

# De l'impact des paramètres d'échelles sur le choix des modèles

Sylvie Méléard, Ecole Polytechnique

Chaire MMB, décembre 2014

# Un cas simple - Dynamique de la taille d'une population

- Soit on se place à un niveau individuel,
- soit on se place à un niveau macroscopique.
- Cela dépend du problème posé:
  - Comportement en temps long d'une grande population?
  - Extinction d'une population?
- Quel est le lien entre ces modèles?
- Quel est l'impact des ressources (capacité de charge)?

Pour comprendre, il faut revenir aux individus.

Processus de base = taille de la population en fonction du temps.

$$t \longrightarrow N(t).$$

# Processus de naissance et mort

- le processus augmente de 1 si il y a une naissance, il décroît de 1 quand il y a une mort.  
(Pas de naissances ou de morts simultanées).
- Si la population est taille  $n$  à un certain instant,
  - temps exponentiel de paramètre  $B_n$  avant la prochaine naissance
  - temps exponentiel de paramètre  $D_n$  avant la prochaine mort.
- 

$$B_n = nb\left(\frac{n}{K}\right) ; D_n = nd\left(\frac{n}{K}\right),$$

$$\text{Taux individuels: } b\left(\frac{n}{K}\right) ; d\left(\frac{n}{K}\right).$$

- $K$  est un paramètre d'échelle qui décrit la quantité de ressources disponibles (Capacité de charge).
- **Tendance macroscopique:** Taux de croissance  $B_n - D_n$ .
- **Fluctuations aléatoires:** Taux global de saut:  $B_n + D_n$ .

## Exemple: le cas logistique

$$b\left(\frac{n}{K}\right) = b ; d\left(\frac{n}{K}\right) = d + c\frac{n}{K}.$$

Le paramètre  $c$  décrit la pression de compétition entre les individus.

$$B_n = nb ; D_n = nd + c\frac{n^2}{K}.$$

- **Si  $K$  est fixé, le processus de naissance et mort logistique tend vers 0 quand le temps tend vers l'infini (même si  $b > d$ ).** *C'est dû au fait que les morts dépendent quadratiquement de la taille de population et les naissances linéairement.*
- **Que se passe-t-il si  $K$  devient très grand?**

Le terme de compétition disparaît dans la limite: beaucoup de ressources donc plus de pression de compétition: *processus de naissance et mort linéaire*. **Si l'on ne change pas l'échelle de taille de la population, on ne voit plus l'impact de la compétition.**

# Processus de naissance et mort linéaire

Appelé aussi processus de branchement binaire.

Dans ce cas,

- si  $b \leq d$ : on a extinction avec probabilité 1.
- si  $b > d$ : on peut avoir persistance avec probabilité  $\frac{b-d}{b}$  positive et dans ce cas, la taille de la population tend vers l'infini.

**On ne peut donc pas intervertir les limites en  $K$  et en temps.**

## Cas d'une grande population

Supposons que la taille de la population initiale soit  $K x_0$ , avec  $K$  très grand.

Le processus  $N(t)$  reste d'ordre  $K$  au fil des naissances et des morts.

Pour voir quelque chose, on considère  $\frac{N(t)}{K}$ .

**Sur un intervalle de temps fini**  $[0, T]$ , le processus  $t \rightarrow \frac{N(t)}{K}$  converge vers  $t \rightarrow x(t)$ , où  $x(t)$  est solution de l'équation logistique

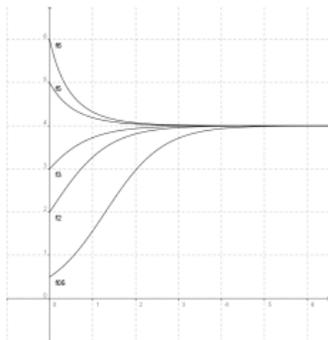
$$x'(t) = x(t) (b - d - cx(t)).$$

Fluctuations aléatoires:  $\frac{1}{K} (b + d + c \frac{n}{K}) \frac{n}{K} \rightarrow 0$  quand  $K$  devient grand.

Le processus  $\frac{1}{K} N_t$  a des sauts d'amplitude  $\frac{1}{K}$ .  
Quand  $K$  tend vers l'infini, on ne voit plus les sauts.

On suppose  $b > d$ .

Allure des solutions de l'équation déterministe: unique équilibre attracteur  $\frac{b-d}{c}$ .



Equilibre pour la taille de population:

$$\frac{b-d}{c} K.$$

# Extinction

**ATTENTION: le processus est proche de la solution de l'équation logistique, mais c'est un processus de naissance et mort logistique qui va vers l'extinction.**

**Les limites  $K \rightarrow \infty$  et  $t \rightarrow \infty$  ne commutent pas.**

**Quel schéma avoir en tête pour le comportement en temps long de la population?**

**Tout est question d'échelles de temps.**

- La taille de la population arrive près de de l'équilibre  $\frac{b-d}{c} K$  en un temps  $\log K$  et en reste très proche pendant un temps très long.
- Ensuite elle va quitter le voisinage de cet équilibre et se mettre à fluctuer beaucoup.
- Au bout d'un temps encore plus long, elle atteindra 0.

# Temps moyen d'extinction

On peut montrer que le temps moyen d'extinction est proche de

$$\frac{\sqrt{2\pi d}}{(b-d)^2 \sqrt{K}} e^{K(b-d+d \log \frac{d}{b})}.$$

C'est un temps extrêmement long et qui dépend fortement de  $K$  ( de l'ordre de  $\frac{e^{CK}}{\sqrt{K}}$  ).

**Exemple:** si  $b = 2$ ,  $d = 1$ , on aura un temps moyen d'extinction proche de

$$\frac{\sqrt{2\pi}}{\sqrt{K}} e^{K(1-\log 2)}.$$

## Le cas allométrique

**Démographie allométrique:** *Grande population composée de petits individus qui se reproduisent et meurent très vite.*

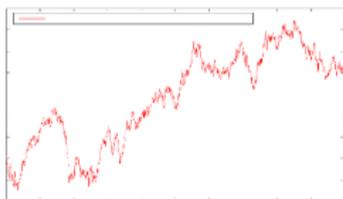
$$b\left(\frac{n}{K}\right) = rK + b; \quad d\left(\frac{n}{K}\right) = rK + d + c \frac{n}{K}.$$

**Que se passe-t-il si  $K$  devient très grand?**

Si  $N_0$  est proche de  $KX_0$ , le processus  $t \rightarrow \frac{1}{K}N_t$  converge pour  $t \in [0, T]$  vers  $t \rightarrow X(t)$ , où  $X(t)$  est solution de l'équation de Feller logistique

$$dX(t) = X(t) (b - d - cX(t))dt + \sqrt{2rX(t)}dB(t).$$

( $B(t)$  est un mouvement brownien).



- **Tendance macroscopique.**

Taux de croissance:  $n(b - d - c \frac{n}{K})$ .

Le même que dans le cas logistique.

- **Fluctuations aléatoires.**

$$\frac{1}{K^2} (2rKn + n(b + d + c \frac{n}{K})) \sim 2r \frac{n}{K}.$$

**Les fluctuations ne disparaissent pas quand  $K$  est grand:  
Stochasticité démographique.**

Le processus  $X(t)$  atteint 0 quand le temps est très grand et la population s'éteint avec probabilité 1.

# Variabilité Stochastique

La variabilité du processus écologique peut être de différentes natures.

- **Stochasticité démographique.** Les individus sont identiques et chaque naissance ou mort est un événement aléatoire.

$$dX(t) = X(t) (b - d - c X(t))dt + \sqrt{2r X(t)}dB(t).$$

- **Stochasticité environnementale.** (Précipitations, température.) Le taux de croissance de chaque individu est perturbé par un bruit (qui dépend du temps). Au temps  $t$ ,

$$b - d \rightsquigarrow b - d + \sigma B_t.$$

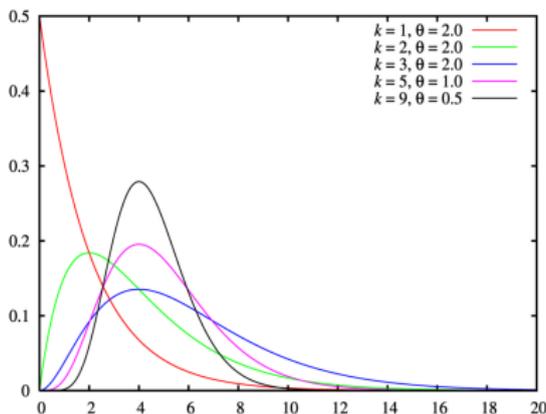
Le processus  $\frac{N(t)}{K}$  est alors proche de la solution de

$$dY(t) = Y(t) (b - d - c Y(t))dt + \sigma Y(t) dB(t).$$

**Le comportement limite de  $Y(t)$  dépend du signe de  $b - d - \frac{\sigma^2}{2}$ .**

- Si  $b - d - \frac{\sigma^2}{2} < 0$ , extinction avec probabilité 1.
- Si  $b - d - \frac{\sigma^2}{2} = 0$ , le processus oscille de 0 à l'infini.
- Si  $b - d - \frac{\sigma^2}{2} > 0$ , le processus a une distribution stationnaire qui est une loi Gamma de densité

$$C^{\theta} x^{k-1} e^{-\frac{x}{\theta}}, \text{ où } k = \frac{2(b-d)}{\sigma^2} - 1 ; \theta = \frac{\sigma^2}{2c}.$$



# Populations structurées: trait phénotypique ou (et) espace

L'individu est caractérisé soit par un trait quantitatif, soit par une position spatiale, soit par les deux.

- Emergence de structures spatiales.
- Emergence de polymorphisme.
- Relation entre niches spatiales et traits.

# Le modèle discret - point de vue individuel

Un processus de naissance et mort avec mutation et compétition.

- $K$  échelonne toujours la taille de la population.
- Chaque individu est caractérisé par un trait vectoriel  $x$  (trait phénotypique ou position spatiale) .
- Population de  $N(t)$  individus qui portent les traits  $x_1, \dots, x_{N(t)}$  avec poids  $\frac{1}{K}$ .
- Un individu de trait (ou position)  $x$  donne naissance au taux  $b(x)$  à un unique descendant.

- A chaque temps de naissance:
  - Avec probabilité  $1 - p$ , reproduction avec descendant de trait (ou position)  $x$ .
  - Avec probabilité  $p$ , mutation ou dispersion.

Le trait mutant (la position) est  $x + h$ , où  $h$  est distribué suivant  $m(x, h)dh$ .

**Exemple: loi normale centrée de variance  $\sigma^2(x)$ .**

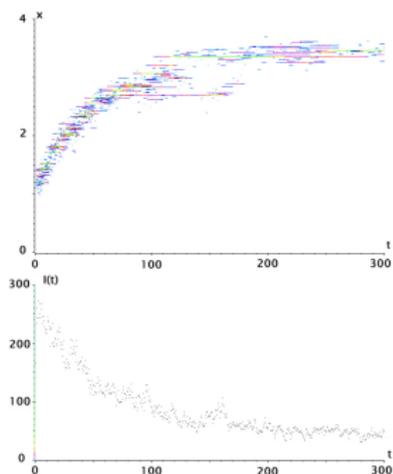
- Un individu de trait (position)  $x$  dans une population de  $N$  individus de traits  $x_1, \dots, x_N$  meurt au taux

$$d(x) + \frac{1}{K} \sum_{i=1}^N C(x, x_i).$$

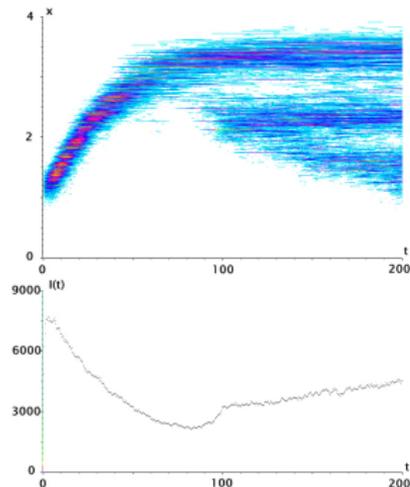
Compétition pour les ressources: accroît le taux de mort.

## Exemple:

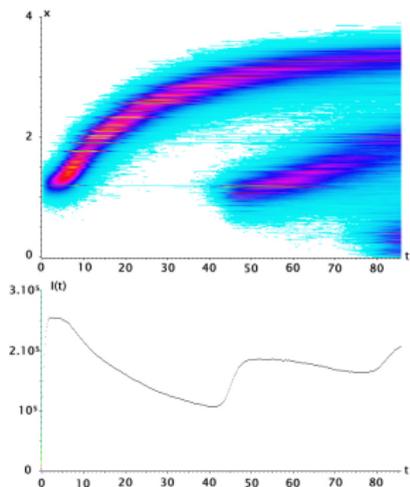
$$\mathcal{X} = [0, 4], \quad b(x) = 4 - x, \quad d(x) = 0,$$
$$m(x, dh) = N(x, 0.01) \text{ conditionné à rester dans } [0, 4],$$
$$C(x, y) = 2 \left( 1 - \frac{1}{1 + 1.2 \exp(-4(x - y))} \right).$$



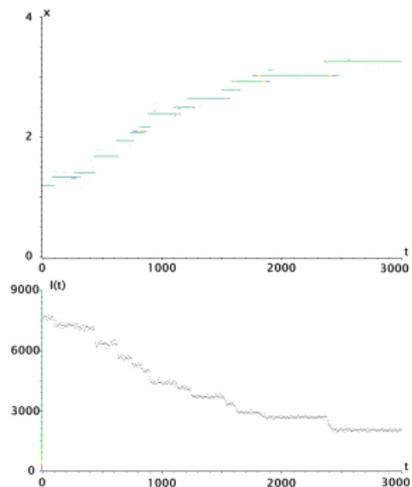
(a)  $p = 0.03, K = 100$ .



(b)  $p = 0.03, K = 3000$ .



(c)  $p = 0.03$ ,  $K = 100000$ .



(d)  $p = 0.00001$ ,  $K = 3000$ .

# Grande population

A chaque temps  $t$ , la population est représentée par une mesure discrète qui met un poids  $\frac{1}{K}$  sur chaque trait  $x_i$  d'individu en vie à cet instant.

Si au temps 0, la distribution des traits des individus (avec poids) est proche de  $n_0(x)$ ,  
alors au temps  $t$ , la distribution des traits est proche de la densité  $n(t, x)$ , où  $n(t, x)$  est solution de l'équation intégral-différentielle (non linéaire)

$$\begin{aligned} \partial_t n(t, x) = & n(t, x) \left( b(x)(1 - p) - d(x) - \int_{\mathbb{R}} C(x, y) n(t, y) dy \right) \\ & + p \int b(x - h) n(t, x - h) m(x - h, x) dh. \end{aligned}$$

Cette équation explique les figures (b) et (c).

La taille de la population au temps  $t$  sera proche de  $K \int n(t, x) dx$ .

# Mutations rares

- **Supposons que  $p$  soit très petit:  $p_K \rightarrow 0$  quand  $K \rightarrow \infty$ .**  
Comment expliquer la figure (d)?
- Si l'on fait tendre  $p$  vers 0 dans l'équation intégró-différentielle, les mutations disparaissent.
- **A cette échelle de temps, on ne peut pas voir l'arrivée d'une nouvelle mutation (ou d'une nouvelle position).  
Il faut attendre beaucoup plus longtemps).**
- Echelle de temps des mutation:  $K p_K$ . Si  $K p_K \rightarrow 0$ , alors

$$\frac{t}{K p_K} \rightarrow \infty \quad \text{est un temps très long.}$$

On peut montrer que si la population initiale est monomorphe et si  $p_K$  est suffisamment petit, *le processus de population, considéré au temps  $\frac{t}{K p_K}$  se comporte quand  $K \rightarrow \infty$ , comme un processus de saut, qui saute d'une population monomorphe à une autre population monomorphe, modélisant des sauts évolutionnaires d'une mutation favorable à une autre plus favorable.*

# Grande population et démographie allométrique

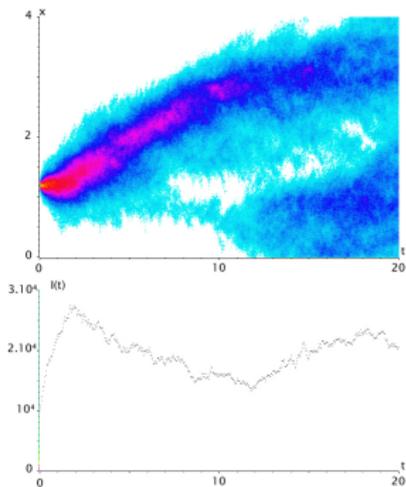
Pour une population de  $N$  individus de traits (ou positions)  $x_1, \dots, x_N$ , les paramètres démographiques d'un individu de trait (position)  $x$  dépendent de  $0 < \eta \leq 1$  et sont donnés par

- Taux de naissance:  $r(x)K^\eta + b(x)$ .
- Taux de mort:  $r(x)K^\eta + d(x) + \frac{1}{K} \sum_{i=1}^N C(x, x_i)$ .
- Le coefficient d'allométrie  $r(x)$  peut dépendre du paramètre  $x$ .
- On a beaucoup de naissance. On suppose que les mutations (ou les sauts de dispersion) ont de petits effets:  $m_K(x, h)dh$ .

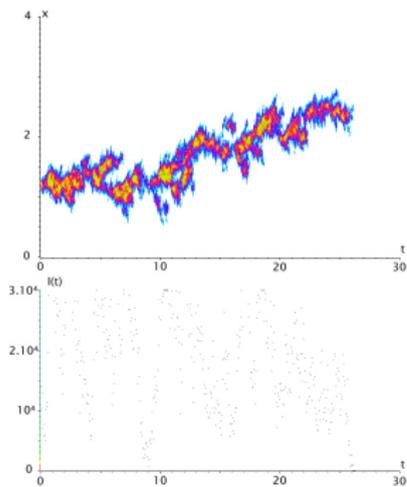
$$m_K(x, h)dh = N(0, \frac{\sigma^2(x)}{K}) \quad \text{loi normale de variance } \frac{\sigma^2(x)}{K}.$$

# Deux échelles allométriques très différentes

Approximations déterministe ( $\eta < 1$ ) ou stochastique ( $\eta = 1$ ).



(e)  $p = 0.3$ ,  $K = 10000$ ,  $\sigma = 0.3/K^{\eta/2}$ ,  $\eta = 0.5$ .



(f)  $p = 0.3$ ,  $K = 10000$ ,  $\sigma = 0.3/K^{\eta/2}$ ,  $\eta = 1$ .

# Limite en grande population

**Premier cas:**  $\eta < 1$ .

Quand  $K$  est grand, la distribution d'individus (de poids  $\frac{1}{K}$ ) de trait  $x$  au temps  $t$  est proche de  $u(t, x)$ , où  $u(t, x)$  est solution de l'équation aux dérivées partielles

$$\partial_t u(t, x) = u(t, x) \left( b(x)(1 - p) - d(x) - \int C(x, y) u(t, y) dy \right) + \Delta(\tilde{\sigma} u_t)(x),$$

avec  $\tilde{\sigma}(x) = p \sigma^2(x) r(x) > 0, \forall x$ .

*Equation de réaction- diffusion (non linéaire). Généralisation d'une équation de Fisher-KPP (Kimura).*

**Remarque:** On obtiendra cette équation limite pour toute distribution de mutation-dispersion centrée de variance  $\frac{\sigma^2(x)}{K}$ .

Pour ces équations, les fronts se propagent à une vitesse proportionnelle à  $t$ .

**Remarque: cas sans variance.** Si la distribution des mutations-dispersion suit une loi de Pareto qui charge de très grands sauts et de plus en plus les petits sauts, alors à la limite, le laplatien (dérivée seconde) sera remplacé par un opérateur non local

$$D^\alpha f(x) = \int_{\mathbb{R}} (f(x+h) - f(x) - f'(x)h \mathbf{1}_{\{|h| \leq 1\}}) \frac{dh}{|h|^{1+\alpha}}, \quad \alpha \in (1, 2).$$

Dans ce cas, la vitesse de propagation de front est en  $e^{ct}$ .  
(Accélérée par les grands sauts).

**Deuxième cas d'allométrie:**  $\eta = 1$ . Quand  $K \rightarrow +\infty$ , la distribution d'individus de trait  $x$  au temps  $t$  est proche de la solution d'une EDP stochastique

$$\partial_t X_t(x) = X_t(x) \left( b(x) - d(x) - \int_{\mathbb{R}} C(x, y) X_t(dy) \right) + \Delta(\tilde{\sigma} X_t)(x) + \dot{M}_t,$$

où  $\dot{M}$  est un terme de fluctuation aléatoire (bruit blanc): reflète la stochasticité démographique.

# Cas où l'on prend en compte l'espace et les traits

Les paramètres de la population: position  $z$  et trait  $x$  (phénotype).

- Pendant leur vie, les individus se déplacent dans un domaine borné en suivant une diffusion ( $\sqrt{D} B_t$ ) réfléchi au bord.
- Reproduction asexuée, clonage mais avec mutations possibles.
- **Compétition entre les individus si ceux-ci sont suffisamment proches.**

Processus de naissance et mort avec mutation et compétition et déplacement entre les événements de naissance et mort.

## Paramètres démographiques - Exemple

- Taux de naissance d'un individu en position  $z$  et trait  $x$ :

$$b(x, z) = 2 - 20(x - z)^2 \text{ si } |x - z| \leq \frac{1}{\sqrt{10}} \text{ et } 0 \text{ sinon.}$$

- Mutation avec probabilité  $p$  suivant une loi normale centrée de variance  $\sigma^2$ .
- Taux de mort intrinsèque:  $d(x, z) = 1$ .

Le taux de croissance d'un individu de trait  $x$  et position  $z$  est maximal pour  $x = z$ .

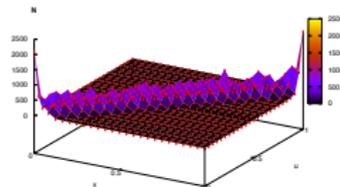
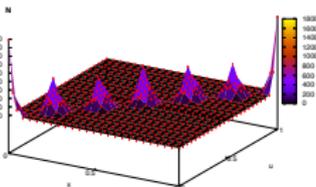
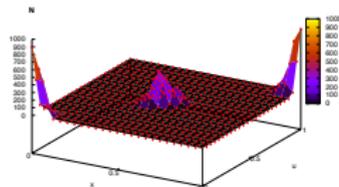
- Taux de mort dû à la compétition, dans un paysage de  $N$  individus de traits et positions  $(x_1, z_1), \dots, (x_N, z_N)$ :

$$\frac{1}{K} \sum_{i=1}^N \mathbf{1}_{\{|z-z_i| \leq \delta\}}$$

- Balance between 4 parameters:  $D, \sigma, \delta, K$ .

# Simulations: importance de l'échelle spatiale

La population initiale est composée de  $K$  individus de trait 0.5 et en position 0.5.



(g)  $K = 3000$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.01$ ,  $\delta = 0.3$ . (h)  $K = 3000$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.01$ ,  $\delta = 0.1$ . (i)  $K = 3000$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.01$ ,  $\delta = 0.03$ .

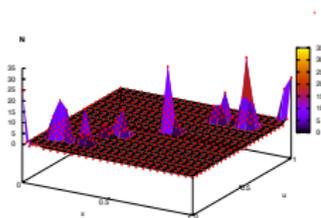
On observe une invasion spatiale le long de la diagonale  $x = z$ .

Apparitions de niches spatiales et de polymorphisme.

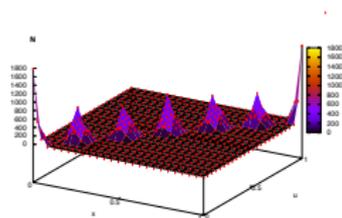
Le nombre de clusters décroît avec  $\delta$  (interaction de plus en plus locale) et la distance entre les pics de colonies est de l'ordre de  $\delta$ .

# Simulations: effet des différents paramètres

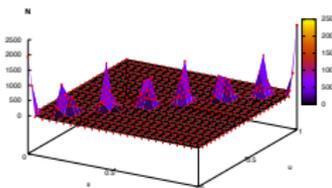
Peu d'effet de  $K$  sur la formation de clusters. Leur largeur dépend du coefficient de diffusion  $D$ .



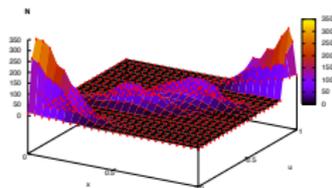
(j)  $K = 50$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.01$ ,  $\delta = 0.1$ .



(k)  $K = 3000$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.01$ ,  $\delta = 0.1$ .



(l)  $K = 3000$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.003$ ,  $\delta = 0.1$ .



(m)  $K = 3000$ ,  $\sigma = 0.01$ ,  $D = 0.1$ ,  $\delta = 0.1$ .



Merci pour votre attention