



HAL
open science

Modélisation de stratégies d'introduction de populations, effets Allee et stochasticité

Nicolas Bajoux

► **To cite this version:**

Nicolas Bajoux. Modélisation de stratégies d'introduction de populations, effets Allee et stochasticité. Autre. Université Côte d'Azur, 2017. Français. NNT : 2017AZUR4056 . tel-01865809

HAL Id: tel-01865809

<https://theses.hal.science/tel-01865809>

Submitted on 2 Sep 2018

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.

École Doctorale STIC
(Sciences et Technologies de l'Information et de la Communication)
Unité de recherche : Inria
Équipe : Biocore

Thèse de doctorat

Présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en
Automatique, Traitement du Signal et des Images
de l'Université Côte d'Azur

par
Nicolas Bajoux

Modélisation de stratégies d'introduction de populations, effets Allee et stochasticité

Dirigée par Olivier Bernard
Co-encadrée par Frédéric Grognard et Ludovic Mailleret

Soutenue le 07 juillet 2017

Devant le jury composé de :

M. Olivier BERNARD	Directeur de recherches, INRIA Sophia Antipolis	Directeur de thèse
M. Julien ARINO	Professeur, Université de Manitoba	Rapporteur
M. Jérôme COVILLE	Chargé de recherches, INRA Avignon	Rapporteur
M. Fabien CAMPILLO	Directeur de recherches, INRIA Sophia Antipolis	Examinateur
M. Christelle LOPES	Maître de conférence, Université Lyon 1	Examinatrice
M. Xavier FAUVERGUE	Directeur de recherches, INRA Sophia Antipolis	Examinateur
M. Frédéric GROGNARD	Chargé de recherches, INRIA Sophia Antipolis	Membre invité
M. Ludovic MAILLERET	Chargé de recherches, INRA Sophia Antipolis	Membre invité

Le petit Nicolas en thèse

Avertissement: On nous a souvent demandé ce que nous faisons comme travail de recherche. Malgré tous nos efforts pour rester vagues et un peu compréhensibles, nos parents, nos amis répliquaient invariablement à nos explications: 'oui, oui...' en soupirant plus ou moins, plus intrigués que jamais. Aussi nous sommes nous résignés à raconter aux masses étonnées non pas notre travail, mais ce qu'est la vie du thésard. Il semblerait que nous ayons réussi, à en croire les premières réactions.

Le Directeur de Thèse

Pour commencer une thèse, il faut avoir un patron. Un patron, c'est un monsieur très, très fort qui me pose un problème et qui va m'aider à le résoudre. Là, c'est mon patron photographié par Christian Mercatier-Bresson.



La Recherche

Au début, c'est tellement compliqué, on n'y comprend rien.



THEOREME 1. - On a l'inégalité

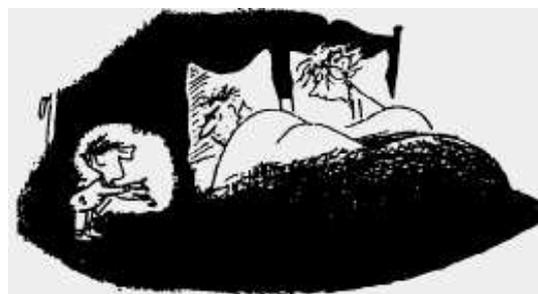
$$\sum_{r \in G} \frac{|K_r|(|K_r| - 1)}{K^2} \log \left(\frac{|K_r| - 1}{K \epsilon \Delta_r} \right) + \frac{K-1}{K^2} \sum_{r \in G} \sum_{s \in K_r} \|\log |\alpha_s|\|$$
$$\leq \left(1 - \frac{1}{K}\right) \frac{2D}{K} \sum_{i=1}^K h(\alpha_i) + \frac{D}{K} \left(1 + \frac{|G|}{2D} + \log \frac{K}{2}\right)$$

On peut passer des heures et des heures à chercher sans rien trouver. Dans ces moments-là, mon papa et ma maman sont drôlement inquiets et quand ma maman demande si c'était une bonne idée de faire faire une thèse au petit (c'est moi), mon papa ouvre la bouche sans parler, il agite les bras, et il s'en va lire le journal dans le salon.



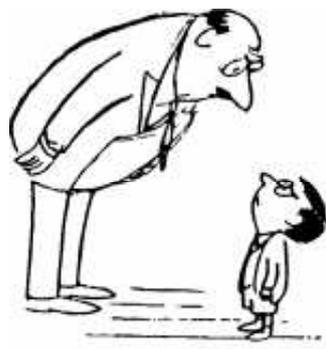
La Découverte

Des fois, c'est super, parce que je découvre des trucs que mon patron m'avait demandés. Evidemment, ça peut arriver à n'importe quelle heure, et mes parents ne sont pas toujours ravis.



Ils se demandent si je ne deviens pas complètement fou, mais ma maman sait que mon papa n'aime pas qu'elle le lui dise.

Moi, je trouve ça plutôt normal d'être content. D'ailleurs, quand mon patron trouve un théorème, il est super fier et ses copains (qui sont aussi des gens très, très forts) sont super contents de lui. Mais ça mes parents, ils ne le savent pas.



Des fois aussi, ça se passe mal, parce que je me trompe. Et quand je me trompe, avec mon patron, ça ne rigole pas, mais alors pas du tout. 'Regardez-moi dans les yeux, Nicolas', il me dit, pas content du tout. 'Vous appelez ça du travail, peut-être ?' qu'il me demande. Eh ben, là, ça a l'air d'une question, mais il ne faut surtout pas répondre, parce que sinon, il se fâche tout rouge !

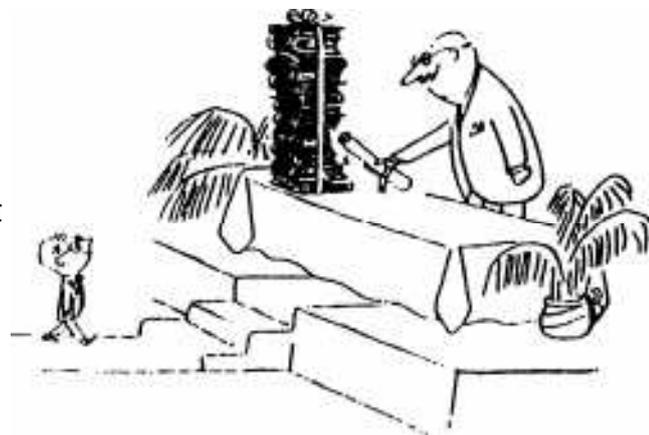
Les Séminaires

De temps en temps, un monsieur très, très important et vachement fort (mais pas aussi fort que mon patron, quand même) vient nous parler de trucs super-complicés. Ça s'appelle un séminaire, et pendant un séminaire, ça ne rigole pas non plus. Quand le monsieur a fini de parler, mon patron lui pose des tas de questions très compliquées, et il ne sait pas toujours répondre. Et là c'est pas juste, parce que lui, il ne se fait pas disputer !



La Soutenance

Quand j'aurai fini, il y aura une grande cérémonie avec plein de gens très, très forts (il y aura même d'autres patrons, c'est dire) et il y aura un vieux monsieur très, très important qui me dira que c'est très bien, mon petit, les chemins de la Recherche me sont glorieusement ouverts et je suis l'honneur de mes parents et l'orgueil de mon pays, et tout le baratin. Et après, il y aura un super goûter avec tous mes amis. Génial !



Et quand il lira tout cela dans le journal, mon papa sera très fier et ma maman sera tellement contente qu'elle me servira deux fois de la crème renversée, mon dessert préféré. C'est vraiment super, une thèse, à la fin !

La Gloire

D'ailleurs les filles, ça les impressionne drôlement de savoir qu'on a fait une thèse de mathématiques et qu'on a trouvé des tas de théorèmes compliqués et tout, et tout. Même la maman de Marie-Edwige, elle me fait des grands sourires maintenant, alors qu'elle trouvait que j'étais un petit garçon très turbulent.

$$\ln(X/z) \leq H^{m'+1} \exp\{c_{38} P^{4n^2 m'^2} (\log^* P)^{4n^2 m'} |D_K|^{5n^2 m' / 1} |N_{K/Q}(\Delta_f)|^{5n m'} A^{n^2 m'} (\log |A D_K N_{K/Q}(\Delta_f)|)^{24n^2 m'}\}.$$



Dessins: J.J. Sempé, Formules: Y. Bugeaud - M. Mignotte - F. Normandin, Texte: G. Taviot, M page: G. Taviot, A. Maes

Merci

Tout d'abord, je tiens à remercier mes deux superviseurs Frédéric Grogard et Ludovic Mailleret. Après deux stages et une thèse de 4 ans, notre collaboration touche à sa fin et d'une belle manière je trouve ... c'était pourtant loin d'être gagné au départ. Merci à tous les deux pour les efforts que vous avez fourni pour mener à bien ce projet commun, c'était une expérience très enrichissante de vous avoir comme tuteurs, aussi bien sur le plan professionnel qu'émotionnel. Je suis fier d'avoir été votre dernier thésard officieux.

Je remercie aussi Olivier Bernard mon directeur de thèse officiel qui a bien voulu signé les papiers que je lui tendais. Merci aussi à Jean-Luc Gouzé qui m'a accueilli au sein de BIOCORE (stages et thèse compris).

Concernant la paperasse, je ne sais pas ce que j'aurais fait sans Stéphanie et Marie-Line qui ont su montré toutes les deux de la patience et de la persévérance concernant mes ordres de mission et toutes choses se rapportant à la signature de documents. Heureusement que tout le monde n'est pas comme moi sur ce point ...

Passons aux collègues qui m'ont aidé pendant ces 4 ans que ce soit dans le monde de la recherche ou de l'enseignement. Je pense à Vincent qui m'a soutenu pour la dernière partie de mes travaux. Merci à Suzanne pour l'utilisation du cluster (entre autres ...). Je remercie Didier Auroux qui est là depuis le début, que ce soit pour l'obtention de la bourse de thèse, du DCCE ou du poste ATER. Merci aussi à Léo Donati qui m'a bien aidé dans cette dernière année où j'ai travaillé à l'IUT.

Les collègues avec qui j'ai (beaucoup) moins travaillé :). Merci à Ismail pour cette première année de thèse passée ensemble dans le même bureau. Merci Stéfano et Elsa avec qui on a partagé les mêmes émotions pendant ces années de thèse. Sans vous, on n'aurait pas eu la machine à café. David, j'attends avec impatience ce que tu nous as promis à Stefano et moi;). Quentin j'espère que tu t'amuses bien avec ta décapotable. Papicondriaque (il se reconnaîtra), fais attention en montant les escaliers. P.O., faisons comme ça. Merci Natacha pour le séminaire doctorant (entre autre). Merci Claudia, Carlos, Marjorie, Ivan, Francis, Diego, Francesco, Alfonso, Jonathan, Bob, Lamberto, Adam, Juliette, Christos, Konstantinos, Mélaïne, Dmitri, Lucie, Ignacio ...

Merci les copains Rem's, Kolf, Bonelli, Henriette, Antho le zé, Molinios, Jao, Gaston et Riri (vive la mu). Merci Pouet, Laura, Laura et Cédric. Merci les picards, loin des yeux près du coeur : Yohan, Victor, Robin, Hugo, Ally, Lola, Claire et Max.

Merci Maman, Pascal, Olivier, Christian et Véronique, beau-papa et belle-maman aussi.

Merci Fanny, alias Choupinette.

Par contre je ne remercie pas Leeloo, qui m'empêche de bien dormir la nuit.

Table des matières

Table des matières	v
I Introduction(s)	1
I.1 Biologie de l'introduction	3
I.1.1 Les invasions biologiques	5
I.1.2 Les transferts à vocation de conservation	6
I.1.3 La lutte biologique	9
I.2 Le processus d'introduction	12
I.2.1 Le transport et l'introduction	13
I.2.2 L'établissement	15
I.2.3 La dispersion	16
I.3 Pression de propagule	16
I.3.1 La taille de propagule	17
I.3.2 Le nombre de propagule	17
I.4 Facteurs influençant les introductions	18
I.4.1 Le taux de croissance	18
I.4.1.1 La densité indépendance	19
I.4.1.2 La densité dépendance négative	19
I.4.1.3 La densité dépendance positive	20
I.4.2 La stochasticité	23
I.4.2.1 La stochasticité démographique	23
I.4.2.2 La stochasticité environnementale	24

I.4.3	La génétique des populations	25
I.5	Problématique	26
I.5.1	Stratégies d'introduction	27
I.5.2	Plan	28
II	Dynamique des populations	31
II.1	Les Équations Différentielles Ordinaires (EDOs)	33
II.1.1	Construction du modèle	33
II.1.2	Modèles avec effets Allee	35
II.1.2.1	Effets Allee démographiques	35
II.1.2.2	Effets Allee élémentaires	37
II.1.3	Intéractions proie-prédateur	40
II.1.3.1	Modèle proie-prédateur	40
II.1.3.2	Les modèles classiques	41
II.1.3.3	Modèles avec effets Allee chez les prédateurs	48
II.2	Processus de naissance et mort	58
II.2.1	Processus stochastiques	58
II.2.1.1	Les processus de Markov	59
II.2.1.2	Les processus homogènes	60
II.2.1.3	Les processus de sauts	60
II.2.1.4	Un exemple: le processus de Poisson	61
II.2.2	Caractérisation matricielle	63
II.2.2.1	Matrice de transition	63
II.2.2.2	Les équations maîtresses	64
II.2.3	Les Processus de naissance et mort	67
II.2.3.1	Les Processus de naissance	67
II.2.3.2	Les processus de naissance et mort	70
II.2.3.3	Les processus classiques	71
III	De l'importance du taux d'introduction	77

III.1 Mode d'introduction	79
III.1.1 Les introductions continues	79
III.1.2 Le taux d'introduction	80
III.1.3 Modélisation impulsionnelle	80
III.2 MTNS	84
III.2.1 Introduction	85
III.2.2 Single species dynamics	87
III.2.2.1 A classical model	87
III.2.2.2 Generalization	87
III.2.3 Predator-prey dynamics	91
III.2.3.1 Allee effects on predation	92
III.2.3.2 Generalization	92
III.2.3.3 Stability of the pest-free solution	94
III.2.4 Numerical results	99
III.2.4.1 Single species dynamics	99
III.2.4.2 Predator-prey dynamics	101
III.2.5 Discussions	105
III.3 Directions	107
IV Effets Allee en lutte biologique	109
IV.1 Introduction	111
IV.2 One model to rule them all	114
IV.2.1 Predator-prey interactions	114
IV.2.2 Component Allee effects	115
IV.2.3 Augmentative biological control	118
IV.3 Stability of the pest-free solution	119
IV.3.1 Existence of a pest-free stationary solution	119
IV.4 Stability of the pest-free solution	120
IV.4.1 When the pest-free solution is LAS but not GAS	128

IV.5 Numerical simulations	134
IV.5.1 Model examples	134
IV.5.2 Stability conditions	135
IV.6 Discussion	142
IV.7 Acknowledgments	146
V Introductions à vocation de conservation	147
V.1 Introduction	149
V.2 Methods	153
V.2.1 Semi-discrete modelling	153
V.2.2 Stochasticity in components of propagule pressure	155
V.2.3 Catastrophes	156
V.2.4 Models	156
V.3 Analysis	157
V.3.1 Integral equation of the MFPT	158
V.3.2 Including catastrophes	165
V.3.3 Successive approximations	166
V.3.4 MFPTs studied	171
V.4 Results	175
V.4.1 Variability in introduction sizes	175
V.4.2 Failures in introductions	181
V.4.3 Catastrophes	184
V.5 Discussion	186
VI Introductions dans un monde stochastique	191
VI.1 Introduction	192
VI.2 Modélisation	194
VI.2.1 Dynamique intrinsèque	194
VI.2.2 Processus d'introduction	196
VI.2.3 Approche numérique	198

VI.3 Simulations	202
VI.3.1 Un monde entièrement stochastique	202
VI.3.2 Des introductions périodiques	209
VI.4 Discussion	212
VII Conclusion(s)	215
VII.1 Les effets Allee, pierre angulaire de ce manuscrit	216
VII.2 La lutte biologique	217
VII.3 Les réintroductions	219
VII.4 Perspectives	221
Bibliographie	225
VIII Résumé	246

Chapitre I

Introduction(s)

Sommaire

I.1	Biologie de l'introduction	3
I.1.1	Les invasions biologiques	5
I.1.2	Les transferts à vocation de conservation	6
I.1.3	La lutte biologique	9
I.2	Le processus d'introduction	12
I.2.1	Le transport et l'introduction	13
I.2.2	L'établissement	15
I.2.3	La dispersion	16
I.3	Pression de propagule	16
I.3.1	La taille de propagule	17
I.3.2	Le nombre de propagule	17
I.4	Facteurs influençant les introductions	18
I.4.1	Le taux de croissance	18
I.4.1.1	La densité indépendance	19
I.4.1.2	La densité dépendance négative	19

I.4.1.3	La densité dépendance positive	20
I.4.2	La stochasticité	23
I.4.2.1	La stochasticité démographique	23
I.4.2.2	La stochasticité environnementale	24
I.4.3	La génétique des populations	25
I.5	Problématique	26
I.5.1	Stratégies d'introduction	27
I.5.2	Plan	28

Il est fort dangereux Frodon de sortir de chez soi, on prend la route et si on ne regarde pas où l'on met les pieds on ne sait pas jusqu'où cela peut nous mener.

I.1 Biologie de l'introduction

Le déplacement des espèces est un phénomène, à l'origine naturel, durant lequel les populations migrent vers des régions d'où elles ne sont pas natives (Barbault and Atramentowicz, 2010). La répartition spatiale des espèces fut d'abord, à échelle de temps géologique, la conséquence de grands changements climatiques ou géologiques. Par exemple, les zones insulaires ont connu de telles **introductions** et un grand intérêt est porté pour connaître l'origine de la faune et la flore locale sur les îles (MacArthur and Wilson, 1967). Bien que certaines espèces aient réussi à surmonter des obstacles pour s'établir dans de nouvelles zones, les barrières géographiques ont ralenti les mouvements de populations pendant des milliers d'années. Cependant, le récent développement technologique a amplifié les mouvements à échelle mondiale grâce notamment à l'essor des échanges et des transports. Cette mobilité a également fait croître le nombre d'espèces introduites qui sont définies comme des organismes vivants transportés en dehors de leur aire de répartition (Williamson, 1996). L'étude biologique des populations introduites a pour but de comprendre comment des individus réussissent ou non à s'établir dans des zones d'où ils ne sont pas natifs et de prévoir les conséquences de ces introductions sur l'environnement local, son écosystème et aussi sur les individus introduits.

Il faut tout d'abord expliquer les différentes raisons possibles des introductions d'espèces. Seddon *et al.* (2012) proposent un spectre détaillant les *transferts d'espèce* (Figure I.1) où il est possible de distinguer les différentes formes d'introduction. Elles peuvent être accidentelles; il est en effet courant que des organismes soient non-intentionnellement déplacés par des voies de transport utilisées par les humains. Par exemple, les eaux de ballastage donnent l'opportunité à des espèces marines d'être transportées d'un port à

un autre et de se retrouver à des milliers de kilomètres de leur aire naturelle (Carlton, 1985).

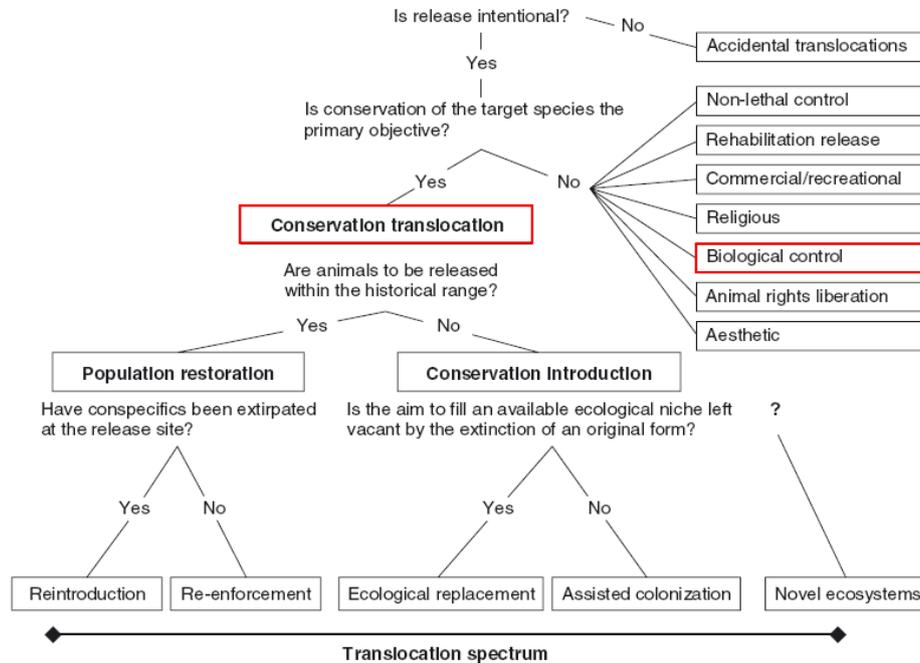


Figure I.1 Spectre des transferts d'individus, tiré de Seddon *et al.* (2012). Encadrés en rouge, les transferts étudiés dans ce manuscrit. Cette figure peut se voir comme un algorithme permettant de reconnaître le type d'introduction auquel nous avons affaire.

L'homme peut aussi envisager d'introduire une espèce volontairement afin de la protéger. Les introductions d'espèces en biologie de la conservation consistent à relâcher des individus dans une zone où ils ont disparu ou sont en voie d'extinction. De telles réintroductions d'espèces sont régulièrement entreprises, comme cela a été le cas pour le vautour fauve dans les gorges du Verdon (voir Boîte 1).

Il existe aussi des introductions volontaires d'espèces dont le but premier n'est pas la conservation des individus introduits. Un exemple est la lutte biologique. Des espèces sont introduites comme agents de lutte biologique afin de limiter les dommages causés par un nuisible. Ces agents sont des ennemis naturels du ravageur ciblé (prédateur, parasite, parasitoïde ...) et ont pour but de le contrôler et d'en limiter la dispersion. Cette technique sert d'alternative à l'utilisation de pesticides dont les résidus chimiques sont nocifs pour l'environnement et la santé de l'homme. Ces méthodes de contrôle deviennent

courantes, comme par exemple l'utilisation de nématodes entomopathogènes pour empêcher l'infestation des charançons rouges sur les palmiers (voir Boîte 2).

Les causes d'introduction des organismes vivants définissent la distinction entre les communautés scientifiques : la biologie de l'invasion étudie les espèces introduites de manière naturelle ou accidentelle et cherche à réduire les possibles impacts néfastes causés par les envahisseurs. En biologie de la conservation, on cherche, au contraire, à rendre favorable les conditions d'installation des individus. La lutte biologique, quant à elle, vise à réduire les dommages causés par un nuisible par l'introduction d'un agent de lutte biologique. Cependant, même si les objectifs et les raisons des introductions sont différentes, les communautés scientifiques ont montré que des **facteurs** communs influençaient particulièrement le succès ou l'échec des introductions, que ce soit en biologie de l'invasion, de conservation ou en lutte biologique.

I.1.1 Les invasions biologiques

Les premières études historiques des populations introduites concernent les invasions biologiques. L'écologue Charles Elton fut le premier à mettre en garde quant aux effets néfastes des invasions biologiques (Elton, 1958) qui ont crû de manière fulgurante avec l'essor grandissant du commerce et des transports au XXe siècle (Wells *et al.*, 1986; Di Castri, 1989). La prise de conscience sociétale se fit plus tard, lorsque notamment l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) créa le groupe ISSG (Invasive Species Specialist Group) en 1994 afin de contrôler l'introduction d'espèces allochtones ou de les éradiquer lorsqu'elles sont perçues comme nocives pour les écosystèmes, les habitats ou les espèces autochtones (Council, 2000). En effet, puisque les taux d'invasion ont drastiquement augmenté au cours du siècle dernier, les dommages biologiques et économiques qui en découlent se sont amplifiés (Vitousek *et al.*, 1997). Pimentel *et al.* (2005) estiment à plusieurs milliards de dollars par an les dégâts causés par des invasions biologiques aux États Unis. Les invasions biologiques seraient aujourd'hui la seconde cause d'extinction

d'espèces (Vitousek *et al.*, 1997; Sax and Gaines, 2008; Pagad *et al.*, 2015) et un facteur majeur de la dégradation de la biodiversité (Sala *et al.*, 2000; Vitousek *et al.*, 1997). Puisque les introductions fortuites représentent un réel risque, les communautés scientifiques tentent alors de prévenir les invasions biologiques. Deux approches distinctes sont alors entreprises : la première est la détection d'espèces qui sont amenées à être transportées et introduites. Ces études se basent sur les attributs historiques des individus, la biogéographie et l'histoire des invasions (Pheloung *et al.*, 1999; Herborg *et al.*, 2007). L'intérêt est de trouver quelles sont les caractéristiques chez les individus qui favorisent leur introduction dans un nouvel environnement. La seconde évaluation concerne les vecteurs par lesquels les individus sont transportés. Les routes d'invasion par lesquelles les individus sont introduits y sont étudiées : il est question de comprendre quelles routes sont empruntées géographiquement mais aussi comment le nombre et l'amplitude des individus introduits permettent leur établissement. Les similarités entre l'aire originelle des individus et l'aire d'introduction sont aussi analysées (Cassey, 2003). Le but est de comprendre comment le nombre et la fréquence d'individus introduits ainsi que les conditions d'arrivée jouent un rôle dans le succès d'introduction.

I.1.2 Les transferts à vocation de conservation

Alors que des espèces menacent des écosystèmes par leur prolifération incontrôlée, d'autres survivent difficilement dans leur milieu naturel. La biodiversité de certains écosystèmes subit en effet des pressions externes qui rendent difficile la survie de certains individus. La première cause d'extinction des espèces est la destruction de leur habitat naturel (Pimm and Raven, 2000), suivie par les invasions d'espèces allochtones (Vitousek *et al.*, 1997; Sax and Gaines, 2008; Pagad *et al.*, 2015) et les changements climatiques (Hampe and Petit, 2005). Les stratégies de management autour des espèces en danger sont aujourd'hui tournées vers l'intervention, plutôt que la prévention (Holdgate, 1986). Les programmes

visant à maintenir les populations en voie d'extinction ou à réintroduire une espèce disparue sont de plus en plus courants. Un exemple de réussite est illustré par le programme de réintroduction des vautours fauves dans les gorges du Verdon dans la boîte 1. L'IUCN proposa un premier guide afin d'aider les programmes de réintroductions et autres transferts dont l'intérêt est d'établir durablement la population introduite (IUCN, 1987). Le mot transfert est important puisque le guide cherche à unifier tous les types d'introduction sous ce terme, qu'elles soient volontaires ou accidentelles. Elle définit alors ces transferts comme le mouvement d'un organisme vivant d'une zone à une autre (IUCN, 1987). Elle précise ses définitions en 1998 (IUCN, 1998) pour indiquer que la translocation est un mouvement délibéré ou fortuit d'individus sauvages d'un endroit à un autre. Cependant, comme le souligne Philipp Seddon (Seddon *et al.*, 2012), le terme d'individus sauvages est ici assez confus et c'est en 2013 (IUCN, 2013) que l'IUCN définit le transfert comme un mouvement anthropique d'un organisme vivant d'une zone à une autre.

En biologie de la conservation, la plupart des introductions a pour but d'introduire des individus qui sont en voie d'extinction ou qui ont disparu de leur habitat naturel. On parle respectivement de **renforcement et de réintroduction de la population**. Ces deux contextes peuvent être englobés par le terme de restauration de la population (Figure I.1). Le principe est d'introduire des individus pour qu'ils (re)deviennent présents dans un écosystème et ainsi restaurer la faune sauvage du milieu ciblé. Les programmes de réintroduction se sont soldés par de nombreux échecs à leurs prémices (Seddon *et al.*, 2007) et la biologie de la réintroduction (Seddon *et al.*, 2007; Armstrong and Seddon, 2008) est encore à une étape de questionnement quant aux facteurs qui influencent de telles introductions (Armstrong and Seddon, 2008). Parmi les questions qui nous intéressent dans ce manuscrit, la composition (*i.e.* les caractéristiques biologiques) (Drake *et al.*, 1989) et la taille (nombre d'individus introduits) (Simberloff, 2009) du lâcher semblent affecter la probabilité d'établissement de la population et sont un point central à la biologie de la réintroduction. De plus, une fois les individus relâchés, des stratégies de management peuvent être entreprises pour favoriser au mieux l'établissement. Par exemple, de

nouveaux individus peuvent être relâchés au même endroit plus tard afin de renforcer la population présente. Cela peut permettre de réduire les effets de la dispersion ou de la mortalité qui affectent les premiers individus introduits ([Armstrong and Seddon, 2008](#)).

La réintroduction du vautour fauve

Des vautours fauves ont été réintroduits dans le sud de la France à partir des années 1980. Cinq programmes majeurs de réintroduction auront permis l'introduction de 272 rapaces dans diverses zones. Seuls trois programmes ont été couronnés de succès (dans les Causses, les Baronnies et le Verdon), les deux autres ont échoué (à Navacelles et dans le Diois).

Si l'objectif était de recoloniser la région par ce rapace, sa réintroduction a permis de renouer le lien entre des colonisations de vautours se trouvant à proximité (des Balkans à la péninsule ibérique selon le site paca.lpo.fr). De plus, ce nécrophage a pour vocation de "nettoyer" les carcasses qu'il mange et ainsi limiter la répartition de certaines maladies.

Si on s'attarde sur le programme de réintroduction dans les gorges du Verdon, 90 oiseaux ont été relâchés de 1999 à 2004. C'est une durée relativement normale comparée aux autres programmes visant à restaurer la population de vautours. Les individus provenaient d'Espagne et de refuges/zoos Français. Ils étaient élevés pendant quelques années en captivité pour s'adapter à leurs nouveaux congénères et aussi à leur nouvel habitat (les volières utilisées étaient semblables à ce qui allait devenir leur habitat dans les gorges). Les vautours sont en effet une espèce très sociale, ils vivent en couple et recherchent la nourriture en groupe.



Suite aux nombreux programmes visant à réintroduire le rapace, on compte environ 600 couples dans les Pyrénées-Atlantiques et les Hautes-Pyrénées, 283 couples dans les Causses, 106 dans les Baronnies et 49 dans le Verdon (chiffres de 2008). Les colonies sont donc belles et bien présentes et il est aujourd'hui possible de voir cet oiseau prospérer dans les régions du sud de la France.

Des introductions à vocation de conservation peuvent être entreprises sans que ce soit de la réintroduction ou du renforcement de population. [Seddon et al. \(2007\)](#) les désignent comme des **introductions à vocation de conservation** (Figure 1.1). C'est le cas notamment des remplacements écologiques qui sont l'introduction d'un taxon proche ou similaire à une espèce clé d'un écosystème qui a disparu ([Atkinson, 2001](#); [Seddon and Soorae, 1999](#)). Le principe et les enjeux d'une telle introduction sont les mêmes que ceux

d'une réintroduction, sauf que l'espèce introduite est relâchée en dehors de son habitat naturel. Cette pratique est utilisée lorsque les individus ayant disparu de leur environnement sont très peu, voire pas du tout, disponibles ailleurs. Une autre forme de transfert de population est la **colonisation assistée** (cf. Figure I.1), qui désigne le fait qu'une population peut être transférée depuis son habitat naturel vers un nouvel habitat plus favorable pour éventuellement prévenir une extinction future de la population (Ricciardi and Simberloff, 2009). L'intérêt grandissant pour ce genre d'introduction est dû notamment à la récente prise de conscience de la destruction des habitats naturels (Seddon *et al.*, 2007), que ce soit directement par l'homme (Ricketts and Imhoff, 2003; Ricciardi and Simberloff, 2009), ou par des changements climatiques brutaux (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2008).

Que les individus introduits soient relâchés dans ce qui était avant leur habitat naturel (restauration) ou dans un nouvel environnement (introductions à vocation de conservation), les mêmes questions et enjeux se posent (Armstrong and Seddon, 2008).

La caractérisation des espèces introduites ainsi que les modes d'introduction des individus sont au centre des problématiques qui concernent les succès d'introductions, que ce soit en biologie de l'invasion ou de la conservation. Le milieu où les introductions opèrent est aussi important puisqu'il peut favoriser l'établissement des populations. La présence de communautés natives de l'environnement où a lieu l'introduction peut aussi être un facteur déterminant lors du lâcher. Une pratique utilise à profit cet aspect communautaire : la lutte biologique.

I.1.3 La lutte biologique

La présence de nuisibles dans certaines régions peut être dommageable ou dangereux pour l'homme et l'environnement local. Les nuisibles sont des organismes vivants dont la prolifération peut dégrader la faune et la flore où ils sont établis. Ils peuvent être des ravageurs des cultures comme les larves de carpocapses qui mangent les pommes

ou les charançons du cotonnier se nourrissant du fruit pour passer à l'âge adulte. Les nuisibles peuvent avoir des répercussions plus directes vis-à-vis de l'homme, c'est le cas des organismes qui sont vecteurs de maladie. Les rats, par exemple, sont connus pour être porteur de la peste bubonique ou les moustiques qui peuvent transmettre des maladies comme la dengue ou la malaria.

Les transferts dont la vocation n'est pas de protéger et d'installer la population introduite sont aussi un aspect important des introductions délibérées et peuvent avoir de nombreux aspects (cf. Figure I.1).

La pratique qui va particulièrement nous intéresser ici est la lutte biologique. C'est une méthode qui repose sur l'utilisation d'ennemis naturels comme des parasites, des prédateurs ou encore des pathogènes, sans faire appel aux pesticides, afin de réduire les dégâts causés par un nuisible (Beirne, 1975; DeBach and Rosen, 1991; Eilenberg *et al.*, 2001). Le succès d'un programme de lutte biologique est le résultat d'une étude préliminaire approfondie visant à effectuer les lâchers de la manière la plus efficace. Cette étude doit notamment prendre en compte la biologie des espèces introduites (l'agent de lutte biologique) et celle des ravageurs, ainsi que l'environnement dans lequel les lâchers ont lieu (Bale *et al.*, 2008).

On distingue trois types de lutte biologiques : **la lutte biologique par conservation** qui consiste à favoriser la prolifération des ennemis naturels qui sont déjà présents dans l'environnement local afin de les aider à diminuer au mieux la population de ravageurs (Van Lenteren, 2000). Cette pratique permet d'augmenter l'efficacité des ennemis naturels en améliorant leur habitat ou leurs ressources disponibles (Bale *et al.*, 2008). **La lutte biologique classique** est l'introduction d'un nouvel ennemi qui n'est pas originaire de la région pour diminuer l'impact d'un ravageur qui est souvent lui aussi allochtone (DeBach, 1964). **La lutte biologique par augmentation** réfère à l'introduction répétée d'individus dans le milieu afin d'éradiquer au mieux les ravageurs. La lutte biologique par *inondation* est l'introduction périodique d'individus en masse pour éradiquer les proies

rapidement (Lacey *et al.*, 2001). Cette technique est la plus efficace et s'apparente à l'utilisation de pesticides en ce qui concerne la très rapide diminution des proies (Bale *et al.*, 2008). On parle *d'inoculation saisonnière* lorsqu'il s'agit d'introduire des ennemis à un moment où l'on sait l'environnement propice aux invasions de ravageurs (Van Lenteren and Woets, 1988). Cette méthode s'applique essentiellement lorsqu'un contrôle sur le long terme est espéré. La lutte biologique par augmentation est très utilisée dans les systèmes de récoltes relativement fermés comme les serres (Van Lenteren, 2000; Collier and Steenwyk, 2004) car celles-ci limitent la dispersion de l'agent de lutte biologique ailleurs que sur l'environnement visé.

En fonction du contexte de l'introduction, les objectifs sont donc très différents. Les biologistes de l'invasion cherchent à réguler et contrôler les invasions d'espèces afin d'en limiter les potentielles nuisances. D'un point de vue de la conservation, les transferts d'espèces cherchent à restaurer un écosystème perdu et rendre la faune plus riche. La lutte biologique, quant à elle, cherche à limiter les dégâts causés par un nuisible sur l'homme ou ses récoltes. Il est cependant possible d'unifier ces différents types d'introduction par la conceptualisation des modalités d'introduction. Nous allons voir en quoi l'établissement durable d'une population dans son nouvel environnement peut être représenté par le **processus d'introduction**.

Le palmier : une histoire d'introduction

Ne croyez pas que les quelques 1300 palmiers qui ornent la Promenade des Anglais sont originaires de Nice et de sa région. La tropicalisation de la région PACA, qui est due essentiellement au tourisme florissant de la région au XIXe et XXe siècle, aura permis l'introduction de millions de palmiers au début du XXe siècle (Gade, 1987). Ironiquement, ces palmiers sont aujourd'hui victimes du charançon rouge (*Rhynchophorus ferrugineus*) et du papillon du palmier (*Paysandisia archon*), deux espèces exotiques qui proviennent respectivement d'Asie et d'Argentine (Aguilar *et al.*, 2001; Soroker and Colazza, 2017).



Stade
larvaire

Stade
adulte



Il est possible de combattre les ravageurs du palmier comme le charançon rouge par l'utilisation de nématodes parasites des larves du charançon (Mazza *et al.*, 2014; Dembilio and Jaques, 2015). Leur utilisation est très efficace : 80 % de réussite à des fins curatives et 98 % de succès en prévention ont été obtenus en conditions semi-naturelles (Llácer *et al.*, 2009; Dembilio and Jaques, 2015). L'introduction des nématodes est ponctuelle et réfère à la lutte biologique classique puisqu'un ennemi non originaire du milieu permet la diminution du ravageur.

I.2 Le processus d'introduction

L'installation durable d'une espèce dans un nouvel environnement n'est jamais garantie et seule une très faible proportion des invasions réussissent (Williamson, 1996). Ce constat a poussé les biologistes à étudier les modalités d'invasion afin de mieux comprendre les mécanismes liés aux succès et aux échecs des introductions. De nombreuses études ont porté sur les différentes étapes que devait franchir la population afin de s'établir dans son nouvel environnement (Williamson, 1996; Richardson *et al.*, 2000; Colautti *et al.*, 2006; Blackburn *et al.*, 2011). Nous allons utiliser la structure proposée par Blackburn *et al.*

(2011) qui semble être la plus générale et qui rassemble les biologistes quel que soit leur sujet d'étude (animaux terrestres, plantes ...). Leur figure, reprise ici, décrit les étapes importantes dans le processus d'introduction d'une espèce (Figure I.2).

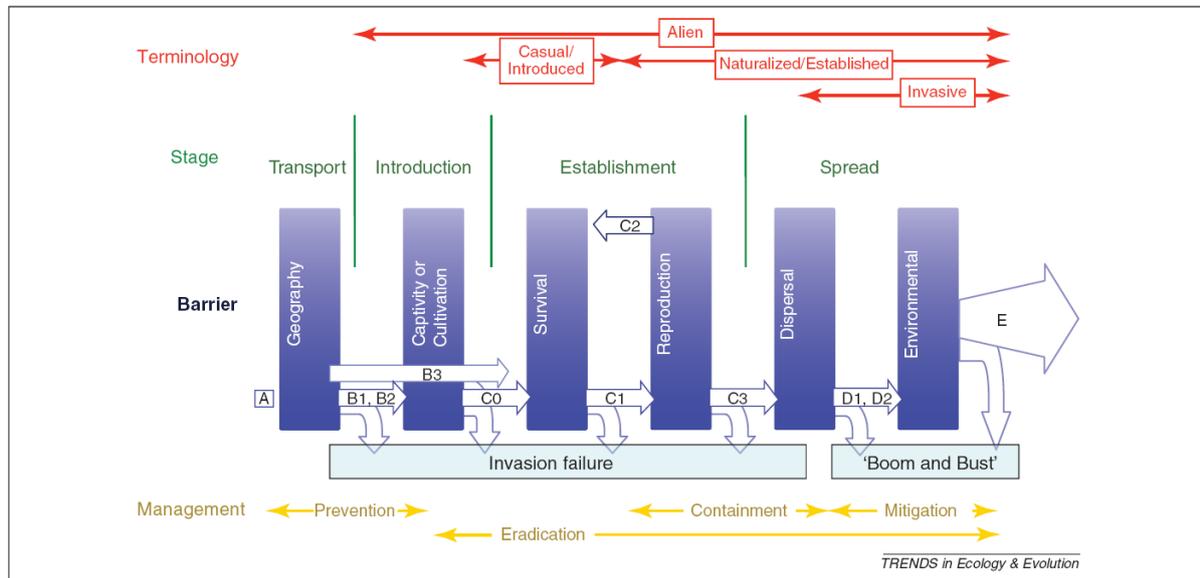


Figure I.2 L'unification des modalités d'introduction par [Blackburn et al. \(2011\)](#). En rouge, les termes servant à définir la population introduite en fonction de l'étape dans laquelle elle se trouve. En vert, les quatre étapes servant de processus d'introduction où des barrières, en bleu, sont à surmonter pour les espèces afin de passer à l'étape suivante. En jaune, les étapes managériales sont précisées en fonction de l'état où se trouve la population. Il est important de noter ici que la terminologie et les étapes de management sont données uniquement pour des invasions d'espèces, qui font l'objet de l'article en question.

[Blackburn et al. \(2011\)](#) distinguent quatre étapes dans le processus d'invasion. Elles sont généralement difficiles à franchir pour la plupart des espèces ([Williamson, 1996](#)). Les caractéristiques des propagules et du milieu dans lequel ils sont relâchés sont déterminants pour l'installation de la population. Nous allons ici détailler quelles caractéristiques sont utiles à la population pour pouvoir surmonter ces épreuves tout au long du processus.

I.2.1 Le transport et l'introduction

La première étape du processus d'introduction correspond au transport de la population depuis son aire naturelle jusqu'à un nouvel habitat. Cette phase permet aux individus

de traverser une barrière géographique naturelle (Richardson *et al.*, 2000). En biologie de l'invasion, les espèces traversent ces barrières par le biais de moyens de transport utilisés par l'homme à son insu. C'est le cas par exemple avec de nombreuses espèces marines qui voyagent par bateaux et sont relâchées via les eaux de ballastage d'un port à un autre. De même, en biologie de la conservation ou en lutte biologique, les espèces sont élevées en captivité ou capturées depuis d'autres zones (dans le cadre des transferts), ou encore créées en laboratoire (en lutte biologique) pour être ensuite transportées vers la zone d'introduction souhaitée. L'étape du transport, traumatisante pour les individus et leur capacité de survie, est aussi un facteur crucial (Verling *et al.*, 2005) qu'il ne faut pas négliger quel que soit le contexte d'introduction.

Cette phase de transport a un intérêt particulier puisqu'elle définit aussi les modalités de l'introduction. En effet, les populations introduites ne sont pas toujours le fruit d'une seule et même introduction : il en faut parfois plusieurs pour que la population puisse finalement s'installer durablement dans son nouvel environnement. De même, le nombre d'individus introduits à chaque étape de transport est aussi un facteur capital jouant énormément sur les probabilités de succès d'une introduction. Ces modalités sont formalisées par la **pression de propagule**, que nous détaillons plus loin.

Les individus sont ensuite relâchés (phase d'introduction) dans l'aire d'introduction. Cela correspond au moment où les individus quittent le transport qui leur a permis de traverser une ou plusieurs barrières géographiques et sont libérés dans une zone qui leur est nouvelle. Ceci se fait généralement par le biais de vecteurs comme les eaux de ballastage déversées dans les ports ou le simple touriste et sa valise contenant des moustiques porteurs de la dengue. En lutte biologique, c'est l'agriculteur qui relâche les coccinelles sur son champ pour tuer les pucerons ou l'écologue qui réintroduit des vautours dans le Verdon.

I.2.2 L'établissement

S'ils rencontrent des conditions favorables, les individus tentent alors de s'établir (troisième phase). Cette étape implique que les individus soient capables de survivre durablement dans le nouvel environnement et de s'y reproduire. C'est ici que se joue probablement la plus importante étape à surmonter pour les individus puisqu'il est question pour la population d'être capable de survivre dans un nouvel environnement parfois hostile, mais aussi de pouvoir s'y reproduire afin de générer des nouveaux individus et ainsi prospérer dans le milieu. Les aptitudes démographiques de la population entrent donc en jeu : la capacité des individus à se reproduire est cruciale (Rejmánek *et al.*, 2005), ainsi que leur aptitude à survivre, surtout dans des conditions qui ne leur sont pas favorables. Il est question ici du **taux de croissance** de la population, qui définit la différence du nombre d'individus sur une unité de temps. Nous allons revenir en détail sur cet aspect dans les prochaines sections.

La dynamique locale de la population introduite n'est pas le seul facteur affectant le processus d'établissement ; la **stochasticité** contribue aussi à cette étape (Melbourne and Hastings, 2008). On distingue quatre catégories essentielles de la stochasticité qui peuvent affecter le risque d'extinction des individus introduits. La nature probabiliste des événements naturels de naissance et de décès à échelle des individus décrit la stochasticité démographique (Engen *et al.*, 1998). Le sexe ratio des individus est aussi à prendre en compte lorsque les populations se reproduisent de manière sexuée (Simberloff, 2009). Des fluctuations temporelles de l'environnement peuvent affecter les chances de survie et de reproduction au niveau de la population (May, 1973; Lande *et al.*, 2003), on parle alors de stochasticité environnementale. La quatrième catégorie est l'hétérogénéité démographique qui reflète les variations des taux vitaux parmi les individus introduits (Kendall and Fox, 2003).

I.2.3 La dispersion

Une fois les individus relativement prospères au niveau de la zone d'introduction, s'en suit alors une phase d'expansion en dehors de cette zone. La population tente alors de se disperser à l'extérieur de la zone d'introduction et les individus doivent de nouveau chercher à s'y reproduire et à survivre. Une population qui se disperse doit alors faire face de manière répétée à l'étape d'établissement et surmonter des conditions environnementales pendant son expansion. Les aptitudes générales à la dispersion influent fortement sur les probabilités de réellement envahir un grand espace. Les problèmes liés à la spatialité sont un enjeu majeur pour les biologistes et de récentes études traitent de la question ([Morel-Journel *et al.*, 2015](#)).

L'étude que nous proposons dans ce manuscrit se concentre essentiellement sur la phase de transport et le processus d'établissement. Les modalités d'introduction dans le milieu sont en effet d'une importance majeure en biologie de l'introduction. L'étude portant sur la façon dont les individus ont été introduits temporellement, et en quelle quantité, est d'un intérêt majeur en biologie de l'introduction et est formalisée par le concept de **pression de propagule**. De même, l'établissement est crucial pour que la population puisse prospérer dans son nouvel environnement. Cette étape se répète à mesure que la population cherche à se disperser depuis le milieu introduit et s'avère donc d'autant plus importante. Les facteurs biotiques et abiotiques qui affectent l'établissement vont être mis en évidence pour comprendre les mécanismes liés au succès d'introduction.

I.3 Pression de propagule

La notion de propagule désigne un groupe d'individus qui arrive dans une zone ([Simberloff, 2009](#)). Le concept est très utilisé en biologie de l'introduction car on peut étudier la pression de propagule qui se rapporte à l'effort d'introduction ([Blackburn and Duncan,](#)

2001). Cette pression distingue le nombre ou la fréquence de propagule (nombre ou fréquence d'introductions qui ont lieu) et la taille de propagule (nombre d'individus relâchés par introduction) (Simberloff, 2009). La pression de propagule est, depuis une vingtaine d'années, considérée comme un élément fondamental lors de l'étude des introductions. Colautti *et al.* (2006) conclurent que cette pression devait servir de modèle de base (*null model*) (Gotelli and Graves, 1996) en biologie de l'introduction. En effet, la corrélation entre le nombre total d'individus introduits, que ce soit sur un ou plusieurs lâchers, et la probabilité d'établissement est presque toujours observée, que ce soit en biologie de l'invasion (Carlton, 1996; Ruiz *et al.*, 2000), de la réintroduction (Armstrong and Seddon, 2008) ou en lutte biologique (Hopper and Roush, 1993; Memmott *et al.*, 1998; Grevstad, 1999b,a).

I.3.1 La taille de propagule

Bien que la pression de propagule semble être un facteur clé des succès d'introductions, les composantes de l'effort d'introduction sont aussi au coeur des débats. La taille de propagule représente la taille d'une introduction. Puisqu'elle définit le nombre d'individus d'une population qui arrivent dans un nouvel environnement, c'est un facteur très important pour juger si une population aura des chances ou non de s'établir, connaissant les caractéristiques propres aux individus, ainsi que l'environnement où ils sont introduits.

I.3.2 Le nombre de propagule

Si la plupart des études montrent la relation entre la probabilité de succès et la taille de propagule (Simberloff, 2009), certaines ont montré que l'augmentation du nombre de propagule pouvait réduire les risques d'extinction des populations introduites. L'une des premières études à ce sujet (Brown and Kodric-Brown, 1977) montra qu'augmenter la fréquence d'arrivée des individus pouvait favoriser l'effet de sauvetage des individus

déjà introduits mais sur le déclin. Cet effet se traduit par l'augmentation du nombre de congénères d'une population en voie d'extinction, elle est alors renforcée et est moins susceptible de s'éteindre.

La pression de propagule est clairement le concept influençant le plus la biologie de l'introduction. Elle peut servir de pierre angulaire pour approcher la biologie des populations introduites (Fauvergue *et al.*, 2012). Pour comprendre comment cette pression de propagule impacte le succès d'introduction, il faut comprendre les mécanismes au coeur de l'introduction et qui surviennent une fois la population dans son nouvel environnement.

I.4 Facteurs influençant les introductions

certaines facteurs démographiques intervenant dans le processus d'introduction peuvent fortement influencer les chances d'établir une population. Les dynamiques des populations sont l'étude des variations des tailles de populations prenant en compte principalement les taux de croissance et de migration de la population. Nous allons montrer ici en quoi le taux de croissance de la population intervient lors de son introduction. La capacité des individus à se reproduire dans ces nouvelles conditions leur permettra de s'établir dans leur nouvel environnement.

I.4.1 Le taux de croissance

La croissance de la population est un élément crucial lors de l'établissement de la population. Son étude va permettre de distinguer des caractéristiques chez les individus qui leur permettent de croître avec plus ou moins d'aisance dans leur nouvel environnement. Le concept de taux de croissance est généralement utilisé pour étudier la dynamique d'une population. Ce taux représente, sur une unité de temps, le changement de taille (ou de la densité si la composante spatiale est utilisée) de la population. Le taux de croissance

de la population peut être affecté par la taille de la population, on parle de densité dépendance. On utilise la notion de densité indépendance lorsque ce taux est régi par des facteurs externes à la taille de population.

I.4.1.1 La densité indépendance

Le taux de croissance d'une population peut être régulé par des facteurs biotiques et abiotiques. L'environnement est souvent évoqué pour induire de la densité indépendance (Hixon and Johnson, 2009). Le taux de croissance peut alors varier en fonction des caractéristiques de l'environnement. Un environnement favorable permettra à la population de croître dans de bonnes conditions et plus rapidement que dans un environnement inadapté. Par exemple, la disponibilité des ressources affecte la croissance de la population. Un environnement possédant de nombreuses ressources et de bonnes qualités permettra à la population de prospérer dans son habitat. Les individus perdront alors moins de temps et d'énergie à la recherche de ressources puisqu'elles sont abondantes et ils peuvent se consacrer à leur descendance, ce qui, a priori, accroît le taux de croissance de la population. De manière générale, le nombre d'individus dans la population importe peu ici puisque tous les individus sont affectés de la même façon par la qualité de l'environnement.

I.4.1.2 La densité dépendance négative

Le taux de croissance peut aussi être affecté par la densité de la population. On distingue deux types de densité dépendance en fonction de l'impact que peut avoir la taille de la population sur le taux de croissance. La densité dépendance négative intervient lorsque l'augmentation de la taille de la population fait décroître le taux de croissance. Cet aspect intervient essentiellement lorsque les populations sont grandes. En effet, les mécanismes souvent invoqués sont l'encombrement de la population, et la compétition intraspécifique.

L'encombrement est associé au fait qu'une population devient trop grande par rapport à ce que peut réellement contenir son environnement. L'habitat, ainsi que les ressources, deviennent plus difficiles à obtenir puisque la population est trop grande et les individus survivent alors plus difficilement. La compétition entre congénères peut aussi intervenir lorsqu'ils sont nombreux. Les individus s'affrontent alors pour obtenir des ressources nécessaires à leur survie. Dans les deux exemples cités ici, plus la compétition ou l'encombrement est important, plus les individus doivent contribuer à leur survie et non à la procréation, ce qui réduit les effectifs des générations futures et donc induit une baisse dans le taux de croissance. Cette forme de densité dépendance a été étudiée dans le cadre d'introduction d'agents de lutte biologique qui s'affrontent pour la même ressource (Beddington, 1975; DeAngelis *et al.*, 1975; Arditi and Ginzburg, 1989).

I.4.1.3 La densité dépendance positive

De manière opposée, la densité dépendance positive apparaît lorsque le taux de croissance d'une population diminue à mesure que sa taille devient petite. Ce phénomène est essentiellement notable lorsque la population est petite. On parle aussi d'effets Allee puisque ce sont les travaux de W.C. Allee qui montrèrent les premiers l'importance de l'aggrégation chez les animaux pour faciliter leur survie (Allee and Bowen, 1932). Il remarque que les poissons rouges parviennent à rendre leur environnement chimiquement plus enclin à leur développement lorsqu'ils sont plus nombreux. Ce principe d'aggrégation ou de coopération parmi les animaux fut ensuite nommé le principe de Allee par Odum en 1953 (Odum, 1953). Cette densité dépendance positive est présente chez les espèces où la coopération des congénères permet de meilleures aptitudes à procréer et/ou à survivre.

C'est seulement cinquante ans plus tard que les travaux de Allee furent pleinement reconnus et prirent de l'importance en écologie. Le terme d'effets Allee a été clarifié par la distinction entre les effets Allee élémentaires (*component Allee effects*) et les effets Allee

démographiques (*demographic Allee effects*) (Stephens *et al.*, 1999). Les effets Allee élémentaires décrivent l'impact positif de la taille de la population sur une composante de la fitness individuelle lorsque la population est petite.

Les effets Allee démographiques surviennent lorsqu'un ou plusieurs effets Allee élémentaires entraînent une relation positive entre la taille de la population et son taux de croissance à petite taille. Il est important de noter ici que la présence d'un ou plusieurs effets Allee élémentaires peut ne pas entraîner un effet Allee démographique. C'est le cas notamment si des relations négatives interviennent au niveau des composantes de la fitness individuelle et finissent par dominer dans l'ensemble la relation entre le taux de croissance et la taille de la population. Il est possible par exemple d'observer des comportements de compétition parmi les individus pouvant annihiler des effets Allee élémentaires bel et bien présents (Levitan, 1991).

La définition des effets Allee démographiques est modulée en fonction de leur sévérité dans la population : un effet Allee démographique est dit faible lorsque le taux de croissance de la population est croissant et positif quand les individus sont peu nombreux alors qu'un effet Allee fort sera caractérisé par un taux de croissance négatif. Dans ce cas, la taille de la population va progressivement diminuer jusqu'à son extinction lorsqu'elle est sous un seuil critique qu'on appelle seuil de Allee (Brassil, 2001; Wang and Kot, 2001; Boukal and Bercé, 2002).

Les mécanismes derrière les effets Allee affectent essentiellement le nombre de descendants et la survie des individus (Bercé *et al.*, 2007; Courchamp *et al.*, 2008). Ce sont, en effet, les deux principales caractéristiques de leur fitness. Les mécanismes de reproduction sont les plus souvent invoqués (Courchamp *et al.*, 2008; Fauvergue *et al.*, 2012) avec, par exemple, la difficulté d'accouplement à petite taille (Liebhold and Bascompte, 2003; Gascoigne *et al.*, 2009) (Cf. les tables 2.1 et 2.2 dans (Courchamp *et al.*, 2008) pour plus de détails). De nombreux cas d'études ont permis de prouver la présence d'effets Allee démographiques où des mécanismes de reproduction sont reconnus. C'est le cas de la spongieuse qui a des

difficultés à s'accoupler à petite densité et pour laquelle une taille critique des colonies a été notifiée (Liebhold and Bascombe, 2003). La pollinisation de certaines fleurs peut aussi être mise à mal lorsque la population est petite comme c'est le cas avec la clarkia concinna (Groom, 1998) ou la spartine à feuilles alternes (Davis *et al.*, 2004; Taylor *et al.*, 2004).

Les mécanismes de survie sont aussi très influents et peuvent faire survenir des effets Allee démographiques. Par exemple, la capacité d'un groupe de proies à se protéger des prédateurs est affectée par la taille du groupe en question. On voit très bien l'image du banc de poissons dont la vigilance et l'efficacité à se protéger augmentent à mesure que le groupe grandit. De même, l'aptitude des individus à localiser de la nourriture et/ou à capturer les proies peut s'avérer difficile à mesure que la population diminue. Cela peut réduire le taux de survie des individus, mais aussi le nombre de descendants. Ces mécanismes ont été reconnus chez des espèces carnivores et sociales comme le chien sauvage d'Afrique (Courchamp and Macdonald, 2001) ou les hyènes (Trinkel and Kastberger, 2005) qui ont des difficultés à gérer à la fois les prédateurs et la compétition des ressources avec d'autres colonies (survie), mais aussi à créer des progénitures pour les générations futures (reproduction) (Courchamp *et al.*, 2008). Ces mécanismes sont à l'origine des effets Allee élémentaires qui peuvent par la suite devenir des effets Allee démographiques.

Cette thèse étudie l'impact des effets Allee sur les introductions d'individus. En effet, il semble aujourd'hui crucial de considérer de tels risques lors d'introductions et de récents articles stipulent que le management des espèces introduites doit envisager les effets Allee (Taylor and Hastings, 2005; Deredec and Courchamp, 2007; Drury *et al.*, 2007; Tobin *et al.*, 2011; Sinclair and Arnott, 2016). Les populations introduites sont sensibles aux effets Allee, de nombreuses expériences l'ont montré, que ce soit en biologie de l'invasion (Taylor and Hastings, 2005), de la réintroduction (Deredec and Courchamp, 2007) ou en lutte biologique (Fauvergue *et al.*, 2012). Les populations soumises aux effets Allee sont plus enclines à l'éradication lorsqu'elles sont petites, notamment en présence d'un effet Allee démographique fort où la population va subir une diminution de son effectif si elle est

sous le seuil de Allee, jusqu'à l'extinction. Cette considération nous mène alors à agir au niveau de la pression de propagule, et donc de la stratégie d'introduction à adopter, afin de surmonter les difficultés encourues par le taux de croissance des populations introduites.

Les taux de croissance peuvent aussi être impactés par des facteurs ne dépendant pas de la taille de la population. Des aléas peuvent survenir au sein de la population par le biais de différents processus, nous allons en exposer deux qui sont souvent évoqués comme les principaux risques d'extinction chez une population (Lande, 1993) : la stochasticité démographique et environnementale.

I.4.2 La stochasticité

I.4.2.1 La stochasticité démographique

La stochasticité démographique reflète la variation du taux de croissance de la population due aux nombres aléatoires de naissances et de décès (Simberloff, 2009). Les individus sont différents face à la reproduction ou leur longévité. Par exemple, un individu va pouvoir produire plusieurs progénitures quand un autre n'en fait pas du tout pendant la période de reproduction. De la même façon, un individu peut vivre très longtemps alors qu'un autre peut mourir jeune. Ces aléas peuvent avoir de lourdes répercussions sur les populations introduites qui sont, souvent, en faible effectif.

Les petites populations sont très sensibles à ce genre de stochasticité et sont plus enclines aux extinctions (Soulé, 1987). Une diminution de la taille de la population entraîne une augmentation de la variabilité du taux de croissance (May, 2001). Par conséquent, le risque d'extinction de la population augmente à mesure que la population diminue. En effet, le hasard peut entraîner des pertes lourdes de conséquences lorsque la population est petite car le moindre décès d'un individu ou l'absence de descendance peut rapidement mener à la suppression de la population (Lande, 1993).

I.4.2.2 La stochasticité environnementale

La stochasticité environnementale peut être perçue comme une fluctuation, au cours du temps, de l'environnement dans lequel vit une population ([Melbourne and Hastings, 2008](#)). Cette variation affecte son taux de croissance : si les conditions sont favorables, le taux de croissance sera élevé, sinon, il sera bas. Cette fluctuation du taux de croissance se fait à échelle de la population ; les individus sont tous affectés de la même façon par le changement, plus ou moins brutal, de l'environnement dans lequel se trouve la population. Par exemple, des facteurs tels que les changements de température, les destructions d'habitats causées par l'homme ou les conséquences d'un scénario catastrophe (incendie, inondation etc.) peuvent être à l'origine de tels taux de croissance. Les populations de moustiques, par exemple, peuvent être sujettes à des chutes brutales de la température qui affectent la totalité des individus. Peu importe le nombre de moustiques, qu'ils soient 5 ou 10000, ils seront tous affectés de la même façon par le froid et la population sera presque entièrement décimée à coup sûr.

Contrairement à la stochasticité démographique, en présence de fluctuations environnementales, la variabilité du taux de croissance va accroître les risques d'extinction de la population sur une plus large gamme de la taille de la population ([Melbourne and Hastings, 2008](#)). La stochasticité environnementale intervient sur l'ensemble de la population et peut donc éteindre une population même très grande.

Cette stochasticité peut donc être très néfaste, notamment lorsque le changement est à la fois brutal et particulièrement violent, détruisant presque entièrement toute la population ([Shaffer, 1981, 1987](#)). Les biologistes portent un intérêt particulier à ces scénarios catastrophes puisqu'ils sont synonymes d'extinction ou de quasi-extinction pour la population et peuvent être plus importants que l'ensemble des fluctuations environnementales ([Lande, 1993](#)).

Si les deux stochasticités présentées ci-dessus affectent les populations introduites séparément, la combinaison des deux est aussi à prendre en compte. Ensembles, elles impliquent que le taux de croissance est dépendant du nombre d'individus et de la variation de l'environnement. Cette additivité s'avère plus difficile à surmonter pour les individus. Une large population est peu sensible à la stochasticité démographique, cependant, une fluctuation de l'environnement peut diminuer la taille de la population à un rang où elle est vulnérable à la stochasticité démographique.

I.4.3 La génétique des populations

Une partie de la communauté scientifique s'intéresse à la génétique des populations introduites. Les processus liés à l'évolution de la population au cours des générations peut affecter le succès d'introduction, notamment en ce qui concerne l'établissement durable de la population.

La migration d'une population induit des effets fondateurs. Ils représentent une perte de la variation génétique ou une modification de la composition génétique de la fraction de la population ayant migré. Ces modification dans la composition génétique apparaissent lorsqu'une petite population tente de s'établir dans un nouvel environnement alors qu'elle provient d'une grande population génétiquement riche (Mayr, 1942). Une petite progéniture est alors potentiellement peu représentative en terme de composition génétique de la population dont elle provient. Il peut en découler une détérioration de la variabilité génétique de la population qui peut voir sa viabilité à long terme réduite (Lindholm *et al.*, 2005; Estoup *et al.*, 2016). Les effets fondateurs sont une instance particulière des goulots d'étranglement qui sont caractérisés par une forte réduction de la taille de la population causée par un changement brutal de l'environnement.

La dérive génétique peut aussi impacter l'établissement à long terme d'une population. Il s'agit du changement aléatoire de la fréquence d'un génotype dans une population de

taille finie, conséquence de la variabilité du succès reproducteur des individus. Ainsi, plus la taille de la population est petite, plus la dérive génétique est forte. Cette dérive mène à une réduction de la diversité génétique et principalement à deux conséquences (Sakai *et al.*, 2001) : la dépression de consanguinité pouvant faire apparaître de l'homozygotie à des loci de caractères délétères récessifs. Cela fait décroître la fitness des individus (Ellstrand and Elam, 1993) et réduit la probabilité d'établissement de la population. La capacité de la population à évoluer est aussi limitée par la réduction de la diversité génétique. Cette aptitude est importante pour des individus tentant de s'établir dans un nouvel environnement.

La sélection des individus sur le long terme est aussi à prendre en compte pour l'installation d'une population. Puisque le taux de croissance des individus à tout moment attribuable à la sélection est corrélé à la variation génétique de la fitness (Fisher, 1930), les petites populations introduites ont plus de mal à s'adapter et par conséquent, la fitness des individus est plus faible.

Ces processus génétiques décrivent comment la qualité des individus peut potentiellement affecter les petites propagules. Les processus décrits plus haut sont cruciaux puisqu'ils permettent de comprendre comment la diversité et l'évolution génétique des individus donnent à la population les critères nécessaires pour s'établir dans un nouvel environnement.

I.5 Problématique

Les différents processus qui surviennent pendant l'établissement d'une population sont un point central en biologie de l'introduction. La compréhension des mécanismes induits par ces facteurs est primordiale pour savoir comment introduire des individus pour qu'ils aient les meilleures chances possibles d'installation. Cette étude rassemble les communautés scientifiques de la biologie de l'introduction puisque les facteurs influençant les populations

introduites sont communs, que ce soit pour l'étude d'invasion d'espèces, d'introductions à vocation de conservation ou en lutte biologique.

I.5.1 Stratégies d'introduction

Les travaux développés dans ce manuscrit portent sur les stratégies d'introduction des individus. Nous allons particulièrement explorer les introductions volontaires tout en gardant à l'esprit que certains résultats peuvent aussi se rapporter à la biologie de l'invasion. Nous allons tenter d'apporter une pierre à l'édifice de l'étude des facteurs biotiques et abiotiques pouvant influencer les stratégies d'introduction d'une population. Le principal thème que nous allons développer est l'influence des effets Allee chez les populations introduites. Cette caractéristique semble être présente chez de nombreux taxa et elle mérite d'être soigneusement étudiée. **Les effets Allee** sont un sujet central dans cette thèse et il sera commun aux études proposées sur les populations introduites, que ce soit en lutte biologique ou en conservation.

Cependant, le nombre d'individus à disposition pour les lâchers est potentiellement trop faible pour éventuellement pouvoir dépasser par une seule introduction le seuil de Allee et de surcroît une taille plus grande permettant de considérer la population réellement hors de danger de la stochasticité ([Deredec and Courchamp, 2007](#)). Ainsi, dans cette étude, nous souhaitons représenter des lâchers d'individus répétés permettant d'atteindre un minimum viable de la population ([Shaffer, 1981](#)). Typiquement, les tailles d'introductions pourront être drastiquement sous le seuil de Allee, mais les introductions successives et répétées d'individus permettront d'atteindre une taille souhaitée. De manière similaire, les individus introduits pour diminuer une population de nuisibles le seront par lâchers successifs permettant, sur le long terme, l'éradication des ravageurs.

Cette stratégie d'introduction porte essentiellement sur l'impact que peuvent avoir séparément la fréquence de propagule et la taille de propagule. En effet, nous tenterons d'apporter des éléments de réponse au débat SLOSS (Single Large Or Several Small) pour savoir notamment quelle méthode d'introduction semble plus efficace. Ainsi, en considérant par exemple un taux d'introduction moyen constant, quels types d'introduction auront les meilleures chances de succès ? Le présent manuscrit a pour objet de d'étudier quelle stratégie d'introduction adopter entre les introductions rares et massives (Single Large) ou les petit lâchers fréquents (Several Small).

I.5.2 Plan

La réponse à cette question se basera sur des modèles mathématiques permettant de représenter à la fois les dynamiques des populations et le processus d'introduction. Le prochain chapitre apportera les premières ébauches sur la modélisation dynamique d'une croissance de population selon deux approches : l'une déterministe avec l'utilisation d'équations différentielles ordinaires et l'autre stochastique se basant sur la théorie des processus de Markov. Si la dynamique locale a une influence sur les taux de succès des introductions, les lâchers d'individus séquentiels sont aussi un élément clé de la représentation du processus. Le chapitre III portera sur cet aspect et donnera les premiers résultats obtenus sur les possibles stratégies à adopter pour optimiser les chances de réussite. Ce chapitre est directeur : il aborde les deux principales questions qui font l'objet de cette thèse : l'introduction d'une espèce dans un milieu et l'introduction d'agents de lutte biologique.

Dans le chapitre IV, nous allons étudier en détail comment les effets Allee influencent l'introduction d'agents de lutte biologique. Différents mécanismes entraînant des effets Allee chez les prédateurs seront analysés. Nous verrons en quoi l'impact de ces différents types d'effets Allee a des répercussions différentes au niveau de l'efficacité des prédateurs à contrôler leurs proies.

Dans les chapitres V et VI, nous nous attarderons sur l'introduction d'une seule espèce dans un milieu. Elle sera soumise aux effets Allee de manière générale mais aussi à de la stochasticité démographique et environnementale. Le chapitre V considèrera une dynamique déterministe de la population avec des perturbations stochastiques pouvant introduire ou retirer des individus. Le chapitre VI représentera l'ensemble du processus d'introduction par une représentation entièrement probabiliste.

Le chapitre VII finalement servira de synthèse, où nous discuterons des principaux résultats obtenus en lien avec des points de la littérature déjà connus. Cela permettra d'ouvrir le sujet à des perspectives pour de futurs travaux.

Chapitre II

Dynamique des populations

Sommaire

II.1 Les Équations Différentielles Ordinaires (EDOs)	33
II.1.1 Construction du modèle	33
II.1.2 Modèles avec effets Allee	35
II.1.2.1 Effets Allee démographiques	35
II.1.2.2 Effets Allee élémentaires	37
II.1.3 Interactions proie-prédateur	40
II.1.3.1 Modèle proie-prédateur	40
II.1.3.2 Les modèles classiques	41
II.1.3.3 Modèles avec effets Allee chez les prédateurs	48
II.2 Processus de naissance et mort	58
II.2.1 Processus stochastiques	58
II.2.1.1 Les processus de Markov	59
II.2.1.2 Les processus homogènes	60
II.2.1.3 Les processus de sauts	60
II.2.1.4 Un exemple: le processus de Poisson	61

II.2.2	Caractérisation matricielle	63
II.2.2.1	Matrice de transition	63
II.2.2.2	Les équations maîtresses	64
II.2.3	Les Processus de naissance et mort	67
II.2.3.1	Les Processus de naissance	67
II.2.3.2	Les processus de naissance et mort	70
II.2.3.3	Les processus classiques	71

II.1 Les Équations Différentielles Ordinaires (EDOs)

L'étude des dynamiques des populations décrit comment une population évolue au cours du temps en détaillant principalement les taux de naissance, de décès et de migration. Ces trois facteurs sont des événements biologiques qui influencent directement la taille de la population ou sa densité. Ce manuscrit s'intéresse à la représentation des dynamiques des populations en temps continu où deux types de modélisation ont été utilisées : une représentation stochastique utilisant les processus de naissance et mort et une modélisation déterministe qui utilise les EDOs. Elles permettent la représentation des taux de natalité, de mortalité et de migration mécaniquement en modélisant les comportements individuels des individus à échelle de la population.

II.1.1 Construction du modèle

On note $N(t)$ la taille de population au temps t . Pour connaître sa dynamique, on étudie le niveau de la population plus tard : $N(t + dt)$, avec dt un intervalle de temps. On peut écrire cette fluctuation en prenant en compte uniquement le nombre de naissances et de décès pendant dt :

$$N(t + dt) = N(t) + \text{Naissances pendant } dt - \text{Morts pendant } dt. \quad (\text{II.1})$$

En divisant l'équation par dt , on obtient

$$\frac{N(t + dt) - N(t)}{dt} = \frac{\text{Naissances pendant } dt}{dt} - \frac{\text{Morts pendant } dt}{dt}. \quad (\text{II.2})$$

Ainsi, en faisant tendre dt vers 0, on obtient la vitesse d'accroissement $\frac{dN(t)}{dt}$:

$$\frac{dN}{dt} = B(N) - D(N). \quad (\text{II.3})$$

Les termes $B(N)$ et $D(N)$ représentent respectivement les vitesses de natalité et mortalité de la population et sont donc directement corrélés avec la taille de la population N . On peut alors définir les taux de naissance et de mortalité individuels :

$$b(N) = \frac{B(N)}{N} \text{ et } d(N) = \frac{D(N)}{N},$$

communément appelés les taux de natalité et de mortalité, respectivement. Le modèle devient alors

$$\frac{dN}{dt} = b(N)N - d(N)N, \quad (\text{II.4})$$

où le taux de croissance de la population est $b(N) - d(N)$. Cette écriture est la forme générale des modèles de dynamique d'une seule population.

Historiquement, le premier modèle de ce genre est donné par l'économiste Malthus en 1798 ([Malthus, 1798](#)) avec des taux de croissance constants $b(N) = b$ et $d(N) = d$. La population croît (ou décroît) alors exponentiellement. Si cette représentation est réaliste pour une petite population sans restriction de croissance sur période de temps fixée, elle l'est moins à long terme pour des populations vivant dans un milieu fini. En effet, une saturation de la population, liée à la capacité d'accueil de l'environnement, apparaît lorsque trop d'individus sont présents. C'est ce qu'évoque le mathématicien Verhulst en 1838 ([Verhulst, 1838](#)) pour justifier son modèle de croissance :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right). \quad (\text{II.5})$$

Le taux de croissance est donné par le terme $r \left(1 - \frac{N}{K} \right)$ où $r > 0$ détermine le taux de croissance maximal (atteint lorsque la population tend vers 0) et $K > 0$ la capacité d'accueil, qui représente la taille maximale de la population que peut supporter l'environnement. Cette vitesse d'accroissement représente une densité dépendance négative, le taux de croissance est décroissant de la taille de la population N . Les caractéristiques du modèle logistique sont données dans la figure [II.1](#) en noir où la vitesse d'accroissement

(a), le taux de croissance (b) et des solutions (c) sont représentés.

II.1.2 Modèles avec effets Allee

II.1.2.1 Effets Allee démographiques

D'après [Courchamp *et al.* \(2008\)](#), un modèle phénoménologique décrivant des effets Allee démographiques forts doit inclure explicitement le seuil de Allee et la capacité de soutien de l'environnement, c'est-à-dire la densité dépendance positive et la densité dépendance négative à la fois.

En se basant sur le modèle logistique, [Gruntfest *et al.* \(1997\)](#) proposèrent un modèle dans lequel la population subit une décroissance lorsqu'elle est sous une certaine taille (*i.e.* effet Allee démographique fort). Le modèle proposé est le suivant :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{K_a} - 1\right), \quad (\text{II.6})$$

avec K_a le seuil de Allee sous lequel la population décroît jusqu'à l'extinction. Le terme r désigne désormais le taux de croissance maximal en l'absence d'effets Allee. Le paramètre K est la capacité d'accueil de l'environnement. Le seuil de Allee est plus petit que cette capacité.

La vitesse d'accroissement \dot{N} , le taux de croissance $\frac{\dot{N}}{N}$ et la dynamique de la population de ce modèle sont donnés dans la figure [II.1](#) en gris clair. La présence du seuil de Allee est caractérisée par un taux de croissance négatif et croissant pour une petite taille de population puis positif à partir de $N = K_a$. Le taux de croissance atteint son maximum en $N = \frac{K_a + K}{2}$ puis rechute avec la présence de densité dépendance négative. Il redevient négatif à partir de K . Cette forme de bosse (*hump-shaped*) est caractéristique des taux de croissance avec effets Allee.

Si une petite population est soumise aux effets Allee forts (*i.e.* en deçà du seuil de Allee), elle s'éteindra inéluctablement comme on peut le voir avec la courbe grise claire en pointillée dans la figure II.1 (c) où la taille initiale de la population est plus petite que le seuil de Allee et finit par tendre vers 0. Une taille initiale plus grande que le seuil va permettre à la population de s'installer, ceci est décrit par la courbe grise claire solide. La présence d'effets Allee dans la population introduite est donc très impactante.

Il est important de souligner ici que les modèles utilisés sont déterministes. La population va donc s'éteindre inéluctablement si sa taille est sous le seuil de Allee et elle va s'établir si elle est assez grande. Nous verrons plus tard que la présence de stochasticité peut faire apparaître des cas où la population s'éteint alors qu'elle était initialement au dessus du seuil de Allee et des cas où la population s'installe alors qu'elle était en deçà du seuil lors de l'introduction. Nous reviendrons sur cet aspect dans la partie II.2.

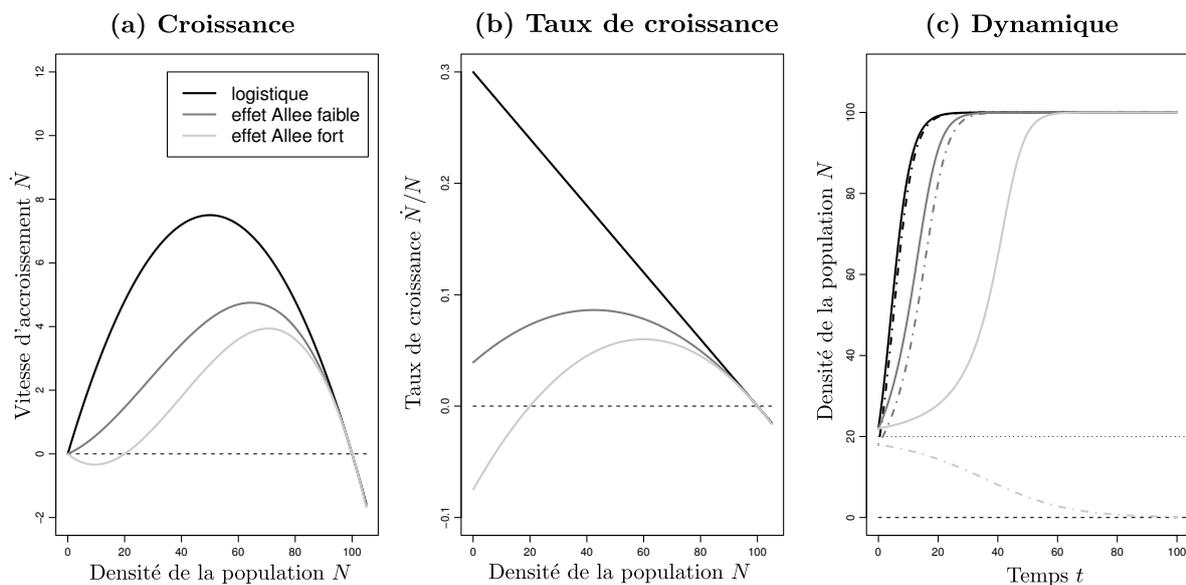


Figure II.1 Comparaison des modèles de croissance logistique (courbes noires), avec effets Allee démographiques faibles (courbes grises foncées) et forts (courbes grises claires). La figure (a) représente la vitesse d'accroissement des individus \dot{N} , les taux de croissance sont donnés dans la figure (b) et des solutions sont proposées en (c). Les paramètres utilisés sont $r = 0.3$, $Ka = 20$ et $K = 100$.

La figure II.1 représente en gris foncé les caractéristiques d'un modèle avec effets Allee démographiques faibles. La différence majeure avec les effets Allee forts est que la croissance

de la population est toujours positive, quelle que soit la taille de la population (cf (a)). Il n'y a plus de seuil critique sous lequel la population s'éteint. Le taux de croissance reste donc positif (b) mais reste croissant en fonction de la taille de la population lorsqu'elle est petite. Il n'y a donc plus de trajectoires où la population s'éteint (c).

II.1.2.2 Effets Allee élémentaires

Le modèle (II.6) représente de manière phénoménologique les effets Allee démographiques forts chez une population. Cependant, il existe des modèles qui s'appuient sur des mécanismes qui peuvent entraîner des effets Allee élémentaires puis démographiques. Les mécanismes les plus étudiés sont ceux qui se rapportent à la reproduction, et plus précisément à l'accouplement des mâles et des femelles. Ces modèles incluent une probabilité d'accouplement dans le taux de croissance de la population. Cette probabilité $P(N)$ est caractérisée de la manière suivante (Boukal and Berec, 2002) :

- (i) $P(0) = 0$,
- (ii) $\frac{dP(N)}{dN} \geq 0, \forall N \geq 0$,
- (iii) $\lim_{N \rightarrow \infty} P(N) = 1$.

Respectivement, la probabilité d'accouplement est nulle lorsqu'il n'y a pas d'individu (i), elle est croissante en fonction du nombre d'individus (ii) et enfin, si la population est très grande, l'accouplement est assuré (iii).

Deux formes ont été particulièrement étudiées dans la littérature : l'exponentielle négative et l'hyperbole rectangulaire (Dennis, 1989). L'exponentielle négative est donnée par

$$P(N) = 1 - e^{-\beta N}. \quad (\text{II.7})$$

Pour l'obtention de cette formule (Philip, 1957), on considère la densité de la population par unité spatiale N et la densité des mâles fertiles αN avec $\alpha < 1$ constant. On suppose

que la femelle détecte un mâle lorsqu'ils sont à une distance maximale ε l'un de l'autre, perpendiculaire à la direction de mouvement, l'aire de détection est alors notée $2\varepsilon dl$ lorsque la femelle parcourt une distance dl . On note T la période de fertilité de la femelle et v la vitesse moyenne de déplacement des individus. on note alors $L = vT$ la distance totale parcourue par un individu pendant la période de reproduction. On considère alors trois hypothèses :

- (a) La femelle ne peut être fécondée qu'une seule fois.
- (b) N ne varie pas pendant la période de reproduction.
- (c) La distance L parcourue par les individus est constante.

Le nombre de rencontres sur la petite distance dl suit une loi de Poisson de paramètre $2\varepsilon dl\alpha N$. Ainsi, la probabilité de ne rencontrer aucun mâle sur dl est donnée par

$$P(0 \text{ rencontre sur } dl) = e^{-2\varepsilon dl\alpha N}.$$

Si la femelle parcourt une distance totale L pendant la période de reproduction, elle répètera cette (petite) étape de recherche L/dl fois. Cela conduit à la probabilité de ne rencontrer aucun mâle sur L :

$$P(0 \text{ rencontre sur } L) = e^{-2\varepsilon L\alpha N},$$

et donc la probabilité de rencontrer au moins un mâle est

$$P(\text{Au moins une rencontre sur } L) = 1 - e^{-2\varepsilon L\alpha N}.$$

En notant $\beta = 2\varepsilon L\alpha$, on réobtient l'équation (II.7). Si $2\varepsilon dl$ donne la zone de détection de la femelle sur une petite zone dl , $S = 2\varepsilon L$ est alors la zone totale de détection de mâles sur la période entière de reproduction. Cette zone est donc constante ici d'après l'hypothèse (c) et le fait que ε soit constant.

Les femelles ne sont pas identiques et ne peuvent, a priori, pas toutes parcourir la même distance pendant leur période de fertilité. [Dennis \(1989\)](#) proposa alors de distribuer exponentiellement la surface totale de détection S des femelles, et donc le paramètre β directement. Une somme continue des distributions de probabilité de β associée à sa densité de probabilité $\phi(\beta)$ donne alors la probabilité de rencontre sur la zone totale de détection :

$$P(\text{Au moins une rencontre}) = \int_0^{\infty} (1 - e^{-\beta N})\phi(\beta)d\beta. \quad (\text{II.8})$$

En notant $\phi(\beta) = \theta e^{-\theta\beta}$, on a alors

$$P(\text{Au moins une rencontre}) = \frac{N}{N + \theta},$$

ce qui nous mène à la probabilité d'accouplement suivante :

$$P(N) = \frac{N}{N + \theta}, \quad (\text{II.9})$$

qui est appelée hyperbole rectangulaire par [Dennis \(1989\)](#). Le paramètre θ représente la force de l'effet Allee. La difficulté des individus à se rencontrer à petite taille sera représentée par ce paramètre.

Les deux probabilités d'accouplement sont qualitativement et quantitativement très proches ([Dennis, 1989](#)), le choix de l'une ou l'autre se fait par préférence personnelle. D'autres formes existent pour la probabilité d'accouplement, la plupart d'entre elles sont données par [Boukal and Berec \(2002\)](#) et dans le livre [Courchamp *et al.* \(2008\)](#).

Il existe d'autres mécanismes pouvant mener à des effets Allee élémentaires, [Courchamp *et al.* \(2008\)](#); [Berec *et al.* \(2007\)](#) les distinguent en plusieurs catégories : les mécanismes liés à la reproduction, à la survie et à la génétique. Nous allons étudier en détail les deux premières catégories avec les effets Allee élémentaires créés par des mécanismes de reproduction comme la difficulté à trouver des partenaires sexuels que nous avons détaillé plus haut. Des mécanismes de survie seront aussi mis en évidence, comme par exemple la

difficulté à trouver efficacement des ressources lorsque la population est petite. L'influence de l'un ou l'autre mécanisme, ou même les deux en même temps, sera étudié en détail dans les prochaines sections et chapitres.

Ces premiers modèles ne s'intéressent qu'aux aspects intrinsèques de la population introduite. Seulement, la population, une fois arrivée dans son nouveau milieu, peut devenir un nouvel élément d'un écosystème et se voit alors incorporer parmi une communauté d'espèces. Les individus peuvent devenir les acteurs d'une nouvelle chaîne trophique. C'est le cas par exemple des agents de lutte biologique qui sont introduits comme prédateurs d'une espèce nuisible.

II.1.3 Interactions proie-prédateur

II.1.3.1 Modèle proie-prédateur

En pratique, la lutte biologique utilise un ennemi naturel pour contrôler un ravageur. Une fois l'introduction effective, l'agent de lutte biologique interagit avec le nuisible. L'ennemi naturel du ravageur peut être un prédateur, un parasite ou un pathogène (Beirne, 1975; DeBach, 1964). Ici, nous allons considérer qu'un prédateur est relâché dans le milieu infesté. Pour représenter la chaîne trophique qui lie les deux espèces, les modèles utilisés sont les modèles proie-prédateur (Hassell, 1978). La chaîne trophique peut être schématisée par la figure II.2.

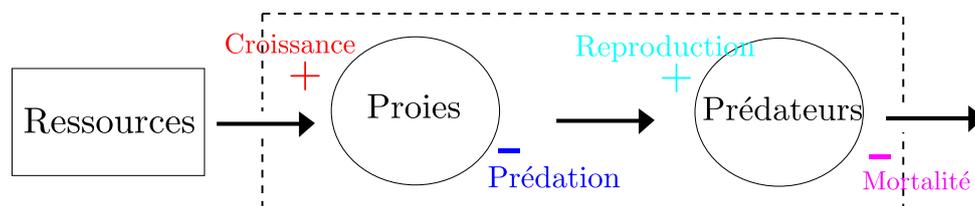


Figure II.2 Schéma représentant les principes fondamentaux nécessaires à la modélisation des interactions entre proies et prédateurs. Les proies utilisent les récoltes comme ressource leur permettant de croître (croissance). La présence de prédateurs régule la croissance des proies (prédation) et assimilent l'énergie produite par leur consommation pour se reproduire (reproduction). Les prédateurs meurent ensuite suivant un certain taux de mortalité.

En notant x la densité des proies et y celle des prédateurs, la dynamique des deux populations est alors décrite par un système de deux équations différentielles :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(\cdot)y, \\ \dot{y} = h(\cdot)y - m(\cdot)y. \end{cases}$$

II.1.3.2 Les modèles classiques

Les interactions proie-prédateur sont représentées par quatre fonctions : la croissance des proies $f(x)$, la réponse fonctionnelle $g(\cdot)$, la réponse numérique $h(\cdot)$ et le taux de mortalité des prédateurs $m(\cdot)$. Ces quatre fonctions diffèrent selon les caractéristiques biologiques des proies et des prédateurs. Nous allons donner une liste non exhaustive des formes que peuvent prendre ces fonctions, avec tout d'abord les modèles classiques couramment évoqués et étudiés dans la littérature, puis les systèmes faisant intervenir des effets Allee parmi les prédateurs.

La croissance des proies

En l'absence de prédateur, la proie croît selon la fonction $f(x)$. On peut imaginer une croissance exponentielle ou logistique comme dans le modèle (II.5), ou encore une population soumise aux effets Allee comme il est question dans l'équation (II.6). Ces trois principales fonctions sont récapitulées dans la table II.1 où les modèles classiques utilisant ce modèle sont cités et la densité dépendance qu'elles induisent est indiquée.

De manière générale, la fonction f a les caractéristiques suivantes : la croissance de la population n'a pas lieu tant que les proies ne sont pas présentes ($f(0) = 0$). La présence d'un effet Allee démographique fort peut être génériquement représentée par une vitesse d'accroissement négative lorsque la population est petite ($f(x) < 0$, pour $x \in]0, K_a[$) et qui devient positive lorsqu'elle est assez grande ($f(K_a) = 0$ et $f'(K_a) > 0$). Ces hypothèses

Fonction	Modèles	Densité dépendance
rx	(Lotka, 1924; Volterra, 1926)	0
$rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$	(Rosenzweig and MacArthur, 1963)	–
$rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \left(\frac{x}{K_a} - 1\right)$	(Courchamp <i>et al.</i> , 1999) pour $K \gg K_a$ et x petit	+ et –

Table II.1 La fonction de croissance des proies en l'absence de prédateurs. La première colonne donne la fonction explicitement, la seconde réfère aux articles utilisant ces fonctions dans des modèles proie-prédateur. La dernière colonne donne la présence ou non de densité dépendance dans la fonction. 0 signifie qu'il n'y en a pas, – est utilisé pour la densité dépendance négative et + dénote la présence d'effets Allee.

sont récapitulées plus loin dans la table II.3.

On peut représenter les trois types de croissance dont on a parlé dans la première partie : la croissance exponentielle, la croissance logistique et une croissance avec effets Allee forts. Ces trois accroissements sont donnés sur la figure II.1.

Il est important de noter ici que la présence des effets Allee chez les proies peut être un avantage sérieux en lutte biologique. En effet, réduire la taille de la population sous le seuil de Allee sera suffisant pour éradiquer la proie (Boukal and Berec, 2009).

La réponse fonctionnelle

La réponse fonctionnelle est le taux de proies tuées per capita de prédateurs (Solomon, 1949). L'écologiste C.S. Holling a proposé trois types de réponses fonctionnelles qui sont dépendantes uniquement de la densité des proies (Holling, 1961).

Type I : Le premier type de réponse fonctionnelle est celui donné par Lotka en 1924 (Lotka, 1924) et Volterra en 1926 (Volterra, 1926) où les proies sont consommées à taux constant.

$$g(x) = ax$$

avec $a > 0$ le taux de rencontre entre proies et prédateurs, supposé constant ici.

De manière à rendre plus réaliste ce genre de représentation, une saturation fut

incorporée à la réponse fonctionnelle pour obtenir

$$g(x) = \begin{cases} ax, & \text{pour } x \leq \bar{x} \\ a\bar{x}, & \text{pour } x > \bar{x}. \end{cases} \quad (\text{II.10})$$

Avec \bar{x} la densité de population pour laquelle le taux de consommation sature.

Type II : Le second type de réponse fonctionnelle considère une décélération du taux de proies tuées lorsque les proies sont limitées en nombre. [Holling \(1959\)](#) proposa un modèle où le prédateur cherche sa proie et prend du temps pour la manipuler (la chasser, la tuer, la manger et la digérer). Une hyperbole rectangulaire dépendante de la densité de proies représente cette réponse fonctionnelle :

$$g(x) = \frac{\alpha x}{1 + \alpha T x}, \quad (\text{II.11})$$

avec $\alpha > 0$ le taux de rencontre entre proies et prédateurs et $T > 0$ le temps nécessaire pour les trouver et les manipuler. Les proies sont difficiles à capturer lorsqu'elles sont peu nombreuses et une saturation, plus naturelle que celle du type I, est observée lorsque la densité des proies devient grande. La forme donnée par l'équation (II.11) peut également se mettre sous la même forme

$$g(x) = \frac{ax}{x + x_h}. \quad (\text{II.12})$$

Type III : Le troisième type caractérise les individus qui montrent un certain apprentissage lorsqu'ils consomment les proies. Lorsque les proies sont très parsemées dans l'environnement, les prédateurs reconnaissent plus difficilement les proies comme une source fiable de nourriture ([Real, 1977](#)). La fonction est alors de la forme

$$g(x) = \frac{ax^k}{x_h + x^k}, \quad (\text{II.13})$$

où $k > 1$ est le paramètre qui détermine comment les prédateurs se comportent

lorsqu'il y a peu de proies. Cette formulation représente toujours une saturation lorsque les proies sont nombreuses. Cependant, lorsqu'elles sont en faible nombre, les prédateurs ont beaucoup plus de difficulté à les capturer. Cette représentation a souvent été motivée par la supposition que les prédateurs s'adaptent à leurs proies à mesure qu'elles sont plus nombreuses.

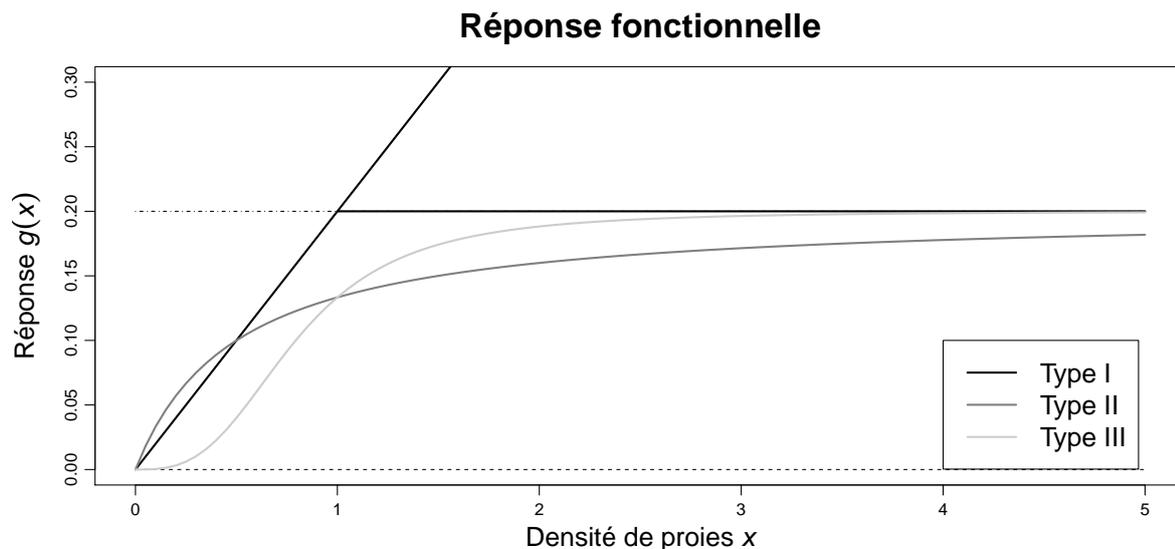


Figure II.3 Les trois réponses fonctionnelles classiques. En noir, la réponse de type I, qui est linéaire et peut présenter une saturation. En gris foncé, la réponse de type II et gris clair, la réponse de type III. Les paramètres utilisés sont $a = 0.2$, $x_h = 0.5$ et $k = 3$.

Les trois réponses fonctionnelles proposées par C.S. Holling sont représentées par la figure II.3. Elles dépendent uniquement de la densité des proies.

Des comportements particuliers chez les prédateurs peuvent faire intervenir leur densité dans la réponse fonctionnelle. Ils peuvent coopérer ou être en compétition et la présence de congénères peut alors améliorer le taux de consommation ou le limiter. Les modèles d'interférence entre prédateurs sont basés sur le principe de densité dépendance avec, par exemple, le modèle de Beddington-DeAngelis (Beddington, 1975; DeAngelis *et al.*, 1975). Ils proposent une réponse fonctionnelle de la forme :

$$g(x, y) = \frac{ax}{1 + bx + cy}. \quad (\text{II.14})$$

Fonction	Modèles
ax	(Lotka, 1924; Volterra, 1926)
$\frac{ax}{x+x_h}$	(Rosenzweig and MacArthur, 1963)
$\frac{ax^k}{x^k+x_h}$	(Holling, 1959)
$\frac{ax}{1+bx+cy}$	(Beddington, 1975; DeAngelis <i>et al.</i> , 1975)

Table II.2 Récapitulatif des réponses fonctionnelles proposées par Holling et celle évoquée dans le modèle de [Beddington \(1975\)](#); [DeAngelis *et al.* \(1975\)](#). La première colonne donne la fonction explicitement et la seconde réfère aux articles utilisant ces fonctions.

Elle est similaire à la réponse fonctionnelle de type II où un terme d'interférence cy au dénominateur limite le taux de consommation des proies lorsque les prédateurs sont nombreux.

De manière générale, le taux de consommation des nuisibles n'intervient pas en l'absence de proies ($g(0, y) = 0, \forall y \geq 0$). Elle prend place dès leur apparition et est croissante du nombre de proies ($\frac{\partial g(x, y)}{\partial x} \geq 0, \forall x, y \geq 0$). Ces hypothèses sont récapitulées dans la table [II.3](#).

La réponse numérique $h(\cdot)$

La réponse numérique décrit le taux de reproduction de la population des prédateurs en fonction, a priori, de leur consommation de proies. En effet, une efficacité accrue à trouver et consommer les proies implique intuitivement des facilités à se reproduire. Souvent, le taux de reproduction des prédateurs est dépendant de la consommation des proies par une fonction $\psi(\cdot)$ dépendante de la fonction $g(x, y)$:

$$h(x, y) = \psi(g(x, y)). \quad (\text{II.15})$$

Généralement, la fonction $\psi(\cdot)$ est croissante de son argument.

La façon la plus classique d'exprimer une telle relation entre la réponse numérique et fonctionnelle est de considérer la fonction $h(\cdot)$ proportionnelle à $g(\cdot)$:

$$h(\cdot) = eg(\cdot), \quad (\text{II.16})$$

avec $e \geq 0$ un coefficient qui représente l'assimilation des proies, c'est-à-dire la transformation de la proie (ressource) en énergie pour la procréation (progéniture). Il permet de traduire la qualité de ressources utilisées pour la reproduction, des proies peu "nourrissantes" sont représentées par e petit et des proies très "nourrissantes" donnent un grand e . Cette notation pour la réponse numérique dépend donc de la capacité des prédateurs à assimiler les proies. Ainsi, les mécanismes impliquant nombre de proies ou de prédateurs invoqués dans la réponse fonctionnelle peuvent se répercuter dans le taux de croissance des prédateurs.

Il existe des formulations différentes de la fonction $\psi(\cdot)$, [Terry \(2014a\)](#) proposa par exemple une fonction $\psi(\cdot)$ continue, positive et croissante de son argument avec un effet de saturation : $\psi(g(x, y)) \leq \xi g(x, y)$, avec $\xi \geq 0$. Cette dernière hypothèse suppose que la trop grande abondance de ressources est inutile et sature. Nous proposons dans le chapitre IV une autre forme générale de la réponse numérique.

Le taux de mortalité

La fonction $m(\cdot)$ représente le taux de mortalité des prédateurs. La plupart des modèles considèrent un taux de mortalité constant comme ce fut le cas des premiers modèles proie-prédateur ([Lotka, 1924](#); [Volterra, 1926](#); [Rosenzweig and MacArthur, 1963](#); [Beddington, 1975](#); [DeAngelis et al., 1975](#)).

$$m(\cdot) = m. \quad (\text{II.17})$$

Cependant, le taux de mortalité peut être dépendant du nombre de proies ou de prédateurs présents dans le système. Ainsi, les prédateurs peuvent être sujets à de la densité

dépendance négative qui impacte leur mortalité (Goh, 1976; Ruan *et al.*, 2007). De plus, leur survie dépend fortement du nombre de proies qu'ils réussissent à consommer (Terry, 2015).

Nous ne citerons pas toutes les formes possibles de densité dépendance négative causée par les interférences et querelles (*squabbling*) entre les prédateurs. Il est possible de considérer par exemple un taux de mortalité des prédateurs linéaires avec le nombre de congénères en plus du taux de mortalité constant (Goh, 1976; Ruan *et al.*, 2007) :

$$m(y) = m + m'y, \quad (\text{II.18})$$

avec $m' > 0$ le taux de rencontre avec d'autres prédateurs. C'est le cas lorsqu'ils sont agressifs les uns envers les autres. Le taux de mortalité ne dépend alors que du nombre de prédateurs.

Les prédateurs peuvent aussi être en compétition au niveau de la capture de proies, un tel comportement peut être représenté par un taux de mortalité où la densité des proies intervient :

$$m(x, y) = \frac{my}{1 + bx}, \quad (\text{II.19})$$

où la compétition des prédateurs pour obtenir des proies les affaiblit (my au numérateur) et seule la présence de nombreuses proies diminue la compétition et donc le taux de mortalité. Pour les deux derniers cas, la fonction $m(x, y)$ est croissante du nombre de prédateurs ($\frac{\partial m(x, y)}{\partial y} \geq 0$) et décroissante du nombre de proies ($\frac{\partial m(x, y)}{\partial x} \leq 0$).

Le taux de mortalité des prédateurs peut aussi être directement lié à la réponse fonctionnelle (Terry, 2014b) :

$$m(x, y) = d(g(x, y)) \quad (\text{II.20})$$

avec $d(\cdot)$ une fonction décroissante de son argument. Cette notation se justifie par le fait que les prédateurs peuvent mourir de faim ou souffrir de certaines faiblesses lorsqu'ils sont affamés.

Les systèmes proie-prédateur sont donc déterminés par les quatre fonctions dont on vient de donner les principales caractéristiques mathématiques (cf. la table II.3). Les principales formes décrivant les mécanismes de densité dépendance négative ou positive parmi ces fonctions ont été données en insistant particulièrement sur les effets Allee pouvant apparaître chez les prédateurs.

Fonction	Hypothèses
$f(x)$	$f(0) = 0$
$g(x, y)$	$g(0, y) = 0, \forall y \geq 0, \frac{\partial g(x, y)}{\partial x} \Big _{x=0} \geq 0$ et $\forall x, y > 0, g(x, y) > 0$
$h(x, y)$	$h(0, y) = 0, \forall y \geq 0, \frac{\partial h(x, y)}{\partial x} \Big _{x=0} \geq 0$ et $\forall x, y > 0, h(x, y) > 0$
$m(x, y)$	$m(x, 0) = m_0$ et $m(x, y) \geq 0$

Table II.3 Les quatre fonctions qui constituent un système proie-prédateur. Les hypothèses générales de ces fonctions sont données.

Nous avons jusqu'ici présenté les modèles classiques qui ont été historiquement étudiés en premier. Les modèles de Lotka-Volterra furent les premiers systèmes proie-prédateur (Lotka, 1924; Volterra, 1926). Les travaux de C.S. Holling ont permis de représenter des caractéristiques propres aux prédateurs, comme les taux d'attaque où les temps d'assimilation des proies par les prédateurs (Holling, 1959). Des études plus récentes ont permis de modéliser des comportements de compétition parmi les prédateurs et de représenter de la densité dépendance négative dans les modèles proies-prédateurs. Ce n'est que plus récemment que les écologistes ont considéré de la densité dépendance positive parmi les prédateurs. Nous allons donner la liste la plus exhaustive possible des différents modèles proposés à ce sujet.

II.1.3.3 Modèles avec effets Allee chez les prédateurs

Nous nous intéressons à diverses formes de densité dépendance positive chez les prédateurs, que nous appellerons aussi effets Allee élémentaires. Terry (2015) proposa la définition suivante

Définition 1 (Effets Allee élémentaires) Soit x_1 une constante strictement positive, une composante de la fitness individuelle des prédateurs peut être mesurée par une fonction $\Phi(x, y)$. Les prédateurs subissent un effet Allee élémentaire si il existe des constantes y_1 et y_2 avec $0 \leq y_1 < y_2$ telles que $\Phi(x, y)$ est strictement croissante pour $y \in [y_1, y_2]$ lorsque la densité des proies est fixée à x_1 .

Dans les modèles, les composantes de la fitness qui peuvent être impactées sont la consommation des proies et la reproduction. Nous nous concentrons donc ici sur les réponses fonctionnelle et numérique, ainsi que la mortalité des prédateurs.

Influence des proies capturées

Le nombre de proies capturées per capita de prédateur a une influence importante sur les dynamiques proies prédateurs. La présence de congénères chez les prédateurs peut améliorer le taux de prédation. C'est le cas des espèces prédatrices qui chassent en groupe, comme les chiens sauvages d'Afrique (Courchamp and Macdonald, 2001) par exemple. À notre connaissance, le premier système proie-prédateur proposé décrivant de la densité dépendance positive chez les prédateurs est celui de Bazykin (1998), bien que ce ne soit pas décrit explicitement comme de l'effet Allee chez le prédateur. La réponse fonctionnelle proposée est une hyperbole rectangulaire couplée à une réponse fonctionnelle de type II :

$$g(x, y) = \frac{ax}{x + x_h} \frac{y}{y + y_h}. \quad (\text{II.21})$$

La réponse fonctionnelle est scindée en deux, avec deux mesures des effets des traits d'histoire de vie impliqués sur le taux de prédation des prédateurs. Les prédateurs sont désavantagés lorsqu'ils sont peu nombreux pour capturer les proies ($\frac{y}{y+y_h}$), la sévérité de cet effet est donnée par le paramètre $y_h > 0$. À ceci est ajouté le fait que les prédateurs sont rassasiés si les proies sont nombreuses, entraînant une saturation dans le taux de prédation ($\frac{ax}{x+x_h}$). Cette forme a été reprise par Verdy (2010) où le terme d'effets Allee fut pour la première fois associé à cette réponse fonctionnelle. Cette forme propose un

effet Allee élémentaire puisque la taille de la population de prédateurs fait croître une composante de leur fitness individuelle, à savoir leur aptitude à capturer des proies.

L'hyperbole rectangulaire dénote ici la difficulté des prédateurs à trouver des proies et provient du même type de raisonnement que le mécanisme de recherche de partenaire sexuel (II.9). Cette hyperbole fut réutilisée par [Zhou et al. \(2005\)](#) qui l'associèrent à une simple réponse fonctionnelle de type I :

$$g(x, y) = ax \frac{y}{y + y_h}. \quad (\text{II.22})$$

La difficulté des prédateurs à trouver des proies est donc modélisée ici avec un taux d'attaque des proies considéré constant (type I).

Plus récemment, [Teixeira and Hilker \(2017\)](#) ont proposé un modèle où la coopération des prédateurs lors de la chasse implique des difficultés à capturer les proies si ils ne sont pas assez nombreux. Ils se basent sur le fait que le succès de la chasse croît avec le nombre de prédateurs, ils représentent un tel comportement chez les prédateurs par la réponse fonctionnelle suivante :

$$g(x, y) = (a + by)x, \quad (\text{II.23})$$

où le paramètre $b > 0$ décrit la coopération des prédateurs pendant la chasse. Ce modèle peut être comparé à celui proposé par [Cosner et al. \(1999\)](#) et généralisé par [Berec \(2010\)](#) où la réponse fonctionnelle est une généralisation de l'hyperbole rectangulaire :

$$g(x, y) = x \frac{\rho(y)}{1 + h(y)\rho(y)x}, \quad (\text{II.24})$$

où le terme $\rho(y)$ est donné de manière générale par

$$\rho(y) = \frac{\rho_0}{(b + y)^w}, b \geq 0.$$

Ce terme désigne un taux de rencontre entre les proies et les prédateurs (c'est une généralisation du taux a dans le modèle Lotka-Volterra classique). Le second terme $h(y)$ dénote le temps de manipulation des prédateurs pour assimiler les proies. Le terme proposé pour décrire de la coopération de chasse chez les prédateurs est

$$h(y) = h_0(b + y)^w, b \geq 0.$$

Pour les deux fonctions, $w < 0$ crée une réponse fonctionnelle croissante du nombre de proies et représente de la coopération pour la chasse. On peut aussi noter que pour $w = 0$, on obtient une réponse fonctionnelle de type II et $w > 0$ décrit de la densité dépendance négative (compétition) parmi les prédateurs.

On note que le modèle proposé par [Teixeira and Hilker \(2017\)](#) est bien une représentation particulière du modèle proposé par [Berec \(2010\)](#). En effet, pour $w = -1$ et $h(y) = 0$, on retrouve bien la réponse fonctionnelle [\(II.23\)](#).

De manière générale, le taux de consommation des nuisibles garde les mêmes propriétés que celles proposées par Holling et les modèles de compétition ($g(0, y) = 0, \forall y \geq 0$ et $\frac{\partial g(x, y)}{\partial x} \geq 0, \forall x, y \geq 0$).

Les équations [\(II.21\)](#) et [\(II.24\)](#) représentent de la densité dépendance positive affectant le taux de consommation des proies, et donc la dynamique des nuisibles, mais pas la croissance des prédateurs directement. Cependant, les potentielles difficultés à capturer les proies sont souvent la cause de complications pour se reproduire et/ou pour survivre. En effet, l'énergie disponible pour la reproduction et/ou la survie des individus s'amenuise et le taux de croissance diminue.

La réponse numérique $h(x, y)$ s'écrit généralement comme une fonction $\psi(\cdot)$ continue et croissante de son argument $g(x, y)$ (cf. équation [\(II.15\)](#)). Ainsi, le taux de natalité des prédateurs est directement influencé par leur capacité à attraper des proies. [Verdy \(2010\)](#) proposa par exemple la réponse fonctionnelle [\(II.21\)](#) associée à la réponse numérique

Fonction	Modèles	Densité dépendance
$ax \frac{y}{y+y_h}$	(Zhou <i>et al.</i> , 2005; Verdy, 2010)	+ 0
$a \frac{x}{x+x_h} \frac{y}{y+y_h}$	(Verdy, 2010; Terry, 2015)	+ +
$(a + by)x$	(Teixeira and Hilker, 2017)	+
$g(x, y) = x \frac{\rho(y)}{1+h(y)\rho(y)}$	(Cosner <i>et al.</i> , 1999; Berec, 2010)	+ - +

Table II.4 Récapitulatif des réponses fonctionnelles proposant des effets Allee élémentaires. La première colonne donne la fonction explicitement, la seconde réfère aux articles utilisant ces fonctions. La dernière colonne donne la présence ou non de densité dépendance dans la fonction. 0 signifie qu'il n'y en a pas, – est utilisé pour la densité dépendance négative et + dénote la présence d'effets Allee. La densité dépendance est indiquée en bleu lorsqu'elle affecte les proies, et en rouge lorsqu'elle impacte les prédateurs.

suivante

$$\frac{ex}{x + x_h} \frac{y}{y + y_h}, \quad (\text{II.25})$$

qui est linéaire de la réponse fonctionnelle.

De même, on peut envisager que le taux de mortalité est dépendant du taux de prédation comme c'est représenté par l'équation (II.20). Puisque la fonction $m(\cdot)$ est décroissante de son argument, et que la fonction $g(\cdot)$, dans le cas ici présent, est croissante de la densité de prédateurs par les mécanismes de coopération pour capturer les proies, le taux de mortalité des prédateurs est donc décroissant du nombre de prédateurs. Il n'existe pas beaucoup de littérature à ce sujet car la plupart des modèles avec un taux de mortalité dépendant du taux de prédation ne prennent pas en compte les mécanismes de coopération parmi les prédateurs pour capturer les proies (Terry, 2014a, 2015). Nous avons cependant proposé une telle représentation dans le chapitre IV.

Succès de reproduction

Les mécanismes liés au succès de reproduction des individus sont souvent évoqués pour définir des effets Allee élémentaires dans la croissance d'une population (Courchamp *et al.*, 2008). Si les effets néfastes d'une trop faible capture des proies peut se répercuter sur la réponse numérique (cf. plus haut), un effet Allee élémentaire sur la reproduction peut

aussi limiter la croissance des prédateurs. Sur ce principe, nous avons proposé une réponse numérique générique permettant de représenter plusieurs effets Allee élémentaires parmi les prédateurs (Bajeux *et al.*, 2016) :

$$h(x, y) = \psi(g(x, y))q_r(y) \quad (\text{II.26})$$

où la fonction $\psi(\cdot)$ a les mêmes propriétés que celle proposée dans l'équation (II.15). La fonction $q_r(\cdot)$ ne dépend que de la densité de prédateurs puisqu'elle reflète un mécanisme de reproduction parmi les prédateurs menant à un effet Allee élémentaire. Typiquement, la fonction $q_r(y)$ est une hyperbole rectangulaire ou une exponentielle négative. Des formes explicites de la réponse numérique (II.26) ont été données dans la littérature, Zhou *et al.* (2005) proposa la réponse numérique

$$h(x, y) = ex \frac{y}{y + y_h}$$

alors que la réponse fonctionnelle est une réponse Type I classique. Sur le même principe, Verdy (2010) utilisa un modèle avec une réponse fonctionnelle (II.22), c'est-à-dire que les prédateurs rencontrent des difficultés à contrôler les proies seulement lorsqu'ils sont peu nombreux, et la réponse numérique admet aussi une difficulté à se reproduire lorsqu'ils sont en petite quantité. La réponse numérique est alors

$$h(x, y) = e \frac{x}{x + x_h} \frac{y}{y + y_h}. \quad (\text{II.27})$$

Le taux de reproduction des prédateurs $h(x, y)$ possède les mêmes propriétés générales que la réponse fonctionnelle $g(x, y)$. Sans proies, il n'y a pas de croissance possible ($h(0, y) = 0$) et leur présence améliore le taux de natalité ($\frac{\partial h(x, y)}{\partial x} \geq 0, \forall x, y \geq 0$). Ces hypothèses sont donc cohérentes avec celles données dans la table II.3.

Nous allons désormais nous concentrer sur l'impact des effets Allee élémentaire sur la démographie. Terry (2015) proposa une définition permettant de caractériser la présence

ou non d'effets Allee démographiques chez la population de prédateurs :

Définition 2 (Effets Allee démographiques) *Soit x_1 une constante strictement positive, les prédateurs sont soumis à un effet Allee démographique si il existe des constantes y_1 et y_2 avec $0 \leq y_1 < y_2$ telles que le taux de croissance des prédateurs est strictement croissant pour $y \in [y_1, y_2]$ lorsque la densité des proies est fixée à x_1 .*

Les effets Allee démographiques sont plus difficilement mesurables que les effets Allee élémentaires. Si on considère une dynamique des prédateurs où le taux de mortalité est constant et le taux de reproduction est donné par

$$h(x, y) = e \frac{x}{x + x_h} \frac{y}{y + y_h}, \quad (\text{II.28})$$

on observe que le taux de reproduction des prédateurs est clairement croissant de la densité de prédateurs et, puisque le taux de mortalité est constant, on a bien un taux de croissance des prédateurs qui croît pour des petites densités de prédateurs (le nombre de proies étant fixé).

En considérant cette fois-ci que le taux de mortalité n'est pas constant, que ce soit dû à de la compétition entre les prédateurs (II.19) ou (II.18) ou que ce soit lié à leur capacité à capturer les proies (II.20), si le taux de mortalité est plus sensible à une croissance positive des prédateurs que le taux de natalité, alors il se peut que n'importe quelle augmentation du nombre de prédateurs à tout niveau (y compris à petite densité) mène à une augmentation du taux de croissance, et donc à l'absence d'effets Allee démographiques.

Un exemple de système proie-prédateur avec effets Allee

Nous allons étudier le système proie-prédateur proposé dans l'article de Verdy (2010) où la croissance des proies est logistique (Équation (II.5)), les réponses fonctionnelles et numériques sont respectivement données par les équations (II.25) et (II.27). Le taux de

mortalité est constant. Le modèle ainsi constitué est de la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{b_0}{a} \frac{x}{x + x_h} \frac{y}{y + y_h}, \\ \dot{y} = b_0 \frac{x}{x + x_h} \frac{y}{y + y_h} - my. \end{cases} \quad (\text{II.29})$$

Ce modèle peut posséder entre deux et quatre équilibres en fonction de la valeur des paramètres. Les deux équilibres toujours présents sont l'équilibre trivial $(0, 0)$ et celui qui correspond à l'extinction des prédateurs $(K, 0)$. Les deux équilibres positifs, lorsqu'ils existent, sont représentés par la figure II.4. L'existence de ces points d'équilibre est discutée en fonction de la valeur de la capacité d'accueil des proies K .

Si la capacité d'accueil est faible ($K = 0.5$), il n'y a pas d'équilibre positif et l'extinction des prédateur est certaine : ce point d'équilibre est globalement stable (Figure II.4 (a)). L'environnement ne permet pas aux proies de beaucoup se développer, ce qui empêche aussi les prédateurs de croître, puisqu'ils ont besoin de ressources suffisantes pour se reproduire.

En faisant croître K , on voit apparaître deux nouveaux points équilibres positifs, c'est une bifurcation col-noeud sur le diagramme de bifurcation II.5 (a). On pourra alors remarquer avec le diagramme II.5 (b) que sans effets Allee élémentaires ($y_h = 0$), la bifurcation est transcritique : il n'y a pas d'apparition de points d'équilibres mais seulement un échange de stabilité. Numériquement, l'équilibre positif avec le plus de prédateur est Localement Asymptotiquement Stable (LAS), le second est instable. Le point d'équilibre correspondant à l'extinction des prédateurs devient alors seulement stable localement.

Pour $K = 2$ (Figure II.4 (c)), l'équilibre positif stable devient un foyer instable et on observe l'apparition d'un cycle limite. Le cycle est stable, d'où la bifurcation supercritique de Hopf. Ainsi, le système va osciller pour des conditions initiales dans le bassin d'attraction du point d'équilibre en question. Sinon, les prédateurs vont s'éteindre.

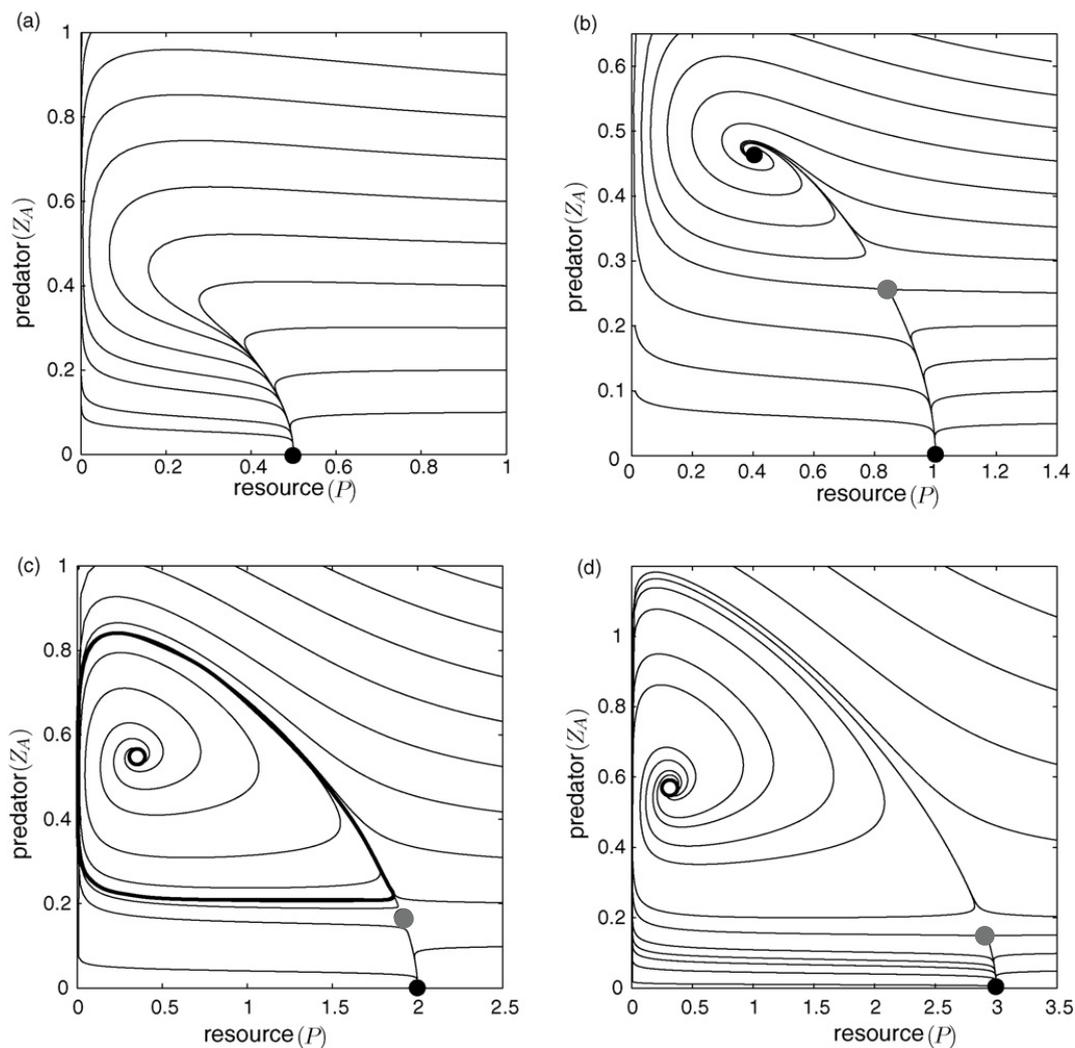


Figure II.4 Plans de phase possibles pour le modèle (II.29) proposés dans l'article Verdy (2010). Les paramètres utilisés pour produire la figure sont $r = 0.9$, $b_0 = 0.936$, $a = 0.214$, $x_h = 0.8$, $y_h = 1$ et $m = 0.1$. La capacité d'accueil des proies varie. Respectivement, les valeurs de K pour les figures (a), (b), (c) et (d) sont $K = 0.5$, $K = 1$, $K = 2$ et $K = 3$. Dans les plans de phase, les équilibres stables sont les points noirs, les points selles sont les points gris et les foyers instables les cercles. Le cycle limite dans la figure (c) est représenté par un trait noir épais.

Le passage de la figure (c) à la figure (d) est une bifurcation homocline sur le diagramme des bifurcations II.5 (a). Cette situation est importante puisqu'elle n'apparaît pas dans un modèle proie-prédateur sans effets Allee élémentaires, *i.e.* pour le paramètre $y_h = 0$. La situation sans effets Allee est représentée dans la figure II.5 (b) avec les réponses fonctionnelle et numérique proposées par le modèle (II.29) pour $y_h = 0$.

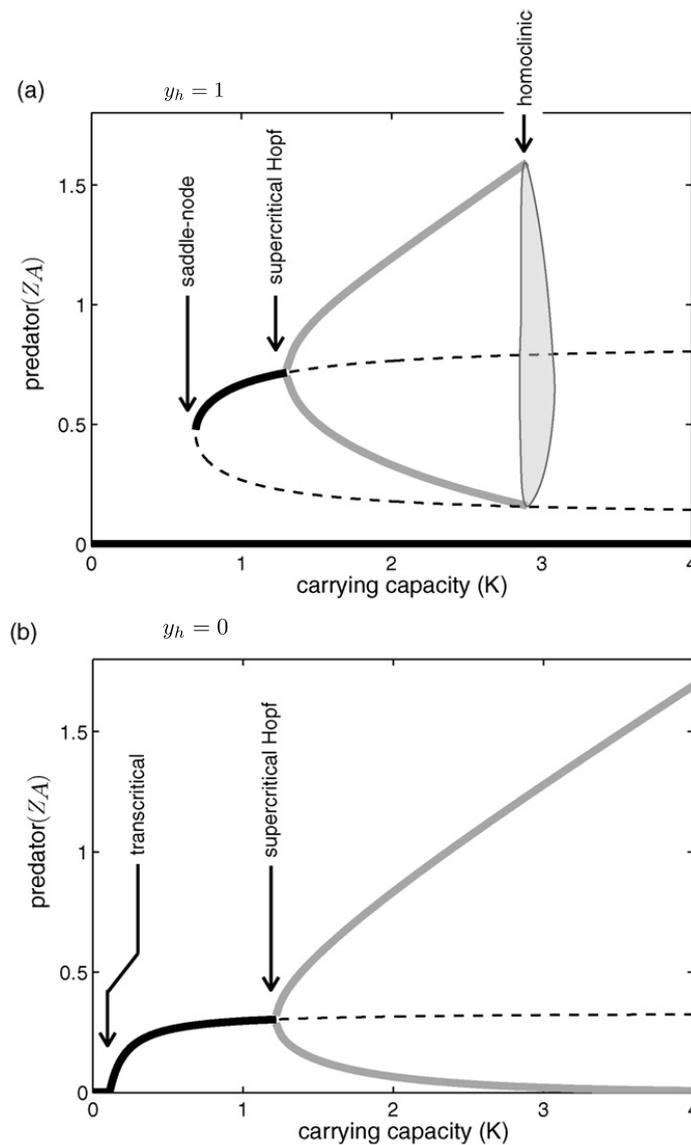


Figure II.5 Diagrammes des bifurcations pour le modèle (II.29) tirés de l'article Verdy (2010). Les paramètres utilisés pour produire la figure sont $r = 1$, $b_0 = 0.5$, $a = 0.3$, $x_h = 1.2$ et $m = 0.1$. Le capacité d'accueil des proies varie entre 0 et 4. Les courbes noires solides désignent les équilibres stables, les pointillés noirs désignent les équilibres instables et les courbes grises désignent l'amplitude des oscillations lorsqu'elles existent. La figure (a) est le diagramme lorsqu'un effet Allee élémentaire est présent $y_h = 1$ alors que la (b) est le diagramme des bifurcations en l'absence d'effets Allee : $y_h = 0$.

L'effet Allee élémentaire nous donne un effet Allee démographique sur les prédateurs assez proche de l'effet Allee fort classique en une dimension. On voit particulièrement sur la figure II.4 (b) l'alignement des trois équilibres $((K, 0)$ et les deux équilibres positifs) et une sorte de seuil sur la population de prédateurs qui assure sa persistance, similaire au seuil de Allee.

Dans cette partie qui traite de la dynamique des populations par l'utilisation de modèles déterministes utilisant les EDOs, nous avons rappelé les principes de la modélisation pour représenter la croissance d'une population seule, mais aussi les interactions possibles entre proies et prédateurs. Nous avons mis l'accent sur la modélisation des effets Allee, que ce soit phénoménologiquement ou mécaniquement, chez la population introduite seule ou les agents de lutte biologique. Cependant, la représentation des dynamiques des populations implique aussi parfois de prendre en compte des facteurs stochastiques résultants d'aléas biotiques ou abiotiques. La prochaine partie traite de cette question et s'intéresse particulièrement aux processus de naissances et morts pour modéliser l'évolution de la taille d'une population au cours du temps.

II.2 Processus de naissance et mort

Si les dynamiques des populations peuvent s'étudier de manière analytique grâce à des modèles faisant intervenir des EDOs, les avancées technologiques du XXe siècle ont permis le développement de modèles basés sur les simulations. C'est le cas notamment des processus de naissance et mort qui représentent la dynamique d'une population au cours du temps en utilisant un processus de Markov à temps continu.

Cette modélisation est basée sur la théorie des processus stochastiques (cf. par exemple (Cox and Miller, 1977)). Nous allons donner ici quelques notions permettant de construire et d'analyser les processus de naissance et mort.

II.2.1 Processus stochastiques

Les processus stochastiques ne possèdent pas de définition mathématique générale formelle (Cox and Miller, 1977; Gardiner, 2004). Dans la plupart des situations, un processus stochastique est défini comme une famille de variables aléatoires $\{X_t\}_{t \in T}$ définies sur un

espace de probabilité et indexées par le temps t . La trajectoire du processus (*i.e.* la taille de la population dans notre étude) est donc définie en fonction des réalisations obtenues par les variables aléatoires $\{X_t\}_{t \in T}$.

Si l'ensemble des temps T est dénombrable, on parle de processus stochastique à temps discret. C'est-à-dire que le processus passera d'un état à un autre seulement aux instants définis dans l'ensemble T . Si T est un ensemble continu sur la droite réelle positive, alors le processus est à temps continu. On notera simplement dans ce cas $t \geq 0$.

II.2.1.1 Les processus de Markov

Les processus stochastiques sont, de manière générale, relativement complexes et leur étude mathématique l'est tout autant. L'un des seuls processus stochastiques dont on connaît la caractérisation et dont l'étude analytique est possible est le processus de Markov, dans lequel la seule connaissance du présent permet de déterminer entièrement le futur.

Définition 3 *Un processus stochastique $\{X_t\}_{t \in T}$ est dit de Markov si il vérifie la propriété de Markov :*

$$\begin{aligned} \mathbf{P}(X_{t_{n+1}} = i_{n+1} | X_{t_n} = i_n; \dots X_{t_0} = i_0) \\ = P(X_{t_{n+1}} = i_{n+1} | X_{t_n} = i_n). \end{aligned} \tag{II.30}$$

Cette propriété permet d'étudier des systèmes dont l'état futur peut être prédit du passé avec un historique assez faible. Ces processus sont utilisés en physique (Équation de Fokker-Planck) ([Risken, 1984](#)), en théorie des files d'attente ([Kendall, 1953](#)) mais aussi en biologie mathématique et plus particulièrement dans les processus de population où les états du système représentent la taille de la population comme c'est le cas pour les processus de naissance et mort.

II.2.1.2 Les processus homogènes

On parle de processus homogène lorsque la probabilité de passer de l'état i à l'état j ne dépend pas du temps déjà parcouru par le processus :

$$P(X_{t+s} = j | X_s = i) = P(X_t = j | X_0 = i). \quad (\text{II.31})$$

Ainsi, seul l'accroissement du temps t intervient dans les probabilités conditionnelles du processus. Cette propriété permettra de caractériser sous forme matricielle les processus stochastiques. Nous allons supposer cette propriété vérifiée dans tous les processus Markoviens que nous allons décrire et étudier à partir de maintenant.

Puisqu'il est question de déterminer l'évolution au cours du temps du processus stochastique, il faut pour cela analyser les probabilités de transition d'un état à un autre en fonction du temps. Les équations permettant d'analyser le processus sont les équations de Chapman-Kolmogorov. Ces équations ont des noms différents en fonction du type de processus ; on en distingue essentiellement trois ([Gardiner *et al.*, 1985](#)) : les équations maîtresses résultantes d'un processus de sauts, l'équation de Fokker-Planck obtenue à partir d'un processus de diffusion et l'équation de Liouville pour des processus déterministes. Les processus de naissance et mort utilisés dans ce manuscrit seront des processus de Markov à temps continu. Nous allons étudier en détail l'obtention de l'équation maîtresse et donc définir un processus de sauts.

II.2.1.3 Les processus de sauts

Il est possible de représenter la transition d'un état à un autre par un saut. Ces sauts sont intuitivement brutaux au sens où ils font passer le processus d'un état à un autre à un instant donné. On peut définir un processus de sauts comme un processus dont les trajectoires possibles ne sont guidées que par ce type de transitions.

Définition 4 Un processus de sauts $\{X_t\}_{t \geq 0}$ est un processus stochastique à espace d'états E dont la valeur de l'état ne peut changer qu'avec un saut :

$$\forall n \in \mathbb{N}, \exists ! x \in E, \forall t \in [S_n, S_{n+1}[, X_t = x, \quad (\text{II.32})$$

avec la suite $(S_n)_{n \in \mathbb{N}}$ l'ensemble des instants de sauts.

On peut aussi associer un processus de comptage noté $\{N_t\}_{t \geq 0}$ au processus de sauts :

$$N_t = \sum_{n=1}^{\infty} H(S_n)$$

où N_t représente le nombre de sauts qui ont eu lieu sur l'intervalle $[0, t]$ et $H(S_n)$ est la fonction de Heaviside associée aux instants de sauts, qui ajoute 1 à N_t chaque fois qu'un saut est effectué, c'est-à-dire chaque fois qu'on passe de S_n à S_{n+1} .

Dans la plupart des cas, le temps d'attente entre deux sauts d'instant S_n et S_{n+1} est modélisé par une variable aléatoire suivant une loi exponentielle de paramètre λ_i , avec i l'état du processus entre les deux sauts. Le processus passe alors de l'état i à l'état j à l'instant S_{n+1} avec une probabilité de transition q_{ij} . La particularité de ces probabilités est que $q_{ii} = 0$ et $\sum_{j=1}^{\infty} q_{ij} = 1$. Il est important de remarquer que cette probabilité est indépendante du temps, elle permettra de définir des processus de sauts particuliers dont on donnera des exemples plus tard.

II.2.1.4 Un exemple : le processus de Poisson

L'exemple le plus simple et qui est souvent utilisé comme référence sur les processus Markoviens est le processus de Poisson. C'est un processus de comptage (noté $\{N_t\}_{t \geq 0}$) associé à un processus Markovien de sauts à états discrets en temps continu (noté $\{X_t\}_{t \geq 0}$).

On peut le définir de trois manières équivalentes selon les critères qui nous intéressent :

Définition 5 Définition par temps d'attente *Le processus de comptage $\{N_t\}_{t \geq 0}$ est un processus de Poisson d'intensité λ si les temps d'attente S_n sont indépendants et identiquement distribués (i.i.d.) par une loi exponentielle de paramètre λ .*

Proposition 1 *Si $\{N_t\}_{t \geq 0}$ est un processus de Poisson d'intensité λ , alors*

$$P(N_t = n) = e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^n}{n!}, \forall n \in \mathbb{N}. \quad (\text{II.33})$$

Il est possible de définir un processus de Poisson par ses probabilités de comptage sur un petit intervalle de temps.

Définition 6 Définition infinitésimale *Un processus de comptage $\{N_t\}_{t \geq 0}$ est un processus de Poisson d'intensité λ si et seulement si*

$$P(N_{t+dt} - N_t = k) = \begin{cases} \lambda dt + o(dt) & \text{si } k = 1 \\ 1 - \lambda dt + o(dt) & \text{si } k = 0 \\ o(dt) & \text{sinon.} \end{cases} \quad (\text{II.34})$$

Cette définition infinitésimale est très utilisée lorsqu'il s'agit de définir le processus de Poisson ou, plus généralement, un processus Markovien de sauts à temps continu. On suppose qu'un évènement survient pendant la période dt avec une probabilité proportionnelle à la période dt et vaut $\lambda dt + o(dt)$. La probabilité qu'aucun évènement ne survienne est $1 - \lambda dt + o(dt)$ et la probabilité d'avoir plus de deux évènements pendant ce même temps est négligeable et de l'ordre de $o(dt)$.

Les processus de naissance et mort sont construits grâce aux critères définis précédemment. Ce sont des processus Markoviens de sauts à temps continu et homogène. Puisque nous cherchons à obtenir les équations maîtresses de ces processus en particulier, il est nécessaire de les caractériser par des notations matricielles.

II.2.2 Caractérisation matricielle

II.2.2.1 Matrice de transition

Il est possible de caractériser sous forme matricielle un processus Markovien de saut homogène. La probabilité conditionnelle d'être à l'état j au temps $t + s$ sachant qu'on était à l'état i au temps s est notée

$$p_{ij}(t + s, s) = P(X_{t+s} = j | X_s = i). \quad (\text{II.35})$$

Puisque nous considérons des temps homogènes, cette probabilité ne dépend que des états i et j et du temps séparant les deux mesures de l'état du processus t . Ainsi, on note la probabilité de transition entre les états i et j sur un temps t de la façon suivante :

$$p_{ij}(t) = P(X_t = j | X_0 = i). \quad (\text{II.36})$$

Il est important de noter que les probabilités de transition au temps t , $p_{ij}(t)$, sont différentes des probabilités de transition limitantes (cf (Bailey, 1964) par exemple) de l'état i à l'état j définies par q_{ij} . Les probabilités q_{ij} ne dépendent que des deux états i et j et résultent de la probabilité de passer lors d'un saut directement de i à j . Les valeurs $p_{ij}(t)$ donnent la probabilité d'être au bout d'un temps t sur j alors qu'on était sur i au temps 0, on ne tient pas compte des états intermédiaires pour atteindre j par exemple.

Si on considère trois temps s , t et u , avec $s < t < u$. Si le processus est à l'état i au temps s et à l'état n au temps u , le passage de l'état i à l'état n se fait via un état intermédiaire, noté j au temps t . La relation de Chapman-Kolmogorov permet de traduire toutes les situations possibles pour passer de i à n , et puisque le processus est homogène, les probabilités de transition conditionnelles ne dépendent que de la différence des deux temps. On a alors

$$p_{in}(u - s) = \sum_j p_{ij}(t - s) p_{jn}(u - t). \quad (\text{II.37})$$

II.2.2.2 Les équations maîtresses

En considérant l'équation de Chapman-Kolmogorov pour des temps homogènes, en notant $s = 0$ et $u = t + dt$, avec dt un intervalle de temps, on obtient

$$\begin{aligned} p_{in}(t + dt) &= \sum_j p_{ij}(t)p_{jn}(dt), \\ &= p_{in}(t)p_{nn}(dt) + \sum_{j \neq n} p_{ij}(t)p_{jn}(dt), \end{aligned} \quad (\text{II.38})$$

avec $p_{nn}(dt)$ la probabilité de ne pas changer d'état pendant dt et $1 - p_{nn}(dt)$ la probabilité de changer d'état pendant le même intervalle de temps. Cette dernière quantité est supposée linéaire en dt et vaut $\lambda_n dt + o(dt)$. On obtient ainsi

$$\lambda_n = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{1 - p_{nn}(dt)}{dt}. \quad (\text{II.39})$$

En notant q_{jn} la probabilité de transition conditionnelle pour $j \neq n$, on a $p_{jn}(dt) = \lambda_j q_{jn} dt$ et donc

$$\lambda_j q_{jn} = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{p_{jn}(dt)}{dt}, j \neq n. \quad (\text{II.40})$$

Finalement, en utilisant les équations (II.39) et (II.40) dans l'équation (II.38), en divisant par dt et en passant à la limite, on obtient

$$\frac{dp_{in}(t)}{dt} = -\lambda_n p_{in}(t) + \sum_{j \neq n} \lambda_j q_{jn} p_{ij}(t). \quad (\text{II.41})$$

Ceci est l'équation progressive de Kolmogorov. Par une étude similaire, on peut obtenir l'équation rétrograde de Kolmogorov :

$$\frac{dp_{in}(t)}{dt} = -\lambda_i p_{in}(t) + \lambda_i \sum_{j \neq n} q_{ij} p_{jn}(t). \quad (\text{II.42})$$

Les deux dernières équations ont besoin d'une condition initiale. Comme au temps $t = 0$, le processus n'a pas encore bougé, on a $p_{in}(0) = 0$ si $i \neq n$ et $p_{nn}(0) = 1$.

On peut utiliser les notations matricielles pour réécrire les deux équations de Kolmogorov. Tout d'abord, nous avons la matrice $P(t)$ constituée des probabilités de transition sur un temps t . Les éléments de la matrice sont notés P_{ij} , avec $i, j \in \mathbb{N}$ et décrivent la probabilité conditionnelle d'être en i au temps t sachant qu'on était sur j au temps 0, c'est-à-dire p_{ji} . La matrice possède les propriétés suivantes :

- $0 \leq P_{ij}(t) \leq 1, \forall i, j \in \mathbb{N}, \forall t \geq 0$: les éléments de la matrice sont des probabilités.
- $\sum_{i \in \mathbb{N}} P_{ij}(t) = 1$: la somme des probabilités d'une colonne de la matrice vaut 1 car le processus sera sur un de ses états au bout d'un temps $t \geq 0$ de manière certaine.
- $P(0) = I$, avec I la matrice identité : au temps initial $t_0 = 0$, on est sur l'état initial (le processus ne bouge pas), il n'y a pas de saut en $t = 0$.

La matrice $Q = (Q_{ij})_{i,j \in \mathbb{N}}$ décrit les probabilités de transition limites pour passer de j à i . C'est-à-dire que les éléments de la matrice Q , notées Q_{ij} valent q_{ji} . Ces deux dernières notations ne sont pas triviales mais permettent d'obtenir des notations matricielles simples (cf. les livres ([Taylor and Karlin, 1984](#); [Bailey, 1964](#)) par exemple). En effet, si on note que la matrice diagonale donnant le taux de probabilité d'avoir un changement sur l'intervalle de temps dt est noté Λdt , les matrices P , Q et Λ permettent de calculer l'équation (II.38).

$$\begin{aligned} P(t + dt) &= P(dt)P(t), \\ &= (I - \Lambda dt)P(t) + (Q\Lambda dt)P(t). \end{aligned} \tag{II.43}$$

En passant $P(t)$ à droite, en divisant par dt et en passant à la limite, on obtient alors

$$\frac{dP(t)}{dt} = (Q - I)\Lambda P(t).$$

En notant $R = (Q - I)\Lambda$, on obtient l'équation progressive de Kolmogorov

$$\frac{dP(t)}{dt} = RP(t). \tag{II.44}$$

Par une méthode similaire, l'équation rétrograde est

$$\frac{dP(t)}{dt} = P(t)R. \quad (\text{II.45})$$

La même condition initiale est utilisée pour les deux dernières équations :

$$P(0) = I. \quad (\text{II.46})$$

Les deux systèmes d'équations obtenus en associant (II.44) avec (II.46) et (II.45) avec (II.46) sont les **équations maîtresses** du processus Markovien de sauts à temps continu et homogène.

Il est important de noter que la matrice R constitué par les scalaires R_{ij} sont définis par

$$\begin{aligned} R_{jj} &= -\lambda_j \\ R_{ij} &= Q_{ij}\lambda_j = q_{ji}\lambda_j \end{aligned} \quad (\text{II.47})$$

Les quantités R_{ij} sont appelés probabilités de transition infinitésimales et la matrice R est le générateur infinitésimal du processus.

Il est souvent plus simple de définir un processus Markovien par son générateur infinitésimal plutôt que sa matrice de transition, puisqu'elle est souvent même, impossible à représenter. Les informations du processus peuvent aussi être résumées par un graphe de transition où les taux de transition des états apparaissent entre plusieurs états (Cf. la figure II.6 par exemple).

Il est possible de mettre les équations progressives et rétrogrades de Kolmogorov sous une autre forme en utilisant la loi du processus. Au temps, t , la loi du processus, notée $\pi(t)$, s'obtient alors en factorisant le noyau de transition $P(t)$ à gauche par la loi initiale du processus qui est un vecteur colonne : $\nu = [\nu_1; \nu_2; \dots]$. Cette loi initiale donne simplement

l'état dans lequel se trouve le processus au temps $t = 0$.

$$\pi(t) = P(t)\nu, \quad (\text{II.48})$$

avec $\pi(t) = [\pi_1(t); \pi_2(t); \dots]$ (vecteur colonne). Cela se retrouve en regardant une composante du vecteur $\pi(t)$:

$$\begin{aligned} \pi_j(t) &= P(X_t = j) \\ &= \sum_{i \in E} P(X_t = j | X_0 = i) P(X_0 = i) \\ &= \sum_{i \in E} P_{ij}(t) \nu_i \end{aligned} \quad (\text{II.49})$$

L'équation progressive (II.44) peut alors s'écrire

$$\dot{\pi}(t) = R\pi(t). \quad (\text{II.50})$$

Nous allons voir dans le prochain paragraphe quelles sont les formes possibles des équations maîtresses pour des processus écologiques de population bien connus : les processus de naissance et mort.

II.2.3 Les Processus de naissance et mort

II.2.3.1 Les Processus de naissance

Nous allons désormais considérer que les états du processus Markovien de sauts à temps continu et homogène représentent la taille d'une population au temps t . On définit l'évènement de naissance comme le passage de l'état n à l'état $n + 1$. En se basant sur le processus de Poisson, on peut généraliser la probabilité d'avoir une naissance sur une période de temps dt . En effet, l'intensité des naissances est désormais dépendante de la

taille de la population n et est notée λ_n . La probabilité d'avoir une naissance sur dt est alors $\lambda_n dt + o(dt)$. Cette situation générale du processus de naissances permet d'obtenir le générateur infinitésimal R grâce à sa définition (cf. l'équation (II.47)) :

$$R = \begin{pmatrix} -\lambda_0 & & & 0 \\ \lambda_0 & -\lambda_1 & & \\ 0 & \lambda_1 & -\lambda_2 & \\ 0 & & \ddots & \ddots \end{pmatrix} \quad (\text{II.51})$$

Le système d'équations différentielles donné par l'équation de Kolmogorov progressive (II.44) donne alors le système suivant :

$$\begin{cases} \dot{p}_{i0}(t) = -\lambda_0 p_{i0}(t) \\ \dot{p}_{ij}(t) = \lambda_{j-1} p_{i,j-1}(t) - \lambda_j p_{ij}(t). \end{cases} \quad (\text{II.52})$$

avec $P(0)$ la matrice identité. Par le même raisonnement que le processus de Poisson, il est possible d'obtenir la solution du système ci-dessus. On obtient trivialement que $P_{i0} = \delta_{i0} e^{-\lambda_0 t}$, avec δ_{i0} le symbole de Kronecker, qui peut alors se mettre dans la seconde équation du système et qui donne la solution de $P_{i1}(t)$ suivante :

$$\begin{aligned} p_{i1}(t) &= \delta_{i1} e^{-\lambda_1 t} + \delta_{i0} \int_0^t \lambda_0 e^{-\lambda_0 s} e^{-\lambda_1 (t-s)} ds, \\ &= \delta_{i1} e^{-\lambda_1 t} + \delta_{i0} \frac{\lambda_0}{\lambda_1 - \lambda_0} (e^{-\lambda_0 t} - e^{-\lambda_1 t}) \end{aligned}$$

On résoud le système (II.52) séquentiellement.

Son graphe des transitions est représenté seulement par les états et les taux de transition λ_n (Figure II.6).

Le processus de naissances le plus simple est celui qui considère des intensités linéaires : $\lambda_n = \lambda n$ (Bailey, 1964). C'est l'équivalent d'un modèle de croissance linéaire à taux de croissance $r = \lambda > 0$. La croissance d'une population selon les deux approches est

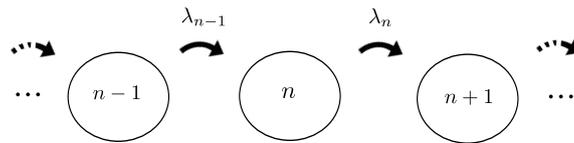


Figure II.6 Graphe des transitions du processus de naissance. Ce graphe récapitule les informations nécessaires à la construction du générateur infinitésimal, et donc des équations maîtresses.

donnée dans la figure II.7. Dans le cas d'un processus de naissances avec une intensité

Croissance exponentielle

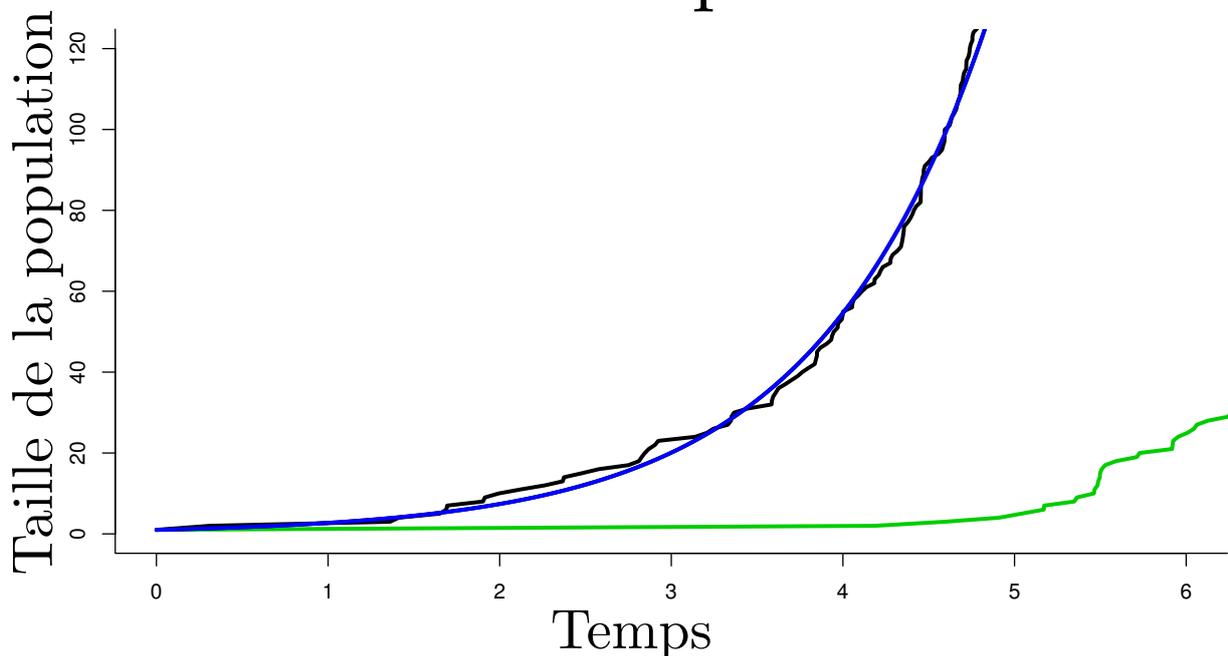


Figure II.7 Solution du modèle déterministe à croissance exponentielle avec un taux de croissance constant $r = 1$ et une condition initiale $x(0) = 1$ (courbe bleue). Deux trajectoires différentes sont données pour le processus de naissance avec un taux de transition $\lambda_n = n$ pour une condition initiale égale à 1 également. En bleu, on observe une courbe très proche du modèle déterministe et en vert une trajectoire où la population met plus de temps à croître.

linéaire, N_t suit une loi géométrique de paramètre $e^{-\lambda t}$. En considérant la taille initiale de la population étant n_0 , on a alors que l'espérance de la population au temps t est $\mathbb{E}[N_t] = n_0 e^{\lambda t}$ et la variance $V[N_t] = n_0 e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1)$ (Goel and Richter-Dyn, 1974).

Cependant, la dynamique d'une population doit aussi prendre en compte la mortalité des individus.

II.2.3.2 Les processus de naissance et mort

Désormais, les transitions d'un état à un autre ne sont plus unidirectionnelles. On peut passer d'un état n à l'état $n + 1$ par une naissance ou passer de l'état n à $n - 1$ par le décès d'un individu. On peut alors caractériser le processus par quatre situations pouvant survenir sur une période de temps dt lorsque la population est de taille n . On peut avoir une naissance (probabilité $\lambda_n dt + o(dt)$), un décès ($\mu_n dt + o(dt)$), aucun évènement ($1 - (\lambda_n + \mu_n) + o(dt)$) et on néglige le fait que plus de deux évènements puissent avoir lieu ($o(dt)$). Nous obtenons alors la matrice Λ suivante :

$$\Lambda = \begin{pmatrix} \lambda_0 & & 0 \\ & \lambda_1 + \mu_1 & \\ 0 & & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{II.53})$$

la matrice Q est donnée par

$$Q = \begin{pmatrix} 0 & \frac{\mu_1}{\lambda_1 + \mu_1} & & 0 \\ 1 & 0 & \frac{\mu_2}{\lambda_2 + \mu_2} & \\ 0 & \frac{\lambda_1}{\lambda_1 + \mu_1} & 0 & \frac{\mu_3}{\lambda_3 + \mu_3} \\ 0 & & \ddots & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{II.54})$$

et le générateurs infinitésimal est alors

$$R = \begin{pmatrix} -\lambda_0 & \mu_1 & & 0 \\ \lambda_0 & -\mu_1 - \lambda_1 & \mu_2 & \\ & \lambda_1 & -\mu_2 - \lambda_2 & \mu_3 \\ 0 & & \ddots & \ddots \ddots \end{pmatrix} \quad (\text{II.55})$$

Le graphe des transitions du processus de naissance et morts est représenté par la figure [II.8](#).

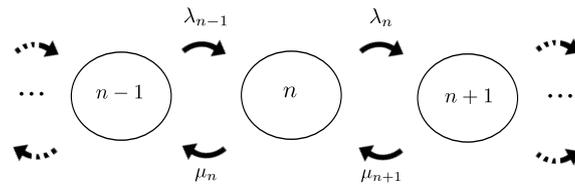


Figure II.8 Graphe des transitions du processus de naissances et morts.

On obtient alors le système d'équations différentielles suivant grâce à l'équation progressive de Kolmogorov

$$\begin{cases} \dot{p}_{ij}(t) = \lambda_{j-1}p_{i,j-1}(t) - (\lambda_j + \mu_j)p_{ij}(t) + \mu_{j+1}p_{i,j+1}(t) \\ \dot{p}_{i0}(t) = -\lambda_0p_{i0}(t) + \mu_1p_{i1}(t) \end{cases} \quad (\text{II.56})$$

avec $p_{ji}(0) = \delta_{ij}$ où δ_{ij} est le symbole de Kronecker. Ce système est complexe à étudier dans le cas général. Cependant, de nombreuses études ont cherché des solutions aux équations maîtresses et l'une des approches les plus utilisées est l'approximation de Fokker-Planck (Ovaskainen and Meerson, 2010). Elle approche les équations comme (II.56) par un développement de Taylor à l'ordre 2 (Nisbet and Gurney, 1982). Les équations qui en découlent ne vont pas nous intéresser ici ; (Ovaskainen and Meerson, 2010) résume les principales études à ce sujet d'un point de vue des temps d'extinction des populations.

II.2.3.3 Les processus classiques

Nous allons simplement ici donner les modèles qui sont, en moyenne, représentatifs des modèles déterministes de croissance d'une population ((II.4)). Le premier modèle proposé est le processus où les intensités sont linéaires par rapport à la taille de la population :

$$\begin{cases} \lambda_n = \lambda n, \\ \mu_n = \mu n. \end{cases} \quad (\text{II.57})$$

Cette représentation a quelque peu les mêmes propriétés que le modèle de naissance à intensité linéaire proposé plus haut, à ceci près que le taux de croissance de la population

peut être négatif si $\lambda - \mu < 0$. Toujours en notant n_0 la taille de la population au temps $t = 0$, on obtient les premiers moments du processus (Goel and Richter-Dyn, 1974) :

$$\begin{aligned} E[N_t] &= n_0 e^{\lambda - \mu t} \\ V[N_t] &= n_0 e^{(\lambda - \mu)t} (e^{(\lambda - \mu)t} - 1) \left(\frac{\frac{\lambda}{\mu} + 1}{\frac{\lambda}{\mu} - 1} \right) \end{aligned} \quad (\text{II.58})$$

Le modèle de Verhulst (Verhulst, 1838) peut être représenté par un processus de naissance-décès où les taux de natalité et mortalité sont respectivement donnés par

$$\begin{cases} \lambda_n = bn \left(1 - \frac{n}{K^*} \right), \\ \mu_n = dn. \end{cases} \quad (\text{II.59})$$

Le paramètre b représente le taux de natalité maximal, d est le taux de mortalité tel que $b > d$ et K est la capacité de soutien. La différence de λ_n par μ_n donne la fonction de croissance donnée par le modèle logistique déterministe (II.5), avec $r = b - d$ et $K = \frac{(b-d)}{d} K^*$. Ici, le taux de mortalité linéaire est un choix, il existe plusieurs façons de noter les taux de natalité pour obtenir, en moyenne, la même dynamique de population.

Si, en moyenne, la croissance de la population est identique dans les deux modèles, la taille de la population dans le modèle stochastique peut très largement différer du scénario donné déterministiquement. On donne sur la figure II.9 les simulations de l'approche stochastique (courbes verte et rouge) et déterministe (courbe bleue) avec différentes conditions initiales. Le processus de naissance-décès peut présenter des situations différentes malgré les mêmes conditions initiales. L'extinction (en rouge) peut être obtenue avec le modèle stochastique alors que ce n'est pas possible déterministiquement avec une condition initiale positive.

Croissance logistique

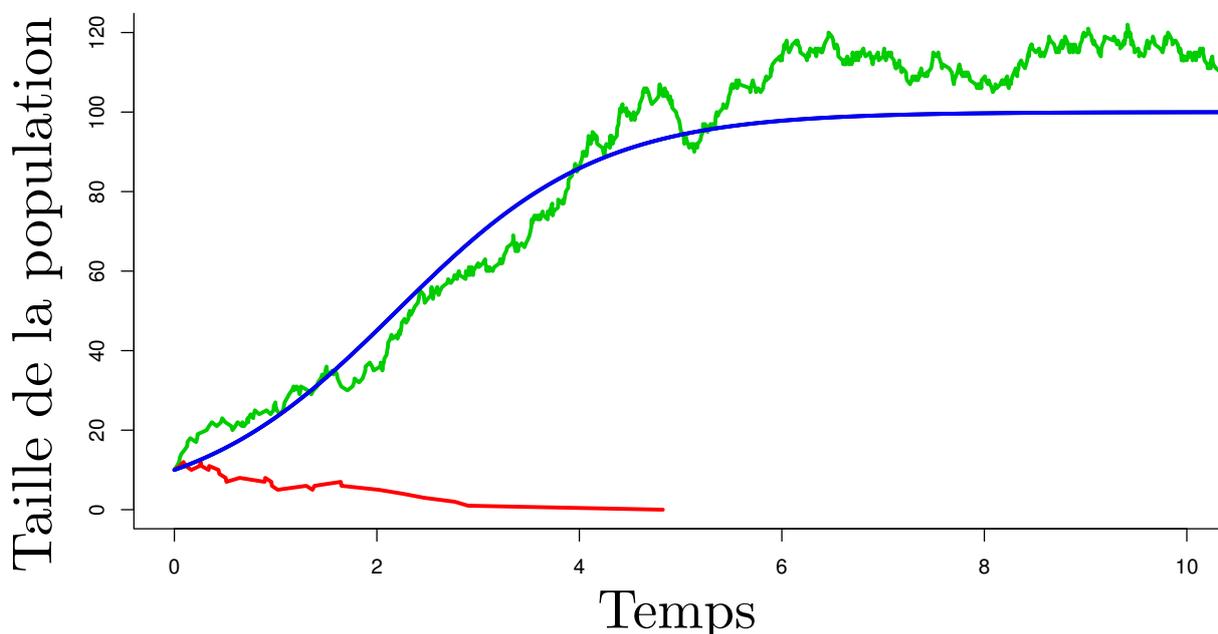


Figure II.9 Solutions possibles pour une croissance logistique pour une même condition initiale $x(0) = 15$. En bleue, la solution du modèle déterministe (II.5) avec $r = 1$ et $K = 100$. En verte et rouge, deux simulations du modèle stochastique (II.59) avec $b = 2$, $d = 1$ et $K^* = 200$. En moyenne, la croissance est la même pour les deux modèles : on peut faire l'analogie suivante : $r = d - b$ et $K = \frac{(b-d)}{b} K^*$. La courbe rouge montre une simulation qui, malgré la condition initiale positive et un taux de croissance toujours positif en moyenne, s'éteint en un temps fini.

Le modèle déterministe proposé par Courchamp peut être mis sous la forme d'un processus naissance-décès en notant les taux de natalité et mortalité ainsi :

$$\begin{cases} \lambda_n = bn + b_2n^2 + b_3n^3, \\ \mu_n = dn. \end{cases} \quad (\text{II.60})$$

Pour faire une analogie avec le modèle déterministe, les paramètres du modèle (II.60) peuvent être réorganisés de la manière suivante : $b = d - r$, $b_2 = \frac{(d-b)(K_a+K)}{K_aK}$ et $b_3 = \frac{b-d}{K_aK}$. En moyenne, on a bien $\lambda_n - \mu_n = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right) \left(\frac{n}{K_a} - 1\right)$ qui est la dynamique de population déterministe (Equation (II.6)). Des simulations sont données dans la figure II.10 pour comparer les deux approches.

Comme prévu, si les conditions initiales sont défavorables ($x(0) < K_a$), la population

Croissance avec effets Allee

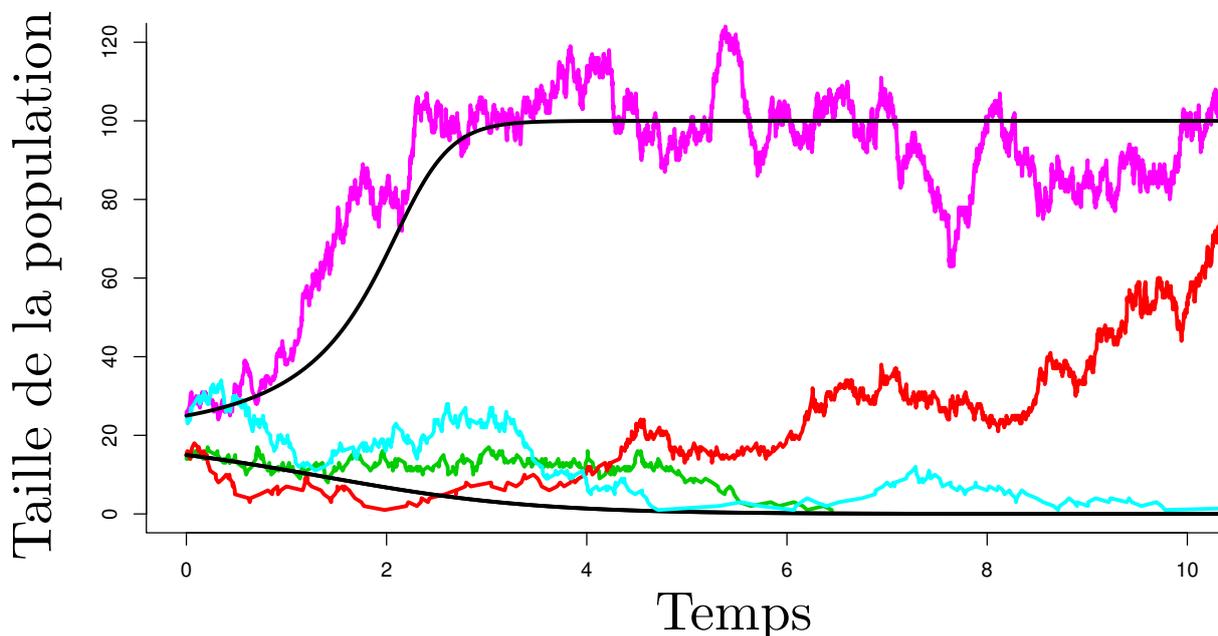


Figure II.10 Solutions possibles pour une croissance avec effets Allee pour deux conditions initiales différentes : $x(0) = 15$ et $x(0) = 25$. Dans les deux modèles, le seuil de Allee est $K_a = 20$, la capacité d'accueil K vaut 100 et le paramètre r est fixé à 1. En noir, la croissance déterministe, celle qui part depuis une taille initiale inférieure au seuil de Allee décroît jusqu'à l'extinction, l'autre sature à la capacité d'accueil. Les quatre autres courbes donnent des simulations du modèle stochastique. La courbe cyan part d'une grande condition initiale mais finalement atteint 0 et la courbe rouge démarre d'une petite taille pour finalement excéder le seuil de Allee et atteindre des valeurs proches de K . Les deux autres courbes (magenta et verte) proposent des situations classiques avec l'extinction de la population si elle est initialement petite et une croissance positive si elle démarre au dessus du seuil de Allee.

s'éteint avec le modèle déterministe. Cependant, la stochasticité peut permettre à la population de repasser au dessus du seuil de Allee et de survivre (courbe rouge) alors que c'est impossible avec le modèle utilisant les équations différentielles. De manière opposée, la population sature à la capacité d'accueil K lorsque la condition est favorable ($x(0) > K_a$) dans le cas déterministe. Mais la population peut s'éteindre dans cette situation avec la stochasticité.

Les idées générales concernant la modélisation d'une dynamique de population ont été données dans ce chapitre en insistant sur les populations soumises aux effets Allee. Ce manuscrit accorde en effet une importance particulière à cet aspect des populations introduites. Nous allons dans le prochain chapitre nous focaliser sur le processus d'introduction

en lui-même en insistant sur la façon dont on peut représenter les introductions, avec d'abord les introductions continues, puis les séquentielles.

Chapitre III

De l'importance du taux d'introduction

Sommaire

III.1 Mode d'introduction	79
III.1.1 Les introductions continues	79
III.1.2 Le taux d'introduction	80
III.1.3 Modélisation impulsionnelle	80
III.2 MTNS	84
III.2.1 Introduction	85
III.2.2 Single species dynamics	87
III.2.2.1 A classical model	87
III.2.2.2 Generalization	87
III.2.3 Predator-prey dynamics	91
III.2.3.1 Allee effects on predation	92
III.2.3.2 Generalization	92
III.2.3.3 Stability of the pest-free solution	94
III.2.4 Numerical results	99
III.2.4.1 Single species dynamics	99

III.2.4.2 Predator-prey dynamics	101
III.2.5 Discussions	105
III.3 Directions	107

III.1 Mode d'introduction

Nous avons défini jusqu'à maintenant les dynamiques locales des individus introduits dans un nouvel environnement. Le processus d'introduction que nous allons représenter dans ce manuscrit, que ce soit pour l'introduction d'une espèce pour la conserver ou d'un agent de lutte biologique pour éradiquer une proie, consiste en une succession d'introductions (*i.e.* nombre ou fréquence de propagules) permettant d'atteindre l'objectif souhaité en fonction du contexte. Il est donc crucial de définir un formalisme général pour modéliser ce genre d'introductions successives.

Ce chapitre, ainsi que le suivant, porteront uniquement sur la modélisation déterministe des dynamiques de populations (*i.e.* utilisant des EDOs). Nous reviendrons sur les aspects stochastiques des introductions dans le chapitre V et sur des modèles entièrement stochastiques dans le chapitre VI où nous reconsidérerons aussi la formulation des lâchers.

III.1.1 Les introductions continues

Les premiers modèles incluant de l'immigration dans les modèles de dynamique de population déterministe avec des EDOs sont de la forme suivante ([Kermack and McKendrick, 1932](#); [Kostitzin and Volterra, 1937](#); [Murray, 1989](#)) :

$$\dot{x} = f(x) + \mu, \tag{III.1}$$

où $\mu > 0$ est un taux d'immigration constant et $f(\cdot)$ la vitesse d'accroissement de la population. Si $\mu > 0$, les individus immigreront (ils sont introduits) et si $\mu = 0$, il n'y a pas d'immigration. Cette notation décrit une situation où un flot continu et constant d'individus sont introduits. Ainsi, au cours de la période de temps T , une quantité μT d'individus sont introduits dans le milieu. Ce formalisme a été souvent invoqué pour représenter l'introduction d'individus, que ce soit en dynamique des populations de manière générale

(Murray, 1989), ou à des applications plus concrètes comme l'introduction d'agents de lutte biologique dans un milieu infesté de nuisibles (Goh, 1980).

Cependant, la plupart du temps, les introductions ne sont pas continues dans le temps. Elles proviennent d'évènements ponctuels traduisant l'arrivée instantanée d'individus dans un milieu. Ces introductions sont définies par le terme de propagule (Simberloff, 2009) représentant un groupe d'individus qui arrive dans un endroit d'où ils ne sont pas originaires. Ainsi, des individus vont être introduits à un instant donné, puis d'autres vont leur succéder jusqu'à ce que l'introduction soit considérée comme un succès ou un échec.

III.1.2 Le taux d'introduction

La variable $\mu > 0$ que nous avons défini plus haut représente l'effort d'introduction. Si cet effort est souvent appelé la pression de propagule en biologie de l'invasion (Lockwood *et al.*, 2005; Simberloff, 2009), on préférera le terme de taux d'introduction des individus dans la suite du manuscrit. Puisque l'arrivée des individus est plutôt considérée comme des successions d'introductions ponctuelles, le taux d'introduction (pression de propagule) devient alors une mesure composite avec deux éléments : la taille d'introduction (taille de propagule) et la fréquence d'introduction (fréquence de propagule).

La taille d'introduction peut alors être représentée comme le produit du taux d'introduction avec l'intervalle de temps les séparant. Ce formalisme permet d'observer les influences du taux d'introduction et de la période séparément pendant le processus d'introduction, tout en jugeant de la taille des introductions.

III.1.3 Modélisation impulsionnelle

En utilisant l'approche déterministe que nous avons détaillée dans le chapitre précédent, les dynamiques de population sont données par un système d'équations différentielles.

Ce système représente donc la dynamique de l'espèce introduite ainsi que de l'ensemble des populations avec laquelle elle va interagir. Nous interprétons une introduction comme une augmentation soudaine de la population, et cela implique d'inclure dans le système d'équations différentielles une équation décrivant les introductions répétées dans le temps qui augmentent la taille de la population introduite instantanément. Nous avons utilisé une modélisation semi-discrète pour représenter ces processus d'introductions. On parle aussi de modèles impulsionnels ([Lakshmikantham et al., 1989](#)) pour évoquer la nature brutale et ponctuelle des introductions. En reprenant le formalisme général proposé par [Mailleret and Lemesle \(2009\)](#), on peut écrire un modèle impulsionnel décrivant le processus d'introduction de la façon suivante :

$$\begin{cases} \frac{dX(t)}{dt} = \Phi(X, t), t \neq \tau_k \\ X(\tau_k^+) = F(X(\tau_k), \tau_k). \end{cases} \quad (\text{III.2})$$

Le vecteur $X(t)$ désigne l'ensemble des tailles de populations au temps t . La première équation désigne l'ensemble des dynamiques de populations constituée par la fonction $\Phi(\cdot)$, supposée continue tant qu'il n'y a pas d'introductions d'individus. La suite $(\tau_k)_{k \in \mathbb{N}}$ représente les instants d'impulsions, c'est-à-dire les moments où le vecteur X change instantanément de valeur. La notation τ_k^+ désigne l'instant juste après τ_k . Ainsi, dès l'instant où un changement apparaît à l'instant τ_k , le vecteur X est tout de suite modifié par la seconde équation de [\(III.2\)](#). La fonction $F(\cdot)$ quant à elle, décrit comment le changement influence le vecteur X .

Il semblerait que le premier modèle ainsi formulé décrivant des dynamiques de population soit celui proposé par [Liu and Chen \(2003\)](#) où des interactions proie-prédateur sont représentés par le modèle de Rosenzweig-MacArthur ([Rosenzweig and MacArthur, 1963](#)). Les introductions de prédateurs sont représentées par une équation discrète qui décrit le caractère impulsionnel des lâchers d'individus dans le milieu : la population est soudainement augmentée. Ils proposèrent l'équation suivante pour représenter de telles impulsions

dans la taille de population des prédateurs :

$$y(nT^+) = y(nT) + P, \quad (\text{III.3})$$

avec P la taille des introductions et T la période séparant deux introductions. Les introductions sont donc constantes et périodiques dans cette, a priori, première représentation hybride des introductions. Ainsi, le modèle proie-prédateur associé à l'équation (III.3) donne le modèle

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{x + x_h} y, \\ \dot{y} = e \frac{ax}{x + x_h} y - my, \\ y(nT^+) = y(nT) + P, \quad \forall n \in \mathbb{N}. \end{array} \right\}, \quad t \neq nT, \quad (\text{III.4})$$

Cette formulation prend en compte les composantes de la pression de propagule séparément : la taille d'introduction est désignée par la constante P et la période d'introduction T donne donc une fréquence d'introduction $1/T$. Le fait que ces deux éléments n'aient pas de lien dans le modèle ci-dessus est problématique puisqu'il ne permet pas de comparer réellement les choses. En effet, dans le modèle (III.4), il suffit d'augmenter l'une ou l'autre des composantes de la pression de propagule pour augmenter les chances de succès. Augmenter la fréquence (i.e diminuer T) en fixant la taille des introductions permettra d'ajouter plus souvent des prédateurs dans le milieu, et donc d'augmenter leurs chances de contrôler efficacement les proies. De même, augmenter la taille des lâchers P en fixant la période d'introduction finira par améliorer l'efficacité des prédateurs, puisqu'ils seront en plus grand nombre à chaque introduction.

[Mailleret and Grognard \(2006\)](#) proposèrent une représentation permettant de comparer les distributions temporelles des introductions : l'idée est de pouvoir échelonner les introductions depuis les toutes petites mais très fréquentes introductions jusqu'aux très grandes introductions et très rares. Toujours en considérant des lâchers périodiques, [Mailleret and](#)

Grognard (2006) décrivent les introductions comme suit :

$$x(nT^+) = x(nT) + \mu T, \forall n \in \mathbb{N}. \quad (\text{III.5})$$

Les instants des lâchers sont toujours périodiques de période T , seulement, les tailles d'introduction dépendent désormais à la fois du taux d'introduction μ et de la période d'introduction.

Cette séparation entre le taux d'introduction et la période des lâchers pour représenter la taille des lâchers permet d'étudier comment les deux facteurs influencent le succès de l'introduction. Il devient alors possible de comparer différentes stratégies d'introduction : si on fixe le nombre d'individus introduits par unité de temps μ par exemple, on pourra étudier l'impact de petites introductions fréquentes (*i.e.* T petit) et de grandes introductions rares (T grand). Ainsi, lorsque le taux d'introduction moyen au cours du temps est constant, il est possible de désigner quelle composante de celle-ci influence le plus le succès (ou l'échec) d'une introduction entre la taille et la fréquence d'introduction.

Dans les prochains chapitres, nous allons utiliser ce type de modèles impulsionnels pour analyser les possibles stratégies d'introduction à adopter pour réussir une introduction. Cela se fera dans deux contextes différents : la lutte biologique par augmentation et les introductions à vocation de conservation. De manière générale, il est possible de représenter ces deux contextes d'introduction avec les modèles impulsionnels présentés plus haut. En biologie de la conservation, on s'intéressera essentiellement à une population dont la densité est notée x :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x), t \neq nT \\ x(nT^+) = x(nT) + \mu T, \end{cases} \quad (\text{III.6})$$

et en lutte biologique, nous considèrerons le modèle proie-prédateur suivant

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = f(x) - g(x, y)y \\ \dot{y} = h(x, y)y - m(x, y)y \end{array} \right\}, \quad t \neq nT, \quad (\text{III.7})$$

$$y(nT^+) = y(nT) + \mu T. \quad \forall n \in \mathbb{N}.$$

Ces deux modèles représentent de manière générale les dynamiques de population avec des introductions périodiques d'individus. Chronologiquement, ces deux modèles furent les premiers systèmes étudiés pendant cette thèse. L'étude de ces deux modèles sont proposés dans la section suivante, qui est un article paru dans les proceedings revu par les pairs de la conférence MTNS (Mathematical Theory of networks and Systems) de 2014 ([Bajeux et al., 2014](#)). Ces travaux proposent les premières études faites sur les introductions de populations soumises aux effets Allee.

III.2 MTNS

Abstract

The efficiency of biological control as crop protection methodology is deeply impacted by inter- and intra-specific interactions. As such, Allee effects among biocontrol agents such as pest predators should be taken into account to design biological control schemes. We investigate this problem through two models of increasing complexity : the first one concentrates on the predator dynamics whose establishment is hampered by a strong Allee effect and the second one models both predator and prey dynamics. In the latter case, pest eradication is targeted despite diminished predation efficiency when predator density is low. Considering augmentative biological control through periodic impulsive predator releases we show that, when it succeeds, pest control is accelerated in both models by taking rare and large releases over frequent and smaller ones.

III.2.1 Introduction

Biological control is the use of natural enemies such as predators, parasites and parasitoids in order to contain another organism population density at a lower level than in their absence (DeBach and Rosen, 1991). Despite some resounding successes such as the use of a trichogramma to control corn-borers (Smith, 1996), biological control has seen unexpected failures in the past two decades (Roderick *et al.*, 2012; Bellows, 2001).

To improve these processes, it is important to better understand the different forms of interactions between pests and their enemies. For instance, different works have studied the influence of competition or interference between biological control agents (Nundloll *et al.*, 2008, 2010a). Other complex forms of interactions are brought about by positive, rather than negative, influence of natural enemies on their conspecifics.

Allee effects or positive density dependence is characterized by such a positive relationship between individual fitness or per capita growth and the size or density of a population. This phenomenon has been described by W.C. Allee who showed that intraspecific cooperation could lead to positive density dependence (Allee, 1931, 1949). At the population scale, Allee effects translate into a waning of population growth (weak Allee effect) or its decline (strong Allee effect) when the population is small. The main biological mechanism producing Allee effects is associated to sexual reproduction and the difficulty to find mates at low densities. For example, a mate-finding Allee effect has been proved for Glanville fritillary butterfly (Courchamp *et al.*, 2008). Biocontrol agents also undergo Allee effects (Kramer *et al.*, 2009) : for instance, the introduction of the parasitoid *Aphelinus asychis* (Walker) to control the pest *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Fauvergue and Hopper, 2009) has been shown to be negatively impacted by Allee effects.

Our study concerns augmentative biological control, that is the repeated introduction of natural enemies, which will here be predators, to control a pest. We will try to identify how many and how frequently natural enemies should be released to achieve pest eradication.

The presence of repeated releases sets us in a context where continuous dynamics are disrupted by jumps in biocontrol agents density.

We can formalize this kind of processes by using ordinary differential equations to describe continuous dynamics most of the time and a predator release is taken as a brutal change in their density. That way, we can treat these changes as instantaneous and model them by discrete equations at given instants noted t_k with $k \in \mathbb{N}$. Such dynamics are usually modelled as (Mailleret and Lemesle, 2009) :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x(t), t), t \neq t_k, \\ x(t_k^+) = F(x(t_k), t_k), \end{cases} \quad (\text{III.8})$$

with x the vector of population densities and f their dynamics. The notation t_k^+ is used to describe the instant right after t_k and $F(x(t_k), t_k) - x(t_k)$ represents the impulses of densities at the instant t_k . Here we consider the sequence $(t_k)_{k \in \mathbb{N}}$ defining the predator releases as T -periodic, *i.e.* $t_{k+1} = t_k + T$, moreover the impulse sizes will not depend on the state variable $x(t_k)$ since no accurate state estimate is usually available in agronomic applications.

This paper aims to study augmentative biological control schemes in which biocontrol agents are subject to Allee effects and to determine what release strategies could be more efficient to control pest populations. The introduction strategies will be studied with models of increasing complexity : in Section III.2.2, we will consider predator dynamics only while both prey and predators will be investigated in Section III.2.3. Section III.2.4 deals with some numerical illustrations and is followed by general discussions on release strategies in Section III.2.5.

III.2.2 Single species dynamics

For now, pest and crop are kept implicit and only the introduced biocontrol agents population is modelled. The success of the biological control scheme will be evaluated through introduction success; predator establishment is supposed to translate into efficient pest control.

III.2.2.1 A classical model

The most commonly used model of strong Allee effects corresponds to (Courchamp *et al.*, 1999; Boukal and Berec, 2002; Gruntfest *et al.*, 1997) :

$$\dot{y} = r_y y \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) \left(\frac{y}{A} - 1\right). \quad (\text{III.9})$$

Biocontrol agents density is represented by y and \dot{y} is its temporal derivative. $K_y > 0$ is the carrying capacity of the environment and $0 < A < K_y$ a threshold under which the population decreases; A is termed the Allee threshold. r_y is some positive constant. The growth function is represented in Figure III.1.

A strong Allee effect occurs due to the negativity of the growth function for small densities of population. Equation (III.9) represents an Allee effect since the growth rate is increasing up to $y = \frac{A+K_y}{2} > A$. Establishment success is then achieved if the population is brought above $y = A$.

III.2.2.2 Generalization

We note that the main feature of the previous model that keeps population introduction success from being trivial is that the growth function is negative for $y < A$. We now propose a generalization of the aforementioned model, that presents these features :

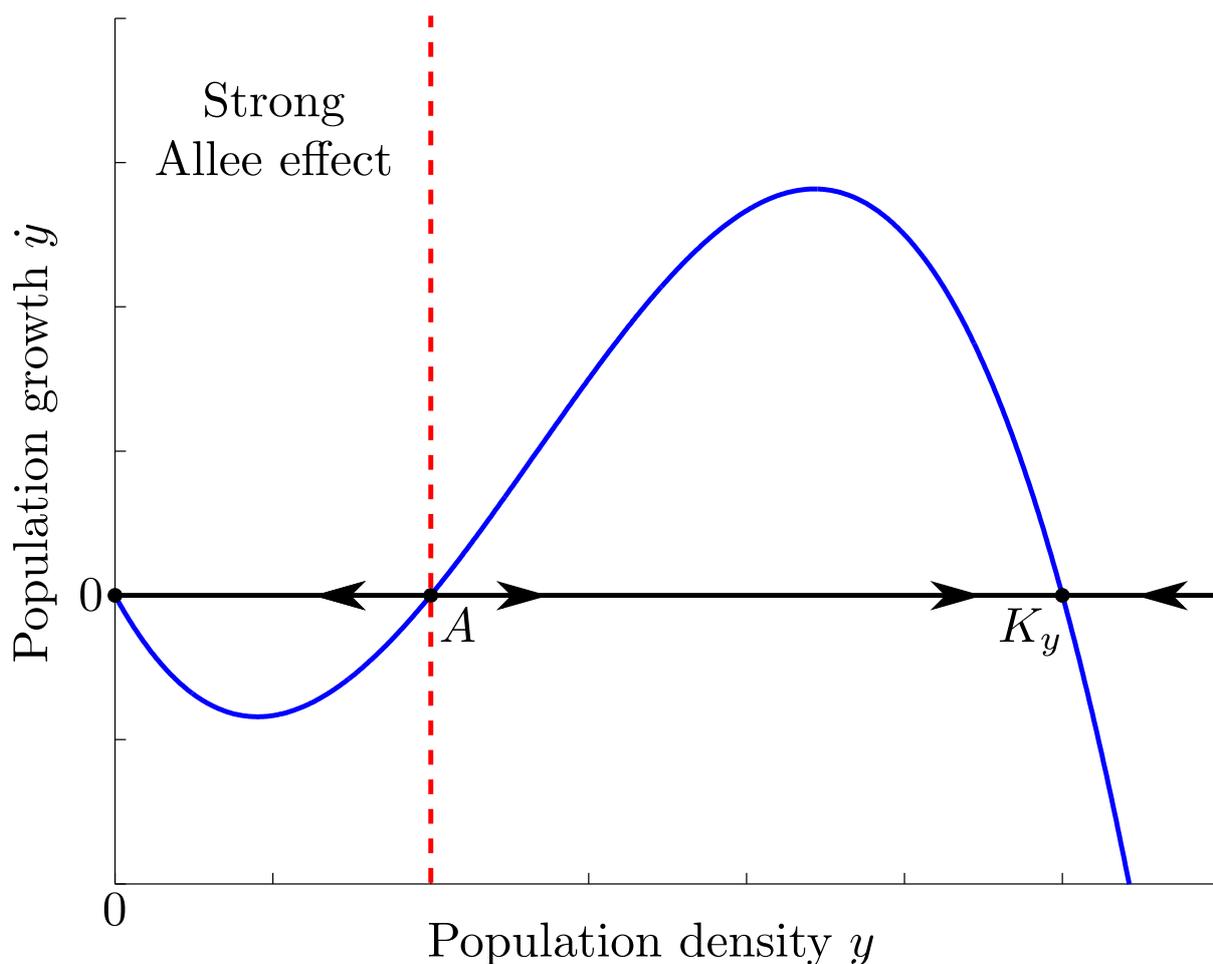


Figure III.1 Growth function $r_y y \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) \left(\frac{y}{A} - 1\right)$. A is an unstable equilibrium and 0 and K_y are stable equilibria, when y drops below A , the population goes extinct. Above A , the population converges to the carrying capacity K_y .

Hypotheses 1 g is a C^1 -function such that $g(0) = 0$, $g(y) < 0$ on $(0, A)$, $g(A) = 0$ and $g'(A) > 0$.

The challenge is to bring y from 0 to some value above A so that the population settles. We define a discrete equation modelling repeated releases of individuals ([Mailleret and Grognard, 2009](#)) :

$$y(t_k^+) = y(t_k) + \mu T. \quad (\text{III.10})$$

Thereby at each instant t_k , we introduce a quantity μT of individuals noting μ the introduction rate and T the period at which we release them. With such a definition, the

release strategy is decoupled : the introduction rate μ (*i.e.* the number of introduced bio-control agents per unit time) and the period at which they are introduced. Thanks to this notation, this model makes it possible to identify how to best deploy over time similar quantities of biocontrol agents. The model then becomes

$$\begin{cases} \dot{y} = g(y), t \neq t_k, \\ y(t_k^+) = y(t_k) + \mu T. \end{cases} \quad (\text{III.11})$$

This is a generalization of problems that have been previously studied ([Mailleret and Lemesle, 2009](#); [Guo *et al.*, 2010](#)). We want to identify μ and T values that allow population establishment, *i.e.* $y(t) > A$ for some t . Since the dynamics are in one dimension, this requires that a release can at least compensate any population decrease taking place through the continuous dynamics during a period T .

In what follows, we denote $y(0^+)$ and $F_T(y(0^+)) = y(T)$ the densities at the beginning and the end of a period $(0^+, T]$. We get the following result :

Theorem 1 *For any $T > 0$, there exists a threshold release rate $\mu_s(T)$ such that if $\mu > \mu_s(T)$ the population settles above A . $\mu_s(T)$ is the largest solution of*

$$\begin{cases} g(F_T(y(0^+))) = g(y(0^+)), \\ \mu_s(T) = \frac{y(0^+) - F_T(y(0^+))}{T}, \end{cases} \quad (\text{III.12})$$

with $y(0^+) \in [0, A]$.

Proof 1 *We first compute the maximum with respect to $y(0^+)$ of function $y(0^+) - F_T(y(0^+))$ which represents, on a fixed period $(0^+, T]$, the maximum decrease of the population. The threshold release rate $\mu_s(T)$ is then the minimum introduction rate allowing to compensate this maximum decrease, *i.e.* $\mu_s(T)T = \max_{y(0^+)} (y(0^+) - F_T(y(0^+)))$. Then, for all $\mu > \mu_s(T)$,*

the release ensures that $y(T^+) > y(0^+)$ for all $y(0^+) \in [0, A]$ so that the population eventually settles above A .

Differentiating $y(0^+) - F_T(y(0^+))$ with respect to $y(0^+)$, we find that it has extrema when $F'_T(y(0^+)) = 1$. Using separation of variables, we have that

$$\int_{y(0^+)}^{F_T(y(0^+))} \frac{1}{g(y)} dy = \int_{0^+}^T dt, \quad (\text{III.13})$$

which, differentiated with respect to $y(0^+)$, yields

$$F'_T(y(0^+)) = \frac{g(F_T(y(0^+)))}{g(y(0^+))}.$$

A necessary condition to get the maximum decrease of the population is that

$$g(F_T(y(0^+))) = g(y(0^+)),$$

which is the first equation of (III.12).

The threshold $\mu_s(T)$ is defined as compensating the maximum decrease of the population during a period T so that

$$y(T^+) = F_T(y(0^+)) + \mu_s(T)T = y(0^+)$$

which is the second equation of (III.12).

Equation (III.12) could be satisfied for different $y(0^+)$ values so that it is necessary to take the largest $\mu_s(T)$ satisfying (III.12) since it maximises population decrease over a period T .

We can note that the maximum decrease is obtained for initial densities $y(0^+)$ giving the same value of growth function at the beginning and the end of the fixed period $g(F_T(y(0^+))) = g(y(0^+))$ as it is represented in Figure III.2. The corresponding solution

avoids the regions close to the extinction $y = 0$ and the Allee threshold $y = A$ where the population decrease is slow.

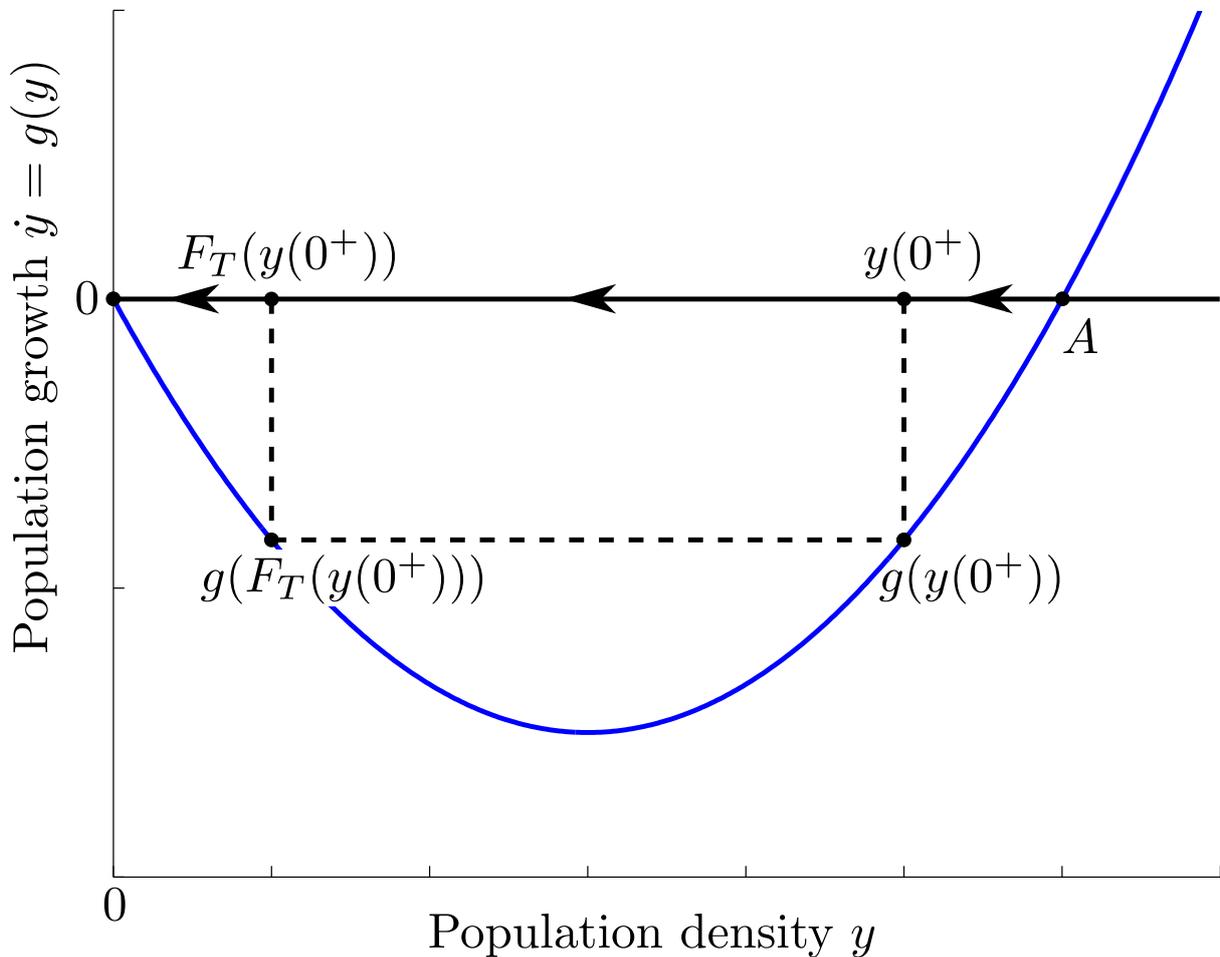


Figure III.2 For a fixed period T , the maximum decrease on the period will be to take the initial density $y(0^+)$ such that at the end of the period, $g(F_T(y(0^+))) = g(y(0^+))$.

III.2.3 Predator-prey dynamics

To account for a more detailed description of the biological control process, we now turn to a model explicitly encompassing pest dynamics : a predator-prey model in which predators suffer from an Allee effect. Up to now, such models remain fairly rare (Zhou *et al.*, 2005; Verdy, 2010; Bompard *et al.*, 2013). The measure of success of the biological program is then the eradication of the prey/pest population.

III.2.3.1 Allee effects on predation

In (Verdy, 2010) a model has been proposed in which Allee effects occur on predators and has repercussions on trophic functions in a biological control context. Allee effects take place due to the difficulty to find mates at low size and so to be efficient in predation. This is modelled through

$$\begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{b_0}{a} \frac{x}{x+x_h} \frac{y}{y+y_h} y, \\ \dot{y} = b_0 \frac{x}{x+x_h} \frac{y}{y+y_h} y - my, \end{cases} \quad (\text{III.14})$$

in which x and y represent the prey and the predator densities, respectively. Pest growth is modelled by a logistic function. The mortality rate of predators m is assumed constant. In the trophic functions, the value $\frac{y}{y+y_h}$ is the probability of mating success and the term $\frac{b_0}{a} \frac{x}{x+x_h}$ is a Holling II functional response, which saturates at large x values due to predator satiation or handling time (Holling, 1959). The numerical response is proportional to the functional response.

Model (III.14) assumes an important inefficiency in prey assimilation when predators are at low density. It predicts a higher risk of predator extinction when the Allee effect parameter, y_h , is large. Predator extinction is always stable; however, stable coexistence of both species at equilibrium or along a limit cycle is also possible for intermediate K values.

III.2.3.2 Generalization

Positive density dependence has consequences on trophic functions : at low predator density, functional and numerical responses are less efficient. We use generic functions to model such a system :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(x)q(y)y, \\ \dot{y} = h(x)q(y)y - my, \end{cases} \quad (\text{III.15})$$

where $f(x)$ denotes prey growth and $g(x)q(y)$ and $h(x)q(y)$ represent the predator functional and numerical response, respectively. $q(y)$ models Allee effects through a decrease of predator efficiency at low sizes. $m > 0$ is the predator mortality. We assume some general qualitative hypotheses on the functions $f(x)$, $g(x)$, $h(x)$ and $q(y)$:

Hypotheses 2

$$(i) \quad f(0) = 0 \text{ and } f'(0) > 0.$$

$$(ii) \quad g(0) = 0, \quad g'(0) > 0 \text{ and } \forall x > 0, \quad g(x) > 0.$$

$$(iii) \quad h(0) = 0 \text{ and } \forall x > 0, \quad h(x) \geq 0.$$

$$(iv) \quad q(0) = 0; \quad \forall y > 0, \quad 0 < q(y) \leq 1; \quad \lim_{y \rightarrow +\infty} q(y) = 1; \quad q(y) \text{ is increasing.}$$

$$(v) \quad S_g = \sup_{x \geq 0} \left(\frac{f(x)}{g(x)} \right).$$

Assumptions (i)-(iii) on pest growth and predation are classical : in absence of pest, neither growth nor predation can take place, and predation is unilateral. Assumption (iv) states that predation is low at small y values and reaches its maximum value at large y values. We also suppose that $\frac{f}{g}$ is upper bounded by some S_g for all positive values of x , which means that pest growth never overwhelms predation.

To kill pests, predators are periodically introduced into the environment, similarly to Section III.2.2 :

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = f(x) - g(x)q(y)y \\ \dot{y} = h(x)q(y)y - my \end{array} \right\}, \quad t \neq nT, \quad (III.16)$$

$$y(nT^+) = y(nT) + \mu T, \quad \forall n \in \mathbb{N}.$$

This kind of models has already been used in the past to understand impulsive biological control with direct competition between predators (Nundloll *et al.*, 2008, 2010a) ; however, hypotheses on $q(y)$ were different in order to represent antagonistic interactions.

III.2.3.3 Stability of the pest-free solution

Here we will demonstrate the conditions for existence and stability of a periodic pest-free solution. We first define this solution :

Proposition 2 *Under Hypotheses 2, there exists a pest-free solution*

$$(x_p(t), y_p(t)) = (0, y^* e^{-m(t \bmod T)}) \quad (\text{III.17})$$

with

$$y^* = \frac{\mu T}{1 - e^{-mT}},$$

which is a periodic solution of system (IV.6).

Proof 2 *In the absence of prey, the model is written as follows :*

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = 0 \\ \dot{y} = -my \end{array} \right\}, \quad t \neq nT, \quad (\text{III.18})$$

$$y(nT^+) = y(nT) + \mu T, \quad \forall n \in \mathbb{N}.$$

On a period $(nT^+, (n+1)T^+)$, this yields

$$y((n+1)T^+) = y(nT^+) e^{-mT} + \mu T$$

whose fixed point y^* is

$$y^* = \frac{\mu T}{1 - e^{-mT}}.$$

Thus model (III.18) possesses (IV.7) as pest-free solution.

Henceforth there exists a T -periodic pest-free solution of model (III.18). We now must study its stability to know for what conditions biocontrol agents can control the pests.

Theorem 2 *Pest-free solution (IV.7) is Locally Asymptotically Stable (LAS) if and only if*

$$\Psi_L(T, \mu) = \frac{g'(0)}{T} \int_0^T q(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau - f'(0) > 0. \quad (\text{III.19})$$

Moreover, if

$$\Psi_G(T, \mu) = \frac{g'(0)}{T} \int_0^T q(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau - S_g g'(0) > 0 \quad (\text{III.20})$$

then solution (IV.7) is Globally Asymptotically Stable (GAS).

Proof 3 *To obtain global stability of the pest-free solution, we must find global attractivity conditions and local stability conditions. The strongest condition will give us global stability. We first write system (IV.6) in deviation coordinates, that is the difference between a general solution $(x(t), y(t))$ and the pest-free solution $(x_p(t), y_p(t))$, denoted $(\tilde{x}(t), \tilde{y}(t))$, then the dynamics become*

$$\begin{cases} \dot{\tilde{x}} = f(\tilde{x}) - g(\tilde{x})Q(y_p + \tilde{y}), \\ \dot{\tilde{y}} = h(\tilde{x})Q(y_p + \tilde{y}) - m\tilde{y}, \end{cases} \quad (\text{III.21})$$

where $Q(y) = q(y)y$ is an increasing function of y and the impulsive component disappears since

$$\tilde{y}(nT^+) = y(nT) + \mu T - y_p(nT) - \mu T = \tilde{y}(nT).$$

We want to show that the deviation coordinates converge to zero. We start by dividing the x dynamics by $g(x)$ then we integrate from an initial time t_0 to t and so from $x(t_0)$ to $x(t)$ for the density :

$$\int_{\tilde{x}(t_0)}^{\tilde{x}(t)} \frac{du}{g(u)} = \int_{t_0}^t \left[\frac{f(\tilde{x}(\tau))}{g(\tilde{x}(\tau))} - Q(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau)) \right] d\tau. \quad (\text{III.22})$$

We note that the left-hand term goes to $-\infty$ if and only if $\tilde{x}(t)$ goes to 0 because $g(x) \sim g'(0)x$ for $x \approx 0$ and $g(x) > 0$ for all $x > 0$. Thus if we can show that it goes to $-\infty$

as $t \rightarrow +\infty$, the convergence of \tilde{x} to 0 will be proved. This will be true if the right hand side of (III.22) diverges to $-\infty$. Consider the \tilde{y} dynamics of Equation (III.21); they yield $\dot{\tilde{y}} \geq -m\tilde{y}$ so that $\tilde{y}(t) \geq \tilde{y}_0 e^{-m(t-t_0)}$. As $\tilde{y} + y_p \geq 0$, we have $\tilde{y}(t) \geq -y_p(t)$, $\forall t$, so that :

$$\tilde{y} \geq -\max y_p(t) = -y^*.$$

Then we have $\tilde{y}_0 \geq -y^*$ and

$$\tilde{y}(t) \geq -y^* e^{-m(t-t_0)}. \quad (\text{III.23})$$

Thus for any $\varepsilon > 0$, there exists a time t_f such that after this time, $\tilde{y}(t) > -\varepsilon$.

We divide the right-hand side of (III.22) in three integrals of the same integrand :

$$\left(\int_{t_0}^{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T} + \int_{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T} + \int_{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T}^t \right) \left[\frac{f(\tilde{x}(\tau))}{g(\tilde{x}(\tau))} - Q(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau)) \right] d\tau.$$

In this equation, the first and third integral are bounded so that we concentrate on the second :

$$\begin{aligned} & \int_{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T} [S_g - Q(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau))] d\tau \\ & \leq \sum_{n=\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor - 1} \int_{nT}^{(n+1)T} [S_g - Q(y_p(\tau) - \varepsilon)] d\tau \\ & = \left(\lfloor \frac{t}{T} \rfloor - \lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor - 1 \right) \int_0^T [S_g - Q(y_p(\tau) - \varepsilon)] d\tau, \end{aligned} \quad (\text{III.24})$$

because $Q(y)$ is an increasing function and $\tilde{y}(\tau) > -\varepsilon$. Since $\left(\lfloor \frac{t}{T} \rfloor - \lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor - 1 \right)$ is positive and goes to $+\infty$, if it is multiplied by some negative constant, (III.24) goes to $-\infty$ as $t \rightarrow +\infty$. So $\tilde{x}(t)$ converges to 0 if there exists some $\varepsilon > 0$ such that

$$S_g T - \int_0^T Q(y_p(\tau) - \varepsilon) d\tau < 0. \quad (\text{III.25})$$

Since (IV.14) multiplied by $-\frac{g'(0)}{T}$ is a small perturbation of (IV.9), the latter ensures

that (IV.14) is satisfied for ε small enough. Thus condition (IV.9) is a sufficient condition to obtain the global convergence of $x(t)$ to $x_p(t) = 0$.

We now demonstrate the convergence of \tilde{y} to zero when (IV.9) is satisfied by studying the second equation of (III.21). First consider $\tilde{y} > 0$. Since $\dot{\tilde{y}} \geq 0$ when $\tilde{y} = 0$, \tilde{y} cannot become negative from there. Since \tilde{x} tends asymptotically to zero, there exists a time t_g so that $h(\tilde{x}) < \frac{m}{2}$ for any $t > t_g$:

$$\dot{\tilde{y}} < h(\tilde{x})(\tilde{y} + y_p) - m\tilde{y} \text{ because } q(y) \leq 1, \forall y > 0$$

and

$$\dot{\tilde{y}} < h(\tilde{x})y_p - \frac{m}{2}\tilde{y} < 0, \text{ for } t \geq t_g.$$

We know that $h(\tilde{x})y_p$ converges to zero, so that \tilde{y} does too.

When $\tilde{y}(0) < 0$, either \tilde{y} becomes positive at some time and the preceding reasoning applies, or it does not and (III.23) shows that \tilde{y} goes to 0. Thus we have demonstrated the global attractivity of the pest-free solution of model (IV.6) under condition (IV.14).

Now we have to study the local stability of the solution. For this, we compute Floquet's characteristic multipliers of the monodromy matrix built on the linearization of (III.21) around the pest-free solution.

$$\begin{cases} \dot{\tilde{x}} = \tilde{x}(f'(0) - g'(0)q(y_p)y_p), \\ \dot{\tilde{y}} = \tilde{x}h'(0)q(y_p)y_p - m\tilde{y}. \end{cases}$$

We obtain the following matrix equation

$$\begin{pmatrix} \dot{\tilde{x}} \\ \dot{\tilde{y}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f'(0) - g'(0)q(y_p)y_p & 0 \\ h'(0)y_pq(y_p) & -m \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix}$$

and we got the post-release mapping

$$\begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix} ((n+1)T^+) = B \begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix} (nT^+) \quad (\text{III.26})$$

with B the matrix such that

$$B = \begin{pmatrix} e^{\int_{nT^+}^{(n+1)T^+} (f'(0) - g'(0)q(y_p)y_p) d\tau} & 0 \\ \dots & e^{-m \int_{nT^+}^{(n+1)T^+} d\tau} \end{pmatrix}$$

whose bottom-left term does not influence the eigenvalues because the matrix is triangular. The analysis of system (III.26) indicates that the eigenvalues (or characteristic multipliers) of B , which are read on the diagonal, must be smaller than 1 in norm to obtain local stability of the pest-free solution. It is trivial for the second one and is achieved for the first if and only if the following inequality :

$$\frac{f'(0)}{g'(0)}T - \int_{nT^+}^{(n+1)T^+} q(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau < 0$$

is satisfied. This is equivalent to (IV.8) because y_p is T -periodic.

Since $\lim_{x \rightarrow 0} \frac{f(x)}{g(x)} = \frac{f'(0)}{g'(0)}$, thanks to L'Hospital rule, we know that $\frac{f'(0)}{g'(0)} \leq S_g$. Therefore the global attractivity condition is stronger than the local stability condition and global asymptotic stability is achieved with (IV.9).

The conditions for local and global stability of the pest-free solution (IV.7) are very similar. We note that the global stability condition is only sufficient : if $\Psi_L(T, \mu) > 0$ and $\Psi_G(T, \mu) < 0$, the pest-free solution might be GAS, but this situation is not identified by Theorem IV.3.

III.2.4 Numerical results

III.2.4.1 Single species dynamics

We can illustrate Theorem 1 by taking the explicit growth function :

$$g(y) = -r_y y \left(1 - \frac{y}{A}\right). \quad (\text{III.27})$$

It is represented in Figure III.2. It satisfies Hypotheses 1 and is an approximation of (III.9) for $K_y \gg A$ over $(0, A]$. Computing (IV.11) explicitly, we obtain :

$$\frac{F_T(y(0^+))(A - y(0^+))}{y(0^+)(A - F_T(y(0^+)))} = e^{-r_y T},$$

then we get $y(0^+)$ from the first equation of (III.12) :

$$y(0^+) = A e^{\frac{r_y T}{2}} \frac{(e^{\frac{r_y T}{2}} - 1)}{e^{r_y T} - 1},$$

and from the second equation of (III.12), we have

$$\mu_s(T) = \frac{A(e^{\frac{r_y T}{2}} - 1)}{T(e^{\frac{r_y T}{2}} + 1)}. \quad (\text{III.28})$$

This equation is represented in Figure III.3. If the introduction rate is strong (superior to $\mu_s(0) = \frac{r_y A}{4}$), population establishment will always be possible. Otherwise the period must be large enough to overcome the Allee effect and install the population.

Population dynamics as a function of the release period T can be investigated further by considering the term $F_T(y(0^+)) + \mu T - y(0^+)$. It describes population increase over one period $(0^+, T^+)$ for an initial density $y(0^+) < A$, encompassing both population decline because of Allee effects and the release. Dividing it by T , we obtain its increase per unit time. The computation of the average of the latter over $y(0^+)$ values between 0 and A

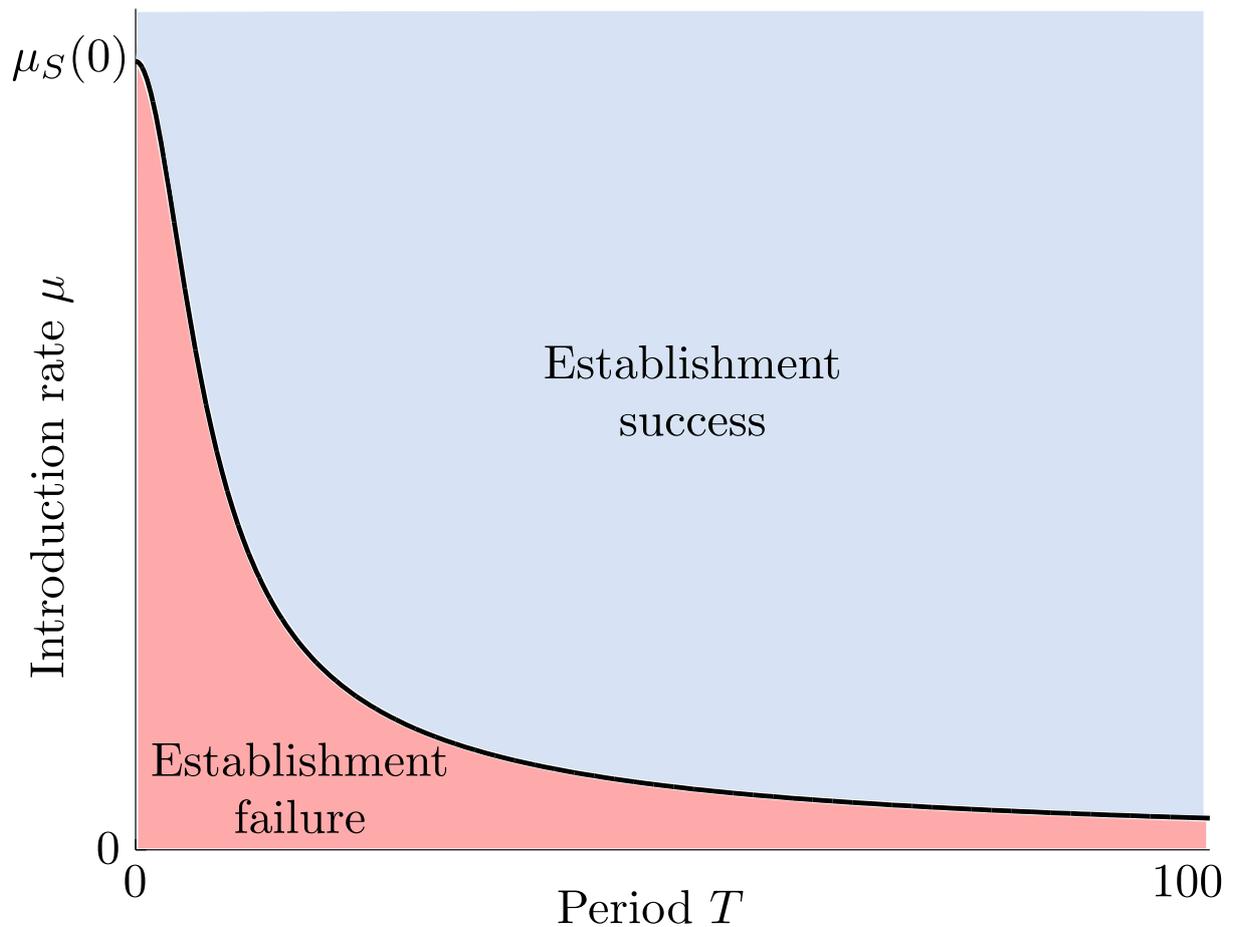


Figure III.3 Introduction rate threshold $\mu_s(T)$. In the red area, the installation of the population is impossible and the blue area gives couples (T, μ) with which the installation will be possible in a finite time.

yields thus an indicator of the mean population growth over the strong Allee effects zones, which is positively correlated with the swiftness of population establishment. We define mean population growth as :

$$\Phi(T, \mu) = \frac{1}{A} \int_0^A \frac{F_T(y(0^+)) + \mu T - y(0^+)}{T} dy(0^+),$$

which becomes :

$$\Phi(T, \mu) = \frac{A}{2T} \frac{2r_y T e^{r_y T} - e^{2r_y T} + 1}{(e^{r_y T} - 1)^2} + \mu, \quad (\text{III.29})$$

for model (III.11) with growth function (III.27). Differentiating Φ with respect to T , we obtain a function whose denominator is positive and whose numerator sign needs to be assessed. This numerator and its first five derivatives being 0 in $T = 0$ and its sixth

derivative being positive for all positive T , the numerator is positive so that $\Phi(T, \mu)$ is an increasing function of the period T , as illustrated in Figure III.4. Thus, for a given μ , the larger the T , the faster biocontrol agents establishment.

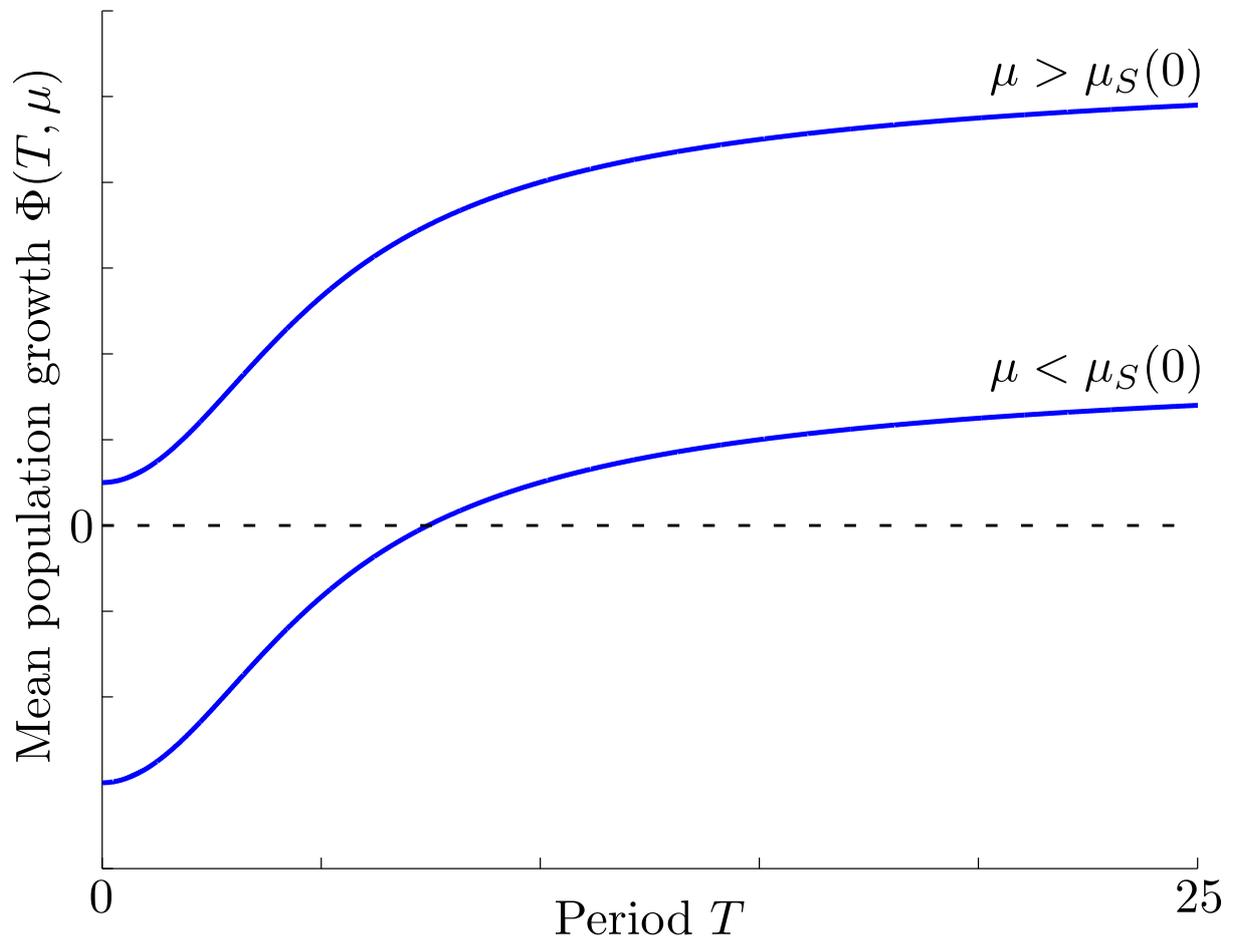


Figure III.4 Mean population growth $\Phi(T, \mu)$ increases with the release period T . If $\mu < \mu_S(0)$ only large release periods lead to population establishment.

III.2.4.2 Predator-prey dynamics

To illustrate our results on the pest-free solution, we return to model (III.14) which satisfies Hypotheses 2. There are two possibilities depending on parameters x_h and K : if $x_h > K$, we have $\frac{f'(0)}{g'(0)} = S_g = \frac{arx_h}{b_0}$ but if $x_h < K$, $S_g = \frac{ar}{4Kb_0} (K + x_h)^2$. In the former case, the local and global stability conditions are identical, while they differ in the latter.

In order to evaluate the convergence rate of x to 0, we note that system (III.26) and matrix B indicate that, locally,

$$\begin{aligned} x(nT^+) &= \left(e^{\int_{nT^+}^{(n+1)T^+} (f'(0) - g'(0)y_p q(y_p)) d\tau} \right)^n x(0^+) \\ &= e^{-\Psi_L(T, \mu)nT} x(0^+), \end{aligned}$$

so that $\Psi_L(T, \mu)$ is the mean convergence-rate of x to 0. The more it is positive, the faster the convergence of x to 0.

For model (III.14), it writes :

$$\Psi_L(T, \mu) = \frac{b_0}{ax_h T} \int_0^T \frac{y^{*2} e^{-2m\tau}}{y^* e^{-m\tau} + y_h} d\tau - r,$$

which becomes

$$\Psi_L(T, \mu) = \frac{b_0}{ax_h m} \left(\mu + \frac{y_h}{T} \ln \left[\frac{y^* e^{-mT} + y_h}{y^* + y_h} \right] \right) - r.$$

This should be positive for LAS of the pest-free solution. Neither T nor μ can easily be isolated from $\Psi_L(T, \mu) > 0$ since y^* depends on both. By maintaining the introduction rate μ constant, we compute the value of Ψ_L for small and large periods T . For large periods, it is studied through L'Hospital rule :

$$\lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{\Psi_L(T, \mu)T}{T} = \lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{d}{dT} (\Psi_L(T, \mu)T),$$

which yields

$$\lim_{T \rightarrow +\infty} \Psi_L(T, \mu) = \frac{\mu b_0}{ax_h m} - r.$$

The local stability condition for large periods is then

$$\mu > \mu_{Lb} = \frac{arx_h m}{b_0}. \quad (\text{III.30})$$

For small periods, we show that

$$\Psi_L(T, \mu) \underset{T \rightarrow 0^+}{\simeq} \frac{b_0}{ax_h m} \left(\mu + \frac{\mu y_h}{m + y_h} - \frac{\mu_{Lb}}{m} \right),$$

So that, for short periods, the condition to obtain local stability is a quadratic inequation in μ :

$$\mu^2 - \mu\mu_{Lb} - my_h\mu_{Lb} > 0, \quad (\text{III.31})$$

which yields

$$\mu > \mu_{La} = \mu_{Lb} \frac{1 + \sqrt{1 + \frac{4my_h}{\mu_{Lb}}}}{2} > \mu_{Lb}. \quad (\text{III.32})$$

The same reasoning is used for the global stability condition (when $x_h > K$) and we find respectively for large and small periods the following conditions :

$$\mu > \mu_{Gb} = mS_g, \quad (\text{III.33})$$

$$\mu > \mu_{Ga} = \mu_{Gb} \frac{1 + \sqrt{1 + \frac{4my_h}{\mu_{Gb}}}}{2} > \mu_{Gb}. \quad (\text{III.34})$$

Simulations have been performed with model (III.14) and the parameters given in the caption of Figure III.5. These values correspond to the situation where model (III.14) has only one globally stable equilibrium, $(K, 0)$ leading to the extinction of predators. Since $x_h > K$, the global and local stability are different.

Figure III.5 illustrates the stability of the pest-free solution as a function of parameters μ and T . Compared with model (III.14) where prey were always present at equilibrium, it is now possible to eradicate the pest population (blue area). The green area only guarantees that the pest-free solution is LAS while it is unstable in the red area. The aforementioned μ_{La} , μ_{Lb} , μ_{Ga} and μ_{Gb} are illustrated in Figure III.5. For an introduction rate too small (under μ_{Lb}), the solution is unstable for any T and if μ is large enough (above μ_{Ga}), the

solution is always GAS.

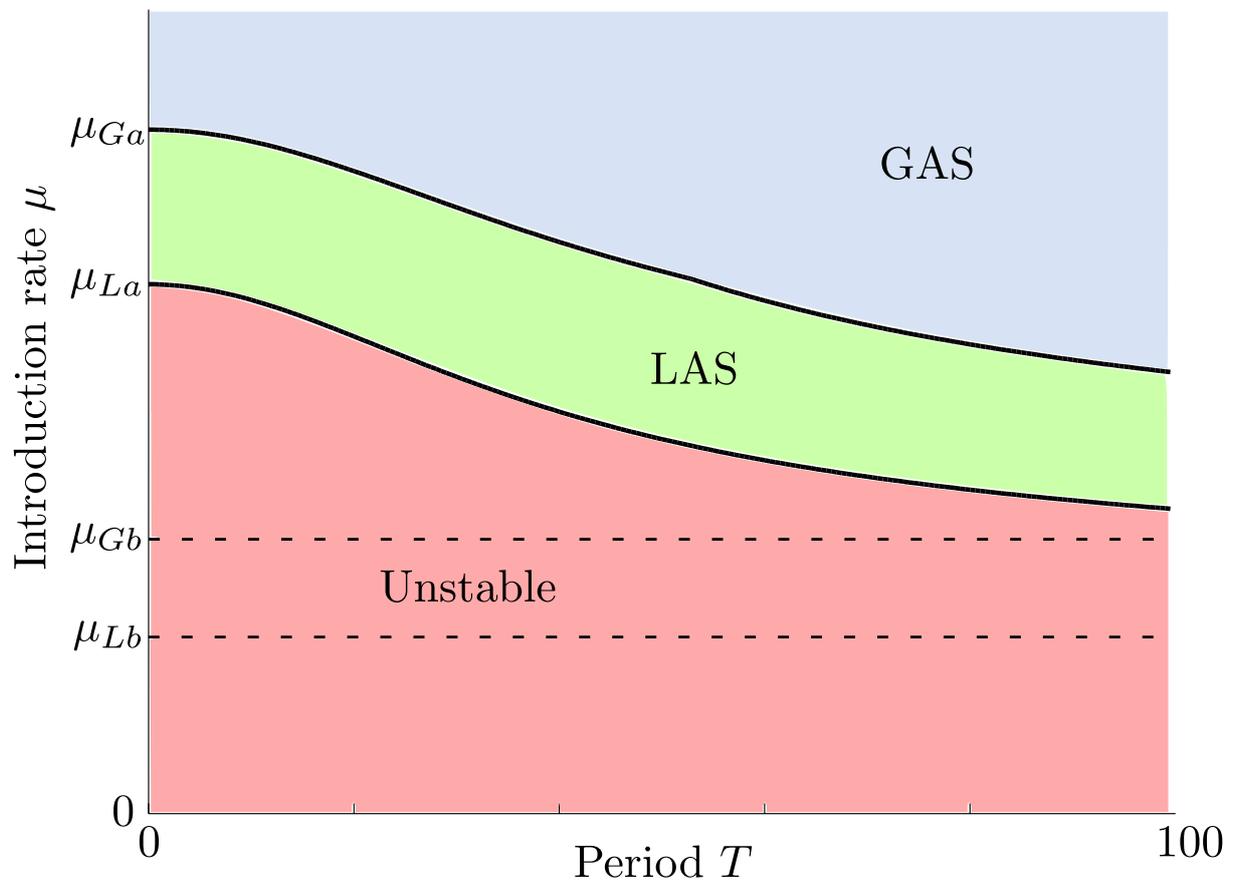


Figure III.5 Local and global stability conditions in function of parameters μ and T . The red area represents couples (T, μ) such that the solution does not converge to the pest-free solution. The green area give only the local stability. Blue part is a zone where the pest-free solution is GAS. Parameters are from (Verdy, 2010) : $b_0 = 0.936$, $a = 0.214$, $r = 0.9$, $x_h = 0.8$, $y_h = 1$ and we consider a small value of the carrying capacity $K = 3$.

Intermediate introduction rates μ allow to obtain different situations as a function of the release period T : for small periods, the pest-free solution is unstable, while it is GAS for large T -values. The upper hand of larger T values over smaller ones is further illustrated in Figure III.6, where $\Psi(T, \mu)$, the convergence rate of the pest population to 0, is plotted against T for different μ values. Small introduction rates μ never lead to pest control, but as soon as μ is large enough, larger T values clearly accelerate pest eradication. These numerical results have been confirmed through formal calculations performed on Maple (Maple, 1994) that $\Psi_L(T, \mu)$ is an increasing function of T . Thus, larger T can make pest eradication possible, and when the latter is possible, the larger the T the faster the

convergence of the pest population to 0.

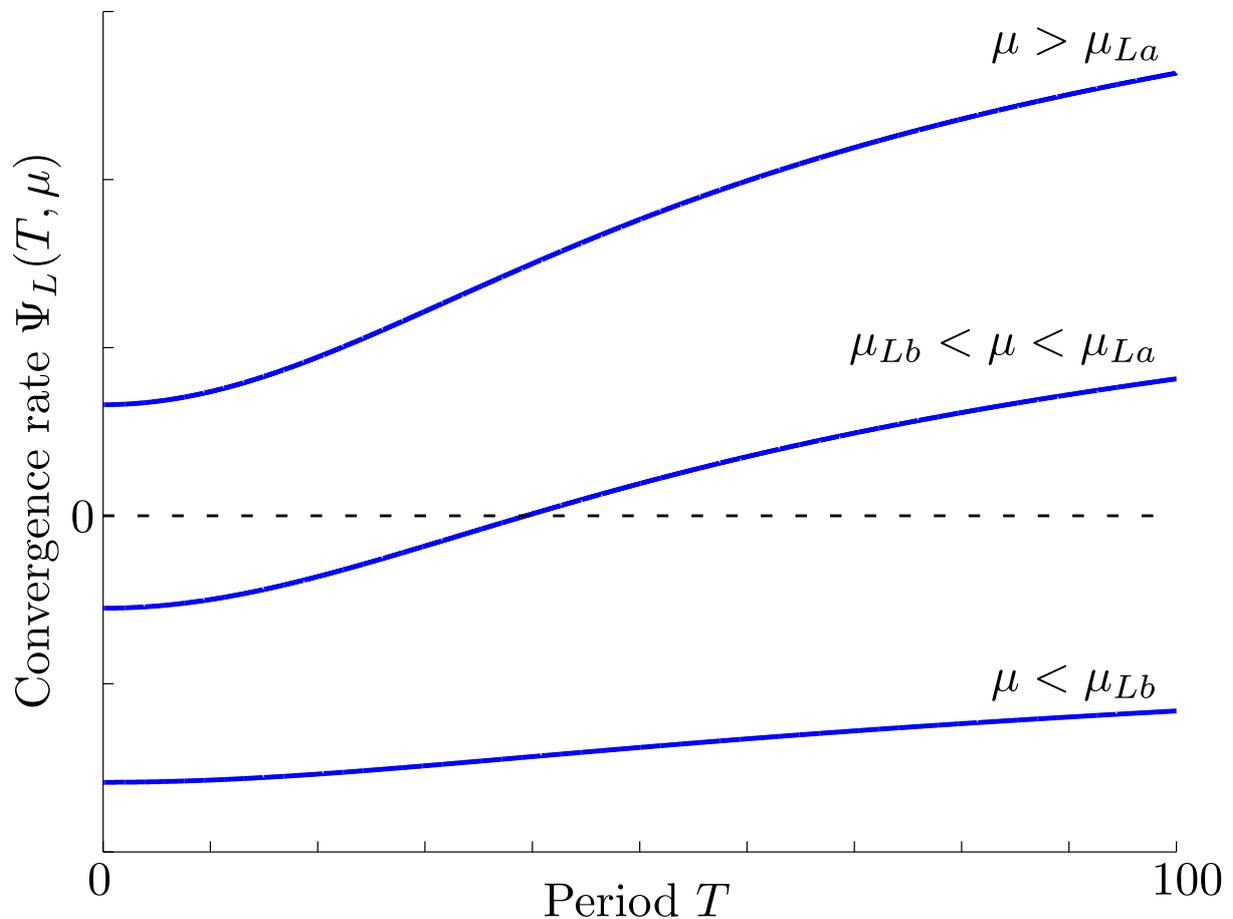


Figure III.6 Convergence rate of the pest population to 0 $\Psi(T, \mu)$, as a function of the release period for three introduction rates μ . When μ is too small, pest control is never achieved, while it is achieved for any T when μ is large enough. For intermediate values of μ , only large T yield to pest eradication.

III.2.5 Discussions

Allee effects affect numerous animal and vegetal populations. They are acknowledged as important drivers of population establishment and can also have repercussions on interspecific interactions such as in predator-prey systems (Zhou *et al.*, 2005; Verdy, 2010; Bompard *et al.*, 2013).

In line with (Bompard *et al.*, 2013), we considered biocontrol agents subject to Allee effects. We specifically focused on the introduction strategies of biocontrol agents in terms of

sizes and frequency of the introductions, as *e.g.* in (Mailleret and Grogard, 2009; Nundloll *et al.*, 2008, 2010a). We used two different population models, the first one concentrating on the biocontrol agents population, while the second explicitly considered predator-prey interactions. In the former model, biological control efficacy has been evaluated through an indicator of biocontrol agents population establishment swiftness, and in the latter, through a measure of the pest eradication rate.

Our results are clear-cut in both approaches : for a given introduction rate, the most efficient strategies are to very rarely release massive amounts of biocontrol agents (Figures III.4 and III.6). Depending on how large the introduction rate is, more frequent, and thus smaller, releases may still succeed, but may also fail : in fact, in both models there exist a release rate - release period threshold under which either biocontrol agents do not establish (single species model) or pest control is disrupted (predator-prey model). The only important difference in our conclusions is that, in the predator-prey model, there is a threshold introduction rate under which any release strategy will fail, while such threshold does not exist in the single species model.

Disregarding density dependence in the predator population, previous modelling studies on augmentative biological control (Mailleret and Grogard, 2009) concluded that, due to stochasticity in the timing of pest invasions, small and frequent biocontrol agents introductions were to be preferred over larger and rarer ones. This conclusion has also been reached by (Nundloll *et al.*, 2008, 2010a) as a result of intraspecific competition (negative density dependence) among biocontrol agents. This contribution makes it clear that positive density dependence in biocontrol agents has to be experimentally assessed, as it can revert recommendations on the release strategies.

III.3 Directions

Cet article donne ainsi les premiers résultats analytiques sur des modèles impulsionnels décrivant des processus d'introduction. Les dynamiques de populations sont représentées par des équations différentielles générales alors que les équations décrivant les introductions permettent de comparer quelle composante de la pression de propagule influence le plus le succès d'introduction. Cet article donne le ton et les directions des prochains chapitres de cette thèse.

Nous allons désormais entrer plus en détail dans la modélisation des effets Allee sur les prédateurs que nous introduisons. Dans le modèle impulsionnel décrivant les interactions proie-prédateur, nous avons décrit dans l'article une façon possible de représenter mécaniquement des effets Allee chez la population de prédateur. Nous allons voir les choses plus en profondeur dans le prochain chapitre où nous avons représenté la population de prédateurs par une dynamique où elle peut à la fois subir un effet Allee élémentaire lié à l'alimentation (*foraging*) mais aussi connaître des difficultés à se reproduire lorsque la population est petite (*reproduction*). La généralité du modèle dynamique nous permettra aussi de comparer différents modèles : ceux présents dans la littérature (les deux modèles proposées par [Verdy \(2010\)](#) et celui de ([Rosenzweig and MacArthur, 1963](#))) ainsi qu'un modèle où plusieurs effets Allee élémentaires s'additionnent chez le prédateur.

Concernant l'introduction d'une espèce dans un milieu, nous allons nous intéresser aux aléas qui peuvent survenir pendant l'introduction d'une espèce. Nous verrons dans les chapitres V et VI comment le succès d'introduction peut être influencé par des facteurs stochastiques. Nous allons alors considérer que les temps et les tailles d'introduction sont distribués en gardant le formalisme de modèle impulsionnel où la dynamique de la population introduite est représentée par une équation différentielle (Chapitre V). Puis nous utiliserons une modélisation entièrement stochastique dans le chapitre VI avec un modèle Individu Centré.

Chapitre IV

Effets Allee en lutte biologique

Sommaire

IV.1 Introduction	111
IV.2 One model to rule them all	114
IV.2.1 Predator-prey interactions	114
IV.2.2 Component Allee effects	115
IV.2.3 Augmentative biological control	118
IV.3 Stability of the pest-free solution	119
IV.3.1 Existence of a pest-free stationary solution	119
IV.4 Stability of the pest-free solution	120
IV.4.1 When the pest-free solution is LAS but not GAS	128
IV.5 Numerical simulations	134
IV.5.1 Model examples	134
IV.5.2 Stability conditions	135
IV.6 Discussion	142
IV.7 Acknowledgments	146

Ce chapitre présente les travaux qui ont été effectués dans la première partie de cette thèse. Elle traite l'étude des possibles stratégies d'introduction d'agents de lutte biologique dans un milieu infesté lorsqu'ils sont sujets aux effets Allee. Nous nous sommes particulièrement intéressés aux mécanismes faisant apparaître des effets Allee élémentaires, puis démographiques chez la population de prédateur. Ce chapitre est en réalité l'article "Augmentative Biocontrol when natural enemies are subject to Allee effects" publié par le journal *Journal Of Mathematical Biology* en fin d'année dernière ([Bajeux et al., 2016](#)).

Abstract

Intraspecific interactions such as Allee effects are key properties that can guide population management. This contribution considers component Allee effects that are elementary mechanisms leading to declines of fitness at the population scale, i.e. demographic Allee effects. It especially focuses on the consequences of such properties in predator populations, and investigates their repercussions in a biological control context. A modelling framework able to account for reproductive and/or foraging component Allee effects is proposed. From this, four models of augmentative biological control, corresponding to the periodic introduction of natural enemies, have been investigated. This is done using semi-discrete models : ordinary differential equations are used to depict predator-prey dynamics and a discrete equation describes the abrupt augmentation of predators at periodic intervals.

In that context, stability of a prey-free solution corresponding to pest eradication has been analyzed. It has been found that rare but large introductions should be preferred over frequent and small ones, when Allee effects influence predator populations. In particular, the occurrence of foraging, rather than reproducing, Allee effects significantly hinders pest eradication. Cases where the pest-free solution is locally, but not globally, stable were also observed and were shown to be favored by the occurrence of reproductive Allee effects among predators.

IV.1 Introduction

Crop pests are organisms that have harmful impacts on cultivated plants. Pests generate damages to agricultural crops by feeding on (herbivores), parasitizing (pathogens) or competing (weeds) with crops. The presence of such organisms generally leads to crop losses (Oerke, 2006). A simple and quite effective way to regulate these harmful organisms is to use chemical pesticides, a method which is massively used for crop protection worldwide (Pimentel *et al.*, 1992; Wilson and Tisdell, 2001). However, such chemical control can negatively impact crops as well as ecosystems surrounding them. Pesticides indeed affect every living organism in contact with them (Pimentel and Edwards, 1982; McLaughlin and Mineau, 1995). Such methods also have harmful impacts on farmers and consumers health (Bolognesi and Morasso, 2000). Fortunately, alternative controls exist to reduce or prevent damages caused by pest populations : cultural control which changes cropping habits such as polyculture or crop rotation, physical pest control with barriers or traps for example, mechanical pest control by using handpicking or weeding or biological control, which relies on the use of natural enemies such as predators, parasitoids or parasites so as to reduce or suppress the targeted harmful organism (DeBach and Rosen, 1991).

There exist three main biological control methods : (i) conservation biological control which consists in improving the environment for local natural enemies, (ii) classical biological control which is based on the introduction of a new enemy when it is not native of the region or has been removed previously and (iii) augmentation biological control which relies on repeated releases of mass-reared natural enemies. In the latter case, natural enemies can be released inoculatively, using periodic introductions to exert long-term regulation of the pest or inundatively, meaning that a mass amount of enemies are released at each introduction in order to kill pests quickly (Lacey *et al.*, 2001). Such techniques are extensively used in greenhouse pest control programs (Van Lenteren, 2000; Collier and Steenwyk, 2004). For instance, parasitoids of the genus *Trichogramma* are used in this way to control arthropods (Van Lenteren, 2000).

The difficulty of augmentative biological control is to identify how many and how frequently natural enemies should be introduced to achieve pest eradication. In invasion and conservation biology, the combination of the frequency of introductions and the number of individual introduced each time is called propagule pressure or introduction effort (Simberloff, 2009). It concerns both human-mediated and natural invasions. Propagule pressure takes into account two components : the propagule size (number of released individuals), and the propagule number (number or frequency of introduction events (Wittmann *et al.*, 2014)). Studying how the components of propagule pressure influence population establishment and/or the services they provide, *e.g.* biological control, is an important challenge of both experimental and theoretical research on introduced populations (Simberloff, 2009; Wittmann *et al.*, 2014). From the latter point of view, the presence of repeated introductions of individuals sets a scene where continuous-time population dynamics are disrupted by jumps in the introduced population density. To handle this, a classical approach is to use semi-discrete models which combine ordinary differential equations to depict population dynamics with discrete-time difference equations to describe introductions (Mailleret and Lemesle, 2009).

To improve augmentative biological control, it is also important to better understand inter- and intra-specific interactions that occur once predators have been released into the targeted area. For instance, negative density dependence such as competition among predators have been studied in augmentative biological control. Modeling studies recommended to rather inoculate predators frequently in small quantity than to inundate the area (Nundloll *et al.*, 2010b,a). Another form of intra-specific interactions is positive density dependence of the growth rate of the population, *i.e.* Allee effects. This phenomenon has been first described by W.C. Allee who showed that cooperation between individuals does lead to positive density dependence (Allee, 1949). (Stephens and Sutherland, 1999) classifies Allee effects as 'component' and 'demographic' Allee effects. A component Allee effect is defined as a positive relationship between one component of individual fitness and population size or density. A demographic Allee effect refers to a positive relationship

between the mean fitness of the population, *i.e.* its per capita growth rate, and population size or density.

Various mechanisms generate component Allee effects which may, or may not, lead to demographic Allee effects (Courchamp *et al.*, 2008). Mechanisms linked to reproduction are reported, such as the mate-finding Allee effect which is the difficulty to find mates when populations are small (Gascoigne *et al.*, 2009; Boukal and Berec, 2009). Cooperative breeding makes it difficult for a social population to breed offspring at low population size (Courchamp and Macdonald, 2001). There are also mechanisms related to survival such as cooperative anti-predator behavior or alterations of the foraging efficiency resulting from the difficulty to locate or capture resources when the population is small (Courchamp *et al.*, 2008; Berec *et al.*, 2007).

Although the importance of Allee effects for population management is increasingly recognized (Deredec and Courchamp, 2007; Liebhold and Tobin, 2008), theoretical investigations of the consequences of Allee effects among predator populations remain quite rare (Bazykin, 1998; Zhou *et al.*, 2005; Verdy, 2010; Terry, 2015). This observation is also valid for the broader category of "biological control agents" and theory on the influence of Allee effects in the natural enemies on the success of biological control is scarce. Yet, component Allee effects have been reported on diverse parasitoid or predator species that can serve as biological control agents. This is for instance the case of the parasitoid *Aphelinus asychis* (Walker) which is used against *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Fauvergue and Hopper, 2009). On the conservation biological control side, the barn swallow *Hirundo rustica*, is an insectivore bird subject to sexual selection that can lead to demographic Allee effects (Møller and Legendre, 2001; Møller and Gregersen, 1994).

In the present work, we provide a set of models generalizing those proposed by (Verdy, 2010) using generic functions to represent predator-prey dynamics. The different models we propose will take into account different component Allee effects among the predator population as well as their combination. These models will then serve to examine the

efficacy of augmentative biological control strategies and determine those ensuring pest eradication despite the positive density dependence. The respective impacts of the different component Allee effects that are considered will be discussed.

IV.2 One model to rule them all

IV.2.1 Predator-prey interactions

A common framework to represent pest (prey) - natural enemies (predators) interactions is to use a system of two ODEs : the first one describes the prey dynamics and the other one models predator dynamics :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(x)y, \\ \dot{y} = h(g(x))y - d(g(x))y, \end{cases} \quad (\text{IV.1})$$

with x and y the prey and predator density, respectively. Intrinsic prey growth is modeled with function $f(\cdot)$ and $g(\cdot)$ and $h(\cdot)$ the functional and numerical responses of the predator, respectively. Although the proportionality between the functional and numerical response of the predator is a widespread assumption, there are numerous situations in which prey captures do not translate directly in predator births. This assumption is replaced by the less strict one that the functional response simply depends on prey captures per predator, *i.e.* the functional response. This is taken into account through the form $h(g(x))$ of the numerical response. Predator death rate is modeled through function $d(\cdot)$.

Classical assumptions are proposed for these functions : in absence of individuals, prey growth can not take place ($f(0) = 0$) and as prey invade, their population increases ($f'(0) > 0$).

Without prey, prey uptake by predators can not occur ($g(0) = 0$), but it becomes immediately positive as prey are present ($g'(0) > 0$ and $\forall x > 0, g(x) > 0$). The ratio of pest growth to functional response is supposed upper-bounded for $x \geq 0$, by S such that $S = \sup_{x \geq 0} \left(\frac{f(x)}{g(x)} \right)$; it means that pest growth can not overwhelm predation, *i.e.* that when predators are sufficiently numerous they can suppress the prey population.

The numerical response is assumed to be increasing in prey captures, with the additional property that the absence of prey captures prevents births ($h(0) = 0$).

Following (Terry, 2014b), it is assumed that the predator mortality rate may be affected by the number of prey captures per predator $g(x)$ since starving predators may indeed be more prone to death; this is accounted for through the formulation $d(g(x))$, with $d(\cdot)$ a non-increasing function of its argument.

In absence of prey, the mortality rate is maximum, its value is $d(0) = d_0$.

IV.2.2 Component Allee effects

Model (IV.1) does not describe intraspecific interactions in the predator population, although natural enemies may be subject to many of them. For instance, natural enemies may undergo Allee effects due to different causes. In this contribution, we studied the influence of two component Allee effects and their interaction : (i) one linked to reproductive mechanisms and (ii) the other linked to a decrease in foraging efficiency at low population sizes (Table 2.1 in (Courchamp *et al.*, 2008) lists mechanisms responsible for Allee effects). The latter component Allee effect can actually impact both predator reproduction and predator survival.

The dependency of predators foraging in predator density (mechanism (ii)) requires to modify the formulation of the functional response in model (IV.1). It was simply done by

modulating $g(x)$ by a function $q_f(y)$, which is non-decreasing in y . The model becomes :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(x)q_f(y)y, \\ \dot{y} = h(g(x)q_f(y))y - d(g(x)q_f(y))y. \end{cases} \quad (\text{IV.2})$$

Predators foraging efficiency is at its lower value when there is no predator : $q_f(0) = q_{f_0}$. Note that q_{f_0} is between 0 and 1. When the predator population grows large, the component Allee effect vanishes so that $\lim_{y \rightarrow +\infty} q_f(y) = 1$. Overall, smaller q_{f_0} correspond to stronger Allee effects.

Strictly reproductive Allee effects (mechanism (i)) only appears in predator birth rates. Similarly to what has been done for the foraging mechanism, a function $q_r(y)$ is introduced to modulate the numerical response :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(x)y, \\ \dot{y} = h(g(x))q_r(y)y - d(g(x))y. \end{cases} \quad (\text{IV.3})$$

Function $q_r(y)$ has the very same mathematical form as $q_f(y)$.

Predator populations can be subject to one or the other component Allee effects, but also to both of them (Berec *et al.*, 2007). The corresponding model reads :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(x)q_f(y)y, \\ \dot{y} = h(g(x)q_f(y))q_r(y)y - d(g(x)q_f(y))y. \end{cases} \quad (\text{IV.4})$$

The latter expression actually encompasses models (IV.1), (IV.2) and (IV.3) when one or both of $q_f(y)$ and $q_r(y)$ are equal to 1 for all y . In this case, the corresponding component Allee effect simply does not occur. Since it is the more general, we will conduct our theoretical investigations on the basis of model (IV.4).

Table IV.1 synthesizes the assumptions made on the different functions involved in the models. When these functions are specified, *e.g.* logistic prey growth, Holling II functional

Function	Hypothesis
$f(x)$	$f(0) = 0$ and $f'(0) > 0$
$g(x)$	$g(0) = 0$, $g'(0) > 0$ and $\forall x > 0$, $g(x) > 0$
$\frac{f(x)}{g(x)}$	upper bounded, with $S = \sup_{x \geq 0} \left(\frac{f(x)}{g(x)} \right)$
$h(z)$	$h(0) = 0$ and $\forall z > 0$, $h(z) \geq 0$ and $h'(z) \geq 0$, $\forall z \geq 0$
$d(z)$	$d(0) = d_0$, $d(z) > 0$ and $d'(z) \leq 0$, $\forall z \geq 0$
$q_f(y)$	$q_f(0) = q_{f_0}$, $q_f(y) \in [0, 1]$, $q'_f(y) \geq 0$ and $\lim_{y \rightarrow +\infty} q_i(y) = 1$
$q_r(y)$	same hypotheses as $q_f(y)$

Table IV.1 Summary of hypotheses on the functions involved in the models. All functions are assumed to be of class \mathcal{C}^1 on \mathbb{R}_+^* .

and numerical responses, constant death rate, the models reduce to classical continuous-time predator-prey models (Rosenzweig and MacArthur, 1963) and to their Allee effect variants when $q_f(y)$ and/or $q_r(y)$ are different from 1 (Bazykin, 1998; Zhou *et al.*, 2005; Verdy, 2010; Terry, 2015).

IV.2.3 Augmentative biological control

The representation of a biological control in which predators are periodically released can also be described by hybrid systems (Mailleret and Lemesle, 2009). We also formulate the general predator-prey interactions using systems as (IV.4) and the periodic releases described by a discrete equation.

Augmentative biological control is classically modeled using a periodic discrete time equation to depict predator introductions that imply sudden increases in their population (Lu *et al.*, 2003). The following equation accounts for such a variation (Mailleret and Lemesle, 2009; Mailleret and Grogard, 2009) :

$$y(nT^+) = y(nT) + \mu T, \quad n \in \mathbb{N}, \quad (\text{IV.5})$$

denoting nT^+ the time right after nT . In this model, a quantity μT of predators is introduced at each time nT . Parameter μ denotes the rate of introduction rate of predators into the targeted domain, *i.e.* the number of introduced predators per unit time, and T the period of introduction. This model of predator introductions allows to consider a gradient of predator release strategies with a given μ , from small and frequent natural enemies introductions to large but rare ones.

Combining equations (IV.4) and (IV.5), the complete augmentative biological control model reads $\forall n \in \mathbb{N}$:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = f(x) - g(x)q_f(y)y, \\ \dot{y} = h(g(x)q_f(y))q_r(y)y - d(g(x)q_f(y))y, \\ y(nT^+) = y(nT) + \mu T. \end{array} \right\}, \quad t \neq nT, \quad (\text{IV.6})$$

IV.3 Stability of the pest-free solution

In this section, we study the existence of a T -periodic, pest-free, stationary solution for Model (IV.6); the conditions for its local stability are also investigated.

IV.3.1 Existence of a pest-free stationary solution

Proposition 3 *Under Hypotheses of Table IV.1, Model (IV.6) admits a pest-free solution :*

$$(x_p(t), y_p(t)) = (0, y^* e^{-d_0(t \bmod T)}), \quad (\text{IV.7})$$

with

$$y^* = \frac{\mu T}{1 - e^{-d_0 T}},$$

which is a T -periodic solution of system (IV.6).

After noticing that when $x = 0$, predator dynamics reduce to

$$\dot{y} = h(g(0)q_f(y))q_r(y)y - d(g(0)q_f(y))y = -d_0 y,$$

Proposition 1 follows from standard arguments, see *e.g.* (Mailleret and Grogard, 2009).

Note that the solution is the same for all variations of the model because the reasoning does not depend on $q_f(\cdot)$ and $q_r(\cdot)$.

IV.4 Stability of the pest-free solution

In this section we look for the conditions under which the pest-free solution (IV.7) is stable, *i.e.* under what conditions predators can efficiently suppress pests.

Theorem 3 *Pest-free solution (IV.7) is Locally Asymptotically Stable (LAS) for Model (IV.6) if and only if*

$$\Psi_{LAS}(T, \mu) = \int_0^T q_f(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau - \frac{f'(0)}{g'(0)}T > 0. \quad (\text{IV.8})$$

Moreover, if

$$\Psi_{GAS}(T, \mu) = \int_0^T q_f(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau - ST > 0 \quad (\text{IV.9})$$

then solution (IV.7) is Globally Asymptotically Stable (GAS).

Proof 4 *Uniqueness of solution (IV.6) is obvious since all functions are \mathcal{C}^1 and the jumps are state independent. Hence, non-negativity of solutions is ensured since $\dot{x} = 0$ when $x = 0$, $\dot{y} = 0$ when $y = 0$ and $y(nT^+) > y(nT) \geq 0$.*

To obtain the global stability conditions of the pest-free solution, both the local stability condition and a sufficient global attractivity condition are computed.

System (IV.4) is first written in deviation coordinates $(\tilde{x}(t), \tilde{y}(t))$ which is the difference between a general solution noted $(x(t), y(t))$ and the periodic pest-free solution $(x_p(t), y_p(t))$:

$$\begin{cases} \tilde{x}(t) = x(t) - x_p(t) = x(t), \\ \tilde{y}(t) = y(t) - y_p(t). \end{cases}$$

System (IV.4) becomes then

$$\begin{cases} \dot{\tilde{x}} = f(\tilde{x}) - g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y})(y_p + \tilde{y}), \\ \dot{\tilde{y}} = h(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))q_r(\tilde{y} + y_p)(y_p + \tilde{y}) - d(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))(y_p + \tilde{y}) + d_0y_p, \end{cases} \quad (\text{IV.10})$$

where the impulsive component disappears since $\tilde{y}(nT^+) = y(nT) + \mu T - y_p(nT) - \mu T = \tilde{y}(nT)$.

To obtain the attractivity conditions, the convergence of deviation coordinates to zero is first demonstrated. We divide the pest dynamics by $g(\tilde{x}(t))$:

$$\frac{\dot{\tilde{x}}}{g(\tilde{x})} = \frac{f(\tilde{x})}{g(\tilde{x})} - q_f(y_p + \tilde{y})(y_p + \tilde{y}),$$

and we integrate over state and time domains the left- and right-hand terms, respectively :

$$\int_{\tilde{x}(t_0)}^{\tilde{x}(t)} \frac{d\tilde{x}}{g(\tilde{x})} = \int_{t_0}^t \left[\frac{f(\tilde{x}(\tau))}{g(\tilde{x}(\tau))} - q_f(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau))(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau)) \right] d\tau. \quad (\text{IV.11})$$

Since $\forall \tilde{x} > 0$, $g(\tilde{x}) > 0$, and $g(\tilde{x}) \approx g'(0)x$ with $g'(0) > 0$ for small values of \tilde{x} , the left side of the latter equation goes to $-\infty$ if and only if $\tilde{x}(t)$ converges to zero (because $\tilde{x}(t_0) > \tilde{x}(t)$ in this case). Then, $\tilde{x}(t)$ converges to zero for $t \rightarrow +\infty$ if and only if the right-hand side of (IV.11) goes to $-\infty$.

Considering now the \tilde{y} dynamics in equation (IV.10), assumptions on function $d(\cdot)$ (Table IV.1) imply that $-d(g(x)q_f(y)) \geq -d_0$, so that :

$$\dot{\tilde{y}} \geq h(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))q_r(y_p + \tilde{y})(y_p + \tilde{y}) - d_0\tilde{y} \geq -d_0\tilde{y}.$$

Thus $\forall t \geq 0$, $\tilde{y}(t) \geq \tilde{y}_0 e^{-d_0(t-t_0)}$. Moreover, $\tilde{y}(t) \geq -y_p(t)$ because $y = \tilde{y} + y_p$ remains non-negative. Thus $\tilde{y} \geq -\max y_p(t) = -y^*$, so that $\tilde{y}_0 \geq -y^*$ and :

$$\tilde{y}(t) \geq -y^* e^{-d_0(t-t_0)}. \quad (\text{IV.12})$$

Thus, $\forall \varepsilon > 0$ there exists a time t_f such that $\forall t > t_f$:

$$\tilde{y}(t) > -\varepsilon. \quad (\text{IV.13})$$

For t large enough, we split the right hand side of equation (IV.11) in three integrals of the same integrand ¹ :

$$\left(\int_{t_0}^{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T} + \int_{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T} + \int_{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T}^t \right) \left[\frac{f(\tilde{x}(\tau))}{g(\tilde{x}(\tau))} - q_f(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau))(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau)) \right] d\tau.$$

In this equation, the sum of the first and third integral are upper bounded since $[t_0, (\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T]$ and $[\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T, t]$ have finite length and $f(\cdot)/g(\cdot)$ is upper bounded (Table IV.1).

The second integral is such that :

$$\begin{aligned} & \int_{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T} \left[\frac{f(\tilde{x}(\tau))}{g(\tilde{x}(\tau))} - q_f(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau))(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau)) \right] d\tau \\ & \leq \int_{(\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1)T}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor T} [S - q_f(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau))(y_p(\tau) + \tilde{y}(\tau))] d\tau, \\ & \leq \sum_{n=\lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor + 1}^{\lfloor \frac{t}{T} \rfloor - 1} \int_{nT}^{(n+1)T} [S - q_f(y_p(\tau) - \varepsilon)(y_p(\tau) - \varepsilon)] d\tau, \\ & = \left(\lfloor \frac{t}{T} \rfloor - \lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor - 1 \right) \int_0^T [S - q_f(y_p(\tau) - \varepsilon)(y_p(\tau) - \varepsilon)] d\tau. \end{aligned}$$

The first inequation comes from the upper boundedness of $f(\cdot)/g(\cdot)$. The second is due to (IV.13) combined with the fact that $q_f(y)y$ is increasing in y (Table IV.1). The third equality stems from the T -periodicity of $y_p(t)$ (Proposition 3).

¹The following notation has been used to split an integral into 3 integrals :

$$\int_{t_0}^t F(\tau) d\tau = \int_{t_0}^{t_1} F(\tau) d\tau + \int_{t_1}^{t_2} F(\tau) d\tau + \int_{t_2}^t F(\tau) d\tau = \left(\int_{t_0}^{t_1} + \int_{t_1}^{t_2} + \int_{t_2}^t \right) F(\tau) d\tau$$

The term $\left(\lfloor \frac{t}{T} \rfloor - \lfloor \frac{t_f}{T} \rfloor - 1\right)$ is positive and goes to $+\infty$. If it is multiplied by some negative constant, the right-hand term of (IV.11) goes to $-\infty$ as $t \rightarrow \infty$. Thus $\tilde{x}(t)$ converges to zero if there exists $\varepsilon > 0$ such that :

$$ST - \int_0^T q_f(y_p(\tau) - \varepsilon)(y_p(\tau) - \varepsilon)d\tau < 0. \quad (\text{IV.14})$$

The latter equation, is a small perturbation of (IV.9). Thus, provided condition (IV.9) holds, there exists $\varepsilon > 0$ such that (IV.14) is satisfied and $x(t)$ asymptotically converges to $x_p(t) = 0$. Therefore (IV.9) is a sufficient condition for the convergence of $x(t)$ to 0.

Regarding the convergence of $y(t)$ to $y_p(t)$ when (IV.9) holds, we first come back to the second equation of (IV.10). The case where $\tilde{y}(0) \geq 0$ is first considered. Since $\dot{\tilde{y}}(\tilde{y} = 0) \geq 0$, \tilde{y} can not take negative values. Since (IV.9) holds, \tilde{x} converges to zero with time, then $h(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))$, which is smaller than $h(g(\tilde{x}))$, tends to zero too. By the same token, $d(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))$ converges to d_0 : it means that $d(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))$ becomes larger or equal to $d_0/2$ for t sufficiently large since $d(\cdot)$ is non increasing. Thus,

$$\begin{aligned} \dot{\tilde{y}} &= [h(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))q_r(y_p + \tilde{y}) - d(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y})) + d_0] y_p \\ &\quad + [h(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))q_r(y_p + \tilde{y}) - d(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))] \tilde{y}, \\ &\leq [h(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y}))q_r(y_p + \tilde{y}) - d(g(\tilde{x})q_f(y_p + \tilde{y})) + d_0] y_p - \frac{d_0}{2} \tilde{y}. \end{aligned}$$

and \tilde{y} goes to zero for large values of t when (IV.9) holds since the first term of the right-hand side goes to zero and \tilde{y} is non negative.

For a negative value of $\tilde{y}(0)$, either \tilde{y} becomes positive at some $t > 0$ and the previous reasoning applies, or it does not and equation (IV.12) proves that \tilde{y} converges to zero. Thus we have proved that the pest-free solution is globally attractive under condition (IV.9).

Concerning the local stability of solution (IV.7), system (IV.10) is first linearized around the pest-free solution (Khalil and Grizzle, 2002). This yields in matrix form :

$$\begin{pmatrix} \dot{\tilde{x}} \\ \dot{\tilde{y}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f'(0) - g'(0)q_f(y_p)y_p & 0 \\ (h'(0)q_f(y_p) - d'(0))g'(0)q_f(y_p)y_p & -d_0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix}. \quad (\text{IV.15})$$

This allows to compute the post-release mapping of the linearized model

$$\begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix} ((n+1)T^+) = B \begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix} (nT^+) \quad (\text{IV.16})$$

with B the monodromy matrix (Floquet, 1883; Lakshmikantham et al., 1989) such that

$$B = \begin{pmatrix} e^{\int_{nT^+}^{(n+1)T^+} (f'(0) - g'(0)q_f(y_p)y_p) d\tau} & 0 \\ \dots & e^{-d_0 \int_{nT^+}^{(n+1)T^+} d\tau} \end{pmatrix}. \quad (\text{IV.17})$$

The matrix being lower triangular, the bottom-left term does not influence the local stability analysis and is left unspecified. The Floquet's characteristic multipliers are the eigenvalues of this matrix and to obtain the local stability of the pest-free solution, these terms must be smaller than 1 (Floquet, 1883). Note that since the two integrands are T -periodic because $y_p(\tau)$ is, we can then set $n = 0$. The second eigenvalue being always smaller than 1, local stability condition of the pest free solution is achieved if and only if the following inequality holds :

$$\frac{f'(0)}{g'(0)}T - \int_0^{T^+} q_f(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau < 0,$$

which is actually (IV.8). The difference between the latter inequality and condition (IV.9) lies in the terms $S = \sup_{x \geq 0} \left(\frac{f(x)}{g(x)} \right)$ and $\frac{f'(0)}{g'(0)}$. However, $\lim_{x \rightarrow 0} \frac{f(x)}{g(x)} = \frac{f'(0)}{g'(0)}$ due to l'Hospital rule so that $\frac{f'(0)}{g'(0)} \leq S$. The global attractivity condition is stronger than the local stability condition so that it is the global stability condition for the pest-free solution.

Note that Theorem 3, built on model (IV.6) can be used with models derived from (IV.2), (IV.3) and (IV.1) by setting q_f and/or q_r to the constant function $q_i(y) = 1$, for $i = f$ and / or r . For model (IV.2), where only foraging efficiency is affected, it is obvious that we obtain exactly the same conditions for both local and global stability of the pest-free solution as for (IV.6), since only q_f (and not q_r) impacts conditions (IV.8) and (IV.9). Concerning Models without the foraging efficiency component Allee effect (IV.3) and (IV.1), conditions (IV.8) and (IV.9) simplify, respectively into :

$$\mu > d_0 \frac{f'(0)}{g'(0)}, \quad (\text{IV.18})$$

and

$$\mu > d_0 S. \quad (\text{IV.19})$$

Note that (IV.18) and (IV.19) were already given in (Mailleret and Grogard, 2009) for models without Allee effects. We show that they are also valid for the reproductive component Allee effect models. It is worth noticing that conditions (IV.18) and (IV.19) are independent on the release period T , contrary to (IV.8) and (IV.9). They only depend on the introduction rate μ which has to be large enough to obtain stability. These results are summarized in Table IV.3.

Since the predators can not disappear due to their periodic releases, pest extinction is actually what is of interest for stability. The pest loss depends directly on how efficient the predation is, which is greatly influenced by the foraging Allee effects. Actually, LAS condition (IV.8) can be seen as a balance condition for the pest class in the vicinity of the pest-free solution over the T -time interval, as deduced from (IV.15). GAS condition (IV.9) states the fact that cumulated pest loss due to predation exceeds pest growth over the T -time interval anywhere in the domain, as can be seen from the link between (IV.11) and (IV.14) (Zhang *et al.*, 2008; Terry, 2014b).

GAS condition (8) leads the pest population to eradication by forcing the pests to be fewer after each introduction, say $x((n+1)T^+) < x(nT^+)$, for $n \in \mathbb{N}$. Another intuitive condition could be that the pest population always decreases when it interacts with predators, that is $\dot{x} < 0$, after some time. Such a property is investigated in what follows.

Corollary 1 *If the condition*

$$q_f(y_p(T))y_p(T) > S \quad (\text{IV.20})$$

holds, then the pest-free solution is GAS and there exists a time $t_c > 0$ after which $\dot{x} < 0$ for all $t > t_c$.

Moreover, if $y(0) > y_p(0)$, then $t_c = 0$.

Proof 5 *Since the function $q_f(y)y$ is non-decreasing and $y_p(t)$ is decreasing over $(0, T]$, it is clear that*

$$\int_0^T q_f(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau > q_f(y_p(T))y_p(T)T.$$

Hence, condition (IV.9) will hold provided that $q_f(y_p(T))y_p(T)T > ST$, which is equivalent to (IV.20). Condition (IV.20) then ensures GAS.

We now investigate the sign of the pest dynamics which can be upper-bounded as follows :

$$\dot{x} \leq g(x)(S - q_f(y)y). \quad (\text{IV.21})$$

Also, since $y(t)$ converges to $y_p(t)$, $q_f(y(t))y(t)$ converges to $q_f(y_p(t))y_p(t)$. Hence, for all $\varepsilon > 0$, there exists a time t_c such that for all times $t > t_c$:

$$q_f(y(t))y(t) + \varepsilon > q_f(y_p(t))y_p(t). \quad (\text{IV.22})$$

By choosing $\varepsilon = q_f(y_p(T))y_p(T) - S > 0$, we have that

$$q_f(y(t))y(t) + q_f(y_p(T))y_p(T) - S > q_f(y_p(t))y_p(t),$$

after the corresponding t_c , leading to

$$S - q_f(y(t))y(t) < q_f(y_p(T))y_p(T) - q_f(y_p(t))y_p(t) \leq 0,$$

for all $t > t_c$ because $q_f(y)y$ is non-decreasing and $y_p(t)$ has its minimum in T . Thus, from (IV.21), we have that

$$\dot{x} < g(x) (q_f(y_p(T))y_p(T) - q_f(y_p(t))y_p(t)) < 0. \quad (\text{IV.23})$$

Moreover, using the reasoning from the proof of Theorem 2 saying that \tilde{y} stays non-negative if its initial value $\tilde{y}(0)$ is non-negative (After Equation (14)), we know that if $y(0) \geq y_p(0)$, $y(t) \geq y_p(t)$ for all times $t \geq 0$. This leads directly to the satisfaction of (IV.22) for all times and all $\varepsilon > 0$. Hence, $\dot{x} < 0$ for all $t \geq 0$.

Condition (IV.20) can be written as

$$\mu > \frac{e^{d_0 T} - 1}{T} (q_f(y)y)^{-1}(S) \quad (\text{IV.24})$$

in which $(q_f(y)y)^{-1}(\cdot)$ is the inverse function of $q_f(y)y$. The threshold value of μ , the right-hand side, is then increasing with respect to the period T . The increase of the threshold value of μ of condition (IV.24) with T can be explained because restrictions to obtain condition (IV.20) are stringent. Indeed, even the smallest predator density $y_p(T)$ has to ensure prey decrease $\dot{x} < 0$. Since $y_p(T)$ tends to become very small for large T values, large μ values are necessary to counter this effect. On the contrary, no monotonicity feature was found in (IV.9) due to the genericity of the functions involved within the integrals (but see Section IV.5.2 for such an analysis in a specific case).

Function	Hypothesis
$g(x)$	$\exists g_m > 0$ such that $g(x) \leq g_m$ for all $x \geq 0$
$f(x)$	$\exists K$ such that $f(x) < 0$ for $x > K$

Table IV.2 Additional hypotheses either on function $f(\cdot)$ or on function $g(\cdot)$ for the non global stability study. Both hypotheses imply that the predator functional response is upper bounded by some $g_m > 0$ when time is large enough.

In what follows, we investigate deeper the domain for which we have local stability and no global stability. Although the reproductive component Allee effect does not impact the stability conditions, results in the next section reveals how such a mechanism can affect the Non Global Stability, which is defined in the next part.

IV.4.1 When the pest-free solution is LAS but not GAS

When $S = \frac{f'(0)}{g'(0)}$, LAS and GAS conditions are equivalent. Otherwise there can be situations where the pest-free solution is LAS and not GAS (Terry, 2014a). In such situations, we will evidence that the reproductive component Allee effect does have an impact on the global attractivity of the pest-free solution. This was not apparent in conditions (IV.8) and (IV.9).

To go further, we had to assume the quite natural hypothesis that the predator functional response is upper bounded by some $g_m > 0$ when time is large enough. This can directly come from the boundedness of the functional response itself (first line of hypothesis in Table IV.2), which is most of the time the case except for linear-like functional responses. Otherwise, this can also stem from a logistic-like growth of the prey, imposing negative prey growth for large prey density, which imply that when the time is large enough, prey density is upper bounded, and so is the functional response (second line of hypothesis in Table IV.2). Without loss of generality, we will suppose that $g(x(t)) < g_m, \forall t \geq 0$ in what follows.

When the pest-free solution is LAS but not GAS, we refer to Non Global Stability (NGS). The following technical lemma defines a function which exists when LAS condition (IV.8) is satisfied :

Lemma 1 *There exists a function $\Phi(\cdot)$ such that*

$$\Psi_{LAS}(T, \mu) > 0 \Leftrightarrow \mu > \Phi(T). \quad (\text{IV.25})$$

Proof 6 *When t is fixed, $y_p(t)$ is strictly increasing in μ ; so is $q_f(y_p(t))y_p(t)$ so that $\Psi_{LAS}(T, \mu)$ is also strictly increasing in μ . $\Psi_{LAS}(\cdot)$ is a continuously differentiable function on $\mathbb{R}_+^* \times \mathbb{R}_+$, and its derivative with respect to μ is strictly positive. Using the implicit function theorem one can show that there exists a continuously differentiable function $\Phi(\cdot)$ such that :*

$$\Psi_{LAS}(T, \mu) = 0 \Leftrightarrow \Phi(T) = \mu.$$

As $\Psi_{LAS}(\cdot)$ is increasing with μ , the LAS condition of the pest-free solution (IV.8) can be rewritten as :

$$\mu > \Phi(T). \quad (\text{IV.26})$$

The NGS condition is then :

Theorem 4 *If $d(g_m) - h(g_m) > 0$ and function $\Phi(\cdot)$ defined in Lemma 1 satisfies*

$$\Phi(T) < \frac{1}{T} \inf_{y > y_S} (y (1 - e^{-\theta(y)T})) \quad (\text{IV.27})$$

with y_S such that $q_f(y_S)y_S = S$, and

$$\theta(y) = d(g_m q_f(y)) - h(g_m q_f(y))q_r(y),$$

then there exist values of μ such that pest-free solution is LAS but not GAS.

Proof 7 Under the assumption that the pest-free solution is LAS, the proof is based on the idea of finding sufficient parametric conditions such that there exists a prey level $x = x_c \leq x(0)$ implying $\dot{x} \geq 0$ for all possible values of y . This would then prevent convergence of x to zero for initial conditions with $x(0) \geq x_c$.

Suppose first that the predator population is upper bounded over time by a positive constant y_m (this bound will be explicited later in the proof). The pest dynamics would be lower bounded by :

$$\dot{x} \geq g(x) \left(\frac{f(x)}{g(x)} - q_f(y_m)y_m \right), \quad (\text{IV.28})$$

so that from here, it would be sufficient to have

$$S \geq q_f(y_m)y_m, \quad (\text{IV.29})$$

to ensure that there would exist x_c such that $\frac{f(x_c)}{g(x_c)} > q_f(y_m)y_m$. As $q_f(y)y$ is increasing in y , the smaller y_m is, the greater the set of x satisfying $\dot{x} \geq 0$ would be. The key of the proof is thus to find such (small) y_m .

Arguably, the smallest y_m can be found from the trajectories initiated with the smallest predator population density : $y(0) = 0$. The computation of y_m is based on a recursive definition of a sequence $(y_{m_i})_{i \in \mathbb{N}}$ of upper bounds of $y(t)$ initiated at $y(0) = 0$. In absence of any further information, the sequence is initiated at $y_{m_0} = +\infty$.

Assume that $y(t) < y_{m_i}$ for some $i \in \mathbb{N}$ and that $d(g_m) - h(g_m) > 0$. Using the hypotheses on the variation of functions $q_i(\cdot)$, $h(\cdot)$ and $d(\cdot)$ (Table IV.1) together with the boundedness of $g(\cdot)$ (Table IV.2), one gets that

$$\dot{y} \leq -\theta(y_{m_i})y, \quad (\text{IV.30})$$

with $\theta(y_{m_i}) = d(g_m q_f(y_{m_i})) - h(g_m q_f(y_{m_i})) q_r(y_{m_i}) \geq d(g_m) - h(g_m) > 0$, because $q_f(\cdot)$ and $q_r(\cdot)$ are smaller than 1.

Inequation (IV.30) is a linear autonomous differential inequation in dimension 1. Classical results on impulsive differential inequations (Lakshmikantham et al., 1989) imply that the trajectory $y(t)$ of the original model with $y(0) = 0$ is upper-bounded by the solution of the following system

$$\begin{cases} \dot{y}_i = -\theta(y_{m_i})y_i, \text{ for } t \neq nT, \\ y_i(nT^+) = y_i(nT) + \mu T, \\ y_i(0) = y(0) = 0. \end{cases} \quad (\text{IV.31})$$

The solution is such that $y_i((n+1)T^+) = y_i(nT^+)e^{-\theta(y_{m_i})T} + \mu T$. The sequence $(y_i(nT^+))_{n \in \mathbb{N}}$ is non-decreasing from $y_i(0^+) = y(0) + \mu T$. Since $\theta(y_{m_i}) > 0$, the sequence $(y_i(nT^+))_{n \in \mathbb{N}}$ converges to the fixed point

$$\frac{\mu T}{1 - e^{-\theta(y_{m_i})T}} = W(y_{m_i}).$$

Since $y_i(t) \leq y_i(nT^+)$, $\forall t \in (nT^+, (n+1)T]$ and $\forall n \in \mathbb{N}$, it is clear that $y_i(t) \leq W(y_{m_i})$, $\forall t \geq 0$. Thus $W(y_{m_i})$ is also an upper bound of $y(t)$ initiated at $y(0) = 0$, and we can use it as a basis for the definition of the sequence $(y_{m_i})_{i \in \mathbb{N}}$:

$$y_{m_{i+1}} = W(y_{m_i}). \quad (\text{IV.32})$$

The remaining part of the proof relies on the study of the sequence defined by (IV.32) in order to obtain the best possible upper bound for $y(t)$.

One first notes that $W(0) = \frac{\mu T}{1 - e^{-\theta(0)T}} > 0$, and that $\lim_{z \rightarrow +\infty} W(z) = W(y_{m_0}) = y_{m_1}$ is finite because $\lim_{z \rightarrow +\infty} \theta(z) = \theta(y_{m_0}) = d(g_m) - h(g_m) > 0$. Thus $W(\cdot)$ must have at least one fixed point between 0 and $+\infty$. These fixed points are necessarily smaller than y_{m_1} since the latter is the supremum of $W(\cdot)$ on \mathbb{R}^+ .

Let us denote y_m^* the largest fixed point. Then $\forall z \in (y_m^*, +\infty)$, $W(z) \in (y_m^*, y_{m_1})$, so that, $W(\cdot)$ being non-decreasing, any sequence (IV.32) initiated above y_m^* monotonically

converge to y_m^* . In particular this is the case of the sequence considered here since $y_{m_0} = +\infty$ and y_m^* is the infimum of the sequence. Thus, y_m^* is the smallest upper bound of $y(t)$ that can be obtained from (IV.32).

For initial conditions to exist such that the corresponding trajectory do not converge to the pest free solution, i.e. that the pest free solution is not GAS, it then suffices that (IV.29) holds for $y_m = y_m^*$. y_m^* is defined as the largest solution of $y = W(y)$ and one has the property that for all $y > y_m^*$, $W(y) < y$.

Remembering that $q_f(y)y$ is increasing in y we define y_S such that $q_f(y_S)y_S = S$. Then, if

$$\forall y > y_S, W(y) < y, \quad (\text{IV.33})$$

one can conclude that y_S is larger or equal to y_m^* , i.e. that (IV.29) holds with $y = y_m^*$. From the definition of $W(\cdot)$, condition (IV.33) is equivalent to have $\mu < \frac{1}{T}(1 - e^{-\theta(y)T})y$ for all $y > y_S$, so that a NGS condition is :

$$\mu < \frac{1}{T} \inf_{y > y_S} ((1 - e^{-\theta(y)T})y).$$

Combining this with the LAS condition (IV.8), obtained in Lemma 1, the pest-free solution is LAS and not GAS if

$$\Phi(T) < \mu < \frac{1}{T} \inf_{y > y_S} ((1 - e^{-\theta(y)T})y), \quad (\text{IV.34})$$

which concludes the proof.

The condition $d(g_m) - h(g_m) > 0$ can be interpreted as : in absence of releases, the predator class is decreasing even if the population of prey is at its maximum level, which is the most favorable situation for predator growth. This first consideration then leads to the pest increase at all times. In other words, keeping the predator population from becoming too large prevents the prey population from becoming small.

Model	Stability	Condition
Foraging and double Allee effect	LAS	$\frac{g'(0)}{T} \int_0^T q_f(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau - f'(0) > 0$
	GAS	$\frac{g'(0)}{T} \int_0^T q_f(y_p(\tau))y_p(\tau)d\tau - Sg'(0) > 0$
	NGS	$\frac{1}{T} \inf_{y>y_S} ((1 - e^{-\theta(y)T}) y) - \mu < 0$ $\theta(y) = d(g_m q_f(y) - h(g_m q_f(y)q_r(y))$
Reproductive Allee effect	LAS	$\mu - d_0 \frac{f'(0)}{g'(0)} > 0$
	GAS	$\mu - d_0 S > 0$
	NGS	$\frac{1}{T} \inf_{y>y_S} ((1 - e^{-\theta(y)T}) y) - \mu < 0$ $\theta(y) = d(g_m) - h(g_m)q_r(y)$

Table IV.3 Summary of stability conditions for models (IV.6) and this derived from (IV.3). Models derived from (IV.2) and (IV.1) are not presented here since stability conditions are similar to those from models (IV.6) and (IV.3) : the function q_r is then equal to 1 in NGS conditions. Note also that LAS condition needs to be satisfied for NGS conditions.

The NGS condition (IV.27) is actually easier to satisfy when the predator population is subject one or the other component Allee effect, and even more when it is to both of them. Indeed, because $q_f(\cdot)$ and $q_r(\cdot)$ are non-decreasing and between 0 and 1, and that $d(\cdot)$ and $h(\cdot)$ are respectively non-increasing and non-decreasing, $\theta(y)$ is larger when Allee effects come into play. Therefore, the right hand side of (IV.27) is larger, making more room for finding μ satisfying (IV.34), *i.e.* for the pest free solution to be LAS but not GAS.

A direct consequence is also that, in contrast with the local and global stability conditions, the NGS condition (IV.27) is influenced by the reproductive Allee effect. The model is more prone to having the pest free solution LAS but not GAS when the predator population is subject to such mechanism.

IV.5 Numerical simulations

In this section, we illustrate the results obtained in Section IV.3. We first introduce direct analytical expressions inspired by literature for prey growth, functional and numerical responses, predator mortality and foraging and reproductive Allee effects. We then evaluate the stability conditions for these specific models and compare the different conditions for a given parameter set. Finally we show some simulations of the efficacy of pest suppression in different scenarios.

IV.5.1 Model examples

To illustrate inter- and intra- specific functions involved in the model, we first provide a model in which both component Allee effects affect the predator population, as in (IV.4) :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \left(\frac{b_0 x}{x + x_h}\right) \left(\frac{y}{y + \alpha_f}\right) y, \\ \dot{y} = \left(\frac{b_0 x}{x + x_h}\right) \left(\frac{y}{y + \alpha_f}\right) \left(\frac{y}{y + \alpha_r}\right) y - d_0 y. \end{cases} \quad (\text{IV.35})$$

With these expressions, pest growth $f(x)$ is logistic with r , the maximum growth rate and K , the carrying capacity. The function $g(x)$ is of Holling type II (Holling, 1959) : $g(x) = \frac{b_0 x}{x + x_h}$ with b_0 the predator uptake efficiency, a the assimilation efficiency and x_h the half-saturation prey density. The captured-prey dependent numerical response is assumed linear such that $h(g(x)q_f(y)) = ag(x)q_f(y)$. The predator mortality rate is assumed constant : $d(\cdot) = d_0$. Functions describing Allee effects are defined following (Zhou *et al.*, 2005; Bazykin, 1998; Verdy, 2010) :

$$q_f(y) = \frac{y}{y + \alpha_f}$$

and

$$q_r(y) = \frac{y}{y + \alpha_r},$$

in which parameters α_f and α_r represent, respectively, the strength of foraging efficiency and reproductive Allee effects.

When α_f and/or α_r are equal to 0, the corresponding component Allee effect vanishes and one gets instances of the other models (IV.2), (IV.3) and (IV.1). When $\alpha_r = 0$ and $\alpha_f > 0$, then predators are only subject to the foraging efficiency Allee effect. Mathematically, (IV.35) reduces to the first model studied in (Verdy, 2010) (equations (33) and (34) in this article). If $\alpha_r > 0$ and $\alpha_f = 0$, then only a reproductive Allee effect occurs in the predator population. This model is the second one studied in (Verdy, 2010) (equations (33) and (36)); it was also previously considered in (Bazykin, 1998) and (Zhou *et al.*, 2005). No Allee effect occurs when $\alpha_r = 0$ and $\alpha_f = 0$: this refers to the Rosenzweig-MacArthur model (Rosenzweig and MacArthur, 1963).

The dynamics of the Rosenzweig MacArthur model and of the two single-Allee effects models without impulses are well known (Bazykin, 1998; Zhou *et al.*, 2005; Verdy, 2010; Rosenzweig and MacArthur, 1963). Model (IV.35) incorporating foraging and reproductive component Allee effects is, to our knowledge, new. Yet, a rapid study of its equilibria and their stability shows that it appears to have a behavior qualitatively similar to the foraging Allee effect only model.

In what follows, we will refer to the impulsive model with only foraging efficiency Allee effect as the F-model, the one with only reproductive Allee effect as the R-model and the one without Allee effect as the RMA-model. Model (IV.35) will be referred to as the RF-model.

IV.5.2 Stability conditions

Stability conditions obtained in Theorem 3 have the following form for the RF-model :

$$\Psi_{LAS}(T, \mu) = \frac{\mu}{d_0} - \frac{arx_h}{b_0} + \frac{\alpha_f}{d_0 T} \log \left(\frac{y^* e^{-d_0 T} + \alpha_f}{y^* + \alpha_f} \right) > 0, \quad (\text{IV.36})$$

$$\Psi_{GAS}(T, \mu) = \frac{\mu}{d_0} - S + \frac{\alpha_f}{d_0 T} \log \left(\frac{y^* e^{-d_0 T} + \alpha_f}{y^* + \alpha_f} \right) > 0, \quad (\text{IV.37})$$

where it should be noted that y^* depends on μ as seen in Proposition 3, so that μ can not easily be isolated. Note that, for both conditions to differ, and hence have a rich behavior to illustrate, it is necessary that $S > \frac{arx_h}{b_0}$. This requires $K > x_h$ and gives $S = \frac{ar}{4b_0K}(K + x_h)^2$.

Condition (IV.20) obtained in Corollary 1 is

$$\mu > \left(\frac{S + \sqrt{S^2 + 4\alpha_f S}}{2} \right) \left(\frac{e^{d_0 T} - 1}{T} \right) \frac{\mu T}{e^{d_0 T} - 1} - \frac{S + \sqrt{S^2 + 4\alpha_f S}}{2} > 0, \quad (\text{IV.38})$$

for positive values of T .

We fix parameter values to : $r = 7$, $K = 5.5$, $b_0 = 1.8$, $a = 0.2$, $x_h = 0.6$, $m = 3$, $\alpha_f = 0$ or 10 and $\alpha_r = 0$ or 10. These values will be used for all figures.

Using these parameters, $y(1 - e^{-\theta(y)T})$ is increasing in y , then its infimum in (IV.27) for $y > y_S$ is achieved for $y = y_S$ with

$$\begin{aligned} \theta(y_S) &= m - \frac{b_0 K}{K + x_h} \frac{y_S}{y_S + \alpha_f} \frac{y_S}{y_S + \alpha_r}, \\ y_S &= \frac{S + \sqrt{S^2 + 4S\alpha_f}}{2}, \end{aligned} \quad (\text{IV.39})$$

Remember that stability conditions for the other models can be obtained by setting parameters α_f , α_r or both to zero (y_S is equal to S when $\alpha_f = 0$).

To illustrate the differences between the models, we first computed the areas of the (T, μ) plane where the different stability conditions hold (Figure IV.1). We do not plot the GAS conditions (IV.38) since it does not bring new information : we know from (IV.20) that the threshold value of μ is increasing with respect to T while GAS condition (IV.37) obtained from Theorem 3 is non-increasing in T for all the four models investigated in this article

(see Figure IV.1). Moreover, this threshold limit when T goes to zero is the same as the the limit of $\Psi_{GAS}(T, \mu)$ when T goes to zero. In fact, the GAS condition (IV.9) is obtained by making really the less conservative assumptions on model functions while forcing pest decrease at any time (IV.20) imposes very stringent restrictions.

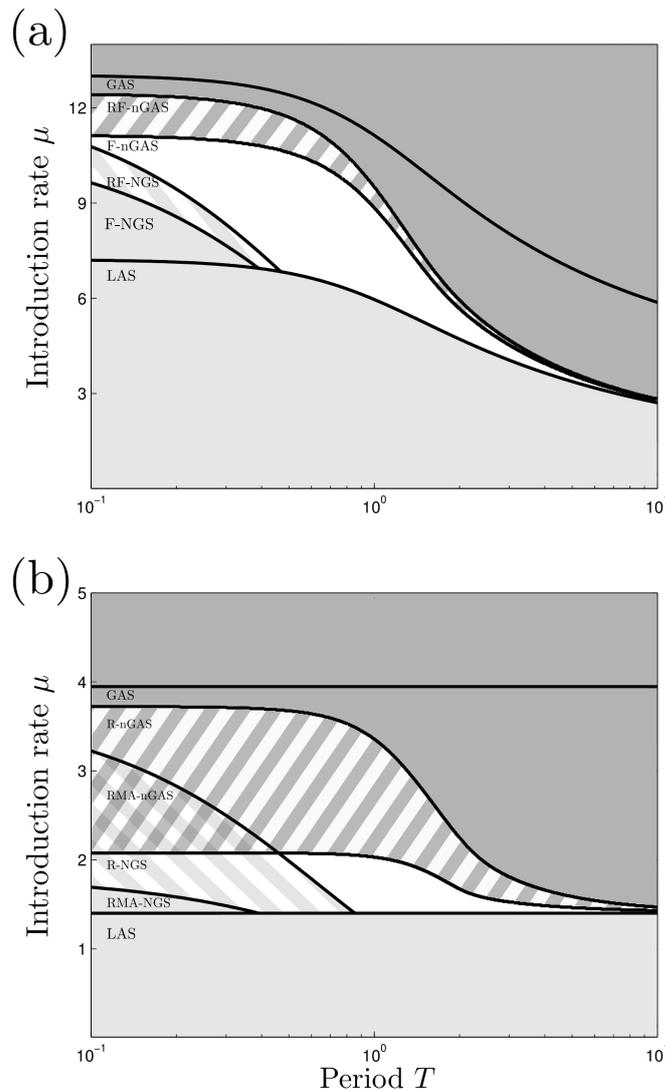


Figure IV.1 Stability conditions of pest-free solution as functions of T (in logarithmic scale) and μ . The RF- and F- models are compared in (a) while R- and RMA- models are studied in (b). The numerical stability (see text) and NGS regions are represented by dark gray and light gray colors, respectively. In the top dark gray area, both models are analytically GAS while in the bottom one, they are numerically stable. In the dark gray hatched area, only the F-model and RMA-model are numerically stable in (a) and (b), respectively. In the bottom light gray area, both models are unstable while in the top light gray area, they are NGS. In the light gray hatched area, the F- (RMA-) and RF- (R-) models are LAS and NGS in (a) (in (b)), respectively.

Figure IV.1(a) shows the differences in the stability conditions between the RF- and F-models : analytical conditions for local and global stability are the same since only α_f , influences the LAS (LAS curve) and GAS (GAS curve) conditions (3) and α_r , the only difference between the two models, does not come into play in these conditions. We also represented the NGS conditions which are influenced by α_r (RF- and F-NGS curves). In addition, because the GAS conditions are only sufficient conditions, we computed their numerical version which are likely more stringent (RF- and F-nGAS curves). The nGAS curves were built by running the corresponding model in Matlab (MATLAB, 2012) with $[K, 0]$ as initial condition, which is deemed to be the initial condition for which pest eradication is the hardest to achieve. We will consider that, when convergence to the pest-free solution occurs, GAS is obtained (numerically, we check for convergence at time $t = 3000$). Figure IV.1(b) makes the same type of comparisons between the R-model and the RMA-model.

In both subfigures, the dark gray areas figure regions where numerical GAS of the pest free solution is achieved for both models. In the area above the GAS curve, all models satisfy the sufficient GAS condition. In the dark-gray-hatched region, numerical stability is only achieved for the models without reproductive Allee effect (F-model in Figure IV.1(a) and the RMA-model in IV.1(b)). Light gray areas figure regions where global stability is analytically shown not to be achieved, either because the pest-free solution is not LAS (bottom region) or because the NGS condition (IV.27) is satisfied (top region). In the hatched region, the NGS condition is only satisfied for the models with reproductive Allee effect (RF-model in Figure IV.1(a) and the R-model in IV.1(b)). In white regions, we have not been able to show NGS analytically, but numerical simulations show that pest free solutions are not GAS. In both figures, the NGS region is larger and numerical stability region smaller for the model with reproductive Allee effect than for the one without. Regarding the NGS condition, this is a direct consequence of the presence of the α_r parameter in (IV.39). This confirms that reproductive Allee effects in the predator population makes pest eradication harder to achieve. Similarly, when comparing both

figures, one notices that all curves are at a higher μ -level in the presence of a foraging Allee effect (Figure IV.1(a)) than without (Figure IV.1(b)). This shows that the foraging efficiency Allee effects also hinder pest eradication.

Foraging efficiency Allee effects tend to have a much larger impact than reproductive Allee effect on pest eradication. Indeed, the vertical scale between the two subfigures changes roughly while the difference between curves with and without reproductive Allee effect is not very large. Note that in Figure IV.1(b), there exists an area where the pest-free solution (IV.7) is numerically stable for the RMA-model while it is analytically not GAS for R-model. In this area, the probability of pest control will be very low if predators are subject to a reproductive Allee effect but pest eradication will be ensured if no Allee effects occur among the predator population : the efficacy of such a given strategy augmentative biological control strategy is entirely determined by the presence or absence of one or more component Allee effects.

An instinctive result illustrated on Figure IV.1 is that increasing the predator introduction rate μ helps stability. This result is complemented by the observation that all stability curves separating the regions are decreasing with period T which means that stability is easier to obtain with larger periods. Taking a larger T means that we introduce more predators at each release but less frequently without investing more into predators, which has the tendency to mitigate Allee effects. For instance, in Figure IV.1(a), taking $\mu = 8$ and $T = 0.2$ sets us in the top light gray area : the pest-free solution (IV.7) is analytically NGS for both models. However, using the same μ and $T = 1$, solution (IV.7) is then numerically NGS (LAS) for both models (white area) and, with $T = 2$, solution (IV.7) is numerically stable (bottom dark gray area). Predators introduction rate has to be large enough to ensure the LAS condition holds : $\mu > arx_h m/b_0$. When μ is smaller, pest eradication can never be achieved. When the introduction rate is intermediate and μ smaller than the value ensuring numerical stability for $T = 0$, applying a small T strategy implies instability or NGS of the pest-free solution while using large T strategies would have ensured GAS of the pest-free solution.

Considering the dark gray hatched region in Figure IV.1, it seems that the analytic GAS condition becomes less precise with large periods while the LAS condition gives a better approximation of the numerical stability.

Note that it is not possible, by increasing the period T , to pass from a no-LAS situation (bottom light gray area) to a globally stable one (dark gray and dark gray hatched areas) in the Figure IV.1 (b). Indeed, the horizontality of the LAS condition does not allow to change the stability by only increasing the period T while it is possible to do it when foraging Allee effects occur among predator population. For instance, in Figure IV.1 (a), taking $\mu = 6$ and $T < 1$ will lead to a failure while a larger period : $T = 2$, will ensure pest eradication.

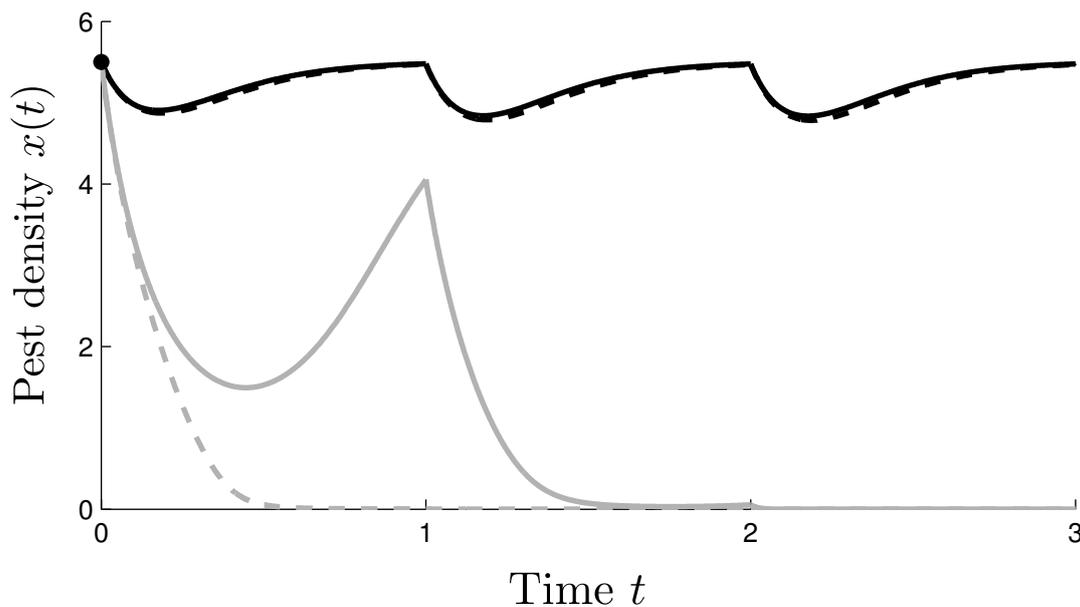


Figure IV.2 Comparison of the four models pest-dynamics with $\mu = 4$, $T = 1$ and parameters used in Figure IV.1. Black curves represents pest densities when foraging efficiency Allee effects occur among predator (solid curve : RF-model, dashed curve : F-model). Gray curves represents pest densities of the R-model (solid curve) and RMA-model (dashed curve).

Figure IV.2 illustrates the dynamics produced by the four models using $\mu = 4$ and $T = 1$. In this configuration, the pest-free solution is unstable for models with foraging efficiency Allee effects while it is GAS for the R- and RMA- models, see also Figure IV.1. The pest population is almost eradicated through approximately one(RMA-model) or two releases

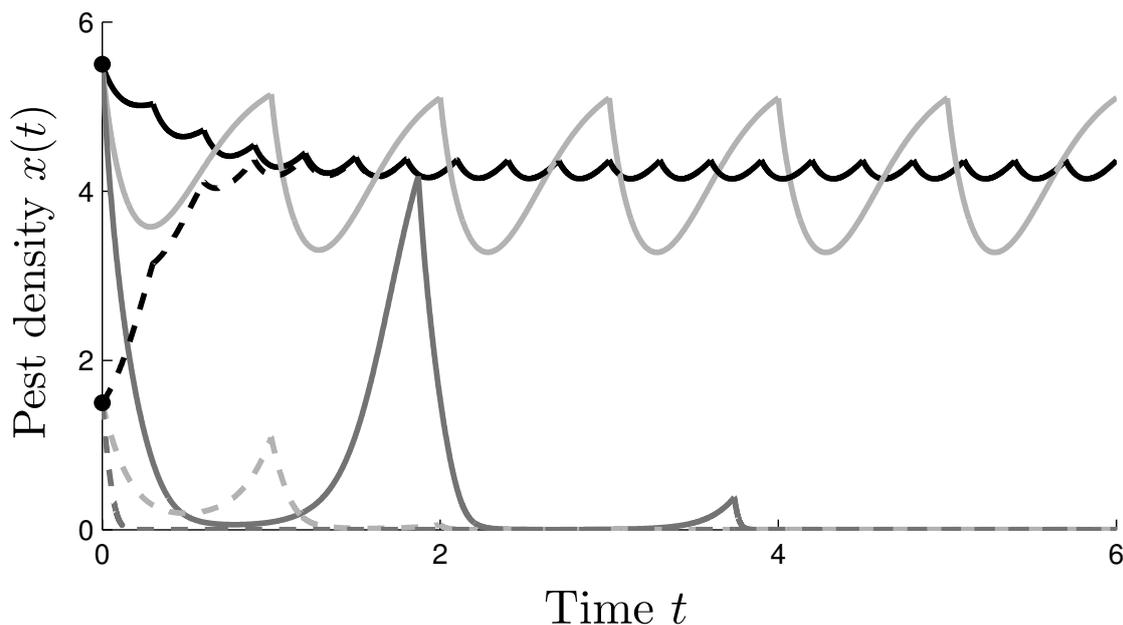


Figure IV.3 Influence of period T and initial condition for pest control success on pest dynamics in the R-model. Parameters the same than in Figure IV.1 with $\mu = 2.5$. The initial condition used for dashed and solid solutions are $(1.5, \mu T)$ and $(K, \mu T)$, respectively. $T = 0.3$ is illustrated in black, $T = 0.8$ in light gray and $T = 1.9$ in dark gray.

(R-model) while it remains at high levels for the RF- and F- models; the pest population stays even very close to the carrying capacity in the two latter cases. Foraging efficiency Allee effects thus strongly influence the efficacy of augmentative biological control, and the release strategies must account for this. To mitigate Allee effects, and in particular foraging Allee effects, large T strategies, implying the release of large batches of predators, should be preferred.

This property is further illustrated in Figure IV.3 on the R-model. It illustrates that for a fixed μ , increasing the period of release can lead to the success of pest control. Taking $\mu = 2.5$, $T = 1.9$ and $(x(0), y(0)) = (K, \mu T)$ (solid dark gray area) allows to eradicate pests in approximately three periods while biological control totally fails when $T = 0.3$ or $T = 0.8$. Note also that the dashed curves describe solutions of the same models, with less pests as initial conditions. The black dashed curve returns to the solid black periodic solution whereas the dashed gray curve converge to the pest-free solution. The light gray curve describe a case when the pest-free solution can be LAS but not GAS since the solid

solution represents a failure of pest eradication, while the dashed solution converges to zero.

IV.6 Discussion

Intraspecific interactions such as demographic Allee effects have major influences on population dynamics, facilitating or hindering their management (Courchamp *et al.*, 2008; Liebhold and Tobin, 2008). These effects stem from what are called "component" Allee effects. The modelling and analysis of component Allee effects on predators in predator-prey systems has long been overlooked (Bazykin, 1998; Zhou *et al.*, 2005), but some recent studies tend to confirm their important impact (Verdy, 2010; Terry, 2015). In this contribution, we proposed a novel mechanistic modelling framework taking into account foraging and/or reproductive component Allee effects for the predator; the genericity of this framework allows it to cover a wide range of biological situations while only imposing biologically relevant constraints on its form. Our model (IV.4) offers a major extension to articles (Verdy, 2010; Terry, 2015) in which only one component Allee effect is taken into account: either the Allee effect modulates the predation rate or the resource assimilation efficiency (in (Verdy, 2010)), or only reproductive component Allee effects among predators are considered (in (Terry, 2015)). The effects of component Allee effects can then be compared in order to obtain better information about predator-prey dynamics.

Based on that model, we then developed an augmentative biological control scheme using a semi-discrete approach, where the amount of periodically released predators is determined as the product of a constant release rate and the release period (Mailleret and Grogard, 2009, 2006). Thus, we considered release strategies from small and frequent introductions to rare and large, while still being able to compare them through the value of the release rate.

Stability conditions of a T -periodic pest-free stationary solution have been investigated.

Although LAS (IV.8) and GAS (IV.9) conditions are strongly correlated with introduction rate μ and period T , the presence or absence of component Allee effects among the natural enemies may seriously influence release strategies. Indeed, we showed that foraging Allee effects impact stability of the pest-free solution more negatively than the reproductive one, limiting more the efficiency of pest control. A foraging Allee effect among the predator population causes a change in the LAS and GAS conditions forms (see also Table IV.3) and pest eradication is hindered : the level of the theoretical and numerical thresholds for stability in the (T, μ) plane are higher in Figure IV.1(a) than in Figure IV.1(b). Although the presence of one or both component Allee effects impedes pest eradication, it does not change the qualitative form of the stability region whose upper-boundary is decreasing with period T in each case. Then, considering an introduction rate μ large enough, pest eradication is ensured for large periods of release even if stability was not achieved for T small. Actually, when a large introduction of predators is done, their quantity allows to overwhelm the Allee effects at least right after the release. This is why rare but large release strategies should be preferred in such biological control programs. Other comparable studies concerning augmentative biological control have been previously carried out. When negative density dependence, *i.e.* intraspecific competition between predators, occurs among natural enemies, small and frequent release strategies should be favored to ensure stability (Nundloll *et al.*, 2010b,a). When, as in the RMA-model, no intraspecific interactions occur among the predator population, even though theoretical stability was not impacted by the release period, (Mailleret and Grogard, 2009, 2006) proposed that small and frequent releases should also be adopted in order to prevent long durations of infestations. The issue appears to be more complicated since the present work recommends the reverse strategy : indeed, the numerical stability curve for the RMA-model in Figure IV.1(b) is decreasing with period T .

We then studied cases where the pest-free solution is LAS but not GAS (NGS) in order to improve our stability knowledge since the GAS condition is only sufficient. In this analysis, we expanded on work in (Terry, 2014a) by optimizing the y_m -bound and by

exploring the impact of different component Allee effects. The NGS condition depends on both the foraging and reproductive component Allee effects (see also Table IV.3 for observed differences) but the NGS region is limited to smaller μ values when reproductive mechanisms arise among predators, than when the foraging Allee effect is present. Thus, we have been able to observe cases in which the pest-free solution is numerically globally stable for the RMA-model while it is NGS for the R-model (double hatched area in Figure IV.1(b)).

Our theoretical results could help to prevent failures that currently plague augmentative biological control programs. Considering the release rate μ as a proxy of a budget for practitioners, we suggest to have a large enough period between introductions and hence large enough releases to ensure pest eradication. Similarly, large release periods ensure that stability is achieved for smaller release rates. This could then prove to be an economically sensible release strategy. However, as was shown in (Mailleret and Grogard, 2009), too large periods should be avoided since, despite pest eradication being guaranteed, this approach would leave the crop exposed to an ill-timed pest invasion between releases. Indeed, when the period is large, in the absence of pest, the natural enemies population dies out long before the next release so, may an invasion occur, the crop would not be protected so that major damage could happen.

Moreover, we quantified the biological process by studying the asymptotic stability of a periodic pest-free solution of system (IV.6). It means that we considered our system, and its resulting biological control process, over the long-term in Theorem 3. Although augmentative biological control is used for longer duration of pest control than inundative biological control (Lacey *et al.*, 2001), faster convergence might be required in real-life applications in field crops. For that, we considered another approach in Corollary 1 that allows to decrease the pest population level at all times. As expected, restrictions leading to such faster control resulted in a more conservative GAS condition (IV.20) than that obtained in Theorem 3. In practice, augmentative biological control should be based on a balance struck between simple stability requirements and imposing a constant pest

decrease.

The techniques used here to study augmentative biological control schemes could be extended to other ecological issues such as reintroductions of species where the objective could be changed to the long-term establishment of predator population. It could for instance be interesting to understand which component Allee effect influences the reintroduction success of a single population in a new environment. Recent investigations have developed tools concerning Integrated Pest management (IPM) strategies, which are the use of different pest control techniques in order to bring and keep the pest level below a certain economic threshold (Elliott *et al.*, 1995; Van Lenteren, 1995). Our impulsive pest control study could bring interesting information for IPM programs, extending theoretical work performed in (Tang *et al.*, 2008, 2010, 2013).

This paper considers that periodic releases of predators is a good approximation of augmentative biological control (Terry, 2014a; Wang and Huang, 2015). It is moreover coherent with agronomic practices as described by biologists (Van Lenteren and Bueno, 2003; Bale *et al.*, 2008). Nonetheless, recent papers have investigated state-dependent impulsive systems by releasing predators when the pests reach a certain economic threshold (Tang and Cheke, 2005; Jiang and Lu, 2007; Nie *et al.*, 2009; Tang *et al.*, 2010). Such a feedback control could bring relevant improvements over the framework considered in this paper but would require accurate pest measurements which are often not available in practice.

Another interesting topic would be to concentrate on one population but focus more on the Allee effect mechanisms. We could for instance model female and male with two distinct dynamics (Boukal and Berec, 2009) and observe in detail the interaction between reproductive Allee effect linked to difficulties in mate finding and the introduction of individuals. This could help design eradication programs based on the release of sterile males who compete with wild males for females (*e.g.* SIT techniques (Dyck *et al.*, 2005)). These techniques often require repeated introductions for pest eradication, which is why

it would nicely be described using a semi-discrete modeling framework.

Our approach neglects potentially important features of real-life augmentative biological control programs such as the spatial distribution of both populations. However, these programs are most of the time carried out in large culture fields and this requires to know where and how to introduce predators in the space to achieve pest eradication. A study of a patchy environment in which individuals could interact between patches could be considered in future works, as it has been done in (Ghosh *et al.*, 2015). In another direction, considering recent biological control projects, it appears that the quantities of released predators are not exactly the same at each introduction for different reasons : acclimation, environmental variations, quality of breeding before introduction and so on. This is why fixing the quantity of natural enemies may be unrealistic and studying effects of stochastic changes in release sizes could bring valuable information for augmentative biological control. Such questions have for instance been recently explored in (Drury and Lodge, 2009).

IV.7 Acknowledgments

The research leading to these results has received funding from the European Union Seventh Framework Programme (FP7/ 2007-2013) under the grant number 265865 (PURE project). This work also benefited from the support of UMT Fiorimed, certified by the French Ministry of Higher Education and Research (2015-2019). This work is part of the PhD thesis of Nicolas Bajoux which is funded by University of Nice Sophia Antipolis. We gratefully thank both reviewers as well as the editors for their relevant and meaningful comments.

Chapitre V

Introductions à vocation de conservation

Sommaire

V.1 Introduction	149
V.2 Methods	153
V.2.1 Semi-discrete modelling	153
V.2.2 Stochasticity in components of propagule pressure	155
V.2.3 Catastrophes	156
V.2.4 Models	156
V.3 Analysis	157
V.3.1 Integral equation of the MFPT	158
V.3.2 Including catastrophes	165
V.3.3 Successive approximations	166
V.3.4 MFPTs studied	171
V.4 Results	175
V.4.1 Variability in introduction sizes	175

V.4.2 Failures in introductions	181
V.4.3 Catastrophes	184
V.5 Discussion	186

Ce chapitre représente une partie essentielle du travail effectué sur les problèmes d'introduction d'une espèce dans un nouvel environnement. Nous avons ouvert le sujet dans le chapitre III en représentant, avec un modèle impulsionnel et déterministe, un processus d'introduction d'une population où les introductions étaient périodiques et constantes. Ici, nous allons proposer, sur les bases du même formalisme impulsionnel, un processus d'introduction dans lequel les temps d'introductions d'individus, ainsi que leurs tailles, sont aléatoires. De plus, nous allons aussi étudier les effets de possibles catastrophes survenant pendant le processus. Ainsi, les effets Allee, la stochasticité démographique (conditions d'arrivée des individus) et la stochasticité environnementale (catastrophes) sont pris en compte pour évaluer les stratégies d'introduction d'une population dans un milieu. Ces travaux ont été présentés à deux reprises lors des conférences ECMTB et MPDE 2016 et sont mis sous la forme d'un article dans ce chapitre.

V.1 Introduction

Recent reports highlight the soaring number of endangered species (IUCN report of 2015) that are likely to become extinct in the future. The best known conservation status list is the IUCN red list of threatened species (iucnredlist.org) that classifies species conservation status from 'Extinct' to 'Least Concern'. Following their classification criteria, about 80000 species are on this list, among which about 23000 were considered endangered in 2016 ; this number is soaring watching previous figures (Annual report of 2015 of IUCN). To face such a growing problem, conservation tools have been developed in order to manage endangered populations. Especially, many species have been deliberately introduced (or translocated) by using reintroduction programs. A reintroduction is any attempt to establish a species in an area which was once a part of its historical range, but from which it has been extirpated or become extinct (definition from IUCN ([IUCN, 1998](#))). Although the first aim of such programs is clear, many objectives are claimed behind such schemes : "(1) to maintain and/or restore natural biodiversity of the site by re-establishing a keystone species of the

ecosystem, (2) to enhance the long-term survival of a species (not necessarily the one that is released) and (3) to provide long-term economic benefits to the local economy".

However, reintroduction schemes have a significant cost and failures have disastrous repercussions due to possible loss of money, time, used resources or available individuals (Lindburg, 1992). This is why the understanding of factors that can impact the establishment process is crucial for biologists (Griffith *et al.*, 1989; Grevstad, 1999b; Deredec and Courchamp, 2007; Fauvergue *et al.*, 2012). Such an investigation may improve predictions in order to manage the introduced population (Fauvergue *et al.*, 2012) and then propose the best release strategy possible to reduce risks of failures. Among the impacted factors occurring during the establishment, biologist have to take into consideration processes as Allee effects (Hopper and Roush, 1993; Sinclair and Arnott, 2016), demographic (Grevstad, 1999b; Shea and Possingham, 2000), environmental (Grevstad, 1999b; Shea and Possingham, 2000) or genetic stochasticity (Sax and Brown, 2000).

Since introduction schemes involve essentially small populations (Deredec and Courchamp, 2007; Drury *et al.*, 2007), Allee effects can be crucial for the dynamics of introduced populations (Taylor and Hastings, 2005; Tobin *et al.*, 2011) and need to be investigated. In this chapter, we will consider that strong demographic Allee effects occur. Such a feature means that the population goes extinct below a critical threshold (Brassil, 2001; Wang and Kot, 2001; Boukal and Berec, 2002). These effects among introduced populations have been extensively studied and recent investigations stipulate that the management of an invasive species need to consider Allee effects (Taylor and Hastings, 2005; Tobin *et al.*, 2011; Sinclair and Arnott, 2016). A population subject to Allee effects is more prone to extinction when it is at low size; this consideration drives strategies of conservation biologists to release as massively as possible the individuals to overwhelm the negative impact of Allee effects and then increase the chance of establishment (Simberloff, 2009; Taylor and Hastings, 2005; Tobin *et al.*, 2011; Wittmann *et al.*, 2014; Bajoux *et al.*, 2016). However, demographic Allee effects combined with stochastic processes may lead to different results (reviewed in (Fauvergue *et al.*, 2012)).

Both demographic and environmental stochasticity play a key role during the establishment process. Demographic stochasticity reflects the variability of per capita growth rate due to randomness in the number of birth and death events (Melbourne and Hastings, 2008; Simberloff, 2009). Small populations are sensitive to such stochastic processes since the variance of the mean per capita growth rate is decreasing with population size. It leads to greater chance of extinctions when populations are small (Soulé, 1987).

Environmental stochasticity depicts fluctuations in the environment, that have repercussions on the per capita growth rate of the population. Contrary to demographic stochasticity that has an influence at the individual level, environmental stochasticity occurs at the population level and all individuals are impacted the same way. Thus, the variability of the per capita growth rate does not depend on population size. Environmental stochasticity can doom even a very large population while demographic stochasticity has less influence at such population range.

Propagule pressure represents the inflow of individuals into a new environment. This pressure distinguishes two components : the size of each introduction event (propagule size) and the frequency or number of introduction events (propagule frequency or number). This definition allows to represent the temporal and magnitude distributions of introduced individuals. If most of articles invoke the propagule pressure as the primary factor of establishment success (Colautti *et al.*, 2006; Lockwood *et al.*, 2005; Simberloff, 2009), it has been recently showed that, separately, the components may have a significant importance in establishment success (Wittmann *et al.*, 2014; Cassey *et al.*, 2014; Sinclair and Arnott, 2016). The aim of this work is to investigate how the stochastic and deterministic factors invoked above affect the component of the propagule pressure. Thus, we attempt to best design introduction strategies when the propagule pressure is fixed and see how the temporal distribution is likely to be correlated with the establishment success in function of different factors arising during the introduction process.

In this chapter, we will consider catastrophes as scenarios representing environmental impacts on population. Such events may be supposed totally random in time and remove a very large part of, or even all the population (Lande, 1993). They may have a significant impact during the establishment process and may have more influence than simple environmental stochasticity. This consideration leads us to particularly investigate occurrences of catastrophes during the introduction process.

A threshold response appears when strong Allee effects are present (Grevstad, 1999b) : the population goes extinct below the Allee threshold and establishes above it. However, it has been shown that, combined with strong Allee effects, stochasticity smoothes the transition between extinction and establishment (Dennis, 2002). Stochasticity may bring a population below the Allee threshold above it and inversely (Grevstad, 1999b; Liebhold and Bascompte, 2003). As a conclusion, it is better to anticipate possible events that can unfortunately decrease the population below the Allee threshold by bringing the population at a higher level than the Allee threshold (Shaffer, 1981, 1987). The population size at which the population is considered as safe is called the Minimum Viable Population (MVP). It is a size at which population will have probalistically a great chance to persist for a long time (for numerous generations) (Shaffer, 1981).

It is generally suggested to introduce massively the individuals to impede the eventual negative impacts of Allee effects and stochastic processes. Unfortunately, the available amount of individuals for releases are often not large enough to eventually reach the MVP (Deredec and Courchamp, 2007). In this study, we consider that sequential releases may lead the population at this target size. Typically, the introduction sizes of the sequential releases may be drastically below the target size but their repetition will bring the population at the wanted level.

As said earlier in Chapter III, due to a lack of knowledge about the total time of the reintroduction program, we consider that propagule pressure is a combination of propagule size and propagule frequency. Hence the propagule pressure will be measured as number

of introduced individuals per unit time (*i.e.* an introduction rate).

Different issues appear to impact introduction strategies : Allee effects and demographic stochasticity appear to favor larger but rarer propagules (Hopper and Roush, 1993; Shaffer, 1981; Grevstad, 1999b; Shea and Possingham, 2000; Fauvergue *et al.*, 2012) while environmental stochasticity and catastrophes are likely to promote small and frequent introductions (Hopper and Roush, 1993; Haccou and Iwasa, 1995; Grevstad, 1999b). From these considerations, we will attempt to expand our knowledge on biological introductions by modelling situations in which the introduced individuals are subject to Allee effects and stochasticity. Doing this, we want to observe which one component of propagule pressure is more likely to enhance the establishment success. in function of factors occurring during the introduction process.

To manage such a study, we formalize our modelling framework in the next Section. Then, we obtain a measure to quantify the introduction success in Section III. Simulations and discussions are given in Section IV and V, respectively.

V.2 Methods

We provide a hybrid modelling framework to describe the introduction process. An Ordinary Differential Equation (ODE) represents the population dynamics while discrete equations disrupt the population size at some instants to increase it if an introduction event occurs and to decrease it if a catastrophe arises. We first briefly recall the general formalism for such a semi-discrete modelling to represent introduction processes.

V.2.1 Semi-discrete modelling

We built our model by using an ODE to represent intrinsic population dynamics. Since we consider that introduction events are punctual, we assume that the model is disrupted

by pulses at some instants to describe the instantaneous increase in population size due to introduction events. We reformulate here the general formulation for such an introduction scheme (Mailleret and Lemesle, 2009) :

$$\begin{cases} \dot{y} = f(y), t \neq t_i \\ y(t_i^+) = y(t_i) + h_i, \end{cases} \quad (\text{V.1})$$

where continuous population dynamics is modelled by a growth function $f(\cdot)$ while there is no introduction event. Time t_i represents instant at which the i^{th} introduction event occurs. At this time, a quantity h_i of individuals is introduced. The t_i^+ notation depicts the time right after t_i such that the introduced individuals increase the population just after the introduction event.

For simulations (see section V.4), we opt for intrinsic population dynamics represented by the model (II.6) in which a strong demographic Allee effect occurs among the introduced population. We recall these dynamics :

$$\dot{y} = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right) \left(\frac{y}{K_a} - 1\right), \quad (\text{V.2})$$

with $r > 0$ the maximum growth rate in absence of Allee effects, $K > 0$ the carrying capacity and $0 < K_a < K$ the Allee threshold. The values and the meanings of these parameters are given in Table V.1.

Until now, studies of such introduction processes suggest for better convenience that introduction events occur periodically with a period T and a constant quantity of individuals are released at each introduction (Mailleret and Grogard, 2006; Bajeux *et al.*, 2016). Such a consideration leads to the following time difference equation :

$$y(iT^+) = y(iT) + \mu T, \quad (\text{V.3})$$

with μ the introduction rate and T the period at which individuals are introduced. These

two parameters were supposed constant in previous chapters. However, introduction events are not precisely periodic and constant in real applications. There are some stochastic perturbations leading to different time lags and/or introduction sizes.

V.2.2 Stochasticity in components of propagule pressure

Propagule size is randomly affected by arrival conditions (Simberloff, 2009), this may lead to consider only proxies for measures of propagule components (Drake *et al.*, 2015). This consideration sets us in a statistical framework in which propagule size is randomly distributed. We assume that propagule size is continuously distributed with a probability density function $\chi(h)$. Since the propagule arrival is not exactly periodic, a probability density function $\psi(t)$ is then given to represent the stochasticity of time lapses.

A particular aspect of demographic stochasticity is the arrival condition (Simberloff, 2009). Since individuals are moved from an area to another, a first difficulty for them is to be successfully transported to the introduction area. To investigate such impacts on introduction processes, we suppose that an introduction event may totally fail, *i.e.* the number of introduced individuals is zero. We include a specific weight representing the probability that such a failure in introduction occurs in the probability density function :

$$\bar{\chi}(h) = w\delta(h) + (1 - w)\chi(h), \quad (\text{V.4})$$

with w the probability to fail the introduction event and $\delta(\cdot)$ is the Dirac delta function. The probability density functions $\bar{\chi}(\cdot)$, defined in Equation (V.4), become then smaller than the original ones $\chi(\cdot)$. The probability to fail an introduction will vary from 0 to 0.75 (see Table V.1).

V.2.3 Catastrophes

Catastrophes can be seen as fluctuations in the environment that kill individuals. Catastrophes can doom the population randomly during the overall introduction process. Since these events may occur at every moment, we consider they randomly occur following a Poisson process. Moreover, such a counting process is useful to know the probability that a catastrophe occurs during a special length of time, for instance the time between two introduction events. To represent these catastrophes, we build the following discrete equation :

$$y(t_j^+) = (1 - c)y(t_j), \quad (\text{V.5})$$

in which times t_j give the instants at which a catastrophe event occurs and c is the proportion of population that is removed from the system after this event.

The parameter of the Poisson distribution is denoted λ_c such that the probability to have one catastrophe occurrence during a period T is $p_c = 1 - e^{-\lambda_c T}$ since time intervals between two catastrophes are exponentially distributed. Moreover, in simulations, we will generally suppose that catastrophes are lethal for the whole population, for say that $c = 1$ in (V.5).

V.2.4 Models

The introduction process is then represented by intrinsic population dynamics (ODE) that are disrupted by two kinds of impulses : the introduction events and the catastrophes that are described by difference equations. The resulting impulsive model is as follows

$$\begin{cases} \dot{y} = f(y), t \neq t_i, t_j \\ y(t_i^+) = y(t_i) + h_i, \\ y(t_j^+) = (1 - c)y(t_j). \end{cases} \quad (\text{V.6})$$

The t_j times give the instants at which a catastrophe event occurs and c is the proportion of population that is removed from the system after this event. Instants t_i are given by the probability density function $\psi(t)$ while times t_j are obtained using a Poisson process. Model (V.6) represents the introduction process considering effects of environmental fluctuations and demographic stochasticity.

Figure V.1 gives an example of an introduction process. The process starts with an initial density of the population $y_0 = 0.2$. Periodical introductions are done using a period $T = 1$ and an introduction rate $\mu = 0.3$. The population density before the i th release is given by $y_i = y(t_i)$, $i \geq 0$ with, for example, y_1 and y_2 on the figure. The post-release densities are $y_i + h_i$ and the first passage time is the time at which the target size is crossed for the first time. A catastrophe occurs around time $t = 4.9$.

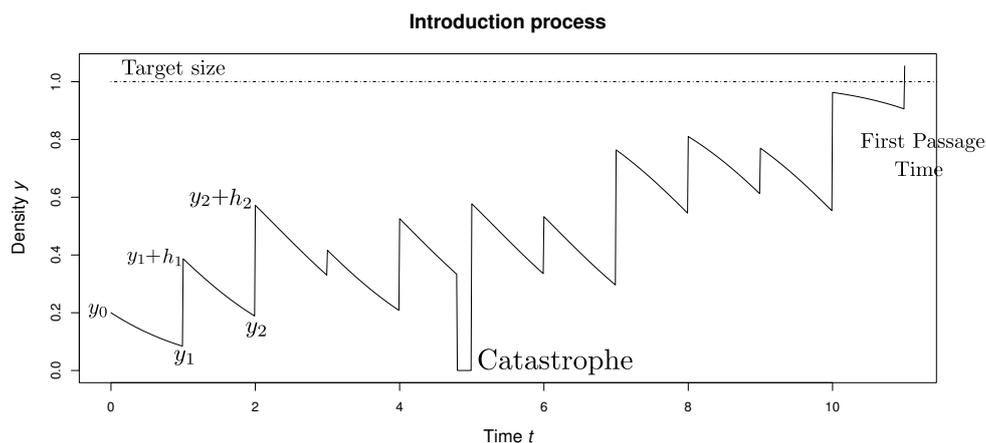


Figure V.1 One possible introduction process following model (V.6). Dynamics used is given by (II.6), with $r = 1$, $K_a = 1$ and $K = 100$. Introduction parameters a mean introduction rate $\mu = 0.3$, a period of introduction $T = 1$ and a coefficient of proportionality between the mean and the variance $c_p = 0.1$. The target size is K_a .

V.3 Analysis

Since we choose a stochastic representation for introduction events, the probability of a successful introduction is always 1 over the long run and is not an appropriate measure to quantify introduction success (Drury *et al.*, 2007). Thus, we consider the Mean First

Demographic parameters	Meanings	Values
r	Minimum growth rate	1
K_a	Allee threshold	1
K	Carrying capacity	100
Introduction parameters		
μ	Mean introduction rate	0.3, 0.5
T	Period of introductions	[0.1, 10]
μT	Mean of introduction size	-
c_p	Coeff. of proportionality for variance	0.1, 0.01, 0.001
$c_p \mu T$	Variance of introduction size	-
α	Scale parameter	-
β	Location parameter	-
Catastrophe parameters		
λ_c	Poisson parameter	0.1, 0.2 and 0.3
p_c	probability over one period	$p_c = 1 - e^{-\lambda_c T}$

Table V.1 Parameters used for modelling the introduction process, their meanings and their values when they are known.

Passage Time for the population to reach the target size as a better measure to quantify the success or the failure of an introduction.

V.3.1 Integral equation of the MFPT

Mean First Passage Times (MFPT) for continuous processes disrupted by shot noises have been formulated in terms of integral equations in [Masoliver \(1987\)](#). This section uses the same approach to formulate the MFPT for a population to reach a certain level. We first consider that no catastrophe occurs during the introduction process to set the MFPT.

Let the target size we want the population to reach be some K_T , which is larger than or equal to the Allee threshold K_a . First, we impose some hypotheses on the population growth function $f(y)$ for a population subject to strong demographic Allee effects.

Hypotheses 3 f is a C^1 -function such that

$$(i) \quad f(0) = 0, \quad f(K_a) = 0.$$

$$(ii) \quad \forall y \in (0, K_a), \quad f(y) < 0.$$

$$(iii) \quad \text{If } K_T > K_a, \quad \forall y \in (K_a, K_T], \quad f(y) > 0.$$

these hypotheses basically say that when the population is below the Allee threshold, it goes extinct in the absence of introduction, while it crosses K_T if y is above the threshold. Further, in the case where $K_T = K_a$, $[K_T, K_a] = \emptyset$. It follows that there are two ways to reach K_T : by an introduction at some instant t_i or by growth of the population between two releases. There is no crossing of K_T between times t_{i-1} and t_i , t_i included, if

$$\tau_i \triangleq t_i - t_{i-1} < \int_{y_{i-1}+h_{i-1}}^{K_T} \frac{dy}{f(y)} \triangleq \bar{\tau}_i(y_{i-1} + h_{i-1}), \quad (\text{V.7})$$

and

$$y_i + h_i < K_T. \quad (\text{V.8})$$

The first equation (V.7) means that the time before the next introduction τ_i is smaller than the time for the population to grow until the target size, which is denoted $\bar{\tau}_i$. Through that definition, $\bar{\tau}_i$ is undefined for $y_{i-1} + h_{i-1} \leq K_a$. Hence, we impose

$$\bar{\tau}_i(y_{i-1} + h_{i-1}) = +\infty, \quad \text{for } y_{i-1} + h_{i-1} \leq K_a. \quad (\text{V.9})$$

Note also that, for $i = 1$, $y_{i-1} + h_{i-1} = y_0$ because no jump takes place at the initial time.

The second equation (V.8) denotes that the i^{th} release does not bring the population above the target size.

We respectively define $\psi(t)$ and $\chi(y)$ as the probability density functions that the introduction event occurs at time t with a magnitude y and denote $E(y_0)$ the MFPT to cross the size K_T from an initial condition y_0 .

Theorem 5 *Suppose that function f satisfies Hypotheses 3; the MFPT for the population to cross $K_T \geq K_a$ starting from an initial density $y_0 \leq K_T$ is*

$$E(y_0) = H(y_0 - K_a) \bar{\tau}_1 \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \tau_1 \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1, \quad (\text{V.10})$$

with $H(\cdot)$ defined as

$$H(y) = \begin{cases} = 0 & \text{for } y \leq 0 \\ = 1 & \text{for } y > 0 \end{cases} \quad (\text{V.11})$$

Proof 8 *To obtain (V.10), we first need to compute the probability to cross the target size K_T . From (V.7) and (V.8), we obtain the probability to not cross K_T during the i^{th} interval knowing that no crossing has occurred before is $\bar{P}(i)$ such that*

$$\bar{P}(i) = P(y_i + h_i < K_T \text{ and } \tau_i < \bar{\tau}_i \mid (y_l + h_l < K_T \text{ and } \tau_l < \bar{\tau}_l), \forall l < i).$$

We have that the value of $\bar{P}(i)$ is

$$\bar{P}(i) = \int_0^{\bar{\tau}_i} \psi(\tau_i) \left(\int_0^{K_T - y_i} \chi(h_i) dh_i \right) d\tau_i. \quad (\text{V.12})$$

The probability that no crossing occurs with the growth of the population is $\int_0^{\bar{\tau}_i} \psi(\tau_i) d\tau_i$ and the probability to not cross K_T from y_i with a jump is $\int_0^{K_T - y_i} \chi(h_i) dh_i$. Since the population density $y_i = y(t_i)$ depends on the time at which the i^{th} introduction occurs, the latter probability is inside the first integral representing the timing of the jump.

Then, the probability to cross K_T during the n^{th} interval by the growth of the population or by an introduction event is

$$P(n) = P(y_n + h_n > K_T \text{ or } t_n > t_{n-1} + \bar{\tau}_n)$$

whose value is

$$P(n) = \int_{\bar{\tau}_n}^{\infty} \psi(\tau_n) d\tau_n + \int_0^{\bar{\tau}_n} \psi(\tau_n) \int_{K_T - y_n}^{\infty} \chi(h_n) dh_n d\tau_n. \quad (\text{V.13})$$

The first integral is the probability that the n^{th} introduction occurs after the cross of K_T by the continuous growth of the population while the second is the probability to cross the target size with an introduction event, which is only possible if no continuous cross occurred before, this is why there are two integrals to represent this probability. Also note that, when $y_{n-1} + h_{n-1} \leq K_a$, $\bar{\tau}_n = +\infty$ and the first term disappears and the second simplifies to $\int_{K_T - y_n}^{\infty} \chi(h_n) dh_n$

We will now discuss the probability density function that the crossing occurs at time t . We define the probability density of first passage time at time t starting from an initial population density y_0 as $p(t, y_0)$ whose definition is

$$p(t, y_0) = \sum_{n=1}^{\infty} p_n(t, y_0) \quad (\text{V.14})$$

with $p_n(t, y_0) dt$ the probability that the population crosses the target size during the time interval $(t, t + dt)$, after $n - 1$ introductions, and before or at the n^{th} introduction. Thus, the MFPT is given by the integral notation

$$E(y_0) = \int_0^{\infty} tp(t, y_0) dt \quad (\text{V.15})$$

Considering that the crossing of the population threshold occurs through population growth, thus, at time $t = \bar{\tau}_n + \sum_{i=1}^{n-1} \tau_i$, the probability density of such event is

$$\bar{T}_n(t) = \delta\left(t - \left(\bar{\tau}_n + \sum_{i=1}^{n-1} \tau_i\right)\right), \quad (\text{V.16})$$

while the probability density of this event is 0 when $\bar{\tau}_n = +\infty$. So that, we define

$$\bar{T}_n(t) = \begin{cases} = \delta(t - (\bar{\tau}_n + \sum_{i=1}^{n-1} \tau_i)), & \text{if } \bar{\tau}_n \text{ is finite,} \\ = 0, & \text{otherwise.} \end{cases} \quad (\text{V.17})$$

If the crossing of the population threshold occurs because of an introduction at time $t = \sum_{i=1}^n \tau_i$, the probability density of such event is

$$T_n(t) = \delta(t - \sum_{i=1}^n \tau_i). \quad (\text{V.18})$$

Then, using equations (V.12), (V.13), (V.16) and (V.18), we obtain the probability density

$$p_n(t, y_0) = \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(t_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \left(\dots \left(\int_0^{\bar{\tau}_{n-1}} \psi(\tau_{n-1}) \int_0^{K_T - y_{n-1}} \chi(h_{n-1}) \left(\int_{\bar{\tau}_n}^{\infty} \psi(\tau_n) \bar{T}_n(t) d\tau_n + \int_0^{\bar{\tau}_n} \psi(t_n) \int_{K_T - y_n}^{\infty} \chi(h_n) T_n(t) dh_n d\tau_n \right) dh_{n-1} d\tau_{n-1} \right) \dots \right) dh_1 d\tau_1 \quad (\text{V.19})$$

In the previous equation, the probability to not cross K_T during the $n-1$ first introduction events are given by the $n-1$ first double integral of type $\int_0^{\bar{\tau}_k} \psi(\tau_k) \int_0^{K_T - y_k} \chi(h_k)$ as defined in (V.12). Then, the crossing of K_T occurs at the n^{th} introduction event at time $t_n = \sum_{i=1}^n \tau_i$ or during the n^{th} period with the growth of the population at time $\bar{\tau}_n + \sum_{i=1}^{\infty} \tau_i$. Note that if $\bar{\tau}_n$ is infinite, a cross never occurs through population growth and $\bar{T}_n = 0, \forall t$, and then, the integral $\int_{\bar{\tau}_n}^{\infty} \psi(\tau_n) \bar{T}_n(t) d\tau_n$ is equal to zero.

We define the Laplace transform of $p_n(t, y_0)$ as

$$\hat{p}_n(s, y_0) = \int_0^{\infty} e^{-st} p_n(t, y_0) dt \quad (\text{V.20})$$

and

$$\hat{p}(s, y_0) = \sum_{n=1}^{\infty} \hat{p}_n(s, y_0). \quad (\text{V.21})$$

Thus, using the last two equations and (V.15), we have that

$$E(y_0) = -\left. \frac{\partial \hat{p}(s, y_0)}{\partial s} \right|_{s=0}, \quad (\text{V.22})$$

and we also need to compute $\hat{p}(s, y_0)$ to have an expression of the MFPT.

From (V.19), it is possible to write $p_{n+1}(t, y_0)$ as a function of $p_n(t, y_0)$. Indeed,

$$p_{n+1}(t, y_0) = \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(t_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \left(\dots \left(\int_0^{\bar{\tau}_n} \psi(\tau_n) \int_0^{K_T - y_n} \chi(h_n) \left(\int_{\bar{\tau}_{n+1}}^{\infty} \psi(\tau_{n+1}) \bar{T}_{n+1}(t) d\tau_{n+1} + \int_0^{\bar{\tau}_{n+1}} \psi(t_{n+1}) \int_{K_T - y_{n+1}}^{\infty} \chi(h_{n+1}) T_{n+1}(t) dh_{n+1} d\tau_{n+1} \right) dh_n d\tau_n \right) \dots \right) dh_1 d\tau_1,$$

and we obtain in the latter equation that, terms from the first large parenthesis until the last one represent actually $p_n(y_1 + h_1)$, we then obtain the following recurrence equation

$$p_{n+1}(t, y_0) = \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) p_n(t, y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1. \quad (\text{V.23})$$

Thus, it is possible to obtain the probability density to cross K_T at time t , starting from y_0 , at the $(n+1)^{\text{th}}$ introduction or during the $(n+1)^{\text{th}}$ period by the growth of the population as a function of the probability density to cross K_T at time t , starting from $y_1 + h_1$, at the n^{th} introduction or during the n^{th} period by the growth of the population. Then, we use this recurrence relation for the Laplace transform

$$\hat{p}_{n+1}(s, y_0) = \int_0^{\bar{\tau}_1} e^{-s\tau_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \hat{p}_n(s, y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1, \quad (\text{V.24})$$

and apply it to obtain $\hat{p}(s, y_0)$:

$$\hat{p}(s, y_0) = \hat{p}_1(s, y_0) + \int_0^{\bar{\tau}_1} e^{-s\tau_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \hat{p}(s, y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1, \quad (\text{V.25})$$

We obtain $\hat{p}_1(s, y_0)$ from the integration of (V.19) in (V.20) for $n = 1$. We have

$$p_1(t, y_0) = \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \bar{T}_1(t) d\tau_1 + \int_0^{\tau_1} \psi(\tau_1) \int_{K_T - y_1}^{\infty} \chi(h_1) T_1(t) dh_1 d\tau_1,$$

so that

$$\hat{p}_1(s, y_0) = \int_0^{\infty} e^{-st} \left(\int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \bar{T}_1(t) d\tau_1 + \int_0^{\tau_1} \psi(\tau_1) \int_{K_T - y_1}^{\infty} \chi(h_1) T_1(t) dh_1 d\tau_1 \right) dt.$$

Rearranging the terms and inverting integrals, we obtain

$$\hat{p}_1(s, y_0) = \int_{\tau_1}^{\infty} \psi(\tau_1) \int_0^{\infty} e^{-st} \bar{T}_1(t) dt d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) \int_{K_T - y_1}^{\infty} \chi(h_1) \int_0^{\infty} e^{-st} T_1(t) dt dh_1 d\tau_1 \quad (\text{V.26})$$

We have now two cases, either $\bar{\tau}_1$ is finite or infinite. When $\bar{\tau}_1$ is finite, that is when $y_0 > K_a$, Equation (V.26) gives

$$\hat{p}_1(s, y_0) = \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) e^{-s\bar{\tau}_1} d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) \int_{K_T - y_1}^{\infty} \chi(h_1) e^{-s\tau_1} dh_1 d\tau_1,$$

because the integrals depending on the Delta Dirac functions disappear.

$$\frac{\partial \hat{p}_1(s, y_0)}{\partial s} = -\bar{\tau}_1 \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 - \int_0^{\bar{\tau}_1} \tau_1 \psi(\tau_1) e^{-s\tau_1} \int_{K_T - y_1}^{\infty} \chi(h_1) dh_1 d\tau_1,$$

and the partial derivative in function with respect to s of the second term of (V.25) is

$$\begin{aligned} & - \int_0^{\bar{\tau}_1} \tau_1 e^{-s\tau_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \hat{p}(s, y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1 \\ & + \int_0^{\bar{\tau}_1} e^{-s\tau_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \frac{\partial \hat{p}}{\partial s}(s, y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1. \end{aligned}$$

Thus, using that $\hat{p}(0, y_1 + h_1) = 1$ and (V.22), we obtain

$$\begin{aligned} E(y_0) &= \bar{\tau}_1 \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \tau_1 \psi(\tau_1) d\tau_1 \\ &+ \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1 \end{aligned} \quad (\text{V.27})$$

When $\bar{\tau}_1 = \infty$, that is when $y_0 \leq K_a$, $\bar{T}_1(t) = 0$, $\forall t$, so that

$$\hat{p}_1(s, y_0) = \int_0^\infty \psi(\tau_1) \int_{K_T - y_1}^\infty \chi(h_1) e^{-s\tau_1} dh_1 d\tau_1. \quad (\text{V.28})$$

Using the same token as before, we obtain

$$\begin{aligned} E(y_0) &= \int_0^\infty \tau_1 \psi(\tau_1) d\tau_1 \\ &+ \int_0^\infty \psi(\tau_1) \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1. \end{aligned} \quad (\text{V.29})$$

Both (V.27) and (V.29) can be summarized into (V.10).

The first integral on the right-hand side of (V.27) is the contribution to the MFPT of the case where K_T is crossed by the continuous growth of the population before the first introduction event (hence at time $\bar{\tau}_1$). The second integral is the time elapsed until the first introduction event and the last term denotes the mean time remaining if, after the first introduction, population size is still not large enough.

In Equation (V.29), the first term that was present in Equation (V.27) disappeared since no crossing is possible starting from an initial value of the density $y_0 < K_a$.

We then obtain an implicit equation of the MFPT, (V.10) resembles to Fredholm or Volterra integral equations (See *e.g.* (Zemyan, 2012)). Since the limits of integration depend on the variable y_1 , and then on y_0 , for the integral reflecting the introduction size, we are closer to Volterra integral equations. Moreover, the integral equation is of the second kind since terms depending on y_0 appear outside the integrals.

V.3.2 Including catastrophes

Catastrophe events are not considered in Equation (V.10). To include such fluctuations in the environment, we propose that catastrophe events occur randomly during the process

such that they doom all the population present in the considered habitat. A Poisson process is a relevant choice to represent such events since they may occur totally randomly over the course of the introduction process. It defines the probability that a catastrophe occurs during the time interval τ as $1 - e^{-\lambda_c \tau}$, with λ_c the Poisson parameter. Hence, we have that the integral equation of the MFPT becomes

$$\begin{aligned}
 E(y_0) = & H(y_0 - K_a) e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1} \bar{\tau}_1 \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \left(\tau_1 + \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 \right) d\tau_1 \\
 & + H(y_0 - K_a) (1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) \left(\tau_1 + \int_0^{K_T} \chi(h_1) E(h_1) dh_1 \right) d\tau_1 \\
 & + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) \left(\tau_1 + \int_0^{K_T} \chi(h_1) E(h_1) dh_1 \right) d\tau_1.
 \end{aligned} \tag{V.30}$$

Typically, the first term on the right-hand side of Equation (V.30) represents the remaining time until the continuous crossing of the target size. This crossing occurs only if no catastrophe occurs during the time interval $\bar{\tau}_1$, thus, the probability $e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}$ appears in this term. The second term depicts the remaining time until the next introduction event when no catastrophe arises during the elapsed time τ_1 plus the remaining time from the post-release density $y_1 + h_1$. The probability $e^{-\lambda_c \tau_1}$ is included in the integral term, because this sequence of event is only relevant when no catastrophe took place between times 0 and τ_1 . The third term reflects that a catastrophe occurs while the introduction process should cross K_T with the continuous population growth. In this case, the MFPT is the time until the next release plus the remaining time starting from h_1 . The probability to have a catastrophe is $1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}$ since the remaining time to cross K_T is $\bar{\tau}_1$ in this case. Finally, the last term represents the case when a catastrophe occurs while no crossing was supposed to happen. In this case, the probability that a catastrophe appears is $(1 - e^{-\lambda_c \tau_1})$.

V.3.3 Successive approximations

Since the equations (V.22) and (V.10) are similar to Volterra integral equations, we use the same methods to obtain solutions of our equations. Successive approximations (Polyanin

and Manzhairov, 2008; Shestopalov and Smirnov, 2002) are widespread for solving integral equations such as Fredholm or Volterra ones. This is a recursive method for solving integral equations using Equation (V.30) as recurrence equation to obtain the next iteration such as

$$\begin{aligned}
E_{i+1}(y_0) = & H(y_0 - K_a)e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1} \bar{\tau}_1 \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \left(\tau_1 + \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E_i(y_1 + h_1) dh_1 \right) d\tau_1 \\
& + H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) \left(\tau_1 + \int_0^{K_T} \chi(h_1) E_i(h_1) dh_1 \right) d\tau_1 \\
& + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) \left(1 - e^{-\lambda_c \tau_1} \right) \left(\tau_1 + \int_0^{K_T} \chi(h_1) E_i(h_1) dh_1 \right) d\tau_1.
\end{aligned} \tag{V.31}$$

The latter equation is the same as (V.10) but the term to the left represents the $(i + 1)^{th}$ iteration of the successive approximation method while the terms to the right are built on E_i which denotes the i^{th} iteration. In order to prove convergence to the solution of (V.10), we first need to make appropriate assumptions formulated as follows

Hypotheses 4 *The introduction sizes are defined on \mathbb{R}_+ such that*

$$\sup\{h \text{ such that } \chi(h) > 0\} > K_T. \tag{V.32}$$

This hypothesis supposes that one introduction event may bring the population above the target size K_T , for all initial density $0 \leq y_0 \leq K_T$.

To know if there exists a unique solution of the MFPT described by the implicit equation (V.30), we need to know if fixed points of the iteration defined by (V.31) converge to a unique one. Since fixed points of the iteration are solutions of (V.30), it would prove that (V.30) has a unique solution defined by the unique fixed point of (V.31). To know that, we are going to use a method based on the Banach fixed point theorem.

Theorem 6 *Successive approximations. Under Hypotheses 4, integral equation (V.30) has a unique solution $E(\cdot)$ on $A = \mathcal{C}^0([0, K_T], \mathbb{R}^*)$ and the successive approximations*

defined by (V.31) converge to $E(\cdot)$ for any initialization on A .

Proof 9 Using $\|f\|_\infty$ as $\sup_x f(x)$, the space $(A, \|\cdot\|_\infty)$ is a Banach space.

Hence, if θ is a contraction mapping from A to A , using Banach's fixed point theorem, the sequence

$$E_{i+1} = \theta(E_i), \quad (\text{V.33})$$

with $i \in \mathbb{N}$ and θ the iteration defined by (V.31), converges to a unique fixed point E^* such that $E^* = \theta(E^*)$. This fixed point would then be the unique solution of (V.31), which can easily be seen to be the solution of (V.30).

To prove that (V.33) is a contraction mapping, we compute two sequences, solutions of (V.31) initialized differently. We denote these sequences $(E_i)_{i \in \mathbb{N}}$ and $(F_i)_{i \in \mathbb{N}}$. We then will follow the evolution of

$$\|\theta(E_i) - \theta(F_i)\|_\infty = \|E_{i+1} - F_{i+1}\|_\infty \quad (\text{V.34})$$

We compute this difference between $E_{i+1}(y_0)$ and $F_{i+1}(y_0)$ based on (V.31) :

$$\begin{aligned} E_{i+1}(y_0) - F_{i+1}(y_0) = & \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) (E_i(y_1 + h_1) - F_i(y_1 + h_1)) dh_1 d\tau_1 \\ & + H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^\infty \psi(\tau_1) \int_0^{K_T} \chi(h_1) (E_i(h_1) - F_i(h_1)) dh_1 d\tau_1 \\ & + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) \int_0^{K_T} \chi(h_1) (E_i(h_1) - F_i(h_1)) (h_1) dh_1 d\tau_1. \end{aligned} \quad (\text{V.35})$$

All terms that do not depend on E_i in (V.31) cancel each other between E_{i+1} and F_{i+1} . Something to note here is that, for the second and third term on the right-hand side, the integral from 0 to K_T does not depend on τ_1 , so that it can be taken out the τ_1 integral.

Further, since these two integrals are the same, we can factorize them and obtain that

$$\begin{aligned}
E_{i+1}(y_0) - F_{i+1}(y_0) = & \\
& \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) (E_i(y_1 + h_1) - F_i(y_1 + h_1)) dh_1 d\tau_1 + \\
& \int_0^{K_T} \chi(h_1) (E_i(h_1) - F_i(h_1)) dh_1 \left(H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) d\tau_1 \right)
\end{aligned} \tag{V.36}$$

We want to obtain the norm of this term, so that

$$\begin{aligned}
& \left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} = \\
& \left\| \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) (E_i(y_1 + h_1) - F_i(y_1 + h_1)) dh_1 d\tau_1 + \right. \\
& \left. + \int_0^{K_T} \chi(h_1) (E_i(h_1) - F_i(h_1)) dh_1 \left(H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) d\tau_1 \right) \right\|_{\infty}.
\end{aligned}$$

Considering that all terms in the integrals are positive, but $E_i(\cdot) - F_i(\cdot)$, we can upper-bound this norm by its value with $\|E_i - F_i\|_{\infty}$, so that

$$\begin{aligned}
& \left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \\
& \left\| \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) \|E_i - F_i\|_{\infty} dh_1 d\tau_1 + \right. \\
& \left. + \int_0^{K_T} \chi(h_1) \|E_i - F_i\|_{\infty} dh_1 \left(H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) d\tau_1 \right) \right\|_{\infty}.
\end{aligned}$$

Then, the terms $\|E_i - F_i\|_{\infty}$ can be taken out of the integral.

$$\begin{aligned}
& \left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \\
& \|E_i - F_i\|_{\infty} \cdot \left\| \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) dh_1 d\tau_1 + \right. \\
& \left. + \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \left(H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) d\tau_1 \right) \right\|_{\infty}.
\end{aligned}$$

We can also upper-bounded the integral in $\int_0^{K_T - y_1} \dots$ with the integral with K_T only at the upper-bound. Thus, this integral does not depend on τ_1 anymore and it can be taken out of the integral on time, so that

$$\begin{aligned} & \left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \\ & \left\| E_i - F_i \right\|_{\infty} \cdot \left\| \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} d\tau_1 + \right. \\ & \left. + \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \left(H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) d\tau_1 \right) \right\|_{\infty}, \end{aligned}$$

and it is possible to group integrals, we obtain that

$$\begin{aligned} & \left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \\ & \left\| E_i - F_i \right\|_{\infty} \cdot \left\| \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \left(H(y_0 - K_a)(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1}) \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^{\bar{\tau}_1} \psi(\tau_1) d\tau_1 \right) \right\|_{\infty}. \end{aligned} \quad (\text{V.37})$$

If $y_0 \geq K_a$, $H(y_0 - K_a) = 1$ and since

$$\int_0^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 = 1,$$

we have that

$$\left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \left\| E_i - F_i \right\|_{\infty} \left\| \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \left(1 - e^{-\lambda_c \bar{\tau}_1} \int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 \right) \right\|_{\infty}. \quad (\text{V.38})$$

Since $e^{-\lambda_c \tau_1} \leq 1$ and $\int_{\bar{\tau}_1}^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 \leq 1$, we have that

$$\left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \left\| E_i - F_i \right\|_{\infty} \cdot \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \quad (\text{V.39})$$

If $y_0 < K_a$, $H(y_0 - K_a) = 0$ and $\bar{\tau}_1 = \infty$. Equation (V.37) becomes

$$\left\| \theta(E_i) - \theta(F_i) \right\|_{\infty} \leq \left\| E_i - F_i \right\|_{\infty} \cdot \left\| \int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1 \int_0^{\infty} \psi(\tau_1) d\tau_1 \right\|_{\infty}. \quad (\text{V.40})$$

which is identical to (V.39). The term $\int_0^{K_T} \chi(h_1) dh_1$ is strictly smaller than to 1 by using hypothesis 4 so that Equation (V.39) shows that θ is a contraction mapping. The proof is

concluded by using Banach's fixed point theorem.

It is important to notice that this proof is also relevant for introduction processes in which no catastrophe occurs (V.10).

V.3.4 MFPTs studied

Target size is the Allee threshold

The integral equation of the MFPT (V.10) has been obtained by taking a target size K_T larger than the Allee threshold K_a . However, as it has been mentioned in chapter III, a first size to take into consideration is the Allee threshold itself. In this case, since the population growth remains negative below the Allee threshold, there exists only one way to cross the target size, that is by an introduction event. Also, since $y_0 \leq K_a$ during the whole introduction process, $H(y_0 - K_a)$ is always equal to zero in (V.30) and the corresponding terms disappear. Hence, (V.30) becomes

$$\begin{aligned} E(y_0) &= \int_0^\infty \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \left(\tau_1 + \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 \right) d\tau_1 \\ &+ \int_0^\infty \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) \left(\tau_1 + \int_0^{K_T} \chi(h_1) E(h_1) dh_1 \right) d\tau_1 \\ &= \int_0^\infty \psi(\tau_1) d\tau_1 + \int_0^\infty \psi(\tau_1) e^{-\lambda_c \tau_1} \int_0^{K_T - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 d\tau_1 \\ &+ \int_0^\infty \psi(\tau_1) (1 - e^{-\lambda_c \tau_1}) \int_0^{K_T} \chi(h_1) E(h_1) dh_1 d\tau_1 \end{aligned}$$

Periodic introductions

For convenience here, we will use the MFPT obtained for periodic introductions of period T with the Allee threshold as a target size. This hypothesis can be satisfied if the introduction process is closely monitored. The probability density function for the length of the time intervals then becomes $\psi(t) = \delta(t - T)$, so that, in presence of catastrophes, the

integral equation is as follows

$$E(y_0) = T + \int_0^{K_a - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1. \quad (\text{V.41})$$

Numerical approach to compute the MFPT

As exposed earlier, we build our MFPT by using successive approximations $E_i(y_0)$. We initiate the recurrence by the term outside the integral from (V.41) which is the period until the next introduction $T : E_0(y_0) = T, \forall y_0 \in [0, K_a]$. Then, the next approximation is

$$E_1(y_0) = T + \int_0^{K_a - y_1} \chi(h_1) E_0(y_1 + h_1) dh_1 = T \left(1 + \int_0^{K_a - y_1} \chi(h_1) dh_1 \right),$$

and so on. As shown earlier, these approximations converge to a unique solution that we will unsurprisingly note $E(y_0)$. Thus, we compute $E_i(y_0)$ for $i \in \mathbb{N}$ until the relative difference between two successive approximations is considered small enough. We illustrate these successive approximations on Figure V.2.

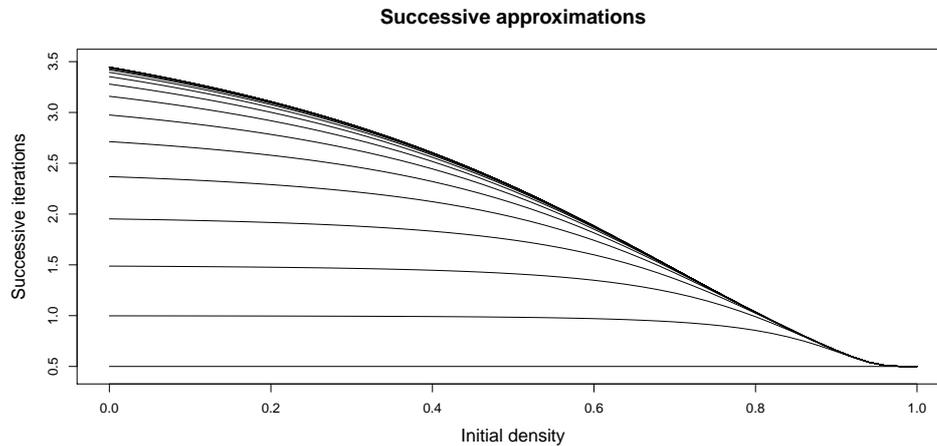


Figure V.2 Idea for the convergence of the algorithm used for the successive approximations. The successive approximations are built from the bottom to the top : the first approximation $E_0(y_0) = 0.5$ is the line at the bottom of the figure. Then, next approximations are built using equation (V.41).

We consider that introduction sizes are log normally distributed. Since we want to compare things with the deterministic case, we choose a mean introduction size equal to μT and

a variance that is proportional to this mean : $v = c_p \mu T$ with c_p some coefficient of proportionality. Such a choice has been made to represent a possible introduction process for which the introduction sizes are around μt . The variance is an analogy to discrete cases for which one individual has a probability p to successfully establish, so that a propagule of size n leads to an expected quantity of individuals np that establish with a variance $np(1-p)$: the variance is linear with respect to the mean. This coefficient then represents the variability of introduction sizes. Choosing the parameters of the log normal distribution α and β such that

$$\begin{aligned}\alpha &= \ln \left(\frac{\mu T}{\sqrt{1 + \frac{c_p}{\mu T}}} \right) \\ \beta &= \sqrt{\ln \left(1 + \frac{c_p}{\mu T} \right)},\end{aligned}\tag{V.42}$$

makes the mean of the distribution equal to μT and its variance to $c_p \mu T$. Figure V.3 represents several probability density functions in function of values of μT and the coefficient of proportionality. The period of introduction for Figure V.3 (b) is $T = 1$. The choice of the lognormal distribution has been first encouraged by its capacity to be similar to the gaussian distribution, at least for large mean of introduction sizes (in black in the figure). However, an important characteristic to notice here is that the log normal distribution is skewed for small means and large variances. This difference appears in Figure V.3 in gray. For the same mean of introduction size but for larger variance ($c_p = 1$ in dark gray and $c_p = 0.1$ in light gray), the mode of the density probability function becomes really different from the mean compared to the case with small variance $c_p = 0.01$ in black. The latter remark is particularly observed for Figure V.3 (a).

The algorithm we have illustrated in Figure V.2 has been run with R (R Core Team, 2014). To compute the MFPT, we used the population dynamics defined by Equation (V.2). The first approximation is given by $E_0(y_0) = T$. Then, we compute the next approximation using the integral equation (V.30) for all values of y_0 between 0 and $K_T = K_a = 1$ with

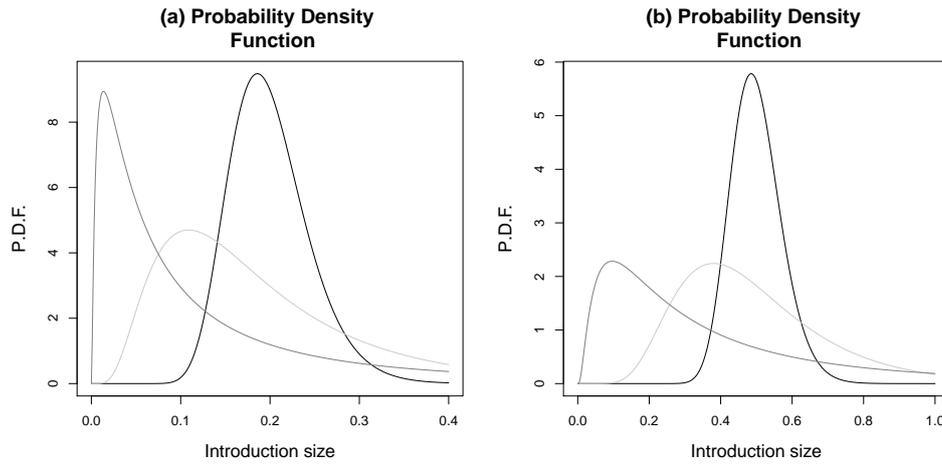


Figure V.3 Different probability functions for different values of the mean introduction sizes. (a), the period of introductions is $T = 0.4$, $\mu = 0.5$ and the coefficient c_p varies between three values : $c_p = 1$, $c_p = 0.1$ and $c_p = 0.01$.

an increment of 0.02. To do it, we use the trapezoidal rule to numerically compute the integral and use an interpolation to obtain the value of $E(y_1 + h_1)$, which is taken from the previous approximation order, with the function *approx*. We then repeat such a step until two successive approximations are close enough : an error of $1e - 5$, using the Euclidean norm, is required to conclude to the convergence.

Note that the actual convergence of the algorithm is not good for small periods. Indeed, since the probability density function $\chi(h)$ may be really skewed and tight for such values of the period, it becomes difficult to accurately compute the numerical integration of χ if steps for y_0 are too large.

For the sake of comparison, we also simulated the MFPT through Monte Carlo simulations of the process. First, we noted that the direct computation of the MFPT is faster through our method. To show this, we have represented here the difference of elapsed times between our algorithm and 10 000 Monte Carlo simulations in Table V.2. We observe that the successive approximation method (SA in the table) is really more efficient than the Monte Carlo simulations (MC) in terms of running times. Moreover, using this technique, we are able to have MFPT for all values of initial population density $y_0 \in [0, K_T]$, while Monte Carlo simulations (MS) give just the MFPT for $y_0 = 0$ here. Finally, we will see in

the following developments (Figures V.5 and V.6) that, even the average of 10000 MC simulations does not necessarily give a very good estimate of $E(\cdot)$ (the pattern is still noisy in Figures V.5 (b) and V.6 (b)). However, the SA method gives a very accurate estimate of the MFPT.

c_p	$\mu = 0.5$		$\mu = 0.3$	
	SA	MC	SA	MC
$c_p = 0.001$	528.737	50794.369	1388.23	83377.736
$c_p = 0.01$	1217.441	34514.389	2031.492	84967.688
$c_p = 0.1$	1033.383	58264.141	4883.503	85364.411
$c_p = 1$	3737.403	67973.563	20550.616	99579.287

Table V.2 Running times of algorithms using the Successive Approximations (SA) and Monte carlo (MC) simulations (in seconds). We used simulations obtained in Figures V.6 and V.5 to obtain all these times. See also in these figures what we choose as parameter values.

V.4 Results

Our results concern essentially periodic introductions with stochasticity in introduction sizes (variability in size and failures) and environmental stochasticity (catastrophes). We investigate here the time to cross the Allee threshold K_a and observe the impact of variability in introduction sizes, failures in introduction and catastrophe occurrences. Moreover, we assume that times between introduction events are constant.

V.4.1 Variability in introduction sizes

By using numerically the approach of successive approximations for a range of values T , we are able to obtain contour plots as Figure V.4. This kind of figure gives the MFPT on a 2-dimensional space in which the x-axis is the initial population y_0 and the y-axis is the period of introduction. Typically, this figure is obtained line per line : we repeat for each

value of the period T the algorithm as described in Figure V.2 for example. Ranges of y_0 is from 0 to the target size K_a while ranges of periods are from 0.1 to 7 here. Figure (V.4) has been obtained for an introduction rate $\mu = 0.3$ and a coefficient of proportionality between the variance and the mean introduction sizes $c_p = 0.1$.

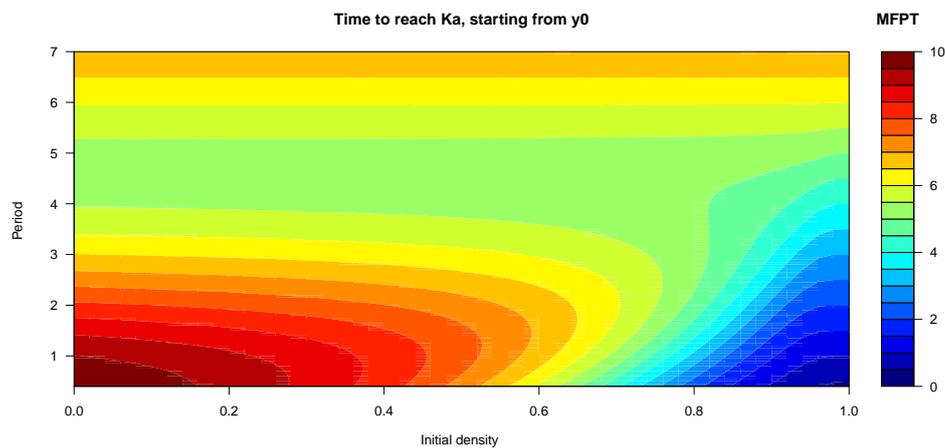


Figure V.4 A contour plot representing the MFPT for different values of y_0 and T . Introduction rate is fixed at $\mu = 0.3$ and the coefficient of proportionality between μt and the variance is $c_p = 0.1$.

From the obtained figure, there are different ways to read it and extract information. The most important one is to fix an initial density y_0 and represent it for all values of T . We observe a vertical line of the figure doing this way. For instance, taking $y_0 = 0$ gives us information of the mean first passage time for an initial density equal to zero as a function of the introduction strategy. Such results are given in Figure V.5. Here, just looking to the vertical line for $y_0 = 0$, it seems that the population is likely to establish faster if the period of introduction is around 4.5. This pattern comes from the fact that small introduction periods are not a good strategy to overcome the present strong Allee effect. This has been discussed in previous chapters. However, too large periods mean that one introduction size is above the target size. It means that from a certain mean size (here around $T = 4.5$), larger periods will take more times to exceed K_a and thus, the MFPT becomes increasing from an intermediate value of the period.

It is also interesting to see that, taking an initial density y_0 close to the target size,

the MFPT is always increasing with the period. Actually, when the initial size is large ($y_0 \sim K_a$ for instance), just a small amount of individuals is needed to cross K_a . In this situation, the faster is the introduction, the faster is the time to cross K_a and it is not surprising to see that large periods disadvantage the MFPT.

The plots can also be read on a horizontal line such that a fixed period is given. This observation of the MFPT is not useful alone since the MFPT is decreasing with the initial density. However comparisons between several MFPT with a fixed period could give interesting features that may not be directly obtained with the grid. We will see such observations when introduction failures will be represented. .

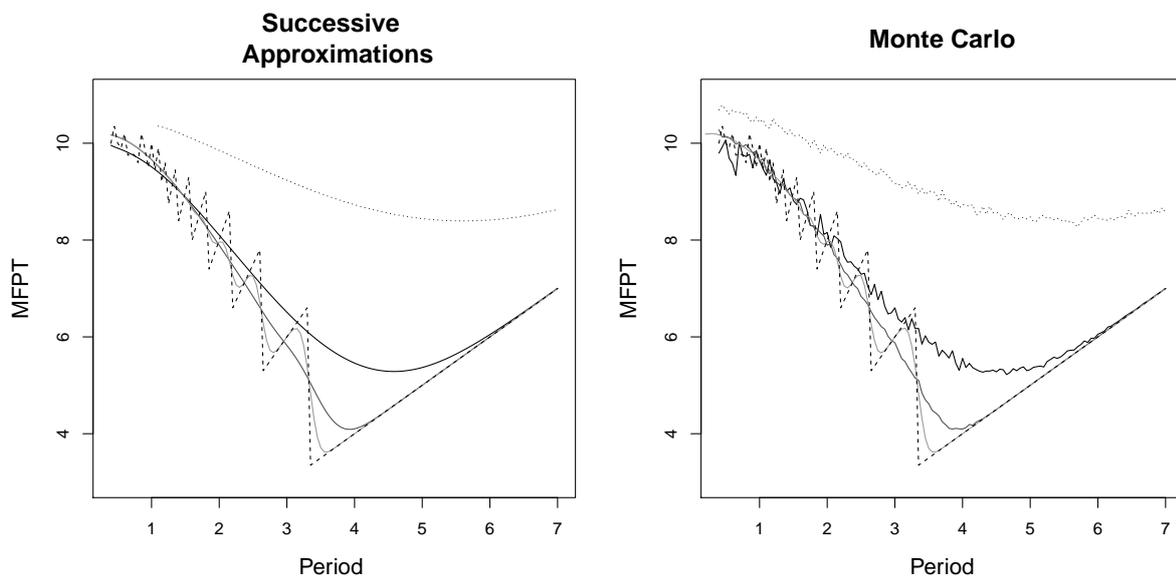


Figure V.5 (a) Mean First Passage Time using the method of successive approximation for three different values of the coefficient of proportionality between the variance and the mean introduction size. The MFPT is given with respect to the period of introduction for a fixed value of $y_0 = 0$. (b) MFPT using 10 000 Monte Carlo simulations with the same parameters as (a). For both subfigures, dotted curves represent a very large variance with $c_p = 1$, black curves are drawn with $c_p = 0.1$, dark gray ones for $c_p = 0.01$ and light gray ones for $c_p = 0.001$. The dashed curve denotes the deterministic case.

Figure V.5 gives, by two different ways, the MFPT to cross K_a for a population initially at a density $y_0 = 0$. In figure (a), the MFPT is given using the method of successive approximations, while in (b), we ran 10 000 simulations of the introduction process starting at $y_0 = 0$ and computed the mean time to cross K_a . We have represented the MFPT for

different values of the variance, *i.e.* for different values of c_p .

We describe this figure starting from the deterministic case (dotted curve) to the MFPTs obtained with an increasing variance. Using first the deterministic case is useful since it is more easy to manipulate and results are directly understandable. The deterministic MFPT is either increasing or decreasing with respect to the period of introduction. Local minima are obtained when a given number of introduction events allow to cross K_a . For instance, the global minimum here is given for a period $T = 3.34$, which is exactly what it is needed to cross K_a in one introduction. Then, the MFPT is increasing linearly with a slope T . The second minimum is when the target size K_a is crossed the best way with two introduction events etc. The decreasing modes are obtained when the cross of K_a passes from i introduction events to $i - 1$.

For a small variance ($c_p = 0.001$) in light gray, the MFPT becomes smoother than the deterministic curve. Typically, the fact that sizes are randomly distributed means that the feature observed in the deterministic curve that is disrupted by integers of introduction events needed is now less brutal. When the introduction process is entirely deterministic, there is an exact period for which the number of introduction events pass to the previous one, however, when introduction sizes are random (even with a small variance), there is no more such a brutal change between two numbers of introduction events needed. This characteristic is observed, for example, when the MFPT passes from (in average) from two introduction events to one : the curve is decreasing here while it was brutal with the deterministic process.

Since the passage from one integer introduction event to one less is now decreasing slowly, it means that the minima and maxima observed in the dotted curve are now decayed. This decay becomes more important with an increasing variability : we observe that the dark gray curve and black one own a global minimum for increasing period of introduction. Comparison does not stop here since the optimal value for the MFPT is increasing too with the variability of the introduction sizes. It means that the variability of introduction sizes

tends to increase the MFPT. Even if the mean size of introductions is constant, a larger variability in sizes reflects that unlucky introductions (below the mean μT) disadvantage more the time to establishment than lucky ones. For instance, always in Figure V.5, taking a large enough period of time such that, with small variance in introduction sizes, the target size is certainly crossed in one introduction event ($T \sim 4$). However, a larger variance can drastically make this introduction below the target size leading to a necessary second introduction to probably cross K_a . Very large variance ($c_p = 1$) really impacts the MFPT which becomes really large rather than smaller variances.

We also see that patterns that have been described for Figure V.5 (a) are globally obtained with the Monte Carlo simulations in (b), but with some noises in the curves.

Figures V.4, V.5 have been drawn with an introduction rate $\mu = 0.3$ which is here considered as a small introduction rate. This introduction rate is a bit larger than the minimum value of the growth function (-0.25 here with the set of parameters used). Typically, considering the third chapter with the deterministic model, we have that this introduction rate is always larger than the threshold value $\mu_s(0)$ such that the establishment is successfully obtained when above it. We computed things for a larger introduction rate $\mu = 0.5$ in Figure V.6.

In Figure V.6, we observe one particular difference with Figure V.5, the MFPT is not always decreasing for small periods. We use an introduction rate $\mu = 0.5$ in Figure V.6. In this particular case, small and frequent introductions are not as disadvantaged as in Figure V.5. We even observe that for a very large variance ($c_p = 1$), the MFPT is increasing for all values of the period (dotted curve). This characteristic is essentially due to the large introduction rate here that largely overcomes the negative growth due to strong Allee effects. μ is twice bigger than the fastest decrease observed for the set of parameters used : for the worst population level, the population may decrease of 0.25 unit of individual per unit time while we introduce, in average, 0.5 unit of individual per unit time. The introduction rate here is large enough to overwhelm the Allee effect and

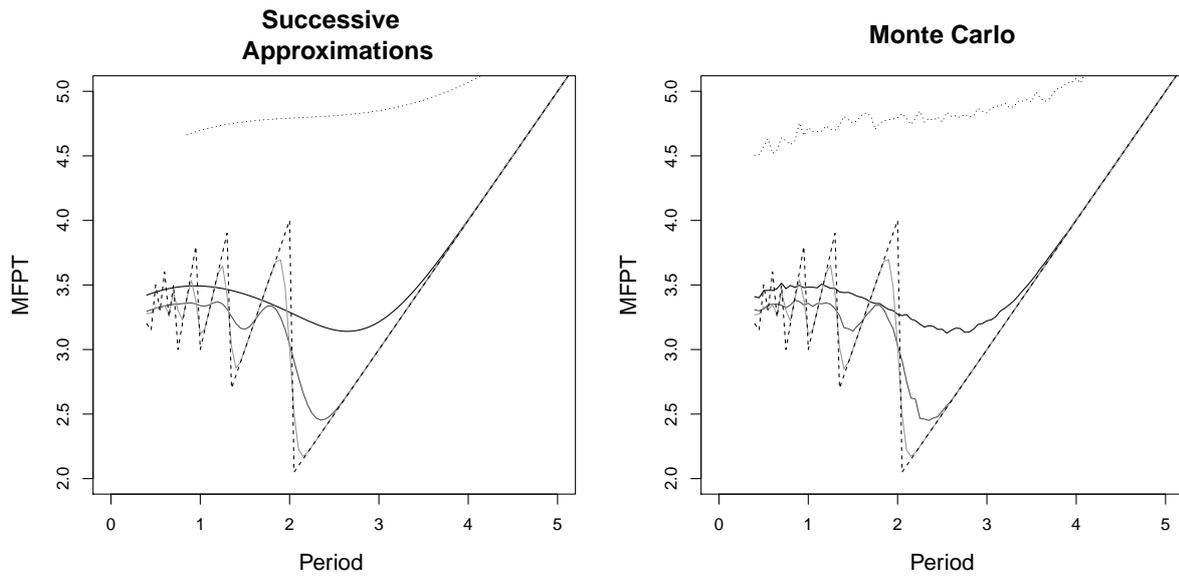


Figure V.6 (a) Mean First Passage Time for three different values of the coefficient of proportionality between the variance and the mean introduction size. The MFPT is given with respect to the period of introduction for a fixed value of $y_0 = 0$. (b) MFPT using 10 000 Monte Carlo simulations with the same parameters as (a). For both subfigures, dotted curves represent a very large variance with $c_p = 1$, black curves are drawn with $c_p = 0.1$, dark gray ones for $c_p = 0.01$ and light gray ones for $c_p = 0.001$.

the introduction process becomes more impacting than the continuous dynamics. We note here that for larger introduction rates that we do not represent here, the local minimum observed for very small periods in Figure V.6 becomes a global minimum, even for small coefficient of proportionality c_p .

Figure V.6 exhibits smaller values for the MFPT than V.5 since the introduction rate is larger. Moreover, the global minimum is now observed at a period around $T = 2$ for the deterministic process (so that a quantity $\mu T = 1 = K_a$ is introduced, see Table V.1). Except for the global monotonicity of the MFPT for small periods of introduction, the same patterns are observed as in Figure V.5.

Another interesting measure is the difference of distribution of the First Passage Time between temporal introduction strategies. We chose six values of the period between $T = 0.5$ and $T = 3$ with $\mu = 0.3$ and observed the distribution of the First Passage Time using the Monte Carlo simulations. The mean first passage time E is decreasing with respect

to the period, as was expected since Figure V.5. The variance also is increasing when introductions become small and frequent. The latter observation comes from the fact that more introductions are needed when the introduction sizes are small, so that fluctuations in introduction sizes occur many times rather than for rarer and larger introductions.

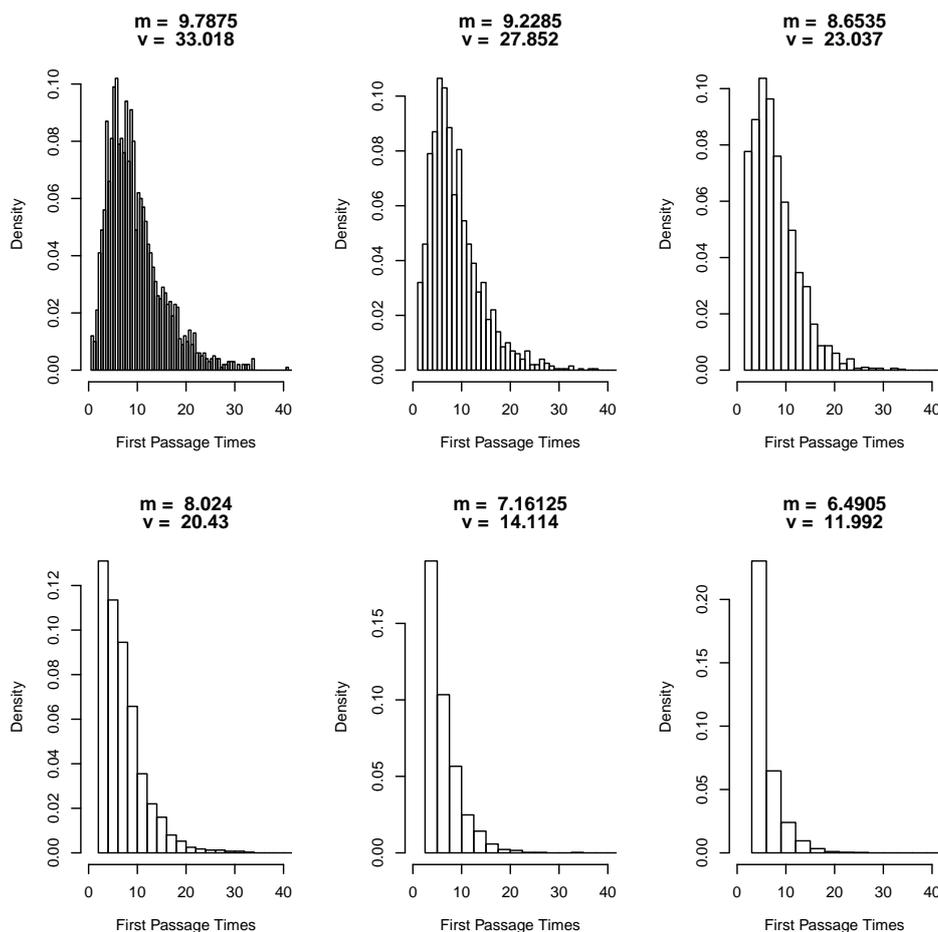


Figure V.7 Different distributions for an introduction rate $\mu = 0.3$ and different periods of introduction : T varies from 0.5 to 3 with a step of 0.5. The coefficient of proportionality is $c_p = 0.1$.

V.4.2 Failures in introductions

We now consider that failures in introduction events may occur. As we proposed with Equation (V.4), a failure is simply a null introduction size but the probability for such an event is positive with a weight w . From this consideration, we need to replace the function $\chi(\cdot)$ in Equation (V.41) by the function $\bar{\chi}(\cdot)$. We then obtain the following

integral equation of the MFPT :

$$E(y_0) = T + wE(y_1) + (1 - w) \int_0^{K_a - y_1} \chi(h_1)E(y_1 + h_1)dh_1. \quad (\text{V.43})$$

The latter equation just considers that if the first introduction event is a failure, then the remaining time is directly $E(y_1)$ with a probability w and if the first introduction is successfully done, the same integral as before describes the remaining time multiplied by the probability $1 - w$.

Using the same demographic parameters as before but with different probabilities to fail an introduction $w = 0.25$, $w = 0.5$ and $w = 0.75$. It means that we miss one, two or three over four introduction events, respectively, during the introduction process. We represent in Figure V.8 the MFPT for the population to cross K_a when the probability to fail an introduction enters into play.

In Figure V.8 (a), we represent the MFPT for a large variance (*i.e.* $c_p = 0.1$). In dashed, we have the same MFPT as the dark gray one from Figure V.6. In black, dark gray and light gray, we have drawn, respectively, the MFPT with a weight for the failure equal to $w = 0.25$, $w = 0.5$ and $w = 0.75$. When no failure occurs during the process, the MFPT was first increasing (a bit) until reach a local maximum, then decreasing until the global minimum and finally turn back in an increasing mode. The presence of failures seems to intensify the global minimum. Indeed, we observe that small and frequent introductions become really unfavorable. Even the slope of the MFPT, when it is increasing, becomes higher with the presence of failures in introduction since the slope is now equal to $T \left(\sum_0^{\infty} w^i \right) = \frac{T}{1-w}$. Thus, it is really advantageous to take an intermediate value for the period, and so for the introduction sizes, in order to successfully establish the population.

We could think that taking an introduction rate $\mu = 0.5$ with a probability of failure $w = 0.5$ is, in one sense, alike to take an introduction rate $\mu = 0.25$ without failures in

introduction. However, these situations are not similar since a change in the value of the introduction rate decays the global minimum (see the difference between Figure V.6 and V.5) while the presence of failures in introduction do not change the location of the global minimum (Figure V.8).

Concerning a smaller variability in introduction size in Figure V.8 (b), we observe the same patterns described above. However, since there are some fluctuations in the MFPT due to the number of introduction events needed to cross K_a , it is interesting to note here that the switches between two modes of introduction are now really pronounced. The magnitude between the global minimum and the last local maximum around $T = 2$ becomes really high when the probability w is large. A consequence of this is that one needs to be careful when one chooses the mode of introduction because the MFPT may become almost twice larger with $w = 0.5$ if we take a period just lower than $T = 2$ rather than just higher.

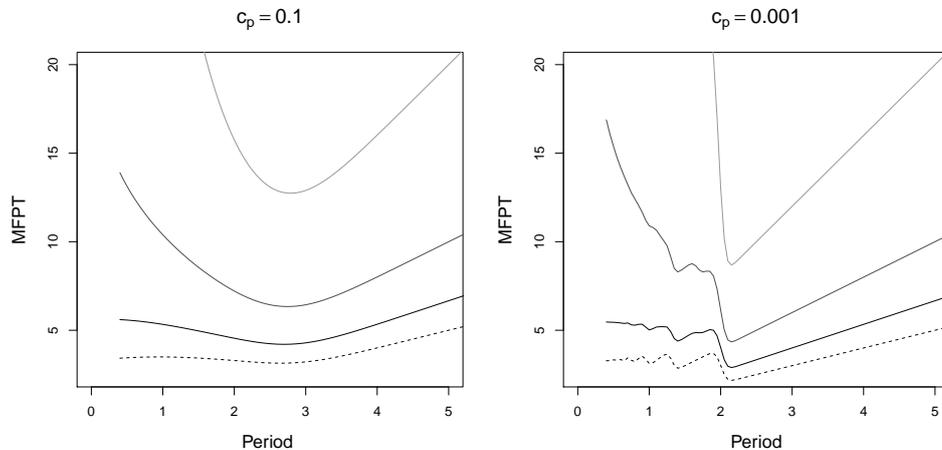


Figure V.8 MFPT for the population to cross K_a starting from an initial density $y_0 = 0$. In (a), a large variance is taken $c_p = 0.1$ while a small one is represented in (b), $c_p = 0.001$. Four values for probability to fail an introduction are depicted : $w = 0$ in dashed black, $w = 0.25$ in black, $w = 0.5$ in dark gray and $w = 0.75$ in light gray.

V.4.3 Catastrophes

If we consider that catastrophes occur during the introduction process, it means that randomly during the overall process, the population can be totally doomed, *i.e.* the size of the population becomes suddenly 0. Using the previous integral equation of the Mean First Passage Time (V.43) and including catastrophe occurrences during the process similarly as what we did to obtain Equation (V.30), the MFPT is as follows

$$E(y_0) = T + w \left(e^{-\lambda_c T} E(y_1) + (1 - e^{-\lambda_c T}) E(y_0) \right) + (1 - w) \left(e^{-\lambda_c T} \int_0^{K_a - y_1} \chi(h_1) E(y_1 + h_1) dh_1 + (1 - e^{-\lambda_c T}) \int_0^{K_a} \chi(h_1) E(h_1) dh_1 \right). \quad (\text{V.44})$$

In words, this equation computes the mean remaining time to cross K_a from an initial density of the population y_0 by considering that catastrophes may occur during any period and that a failure of the first introduction event may arise. Thus, there is a waiting time T until the first introduction. Then, if the first introduction has failed (with a probability w), whether no catastrophe occurred and then, the remaining time is $E(y_1)$ with a probability of $e^{-\lambda_c T}$ or a catastrophe sets the population to zero with a probability $1 - e^{-\lambda_c T}$ and then, the mean remaining time is $E(y_0)$. If the first introduction is successfully done with a probability $(1 - w)$, then we have two different terms : the first one concerning an introduction event without catastrophe before it and the second one with a catastrophe before.

We represent the MFPT to cross K_a from $y_0 = 0$ with different catastrophe probabilities in Figure V.9. Here we took $\lambda_c = 0.1, 0.2$ and 0.3 , meaning that for one unit of time, there is a probability around $0.1, 0.18$ and 0.26 to suffer from a catastrophe, respectively. In figure (a), we chose a large variance $c_p = 0.1$. In this case, we observe that the MFPT is essentially affected by catastrophe events for small introduction periods (*i.e.* to the left of the global maximum). This is because when introduction sizes are large enough, the presence of catastrophes does not influence the MFPT : one introduction will achieve

population establishment. However, catastrophe occurrences clearly makes the MFPT larger for smaller periods. It is interesting to note here that the MFPT stays concave in T for each value of the catastrophe rate in Figure V.9 while it becomes convex for large probability of failures in Figure V.8. In presence of catastrophe, the benefits of taking an intermediate value for periods of introduction become really important, as it has been noticed with failures in introduction.

In Figure V.9 (b), a smaller variance has been chosen $c_p = 0.001$. In this case, as it was first observed for small variance in Figure V.8 (b), the choice of the period should be determinant concerning the time to establish the population. Indeed, the variation of the MFPT, which is a pattern due to the small variability in introduction sizes, is more pronounced when catastrophes may occur during the introduction process (solid curves) than when no catastrophe occurrence appears (dashed curve).

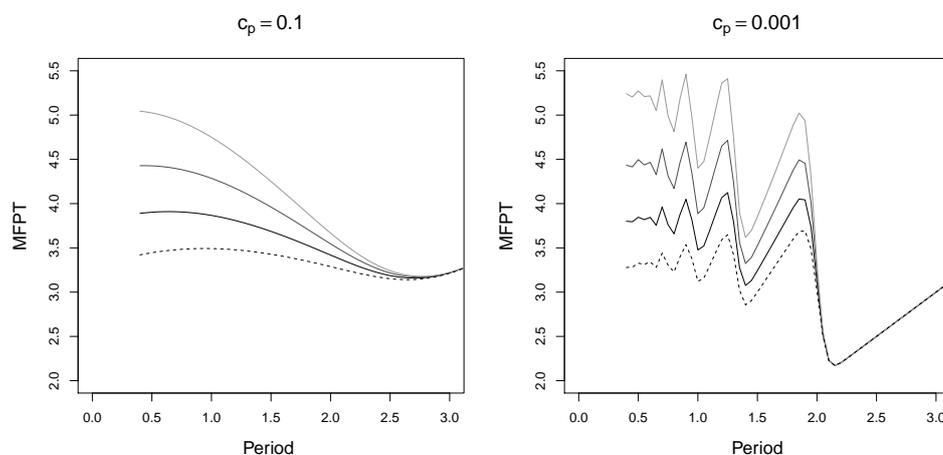


Figure V.9 MFPT for the population to cross K_a starting from an initial density $y_0 = 0$. In (a), a large variance is taken $c_p = 0.1$ while a small one is represented in (b), $c_p = 0.001$. Four values for poisson parameter λ_c are chosen : $\lambda_c = 0$ in dashed black, $\lambda_c = 0.1$ in black, $\lambda_c = 0.2$ in dark gray and $\lambda_c = 0.3$ in light gray.

We also represent what can happen when catastrophe and failures in introduction may arise in Figure V.10. As expected, the presence of both factors lead to a mix of effects that were present in Figures V.8 and V.9.

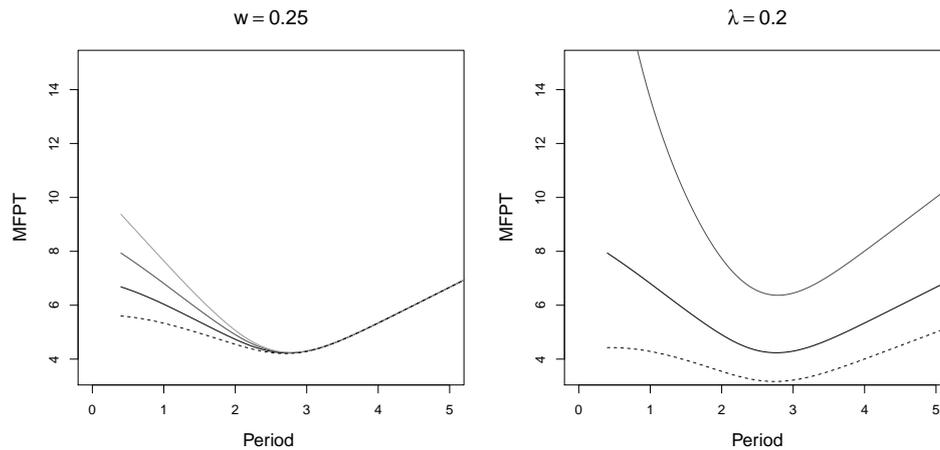


Figure V.10 MFPT for the population to cross K_a starting from an initial density $y_0 = 0$. In (a), a fixed probability to fail an introduction is taken $w = 0.25$ while a fixed value of the catastrophe rate is given in (b). Four values for Poisson parameter are represented in (a) : $\lambda_c = 0$ in dashed black, $\lambda_c = 0.1$ in black, $\lambda_c = 0.2$ in dark gray and $\lambda_c = 0.3$ in light gray. Three values for probability to fail an introduction are depicted for (b) : $w = 0$ in dashed black, $w = 0.25$ in black and $w = 0.5$ in dark gray.

V.5 Discussion

Since the number of endangered species faces important increases, their management is becoming of major importance (Seddon *et al.*, 2007). Investigating issues such that introductions or reintroductions of population implies to make some preliminary studies carefully. Such studies aim to understand and prevent what are the causes of potential failures or successes. When studying the introduction of populations, the biology of small population is often invoked (Fauvergue *et al.*, 2012), and demographic Allee effects are a potential biotic factor that can affect the chance of establishment of the population. The impact of Allee effects among introduced populations has a significant importance according to biologists, either in the domain of invasion (Taylor and Hastings, 2005; Tobin *et al.*, 2011), conservation (Deredec and Courchamp, 2007), or even other deliberate introductions such as biological control (Grevstad, 1999b; Shea and Possingham, 2000; Fauvergue *et al.*, 2012). While this work aims to investigate temporal introduction strategies of populations subject to Allee effects, other factors may affect the probability of establishment. Stochasticity in arrival conditions, that can be seen as some form of

demographic stochasticity (Simberloff, 2009), or environmental fluctuations such as catastrophe occurrences (Lande, 1993), may also be factors that impact the establishment of a population.

In this context, we have proposed a hybrid modelling framework in different sense : the model is impulsive, so that an Ordinary Differential Equation is proposed to represent intrinsic population dynamics subject to strong demographic Allee effects while discrete events perturb the density level of the population to represent introductions and catastrophes. Introduction events instantaneously increase the population while catastrophe occurrences kill the whole population. The model is also hybrid in the sense that deterministic variables (for instance, population density) are associated with stochastic ones (introduction sizes, catastrophes). We indeed have considered that introduction sizes and time intervals between introduction events were randomly distributed. Further, to allow comparisons between different temporal introduction strategies, we considered that sizes were distributed with a mean value equal to the product of a mean introduction rate and the mean time between introduction events (Mailleret and Grogard, 2006, 2009). This way, introduction strategies ranging from small and frequent introduction events to rare and large were possible with a fixed introduction rate.

Since the MFPT seems to be an appropriate metric to quantify the success of the introduction process (Dennis, 2002; Drake and Lodge, 2006; Drury *et al.*, 2007), we computed it using approaches similar to those in Masoliver (1987) and obtained an integral equation defining the MFPT. Based on the method of successive approximations, we have proposed an algorithm to compute the MFPT numerically. Using Banach's fixed point theorem, we investigated convergence of this algorithm to a fixed point corresponding to the solution defined by the integral equation of the MFPT. The technique shown to be much more efficient than Monte Carlo simulations.

We first investigated the variability of introduction sizes. First, we established that the introduction rate, *i.e.* the propagule pressure, has a major role concerning establishment

success. The MFPT is decreasing with respect to the introduction rate, meaning this parameter is probably of primary importance concerning the establishment success of a population. This is in line with many observations of biologists (Lockwood *et al.*, 2005; Colautti *et al.*, 2006; Simberloff, 2009; Blackburn *et al.*, 2013), and with intuition. However, by fixing this propagule pressure, we were able to understand what component of propagule pressure was likely to improve establishment success. With a fixed introduction rate, we were able to highlight the existence of an optimal value for the period of introduction, *i.e.* an optimal introduction size, such that the MFPT is minimal; this global minimum is decreasing with the introduction rate (see where are the minima of the MFPT between Figures V.6 and V.5). Further, it seems that higher variance in the introduction sizes imply higher MFPT for the population to cross the target size. Thus, it seems that when a large difference appears in magnitudes of introduction sizes, small sizes impact the establishment more negatively than the larger ones positively influence it.

However, something interesting is that the presence of variability seems to negatively impact the optimal value of the MFPT. The minimum value of the MFPT is increasing with respect to the variance of introduction sizes, meaning that variability in sizes hinders establishment success, which is to our knowledge, an original result concerning introduction processes using sequential introductions.

Presence of failures in introduction sizes trivially increases the MFPT for all ranges of introduction sizes. The presence of such factors during the process particularly impacts small introduction events and large ones, *i.e.* using the optimal value becomes really beneficial, as it is shown in Figure V.8. In presence of small variance in introduction sizes, this characteristic becomes steep (see Figure V.8 (b)) and the choice of an appropriate period of introduction, and hence of an introduction size, becomes really of primary importance.

Catastrophes occurring during the introduction process just impact the MFPT when small periods of introduction are used. The optimal value of the MFPT does not change and larger periods are not influenced by catastrophes. Using a spatial approach, Grevstad

(1999b) observed that environmental stochasticity negatively impacts the probability of establishment for all range of introduction sizes. This was observable in our work for introduction sizes that do not allow to cross the target size in a single introduction event.

The presence of environmental stochasticity and Allee effects among the introduced population really hinders the MFPT for small introduction sizes compared to when only Allee effects are present. This is not what we expected since it is often invoked that, in presence of environmental stochasticity, individuals face difficulties to recover from negative conditions when they are introduced rarely (Simberloff, 2009). Further, the rescue-effect invoked by Brown and Kodric-Brown (1977) saying that local individuals may be rescued by fast introduction events has not been observed in this work. However, this is in line with experiments that have been done in populations subject to mate-finding Allee effects in Hopper and Roush (1993) where the authors found that Allee effects affect more the establishment than environmental stochasticity. Another experimental study recently proposed by Sinclair and Arnott (2016) showed that introduction size is always the best predictor of success in sexually reproducing populations.

Cassey *et al.* (2014) also found that random environmental effects, *i.e.* environmental stochasticity, have less influence on establishment than other factors, but here, we clearly have seen that catastrophe occurrences does have negative repercussions on the introduction process, especially when several introductions have to be done before the success.

This work is still in progress since we would like to obtain results when the target size is larger than the Allee threshold. Such a work has been recently done in Wittmann *et al.* (2014) in which the authors have investigated what component of propagule pressure was likely to improve the chance of establishment in function of the mean per capita growth rate. They observed that, in negative (per capita growth rate always negative) or mixed scenario (negative then positive per capita growth rate), larger introduction sizes were the best predictor for the establishment success of the population. As shown in Section V.2 and V.3, all the theoretical elements are in place for the analysis of this situation.

The corresponding results will soon be obtained through well-chosen simulations.

A possible continuation of such works would be to take into account demographic stochasticity among the introduced population. One way to do it is to change the approach used here to model the intrinsic population dynamics. The deterministic approach used here using ODE to represent the dynamics could be changed into a model that mechanistically include demographic variability. This is what we have done in the next chapter, in which we use a birth-death process to represent the intrinsic population dynamics.

Chapitre VI

Introductions dans un monde stochastique

Sommaire

VI.1 Introduction	192
VI.2 Modélisation	194
VI.2.1 Dynamique intrinsèque	194
VI.2.2 Processus d'introduction	196
VI.2.3 Approche numérique	198
VI.3 Simulations	202
VI.3.1 Un monde entièrement stochastique	202
VI.3.2 Des introductions périodiques	209
VI.4 Discussion	212

Toujours dans un contexte d'introduction ou de r introduction d'une esp ce dans un habitat, nous allons proposer dans ce chapitre une mod lisation stochastique pour repr senter le processus d'introduction. Nous avons collabor  avec Vincent Calcagno (INRA, Institut Sophia Agrobiotech) pour ces diff rents travaux, que ce soit pour l' laboration du mod le, la r alisation du code ou l'analyse des r sultats obtenus. Le travail que nous allons montrer ici est encore   un stade relativement peu avanc  mais des premiers r sultats int ressants et diff rents de ceux obtenus dans le pr c dent chapitre nous laissent penser que ces travaux pourront  tre concluants dans un avenir assez proche.

VI.1 Introduction

Les trois pr c dents chapitres nous ont permis de repr senter les dynamiques de populations introduites de mani re d terministe. Les  quations Diff rentielles Ordinaires ont  t  utilis es comme outils permettant de d crire comment  voluent les tailles des populations au cours du processus d'introduction, entre les l chers d'individus. Nous avons jusqu'  pr sent repr sent  les comportements des individus au niveau de la population en consid rant de mani re m canistique ou ph nom nologique les effets Allee que pouvait subir la population. Les caract ristiques des individus  taient retranscrites avec des param tres repr sant globalement le comportement de l'ensemble des individus. Cette repr sentation   l' chelle de la population permet des analyses math matiques solides et les mod les de ce type ont  t  largement utilis s par le pass . Cependant, cette repr sentation ne prend pas en compte ce qu'il se passe au niveau de l'individu. En effet, les individus sont diff rents et contribuent   la dynamique de la population diff remment les uns des autres. Nous allons dans ce chapitre utiliser un autre formalisme pour repr senter les dynamiques de populations : le processus de naissance et mort ([Bailey, 1964](#); [MacArthur and Wilson, 1967](#); [Cox and Miller, 1977](#); [Gardiner, 2004](#)). Ce sch ma de repr sentation est un processus de Markov   temps continu o  les  tats discrets repr sentent la taille de la population. La complexit  et l'exactitude d'une dynamique de population est tr s

difficile à représenter, c'est pourquoi certains aspects de la croissance d'une population peuvent être mieux représentés par une approche stochastique (Goel and Richter-Dyn, 1974), comme c'est le cas avec les événements de naissance et de mort survenant pendant le processus d'introduction d'une espèce.

Cette représentation permet notamment de prendre en considération les fluctuations des taux de croissance qui entraînent ce qu'on appelle la stochasticité démographique (Lande, 1993). Les individus vont naître et mourir selon des taux de natalité et mortalité, faisant varier la taille de la population. Nous avons déjà détaillé les premiers modèles classiques permettant de représenter la dynamique d'une population dans la deuxième partie du chapitre II (II.2) en introduisant quelques notions théoriques permettant l'analyse de ces modèles. Cependant, nous n'avons pas encore précisé comment nous allons représenter les introductions répétées des individus. Les premiers modèles à ce sujet ont considéré une immigration constante dans le taux de natalité (Karlin and McGregor, 1958; Bailey, 1964; Goel and Richter-Dyn, 1974). Ici, nous allons ajouter les événements "introduction" au processus pour marquer le fait que les introductions vont réellement faire augmenter instantanément la population à un niveau plus élevé. Le saut sera la taille de l'introduction, et non un incrément de 1 comme le ferait une naissance par exemple. De la même façon, l'évènement catastrophe dans le processus marquera l'extinction de la population de manière aléatoire.

Cet aspect de la modélisation sera traité dans la prochaine section où nous allons détailler quelles dynamiques nous allons utiliser et comment nous allons représenter les introductions successives d'individus mais aussi la stochasticité environnementale, représentée sous forme de catastrophes. Dans la troisième section, nous montrerons quels sont les résultats obtenus par de telles approches. Cette section permettra aussi de comparer les résultats obtenus analytiquement avec le modèle déterministe pour les dynamiques de population et stochastique pour les introductions. Enfin, nous discuterons des résultats obtenus et nous proposerons de possibles approches pour continuer ce travail qui est encore en construction.

VI.2 Modélisation

Nous allons définir ici comment représenter un processus d'introduction dans lequel les évènements biotiques et abiotiques sont représentés de manière aléatoire. La naissance et le décès des individus, ainsi que les introductions seront considérés comme des évènements survenant aléatoirement dans le temps. De plus, la taille des introductions sera aussi distribuée. La modélisation qui en découle se distingue alors en deux parties : une décrivant la dynamique intrinsèque de la population et l'autre reflétant le processus d'introduction.

VI.2.1 Dynamique intrinsèque

Les processus de naissance-décès sont des processus de Markov à temps continu, dont les états représentent la taille de la population. Les processus démographiques ne vont dépendre que de la taille de la population. Ainsi, la natalité et la mortalité de chaque individu ne dépendront que de la taille de la population au temps t . En notant respectivement $b(i)$ et $d(i)$ les taux de natalité et mortalité des individus de la population de taille i , le taux d'arrivée de sauts d'un état i à un état j , noté λ_{ij}^g est alors donné par :

$$\lambda_{ij}^g = \begin{cases} b(i) & \text{pour } j = i + 1 \\ d(i) & \text{pour } j = i - 1 \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases} \quad (\text{VI.1})$$

Nous avons donné des exemples dans le chapitre II concernant les taux de natalité et mortalité. Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser aux populations subissant des effets Allee. En prenant en compte une dynamique de population dont les taux de natalité

et mortalité sont donnés par (VI.1), nous avons le générateur infinitésimal suivant

$$R^g = \begin{pmatrix} 0 & d(1) & & & 0 \\ 0 & -d(1) - b(1) & d(2) & & \\ & b(1) & -d(2) - b(2) & d(3) & \\ 0 & & \ddots & \ddots & \ddots \end{pmatrix} \quad (\text{VI.2})$$

Nous allons reprendre le modèle donné par l'équation (II.60) que nous redonnons ici en utilisant le formalisme de l'équation (VI.1) :

$$\begin{cases} b(i) = bi + b_2i^2 + b_3i^3, \\ d(i) = di. \end{cases} \quad (\text{VI.3})$$

Pour faire l'analogie avec le modèle décrivant des effets Allee démographiques forts déterministe (voir l'équation (II.6)) où r représente le taux de croissance maximal en l'absence d'effets Allee, K_a est le seuil de Allee et K la capacité d'accueil de la population :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{K_a} - 1\right).$$

On peut utiliser le taux de croissance net $b(n) - d(n)$ du modèle (VI.3) pour retrouver la fonction de croissance moyenne définie par l'équation ci-dessus. On obtient alors

$$b - d = r, \quad b_2 = r \frac{(K_a + K)}{K_a K} \quad \text{et} \quad b_3 = \frac{-r}{K_a K}. \quad (\text{VI.4})$$

On note qu'il nous reste un degré de liberté dans le choix des paramètres b et d .

Sur les bases d'une dynamique de population constituée des équations (VI.1) et (VI.3), nous souhaitons étudier comment les effets Allee démographiques forts représentés par l'équation (VI.3) affectent le processus d'introduction.

VI.2.2 Processus d'introduction

Nous allons d sormais d finir les transitions possibles du processus d'introduction en dehors de la dynamique de la population. Nous allons nous concentrer ici sur les introductions qui augmentent la taille de la population en diff rents instants et les catastrophes qui conduisent   l'extinction de la population de mani re al atoire pendant le processus.

En consid rant T le temps moyen entre deux introductions, le taux d'arriv e d'une introduction est donc $\frac{1}{T}$. Nous allons supposer que les tailles d'introduction sont distribu es (discr tement). Cela implique qu'il y a plusieurs  v nements possibles d finissant une introduction. Ici, nous allons supposer que le support de la loi discr te utilis e est infini et nous noterons $L(i)$, $i \geq 0$, la probabilit  que l'introduction soit de taille i . Ainsi, le taux d'arriv e d'une introduction i est $\frac{L(i)}{T}$, et le taux d'arriv e d'un saut positif est

$$\frac{\sum_{i=1}^{\infty} L(i)}{T} = \frac{1 - L(0)}{T}.$$

Il est important en effet de distinguer les sauts nuls des sauts positifs puisqu'ils ne changent pas l' tat dans lequel se trouve le processus stochastique. Ainsi, nous n'allons repr senter que les sauts positifs qui impactent r ellement le processus stochastique.

Comme dans le chapitre pr c dent, les sauts ont aussi la possibilit  d' chouer. En notant cette probabilit  w , le taux d'arriv e d'un saut non nul est donc :

$$\frac{\sum_{i=1}^{\infty} L(i)}{T} (1 - w) = \frac{1 - L(0)}{T} (1 - w). \quad (\text{VI.5})$$

Nous supposons ici que les catastrophes d truisent la population d j  pr sente dans le milieu. Le param tre d crivant le taux d'arriv e des catastrophes est not  C . Ainsi, le taux

d'arrivée d'un évènement quelconque à l'état i vers un autre état a la forme suivante :

$$\lambda(i) = b(i) + d(i) + \frac{(1-L(0))}{T}(1-w) + C. \quad (\text{VI.6})$$

De manière similaire à un processus de naissance-décès classique, la probabilité qu'un certain évènement survienne sachant qu'un évènement a lieu est le ratio entre le taux d'arrivée de cet évènement et le taux d'arrivée d'un évènement quelconque. En rappelant que les éléments du générateur infinitésimal s'écrivent ainsi :

$$\begin{cases} R_{jj} = -\lambda(j) \\ R_{ij} = Q_{ij}\lambda(j) = q_{ji}\lambda(j) \end{cases} \quad (\text{VI.7})$$

Il devient alors possible d'écrire le générateur infinitésimal de tout le processus d'introduction :

$$R = \begin{pmatrix} \frac{(1-L(0))(1-w)}{T} & C + d(1) & C & \dots \\ \frac{L(1)(1-w)}{T} & -\lambda(1) & d(2) & \dots \\ \frac{L(2)(1-w)}{T} & b(1) + \frac{L(1)(1-w)}{T} & -\lambda(2) & \dots \\ \frac{L(3)(1-w)}{T} & \frac{L(2)(1-w)}{T} & b(2) + \frac{L(1)(1-w)}{T} & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix} \quad (\text{VI.8})$$

Attention, il faut aussi noter que les évènements "catastrophe", "naissance" et "mort" ne provoquent pas de changement d'état quand la taille de la population est nulle. Le taux d'arrivée d'un évènement quelconque ne concerne dans ce cas qu'une introduction réussie et est alors $\frac{(1-L(0))(1-w)}{T}$.

On obtient alors les équations maîtresses suivantes (équations (II.56) du chapitre II)

$$\begin{cases} \dot{p}_{i0} = \frac{(1-L(0))(1-w)}{T} p_{i0}(t) + C \sum_{j=1}^{\infty} p_{ij}(t), \\ \dot{p}_{ij} = Cp_{ij}(t) + d(j)p_{i,j-1}(t) - \lambda(j)p_{ij} + b(j)p_{i,j+1} + \sum_{l=j+1}^{\infty} \frac{L(l)(1-w)p_{il}}{T}, \end{cases} \quad (\text{VI.9})$$

où les $p_{ij}(t)$ représentent la probabilité de passer de l'état i à l'état j en un temps t , et $p_{ij} = P_{ji}$ si on reprend les notations du chapitre II.

VI.2.3 Approche numérique

Nous avons lancé des simulations du processus stochastique en initialisant la taille de la population à 0 et en arrêtant les simulations lorsque le processus atteint une taille cible. Ici, la taille souhaitée est le seuil de Allee que nous allons expliciter plus tard. Nous avons ensuite moyennisé le temps de passage de la taille de la population à la taille cible, ce qui nous donne le MFPT (*Mean First Passage Time*).

Lâchers à intervalles de temps stochastiques

La dynamique de population de l'espèce introduite est donnée par les taux de natalité et mortalité proposés dans l'équation (VI.3). Les paramètres démographiques sont résumés dans la table VI.1 avec leur valeur et leur sens. Les introductions successives sont représentées par les taux $L(i)$, qui donnent le taux de transition d'un lâcher de taille i . Ces taux sont déterminés en fonction de la distribution des sauts. Pour garder une ligne directrice avec le chapitre précédent et pouvoir comparer les résultats, nous avons choisi de distribuer les tailles de sauts par une loi lognormale, que nous discrétisons. Ainsi, en considérant que la taille moyenne des lâchers est donnée par le produit du taux d'introduction μ et du temps moyen séparant deux introductions T , nous considérons que les tailles de lâchers suivent une loi lognormale $S \sim \text{log}\mathcal{N}(\alpha, \beta)$ discrétisée (la taille de l'introduction est la valeur tirée dans la lognormale arrondie à l'entier le plus proche). Le paramètre c_p

représente le coefficient de proportionalité entre la moyenne des sauts et leur variance. En notant α le paramètre de localisation et β le paramètre d'échelle de la loi normale associée, il est possible de les écrire en fonction de la taille moyenne d'introduction notée μT et la variance notée $c_p \mu T$:

$$\begin{aligned}\alpha &= \ln \left(\frac{\mu T}{\sqrt{1 + \frac{c_p}{\mu T}}} \right) \\ \beta &= \sqrt{\ln \left(1 + \frac{c_p}{\mu T} \right)},\end{aligned}\tag{VI.10}$$

Les précédents paramètres représentant la façon dont les lâchers sont représentés sont donnés dans la table VI.1. Concernant les catastrophes, nous avons noté C leur taux d'arrivée. Elles détruisent instantanément toute la population présente dans le milieu.

Notre programme est basé sur l'algorithme de Gillespie (Gillespie, 1977). Initialement, l'algorithme permettait une simulation discrète et stochastique d'un système chimique avec peu de réactifs. On y représente les collisions entre particules lors d'une réaction chimique. Les collisions sont le fruit du hasard, mais leur taux dépend du nombre de particules présentes dans le mélange. Une trajectoire correspondant à une seule simulation de l'algorithme représente un échantillon exact de ce qui peut effectivement se produire lors de la réaction.

Dans notre cas, nous remplaçons les particules par des individus et nous utilisons cet algorithme afin de représenter les possibles trajectoires de la taille de la population pendant le processus d'introduction. Nous lançons 10 000 trajectoires différentes sur lesquelles nous sauvegardons les premiers temps de passage de la taille de la population à la taille cible et on garde le temps moyen ainsi que la variance de l'ensemble des simulations. La taille cible ici est le seuil de Allee $K_a = 40$.

Puisque nous cherchons à atteindre le seuil de Allee, nous avons défini un tableau avant d'entrer dans la grande boucle permettant de calculer les MFPT, tous les taux possibles

Paramètres démographiques	Sens	Valeurs
b	Composante linéaire du taux de natalité	[0, 2.8]
b_2	Composante quadratique	(VI.4)
b_3	Composante cubique	(VI.4)
d	Taux de mortalité	[0.2, 3]
Analogie déterministe		Valeurs
r	taux de croissance minimale	0.2
K_a	Seuil de Allee	40
K	Composante cubique	400
Paramètres d'introduction		Valeurs
μ	taux d'introduction moyen	[1, 30]
T	Periode d'introduction	[0.25 : 0.25 : 20]
μT	Taille moyenne d'introduction	-
c_p	Coeff. de proportionalité	[0.1, 10]
$c_p \mu T$	Variance des tailles de sauts	-
α	Paramètre de location	-
β	Paramètre d'échelle	-
Paramètres des catastrophes		Valeurs
C	Taux d'arrivée	0, 0.01, 0.02

Table VI.1 paramètres utilisés pour représenter le processus d'introduction dans son ensemble. On donne leur sens ainsi que leurs valeurs lorsqu'on les connaît.

pour toutes les tailles de population entre 0 et 40. Cela permet d'optimiser l'algorithme de Gillespie puisqu'on ne recalcule pas à chaque itération les taux d'arrivée de chaque évènement.

On rappelle que les temps d'attente entre chaque évènement sont distribués par une loi exponentielle. Puisque quatre évènements peuvent avoir lieu, le temps moyen d'arrivée d'un évènement, quel qu'il soit, est $1/\lambda(i)$ où $\lambda(i)$ est la somme des taux d'arrivée des évènements lorsque la population est de taille i . Il est possible d'optimiser cela encore un peu plus, nous avons en effet considéré que les temps entre chaque évènement est $1/\lambda(i)$, c'est-à-dire le temps moyen entre chaque évènement, ce qui n'impacte pas le MFPT obtenu. Une fois qu'un évènement a lieu, on effectue un tirage aléatoire d'une variable

uniforme entre 0 et 1, l'évènement est alors celui dont la probabilité est la plus proche (supérieurement) du tirage effectué.

Nous avons modifié un code Java de Vincent Calcagno avec qui nous avons collaboré afin de calculer les temps de passage de la taille de la population au seuil. Une fois les MFPT calculés pour toutes les tailles d'introduction moyennes entre 1 et 80, c'est-à-dire pour les périodes d'introduction entre 0.25 et 20, et un taux d'introduction fixé $\mu = 4$, les paramètres utilisés et les données obtenues sont écrits dans un fichier texte géré avec R pour tracer les figures représentant les MFPT.

Les simulations que nous avons lancées ont une condition initiale nulle, c'est-à-dire que la taille de la population est nulle au début du processus. Une simulation s'arrête lorsque la taille de la population dépasse le seuil de Allee. Si une simulation n'atteint pas la taille souhaitée avant un temps physique fixé, l'ensemble des simulations est arrêté. Ce cas de figure n'est pas arrivé lors des simulations que nous allons présenter dans la prochaine section.

Introductions périodiques

Nous avons aussi considéré des processus d'introduction où les intervalles de temps entre les lâchers sont périodiques. Pour réaliser un tel processus, il suffit simplement de considérer un processus naissance-décès classique auquel on ajoute les catastrophes. Cependant, à intervalle régulier, la taille de la population augmente par un lâcher distribué par une lognormale, comme c'était le cas précédemment avec le modèle entièrement stochastique.

On notera ici que l'aspect non aléatoire des temps d'introduction nous empêche d'encore nous servir des intervalles de temps moyens pour les évènements. Ceux-ci nécessitent alors des tirages aléatoires dans une loi exponentielle et une comparaison entre ce temps obtenu et le prochain temps d'introduction pour savoir quel évènement a lieu.

VI.3 Simulations

Les r sultats que nous allons proposer portent essentiellement sur le temps moyen mis par une population pour atteindre une certaine taille. Ainsi, en partant d'une taille initiale nulle, nous souhaitons conna tre le meilleur mode d'introduction possible en consid rant le fait que le taux d'introduction moyen est constant. Cela nous permettra notamment de comparer les r sultats avec ceux des chapitres pr c dents o  nous avons utilis  une mod lisation hybride m langeant les EDOs pour repr senter la dynamique de la population et des lâchers p riodiques de tailles al atoires. Cette section se divise en trois parties : la premi re consiste    tudier les MFPT d'un processus d'introduction enti rement stochastique (*i.e.* les intervalles de temps entre les lâchers sont distribu s par une loi exponentielle), en analysant quels param tres de variabilit  impactent les strat gies d'introduction : variance des tailles d'introduction,  checs d'introduction et catastrophes. Ensuite, nous allons comparer les r sultats obtenus avec ceux d'un mod le dont les lâchers sont p riodiques. Enfin, nous comparerons les r sultats obtenus avec une mod lisation hybride o  la dynamique de la population introduite est donn e par une EDO.

VI.3.1 Un monde enti rement stochastique

Nous allons ici montrer les r sultats obtenus pour un processus d'introduction o  tous les aspects sont al atoires : la dynamique de la population, les tailles d'introductions, les temps d'attente entre les introductions, les  checs d'introduction ainsi que l'apparition de catastrophes.

Nous avons tenu   montrer certaines choses que nous n'avons pas forc ment observ es ou  voqu es dans le chapitre pr c dent avec la mod lisation hybride. Par exemple, nous allons prendre en compte une plus large gamme de pressions de propagules. En regardant la figure VI.1 par exemple, nous  tudions   la fois les effets de la pression de propagule entre chaque sous-figure et la variabilit  des tailles de lâchers sur chaque sous-figure. Dans

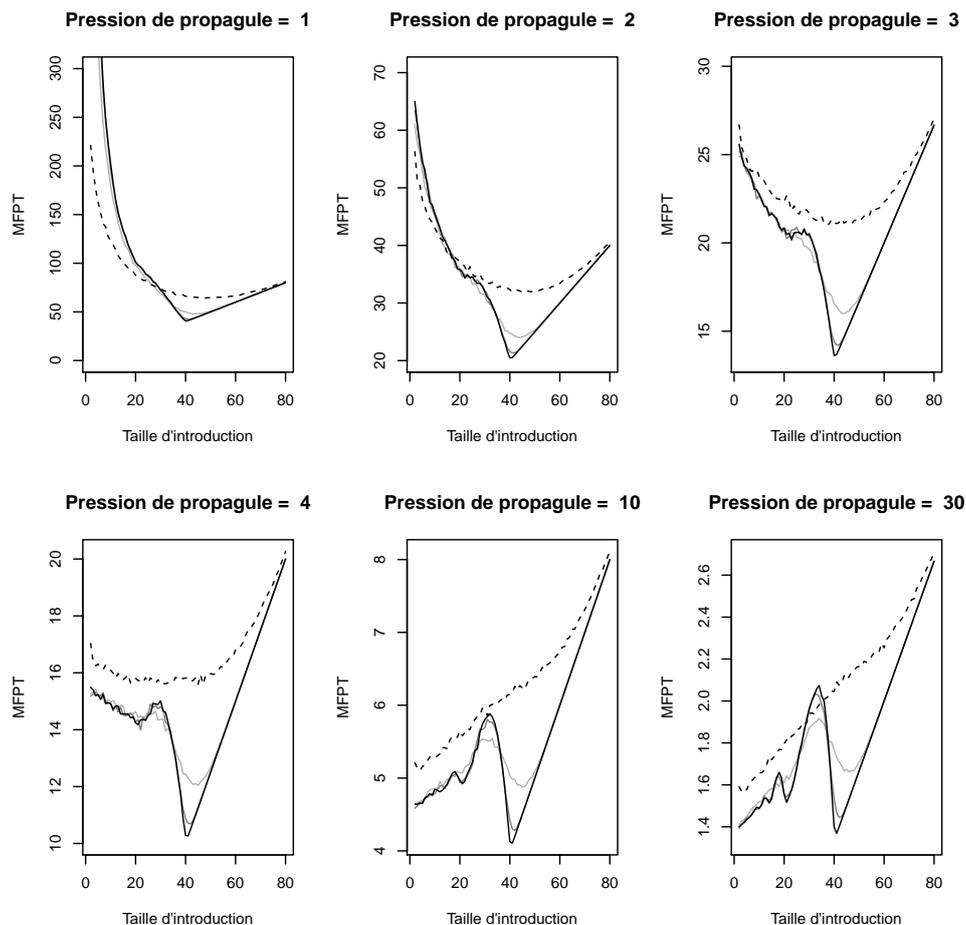


Figure VI.1 Temps de passage pour la population de dépasser la taille K_a en partant d'une densité initiale nulle. Six valeurs pour la pression de propagule sont comparées : $\mu = 1$, $\mu = 2$, $\mu = 3$, $\mu = 4$, $\mu = 10$ et $\mu = 30$. Pour chaque valeur de propagule, quatre variances pour les tailles de lâchers sont proposées selon le coefficient de proportionnalité c_p : $c_p = 0.01$ (noir), $c_p = 0.1$ (gris foncé), $c_p = 1$ (gris clair) et $c_p = 10$ (pointillé). Attention, les échelles ne sont pas les mêmes en ce qui concerne l'axe des ordonnées.

cette figure, seules la pression de propagule et la variabilité des tailles d'introduction sont étudiées, il n'y a pas d'échecs dans les introductions ou de catastrophes.

Sur cette figure, on remarque que pour des petites pressions de propagule (jusqu'à $\mu = 4$), les petits lâchers sont défavorables et une taille de saut optimale est observée légèrement au-dessus de 40 unités d'individus (soit K_a). Cette optimum croît à mesure que la variance augmente. Les deux précédentes remarques étaient notifiées dans le chapitre précédent. Une nouveauté ici est que pour de petites pressions de propagules ($\mu = 1$ et $\mu = 2$) et de grandes variances ($c_p = 10$), les petits lâchers sont moins défavorables que lorsqu'ils

sont faiblement variables. Ainsi, sur la figure VI.1, on voit la courbe en pointillés être plus basse que les autres pour des petits lâchers. Cependant, le minimum du MFPT de cette courbe est supérieur aux autres. Donc la variabilité des lâchers semble favoriser les petits lâchers mais pas les grands (ceci est vrai uniquement pour les petites pressions de propagule). Cet effet s'amenuise à mesure que la pression augmente et dès que la pression dépasse $\mu = 3$ sur la figure, le MFPT avec une grande variance reste toujours au-dessus des MFPT avec une plus faible variance ($c_p = 3$, $c_p = 4$ et $c_p = 10$).

On remarque sur cette même figure que la pression de propagule impacte l'importance des petites introductions lorsqu'elle devient grande. En effet, pour une pression assez forte ($\mu = 10$ et $\mu = 30$), le MFPT devient croissant pour de petits lâchers alors qu'il était décroissant pour de plus petites pressions. Le MFPT devient aussi petit (courbe noire), voire plus petit (courbes grises) par rapport à l'optimum en taille d'introduction de 40 pour de très grandes pressions. Nous avons peu abordé le sujet dans le chapitre précédent ; nous insistons donc sur cette caractéristique ici : lorsque la pression de propagule est extrêmement élevée, le MFPT est d'abord croissant pour de petites tailles d'introductions. Lorsque la période d'introduction est très petite, il y a beaucoup plus d'évènements d'introductions que de naissances/morts (avec des effets Allee, ce sont plutôt des évènements de mort, en l'occurrence). Les effets Allee seraient donc très peu présents par rapport à des tailles d'introductions intermédiaires où des morts peuvent survenir entre deux introductions. Ceci finit par désavantager le processus d'introduction pour des tailles d'introduction intermédiaire.

On note aussi, pour de petites et moyennes variances (les courbes continues), l'apparition de variations lorsque la pression augmente. Par exemple, pour une très grande pression de propagule ($\mu = 30$), les courbes continues montrent des minima et maxima locaux. Ces extrema proviennent du nombre entier quasiment constant pour chaque taille d'introduction nécessaire pour surpasser K_a . Ces variations étaient déjà présentes dans le chapitre précédent lorsque la variabilité des lâchers était faible (cf. Figures V.5 et V.6 par exemple). De plus, on note que ces effets se dissipent à mesure que la variabilité des

tailles d'introduction augmente comme c'est le cas en comparant les courbes noires et grises pour de grandes pressions de propagule. Ces effets disparaissent complètement si la variance est très grande (courbe en pointillée).

La figure VI.1 présente une caractéristique intéressante concernant les grandes variances pour les tailles d'introduction. En effet, on remarque que pour de grandes pressions de propagules ($\mu = 10$ et $\mu = 30$), le MFPT est *toujours* croissant pour $c_p = 10$ (en pointillé). La grande variabilité semble anihiler tout effet des nombres d'introduction nécessaires pour atteindre le seuil qui est présent pour de plus petites variabilités des tailles d'introduction. Lorsque la variabilité des tailles d'introduction est grande, les faire le plus fréquemment possible serait donc la manière optimale d'introduire les individus.

La figure VI.2 représente les MFPT pour la population de dépasser le seuil lorsque des introductions peuvent échouer. Nous y avons comparé les mêmes pressions de propagule que la figure VI.1 mais seulement pour de faibles ($c_p = 0.01$) et de très grandes variances ($c_p = 10$) des tailles de lâchers.

Le MFPT est plus grand lorsque la probabilité d'échec augmente. Cette probabilité n'influence pas la période optimale du MFPT. Les échecs amplifient les effets de variation dus au nombre d'introductions nécessaires pour surpasser K_a . C'est-à-dire que le choix du lâcher est de plus en plus déterminant pour la réussite du processus d'introduction. Par exemple, pour une pression de propagule $\mu = 30$, faire des introductions de taille 40 à 35 individus affecte particulièrement le temps de passage lorsque la probabilité d'échec est à 0.5 (pointillés noirs).

On notera sur cette figure que le MFPT pour de grandes variances de tailles d'introductions reste plus longtemps favorable pour de petits lâchers à mesure que la pression augmente lorsque les échecs sont présents que lorsqu'ils ne le sont pas. Par exemple, pour une pression de propagule $\mu = 3$, l'absence d'échecs d'introductions (courbes solides) montrent que les MFPT pour de grandes variations dans les tailles de lâchers (courbe grise) sont toujours moins favorables que les MFPT avec des petites variations de tailles

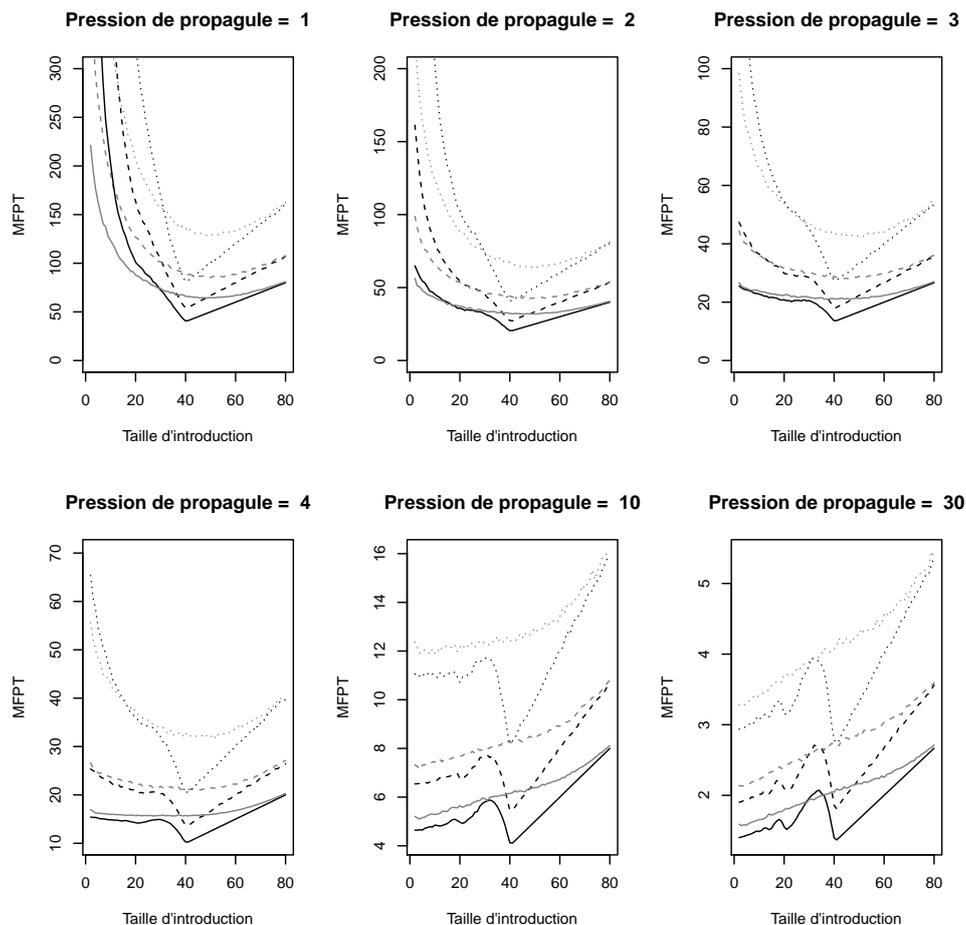


Figure VI.2 Temps de passage pour la population de surpasser la taille K_a en partant d'une densit  initiale nulle. Six valeurs pour la pression de propagule sont compar es : $\mu = 1$, $\mu = 2$, $\mu = 3$, $\mu = 4$, $\mu = 10$ et $\mu = 30$. Pour chaque valeur de propagule, deux variances pour les tailles de lâchers sont propos es selon le coefficient de proportionalit  c_p : $c_p = 0.01$ (noir) et $c_p = 10$ (gris). De plus, trois probabilit s d' checs des lâchers sont compar es : $w = 0$ (solide), $w = 0.25$ (tirets) et $w = 0.5$ (points).

d'introduction (courbe noire). Cependant, lorsque des  checs ont lieu (courbes en pointill s ou avec des tirets), les MFPT avec de grandes variations dans les tailles d'introduction sont favorables, au moins pour les petites introductions. Mis   part ce point et le fait que les MFPT sont plus grands, les  checs d'introduction ne changent pas qualitativement les strat gies d'introduction   adopter.

La figure VI.3 pr sente les MFPT en pr sence de catastrophes pendant le processus pouvant  teindre la population de mani re al atoire. Trois valeurs de taux de catastrophe C sont compar es : $C = 0$, $C = 0.01$ et $C = 0.02$.

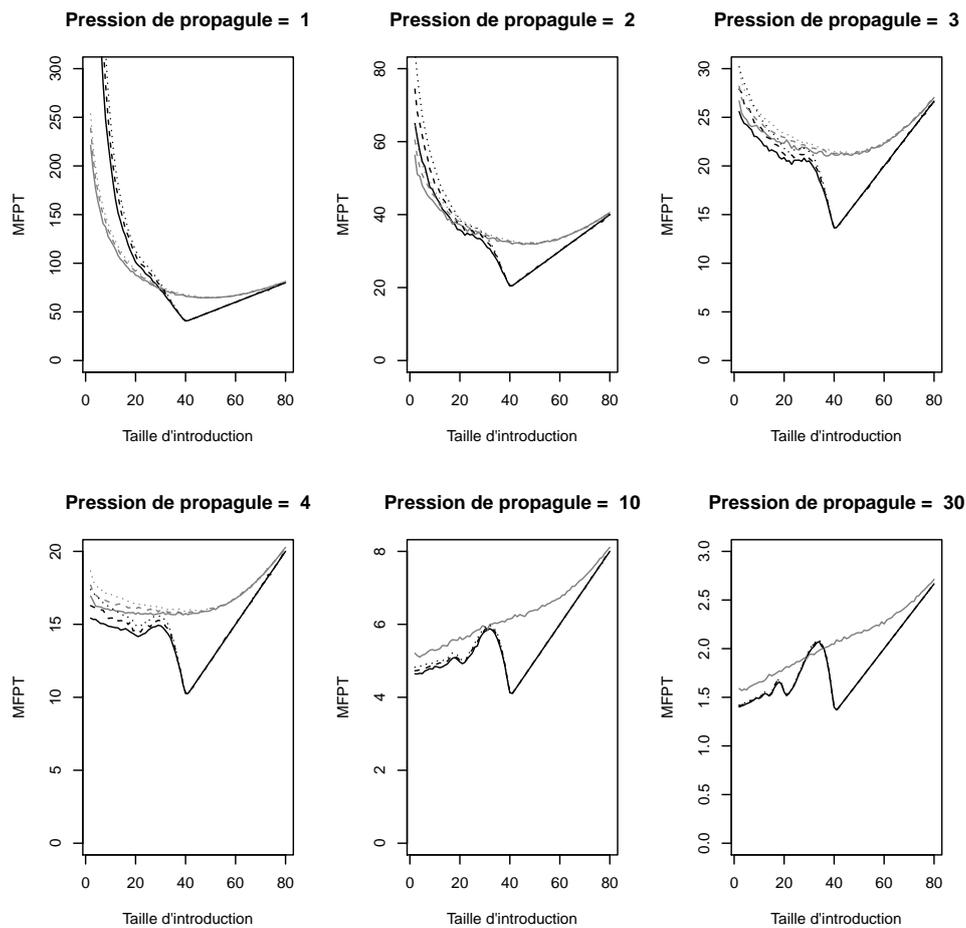


Figure VI.3 Temps de passage pour la population de dépasser la taille K_a en partant d'une densité initiale nulle. Six valeurs pour la pression de propagule sont comparées : $\mu = 1$, $\mu = 2$, $\mu = 3$, $\mu = 4$, $\mu = 10$ et $\mu = 30$. Pour chaque valeur de propagule, deux variances pour les tailles de lâchers sont proposées selon le coefficient de proportionnalité c_p : $c_p = 0.01$ (noir) et $c_p = 10$ (gris). De plus, trois taux de catastrophe sont comparés : $C = 0$ (solide), $C = 0.01$ (tirés) et $C = 0.02$ (points).

Pour comparer les résultats obtenus avec les simulations du modèle impulsionnel, nous devons avoir une croissance nette (*i.e.* $b(i) - d(i)$) égale à la croissance du modèle impulsionnel utilisant une EDO. Seulement, il est possible de remarquer que, pour une même croissance nette, des changements qualitatifs peuvent apparaître entre les simulations du modèle hybride lorsqu'on augmente la variance démographique. La figure VI.4 présente ces différences où on observe principalement que la hausse de la composante linéaire du taux de natalité b et du taux de mortalité d a tendance à diminuer le MFPT. À mesure que les paramètres b et d augmentent, les taux de natalité et mortalité aussi, ce qui revient à augmenter la stochasticité démographique. La probabilité de passer par hasard au dessus

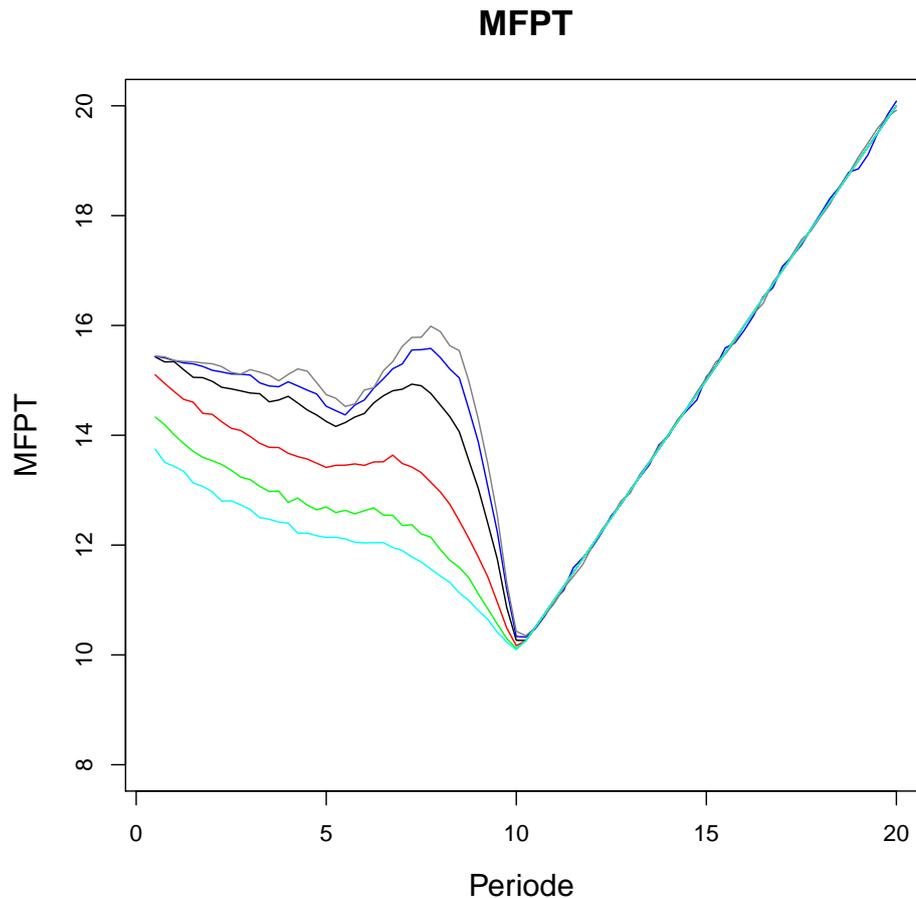


Figure VI.4 Temps de passage pour la population de surpasser la taille K_a en partant d'une densit  initiale nulle. Du gris au bleu ciel, les param tres b et d sont les suivants : $b = 0$ et $d = 0.2$, $b = 0.05$ et $d = 0.25$, $b = 0.2$ et $d = 0.4$, $b = 0.8$ et $d = 1$, $b = 1.8$ et $d = 2$, $b = 2.8$ et $d = 3$.

du seuil en un temps donn  est plus grande aussi, ce qui diminue donc le MFPT.

En observant la figure VI.4, il semblerait que, plus les taux de natalit  et mortalit  sont  lev s, et plus les MFPT sont grands. On rappelle que nous sommes dans un cadre enti rement stochastique ici o  la population peut surpasser K_a par la dynamique. Ainsi, plus les taux d'arriv e des  v nements sont  lev s, plus les temps d'attente pour surpasser le seuil de Allee par la dynamique sont rapides. Un exemple : un l cher am ne la population   une taille  gale   35. Une simulation fait passer la taille   41 (au dessus de K_a) en faisant trois naissances, une mort puis quatre naissances. Cette simulation mettra plus de temps   atteindre 41 si les taux d'arriv e sont petits que si ils sont grands. Cette caract ristique

vaut jusqu'au lissage complet de la courbe du MFPT lorsque les taux d'arrivée sont élevés (courbes bleue et verte).

VI.3.2 Des introductions périodiques

Les précédents résultats sont obtenus lorsque les intervalles de temps entre les lâchers sont tirés aléatoirement dans une loi exponentielle. Nous allons voir ce qu'il se passe lorsque les introductions sont périodiques de période T . Ceci permettra de comparer à la fois avec les résultats obtenus lorsque les intervalles de temps sont aléatoires, mais aussi avec les MFPT obtenus dans le chapitre précédent où les introductions étaient périodiques.

La figure VI.5 propose une comparaison des MFPT obtenus pour une petite variance des tailles d'introductions $c_p = 0.01$. En noir, le MFPT obtenu par l'algorithme des approximations successives (modélisation hybride); on y obtient de grandes variations comme c'était le cas pour les simulations avec une petite variance (cf. Figure V.5). Ces grandes variations disparaissent pour les deux autres types de modélisation : en bleu, nous avons le modèle stochastique avec des introductions périodiques et en gris, le modèle entièrement stochastique présenté plus haut, les simulations ont été obtenues avec des taux de naissance-décès les plus faibles possibles ($b = 0$ et $d = 0.2$), et donc le moins de stochasticité démographique possible avec le processus de naissance-décès.

Les trois courbes de la figure possèdent le même optimum pour le MFPT et la même droite est obtenue lorsque la période d'introduction est grande. Ceci est assez intuitif puisque les temps de passage sont simplement les temps d'attente d'un seul lâcher permettant de surpasser le seuil de Allee. De même, on remarque que les MFPT du modèle stochastique à intervalles périodiques (courbe bleue) pour les introductions et le modèle hybride (courbe noire), pour de toutes petites périodes ($T < 3$) sont analogues. On remarque que le modèle stochastique périodique propose un minimum local pour la plus petite période, ce qui n'est pas le cas pour le modèle stochastique à intervalles de temps aléatoires (courbe grise).

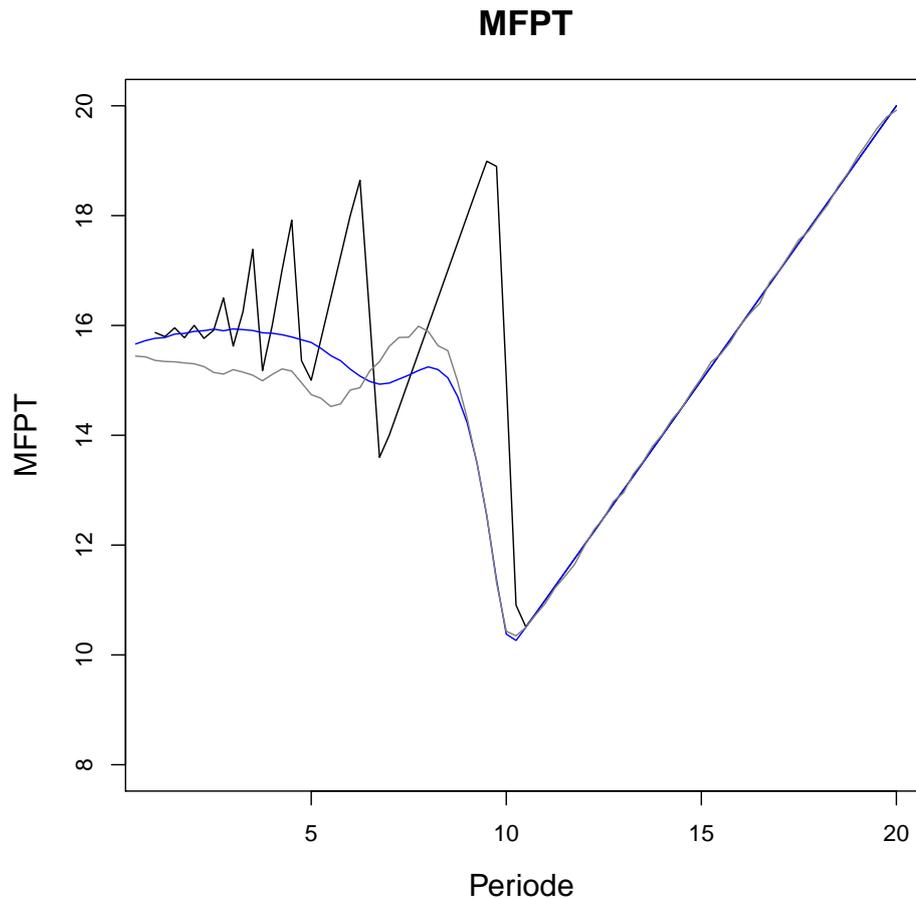


Figure VI.5 Temps de passage pour la population de surpasser la taille K_a en partant d'une densit  initiale nulle. En noir, le MFPT donn  par la m thode des approximations successives o  le mod le impulsionnel est repr sent  avec les param tres $r = 0.2$, $K = 400$ et $K_a = 40$. En gris, le MFPT donn  par le mod le enti rement stochastique correspondant   la figure VI.1, pour $\mu = 4$ et une variance $c_p = 0.01$. En bleu, le MFPT donn  par le processus de naissance-d c s o  les introductions sont p riodiques. Les param tres d mographiques des mod les utilisant le processus de naissance-d c s sont $b = 0$ et $d = 0.2$. Les param tres d'introduction sont les m mes pour les trois mod lisations.

La stochasticit  dans la dynamique de population semble lisser les variations obtenues avec le mod le impulsionnel et diminuer quelque peu le MFPT compar  au mod le hybride. En effet, si la mod lisation stochastique avec des introductions p riodiques est une bonne approximation du mod le hybride pour de petites p riodes, le MFPT stochastique avec introductions p riodiques semble par la suite diminuer en moyenne par rapport au mod le impulsionnel. Ce lissage est essentiellement d    la possibilit  pour le stochastique de passer au-del  de K_a par la dynamique intrins que de la population alors que ce n' tait pas possible par la mod lisation d terministe. En effet, pour de grandes p riodes ($T > 10$ sur

la figure VI.5), une seule introduction suffit quelle que soit la modélisation et les courbes de MFPT sont confondues. Pour T légèrement inférieur, le MFPT du modèle hybride devient beaucoup plus grand car deux introductions deviennent nécessaires pour surpasser la cible K_a . Par contre, pour le modèle stochastique, une seule introduction ne suffit pas, en moyenne, à atteindre directement le seuil mais le processus naissance mort peut amener les quelques individus manquants pour atteindre ce seuil avant qu'une seconde introduction ait lieu. Ceci explique à la fois le MFPT plus faible pour le modèle stochastique et le fait qu'il n'y ait pas de transition aussi brutale du MFPT au niveau de cette valeur de période. A contrario, pour T proche de 7, le MFPT du modèle hybride possède un minimum local correspondant à deux introductions permettant de franchir le seuil de justesse. Pour un même T , certaines réalisations de la dynamique stochastique peuvent imposer une mortalité importante, et donc une diminution plus forte de la population que la dynamique déterministe ; dans ces situations, deux introductions peuvent ne pas suffire et seule une troisième introduction ou une dynamique stochastique favorable vont mener la population au-delà du seuil. Le MFPT du stochastique est donc plus important que celui de l'hybride.

Une différence notoire est également à signaler entre le modèle entièrement stochastique et le modèle stochastique à introductions périodiques, même si les MFPT sont confondus sur une plus grande plage de périodes. Cette plage correspond aux situations où une seule introduction ($T > 10$) ou bien deux ($9 < T < 10$) suffisent à atteindre le seuil, que les introductions soient périodiques ou pas. Pour T légèrement inférieur, le MFPT avec intervalles aléatoires devient plus grand que le périodique. Pour ce T , deux introductions continuent à toujours suffire dans le cas périodique alors que, pour les intervalles aléatoires, certaines réalisations peuvent présenter un second intervalle de temps très grand avant la prochaine introduction. La dynamique intrinsèque de la population peut alors mener celle-ci si bas qu'une seconde introduction ne permet pas d'atteindre le seuil. Une troisième est alors nécessaire.

Nous n'avons pas d'explication aussi détaillée sur le fait que, pour de petites périodes

($T < 6$), le MFPT devienne plus petit dans le cas d'intervalles aléatoires par rapport aux introductions périodiques. Cependant, on imagine que des réalisations présentant un enchaînement d'intervalles plus courts que la moyenne peut permettre de franchir efficacement la zone où l'effet Allee est très défavorable, alors que cet avantage ne se présente jamais pour les introductions périodiques.

VI.4 Discussion

Alors que la pression de propagule est reconnue comme étant le prédateur le plus important concernant le succès d'introduction (Simberloff, 2009), ses composantes, la taille et la fréquence de propagule peuvent aussi influencer fortement les chances de réussite (Grevstad, 1999a; Drake *et al.*, 2005; Wittmann *et al.*, 2014; Drolet *et al.*, 2016). La taille de propagule a tendance à augmenter la probabilité d'établissement en neutralisant les effets néfastes des effets Allee (Drake and Lodge, 2006; Simberloff, 2009; Fauvergue *et al.*, 2012) et de la stochasticité démographique lorsque la taille de la population est petite. D'un autre côté, la fréquence d'introduction permet de surmonter la stochasticité environnementale (Grevstad, 1999b; Simberloff, 2009). C'est sur ce bilan contrasté que nous avons tenté d'apporter des éléments de réponses sur les stratégies d'introduction à adopter en présence des trois facteurs pouvant favoriser certaines modalités d'introductions : les effets Allee, la stochasticité démographique et environnementale.

Nous avons proposé dans ce chapitre une approche de modélisation stochastique pour représenter un processus d'introduction. Nous avons établi une chaîne de Markov à temps continu et à état discret telle que les états du processus représentent la taille de la population. Nous avons étendu un processus de naissance mort classique en ajoutant les évènements "introduction" et "catastrophe" pour définir le processus d'introduction et incorporer au modèle de la stochasticité environnementale. Toujours en considérant que

les effets Allee sont présents parmi la population introduite, nous avons alors tenté d'établir quelles modalités d'introductions sont avantageuses pour que la population atteigne une taille viable.

Comme dans le chapitre précédent, nous avons considéré que le MFPT était une bonne mesure quant au succès ou non d'un processus d'introduction. Basés sur cette notion, nous avons comparé différentes stratégies d'introduction échelonnées entre de petites introductions fréquentes et de grands lâchers rares. Nous avons dans un premier temps établi que l'approche entièrement stochastique utilisée semblait, a priori, proposer les mêmes résultats qualitatifs que le chapitre précédent où une modélisation hybride avait été utilisée (Figure VI.1). Il semble que de petites introductions fréquentes soient toujours désavantagées lorsque la pression de propagule n'est pas trop grande, les effets Allee et la stochasticité démographique sont donc des facteurs cruciaux à prendre en compte lors d'un processus d'introduction. Ceci est en concordance avec ce que proposent de nombreux biologistes (Simberloff, 2009; Fauvergue *et al.*, 2012; Sinclair and Arnott, 2016). Cependant, nous ne sommes pas en accord avec les travaux pionniers de Grevstad (1999b) où des petites introductions fréquentes devraient favoriser le MFPT en présence de stochasticité environnementale. Cette caractéristique fut d'abord établie en prenant en compte la spatialité dans le processus d'introduction, si des zones sont défavorables à l'établissement, il vaut mieux disperser le risque d'échec en introduisant plusieurs petites propagules dans l'espace. Ceci n'est pas pris en compte ici mais de récentes études simulatoires observent cependant ce résultat en l'absence d'effets Allee (Drolet *et al.*, 2016).

Nous avons même quelque peu approfondi les études du précédent chapitre en élargissant les valeurs possibles de paramètres (notamment la pression de propagule et la variance de la taille des introductions). Nous avons pu constater que des tailles d'introduction très variables sont favorables lorsque les lâchers sont petits et fréquents (lorsque la pression de propagule est grande). De plus, nous avons bien établi ici que, pour de très grandes pressions de propagule, le MFPT est croissant pour de faibles périodes d'introduction et le minimum obtenu pour la plus petite taille d'introduction possible est très proche

voire inférieure à celui atteint pour des tailles d'introduction supérieures au seuil de Allee (voir la dernière sous-figure de VI.1). Cette dernière remarque ne concorde pas avec de récentes études proposées par Wittmann *et al.* (2014) qui ont observé que pour des scénarios difficiles (*i.e.* un taux de croissance en moyenne négatif pendant tout le processus d'introduction), de grandes introductions étaient toujours favorables.

Nous avons aussi tenu à comparer qualitativement les différentes approches de modélisation. Les approches stochastiques utilisées, que ce soit avec des introductions périodiques ou non, lissent et réduisent le MFPT par rapport au modèle hybride. Ceci est dû au processus de naissance mort stochastique qui implique que certaines réalisations peuvent amener la population au-delà du seuil de Allee alors que ce n'est pas possible avec une dynamique déterministe.

En revanche, nous sommes encore à une étape de questionnement sur certains résultats obtenus. Nous sommes encore peu à même d'expliquer les réelles causes de la différence entre le processus stochastique à introductions périodiques et le processus entièrement stochastique, du moins pour de petites et moyennes introductions. Il semble que les intervalles de temps aléatoires entre les introductions aient donc un réel impact sur les processus d'introduction. Cette problématique fera l'objet d'études plus approfondies après la thèse. De même, considérer une taille cible de la population au-delà du seuil de Allee est certainement souhaitable pour évaluer le succès d'une introduction puisque la stochasticité, qu'elle soit environnementale ou démographique, peut facilement mener la population sous le seuil de Allee si la cible n'est pas suffisamment supérieure à celui-ci. Ceci exposerait de nouveau la population à des risques d'extinction, sans oublier le fait que dans ce contexte stochastique, la probabilité d'extinction de la population est égale à 1. D'autres mesures pourraient être prises en compte, la probabilité d'établissement de la population au bout d'un certain temps (Drake and Lodge, 2006) en considérant les problèmes de minimum viable de la population (Shaffer, 1987).

Chapitre VII

Conclusion(s)

Sommaire

VII.1 Les effets Allee, pierre angulaire de ce manuscrit	216
VII.2 La lutte biologique	217
VII.3 Les réintroductions	219
VII.4 Perspectives	221

Le présent manuscrit avait pour objectif d'étudier les stratégies d'introduction de populations soumises aux effets Allee dans un nouvel habitat. Nous avons entrepris cette analyse en nous intéressant à deux contextes d'introduction : la lutte biologique dans un premier temps et la réintroduction d'espèces ensuite. Nous allons retracer ici les grands résultats obtenus tout au long du manuscrit. Dans une seconde partie, nous mettrons en évidence les perspectives que ces travaux permettent d'envisager.

VII.1 Les effets Allee, pierre angulaire de ce manuscrit

Nous l'avons souvent souligné dans ce manuscrit, les effets Allee ont une forte influence sur les dynamiques de population. Il semble aujourd'hui inconcevable de ne pas traiter le sujet lorsque le management de possibles petites populations est en jeu. Notamment, les études concernant les introductions de populations nécessitent d'envisager au préalable l'influence des effets Allee. De nombreux travaux vont dans ce sens ([Taylor and Hastings, 2005](#); [Deredec and Courchamp, 2007](#); [Courchamp *et al.*, 2008](#); [Tobin *et al.*, 2011](#); [Fauvergue *et al.*, 2012](#)). Cependant, il nous semble que les études concernant les introductions de populations soumises aux effets Allee sont aujourd'hui encore à leurs prémices. Les effets Allee sont devenus un sujet important en écologie il y a seulement une petite vingtaine d'années avec les articles proposés par [Courchamp *et al.* \(1999\)](#) qui ont popularisé un modèle phénoménologique de dynamique des populations soumises aux effets Allee et [Stephens and Sutherland \(1999\)](#) qui définirent clairement les effets Allee en distinguant les effets Allee élémentaires des effets Allee démographiques. Si l'écologie est une discipline jeune, l'étude des effets Allee est encore peu développée et ce manuscrit tente d'apporter quelques nouvelles connaissances à ce sujet.

VII.2 La lutte biologique

La première partie de cette thèse a été consacrée à l'élaboration de stratégies d'introduction d'agents de lutte biologique dans un milieu infesté de ravageurs. Partant de l'hypothèse que les individus introduits étaient soumis à des effets Allee, nous avons entrepris la modélisation d'un processus de lutte biologique par augmentation où les interactions entre les ravageurs et leurs ennemis étaient représentées par un système d'Équations Différentielles Ordinaires et les introductions successives étaient décrites par une équation discrète.

Concernant la représentation des tailles de sauts, nous nous sommes inspirés du formalisme proposé par [Mailleret and Grogard \(2006\)](#) où la taille des lâchers est représentée comme le produit du taux d'introduction et de la période à laquelle sont introduits les individus. Cette notation a pour avantage de pouvoir échelonner les stratégies d'introduction entre les petites introductions fréquentes et les grands lâchers rares, pour un même effort d'introduction par unité de temps. Ainsi, nous avons pu évaluer l'importance respective de la réussite de l'introduction de la taille des introductions et de leur fréquence.

Nous avons proposé une étude de stabilité d'une solution sans proie dans l'article de conférence *Introduction strategies for biological control agents subject to Allee effects* ([Bajeux et al., 2014](#)) présenté dans le chapitre III. Le principal résultat obtenu fut que de grandes introductions rares sont favorables à l'établissement des agents de lutte biologique. Plus précisément, le taux d'introduction a une importance majeure : si celui-ci est trop faible, les agents de lutte biologique ne pourront jamais contrôler les proies, quelle que soit la période d'introduction et donc, la taille des lâchers. Si le taux est très grand, les proies seront toujours contrôlées, et si le taux d'introduction est intermédiaire, seules de grandes introductions rares assurent le contrôle des ravageurs. Certes, le taux d'introduction (*i.e.* la pression de propagule) est capital pour le succès du processus mais pas seulement : la taille du lâcher permettra aussi d'atteindre le but espéré. Ces travaux montrent donc, à la suite d'autres, l'importance des différentes composantes de la pression de propagule dans

le management des populations introduites (Blackburn and Duncan, 2001; Colautti *et al.*, 2006; Simberloff, 2009). Cependant, la taille des introductions influence aussi fortement la probabilité de réussite, et de nombreuses études, expérimentales et simulateurs, observent qu'augmenter la taille d'introduction fait croître les chances d'établissement d'espèces subissant des effets Allee (Hopper and Roush, 1993; Grevstad, 1999b; Fauvergue *et al.*, 2012).

Nous avons ensuite approfondi les recherches sur ce sujet en observant comment différents effets Allee élémentaires pouvaient influencer l'efficacité de l'agent de lutte biologique à contrôler sa proie. Nous avons notamment étudié de manière mécaniste comment des effets Allee élémentaires, donnant lieu à des effets Allee démographiques, influencent les stratégies d'introduction à adopter pour maximiser les chances de réussite. Ces travaux furent l'objet du chapitre IV et sont publiés dans *Journal of Mathematical Biology : Augmentative biocontrol when natural enemies are subject to Allee effects* (Bajeux *et al.*, 2017). Le principal résultat obtenu fut que, dans le contexte de la lutte biologique par augmentation, les effets Allee élémentaires liés à l'obtention de ressources (*foraging Allee effects*) avaient plus d'influence que les effets Allee élémentaires causés par des difficultés à se reproduire (*reproductive Allee effects*).

Il semble important de souligner que les effets Allee parmi les ennemis naturels, que ce soit dans un contexte de lutte biologique ou simplement pour l'étude de modèles proie-prédateur, semblent être un sujet de plus en plus étudié. Ainsi, de nombreux travaux ont été développés à ce sujet pendant le déroulement de cette thèse (Terry, 2015; Costa and dos Anjos, 2016; Liu and Dai, 2016; Teixeira and Hilker, 2017; Příbylová and Peniašková, 2017; Bodine and Yust, 2017).

Ces travaux concernant la lutte biologique font suite aux travaux coordonnés par Frédéric Grognard et Ludovic Mailleret depuis un peu plus d'une dizaine d'années sur l'impact des modalités d'introduction sur le succès de la lutte biologique. Les premiers travaux à ce sujet mirent en évidence une stratégie optimale pour minimiser le budget nécessaire pour

le contrôle du ravageur (Mailleret and Grogard, 2006, 2009). Ces travaux ont ensuite été étendus avec Sapna Nundloll (Nundloll *et al.*, 2008, 2010b,a) où l'influence d'une densité dépendance négative, représentée mécaniquement par des interférences, des comportements querelleurs ou du cannibalisme, a été étudiée. Ces travaux ont mis en avant le fait que des petites introductions en faibles quantités augmentent les chances de succès du programme de lutte biologique. Nous avons en quelque sorte démontré l'inverse ici en étudiant l'autre principe de densité dépendance, les effets Allee.

Nous avons mis un point d'honneur à établir ces résultats en utilisant un formalisme le plus général possible. Les dynamiques des populations sont représentées par des fonctions génériques. Cela apporte des avantages certains quant aux résultats obtenus : ils sont valables pour une large gamme de modèles, y compris des modèles sans effets Allee et peuvent être utilisés même quand les fonctions sont mal connues. Il devient aussi simple d'obtenir des résultats concrets sur un modèle explicite en se basant sur les résultats de stabilité obtenus. De plus, la généricité des modèles permet de garantir une certaine robustesse des résultats et conclusions que nous avons obtenu dans les précédents chapitres, qui ne sont pas liés à une forme explicite des fonctions présentes dans le modèle.

VII.3 Les réintroductions

Le second grand axe de cette thèse est l'étude d'une population introduite dans un contexte de réintroduction. Ici les individus introduits n'interagissent pas avec d'autres populations mais des facteurs biotiques et abiotiques ont été pris en compte. Les conditions d'arrivée des individus sont difficiles à prévoir ; en effet les barrières que doivent surmonter les individus pour s'installer dans une zone sont nombreuses (Blackburn *et al.*, 2011), comme nous l'avons énoncé dans l'introduction de ce manuscrit. Ceci nous mène à considérer des incertitudes dans les modalités d'introduction des individus, notamment dans les tailles d'introduction et les intervalles de temps entre elles. Ainsi, un formalisme

stochastique semble être cohérent pour justifier les difficultés à réellement connaître les conditions d'arrivée des individus.

Les résultats obtenus dans ce contexte d'introductions délibérées à vocation de conservation peuvent aussi être utiles dans des problématiques d'invasion où l'on cherche à réduire l'impact néfaste des individus introduits de manière fortuite en comprenant mieux les déterminants du succès ou de l'échec des introductions.

Les premiers travaux sur le sujet ont été amorcés dans l'article de conférence (chapitre III) où nous avons, dans un cadre déterministe, obtenu un taux d'introduction seuil dépendant de la période, au dessus duquel la population s'établit. Les simulations nous ont permis d'observer que ce seuil est décroissant de la période. Ceci nous amène à favoriser les grandes introductions rares plutôt que les petits lâchers fréquents.

Dans le chapitre V, nous avons généralisé ces processus d'introduction en prenant en compte la stochasticité dans les conditions d'arrivée (Simberloff, 2009) ou encore les fluctuations de l'environnement vues comme des catastrophes (Lande, 1993). Le modèle que nous avons fourni est donc impulsif (EDOs et introductions) et semi-stochastique dans le sens où il mélange des aspects déterministes (la dynamique de population) avec des aléas stochastiques (tailles des introductions, apparition des catastrophes, probabilité d'échec des introductions).

Pour mesurer le succès de tels processus, nous avons utilisé le MFPT (*Mean First Passage Time*) qui semble être une métrique adéquate (Drury *et al.*, 2007; Drake and Lodge, 2006). Le MFPT nous a permis d'obtenir la meilleure modalité d'introduction en faisant apparaître clairement un minimum global sur les figures. De manière générale, le minimum du MFPT est obtenu pour des tailles d'introduction supérieures au seuil voulu, sauf dans le cas où les tailles d'introduction sont très variables et la pression de propagule assez élevée. De plus, il semble que la variabilité des tailles d'introduction a un impact négatif le temps pour atteindre la taille cible.

La présence d'échecs d'introductions et de catastrophes (Lande, 1993) augmente également, de manière attendue, le MFPT et décuple les effets de variations dues au nombre d'introductions nécessaires au succès d'une introduction. Ainsi, le choix du mode d'introduction devient alors crucial puisqu'une petite différence dans la période d'introduction peut améliorer ou aggraver très fortement le MFPT.

Nous avons ensuite prolongé cette étude de processus d'introduction d'une espèce dans un nouvel habitat en utilisant une approche différente. Le chapitre VI propose un processus de naissance-décès pour représenter la dynamique de la population (Goel and Richter-Dyn, 1974; Bailey, 1990). En utilisant les mêmes paramètres stochastiques que ceux du modèle hybride et avec une croissance nette égale à celle du modèle déterministe en moyenne, nous avons comparé les deux approches. Bien que ce travail soit encore en chantier, les premiers résultats obtenus sont intéressants et encourageants pour la suite. Notamment, les questionnements quant à l'influence des intervalles de temps aléatoires sur le succès d'introduction reste encore très flou. Mais cela laisse présager des travaux intéressants pour la suite.

VII.4 Perspectives

Puisqu'il est question de modélisation dans ce manuscrit, il est crucial de savoir en quoi les recommandations que nous avons proposées sont pertinentes pour les programmes d'introduction, aussi bien en lutte biologique qu'en réintroduction ou en biologie de l'invasion. Pour améliorer nos recommandations, serait-il possible de rendre les modèles plus proches de la réalité? Celà amène la question de la complexification des modèles; mais selon quels critères pouvons-nous améliorer, et donc complexifier, la représentation des dynamiques des populations introduites?

Trois sujets d'étude semblent être les plus à même de fournir des résultats intéressants

dans la même lignée que ceux que nous avons fournis ici. Le premier est l'étude des stratégies d'introductions d'une population sexuée. En effet, toujours avec l'esprit d'étudier les dynamiques de populations soumises aux effets Allee, le mécanisme de reproduction est celui le plus souvent observé chez les populations (Berec *et al.*, 2007; Courchamp *et al.*, 2008; Gascoigne *et al.*, 2009).

Ainsi, l'étude mécaniste de ce phénomène pourrait mener à des stratégies d'introduction différenciant la façon dont il faudrait introduire les individus mâles ou femelles pour surpasser les effets Allee. Des modèles dynamiques de ce genre ont déjà été proposées pour représenter de telles populations (Hopper and Roush, 1993; Boukal and Berec, 2002, 2009). Boukal and Berec (2002) ont proposé la dynamique de population suivante en se basant sur les travaux de Hopper and Roush (1993) :

$$\begin{aligned}\dot{M} &= \mu_p b P(M) F + b_a (1 - P(M)) F - dM, \\ \dot{F} &= (1 - \mu_p) b P(M) F - dF,\end{aligned}\tag{VII.1}$$

où M et F représentent les densités de mâles et femelles, respectivement. La fonction $P(M)$ représente la probabilité d'accouplement comme il était question dans le chapitre II (cf II.1.2.2). Le paramètre μ_p est le sexe ratio, b et d sont les taux de natalité et mortalité, respectivement. Le terme $b_a(1 - P(M))F$ est dû à l'arrhénotocie (les femelles non fécondées produisent une progéniture mâle).

En se basant sur un modèle de ce genre, il serait alors très intéressant d'étudier comment les modalités temporelles d'introduction ainsi que les ratios mâles/femelles introduits pourraient influencer les chances de succès.

Dans la même lignée, l'étude de luttes biologiques utilisant ces aspects de reproduction pourrait être intéressante également. Certains insectes, notamment le moustique, représentent des vecteurs de maladies importants et leur prolifération doit être contrôlée. Les SIT (Sterile Insect Technique) proposés par Knippling (1955) sont des techniques de

contrôle où des individus stériles sont introduits dans un milieu infesté pour diminuer progressivement le nombre de progénitures et donc la taille de la population des prochaines générations (Dyck *et al.*, 2005). Plusieurs introductions sont souvent nécessaires pour permettre l'éradication des individus indésirables et l'influence des modalités d'introductions est certainement grande. De plus, une modélisation impulsionnelle avec des EDO pour représenter la dynamique de la population et des équations discrètes pour les introductions successives d'individus stériles a montré son efficacité dans des travaux précédents sur les SIT (Dumont and Tchuenche, 2012).

Un sujet quelque peu différent pour élargir une fois de plus ces travaux serait de prendre en compte la spatialité de l'aire d'introduction. Si des modèles de diffusion sont utilisés pour représenter comment les individus se dispersent (Morel-Journel *et al.*, 2015), une première approche, plus proche de ce que nous avons considéré dans ce manuscrit, serait de discrétiser l'environnement en patchs que les individus peuvent atteindre à travers des taux de migration. Si ce sujet a déjà été étudié pour des modèles à dynamique continue simple (Ghosh *et al.*, 2015), la problématique de l'effet Allee y aurait certainement une pertinence du fait de son impact lors de la colonisation de nouveaux patchs. L'existence de plusieurs patchs pourrait rendre le sujet d'étude assez complexe à entreprendre mais nous permettrait de repousser les limites des études analytiques et simulateurs.

Bibliographie

- AGUILAR L., MILLER J., SARTO I MONTEYS V., 2001. A new lepidopteran family for the european fauna. *SHILAP Revista lepidopterología, Madrid* **29**(113) :86–87.
- ALLEE W., BOWEN E.S., 1932. Studies in animal aggregations : mass protection against colloidal silver among goldfishes. *Journal of Experimental Zoology Part A : Ecological Genetics and Physiology* **61**(2) :185–207.
- ALLEE W.C., 1931. *Animal aggregations : a study in general sociology*. University of Chicago Press.
- ALLEE W.C., 1949. *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders Company.
- ARDITI R., GINZBURG L.R., 1989. Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. *Journal of theoretical biology* **139**(3) :311–326.
- ARMSTRONG D.P., SEDDON P.J., 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in ecology & evolution* **23**(1) :20–25.
- ATKINSON I.A., 2001. Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* **99**(1) :81–96.
- BAILEY N.T., 1964. *The elements of stochastic processes with applications to the natural sciences*, vol. 25. John Wiley & Sons.
- BAILEY N.T., 1990. *The elements of stochastic processes with applications to the natural sciences*, vol. 25. John Wiley & Sons.

- BAJEUX N., GROGNARD F., MAILLERET L., 2014. Introduction strategies for biological control agents subject to Allee effects. In *21st International Symposium on Mathematical Theory of Networks and Systems*, Grogningen, Netherlands.
<https://hal.inria.fr/hal-00968180>
- BAJEUX N., GROGNARD F., MAILLERET L., 2016. Augmentative biocontrol when natural enemies are subject to allee effects. *Journal of Mathematical Biology* .
- BAJEUX N., GROGNARD F., MAILLERET L., 2017. Augmentative biocontrol when natural enemies are subject to allee effects. *Journal of Mathematical Biology* **74**(7) :1561–1587.
[doi:10.1007/s00285-016-1063-8](https://doi.org/10.1007/s00285-016-1063-8).
<http://dx.doi.org/10.1007/s00285-016-1063-8>
- BALE J., VAN LENTEREN J., BIGLER F., 2008. Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences* **363**(1492) :761–776.
- BARBAULT R., ATRAMENTOWICZ M., 2010. *Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés*. Éditions Quae.
- BAZYKIN A.D., 1998. *Nonlinear dynamics of interacting populations*, vol. 11. World Scientific.
- BEDDINGTON J.R., 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *The Journal of Animal Ecology* :331–340.
- BEIRNE B., 1975. Biological control attempts by introductions against pest insects in the field in canada. *The Canadian Entomologist* **107**(03) :225–236.
- BELLOWS T.S., 2001. Restoring population balance through natural ennemy introductions. *Biological Control* **21** :199–205.
- BEREC L., 2010. Impacts of foraging facilitation among predators on predator-prey dynamics. *Bulletin of mathematical biology* **72**(1) :94–121.

- BEREC L., ANGULO E., COURCHAMP F., 2007. Multiple allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution* **22**(4) :185–191.
- BLACKBURN T.M., DUNCAN R.P., 2001. Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *Journal of Biogeography* **28**(7) :927–939.
- BLACKBURN T.M., PROWSE T.A., LOCKWOOD J.L., CASSEY P., 2013. Propagule pressure as a driver of establishment success in deliberately introduced exotic species : fact or artefact? *Biological Invasions* **15**(7) :1459–1469.
- BLACKBURN T.M., PYŠEK P., BACHER S., CARLTON J.T., DUNCAN R.P., JAROŠÍK V., WILSON J.R., RICHARDSON D.M., 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution* **26**(7) :333–339.
- BODINE E.N., YUST A.E., 2017. Predator–prey dynamics with intraspecific competition and an allee effect in the predator population. *Letters in Biomathematics* **4**(1) :23–38.
- BOLOGNESI C., MORASSO G., 2000. Genotoxicity of pesticides : potential risk for consumers. *Trends in Food Science & Technology* **11**(4) :182–187.
- BOMPARD A., AMAT I., FAUVERGUE X., SPATARO T., 2013. Host-parasitoid dynamics and the success of biological control when parasitoids are prone to allee effects. *PloS one* **8**(10) :e76768.
- BOUKAL D.S., BEREC L., 2002. Single-species models of the allee effect : extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *Journal of Theoretical Biology* **218**(3) :375–394.
- BOUKAL D.S., BEREC L., 2009. Modelling mate-finding allee effects and populations dynamics, with applications in pest control. *Population Ecology* **51**(3) :445–458.
- BRASSIL C.E., 2001. Mean time to extinction of a metapopulation with an allee effect. *Ecological Modelling* **143**(1) :9–16.

- BROWN J.H., KODRIC-BROWN A., 1977. Turnover rates in insular biogeography : effect of immigration on extinction. *Ecology* **58**(2) :445–449.
- CARLTON J.T., 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms : the biology of ballast water. *Oceanography and Marine Biology* **23** :313–371.
- CARLTON J.T., 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological conservation* **78**(1) :97–106.
- CASSEY P., 2003. A comparative analysis of the relative success of introduced land birds on islands. *Evolutionary Ecology Research* **5**(7) :1011–1021.
- CASSEY P., PROWSE T.A., BLACKBURN T.M., 2014. A population model for predicting the successful establishment of introduced bird species. *Oecologia* **175**(1) :417–428.
- COLAUTTI R.I., GRIGOROVICH I.A., MACISAAC H.J., 2006. Propagule pressure : a null model for biological invasions. *Biological Invasions* **8**(5) :1023–1037.
- COLLIER T., STEENWYK R., 2004. A critical evaluation of augmentative biological control. *Biological Control* **31**(2) :245–256.
- COSNER C., DEANGELIS D.L., AULT J.S., OLSON D.B., 1999. Effects of spatial grouping on the functional response of predators. *Theoretical population biology* **56**(1) :65–75.
- COSTA M.I.d.S., DOS ANJOS L., 2016. Allee effects in tritrophic food chains : some insights in pest biological control. *Mathematical Medicine and Biology* **33**(4) :461–474.
- COUNCIL I., 2000. Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. In *Prepared by the IUCN/ SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG) and approved by the 51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland.*
- COURCHAMP F., BEREC L., GASCOIGNE J., 2008. *Allee effects in ecology and conservation.* Oxford University Press.
- COURCHAMP F., CLUTTON-BROCK T., GRENFELL B., 1999. Inverse density dependence and the allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* **14** :405–410.

- COURCHAMP F., MACDONALD D.W., 2001. Crucial importance of pack size in the african wild dog *lycaon pictus*. *Animal Conservation* **4**(02) :169–174.
- COX D.R., MILLER H.D., 1977. *The theory of stochastic processes*, vol. 134. CRC Press.
- DAVIS H.G., TAYLOR C.M., LAMBRINOS J.G., STRONG D.R., 2004. Pollen limitation causes an allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*spartina alterniflora*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**(38) :13804–13807.
- DEANGELIS D.L., GOLDSTEIN R., O'NEILL R., 1975. A model for trophic interaction. *Ecology* **56**(4) :881–892.
- DEBACH P., 1964. *The scope of biological control*. Chapman and Hall Ltd.
- DEBACH P., ROSEN D., 1991. *Biological control by natural enemies*. CUP Archive.
- DEMBILIO Ó., JAQUES J.A., 2015. Biology and management of red palm weevil. In *Sustainable Pest Management in Date Palm : Current Status and Emerging Challenges*, Springer, pp. 13–36.
- DENNIS B., 1989. Allee effects : population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource Modeling* **3**(4) :481–538.
- DENNIS B., 2002. Allee effects in stochastic populations. *Oikos* **96**(3) :389–401.
- DEREDEC A., COURCHAMP F., 2007. Importance of the allee effect for reintroductions. *Ecoscience* **14**(4) :440–451.
- DI CASTRI F., 1989. History of biological invasions with special emphasis on the old world. *Biological invasions : a global perspective* :1–30.
- DRAKE D.A.R., CASAS-MONROY O., KOOPS M.A., BAILEY S.A., 2015. Propagule pressure in the presence of uncertainty : extending the utility of proxy variables with hierarchical models. *Methods in Ecology and Evolution* **6**(11) :1363–1371.

- DRAKE J.A., MOONEY H.A., DI CASTRI F., GROVES R.H., KRUGER F.J., REJMÁNEK M., WILLIAMSON M., 1989. *Biological invasions : a global perspective*, vol. 37. J. Wiley.
- DRAKE J.M., BAGGENSTOS P., LODGE D.M., 2005. Propagule pressure and persistence in experimental populations. *Biology Letters* **1**(4) :480–483.
- DRAKE J.M., LODGE D.M., 2006. Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment : risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions* **8**(2) :365–375.
- DROLET D., LOCKE A., *et al.*, 2016. Relative importance of propagule size and propagule number for establishment of non-indigenous species : a stochastic simulation study. *Aquatic Invasions* **11**(1) :101–110.
- DRURY K., DRAKE J., LODGE D., DWYER G., 2007. Immigration events dispersed in space and time : Factors affecting invasion success. *ecological modelling* **206**(1) :63–78.
- DRURY K.L., LODGE D.M., 2009. Using mean first passage times to quantify equilibrium resilience in perturbed intraguild predation systems. *Theoretical Ecology* **2**(1) :41–51.
- DUMONT Y., TCHUENCHE J., 2012. Mathematical studies on the sterile insect technique for the chikungunya disease and aedes albopictus. *Journal of mathematical Biology* **65**(5) :809–854.
- DYCK V.A., HENDRICHS J., ROBINSON A.S., 2005. *Sterile insect technique*. Springer.
- EILENBERG J., HAJEK A., LOMER C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* **46**(4) :387–400.
- ELLIOTT N., FARRELL J., GUTIERREZ A., VAN LENTEREN J.C., WALTON M., WRATTEN S., DENT D., 1995. *Integrated pest management*. Springer Science & Business Media.
- ELLSTRAND N.C., ELAM D.R., 1993. Population genetic consequences of small population size : implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics* **24**(1) :217–242.

- ELTON C., 1958. The ecology of invasion by plants and animals. *Methuen, London* **181**.
- ENGEN S., BAKKE Ø., ISLAM A., 1998. Demographic and environmental stochasticity-concepts and definitions. *Biometrics* :840–846.
- ESTOUP A., RAVIGNÉ V., HUFBAUER R., VITALIS R., GAUTIER M., FACON B., 2016. Is there a genetic paradox of biological invasion? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **47** :51–72.
- FAUVERGUE X., HOPPER K.R., 2009. French wasps in the new world : experimental biological control introductions reveal a demographic allee effect. *Population Ecology* **51** :385–397.
- FAUVERGUE X., VERCKEN E., MALAUSA T., HUFBAUER R.A., 2012. The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary applications* **5**(5) :424–443.
- FISHER R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection : a complete variorum edition*. Oxford University Press.
- FLOQUET G., 1883. Sur les équations différentielles linéaires à coefficients périodiques. In *Annales scientifiques de l'École normale supérieure*, vol. 12, pp. 47–88.
- GADE D., 1987. " tropicalisation " de la végétation ornementale de la côte d'azur. *Méditerranée* **62**(4) :19–25.
- GARDINER C.W., 2004. *Handbook of stochastic methods for physics, chemistry and the natural sciences*, vol. 13 of *Springer Series in Synergetics*. Springer-Verlag (Berlin). 3rd edn.
- GARDINER C.W., *et al.*, 1985. *Handbook of stochastic methods*, vol. 3. Springer Berlin.
- GASCOIGNE J., BEREK L., GREGORY S., COURCHAMP F., 2009. Dangerously few liaisons : a review of mate-finding allee effects. *Population Ecology* **51**(3) :355–372.

- GHOSH B., GROGNARD F., MAILLERET L., 2015. Natural enemies deployment in patchy environments for augmentative biological control. *Applied Mathematics and Computation* **266** :982–999.
- GILLESPIE D.T., 1977. Exact stochastic simulation of coupled chemical reactions. *The journal of physical chemistry* **81**(25) :2340–2361.
- GOEL N.S., RICHTER-DYN N., 1974. *Stochastic models in biology*. Elsevier.
- GOH B., 1976. Global stability in two species interactions. *Journal of Mathematical Biology* **3**(3) :313–318.
- GOH B.S., 1980. *Management and analysis of biological populations*. Elsevier.
- GOTELLI N.J., GRAVES G.R., 1996. *Null models in ecology*.
- GREVSTAD F.S., 1999a. Experimental invasions using biological control introductions : the influence of release size on the chance of population establishment. *Biological Invasions* **1**(4) :313–323.
- GREVSTAD F.S., 1999b. Factors influencing the chance of population establishment : implications for release strategies in biocontrol. *Ecological Applications* **9**(4) :1439–1447.
- GRIFFITH B., SCOTT J.M., CARPENTER J.W., REED C., 1989. Translocation as a species conservation tool : status and strategy. *Science(Washington)* **245**(4917) :477–480.
- GROOM M.J., 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. *The American Naturalist* **151**(6) :487–496.
- GRUNTFEST Y., ARDITI R., DOMBROVSKY Y., 1997. A fragmented population in a varying environment. *Journal of Theoretical Biology* **185**(4) :539–547.
- GUO H., CHEN L., SONG X., 2010. Mathematical models of restoration and control of a single species with allee effect. *Applied Mathematical Modelling* **34**(11) :3264–3272.

- HACCOU P., IWASA Y., 1995. Optimal mixed strategies in stochastic environments. *Theoretical population biology* **47**(2) :212–243.
- HAMPE A., PETIT R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change : the rear edge matters. *Ecology letters* **8**(5) :461–467.
- HASSELL M.P., 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press.
- HERBORG L.M., MANDRAK N.E., CUDMORE B.C., MACISAAC H.J., 2007. Comparative distribution and invasion risk of snakehead (channidae) and asian carp (cyprinidae) species in north america. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**(12) :1723–1735.
- HIXON M.A., JOHNSON D.W., 2009. Density dependence and independence. *eLS* .
- HOEGH-GULDBERG O., HUGHES L., MCINTYRE S., LINDENMAYER D., PARMESAN C., POSSINGHAM H.P., THOMAS C., 2008. Ecology. assisted colonization and rapid climate change. *Science (New York, NY)* **321**(5887) :345.
- HOLDGATE M., 1986. Summary and conclusions : characteristics and consequences of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* :733–742.
- HOLLING C., 1961. Principles of insect predation. *Annual review of entomology* **6**(1) :163–182.
- HOLLING C.S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly¹. *The Canadian Entomologist* **91** :293–320.
- HOPPER K.R., ROUSH R.T., 1993. Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecological Entomology* **18**(4) :321–331.
- IUCN, 1998. The iucn guidelines for re-introductions.

- IUCN I., 1987. Position statement on the translocation of living organisms : Introductions, reintroductions, and re-stocking. *Species Survival Commission in collaboration with the Commission on Ecology and the Commission on Environmental Policy, Law and Administration, Gland, Switzerland* .
- IUCN S., 2013. Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. *Gland Switz Camb UK IUCNSSC Re-Introd Spec Group* .
- JIANG G., LU Q., 2007. Impulsive state feedback control of a predator-prey model. *Journal of Computational and Applied Mathematics* **200**(1) :193–207.
- KARLIN S., MCGREGOR J., 1958. Linear growth, birth and death processes. *Journal of Mathematics and Mechanics* :643–662.
- KENDALL B.E., FOX G.A., 2003. Unstructured individual variation and demographic stochasticity. *Conservation Biology* **17**(4) :1170–1172.
- KENDALL D.G., 1953. Stochastic processes occurring in the theory of queues and their analysis by the method of the imbedded markov chain. *The Annals of Mathematical Statistics* :338–354.
- KERMACK W.O., MCKENDRICK A.G., 1932. Contributions to the mathematical theory of epidemics. ii. the problem of endemicity. *Proceedings of the Royal Society of London A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences* **138**(834) :55–83. doi:10.1098/rspa.1932.0171.
<http://rspa.royalsocietypublishing.org/content/138/834/55>
- KHALIL H.K., GRIZZLE J., 2002. *Nonlinear systems*, vol. 3. Prentice hall Upper Saddle River.
- KNIPLING E., 1955. Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. *Journal of Economic Entomology* **48**(4) :459–462.
- KOSTITZIN V.A., VOLTERRA V., 1937. *Biologie mathématique*. Librairie Armand Colin Paris.

- KRAMER A.M., DENNIS B., LIEBHOLD A.M., DRAKE J.M., 2009. The evidence for allee effects. *Population Ecology* **51** :541–354.
- LACEY L., FRUTOS R., KAYA H., VAIL P., 2001. Insect pathogens as biological control agents : do they have a future? *Biological control* **21**(3) :230–248.
- LAKSHMIKANTHAM V., BAINOV D., SIMEONOV P.S., 1989. *Theory of impulsive differential equations*, vol. 6. World scientific.
- LANDE R., 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* **142**(6) :911–927.
- LANDE R., ENGEN S., SAETHER B.E., 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford University Press on Demand.
- LEVITAN D.R., 1991. Influence of body size and population density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. *The Biological Bulletin* **181**(2) :261–268.
- LIEBHOLD A., BASCOMPTE J., 2003. The allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* **6**(2) :133–140.
- LIEBHOLD A.M., TOBIN P.C., 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *Annu. Rev. Entomol.* **53** :387–408.
- LINDBURG D.G., 1992. Are wildlife reintroductions worth the cost? *Zoo Biology* **11**(1) :1–2.
- LINDHOLM A.K., BREDEN F., ALEXANDER H.J., CHAN W.K., THAKURTA S.G., BROOKS R., 2005. Invasion success and genetic diversity of introduced populations of guppies *poecilia reticulata* in australia. *Molecular Ecology* **14**(12) :3671–3682.
- LIU X., CHEN L., 2003. Complex dynamics of holling type ii lotka–volterra predator–prey system with impulsive perturbations on the predator. *Chaos, Solitons & Fractals* **16**(2) :311–320.

- LIU X., DAI B., 2016. Dynamics of a predator–prey model with double allee effects and impulse. *Nonlinear Dynamics* :1–17.
- LLÁCER E., DE ALTUBE M.M., JACAS J., 2009. Evaluation of the efficacy of steinernema carpocapsae in a chitosan formulation against the red palm weevil, rhynchophorus ferrugineus, in phoenix canariensis. *BioControl* **54**(4) :559–565.
- LOCKWOOD J.L., CASSEY P., BLACKBURN T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **20**(5) :223–228.
- LOTKA A.J., 1924. Elements of physical biology. reprinted 1956 as elements of mathematical biology.
- LU Z.H., CHI X.B., CHEN L.S., 2003. Impulsive control strategies in biological control of pesticide. *Theoretical Population Biology* **64**(1) :39–47.
- MACARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967. *Theory of Island Biogeography*, vol. 1. Princeton University Press.
- MAILLERET L., GROGNARD F., 2006. Optimal release policy for prophylactic biological control. *Positive systems* :89–96.
- MAILLERET L., GROGNARD F., 2009. Global stability and optimisation of a general impulsive biological control model. *Mathematical Biosciences* **221** :91 – 100. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.mbs.2009.07.002>.
- MAILLERET L., LEMESLE V., 2009. A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society A-Mathematical Physical and Engineering Sciences* **367** :2113–2138.
- MALTHUS T., 1798. An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of mr. godwin, m. condorcet, and other writers. london, printed for j. johnson, in st. paul’s church-yard, 1798. *St. Paul’s Church-yard, London* .

- MAPLE V., 1994. Waterloo maple software. *University of Waterloo, Version 5*.
- MASOLIVER J., 1987. First-passage times for non-markovian processes : Shot noise. *Physical Review A* **35**(9) :3918.
- MATLAB, 2012. *version 8.0.0 (R2012b)*. The MathWorks Inc. (Natick, Massachusetts, United States).
- MAY R.M., 1973. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *The American Naturalist* **107**(957) :621–650.
- MAY R.M., 2001. *Stability and complexity in model ecosystems*, vol. 6. Princeton university press.
- MAYR E., 1942. *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press.
- MAZZA G., FRANCARDI V., SIMONI S., BENVENUTI C., CERVO R., FALEIRO J.R., LLÁ-CER E., LONGO S., NANNELLI R., TARASCO E., *et al.*, 2014. An overview on the natural enemies of rhynchophorus palm weevils, with focus on *r. ferrugineus*. *Biological Control* **77** :83–92.
- MCLAUGHLIN A., MINEAU P., 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **55**(3) :201–212.
- MELBOURNE B.A., HASTINGS A., 2008. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature* **454**(7200) :100–103.
- MEMMOTT J., FOWLER S., HILL R., 1998. The effect of release size on the probability of establishment of biological control agents : Gorse thrips (*sericothrips staphylinus*) released against gorse (*ulex europaeus*) in new zealand. *Biocontrol Science and Technology* **8**(1) :103–115.
- MØLLER A.P., GREGERSEN J., 1994. *Sexual selection and the barn swallow*, vol. 8. Oxford University Press Oxford.

- MØLLER A.P., LEGENDRE S., 2001. Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos* **92**(1) :27–34.
- MOREL-JOURNEL T., GIROD P., MAILLERET L., AUGUSTE A., BLIN A., VERCKEN E., 2015. The highs and lows of dispersal : how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos* .
- MURRAY J., 1989. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag.
- NIE L., TENG Z., HU L., PENG J., 2009. Existence and stability of periodic solution of a predator–prey model with state-dependent impulsive effects. *Mathematics and Computers in Simulation* **79**(7) :2122–2134.
- NISBET R.M., GURNEY W., 1982. *Modelling fluctuating populations : reprint of first Edition (1982)*. Blackburn Press.
- NUNDLOLL S., MAILLERET L., GROGNARD F., 2008. Two models of interfering predators in impulsive biological control. *Journal of Biological Dynamics* **00** :1–14.
- NUNDLOLL S., MAILLERET L., GROGNARD F., 2010a. Influence of intrapredatory interferences on impulsive biological control efficiency. *Bulletin of Mathematical Biology* **72** :3264–3272.
- NUNDLOLL S., MAILLERET L., GROGNARD F., 2010b. Two models of interfering predators in impulsive biological control. *Journal of Biological Dynamics* **4**(1) :102–114.
- ODUM H.T., 1953. Factors controlling marine invasion into florida fresh waters. *Bulletin of Marine Science* **3**(2) :134–156.
- OERKE E.C., 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* **144**(01) :31–43.
- OVASKAINEN O., MEERSON B., 2010. Stochastic models of population extinction. *Trends in ecology & evolution* **25**(11) :643–652.

- PAGAD S., GENOVESI P., CARNEVALI L., SCALERA R., CLOUT M., *et al.*, 2015. Iucn ssc invasive species specialist group : invasive alien species information management supporting practitioners, policy makers and decision takers. *Management of Biological Invasions* **6**(2) :127–135.
- PHELOUNG P., WILLIAMS P., HALLOY S., 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of environmental management* **57**(4) :239–251.
- PHILIP J., 1957. Sociality and sparse populations. *Ecology* **38**(1) :107–111.
- PIMENTEL D., ACQUAY H., BILTONEN M., RICE P., SILVA M., NELSON J., LIPNER V., GIORDANO S., HOROWITZ A., D'AMORE M., 1992. Environmental and economic costs of pesticide use. *BioScience* :750–760.
- PIMENTEL D., EDWARDS C.A., 1982. Pesticides and ecosystems. *BioScience* **32**(7) :595–600.
- PIMENTEL D., ZUNIGA R., MORRISON D., 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the united states. *Ecological economics* **52**(3) :273–288.
- PIMM S.L., RAVEN P., 2000. Biodiversity : extinction by numbers. *Nature* **403**(6772) :843–845.
- POLYANIN A.D., MANZHIROV A.V., 2008. *Handbook of integral equations*. CRC press.
- PŘIBYLOVÁ L., PENIAŠKOVÁ A., 2017. Foraging facilitation among predators and its impact on the stability of predator–prey dynamics. *Ecological Complexity* **29** :30–39.
- R CORE TEAM, 2014. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, (Vienna, Austria).
- <https://www.R-project.org>

- REAL L.A., 1977. The kinetics of functional response. *The American Naturalist* **111**(978) :289–300.
- REJMÁNEK M., RICHARDSON D.M., PYŠEK P., VAN DER MAAREL E., 2005. Plant invasions and invasibility of plant communities. *Vegetation ecology* **332355**.
- RICCIARDI A., SIMBERLOFF D., 2009. Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in ecology & evolution* **24**(5) :248–253.
- RICHARDSON D.M., PYŠEK P., REJMANEK M., BARBOUR M.G., PANETTA F.D., WEST C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants : Concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6**(2) :93–107.
- RICKETTS T., IMHOFF M., 2003. Biodiversity, urban areas, and agriculture : locating priority ecoregions for conservation. *Conservation ecology* **8**(2).
- RISKEN H., 1984. Fokker-planck equation. In *The Fokker-Planck Equation*, Springer, pp. 63–95.
- RODERICK G.K., HUFBAUER R., NAVAJAS M., 2012. Evolution and biocontrol. *Evolutionary Applications* **5** :419–423.
- ROSENZWEIG M.L., MACARTHUR R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist* **97**(895) :209–223.
- RUAN S., ARDITO A., RICCIARDI P., DEANGELIS D.L., 2007. Coexistence in competition models with density-dependent mortality. *Comptes rendus biologiques* **330**(12) :845–854.
- RUIZ G.M., FOFONOFF P.W., CARLTON J.T., WONHAM M.J., HINES A.H., 2000. Invasion of coastal marine communities in north america : apparent patterns, processes, and biases. *Annual review of ecology and systematics* **31**(1) :481–531.

- SAKAI A.K., ALLENDORF F.W., HOLT J.S., LODGE D.M., MOLOFSKY J., WITH K.A., BAUGHMAN S., CABIN R.J., COHEN J.E., ELLSTRAND N.C., *et al.*, 2001. The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics* **32**(1) :305–332.
- SALA O.E., CHAPIN F.S., ARMESTO J.J., BERLOW E., BLOOMFIELD J., DIRZO R., HUBER-SANWALD E., HUENNEKE L.F., JACKSON R.B., KINZIG A., *et al.*, 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science* **287**(5459) :1770–1774.
- SAX D.F., BROWN J.H., 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* **9**(5) :363–371.
- SAX D.F., GAINES S.D., 2008. Species invasions and extinction : the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**(Supplement 1) :11490–11497.
- SEDDON P.J., ARMSTRONG D.P., MALONEY R.F., 2007. Developing the science of reintroduction biology. *Conservation biology* **21**(2) :303–312.
- SEDDON P.J., SOORAE P.S., 1999. Guidelines for subspecific substitutions in wildlife restoration projects. *Conservation Biology* **13**(1) :177–184.
- SEDDON P.J., STRAUSS W.M., INNES J., 2012. Animal translocations : what are they and why do we do them. *Reintroduction Biology : integrating science and management* :1–32.
- SHAFFER M., 1987. Minimum viable populations : coping with uncertainty. *Viable populations for conservation* **69** :86.
- SHAFFER M.L., 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* **31**(2) :131–134.
- SHEA K., POSSINGHAM H.P., 2000. Optimal release strategies for biological control agents : an application of stochastic dynamic programming to population management. *Journal of Applied Ecology* **37**(1) :77–86.

- SHESTOPALOV Y.V., SMIRNOV Y.G., 2002. Integral equations. *Karlstadt University-Division for engineer sciences, physics and mathematics, Karlstadt* .
- SIMBERLOFF D., 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40** :81–102.
- SINCLAIR J.S., ARNOTT S.E., 2016. Strength in size not numbers : propagule size more important than number in sexually reproducing populations. *Biological Invasions* :1–9.
- SMITH S.M., 1996. Biological control with trichogramma : Advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* **41** :375–406.
- SOLOMON M., 1949. The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology* :1–35.
- SOROKER V., COLAZZA S., 2017. *Handbook of Major Palm Pests : Biology and Management*. John Wiley & Sons.
- SOULÉ M.E., 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge university press.
- STEPHENS P.A., SUTHERLAND W.J., 1999. Consequences of the allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **14**(10) :401–405.
- STEPHENS P.A., SUTHERLAND W.J., FRECKLETON R.P., 1999. What is the allee effect ? *Oikos* :185–190.
- TANG S., CHEKE R.A., 2005. State-dependent impulsive models of integrated pest management (ipm) strategies and their dynamic consequences. *Journal of Mathematical Biology* **50**(3) :257–292.
- TANG S., LIANG J., TAN Y., CHEKE R.A., 2013. Threshold conditions for integrated pest management models with pesticides that have residual effects. *Journal of mathematical biology* **66**(1-2) :1–35.

- TANG S., TANG G., CHEKE R.A., 2010. Optimum timing for integrated pest management : modelling rates of pesticide application and natural enemy releases. *Journal of Theoretical Biology* **264**(2) :623–638.
- TANG S., XIAO Y., CHEKE R.A., 2008. Multiple attractors of host–parasitoid models with integrated pest management strategies : Eradication, persistence and outbreak. *Theoretical Population Biology* **73**(2) :181–197.
- TAYLOR C.M., DAVIS H.G., CIVILLE J.C., GREVSTAD F.S., HASTINGS A., 2004. Consequences of an allee effect in the invasion of a pacific estuary by spartina alterniflora. *Ecology* **85**(12) :3254–3266.
- TAYLOR C.M., HASTINGS A., 2005. Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* **8**(8) :895–908.
- TAYLOR H.M., KARLIN S., 1984. *An introduction to stochastic modeling*. Academic press.
- TEIXEIRA M., HILKER F.M., 2017. Hunting cooperation and allee effects in predators. *Journal of Theoretical Biology* **419** :13–22.
- TERRY A.J., 2014a. Biocontrol in an impulsive predator–prey model. *Mathematical biosciences* **256** :102–115.
- TERRY A.J., 2014b. A predator–prey model with generic birth and death rates for the predator. *Mathematical biosciences* **248** :57–66.
- TERRY A.J., 2015. Predator–prey models with component allee effect for predator reproduction. *Journal of Mathematical Biology* :1–28.
- TOBIN P.C., BEREC L., LIEBHOLD A.M., 2011. Exploiting allee effects for managing biological invasions. *Ecology letters* **14**(6) :615–624.
- TRINKEL M., KASTBERGER G., 2005. Competitive interactions between spotted hyenas and lions in the etosha national park, namibia. *african Journal of Ecology* **43**(3) :220–224.

- VAN LENTEREN J., 1995. Integrated pest management in protected crops. In *Integrated pest management*, edited by D. DENT, Chapman & Hall, London, pp. 311–343.
- VAN LENTEREN J., 2000. Success in biological control of arthropods by augmentation of natural enemies. In *Biological control : Measures of success*, Springer, pp. 77–103.
- VAN LENTEREN J., WOETS J.v., 1988. Biological and integrated pest control in greenhouses. *Annual review of entomology* **33**(1) :239–269.
- VAN LENTEREN J.C., BUENO V.H., 2003. Augmentative biological control of arthropods in latin america. *BioControl* **48**(2) :123–139.
- VERDY A., 2010. Modulation of predator-prey interactions by the allee effect. *Ecological Modelling* **221** :1098–1107.
- VERHULST P., 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance* .
- VERLING E., RUIZ G.M., SMITH L.D., GALIL B., MILLER A.W., MURPHY K.R., 2005. Supply-side invasion ecology : characterizing propagule pressure in coastal ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* **272**(1569) :1249–1257.
- VITOUSEK P.M., D'ANTONIO C.M., LOOPE L.L., REJMANEK M., WESTBROOKS R., 1997. Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* :1–16.
- VOLTERRA V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* **118**(2972) :558–560.
- WANG M.H., KOT M., 2001. Speeds of invasion in a model with strong or weak allee effects. *Mathematical biosciences* **171**(1) :83–97.

- WANG S., HUANG Q., 2015. Bifurcation of nontrivial periodic solutions for a beddington–deangelis interference model with impulsive biological control. *Applied Mathematical Modelling* **39**(5) :1470–1479.
- WELLS M., POYNTON R., BALSINHAS A., MUSIL K., JOFFE H., VAN HOEPEN E., ABBOTT S., 1986. history of introduction of invasive alien plants to southern africa. In *Ecology and management of biological invasions in southern Africa : proceedings of the National Synthesis Symposium on the Ecology of Biological Invasions/edited by IAW Macdonald, FJ Kruger, AA Ferrar*, Cape Town : Oxford University Press, 1986.
- WILLIAMSON M., 1996. *Biological invasions*, vol. 15. Springer Science & Business Media.
- WILSON C., TISDELL C., 2001. Why farmers continue to use pesticides despite environmental, health and sustainability costs. *Ecological economics* **39**(3) :449–462.
- WITTMANN M.J., METZLER D., GABRIEL W., JESCHKE J.M., 2014. Decomposing propagule pressure : the effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos* **123**(4) :441–450.
- ZEMYAN S.M., 2012. *The classical theory of integral equations : a concise treatment*. Springer Science & Business Media.
- ZHANG H., GEORGESCU P., CHEN L., 2008. On the impulsive controllability and bifurcation of a predator–pest model of ipm. *BioSystems* **93**(3) :151–171.
- ZHOU S.R., LIU Y.F., WANG G., 2005. The stability of predator-prey systems subject to the allee effects. *Theoretical Population Biology* **67** :23 – 31.

Chapitre VIII

Résumé

Résumé

Cette thèse s'intéresse à l'étude des stratégies d'introduction de populations dans l'environnement. Les deux principaux contextes présentés sont la lutte biologique et la réintroduction d'espèces. Si ces deux types d'introduction diffèrent, des processus biotiques et abiotiques les influencent de manière similaire. En particulier les populations introduites, souvent de petite taille, peuvent être sensibles à diverses formes de stochasticité, voire subir une baisse de leur taux de croissance à faible effectif, ce qu'on appelle « effet Allee ». Ces processus peuvent interagir avec les stratégies d'introduction des organismes et moduler leur efficacité.

Dans un premier temps, nous modélisons le processus d'introduction à l'aide de systèmes dynamiques impulsionnels : la dynamique de la population est décrite par des équations différentielles ordinaires qui, à des instants donnés, sont perturbées par des augmentations soudaines de la taille de la population. Cette approche se concentre sur l'influence des effets Allee sur les populations isolées (réintroduction) ou dans un cadre proie-prédateur (lutte biologique). Dans un second temps, en nous concentrant sur l'aspect réintroduction, nous étendons ce cadre de modélisation pour prendre en compte des aspects stochastiques liés à l'environnement ou aux introductions elles-mêmes. Finalement, nous considérons un modèle individu centré pour étudier l'effet de la stochasticité démographique inhérente aux petites populations. Ces différentes approches permettent d'analyser l'influence de la distribution temporelle des introductions et ainsi déterminer les stratégies qui maximisent les chances de succès des introductions.

Abstract

This thesis investigates introduction strategies of populations in the environment. Two main situations are considered : biological control and species reintroduction. Although these two kinds of introductions are different, many biotic and abiotic processes influence them in a similar way. Introduced populations are often small and may be sensitive to

various stochastic factors. Further, small populations may suffer from a decrease of their growth rate when the population is small, a feature called "Allee effect". These processes may interact with introduction strategies and modulate their efficiency.

First, we represent the introduction process using impulsive dynamical systems : population dynamics are described by ordinary differential equations that are disrupted at some instants by instantaneous increases of the population size. This approach focuses on the influence of Allee effects on single-species (reintroduction) or predator-prey interactions (biological control). Then, we concentrate on the reintroduction approach and extend the previous deterministic framework to take into consideration stochastic factors arising from the environment or from introductions themselves. Finally, we consider an individual-based model to study the effects of demographic stochasticity which is inherent to small populations. These different approaches allow to investigate the temporal distribution of introductions and determine which introduction strategies maximize the probability of success of introductions.