.3.2 Irreducibility

In this section we study the irreducibility of  $(Z_t)_{t \geq 0}$  in  $E = \mathbb{N}^* \times \mathbb{R}_+$ . Let us highlight that a Borel set  $A \in \mathcal{B}(E)$  can always be written as

$$A = \bigcup_{k \geq 1} \{k\} \times A_k,$$

where  $A_k \in \mathcal{B}(\mathbb{R}_+)$ . We introduce the measure  $\sigma$  on  $E$  as the product of the counting measure on  $\mathbb{N}^*$  and the Lebesgue measure  $\lambda$  on  $\mathbb{R}_+$ :

$$\forall A \in \mathcal{B}(E), \quad \sigma(A) = \sum_{k \geq 1} \lambda(A_k). \quad (3.11)$$

In particular, if  $\sigma(A) > 0$ , then there exist  $k \in \mathbb{N}^*$  such that  $\lambda(A_k) > 0$ .

**Theorem 3.3.1.** *i) If  $rB - D \leq 0$ , then the process  $(Z_t, t \geq 0)$  is irreducible for the measure  $\sigma$  on  $E$  given by (3.11).*

*ii) Otherwise, the process  $(Z_t, t \geq 0)$  is irreducible for the measure  $\sigma'$  which is the restriction of  $\sigma$  to the space  $E' = \mathbb{N}^* \times [h_1^*, +\infty)$ , for  $h_1^*$  defined in (3.6).*

In the sequel we prove a stronger result on the probability for the process  $Z_t$  to reach open Borel sets, from which Theorem 3.3.1 follows.

**Theorem 3.3.2.** *i) In the case where  $rB - D \leq 0$ , we consider an interval  $I = \{k\} \times (h_-, h_+)$  with  $0 \leq h_- < h_+$  and  $k \in \mathbb{N}^*$ . Then for every initial condition  $(n, h) \in E$ , there exists  $t_0 > 0$  such that  $\forall t \geq t_0$ ,*

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I) > 0.$$

*ii) We have a similar result in the case where  $rB - D > 0$  for any interval  $I$  such that  $\sigma'(I) > 0$  and any initial condition  $(n, h) \in E'$ .*

The proof derives from the construction of ideal trajectories and from comparisons between the different predator flows.

*Proof of Theorem 3.3.2. (i)* We assume that  $rB - D \leq 0$  which is equivalent to  $h_1^* = 0$ .

We consider different cases depending on the position of the interval  $I = \{k\} \times (h_-, h_+)$  with respect to the line  $n \mapsto h_n^*$  of the predator equilibria and on the initial condition  $(n, h) \in E$ . These cases are illustrated on Figures 3.1 to 3.7. On these Figures, the state space  $E$  is represented as the positive quadrant of  $R^2$  separated by the line  $n \mapsto h_n^*$ . The process  $(Z_t, t \geq 0)$  can only cross this line by a jump of the prey number. When the process is above this line, the predator density decreases while it increases when the process is under this line. The intervals which cross this line (i.e. such that  $h_k^* \in (h_-, h_+)$ ) will play a specific role in the proof since they are stable by the predator flow  $\phi_k$ .

We introduce additional notation: for all  $m \in \mathbb{N}^*$ , and  $x, y \in \mathbb{R}_+$  we set  $r^m(x, y)$  the time needed for the flow  $\phi_m$  to go from  $x$  to  $y$ . This time is well defined for  $x \geq y > h_m^*$  or  $x \leq y < h_m^*$ . In these cases, it satisfies

$$\phi_m(x, r^m(x, y)) = y.$$

**First case: the interval  $I$  is stable for the flow  $\phi_k$  (i.e.  $h_k^* \in (h_-, h_+)$ )**

Our aim is to prove that for any  $t > t_0$ ,  $\mathbb{P}_{(n, h)}(Z_t \in I) > 0$  for some  $t_0 \geq 0$ . The idea is to construct simple trajectories which enter the interval  $I$  and arise with positive probability.

We split the reasoning into different sub-cases depending on the initial condition. We focus on initial conditions such that  $h > h_n^*$ . The other cases can be treated similarly by symmetry.

A) If  $n \leq k$  and  $h_- \vee h_n^* < h$ .

We first consider the specific sub-case where  $n \leq k$  and  $h_- < h_n^* \leq h \leq h_+$  (see Figure 3.1).

In this setting, we are interested in trajectories with exactly  $k - n$  prey births. These trajectories reach the line  $\{k\} \times \mathbb{R}_+$ . Furthermore, the number of predators remains in the interval  $[h_n^*, h \vee h_k^*] \subset (h_-, h_+)$ . This derives from the fact that the predator density decreases as long as  $H_t \geq h_{N_t}^*$  and remains therefore smaller than  $h$  but greater than  $h_{N_t}^* \geq h_n^*$  since  $N_t \geq n$ . If the process jumps below the line  $n \mapsto h_n^*$  then the predator density increases and remains bounded by  $h_k^*$ . Thus, after  $k - n$  births events, the process reaches the interval  $I$ .

Let us now prove that such trajectories occur with positive probability. The probability that the  $k - n$  first jumps are births, is greater than

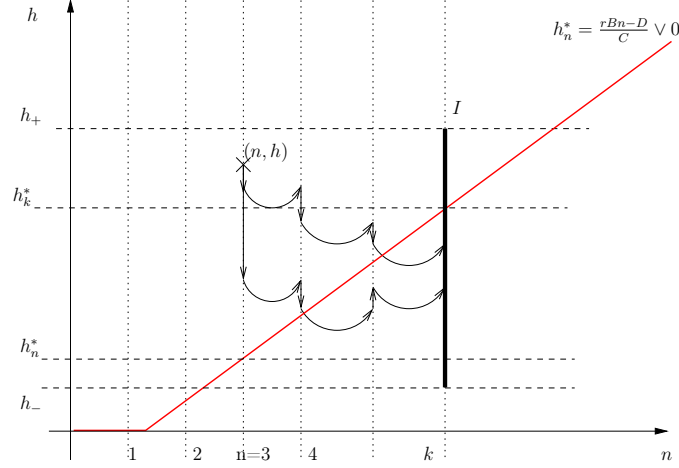


Figure 3.1 – (Case 1A.) Different ideal trajectories for the specific sub-case where the initial condition  $(n, h)$  satisfies  $n \leq k$  and  $h_- < h_n^* \leq h \leq h_+$ . The red line is the map  $m \mapsto h_m^*$ .

$$\frac{bn}{\theta(n, h \vee h_k^*)} \times \frac{b(n+1)}{\theta(n+1, h \vee h_k^*)} \times \cdots \times \frac{b(k-1)}{\theta(k-1, h \vee h_k^*)} > 0,$$

where the total jump rate  $\theta(n, h)$  defined in (3.10) increases in  $n$  and  $h$ .

Recall that the sequence of jump times of the prey population is denoted by  $(T_m)_{m \in \mathbb{N}}$ . Let us fix  $t > 0$ . Using the lower bound  $h_n^*$  of the predator population size, we bound from below the probability that the  $k - n$  births happen before  $t$  by

$$\mathbb{P}_{(n, h)}(T_{k-n} < t | k - n \text{ births}) \geq \mathbb{P}(\text{Poiiss}(t\theta(n, h_n^*)) \geq k - n) > 0.$$

where  $\text{Poiiss}(t\theta(n, h_n^*))$  is a random variable with Poisson distribution of parameter  $t\theta(n, h_n^*)$ . Finally, we request that no other jump occurs before  $t$ , then

$$\mathbb{P}(n, h)(T_{k-n+1} > t | T_{k-n} < t \text{ and } k - n \text{ births}) \geq \exp(-t\theta(k, h_+)) > 0$$

Then the event  $\{T_{k-n+1} > t \text{ and } T_{k-n} < t \text{ and } k - n \text{ births}\}$  has positive probability, and on this event  $Z_t \in I$ .

Let us come back to the general case where  $n \leq k$  and  $h_- \vee h_n^* < h$ . We will consider the trajectories which remain on  $\{n\} \times \mathbb{R}_+$  until  $H_t$  reaches  $h_+$ . Then, we will request that  $k - n$  births occur before the predator population size reaches  $h_-$ .

Therefore, we define  $r_1 = r^n(h, h_+)$  when it exists and set  $r_1 = 0$  otherwise. The first step is to require that  $T_1 > r_1$ . Since  $h > h_n^*$ , the flow  $\phi_n(h, \cdot)$  decreases and thus

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(T_1 > r_1) = \exp\left(-\int_0^{r_1} \theta(n, \phi_n(h, s)) ds\right) \geq \exp(-r_1 \theta(n, h)) > 0.$$

Then, we define  $r_2 = r^n(h_+, h_-)$  when it exists (i.e. if  $h_n^* \in (h_-, h_+)$ ) and set  $r_2 = +\infty$  otherwise. It is important to remark that  $r_1 + r_2 = r^n(h, h_-)$ . The specific case considered above corresponds to  $r_1 = 0$  and  $r_2 = +\infty$ .

We request that  $T_{k-n} < r_1 + r_2$  and that these  $k - n$  jumps are births. An easy adaptation of the previous result shows that this event has positive probability.

Moreover, at time  $T_{k-n}$ ,  $H_{T_{k-n}} \in (h_-, h_+)$ . The upper bound  $H_{T_{k-n}} < h_+$  derives from the same reasoning as above. The lower bound of the predator density comes from comparisons of the different flows. We denote by  $F_l$  the vector field associated with  $\phi_l$ :  $F_l(y) = y(rBl - D - Cy)$ , for  $l \in \mathbb{N}^*$ .

The first birth occurs at time  $r_1 < T_1 < r_1 + r_2$  and  $H_{T_1} = \phi_n(h, T_1) > h_-$ . The second jump happens at  $T_2 < r_1 + r_2$  and  $H_{T_2} = \phi_{n+1}(H_{T_1}, T_2 - T_1) > h_-$ . Since  $F_{n+1}(y) > F_n(y)$  for all  $y \in \mathbb{R}_+$  then  $\phi_{n+1}(H_{T_1}, T_2 - T_1) \geq \phi_n(H_{T_1}, T_2 - T_1)$  and thus  $H_{T_2} \geq \phi_n(h, T_2)$ . Then by iteration, we deduce that  $H_{T_{k-n}} \geq \phi_n(h, T_{k-n}) > \phi_n(h, r_1 + r_2) \geq h_-$ .

We define the time  $t_0 = r_1 + r_2 \mathbf{1}_{r_2 < +\infty}$ . Let us now consider  $t > t_0$  and finally request that  $T_{k-n+1} > t$ . As in the previous case, we deduce that these trajectories occur with positive probability and satisfy  $Z_t \in I$ .

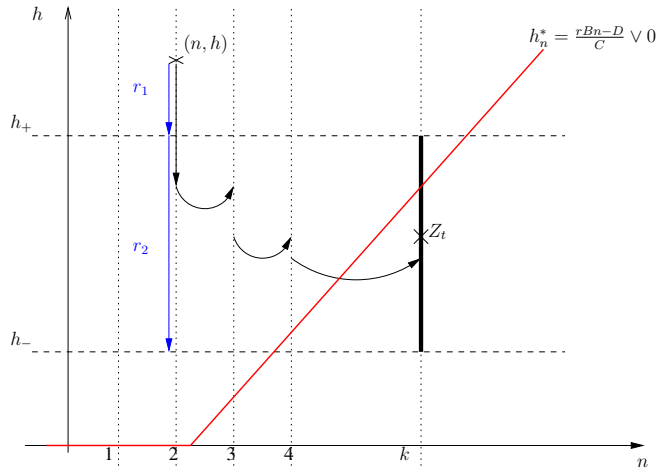


Figure 3.2 – (Case 1A.) An ideal trajectory. The vertical blue arrows represent the time needed by the flow to get from the tail to the head of the arrow.

B) If  $n \leq k$  and  $h_n^* \leq h \leq h_-$ . (See Figure 3.3)

The challenge is to increase the predator density up to  $h_-$ . Let us fix a time  $s > 0$ . We consider trajectories which have exactly  $k - n$  jumps before  $s$ , which are births. Then using a similar reasoning to case A), we deduce that  $H_s \geq \phi_n(h, s)$ . We define the time  $r_1 = r^k(\phi_n(h, s), h_-)$ . Therefore, for every  $t > t_0 = s + r_1$ , if no jumps occur on the time interval  $[s, t]$ , then

$$H_t = \phi_k(H_s, t - s) > \phi_k(H_s, r_1),$$

since  $t - s > r_1$ . Moreover,  $\phi_k(H_s, r_1) \geq \phi_k(\phi_n(h, s), r_1) = h_-$  as  $H_s \geq \phi_n(h, s)$ . Thus,  $Z_t \in I$ .

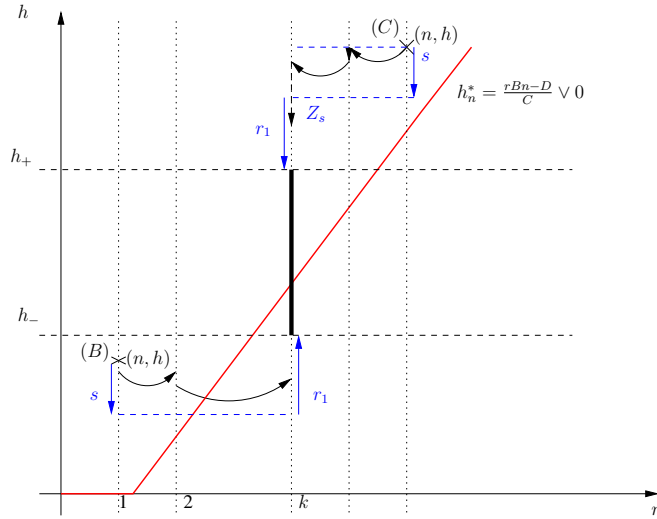


Figure 3.3 – (Cases 1B. and 1C.) Examples of ideal trajectories.

C) If  $n > k$  and  $h > h_n^*$ . (See Figure 3.3)

The reasoning is similar to the previous case, except that we aim at decreasing the predator density. We consider trajectories which have exactly  $n - k$  deaths before  $s > 0$ . Then  $H_s \leq \phi_n(h, s)$ . We define the time  $r_1 = r^k(\phi_n(h, s), h_+)$  when  $\phi_n(h, s) \geq h_+$  and set  $r_1 = 0$  otherwise. For every  $t > t_0 = s + r_1$ , if no jumps occur on the time interval  $[s, t]$ , then  $Z_t \in I$ .

**Second case: The interval  $I$  is below the line  $n \mapsto h_n^*$  (i.e.  $h_k^* > h_+$ )**

We will construct an auxiliary interval which is stable for the predator flow. Then, we will prove that starting from this interval, the process enters  $I$  in some finite time.

We introduce the integer  $m = \max\{l \in \mathbb{N}^*, h_l^* < h_+\}$ . Once again, we split the reasoning in three cases depending on the position of  $h_m^*$  with respect to  $(h_-, h_+)$  and the positivity of  $h_m^*$ .

A) If  $h_- < h_m^* < h_+$ .

We define the interval  $J = \{m\} \times (\frac{h_+ + h_m^*}{2}, h_-)$  which is stable for the flow  $\phi_m$  (see Figure 3.4). Then, from the first case, there exists  $t_0$ , such that  $\forall t \geq t_0, \mathbb{P}(Z_t \in J) > 0$ . We set  $r_1 = r^k(\frac{h_+ + h_m^*}{2}, h_+)$ . Let us remark that the trajectories starting from  $(n_0, h_0) \in J$  such that exactly  $k - m$  births occur during  $r_1$  satisfy that  $Z_{r_1} \in I$ . This derives once again from comparisons of the flows  $\phi_l$  for  $m \leq l \leq k$ . Moreover, such trajectories arise with positive probability.

Therefore for any  $t \geq t_0 + r_1$ , we deduce from the Markov property at time  $t - r_1$  that

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I) \geq \mathbb{E}_{(n,h)}\left(\mathbb{P}_{Z_{t-r_1}}(Z_{r_1} \in I) \mathbf{1}_{Z_{t-r_1} \in J}\right) \mathbb{P}_{(n,h)}(Z_{t-r_1} \in J) > 0.$$

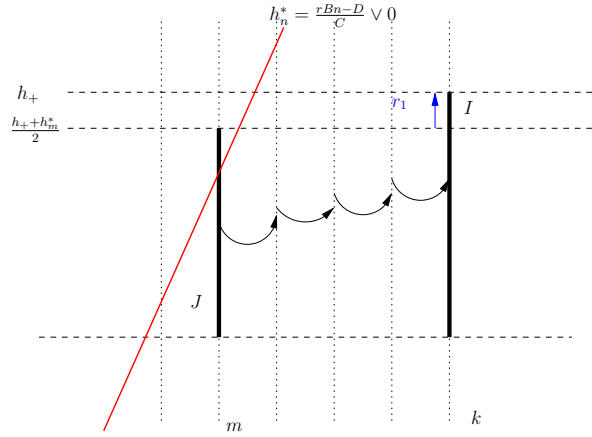


Figure 3.4 – (Case 2A.) Construction of the auxiliary interval and of an ideal trajectory.

B) If  $0 < h_m^* \leq h_- < h_+$ .

For these configuration we use the invertibility of the flow  $\phi_k$ . We fix a small  $\varepsilon > 0$ . We will construct an interval  $I' = \{k\} \times (u, v)$  such that  $\phi_k(u, s_0) = h_-$  and  $\phi_k(v, s_0) = h_+$  for some  $s_0 > 0$  and that furthermore satisfies that  $u < h_m^* < v$ .

To this aim, we fix  $\varepsilon \in (0, h_m^*)$  and remark that for any  $k \geq 1$  and  $0 < \varepsilon < y \leq h < h_k^*$ , the equation  $\phi_k(y, s) = h$  is equivalent to  $y = \psi_{k,h}(s)$ , where  $\psi_{k,h}(s)$  is the inverse

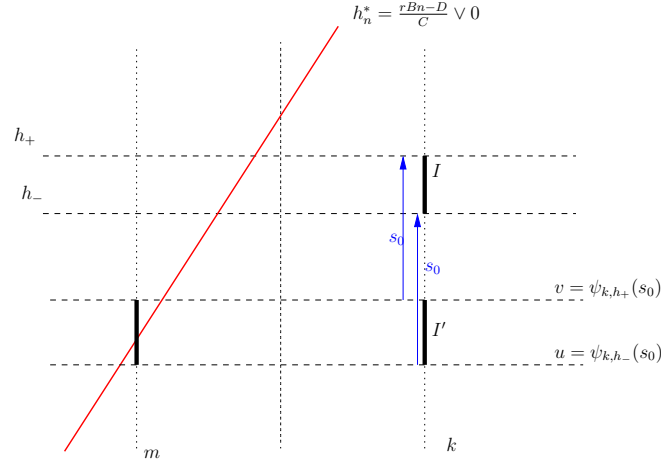


Figure 3.5 – (Case 2B.) Construction of the auxiliary interval  $I'$ .

image by the flow  $\phi_k(\cdot, s)$  of the point  $h$ . We deduce from (3.5) that the application  $\psi_{k,h}$  is defined from  $[0, r^k(\varepsilon, h)]$  to  $[\varepsilon, h]$  by

$$\psi_{k,h}(s) = \frac{h}{e^{s(rBk-D)} - \frac{hC}{rBk-D}(e^{s(rBk-D)} - 1)}.$$

It is continuous and strictly decreasing on  $[0, r^k(\varepsilon, h)]$ .

Furthermore, from the uniqueness of the flow we deduce that for any  $r^k(\varepsilon, h) \geq s \geq 0$

$$\psi_{k,h_+}(s) > \psi_{k,h_-}(s).$$

Therefore, there exists a time  $s_0 > 0$  such that the points  $v = \psi_{k,h_+}(s_0)$  and  $u = \psi_{k,h_-}(s_0)$  satisfy  $u < h_m^* < v$  and we set  $I' = \{k\} \times (u, v)$ .

From the case 2.A) we deduce that there exists  $t_1$  such that  $\forall t \geq t_1$ ,

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I') > 0.$$

For any trajectory which is in  $I'$  at time  $t$ , we request that no jumps occur during  $s_0$ , which happens with positive probability. Therefore, using the Markov property at time  $t$ , we deduce that

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_{t+s_0} \in I) > 0.$$

C) If  $h_m^* = 0$

In this case the above construction does not work because the only stable interval on  $\{m\} \times \mathbb{R}_+$  are of the form  $\{m\} \times (0, a)$  with  $a > 0$ , which would impose  $s_0 = +\infty$ .



Let us fix a small  $\delta > 0$  and define the interval  $I^3 = \{m\} \times (h_- + \delta, h_+ - \delta)$ . We remark that we can adapt the previous reasoning to prove that for every  $(n, h) \in E$  there exists  $t_0 > 0$ , such that  $\forall t \geq t_0$ ,

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I^3) > 0.$$

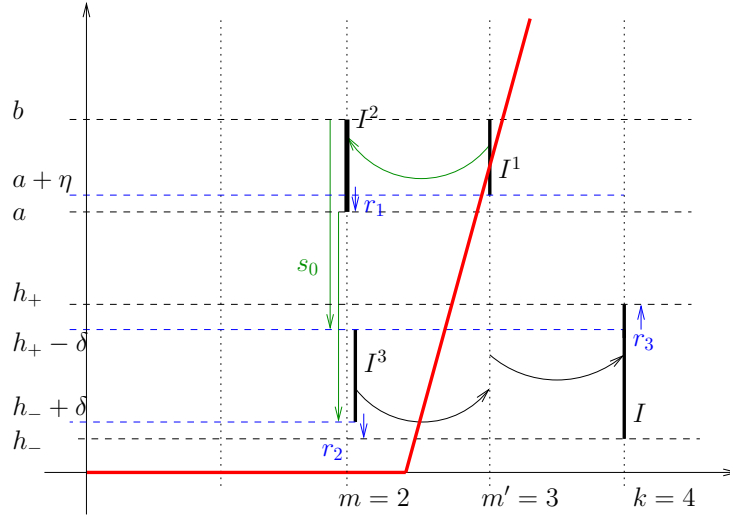


Figure 3.6 – (Case 2C.) Construction of the different auxiliary intervals.

Let us explain this construction (see Figure 3.6). We first define  $m' = \min\{q \in \mathbb{N}^*, h_q^* > h_- + \delta\}$ . As in the step 2B), we construct an auxiliary interval  $I^2 = \{m\} \times (a, b)$  with

$$\begin{aligned} h_+ - \delta &= \phi_m(b, s_0), \\ h_- + \delta &= \phi_m(a, s_0), \\ \text{and } a &< h_{m'}^* < b. \end{aligned}$$

We fix  $\eta > 0$  such that  $h_{m'}^* > a + \eta$  and set  $I^1 = \{m'\} \times (a + \eta, b)$ . From the first step there exists  $t_1$  such that  $\forall t \geq t_1$ ,  $\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I^1) > 0$ .

Starting from  $I^1$  we request furthermore that exactly  $m' - m$  successive deaths occur on the time interval  $[t, t+r_1]$  with  $r_1 = r^m(a+\eta, a)$ . This ensures that  $Z_{t+r_1} \in I^2$ . Furthermore we request that no jumps occurs on  $[t+r_1, t+r_1+s_0]$ , and  $\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_{t+r_1+s_0} \in I^3) > 0$ .

We now define the times  $r_2 = r^m(h_-, h_- + \delta)$  and  $r_3 = r^k(h_+ - \delta, h_+)$  and set  $t_1 = \min(r_2, r_3)$ . For any trajectory which is at time  $t + r_1 + s_0$  in  $I^3$  we request

furthermore that exactly  $k - m$  successive births occur before the time  $t + r_1 + s_0 + t_1$ . Therefore, we deduce from the Markov property that

$$\mathbb{P}_{(n,h)}(Z_{t+r_1+s_0+t_1} \in I) > 0.$$

**Third case:**  $h_k^* < h_-$ .

The proof is very similar to the second case. We introduce the smallest integer  $m$  such that  $h_m^* > h_-$  and adapt the previous reasoning by inverting birth and death events.

(ii) Let us now consider the situation where  $h_1^* > 0$ . Starting from a point  $(n_0, h_0) \in E$  such that  $h \geq h_1^*$ , the process cannot reach the set  $\{z \in E, h \leq h_1^*\}$  which corresponds to the hatched zone on Figure 3.7. Therefore, we restrict ourselves to the measure  $\sigma'$  and initial conditions in  $E'$ . The proof is the similar to above.  $\square$

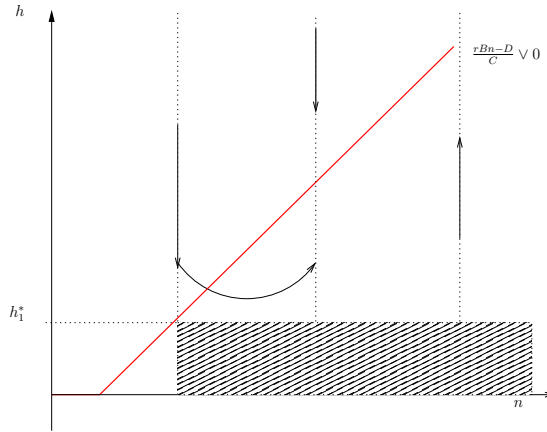


Figure 3.7 – The hatched area corresponds to the points that can not be reached as soon as the initial condition is not in this zone.

*Proof of Theorem 3.3.1.* We give the proof in the case where  $h_1^* = 0$ , the other case being an easy adaptation.

For any  $A \in \mathcal{B}(E)$  such that  $\sigma(A) > 0$ , there exist an integer  $k \in \mathbb{N}^*$  and a Borel set  $A_k \in \mathcal{B}(\mathbb{R}_+)$  such that  $\{k\} \times A_k \subset A$  and  $\lambda(A_k) > 0$ . Once again, we split the proof in two sub-cases.

**First case:** Let us first assume that there exists an open interval  $(h_-, h_+) \subset A_k$  with  $h_- < h_+$  and define  $I = \{k\} \times (h_-, h_+)$ .

We choose  $\varepsilon$  small enough such that the interval  $I_\varepsilon = \{k\} \times (h_- + \varepsilon, h_+ - \varepsilon)$  still

satisfies  $\sigma(I_\varepsilon) > 0$  and fix a small  $\delta > 0$  such that  $\forall(k, h') \in I_\varepsilon, \phi_k(h', \delta) \in I$ .

From Theorem 3.3.2 we can construct trajectories that belong to the interval  $I_\varepsilon$  at time  $t \geq t_0$  with positive probability for some  $t_0 > 0$ . We ask furthermore that no jumps occur during a time  $\delta$ . Then for any  $t \geq t_0$

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{(n,h)}(Z_s \in I, \forall s \in [t, t + \delta]) &\geq \mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I_\varepsilon \text{ and no jumps occur on } [t, t + \delta]) \\ &\geq e^{-\delta\theta(k, h_+ - \varepsilon)} \mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in I_\varepsilon) > 0. \end{aligned}$$

Therefore

$$\mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_0^\infty \mathbf{1}_A(Z_s) ds\right) \geq \delta \mathbb{P}_{(n,h)}(Z_s \in I, \forall s \in [t, t + \delta]) > 0.$$

**Second case:** We now consider the case where  $A_k$  doesn't contain any interval (as an example  $\mathbb{R} \setminus \mathbb{Q}$ , or a fat Cantor set). We consider an open bounded interval  $(h_-, h_+)$  such that  $\lambda(A \cap (h_-, h_+)) > 0$ . Such an interval always exists since

$$\lambda(A_k) = \sum_{M=0}^{\infty} \lambda(A_k \cap (M, M+1)) > 0$$

Moreover, it is possible to choose  $(h_-, h_+)$  such that  $h_k^* \notin [h_-, h_+]$ , i.e. this interval is not stable for the flow  $\phi_k$ . Indeed, the opposite case would imply by successive divisions of the interval, that for any  $\varepsilon > 0$ ,  $\lambda(A_k \setminus (h_k^* - \varepsilon, h_k^* + \varepsilon)) = 0$ . Thus, we would have that  $0 < \lambda(A_k) = \lambda(A_k \cap (h_k^* - \varepsilon, h_k^* + \varepsilon)) \leq 2\varepsilon$  for any  $\varepsilon > 0$ , which is not possible.

We now restrict ourselves to the set  $B_k = A_k \cap (h_-, h_+)$  with  $\lambda(B_k) > 0$  and assume that the flow  $\phi_k$  increases on  $(h_-, h_+)$  (the other case being an easy adaptation).

Let us fix  $\varepsilon > 0$ . In the sequel we consider the trajectories that reach the interval  $(h_- - \varepsilon, h_-)$  and then, we ask that no jumps occur until these trajectories attain  $h_+$ . Then, the time spent by those trajectories in  $B_k$  will be positive since the flows are continuous. More precisely, from Theorem 3.3.2 we deduce that there exists  $t_0$  such that  $\forall t \geq t_0, \mathbb{P}_{(n,h)}(Z_t \in \{k\} \times (h_- - \varepsilon, h_-)) > 0$ . We define the positive time  $r_1 = r^k(h_- - \varepsilon, h_+)$  needed for the flow  $\phi_k$  to go from  $h_- - \varepsilon$  to  $h_+$ . For all  $t \geq t_0$ , we consider the event

$$\mathcal{E}_t = \left\{ Z_t \in \{k\} \times (h_- - \varepsilon, h_-) \text{ and no jumps occur on } [t, t + r_1] \right\}.$$

Then  $\mathbb{P}_{(n,h)}(\mathcal{E}_t) > 0$  and

$$\mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_t^{t+r_1} \mathbf{1}_{\{k\} \times B_k}(Z_s) ds \mid \mathcal{E}_t\right) = \mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_0^{r_1} \mathbf{1}_{B_k}(\phi_k(Z_t, s)) ds \mid \mathcal{E}_t\right)$$

Since the flow  $\phi_k$  is invertible, we make the change of variable  $u = \phi_k(Z_t, s)$  and obtain

$$\mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_t^{t+r_1} \mathbf{1}_{\{k\} \times B_k}(Z_s) ds \mid \mathcal{E}_t\right) = \mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_{Z_t}^{\phi_k(Z_t, r_1)} \frac{\mathbf{1}_{B_k}(u)}{u(rBk - D - Cu)} du \mid \mathcal{E}_t\right)$$

Since,  $Z_t \in (h_- - \varepsilon, h_-)$  and  $\phi_k(Z_t, r_1) \in (h_+, h_k^*)$ , we deduce that for some constant  $v > 0$ ,

$$\mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_t^{t+r_1} \mathbf{1}_{\{k\} \times B_k}(Z_s) ds \mid \mathcal{E}_t\right) > v\lambda(B_k) > 0.$$

Thus,  $\mathbb{E}_{(n,h)}\left(\int_0^\infty \mathbf{1}_{B_k}(Z_s) ds\right) > 0$  which concludes the proof of the irreducibility.  $\square$

### 3.3.3 Positive Harris recurrence

We recall the expression of the infinitesimal generator of the prey predator process given in (3.3). We prove in the following that it satisfies a Foster-Lyapunov criterion.

**Proposition 3.3.3.** *Let  $V : E \mapsto [1, +\infty[$  be the function  $V(n, h) = n^2 + h$ . Then there exist  $\delta, \gamma > 0$  and a compact set  $K$  such that*

$$\mathcal{A}V(z) \leq -\gamma V(z) + \delta \mathbf{1}_K(z), \quad \forall z \in E \quad (3.12)$$

We combine Theorem 3.3.1 and Proposition 3.3.3, to deduce from Theorem A in Section 3.3.1 that

**Theorem 3.3.4.** *The process  $Z_t$  is positive Harris recurrent and thus there exists a unique invariant probability measure  $\pi$  on  $E$  which furthermore satisfies  $\pi(V) < \infty$ .*

*Proof of Proposition 3.3.3.* Let us first prove that the function  $V$  introduced above satisfies the Foster-Lyapunov criterion (3.12). For all  $(n, h) \in E$

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

The function  $(n, h) \mapsto g(n, h) - \gamma V(n, h)$  is polynomial of degree 3 and its dominant monomials are positive. Let us prove that there exist  $\gamma > 0$  and a compact  $K_\gamma$  such that

$$\forall (n, h) \notin K_\gamma, \quad g(n, h) - \gamma V(n, h) \geq 0. \quad (3.13)$$

This will entail that

$$\begin{aligned} \mathcal{A}V(n, h) &\leq -\gamma V(n, h)\mathbf{1}_{K_\gamma^c}(n, h) - g(n, h)\mathbf{1}_{K_\gamma}(n, h) \\ &\leq -\gamma V(n, h) + (\gamma V(n, h) - g(n, h))\mathbf{1}_{K_\gamma}(n, h) \end{aligned}$$

Since furthermore  $(n, h) \mapsto \gamma V(n, h) - g(n, h)$  is continuous, it is bounded above on  $K_\gamma$  by some positive constant  $\delta_\gamma$  which will conclude the proof of (3.12).

Let us now prove (3.13). Let us choose  $\gamma > 0$  such that  $g(1, 0) - \gamma V(1, 0) < 0$ .

For  $n \geq 2$ , we write  $g - \gamma V$  as a polynomial in  $h$ :

$$g(n, h) - \gamma V(n, h) = h^2 C + h(2n^2 - (r+1)Bn + D - \gamma) + g(n, 0) - \gamma V(n, 0).$$

We first study the sign of the constant term

$$g(n, 0) - \gamma V(n, 0) = n \left( 2cn^2 - n(2b - 2d + c + \gamma) - (b + d) \right).$$

This is a polynomial of degree 3 in  $n$  with three real roots 0,  $n_1$  and  $n_2$  such that  $n_1 < 0 < n_2$ . Therefore  $\forall n \geq n_2$ ,  $g(n, 0) - \gamma V(n, 0) \geq 0$ .

Second, we consider the coefficient of the first monomial:  $n \mapsto 2n^2 - (r+1)Bn + D - \gamma$ . This polynomial in  $n$  has at most two real roots  $n_3 \leq n_4$  (if the roots are not real, we set  $n_3 = n_4 = -\infty$ ).

If  $\tilde{n} = \max(n_2, n_4)$ , then  $\forall h \geq 0$  and  $\forall n \geq \tilde{n}$ ,  $g(n, h) - \gamma V(n, h) \geq 0$ .

Let us now consider the space  $\{1, \dots, \tilde{n}\} \times \mathbb{R}_+$ . For  $n \in \{1, \dots, \tilde{n}\}$  fixed, the polynomial  $h \mapsto g(n, h) - \gamma V(n, h)$  is of degree 2 and its dominant monomial is positive, then the polynomial is positive for large  $h$ . Indeed, either  $g(n, 0) - \gamma V(n, 0) < 0$  and the function  $h \mapsto g(n, h) - \gamma V(n, h)$  has two real roots  $h_1(n)$  and  $h_2(n)$  verifying  $h_1(n) \leq 0 \leq h_2(n)$ , or the function  $h \mapsto g(n, h) - \gamma V(n, h)$  has at most two real roots  $h_1(n) \leq h_2(n)$ . We set  $h_1(n) = h_2(n) = -\infty$  when the roots are not real.

Finally we set  $\tilde{h} = \max\{h_2(n); 1 \leq n \leq \tilde{n}\}$ . Since we have chosen  $\gamma$  such that  $g(1, 0) - \gamma V(1, 0) < 0$ , we deduce that  $h_2(1) > 0$  and thus  $\tilde{h} > 0$ . The compact  $K_\gamma = \{1, \dots, \tilde{n}\} \times [0, \tilde{h}]$  satisfies  $\forall (n, h) \notin K, g(n, h) - \gamma V(n, h) \geq 0$ .  $\square$

### 3.3.4 Exponential ergodicity

In this section we investigate the convergence in total variation norm of the transition kernel toward the invariant measure.

**Theorem 3.3.5.** *The community process  $(Z_t)_{t \geq 0}$  is exponentially ergodic. It converges toward its invariant probability measure  $\pi$  at an exponential rate. There exist  $0 < \rho < 1$  and  $0 < R < \infty$  such that, for all  $z \in E$ ,*

$$\|P_t(z, \cdot) - \pi\|_{TV} \leq R\rho^t V(z) \tag{3.14}$$

*Proof.* From Theorem B in Section 3.3.1, it remains to prove that a skeleton chain of the prey-predator process is irreducible. It derives immediately from Theorem 3.3.2, that any skeleton chain  $(Z_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$  (with  $\Delta > 0$ ) reaches any open Borel set with positive probability. Indeed, let  $\mathcal{O}$  be an open set of  $\mathcal{B}(E)$  with  $\lambda(\mathcal{O}) > 0$  then there exists an interval  $I \subset \mathcal{O}$  with  $\lambda(I) > 0$  and thus, for any  $z \in E$  and for  $q$  large enough,  $\mathbb{P}_z(Z_{q\Delta} \in \mathcal{O}) \geq \mathbb{P}_z(Z_{q\Delta} \in I) > 0$ .

To generalize from open Borel sets to Borel sets, we need some regularity of the function  $z \mapsto \mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A)$  for  $A \in \mathcal{B}(E)$ . We compute this probability by splitting the trajectories with respect to the number of jumps  $J(\Delta)$  occurring on  $[0, \Delta]$ , then for all  $z \in E$  and  $A \in \mathcal{B}(E)$ ,

$$\mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A) = \sum_{k=0}^{\infty} \mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A \text{ and } J(\Delta) = k) \quad (3.15)$$

We recall that the sequence of jump times of the prey population is denoted by  $(T_k)_{k \in \mathbb{N}}$  and that  $\mathbb{P}_z(T_1 \geq t) = e^{-\Theta(z,t)}$  where  $\Theta(z,t) = \int_0^t \theta(\phi(z,s)) ds$  and the total jump rate  $\theta(z)$  is given by (3.10).

The first term of (3.15) handles trajectories where no jumps occur. It is given by

$$\mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A \text{ and } J(\Delta) = 0) = e^{-\Theta(z,\Delta)} \mathbf{1}_A(\phi(z,\Delta)).$$

This function is not continuous in  $z$  since the indicator function  $\mathbf{1}_A$  is not continuous and the total flow  $\phi(z,\Delta)$  is continuous.

The idea is then to bound from below  $\mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A)$  by a continuous function (see [136, Chapter 6] and [20]). In the sequel we consider

$$\mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A) \geq \mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A \text{ and } J(\Delta) = 1),$$

and prove that for any  $A \in \mathcal{B}(E)$ , the function  $z \mapsto T(z,A) = \mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A \text{ and } J(\Delta) = 1)$  is continuous on  $E$ . The continuity will derive from the fact that the law of first jump time has a density with respect to the Lebesgue measure.

Indeed, for any  $z = (n, h) \in E$

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A \text{ and } J(\Delta) = 1) &= \mathbb{P}_z(Z_\Delta \in A \text{ and } T_1 \leq \Delta < T_2) \\ &= \int_0^\Delta \mathbf{1}_A(n+1, \phi_{n+1}(\phi_n(h,s), \Delta-s)) b n e^{-\Theta(n,h,s)} e^{\Theta(n+1,\phi_n(h,s),\Delta-s)} ds \\ &+ \int_0^\Delta \mathbf{1}_A(n-1, \phi_{n-1}(\phi_n(h,s), \Delta-s)) n(d+cn+B\phi_n(h,s)) \mathbf{1}_{n \geq 2} \\ &\quad \times e^{-\Theta(n,h,s)} e^{\Theta(n-1,\phi_n(h,s),\Delta-s)} ds. \end{aligned}$$

The first integral corresponds to the event where a birth occurs at  $T_1$  while the second interval to the event where a death happens at  $T_1$ . In the sequel, we consider

the first integral. The study on the second integral is very similar and will not be detailed. The predator density at time  $\Delta$  conditioned on the fact that only one jump happens on  $[0, \Delta]$  and is a birth occurring at time  $s \in [0, \Delta]$  is given by

$$g_{(n,h,\Delta)}(s) = \phi_{n+1}(\phi_n(h, s), \Delta - s).$$

We note that for any  $s$  and  $\Delta$ , the application  $(n, h) \mapsto g_{(n,h,\Delta)}(s)$  is continuously differentiable. To perform the change of variable  $y = g_{(n,h,\Delta)}(s)$  in the previous integral, we have to verify that  $\frac{d}{ds}g_{(n,h,\Delta)}(s)$  does not vanish.

$$\frac{d}{ds}g_{(n,h,\Delta)}(s) = \partial_2\phi_n(h, s) \cdot \partial_1\phi_{n+1}(\phi_n(h, s), \Delta - s) - \partial_2\phi_{n+1}(\phi_n(h, s), \Delta - s).$$

We recall that  $\phi_n$  is the flow associated with (3.4), then

$$\partial_2\phi_n(h, s) = \phi_n(h, s)(rBn - D - C\phi_n(h, s)).$$

From the exact expression (3.5) we obtain that

$$\partial_1\phi_n(h, s) = \frac{\phi_n(h, s)}{h\left(1 + \frac{hC}{rBn-D}(e^{(rBn-D)s} - 1)\right)}.$$

Then an easy calculation using (3.5) leads to

$$\frac{d}{ds}g_{(n,h,\Delta)}(s) = -rB \frac{g_{(n,h,\Delta)}(s)}{1 + \frac{\phi_n(h,s)C}{rB(n+1)-D}(e^{(rB(n+1)-D)(\Delta-s)} - 1)} < 0.$$

Let us finally remark that  $g_{(n,h,\Delta)}(0) = \phi_{n+1}(h, \Delta)$  and  $g_{(n,h,\Delta)}(\Delta) = \phi_n(h, \Delta)$ , hence

$$\begin{aligned} \int_0^\Delta \mathbf{1}_A\left(n+1, \phi_{n+1}(\phi_n(h, s), \Delta - s)\right) bne^{-\Theta(n,h,s)} e^{\Theta(n+1,\phi_n(h,s),\Delta-s)} ds \\ = \int_{\phi_n(h,\Delta)}^{\phi_{n+1}(h,\Delta)} \mathbf{1}_A(n+1, y) f(n, h, \Delta, y) dy, \end{aligned} \quad (3.16)$$

where

$$f(n, h, \Delta, y) = bn \frac{e^{-\Theta(n,h,g_{(n,h,\Delta)}^{-1}(y))} e^{\Theta(n+1,\phi_n(h,g_{(n,h,\Delta)}^{-1}(y)),\Delta-g_{(n,h,\Delta)}^{-1}(y))}}{\left|\frac{d}{ds}g_{(n,h,\Delta)}(s)\right|_{s=g_{(n,h,\Delta)}^{-1}(y)}}.$$

The function of  $(n, h)$  given defined by (3.16) is continuous since the upper and the lower bounds of the integral are continuous functions of  $(n, h)$  on  $E$  and the integrand

is continuous in  $(n, h)$  on  $E$  and locally bounded.

To conclude with the irreducibility of  $(Z_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$ , we fix a point  $z_0 \in E$  and remark that the measure  $T(z_0, \cdot) = \mathbb{P}_{z_0}(Z_\Delta \in \cdot \text{ and } J(\Delta) = 1)$  is non degenerate since  $T(z_0, E) > 0$ .

For any  $A \in \mathcal{B}(E)$  such that  $T(z_0, A) > 0$ , there exists, by continuity of  $T$ , an open neighborhood  $\mathcal{O}$  of  $z_0$  such that  $\forall z \in \mathcal{O}, T(z, A) > 0$ . Moreover we deduce from Theorem 3.3.2 that for any initial condition  $(n, h)$  there exists  $q \in \mathbb{N}$  such that  $\mathbb{P}_{(n, h)}(Z_{q\Delta} \in \mathcal{O}) > 0$ . Then it derives from the Markov property at time  $q\Delta$  and from the properties of the kernel  $T$  that

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{(n, h)}(Z_{(q+1)\Delta} \in A) &\geq \mathbb{P}_{(n, h)}(Z_{(q+1)\Delta} \in A \text{ and } Z_{q\Delta} \in \mathcal{O}) \\ &\geq \mathbb{P}_{(n, h)}(Z_{q\Delta} \in \mathcal{O}) \mathbb{E}_{(n, h)}(T(Z_{q\Delta}, A) \mathbf{1}_{Z_{q\Delta} \in \mathcal{O}}) > 0 \end{aligned}$$

Hence,  $(Z_{k\Delta})_{k \in \mathbb{N}}$  is irreducible with respect to the measure  $T(z_0, \cdot)$ .  $\square$

### 3.4 Re-scaling the predator dynamics

We introduce a new parameter  $\varepsilon$  which rescales the predator dynamics and illustrates the biological assumption that the predator mass is almost negligible comparing to the prey mass. There exists an important literature about the metabolic theory which describes the relationships between mass and metabolic characteristics of living individuals (see among others [53, 27]). Following this theory, the demographic parameters of individuals increase when their mass decreases. Here we simplify these relationships by assuming that the predator parameters vary as  $1/\varepsilon$ .

For any  $\varepsilon \in (0, 1]$ , we consider the community process  $Z^\varepsilon = (N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  where for all  $t \geq 0$ ,

$$\frac{d}{dt} H_t^\varepsilon = \frac{H_t^\varepsilon}{\varepsilon} (rBN_t^\varepsilon - D - CH_t^\varepsilon) \quad (3.17)$$

and the evolution of  $N^\varepsilon$  is given by the jump mechanism (3.2) associated with the predator population  $H^\varepsilon$ . The process studied in the previous sections corresponds to  $\varepsilon = 1$ .

This scaling changes the time scale of the predator flow. If  $\phi_n^\varepsilon$  is the flow associated with (3.17) then

$$\phi_n^\varepsilon(h, t) = \phi_n(h, \frac{t}{\varepsilon}), \quad \forall t \geq 0, \forall (n, h) \in E. \quad (3.18)$$

#### 3.4.1 Convergence toward an averaged process

In the sequel we study the limit as  $\varepsilon$  tends to 0 of the sequence  $Z^\varepsilon$  in  $\mathbb{D}([0, T], E)$ . The prey-predator process is a slow-fast system. As  $\varepsilon$  diminishes, the predator process



converges faster to its equilibrium between the jumps of the prey population. The slow dynamics of the prey population is then averaged on the predator equilibria.

We first give the expression of the infinitesimal generator of the process  $Z^\varepsilon$  defined above:  $\forall f : E \rightarrow \mathbb{R}$  continuous bounded such that  $n \mapsto f(n, \cdot) \in \mathcal{C}_b^1(\mathbb{R}_+)$ ,  $\forall n$  and  $(n, h) \in E$

$$\begin{aligned} \mathcal{A}^\varepsilon f(n, h) = & \partial_2 f(n, h) \frac{h(rBn - D - Ch)}{\varepsilon} + bn(f(n+1, h) - f(n, h)) \\ & + n(d + cn + Bh)(f(n-1, h) - f(n, h)) \mathbf{1}_{n \geq 2}. \end{aligned}$$

To carry out the limit as  $\varepsilon \rightarrow 0$ , the convergence speed of the flow  $\phi_n^\varepsilon$  to its equilibrium  $h_n^*$  needs to be uniform in  $\varepsilon$ . This is only true if the number of predators remains bounded below by some strictly positive constant. To this aim, we make the following assumptions

- i)  $h_1^* > 0$ . This implies that the predator population cannot become extinct
- ii) We restrict ourselves to initial conditions in the set  $E' = \{1, \dots\} \times [h_1^*, \infty)$ . (3.19)

The state space  $E'$  is stable for the prey-predator dynamics and is the support of the irreducibility measure  $\sigma'$  introduced in Theorem 3.3.1 ii).

**Proposition 3.4.1.** *Under Assumption (3.19), there exists  $\delta > 0$  such that for all  $(n, h) \in E'$ ,*

$$|\phi_n^\varepsilon(h, t) - h_n^*| \leq |h - h_n^*| e^{-\delta \frac{t}{\varepsilon}} \quad (3.20)$$

*Proof.* Let us remark that thanks to (3.18), it is sufficient to prove the result for  $\varepsilon = 1$ .

Using (3.5), an easy computation leads to

$$|\phi_n(h, t) - h_n^*| = \left| \frac{h - h_n^*}{1 + \frac{h}{h_n^*}(e^{-t(rBn-D)} - 1)} \right|, \quad \forall (n, h) \in E' \text{ and } t \geq 0.$$

Therefore it is enough to find  $\delta > 0$  satisfying  $\forall (n, h) \in E'$  and  $t \geq 0$ :

$$e^{\delta t} \leq 1 + \frac{h}{h_n^*}(e^{-t(rBn-D)} - 1).$$

The function  $t \mapsto 1 + \frac{h}{h_n^*}(e^{-t(rBn-D)} - 1) - e^{\delta t}$  equals 0 for  $t = 0$ , and increases as soon as  $hC \geq \delta$  and  $rBn - D \geq \delta$ . Since  $h \geq h_1^* > 0$  we choose  $\delta < Ch_1^*$  to obtain (3.20). □

Following Kurtz [104], we introduce the predator occupation measure

$$\Gamma^\varepsilon([0, t], A) = \int_0^t \mathbf{1}_A(H_s^\varepsilon) ds, \quad \forall t \geq 0 \text{ and } A \in \mathcal{B}(\mathbb{R}^+). \quad (3.21)$$

This random measure belongs to the set  $\mathcal{M}_m(\mathbb{R}_+)$  of measures  $\mu$  on  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  such that  $\mu([0, t] \times \mathbb{R}_+) = t$ ,  $\forall t \geq 0$ . For any  $t \geq 0$ , we denote by  $\mathcal{M}_m^t(\mathbb{R}_+)$  the set of the measures  $\mu \in \mathcal{M}_m(\mathbb{R}_+)$  restricted to  $[0, t] \times \mathbb{R}_+$ .

In the sequel we prove using the averaging method developed by Kurtz [104] that the sequence  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$  converges in law. This method allows us to avoid the difficulties related to the fast convergence of the predator flow to its equilibrium.

**Theorem 3.4.2.** *Fix  $T > 0$  and assume (3.19). We suppose that the sequence of initial conditions  $(Z_0^\varepsilon)_{0 < \varepsilon \leq 1}$  converges to  $\bar{Z}_0$  in law and moreover that*

$$\sup_{0 < \varepsilon \leq 1} \mathbb{E}((N_0^\varepsilon)^4) < \infty, \quad \sup_{0 < \varepsilon \leq 1} \mathbb{E}((H_0^\varepsilon)^4) < \infty. \quad (3.22)$$

*Then the sequence  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$  converges in law toward  $(\bar{N}, \Gamma)$  in  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}) \times \mathcal{M}_m^T(\mathbb{R}_+)$  as  $\varepsilon \rightarrow 0$ .*

*The process  $\bar{N}$  is a pure jump process on  $\mathbb{N}^*$  whose infinitesimal generator is well defined for every measurable and bounded function  $f : \mathbb{N}^* \rightarrow \mathbb{R}$  by*

$$\mathcal{L}f(n) = (f(n+1) - f(n))bn + (f(n-1) - f(n))n(d + cn + Bh_n^*)\mathbf{1}_{n \geq 2}. \quad (3.23)$$

*Moreover, the limiting measure is defined by  $\Gamma(ds \times dy) = \delta_{h_{\bar{N}_s}^*}(dy)ds$ .*

We say that  $\bar{N}$  is an averaged process since it behaves as if the predator density is constant at its equilibrium. Let us consider the specific case where  $D = 0$ . In this case, the averaged prey population  $\bar{N}$  evolves as a logistic birth and death process with individual birth rate  $b$  and individual death rate  $d + \tilde{c}n$  where  $\tilde{c} = c + rB^2/C$ . The logistic parameter  $\tilde{c}$  corresponds to the apparent competition pressure (see [11]): it takes into account both the prey competition  $c$  and the effect of predation.

*Proof.* We divide the proof in several steps. The first three steps are devoted to the convergence of the prey population process. We use a standard compactness-identification method inspired from [77]. In the fourth step, we use the averaging method developed by [104] to prove the convergence of the predator occupation measures.

**STEP 1:** We prove that there exists a unique (in law) solution to the martingale problem associated to (3.23): for every measurable and bounded function  $f : \mathbb{N}^* \rightarrow \mathbb{R}$

$$f(\bar{N}_t) - f(\bar{N}_0) - \int_0^t \mathcal{L}f(\bar{N}_s) ds$$

is a martingale.

It derives from the representation of martingales associated with jump processes (e.g. [94, Chapter III]) that the uniqueness of the solution of this martingale problem is equivalent to the uniqueness in law of the solution  $\bar{N}$  of the following stochastic differential equation:

$$\bar{N}_t = \bar{N}_0 + \int_0^t \int_{R_+} \mathbf{1}_{u \leq b\bar{N}_{s-}} - \mathbf{1}_{b\bar{N}_{s-} < u \leq \bar{N}_{s-}(b+d+c\bar{N}_{s-}+Bh_{\bar{N}_{s-}}^*)} Q(ds, du), \quad (3.24)$$

where  $Q$  is a Poisson point measure on  $(\mathbb{R}_+)^2$  with intensity the product of Lebesgue measure  $ds du$ . Moreover, as  $\mathbb{E}((\bar{N}_0)^2) < +\infty$ , then an easy adaptation of [74, Theorem 3.1] leads to  $\mathbb{E}(\sup_{s \leq t} \bar{N}_s) < +\infty \forall t \geq 0$ . The solution  $\bar{N}$  of this stochastic differential equation is then well defined on  $\mathbb{R}_+$  and its uniqueness can be adapted from [74].

STEP 2: Tightness of  $(N_t^\varepsilon, 0 \leq t \leq T)$

Similarly to the proof of Theorem 3.2.1, we construct a logistic birth and death process  $\tilde{N}^\varepsilon$  starting from  $N_0^\varepsilon$  and independent from  $H_0^\varepsilon$ , which dominates the prey population. Then we deduce from (3.22) that

$$\sup_{0 < \varepsilon \leq 1} \mathbb{E}(\sup_{s \in [0, T]} (N_s^\varepsilon)^4) \leq \sup_{0 < \varepsilon \leq 1} \mathbb{E}(\sup_{s \in [0, T]} (\tilde{N}_s^\varepsilon)^4) < +\infty. \quad (3.25)$$

Let us now fix  $\eta, \delta > 0$  and consider stopping times  $\sigma, \tau$  such that  $\sigma \leq \tau \leq (\sigma + \delta) \wedge T$ . Using the trajectory's construction (3.7), we write

$$N_t^\varepsilon = N_0^\varepsilon + \int_0^t N_s^\varepsilon (b - (d + cN_s^\varepsilon + BH_s^\varepsilon) \mathbf{1}_{N_s^\varepsilon \geq 2}) ds + M_t^\varepsilon,$$

where  $M_t^\varepsilon$  is a pure jump martingale with quadratic variation

$$\langle M^\varepsilon \rangle_t = \int_0^t N_s^\varepsilon (b + (d + cN_s^\varepsilon + BH_s^\varepsilon) \mathbf{1}_{N_s^\varepsilon \geq 2}) ds.$$

Hence

$$\begin{aligned} \mathbb{E}\left((N_\tau^\varepsilon - N_\sigma^\varepsilon)^2\right) &= \mathbb{E}\left(\left(\int_\sigma^\tau N_s^\varepsilon (b - (d + cN_s^\varepsilon + BH_s^\varepsilon) \mathbf{1}_{N_s^\varepsilon \geq 2}) ds + M_\tau^\varepsilon - M_\sigma^\varepsilon\right)^2\right) \\ &\leq 2\left[\mathbb{E}\left(\left(\int_\sigma^\tau N_s^\varepsilon (b + d + cN_s^\varepsilon + BH_s^\varepsilon) ds\right)^2\right) + \mathbb{E}\left((M_\tau^\varepsilon - M_\sigma^\varepsilon)^2\right)\right]. \end{aligned}$$

We deduce from (3.8) that the first term is bounded above by

$$\mathbb{E}\left(\left(\int_{\sigma}^{\tau} N_s^{\varepsilon}(b + d + cN_s^{\varepsilon} + B(H_0^{\varepsilon} + \frac{rB}{C} \sup_{u \in [0,s]} N_u^{\varepsilon}))ds\right)^2\right).$$

Therefore, using (3.25), there exists a constant  $C_T > 0$  such that

$$\mathbb{E}\left(\left(\int_{\sigma}^{\tau} N_s^{\varepsilon}(b + d + cN_s^{\varepsilon} + BH_s^{\varepsilon})ds\right)^2\right) \leq C_T \delta^2.$$

For the second term

$$\begin{aligned} \mathbb{E}\left((M_{\tau}^{\varepsilon} - M_{\sigma}^{\varepsilon})^2\right) &= \mathbb{E}\left(\int_{\sigma}^{\tau} N_s^{\varepsilon}(b + (d + cN_s^{\varepsilon} + BH_s^{\varepsilon})\mathbf{1}_{N_s^{\varepsilon} \geq 2})ds\right) \\ &\leq \mathbb{E}\left(\int_{\sigma}^{\tau} N_s^{\varepsilon}(b + d + cN_s^{\varepsilon} + B(H_0^{\varepsilon} + \frac{rB}{C} \sup_{u \in [0,s]} N_u^{\varepsilon}))ds\right), \end{aligned}$$

where the last inequality derives from (3.8). Combining this two inequalities and (3.25), we deduce that

$$\mathbb{E}\left((N_{\tau}^{\varepsilon} - N_{\sigma}^{\varepsilon})^2\right) \leq \delta C_T,$$

for some constant  $C_T > 0$  independent of  $\varepsilon$  which leads to the tightness of the laws of  $(N_t^{\varepsilon}, t \in [0, T])$  in  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N})$ .

STEP 3: Identification of the limit

Let us consider a sub-sequence of  $(N_t^{\varepsilon}, t \in [0, T])$  (still denoted  $N^{\varepsilon}$ ) which converges in law when  $\varepsilon \rightarrow 0$  toward a process  $\bar{N}_t$ . In the sequel we prove that  $\bar{N}$  is the unique solution of the martingale problem associated to (3.23).

We consider measurable and bounded functions  $f, g_1, \dots, g_k$  on  $\mathbb{N}^*$  and times  $0 \leq t_1 < \dots < t_k < t < t + s \leq T$ . We deduce from Theorem 3.2.1 that

$$\begin{aligned} &\mathbb{E}\left[\left(f(N_{t+s}^{\varepsilon}) - f(N_t^{\varepsilon}) - \int_t^{t+s} \mathcal{L}f(N_u^{\varepsilon})du\right) \prod_{i=1}^k g_i(N_{t_i}^{\varepsilon})\right] \\ &+ \mathbb{E}\left[\left(\int_t^{t+s} (f(N_u^{\varepsilon}) - 1) - f(N_u^{\varepsilon})N_u^{\varepsilon}B(H_u^{\varepsilon} - h_{N_u^{\varepsilon}}^*)\mathbf{1}_{N_u^{\varepsilon} \geq 2}du\right) \prod_{i=1}^k g_i(N_{t_i}^{\varepsilon})\right] = 0. \end{aligned} \quad (3.26)$$

From the convergence in law of  $N^{\varepsilon}$  to  $\bar{N}$  and (3.25), the first term converges as  $\varepsilon \rightarrow 0$  to

$$\mathbb{E}\left[\left(f(\bar{N}_{t+s}) - f(\bar{N}_t) - \int_t^{t+s} \mathcal{L}f(\bar{N}_u)du\right) \prod_{i=1}^k g_i(\bar{N}_{t_i})\right].$$

Let us prove that

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{E}\left[\left(\int_t^{t+s} (f(N_u^{\varepsilon}) - 1) - f(N_u^{\varepsilon})N_u^{\varepsilon}B(H_u^{\varepsilon} - h_{N_u^{\varepsilon}}^*)\mathbf{1}_{N_u^{\varepsilon} \geq 2}du\right) \prod_{i=1}^k g_i(N_{t_i}^{\varepsilon})\right] = 0. \quad (3.27)$$

We first remark that

$$\begin{aligned} & \mathbb{E} \left[ \left( \int_t^{t+s} (f(N_u^\varepsilon) - 1) - f(N_u^\varepsilon) N_u^\varepsilon B (H_u^\varepsilon - h_{N_u^\varepsilon}^*) \mathbf{1}_{N_u^\varepsilon \geq 2} du \right) \prod_{i=1}^k g_i(N_{t_i}^\varepsilon) \right] \\ & \leq \prod_{i=1}^k \|g_i\|_\infty \mathbb{E} \left[ \int_t^{t+s} |f(N_u^\varepsilon) - 1| - f(N_u^\varepsilon) |N_u^\varepsilon B (H_u^\varepsilon - h_{N_u^\varepsilon}^*)| \mathbf{1}_{N_u^\varepsilon \geq 2} du \right] \end{aligned}$$

We split the integral according to the sequence of jump times  $(T_k^\varepsilon, k \in \mathbb{N})$  of the prey population:

$$\begin{aligned} & \left| \mathbb{E} \left( \int_t^{t+s} |f(N_u^\varepsilon) - 1| - f(N_u^\varepsilon) |N_u^\varepsilon B (H_u^\varepsilon - h_{N_u^\varepsilon}^*)| \mathbf{1}_{N_u^\varepsilon \geq 2} du \right) \right| \\ & \leq 2 \|f\|_\infty B \sum_{k=0}^{\infty} \sum_{n=1}^{\infty} \mathbb{E} \left( \mathbf{1}_n(N_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon) n \int_{T_k^\varepsilon}^{T_{k+1}^\varepsilon \wedge (t+s)} |h_{N_u^\varepsilon}^* - H_u^\varepsilon| du \right). \end{aligned}$$

Since on the event  $\{N_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon = n\}$ , for any  $u \in [T_k^\varepsilon, T_{k+1}^\varepsilon \wedge (t+s)]$ , the predator density is given by  $H_u^\varepsilon = \phi_n^\varepsilon(H_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon, u - T_k^\varepsilon)$ , we derive from Proposition 3.4.1 that

$$|h_{N_u^\varepsilon}^* - H_u^\varepsilon| \leq |h_{N_u^\varepsilon}^* - H_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon| e^{-\frac{\delta(u-T_k^\varepsilon)}{\varepsilon}}.$$

Hence

$$\begin{aligned} & \left| \mathbb{E} \left( \int_t^{t+s} (f(N_u^\varepsilon) - 1) - f(N_u^\varepsilon) N_u^\varepsilon B (H_u^\varepsilon - h_{N_u^\varepsilon}^*) \mathbf{1}_{N_u^\varepsilon \geq 2} du \right) \right| \\ & \leq 2 \|f\|_\infty B \sum_{k=0}^{\infty} \sum_{n=1}^{\infty} \mathbb{E} \left( \mathbf{1}_n(N_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon) n \int_{T_k^\varepsilon}^{T_{k+1}^\varepsilon \wedge (t+s)} |h_n^* - H_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon| e^{-\frac{\delta(u-T_k^\varepsilon)}{\varepsilon}} du \right). \end{aligned}$$

From (3.8), we obtain that for every  $T > 0$

$$\sup_{u \in [0, T]} H_u^\varepsilon \leq H_+ + \frac{rB}{C} \sup_{u \in [0, T]} N_u^\varepsilon < +\infty. \quad (3.28)$$

Since  $h_n^* \leq rBn/C$ , we deduce that for all  $u \in [T_k^\varepsilon, T_{k+1}^\varepsilon \wedge (t+s)]$

$$|h_{N_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon}^* - H_{T_k^\varepsilon}^\varepsilon| \leq H_+ + 2 \frac{rB}{C} \sup_{u \in [0, T]} N_u^\varepsilon.$$

With a change of variable  $u \rightarrow u - T_k^\varepsilon$ , we obtain that

$$\begin{aligned} \int_{T_k^\varepsilon}^{T_{k+1}^\varepsilon \wedge (t+s)} e^{-\frac{\delta(u-T_k^\varepsilon)}{\varepsilon}} du &= \int_0^{T_{k+1}^\varepsilon \wedge (t+s) - T_k^\varepsilon} \exp\left(-\frac{\delta u}{\varepsilon}\right) du \\ &\leq \int_0^{t+s} \exp\left(-\frac{\delta u}{\varepsilon}\right) du \mathbf{1}_{T_k^\varepsilon \leq t+s} \\ &\leq \frac{\varepsilon}{\delta} \mathbf{1}_{T_k^\varepsilon \leq t+s}. \end{aligned}$$

Combining these two inequalities, we have that

$$\begin{aligned} & \left| \mathbb{E} \left( \int_t^{t+s} (f(N_u^\varepsilon) - 1) - f(N_u^\varepsilon) N_u^\varepsilon B(H_u^\varepsilon - h_{N_u^\varepsilon}^*) \mathbf{1}_{N_u^\varepsilon \geq 2} du \right) \right| \\ & \leq 2 \|f\|_\infty B \mathbb{E} \left( \left( H_+ + 2 \frac{rB}{C} \sup_{u \in [0, T]} N_u^\varepsilon \right) \sup_{u \in [0, T]} N_u^\varepsilon \sum_{k=1}^{\infty} \mathbf{1}_{T_k^\varepsilon \leq t+s} \right) \frac{\varepsilon}{\delta}. \end{aligned}$$

It remains to bound the expectation independently of  $\varepsilon$ . To this aim, we denote by  $A_t^\varepsilon$  the number of jumps before time  $t$ . By neglecting the nonpositive terms, we deduce from the pathwise construction (3.7) adapted to the process  $N^\varepsilon$  that

$$\begin{aligned} \sup_{t \in [0, T]} N_t^\varepsilon A_T^\varepsilon & \leq \int_0^T \int_{\mathbb{R}_+} (N_{s-}^\varepsilon + A_{s-}^\varepsilon + 1) \mathbf{1}_{u \leq bN_{s-}^\varepsilon} Q_1(ds, du) \\ & \quad + \int_0^T \int_{\mathbb{R}_+} (N_{s-}^\varepsilon) \mathbf{1}_{u \leq N_{s-}^\varepsilon (d + cN_{s-}^\varepsilon + BH_{s-}^\varepsilon)} Q_2(ds, du). \end{aligned}$$

Then, we choose  $S \geq T$  and taking expectations we deduce from assumptions (3.22) that there exists a positive constant  $C_S$  such that

$$\mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} N_t^\varepsilon A_T^\varepsilon \right) \leq C_S + \mathbb{E} \left( \int_0^T b A_t^\varepsilon \sup_{s \in [0, t]} N_s^\varepsilon dt \right).$$

We conclude using Gronwall lemma that  $\mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} N_t^\varepsilon A_T^\varepsilon \right) < \infty$ . A very similar computation leads to

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} (N_t^\varepsilon)^2 A_T^\varepsilon \right) & \leq \mathbb{E} \left( \int_0^T 2b(N_s^\varepsilon)^2 A_s^\varepsilon + bN_s^\varepsilon A_s^\varepsilon + bN_s^\varepsilon (1 + N_s^\varepsilon) \right. \\ & \quad \left. + (N_s^\varepsilon - 1)^2 N_s^\varepsilon (d + cN_s^\varepsilon + BH_s^\varepsilon) ds \right). \end{aligned}$$

We conclude with assumptions (3.22) and Gronwall lemma that  $\mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} (N_t^\varepsilon)^2 A_T^\varepsilon \right) < \infty$ . Therefore, we deduce that there exists a constant  $C_{S, T} > 0$  such that

$$\left| \mathbb{E} \left( \int_t^{t+s} (f(N_u^\varepsilon) - 1) - f(N_u^\varepsilon) N_u^\varepsilon B(H_u^\varepsilon - h_{N_u^\varepsilon}^*) \mathbf{1}_{N_u^\varepsilon \geq 2} du \right) \right| \leq C_{S, T} \frac{\varepsilon}{\delta}.$$

Thus, (3.27) is verified.

Therefore

$$\mathbb{E} \left[ \left( f(\bar{N}_{t+s}) - f(\bar{N}_t) - \int_t^{t+s} \mathcal{L}f(\bar{N}_u) du \right) \prod_{i=1}^k g_i(\bar{N}_{t_i}) \right] = 0,$$

and thus  $\bar{N}$  is a solution of the martingale problem associated with  $\mathcal{L}$ . From (3.25) we deduce that  $\mathbb{E}(\bar{N}_0) < \infty$  and then from the first step,  $N^\varepsilon$  converge in law to the unique solution of the martingale problem associated with  $\mathcal{L}$  which is a birth and death process which jumps from  $n \rightarrow n + 1$  at rate  $bn$  and from  $n \rightarrow n - 1$  at rate  $n(d + cn + Bh_n^*)\mathbf{1}_{n \geq 2}$ .

STEP 4: Limit behavior of the predator population size

We prove the weak convergence of the sequence of occupation measures  $\Gamma^\varepsilon$  introduced in (3.21). From, Lemma 1.3 in [104], the sequence of the laws of  $\Gamma^\varepsilon$  is tight in the set  $\mathcal{M}_m^T(\mathbb{R}_+)$  if for any  $\delta > 0$  and  $t \in [0, T]$  there exists a compact  $K \subset \mathbb{R}_+$  such that

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

From (3.28), we deduce that the family  $\{H_s^\varepsilon, \varepsilon \in (0, 1], s \in [0, T]\}$  is relatively compact, and thus the sequence of the laws of  $(\Gamma^\varepsilon)_{\varepsilon \in (0, 1]}$  is tight.

Hence, the pair  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$  is tight and we consider a sub-sequence, still denoted  $(N^\varepsilon, \Gamma^\varepsilon)$ , that converges toward  $(\bar{N}, \Gamma)$ .

Since  $\Gamma^\varepsilon([0, t], \mathbb{R}^+) = t$ , for all  $\varepsilon \in (0, 1)$  and  $t \in [0, T]$ , we deduce (see [104, Lemma 1.4]) that there exists a process  $\gamma_s$  taking values in the set of probability measures on  $\mathbb{R}^+$ , measurable with respect to  $(\omega, s)$ , such that for every measurable and bounded function  $h$  on  $[0, T] \times \mathbb{R}_+$

$$\int_0^T \int_{\mathbb{R}_+} h(s, y) \Gamma(ds \times dy) = \int_0^T \int_{\mathbb{R}_+} h(s, y) \gamma_s(dy) ds.$$

Using (3.25), we deduce from Theorem 2.1 in [104] that for every function  $f$  on  $\mathbb{N}^*$  continuous and bounded and  $t \leq T$

$$\begin{aligned} f(\bar{N}_t) - f(\bar{N}_0) - \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \left[ (f(\bar{N}_s + 1) - f(\bar{N}_s)) b \bar{N}_s \right. \\ \left. + (f(\bar{N}_s - 1) - f(\bar{N}_s)) \bar{N}_s (d + c \bar{N}_s + B y) \mathbf{1}_{\bar{N}_s \geq 2} \right] \gamma_s(dy) ds. \end{aligned} \quad (3.29)$$

is a martingale.

Concerning the predator dynamics, for every function  $g \in \mathcal{C}_b^1(\mathbb{R}_+)$ , the process

$$\varepsilon M_g^\varepsilon(t) = \varepsilon g(H_t^\varepsilon) - \varepsilon g(H_0^\varepsilon) - \int_0^t g'(H_s^\varepsilon) H_s^\varepsilon (r B N_s^\varepsilon - D - C H_s^\varepsilon) ds$$

is a martingale. Using (3.25), we prove easily that  $(\varepsilon M_g^\varepsilon(t))_{0 < \varepsilon \leq 1, t \in [0, T]}$  is uniformly integrable and that

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{E}(|\varepsilon M_g^\varepsilon(t) - \widetilde{M}_g(t)|) = 0,$$

where  $\widetilde{M}_g(t) = \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} g'(y)y(rB\overline{N}_s - D - Cy)\gamma_s(dy)ds$ . Therefore we deduce from the uniform integrability of  $\varepsilon M_g^\varepsilon$  that  $\widetilde{M}_g$  is a martingale. Since it is also a continuous and finite variation process, it must be null. Thus

$$\int_{\mathbb{R}_+} g'(y)y(rB\overline{N}_t - D - Cy)\gamma_t(dy) = 0, \quad \text{for } dt - \text{almost every } t \in [0, T]. \quad (3.30)$$

We recall that the infinitesimal generator of  $\overline{N}$  is given by (3.23), then by identification in (3.29) we deduce that for all  $t \in [0, T]$ ,

$$\int_{\mathbb{R}_+} y\gamma_t(dy) = h_{\overline{N}_t}^*. \quad (3.31)$$

Then we apply (3.30) to the function  $g(y) = \int_y^\infty f(u)du$ , where  $f$  is continuous on a compact of  $\mathbb{R}_+$ ,

$$\int_{\mathbb{R}_+} f(y)y(rB\overline{N}_t - D - Cy)\gamma_t(dy) = 0, \quad \text{for } dt - \text{almost every } t \in [0, T].$$

From Riesz Theorem, the measure  $\mu(\cdot) = \int y(rB\overline{N}_t - D - Cy)\gamma_t(dy)$  on  $\mathbb{R}_+$  is null for almost every  $t \in [0, T]$ . Then, for almost every  $t \in [0, T]$ ,  $\gamma_t$  only charges 0 and  $h_{\overline{N}_t}^*$ . Finally using (3.31) we conclude that  $\gamma_t(dy) = \delta_{h_{\overline{N}_t}^*}(dy)$  for  $dt$ -almost every  $t \in [0, T]$ . □

### 3.4.2 Long time behavior of the averaged process

We are interested in the long time behavior of the averaged prey population  $\overline{N}$ .

**Proposition 3.4.3.** *The process  $\overline{N}$  is positive recurrent on  $\mathbb{N}^*$  and converges toward its unique invariant probability measure  $\bar{\mu} = \sum_{n=1}^\infty \mu_n \delta_n$  which satisfies the system*

$$\forall n \geq 2, \quad \mu_n = \frac{b^{n-1}}{n \prod_{i=2}^n (d + ci + Bh_i^*)} \mu_1 \quad (3.32)$$

*Proof.* We are seeking for an invariant measure for  $\overline{N}$  whose infinitesimal generator is given by (3.23). Such a measure  $\mu = \sum_{n=1}^\infty \mu_n \delta_n$  satisfies that for every measurable and bounded function  $f$

$$\sum_{n=1}^\infty \mu_n b n (f(n+1) - f(n)) + \sum_{n=2}^\infty \mu_n n (d + cn + Bh_n^*) (f(n-1) - f(n)) = 0.$$



We set  $b_n = bn$  for  $n \geq 1$  and  $d_n = n(d + cn + Bh_n^*)$  for  $n \geq 2$ . Then  $(\mu_n)_{n \geq 1}$  satisfies

$$\begin{cases} \mu_1 b_1 = \mu_2 d_2 \\ \mu_{n+1} d_{n+1} = \mu_n (b_n + d_n) - \mu_{n-1} b_{n-1} \quad \forall n \geq 2. \end{cases}$$

Therefore,

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

An invariant probability measure exists if

$$\sum_{n \geq 2} \frac{b_1 \cdots b_{n-1}}{d_2 \cdots d_n} < \infty,$$

This condition is clearly satisfied for the process  $\bar{N}$ . Moreover the uniqueness of the invariant probability measure clearly derives from the expression (3.32).  $\square$

**Corollary 3.4.4.** *The process  $\bar{Z} = (\bar{N}, h_{\bar{N}}^*)$  admits a unique invariant probability measure  $\bar{\pi}$  given by*

$$\bar{\pi} = \sum_{n \geq 1} \mu_n \delta_{(n, h_n^*)}, \quad (3.33)$$

where the sequence  $\mu_n$  satisfies (3.32)

*Proof.* Let  $m$  be an invariant probability measure of  $\bar{Z}$ . Since,  $\bar{Z}$  takes values in the countable set  $\{(n, h_n^*), n \in \mathbb{N}^*\}$ , the measure  $m$  can be written as  $m = \sum_{n \geq 1} m_n \delta_{(n, h_n^*)}$ . Moreover, the marginal measure  $\sum_{n \geq 1} m_n \delta_n$  is an invariant probability measure of  $\bar{N}$ . Therefore, we conclude using Proposition 3.4.3 that  $\forall n \geq 1, m_n = \mu_n$  and  $m = \bar{\pi}$ .  $\square$

The expression of  $\bar{\pi}$  is not explicit, however thanks to (3.32) we can derive information on the shape of the distribution. In the sequel we denote by  $[x] = \min\{m \in \mathbb{Z}; m \geq x\}$  for  $x \in \mathbb{R}$ .

**Proposition 3.4.5.** *The invariant probability measure  $\bar{\pi}$  admits an unique maximum at 1 if  $\mu_1 \geq \mu_2$  and at  $n_1 > 1$  otherwise. The value of  $n_1$  can be explicitly computed in function of the model parameters.*

*Proof.* The study of the existence of maxima of the distribution  $\bar{\pi}$  and thus  $\bar{\mu}$  is equivalent to we study of  $\frac{\mu_{n+1}}{\mu_n} - 1 = \xi(n)$  for  $\xi$  the function defined by

$$\xi(x) = \frac{b}{(x+1)(d+c(x+1)+B(rB(x+1)-D)/C)} - 1, \quad \forall x \in [1, +\infty).$$

The sign of  $\xi(x)$  is given by the sign of the polynomial

$$\alpha x^2 + \beta x + \gamma = 0 \quad (3.34)$$

with

$$\begin{aligned} \alpha &= c + \frac{rB^2}{C} > 0, \\ \beta &= d + 2c + 2\frac{rB^2}{C} - \frac{BD}{C} > 0, \\ \gamma &= -b + d + c + \frac{rB^2}{C} - \frac{BD}{C}. \end{aligned}$$

Its discriminant equals

$$\beta^2 - 4\alpha\gamma = \left(d - \frac{BD}{C}\right)^2 + 4\left(c + \frac{rB^2}{C}\right)b,$$

which is always positive. Therefore the polynomial (3.34) admits 2 real roots:

$$x_0 = \frac{-\beta - \sqrt{(\beta^2 - 4\alpha\gamma)}}{2\alpha} \quad \text{and} \quad x_1 = \frac{-\beta + \sqrt{(\beta^2 - 4\alpha\gamma)}}{2\alpha}.$$

The smallest root  $x_0$  is always negative. If  $x_1 > 1$  then the invariant distribution  $\bar{\mu}$  admits exactly one mode at  $n_1 = \lceil x_1 \rceil$ . Otherwise, the sequence  $(\mu_n)_{n \geq 1}$  is decreasing. To conclude the proof it remains to remark that the condition  $x_1 > 1$  is equivalent to  $\xi(1) > 0$  which is the condition given in the proposition.  $\square$

### 3.4.3 Numerics

For each  $\varepsilon \in (0, 1]$  we proved in Section 3.3 that there exists a unique invariant probability measure  $\pi^\varepsilon$  for the process  $Z^\varepsilon$ . In this section, we study with numerical simulations the behavior of the sequence of invariant probability measures  $(\pi^\varepsilon)_\varepsilon$  as  $\varepsilon \rightarrow 0$ . An approximation of the invariant measure  $\pi^\varepsilon$  is obtained by simulating 3000 times the prey-predator process  $Z^\varepsilon$  on a long time interval. In the simulations, the demographic parameters are given by

$$b = 0.4, \quad d = 0, \quad c = 0.005, \quad B = 0.02, \quad r = 2, \quad D = 0 \quad \text{and} \quad C = 0.04.$$

In Figure 3.8, we draw three-dimensional histograms of the distributions of the invariant measure  $\pi^\varepsilon$  for different values of  $\varepsilon$  (in (A)  $\varepsilon = 1$ , in (B)  $\varepsilon = 0.1$  and in (C)  $\varepsilon = 0.00001$ ). We observe that the support of these measures concentrates as  $\varepsilon \rightarrow 0$  on the set  $\{(n, h_n^*), n \in \mathbb{N}^*\}$ . This set corresponds to the support of the stationary distribution  $\bar{\pi}$ .

We now compare these measures  $\pi^\varepsilon$  with the measure  $\bar{\pi}$ . With the parameters of the simulations, the averaged invariant measure  $\bar{\pi} = \sum_{n=1}^{\infty} \mu_n \delta_{(n, h_n^*)}$  satisfies

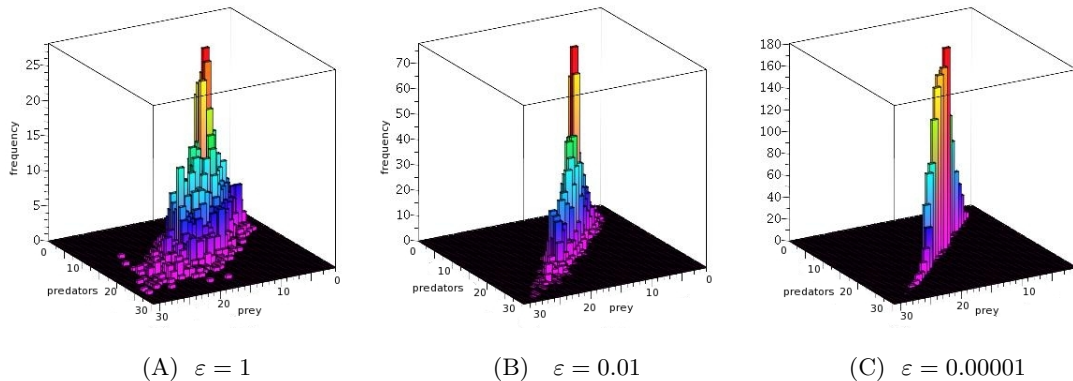


Figure 3.8 – Approximation of the invariant measure  $\pi^\varepsilon$  for different values of  $\varepsilon$ . These histograms are built from 3000 iterations of the community process  $Z^\varepsilon$  until time 1000. The parameters are  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.005$ ,  $B = 0.02$ ,  $r = 2$ ,  $D = 0$  and  $C = 0.04$ .

$$\mu_n = \frac{b^{n-1}}{(\tilde{c})^{n-1} n(n!)} \mu_1, \quad \forall n \geq 2$$

$$\sum_{n=1}^{\infty} \mu_n = 1,$$

where  $\tilde{c} = c + rB^2/C$  is the apparent competition.

In the simulation, we approximate  $\mu_1$  by

$$\mu_1 \simeq \frac{1}{\sum_{k=1}^{50} (b/\tilde{c})^{k-1} k(k!)} \simeq 2,69 \cdot 10^{-5}.$$

In Figure 3.9 we consider the marginal distribution of prey and predators given by the previous simulations ( $\varepsilon = 1$  in the left column,  $\varepsilon = 0.1$  the middle column and  $\varepsilon = 0.00001$  in the right column). These distributions are projections of the histograms in Figure 3.8. We compare them with the projections of the averaged distribution  $\bar{\pi}$  represented with a black line joining the points  $(n, \mu_n)$ . For these histograms, we chose subdivisions centered in the integers for the prey population and in the  $(h_n^*)_{\geq 1}$  for the predator populations.

We observe a rapid convergence of the marginal distributions of prey and of predators, toward the marginal averaged distributions.

Hence in these simulations, the sequence  $(\pi^\varepsilon)_\varepsilon$  seems to converge in law to  $\bar{\pi}$  but we have yet no mathematical proof of this result.

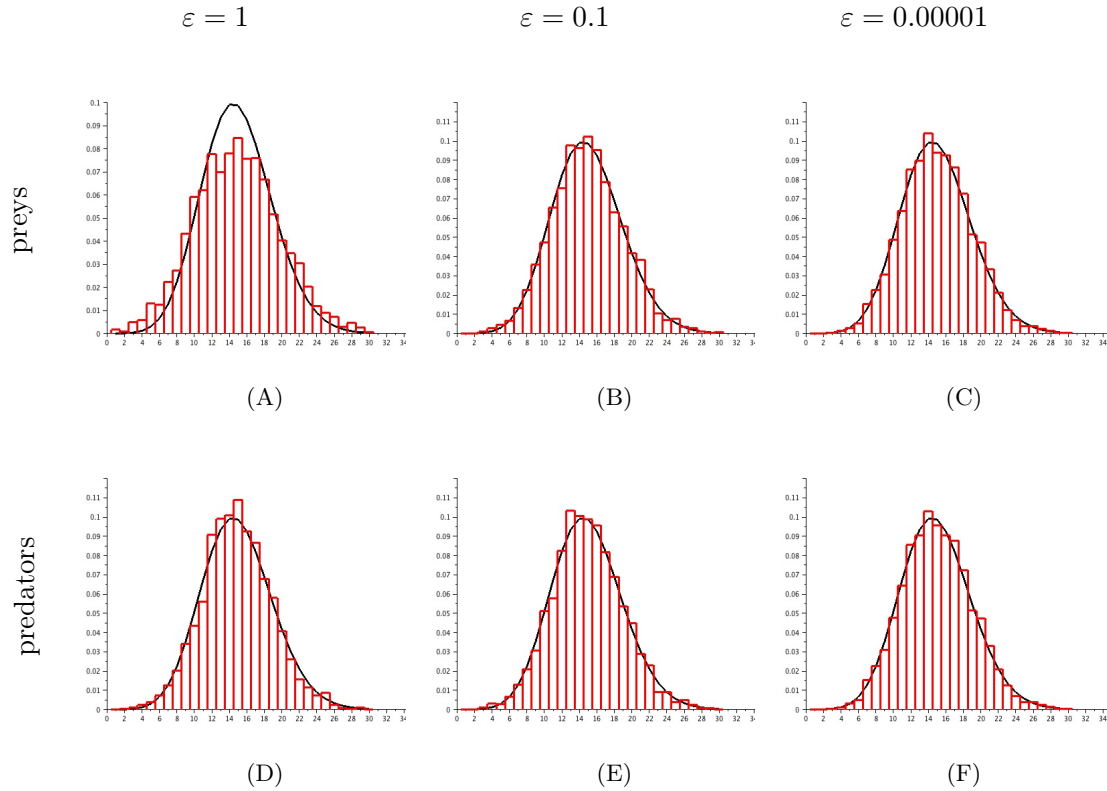


Figure 3.9 – Marginal invariant distributions of the prey population in (A)-(B)-(C) and of the predator population (D)-(E)-(F) for different values of  $\varepsilon$  ( $\varepsilon = 1$  in (A)-(D),  $\varepsilon = 0.1$  in (B)-(E) and  $\varepsilon = 0.00001$  in (C)-(F)). These histograms are built from 3000 iterations of the community process  $Z^\varepsilon$  until time 1000. The parameters are  $b = 0.4$ ,  $d = 0$ ,  $c = 0.005$ ,  $B = 0.02$ ,  $r = 2$ ,  $D = 0$  and  $C = 0.04$ .

### 3.5 Perspectives

Dans ce chapitre, nous faisons l'hypothèse importante que la population de proies ne peut pas s'éteindre. Cette hypothèse est fondamentale pour obtenir des dynamiques stationnaires non dégénérées. Une question naturelle serait alors d'étudier le comportement de la communauté proies-prédateurs dans le cas où la population de proies peut s'éteindre. Dans ce cas, la population de proies, qui est dominée par un processus de naissance et mort logistique, s'éteint presque sûrement. Ainsi, on peut s'intéresser à l'existence de comportement quasi-stationnaires, c'est à dire à la convergence en temps long de la population conditionnée à la non-extinction. De tels comportements ont été étudiés pour des processus de naissance et mort struc-

turés par Collet et al. [41], pour une version déterministe par morceaux d'un modèle de chemostat [42] et de nombreux processus diffusifs. Dans le cadre du processus déterministe par morceaux  $Z_t$  introduit dans ce chapitre, cette question est complexe car le taux de mort des proies croît linéairement avec le nombre de prédateurs, ainsi, lorsque la population de prédateurs est trop importante, l'extinction des proies est très rapide. Toutefois, la population de prédateurs est régulée par le nombre de proies, ce qui devrait permettre d'observer des comportements quasi-stationnaires.

## A Scilab code for the simulations

Let us now give the code (in Scilab) for these simulations.

```
clear;
stacksize('max');

b=0.4; //prey birth rate
c=0.005; //prey competition
B=0.02; // predation rate
R1= 2; //conversion efficiency
C1=0.04; //predator competition
// total jump rate
function[u]=lambda(n,h) // n= prey number, h= predator number
    if (n>1) then
        u=b*n+c*n*(n)+B*n*h;
    else u=b*n;
    end
endfunction

eps=[1 0.1 0.00001]; // different values of epsilon

//data files
nom_proie=["n-1.txt" "n-01.txt" "n-000001.txt"];
nom_pred=["h-1.txt" "h-01.txt" "h-000001.txt"];

ech=3000; //number of repetitions
Tmax=1000; //maximal time
tps_garde=[Tmax-100 Tmax]; //keeping times
n0=10; //prey initial condition
h0=2; //predator initial condition

for m=1:length(eps) //for the different values of epsilon
    epsilon=eps(m)
    //rescaled parameters
    C=C1/epsilon;
    R=R1/epsilon;
    //vectors of the population sizes
```

```

proie(1,1)=n0; //prey
pred(1,1)=h0; //predators

for i=1:ech //we repete the computation of the invariant measure
    j=1; //keeping time
    t=0; // current time
    n=n0; //current prey number
    temps_saut=0; // last jump time
    h=h0; //predator density at the last jump

    while(t<Tmax) //we intiate the computation
        if (isnan(h)) then
            break
        end
        if (isinf(h)) then
            break
        end
        // first possible jump time
        tau=grand(1,1,'exp',1/lambda(n,max(h,R*B*n/C)));

        // if the keeping time is exceeded, we store the population state
        if (t+tau>tps_garde(j)) then
            proie(i,j)=n;
            // for the predator size we use the explicit expression
            pred(i,j)=h*exp((tps_garde(j)-temps_saut)*R*B*n)/
            (1+h*C/(R*B*n)*(exp((tps_garde(j)-temps_saut)*R*B*n)-1));
            if(j<length(tps_garde)) then
                j=j+1;
            end
        end

        //we compute the state of the population at time t+tau
        //predator number
        h_tau=h*exp((t+tau-temps_saut)*R*B*n)/
        (1+h*C/(R*B*n)*(exp((t+tau-temps_saut)*R*B*n)-1));
        //we check if a jump occurs
        X=rand(1,1);
        if (X< b*n/lambda(n,max(h,R*B*n/C))) then //birth

```

```

        n=n+1;
        h=h_tau;
        k=k+1;
        temps_saut=t+tau;
    elseif (X< lambda(n,h_tau)/lambda(n,max(h,R*B*n/C))) then //death
        n=n-1 ;
        h=h_tau;
        temps_saut=t+tau;
        k=k+1;
    end
    t=t+tau;
end
end
// we save in the data file
write(nom_proie(m),proie);
write(nom_pred(m),pred);
end

//*****graphics*****
//in the following we draw the marginal distributions
c2=c+R1*B*B/C1; //apparent competition
p=b/c2;

//Approximation of the measure  $\bar{\pi}$ 
n=40;
sum1=0;
for i=0:n
    sum1=sum1+p^i/((i+1)*factorial(i+1));
end
mu(1)=1/sum1;
u=30;
for j=2:u
    mu(j)=mu(1)* p^(j-1)/(j*factorial(j));
end

clf //clear the graphic window
for m=1:length(eps)
    prey=read(nom_proie(m),-1,2);

```



```

preda=read(nom_pred(m),-1,2);
subdiv2=0.5:30.5;
abs_pred=R1*B*(subdiv2)/C1;
//prey population
subplot(211)
plot2d3(1:u, mu) //histogram for \bar{\mu}
histplot(subdiv2,prey(:,2),style=5)
title('preys')

//predator population
subplot(212)
plot2d3(R1*B*(1:u)/C1,C1/(R1*B)*mu)
histplot(abs_pred,preda(:,2),style=5 )
title('prédateurs')
end

```

To obtain the 3D-histogram we use the following Maple code adapted from [44].

```

restart;
with(LinearAlgebra); with(linalg); with(plots);

histo2d := proc (M1, n1, n2, c1, x1, x2, c2)
local dim, M2, K, L, i, j, k, l;
dim := rowdim(M1);
M2 := Matrix(c1, c2);
K := Matrix(c1, c2);
L := Matrix(c1, c2);
for i to dim do
M2[trunc((M1[i, 1]-n1)*c1/(n2-n1))+1, trunc((M1[i, 2]-x1)*c2/(x2-x1))+1]
:= M2[trunc((M1[i, 1]-n1)*c1/(n2-n1))+1, trunc((M1[i, 2]-x1)*c2/(x2-x1))+1]+1
end do;
matrixplot(M2*c1*c2/dim, heights = histogram, axes = boxed)
end proc;

```

## Chapitre 4

---

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

---

Dans ce chapitre, nous étudions l'impact de la sélection naturelle sur les communautés proies-prédateurs lentes rapides (e.g. arbres-insectes). Nous supposons que le nombre de phénotypes de proies reste fixé et nous représentons ainsi la dynamique des proies par un processus de naissance et mort multi-types. La population de prédateurs est représentée à chaque instant par une densité décrivant les phénotypes portés par les individus au cours du temps. Cette densité évolue selon une équation aux dérivées partielles décrivant à la fois l'apparition de mutations et la démographie de la population. Ainsi, les dynamiques lentes-rapides de la communauté sont décrites par un processus déterministe par morceaux en dimension infinie dont nous montrons l'existence. Nous étudions un changement d'échelle modélisant la petite masse des prédateurs. Celui-ci conduit à l'étude d'un processus couplé dans lequel la dynamique rapide des prédateurs est accélérée. Nous montrons que dans cette échelle, la population de proies converge vers un processus de naissance et mort dans lequel la population de prédateurs est constamment à son équilibre éco-évolutionnaire. Des simulations numériques illustrent notre modèle.

Ce chapitre est constitué d'un travail encore en cours. Nous donnons les résultats obtenus ainsi que les questions qui restent ouvertes.

**ABSTRACT :** In this chapter we study the coevolution of phenotypes in slow-fast prey-predator communities (e.g. trees-insects). We assume that the number of prey phenotypes remains constant and model the prey community by a multi-type birth and death process. We represent the predator population by the density of individuals carrying a given phenotype. This density evolves according to a partial differential equation which describes the demographic and the evolutionary dynamics of the population. Thus the slow-fast dynamics of the community are represented by a piecewise deterministic markov process in infinite dimensions. Furthermore, we consider a scaling limit of this coupled process in which the fast component is accelerated. This scaling models the fact that the ratio between the predator and the prey masses is infinitely small. We prove that, in this limit, the slow component (i.e. the prey population) converges to a birth and death process for which the fast dynamics (i.e. the predator population) is at its eco-evolutionary equilibrium. We illustrate our model with numerical simulations.

## 4.1 Introduction - Le modèle

Dans ce chapitre, nous considérons une version infinie dimensionnelle du processus déterministe par morceaux introduit dans le Chapitre 3, afin d'inclure l'évolution phénotypique des prédateurs. Nous supposons que la population de proies est composée d'un nombre fixe  $d$  de sous-populations de type  $1, \dots, d$ . Ainsi son état au cours du temps est donné par le vecteur  $\mathbf{N}_t = (N^1, \dots, N^d) \in \mathbb{N}^d$ , des tailles respectives de chaque sous-population. Ceci revient à supposer que les mutations apparaissent très rarement dans la population de proies et à étudier le comportement de la communauté entre deux mutations. La population de prédateurs est représentée par une densité  $H_t(y)$  décrivant le nombre de prédateurs ayant le trait  $y$  au temps  $t$  pour  $y \in \mathcal{Y}$  un ouvert borné régulier de  $\mathbb{R}^u$ . Nous modélisons les dynamiques couplées du processus  $(\mathbf{N}, H)$  est un processus déterministe par morceaux en dimension infinie, dans lequel  $\mathbf{N}$  est un processus de naissance et mort couplé à la solution  $H$  d'une équation aux dérivées partielles. Nous prenons ainsi en compte les échelles lentes-rapides des dynamiques démographiques et évolutives des communautés proies-prédateurs de type arbres-insectes. En effet, dans ces communautés, les insectes (i.e. les prédateurs) sont bien plus nombreux que les arbres (i.e. les proies) et se reproduisent plus fréquemment, ce qui induit que les mutations sont plus fréquentes chez les insectes que chez les arbres. On s'attend donc à ce que les insectes s'adaptent plus rapidement que les arbres.

La composante lente  $\mathbf{N}$  du PDMP évolue selon un processus de naissance et mort

multi-types. Dans chaque sous-population  $i \in \{1, \dots, d\}$ , chaque individu se reproduit indépendamment à un taux  $b_i$  et meurt à un taux qui dépend de la population de prédateurs

$$\left( d_i + \sum_{j=1}^d c_{ij} N_t^j + \int_{\mathcal{Y}} H_t(y) B_i(y) dy \right) \mathbf{1}_{\sum_{j=1}^d N_t^j \geq 2}$$

Le paramètre  $d_i$  représente le taux de mort naturelle des proies de type  $i$ ,  $c_{ij}$  l'intensité de la compétition exercée par les proies de type  $j$  sur celle de type  $i$ , et  $B_i(y)$  l'intensité de la prédation exercée par un prédateur de type  $y$  sur une proie de type  $i$ . Nous supposons le processus  $\mathbf{N}$  ne peut pas s'éteindre (le taux de mort est nul lorsqu'il n'y a plus qu'une proie). Comme dans le chapitre précédent, cette hypothèse est cohérente avec le fait que nous souhaitons observer la coexistence des proies et prédateurs sur une grande échelle de temps sans faire l'hypothèse d'une grande population de proies.

La composante rapide  $H_t$ , modélisant les dynamiques démographiques et évolutives de la population de prédateurs, est solution d'une équation aux dérivées partielles dont les coefficients dépendent de  $\mathbf{N}$  :

$$\begin{cases} \partial_t H_t(y) = m \Delta_y H_t(y) + H_t(y) \left( r \sum_{i=1}^d N^i B_i(y) - D(y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t(y') dy' \right) \\ \partial_\nu H_t(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial \mathcal{Y} \end{cases} \quad (4.1)$$

Cette équation a été obtenue comme limite d'échelle en grande population d'un modèle individu centré de la communauté par Champagnat et al. [35, Théorème 4.3]. Nous notons

$$\mathcal{R}(\mathbf{N}, y) = r \sum_{i=1}^d N^i B_i(y) - D(y). \quad (4.2)$$

le taux de croissance des prédateurs de trait  $y$ . C'est la différence entre un terme de reproduction qui représente la quantité de proies consommée par les prédateurs et un terme de mortalité. Le paramètre  $r$  représente le taux de conversion de la quantité de proies consommée en énergie utilisée par les prédateurs. La fonction  $D$  décrit le taux de mort naturelle des prédateurs en fonction de leur phénotype  $y \in \mathcal{Y}$ . Nous incluons une compétition non locale  $\int C(y') H_t(y') dy'$  entre les prédateurs. La fonction  $C$  permet de pondérer l'impact des différents phénotypes sur la compétition. Le laplacien représente le noyau de mutations. Nous supposons ici que les mutations sont fréquentes et de petite amplitude. Le paramètre  $m$  est un paramètre d'échelle à la fois pour la taille et la fréquence des mutations. Nous modélisons le fait qu'il n'y a pas de perte d'individus hors de l'espace des traits par une condition de Neumann à la

frontière de l'espace. De nombreux travaux se sont intéressés à l'étude des solutions de (4.1) pour  $\mathbf{N}_t = \mathbf{n}$  fixé dans  $\mathbb{N}^d$ . Desvilletes et al. [59] ont étudié le cas où il n'y a pas de mutations ( $m = 0$ ). Dans ce cas, ils montrent qu'en temps long la population se concentre sur les valeurs du caractère qui maximisent la pression de sélection  $\mathcal{R}(\mathbf{N}_t, y) - \int C(y')H_t(y')dy'$ . Magal & Webb [120], Leman et al. [107] et Coville [50] se sont intéressés à l'existence de solutions stationnaires positives et Perthame & Barles [145], Barles et al. [18] ont étudié des limites singulières dans le cas de mutations rares ( $m \rightarrow 0$ ).

Nous nous intéressons à une limite d'échelle du processus déterministe par morceaux en dimension infinie  $(\mathbf{N}, H)$  dans laquelle la composante rapide  $H_t$  est accélérée. Cette limite d'échelle modélise le fait que la masse des prédateurs est infiniment plus faible que celle des proies. Nous montrons en particulier que le processus lent  $\mathbf{N}$  converge, dans cette échelle, vers un processus de naissance et mort dont les taux de saut dépendent uniquement de l'équilibre stationnaire de la densité  $H$ . Ce résultat permet de ramener l'étude d'un processus couplé à valeurs dans un espace de dimension infinie, à celle d'un processus de naissance et mort en dimension 1. Nous démontrons ainsi que lorsque les dynamiques démographiques et évolutives des prédateurs sont infiniment plus rapides que celles des proies, les proies évoluent en présence d'une population de prédateurs idéalement "adaptée", c'est-à-dire à son équilibre éco-évolutionnaire.

Ce chapitre est organisé comme suit. Nous justifions la construction de notre modèle dans la Section 4.2. Nous rappelons dans la Section 4.3, des résultats connus sur le comportement en temps long de la solution de l'équation de réaction diffusion (4.1). Dans la Section 4.4, nous étudions la limite lente-rapide du processus déterministe en dimension infinie. Nous présentons dans la Section 4.5 des simulations numériques pour illustrer notre modèle et donnons dans la Section 4.6 quelques perspectives à ce chapitre.

## Notations et hypothèses

$\mathcal{Y}$  est un ouvert connexe borné de  $\mathbb{R}^u$  dont la frontière  $\partial\mathcal{Y}$  est de classe  $\mathcal{C}^3$ . Pour tout  $y \in \partial\mathcal{Y}$ , nous notons  $\nu(y)$  la normale extérieure à  $\partial\mathcal{Y}$  au point  $y$ . Pour une fonction  $\phi$  assez régulière et  $y \in \partial\mathcal{Y}$ , nous notons  $\partial_\nu\phi(y)$  le produit scalaire  $\nabla\phi(y) \cdot \nu(y)$ .

Nous définissons  $\mathbb{L}^p(\mathcal{Y})$  et  $\mathbb{H}^p$ , respectivement l'espace de Lebesgue et l'espace de Sobolev d'ordre  $p$  sur  $\mathcal{Y}$ . Nous rappelons l'inclusion suivante :  $\mathbb{H}^1(\mathcal{Y}) \subset \mathbb{L}^2(\mathcal{Y}) \subset \mathbb{H}^{-1}(\mathcal{Y})$  où  $\mathbb{H}^{-1}(\mathcal{Y})$  est l'espace dual de  $\mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$ .

Dans la suite, nous notons  $|\mathbf{n}| = \sum_{i=1}^d n^i$ , pour tout  $\mathbf{n} \in \mathbb{N}^d$  et nous effectuons

les hypothèses suivantes

**Hypothèses A.** — Les fonctions  $B_i$  ( $1 \leq i \leq d$ ) et  $D$  sont continues et lipschitziennes de  $\mathcal{Y}$  dans  $\mathbb{R}_+$ . Elles sont de plus bornées respectivement par des constantes finies  $\bar{B}_i > 0$  et  $\bar{D} > 0$ .

- La fonction d'interaction  $C$  est continue et lipschitzienne sur  $\bar{\mathcal{Y}}$ , et strictement positive. En particulier, il existe deux constantes  $\bar{C}, \underline{C}$  telles que  $0 < \underline{C} \leq C(y) \leq \bar{C}$  pour tout  $y \in \mathcal{Y}$ .
- Les constantes  $b_i, d_i$ , et  $c_{ij}$  sont strictement positives pour tout  $i, j \in \{1, \dots, d\}$

## 4.2 Construction trajectorielle et générateur étendu

Commençons par décrire la construction du processus lent-rapide  $(\mathbf{N}, H)$  partant d'un vecteur de proies  $\mathbf{n}_0 \in \mathbb{N}^d$  et d'une densité positive  $h_0 \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  de prédateurs. Avant le premier saut de la composante lente  $\mathbf{N}$ , l'évolution de la composante rapide  $H$  est régie par le système

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \phi(t, y) = m \Delta_y \phi(t, y) + \phi(t, y) \left( \mathcal{R}(\mathbf{n}_0, y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') \phi(t, y') dy' \right) \\ \partial_\nu \phi(t, y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial \mathcal{Y} \\ \phi(0, \cdot) = h_0 \end{cases} \quad (4.3)$$

Nous notons  $\phi_{\mathbf{n}_0, h_0}$  l'unique solution de (4.3), c'est une application continue de  $\mathbb{R}_+^*$  dans  $\mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$  et positive (Champagnat & Méléard [38, Théorème 4.6] et Coville [50, Théorème 1.1]). Le premier temps de saut dans la population de proies est noté  $T_1$ . Il est défini par sa fonction de répartition

$$\mathbb{P}(T_1 \leq t) = 1 - \exp\left(- \int_0^t \Theta(\mathbf{n}_0, \phi_{\mathbf{n}_0, h_0}(s, \cdot)) ds\right),$$

avec  $\Theta : \mathbb{N}^d \times \mathbb{L}^1(\mathcal{Y}) \rightarrow \mathbb{R}_+$ , le taux de saut total

$$\Theta(\mathbf{n}, h) = \sum_{i=1}^d n_i \left[ b_i + \left( d_i + \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j + \int_{\mathcal{Y}} B_i(y) h(y) dy \right) \mathbf{1}_{|\mathbf{n}| \geq 2} \right]. \quad (4.4)$$

Sur l'intervalle  $[0, T_1)$ ,  $H_t = \phi_{\mathbf{n}_0, h_0}(t, \cdot)$  et  $\mathbf{N}_t = \mathbf{n}_0$ .

Au temps  $T_1$ ,  $H_{T_1} = \phi_{\mathbf{n}_0, h_0}(T_1, \cdot)$  et le processus  $\mathbf{N}$  saute vers une nouvelle valeur.

Nous notons  $(e_i)_{1 \leq i \leq d}$  la base canonique de  $\mathbb{R}^d$ . Pour tout  $1 \leq i \leq d$ , une proie de type  $i$  meurt avec probabilité

$$\frac{n_i \left( d_i + \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j + \int B_i(y) \phi_{n_0, h_0}(T_1, y) dy \right)}{\Theta(\mathbf{n}_0, \phi_{n_0, h_0}(T_1, \cdot))} \mathbf{1}_{|\mathbf{n}_0| \geq 2},$$

et dans ce cas  $\mathbf{N}_{T_1} = \mathbf{n}_0 - e_i$ .

Pour tout  $1 \leq i \leq d$ , une proie de type  $i$  se reproduit avec probabilité

$$\frac{n_i b_i}{\Theta(\mathbf{n}_0, \phi_{n_0, h_0}(T_1, \cdot))},$$

alors,  $\mathbf{N}_{T_1} = \mathbf{n}_0 + e_i$ .

Le processus couplé  $(\mathbf{N}, H)$  est solution d'une équation différentielle stochastique dirigée par des mesures ponctuelles de Poisson. Nous introduisons une famille de  $2d$  mesures ponctuelles de Poisson indépendantes  $R^i(ds, d\theta)$  et  $M^i(ds, d\theta)$  (pour  $1 \leq i \leq d$ ) sur  $(\mathbb{R}_+)^2$  d'intensité  $ds d\theta$ . Ces mesures représentent respectivement les événements de reproduction et mort de chaque sous-population de proies. Une trajectoire du processus  $(\mathbf{N}, H)$  est solution des équations couplées

$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbf{N}_t = \mathbf{N}_0 + \sum_{i=1}^d \int_0^t \int_0^\infty e_i \mathbf{1}_{\theta \leq b_i N_{s-}^i} R^i(ds, d\theta) \\ \quad - \sum_{i=1}^d \int_0^t \int_0^\infty e_i \mathbf{1}_{\theta \leq N_{s-}^i (d_i + \sum_{j=1}^d c_{ij} N_{s-}^j + \int H_s(y) B_i(y) dy)} \mathbf{1}_{|\mathbf{N}_{s-}| \geq 2} M^i(ds, d\theta) \\ \partial_t H_t(y) = m \Delta_y H_t(y) + H_t(y) \left( \mathcal{R}(\mathbf{N}_t, y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t(y') dy' \right) \\ \partial_\nu H_t(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial \mathcal{Y} \end{array} \right. \quad (4.5)$$

Nous allons maintenant vérifier que ce processus couplé est bien défini pour tout  $t \geq 0$ , c'est-à-dire que la suite des temps de sauts tend vers  $+\infty$  presque-sûrement. Nous rappelons que le nombre total de proies est noté  $|\mathbf{N}|$ , et nous notons le nombre total de prédateurs par  $\|H_t\|_{\mathbb{L}^1} = \int_{\mathcal{Y}} H_t(y) dy$ .

**Théorème 4.2.1.** *Soit  $p \geq 1$ . Supposons que*

$$\mathbb{E}(|\mathbf{N}_0|^p) < +\infty \quad \text{et} \quad \mathbb{E}(\|H_0\|_{\mathbb{L}^1}^p) < +\infty \quad (4.6)$$

Alors pour tout  $T > 0$

$$\mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} |\mathbf{N}_t|^p) < +\infty, \quad \text{et} \quad \mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} \|H_t\|_{\mathbb{L}^1}^p) < +\infty, \quad (4.7)$$

*Démonstration.* (i) Le processus  $|\mathbf{N}|$  est majoré stochastiquement par un processus de naissance et mort  $\tilde{N}$  dont les transitions sont données par  $n \mapsto n + 1$  à taux  $\bar{b}n$  et  $n \mapsto n - 1$  à taux  $n(\underline{d} + \underline{c}n)\mathbf{1}_{n \geq 2}$ , avec  $\bar{b} = \max(b_i, 1 \leq i \leq d)$ ,  $\underline{d} = \min(d_i, 1 \leq i \leq d)$  et  $\underline{c} = \min(c_{ij}, 1 \leq i, j \leq d)$ . Pour un tel processus, le Théorème 3.1 de Fournier & Méléard [74] nous assure que sous l'hypothèse (4.6),

$$\mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} |\mathbf{N}_t|^p) \leq \mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} (\tilde{N}_t)^p) < +\infty.$$

(ii) Rappelons que  $\phi_{\mathbf{n}, h}$  est la solution de (4.3). Dans la suite, nous notons  $\rho_{\mathbf{n}, h} = \int \phi_{\mathbf{n}, h}(y) dy$  et nous oublierons les indices lorsqu'il n'y a pas de confusion possible. En intégrant l'équation (4.3), nous obtenons que

$$\frac{d}{dt} \rho(t) = \rho(t) \left( \int_{\mathcal{Y}} \mathcal{R}(\mathbf{n}, y) \frac{\phi(t, y)}{\rho(t)} dy - \rho(t) \int_{\mathcal{Y}} C(y) \frac{\phi(t, y)}{\rho(t)} dy \right).$$

Ainsi, nous en déduisons que

$$\frac{d}{dt} \rho(t) \leq (|\mathbf{n}| r \bar{B} - \underline{C} \rho(t)) \rho(t),$$

où  $\bar{B} = \max(\bar{B}_i, 1 \leq i \leq d)$ . En particulier pour tout  $t \geq 0$

$$\rho_{\mathbf{n}, h}(t) \leq \rho_{\mathbf{n}, h}(0) \vee \frac{|\mathbf{n}| r \bar{B}}{\underline{C}},$$

où  $a \vee b$  est le maximum entre  $a$  et  $b$ . Nous en déduisons que  $\forall t \in [0, T]$ ,

$$\|H_t\|_{\mathbb{L}^1} \leq \|H_0\|_{\mathbb{L}^1} \vee \frac{r \bar{B} \sup_{t \in [0, T]} |\mathbf{N}_t|}{\underline{C}}, \quad p.s. \quad (4.8)$$

et comme pour  $p \geq 1$ ,  $x \mapsto x^p$  est croissante sur  $\mathbb{R}_+$  nous obtenons que

$$\|H_t\|_{\mathbb{L}^1}^p \leq \|H_0\|_{\mathbb{L}^1}^p \vee \left( \frac{r \bar{B} \sup_{t \in [0, T]} |\mathbf{N}_t|}{\underline{C}} \right)^p, \quad p.s.$$

Ainsi

$$\mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} \|H_t\|_{\mathbb{L}^1}^p) \leq \mathbb{E}(\|H_0\|_{\mathbb{L}^1}^p) + \mathbb{E}\left(\left(\frac{r \bar{B} \sup_{t \in [0, T]} |\mathbf{N}_t|}{\underline{C}}\right)^p\right) < +\infty.$$

□



Nous avons donc montré que sous les hypothèses A et (4.6) pour  $p = 2$ , le processus couplé  $(\mathbf{N}_t, H_t)$  est bien défini pour tout  $t \geq 0$  et prend ses valeurs dans  $\mathbb{N}^d \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$ . C'est un processus déterministe par morceaux en dimension infinie dans le sens introduit par Buckwar & Riedler [28, Définition 3.]. Ces processus ont été introduit en neurosciences pour l'étude de la propagation des potentiels électriques sur la membrane des neurones [13, 28, 78, 152]. Ils généralisent les processus déterministes par morceaux en dimension finie introduits par Davis [55]. En dimension infinie, le générateur étendu des processus déterministes par morceaux a été caractérisé par Buckwar & Riedler [28, Théorème 4]. Nous donnons ci-dessous le générateur étendu dans le cas de notre processus couplé  $(\mathbf{N}, H)$ .

**Théorème 4.2.2** ([28], Theorem 4). *i) Une fonction  $f : \mathbb{N}^d \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$  mesurable et bornée et telle que  $t \mapsto f(\mathbf{n}, \phi_{\mathbf{n},h}(t, \cdot))$  est absolument continue  $\forall \mathbf{n} \in \mathbb{N}^d$ , est dans le domaine du générateur étendu du processus  $(\mathbf{N}_t, H_t)$ .*

*ii) De plus, si  $f$  est continûment Fréchet-différentiable par rapport à sa seconde variable et que l'on note  $T_f$  sa différentielle alors*

$$\begin{aligned} \mathcal{A}f(\mathbf{n}, h) &= \sum_{i=1}^d n_i \left( f(n + e_i, h) - f(n, h) \right) b_i \\ &\quad + \sum_{i=1}^d n_i \left( f(n - e_i, h) - f(n, h) \right) \left( d_i + \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j + \int_{\mathcal{Y}} h(y) B_i(y) dy \right) \mathbf{1}_{n_i \geq 2} \\ &\quad + T_f[n, h] \left( m \Delta_y h + h(\mathcal{R}(n, \cdot)) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') h(y') dy' \right) \end{aligned}$$

Nous rappelons qu'une application  $f : \mathbb{H}^1(\mathcal{Y}) \rightarrow \mathbb{R}$  est Fréchet-différentiable en  $h \in \mathbb{H}^1$  s'il existe un opérateur linéaire borné  $T_f[h] : \mathbb{H}^1(\mathcal{Y}) \rightarrow \mathbb{R}$  tel que

$$\lim_{\|u\|_{\mathbb{H}^1} \rightarrow 0} \frac{f(h + u) - f(h) - T_f[h](u)}{\|u\|_{\mathbb{H}^1}} = 0.$$

### 4.3 Comportement en temps long des solutions de l'équation aux dérivées partielles

Dans cette partie, nous rappelons des résultats connus sur le comportement en temps long des solutions  $\phi_{n,h}(t, y)$  de (4.3) pour  $n \in \mathbb{N}$  et une condition initiale  $h \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$ . En général nous omettrons la dépendance en la condition initiale  $h$ , mais nous

tâcherons de toujours garder présente la dépendance en le nombre de proies  $n$ . Afin de simplifier les notations, nous supposons que  $d = 1$ , c'est-à-dire que la population de proies est monomorphe. Nous notons alors  $\mathcal{R}_n(y) = \mathcal{R}(n, y) = rnB(y) - D(y)$ .

L'existence d'une solution stationnaire pour ce problème a été étudiée par Magal & Webb [120] dans le cas unidimensionnel et plus généralement par Leman et al. [107]. La solution stationnaire est reliée au problème de valeur propre suivant :

**Proposition 4.3.1** (Lemme 1.1, [107]). *Il existe une valeur propre principale  $\lambda_1^n$  au problème suivant :*

$$\begin{cases} m\Delta_y \bar{u}(y) - \mathcal{R}_n(y)\bar{u}(y) = \lambda_1^n \bar{u}(y), & \forall y \in \mathcal{Y} \\ \partial_\nu \bar{u}(y) = 0, & \forall y \in \partial\mathcal{Y} \end{cases} \quad (4.9)$$

*Cette valeur propre principale est simple et la fonction propre associée est strictement positive et unique à constante multiplicative près.*

*De plus,  $\lambda_1^n$  peut se calculer à l'aide du problème variationnel suivant :*

$$\lambda_1^n = - \min_{\substack{u \in \mathbb{H}^1(\mathcal{Y}) \\ u \neq \{0\}}} \frac{1}{\|u\|_{\mathbb{L}^2}} \left( \int_{\mathcal{Y}} m |\nabla u|^2 dy - \int_{\mathcal{Y}} \mathcal{R}_n(y) u^2(y) dy \right). \quad (4.10)$$

En fonction du signe de  $\lambda_1^n$ , plusieurs comportements sont possibles

**Proposition 4.3.2** (Théorème 1.2 et 1.4, [107]). *Nous supposons que la condition initiale  $\phi_0 \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$ .*

- i) Si  $\lambda_1^n > 0$  alors (4.3) a une unique solution stationnaire strictement positive  $\bar{\phi}_n \in \mathcal{C}^2(\mathcal{Y})$  et la solution  $\phi_n$  de (4.3) converge dans  $\mathbb{L}^\infty$  vers  $\bar{\phi}_n$ .*
- ii) Si  $\lambda_1^n \leq 0$  alors (4.1) n'admet pas de solution stationnaire positive non triviale et de plus  $\phi_n(t, \cdot) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{\mathbb{L}^\infty} 0$ .*

S'il est difficile de mettre en évidence des conditions nécessaires et suffisantes pour assurer que  $\lambda_1^n > 0$ , nous remarquons facilement que  $\lambda_1^n > 0$  dès lors que

$$\int_{\mathcal{Y}} \mathcal{R}_n(y) dy > 0. \quad (4.11)$$

En effet, en utilisant la formulation variationnelle (4.10), nous remarquons que pour toute fonction  $u \in \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$  non nulle,

$$\lambda_1^n \geq - \frac{1}{\|u\|_{\mathbb{L}^2}} \left( \int_{\mathcal{Y}} m |\nabla u|^2 dy - \int_{\mathcal{Y}} \mathcal{R}_n(y) u^2(y) dy \right).$$

En particulier si  $u$  est constante égale à  $u_0 \neq 0$

$$\lambda_1^n \geq \frac{u_0^2}{\|u_0\|_{\mathbb{L}^2}} \int_{\mathcal{Y}} \mathcal{R}_n(y) dy > 0.$$

Nous nous intéressons maintenant à la vitesse de convergence de la solution  $\phi_n$  vers sa limite stationnaire  $\bar{\phi}_n$ . Magal & Webb [120] ont démontré une convergence exponentielle dans le cas d'un espace d'état  $\mathcal{Y} = (0, 1)$  lorsque la condition initiale est positive et bornée dans  $\mathbb{L}^1$ . Le résultat suivant est une extension directe du Théorème 3.1 [120] à l'ouvert  $\mathcal{Y} \subset \mathbb{R}^u$ .

**Théorème 4.3.3.** *Fixons  $K$  et  $\eta$  deux constantes strictement positives. Supposons que  $\lambda_1^n > 0$ , et que la condition initiale  $\phi_0$  est dans  $\mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  et vérifie de plus*

$$0 < \eta \leq \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K.$$

*Alors il existe une constante  $M = M(n, \eta, K) > 0$  et un  $\delta = \delta(n) > 0$  tels que*

$$\|\phi_n(t, \cdot) - \bar{\phi}_n\|_{\mathbb{L}^1} \leq M e^{-\delta t}. \quad (4.12)$$

Ce résultat découle des propriétés du semigroupe associé à l'opérateur linéarisé  $\mathcal{O}^n = \Delta \cdot + \mathcal{R}_n \cdot$  et nous reprenons sa preuve dans l'Appendice A.

**Remarque.** *i) La constante  $\delta(n)$  obtenue dans cette preuve est de l'ordre du trou spectral  $\lambda_1^n - \lambda_2^n$  de l'opérateur linéarisé  $\mathcal{O}^n$ . Ainsi, les paramètres  $\delta(n)$  et  $M(n, \eta, K)$  qui interviennent dans (4.12) sont fortement dépendants de  $n$ .*

*ii) Nous nous intéressons ici à la vitesse de convergence en norme  $\|\cdot\|_{\mathbb{L}^1}$  mais des résultats similaires peuvent être obtenus en particulier pour la norme  $\|\cdot\|_{\mathbb{L}^2}$ . Dans notre cadre, nous verrons dans la suite qu'il est naturel de considérer la norme  $\|\cdot\|_{\mathbb{L}^1}$  car le processus  $\mathbf{N}$  dépend de la composante déterministe  $H$  via la moyenne pondérée  $\int B(y)H(y)dy$ .*

## 4.4 Limite lente-rapide du PDMP en dimension infinie

Dans cette partie, nous allons considérer un changement d'échelle de la composante rapide du processus déterministe par morceaux qui correspond à l'hypothèse que la masse des prédateurs est infiniment plus faible que celle des proies. En suivant la théorie métabolique [27, 174, 83, 81], nous supposons que lorsque la masse des prédateurs diminue, leurs taux de reproduction et de mort augmentent. Nous supposons de plus que lorsque leur masse diminue, la fréquence des mutations augmente ce qui est une conséquence directe de l'augmentation du nombre de naissances.

Ainsi, nous introduisons un paramètre  $\varepsilon$  et nous construisons un processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  à valeurs dans  $\mathbb{N} \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$  tel que

$$\begin{cases} \partial_t H_t^\varepsilon(y) = \frac{1}{\varepsilon} \left[ m \Delta_y H_t^\varepsilon(y) + H_t^\varepsilon(y) \left( \mathcal{R}(N_t^\varepsilon, y) - \int_{\mathcal{Y}} C(y') H_t^\varepsilon(y') dy' \right) \right] \\ \partial_\nu H_t^\varepsilon(y) = 0, \quad \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial\mathcal{Y} \end{cases} \quad (4.13)$$

et l'évolution du processus  $N^\varepsilon$  reste inchangée mais dépend du processus  $H^\varepsilon$ . Ce changement d'échelle correspond à une accélération de la composante rapide du processus couplé entre les sauts de sa composante lente. En effet, si  $\phi_n^\varepsilon$  est la solution de (4.13) lorsque  $N_t^\varepsilon = n$ , alors pour tout  $t \geq 0$

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

Dans la suite, nous nous intéressons à la limite lorsque  $\varepsilon$  tend vers 0 du processus  $N^\varepsilon$ . Notre intuition est la suivante : lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ , les dynamiques transitoires de la densité  $H^\varepsilon$  sont extrêmement rapides car la convergence de la solution de (4.3) vers son équilibre stationnaire est exponentiellement rapide. Ce résultat s'interprète biologiquement de la façon suivante : dans la limite de petite masse des prédateurs, le taux de mort des proies ne doit dépendre que de la population stationnaire de prédateurs. Ainsi, les proies évoluent en présence d'une population de prédateurs idéalement adaptée.

Nous introduisons une hypothèse supplémentaire sur les paramètres du modèle

**Hypothèses B.** *On suppose que*

$$\inf_{y \in \mathcal{Y}} \mathcal{R}_1(y) = \inf_{y \in \mathcal{Y}} rB(y) - D(y) > 0.$$

Ainsi la population de prédateurs est sur-critique. Sous cette hypothèse, nous remarquons facilement que la condition (4.11) est vérifiée et donc pour tout  $n \in \mathbb{N}^*$ ,  $\lambda_1^n > 0$ . De plus, cette hypothèse va nous permettre de minorer la norme  $\mathbb{L}^1$  des solutions de (4.3) et (4.13).

**Proposition 4.4.1.** *Nous supposons que les hypothèses (A) et (B) sont vérifiées. Alors pour tout  $n \in \mathbb{N}^*$  et toute condition initiale  $\phi_0 \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y}, \mathbb{R}_+)$  vérifiant de plus  $\inf_{y \in \mathcal{Y}} \mathcal{R}_1(y)/\bar{C} \leq \|\phi_0\|_{L^1} \leq nr\bar{B}/\underline{C}$ , nous obtenons que pour tout  $t \geq 0$*

$$\frac{\inf_{y \in \mathcal{Y}} \mathcal{R}_1(y)}{\bar{C}} \leq \|\phi_{n, \phi_0}(t, \cdot)\|_{L^1} \leq \frac{nr\bar{B}}{\underline{C}}.$$

*Démonstration.* Rappelons que  $\rho_{n,\phi_0}(t) = \int_{\mathcal{Y}} \phi_{n,\phi_0}(t,y) dy$ . En intégrant l'équation (4.3), nous obtenons que

$$\frac{d}{dt}\rho(t) = \rho(t) \left( \int_{\mathcal{Y}} \mathcal{R}_n(y) \frac{\phi_{n,\phi_0}(t,y)}{\rho(t)} dy - \rho(t) \int_{\mathcal{Y}} C(y) \frac{\phi_{n,\phi_0}(t,y)}{\rho(t)} dy \right).$$

Nous en déduisons d'une part que

$$\frac{d}{dt}\rho(t) \leq (nr\bar{B} - \underline{C}\rho(t))\rho(t).$$

et donc que  $\forall t \geq 0$

$$\rho(t) \leq \rho(0) \vee \frac{nr\bar{B}}{\underline{C}}.$$

D'autre part, pour la minoration,

$$\frac{d}{dt}\rho(t) \geq (\inf \mathcal{R}_1(y) - \bar{C}\rho(t))\rho(t).$$

Ainsi, avec l'hypothèse (B),  $\forall t \geq 0$

$$\rho(t) \geq \rho(0) \wedge \frac{\inf \mathcal{R}_1(y)}{\bar{C}},$$

avec  $a \wedge b = \min(a, b)$ . □

Nous pouvons maintenant énoncer le théorème.

**Théorème 4.4.2.** *Sous les hypothèses A et B, supposons de plus que la suite des conditions initiales  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  vérifie les conditions suivantes : la suite  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon)$  converge en loi vers  $(\bar{N}_0, H_0) \in \mathbb{N}^* \times \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  et il existe une constante  $L_0 > 0$  tel que pour tout  $\varepsilon > 0$ ,*

$$N_0^\varepsilon \leq L_0 \quad \text{et} \quad \frac{\inf \mathcal{R}_1(y)}{\bar{C}} \leq \int_{\mathcal{Y}} H_0^\varepsilon(y) dy \leq \frac{r\bar{B}L_0}{\underline{C}} \quad \text{p.s.} \quad (4.14)$$

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

$$\begin{aligned} \mathcal{L}f(n) = & (f(n+1) - f(n))bn \\ & + (f(n-1) - f(n))n(d + cn + \int_{\mathcal{Y}} B(y)\bar{\phi}_n(y)dy) \mathbf{1}_{n \geq 2} \end{aligned} \quad (4.15)$$

où  $\bar{\phi}_n$  est l'unique solution stationnaire strictement positive de (4.3).

*Démonstration.* Fixons  $T > 0$ . La preuve se structure en plusieurs étapes. Nous montrons tout d'abord l'unicité de la solution du problème de martingales associé au générateur (4.15). Puis, à l'aide d'une version tronquée du processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$ , nous montrons la convergence du processus  $N^\varepsilon$  vers le processus moyenné.

ETAPE 1 : UNICITÉ DE LA SOLUTION DU PROBLÈME DE MARTINGALES ASSOCIÉ À (4.15)

En utilisant un théorème de représentation des martingales associées aux processus de saut (voir par exemple Jacod & Shiryaev [94, Théorème III.2.26 p.157]), il est équivalent de montrer qu'il existe une unique solution (en loi) de l'équation différentielle stochastique :

$$\bar{N}_t = \bar{N}_0 + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{\theta \leq b\bar{N}_{s-}} - \mathbf{1}_{b\bar{N}_{s-} \leq \theta \leq \bar{N}_{s-}} \left( b + (d + c\bar{N}_{s-} + \int_{\mathcal{Y}} B(y) \bar{\phi}_{\bar{N}_{s-}}(y) dy) \mathbf{1}_{\bar{N}_{s-} \geq 2} \right) Q(ds, d\theta),$$

où  $Q$  est une mesure ponctuelle de Poisson sur  $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$  d'intensité  $ds d\theta$ .

La difficulté consiste à s'assurer que la suite des temps de saut tend vers  $+\infty$ . Pour cela, remarquons tout d'abord par la Proposition 4.4.1 que  $\forall n \in \mathbb{N}^*$

$$\int_{\mathcal{Y}} B(y) \bar{\phi}_n(y) dy \leq \frac{r\bar{B}^2}{\underline{C}} n.$$

De plus, en suivant Fournier & Méléard [74, Théorème 3.1], nous obtenons que pour tout  $t \geq 0$  il existe une constante  $c(t) > 0$  telle que

$$\mathbb{E} \left( \sup_{s \in [0, t]} (\bar{N}_s)^2 \right) \leq c(t) \mathbb{E}((\bar{N}_0)^2) < +\infty.$$

Ainsi, la solution  $\bar{N}$  de cette équation différentielle stochastique est bien définie pour tout  $t \in \mathbb{R}_+$  et on obtient l'unicité trajectorielle comme dans [74].

ETAPE 2 : CONVERGENCE D'UNE SUITE DE PROCESSUS TRONQUÉS

Pour montrer la convergence de  $N^\varepsilon$  vers  $\bar{N}$ , nous allons utiliser la convergence exponentielle donnée par le Théorème 4.3.3. Toutefois, celle-ci n'est valable que pour des conditions initiales bornées dans  $\mathbb{L}^1$ . C'est pourquoi nous allons définir une suite de processus tronqués  $(N^{\varepsilon, L}, H^{\varepsilon, L})_\varepsilon$ , pour chaque  $L > 0$  de la manière suivante.

Définissons les taux de saut tronqués pour tout  $n \in \mathbb{N}^*$  et  $h \in \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$

$$\begin{aligned} b^L(n) &= bn\mathbf{1}_{n \leq L}, \\ d^L(n, h) &= n(d + cn + \int_{\mathcal{Y}} B(y)h(y)dy)\mathbf{1}_{2 \leq n \leq L}. \end{aligned} \quad (4.16)$$

Nous construisons pour tout  $L \in \mathbb{N}$  et  $\varepsilon > 0$ , le processus déterministe par morceaux tronqué  $(N^{\varepsilon, L}, H^{\varepsilon, L})$  de condition initiale  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon)$  tel que  $H^{\varepsilon, L}$  vérifie (4.13) et le processus  $N^{\varepsilon, L}$  saute de  $n \rightarrow n + 1$  à taux  $b^L(n)$  et de  $n \rightarrow n - 1$  à taux  $d^L(n, H_t^{\varepsilon, L})$ .

Par l'hypothèse (4.14), pour tout  $L \geq L_0$  et  $\varepsilon > 0$ , la condition initiale  $(N_0^\varepsilon, H_0^\varepsilon)$  vérifie  $N_0^\varepsilon \leq L$  et  $\|H_0^\varepsilon\|_{\mathbb{L}^1} \leq r\bar{B}L/\underline{C}$  presque-sûrement, nous en déduisons à l'aide de la Proposition 4.4.1, que pour tout  $t \geq 0$  et  $\varepsilon > 0$

$$N_t^{\varepsilon, L} \leq L + 1 \quad \text{et} \quad \|H_t^\varepsilon\|_{\mathbb{L}^1} \leq \frac{r\bar{B}(L + 1)}{\underline{C}} \quad p.s. \quad (4.17)$$

et de plus que

$$\eta = \frac{\inf \mathcal{R}_1(y)}{\bar{C}} \leq \|H_t^\varepsilon\|_{\mathbb{L}^1} \quad p.s.$$

• 2A) : TENSION DES LOIS DES PROCESSUS TRONQUÉS

Pour montrer la tension de la suite  $(N^{\varepsilon, L})_\varepsilon$  dans  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}^*)$  nous utilisons le critère d'Aldous [8].

Remarquons tout d'abord qu'il découle de (4.17) que pour tout  $t \in [0, T]$ ,

$$\sup_\varepsilon \mathbb{E}(\sup_{t \in [0, T]} N_t^{\varepsilon, L}) \leq L + 1.$$

Ainsi, pour tout  $t \geq 0$  et  $L \geq L_0$ , la suite  $(N_t^{\varepsilon, L})_\varepsilon$  est tendue dans  $\mathbb{N}^*$ .

Nous fixons ensuite  $\delta > 0$  et des temps d'arrêts  $\sigma \leq \tau \leq (\sigma + \delta) \wedge T$  pour le processus  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$ . Nous rappelons que l'on déduit du Théorème 4.2.2 (appliqué à  $f(n, h) = n$  et  $f(n, h) = n^2$ ) et de la formule d'Itô (cf. [74, Proposition 3.4]) la décomposition en semi-martingale suivante

$$N_t^{\varepsilon, L} = N_0^\varepsilon + \int_0^t b^L(N_s^{\varepsilon, L}) - d^L(N_s^{\varepsilon, L}, H_s^{\varepsilon, L}) ds + M_t^{\varepsilon, L},$$

avec  $M_t^{\varepsilon, L}$  une martingale de saut pur de variation quadratique

$$\langle M^{\varepsilon, L} \rangle_t = \int_0^t b^L(N_s^{\varepsilon, L}) + d^L(N_s^{\varepsilon, L}, H_s^{\varepsilon, L}) ds.$$

Nous en déduisons donc que

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\left((N_\tau^{\varepsilon,L} - N_\sigma^{\varepsilon,L})^2\right) &= \mathbb{E}\left[\left(\int_\sigma^\tau b^L(N_s^{\varepsilon,L}) - d^L(N_s^{\varepsilon,L}, H_s^{\varepsilon,L})ds + M_\tau^{\varepsilon,L} - M_\sigma^{\varepsilon,L}\right)^2\right] \\ &\leq 2\left[\mathbb{E}\left(\left(\int_\sigma^\tau b^L(N_s^{\varepsilon,L}) + d^L(N_s^{\varepsilon,L}, H_s^{\varepsilon,L})ds\right)^2\right) + \mathbb{E}\left((M_\tau^{\varepsilon,L} - M_\sigma^{\varepsilon,L})^2\right)\right].\end{aligned}$$

En utilisant les majorations (4.17), il est facile de voir que le premier terme est borné par  $C_L\delta^2$  pour  $C_L$  une constante strictement positive indépendante de  $\varepsilon$ . Pour le second terme,

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\left((M_\tau^{\varepsilon,L} - M_\sigma^{\varepsilon,L})^2\right) &= \mathbb{E}\left(\int_\sigma^\tau b^L(N_s^{\varepsilon,L}) + N_s^{\varepsilon,L}(d + cN_s^{\varepsilon,L} + \int_{\mathcal{Y}} B(y)H_s^{\varepsilon,L}(y)dy)\mathbf{1}_{N_s^{\varepsilon,L} \geq 2}ds\right) \\ &\leq \delta(L+1)\left(b + d + c(L+1) + \frac{\bar{B}r\bar{B}(L+1)}{C}\right),\end{aligned}$$

où la dernière inégalité est obtenue en utilisant les majorations (4.17).

Ainsi

$$\mathbb{E}\left((N_\tau^{\varepsilon,L} - N_\sigma^{\varepsilon,L})^2\right) \leq (\delta + \delta^2)C_L,$$

pour une constante  $C_L > 0$  indépendante de  $\varepsilon$ .

• 2B) : IDENTIFICATION DE LA LIMITE

Supposons maintenant qu'il existe une sous-suite, toujours notée  $N^{\varepsilon,L}$  par commodité, qui converge en loi vers  $\bar{N}^L$ . Nous allons montrer que  $\bar{N}^L$  est solution du problème de martingale associé au générateur tronqué  $\mathcal{L}^L$  défini pour toute fonction  $f : \mathbb{N} \rightarrow \mathbb{R}$  bornée par

$$\mathcal{L}^L f(n) = \mathbf{1}_{n \leq L} \mathcal{L} f(n). \quad (4.18)$$

En suivant le Théorème 8.10 de Ethier & Kurtz [69, Chapitre 4], il suffit de montrer que pour tout  $k \in \mathbb{N}$ ,  $0 \leq t_1 \leq \dots \leq t_k \leq t \leq t+s \leq T$  et toutes fonctions  $f, f_1, \dots, f_k$  bornées de  $\mathbb{N} \rightarrow \mathbb{R}$ ,

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{E}\left[\left(f(N_{t+s}^{\varepsilon,L}) - f(N_t^{\varepsilon,L}) - \int_t^{t+s} \mathcal{L}^L f(N_u^{\varepsilon,L})du\right) \prod_{i=1}^k f_i(N_{t_i}^{\varepsilon,L})\right] = 0.$$

Notons  $\mathcal{A}^{\varepsilon,L}$  le générateur infinitésimal du processus  $(N^{\varepsilon,L}, H^{\varepsilon,L})$  et  $\hat{f}$  l'application de  $\mathbb{N} \times \mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  définie par  $\hat{f}(n, h) = f(n)$ . Alors la condition précédente se réécrit :

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{E}\left[\left(\int_t^{t+s} \mathcal{A}^{\varepsilon,L} \hat{f}(N_u^{\varepsilon,L}, H_u^{\varepsilon,L}) - \mathcal{L}^L f(N_u^{\varepsilon,L})du\right) \prod_{i=1}^k f_i(N_{t_i}^{\varepsilon,L})\right] = 0.$$



En utilisant l'expression de  $\mathcal{A}^{\varepsilon,L}$  donnée par le Théorème 4.2.2, pour tout  $(n, h) \in \mathbb{N} \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$ ,

$$\mathcal{A}^{\varepsilon,L} \hat{f}(n, h) - \mathcal{L}^L f(n) = (f(n-1) - f(n)) r B n \mathbf{1}_{2 \leq n \leq L} \int_{\mathcal{Y}} [h(y) - \bar{\phi}_n(y)] dy.$$

Il suffit donc de montrer que pour tout  $t \geq 0$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \mathbb{E} \left[ \int_0^t N_u^{\varepsilon,L} \int_{\mathcal{Y}} |H_u^{\varepsilon,L}(y) - \bar{\phi}_{N_u^{\varepsilon,L}}(y)| dy du \right] = 0. \quad (4.19)$$

Dans la suite, nous notons  $I_t^{\varepsilon,L}$  cette espérance.

Pour démontrer cette convergence, nous allons utiliser la convergence exponentielle de la solution  $\phi_{n,h}$  de l'équation aux dérivées partielles (4.3) vers sa solution stationnaire  $\bar{\phi}_n$  donnée par le Théorème 4.3.3. Nous appliquons ce Théorème pour  $\eta = \frac{\inf \mathcal{R}_1(y)}{C}$  et  $K = \frac{r\bar{B}(L+1)}{C}$ . Nous notons dans la suite  $M^L = \max(M(n, \eta, K); n \in \{1, \dots, L+1\}) > 0$  et  $\delta^L = \min(\delta(n), n \in \{1, \dots, L+1\}) > 0$ , ainsi pour tout  $n \in \{1, \dots, L+1\}$

$$\|\phi_{n,h}(t, \cdot) - \bar{\phi}_n\|_{\mathbb{L}^1} \leq M^L e^{-\delta^L t}, \quad \forall t \geq 0.$$

Rappelons également que la solution  $\phi_n^\varepsilon$  de (4.13) vérifie  $\phi_n^\varepsilon(t, \cdot) = \phi_n(t/\varepsilon, \cdot)$  pour tout  $t \geq 0$ .

Pour montrer (4.19), nous allons couper l'intégrale suivant la suite  $(T_k^{\varepsilon,L})_{k \in \mathbb{N}}$  des temps de saut de  $N^{\varepsilon,L}$ . Nous notons  $\phi_k^\varepsilon$  la solution de (4.13) pour  $n = N_{T_k^{\varepsilon,L}}^{\varepsilon,L}$  ayant comme condition initiale  $H_{T_k^{\varepsilon,L}}^{\varepsilon,L}$ . Ainsi sur l'intervalle de temps  $[T_k^{\varepsilon,L}, T_{k+1}^{\varepsilon,L}]$ ,

$$H_t^{\varepsilon,L}(y) = \phi_k^\varepsilon(t - T_k^{\varepsilon,L}, y), \quad \forall y \in \mathcal{Y}.$$

En particulier,  $\forall t \in [T_k^{\varepsilon,L}, T_{k+1}^{\varepsilon,L}]$ ,

$$\|H_t^{\varepsilon,L} - \bar{\phi}_{N_t^{\varepsilon,L}}\|_{\mathbb{L}^1} \leq M^L e^{-\delta^L \left(\frac{t - T_k^{\varepsilon,L}}{\varepsilon}\right)}.$$

Finalement en utilisant (4.17), nous en déduisons que

$$\begin{aligned} I_t^{\varepsilon,L} &\leq (L+1) \mathbb{E} \left( \sum_{k=0}^{\infty} \int_{T_k^{\varepsilon,L}}^{T_{k+1}^{\varepsilon,L} \wedge t} \|H_u^{\varepsilon,L}(y) - \bar{\phi}_{N_u^{\varepsilon,L}}(y)\|_{\mathbb{L}^1} du \right) \\ &\leq (L+1) M^L \mathbb{E} \left( \sum_{k=0}^{\infty} \int_{T_k^{\varepsilon,L}}^{T_{k+1}^{\varepsilon,L} \wedge t} e^{-\delta^L \left(\frac{u - T_k^{\varepsilon,L}}{\varepsilon}\right)} du \right). \end{aligned}$$

Remarquons maintenant que

$$\int_{T_k^{\varepsilon,L}}^{T_{k+1}^{\varepsilon,L} \wedge t} e^{-\delta L \left( \frac{u - T_k^{\varepsilon,L}}{\varepsilon} \right)} du = \int_0^{T_{k+1}^{\varepsilon,L} \wedge t - T_k^{\varepsilon,L}} e^{-\frac{\delta L u}{\varepsilon}} du \leq \frac{\varepsilon}{\delta L} \mathbf{1}_{T_k^{\varepsilon,L} \leq t}.$$

En combinant ces deux inégalités nous en déduisons que  $\forall t \geq 0$

$$I_t^{\varepsilon,L} \leq (L+1)M^L \mathbb{E} \left( \sum_{k=0}^{\infty} \frac{\varepsilon}{\delta L} \mathbf{1}_{T_k^{\varepsilon,L} \leq t} \right).$$

Notons  $A_t^{\varepsilon,L}$  le nombre de sauts du processus des proies avant le temps  $t$ , alors pour tout  $t \geq 0$

$$I_t^{\varepsilon,L} \leq \varepsilon \frac{(L+1)M^L}{\delta L} \mathbb{E}(A_t^{\varepsilon,L}).$$

En adaptant à  $N^{\varepsilon,L}$  la construction trajectorielle de  $\mathbf{N}$  définie en (4.5), nous obtenons que

$$A_t = \int_0^t \int_0^\infty \mathbf{1}_{\theta \leq bL(N_{s-}^{\varepsilon,L})} R(ds, d\theta) + \int_0^t \int_0^\infty \mathbf{1}_{\theta \leq dL(N_{s-}^{\varepsilon,L}, H_s)(y)} M(ds, d\theta),$$

où  $M$  et  $R$  sont des mesures ponctuelles de Poisson indépendantes d'intensité  $ds d\theta$  sur  $\mathbb{R}_+^2$ . En utilisant une nouvelle fois les majorations (4.17), nous montrons facilement que pour tout  $t \in [0, T]$  fixé,  $A_t^{\varepsilon,L}$  est majoré par une variable aléatoire de Poisson de paramètre  $a_t^L = t(L+1)(b+d+c(L+1) + r\bar{B}^2(L+1)/\underline{C})$ . Ainsi il existe une constante  $U(L, t) > 0$  telle que pour tout  $t \geq 0$

$$I_t^{\varepsilon,L} \leq \varepsilon U(L, t) \xrightarrow{\varepsilon \rightarrow 0} 0.$$

Pour conclure, il suffit de remarquer que la solution du problème de martingales associé à (4.18) est unique. Ceci est une conséquence directe de l'unicité de la solution du problème non tronqué démontrée à la première étape (voir Théorème 6.1 [69, Chapitre 4]).

**Remarque.** *Nous utilisons ici de façon cruciale le fait que le processus tronqué ne peut prendre qu'un nombre fini de valeurs car nous n'avons pas suffisamment d'information sur les comportements des constantes  $\delta, M$  données par le Théorème 4.3.3.*

### ETAPE 3 : RETOUR AU PROCESSUS NON TRONQUÉ

Pour revenir au processus non tronqué, nous allons utiliser le résultat suivant qui est une extension directe au cas des processus càdlàg du Lemme 11.1.1 de Stroock & Varadhan [162].

**Lemme 4.4.3** (Lemme 5.3 de Barton et al. [19]). *Soit  $\mathbb{P}^{(\varepsilon)}$  une suite de mesures de probabilités sur  $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathbb{N})$  et une suite  $(T^L)$  strictement croissante de temps d'arrêts (par rapport à la filtration naturelle  $\mathcal{F}$ ) dont la limite est infinie presque-sûrement. Pour tout  $L \geq 1$  soit  $(\mathbb{P}^{(\varepsilon, L)})_\varepsilon$  une suite relativement compacte de mesures de probabilité telle que  $\mathbb{P}^{(\varepsilon, L)}$  est égale à  $\mathbb{P}^{(\varepsilon)}$  sur  $\mathcal{F}_{T^L}$ . Si la mesure  $\mathbb{P}$  vérifie la condition suivante : pour tout  $L \geq 1$ , toute valeur d'adhérence de  $(\mathbb{P}^{(\varepsilon, L)})_\varepsilon$  est égale à  $\mathbb{P}$  sur  $\mathcal{F}_{T^L}$ , alors  $\mathbb{P}^{(\varepsilon)}$  converge vers  $\mathbb{P}$  lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ .*

Dans notre cas, le temps d'arrêt  $\tau^L$  est défini par  $\tau^L(\xi) = \inf\{t \geq 0, \xi_t \geq L + 1\}$  pour tout  $\xi \in \mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathbb{N})$ . Il est clair que la loi du processus limite  $\bar{N}$  est égale à celle que processus tronqué  $\bar{N}^L$  sur  $\mathcal{F}_{\tau^L}$  et nous avons montré dans la première étape que  $\mathbb{P}(\tau^L(\bar{N}) \leq t) \rightarrow_{L \rightarrow \infty} 0$ . Ceci nous permet donc de conclure que  $N^\varepsilon$  converge en loi vers  $\bar{N}$ .  $\square$

## 4.5 Simulations numériques : Applications à l'étude de l'évolution des communautés

Dans cette partie, nous illustrons les processus introduits dans ce chapitre avec un exemple de communauté proie-prédateur comportant deux sous-populations de proies.

Nous considérons une communauté de proies composée de deux types de proies caractérisés par deux réels  $t_1 = 0.3$  et  $t_2 = 0.7$ . Nous supposons que la stratégie des prédateurs est caractérisée par un phénotype bidimensionnel  $y = (\rho, g)$  où  $\rho$  est la préférence des prédateurs parmi les types de proies qu'il consomme et  $g$  est le degré de généralisme qui indique la gamme de proies que le prédateur peut consommer. Nous supposons que ce phénotype prend ces valeurs dans l'espace  $\mathcal{Y} = (0, 1) \times (0.003, 0.08)$ . L'intensité de la prédation sur les proies de trait  $t_i$  est proportionnelle à une densité gaussienne de moyenne  $t_i$  et de variance  $g$  :

$$B_i(y) = B_i(\rho, g) = \frac{1}{10\sqrt{g}} \exp\left(-\frac{(\rho - t_i)^2}{2g}\right), \quad i \in \{1, 2\}.$$

Cette intensité est en particulier maximale lorsque la préférence  $\rho$  des prédateurs est égale au trait  $t_i$  des proies. Nous faisons l'hypothèse que les traits de prédateurs n'influencent pas la mort naturelle ni la compétition entre prédateurs. Ainsi, l'intensité de la mort naturelle est choisie constante et nous supposons que la compétition entre prédateurs est logistique :

$$D(\rho, g) = 0, \quad C(\rho, g) = 1.$$

Nous nous intéressons ici à la question suivante : les dynamiques de coévolution du processus  $(\mathbf{N}, H)$  vont-elles entraîner la formation de deux populations de prédateurs spécialisées sur les types de proies  $t_1$  et  $t_2$  ou bien d'une unique population de généralistes ?

### Solution stationnaire de la dynamique des prédateurs (4.3)

Nous nous intéressons tout d'abord à la solution stationnaire  $\bar{\phi}_{\mathbf{n}}$  de (4.3) lorsque la communauté de proies est fixée et formée d'un nombre  $n_1$  de proies de type  $t_1 = 0.3$  et d'un nombre  $n_2$  de proies de type  $t_2 = 0.7$ . Les simulations de la solution stationnaire sont obtenues à partir de simulations de la solution de l'équation différentielle en temps long par la méthode des différences finies (voir Appendice B).

Nous supposerons tout d'abord que le généralisme  $g$  des prédateurs est fixé. Dans ce cas, nous étudierons l'influence de l'amplitude des mutations  $m$  et des tailles respectives  $n_1$  et  $n_2$  des populations de proies, sur la forme de la solution stationnaire.

Nous commençons par étudier la solution stationnaire de (4.3) dans le cas où la population de proies contient autant de proies de type  $t_1$  que de type  $t_2$  ( $n_1 = n_2 = 20$ ). Sur la Figure 4.1, nous traçons la solution stationnaire pour différentes valeurs du généralisme  $g$ . Nous traçons également la fonction  $\mathcal{R}(\mathbf{n}, \rho) = n_1 B_1(\rho, g) + n_2 B_2(\rho, g)$  afin de visualiser comment le généralisme modifie le taux de croissance des prédateurs.

Nous observons que lorsque la valeur du généralisme est élevée ( $g = 0.08$ , Figure 4.1A) la solution stationnaire présente un unique mode pour  $\rho = 0.5 = (t_2 - t_1)/2$ . Lorsque la spécialisation augmente, ou de façon équivalente lorsque  $g$  diminue, alors la solution présente deux modes proches pour  $g = 0.03$  sur la Figure 4.1B, puis pour  $g = 0.008$  et  $g = 0.003$  (Figures 4.1C et 4.1D) deux modes centrés sur  $t_1$  et  $t_2$ . Ces résultats s'interprètent biologiquement de la façon suivante. Lorsque le généralisme est élevé, les prédateurs ont une valeurs de préférence intermédiaire que leur permet de consommer au mieux les différentes proies disponibles, alors que lorsque le généralisme est faible, deux sous-espèces de prédateurs spécialistes de chacune des populations de proies apparaissent.

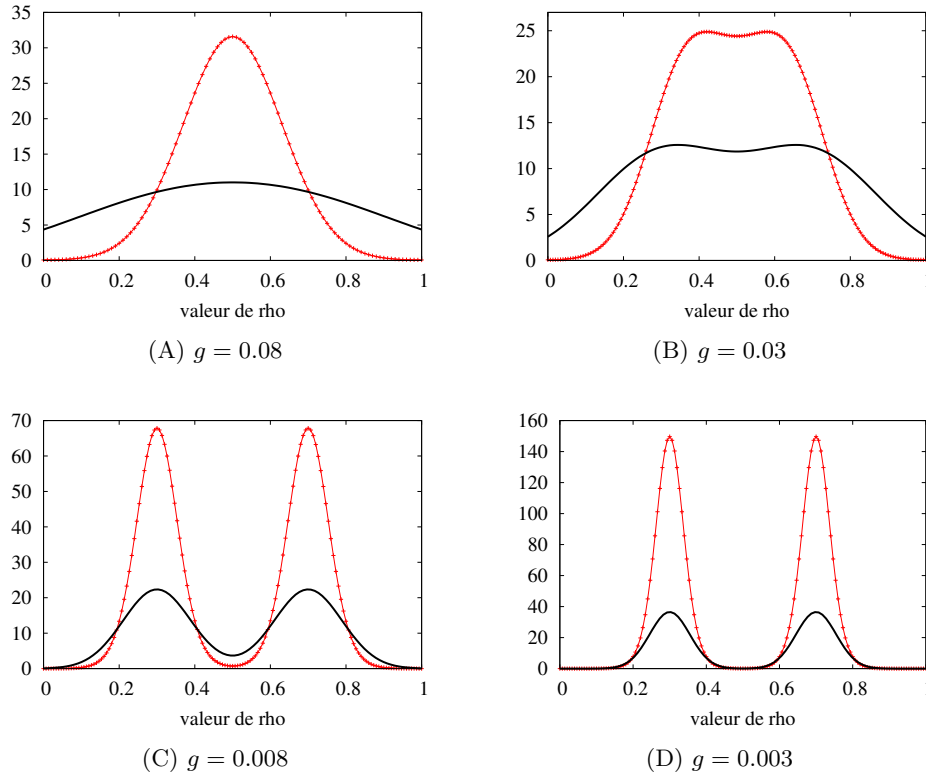


FIGURE 4.1 – Solution stationnaire de (4.3) (-+-) en fonction de la préférence  $\rho \in (0, 1)$  des prédateurs pour différentes valeurs du généralisme  $g$ . Nous avons également tracé le taux de croissance des prédateurs  $\mathcal{R}(\mathbf{n}, \rho) = n_1 B_1(\rho, g) + n_2 B_2(\rho, g)$  (-). Amplitude des mutations :  $m = 0.01$ .

Nous nous intéressons ensuite à l'impact de l'amplitude des mutations  $m$ . Dans la Figure 4.2, nous augmentons cette amplitude  $m = 0.3$  par rapport à la Figure 4.1.

Nous observons que, pour des valeurs faible de généralisme, les modes de la solution stationnaire sont moins marqués sur la Figure 4.2 que sur la Figure 4.1. En particulier sur la Figure 4.2D, un nombre important de prédateurs portent des traits intermédiaires dans  $(0.4, 0.6)$  alors que le taux de croissance des ces populations est presque nul. Cette population est maintenue par l'arrivée de nombreux mutants grâce à la forte amplitude des mutations. Ces populations ne peuvent se maintenir lorsqu'il n'apparaît pas assez de mutants ce qui est le cas lorsque l'amplitude des mutations est plus petite (Figure 4.1D). Nous observons donc que lorsque la taille de mutation

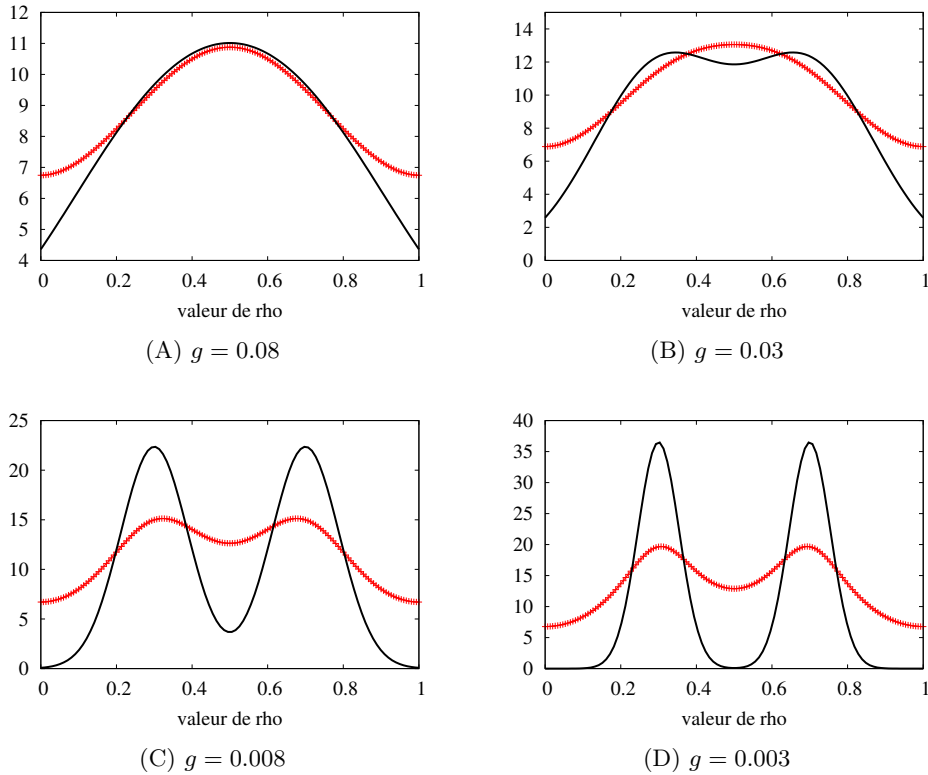


FIGURE 4.2 – Solution stationnaire de (4.3) (---) en fonction de la préférence  $\rho \in (0, 1)$  des prédateurs pour différentes valeurs du généralisme  $g$ . Amplitude des mutations  $m = 0.3$ .

diminue, la solution stationnaire se concentre autour des traits portés par les proies (pour des petites valeurs du généralisme). Ce phénomène de concentration a été étudié mathématiquement par Raoul [151] et Desvillettes et al. [59] qui s'intéressent au comportement en temps long des solutions de (4.1) lorsque  $m \rightarrow 0$ . En particulier, ces travaux montrent que les solutions se concentrent, lorsque  $m \rightarrow 0$ , sur les valeurs de trait qui maximisent le taux de croissance. Dans notre cas, il s'agit bien des deux valeurs  $t_1$  et  $t_2$ .

Dans un second temps, nous étudions l'impact sur la solution stationnaire des tailles respectives de chaque sous-population de proies. Dans la Figure 4.3, nous prenons  $n_2 = 25$  et  $n_1 = 20$  c'est-à-dire qu'il y a plus de proies de trait  $t_2$  que de trait  $t_1$ . Dans ce cas, nous nous attendons à observer un unique mode décalé vers  $t_2$ , lorsque le généralisme est élevé et à observer deux modes dont les hauteurs diffèrent,

lorsque le spécialisme est élevé. En effet, l'on s'attend à ce que la population qui a le plus de ressources disponibles soit plus importante.

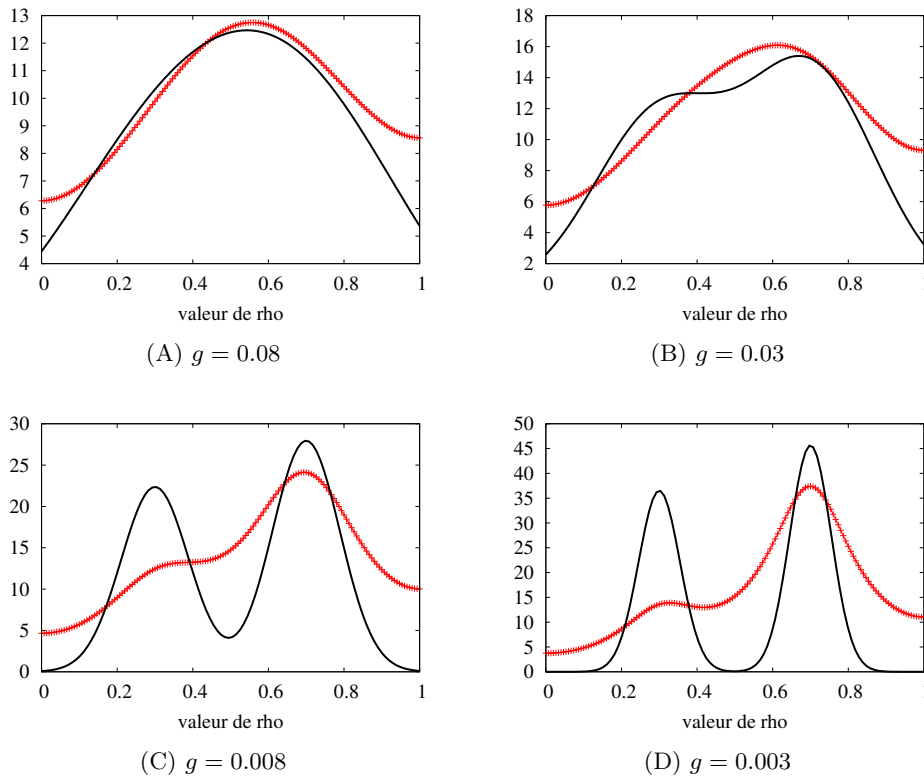


FIGURE 4.3 – Solution stationnaire de (4.3) (-+-) et valeurs du taux de croissance  $\mathcal{R}(\mathbf{n}, \cdot)$  (-) dans le cas où il y a 20 proies de trait  $t_1 = 0.3$  et 25 proies de trait  $t_2 = 0.7$ . Amplitude des mutations  $m = 0.3$ .

Lorsque le généralisme est important, nous observons bien un unique mode (Figures 4.3B et 4.3A). Ce dernier est décalé vers la population la plus abondante : nous obtenons numériquement que le mode est situé à  $\rho = 0.56$  lorsque  $g = 0.08$  et  $\rho = 0.613$  lorsque  $g = 0.03$ . De nouveau, lorsque le généralisme diminue, la solution stationnaire présente deux maxima locaux (Figures 4.3D et 4.3C), toutefois il est difficile de distinguer clairement deux pics dans la solution.

Enfin, sur la Figure 4.4, nous diminuons à nouveau l'amplitude des mutations  $m$  pour les populations de prédateurs spécialistes. Dans ce cas la solution stationnaire ne présente qu'un unique mode situé sur la valeur de trait de la population de proies la

plus abondante. À nouveau ce phénomène est lié aux travaux de [151] et décrit le fait que lorsque les mutations sont rares, la solution se concentre sur les maxima du taux de croissance, donc dans ce cas, sur la population de proies la plus abondante. Cette disparition des prédateurs spécialisés sur la population de proies la moins abondante est difficile à interpréter biologiquement.

De plus, nous avons observé que même pour des différences très faibles des tailles  $n_1$  et  $n_2$  des populations de proies, la population de prédateurs stationnaire ne comporte presque que des individus spécialisés sur les proies les plus abondantes. Ainsi, la forme de la solution stationnaire observée pour des tailles identiques  $n_1 = n_2$  (Figure 4.1D) est peu stable aux perturbations de ces valeurs

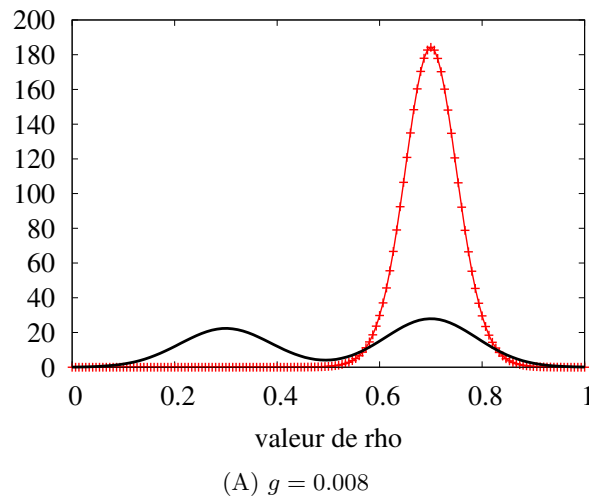


FIGURE 4.4 – Solution stationnaire de (4.3) (---) et valeurs de la fonction  $\mathcal{R}(\mathbf{n}, \cdot)$  (—) dans le cas où il y a 20 proies de trait  $t_1 = 0.3$  et 25 proies de trait  $t_2 = 0.7$ . Amplitude des mutations  $m = 0.01$ .

Nous allons maintenant prendre en compte à la fois l'évolution de la préférence et du généralisme, afin d'étudier quelle stratégie (généraliste ou spécialiste) est favorisée. Ainsi, nous considérons le trait  $y = (\rho, g)$  en dimension 2 prenant ses valeurs dans l'espace  $\mathcal{Y} = (0, 1) \times (0.003, 1.003)$ . Sur la Figure 4.5 nous avons tracé la solution stationnaire de (4.3) en fonction des traits  $y = (\rho, g)$  du prédateurs. Nous observons que la population de prédateurs se concentre autour de la valeur minimale du généralisme. C'est-à-dire que les traits favorisés sont les stratégies spécialistes. Ceci est lié au fait que nous n'avons pas pris en compte de coût à la spécialisation. Ainsi, la coévolution de la préférence et du généralisme des prédateurs semble entraîner une forte spécialisation des prédateurs. Ce phénomène est intéressant car il



pourrait expliquer pourquoi l'on trouve de très nombreux insectes spécialistes dans les communautés arbres-insectes [153].

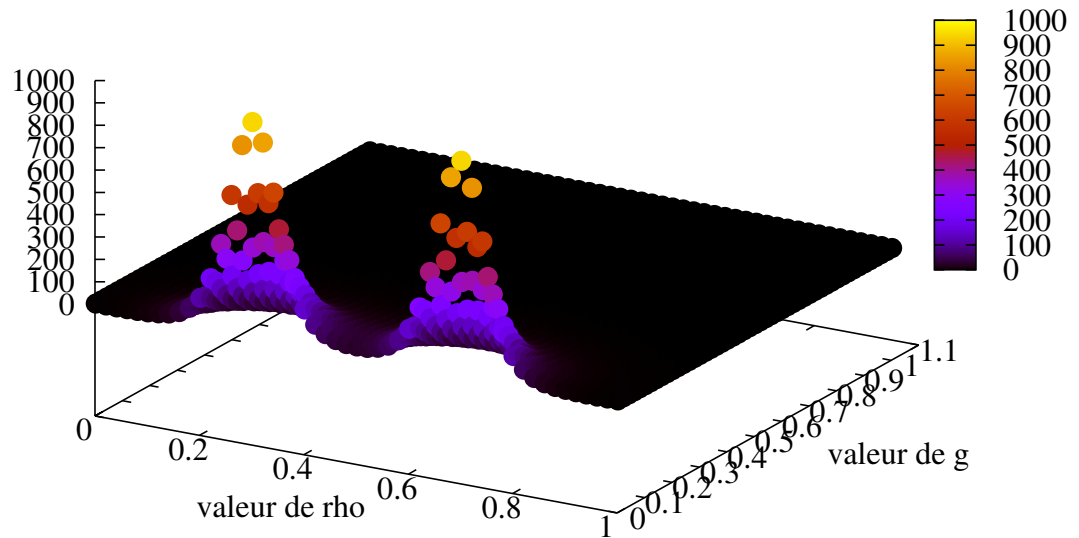


FIGURE 4.5 – Solution stationnaire de l'équation différentielle en dimension 2 lors de la coévolution de la préférence et du généralisme. Amplitude des mutations  $m = 0.01$ .

### Simulations du processus déterministe par morceaux

Dans le paragraphe précédent, nous avons étudié la solution stationnaire de (4.3) pour une population de proies fixée. Nous allons maintenant considérer la dynamique du processus déterministe par morceaux en dimension infinie  $(\mathbf{N}, H)$  avec  $\mathbf{N} = (N_1, N_2)$  le vecteur des nombres de proies portant les traits  $t_1$  et  $t_2$  et  $H$  la densité de prédateurs en fonction de la préférence  $\rho$ . Nous gardons fixe la valeur du généralisme  $g = 0.008$ , ce qui facilitera la visualisation de l'évolution temporelle du processus.

Nous supposons que les traits  $t_1$  et  $t_2$  des proies représentent des défenses qua-

litatives, c'est-à-dire des défenses qui induisent un coût écologique (i.e. qui influent sur les capacités d'interactions). De telles défenses, comme les alkaloïdes ou la nicotine produits par les plantes (voir [161, 138] et la Section 1.1 pour de nombreux exemples), n'induisent en particulier pas de modification des taux de reproduction et mort naturelle des individus. Ainsi, dans les simulations, nous avons supposé le taux de reproduction et le taux de mort naturelle constants  $b_1 = b_2 = 0.4$  et  $d_1 = d_2 = 0$ . Nous modélisons l'impact de ces défenses sur la compétition entre proies par un coût en terme de distance phylogénétique : la compétition intra-spécifique est plus importante que la compétition inter-spécifique au sein de la population de proies ( $c_{11} = c_{22} = 0.009$  et  $c_{12} = c_{21} = 0.005$ ).

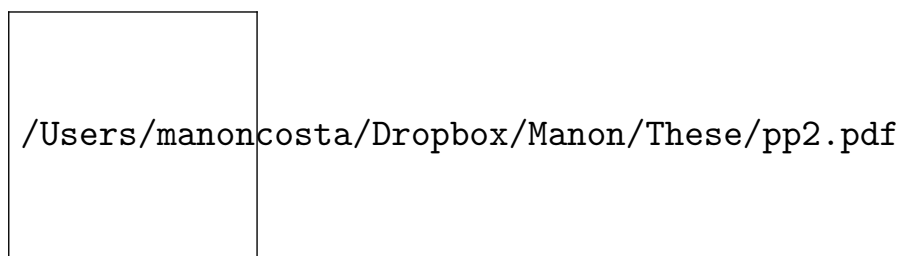


FIGURE 4.6 – Simulation d'une trajectoire du processus déterministe par morceaux  $(\mathbf{N}, H)$  sur l'intervalle de temps  $[0, 50]$ . Paramètres utilisés :  $m = 0.01$ ,  $r = 1$ . Condition initiale : 25 proies de trait 0.3 et 25 proies de trait 0.7 et une population de prédateurs uniformément répartie  $h_0 \equiv 1$ .

Sur la Figure 4.6, nous avons tracé l'évolution au cours du temps de la densité de prédateurs  $H$  ainsi que des nombres de proies de trait  $t_1 = 0.3$  et  $t_2 = 0.7$ . Nous observons des oscillations des nombres de proies ainsi que des tailles des populations de prédateurs spécialisées sur chacun des traits  $t_1$  et  $t_2$ . Ces oscillations sont liées au fait que la solution stationnaire  $\bar{\phi}_{(n_1, n_2)}$  charge majoritairement la population de proies la plus abondante (Figures 4.4 et 4.2C), et qu'à chaque instant, la densité de prédateurs est assez proche de son équilibre stationnaire. Ainsi, lorsqu'une sous-population de proies devient plus abondante, cela entraîne une modification des traits présents chez les prédateurs. De plus, cette répartition des prédateurs favorise l'apparition d'oscillations des tailles des sous-populations de proies. En effet, la population de proies la plus abondante subit toujours l'intensité de prédation la plus forte et donc une forte mortalité, tandis que la population de proies la moins abondante ne subit quasiment pas de prédation. Ainsi, à chaque instant, la population de proies la moins nombreuse est favorisée.

L'apparition de ces oscillations est due au choix d'une fréquence de mutation faible

$m = 0.01$ . En effet, nous avons observé précédemment que lorsque les mutations sont rares, la solution stationnaire de l'équation aux dérivées partielles (4.3) se concentre sur la valeur du trait portée par la population de proies la plus abondante. Nous avons volontairement choisi un paramètre de mutation faible afin de mieux visualiser les dynamiques oscillantes qui peuvent apparaître dans ces communautés proies-prédateurs lentes-rapides. Toutefois, si la fréquence de mutation était plus importante, nous observerions également des oscillations dans les tailles des populations, mais d'amplitude moins importante.

## 4.6 Perspectives

Comme nous l'avons mentionné, il s'agit d'un travail en cours. Plusieurs questions restent encore ouvertes notamment en ce qui concerne la prise en compte des phénotypes des proies. Nous mentionnons ici plusieurs directions de recherches et quelques pistes pour les démonstrations.

### 4.6.1 Convergence du processus $H^\varepsilon$

Le Théorème 4.4.2 permet de se ramener, lorsque l'on accélère la composante rapide du processus déterministe par morceaux, à l'étude d'un processus en dimension 1. Ce théorème nécessite toutefois des hypothèses assez restrictives sur la condition initiale, dues au fait que l'on ne contrôle pas les constantes  $M$  et  $\delta$  du Théorème 4.3.3. Nous avons en particulier besoin de pouvoir se ramener à des processus lents tronqués ne prenant qu'un nombre fini de valeurs. Il ne nous est donc pas possible de d'étendre cette méthode au cas où que le processus lent  $N^\varepsilon$  évolue comme un processus de naissance et mort avec mutations sur un espace continu, ce qui modéliserait des phénotypes des proies dans un espace continu. En effet, dans ce cas, le processus lent prendrait ses valeurs dans un espace de dimension infinie

Pour contourner cette difficulté, une idée serait de démontrer la convergence vers le processus moyenné  $\bar{N}$  différemment, en n'utilisant pas le Théorème 4.3.3. En particulier, Kurtz [104] (voir également [17, 129]) a développé une méthode générale pour étudier ce type de convergence lente-rapide consistant à étudier simultanément la convergence de la composante lente  $N^\varepsilon$  et de la suite des mesures d'occupation aléatoires définies sur  $\mathbb{R} \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$  par

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

En effet, il n'est pas possible d'obtenir la convergence de la suite  $(N^\varepsilon, H^\varepsilon)$  dans l'espace  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N} \times \mathbb{H}^1(\mathcal{Y}))$  car la limite attendue pour le processus continu  $H^\varepsilon$  est

le processus de saut  $(\bar{\phi}_{\bar{N}_t})_{t \geq 0}$  qui à chaque instant associe la solution stationnaire positive associée (4.3) pour  $n = \bar{N}_t$ .

L'intérêt de cette méthode est d'obtenir simultanément la convergence des composantes lentes et rapides du processus couplé. Ainsi, elle nous permettrait d'améliorer le Théorème 4.4.2. Toutefois, une première difficulté est de montrer la tension de la suite de mesures aléatoires  $\Gamma^\varepsilon$ . En effet, cela nécessite des contrôles sur la norme  $\mathbb{H}^1$  du processus  $H^\varepsilon$  (car les bornés de  $\mathbb{H}^1$  sont compacts dans  $\mathbb{L}^2$ ).

Une seconde approche assez similaire consiste à définir les mesures associées aux densités  $H^\varepsilon$  :

$$m^\varepsilon(dy) = H^\varepsilon(y)dy.$$

La mesure  $m^\varepsilon$  est une variable aléatoire à valeurs dans  $\mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}})$ , l'ensemble des mesures finies sur  $\bar{\mathcal{Y}}$ . Ce point de vue présente l'avantage que les compacts de  $\mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}})$  sont plus faciles à caractériser que les compacts de  $\mathbb{H}^1(\mathcal{Y})$  ou de  $\mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$ .

Dans ce cadre, on peut montrer que si l'on définit des mesures

$$\Upsilon^\varepsilon([0, t], A) = \int_0^t \mathbf{1}_A(m_s^\varepsilon) ds, \quad \forall t \geq 0, \forall A \in \mathcal{B}(\mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}})).$$

alors  $(N^\varepsilon, \Upsilon^\varepsilon)$  est tendue dans  $\mathbb{D}([0, T], \mathbb{N}) \times \mathcal{S}([0, T] \times \mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}}))$  où  $\mathcal{S}([0, T] \times \mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}}))$  est un sous espace de l'ensemble des mesures finies  $\mu$  sur  $[0, T] \times \mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}})$  telles que  $\mu([0, t], \mathcal{M}(\bar{\mathcal{Y}})) = t$  pour tout  $t \geq 0$ .

Toutefois, la difficulté consiste alors à identifier le processus limite. Considérons une valeur d'adhérence  $(\bar{N}, \bar{\Upsilon})$ . La mesure  $\bar{\Upsilon}$  est une mesure sur  $\bar{\mathcal{Y}}$  qui ne devrait charger que les mesures de Dirac en les solutions stationnaires  $\bar{\phi}_{\bar{N}}$  associées au processus moyenné  $\bar{N}$ . Il faut identifier ces mesures spécifiques et montrer que le support de  $\bar{\Upsilon}$  est réduit à cet ensemble.

#### 4.6.2 Introduction de mutations dans la population de proies moyennée

Nous avons justifié dans le Théorème 4.4.2, la construction d'un processus moyenné  $\bar{N}$  comme une limite du processus  $N^\varepsilon$  lorsque la masse des prédateurs est infiniment petite. D'un point de vue biologique, ce processus représente les dynamiques démographiques d'une communauté de proies évoluant sous la pression de prédateurs idéalement adaptés. Une question naturelle serait d'ajouter des mutations dans le processus  $\bar{N}$ , et d'étudier l'évolution des phénotypes des proies soumises à la pression de prédateurs "optimaux" à chaque instant. Nous pourrions alors étudier si les phénotypes de proies sélectionnés dans ce processus sont les mêmes que lorsque les deux espèces coévoluent à des vitesses similaires (comme dans le Chapitre 2).

D'un point de vue mathématique, il est possible d'ajouter des mutations au processus  $\bar{N}$  de la façon suivante. Considérons que les proies sont caractérisées par un trait  $x$  à valeurs dans un sous-espace  $\mathcal{X}$  de  $\mathbb{R}^v$  ( $v \geq 1$ ). Nous représentons l'état de la communauté par sa mesure empirique à valeurs dans l'espace

$$\left\{ \sum_{i=1}^n \delta_{x_i}, n \in \mathbb{N}, (x_1, \dots, x_n) \in \mathcal{X}^n \right\}.$$

Sous des hypothèses de positivité de la fonction de prédation  $B(x, y)$  des prédateurs de trait  $y$  sur les proies de trait  $x$ , nous définissons pour chaque mesure empirique  $\nu$ , la solution stationnaire  $\bar{\phi}_\nu$  de (4.3) dans laquelle le taux de croissance est fonction de  $\nu$  :  $\mathcal{R}(\nu, y) = \int B(x, y)\nu(dx)$ .

Ainsi, nous introduisons un processus moyenné  $\bar{\nu}_t$  à valeurs mesures dont les dynamiques sont les suivantes. Chaque individu de trait  $x$  se reproduit à un taux  $b(x)$ . A chaque naissance, avec une probabilité  $1 - u$  il transmet son trait à son descendant, et avec probabilité  $u$ , il se produit une mutation. Dans ce cas, le trait du descendant est  $x + l$  où  $l$  est distribué selon une loi  $m(x, l)dl$ . Chaque individu de trait  $x$  meurt à un taux  $d(x) + \int c(x, x')\bar{\nu}(dx') + \int B(x, y)\bar{\phi}_\nu(y)dy$ .

Pour étudier mathématiquement l'évolution phénotypique de la population de proies modélisée par  $\bar{\nu}$ , deux approches seraient alors possibles. La première est une approche en grande population, dans laquelle on suppose que les mutations sont rares (voir Champagnat [32], et le Chapitre 2). Cette approche permet de décrire l'évolution phénotypique par un processus de saut décrivant les équilibres successifs de la communauté. Pour utiliser cette approche, il est nécessaire de connaître le comportement de  $\bar{\phi}_\nu$  lorsque la masse de  $\nu$  tend vers l'infini.

Une seconde approche a été développée par Champagnat & Lambert [37] afin d'étudier l'évolution phénotypique d'une population sans effectuer l'hypothèse de grande population. Dans ce cas, les auteurs mettent en évidence une échelle de mutations rares dans laquelle l'évolution est décrite par un processus de saut dépendant de la mesure invariante de la population de proies sans mutation lorsque le nombre de traits de proies est fixé.

### 4.6.3 Stratégies des proies et de leurs prédateurs

Enfin, de nombreuses questions restent en suspens concernant les stratégies de défenses des proies et d'adaptation des prédateurs. Nous avons étudié dans le Chapitre 2 la coévolution de deux types de défenses de proies (qualitatives et quantitatives) ainsi que celle des préférences et du généralisme des prédateurs. Si les mêmes types

de traits sont également présents dans les communautés de type arbres-insectes, il semble que les arbres privilégient les défenses qualitatives (qui n'induisent aucun coût sur la reproduction) et que la plupart des insectes qui se nourrissent sur ces arbres soient spécialistes (voir Robinson et al. [153]). Ainsi, plusieurs questions se posent :

- Les différences d'échelles de temps entre proies et prédateurs sont-elles à l'origine de la sélection de stratégies de défenses qualitatives plutôt que des défenses quantitatives ?
- Est-ce que le fait que les prédateurs s'adaptent très rapidement favorise la spécialisation des communautés sur les proies présentes ?

Nous avons vu sur la Figure 4.5 qu'en présence de deux populations de proies utilisant des défenses qualitatives différentes, la coévolution de la préférence et du spécialisme des prédateurs entraîne la formation de deux sous-populations de spécialistes. Toutefois, la présence de ces deux sous-populations est fortement conditionnée par les nombres respectifs de proies dans les deux communautés et par la fréquence de mutation (Figures 4.1 et 4.3).

De plus, il serait intéressant de comparer les résultats de ce modèle, avec le modèle développé dans le Chapitre 2 afin d'évaluer réellement l'impact des différences d'échelles de temps sur la coévolution des phénotypes des proies et des prédateurs.

## A Preuve du Théorème 4.3.3

Dans cette appendice, nous donnons la preuve du Théorème 4.3.3 que nous rappelons ci-dessous. Cette preuve est une extension directe de celle du Théorème 3.1 dans [120] à l'ouvert  $\mathcal{Y} \subset \mathbb{R}^u$ .

**Théorème A.1** (Théorème 4.3.3). *Fixons  $K$  et  $\eta$  deux constantes strictement positives. Supposons que  $\lambda_1^n > 0$ , et que la condition initiale  $\phi_0$  est dans  $\mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  et vérifie de plus*

$$0 < \eta \leq \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K.$$

*Alors il existe une constante  $M = M(n, \eta, K) > 0$  et un  $\delta = \delta(n) > 0$  tels que*

$$\|\phi_n(t, \cdot) - \bar{\phi}_n\|_{\mathbb{L}^1} \leq M e^{-\delta t}. \quad (4.20)$$

Comme nous l'avons vu précédemment, le comportement en temps long de la solution de (4.3) est fortement lié aux solutions du problème linéarisé :

$$\begin{cases} \partial_t v(t, y) = m \Delta_y v(t, y) + v(t, y) \mathcal{R}_n(y), & \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{Y} \\ \partial_\nu v(t, y) = 0, & \forall (t, y) \in \mathbb{R}_+ \times \partial \mathcal{Y} \\ v(0, \cdot) = \phi_0 \end{cases} \quad (4.21)$$

Dans la suite, nous considérons une condition initiale  $\phi_0$  dans  $\mathbb{L}^2(\mathcal{Y})$  positive et notons  $v_n(t, y)$  la solution de (4.21). L'opérateur  $\mathcal{O}^n$  défini par

$$\mathcal{O}^n : v \mapsto Bv = m \Delta_y v + v \mathcal{R}_n(y),$$

est un opérateur elliptique symétrique, compact, et positif. En particulier, l'étude du semi-groupe de cet opérateur permet de déduire les propriétés suivantes.

**Lemme A.2** (Magal & Webb [120]). *1. On peut écrire  $\mathbb{L}^1 = X_1^n \oplus X_2^n$  avec  $X_1^n = \{c \bar{u}_1^n, c \in \mathbb{R}\}$  et  $\bar{u}_1^n$  est vecteur propre strictement positif de  $\mathcal{O}^n$  associé à la valeur propre maximale  $\lambda_1^n$ .*

*2. Les sous-espaces  $X_1^n$  et  $X_2^n$  sont stables dans le sens suivant : si  $\phi_0 \in X_i^n$ , alors la solution  $v_n(t) \in X_i^n$ , pour tout  $t \geq 0$  et  $i \in \{1, 2\}$ .*

*3. On peut définir une projection spectrale  $P_1^n$  sur  $X_1$  telle que*

$$P_1^n v_n(t) = e^{\lambda_1^n t} P_1^n \phi_0, \quad \forall t \geq 0,$$

*et si  $P_2^n = I - P_1^n$  alors il existe des constantes  $\delta^n > 0$  et  $U^n > 0$  telles que  $\forall t \geq 0$ ,*

$$\|P_2^n v_n(t)\|_{\mathbb{L}^1} \leq U^n \|P_2^n \phi_0\|_{\mathbb{L}^1} e^{(\lambda_1^n - \delta^n)t}. \quad (4.22)$$

4. La projection  $P_1^n$  vérifie que toute fonction  $\phi \in \mathbb{L}^1$  il existe  $c_1(n), c_2(n) > 0$  tel que

$$c_1 \|\phi\|_{\mathbb{L}^1} \leq \|P_1^n \phi\|_{\mathbb{L}^1} \leq c_2 \|\phi\|_{\mathbb{L}^1}.$$

Ces propriétés reposent sur les propriétés régularisantes du laplacien et sur le fait que  $\mathcal{O}^n$  est une perturbation du laplacien par l'ajout d'un opérateur borné (voir [144, 25, 142, 175]).

La propriété 3 de ce lemme décrit la croissance à deux vitesses de la solution  $v_n$  de (4.21). En effet, pour tout  $t \geq 0$ , la solution  $v_n$  se décompose en deux termes

$$v_n(t) = P_1^n v_n(t) + P_2^n v_n(t),$$

avec  $P_1^n v_n(t)$  qui croît à la vitesse  $e^{\lambda_1^n t}$  et  $P_2^n v_n(t)$  dont la croissance est moins rapide.

Pour revenir au comportement asymptotique de la solution  $\phi_n$  de (4.3), nous allons exprimer  $\phi_n$  en fonction de  $v_n$ . Pour simplifier les notations, nous définissons l'application  $F : \mathbb{L}^1 \rightarrow \mathbb{R}$ , telle que  $F(u) = \int_{\mathcal{Y}} C(y)u(y)dy$ . Notons

$$w_n(t, y) = \frac{v_n(t, y)}{1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot))ds}. \quad (4.23)$$

Alors, il est facile de vérifier que  $w_n$  est solution de (4.3). En effet

$$\begin{aligned} \partial_t w_n &= \frac{\partial_t v_n(t, y)(1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot))ds) - v_n(t, y)F(v_n(t, \cdot))dy'}{(1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot))ds)^2} \\ &= \frac{m\Delta_y v_n(t, y) + \mathcal{R}_n(y)v_n(t, y)}{(1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot))ds)} - \frac{v_n(t, y)F(v_n(t, \cdot))dy'}{(1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot))ds)^2} \\ &= m\Delta w_n + \mathcal{R}_n(y)w_n + F(w)w_n. \end{aligned}$$

De plus  $\partial_\nu w_n(y) = 0, \forall y \in \partial\mathcal{Y}$  et  $w_n(0) = \phi_0$ . Ainsi,  $\phi_n = w_n$  et nous déduisons à l'aide de cette expression (4.23) et de la règle de l'Hôpital [73, p.29] que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi_n(t, y) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\partial_t v_n(t, y)}{F(v_n(t, y))} = \frac{\lambda_1^n P_1^n \phi_0}{F(P_1^n \phi_0)} = \bar{\phi}_n. \quad (4.24)$$

Pour obtenir la vitesse de convergence, nous écrivons



$$\begin{aligned}
\|\phi_n(t, \cdot) - \bar{\phi}_n\|_{\mathbb{L}^1} &\leq \left\| \frac{v_n(t, y)}{1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot)) ds} - \frac{\lambda_1^n v_n(t, y)}{e^{\lambda_1^n t} F(P_1^n \phi_0)} \right\|_{\mathbb{L}^1} \\
&\quad + \left\| \frac{\lambda_1^n v_n(t, y)}{e^{\lambda_1^n t} F(P_1^n \phi_0)} - \frac{\lambda_1^n P_1^n \phi_0}{F(P_1^n \phi_0)} \right\|_{\mathbb{L}^1} \\
&\leq \|v_n(t, \cdot) e^{-\lambda_1^n t}\|_{\mathbb{L}^1} \left| \frac{e^{\lambda_1^n t}}{1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot)) ds} - \frac{\lambda_1^n}{F(P_1^n \phi_0)} \right| \\
&\quad + \frac{\lambda_1^n}{F(P_1^n \phi_0)} \left\| \frac{v_n(t, y)}{e^{\lambda_1^n t}} - P_1^n \phi_0 \right\|_{\mathbb{L}^1}.
\end{aligned}$$

Commençons par majorer le second terme. En utilisant le Lemme A.2(4) et le fait que  $\|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \geq \eta$ , nous obtenons qu'il existe  $\eta' > 0$  tel que

$$F(P_1^n \phi_0) \geq \underline{C}\eta'.$$

En combinant cette inégalité avec (4.22), nous déduisons que

$$\begin{aligned}
\frac{\lambda_1^n}{F(P_1^n \phi_0)} \left\| \frac{v_n(t, y)}{e^{\lambda_1^n t}} - P_1^n \phi_0 \right\|_{\mathbb{L}^1} &\leq \frac{\lambda_1^n U^n}{\underline{C}\eta'} e^{-\delta^n t} \|P_2^n \phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \\
&\leq \frac{\lambda_1^n (c_2 + 1)}{\underline{C}\eta'} U^n \exp(-\delta^n t) \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1}.
\end{aligned} \tag{4.25}$$

Pour le premier terme, nous remarquons, en utilisant le Lemme A.2(3) et la majoration  $\|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K$ , qu'il existe une constante  $K' = K'(n)$  telle que

$$\|v_n(t, \cdot) e^{-\lambda_1^n t}\|_{\mathbb{L}^1} \leq K' \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1}.$$

Il reste alors à contrôler la valeur absolue. Pour cela, nous écrivons

$$\begin{aligned}
&\left| \frac{e^{\lambda_1^n t}}{1 + \int_0^t F(v_n(s, \cdot)) ds} - \frac{\lambda_1^n}{F(P_1^n \phi_0)} \right| \\
&= \left| \frac{1}{e^{-\lambda_1^n t} + \int_0^t e^{-\lambda_1^n s} F(v_n(s, \cdot)) ds} - \frac{\lambda_1^n}{F(P_1^n \phi_0)} \right| \\
&= \frac{1}{\mathcal{D}_n(t, \phi_0)} \left| \frac{F(P_1^n \phi_0)}{\lambda_1^n} - \int_0^t e^{-\lambda_1^n s} F(v_n(s, \cdot)) ds - e^{-\lambda_1^n t} \right|,
\end{aligned} \tag{4.26}$$

avec

$$\mathcal{D}_n(t, \phi_0) = \frac{F(P_1^n \phi_0)}{\lambda_1^n} \left( e^{-\lambda_1^n t} + \int_0^t e^{-\lambda_1^n s} F(v_n(s, \cdot)) ds \right).$$

Commençons par étudier la convergence de

$$A = \left| \frac{F(P_1^n \phi_0)}{\lambda_1^n} - \int_0^t e^{-\lambda_1^n s} F(v_n(s, \cdot)) ds \right|.$$

En écrivant  $\int_0^t e^{-\lambda_1^n s} ds = (1 - e^{-\lambda_1^n t})/\lambda_1^n$ , nous déduisons que

$$\begin{aligned} A &\leq \left| \int_0^t e^{-\lambda_1^n t} F(v_n(s, \cdot)) - e^{-\lambda_1^n s} F(P_1^n \phi_0) ds \right| + \left| \frac{e^{-\lambda_1^n t} F(P_1^n \phi_0)}{\lambda_1^n} \right| \\ &\leq \left| \int_0^t e^{-\lambda_1^n t} F(v_n(s, \cdot)) - e^{-\lambda_1^n s} F(P_1^n \phi_0) ds \right| + \frac{e^{-\lambda_1^n t}}{\lambda_1^n} \bar{C} c_2 \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1}, \end{aligned} \quad (4.27)$$

Nous obtenons maintenant, en remarquant que  $\int_0^t e^{-s\lambda_1^n} ds = \int_0^t e^{-(t-s)\lambda_1^n} ds$ , que le premier terme s'écrit

$$\begin{aligned} B &= \left| \int_0^t e^{-\lambda_1^n t} F(v_n(s, \cdot)) - e^{-\lambda_1^n s} F(P_1^n \phi_0) ds \right| \\ &= \left| \int_0^t e^{-\lambda_1^n (t-s)} \left( F(v_n(s, \cdot)) e^{-\lambda_1^n s} - F(P_1^n \phi_0) \right) ds \right|. \end{aligned}$$

Nous allons séparer l'intégrale en deux entre  $[0, t/2]$  et  $[t/2, t]$ , ainsi,

$$\begin{aligned} B &\leq \sup_{s \in [0, t/2]} \left| (F(v_n(s, \cdot)) e^{-\lambda_1^n s} - F(P_1^n \phi_0)) \right| \int_0^{t/2} e^{-\lambda_1^n (t-s)} \\ &\quad + \sup_{s \in [t/2, t]} \left| (F(v_n(s, \cdot)) e^{-\lambda_1^n s} - F(P_1^n \phi_0)) \right| \int_{t/2}^t e^{-\lambda_1^n (t-s)} \\ &\leq \sup_{s \in [0, t/2]} \left| (F(v_n(s, \cdot)) e^{-\lambda_1^n s} - F(P_1^n \phi_0)) \right| \frac{e^{-\lambda_1^n (t/2)}}{\lambda_1^n} \\ &\quad + \sup_{s \in [t/2, t]} \left| (F(v_n(s, \cdot)) e^{-\lambda_1^n s} - F(P_1^n \phi_0)) \right| \frac{1}{\lambda_1^n}. \end{aligned}$$

En utilisant (4.22), nous obtenons que

$$\left| F(v_n(s, \cdot)) e^{-\lambda_1^n s} - F(P_1^n \phi_0) \right| \leq \bar{C} \left\| v_n(s, \cdot) e^{-\lambda_1^n s} - P_1^n \phi_0 \right\|_{\mathbb{L}^1} \leq \bar{C} U^n \|P_2^n \phi_0\|_{\mathbb{L}^1} e^{-\delta^n s},$$

Ainsi,

$$B \leq \bar{C} U^n (K c_2 + 1) \frac{\|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1}}{\lambda_1^n} (e^{-\lambda_1^n t} + e^{-\delta^n t/2}). \quad (4.28)$$

Pour contrôler (4.26), il ne nous reste plus qu'à minorer le dénominateur  $\mathcal{D}_n(t, \phi_0)$ . Plus précisément, nous cherchons à minorer uniformément  $\mathcal{D}(t, \phi_0)$  sur  $\mathbb{R}_+ \times \{\phi_0 \in \mathbb{L}^2; \eta \leq \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K\}$ .

Remarquons que

$$\mathcal{D}_n(t, \phi_0) \geq \frac{\eta' \bar{C}}{\lambda_1^n} e^{\lambda_1^n t}$$

et que

$$\begin{aligned} \left| \mathcal{D}_n(t, \phi_0) - \frac{F(P_1^n \phi_0)^2}{(\lambda_1^n)^2} \right| &\leq \frac{F(P_1^n \phi_0)}{\lambda_1^n} e^{-\lambda_1^n t} \left| 1 + \int_0^t F(P_2^n v_n(s, \cdot)) ds \right| \\ &\leq \frac{\bar{C} c_2 \|\phi_0\|_{L^1}}{\lambda_1^n} e^{-\lambda_1^n t} \left| 1 + \frac{e^{(\lambda_1^n - \delta^n)t}}{\lambda_1^n - \delta^n} \bar{C} (c_2 + 1) \|\phi_0\|_{L^1} \right|. \end{aligned}$$

En particulier, il existe  $T_0 > 0$  tel que pour tout  $\phi_0 \in \mathbb{L}^2$  tel que  $\eta \leq \|\phi_0\|_{\mathbb{L}^1} \leq K$  et  $t \geq T_0$ ,

$$\mathcal{D}_n(t, \phi_0) \geq \frac{(\underline{C}\eta')^2}{(\lambda_1^n)^2}.$$

Ainsi,  $\mathcal{D}_n(t, \phi_0)$  est minorée par une constante strictement positive uniformément.

En combinant cette minoration avec les majorations (4.27), (4.28) et (4.25), nous en déduisons (4.20).

## B Code pour les simulations numériques

Pour simuler la solution de l'équation différentielle (4.3), dans la section 4.5, nous avons utilisé la méthode des différences finies. Nous nous plaçons dans le cas où  $\mathcal{Y} = (0, 1)$ . Alors,  $\phi$  est la solution de

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \phi(t, y) = m \frac{\partial^2}{\partial y^2} \phi(t, y) + \phi(t, y) \left( \mathcal{R}(y) - \int C(y') \phi(t, y') dy' \right) \\ \frac{\partial}{\partial y} \phi(t, 0) = \frac{\partial}{\partial y} \phi(t, 1) = 0, \quad \forall t \in \mathbb{R}_+ \\ \phi(0, \cdot) = h, \end{cases}$$

avec  $\mathcal{R}(y) = rB(y)n - D(y)$  et  $n \in \mathbb{N}^*$  fixé.

Nous introduisons un maillage régulier de l'espace  $[0, 1]$ ,  $(y_1 = 0, y_2, \dots, y_N = 1)$  auquel s'ajoutent 2 points auxiliaires  $y_0$  et  $y_{N+1}$  qui nous permettront d'imposer les conditions de Neumann aux bords. Nous noterons  $\Delta y = 1/N$  le pas du maillage et pour toute fonction  $f$ , nous noterons  $f_i = f(y_i)$  pour  $1 \leq i \leq N$ .

Pour calculer le terme d'interaction, nous utilisons la méthode des trapèzes

$$\int C(y) \phi(y) dy = \Delta y \left( \frac{C_1 \phi_1 + C_N \phi_N}{2} + \sum_{i=2}^{N-1} C_i \phi_i \right) + \varepsilon(N)$$

où  $\varepsilon(N)$  est de l'ordre de  $\Delta y^2$ .

Nous calculons la solution de façon itérative à l'aide d'un schéma semi-implicite, défini pour tout  $1 \leq i \leq N$  par

$$\frac{\phi_i(t + \Delta t) - \phi_i(t)}{\Delta t} = m \frac{\phi_{i+1}(t) - 2\phi_i(t) + \phi_{i-1}(t)}{2\Delta y^2} + \phi_i(t)\mathcal{R}_i - \phi_i(t + \Delta t) \int C\phi(t)$$

soit

$$\phi_i(t + \Delta t) = \frac{1}{1 + \int C\phi(t)} \left( \phi_i(t) + \Delta t \left( m \frac{\phi_{i+1}(t) - 2\phi_i(t) + \phi_{i-1}(t)}{2\Delta y^2} + \phi_i(t)\mathcal{R}_i \right) \right)$$

Les conditions aux bords de Neumann imposent que

$$\phi_0(t) = \phi_2(t) \quad \text{et} \quad \phi_{N-1}(t) = \phi_{N+1}(t).$$

Dans ce cas, la condition CFL (pour Courant, Friedrichs, Lewy, 1928) pour la convergence du schéma numérique nous donne une relation entre le pas de temps et le pas en espace :

$$\Delta t \leq m \frac{\Delta y^2}{2} \tag{4.29}$$

Nous avons choisi ici, un schéma numérique semi-implicite ce qui évite que la condition (4.29) dépende de la valeur de l'intégrale de la compétition, et donc d'être modifiée à chaque pas de temps.

Nous donnons ci-dessous le code en C++ de ces simulations.

```
#include<iostream>
#include<cmath>
#include <time.h>
#include <algorithm>
#include <fstream>
#include <string>
#include <stdio.h>
#include <curses.h>
#include<limits>
using namespace std;

void lambda(double x, double & naiss) //taux de reproduction
{   double g=0.008;
    naiss=20/(10*sqrt(g))*exp(-(x-0.3)*(x-0.3)/(2*g));}
void mu0(double x, double & mort) //taux de mortalité
{   mort=0;}
```

```

void Idelta(double x, double x2, double & comp) //compétition
{   comp=1; }
void g0(double x, double & g0x) //condition initiale
{   g0x=2;}

int main()
{
int N=150;           //nombre de points dans le maillage
double longespace; //longueur de l'espace
double h;           //paramètre de discrétisation de l'espace par N
double Tabx[N+1];  //maillage de l'espace en N+1 points
double Tabg[N+3];  //estimation de g à l'instant t en N+1 points
(+2 points "fictifs", 1 de chaque côté du compact=Tag[0] et Tab[N+2])
double Tabgtemp[N+3]; //valeur temporaire de la solution
double gtemp;
double dt;          //paramètre de discrétisation du temps
double ttemp;      //temps temporaire
double naiss[N+1]; //valeurs de la fonction de naissance
double comp[N+1][N+1]; //variable donnant les valeurs de Idelta
double sum;        //calcul de l'intégrale de compétition
double mort[N+1]; //valeurs de la fonction de mort
double m=0.01;     //paramètre de diffusion
int j,k;           //paramètres pour les boucles
double erreur[N+1]; //calcul de l'"erreur"
double sum_erreur=1; //erreur totale entre les pas de temps
double arret;      //erreur pour l'arrêt de l'algorithme

//ouverture d'un fichier
string const nomFichier("tabgt_trapeze.txt");
ofstream monFlux(nomFichier.c_str());

//initialisation
longespace=1;
h=longespace/N;
dt=1/(2*m)*h*h; //condition CFL
ttemp=0;
arret=1.1*exp(-12*log(10));
for (k=0;k<N+1;k++) Tabx[k]=0+k*longespace/N; //maillage de l'espace

```

```

for (k=0;k<N+1;k++) //condition initiale
{ g0(Tabx[k],gtemp);
  Tabg[k+1]=gtemp;}
Tabg[0]=Tabg[2];
Tabg[N+2]=Tabg[N];
for (k=0;k<N+1;k++) //valeurs des paramètres de naissance
{ lambda(Tabx[k],naiss[k]);}
for (k=0;k<N+1;k++) //valeurs des paramètres de mort
{ mu0(Tabx[k],mort[k]);}
for (k=0;k<N+1;k++) //valeurs de la compétition
{ for (j=0;j<N+1;j++) Idelta(Tabx[k]-Tabx[j],delta,comp[k][j]);}

//début de l'algorithme
while (sum_erreur>arret)
{
  ttemp=ttemp+dt;
  sum_erreur=0;
  for (k=0;k<N+1;k++)
  { sum=0; //méthodes des trapèzes
    for (j=1;j<N;j++) {sum=sum+comp[k][j]*Tabg[j+1];};
    sum=(sum+(comp[k][0]*Tabg[1]+comp[k][N]*Tabg[N+1])/2)*h;
    erreur[k]=dt*(m/(h*h)*(Tabg[k+2]-2*Tabg[k+1]+Tabg[k])
      +(naiss[k]-mort[k])*Tabg[k+1]);
    Tabgtemp[k+1]=(Tabg[k+1]+erreur[k])/(1+dt*sum);
    if (erreur[k] > dt*Tabg[k+1]*sum)
    { sum_erreur+=(erreur[k]-dt*Tabg[k+1]*sum)/(1+dt*sum);}
    else sum_erreur-=(erreur[k]-dt*Tabg[k+1]*sum)/(1+dt*sum);
  }
  for (k=0;k<N+1;k++) Tabg[k+1]=Tabgtemp[k+1];
  Tabg[0]=Tabg[2];
  Tabg[N+2]=Tabg[N];
}

//on enregistre la solution
for (k=0;k<N+1;k++) monFlux << Tabx[k] << ' ' << Tabg[k+1] << endl;

//tracé avec Gnuplot
FILE * f;

```

```
// Ouverture du shell et lancement de gnuplot
f = popen("gnuplot", "w");
// execution de la commande gnuplot
fprintf(f, " plot\"tabgt_trapeze.txt\" using 1:2 with linespoint\n");
fflush(f);
// terminer l'envoi de commandes (attente de l'appui d'une touche)
et fermer gnuplot
cin.ignore(std::numeric_limits<int>::max(), '\n');
pclose(f);

return 0;
}
```

---

## Bibliographie

---

- [1] Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. Annual review of ecology and systematics, pages 359–376.
- [2] Abrams, P. A. (2000). The evolution of predator-prey interactions : Theory and evidence. Annual Review of Ecology and Systematics, 31(1) :79–105.
- [3] Abrams, P. A. and Matsuda, H. (1997). Prey adaptation as a cause of predator-prey cycles. Evolution, pages 1742–1750.
- [4] Adler, L. S., Seifert, M. G., Wink, M., and Morse, G. E. (2012). Reliance on pollinators predicts defensive chemistry across tobacco species. Ecology letters, 15(10) :1140–1148.
- [5] Agrawal, A. A. and Fishbein, M. (2008). Phylogenetic escalation and decline of plant defense strategies. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(29) :10057–10060.
- [6] Agrawal, A. A., Hastings, A. P., Johnson, M. T. J., Maron, J. L., and Salminen, J.-P. (2012). Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations. Science, 338(6103) :113–116.
- [7] Agren, J. and Schemske, D. W. (1994). Evolution of trichome number in a naturalized population of brassica rapa. The American Naturalist, 143 :1–13.
- [8] Aldous, D. (1978). Stopping times and tightness. The Annals of Probability, 6(2) :335–340.
- [9] Allen, L. J. (2010). An introduction to stochastic processes with applications to biology. CRC Press.



- 
- [10] Allhoff, K. T., Ritterskamp, D., Rall, B. C., Drossel, B., and Guill, C. (2014). Evolutionary food web model based on body masses gives realistic networks with permanent species turnover. arXiv preprint arXiv :1409.3373.
- [11] Armstrong, R. and McGehee, R. (1980). Competitive exclusion. The American Naturalist, 115(2) :151–170.
- [12] Athreya, K. and Ney, P. (2004). Branching Processes. Dover Books on Mathematics Series. Dover Publications.
- [13] Austin, T. D. (2008). The emergence of the deterministic hodgkin-huxley equations as a limit from the underlying stochastic ion-channel mechanism. The Annals of Applied Probability, 18(4) :1279–1325.
- [14] Azema, J., Kaplan-Duflo, M., and Revuz, D. (1967). Mesure invariante sur les classes récurrentes des processus de markov. Probability Theory and Related Fields, 8(3) :157–181.
- [15] Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olf, H., Milchunas, D. G., and Knops, J. M. (2006). Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. Ecology Letters, 9(7) :780–788.
- [16] Baldwin, I. T. (1998). Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. Proceedings of the National Academy of Sciences, 95(14) :8113–8118.
- [17] Ball, K., Kurtz, T. G., Popovic, L., and Rempala, G. (2006). Asymptotic analysis of multiscale approximations to reaction networks. The Annals of Applied Probability, 16(4) :1925–1961.
- [18] Barles, G., Mirrahimi, S., Perthame, B., et al. (2009). Concentration in lotka-volterra parabolic or integral equations : a general convergence result. Methods and Applications of Analysis, 16(3) :321–340.
- [19] Barton, N. H., Etheridge, A. M., and Sturm, A. K. (2004). Coalescence in a random background. Annals of Applied Probability, pages 754–785.
- [20] Bayer, C. and Wälde, K. (2011). Existence, uniqueness and stability of invariant distributions in continuous-time stochastic models. Gutenberg School of Management and Economics : Discussion Paper Series.

- [21] Becerra, J. X., Noge, K., and Venable, D. L. (2009). Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant–herbivore arms race. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(43) :18062–18066.
- [22] Bennett, J. A., Lamb, E. G., Hall, J. C., Cardinal-McTeague, W. M., and Cahill, J. F. (2013). Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. Ecology letters, 16(9) :1168–1176.
- [23] Brännström, Å., Johansson, J., Loeuille, N., Kristensen, N., Troost, T. A., Lambers, R. H. R., and Dieckmann, U. (2012). Modelling the ecology and evolution of communities : a review of past achievements, current efforts, and future promises. Evolutionary Ecology Research, 14(5) :601–625.
- [24] Brännström, Å., Loeuille, N., Loreau, M., and Dieckmann, U. (2011). Emergence and maintenance of biodiversity in an evolutionary food-web model. Theoretical Ecology, 4(4) :467–478.
- [25] Brezis, H. (1983). Analyse fonctionnelle. Editions Masson.
- [26] Brose, U., Ehnes, R. B., Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E. L., and Scheu, S. (2008). Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. Journal of Animal Ecology, 77(5) :1072–1078.
- [27] Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., and West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. Ecology, 85(7) :1771–1789.
- [28] Buckwar, E. and Riedler, M. G. (2011). An exact stochastic hybrid model of excitable membranes including spatio-temporal evolution. Journal of mathematical biology, 63(6) :1051–1093.
- [29] Burns, J. H. and Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(13) :5302–5307.
- [30] Caldarelli, G., Higgs, P. G., and McKane, A. J. (1998). Modelling coevolution in multispecies communities. Journal of Theoretical Biology, 193(2) :345–358.
- [31] Cauchy, A.-L. (1827). Exercices de mathématiques (vol. 2). Paris : de Bure Frères.
- [32] Champagnat, N. (2006). A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. Stochastic processes and their applications, 116(8) :1127–1160.

- [33] Champagnat, N., Ferrière, R., and Méléard, S. (2006a). Unifying evolutionary dynamics : from individual stochastic processes to macroscopic models. Theoretical population biology, 69(3) :297–321.
- [34] Champagnat, N., Ferrière, R., and Méléard, S. (2006b). Unifying evolutionary dynamics : from individual stochastic processes to macroscopic models. Theoretical population biology, 69(3) :297–321.
- [35] Champagnat, N., Ferrière, R., and Méléard, S. (2008). From individual stochastic processes to macroscopic models in adaptive evolution. Stoch. Models, 24(suppl. 1) :2–44.
- [36] Champagnat, N., Jabin, P.-E., and Méléard, S. (2014). Adaptation in a stochastic multi-resources chemostat model. Journal de Mathématiques Pures et Appliquées, 101(6) :755–788.
- [37] Champagnat, N. and Lambert, A. (2007). Evolution of discrete populations and the canonical diffusion of adaptive dynamics. The Annals of Applied Probability, 17(1) :102–155.
- [38] Champagnat, N. and Méléard, S. (2007). Invasion and adaptive evolution for individual-based spatially structured populations. Journal of Mathematical Biology, 55(2) :147–188.
- [39] Champagnat, N. and Méléard, S. (2011). Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching. Probability Theory and Related Fields, 151(1-2) :45–94.
- [40] Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P., and Saldaña, J. (1993). Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. Journal of Animal Ecology, pages 67–78.
- [41] Collet, P., Martínez, S., Méléard, S., and San Martín, J. (2011). Quasi-stationary distributions for structured birth and death processes with mutations. Probability theory and related fields, 151(1-2) :191–231.
- [42] Collet, P., Martinez, S., Méléard, S., and San Martín, J. (2013). Stochastic models for a chemostat and long-time behavior. Advances in Applied Probability, 45(3) :822–837.
- [43] Cornell, H. V. and Hawkins, B. A. (2003). Herbivore responses to plant secondary compounds : a test of phytochemical coevolution theory. The American Naturalist, 161(4) :507–522.

- 
- [44] Coron, C. (2013). Stochastic modeling and eco-evolution of a diploid population. PhD thesis, Palaiseau, Ecole polytechnique.
- [45] Costa, M. (2015). A piecewise deterministic model for prey predator communities. arXiv preprint arXiv :1503.02492.
- [46] Costa, M., Hauzy, C., Loeuille, N., and Méléard, S. (2015). Stochastic eco-evolutionary model of a prey-predator community. Journal of Mathematical Biology, Online publication :1–50.
- [47] Costa, O. L. V. and Dufour, F. (2008). Stability and ergodicity of piecewise deterministic markov processes. SIAM Journal on Control and Optimization, 47(2) :1053–1077.
- [48] Cottle, R., Pang, J., and Stone, R. (1992). The Linear Complementarity Problem. Classics in applied mathematics. Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM, 3600 Market Street, Floor 6, Philadelphia, PA 19104).
- [49] Courtois, E. A., Baraloto, C., Timothy Paine, C., Petronelli, P., Blandinieres, P.-A., Stien, D., Höuel, E., Bessière, J.-M., and Chave, J. (2012). Differences in volatile terpene composition between the bark and leaves of tropical tree species. Phytochemistry, 82 :81–88.
- [50] Coville, J. (2013). Convergence to equilibrium for positive solutions of some mutation-selection model. arXiv preprint arXiv :1308.6471.
- [51] Crudu, A., Debussche, A., Muller, A., and Radulescu, O. (2012). Convergence of stochastic gene networks to hybrid piecewise deterministic processes. The Annals of Applied Probability, 22(5) :1822–1859.
- [52] Damuth, J. (1981a). Population density and body size in mammals. Nature, 290(5808) :699–700.
- [53] Damuth, J. (1981b). Population density and body size in mammals. Nature, 290 :699–700.
- [54] Davis, M. H. A. (1984). Piecewise-deterministic markov processes : A general class of non-diffusion stochastic models. Journal of the Royal Statistical Society. Series B. Methodological, 46(3) :353–388.
- [55] Davis, M. H. A. (1993). Markov Models & Optimization, volume 49. CRC Press.

- [56] Dawkins, R. and Krebs, J. R. (1979). Arms races between and within species. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences, 205(1161) :489–511.
- [57] Denison, R. F., Kiers, E. T., and West, S. A. (2003). Darwinian agriculture : when can humans find solutions beyond the reach of natural selection? The quarterly review of biology, 78(2) :145–168.
- [58] Dercole, F., Ferriere, R., Gagnani, A., and Rinaldi, S. (2006). Coevolution of slow–fast populations : evolutionary sliding, evolutionary pseudo-equilibria and complex red queen dynamics. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences, 273(1589) :983–990.
- [59] Desvillettes, L., Jabin, P. E., Mischler, S., Raoul, G., et al. (2008). On selection dynamics for continuous structured populations. Communications in Mathematical Sciences, 6(3) :729–747.
- [60] Dieckmann, U. and Law, R. (1996). The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic ecological processes. Journal of Mathematical Biology, 34(5-6) :579–612.
- [61] Dieckmann, U., Marrow, P., and Law, R. (1995). Evolutionary cycling in predator-prey interactions : population dynamics and the red queen. Journal of Theoretical Biology, 176(1) :91–102.
- [62] Doebeli, M. and Koella, J. C. (1995). Evolution of simple population dynamics. Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences, 260(1358) :119–125.
- [63] Drossel, B., Higgs, P. G., and McKane, A. J. (2001). The influence of predator–prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. Journal of Theoretical Biology, 208(1) :91–107.
- [64] Dufour, F. and Costa, O. L. (1999). Stability of piecewise-deterministic markov processes. SIAM Journal on Control and Optimization, 37(5) :1483–1502.
- [65] Durrett, R. and Mayberry, J. (2010). Evolution in predator–prey systems. Stochastic Processes and their Applications, 120(7) :1364–1392.
- [66] Egas, M., Dieckmann, U., and Sabelis, M. W. (2004). Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists : the role of trade-off structure. The American Naturalist, 163(4) :518–531.

- [67] Ehrlich, P. R. and Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants : a study in coevolution. Evolution, 18 :586–608.
- [68] Elias, M., Gompert, Z., Jiggins, C., and Willmott, K. (2008). Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. PLoS biology, 6(12) :e300.
- [69] Ethier, N. and Kurtz, T. (1986). Markov Processes Characterization and Convergence. John Wiley & Sons.
- [70] Ferrière, R., Dieckmann, U., and Couvet, D. (2004a). Evolutionary conservation biology, volume 4. Cambridge University Press.
- [71] Ferrière, R., Dieckmann, U., and Couvet, D. (2004b). Introduction. In Evolutionary conservation biology, pages 1–16. Cambridge University Press Cambridge.
- [72] Ferriere, R. and Gatto, M. (1993). Chaotic population dynamics can result from natural selection. Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences, 251(1330) :33–38.
- [73] Flory, G. (1979). Exercices de topologie et d’analyse, Tome 2 : fonctions d’une variable réelle. Vuibert.
- [74] Fournier, N. and Méléard, S. (2004). A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. The Annals of Applied Probability, 14(4) :1880–1919.
- [75] Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. Conservation Biology, 10(6) :1500–1508.
- [76] Fussmann, G., Loreau, M., and Abrams, P. (2007). Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. Functional Ecology, 21(3) :465–477.
- [77] Genadot, A. (2014). A multi-scale study of a class of hybrid predator-prey models. arXiv preprint arXiv :1409.0376.
- [78] Genadot, A. and Thioullien, M. (2012). Averaging for a fully coupled piecewise-deterministic markov process in infinite dimensions. Advances in Applied Probability, 44(3) :749–773.
- [79] Georgelin, E. (2014). Couplage entre interactions antagonistes et mutualistes et dynamiques éco-évolutives des communautés. PhD thesis, Paris 6.

- [80] Georgelin, E., Kylafis, G., and Loeuille, N. (2015). Eco-evolutionary dynamics influence the maintenance of antagonistic-mutualistic communities facing disturbances. Advances in Ecological Research, Available Online.
- [81] Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., and Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. Science, 293(5538) :2248–2251.
- [82] Gilpin, M. E. (1973). Do hares eat lynx? American Naturalist, pages 727–730.
- [83] Ginzburg, L. and Damuth, J. (2008). The space-lifetime hypothesis : Viewing organisms in four dimensions, literally. The American Naturalist, 171(1) :125–131.
- [84] Goh, B. (1978). Sector stability of a complex ecosystem model. Mathematical Biosciences, 40(1) :157–166.
- [85] Graham, C. and Méléard, S. (1997). An upper bound of large deviations for a generalized star-shaped loss network. Markov Process. Related Fields, 3(2) :199–223.
- [86] Hairston, N. G., Smith, F. E., and Slobodkin, L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. American Naturalist, pages 421–425.
- [87] Herms, D. A. and Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants : to grow or defend. Quarterly review of biology, pages 283–335.
- [88] Hertz, D., Adjiman, C., and Floudas, C. (1999). Two results on bounding the roots of interval polynomials. Computers & Chemical Engineering, 23(9) :1333–1339.
- [89] Hofbauer, J. and Sigmund, K. (1998). Evolutionary Games and Population Dynamics. Cambridge University Press.
- [90] Holt, R. D., Grover, J., and Tilman, D. (1994). Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. American Naturalist, pages 741–771.
- [91] Hsu, S. (1981). Predator-mediated coexistence and extinction. Mathematical Biosciences, 54(3) :231–248.
- [92] Illius, A. and Fitzgibbon, C. (1994). Costs of vigilance in foraging ungulates. Animal Behaviour, 47(2) :481–484.

- [93] Ives, A. R. and Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. science, 317(5834) :58–62.
- [94] Jacod, J. and Shiryaev, A. N. (2003). Limit Theorems for Stochastic Processes, ser. A Series of Comprehensive Studies in Mathematics. Berlin : Springer-Verlag.
- [95] Janzen, D. H. (1980). When is it coevolution. Evolution, 34(3) :611–612.
- [96] Kalinkat, G., Schneider, F. D., Digel, C., Guill, C., Rall, B. C., and Brose, U. (2013). Body masses, functional responses and predator–prey stability. Ecology letters, 16(9) :1126–1134.
- [97] Karlin, S. and McGregor, J. L. (1957). The differential equations of birth-and-death processes, and the stieljes moment problem. Transactions of the American Mathematical Society, pages 489–546.
- [98] Kendall, B. E., Prendergast, J., and Bjørnstad, O. N. (1998). The macroecology of population dynamics : taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. Ecology Letters, 1(3) :160–164.
- [99] Kessler, A. and Baldwin, I. T. (2001). Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. Science, 291(5511) :2141–2144.
- [100] Kisdi, É. (2006). Trade-off geometries and the adaptive dynamics of two co-evolving species. Evolutionary Ecology Research, 8(6) :959–973.
- [101] Kleiber, M. (1932). Body size and metabolism. Hilgardia, 6 :315–353.
- [102] Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., and Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. Nature, 426(6964) :282–285.
- [103] Krebs, J. R. and Davies, N. B. (2009). Behavioural ecology : an evolutionary approach. John Wiley & Sons.
- [104] Kurtz, T. G. (1992). Averaging for martingale problems and stochastic approximation. In Applied Stochastic Analysis, pages 186–209. Springer.
- [105] Leibold, M. A. (1996). A graphical model of keystone predators in food webs : trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. American Naturalist, pages 784–812.



- [106] Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., and Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94(5) :942–952.
- [107] Leman, H., Méléard, S., and Mirrahimi, S. (2015). Influence of a spatial structure on the long time behavior of a competitive lotka-volterra type system. *Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B*, 20(2) :469–493.
- [108] Lind, E., Borer, E., Seabloom, E., Adler, P., Bakker, J., Blumenthal, D., Crawley, M., Davies, K., Firn, J., and Gruner, D. (2013). Life-history constraints in grassland plant species : a growth-defence trade-off is the norm. *Ecology letters*, 16(4) :513–521.
- [109] Loeuille, N. (2010a). Consequences of adaptive foraging in diverse communities. *Functional Ecology*, 24(1) :18–27.
- [110] Loeuille, N. (2010b). Influence of evolution on the stability of ecological communities. *Ecology letters*, 13(12) :1536–1545.
- [111] Loeuille, N., Barot, S., Georgelin, E., Kylafis, G., and Lavigne, C. (2013). Eco-evolutionary dynamics of agricultural networks : Implications for sustainable management. *Ecological Networks in an Agricultural World*, 49 :339–435.
- [112] Loeuille, N. and Leibold, M. (2008). Ecological consequences of evolution in plant defenses in a metacommunity. *Theoretical population biology*, 74(1) :34–45.
- [113] Loeuille, N. and Loreau, M. (2004). Nutrient enrichment and food chains : can evolution buffer top-down control? *Theoretical population biology*, 65(3) :285–298.
- [114] Loeuille, N. and Loreau, M. (2005). Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(16) :5761–5766.
- [115] Loeuille, N. and Loreau, M. (2006). Evolution of body size in food webs : does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 9(2) :171–178.
- [116] Loeuille, N., Loreau, M., and Ferrière, R. (2002). Consequences of plant-herbivore coevolution on the dynamics and functioning of ecosystems. *Journal of theoretical biology*, 217(3) :369–381.
- [117] Lotka, A. J. (1926). Elements of physical biology. *The American Mathematical Monthly*, 33(8) :426–428.

- [118] Ludwig, D., Jones, D. D., and Holling, C. S. (1978). Qualitative analysis of insect outbreak systems : the spruce budworm and forest. The Journal of Animal Ecology, 47(1) :315–332.
- [119] Ma, J. and Levin, S. A. (2006). The evolution of resource adaptation : how generalist and specialist consumers evolve. Bulletin of mathematical biology, 68(5) :1111–1123.
- [120] Magal, P. and Webb, G. (2000). Mutation, selection and recombination in a model of phenotype evolution. Discrete and continuous dynamical systems, 6(1) :221–236.
- [121] Marrow, P., Dieckmann, U., and Law, R. (1996). Evolutionary dynamics of predator-prey systems : an ecological perspective. Journal of mathematical biology, 34(5-6) :556–578.
- [122] Marrow, P., Law, R., and Cannings, C. (1992). The coevolution of predator–prey interactions : Esss and red queen dynamics. Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences, 250(1328) :133–141.
- [123] Matsuda, H. and Abrams, P. A. (1994). Timid consumers : self-extinction due to adaptive change in foraging and anti-predator effort. Theoretical Population Biology, 45(1) :76–91.
- [124] Mauricio, R. and Rausher, M. D. (1997). Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. Evolution, 51 :1435–1444.
- [125] May, R. M. (1971). Stability in model ecosystems. In Proc. Ecol. Soc. Aust, volume 6, pages 18–56.
- [126] May, R. M. (2001). Stability and complexity in model ecosystems, volume 6. Princeton University Press.
- [127] McCann, K., Hastings, A., and Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. Nature, 395(6704) :794–798.
- [128] McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. Nature, 405(6783) :228–233.
- [129] Méléard, S. and Tran, V. C. (2012). Slow and fast scales for superprocess limits of age-structured populations. Stochastic Processes and their Applications, 122(1) :250–276.

- [130] Metz, J., Nisbet, R., and Geritz, S. (1992). How should we define “fitness” for general ecological scenarios? Trends in Ecology & Evolution, 7(6) :198–202.
- [131] Metz, J. A., Geritz, S. A., Meszéna, G., Jacobs, F. J., and Van Heerwaarden, J. (1996). Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. Stochastic and spatial structures of dynamical systems, 45 :183–231.
- [132] Meyer, J. R., Ellner, S. P., Hairston, N. G., Jones, L. E., and Yoshida, T. (2006). Prey evolution on the time scale of predator–prey dynamics revealed by allele-specific quantitative pcr. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(28) :10690–10695.
- [133] Meyn, S. P. and Tweedie, R. L. (1992). Stability of markovian processes i : Criteria for discrete-time chains. Advances in Applied Probability, 24(3) :542–574.
- [134] Meyn, S. P. and Tweedie, R. L. (1993a). Stability of markovian processes ii : Continuous-time processes and sampled chains. Advances in Applied Probability, 25(3) :487–517.
- [135] Meyn, S. P. and Tweedie, R. L. (1993b). Stability of markovian processes iii : Foster-lyapunov criteria for continuous-time processes. Advances in Applied Probability, 25(3) :518–548.
- [136] Meyn, S. P. and Tweedie, R. L. (2009). Markov Chains and Stochastic Stability. Cambridge Mathematical Library. Cambridge University Press.
- [137] Montoya, J. M., Pimm, S. L., and Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. Nature, 442(7100) :259–264.
- [138] Müller-Schärer, H., Schaffner, U., and Steinger, T. (2004). Evolution in invasive plants : implications for biological control. Trends in Ecology & Evolution, 19(8) :417–422.
- [139] Murray, J. (2002). Mathematical Biology : I. An Introduction. Interdisciplinary Applied Mathematics. Springer.
- [140] Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., and Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. American Naturalist, pages 240–261.
- [141] Oksanen, L. and Oksanen, T. (2000). The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. The American Naturalist, 155(6) :703–723.

- [142] Ouhabaz, E.-M. (2009). Analysis of Heat Equations on Domains.(LMS-31). Princeton University Press.
- [143] Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. American Naturalist, pages 65–75.
- [144] Pazy, A. (1983). Semigroups of linear operators and applications to partial differential equations, volume 44. Springer New York.
- [145] Perthame, B. and Barles, G. (2007). Dirac concentrations in lotka-volterra parabolic pdes. arXiv preprint arXiv :0708.3720.
- [146] Peters, R. H. (1986). The ecological implications of body size, volume 2. Cambridge University Press.
- [147] Poelman, E. H., van Loon, J. J., and Dicke, M. (2008). Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. Trends in plant science, 13(10) :534–541.
- [148] Poorter, H. and De Jong, R. (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. New Phytologist, 143(1) :163–176.
- [149] Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L., and Kaplan, I. (2011). Insect ecology : behavior, populations and communities. Cambridge University Press.
- [150] Rankin, D. J. and López-Sepulcre, A. (2005). Can adaptation lead to extinction? Oikos, 111(3) :616–619.
- [151] Raoul, G. (2011). Long time evolution of populations under selection and vanishing mutations. Acta applicandae mathematicae, 114(1-2) :1–14.
- [152] Riedler, M. G., Thieullen, M., and Wainrib, G. (2012). Limit theorems for infinite-dimensional piecewise deterministic markov processes. applications to stochastic excitable membrane models. Electron. J. probab, 17(55) :1–48.
- [153] Robinson, K. M., Ingvarsson, P. K., Jansson, S., and Albrechtsen, B. R. (2012). Genetic variation in functional traits influences arthropod community composition in aspen (*Populus tremula* l.). PLoS ONE, 7(5) :e37679.
- [154] Rossberg, A., Matsuda, H., Amemiya, T., and Itoh, K. (2006). Food webs : experts consuming families of experts. Journal of Theoretical Biology, 241(3) :552–563.

- [155] Rudnicki, R. and Pichór, K. (2007). Influence of stochastic perturbation on prey–predator systems. *Mathematical biosciences*, 206(1) :108–119.
- [156] Sauve, A. M., Fontaine, C., and Thébault, E. (2015). Stability of a diamond-shaped module with multiple interaction types. *Theoretical Ecology*, pages 1–11.
- [157] Savage, V., Gillooly, J., Brown, J., West, G., and Charnov, E. (2004). Effects of body size and temperature on population growth. *The American Naturalist*, 163(3) :429–441.
- [158] Soulé, M. (1976). Allozyme variation : its determinants in space and time. In *Molecular evolution*, pages 60–77. Sinauer : Sunderland, MA, USA.
- [159] Stegen, J. C., Enquist, B. J., and Ferrière, R. (2009). Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology letters*, 12(10) :1001–1015.
- [160] Strauss, S. Y. (1997). Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*, 78(6) :1640–1645.
- [161] Strauss, S. Y., Rudgers, J. A., Lau, J. A., and Irwin, R. E. (2002). Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(6) :278–285.
- [162] Stroock, D. W. and Varadhan, S. R. S. (2006). *Multidimensional diffusion processes*, volume 12. Springer-Verlag, Berlin.
- [163] Takeuchi, Y. and Adachi, N. (1982). Stable equilibrium of systems of generalized volterra type. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 88(1) :157–169.
- [164] Takeuchi, Y. and Adachi, N. (1983). Existence and bifurcation of stable equilibrium in two-prey one-predator communities. *Bulletin of mathematical Biology*, 45(6) :877–900.
- [165] Thébault, E. and Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993) :853–856.
- [166] Thrall, P., Oakeshott, J., Fitt, G., Southerton, S., Burdon, J., Sheppard, A., Russell, R., Zalucki, M., Heino, M., and Ford Denison, R. (2011). Evolution in agriculture : the application of evolutionary approaches to the management of biotic interactions in agro-ecosystems. *Evolutionary Applications*, 4(2) :200–215.
- [167] Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs : toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, pages 3–15.

- [168] Tobias, J. A., Cornwallis, C. K., Derryberry, E. P., Claramunt, S., Brumfield, R. T., and Seddon, N. (2013). Species coexistence and the dynamics of phenotypic evolution in adaptive radiation. Nature, 506 :359–363.
- [169] Trussell, G. C., Ewanchuk, P. J., and Matassa, C. M. (2006). The fear of being eaten reduces energy transfer in a simple food chain. Ecology, 87(12) :2979–2984.
- [170] Tweedie, R. L. (1994). Topological conditions enabling use of harris methods in discrete and continuous time. Acta Applicandae Mathematica, 34(1-2) :175–188.
- [171] Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. Evolutionary theory, 1 :1–30.
- [172] Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature, 118 :558–560.
- [173] Watanabe, S. and Ikeda, N. (1981). Stochastic differential equations and diffusion processes. Elsevier.
- [174] West, G. B., Brown, J. H., and Enquist, B. J. (1999). The fourth dimension of life : fractal geometry and allometric scaling of organisms. science, 284(5420) :1677–1679.
- [175] Wu, J. (2012). Theory and applications of partial functional differential equations, volume 119. Springer Science & Business Media.
- [176] Yoder, J. B. and Nuismer, S. L. (2010). When does coevolution promote diversification? The American Naturalist, 176(6) :802–817.
- [177] Yodzis, P. and Innes, S. (1992). Body size and consumer-resource dynamics. American Naturalist, pages 1151–1175.
- [178] Yoshida, T., Jones, L. E., Ellner, S. P., Fussmann, G. F., and Hairston, N. G. (2003). Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator–prey system. Nature, 424(6946) :303–306.
- [179] Zhang, R., Leshak, A., and Shea, K. (2012). Decreased structural defence of an invasive thistle under warming. Plant Biology, 14(1) :249–252.



## Résumé

Cette thèse porte sur la modélisation mathématique et l'étude rigoureuse de l'impact de la sélection naturelle sur les communautés proies-prédateurs. Dans une première partie, nous étudions la coévolution de phénotypes des proies et des prédateurs sous les hypothèses des dynamiques adaptatives (grande population, mutations rares et de petite amplitude). A l'aide de différentes limites d'échelle d'un processus microscopique, nous introduisons successivement un processus de saut pur décrivant les états d'équilibres successifs de la dynamique coévolutive en fonction de l'arrivée des mutations des proies ou des prédateurs, puis un système de deux équations différentielles couplées représentant l'évolution des phénotypes lorsque les mutations sont de faible amplitude. Nous illustrons ces résultats sur un modèle écologique prenant en compte plusieurs types de défenses des proies. Dans une seconde partie, nous nous intéressons à des communautés dans lesquelles les dynamiques démographiques et évolutionnaires des prédateurs sont plus rapides que celles de leurs proies (e.g. arbres-insectes). Nous modélisons la communauté par un processus déterministe par morceaux (PDMP) dans lequel les proies évoluent selon un processus de naissance et mort et les prédateurs selon une équation différentielle logistique. Ce processus décrit les dynamiques démographiques de la communauté lorsque la population de prédateurs est infinie et nous étudions son comportement stationnaire. Dans une asymptotique de petite masse des prédateurs, le processus lent-rapide converge vers un processus moyenné, dans lequel la population de prédateurs est toujours à son équilibre démographique. Afin de prendre en compte l'évolution phénotypique de la population de prédateurs, nous considérons un processus lent-rapide en dimension infinie constitué d'un processus de naissance et mort couplé avec la solution d'une équation de réaction diffusion. Nous étudions la convergence, dans une limite de petite masse des prédateurs, du processus des proies vers un processus de naissance et mort dépendant uniquement de l'équilibre stationnaire de la population de prédateurs.

## Abstract

We study the random modeling and the impact of natural selection on prey-predator communities. We first consider the coevolution of prey and predator phenotypes under the assumptions of adaptive dynamics (large population, rare and small mutations). The microscopic community evolves according to a multi-type birth and death process. In the rare mutation time scale, the community process jumps from an equilibrium state to another according to the mutations in the prey or in the predator population. Furthermore, when mutations have a small impact on phenotypes, the coevolution of the phenotypes follows a system of two coupled differential equations. Besides, we illustrate these results on a biologically relevant model including different prey defense mechanisms. In a second part we consider specific communities in which the predator demographic and phenotypic dynamics are faster than the prey dynamics (e.g. trees-insects). These time scale differences arise from the difference between the prey and the predator masses. We introduce a piecewise deterministic markov process (PDMP) in which the prey population evolves as a birth and death process while the predator dynamics is a solution of a logistic deterministic equation. This process describes the demographic dynamics of the community when the predator population is infinite and we study its stationary behavior. In a limit of small predator mass, this slow-fast process converges toward an averaged process in which the predator population is always at its demographic equilibrium. In order to consider the phenotypic evolution of predators, we consider a piecewise deterministic process in infinite dimensions composed of a birth and death process coupled with the solution of a reaction-diffusion equation. We study the convergence of the slow prey process, in a limit of small predator mass, toward a birth and death process which only depends on the stationary eco-evolutionary equilibrium of the fast predator population.