

Modélisation de l'évolution dans les réseaux proies-prédateurs

Manon Costa

CMAP

École de Printemps de l'ANR MANEGE, Aussois

Modélisation de l'évolution dans les réseaux proies-prédateurs

But

- ▶ Prendre en compte l'impact de l'évolution d'une espèce sur une autre.
- ▶ Les réseaux proies-prédateurs forment une brique élémentaire des réseaux écologiques.
- ▶ On veut donc modéliser l'évolution de l'interaction de prédation pour observer son impact sur le réseau.

Modèle microscopique

Deux populations :

- ▶ Les proies sont caractérisées par un trait x de défense dans \mathcal{X} .
- ▶ Les prédateurs sont caractérisés par un trait y reflétant leur capacité de prédation dans \mathcal{Y} .

Exemples :

- ▶ Tailles respectives des proies et prédateurs ([Loeuille et Loreau 2005],[Durrett et Mayberry 2010])
- ▶ Quantité d'une toxine émise et résistance du prédateur ([Strauss&al. TRENDS 2002] [Müller&al. TRENDS 2004])

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

L'évolution de la population est décrite par

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

K paramètre d'échelle ($K \rightarrow \infty$)

Processus de naissance et mort dans $\left(\frac{\mathbb{N}}{K}\right)^{d+m}$

Une proie de trait x

- ▶ se reproduit à un taux $b(x)$,
- ▶ meurt
 - par mort naturelle $d(x)$
 - par compétition avec les autres proies $c(x, x')$
 - par prédation $B(x, y)$

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

Un prédateur de trait y

- ▶ se reproduit à un taux

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

- ▶ et meurt à un taux $D(y)$.

Premier exemple : 2 proies et un prédateur

On considère 2 proies de utilisant une défense **qualitative** : c'est le type de défense et non la quantité qui importe.

Proie 1 : $x = 1.7$ et Proie 2 : $x = 0.8$.

Les proies ont les mêmes taux b et d mais la compétition est décroissante en $(x - x')^2$:

$$c(x, x') = c_0 \exp\left(-\frac{(x - x')^2}{2}\right).$$

Sans prédateurs les deux proies coexistent.

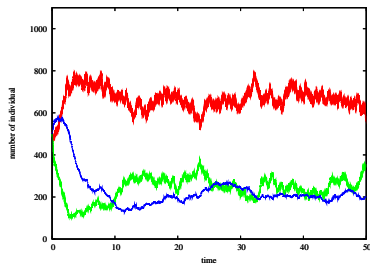
On introduit un prédateur de trait y qui représente sa préférence.

$$B(x, y) = B_0 \exp\left(-\frac{(x - y)^2}{2g^2}\right)$$

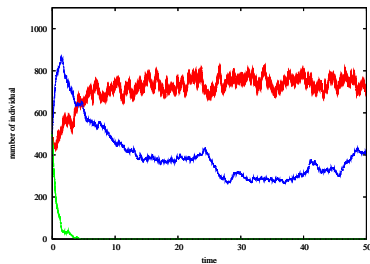
La mortalité des prédateurs reste constante : $D(y) = D$.

Proie 1 : $x = 1.7$, Proie 2 : $x = 0.8$.

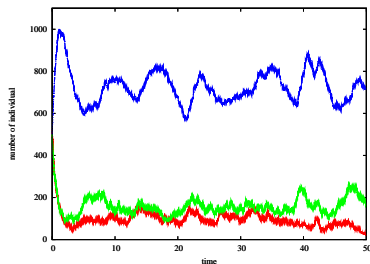
$y=0.2$



$y=0.7$



$y=1.26$



Limite en grande population $K \rightarrow \infty$

Renormalisation

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

Théorème

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

$$(Z^K(t), t \in [0, T]) \xrightarrow{\mathbb{P}} (z(t), t \in [0, T])$$

où $z(t) = (n_1(t), \dots, n_d(t), h_1(t), \dots, h_m(t))$ est une fonction continue et déterministe.

[Ethier Kurtz, 1986 ; Fournier Méléard 2004]

Caractérisation de la limite

$$(Z^K(t), t \in [0, T]) \xrightarrow{\mathbb{P}} (z(t), t \in [0, T])$$

La fonction $z(t) = (n_1(t), \dots, n_d(t), h_1(t), \dots, h_m(t))$ est solution du système différentiel suivant : $\forall 1 \leq i \leq d, \quad \forall 1 \leq k \leq m$.

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = n_i(t) \left(b(x_i) - d(x_i) - \sum_{j=1}^d c(x_i, x_j) n_j(t) - \sum_{k=1}^m B(x_i, y_k) h_k(t) \right),$$

$$\frac{dh_k(t)}{dt} = h_k(t) \left(r \sum_{i=1}^d B(x_i, y_k) n_i(t) - D(y_k) \right),$$

avec pour condition initiale \mathbf{z}_0 .

Comportement en temps long des solutions du système

On cherche des critères d'existence d'équilibres **globalement asymptotiquement stables**.

C'est à dire, un équilibre $(\mathbf{n}^*, \mathbf{h}^*)$ tel que toute solution de condition initiale strictement positive converge vers cet équilibre.

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} n_i(t) = n_i \left(b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j - \sum_{k=1}^m B_{ik} h_k \right), \\ \frac{d}{dt} h_k(t) = h_k \left(r \sum_{i=1}^d B_{ik} n_i - D_k \right), \end{cases}$$

Stabilité globale

Dépend de la matrice d'interaction du système :

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

Proposition

Si $C + C^T$ est définie positive et qu'il existe un équilibre vérifiant

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

alors il est globalement asymptotiquement stable.

On considère la fonction de Lyapounov :

$$V(n, h) = \sum_{i=1}^d r(n_i - n_i^* \log(n_i)) + \sum_{k=1}^m (h_k - h_k^* \log(h_k)).$$

En dérivant le long d'une trajectoire

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V(n(t), h(t)) &= -\frac{r}{2} (\mathbf{n} - \mathbf{n}^*)^T (C + C^T) (\mathbf{n} - \mathbf{n}^*) \\ &\quad + r \sum_{i: n_i^* = 0} n_i (b_i - d_i - \sum_{j=1}^d c_{ij} n_j^* - \sum_{k=1}^m B_{ik} h_k^*) \\ &\quad + \sum_{k: h_k^* = 0} h_k (\sum_{j=1}^d r B_{jk} n_j^* - D_k). \end{aligned}$$

[Takeuchi, Global properties of Lotka-Volterra systems, 1996]

Existence de tels équilibres

En utilisant des techniques liées aux **Problèmes de complémentarité linéaire**, on peut montrer que quelle que soit la matrice

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

il existe un équilibre du système LVP, vérifiant :

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

[Cottle Pang Stone, Linear complementarity problems, 1992]

En conclusion

Théorème

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

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

Comportement en temps long du processus stochastique

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

Si $\mathbf{Z}^K(0)$ converge en probabilité vers $\mathbf{z}_0 = (\mathbf{n}_0, \mathbf{h}_0) \in \mathbb{R}^{d+m}$ un vecteur déterministe.

Arrivée au voisinage de l'équilibre \mathbf{z}^* est l'équilibre globalement stable associé.

A l'aide des résultats précédents, il existe t_ε tel que

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

Temps de sortie du voisinage de l'équilibre

Combien de temps le processus va rester proche de l'équilibre ?

Théorème

Pour tout $\varepsilon'' > 0$, il existe $V_{\varepsilon''} > 0$ et $\varepsilon'' > \varepsilon$ tels que si $\mathbf{Z}^K(0) \in \mathcal{B}_{\varepsilon}$ le processus $(\mathbf{Z}^K(t); t \geq 0)$ ne sort pas de $\mathcal{B}_{\varepsilon''}$ avant un temps $e^{V_{\varepsilon''}K}$ avec une probabilité qui tend vers 1 quand $K \rightarrow \infty$.

De plus, le résultat reste vrai si les taux de saut sont modifiés par un processus (\mathcal{F}_t) -adapté uniformément borné par κ_0 .

[Champagnat, Jabin, Méléard, 2013]

Cette modification peut être

- ▶ une petite population de mutant,
- ▶ une modification dans le taux de naissance,
- ▶ ...

Temps d'extinction des espèces non adaptées

Cas simple : deux proies x_1 , x_2 et un prédateur.

L'équilibre du système déterministe associé est $\mathbf{z} = (n_1^*, 0, h^*)$.

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

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

Il existe $a > 0$ tel que

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

Mutations

But : **Visualiser l'impact de la sélection naturelle dans les communautés.**

On ajoute à chaque naissance une **probabilité de mutation du trait u_K** .

On suppose que **les mutations sont rares** :

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

Fitness d'invasion

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

Considérons $\mathbf{Z}^K(0)$ au voisinage de l'équilibre \mathbf{z}^* déterministe. **Quel est le comportement d'un mutant ?**

Pour un mutant proie de trait x' on définit la fitness

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

Pour un mutant prédateur de trait y'

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

Limite en mutation rare $\left(\nu_{t/Ku_K}^K, \eta_{t/Ku_K}^K \right)$

A la limite, on obtient un processus de saut sur l'espace des équilibres du système déterministe.

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

- ▶ à $\mathbf{z}^*((\mathbf{x}, x_i + u), \mathbf{y})$ à taux

$$b(x_i)n_i^* \frac{[W_p(x_i + u; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{b(x_i + u)} m_p(x_i, u) du$$

- ▶ à $\mathbf{z}^*(\mathbf{x}, (\mathbf{y}, y_k + v))$ à taux

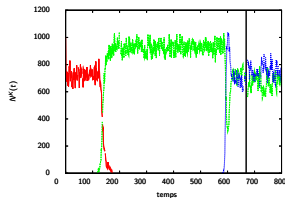
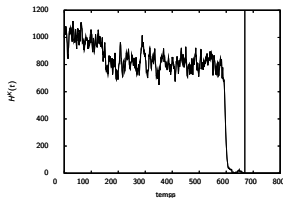
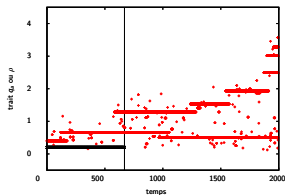
$$h_k^* r \left(\sum_{i=1}^d B(x_i, y_k) n_i^* \right) \frac{[W_p(y_k + v; \mathbf{z}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}))]_+}{r \left(\sum_{i=1}^d B(x_i, y_k + v) n_i^* \right)} m_p(y_k, v) dv$$

Évolution du type de toxine produite

On considère que les mutations n'affectent que la population de proies.

Paramètres : taux d'évolutions comme précédemment

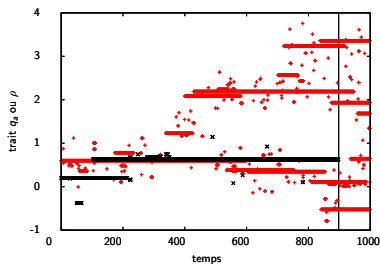
- population initiale : proies de trait $x = 0.4$, prédateurs de trait $y = 0.2$.
- $K = 1000$
- probabilité de mutation 10^{-4} ,
- noyaux de mutations gaussiens.



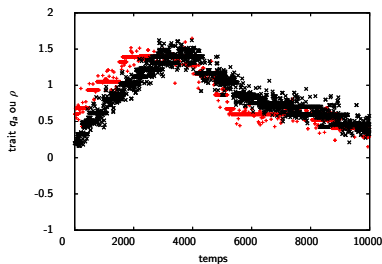
Ajout de l'adaptation du prédateur

On prend maintenant en compte l'évolution de la capacité digestive y du prédateur :

- ▶ $\beta(x, y) = \beta_0 \frac{1}{0.3} \exp\left(\frac{-(x-y)^2}{0.18}\right)$.
- ▶ mortalité des prédateurs D constante.



$$\mu_P = \mu_p$$



$$\mu_P = 5\mu_p$$

Merci de votre attention !

