



HAL
open science

Analyse mathématique de l'effet croisé de la dispersion et de l'hétérogénéité démographique sur la diversité génétique d'une métapopulation

Pierre Lafontaine

► **To cite this version:**

Pierre Lafontaine. Analyse mathématique de l'effet croisé de la dispersion et de l'hétérogénéité démographique sur la diversité génétique d'une métapopulation. Systèmes dynamiques [math.DS]. Université Savoie Mont Blanc, 2020. Français. NNT : 2020CHAMA045 . tel-03663247

HAL Id: tel-03663247

<https://theses.hal.science/tel-03663247v1>

Submitted on 10 May 2022

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.



Université Savoie-Mont-Blanc
ÉCOLE DOCTORALE MSTII

THÈSE

pour obtenir le titre de

Docteur en Mathématiques

de l'Université de Chambéry

spécialité **Mathématiques Appliquées** présentée et soutenue par

Pierre Lafontaine

Analyse mathématique de l'effet croisé de la dispersion et de l'hétérogénéité démographique sur la diversité génétique d'une métapopulation.

Thèse dirigée par Dorin Bucur et encadrée par Jimmy Garnier
soutenue le 02/12/2020

Devant le Jury composé de :

COVILLE Jérôme	DR INRAE	BioSp Avignon	Président du jury Rapporteur
TYSON Rebecca	Professeur	University British Columbia	Rapporteur
GARNIER Jimmy	CR CNRS	Université Savoie Mont Blanc	Examineur
BUCUR Dorin	Professeur	Université Savoie Mont Blanc	Directeur

Remerciements.

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement Jimmy Garnier et Dorin Bucur qui tout au long de ces 4 années m'ont témoigné d'un soutien régulier et je remercie tout particulièrement Jimmy qui m'a apporté une aide très précieuse et très riche dans le domaine des mathématiques appliquées à la diversité génétique.

Face au défi que je m'étais lancé en entreprenant une thèse alors que j'arrivais en fin de carrière de professeur de Mathématiques dans l'enseignement secondaire au lycée Berthollet d'Annecy et ayant fait mon DEA à l'université Claude Bernard de Lyon, je me suis tout d'abord adressé à l'école doctorale de Lyon qui m'a orienté vers Dorin Bucur pour le domaine que je voulais éventuellement traité c'est-à-dire celui des mathématiques appliquées soit à la biologie, soit à la médecine.

J'ai un souvenir très précis du premier entretien que j'ai eu avec Dorin et avec Jimmy où j'ai vu immédiatement que je pourrai éventuellement concrétiser ce défi.

Je remercie beaucoup Dorin d'avoir accepté d'être mon directeur de thèse et de m'avoir proposé Jimmy comme encadrant. Je suis certain que beaucoup de doctorants rêveraient de travailler avec un tel binôme où leur grande compétence et leur discrétion sont associées à une très grande gentillesse.

Je remercie Jérôme Coville et Rebecca Tyson d'avoir répondu favorablement pour être les rapporteurs de ma soutenance de thèse. Je remercie Georges Compte notre directeur du LAMA et toute l'équipe qui m'ont tout de suite bien accueilli. Je remercie tout particulièrement Laure Bastide au secrétariat et Céline Acary-Robert pour leur investissement dans leur domaine respectif, qu'il soit administratif ou technique.

Mes remerciements vont aussi à Clémentine Prieur et à Zilora Zouaoui de l'école doctorale de MSTII de Grenoble et à Virginie Thivillon de l'école doctorale de l'université de Savoie-Mont-Blanc qui m'ont toujours répondu avec beaucoup de gentillesse à chaque fois que j'ai eu besoin de renseignements.

Bien sûr un grand merci à tous les membres enseignants du LAMA et tout particulièrement à ceux que je côtoyais soit lors des séminaires d'EDPs ou lors des déjeuners au restaurant « Le Prieuré » (Céline Labat, Marguerite Gisclon, Stéphane Gerbi, Christian Bourdarias, Didier Bresch, krzysztof Worytkiewicz , Philippe Briand ...).

Merci à mes amis et à mes collègues et amis du lycée Berthollet qui se sont intéressés à mon travail de thèse et qui m'ont soutenu avec bienveillance.

Merci bien sûr à ma famille et tout particulièrement à ma sœur Bernadette qui a suivi de très près ce travail durant ces 4 années et je n'oublie pas bien sûr deux de mes deux neveux Pierre-Olivier et Jean-Denis avec qui j'ai partagé des moments privilégiés durant toutes ces années passées.

Table des matières

1	Introduction	5
1.1	Modèle démographique de métapopulation	8
1.1.1	Modèle en temps continu d'Équations Différentielles Ordinaires. . .	8
1.1.2	Modèle en temps discret structuré en classes	10
1.2	Modèle de génétique neutre de la métapopulation.	10
1.2.1	Modèle continu de métapopulation	11
1.2.2	Modèle de métapopulation discret en temps et structuré en classes	12
1.3	Évolution de la diversité génétique neutre au sein d'une métapopulation . .	13
2	La dispersion et la qualité de l'habitat favorisent une diversité génétique neutre dans les métapopulations	16
2.1	Introduction.	17
2.2	Matériels et méthodes	19
2.2.1	Dynamique interne et fractions neutres	19
2.2.2	Mesures de la diversité génétique locale et globale.	19
2.2.3	Modèle démographique et de dispersion.	20
2.3	Résultats	21
2.3.1	La richesse génétique globale améliore la richesse locale.	22
2.3.2	Diversité génétique et qualité des habitats.	24
2.3.3	La migration peut améliorer la diversité génétique neutre à l'échelle locale et globale.	27
2.4	Des habitats isolés aux habitats connectés : effet sur la diversité.	30
2.5	Conclusion et discussion.	34
2.6	Preuve des résultats	37
2.6.1	Preuve du Théorème 1.	37
2.6.2	Preuve de la Proposition 1.	37
2.6.3	Preuve de la Proposition 2.	38
2.6.4	Preuve de la Proposition 3.	38
2.6.5	Preuve de la Proposition 4.	38
2.7	Appendice : Propriétés de la proportion asymptotique p^*	39
2.7.1	Scénario 1 : Métapopulation structurée spatialement en habitats favorables.	39
2.7.2	Scénario 2 : métapopulation source-puits	50
2.8	Le modèle individu centré des fractions génétiques neutres.	53
2.9	Simulations numériques pour une population initialement isolée.	55
2.9.1	La migration symétrique favorise toujours la diversité.	55
2.9.2	Migration directionnelle ($\varepsilon_{12} \neq \varepsilon_{21}$)	55

3	La structure de classes d'une métapopulation conditionne sa diversité génétique.	60
3.1	Introduction	61
3.2	Matériels et méthodes	62
3.2.1	Dynamique interne, fractions neutres et indices de diversité	62
3.2.2	Modèle de démographie et de dispersion.	64
3.3	Dynamique interne d'une métapopulation structurée en classes.	65
3.3.1	Dynamique des fractions neutres à l'intérieur d'une métapopulation à l'équilibre.	66
3.3.2	Dynamique des fractions de la métapopulation qui n'est pas à l'équilibre : cas linéaire	68
3.4	Effet de la structure de classes sur la diversité génétique neutre	69
3.4.1	Un stade juvénile long peut favoriser la diversité génétique neutre.	70
3.4.2	La survie des adultes peut favoriser une diversité génétique neutre jusqu'à un certain point	71
3.5	Effet croisé de la migration et de la structure de classe sur la diversité	72
3.5.1	Effet de la migration des populations sur la diversité	72
3.5.2	Effet de la migration des individus sur la diversité	73
3.6	Conclusion et discussion	73
3.7	Preuves des résultats	75
3.7.1	Preuve du Théorème 2	75
3.7.2	Preuve du théorème 3, cas linéaire	78
3.7.3	Preuve de la proposition 11	78
3.8	Appendice A : Propriétés du modèle démographique	79
3.8.1	Propriétés du modèle structuré en classes dans un seul habitat	79
3.8.2	Propriétés du modèle de métapopulation structuré en classes	84
3.9	Appendice-B : Propriétés de la proportion asymptotique p^*	85
3.9.1	Extinction d'une fraction neutre	85
3.9.2	Effet de la migration et de la démographie sur les proportions asymptotiques	86
3.10	Appendice-C : Effet de la démographie sur la diversité	89
3.10.1	Effet du taux de maturation	89
3.10.2	Effet du taux de survie sur la diversité d'une métapopulation source-puits	91
3.11	Appendice-D : Le modèle individu-centré des fractions génétiques neutres	91
4	Conclusions et perspectives	95

Chapitre 1

Introduction

Le but de cette thèse est d'étudier l'évolution de la diversité génétique neutre au sein d'une métapopulation.

Une métapopulation est un ensemble de populations séparées géographiquement mais connectées entre elles, par exemple par de la dispersion d'individus. Chaque population locale est constituée d'individus partageant un environnement commun appelé habitat. Ces habitats peuvent être très différents les uns des autres du fait du climat, de leur géolocalisation ou de l'effet d'une transformation faite par l'homme par exemple. Ainsi la dynamique des populations locales varie suivant les caractéristiques de ces différents habitats. En particulier, le taux de survie, le taux de fertilité, plus généralement la croissance et la reproduction ainsi que la capacité d'accueil dépendent de cet habitat. Par conséquent, chaque habitat est plus ou moins favorable à la population locale. Par ailleurs, au sein de la métapopulation, des mouvements ou flux d'individus peuvent apparaître entre les différentes populations locales qui la composent. De tels flux apparaissent si par exemple, chaque individu peut migrer d'une population locale à une autre au cours de sa vie. Cette capacité de migration peut dépendre des caractéristiques de l'habitat où il se trouve, de celui vers lequel il va, et même de la taille des populations locales de départ ou d'arrivée.

D'autre part, les individus composant la métapopulation peuvent avoir des patrimoines génétiques distincts dus par exemple à des mutations au sein de la métapopulation, à des recombinaisons dues au mode de reproduction ou à de l'immigration. Cette diversité génétique qui en résulte peut être structurée géographiquement à travers les diverses populations locales. Cette structure n'est pas forcément fixe et peut évoluer au cours du temps sous l'effet de la démographie locale, de la dispersion des individus, de la dérive génétique induite par exemple par des processus de recolonisation ou de mécanismes d'évolution tels que les mutations, par la sélection naturelle ou les recombinaisons. Dans la suite de cette thèse, nous nous intéressons à la dynamique de la diversité génétique neutre qui ne dépend que des mécanismes démographiques et ne sont pas soumis aux mécanismes d'évolution. En particulier, dans chaque population locale, tous les individus même génétiquement différents, ont la même valeur sélective.

L'objectif de cette thèse est d'étudier comment l'interaction entre la dynamique locale des différentes populations composant cette métapopulation et leurs échanges grâce à de la migration de certains individus déterminent la diversité génétique neutre de la métapopulation à l'échelle locale et globale. Pour ce faire, nous avons utilisé des modèles mathématiques de dynamiques de métapopulation complétée avec l'analyse mathématique de la dynamique interne des solutions de ces modèles. Cette approche permet de décrire l'évolution spatio-temporelle de chaque groupe de gènes neutres constituant la diversité génétique de la métapopulation. Cette approche permet enfin de combiner modèle démographique et modèle génétique. Elle permet donc de comprendre l'effet de la

dispersion, de l'hétérogénéité des habitats et de la structure des populations locales sur la diversité génétique neutre.

Avant de développer le sujet de la thèse, rappelons les principaux développements historiques de la notion de métapopulation. La description mathématique d'une métapopulation est apparue pour la première fois dans la littérature écologique en 1969 par le mathématicien Levins (1969) à la suite de travaux sur un modèle de dynamique de population de parasites sur des parcelles agricoles. Par la suite, de nombreux écologistes et plus particulièrement, l'écologiste finlandais Hanski et al. (1999) reprirent et approfondirent ce concept, notamment pour l'étude de populations soumises à la fragmentation géographique. Dans ce cas, la densité d'individus n'est plus homogène sur l'environnement mais varie suivant la localisation. En particulier, ils ont montré que l'isolement et l'éloignement progressif des habitats augmentent les risques d'extinction en l'absence de recolonisation. Aujourd'hui, de nouvelles méthodes de gestion du vivant sont basées en partie sur ces modèles mathématiques de dynamique des métapopulations. Dans le cadre de la conservation d'espèces, on peut noter les corridors écologiques, les réserves naturelles, les écoducs, etc... Cependant, la notion écologique de métapopulation voit le jour beaucoup plus tôt grâce entre autres aux travaux expérimentaux de Gause (1930) et de Huffaker et al. (1958) sur l'effet des hétérogénéités spatiales dans le système proies-prédateurs où les populations de prédateurs et de proies étaient vouées à s'éteindre indépendamment de leur taille initiale Gause (1930). Ce phénomène désormais bien connu peut être mis en évidence notamment grâce au modèle de Lotka-Volterra permettant de décrire mathématiquement les systèmes prédateurs-proies. Les expériences de Huffaker et al. (1958) ont ensuite élargi celles de Gause en examinant la façon dont la dispersion et l'hétérogénéité spatiale pouvaient conduire à des oscillations prédateurs-proies.

Même si le terme métapopulation n'est pas toujours employé, la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale et des conditions climatiques afin de décrire les habitats des espèces apparaissent dans de nombreuses études (Kendall and Fox, 1998; Hanski et al., 1999; Pulliam, 1988). Les études sur les systèmes prédateurs-proies ont montré que la structure spatiale influence fortement la dynamique de la métapopulation telle que la dispersion entre les habitats dans un environnement très hétérogène. Ainsi dans ce cas particulier, les systèmes proies-prédateurs persistent car les modes de dispersion dans un environnement permettent de maintenir la métapopulation en recolonisant des habitats dans lesquels la population s'éteint (McLaughlin and Roughgarden, 1993). Ces hétérogénéités spatiales peuvent être le fruit de nombreux mécanismes tels que les changements environnementaux dus au changement climatique, à l'activité humaine (agriculture, urbanisation, transport) ou à la nature de l'habitat (sol, écosystème primaire). Une autre étude importante sur les métapopulations a été proposée par MacArthur and Wilson (1967). Ils se sont intéressés à l'effet de l'isolement géographique sur la richesse écologique des écosystèmes. Ils ont montré que la richesse d'une île ou d'un habitat isolé est plus faible à surface et type d'habitat équivalents qu'un continent ou un habitat connecté. La théorie de la biogéographie insulaire selon laquelle la richesse spécifique d'une île est, à surface et région équivalentes, est toujours inférieure à celle du continent. Cette théorie a été par la suite étendue aux écosystèmes continentaux complexes dans lesquels les îlots ou les habitats isolés sont connectés à un continent ou à un réseau d'habitats. MacArthur and Wilson (1967) ont montré que la richesse de chaque îlot dépend fortement de la surface des îles, de l'éloignement au continent ainsi que du taux de migration entre îlots et continent et du taux de mortalité dans chaque îlot. Ils ont alors constaté que si le taux d'immigration est trop faible, une dynamique locale insulaire ne peut pas être stable à cause d'événements stochastiques risquant d'entraîner l'extinction de la population.

Un des meilleurs exemples illustrant la théorie de MacArthur et Wilson est une étude menée en Floride vers la fin des années 1960 par Simberloff and Wilson (1969). Ils ont

réalisé un inventaire complet des arthropodes (animaux invertébrés formés de segments articulés) vivant sur quelques îlots de mangroves (écosystèmes de marais maritimes). Ensuite ils les ont exterminés par fumigation pour étudier la recolonisation possible depuis le continent. Cette étude a permis de développer le concept de nombre d'espèces à l'équilibre et de vérifier l'influence de la taille des îles et de leur distance par rapport à l'écosystème source sur leur recolonisation. Les résultats de cette étude ont montré que la recolonisation est très rapide. En effet après 200 jours, le nombre d'espèces des îles s'est stabilisé à des valeurs semblables à celles relevées avant la défaunation. Ce rééquilibrage final est dû au réajustement de la niche écologique des espèces par la mise en jeu d'interactions inter-spécifiques.

Mais le fondement du concept de métapopulation revient à Richard en 1969 (Levins, 1969). Il décrit la métapopulation comme un ensemble de populations locales instables habitant dans des habitats discrets. Selon ses propres mots, il s'agit d'"une population de populations". Levins suppose que tous les habitats potentiels d'une métapopulation ne sont jamais tous occupés. Il y a toujours des habitats inoccupés qui sont recolonisés ainsi que les habitats occupés où les populations peuvent s'éteindre. La différence avec le modèle de l'équilibre dynamique de Mac Arthur et Wilson est que la colonisation ne se fait plus de manière constante à partir d'une source continue mais à partir de plusieurs habitats déjà occupés.

Son modèle est fondé sur 4 hypothèses :

- la population globale est répartie sur plusieurs habitats tous identiques où chaque population peut disperser pour coloniser de nouveaux habitats libres.
- Toutes les populations locales ont le même risque d'extinction. Si ce n'est pas le cas, la survie de la métapopulation dépend simplement de la survie de la plus grande population et la métapopulation considérée est alors de type continent-île.
- L'isolement des habitats ne peut pas empêcher leur recolonisation, sans quoi la métapopulation risque l'extinction. L'espace est implicite dans ce modèle, il n'existe pas de structuration spatiale d'habitats et les individus ont la même probabilité de disperser dans chacun d'eux.
- Les dynamiques des populations locales ne sont pas totalement synchrones. Autrement dit, la persistance de la métapopulation dépend uniquement de la persistance de la population ayant le plus petit risque d'extinction.

Ainsi une espèce peut persister dès l'instant où il y a extinction stochastique locale d'un habitat et recolonisation d'un autre habitat inoccupé. Si chaque habitat a le même risque d'extinction et contribue de manière identique à la recolonisation alors le taux d'occupation des habitats par la métapopulation p (compris entre 0 et 1) est donné par l'équation :

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - ep \quad (1.1)$$

où c et e sont respectivement les paramètres de taux de colonisation et d'extinction. Ce modèle est une bonne approximation du modèle stochastique dans le cas où l'environnement est composé de nombreux habitats. Ce modèle est structurellement identique au modèle logistique de croissance de population suivant :

$$\frac{dp}{dt} = (c - e)p \left(1 - \frac{p}{1 - e/c} \right) \quad (1.2)$$

où $c - e$ donne le taux de croissance intrinsèque de la métapopulation et $1 - e/c$ est la taille de la métapopulation à l'équilibre ou capacité de charge. Le rapport c/e correspond au taux de reproduction net R_0 de la population du modèle de Levins. Ce coefficient R_0 est un bon descripteur de la survie de la population. En effet, si $R_0 > 1$ alors la population survit alors que si $R_0 < 1$ la population tend à s'éteindre. Cette condition définit le

seuil d'extinction dans la dynamique de la métapopulation. Cependant, dans ce modèle stochastique, l'extinction est toujours possible même si $R_0 > 1$. Dans ce cas, le temps d'extinction T de la métapopulation dépend du nombre d'habitats n et de la proportion p^* d'habitats occupés par la métapopulation à l'équilibre. Ovaskainen and Hanski (2003) ont montré que ce temps T est donné par :

$$T = \sqrt{\frac{2\pi}{n}} \frac{e^{-(n-1)p^*}}{p^{*2}(1-p^*)^{n-1}}$$

Le modèle déterministe (1.1) est une bonne approximation du modèle stochastique lorsque le nombre d'habitats est grand et fournit une bonne description globale de la métapopulation. Cependant, ce modèle ne prend pas en compte les caractéristiques locales de chaque habitat et ne décrit pas la dynamique de chaque habitat. Ainsi ce modèle ne permet pas de décrire des sous groupes de population à l'intérieur de chaque habitat qui est occupé par la métapopulation. Notamment il ne permet pas de décrire la dynamique des sous groupes de gènes à l'intérieur de la métapopulation. Afin de comprendre l'évolution de la diversité génétique neutre, ce modèle ne répond pas à nos attentes et il nous faut un modèle décrivant la dynamique locale de chaque habitat.

Il faut également noter l'existence d'un modèle appelé "source-puits" développé par Pulliam (1988). Ce modèle prend en compte les différences de qualité des habitats : dans les habitats sources, les ressources sont abondantes et les individus produisent plus de descendants que ce qui est nécessaire pour les remplacer (croissance positive de la population). Cette population prospère et peut donc se propager. À l'inverse dans les habitats de type puits, les ressources sont plus limitées et moins adaptées à la population ; ainsi en l'absence d'immigration, la population tend à s'éteindre (son taux de croissance est négatif). En revanche, une immigration peut permettre à la population de persister.

Le modèle source-puits de Pulliam (1988) aussi appelé *BIDE rates model* prend en compte dans chaque habitat le nombre de naissances \mathbf{B} , le nombre de morts \mathbf{D} , le nombre d'immigrants \mathbf{I} et le nombre d'émigrants \mathbf{E} . À l'équilibre, le modèle s'écrit de la manière suivante :

$$\mathbf{B} + \mathbf{I} - \mathbf{D} - \mathbf{E} = 0.$$

Dans ce modèle, une population est une source si $\mathbf{B} + \mathbf{I} > \mathbf{D} + \mathbf{E}$ et elle est un puits si $\mathbf{B} + \mathbf{I} < \mathbf{D} + \mathbf{E}$.

Afin de prendre en compte ces différents types d'habitats et de décrire la dynamique locale de chaque population nous avons utilisé dans cette thèse des modèles déterministes basés sur des systèmes d'équations différentielles ou des systèmes d'équations récurrentes. Ainsi dans cette thèse, nous considérons deux types de scénarios l'un constitué d'habitats dits favorables où l'accroissement de populations est positif dans chaque habitat et l'autre un modèle *source-puits* où certains habitats appelés puits sont défavorables avec un taux de croissance négatif et d'autres sont des sources.

Les premiers modèles que nous avons utilisés, basés sur des équations différentielles ordinaires (EDO), sont très utilisés en dynamique des populations et ont comme unique variable d'état le temps. Nous avons considéré également des modèles dans lesquels les métapopulations évoluent en temps discret.

1.1 Modèle démographique de métapopulation

1.1.1 Modèle en temps continu d'Équations Différentielles Ordinaires.

On commence par décrire la dynamique d'une population dans un seul habitat. On suppose que la densité de la population $N(t)$ évolue au cours du temps de la manière suivante :

$$N'(t) = F(N(t)), \quad t > 0 \quad \text{et} \quad N(0) = N_0 > 0, \quad (1.3)$$

où F est la fonction de croissance de la population et N_0 est la taille initiale de la population au temps $t = 0$.

Ces modèles ont été introduits par Malthus (1986). La variation temporelle de la densité de population $N'(t)$ correspond à la différence entre le nombre de naissances et le nombre de morts à chaque instant t . Le nombre de naissances et de morts étant proportionnels au nombre d'individus, Malthus définit le taux de croissance par individu $r[N]$ comme étant le ratio entre $N'(t)$ et $N(t)$. Il suppose que ce taux de croissance par individu $r[N] := r > 0$ est constant au cours du temps et ne dépend pas de la taille de la population N . Ainsi le modèle s'écrit :

$$N'(t) = r N(t). \quad (1.4)$$

Ces modèles génèrent une évolution exponentielle de la taille de la population qui augmente indéfiniment dans le cas où le taux de croissance $r > 0$. Cela pose un problème de fiabilité pour la prédiction de cette évolution pour un temps très grand. C'est pourquoi Verhulst (Verhulst, 1838) a proposé un modèle de croissance de la population non exponentielle nommé *logistique*. L'idée de Verhulst est de limiter la croissance exponentielle par de la densité-dépendance négative qui réduit la croissance au fur et à mesure que la densité s'approche de la capacité maximale du milieu qui est dictée par exemple par la limitation des ressources (nourriture ou espace du territoire). Ainsi le taux de croissance diminue lorsque la taille de population N augmente. En notant $K > 0$ la capacité d'accueil du milieu et $r > 0$ le taux de croissance intrinsèque de la population, le taux de croissance par individu $r[N]$ s'écrit $r[N] = r(1 - N/K)$ et le modèle devient :

$$N'(t) = r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) N(t) \quad t > 0. \quad (1.5)$$

On remarque que le taux de croissance par individu est proche de r lorsque N est petit, il diminue lorsque N augmente et devient négatif lorsque la population dépasse le seuil K . Les solutions de ce modèle convergent vers un état d'équilibre strictement positif $N^* = K$ qui est fini. On s'intéresse désormais à des populations pouvant se trouver sur plusieurs sites dont les caractéristiques sont potentiellement différentes (par exemple les colonies de manchots empereurs autour de l'Antarctique). De plus des échanges dus à la dispersion des individus sont possibles entre ces différentes populations. Une manière de prendre en compte cette dynamique est de considérer des modèles de métapopulations où l'environnement est constitué de plusieurs habitats avec pour chacun leurs caractéristiques et où les individus peuvent migrer d'un endroit vers l'autre avec une certaine probabilité. En notant $\mathbf{N}(t)$ le vecteur représentant la taille de la métapopulation de ω habitats au temps t , on écrit $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), N_2(t), \dots, N_\omega(t))$ où $N_i(t)$ est la taille de la population dans l'habitat i pour $i \in \{1, 2, \dots, \omega\}$. Le modèle de métapopulation s'écrit alors :

$$\mathbf{N}'(t) = \mathbf{F}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{N}(t) + \mathbf{D}\mathbf{N}(t) \quad t > 0 \quad (1.6)$$

où la population $\mathbf{N}(t)$ évolue avec le temps t sous l'effet conjugué de la dispersion \mathbf{D} et de la croissance \mathbf{F} c'est à dire du taux de reproduction et de mortalité de chaque individu. La matrice de dispersion (\mathbf{D}) décrit le taux de migration entre les habitats ($\sum_j d_{ij} = 0$ pour tout i). On considère soit une dispersion symétrique avec une matrice (\mathbf{D}) symétrique ($d_{ij} = d_{ji}$), soit une dispersion directionnelle pour laquelle le taux de migration d'un habitat i vers un habitat j peut être différent de celui de l'habitat j vers l'habitat i . La matrice de croissance $\mathbf{F}[\mathbf{N}(t)]$ est une matrice diagonale avec $\mathbf{F}[\mathbf{N}(t)] = \text{diag}(f_i(\mathbf{N}(t)))$ où f_i décrit la croissance de la population dans l'habitat i . Dans ce modèle, les individus qui émigrent dans un autre habitat adoptent les caractéristiques du nouvel habitat. En particulier, la croissance de chaque population peut être décrite par un modèle de type logistique. À l'aide de ce modèle, Holt (1985b) a étudié l'effet de la dispersion sur la taille

de la métapopulation. Il a montré que la taille est maximale pour des faibles migrations entre les habitats.

1.1.2 Modèle en temps discret structuré en classes

Chez de nombreuses espèces, les individus se répartissent naturellement en différentes classes pouvant correspondre par exemple à des classes d'âge, à des stades de développement, à des classes de taille, etc... Par exemple, chez les oiseaux marins comme les manchots empereurs, on peut distinguer les individus juvéniles qui ne peuvent pas se reproduire des adultes reproducteurs. Pour prendre en compte cette structure de classe, nous avons utilisé des modèles matriciels en temps discret introduits par Leslie (1945). Dans ces modèles, les populations sont constituées de sous-groupes d'individus correspondant à des classes distinctes (da Fonseca Cancela and Hadjibiros, 1977). Ces modèles sont utilisés abondamment dans la littérature par exemple pour des études de pêcheries (Jensen, 1974) ou pour décrire la population de mouettes rieuses en Camargue en France (Lebreton and Isemann, 1976).

Dans cette thèse, on considère une métapopulation d'individus composée de populations locales structurées en classes et vivant dans différents habitats reliés entre eux par dispersion. Notre modèle de métapopulation projette le vecteur des populations $\mathbf{N}(t) = (\mathbf{N}_1(t), \dots, \mathbf{N}_{\omega_h}(t))$ comprenant le vecteur des classes de chaque population $\mathbf{N}_k(t)$ dans chaque habitat ω_h du temps t au temps $t + 1$. De plus, chaque vecteur de population $\mathbf{N}_k(t) = (N_{1,k}(t), \dots, N_{\omega_c,k}(t))$ comprend la taille de population $N_{i,k}(t)$ d'individus de la classe i vivant dans l'habitat k . Nous supposons que le nombre de classes ω_c est le même pour n'importe quel habitat. Nous écrivons pour chaque habitat k :

$$\mathbf{N}(t + 1) = \mathbf{DF}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{N}(t) \quad (1.7)$$

pour indiquer que l'intervalle de projection est divisé en deux phases principales de durées éventuellement différentes : phase de reproduction (\mathbf{F}) suivie d'une phase de dispersion (\mathbf{D}). La matrice de reproduction \mathbf{F} est diagonale par blocs $\mathbf{F} = \text{diag}(\mathbf{F}_k)$ où chaque matrice carrée \mathbf{F}_k correspond à la matrice de reproduction dans l'habitat k et elle est construite en utilisant la dynamique du cycle de vie de la population de cet habitat (Neubert and Caswell, 2000). En particulier, pour une population structurée en classes, chaque matrice \mathbf{F}_k est une matrice de Leslie (Leslie, 1945). La phase de dispersion $\mathbf{D} = (\mathbf{D}_{kl})$ dépend à la fois de l'habitat d'arrivée k et de l'habitat de départ l , ainsi que de la classe j des individus qui se déplacent ($\mathbf{D}_{kl} = \text{diag}(d_{kl}^j)_{j \in \{1, \dots, \omega_c\}}$).

1.2 Modèle de génétique neutre de la métapopulation.

L'objectif de cette thèse est de comprendre l'effet de la dispersion, des hétérogénéités locales (structure de la population et qualité de l'habitat) sur la diversité génétique neutre. Pour ce faire, nous étudions le comportement des fractions génétiques à l'intérieur de la métapopulation. De toute évidence, les fractions initialement dans des habitats favorables devraient avoir une probabilité plus élevée de survivre et d'envahir la métapopulation, ce qui entraînerait une réduction de l'hétérozygotie de la population dans un habitat défavorable relativement à un habitat favorable. Cependant la disparition d'un habitat défavorable ou moins favorable qu'un autre habitat favorable devrait en revanche permettre une augmentation de la diversité génétique dans cet habitat favorable et par conséquent une persistance de la diversité génétique dans la métapopulation.

Récemment, Garnier et al. (2012) et Roques et al. (2012) ont introduit un nouvel outil mathématique pour étudier la dynamique spatio-temporelle de la diversité génétique neutre dans une population en expansion, décrite par des équations de réaction-diffusion. Leur

approche inspirée par les travaux numériques de Hallatschek and Nelson (2008), s'est déjà appliquée à une large famille de modèles de réaction-dispersion (Bonnefon et al., 2014a). Cependant, peu a été fait dans un environnement totalement hétérogène avec un système d'équations. Ainsi, notre analyse étend les premiers travaux de Roques et al. (2012) à des nouvelles familles d'équations.

L'idée est de supposer que la métapopulation est initialement composée de plusieurs fractions neutres distinctes situées dans différents habitats. Dans cette thèse, nous fournissons des résultats mathématiques sur les questions théoriques suivantes :

- Comment évoluent à l'équilibre les densités des différentes fractions neutres générées par un système dynamique ? Des fractions survivent-elles ? Quelles fractions génèrent l'équilibre ?
- Dans les populations source-puits, la diversité du puits est-elle réduite par rapport celle de la source ? Les taux de dispersion de la source au puits et du puits à la source jouent-ils un rôle symétrique dans le maintien d'une diversité génétique neutre ?
- Dans une métapopulation vivant dans des habitats favorables, quelles caractéristiques de l'habitat influencent le plus la dynamique des fractions génétiquement neutres ? La dispersion améliore-t-elle ou réduit-elle la diversité génétique au sein des habitats et entre les habitats ?

1.2.1 Modèle continu de métapopulation

Pour étudier la dynamique des fractions génétiques neutres à l'intérieur d'une métapopulation, nous utilisons le cadre mathématique de la *dynamique interne* développé dans (Roques et al., 2012; Bonnefon et al., 2014a). L'idée de cette approche est de supposer que la métapopulation des gènes (ou d'individus) $\mathbf{N} = (N_1, \dots, N_\omega)$ est constituée de plusieurs fractions neutres $\mathbf{n}_i = (n_{i1}, \dots, n_{i\omega})$ (voir Fig. 1.1 pour une représentation schématique). Cela signifie que dans chaque habitat k , la population N_k de la métapopulation \mathbf{N} satisfaisant (1.6), est égale à la somme des fractions présentes dans l'habitat k :

$$N_k(t) = \sum_{i=1}^I n_{ik}(t) \text{ avec } n_{ik}(t) \geq 0, \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\}, \quad (1.8)$$

où I est le nombre total de fractions neutres à l'intérieur de la métapopulation. Les fractions étant neutres, les gènes (ou les individus) appartenant à chaque fraction ne diffèrent que par leur localisation initiale et leurs allèles (ou leurs marqueurs génétiques). En particulier, ils partagent la même capacité de dispersion que tous les gènes de la métapopulation. De plus, dans chaque habitat, ils ont le même taux de croissance que la population de cet habitat. Plus précisément, dans chaque habitat k , la fraction $n_{ik}(t)$ croît en fonction de l'aptitude de la population $f_k(N_k(t))$ de cet habitat à l'instant t . De plus, la capacité de dispersion de chaque fraction \mathbf{n}_i est décrite par la matrice de dispersion \mathbf{D} de la métapopulation. Chaque densité de fraction $\mathbf{n}_i(t) = (n_{i1}(t), \dots, n_{i\omega}(t))$ satisfait donc le système dynamique linéaire suivant :

$$\begin{cases} \mathbf{n}'_i(t) = \mathbf{F}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{n}_i(t) + \mathbf{D}\mathbf{n}_i(t), & t > 0 \\ 0 \leq n_{ik}(0) \leq N_k(0) & \text{pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\} \end{cases} \quad (1.9)$$

et les fractions \mathbf{n}_i satisfont initialement :

$$N_k(0) = \sum_{i=1}^I n_{ik}(0) \text{ avec } n_{ik}(0) \geq 0, \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\}.$$

L'équation (1.9) est linéaire par rapport à \mathbf{n}_i . Par conséquent, la somme $\sum_i \mathbf{n}_i$ de toutes les fractions \mathbf{n}_i est aussi solution de l'équation (1.9).

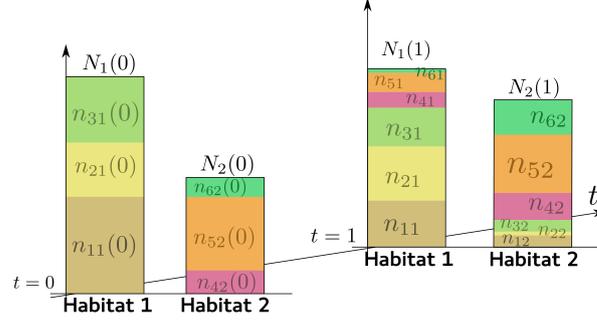
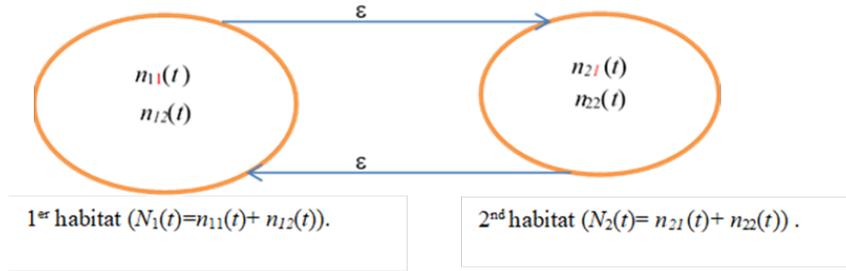


FIGURE 1.1 – Une représentation schématique d’une métapopulation $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), N_2(t))$ décrite par (2.1) et composée de six fractions, évoluant dans deux habitats (Habitat 1 et Habitat 2). Chaque fraction neutre est représentée avec une couleur différente et avec une épaisseur correspondant à sa densité $\mathbf{n}_i = (n_{i1}, n_{i2})$ dans chaque habitat.



1.2.2 Modèle de métapopulation discret en temps et structuré en classes

Supposons que la métapopulation de gènes (ou d’individus) $\mathbf{N} = (\mathbf{N}_1, \dots, \mathbf{N}_{\omega_h})$ soit structurée en classes, et constituée de I fractions neutres de densités $\mathbf{n}^i = (\mathbf{n}_1^i, \dots, \mathbf{n}_{\omega_h}^i)$ pour $i \in \{1, \dots, I\}$ où les densités $\mathbf{n}_k^i = (n_{1k}^i, \dots, n_{\omega_c k}^i)$ dans chaque habitat k contiennent les densités de population n_{jk}^i de chaque classe j . Cela signifie que dans chaque habitat k , la population $\mathbf{N}_k = (N_{1k}, \dots, N_{\omega_c k})$ de la métapopulation \mathbf{N} solution de (1.7), est égale à la somme des fractions présentes dans l’habitat k . Plus précisément, pour chaque classe j dans l’habitat k nous avons :

$$N_{jk}(t) = \sum_{i=1}^I n_{jk}^i(t) \text{ avec } n_{jk}^i(t) \geq 0, \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\} \text{ et } j \in \{1, \dots, \omega_c\},$$

où I est le nombre total de fractions à l’intérieur de la métapopulation.

De plus, nous supposons que les fractions sont neutres de sorte que les gènes (ou les individus) appartenant à chaque fraction ne diffèrent que par leur emplacement et leur appartenance à leur classe initiale ainsi que leurs allèles (ou leurs marqueurs). En particulier, ils partagent la même capacité de dispersion que tous les gènes de la métapopulation. De plus, dans chaque habitat, la dynamique des gènes (ou des individus) ne dépend que de leur classe. Ils ont donc les mêmes caractéristiques de reproduction que la population de cet habitat. Plus précisément, dans chaque habitat k la fraction $\mathbf{n}_k^i(t)$ évolue en fonction de la matrice de reproduction $\mathbf{F}_k(\mathbf{N}_k(t))$ dans cet habitat. De plus, la capacité de migration de chaque fraction \mathbf{n}^i est décrite par la matrice de dispersion \mathbf{D} de la métapopulation. La densité de chaque fraction $\mathbf{n}^i(t)$ satisfait donc le système dynamique linéaire suivant :

$$\begin{cases} \mathbf{n}^i(t+1) = \mathbf{DF}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{n}^i(t), & t > 0 \\ 0 \leq n_{jk}^i(0) \leq N_{jk}(0), & \text{pour tout } (k, j) \in \{1, \dots, \omega_h\} \times \{1, \dots, \omega_c\} \end{cases}$$

où $\mathbf{N}(t) = \sum_{i=1}^I \mathbf{n}^i(t)$. Dans la suite, nous utilisons l'exposant i pour noter la fraction et l'indice j pour la classe et l'indice k pour l'habitat. Notons que le nombre de fractions neutres I n'a pas besoin d'être égal à $\omega_h \times \omega_c$ correspondant au produit du nombre de classes ω_c par le nombre d'habitats ω_h .

1.3 Évolution de la diversité génétique neutre au sein d'une métapopulation

Dans cette thèse, nous commençons par étudier le modèle de métapopulation évoluant en temps continu dans le chapitre 2 puis le modèle structuré en classes dans le chapitre 3. L'objectif est d'étudier l'effet croisé de la qualité de l'habitat et de la dispersion sur le maintien ou non de la diversité génétique neutre au sein de la métapopulation et également le maintien ou non de la diversité locale dans chacun des habitats. Pour chacun de ces modèles, notre but est de décrire la dynamique de chaque fraction qui compose la métapopulation qui est soit à l'équilibre soit qui évolue au cours du temps. L'étude analytique relie les caractéristiques démographiques et la dispersion de la métapopulation à des indices de diversité génétique neutre. On utilise aussi un modèle stochastique individu-centré afin de vérifier la pertinence des résultats analytiques obtenus à l'aide de nos modèles déterministes.

Résultats principaux dans le cas du modèle continu. Nous avons d'abord montré que la conservation des fractions génétiques neutres dans une métapopulation est principalement due aux échanges entre les habitats résultant de la dispersion. Dans un environnement entièrement connecté, toutes les fractions de la métapopulation sont conservées dans leur habitat initial, même si les proportions peuvent changer. Ainsi la richesse globale de la métapopulation, correspondant au nombre de fractions vivantes, est préservée grâce à la dispersion. Inversement, dans un environnement où un habitat ne peut être atteint, les fractions initialement dans cet habitat s'éteignent ce qui érode la richesse de la métapopulation. Nous avons aussi montré que toutes les fractions de métapopulation colonisent tous les habitats avec la même proportion dans chaque habitat en temps long. Ainsi, la dispersion améliore également la richesse locale de chaque habitat.

De plus, nous avons montré que le taux de croissance dans chaque habitat, indice de sa qualité, a également un impact important sur la diversité. Dans le scénario source-puits, nous avons montré qu'une diminution de la qualité du puits érode généralement la diversité, en particulier lorsque la mortalité dans le puits devient trop élevée. Cependant, lorsque la qualité du puits n'est pas trop mauvaise, une réduction de la qualité du puits peut augmenter la diversité car l'échange avec la source augmente la taille de la métapopulation. De plus, nous avons montré que la qualité de la source n'influence pas la diversité de la métapopulation alors qu'elle joue un rôle crucial dans la survie de la métapopulation ainsi que sur la taille de la population dans la source et le puits. Dans le scénario avec des habitats favorables, l'effet du taux de croissance dépend essentiellement des capacités de charge relatives des habitats et du taux de migration relatif entre les habitats et son effet peut être non monotone. En particulier, lorsque la migration est symétrique, nous avons montré que l'amélioration de la qualité d'un habitat tend à réduire la diversité car elle favorise un habitat par rapport aux autres rompant l'équilibre entre les proportions de fractions neutres.

De plus, nous avons montré que la dynamique génétique neutre dépend de manière importante du taux de dispersion entre les habitats ainsi que de la différence de qualité entre les habitats. Pour une métapopulation composée d'habitats favorables, une augmentation de la différence de capacités de charge tend à éroder la diversité à l'échelle locale et globale.

De même, pour une métapopulation source-puits, une diminution du taux de croissance de la population dans le puits entraîne également une érosion de la diversité. Cependant, dans les deux scénarios, l'intensité de l'érosion dépend essentiellement du rapport entre les émigrations d'un habitat vers l'autre. En utilisant des indices de diversité, nous avons montré qu'une métapopulation composée d'habitats favorables et dont l'émigration de l'habitat avec une capacité de charge plus petite est plus élevée que l'émigration de l'autre habitat, peut maintenir un haut niveau de diversité.

Avec le même cadre mathématique, Nous avons montré qu'une métapopulation source-puits, dont la migration depuis la source est plus élevée que la migration depuis le puits mais pas trop, peut éviter à la fois l'extinction et l'érosion de la diversité. Cependant, même si la recolonisation à partir de la source est un processus important menant au sauvetage de la diversité, la fuite du puits est nécessaire pour pouvoir préserver la diversité de celui-ci. Nos résultats montrent que paradoxalement, une migration massive depuis le puits correspondant à un taux d'émigration élevé, pourrait entraîner l'extinction de presque toutes les fractions initialement présentes dans le puits. Ainsi, le taux de fuite doit être raisonnable si on veut préserver un haut niveau de diversité du puits. Une conservation de la diversité ne peut venir que de la capacité de la source à absorber les individus du puits pour ensuite le recoloniser .

Nous avons étudié également numériquement l'effet de la connexion de deux habitats isolés. Nous avons montré que la diversité locale est toujours favorisée par cet échange. Lorsque les habitats sont tous deux favorables, l'augmentation de cette diversité est plus élevée lorsque les habitats sont similaires. Lorsque les habitats sont de type source-puits, une augmentation de la diversité est plus importante lorsque la migration est faible. Ce phénomène se produit parce que la population totale augmente dans ce cas. La connexion des habitats favorise également la diversité globale car les échanges tendent à mélanger les fractions génétiques neutres et équilibre la proportion de chaque fraction dans chaque habitat composant la métapopulation. Cependant, dans certaines situations, la diversité globale est réduite, en particulier lorsque les habitats sont favorables mais différents et que la migration est faible. Si le flux d'individus de l'habitat de meilleure qualité (taux de croissance maximal) est plus important que le flux à partir de l'autre habitat, la diversité est érodée. Cette situation se produit car l'habitat de meilleure qualité améliore la taille de sa population à l'équilibre lorsqu'il est connecté à l'autre habitat. Une situation similaire peut se produire dans la métapopulation source-puits lorsque la migration depuis le puits est trop importante par rapport à la migration depuis la source. Dans ce cas, une grande quantité de fractions neutres du puits peut aller dans la source. Mais en raison de la densité-dépendance, ils ne peuvent survivre, ce qui réduit leur proportion dans la métapopulation et réduit donc la diversité globale. Ainsi, dans une métapopulation composée de nombreuses sources et puits, nous pouvons nous attendre à une réduction de la diversité si les individus fuient massivement les puits.

Résultats principaux dans le cas de modèle discret structuré en classe. Premièrement, nous avons montré que la structure de classes influence la proportion asymptotique de chaque fraction même dans un seul habitat. En effet, si plusieurs fractions sont également réparties dans la population mais avec des proportions différentes dans chaque classe, alors asymptotiquement leurs proportions seront différentes. Elles dépendent à la fois de la répartition initiale de chaque classe de la population ainsi que de la dynamique de la population. Cependant, la fécondité ne semble pas influencer cette distribution asymptotique.

Grâce à cette approche mathématique, nous avons pu quantifié l'impact de chaque paramètre démographique sur la diversité d'une seule population. En particulier, nous avons montré qu'une longue phase juvénile favorise toujours la diversité lorsque les juvéniles

souffrent d'un taux de mortalité plus élevé que les adultes. La maturation contrebalance la perte due à la mortalité qui préserve la diversité au stade juvénile et préserve ainsi la diversité à l'échelle de la population. Inversement, lorsque les juvéniles ont plus de chances de survivre que les adultes, une phase juvénile plus longue déséquilibre la diversité juvénile et érode ainsi la diversité globale. Ainsi, nous voyons à partir de la caractérisation mathématique que la diversité est favorisée par une phase juvénile longue si la différence de survies entre juvéniles et adultes n'est pas trop grande.

Nos résultats montrent en outre que le taux de maturation peut contrebalancer la perte de diversité lorsque la survie des adultes diminue, ce qui montre que la stratégie de reproduction peut expliquer la diversité génétique au sein d'une population structurée en classes dans un seul habitat. Ce comportement persiste au sein de la métapopulation. Cependant, il peut être accentué ou réduit par la dispersion entre les populations composant la métapopulation et par l'hétérogénéité entre les habitats. Si la mortalité et le comportement de dispersion des différentes classes de la population dans chaque habitat sont similaires, une phase juvénile longue favorise toujours la diversité.

Enfin, nous avons retrouvé le fait que la dispersion a un impact profond sur la structure génétique neutre d'une métapopulation (Wright, 1949; Lynch, 1988). En particulier, lorsque la migration entre habitats est symétrique $\varepsilon_{kl} = \varepsilon_{lk}$ alors la dispersion favorise la diversité aidant à équilibrer les différentes densités de fractions sur les habitats. Cependant, nous avons montré que l'augmentation ou la diminution de la dispersion vers un habitat peut avoir des conséquences néfastes sur la diversité. Cette asymétrie de dispersion entre habitats peut se produire lorsque des individus tentent de s'échapper d'un habitat devenu inadapté et néfaste à leur survie à cause d'un changement d'environnement par exemple de mauvaise qualité dans le contexte d'un changement environnemental (Jenouvrier et al., 2017a). En particulier, si la dispersion d'un habitat favorable vers un habitat défavorable est faible en comparaison de la dispersion inverse, alors la diversité est faible. Cette situation montre que la désertion des habitats défavorables ou des puits afin de survivre pourrait mettre en danger la diversité de la métapopulation entière.

Chapitre 2

La dispersion et la qualité de l'habitat favorisent une diversité génétique neutre dans les métapopulations

La dispersion est un processus écologique fondamental et primordial à la survie d'une métapopulation dans des environnements hétérogènes. Dans cette partie, on étudie l'effet de la dynamique écologique sur la structure génétique neutre d'une métapopulation modélisée à l'aide d'un système déterministe d'équations différentielles ordinaires.

On suppose que cette métapopulation est structurée en fractions génétiques neutres afin d'analyser la dynamique temporelle de sa structure génétique dans chacun des habitats qui la composent.

L'objectif de cette partie est de montrer l'effet croisé de la dispersion entre les habitats et de montrer la qualité de ces habitats sur la diversité génétique neutre à l'échelle globale de la métapopulation mais aussi à l'échelle locale de chaque habitat. Dans cette partie, nous montrons que les indices de diversité utilisés permettent de quantifier le gain de cette diversité induite par une dispersion directionnelle pour une métapopulation composée de deux habitats favorables ou d'une métapopulation de type "source-puits". Cette étude fournit des résultats analytiques précis sur la dynamique des solutions de systèmes d'équations différentielles ordinaires. Les travaux de ce chapitre ont été soumis pour publication à "Bulletin of Mathematical Biology".

2.1 Introduction.

Les changements environnementaux, tels que le changement climatique ou l'altération de l'habitat dus par exemple aux activités humaines, se produisent à des rythmes et des intensités différents entre les régions, créant des paysages hétérogènes composés d'habitats locaux dont la qualité peut être modifiée. En particulier, si les changements environnementaux dans certains habitats locaux dépassent le seuil de tolérance des espèces ou si l'acclimatation et l'adaptation sont insuffisantes pour permettre la persistance des espèces dans cet habitat (Visser, 2008) alors les capacités de dispersion des espèces pourraient être la clé de cette persistance (Travis et al., 2012; Ponchon et al., 2015; Malanson and Cairns, 1997; Iversen et al., 1999; Schwartz et al., 2001). D'autre part la dispersion est également une force importante pour le flux génétique de la population (Slatkin, 1987; Bohonak, 1999) ainsi que pour la diversité génétique (Hewitt, 2000; Roques et al., 2012; Bonnefon et al., 2014a).

Dans des environnements hétérogènes, de nombreuses espèces persistent sous forme de métapopulation composée de populations locales, vivant dans des habitats différents, reliés entre eux par dispersion. Il est bien connu que la qualité des différents habitats ainsi que la capacité de dispersion des espèces déterminent de manière cruciale leur persistance dans cet environnement (Husband and Barrett, 1996; Freckleton and Watkinson, 1990; Levin et al., 2003, par exemple). De plus, ces différents facteurs endogènes et exogènes peuvent également influencer la structure génétique neutre et la diversité des métapopulations (Pannell and Charlesworth, 2000; Slatkin, 1985; Lynch, 1988; Lande, 1992).

En utilisant la théorie classique de l'évolution moléculaire neutre, Wright (1949) et Lynch (1988) ont montré que pour un caractère quantitatif sélectivement neutre, la dispersion entre deux habitats identiques améliore la variance génétique au sein des populations tout en réduisant la variance parmi les populations. Ainsi, dans la métapopulation, l'effet de la dispersion sur la diversité génétique pourrait dépendre de l'échelle spatiale à laquelle nous l'examinons (Slatkin, 1985). De nombreux autres facteurs ont été reconnus pour affecter les patrons de diversité génétique des métapopulations. Ils comprennent les mutations, la dérive génétique locale, la sélection locale, l'auto-stop génétique, la taille de la population, et la dispersion à longue distance (Smith and Haigh, 1974; Barton, 2000; Lande, 1992; Charlesworth et al., 1993; Pannell and Charlesworth, 2000; Bohrer et al., 2005). Cependant, on sait peu de choses sur l'influence de ces facteurs sur la dynamique locale et la structure géographique d'une population de gènes neutres. À l'inverse de la plupart des études basées sur un modèle de métapopulation stochastique traitant des interactions entre les populations locales, nous utilisons un modèle déterministe qui décrit l'interaction entre les populations conspécifiques liées par la migration (Levin and Paine, 1974; Holt, 1985a; Gyllenberg et al., 1993). Avec ce modèle, nous sommes en mesure de comprendre l'effet de la migration et la qualité de l'habitat local sur la dynamique des populations de gènes neutres.

Ce chapitre examine comment l'interaction entre la dynamique locale des différentes populations composant la métapopulation et leurs échanges grâce à la dispersion détermine la diversité génétique neutre de la métapopulation à l'échelle locale et globale. Plus précisément, nous cherchons à décrire la dynamique des fractions génétiques neutres à l'intérieur d'une métapopulation. De toute évidence, les fractions neutres commençant dans des habitats favorables devraient avoir une probabilité de persistance plus élevée que celles commençant dans des habitats moins favorables. Par conséquent ces fractions devraient envahir toute la métapopulation, entraînant une réduction de la diversité des populations dans des habitats défavorables. Cependant, la disparition d'un habitat défavorable ou moins favorable qu'un habitat plus favorable devrait en revanche permettre un mélange génétique dans l'habitat favorable entraînant la persistance de la diversité génétique dans

la métapopulation. Dans ce qui suit, nous considérons deux métapopulations spécifiques : une métapopulation source-puits et une métapopulation structurée spatialement sur des habitats favorables uniquement. Une métapopulation source-puits est composée d'une part de populations locales finies avec des taux de croissance négatifs, les populations *puits* qui disparaissent sans immigration et d'autre part des populations finies avec un taux de croissance suffisamment élevé pour persister sans immigration, les populations *source*. Une métapopulation avec seulement des habitats favorables n'est composée que de populations locales de type source dont le taux de croissance intrinsèque est strictement positif. Dans ce chapitre, nous considérons une métapopulation de gènes ou d'individus haploïdes composée de populations locales vivant dans différents habitats liés par la dispersion. Le modèle de métapopulation décrit la densité de population $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), \dots, N_\omega(t))$, comprenant la densité de population $N_k(t)$ dans chaque habitat k au temps t , plus de ω parcelles d'habitat. ce modèle de métapopulation prend la forme :

$$\mathbf{N}'(t) = \mathbf{F}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{N}(t) + \mathbf{D}\mathbf{N}(t), \quad t > 0. \quad (2.1)$$

en indiquant que la densité $\mathbf{N}(t)$ évolue dans le temps sous l'effet croisé de la dispersion (\mathbf{D}) et de la croissance (\mathbf{F}). La matrice de dispersion \mathbf{D} décrit le taux de migration entre les ω habitats ($\sum_l d_{kl} = 0$ pour tous les k). Nous considérons soit une dispersion symétrique, $d_{kl} = d_{lk}$, soit une dispersion directionnelle où les taux de dispersion peuvent être différents, $d_{kl} \neq d_{lk}$. La croissance (naissance et mort) est incorporée dans la matrice de croissance $\mathbf{F}[\mathbf{N}(t)] = \text{diag}(f_k(N_k(t)))$ où les fonctions f_k décrivent le taux de croissance par individu dans chaque parcelle d'habitat $k \in \{1, \dots, \omega\}$ où ω est le nombre de parcelles d'habitat.

Ces modèles ont été régulièrement utilisés pour décrire la dynamique de métapopulations dans des habitats finis. Par ailleurs, (Edwards, 1963; Parsons, 1963; Moody, 1981) ont également utilisé ce modèle pour décrire le changement de fréquences d'allèles dans une population située dans deux niches reliées par de la dispersion. La nouveauté de la modélisation mathématique de cette thèse, vient de la combinaison de ces deux approches pour décrire l'évolution des fractions neutres à l'intérieur d'une métapopulation dont la dynamique est donnée par le modèle (2.1). Récemment, Garnier et al. (2012); Roques et al. (2012) ont introduit un nouvel outil mathématique pour étudier la dynamique spatio-temporelle de la diversité génétique neutre dans une population en expansion, décrite par des équations de réaction-diffusion. Leur approche inspirée par les travaux numériques de Hallatschek and Nelson (2008), s'est déjà appliquée à une large famille de modèles de réaction-dispersion (Bonnenfon et al., 2014a). Cependant, peu a été fait dans un environnement totalement hétérogène avec un système d'équations. Ainsi, notre analyse étend les premiers travaux de Roques et al. (2012) à une nouvelle famille d'équations.

Notre idée est de supposer que la métapopulation est initialement composée de plusieurs fractions neutres distinctes situées dans différents habitats. Nous fournissons une analyse mathématique de la dynamique temporelle de ces fractions neutres dans chaque habitat composant la métapopulation. Cette analyse contraste avec les approches classiques sur les systèmes dynamiques qui se concentrent principalement sur la stabilité de l'équilibre. Nous décrivons ici la dynamique interne des solutions d'un système dynamique qui peuvent converger vers un équilibre. Dans ce chapitre, nous fournissons des résultats mathématiques sur les questions théoriques suivantes :

- Comment évoluent à l'équilibre les densités des différentes fractions neutres générées par un système dynamique ? Des fractions survivent-elles ? Quelles fractions génèrent l'équilibre ?
- Dans les populations source - puits, la diversité du puits est-elle réduite par rapport celle de la source ? Les taux de dispersion de la source au puits et du puits à la source jouent-ils un rôle symétrique dans le maintien d'une diversité génétique neutre ?

- Dans une métapopulation vivant dans des habitats favorables, quelles caractéristiques de l'habitat influencent le plus la dynamique des fractions génétiquement neutres? La dispersion améliore-t-elle ou réduit-elle la diversité génétique au sein des habitats et entre les habitats?

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Dynamique interne et fractions neutres

Pour étudier la dynamique des fractions génétiques neutres à l'intérieur d'une métapopulation, nous utilisons le cadre mathématique de la *dynamique interne* développé dans (Roques et al., 2012; Bonnefon et al., 2014a). L'idée de cette approche est de supposer que la métapopulation des gènes (ou d'individus) $\mathbf{N} = (N_1, \dots, N_\omega)$ est constituée de plusieurs fractions neutres $\mathbf{n}_i = (n_{i1}, \dots, n_{i\omega})$ (voir Fig. 1.1 pour une représentation schématique). Cela signifie que dans chaque habitat k , la population N_k de la métapopulation \mathbf{N} satisfaisant (2.1), est égale à la somme des fractions présentes dans l'habitat k :

$$N_k(t) = \sum_{i=1}^I n_{ik}(t) \text{ avec } n_{ik}(t) \geq 0, \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\}, \quad (2.2)$$

où I est le nombre total de fractions neutres à l'intérieur de la métapopulation. Les fractions étant neutres, les gènes (ou les individus) appartenant à chaque fraction ne diffèrent que par leur localisation initiale et leurs allèles (ou leurs marqueurs génétiques). En particulier, ils partagent la même capacité de dispersion que tous les gènes de la métapopulation. De plus, dans chaque habitat, ils ont le même taux de croissance que la population de cet habitat. Plus précisément, dans chaque habitat k , la fraction $n_{ik}(t)$ croît en fonction de l'aptitude de la population $f_k(N_k(t))$ de cet habitat. De plus, la capacité de dispersion de chaque fraction \mathbf{n}_i est décrite par la matrice de dispersion \mathbf{D} de la métapopulation. Chaque densité de fraction $\mathbf{n}_i(t) = (n_{i1}(t), \dots, n_{i\omega}(t))$ satisfait donc le système dynamique linéaire suivant :

$$\begin{cases} \mathbf{n}'_i(t) = \mathbf{F}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{n}_i(t) + \mathbf{D}\mathbf{n}_i(t), & t > 0 \\ 0 \leq n_{ik}(0) \leq N_k(0) & \text{pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\} \end{cases} \quad (2.3)$$

et les fractions \mathbf{n}_i satisfont initialement :

$$N_k(0) = \sum_{i=1}^I n_{ik}(0) \text{ avec } n_{ik}(0) \geq 0, \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\}.$$

L'équation (2.3) est linéaire par rapport à \mathbf{n}_i . Par conséquent, la somme $\sum_i \mathbf{n}_i$ de toutes les fractions \mathbf{n}_i est aussi solution de l'équation (2.3).

2.2.2 Mesures de la diversité génétique locale et globale.

Notre méthode de décomposition fournit un cadre mathématique pour décrire et analyser la dynamique de la diversité génétique neutre de la métapopulation. Plus précisément, pour chaque fraction $i \in \{1, \dots, I\}$, nous pouvons définir sa fréquence p_{ik} dans chaque habitat $k \in \{1, \dots, \omega\}$ ainsi que sa fréquence moyenne dans la métapopulation \bar{p}_i :

$$p_{ik}(t) = \frac{n_{ik}(t)}{N_k(t)} \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\} \text{ et } \bar{p}_i(t) = \sum_{k=1}^{\omega} P_k(t)p_{ik}(t) \text{ avec } P_k(t) = \frac{N_k(t)}{\sum_{l=1}^{\omega} N_l(t)}, \quad (2.4)$$

où P_k correspond à la proportion de la métapopulation vivant dans l'habitat k .

À l'échelle de métapopulation, nous définissons la γ -diversité, correspondant à la diversité génétique neutre totale dans la métapopulation, à l'aide de l'indice suivant $Div_\gamma(t)$ défini par :

$$Div_\gamma(t) = \left(\sum_{i=1}^I (\bar{p}_i(t))^2 \right)^{-1} \quad \text{pour tout temps } t > 0. \quad (2.5)$$

Cet indice de diversité correspond à l'inverse de l'indice Simpson (Simpson, 1949) qui décrit la probabilité que deux individus échantillonnés au hasard dans la métapopulation au temps t appartiennent à la même fraction i . C'est aussi l'inverse de l'homozygotie totale dans la métapopulation. Un indice de diversité élevé indique une diversité élevée ou un véritable mélange dans la population : Div_γ est maximale lorsque toutes les fractions ont la même proportion, c'est-à-dire lorsque $\bar{p}_1 = \dots = \bar{p}_I = 1/I$.

À l'échelle des habitats, nous décrivons l' α -diversité correspondant à la diversité génétique neutre moyenne au sein des habitats par la moyenne des indices de diversité locale $Div_{\gamma k}(t)$ dans l'habitat k pondérés par la proportion P_k de la métapopulation vivant dans l'habitat k

$$Div_\alpha(t) = \left(\sum_{k=1}^{\omega} P_k(t) (Div_{\gamma k}(t))^{-1} \right)^{-1} \quad \text{avec } Div_{\gamma k}(t) = \left(\sum_{i=1}^I (p_{ik}(t))^2 \right)^{-1} \quad \text{pour } k \in \{1, \dots, \omega\}. \quad (2.6)$$

Cet indice est également l'inverse de l'homozygotie moyenne entre les habitats. Avec ces deux indices, nous pouvons également quantifier la β -diversité correspondant à la diversité génétique neutre moyenne parmi les habitats définie par le quotient entre la γ -diversité et l' α -diversité :

$$Div_\beta(t) = \frac{Div_\gamma(t)}{Div_\alpha(t)}. \quad (2.7)$$

2.2.3 Modèle démographique et de dispersion.

Afin de comprendre l'effet d'interaction de la dynamique locale et de la dispersion, nous supposons que notre environnement est composé de seulement deux habitats. La matrice de dispersion \mathbf{D} prend donc la forme suivante :

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} -\varepsilon_{12} & \varepsilon_{21} \\ \varepsilon_{12} & -\varepsilon_{21} \end{pmatrix}, \quad (2.8)$$

où $\varepsilon_{kl} \geq 0$ correspond au taux de migration de l'habitat k vers l'habitat l .

De plus, nous nous intéresserons à deux scénarios différents : (1) environnement favorable et (2) environnement source-puits.

Scénario 1 : Métapopulation dans un environnement hétérogène favorable. Dans ce scénario, les deux habitats sont favorables mais leurs caractéristiques et leurs qualités peuvent éventuellement varier. Dans chaque habitat k , la fonction de croissance f_k satisfait l'hypothèse suivante :

$$\begin{aligned} f_k(K_k) &= 0, \quad f_k > 0 \quad \text{sur } [0, K_k) \quad \text{et} \quad f_k < 0 \quad \text{sur } (K_k, \infty) \\ \text{et } f_k(u) &\leq f_k(0) := r_k \quad \text{sur } (0, \infty), \end{aligned} \quad (H1)$$

où $K_k > 0$ et r_k sont respectivement la capacité de charge et le taux de croissance intrinsèque de l'habitat k . Nous supposons uniquement de la densité-dépendance. Nous ne

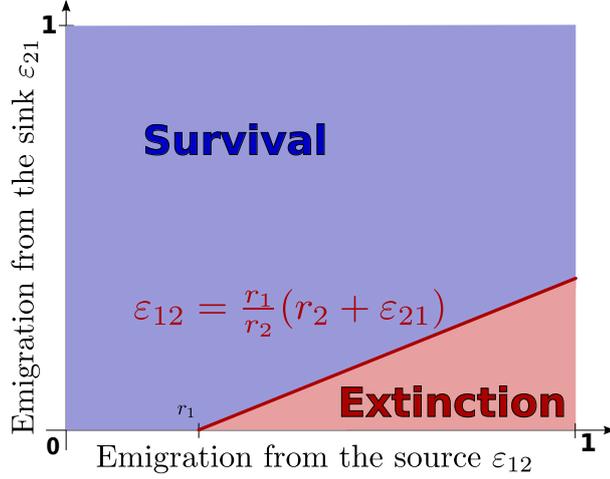


FIGURE 2.1 – Représentation schématique du comportement de la densité de population \mathbf{N} en fonction des paramètres de dispersion ε_{12} et ε_{21} . Seule une population avec un taux de migration élevé depuis la source et un taux de migration suffisant depuis le puits peut survivre.

prendrons pas en compte d'effet Allee. Un exemple classique est la fonction de croissance logistique :

$$f_k(u) = r_k \left(1 - \frac{u}{K_k}\right). \quad (2.9)$$

Sous ces hypothèses, nous savons que toute solution $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), N_2(t))$ du modèle (2.1) converge vers l'équilibre strictement positif $\mathbf{N}^* = (N_1^*, N_2^*)$ satisfaisant $\mathbf{0} = \mathbf{F}[\mathbf{N}^*]\mathbf{N}^* + \mathbf{D}\mathbf{N}^*$. Nous savons que cet équilibre strictement positif dépend essentiellement de la qualité de l'habitat ainsi que de la dispersion (Holt, 1985a).

Scénario 2 : environnement source - puits. Dans ce scénario, un seul des habitats est favorable, la source, tandis que l'autre habitat, le puits, est défavorable ou délétère au sens que son taux de croissance par habitant est toujours négatif. Plus précisément, la source étiquetée 1 dans la suite a une fonction de croissance favorable satisfaisant l'hypothèse (H1). Tandis que le puits numéroté 2, a une fonction de croissance négative de la forme $f_2(u) = -r_2$ avec $r_2 > 0$. Ainsi, en l'absence de migration depuis la source, la population du puits disparaît à un rythme exponentiel r_2 . Cependant, l'émigration à partir de la source ε_{12} pourrait empêcher l'extinction locale et globale si l'hypothèse supplémentaire est vérifiée.

$$\varepsilon_{12} \leq \frac{r_1}{r_2}(r_2 + \varepsilon_{21}). \quad (H2)$$

Sous cette hypothèse, toute solution $\mathbf{N}(t)$ du modèle (2.1) converge vers l'équilibre positif stable $\mathbf{N}^* = (N_1^*, N_2^*)$, satisfaisant $\mathbf{0} = \mathbf{F}[\mathbf{N}^*]\mathbf{N}^* + \mathbf{D}\mathbf{N}^*$. Nous n'avons pas pu calculer explicitement l'équilibre cependant, le nombre relatif d'individus dans le puits par rapport au nombre d'individus dans la source est donné par :

$$P^* = \frac{N_2^*}{N_1^*} = \frac{\varepsilon_{12}}{r_2 + \varepsilon_{21}}. \quad (2.10)$$

2.3 Résultats

Désormais, nous supposons que la métapopulation est à l'équilibre $\mathbf{N}(t) = \mathbf{N}^*$ et qu'elle est composée de I fractions neutres, dont les densités $\mathbf{n}_i(t)$ satisfont (2.3). Nous étudions la dynamique de chaque fraction neutre $\mathbf{n}_i(t)$ et les mesures de diversité associées, Div_γ , Div_α et Div_β .

2.3.1 La richesse génétique globale améliore la richesse locale.

Pour les deux scénarios, nous considérons une fraction arbitraire \mathbf{n}_i satisfaisant (2.3) que nous appelons \mathbf{n} dans la suite. La densité de fraction \mathbf{n} satisfait donc :

$$\mathbf{n}'(t) = \mathbf{F}[\mathbf{N}^*]\mathbf{n}(t) + \mathbf{D}\mathbf{n}(t), t > 0 . \quad (2.11)$$

Au temps $t = 0$, la fraction $\mathbf{n}(0) = (n_1(0), n_2(0))$ occupe une partie $n_k(0)$ de la population N_k^* dans chaque habitat k .

En utilisant les propriétés de la matrice de dispersion \mathbf{D} et les caractéristiques de l'équilibre \mathbf{N}^* , nous pouvons décrire la dynamique de la fraction neutre \mathbf{n} dans la métapopulation.

Théorème 1. *Pour toute condition initiale $\mathbf{n}(0)$, la densité de la fraction \mathbf{n} converge vers une proportion p^* de la métapopulation \mathbf{N}^* , à un taux exponentiel $(\varepsilon_{21}N_2^*/N_1^* + \varepsilon_{12}N_1^*/N_2^*)$, c'est-à-dire $\mathbf{n}(t) \rightarrow p^*\mathbf{N}^*$ quand $t \rightarrow \infty$. La proportion p^* peut être calculée explicitement comme suit :*

$$p^* = \frac{n_1(0)\varepsilon_{12}N_1^* + n_2(0)\varepsilon_{21}N_2^*}{\varepsilon_{12}(N_1^*)^2 + \varepsilon_{21}(N_2^*)^2}. \quad (2.12)$$

Le théorème 1, prouvé dans la section 2.6, décrit l'évolution des fractions à l'intérieur de la métapopulation composée de deux habitats qui sont soit favorables soit constitués d'une source et d'un puits (voir Fig. 2.2). Ce théorème montre que, tant que la migration a lieu à partir d'un habitat k ($\varepsilon_{kl} > 0$, pour l donné), alors toute fraction initialement représentée dans cet habitat k avec une densité positive $n_k(0) > 0$, persiste dans cet habitat k et se propage dans les autres habitats (voir sur la Fig 2.2. Les courbes bleues commencent à partir de 0 et finissent par atteindre des valeurs positives). De plus, notre résultat fournit une bonne approximation du modèle individu-centré. En effet, notre modèle déterministe (2.1) est une approximation du modèle individu centré suivant, lorsque la taille de la population est infinie : les individus partent dans deux habitats séparés dans lesquels ils se reproduisent et meurent à des taux exponentiels dépendant de la densité et ils se déplacent également entre les habitats à un rythme exponentiel (voir l'appendice 2.8 pour plus de détails sur le modèle). Si nous étiquetons certains individus avec un marqueur neutre dans ce modèle stochastique et que nous traçons leur dynamique, nous obtenons en moyenne sur plusieurs simulations les courbes avec des marqueurs circulaires sur la Fig. 2.2. Ce modèle déterministe fournit une bonne approximation de la dynamique de ces fractions. De plus, lorsque la métapopulation est à l'équilibre, nous sommes capables de décrire analytiquement toute la dynamique des fractions neutres $\mathbf{n}(t)$ (voir la preuve du théorème 1). D'un point de vue écologique, notre résultat montre que l'immigration préserve la richesse génétique globale, correspondant au nombre de fractions génétiques à densité positive dans au moins un habitat. De plus, la migration peut augmenter la richesse génétique locale, correspondant au nombre de fractions génétiques de densité positive dans un habitat particulier. En effet, la dispersion à travers la métapopulation des fractions qui persistent, améliore la richesse des habitats donc la richesse initiale est préservée.

Cependant, on peut remarquer à partir de la formule (2.12) que l'absence de migration entre les habitats pourrait conduire à l'extinction de certaines fractions neutres et donc à la diminution de la richesse globale de la métapopulation. En particulier, si une fraction neutre est initialement présente uniquement dans un habitat k où les individus ne peuvent émigrer ($\varepsilon_{kl} = 0$ pour tout l), alors la fraction disparaîtra ($\mathbf{n}(t) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow \infty$). Par exemple, si dans le modèle classique source-puits, la migration depuis le puits ne se produit pas, alors les fractions initialement présentes dans le puits disparaîtront et la métapopulation ne sera constituée que de fractions initialement situées dans la source. En d'autres termes, le puits ne contribue pas à la diversité de la métapopulation si celui-ci n'envoie pas d'individus vers la source.

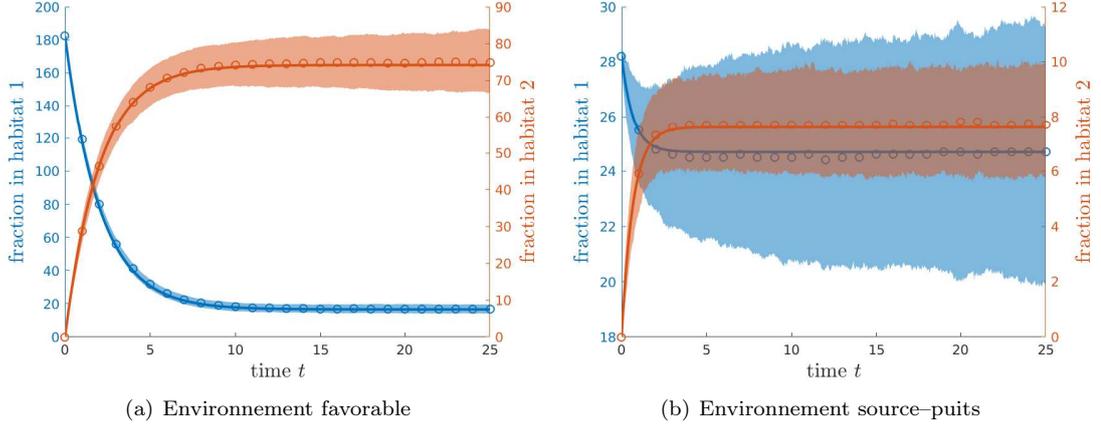


FIGURE 2.2 – Dynamique d'une fraction à l'intérieur d'une métapopulation composée de deux habitats : (a) deux habitats favorables avec respectivement $r_1 = 0.3$, $K_1 = 100$ dans l'habitat 1 et $r_2 = 0.3$, $K_2 = 1000$ dans l'habitat 2 ; (b) modèle source-puits avec $r_1 = 0.3, K_1 = 100$ pour la source et $r_2 = 0.3$ pour le puits. Les lignes continues correspondent à la solution de (2.3). Les cercles correspondent à la densité empirique d'individus de la fraction dans les habitats, en moyenne sur 10^3 simulations du modèle stochastique individu-centré ($N = 10$ individus). L'enveloppe ombrée est un intervalle entre les centiles 0,05 et 0,95 de la distribution de la densité empirique de la fraction dans les habitats obtenue à partir du modèle individu centré

La formule (2.12) fournit également une information précise sur l'effet de la dynamique démographique locale ainsi que la dispersion sur la diversité génétique neutre. Tout d'abord, nous voyons à partir de cette formule que la proportion asymptotique p^* d'une fraction neutre ne coïncide pas avec sa proportion initiale dans la métapopulation $p_0 = (n_1(0) + n_2(0))/(N_1^* + N_2^*)$. En fait, la proportion initiale globale d'une fraction neutre n'est préservée que si les flux entre les habitats sont identiques, c'est-à-dire $\varepsilon_{12}N_1^* = \varepsilon_{21}N_2^*$. Dans tous les autres cas, la proportion asymptotique de la fraction neutre diffère de sa proportion initiale et donc la dynamique locale ainsi que la dispersion jouent un rôle crucial dans la dynamique de la diversité génétique neutre. En particulier, si nous supposons que la taille de la population dans chaque habitat est identique, c'est-à-dire $N_1^* = N_2^* = N > 0$, la proportion asymptotique est donnée par :

$$p^* = \frac{p_1(0)\varepsilon_{12} + p_2(0)\varepsilon_{21}}{\varepsilon_{12} + \varepsilon_{21}}, \quad \text{avec } p_1(0) = \frac{n_1(0)}{N} \quad \text{et } p_2(0) = \frac{n_2(0)}{N}$$

où $p_k(0)$ correspond à la proportion initiale de la fraction dans l'habitat k . Ainsi, la proportion asymptotique p^* ne dépend que de la dispersion entre les habitats. La dynamique locale de la population ne joue aucun rôle. Si les tailles des populations sont différentes alors la proportion asymptotique d'une fraction neutre dépend à la fois des taux de migration et des caractéristiques des habitats de la métapopulation.

Dans le cas d'une métapopulation "source-puits", nous pouvons établir une expression analytique de la proportion asymptotique d'une fraction neutre partant de la densité initiale $\mathbf{n}(0) = (n_1(0), n_2(0))$:

$$p^* = \frac{p_1(0) + p_2(0) \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}{1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}$$

où $p_i(0) = n_i(0)/N_i^*$ est la proportion initiale de la fraction neutre \mathbf{n} dans l'habitat i . Nous voyons de cette expression que la proportion asymptotique de la fraction neutre ne dépend pas de la qualité de l'habitat de la source r_1 ni de sa capacité de charge K_1 . Elle dépend uniquement des taux de migration ε_{kl} et de la qualité du puits r_2 .

La formule (2.12) fournit également des informations précises sur l'effet de la dispersion et des dynamiques locales sur la diversité. Dans les sections suivantes, nous quantifions précisément grâce à elle, les effets des taux de migration ε_{kl} et des taux de croissance intrinsèque r_k sur les indices de diversité asymptotique locale et globale, Div_γ , Div_α et Div_β . En particulier, notre résultat montre que puisque la proportion asymptotique de la fraction est la même dans tous les habitats, les diversités asymptotiques locales Div_α et globales Div_γ sont identiques. Par conséquent la Div_β est asymptotiquement égale à 1 dans toutes les situations. De plus, le taux de convergence fourni par notre résultat donne une dynamique temporelle de ces indices de diversité. En particulier, nous montrons que la différenciation entre les habitats diminue à un taux exponentiel $(\varepsilon_{21}N_2^*/N_1^* + \varepsilon_{12}N_1^*/N_2^*)$ qui dépend de la migration ainsi que du rapport des tailles effectives des populations N_2^*/N_1^* . En particulier, lorsque les taux de migration sont identiques, $\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = \varepsilon$ et que les tailles effectives des populations sont les mêmes $N_1^* = N_2^*$, nous montrons que la différenciation entre les habitats décroît vers 0 à un taux de 2ε . Cette diminution de la variance entre les habitats de même taille a déjà été observée par (Lynch, 1988).

2.3.2 Diversité génétique et qualité des habitats.

Notre premier résultat nous a fourni une meilleure compréhension sur la richesse de la diversité génétique neutre au sein d'une métapopulation source-puits et d'une métapopulation structurée spatialement en habitats favorables. Maintenant, essayons de comprendre l'effet de la qualité des habitats sur la régularité de la diversité à la fois à l'échelle locale via l'habitat local par l' α -diversité et à l'échelle globale via la γ -diversité. Notre premier résultat montre déjà qu'en temps long les indices de diversité à l'échelle locale et globale sont identiques. Ainsi, si la métapopulation initiale est composée de I fractions de densité \mathbf{n}_i , les indices de diversité $Div_\gamma(t)$ et $Div_\alpha(t)$ définis respectivement par (2.5) et (2.6), convergent vers l'indice de diversité asymptotique Div suivant :

$$Div = \lim_{t \rightarrow \infty} Div_\gamma(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} Div_\alpha(t) = \left(\sum_{i=1}^I (p_i^*)^2 \right)^{-1} \quad (2.13)$$

où p_i^* est la proportion asymptotique donnée par le Théorème 1 associée à la fraction i partant d'une densité initiale $\mathbf{n}_i(0)$. Puisque les proportions asymptotiques p_i^* dépendent de la qualité des habitats, nous pouvons chercher l'effet de la qualité r_i de l'habitat i sur la diversité génétique neutre asymptotique Div .

Scénario 1 : La qualité des habitats peut favoriser une diversité génétique neutre.

Nous étudions d'abord une métapopulation sur un environnement hétérogène composé de deux habitats favorables de qualité r_i éventuellement différente et de capacités porteuses K_i différentes. Nous supposons également que dans les deux habitats, la condition physique f_i décroît avec la densité de population dans chaque habitat :

$$f_i' < 0 \quad \text{on } [0, \infty), \quad (\text{H3})$$

Pour étudier l'effet de la qualité de l'habitat r_i sur la diversité Div , nous supposons qu'au départ, la métapopulation n'est composée que de deux fractions neutres \mathbf{n}_1 et \mathbf{n}_2 . Puisque la métapopulation est à l'équilibre \mathbf{N}^* , nous avons pour tout temps t , $\mathbf{n}_1(t) + \mathbf{n}_2(t) = \mathbf{N}^*$. En conséquence, la diversité asymptotique ne dépend que de la proportion asymptotique p^* d'une des deux fractions par exemple \mathbf{n}_1 qui est donnée par :

$$p^* = \frac{p_1(0)\varepsilon_{12} + p_2(0)\varepsilon_{21}(P^*)^2}{\varepsilon_{12} + \varepsilon_{21}(P^*)^2}, \quad \text{avec } p_1(0) = \frac{n_{11}(0)}{N_1^*}, \quad p_2(0) = \frac{n_{12}(0)}{N_2^*} \quad \text{et } P^* = \frac{N_2^*}{N_1^*}. \quad (2.14)$$

En utilisant les propriétés qualitatives de la proportion asymptotique énoncées dans l'appendice 2.7.1, nous fournissons le résultat suivant sur l'effet de la qualité d'un habitat sur la diversité Div . Puisque les habitats sont favorables, nous examinons l'effet de la qualité du second habitat r_2 sans perte de généralité.

Proposition 1 (Le taux de croissance peut favoriser la diversité.). *Considérons une fraction \mathbf{n} solution de l'équation (2.3) avec la donnée initiale $\mathbf{n}(0) = (n_1(0), n_2(0))$, dans un métapopulation à l'équilibre \mathbf{N}^* satisfaisant (2.1) et les hypothèses (H1)-(H3). Soit $p_k(0)$ la proportion initiale de la fraction \mathbf{n} dans chaque habitat k , $p_k(0) = n_k(0)/N_k^*$, alors la diversité asymptotique Div définie par (2.13) satisfait les propriétés suivantes :*

1. Div est décroissante avec r_2 , si $(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12})(\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1)(\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 - \sqrt{\varepsilon_{12}}K_1)(p_2(0) - p_1(0)) > 0$;
2. Div est croissante avec r_2 , si $(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12})(\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1)(\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 - \sqrt{\varepsilon_{12}}K_1)(p_2(0) - p_1(0)) < 0$;
3. Sinon, Div atteint son maximum en \bar{r}_2 tel que $p^*(\bar{r}_2) = 1/2$ et Div est croissante sur $]0, \bar{r}_2[$ et décroissante sur $[\bar{r}_2, +\infty[$.

La Figure 2.3(a) donne une représentation schématique de la proposition 1 en fonction des deux paramètres ratios K_2/K_1 et $\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}$. L'effet de la qualité de l'habitat dépend essentiellement du taux de migration et de la capacité de charge de l'environnement. La capacité de charge joue un rôle particulier sur la diversité génétique neutre comme nous le verrons dans la suite. De plus, la qualité de l'habitat a des impacts différents sur la diversité : (1) effet négatif, (2) effet bénéfique ou (3) effet multiple.

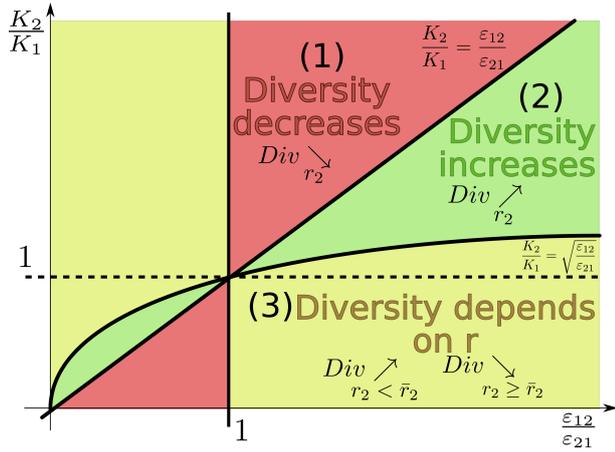
Le taux de croissance r_2 a toujours un effet négatif sur la diversité quand la migration depuis l'habitat ayant la plus grande capacité de charge est inférieure à la migration depuis l'habitat ayant la capacité de charge la plus faible (si $K_2 > K_1$ qui correspond à $\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21} > 1$ et $\varepsilon_{21}K_2 > \varepsilon_{12}K_1$, voir Fig. 2.3(a) case (1) et Fig. 2.3(b)). Dans ce cas, l'effet ne dépend pas de la qualité relative des habitats.

Inversement, le taux de croissance r_2 a toujours un effet bénéfique quand le flux des individus partant de l'habitat ayant la plus grande capacité de charge est inférieur au flux des individus partant de l'habitat ayant la plus petite capacité de charge mais ce flux n'étant pas trop grand. En particulier si $K_2 > K_1$, l'effet bénéfique du taux de croissance r_2 se produit quand $\varepsilon_{21}K_2 > \varepsilon_{12}K_1$ et $\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 > \sqrt{\varepsilon_{12}}K_1$; voir Fig. 2.3(a) case (2) and Fig. 2.3(c)). Comme dans le cas précédent, l'effet de la qualité de l'habitat 2 ne dépend pas de la qualité de l'habitat 1.

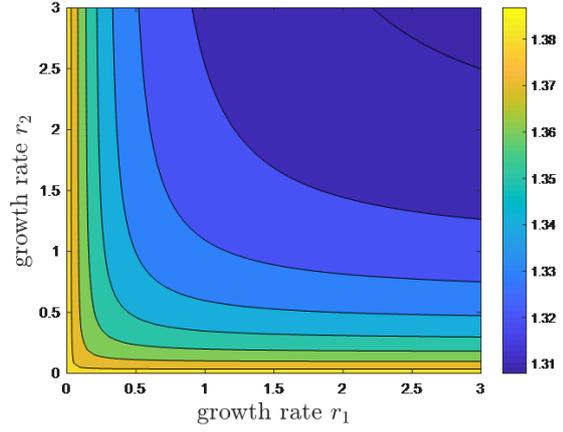
Cependant, dans de nombreuses situations, l'effet de la qualité de l'habitat sur la diversité dépend vraiment de la qualité relative des habitats (voir le case (3) dans Fig. 2.3(a)). Dans cette situation, la diversité augmente lorsqu'un des habitats est moins favorable que l'autre ou lorsqu'ils sont tous les deux de moins bonne qualité correspondant au cas où $r_2 < \bar{r}_2$. Inversement, lorsque les habitats sont tous les deux très favorables, les taux de croissance ont un effet néfaste sur la diversité. (Voir Fig. 2.3(b)).

Scénario 2 : un puits trop défavorable érode la diversité

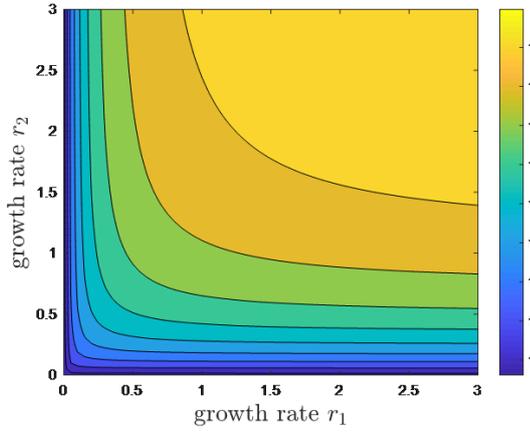
Nous passons maintenant au modèle source-puits. Dans ce cas, nous cherchons à comprendre comment la présence d'une source pourrait aider à préserver la diversité du puits. Comme ci-dessus, nous supposons que la métapopulation est à l'équilibre \mathbf{N}^* . Et nous supposons que la métapopulation est initialement composée d'une fraction dans la source \mathbf{n}_1 , $\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$ et de I fractions dans le puits, \mathbf{n}_i , initialement également distribuées dans le puits, $\mathbf{n}_i(0) = (0, N_2^*/I)$. Puisque la métapopulation est à l'équilibre, nous obtenons que $\mathbf{n}_i(t) = (\mathbf{N}^* - \mathbf{n}_1(t))/I$ à tout moment $t \geq 0$. Ainsi, l'indice de diversité asymptotique



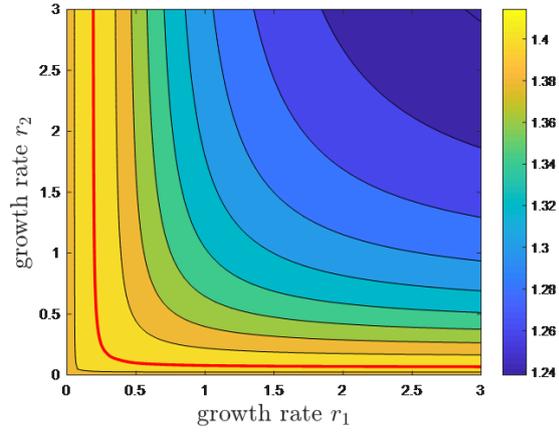
(a) Représentation schématique



(b) Effet négatif (Case (1))



(c) Effet bénéfique (Case (2))



(d) Effet multiple (Case (3))

FIGURE 2.3 – Diversité asymptotique Div en fonction des taux de croissance (r_1, r_2) dans le cas du scénario 1. (a) Résumé de trois cas possibles de la Proposition 1 en fonction des coefficients des quotients de capacités de charge K_2/K_1 et des quotients des taux de migration $\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}$. Initialement $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$, les capacités de charge sont fixées, $K_1 = 100$ et $K_2 = 200$ et le taux de migration depuis l'habitat 1 est $\varepsilon_{12} = 0.4$. (b) Effet négatif : $\varepsilon_{21} = 2/3\varepsilon_{12} \approx 0.233$; (c) effet bénéfique $\varepsilon_{21} = 3/7\varepsilon_{12} \approx 0.17$ (d) effet multiple : $\varepsilon_{21} = 3/2\varepsilon_{12} = 0.6$. la ligne rouge de la figure (d) correspond au seuil $r_2 = \bar{r}_2$.

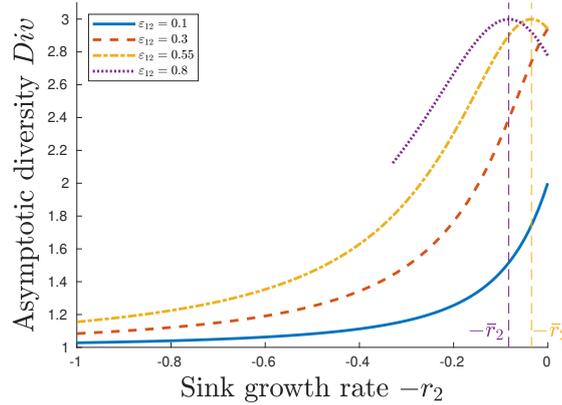


FIGURE 2.4 – Comportement de la diversité asymptotique Div en fonction du taux de croissance $-r_2$ du puits, pour différentes valeurs du taux de migration depuis la source ε_{12} : $\varepsilon_{12} = 0.1$ (courbe continue en bleu), $\varepsilon_{12} = 0.3$ (courbe en pointillé en rouge), $\varepsilon_{12} = 0.55$ (courbe en petits pointillés oranges) et $\varepsilon_{12} = 0.8$ (courbe en pointillés violets). La migration depuis le puits est constante $\varepsilon_{21} = 0.2$ et les caractéristiques de la source sont : $r_1 = 0.5$ $K_1 = 2000$. Le maximum de diversité est atteint pour $-\bar{r}_2$.

Div dépend uniquement de la proportion asymptotique de la fraction \mathbf{n}_1 définie par :

$$p^* = \frac{1}{1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}.$$

De cette formule explicite, on peut en déduire les propriétés suivantes sur la diversité asymptotique Div :

Proposition 2 (Un puits très défavorable érode la diversité). *Considérons une métapopulation source-puits composée d'une fraction \mathbf{n}_1 initialement dans la source ($\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$) et $I \geq 1$ fractions, \mathbf{n}_i , initialement uniformément distribuées dans le puits, $\mathbf{n}_i(0) = (0, N_2^*/I)$. La diversité asymptotique Div satisfait alors les propriétés suivantes :*

1. Div est décroissante en fonction de r_2 , si $(\varepsilon_{21} - I\varepsilon_{12}) < 0$;
2. sinon, Div atteint son maximum en $\bar{r}_2 = \sqrt{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}/\sqrt{I} - \varepsilon_{21}$ et Div est croissante sur $]0, \bar{r}_2[$ et décroissante sur $[\bar{r}_2, +\infty[$.

Nous montrons que la diversité génétique d'une métapopulation source-puits ne dépend pas de la taille effective de la population. En outre, cette diversité ne dépend pas de la qualité de l'habitat de la source r_1 ni de sa capacité de charge K_1 .

Cependant, le taux de migration influence de manière critique l'effet du puits sur la diversité. En particulier, si la migration depuis la source est plus faible que la migration depuis le puits, une diminution du taux de croissance du puits entraînera toujours une érosion de la diversité (voir Fig. 2.4). En particulier, il est plus difficile de préserver la diversité d'un puits lorsque la migration depuis la source est trop faible par rapport à la migration depuis le puits. Cependant, si la migration depuis la source est suffisamment importante, par rapport à la migration depuis le puits, la diversité du puits peut être préservée si le puits n'est pas trop mauvais (voir Fig. 2.4).

2.3.3 La migration peut améliorer la diversité génétique neutre à l'échelle locale et globale.

Pour la suite, nous nous concentrons sur l'effet de la migration sur la diversité à la fois pour une métapopulation spatialement structurée en deux habitats favorables et pour une métapopulation source-puits.

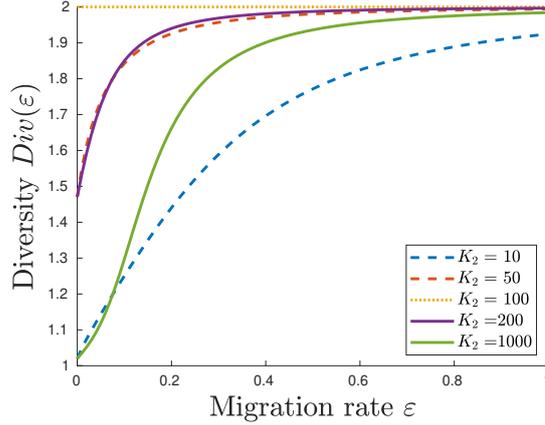


FIGURE 2.5 – Comportement de la diversité asymptotique Div en fonction du taux de migration ε pour différentes valeurs de la capacité de charge K_2 de l’habitat 2. L’habitat 1 a un taux de croissance intrinsèque plus grand que celui de l’habitat 2 ($r_1 = 0.3 > r_2 = 0.1$) et la capacité de charge de l’habitat 1 est $K_1 = 100$.

Scénario 1 : la migration permet de sauver la diversité génétique

Nous étudions d’abord une métapopulation composée de deux habitats favorables avec des capacités de charge différentes. Les deux habitats sont reliés par une migration symétrique $\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = \varepsilon \in [0, 1]$. Comme dans la section précédente, on considère deux fractions, mais maintenant nous supposons que \mathbf{n}_1 initialement dans l’habitat 1 ($\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$) et \mathbf{n}_2 initialement dans l’habitat 2, ($\mathbf{n}_2(0) = (0, N_2^*)$). La métapopulation étant à l’équilibre, la diversité asymptotique Div définie par (2.13) ne dépend que de la proportion asymptotique p^* d’une des deux fractions définies par (2.12).

On peut déduire des propriétés qualitatives de p^* (voir Annexe 2.7.2) les propriétés suivantes sur la diversité :

Proposition 3 (La migration améliore la diversité). *Considérons une métapopulation composée initialement de deux fractions \mathbf{n}_1 initialement dans l’habitat 1, $\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$, et \mathbf{n}_2 initialement dans l’habitat 2, $\mathbf{n}_2(0) = (0, N_2^*)$, alors la diversité asymptotique Div augmente avec les taux de migration ε .*

Ce résultat montre que la migration favorise la diversité génétique dans la métapopulation sur des habitats globalement favorables. Ce résultat souligne le fait que la migration homogénéise la proportion asymptotique des différentes fractions (voir Appendice 2.7.1). De plus, nous pouvons observer à partir de la figure 2.5 que la diversité est toujours plus élevée lorsque le rapport K_1/K_2 est proche de 1. En d’autres termes, plus les habitats ont des capacités de charge proches, plus la diversité est élevée. Cependant, comme les taux de croissance par habitant r_i sont différents dans les différents habitats, le comportement de la diversité n’est pas complètement symétrique par rapport à K_1/K_2 . Nous voyons que si K_2 est supérieur à K_1 , alors la diversité est globalement plus élevée que si K_2 est inférieure à K_1 . Donc, si le premier habitat est bien meilleur que le second dans le sens où $r_1 > r_2$ et $K_1 > K_2$ alors la diversité est moins bien préservée que si les habitats sont de qualité semblable dans le sens où $r_1 > r_2$ mais $K_1 < K_2$. La compensation entre les taux de croissance intrinsèque et les capacités de charge favorise la diversité.

Scénario 2 : Une forte émigration de la source permet de sauver la diversité du puits.

Nous nous concentrons maintenant sur la capacité de la migration à préserver la diversité génétique du puits pour une métapopulation source-puits. Nous supposons que la méta-

population est initialement composée d'une fraction dans la source \mathbf{n}_1 , $\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$ et de I fractions dans le puits, \mathbf{n}_i , initialement également réparties dans le puits, $\mathbf{n}_i(0) = (0, N_2^*/I)$. Nous savons déjà que la diversité asymptotique est donnée par :

$$p^* = \frac{1}{1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}.$$

On peut déduire de cette formule explicite, certaines propriétés qualitatives de l'effet des taux de migration sur la diversité asymptotique Div définie par (2.13).

Proposition 4 (Sauvetage de la diversité jusqu'à un certain point). *Considérons une métapopulation source-puits à l'équilibre, composée initialement d'une fraction \mathbf{n}_1 initialement dans la source, $\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$, et de $I \geq 1$ fractions, \mathbf{n}_i , initialement également distribuées dans le puits, $\mathbf{n}_i(0) = (0, N_2^*/I)$. La diversité asymptotique satisfait alors les propriétés suivantes :*

Effet de la migration depuis la source ε_{12} : *Div atteint un maximum quand $\varepsilon_{12} =$*

$$I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21} \text{ et}$$

— *Div croît avec ε_{12} si $\varepsilon_{12} < I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}$;*

— *Div décroît avec ε_{12} si $\varepsilon_{12} \geq I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}$;*

Effet de la migration depuis le puits ε_{21} dépend de la qualité du puits :

— *Div décroît avec ε_{21} si $(r_2 - \varepsilon_{21})(\varepsilon_{12} - I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}) > 0$;*

— *Div croît avec ε_{21} si $(r_2 - \varepsilon_{21})(\varepsilon_{12} - I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}) < 0$;*

Nos résultats montrent que la diversité neutre dépend essentiellement de la migration depuis le puits ainsi que de la qualité du puits mais ne dépend pas de la qualité de la source. Si la migration depuis le puits est faible ($\varepsilon_{21} < r_2$), alors la migration depuis la source ou depuis le puits a le même effet. Lorsque la migration depuis la source est faible, elle tend à augmenter la diversité (voir le cas (1) Fig. 2.6(a)) ; en revanche, si la migration depuis la source est importante, les deux migrations depuis la source et depuis le puits érodent toutes les deux la diversité (voir le cas (2) Fig. 2.6(a)). Inversement, lorsque la migration depuis le puits est importante ($\varepsilon_{21} > r_2$), il y a un compromis entre les migration depuis le puits et depuis la source (voir cas (3) et (4) dans Fig. 2.6(a)).

Cependant, la diversité est plus élevée pour une migration importante à partir de la source et une migration intermédiaire à partir du puits. Plus précisément, nous montrons analytiquement que le maximum de la diversité est atteint lorsque

$$\varepsilon_{12} = I \frac{(\varepsilon_{21} + r_2)^2}{\varepsilon_{21}}. \quad (2.15)$$

Cette relation décrit l'équilibre nécessaire entre la migration depuis la source et le puits, pour préserver une grande diversité. Cette formule dépend aussi de la qualité du puits r_2 . En particulier, la migration depuis le puits devrait être plus élevée si la qualité du puits se détériore (c'est à dire si r_2 augmente) afin de conserver le même niveau de diversité. Une migration massive depuis la source est nécessaire pour préserver la diversité d'un puits de mauvaise qualité. De plus, la courbe optimale atteint un minimum égal à $4Ir_2$ lorsque $\varepsilon_{21} = r_2$. Ainsi, si $2Ir_2 > r_1$, la diversité maximale ne peut pas être atteinte. Nous ne conservons donc qu'un nombre de fractions du puits qui devrait être inférieur ou égal à $I_{max} = \lceil r_1/(2r_2) \rceil$ où $\lceil \cdot \rceil$ correspond à la fonction partie entière.

De plus, nous nous demandons si les paramètres qui maximisent la diversité génétique maximisent également la taille de la métapopulation. Nous savons par le travail de (Holt, 1985a), que la dispersion peut augmenter la taille de la métapopulation $N_T = N_1 + N_2$. Plus précisément, la taille de la métapopulation est supérieure à K_1 si :

$$\varepsilon_{12} \leq \frac{(r_1 - r_2)}{r_2} (\varepsilon_{21} + r_2). \quad (2.16)$$

et atteint son maximum quand

$$\varepsilon_{12} = \frac{1}{2} \frac{(r_1 - r_2)}{r_2} (\varepsilon_{21} + r_2). \quad (2.17)$$

(voir (Holt, 1985a, section 2.2) pour le détail des calculs). À partir de nos résultats, nous montrons que cette région correspond principalement à une région où la diversité est élevée (voir ligne en pointillés noirs sur la Figure 2.6(c)-(d)). Ainsi, les paramètres de dispersion qui augmentent la taille de la métapopulation favorisent également une diversité génétique neutre dans cette métapopulation. Cependant, ce ne sont pas les mêmes. La principale différence est que la taille de la métapopulation dépend de la qualité de la source, contrairement à la diversité génétique.

2.4 Des habitats isolés aux habitats connectés : effet sur la diversité.

Dans cette section, nous cherchons à comprendre l'effet de la connexion de deux populations isolées sur leur diversité génétique. Plus précisément, nous supposons que la métapopulation est composée de deux populations N_1 et N_2 qui sont initialement isolées. Au temps $t > 0$, nous connectons ces populations et elles commencent à échanger des individus. Leur dynamique $\mathbf{N} = (N_1, N_2)$ est décrite par l'équation (2.1). Dans ce scénario, la métapopulation n'est plus à l'équilibre. De plus, nous supposons que les deux populations sont génétiquement différentes parce qu'elles ont été isolées. Nous supposons que la métapopulation est composée de $I = 6$ fractions génétiques neutres avec des densités \mathbf{n}_i (voir Fig. 2.7 et Fig. 2.9). La dynamique de ces fractions est décrite par l'équation (2.3). Notre objectif est de voir si la connexion des deux populations va diminuer ou augmenter la diversité à l'échelle locale et globale dans le temps. Pour ce faire, nous allons examiner le rapport entre les valeurs initiales et finales de diversité- α et celui de diversité- γ définis comme suit :

$$\frac{Div_\gamma(\infty)}{Div_\gamma(0)} \quad \text{et} \quad \frac{Div_\alpha(\infty)}{Div_\alpha(0)}. \quad (2.18)$$

Si ce rapport est supérieur à 1, la migration a tendance à favoriser la diversité tandis que s'il est inférieur à 1, la migration aura tendance à éroder la diversité.

Scénario 1 : La migration favorise la diversité génétique locale. Dans le cas d'habitats favorables, nous supposons qu'au départ, les populations sont à capacité de charge, soit $N_1(0) = K_1$ et $N_2(0) = K_2$ et chaque population est composée de 3 fractions distinctes (voir Fig. 2.7). Pour les calculs numériques, nous décrivons la dynamique de chaque habitat en utilisant les fonctions logistiques décrites par (2.9). Dans la suite, nous supposons toujours que $r_1 > r_2$.

Tout d'abord, nous pouvons observer à partir de la Fig. 2.7 que la migration modifie fortement la taille de la population dans chaque habitat (la taille de la population dans l'habitat 2 est divisée par 5 au fil du temps). Cependant, les fractions de l'habitat 2 restent dans des proportions plus élevées que les fractions de l'habitat 1. Ainsi, même si l'habitat 2 est moins favorable que l'habitat 1, ces fractions contribuent davantage à la diversité que les fractions de l'habitat 1 car la capacité de charge de l'habitat 2 est plus élevée que la capacité de charge de l'habitat 1. Ce résultat renforce l'importance des capacités de charge sur la diversité.

Plus précisément, le rapport des α -diversités (voir Fig. 2.8(a)), est proche de 1 si les capacités de charge sont différentes (rapport K_2/K_1 faible ou élevé). Cela signifie que la diversité locale à long terme correspond à la diversité locale de l'habitat initial avec une

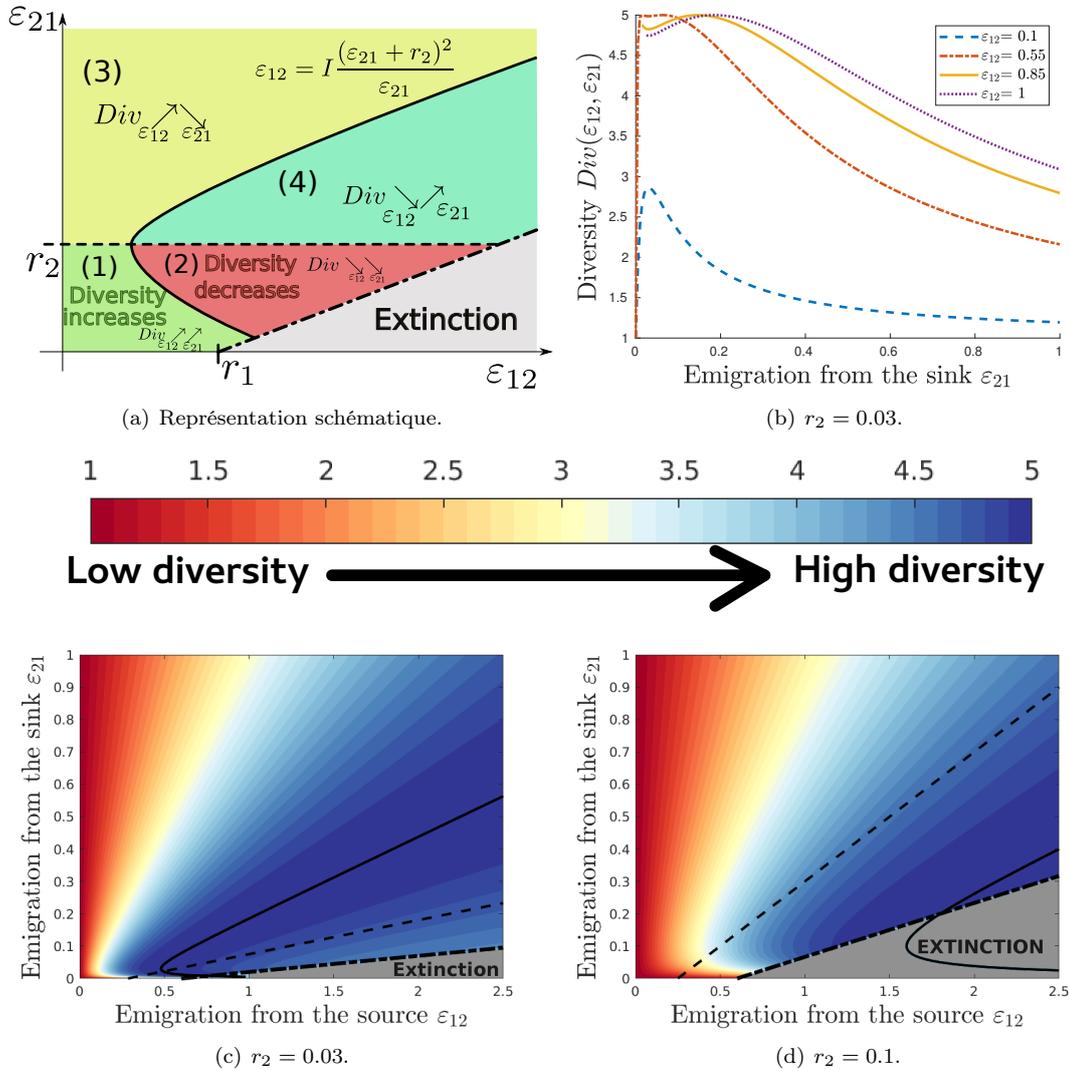


FIGURE 2.6 – Comportement de la diversité asymptotique Div comme fonction des paramètres de dispersion ε_{12} et ε_{21} pour des différentes valeurs du taux de croissance intrinsèque du second habitat r_2 : (b)-(c) $r_2 = 0.03$ et (d) $r_2 = 0.1$. Dans toutes ces simulations, la métapopulation est initialement composée d'1 fraction dans la source ($r_1 = 0.6$) et de $I = 4$ fractions dans le puits. La courbe noire continue correspond au maximum de diversité. La courbe noire en pointillé correspond à la valeur des paramètres telle que la taille de la métapopulation $N_1^* + N_2^*$ est maximale et la courbe noire en petit pointillé définit la limite d'extinction de la métapopulation (voir l'hypothèse (H2) et Fig. 2.1) .

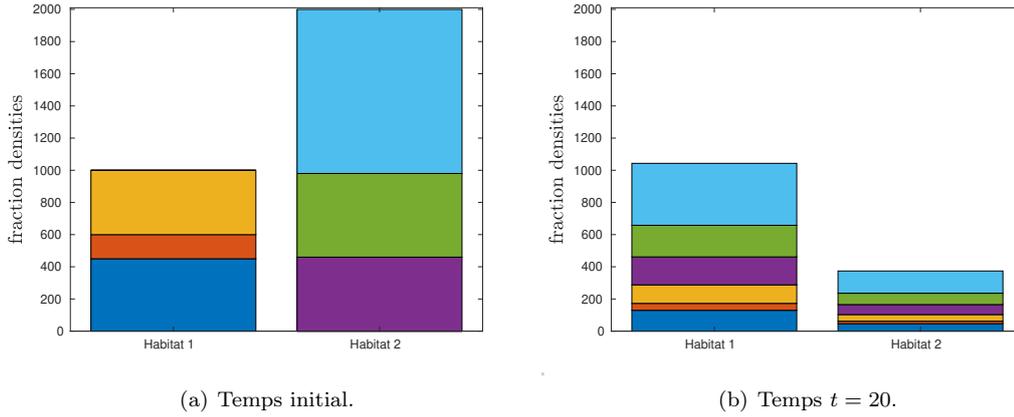


FIGURE 2.7 – Évolution de $I = 6$ fractions dans un environnement favorable hétérogène : (a) initialement 3 fractions (orange, rouge et bleu) initialement dans l’habitat 1 ($r_1 = 0.3, K_1 = 1000$) et 3 fractions (cyan, vert et violet) dans l’habitat 2 ($r_2 = 0.01$ et $K_2 = 2000$) et (b) répartition au temps $t = 20$. Les habitats sont connectés grâce à une migration asymétrique $\varepsilon_{12} = 0.1$ et $\varepsilon_{21} = 0.3$.

capacité de charge plus élevée. Cependant, lorsque les capacités de charge sont proches (le rapport $K_2/K_1 \approx 1$), la diversité locale est toujours renforcée. Cela signifie que les fractions se mélangent bien. Ce schéma ne dépend pas vraiment du taux de migration. Le changement de la diversité locale dépend donc principalement de la différence entre les capacités de charge.

Cependant, la migration a un fort impact sur les changements de la diversité globale tout comme la différence entre les capacités de charge (voir Fig. 2.8(b)). En effet, lorsque la migration est importante, la diversité globale ne change pas significativement par rapport à la capacité d’accueil ou la migration. Cependant, lorsque l’une des migrations est faible, elle favorise la diversité lorsque l’habitat le moins favorable a une capacité de charge plus élevée tandis qu’elle érode la diversité lorsque l’habitat le moins favorable a une capacité de charge plus faible.

Scénario 2 : La migration depuis la source contribue à sauver la diversité génétique. Dans le modèle source-puits, nous cherchons à comprendre si la migration pourrait aider à sauver la diversité d’une population qui devient un puits. Cette situation peut se produire en raison du changement climatique (voir Jenouvrier et al. (2017a) pour l’exemple des manchots empereurs). Pour ce faire, nous supposons que la source a atteint sa capacité de charge K_1 et qu’elle n’est composée que d’1 fraction génétique neutre. Alors que le puits est initialement composé de 5 fractions génétiques neutres de différentes densités.

Comme nous l’avons déjà mentionné dans la section précédente, la migration aide à conserver toutes les fractions dans la métapopulation (voir Fig. 2.9). De plus, la diversité dans chaque habitat est renforcée et surtout dans la source qui a gagné toutes les fractions du puits. Plus généralement, la diversité locale moyenne est toujours améliorée lorsque nous connectons une source et un puits (voir Fig. 2.10). On peut observer que l’indice de diversité est doublé lorsque la migration est faible alors qu’il augmente généralement de $1/5$ lorsque le taux de migration est important. À l’échelle globale, la diversité est principalement améliorée, sauf lorsque la migration depuis le puits est plus importante que la migration depuis la source. Ainsi, si des individus fuient le puits et restent dans l’habitat source, la diversité du puits ne peut pas être maintenue et nous observons une érosion de la γ -diversité. Cela est principalement dû à une forte compétition entre les fractions de la source.

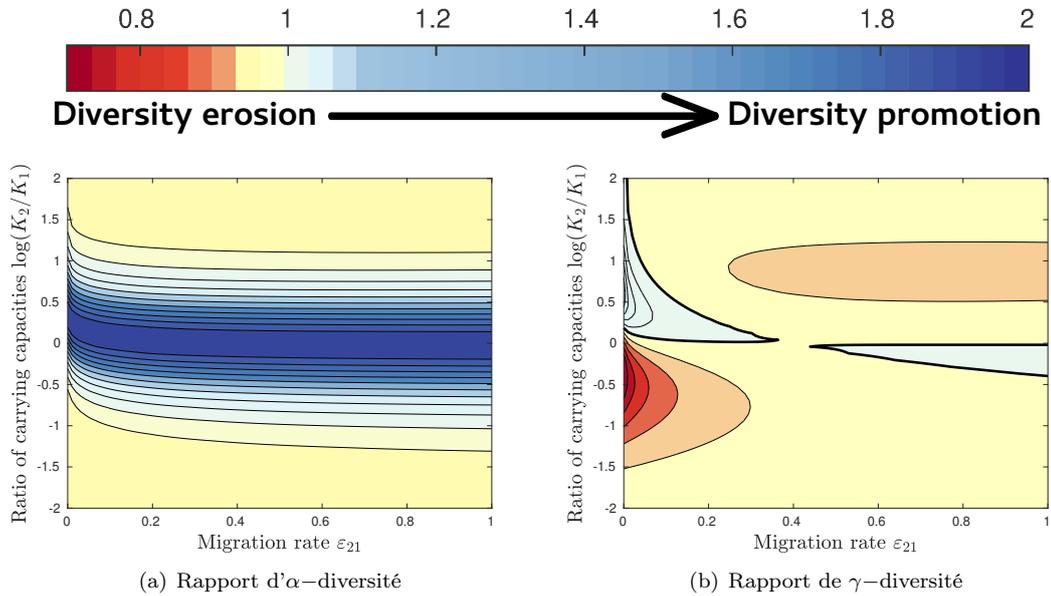


FIGURE 2.8 – Effet du taux de migration ε_{21} et du rapport de capacités de charge K_2/K_1 sur le rapport des γ et α -diversités. La capacité de charge de l'habitat 1 est fixée à $K_1 = 100$ tandis que la capacité de charge K_2 varie de 1 à 10^4 . Les taux de croissance sont fixés à $r_1 = 0.3$ et $r_2 = 0.1$ et le taux de migration de l'habitat 1 vers 2 est $\varepsilon_{12} = 0.4$. La courbe noire correspond à la ligne de niveau 1 des rapports de diversité.

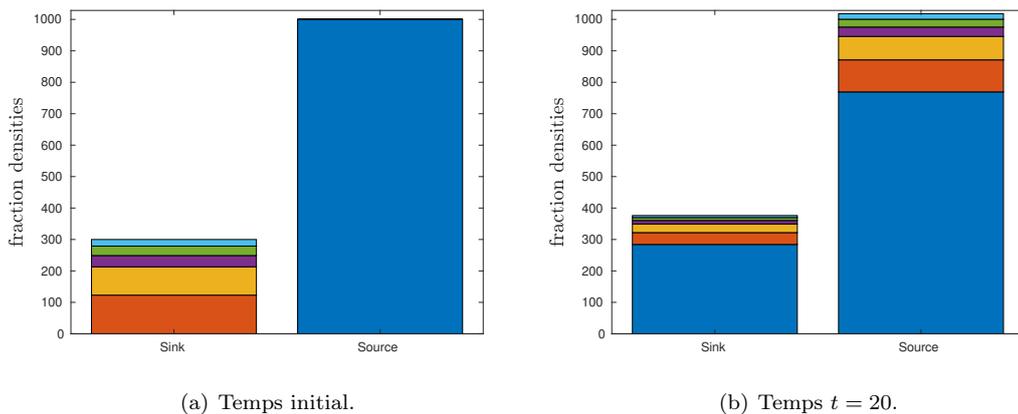


FIGURE 2.9 – Évolution de $I = 6$ fractions dans la métapopulation source-puits : (a) 5 fractions (cyan, vert, violet, orange et rouge) initialement dans le puits ($r_2 = 0.03$) et 1 fraction initialement dans la source ($r_1 = 0.6$ et $K_1 = 1000$). (b) répartition des fractions dans la source et dans le puits au temps $t = 20$.

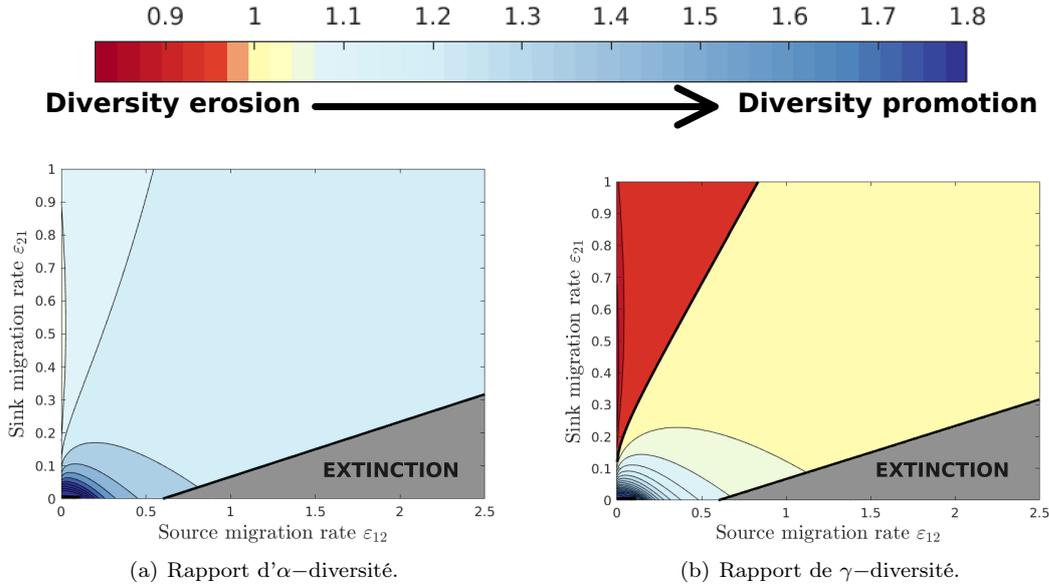


FIGURE 2.10 – Effet de la migration sur le ratio des γ et α –diversités. La capacité de charge de l’habitat 1 est fixée à $K_1 = 1000$ et le puits est initialement de taille $N_{02} = 300$. Les taux de croissance sont fixés à $r_1 = 0.6$ pour la source et $r_2 = -0.1$ pour le puits. La courbe noire correspond à la ligne de niveau 1 du rapport des diversités.

2.5 Conclusion et discussion.

Nous avons étudié l’effet croisé de la dispersion et de la qualité de l’habitat sur la diversité génétique neutre d’une métapopulation, en utilisant un modèle mathématique déterministe classique, reconnu et robuste pour décrire la dynamique de populations spatialement réparties sur un nombre discret d’habitats hétérogènes (Holt, 1985a). Notre approche nous permet de décrire la dynamique de chaque fraction génétique neutre composant la métapopulation qui est soit à l’équilibre, soit évoluant dans le temps. En particulier, nous avons décrit la dynamique transitoire de la diversité génétique neutre ainsi que son équilibre. Notre caractérisation analytique de la proportion de chaque fraction neutre à l’équilibre nous donne un aperçu quantitatif de l’effet de la dispersion et de la qualité de l’habitat sur la diversité d’une métapopulation à l’échelle locale et globale. De plus, nous avons montré que nos résultats analytiques fournissent de bonnes approximations de la dynamique des modèles individu centré.

Nous avons d’abord montré que la conservation des fractions génétiques neutres dans une métapopulation est principalement due aux échanges entre les habitats résultant de la dispersion. Dans un environnement entièrement connecté, toutes les fractions de la métapopulation sont conservées dans leur habitat initial, même si les proportions peuvent changer. Ainsi la richesse globale de la métapopulation correspondant au nombre de fractions vivantes est préservée grâce à la dispersion. Inversement, dans un environnement où un habitat ne peut être atteint, les fractions initialement dans cet habitat s’éteindront ce qui érodera la richesse de la métapopulation. Nous avons aussi montré que toutes les fractions de métapopulation colonisent tous les habitats avec la même proportion dans chaque habitat en temps long. Ainsi, la dispersion améliore également la richesse locale de chaque habitat.

De plus, nous avons montré que le taux de croissance dans chaque habitat, indice de sa qualité, a également un impact important sur la diversité. Plusieurs études empiriques ont déjà souligné que les circonstances environnementales influencent la structure génétique des métapopulations (Watts et al., 2015; Souza et al., 2002). Dans le scénario source-puits

(scénario 2), nous avons montré qu’une diminution de la qualité du puits érode généralement la diversité, en particulier lorsque la mortalité dans le puits devient trop élevée. Cependant, lorsque la qualité du puits n’est pas trop mauvaise (r_2 près de 0), une réduction de la qualité du puits peut augmenter la diversité car l’échange avec la source augmente la taille de la population de la métapopulation. L’effet néfaste d’une mauvaise qualité d’habitat sur la diversité est similaire à l’effet du processus d’extinction dans le cadre stochastique (Slatkin, 1977; Maruyama and Kimura, 1980; Whitlock and Barton, 1997; Pannell and Charlesworth, 1999), même si ces processus sont écologiquement différents (dans notre modèle, il n’y a pas d’événement extinction/recolonisation). De plus, nous montrons que la qualité de la source n’influence pas la diversité de la métapopulation alors qu’elle joue un rôle crucial dans la survie de la métapopulation ainsi que la taille de la population dans la source et le puits. Dans le scénario avec des habitats favorables (scénario 1), l’effet du taux de croissance dépend essentiellement des capacités de charge relatives des habitats et du taux de migration relatif entre les habitats, et son effet peut être non monotone. En particulier, lorsque la migration est symétrique, nous avons montré que l’amélioration de la qualité d’un habitat tend à réduire la diversité car elle favorise un habitat par rapport aux autres rompant l’équilibre entre les proportions de fractions neutres.

De plus, nous avons montré que la dynamique génétique neutre dépend de manière importante du taux de dispersion entre les habitats ainsi que de la différence de qualité entre les habitats. Pour une métapopulation composée d’habitats favorables (scénario 1), une augmentation de la différence de capacités de charge tend à éroder la diversité à l’échelle locale et globale. De même, pour une métapopulation source-puits (scénario 2), une diminution du taux de croissance de la population dans le puits entraîne également une érosion de la diversité. Cependant, dans les deux scénarios, l’intensité de l’érosion dépend essentiellement du rapport entre les migrations d’un habitat vers l’autre. En utilisant des indices de diversité, nous avons montré qu’une métapopulation composée d’habitats favorables (scénario 1) et dont l’émigration de l’habitat avec une capacité de charge plus petite est plus élevée que l’émigration de l’autre habitat peut maintenir un haut niveau de diversité. L’importance de la taille de la population dans chaque habitat est souvent ignorée dans les modèles de métapopulation même si les travaux théoriques et empiriques montrent des changements de diversité lorsque les populations sont de taille réduite (Ingvarsson, 1997; van Heerwaarden et al., 2010). Avec le même cadre mathématique, nous avons montré qu’une métapopulation source-puits (scénario 2), dont la migration depuis la source est plus élevée que la migration depuis le puits mais pas trop, peut éviter à la fois l’extinction et l’érosion de la diversité. Cependant, même si la recolonisation à partir de la source est un processus important menant au sauvetage de la diversité, la fuite du puits est nécessaire pour pouvoir préserver la diversité de celui-ci. Notre résultat montre que paradoxalement une émigration massive du puits pourrait entraîner l’extinction de presque toutes les fractions initialement présentes dans le puits. Ainsi, le taux de fuite doit être raisonnable si on veut préserver un haut niveau de diversité du puits. Une conservation de la diversité ne peut venir que de la capacité de la source à absorber les individus du puits pour ensuite le recoloniser.

Nous avons étudié également numériquement l’effet de la connexion de deux habitats isolés. Nous avons montré que la diversité locale est toujours favorisée par cet échange. Lorsque les habitats sont tous deux favorables, l’augmentation de cette diversité est plus élevée lorsque les habitats sont similaires. Lorsque les habitats sont de type source-puits, une augmentation de la diversité est plus importante lorsque la migration est faible. Ce phénomène se produit parce que la population totale augmente dans ce cas. La connexion des habitats favorise également la diversité globale car les échanges tendent à mélanger les fractions génétiques neutres et équilibre la proportion de chaque fraction dans chaque

habitat composant la métapopulation. Cependant, dans certaines situations, la diversité globale est réduite, en particulier lorsque les habitats sont favorables mais différents et que la migration est faible. Si le flux d'individus de l'habitat de meilleure qualité (taux de croissance maximal) est plus important que le flux à partir de l'autre habitat, la diversité est érodée. Cette situation se produit car l'habitat de meilleure qualité améliore la taille de sa population à l'équilibre lorsqu'il est connecté à l'autre habitat. Une situation similaire peut se produire dans la métapopulation source-puits lorsque la migration depuis le puits est trop importante par rapport à la migration depuis la source. Dans ce cas, une grande quantité de fractions neutres du puits peut aller dans la source. Mais en raison de la densité-dépendance, elles ne peuvent survivre, ce qui réduit leur proportion dans la métapopulation et réduit donc la diversité globale. Ainsi, dans une métapopulation composée de nombreuses sources et puits, nous pouvons nous attendre à une réduction de la diversité si les individus fuient massivement les puits.

Dans notre étude, nous ne modélisons ni processus de mutation ni dérive génétique qui ont une différence importante avec les études précédentes Lande (1992); Lynch (1988); Slatkin (1985); Bohrer et al. (2005). Notre modèle déterministe est une bonne approximation de la densité de population d'un modèle individu-centré lorsque le nombre d'individus est grand Fournier and Méléard (2004). Ainsi, notre modèle décrit une métapopulation avec un grand nombre d'individus qui évolue à l'échelle écologique. Ainsi, la dérive génétique est extrêmement rare en raison de la grande taille des populations Bohrer et al. (2005). De plus, nous suivons le temps écologique qui rend les extinctions rares ce qui différencie notre approche des modèles classiques d'extinction/recolonisation (Slatkin, 1977; Maruyama and Kimura, 1980; Whitlock and Barton, 1997; Pannell and Charlesworth, 1999). En outre, nous supposons qu'à cette échelle de temps écologique les mutations sont extrêmement rares ce qui nous permet de les négliger.

Notre étude analytique relie les caractéristiques démographiques et de dispersion de la métapopulation à des indices de diversité génétique neutre. Ces résultats sont utiles car ils suggèrent que les taux de migration pourraient être obtenus à partir d'une estimation des indices de diversité. Cette idée d'inférer les caractéristiques de dispersion à partir de données génétiques a été utilisée par Roques et al. (2016) dans le contexte d'une espèce dans un paysage hétérogène. Ils combinent un modèle mécaniste décrivant la dynamique de l'espèce avec un modèle statistique pour déduire les paramètres de la dynamique du modèle à partir de données génétiques neutres. En particulier, cette approche pourrait être utilisée pour comprendre le comportement de dispersion des manchots empereurs en Antarctique sur la base d'un échantillonnage génétique neutre Jenouvrier et al. (2017a).

D'un point de vue mathématique, notre étude contribue à un nouveau regard sur le sujet largement étudié des solutions stationnaires de systèmes dynamiques. En suivant l'approche récente développée par Garnier et al. (2012) pour caractériser les solutions de type ondes progressives des équations de réaction-diffusion, nous étudions la dynamique interne d'une solution stationnaire d'un système dynamique, contrairement aux approches classiques analysant la stabilité d'une solution stationnaire totale du système. Notre résultat caractérise l'équilibre dynamique qui conduit à des états stationnaires et généralise le concept de dynamique interne au système d'équations. Ces techniques mathématiques flexibles et intuitives pourraient également être utilisées pour des modèles plus complexes qui n'admettent pas nécessairement une solution stationnaire Garnier and Lewis (2016). Par exemple, si les conditions climatiques changent avec le temps, la qualité des habitats évolueront. Par conséquent, la métapopulation n'atteindra pas un équilibre, mais le modèle mathématique pour la fraction génétique neutre devrait toujours être valide. Un autre exemple d'état non stationnaire est l'état stationnaire périodique lorsque l'environnement change périodiquement ou lorsque le système démographique génère un état stationnaire périodique (un modèle structuré en fonction de l'âge sera étudié dans le chapitre 3).

2.6 Preuve des résultats

2.6.1 Preuve du Théorème 1.

Soient $\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}$ dans $[0, 1]$ et $\mathbf{n}(t)$ solution de (2.3) tel que $\mathbf{n}(0) < \mathbf{N}^*$, $\mathbf{n}(0) \neq 0$ et \mathbf{N}^* solution de $0 = F[\mathbf{N}^*]\mathbf{N}^* + \mathbf{D}\mathbf{N}^*$ c'est à dire :

$$\begin{cases} 0 = f_1(N_1^*)N_1^* - \varepsilon_{12}N_1^* + \varepsilon_{21}N_2^* \\ 0 = f_2(N_2^*)N_2^* + \varepsilon_{12}N_1^* - \varepsilon_{21}N_2^* \end{cases}$$

Notant le ratio $P^* = N_2^*/N_1^* > 0$, nous pouvons réécrire la matrice $F[\mathbf{N}^*] + \mathbf{D}$ comme suit :

$$\mathbf{M} := \mathbf{F}[\mathbf{N}^*] + \mathbf{D} = \begin{pmatrix} -\varepsilon_{21}P^* & \varepsilon_{21} \\ \varepsilon_{12} & -\frac{\varepsilon_{12}}{P^*} \end{pmatrix}. \quad (2.19)$$

Alors \mathbf{n} est solution de $\mathbf{n}'(t) = \mathbf{M}\mathbf{n}(t)$. D'après les propriétés de \mathbf{N}^* , la matrice \mathbf{M} a deux valeurs propres, $\lambda = 0$ associée au vecteur propre \mathbf{N}^* et $\lambda_- = -\varepsilon_{21}P^* - \varepsilon_{12}/P^* < 0$ associé à un vecteur propre noté \mathbf{N}_-^* . Ainsi, nous pouvons décomposer la solution $\mathbf{n}(t)$ dans la base $(\mathbf{N}^*, \mathbf{N}_-^*)$ comme suit :

$$\mathbf{n}(t) = p^*\mathbf{N}^* + e^{\lambda_-t}c_-\mathbf{N}_-^* \quad \text{où } p^* = \frac{{}^t\mathbf{V}^*\mathbf{n}(0)}{{}^t\mathbf{V}^*\mathbf{N}^*} \quad \text{avec } {}^t\mathbf{V}^*\mathbf{M} = 0 \quad \text{et } c_- \in \mathbb{R}. \quad (2.20)$$

Un simple calcul montre que :

$$\mathbf{V}^* = \begin{pmatrix} \varepsilon_{12} & 0 \\ 0 & \varepsilon_{21} \end{pmatrix} \mathbf{N}^*.$$

Puisque la valeur propre λ_- est négative, nous pouvons conclure que :

$$\mathbf{n}(t) \rightarrow p^*\mathbf{N}^* \quad \text{as } t \rightarrow \infty \quad \text{et } p^* = \frac{n_1(0)\varepsilon_{12}N_1^* + n_2(0)\varepsilon_{21}N_2^*}{\varepsilon_{12}(N_1^*)^2 + \varepsilon_{21}(N_2^*)^2}. \quad (2.21)$$

2.6.2 Preuve de la Proposition 1.

Rappelons qu'asymptotiquement $Div_\alpha = Div_\gamma = Div(r_2)$ avec

$$Div(r_2) = \frac{1}{(p^*(r_2))^2 + (1 - p^*(r_2))^2}. \quad (2.22)$$

De plus, un calcul direct de la dérivée de Div en fonction de r_2 nous donne :

$$Div'(r_2) = (p^*)'(r_2)(1 - 2p^*(r_2))(Div(r_2))^2 \quad (2.23)$$

Ainsi, le signe de $Div'(r_2)$ est déterminé par le signe de $(p^*)'(r_2)(1 - 2p^*(r_2))$. Sans perdre de généralité, nous pouvons supposer que $p_1(0) = 1$, $p_2(0) = 0$ et $\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 - \sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 > 0$. On en déduit alors le signe de Div' à partir de la Proposition 5 décrivant la variation de p^* et la Proposition 6 décrivant la position de p^* par rapport à $1/2$ (voir Appendice 2.7.1 l'écriture et la preuve des Propositions 5 et 6).

dans un premier temps, supposons que $(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) > 0$ alors $\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1 > 0$ car $\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 - \sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 > 0$ et d'après la Proposition 5, nous savons que p^* est décroissante en fonction de r_2 . De plus, d'après la Proposition 6, nous savons qu'il existe $\bar{r}_2 > 0$ tel que $p^*(r_2) \leq 1/2$ si $r_2 \geq \bar{r}_2$ et $p^*(r_2) > 1/2$ si $r_2 < \bar{r}_2$. En conclusion, $Div(r_2)$ est croissante si $r_2 < \bar{r}_2$ et décroissante si $r_2 \geq \bar{r}_2$.

Supposons maintenant que $(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) < 0$ et $\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1 > 0$. D'après la Proposition 5, nous savons que p^* est décroissante en fonction de r_2 et d'après la Proposition 6, $p^*(r_2) \leq 1/2$ pour tout $r_2 > 0$. Ainsi, nous pouvons conclure en disant que $Div(r_2)$ est décroissante.

Enfin, supposons que $(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) < 0$ et $\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1 < 0$. Ceci implique que $\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 - \sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 > 0$ et d'après la Proposition 5, nous savons que p^* est croissante en fonction de r_2 . De plus, la Proposition 6 implique que $p^*(r_2) \leq 1/2$ pour tout $r_2 > 0$. En conclusion, la fonction $Div(r_2)$ est croissante en fonction de r_2 .

Des arguments similaires permettent de conclure dans le cas où $\sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 - \sqrt{\varepsilon_{21}}K_2 \leq 0$.

2.6.3 Preuve de la Proposition 2.

Passons maintenant à la métapopulation source-puits composée initialement d' 1 fraction dans la source et de $I > 0$ fractions dans le puits. Dans cette situation, nous savons que la proportion asymptotique de la fraction initialement dans la source est donnée par $p^* = 1/(1 + \varepsilon_{12}\varepsilon_{21}/(r_2 + \varepsilon_{21})^2)$. Et donc la diversité est donnée par

$$Div(r_2) = ((p^*)^2 + (1 - p^*)^2/I)^{-1}.$$

Un calcul direct montre que la dérivée de Div en fonction de r_2 dépend uniquement du signe de $(p^*)'(1 - (1 + I)p^*)$. Un calcul direct à partir de la formule de p^* nous montre que $(p^*)'$ est toujours positive.

Ensuite, nous pouvons montrer que $(1 - (1 + I)p^*)$ est positive si et seulement si $r_2 < \bar{r}_2$ où

$$\bar{r}_2 = \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{I}} - \varepsilon_{21}.$$

Observons que si $\varepsilon_{12} - I\varepsilon_{21} < 0$ alors \bar{r}_2 est négative et puisque r_2 est positive, nous avons toujours $r_2 > \bar{r}_2$, ce qui conclut la Proposition 2.

2.6.4 Preuve de la Proposition 3.

Supposons que la fonction de croissance vérifie les hypothèse (H1) and (H3). Nous considérons la diversité asymptotique d'une métapopulation \mathbf{N}^* à l'équilibre, \mathbf{N}^* , composée initialement de deux sous-groupes, \mathbf{n}_1 dans l'habitat 1 ($\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$) et \mathbf{n}_2 dans l'habitat 2 $\mathbf{n}_2(0) = (0, N_2^*)$. Pour tout $\varepsilon > 0$, définissons p^* la proportion asymptotique de \mathbf{n}_1 définie par (2.12), on en déduit que la proportion asymptotique de \mathbf{n}_2 est égale à $(1 - p^*)$. Nous pouvons alors définir les indices de diversité asymptotique $Div(\varepsilon)$ comme suit :

$$Div(\varepsilon) = ((p^*)^2 + (1 - p^*)^2)^{-1}$$

Nous pouvons différencier l'index de diversité Div en fonction de ε , et nous obtenons :

$$\partial_\varepsilon Div(\varepsilon) = 2\partial_\varepsilon p^* (1 - 2p^*) Div(\varepsilon)^2$$

D'après les propriétés de la proportion asymptotique p^* établies en Appendice 2.7.1 (voir Propositions 7 et 8), nous savons que si $K_1 \geq K_2$ alors $\partial_\varepsilon p^* \leq 0$ et $p^* \leq 1/2$ pour tout $\varepsilon \geq 0$. Alors $1 - 2p^* \geq 0$ et la fonction $Div(\varepsilon)$ est décroissante avec ε . De façon semblable, si $K_1 < K_2$ alors $\partial_\varepsilon p^* > 0$ et $p^* > 1/2$ pour tout $\varepsilon \geq 0$ ce qui implique que $Div(\varepsilon)$ est décroissante en fonction de ε . Ceci conclut la Proposition 3.

2.6.5 Preuve de la Proposition 4.

Supposons que la fonction de croissance satisfasse les hypothèses (H1) et (H2). On considère la diversité asymptotique d'une métapopulation \mathbf{N}^* à l'équilibre, composée initialement de $I + 1$ sous-groupes, un sous-groupe \mathbf{n}_1 dans la source ($\mathbf{n}_1(0) = (N_1^*, 0)$) et I sous groupes \mathbf{n}_i initialement équidistribués dans le puits $\mathbf{n}_i(0) = (0, N_2^*/I)$. Pour tous $\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}$ dans $[0, \infty)$, on peut trouver d'après le théorème 1, $p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$, la proportion

asymptotique de \mathbf{n}_1 , et par suite la proportion asymptotique de \mathbf{n}_i est $(1 - p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}))/I$. Définissons alors l'indice de diversité. $Div(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$ comme suit :

$$Div(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) = \left(p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})^2 + \frac{1}{I} (1 - p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}))^2 \right)^{-1}$$

Étudions la variation de $Div(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$ en fonction de ε_{12} . Pour la suite, nous omettrons $(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$. En différenciant en fonction de ε_{12} nous obtenons :

$$\partial_{\varepsilon_{12}} Div = \frac{2}{I} \partial_{\varepsilon_{12}} p^* (1 - (1 + I)p^*) Div^2.$$

D'après les propriétés de p^* établies en Appendice 2.7.2 (voir Propositions 9 et 10), nous savons que $\partial_{\varepsilon_{12}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) \geq 0$ pour tous $\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}$ dans $[0, \infty)$. De plus, un argument similaire à celui de la preuve de la proposition 9 montre que $p^* > 1/(1 + I)$ si et seulement si $\varepsilon_{12} < I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}$. En combinant ces deux inégalités on peut en conclure que Div est croissante si $\varepsilon_{12} < I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}$ tandis qu'elle est décroissante si $\varepsilon_{12} \geq I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}$. Étudions maintenant les variations de $Div(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$ en fonction de ε_{21} . La dérivée de Div en fonction de ε_{21} est similaire à la dérivée en fonction de ε_{12} , cependant la variation de $\partial_{\varepsilon_{21}} p^*$ est vraiment différente de la variation de $\partial_{\varepsilon_{12}} p^*$. Comme ci-dessus, nous obtenons pour $\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}$

$$\partial_{\varepsilon_{21}} Div = \frac{2}{I} \partial_{\varepsilon_{21}} p^* (1 - (1 + I)p^*) Div^2.$$

Puisque $p_1(0) = 1 > 0 = p_2(0)$, nous savons d'après les propositions Propositions 9 et 10 que $\partial_{\varepsilon_{21}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) > 0$ si $(r_2 - \varepsilon_{21}) < 0$. Combinant ainsi ces résultats avec le fait que $p^* > 1/(1 + I)$ si et seulement si $\varepsilon_{12} < I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}$, on en conclut que Div est décroissante en fonction de ε_{21} si $(r_2 - \varepsilon_{21})(\varepsilon_{12} - I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}) > 0$ tandis qu'elle est croissante si $(r_2 - \varepsilon_{21})(\varepsilon_{12} - I(r_2 + \varepsilon_{21})^2/\varepsilon_{21}) < 0$. Ceci conclut la Proposition 4.

2.7 Appendice : Propriétés de la proportion asymptotique p^* .

Dans cette section, nous nous intéressons aux propriétés qualitatives de la proportion asymptotique d'une fraction dans une métapopulation à l'équilibre. Plus précisément, nous considérons soit une métapopulation dans un environnement favorable structuré spatialement, soit une métapopulation source-puits à l'équilibre \mathbf{N}^* . Et nous considérons une fraction de densité \mathbf{n} à l'intérieur de cette métapopulation qui satisfait l'équation (2.3). Nous savons d'après le Théorème 1 que la fraction convergera vers une proportion asymptotique de la métapopulation p^* définie par (2.12). Nous étudions les effets de la qualité des habitats, c'est-à-dire leur taux de croissance intrinsèque r_i , et les taux de migration ε_{ij} sur la proportion asymptotique p^* . Ces propriétés nous permettent de décrire le comportement de la diversité exposé dans le texte principal.

2.7.1 Scénario 1 : Métapopulation structurée spatialement en habitats favorables.

Nous considérons une métapopulation à l'équilibre constituée de 2 habitats favorables. En utilisant la notation du théorème 1, la proportion asymptotique de la fraction de densité initiale $\mathbf{n}(0) = (n_1(0), n_2(0))$ est définie par :

$$p^* = \frac{n_1(0)\varepsilon_{12}N_1^* + n_2(0)\varepsilon_{21}N_2^*}{\varepsilon_{12}(N_1^*)^2 + \varepsilon_{21}(N_2^*)^2}. \quad (2.24)$$

Effet du taux de croissance sur la contribution de la fraction

Nous examinons d'abord l'effet de la qualité de l'habitat définie par le taux de croissance intrinsèque de l'habitat r_i sur la proportion asymptotique p^* .

Proposition 5 (Variation de p^* en fonction de r_2). *Pour toute condition initiale $\mathbf{n}(0)$, la proportion asymptotique p^* associée à la fraction \mathbf{n} solution de (2.11), est monotone en fonction du taux de croissance r_2 . Plus précisément, la fonction $r_2 \mapsto p^*(r_2)$ est*

- décroissante avec r_2 si $(\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1)(p_2(0) - p_1(0)) \leq 0$,
- croissante avec r_2 si $(\varepsilon_{21}K_2 - \varepsilon_{12}K_1)(p_2(0) - p_1(0)) \geq 0$.

Notre résultat montre que pour une fraction donnée \mathbf{n} , l'impact du taux de croissance d'un habitat sur sa contribution asymptotique dépend principalement du flux d'individus entre les habitats. En particulier, l'amélioration de la qualité de l'habitat 2 favorisera la contribution de l'habitat 2 si le flux d'individus de l'habitat 2 est supérieur à celui de l'habitat 1 (il correspond au cas $\varepsilon_{21}K_2 \geq \varepsilon_{12}K_1$). Inversement, si le flux d'individus moyen provenant de l'habitat 2 est inférieur à celui de l'habitat 1, alors la contribution de cet habitat 2 de moins bonne qualité, est plus grande que la contribution de l'habitat 1 de meilleur qualité.

Voyons maintenant la contribution relative des deux habitats. Plus précisément, nous supposons que la fraction \mathbf{n} n'est présente que dans un seul habitat, soit $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$ ou $p_1(0) = 0$ et $p_2(0) = 1$. Dans ce cas, nous comparons la proportion asymptotique p^* par rapport à $1/2$ qui correspond à une contribution égale de chaque habitat.

Proposition 6 (Contribution de chaque habitat). *Considérons une fraction qui occupe initialement qu'un seul habitat, soit $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$ ou $p_1(0) = 0$ et $p_2(0) = 1$. La proportion asymptotique satisfait alors aux conditions suivantes :*

- Si $(\sqrt{\varepsilon_{21}K_2} - \sqrt{\varepsilon_{12}K_1})(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) \leq 0$ alors le signe de $(p^*(r_2) - 1/2)$ ne dépend pas de r_2 . De plus, $p^*(r_2) \leq 1/2$ si $(p_2(0) - p_1(0))(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) > 0$ et $p^*(r_2) \geq 1/2$ si $(p_2(0) - p_1(0))(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) < 0$.
- Si $(\sqrt{\varepsilon_{21}K_2} - \sqrt{\varepsilon_{12}K_1})(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) > 0$ il existe $\bar{r}_2 > 0$ tel que $p^*(\bar{r}_2) = 1/2$ où

$$\bar{r}_2 = \frac{\sqrt{\varepsilon_{21}}[\sqrt{\varepsilon_{21}} - \sqrt{\varepsilon_{12}}]}{1 - \frac{\varepsilon_{12}K_1}{\varepsilon_{21}K_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_{21}}{\varepsilon_{12}}} \left[1 + \frac{\sqrt{\varepsilon_{12}}[\sqrt{\varepsilon_{21}} - \sqrt{\varepsilon_{12}}]}{r_1} \right]} \quad (2.25)$$

De plus, nous avons :

- $p^*(r_2) \geq \frac{1}{2}$ si $(r_2 - \bar{r}_2)(p_2(0) - p_1(0))(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) > 0$;
- $p^*(r_2) \leq \frac{1}{2}$ si $(r_2 - \bar{r}_2)(p_2(0) - p_1(0))(\varepsilon_{21} - \varepsilon_{12}) < 0$.

Notre résultat montre que la contribution relative de chaque habitat ne dépend pas toujours de la qualité relative de l'habitat. En particulier, dans un environnement avec un grand habitat et un petit habitat ($K_1 \gg K_2$ par exemple) et une émigration plus faible du grand habitat ($\varepsilon_{12} \leq \varepsilon_{21}$), la contribution du grand habitat est supérieure à la contribution du plus petit habitat quelle que soit la qualité de ces habitats.

De plus, si nous supposons que l'habitat 1 est plus grand que l'habitat 2 ($K_1 > K_2$), notre résultat montre que la qualité relative des habitats peut avoir une influence sur la contribution relative si le flux d'individus est soit vraiment élevé, soit faible. Plus précisément, si la migration depuis l'habitat 1 est vraiment plus faible que la migration depuis l'habitat 2 ($\sqrt{\varepsilon_{21}K_2} > \sqrt{\varepsilon_{12}K_1}$), alors sa contribution relative n'est importante que si la qualité de l'habitat 2 est vraiment médiocre ($p^*(r_2) > 1/2$ si $r_2 \leq \bar{r}_2$). Inversement,

si la migration depuis l'habitat 1 est plus importante que la migration depuis l'habitat 2 ($\varepsilon_{12} > \varepsilon_{21}$), sa contribution relative est importante tant que la qualité de l'habitat 2 est suffisamment bonne ($p^*(r_2) > 1/2$ si $r_2 \geq \bar{r}_2$). Cependant, lorsque les flux entre les habitats sont similaires ($\sqrt{\varepsilon_{21}K_2} < \sqrt{\varepsilon_{12}K_1}$ et $\varepsilon_{12} < \varepsilon_{21}$), alors la contribution de l'habitat 1 est toujours plus importante que celle de l'habitat 2 quelle que soit la qualité des habitats.

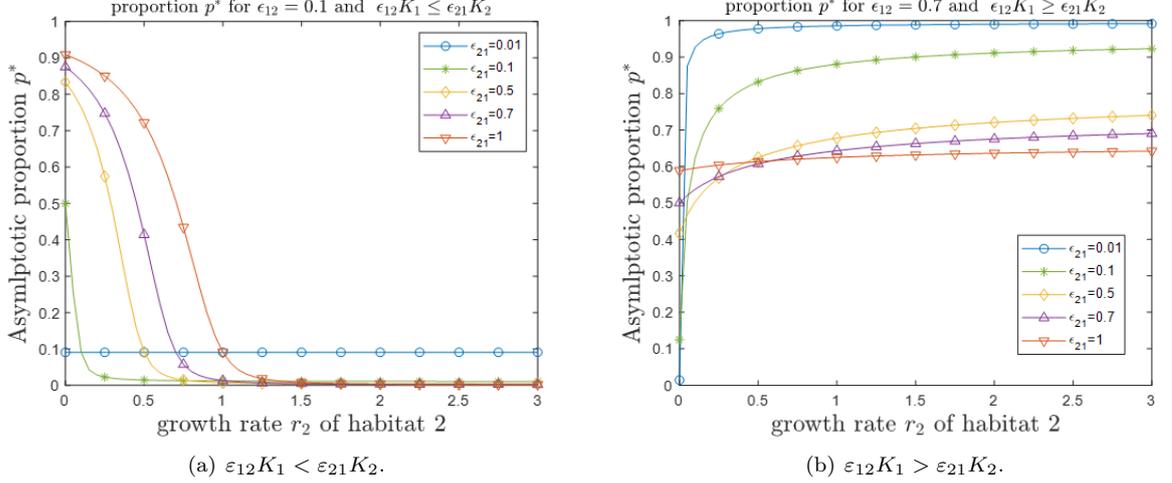


FIGURE 2.11 – Proportion d'une fraction dans une métapopulation avec 2 environnements favorables ($r_1 = 1$ et r_2 varie dans $[0, 5]$) : (a) flux maximal depuis l'habitat 1 plus faible que celui depuis l'habitat 2 ($\varepsilon_{12}K_1 < \varepsilon_{21}K_2$ avec $K_1 = 100 < 1000 = K_2$, $\varepsilon_{12} = 0.1$ et ε_{21} varie dans $\{0.01, 0.1, 0.5, 0.7, 1\}$) et (b) inversement ($\varepsilon_{12}K_1 > \varepsilon_{21}K_2$ avec $K_1 = 500 > 300 = K_2$).

Preuve de la Proposition 5.

Soit ε_{12} et ε_{21} dans $(0, 1]$, \mathbf{F} vérifiant l'hypothèse de la Proposition 5, $p_1(0)$ et $p_2(0)$ dans $[0, 1]$ et $\mathbf{N}^* = (N_1^*, N_2^*)$ une solution stationnaire de (2.1). Commençons par étudier les variations de p^* en fonction de r_2 . En utilisant le théorème 1, nous avons :

$$p^*(r_2) = \frac{p_1(0)\varepsilon_{12} + p_2(0)\varepsilon_{21}(P_\varepsilon^*(r_2))^2}{\varepsilon_{12} + \varepsilon_{21}(P^*)^2} \quad \text{où } P^* = \frac{N_1^*}{N_2^*}. \quad (2.26)$$

En dérivant cette expression en fonction de r_2 , nous obtenons :

$$\partial_{r_2} p^*(r_2) = 2 \frac{(p_2(0) - p_1(0))\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(\varepsilon_{12} + \varepsilon_{21}(P^*)^2)^2} P^* \partial_{r_2} P^*. \quad (2.27)$$

Les variations de $p^*(r_2)$ ne dépendent que du signe de $(p_2(0) - p_1(0))\partial_{r_2} P^*$. D'après la définition de P^* , nous avons :

$$\partial_{r_2} P^* = \frac{\partial_{r_2} N_2^*}{N_1^*} - \frac{\partial_{r_2} N_1^*}{N_1^*} P^*. \quad (2.28)$$

Commençons par étudier les variations de N_1^* et N_2^* en fonction de r_2 . D'après la définition de \mathbf{N}^* , nous avons :

$$\begin{cases} 0 = f_1(N_1^*)N_1^* - \varepsilon_{12}N_1^* + \varepsilon_{21}N_2^* \\ 0 = f_2(N_2^*)N_2^* - \varepsilon_{21}N_2^* + \varepsilon_{12}N_1^* \end{cases}. \quad (2.29)$$

Notons $g_1(u) = f_1(u)u$ et $g_2(u) = f_2(u)u$. D'après l'équation (2.29) nous en déduisons que $g_1(N_1^*) = -g_2(N_2^*)$. D'où, en différenciant cette expression en fonction de r_2 , nous

obtenons $\partial_{r_2} N_1^* \partial_u g_1(N_1^*) = -\partial_{r_2} N_2^* \partial_u g_2(N_2^*)$. De plus, en différenciant le système (2.29) en fonction de r_2 , nous obtenons :

$$\begin{cases} 0 = \partial_{r_2} N_1^* \partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12} \partial_{r_2} N_1^* + \varepsilon_{21} \partial_{r_2} N_2^* \\ 0 = \partial_{r_2} N_2^* \partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21} \partial_{r_2} N_2^* + \varepsilon_{12} \partial_{r_2} N_1^* + N_2^* \left(1 - \frac{N_2^*}{K_2}\right) \end{cases} \quad (2.30)$$

En divisant alors par N_1^* , nous obtenons :

$$\begin{cases} 0 = \frac{\partial_{r_2} N_1^*}{N_1^*} (\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12}) + \varepsilon_{21} \frac{\partial_{r_2} N_2^*}{N_1^*} \\ 0 = \frac{\partial_{r_2} N_2^*}{N_1^*} (\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) + \varepsilon_{12} \frac{\partial_{r_2} N_1^*}{N_1^*} + \frac{N_2^*}{N_1^*} \left(1 - \frac{N_2^*}{K_2}\right) \end{cases} \quad (2.31)$$

D'après le système (2.29), nous obtenons

$$f_2(N_2^*) N_2^* = \varepsilon_{21} N_2^* + \varepsilon_{12} N_1^*$$

et ainsi nous avons $r_2 N_2^* \left(1 - \frac{N_2^*}{K_2}\right) = \varepsilon_{21} N_2^* - \varepsilon_{12} N_1^*$ et sachant que $P^* = \frac{N_1^*}{N_2^*}$, nous obtenons :

$$P^* \left(1 - \frac{N_2^*}{K_2}\right) = \frac{\varepsilon_{21}}{r_2} P^* - \frac{\varepsilon_{12}}{r_2}.$$

Il vient alors :

$$\begin{cases} 0 = \frac{\partial_{r_2} N_1^*}{N_1^*} (\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12}) + \varepsilon_{21} \frac{\partial_{r_2} N_2^*}{N_1^*} \\ 0 = \frac{\partial_{r_2} N_2^*}{N_1^*} (\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) + \varepsilon_{12} \frac{\partial_{r_2} N_1^*}{N_1^*} + \frac{\varepsilon_{21}}{r_2} P^* - \frac{\varepsilon_{12}}{r_2} \end{cases} \quad (2.32)$$

Après résolution de ce système linéaire, nous obtenons :

$$\begin{cases} \frac{\partial_{r_2} N_1^*}{N_1^*} = \frac{-\frac{\varepsilon_{21}^2}{r_2} \left(\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} - P^*\right)}{(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) - \varepsilon_{12} \varepsilon_{21}} \\ \frac{\partial_{r_2} N_2^*}{N_1^*} = \frac{\frac{\varepsilon_{21}}{r_2} \left(\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} - P^*\right) (\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})}{(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) - \varepsilon_{12} \varepsilon_{21}} \end{cases} \quad (2.33)$$

D'après l'équation (2.28) on en déduit que :

$$\partial_{r_2} P^* = \frac{\frac{\varepsilon_{21}}{r_2} \left(\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} - P^*\right) (\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12} + \varepsilon_{21} P^*)}{(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) - \varepsilon_{12} \varepsilon_{21}}. \quad (2.34)$$

Afin de déterminer le signe de $\partial_{r_2} P^*$, cherchons tout d'abord le signe du dénominateur $(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) - \varepsilon_{12} \varepsilon_{21}$.

D'après les hypothèses (H1) et (H3), nous savons que $\partial_u g_i(N_i^*) \leq g_i(N_i^*)/N_i^*$. De plus, nous savons d'après (2.29) que :

$$\begin{cases} 0 = \frac{g_1(N_1^*)}{N_1^*} - \varepsilon_{12} + \varepsilon_{21} P^* \\ 0 = \frac{g_2(N_2^*)}{N_2^*} - \varepsilon_{21} + \varepsilon_{12} \frac{1}{P^*} \end{cases} \quad (2.35)$$

En combinant les deux équations, nous obtenons que :

$$\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12} \leq -\varepsilon_{21} P^* < 0 \quad \text{et} \quad \partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21} \leq -\varepsilon_{12} \frac{1}{P^*} < 0. \quad (2.36)$$

Finalement, nous avons :

$$(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) - \varepsilon_{12}\varepsilon_{21} \geq 0. \quad (2.37)$$

Plus précisément, nous avons $(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12})(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon_{21}) - \varepsilon_{12}\varepsilon_{21} > 0$ car l'inégalité correspond au cas où soit $N_1^* = 0$ ou $N_2^* = 0$ et nous savons que $N_1^* > 0$ et $N_2^* > 0$.

Cherchons maintenant le signe du numérateur de $\partial_{r_2} P^*$. Commençons par considérer la partie suivante $(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12} + \varepsilon_{21} P^*)$. D'après les hypothèses (H1) et (H3) combinées avec l'équation (2.35), nous avons : $\partial_u g_i(N_i^*) - \varepsilon_{12} \leq \tilde{g}_i(N_i^*)/N_i^* - \varepsilon_{12} \leq -\varepsilon_{21} P^*$ et alors

$$(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon_{12} + \varepsilon_{21} P^*) \leq 0. \quad (2.38)$$

Il reste à déterminer le signe de $\left(\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} - P^*\right)$. Prouvons le lemme suivant :

Lemme 1 (Propriété de P^* comme fonction de r_2). *Soit \mathbf{N}^* la solution de (2.29) sous les hypothèses (H1) et (H3). Alors, le ratio $P_\varepsilon^*(r_2)$ vérifie les propriétés suivantes :*

- Si $\varepsilon_{21} K_2 \geq \varepsilon_{12} K_1$ alors $\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21} \leq P^*$ et P^* est croissante en fonction de r_2 .
- Si $\varepsilon_{21} K_2 \leq \varepsilon_{12} K_1$ alors $\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21} \geq P^*$ et P^* est décroissante en fonction de r_2 .

Avant d'établir la preuve du lemme 1, finissons la preuve de la Proposition 5.

Les résultats du lemme 1 combinés avec les inégalités précédentes (2.34)-(2.38) montrent que le signe de $\partial_{r_2} p^*(r_2)$ ne dépend que du signe de $(\varepsilon_{21} K_2 - \varepsilon_{12} K_1)(p_2(0) - p_1(0))$ ce qui achève la preuve de la Proposition 5.

Preuve du lemme 1. D'après (2.34)-(2.37) et (2.38) nous savons que la monotonie de P_ε^* dépend seulement du signe de $\left(\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} - P^*\right)$. De plus, de l'équation (2.36), nous savons

que le signe de $\left(\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} - P^*\right)$ est celui du signe de $\frac{g_1(N_1^*)}{N_1^*}$ et donc dépend de la position de N_1^* relativement à K_1 .

Commençons par faire le changement de variables suivant en posant $Y_1^* = \varepsilon_{12} N_1^*$ et $Y_2^* = \varepsilon_{21} N_2^*$. De plus, si nous notons $\tilde{K}_1 = \varepsilon_{12} K_1$ et $\tilde{K}_2 = \varepsilon_{21} K_2$ alors le système (2.35) devient :

$$\begin{cases} 0 = \frac{\tilde{g}_1(Y_1^*)}{Y_1^*} - \varepsilon_{12}(1 - \tilde{P}^*) \\ 0 = \frac{\tilde{g}_2(Y_2^*)}{Y_2^*} - \varepsilon_{21} \left(1 - \frac{1}{\tilde{P}^*}\right) \end{cases}. \quad (2.39)$$

où $\tilde{g}_1(u) = u\tilde{f}_1(u)$ avec $\tilde{f}_1(u) = r_1 \left(1 - \frac{u}{\tilde{K}_1}\right)$, $\tilde{g}_2(u) = u\tilde{f}_2(u)$ avec $\tilde{f}_2(u) = r_2 \left(1 - \frac{u}{\tilde{K}_2}\right)$

et $\tilde{P}^* = \frac{Y_2^*}{Y_1^*}$.

Notre but est de montrer que si $\tilde{K}_2 > \tilde{K}_1$ alors $\tilde{P}^* > 1$. Ceci est équivalent à montrer que $Y_1^* > \tilde{K}_1$ si $\tilde{K}_2 > \tilde{K}_1$. Le point d'équilibre $Y^* = (Y_1^*, Y_2^*)$ du modèle (2.39) vérifie $\tilde{G}_1(Y_1^*) = Y_2^*$ et $\tilde{G}_2(Y_2^*) = Y_1^*$ où :

$$\begin{aligned} \tilde{G}_1(u) &= -\frac{1}{\varepsilon_{12}} (\tilde{g}_1(u) - \varepsilon_{12}u) = -\frac{u}{\varepsilon_{12}} (\tilde{f}_1(u) - \varepsilon_{12}) \\ \tilde{G}_2(u) &= -\frac{1}{\varepsilon_{21}} (\tilde{g}_2(u) - \varepsilon_{21}u) = -\frac{u}{\varepsilon_{21}} (\tilde{f}_2(u) - \varepsilon_{21}). \end{aligned} \quad (2.40)$$

Remarquons d'abord que d'après l'hypothèse (H1), nous savons que $\tilde{G}_1(\tilde{K}_1) = \tilde{K}_1$ et $\tilde{G}_2(\tilde{K}_2) = \tilde{K}_2$. De plus, puisque $\tilde{K}_2 > \tilde{K}_1$, nous pouvons en déduire d'après l'hypothèse (H3) que :

$$\begin{aligned}\tilde{G}_1(\tilde{K}_2) &= -\frac{\tilde{K}_2}{\varepsilon_{12}}(\tilde{f}_1(\tilde{K}_2) - \varepsilon_{12}) = \tilde{K}_2 - \frac{\tilde{K}_2}{\varepsilon_{12}}\tilde{f}_1(\tilde{K}_2) > \tilde{K}_2, \\ \tilde{G}_2(\tilde{K}_1) &= -\frac{\tilde{K}_1}{\varepsilon_{21}}(\tilde{f}_2(\tilde{K}_1) - \varepsilon_{21}) = \tilde{K}_1 - \frac{\tilde{K}_1}{\varepsilon_{21}}\tilde{f}_2(\tilde{K}_1) < \tilde{K}_1.\end{aligned}\tag{2.41}$$

Étudions la variation de \tilde{G}_1 sur $(\tilde{K}_1, +\infty)$. La dérivée de \tilde{G}_1 satisfait $\tilde{G}'_1(u) = 1 - \frac{r_1}{\varepsilon_{12}}\left(1 - \frac{2u}{\tilde{K}_1}\right) > 0$ si $u > \tilde{K}_1$ ainsi \tilde{G}_1 est croissante sur $(\tilde{K}_1, +\infty)$.

Étudions les variations de \tilde{G}_2 sur $(\tilde{K}_1, +\infty)$. Comme si-dessus, nous avons : $\tilde{G}'_2(u) = 1 - \frac{r_2}{\varepsilon_{21}}\left(1 - \frac{2u}{\tilde{K}_2}\right) > 0$ si $u > \frac{\tilde{K}_2}{2}\left(1 - \frac{\varepsilon_{21}}{r_2}\right)$. Ainsi il vient :

- Si $\frac{\tilde{K}_2}{2}\left(1 - \frac{\varepsilon_{21}}{r_2}\right) < \tilde{K}_1$ alors \tilde{G}_2 est croissante sur $(\tilde{K}_1, +\infty)$.
- Si $\frac{\tilde{K}_2}{2}\left(1 - \frac{\varepsilon_{21}}{r_2}\right) > \tilde{K}_1$ alors \tilde{G}_2 est décroissante sur $\left(\tilde{K}_1, \frac{\tilde{K}_2}{2}\left(1 - \frac{\varepsilon_{21}}{r_2}\right)\right)$ et est croissante sur $\left(\frac{\tilde{K}_2}{2}\left(1 - \frac{\varepsilon_{21}}{r_2}\right), +\infty\right)$.

D'après la définition de Y_1^* et Y_2^* , nous savons que Y_1^* est un point fixe de la fonction $h = \tilde{G}_2 \circ \tilde{G}_1$. Montrons que Y_1^* appartient à (\tilde{K}_1, ∞) .

Pour conclure, nous devons considérer deux cas dépendant de la position de \tilde{K}_1 par rapport à $\tilde{K}_2/2(1 - \varepsilon_{21}/r_2)$.

Supposons d'abord que $\tilde{K}_2/2(1 - \varepsilon_{21}/r_2) < \tilde{K}_1$. Alors la fonction h est croissante sur $(\tilde{K}_1, +\infty)$. De plus, nous avons $h(\tilde{K}_1) = \tilde{G}_2(\tilde{K}_1) < \tilde{K}_1$ et $h(\tilde{K}_2) = \tilde{G}_2(\tilde{G}_1(\tilde{K}_2)) > \tilde{G}_2(\tilde{K}_2) = \tilde{K}_2$ car \tilde{G}_2 est croissante sur (\tilde{K}_1, ∞) . Ainsi, en appliquant le théorème des valeurs intermédiaires à la fonction monotone h sur $(\tilde{K}_1, +\infty)$, il existe un unique réel positif Y_1^* tel que $h(Y_1^*) = Y_1^*$ et $Y_1^* > \tilde{K}_1$.

Si on suppose d'autre part que $\tilde{K}_2/2(1 - \varepsilon_{21}/r_2) \geq \tilde{K}_1$, alors la fonction h est décroissante sur $(\tilde{K}_1, \tilde{K}_2/2(1 - \varepsilon_{21}/r_2))$ et croissante sur $(\tilde{K}_2/2(1 - \varepsilon_{21}/r_2), \infty)$. Ainsi $h(u) < h(\tilde{K}_1) < \tilde{K}_1$ sur $(\tilde{K}_1, \tilde{K}_2/2(1 - \varepsilon_{21}/r_2))$. De plus, nous avons encore $h(\tilde{K}_2) > \tilde{K}_2$. Et par suite, il existe un unique point fixe Y_1^* sur (\tilde{K}_1, ∞) . Nous pouvons en conclure que si $\tilde{K}_2 > \tilde{K}_1$ alors $Y_1^* > \tilde{K}_1$ et $1 - \tilde{P}^* = \frac{r_1}{\varepsilon_{12}}\left(1 - \frac{Y_1^*}{\tilde{K}_1}\right) < 0$ et P^* est croissante en fonction de r_2 .

Preuve de la Proposition 6

Soit $\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21} \in (0, 1]$ et $\mathbf{N}^* = (N_1^*, N_2^*)$ solution de (2.1). Nous savons d'après le théorème 1 que pour tout $p_1(0), p_2(0)$ dans $[0, 1]$, la proportion asymptotique p^* satisfait :

$$p^*(r_2) = \frac{p_1(0) + p_2(0)\left(\frac{\varepsilon_{21}}{\varepsilon_{12}}(P^*)^2\right)}{1 + \left(\frac{\varepsilon_{21}}{\varepsilon_{12}}(P^*)^2\right)} \quad \text{avec} \quad P^* = \frac{N_2^*}{N_1^*}.\tag{2.42}$$

Dans un souci de simplification, nous nous intéressons uniquement au cas où $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$. Le cas alternatif pouvant être déduit par symétrie du problème. Ainsi, nous

obtenons

$$p^*(r_2) = \frac{1}{1 + \left(\frac{\varepsilon_{21}}{\varepsilon_{12}} (P^*)^2 \right)}.$$

Nous remarquons que $p^*(r_2) = \frac{1}{2}$ si et seulement si $P^* = \sqrt{\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}}$ et p^* est décroissante en fonction de P^* . D'où, afin de comparer $p^*(r_2)$ à $1/2$, il nous suffit de comparer P^* à $\sqrt{\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}}$.

Commençons par supposer que $\varepsilon_{21}K_2 > \varepsilon_{12}K_1$. Alors d'après les résultats du lemme 1 nous savons que $P^* \geq \varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}$.

Si, d'une part nous supposons que $\varepsilon_{12} \geq \varepsilon_{21}$ alors pour tout $r_2 > 0$ nous avons

$$P^* \geq \frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}} \geq \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}}$$

et $p^*(r_2) \leq 1/2$ pour tout $r_2 > 0$.

Si, d'autre part nous supposons que $\varepsilon_{12} < \varepsilon_{21}$ alors nous avons $P^*(0) = \varepsilon_{12}/\varepsilon_{21} < \sqrt{\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}}$. Puisque P^* est croissante en fonction de r_2 , il peut exister $\bar{r}_2 > 0$ tel que $P^*(\bar{r}_2) = \sqrt{\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}}$ (éventuellement $\bar{r}_2 = \infty$ si $P^*(r_2) < \sqrt{\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}}$ pour tout $r_2 > 0$). On peut alors conclure que :

- $P^*(r_2) < \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}}$ et $p^*(r_2) > \frac{1}{2}$, for $r_2 < \bar{r}_2$;
- $P^*(r_2) = \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}}$ et $p^*(r_2) = \frac{1}{2}$, for $r_2 = \bar{r}_2$;
- $P^*(r_2) > \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}}$ et $p^*(r_2) < \frac{1}{2}$, for $r_2 > \bar{r}_2$.

Déterminons maintenant la valeur de \bar{r}_2 . Si $r_2 = \bar{r}_2$, alors $P^* = \sqrt{\varepsilon_{12}/\varepsilon_{21}}$ et nous obtenons le système suivant :

$$\begin{cases} 0 = r_1 \left(1 - \frac{N_1^*}{K_1} \right) - \varepsilon_{12} + \sqrt{\varepsilon_{21}\varepsilon_{12}} \\ 0 = \bar{r}_2 \left(1 - \frac{N_2^*}{K_2} \right) - \varepsilon_{21} + \sqrt{\varepsilon_{21}\varepsilon_{12}} \end{cases}. \quad (2.43)$$

Après résolution de ce système, nous obtenons :

$$N_1^* = K_1 \left[1 - \frac{\varepsilon_{12} - \sqrt{\varepsilon_{21}\varepsilon_{12}}}{r_1} \right] \quad \text{et} \quad N_2^* = K_2 \left[1 - \frac{\varepsilon_{21} - \sqrt{\varepsilon_{21}\varepsilon_{12}}}{\bar{r}_2} \right]. \quad (2.44)$$

Puisque nous sommes dans le cas où $\varepsilon_{21} < \varepsilon_{12}$, nous pouvons en déduire que $N_1^* > K_1$ et $N_2^* < K_2$ et donc $P^*(\bar{r}_2) < \frac{K_2}{K_1}$. Aussi, si $\frac{K_2}{K_1} < \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}}$ nous avons $\bar{r}_2 = +\infty$. De plus, en utilisant la définition de \bar{r}_2 nous obtenons :

$$\bar{r}_2 = \begin{cases} \frac{\sqrt{\varepsilon_{21}}[\sqrt{\varepsilon_{21}} - \sqrt{\varepsilon_{12}}]}{1 - \frac{\varepsilon_{12}K_1}{\varepsilon_{21}K_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_{21}}{\varepsilon_{12}} \left[1 + \frac{\sqrt{\varepsilon_{12}}[\sqrt{\varepsilon_{21}} - \sqrt{\varepsilon_{12}}]}{r_1} \right]}} & \text{if } \frac{K_2}{K_1} \geq \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}} \\ \infty & \text{if } \frac{K_2}{K_1} < \sqrt{\frac{\varepsilon_{12}}{\varepsilon_{21}}} \end{cases} \quad (2.45)$$

Des arguments similaires permettent de conclure dans le cas où $\varepsilon_{21}K_2 \leq \varepsilon_{12}K_1$.

Les capacités de charge déterminent de manière cruciale les contributions de l'habitat.

Nous examinons maintenant l'effet des taux de migration sur la proportion asymptotique de la fraction. Dans cette section, nous supposons que la migration est symétrique :

$$\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = \varepsilon \text{ avec } \varepsilon \in [0, 1].$$

Sous ces hypothèses, la proportion asymptotique de la fraction \mathbf{n} est donnée par la formule suivante :

$$p^* = \frac{p_1(0) + p_2(0)(P^*)^2}{1 + (P^*)^2}, \quad (2.46)$$

où $p_i(0)$ correspond à la proportion initiale de la fraction dans chaque habitat i , $p_i(0) = n_i(0)/N_i^*$ et la quantité P^* est le rapport entre la densité de population dans l'habitat 2 et la densité de population dans l'habitat 1, $P^* = N_2^*/N_1^*$. De cette formule, on observe que la dépendance de p^* avec le taux de migration ε n'apparaît uniquement que par le rapport des densités de population à l'équilibre P^* .

En utilisant cette formule particulière, nous déduisons les résultats concernant l'effet de la migration symétrique ε sur la contribution asymptotique p^* d'une fraction \mathbf{n} solution de (2.11).

Proposition 7 (Variation de p^* en fonction de ε). *Pour toute condition initiale $\mathbf{n}(0)$, la proportion asymptotique p^* associée à la fraction \mathbf{n} solution de (2.11), est monotone avec le taux de migration ε . Plus précisément, la fonction $\varepsilon \mapsto p^*$ est*

- croissante si $(K_1 - K_2)(p_1(0) - p_2(0)) < 0$;
- constante égale à $p^* = \frac{p_1(0) + p_2(0)}{2}$ si $K_1 = K_2$;
- décroissante si $(K_1 - K_2)(p_1(0) - p_2(0)) > 0$.

Notre résultat montre que la proportion asymptotique d'une fraction donnée \mathbf{n} est monotone par rapport au taux de migration ε . De plus, nous avons prouvé que cette monotonie ne dépend que de la répartition relative de la fraction à l'intérieur des habitats de la métapopulation et les capacités de charge de ces habitats. On peut remarquer que le taux de croissance intrinsèque r_i de l'habitat i ne joue aucun rôle dans le comportement de p^* par rapport à ε . En particulier, même si l'habitat 2 n'est pas aussi bon que l'habitat 1, soit $r_2 < r_1$, lorsque sa capacité de charge est supérieure à celle de l'habitat 1, soit $K_2 > K_1$, alors la migration renforce la contribution de l'habitat 2 qui correspond à la cas où $0 = p_1(0) < p_2(0) = 1$. Ainsi, la migration peut favoriser la diversité de l'habitat de moins bonne qualité si cet habitat a une plus grande capacité de charge.

Pour aller plus loin, nous regardons maintenant la contribution précise de chaque habitat. Plus précisément, nous supposons que la fraction n'est présente que dans un seul habitat, soit $n_1(0) = N_1^*$ et $n_2(0) = 0$ ou $n_1(0) = 0$ et $n_2(0) = N_2^*$. Dans ce cas, nous quantifions la proportion asymptotique p^* par rapport à $1/2$ qui correspond à une contribution égale de chaque habitat.

Proposition 8 (Contribution de chaque habitat). *Considérons une fraction qui occupe seulement et entièrement un seul habitat, soit $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$ ou $p_1(0) = 0$ et $p_2(0) = 1$. Alors la proportion asymptotique p^* vérifie :*

- $p^* < 1/2$ si $(K_1 - K_2)(p_1(0) - p_2(0)) < 0$;
- $p^* = \frac{1}{2}$ si $K_1 = K_2$;
- $p^* > 1/2$ si $(K_1 - K_2)(p_1(0) - p_2(0)) > 0$.

Notre résultat montre d'abord que la contribution de chaque habitat i ne dépend pas de sa qualité r_i mais seulement de sa capacité de charge. Un habitat qui peut accueillir plus d'individus aura une contribution plus élevée que l'autre. Si $K_2 > K_1$ alors la contribution de l'habitat 2 est toujours supérieure à $1/2$ même si $r_2 < r_1$. Dans ce cas, la contribution de l'habitat 2 est plus grande que la contribution de l'habitat 1 et sa diversité génétique remplace partiellement celle de l'habitat 1.

De plus, la migration ne peut inverser la domination d'un habitat sur l'autre. Plus précisément, si $K_2 > K_1$, la contribution de l'habitat 2 est toujours supérieure à celle de l'habitat 1 : $p_\varepsilon^* - 1/2$ ne change pas de signe lorsque ε varie. Cependant, la migration tend à équilibrer la contribution des deux habitats. En effet la proposition 8 montre que lorsque $K_2 > K_1$, la contribution de l'habitat 2 a tendance à diminuer tandis que celle de l'habitat 1 tend à augmenter. Mais dans ce cas, la contribution de l'habitat 2 est toujours supérieure à $1/2$ tandis que celle de l'habitat 1 est inférieure à $1/2$.

Preuve de la Proposition 7

Soient $\varepsilon \in (0, 1]$, \mathbf{F} satisfaisant l'hypothèse de la Proposition 8, $p_1(0)$ et $p_2(0)$ dans $[0, 1]$ et $\mathbf{N}^* = (N_1^*, N_2^*)$ solution de (2.1). Commençons par étudier les variations de $p^*(\varepsilon)$ en fonction de ε . D'après le théorème 1, nous avons :

$$p^*(\varepsilon) = \frac{p_1(0) + p_2(0)(P^*)^2}{1 + (P^*)^2} \quad \text{où } P^* = \frac{N_1^*}{N_2^*} \quad (2.47)$$

Dérivant l'expression en fonction de ε , nous obtenons :

$$\partial_\varepsilon p^*(\varepsilon) = 2 \frac{(p_2(0) - p_1(0))}{(1 + (P^*)^2)^2} P^* \partial_\varepsilon P^*. \quad (2.48)$$

Les variations de $p^*(\varepsilon)$ dépendent uniquement du signe de $(p_2(0) - p_1(0)) \partial_\varepsilon P_\varepsilon^*$. D'après la définition de P_ε^* , on a :

$$\partial_\varepsilon P^* = \frac{\partial_\varepsilon N_2^*}{N_1^*} - \frac{\partial_\varepsilon N_1^*}{N_1^*} P^*. \quad (2.49)$$

Étudions maintenant les variations de N_1^* et N_2^* en fonction de ε . D'après la définition de \mathbf{N}^* , nous avons :

$$\begin{cases} 0 = f_1(N_1^*)N_1^* - \varepsilon N_1^* + \varepsilon N_2^* \\ 0 = f_2(N_2^*)N_2^* - \varepsilon N_2^* + \varepsilon N_1^* \end{cases} \quad (2.50)$$

Notons $g_1(u) = f_1(u)u$ et $g_2(u) = f_2(u)u$. Nous déduisons d'après (2.50) que $g_1(N_1^*) = \varepsilon(N_1^* - N_2^*) = -g_2(N_2^*)$. Ainsi, en dérivant cette expression en fonction de ε , on a : $\partial_\varepsilon N_1^* \partial_u g_1(N_1^*) = -\partial_\varepsilon N_2^* \partial_u g_2(N_2^*)$. De plus, en différenciant le système (2.50) en fonction de ε , nous obtenons

$$\begin{cases} 0 = \partial_\varepsilon N_1^* \partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon \partial_\varepsilon N_1^* + \varepsilon \partial_\varepsilon N_2^* + (N_2^* - N_1^*) \\ 0 = \partial_\varepsilon N_2^* \partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon \partial_\varepsilon N_2^* + \varepsilon \partial_\varepsilon N_1^* + (N_1^* - N_2^*) \end{cases} \quad (2.51)$$

En divisant par N_1^* et en utilisant $P_\varepsilon^* = N_2^*/N_1^*$, nous obtenons :

$$\begin{cases} 0 = \frac{\partial_\varepsilon N_1^*}{N_1^*} (\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon) + \varepsilon \frac{\partial_\varepsilon N_2^*}{N_1^*} + (P^* - 1) \\ 0 = \varepsilon \frac{\partial_\varepsilon N_1^*}{N_1^*} + \frac{\partial_\varepsilon N_2^*}{N_1^*} (\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) + (1 - P^*) \end{cases} \quad (2.52)$$

Après résolution de ce système linéaire, nous obtenons :

$$\begin{cases} \frac{\partial_\varepsilon N_1^*}{N_1^*} = \frac{(1 - P^*) \partial_u g_2(N_2^*)}{(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon)(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) - \varepsilon^2} \\ \frac{\partial_\varepsilon N_2^*}{N_1^*} = \frac{(P^* - 1) \partial_u g_1(N_1^*)}{(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon)(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) - \varepsilon^2} \end{cases} \quad (2.53)$$

Nous déduisons d'après l'équation (2.49) que :

$$\partial_\varepsilon P^* = \frac{(P^* - 1)(\partial_u g_1(N_1^*) + \partial_u g_2(N_2^*)P^*)}{(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon)(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) - \varepsilon^2}. \quad (2.54)$$

Pour trouver le signe de $\partial_\varepsilon P^*$, commençons par chercher le signe du dénominateur $(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon)(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) - \varepsilon^2$.

D'après les hypothèses (H1) et (H3), nous savons que $\partial_u g_i(N_i^*) \leq g_i(N_i^*)/N_i^*$. De plus, nous savons d'après (2.50) que

$$\begin{cases} 0 = \frac{g_1(N_1^*)}{N_1^*} + \varepsilon(P^* - 1) \\ 0 = \frac{g_2(N_2^*)}{N_2^*} + \varepsilon\left(\frac{1}{P^*} - 1\right) \end{cases}. \quad (2.55)$$

En combinant les deux équations, nous avons alors :

$$\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon \leq -\varepsilon P^* < 0 \quad \text{et} \quad \partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon \leq -\varepsilon \frac{1}{P^*} < 0. \quad (2.56)$$

Finalement, nous obtenons :

$$(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon)(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) - \varepsilon^2 \geq 0. \quad (2.57)$$

Plus précisément, nous avons $(\partial_u g_1(N_1^*) - \varepsilon)(\partial_u g_2(N_2^*) - \varepsilon) - \varepsilon^2 > 0$ car le cas d'égalité correspond soit à $N_1^* = 0$ ou $N_2^* = 0$ et nous savons que $N_1^* > 0$ et $N_2^* > 0$.

Cherchons alors le signe du numérateur. Considérons tout d'abord la partie suivante : $(\partial_u g_1(N_1^*) + \partial_u g_2(N_2^*)P_\varepsilon^*)$. Combinant les deux équations de (2.56), on obtient :

$$(\partial_u g_1(N_1^*) + \partial_u g_2(N_2^*)P^*) \leq 0. \quad (2.58)$$

Il reste à déterminer le signe de $(P^* - 1)$. Prouvons le lemme suivant :

Lemme 2 (Propriété de P_ε^*). *Soit \mathbf{N}^* une solution de (2.50) satisfaisant les hypothèses (H1) et (H3). Alors, le ratio P_ε^* satisfait les propriétés suivantes :*

- $P^* < 1$ et P^* est croissante si $K_1 > K_2$.
- $P^* > 1$ et P^* est croissante si $K_1 < K_2$.

Avant de prouver le lemme 2, concluons la preuve de la proposition 7. Les résultats du lemme 2 combinés avec les inégalités précédentes (2.56)-(2.57)-(2.58) montrent que le signe de $\partial_\varepsilon p_\varepsilon^*$ dépend seulement du signe de $(K_2 - K_1)(p_1(0) - p_2(0))$ ce qui achève la preuve de la proposition 7.

preuve du lemme 2.

Nous pouvons d'abord montrer que d'après (2.54)-(2.57)-(2.58) la monotonie de P^* dépend seulement du signe de $(P^* - 1)$. De plus, d'après l'équation (2.55), nous savons que le signe de $(P_\varepsilon^* - 1)$ est le même que le signe de $-g_1(N_1^*)/N_1^*$ et dépend donc de la position de N_1^* par rapport à K_1 . Sans perdre de généralité, nous pouvons supposer que $r_2 < r_1$.

Commençons par considérer le cas $K_2 > K_1$. Notre but est de montrer que $N_1^* > K_1$. Le point stationnaire \mathbf{N}^* du modèle vérifie $G_1(N_1^*) = N_2^*$ et $G_2(N_2^*) = N_1^*$ où

$$\begin{aligned} G_1(u) &= -\frac{1}{\varepsilon}(g_1(u) - \varepsilon u) = -\frac{u}{\varepsilon}(f_1(u) - \varepsilon) \\ G_2(u) &= -\frac{1}{\varepsilon}(g_2(u) - \varepsilon u) = -\frac{u}{\varepsilon}(f_2(u) - \varepsilon). \end{aligned} \quad (2.59)$$

Notons que d'après l'hypothèse (H1), nous savons que $G_1(K_1) = K_1$ et $G_2(K_2) = K_2$. De plus, puisque $K_2 > K_1$, nous pouvons déduire d'après l'hypothèse (H3) que :

$$\begin{aligned} G_1(K_2) &= -\frac{K_2}{\varepsilon}(f_1(K_2) - \varepsilon) = K_2 - \frac{K_2}{\varepsilon}f_1(K_2) > K_2 \\ G_2(K_1) &= -\frac{K_1}{\varepsilon}(f_2(K_1) - \varepsilon) = K_1 - \frac{K_1}{\varepsilon}f_2(K_1) < K_1. \end{aligned} \quad (2.60)$$

Alors, puisque f_1 et f_2 sont bornées supérieurement par r_1 et r_2 respectivement, nous devons discuter de la position relative de ε par rapport à r_1 et r_2 .

Commençons par supposer que $\varepsilon < r_2 < r_1$. Nous savons d'après les hypothèses H1 et H3 que les f_i sont décroissantes sur $(0, \infty)$. Avec l'hypothèse sur ε , nous savons que $f_i(0) - \varepsilon = r_i - \varepsilon > 0$ et $f_i(K_i) - \varepsilon < 0$. Ainsi, en appliquant le théorème des valeurs intermédiaires aux fonctions strictement monotones f_i , il existe une unique valeur réelle $K_{i,\varepsilon}$ dans $(0, K_i)$ telle que $f_i(K_{i,\varepsilon}) = \varepsilon$. Ainsi, nous obtenons $G_i(u) < 0$ sur $(0, K_{i,\varepsilon})$ et $G_i(u) > 0$ sur $(K_{i,\varepsilon}, \infty)$. De plus, nous pouvons en déduire d'après la définition de $K_{i,\varepsilon}$ et l'hypothèse sur f_i que G_i est croissante sur $(K_{i,\varepsilon}, \infty)$. Prouvons alors que $N_1^* > K_1$. Observons tout d'abord que :

$$G_1(K_2) = \frac{K_2}{\varepsilon}(\varepsilon - f_1(K_2)) > K_2 = G_2^{-1}(K_2). \quad (2.61)$$

Commençons par supposer que $K_{2,\varepsilon} > K_1$. Puisque G_2 est seulement positive sur $(K_{2,\varepsilon}, \infty)$ et croissante sur $(K_{2,\varepsilon}, \infty)$, on en déduit que G_2^{-1} est croissante sur $(0, K_2)$ et

$$G_2^{-1}(K_1) > G_2^{-1}(0) = K_{2,\varepsilon} > K_1 = G_1(K_1). \quad (2.62)$$

Puisque G_1 et G_2^{-1} sont croissantes sur (K_1, K_2) , on en déduit d'après le théorème des valeurs intermédiaires que N_1^* solution de $G_1(N_1^*) = G_2^{-1}(N_1^*)$ appartient à (K_1, K_2) .

Supposons maintenant que $K_{2,\varepsilon} < K_1$, alors nous avons

$$0 < G_2(K_1) = \frac{K_1}{\varepsilon}(\varepsilon - f_2(K_1)) < K_1. \quad (2.63)$$

Puisque G_2^{-1} est croissante sur $(0, \infty)$, on en déduit que :

$$G_2^{-1}(K_1) > K_1 = G_1(K_1). \quad (2.64)$$

Le même argument utilisé ci dessus implique que $N_1^* > K_1$.

Supposons maintenant que $r_2 < \varepsilon < r_1$. Dans ce cas, G_2 est positive et croissante sur $[0, K_2]$. Et par suite nous avons :

$$0 < G_2(K_1) = \frac{K_1}{\varepsilon}(\varepsilon - f_2(K_1)) < K_1. \quad (2.65)$$

On en déduit que :

$$G_2^{-1}(K_1) > K_1 = G_1(K_1). \quad (2.66)$$

De plus, comme dans le cas précédent, il existe $K_{1,\varepsilon} < K_1$, tel que $G_1(K_{1,\varepsilon}) = 0$ et G_1 est négative sur $(0, K_{1,\varepsilon})$, G_1 appartient à $(K_{1,\varepsilon}, \infty)$. De plus, il vient que :

$$G_1(K_2) = \frac{K_2}{\varepsilon}(\varepsilon - f_1(K_2)) > K_2 = G_2^{-1}(K_2). \quad (2.67)$$

Le théorème des valeurs intermédiaires et la définition de N_1^* impliquent que $N_1^* > K_1$.

Enfin supposons que $r_2 < r_1 < \varepsilon$. Dans ce cas G_1 et G_2 sont positives et croissantes sur $(0, K_2)$. Les résultats précédents (2.66) et (2.67) restent vrais et on peut en déduire que $N_1^* > K_1$.

En conclusion, si $K_2 > K_1$ alors $N_1^* > K_1$. Nous pouvons déduire d'après l'équation (2.55) que $P^* > 1$. Inversement si $K_2 < K_1$ le même raisonnement implique que $P^* < 1$ ce qui achève la preuve du lemme 2.

Preuve de la Proposition 8

Soit $\varepsilon \in (0, 1]$ et $\mathbf{N}^* = (N_1^*, N_2^*)$ résoudre (2.1). Nous savons par le théorème 1 que pour tout $p_1(0), p_2(0)$ dans $[0, 1]$, la proportion asymptotique p^* satisfait

$$p^* = \frac{p_1(0) + p_2(0)(P_\varepsilon^*)^2}{1 + (P_\varepsilon^*)^2} \quad \text{avec} \quad P_\varepsilon^* = \frac{N_2^*}{N_1^*}. \quad (2.68)$$

Considérons le cas où $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$. D'après l'équation (2.68) nous voyons que p^* est une fonction décroissante de P^* . Nous pouvons alors en déduire d'après le lemme 2 que $p^* < 1/2$ si $K_1 < K_2$ et $p^* > 1/2$ si $K_1 > K_2$.

Inversement, si $p_1(0) = 0$ et $p_2(0) = 1$. D'après l'équation (2.68), nous voyons que p^* est une fonction croissante en P^* . Nous pouvons alors en déduire d'après le lemme 2 que $p_\varepsilon^* > 1/2$ si $K_1 < K_2$ et $p^* < 1/2$ si $K_1 > K_2$.

Enfin, si $K_1 = K_2$ alors $P^* = 1$ et $p^* = (p_1(0) + p_2(0))/2$ ce qui conclut la preuve de la proposition 8.

2.7.2 Scénario 2 : métapopulation source-puits

Nous passons maintenant au modèle source-puits avec des taux d'émigration éventuellement différents entre les habitats. Rappelons que d'après le théorème 1 et dans le cas où ce modèle est à l'équilibre, la proportion asymptotique d'une fraction neutre de proportion initiale $p_i(0)$ dans chaque habitat i , est donnée par la formule suivante :

$$p^* = \frac{p_1(0) + p_2(0) \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}{1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}. \quad (2.69)$$

Une forte émigration depuis la source agit comme un "sauvetage de la diversité"

De cette formule, nous pouvons en déduire les propriétés suivantes :

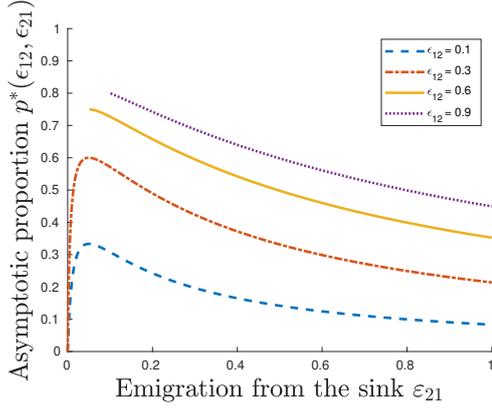
Proposition 9 (Compromis entre les taux de migration ε_{ij}). *Pour toute condition initiale $\mathbf{n}(0)$, la proportion asymptotique p^* associée à la fraction \mathbf{n} solution de (2.11), est monotone avec le taux de migration ε_{12} depuis la source tandis qu'il existe un compromis avec le taux de migration ε_{21} depuis le puits. Plus précisément, pour tout $\varepsilon_{21} \in (0, 1)$, la fonction $\varepsilon_{12} \mapsto p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$ est :*

- croissante si $p_1(0) < p_2(0)$;
- décroissante si $p_1(0) > p_2(0)$;

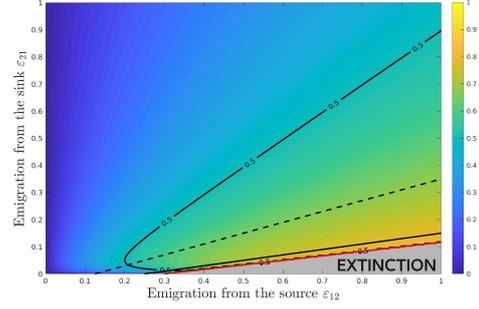
De plus, pour tout $\varepsilon_{12} \in (0, 1)$, la fonction $\varepsilon_{21} \mapsto p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$ est :

- décroissante si $(p_1(0) - p_2(0))(r_2 - \varepsilon_{21}) > 0$;
- croissante si $(p_1(0) - p_2(0))(r_2 - \varepsilon_{21}) < 0$.

Nos résultats montrent que la migration depuis la source agit toujours de la même manière. Elle augmente toujours la contribution du puits tout en réduisant la contribution de la



(a) $\varepsilon_{21} \mapsto p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$



(b) Proportion asymptotique $p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21})$

FIGURE 2.12 – Comportement de la proportion asymptotique p^* en fonction de la dispersion ε_{12} et ε_{21} : (a) Comportement de p^* en fonction de la migration depuis le puits ε_{21} avec certaines valeurs du taux d’émigration depuis la source ε_{12} (la courbe bleue en pointillés $\varepsilon_{12} = 0.1$, la courbe rouge en petits pointillés $\varepsilon_{12} = 0.3$, la courbe jaune continue $\varepsilon_{12} = 0.6$ et la courbe violette en petits pointillés $\varepsilon_{12} = 0.9$; (b) comportement de p^* en fonction des deux paramètres ε_{12} et ε_{21} . La courbe continue noire décrit la ligne de niveau $p^* = 1/2$, tandis que la courbe rouge correspond à la limite de l’extinction. La courbe pointillée noire correspond aux valeurs des paramètres où la taille de la métapopulation $N_1^* + N_2^*$ est maximale.

source. En effet, si la fraction est principalement dans le puits correspondant au cas où $p_2(0) > p_1(0)$ alors la migration depuis la source ε_{12} augmente la proportion asymptotique p^* . Inversement, si la fraction est principalement dans la source correspondant au cas où $p_1(0) > p_2(0)$ alors la migration depuis la source ε_{12} diminue la proportion asymptotique p^* . Comme dans le scénario ci-dessus, l’émigration du bon habitat tend à équilibrer la contribution des deux habitats.

Cependant, l’effet de la migration depuis le puits ε_{21} n’est pas monotone et un compromis se produit. Nous voyons que le compromis ne dépend que de la qualité du puits et ne dépend pas de la migration depuis la source ε_{12} ni de la qualité de la source caractérisée par le taux de croissance par habitant r_1 et la capacité de charge K_1 de la source. Par exemple, si la fraction se trouve principalement dans le puits, la migration depuis le puits commence à augmenter la proportion asymptotique de la fraction dans le puits, mais lorsque ce taux de migration atteint le seuil r_2 alors son effet s’inverse et il commence à diminuer cette proportion asymptotique. Ainsi, une petite migration depuis le puits permet à la fraction du puits de contribuer à la métapopulation tandis qu’une grande migration depuis le puits réduit cette contribution.

Comme cela a déjà été fait dans le scénario précédent, nous regardons maintenant la contribution précise de chaque habitat. Plus précisément, nous supposons que la fraction n’est présente que dans un seul habitat, soit $n_1(0) = N_1^*$ et $n_2(0) = 0$ ou $n_1(0) = 0$ et $n_2(0) = N_2^*$. Dans ce cas, nous comparons la proportion asymptotique p^* à $1/2$.

Proposition 10 (Une faible migration depuis la source préserve la diversité dans la source). *Considérons une fraction qui occupe pleinement et seulement un seul habitat, soit $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$ soit $p_1(0) = 0$ et $p_2(0) = 1$. Alors la proportion asymptotique satisfait :*

$$\begin{aligned} & - p^* < 1/2 \text{ si } \left(\varepsilon_{12} - \frac{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}{\varepsilon_{21}} \right) (p_1(0) - p_2(0)) < 0 ; \\ & - p^* = \frac{1}{2} \text{ si } \varepsilon_{12} = \frac{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}{\varepsilon_{21}} ; \\ & - p^* > 1/2 \text{ si } \left(\varepsilon_{12} - \frac{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}{\varepsilon_{21}} \right) (p_1(0) - p_2(0)) > 0. \end{aligned}$$

Comme on pouvait s'y attendre, la contribution de chaque habitat dépend de façon primordiale des taux d'émigration ε_{12} et ε_{21} , et de la qualité du taux de mortalité dans la source r_2 . Inversement, la qualité de la source ne joue aucun rôle dans sa contribution. On peut tout d'abord remarquer que la migration depuis la source joue un rôle crucial dans la préservation de la fraction située dans la source. En effet, comparons la contribution du puits p_{puits}^* , correspondant à la condition initiale avec $p_1(0) = 0$ et $p_2(0) = 1$ et la contribution de la source $p_{source}^* = 1 - p_{puits}^*$. D'après les résultats de la proposition 10, si le taux de migration depuis la source ε_{12} est supérieur à un seuil ε_c où $\varepsilon_c = 4r_2$, alors la contribution du puits est toujours plus faible que la contribution de la source car $p_{puits}^* < 1/2$ (voir Figure 2.12).

De plus, notre résultat montre que si la migration depuis la source est élevée par rapport à la migration depuis le puits, plus précisément si $\varepsilon_{12} > (r_2 + \varepsilon_{21})^2 / \varepsilon_{21}$, alors la contribution du puits est plus élevée que la contribution de la source ($p_{puits}^* > 1/2$). Nous avons donc besoin d'une grande migration depuis la source pour préserver la diversité du puits.

Preuve de la Proposition 9

Soit $p_1(0), p_2(0)$ dans $[0, 1]$. Nous savons d'après le théorème 1, que si la métapopulation est composée d'une source et d'un puits, c'est-à-dire f_i satisfait l'hypothèse (H1) et (H2), la proportion asymptotique p^* associée à $p_1(0)$ et $p_2(0)$ est donnée pour tout $(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) \in (0, 1]^2$ par :

$$p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) = \frac{p_1(0) + p_2(0) \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}{1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}. \quad (2.70)$$

Nous examinons d'abord le comportement de p^* par rapport à ε_{12} . En différenciant l'expression (2.70) par rapport à ε_{12} , nous obtenons :

$$\partial_{\varepsilon_{12}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) = \frac{(p_2(0) - p_1(0)) \frac{\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}{\left(1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}\right)^2}. \quad (2.71)$$

Ainsi, si $p_1(0) > p_2(0)$ alors $\partial_{\varepsilon_{12}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) < 0$ et p^* est décroissante avec ε_{12} .

Étudions la variation de p^* en fonction de ε_{21} . En dérivant l'expression (2.70) par rapport à ε_{21} , nous obtenons :

$$\partial_{\varepsilon_{21}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) = \frac{(p_2(0) - p_1(0)) \frac{\varepsilon_{12}(r_2 + \varepsilon_{21})(r_2 - \varepsilon_{21})}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}{\left(1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}\right)^2}. \quad (2.72)$$

Si $p_1(0) > p_2(0)$, alors $\partial_{\varepsilon_{21}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) < 0$ si $\varepsilon_{21} > r_2$ tandis que $\partial_{\varepsilon_{21}} p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) > 0$ si $\varepsilon_{21} < r_2$. Ceci conclut la Proposition 9.

Preuve de la Proposition 10

Soit $p_1(0) = 1$ et $p_2(0) = 0$, alors nous savons par le théorème 1, que si la métapopulation est composée d'une source et d'un puits, c'est à dire f_i satisfait l'hypothèse (H1) et (H2), la proportion asymptotique p^* associée à $p_1(0)$ et $p_2(0)$ est donnée pour tout $(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) \in (0, 1]^2$ par :

$$p^*(\varepsilon_{12}, \varepsilon_{21}) = \frac{1}{1 + \frac{\varepsilon_{12}\varepsilon_{21}}{(r_2 + \varepsilon_{21})^2}}. \quad (2.73)$$

Un calcul direct montre que $p^* \leq 1/2$ est équivalent à $\varepsilon_{12} \leq (r_2 + \varepsilon_{21})^2 / \varepsilon_{21}$. Inversement, $p^* > 1/2$ si et seulement si nous avons $\varepsilon_{12} > (r_2 + \varepsilon_{21})^2 / \varepsilon_{21}$ ce qui achève la preuve de la proposition 10.

2.8 Le modèle individu centré des fractions génétiques neutres.

Nous cherchons à comparer notre modèle déterministe avec le modèle individu-centré stochastique suivant : Nous supposons que notre métapopulation est composée de plusieurs individus situés dans deux types d'habitats. Ainsi, nous considérons le domaine spatial $\{0, 1\}$ où 0 correspond au premier habitat et 1 au deuxième habitat. Chaque individu i est décrit dans le temps t par son emplacement $X_i(t) \in \{0, 1\}$. En plus de cela, nous supposons que notre métapopulation est composée de fractions neutres J . Pour chaque sous-groupe $j \in \{1, \dots, J\}$, on note $\mathbf{X}^j(t) = \{X_1^j(t), \dots, X_{N_t^j}(t)\}$ les emplacements au moment t des individus appartenant au sous-groupe j , où N_t^j est le nombre d'individus au temps t dans le sous-groupe j .

Ensuite, l'emplacement de tous les individus de la métapopulation \mathbf{X} au temps t est $\mathbf{X}(t) = \{\mathbf{X}^1(t), \dots, \mathbf{X}^J(t)\} = \{X_1^1(t), \dots, X_{N_t^1}(t), \dots, X_1^J(t), \dots, X_{N_t^J}(t)\}$. Nous utilisons l'ensemble de toutes les mesures finies \mathcal{M} défini par :

$$\mathcal{M} = \left\{ \sum_{i=1}^N \delta_{x_i}, N \geq 0, x_1, x_2, \dots, x_N \in \{0, 1\} \right\}$$

pour décrire la densité empirique de la métapopulation donnée par le processus stochastique :

$$\nu_t^n = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^J \sum_{i=1}^{N_t^j} \delta_{X_i^j(t)}$$

où N_t^j est le nombre d'individus du sous-groupe j vivants au temps t et $X_i^j(t)$ sont leur emplacement au temps t . Le paramètre n est la taille typique de la population que l'on fera tendre vers ∞ . La dynamique de la métapopulation est décrite par le processus suivant :

1. La distribution initiale $\nu_0^n \in \mathcal{M}$ est donnée par $\nu_0^n = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^J \sum_{i=1}^{N_0^j} \delta_{X_i^j(0)}$ où $\sum_{j=1}^J N_0^j(0) = n$.
2. Pour chaque individu situé en $x \in \{0, 1\}$, nous définissons trois horloges exponentielles indépendantes comme suit :
 - le taux de reproduction $b(x)$
 - le taux de mort naturelle $d(x)$
 - Le taux de mortalité par densité-dépendance $\frac{b(x) - d(x)}{nK(x)} \sum_{j=1}^J \sum_{i=1}^{N_t^j} \delta_x(X_i^j(t))$ où $K(x)$ est la capacité de charge en place x .
3. Si un individu décède, il disparaît définitivement.
4. Chaque individu génère des descendants qui restent soit à l'emplacement du parent x ou se déplacent vers un autre emplacement y avec une probabilité $\varepsilon(x, y)$ qui dépend de l'emplacement du parent x et de son nouvel emplacement est y .

Dans notre modèle, nous voyons que le processus ν_t^n est la somme de J processus $\nu_t^{j,n}$ correspondant à chaque sous-groupe et défini par $\nu_t^{j,n} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N_j(t)} \delta_{X_i^j(t)}$, commençant avec

$$\nu_0^{j,n} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N_j(0)} \delta_{X_i^j(0)}.$$

On peut en déduire le générateur infinitésimal L^n pour l'ensemble du processus de population ν_t^n défini pour une grande classe de fonctions ϕ de \mathcal{M} dans \mathbb{R} par :

$$\begin{aligned} L^n \phi(\nu) = & n \sum_{x=0}^1 \nu(x) \sum_{z=0}^1 \varepsilon(x, z) \left[\phi \left(\nu + \frac{1}{n} \delta_{x+z} \right) - \phi(\nu) \right] b(x) \\ & + n \sum_{x=0}^1 \nu(x) \left[\phi \left(\nu - \frac{1}{n} \delta_x \right) - \phi(\nu) \right] \left\{ d(x) + \frac{b(x) - d(x)}{K(x)} \nu(x) \right\}. \end{aligned}$$

Alors d'après le théorème 5.3 de (Fournier and Méléard, 2004), on peut en déduire que le processus (ν_t^n) converge en loi vers les fonctions continues déterministes $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), N_2(t))$ solution du système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} N_1' = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) - b_1 \varepsilon_{12} N_1 + b_2 \varepsilon_{21} N_2 \\ N_2' = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) - b_2 \varepsilon_{21} N_2 + b_1 \varepsilon_{12} N_1 \end{cases}.$$

Connaissant le processus ν_t^n , on peut définir le générateur infinitésimal $L_t^{j,n}$ pour chaque processus de sous-groupe $\nu_t^{j,n}$ comme suit :

$$\begin{aligned} L_t^{j,n} \phi(\mu) = & n \sum_{x=0}^1 \mu(x) \sum_{z=0}^1 \varepsilon(x, z) \left[\phi \left(\mu + \frac{1}{n} \delta_{x+z} \right) - \phi(\mu) \right] b(x) \\ & + n \sum_{x=0}^1 \mu(x) \left[\phi \left(\mu - \frac{1}{n} \delta_x \right) - \phi(\mu) \right] \left\{ d(x) + \frac{b(x) - d(x)}{K(x)} \nu_t^n(x) \right\}. \end{aligned}$$

Nous déduisons que chaque processus $(\nu_t^{j,n})$ dont le générateur infinitésimal dépend de ν_t^n , converge en loi vers les fonctions continues déterministes \mathbf{n}_t^j où $\mathbf{n}_t^j = (n_1^j(t), n_2^j(t))$ est solution du système d'équation différentielles :

$$\begin{cases} n_1' = r_1 n_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) - b_1 \varepsilon_{12} n_1 + b_2 \varepsilon_{21} n_2 \\ n_2' = r_2 n_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) - b_2 \varepsilon_{21} n_2 + b_1 \varepsilon_{12} n_1 \end{cases}. \quad (2.74)$$

Simulations numériques. Nous comparons notre résultat analytique associé au modèle (2.1) avec deux sorties du modèle individu centré : la proportion asymptotique p^* des fractions dans chaque habitat et l'indice de diversité asymptotique Div . Nous supposons que la métapopulation est composée de $J = 2$ fractions initialement situées respectivement dans l'habitat 1 et l'habitat 2. Nous observons que nos résultats analytiques correspondent bien à la fois à la dynamique temporelle des proportions et à la dépendance des paramètres, à la proportion et à la diversité asymptotiques même si le nombre typique d'individus dans le modèle individu centré est relativement faible $n = 10$.

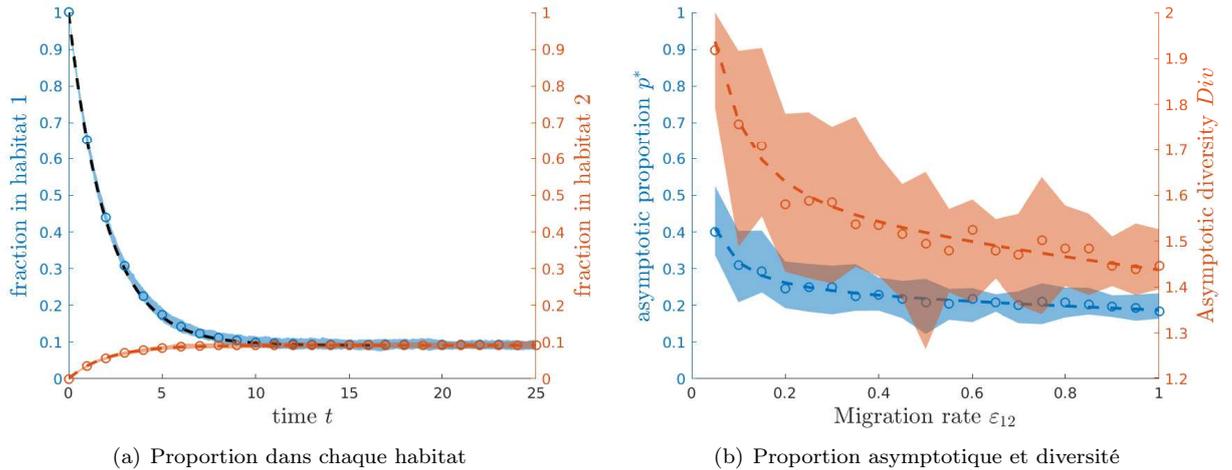


FIGURE 2.13 – Proportion asymptotique stochastique et déterministe p^* (a) et diversité Div (b) d’une métapopulation composée de 2 fractions. Les lignes pointillées correspondent à nos formules analytiques (2.24) (a) et (2.13) (b). Les cercles correspondent à la médiane respectivement de la proportion asymptotique (a) et de la diversité asymptotique (b) moyenne du modèle individu centré sur 10^3 simulations avec $n = 10$ individus. L’enveloppe correspond à l’intervalle de confiance à 99% respectivement de la proportion asymptotique et de la diversité obtenues à partir du modèle individu-centré.

2.9 Simulations numériques pour une population initialement isolée.

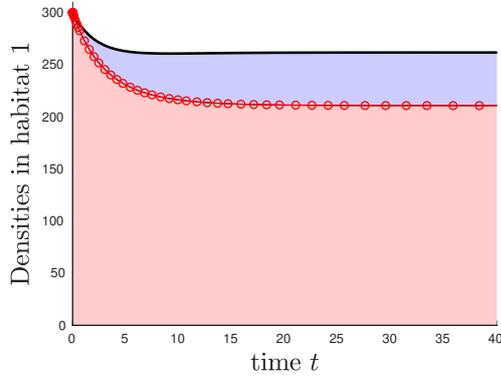
2.9.1 La migration symétrique favorise toujours la diversité.

Nous supposons d’abord que les migrations entre habitats sont identiques $\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = \varepsilon$ avec ε dans $[0, 1]$. Nous considérons deux cas : 1) cas où $K_1 > K_2$ et 2) cas où $K_1 < K_2$. Dans le premier cas, l’habitat 1 est meilleur que l’habitat 2 parce que le taux de croissance par habitant et la capacité de charge de l’habitat 1 sont plus grands que ceux de l’habitat 2. Inversement, dans le second cas, l’habitat 1 a un taux de croissance par habitant plus élevé mais l’habitat 2 a une plus grande capacité de charge.

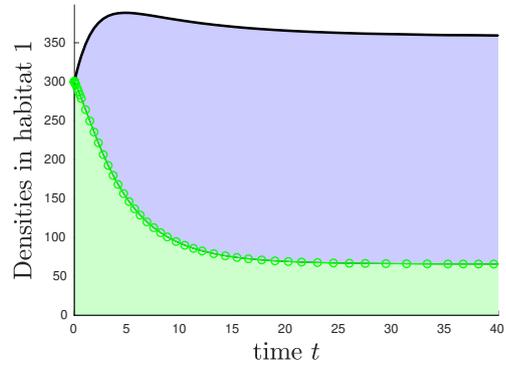
On observe tout d’abord que même si les deux sous-populations ne sont pas initialement à l’équilibre, les fractions se propagent et persistent dans tous les habitats. Par exemple, la fraction 1 n’est pas présente initialement dans l’habitat 2 mais sa densité augmentera rapidement pour atteindre un équilibre positif (voir Figure 2.14(a)-(b) et Figure 2.14(d)-(e)). Ainsi, même si la métapopulation n’est pas à l’équilibre, la richesse de la fraction génétique est préservée à l’échelle globale et à l’échelle locale. De plus, nous voyons d’après la Figure 2.14(c) et la Figure 2.14(f) que dans les deux cas, les proportions de chaque fraction dans chaque habitat convergeront vers une proportion identique dans les habitats. Comme dans le cas où la métapopulation est initialement à l’équilibre, on observe que la proportion asymptotique de chaque fraction dépend essentiellement du rapport entre les deux capacités de charge.

2.9.2 Migration directionnelle ($\varepsilon_{12} \neq \varepsilon_{21}$)

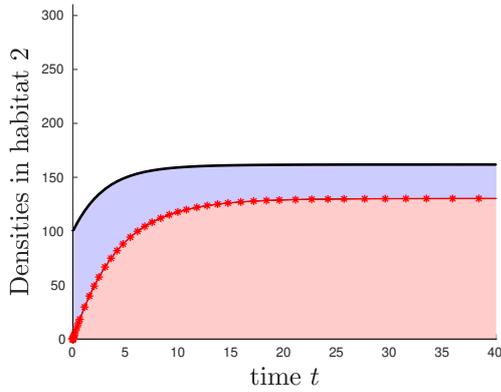
Nous examinons maintenant l’effet d’une migration directionnelle sur la dynamique de la diversité génétique neutre. On peut supposer que la migration ε_{12} à partir de l’habitat 1 peut être différente de la migration ε_{21} à partir de l’habitat 2. Comme ci-dessus, nous montrons d’abord que la proportion de chaque fraction \mathbf{p}_1 et \mathbf{p}_2 converge vers une quantité asymptotique p_1^* respectivement p_2^* qui sont les mêmes dans les deux habitats (voir Fig. 2.15). On peut tout d’abord remarquer que le comportement qualitatif de la pro-



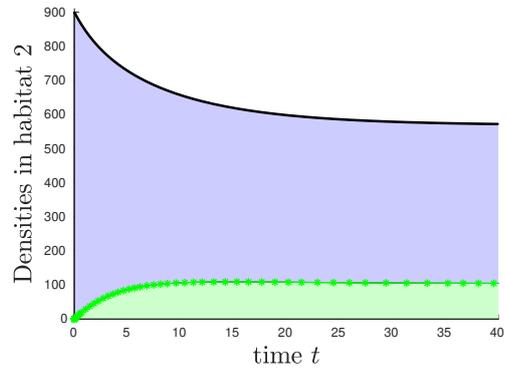
(a) Habitat 1 avec $K_1 > K_2$



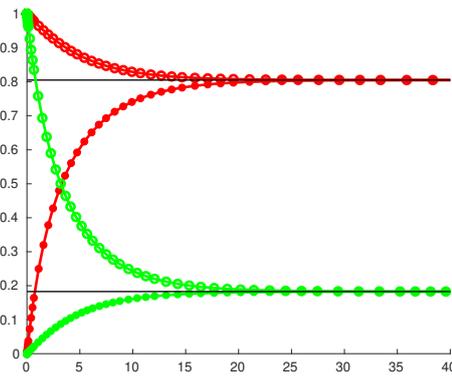
(b) Habitat 1 avec $K_1 > K_2$



(c) Habitat 2 avec $K_1 > K_2$



(d) Habitat 2 avec $K_1 < K_2$



(e) Proportions \mathbf{p}_1 dans les 2 habitats

FIGURE 2.14 – Évolution de deux fractions \mathbf{n}_1 et \mathbf{n}_2 dans la métapopulation $\mathbf{N} = (N_1, N_2)$ composée de deux habitats favorables ($r_1 = 0.3$ et $r_2 = 0.1$) avec des capacités de charge variables : (a)-(c) $K_1 = 300$ et $K_2 = 100$; (d)-(f) $K_1 = 300$ et $K_2 = 900$.

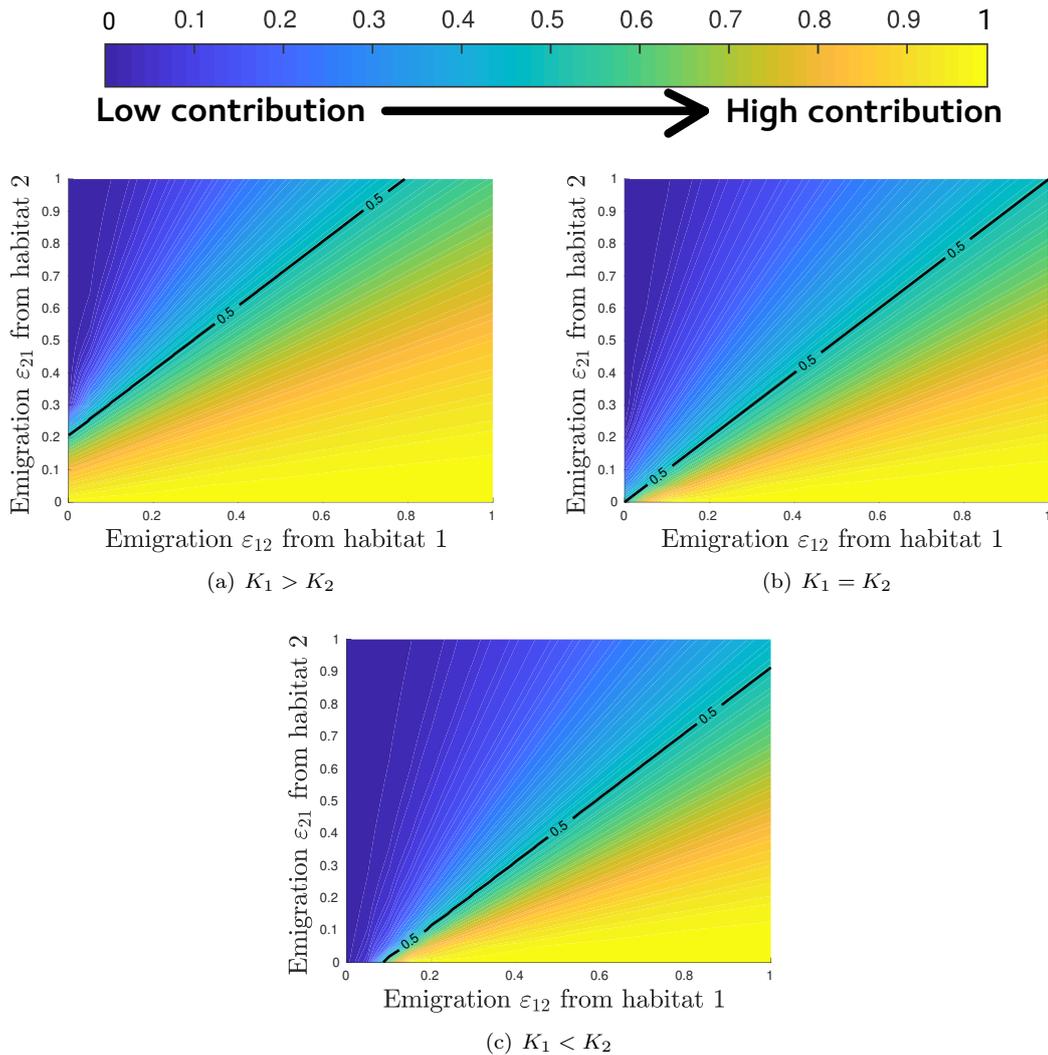


FIGURE 2.15 – Comportement de la proportion asymptotique de la fraction 1 \mathbf{p}_1 en fonction des taux de migration ε_{12} et ε_{21} pour différentes qualités d’habitats : (a) $K_1 = 1000$; $K_2 = 100$ (b) $K_1 = K_2 = 500$ et (c) $K_1 = 100$; $K_2 = 1000$. La courbe noire continue correspond à la ligne de niveau définie par $p_1 = 0.5$. La fraction est initialement dans l’habitat 1 et $r_1 = 0.3$, $r_2 = 0.1$.

portion asymptotique p^* ne dépend pas vraiment des capacités de charge. En effet, nous observons à partir de la Figure 2.15 que la migration à partir de l’habitat 2 de qualité inférieure tend à diminuer la contribution de l’habitat 1 de meilleure qualité tandis que la migration depuis l’habitat 1 de meilleure qualité renforce sa contribution.

Cependant, la force de la contribution de l’habitat dépend de la différence relative des capacités de charge K_1 et K_2 . Plus précisément, si $K_1 > K_2$, ce qui signifie que l’habitat 1 est plus conséquent que l’habitat 2, alors si la migration depuis l’habitat 2 n’est pas suffisamment élevée, la contribution de l’habitat 1 est toujours plus grande que celle de l’habitat 2. En effet, nous pouvons voir d’après la Figure 2.15 que $p^* > 1/2$ pour $\varepsilon_{21} < 0.2$ et tout ε_{12} . Inversement, si $K_1 < K_2$, une faible émigration de l’habitat 1 ($\varepsilon_{12} < 0.1$) implique que la contribution de l’habitat 2 est plus élevée que celle de l’habitat 1. Même si le comportement qualitatif semble symétrique par rapport à K_1 et K_2 , les seuils sont différents.

Nous examinons maintenant l’effet de la migration sur les indices de diversité génétique locaux et globaux. On remarque tout d’abord que le comportement de la diversité par rapport aux paramètres de dispersion n’est plus monotone. On peut observer d’après la Figure 2.16 que pour toutes les capacités de charge, la diversité augmente d’abord par

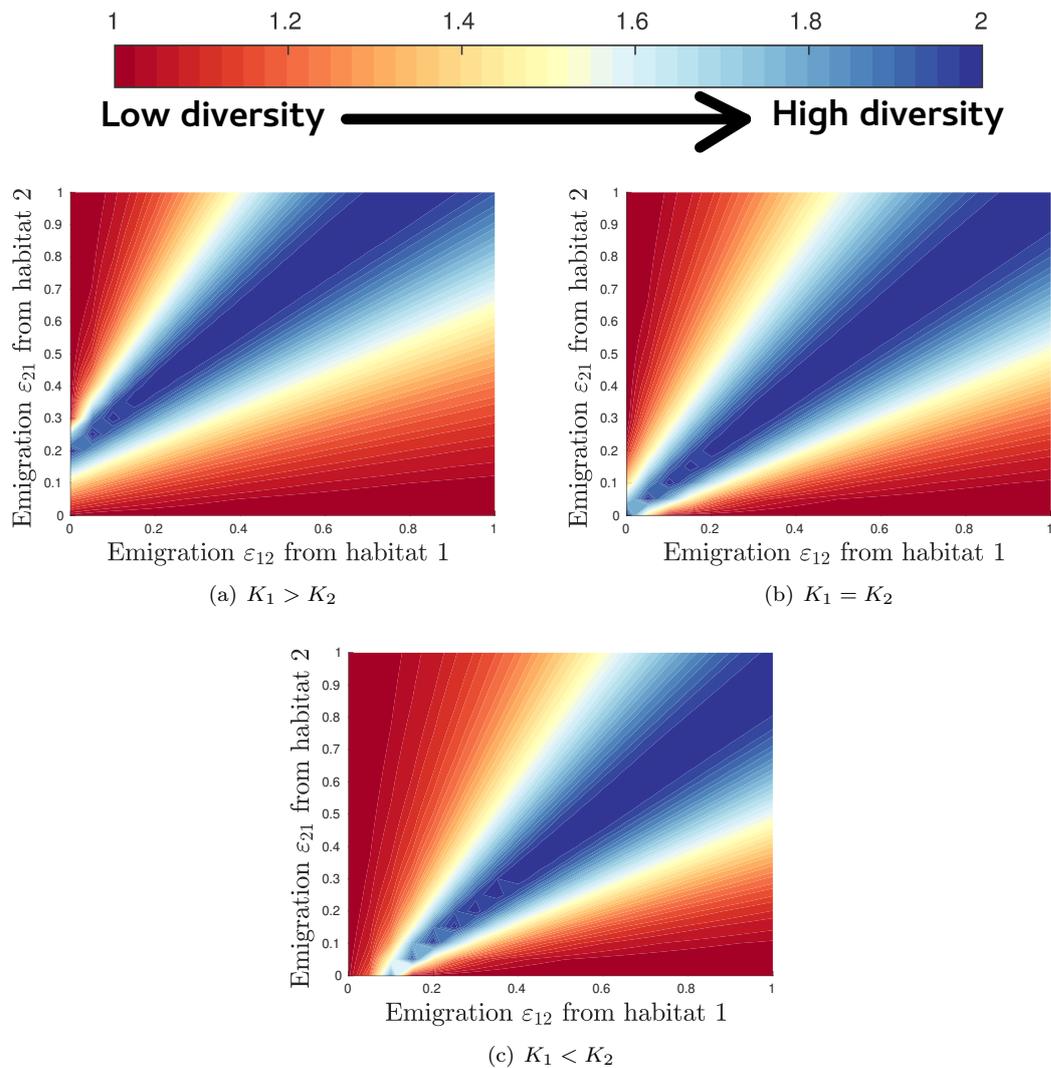


FIGURE 2.16 – Comportement de la γ -diversité comme fonction des taux de migrations ε_{12} et ε_{21} pour différentes capacités de charge : (a) $K_1 = 1000$, $K_2 = 100$, (b) $K_1 = K_2 = 500$ et (c) $K_1 = 100$, $K_2 = 1000$. La métapopulation est initialement composée de 2 fractions, une dans l'habitat 1 et l'autre dans l'habitat 2. Les qualités des habitats sont $r_1 = 0.3$, $r_2 = 0.1$.

rapport à la migration à partir de l'habitat 1 ou 2 jusqu'à un seuil qui correspond à la valeur $p^* = 1/2$ puis elle décroît. On peut observer que le maximum de diversité est atteint lorsque les taux de migration sont du même ordre, à l'inverse du cas du modèle source-puits où l'asymétrie des habitats force une asymétrie dans la migration.

Chapitre 3

La structure de classes d'une métapopulation conditionne sa diversité génétique.

Chez de nombreuses espèces, les individus sont naturellement divisés en différentes classes (âge, stades de développements, taille, sexe, etc.). Par exemple, chez les oiseaux marins comme les manchots empereurs, on peut distinguer les individus juvéniles qui ne peuvent pas se reproduire des adultes reproducteurs. Cette structure au sein de la population entraîne des délais de reproduction qui ont des conséquences génétiques fortes notamment pour des espèces en expansion (Roques et al., 2015).

Dans ce chapitre, on s'intéresse à une métapopulation structurée spatialement et dont chaque population locale est structurée par classes (juvéniles et adultes) Pour décrire cette métapopulation, on utilise des modèles matriciels à temps discret introduits par (Leslie, 1945).

L'objectif de ce chapitre est de comprendre l'effet croisé de cette structure de classe locale et de la dispersion sur la structure génétique de la métapopulation.

3.1 Introduction

La plupart des populations sont hétérogènes à bien des égards. Dans un environnement hétérogène, bon nombre d'entre elles persistent sous forme de métapopulation constituée d'un assemblage de populations locales, vivant dans des habitats différents et reliées entre elles par la dispersion. De nombreuses études empiriques et théoriques ont montré que la qualité des différents habitats ainsi que la capacité de dispersion de l'espèce déterminent de manière cruciale sa persistance dans ce type d'environnement (par exemple Husband and Barrett, 1996; Freckleton and Watkinson, 1990; Levin et al., 2003). Cependant, ces différents facteurs endogènes et exogènes peuvent également influencer la structure génétique et la diversité de la métapopulation (Pannell and Charlesworth, 2000; Slatkin, 1985; Lynch, 1988; Lande, 1992). Dans ce chapitre, nous nous intéressons au lien entre la composition génétique neutre d'une métapopulation, sa dynamique et sa structure démographique. Les marqueurs génétiques neutres sont des gènes qui n'ont aucun effet direct sur la valeur sélective des individus. Malgré leur manque d'informations sur le potentiel adaptatif ou évolutif d'une population, ces marqueurs génétiques neutres peuvent être utilisés pour comprendre des processus tels que le flux génétique, la dérive génétique, la dispersion ou la dynamique démographique (Roques et al., 2016; Holderegger et al., 2006). Un autre type d'hétérogénéité provient des cycles de vie des populations. La variation qui en résulte entre les individus peut avoir un impact important sur la dynamique et la diversité génétique de la population ou de la métapopulation (Bonnenfon et al., 2014b). Par exemple, les cycles de vie des oiseaux de mer comprennent souvent un stade juvénile non reproducteur qui dure plusieurs années. Après cette période de maturation, les juvéniles peuvent devenir des adultes reproducteurs. De nombreux autres cycles de vie complexes existent et induisent une structure de population différente. La dynamique non spatiale de ces populations structurées est classiquement décrite à l'aide de modèles matriciels (Leslie, 1945; Lefkovich, 1965). Ces modèles matriciels peuvent être facilement généralisés pour inclure d'autres processus physiologiques. Il est également courant que les espèces sessiles aient généralement une période de dispersion dans leurs stades de développement, comme la dispersion des graines dans les populations végétales (Howe and Smallwood, 1982) et dispersion larvaire en milieu marin (Levin, 2006).

Notre étude considère un modèle de métapopulation spatialement explicite structuré en classes. Les modèles structurés en classes permettent à des classes distinctes d'individus de se déplacer, de se reproduire et d'interagir de diverses manières qui ne peuvent pas toujours être définis par des modèles matriciels.

Le but de ce travail est de comprendre les patrons génétiques d'une métapopulation structurée en classes. Nous cherchons à décrire comment l'interaction entre la structure en classes des populations locales et la dispersion entre les populations locales déterminent la diversité génétique neutre de la métapopulation à l'échelle locale et globale.

Dans ce chapitre, nous considérons une métapopulation d'individus haploïdes composée de populations locales structurées en classes et vivant dans différents habitats reliés entre eux par dispersion. Notre modèle de métapopulation projette le vecteur des populations $\mathbf{N}(t) = (\mathbf{N}_1(t), \dots, \mathbf{N}_{\omega_h}(t))$ comprenant le vecteur des classes de chaque population $\mathbf{N}_k(t)$ dans chaque zone d'habitat ω_h du temps t au temps $t + 1$. De plus, chaque vecteur de population $\mathbf{N}_k(t) = (N_{1,k}(t), \dots, N_{\omega_c,k}(t))$ comprend la taille de population $N_{i,k}(t)$ d'individus de stade i vivant dans l'habitat k . Nous supposons que le nombre de classes ω_c est le même pour n'importe quel habitat. Nous écrivons pour chaque habitat k

$$\mathbf{N}(t + 1) = \mathbf{DF}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{N}(t) \quad (3.1)$$

pour indiquer que l'intervalle de projection est divisé en deux phases principales de durées éventuellement différentes : phase de reproduction (\mathbf{F}) suivie d'une phase de dispersion

D). La matrice de reproduction \mathbf{F} est diagonale par blocs $\mathbf{F} = \text{diag}(\mathbf{F}_k)$ où chaque matrice carrée \mathbf{F}_k correspond à la matrice de reproduction dans l'habitat k et elle est construite en utilisant la dynamique du cycle de vie de la population de cet habitat (Neubert and Caswell, 2000). La phase de dispersion $\mathbf{D} = (\mathbf{D}_{kl})$ dépend à la fois de l'habitat d'arrivée k et de l'habitat de départ l , ainsi que de la classe j des individus qui se déplacent ($\mathbf{D}_{kl} = \text{diag}(d_{kl}^j)_{j \in \{1, \dots, \omega_c\}}$).

Ces modèles matriciels de projection sont couramment utilisés pour décrire la dynamique de métapopulation sur des habitats isolés finis connectés par dispersion (Hanski, 1982; Holt, 1985a) ou pour décrire la dynamique des populations structurées par classes (Neubert and Caswell, 2000). Ici, nous combinons les deux approches pour comprendre l'effet croisé de la structure des classes et de la migration sur la diversité génétique d'une métapopulation structurée par classe. Pour ce faire, nous étendons l'approche de dynamique interne introduite par (Hallatschek and Nelson, 2008) et développée mathématiquement par Roques (2013) pour des modèles de réaction-diffusion, pour décrire la dynamique de la diversité génétique neutre d'une métapopulation structurée en classe. Cette approche lie la dynamique démographique de la métapopulation et celle de sa diversité génétique neutre. En particulier, nous pourrions comprendre l'effet du stade juvénile sur la diversité génétique neutre d'une métapopulation. Comme cela a déjà été observé dans la littérature, la présence d'un stade juvénile améliore la diversité génétique des populations en expansion géographique (Bonnefon et al., 2014c; Marculis et al., 2019), tout comme les systèmes prédateurs-proies (Nelson et al., 2005).

3.2 Matériels et méthodes

3.2.1 Dynamique interne, fractions neutres et indices de diversité

Supposons que la métapopulation de gènes (ou d'individus) $\mathbf{N} = (\mathbf{N}_1, \dots, \mathbf{N}_{\omega_h})$ soit structurée en classes, et constituée de I fractions neutres de densités $\mathbf{n}^i = (\mathbf{n}_1^i, \dots, \mathbf{n}_{\omega_h}^i)$ pour $i \in \{1, \dots, I\}$ où les densités $\mathbf{n}_k^i = (n_{1k}^i, \dots, n_{\omega_c k}^i)$ dans chaque habitat k contiennent les densités de population n_{jk}^i de chaque classe j . Cela signifie que dans chaque habitat k , la population $\mathbf{N}_k = (N_{1k}, \dots, N_{\omega_c k})$ de la métapopulation \mathbf{N} solution de (3.1), est égale à la somme des fractions présentes dans l'habitat k . Plus précisément, pour chaque classe j dans l'habitat k nous avons :

$$N_{jk}(t) = \sum_{i=1}^I n_{jk}^i(t) \text{ avec } n_{jk}^i(t) \geq 0, \text{ pour tout } k \in \{1, \dots, \omega\} \text{ et } j \in \{1, \dots, \omega_c\},$$

où I est le nombre total de fractions à l'intérieur de la métapopulation.

De plus, nous supposons que les fractions sont neutres de sorte que les gènes (ou les individus) appartenant à chaque fraction ne diffèrent que par leur emplacement et leur appartenance à leur classe initiale ainsi que leurs allèles (ou leurs marqueurs). En particulier, ils partagent la même capacité de dispersion que tous les gènes de la métapopulation. De plus, dans chaque habitat, la dynamique des gènes (ou des individus) ne dépend que de leur classe. Ils ont donc les mêmes caractéristiques de reproduction que la population de cet habitat. Plus précisément, dans chaque habitat k la fraction $\mathbf{n}_k^i(t)$ évolue en fonction de la matrice de reproduction $\mathbf{F}_k(\mathbf{N}_k(t))$ dans cet habitat. De plus, la capacité de migration de chaque fraction \mathbf{n}^i est décrite par la matrice de dispersion \mathbf{D} de la métapopulation. La densité de chaque fraction $\mathbf{n}^i(t)$ satisfait donc le système dynamique linéaire suivant :

$$\begin{cases} \mathbf{n}^i(t+1) = \mathbf{D}\mathbf{F}[\mathbf{N}(t)]\mathbf{n}^i(t), & t > 0 \\ 0 \leq n_{jk}^i(0) \leq N_{jk}(0), & \text{pour tout } (k, j) \in \{1, \dots, \omega_h\} \times \{1, \dots, \omega_c\} \end{cases} \quad (3.2)$$

où $\mathbf{N}(t) = \sum_{i=1}^I \mathbf{n}^i(t)$. Dans la suite, nous utilisons l'exposant i pour noter la fraction et l'indice j pour la classe et l'indice k pour l'habitat. Notons que le nombre de fractions neutres I n'a pas besoin d'être égal à $\omega_h \times \omega_c$ correspondant au produit du nombre de classes ω_c par le nombre d'habitats ω_h .

Cette méthode de décomposition fournit un cadre mathématique pour décrire et analyser la dynamique de diversité génétique neutre de notre métapopulation structurée en classes. Plus précisément, pour chaque fraction $i \in \{1, \dots, I\}$, on peut définir sa fréquence à l'échelle de la métapopulation p^i , sa fréquence p_k^i dans chaque habitat k et sa fréquence p_{jk}^i dans chaque classe j de chaque habitat k pour tout temps $t \geq 0$:

$$p^i(t) = \frac{\sum_{j=1}^{\omega_h} \sum_{k=1}^{\omega_c} n_{jk}^i(t)}{\sum_{j=1}^{\omega_h} \sum_{k=1}^{\omega_c} N_{jk}(t)} \quad \text{et} \quad p_k^i(t) = \frac{\sum_{j=1}^{\omega_h} n_{jk}^i(t)}{\sum_{j=1}^{\omega_h} N_{jk}(t)} \quad (3.3)$$

$$\text{et} \quad p_{jk}^i(t) = \frac{n_{jk}^i(t)}{N_{jk}(t)} \text{ pour tout } j \in \{1, \dots, \omega_c\} \text{ et } k \in \{1, \dots, \omega_h\} \quad (3.4)$$

À l'échelle de la métapopulation, nous décrivons la diversité neutre γ -diversité, correspondant à la diversité génétique neutre totale dans la métapopulation via l'indice suivant $Div_\gamma(t)$ défini par :

$$Div_\gamma(t) = \left(\sum_{i=1}^I (p^i(t))^2 \right)^{-1} \quad \text{pour tout temps } t > 0. \quad (3.5)$$

Cet indice de diversité correspond à l'inverse de l'indice Simpson (Simpson, 1949) qui est égale à la probabilité que deux individus échantillonnés au hasard dans la métapopulation parmi les classes au moment t appartiennent à la même fraction i . C'est aussi l'inverse de l'homozygotie totale dans la métapopulation. Un indice de diversité élevé indique une grande diversité ou une véritable uniformité de la population : Div_γ est maximale lorsque toutes les fréquences de fractions sont égales, c'est à dire, quand $p^1 = \dots = p^I = 1/I$.

A l'échelle de l'habitat, nous décrivons l' α -diversité neutre correspondant à la diversité génétique neutre moyenne dans les habitats définie par la moyenne harmonique des indices de diversité locaux $Div_{\gamma k}(t)$ dans l'habitat k pondérés par la proportion P_k de la population vivant dans l'habitat k :

$$Div_{\alpha, h}(t) = \left(\sum_{k=1}^{\omega_h} P_k(t) (Div_{\gamma k}(t))^{-1} \right)^{-1} \quad \text{avec} \quad (3.6)$$

$$Div_{\gamma k}(t) = \left(\sum_{i=1}^I (p_k^i(t))^2 \right)^{-1} \quad \text{et} \quad P_k(t) = \frac{\sum_{j=1}^{\omega_c} N_{jk}(t)}{\sum_{j=1}^{\omega_c} \sum_{k=1}^{\omega_h} N_{jk}(t)} \quad (3.7)$$

Cet indice est également l'inverse de l'homozygotie moyenne entre les habitats.

À l'échelle des classes, on peut également définir l' α -diversité neutre correspondant à la diversité génétique neutre moyenne dans l'habitat au sein d'une classe. Elle se définit comme la moyenne harmonique des indices de diversité locale dans une classe $Div_{\gamma jk}(t)$

dans la classe j de l'habitat k pondérés par la proportion P_{jk} dans la métapopulation de la classe j vivant dans l'habitat k :

$$Div_{\alpha,c}(t) = \left(\sum_{j=1}^{\omega_c} \sum_{k=1}^{\omega_h} P_{jk}(t) (Div_{\gamma_{jk}}(t))^{-1} \right)^{-1} \quad \text{avec} \quad (3.8)$$

$$Div_{\gamma_{jk}}(t) = \left(\sum_{j=1}^I (p_{jk}^i(t))^2 \right)^{-1} \quad \text{et} \quad P_{jk}(t) = \frac{N_{jk}(t)}{\sum_{j=1}^{\omega_c} \sum_{k=1}^{\omega_h} N_{jk}(t)} \quad (3.9)$$

Cet indice est également l'inverse de l'homozygotie moyenne entre les classes.

3.2.2 Modèle de démographie et de dispersion.

La matrice de dispersion \mathbf{D} est une matrice de blocs où chaque matrice carrée \mathbf{D}_{kl} est diagonale $\mathbf{D}_{kl} = \text{diag}(d_{kl}^j)$ et le taux de dispersion $0 \leq d_{kl}^j \leq 1$ peut dépendre de la classe $j \in \{1, \dots, \omega_c\}$ des individus quittant l'habitat k pour l'habitat l . De plus, nous avons la relation suivante entre les matrices de dispersion $\mathbf{D}_{kk} = \mathbf{I}_{\omega_h} - \sum_{l=1}^{\omega_h} \mathbf{D}_{lk}$ pour s'assurer que la matrice \mathbf{D} est une matrice de dispersion.

Par exemple, si nous considérons une métapopulation sur deux habitats et structurée en deux classes (juvéniles et adultes), nous écrivons :

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} \mathbf{I}_2 - \mathbf{D}_{12} & \mathbf{D}_{21} \\ \mathbf{D}_{12} & \mathbf{I}_2 - \mathbf{D}_{21} \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad \mathbf{D}_{kl} = \begin{pmatrix} d_{kl}^J & 0 \\ 0 & d_{kl}^A \end{pmatrix} \quad k, l \in \{1, 2\}, \quad (3.10)$$

où d_{kl}^J et d_{kl}^A sont respectivement le taux de dispersion de l'habitat l vers l'habitat k des juvéniles et des adultes dans la population.

La matrice de reproduction ou matrice de projection $\mathbf{F} = \text{diag}(\mathbf{F}_k)_{k \in \{1, \dots, \omega_h\}}$ décrit dans chaque habitat k , la reproduction, la survie et les interactions entre les classes de cet habitat. Donc pour chaque habitat k , la matrice de reproduction \mathbf{F}_k dépend seulement de la population \mathbf{N}_k vivant dans cet habitat k et les coefficients de la matrice doivent être positifs :

$$\text{Les matrices } \mathbf{F}_k[\mathbf{N}_k] \text{ sont positives } \mathbf{N}_k \in (0, \infty)^{\omega_c}. \quad (H_1)$$

De plus, nous supposons que la dépendance à la densité se produit pendant le cycle de vie, éventuellement à différents stades (la reproduction ou la survie qui peuvent dépendre de la taille de la population dans l'habitat) :

$$\text{Les matrices } \mathbf{F}_k[\mathbf{N}_k] \text{ ont des coefficients uniformément bornés sur } (0, \infty)^{\omega_c} \quad (H_2)$$

Par exemple, si nous supposons que notre métapopulation est structurée en deux classes seulement ($\omega_c = 2$), les juvéniles J et les adultes A ($\mathbf{N}_k = (J_k, A_k)$ pour $k \in \{1, \dots, \omega_h\}$), alors la matrice de projection suivante satisfait les hypothèses ci-dessus pour chaque habitat k :

$$\mathbf{F}_k[\mathbf{N}_k] = \begin{pmatrix} (1 - m_k) s_{J_k} & f_k(\mathbf{N}_k) \\ m_k s_{J_k} & s_{A_k} \end{pmatrix} \quad (3.11)$$

où s_{J_k} et s_{A_k} sont les taux de survie respectivement des juvéniles et des adultes, m_k est le taux de maturation et f_k est le taux de fécondité qui dépend de la population $\mathbf{N}_k = (J_k, A_k)$ dans l'habitat k , $f_k(\mathbf{N}_k) = f_{0k} \exp(- (J_k + A_k)/\beta_k)$ où f_{0k} est le taux de fécondité à faible densité et β_k quantifie la dépendance à la densité de la fécondité par rapport à la taille de la population (c'est un coefficient régulateur de la fécondité).

De plus, pour chaque habitat k , nous pouvons quantifier sa qualité par rapport à la métapopulation en utilisant le nombre moyen de descendants par individu par génération R_0^k (voir l'annexe pour une définition détaillée). Si R_0^k est inférieur à 1, alors la population tend à disparaître dans l'habitat k sans migration de l'extérieur et cet habitat est un *puits* pour la métapopulation. Tandis que si R_0^k est supérieur à 1 la population survit sans immigration et cet habitat est une *source* ou un *habitat favorable* dans la métapopulation. Pour l'exemple précédent, nous pouvons calculer explicitement le R_0^k dans chaque habitat k :

$$R_0^k = \frac{f_{0k} m_k s_{J_k}}{[1 - (1 - m_k) s_{J_k}] (1 - s_{A_k})}. \quad (3.12)$$

Dans la suite, nous considérons deux scénarios de métapopulation : (1) métapopulation avec deux habitats favorables ($R_0^k > 1$ pour tout k) et (2) métapopulation source-puits ($R_0^1 > 1$ et $R_0^2 < 1$). Cependant, dans chaque scénario, nous supposons que la métapopulation ne disparaît pas dans le sens où le R_0 de la métapopulation (défini dans Appendice 3.8.1) satisfait :

$$R_0 > 1. \quad (H_3)$$

Sous cette hypothèse, $\mathbf{0}$ est un état stationnaire instable et nous savons d'après le théorème du point fixe que des états stationnaires positifs \mathbf{N}^* existent pour notre modèle satisfaisant :

$$\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]\mathbf{N}^* = \mathbf{N}^*. \quad (3.13)$$

Afin d'assurer l'existence d'un état stationnaire strictement positif, nous supposons l'hypothèse suivante :

$$\begin{aligned} &\text{La matrice } \mathbf{DF}[\mathbf{N}] \text{ est primitive pour tout } \mathbf{N} \in (0, \infty)^{\omega_c \times \omega_h}, \\ &\text{ce qui signifie que pour tout } \mathbf{N} \in (0, \infty)^{\omega_c \times \omega_h}, \\ &\text{il existe } p \text{ tel que } (\mathbf{DF}[\mathbf{N}])^p \text{ est strictement positive.} \end{aligned} \quad (H_4)$$

Cette hypothèse impose aussi que les matrices de dispersion \mathbf{D}_{kl} ne puissent pas être identiquement égales à $\mathbf{0}$ pour tout $l \in \{1, \dots, \omega_h\}$, sinon la matrice $\mathbf{DF}[\mathbf{N}]$ serait réductible. Les états stationnaires \mathbf{N}^* sont strictement positifs d'après le théorème de Perron-Frobenius. En particulier, pour l'exemple ci-dessus avec seulement 1 habitat, nous pouvons calculer l'état d'équilibre strictement positif unique $\mathbf{N}^* = (J^*, A^*)$ comme suit :

$$J^* = \frac{\beta(1 - s_A)}{1 - s_A + m s_J} \ln(R_0) \quad A^* = \frac{\beta m s_J}{1 - s_A + m s_J} \ln(R_0) \quad (3.14)$$

avec R_0 défini par (3.12). Une analyse de stabilité standard montre que cet équilibre devient instable pour un taux de fécondité intrinsèque f_0 élevé et une bifurcation de Hopf apparaît générant des états stationnaires stables périodiques positifs $\mathbf{N}^*(t)$ (voir Fig. 3.1(a), Appendice 3.8 pour les détails). Ce phénomène survient aussi quand la métapopulation est composée de plusieurs habitats (voir Fig. 3.1(b) pour le cas de 2 habitats).

3.3 Dynamique interne d'une métapopulation structurée en classes.

Tout d'abord, nous cherchons à décrire la dynamique des fractions génétiques neutres à l'intérieur de la métapopulation structurée par classes, puis nous étudions l'effet de la structure de classes sur la diversité génétique neutre. Dans les sections suivantes, nous supposons toujours que les hypothèses (H_1) - (H_4) sont satisfaites afin de s'assurer de l'existence d'états stationnaires strictement positifs \mathbf{N}^* .

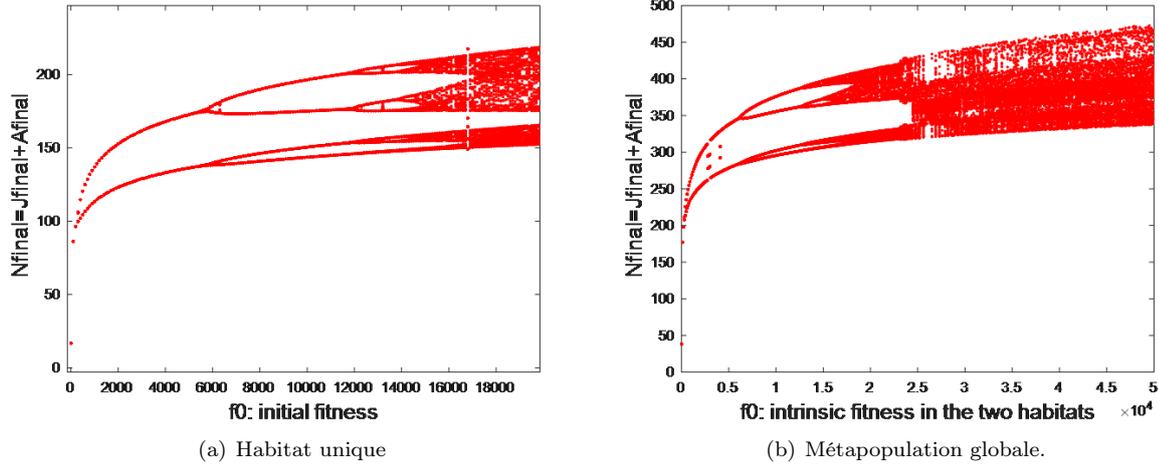


FIGURE 3.1 – Diagramme de bifurcation du modèle (3.1) en fonction de la fécondité f_0 pour un habitat unique (a) et une métapopulation composée de 2 habitats (b). les valeurs de la fécondité dans $(0, 5000)$. Les caractéristiques des habitats sont : $\beta_1 = 15$, $s_{J_1} = 0.7$, $s_{A_1} = 0.8$, $m_1 = 0.7$ et $\beta_2 = 15$, $s_{J_2} = 0.6$, $s_{A_2} = 0.9$, $m_2 = 0.5$.

3.3.1 Dynamique des fractions neutres à l'intérieur d'une métapopulation à l'équilibre.

Désormais, nous supposons que la métapopulation est à l'état d'équilibre, c'est-à-dire $\mathbf{N}(t) = \mathbf{N}^*(t)$ où \mathbf{N}^* est soit un état stationnaire de (3.1) soit un état d'équilibre T -périodique de (3.1). Nous étudions la dynamique d'une fraction neutre particulière \mathbf{n} à l'intérieur de cette métapopulation qui est décrite par l'équation suivante :

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{DF}[\mathbf{N}^*(t)]\mathbf{n}(t) \quad (3.15)$$

Partant de $\mathbf{n}(0)$ tel que $0 \leq n_i(0) \leq N_i^*(0)$ pour tout $i \in \{1, \dots, \omega_c \times \omega_h\}$, nous avons le résultat suivant :

Théorème 2. Soit $\mathbf{n}(t)$ solution de (3.15) avec initialement $\mathbf{n}(0)$ tel que $0 \leq n_i(0) \leq N_i^*(0)$ pour tout $i \in \{1, \dots, \omega_c \times \omega_h\}$, alors :

$$\|\mathbf{n}(t) - p^*\mathbf{N}^*(t)\| \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 0 \quad \text{où } p^* = \frac{\mathbf{v}'\mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}'\mathbf{N}^*(0)} \quad (3.16)$$

et \mathbf{v}' est le vecteur transposé soit du vecteur propre de la transposée de la matrice $\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]$ associé à la valeur principale 1 si \mathbf{N}^* est un état stationnaire soit du vecteur propre de la transposée de la matrice $\mathbf{C} = \prod_{t=0}^{T-1} (\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*(t)])$ si \mathbf{N}^* est un état d'équilibre T -périodique.

Notre résultat, prouvé en section 3.7.1, décrit la dynamique des fractions à l'intérieur de la métapopulation à tous les niveaux. Il fournit une expression analytique de la proportion asymptotique de toute fraction neutre à l'intérieur de la métapopulation. On constate que cette proportion ne dépend ni de la localisation ni de la classe des individus. De plus, dans le cas où la matrice $\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]$ est primitive, nous savons que \mathbf{v} est également strictement positif et donc p^* est strictement positif. Ainsi, dans cette situation, toute fraction initialement présente dans la métapopulation, persistera là où elle est initialement présente mais finira par se répandre sur l'ensemble des habitats et générer des individus dans n'importe quelle classe. Nos résultats montrent d'abord que la richesse de la diversité est préservée à l'échelle globale (toute fraction initialement présente persiste pour toujours). De plus, la richesse de tout habitat et dans toute classe peut être améliorée parce que n'importe quelle fraction se propage et génère des individus de toutes les classes.

Cependant, si la matrice de projection $\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]$ n'est pas primitive ou irréductible, certaines fractions peuvent s'éteindre réduisant la richesse globale de la métapopulation. En effet, considérons une métapopulation composée de 2 habitats dans laquelle les individus peuvent uniquement se déplacer de l'habitat 2 vers l'habitat 1, c'est à dire $\mathbf{D}_{12} = \mathbf{0}$ dans la définition de \mathbf{D} définie dans (3.10). Alors toutes les fractions initialement dans l'habitat 1 s'éteindront, c'est-à-dire $p^* = 0$ dans le théorème précédent (voir Appendice 3.9.1 pour les détails mathématiques). Ainsi, la dispersion a un impact important sur la diversité génétique neutre.

Études analytiques dans le cas d'un seul habitat. De manière générale, il n'est pas facile d'exprimer le vecteur propre \mathbf{v} par rapport à l'équilibre \mathbf{N}^* . Donc, pour avoir un aperçu, examinons un cas simple où toutes les populations sont isolées et ne sont pas connectées entre elles, c'est-à-dire que \mathbf{D} est la matrice d'identité. De plus, nous supposons que les populations sont structurées en deux stades (juvéniles et adultes) et la matrice de reproduction \mathbf{F}_k dans chaque habitat est donnée par l'équation (3.11). Puisque toutes les populations sont isolées, nous pouvons regarder qu'une seule population. Dans cette population, on peut calculer explicitement la proportion asymptotique p^* de toute fraction neutre \mathbf{n} initialement localisée dans cette population de densité $\mathbf{n}(0)$. Dans ce cas, nous pouvons calculer explicitement \mathbf{N}^* et \mathbf{v} (voir section 3.7.3) ce qui donne le résultat suivant :

$$p^* = \frac{(1 - s_A)p_J(0) + (1 - (1 - m)s_J)p_A(0)}{(1 - s_A) + (1 - (1 - m)s_J)} \quad \text{avec} \quad p_J(0) = \frac{n_1(0)}{N_1^*} \quad \text{et} \quad p_A(0) = \frac{n_2(0)}{N_2^*}. \quad (3.17)$$

où $p_J(0)$ et $p_A(0)$ représentent respectivement la proportion initiale de juvéniles et d'adultes dans la population appartenant à la fraction neutre \mathbf{n} . Nous remarquons d'abord que la proportion asymptotique p^* des deux classes diffère vraiment de leurs proportions initiales $p_J(0)$ et $p_A(0)$. La dynamique démographique façonne donc vraiment la proportion de gènes neutres au sein de la population. Par exemple, si initialement les proportions de chaque classe de la fraction sont identiques, c'est-à-dire $p_J(0) = p_A(0)$ alors la proportion asymptotique reste la proportion initiale de la fraction. Cependant, si initialement les proportions de la fraction dans chaque classe sont distinctes, alors leurs proportions asymptotiques à l'échelle de la population seront différentes de leurs proportions initiales. Donc si nous avons deux fractions \mathbf{n}^1 et \mathbf{n}^2 avec initialement la même quantité d'individus, soit $(n_1^1(0) + n_2^1(0)) = (n_1^2(0) + n_2^2(0))$ mais des proportions différentes de juvéniles et d'adultes ($p_J^1(0) \neq p_J^2(0)$ et $p_A^1(0) \neq p_A^2(0)$), alors leurs proportions asymptotiques seront différentes (voir Fig. 3.2). La structure par classe de la population a un impact profond sur la structure génétique de la population.

D'autre part, la proportion asymptotique p^* ne dépend pas des paramètres de fécondité f_0 et β ce qui signifie que la stratégie de reproduction ne joue aucun rôle dans la structure génétique neutre quand on ne regarde qu'un seul habitat. Cependant, la proportion de la fraction dépend essentiellement du taux de maturation m ainsi que des taux de survie s_J et s_A . En particulier, augmenter le temps de maturation qui correspond à la réduction de m , tend à augmenter la proportion asymptotique de la fraction neutre qui a une majorité initiale de juvéniles ($p_J(0) > p_A(0)$) tandis qu'elle diminue sa proportion si initialement la fraction est principalement composée d'adultes ($p_J(0) < p_A(0)$).

Dynamique des fractions dans une métapopulation à l'état d'équilibre : stationnaire ou état d'équilibre périodique. De plus, nos résultats nous permettent de décrire les fractions neutres à l'intérieur de la métapopulation qui ont atteint un équilibre ou un état stationnaire périodique. Dans une métapopulation structurée en classes, cette situation se produit lorsque le taux de fécondité intrinsèque f_{0k} devient grand (un faible taux de

fécondité conduit à un équilibre stable tandis qu'un taux de fécondité élevé conduit à un état périodique stable). Nous montrons que dans les deux situations, les proportions de la fraction dans chaque classe dans chaque habitat de la métapopulation se stabiliseront autour de p^* qui dépend des conditions initiales, des paramètres démographiques et de la dispersion.

De plus, notre modèle déterministe fournit une bonne approximation du modèle stochastique individu-centré classique sous des hypothèses de sélection neutres dans diverses situations : métapopulation qui se stabilise autour d'un équilibre ou d'un état stationnaire périodique (voir Fig. 3.3). Cette approximation est valable à la fois pour le comportement asymptotique et la dynamique transitoire de chaque fraction neutre à l'intérieur de la métapopulation structurée par classes.

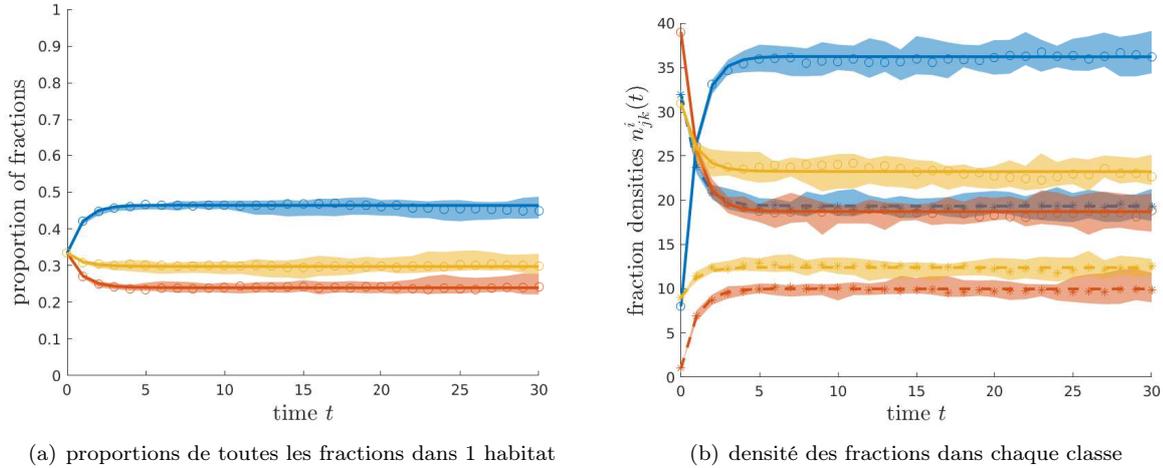


FIGURE 3.2 – Évolution dans le temps de la proportion de 3 fractions dans un seul habitat pour le modèle déterministe (lignes continues et pointillées) et le modèle individu-centré pour $N = 50$ individus (courbes marquées de cercles et les courbes marquées d'étoiles correspondent aux médianes, les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% sur 10^3 simulations). Chaque couleur correspond à une fraction : (a) la proportion totale (juvéniles et adultes) de chaque fraction, (b) la densité de chaque fraction de chaque classe (les courbes continues correspondent aux juvéniles et les courbes en pointillés aux adultes). Caractéristiques de l'habitat $f_{01} = 1.5$, $s_{A_1} = 0.7$, $s_{J_1} = 0.8$, $m_1 = 0.2$, $\beta_1 = 150$.

3.3.2 Dynamique des fractions de la métapopulation qui n'est pas à l'équilibre : cas linéaire

Nous supposons ici que la métapopulation n'est plus à l'état stationnaire initialement afin de capter l'effet de la dynamique transitoire de la métapopulation sur la dynamique des fractions. Cependant, dans cette section, nous ne supposons aucune densité-dépendance dans la dynamique de la métapopulation, c'est-à-dire que les matrices de reproduction \mathbf{F}_k ne dépendent pas de la taille de la population dans l'habitat k mais peuvent dépendre des caractéristiques du milieu. En particulier, l'hypothèse (H_2) peut ne pas être satisfaite. Cependant, les résultats classiques sur les modèles de métapopulation nous assure la convergence vers un équilibre des proportions de chaque classe dans chaque habitat. Dans cette section, nous cherchons à décrire la proportion de toute fraction neutre \mathbf{n}^i à l'intérieur de cette métapopulation qui n'est pas à l'état stationnaire.

Pour la suite, on considère une fraction neutre, notée \mathbf{n} , dans une métapopulation \mathbf{N} décrite par le modèle (3.1). La métapopulation \mathbf{N} et la densité de la fraction \mathbf{n} vérifient le modèle suivant :

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{D}\mathbf{F}\mathbf{n}(t) \quad t \geq 0, \quad (3.18)$$

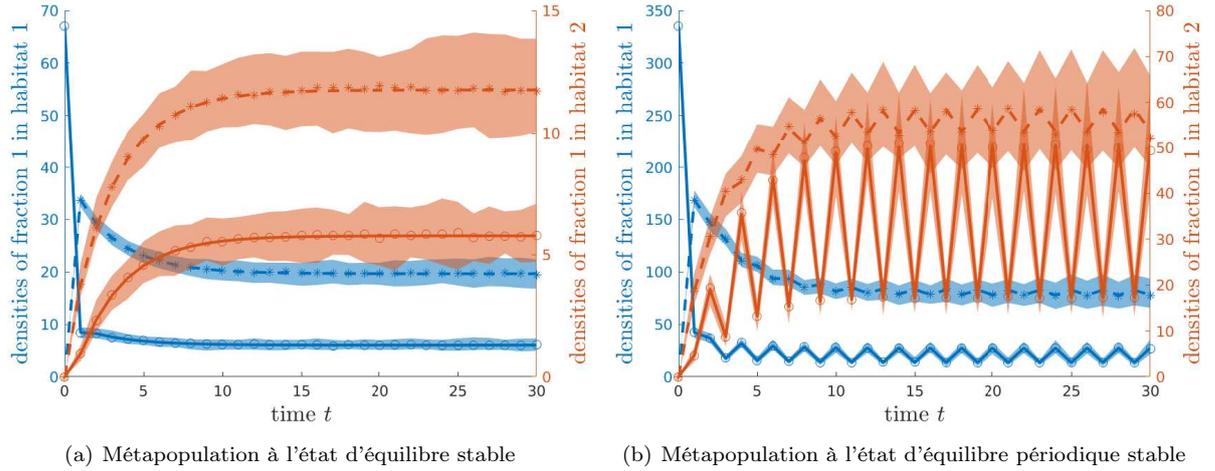


FIGURE 3.3 – Dynamique temporelle d’une fraction neutre dans une métapopulation structurée en classes et composée de 2 habitats connectés et de 2 classes (juvéniles et adultes) : (a) à l’équilibre (faible taux de fécondité $f_{01} = f_{02} = 1.5$) et (b) à l’état d’équilibre périodique (taux de fécondité élevé $f_{01} = f_{02} = 450$) ; pour le modèle déterministe (lignes continues et en pointillées) et le modèle individu-centré pour $N = 50$ individus (les courbes marquées de cercle et d’étoiles correspondent aux médianes et les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% sur 10^3 simulations). Les courbes en bleu correspondent aux densités dans l’habitat 1 et les courbes en rouge aux densités dans l’habitat 2 (les courbes continues correspondent aux juvéniles et les courbes en pointillés aux adultes). Dans l’habitat 1 : $s_{A_1} = 0.8$, $s_{J_1} = 0.7$, $m_1 = 0.8$, $\beta_1 = 150$, $\varepsilon_{12} = 0.1$ et dans l’habitat 2 : $s_{A_2} = 0.9$, $s_{J_2} = 0.6$, $m_2 = 0.5$, $\beta_2 = 150$ et $\varepsilon_{21} = 0.2$

où \mathbf{D} et \mathbf{F} satisfont les hypothèses (H_1) , (H_3) et (H_4) et initialement nous avons $0 \leq n_i(0) \leq N_i(0)$ pour tout $i \in \{1, \dots, \omega_s \times \omega_h\}$.

En utilisant les propriétés de la dispersion et de la matrice de reproduction, nous avons le résultat suivant :

Théorème 3. Soient \mathbf{N} et \mathbf{n} la solution de (3.18) en partant d’une condition initiale strictement positive $\mathbf{N}(0)$ et $\mathbf{n}(0)$ telle que $0 \leq n_i(0) \leq N_i(0)$ pour tout $i \in \{1, \dots, \omega_h \times \omega_c\}$. Alors :

$$\frac{n_i(t)}{N_i(t)} \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} p^* \text{ pour tout } i \in \{1, \dots, \omega_h \times \omega_c\} \text{ où } p^* = \frac{\mathbf{v} \cdot \mathbf{n}(0)}{\mathbf{v} \cdot \mathbf{N}(0)} \quad (3.19)$$

où \mathbf{N}^* et \mathbf{v} sont respectivement les vecteurs propres de la matrice \mathbf{DF} et de sa transposée associés à la valeur propre principale $\lambda > 1$.

Notre résultat, prouvé dans la section 3.7.2 montre que toute fraction converge vers une proportion strictement positive de la métapopulation grâce au fait que la matrice de projection \mathbf{DF} est primitive même si la métapopulation n’est pas initialement à l’équilibre. De plus, cette convergence se fait géométriquement vite avec un taux donné par le rapport entre la valeur propre principale et le maximum de valeur absolue des valeurs propres restantes de \mathbf{DF} .

3.4 Effet de la structure de classes sur la diversité génétique neutre

Nos premiers résultats apportent quelques éclairages sur la richesse de la diversité génétique neutre d’une métapopulation composée de populations structurées en classes et localisées dans des habitats hétérogènes. Maintenant, nous cherchons à comprendre l’effet

de cette structure de classes et en particulier l'effet de la classe des juvéniles sur le maintien de la diversité à la fois à l'échelle locale à travers l' α -diversité au sein d'un habitat et dans chacune de ses classes et à l'échelle globale grâce à la γ -diversité. Nos premiers résultats montrent déjà qu'en temps long, les indices de diversité à l'échelle locale et globale sont identiques. Ainsi, si la métapopulation initiale est composée de I fractions de densité \mathbf{n}^i , les indices de diversité $Div_\gamma(t)$, $Div_{\alpha_h}(t)$ et $Div_{\alpha,c}(t)$ définis respectivement par (3.5), (3.6) et (3.8), convergent vers l'indice de diversité asymptotique suivant Div :

$$Div = \lim_{t \rightarrow \infty} Div_\gamma(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} Div_{\alpha_h}(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} Div_{\alpha,c}(t) = \left(\sum_{i=1}^I (p_i^*)^2 \right)^{-1} \quad (3.20)$$

où p_i^* est la proportion asymptotique donnée par le théorème 2 associée à la fraction i de densité initiale $\mathbf{n}^i(0)$.

Plus précisément, dans les sections suivantes, nous nous concentrons sur une métapopulation située dans 2 habitats et dont le cycle de vie de chaque population est composé d'un stade juvénile suivi d'un stade adulte. La matrice de reproduction est décrite par (3.11) dans chaque habitat. Les différents individus peuvent se déplacer d'un habitat vers un autre avec des taux différents décrits par \mathbf{D} définis par (3.10).

Selon notre résultat précédent, les proportions asymptotiques p_i^* de chaque fraction neutre présente dans la métapopulation dépendent à la fois de la capacité de dispersion de la population ainsi que de sa reproduction structurée par classe. Ainsi, nous sommes en mesure d'étudier comment la diversité génétique neutre est conditionnée par : (1) la durée de développement qui dépend du taux de maturation m , (2) le taux de survie des différentes classes s_A et s_J et (3) leurs taux de dispersion d_{kl}^J et d_{kl}^A .

3.4.1 Un stade juvénile long peut favoriser la diversité génétique neutre.

Nous étudions d'abord l'effet du stade juvénile sur la diversité. Plus précisément, nous nous concentrons sur le taux de maturation m . Si m est petit, le temps moyen de maturation est grand ce qui peut correspondre à un développement retardé, tandis que si m est grand, le temps moyen de maturation diminue ce qui peut correspondre à un développement précoce.

Description analytique dans le cas d'un habitat. Nous regardons d'abord le cas simple où la métapopulation n'est composée que d'un seul habitat et structurée en 2 classes : juvéniles et adultes. La métapopulation est à l'équilibre $\mathbf{N}^* = (J^*, A^*)$ et il n'y a que 2 fractions neutres \mathbf{n}^1 initialement composée uniquement de juvéniles ($\mathbf{n}^1(0) = (J^*, 0)$) et \mathbf{n}^2 uniquement composée d'adultes initialement ($\mathbf{n}^2(0) = (0, A^*)$). Dans ce cas, nous déduisons de notre formule explicite (3.17) sur la proportion asymptotique p^* des fractions neutres, le résultat analytique suivant sur la diversité d'une telle métapopulation à l'équilibre.

Proposition 11. *Soit \mathbf{N}^* la solution stationnaire de (3.1), composée de 2 fractions $\mathbf{n}^1(0) = (J^*, 0)$ et $\mathbf{n}^2(0) = (0, A^*)$. Alors la diversité asymptotique Div définie par (3.20) vérifie les propriétés suivantes :*

- Si $s_J \leq s_A$ alors Div est décroissante avec la maturation m .
- Si $s_J \geq s_A$ alors Div atteint un maximum $\bar{m} = 1 - s_A/s_J$ et Div est croissante avec la maturation m si $m \leq \bar{m}$ et Div est décroissante avec la maturation m si $m \geq \bar{m}$.

Ce résultat analytique, prouvé dans la section 3.7.3, montre qu'un faible taux de maturation tend à favoriser la diversité tandis qu'un taux de maturation plus élevé érodera la diversité (voir Fig. 3.4(b)). Ainsi, notre résultat analytique fournit un nouvel éclairage

sur l'effet bénéfique du stade juvénile sur la diversité génétique (Austerlitz et al., 2000). De plus, nous voyons que la diversité est plus élevée lorsque les juvéniles sont moins susceptibles de mourir que les adultes ($s_J > s_A$) (voir la courbe bleue sur la Fig. 3.4(a)). Cependant, notre résultat montre aussi que si les juvéniles sont plus susceptibles de mourir que les adultes ($s_A > s_J$), la diversité est favorisée lorsque le temps de maturation augmente (voir courbe orange sur la Fig. 3.4(a)). Cette compensation possible entre stratégie de reproduction et qualité de l'habitat a déjà été proposée pour expliquer la diversité génétique chez diverses espèces de saumons sauvages (Valiente et al., 2005).

La qualité de l'habitat peut atténuer l'effet bénéfique du stade juvénile dans la métapopulation. Pour une métapopulation constituée d'habitats favorables, nous montrons également que la maturation tend à favoriser la diversité (voir Fig. 3.4(b)). Cependant, l'effet des taux de survie pourrait être atténué par la dispersion entre les deux populations. En effet, nous voyons que si les juvéniles sont plus susceptibles de mourir dans les deux habitats $s_{Jk} < s_{Ak}$, la diversité est plus préservée si le stade juvénile est long (voir courbe bleue sur la Fig. 3.4(b)). Inversement, si les adultes ont plus de chances de survivre que les juvéniles dans les deux habitats ($s_{Jk} > s_{Ak}$) alors la diversité augmente si la maturation dure moins longtemps (voir la courbe violette sur la Fig. 3.4(b)). Cependant, lorsque les survies dans les habitats sont différentes, les deux situations peuvent se produire (voir les courbes orange et rouge sur la Figure 3.4(b)). Dans ce cas, nous voyons que la migration devrait également jouer un rôle important sur la diversité génétique (elle est étudiée dans la section suivante).

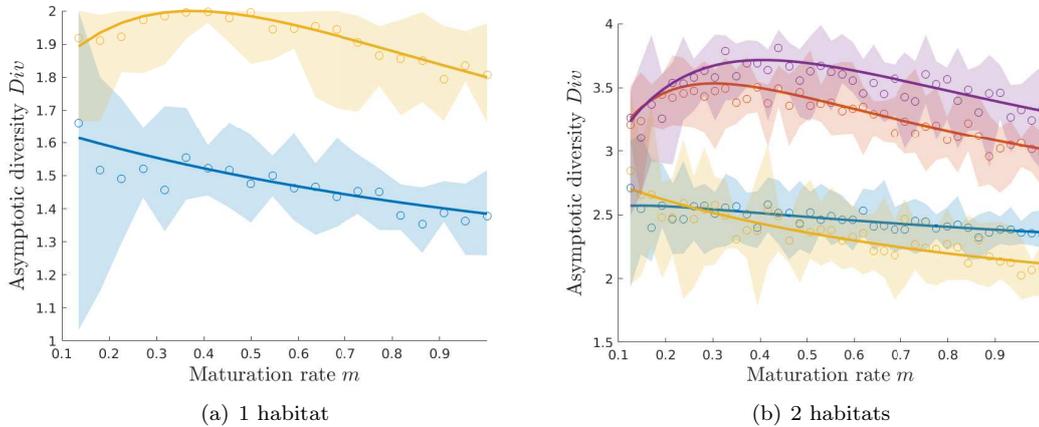


FIGURE 3.4 – Effet du taux de maturation m sur la diversité asymptotique Div : (a) dans une population avec un seul habitat et (b) dans une métapopulation répartie sur deux habitats ($\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = 0.1$) pour le modèle déterministe (courbes continues) et pour un modèle individu-centré pour $N = 50$ individus (courbes marquées de cercles correspondent aux médianes et les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% pour 10^3 simulations). Chaque couleur correspond aux différents taux de survie : pour l'habitat unique et pour l'habitat 1 ($(s_{J1}, s_{A1}) = (0.5, 0.8)$) courbes en bleu et en rouge ; $(s_{J1}, s_{A1}) = (0.8, 0.5)$ courbes en orange et en violet). Dans le second habitat ($(s_{J2}, s_{A2}) = (0.6, 0.9)$) courbes en bleu et en orange et $(s_{J2}, s_{A2}) = (0.9, 0.6)$ courbes en rouge et en violet). Les caractéristiques de fécondité sont : $f_{01} = f_{02} = 1.5$ et $\beta_1 = \beta_2 = 150$.

3.4.2 La survie des adultes peut favoriser une diversité génétique neutre jusqu'à un certain point

Nous étudions l'impact de la survie des adultes sur la diversité génétique neutre. Dans le cas d'une seule population, nos résultats analytiques montrent que la diversité est plus grande lorsque le taux de survie des adultes est élevé et le taux de maturation est

faible ou lorsque le taux de survie est faible et le taux de maturation est élevé. De plus, nous voyons que la diversité atteint un maximum lorsque la survie des adultes satisfait $s_A = s_A^* := (1 - m)s_J$. Si cette valeur est inférieure au seuil critique de survie en dessous duquel la population s'éteint, la diversité diminue avec la survie des adultes (voir les courbes bleues sur la Fig. 3.5). Inversement, lorsque le seuil critique est inférieur à s_A^* , la diversité est en fait maximale en s_A^* (voir Appendice 3.7.3 pour plus de détails). Pour une métapopulation, ce phénomène se produit également. Cependant, l'effet antagoniste de la survie et du taux de maturation est moins important. (voir Fig. 3.5(b)). Ceci s'explique en partie par les interactions entre les populations dues à la migration d'individus entre les habitats.

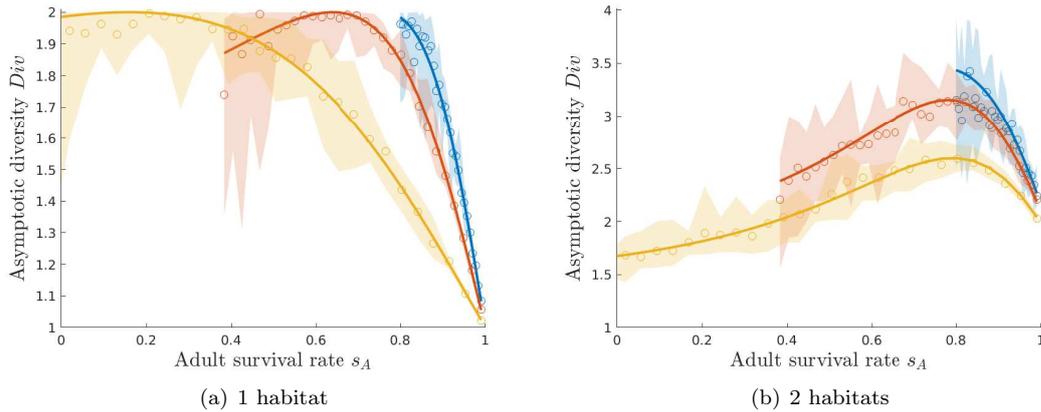


FIGURE 3.5 – Effet de la survie des adultes s_A sur la diversité asymptotique Div : (a) dans une population à un seul habitat et (b) dans une métapopulation constituée de deux habitats ($\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = 0.1$) pour le modèle déterministe (courbes continues) et modèle individu-centré pour $N = 50$ individus (les courbes marquées de cercles correspondent aux médianes et les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% pour 10^3 simulations). Chaque couleur correspond à des taux de maturation différents : courbes en bleu $m = 0.05$, courbes en rouge $m = 0.2$ et courbes en orange $m = 0.8$; caractéristiques des habitats : $s_{J1} = 0.8$, $s_{J2} = 0.6$, $s_{A2} = 0.9$, $f_{01} = f_{02} = 1.5$ et $\beta_1 = \beta_2 = 150$.

3.5 Effet croisé de la migration et de la structure de classe sur la diversité

Un autre processus important qui structure la diversité génétique dans une métapopulation est la dispersion. Nous étudions d'abord l'effet de la dispersion seule sur la diversité d'une métapopulation structurée en classes, puis nous montrons comment la reproduction et la dispersion influencent la diversité.

3.5.1 Effet de la migration des populations sur la diversité

Nous regardons d'abord une métapopulation structurée en deux classes (juvéniles et adultes) sur 2 habitats favorables connectés ($R_0^k > 1$) qui est à l'équilibre, $\mathbf{N}(t) = \mathbf{N}^*$ pour tous $t > 0$. Nous décomposons la métapopulation en 4 fractions neutres \mathbf{n}^i qui représentent initialement chacune des classes dans les différents habitats c'est à dire que chaque $\mathbf{n}^i(0) = (n_j^i(0))$ satisfait $n_j^i(0) = 0$ pour $j \neq i$ et $n_i^i(0) = N_i^*$ pour $i \in \{1, \dots, 4\}$. En utilisant nos résultats précédents 2, nous étudions l'effet de la migration sur la diversité asymptotique Div définie par (3.20).

Nous constatons tout d'abord que la migration tend à favoriser la diversité lorsqu'elle est symétrique, c'est-à-dire $\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21}$. En effet, le maximum des courbes dans la Fig. 3.6

est atteint pour des taux de migration similaires et le pic augmente lorsque les taux de migration augmentent (le pic des courbes bleues atteint pour $\varepsilon_{kl} = 0,05$ est inférieur au pic des courbes oranges atteint pour $\varepsilon_{kl} = 0,8$). Cependant, lorsque les flux sont différents ($\varepsilon_{12} \neq \varepsilon_{21}$), la migration peut être délétère entraînant une forte érosion de la diversité. Dans la Fig. 3.6, la diversité diminue lorsque les taux de migration s'éloignent de l'extremum atteint pour une dispersion symétrique.

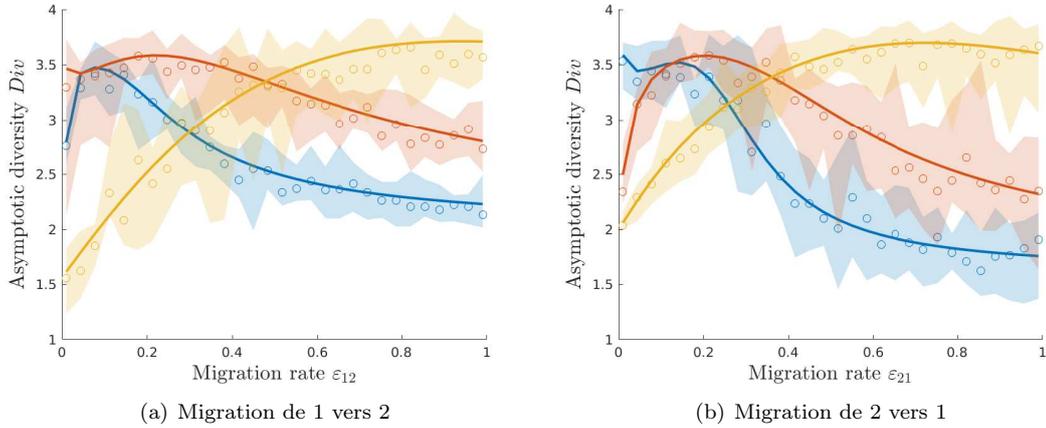


FIGURE 3.6 – Effets des taux de migration ε_{kl} sur la diversité asymptotique Div pour un modèle déterministe (courbes continues) et le modèle individu-centré pour $N = 50$ individus (les courbes marquées de cercles correspondent aux médianes et les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% pour 10^3 simulations). Les différentes couleurs correspondent à différentes valeurs de la migration respectivement ε_{21} figure (a) et ε_{12} figure (b) (courbe bleue $\varepsilon_{ij} = 0.05$, rouge $\varepsilon_{ij} = 0.2$ et orange $\varepsilon_{ij} = 0.6$). Les caractéristiques des habitats sont : $s_{J1} = 0.8$, $s_{A1} = 0.5$, $s_{J2} = 0.6$, $s_{A2} = 0.9$, $m_1 = m_2 = 0.3$, $f_{01} = f_{02} = 1.5$ et $\beta_1 = \beta_2 = 150$.

3.5.2 Effet de la migration des individus sur la diversité

Nous regardons maintenant l'effet de la migration des différentes classes à l'intérieur de chaque population. Nous supposons que le taux de migration pour chaque classe est symétrique d'un habitat à l'autre, soit $\varepsilon_{kl}^J = \varepsilon_{lk}^J$ et $\varepsilon_{kl}^A = \varepsilon_{lk}^A$ pour tous les habitats k, l dans $\{1, 2\}$.

Nous montrons que l'effet de la migration sur la diversité dépend essentiellement des taux de survie relatifs de chaque classe s_{J_k} et s_{A_k} et du taux de maturation m_k dans chaque habitat k . En général, lorsque les juvéniles sont plus résistants que les adultes dans chaque habitat ($s_{J_k} > s_{A_k}$), la diversité ne dépend pas fondamentalement de la migration relative des juvéniles et des adultes (voir les courbes violettes sur la Fig. 3.7). Cependant, lorsque les adultes sont plus résistants que les juvéniles, la diversité est plus grande lorsque les adultes dispersent plus que les juvéniles (voir les courbes bleues Fig. 3.7). La durée de la phase juvénile et l'hétérogénéité des habitats peuvent compenser ce comportement (voir les courbes orange et rouge en Fig. 3.7). Lorsque la phase juvénile est longue $m \ll 1$, la diversité augmente lorsque les adultes se déplacent plus que les juvéniles (voir les courbes orange dans Fig. 3.7). Cependant, lorsque le stade juvénile est court, la diversité peut rester élevée même si les juvéniles dispersent plus que les adultes (comparez les courbes rouges de la Fig. 3.7).

3.6 Conclusion et discussion

Dans ce chapitre, nous avons étudié l'effet de la structure de classe d'une métapopulation sur sa diversité à l'aide d'un modèle mathématique déterministe. Notre modèle est un

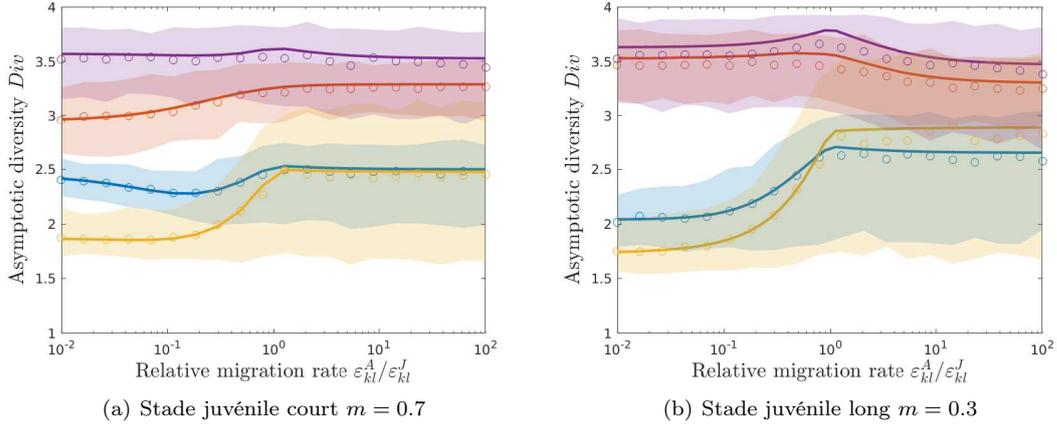


FIGURE 3.7 – Effet des taux de migration relatifs par classe $\varepsilon_{kl}^A/\varepsilon_{kl}^J$ sur la diversité Div lorsque le stade juvénile est soit court ($m_k = 0,7$ voir Figure(a)) soit long ($m_k = 0,3$ voir Figure(b)) pour le modèle déterministe (courbes continues) et le modèle individu-centré pour $N = 50$ individus (les courbes marquées de cercles correspondent aux médianes et les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% pour 10^3 simulations). Les courbes correspondent à la moyenne de la diversité asymptotique Div sur 40 taux de migration différents ε_{kl}^A et ε_{kl}^J dont le rapport est constant et varie de 10^{-2} à 10^2 . Chaque couleur correspond à différents taux de survie (voir Fig. 3.4).

modèle de métapopulation classique (Holt, 1985a) que l'on a combiné avec un modèle matriciel de projection en temps discret qui est reconnu comme un descripteur robuste des populations structurées en classes (Neubert and Caswell, 2000). Notre approche nous a permis de décrire la dynamique de chacune des fractions neutres composant la métapopulation soit à l'équilibre, soit évoluant dans le temps. En particulier, dans le modèle linéaire, nous avons traité des métapopulations qui ne sont pas initialement à l'équilibre et nous avons décrit le comportement transitoire ainsi que le comportement à long terme de la métapopulation et sa diversité génétique neutre. De plus, pour le modèle non linéaire, nous avons été en mesure de décrire la dynamique complète des fractions génétiques neutres soit dans une métapopulation qui a déjà atteint son équilibre stationnaire, soit dans une métapopulation qui fluctue périodiquement. Notre caractérisation analytique de la proportion de chaque fraction neutre en temps long nous a fourni des informations quantitatives sur l'effet de la structure de classes, sur la dispersion et la qualité de l'habitat et sur la diversité de la métapopulation à l'échelle locale et globale. De plus, nous avons montré que nos résultats analytiques se rapprochent bien de la dynamique des modèles classiques individu-centré.

Premièrement, nous avons montré que la structure de classes influence la proportion asymptotique de chaque fraction même dans un seul habitat. En effet, nous avons montré que si plusieurs fractions sont également réparties dans la population mais avec des proportions différentes dans chaque classe, alors asymptotiquement leurs proportions seront différentes. Elles dépendront à la fois de la répartition initiale de chaque classe de la population ainsi que de la dynamique de la population. Cependant, la fécondité ne semble pas influencer cette distribution asymptotique. Cet effet de la structure des classes sur la diversité a déjà été observé expérimentalement sur l'herbivore d'eau douce *Daphnia pulex* (Nelson et al., 2005).

De plus, la présence d'une phase juvénile dans une population en expansion est connue pour avoir un profond impact sur la diversité génétique (Austerlitz et al., 2000). Grâce à notre approche mathématique, nous sommes en mesure de quantifier l'impact de chaque paramètre démographique sur la diversité d'une seule population. En particulier, nous avons montré qu'une longue phase juvénile favorise toujours la diversité lorsque les juvéniles souffrent d'un taux de mortalité plus élevé que les adultes. La maturation contre-

balance la perte due à la mortalité qui préserve la diversité au stade juvénile et préserve ainsi la diversité à l'échelle de la population. Inversement, lorsque les juvéniles ont plus de chances de survivre que les adultes, une phase juvénile plus longue déséquilibre la diversité juvénile et érode ainsi la diversité globale. Ainsi, nous voyons à partir de la caractérisation mathématique que la diversité est favorisée par une phase juvénile longue si la différence de survies entre juvéniles et adultes n'est pas trop grande.

Cet effet de la stratégie de reproduction sur la diversité génétique a déjà été observé expérimentalement sur le saumon sauvage (Valiente et al., 2005). Ils ont montré que la diversité ne dépend pas de la latitude. Cependant, la maturation augmente avec la latitude et l'environnement devient moins favorable avec une petite latitude. Nos résultats montrent que le taux de maturation peut contrebalancer la perte de diversité lorsque la survie des adultes diminue, ce qui montre que la stratégie de reproduction peut expliquer la diversité génétique. Ce comportement persiste au sein de la métapopulation. Cependant, il pourrait être accentué ou réduit par la dispersion entre les populations composant la métapopulation et par l'hétérogénéité entre les habitats. Si la mortalité et le comportement de dispersion des différentes classes de la population dans chaque habitat sont similaires, une phase juvénile longue favorise toujours la diversité.

Nous retrouvons le fait que la dispersion a un impact profond sur la structure génétique neutre d'une métapopulation (Wright, 1949; Lynch, 1988). En particulier, lorsque la migration entre habitats est symétriques $\varepsilon_{kl} = \varepsilon_{lk}$, la dispersion favorise la diversité aidant à équilibrer les différentes densités de fractions sur les habitats. Cependant, nous avons montré que l'augmentation ou la diminution de la dispersion vers un habitat peut avoir des conséquences néfastes sur la diversité. Cette asymétrie de dispersion entre habitats peut se produire lorsque des individus tentent de s'échapper d'un habitat devenu inadapté et néfaste à leur survie à cause d'un changement d'environnement par exemple de mauvaise qualité dans le contexte d'un changement environnemental (Jenouvrier et al., 2017a). En particulier, si la dispersion d'un habitat favorable vers un habitat défavorable est faible en comparaison de la dispersion inverse, alors la diversité est faible. Cette situation montre que la désertion des habitats défavorables ou des puits afin de survivre pourrait mettre en danger la diversité de la métapopulation entière.

Nous avons également montré que la capacité de dispersion des différentes classes a également un impact sur la diversité génétique. Cet effet dépend des caractéristiques démographiques des différents habitats. En particulier, nous avons montré que la dispersion des adultes favorise la diversité lorsque la mortalité des juvéniles est supérieure à la mortalité des adultes, alors qu'elle n'a aucun effet lorsque la mortalité des juvéniles est inférieure à la mortalité des adultes. Cependant, lorsque l'habitat devient hétérogène, l'effet de la dispersion peut changer, mais cet effet reste faible comparé à l'effet de dispersion globale ou des caractéristiques démographiques.

Nous avons décrit également la dynamique interne des états stationnaires périodiques. Nous avons montré que la proportion asymptotique des fractions ne dépend pas du temps. Ainsi, il en résulte que la diversité associée à ces états d'équilibre périodiques ne dépend pas non plus du temps.

3.7 Preuves des résultats

3.7.1 Preuve du Théorème 2

Cas d'équilibre stationnaire. Soient \mathbf{F} et \mathbf{D} satisfaisant les hypothèses (H_1) - (H_4) et soit \mathbf{N}^* un état stationnaire de l'équation (3.1), qui est définie par $\mathbf{N}^* = \mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]\mathbf{N}^*$. Soit $\mathbf{n}(t)$ solution de (3.15) avec à l'état initial $\mathbf{n}(0)$ tel que $0 \leq n_i(0) \leq N_i^*$ pour tout $i \in \{1, \dots, m\}$

avec $m = \omega_c \times \omega_h$. Alors :

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]\mathbf{n}(t) := \mathbf{A}\mathbf{n}(t) \quad (3.21)$$

où la matrice \mathbf{A} est primitive d'après l'hypothèse (H_4) .

Utilisant le théorème de Perron-Frobenius, on sait que la valeur propre principale de \mathbf{A} est 1 avec \mathbf{N}^* pour vecteur propre strictement positif associé. Notons $(\mathbf{p}_2, \dots, \mathbf{p}_m)$ les vecteurs propres suivants associés aux valeurs propres $(\lambda_2, \dots, \lambda_m)$ tels que $|\lambda_i| < 1$ pour tout $i \in \{2, \dots, m\}$ et la matrice $\mathbf{P} = (\mathbf{N}^*, \mathbf{p}_2, \dots, \mathbf{p}_m)$. Alors on peut représenter $\mathbf{n}(t)$ comme suit :

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{P}\mathbf{B}^t\mathbf{P}^{-1}\mathbf{n}(0), \quad \text{pour tout } t > 0, \quad (3.22)$$

où \mathbf{B} est une matrice de la forme suivante avec les valeurs propres sur sa diagonale :

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & * & \cdots & * \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & * \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \lambda_m \end{pmatrix}. \quad (3.23)$$

On en déduit le comportement asymptotique suivant de \mathbf{n} quand $t \rightarrow \infty$:

$$\mathbf{n}(t) \rightarrow \mathbf{P} \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{P}^{-1}\mathbf{n}(0) \quad \text{as } t \rightarrow \infty. \quad (3.24)$$

De plus, nous savons que \mathbf{P}^{-1} est la matrice où chaque ligne est égale aux vecteurs propres $(\mathbf{v}, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_m)$ de la transposée de la matrice \mathbf{A} . Finalement, on obtient :

$$\mathbf{n}(t) \rightarrow \frac{\mathbf{v}'\mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}'\mathbf{N}^*} \mathbf{N}^* \quad \text{quand } t \rightarrow \infty \quad (3.25)$$

où le $'$ désigne la transposition. Ceci conclut la première partie du théorème 2.

Cas d'équilibre périodique. Soient \mathbf{F} et \mathbf{D} satisfaisant les hypothèses (H_1) - (H_4) et soit $\mathbf{N}^*(t)$ un état d'équilibre T -périodique de l'équation (3.1), c'est à dire tel que $\mathbf{N}^*(t+T) = \mathbf{N}^*(t)$ pour tout $t > 0$. Soit $\mathbf{n}(t)$ solution de (3.15) avec $\mathbf{n}(0)$ telle que $0 \leq n_i(0) \leq N_i^*(0)$ pour tout $i \in \{1, \dots, m\}$ où $m = \omega_c \times \omega_h$. Alors :

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{DF}[\mathbf{N}^*(t)]\mathbf{n}(t) := \mathbf{A}(t)\mathbf{n}(t) \quad (3.26)$$

où la matrice $\mathbf{A}(t)$ est T -périodique puisque l'état d'équilibre \mathbf{N}^* est T -périodique. D'après le théorème de Floquet, nous pouvons décomposer \mathbf{n} comme suit :

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{P}(t)\mathbf{B}^t\mathbf{P}^{-1}(0)\mathbf{n}(0), \quad \text{pour tout } t > 0. \quad (3.27)$$

où $\mathbf{P}(t)$ est la matrice T -périodique construite à partir de la solution T -périodique \mathbf{N}^* de (3.1) et $(\mathbf{p}_2, \dots, \mathbf{p}_m)$ les solutions T -périodiques associées aux exposants de Floquet $(\lambda_2, \dots, \lambda_m)$:

$$\mathbf{P}(t) = \begin{pmatrix} N_1^*(t) & p_{21}(t) & \cdots & p_{m1}(t) \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ N_m^*(t) & p_{2m}(t) & \cdots & p_{mm}(t) \end{pmatrix} \quad \text{pour tout } t > 0. \quad (3.28)$$

La matrice \mathbf{B} est de la forme suivante avec les exposants de Floquet sur la diagonale :

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & * & \cdots & * \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & * \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \lambda_m \end{pmatrix} \quad (3.29)$$

De plus, on sait que λ_i est un exposant de Floquet si et seulement si $\mathbf{p}_i(t)\lambda_i^t$ est une solution de (3.1), où \mathbf{p}_i est une solution T -périodique, c'est à dire telle que $\mathbf{p}_i(t+T) = \mathbf{p}_i(t)$ pour tout $t \geq 0$. Ainsi, il nous suffit de trouver ses T premières composantes $\mathbf{p}_i(0), \dots, \mathbf{p}_i(T-1)$. Ces composantes satisfont le problème suivant associées au calcul des valeurs propres :

$$\begin{aligned} \lambda_i \begin{pmatrix} \mathbf{p}_i(0) \\ \vdots \\ \mathbf{p}_i(T-1) \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} 0 & \cdots & \cdots & 0 & \mathbf{A}(T-1) \\ \mathbf{A}(0) & \ddots & & \vdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & \mathbf{A}(T-2) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{p}_i(0) \\ \vdots \\ \mathbf{p}_i(T-1) \end{pmatrix} \\ &= \mathcal{A} \begin{pmatrix} \mathbf{p}_i(0) \\ \vdots \\ \mathbf{p}_i(T-1) \end{pmatrix} \end{aligned} \quad (3.30)$$

où \mathcal{A} est une matrice carrée de taille $Tm \times Tm$. Alors, les valeurs propres de \mathcal{A} sont les valeurs propres de \mathbf{B} et les vecteurs propres associés sont les solutions fondamentales périodiques $\mathbf{P}(t)$. On peut ainsi caractériser les solutions périodiques \mathbf{p} en utilisant cette matrice étendue \mathcal{A} .

La matrice \mathcal{A} est positive irréductible, alors le théorème de Perron-Frobenius assure que la valeur propre 1 associée au vecteur propre strictement positif $\mathbf{N}^* = (\mathbf{N}^*(0), \dots, \mathbf{N}^*(T-1))$ est le rayon spectral de la matrice et elle est simple. De plus, son vecteur propre à gauche associé est aussi positif et simple. Nous savons aussi que \mathcal{A} a T valeurs propres de valeur absolue 1 associées à des vecteurs propres obtenus par permutation circulaire de \mathbf{N}^* et toutes les autres valeurs propres ont des valeurs absolues strictement inférieures à 1. On en déduit qu'il n'y a qu'un seul exposant Floquet de valeur 1 et que tous les autres exposants sont de valeur absolue inférieure à 1, $|\lambda_i| < 1$ pour tout $i \in \{2, \dots, m\}$

On en déduit ainsi le comportement asymptotique de \mathbf{n} :

$$\mathbf{n}(t) \rightarrow \mathbf{P}(t) \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{P}^{-1}(0)\mathbf{n}(0) \quad \text{quand } t \rightarrow \infty. \quad (3.31)$$

Ainsi, on peut calculer la matrice $\mathbf{P}^{-1}(0)$ en utilisant les vecteurs propres à gauche de la matrice $\mathbf{C} = \prod_{i=1}^{T-1} \mathbf{A}(i)$. Nous pouvons montrer que $(\mathbf{N}^*(0), \mathbf{p}_2(0), \dots, \mathbf{p}_m(0))$ sont les vecteurs à droite associés aux valeurs propres $(1, \lambda_2^T, \dots, \lambda_m^T)$ de la matrice \mathbf{C} . D'après le théorème de Perron-Frobenius, tous ces vecteurs propres sont simples et il existe des vecteurs propres à gauche $(\mathbf{v}(0), \mathbf{v}_2(0), \dots, \mathbf{v}_m(0))$ tels que $\mathbf{v}(0)$ a toutes ses composantes positives. De plus, si nous supposons que $\mathbf{v}(0)' \mathbf{N}^*(0) = 1$ et $\mathbf{v}_i(0)' \mathbf{p}_i(0) = 1$ pour tout $i \in \{2, \dots, m\}$, alors la matrice $\mathbf{p}(0) = (\mathbf{v}(0)', \mathbf{v}_2(0)', \dots, \mathbf{v}_m(0)')$, où $'$ est l'opérateur

transposé, vérifie $\mathbf{p}(0) = \mathbf{P}^{-1}(0)$. Nous obtenons finalement que :

$$\mathbf{P}(t) \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{P}^{-1}(0) \mathbf{n}(0) = \frac{\mathbf{v}(0)' \mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}(0)' \mathbf{N}^*(0)} \mathbf{N}^*(t) \quad (3.32)$$

ce qui conclut le théorème 2.

3.7.2 Preuve du théorème 3, cas linéaire

On considère le modèle défini par l'équation (3.1) : $\mathbf{N}(t+1) = \mathbf{DF} \mathbf{N}(t) := \mathbf{A} \mathbf{N}(t)$ avec $\mathbf{A} = \mathbf{DF}$ et $\mathbf{N}(0) \in (0, \infty)^m$ où $m = \omega_h \times \omega_c$. Soit \mathbf{n} une fraction neutre qui satisfait $\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A} \mathbf{n}(t)$ avec initialement $\mathbf{n}(0)$ tel que $0 \leq n_i(0) \leq N_i(0)$.

Puisque $\mathbf{A} = \mathbf{DF}$ est une matrice primitive positive, le théorème de Perron-Frobenius fournit l'existence d'une valeur propre principale λ associé à un vecteur propre strictement positif \mathbf{N}^* . De plus, cette valeur propre est simple et les autres valeurs propres $\lambda_2, \dots, \lambda_m$ vérifient $|\lambda_i| < \lambda$ pour tout $i \in \{2, \dots, m\}$. Nous savons que :

$$\mathbf{N}(t) = \mathbf{A}^t \mathbf{N}(0) \quad \text{et} \quad \mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^t \mathbf{n}(0) \quad \text{pour tout } t > 0. \quad (3.33)$$

Puis en utilisant le vecteur propre \mathbf{v} de la transposée de la matrice \mathbf{A} associé à la valeur propre principale λ , nous déduisons d'après le théorème de Perron-Frobenius que :

$$\frac{\mathbf{N}(t)}{\lambda^t} \rightarrow \frac{\mathbf{v}' \mathbf{N}(0)}{\mathbf{v}' \mathbf{N}^*} \mathbf{N}^* \quad \text{et} \quad \frac{\mathbf{n}(t)}{\lambda^t} \rightarrow \frac{\mathbf{v}' \mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}' \mathbf{n}^*} \mathbf{N}^* \quad \text{quand } t \rightarrow \infty. \quad (3.34)$$

Ensuite, nous concluons que chaque proportion de la fraction neutre $n_i(t)/N_i(t)$ a le comportement asymptotique suivant :

$$\frac{n_i(t)}{N_i(t)} \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} \frac{\mathbf{v}' \mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}' \mathbf{N}(0)} \quad \text{pour tout } i \in \{1, \dots, m\}. \quad (3.35)$$

On voit donc que la proportion asymptotique de cette fraction neutre dans la métapopulation est :

$$p^* = \frac{\mathbf{v}' \mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}' \mathbf{N}(0)}. \quad (3.36)$$

ce qui conclut la preuve du théorème 3.

3.7.3 Preuve de la proposition 11

Considérons l'équilibre \mathbf{N}^* dans le cas d'un seul habitat et de deux classes (juvéniles J et adultes A) avec la matrice de reproduction spéciale \mathbf{F} définie par (3.11). Nous avons les expressions explicites suivantes pour $\mathbf{N}^* = (J^*, A^*)$:

$$J^* = \frac{\beta(1-s_A)}{1-s_A+ms_J} \ln(R_0) \quad \text{et} \quad A^* = \frac{\beta ms_J}{1-s_A+ms_J} \ln(R_0) \quad (3.37)$$

$$\text{avec } R_0 = \frac{mf_0s_J}{[1-(1-m)s_J](1-s_A)}. \quad (3.38)$$

Variation de p^* en fonction du taux de maturation m . Considérons la fraction neutre \mathbf{n} composée au départ uniquement de juvéniles, c'est à dire $\mathbf{n}(0) = (J^*, 0)$. Alors le théorème 2 fournit la proportion asymptotique p^* donnée par :

$$p^* = \frac{\mathbf{v}'\mathbf{n}(0)}{\mathbf{v}'\mathbf{N}^*} \quad (3.39)$$

où $\mathbf{v} = (v_1, v_2)$ est le vecteur propre à gauche de $\mathbf{F}[\mathbf{N}^*]$ associée à la valeur propre 1. A partir de la formule explicite de \mathbf{N}^* nous pouvons calculer analytiquement $\mathbf{F}[\mathbf{N}^*]$ et \mathbf{v} :

$$\mathbf{F}[\mathbf{N}^*] = \begin{pmatrix} (1-m)s_J & \frac{f_0}{R_0} \\ m s_J & s_A \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{v} = \begin{pmatrix} R_0(1-s_A) \\ f_0 \end{pmatrix}. \quad (3.40)$$

Alors nous avons :

$$p^* = \frac{(1-s_A)}{(1-s_A) + (1-(1-m)s_J)}. \quad (3.41)$$

et nous en déduisons que p^* est décroissante en fonction du taux de maturation m .

Variation de la diversité en fonction du taux de maturation m . Supposons maintenant que la population se compose de deux fractions neutres \mathbf{n}_1 et \mathbf{n}_2 qui au départ sont respectivement des juvéniles ou des adultes, c'est-à-dire $\mathbf{n}_1 = (J^*, 0)$ et $\mathbf{n}_2 = (0, A^*)$. D'après le théorème 2 et le calcul précédent, nous connaissons la proportion asymptotique de chaque fraction qui est donnée par $p_1^* = p^*$ définie par (3.41) et $p_2^* = 1 - p_1^* = 1 - p^*$. On en déduit ainsi la diversité asymptotique Div donnée par :

$$Div = ((p^*)^2 + (1-p^*)^2)^{-1} \quad (3.42)$$

En utilisant la précédente formule (3.41), nous en déduisons la dérivée de Div en fonction du taux de maturation m :

$$\partial_m Div = \frac{2(1-2p^*)}{(p^{*2} + (1-p^*)^2)^2} \partial_m p^*. \quad (3.43)$$

Pour tout taux de maturation $m \in [0, 1]$, nous savons que $\partial_m p^* \leq 0$. Ainsi le signe de $\partial_m Div$ dépend uniquement du signe de $(1-2p^*)$.

D'après la formule explicite de p^* , nous avons l'alternative suivante :

- Si $s_J < s_A$ alors $1 - 2p^* > 0$ pour tout $m \in (0, 1)$ et Div est décroissante avec m .
- Si $s_J > s_A$ alors il existe un seuil $\bar{m} > 0$ défini par $\bar{m} = 1 - s_A/s_J$ tel que Div est maximale en \bar{m} et si $m < \bar{m}$, $1 - 2p^* < 0$ et alors Div est croissante avec m et pour $m > \bar{m}$, $1 - 2p^* > 0$ et Div est décroissante avec m .

Appendices

3.8 Appendice A : Propriétés du modèle démographique

3.8.1 Propriétés du modèle structuré en classes dans un seul habitat

Ce modèle décrit l'évolution de deux classes : les juvéniles J et les adultes A . Il s'écrit :

$$\begin{pmatrix} J_{t+1} \\ A_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1-m)s_J & f \\ m s_J & s_A \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_t \\ A_t \end{pmatrix} \quad \text{où} \quad \mathbf{F} = \begin{pmatrix} (1-m)s_J & f \\ m s_J & s_A \end{pmatrix}.$$

Comportement asymptotique des solutions. On s'intéresse désormais au comportement des solutions (J_t, A_t) en temps grand. Tout d'abord, nous rappelons quelques définitions et résultats importants sur les matrices à coefficients positifs.

Définition 1. Une matrice A à coefficients positifs (i.e. $a_{ij} \geq 0$ pour tout (i, j)) est dite irréductible si le graphe associé est tel qu'il existe un chemin direct ou indirect reliant n'importe quel nœud (classe) à n'importe quel autre nœud du graphe.

Définition 2 (Matrice primitive). Une matrice irréductible A est dite primitive si son graphe est tel que le PGCD de la longueur de ses boucles est égal à 1.

Exemple : si dans un graphe, 2 classes consécutives sont liées alors la matrice associée est primitive.

On peut montrer que la matrice de projection \mathbf{F} est primitive ainsi nous pouvons appliquer le théorème de Perron-Frobenius suivant :

Théorème 4 (Théorème de Perron-Frobenius). Si A est une matrice primitive, alors elle a une valeur propre strictement positive $\lambda_1 > 0$, simple. Si on note le spectre de $A = \{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_d\}$ alors $\lambda_1 > \max_{i>1} |\lambda_i|$. De plus les vecteurs propres à gauche et à droite associés à λ_1 sont à coefficients strictement positifs.

Calcul de R_0 et du temps générationnel t_{gen} . On décompose notre matrice \mathbf{F} sous la forme :

$$\mathbf{F} = \tilde{\mathbf{F}} + \mathbf{T} \quad \text{où} \quad \tilde{\mathbf{F}} = \begin{pmatrix} 0 & f \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad \mathbf{T} = \begin{pmatrix} (1-m)s_J & 0 \\ ms_J & s_A \end{pmatrix}.$$

1. Calculons R_0 le taux de croissance par individu et par génération. Soit D_t le nombre de descendants au temps t . Nous avons :

$$\begin{pmatrix} D_t \\ 0 \end{pmatrix} = \underbrace{\tilde{\mathbf{F}} \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix}}_{t=0} + \underbrace{\tilde{\mathbf{F}}\mathbf{T} \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix}}_{t=1} + \underbrace{\tilde{\mathbf{F}}\mathbf{T}^2 \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix}}_{t=2} + \dots + \underbrace{\tilde{\mathbf{F}}\mathbf{T}^t \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix}}_{t=t}$$

D'où on obtient :

$$\begin{pmatrix} D_t \\ 0 \end{pmatrix} = \tilde{\mathbf{F}} (\mathbf{I} + \mathbf{T} + \mathbf{T}^2 + \dots + \mathbf{T}^t) \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix} = \tilde{\mathbf{F}} [\mathbf{I} - \mathbf{T}]^{-1} [\mathbf{I} - \mathbf{T}^{t+1}] \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix}.$$

- (a) Calculons D_t quand t tend vers $+\infty$. Les puissances de t de la matrice \mathbf{T} s'écrivent de la manière suivante :

$$\mathbf{T}^t = \begin{pmatrix} (1-m)^t s_J^t & 0 \\ P(m, s_J, s_A) & s_A^t \end{pmatrix}$$

où $P(m, s_J, s_A)$ est un polynôme de degré partiel $(t-1)$ pour chacune des variables m, s_J et s_A .

— Si $s_A = m = 1$ et s_J dans $(0, 1)$, alors $\mathbf{T}^t = \mathbf{T}$ et

$$\begin{pmatrix} D_t \\ 0 \end{pmatrix} = \tilde{\mathbf{F}} \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix} \quad \text{pour tout } t \geq 0.$$

— Sinon $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{T}^t = \mathbf{0}_2$ et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \begin{pmatrix} D_t \\ 0 \end{pmatrix} = \tilde{\mathbf{F}} (\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1} \begin{pmatrix} J_0 \\ A_0 \end{pmatrix}.$$

(b) Le nombre de descendants par individu est donné par la valeur propre principale de la matrice $\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$. Ce taux de croissance moyen par individu au cours de sa vie est noté R_0 .

2. Calcul des valeurs propres de $\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$.

$$\mathbf{I} - \mathbf{T} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 1 - (1 - m)s_J & 0 \\ ms_J & 1 - s_A \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - (1 - m)s_J & 0 \\ -ms_J & 1 - s_A \end{pmatrix}$$

Ainsi, l'inverse de cette matrice est donnée par :

$$\begin{aligned} (\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1} &= \frac{1}{\det(\mathbf{I} - \mathbf{T})} (\text{com}(\mathbf{I} - \mathbf{T}))' \\ &= \frac{1}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \begin{pmatrix} 1 - s_A & 0 \\ ms_J & 1 - (1 - m)s_J \end{pmatrix} \end{aligned}$$

où A' correspond à la transposée de la matrice A . On en déduit

$$\begin{aligned} \tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1} &= \frac{1}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \begin{pmatrix} 0 & f \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 - s_A & 0 \\ ms_J & 1 - (1 - m)s_J \end{pmatrix} \\ &= \frac{1}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \begin{pmatrix} fms_J & f(1 - (1 - m)s_J) \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Soit $Q(\lambda)$ le polynôme caractéristique de $\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$, alors

$$Q(\lambda) = \lambda^2 - \frac{fms_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \lambda.$$

On en déduit la valeur propre principale de $\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}$ et donc

$$R_0 = \frac{fms_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}.$$

Le temps générationnel d'un individu dans un environnement spécifique k est le temps de procréation de cet individu noté t_{gen}^k si il reste dans cet habitat pour toujours. Le temps générationnel t_{gen} est donné par la formule suivante :

$$t_{gen}^k = \frac{\ln(R_0^k)}{\ln(\lambda_1^k)} \quad (3.44)$$

où λ_1^k est la plus grande valeur propre de la matrice \mathbf{F}_k et R_0^k est le taux de reproduction par génération dans l'habitat k .

État stationnaire \mathbf{N}^* dans le cas de modèle non linéaire. Les états d'équilibre de (3.1) vérifient l'équation suivante :

$$\mathbf{N}^* = \mathbf{F}[\mathbf{N}^*]\mathbf{N}^* \iff \begin{pmatrix} J^* \\ A^* \end{pmatrix} = \mathbf{F} \begin{bmatrix} J^* \\ A^* \end{bmatrix} \begin{pmatrix} J^* \\ A^* \end{pmatrix}. \quad (3.45)$$

Si on note $N^* = J^* + A^*$, alors le système (3.45) est équivalent à :

$$\begin{cases} J^* = (1 - m)s_J J^* + f_0 e^{-\frac{N^*}{\beta}} A^* \\ A^* = ms_J J^* + s_A A^* \end{cases}$$

On en déduit l'expression de A^* en fonction de J^* et N^*

$$A^* = \frac{ms_J}{1 - s_A} J^* = \frac{ms_J}{1 - s_A + ms_J} N^*.$$

puis celle de N^* :

$$e^{-\frac{N^*}{\beta}} = \frac{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}{mf_0s_J} \iff N^* = \beta \ln \left(\frac{mf_0s_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \right)$$

Finalement on obtient les expressions suivantes

$$\begin{aligned} A^* &= \frac{\beta ms_J}{1 - s_A + ms_J} \ln \left(\frac{mf_0s_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \right) \\ J^* &= \frac{\beta(1 - s_A)}{1 - s_A + ms_J} \ln \left(\frac{mf_0s_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \right). \end{aligned} \quad (3.46)$$

Stabilité de N^* et bifurcation de Hopf. On considère l'état d'équilibre N^* défini par (3.46). Afin de déterminer la stabilité de ce point d'équilibre, on calcule la matrice jacobienne \mathbf{B} de $\mathbf{F}[\mathbf{N}]\mathbf{N}$ au point N^* :

$$\mathbf{B} = \mathbf{F} \begin{bmatrix} J^* \\ A^* \end{bmatrix} + \left(\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial J} \begin{bmatrix} J^* \\ A^* \end{bmatrix} \begin{pmatrix} J^* \\ A^* \end{pmatrix} \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial A} \begin{bmatrix} J^* \\ A^* \end{bmatrix} \begin{pmatrix} J^* \\ A^* \end{pmatrix} \right)$$

Les dérivées partielles de \mathbf{F} sont données par :

$$\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial J} \begin{bmatrix} J^* \\ A^* \end{bmatrix} \begin{pmatrix} J^* \\ A^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{f_0}{\beta} e^{-\frac{N^*}{\beta}} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{f_0}{\beta} e^{-\frac{N^*}{\beta}} \times A^* & \\ & 0 \end{pmatrix} = \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial A} \begin{bmatrix} J^* \\ A^* \end{bmatrix} \begin{pmatrix} J^* \\ A^* \end{pmatrix}.$$

Donc on obtient :

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} (1 - m)s_J - \frac{f_0}{\beta} e^{-\frac{N^*}{\beta}} A^* & \frac{f_0}{\beta} e^{-\frac{N^*}{\beta}} (1 - A^*) \\ ms_J & s_A \end{pmatrix}. \quad (3.47)$$

La stabilité locale près du point d'équilibre N^* est donnée par les valeurs propres de la matrice \mathbf{B} . Soit λ_1 et λ_2 les valeurs propres de la matrice \mathbf{B} , nous avons $\det(\mathbf{B}) = \lambda_1 \lambda_2$ et $\text{tr}(\mathbf{B}) = \lambda_1 + \lambda_2$. Plus précisément, en utilisant les expression de N^* , on obtient

$$\begin{aligned} \det(\mathbf{B}) &= \left[(1 - m)s_J - \frac{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}{ms_J\beta} - A^* \right] s_A \\ &\quad - ms_J \left[\frac{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}{ms_J} \left(1 - \frac{A^*}{\beta}\right) \right]. \\ \text{tr}(\mathbf{B}) &= (1 - m)s_J - \frac{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}{ms_J\beta} A^* + s_A. \end{aligned} \quad (3.48)$$

. Cet état est stable si et seulement si $|\lambda| < 1$ pour toute valeur propre λ de \mathbf{B} .

— $\lambda < 1 \iff \lambda - 1 < 0$ et $\lambda - 1$ est une valeur propre de $(\mathbf{B} - \mathbf{I})$. Les valeurs propres de $(\mathbf{B} - \mathbf{I})$ sont négatives si et seulement si $\text{tr}(\mathbf{B} - \mathbf{I}) < 0$ et $\det(\mathbf{B} - \mathbf{I}) > 0$ ceci équivaut à

$$\text{tr}(\mathbf{B} - \mathbf{I}) = \text{tr}(\mathbf{B}) - 2 < 0 \quad \text{et} \quad \det(\mathbf{B} - \mathbf{I}) = \det(\mathbf{B}) - \text{tr}(\mathbf{B}) + 1 > 0.$$

— $\lambda > -1 \iff \lambda + 1 > 0$ et $\lambda + 1$ est une valeur propre de $(\mathbf{B} + \mathbf{I})$. Les valeurs propres de $(\mathbf{B} + \mathbf{I})$ sont positives si et seulement si $\text{tr}(\mathbf{B} + \mathbf{I}) > 0$ et $\det(\mathbf{B} + \mathbf{I}) > 0$ et ainsi :

$$\text{tr}(\mathbf{B} + \mathbf{I}) = \text{tr}(\mathbf{B}) + 2 > 0 \quad \text{et} \quad \det(\mathbf{B} + \mathbf{I}) = \det(\mathbf{B}) + \text{tr}(\mathbf{B}) + 1 > 0.$$

D'où la condition $|\lambda| < 1$ est équivalente au système d'inéquations suivant :

$$\begin{cases} \text{tr}(\mathbf{B}) < 2 \\ \det(\mathbf{B}) - \text{tr}(\mathbf{B}) + 1 > 0 \\ \text{tr}(\mathbf{B}) > -2 \\ \det(\mathbf{B}) + \text{tr}(\mathbf{B}) + 1 > 0 \end{cases}. \quad (3.49)$$

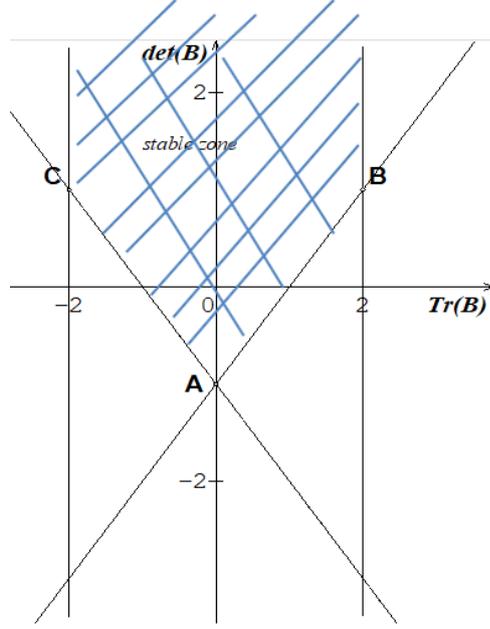


FIGURE 3.8 – la zone stable correspond à l'aire hachurée

dans le système de coordonnées (tr, det) , nos inégalités définissent le domaine décrit dans la figure 3.8.

Regardons les inégalités au bord de ce domaine.

— Étudions le comportement sur (A, B) (voir figure 3.8).

$$\begin{aligned}
1 + \det(\mathbf{B}) - \text{tr}(\mathbf{B}) &= 1 + \left[(1-m)s_J - \frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J\beta} A^* \right] s_A \\
&\quad - ms_J \left[\frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J} \right. \\
&\quad \left. \left(1 - \frac{A^*}{\beta}\right) \right] - (1-m)s_J + \frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J\beta} A^* - s_A \\
&= (1-s_A) - (1-s_A) \left[(1-m)s_J - \frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J\beta} A^* \right] \\
&\quad - [1 - (1-m)s_J](1-s_A)\left(1 - \frac{A^*}{\beta}\right). \\
&= (1-s_A) \left[1 - \left[(1-m)s_J - \frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J\beta} A^* \right] \right. \\
&\quad \left. - [1 - (1-m)s_J]\left(1 - \frac{A^*}{\beta}\right) \right] \\
&= (1-s_A) \left[1 - (1-m)s_J + \frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J\beta} A^* - \right. \\
&\quad \left. [1 - (1-m)s_J]\left(1 - \frac{A^*}{\beta}\right) \right] \\
&= (1-s_A) \frac{A^*}{\beta} \left[\frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A)}{ms_J} + [1 - (1-m)s_J] \right] \\
&= (1-s_A) \frac{A^*}{\beta} \left[\frac{[1 - (1-m)s_J](1-s_A + ms_J)}{ms_J} \right].
\end{aligned}$$

D'où, nous avons toujours, $1 + \det(\mathbf{B}) - \text{tr}(\mathbf{B}) > 0$ et ainsi il n'y a pas de bifurcation sur cette arête (A, B) de l'aire stable.

— Regardons la condition $\text{tr}(\mathbf{B}) \geq -2$.

$$\text{tr}(\mathbf{B}) = (1 - m)s_J + s_A - A^*C_1 \quad \text{où} \quad C_1 = \frac{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}{ms_J\beta}$$

Ainsi, $\text{tr}(\mathbf{B}) > -2$ si et seulement si $A^*C_1 < 2 + (1 - m)s_J + s_A$.

— D'autre part, $\det(\mathbf{B}) = A^*C_1(1 - s_A + ms_J)$, d'où l'on déduit

$$\begin{aligned} 1 + \det(\mathbf{B}) + \text{tr}(\mathbf{B}) &= 1 + \det(\mathbf{B}) - \text{tr}(\mathbf{B}) + 2\text{tr}(\mathbf{B}) \\ &= 2(1 - m)s_J + 2s_A - 2A^*C_1 + A^*C_1(1 - s_A + ms_J). \\ &= 2(1 - m)s_J + 2s_A - A^*C_1(1 - ms_J + s_A). \end{aligned}$$

Si $1 + \det(\mathbf{B}) + \text{tr}(\mathbf{B}) \geq 0$ alors $A^*C_1 \geq 2$ et donc $A^*C_1 < 2 + (1 - m)s_J + s_A$ et ainsi $\text{tr}(\mathbf{B}) > -2$.

— par conséquent, nous n'aurons une bifurcation éventuelle que sur (C, A) . On résout l'équation : $1 + \det(\mathbf{B}) + \text{tr}(\mathbf{B}) = 0$. D'après les calculs précédents, cette équation est équivalente à $A^*C_1(1 - ms_J + s_A) = 2[(1 - m)s_J + s_A]$. Et donc nous obtenons :

$$A^* = \frac{ms_J\beta}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} \frac{2[(1 - m)s_J + s_A]}{(1 - ms_J + s_A)}.$$

Or $A^* = \frac{ms_J}{1 + ms_J - s_A} \beta \ln(R_0)$ par définition, ainsi nous obtenons une condition f_0 pour que la dynamique de l'habitat possède des bifurcations. En effet, on obtient

$$\ln(R_0) = \frac{2(1 + ms_J - s_A)[(1 - m)s_J + s_A]}{(1 - ms_J + s_A)[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}.$$

En combinant cette expression avec la définition de R_0 ,

$$R_0 = \frac{f_0 ms_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)},$$

nous obtenons que :

$$\frac{f_0 ms_J}{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)} = \exp \left[\frac{(1 - s_A + ms_J)}{(1 + s_A - ms_J)} \left[\frac{(1 + s_A)}{1 - s_A} \frac{[1 + (1 - m)s_J]}{[1 - (1 - m)s_J]} - 1 \right] \right].$$

On en déduit la valeur de la fécondité intrinsèque f_0 telle que la première bifurcation apparaît :

$$f_0 = \frac{[1 - (1 - m)s_J](1 - s_A)}{ms_J} \exp \left[\frac{(1 - s_A + ms_J)}{(1 + s_A - ms_J)} \left[\frac{(1 + s_A)}{1 - s_A} \frac{[1 + (1 - m)s_J]}{[1 - (1 - m)s_J]} - 1 \right] \right]. \quad (3.50)$$

3.8.2 Propriétés du modèle de métapopulation structuré en classes

Définition de R_0 dans le cas général Comme pour un seul habitat, nous décomposons les matrices de reproduction \mathbf{F}_k comme suit, pour chaque $k \in \{1, \dots, \omega_h\}$

$$\mathbf{F}_k = \tilde{\mathbf{F}}_k + \mathbf{T}_k \quad \text{où} \quad \tilde{\mathbf{F}}_k = \begin{pmatrix} 0 & f \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \quad \text{and} \quad \mathbf{T}_k = \begin{pmatrix} (1 - m)s_J & 0 \\ ms_J & s_A \end{pmatrix}.$$

On obtient ainsi que la matrice de reproduction $\mathbf{F} = \tilde{\mathbf{F}} + \mathbf{T}$ où \mathbf{F} et \mathbf{T} sont des matrices blocs-diagonales, telles que $\mathbf{F} = \text{diag}(\mathbf{F}_k)$ et $\mathbf{T} = \text{diag}(\mathbf{T}_k)$. Ainsi le nombre de descendants par individu $\mathbf{N}^d(t)$ par génération est donné par la suite récurrente suivante :

$$\mathbf{N}^d(t) = \sum \mathbf{D}\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{D}\mathbf{T})^t \mathbf{N}^d(0) = \mathbf{D}\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{D}\mathbf{T})^{-1} (\mathbf{I} - (\mathbf{D}\mathbf{T})^{t+1}) \mathbf{N}^d(0).$$

La matrice $(\mathbf{I} - \mathbf{DT})$ est inversible et son inverse est égale à :

$$(\mathbf{I} - \mathbf{DT})^{-1} = \sum_{t \geq 0} (\mathbf{DT})^t$$

car les rayons spectraux de \mathbf{D} et \mathbf{T} sont strictement inférieurs à 1. En effet, la matrice \mathbf{T} est une matrice triangulaire inférieure dont les coefficients sur la diagonale sont inférieurs à 1 en valeur absolue. De plus nous pouvons facilement montrer que $\|\mathbf{D}\mathbf{x}\|_\infty \leq \|\mathbf{x}\|_\infty$ pour tout $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^{\omega_h \times \omega_c}$. Finalement, \mathbf{DT}^t converge vers $\mathbf{0}$ quand $t \rightarrow \infty$ et nous obtenons que le nombre moyen de descendants par individu au cours de sa vie R_0 est donné par la valeur propre principale de la matrice $\mathbf{D}\tilde{\mathbf{F}}(\mathbf{I} - \mathbf{DT})^{-1}$.

Effet de la migration sur la proportion relative des juvéniles et des adultes dans chaque habitat. La migration a un effet non linéaire sur les proportions de chaque classe. De plus cet effet dépend fondamentalement des caractéristiques de l'habitat.

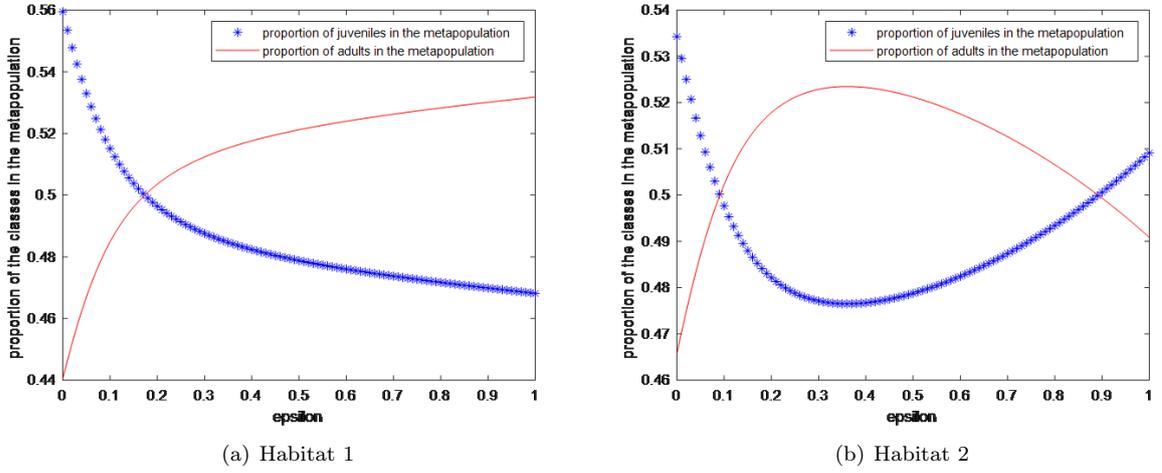


FIGURE 3.9 – Proportions des juvéniles et des adultes dans chaque habitat en fonction d'une migration symétrique ($\varepsilon_{12} = \varepsilon_{21} = \varepsilon$). Les caractéristiques des habitats sont : $f_{01} = 0.4$, $s_{J_1} = 0.9$, $s_{A_1} = 0.4$, $m_1 = 0.8$, $f_{02} = 1.2$, $s_{J_2} = 0.4$, $s_{A_2} = 0.8$, $m_2 = 0.6$

3.9 Appendice-B : Propriétés de la proportion asymptotique p^*

3.9.1 Extinction d'une fraction neutre

D'après le théorème 2, on sait que la proportion asymptotique p^* est strictement positive si la matrice $\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]$ est primitive. Cependant, si cette propriété n'est pas vraie, certaines fractions finissent par disparaître. Par exemple, dans une métapopulation composée de deux habitats dans laquelle la migration se produit uniquement de l'habitat 2 vers l'habitat 1, soit $\mathbf{D}_{12} = \mathbf{0}$, la matrice de projection à l'équilibre satisfait :

$$\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*] = \begin{pmatrix} \mathbf{F}_1[\mathbf{N}_1^*] & \varepsilon \mathbf{F}_2[\mathbf{N}_2^*] \\ \mathbf{0} & (1 - \varepsilon) \mathbf{F}_2[\mathbf{N}_2^*] \end{pmatrix} \quad (3.51)$$

où \mathbf{F}_k est définie par (3.11). Il est évident que $\mathbf{DF}[\mathbf{N}^*]$ n'est pas irréductible. Supposons que la fraction \mathbf{n} est initialement seulement dans l'habitat 1, c'est à dire $\mathbf{n}(0) = (\mathbf{n}_1(0), \mathbf{0})$. Alors nous obtenons que :

$$\mathbf{n}(t) = (\mathbf{F}_1[\mathbf{N}_1^*]^t \mathbf{n}_1(0), \mathbf{0}), \quad t > 0. \quad (3.52)$$

Maintenant, montrons que le R_0 associé à $\mathbf{F}_1[\mathbf{N}_1^*]$ est inférieur à 1. Nous savons d'après (3.12) que :

$$R_0^{1*} = \frac{f_1(\mathbf{N}_1^*)m_1s_{J_1}}{[1 - (1 - m_1)s_{J_1}](1 - s_A)} = f_1(\mathbf{N}_1^*)\frac{R_0^1}{f_{01}} \quad \text{où} \quad R_0^1 = \frac{f_{01}m_1s_{J_1}}{[1 - (1 - m_1)s_{J_1}](1 - s_A)} \quad (3.53)$$

D'après l'équation définissant \mathbf{N}^* nous pouvons en déduire $f_1(\mathbf{N}_1^*)$. Tout d'abord, nous avons :

$$\begin{cases} \mathbf{F}_1[\mathbf{N}_1^*]\mathbf{N}_1^* + \varepsilon\mathbf{F}_2[\mathbf{N}_2^*]\mathbf{N}_2^* = \mathbf{N}_1^* \\ (1 - \varepsilon)\mathbf{F}_2[\mathbf{N}_2^*]\mathbf{N}_2^* = \mathbf{N}_2^* \end{cases} \quad (3.54)$$

qui fournit la relation suivante :

$$\mathbf{F}_1[\mathbf{N}_1^*]\mathbf{N}_1^* + \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\mathbf{N}_2^* = \mathbf{N}_1^* \quad (3.55)$$

En détaillant ce système nous obtenons :

$$\begin{cases} (1 - m_1)s_{J_1}\frac{N_{11}^*}{N_{12}^*} + f_1(\mathbf{N}_1^*)\frac{N_{12}^*}{N_{12}^*} + \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\frac{N_{21}^*}{N_{12}^*} = \frac{N_{11}^*}{N_{12}^*} \\ m_1s_{J_1}\frac{N_{11}^*}{N_{12}^*} + s_{A_1}\frac{N_{12}^*}{N_{12}^*} + \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\frac{N_{22}^*}{N_{12}^*} = \frac{N_{12}^*}{N_{12}^*} \end{cases} \quad (3.56)$$

Donc, à partir de la deuxième équation de ce système, nous avons :

$$\frac{N_{11}^*}{N_{12}^*} = \frac{1 - s_{A_1} - \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\frac{N_{22}^*}{N_{12}^*}}{m_1s_{J_1}} \quad (3.57)$$

et par suite :

$$\begin{aligned} f_1(\mathbf{N}_1^*) &= [1 - (1 - m_1)s_{J_1}]\frac{N_{11}^*}{N_{12}^*} - \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\frac{N_{21}^*}{N_{12}^*} \\ &= [1 - (1 - m_1)s_{J_1}]\frac{1 - s_A - \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\frac{N_{22}^*}{N_{12}^*}}{m_1s_{J_1}} - \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\frac{N_{21}^*}{N_{12}^*} \\ &= \frac{f_{01}}{R_0^1} - \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\left[\frac{1 - (1 - m_1)s_{J_1}}{m_1s_{J_1}}\frac{N_{22}^*}{N_{12}^*} + \frac{N_{21}^*}{N_{12}^*}\right]. \end{aligned} \quad (3.58)$$

En conséquence, nous obtenons :

$$R_0^{1*} = f_1(\mathbf{N}_1^*)\frac{R_0^1}{f_{01}} = 1 - \frac{R_0^1}{f_{01}}\frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon}\left[\frac{1 - (1 - m_1)s_{J_1}}{m_1s_{J_1}}\frac{N_{22}^*}{N_{12}^*} + \frac{N_{21}^*}{N_{12}^*}\right] < 1. \quad (3.59)$$

Enfin, nous concluons en remarquant que $\mathbf{n}(t)$ converge vers $\mathbf{0}$ quand t tends vers ∞ ce qui implique que $p^* = 0$ et que la fraction \mathbf{n} ira vers l'extinction totale dans la métapopulation.

3.9.2 Effet de la migration et de la démographie sur les proportions asymptotiques

Effet de la migration et du taux de maturation sur p^* : cas linéaire

Avec les résultats du théorème 3, nous étudions l'effet de la migration ε et du taux de maturation m sur la proportion p^* d'une fraction de la métapopulation. On s'intéresse au cas où la fraction neutre constitue initialement l'habitat 1 c'est à dire $\mathbf{n}(0) = (J_1^*, A_1^*, 0, 0)$. L'effet de la migration et de la maturation sur la proportion asymptotique p^* dépend respectivement de la maturation et de la migration. De plus, ces paramètres ont des effets différents.

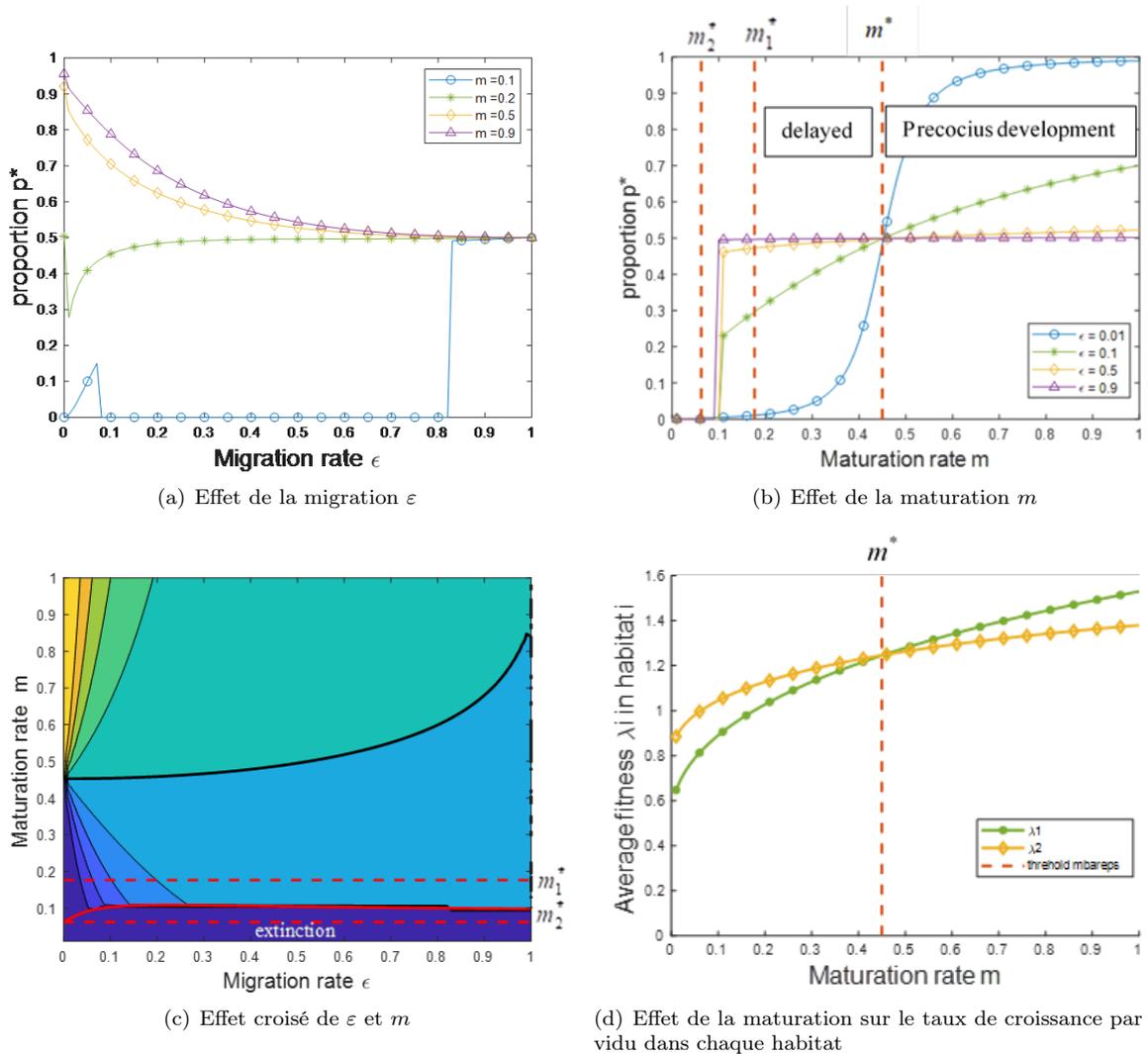


FIGURE 3.10 – Effet de la migration ϵ (a) et de la maturation m (b) sur la proportion asymptotique p^* d'une fraction initialement localisée dans l'habitat 1 et ayant des juvéniles et des adultes. Chaque couleur correspond à différentes valeurs de maturation (a, $m = \{0.1, 0.2, 0.5, 0.9\}$) ou de migration $\epsilon = \{0.01, 0.1, 0.5, 0.9\}$. Les lignes pointillés rouges correspondent aux valeurs critiques de la maturation m_1^* et m_2^* telles que les habitats sont défavorables avant ce seuil. La valeur critique m^* correspond au cas où p^* devient plus grand que $1/2$. La courbe rouge dans la figure (c) correspond aux valeurs des paramètres pour lesquels la métapopulation s'éteint en dessous de ce seuil. Les caractéristiques des habitats sont $f_1 = 3$, $s_{j1} = 0.5$, $s_{A1} = 0.55$, $f_2 = 1$, $s_{j2} = 0.8$, $s_{A2} = 0.8$

D'après la Figure 3.10(a), on voit que pour les petits taux de maturation ($m < m^* = 0.45$), la proportion augmente vers la valeur limite de 0.5 à mesure que la migration ϵ augmente. Inversement, pour des valeurs élevées du taux de maturation ($m > m^*$), la proportion décroît avec le taux de migration ϵ . Ainsi, pour un développement retardé ($m < m^*$), une migration élevée accroît la contribution de cette fraction dans la population. De plus on retrouve le fait que la migration équilibre les contributions puisque la proportion tend vers $1/2$.

D'après la Figure 3.10(b), on voit que pour des valeurs faible du taux de migration ϵ , la proportion passe d'une petite valeur pour un taux de maturation faible à une valeur élevée limite proche de 1 pour un taux de maturation élevé. À l'inverse, pour des valeurs élevées de taux de migration, la proportion ne change pas de manière significative avec le taux de maturation.

La contribution de la fraction dépend de manière non linéaire de l'effet croisé de ces deux

paramètres. De plus, ces deux facteurs agissent différemment sur la proportion asymptotique p^* . Par exemple, un taux de migration élevé pourrait compenser un faible taux de maturation et ainsi la diversité de la métapopulation est mieux préservée. Les résultats de la Figure 3.10(b), soutiennent les résultats empiriques suivant (Valiente et al., 2005) : pour une maturation retardée ($m < m^*$), la migration permet de maintenir une plus grande proportion et favorise ainsi la contribution de cette fraction. Inversement pour une maturation précoce ($m \geq m^*$), la migration est délétère, plus elle est forte, moins la proportion est importante.

Dans le cas où l'habitat 1 est un puits et l'habitat 2 est une source, la richesse est préservée à partir d'une certaine valeur du taux de maturation. Ce constat reste vrai si l'on est dans le cas où les deux habitats sont favorables et la proportion p^* est maximale lorsque le taux de maturation est élevé et le taux de migration est également important.

D'après la Figure(3.10)(d), on voit que le changement de la proportion par rapport à 1/2 correspond à une inversion du taux de croissance par individu dans chaque habitat. Ainsi, la qualité de l'habitat a aussi un effet fort sur la proportion asymptotique de chaque fraction.

Effet de la migration ε et du taux de maturation m sur la proportion asymptotique p^* : Cas non linéaire

On s'intéresse tout d'abord au cas où la fraction neutre constitue initialement l'habitat 1 c'est à dire $\mathbf{n}(0) = (J_1^*, A_1^*, 0, 0)$. D'après la Figure 3.11(a), on voit que la proportion p^* croît avec le taux de migration ε tant que le taux de maturation m est inférieur à $\bar{m}(\varepsilon) = 0.22$. De plus elle est bornée supérieurement par 1/2. Inversement, si m est supérieure à $\bar{m}(\varepsilon)$ alors la proportion p^* décroît avec le taux de migration ε et tend vers 1/2. À l'inverse, en cas de développement précoce (taux de maturation élevé), celle-ci reste à une proportion proche de 1/2.

D'après la Figure 3.11(b), on voit que la proportion p^* croît avec le taux de maturation m pour chaque valeur de la migration ε . De plus, pour chaque valeur de la migration, la proportion p^* dépasse le seuil 1/2 lorsque la maturation devient rapide ($m > \bar{m}$). Ainsi, la proportion reste en dessous du seuil 1/2 pour un développement retardé ($m < \bar{m}$) alors qu'elle dépasse ce seuil pour un développement précoce ($m > \bar{m}$).

D'après la Figure 3.11(c), on voit que comme dans le cas linéaire, pour un taux de maturation $m < m_1^*$ correspondant à une métapopulation source-puits, la proportion est proche de 0 et elle est donc peu représentée dans la métapopulation.

On s'intéresse aussi aux proportions de 4 fractions neutres dont chacune part initialement dans un habitat et est constituée uniquement d'une classe ($\mathbf{n}^1(0) = (J_1^*, 0, 0, 0), \dots, \mathbf{n}^4(0) = (0, 0, 0, A_2^*)$).

On observe que l'effet de la migration dépend de l'habitat initial et de la classe initialement représentée. En effet, les courbes bleues et oranges représentent des fractions initialement composées de juvéniles. On observe que celle initialement dans l'habitat 1 voit sa proportion croître avec la migration alors que celle dans l'habitat 2 atteint un maximum pour une migration de 0.5. De même, les fractions initialement composées d'adultes ont un comportement opposé vis à vis de la migration.

D'autre part, nous voyons que notre modèle déterministe décrit parfaitement le comportement moyen du modèle individu-centré pour toutes les fractions à l'intérieur de la métapopulation.

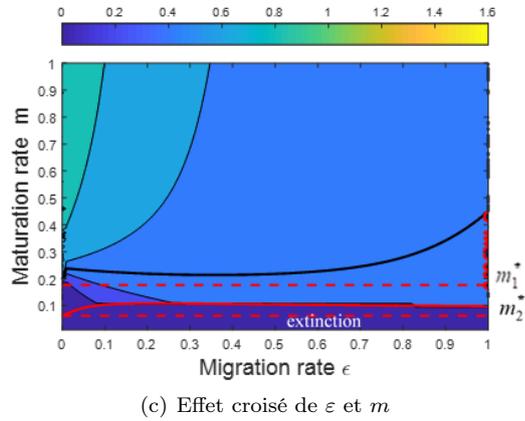
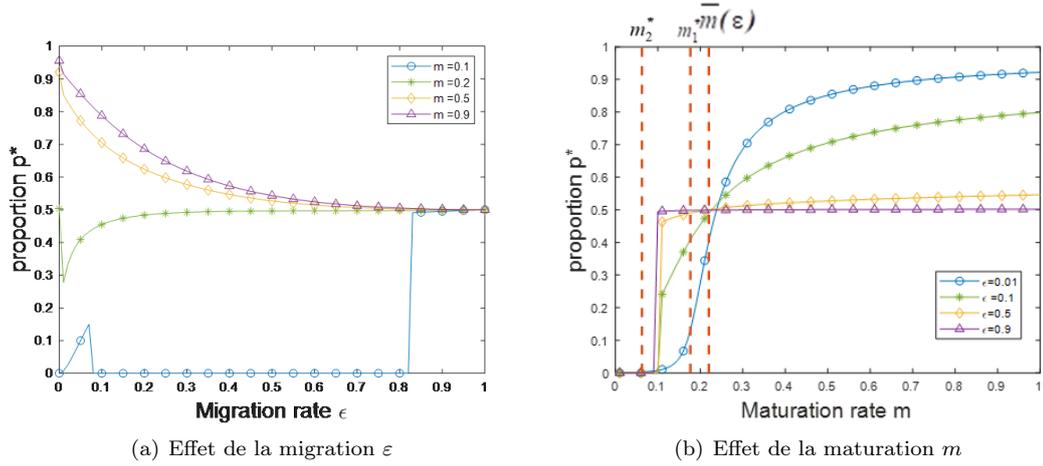


FIGURE 3.11 – Proportion d’une fraction initialement localisée dans l’habitat 1 en fonction du taux de migration ϵ et du taux de maturation m . Les lignes en pointillés rouges correspondent respectivement à $R_0^1 = 1$ et $R_0^2 = 1$ qui existent pour $m_1^* = 0.1765$ et $m_2^* = 0.0625$. La ligne rouge continue correspond au seuil $R_0^\epsilon = 1$ qui se situe entre les lignes en pointillés rouges. La ligne noire continue correspond à la ligne de niveau ($p^* = 1/2$) et la courbe rouge correspond au seuil d’extinction de la métapopulation dans la Figure (c). Les caractéristiques des deux habitats sont : $f_{01} = 3$, $\beta_1 = 500$, $s_{J_1} = 0.5$, $s_{A_1} = 0.55$, $f_{02} = 3$, $\beta_2 = 100$, $s_{J_2} = 0.8$, $s_{A_2} = 0.8$.

3.10 Appendice-C : Effet de la démographie sur la diversité

3.10.1 Effet du taux de maturation

scénario 1 : métapopulation avec 2 habitats favorables (cas linéaire). Nous étudions tout d’abord la métapopulation composée de deux habitats favorables ayant des capacités de charge différentes. Dans ce cas, nous supposons que la migration entre les habitats est symétrique au sens où $\epsilon_{12} = \epsilon_{21} = \epsilon \in (0, 1)$. Et nous regardons juste deux fractions \mathbf{n}^1 initialement dans l’habitat 1 ($\mathbf{n}^1(0) = (\mathbf{N}_1^*, 0)$) et \mathbf{n}^2 initialement dans l’habitat 2 ($\mathbf{n}^2(0) = (0, \mathbf{N}_2^*)$). Puisque la somme des deux densités est égale à la densité de la métapopulation à tout instant t , $\mathbf{n}^1(t) + \mathbf{n}^2(t) = \mathbf{N}^*$, on voit que $\mathbf{n}^2(t) = \mathbf{N}^* - \mathbf{n}^1(t)$ à tout moment $t \geq 0$. Ainsi, nous pouvons simplement regarder une densité que nous notons $\mathbf{n} = \mathbf{n}^1$ dans la suite. Regardons maintenant la diversité locale (α -diversité) et la γ -diversité qui sont définies respectivement par la formule (3.6) et la formule (3.5). D’après le théorème 3, nous savons que la proportion de la fraction \mathbf{n} converge vers la même valeur p^* dans les deux habitats. Ainsi, les mesures locales et globales des diversités convergent vers les mêmes grandeurs suivantes :

$$Div = \lim_{t \rightarrow +\infty} Div_\gamma^t = \lim_{t \rightarrow +\infty} Div_\alpha^t = ((p_\epsilon^*)^2 + (1 - p_\epsilon^*)^2)^{-1} \quad (3.60)$$

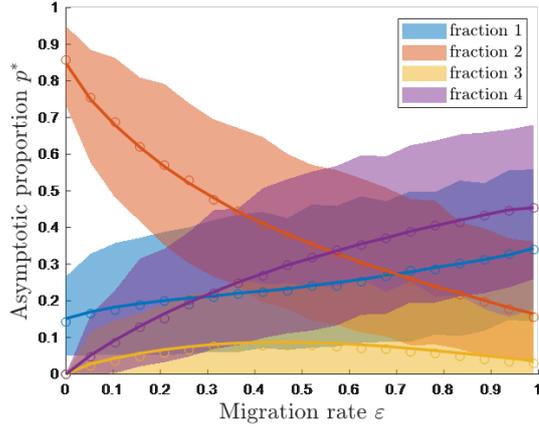
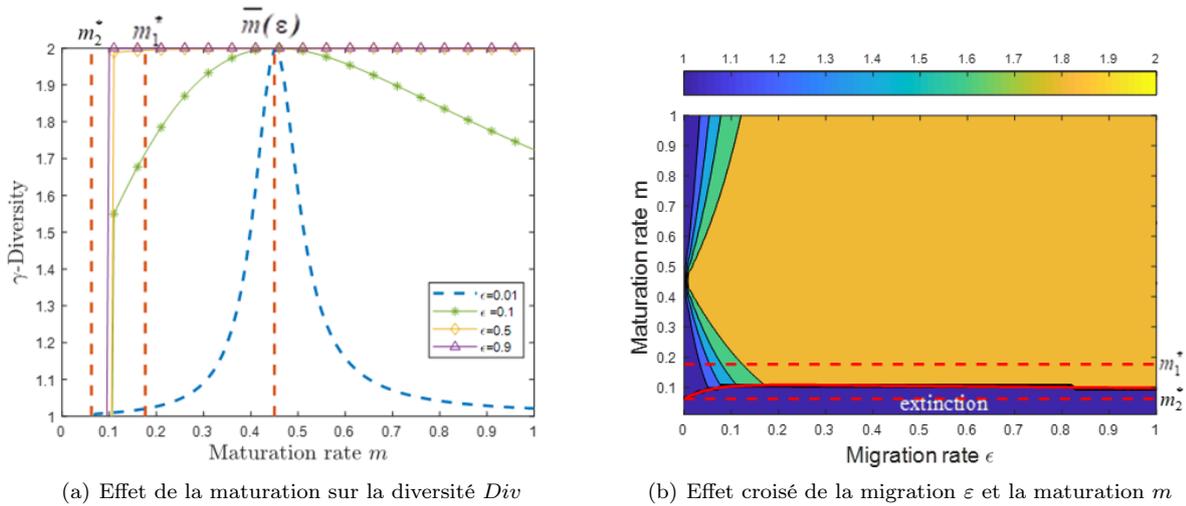


FIGURE 3.12 – Effet du taux de migration ε sur la proportion asymptotique p^* de 4 fractions pour le modèle déterministe (lignes continues) et le modèle individu-centré pour $N = 10$ individus (les courbes marquées de cercles correspondent aux médianes et les régions ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 99% pour 10^3 simulations). Chaque couleur correspond à l'une des 4 fractions de la métapopulation. Les paramètres démographiques sont $f_{01} = 1.5$, $s_{A_1} = 0.85$, $s_{J_1} = 0.8$, $m_1 = 0.8$, $\beta_1 = 150$ et $f_{02} = 4$, $s_{A_2} = 0.3$, $s_{J_2} = 0.3$, $m_2 = 0.75$, $\beta_2 = 150$.



(a) Effet de la maturation sur la diversité Div

(b) Effet croisé de la migration ε et la maturation m

FIGURE 3.13 – Variation de la diversité Div en fonction : (a) du taux de maturation m et (b) aussi du taux de migration ε . Les habitats ont les mêmes caractéristiques que dans la figure 3.10. Les lignes en pointillés rouges correspondent au seuil de qualité de chaque habitat et au seuil tel que la croissance par individu est identique dans chaque habitat.

D'après la figure 3.13, on voit que globalement la diversité croît avec le taux de migration ε (les courbes sont ordonnées). L'effet du taux de maturation est plus complexe et dépend de la migration. Pour un taux de migration élevé, le taux de maturation n'a aucun effet sur la diversité et la diversité est forte. À l'inverse, pour un faible taux de migration, le taux de maturation a un impact significatif sur la diversité. Si elle est trop grande ou trop faible, la diversité est réduite tandis que pour les valeurs intermédiaires elle est forte. Donc pour des migrations faibles la stratégie de reproduction permet de préserver la diversité. L'effet de la maturation persiste même si l'un des habitats est défavorable. En effet, si $m_2^* < m < m_1^*$ alors l'habitat 1 est un puits et l'habitat 2 une source. On voit que plus ε est élevé, plus on a une diversité forte. Par ailleurs, si $m > m_1^*$ alors les deux habitats sont favorables. Dans ce cas, un maximum de diversité est atteint pour $m = 0.5$ et ce maximum est atteint d'autant plus rapidement que le taux de migration est élevé. Plus le taux de migration est faible, plus l'effet croisé de la maturation et de la migration est

significatif.

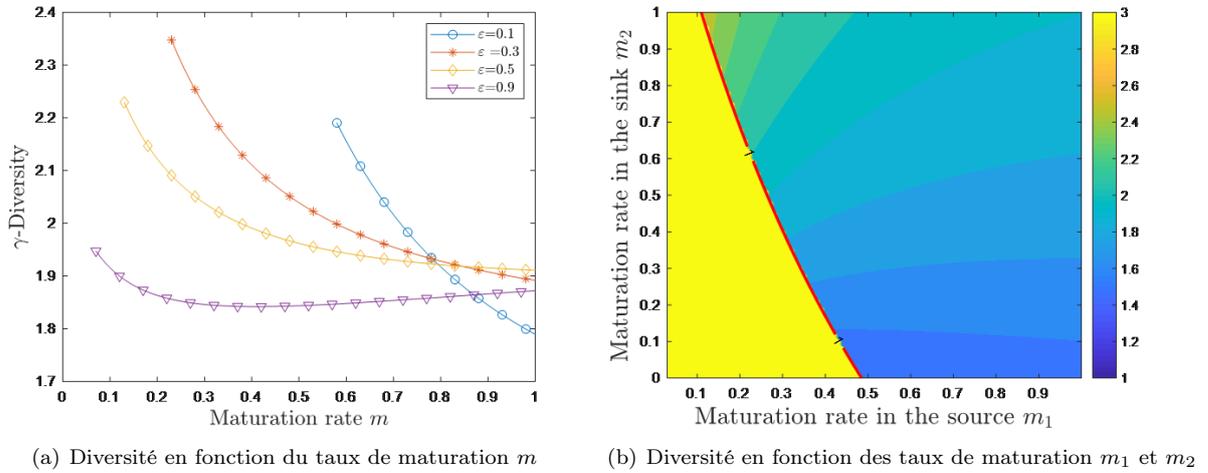


FIGURE 3.14 – Effet du taux de maturation m sur la diversité asymptotique : (a) taux de maturation m identique dans chaque habitat et (b) différents taux de maturation. Les différentes couleurs dans (a) correspondent à différentes valeurs du paramètre de dispersion $\varepsilon = (0.1, 0.3, 0.5, 0.9)$. Les juvéniles dispersent deux fois moins que les adultes ($\varepsilon^J = 0.5\varepsilon^A$ et $\varepsilon^A = \varepsilon$). La ligne rouge dans (b) correspond au seuil d’extinction de la métapopulation $R_0 = 1$. Caractéristiques des habitats : $f_{01} = f_{02} = 1.5$, $\beta_1 = \beta_2 = 150$, $s_{J_1} = 0.8$, $s_{A_1} = 0.85$ et $s_{J_2} = 0.3$, $s_{A_2} = 0.3$, $m_2 = 0.8$.

scénario 2 : source-puits (cas non linéaire) D’après ces deux figures (3.14)(a) et (b), nous voyons que la maturation joue un rôle important sur l’effet de la diversité et l’effet est non linéaire. Pour une forte émigration, la maturation a un effet bénéfique sur la diversité. En revanche, lorsque l’émigration est plus faible, la diversité est mieux préservée si la maturation est plus faible dans la source que dans le puits. Ainsi, on voit que la stratégie de reproduction joue un rôle crucial sur la diversité et cette stratégie dépend fortement de la qualité de l’habitat.

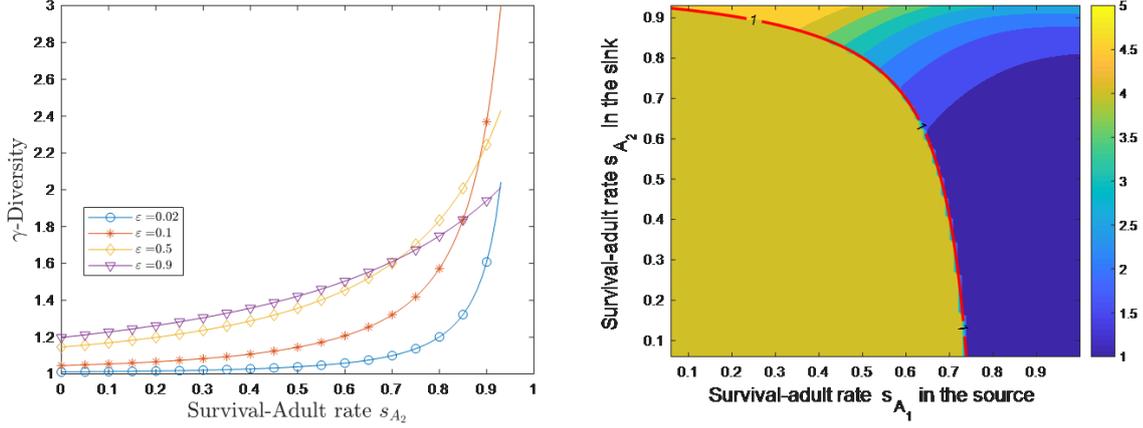
3.10.2 Effet du taux de survie sur la diversité d’une métapopulation source-puits

Pour une métapopulation source-puits, on observe dans la Figure 3.14(a) que la diversité augmente avec la survie des adultes dans le puits. Donc moins le puits est délétère plus la diversité du puits peut être préservée via la source.

Si on fait varier aussi le taux de survie des adultes dans la source, Figure 3.14(b), on observe que ces taux de survie jouent un rôle important dans le maintien de la diversité. On note que la diversité maximale est atteinte lorsque la métapopulation est proche de l’extinction. Cette diversité est d’autant plus préservée que la source est peu favorable (s_{A_1} faible) et le puits pas trop défavorable (s_{A_2} grand). Comme pour le paramètre de maturation, on voit que le taux de survie dans les puits doit être élevé tandis que celui de la source doit être faible pour maintenir une conservation de l’espèce dans la métapopulation.

3.11 Appendice-D : Le modèle individu-centré des fractions génétiques neutres

Nous considérons un modèle de métapopulation de taille fixe n et composé de 2 habitats et 2 classes dans chaque habitat. Soit $\mathbf{X}_t = (J_{t,1}, A_{t,1}, J_{t,2}, A_{t,2})$ où $J_{t,i}$ est le nombre de juvéniles dans chaque habitat i et $A_{t,i}$ est le nombre d’adultes dans chaque habitat



(a) Diversité en fonction du taux de survie des adultes dans le puits s_{A_2} (b) Diversité en fonction des taux de survie des adultes dans les deux habitats s_{A_1} et s_{A_2} .

FIGURE 3.15 – Variation de la diversité en fonction du taux de survie des adultes : (a) dans le puits s_{A_2} et (b) dans les deux habitats s_{A_1} et s_{A_2} . Les différentes couleurs dans (a) correspondent à différents taux de migration depuis le puits $\varepsilon = \varepsilon_{21}^J = \varepsilon_{21}^A = (0.02, 0.1, 0.5, 0.9)$ et $\varepsilon_{12}^A = \varepsilon_{12}^J = 0.5$. La ligne continue rouge dans (b) correspond au seuil d'extinction. Caractéristiques des habitats : $f_{01} = 1.5$, $\beta_1 = 500$, $s_{J_1} = 0.8$, $m_1 = 0.85$, $s_{A_1} = 0.85$ et $f_{02} = 1$, $\beta_2 = 150$, $s_{J_2} = 0.2$, $m_2 = 0.3$.

i. Pour chaque habitat i , les adultes procréent selon une loi de Poisson de paramètre $f_i(J_{t,i}/n, A_{t,i}/n)$ et ils meurent avec un taux s_{A_i} selon une loi de Bernoulli. De même, pour chaque habitat i , les juvéniles survivent avec un taux $(1 - m_i)s_{J_i}$ selon une loi de Bernoulli. Et chaque individu émigre de l'habitat i vers l'habitat j avec un taux ε_{ij}^J ou ε_{ij}^A selon qu'il est juvénile ou adulte. On suppose que l'évolution de cette métapopulation est itérative en temps discret et on obtient le modèle stochastique suivant :

$$\begin{aligned}
J_{t+1,1} &= \sum_{k=1}^{J_{t,1}} M_{1,1}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,1}} M_{1,2}^k(J_{t,1}, A_{t,1}) + \sum_{k=1}^{J_{t,2}} M_{1,3}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,2}} M_{1,4}^k(J_{t,2}, A_{t,2}) \\
A_{t+1,1} &= \sum_{k=1}^{J_{t,1}} M_{2,1}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,1}} M_{2,2}^k + \sum_{k=1}^{J_{t,2}} M_{2,3}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,2}} M_{2,4}^k \\
J_{t+1,2} &= \sum_{k=1}^{J_{t,1}} M_{3,1}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,1}} M_{3,2}^k(J_{t,1}, A_{t,1}) + \sum_{k=1}^{J_{t,2}} M_{3,3}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,2}} M_{3,4}^k(J_{t,2}, A_{t,2}) \\
A_{t+1,2} &= \sum_{k=1}^{J_{t,1}} M_{4,1}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,1}} M_{4,2}^k + \sum_{k=1}^{J_{t,2}} M_{4,3}^k + \sum_{k=1}^{A_{t,2}} M_{4,4}^k
\end{aligned} \tag{3.61}$$

- où $M_{1,1}^k = (1 - \xi_k^{\varepsilon_{12}^J})(1 - \xi_k^{m_1})\xi_k^{s_{J_1}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli indépendantes identiquement distribuées (i.i.d.), de paramètre respectivement ε_{12}^J , m_1 et s_{J_1} .
- où $M_{1,2}^k(J_{t,1}, A_{t,1})$ est une somme de $F^1(J_{t,1}, A_{t,1})$ variables de Bernoulli de paramètre $(1 - \varepsilon_{12}^J)$ où $F^1(J_{t,1}, A_{t,1})$ est une variable de Poisson de paramètre $f_1(J_{t,1}/n, A_{t,1}/n)$.
- où $M_{1,3}^k = \xi_k^{\varepsilon_{21}^J}(1 - \xi_k^{m_2})\xi_k^{s_{J_2}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{21}^J , m_2 et s_{J_2} .
- où $M_{1,4}^k(J_{t,1}, A_{t,1})$ est une somme de $F^2(J_{t,2}, A_{t,2})$ variables de Bernoulli de paramètre ε_{12}^J où $F^2(J_{t,2}, A_{t,2})$ est une variable de Poisson de paramètre $f_2(J_{t,2}/n, A_{t,2}/n)$. En fait, $M_{1,4}^k(J_{t,2}, A_{t,2}) = F^2(J_{t,2}, A_{t,2}) - M_{3,4}^k$.
- où $M_{2,1}^k = (1 - \xi_k^{\varepsilon_{12}^A})\xi_k^{m_1}\xi_k^{s_{J_1}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre

- respectivement ε_{12}^A , m_1 et s_{J1} .
- où $M_{2,2}^k = (1 - \xi_k^{\varepsilon_{12}^A}) \xi_k^{s_{A1}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{12}^A et s_{J1} .
 - où $M_{2,3}^k = \xi_k^{\varepsilon_{21}^A} \xi_k^{s_{m2}} \xi_k^{s_{J2}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement $1 - \varepsilon_{21}^A$, m_2 et s_{J2} .
 - où $M_{2,4}^k = \xi_k^{\varepsilon_{21}^A} \xi_k^{s_{A2}}$ et les ξ_k sont des variables i.i.d. de paramètre respectivement ε_{21}^A et s_{A2} .
 - où $M_{3,1}^k = \xi_k^{\varepsilon_{12}^J} (1 - \xi_k^{m_1}) \xi_k^{s_{J1}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{12}^J , m_1 et s_{J1} .
 - où $M_{3,2}^k(J_{t,1}, A_{t,1})$ est une somme de $F^1(J_{t,1}, A_{t,1})$ variables de Bernoulli de paramètre (ε_{12}^J) où $F^1(J_{t,1}, A_{t,1})$ est une variable de Poisson de paramètre $f_1(J_{t,1}/n, A_{t,1}/n)$. En fait, $M_{3,2}^k(J_{t,1}, A_{t,1}) = F^1(J_{t,1}, A_{t,1}) - M_{1,2}^k$.
 - où $M_{3,3}^k = (1 - \xi_k^{\varepsilon_{21}^J}) (1 - \xi_k^{m_2}) \xi_k^{s_{J2}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{21}^J , m_2 et s_{J2} .
 - où $M_{3,4}^k(J_{t,1}, A_{t,1})$ est une somme de $F^2(J_{t,2}, A_{t,2})$ variables de Bernoulli de paramètre $(1 - \varepsilon_{21}^J)$ où $F^2(J_{t,2}, A_{t,2})$ est une variable de Poisson de paramètre $f_2(J_{t,2}/n, A_{t,21}/n)$.
 - où $M_{4,1}^k = \xi_k^{\varepsilon_{12}^A} (\xi_k^{m_1}) \xi_k^{s_{J1}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{12}^A , m_1 et s_{J1} .
 - où $M_{4,2}^k = \xi_k^{\varepsilon_{12}^A} \xi_k^{s_{A1}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{12}^A et s_{A1} .
 - où $M_{4,3}^k = (1 - \xi_k^{\varepsilon_{21}^A}) \xi_k^{m_2} \xi_k^{s_{J2}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{21}^A , m_2 et s_{J2} .
 - où $M_{4,4}^k = (1 - \xi_k^{\varepsilon_{21}^A}) \xi_k^{s_{A2}}$ et les ξ_k sont des variables de Bernoulli i.i.d. de paramètre respectivement ε_{21}^A et s_{A2} .

Ainsi, nous avons :

$$(J_{t+1,1}, A_{t+1,1}, J_{t+1,2}, A_{t+1,2}) = \sum_{k=1}^{J_{t,1}} \zeta_1^k + \sum_{k=1}^{A_{t,1}} \zeta_2^k(J_{t,1}, A_{t,1}) + \sum_{k=1}^{J_{t,2}} \zeta_3^k + \sum_{k=1}^{A_{t,2}} \zeta_4^k(J_{t,2}, A_{t,2}) \quad (3.62)$$

où $\zeta_i^k = (M_{1,i}^k, \dots, M_{4,i}^k)$. Nous avons :

$$\mathbb{E}(\zeta_i^k(x)) = \left(\mathbb{E}(M_{1,i}^k(x)), \mathbb{E}(M_{2,i}^k), \mathbb{E}(M_{3,i}^k(x)), \mathbb{E}(M_{4,i}^k) \right) \quad (3.63)$$

D'où nous obtenons :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\zeta_1^k) &= ((1 - \varepsilon_{12}^J)(1 - m_1)s_{J1}, (1 - \varepsilon_{12}^A)m_1s_{J1}, \varepsilon_{12}^J(1 - m_1)s_{J1}, \varepsilon_{12}^A m_1 s_{J1}). \\ \mathbb{E}(\zeta_2^k(x)) &= ((1 - \varepsilon_{12}^J)f_1(x/n), (1 - \varepsilon_{12}^A)s_{A1}, \varepsilon_{12}^J f_1(x/n), \varepsilon_{12}^A s_{A1}). \\ \mathbb{E}(\zeta_3^k) &= (\varepsilon_{21}^J(1 - m_2)s_{J2}, \varepsilon_{21}^A m_2 s_{J2}, (1 - \varepsilon_{21}^J)(1 - m_2)s_{J2}, (1 - \varepsilon_{21}^A)m_2 s_{J2}). \\ \mathbb{E}(\zeta_4^k(x)) &= (\varepsilon_{21}^J f_2(x/n), \varepsilon_{21}^A s_{A2}, (1 - \varepsilon_{21}^J)f_2(x/n), (1 - \varepsilon_{21}^A)s_{A2}). \end{aligned} \quad (3.64)$$

Ainsi nous voyons que $\lim_{n \rightarrow \infty} \left(\mathbb{E}(\zeta_i^k(nx)) \right)_i = \mathbf{D}_\varepsilon \mathbf{F}[x]$.

De même, si on considère la matrice de covariance $\text{Cov}(\zeta_i^k(x))$ pour $i \in \{1, \dots, 4\}$, d'après l'indépendance de toutes les variables on obtient :

$$\text{Cov}(\zeta_i^k(x)) = \begin{pmatrix} \text{Var}(M_{i,1}^k(x)) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \text{Var}(M_{i,2}^k) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \text{Var}(M_{i,3}^k(x)) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \text{Var}(M_{i,4}^k) \end{pmatrix}. \quad (3.65)$$

La dépendance en x n'apparaît que pour les coefficients $\text{Var}(M_{1,2}(x))$ et $\text{Var}(M_{3,4}(x))$ qui sont respectivement égaux à :

$$\text{Var}(M_{1,2}(x)) = f_1(x_1/n, x_2/n)(1 - \varepsilon_{12}^J) \quad \text{et} \quad \text{Var}(M_{3,4}(x)) = f_2(x_3/n, x_4/n)(1 - \varepsilon_{21}^J). \quad (3.66)$$

Nous obtenons que $\lim_{n \rightarrow \infty} \text{Cov}(\zeta_i^k(nx))/n = 0$ pour tout i . Maintenant, nous pouvons appliquer le résultat de (Adam, 2016) et donc le modèle stochastique converge en probabilité quand la taille n tend vers $+\infty$ vers notre modèle déterministe que nous avons considéré ci-dessus, plus précisément nous avons :

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{DF}[\mathbf{x}_t]\mathbf{x}_t \quad (3.67)$$

avec

$$\mathbf{DF}[\mathbf{x}] = \begin{pmatrix} (1 - \varepsilon_{12}^J)(1 - m_1)s_{J_1} & (1 - \varepsilon_{12}^J)f_1(x_1, x_2) & \varepsilon_{21}^J(1 - m_2)s_{J_2} & \varepsilon_{21}^J f_2(x_3, x_4) \\ (1 - \varepsilon_{12}^A)m_1s_{J_1} & (1 - \varepsilon_{12}^A)s_{A_1} & \varepsilon_{21}^A m_2 s_{J_2} & \varepsilon_{21}^A s_{A_2} \\ \varepsilon_{12}^J(1 - m_1)s_{J_1} & \varepsilon_{12}^J f_1(x_1, x_2) & (1 - \varepsilon_{21}^J)(1 - m_2)s_{J_2} & (1 - \varepsilon_{21}^J)f_2(x_3, x_4) \\ \varepsilon_{12}^A m_1 s_{J_1} & \varepsilon_{12}^A s_{A_1} & (1 - \varepsilon_{21}^A)m_2 s_{J_2} & (1 - \varepsilon_{21}^A)s_{A_2} \end{pmatrix} \quad (3.68)$$

et $\mathbf{x}_t = (J_{1,t}, A_{1,t}, J_{2,t}, A_{2,t})$.

Chapitre 4

Conclusions et perspectives

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'effet croisé de la migration et de la démographie à travers la qualité des habitats et la structure des populations locales sur la diversité génétique au sein d'une métapopulation. Nous avons tout d'abord étudié la dynamique de population en considérant des modèles soit continus en temps soit discrets structurés en classe. Ces modèles permettent de décrire des situations très variées et peuvent être utilisés dans des contextes divers tels que la conservation d'espèces, la régulation de la pêche ou le contrôle des répartitions d'animaux dans un espace donné. Certaines études ont été faites sur les colonies de manchots empereurs en Antarctique (Jenouvrier et al., 2017b). Pour cette étude, nous avons utilisé un modèle mathématique déterministe classique reconnu et robuste pour décrire la dynamique de populations réparties sur un nombre discret d'habitats hétérogènes (Holt, 1985a). Pour le modèle discret, nous avons combiné ce modèle avec un modèle matriciel de projection en temps discret reconnu comme descripteur de populations structurées en classe (Neubert and Caswell, 2000). Notre approche nous a permis de décrire la dynamique de chacune des fractions neutres composant la métapopulation. Nous nous sommes ensuite intéressés à la notion de diversité, notion qui rappelons le, détermine la variété d'allèles associés à des types de gènes au sein d'une même espèce. Pour chacun de ces modèles, nous avons considéré la dispersion entre les habitats et nous avons pu quantifier l'effet bénéfique de la dispersion sur la diversité soit locale, au sein des habitats, soit globale, au sein de la métapopulation. Nous avons mis en évidence mathématiquement et numériquement différents aspects bénéfiques et parfois contre intuitifs de la dispersion sur le maintien de cette diversité. Dans les deux modèles considérés, nous avons montré que dans un environnement connecté, toutes les fractions de la métapopulation sont conservées dans leur habitat initial. Ainsi la richesse globale, correspondant au nombre de fractions vivantes, est préservée. À l'inverse, dans un environnement où un habitat n'est pas connecté, les fractions initialement dans cet habitat s'éteindront. Nous avons également montré que la dynamique génétique neutre dépend de manière importante du taux de dispersion entre les habitats et de la différence de qualité entre les habitats. Cet effet croisé se retrouve également dans le cas discret structuré en classes où le taux de maturation des juvéniles ou le taux de survie a un effet croisé avec la migration. Cette approche nous a permis de décrire le comportement transitoire et en temps long de la métapopulation et de chaque fraction génétique neutre dans le cas continu ou dans le cas discret linéaire. Nous avons montré que la dynamique génétique neutre dépend fortement du taux de dispersion et de la différence de qualité entre les habitats. Notre étude analytique a relié les caractéristiques démographiques et de dispersion de la métapopulation à des indices de diversité génétique neutre. Nous avons vérifié comme (Wright, 1949; Lynch, 1988) que la dispersion a un impact fort sur la structure génétique d'une métapopulation. En particulier, lorsque les migrations entre habitats sont symétriques, la dispersion favorise la diversité aidant à équilibrer les différentes densités

de fractions dans les habitats. Cependant, nous avons montré que l'augmentation ou la diminution de la dispersion vers un habitat peut avoir des conséquences néfastes sur la diversité. Cette asymétrie de dispersion entre habitats peut se produire lorsque des individus tentent de s'échapper d'un habitat devenu inadapté et néfaste à leur survie à cause d'un habitat devenu de mauvaise qualité (Jenouvrier et al., 2017a). Nous avons également montré que la taille de la population avait un impact réel sur la diversité. L'importance de ce paramètre est souvent ignorée dans les modèles de métapopulation bien que des travaux théoriques et empiriques montrent des changements de diversité lorsque les populations sont de taille réduite (Ingvarsson, 1997; van Heerwaarden et al., 2010).

D'autre part, les modèles déterministes choisis ont montré une adéquation avec les modèles stochastiques correspondants où plus précisément nos résultats analytiques ont fourni de bonnes approximations de la densité de population d'un modèle individu-centré lorsque le nombre d'individus est grand (Fournier and Méléard (2004) pour le cas continu et (Adam, 2016) pour le cas discret structuré en classe). Notre modèle déterministe suit le temps écologique ce qui rend les extinctions rares contrairement aux modèles classiques (Slatkin, 1977; Maruyama and Kimura, 1980; Pannell and Charlesworth, 1999). De plus, nous avons supposé qu'à cette échelle de temps écologique, les mutations sont rares, ce qui nous a permis de les négliger.

Dans le cas du modèle continu, nous avons montré qu'au sein d'une métapopulation composée d'habitats favorables, une augmentation de la différence de capacités de charge tend à éroder la diversité à l'échelle locale et globale. De même, au sein d'une métapopulation source-puits, une diminution du taux de croissance dans le puits entraîne également une érosion de la diversité. Cependant, dans les deux scénarios, l'intensité de cette érosion dépend essentiellement du rapport entre l'émigration d'un habitat vers l'autre. Nous avons étudié numériquement l'effet de la connexion de deux habitats isolés. Nous avons montré que la diversité locale est toujours favorisée par cet échange. Plus précisément, dans le cas où les habitats sont favorables, l'augmentation de cette diversité est plus importante quand les habitats sont de qualités similaires et dans le cas source-puits (scénario 2) une augmentation de la diversité est plus importante lorsque la migration est faible. La connexion favorise également la diversité globale car les échanges tendent à mélanger les fractions génétiques neutres et équilibre les proportions de chaque fraction dans chaque habitat composant la métapopulation. Dans le cas source-puits, une diminution de la qualité du puits érode généralement la diversité. Cet effet néfaste d'une mauvaise qualité de l'habitat sur la diversité est similaire à l'effet du processus d'extinction dans le cadre stochastique (Slatkin, 1977; Maruyama and Kimura, 1980; Whitlock and Barton, 1997; Pannell and Charlesworth, 1999), même si ces processus sont écologiquement différents. (Dans notre modèle continu, il n'y a pas d'événement extinction/recolonisation).

Pour le cadre d'un modèle discret structuré en classes, dans le cas linéaire, le résultat du théorème 3 montre que toute fraction converge vers une proportion strictement positive de la métapopulation grâce au fait que la matrice de projection \mathbf{DF} est primitive même si la métapopulation n'est pas initialement à l'équilibre. Cette convergence se fait géométriquement rapidement avec un taux donné par le rapport entre la valeur propre principale et le maximum de valeur absolue des valeurs propres restantes de \mathbf{DF} . Ces conclusions se rapprochent beaucoup de celles que nous avons trouvées dans le cas continu dans le théorème 1. Dans le cadre des modèles discrets structurés en classes, dans le cas non linéaire, nous avons pu décrire la dynamique complète des fractions génétiques neutres dans une métapopulation qui est déjà à l'équilibre, et dans une métapopulation qui fluctue périodiquement. Nous avons montré que la structure de classes influence la proportion asymptotique de chaque fraction et cela même dans un seul habitat. Cette proportion asymptotique dépend de la proportion de chaque classe de la fraction ainsi que des caractéristiques de la métapopulation. Cependant la fécondité ne semble pas avoir de l'effet

sur cette proportion asymptotique. Rappelons que l'effet de la structure des classes sur la diversité a déjà été observée expérimentalement sur l'herbivore d'eau douce *Daphnia pulex* (Nelson et al., 2005). De plus, la présence d'une phase juvénile dans une population en expansion est connue pour avoir un réel impact sur la diversité génétique (Austerlitz et al., 2000). Notre approche mathématique dans le cas d'une seule population a permis de quantifier l'impact de chaque paramètre démographique sur la diversité. Plus précisément, nous avons montré qu'une longue phase juvénile favorise toujours la diversité lorsque les juvéniles souffrent d'un taux de survie plus faible que celui des adultes. La maturation contrebalance la perte due à la mortalité préservant ainsi la diversité au stade juvénile et préservant ainsi la diversité à l'échelle de la population. Inversement lorsque les juvéniles ont un taux de survie plus grand que celui des adultes, une phase juvénile plus longue déséquilibre la diversité juvénile et érode la diversité de la population. Ainsi, de cette étude mathématique, nous pouvons conclure en disant la diversité est favorisée par une phase juvénile longue si la différence de survies entre juvéniles et adultes n'est trop grande.

Cet effet sur la stratégie de reproduction sur la diversité génétique a déjà été observé expérimentalement sur le saumon sauvage (Valiente et al., 2005). Ils ont montré l'impact de la latitude sur la maturation et par conséquent sur la diversité génétique. Nous avons aussi montré l'effet croisé de la dispersion différenciée des classes et des paramètres démographiques sur la diversité d'une métapopulation structurée en classes. En particulier, nous avons montré que la dispersion des adultes favorise la diversité lorsque la mortalité des juvéniles est supérieure à celle des adultes et qu'elle n'a aucun effet quand la mortalité des juvéniles est inférieure à celle des adultes. Cependant quand l'habitat devient hétérogène, l'effet de cette dispersion différenciée par classe peut changer mais cet effet reste faible comparé à l'effet de la dispersion globale ou des caractères démographiques.

Notre étude s'est limitée à une métapopulation constituée de deux habitats. Il serait intéressant de comprendre l'effet de l'hétérogénéité d'un paysage complet constitué de plusieurs habitats sur la diversité génétique. En particulier, la fragmentation du milieu a un impact fort sur la survie des espèces dans un environnement hétérogène. Cet effet devrait aussi se voir sur la diversité génétique neutre. De plus une meilleure compréhension de cet effet pourrait avoir des conséquences importantes sur la conservation d'espèces notamment dans un contexte de changement climatique qui favorise la fragmentation. D'autre part, comprendre les liens entre fragmentation et diversité nous permettraient de déduire des patrons génétiques neutres de l'information sur la fragmentation du milieu.

Dans cette thèse nous nous sommes concentrés sur une seule métapopulation, mais dans chaque habitat une espèce interagit avec d'autres créant ainsi un écosystème local. De l'interaction entre les espèces devrait créer d'autres effets sur la diversité génétique de chaque espèce. Afin d'avoir une approche plus globale sur la diversité il serait intéressant d'étudier la dynamique de la diversité neutre au sein d'un écosystème voir de méta-écosystème.

Au sein des populations structuré en classes, nous nous sommes limités à des classes discrètes (juvénile et adulte dans nos exemples). Or chez de nombreuses espèces, la structuration est plus continue (structure d'âge discret avec générations chevauchantes, ou structure de taille de cellules cancéreuses). Le caractère continu a sûrement un effet différent sur la diversité génétique neutre. Afin d'avoir une meilleure compréhension de l'effet de ces structures de population, nous envisageons d'étendre le modèle continu en temps à un modèle structuré suivant une variable continue.

Enfin, nous nous sommes principalement intéressés à des populations dont la reproduction est asexuée ou à des populations haploïdes. Or de nombreuses espèces se reproduisent de manière sexuée ou asexuée et sexuée suivant les conditions environnementales. Le mode de reproduction devrait aussi avoir un effet important sur la diversité. Une première approche

pourrait consister à considérer des individus mâles et femelles dans notre population et ainsi utiliser nos résultats sur les modèles structurés pour étudier ce processus.

Un autre intérêt de notre approche dans ce cas continu, c'est que nos résultats analytiques pourraient être utiles car ils suggèrent que les taux de migration pourraient être obtenus à partir d'une estimation d'indices de diversité. Cette idée d'inférer les caractéristiques de dispersion à partir de données génétiques a été utilisée par Roques et al. (2016) dans le contexte d'une espèce dans un paysage hétérogène.

Bibliographie

- E Adam. *Persistence et vitesse d'extinction pour des modèles de populations stochastiques multitypes en temps discret*. PhD thesis, 2016.
- F Austerlitz, S Mariette, N Machon, P H Gouyon, and B Godelle. Effects of colonization processes on genetic diversity : differences between annual plants and tree species. *Genetics*, 154(3) :1309–1321, 2000.
- N H Barton. Genetic hitchhiking. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 355(1403) :1553–1562, 2000. doi : 10.1098/rstb.2000.0716.
- A J Bohonak. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology*, 74(1) :21–45, 1999. doi : 10.1086/392950.
- G Bohrer, R Nathan, and S Volis. Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *J. Ecol.*, 93(5) : 1029–1040, 2005.
- O Bonnefon, J Coville, J Garnier, F Hamel, and L Roques. The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. *Ecol. Complexity*, 20 :282–292, 2014a.
- O Bonnefon, J Coville, J Garnier, and L Roques. Inside dynamics of solutions of integro-differential equations. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 19(10) :3057–3085, 2014b. doi : 10.3934/dcdsb.2014.19.3057.
- Olivier Bonnefon, Jerome Coville, Jimmy Garnier, François Hamel, and Lionel Roques. The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. *Ecological Complexity*, 20 : 282–292, 2014c.
- B Charlesworth, M T Morgan, and D Charlesworth. The effect of deleterious mutations on neutral molecular variation. *Genetics*, 134(4) :1289–1303, 1993.
- Jorge Paulo da Fonseca Cancela and Kimon Hadjibiros. Le modele matriciel déterministe de leslie et ses applications en dynamique des populations. *Acta Biotheoretica*, 26(4) : 239–261, 1977.
- A W F Edwards. Migrational selection. *Heredity*, 18 :101–106, 1963.
- N Fournier and S Méléard. A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. *Ann. Appl. Probab.*, 14(4) :1880–1919, 2004.
- R P Freckleton and A R Watkinson. Large-scale spatial dynamics of plants : metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *J. Ecol.*, 90 :419–434, 1990.
- J Garnier and M A Lewis. Expansion under climate change : The genetic consequences. *Bull. Math. Biol.*, 78(11) :2165–2185, 2016. doi : 10.1007/s11538-016-0213-x.

- J Garnier, T Giletti, F Hamel, and L Roques. Inside dynamics of pulled and pushed fronts. *J. Math. Pures Appl.*, 11 :173–188, 2012.
- GF Gause. Studies on the ecology of the orthoptera. *Ecology*, 11(2) :307–325, 1930.
- M Gyllenberg, G Söderbacka, and S Ericsson. Does migration stabilize local population dynamics? analysis of a discrete metapopulation model. *Mathematical Biosciences*, 118 (1) :25–49, 1993. doi : [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(93\)90032-6](https://doi.org/10.1016/0025-5564(93)90032-6).
- O Hallatschek and D R Nelson. Gene surfing in expanding populations. *Theor. Popul. Biol.*, 73 :158–170, 2008.
- I Hanski. Dynamics of regional distribution : the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38 :210–221, 1982.
- Ilkka Hanski et al. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, 1999.
- G M Hewitt. The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature*, 405 :907–913, 2000.
- Rolf Holderegger, Urs Kamm, and Felix Gugerli. Adaptive vs. neutral genetic diversity : implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, 21(6) :797–807, 2006.
- R D Holt. Population dynamics in two-patch environments : Some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theor. Popul. Biol.*, 28 :181–208, 1985a.
- Robert D Holt. Population dynamics in two-patch environments : some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical population biology*, 28(2) :181–208, 1985b.
- Henry F Howe and Judith Smallwood. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1) :201–228, 1982.
- Carl Huffaker et al. Experimental studies on predation : dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27(14) :343–383, 1958.
- B C Husband and S C H Barrett. A metapopulation perspective in plant population biology. *J. Ecol.*, 84 :461–469, 1996.
- P Ingvarsson. The effect of delayed population growth on the genetic differentiation of local populations subject to frequent extinctions and recolonizations. *Evolution*, 51 : 29–35, 1997.
- L R Iverson, A Prasad, and M W Schwartz. Modeling potential future individual tree-species distributions in the eastern united states under a climate change scenario : a case study with pinus virginiana. *Ecological Modelling*, 115 :77–93, 1999.
- S Jenouvrier, J Garnier, F Patout, and L Desvillettes. Influence of dispersal processes on the global dynamics of emperor penguin, a species threatened by climate change. *Biol. Conserv.*, 212 :63 – 73, 2017a. doi : <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.017>.
- Stéphanie Jenouvrier, Jimmy Garnier, Florian Patout, and Laurent Desvillettes. Influence of dispersal processes on the global dynamics of emperor penguin, a species threatened by climate change. *Biological Conservation*, 212 :63–73, 2017b.
- AL Jensen. 365 : Leslie matrix models for fisheries studies. *Biometrics*, pages 547–551, 1974.
- Bruce E Kendall and Gordon A Fox. Spatial structure, environmental heterogeneity, and population dynamics : Analysis of the coupled logistic map. *Theoretical Population Biology*, 54(1) :11–37, 1998. doi : 10.1006/tpbi.1998.1365.

- R Lande. Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. *Evolution*, 46(2) :381–389, 1992. doi : 10.1111/j.1558-5646.1992.tb02046.x.
- J-D Lebreton and P Isemann. Dynamique de la population camarguaise de mouettes rieuses *larus ridibundus* l. : un modèle mathématique. *La Terre et la vie*, 1976.
- LP Lefkovich. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, pages 1–18, 1965.
- P H Leslie. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33 (3) :183–212, 11 1945. doi : 10.1093/biomet/33.3.183.
- Lisa A Levin. Recent progress in understanding larval dispersal : new directions and digressions. *Integrative and comparative biology*, 46(3) :282–297, 2006.
- S A Levin and R T Paine. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(7) :2744–2747, 1974. doi : 10.1073/pnas.71.7.2744.
- S A Levin, H C Muller-Landau, R Nathan, and J Chave. The ecology and evolution of seed dispersal : a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34 :575–604, 2003.
- Richard Levins. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist*, 15(3) :237–240, 1969.
- M Lynch. The divergence of neutral quantitative characters among partially isolated populations. *Evolution*, 42(3) :455–466, 1988.
- Robert H MacArthur and Edward O Wilson. *Island biogeography*. Princeton, 1967.
- G P Malanson and D M Cairns. Effects of dispersal, population delays, and forest fragmentation on tree migration rates. *Plant Ecology*, 131(1) :67–79, 1997. doi : 0.1023/A :1009770924942.
- Thomas Robert Malthus. An essay on the principle of population. 1798. *The Works of Thomas Robert Malthus, London, Pickering & Chatto Publishers*, 1 :1–139, 1986.
- N G Marculis, J Garnier, R Lui, and M A Lewis. Inside dynamics for stage-structured integrodifference equations. *J Math Biol*, 2019. ISSN 1432-1416. doi : 10.1007/s00285-019-01378-9. URL <https://doi.org/10.1007/s00285-019-01378-9>.
- T Maruyama and M Kimura. Genetic variability and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations are frequent. *Proc Natl Acad Sci USA*, 77 :6710–6714, 1980.
- JF McLaughlin and J Roughgarden. *Species interactions in space, in “Species Diversity in Ecological Communities : Historical and Geographical Perspectives”*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1993.
- M Moody. Polymorphism with selection and genotype-dependent migration. *J. Math. Biology*, 11 :245–267, 1981.
- William A. Nelson, Edward McCauley, and Frederick J. Wrona. Stage-structured cycles promote genetic diversity in a predator-prey system of daphnia and algae. *Nature*, 433 (7024) :413–417, 2005. doi : 10.1038/nature03212.

- Michael G. Neubert and Hal Caswell. Density-dependent vital rates and their population dynamic consequences. *Journal of Mathematical Biology*, 41(2) :103–121, Aug 2000. ISSN 1432-1416. doi : 10.1007/s002850070001.
- Otso Ovaskainen and Ilkka Hanski. Extinction threshold in metapopulation models. In *Annales Zoologici Fennici*, pages 81–97. JSTOR, 2003.
- J R Pannell and B Charlesworth. Neutral genetic diversity in a metapopulation with recurrent local extinction and recolonization. *Evolution*, 53(3) :664–676, 1999. doi : 10.1111/j.1558-5646.1999.tb05362.x.
- J. R. Pannell and B. Charlesworth. Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 355(1404) :1851–1864, 2000. doi : 10.1098/rstb.2000.0740.
- P. A. Parsons. Migration as a factor in natural selection. *Genetica*, 33(1) :184–206, 1963. doi : 10.1007/BF01725761.
- A Ponchon, R Garnier, D Grémillet, and T Boulinier. Predicting population response to environmental change : the importance of considering informed dispersal strategies in spatially structured population models. *Divers. Distrib.*, 21 :88–100, 2015.
- H Ronald Pulliam. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5) :652–661, 1988.
- L Roques. *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale*. Editions Quae, 2013.
- L Roques, J Garnier, F Hamel, and E Klein. Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109 :8828–8833, 2012.
- L. Roques, E. Walker, P. Franck, S. Soubeyrand, and E. K. Klein. Using genetic data to estimate diffusion rates in heterogeneous landscapes. *J. Math. Biol.*, 73(2) :397–422, 2016. doi : 10.1007/s00285-015-0954-4.
- Lionel Roques, Yuzo Hosono, Olivier Bonnefon, and Thomas Boivin. The effect of competition on the neutral intraspecific diversity of invasive species. *Journal of mathematical biology*, 71(2) :465–489, 2015.
- M W Schwartz, L R Iverson, and A M Prasad. Predicting the potential future distribution of four tree species in ohio using current habitat availability and climatic forcing. *Ecosystems*, 4 :568–581, 2001.
- Daniel S Simberloff and Edward O Wilson. Experimental zoogeography of islands : the colonization of empty islands. *Ecology*, 50(2) :278–296, 1969.
- E H Simpson. Measurment of diversity. *Nature*, 163 :688, 1949.
- M Slatkin. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinctions. *Theor. Popul. Biol.*, 12 :253–262, 1977.
- M Slatkin. Gene flow in natural populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 16 :393–430, 1985.
- M Slatkin. The average number of sites separating dna sequences drawn from a subdivided population. *Theor. Popul. Biol.*, 32 :42–49, 1987.
- J M Smith and J Haigh. The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetical Research*, 23(1) :23–35, 1974. doi : 10.1017/S0016672300014634.

- F L Souza, A F Cunha, M A Oliveira, G A G Pereira, and S F dos Reis. Estimating dispersal and gene flow in the neotropical freshwater turtle *hydromedusa maximiliani* (chelidae) by combining ecological and genetic methods. *Genetics and Molecular Biology*, 25(2) :151–155, 2002. ISSN 1415-4757. doi : 10.1590/S1415-47572002000200007.
- J M J Travis, K Mustin, K A Bartoń, T G Benton, J Clobert, , and *et al.* Modelling dispersal : an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods Ecol. Evol.*, 3(4) :628–641, 2012.
- America G Valiente, Francis Juanes, and Eva Garcia-Vazquez. Reproductive strategies explain genetic diversity in atlantic salmon, *salmo salar*. *Environmental Biology of Fishes*, 74(3-4) :323–334, 2005.
- J van Heerwaarden, F A van Eeuwijk, and J Ross-Ibarra. Genetic diversity in a crop metapopulation. *Heredity*, 104(1) :28–39, 2010. doi : 10.1038/hdy.2009.110.
- Pierre-François Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.*, 10 :113–126, 1838.
- M E Visser. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proc. R. Soc. B : Biol. Sciences*, 275(1635) :649–659, 2008. doi : 10.1098/rspb.2007.0997.
- A G Watts, P E Schlichting, S M Billerman, B R Jesmer, S Micheletti, M-J Fortin, W C Funk, P Hapeman, E Muths, and M A Murphy. How spatio-temporal habitat connectivity affects amphibian genetic structure. *Frontiers in Genetics*, 6, 2015. ISSN 1664–8021. doi : 10.3389/fgene.2015.00275.
- M Whitlock and N Barton. The effective size of a subdivided population. *Genetics*, 146 : 427–441, 1997.
- S Wright. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15(1) :323–354, 1949. doi : 10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x.