

Survie et croissance de métapopulations décrites par un graphe

Vincent Bansaye & Amaury Lambert

CMAP, Ecole Polytechnique.

6 décembre,
Lille, Colloque Plantes-Pollinisateurs.



Les populations vivent dans des habitats

- de **qualités** différentes (température, humidité, richesse du sol, ressources, prédation...)
- qui peuvent être **connectés** (plus ou moins fortement, dangereusement...)

La qualité des habitats et ces connections peuvent aussi **évoluer dans le temps** :

- variations et changements climatiques, glissements, inondations...
- pollution et dépollution, déforestation ou reforestation ... affectent la qualité des habitats
- l'aménagement du territoire, de corridors, de réserves ...peut jouer sur les connections

Les populations vivent dans des habitats

- de **qualités** différentes (température, humidité, richesse du sol, ressources, prédation...)
- qui peuvent être **connectés** (plus ou moins fortement, dangereusement...)

La qualité des habitats et ces connections peuvent aussi **évoluer dans le temps** :

- variations et changements climatiques, glissements, inondations...
- pollution et dépollution, déforestation ou reforestation ... affectent la qualité des habitats
- l'aménagement du territoire, de corridors, de réserves ...peut jouer sur les connections

- Comment la qualité des habitats et les connections jouent sur la **probabilité de survie, la croissance** ?
Exemples : Modèle puits sources, corridors, formes des réserves naturelles ...
Liens avec les probabilités de fixation, fronts d'invasion, migrations...
- Quelles implications de la fragmentation de l'habitat sur l'abondance des espèces ?



- Comment les **variations climatiques** jouent sur ces métapopulations ?
- Comment la limitation des ressources perturbe ces dynamiques ?

- Comment la qualité des habitats et les connections jouent sur la **probabilité de survie, la croissance** ?
Exemples : Modèle puits sources, corridors, formes des réserves naturelles ...
Liens avec les probabilités de fixation, fronts d'invasion, migrations...
- Quelles implications de la **fragmentation de l'habitat** sur l'abondance des espèces ?



- Comment les **variations climatiques** jouent sur ces métapopulations ?
- Comment la limitation des ressources perturbe ces dynamiques ?

- Comment la qualité des habitats et les connections jouent sur la **probabilité de survie, la croissance** ?
Exemples : Modèle puits sources, corridors, formes des réserves naturelles ...
Liens avec les probabilités de fixation, fronts d'invasion, migrations...
- Quelles implications de la **fragmentation de l'habitat** sur l'abondance des espèces ?



- Comment les **variations climatiques** jouent sur ces métapopulations ?
- Comment la limitation des ressources perturbe ces dynamiques ?

- Comment la qualité des habitats et les connections jouent sur la **probabilité de survie, la croissance** ?
Exemples : Modèle puits sources, corridors, formes des réserves naturelles ...
Liens avec les probabilités de fixation, fronts d'invasion, migrations...
- Quelles implications de la **fragmentation de l'habitat** sur l'abondance des espèces ?



- Comment les **variations climatiques** jouent sur ces métapopulations ?
- Comment la limitation des ressources perturbe ces dynamiques ?

Première modélisation mathématique

Nous considérons un modèle stochastique, asexué, individu centré, construit génération après génération

- les habitats sont notés $i = 1, \dots, K$;
- chaque individu du patch i se reproduit indépendamment et laisse un nombre moyen m_i de descendants ;
- chaque individu du patch i a une probabilité p_{ij} de rejoindre le patch j .

La mortalité due aux transitions ou les déplacements pendant la vie de l'individu peuvent être intégrés dans le modèle.

Première modélisation mathématique

Nous considérons un modèle stochastique, asexué, individu centré, construit génération après génération

- les habitats sont notés $i = 1, \dots, K$;
- chaque individu du patch i se reproduit indépendamment et laisse un nombre moyen m_i de descendants ;
- chaque individu du patch i a une probabilité p_{ij} de rejoindre le patch j .

La mortalité due aux transitions ou les déplacements pendant la vie de l'individu peuvent être intégrés dans le modèle.

Pour l'instant...

- Le graphe est supposé *fini, irréductible et aperiodique*
- on ne considère qu'un *seul type* d'individu (pas de phénotypes ou génotypes différents)
- l'environnement est *constant* (fixé) ;
- Le graphe/réseau est fixé (*non aléatoire, explicite*).
- la capacité biotique est *infinie* (non atteinte), pas d'interactions au sein des habitats (pas de compétition, pas de coopération).

Pour l'instant...

- Le graphe est supposé *fini, irréductible et aperiodique*
- on ne considère qu'un *seul type* d'individu (pas de phénotypes ou génotypes différents)
- l'environnement est *constant* (fixé) ;
- Le graphe/réseau est fixé (*non aléatoire, explicite*).
- la capacité biotique est *infinie* (non atteinte), pas d'interactions au sein des habitats (pas de compétition, pas de coopération).

Pour l'instant...

- Le graphe est supposé *fini, irréductible et aperiodique*
- on ne considère qu'un *seul type* d'individu (pas de phénotypes ou génotypes différents)
- l'environnement est *constant* (fixé) ;
- Le graphe/réseau est fixé (*non aléatoire*, explicite).
- la capacité biotique est *infinie* (non atteinte), pas d'interactions au sein des habitats (pas de compétition, pas de coopération).

et on cherche à savoir

- La population va-t-elle survivre avec probabilité positive ?
- Que vaut cette probabilité de survie (valeur explicite, approximations, bornes, simulations ...) et comment le processus croît-il alors ?
- Où ont vécu les ancêtres des individus actuels ?

La matrice

$$M = (m_i p_{ij})_{1 \leq i, j \leq K}$$

donne le nombre moyen d'enfants d'un individu de l'habitat i qui vont dans l'habitat j .

Si on appelle $Z_n = (Z_n(i) : i = 1, \dots, K)$ le vecteur population donnant le nombre $Z_n(i)$ d'individus dans l'habitat i à la génération n :

$$\mathbb{E}(Z_n) = Z_0 M^n$$

M possède une valeur propre maximale λ associée à des vecteurs propres positifs [théorie de Perron Frobenius]

$$Mu = \lambda u, \quad vM = \lambda v.$$

La matrice

$$M = (m_i p_{ij})_{1 \leq i, j \leq K}$$

donne le nombre moyen d'enfants d'un individu de l'habitat i qui vont dans l'habitat j .

Si on appelle $Z_n = (Z_n(i) : i = 1, \dots, K)$ le vecteur population donnant le nombre $Z_n(i)$ d'individus dans l'habitat i à la génération n :

$$\mathbb{E}(Z_n) = Z_0 M^n$$

M possède une valeur propre maximale λ associée à des vecteurs propres positifs [théorie de Perron Frobenius]

$$Mu = \lambda u, \quad vM = \lambda v.$$

La matrice

$$M = (m_i p_{ij})_{1 \leq i, j \leq K}$$

donne le nombre moyen d'enfants d'un individu de l'habitat i qui vont dans l'habitat j .

Si on appelle $Z_n = (Z_n(i) : i = 1, \dots, K)$ le vecteur population donnant le nombre $Z_n(i)$ d'individus dans l'habitat i à la génération n :

$$\mathbb{E}(Z_n) = Z_0 M^n$$

M possède une valeur propre maximale λ associée à des vecteurs propres positifs [théorie de Perron Frobenius]

$$Mu = \lambda u, \quad vM = \lambda v.$$

M possède une valeur propre maximale λ associée à des vecteurs propres positifs [théorie de Perron Frobenius]

$$Mu = \lambda u, \quad vM = \lambda v.$$

Théorème (En moyenne)

Si $\lambda < 1$, la population totale s'éteint.

Si $\lambda = 1$, la population totale stagne.

Si $\lambda > 1$, alors la population survit et explose géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

M possède une valeur propre maximale λ associée à des vecteurs propres positifs [théorie de Perron Frobenius]

$$Mu = \lambda u, \quad vM = \lambda v.$$

Théorème (En moyenne)

Si $\lambda < 1$, la population totale s'éteint.

Si $\lambda = 1$, la population totale stagne.

Si $\lambda > 1$, alors la population survit et explose géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

M possède une valeur propre maximale λ associée à des vecteurs propres positifs [théorie de Perron Frobenius]

$$Mu = \lambda u, \quad vM = \lambda v.$$

Théorème (En moyenne)

Si $\lambda < 1$, la population totale s'éteint.

Si $\lambda = 1$, la population totale stagne.

Si $\lambda > 1$, alors la population survit et explose géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

Théorème (en moyenne)

Si $\lambda < 1$, la population totale s'éteint avec proba 1.

Si $\lambda = 1$, la population totale stagne.

Si $\lambda > 1$, la population survit et explose alors géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

Le modèle stochastique est un processus de branchement multitype.

Théorème (en pratique/en population finie)

Si $\lambda \leq 1$, la population totale s'éteint.

Si $\lambda > 1$, alors la population survit avec probabilité positive et explose géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

En temps grand, la proportion du temps passé par un individu dans l'habitat i est $u_i v_i$.

Théorème (en moyenne)

Si $\lambda < 1$, la population totale s'éteint avec proba 1.

Si $\lambda = 1$, la population totale stagne.

Si $\lambda > 1$, la population survit et explose alors géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

Le modèle stochastique est un processus de branchement multitype.

Théorème (en pratique/en population finie)

Si $\lambda \leq 1$, la population totale s'éteint.

*Si $\lambda > 1$, alors la population survit **avec probabilité positive** et explose géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .*

En temps grand, la proportion du temps passé par un individu dans l'habitat i est $u_i v_i$.

Théorème (en moyenne)

Si $\lambda < 1$, la population totale s'éteint avec proba 1.

Si $\lambda = 1$, la population totale stagne.

Si $\lambda > 1$, la population survit et explose alors géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .

Le modèle stochastique est un processus de branchement multitype.

Théorème (en pratique/en population finie)

Si $\lambda \leq 1$, la population totale s'éteint.

*Si $\lambda > 1$, alors la population survit **avec probabilité positive** et explose géométriquement (taux de croissance λ). La répartition asymptotique dans les habitats est donnée par v .*

En temps grand, la proportion du temps passé par un individu dans l'habitat i est $u_i v_i$.

Quelles limites pour cette approche ?

- Manque d'interprétation (pour la survie " $\lambda > 1$ ", le rôle de la dispersion ou de la reproduction)
- Manque de lisibilité du graphe dans les résultats
- Difficultés dans l'adaptation à l'environnement aléatoire à l'environnement variable (et surtout aléatoire)
- Comment généraliser au cas d'interactions ? (En "déterministe", via des systèmes dynamiques ; en stochastique, comment faire avec plus d'un patch ? Cf thèse de Clément Fabre + travail en cours)

Quelles limites pour cette approche ?

- Manque d'interprétation (pour la survie " $\lambda > 1$ ", le rôle de la dispersion ou de la reproduction)
- Manque de lisibilité du graphe dans les résultats
- Difficultés dans l'adaptation à l'environnement aléatoire à l'environnement variable (et surtout aléatoire)
- Comment généraliser au cas d'interactions ? (En " déterministe", via des systèmes dynamiques ; en stochastique, comment faire avec plus d'un patch ? Cf thèse de Clément Fabre + travail en cours)

Utilisons maintenant la chaîne de Markov X associée au déplacement :

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = j \mid X_n = i) = p_{ij}$$

Théorème

La population survit avec probabilité positive si et seulement si

$$m_1 \mathbb{E}_1(m_{X_1} \cdots m_{X_{T-1}}) > 1$$

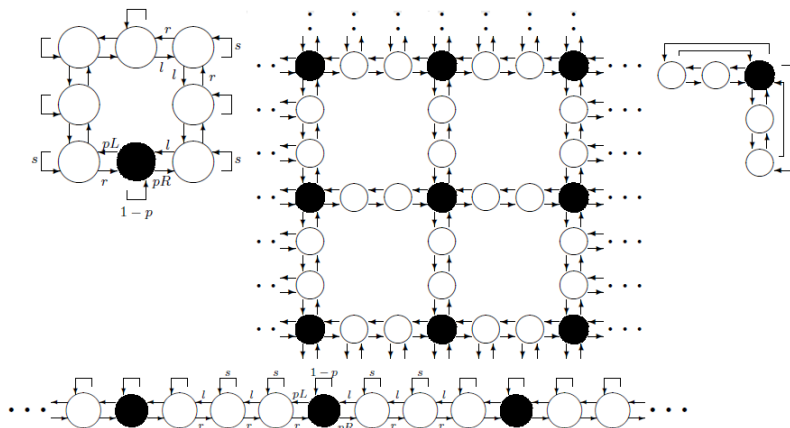
où T est le temps de retour dans l'habitat $i = 1$.

Applications aux modèles puits sources

Si il y a 1 source et $K - 1$ puits identiques :

$$\mathbb{E}_x(m_{X_1} \cdots m_{X_{T-1}}) = \mathbb{E}_x(m^{T-1})$$

vérifie une équation en x . On sait (souvent "facilement") la résoudre.



Comment obtenir le taux de croissance ?

Une stratégie de taux d'occupation $f = (f_1, \dots, f_K)$ des habitats donne (en terme de reproduction)

$$R(f) = \sum_{i=1}^K f_i \log(m_i)$$

et coûte (en terme de déplacement)

$$I(f) = \sup \left\{ \sum_{i=1, \dots, K} f_i \log(v_i / (vP)_i) : v \gg 0 \right\}, \quad \text{où } P = (p_{ij})_{1 \leq i, j \leq N}$$

Le taux de croissance est donné par

$$\max_f R(f) - I(f) (= \exp(\lambda)).$$

La proportion du temps passé en i par un individu (choisi au hasard) tend vers ϕ_i , où

$$\max_f R(f) - I(f) = R(\phi) - I(\phi)$$

Comment obtenir le taux de croissance ?

Une stratégie de taux d'occupation $f = (f_1, \dots, f_K)$ des habitats donne (en terme de reproduction)

$$R(f) = \sum_{i=1}^K f_i \log(m_i)$$

et coûte (en terme de déplacement)

$$I(f) = \sup \left\{ \sum_{i=1, \dots, K} f_i \log(v_i / (vP)_i) : v \gg 0 \right\}, \quad \text{où } P = (p_{ij})_{1 \leq i, j \leq N}$$

Le taux de croissance est donné par

$$\max_f R(f) - I(f) (= \exp(\lambda)).$$

La proportion du temps passé en i par un individu (choisi au hasard) tend vers ϕ_i , où

$$\max_f R(f) - I(f) = R(\phi) - I(\phi)$$

Comment obtenir le taux de croissance ?

Une stratégie de taux d'occupation $f = (f_1, \dots, f_K)$ des habitats donne (en terme de reproduction)

$$R(f) = \sum_{i=1}^K f_i \log(m_i)$$

et coûte (en terme de déplacement)

$$I(f) = \sup \left\{ \sum_{i=1, \dots, K} f_i \log(v_i / (vP)_i) : v \gg 0 \right\}, \quad \text{où } P = (p_{ij})_{1 \leq i, j \leq N}$$

Le taux de croissance est donné par

$$\max_f R(f) - I(f) (= \exp(\lambda)).$$

La proportion du temps passé en i par un individu (choisi au hasard) tend vers ϕ_i , où

$$\max_f R(f) - I(f) = R(\phi) - I(\phi)$$

Comment obtenir le taux de croissance ?

Une stratégie de taux d'occupation $f = (f_1, \dots, f_K)$ des habitats donne (en terme de reproduction)

$$R(f) = \sum_{i=1}^K f_i \log(m_i)$$

et coûte (en terme de déplacement)

$$I(f) = \sup \left\{ \sum_{i=1, \dots, K} f_i \log(v_i / (vP)_i) : v \gg 0 \right\}, \quad \text{où } P = (p_{ij})_{1 \leq i, j \leq N}$$

Le taux de croissance est donné par

$$\max_f R(f) - I(f) (= \exp(\lambda)).$$

La proportion du temps passé en i par un individu (choisi au hasard) tend vers ϕ_i , où

$$\max_f R(f) - I(f) = R(\phi) - I(\phi)$$

Approche numérique ...

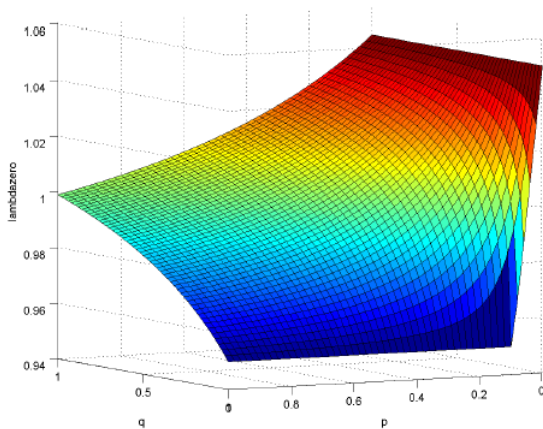
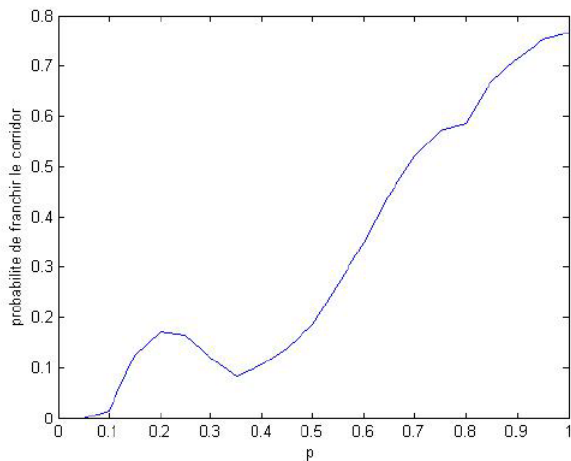


Figure 2 : Valeur de λ pour $m_1 = 1.05$, $m_2 = 0.95$

... ou par simulation (EA Rémi Blond et Frédéric Branger)



Probabilité de franchissement du corridor pour $m_1 = 1.1$, $m_2 = 0.9$ et $N = 20$

Que se passe - t- il quand l'environnement varie ?

Des phénomènes nouveaux apparaissent.

En particulier, les populations peuvent survivre dans des puits (mauvais habitats) reliés entre eux. [*Jansen, Yoshimura 98*].

Les variations rares ou saisonnières peuvent être appréhendées avec des techniques similaires. Le cas de variations aléatoires demandent de nouvelles mathématiques, le recours aux simulations...

Le modèle

- les habitats sont notés $i = 1, \dots, K$; les environnements ($e_l : l = 1, \dots, N$).

Sous l'environnement e_l :

- chaque individu du patch i se reproduit indépendamment et laisse un nombre moyen $m_i(e_l)$ de descendants ;
- chaque individu du patch i a une probabilité $p_{ij}(e_l)$ de rejoindre le patch j .

Le modèle

- les habitats sont notés $i = 1, \dots, K$; les environnements ($e_l : l = 1, \dots, N$).

Sous l'environnement e_l :

- chaque individu du patch i se reproduit indépendamment et laisse un nombre moyen $m_i(e_l)$ de descendants ;
- chaque individu du patch i a une probabilité $p_{ij}(e_l)$ de rejoindre le patch j .

Approche matricielle

$$M(\mathbf{e}_l) = (m_i(\mathbf{e}_l)p_{ij}(\mathbf{e}_l))_{1 \leq i, j \leq K}$$

On considère des environnements successifs \mathcal{E}_i aléatoires, suivant une chaîne de Markov (en régime stationnaire ergodique).

Alors [Furstenberg, Kesten 60],

$$\gamma := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \| M(\mathcal{E}_0) \cdots M(\mathcal{E}_{n-1}) \|$$

est déterministe.

Sous des hypothèses assez générales [Kaplan 74, Tanny 77], le signe de γ donne le critère d'extinction et sa valeur donne le taux de croissance.

Problèmes : non explicite, obtenir des conditions de survie (dans des puits en particulier), sortir du cas stationnaire ergodique.

Approche matricielle

$$M(e_l) = (m_i(e_l)p_{ij}(e_l))_{1 \leq i, j \leq K}$$

On considère des environnements successifs \mathcal{E}_i aléatoires, suivant une chaîne de Markov (en régime stationnaire ergodique).

Alors [Furstenberg, Kesten 60],

$$\gamma := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \| M(\mathcal{E}_0) \cdots M(\mathcal{E}_{n-1}) \|$$

est déterministe.

Sous des hypothèses assez générales [Kaplan 74, Tanny 77], le signe de γ donne le critère d'extinction et sa valeur donne le taux de croissance.

Problèmes : non explicite, obtenir des conditions de survie (dans des puits en particulier), sortir du cas stationnaire ergodique.

Approche matricielle

$$M(e_l) = (m_i(e_l)p_{ij}(e_l))_{1 \leq i, j \leq K}$$

On considère des environnements successifs \mathcal{E}_i aléatoires, suivant une chaîne de Markov (en régime stationnaire ergodique).

Alors [Furstenberg, Kesten 60],

$$\gamma := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \| M(\mathcal{E}_0) \cdots M(\mathcal{E}_{n-1}) \|$$

est déterministe.

Sous des hypothèses assez générales [Kaplan 74, Tanny 77], le signe de γ donne le critère d'extinction et sa valeur donne le taux de croissance.

Problèmes : non explicite, obtenir des conditions de survie (dans des puits en particulier), sortir du cas stationnaire ergodique.

Approche matricielle

$$M(e_l) = (m_i(e_l)p_{ij}(e_l))_{1 \leq i, j \leq K}$$

On considère des environnements successifs \mathcal{E}_i aléatoires, suivant une chaîne de Markov (en régime stationnaire ergodique).

Alors [Furstenberg, Kesten 60],

$$\gamma := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \| M(\mathcal{E}_0) \cdots M(\mathcal{E}_{n-1}) \|$$

est déterministe.

Sous des hypothèses assez générales [Kaplan 74, Tanny 77], le signe de γ donne le critère d'extinction et sa valeur donne le taux de croissance.

Problèmes : non explicite, obtenir des conditions de survie (dans des puits en particulier), sortir du cas stationnaire ergodique.

La valeur de γ est encore donnée par l'optimum de

$$R(f) - I(f)$$

où si $f = (f_{i,e_l} : i = 1, \dots, K; l = 1, \dots, N)$, le **gain en reproduction**

$$R(f) = \sum_{i,l} f_{i,e_l} \log m_i(e_l)$$

et le coût en **déplacement** est

$I(f)$ = fonction de taux du temps d'occupation

de l'habitat i dans l'environnement e_l

est toujours bien défini et exprimable comme fonctionnelle des $P_{ij}(e_l)$
[Seppäläinen, 94].

Et avec des interactions au sein des habitats ?