

Dynamique d'une population soumise aux variations environnementales

Personne Arnaud

En collaboration avec Guillin Arnaud et Jabot Franck.

Laboratoire de Mathématiques Blaise Pascal & Irstea

arnaud.personne@uca.fr

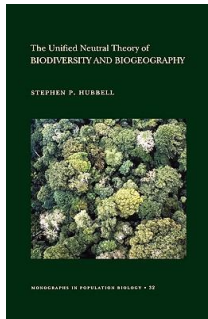
5 février 2019



Modèle neutres en écologie

Les modèles neutres en écologie sont nés dans les années 2000, notamment avec l'ouvrage de Hubbell [4]. Ces modèles ont pour but d'expliquer **la diversité** des espèces au sein d'une même niche.

- Neutralité : chaque individu a la même chance de mourir ou de se reproduire quelque soit son espèce.
- La communauté étudiée est supposée à l'équilibre démographique, sa taille ne varie pas dans le temps.
- Interactions avec l'environnement extérieur.



L'environnement



- Une communauté de taille constante J .
- Plusieurs espèces : $1, \dots, S, S + 1$.
- La proportion d'individu de chaque espèce est notée X^1, \dots, X^S, X^{S+1} .
- Un environnement extérieur où chaque espèce est en proportion p^1, \dots, p^{S+1} .



Mesure de diversité.

Diversité : plusieurs espèces composées d'un certain nombre d'individus supposés tous identiques. On note $U = (X^1, \dots, X^S)$.

Indice de Simpson : La probabilité que deux individus pris aux hasard dans la communauté soient de la même espèce.

$$\mathcal{S}_t = \sum_{i=1}^{S+1} X_t^i \left(X_t^i - \frac{1}{J-1} \right) \in [0, 1]$$

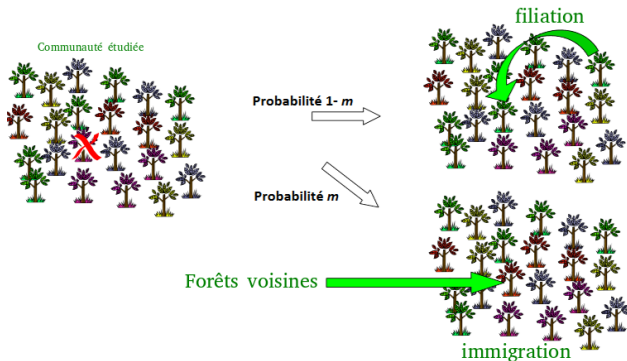
- 0 correspond au maximum de biodiversité. (J espèces représentées par un individu chacune)
- 1 correspond au minimum de diversité (tous les individus sont de la même espèce).



La dynamique Neutre [4]

A chaque pas de temps...

- 1 Un individu choisi uniformément meurt.
- 2 Un autre va le remplacer :
 - ▶ avec probabilité $1 - m$ il sera le fils d'un individu choisi au hasard dans la communauté.
 - ▶ avec probabilité m il sera le fils d'un individu issu des forêts aux alentours.



Mathématiquement

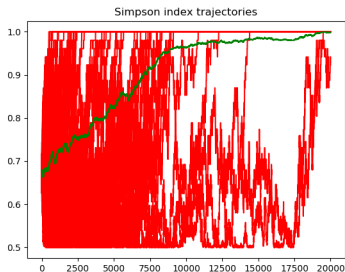
Le processus $(X_n^i)_{n>0}$ est Markovien et a pour probabilité de transition :

$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbb{P}\left(X_{n+1}^i = x + \frac{1}{J} \mid X_n^i = x\right) = (1-x)\left(mp^i + (1-m)x\right) \\ \mathbb{P}\left(X_{n+1}^i = x - \frac{1}{J} \mid X_n^i = x\right) = x\left(m(1-p^i) + (1-m)(1-x)\right) \end{array} \right.$$

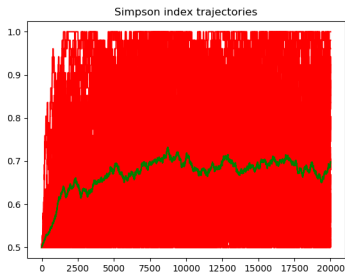
- Cette chaîne admet une unique mesure invariante et la loi du processus converge vers cette mesure en temps long.
- Si $m = 0$ il s'agit même d'une martingale. Une espèce envahira la communauté en un temps aléatoire dont on connaît l'espérance.



Exemples



- Simulations de \mathcal{I}_t sans immigration ($m = 0$).



- Simulations de \mathcal{I}_t avec immigration ($m \neq 0$).



Un modèle limité

Points forts des modèles neutres :

- Ils prédisent mieux que les autres modèles les abondances observées. ([2])
- L'hypothèse de neutralité en font des modèles relativement faciles à étudier mathématiquement.

Points faibles des modèles neutres :

- L'hypothèse de neutralité est irréaliste.
- Ils prédisent des durées de vie d'espèces trop longues. prédisent des changements temporels d'abondance d'espèces irréalistes.

Alternative : Un modèle "neutre" avec variance environnementale...



Avec sélection [6]

Chaque espèce possède un avantage sélectif $s_n^i \in]-1; \infty[$, pouvant être **aléatoire** (processus de sauts, diffusion etc...)

On note $s_n = (s_n^1, \dots, s_n^S)$ et s^{S+1} est fixé à 0.

Si il y a filiation le père n'est plus choisi de façon uniforme mais est de l'espèce i avec probabilité $\frac{X_n^i(1+s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^S X_n^k s_n^k}$.

$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i + \frac{1}{J} | U_n = u) = (1 - x^i) \left(mp^i + (1 - m) \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^S x^k s_n^k} \right) \\ \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i - \frac{1}{J} | U_n = u) = x^i \left(m(1 - p^i) + \right. \\ \left. (1 - m) \left(1 - \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^S x^k s_n^k} \right) \right) \end{array} \right.$$



Problème

La non neutralité entraîne des difficultés, particulièrement quand J est grand :

- Matrice de transition trop grande.
- Méconnaissance du comportement en temps long.
- Calcul des moments compliqués.
- Comportements très différents selon la nature de "s".

Nécessité de développer d'autres outils : approcher le modèle discret par une diffusion continue quand J tend vers l'infini....



En grande population

Si J devient très grand, l'effet sur la population d'un événement isolé devient négligeable.

$$E[X_{n+1}^i - x^i | U_n = u] = \frac{1}{J} \left(m(p^i - x^i) + (1 - m) \left(\frac{x^i(1 + s^i)}{1 + \sum_{k=1}^S x^k s^k} - x^i \right) \right)$$

$$Var[X_{n+1}^i - X_n^i | U_n = u] = \frac{1}{J^2} 2x^i(1 - x^i) + o\left(\frac{1}{J^2}\right).$$

Ainsi si on veut pouvoir observer un phénomène non trivial en grande population on ne doit plus regarder un événement isolé mais un certain nombre d'événements simultanément.



En sélection et immigration faible

On prendra dans la suite $S = 1$, m constant et s un processus de sauts.

Theorem

Supposons :

- $\tilde{m} = Jm$, $\tilde{s}_t = Js_{|tJ^2|}$
- $s \neq s'$, $\lim_{J \rightarrow \infty} P_{\tilde{s}}(s, s', \frac{1}{J^2}) J^2 = Q^s(s, s') \in \mathbb{R}$

Alors le processus $X_{|\frac{n}{J^2}|}$, peut être approché, quand J tend vers l'infini par l'EDS :

$$dX_t = \tilde{m}(p - X_t) + \tilde{s}_t X_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t^1 \quad (1)$$

$$d\mathcal{S}_t = 4X_t(1 - X_t) \left(1 + \tilde{s}_t(X_t - \frac{1}{2}) \right) + 2\tilde{m}(p - X_t)(2X_t - 1)dt \\ + 2(2X_t - 1) \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (2)$$



Erreur d'approximation [8] [3]

On peut estimer l'erreur commise entre le modèle discret et son approximation diffusion en fonction de J .

Theorem

Soit $f \in \mathcal{C}^4$, il existe q une fonction au plus *exponentielle* en temps :

$$\sup_{x \in [0,1]} |\mathbb{E}_x [f(X_t)] - \mathbb{E}_x [f(\tilde{X}_t^J)]| = \left(\|f^{(1)}\|_\infty + \|f^{(2)}\|_\infty \right) \frac{q(t)}{J} + o\left(\frac{1}{J}\right)$$

Application :

$$|\mathbb{E}_x [\tilde{\mathcal{I}}_t^J - \mathcal{I}_t]| = 4 \frac{q(t)}{J} + o\left(\frac{1}{J}\right)$$



Approximation des moments [5]

Supposons s_t non aléatoire alors la formule d'Ito donne pour $\mathcal{M}^n = \mathbb{E}[X_t^n]$:

$$d\mathcal{M}^n = n(n-1+mp)\mathcal{M}^{n-1} + n(s_t - (n-1) - m)\mathcal{M}^n - ns_t\mathcal{M}^{n+1} dt$$

Theorem

Soit A_t^n la matrice tridiagonale ayant pour coefficients $a_{i,i-1}$, $a_{i,i}$, $a_{i,i+1}$ Soit encore le système d'EDO suivant, avec $\mathcal{C}_t = (mp, 0, \dots, 0)^T$

$$dM_t = A_t^n \times M_t dt + \mathcal{C}_t dt$$

Alors M_t^j , la j ème coordonnée de de la solution du système précédent vérifie :

$$|M_t^j - E[(X_t)^j]| \leq \frac{C\sqrt{n}(j-1)! \|s_t\|_\infty^{n-j}}{(n-1)!}$$

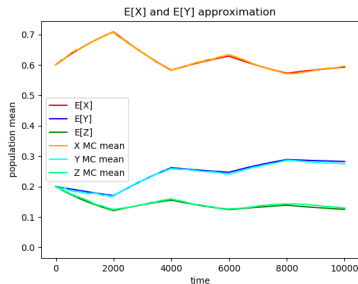
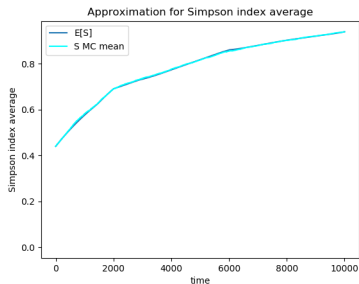
pour C une constante.



Applications 1

On peut calculer les moments de l'indice de Simpson, à partir de cette approximation. Soit \mathcal{S}_x^n l'espérance de l'indice de Simpson obtenu à partir EDO précédente, alors

$$\begin{aligned} |\mathbb{E}_x [\tilde{\mathcal{S}}_t^J] - \mathcal{S}_x^n| &\leq |\mathbb{E}_x [\tilde{\mathcal{S}}_t^J - \mathcal{S}_t]| + |\mathbb{E}_x [\mathcal{S}_t] - \mathcal{S}_x^n| \\ &\leq \frac{\sqrt{n} \|s_t\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!} + \frac{4q(t)}{J} + o\left(\frac{1}{J}\right) \end{aligned}$$



Application 2

Supposons $m = 0$. Soit T_1 le temps d'atteinte de 1 par X_t .

Grace à l'approximation des moments on peut obtenir la fonction de distribution de T_1 par la relation $\lim_{n \rightarrow \infty} E[(X_t)^n] = \mathbb{P}(T_1 < t)$.

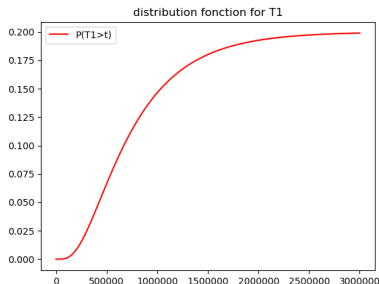


FIGURE – Distribution function of T_1 for $m=0, p=0.5, X_0 = 0.2, s = 2$. The size of the approaching linear system is 100



Sélection forte

On considère une échelle en $\frac{1}{J}$ (un pas de temps correspond à J évènements)

Theorem

Supposons que pour $s \neq s'$, $\lim_{J \rightarrow \infty} \mathbb{P}(s, s', \frac{1}{J}) J = Q(s, s') \in \mathbb{R}$

Alors le processus $X_{|\frac{n}{J}|}$, peut être approché par un PDMP :

$$dX_t = m(p - X_t) + (1 - m) \frac{X_t(1 + \tilde{s}_t)}{1 + X_t \tilde{s}_t}$$

où \tilde{s}_t est un processus de saut de générateur Q .

La seule source d'aléa provient uniquement de $(s_t)_{t>0}$.



Quelques exemples à sélection constante

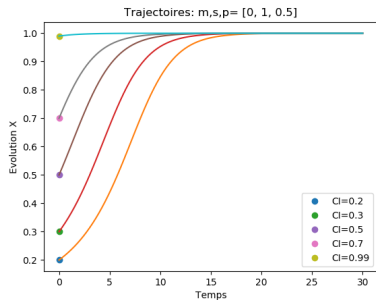
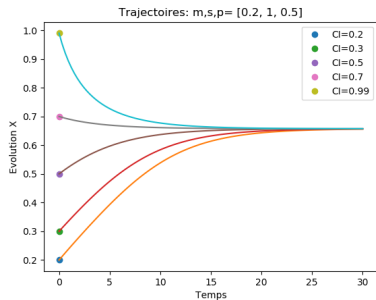


FIGURE – Représentation des trajectoires dans diverses situations.



Persistence [1], [7],[9]

Si il n'y a pas d'immigration ($m = 0$), alors les point 1 et 0 sont absorbants. On note $M^0 = \{0, 1\}$

Les variations environnementales à elles seules garantir la cohabitations de plusieurs espèces ?

Définition : On dit que le processus $(X_t)_{t>0}$ est persistant par rapport à M_0 si $\forall \epsilon$ il existe un compact $K_\epsilon \in M_0^C$ tel que pour tout $x \in M_0^C$:

$$\mathbb{P}\left(\lim_{t \rightarrow \infty} \Pi_t^x(K_\epsilon) > 1 - \epsilon\right) = 1$$

$$\text{Avec } \Pi_t^x(K_\epsilon) = \frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{1}_{\{X_s \in K_\epsilon\}} ds$$

Est ce que selon le taux de sauts de $(s_t)_{t>0}$ le processus va rester confiné dans un voisinage de 0 ou 1 ou pouvons nous avoir cohabitation des deux espèces ?



Comportement sur la droite

Champs de vecteurs en dim



Comme pour le cas déterministe le comportement au voisinage d'un point sera déterminé par les valeurs propres de la jacobienne.



Conditions de persistance

Un cadre simple

- $m = 0$
- $s_t \in [s^1, s^2]$
- Deux taux de sauts $q_{1,2}$ et $q_{2,1}$ non nuls.

Remarque Pour que ceci ait lieu il faut nécessairement que s_1 et s_2 soient de signe opposés.

Soient $a_1 = \frac{q_{2,1}}{q_{1,2}+q_{2,1}}$ et $a_2 = \frac{q_{1,2}}{q_{1,2}+q_{2,1}}$. Supposons que s^1 et s^2 vérifient

$$\begin{cases} a_1 s_1 + a_2 s_2 > 0 \\ \frac{s_1}{s_1 + 1} a_1 + \frac{s_2}{s_2 + 1} a_1 < 0 \end{cases}$$

alors $\{X_t\}_{t>0}$ est persistant par rapport à $\{0, 1\}$



Un exemple

Prenons $a_1 = a_2$, la condition précédente devient :

$$\begin{cases} s_2 < \frac{-s_1}{1 + 2s_1} \\ s_2 > -s_1 \end{cases}$$

- si $s_1 > 1$ la seconde condition est vérifiée.
- si s_2 est plus petit que -0.5 la première condition est toujours vérifiée.

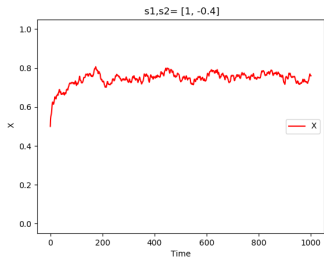
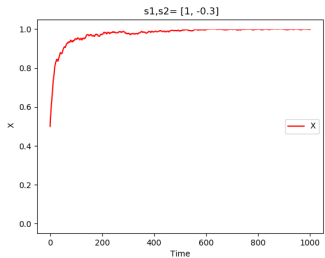
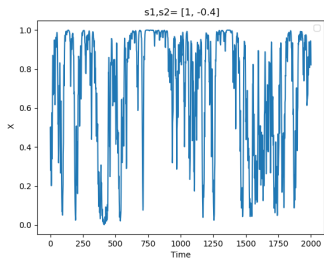
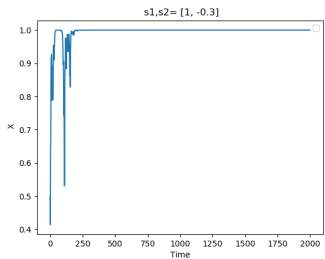
Supposons $s_1 = 1$, alors la condition de persistance devient $s_2 < \frac{-1}{3}$.

Regardons maintenant le comportement du processus pour deux valeurs de s_2 dans un voisinage de $\frac{-1}{3}$.



Numériquement

Simulations obtenues à partir du du PDMP



Avec trois espèces sans immigration :

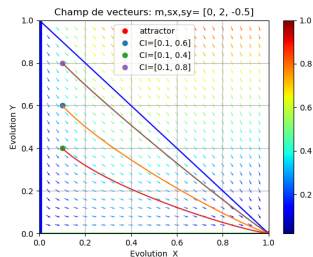
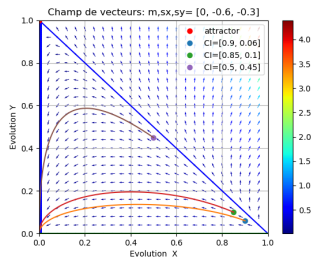
On considère toujours $m = 0$, et que s prend deux valeurs $s_1, s_2 \in]-1, \infty[^2$.

De plus M_0 est les arrêtes du triangle si dessous.

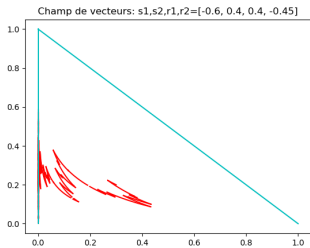
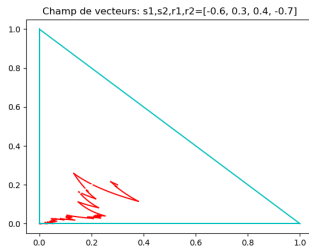
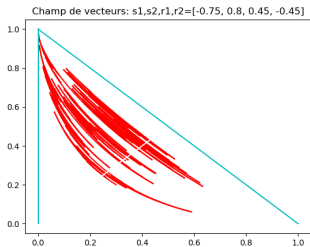
Équation résumant la dynamique.

$$\begin{pmatrix} dX_t \\ dY_t \end{pmatrix} = \frac{1}{1 + X_t s^x + Y_t s^y} \begin{pmatrix} X_t(s^x - X_t s^x - Y_t s^y) \\ Y_t(s^y - X_t s^x - Y_t s^y) \end{pmatrix} dt$$

Champs de vecteurs : $s_1 = (-0.6, -0.3)$, $s_2 = (2, -0.5)$



Un modèle riche...



Références



Benaïm.M.

Stochastic persistence.

arXiv :1806.08450v2, June 2018.



R. Condit, N. Pitman, E.G. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R.B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, et al.

Beta-diversity in tropical forest trees.

Science, 295(5555) :666–669, 2002.



G. Gackou, A. Guillin, and A. Personne.

Quantitative approximation of a moran model in random environment by wright-fisher process, 2018.
in preparation.



S. Hubbell.

The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.

Springler, Princeton University Press, Princeton, NJ, 2001.



F. Jabot, A. Guillin, and A. Personne.

On the simpson index for the moran process with random selection and immigration, 2018.

arXiv :1809.08890.



M. Kalyuzhny, R. Kadmon, and N.M. Shnerb.

A neutral theory with environmental stochasticity explains static and dynamic properties of ecological communities.

Ecology letters, 18(6) :572–580, 2015.



F. Malrieu M. Benaïm, S. Le Borgne and P-A. Zitt.

Qualitative properties of certain piecewise deterministic markov processes.

Annales de l'IHP, 51(3) :1040 – 1075, 2015.



C. Neuhauser and S.M. Krone.

The genealogy of samples in models with selection.

Genetics, 145 :519–534, february 1997.



M. Benaïm S. Schreiber and KAS Atchadé.





Merci de votre attention !

