

Migration et adaptation dans un modèle de métapopulation à 2 composantes

Clément Fabre

Ecole Polytechnique

28 Octobre 2010

1 Objectifs

2 Modèle

3 Resultats et Simulations

4 Perspectives

1 Objectifs

2 Modèle

3 Resultats et Simulations

4 Perspectives

Qu'est-ce qu'une métapopulation ?

Métapopulation :

- Etymologiquement : "population de populations". Plusieurs populations séparées géographiquement connectées par migration.
- Le lieu de vie d'une composante de la population est appelé "patch"
- Les patches peuvent abriter plusieurs espèces, avoir des caractéristiques très différentes...

Origines

- Le concept est introduit par R.Levins en 1969 avec un modèle déterministe d'occupation/absence pour étudier les insectes nuisibles dans les surfaces agricoles.

Origines

- Le concept est introduit par R.Levins en 1969 avec un modèle déterministe d'occupation/absence pour étudier les insectes nuisibles dans les surfaces agraires.
- Cette structure peut apparaître naturellement ou résulter de l'action humaine (urbanisation, pratiques agricoles, réintroduction...)

Nombreuses questions théoriques et pratiques

- Point de vue démographique : "sauvetage" de populations, influence de l'effet Allee...
- Point de vue génétique : perte ou maintien de la diversité, apparition de dépression de consanguinité en grande population...
- Etude de la dispersion et de la dynamique spatiale : destruction d'habitat, résistance aux catastrophes, évolution de la dispersion, influence de la géométrie..
- Conservation des espèces : construction de réserves, sauvegardes d'habitat, échange de populations...

Changements Climatiques

Du fait de l'hétérogénéité spatiale de la métapopulation, des changements environnementaux globaux peuvent avoir des effets différents sur chacune des populations qui la constituent, et induire des comportements différents dépendant de cette hétérogénéité.

Changements Climatiques

Du fait de l'hétérogénéité spatiale de la métapopulation, des changements environnementaux globaux peuvent avoir des effets différents sur chacune des populations qui la constituent, et induire des comportements différents dépendant de cette hétérogénéité.

⇒ **Objectif** : Etudier la réponse d'une métapopulation à un changement brutal de ses conditions environnementales.

1 Objectifs

2 **Modèle**

3 Resultats et Simulations

4 Perspectives

Préambule

La partie mathématique de ce travail découle largement de trois articles traitant le cas d'une population unique

-  N.Fournier, S.Méléard, *A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations*, Ann.Appl.Prob. 14(4), 2004
-  N.Champagnat, *A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models*, Stoch.Proc.App., 116(8), 2006
-  N.Champagnat, S.Méléard, *Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching*, 2008

Modélisation de l'environnement

On considère une métapopulation à P patches.

Modélisation de l'environnement

On considère une métapopulation à P patches.

- On modélise les conditions environnementales du patch i par un paramètre T_i dans $\mathcal{X}$, compact de $\mathbb{R}$, qui peut désigner, par exemple, la température qui y règne
 - Sauf au temps $t = 0$, les T_i restent constant au cours du temps

Modélisation de l'environnement

On considère une métapopulation à P patches.

- On modélise les conditions environnementales du patch i par un paramètre T_i dans $\mathcal{X}$, compact de $\mathbb{R}$, qui peut désigner, par exemple, la température qui y règne
 - Sauf au temps $t = 0$, les T_i restent constant au cours du temps
- Chaque individu possède un trait $x \in \mathcal{X}$. S'il vit dans le patch i , plus x est proche de T_i , plus son taux de croissance est élevé.

Modélisation de l'environnement

On considère une métapopulation à P patches.

- On modélise les conditions environnementales du patch i par un paramètre T_i dans $\mathcal{X}$, compact de $\mathbb{R}$, qui peut désigner, par exemple, la température qui y règne
 - Sauf au temps $t = 0$, les T_i restent constant au cours du temps
- Chaque individu possède un trait $x \in \mathcal{X}$. S'il vit dans le patch i , plus x est proche de T_i , plus son taux de croissance est élevé.
- On modélise la sélectivité de l'environnement par un paramètre σ : plus σ est faible, moins l'environnement "tolère" un trait éloigné de la caractéristique du patch

Exemple : $b(i, x) = b \exp(-(\frac{x-T_i}{\sigma})^2)$

Dynamique de la population

On modélise la dynamique de la population par un processus de naissance et mort logistique, asexué, à P dimensions de la façon suivante :

Dynamique de la population

On modélise la dynamique de la population par un processus de naissance et mort logistique, asexué, à P dimensions de la façon suivante :

- Dans une métapopulation à P patchs avec N_i individu dans le patch i , un individu de trait x vivant dans le patch i se reproduit à taux $b(i, x)$ et meurt à taux $d + cN_i$. Il donne naissance à ses enfants **dans le patch où il se trouve**.

Dynamique de la population

On modélise la dynamique de la population par un processus de naissance et mort logistique, asexué, à P dimensions de la façon suivante :

- Dans une métapopulation à P patchs avec N_i individu dans le patch i , un individu de trait x vivant dans le patch i se reproduit à taux $b(i, x)$ et meurt à taux $d + cN_i$. Il donne naissance à ses enfants **dans le patch où il se trouve**.
- Il migre vers le patch j à taux m_{ij}

Dynamique de la population

On modélise la dynamique de la population par un processus de naissance et mort logistique, asexué, à P dimensions de la façon suivante :

- Dans une métapopulation à P patchs avec N_i individu dans le patch i , un individu de trait x vivant dans le patch i se reproduit à taux $b(i, x)$ et meurt à taux $d + cN_i$. Il donne naissance à ses enfants **dans le patch où il se trouve**.
- Il migre vers le patch j à taux m_{ij}
- Un enfant d'un parent de trait x hérite de son trait avec probabilité $1 - p$. Sinon, il tire son type y avec le noyau $\mu(y, x)$

Dynamique de la population

Remarques :

- Le trait de l'individu n'influe que sur son taux de naissance
- On suppose que $\forall (i, x) \in \mathbb{N} \times \mathcal{X}, b(i, x) \leq b$. Alors $\frac{b-d}{c}$ est la **capacité de charge** de chaque “patch” et représente la taille maximale de la population que le patch peut raisonnablement supporter
- La compétition est locale et indépendante des traits
- Les taux de migration per capita sont indépendants de la taille des populations de départ et d'arrivée.
- Un individu peut migrer tout au long de son existence. Et donc se reproduire à divers endroit au cours de sa vie.

Construction

On représente la population par le processus ν_t , markovien de saut pur, càdlàg, à valeurs dans les mesures finies sur $\mathcal{X} \times \{1, \dots, P\}$, qui est construit comme solution d'une équation différentielle stochastique

Simulation

La population peut être simulée simplement grâce à l'algorithme individu-centré d'acceptation-rejet suivant :

Simulation

La population peut être simulée simplement grâce à l'algorithme individu-centré d'acceptation-rejet suivant :

- (T_n) la suite des temps de saut du processus, avec $T_0 = 0$.

Simulation

La population peut être simulée simplement grâce à l'algorithme individu-centré d'acceptation-rejet suivant :

- (T_n) la suite des temps de saut du processus, avec $T_0 = 0$.
- $n_k(i, x)$ le nombre d'individu de trait x dans le patch i à l'instant T_k .

Simulation

La population peut être simulée simplement grâce à l'algorithme individu-centré d'acceptation-rejet suivant :

- (T_n) la suite des temps de saut du processus, avec $T_0 = 0$.
- $n_k(i, x)$ le nombre d'individu de trait x dans le patch i à l'instant T_k .
- $V_k = \{(i, x); n_{T_k}(i, x) \neq 0\}$ l'ensemble des couples traits/patch dont un représentant au moins est vivant après le k -ième saut. On note $N_k^i = \sum_{(i,x) \in V_k} n_k(i, x)$ le nombre d'individus vivant dans le patch i

Lorsqu'on connaît $T_k, (n_k(i, x))$

- 1 Calculer V_k .

Lorsqu'on connaît $T_k, (n_k(i, x))$

1 Calculer V_k .

2 Calculer $B_k = \sum_{V_k} b(i, x) n_k(i, x)$,

$D_k = d \sum_{V_k} n_k(i, x) + c \sum_i (N_k^i)^2$, $M_k = \sum_{i,j} m_{i,j} N_k^i$ qui sont respectivement les taux de naissance, mort et migration globaux

Lorsqu'on connaît $T_k, (n_k(i, x))$

- 1 Calculer V_k .
- 2 Calculer $B_k = \sum_{V_k} b(i, x) n_k(i, x)$,
 $D_k = d \sum_{V_k} n_k(i, x) + c \sum_i (N_k^i)^2$, $M_k = \sum_{i,j} m_{i,j} N_k^i$ qui sont
 respectivement les taux de naissance, mort et migration
 globaux
- 3 Tirer S_{k+1} selon une loi exponentielle de paramètre
 $B_k + D_k + M_k$, et on pose $T_{k+1} = T_k + S_{k+1}$

Lorsqu'on connaît $T_k, (n_k(i, x))$

- 1 Calculer V_k .
- 2 Calculer $B_k = \sum_{V_k} b(i, x) n_k(i, x)$,
 $D_k = d \sum_{V_k} n_k(i, x) + c \sum_i (N_k^i)^2$, $M_k = \sum_{i,j} m_{i,j} N_k^i$ qui sont
 respectivement les taux de naissance, mort et migration
 globaux
- 3 Tirer S_{k+1} selon une loi exponentielle de paramètre
 $B_k + D_k + M_k$, et on pose $T_{k+1} = T_k + S_{k+1}$
- 4 Tirer U uniformément sur $[0, 1]$.

- 5 Si $U < B_k / (B_k + D_k + M_k)$: **naissance**. Le parent est de trait x dans le patch i avec probabilité $b(i, x)n_k(i, x)/B_k$. Le nouvel enfant apparaît dans le patch i . Il garde le trait du parent avec probabilité p ; sinon, on tire le trait du nouvel individu selon la loi $\mu(x, y)$
- 6 Si $B_k / (B_k + D_k + M_k) < U < B_k + D_k / (B_k + D_k + M_k)$: **mort**. Le mort est dans le patch i avec proba $(d + cN_k^i)N_k^i$, et choisi uniformément dans ce patch
- 7 Sinon : **migration**. Le migrant par du patch i avec proba $N_k^i \sum_j m_{ij} / M_k$, il est choisi de façon uniforme sur ce patch, et il arrive dans le patch j avec proba $m_{ij} / \sum_i m_{ij}$

- 5 Si $U < B_k / (B_k + D_k + M_k)$: **naissance**. Le parent est de trait x dans le patch i avec probabilité $b(i, x)n_k(i, x)/B_k$. Le nouvel enfant apparaît dans le patch i . Il garde le trait du parent avec probabilité p ; sinon, on tire le trait du nouvel individu selon la loi $\mu(x, y)$
- 6 Si $B_k / (B_k + D_k + M_k) < U < B_k + D_k / (B_k + D_k + M_k)$: **mort**. Le mort est dans le patch i avec proba $(d + cN_k^i)N_k^i$, et choisi uniformément dans ce patch
- 7 Sinon : **migration**. Le migrant par du patch i avec proba $N_k^i \sum_j m_{ij} / M_k$, il est choisi de façon uniforme sur ce patch, et il arrive dans le patch j avec proba $m_{ij} / \sum_i m_{ij}$
- 8 Calcul des $n_{k+1}(i, x)$

Asymptotique grande population

Lorsque la population est grande, on peut montrer une loi des grands nombres pour ν_t : les fluctuations aléatoires s'atténuent jusqu'à ce que le comportement de la population puisse être décrit par une équation intégral-différentielle :

Si la population initiale est d'ordre N et c , le paramètre de compétition d'ordre $1/N$, alors :

Théorème

Sous de bonnes hypothèses, le processus $X^N = \nu_t^N / N$ converge en loi vers la solution d'une certaine équation déterministe

Cas particuliers

En l'absence de mutations, une métapopulation à 2 patchs, initialement monomorphique est proche de la solution du système suivant

2D

$$\begin{aligned}\dot{n}_t^1(x) &= r(1, x)n_t^1(x) - c(n_t^1(x))^2 + m(n_t^2(x) - n_t^1(x)) \\ \dot{n}_t^2(x) &= r(2, x)n_t^2(x) - c(n_t^2(x))^2 + m(n_t^1(x) - n_t^2(x))\end{aligned}\quad (1)$$

L'unique équilibre stable de ce système est noté par la suite $n^*(x) = (n_1^*(x), n_2^*(x))$

Dans le cas d'une population initialement dimorphique

4D

$$\begin{aligned}
 \dot{n}_t^1(x) &= r(1, x)n_t^1(x) - cn_t^1(x)N_t^1(x, y) + m(n_t^2(x) - n_t^1(x)) \\
 \dot{n}_t^2(x) &= r(2, x)n_t^2(x) - cn_t^2(x)N_t^2(x, y) + m(n_t^1(x) - n_t^2(x)) \\
 \dot{n}_t^1(y) &= r(1, y)n_t^1(y) - cn_t^1(y)N_t^1(x, y) + m(n_t^2(y) - n_t^1(y)) \\
 \dot{n}_t^2(y) &= r(2, y)n_t^2(y) - cn_t^2(y)N_t^2(x, y) + m(n_t^1(y) - n_t^2(y))
 \end{aligned} \tag{2}$$

On notera $\bar{n}(x, y) = (\bar{n}_1^x(x, y), \bar{n}_2^x(x, y), \bar{n}_1^y(x, y), \bar{n}_2^y(x, y))$
 l'équilibre stable $\in (\mathbb{R}_+^*)^2$ de ce système.

On traite le cas particulier $P = 2$ à partir de maintenant

1 Objectifs

2 Modèle

3 Resultats et Simulations

4 Perspectives

Protocole

Initialement, la population est bien adaptée à son environnement et à l'équilibre.

Adapté : Un individu est dit adapté à une population lorsque son trait est proche du paramètre environnemental d'un des deux patches

Au temps $t = 0$ la température des patches est brusquement modifiée.

Questions :

- Comment s'organisent les individus en temps long ? Et en particulier :
- Combien de temps doit-on attendre avant que la première mutation se fixe ?

Quelques simulations

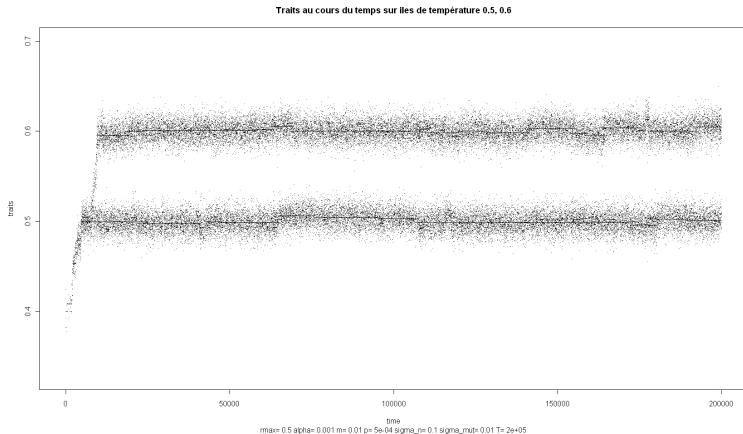


Figure: Emergence très rapide de deux spécialistes sur chacun des patches

Quelques simulations

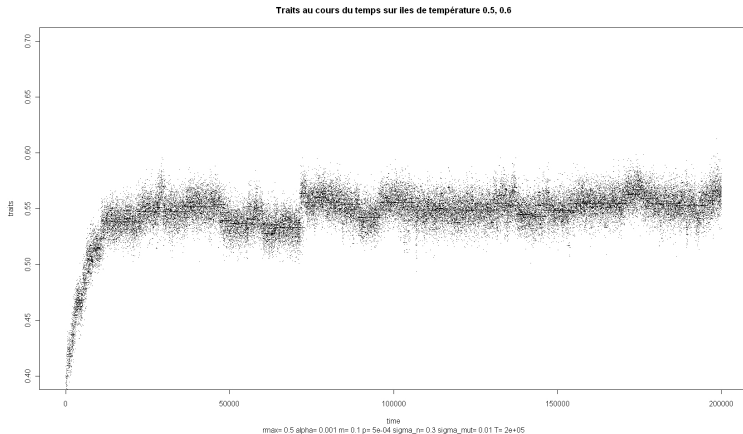


Figure: Emergence d'un généraliste

Quelques simulations

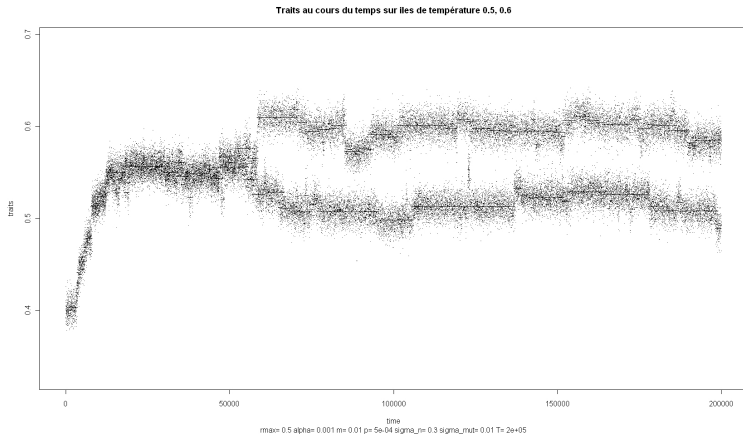


Figure: Branchement : un généraliste puis deux spécialistes

Quelques simulations

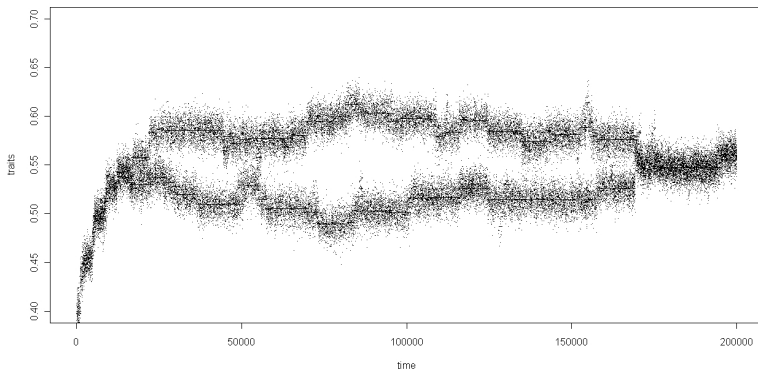


Figure: Alternance entre spécialistes et généralistes

Dynamique Adaptative

- * On s'intéresse à la façon dont va évoluer la population et non aux fluctuations démographiques locales.

Dynamique Adaptative

- * On s'intéresse à la façon dont va évoluer la population et non aux fluctuations démographiques locales.
- * On veut que la sélection naturelle agisse effectivement

Dynamique Adaptative

- * On s'intéresse à la façon dont va évoluer la population et non aux fluctuations démographiques locales.
- * On veut que la sélection naturelle agisse effectivement
- * On veut également pouvoir observer des mutations...

Dynamique Adaptative

- * On s'intéresse à la façon dont va évoluer la population et non aux fluctuations démographiques locales.
- * On veut que la sélection naturelle agisse effectivement
- * On veut également pouvoir observer des mutations...
- * Mais que ces mutations n'arrivent pas trop vite pour étudier l'effet de la fixation de chaque nouveau trait dans la population.

Dynamique Adaptative

- * On s'intéresse à la façon dont va évoluer la population et non aux fluctuations démographiques locales.
- * On veut que la sélection naturelle agisse effectivement
- * On veut également pouvoir observer des mutations...
- * Mais que ces mutations n'arrivent pas trop vite pour étudier l'effet de la fixation de chaque nouveau trait dans la population.
- * Entre deux mutations, la population doit être à l'équilibre.

2D

$$\dot{n}_t^1(x) = r(1, x)n_t^1(x) - c(n_t^1(x))^2 + m(n_t^2(x) - n_t^1(x))$$

$$\dot{n}_t^2(x) = r(2, x)n_t^2(x) - c(n_t^2(x))^2 + m(n_t^1(x) - n_t^2(x))$$

4D

$$\dot{n}_t^1(x) = r(1, x)n_t^1(x) - cn_t^1(x)N_t^1(x, y) + m(n_t^2(x) - n_t^1(x))$$

$$\dot{n}_t^2(x) = r(2, x)n_t^2(x) - cn_t^2(x)N_t^2(x, y) + m(n_t^1(x) - n_t^2(x))$$

$$\dot{n}_t^1(y) = r(1, y)n_t^1(y) - cn_t^1(y)N_t^1(x, y) + m(n_t^2(y) - n_t^1(y))$$

$$\dot{n}_t^2(y) = r(2, y)n_t^2(y) - cn_t^2(y)N_t^2(x, y) + m(n_t^1(y) - n_t^2(y))$$

Dynamique Adaptative

- Grande population : La population initiale est proportionnelle à un paramètre K . Le taux de compétition est divisé par K (ce qui correspond à une capacité de charge proportionnelle à K sur chaque patch)
- Mutations rares : la probabilité de mutation est multipliée par u_K (avec $u_K \xrightarrow{K \rightarrow \infty} 0$)
- Accélération du temps : le temps est accéléré d'un facteur Ku_K

Proposition (Champagnat 06)

A cet effet, il suffit que u_K vérifie

$$\forall V > 0, \log K \ll \frac{1}{Ku_K} \ll \exp(VK) \quad (3)$$

Idée :

- Ku_K est l'ordre de grandeur du taux d'apparition d'un mutant. Le temps moyen d'apparition est donc $\frac{1}{Ku_K}$
- $\log K$ est l'ordre de grandeur du temps mis par un mutant arrivant dans la population à se fixer ou à disparaître
- Pour un certain V , $\exp(VK)$ est l'ordre de grandeur du temps mis par la population résidente à sortir de son équilibre

Lorsqu'un mutant apparait, il peut se passer trois choses :

Lorsqu'un mutant apparait, il peut se passer trois choses :

- Le mutant ne parvient pas à envahir la population et disparaît.
- Le mutant envahit la population, et au moins un trait résident disparaît
- Les traits résidents et mutants coexistent

Mécanisme de survie d'un mutant

- Lorsqu'un mutant de trait y apparait la compétition intra-mutant est négligeable devant la compétition avec la population résidente de trait w .
 - Quantité d'individus mutants régie par un processus de naissance et mort **linéaire**.
- ⇒ La non-extinction de ce processus est associée à celle d'un processus de Galton-Watson $G(y, w)$ à deux types
- ⇒ Le mutant ne peut envahir la population que si $G(y, w)$ est surcritique.

"Rappels" sur Galton-Watson multitypes

- Processus de branchement à temps discret à P types
- Z_{ij} est la loi du nombre de descendants de type j d'un individu de type i
- $(Z_{ij}^{(n,k)})_{(n,k) \in \mathbb{N}^2}$ est une suite iid de variables aléatoires distribuées comme Z_{ij}
- Au temps n , il y a N_n^i individus de type i

Alors

$$N_{n+1}^j = \sum_{i=1}^P \sum_{k=1}^{N_n^i} Z_{ij}^{(n,k)}$$

Probabilité de Survie

En notant C_{ij} la moyenne du nombre d'enfants laissés sur le patch j par un mutant arrivant dans le patch i , :

La plus grande valeur propre $\rho(y; w)$ de la matrice $C(y; w) = (C_{ij})$ est strictement supérieure à 1

En notant $b_i = b(i, y)$ et $d_i = d + cn^*(i, w)$

$$C = \frac{1}{m(d_1 + d_2) + d_1 d_2} \begin{pmatrix} b_1(d_2 + m) & mb_2 \\ mb_1 & b_2(d_1 + m) \end{pmatrix}$$

Cas particuliers :

Cas particuliers :

- Lorsque $m = 0$, $\rho(y; w) = \max(\frac{b_1}{d_1}, \frac{b_2}{d_2})$

Cas particuliers :

- Lorsque $m = 0$, $\rho(y; w) = \max(\frac{b_1}{d_1}, \frac{b_2}{d_2})$
- Lorsque $m = \infty$, $\rho(y; w) = \frac{b_1 + b_2}{d_1 + d_2}$

Cas particuliers :

- Lorsque $m = 0$, $\rho(y; w) = \max(\frac{b_1}{d_1}, \frac{b_2}{d_2})$
 - Lorsque $m = \infty$, $\rho(y; w) = \frac{b_1 + b_2}{d_1 + d_2}$
- ⇒ Lorsque $\rho > 1$, on peut calculer explicitement les probabilités de survie d'un mutant arrivant dans le patch 1 ou 2, $g_1(y, w)$ et $g_2(y, w)$, strictement positives.

Cas particuliers :

■ Lorsque $m = 0$, $\rho(y; w) = \max(\frac{b_1}{d_1}, \frac{b_2}{d_2})$

■ Lorsque $m = \infty$, $\rho(y; w) = \frac{b_1 + b_2}{d_1 + d_2}$

⇒ Lorsque $\rho > 1$, on peut calculer explicitement les probabilités de survie d'un mutant arrivant dans le patch 1 ou 2, $g_1(y, w)$ et $g_2(y, w)$, strictement positives.

⇒ Deux traits y et w coexistent ssi $\rho(y; w) > 1$ et $\rho(w; y) > 1$

Dans le cas où $b(1, y) > b(1, w)$ et $b(2, y) > b(2, w)$, on est certain qu'il n'y a pas coexistence.

Et dans le cas unidimensionnel ?

- La taille à l'équilibre de la population est $\tilde{n}(x) = \frac{b(x)-d}{c}$.
- Le taux de mort initial du mutant est donc proche de $d + c\tilde{n}(x) = b(x)$
- Le mutant peut survivre si $b(y)/b(x) > 1$

Ainsi, dans le cas où la compétition est indépendante du type, il n'y a pas de polymorphisme possible.

TSS

Lorsqu'on peut s'assurer que la population reste monomorphique, le phénotype de la population est décrit par le théorème suivant :

Théorème

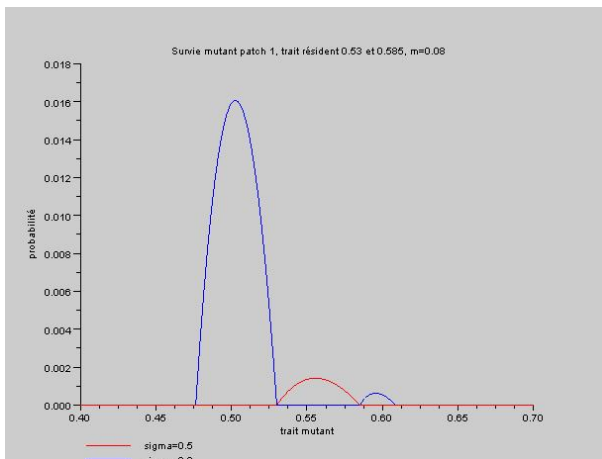
Sous de bonnes hypothèses , le processus ν_{t/Ku_K}^K converge au sens fini dimensionnel vers le processus Y_t défini par

$$\begin{aligned} Y_0 &= \gamma_1 \delta_{1,x} + \gamma_2 \delta_{2,x} \\ \forall t > 0, Y_t &= n_1^*(X_t) \delta_{1,X_t} + n_2^*(X_t) \delta_{2,X_t} \end{aligned} \tag{4}$$

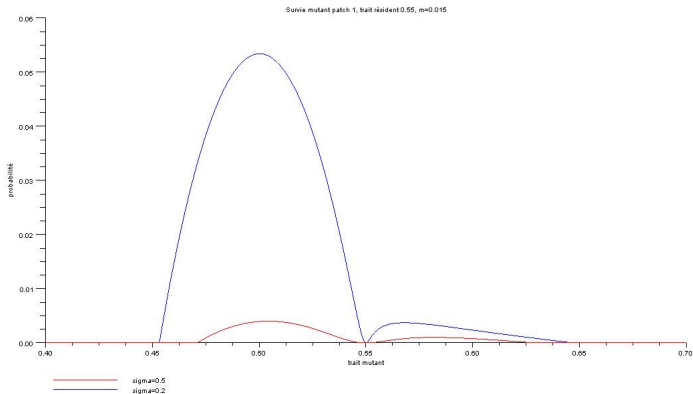
où X_t est le TSS à une dimension, processus de Markov de saut pur, càdlàg, dont le générateur est :

$$L\phi(x) = \int_{(x)} (\phi(x+h) - \phi(x))\mu(x+h, x)dh \\ p[b(1, x)\bar{n}_1(x)g_1(x+h; x) + b(2, x)\bar{n}_2(x)g_2(x+h; x)] \\ (5)$$

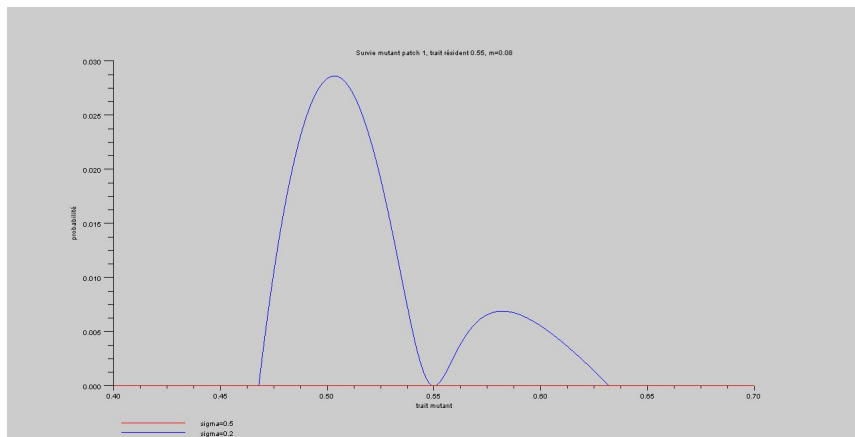
Une heuristique pour comprendre les simulations



Une heuristique pour comprendre les simulations



Une heuristique pour comprendre les simulations



Temps moyen avant fixation

Temps d'attente avant la première invasion. On pose

$$h(x) = p \int_{\mathcal{X}} b(1, x) \bar{n}_1(x) g_1(z; x) + b(2, x) \bar{n}_2(x) g_2(z; x) \mu(z; x) dz \quad (6)$$

Le temps de fixation est alors une variable aléatoire exponentielle de paramètre h . Dans le cas unidimensionnel,

$$\tilde{h}(x) = b(x) n^*(x) \int_{\mathcal{X}} (1 - b(x)/b(z))_+ \mu(z; x) dz$$

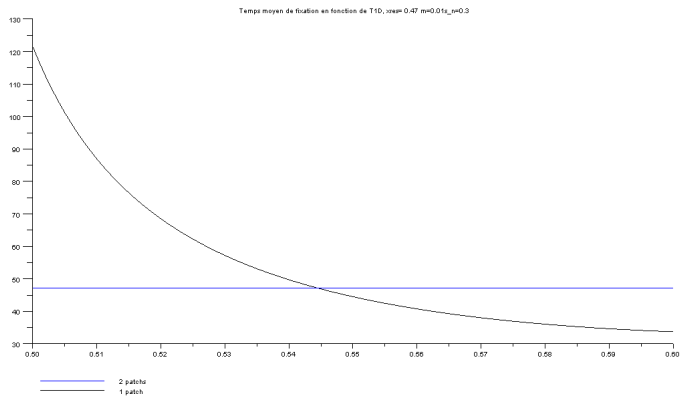


Figure: Temps moyen de fixation une ou deux populations $\sigma = 0.3$

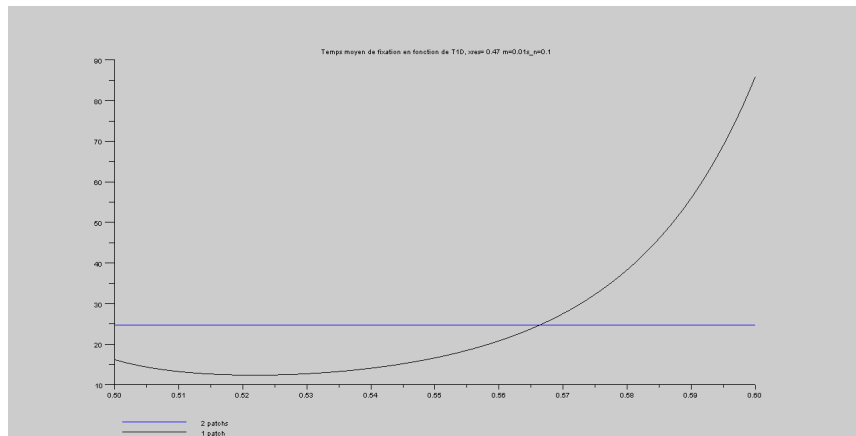


Figure: Temps moyen de fixation une ou deux populations $\sigma = 0.3$

Outre répondre aux (nombreuses!) questions déjà soulevées par le modèle en l'état actuel :

- Faire évoluer la migration conjointement avec le trait
- Faire varier les environnements dans le temps (de façon déterministe ou aléatoire)
- Augmenter le nombre de patch et étudier les effets de la géométrie