

Un modèle pour la dynamique des métacommunautés

Alain Franc & Nathalie Peyrard

INRA BioGeCo & INRA MIAT

Séminaire AIGM, Toulouse

5 décembre 2019

Motivations

- | | |
|--------------|--|
| générale | Comprendre les liens entre les processus écologiques et la dynamique de la diversité |
| question | La modélisation en écologie "théorique" permet-elle ce lien entre patterns et processus ? |
| particulière | Cette approche est-elle pertinente pour les forêts tropicales humides ? la forêt amazonienne ? guyanaise ? |

Objectif

- Intégrer des processus considérés comme "clés" dans des modèles de dynamique des systèmes écologiques (appel à la modélisation)
- Tester si ces modèles permettent d'obtenir / simuler les patterns observés, de façon générique

un choix

Evaluer ce que disent et permettent les modèles de métacommunautés

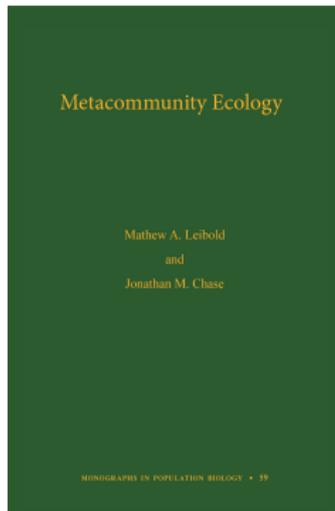
Plan

- 1 Notion de Métacommunauté
- 2 Modèles pour les métacommunautés
- 3 Distributions quasi-stationnaires (QSD)
- 4 Un modèle stochastique pour la dynamique des métacommunautés
- 5 Intermezzo
- 6 Ecologie du champ moyen
- 7 Impact de la géométrie de la dispersion sur la qualité de l'approximation champ moyen
- 8 Perspectives

Notion de Métacommunauté



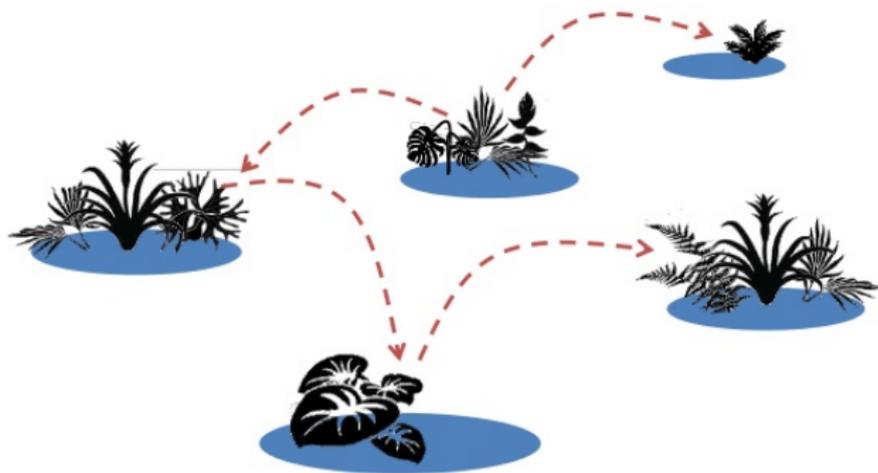
Notion de métacommunauté



Définition

Une métacommunauté est une ensemble de sites (appelés "patches") hébergeant chacun une communauté et connectés entre eux par dispersion potentielle des différents organismes.

A metacommunity perspective of diversity



diversity \sim local processes

(in Germain & *al.*, ESA 2015, Baltimore ;
<https://www.slideshare.net/rgermain/esa-2015-baltimore-md>)

REVIEW

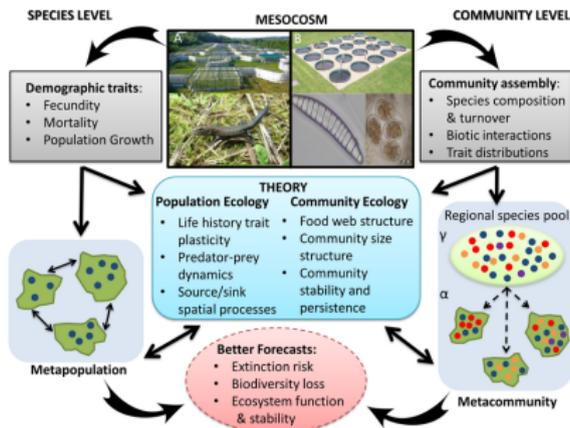
The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology

M. A. Leibold,^{1*} M. Holyoak,²
N. Mouquet,^{3,4} P. Amarasekare,⁵
J. M. Chase,⁶ M. F. Hoopes,⁷
R. D. Holt,⁸ J. B. Shurin,⁹ R. Law,¹⁰
D. Tilman,¹¹ M. Loreau¹² and
A. Gonzalez¹³

Les quatre paradigmes

patch-dynamic view	Les patches sont équivalents, dynamique pilotée par l'équilibre extinctions / colonisation
species-sorting view	patches hétérogènes avec gradient de ressources partition selon les niches
mass effects view	dynamique pilotée par la dispersion (rescue effect)
neutral view	espèces semblables quant à leurs interactions avec l'environnement dynamique en promenades aléatoires

Modèles pour les métacommunautés



Les modélisations spatio-temporelles

discret versus continu (déterministe)

Espace	Temps	Variable	Modèle déterministe
D	D	D	Automates cellulaires
D	D	C	"coupled lattices maps"
D	C	C	EDO couplées
C	C	C	EDP

Processus stochastique

Espace	Temps	Variable	Modèle	exemple
D	C	D	processus de contact "metacom"	métapopulations métacommunautés

Chaîne de Markov en temps continu (back to basics ...)

Règles d'évolution

$$\begin{aligned}\mathbb{P}(X^{t+dt} = i \mid X^t = j) &= q_{ij} dt \\ \mathbb{P}(X^{t+dt} = i \mid X^t = i) &= 1 - \sum_{k \neq i} q_{ki} dt\end{aligned}$$

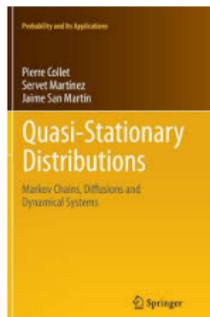
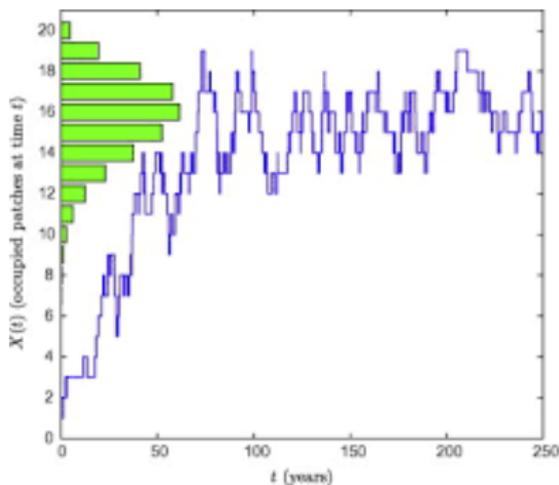
Notations

$$\begin{aligned}q_{ii} &= - \sum_{k \neq i} q_{ki} \\ u_i^t &= \mathbb{P}(X^t = i) \\ \mathbf{u}_t &= (u_0^t, \dots, u_n^t)\end{aligned}$$

Equation maîtresse

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = Q\mathbf{u} \implies \mathbf{u}_t = e^{tQ}\mathbf{u}_0$$

Distributions quasi-stationnaires (QSD)



Distribution quasi-stationnaire (avec les mains)

Equilibre d'une chaîne de Markov (noté \mathbf{u}_∞)

$$Q\mathbf{u}_\infty = 0$$

Etat absorbant (noté 0)

$$\mathbb{P}(X^{t+dt} = 0 \mid X^t = 0) = 1 \quad \Rightarrow \quad Q = \begin{pmatrix} 0 & q \\ 0 & Q^* \end{pmatrix} \Rightarrow \quad \mathbf{u}_\infty = (1, 0, \dots, 0)$$

Distribution quasi-stationnaire

$$\mathbf{u} = (0, \underbrace{u_1, \dots, u_n}_{\mathbf{u}^*}) \quad \text{avec} \quad Q^*\mathbf{u}^* = \rho\mathbf{u}^*, \quad \rho < 0$$

Observation

La chaîne reste en distribution dans l'état \mathbf{u}^* tant qu'elle n'a pas "heurté" l'état absorbant 0

Quelques résultats génériques sur les QSD

(Méléard & Villemonais, Probability Surveys, 2012)

Définitions, notations

taille de la population $(Z_t, t \geq 0)$, $Z_t \in E$, $E^* = E \setminus 0$
temps d'extinction $T_0 = \inf\{t > 0 \mid Z_t = 0\}$

Questions

- 1 Quelle est la distribution des tailles d'une population avant extinction pour t grand ?
- 2 si $t \rightarrow \infty$, la non extinction à t devient rare. Existe-il une plage où la non extinction est vraisemblable et la distribution asymptotique sous condition de non extinction atteinte ?

Définitions (Méléard & Villemonais, 2012)

ν est la distribution initiale dans E à $t = 0$

$\mathbb{P}_\nu(\dots)$ est la probabilité de (...) sachant que la distribution initiale est ν
et $\mathbb{P}_x(\dots)$ sachant que l'état initial est x

QLD

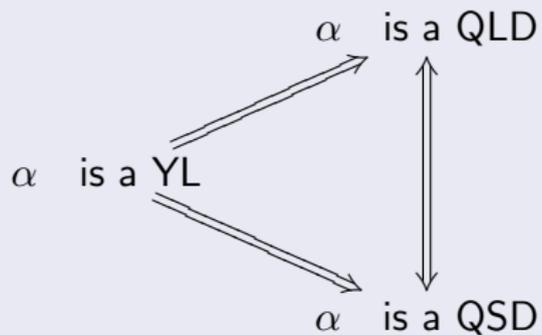
$$\exists \nu \text{ sur } E^* \quad \text{t.q.} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbb{P}_\nu(Z_t \in A \mid t < T_0) = \alpha(A)$$

Distribution limite de Yaglom (1947)

$$\forall x \in E^*, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbb{P}_x(Z_t \in A \mid t < T_0) = \alpha(A)$$

QSD

$$\forall A \subset E^*, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbb{P}_\alpha(Z_t \in A \mid t < T_0) = \alpha(A)$$

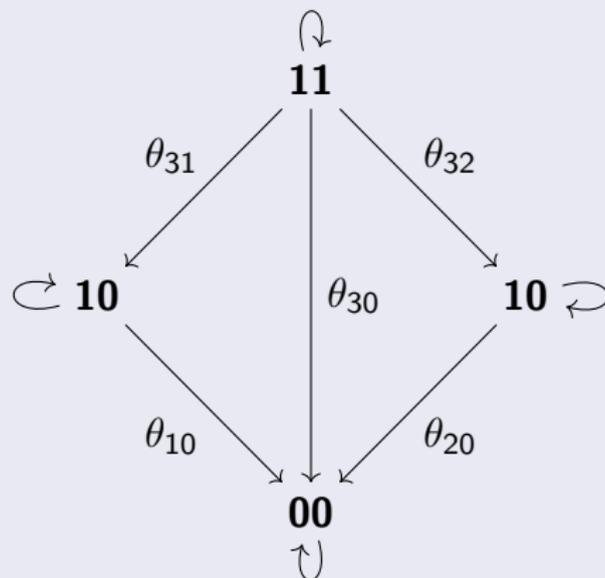


$$\mathbb{P}_{\alpha}(T_0 > t) = \exp -t\theta(\alpha)$$

Etat et ensembles absorbants

Si une espèce s'éteint dans l'ensemble des patches, elle ne peut réapparaître.

exemple avec deux espèces



	00	01	10	11
00	1	q_{10}	q_{20}	q_{30}
01	0	Q_{11}	0	Q_{31}
10	0	0	Q_{22}	Q_{32}
11	0	0	0	Q_{33}

Proposition

Soit Q^* une matrice triangulaire supérieure par blocs avec les blocs carrés Q_{ii} sur la diagonale. Alors, le spectre de Q^* est la réunion des spectres des blocs diagonaux.

$$\text{Sp } Q = \bigcup_i \text{Sp } Q_{ii}$$

et, si $\lambda_i \in \text{Sp } Q_{ii}$, le vecteur propre associé est de la forme

$$\mathbf{u} = (u_0, \dots, u_{i-1}, u_i, 0, \dots, 0)$$

avec $Q_{ii} u_i = \lambda_i u_i$

La malédiction de la dimension ... again

Taille des blocs avec deux espèces et n sites

00	1	un seul état
01	$2^n - 1$	tous les ensemble de patch sauf \emptyset
10	$2^n - 1$	tous les ensemble de patch sauf \emptyset
11	$(2^n - 1)^2 \sim 2^{2n}$	idem pour chaque espèce

Taille des blocs avec p espèces et n sites

- La matrice Q du processus est de taille $2^{pn} \times 2^{pn}$
- Quelle taille des blocs diagonaux Q_{ii} ?
- Taille du bloc lié à la coexistence complète :
 - chaque espèce est présente dans au moins un patch: $2^n - 1$ possibilités
 - pour p espèces : $(2^n - 1)^p \sim 2^{pn}$

Message

La malédiction de la dimension (taille de la matrice $2^{pn} \times 2^{pn}$) n'est pas résolue avec l'approche de van Doorn et Pollet.

Evolution de la démarche

Constat

- La matrice $2^{np} \times 2^{np}$ est trop grande pour espérer une démarche analytique
- van Doorn & Pollet ont proposé une réduction de la dimension en travaillant sur les matrices bloc-diagonales si cascades en classes communicantes, mais avec deux patches
- Leur approche ne passe pas non plus à l'échelle si n patches, même avec 2 espèces
- d'où une évolution vers un autre choix

Proposition

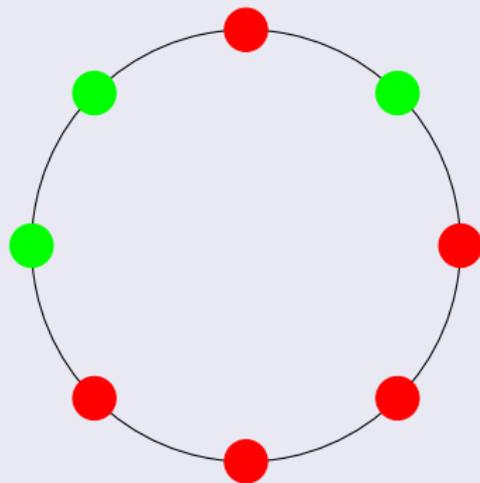
- Développer une approche "champ moyen" en simplifiant les interactions spatiales (dispersion)
- étudier les conséquences de cette simplification
- passer à un modèle stochastique en temps continu (un événement et un seul au plus dans tout intervalle $[t, t + dt]$).

Un modèle stochastique pour la dynamique des métacommunautés



Le processus de contact (temps continu)

Un modèle de métapopulation (● = absent, ● = présent)



Transitions



$$\text{taux} = \mu$$

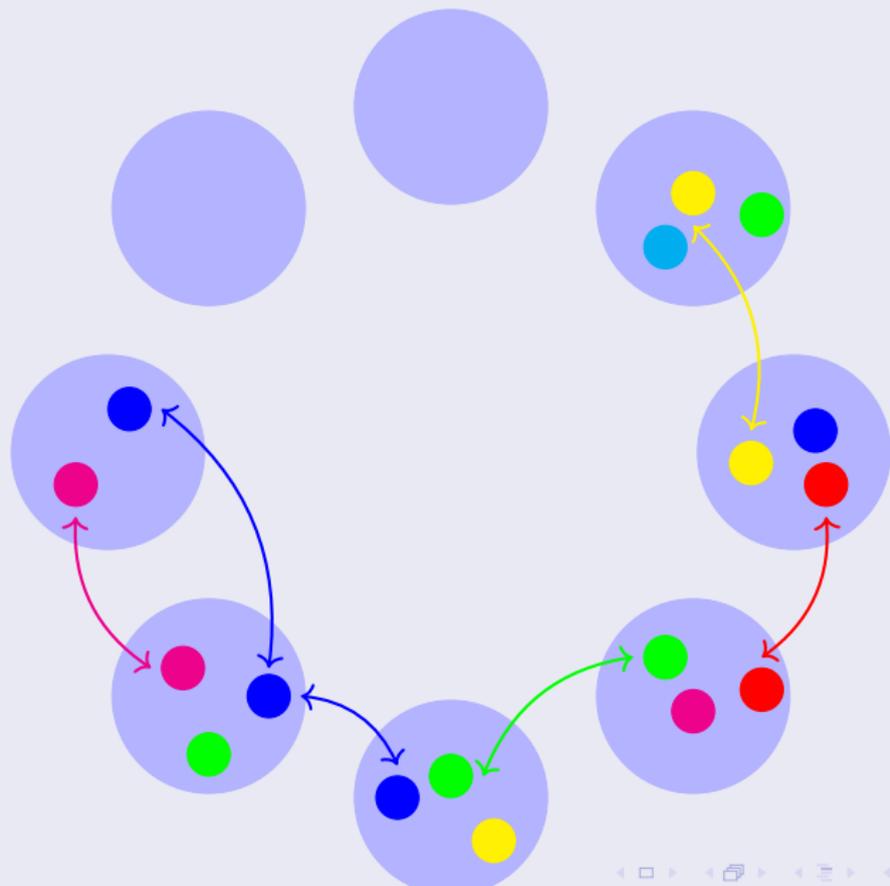


$$\text{taux} = \lambda$$

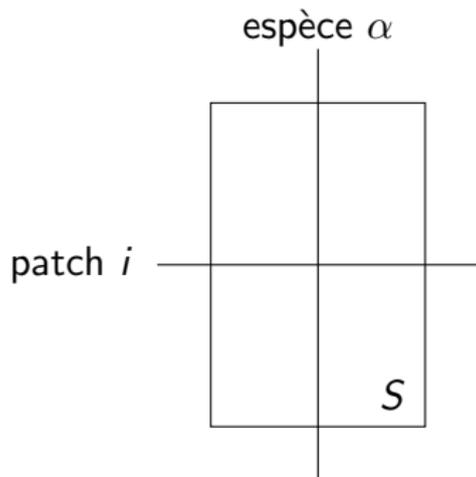


$$\text{taux} = 2\lambda$$

Le modèle MetaCom (version "stepping stone")



Etat et dynamique



Etat

Etat	S	matrice de 0/1
ligne	i	patch i
colonne	α	espèce α

$$S_{i\alpha} \in \{0, 1\}$$

Dynamique définie par des taux

au sein d'un patch	entre espèces	interactions
pour une espèce	entre patches	dispersion

Réaction = interactions locales

		00	01	10	11
	00	.	m_2	m_1	m_{00}
$R =$	01	0	.	0	m_{01}
	10	0	0	.	m_{10}
	11	0	0	0	.

Dispersion

- un graphe par espèce
- géométries possiblement différentes (voir infra)
- un taux de colonisation par espèce
- le même sur l'ensemble du graphe

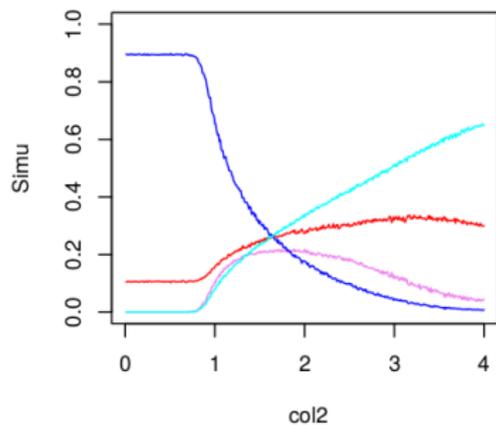
Question

Quel rôle de géométrie des graphes sur la qualité de l'approximation champ moyen ?

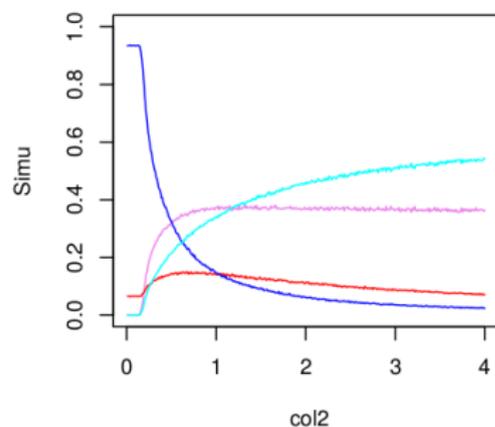
Intermezzo



La géométrie du graphe de dispersion pilote la QSD



Proie SBM
Prédateur Lattice

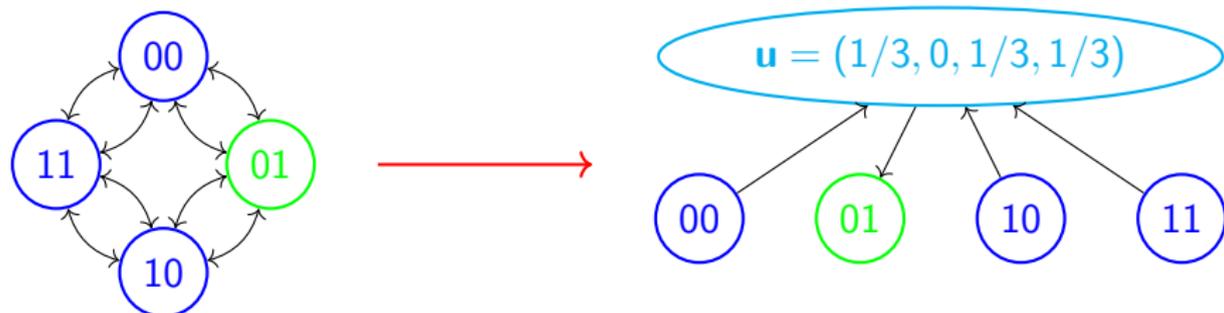


Proie geomrand
Prédateur lattice

Ecologie du champ moyen



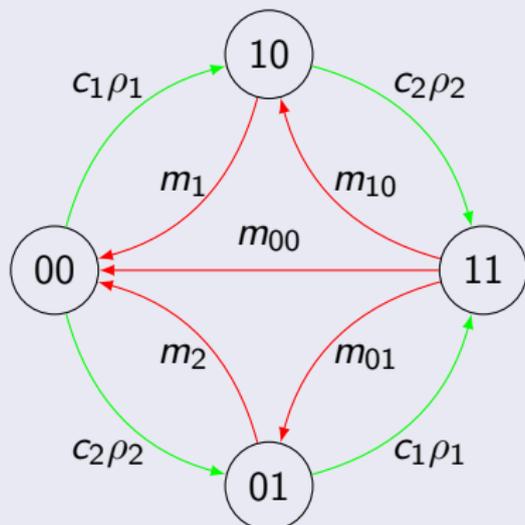
Approximation Champ Moyen pour le patch vert



Comment ça marche ?

- L'espèce 1 est présente avec une probabilité $1/2$ dans le voisinage du patch sélectionné, qui est de degré 2
- mais $\rho_1 = 2/3$ avec le patch virtuel avec densités moyennes
- si le taux de colonisation est γ , et le degré d , le taux de colonisation est $c\rho_1$ avec $c = \gamma d$
- on définit l'événement de colonisation de l'espèce 1 dans le patch vert comme ayant un taux $c\rho_1$
- \implies **oubli de l'espace! Quelles conséquences ?**

Les réactions en rouge, les dispersions en vert



un système fermé ... mais quadratique ...

$$\begin{cases} m_1 u_{01} + m_2 u_{10} + m_{00} u_{11} - (c_1 \rho_1 + c_2 \rho_2) u_{00} & = 0 \\ -m_1 u_{01} + m_{01} u_{11} - c_1 \rho_1 u_{01} + c_2 \rho_2 u_{00} & = 0 \\ -m_2 u_{10} + m_{10} u_{11} + c_1 \rho_1 u_{00} - c_2 \rho_2 u_{10} & = 0 \\ -(m_{00} + m_{01} + m_{10}) u_{11} + c_1 \rho_1 u_{01} + c_2 \rho_2 u_{10} & = 0 \end{cases}$$

Une seconde approximation champ moyen ...

$$\begin{cases} u_{00} & = (1 - \rho_1)(1 - \rho_2) \\ u_{01} & = (1 - \rho_1)\rho_2 \\ u_{10} & = \rho_1(1 - \rho_2) \\ u_{11} & = \rho_1\rho_2 \end{cases}$$

Double champ moyen

Si on note

$$\begin{cases} \alpha_1 &= c_1 - m_1 \\ \alpha_2 &= c_2 - m_2 \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} \gamma_1 &= m_1 - m_{00} - m_{01} \\ \gamma_2 &= m_2 - m_{00} - m_{10} \end{cases}$$

alors on obtient

$$\begin{cases} \frac{d\rho_1}{dt} &= \rho_1 (\alpha_1 - m_1\rho_1 + \gamma_1\rho_2) \\ \frac{d\rho_2}{dt} &= \rho_2 (\alpha_2 + \gamma_2\rho_1 - m_2\rho_2) \end{cases}$$

Un système de Lotka-Volterra

On reconnaît là un système de Lotka-Volterra à deux espèces qui permet l'étude analytique des équilibres et de leurs stabilités.

Résultats principaux

Une métacommunauté comme des métapopulations en interaction

Si une seule espèce est présente, on retrouve l'équilibre de sa métapopulation

⇒ intérêt de lire la métacommunauté comme deux métapopulations en interaction (dualité de n communautés locales connectées par dispersion)

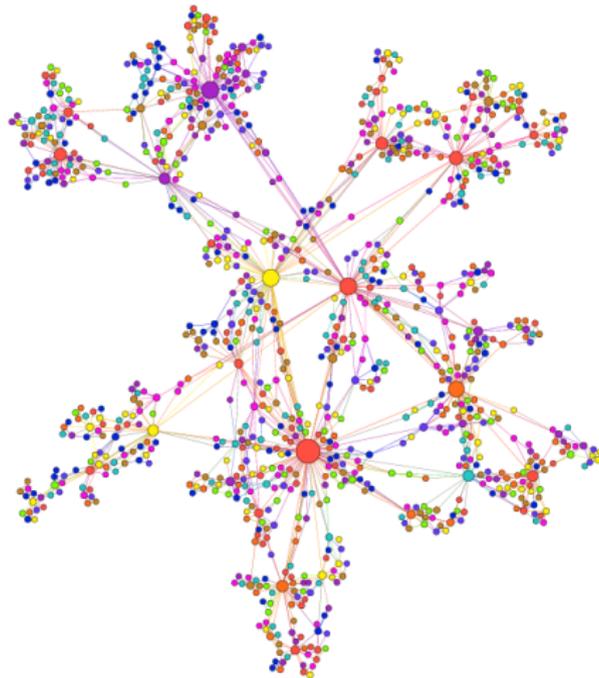
Equilibres métastables (QSD)

On a aussi une condition de stabilité de cet équilibre

$$c_1 c_2 - \gamma_1 \gamma_2 > 0$$

soit une condition naturelle pour que la colonisation ($c_1 c_2$) l'emporte sur la mortalité locale ($\gamma_1 \gamma_2$), une extension du résultat similaire en métapopulation ($c > \gamma$).

Impact de la géométrie de la dispersion sur la qualité de l'approximation champ moyen



Etude : quatre types de graphes

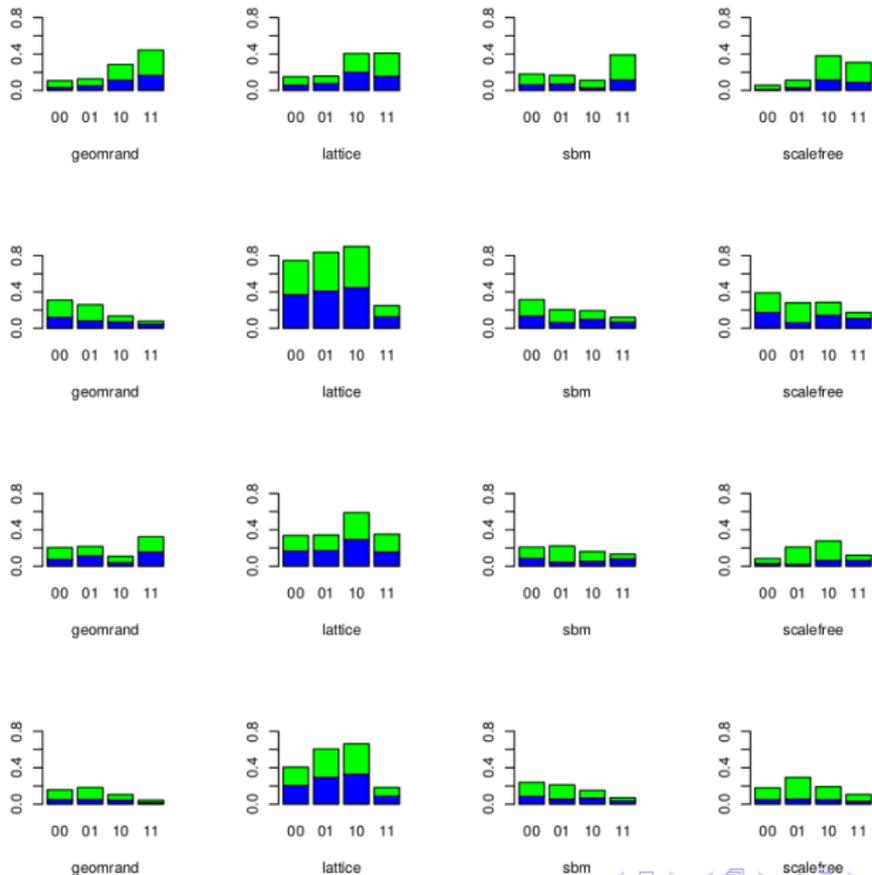
Types

type	brève description
scale-free	loi de puissance dans les degrés
geomrand	Points répartis au hasard dans le plan un lien si $d(i, j) < \theta$
SBM	Communautés aléatoires interconnectées
lattice	grille régulière (échiquier)

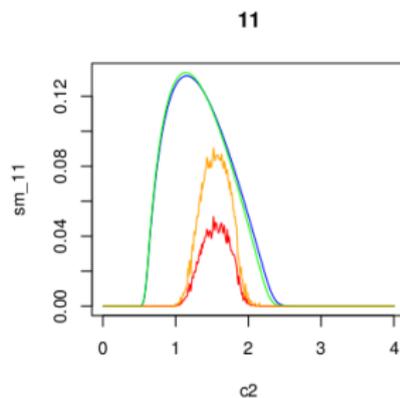
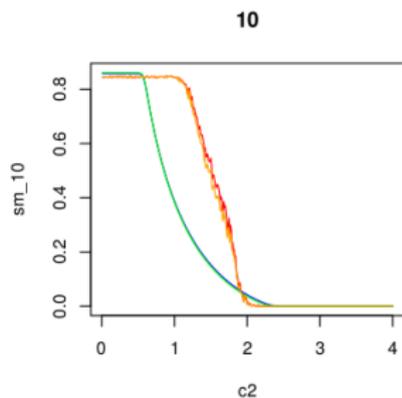
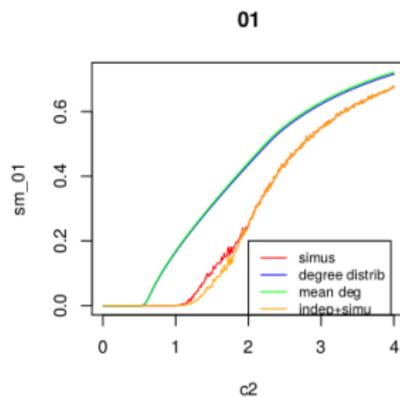
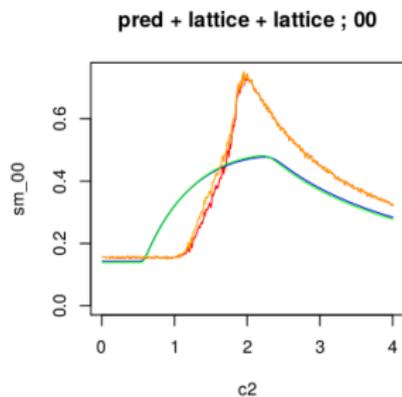
Association

	GR	LT	SB	SF
GR
LT	.	×	.	.
SB	.	.	×	.
SF

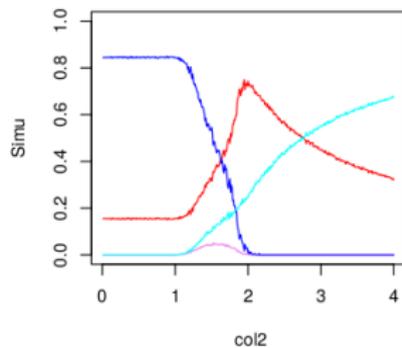
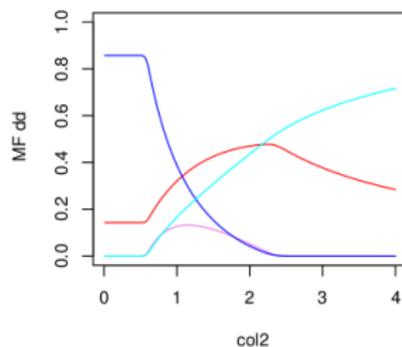
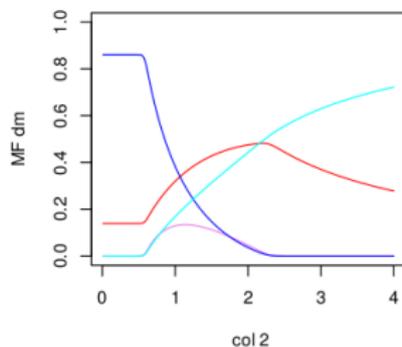
Résultats : Comparaisons simulations - champ moyen



Lattice - lattice ; comparaison des méthodes

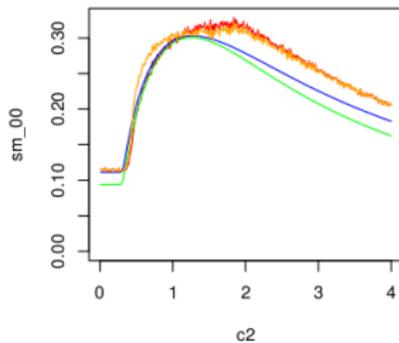


Lattice - lattice ; distributions quasi-stationnaires

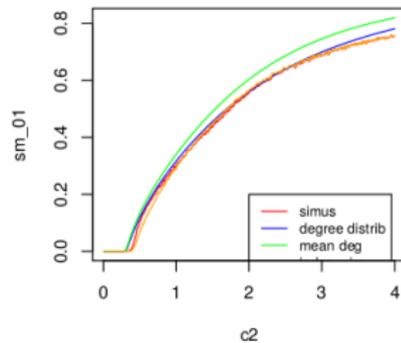


SBM - SBM ; comparaison des méthodes

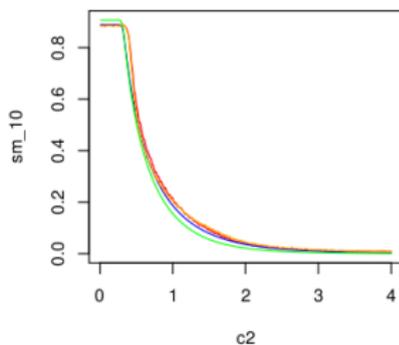
pred + sbm + sbm ; 00



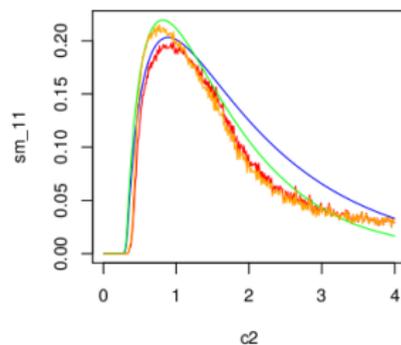
01



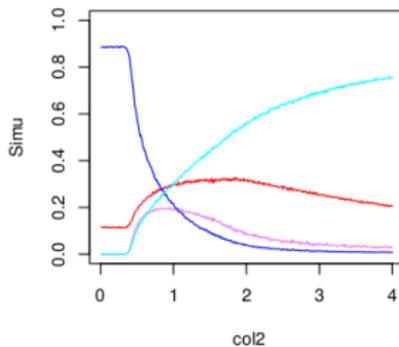
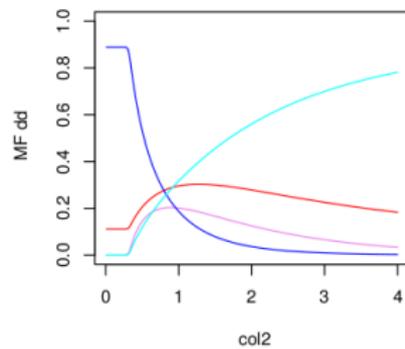
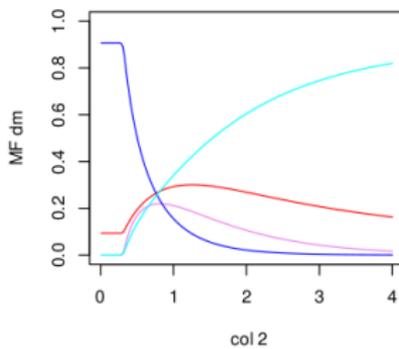
10



11



SBM - SBM ; distributions quasi-stationnaires



Perspectives



Modéliser avec plus de deux espèces

- soient p espèces, en champ moyen pour l'espace $\Rightarrow u_t \in \mathbb{R}^{2p}$
- la dynamique champ moyen est polynomiale de degré p quant aux densités ρ_i
- \implies il faut développer une autre approche, une troisième approximation de type C.M.

Une application possible en épidémiologie

- modèle d'interactions SIS/SIR
- avec contagions au sein d'un patch (une grotte)
- dispersion des hôtes entre grottes
- différenciée selon M/F

