

Modèles individu-centrés pour des populations de plantes à fleurs avec auto-incompatibilité

Ecole Polytechnique

Viet Chi TRAN

Université Lille 1 - CMAP

joint work with Sylvain Billiard

26 août 2009

Modèle individu-centré

Approximation par des ODE en grandes populations

Extinction dans les "petites" populations distyles sans limitation de pollen

Petites populations distyles : simulations

Introduction

- ▶ But : modéliser l'évolution d'une population de plantes à fleurs avec la prise en compte de 2 phénomènes :
 - ★ L'**auto-incompatibilité (SI)**,
 - ★ La **limitation de pollen**.
- ▶ Modèle **individu-centré** fondé sur des EDS.
- ▶ Approximation par des systèmes d'ODE quand les **populations sont grandes**.
- ▶ Considération des **petites populations**.



- ▶ Modèles à temps continu.
- ▶ Impact de la SI sur la démographie : Kirchner Robert Colas (2006), Wagenius Lonsdorf Neuhauser (2007), Hoebee Thrall Young (2008).

Auto-incompatibilité

Locus de l'auto-incompatibilité

- ▶ On considère une population de plantes **diploïdes** qui se reproduisent de façon sexuée (**pollen et ovules**)
- ▶ On considère un locus particulier : **le locus de l'auto-incompatibilité**
- ▶ On suppose qu'il existe **n allèles** possibles pour ce locus.

Un individu donné est :

- ▶ caractérisé par son génotype qui est une paire $\{u, v\}$, $u, v \in \llbracket 1, n \rrbracket$.
- ▶ Ses gamètes **ne contiennent qu'un seul allèle, u ou v** , mais portent sur leur surface des marqueurs caractérisant le phénotype de l'individu : $\Phi(u, v) \in \{e_u, e_v, e_u + e_v\}$ où e_u et e_v sont les u et v èmes vecteurs de la base canonique de \mathbb{R}^n .

Auto-incompatibilité :

Le pollen de $\{u, v\}$ et l'ovule de $\{u', v'\}$ ne sont compatibles que si $\Phi(u, v) \cdot \Phi(u', v') = 0$.

Dynamique

Limitation de pollen

- ▶ Une plante produit un ovule au taux $r(\bar{N}_t^{uv})$ où \bar{N}_t^{uv} est la taille de la population compatible avec $\{u, v\}$.
- ▶ On peut considérer r constant ou r variable, par exemple :

$$r(N) = \bar{r} \frac{e^{\alpha N}}{\beta + e^{\alpha N}}.$$

r constant: Le pollen est en **quantité illimitée**, tous les ovules sont efficaces.

r variable: La quantité d'ovules "efficace" est fonction croissante de l'effectif de plantes compatibles.

Fécondation des ovules : Le pollen qui féconde l'ovule est du type $\{u', v'\}$ avec probabilité

$$\bar{p}^{uv}(u', v') = \frac{N^{u', v'}}{\bar{N}^{uv}} \mathbb{1}_{\{(u', v') \in \Theta^{uv}\}}$$

Mort : Les individus meurent avec taux d .

Exemple des plantes distyles

Codominance : $\Phi(1, 2) = e_1 + e_2$

★ Extinction de la population dans tous les cas.

1 est récessif, 2 est dominant : $\Phi(1, 2) = e_2$

★ On va se retrouver avec les génotypes $\{1, 1\}$ et $\{1, 2\}$.

★ On aura alors :

$$\bar{N}^{11} = N^{12}, \quad \bar{N}^{12} = N^{11}$$

★ Le taux de reproduction des individus $\{1, 1\}$ est $r(N^{12})N^{11} \mathbb{1}_{N^{12} > 0}$:

$$\bar{p}^{11}(1, 2) = \mathbb{1}_{N^{12} > 0}, \quad \bar{p}^{12}(1, 1) = \mathbb{1}_{N^{11} > 0}$$

Algorithme

C'est un algorithme exact. Supposons la population connue au temps t :

- ▶ On définit le taux global : $C_t = \sum_{1 \leq u \leq v \leq n} r(\bar{N}_t^{uv}) + N_t d$.
Ce taux est constant tant qu'aucun événement n'affecte la pop.
- ▶ Le prochain temps d'événement est $t' = t + \tau$ où τ est une variable aléatoire exponentielle indépendante de paramètre C_t .
- ▶ On tire une uniforme indépendante U .

Si $0 \leq U \leq \sum_{1 \leq u \leq v \leq n} r(\bar{N}_t^{uv}) / C_t$ alors une naissance se produit :

- ▶ L'ovule est de type $\{u, v\}$ avec proba $r(\bar{N}_t^{uv}) / \sum_{1 \leq u \leq v \leq n} r(\bar{N}_t^{uv})$.
- ▶ Le pollen est de type $\{u', v'\}$ avec probabilité $\bar{p}_t^{uv}(u', v')$.
- ▶ les descendants sont de type $\{u, u'\}$, $\{u, v'\}$, $\{v, u'\}$ ou $\{v, v'\}$ avec probabilité $1/4$.

Si $U > \sum_{1 \leq u \leq v \leq n} r(\bar{N}_t^{uv}) / C_t$ alors un individu tiré uniformément parmi les vivants meurt.

Manipulation des taux de reproduction

- ★ Taux auquel des ovules $\{u, v\}$ rencontrent du pollen $\{u', v'\}$:

$$r(\bar{N}^{uv}) N^{uv} \bar{p}^{uv}(u', v')$$

- ★ Taux individuel de production d'ovules $\{u, v\}$: $r(\bar{N}^{uv}) \mathbb{1}_{\bar{N}^{uv} > 0}$

- ★ Taux d'association de pollen $\{u', v'\}$:

$$\sum_{1 \leq u \leq v \leq n} r(\bar{N}^{uv}) N^{uv} \bar{p}^{uv}(u', v') = \sum_{1 \leq u \leq v \leq n} \frac{r(\bar{N}^{uv}) N^{uv}}{\bar{N}^{uv}} N^{u'v'}$$

On voit apparaître les différentes fréquences génomiques.

Si $N^{uv}/N > 1/2$ alors $N^{uv}/\bar{N}^{uv} > 1$.

Manipulation des taux de reproduction

- ★ Taux auquel des ovules $\{u, v\}$ rencontrent du pollen $\{u', v'\}$:

$$r(\bar{N}^{uv}) N^{uv} \bar{p}^{uv}(u', v')$$

- ★ Taux de production d'individus $\{u, v\}$:

$$\begin{aligned} r^{uv}(Z) &= \frac{1}{4} \sum_{u' \neq u} r(\bar{N}^{uu'}) N^{uu'} \left(\sum_{v' \neq v} \bar{p}^{uu'}(v, v') + 2\bar{p}^{uu'}(v, v) \right) \\ &+ \frac{1}{2} r(\bar{N}^{uu}) N^{uu} \left(\sum_{v' \neq v} \bar{p}^{uu}(v, v') + 2\bar{p}^{uu}(v, v) \right) \\ &+ \frac{\mathbb{1}_{u \neq v}}{4} \sum_{v' \neq v} r(\bar{N}^{vv'}) N^{vv'} \left(\sum_{u' \neq u} \bar{p}^{vv'}(u, u') + 2\bar{p}^{vv'}(u, u) \right) \\ &+ \frac{\mathbb{1}_{u \neq v}}{2} r(\bar{N}^{vv}) N^{vv} \left(\sum_{u' \neq u} \bar{p}^{vv}(u, u') + 2\bar{p}^{vv}(u, u) \right) \end{aligned}$$

Manipulation des taux de reproduction

★ Taux auquel des ovules $\{u, v\}$ rencontrent du pollen $\{u', v'\}$:

$$r(\bar{N}^{uv}) N^{uv} \bar{p}^{uv}(u', v')$$

★ Taux de production d'individus $\{u, v\}$:

$$\begin{aligned} r^{uv}(Z) &= \frac{1}{4} \sum_{u' \neq u} r(\bar{N}^{uu'}) N^{uu'} \left(\sum_{v' \neq v} \bar{p}^{uu'}(v, v') + 2\bar{p}^{uu'}(v, v) \right) \\ &\quad + \frac{1}{2} r(\bar{N}^{uu}) N^{uu} \left(\sum_{v' \neq v} \bar{p}^{uu}(v, v') + 2\bar{p}^{uu}(v, v) \right) \\ &\quad + \frac{\mathbb{1}_{u \neq v}}{4} \sum_{v' \neq v} r(\bar{N}^{vv'}) N^{vv'} \left(\sum_{u' \neq u} \bar{p}^{vv'}(u, u') + 2\bar{p}^{vv'}(u, u) \right) \\ &\quad + \frac{\mathbb{1}_{u \neq v}}{2} r(\bar{N}^{vv}) N^{vv} \left(\sum_{u' \neq u} \bar{p}^{vv}(u, u') + 2\bar{p}^{vv}(u, u) \right) \end{aligned}$$

★ ... dans le cas auto-compatible :

$$\tilde{r}^{uv}(Z) = \frac{r}{2N} \left(\sum_{u'=1}^n N^{uu'} + N^{uu} \right) \left(\sum_{v'=1}^n N^{vv'} + N^{vv} \right).$$

Equation différentielle stochastique (EDS)

- ▶ On définit $E = \{(u, v) \in \llbracket 1, n \rrbracket^2, u \leq v\}$
- ▶ On peut représenter la population par :

$$(N_t^{uv}; (u, v) \in E, t \geq 0)$$

mais on peut aussi utiliser le formalisme des mesures sur E :

$$Z_t = \sum_{(u,v) \in E} N_t^{u,v} \delta_{(u,v)}$$

- ▶ $(Z_t; t \geq 0)$ vérifie l'équation d'évolution suivante :

$$Z_t = Z_0 + \int_0^t \int_{E \times \mathbb{R}_+} \delta_{(u,v)} \left(\mathbb{1}_{\theta \leq r^{uv}(Z_{s-})} - \mathbb{1}_{r^{uv}(Z_{s-}) < \theta \leq r^{uv}(Z_{s-}) + d \cdot N_{s-}^{uv}} \right) Q(ds, d(u, v), d\theta)$$

Modèle individu-centré

Approximation par des ODE en grandes populations

Extinction dans les "petites" populations distyles sans limitation de pollen

Petites populations distyles : simulations

Renormalisation en grande population

- ▶ On considère une suite de conditions initiales $(Z_0^K)_{K \in \mathbb{N}^*}$ telle que $\lim_{K \rightarrow +\infty} K^{-1} Z_0^K = \sum_{(u,v) \in E} n_0^{uv} \delta_{(u,v)}$ (+ conditions de moments)
- ▶ Le taux de reproduction $r(N)$ est remplacé par $r^K(N) = r(N/K)$

Alors la suite de processus $(K^{-1} Z_t^K; t \geq 0)_{K \in \mathbb{N}^*}$ définie par :

$$\begin{aligned} \frac{1}{K} Z_t^K &= \frac{1}{K} Z_0^K + \frac{1}{K} \int_0^t \int_{E \times \mathbb{R}_+} \delta_{(u,v)} \left(\mathbb{1}_{\theta \leq r^{uv,K}(Z_{s-})} \right. \\ &\quad \left. - \mathbb{1}_{r^{uv,K}(Z_{s-}) < \theta \leq r^{uv,K}(Z_{s-}) + d \cdot N_{s-}^{uv}} \right) Q(ds, d(u,v), d\theta) \end{aligned}$$

converge vers le processus $(\xi_t; t \geq 0)$:

$$\xi_t = \sum_{(u,v) \in E} n_t^{uv} \delta_{(u,v)}$$

où les n^{uv} sont les solutions du système

$$\frac{dn_t^{uv}}{dt} = r^{uv}(\xi) - d \cdot n_t^{uv} \quad (u,v) \in E.$$

Cas des plantes distyles ($n = 2$)

Le système d'ODE devient :

$$\begin{aligned}\frac{dn_t^{11}}{dt} &= \frac{1}{2} (r(n_t^{12})n_t^{11} + r(n_t^{11})n_t^{12}) \mathbb{1}_{n_t^{11} > 0, n_t^{12} > 0} - dn_t^{11} \\ \frac{dn_t^{12}}{dt} &= \frac{1}{2} (r(n_t^{12})n_t^{11} + r(n_t^{11})n_t^{12}) \mathbb{1}_{n_t^{11} > 0, n_t^{12} > 0} - dn_t^{12}.\end{aligned}$$

- ▶ Jusqu'au moment où les trajectoires atteignent un axe, on peut considérer le système sans indicatrice.
- ▶ On considère le cas r constant,
- ▶ puis le cas où $r(N) = \bar{r}e^{\alpha N}/(\beta + e^{\alpha N})$.

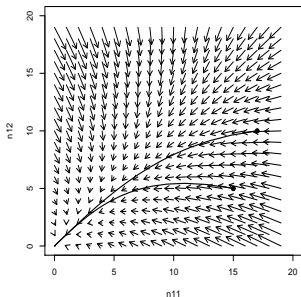
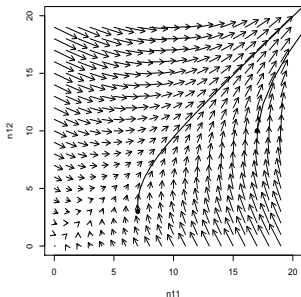
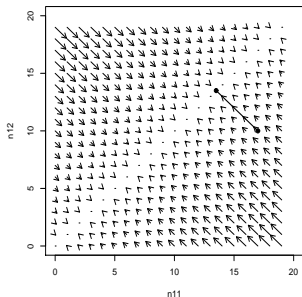
Cas r constant : absence de limitation de pollen

★ L'équation sans indicatrice devient :

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} n_t^{11} \\ n_t^{12} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} n_t^{11} \\ n_t^{12} \end{pmatrix} \quad \text{where} \quad A = \begin{pmatrix} \frac{r}{2} - d & \frac{r}{2} \\ \frac{r}{2} & \frac{r}{2} - d \end{pmatrix}.$$

dont les solutions sont :

$$n_t^{11} = \frac{1}{2} \left(n_0^{11} (e^{(r-d)t} + e^{-dt}) + n_0^{12} (e^{(r-d)t} - e^{-dt}) \right)$$
$$n_t^{12} = \frac{1}{2} \left(n_0^{11} (e^{(r-d)t} - e^{-dt}) + n_0^{12} (e^{(r-d)t} + e^{-dt}) \right).$$



Cas r variable : limitation de pollen

★ Calcul des solutions stationnaires : $r(n^*) = d$

$$n^* = \log(\beta d / (\bar{r} - d)) / \alpha$$

défini si $\beta > 0$ et $\bar{r} > d$ et positif si $\bar{r} < d(1 + \beta)$.

★ Stabilité des équilibres

$$J(n^{11}, n^{12}) = \begin{pmatrix} \frac{r(n^{12})}{2} + \frac{r'(n^{11})n^{12}}{2} - d & \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} \\ \frac{r(n^{12})}{2} + \frac{r'(n^{11})n^{12}}{2} & \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} - d \end{pmatrix}$$

★ $(0, 0)$ est stable ssi $r(0) = \frac{\bar{r}}{1+\beta} < d$, instable sinon.

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} \frac{r(0)}{2} - d & \frac{r(0)}{2} \\ \frac{r(0)}{2} & \frac{r(0)}{2} - d \end{pmatrix}.$$

Cas r variable : limitation de pollen

★ Calcul des solutions stationnaires : $r(n^*) = d$

$$n^* = \log(\beta d / (\bar{r} - d)) / \alpha$$

défini si $\beta > 0$ et $\bar{r} > d$ et positif si $\bar{r} < d(1 + \beta)$.

★ Stabilité des équilibres

$$J(n^{11}, n^{12}) = \begin{pmatrix} \frac{r(n^{12})}{2} + \frac{r'(n^{11})n^{12}}{2} - d & \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} \\ \frac{r(n^{12})}{2} + \frac{r'(n^{11})n^{12}}{2} & \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} - d \end{pmatrix}$$

★ $(0, 0)$ est stable ssi $r(0) = \frac{\bar{r}}{1+\beta} < d$, instable sinon.

★ L'équilibre (n^*, n^*) est stable ssi $r'(n^*) < 0$ instable sinon.

$$J(n^*, n^*) = \begin{pmatrix} \frac{r(n^*) + r'(n^*)n^*}{2} - d & \frac{r(n^*) + r'(n^*)n^*}{2} \\ \frac{r(n^*) + r'(n^*)n^*}{2} & \frac{r(n^*) + r'(n^*)n^*}{2} - d \end{pmatrix}$$

Cas r variable : limitation de pollen

★ Calcul des solutions stationnaires : $r(n^*) = d$

$$n^* = \log(\beta d / (\bar{r} - d)) / \alpha$$

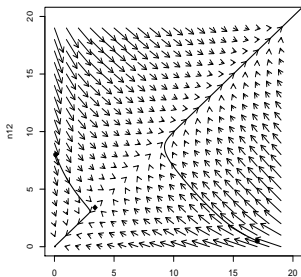
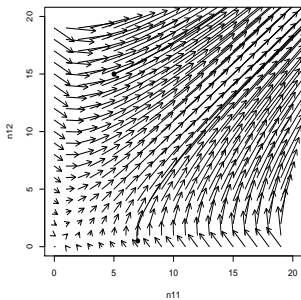
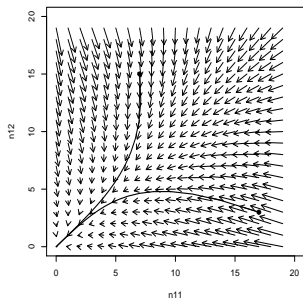
défini si $\beta > 0$ et $\bar{r} > d$ et positif si $\bar{r} < d(1 + \beta)$.

★ Stabilité des équilibres

$$J(n^{11}, n^{12}) = \begin{pmatrix} \frac{r(n^{12})}{2} + \frac{r'(n^{11})n^{12}}{2} - d & \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} \\ \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} & \frac{r'(n^{12})n^{11}}{2} + \frac{r(n^{11})}{2} - d \end{pmatrix}$$

★ $(0, 0)$ est stable ssi $r(0) = \frac{\bar{r}}{1+\beta} < d$, instable sinon.

★ L'équilibre (n^*, n^*) est stable ssi $r'(n^*) < 0$ instable sinon.



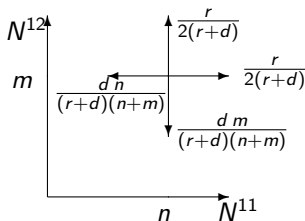
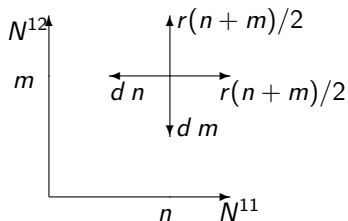
Modèle individu-centré

Approximation par des ODE en grandes populations

Extinction dans les "petites" populations distyles sans limitation de pollen

Petites populations distyles : simulations

Marche aléatoire dans le quadrant positif



Probabilités d'extinction $p_{i,j} = \mathbb{P}_{ij}(\exists t \geq 0, N_t^{11} = 0 \text{ or } N_t^{12} = 0)$

Symétrie $p_{i,j} = p_{j,i}$

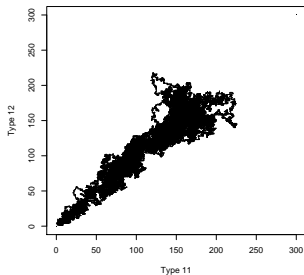
Equation de récurrence

$$d_i(p_{i,j} - p_{i-1,j}) + d_j(p_{i,j} - p_{i,j-1}) = \frac{r(i+j)}{2} [(p_{i,j+1} - p_{i,j}) + (p_{i+1,j} - p_{i,j})].$$

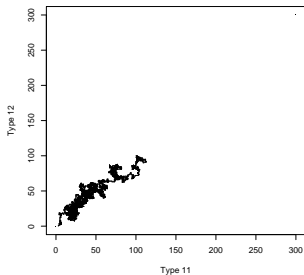
La connaissance des $(p_{i,i}; i \in \mathbb{N}^*)$ implique que toutes les autres probabilités $p_{i,j}$ sont bien définies à partir de la récurrence.

A-t-on les cas sous-sur critiques en fonction des valeurs respectives de r et d ?

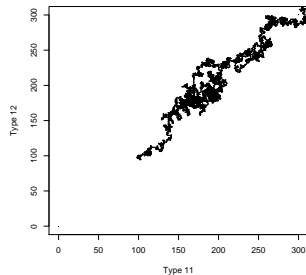
Birth rate: 2, death rate: 2



Birth rate: 1.9, death rate: 2



Birth rate: 2, death rate: 1.9



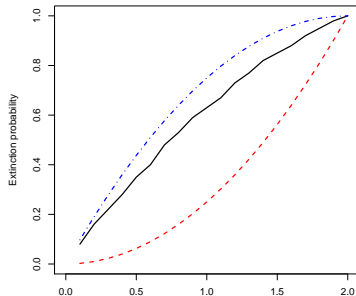
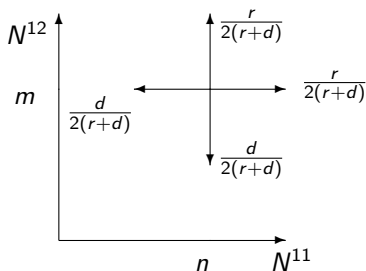
Probabilités d'extinction

Cas sous-critique et critique : $r \leq d$, extinction presque sûre par domination par un processus de naissance et de mort (bi-type) sous-critique.

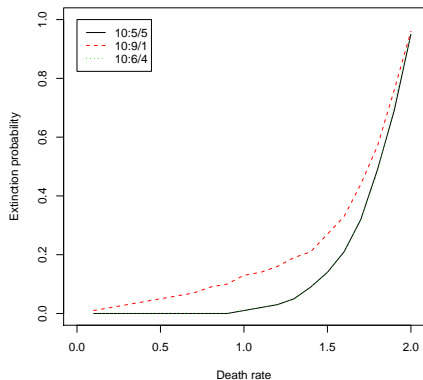
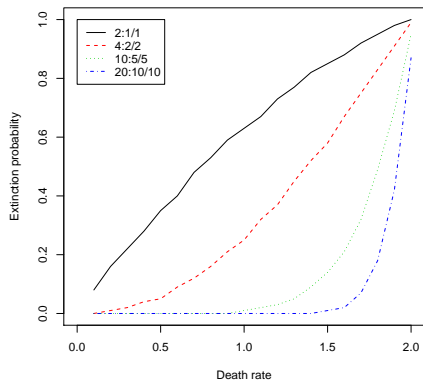
Cas critique : Domination par le même processus que précédemment. Minoration en utilisant la chaîne de Markov ci-dessous.

Au final

$$\left(\frac{d}{r}\right)^{i+j} \leq p_{i,j} \leq \left(\frac{d}{r}\right)^i + \left(\frac{d}{r}\right)^j - \left(\frac{d}{r}\right)^{i+j}$$



r fixe, conditions initiales symétrique ou anti-symétriques



r fixe ou variable, auto-compatible ou incompatible

