Influence d'une structure spatiale sur le comportement en temps long d'une population.

Hélène Leman, Sylvie Méléard, Sepideh Mirrahimi

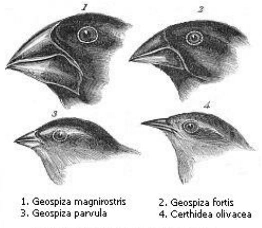
Ecole de printemps de l'ANR Manège

9 avril 2014

ANR MANEGE

Motivation

But : comprendre les interactions entre le **mouvement des populations** dans l'espace et leur **dynamique génétique**.



Quel est l'impact d'une distribution hétérogène des ressources, dans un espace continu, sur l'évolution ?

Cas d'une population dimorphique

Chaque individu i est représenté au temps t par :

- son **trait phénotypique**, u_1 ou u_2,
- sa **position**, X_t^i, dans l'espace $\mathcal{X}$, ouvert borné de $\mathbb{R}^d$.

Definition

La population totale est modélisée par une mesure finie à valeurs dans $\bar{\mathcal{X}} \times \{u_1, u_2\}$:

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{(X_t^i, U_t^i)} = \frac{1}{K} \left(\sum_{i=1}^{N_t^1} \delta_{(X_t^i, u_1)} + \sum_{i=N_t^1+1}^{N_t^1+N_t^2} \delta_{(X_t^i, u_2)} \right)$$

où

- N_t est le nombre total d'individus au temps t,
- K est le paramètre de renormalisation.

Migration

Chaque individu de trait u_1 se déplace dans le compact $\bar{\mathcal{X}}$ suivant une **diffusion**, modélisée par une EDS réfléchie aux bords de $\mathcal{X}$:

$$\boxed{X_t = x_0 + \sqrt{2m_1}B_t - k_t}$$

où

- k est un processus continu, adapté qui modélise la réflexion aux bords du domaine,
- B est un mouvement brownien d-dimensionnel.

Migration

Chaque individu de trait u_2 se déplace dans le compact $\bar{\mathcal{X}}$ suivant une **diffusion**, modélisée par une EDS réfléchie aux bords de $\mathcal{X}$:

$$\boxed{X_t = x_0 + \sqrt{2m_2}B_t - k_t}$$

où

- k est un processus continu, adapté qui modélise la réflexion aux bords du domaine,
- B est un mouvement brownien d-dimensionnel.

Evolution du nombre d'individus

Chaque individu situé au point $x \in \mathcal{X}$ et de trait u_1 :

- donne naissance à un **clône** à un taux

$$\boxed{b_1(x)},$$

- meurt de **mort naturelle** à taux

$$\boxed{d_1(x)},$$

- meurt par **compétition** à taux

$$\boxed{\sum_{i=1}^{N_t^1} \frac{c_{11}(x^i)}{K} + \sum_{j=N_t^1+1}^{N_t^1+N_t^2} \frac{c_{12}(x^j)}{K}}.$$

Evolution du nombre d'individus

Chaque individu situé au point $x \in \mathcal{X}$ et de trait u_2 :

- donne naissance à un **clône** à un taux

$$\boxed{b_2(x)},$$

- meurt de **mort naturelle** à taux

$$\boxed{d_2(x)},$$

- meurt par **compétition** à taux

$$\boxed{\sum_{i=1}^{N_t^1} \frac{c_{21}(x^i)}{K} + \sum_{j=N_t^1+1}^{N_t^1+N_t^2} \frac{c_{22}(x^j)}{K}}.$$

On étudie une limite en **grande population** : $\boxed{K \longrightarrow +\infty}$.

Hypothèse : $(\nu_0^K)_{K>0}$ converge en loi vers une **mesure finie déterministe possédant une densité**

$$\boxed{g_1(0,x)dx\delta_{u_1}(du) + g_2(0,x)dx\delta_{u_2}(du)}.$$

Théorème (Champagnat, Méléard (2007))

Pour tout $T > 0$*, le processus* $(\nu^K)_{K>0}$*, dans* $\mathbb{D}([0,T], M_F(\bar{\mathcal{X}} \times \{u_1, u_2\}))$*, converge en loi vers une fonction déterministe* $\xi \in \mathbb{C}([0,T], M_F(\bar{\mathcal{X}} \times \{u_1, u_2\}))$ *telle que* ξ_t *admet une densité*

$$g_1(t,x)dx\delta_{u_1}(du) + g_2(t,x)dx\delta_{u_2}(du).$$

Question : Quel est le comportement en temps long d'une population avec un nombre fini de traits ?

Cas d'un trait :

$$\boxed{\begin{cases} \partial_t g(t,x) = \left[(b-d)(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x')g(t,x')dx'\right] g(t,x) + m\Delta_x g(t,x), \\ \partial_n g(t,x) = 0 \text{ aux bords de } \mathcal{X}. \end{cases}} \quad (1)$$

Soit H la plus grande valeur propre de $\mathcal{L}h = m\Delta_x h + (b-d)h$.

Théorème

- *si* $H > 0$, $g(t,\cdot) \xrightarrow[t\to\infty]{L^\infty} \bar{g}$, *avec* $\bar{g}$ *l'unique état stationnaire de* (1),
- *si* $H \leq 0$, $g(t,\cdot) \xrightarrow[t\to\infty]{L^\infty} 0$.

Question : Quel est le comportement en temps long d'une population avec un nombre fini de traits ?

Cas d'un trait :

$$\boxed{\begin{cases} \partial_t g(t,x) = \left[(b-d)(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x')g(t,x')dx'\right] g(t,x) + m\Delta_x g(t,x), \\ \partial_n g(t,x) = 0 \text{ aux bords de } \mathcal{X}. \end{cases}} \quad (1)$$

Soit H la plus grande valeur propre de $\mathcal{L}h = m\Delta_x h + (b-d)h$.

Théorème

- *si* $H > 0$, $g(t,\cdot) \xrightarrow[t\to\infty]{L^\infty} \bar{g}$, *avec* $\bar{g}$ *l'unique état stationnaire de* (1),
- *si* $H \leq 0$, $g(t,\cdot) \xrightarrow[t\to\infty]{L^\infty} 0$.

Conclusion : Seuls le **paramètre de diffusion et le taux de croissance influent sur la non-extinction**. Le taux de compétition affecte la taille finale de la population.

Cas de 2 traits : (g_1, g_2) est l'unique solution faible de l'EDP suivante sur $[0, T] \times \mathcal{X}$ avec condition initiale $(g_1(0,.), g_2(0,.))$ et conditions aux bords de $\mathcal{X}$ de Neumann :

$$\boxed{\begin{aligned}\partial_t g_1(t,x) &= m_1 \Delta_x g_1(t,x) + (b_1 - d_1)(x) g_1(t,x) \\ &\quad - \int_{\mathcal{X}} \Big[c_{11}(x') g_1(t,x') + c_{12}(x') g_2(t,x') \Big] dx' g_1(t,x), \\ \partial_t g_2(t,x) &= m_2 \Delta_x g_2(t,x) + (b_2 - d_2)(x) g_2(t,x) \\ &\quad - \int_{\mathcal{X}} \Big[c_{21}(x') g_1(t,x') + c_{22}(x') g_2(t,x') \Big] dx' g_2(t,x).\end{aligned}}$$

4 états stationnaires non négatifs :

- l'état trivial $(0, 0)$,
- 2 états sans coexistence $(\bar{g}_1, 0)$ et $(0, \bar{g}_2)$,
- 1 état avec coexistence $(\hat{g}_1, \hat{g}_2)$.

Théorème

Pour toute condition initiale dans $L^2(\mathcal{X})$, l'unique solution du système converge dans $L^\infty(\mathcal{X})$ vers l'un des quatre états stationnaires.

L'état stationnaire atteint est caractérisé par :

- $\boxed{f_{2\to 1} = H_2\mu_{11} - H_1\mu_{21}}$, la fitness des individus u_2 dans la population u_1,
- $\boxed{f_{1\to 2} = H_1\mu_{22} - H_2\mu_{12}}$, la fitness des individus u_1 dans la population u_2,

où

* $\boxed{H_i}$ est la **valeur propre principale** de $\mathcal{L}_i = m_i\Delta_x(.) + (b_i - d_i)\cdot$,
* $\boxed{\mu_{ji} = \int_{\mathcal{X}} c_{ji}(y)\bar{u}_i(y)dy}$ est un coefficient de **compétition**.

Simulations

Problème : Etat initial proche de $(\bar{g}_1, 0)$. Quelles sont les conditions pour observer l'invasion de la population mutante (population 2 de type u_2) ?

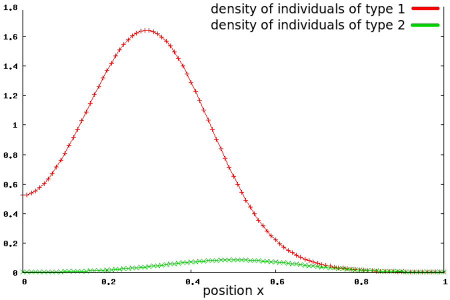
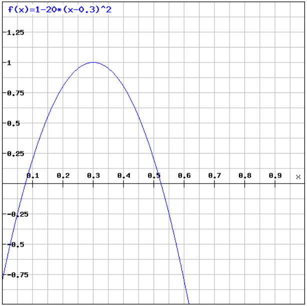
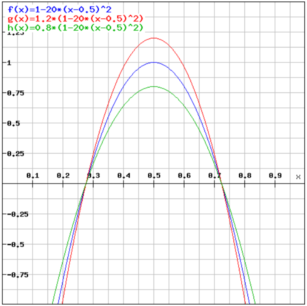


Figure : Etat initial

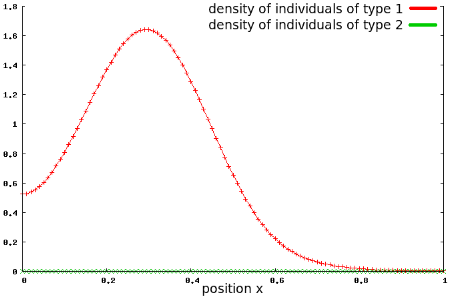
Paramètres :

$$(b_i - d_i)(x) = \max\{\bar{a}_i(1 - 20(x-u_i)^2), -1\},$$
$$\bar{a}_1 = 1,\ \bar{a}_2 \in \{0.8, 1, 1.2\}$$
$$u_1 = 0.3,\ u_2 = 0.5,$$
$$m_1 = m_2 = 0.01,$$
$$c_{ij}(x) = 0.1 + 0.9 \cdot 1_{|x-u_i|<0.25, |x-u_j|<0.25}.$$





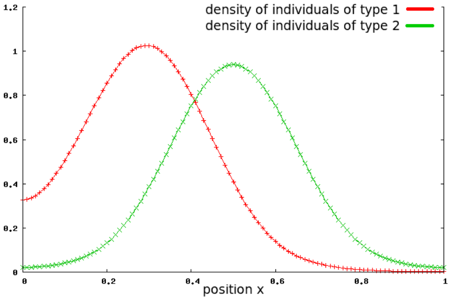
Si $H_1 > 0$, $f_{2\to 1} < 0$,



$\bar{r}_2 = 0.8$, $f_{2\to 1} = -0.155$, $f_{1\to 2} = 0.383$

L'état $(\bar{g}_1, 0)$ est **stable**. La population mutante s'éteint.

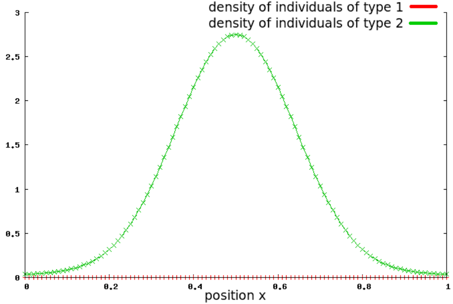
Si $H_1 > 0,\ H_2 > 0,\ f_{2\to1} > 0,\ f_{1\to2} > 0$



$\bar{r}_2 = 1,\, f_{2\to1} = 0.164,\, f_{1\to2} = 0.181$

L'état $(\hat{g}_1, \hat{g}_2)$ est **globalement asymptotiquement stable**. On a co-existence des deux populations en temps long.

Si $H_2 > 0,\ f_{2\to1} > 0,\ f_{1\to2} \leq 0$



$\bar{r}_2 = 1.2,\ f_{2\to1} = 0.487,\ f_{1\to2} = -0.037$

L'état $(0, \bar{g}_2)$ est **globalement asymptotiquement stable**. La population mutante envahit l'espace.

Ici, on observe un phénomène de **changement de niche spatiale dû à un événement de sélection**.

Perspectives

- Probabilité de survie d'un mutant dans une population résidente proche de l'équilibre ?
- Quand K est grand, l'évolution des deux populations est-elle proche du comportement moyen ?
- Ajout de mutations rares.